

Der Ornithologische Beobachter

Monatsberichte für Vogelkunde und Vogelschutz

Offizielles Organ der ALA Schweizer. Gesellschaft für Vogelkunde und Vogelschutz

Organe officiel de l'ALA Société suisse pour l'étude des oiseaux et leur protection

Zur Deutung der Balzleistungen einiger Phasianiden und Tetraoniden

Zweiter Teil

Von RUDOLF SCHENKEL, Basel

1. Einleitung

Im ersten Teil dieser Studie (Orn. Beob. 53/1956: 182—201) wurde der Versuch unternommen, das Radschlagen des Pfau auf eine ursprüngliche Verhaltenswurzel zurückzuführen. Wir gelangten zur Einsicht, dass diese Balzleistung als symbolisiertes Anlocken mit anschliessender Futtervermittlung aufzufassen ist. Homologe Szenen entdeckten wir in der Balz verschiedener Hühnervögel, bald in symbolischer Form wie beim Pfau, bald als tatsächliches Balz-Füttern. Recht unterschiedlich erscheinen Grad und Methoden der Ritualisierung bzw. der Ausstattung mit besondern Ausdruckswerten. In diesem zweiten Teil sollen nun weitere wichtige und auffallende Balzleistungen der Hühnervögel in ähnlichem Sinn untersucht werden.

Stützen wir uns auf die einschlägige Literatur, so gewinnen wir nicht ohne weiteres ein klares Bild von den Zusammenhängen. In Einzeldarstellungen finden wir nicht selten eine zufällig beobachtete Balzform als «die Balz» der betreffenden Art bezeichnet. Das gilt z. B. für die Darstellung E. SCHÄFERS (1934) von der Balz des osttibetanischen Glanzfasans, *Lophophorus huysii*. Er entdeckte den Hahn am felsigen Hang, dieser stand einsam, mit aufgerecktem Hals, hängenden Schwingen, gefächertem Stoss, rannte einige Schritte vor, drehte sich im Kreise, streckte den Hals maximal und liess nun einen ca. drei Sekunden anhaltenden Flötenton hören. Alle paar Minuten wiederholte sich diese Szene. Dass wir es hier mit einer an die Fortpflanzungszeit gebundenen Ausdrucksleistung — und insofern mit einer «Balzleistung» — zu tun haben, ist wohl unzweifelhaft. Wie aber ist diese Balzscene mit der symbolischen Futtervermittlungs-Szene, die wir beim nahverwandten *Lophophorus impejanus* (1. Teil, S. 190/1) kennengelernt haben, in Beziehung zu setzen? Was die vergleichende Betrachtung auf breiter Basis als selbstverständlich erscheinen lassen wird, sei hier in Kürze angedeutet: die beiden erwähnten Balzleistungen stehen überhaupt in keiner

Formbeziehung; sie sind niemals homolog! Ich vermute, dass bei beiden Glanzfasanarten *beide* Balzszenen — mit gewissen Abweichungen — vorkommen; keine ist «die Balz», sondern jede nur *eine* unter den artgemässen Balzweisen.

Auch die Berichte über die Pfaufasane (Gattung *Polyplectron*) können zu Fehldeutungen Anlass geben. Einzelne Autoren nennen die Futtervermittlungs-Szene mit Frontalpräsentation die Balz, andere den mit seitlicher Präsentation verbundenen «Tanz» des Hahns um die Henne. Tatsächlich konnte ich bei *Polyplectron bicalcaratum* beide Verhaltensweisen beobachten. Es ist natürlich nicht ausgeschlossen, dass je nach Pfaufasan-Art die eine oder andere Balzweise überwiegt. Der auf Sumatra lebende Bronzeschwanzfasan, *P. chalcuroides*, ist nicht imstande, die Stossfedern radförmig aufzufächern und besitzt auch keine «Augen» auf diesen. Dementsprechend fehlt bei ihm eine Frontal-Präsentation; ob aber auch keine Futtervermittlung — in vielleicht ganz unscheinbarer Gestalt — zu seiner «Garnitur» artgemässer Verhaltensweisen gehört, lässt sich aus der Literatur nicht ermitteln. Für die Arten der Gattung *Lophura* (im weiteren Sinn), zu der u. a. Silber- und Swinhoefasan zu zählen sind, wird gelegentlich nur das Flügelschwirren in hochaufrichteter Stellung als Balz beschrieben; es treten aber auch bei diesen Fasanen noch andere Balzformen auf. Schliesslich sei darauf hingewiesen, dass in seiner im ersten Teil erwähnten Veröffentlichung über die Balz des Bulwerfasans auch HEINROTH (1932) nur eine Verhaltensweise beschreibt.

Es leuchtet ein, dass ein Nachweis bzw. ein Vergleich homologer Verhaltensweisen unter Umständen auf grösste Schwierigkeiten stossen muss, wenn keine umfassende Bestandesaufnahme sämtlicher Balzleistungen vorliegt. Nun gibt allerdings DELACOUR (1951) einen ausgezeichneten Überblick über die Fülle der Ausdrucksleistungen der männlichen Phasianiden während der Fortpflanzungszeit. Er unterscheidet vor allem

Alarmlaute (alarm notes),
 Stimmföhlungs-laute — Gackern und Glucksen (cackling and glucking),
 Herausforderungs- b.w. Liebesrufe (challenge and love calls),
 Flügelschlagen und -schwirren (beating or drumming of wings — flapped or whirled),
 seitliche und frontale Präsentation (side showing or lateral display and frontal display)

und erwähnt auch, dass bei einzelnen Arten

das Männchen dem Weibchen Futter anbietet (offering titbits).

Diese Einteilung baut auf der gestaltlichen Ähnlichkeit der einzelnen Leistungen auf. Die Frage nach dem verhaltensmässigen Ursprung aber wird nicht gestellt, lediglich die früher erwähnte Auffassung BEEBES (1918—22) von der Ableitbarkeit der frontalen Präsentation von der lateralen kann in diesem Zusammenhang erwähnt werden. Drei weitere Arbeiten möchte ich hier aber noch nennen, die in der Fragestellung Berührungspunkte mit dieser Studie aufweisen.

A. DAANJE (1950) gibt der Auffassung Ausdruck, dass manche Präsentationsformen im Rahmen der Balz der Vögel — auch der Hühnervögel —

als ritualisierte Intensionsbewegungen der Fortbewegung aufzufassen sind. Insbesondere erblickt er in den Formen der Verbeugung (bow) ein ritualisiertes Ansetzen zum Vorwärtsspringen (jump). So sehr die allgemeinen Überlegungen DAANJES über die Entstehung von Ausdruckshaltungen durch Ritualisation von Intensionsbewegungen — die im Wesentlichen mit TINBERGENS Ausführungen von 1940 übereinstimmen — anerkannt werden müssen, so ist doch nicht einzusehen, weshalb von vornherein der Blick auf die Fortbewegung als mögliche Verhaltenswurzel eingeengt werden soll. Natürlich liegt es sehr nahe, auf die Fortbewegung zu raten; denn sozusagen zu jeder Verhaltensweise gehört sie als Komponente. Aber diese Tatsache erlaubt keinen sichern Schluss. Offensichtlich beurteilt DAANJE die Verbeugung als Leistung für sich allein. Zu einer sichern Deutung der Einzelleistung kann aber nur die Untersuchung der umfassenden Szene führen, in welche die Einzelleistung eingebaut erscheint. Die Untersuchung der Szene in ihrer Ganzheit lässt aber den Schluss zu, dass gewisse Formen der Verbeugung bei Hühnervögeln nicht von der Fortbewegung, sondern vom Anpicken eines Futterdings herzuleiten sind.

A. A. ALLEN hat 1934 eine Arbeit über die sozialen und geschlechtlichen Beziehungen des amerikanischen Haselhuhns (ruffed grouse, *Bonasa umbellus*) veröffentlicht, in der er sowohl die Verhaltensweise des Flügelschwirrens (drumming) als auch die der Art eigene laterale Präsentation auf ihre Funktion näher untersucht. Hier sei vor allem erwähnt, dass ALLEN in der letzterwähnten Verhaltensweise keine echte Balzleistung, sondern ein «intimidation display», ein Einschüchterungsgebarren sieht. Meines Wissens noch nicht publizierte Untersuchungen von J. L. KRUIJT (vorgetragen an der Ethologentagung in Freiburg i. Breisgau, 1957) an Haushühnern könnten als Bestätigung von ALLENS Auffassung verstanden werden. KRUIJT ist der Ansicht, dass sich beim Junghahn Futterpicken mit Locklaut, Ueber sprungspicken gegen den Boden in Kampfstimmung und Umkreisen mit Lateralpräsentation («Walzern») als Ausdrucks-Nüancen im Konflikt zwischen Aggressivität und Furcht entwickeln und demnach untereinander sehr nah «verwandt» sind. Erst mit Erreichen der Geschlechtsreife sollen Locken zum Futter und Walzern auch eine geschlechtliche Tendenz zum Ausdruck bringen. Ich möchte zu diesen Ueberlegungen hier nicht ausführlich Stellung beziehen. Das Umkreisen mit Lateralpräsentation wird in dieser Arbeit weiter unten eingehend behandelt. Dass in dieser Verhaltensweise eine aggressive Note auftritt, ist sicher richtig; trotzdem glaube ich nicht, dass sie rein nur als Einschüchterungsgebarren oder als Ausdrucksform des Konflikts zwischen Angriffs- und Flucht tendenz aufgefasst werden darf. Was mir aber als ganz unwahrscheinlich vorkommt, ist die Vorstellung, dass die obenerwähnten drei Ausdrucksformen lediglich auf Verschiedenheiten im Verhältnis von Aggressivität und Furcht zurückzuführen sind. Es darf nicht übersehen werden, dass von jungen Hähnen ebenso gut wie von andern jungen Wirbeltieren manche Verhaltensweisen in spielartiger Form produziert werden. In Spielstimmung können Verhaltensweisen konfliktlos aneinandergereiht auftreten, welche «eigentlich» zu den allerverschiedensten

Stimmungsbereichen gehören. Das hat für junge Singvögel besonders SAUER (1956) dargelegt. Wenn also bei Junghähnen «im selben Zuge» Übersprungspicken, zum-Futter-locken und «Walzern» beobachtet werden kann, so darf daraus nicht auf die Verwandtschaft dieser Verhaltensweisen geschlossen werden. Das «Verfügen» über die Verhaltensmöglichkeiten in erhöhter Freiheit gehört zur Spielstimmung, und das spontane Verhalten jugendlicher höherer Wirbeltiere ist in weitem Masse spielartig.

Die analytisch orientierte Arbeit von KRUIJT verfolgt das Ziel, Qualitäten des Verhaltens auf Quantitäten sich widerstreitender Tendenzen zurückzuführen. Hier stellt sich die grundsätzliche Frage, ob diese Forschungsabsicht der besondern Ganzheit einer abgrenzbaren Verhaltensweise, ihrer Eigenwertigkeit als «Organ» und ihrer stammesgeschichtlichen Entwicklung gerecht werden kann. Kann der aktuelle «dynamische Zustand» eines Tiers als Resultante einer Anzahl Komponenten bzw. Tendenzen aufgefasst werden? Ist dieses physikalische Modellbild geeignet, um die Beziehung einer lebenden Ganzheit zu den in ihr eingeordneten Teilerscheinungen zu erfassen? Im Hinblick auf den ganzheitlichen Eigenwert eines höhern Wirbeltiers dürfte die Denkform wohl ebenso sehr berechtigt sein, die intakte lebendige Ganzheit *bediene* sich der Verhaltensmöglichkeiten und Erlebnis-komponenten. Auf jeden Fall ist die Beziehung zwischen Ganzheit und organischen «Komponenten» ein zentrales biologisches Problem, das auch auf der Ebene des Verhaltens nicht voreilig durch eine Tendenzenstreit-Konzeption abgetan werden sollte.

Im folgenden soll nun versucht werden, die einzelnen Verhaltensweisen, die zur Balz der Hühnervögel gehören, als «eigenwertige» Organe zu betrachten und von den ganzen Szenen her, in die sie eingebaut sind, auf ihre ursprüngliche Form und Bedeutung zu untersuchen. Sollte gelegentlich die Deutung der Szenen selbst Schwierigkeiten bereiten, so sei der Grundsatz befolgt, dass vom Ganzen her die Teilerscheinung in ihrer Bedeutung am ehesten richtig erfasst werden kann. Dementsprechend möchte ich dann versuchen, die Szenen, die sich zwischen Hahn und Henne abspielen, dadurch aufzuhellen, dass ich die Betrachtung auf die Gesamtbeziehung zwischen den Geschlechtspartnern ausdehne. Ist es möglich, den ursprünglichen Charakter dieser Gesamtbeziehung zu eruieren, so wird auch der ursprüngliche Platz einer einzelnen Szene innerhalb derselben bestimmbar.

2. Alarmzeichen und Stimmföhlungs-laute

Aus unserer Deutung des Radschlagens als Futtervermittlungs-Szene wird ersichtlich, dass die Beziehung zwischen Hahn und Henne eine Art «Wiederholung» der Mutter-Kind-Beziehung darstellt. (Dass Entsprechendes für eine grosse Zahl der Säuger und Vögel überhaupt gilt, sei hier nur beiläufig erwähnt.) Handelt es sich um Hühnervögel, die in saisonaler Ehe leben, so wird diese Beziehung besonders deutlich: der Hahn hat dann ganz allgemein während der Saisonhe die Führungsrolle inne, die Henne die Kückenrolle. Dann stellt die Futtervermittlungs-Szene nur eine besonders hervorgehobene Form oder «Kontaktgestaltung» im Rahmen des kontinuier-

lichen Zusammenhang zwischen Hahn und Henne dar. In den Alarmzeichen und Stimmföhlungslauten kommt dieser Zusammenhang dauernd zum Ausdruck. Wie die Henne ihre Kücken, so warnt der Hahn seine Henne vor Boden- und Luftfeinden, er stellt sich u. U. zur Verteidigung und zieht durch sein demonstratives Gebaren die Aufmerksamkeit auf sich.

Man ist nun allerdings geneigt, diese zur Führungsrolle der Hähne gehörenden Ausdrucksformen gar nicht zu den Balzleistungen zu zählen: sie erscheinen zu «sachlich», auf ihre ursprünglichen Funktionen so streng festgelegt, dass für ausdruckshafte Ausgestaltung im Dienste der Balz der Spielraum fehlt. Das gilt in erster Linie für die verschiedenen Alarmsignale. Auch die Stimmföhlungslaute halten sich bei mehreren Arten ganz an den engen Rahmen der Gluckhenne-Kücken-Beziehung. So lassen zum Beispiel die Hähne von Jagd- und Ohrfasan alle paar Sekunden einen einfachen Glucklaut hören; die Ohrfasanhenne «antwortet» mit einem leisen Piepsen, das demjenigen der Kücken unserer Haushühner im Klang recht ähnlich ist.

Anders liegen die Verhältnisse beim Haushahn: sein gewöhnlicher Stimmföhlungslaut ist mit dem Glucklaut der Junge führenden Henne nicht

<i>Laut-Typus</i>	<i>Gluckhenne</i>	<i>Hahn</i>	<i>nichtführende Henne</i>	<i>Kücken</i>
Stimmföhlung und Abwandlungen	Glucklaut	«Gullern»	«Singsang-Gackern» ¹⁾	leises Piepsen, lautes Piepsen als Verlassenslaut
Locken z. Futter	Glucklaute in gesteigerter Intensität und rascher Folge			
Warnen vor Luftfeind Warnen vor Bodenfeind	langgezogener Warnlaut kurze Gackerfolge mit Betonung einer der ersten «Silben»			
Nach Eiablage		Begleitgackern ²⁾	lange Gackerfolgen wie unablässig wiederholte Warnung vor Bodenfeind	
Im Herunterfliegen von erhöhtem Nest nach Eiablage			lautes, zeterndes Gackern ²⁾	
Wenn verfolgt	lautes, zeterndes, sich bis zu Kreischlauten steigendes Gackern			heftiges bis kreischendes Piepsen (wenn ergriffen)

Nicht weiter erwähnt seien hier Krähen, Zornlaut der hackenden Henne und Kampf-laute.

- 1) Das «Singsang-Gackern» der gemächlich spazierenden Henne ist wohl kaum als Abwandlung des Glucklautes aufzufassen. Dagegen dürfte es dem «Singen» der weidenden Truthenne homolog sein.
- 2) Das Gackern nach Eiablage erweckt den Eindruck eines gestauten Warn-Bedürfnisses. Die bei der nichtführenden Henne blockierte Verhaltensweise scheint nach Eiablage frei zu werden. Beim Begleitgackern des Hahns dürfte es sich um eine Übernahme der Warnstimmung handeln. Fliegt die gackernde Henne, während sie sich vom Nest entfernt, über eine beträchtliche Stufe hinunter, so steigert sich ihre Lautgebung zu einem zeternden Gackern, das demjenigen bei Verfolgung weitgehend gleicht. Aus der Warnung vor dem Bodenfeind wird das Gackern bei Verfolgung, wenn die Henne vom Gehen zum Fliegen übergeht. Beide Lautgebungen nach Eiablage deuten daraufhin, dass endogen eine Art Gefahr-Stimmung erzeugt wird.

identisch. Er verfügt über ein sehr variables, melodisches «Gullern», mit dem der Kontakt mit der Henne dauernd untermalt wird. Dieses ist wohl als geschlechtsgebundene Abwandlung des Glucklautes aufzufassen. Seiner besonders Ausgestaltung entsprechend kann es durchaus zu den eigentlichen Balzleistungen gerechnet werden. Im Gegensatz zum normalen Glucklaut ist das Locken zum Futter durch Gluckhenne und Hahn sozusagen gleichartig. Eine Übersicht über die Lautgebung beim Haushuhn gibt die Tabelle (Seite 69).

Es wäre zweifellos für die umfassende Homologienforschung unerlässlich, eine ähnliche Bestandesaufnahme der Lautgebung auch bei andern Phasianiden vorzunehmen und nach den drei Gesichtspunkten zu untersuchen:

- Charakter der Beziehung zwischen Hahn und Henne in ihrer Gesamtheit,
- Elter- bzw. Führungsfunktion des Hahns, Kückenrolle der Henne in der einzelnen Kontaktszene,
- geschlechtsgebundene Abwandlung und Ausgestaltung im Sinne eigentlicher Balz.

Da einerseits in der einschlägigen Literatur diese Fragestellung nicht verfolgt wird, andererseits meine persönlichen Erfahrungen sehr begrenzt sind, müssen meine Ausführungen fragmentarisch bleiben. Dennoch halte ich die allgemeine Aussage für berechtigt, dass bei den in saisonaler Ehe lebenden Arten der Phasianiden der Hahn eine Führungsfunktion innehat, eine Funktion, die in sehr ähnlicher Weise der Junge führenden Henne zukommt.

3. Stolzhaltung, Balzruf und Flügelschwirren

Die Krährufe der Fasane werden von BEEBE (1918—22) und DELACOUR (1951) als «challenge and love calls» bezeichnet. Sie bilden offensichtlich

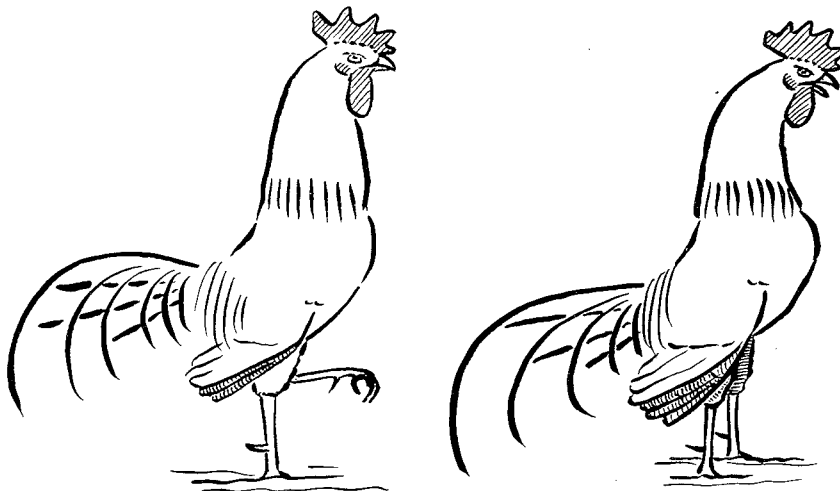


Abb. 1. Haushahn. Links: «Stolzhaltung» und Intensionsbewegung zum Schreiten gehören zur Normalerscheinung; rechts: Krähen als Höhepunkt des Imponierens.

mit dem Flügelschwirren einen funktionell einheitlichen Verhaltenskomplex. Für das «Trommeln» von *Bonasa umbellus* betont ALLEN (1934) vor allem den territorialen Charakter. Diese Urteile über Balzruf und Flügelschlagen legen — wie auch ALLEN (1930) und STEINBACHER (1941) betonen — den funktionellen Vergleich mit dem Gesang der Grosszahl der Singvögel nahe. Auch dieser steht vielfach im Dienste territorialer Rivalität und der Geschlechterfindung.

Ich möchte nun versuchen, diese Einsichten etwas auszubauen und zu vertiefen, und zwar sowohl hinsichtlich der Form als auch der sozialen Funktion der betreffenden Verhaltensweisen. Dabei soll insbesondere durch Homologien-Vergleich ein Zugang zum Ursprung und zum Verständnis der Abwandlungsformen gefunden werden.

Im Rufen und Flügelschwirren lassen sich immer wieder drei Formbestandteile feststellen: a) «Stolzhaltung», oft verbunden mit betontem «Aufmerken» und «Hinblicken», b) Leistungen der Fortbewegung — wirklich oder symbolisch — mit Beinen und Flügeln und c) relativ kurzer, lauter Ruf aus maximaler «Stolzhaltung» heraus.

Die erwähnten Leistungen der Fortbewegung zeigen formale, ausdrucksstarke Ausgestaltung vor allem im Sinne der folgenden beiden Möglichkeiten: a) Die Fortbewegung ist auf Intentionsbewegungen — Einzelschritte, «Lüften» der Flügel — reduziert; b) es wird ein komplexer, ritenhafter Ablauf durchgespielt, in welchem die Fortbewegung als Vorrennen,

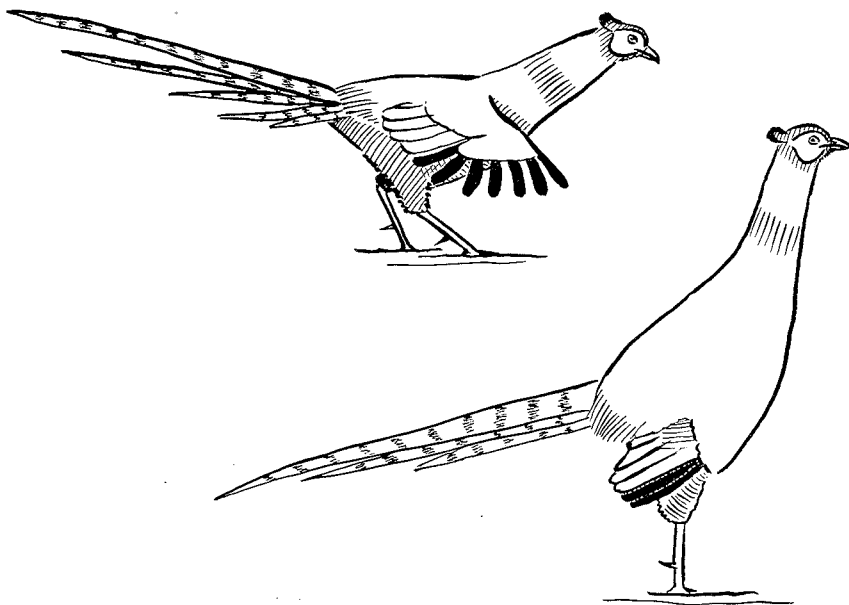


Abb. 2. Jagdfasan, *Phasianus colchicus*. Rechts: «Stolzhaltung» leitet den Rufritus ein; links: dem Ruf folgt unmittelbar ein heftiger, brausender Flügelwirbel.

Treten an Ort, Aufspringen oder als Flügelschwirren in Erscheinung tritt. Als Muster für den ersten Fall diene der Haushahn (Abb. 1), für den zweiten der Jagdfasan (Abb. 2).

Beim Haushahn wird die «Stolzhaltung» dauernd gezeigt; sie imprägniert sozusagen jeden Schritt, jedes Herumblicken und Aufmerken. Die Schritte selbst wirken eigenartig verhalten, desgleichen ein immer wiederkehrendes «Lüften» der Flügel. Umherblicken, Schreitbewegung und Flügel-lüften verraten in gleicher Weise verhaltene Bereitschaft; sie erwecken einen ähnlichen Eindruck wie ein Händereiben vor dem Zupacken. Dieser Charakter der Intention bzw. der Bereitschaft geht dem Krähen des Haushahns ab. Die Verhaltensfolge «Stolzhaltung» und Ruf mit charakteristischer Hals- und Kopfbewegung bildet einen ziemlich kompakten Ritus. Eher lose ist das Flügelschwingen mit diesem festen Ablauf verbunden; es geht dem Krähen meist voran, kann ihm aber auch noch folgen oder — seltener — ganz fehlen.

Im Gegensatz zum Haushahn sind beim Jagdfasan «Stolzhaltung», Ruf und Flügelschwirren zu einem geschlossenen Ritus vereinigt. Der männliche Fasan reckt sich hoch, bleibt unter betontem «Aufmerken» eine Weile in «stolzester» Haltung stehen, stösst dann seinen kurzen, schroffen Ruf aus und schlägt anschliessend in heftigem Wirbel mit den Flügeln. Diese werden so geführt, dass zwar ein kräftiger Luftzug entsteht, der Hahn aber nicht vom Boden gehoben wird.

Der feste Zusammenhang von Ruf und Flügelschwirren ist vermutlich nur der Gattung *Phasianus* und den Feuerrückenfasanen (Gattung *Lophura* im engeren Sinn) eigen. Etwas zahlreicher sind die Hühnervögel, die Stolzhaltung und Flügelschwirren zeigen, aber keinen Ruf äussern: *Bonasa umbellus* — welche den Ritus mit Treten an Ort einleitet (Abb. 3a) —, Silber- und Swinhoefasan und mehrere nahverwandte Arten (Abb. 3b), schliesslich die meisten Langschwanzfasanen (Gattung *Syrnaticus*, Abb. 3d). (Es sei hier vermerkt, dass *Phasianus* und *Bonasa umbellus* durch das Schwirren ein kräftiges Geräusch erzeugen, Silber- und Swinhoefasan und die *Syrnaticus*-Vertreter dagegen mit den Flügeln lautlos vibrieren.) Noch grösser ist die Zahl der Arten, denen ein Ruf zukommt, aber kein Flügelschwirren. Es seien Wachtel (*Coturnix*) und Rebhuhn (*Perdix*) erwähnt, ferner die bei uns weniger bekannten Gattungen *Ithaginis*, *Tragopan* und *Pucrasia*, dann Glanz- und Ohrfasane (*Lophophorus*, *Crossoptilon*), bei denen das Rufen in Verbindung mit Vorrennen bei hängenden Flügeln zu beobachten ist, und schliesslich unter den Tetraoniden Haselhuhn (*Tetrastes*), Moor- und Alpenschneehuhn (*Lagopus*). Beim schottischen Moorschneehuhn folgt dem Ruf zwar kein Schwirren, dafür nach C. und D. NETHERSOLE-THOMPSON (1938) ein senkrechter Luftsprung und ein Niederfallen mit geöffneten Flügeln. Ob gewisse Formen des Rufs bei den deutlich uneinig oder sehr «kurzzeitig» lebenden Phasianiden — Pfau, Argus- und Rheinartfasan (Abb. 3c) — oder bei den Tetraoniden mit sozialer Balz in diesen Zusammenhang gehören, wird weiter unten noch erwogen.

Was nun die Funktion von Ruf und Flügelschwirren betrifft, so ver-

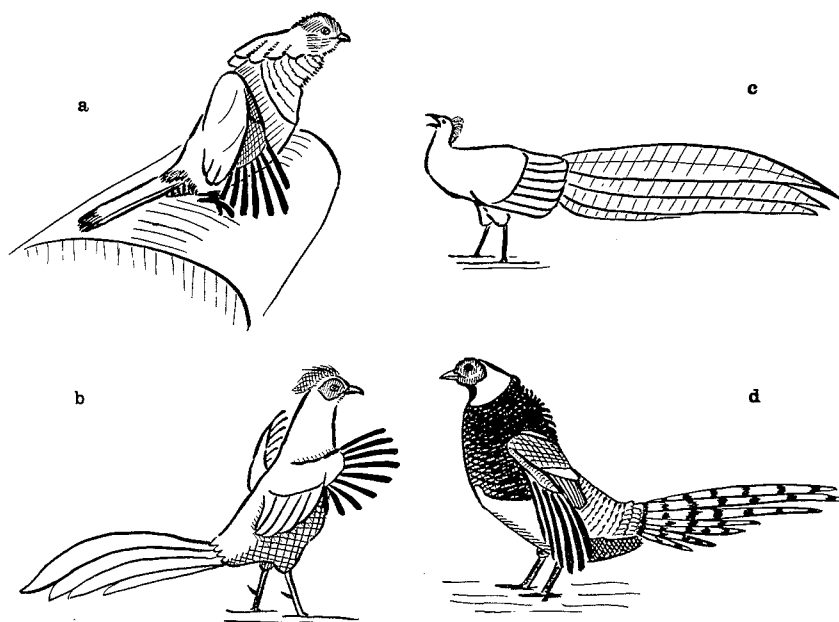


Abb. 3. a: Der Flügelwirbel von *Bonasa umbellus* dauert etwa 10 Sekunden (nach W. B. GRANGE, 1948, p. 191). — b: Flügelvibrieren des Silberfasans, *Gennaeus nyctemerus*. — c: Rufender Rheinartfasan, *Rheinardia ocellata* (nach HUXLEY & BOND, 1942). — d: Flügelvibrieren des Elliotfasans, *Symaticus ellioti*; es ist wie beim Silberfasan lautlos (nach G. STEINBACHER, 1941, p. 235).

langt das eigenartige Schwanken zwischen Sicherstellen eines Territoriums, Verteidigen des «Besitzes» einer Henne (oder ev. mehrerer Hennen) und «Liebesruf» eine Abklärung. Die Art des Auftretens der betreffenden Verhaltensweisen vermag gewisse Anhaltspunkte zu bieten.

Sicher stellt *Bonasa umbellus* einen Fall von betonter Territorialität dar. Dieser Wildhahn schlägt fast durchs ganze Jahr auf bevorzugten Standorten, z. B. Stämmen umgestürzter Bäume, seinen etwa 10 Sek. dauernden «Trommelwirbel». Den bevorzugten Trommelständen dürften die besondern Warten mancher Singvogelmännchen durchaus entsprechen. ALLEN (1934) betont nun allerdings, dass das «Trommeln» während der Fortpflanzungszeit viel häufiger zu hören ist, und dass es in Gefangenhaltung überhaupt nicht vorkommt, wenn Hähne und Hennen gemeinsam gehalten werden. Eine Deutung dieser Tatsachen möchte ich nicht wagen; man darf sie wohl als Hinweise dafür betrachten, dass auch bei *Bonasa umbellus* das «Trommeln» nicht nur der Erhaltung des Territoriums dient, sondern auch mit der Geschlechterfindung im Zusammenhang steht.

Beim Jagdfasan (*Phasianus colchicus*) stehen die territorialen Aspekte nicht so sehr im Vordergrund. In der Umgebung von Basel sind es meist einigermaßen feste Plätze, vor allem Wiesen am Waldrand, auf denen die

Fasanhähne rufen und schwirren. Von der Amu-daria-Region im nördlichen Afghanistan dagegen berichtet E. V. KOZLOWA (1947), dass die Hähne von ihrer Henne begleitet gewissen «cruising routes» folgen und dabei immer wieder rufen. Auf jeden Ruf antwortet die Henne mit leisem *kia-kia*. Der Ruf-Ritus des Jagdfasans erscheint demnach als Aufwand zur Erhaltung und Verteidigung der Ehe-Gruppe und des Gruppenraums zugleich. Das entspricht unsern bisherigen Feststellungen von der ursprünglichen Führungsfunktion des Hahns, welche bei den meisten ehig lebenden Hühnervögeln noch festgestellt werden kann. Auch die Verteidigung der geschlossenen sozialen Gruppe, d. h. des Paares, gehört in diesen Rahmen. Damit wird es uns nun möglich, mit einiger Sicherheit die Deutung der erwähnten Formbestandteile des Rufens und Schwirrens zu geben:

Stolzhaltung	= Imponieren
Rufritus im engeren Sinn	= extreme Steigerung des Imponierens
Intentionsbewegungen zum Rennen und Fliegen	= Einleitungen zur Attacke und damit Drohung
Flügelchwirren, Hochspringen und Vorrennen	= symbolische, ins Leere gerichtete Attacke

All diesen Formen eines mehr oder weniger symbolischen Auftretens des Hahns gegenüber Nachbargruppen — bzw. Nachbahrhähnen als den Trägern der Führungsfunktion — kommt nun sicher nicht nur eine nach aussen gerichtete, externe Wirkung zu, sondern auch eine interne auf die zum Hahn gehörige Henne. In gewissem Sinn richtet sich sein Imponieren wohl gegen aussen, es erfolgt aber vor der Henne! Je weniger das Imponieren des Hahns an einen aktuellen Rivalen adressiert erscheint, und je ausgeprägter sein ritueller Charakter ist, umso wahrscheinlicher ist es, dass nicht die externe, sondern die interne Funktion im Vordergrund steht. Demnach deutet die Ritualisierung der Ruf- und Schwirr-Szenen auf deren eigentliche Balzfunktion hin.

Diese Tatbestände lassen sich nicht nur für Hühnervögel nachweisen. LORENZ (Ethologentagung 1957) z. B. hat gezeigt, dass bei Gänsen und Enten Drohleistungen gegen «aussen» vorkommen, sobald sich die Einheit des Paares bildet. Diese Drohgebärden erreichen je nach Enten- oder Gansart verschiedene Grade der Ritualisiertheit und Symbolisiertheit. Bei einzelnen Arten, wie etwa den Vertretern der Gattung *Tadorna*, wird die Drohung gegen einen zu nah gekommenen Artgenossen gerichtet; bei andern dagegen, als Beispiel sei die Graugans erwähnt, ist aus der ursprünglich gerichteten Drohung der Ritus des «Triumphgeschreis» geworden, der die Anwesenheit eines Gegners überhaupt nicht mehr voraussetzt. Die ursprünglich an einen Rivalen gerichtete Drohung hat sich also zum «Liebesbekenntnis» ans eigene Weibchen gewandelt.

Im Prinzip den nämlichen Funktionswandel verraten auch gewisse Ausdrucksleistungen weiblicher Enten. LORENZ hat in seiner Anatinen-Arbeit (1941) darauf hingewiesen, dass aus der ursprünglichen Abwehrgebärde der Entenweibchen gegen zudringliche Erpel bei der Stockente und einigen ihrer Verwandten das stereotype, nicht mehr genau adressierbare «Herzen» geworden ist; es tritt auch auf, wenn kein dritter Artgenosse zugegen ist,

muss also auch in erster Linie als «Bekenntnis» zum eigenen Erpel aufgefasst werden. Auch F. GOETHE (1937) kommt im Hinblick auf die «Rupfkämpfe» der männlichen Silbermöwen zur Ueberzeugung, dass sie als Ausdruck der Kraftentfaltung auf die eigenen Weibchen wirken.

Rufen und Schwirren der männlichen Hühnervögel zeigten im Wesentlichen dieselben Merkmale wie die erwähnten Ausdrucksleistungen der Enten und Gänse. Sie sind nicht gegen einen Rivalen gerichtet; meist werden sie spontan in charakteristischen Zeitintervallen produziert; immerhin ist eine Steigerung im Sinne des Wettstreits benachbarter Hähne für einige Arten (*Gennaeus*, *Gallus* u. a.) einigermaßen sicher nachgewiesen. Die interne Funktion findet im «Antworten» der Henne, das allerdings bisher nur für wenige Arten festgestellt worden ist, eine besonders deutliche Bestätigung.

Fassen wir diese Tatbestände zusammen, so sehen wir, dass im Rufen und Schwirren der männlichen Hühnervögel bedeutungsvolle soziale Phänomene in besonderer Form vorliegen, die bei den Säugern und Vögeln, z. T. sogar im Bereich der Wirbeltiere überhaupt, immer wieder festgestellt werden können:

1. Die Führungs- und insbesondere die Elterrolle des männlichen Tiers gegenüber dem Weibchen während den Zeiten der Kontaktnahme zwischen den Geschlechtspartnern ist bei höhern Wirbeltieren weitverbreitet.

2. Die auf persönlicher Beziehung beruhende, intime und geschlossene Gruppe (Paar, Familie, strukturierte Sozietät) und ihr Raum wird von den verschiedensten Wirbeltieren gegenüber den «fremden» Artgenossen verteidigt. Diese Verteidigung dient intern der Schaffung und Erhaltung des intimen Bereichs.

In der unter 1. erwähnten Funktionszuweisung ist eine für höhere Wirbeltiere besonders typische Form der Arbeitsteilung innerhalb der Ehegruppe zu sehen.

3. Die Ritualisierung und Symbolisierung der Drohung nach aussen bedeutet in erster Linie eine Bereicherung des intern wirksamen Ausdrucks — in unserm Fall der eigentlichen Balz.

Ich muss nun auf eine Reihe von Fällen hinweisen, in welchen Form und Funktion des Rufens in ganz anderem Licht erscheinen: ich denke an diejenigen Phasianiden, die auch nicht andeutungsweise ehig leben — die beiden Pfau-Arten — und an jene Tetraoniden, deren Hähne gruppenweise auf gemeinsamen Balzplätzen balzen — Birk- und Auerhahn, *Tympanuchus*, *Pedioecetes* und *Centrocercus*. Bei diesen Arten muss die Funktion der Verteidigung der Ehegruppe dahinfallen. Gerät damit auch der Ruf selbst in Wegfall, bleibt er als reiner «love call» erhalten, oder übernimmt er eine neuartige Funktion? Für die Pfaue scheint letzteres zuzutreffen: der Ruf ist zu einem chorischen Phänomen geworden. Er ist nicht mehr Ausdruck einer Stimmungsgemeinschaft im Sinne des Wettstreits, sondern chorischer Gemeinschaft. Der Ruf ist als Ausdrucksträger erhalten geblieben, die Ausdrucksfunktion aber hat sich gewandelt. Ähnliches gilt für den Birk-

hahn, dessen *Tschuchäh*-Ruf LACK (1939) als «infectuous» bezeichnet hat. Mit diesem Ruf zusammen bilden die «Flattersprünge» eine Einheit. «Flutter jumps» führen auch die Präriehähne aus. In ihrem «booming» darf aber sicher kein Homologon zum Rufen der Fasane oder zum *tschuchäh* des Birkhahns gesehen werden; die ganze Szene deutet — wie im ersten Teil ausgeführt wurde — auf eine symbolische Futtervermittlungs-Zeremonie. Fraglicher erscheint die Rufszene bei *Centrocercus*, und es muss nachträglich festgestellt werden, dass der im ersten Teil dargestellte Ritus die Deutung als Locken zum Futter und als Krähen in Stolzhaltung und mit Flügelbewegung gleicherweise nahelegt. Die Entscheidung darüber, welche Deutung richtig ist, lässt sich nicht von einer Untersuchung der Funktion her erwarten; denn «love call» und Locken zum Futter dienen beide der Schaffung einer internen Intimität — auch wenn diese nur kurzfristig zustande kommen muss. Es wäre nicht undenkbar, dass die Balz des dunkeln Waldhuhns (*Dendragapus*) Szenen umfasst, welche dem Ritus von *Centrocercus* homolog sind und ihrerseits gedeutet werden können. Die Balz dieses Tetraoniden ist mir aber nur sehr fragmentarisch bekannt.

Zusammenfassend lässt sich m. E. behaupten, dass der Ruf des Pfau, *tschuchäh*-Ruf und Flattersprung des Birkhahns sowie der Flattersprung des Präriehahns homologe Erscheinungen zum Rufen und Schwirren der ehigen Hühnervögel darstellen. Sie haben einen Funktionswandel vom Herausforderungsruf zum chorischen Ruf erfahren. Ihre interne «love-call»-Funktion blieb mindestens teilweise erhalten.

Der hier behauptete Funktionswandel müsste als recht fragwürdig gelten, gäbe es nicht Übergangsformen zwischen dem ehig-territorialen und dem chorischen Ruf-Typ. *Rheinardia* und *Argus* dürften hier erwähnt werden; bei ihnen scheint, wenn die etwas dürftigen Angaben in der Fachliteratur zutreffen, die Territorialität noch etwas ausgeprägter¹⁾ zu sein als beim Pfau, der chorische Charakter des Rufs dagegen nicht so deutlich. Für die Gattungen *Lophophorus* und *Crossoptilon* und für das schottische Moorschneehuhn ist nachgewiesen worden, dass die Frühphase der Balz deutlich soziale Züge aufweist; die Balzrufe werden zuerst in kleinen Männchengruppen gemeinsam geäußert und sind nicht Träger intoleranter Beziehungen. Erst nach erfolgter Paarbildung treten Raum-Rivalitäten zutage, und damit wird dann der rein formal gleichbleibende Ruf zum «challenge call».

Eine weitere funktionelle Abwandlung des Rufens muss wohl darin gesehen werden, dass es bei mehreren Arten der stimmlichen Kontaktnahme innerhalb der Gruppe im Sinne eines weittragenden Stimmfühlungs- oder Locklauts dienen kann. Bei *Afropavo* und vermutlich auch *Catreus* soll auf den Ruf des Hahns die Henne laut zurückrufen, nicht nur sehr leise antworten, wie es bei Rassen des Jagdfasans und bei der Wachtel beobachtet

¹⁾ Wie aus der Schilderung von MORRIS (1957) hervorgeht, halten bei *Argus* Hahn und Henne als Paar über mehrere Tage zusammen. Während solchen «Kurz-Ehen» ruft der Hahn nicht mehr. Wenn die Henne ihn verlassen hat, lässt er sein lautes *Kweau* wieder ertönen. Demnach hat bei *Argus* der Ruf mit der Verteidigung der Gruppe nichts mehr zu tun, sondern ist zum reinen, Hennen anlockenden «love call» geworden.

worden ist. Die Wachteln lassen ihren dreisilbigen Ruf auch ausserhalb der Fortpflanzungszeit hören, nämlich während des Zugs. Wie ich von M. SCHWARZ, Basel, erfahren habe, ruft auch der Rebhahn ausserhalb der Fortpflanzungszeit, wenn die Familiengruppe durch irgend eine Störung zerstreut worden ist. Schliesslich verdient die Tatsache hier festgehalten zu werden, dass auch beim Jagdfasan der Ruf gelegentlich als Reaktion auf eine Störung zu hören ist, dann allerdings ohne Flügelschwirren. Er gehört in dieser Form offenbar auch in den Bereich der Stimmfühlungs-, Lock- und Warnlaute.

Als Sonderfall möchte ich noch den Rufritus der Kragenfasane (*Chrysolophus*) erwähnen. Dieser ist ausgesprochen dürrig ausgestaltet: ein schriller, meist zweisilbiger Ruf evt. mit Sträuben der Holle. Aus der Unscheinbarkeit der Verhaltensweise darf wohl geschlossen werden, dass einerseits keine betonte Territorialität und Ehigkeit besteht, andererseits die Hähne nicht zur Bildung von Männchengruppen neigen, in denen chorische Verbundenheit herrscht, und schliesslich die Verbindung der Geschlechtspartner durch andersartige Balzformen, vor allem wohl die hochentwickelte Lateral-Präsentation, gewährleistet ist. Nach verschiedenen Autoren sollen die Kragenfasane in lockern, gemischtgeschlechtlichen Gesellschaften leben.

Aus diesem Abschnitt dürfte mit Deutlichkeit hervorgehen, dass die hier behandelten Balzleistungen in ihrer Funktion ebenso sehr variieren wie in ihrer Form. Es wäre teilweise gar nicht möglich, die Homologie zwischen einzelnen Abwandlungsformen des Rufens und Schwirrens nachzuweisen, würde man nicht die umfassende Beziehung zwischen Hahn und Henne in die Betrachtung einbeziehen, und liesse nicht der Vergleich auf sehr breiter Basis verbindende Zwischenformen erkennen oder doch erraten. Die weiter unten folgende Untersuchung der Balz des Birkhahns wird die Wichtigkeit solcher Zwischenformen nochmals dartun.

4. Umkreisen, seitliches Andrängen und laterale Präsentation

Die Balzleistungen, denen wir uns nun zuwenden, sind dadurch ausgezeichnet, dass sie immer genau an eine Henne adressiert sind. Dem Rufen und Flügelschwirren fehlt meist jegliche Adressiertheit, und auch das Locken zum Futter ist nicht auf die bzw. eine Henne ausgerichtet. Einzig die «Ekstase», wenn die Henne zum lockenden Hahn gelangt, erweist sich bei manchen Arten als gerichtete Präsentation. Bei der Lateralpräsentation dagegen handelt es sich immer um eine schon von Anfang an zielstrebige Kontaktnahme zwischen dem Hahn und einer Henne. Diese wird vom Hahn gleichsam eingekreist und zugleich mit einem ritualisierten Bewegungsablauf und zur Schau gestellten Ausdrucks-Strukturen «bearbeitet».

Wie ich bereits berichtet habe, sieht ALLEN (1934) in der Lateralpräsentation von *Bonasa umbellus* ein «intimidation display» mit sozusagen rein aggressivem Charakter, und KRUIJT hält das «Walzern» des Haushahns für den Ausdruck einer bestimmten Konfliktsituation zwischen Angriffs- und Fluchttendenz. Beide Auffassungen verneinen im Grunde den Balzcharakter der Verhaltensweise.

ALLEN schildert *Bonasa* als äusserst intolerant ausserhalb der kurzen Phase geschlechtlicher Bereitschaft. Er hält die Lateralpräsentation für eine Art Drohung und Vorstufe des Angriffs. Das entspricht soweit durchaus der Regel, die allgemein für die Auseinandersetzung intoleranter Wirbeltiere gilt: begegnen sich Individuen von annähernd gleicher Selbstsicherheit, so zeigen sie zunächst gegenseitiges Imponieren; aus diesem kann sich ein Kommentkampf in verschiedenen Graden der Heftigkeit entwickeln. Im Augenblick, in dem ein Partner dem andern nicht mehr standzuhalten vermag und sein Imponieren einstellt, geht der andere zum Beschädigungskampf über. Imponieren und Kommentkampf halten bei intoleranten Wirbeltieren solange an, bis sich ein Rangentscheid einstellt. Nun hat aber ALLEN bei *Bonasa* beobachtet, dass die Lateralpräsentation immer nur an schwächere Individuen gerichtet wird. In einer Situation also, in der hemmungsloser Beschädigungskampf durchaus möglich wäre, hält sich der Stärkere — im Freileben zweifellos der Hahn — mit einer oft Minuten dauernden Schaustellung auf! Der Schluss scheint mir zwingend, dass solche Präsentation vor dem Schwächeren nicht einfach Ausdruck der Intoleranz und Aggressivität sein kann; diesen Tendenzen muss eine positive soziale Kraft die Waage halten. Es ist anzunehmen, dass gerade diese Kraft wenig deutlich wird, wenn die weitgehend solitär veranlagten amerikanischen Haselhühner gemeinsam gefangengehalten werden. Eine Steigerung der Aggressivität ist ja bei intoleranten Wirbeltieren unter solchen Haltungsbedingungen die Regel und wird ganz besonders auch von manchen Hühnervögeln berichtet. Das mag dazu beigetragen haben, dass ALLEN den Balzcharakter der lateralen Präsentation übersehen hat. Einer ähnlichen Überzeugung geben auch G. P. BAERENDS und J. M. BAERENDS-VAN ROON (1950, S. 153) Ausdruck.

KRUIJT ist der Ansicht, dass im Walzern des Haushahns die Aggressivität durch Furcht in Schranken gehalten werde; meines Erachtens ist es eine positive soziale Tendenz, welche die Aggressivität «sublimiert». Hiefür lässt sich der Nachweis erbringen, wenn man die Situationen überprüft, in denen das Walzern auftritt:

1. Der Hahn lockt zum Futter und präsentiert dann lateral vor einer der herbeigelaufenen Hennen. Gelegentlich zeigt er dann Intentionsbewegungen zum Treten der Henne (Abb. 4), und in einzelnen Fällen folgt tatsächlich eine Paarung.
2. Eine Henne stösst nach der Eiablage wieder zur Gruppe; der Hahn geht ihr entgegen und umwalzert sie.
3. Der Hahn rennt mit leicht hängenden Flügeln zu einer entfernt weidenden Henne und präsentiert mehrmals.
4. Der Hahn rennt zur Henne entsprechend 3., tritt sie und präsentiert dann mehrfach.
5. Der Hahn verfolgt mit hängenden Flügeln die fliehende Henne, tritt sie im Sinne einer Art «Überwältigung»¹⁾ und umwalzert sie mehrfach (Abb. 4, unten).

Auch in den Fällen 3 bis 5 ist normalerweise festzustellen, dass anschliessend an die skizzierte Szene die Henne sich in der Nähe des Hahns hält. Sie erscheint intensiver integriert in die Hahn-Hennen-Gemeinschaft. Dem entspricht der Umstand, dass in der eng zusammenhaltenden Schar das Walzern nur sehr selten auftritt und wenn schon, nur wenig intensiv. Hält sich dagegen die Henne in grösserer Distanz auf, oder entfernt sie sich gar, wenn der Hahn ihr naheilt, so steigert sich sowohl die Intensität der Verfolgung als auch anschliessend diejenige der Lateralpräsentation. Die

¹⁾ Durch «sexuelle Überwältigung» soll der Tatbestand bezeichnet werden, dass die Paarung durch beträchtliche Gewaltanwendung seitens des Männchens eingeleitet wird. Im allgemeinen dürfte diese Leistung zur Beteiligung des Weibchens an der Paarung führen, die Eingliederung des weiblichen Tiers in den Paarungsablauf auslösen.

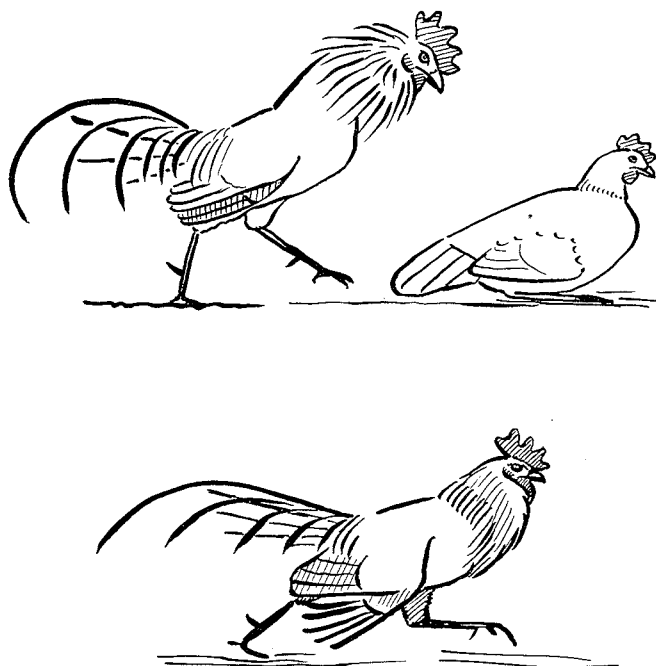


Abb. 4. Haushahn. *Oben*: Treten und Intentionsbewegungen zur Paarung lassen eine aggressive Note erkennen; *unten*: Hahn rennt mit hängenden Flügeln hinter einer Henne her.

Zeremonie wird dann mehrfach hintereinander ausgeführt, oft mit besonders ausgeprägtem Andrängen. Dies alles deutet auf eine Stimmung des Hahns, die sich eigenartig in der Schwebe hält zwischen aggressiver Geschlechtlichkeit und «Schöntun». Die Henne wird nicht nur «erlaufen» und unterworfen und unter Umständen in die Weibchenrolle «gezwungen», sondern zugleich durch eine aufdringliche Schaustellung «gewonnen».

Ausnahmefälle lassen diese Situation noch deutlicher werden. Haushähne verhalten sich gelegentlich gegenüber einzelnen Hennen rein aggressiv. So beobachtete ich vor Jahren eine Hühnergruppe im geschlossenen Hof, deren Hahn gegenüber derjenigen Henne, die ihn ehemals als Gluckhenne ausgebrütet und geführt hatte, keine sexuellen Tendenzen zeigte. Es kam vor, dass sich die Henne paarungsbereit vor ihm niederduckte. Er aber hackte ihr dann mehrfach auf den Kopf. Meist duckte sie sich dann vollends zur Erde und wurde vom Hahn in Intervallen immer wieder gehackt. Die Überlegung drängt sich auf, dass reine Aggressivität gegenüber einem Unterlegenen zu Beschädigungsangriffen führen muss, aggressive Sexualität zur «sexuellen Überwältigung», dass aber in der Lateralpräsentation die aggressive Sexualität zu Gunsten der Schaffung einer *Beziehung* zwischen Hahn und Henne «sublimiert» erscheint.

Wie LORENZ in seiner Arbeit über den Kolkkraben (1939) und andernorts dargelegt hat, sind ähnliche Umstände in den Geschlechtsbeziehungen bei zahlreichen Vogelarten, ja auch bei Reptilien, Fischen und Säugern feststellbar. In der «Überwältigung» muss für die meisten Wirbeltiere wohl der ursprüngliche Modus des Geschlechtskontakts gesehen werden; Paarbildung, Paarungseinleitung und Paarung lassen vielfach noch einen Zug der «Gewalttätigkeit» erkennen. Durch Symbolisierung und rituelle «Aus schmückung» hat die «Überwältigung» durch das Männchen in vielen Fällen den Charakter des Werbens, der Balz gewonnen. Diese wiederum zielt nicht nur auf einen Paarungsakt, sondern auf eine *Beziehung* zwischen den Geschlechtspartnern. Als Bestätigung für diese Auffassung sei noch an die Geschlechtsbeziehungen bei der Stockente erinnert. Hier führt eine lange, durch Balzleistungen gekennzeichnete Verlobungszeit zur Ehe, und eine Paarung der Ehepartner wird fast immer durch einladende Nickbewegungen des Weibchens eingeleitet. Im Frühling versuchen die Erpel, fremde Weibchen zu «vergewaltigen». In diesen Verfolgungs- und «Vergewaltigungs»-Szenen fehlt jegliche Präsentation, und sie führen nicht zu einer sozialen Beziehung zwischen Erpel und Ente. Es wird also auch hier deutlich, dass der aggressiven Sexualität die «sexuelle Überwältigung» entspricht, der Tendenz zur Schaffung einer Beziehung dagegen die Balz. Da aus der bisherigen Betrachtung der Balzformen der Fasanen hervorgeht, dass eine saisonale Ehe wohl die Grundform der Geschlechterbeziehung bei dieser Vogelgruppe darstellt, darf angenommen werden, dass die aus Einkreisen und Andrängen entwickelte Lateralpräsentation zu den die saisonale Ehe schaffenden Balzformen zu zählen ist.

Schliesslich sei in diesem Zusammenhang noch darauf hingewiesen, dass Geschlechtsneid zwischen Hähnen zwar vor allem dann auftritt, wenn der eine Hahn eine Henne tritt, ausserdem aber auch gelegentlich, wenn er sie umwalzert.

Unter den Fasanen finden wir sehr ausdrucksstarke Formen der lateralen Präsentation. Sehen wir bei ihnen im allgemeinen die aggressiv-sexuelle Tendenz durch die intim-soziale «sublimiert», so muss doch festgestellt werden, dass bei gefangengehaltenen Fasanhähnen gelegentlich Aggressivität gegenüber einzelnen Hennern ungehemmt ausbricht und zu Beschädigungskampf, ja zum Tod weiblicher Artgenossen führen kann. Die Beziehungen unter den Geschlechtspartnern erweisen sich als persönlich geprägt, und offensichtlich ist bei künstlich zusammengehaltenen Individuen die Tendenz zur Intimität recht schwankend.

Einige Formen des Umkreisens mit lateraler Präsentation, die zweifellos dem Walzern des Haushahns homolog sind, möchte ich im folgenden kurz skizzieren. Der Jagdfasan präsentiert fast auf die nämliche Weise wie der Haushahn; während aber der letztere die Handschwingen des von der Henne abgewendeten Flügels senkt und mit dem gleichseitigen Fuss quer über die Schwingen streift (Abb. 5 a u. b), spreizt der erstere den der Henne zugekehrten Flügel (Abb. 5 c). Bei beiden geht das Umkreisen in ein seitliches Andrängen über. Die ausgebauteren Formen der Lateralpräsentation

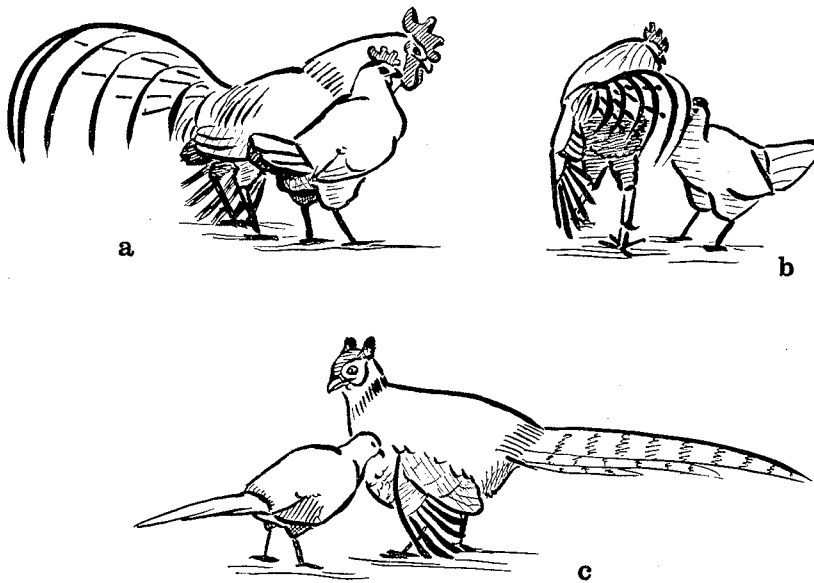


Abb. 5. a und b: Das «Walzern» des Haushahns; der von der Henne abgewandte Flügel wird gespreizt. — c: Der Jagdfasan spreizt während des «Walzerns» den der Henne zugekehrten Flügel.

zeigen fast durchwegs eine besondere dynamische Ausgestaltung des Umkreisens: es wird zum Umlaufen oder Umhüpfen, dem sich ein plötzliches Erstarren mit gleichzeitiger Schaustellung von Ausdrucksstrukturen anschliesst¹⁾. In der lateralen Präsentation zeigt die Schlussphase damit ganz ähnlichen Charakter wie die «Ekstase» in der Futtervermittlungs-Szene: ein Erstarren und bei einzelnen Formen zudem ein Zur-Flächengestalt-Werden. Diese Ähnlichkeit zwischen den beiden Balzformen beruht aber nicht auf naher Verwandtschaft der Verhaltenswurzeln, sondern auf ähnlichen Ritualisations-Effekten.

Umlaufen bzw. Umspringen und Erstarren sind zu beobachten bei *Bonasa umbellus*, den meisten Arten der Gattung *Lophura* (im weiteren Sinn), *Chrysolophus* und *Polyplectron*. Über die wichtigsten optisch wirksamen Ausdrucksstrukturen, die dabei entfaltet werden, gibt die folgende Zusammenstellung Auskunft:

Bonasa umbellus: Rad und Halskrause fächerförmig gespreizt und der Henne zugewendet, Handschwingen gesenkt (Abb. 6 d), genauere Beschreibung bei ALLEN, 1934).

Hierophasis-Gennaeus: nackte, mit Papillen besetzte rote Hautflächen am Kopfe stärker ausgebreitet, Holle gesträub; bei einzelnen Arten Handschwingen gesenkt und Schwanz vertikal etwas aufgefächert.

¹⁾ Anders bei der Gattung *Symaticus*! Hier erscheint das seitliche Andrängen ganz besonders dynamisch betont: der Hahn hüpfte seitwärts auf die Henne zu.

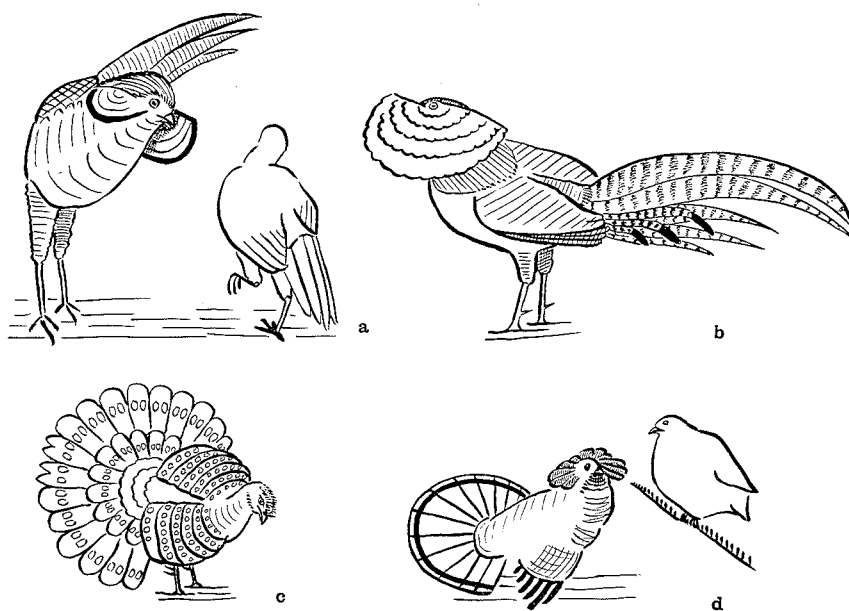


Abb. 6. Statische Endphase der Lateralpräsentation.

a und b: erstarrte Flächengestalt bei der Gattung *Chrysolophus*, Goldfasan (a) und Amherstfasan (b). — c: Beim Pfaufasan, *Polyplecton bicalcaratum*, kann die Radgestalt auch lateral präsentiert werden. — d: *Bonasa umbellus* (nach A. ALLEN, 1934).

Chrysolophus: Halskrause auf der Seite der Henne entfaltet, Flügel derselben Seite gesenkt, Schwanz stark vertikal gefächert. Flächengestalt! (Abb. 6 a und b.)

Polyplecton: Es werden dieselben Strukturen präsentiert wie beim Radschlagen — Armschwingen und gefächelter Schwanz —, aber diese statuen nun die Seitenansicht aus. Flächengestalt! (Abb. 6 c.)

All diese Formen des Umlaufens mit Andrängen bzw. Erstarren sind zweifellos homolog. Es ist aber nicht undenkbar, dass auch ganz andersartige Bewegungsweisen im Sinne lateraler Präsentation ausgestaltet worden sind. Der «Lockmarsch» des Glanzfasans z. B., welcher der symbolischen Futtervermittlung vorangeht, ist sicher kein symbolisiertes Einkreisen; bei verschiedenen Fasanenarten bewegt sich der Hahn in der Nähe der Henne mit einer Art Stolzschritt, *Polyplecton*, *Rheinardia* und *Tragopan* seien als Beispiele erwähnt. In all diesen Fällen werden Mittel der lateralen Präsentation eingesetzt.

Äusserst problematische, wenn auch höchstentwickelte Formen lateraler Präsentation gehören zur Balz des Rheinart- und Bulwerfasans und des Truthahns. HUXLEY und BOND (1942) beschreiben für den Rheinartfasan eine Haupt-Balzweise, bei welcher der Scheitelbusch aufgerichtet wird und Flügel und Schwanz vertikal entfaltet erscheinen. Körper und Schwanz des Hahns bilden einen die Henne gleichsam einrahmenden Winkel (Abb. 7a, b). Die Szene sieht durchaus nach «Walzern» aus. Von verschiedenen Autoren

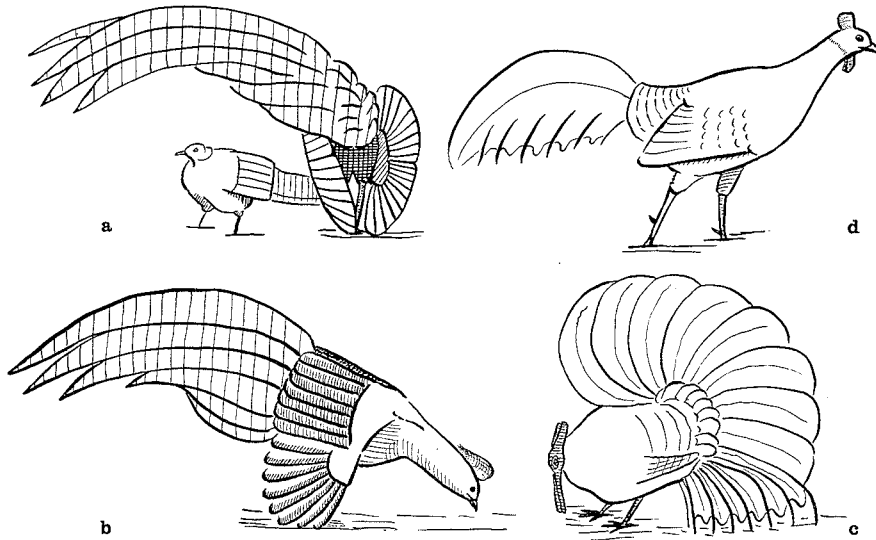


Abb. 7. a und b: Beim Rheinartfasan, *Rheinardia ocellata*, treten allem Anschein nach sowohl «Walzern» als auch symbolische Futtervermittlung in der Form lateraler Präsentation auf (nach HUXLEY & BOND, 1942, b etwas verändert). — c und d: Beim Bulwerfasan, *Lobiphasis bulweri*, sind Normal- und Balzgestalt ausserordentlich verschieden; die Balzhaltung deutet eher auf Futtervermittlung als auf Umkreisen (c nach HEINROTH, 1938, d nach DELACOUR, 1951).

wird nun aber erwähnt, mit lateraler Präsentation sei häufig symbolisches Futteraufpicken verbunden. Es ist durchaus denkbar, dass hier — noch ausgeprägter als bei *Polyplectron* — Umkreisen und Futtervermittlung unter Einsatz der nämlichen Präsentationselemente erfolgen. Der Szenenablauf dürfte erkennen lassen, um welche Balzhandlung es sich im Einzelfalle handelt.

Beim Bulwerfasan sind gemäss HEINROTH (1938) 7 der 15 bis 16 Schwanzfederpaare als «Rasselfedern» gebildet. Der balzende Hahn geht langsam umher, den Schwanz zum senkrechten, in der Symmetrieebene des Körpers liegenden Rad entfaltet und die Rasselfederenden über den Boden ziehend. Kommt die Henne an ihm vorbei, so bleibt er ruckhaft stehen, während die häutigen Kopflappen den Kopf in einen blauen doppelten Schlauch verwandeln (Abb. 7 c). Auffällig an dieser Balzweise ist, dass die Schaufstellung dauernd erfolgt und dann eine letzte Steigerung erreicht, wenn die Henne sich dem Hahn nähert. Beide Merkmale lassen eher eine Beziehung zur Futtervermittlung vermuten als zum Einkreisen und Andrängen.

Ähnliches gilt von der Balz des Truthahns. Er präsentiert sich meist andauernd als gewaltige plastische «Masse», fächert seinen Schwanz und dreht ihn der Henne zu (Abb. 8). Von Zeit zu Zeit schleift er die äussersten Handschwingen über den Boden und lässt ein plötzliches Auspressen

von Luft hören. Die nackte Haut seines Kopfs und Halses ist angeschwollen, insbesondere der über den Schnabel hängende Hautlappen. Gelegentlich streckt sich der balzende Hahn etwas aus und lässt seinen lauten Ruf erklingen, während meist der Lappen über dem Schnabel sich entspannt und zu einem langen, schlappen Hautgebilde wird. Dann folgt wieder die Präsentation als «Masse». Als weitere Besonderheiten dieser Balz sind noch zwei Tatsachen zu erwähnen: eine Beziehung zum Futterpicken der Henne — in dem Sinne, dass Picken der Henne die Balz des Hahns noch intensiviert — und ein eigenartig sozialer Zug.

Der soziale Charakter der Balz der wilden Truthähne wurde schon von A. BREHM («Tierleben») — auf Beobachtungen von AUDUBON fussend — erwähnt. Anlässlich eines längerdauernden Besuchs im Whipsnade Zoo konnte ich eine kleine Gruppe erwachsener Truthähne beobachten, die — Mitte Juli — zwar nicht mehr balzten, aber den ganzen Tag im Sinne einer Stimmungs- und Verhaltens-Gemeinschaft zubrachten: Weiden, Gefiederpflege, Ruhen etc. erfolgten durchwegs gruppenweise; die Vögel blieben dauernd in einem Umkreis von etwa 10—15 Metern beieinander, obwohl sie vollständig frei gehalten wurden. Im Tierpark «Lange Erlen» bei Basel beobachtete ich bei etwa halbjährigen Truthähnen im Spätherbst folgende Kollektivbalz-Szene: etwa 20 Hähne bewegten sich in dichter Gruppe gemeinsam schleifend und pressend durch ihr grosses Gehege. Von kleinen Schwankungen abgesehen war die Bewegung aller Tiere gleichgerichtet. Etwa alle 20 Sekunden richteten sich die Tiere auf und liessen im Chor ihren Ruf ertönen. Dann gingen sie wieder in die geducktere, aufgeplusterte Stellung über, wobei sich der «Strom» ihrer Körper nun meist in geänderter Richtung vorwärtsbewegte. Ich möchte hier noch beifügen, dass ich die gemeinsame Balz von zwei oder drei gemeinsam gehaltenen Truthähnen schon oft beobachten konnte. Stimmungsgemeinschaft und Syn-

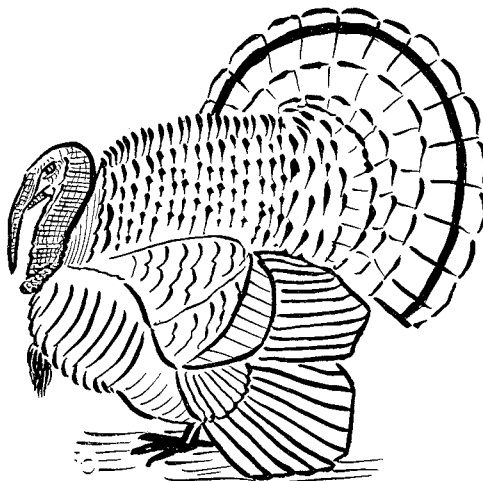


Abb. 8. Der Truthahn wird im Balzen zur gewaltigen, plastischen «Masse».

chronisation der Bewegungen erschienen aber dann nicht so ausgeprägt wie in den erwähnten Fällen.

Der Truthahn «kollert» häufig auch ohne zu balzen. Der chorische Ruf ist also — ähnlich wie beim Pfau — auch ausserhalb der Balzsituation möglich. Die Untersuchungen von M. SCHLEIDT (1954) zeigen, dass wie bei andern im Chor rufenden Wirbeltieren — es sei erinnert an Alligator, Löwe, Wolf, Haushund und Schakal — auch beim Truthahn Laute, die nicht von Artgenossen stammen, das Rufen auszulösen vermögen.

Auf Grund dieser Beobachtungen darf festgestellt werden, dass in der Balz des Truthahns mindestens zwei Anteile verschiedenen Ursprungs vereinigt sind: eine Präsentation mit «Ekstase» und ein zum Chorphanomen entwickelter Ruf. Die Frage allerdings, aus welcher Wurzel sich die Präsentation entwickelt hat, wage ich nicht mit Bestimmtheit zu beantworten. Die Verschmelzung von Ruf und Präsentation zu einem Komplex der Balz scheint mir ganz besonders bemerkenswert; nur weitgehender Funktionswandel beider Bestandteile konnte zu solcher Vereinigung ursprünglich ganz verschiedenartiger Verhaltensweisen führen.

5. Zur sozialen Balz des Birkhahns

Wird der Begriff des Sozialen weit gefasst, so lässt er sich auf sämtliche Balzleistungen der Hühnervögel anwenden. Auch bei den territorial und ehig lebenden Arten dürften die auf grössere Distanz wirkenden Ausdrucksleistungen der «Herausforderung» ganz im Sinne von BAERENDS (1950) und PORTMANN (1953) zur Kontinuität der Population und insbesondere zu einer konkurrenzgetönten Beziehung unter benachbarten Hähnen beitragen. Schon die bisherige Untersuchung hat nun gezeigt, dass bei einigen Arten die Hähne in bedeutend engerer sozialer Verbundenheit leben bzw. balzen. So sind zwischen den Pfauhähnen einer Population kaum je Anzeichen von Territorialität und nur sehr selten Rivalitäten zu bemerken. Ihr Ruf ist zum Ausdruck einer durchaus unpolemischen Verbundenheit geworden. Ob er funktionell noch zur Balz zu zählen ist, bleibt allerdings fraglich. Gegenüber der Sprung-Ruf-Zeremonie des Schottischen Moorschneehuhns ist dieses Bedenken nicht angebracht; die Verhaltensweise gehört zur Balz. Aber auch sie weist zu Beginn der Fortpflanzungszeit den Charakter einer Kollektivleistung unter Hähnen auf und wird erst später zum Ausdruck der Intoleranz. Auch die Truthahnbalz ist im engern Sinne ein soziales Phänomen. Mit ihr hat die Balz des Birkhahns mancherlei Ähnlichkeit: die Hähne fliegen auf gemeinsame Balzfelder ein, und ihr Balzverhalten ist in weitem Masse kollektiv. Zu dieser betonten Gemeinsamkeit tritt nun beim Birkhahn eine in besonderer Weise räumlich gebundene Intoleranz als wichtige Komponente hinzu! Die Hähne besetzen im Balzfeld kleine Territorien und verteidigen diese durch imponierendes Auftreten, aggressive Vorstösse (rushes), drohendes «Sich-stellen» Kopf gegen Kopf an den Territoriumsgrenzen und — selten — durch eigentliche Angriffe auf ihre Raumrivalen. Nach D. LACK (1939) liegt die Bedeutung

dieser individuellen Balzterritorien darin, den einigermaßen ungestörten Ablauf der Paarungen sicherzustellen.

In der ebenerwähnten, ausführlichen Arbeit über die Birkhahnbalz hat LACK folgende Hauptleistungen unterschieden:

- «crowing» (Abb. 9), die Lautform gibt er mit *tchu-whai* oder *whushee* wieder, HEINROTH (1924/28) mit *tschuchäh*; es folgt häufig senkrechtem Hochspringen, meist mit flatternden Flügeln (flutter jumps)
- «rookooing» (Abb. 10), nach HEINROTH «Trudeln»
- «display fighting»
- «circling and crouching».

LACK betont den sozialen Charakter von Rufen und Flatterspringen; er nennt diese Verhaltensweisen «infectuous» und stellt fest, dass ihnen keine «challenge»-Funktion zukommt. Das Trudeln vergleicht er mit dem Singen der Singvögel; er spricht es als «aggressive display» an und somit als eine besondere Variante des Drohens.

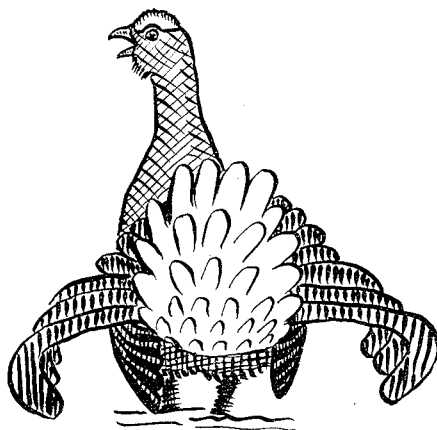


Abb. 9. «Tschuchäh»-Ruf des Birkhahns, *Lyrurus tetrix*.

Durch die Untersuchungen von E. O. HÖHN (1953 und 1955) werden LACKs Angaben und Auffassungen z. T. ergänzt, z. T. etwas modifiziert. Flattersprung und Tschuchäh-Ruf werden — nach HÖHN — vor allem durch Laute ausgelöst. Wenn nun auch verschiedenartige Reize wie Hundebellen und der Knall einer fernen Explosion als Auslöser wirken können, so soll dies doch vor allem für das Geräusch zutreffen, das durch den Flügelschlag von Artgenossen erzeugt wird. Die Normalfunktion des Flattersprung-Ruf-Ritus sieht HÖHN darin, dass die durch Trudeln angelockten, in die Nähe des Balzplatzes fliegenden Hennen ein neues orientierendes Signal erhalten. — Vom Trudeln stellt HÖHN fest, dass ihm in erster Linie eine Lockfunktion gegenüber den Hennen zukommt. Eine nähere Verwandtschaft zwischen Trudeln und Drohen erscheint ihm fragwürdig. Schliesslich geht aus seinen Untersuchungen hervor, dass auch das Trudeln «ansteckend» ist. Es kann spontan produziert oder durch die Nähe einer Henne angeregt werden; wenn aber ein Hahn zu trudeln beginnt, so fällt

die ganze Balzgesellschaft ein. Dass dabei wiederum der Laut eine wichtige Reizfunktion besitzt, zeigt die Erfahrung HÖHNS, dass er durch stimmliche Nachbildung des Trudellautes eine Balzgesellschaft zum Trudeln zu bringen vermochte.

Gelangt eine Henne ins Balzterritorium eines Hahns, so bewirkt sie zunächst, dass er sein Trudeln an sie adressiert; dann beginnt er die Henne mit sehr kurzen und raschen Trippelschrittchen zu umkreisen («circling»). Duckt sie sich nun nieder, so rennt der Hahn von hinten oder von der Seite auf sie zu, und er tritt sie, falls sie in geduckter Haltung verharret. Oft weicht sie dem anlaufenden Hahn aus; dann wiederholt er sein «circling». Unter Umständen lässt er sich auch in «Ekstase» vor der Henne auf die Erde nieder («crouching»). HÖHN glaubt, dass diese Verhaltensweise die weibliche Paarungsstellung gleichsam vorwegnehme und die Nachahmung seitens der Henne auslöse.

Vergleichen wir die Birkhahnbalz mit den Balzleistungen anderer Hühnervögel, so fällt sofort die schon von F. und F. HAMERSTROM festgestellte Homologie und weitgehende funktionelle Übereinstimmung mit der Balz des Präriehahns auf. «Flutter jumps» sind bei beiden Arten zu beobachten, «rookooing» und «booming» sind homologe Leistungen, «display fighting»

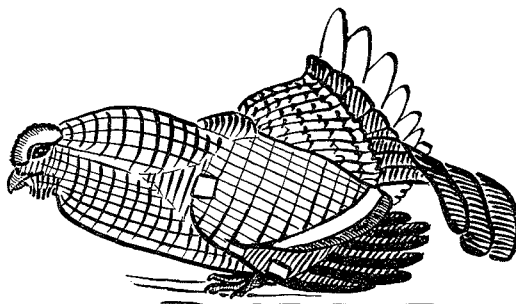


Abb. 10. Der ganze Vorderkörper des «trudelnden» Birkhahns ist in schüttelnder Bewegung.

kommt in ähnlicher Weise, von scharfen Gackerlauten begleitet, bei beiden Arten vor, schliesslich gehen sowohl «rookooing» als auch «booming» in die speziellen Nahbalzleistungen des «circling» und ev. «crouching» über, wenn eine Henne ins Balzterritorium des Hahns eingetreten ist. Führen wir den Vergleich in einem weiteren Verwandtschaftsbereich durch, so können wir zunächst für Flattersprung und Ruf feststellen, dass Homologie zu Luftsprung und Ruf des Schottischen Moorschneehuhns besteht und damit schliesslich um Rufen und Flügelschwirren der Fasane. Ob hinsichtlich der Funktion die Stimmungsgemeinschaft der Hähne im Vordergrund steht oder der «Wegweiserdienst» gegenüber den in die Nähe des Balzplatzes fliegenden Hennen, ist wohl nicht leicht zu entscheiden. Dass der Ruf gewisser Hühnervögel eine chorische Funktion erfüllt, bei andern Arten dagegen der Anlockung der Hennen dient, haben wir uns bereits vergewissert; beim Präriehahn sind anscheinend beide Funktionen gekoppelt.

Was nun das Trudeln anbetrifft, so entspricht der Deutung des «boo-

ming» im ersten Teil dieser Studie, dass es Lockleistung ist und nicht «aggressive display». Der trudelnde Birkhahn hält den aufgeschwollen erscheinenden Hals nach vorn ausgestreckt, den Schnabel leicht gegen den Boden gesenkt; sein ganzer Körper ist von schüttelnder Bewegung erfasst, während er Phrasen eines «musical bubbling» äussert. Diese setzen sich nach HÖHN aus drei Elementen zusammen — etwa *kurrur kurrur kurrur* mit Betonung der letzten Silbe — und werden in vielfacher Wiederholung aneinandergereiht. Eigene, allerdings spärliche Feldbeobachtungen, in Filmen festgehaltene Szenen aus der Birkhahnbalz und insbesondere auch die ausgezeichneten Beschreibungen von LACK und HÖHN scheinen mir eine Deutung des Trudelns als «aggressive display» nicht zuzulassen. Körperhaltung, schüttelnde Bewegung und begleitende Lautgebung weisen auf symbolisiertes Locken zum Futter. Wenn auch während des «display fighting» der Hals geschwollen erscheint und gelegentlich waagrecht ausgestreckt wird mit auf den Gegner zielendem Schnabel, so ist damit doch noch kein tieferer Zusammenhang zum Trudeln erwiesen. HÖHNs Ausführungen lassen es als fraglich erscheinen, ob das Anschwellen des Halses beim Trudeln und Drohen auf gleiche Weise zustandekommt. Im ersten Fall werden mit grosser Wahrscheinlichkeit die Luftsäcke des Halses aufgeblasen, im zweiten dagegen ist das Sträuben des Halsgefieders wahrscheinlicher. Schliesslich sei auch noch auf Stilunterschiede zwischen Trudeln und Drohen hingewiesen: das Trudeln ist — ebenso wie Flattersprung und Krähen — eine ausgesprochen ritenhafte, stereotype Verhaltensweise, die Leistungen dagegen, die zum Rivalenstreit gehören, zeigen mehr oder weniger ausgeprägt «taktischen Charakter»; sie sind — je ernster es zugeht, um so deutlicher — auf einen bestimmten Gegner und sein Verhalten abgestimmt.

Zweifellos erfüllt das Trudeln verschiedenartige Funktionen. Zunächst ist es eine Präsentation, die normalerweise kollektiv erfolgt, und bei der sich die Hähne gegenseitig anspornen; darüber hinaus wirkt es als Reiz, welcher auf grosse Distanz die Hennen zum Balzplatz lockt; auch wenn Hennen sich bereits in der Nähe befinden, so setzen die Hähne das Trudeln als Lockweise fort, und schliesslich bildet es in adressierter Form den Beginn der Nahbalz, welche an die ins Balzterritorium eingetretene Henne gerichtet wird.

Hinsichtlich des «circling» stellt sich eine ähnliche Frage wie bei der lateralen Präsentation des Truthahns und des Bulwerfasans: handelt es sich um symbolisches Locken zum Futter in gesteigerter Intensität oder um ein Umkreisen im Sinne des Walzerns? Vor allem die Verbindung mit «crouching» scheint mir die ersterwähnte Deutung zu unterstützen, während ein Sich-Niederlegen als Abschluss des Walzerns ganz unwahrscheinlich ist. Letzteres gilt auch von HÖHNs Vermutung, dass der Hahn durch sein Vorbild der Henne die Paarungshaltung gleichsam suggeriere. Viel eher möchte ich das «crouching» als «Ekstase» des Hahns während der symbolischen Futtervermittlung ansprechen. Prinzipiell ähnliches Niederdrücken bildet auch den Höhepunkt der Futtervermittlung verschiedener Phasianiden — man denke etwa an *Polyplectron* oder *Lophophorus*.

LACK hat nun auch die Oktoberbalz des schottischen Birkhahns beobachtet. Er stellt fest, dass diese sich im Wesentlichen auf die aggressiven Verhaltensweisen beschränkt und nur selten auch Sexualeistungen umfasst. Er beobachtete im Oktober den «ansteckenden» *Tschuchäh*-Ruf, die Flattersprünge und die Angriffs-Vorstösse mit den gackernden Kampfclauden, viel seltener aber das Trudeln und kaum je «circling» und «crouching». Das entspricht nun durchaus meiner Deutung dieser Balzleistungen: das Trudeln ist kein «aggressive display», sondern ein symbolisches Locken zum Futter; es steigert sich zum «circling», wenn sich eine Henne dem Hahn nähert und kann schliesslich zur «Ekstase» des «crouching» führen. Diese auf den Sexualkontakt zugespitzten Leistungen fehlen bezeichnenderweise der Herbstbalz.

Überblicken wir nochmals den Gesamtkomplex der Balz des Birkhahns, so stellen wir fest, dass bei ihm ähnlich wie beim Truthahn diejenigen Verhaltensweisen, die ursprünglich Herausforderung auf Distanz zum Ausdruck brachten, zu chorischen oder doch kollektiven Ausdrucksleistungen geworden sind. Dasselbe lässt sich für das symbolische und stark ritualisierte Locken zum Futter feststellen. Beide Gruppen von Bewegungsweisen und Lauten bilden, obwohl sie aus zwei ganz verschiedenen Wurzeln stammen, die ziemlich kompakte Einheit der Balz. Zu dieser tritt nun noch die in besonderer Weise raumbundene Intoleranz und Rivalität der Birkhähne. Ihren Auseinandersetzungen auf kürzeste Distanz vermögen die zum starren Ritus und zur «ansteckenden» Kollektivleistung gewordenen Verhaltensweisen ursprünglichen Imponierens und Drohens nicht mehr zu genügen; genau adressierte, «taktisch» anpassungsfähige Leistungen des kämpferischen Einsatzes sind erforderlich. Dass auch diese bereits auf dem Wege der Ritualisierung sind, kann allerdings nicht übersehen werden.

6. Schlussbetrachtung

Das Ziel dieser Studie war es, abzuklären, ob die Balzbewegungen der Phasianiden reine «Präsentierbewegungen» sind oder sekundär ritualisierte, mit Strukturen ausgestattete Verhaltensweisen des sozialen Verkehrs. Diese Zielsetzung erforderte das Suchen nach «Verhaltenswurzeln» der Balzbewegungen und nach den Wegen der Abwandlung derselben hinsichtlich Form und Funktion, somit das Ausfindigmachen und Vergleichen homologer Leistungen.

Die Untersuchung zeigte, dass die wichtigsten «Verhaltenswurzeln» der Fasanenbalz sich als Erscheinungen der Elter- oder Führungsrolle des Hahns innerhalb der vergänglichen Ganzheit der Ehegruppe erfassen lassen. Es charakterisiert die geschlossenen, auf persönlicher Beziehung wurzelnden sozialen Gruppen der höhern Wirbeltiere ganz allgemein, dass sie sich gegen aussen verteidigen oder aggressiv verhalten, intern aber Bereiche der Intimität bilden. Auch die Ehegruppen der Hühnervögel, die von Saisonhe bis zu kurzfristiger Paarungsgemeinschaft alle Übergangsstufen umfassen, zeigen diese Merkmale. Zwischen Hahn und Henne herrscht eine Funktionsteilung in dem Sinne, dass der erstere die Gruppenführung inne-

hat. Er verteidigt die Gruppe gegen Artgenossen und ev. auch Feinde, «be-muttert» die Henne und erhält durch seinen Aufwand an Balzleistungen die interne Intimität. In der Ehegruppe gehört zur Henne die Kindrolle, in der Mutter-Kind-Familie dagegen hat sie die Führungsrolle inne.

Die Verhaltensweisen des Hahns, welche zu seiner besondern Stellung innerhalb der Ehegruppe gehören, seien hier nochmals übersichtlich zusammen-gestellt.

1. *Umkreisen der Henne.* Es entstammt wohl ursprünglich dem Bereich der aggressiven Sexualität und damit dem Einschüchtern und der «sexuellen Überwältigung», ist aber durch Ritualisierung zur lateralen Präsentation geworden. Dieser Formverwandlung entspricht ein Funktionswechsel: die aggressive Sexualität erscheint «sublimiert», die Verhaltensweise zielt nicht mehr bloss auf Paarung, sondern auf eine Paarbeziehung. Diese ist gekennzeichnet durch die Verschiedenheit der Rollen, insbesondere auch des sozialen Rangs, der beiden Geschlechtspartner.

2. *Futtermittlung an die Henne.* Hier zeigen sich die Intimität und auch die ungleichen Rollen von Hahn und Henne besonders deutlich, und sicher stellt die Futtermittlungs-Szene auch einen Beitrag zur Erhaltung der «differenzierten Intimität» dar. Diese offensichtlich sehr bedeutungs-volle Szene zeigt nun hinsichtlich Form und Funktion beträchtliche Schwan-kungsbreiten. Die folgende Zusammenstellung versucht, diese zu umreißen:

Futtermittlung im Paar

- echte, ohne besondere Ritualisation; Beispiele: Wachtel, Rebhuhn
- echte, stark ritualisiert; Beispiel: Pfafas
- bald echte, bald symbolische, wenig ritualisiert; Beispiele: Haushahn, Jagdfasan
- symbolische, stark ritualisiert; Beispiele: Glanzfasan, Argus

Symbolische Futtermittlung bei Formen ohne Paarbildung

- hochritualisiert, zur Anlockung und «Umwerbung» einer Henne auf geringe Distanz; Beispiel: Pfau, z. T. auch Prärie- und Birkhahn
- hochritualisiert, mit betonter, kollektiv produzierter Lockphase, durch welche Hennen auf die Balzplätze gelockt werden; Beispiele: Birkhahn, Präriehahn.

3. *Imponierhaltung, Ruf und Flügelschwirren.* Mit dem Imponieren zusammen stellen Intentionsbewegungen zur Attacke und symbolische, leer-laufende Attacke selbst Leistungen dar, welche ursprünglich der Erhaltung der Ehegruppe und ihres Raums gegen konkurrierende Artgenossen dien-ten. Neben dieser externen Funktion kommt ihnen aber auch eine interne zu: sie sind eine Demonstration der Vitalität und Selbstsicherheit des Hahns vor der «eigenen» Henne und damit eine Anstrengung zur Festigung der «differenzierten Intimität». Diese Leistungen sind bei den meisten Fasanen zur stereotypen, nicht mehr an einen Gegner gerichteten Zeremonie gewor-den; sie sind also keine kämpferisch-taktischen Verhaltensweisen mehr, und ihre interne Funktion dürfte im Vordergrund stehen. Auch diese Balzformen zeigen vielfältige Abwandlungen der Anwendung und somit auch der Funktion.

Ruf bzw. Schwirren mit polemischer externer Funktion

- externe Funktion: Abschrecken von Konkurrenten um Henne und Territorium; interne Funktion: Imponieren vor der Henne; Beispiele: Haushahn, Silber- und meist auch Jagdfasan, Rebhuhn, Wachtel und nicht sozial balzende Tetraoniden.
- Territoriumserhaltung als externe Funktion betont, interne Funktion nur von untergeordneter Bedeutung; Beispiel: *Bonasa umbellus*.

Ruf bzw. Schwirren ohne deutliche externe Funktion

- interne Funktion ausgeweitet: Leistung des einsamen Hahns zum Anlocken einer Henne; Beispiel: Argus, teilweise auch Jagdfasan.

Ruf bzw. Flattersprung als nichtpolemische Chorleistung

- interne Funktion ausgeweitet: Anlocken der Hennen auf den kollektiven Balzplatz; Beispiele: Birk- und Präriehahn.
- interne Funktion des Rufes fraglich; dieser wird sehr oft beim Balzen in dichtem Schwarm und in Gegenwart der Hennen gemeinsam geäußert; Beispiel: Truthahn.
- der Ruf ist Chorleistung der Hähne auf grössere Distanz und scheint nicht von Bedeutung für die Beziehungen zwischen Hähnen und Hennen zu sein; Beispiel: Pfau.

Ruf als Signal auf grössere Distanz in Paar oder Familie

- weittragender Stimmföhlungs-laut zwischen Hahn und Henne des Paares; Beispiele: *Catreus*, Kongopfau.
- die Signalfunktion ist Nebenfunktion des Rufs; dieser ist dann von den Präsentationsleistungen losgelöst, mit welchen er in Balzsituation gekoppelt ist; Beispiele: Rebhahn (Sammelruf bei zerstreuter Familiengruppe), Wachtel (Stimmföhlungs-laut auf dem Zug), Jagdfasan (Warnruf des Hahns).

4. *Föhrung, Warnen und Verteidigen unter Feindbedrohung.* Diese Leistungen entsprechen ganz der Elterrolle des Hahns gegenüber der Henne. Im Vergleich zum Ruf-Zeremoniell und zur Futtervermittlung erscheinen sie aber nicht speziell für die Sexualbeziehungen ritualisiert und deshalb auch nicht «balzartig». Das ist auch durchaus verständlich: Verteidigt der Hahn die Henne gegen einen biologischen Feind, so steht die externe Funktion seines Verhaltens im Vordergrund, und auch Warnlaute lassen keinen Spielraum für balzartige Ausschmückung. Lediglich der normale Stimmföhlungs-laut — bei manchen Phasianiden ein Glücklaut — zeigt in gewissen Fällen geschlechtsgebundene Ausgestaltung im Sinne der Balz. So dürfte etwa das «Gullern» des Haushahns als abgewandelter Glücklaut aufzufassen sein.

Die obige Zusammenstellung der wichtigsten Balzleistungen der Hühnervögel lässt eine Reihe von Lücken und Fragen noch offen.

Es wurde nur eine Auswahl unter den Hühnervögeln berücksichtigt, und selbst für die Mehrzahl der aufgeführten Arten liegt kein wirklich vollständiges Inventar der Balzleistungen vor. Bei Formen, die kaum je in Parks gehalten worden sind, ist das nicht erstaunlich; aber sogar bei zugänglichsten Arten können weniger auffällige Einzelheiten übersehen werden. Beim Pfau z. B. bemerkte ich im Mai 1958 eine zur Balz gehörende Verhaltensweise, die ich bisher übersehen habe, und die m. W. auch in der Literatur nirgends erwähnt ist: Gelangt eine Pfauhenne in die Nähe des

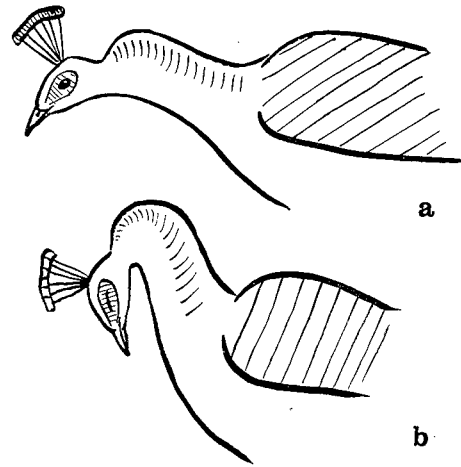


Abb. 11. Zum Vorspiel des Radschlagens gehört beim Pfau das Aufplustern des glänzenden Halsgefieders (a), oft auch das Schütteln des hängenden Kopfes bei geschlossenen Augen (b).

Hahns, so errichtet dieser nicht sofort sein Rad, sondern zeigt sich zuerst von der Seite mit auffällig «aufgeblasenem» Halsgefieder (Abb. 11 a). Eine Steigerung dieser Ausdrucksweise besteht darin, dass der Pfau seinen Kopf bei geknicktem Hals nach unten hängen lässt, leicht seitlich schüttelt und dazu die Augen schliesst (Abb. 11 b). Ausserdem pickt er dann gelegentlich wenige Male leer auf den Boden oder wischt sich durch seitliche Kopfbewegungen am Boden symbolisch den Schnabel ab. Oft werden diese Bewegungen mehr oder weniger ausgeprägt wiederholt. Kommt die Henne näher, so «schüttelt» dann der Hahn sein Rad auf. Die beschriebenen Ausdrucksweisen können aber auch mit Errichten des Rads wechseln, wenn die Henne in der Nähe bleibt, ohne vorerst auf das Rad zu reagieren; sie stellen also eine Art Vorspiel der Radszene dar. Sowohl als Vorspiel als auch hinsichtlich der besondern Kopfhaltung gemahnen diese Ausdrucksweisen an den Präsentiermarsch des Glanzfasans, der die symbolische Futtervermittlung einleitet, und könnten diesem sehr wohl homolog sein.

Sehen wir von der Unvollständigkeit der Balzbeschreibungen ganz ab, so bleibt immer noch manche Unsicherheit der Deutung. Das gilt etwa für die Balz des Truthahns und der Tetraoniden *Centrocercus* und *Pedioecetes*. Den hinsichtlich seiner Balz besonders unter Jägern berühmten Auerhahn habe ich überhaupt nicht berührt. Es fehlt — wenigstens mir — die genaue Kenntnis der Bezogenheiten der Balzleistungen auf die gesamte Situation! Folgende Fragen scheinen mir für eine Deutung wesentlich: Wie reagiert der balzende Hahn auf Annäherung bzw. Nähe eines andern Hahns, wie auf eine Henne; welches sind die unmittelbaren Einleitungen der Paarung? Eine genaue Abklärung dieser Punkte dürfte am ehesten die Feststellung von Homologien möglich machen.

Da in der Balz mancher Vögel Nest oder Nestbau eine Rolle spielen, ist die Frage naheliegend, ob entsprechende Leistungen in der Balz der Hühnervögel fehlen. Das Balzthema «Nest» dürfte nur bei denjenigen Vögeln

auftreten, deren Männchen an Wahl des Nistplatzes, Nestbau, Brüten oder Füttern nestgebundener Jungen beteiligt sind. Im allgemeinen trifft dies für die Hühnervögel nicht zu; aber es gibt sicher Ausnahmen. Beim Steinhuhn werden in kurzer Folge zwei Gelege erstellt; Hahn und Henne brüten dann je ein Gelege aus und führen die Kückenschar. Das Paar hat also sicher gemeinsame Beziehungen zum Nest; es darf deshalb vermutet werden, dass diese sich auch in der Balz in irgendeiner Weise zeigen. Präzise Angaben hierüber stehen mir allerdings nicht zur Verfügung.

Dass gelegentlich auch beim Haushahn ein «Interesse» am Nest, ja sogar eine Art Brüten vorkommt, zeigt der Bericht von BESENBECK (1950) sehr eindrücklich. Es wäre deshalb nicht erstaunlich, wenn auch in der Balz des Haushahns ein Anklang ans Brüten sich fände. Das scheint nun tatsächlich zuzutreffen: gelegentlich legt sich der Hahn bei der Henne in auffälliger Weise nieder. Auch KRUIJT, der die Verhaltensweise als «cornering» bezeichnet, hält es nicht für ausgeschlossen, dass es sich um ein symbolisches Brüten handelt.

Wenn also schon bei recht gut bekannten Formen noch manche Einzelheiten auf Beschreibung und Deutung warten, so muss dies für unbekanntere Arten noch viel ausgesprochener zutreffen, und zwar nicht nur hinsichtlich der Balzformen, sondern auch für die Beziehung zwischen Hahn und Henne in ihrer Gesamtheit. Im allgemeinen gilt die Grosszahl der Fasane als nichtehig. Da mag es befremden, dass ausgerechnet die Führungsrolle des Hahns in der «Ehegruppe» die Wurzeln der wichtigsten Balzleistungen geliefert hat. Vielfach werden die Begriffe ehig — nichtehig zu schematisch als Gegensätze gesehen. Wirklich nichtehig sind wohl vor allem die sozial balzenden Tetraoniden. Schon bei *Lagopus scoticus* aber zeigt sich sowohl die Tendenz der Hähne, Männchengesellschaften zu bilden, als auch zu einer «eigenen» Henne zu halten. Gerade das Schwanken zwischen diesen beiden Möglichkeiten dürfte viel häufiger vorkommen, als im allgemeinen angenommen wird. Auch der Jagdfasan bildet hierin keine Ausnahme. Gelegentlich halten sich Jagdfasanhähne über die Paarungszeit hinaus an ihr Weibchen und begleiten sogar nach dem Schlüpfen der Jungen die Mutter-Kind-Familie; es können aber auch im Mai Hähne in Zweiergrüppchen auf der Futtersuche getroffen werden (Mitt. von M. SCHWARZ, Basel)! Offenbar ist auch ausserhalb des Paarungskontakts geselliger Anschluss ein Bedürfnis, und dieser wird je nach Umständen in recht verschiedener Weise gefunden. Eines steht nun allerdings fest: dass bei den Phasianiden mit starkem Sexualdimorphismus zwischen Hahn und Henne niemals eine persönliche Beziehung von der Intensität und Dauerhaftigkeit der Ehen der Gänse und Schwäne auftritt. Viel eher lassen sich die Enten zum Vergleich heranziehen; auch bei ihnen kommt den Männchen meist ein Prachtkleid zu und erfolgt die Balz in Männergruppen als «Gesellschaftsspiel» (HEINROTH), auch bei ihnen ist das Weibchen nicht ein bis aufs letzte verteidigter Besitz.

Unsere Untersuchung über den Ursprung der Balzleistungen der Phasianiden legt nun den Schluss nahe, dass betonter Ehezusammenhang und ge-

ringer Sexualdimorphismus bei dieser Vogelgruppe die ursprünglichere Situation darstellen, die Verflachung der Paarbeziehung und die Entfaltung des männlichen Prachtgefieders dagegen die abgeleitete. Die Balzleistungen sind gleichsam «Erinnerungen» an einen ursprünglich engeren ehigen Zusammenhang, und zwar sind sie es durch ihre «Verhaltenswurzeln»:

- die Lateralpräsentation diene dem *Schaffen* einer differenzierten intimen Beziehung,
- Futtervermittlung und «Führung» hatten die Paarintimität zu *erhalten*,
- durch Rufen und Flügelschwirren etc. wurde die intime Gruppe *gegen artgleiche Konkurrenz durchgesetzt*.

Symbolisierung und Ritualisierung dieser Leistungen dagegen sind Zeugnisse funktionellen Wandels: die Bedeutung der Balz für den Ehezusammenhang tritt — je nach Art verschieden stark — zurück, und *betont erscheinen die Funktionen der Geschlechterfindung und der Koordination der Paarungsbereitschaft* (Synchronisierung). Mit dieser Verschiebung des funktionellen Schwergewichts muss die Entwicklung des männlichen Prachtgefieders in Verbindung gesehen werden: dieses ist nicht so sehr von Bedeutung für die Rollenverteilung in der Ehe (Elterrolle des Hahns — Kückenrolle der Henne) wie für *die Arbeitsteilung in der Geschlechterfindung und im Herbeiführen der Paarung*. Als auffällige, auf Distanz wirkende «Reizgestalt» lockt der Hahn die Henne an, und seine Balzleistungen auf geringe Distanz wirken stimulierend auf ihre Paarungsbereitschaft.

Von allgemeiner Bedeutung scheint mir in diesem Zusammenhang zu sein, dass offensichtlich weder die Beziehungen der Geschlechtspartner noch Ausdrucksdispositionen aus «Nichts» geschaffen oder erfunden werden! Neues entsteht durch Abwandlung des Alten nach Funktion und Form; das gilt insbesondere auch für Ausdruckswerte.

Es ist mir noch ein besonderes Anliegen, meiner Dankbarkeit Ausdruck zu geben gegenüber Herrn und Frau F. u. F. HAMERSTROM, Plainfield, Wisconsin, J. L. KRUIJT, Zool. Laboratorium Groningen, und M. SCHWARZ, Basel, für zahlreiche wertvolle Mitteilungen. Schliesslich gilt mein besonderer Dank E. SUTTER, Basel, für die Überprüfung des Manuskripts und mancherlei Hilfe und Anregung.

ZUSAMMENFASSUNG

Die vorliegende Arbeit befasst sich mit dem Studium der Homologien im Bereich der Balzleistungen der Hühnervögel, insbesondere der Phasianiden.

Im *ersten Teil* (Orn. Beob. 53: 182—201) wird nach Darlegung der Problemstellung die Pfauenbalz beschrieben und durch Vergleich mit dem «Radschlagen» von Glanz- und Pfaufasan als symbolisierte Futtervermittlung nachgewiesen.

Futtervermittlung lässt sich bei zahlreichen Phasianiden und weitem Hühnervögeln feststellen, ist bald echt, bald symbolisiert und in verschiedenster Weise ritualisiert. Auch in der sozialen Balz gewisser Tetraoniden tritt stark umgestaltete symbolische Futtervermittlung auf und zwar als Lockleistung über grosse Distanz — «booming» des Präriehahns, «Trudeln» des Birkhahns.

Die Futtervermittlung unter Hühnervögeln wird mit dem Balzfüttern der Singvögel, Papageien und anderer Vögel verglichen. Ihre funktionelle Schwankungsbreite

kann durch folgende Stichworte umrissen werden: ökonomische Funktion — Erhaltung der Paar-Intimität — Anlockung der Hennen durch den Hahn und Auslösen der Paarungsbereitschaft.

Der vorliegende *zweite Teil* behandelt nach Ausführungen über die einschlägige Fachliteratur

die Alarmzeichen und Stimmföhlungs-laute der männlichen Hühnervögel,
Stolzhaltung, Balzruf und Flügelschwirren,
Umkreisen, seitliches Andrängen und laterale Präsentation,
die soziale Balz des Birkhahns.

In der Schlussbetrachtung werden die Ergebnisse der Untersuchung zusammengefasst.

ZITIERTE LITERATUR

- ALLEN, A. A. (1930): The book of bird life.
— (1934): Sex rhythm in the Ruffed Grouse (*Bonasa umbellus*) and other birds. Auk. 51: 180—199.
- BAERENDS, G. P. und BAERENDS-VAN ROON, I. M. (1950): An introduction to the study of the ethology of cichlid fishes. Behaviour, Supplement 1.
- BEEBE, W. (1918—1922): A Monograph of the Pheasants. Bd. I—IV, London.
- BESENBECK, A. (1950): Beteiligung eines Hahnes am Legegeschäft der Henne. Zs. Tierpsychol. 7: 287—293.
- DAANJE, A. (1950): On locomotory movements in birds and the intention movements derived from them. Behaviour 3: 48—99.
- DELACOUR, J. (1951): The Pheasants of the World, London.
- GOETHE, F. (1937): Beobachtungen und Untersuchungen zur Biologie der Silbermöwe (*Larus argentatus*) auf der Vogelinsel Memmertsand. J. Orn. 85: 1—119.
- HEINROTH, O. und M. (1924—28): Die Vögel Mitteleuropas. Bd. I—IV, Berlin-Lichterfelde.
- HEINROTH, O. (1938): Die Balz des Bulwerfasans. J. Orn. 86: 1—4.
- HUXLEY, J. S. und BOND, F. W. (1942): The display of Rheinarts Pheasant (*Rheinardia ocellata*) Proc. Zool. Soc. London 111 A: 277—278.
- HÖHN, E. O. (1953): Display and mating behaviour of the Black Grouse (*Lyrurus tetrix*). Brit. J. Animal Behaviour 1: 48—58.
— (1955): Was gibt es an der Birkhahnbalz noch zu beobachten? Orn. Beob. 52: 52—57.
- KOZLOWA, E. V. (1947): On the Spring Life and Breeding Habits of the Pheasant (*Phasianus colchicus*) in Tadjikistan. Ibis 89: 423—428.
- LACK, D. (1939): The display of the Black Cock. Brit. Birds 32: 290—303.
- LORENZ, K. (1939): Die Paarbildung beim Kolkrahen. Zs. Tierpsychol. 3: 278—292.
— (1941): Vergleichende Bewegungsstudien an Anatinen. J. Orn., Ergänzungsband III: 194—293.
- MORRIS, D. (1957): Courtship of Pheasants. Zoo Life 12: 8—13.
- NETHERSOLE-THOMPSON, C. und D. (1938): Some observations on the sexual-life, display and breeding of the Red Grouse (*Lagopus s. scoticus*) as observed in Irverness-Shire. Brit. Birds 32: 247—254.
- PORTMANN, A. (1953): Das Tier als soziales Wesen. Zürich
- SAUER, F. (1956): Über das Verhalten junger Grasmücken, *Sylvia borin* (Bodd.) (Entwicklung und Spiele). J. Orn. 97: 156—189.
- SCHÄFER, E. (1934): Zur Lebensweise der Fasanen des chinesisch-tibetischen Grenzlandes. J. Orn. 82: 487—504.
- SCHLEIDT, M. (1954): Untersuchungen über die Auslösung des Kollerns beim Trutbahn (*Meleagris gallopavo*). Zs. Tierpsychol. 11: 417—435.
- STEINBACHER, G. (1941): Das Flügelschlagen der Fasane. Zool. Garten N. F. 13: 233—236.
- TINBERGEN, N. (1940): Die Übersprungbewegung. Zs. Tierpsychol. 4: 1—40.