

Über die Entstehung auslösender „Zeremonien“

VON KONRAD LORENZ (Buldern).

Vortrag auf der 100-Jahr-Versammlung der Deutschen Ornithologen-Gesellschaft am 1. Oktober 1950 in Wiesbaden.

Schon in der älteren ethologischen Literatur findet man bestimmte, als Auslöser wirksame Bewegungsweisen von Vögeln als Zeremonien bezeichnet. J. HUXLEY spricht schon 1914 von „Ritualisation“ und E. SELOUS 1933 von „Formalisation“. Die Analogie zu menschlichen Verhaltensweisen, die zweifellos zu diesen Bezeichnungen den Anlaß gab, liegt in zwei Punkten. Erstens darin, daß eine bestimmte Bewegungsfolge ihren ursprünglichen, alltäglichen Sinn verliert und einen neuen Sinn als ein Symbol, als ein Ausdrucksmittel erwirbt, zweitens aber darin, daß eine ursprünglich weitgehend veränderliche und aus verschiedenen Gliedern bestehende Folge von Verhaltensweisen zu einem einzigen, in sich starren Bewegungsablauf zusammengeschweißt wird.

N. TINBERGEN, der jetzt aus Gründen der Priorität den HUXLEYSchen Terminus gebraucht, legt die Betonung auf den ersten Punkt der oben erwähnten Analogie und definiert den Vorgang der Ritualisierung rein funktionell. Er sieht ihr Wesen vor allem darin, daß sich neue Differenzierungen von Struktur und Bewegung ausbilden, durch welche die Signalwirkung der ursprünglichen Bewegungsweise verstärkt wird. Er sagt zum Beispiel, der Ausdruck des Drohens beim Stichling sei nicht nur ein unvollständiges Übersprung-Graben, sondern das drohende Tier wendet dem Gegner erstens die Breitseite zu und richtet zweitens seine Stacheln oder auch den dem Gegner zugewandten Bauchstachel auf. Der Bauchstachel ist eine richtige Waffe, die im heftigsten Kampfe und auch bei der Abwehr gebraucht wird; das bei Zuwenden der Breitseite maximal sichtbar gemachte Rot der Unterseite wirkt als Drohstruktur, deren einschüchternde Wirkung durch Attrappenversuche bewiesen ist. TINBERGEN stellte also die Ausdrucksfunktion bei seiner Begriffsbildung der Ritualisierung obenan und vernachlässigte in seiner 1940 erschienenen und heute schon klassisch gewordenen Arbeit „Die Übersprungbewegung“ die physiologischen Veränderungen, die mit dem in Rede stehenden Vorgang einhergehen, wie er ja auch in jener Abhandlung primäre und stark ritualisierte Übersprungbewegungen in bunter Folge nacheinander bespricht und bei dieser bewußt provisorischen Anordnung auch keinen nomenklatorischen Unterschied zwischen ihnen macht.

Ich möchte nun hier den zweiten Punkt der Analogie zu menschlichen Ritualisierungen hervorheben, nämlich das Erstarren einer aus verschiedenen Komponenten zusammengesetzten und oft sehr veränderlichen Verhaltensweise zu einem einzigen und als solchem erblich festgelegten Bewegungsablauf. Ich glaube, daß bei dem Vorgang, den wir herkömmlicherweise als Ritualisierung sowohl einer Intentionsbewegung als auch einer Übersprungbewegung bezeichnen, tatsächlich eine neue, völlig autonome Instinkthandlung entsteht, die, wie jede andere, ihre eigenen Erbkoordinationen und ihre eigenen Orientierungskomponenten besitzt. Für diese Hypothese seien nun einige Argumente angeführt.

Für das Entstehen einer neuen Erbkoordination aus einer ursprünglich variablen Kette verschieden motivierter Verhaltensweisen kennen wir heute durch die Arbeiten N. TINBERGENS, J. VAN IERSELS u. a. eine erhebliche Reihe von Beispielen. Das davon am längsten bekannte ist ein Ergebnis unserer vergleichend ethologischen Studien an Anatiden, die OSKAR HEINROTH begonnen hat und die fortzusetzen und zu vertiefen immer noch eine unserer vordringlichsten Aufgaben ist. Bei sehr vielen Entenvögeln, wie bei manchen Cairininen, wohl bei allen Casarcinen und bei den meisten Anatinen hat das ♀ eine besondere Bewegungsweise, das sogenannte Hetzen, die ganz sicher aus der Intentionsbewegung des Drohens und zwei antagonistischen Richtungs-

Intentionen zusammengesetzt ist. In ihrer sicher ursprünglichen Ausbildung findet sich diese Verhaltensweise bei manchen Casarcinen, so bei *Alopochen* und *Casarca*. Bei diesen Vögeln sieht sie etwa folgendermaßen aus: das ♀ macht mit weit vorgestrecktem „Droh-Hals“ einen kleinen Vorstoß gegen den wirklichen oder eingebildeten Gegner, bekommt dann „Angst vor der eigenen Courage“, macht kehrt, rennt eilig zu seinem ♂ hin. Bei diesem angekommen, wächst sein Mut, es macht neuerdings kehrt und droht, dicht bei seinem ♂ stehend, wiederum mit vorgestrecktem Hals nach dem vorherigen Feinde hin. Bei den Casarcinen nimmt dann das größere und stärkere ♂ sehr häufig den Kampf wirklich auf und vertreibt den Gegner. Diese Verhaltensweise spielt offenbar bei der Gebietsabgrenzung dieser Vögel eine große Rolle. HEINROTH fand, daß ♂♂ unter sich völlig friedfertig sind, die Kämpfe aber dann sofort beginnen, wenn man ein hetzendes ♀ hinzusetzt. Die Bewegungsweisen und ihre Aufeinanderfolge sind bei Casarcinen, vor allem bei der Nilgans (*Alopochen*), „noch“ völlig variabel, die einzige feste Bewegungskoordination ist das Drohen mit weit vorgestrecktem, niedrig über dem Boden gehaltenen Hals und durchgedrücktem Nacken. Die Einzelmotivationen — primäres Aufwallen der Angriffsreaktion auf den Feind — Angstbekommen — Schutzsuchen beim ♂ — erneutes Mutfassen und Drohen — sind jede für sich klar getrennt und „verständlich“, sie variieren bezüglich Intensität und Dauer in den weitesten Grenzen. Allerdings haben die heterogenen Bewegungsweisen unter sich schon bei dieser Form einen gewissen erblichen Zusammenhalt: das ♀ benutzt nämlich die gesamte Verhaltensweise bei der Gattenwahl, um einem bestimmten ♂ gewissermaßen seine Liebe zu erklären. In diesem Fall kommt es häufig vor, daß das ♀ auch dann wie schutzsuchend zu dem unworbenen ♂ hinläuft, wenn der zuerst angedrohte „Feind“ durch ein höchst inadäquates Ersatzobjekt repräsentiert wird, vor dem das ♀ ganz sicher keine Angst hat! Da das ♀ vor dem eigentlichen Hetzen regelmäßig dicht zum Gatten hinläuft, steht es häufig noch mit der Längsachse des Körpers zu ihm hin orientiert, wenn es erneut zu drohen beginnt, so daß also das drohende Vorstrecken des Halses mehr oder weniger nach hinten zu, über die Schulter weg, erfolgt. Die Nilgans geht allerdings häufig im Halbkreis um ihr ♂ herum, ehe sie zu hetzen beginnt, steht dann parallel neben ihm und droht mit gerade vorgestreckten Halsbewegungen. Das ♀ der Rostgans, *Casarca ferruginea*, steht aber so gut wie immer mit der Brust gegen das ♂ und hetzt über die Schulter weg. Der Winkel zwischen Körperachse und Richtung der Hetzbewegung ist aber völlig variabel, d. h. vollständig abhängig von den Orten, an denen das ♀ und der Gegner sich befinden, was besonders deutlich wird, wenn das ♀ bei hoher Erregung im Kreise um ihren Mann herumrennt oder -schwimmt, dabei dauernd gegen den „Feind“ hindrohend. Das stoßweise Vor und Zurück des Halses beim Hetzen ist ziemlich rhythmisch und wirkt etwas ritualisiert, bei der Halsbewegung der hetzenden Brandente (*T. tadorna*) ist dies in viel höherem Maße der Fall; auch die zugehörige knarrende Lautäußerung, die HEINROTH mit „roau roau“ gut wiedergibt, erfolgt in regelmäßigen Abständen. — Bei den Schwimmenten, *Anatinae*, hat sich nun das Hetzen zu einer völlig starr ritualisierten Instinktbewegung entwickelt, hat es gleichzeitig seine Bedeutung für die territoriale Auseinandersetzung der Paare völlig verloren und ist es zur reinen Balzbewegung des ♀ geworden. Die völlig rhythmische Kopfbewegung des Drohens erfolgt immer über die Schulter weg nach hinten; die Bewegungsform ist von Orientierungsreaktionen fast, aber nicht ganz unabhängig geworden. Auch wenn der „Feind“, der hier eine rein „symbolische“ Bedeutung hat und auch ganz fehlen kann, gerade vor der Ente steht, geht ihr Kopf über die Schulter weg nach rückwärts — allerdings interessanterweise etwas weniger weit, als wenn er, wie „vorgesehen“, hinter der Ente steht! Auch blickt die Ente nachweislich nach dem Gegner hin, selbst wenn die erstarrte Instinktbewegung ihren Kopf in eine erheblich andere Richtung zieht. Die Seite, nach der hin die Kopfbewegung der Ente erfolgt,

ist allerdings noch durch die räumliche Beziehung zum Gegner bestimmt. Das ♂ reagiert auf die Hetzbewegung nur mehr mit einer bestimmten Balzstellung, mit hoherhobenem Kopf und Schnabel, nur in seltenen Fällen kommt es noch zu einem schwachen, ebenfalls ritualisierten Scheinangriff auf den von der Ente bezeichneten Gegner. An der phyletischen Homologie der Bewegung mit dem weiter oben beschriebenen Verhalten der *Casarcinae* kann nicht gezweifelt werden.

Wir haben hier also den höchst merkwürdigen Fall vor uns, daß die Form einer Bewegungsweise, die ursprünglich von zwei in ihrer Interferenz variablen Orientierungsreaktionen — zum Gegner und gleichzeitig zum Gatten hin — diktiert wurde, im Laufe der Stammesgeschichte zu einer einzigen, starren Erbkoordination geworden ist! Lamarkistische Deutungen liegen mir vollkommen fern, aber die Tatsache an sich ist sicherlich höchst bedeutungsvoll für das Wesen des Vorganges, den wir als Ritualisierung bezeichnen. Wenn ich im Entstehen einer neuen Erbkoordination das eigentliche Wesen der Ritualisierung sehe, so stimmt zu dieser Annahme auch die sehr charakteristische Veränderung, der sowohl Intentionsbewegungen als auch Übersprungbewegungen im Sinne TINBERGENS in allen ihren physiologischen Eigenschaften unterworfen sind, wo immer sie in höherem Maße ritualisiert wurden. Mit dem Fortschreiten dieses Vorganges gewinnen nämlich alle diese Bewegungsweisen mehr und mehr den Charakter einer selbständigen Instinktbewegung. Intentionsbewegungen verlieren dadurch mehr und mehr die Bindung an die Bewegungsweise, deren Vorläufer, und an die „Stimmung“, deren Indikatoren sie ursprünglich waren. In der Klasse der Vögel gibt es unzählige Ausdrucksbewegungen, die sich in dieser Weise von der primär korrelierten aktivitätsspezifischen Erregungsart unabhängig gemacht haben. Viele Ausdrucksbewegungen, z. B. die primär Intentionsbewegungen zur weiblichen Begattungsstellung waren, haben in der stark ritualisierten Form, wie wir sie bei Rabenvögeln, Kormoranen und anderen vorfinden, mit der Begattung selbst überhaupt nichts mehr zu tun; sie sind zum Teil reine Begrüßungs-Zeremonien geworden, die keineswegs unmittelbare Begattungsbereitschaft ankündigen, wie die ursprüngliche Intentionsbewegung dies tat.

Die Übersprungbewegung, auf der anderen Seite, verliert mit fortschreitender Ritualisierung mehr und mehr die Abhängigkeit von der primär so kennzeichnenden „Übersprung-Situation“, das heißt von dem Vorhandensein eines nicht ausgelebten „Dranges“, der sich auf Nebengeleisen Luft schafft. Die durch Ritualisierung von Übersprungbewegungen entstandenen auslösenden Zeremonien treten völlig selbstständig auf und verhalten sich in Hinsicht auf die Kumulation innerer Bereitschaft, auf das Appetenzverhalten und ihre schließliche Entladung durchaus wie selbständige Instinktbewegungen. Die ursprünglich „allochthon“ aktivierte Bewegung wird im Laufe der Ritualisierung „autochthon“, um diese Ausdrücke KORTLANDTS zu gebrauchen.

Ein mir sehr wesentlich erscheinender Unterschied zwischen der primären und der ritualisierten Übersprungbewegung liegt in folgendem. Da erstere ex definitione einen Drang abreagiert, entspricht es unseren Vorstellungen von ihrer physiologischen Wirkung, daß sie eine Entspannung, gewissermaßen eine „Katharsis“, bewirkt, wie dies unter anderem sehr schön aus den Beobachtungen KORTLANDTS am Kormoran hervorgeht, bei dem der Fluchtdrang durch Bade- und Putz-Bewegungen bis zur Beruhigung abreagiert werden kann. Stark ritualisierte Übersprungbewegungen dagegen wirken, durchaus wie nach meiner Hypothese zu erwarten, sehr häufig deutlich selbststimulierend, ganz wie dies bei vieler Intentionsbewegungen der Fall ist. MAKINK beschrieb schon 1936, wie das die Begattung einleitende Übersprung-Gefiederputzen des Säbelschnäblers (*Avosetta*) selbststimulierend wirkt und allmählich an Intensität zunimmt. Genau ebenso führt das Übersprung-Schütteln, das bei so vielen Anatinen die Einleitung zur sozialen Balz der ♂♂ darstellt, sowohl zu

einer Selbst-Stimulierung als auch zu einem „Aufschaukeln“ der Bewegung durch reziproke Stimmungsübertragung von Individuum zu Individuum.

Eine besondere Rolle spielt bei dem Vorgang der Ritualisierung auch die konkommittierende Veränderung der beteiligten Orientierungsreaktionen. Bei der Ritualisierung von Übersprungbewegungen treten häufig völlig neue, räumlich orientierende Reaktionen auf. Die primäre Übersprungbewegung läuft völlig unorientiert frei im Raume ab. Das Grasmückenpärchen, das bei Störung am Neste, zwischen Flucht- und Angriffs-Stimmung hin- und hergerissen, seiner Erregung in heftigem Übersprung-Gefiederputzen Luft macht, vollführt diese Bewegungen ohne räumliche Bezugnahme auf den Nestfeind, dessen Anwesenheit sie verursacht. Der Stock-Erpel aber, der als Balzbewegung ein erheblich ritualisiertes Übersprung-Putzen ausführt, orientiert sich vorher stets so, daß das ♀ die Breitseite des von innen her gehobenen und bewegten Flügelspiegels zu sehen bekommt; der Mandarin-Erpel vollführt sein hochritualisiertes Betippen der Fächerfeder stets nur unmittelbar vor den Augen des ♀. Der beim Drohen scheinputzende Kranich steht genau umgekehrt zum Adressaten der Ausdrucksbewegung, senkt den ihm zugewandten und hebt den ihm abgewandten Ellenbogen. Die ritualisierte Bewegung ist eben auf den Anblick von dieser Seite her berechnet.

Bei der höheren Ritualisierung von Intentionbewegungen spielen sich wohl kaum je größere Veränderungen der beteiligten Orientierungsreaktionen ab. Wo die Intentionbewegung überhaupt an einen bestimmten Artgenossen adressiert ist, bleibt ja die Orientierung im Laufe der Spezialisierung meist dieselbe. Vielleicht könnte man es als eine Analogie zu dem oben besprochenen Vorgang betrachten, wenn viele Raubtiere beim Zähnefleischen nur die Lippe an der dem bedrohten Artgenossen zugewandten Seite in die Höhe ziehen. Bei der höheren Ritualisierung von Intentionbewegungen spielen sich auch maßgebende Veränderungen der zugehörigen Orientierungsreaktionen ab, jedoch insofern in einem umgekehrten Sinne, als nicht neue hinzukommen, sondern vorhandene fortzufallen pflegen. Physiologisch besonders interessant sind wohl jene Fälle, in denen kein eigentlicher Abbau der früheren Orientierungsreaktionen stattfindet, diese jedoch durch die Zwangsjacke der neu entstandenen Erbkoordinationen in ihrer Auswirkung behindert werden, wie wir dies an der weiblichen Schwimmente gesehen haben, die eigentlich nach dem Feinde hin drohen „möchte“, während ihr die starre Bewegungsweise den Kopf in eine andere Richtung zieht!

Zusammenfassung.

Der Vorgang einer sogenannten Ritualisierung (HUXLEY, TINBERGEN) oder Formalisierung (SELOUS) von Intentionbewegungen und Übersprungbewegungen, der bei der Entstehung auslösender „Zeremonien“ eine große Rolle spielt, besteht höchstwahrscheinlich physiologisch in einem Entstehen neuer Erbkoordinationen.

Für diese Hypothese sprechen verschiedene Tatsachen. Erstens: Es gibt Differenzierungsreihen derartiger Zeremonien, an deren einem, primitiveren Ende veränderliche Ketten von Verhaltensweisen stehen, die aus verschiedenen und aus von verschiedenen Trieben aktivierten Bewegungsweisen zusammengesetzt sind.

Für diese Hypothese sprechen verschiedene Tatsachen. — 1. Es gibt Differenzierungsreihen sicher homologer Zeremonien (Beispiel das „Hetzen“ mancher weiblicher Anatiden), die uns das Erstarren einer ursprünglich variablen und von verschiedenen Trieben motivierten Verhaltensweise zu einer einzigen, untrennbaren Erbkoordination vor Augen führen. — 2. Wo auslösende Bewegungsweisen durch Ritualisierung von Intentionbewegungen entstehen, verlieren sie im Laufe des Vorganges ihre Bindung an die sie ursprünglich aktivierende aktivitätsspezifische

Energie. — 3. Wo Übersprungbewegungen (TINBERGEN) ritualisiert werden, verlieren sie die Abhängigkeit von der physiologischen Konfliktsituation, in der Übersprünge primär auftreten. 4. Ritualisierte Übersprungbewegungen führen (nicht so wie primäre) eine Abreaktion der blockierten Erregung, im Sinne einer Katharsis, herbei, sondern wirken, ähnlich wie viele Intentionbewegungen, selbststimulierend.

In manchen Fällen, besonders bei ritualisierten Übersprungbewegungen, entstehen neue Orientierungsreaktionen, durch welche die auslösende Bewegungsweise stets so im Raume gesteuert wird, daß sie ein Maximum an Reizwirkung bei dem Adressaten entfalten kann. In manchen Fällen gerät die neuentstehende Erbkoordination in Konflikt mit den ursprünglichen, noch weiterfunktionierenden Orientierungsreaktionen, so daß beide antagonistisch wirken können, wie dies in bestimmten Fällen beim Hetzen weiblicher Schwimmenten der Fall ist.

Über die zeitliche Differenz zwischen Erwachen und Gesangsbeginn

(Vorläufige Mitteilung aus dem Zoologischen Institut der T.H. Darmstadt,
Zusammenfassung des Vortrags am 1. Oktober 1950 in Wiesbaden.)

VON G. SCHEER.

Wer frühmorgens das Erwachen der Vogelwelt beobachtet, wählt als Zeitpunkt hierfür wohl immer den Gesangsbeginn. Ist nun aber die Annahme richtig, daß Erwachen und erstes Lied unmittelbar aufeinanderfolgen?

Die meisten Beobachter des Frühgesangs, so z. B. SCHWAN oder PAECHNATZ, waren dieser Meinung. Andere wieder ließen die Frage offen, hielten es aber durchaus für möglich, daß die Vögel einige Zeit vor dem Singbeginn erwachten. Wieder andere vertraten diesen letzten Standpunkt, vor allem ALLARD und KLOCKARS. Sonst findet man in der Literatur wenig hierüber. HEYDER erwähnt, daß die Amseln vor dem Singen von ihren Schlafplätzen zu den Singplätzen flögen. STEINFATT gibt an, daß die Goldammern 5 bis 10 Minuten vor ihrem Gesangsbeginn erwachten, und LEHTONEN schreibt, daß bei den Kohlmeisen im Winter Erwachen und erste Lautäußerung bald aufeinanderfolgten, im Frühjahr dagegen ein erheblicher Zeitunterschied, und zwar bis zu 10 Minuten, vorhanden sei. SCHUSTER hält die Bezeichnung „Weckhelligkeit“ für die den Beginn des Morgengesangs bestimmende Lichtstärke für nicht glücklich und möchte sie durch „Gesangshelligkeit“ ersetzen. Aus diesen widerstreitenden Ansichten heraus warf nun vor kurzem FRANZ die Frage auf: Wie lange dauert es vom spontanen Erwachen bis zum ersten Ruf bzw. bis zum Gesangsbeginn in den verschiedenen Jahreszeiten und Örtlichkeiten?

Dadurch, daß der Vogel beim Schlafen seine Augen geschlossen und seinen Kopf fest im Gefieder versteckt hat, ist es ihm nicht möglich, das schwache Dämmerlicht zu perzipieren. Die Helligkeit kann demnach nicht der aufweckende Faktor sein; das Erwachen muß vielmehr spontan, also ohne Einwirkung äußerer Reize, erfolgen. Es äußert sich durch Herausnehmen des Schnabels aus dem Schultergefieder.

Nach der Theorie von MÜLLER und WÖHLISCH spielen sich während des Schlafes bioelektrische Vorgänge ab. Sobald das Muskel- und Nervengewebe auf ein bestimmtes Potential gebracht, sozusagen „aufgeladen“ worden ist, erfolgt das Erwachen. Zur richtigen Erholung gehören eine während der Nacht meist sich ändernde Schlaftiefe und eine bestimmte Schlafdauer. Bei den Vögeln ist diese Schlafdauer während des Jahres nicht konstant. Es ist durchaus möglich, daß sie von einem Schlafsteuerungszentrum aus durch hormonale Beeinflussung während des Jahres entsprechend dem Lauf der Sonne reguliert wird.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1951

Band/Volume: [16_1951](#)

Autor(en)/Author(s): Lorenz Konrad Zacharias

Artikel/Article: [Über die Entstehung auslösender "Zeremonien" 9-13](#)