

- SALOMONSEN, F., Ottende forelobige liste over genfundene grønlandske ringfugle. Dansk Orn. For. Tidsskrift 53 (1959), S. 31—39.
- SCHÜZ, E., Vom Vogelzug. Grundriß der Vogelzugskunde. Frankfurt (Main) 1952.
— Die Vogelwelt des südkaspischen Tieflandes. Stuttgart 1959.
- WYNNE-EDWARDS, V. C., Zoology of the Baird Expedition I. The Birds observed in Central and South-East Baffin Island. Auk (1952), S. 353—391.

Aus dem Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Seewiesen (Oberbayern)

Über die Entstachelungshandlung des Neuntötters (*Lanius collurio*)

Von Eberhard Gwinner

Der Neuntöter entstachelt Hymenopteren (Bienen, Hummeln, Wespen, Hornissen) vor dem Verzehren und macht sie dadurch ungefährlich. Die ersten Angaben über dieses Verhalten finden sich bei FRIDERICH 1891; später wurde es von KRAMER (1950) ausführlich beschrieben und diskutiert.

Wie bei allen erbeuteten Insekten trachtet der Neuntöter zunächst, das Beutetier mit dem Schnabel am Thorax zu fassen, der gewöhnlich sofort geknackt wird. Dann wird in schnell-nibbelnder Weise bis zur Abdomenspitze gequetscht. Unter vermehrtem Quetschen auf der Stelle dreht sich der Vogel jetzt um seine Hochachse, neigt den ausgestreckten Hals nach unten (Abb. 1) und reibt die seitlich herausragende Abdomenspitze unter raschen, rüttelnden Bewegungen auf der Unterlage (Abb. 2). Dann wird wieder auf der Stelle gequetscht, wieder gewischt usw. Besonders bei großen Aculeaten (Hornissen) kann sich dies bis zu 20mal wiederholen. Am Ende dieser Prozedur ist der meist weit herausgetriebene Stachelapparat zerstört. Anschließend wird das Beutetier je nach Hungerzustand des Würgers bzw. nach Größe oder Sperrigkeit des Insekts geschluckt, umhergetragen, zerpfückt oder gespießt (vgl. KRAMER 1950).

Hornissen und größere Hummeln wurden fast stets sofort auf die Erde getragen, dort weggeschleudert und dann durch blitzschnelles Zubeißen und Wiedewegschleudern solange bearbeitet, bis sie sich nur noch schwach bewegten. Erst dann wurde entstachelt. Bienen wurden anfangs ebenfalls entstachelt und verzehrt, später aber nur noch bei großem Hunger angenommen. (Wahrscheinlich ist der schlechte Geschmack verantwortlich; vgl. MOSTLER 1935 und KRAMER 1950.) KRAMER vermutet, daß der motorische Ablauf der Entstachelungshandlung angeboren ist.

I. Fragestellung

Es drängte sich die Frage auf, ob die Kenntnis der zu entstachelnden Beutetiere durch Erfahrung erworben werden muß oder ob die Vögel diese mit Hilfe eines angeborenen Auslösenden Mechanismus optisch, taktil oder chemisch auf Antrieb ansprechen können. Für die erste Annahme sprach vor allem der Umstand, daß die in Frage kommenden Insekten auch bei genauerem Hinsehen nur recht wenige gemeinsame Merkmale aufzuweisen schienen, die als Schlüsselreize wirken könnten. Als 1959 durchgeführte Vorversuche an zwei jungen Neuntöttern gezeigt hatten, daß auch der Stachelapparat nicht unbedingt zur Auslösung des Verhaltens notwendig war, schien mir ein Kennenlernen der Aculeaten durch Erfahrung oder durch einen Prägungsvorgang recht wahrscheinlich. Andererseits „entstachelten“ dieselben Vögel verhältnismäßig rohe Attrappen, was für das Vorhandensein eines AAM sprach. Klarheit konnten nur Untersuchungen an Kaspar-Hauser-Vögeln schaffen. Die Fragestellung mußte sein:

1. Ist die „Kenntnis“ des Insektes, das entstachelt werden muß, angeboren oder zu erlernen?
2. Wenn erworben: auf welchem Wege? Wenn angeboren: welches sind die auslösenden Schlüsselreize?

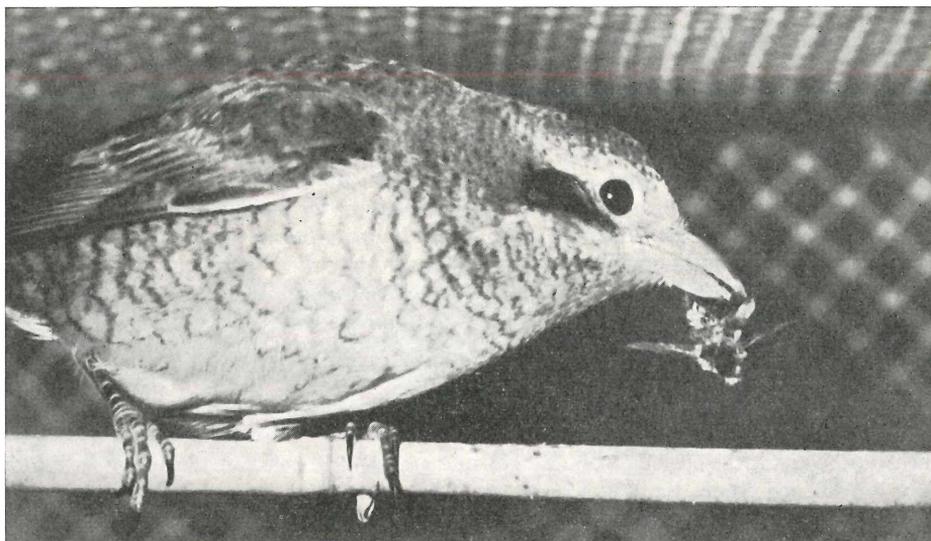


Abb. 1. Würger Linksring beim Quetschen eines Hummel-Abdomens.

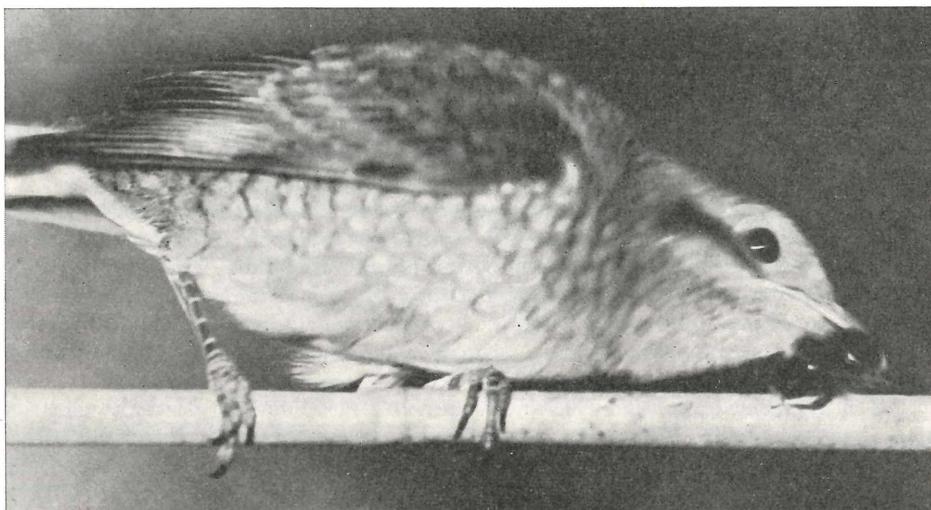


Abb. 2. Würger Linksring beim Wischen des Hummel-Abdomens auf der Sitzstange (Anschluß an Abb. 1).

Den Herren Professor Dr. K. LORENZ, Dr. H. LÖHRL und Dr. G. THIELCKE bin ich für Anregungen und für ihre Hilfe bei der Abfassung des Manuskripts zu Dank verpflichtet. Ebenso Herrn Professor Dr. J. ASCHOFF und Herrn Professor Dr. E. SCHÜZ für die kritische Durchsicht der Arbeit vor der Drucklegung. Den Herren Dr. K. W. HARDE und Professor Dr. E. LINDNER danke ich für die Bestimmung einiger Insekten, Frau Dr. P. DECOURSEY für die englische Zusammenfassung.

II. Methodisches

Am 11. Juli 1960 nahm ich die 4 Jungen einer Neuntöterbrut bei Walddorf (Kreis Tübingen) aus dem Nest, als sich ihre Augen eben schlitzförmig zu öffnen begannen. Sie waren 3 bis 5 Tage alt (berechnet nach dem Ausfliegedatum bei Annahme der von NIETHAMMER angegebenen Nestlingszeit von 12 bis 15 Tagen). Die Türöffnung des $4 \times 4,5 \times 2,5$ m großen Aufzuchtzimmers war mit einem Moskitonetz dicht verschlossen. Die Türe nur zum Aus- und Eingehen kurz geöffnet. Das eine Fenster war verdunkelt; das andere

verhängte ich mit einem lichtdurchlässigen Plastiktuch, durch welches Farb- und Kontursehen nicht möglich ist. Gelüftet wurde frühmorgens, solange noch keine Insekten flogen, und nur unter Aufsicht. — Nach dem Flüggewerden flogen die Vögel zunächst im Zimmer frei, später kamen alle 4 in einen größeren Netzkäfig.

Als Aufzuchtfutter dienten zunächst hauptsächlich Ameisenpuppen, später immer mehr auch Heuschrecken, Spinnen, Spannerraupe und häufig kleine Mäuse und Muskelfleisch von Eintagsküken. — Alle 4 Vögel waren ♀♀. Einer von ihnen schied für die Versuche aus, da er während der Nestlingszeit auf unbekannte Weise um seinen Unterschnabel kam.

Die Vögel hatten also mit Sicherheit bis zu Beginn der Versuche am 16. September (also im Alter von rund 10 Wochen)¹ noch keine Hymenopteren gesehen. Außerdem ist mit sehr hoher Wahrscheinlichkeit auszuschließen, daß die Vögel vor dem Tage, an dem ich sie aus dem Nest nahm, von den Altvögeln größere, nicht zubereitete Insekten gefüttert bekamen. Selbst wenn dies (zufällig) einmal der Fall gewesen wäre, so ist doch nicht anzunehmen, daß sie dabei Gelegenheit gehabt hätten, besondere Aculeatenkennzeichen wahrzunehmen. Wir dürfen die Versuchsvögel in dieser Beziehung also mit gutem Recht als *Kaspar-Hausers I. Ordnung* bezeichnen.

Den isolierten Würgern bot ich jeweils Serien von Insekten bzw. von Insektenbruchstücken oder Attrappen (Abb. 3—17) und registrierte die Entstachelungsintensität. Dazu brachte ich einen der Vögel meist schon mehrere Stunden vor Versuchsbeginn in einen 60 × 40 × 50 cm großen Käfig, der in einem kleinen, ebenfalls „hymenopteren-sicheren“ Nebenzimmer untergebracht war. Dort hatte der Würger Zeit, sich in Ruhe an die neue Umgebung zu gewöhnen, was im allgemeinen schnell vonstatten ging. Bevor ich das erste Präparat verabreichte, ließ ich die Tiere 30 Minuten hungern. Diese Zeit mußte deshalb genau eingehalten werden, weil der Ablauf der bei der Zubereitung eines Insektes angewandten Instinktbewegungen vom Hunger beeinflußt wird (erfahrungsgemäß läuft die Kette bei großem Hunger schneller ab; es können einzelne Glieder übersprungen werden) und weil so die einzelnen Versuchsreihen nur bei gleichem Hungerzustand der Vögel miteinander vergleichbar sind. In einzelnen Fällen war es aber notwendig, die Tiere bis zu 3 Stunden hungern zu lassen.

Gewöhnlich bot ich dem Versuchsvogel von jedem Präparat in etwa gleichbleibenden Abständen von 3—4 Minuten 6—10 Stück. (Bei größeren Insekten wurden entweder die Pausen verlängert oder ich entfernte die Präparate, bevor sie gefressen wurden.) Präparate, die sich als besonders wichtig für das Erkennen der Schlüsselreize erwiesen, bot ich öfter und, wenn möglich, verschiedenen Individuen. Um Gewöhnung auszuschließen, gab ich während der Versuche in unregelmäßigen Abständen laufend neutrale Objekte wie Heuschrecken oder Fliegen.

Als sich gezeigt hatte, daß Neuntöter auch manche Teile von zerschnittenen Aculeaten „entstachelten“, indem sie beispielsweise extremitätenlose Hornsenthoraces stets vor dem Verzehren in der typischen Weise auf dem Substrat wischten, bot sich die Möglichkeit, durch Verabreichung von Insektenbruchstücken diejenigen Orte zu finden, die starke Schlüsselreize aussenden. Die Wischbewegung galt dabei als Indikator für das Vorhandensein auslösender Reizsituationen.

Grundsätzlich teilte ich bei der Protokollierung die Entstachelungsintensität in 3 Stufen ein:

Stufe I: Wisch-Intention, charakterisiert durch Drehen des Körpers um die Hochachse unter gleichzeitigem Neigen des Oberkörpers zur Sitzstange hin. Da diese Bewegung auch das Schlenkern einleitet, kann Stufe I das Vorhandensein von Schlüsselreizen anzeigen, sie muß es aber nicht unbedingt.

Stufe II: Bis zu zwei Wischbewegungen.

Stufe III: Mehr als zwei Wischbewegungen.

Nicht auszuschließen war die Möglichkeit, daß die Würger als Folge eines assoziativen Lernvermögens auf Reize ansprechen, die sie in Verbindung mit angeborener-

¹ Die Jungen von 1959 zeigten am 10. Tage nach dem Flüggewerden vollständige Entstachelungen.

maßen auslösenden Reizen schon wahrgenommen hatten. So dürfte z. B. nicht geschlossen werden, die „Wespenzeichnung“ sei Schlüsselreiz, wenn ein Vogel, der schon Wespen bearbeitet hat, schwarz-gelb quergebänderte Attrappen „entstacheln“ würde. Deshalb mußte darauf geachtet werden, daß Präparate stets in einer Reihenfolge geboten wurden, die solche Lernvorgänge ausschloß. Um dem Leser selbst ein Urteil zu ermöglichen, sind in Graphik A—C sämtliche Versuche in der richtigen Reihenfolge wiedergegeben.

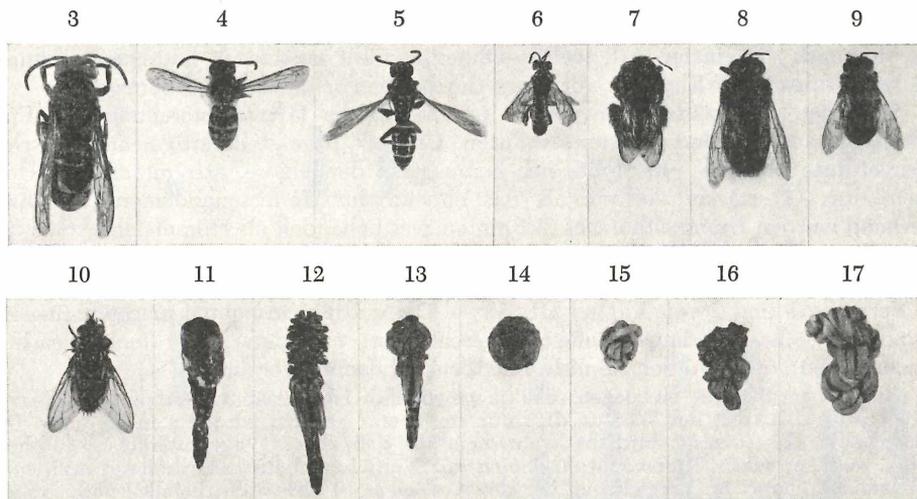


Abb. 3—17. Wichtige Versuchs-Insekten und Attrappen. — 3: Hornisse (*Vespa crabro*) — 4: Deutsche Wespe (*Vespa germanica*) — 5: Feldwespe (*Polistes dubia*) — 6: Blattwespe (*Tenthredo arcuata*) — 7: Hummel (*Bombus lapidarius*) — 8: Drohne der Honigbiene (*Apis mellifica*) — 9: Bienenarbeiterin — 10: Raupenfleie (*Linnaemyia impudica*) — 11, 12, 13: Künstliche Thoraces aus Sonnenblumenkern, weiblichem Alnuskästchen und Eichencupula mit Heuschrecken-Abdomen — 14: Eichencupula — 15, 16, 17: „Gummithoraces“. — Maßstab 1 : 1.

III. Ergebnisse

1. Die Kenntnis der Aculeaten ist angeboren

Versuche an Würger Ohnering (Graphik A). — Da ich vor Versuchsbeginn eher zu der Annahme neigte, die Vögel müßten stachelbewehrte Hymenopteren durch Erfahrung kennenlernen — ich vermutete: durch Begegnung mit dem Stachel —, entfernte ich bei allen Aculeaten zunächst sorgfältig mit der Pinzette den Stachelapparat, bevor ich sie den Vögeln bot.

Die ersten 10 Stücke von *Polistes dubia*² (1) lösten höchstens Entstachelungs-Intentionen bzw. einmal schwaches Wischen aus (vgl. Kapitel III, 5). Dagegen wurden Hummeln (*Bombus lapidarius*) (2) auf Anhieb sehr intensiv entstachelt. Ebenso zeigte Ohnering bei *Vespa germanica* (3), Drohnen von *Apis mellifica* (5) und bei erneut gebotenen *Polistes dubia* (4) eindeutige, wenn auch teilweise nicht so intensive Reaktionen. Die Kenntnis stachelbewehrter Hymenopteren mußte also angeboren sein.

Die Tatsache, daß die sehr auffällig schwarz-gelb quergebänderte Tigerspinne (6), die kleine, ebenfalls Wespenmuster aufweisende Blattwespe *Tenthredo arcuata* (8),

² Aus der Reihe der einzelnen Versuchsinsekten wurden jeweils nur ein oder zwei Stücke determiniert. Diese Arten sind im Text genannt. Da es in den einzelnen Gruppen (*Polistes*, *Bombus*, *Tenthredo*, *Linnaemyia*) sehr ähnliche Arten gibt, muß offenbleiben, ob die Versuche sich nicht auch auf solche andere, sehr ähnliche Spezies bezogen. Das dürfte jedoch für die Ergebnisse ohne Bedeutung sein.

vorher völlig zerquetschte Stücke von *Vespa germanica* (10) und die Präparate von Versuch 11 nicht entstachelt wurden, deutete darauf hin, daß optischen und chemischen Reizen zumindest keine ausschlaggebende Bedeutung zukommt.

2. Die Wirksamkeit der Thoraxbeschaffenheit

Aufschlußreich war Versuch 9 bei Ohnering (Graphik A). Acht Exemplare der großen Tachinide *Linnaemyia impudica* wurden durchweg mehr oder weniger intensiv „entstachelt“. Bei der Suche nach Merkmalen, die diese Art mit den in Frage kommenden Aculeaten gemeinsam hat, fand sich einzig der relativ harte Thorax. In der Tat zeichnete sich auch die einzige Art, welche Ohnering nicht entstachelt hatte, außer durch ihre verhältnismäßige Kleinheit vor allem durch einen sehr weichen Thorax aus.

So schien es zunächst sinnvoll, zu prüfen, welche Hymenopterenteile die Entstachelungshandlung am stärksten auslösten. Graphik B zeigt derartige, an Linksring durchgeführte Versuche. Es stellte sich heraus, daß der leblose, extremitätenlose Hornissen thorax (4) stärker auslöste als das entstachelte Hornissenabdomen (5).³ Entsprechend wurden Hummel thoraces (3, 8) intensiver behandelt als Hummelabdomina (9). Die anfangs gebotenen Wespen thoraces (2) wurden nicht bzw. einmal intentionsmäßig gewischt, später (11) aber ebenfalls heftiger als Wespenabdomina (10). (Zur Deutung der Versuche 1 und 2 vgl. Kapitel III, 5.) — Die einzige Ausnahme machten Bienen thoraces (7), die allerdings häufig weggeschleudert und dann nicht mehr beachtet wurden (S. 36); auch wurden sie nicht mit Bienenabdomina verglichen.

Hier ist in Betracht zu ziehen, daß ja gewöhnlich sinngemäß mit Abdomengriff entstachelt wird, d. h., daß der Würger, dem nur ein Thorax geboten wird, am inadäquaten Ort „entstachelt“. Es ist also durchaus wahrscheinlich, daß dieser Vogel stärker entstacheln würde, wenn er einen Thorax mit Abdomen zur Verfügung hätte. Die höhere auslösende Wirkung des Thorax im Vergleich zu der des Abdomens ist also wahrscheinlich noch größer, als die Versuche anzeigen.

Vergleicht man die Versuche mit isoliert gebotenen Abdomina untereinander, so zeigt sich, daß die Entstachelungsintensität in der Reihenfolge Hornisse, Hummel, Wespe (5, 9, 10) also parallel zur Größe und Härte abnimmt. Dies könnte u. a. darauf zurückzuführen sein, daß ganz allgemein die besondere Festigkeit des Aculeatenkörpers — hauptsächlich vom Thorax — entscheidend für die Auslösung der Handlung ist.

Weitere Einsicht brachten an Rechtsring durchgeführte Attrappenversuche (Graphik C, 1—6). Ich machte mir dabei die Tatsache zunutze, daß sich die Neuntöter bei Hunger auch für sehr rohe Beutenachbildungen interessierten und sie in der typischen Weise behandelten. Die sechs im folgenden besprochenen Versuche wurden jeweils im Anschluß an eine längere Hungerperiode durchgeführt.

(1) und (2) wurden zerpfückt, gespießt oder (selten) als Ganzes geschluckt, niemals wurde entstachelt. Der „künstliche Thorax“ von (3), ein Sonnenblumenkern, den ich an der Spitze abgeschnitten, ausgehöhlt und Heuschrecken- oder Schmetterlingskörpern (ich verwandte fast stets *Epinephele jurtina*) übergestülpt hatte, schien mir in der Festigkeit einem Hymenopteren-Thorax nahezu kommen, löste aber ebenfalls keine Reaktion aus. Der Thorax von (4) war eine unterschiedlich große (Durchmesser 4—8 mm), aus einer Kunstschaumplatte („Styropor“, als Insektenspannbrett usw. im Handel) geschnittene Kugel. Auch hier wurde nicht entstachelt. — Überraschend war dagegen das Ergebnis von (5). Verschiedenfarbige, zu Kugeln geknüpfte Gummiringe lösten außerordentlich heftiges Entstachelungsverhalten aus. Offenbar setzten diese dem Würgerschnabel einen ähnlichen elastischen Widerstand entgegen wie der Aculeaten-Thorax. Im Gegensatz zu diesem behalten aber die unzerstörbaren Gummikugeln ihre auslösenden Eigenschaften bei, während der Hymenopteren-Thorax zerquetscht wird. Daraus er-

³ „Stufe III“ bedeutet lediglich, daß das Präparat mehr als zweimal gewischt wurde. Hier (und in einigen ähnlichen Fällen) wurden die Abdomina zwar ebenfalls häufig in Stufe III gewischt, aber bei weitem nicht so ausdauernd wie die Thoraces. Diese Unterschiede gehen aus den Tabellen nicht hervor.

Graphik A, Ohnering.

| Nr. | Datum Zeit | Präparat | n | Entstachelungs-Intensität | | | |
|-----|-------------------|--|----|---------------------------|---------|----------|-----------|
| | | | | keine Entstachelung | Stufe I | Stufe II | Stufe III |
| 1 | 16. 8. 15.30 h | <i>Polistes</i> (entstachelt) (Bild 5) | 10 | | | | |
| 2 | 17. 8. 16.30 h | Hummel (entstachelt) (Bild 7) | 7 | | | | |
| 3 | 18. 8. 11.35 h | <i>Vespa germanica</i> (entstachelt) (Bild 4) | 9 | | | | |
| 4 | 18. 8. 12.40 h | <i>Polistes</i> (entstachelt) | 9 | | | | |
| 5 | 18. 8. 16.55 h | Bienendrohnen (Bild 8) | 8 | | | | |
| 6 | 20. 8. 14.55 h | Tigerspinne | 8 | | | | |
| 7 | 20. 8. 16.30 h | Schmetterling <i>Epinephele jurtina</i> (flügellos) | 6 | | | | |
| 8 | 20. 8. 17.25 h | <i>Tenthredo</i> (Bild 6) | 10 | | | | |
| 9 | 21. 8. 16.00 h | <i>Linnaemyia</i> (Bild 10) | 8 | | | | |
| 10 | 21. 8. 17.30 h | <i>Vespa germanica</i> (völlig zerquetscht, nicht entstachelt) | 9 | | | | |
| 11 | 21. 8. 18.00 h | Mit Hummelpresssaft getränkte Tabamiden und „Kunstschaum-Aculeaten“ | 12 | | | | |

Graphik B, Linksring.

| Nr. | Datum Zeit | Präparat | n | Entstachelungs-Intensität | | | |
|-----|-------------------|--|----|---------------------------|---------|----------|-----------|
| | | | | keine Entstachelung | Stufe I | Stufe II | Stufe III |
| 1 | 22. 8. 17.00 h | <i>Linnaemyia</i> (Bild 10) | 8 | | | | |
| 2 | 22. 8. 18.00 h | Thorax von <i>Vespa germanica</i> | 8 | | | | |
| 3 | 22. 8. 18.30 h | Hummel-Thorax | 6 | | | | |
| 4 | 23. 8. 14.00 h | Hornissen-Thorax | 8 | | | | |
| 5 | 23. 8. 15.00 h | Hornissen-Abdomen (entstachelt) | 7 | | | | |
| 6 | 23. 8. 18.00 h | Hornissenkopf | 6 | | | | |
| 7 | 24. 8. 14.40 h | Bienen-Thorax | 10 | | | | |
| 8 | 24. 8. 15.00 h | Hummel-Thorax | 8 | | | | |
| 9 | 5. 9. 10.45 h | Hummel-Abdomen (entstachelt) | 6 | | | | |
| 10 | 5. 9. 11.00 h | Abdomen von <i>Vespa germanica</i> (entstachelt) | 7 | | | | |
| 11 | 5. 9. 11.10 h | Thorax von <i>Vespa germanica</i> | 7 | | | | |
| 12 | 6. 9. 13.30 h | Hummel-Abdomen (mit Stachel) | 8 | | | | |
| 13 | 6. 9. 14.00 h | Abdomen von <i>Vespa germanica</i> (mit Stachel) | 7 | | | | |

Graphik C, Rechtsring.

| Nr. | Datum Zeit | Präparat | n | Entstachelungs-Intensität | | |
|-----|-------------------|---|----|---------------------------|---------|-----------------------|
| | | | | keine Entstachelung | Stufe I | Stufe II Stufe III |
| 1 | 28. 8. 14.30 h | An Eichencupulae angelebte Schmetterlings-Tachiniden- u. Heuschrecken-Abdomen (13) | 10 | | | |
| 2 | 28. 8. 16.00 h | Weibliche Alnus-Kätzchen mit und ohne angelebte Heuschrecken- und Tachiniden-Abdomen (Bild 12) | 8 | | | |
| 3 | 28. 8. 17.00 h | „Sonnenblumenkern-Thorax“ an Schmetterlings- und Heuschrecken-Abdomen (Bild 11) | 8 | | | |
| 4 | 29. 8. 14.00 h | „Kunstschau thorax“ mit oder ohne Heuschrecken- und Tachiniden-Abdomen | 10 | | | |
| 5 | 30. 8. 13.00 h | Zu annähernd runden, 5–12 mm starken Kugeln geknüpfte Gummiringe (gelb, grün, blau, rot) (Bild 15–17) | 8 | | | |
| 6 | 30. 8. 17.35 h | Wie Nr. 5, aber mehr länglich-walzenförmige Gebilde | 6 | | | |
| 7 | 5. 9. 13.45 h | Völlig zerquetschte, vorher entstachelte Hummeln | 8 | | | |
| 8 | 5. 9. 14.15 h | Hummel-Abdomen (Stachel am Grunde abgeschnitten) | 6 | | | |
| 9 | 5. 9. 14.30 h | Wespen-Abdomen (Stachel am Grunde abgeschnitten) | 8 | | | |
| 10 | 5. 9. 14.45 h | Hummel-Abdomen (nicht entstachelt) | 6 | | | |
| 11 | 5. 9. 15.10 h | Wespen-Abdomen (nicht entstachelt) | 8 | | | |
| 12 | 5. 9. 15.45 h | Wespen-Abdomen (entstachelt) | 5 | | | |
| 13 | 6. 9. 14.00 h | Hummel-Abdomen (entstachelt) | 7 | | | |

klärt sich wohl die lange Entstachelungsdauer. Das Interesse an diesen Attrappen erlosch bald. — Nicht protokollierte Stichproben an den beiden anderen Vögeln brachten durchweg entsprechende Ergebnisse.

Die unterschiedliche Elastizität der in (1) bis (5) verwandten Thorax-Nachbildungen läßt sich leicht prüfen, wenn man sie mit der Pinzette nach Art des Würgerschnabels quetscht. (1) und (2) geben dem Druck praktisch nicht nach, sie sind im Vergleich mit dem Aculeaten-Thorax zu hart. Im Gegensatz dazu ist (4) zu weich. Er wird sofort platt zusammengedrückt und nimmt erst allmählich und unvollständig wieder seine ursprüngliche Gestalt ein. (3) ist ebenfalls härter als (5) und neigt zum Splintern. (5) allein besitzt dieselben Elastizitätseigenschaften wie beispielsweise der Hornisenthorax: Er läßt sich nur unter Kraftaufwand bis zu einem gewissen Grade zusammendrücken und nimmt sofort wieder vollständig die alte Gestalt ein.

Länglich walzenförmige Gebilde vom selben Material wie (5) lösten auffallend schwächer aus (6). Da die Würger die „Gummithoraces“ bald nicht mehr annahmen, konnte dieser Unterschied nicht weiter geprüft werden. Immerhin scheint es sehr wohl möglich, daß die kugelige Gestalt — die ja alle Aculeaten-Thoraces auszeichnet — als verstärkender Faktor hinzukommt.

3. Die Wirksamkeit des Stachels

Alle seither angebotenen Abdomina hatte ich vor Versuchsbeginn entstachelt. Es lag nun nahe, zu prüfen, ob auch der Stachelapparat Sitz von Schlüsselreizen ist.

Rechtsring, der bisher noch kein Aculeaten-Abdomen bekommen hatte, zeigte zunächst an Hummel- und Wespenabdomina, denen der Stachel am Grunde abgeschnitten worden war, nur sehr schwaches Entstacheln (C, 8 und 9). Im Anschluß daran gebotene, vorher nicht behandelte Hummel- und Wespenabdomina (10, 11) wurden dagegen auf Anrieb sehr heftig gewischt. Ebenso behandelte Linksring (Graphik B) vorher entstachelte Hummel- und Wespenabdomina weniger intensiv als solche, die noch im Besitz des Stachels waren (9, 10, 12, 13).

Die Rechtsring gebotenen Hummel- und Wespenabdomina, denen der Stachel abgeschnitten war, schieden noch durchaus normal Gift aus, wie in einigen Fällen gut zu sehen war. Da diese Präparate trotzdem nur sehr schwach auslösten, kommt dem Geruch oder Geschmack des Giftstoffes wohl keine Bedeutung zu.

Dieselben Versuche beweisen auch, daß vorher entstachelte Abdomina nicht deshalb schwächere Reaktionen zur Folge haben, weil sie nach Verlust des ganzen Stachelapparats (der oft mit dem Verlust des Enddarms verbunden ist) geringere Festigkeit aufweisen.

Nahbeobachtungen bei Versuch C 10 zeigten, daß der Würger nicht mit dem Stachelapparat in Berührung kommen muß, um intensiv zu entstacheln. Wahrscheinlich genügt also der Anblick des züngelnden Stachels. Leider versagten alle Versuche, mit Hilfe von Attrappen die Möglichkeiten einzuzeigen.

4. Die Wirkung von Größe und Bewegung des Beutetiers

Bei fast allen Versuchen zeigte es sich, daß größere Präparate stärker wirksam waren als kleine (Graphik A, 1—5; B, 2—4; 7, 8; 5, 9, 10 u. a.; C, 8—13; ferner entsprechende Erfahrungen bei Versuchen mit verschiedenen großen Attrappen). Wo die obere und untere Grenze lag, wurde nicht festgestellt; jedenfalls galt die Regel noch für überdimensionale Gummithoraces mit einem Durchmesser von 12 mm. — Genauso wurden lebende Insekten gewöhnlich intensiver entstachelt als tote.

5. Die Bedeutung optimaler Reizsituationen

Polistes dubia wurde von Ohnering zunächst nur schwach entstachelt; nachdem er aber stärker auslösende Hummeln und *Vespa germanica* behandelt hatte, wurde auch *Polistes* intensiver entstachelt (A, 1—4). — Ohnering, der schon adäquate Objekte entstachelt hatte, entstachelte auch schwach auslösende Tachiniden, während der erstmals zu Versuchen herangezogene Linksring nicht auf solche „hereinflie“ (A, 9; B, 1). — Genauso wirkten bei letzterem Wespen-Thoraces erst, als er zuvor stärker wirksame

Hummel- und Hornsenteile zubereitet hatte (B, 2—11). — Schließlich entstachelte Rechtsring stachellose Hummelabdomina erst dann intensiv, wenn er zuvor solche bekommen hatte, die noch im Besitz des Stachels waren (C, 8—13). In allen diesen Fällen wirkten also offenbar schwach auslösende Objekte erst dann, wenn vorher „stärkere“ Präparate behandelt worden waren.

IV. Besprechung der Ergebnisse

1. KRAMER (1950) vermutet, daß der motorische Ablauf der Entstachelungshandlung angeboren ist. Dies beweist meines Erachtens schon die Tatsache, daß KRAMERS, BLASES (1960) und meine Neuntöter sich beim Entstacheln völlig gleich verhielten. Auch die Angabe FRIDERICHS 1891 (die KRAMER zunächst nicht kannte; mündl. Mitteilung von Herrn Dr. LÖHRL) deckt sich völlig mit unseren Beobachtungen. MOSTLER (1935) beschreibt das Verhalten weniger ausführlich.

Außerdem zeigten meine Kaspar-Hauser-Vögel die Bewegung des Wischens schon etwa von ihrem 18. Lebensstage an spielerisch mit allen möglichen Gegenständen. Dabei mußte auffallen, wie fließend die Übergänge von dieser Erbkoordination zum — erstmals von O. und M. HEINROTH (1924—1933) beschriebenen — spielerischen Spießen von Gegenständen sind. Oft war es unmöglich, zu entscheiden, ob „gespießt“ oder „entstachelte“ wurde.

2. Die Frage, ob außer den beiden analysierten noch andere Schlüsselreize wirken, ist schwierig zu beurteilen.

Gegen die Bedeutung von Farben oder Zeichnungsmustern spricht an sich schon die recht unterschiedliche Färbung der verschiedenen Aculeaten-Arten. Auch die Versuche mit Tigerspinnen (A, 6, und andere, hier nicht dargestellte), die gleich behandelten roten, gelben, grünen und blauen „Gummithoraces“ und viele 1959 durchgeführte, leider nicht im einzelnen niedergelegte Vorversuche mit Mimikry-Dipteren sprechen beweisend gegen die Wirksamkeit von Farben und Mustern.¹

Ebenso sind chemische Reize als Auslöser unwahrscheinlich, worauf die Versuche A, 10 und 11, ferner C, 8 und 9, hinweisen.

Da die Präparate den Versuchsvögeln stets direkt mit der Pinzette gereicht wurden, können wir nicht entscheiden, ob nicht eventuell ein AAM für die Flugweise oder für die Fluggeräusche vorliegt.

Leider wurde nicht geprüft, ob der Behaarung eine Bedeutung als Signalreiz zukommt. Vor allem Apiden, aber auch Vespiden, weisen durchweg mehr oder weniger starke Behaarung auf. Eine eventuelle Bedeutung der Behaarung bei der Auslösung der Entstachelungshandlung könnte erklären, weshalb Hummeln um so viel heftiger entstachelt werden als Wespen, eine Tatsache, die meines Erachtens nicht allein auf die unterschiedliche Größe zurückgeführt werden kann (A, 1 und 2; B, 2 und 3 usw.).

Nicht untersucht wurde, ob nicht auch manche Käferarten, die ja teilweise eine ähnlich harte Chitindecke besitzen, die Entstachelungshandlung auslösen. Jedenfalls wurden kleinere Carabiden und verschiedene Cerambyciden nicht gewischt. Die meisten in Frage kommenden Käferarten dürften aber härter sein als Aculeaten.

Die beiden aufgefundenen Schlüsselreize genügen dem Würger wahrscheinlich durchaus, um Aculeaten schnell genug anzusprechen. Wenn man in Betracht zieht, daß Neuntöter stets bestrebt sind, Insekten mit Griff am Thorax zu fangen (oder diesen doch jedenfalls so schnell als möglich zu fassen), so scheint es besonders sinnvoll, wenn gerade dieser den Sitz wichtiger auslösender Reize darstellt. Der Vogel „weiß also schon Bescheid“, bevor er beginnt, das gefährliche Abdomen zu quetschen. Da zu beweisen

¹ FRIDERICH schreibt dazu: „Bei solchen Gelegenheiten muß man auch den Scharfsinn bewundern, womit sie Wespen und Bienen von den diesen ähnlichen Mücken, den sogenannten Bogenfliegen (*Chrysotoxum arcuatum*) und braunen Bienenmücken (*Elophilus porcimus*), zu unterscheiden wissen.“ Während sie die ersteren entstacheln, beißen sie letztere tot und „verschlingen dieselben ohne alle weiteren Umstände“

war, daß die Größe als verstärkender Faktor wirkt (siehe unten), kann man darüber hinaus einen Sinn darin sehen, daß diese vorwarnende Funktion vom größeren Thorax, der ja wohl im allgemeinen auch dem gefährlicheren Beutetier gehört, besser erfüllt wird als vom kleinen.

Daß sich die Bedeutung der als Schlüsselreiz wirkenden Elastizitätseigenschaften durch eine so einfache Attrappe, wie sie der „Gummithorax“ darstellt, nachweisen läßt, beweist an sich schon, daß hier ein Angeborener Auslösender Mechanismus vorliegen muß: Ist doch gerade das „Hereinfallen“ auf primitive Attrappen, die weiter nichts als Träger von Schlüsselreizen darstellen, typisch für das Vorhandensein eines AAM.

Bemerkenswert war, wie außerordentlich intensiv und lange (bis 12 Minuten) die „Gummithoraces“ entstachelt wurden. Dies dürfte seine Ursachen darin haben, daß der Thorax hier nicht wie üblich geknackt wurde und dadurch seine auslösenden Eigenschaften verlor, sondern daß er trotz der Bemühungen des Würgers Form und Beschaffenheit beibehielt. Trifft diese Annahme zu, so dürfen wir folgern, daß die Dauer der Entstachelungshandlung reguliert wird von den jeweils vorliegenden Härte- bzw. Elastizitätseigenschaften, d. h. vom Grade der Zerstörung des Aculeaten-Körpers, der zweifellos auch den Grad der Zerstörung des Stachelapparats ausdrückt.

Versuch C, 6, weist darauf hin, daß auch die „Kugeligkeit“ des Thorax eine Rolle spielen könnte. Zweifellos würde dieser Eigenschaft nur die Rolle eines verstärkenden Faktors zukommen.

Leider gelang keine befriedigende Klärung der Frage, welcher Art die Reize sind, die die Bedeutung des Stachelapparats ausmachen. Wie erwähnt, genügt der Anblick des züngelnden Stachels.⁴ Da wir erfahren haben, daß der Beweglichkeit ganz allgemein eine Bedeutung zukommt, ist der Stachel möglicherweise nicht eigentlich Träger eines reaktionsauslösenden Schlüsselreizes. Dafür würde auch sprechen, daß Bienendrohnen äußerst intensiv entstachelt wurden. — Die Versuche gestatten indessen kein endgültiges Urteil. Vor allem ist auch nicht auszuschließen, ob hier nicht doch noch andere (taktile, chemische) Reize wirken.

3. Größe und Bewegung erwiesen sich als Faktoren, die die Entstachelungsintensität erhöhen; für sich allein sind sie bedeutungslos. Sie stellen vielleicht ähnliche „verstärkende“ Reize dar wie Farbe und Konvexität, die in Verbindung mit Schlüsselreizen beim Gimpel die Feinderregung erhöhen (KRAMER und VON ST. PAUL 1950).

4. Es fällt vorläufig schwer, etwas über die physiologischen Grundlagen der unter III, 5, beschriebenen Ergebnisse auszusagen. Da, wie erwähnt, die Entstachelungshandlung schon spielerisch (allerdings wenig koordiniert) gezeigt wurde, bevor den Vögeln die ersten Präparate geboten wurden bzw. da vorher schon am adäquaten Objekt komplett entstachelt worden war (Graphic C), können wir die Ursachen wohl kaum im efferenten Schenkel suchen. Möglich wäre, daß zunächst eine ähnliche „Anfangsreibung“ in der Afferenz überwunden werden muß, wie dies PRECHTL (1953) für die Sperrbewegungen junger Singvögel nachwies. Hier handelte es sich jedoch um eine kurz anhaltende Überwindung bremsender Effekte (Schlaf, Sichdrücken) durch die eintreffenden Reize, während die Wirkung in unserem Falle gewöhnlich länger anhält. Vielleicht wird die Empfänglichkeit des AAM erst durch optimale Reizsituationen geweckt. Nicht auszuschließen (wenn auch unwahrscheinlich) wäre allerdings auch ein einfacher assoziativer Lernprozeß im Sinne eines „Hinzulernens“

V. Zusammenfassung

1. Der Neuntöter (*Lanius collurio*) entstachelt Hymenopteren, indem er die Abdomenspitze gründlich durchwinkt und auf der Unterlage reibt. Dadurch wird der

⁴ Man kann gelegentlich sehen, daß ein derartiger unerfahrener Vogel gestochen wird. Es gelang aber in allen Fällen, das Insekt wegzuschleudern, bevor viel Gift übertragen wurde (vgl. auch KRAMER 1950).

Stachelapparat zerstört und herausgetrieben (Abb. 1, 2). Da die Bewegung spielerisch schon in der frühen Jugend geäußert wird und da sich ferner alle Neuntöter, von denen dieses Verhalten beschrieben wurde, gleich verhielten, wurde gefolgert, daß der motorische Ablauf der Entstachelungshandlung im wesentlichen angeboren ist.

2. Um zu prüfen, ob die Kenntnis der zu entstachelnden Insekten angeboren ist oder erst durch Erfahrung erworben werden muß, zog ich drei Neuntöter etwa von ihrem 5. Lebenstage an isoliert von Hymenopteren und erwachsenen Artgenossen ins Zimmer auf. Die Reaktionen dieser Vögel im Alter von etwa 10 Wochen auf verschiedene Insekten, Insektenteile und Attrappen (Abb. 3—17) lassen folgende Schlußfolgerungen zu:

- a) Die Kenntnis stachelbewehrter Hymenopteren ist angeboren (S. 39).
- b) Der wahrscheinlich wesentlichste Schlüsselreiz ist die besondere Art der Elastizität des Aculeaten-Körpers, besonders des Thorax (S. 40).
- c) Größe und Bewegung des Beutetiers beeinflussen Intensität und Dauer der Entstachelung (S. 44).
- d) Auch der züngelnde Stachel, den die Vögel während der Bearbeitung des Insekts wahrnehmen, erhöht die Reaktions-Intensität (S. 44).
- e) Schwach auslösende Präparate wurden dann intensiver entstachelt, wenn früher schon stärker auslösende Objekte bearbeitet worden waren. Die in Frage kommenden physiologischen Ursachen werden diskutiert (S. 44).

VI. Summary

1. The Red-backed Shrike (*Lanius collurio*) destroys the stinging apparatus of Hymenoptera by thoroughly squeezing the tip of the abdomen and rubbing it against the substrate (Fig. 1, 2). The movement is expressed playfully in young birds. Furthermore it is similar for all Red-backed Shrikes for which this behaviour has been described; this demonstrates that the motor behaviour pattern is innate.

2. Three Red-backed Shrikes were raised from about five days of age onwards in a room isolated from Hymenoptera and adult birds of this species. The reactions of the ten week old birds to various insects, insect parts and models (Fig. 3—17) led to the following conclusions:

- a) The recognition of sting-bearing Hymenoptera is innate (p. 39).
- b) The most essential sign-stimulus is apparently the specific elasticity of the insect body, particularly the thorax (p. 40).
- c) Size and movement of the prey modify the intensity and duration of the behaviour (p. 44).
- d) The moving sting also intensifies the reaction of the bird (p. 44).
- e) Experience plays a role in the intensity of this behaviour. The physiological basis of this is discussed (p. 44).

Schrifttum

- BLASE, B. (1960): Die Lautäußerungen des Neuntötters (*Lanius c. collurio* L.), Freilandbeobachtungen und Kaspar-Hauser-Versuche. Z. Tierpsychol. 17, S. 293—344.
- FRIDERICH, G. (1891): Naturgeschichte der deutschen Vögel. 4. Aufl. Stuttgart.
- KRAMER, G. (1950): Beobachtungen über Erwerb und Behandlung von Beute beim Rotrückenvürger (*Lanius collurio collurio* L.). Orn. Ber. 2, S. 109—117.
- KRAMER, G., und U. VON ST. PAUL (1951): Über angeborenes und erworbenes Feinderkennen beim Gimpel (*Pyrrhula pyrrhula* L.). Behaviour 3, S. 243—255.
- MOSTLER, G. (1935): Beobachtungen zur Frage der Wespenmimikry. Z. Morphol. u. Ökol. Tiere 29, S. 381—454.
- HEINROTH, O. und M. (1924—1933): Die Vögel Mitteleuropas. Berlin.
- NIETHAMMER, G. (1937—1942): Handbuch der deutschen Vogelkunde, Bd. 1. Leipzig.
- PRECHTL, H. F. R. (1953): Zur Physiologie der Angeborenen Auslösenden Mechanismen. I. Quantitative Untersuchungen über die Sperrbewegung junger Singvögel. Behaviour 5, S. 32—50.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1961/62

Band/Volume: [21_1961](#)

Autor(en)/Author(s): Gwinner Eberhard

Artikel/Article: [Über die Entstachehmngshandlung des Neuntötters \(*Lanius collurio*\) 36-47](#)