

Konrad Lorenz 1939
Die Paarbildung beim Kolkraben
Zeitschrift für Tierpsychologie 3(3): 278-292.

[OCR by *Konrad Lorenz Haus Altenberg* – <http://klha.at>]
Seitenumbrüche und -zahlen wie im Original.

Die Paarbildung beim Kolkraben

Eingegangen am 11. November 1939.

Das Zusammenfinden zweier verschiedengeschlechtiger Einzeltiere zur Bildung eines Paares wird bei den verschiedenen Tierformen durch das Ineinandergreifen bestimmter Instinkthandlungen gesichert, die von Gruppe zu Gruppe, ja von Art zu Art, sehr verschieden sein können. Überblicken wir nun die verschiedenen Formen der Paarbildung, wie wir sie im Reiche der

Wirbeltiere vorfinden, so ergibt sich folgender bemerkenswerte Tatbestand; Tiere, die sich verwandtschaftlich ganz ferne stehen, wie etwa Vögel und Knochenfische, zeigen ganz ähnliche, oft geradezu gleiche Verhaltensweisen; zudem kann die Paarbildung sehr vieler Vögel an die einer bestimmten Gruppe von Fischen erinnern, während sie bei anderen die engste Anlehnung an diejenige einer anderen Familie von Fischen zeigt. Auch ist die Art und Weise, wie sich die Vögel auf diese beiden Gruppen verteilen, im großen und ganzen unabhängig von ihrer systematischen Verwandtschaft. Es kann sich demnach bei diesen Parallelen nur um Konvergenzen handeln. Die Tatsache aber, daß diese Konvergenzen zustande kamen, macht es wahrscheinlich, daß es für reine Augentiere, wie es die Vögel und die in Rede stehenden Fische ausnahmslos sind, nur eine beschränkte Zahl von Möglichkeiten gibt, wie die Geschlechter zur Bildung eines Paares zueinander geführt werden können. Anders ist es kaum zu erklären, daß wir ein und denselben Typus geschlechtlichen Verhaltens wieder und wieder bei so verschiedenen Lebensformen verwirklicht finden. Unter den verschiedenen „Methoden“ der Paarbildung sollen uns nun zwei bestimmte näher beschäftigen, die wie oben angedeutet, in der Klasse der Vögel eine hervorragende Rolle spielen.

Beim ersten dieser beiden Paarbildungstypen der Vögel zeigen die beiden Geschlechter unter allen Umständen *v e r s c h i e d e n e* Instinkthandlungen, und es besteht *k e i n* *R a n g o r d n u n g s v e r h ä l t n i s* zwischen den Gatten eines Paares, während beim *z w e i t e n* *g r u n d s ä t z l i c h* *j e d e s* *E i n z e l t i e r* *ü b e r* *d i e* *I n s t i n k t h a n d l u n g e n* *b e i d e r* *G e s c h l e c h t e r* *v e r f ü g t* und erst durch bestimmte Vorgänge bei der Paarbildung dazu veranlaßt wird, den einen oder den anderen „Satz“ von Verhaltensweisen zu unterdrücken und rein männlich oder rein weiblich zu reagieren. Ferner gehört hier zur Paarbildung eine *r a n g o r d n u n g s m ä ß i g e* *U n t e r w e r f u n g* *d e s* *w e i b l i c h* *s i c h* *v e r h a l t e n d e n* *P a r t n e r s*, die A. A. ALLEN als „Inferiorismus“ bezeichnet.

Die erste Art der Paarbildung, bei der die Gatten des Paares einander „gleichberechtigt“ gegenüberstehen, finden wir unter den Knochenfischen bei manchen als Aquarienfische unserer Beobachtung leicht zugänglichen *C h r o m i d e n*, unter den Vögeln aber bei Reihern, Scharben und wohl auch bei vielen anderen, deren Verhalten in dieser Hinsicht noch unbekannt ist. Bei allen diesen Tieren sind *b e i d e* *G e s c h l e c h t e r* *a n n ä h e r n d* *g l e i c h* *g r o ß* und auch *a n n ä h e r n d* *g l e i c h* *g e f ä r b t*. Zumindest bildet nie nur das eine Geschlecht ein „Prachtkleid“ aus. *A l l e i n* *d i e* *i n* *b e i d e n* *G e s c h l e c h t e r n* *v e r s c h i e d e n e n* *I n s t i n k t h a n d l u n g e n*, die sozusagen als Geschlechtsmerkmale wirken, führen das Paar zusammen. So wählt oder erkämpft beim Nachtreiher das ♂ zu Beginn der Fortpflanzungszeit, ohne zunächst Bezug auf ein bestimmtes ♀ zu nehmen, einen Nistplatz, verteidigt ihn gegen andere ♂♂ und macht, während es bereits beginnt, seine erwachenden Instinkthandlungen des Nestbaues zu betätigen, durch einen eigenartigen dumpfen Lockruf alle unbemannten ♀♀ auf sich und seine Nestgründung aufmerksam. Geht schließlich ein ♀ auf die Aufforderung eines solchen zu Neste lockenden ♂ ein, so kommt es zu einem Balzverhalten, das bei beiden Geschlechtern annähernd gleich aussieht und, im Gegensatz zu denjenigen der später zu beschreibenden Gruppe von Vögeln, nicht zu einer Einschüchterung und Unterordnung des ♀ führt¹.

¹ Die von NOBLE (1938) für den Nachtreiher beschriebenen Rangordnungsverhältnisse zwischen den Gatten eines Paares beruhen auf einer Mißdeutung von Gefangenschaftserscheinungen bei zu vielen in kleinsten Flugkäfigen gehaltenen Vögeln.

Diesen nach Geschlechtern von vornherein verschieden reagierenden Tieren steht die zweite Gruppe von Arten gegenüber, bei denen jedes Individuum über zwei Sätze geschlechtlicher Instinkthandlungen verfügt, einen männlichen und einen weiblichen (sog. Ambivalenz), und bei denen erst die Paarbildung darüber entscheidet, ob ein bestimmtes Einzeltier sich in Hinkunft als Mann oder als Weib betätigt. Diesen Typus der Paarbildung finden wir bei manchen Labyrinthfischen und bei den allermeisten Vögeln. Bei beiden Klassen gehören ihm sowohl solche Formen an, die in beiden Geschlechtern gleich aussehen, daneben aber auch augenscheinlich alle solchen, bei denen das männliche Geschlecht ein ausgesprochenes Prachtkleid trägt. Besonders interessant verläuft diese Art von Paarbildung bei Formen mit gleichaussehenden Geschlechtern. Die Frage, was bei solchen Arten gerade zwei ungleichgeschlechtliche Individuen zum Paar zusammenführt, ist oft gar nicht leicht zu beantworten, zumal in der Gefangenschaft auffallend leicht zwei ♂♂ oder zwei ♀♀ sich verpaaren. Die Art und Weise, wie nun diese gleichgeschlechtliche Paarbildung unter natürlichen Lebensbedingungen verhindert wird, konnte ich an Dohlen und Kolkraben ziemlich genau untersuchen, und da ich von letzteren einige gute Lichtbilder des Paarungsverhaltens herstellen konnte, so möchte ich in dem vorliegenden Aufsatz die Paarbildung des Kolkraben als typisches Beispiel eines geschlechtlich ambivalent reagierenden und in beiden Geschlechtern gleich aussehenden Vogels näher besprechen. Doch seien einige theoretische Vorbemerkungen über den Labyrinthfischtypus der Paarbildung vorausgeschickt.

So unerwartet² es auch klingen mag: bei weitaus den meisten Vögeln bestimmt

² Herausgeberanm. O.K. : Andererseits fügt sich diese Ambivalenz des geschlechtlichen Verhaltens unserem sonstigen Wissen um die Geschlechtsbestimmung und Geschlechtsdifferenzierung gut ein. Daß es sowohl phänotypische als auch genotypische Geschlechtsbestimmung gibt, mit anderen Worten, daß dort Außenfaktoren, hier Innenfaktoren (z. B. bei der Taufliede das Zueinander von X-Chromosomen- und Autosomensubstanz) über das Geschlecht entscheiden, das gilt uns nur als Sonderfall des allgemeinen Gesetzes jeder Merkmalsbildung: Die Weiche läßt sich von außen wie von innen stellen (Tatbestand der Phaenokopien). Die Autosome aber dürften zumindest bei sehr vielen Tieren die ganze Variationsbreite aller Merkmale von voller Männlichkeit bis zu voller Weiblichkeit jedem Individuum mitgeben. Das folgt nicht nur aus den bekannten Geschlechtsumwandlungen nach Kastration und Einpflanzen der Keimdrüse des anderen Geschlechts, in geringerem Ausmaß, jedoch gleichsinnig nach Injektion von Geschlechtshormonen, sowie aus dem Auftreten von Intersexen, die beide Extreme gleitend miteinander verbinden. Auch wenn der Vater weibliche Geschlechtsmerkmale, die er gar nicht besitzt, auf die Töchter vererbt, z. B. der Stier den Fettgehalt der Milch, oder umgekehrt die Hirschkuh die Geweihform auf die Söhne, so ist das nur ebenso zu erklären. Endlich entwickelt sich z. B. bei den Säugern das Urogenitalsystem samt den äußeren Genitalien aus der gleichen, indifferenten Anlage zu den so außerordentlich verschiedenen Geschlechtsorganen des Männchens oder des Weibchens. Der Zeitpunkt der Entscheidung darüber, ob die Entwicklung die männliche oder die weibliche Richtung einschlägt, kann je nach der Tierart, ja selbst nach der Rasse gewaltig schwanken. So gibt es Froschrassen, deren Geschlecht schon im ersten Lebensjahr festliegt; andere schwanken noch im vierten Jahr unentschieden hin und her.

Während etwa bei inkretorisch gesteuerten Geschlechtsumwandlungen der Wirbeltiere die körperlichen und die Verhaltensmerkmale meist Hand in Hand gehen, fallen beide bei den normalen Vertretern der Vögel- und Fischarten, die sich nach dem Labyrinthfischtypus paaren, offenbar auseinander.

Ähnlich wie SPEMANN den scheinbar grundsätzlichen Gegensatz zwischen Mosaik- und Regulationseiern durch den Determinationsbegriff überbrückte und uns jene als früh-, diese als spätdeterminierende Entwicklungstypen unterscheiden lehrte, so könnte man hier sagen: Bei den Vögeln, die sich nach dem Chromidentypus paaren, werden Körpermerkmale und geschlechtliches Verhalten früh und etwa gleich früh determiniert; beim Labyrinthfischtypus dagegen ist die Determination des geschlechtlichen Verhaltens bis sozusagen jenseits der Geschlechtsreife

erst die Wahl des Geschlechtspartners, ein Vorgang, den wir auf Grund von weit mehr als einer bloßen Analogie als „Sich-Verlieben“ bezeichnen, ob das Individuum sich als Männchen oder als Weibchen betätigen, mit anderen Worten, w e l c h e n d e r b e i d e n S ä t z e v o n I n s t i n k t h a n d l u n g e n e s a u s ü b e n w i r d . Und gerade bei diesen Arten können wir scharf zwischen männlichen und weiblichen Sätzen von Instinkthandlungen unterscheiden, da die beiden nie untermischt auftreten oder gar Zwischenformen bilden. Das Tier handelt einem bestimmten Partner gegenüber stets rein männlich oder rein weiblich, und wenn auch durch Wechsel des Partners das reine Verhalten in jähem Übergange in das andere umschlagen kann, so kommt es doch nie zu Mischformen zwischen beiden.

Diesen Sachverhalt hat als erster W. CRAIG an Tauben experimentell nachgewiesen. Bei allen untersuchten Taubenarten zeigte jedes längere Zeit isoliert gehaltene Tier jenes Verhalten, das allgemein als „m ä n n l i c h e“ Balz bekannt ist. Wenn CRAIG aber zu einem solchen isolierten, als Männchen sich gebärdenden Vogel einen ebensolchen, aber stärkeren und temperamentvolleren brachte, so verschwand das Balzverhalten des schwächeren in kürzester Zeit und machte bald einem Verhalten Platz, das als dasjenige der weiblichen Paarungsaufforderung zu erkennen war. Für diesen ganzen Vorgang war das Geschlecht beider Tiere durchaus gleichgültig, ebenso war es nicht nötig, daß die Tiere in körperliche Berührung miteinander kamen. Wenn man nur ihre Käfige nahe zusammenstellte, erlosch das Balzverhalten des jeweils schwächeren Vogels. Daß dieses „Nicht-Aufrecht-Erhalten-Können“ des männlichen Gehabens einem stärkeren Artgenossen gegenüber auf einer Art von Einschüchterung beruht, steht über allem Zweifel. Auch im Freileben weicht bei solchen Vögeln, wie man oft genug beobachten kann, ein schwächeres ♂ dem stärkeren und zieht die Flucht einem tatsächlichen Zusammenstoß vor. Nur kommt es unter natürlichen Bedingungen, also bei freier Wahl des Geschlechtspartners unter normalen, wilden Vögeln wohl nie zu einer geschlechtlichen Bindung zwischen zwei ♂♂, die bei dem schwächeren von beiden den weiblichen Satz von Instinkthandlungen hervortreten ließe. HEINROTH hat solche Instinkthandlungen, die die Funktionen der Drohung gegen andere ♂♂ und der Werbung gegenüber dem ♀ in sich vereinigen, sehr treffend als I m p o n i e r g e h a b e n bezeichnet. Ein schwächeres ♂ reagiert auf das Imponiergehaben des stärkeren mit Flucht, ohne daß es vorher zum Kampfe kommen muß. Diese spezifische Form der Einschüchterung scheint uns bei allen ambivalent reagierenden Vögeln die Vorbedingung dafür zu sein, daß ein Individuum überhaupt weiblich reagieren kann. Isolierte Stücke beider Geschlechter reagieren stets männlich, ebenso auch, wie ich an Dohlen zeigen konnte, starke ♀♀ im Verbands, solange sie in ihm rangordnungsmäßig die Spitze bilden. Eine eigenartige Erscheinungsform desselben Verhaltens beobachtete der Wiener Tierimporteur und Papageienzüchter GRASL an Spitzschwanzamadinen, *Poephila acuticauda*. Brachte er einzeln gehaltene Stücke dieser in beiden Geschlechtern gleich aussehenden Vögel plötzlich mit einem Artgenossen zusammen, so schritten sie fast regelmäßig sofort zur Begattung. Er gedachte, sich diese Reaktion zum Erkennen der Geschlechter zunutze zu

hinausgeschoben und aus dem Bereich der Entwicklungsphysiologie hinaus in den des geschlechtlichen Erlebens des ausgewachsenen Individuums hineingerückt. Zudem ist der Begriff der Determination in Strenge nicht mehr anwendbar, da er ja einen einmaligen Vorgang bezeichnet. Genauer müßte man also sagen, das Verhalten werde überhaupt nicht determiniert. Die ererbte a l t e r n a t i v e M o d i f i k a b i l i t ä t wird so oder so durch den psychischen Außenfaktor des Sichverliebens so oft entschieden, wie das Individuum sich verliebt. Sichverlieben in einen rangordnungsstärkeren Partner gibt das volle weibliche, das in einen schwächeren die volle männliche Verhaltensweise frei; intersexuelles Verhalten kommt nicht vor, aber die Alternative kann bei jeder neuen Anpaarung umschlagen.

machen, mußte aber bald feststellen, daß dies so nicht möglich war. Wenn er nämlich einen Vogel zu einem anderen in den Käfig setzte, traten sich die Vögel zwar sofort, aber immer in der Weise, daß der schon länger im Käfig befindliche die Rolle des ♂, der frisch hinzugekommene die Rolle des ♀ übernahm. Der Neuling im Käfig ist durch den eben vollzogenen Umgebungswechsel viel zu verschüchtert, als daß er die zum männlichen imponiergehabene nötige „Prahlstimmung“ aufzubringen vermöchte. Daher spricht er sofort mit seinem weiblichen Satz von Triebhandlungen auf den ihn bedrängenden Artgenossen an, ganz gleichgültig, ob er selbst ein ♂ oder ein ♀ ist.

Würden alle Einzelwesen dieser Art auch in der Freiheit so völlig ambivalent reagieren, so müßten sich in der Hälfte der Fälle gleichgeschlechtige Paare bilden. Es fragt sich, wie das verhindert wird. Bei sehr vielen Formen, z.B. bei Steißfüßen, manchen Rallen, Tauben u. a. wissen wir darüber heute fast gar nichts. Bei sehr vielen Vögeln mit gleicher Färbung beider Geschlechter spielt die Körpergröße des ♂, die ebenso wie seine allgemeine Lebhaftigkeit und Tatenlust diejenige des ♀ übertrifft, eine wichtige Rolle bei dem Zusammenfinden „richtiger“ Paare. Nach A. A. ALLENS Feststellungen sind bei *Bonasa umbellus*, einem amerikanischen Waldhuhn, Größe und Angriffslust allein als Geschlechtsmerkmale wirksam. Als er einmal ein besonders starkes und mutiges Weibchen mit dem schwächsten und von allen Genossen verprügelten Exemplar aus einer ganzen Schar von Männchen zusammenbrachte, kam es tatsächlich zu einer Paarung mit vertauschten Rollen. Die Geschlechtsdrüsen solcher verschüchterten, sich weiblich verhaltenden Männchen zeigten nicht die sonst in der Brunstzeit auftretende Vergrößerung.

Die Beziehungen zwischen Verhalten und Gonadenreife sind bei verschiedenen ambivalenten Vogelarten durchaus verschieden. Bei manchen Weibchenpaaren legen die sich männlich verhaltenden Partner Eier, so bei Tauben, bei einem ♀♀-Paar der chilenischen Pfeifente (*Mareca sibilatrix*) u. a. Bei Kanadagänsen legte das übergeordnete ♀ nicht, ebenso scheint es in der Regel bei männlich sich verhaltenden Haushennen zu sein. Die Verhinderung der Hodenreife bei dem von ALLEN untersuchten „inferioristischen“ *Bonasa*-♂ braucht durchaus nicht in unmittelbarer Beziehung zum Verhalten zu stehen; die dauernden Verfolgungen der übergeordneten ♂♂ können den Verfolgten körperlich dermaßen schädigen, daß bei ihm die Brunsterscheinungen ausbleiben. Es kann also nur das Nicht-Legen übergeordneter ♀♀ als unmittelbare Folge der äußeren Reizsituation gewertet werden.

Wenn, wie wir sahen, bei vielen Arten der Unterschied in der Körpergröße es unwahrscheinlich macht, daß ein Weibchen die Rolle des einschüchternden, männlich sich verhaltenden Partners übernimmt, so kommen bei einer ganzen Reihe von Formen noch die besonderen körperlichen Merkmale des männlichen *P r a c h t k l e i d e s* hinzu. In einigen Fällen wirkt es ganz so, wie sich DARWIN das vorgestellt hat, ausschließlich auf die Weibchen und zieht sie an. Es sind dies einerseits die Kampfäufer, Birkhähne, Pfauen, wohl auch manche Paradiesvögel und andere mehr, bei denen die Männchen untereinander nicht ernstlich kämpfen, sondern eine sogenannte soziale Balz haben, d. h. gemeinsam an bestimmten Plätzen balzen. Bei den weitaus meisten prachtkleidbegabten Vögeln aber wirkt dies auffallende Kleid der ♂♂ nicht nur anlockend auf das einen Gatten „wählende“ ♀, sondern mindestens ebenso sehr im Sinne einer Einschüchterung auf alle Artgenossen. Ähnliches gilt für Reptilien und manche Fische. So wagten, wie LISSMANN beobachtete, die ♀♀ des Kampffisches *Betta splendens* nicht, ♂♂ zu bekämpfen, die weit schwächer und kleiner waren als sie selber, weil deren imponierend

gespreizte Flossen sie einschüchterten. Bei Vögeln wirkt ein hochausgebildetes männliches Prachtkleid in den allermeisten Fällen ebenfalls durchaus im Sinne des Imponiergehabens, d. h. es schüchtert das ♀ erst einmal ein und hemmt dadurch dessen männliche „Triebgar nitur“; erst in zweiter Linie löst es seine spezifisch weiblichen Antworthandlungen aus. Also ist bei solchen stark sexuell-dimorphen Vögeln jedes ♀ von vornherein jedem ♂ im Range untergeordnet. Dieselben ♀♀ aber offenbaren, wenn man sie ohne ♂♂ hält, die latent immer vorhandene Ambivalenz ihrer Instinktausstattung und führen alle männlichen Handlungen durchaus vollständig aus. Ist kein Hahn auf dem Hühnerhof, so beginnt, wie jeder Züchter weiß, die ranghöchste Henne unweigerlich sehr bald sich als Hahn zu benehmen. Auch die Hühner zeigen also, trotz der großen Geschlechtsunterschiede ihrer Kleider, im wesentlichen dieselbe Zweifheit der Triebausstattung, wie die schon beschriebenen Tauben, Dohlen usw. Die Wirkung der männlichen Prachtkleider drückt sich eigentlich nur darin aus, daß sich Paare aus zwei ♂♂ viel schwerer bilden, als bei den ersterwähnten Vögeln. Während sich nämlich bei Tauben, Dohlen, Gänsen, Schwänen und anderen in beiden Geschlechtern gleich aussehenden Arten Männchenpaare etwa ebenso häufig und leicht bilden und auch experimentell herstellen lassen, wie Weibchenpaare, finden wir bei Fasanen, Haushühnern, geschlechtlich verschieden gefärbten Enten usw. ungemein häufig Weibchenpaare, hingegen so gut wie nie zwei ♂♂ zu einem Paare vereinigt; und zwar offensichtlich deshalb, weil das dauernd vorhandene Prachtkleid verhindert, daß ein ♂ von einem anderen als ♀ aufgefaßt wird. Es wirkt sozusagen wie ein „eingefrorenes Imponiergehaben“ und ist auch zweifellos soweit in die sonstige Wesenheit des Einzeltieres eingewoben, daß ihm ein weibliches Gebahren schwer wird. Es kann bei solchen Formen zwar das unscheinbare ♀ das volle Imponiergehaben des ♂ entfalten und anderen ♀♀ gegenüber zur Schau stellen, nicht aber kann das weit höher differenzierte ♂ seine Balz-Differenzierung rückgängigmachen und das ♀ spielen. Es ist bisher bei Arten mit starkem geschlechtlichem Dimorphismus, im Gegensatz zu unzähligen Beispielen von Weibchenpaarbildung, meines Wissens nur ein einziges Mal vorgekommen, daß ein Männchen das gesamte weibliche Paarungsverhalten beobachten ließ, und zwar bei der Brautente (*Lampronessa sponsa*), von der HEINROTH zwei Männchen hielt deren eines sich dem anderen gegenüber in jeder Hinsicht als Weibchen benahm.

Wenn nach alledem das Prachtkleid der Männchen bei geschlechtlich verschieden gefärbten Vögeln keine grundsätzlich andere Rolle spielt, als die Körpergröße und etwas größere Aktivität der Männchen anderer Formen, so kann es auch die im Sinne der Arterhaltung höchst schädliche Bildung gleichgeschlechtiger Paare nicht sicher verhindern. Wie schon eingangs erwähnt, legt erst die Wahl des Partners es fest, welche der beiden latent stets vorhandenen Ausstattungen mit Triebhandlungen bei einem Vogel in Erscheinung tritt. Die Wahl des Partners scheint nun bei geschlechtlich ambivalent reagierenden Vögeln der einzige Vorgang zu sein, der direkt und offenbar auf hormonalem Wege von dem Vorhandensein der einen oder der anderen Keimdrüse gesteuert wird. Wir können im Versuch ein Lachtauben-, Dohlen- oder Höckerschwanmännchen jederzeit dazu veranlassen, sich in ein anders ♂ zu verlieben. Beobachten wir aber in einer größeren Schar die freie Wahl der Geschlechtspartner, was ich bei freifliegenden zahmen Dohlen auf das genaueste tun konnte, so stellt sich bald ziemlich einwandfrei heraus, daß sich ♂♂ nur in rangordnungs m ä ß i g untergeordnete, ♀♀ nur in übergeordnete Stücke verlieben.

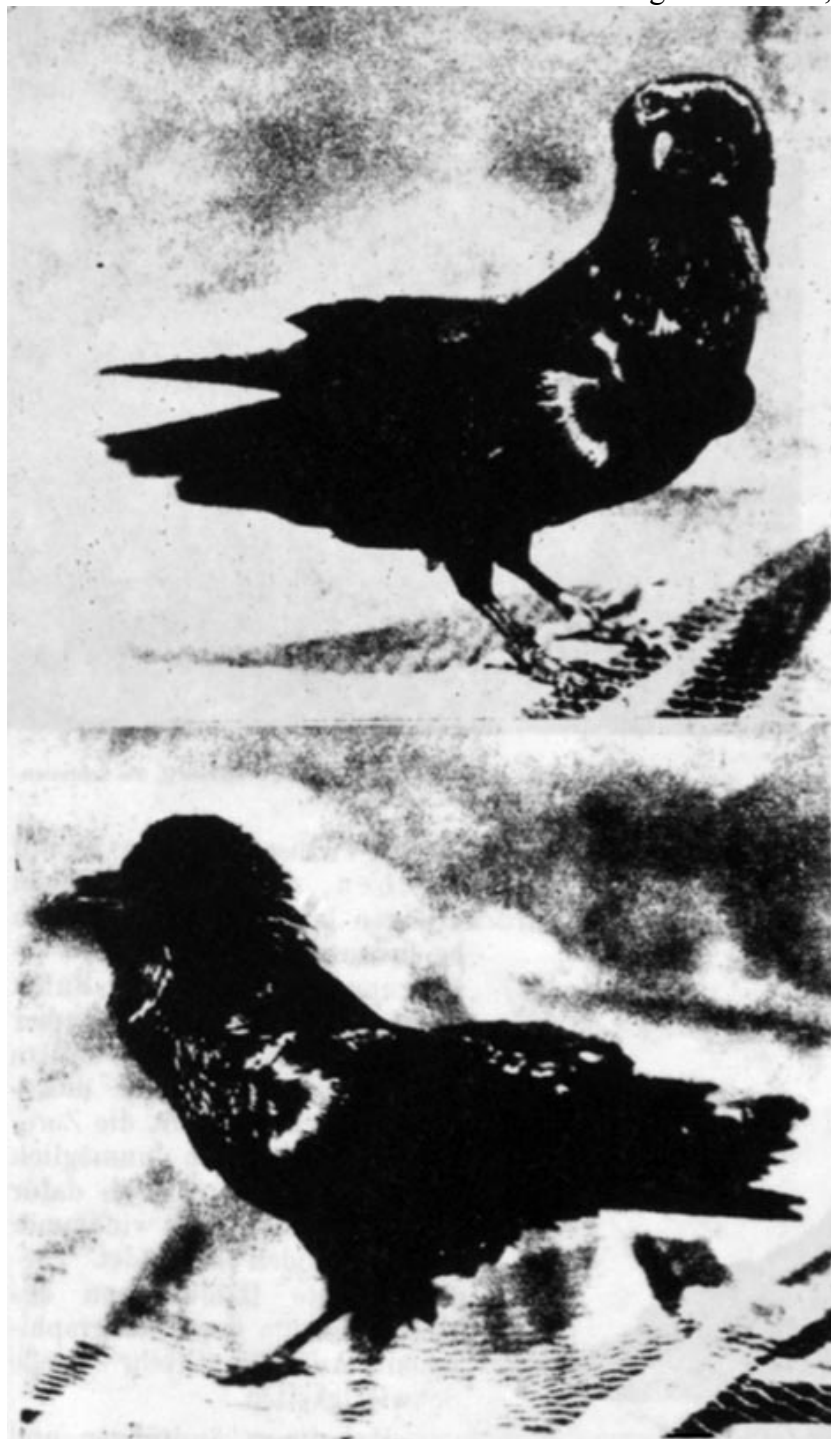
Bei Silbermöwen (*Larus argentatus*) ist dies offenbar ganz ebenso: Obwohl sich die Gewichte der Geschlechter weitgehend überschneiden und die ♂♂ nur im Durchschnitt und keineswegs absolut schwerer als die ♀♀ sind, fand GOETHE beim Wiegen sehr vieler Paare kein einziges, in dem das ♂ leichter als das ♀ war! Dieses hormonal geschlechtsgebundene Wählen eines stärkeren bzw. schwächeren Partners leistet tatsächlich Gewähr für das Zusammenkommen ungleichgeschlechtiger Paare unter der einen Voraussetzung, daß in der Rangordnung der vorhandenen Tiere ein ♂ an der Spitze steht und ein ♀ den letzten Platz einnimmt, was bei den geschlechtsgebundenen Größenverschiedenheiten im Freileben so gut wie immer der Fall sein dürfte. Im Versuch erzeugte gleichgeschlechtige Bindungen werden bei manchen Vogelarten gelöst, wenn ein vollwertigerer Artgenosse des anderen Geschlechtes hinzutritt; bei anderen überwiegt die persönliche Bindung, wie häufig bei Haustauben, besonders aber bei manchen Gänsen. Das Hinzusetzen des „richtigen“ Geschlechtspartners hat oft eine geradezu überraschende Wirkung. Mit Recht nennt es CRAIG eines der eindruckvollsten Erlebnisse, wie eine in jeder Hinsicht als temperamentvolles, kampfbereites ♂ sich gebärdende Lachtaube bei Hinzusetzen eines wirklichen, und zwar stärkeren, ♂ im Laufe von wenigen Minuten sich in eine „sanfte Jungfrau“ verwandelte. Einen vielleicht noch plötzlicheren Umschlag beobachtete ich bei einer Rostgans (*Casarca ferruginea*). Freund ANTONIUS vom Schönbrunner Tiergarten lieh mir ein Paar, dessen ♂ eine neuseeländische schwarze Kasarka (*Casarca variegata*) war, während das ♀ der rostfarbenen osteuropäischen Form angehörte. Ich kannte beide Tiere seit Jahren und hatte ebensowenig wie Professor ANTONIUS irgendwelche Zweifel an ihrem Geschlecht. Als ich sie jedoch auf meinem Teich freiließ, zeigte sich die Rostgans vom ersten Augenblick an stark zu einer unverheirateten weiblichen Nilgans (*Alopochen aegyptiaca*) hingezogen und brachte schon nach wenigen Stunden den vollen männlichen Balzlaut der roten Kasarka, den wir in all den Jahren ihres Schönbrunner Aufenthaltes nicht zu hören bekommen hatten! Das Tier war tatsächlich ein ♂, wie ich bei späteren Paarungen an dem Vorhandensein eines Penis und später durch die Zucht von Mischlingen einwandfrei feststellen konnte. Sicherlich war diese rote Kasarka im Schönbrunner Tiergarten dadurch in die weibliche Rolle gedrängt worden, daß sämtliche vorhandenen Gattungsverwandten stärker und rangordnungsmäßig übergeordnet waren. Es ist nämlich die neuseeländische Form, der alle anderen Kasarkas des Gartens angehörten, wesentlich stärker und auch kampfesmutiger als die osteuropäische Rostgans. Dieser Rostgänserich stand, vom Augenblick seines plötzlichen Umschlagens vom weiblichen zum männlichen Verhalten an, seinem bisherigen, gleichgeschlechtigen Paarungspartner feindlich gegenüber. Anders verhielt sich ein Kolkrabenweibchen in einer gleichartigen Lage. Ich hatte im Frühling des Jahres 1932 zwei einjährige Kolkraben, die trotz ihrer Unreife ganz wie alte Vögel balzten und die ich damals, eben nach ihrem gegenseitigen Balzverhalten, unbedingt für ein Paar hielt. Ich mußte diese beiden Vögel eingesperrt halten, um sie vor den wütenden Verfolgungen meines freifliegenden zahmen und um ein Jahr älteren Rabenpaares zu schützen. Später ergaben sich Störungen im Liebesleben des älteren Paares, auf die wir noch zurückkommen werden, und diese Streitigkeiten führten schließlich dazu, daß das alte ♀ auf Nimmerwiedersehen davonflog. Als ich nun die beiden einjährigen, miteinander gepaarten Raben zu dem ♂ ins Freie ließ, ging zu meinem Erstaunen der sich bisher als ♂ gebärende Vogel sofort in weiblicher Weise auf die Balzhandlungen des alten ♂ ein und verpaarte sich bald mit ihm. Dieses ♀ gab damit

aber durchaus nicht sofort seine Liebesbeziehungen zu dem anderen einjährigen ♀ auf, sondern spielte diesem gegenüber noch längere Zeit die Rolle des ♂. Erst allmählich trat eine Entfremdung zwischen den beiden ein. So scharf getrennt die männlichen und weiblichen Verhaltensweisen in jenem Sinne sind, daß nie Zwischenformen oder Übergänge zwischen ihnen vorkommen, so können sie doch hintereinander, ja sogar gleichzeitig abwechselnd von einem und demselben Individuum zwei verschiedenen Partnern gegenüber gebraucht werden. Das schon einmal erwähnte alte Dohlenweibchen, das als „Spitzentier“ meiner Dohlenkolonie gezwungen war, sich als ♂ zu benehmen, zeigte später genau dasselbe Verhalten, wie es eben von dem einjährigen Kolkrabenweibchen beschrieben wurde. Als sich nämlich ein über 2 Jahre abwesendes, sehr starkes altes ♂ wieder in der Kolonie einstellte, verliebte sich das alte ♀ sofort in dieses und paarte sich mit ihm, ohne aber seine Beziehungen zu seiner bisherigen Partnerin, dem jüngeren untergeordneten ♀, abzubrechen.

Alle Vogelarten, bei denen jedes Individuum über die Instinkthandlungen beider Geschlechter verfügt, verpaaren sich stets nur nach Herstellung einer Rangordnung, in der das ♂ über dem ♀ steht. Nun gibt es aber eine ganze Anzahl solcher ambivalent reagierender Vogelformen, bei denen die Rangordnung zwischen den Gatten eines verheirateten Paares niemals in Erscheinung tritt, weil sie ganz einfach niemals in Streit miteinander geraten, sondern stets „ein Herz und eine Seele“ sind. Gerade bei diesen Formen spiegelt sich nun der ursprüngliche Rangordnungskampf, der die männlichen Reaktionen des ♀ durch Einschüchterung zu unterdrücken hat, in dem instinktmäßigen Zeremoniell der Paarbildung sehr deutlich wider, wenn es auch nie zu wirklichen Kämpfen kommt, sondern stets bei dem einschüchternden Imponiergehaben des Männchens sein Bewenden hat. Ein typisches Beispiel eines solchen zur Zeremonie gewordenen Rangordnungskampfes finden wir bei den „Liebesspielen“ sehr vieler Fische, besonders Labyrinthfische, in stark abgeänderter spezialisierter Form auch bei dem Cichliden *Hemichromis* u. a. Die Labyrinthfische und manche Cichliden sind außer den Vögeln, soweit bisher bekannt, die einzigen Tiere überhaupt, bei denen jedes Individuum über den vollen Instinktschatz beider Geschlechter verfügt. Ein anderes Beispiel stellt die Paarbildung des Kolkraben dar, die uns nun beschäftigen soll. Zu ihrem richtigen Verständnis mußte alles Bisherige gesagt werden.

Der heranreifende Kolkrabe zeigt schon lange, bevor er fortpflanzungsfähig ist, geschlechtliche Reaktionen: so nimmt er Balzstellungen ein, versucht gelegentlich andere Raben zu treten usw. Insbesondere zeigen schon wenige Monate alte Tiere die weibliche Paarungsaufforderung, die in flachem Hinducken und raschem Hin- und Herzittern der leicht geöffneten Flügel und des Steuers besteht. Zahme Stücke pflegen diese Handlung sozusagen als Ausdruck allgemeiner Ergebenheit dem Pfleger gegenüber zu betätigen, so daß ich vor Jahren, als ich über die Zwiefältigkeit des geschlechtlichen Verhaltens dieser Tiere noch keine Erfahrungen hatte, stets meinte, alle meine jungen Raben seien ♀♀. Da das zahme Tier den Pfleger in seiner Machtstellung als übergeordnet empfindet, ist dieses weibliche Verhalten der Jungvögel aus allem Gesagten leicht verständlich. Kein zahmes Rabenmännchen hat es je gewagt, mir mit dem männlichen Imponiergehaben entgegenzutreten. Kommt jedoch ein Rabe mit einem ihm unbekanntem und ihn geschlechtlich erregenden Artgenossen zusammen, so nimmt er zunächst die auf Abb. 1 und 2 wiedergegebene Imponierhaltung an und schreitet in dieser Stellung auf den Fremdling zu, der seinerseits die gleiche Körperhaltung annimmt und mit eigenartig gewichtigen Schritten, die auch auf den

menschlichen Beschauer den Eindruck des absichtlich Gespannten und Gespreizten machen, dem anderen Raben entgegen kommt. Die beiden gehen dann sehr lange Zeit umeinander herum, oft große Strecken nebeneinander her, indem sie sich gegenseitig „zu imponieren trachten“. Dann kommt es zum Ausstoßen eines eigentümlichen, mühsam herausgewürgten



tiefen Lautes, den HEINROTH mit „au“ oder „rau“ wiedergibt, den ich aber in meinem Tagebuch mit „chrrua“ verzeichnet finde. Der Laut kostet den Vogel ersichtliche Anstrengung, er beugt sich dabei weit vor, breitet das Steuer und hält die Flügelbuge vom Körper ab, was er sonst nur bei äußerst lautem Rufen tut. Das Kopfgefieder sträubt sich dabei aufs äußerste. Bei dieser „Verbeugungszeremonie“, wie wir diese Instinkthandlung zu nennen pflegten, rücken sich beide Vögel näher und drängen leicht gegeneinander an, indem sie nebeneinander herschreiten (Abb. 3). Zur Zeit dieser Handlung, die ihrer Leistung nach durchaus dem Imponiergehaben zuzurechnen ist und etwa dem Rucksen des Taubers entspricht, steht es noch in keiner Weise fest, welcher Vogel die Rolle des ♂ und welcher die des ♀ spielen wird. Ebenso gut können beide Vögel sich männlich verhalten und im nächsten Augenblick zu kämpfen beginnen. In diesem Falle kommt es zu einer

Abb. 1 und 2. Kolkrabe, dreijähriges ♂ . Imponiergehaben

Körper- und Gefiederstellung, von der ich leider nur eine unterbelichtete und nicht einmal das Höchstmaß der Stellung zeigende Aufnahme besitze (Abb. 4). In ähnlicher Imponierhaltung wie in Abb. 1 und 2 legt der Vogel das Kopfgefieder plötzlich eng an; nur in einem eng umschriebenen Gebiet über jedem Auge bleiben die Federn aufs äußerste gestäubt, so daß in höchst überraschender Weise zwei Federhörner oder -ohren hervortreten, die auch schon HEINROTH beobachtete. Diese Ausdrucksbewegung kommt einer Kriegserklärung gleich, denn im nächsten Augenblick packt der geöhrte Vogel den anderen mit den Klauen, und zwar mit der Heftigkeit eines schlagenden Raubvogels.

Soll die Verbeugungszeremonie nicht in dieser Weise in einen Kampf übergehen, so muß einer der beiden Vögel *w e i c h e n*, d. h. sich von dem andrängenden Partner mehr und mehr zurückdrängen lassen. Dann schreiten beide unter fortwährenden Verbeugungen und „chrrua“-Rufen über große Strecken dahin, immer einer andrängend, der andere zurückweichend. Eben dieses Zurückweichen macht die Zeremonie auf Bäumen unmöglich und



Abb. 4. ♂ in Drohstellung mit noch nicht voll aufgerichteten Feder-„Ohren“



Abb. 3 „Verbeugungszeremonie“. Vorn das „chrrua“-rufende ♀, die schreitenden Beine unscharf

scheint der Grund dafür zu sein, daß sie so gut wie immer auf dem Boden stattfindet. Dieses unstete Dahintreiben des Paares machte der photographischen Aufnahme sehr große Schwierigkeiten.

Hat dieses Andrängen und Zurückweichen längere Zeit, bei jungen Tieren tagelang, angedauert so geht der aktivere Vogel allmählich zu einer anderen Handlung über, indem er nach einer eigenartigen *W ü r g b e w e g u n g* nun nicht mehr „chrrua“ ruft, sondern den weit vorgestreckten Kopf mit sehr stark gestäubtem Gefieder etwas über die Waagrechte erhebt und dazu einen verhältnismäßig sehr leisen und hohen, näselnden Ton ausstößt, der sich

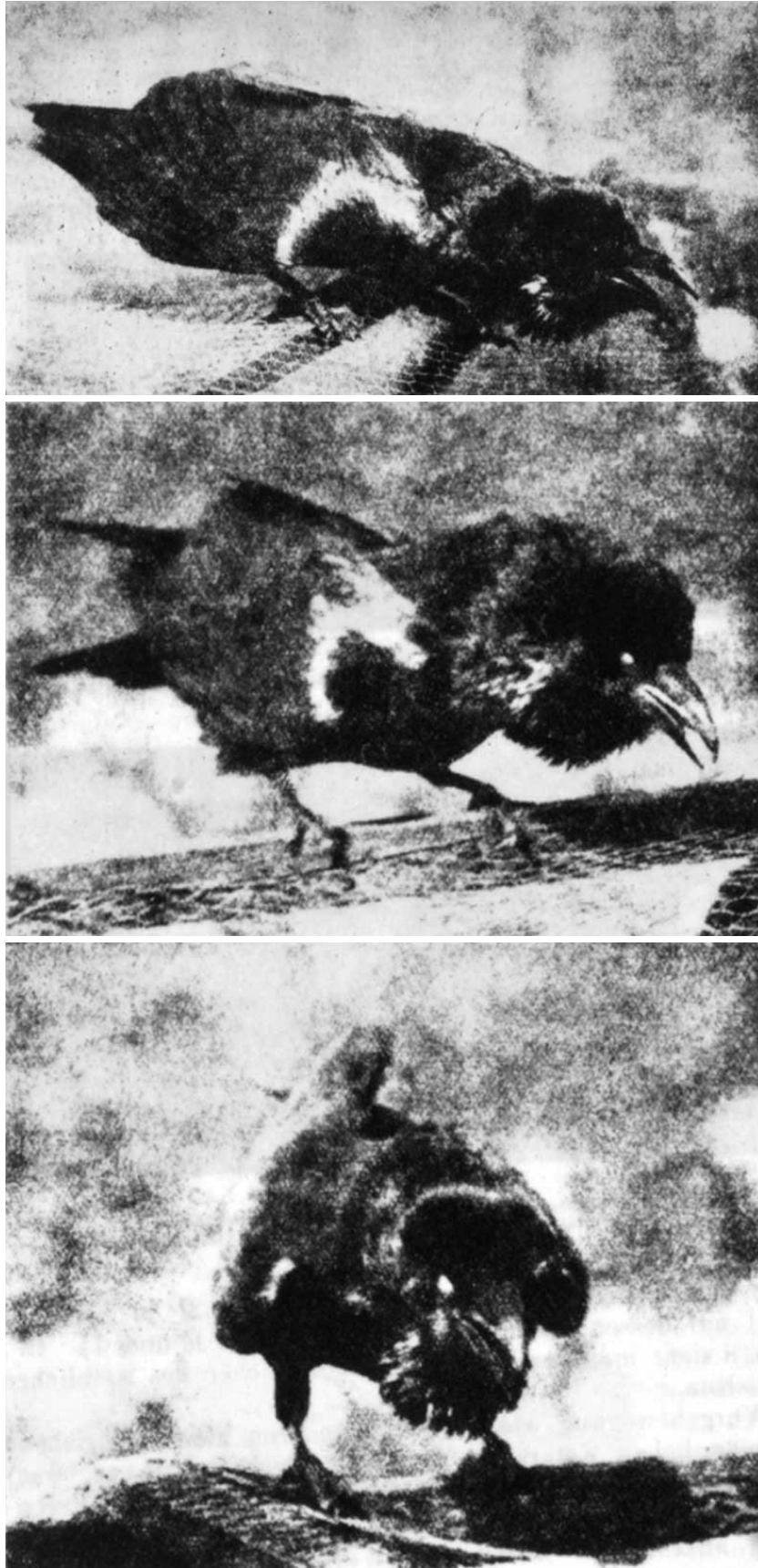


Abb. 5 bis 7. Würgewegung des „chrujuju“ rufenden ♂, Abb. 6 und 7 in höchster Intensität, mit vorgezogener Nickhaut, auf dem Dach des Flugkäfigs, in dem das ♀ ist

etwa mit „chrujuju“ wiedergeben läßt. Dabei breitet er die Flügel, streckt sie nach hinten und zieht, besonders bei steigender Erregung, die Nickhaut über das Auge, so daß es plötzlich weiß erscheint (Abb. 5 bis 8). Es wirkt eigenartig, daß sich der Vogel auf diese Weise gerade in einem Augenblicke, in dem er viel vorhat, selbst blind macht. Da auch während dieser Zeremonie das ♀ oder, genauer gesagt der sich weiblich verhaltende Vogel, dauernd vor dem Andrängen des Partners im Weichen begriffen ist, gelang es mir auch hier nicht wirklich befriedigende Freilandaufnahmen des

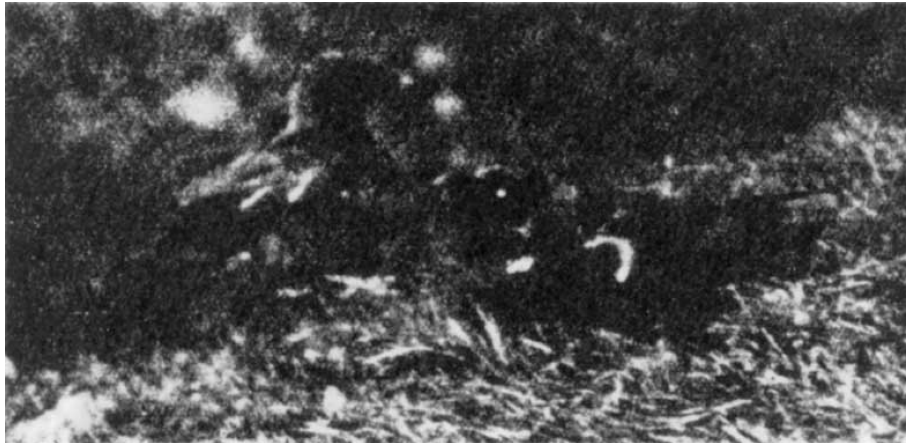


Abb. 8. Rechts das andrängende ♂ in stärkster Würgebewegung, links das zurückweichende ♀



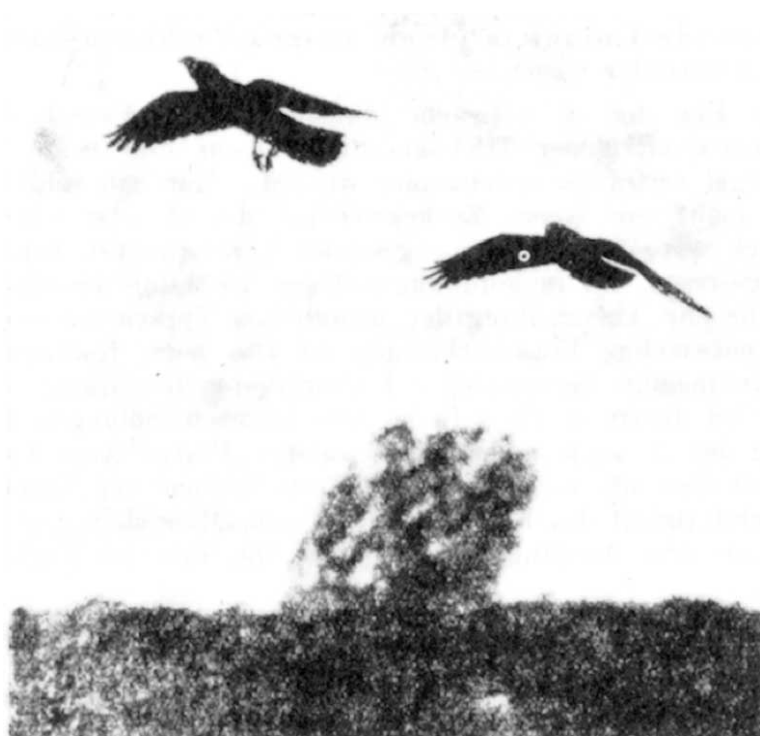
Abb. 9. Rechts ♂ in stärkster Würgebewegung, mit glitzernden Halskragenfedern, links ♀ zur Begattung auffordernd. Abstand beider Partner unnatürlich groß. ♀ zu ängstlich

Vorganges zu bekommen. Schließlich lockte ich das ♀ in einen Flugkäfig, worauf das ♂ auf dessen Dach weiterbalzte (Abb. 5, 6 und 7). In der unscharfen Abb. 8 sieht man übrigens das Zurückweichen des weiblichen Vogels auf das deutlichste.

Diese Würgebewegung, wie auch alle anderen hier beschriebenen Zeremonien des männlichen Kolkraben, sind gute Beispiele dessen, was ich als „Auslöser“ bezeichne, nämlich instinktmäßige Verhaltensweisen, deren einziger biologischer Sinn darin besteht, in einem Artgenossen eine antwortende Instinkthandlung auszulösen. Gerade die Würgezeremonie zeigt recht schön,

wie ein Vogel auch ohne besondere körperliche reizaussendende Merkmale, wie bunte Federn, schwellbare und auffallend gefärbte nackte Teile usw. sozusagen unter Benützung des sowieso Vorhandenen sehr eigenartige optische Reize setzen kann, einfach indem er eine ungewöhnliche Körperhaltung einnimmt. Höchstens die verlängerten, lanzettförmigen Federn am Halse des Raben, deren Glanzlicht vor allem Abb. 8 und 9 deutlich machen, sind wohl als ein körperliches auslösendes Merkmal zu betrachten. Zur Antwort auf diese Zeremonie des Männchens stellt die Rabenfrau die Verbeugungs-Zeremonie ein, jedoch nur ganz allmählich. Sie wird nach und nach immer flacher und niedriger und geht schließlich unter Zitterbewegungen von Flügeln und Steuer in die von der Haushenne her wohlbekannten weiblichen *B e g a t t u n g s h a l t u n g* (Abb. 9) über. Dazu sagt das ♀ einen leisen und heiseren Ton. Die Nebelkrähe hat ihn fast genau so zu eigen, wie ich von zahmen Stücken her weiß, die diese Instinkthandlung dem Pfleger gegenüber brachten. Es folgt dann durchaus nicht immer eine wirkliche Paarung, sondern die Doppelzeremonie bleibt vielmehr meist sozusagen stecken. Indem das ♀ sich duckt, symbolisiert es seine Unterwerfung, gibt endlich sein ständiges Zurückweichen auf und läßt das ♂ herankommen. Dann verfällt das ♀ geradezu in ein exstatisches Schwanzzittern, während das ♂ nicht minder hingerissen näselt und den Kopf vorstreckt. Sehr plötzlich erscheinen beide Vögel dann ganz ernüchert und fliegen meist zusammen weg.

Der Genauigkeit halber muß ich erwähnen, daß es zur vollen Ausbildung der letztgenannten „Zärtlichkeitszeremonie“ bei meinem ersten Rabenpaar, von welchem die meisten Bilder stammen, niemals gekommen ist. In Abb. 9 sieht man das ♀ in einem nicht artgemäßen, *z u g r o ß e n A b s t a n d e* vom ♂ die Instinkthandlung des Duckens und



Schwanzzitterns ausführen. Es stellte sich nämlich bei diesem Paare gerade im Stadium dieser Zärtlichkeitszeremonie eine Hemmung des normalen Fortganges der Paarbildung ein. Anstatt das Herannahen des heftig balzenden ♂ abzuwarten, wich das ♀ immer im letzten Augenblick aus und sprang beiseite. Das ♂ versuchte dann zwar immer wieder mit vorgestrecktem Kopf und vorgezogenen Nickhäuten an das ♀ heranzukommen, ja es nahm diese Zärtlichkeitshaltung sogar im Fluge an, wenn es das ♀ in der Luft verfolgte (Abb. 10). Wenn aber das ♀ sich wieder und wieder seiner Annäherung entzog, bekam er endlich die schon beschriebenen

Abb. 10. Links vorn das ♂ im Fluge die Würgebewegung ausführend, rechts das ♀ des Rabenpaares.

Federohren und die Zärtlichkeit wandelte sich in Wut. Schließlich arteten die Verfolgungen derart aus, daß das ♀ vergrämt für immer davonflog. Erstaunlicherweise paarte sich das

zurückgebliebene alte ♂ dann mit dem oben erwähnten unreifen ♀ in normaler Fortführung der paarbildenden Handlungen. Ich erklärte mir das Versagen der Paarbildung mit dem ersten zweijährigen ♀ aus der Vorgeschichte der Vögel. Die beiden waren miteinander aufgewachsen und hatten viele Monate zusammen in einem ziemlich kleinen Flugkäfig eingesperrt verbracht. In dieser Zeit hat sich das ♀ wohl das

Zurückweichen vor dem stärkeren ♂ so sehr angewöhnt, daß es auch später seine Annäherung nicht aushalten konnte. Vielleicht ist es auch überhaupt notwendig, daß die Partner eines Rabenpaares sich vor der Paarbildung nicht kennen, oder z u m i n d e s t n i c h t i n e i n e m a u s g e s p r o c h e n e n R a n g o r d n u n g s v e r h ä l t n i s zueinander stehen.

In der späteren Ehe des ♂ mit dem jüngeren ♀ verschwand das ganze beschriebene System arteigener Triebhandlungen mehr und mehr, in dem Maße wie die Vogel vertrauter miteinander wurden. Man sah schließlich überhaupt nichts mehr von einem Zurückweichen des ♀ oder einem Verfolgen des ♂. Auch wäre es bei der nie gestörten Verträglichkeit beider Vögel kaum möglich gewesen, ein rangordnungsmäßiges Verhältnis zwischen ihnen festzustellen. Die zur Ausschaltung der männlichen Verhaltensweisen des ♀ grundsätzlich notwendige Einschüchterung ist also beim Kolkraben durchaus auf das instinktmäßige Zeremoniell der Paarbildung beschränkt, im Gegensatz zu Tauben, bei denen in einer Reihe von Instinkthandlungen die übergeordnete Stellung des ♂ auch bei alt verheirateten Paaren zum Ausdruck kommt, z. B. bei dem oft recht rohen Zu-Neste-Treiben der Täubin. Die vollkommene Furchtlosigkeit des Rabenweibchens dem Männchen gegenüber kommt in Abb. 11 zum Ausdruck, wo es sich von ihm im Nacken krauen läßt.

Leider war es mir nicht vergönnt, an diesem Rabenpaare weitere Beobachtungen über die Fortpflanzungsbiologie dieser Vögel anzustellen, da das Männchen eines Tages ausblieb, ganz sicher von einem unbekanntem Täter abgeschossen.

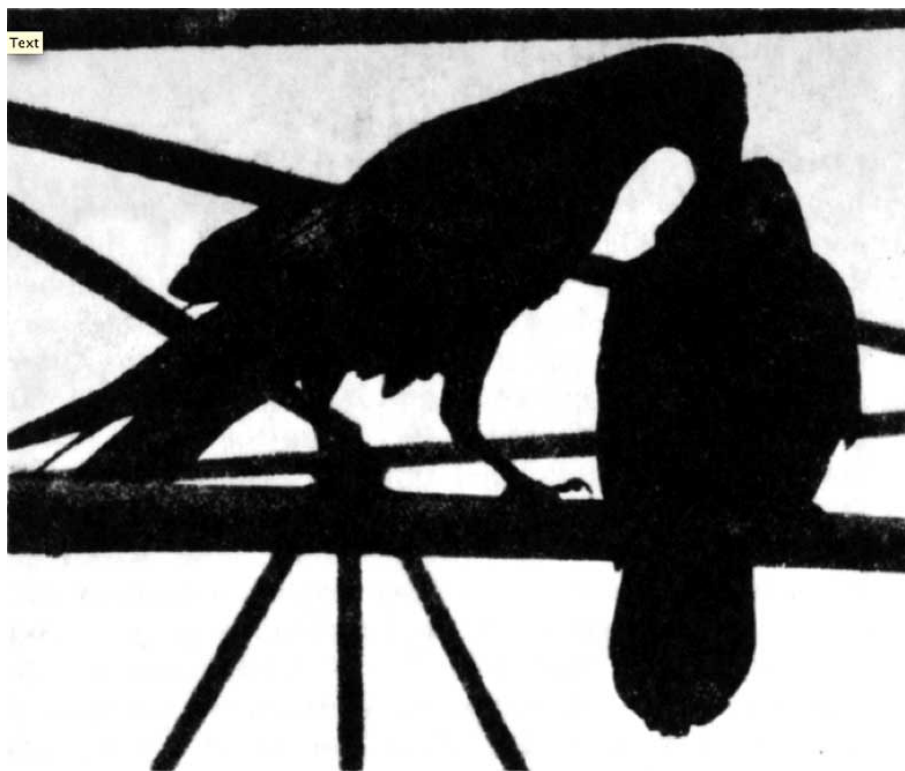


Abb. 11. Normal gepaartes Rabenpaar, links das zweijährige ♂, rechts das einjährige ♀. Keine Scheu, ♀ läßt sich krauen

Schrifttum

ALLEN, A. A., Sex rhythm in the ruffed grouse (*Bonasa umbellus* L.). The Auk. 51, April 1934. — BRUECKNER, G. G., Untersuchungen zur Tiersoziologie, insbesondere zur Auflösung der Familie. Zeitschr. Psychol. Februar 1933, 138, Heft 1-3. — CRAIG, W. The voices of pigeons regarded as means of social control. The american journal of sociology 1908, 14. — GOETHE FR., Beobachtungen und Untersuchungen zur Biologie der Silbermöve (*Larus a. argentatus* Pontopp.). Journal für Ornithologie 1937, 85, Heft 1. — LISSMANN, H., Die Umwelt des Kampffisches (*Betta splendens* Regan), Zeitschr. vgl. Physiol. 1932, 18, Heft 1. — LORENZ, K., Der Kumpan in der Umwelt des Vogels. Journal für Ornithologie 1935, 83, Heft 2-3. — NOBLE, G. K., WURM, M., und SCHMIDT, A., Social behavior of the black crowned night heron. The Auk, 1938, 55, 7-40.