Der Ornithologische Beobachter 73: 99—108 (1976)

Defensive Defäkation in der Vogelwelt

von HORST MESTER, Münster/Westfalen

1. Einleitung, Definitionen

Abwehrreaktionen, bei denen Körperausscheidungen dazu benutzt werden, einen Räuber zu verscheuchen, sind in verschiedenen Kreisen des Tierreiches verbreitet. Gliederfüßler verfügen über sehr unterschiedliche Methoden einer solchen *defensiven Sekretion*. EISNER & MEINWALD (1966) trennten (1.) das «Ausschwitzen» ekeliger Substanzen durch Drüsen, die über den gesamten Körper verteilt sind, von (2.) einem «Verdunsten» abschreckender Riechstoffe aus speziell dazu eingerichteten Organen und (3.) einem «Versprühen» von widerwärtigen oder ätzenden Sekreten, das oft über beträchtliche Entfernungen hinweg erfolgen kann. In diesen Fällen dient also die Ausscheidung übler Gerüche oder besonderer Körperprodukte, die unangenehme Hautreize hervorrufen, dazu, dass der Feind sich von seinem Opfer zurückzieht. Seltener, aber doch noch in mannigfacher Weise, finden sich derartige Methoden bei Wirbeltieren verwirklicht. Am besten bekannt ist ein solches Prinzip von Iltissen und Skunks. Manche Fledermäuse zetern nicht nur bei starker Beunruhigung und Angst, sondern beginnen dann auch aus Drüsen zu stinken, die an den Lippenwinkeln unter der Mundschleimhaut liegen. So bemerkte MOHR (1932) beim Abendsegler: «Je ärgerlicher das Tier ist, desto stärker die Riechstoffabsonderung, desto weiter sperrt das Tier das Maul auf.» Nestlinge von Sturmvögeln produzieren im Vormagen eine übel stinkende ölige Flüssigkeit. Die Vögel spucken sie gezielt nach jedem, der sie ernsthaft bedroht. Kobras, die ihr Gift bis zwei oder drei Meter weit einem Feind entgegenspritzen, stellen ein weiteres Muster dar.

Andere Verteidigungsformen, die bei Vertebraten häufiger vorkommen, bestehen darin, dass die ekeligen Gefühls- und Geruchseigenschaften normaler Körperausscheidungen zu diesem Zwecke eingesetzt werden, insbesondere die des Kotes und Harns, seltener die von Erbrochenem. In diesen Fällen müsste von *defensiver Exkretion* gesprochen werden. Als Beispiel dieser Verteidigungs- und Angriffstechnik sei das Spucken der Kamele und Lamas erwähnt. Die Tiere sprühen Speichel in das Gesicht eines Rivalen oder eines artfremden Gegners, und zwar offenbar stets in Richtung seiner Augenpartie, lassen aber bei fortgesetztem, heftigerem Streit zuweilen auch einen kräftigen Strahl halbverdauten Mageninhalts folgen.

Übergänge zwischen Verteidigungssekretion und -exkretion bestehen insofern, als z. B. bei vielen Säugern duftender Analdrüseninhalt dem Kot beigemischt wird, dessen Verteilung im Raum zur Reviermarkierung dient («Exkrementalschrift» zur Kennzeichnung des besetzten Territoriums). Der *direkte* Gebrauch von Darminhalt als Verteidigungsmittel sei hier als «*defensive Defäkation*» oder *Koproplemie* (von *kopros* = Kot und *polemos* = Krieg) bezeichnet. Entsprechende Verhaltensweisen finden sich bei vielen Reptilien, vereinzelt aber auch

in verschiedenen Vogelordnungen. Bei diesen aposematischen Reaktionen handelt es sich um ein sehr altes phylogenetisches Erbe, das sich jedoch (ebenso wie das «Bepinkeln» und das «Anspeien») in latenter Form bis hin in die menschliche Psychologie und Psychopathologie wiederfinden lässt (BILZ 1971, CHRISTOFFEL 1944, FENICHEL 1945 u. a.).

Unter formalen, rein deskriptiven Aspekten liesse sich noch eine dritte Abwehrtechnik den beiden gegeneinander abgegrenzten anfügen, nämlich das Schleudern körperfremder Substanzen in Richtung auf die Bedrohung. Dem Schema nach leiteten solche Techniken in einigen Fällen bereits zum Gebrauch eigentlicher Kampfwerkzeuge über. Erinnert sei hier an das dem Teich- und Blässhuhn, vielleicht auch einigen anderen Rallen eigene Übersprungsverhalten, bei dem Wasserfontänen aufgeworfen werden, sobald ein Räuber der Brut zu nahe kommt. Sehr eindrucksvoll war eine Tarnmethode, mit der sich Flussaale, die sich ufernah im Seichtwasser spanischer Salinen aufhielten, regelmässig auf die Flucht begaben: Mit kräftigem Schwanzschlag wirbelten sie eine grosse dichte Wolke schwarzen Schlammes vom Grunde auf, in deren Schatten sie sich blitzschnell dem Blick entzogen.

2. Die Nestverteidigungsreaktionen der Wacholderdrossel

FURRER (1975) äusserte den Verdacht, bei den stürmischen Angriffen, die die Wacholderdrossel *Turdus pilaris* gelegentlich auf Raubfeinde, nicht selten auch auf Menschen unternimmt, um sie vom Nest zu vertreiben, handele es sich um eine Gewohnheit, die womöglich in Mitteleuropa neuerdings zunehme. Dieses Verhalten, bei dem die Vögel oft mit Darminhalt auf den Gegner zielen, ist seit langem aus weit voneinander entfernten Gebieten bekannt.

Wir sahen es schon bei dem «Pionierpaar», das 1955 im mittleren Westfalen etwa 75 km vor der damals von der Art erreichten Ausbreitungsfrent nistete. In jenem Falle erfolgte das defensive Kotspritzen bereits 7 Tage nach der Ablage des letzten Eies (MESTER 1955). Entsprechende Attacken werden zumeist erst später im Brutablauf beobachtet, kurz bevor die Jungen das Nest verlassen oder auch noch, nachdem sie gerade ausgeflogen sind. Das allmähliche Anschwellen der elterlichen Verteidigungsbereitschaft und Angriffslust während der Brutzeit ist sehr charakteristisch. Es stellt eine Parallele zu der Intensitätssteigerung dar, die das «Verleiten» bodenbrütender Arten, deren Nachwuchs zu den Nestflüchtern gehört, erkennen lässt: Am leichtesten auszulösen und am schwersten erschöpfbar sind diese Täuschungs- und Ablenkungsmanöver in den letzten Tagen vor dem Schlüpfen der Jungen, sobald diese durch die Eischale Rufkontakt zu ihren Eltern aufgenommen haben, oder gleich nach der Geburt.

Unter den Befunden, die FURRER über das Verteidigungsverhalten der Wacholderdrossel am Brutbaum zusammenstellte, fallen zwei Besonderheiten auf. Dass die Vögel den Kotstrahl nach Möglichkeit auf den Kopf des Feindes richten, verdient auch im Hinblick auf das Zustandekommen dieser Verteidigungsreaktion Beachtung. Um einen Zufall handelt es sich bei der Trefferkumulation im Gesicht der verschiedenen angegriffenen Lebewesen sicher nicht. Der Kopf des Widersachers besitzt eine besondere «Valenz» (SMITH & HOSKING 1955). Der Schädel trägt aber nicht nur die markantesten Feindsignale, sondern stellt auch die Körperpartie dar, an der eine Schwächung oder Ausschaltung der Aktionsfähigkeit des Gegners am ehesten herbeigeführt werden kann. Manche Vogelarten, z. B. Rohrdommeln und Reiher, lassen zuweilen erkennen, dass innerhalb der Kopfkonturen des Feindes die Augen noch einen zusätzlichen Stellenwert als Angriffsziel besitzen. Für den Beringer solcher Vögel kann das gefährlich werden. Nachdem ich einmal mit einem alten Graureiher *Ardea cinerea* ein-

schlägige Erfahrungen sammelte — sein plötzliches Zustechen verletzte mich an der Nasenwurzel —, hielt ich diesem Tier den Kopf eines toten Artgenossen vor. Der erregte Vogel richtete die Schnabelstösse regelmässig auf die Augäpfel der Attrappe.

Des weiteren fällt bei den kopropolemischen Reaktionen der Drosseln oft die beträchtliche Menge Darminhalt auf, die ausgestossen wird. Das betonen die Beobachter häufig ausdrücklich. A. BOCK notierte am 4. 7. 1962 über die Beringung von 5 Wacholderdrossel-Nestlingen, die zwei oder drei Tage später ausflogen: «Ein Altvogel, wahrscheinlich das ♀, spritzte erstaunliche Kotmassen.» Der quantitative Unterschied zwischen einer gewöhnlichen Verdauungsentleerung und der Angst- oder Verteidigungsdefäkation kann sehr erheblich sein. Der vegetative Tonus des von Furcht ergriffenen Tieres wird in der Weise aktiviert, dass es akut zu einer starken Steigerung der Darmsekretion und -motilität kommt, wahrscheinlich gleichzeitig auch zu massiver Harnausschüttung. Es tritt «Durchfall» auf (s. Abschnitt 4).

Die Verteidigungsdefäkation richtet sich nicht nur gegen Bodenfeinde, sondern hin und wieder auch gegen Räuber, die sich fliegend nähern. HOHLT (1957) beschrieb solches Abwehrverhalten genauer: «Vereint zeternd» übersteigt eine Gesellschaft von Wacholderdrosseln «in einem eigenartigen Rüttelflug eine Krähe, auf die sie dann laut schreiend stossen» und «unglaublich heftig und zielsicher mehrmals Kot auf ihren Feind» ausspritzen. Der Mensch fällt diesen Manövern ebenfalls häufig zum Opfer.

3. Beobachtungen an anderen Drosselarten

Zwei weitere Angehörige der Gattung *Turdus* besprühen manchmal einen Angreifer gezielt mit Kot, wenn die Brut in Gefahr gerät. Deshalb könnte vermutet werden, dass diese Reaktionsweise sich phylogenetisch relativ früh entwickelte und im Verwandtschaftskreis der Drosseln unterschiedlich stark hielt. Über die Misteldrossel *T. viscivorus* schrieb ein anonymer Beobachter (v.D.S. 1886), ein Brutpaar sei so tief auf ihn herabgestossen, als er sich dem Nest näherte, dass die Schwingen der Vögel in sein Gesicht schlugen. Dabei liessen sie «dünnflüssigen Kot fallen». BIANCHI (1955) war wiederholt entsprechenden Sturzflügen eines Misteldrossel-Paares ausgesetzt, zunächst am Nest. Dann musste er noch einmal den Kotstrahlen der Vögel ausweichen, als er anschliessend die vor ihm davongeflatterten Jungen wieder einzufangen versuchte. Nachfolgend beschreibe ich zwei weitere derartige Beobachtungen:

Als W. PRÜNTE am 16. 4. 1959 zu einer Brut annähernd 8 m hoch in einem Birnbaum emporkletterte, attackierte eine der adulten Misteldrosseln den Beobachter mehrmals. Während der Angriffsflüge schnarrte sie jeweils erregt. Durch dicke Kotspritzer beschmutzte sie ihn treffsicher, noch ehe er das Nest erreicht hatte. Der zweite Altvogel, offenbar das ♂, verhielt sich viel scheuer. Fortwährend warnte er von einem benachbarten Wipfel herab, ohne aber jemals einen Angriff zu starten. Diese Brut erfolgte in einem grösseren Hausgarten. — Ebenfalls bei Vögeln der «Parklandschaftsform», nämlich bei einem Paar, das 1973 in derselben Stadt Nachwuchs aufzog, stellte A. BOCK ähnliches fest. Das Nest befand sich nur 3 m über dem Boden auf dem Seitenast einer Fichte, knapp 10 m von einem der hier vor kurzer Zeit errichteten Häuser entfernt. Am 23. 5. wurde versucht, die Altdrosseln in ein Japannetz zu locken, hinter dem ein ausgestopfter Waldkauz aufgebaut war. Das ♀ stürzte sich sehr schnell auf die Feindattrappe und verfang sich dabei in den Netzmaschen. Als wenig später der Brutbaum bestiegen wurde, setzten die Flugangriffe dieses Elternvogels sogleich wieder ein. Dabei «bekleckerte» die Misteldrossel den Beringer und seinen Helfer, der in der Nähe stand, so sehr mit Kot, dass sie es vorzogen, in eine benachbarte Garage auszuweichen, um

die Jungen dort ungestört markieren zu können. «Das ♂ trat währenddessen gar nicht mehr in Erscheinung. Es zeigte sich erst wieder, als die Jungen, die zu spät, nämlich schon fast flügge beringt wurden, nach dem Zurücksetzen in das Nest wieder aus der Mulde sprangen und in der Nähe in verschiedenen Fichten herumflatterten. Bemerkenswert war in diesem Fall, dass das ♀, obschon es den Darm doch bereits weitgehend entleert zu haben schien, als es gefangen, gemessen und beringt wurde, wenig später auch noch Kotmassen bei der Verteidigung der Jungen verspritzen konnte.»

Hier kam es zu den «dreisten», durch gezielte Defäkation unterstützten Angriffen auf den Menschen während einer Phase der Brutzeit, in der Ablenkungs- und Abwehrmassnahmen besonders leicht auslösbar sind, nämlich gegen Ende der Jungenaufzucht im Nest. Einmal wurden wir aber auch Opfer des Verteidigungskotens einer Singdrossel *T. philomelos*, die noch ihre Gelege bebrütete (MESTER 1957). Der Vogel sass sehr fest auf den Eiern, stürzte aus der Nestmulde direkt auf mich los, traf meinen Kopf und Oberkörper mit einem grossen Kotstrahl und verschwand anschliessend sogleich unter lautem Geschrei in einer der Jungfichten, zu denen auch der Brutbaum gehörte. Am 23. 4. 1961 wurde W. PRÜNTE ebenfalls von einem Singdrossel-♀, das er von dem Gelege aufgegraben hatte, energisch angefliegen und mit Darminhalt überschüttet.

Von der Rotdrossel *T. iliacus* wurden derartige Verteidigungsmassnahmen nicht bekannt. In Schwedisch-Lapland besuchte O. ARHEIMER (briefl.) in einem subalpinen Wiesen-Birken-Biotop im Laufe von sieben Jahren insgesamt etwa 500 Nester dieser Art, und zwar nach Möglichkeit jeweils täglich, bis die Jungen ausgeflogen waren. Die Bereitschaft der Drosseln, einen Feind vom Nest zu vertreiben, nahm gegen Ende der Brutzeit sehr auffällig zu. Einige griffen den Menschen dann sogar so wütend an, dass sie mit den Flügeln seinen Kopf berührten, doch keiner der Vögel entleerte währenddessen den Darm. Bei der Wacholderdrossel war das Kotspritzen als Verteidigungstechnik im selben Beobachtungsgebiet hingegen häufig. — Der Amsel *T. merula* steht dieses Verhalten zur Abwehr eines Nestfeindes offenbar ebenfalls nicht zur Verfügung. Jedoch zeigt sie sich zuweilen besonders «mutig», wenn sie ihren Nachwuchs bedroht sieht. BOLSINGER (1960) sah zur Brutzeit einmal ein Amsel-♂ «im Nacken einer Katze sitzen» und auf deren Kopf einhacken. Interessant wäre es zu wissen, wie die Ringdrossel *T. torquatus* sich verhält, um ihre Nestlinge zu beschützen. Sie ist Bodenbrüter, dem als Eigenart ein für Singvögel ungewöhnlich penetranter Körpergeruch nachgesagt wird. In Einzelfällen wurde beschrieben, dass eine Ringdrossel sich flügelahm stellte, um von ihrer Brut abzulenken.

Bei der Singdrossel wurde das Verteidigungsdefäzieren auch von BOPP und Mitarbeitern (1955) festgestellt. Sie knüpften daran den Verdacht, dass der Vogel früher Koloniebrüter war. Diese Schlussfolgerung setzt voraus, dass entsprechendes Vergräm-Verhalten sich erst bei Arten als effektives Verteidigungsmittel entwickeln konnte, die gesellig nisten. Von den Drosseln hätte dann nur die Art, die weiterhin häufig in enger Nachbarschaft zueinander brütet, solche Anhasreaktionen als festen Bestandteil ihres Verhaltensinventars herausgebildet. Bei den Verwandten hingegen, von denen vermutet wird, dass sie geselliges Nisten im Laufe der Evolution wieder aufgaben, sei das defensive Kotspritzen einer Rückbildung unterworfen gewesen, so dass es ihnen heute nur noch als Verhaltensmöglichkeit zur Verfügung stehe, von der sehr selten Gebrauch gemacht wird. Durch nichts lässt sich diese Hypothese konkret belegen. Unwahrscheinlich ist, dass die gegenüber artfremden Feinden herausgebildete Reaktion von den drei Drosseln, bei denen man sie unterschiedlich oft sehen kann, jeweils eigenständig erworben wurde. Vielmehr ist sie als Erbteil eines gemeinsamen Vorfahren zu betrachten. Deshalb aber zu unterstellen, in dieser Gattung müsse früher eine Neigung zum Koloniebrüten allgemein verbreitet gewesen sein, wirkt kurzschlussig.

4. Die psychophysiologische Stellung dieser Verteidigungsreaktion

Das defensive Koten leitet sich von allgemein-vegetativen Schreckauswirkungen ab. Eine lebhaftere Parasympathikus-Erregung führt bei höheren Wirbeltieren unter anderem zur Anregung der Peristaltik des Darmes und zur Entleerung seines Inhaltes, ebenso zur Ausschüttung der Harnblase. Körperliche Zeichen intensiver Angst sind an Vögeln, die zur Beringung gefangen wurden, oft deutlich erkennbar. Häufig kommt es zum Stuhlabgang, sei es, dass man Junge aus der Nestmulde hebt, sei es, dass die Alten im Netz oder in einer Falle ergriffen werden. Manche Arten, wie beispielsweise Kiebitze und Regenpfeifer, aber auch andere Limikolen, zeigen dann in der Hand des Menschen oft ein feinschlägiges, sehr frequentes Zittern der Beine und ausserdem aus den Nasenlöchern reichliche Absonderung wässrigen, dünnflüssigen Sekrets. Junge Kormorane und Sichler, ebenso Möwenküken erbrechen schon mehr oder weniger zersetzten Mageninhalt, noch ehe man sie ergreift. In diesem Zusammenhang ist bemerkenswert, dass von einigen aasverzehrenden Vogelarten berichtet wird, sie würgten einem Räuber halbverdaute Nahrung entgegen, um ihn von sich fernzuhalten. Alles das weist auf den gesteigerten Vagotonus. ANDREW (1956), MORRIS (1956) u. a. beschrieben zahlreiche Umstellungen autonomer Körperfunktionen wie die der Atem- und Kreislauffähigkeit oder auch der Thermoregulation, die sich bei Säugetieren und Vögeln in einer Konfliktsituation nachweisen lassen. Bei einigen Arten, die besonders sensibel sind, können die Zeichen stärkster vegetativer Erregung unmittelbar in den «psychogenen» Tod überleiten. Zu den äusserst leicht psychovegetativ irritierbaren Vögeln zählt eigentümlicherweise die Weidenmeise *Parus montanus*. Häufiger als ihre nächsten Verwandten, die weit weniger «stressempfindlich» sind, zeigt sie nach der Gefangennahme protrahiertes akinetisches Verhalten, und bemerkenswert oft sterben die Fänglinge später, ohne dass eine anatomische Schädigung dafür verantwortlich gemacht werden könnte.

Das Defäzieren in einer bedrohlichen Situation gehört also dem Instinktkreis der Fugalität an und primär nicht in den Rahmen aggressiver Verhaltensmuster. Bei überraschend aufgeschreckten Vögeln, die sich fürchten, sieht man häufig eine kräftige Darmentleerung. Von Reihern ist diese Reaktion so allgemein bekannt, dass sie sprichwörtlich wurde. Es zeigt sich, dass «Tiere verschiedenster Art auf behinderter Flucht einen offenbaren Erregungsüberschuss in Leibes- u. a. Harnentleerung abführen» (CHRISTOFFEL 1944). Zweifellos besitzt diese körperliche Antwort auf Erschrecken (oder auch auf ein Noch-in-Gefahr-Schweben) besondere biologische Bedeutung.

5. Die Wirkungsweisen dieses Abwehrverhaltens

Auf verschiedene Weise kann die «Angstdefäkation» selektiven Vorteil geboten haben. Durch diese Reaktion wird das Startgewicht bei der Flucht verringert. Vielleicht vermag das Tier sein Entkommen dadurch ein wenig zu beschleunigen. Diese Auswirkung hob SIMMONS (1955) als wesentlich hervor. Einer entsprechenden Interpretation ist entgegenzuhalten, dass ja beispielsweise auch Zwergtaucher *Podiceps ruficollis* regelmässig eine weisse «Kotwolke» hinter sich lassen, wenn ihnen ein Versteck am Ufer zu unsicher wurde und sie plötzlich in tieferes Wasser fliehen. Hier scheint sich ähnlich wie bei den neben ihnen fortswimmenden Aalen eher eine Tarnung des Fluchtweges oder eine optische Verwirrung des Verfolgers auszuwirken als das «Abwerfen von Ballast.»

Ein vom Kotstrahl getroffener Raubfeind, der nahe genug herankam, um den Fangbiss oder -griff anzusetzen, wird durch die in seinem Gesicht auftreffenden Kotstrahlen erschreckt und vielleicht sogar plötzlich in der Aktionsfähigkeit zu sehr beeinträchtigt, um im entscheidenden Augenblick zupacken zu können. Der auf «Verblüffung», Behinderung und Ekelreaktionen des Feindes aufbauende Vorteil, der den zunächst angeführten ergänzt, spielt bei grossen Tieren offenbar die ausschlaggebende Rolle. DATHE (1955) referierte eine Beobachtung, die E. M. LANG an fliehenden Afrikanischen Elefanten machte. Die Tiere bekamen oft «Durchfall», wenn sie panikartig von Angst ergriffen hinwegpolterten, und zuweilen sehe man dann «ganze Fontänen nach hinten spritzen». Undenkbar ist, dass bei diesen Kolossen das von SIMMONS angeführte Argument Gewicht besitzt. Parallelen zur Autotomie fallen auf.

FURRER (1975) überlegte, ob die Durchnässung des Felles oder Gefieders der von flüssigem Kot beschmierten Angreifer zusammen mit den erforderlichen Reinigungsprozeduren nicht zu einer so negativen Energiebilanz des gesamten Beuteerwerbversuches führt, dass dieser aufgrund von Lernerfahrungen schliesslich nicht mehr in einem entsprechenden Gefahrenbereich wiederholt wird. Derartige physiologische Nachwirkungen können die direkten Folgen des Koteinsatzes zusätzlich komplizieren. Gegenüber den unverzüglich während des Zusammenpralls der Kombattanten erkennbaren Wirkungen dieses Verteidigungsverhaltens sind sie jedenfalls von sekundärer Bedeutung. Wie sehr das Gefieder von Greifen bei den Attacken der Drosseln beschmutzt werden kann, beschrieb BEZZEL (1975). Mit verklebten Schwingen, flugunfähig geworden, kommen die Opfer dieser Angriffe manchmal um. Gleiches ist von Tieren bekannt, die von Sturmvögeln mit «Öl» beschmiert wurden. Aber schon die Tatsache, dass der Fäkalienstrahl sich ganz vorwiegend gegen den Kopf des Gegners richtet, spricht gegen die Annahme, eine mit dem Nasswerden des Feindes erzielte Störung seines Wärmehaushaltes sei der Faktor, der in diesen Räuber-Beute-Beziehungen ursprünglich den entscheidenden Ausschlag für die Weiterentwicklung des untersuchten Verhaltens gab. Das gilt, obschon auch der Kopf zum Wärmekern eines homoiothermen Organismus gehört.

Der Unterschied, ob das Kotspritzen zur Abwehr der individuellen Bedrohung oder zur Verteidigung der Brut, also im Dienste der Arterhaltung eingesetzt wird, verdient besondere Beachtung. Zur Unterstützung seiner Hypothese wies FURRER (1975) darauf hin, dass die Wacholderdrosseln ihre Angriffe oft aufgeben, nachdem der Feind das verteidigte Nest erreicht hat. Das trifft jedoch weder bei dieser Art noch bei anderen regelmässig zu. So steigerte sich in einer Kolonie der Flußseeschwalbe *Sterna hirundo* die Intensität der Flugangriffe zusehends, als W. LEMKE und ich uns etwas länger als sonst an einem der wenigen Nester aufhielten, die an diesem Tage schon Küken enthielten. Während ich am Boden hockte und sie der Reihe nach auf Ektoparasiten untersuchte, klatschten meinem neben mir stehenden Begleiter schliesslich kräftige Kotstrahlen eines Altvogels gegen den Kopf. Die Zielsicherheit des Angreifers war bemerkenswert.

Bei einigen Großsäugern scheint sich das «Bedrängnis- oder Furchtharnen und -koten» dahin weiterentwickelt zu haben, dass diese Körperfunktionen nunmehr auch bei sozialen Auseinandersetzungen als Droh- und Warnzeichen eingesetzt werden. Das Urinspritzen kann von den wütenden Tieren in einer Kampfsituation noch fortgesetzt werden, nachdem sie zum Verzweiflungsangriff übergingen.

6. Die Frage nach der phylogenetischen Herkunft der Kopropolemie

Eine vegetative Begleiterscheinung des Schreckens und der Furcht wurde also sekundär als wirkungsvolles Verteidigungsgehaben nutzbar gemacht. Das geschah schon sehr früh in der Stammesgeschichte. Viele Reptilien entleiden sich bei Bedrohung schwallartig des Darm- und Blaseninhaltes. Ganz treffend bemerkte MERTENS (1946) dazu, dass es sich vielleicht oftmals gar «nicht um eine echte aposematische Reaktion, sondern eher um den Ausdruck von Angst handelt. Trotzdem erscheint diese Handlung durchaus zweckmässig, weil der Feind in vielen Fällen durch die plötzliche Entleerung des übelriechenden Darminhalts von einem weiteren Angriff zweifellos abgeschreckt wird...» Das gleiche Verteidigungsprinzip, das manche Eidechsen und die meisten Schlangen benutzen, nämlich das Verbreiten penetranter, widerlicher Gerüche durch Sekretabsonderungen aus einem besonderen Drüsenpaar, die gleichzeitig mit der abrupten Ausscheidung von Darminhalt erfolgen, findet sich in der Vogelwelt bei den Nestlingen des Wiedehopfes *Upupa epops* wieder (DORNING 1929/30, SUTTER 1946). «Das ‚Stinken‘ als Folge der Bürzeldrüsentätigkeit beim nestjungen Vogel und das ‚Spritzen‘, bei dem flüssiger Kot aus der Kloake herausgeschleudert wird, bilden also zusammen erst die vollständige Schreck- und Abwehrreaktion, in der die Tiere in einen Starrezustand fallen» (MÜNCH 1952). Mit dem Flüggewerden verlieren sie die Fähigkeit, sich so zur Wehr zu setzen. Ihr Geruch macht diese Vögel für Raubtiere unappetitlich; laut NAUMANN (1905) verschmähten es Katzen, junge Wiedehopfe zu verzehren. Aus eigener Erfahrung kann ich bestätigen, dass auch tote Altvögel dieser Art im Freien lange liegen bleiben, ohne dass irgendein Aasfresser sie anrührt. Beim Wiedehopf werden Kot und Stinkdrüseninhalt von den Jungen sowie, zu deren Schutz, auch vom ♀, das alleine brütet, als Waffen eingesetzt. Das ♂ produziert kein entsprechendes Sekret (SUTTER 1948). Ähnlich wie diese Art und die Drosseln unterstützen bekanntlich auch einige Lariden ihre Angriffstaktik durch Kotspritzen, wenn es gilt, die Küken zu verteidigen.

Dabei zeichnet sich die Silbermöwe *Larus argentatus* dadurch aus, dass sie während der auf den Menschen oder auch auf Weidevieh gerichteten Abwehrstürze nicht nur Kot, sondern nach GOETHE (1956 und briefl.) manchmal auch Präventrikelinhalt ausstösst, diesen allerdings «vielleicht etwas seltener». Trotz jahrzehntelanger Erfahrungen, die er in vielen Brutkolonien sammelte, wurde GOETHE sich in der Frage, «ob die Darmentleerungen gezielt abgegeben werden, mit der Absicht, die Leute zu vertreiben», nicht ganz sicher. Früher scheint er die psychologische Wirkung der mit wütendem Geschrei vorgetragenen Attacken als hauptsächliches Wirkungsmoment eingeschätzt zu haben (also einen Faktor ähnlich dem, der im letzten Weltkrieg die «Stukas» auf alle Menschen im Zielgebiet der Bomber so besonders demoralisierend wirken liess). Dass die defensiven Exkretionen aber auch eine Waffe sind, die körperlich sehr schmerzhaft werden kann, verspürte GOETHE einmal auf Memmert am eigenen Leibe. Als eine heftig erregte Möwe mit einem dicken Paket noch lebender, erwachsener Herzmuscheln seinen Kopf bombardierte, habe dieser noch eine Weile gedöhnt. Der Autor meinte, eher als bei der Silbermöwe sehe es bei der Raubseeschwalbe *Hydropogone caspia*, «die aber auch jedes Mal beim Herabstossen auf Kolonieeindringlinge eine Darmentleerung vornimmt», danach aus, dass sie sich um Treffer bemühte (briefl. Mitt.).

Bemerkenswerterweise scheint der Gebrauch entsprechender Abwehr- und Abschreckungsmittel noch in einer weiteren Vogelordnung gelegentlich vorzukommen. JARVIS (1942) berichtete, nach Schilderungen, die er von auf der Sinai-Halbinsel lebenden Araberstämmen erhielt, spreize die Kragentrappe *Chlamydotis undulata* einem angreifenden Falken das Steuergefieder fächerartig entgegen, um ihm dann Kot in das Gesicht zu schleudern. Darauf, dass dieser Vogel sich in der gleichen Weise verteidigt wie eine bestimmte Schlangenart, machte schon ARMSTRONG (1965) aufmerksam. Die Grosstrappe *Otis tarda* gibt «dünnflüssigen, übelriechenden (Blinddarm-)Kot» von sich, wenn sie plötzlich aufgescheucht wird und sich mit Schrecklauten eilig in die Luft erhebt (GLUTZ u. a. 1973). Diese Parallelen deuten darauf hin, dass es sich bei der Defensivdefäkation um ein archaisches Reaktionsmuster handelt. In verschiedenen, gar nicht näher miteinander verwandten Vogelordnungen wurde es wieder aufgegriffen.

In anderer Weise findet sich derartiges Verteidigungsverhalten bei vielen Entenarten verwirklicht. Wenn sie bei überstürztem Verlassen des Nestes das Gelege nicht mehr zudecken und tarnen können, koten sie die Eier voll. SWENNEN (1968) zeigte, dass hungrige Frettchen und Ratten diese ihre Lieblingsnahrung verschmähen, sobald sie durch die stinkende Kloakenauscheidung brütender Eiderenten *Somateria mollissima* oder Löffelenten *Anas clypeata* verschmutzt wurde. Ausserhalb der Brutsaison besass der Kot der Vögel jedoch keinen Geruch oder Geschmack, der die Eierräuber von damit verunreinigter Beute abhielt. Auch F. GOETHE (briefl.) betonte, dass es sich bei dem häufigen Beschmieren des Geleges nicht um Zufall, sondern zweifellos um einen echten Schutzmechanismus handelt. Die Exkreme der weiblichen Enten stänken sogar für den Menschen «grauenhaft»; und nach den Feststellungen finnischer Beobachter wagten auf den Schären «selbst Füchse und Minke sich nicht an ein solches Gelege heran». SWENNEN vermutete, die Eiderente könnte diese Protektivmassnahme stärker als ihre engeren und weiteren Verwandten entwickelt haben, weil sie kein Verleit-Verhalten besitzt. Bei der Löffelente ist es aber häufig zu beobachten, so dass dieses Argument vielleicht nicht ganz stichhaltig ist.

Vermutlich lassen sich in einigen zufälligen Beobachtungen die Zwischenschritte erkennen, die zu dem eigentlichen, nicht mehr rein defensiven, sondern schon aggressiv gewordenen Kotspritzen überleiten. D. RISTOW (mdl.) wurde gelegentlich von einer Stockente *A. platyrhynchos*, die von ihrem Gelege in einer Kopfweide abstrich, so stark mit Fäkalien übersprüht, dass er das eindrucksvolle Ergebnis dieser Überraschung auf einem Foto festhalten liess. RUTHKE (1956) wurde von einer Stockente, deren Küken gerade ausschlüpfen, angefallen, gebissen, mit den Flügeln geschlagen und dabei «arg verschmutzt». Der selektive Vorteil, der zur Herausbildung kopropolemischer Verhaltensmuster führte, wäre darin zu erkennen, dass letztlich Bruten, an denen die von einem Störenfried überrumpelten, plötzlich zur Flucht gezwungenen Eltern zunächst aus Angst defäzierten und dabei den Raubfeind abschreckten, tatsächlich ein wenig häufiger von der Vernichtung verschont blieben als andere Gelege und Jungvögel.

ZUSAMMENFASSUNG

Verteidigungsverhalten, wie es Wacholderdrosselpaare öfter als gemeinsame Reaktion auf das Eindringen eines Raubfeindes in die Brutkolonien zeigen, kommt auch bei zwei anderen, stets einzeln nistenden Drosselarten vor, allerdings seltener. Die Mistel- und die Singdrossel können ähnlich vehemente, durch Kotspritzen in der Wirksamkeit entschieden unterstützte Angriffe auf einen Feind ihrer Nestlinge oder Gelege unternehmen.

Der Kotstrahl wird fast stets gegen den Kopf, in das Gesicht des Raubtieres oder der die Brut gefährdenden Menschen gerichtet. Schon deshalb erscheint es unwahrscheinlich, dass die negative Veränderung der Wärmebilanz, wie sie durch die Verunreinigung und das Nasswerden des Räubers hervorgerufen wird, der entscheidende Faktor ist, der zur Herausbildung dieses Abwehrverhaltens führte. Durch den Kotbeschuss fühlt das Raubtier sich unmittelbar abgeschreckt und oft auch behindert, ehe es die Beute packen kann. Autotomie-Prozesse weisen einige Ähnlichkeiten mit der «Kopro- oder Uropolemie» auf.

Die schwallartigen Kloakenentleerungen zum Zwecke der Verteidigung leiten sich von körperlichen Reaktionen ab, die das Fluchtverhalten begleiten. Erst in einem zweiten Entwicklungsschritt gewann diese Reaktionsweise nicht nur für das bedrohte Tier selbst die Funktion einer effektiven Abwehrwaffe, sondern auch beim Beschützen der Brut. Das Vorkommen der Defensivdefäkation in einigen weiteren Vogelordnungen wird vergleichsweise besprochen.

SUMMARY

Defensive defecation among birds

The same defensive reactions which the colonial Fieldfares show as an often coordinated response against an intruder are also found in the Mistle Thrush and in the Song Thrush, two non-colonial species. In these species, however, the behaviour is exhibited less frequently than in the Fieldfare. These thrushes sometimes vehemently attack potential predators near their nest, whereby the effectiveness of these attacks is greatly enhanced by the concomitant ejection of fecal matter. Nearly always the liquid excreta are directed to the face of the threatening animal or human being, sometimes with remarkable skill.

In conclusion, in the author's view, this very fact disproves the hypothesis that intensified heat loss due to soiling of the predator's plumage or pelage may have been of major importance for the evolution of this type of repelling behaviour. By means of excrements the dangerous animals are frightened away when they get sufficiently close for the final pounce on the prey. Phenomena known as «riddance», attempts to eliminate a structure that has been trapped in order to preserve the individual's life, show some analogy to «kopro-» or «uropolemic» behaviour.

It is thought that the defensive ejection of feces is a habit derived from bodily responses belonging to flight reactions. This behaviour, then, was originally the purely incidental expression of the bird's high general excitement. In a second evolutionary step it became a more defensively motivated reaction which provided protective effects not only to the individual itself but also proved effective for the defense of the offspring. The occurrence of defensive defecation in some other bird species is discussed.

LITERATUR

- ALCOCK, J. (1975): Animal behavior. Sunderland/Mass.
 ANDREW, R. J. (1956): Some remarks on behaviour in conflict situations, with special reference to *Emberiza* spp. Brit. J. Anim. Behav. 4:85—91.
 ARMSTRONG, E. A. (1965): Bird display and behaviour. New York.
 BAIER, E. (1974): Über das Anflug-Anhassen auf sitzende Vögel in Nestnähe durch Wacholderdrossel (*Turdus pilaris*) und Rauchschnalbe (*Hirundo rustica*). Orn. Mitt. 26:177—178.
 BEZZEL, E. (1975): Die Wirksamkeit der Kotattacken von Wacholderdrosseln (*Turdus pilaris*) auf Greifvögel. J. Orn. 116:488—489.
 BIANCHI, R. (1955): Misteldrosseln verteidigen ihre Brut durch Kotspritzen. Orn. Beob. 52:45—46.

- BILZ, R. (1971): Menschliche Anstossaggressivität (Mobbing). Dtsch. Ärztebl. 68:237—241.
- BOBACK, A. (1954): Zur Frage des «Harnspritzens» beim Feldhasen, *Lepus europaeus* Pallas, 1778. Säugetierkundl. Mitt. 2:78—79.
- BOLSINGER, A. (1960): Amsel greift Katze an. Gef. Welt 84: 119.
- BOPP, P., u. a. (1955): Beiträge zu Fragen des praktischen Vogelschutzes: Die Freibrüter. Vögel d. Heimat 25:90—96.
- CHRISTOFFEL, H. (1944): Trieb und Kultur. Basel.
- COLLIAS, N. E. (1944): Aggressive behavior among vertebrate animals. Physiol. Zool. 17:83—123.
- DATHE, H. (1955): Über die Schreckmauser. J. Orn. 96:5—14.
- (1963): Vom Harnspritzen des Ursons (*Erethizon dorsatus*). Z. Säugetierkd. 28: 369—375.
- DORNING, H. (1929/30): Die Ausscheidung der Bürzeldrüse der Wiedehopf-Jungen ein Schutzmittel. Aquila 36/37:354—355.
- EISNER, T., & J. MEINWALD (1966): Defensive secretions of arthropods. Science 153:1341—1350.
- EWER, R. F. (1968): Ethology of mammals. London.
- FENICHEL, O. (1945): The psychoanalytic theory of neurosis. New York.
- FURRER, R. K. (1975): Häufigkeit und Wirksamkeit des Angriffsverhaltens bei der Wacholderdrossel *Turdus pilaris*. Orn. Beob. 72:1—8.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N., K. M. BAUER & E. BEZZEL (1973): Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Bd. 5. Frankf./M.
- GOETHE F. (1956): Die Silbermöwe. Wittenberg-Lutherstadt.
- HAVERSCHMIDT, F. (1975): Angriffsverhalten der Trauerseeschwalbe *Chlidonias niger*. Orn. Beob. 72:280.
- HOHLT, H. (1957): Brutgemeinschaft Wacholderdrossel-Raubwürger und Wacholderdrossel-Turmfalk. Vogelwelt 78:48—53.
- JARVIS, C. S. (1942): Scattered shots. London; zit. n. ARMSTRONG (1965).
- LÜBCKE, W. (1975): Zur Ökologie und Brutbiologie der Wacholderdrossel (*Turdus pilaris*). J. Orn. 116:281—296.
- MERTENS, R. (1946): Die Warn- und Drohreaktionen der Reptilien. Abh. Senckenberg. Naturf. Ges. 471.
- MESTER, H. (1955): Eine Wacholderdrossel-Brut bei Fröndenberg/Ruhr. Natur und Heimat (Münster) 15:67—69.
- (1957): Gezieltes Kotspritzen bei einer Singdrossel. Vogelwelt 78:103.
- MOHR, E. (1932): Haltung und Aufzucht des Abendseglers (*Nyctalus noctula* Schreb.). Zool. Garten 5:106—120.
- MORRIS, D. (1956): The feather postures of birds and the problem of the origin of social signals. Behaviour 9:75—113.
- MÜNCH, H. (1952): Der Wiedehopf. Leipzig.
- NAUMANN, J. F. (1905): Naturgeschichte der Vögel Mitteleuropas, Bd. 4. Gera-Untermhaus.
- RUTHKE P. (1956): Angreifende Stockente. Vogelwelt 77:87.
- S., A. V. D. (1886): Beitrag zur Kenntnis der Misteldrossel. Orn. Monatsschr. 11:36.
- SIMMONS, K. E. L. (1952): The nature of the predator-reactions of breeding birds. Behaviour 4:161—171.
- (1955): The nature of the predator-reactions of waders towards humans, with special reference to the role of the aggressive-, escape-, and brooding drives. Behaviour 8:130—173.
- SMITH, S., & E. HOSKING (1955): Birds fighting. London.
- SUTTER, E. (1946): Das Abwehrverhalten nestjunger Wiedehopfe. Orn. Beob. 43:72—81.
- (1948): Stinksekret beim Wiedehopfweibchen. Orn. Beob. 45:165.
- SWENNER, C. (1968): Nest protection of Eiderducks and Shovelers by means of faeces. Ardea 56:248—258.
- TINBERGEN, N. (1952): Derived activities; their causation, biological significance, origin and emancipation. Quart. Rev. Biol. 27:1—32.