

Konrad Lorenz 1941

Vergleichende Bewegungsstudien an Anatinen

Journal für Ornithologie 89: 194-294.

[OCR by Konrad Lorenz Haus Altenberg – <http://klha.at>]

Seitenumbrüche und -zahlen wie im Original.

Vergleichende Bewegungsstudien an Anatinen

Inhalt.

	Seite
I. Einleitung und Aufgabestellung	198
II. Technisches	201
III. Allgemeines über Ausdrucksbewegungen	
A. Die taxonomische Verwendbarkeit von Signalbewegungen	203
B. Die Symbolbewegung	205
C. Die Uebersprungbewegung	206
IV. Die Stockente, <i>Anas platyrhynchos</i> L.	
A. Allgemeines	208
B. Die nicht epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute	208
C. Die epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute des Weibchens	210
1. Das Hetzen p. 210. — 2. Die Abweisungsgebärde p. 212. — 3. Der Decrescendo-Ruf p. 213. — 4. Das Nickschwimmen p. 213. — 5. Die Paarungseinleitung p. 214.	
D. Die epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute des Erpels	215
1. Die allgemeine Form der Balz p. 215. — 2. Das Antrinken p. 216. —	
3. Das Scheinputzen p. 217. — 4. Das einleitende Schütteln p. 218. — 5. Der Grunzpffiff p. 219. — 6. Das Kurzhochwerden p. 222. — 7. Die Ab-Auf-Bewegung p. 226. — 8. Das „Keuchen“ p. 227. — 9. Der Kampf der Erpel p. 228. — 10. Das Paarungsnachspiel p. 228.	
V. Die Fleckschnabelente, <i>Anas poecilorhyncha poecilorhyncha</i> Forster und <i>A. p. zonorhyncha</i> Swinhoe	229
VI. Die Madagaskarente, <i>Anas melleri</i> Sclater	229
VII. Die Spiessente, <i>Dafila acuta</i> (L.).	
A. Allgemeines	231
B. Die nicht epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute	232
C. Die epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute des Weibchens	232
1. Das Hetzen p. 232. — 2. Die Abweisungsgebärde p. 233. — 3. Der Decrescendo-Ruf p. 233. — 4. Die Paarungseinleitung p. 233.	
D. Die epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute des Erpels	233
1. Das Scheinputzen p. 233. — 2. Das Antrinken p. 234. — 3. Das einleitende Schütteln p. 234. — 4. Das Aufstossen p. 234. — 5. Der Grunzpffiff p. 236. —	
6. Das Kurzhochwerden p. 236. — 7. Das Hinterkopfdrehen p. 237. — 8. Der Kampf der Erpel p. 238. — 9. Das Paarungsnachspiel p. 239.	
VIII. Die Südamerikanische Spiessente, <i>Dafila spinicauda</i> (Vieillot)	
A. Allgemeines	239
B. Die nicht epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute	239
C. Die epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute des Weibchens	239

	Seite
D. Die epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute des Erpels	239
1. Die allgemeine Form der Balz p. 239. — 2. Das Antrinken und das Scheinputzen p. 240. — 3. Das einleitende Schütteln p. 240. — 4. Das Aufstossen p. 240. — 5. Der Grunzpffiff p. 240. — 6. Das Kurzhochwerden p. 240. — 7. Paarungsnachspiel und Kampfesweise p. 241.	
IX. Die Bahamaente, <i>Poecilonetta bahamensis</i> (L.).	
A. Allgemeines	241
B. Die nicht epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute	241
C. Die epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute des Weibchens	242
1. Das Hetzen p. 242. — 2. Die Abweisungsgebärde p. 242. — 3. Der Decrescendo-Ruf p. 242. — 4. Das „Keuchen“ p. 242. — 6. Das Nickschwimmen p. 243. — 6. Die Paarungseinleitung p. 243	
D. Die epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute des Erpels	243
1. Das Scheinputzen und das Antrinken p. 243. — 2. Das einleitende Schütteln p. 243. — 3. Das Aufstossen p. 243. — 4. Das Kurzhochwerden p. 243. — 5. Das Hinterkopfbzudrehen p. 244. — 6. Der Kampf der Erpel p. 244. — 7. Das Paarungsnachspiel p. 245.	
X. Die Rotschnabelente, <i>Poecilonetta erythrorhyncha</i> (Gmelin.).	
A. Allgemeines	245
B. Die nicht epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute	245
C. Die epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute des Erpels	246
1. Das Antrinken und das Scheinputzen p. 246. — 2. Das einleitende Schütteln p. 246. — 3. Das Aufstossen p. 246.	
XI. Die Knäckente, <i>Querquedula querquedula</i> (L.).	
A. Allgemeines	246
B. Die nicht epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute	247
C. Die epigamen Ausdrucksbewegungen des Weibchens	247
1. Das Hetzen p. 247. — 2. Der Decrescendo-Ruf p. 247. — 3. Das Nachhintenausholen p. 247. — 4. Die Paarungseinleitung p. 248. — 5. Das Paarungsnachspiel p. 248.	
D. Die epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute des Erpels	248
1. Das einleitende Schütteln, das Antrinken und das Scheinputzen p. 248. — 2. Das Sich-Flügeln p. 249. — 3. Das Aufstossen p. 249. — 4. Das Kopfbzudrehen p. 250. — 6. Das Kopfbzudrehen p. 251. — 6. Der Kampf der Erpel p. 251. — 7. Das Paarungsnachspiel p. 251.	
XII. Die Löffelente, <i>Spatula clypeata</i> (L.).	
A. Allgemeines	251
B. Die nicht epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute	251
C. Die epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute des Weibchens	252
1. Das Hetzen p. 252. — 2. Der Decrescendoruf p. 252. — 3. Die Paarungseinleitung p. 253.	
D. Die epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute des Erpels	253
1. Das Hinterkopfbzudrehen p. 263. — 2. Der Kampf der Erpel p. 253. — 3. Das Paarungsnachspiel p. 253.	
XIII. Die Kastanienente, <i>Virago castanea</i> (Eyton).	
A. Allgemeines	254
B. Die nicht epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute	254
C. Die epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute des Weibchens	254

	Seite
1. Das Hetzen p. 254. — 2. Der Decrescendoruf p. 256. — 3. Das Nickschwimmen p. 255. — 4. Die Paarungseinleitung p. 266.	
D. Die epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute des Erpels	255
1. Die allgemeine Form der Balz p. 255. — 2. Der Krick-Pfiff p. 256. — 3. Das Aufstossen p. 256. — 4. Der Grunzpffiff p. 257. — 5. Das Kurzhochwerden p. 257. — 6. Das Aufreissen p. 257. — 7. Das Kinnheben p. 257. — 8. Das Nickschwimmen p. 258. — 9. Der Kampf der Erpel p. 259. — 10. Das Paarungsnachspiel p. 259.	
XIV. Die Krickente, <i>Nettion crecca</i> (L.).	
A. Allgemeines	259
B. Die nicht epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute	260
C. Die epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute des Weibchens	260
D. Die epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute des Erpels	260
1. Die allgemeine Form der Balz p. 260. — 2. Das Antrinken und das einleitende Schütteln p. 261. — 3. Der Krickpfiff p. 261. — 4. Der Grunzpffiff p. 261. — 5. Das Kurzhochwerden p. 261. — 6. Das Aufreissen p. 262. — 7. Das Kinnheben p. 262. — 8. Das Hinterkopfdrehen p. 263. — 9. Der Kampf der Erpel und das Paarungsnachspiel p. 263.	
XV. Die Chilenische Krickente, <i>Nation flavirostre</i> (Vieillot).	
A. Allgemeines	263
B. Die nicht epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute	264
C. Die epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute des Weibchens	265
1. Das Hetzen p. 265. — 2. Der Decrescendoruf p. 266. — 3. Die Paarungseinleitung p. 266.	
D. Die epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute des Erpels	266
1. Die allgemeine Form der Balz p. 266. — 2. Das einleitende Schütteln p. 266. — 3. Der Grunzpffiff p. 266. — 4. Das Aufstossen p. 266. — 5. Das Aufreissen p. 267. — 6. Der Kampf der Erpel und das Paarungsnachspiel p. 267.	
XVI. Die Schnatterente, <i>Chaulelasmus strepera</i> (L.).	
A. Allgemeines	268
B. Die nicht epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute	268
C. Die epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute des Weibchens	269
1. Das Hetzen p. 269. — 2. Der Decrescendoruf p. 269. — 3. Die Paarungseinleitung p. 269.	
D. Die epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute des Erpels	269
1. Die allgemeine Form der Balz p. 269. — 2. Das einleitende Schütteln p. 270. — 3. Das Scheinputzen und das Antrinken p. 270. — 4. Das Aufstossen p. 270. — 5. Der Grunzpffiff p. 270. — 6. Das Kurzhochwerden p. 271. — 7. Die Ab-Auf-Bewegung p. 271. — 8. Das Kinnheben p. 271. — 9. Das Hinterkopf drehen p. 272. — 10. Der Kampf der Erpel p. 273.	
XVII. Die Pfeifente, <i>Mareca penelope</i> (L.) und die Chilenische Pfeifente, <i>M. sibilatrix</i> (Poeppig).	
A. Allgemeines	273
B. Die nicht epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute	273
C. Die epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute beider Geschlechter	274
XVIII. <i>Mareca sibilatrix</i> X <i>Anas platyrhynchos</i> .	
A. Allgemeines	275

	Seite
B. Die nicht epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute	276
C. Die epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute des Weibchens	276
1. Das Hetzen p. 276. — 2. Der Decrescendoruf p. 276. — 3. Die Paarungseinleitung p. 276.	
D. Die epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute des Erpels	276
1. Die allgemeine Form der Balz p. 276. — 2. Das einleitende Schütteln, das Antrinken und das Scheinputzen (p. 276. — 8. Der Grunzpfeiff p. 277. — 4. Das Paarungsnachspiel p. 277. — 5. Das gemeinsame Kinnheben p. 277.	
XIX. Die Brautente, <i>Lampronessa sponso</i> (L.).	
A. Allgemeines	277
B. Die nicht epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute	278
C. Die epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute des Weibchens	278
1. Das Hetzen p. 278. — 2. Der Kokettier-Ruf p. 279. — 3. Der Flugruf p. 279. — 4. Die Paarungseinleitung p. 279.	
D. Die epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute des Erpels	279
1. Die allgemeine Form der Balz p. 279. — 2. Das einleitende Schütteln p. 280. — 3. Das Scheinputzen p. 280. — 4. Das Aufstossen p. 280. — 5. Die Ab-Auf-Bewegung p. 281. — 6. Das Kinnheben p. 281. — 7. Das Pfeifschütteln p. 282. — 8. Das männliche Hetzen p. 283. — 9. Der Kampf der Erpel p. 283. — 10. Das Paarungsnachspiel p. 283.	
XX. Die Mandarinente, <i>Aix galericulata</i> (L.).	
A. Allgemeines	283
B. Die nicht epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute	283
C. Die epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute des Weibchens	284
1. Das Hetzen p. 284. — 2. Der Kokettier-Ruf p. 284. — 3. Der Flugruf p. 284. — 4. Die Paarungseinleitung p. 284.	
D. Die epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute des Erpels	284
1. Die allgemeine Form der Balz p. 284. — 2. Das einleitende Schütteln p. 284. — 3. Das Antrinken und das Scheinputzen p. 286. — 4. Das Aufstossen p. 286. — 5. Das Imponierschütteln p. 286. — 6. Der Doppelgrunzpfeiff p. 286. — 7. Der Kampf der Erpel p. 287. — 8. Das Paarungsnachspiel p. 287.	
Zusammenfassung	287
Schrifttum	293

I. Einleitung und Aufgabestellung.

Mehr als in anderen Zweigen biologischer Forschung ist in der zoologischen Systematik der Erfolg des Forschers von einem „Fingerspitzengefühl“ abhängig, das sich zwar lernen, aber nicht lehren lässt. GADOW hat in der Einleitung zu seinem Werke „Die Vögel“ in BRONNS „Klassen und Ordnungen des Tierreiches“ das schöne Gedanken-Experiment einer „Dreissig-Merkmale-Systematik“ angestellt. Er hat 30 allgemein verwendete, systematisch sicherlich besonders schwerwiegende Merkmale ausgewählt und rein tabellarisch Vogelgruppen nach ihrem Vorhandensein oder Nicht-Vorhandensein eingeteilt. Diese so gewonnene Systematik zeigte — neben weitgehenden Uebereinstimmungen bei manchen Tiergruppen — stellenweise erstaunlich grobe Abweichungen von der „offensichtlich“ den wirklichen Verwandtschaftsverhältnissen entsprechenden und allgemein angenommenen Einteilung. Dies erklärt sich in erster Linie daraus, dass das sogenannte „systematische Taktgefühl“ auf einem unbewussten Verwerten einer sehr viel grösseren Zahl von Merkmalen beruht, die unbewusst und der Selbstbeobachtung schwer zugänglich in den Gesamteindruck eingewoben sind, den eine Tiergruppe auf den Untersucher macht. Solche unanalysierte Komplexqualitäten schliessen feine und feinste Einzelmerkmale in sich, die aus dem Gesamteindruck gar nicht willkürlich herausgeschält werden können, obwohl sie ihn qualitätsbestimmend beeinflussen. Diese dem Wahrnehmungs- und Gestaltpsychologen selbstverständliche Tatsache muss nun berücksichtigt werden, wenn man das systematische Taktgefühl analysieren und die Gründe wissen will, die für das eigene Urteil über den Grad der Stammesverwandtschaft verschiedener Tierformen massgebend waren.

Die Unzulänglichkeit einer auf eine beschränkte Zahl vorwegnehmend bestimmter Merkmale aufgebauten Systematik beruht aber durchaus nicht nur darauf, dass deren Zahl zu gering angesetzt wurde. Noch viel störender macht sich der Umstand bemerkbar, dass ein bestimmtes Merkmal innerhalb der verschiedenen Teile einer grösseren systematischen Einheit durchaus nicht das gleiche Gewicht besitzt. Die Differenzierungsgeschwindigkeit, die Veränderlichkeit eines bestimmten Merkmales kann schon bei zwei nahverwandten Arten eine durchaus verschiedene sein, die Voraussetzung, dass ein Merkmal, wie etwa Fehlen der 5ten Armschwinge oder die Form des Gabelbeins, in der ganzen Klasse der Vögel, bei allen Ordnungen und Familien, die gleiche taxonomische Dignität besitze, ist von vornherein

falsch. Das Gewicht, das einem Merkmal als Gradmesser stammesgeschichtlicher Verwandtschaft zugeschrieben werden darf, muss von Fall zu Fall aus seinem relativen Verhalten zu den anderen Merkmalen der untersuchten Gruppe bestimmt werden. Die Aussage darüber, ob ein Merkmal „konservativ“ oder „veränderlich“ ist, kann immer nur eine enge Auswahl nahe zusammengehöriger Formen betreffen. Dies gilt nicht nur für feinsystematische Merkmale geringerer Verbreitung, sondern sehr oft für allgemeinst verbreitete Charaktere. Selbst die im allgemeinen so konservativen Merkmale der Ontogenese, wie etwa die Jugendkleider so vieler Vogelgruppen, können in einer eng umschriebenen systematischen Einheit derart von känogenetischen Veränderungen betroffen sein, dass es zu den grössten Verwirrungen führen würde, wollte man ihnen auch in dieser Gruppe jene taxonomische Dignität zuschreiben, die ihnen im allgemeinen zukommt. Man stelle sich etwa vor, dass man Einzelheiten der Kückenzeichnung, die bei Anatiden so ungemein konservativ und taxonomisch verwendbar sind, in der Systematik der Rallen in gleicher Weise berücksichtigen wollte, bei denen sie durch känogenetische, als Auslöser wirkende Differenzierungen überlagert werden. Die Zahl der dem Beurteiler stammesgeschichtlicher Verwandtschaftsgrade bekannten Merkmale wirkt also nicht nur an sich, durch Bestimmen besonderer, gruppenspezifischer „Komplexqualitäten“, sondern darüber hinaus noch dadurch, dass das relative Gewicht des Einzelmerkmals umso richtiger bestimmt werden kann, je mehr Merkmale der Untersucher bewusst oder unbewusst in Anschlag bringen kann. Alles dies leistet das „systematische Taktgefühl“, ohne dass sein Besitzer es selbst analysieren zu können braucht. Wissenschaft aber wird seine Leistung erst, wenn diese Analyse gelungen ist.

Aus den hier kurz dargelegten Grundlagen bewusster oder gefühlsmässiger Beurteilung stammesgeschichtlicher Zusammenhänge kann schon entnommen werden, dass nicht derjenige das zuverlässigste Urteil über sie besitzt, der, wie es von vergleichenden Anatomen sehr häufig angestrebt wird, ein Organ in allen Erscheinungsformen kennt, in denen es in einer grossen Systemeinheit vertreten ist, sondern derjenige, der eine kleine systematische Einheit in Bezug auf eine möglichst grosse Zahl ihrer Merkmale genau überblickt. Es steigt ja die Möglichkeit zu stammesgeschichtlichen Rückschlüssen nicht nur in arithmetischer Progression mit der Zahl der bekannten Merkmale, sondern ausgesprochen in geometrischer, da mit jedem hinzukommenden, bei allen Vertretern der Gruppe untersuchten Merkmal unsere Einschätzung

des Gewichtes der bisher bekannten an Richtigkeit gewinnt. Nun können wir mit einem Mal auch verstehen, warum gerade Zoologen, die als Tiergärtner oder Liebhaber eine bestimmte Tiergruppe in sehr vielen ihrer Vertreter lebend kennen, Gipfelleistungen in systematischem Taktgefühl und kritischer Beleuchtung stammesgeschichtlicher Zusammenhänge erreichen; man denke an HEINROTHS Anatidenarbeit und an die Equiden-Studien von ANTONIUS. Der Tiergärtner, der über die Anatomie und womöglich auch die Paläontologie sehr vieler Vertreter einer Tiergruppe verfügt, hat offensichtlich in den Merkmalen des angeborenen arteigenen Verhaltens eine Wissensquelle vor dem reinen Museums-Systematiker voraus, die von ganz ausschlaggebender Bedeutung ist. Diese unzweifelhafte Tatsache ist nicht nur für den Systematiker von Bedeutung und Wert, viel näher noch geht sie den Psychologen an. Schon seit WUNDT ist betont worden, dass die Fragestellung der vergleichenden Stammesgeschichte in Psychologie und Verhaltenslehre zum Verständnis der gegebenen Strukturen von Mensch und Tier genau so unerlässlich sei, wie in der Morphologie. Auch psychisch sind alle Lebewesen etwas stammesgeschichtlich Gewordenes, dessen spezielles So-Sein ohne Kenntnis des phylogenetischen Werdeganges völlig dunkel bleiben muss. Es besteht also für die vergleichende Psychologie, die bisher ja leider fast durchweg nur Programm-geblieben ist, die dringende Aufgabe, an einer hierzu geeigneten Tiergruppe zunächst rein deskriptiv Verhaltensforschung zu treiben, um dann die so gewonnenen Merkmale mit allen nur irgend erreichbaren morphologischen Merkmalen zusammen in eine Fein-Systematik der Gruppe einzubauen. Aus ihrer Uebereinstimmung mit den verwandten körperlichen Merkmalen wäre vor allem einmal die Anwendbarkeit des stammesgeschichtlichen Homologiebegriffes auch auf arteigene Verhaltensweisen gegen alle Angriffe zu sichern und so die Voraussetzung für jede im wahren Sinne des Wortes vergleichende Psychologie zu schaffen. Nur eine solche Feinsystematik einer genau durchforschten Tiergruppe kann uns Kenntnisse über die Art und Weise vermitteln, in der stammesgeschichtliche Veränderungen von Instinktbewegungen, Taxien und angeborenen Schematen, in weiterer Hinsicht aber von seelischen Strukturen schlechtweg, vor sich gehen können. Die geradezu grundlegende Wichtigkeit derartiger, uns heute völlig fehlender Kenntnisse braucht nicht betont zu werden. Der Weg, den die Forschung zu beschreiten hat, liegt klar vor uns, nur ist er äusserst mühsam und dornenvoll. Die vorliegende Arbeit stellt einen höchst unvollständigen Versuch dar, eine, den eben erläuterten

Aufgaben dienende, Verhaltensmerkmale einbeziehende, Feinsystematik einer Gruppe zu liefern.

II. Technisches.

Die Aufgabe, zunächst rein deskriptiv Verhaltens-Inventare sehr vieler Tierarten aufzustellen, stellt die grössten Anforderungen an die *B e o b a c h t u n g s f ä h i g h e i t* des Untersuchers. Um eine auch nur annähernd genügende Vollständigkeit der Inventare zu erreichen, muss der Untersucher Tag um Tag, Jahr um Jahr mit den Tieren leben. Schon dadurch erscheint es ausgeschlossen, die nötigen Kenntnisse durch Freilandbeobachtung zu erwerben. Selbst wenn man die untersuchten Arten jahrelang gehalten und aufs Gewissenhafteste jede Beobachtung im Tagebuch verzeichnet hat, fehlen nach Abschluss der Arbeit Einzeldaten, die für den Vergleich von grösster Wichtigkeit wären, wovon vorliegende Arbeit leider ein nur zu beredtes Zeugnis ablegt. Man muss also die untersuchte Tiergruppe gut in Gefangenschaft halten können. Weiter muss die betreffende Gruppe reich an vergleichbaren Arten und Gattungen möglichst abgestuften Verwandtschaftsgrades sein, die Einzelformen ihrerseits wiederum reich an vergleichbaren arteigenen Verhaltensweisen, die von Art zu Art ähnlich, aber doch wieder genügend verschieden sind, um als Prüfstein der Anwendbarkeit des Homologiebegriffes dienen zu können. Alle diese Anforderungen werden von zwei Tiergruppen in idealer Weise erfüllt, die ich beide als Objekte der in Rede stehenden Forschungsaufgabe herangezogen habe, die *Anatinae* unter den Vögeln und die *Cichlidae* unter den Fischen. Von ersteren soll hier berichtet werden. Die *Anatinae* sind von HEINROTH, DELACOUR, v. BOETTICHER u. a. besonders genau durchforscht, überdies bieten sie dem vergleichend-stammesgeschichtlichen Forscher einen besonderen Vorteil dadurch, dass sie besonders leicht *A r t b a s t a r d e* erzüchten lassen, die zum Ueberfluss noch in sehr vielen Fällen fruchtbar sind, sodass der Erbgang arteigener Verhaltensweisen an ihnen erforscht werden kann. Hier liegt ein fruchtbares Feld für eine Synthese von Phylogenetik und Genetik vor. Auch hilft uns in vielen Fällen eine besondere Eigenheit von Mischlingen zu stammesgeschichtlichen Aussagen über arteigene Verhaltensweisen, die darin liegt, dass sie kein Intermedium zwischen den Elternarten bilden, sondern körperlich und im Verhalten einen dritten, u. z. *p r i m i t i v e r e n* Zustand zeigen. Ein weiterer Wert der Mischlinge liegt darin, dass der Grad ihrer Fruchtbarkeit zum Maßstab des Verwandtschaftsgrades der Elternarten gemacht werden kann, wie POLL gezeigt hat.

Ich habe aus der Familie der Anatinen und der beiden angrenzenden Familien der Cairininen und Casarcinen folgende Arten untersuchen können: *Anatinae*: Stockente, *Anas platyrhynchos* L.; Madagaskarente, *A. melleri* Scl.; Japanische Fleckschnabelente, *A. zonorhyncha zonorhyncha* Swinhoe; Indische Fleckschnabelente, *A. z. poecilorhyncha* Forster; Spiessente, *Dafila acuta* L.; Chilenische Spiessente, *D. spinicauda* Vieillot; Bahamaente, *Poecilonetta bahamensis* L.; Rotschnabelente, *P. erythrorhyncha* Gm.; Krickente, *Nettion crecca* L.; Chilenische Krickente, *N. flavirostre* Vieillot; Schnatterente, *Chaulelasmus strepera* L.; Pfeifente, *Mareca penelope* L.; Chilenische Pfeifente, *M. sibilatrix* Poepp.; Knäckente, *Querquedula* L.; Löffelente, *Spatula clypeata* L. — *Cairininae*: Türkenente, *Cairina moschata* L.; Brautente, *Lampronessa sponsa* L.; Mandarinente, *Aix galericulata* L. — *Casarcinae*: Brandente, *Tadorna tadorna* L.; Rote Casarca, *Casarca ferruginea* Pallas; Nilgans, *Alopochen aegyptiacus* L. — Von den Mischlingen soll an anderen Orten genauer die Rede sein.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, allen denen zu danken, die mich bei meiner im wesentlichen aus den Mitteln der Deutschen Forschungsgemeinschaft durchgeführten Arbeit durch Ueberlassung lebender Enten unterstützt haben. Grosszügige Hilfe verdanke ich durch Prof. L. HECK dem Berliner Zoologischen Garten, ferner der Kaiser-Wilhelm-Gesellschaft zur Förderung der Wissenschaften und M. J. DELACOUR, dem ich eine Reihe von Arten und wertvollen Mischlingen zu danken habe. Herrn Oberförster FROMMHOLD von der Vogelwarte in Essen/Ruhr danke ich einen Stamm weisser Stockenten. Freund SIEWERT spendete aus der Forschungsstätte „Deutsches Wild“ in Werbellinsee einen Kolbenerpel und mehrere interessante Mischlinge.

Mein ursprünglicher Plan, alle inventarisierten und phylogenetisch verwerteten Bewegungsweisen zu filmen, wozu mir im Sommer 1939 von der Reichsanstalt für Film und Bild dankenswerter Weise eine Askania-Schulterkamera zur Verfügung gestellt wurde, konnte leider nur zum geringsten Teile durchgeführt werden: Im ersten Herbst dieses Krieges trat zunächst eine vorübergehende Verknappung des Futters ein, durch die die noch in Mauser befindlichen Stücke stark geschädigt wurden. Ich dachte mir, dass die freifliegenden und zum grossen Teile sich selbst mit Nahrung versiehenden unter meinen Enten vielleicht mein sicherster Besitz seien und liess deshalb einen sehr grossen Teil der rund 70 im Frühling 1939 gezüchteten Enten vollflügelig. Der strenge Winter 1939/40, der zum erstenmal seit 11 Jahren die Donau völlig zum Zufrieren brachte, machte einen Strich durch diese an sich wohlbegründete Rechnung. Aus Wassermangel verflogen sich sämtliche vollflügelig belassenen Enten auf Nimmerwiedersehen. Rückmeldungen kamen aus Spalato und Ragusa! Bei den gestutzten Enten trat unter der gleichzeitigen Einwirkung von Wassermangel, strengstem Frost und minderwertigem Futter eine seuchenartige Darmkrankheit auf, die viele dahinraffte, und als im März auch dies glücklich überstanden war, brachen Füchse in den Garten ein und rissen in einer einzigen Nacht

fast 60 Enten, weit mehr tötend als wegschleppend, sodass wir wochenlang nach dem klassischen Vorbild der Witwe Bolte in denkbar gedrückter Stimmung Geflügelbraten assen! Nach all diesen schweren Schlägen ist mein Entenbestand von rund 160 auf 42 Stücke zusammengeschmolzen, unter diesen sind aber fast alle genannten Arten, und ich gedenke, die in Altenberg angefangene Untersuchung in Königsberg, wo meine technischen Möglichkeiten sehr viel bessere geworden sind, in erweitertem Umfange fortzuführen. Immerhin ist durch die Verluste und durch die Uebersiedlung meines Tierbestandes eine Zäsur in meiner Beobachtungsarbeit eingetreten, die es berechtigt erscheinen lässt, die bisherigen Ergebnisse zum 70. Geburtstage Oskar Heinroths, des Vaters der vergleichenden Verhaltensforschung, in Form einer vorläufigen Mitteilung zu veröffentlichen. Stellt doch die vorliegende, wie auch die meisten anderen meiner Arbeiten eine unmittelbare Fortsetzung der Lebensarbeit dieses Forschers dar. Deshalb muss ich auch, um allzuvielen Wiederholungen zu vermeiden, die Kenntnis der HEINROTHschen Anatiden-Arbeiten voraussetzen.

III. Allgemeines über Ausdrucksbewegungen.

A. Die taxonomische Verwendbarkeit von Signalbewegungen.

Seit WHITMAN 1898 klar hervorhob, dass Instinkthandlungen phylogenetisch gleiche Zeiträume zu ihrer Entstehung brauchen wie körperliche Strukturen, und seit HEINROTH 1910 seine Anatidenstudien und 1930 seine Arbeit über die systematische Verbreitung bestimmter Bewegungsweisen bei Wirbeltieren veröffentlichte, ist die taxonomische Verwendbarkeit angeborener art eigener Verhaltensweisen allmählich Allgemeingut der zoologischen Systematik geworden (STRESEMANN, „Aves“ im Kükenthalschen Handbuch). Ich selbst habe vor mehreren Jahren darauf hingewiesen, dass sich ganz bestimmte Instinktbewegungen in noch ganz besonderem Maße zur systematischen Verwendung und damit selbstverständlich rückwirkend zur Erforschung des stammesgeschichtlichen Verhaltens angeborener Bewegungsweisen eignen, jene Instinktbewegungen nämlich, deren arterhaltender Sinn im A u s s e n d e n v o n R e i z e n liegt, die vom Artgenossen in spezifischer Weise beantwortet werden. Solche als „Auslöser“ (LORENZ 1935) funktionierenden Bewegungsweisen gibt es ganz besonders bei Vögel, da bei diesen das Reagieren auf optische Bewegungswahrnehmung eine besonders grosse Rolle spielt. Bei anderen Tiergruppen treten chemische, akustische und taktile Auslöser in den Vordergrund, die der vergleichenden und experimentellen Erforschung durch das Augentier Mensch lange nicht so günstige Gelegenheiten bieten. Aber auch abgesehen von rein wahrnehmungs-technischen Gründen sind die optisch wirksamen Signalbewegungen der Vögel — für die der Knochenfische gilt Ähnliches —

besonders fruchtbare Forschungsobjekte. Zunächst sind sie ungemein reich an kennzeichnenden und auffallenden Einzelmerkmalen, die ein stammesgeschichtliches Vergleichen von Art zu Art, von Gruppe zu Gruppe sehr unterstützen. Dieser Merkmalreichtum stellt in engstem Zusammenhang mit ihrer Signalfunktion, denn ganz wie ein menschliches Signal muss auch der tierische Auslöser *unverwechselbar* sein, wenn er seine Funktion voll erfüllen soll. Ich bin in einer besonderen Arbeit auf diese Verhältnisse näher eingegangen (LORENZ 1935) und habe dort auseinandergesetzt, wie eine Kombination von möglicher *Einfachheit* und möglichst genereller *Unwahrscheinlichkeit* die Haupteigenschaft eines eindeutigen und leicht erfassbaren Signals ist. Beide Eigenschaften machen den Auslöser begreiflicherweise zu einem besonders günstigen Objekt stammesgeschichtlichen Vergleichens von Merkmalen; schon die aus ihnen sich ergebende leichte *Beschreibbarkeit* trägt viel hierzu bei.

Darüber hinaus aber ist es ein zweiter Umstand, der die Auslöser zu einer besonders wertvollen Hilfe stammesgeschichtlicher Forschung werden lässt: Weil ihre spezielle Form nicht wie bei mechanisch wirksamen Bewegungen aus ihrer Funktion unmittelbar ableitbar und von ihr aus beeinflusst ist, kann bei der Uebereinstimmung einer auslösenden Zeremonie bei zwei verwandten Arten die *Möglichkeit einer Konvergenz* mit grösster Wahrscheinlichkeit ausgeschlossen werden. Dass Schwanzwedeln bei einem Hunde freundliche Begrüssung, bei einer Katze aber feindliche Gespanntheit bedeutet, hat mit seiner Funktion nichts zu tun, die Bedeutung beruht rein auf einer „Konvention“ zwischen der angeborenen Ausdrucksbewegung bei dem einen und ihrem ebenso angeborenen Verstehen bei dem anderen Artgenossen; sie könnte, was die spezielle Bewegungsform anlangt, ebensogut umgekehrt sein. Durchaus analog, wie der Sprachforscher, der bei zwei verschiedenen Völkern ein gleiches Wort für den gleichen Begriff findet, sich mit der nahezu unendlich geringen Wahrscheinlichkeit nicht abzugeben braucht, dass dies durch reinen Zufall so sei, sondern ohne weiteres und mit Recht eine einheitliche historische Wurzel jenes Wortes annimmt, so kann auch der vergleichende Psychologe in vielen Fällen ohne weiteres stammesgeschichtliche Homologie annehmen, wenn die oft sehr merkmalsreichen Auslösezeremonien zweier verwandter Formen übereinstimmen. Alle diese Umstände haben dazu geführt, dass wir über die stammesgeschichtliche Entstehungsweise der auslösenden Instinktbewegungen weit mehr wissen als über diejenige anderer angeborener Verhaltensweisen. Wir können sehr viele, wenn

nicht die meisten von ihnen mit grosser Wahrscheinlichkeit auf zwei voneinander durchaus unabhängigen Wegen aus anderen, primitiveren und mechanisch wirksamen Instinktbewegungen ableiten, ohne natürlich zu wissen, auf welche Weise diese ihrerseits entstanden sind. Immerhin ist bei unserer heutigen Armut an Kenntnissen über die Phylognese von psychischen Verhaltensweisen schon dieses geringe nachweisbare Stück eines stammesgeschichtlichen Entwicklungsvorganges hochwillkommen.

B. Die Symbolbewegung.

Es ist ein kennzeichnendes Merkmal jener zentral koordinierten autonomen Automatismen, deren Auswirkung wir als Instinktbewegungen bezeichnen, dass sie sich schon bei allergeringsten Intensitäten der von ihnen erzeugten Reize in äusserlich sichtbare Bewegungen umsetzen. So entstehen stärkere oder schwächere *A n d e u t u n g e n* von Bewegungsweisen, die nur bei sehr viel höheren Reaktionsintensitäten ihren eigentlichen arterhaltenden Zweck erfüllen. Die schwachen Andeutungen, die schon bei schwächsten Graden der reaktionsspezifischen Erregung bemerkbar werden, sind an sich arterhaltend sinn- und zwecklos. Der Kenner aber kann aus ihnen die Qualität der Erregung entnehmen, die im Organismus aufzusteigen beginnt, und weiss nun, in welcher Richtung gegebenen Falles ernstliche Handlungen des Tieres zu erwarten stehen. Deshalb hat man diese Handlungs-Initien auch als *I n t e n t i o n s b e w e g u n g e n* bezeichnet. Da viele Instinkthandlungen, wie etwa das Auffliegen einer Ente oder Gans, nur auf starke *ä u s s e r e* Reize plötzlich erfolgen, bei allmählicher Kumulierung des *i n n e r e n* Triebes aber dem eigentlichen, voll intensiven und den biologischen Sinn erfüllenden Hervorbrechen der betreffenden Bewegungsfolge *r e g e l m ä s s i g* eine Serie von Intensionsbewegungen mit allmählich sich steigernder Intensität vorausgeht, besteht die Möglichkeit, dass sich in der betreffenden Tierart ein „Verständnis“ für die Intensionsbewegungen der Artgenossen entwickelt, indem angeborene Schemata (LORENZ 1935) ausgebildet werden, die den durch bestimmte Intensionsbewegungen gesetzten Reizen etwa so zugeordnet sind, wie der Radioempfänger dem Sender. Diese angeborenen Schemata bewirken zunächst in den meisten Fällen beim Artgenossen ein Ansprechen *d e r s e l b e n* Instinkthandlung, wie sie das den Reiz setzende Tier ausführt. Die dieser Bewegung zugeordnete spezifische Erregungsqualität wird so durch das Ausführen von Intensionsbewegungen und das Ansprechen der ihnen entsprechenden angeborenen Schemata der

Artgenossen von einem Individuum auf alle anwesenden Artgenossen übertragen. In meiner Arbeit „Der Kumpan in der Umwelt des Vogels“ (1935) habe ich sehr viele Beispiele für diese Form der Stimmungsübertragung zusammengestellt, die so gut wie immer dann vorliegt, wenn eine fälschlich als „Nachahmung“ bezeichnete Gleichschaltung der Handlungen sozialer Tiere stattfindet. Durch diesen, bei sozialen Tieren selbstverständlich im höchsten Maße arterhaltend sinnvollen Vorgang erhalten nun die vorher sinnlosen Intensionsbewegungen eine hohe Bedeutung und *werden, wie jedes funktionierende Organ, jenen Faktoren unterworfen, die eine Höherdifferenzierung bewirken*. Auslösende Intensionsbewegungen werden dabei, entsprechend ihrer „Signal“-Funktion, regelmässig in solcher Weise von der ursprünglichen Form abgewandelt, dass sie optisch besser wirksam werden. Sie werden „mimisch übertrieben“, wie die Nickbewegungen führender Stockenten, die Auffliegebewegung der Casarcinen und Anserinen, die Schwimmbewegung nestablösender Buntbarsche usw. usw. Die mimische Uebertreibung kann oft so weit gehen, dass die ursprüngliche Wurzel der Bewegung, die Intensionsbewegung zu einer nicht signalmässig, sondern rein mechanisch arterhaltend wirksamen Bewegungsweise, in ihr kaum noch zu erkennen ist und nur unter Heranziehung verwandter Arten, bei denen sie weniger verändert wurde, auf dem Wege stammesgeschichtlichen Vergleichens erschlossen werden kann. Die Auffliegebewegung der Nilgans, die Bewegung des Junggeführten von *Nannacara* u. a. m. stammen ganz sicher von Intensionsbewegungen zum Abfliegen bzw. Wegschwimmen, aber niemand, der nicht die homologen Bewegungen von Verwandten kennt, würde sie als solche erkennen. Solche aus Intensionsbewegungen entstandenen, aber oft bis zur Unkenntlichkeit „formalisierten“ Zeremonien bezeichnen wir mit dem Ausdruck **S y m b o l b e w e g u n g e n**.

C. Die Uebersprungbewegung.

Neben diesen aus Intensionsbewegungen entstandenen auslösenden Symbolhandlungen gibt es aber noch solche einer grundsätzlich andersartigen Entstehungsweise, die von N. TINBERGEN so bezeichneten **U e b e r s p r u n g b e w e g u n g e n**. Bei höheren Graden allgemeiner Erregung kommt es vor, dass Instinktbewegungen, die ihrem eigentlichen arterhaltenden Sinne nach gar nicht zu der betreffenden biologischen Situation gehören, sozusagen „irrtümlich“ ausgelöst werden. Besonders scheint dies dann stattzufinden, wenn die normale, der Situation adäquate

Bewegung aus irgend welchen Gründen am Ablauf verhindert wird. Dann „springt“ die spezifische Erregung sozusagen in eine andere Bahn „über“, und es erfolgt eine ebenso unerwartete wie unpassende Bewegungsweise. Auch der Mensch selbst zeigt viele Beispiele für diesen Vorgang. Am bekanntesten ist das Kopfkratzen bei Verlegenheit; auch die so verschiedenen automatischen Bewegungen, die Vortragende im Affekt ihrer Rede durchbrechen lassen, kennt wohl jeder. TINBERGEN und KORTLANDT, die unabhängig voneinander diesen Vorgang erstmalig beschrieben, haben viele Beispiele für ihn erbracht, die meisten aus dem Verhalten der Knochenfische und der Vögel. In der ornithologischen Literatur finden sich die Uebersprunghandlungen meist als „Schein“-Bewegungen (englisch Sham-reaction), also mit Scheinputzen, Scheinpicken usw. bezeichnet. Ganz ebenso, wie die von einer „a u t o c h t h o n e n“ Reaktionsenergie hervorgebrachten Intentionsbewegungen durch optisch wirksame „mimische“ Uebertreibung kennzeichnender Bewegungsphasen zu bizarren Symbolen ihrer selbst werden, so können auch die durch „Uebersprung“ aktivierten Bewegungen in ihrer stammesgeschichtlichen Höherentwicklung einer so starken Formalisierung unterliegen, dass wie bei jenen die vergleichende Untersuchung vieler verwandter Formen nötig wird, um ihren Ursprung zu entschleiern.

Die meisten Balzbewegungen, die wir im folgenden an Schwimmerpeln zu beschreiben haben werden, lassen sich als Symbolbewegungen und Uebersprungbewegungen deuten, und diese Deutung besitzt angesichts der sich ergebenden stammesgeschichtlichen Zusammenhänge und deren Stimmigkeit zu den aus dem Vergleich anderer Merkmale zu entnehmenden einen hohen Grad der Wahrscheinlichkeit. Uebersprungbewegungen überwiegen zahlenmäßig über Symbolhandlungen; die meisten von ihnen sind Bewegungen, die aus den Bewegungsweisen des Sich- Putzens und des Sich-Schüttelns entstanden sind. Auch bei anderen Tieren herrschen unter den Automatismen, die als Uebersprungbewegungen von „allochthoner“ Erregung (KORTLANDT) innerviert werden, die alltäglichsten Automatismen der Körperpflege (Kopfkratzen des Menschen, Scheinputzen bei Taube, Kranich u. a.), der Nahrungs aufnahme (Scheinpicken des drohenden Haushahnes) und ähnliche bedeutend vor. Bezüglich genauerer Angaben über Symbol- und Uebersprungbewegungen sei auf meine Arbeit „Der Kumpan in der Umwelt des Vogels“, sowie auf TINBERGENS Arbeit „Die Uebersprungbewegung“ verwiesen.

IV. Die Stockente, *Anas platyrhynchos* L.

A. Allgemeines.

Die Stockente ist nicht nur die in ihrem Verhalten am längsten und genauesten bekannte aller Anatinen, sondern sie nimmt auch in sehr vieler Hinsicht eine zentrale Stellung unter ihnen ein. Als ein ausgesprochen „primitives“ Merkmal dieser Art kann es gelten, dass der Erpel neben dem Balzpfiff „noch“ eine ziemlich laute Stimme hat, die auch als einsilbiger gezogener Lockruf „rähb“ und als zweisilbiger Stimmföhlungs-Laut (Unterhaltungslaut) „räbräb“ in Wirkung tritt und in gleicher Weise verwendet wird wie die entsprechenden, in Bezug auf Rhythmus und Bedeutung gleichen Laute der Ente. Bei allen anderen Anatinen, den drei hier behandelten Cairininen sowie bei der Casarcine *Tadorna* ist die eigentliche in der Syrinx erzeugte Stimme des Männchens zugunsten des durch ein besonderes Organ, die Knochentrommel der Trachea, hervorgebrachten Pfeiflautes sehr weitgehend zurückgebildet.

B. Die nicht epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute.

Der einsilbige Lockruf beider Stockentengeschlechter entsteht ontogenetisch in fließendem Uebergange aus dem ebenfalls einsilbigen „Pfeifen des Verlassenseins“, das sämtlichen bisher bekannten Anatidenkücken in homologer Weise zukommt, und entspricht ihm auch völlig



Abb. 1.



Abb. 2.

Abb. 1. Das Pfeifen des Verlassenseins bei einem Schwimmtentenkücken. Abb. 2. Einsilbiger Lockruf des Stockerpels, *Anas platyrhynchos* L.: gezogenes „Rähb“.

bezüglich der Kopf- und Gefiederhaltung (Abb. 1 u. 2). Ebenso ist der Stimmföhlungs-laut bei allen mir bekannten Anatidenkücken, also

auch bei Anserinen ursprünglich zweisilbig. Bei der Gattung *Anser* dauert dieser sicherlich ursprüngliche Zustand nur wenige Stunden, worauf sich aus dem zweisilbigen, allgemein anatidenhaften, der mehrsilbige, die Gattungen *Anser*, *Eulabea*, *Branta* usw. kennzeichnende, vielsilbige Stimmföhlungs-laut entwickelt. Bei beiden Geschlechtern der Stockente hat der einsilbige Lockruf bei für menschliche Ohren durchaus gleichem Klang die Nebenbedeutung des *W a r n l a u t e s*. Durch das Erscheinen eines fremden Hundes wird das gezogene *Rähb* bei allen Erpeln ausgelöst. Es klingt in diesem Falle vielleicht besonders laut und langgezogen, immerhin aber gelingt es mir nicht, aus dem Laut allein zu entnehmen, ob ein Erpel warnt oder nach seiner Gattin ruft. Besonders bei der Ente bezeichnet ein wiederholtes Ausstossen des einsilbigen Lockrufes die Absicht, *O r t s v e r ä n d e r u n g e n* vorzunehmen. Besonders laut und andauernd wird er vor dem Abfliegen geäussert. Von der nestsuchenden, unruhig umherwandernden Ente wird er leiser, aber noch beharrlicher ausgestossen, ebenso, wenn sie ihre Kückenschar über eine grössere Strecke zu führen beabsichtigt. Diese von uns als „*W e g g e h l a u t*“ bezeichnete Form des Lockrufes findet sich bei sehr vielen Anatinen, aber auch bei *Aix* und *Lampronessa*, bei denen der eigentliche Lockruf in seiner ursprünglichen Form nicht mehr vorhanden, bezw. durch eine spezialisierte Lautäusserung ersetzt ist. Beim Männchen *f e h l t* der „*Weggehlaut*“.

Der zweisilbige Stimmföhlungs-laut, dessen Akzent auf der zweiten Silbe liegt, wird schon von Kücken einer Geschwisterschar, noch mehr aber von den Gatten eines Paares mit besonderer Intensität dann gebracht, wenn sich die Tiere nach längerer Trennung *wiederfinden*, oder, wenn nach der Einwirkung eines Schreckreizes, der die Tiere zu längerem, gedrückten Stillesein veranlasste, *B e r u h i g u n g* eintritt. In beiden Fällen ist es besonders der Erpel, der sein zweisilbiges *Räbräb* bis zu einer sehr grossen Geschwindigkeit und Lautstärke steigert, während die Ente bei höherer Reaktionsintensität meist zu „hetzen“ beginnt. Ein derartiges Palaver eines Paares oder einer Kückenschar erinnert sehr stark an das sogenannte *Triumphgeschrei* der Casarcinen und Anserinen, dessen phylogenetische Vorstufe es wahrscheinlich darstellt. Bei hohen Graden der Reaktionsintensität, etwa entsprechend dem Umschlagen der Ente ins Hetzen, zeigt besonders der Erpel eine besondere Kopfhaltung mit erhobenem Kinn (Abb. 3), bei noch höheren tritt — allerdings sehr selten — eine später unter den Balzbewegungen zu besprechende besondere Bewegungsform, das sog. *A b - A u f* in Erscheinung. Es beruht sicher

auf phylogenetischen Zusammenhängen, dass bei den in Bezug auf ein wirkliches Triumphgeschrei höher spezialisierten Anatinen, nämlich bei *Chaulelasmus*, *Mareca penelope* und *M. sibilatrix* das Kinnheben und die Abaufbewegung eine besondere Differenzierung erfahren, auf die ich bei diesen Arten noch zurückkommen werde. Wenn diese triumphgeschrei-ähnlichen „Räbräb-Palaver“ der Stockerpel ganz ausnahmsweise hohe, noch über das Auftreten der Ab-Auf-Bewegung hinausgehende Erregungsgrade erreichen, so tritt im „Räbräb“

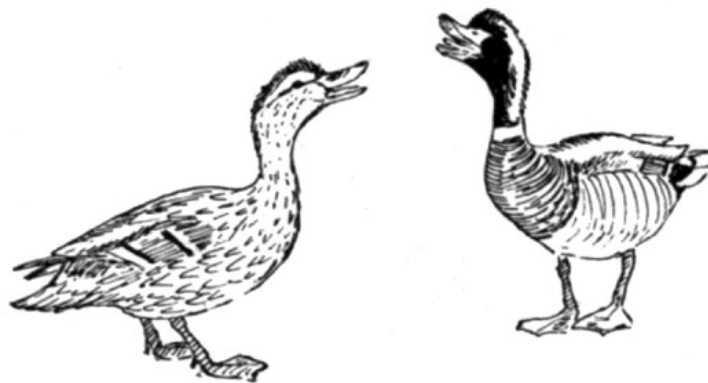


Abb. 3. Das einem Triumphgeschrei ähnliche „Räbräb-Palaver“ eines Stockentenpaares mit Kinnheben (S. 209). Beachte die Gefiederstellung des Kopfes und vergleiche mit Abb. 43 (S. 273), 44 (S. 274) und 45 (S. 274).

der Erpel und manchmal sogar in dem zweisilbigen Laute der Enten eine eigenartige Betonung schattenhaft auf, die bei der Schnatterente zu einer weiteren Differenzierung geführt hat. Sie besteht darin, dass in drei aufeinanderfolgenden Doppellauten immer der mittlere stärker betont wird, als der vorangehende und der nachfolgende, also: „räbrä'b räbRÄ'B, räbrä'b“.

C. Die epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute des Weibchens.

In ganz ähnlicher Weise, wie im Morphologischen die Weibchen naheverwandter Anatinenformen viel weniger voneinander verschieden sind als die Männchen, so sind sie es auch bezüglich des Inventares ihrer Verhaltensweisen. Eine genauere Beschreibung der Stockente erspart daher eine solche der anderen Anatinen mit Ausnahme von *Mareca*.

1. Das Hetzen. — Die verbreitetste weibliche Werbehandlung ist das sogenannte Hetzen, das sich bei allen Anatinen, bei *Tadorna* und *Casarca* und unter den Cairininen bei *Aix*, *Lampronessa* und *Amazonetta* in grundsätzlich gleicher und sicher homologer Form vorfindet. Die Ente wendet sich dem Gatten — oder dem umworbenen

Zukünftigen — zu, schwimmt hinter ihm her, und droht gleichzeitig über die Schulter weg nach einem anderen artgleichen Männchen hin. Bei der Nilgans sind diese beiden Orientierungsreaktionen, nämlich Allgemeineinstellung der Körperlängsachse zum wirklichen oder potentiellen Gatten und Drohbewegung nach dem „symbolischen Feind“ hin, durchaus unabhängig voneinander, in ihrer Beziehung zueinander völlig plastisch. Der Winkel zwischen Körperachse und der Richtung der Drohbewegungen des Kopfes ist nur durch die Lagebeziehung von Weibchen, Männchen und angedrohten Feind bestimmt. Es kann z. B. der Fall eintreten, dass der „Feind“ vom Weibchen aus gesehen h i n t e r dem Männchen steht, sodass die Nilgans dann, dicht an ihren Gatten geschmiegt, g e r a d e n a c h v o r n auf den Symbolfeind hin droht. Am häufigsten aber steht das Weibchen beim Hetzen mehr oder weniger mit dem Schwanz gegen den „Feind“ u. z. deshalb, weil sie meist erst s e l b s t einen kleinen Vorstoss auf ihn macht, aber dann nicht tötlich zu werden wagt und nun vom „Feind“ z u m Männchen laufen oder schwimmen muss, um dort zu hetzen. Durch diesen Vorgang ergibt sich der kennzeichnende Winkel zwischen Kopf- und Körperachse ganz von selbst. „Schon“ bei *Casarca ferruginea* sieht man aber häufig eine in dieser Weise über die Schulter weg nach hinten gehende Hetzbewegung des Kopfes, die n i c h t durch die Lagebeziehung zwischen Weibchen, Männchen und „Feind“ motiviert ist. Bei den hetzenden Anatinen vollends, bei denen das Hetzen zur reinen Zeremonie „formalisiert“ ist, und bei denen die ursprüngliche Bedeutung der Instinkthandlung, das Männchen zu einem Angriff auf einen wirklichen Gegner zu veranlassen, völlig hinter der sekundären Bedeutung einer „Liebeserklärung“ dem gehetzten Mann gegenüber verschwindet, i s t die Kopf-Bewegung über die Schulter weg reine, taxienfreie Instinktbewegung, die Tiere können sie auch gar nicht mehr anders, als in der ein für allemal festgelegten Weise, ausführen. Eine Stockente z. B. hetzt auch dann über die Schulter weg, wenn der „Feind“ sich n i c h t in der sich daraus ergebenden Richtung der Drohbewegung befindet! Nur innerhalb ganz weniger Winkelgrade ist die Richtung der Drohbewegung steuerbar! Ich betone, dass mir jede lamarckistische Erklärung dieser merkwürdigen Differenzierungs-Reihe der Hetzbewegung durchaus fernliegt, so überzeugt ich davon bin, dass sie eine wirkliche „phylogenetische Reihe“ darstellt, da ohne allen Zweifel die Formen des Hetzens, wie sie sich bei Casarcinen, ja bis zu einem gewissen Grade schon bei Anserinen finden, die ursprüngliche Form der Bewegung darstellen. Ehe man diese kennt,

können die in ihrer Bedeutung stark abgewandelten „Zeremonien“ der Anatinen gar nicht verstanden werden. Dennoch liegt mir die Annahme, eine Instinktbewegung könne aus einer zur „Gewohnheit“ gewordenen Orientierungsreaktion durch Vererbung erworbener Eigenschaften entstehen, völlig fern. Andererseits aber kennen wir viele Beispiele für das Entstehen durchaus starrer, zentral koordinierter Bewegungsformen aus ursprünglich orientierten Bewegungen, wie z. B. den sogen. Zickzacktanzen (LEINER) des männlichen Stichlings.

Beim Hetzen lässt die Stockente eine spezifische Lautäusserung hören, ein eigenartig meckerndes, meist auf der dritten Silbe betontes „*queggegéggeggeggeg*“, wodurch eine eigenartig „quärlante“ Betonung zustandekommt. Diese Lautäusserung ist nicht mit jener zu verwechseln, die die Ente bei der Verfolgung durch einen fremden Erpel ausstösst. Beim Hetzen ist der Oberschnabel in dem sehr beweglichen Kopfgelenk extrem nach bauchwärts abgebogen (Abb. 4),



Abb. 4. Das Hetzen der Stockente (S. 210). Beachte den Winkel zwischen Stirn und Schnabel und vergleiche mit Abb. 5 (S. 213). Hinterkopfbzudrehen des Erpels mit Kinnheben (S. 222) vergleiche mit Abb. 14 (S. 223).

Kopf- und Kückengefieder sind glatt angelegt. Durch beides entsteht ein eigenartig „schafiger“ Gesichtsausdruck; durch die Abwärtsknickung des Schnabels schmiegt sich die Kinnlinie glatt der Wölbung der Rumpfseite an, an der der Kopf entlanggleitet.

2. Die Abweisungsgebärde. — Der „Abweisungslaut“ der von einem fremden Erpel verfolgten Ente, den man besonders von bereits brütenden Stücken zu hören bekommt, klingt nur oberflächlich ähnlich, besteht aber nicht aus einer fortlaufenden Reihe von „*Quegg*“-Lauten, sondern aus einer abgebrochenen Folge von einzelnen, scharf wie Hustenstösse ausgestossenen „*Gäck*“-Lauten. Der Oberschnabel ist dabei im sogenannten „Fronto-Nasalgelenk“ aufs äusserste aufwärts gebeugt, Kopf- und Rückengefieder stark gesträubt, der Kopf weit in den Nacken gezogen (Abb. 5). Dieselbe Körper- und Gefieder-

Stellung, verbunden mit einem sehr ähnlichen Laut, haben auch Casarcinenweibchen, wenn sie auf dem Nest gestört werden, ebenso die brütende *Cairina*, wenn ein Erpel sie treten will. Da bei der Stockente wie bei den genannten Arten ganz besonders auch die Kücken führenden Mütter auf jede kleinste Störung mit derselben Bewegungsweise und Lautäusserung antworten, so liegt mir die Vermutung nahe, dass dies die primäre Bedeutung dieses Ausdruckes ist, von der sich dann bei der Stockente die besondere, spezifischere Bedeutung der Abweisung des fremden Erpels auch durch eine noch nicht brütende, aber fest verpaarte Ente abgezweigt hat. Die Ausdrucksbewegungen und -laute, die ursprünglich nur der wegen ihrer „Brütigkeit“ absolut paarungs-unwilligen Ente zukamen, fanden bei der Stock- ebenso bei der Spiess- und wahrscheinlich auch der Krickente durch die später zu besprechende Vergewaltigungsreaktion der Erpel ein neues Feld der Anwendung. Wenn man von einer Stockente, die fliegend vor zwei Erpeln verfolgt wird, gackernde Laute hört, so handelt es sich so gut wie immer um den eben besprochenen „Abweisungslaut“. Nur ein einziges Mal in meinem Leben hörte ich eine Stockente im Flug hetzen.



Abb. 6. Die Abweisungsgebärde der Stockente (S. 212).

3. Der „Decrescendo-Ruf“. — Alle weiblichen Anatinen, einschliesslich der Gattung *Mareca*, verfügen über eine ganz eigenartige Lautäusserung, die, 14 silbig bei *Nettion flavirostre* und einsilbig bei *Mareca*, dennoch zweifellos bei allen Formen dieselbe, homologe Instinktbewegung repräsentiert. Bei der Stockente ist es ein meist 6 silbiges „quägägägägäg“, mit stärkster Betonung der zweiten Silbe und abfallendem Ton der folgenden. Dieser Laut wird besonders von unverheirateten Enten ausgestossen, von fest verpaarten meist nur dann, wenn ihr Gatte fortgeflogen ist. Auslösend wirkt vor allem das Flugbild artgleicher Enten, bei starker Schwellerniedrigung spricht die Reaktion noch unverheirateter Enten auf jeden fliegenden Entenvogel, manchmal sogar auf fliegende Vögel anderer Art an.

4. Das Nickschwimmen. — Diese von HEINROTH als das „Kokettierschwimmen“ bezeichnete Instinktbewegung entspricht bei der Stockente den vielen, hochdifferenzierten Bewegungsweisen der sozialen Balz des Erpels, des von HEINROTH so bezeichneten „Gesellschaftsspiels“.

Wir werden noch sehen, dass der Erpel über die Bewegungsweise des Nickschwimmens ebenfalls verfügt, nur ist sie bei ihm an andere Bewegungen gekoppelt, nicht unabhängig wie bei der Ente. Die Ente bringt die in Rede stehende Bewegungsweise meist erst dann, wenn sich mehrere Erpel versammelt haben und durch das später zu beschreibende Sträuben des Kopfgefieders und Sichschütteln Balzstimmung kundtun. Dann schiesst die Ente plötzlich in eigenartig flacher Körperhaltung und unter stark ausgeprägter Nickbewegung des Kopfes zwischen den Erpeln dahin, in kurzen Bögen möglichst viele von ihnen umschwimmend. Der Kopf wird beim Nicken so dicht über der Wasserfläche gehalten, dass das Kinn der Ente die Oberfläche streift (Abb. 6). Dieses Nickschwimmen wirkt deutlich auslösend auf die nun folgenden Balzbewegungen der Erpel. Die phylogenetische Herkunft des Nickschwimmens ist völlig unklar, da wir bis jetzt keinerlei Vorstufen der Zeremonie kennen. Vorhanden ist die Bewegungsweise ausser bei der Stockente und den nächstverwandten Mitgliedern der Gattung *Anas* im alten Sinne nur noch bei der Kastanienente, *Virago castanea* und der Weisskehlente, *Yirago gibberifrons* E. Virchow.

5. Die Paarungseinleitung. — Diese besteht in ruckartigen Kopfbewegungen, die eine grosse Aehnlichkeit mit der Intensionsbewegung des Auffliegens haben, aber umgekehrt verlaufen. Es wird nämlich nicht der Kopf langsam nach unten und ruckweise aufwärts bewegt wie dort, sondern umgekehrt. Die Ausdrucksbewegung ist offenbar aus einer Intensionsbewegung zum flachen Sich-Hinducken entstanden. Während nämlich bei der Auffliegebewegung der Kopf mit waagrecht gehaltenem Schnabel rasch a u f w ä r t s gestossen und mit geringerer Geschwindigkeit in die Ausgangsstellung zurückgenommen wird, wird bei der Paarungseinleitung die A b w ä r t s b e w e g u n g ruckartig beschleunigt. Wahrscheinlich ist diese Ausdrucksbewegung aus einer Intensionsbewegung zu jenem flachen Sichhinducken entstanden, wie es bei der Paarung selbst zustandekommt. Diese Annahme gewinnt durch folgende Zufallsbeobachtung an Wahrscheinlichkeit: Ich sah einst an der oberen Kante einer sehr steilen Böschung einen Stockerpel stehen, der, wie ich meinte, die „Pumpbewegung“ der Paarungseinleitung ausführte, konnte aber keine Ente erblicken. Im nächsten Augenblick

flog der Erpel ab und über die Böschung hinab, um an ihrem Fuss zu landen. Was ich für Paarungseinleitung gehalten hatte, war die — sonst eben kaum je vorkommende — Intensionsbewegung zum Flug nach abwärts gewesen! Ganz sicher ist also eine Intensionsbewegung nach abwärts, d. h. zum Flachwerden, der Ursprung der pumpenden Paarungseinleitung der meisten Anatinen. Bei der Stockente sowohl wie bei sämtlichen anderen Anatinen, vielleicht mit Ausschluss von *Mareca*, sind die Bewegungen der Paarungseinleitung bei beiden Geschlechtern der Form nach gleich. An Intensität überwiegen meist die des Weibchens, das auch meist den Anlass zur Einleitungszeremonie und zur Begattung selbst gibt. Wir bezeichnen diese Bewegungsweise kurz als das „Pumpen“ (Abb. 7).



Abb. 7. Das „Pumpen“ als Paarungseinleitung bei der Stockente (S. 214). Die beiden Gatten befinden sich gerade in entgegengesetzten Extremstellungen der lotrechten Kopfbewegung.

D. Die epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute des Erpels.

1. Die allgemeine Form der Balz. — Wie bekannt, versammeln sich die Männchen der meisten Anatinen, aber auch die von *Aix galericulata* unter den Cairininae und einer Anzahl der zu den Fuligulinae gerechneten Arten zu sozialen Balzspielen, an denen die Weibchen — von wenigen, die Erpel zur Balz anreizenden Auslösehandlungen (Siehe S. 213 ff) abgesehen — nur als Zuschauer teilnehmen. Andererseits scheint den Weibchen aller über ein solches „Gesellschaftsspiel“ (HEINROTH) verfügenden Anatiden eine höchst aktive Rolle bei der Gattenwahl zuzufallen, worauf wir speziell bei der Mandarinente zurückkommen werden. Die Stockerpel sind neben den Mandarinerpeln wohl diejenigen, bei deren Gesellschaftsspiel die An- oder Abwesenheit der Ente die geringste Rolle spielt. Wie bei Birk-, Auer-, Puten- und Pfauhähnen ist ihre Balz nicht eine Werbung um ein bestimmtes Weibchen, sondern eine allgemeine Schaustellung,

die in ziemlich gleicher Weise stattfindet, ob nun Weibchen anwesend sind oder nicht. Wir werden innerhalb der Anatinen alle nur denkbaren fließenden Uebergänge von einer solchen „unpersönlichen“ Massenbalz zur persönlichen Umwerbung eines bestimmten Weibchens kennenlernen. Bei ihrer sozialen Balz vollführen die Erpel gemeinsam eine von Art zu Art verschiedenen grosse Anzahl hochdifferenzierter Bewegungen, die meist von Lauten begleitet werden, die mittels der *Knochen trommel* an der *Syrinx* der Erpel hervorgebracht werden. Die mit Lauten verbundenen Bewegungen, die, wie wir noch sehen werden, auf dem Wege der Symbol- und der Uebersprung-Bewegung aus sehr verschiedenen Instinktbewegungen entstanden sind, haben untereinander das Eine gemeinsam, dass sie mit nur ganz wenigen Ausnahmen zu einer *Spannung der Luft röhre* führen, die offenbar zur Hervorbringung des Balzlautes notwendig ist. Den eigentlichen, mit Lauten einhergehenden Balzbewegungen gehen stets einige einleitende, vielleicht der Selbst-Stimulation dienende Instinkt-handlungen voraus, deren Verbreitung innerhalb der Gruppe auf ein grösseres stammesgeschichtliches Alter schliessen lässt, als es den eigentlichen Balzbewegungen zukommt.

2. Das Antrinken. — Als erstes sei eine solche „einleitende“ Bewegungsweise beschrieben, die vielleicht nicht ausschliesslich epigamen Charakter hat. Wenn sich zwei Enten auf der Wasserfläche eines Teiches treffen, weicht entweder die eine der anderen aus, oder beide *trinken*. Dieses Trinken möchte man zunächst für Zufall halten. HEINROTH pflegt sehr anschaulich zu erzählen, wie lange es dauerte, bis ihm selbst bei Beobachtung dieser Bewegung klar wurde, dass das Trinken bei Begegnungen kein Zufall, sondern eine Zeremonie von bestimmter sozialer Funktion ist und die Bedeutung eines *Friedenszeichens* hat. Die Entstehung der Bedeutung des Antrinkens erklärt HEINROTH als Symbolhandlung, in dem Sinne, dass zwei Vögel, die unmittelbar nebeneinander essen oder trinken, nichts Böses gegeneinander im Schilde führen. Ursprünglich ist das Antrinken also eine Ausdrucksbewegung rein sozialer Bedeutung und ist deshalb auch durchaus nicht auf den Verkehr zwischen den Gatten eines Paares beschränkt, wenn es auch zwischen diesen besonders häufig ausgeführt wird. Bei höherer Differenzierung erhält es bei manchen Arten eine Koppelung an die Bewegung des Scheinputzens hinter dem Flügel, die bei der Schnatterente und der zu den Cairininen gehörigen Mandarinente (siehe diese) durchaus fest geworden ist. Bei der Stockente ist eine solche Koppelung nur angedeutet; die Erpel zeigen

das Scheinputzen ganz besonders oft unmittelbar nachdem sie gegenüber ihrer Ente angetrunken haben, bringen aber dann stets beide Bewegungen mehrmals und durcheinander, ohne feste Reihenfolge. Dass die feste Koppelung zwischen Antrinken und Scheinputzen bei Schnatterente und Mandarinente eine umgekehrte Reihenfolge der beiden Bewegungen festlegt, sei hier schon erwähnt.

Das Antrinken ist in der Familie ungemein weit verbreitet. Unter den Anatinen gibt es keine Form, der es fehlt (Tabelle). In der Bedeutung einer männlichen Balzbewegung tritt es in Koppelung mit anderen epigamen Handlungen auch bei den Cairininen *Aix* und *Lampronessa*, sowie bei den beiden den Anatinen ebenfalls sehr nahe stehenden Fuligulinen *Netta* und *Metopiana* auf.

3. Das Scheinputzen. — Wenn ein Erpel gegenüber einer von ihm umworbenen Ente angetrunken hat, langt er häufig mit dem Schnabel hinter den leicht angehobenen Flügel, ganz als wolle er sich dort putzen (Abb. 8), fährt aber statt dessen mit dem Schnabelnagel kurz und rauh über die Unterseite der Kiele seiner Schwingen, sodass ein ziemlich lauter, auf viele Meter hin hörbarer *Rrr*-Laut entsteht. Die Bewegung ist so kurz, dass ich bis jetzt nicht zu entscheiden wage, ob der Schnabel über die Arm- oder die Handschwingen geführt wird; die Stärke des Tones spricht für letzteres, wogegen zu bedenken bleibt, dass Pfeif-, Knack-, Braut- und Mandarinerpel ganz sicher an der Innenseite der Armschwingen scheinputzen, die beiden letztgenannten je an einer bestimmten, hierzu differenzierten und besonders gefärbten Feder (Siehe Braut- und Mandarinente). Es ist für die Psychologie der Tierbeobachtung methodisch interessant, dass das Scheinputzen des Stockerpels erst 1939 von uns entdeckt wurde, nachdem wir uns so viele Jahre mit der zielbewussten Beobachtung dieser Tiere abgegeben hatten. Was mir die Augen für den oftgesehenen Vorgang öffnete, war erst die erstmalige Beobachtung der etwas anders ausgeführten, homologen Bewegung beim Knäckerpel, bei dem die — offenbar gerade für diese Bewegung herausdifferenzierten — Farben des Flügelkleingefieders ein Uebersehen unmöglich machten. Da wurde mir zunächst dunkel bewusst, dass ich diese Zeremonie ja



Abb. 8. Das Scheinputzen des Stockerpels. Durch Berührung des Schnabels mit den Schwungfederkielen entsteht ein lautes Geräusch (S. 217). Vergleiche Abb. 28 (S. 248) u. 49 (S. 285).

doch schon „irgendwo“ gesehen haben musste, und die auf der Suche nach diesem „Wo“ angestellte spezielle Beobachtung brachte das überraschende Ergebnis, dass wohl alle von mir gehaltenen Entenarten über diese Bewegungsweise verfügen (Tabelle). Schier unglaublich will es mir heute scheinen, dass mich nicht schon der ungemein kennzeichnende Ton auf die Bewegung viel früher aufmerksam machte.

Stockerpel beginnen das Scheinputzen, das so gut wie immer mit Antrinken einhergeht (nicht aber umgekehrt!) nicht nur bei der Begegnung mit dem Weibchen, sondern ebenso und vielleicht noch intensiver bei der Begegnung mit Erpeln, wenn Stimmung zur sozialen Balz aufzukommen beginnt. In dieser Bedeutung kann die Bewegung als die erste Einleitung zu dem von HEINROTH so benannten Gesellschaftsspiel aufgefasst werden.

Seiner stammesgeschichtlichen Herkunft nach ist das Scheinputzen sicher als Uebersprungbewegung aufzufassen. Es gibt kaum eine Bewegungsweise, die so vielerlei Bedeutungen annehmen kann, wie das Putzen als Uebersprunghandlung innerhalb der Klasse der Vögel. Neben seiner ungemein häufigen Verwendung als Balzbewegung, kann es als Drohung, wie beim Kranich, als Paarungseinleitung, wie beim Gänsesäger und der Felsentaube, fungieren. Im letztgenannten Falle bestehen allerdings berechtigte Zweifel, ob die Putzzeremonie aus einem echten Uebersprung und nicht als Symbolbewegung aus einer autochthonen Handlung entstanden sei, u. z. in etwa der gleichen Weise, die HEINROTH für die Entstehung des Antrinkens (siehe dieses) angenommen hat.

4. Das einleitende Schütteln. — Haben sich mehrere Erpel in der oben beschriebenen Weise versammelt, so drückt sich das Ansteigen ihrer spezifischen Balz-Erregung zunächst in einer besonderen Körper- und Gefiederstellung aus. Der Kopf wird fest zwischen die Schultern eingezogen, sodass der weisse Halsring völlig verschwindet, das Untergefieder wird leicht gesträubt, sodass der Vogel „imponierend“ hoch auf dem Wasser schwimmt, während das Rückengefieder in „gewolltem“ Gegensatz zur gewöhnlichen Ruhestellung sehr glatt angelegt wird. Das Kopfgefieder wird aufs Alleräusserste aufgerichtet, sodass der grüne Glanz für die meisten Gesichtswinkel völlig verschwindet und einem tiefen Samtschwarz weicht (Abb. 9). Diese Stellung unterscheidet sich von der Stellung, die eine Stockente unmittelbar vor dem normalen, autochthonen Sich-Schütteln einnimmt, nur dadurch, dass sie dauernd, oft mehrere Minuten lang, beibehalten

wird. Beim gewöhnlichen Schütteln dauert das Einziehen des Kopfes und das Sträuben des Kopfgefieders nur mehrere Sekunden, den Kenner kann aus ihrem Ansteigen genau voraussagen, w a n n das Sich-Schütteln tatsächlich eintritt, durchaus analog, wie man den Augenblick des Niesens an dem Grade der vorangehenden Verziehung des Gesichtes eines Nebenmenschen ziemlich genau bestimmen kann. Beim Gesellschaftsspiele der Stockerpel bleibt nun das zu erwartende Schütteln nicht nur viel länger aus, sondern es bringt auch, wenn es schliesslich eintritt, k e i n e Entspannung, keine Lösung der vorbereitenden Stellung.



Abb. 9. Die Ausgangsstellung der zum „Gesellschaftsspiel“ (HEINROTH) versammelten Stockerpel. Gesträubtes Kopf-, glattes Rückengefieder (S. 218). Vergleiche Abb. 19 (S. 234) und Abb. 48 (S. 285).



Abb. 10. Schema der Bewegung des einleitenden Schüttelns (S. 219). Siehe auch Tafel XIV.

Vielmehr folgt auf das erste Schütteln, bei dem der Kopf eigenartig gehemmt, zaghaft und zugleich hastig-nervös nach oben gestossen wird (Abb. 10), nach wenigen Sekunden ein zweites und drittes. Die Intensität der Bewegung nimmt dann von Mal zu Mal ganz allmählich zu, bis schliesslich die Schüttelbewegung den Erpel wie ein Krampf hoch aus dem Wasser emporzureissen scheint (Siehe auch Tafel XIII). Ist diese Intensitätsstufe erreicht, so folgt fast regelmässig statt eines nächsten Schüttelns eine der drei nunmehr zu beschreibenden Balzbewegungen (Grunzpiff, Abauf, Kurzhochwerden), worauf alle Erpel mitbalzen. Die ganze Versammlung ist dann bis auf weiteres entspannt und hört zu balzen auf, oder aber sie beginnt nach kurzer Pause von neuem mit einleitendem Schütteln geringer Intensität, u. s. f. Das einleitende Schütteln ist sicher eine U e b e r s p r u n g b e w e g u n g. Es findet sich bei allen Anatinen, mit Ausschluss von *Spatula* (?).

5. Der Grunzpiff. — Wie beim gewöhnlichen Schütteln wird der Schnabel zunächst gesenkt, sodass die Schüttelbewegung unten

beginnt und nach oben verläuft (Abb. 11a). Diese Senkung ist aber so ausgesprochen, dass die Schnabelspitze bei den ersten Querbewegungen die Wasseroberfläche streift und einen Schauer von Tröpfchen in hohem Bogen emporwirft. Dieser Umstand wurde von keinem bisherigen Beschreiber der Erpelbalz beobachtet, von uns selbst erst, als uns auffiel, dass der „Schichtfehler vieler schwarzer Pünktchen“ hartnäckig gerade auf Aufnahmen des Grunzpffiffes wiederkam. Die Aufrichtung des Körpers läuft dann, im Gegensatz zu einem gewöhnlichen Sich-Schütteln, der des Kopfes so weit voraus, dass der Körper schon ziemlich aufrecht im Wasser steht, wenn sich der Kopf noch ganz tief, mit dem Schnabel dicht über der Wasseroberfläche befindet.



Abb. 11a. und Abb. 11b. Stockerpel. Zwei Bewegungsphasen des Grunzpffiffs (S. 220). Beachte den Bogen hochgeworfener Wassertropfen. Siehe auch Tafel XIII d.

Diese merkwürdig zusammengekrümmte Stellung (Abb. 11b) hat ihre mechanische Bedeutung offenbar in der Spannung der Luftröhre, denn gerade im Augenblicke ihres Maximums erfolgt ein lauter scharfer Pfiff, dem ein tiefer Grunzton folgt, während sich der Kopf wieder aufrichtet und der Körper auf die Wasseroberfläche zurücksinkt. Das Grunzen klingt, als ob eine beim Pfeifen komprimierte Luftmenge wieder entwiche.

Die Verbreitung des Grunzpffiffs innerhalb der Ordnung der Anatinen ist insofern eigenartig (Tabelle), als einerseits nicht alle Anatinen diese Bewegung oder eine zu ihr homologe haben, andererseits aber sowohl die Cairininen *Aix* und *Lampronessa*, als auch die Casarcine *Tadorna tadorna* sichere, wenn auch in verschiedener Richtung differenzierte Homologa besitzen. Ausser den Arten der Gattung *Anas* im engeren Sinne, die sich in der Bewegungsweise

so gut wie nicht von der Stockente unterscheiden, hat den Grunzpffiff in fast gleicher Weise die Spiessente, *Dafila acuta*, die Chilenische Spiessente, *D. spinicauda*, die heimische und die chilenische Krickente, *Nettion crecca* und *N. flavirostre*, wahrscheinlich auch alle anderen, mir nicht bekannten Arten dieser Gattungen, ferner die Kastanienente, *Virago castanea* und, in etwas abgeänderter Form, die Schnatterente, *Chaulelasmus strepera*. Der Grunzpffiff fehlt der Bahamaente, *Poecilonetta bahamensis*, der Rotschnabelente, *P. erythrorhyncha*, den Knäckentenarten und der Löffelente.

Es kann angesichts der bei Braut- und Mandarinente noch näher zu besprechenden Zwischenformen zwischen Grunzpffiff und Schütteln, sowie der angedeuteten Schüttelbewegung, die beim Stockerpel selbst am Anfang der Bewegung steht, kein Zweifel darüber herrschen, dass sie ihren stammesgeschichtlichen Ursprung aus einer mimischen Uebertreibung eines als Uebersprung auftretenden „einleitenden“ Schüttelns genommen hat. Während bei der Stockente, anderen Anatinen und der Brautente neben dem gewöhnlichen Sich-Schütteln als Ausdrucksbewegungen zwei Formalisierungen dieser Bewegung vorhanden sind, bei der Mandarinente sogar nicht weniger als vier deutlich voneinander und vom ursprünglichen Sich-Schütteln verschiedene Balzbewegungen entstanden sind, liegt bei *Tadorna* ein eigenartiges gegenteiliges Verhalten vor: Der *Tadornamann* hat ein der entsprechenden Bewegungsweise des Mandarinerpels sehr ähnliches Imponierschütteln, bei dessen Beginn der Kopf wie in einer Andeutung eines Grunzpffiffs gesenkt und dann schüttelnd und unter Ausstossen eines trillernden Pffiffs hoch emporgerissen wird, ohne dass sich indessen der Leib mit aufrichtet. Diese für den Branderpel so ungemein bezeichnende Bewegung ist nun im Gegensatz zu der aller anderen, homologe Bewegungen ausführenden Anatidenmänner seine e i n z i g e Schüttelbewegungen, d. h. das ursprüngliche, gewöhnliche, mechanisch sinnvolle Schütteln ist in dieser Ausdrucksbewegung m i t a u f g e g a n g e n. Greift man z. B. einen Branderpel und lässt ihn wieder frei, so erfolgt reflektorisch nicht wie bei allen anderen Erpeln ein gewöhnliches Sich-Schütteln, sondern regelmässig die beschriebene Imponiergeste, von der man meinen möchte, dass ihre die Federn ordnende Wirkung viel geringer sei als die der ursprünglichen, nur auf die mechanische Wirkung hin „konstruierten“ Bewegung. Ich möchte den phylogenetischen Vorgang dieser Verwandlung einer mechanisch wirksamen Instinktbewegung in eine auslösende Zeremonie der Balz etwa jener Differenzierung morphologischer Strukturen vergleichen, die am Flügel einer Flaggennachtschwalbe

und eines Argusfasans zu sehen sind. Zweifellos sind diese beiden so verschiedenen Balzorgane erst auf Grund einer schon v o r ihrem Vorhandensein ausgebildeten spezifischen Verwendung des Flügels bei der Balz entstanden. Während sich nun bei dem Ziegenmelker aus dem Flügel sozusagen ein zweiter, besonderer Balzflügel herausgebildet hat, n e b e n dem das ursprüngliche Flugorgan ziemlich intakt und funktionsfähig bestehen geblieben ist, ist beim Argus der Flügel im Balzorgan so „aufgegangen“, dass seine ursprüngliche, mechanische Funktion durch die neu hinzugekommene Leistung als Auslöser ganz wesentlich beeinträchtigt wurde. Ganz ebenso blieb die ursprüngliche Bewegungsform des Sich-Schüttelns bei *Anas* und *Aix* n e b e n der aus ihm entstehenden Balzbewegung in Existenz, während es beim brünstigen *Tadornamännchen* in ihr verschwindet.

6. D a s K u r z h o c h w e r d e n . — Neben dem Grunzpff hat der Stockerpel noch zwei weitere, gleichwertige Balzbewegungen, das „Kurzhochwerden“ und die „Abauf-Bewegung“. Welche von den dreien nach dem einleitenden Schütteln als erste eintritt, scheint dem Z u f a l l überlassen zu sein. HEINROTH schreibt, das meist e i n Erpel den Grunzpff ausführe und die anderen am Gesellschaftsspiel beteiligten mit Kurzhochwerden oder Abauf antworten. Dies ist zwar häufig, darf aber keineswegs als unbedingt gelten. Alle nur denkbaren anderen Kombinationen kommen ebenfalls vor. Das Kurzhochwerden ist vielleicht die auffallendste unter den Balzbewegungen des Stockerpels, sicherlich die komplizierteste. Der Erpel reisst zunächst unter einem lauten Pff den Kopf mit eingezogenem Kinn nach hinten und oben und krümmt gleichzeitig den Steiss mit stark gestäubtem Bürzelgefieder aufwärts, sodass der ganze Vogel eigenartig kurz und hoch wird. Die Ellenbogen werden dabei hoch emporgehoben, sodass die hoch emporragende Ringelfeder am Bürzel von der Seite her sichtbar bleibt (Abb. 12 u. Tafel XIII d). Diese Phase dauert etwa 1/20 sek., dann sinkt der Körper in Normallage zurück. Nur der Kopf bleibt einen Augenblick hoch emporgereckt und dabei wird der Schnabel auf eine bestimmte der beim Gesellschaftsspiel der Erpel anwesenden Enten gerichtet, bei verheirateten Erpeln immer auf die Gattin (Abb. 13). Im nächsten Augenblick setzt sich der Erpel in Bewegung und schiesst im „Nickschwimmen“ (siehe S. 213) flach ausgestreckt über die Wasserfläche davon, meist im Kreise um die angebalzte Ente herum (Abb. 14). Gegen Schluss des Nickschwimmens, wenn der Erpel allmählich wieder in die gewöhnliche Schwimmlage zurückkehrt, wird der Kopf hoch aufgerichtet und nunmehr der Hinterkopf jener Ente zugewandt, auf die



Abb. 12. Das Kurzhochwerden des Stockerpels, gleiche Bewegungsphase von verschiedenen Seiten gesehen (S. 222). Beachte das Hervortreten aller besonders bunten und morphologisch differenzierten Gefiederteile. Vergleiche **mit** Abb. 20 (S. 235), 25 (S. 244), 35 (S. 262) und 41 (S. 271). Siehe Tafel XIII d, e.

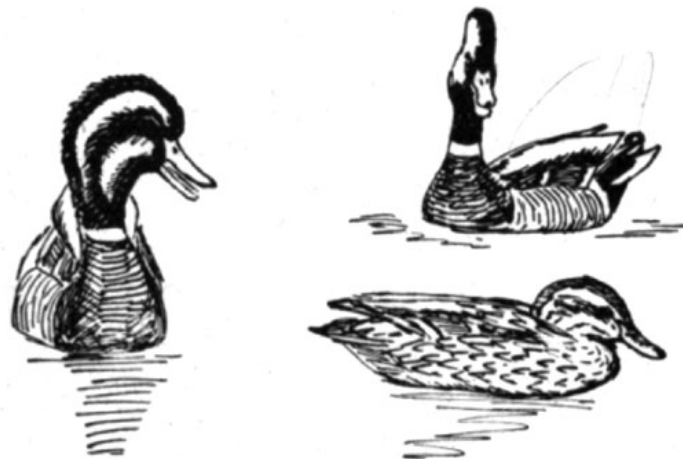


Abb. 13. Das unmittelbar auf das Kurzhochwerden folgende Hindrehen des Kopfes nach der Ente (S. 222). Beachte die Stellung des Kopfgefieders.



Abb. 14. Das an Kurzhochwerden und Kopfhindrehen gekoppelte Nickschwimmen des Stockerpels.

vorher der Schnabel zeigte (Abb. 15). Schon während des Kurzhochwerdens und des Aufstossens nimmt das Kopfgefieder eine eigenartige „Frisur“ an: die Federn werden an die Kopfseiten angelegt, aber in der Richtung der Medianen gesträub, sodass der Kopf zu einer schmalen, aber hohen Scheibe wird, die von der Seite gesehen stark glänzt, einen auffallenden Gegensatz zu dem mattschwarzen Ball bildend, der er während des einleitenden Schüttelns war. Während des Nickschwimmens wird diese Frisur dahin abgeändert, dass sich das ganze Kopfgefieder glatt anlegt und nur im Nacken ein kleines Areal starr emporgerichteter Federn bestehen bleibt (Abb. 14). Diese Federstellung wird erst in der nächsten Phase, beim Hinterkopfbzudrehen verständlich: Nun ist in glänzend grüner Umrahmung ein kleines schwarzes Feld vorhanden, das dem Blick der umworbenen Ente in auffälliger Weise dargeboten wird.



Abb. 15. Das Hinterkopfbzudrehen des Stockerpels ohne Kinnheben, meist in der Form ans Nickschwimmen gekoppelt (S. 222). Beachte die Stellung des Hinterkopfbzudrehens und seine Glanzlichter und vergleiche mit Abb. 23 (S. 238).

Es ist hier ein Wort über die vergleichende Morphologie dieser Gefiederstellungen am Platze, wobei das Wort „Morphologie“ die Lehre von der Gestalt der Bewegung und der organischen Form bezeichnen soll. Die Gefiederstellungen, die beim Stockerpel rein funktionell sind, sind ganz bestimmt beim Spiess-, Krick-, Braut- und Mandarinerpel zur unveränderlichen Form geworden. Alle vier genannten Arten — und wahrscheinlich eine ganze Reihe weiterer — besitzen nicht nur die Homologa der Bewegungen des Stockerpels, sondern auch die entsprechenden Gefiederstellungen. Bei ihnen sind aber auch Farb- und Formmerkmale vorhanden, die als dauernde morphologische Charaktere dieselben Linien bezeichnen, die am Kopfe des Stockerpels nur durch die verschiedenen Einstellungen der Federn Zustandekommen. Die scheibenförmige „Frisur“, die der Stockerpel im Augenblick des

„Aufstossens“ zeigt, hat ihre scharfe Kante genau an jener Stelle, an der beim Krickerpel jene feine weisse Linie entlangläuft, die das Grün der Brille von der matten Farbe des Oberkopfes trennt. Beim Brauterpel ist es nicht nur dieselbe weisse Linie, sondern es sind auch *Verlängerungen* der Federn, die ein *räumliches* Hervortreten der beim Krickerpel nur durch eine Linie bezeichneten Kante bedingen. Die Haube von *Lampronessa* und *Aix* „dient“ in erster Linie der „Scheibenfrisur“. Beim Mandarinerpel ist die gleiche Linie durch die Grenze des weissen Schläfenfeldes gegen die bunten Farben des Oberkopfes noch stärker unterstrichen, die Federverlängerungen aber gehen bei ihm so weit, dass die räumlich vorspringende Kante auch bei Ruhestellung des Gefieders vorhanden ist. Beim Spiesserpel ist die „Scheibenfrisur“ weniger deutlich als beim Stockerpel, dagegen ist bei ihm das Hinterkopfbzudrehen besonders entwickelt (siehe auch Abb. 23 und Tafel XIII) und mit ihm das Aufrichten des Nackengefieders. Das schwarze Samtkissen, das bei dieser Stellung im Nacken des Stockerpels erscheint, ist bei *Dafila acuta* zum dauernd vorhandenen morphologischen Merkmal geworden. Die ihm entsprechenden Federn sind nicht nur, wie bekannt, tiefschwarz und rechts und links von einer weissen Linie umrahmt, sondern auch *länger* als die der Umgebung, sodass bei der Gefieder-Stellung des Hinterkopfbzudrehens ein räumlich vortretendes Federpolster entsteht. Es besteht kein Zweifel, dass bei allen diesen Körper- und Gefiederbewegungen *die Bewegung älter ist, als das zur Vergrösserung ihrer optischen Wirkung herausdifferenzierte Organ*. Die weite systematische Verbreitung der Bewegungen, die viel engere der einzelnen Gefiederformen und -farben, sowie die deutlichen Beziehungen der letzteren zu den ihnen allen als gemeinsame Unterlage zugrundeliegenden, in der Familie offensichtlich schon sehr lange vorhandenen Bewegungsformen lassen gar keine andere Annahme zu. Dafür spricht auch, dass die kennzeichnenden Körper-Bewegungen in durchaus gleicher Weise wie bei der Stockente auch bei den *nicht* mit Prachtkleidern ausgestatteten Männchen der anderen Anasarten vorhanden sind. Die Stellungen des Kopfgefieders sind bei ihnen auch nachweisbar, aber in deutlich geringerem Ausmaße als bei den mit glänzenden oder gar verlängerten Kopffedern versehenen Entenarten.

Die Verbreitung des Kurzhochwerdens ist in der Familie viel kleiner als die des Grunzpiffes (Tabelle). Ausser den eigentlichen Anasarten kommt es nur dem Spiesserpel und dem einheimischen Krickerpel zu, ferner dem Bahamaerpel, dessen einzige Balzbewegung es darstellt. Es fehlt interessanterweise dem Erpel von

Dafila spinicauda. Bei *Nettion flavirostre* sind Teile der Bewegungsweise vorhanden, nämlich das Aufstossen mit nachfolgender Kopfdrehung auf das ♀ zu. Ueber die Herkunft des Kurzhochwerdens können wir uns vorläufig keine Vorstellung bilden. Wie beim Grunzpfeiff hat die starke Verkrümmung der Wirbelsäule offensichtlich mit der Spannung der Luftröhre beim Ausstossen des Pfeiffes etwas zu tun, aber ob sich die Bewegung selbst aus irgend einer ursprünglich mechanisch wirksamen Instinkthandlung ableitet, sei es auf dem Wege der Symbol- oder dem der Uebersprunghandlung, ist heute nicht entscheidbar.

7. Die A b - A u f - B e w e g u n g . — Statt Grunzpfeiff und Kurzhochwerden kann auch eine dritte Bewegung erfolgen, bei der der Erpel blitzrasch mit dem Schnabel ins Wasser fährt, um im nächsten Augenblick den Kopf allein hochzureissen, ohne dabei zunächst die tief ins Wasser eingesenkte Brust zu heben (Abb. 16). Im Augenblick,



Abb. 16. Die Ab-Auf-Bewegung des Stockerpels, der rechte Erpel im Tiefpunkt, der andere im unmittelbar darauf folgenden Gipfelpunkt der Bewegung (S. 226). Beachte die aus der Oberfläche gezogene Wassersäule, aus der die grosse Schnelligkeit der Bewegung hervorgeht. Siehe auch Tafel XIII.

wo der Kopf am höchsten und die Brust am tiefsten liegt, erfolgt der Pfeiff, also wieder gerade bei der grössten Spannung der Trachea. Beim Emporreissen des Schnabels wird oft aus dem Wasser durch die rasche Schnabelbewegung eine kleine Fontäne emporgerissen, die bei der raschen Reaktionszeit eines Vogels vielleicht optisch auf die Ente mitwirkt (Tafel XIII). Unmittelbar nach dieser sehr k u r z e n Bewegung sagt der Erpel mit weiterhin hochoberem Kinn ganz rasch sein „räbräb“. Mehr als bei anderen Balzbewegungen hat man bei dem Abauf den Eindruck, dass die Erpel sich in irgendeiner Weise gegenseitig beeinflussen müssen, denn mit einer weit über die zufällige Wahrscheinlichkeit hinausgehenden Häufigkeit führen viele, ja häufig

alle Erpel einer Balzgesellschaft gerade diese Bewegung aus. Dann pflegt das nachfolgende „Räb-räb“-Palaver die Balz vorläufig zu beenden.

Das Abauf ist die einzige im Gesellschaftsspiel vorkommende Bewegungsweise, die ausnahmsweise auch *a u s s e r h a l b* desselben gebracht wird, u. z. dann immer in einer ganz bestimmten Situation, nämlich aus einem maximal intensiven *Räbräb*-Palaver (siehe S. 209) heraus, wie es besonders häufig nach Beunruhigung oder nach Kämpfen zweier Erpel zustandekommt.

Die Verbreitung der Abaufbewegung liegt innerhalb der nächsten Verwandtschaft der Stockente sozusagen in umgekehrter Richtung wie die des Kurzhochwerdens. Ausser den *Anas*-arten im engsten Sinne findet es sich in sicher homologer Weise nur bei der Schnatterente und bei den Pfeifentenarten. Eine wahrscheinlich homologe Differenzierung findet sich bei *Virago castanea*. Es fehlt allen Spiess- und Krickentenarten, die doch sonst der Stockente in den Balzbewegungen so ähnlich sind. Eine vielleicht homologe Bewegungsweise ist das extreme Anheben des Kopfes, das die wichtigste Balzbewegung des Peposaca-Erpels (*Metopiana peposaca*) darstellt.

Die Herkunft der Ab-Auf-Bewegung ist mit einiger Wahrscheinlichkeit anzugeben. Es dürfte eine formalisierte Uebertreibung des Antrinkens sein, wie es sich bei fast allen Anatiden findet. Wenn man die Bewegung des *K i n n h e b e n s*, wie es der Stockerpel nach der Abaufbewegung und auch sonst bei heftigen *Räbräb*-Palavern ausführt, als eine schwächere Intensitäts-Stufe des Ablauf auffasst, so ergibt sich eine etwas weitere Verbreitung der Bewegung innerhalb der Familie und gleichzeitig eine deutlichere Beziehung zum Antrinken. Zumal beim Brauterpel folgt auf das Antrinken häufig Kinnheben und Hinterkopfbzudrehen.

8. Das „*K e u c h e n*“. — Manchmal sagen einzelne Erpel ohne besonders auffallende Bewegungen genau im Augenblicke, in dem die übrigen Teilnehmer der Balzgesellschaft den Pfiff ausstossen, einen eigenartig heiseren Ton, den man am besten nachahmt, indem man ein dreisilbiges, heiseres „*chachacha*“ aus-, ein- und wieder ausatmend sagt. Man hört den Ton besonders von schwachen oder sonst nicht ganz reaktionsstarken Erpeln, ausserdem hörte ich ihn in genau gleicher Weise, nur in der Stimmlage entsprechend verändert, von einer weiblichen Kaki-Campbellente und von einem weiblichen Mischling von *Virago castanea* und *Poecilonetta bahamensis*, der sich für die Gesellschaftsspiele der Stockerpel interessierte. Herkunft und Bedeutung der Aeusserung sind unklar, ebenso ihre weitere Verbreitung.

9. Der Kampf der Erpel. — Kämpfende Stockerpel packen einander mit eingezogenem Hals gegenseitig am Kropfgefieder und schieben sich mit Gewalt aufeinander zu, sodass einer den anderen zurückzuschieben trachtet. Man sieht als Folge dieser arteigenen Kampfweise schon früh im Frühling runde kahlgerupfte Stellen. Nur bei sehr hoher Intensität der Kampferregung beginnen die Erpel mit den Flügelbugen aufeinander einzuschlagen. Dann zeigt es sich, dass die eigenartig kurzhalsige Kopfhaltung von vornherein auf das Hinzukommen dieser weiteren Bewegungsweise abgestimmt ist. Auch andere Anatiden, die im Kampfe mit den Flügelbugen schlagen, halten den Gegner mit eingezogenem Hals dicht vor ihrer Brust fest, genau an der Stelle, wohin der Flügelbug trifft.

10. Das Paarungsnachspiel. — Dieses ist beim Stockerpel durch eine besondere Bewegungsweise gekennzeichnet. Unmittelbar nach dem Treten, noch während des Hängens, reißt der Erpel plötzlich



Abb. 17. Das Aufreissen des Stockerpels nach der Begattung (S. 228). Die gleiche Bewegung erfolgt nach dem Kurzhochwerden (Abb. 12) mit Hindrehen des Kopfes nach der Ente (Abb. 16) vor Beginn des Nickschwimmens (Abb. 6) als einleitende Bewegung zu diesem (S.222).

Kopf und Hals, ohne sie hochzurecken, weit auf den Rücken. Oft hält er bei dieser Bewegung das Nackengefieder der Ente noch im Schnabel, sodass der Kopf der Ente mit nach hinten gezogen wird (Abb. 17). Dann, als wäre diese Rückwärtsbewegung nur das Ausholen zu einem mimisch übertriebenem Kopfnicken gewesen, schiesst der Erpel mit der typischen Bewegungsweise des Nickschwimmens davon und im Kreis um die Ente herum, ganz wie nach dem Kurzhochwerden (siehe S. 222). Die Bewegungsweise des Auf- und Zurückreissens des Kopfes, für die wir die Bezeichnung das „A u f r e i s s e n“ einführen wollen, tritt manchmal in die Bewegungsweise des Kurzhochwerdens eingeschaltet ein, und zwar in der Weise, dass das Kopfhoben und

Hindrehen des Schnabels nach der Ente das Aufreissen mit darauffolgendem Nickschwimmen in derselben Weise folgt, wie auf das Treten.

Dasselbe Paarungsnachspiel findet sich bei allen *Anas*-arten, bei *Nettion flavirostre* (ob bei *crecca* weiss ich nicht) und *Virago castanea*. Bei den beiden letztgenannten Formen kommt aber das Aufreissen auch als völlig selbständige Bewegungsweise des Gesellschaftsspieles vor (Tabelle), bei *N. flavirostre* ohne darauffolgendes Nickschwimmen, bei *V. castanea* entweder ebenso isoliert, oder aber, wie noch genau zu beschreiben, in eine einzige feste Kette von Bewegungen eingliedert, die mit dem Grunzpfeiff beginnt und mit Nickschwimmen und Hinterkopfbzudrehen ihren Abschluss findet.

V. Die Fleckschnabelenten, *Anas poecilorhyncha poecilorhyncha* Forster und *A. p. zonorhyncha* Swinhoe.

Ueber diese beiden Arten kann nur berichtet werden, dass sie in a l l e n Bewegungsweisen und Stimmäusserungen mit der Stockente v ö l l i g übereinstimmen. Der einzige Unterschied, den ich überhaupt feststellen konnte, betraf die Federstellungen des Kopfes bei den S. 224 beschriebenen Bewegungen. Die kennzeichnenden „Frisuren“ sind zwar vorhanden, aber deutlich weniger extrem als bei der Stockente. Stockente, Fleckschnabelente und Madagaskarente halten sich untereinander insofern für „dasselbe“, als die Erpel wie Artgenossen miteinander kämpfen, die Arten Mischehen untereinander ebenso leicht eingehen wie artgleiche. Nur bei der Vergewaltigungsreaktion besteht merkwürdigerweise ein selektives Reagieren auf die eigene Art: Fleckschnabel- und Melierenten werden von Stockerpeln nur ganz ausnahmsweise verfolgt, ebenso zeigen die Erpel dieser Arten Stockentenweibchen gegenüber nie Vergewaltigungsgelüste. Wohl aber heiraten sie solche ebensogarne wie artgleiche Weibchen.

VI. Die Madagaskarente, *Anas melleri* Sclater.

Während bei der Fleckschnabelente, wenn auch ein eigentliches Männchenprachtkleid nicht vorhanden ist, der Erpel doch in Gefieder- und Schnabelfarbe vom Weibchen deutlich verschieden ist, ist der Melier-Erpel dem Weibchen fast gleich. Das Gefieder zeigt die typische, längsgerichtete Schaftfleckung des *Anas*-Weibchenkleides ohne eine Spur der sowohl bei Fleckschnabelerpeln wie beim Dunklen Erpel (*Anas rubripes*) angedeuteten, an das Sommerkleid des Stockerpels

gemahnenden Neigung zur Querbänderung. Im Gehaben unterscheidet sich der Meliererpel von Stock- und Fleckschnabelerpel durch seine ausserordentliche Kampfesfreudigkeit und seine parallel damit einhergehende Neigung zum Kinnheben und zu *Räbräb*-Palavern. Die Erpel verteidigen ihre Gattinnen intensiver gegen fremde Erpel als Stockerpel es tun und kämpfen auch bei der Brautwerbung mehr miteinander. Die Melierenten ihrerseits scheinen interessanterweise besonders leicht auf nicht artgleiche Erpel anzusprechen. Besonders ein grosser Mischling zwischen Stock- und Türkenente erfreute sich dauernd der Liebe — und daher des intensivsten Gehetzt-Werdens durch eine ganze Reihe verschiedener Meller-Enten. Diese Umstellbarkeit hängt zweifellos mit dem Fehlen eines kennzeichnenden männlichen Prachtkleides zusammen. Andererseits machen die Meller-Erpel durch ihren ausserordentlichen Kampfesmut den Mangel an Prachtkleid wett. Bei Wettbewerb zwischen einem Stock- und Mellererpel führt regelmässig letzterer die Braut davon. Selbst der Meller-Erpel, dessen „rechtmässige“ Gattin sich in den Türken-Stock-Mischling verliebt hatte, wurde durch die Hartnäckigkeit seiner Angriffe schliesslich des mehr als doppelt so schweren und durchaus nicht feigen Nebenbuhlers Herr! Diese grosse Kampfesfreudigkeit und insbesondere die Neigung zur wütenden Verteidigung der Gattin legten den Gedanken an männliche Brutpflege nahe, wozu auch der Mangel jedes Geschlechts-Dimorphismus gestimmt hätte. Diese Erwartung bestätigt sich bis jetzt jedoch nicht: In den wenigen (3) Fällen, in denen ich Mellerenten eben dieser Frage halber ihre Brut frei führen liess, kümmerte sich der zugehörige Erpel genau so wenig um die Kücken wie ein Stockerpel.

Die weiblichen wie die männlichen epigamen und nicht-sexuellen Ausdrucksbewegungen und -laute unterscheiden sich so wenig von denen der Stockente, dass es genügt, die vorhandenen Unterschiede zu erwähnen. Das Hetzen der Ente klingt hoch und dünn und ist von dem der Stockente und Fleckschnabelente — die untereinander völlig gleich klingen — sofort und sicher zu unterscheiden, auch der Decrescendoruf ist etwas rauher und dünner. Mau könnte sagen, beides klingt, als ob es von einer kleineren Ente käme. Am Erpel ist der auffallendste Unterschied gegenüber Stock- und Fleckschnabelerpel, dass er statt des *Räbräb*, des Stimmfühlungslautes und des Palaver ein dreisilbiges *räbräbräb* sagt, das bei hoher Erregung sogar viersilbig werden kann. Dies fiel mir zuerst nicht akustisch, sondern optisch dadurch auf, dass sich der Unterschnabel palavernder Meller-Erpel so merkwürdig schnell bewegte. Im Gesellschaftsspiel der Mellererpel

finden sich sämtliche beim Stockerpel erwähnten Bewegungsfolgen, *dazu aber noch das Nickschwimmen, das im Gesellschaftsspiel von Stock- und Fleckschnabelenten als gesonderte Bewegungsform nur dem Weibchen zukommt*. Auch in der Anwendungsweise entspricht dieses Nickschwimmen des Mellererpels durchaus dem der *Anas*-Weibchen, indem es nicht, wie das im Kurzhochwerden des Stockerpels eingebaute Nickschwimmen erst nach langer Einleitung und Vorangehen vieler anderer Bewegungen erfolgt, sondern ganz wie das der Weibchen sozusagen als Einleitung und Aufforderung zur Balz, ohne jedes vorangehende einleitende Schütteln, Antrinken oder Scheinputzen völlig unvermittelt gebracht wird. Es ist vielleicht kein Zufall, dass gerade der einzige wirklich weibchenfarbige unter allen Schwimmerpeln auch diese weibliche Balzbewegung besitzt.

VI. Die Spiessente, *Dafila acuta* L.

A. Allgemeines.

Der allgemeine Aufbau der Balzgesellschaften der Spiessente und damit die Bedeutung der einzelnen hier zum Vergleiche herangezogenen Bewegungsweisen unterscheidet sich dadurch von dem der bisher besprochenen Enten, dass die Erpel ihre Gesellschaftsspiele nicht unabhängig vom Beisein der Weibchen beginnen und diese sozusagen „uneingeladene“ Zuschauer abgeben. Vielmehr balzen die Erpel ausgesprochen vor den Enten, drängen diesen ihre Balzbewegungen geradezu auf, was Stockerpel niemals tun. Ein Stockerpel schwimmt niemals auf eine Ente zu oder gar ihr nach, um dann vor ihren Augen eine Balzbewegung auszuführen, wohl aber tut dies der Spiesserpel. Dies schliesst nicht aus, dass eine kleine Gesellschaft von Erpeln unabhängig von der Anwesenheit einer Ente zu balzen beginnt, aber sowie eine Ente auf dem Plan erscheint, beginnen sich die Erpel um sie zu drängen. Bei ihr angelangt aber „müssen“ sie dann doch ein paarmal das einleitende Schnabelschütteln ausführen, ehe sich ihnen der Grunzpfeiff oder das Kurzhochwerden entringt. Man hat bei diesem Vorgang immer den Eindruck, die Spiesserpel „wollten“ eigentlich, ganz wie Stockerpel nach langer „feierlicher“ Einleitung am Platze balzen, würden aber durch die Unstetigkeit der zusehenden Ente gezwungen, den Schauplatz ihrer Balz wieder und wieder zu verlegen. Ich bin nicht ganz sicher, ob nicht unter normalen Bedingungen die Spiessenten mehr Interesse für die Balz der Erpel haben, als es auf meinem Teiche der Fall war, und dann ruhiger am Platze bleiben.

Da meine Stockenten um sehr viel besser brüteten als meine Spiessenten, wäre das durchaus möglich. Immerhin sei betont, dass Stockerpel bei mangelndem Interesse der Enten ihr Gesellschaftsspiel nicht unterbrechen oder gar seinen Platz nach der Ente hin verlegen.

B. Die nicht epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute.

Der Stimmföhlungs-laut und der Lockruf sind ebenso wie die zugehörigen Körperstellungen bei den kleinen Kücken gleich denen der Stockente. Schon vor Erreichen der Flugfähigkeit, gleichzeitig mit dem Stimmbruch, *verliert* der Erpel den zweisilbigen Stimmföhlungs-laut. Seine Stimme verwandelt sich in einen dünnen, eigenartig an gewisse Singvogellaute erinnernden Quätschlaut, ein feines nasales „*geeeee*“, das auch dann einsilbig und gezogen vorgebracht wird, wenn es in seiner Bedeutung dem zweisilbigen *Räbräb* des Stockerpels entspricht, z. B. wenn man zahme Tiere vor sich hertreibt, wobei Stockerpel geärgert gerade ihr raschestes *Räbräb* sagen und die Enten beider Arten ihr zweisilbiges „*quegeg*“, „*quegeg*“. Wie beim Stockerpel vereinigt ein einsilbiger gezogener Stimmlaut die Funktion von Lock- und Warnruf. Die Ausdrucksbewegungen der Auffliege- und Fortgehstimmung sind bei der Spiessente durchaus denen der Stockente ähnlich, nur ist die Stimme wesentlich tiefer und rauher, ungemein reich an rollenden B-Lauten.

C. Die epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute des Weibchens.



Abb. 18. Das Hetzen der Spiessente.

Beachte den hochstehenden Vorderleib (S. 232). Aufstossen des Spiesserpels. Bei so extremer Ausführung wie in der Abbildung erfolgt regelmässig ein Pfiff.

1. Das *Hetzen* der Spiessente unterscheidet sich in seiner Bedeutung und Anwendungsweise nicht von dem der Stockente. Obwohl es diesem sicher homolog ist — ist es doch bei weiblichen Mischlingen verschiedener Blutzusammensetzung in allen nur denkbaren Uebergängen zwischen beiden Ursprungsformen ausgebildet — unterscheidet es sich in Bewegungsform und Laut ganz wesentlich von dem von *Anas*. Die Spiessente trägt sich beim Hetzen vorne sehr hoch, sodass sie auf dem Lande vorne geradezu aufgerichtet dasteht (Abb. 18, Tafel XIII g, h) und bewegt den Kopf viel dichter an den Körper gepresst nach hinten. Die ursprünglich nach dem Feinde zu gerichtete Schnabelbewegung, bei der Stockente noch deutlich zu erkennen, ist

kaum sichtbar, die ganze Bewegungsweise von der primitiven Form, wie sie sich bei Casarcinen findet, wesentlich weiter abgewandelt als die der Stockente. Die Senkung des Schnabels in den Kopfgelenken ist weniger deutlich als bei dieser. Die Stimmäusserung lässt einzelne „*queg*“-Laute kaum mehr erkennen, diese folgen sich viel rascher als bei *Anas* und fliessen, entsprechend der Stimmlage der Spiessente, zu einem fast fortlaufenden „*Arrrrrrrrrrrr*“ zusammen, das aber noch das eigenartig „quärlante“, schimpfende An- und Abschwollen des Lautes genau so hören lässt, wie bei *Anas*.

2. Die Abweisungsgebärde. — Diese ist bei der Spiessente intensiver und leichter auszulösen als bei der Stockente. Schon wenn man zahme Stücke etwas unsanft vor sich hertreibt, heben sich die Oberschnäbel der Enten und sträubt sich deren Vorderkopfgefieder. Das „Gackern“ klingt ähnlich, nur rauher und tiefer als das von *Anas*weibchen. Während der Brutpause ergehen sich Spiessenten auch ohne dass ihnen überhaupt ein Erpel in die Nähe kommt, in wahrhaft „hysterischen“ Ausbrüchen der Abweisungsgebärde, wodurch der Pfleger oft erst auf das Vorhandensein eines bebrüteten Geleges aufmerksam gemacht wird. Die Erpel, die sich sonst bezüglich der Vergewaltigungsjagden ähnlich denen der *Anas*arten verhalten, scheinen solche brütige Enten grundsätzlich in Ruhe zu lassen.

3. Der Decrescendo-Ruf. — Dieser ist seltener zu hören als bei der Stockente, meist in tiefer Abenddämmerung zur Zeit der intensivsten Flugstimmung. Er besteht in einem ungemein lauten und tiefen zweisilbigen „*Quahrrrrquack*“ von dem man nicht recht weiss, ob es aus zwei langsamen oder sehr vielen schnellsten *queg*-Lauten entstanden ist. Die Stimm- und Tonsenkung innerhalb jeder Silbe entspricht durchaus derjenigen von *Anas*.

4. Die Paarungseinleitung. — Sie entspricht durchaus derjenigen der Stockente, nur will mir scheinen als ob die Spiessente nicht so wie jene dem Erpel gegenüber der auffordernde Teil sei. Doch mag dies auf einer gefangenschaftsbedingten Verringerung der Fortpflanzungsstimmung meiner Spiessenten gelegen haben, die ja meist das weibliche Geschlecht stärker heimsucht als das männliche.

D. Die epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute des Erpels.

1. Das Scheinputzen — erfolgt ganz wie beim Stockerpel mit oder ohne Antrinken. Da die Spiessenten, *acuta* sowohl wie *spinicauda*, nach Geschlechtern verschiedene Spiegel haben, und zwar im männlichen

Geschlechte weit buntere, scheint die von HEINROTH hervorgehobene Funktion des Spiegels als Flugsignal bei diesen Arten hinter der eines epigamen Merkmals zurückzutreten. Denn bei diesen Enten fliegt das Weibchen genau wie bei der Stockente dem Erpel so gut wie immer voraus, obwohl sie nicht wie er bunte Abzeichen am Flügel trägt. Es ist sicher kein Zufall, dass das Scheinputzen am Flügel gerade bei jenen Arten die grösste Rolle spielt, bei denen der Geschlechtsdimorphismus der Flügel am grössten ist, so bei *Aix*, *Lampronessa*, *Chaulelasmus* und *Mareca*.

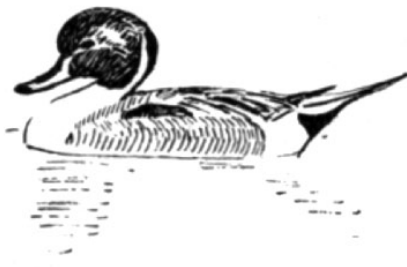


Abb. 19. Die Ausgangsstellung zum Gesellschaftsspiel der Spiesserpel. (S. 284).
Vergleiche auch Abb. 9, S. 219.

2. Das Antrinken verhält sich in jeder Hinsicht wie das der Stockente.

3. Das einleitende Schütteln. — Bei der Körperstellung und dem Kopfschütteln, die den eigentlichen Balzbewegungen voran gehen, wirken die Spiesserpel ganz besonders lang und elegant. Der kurz eingezogene, dick gesträubte Kopf steht in eigenartig reizvollem Gegensatz zu dem lang hingestreckten Körper und fast waagrecht getragenen Spiess (Abb. 19). Das Schütteln pflegt weniger oft und anhaltend wiederholt zu werden als

beim Stockerpel, dafür aber schiebt sich zwischen diese Einleitungsgebärde und die höher differenzierten Balzhandlungen noch eine besondere Bewegung ein.

4. Das Aufstossen. — Während das Kopfgefieder die S. 224 für den Stockerpel beschriebene Scheibenfrisur annimmt, wird der Kopf mit horizontal oder sogar etwas abwärts gehaltenem Schnabel sehr hoch nach oben gestossen. Die Bewegung erfolgt nicht ruckartig schnell, wie die Abaufbewegung des Stockerpels, sondern gemessen langsam. Gleichzeitig wird der einsilbige Stimmföhlungs-laut mit steigender, wie fragend klingender Tonhöhe geäussert, im nächsten Augenblick wandert der Kopf unter nochmaligem Ausstossen eines zweiten, nunmehr im Tone sinkenden Stimmföhlungs-lautes wieder nach abwärts. Mit dem Symbol „

g e e e e e g e e e e e

“ wird Kopf und Stimmbewegung gleich gut wiedergegeben, der Terminus des „Aufstossens“ stellt sie in einem wenig poetischen Gleichnis ebenfalls gut dar. Das Aufstossen des Spiesserpels ist im Gegensatz zu den mit Pfeifen verbundenen Balzbewegungen des Stockerpels nicht an ein

„Alles-oder-nichts-Gesetz“ gebunden, sondern sieht je nach Intensität verschieden aus, sowohl was den Umfang der Kopfbewegung, als was den der durchlaufenen Tonskala anlangt. Auch ist nach einem einmaligen Aufstossen die gespeicherte reaktionsspezifische Energie keineswegs in ähnlichem Maße abgelassen wie nach Ausstossen des Grunzpiffs, vielmehr wirkt es, zumal bei geringerer Intensität, ganz sicher ähnlich wie das einleitende Schütteln als Selbst-Stimulierung.

Bei höherer Reaktionsintensität wird das Aufstossen durch einen leise hauchend-flötenden, wie „*pfüh*“ klingenden Piff bereichert, der genau im Kulminationspunkte der Kopf- und Stimmbewegung eintritt, wie alle Knochentrommelpfiffe der Schwimmerpel also in jenem Zeitpunkte der zugeordneten Bewegung, in dem die Luftröhre die grösste Spannung aufweist. Während des Piffes wird die Aeusserung des Stimmlautes nicht unterbrochen, das ganze Tongemälde lässt sich

mit *pfüh*
geeeeeeeeeeeeeeeee wiedergeben. Zweifellos wird auch die Tonsteigerung des „*geeee*“ mechanisch durch das Empordrücken des Kopfes und die dadurch verursachte Spannung der Trachea hervorgerufen, denn man kann sowohl aus der Kopfbewegung wie aus dem Ansteigen des Tones ungemein sicher voraussagen, ob und an welchem Punkte ein Pifferfolgen wird, oder ob die Bewegung ohne die Schwelle des Pfeiflautes erreicht zu haben, wieder abklingen wird (Abb. 20, Tafel XIII g, h).

Die einzige Bewegung des Stockerpels, die dem Aufstossen vielleicht unmittelbar homolog ist, ist jenes eigenartige Emporrecken des Kopfes unter Hindrehen des Kopfes nach der Ente und Ausstossen eines gezogenen „*Rääb*“, das wir als zweites Tempo des „Kurzhochwerdens“ kennengelernt haben (S. 222). Beim Schnattererpel gibt es eine Bewegung mit Emporstossen des Kopfes und leiser Aeusserung des bei dieser Art fast stimmlosen Lockrufes, die der des Spiesserpels viel mehr ähnelt, gleichzeitig aber sicher der der *Anas*-arten homolog ist. Ein sicher homologes Aufstossen haben neben *Dafila spinicauda*, bei der es völlig gleich wie bei *acuta* verläuft, *Virago castanea*, *Nettion crecca* und - *flavirostre*. Ohne Piff, aber mit sehr ähnlichem Stimmlaut verläuft es bei *Poecilonetta bahamensis* und *erythrorhyncha*, wobei



Abb. 20. Das Aufstossen des Spiesserpels, weniger extrem als in Abb. 18. In solchen Fällen ohne Piff, nur mit Stimmlaut. Vergleiche Abb. 24 (S. 240), 39 (S. 267), 46 (S. 280) und 50 (S. 286).

das Aufstossen der letztgenannten einen eindeutigen Uebergang zu dem der Knäckentengruppe und in weiterer Hinsicht zu dem der Löffelenten bildet. Aber auch *Aix* und *Lampronessa* haben entsprechende Kopfbewegungen, allerdings mit ganz anderen Lauten. Seiner Herkunft nach halte ich das Aufstossen für eine mimische Uebertreibung des Kopf-Hochstreckens bei Ausstossen des Lockrufes. Dazu stimmt erstens das fragliche Intermedium des Kopfhochreckens, das bei *Anas* im Kurzhochwerden eingebaut ist, zweitens aber auch der Umstand, dass auch an das Kurzhochwerden des Spiesserpels ein völlig unverkennbares Aufstossen gekoppelt ist (siehe dieses). Drittens vertritt das Aufstossen bei Spiess-, Krick- und Knäckenten den Lockruf funktionell, kann also unabhängig von der Balz, ohne einleitendes Schütteln, gebracht werden, durchaus analog dem langezogenen *Rääb* des Stockerpels und in den für dieses kennzeichnenden Reizsituationen. Man sieht und hört das Aufstossen also, wenn ein Erpel seine Ente verloren hat, wenn eine Ente über ihn hinfliegt, wenn eine Ente in einiger Entfernung den Decrescendoruf hören lässt, vor allem aber auch ganz wie das *Rääb* des Stockerpels in der Bedeutung des Warnlautes. Die Aufstossbewegungen von *Aix* und *Lampronessa* sind zwar sicher auch dem *Rääb* homolog, aber wohl unabhängig vom Aufstossen der *Dafila-Virago*-Krickentengruppe aus dem Lockruf herausdifferenziert worden.

5. Der Grunzpffiff. — Dieser ist bei der Spiessente völlig gleich dem der Stockente, wie bei dieser streift der Schnabel die Wasseroberfläche, und wie bei dieser erfolgt der Pffiff im Augenblick



Abb. 21. Der Grunzpffiff des Spiesserpels (S. 236). Vergleiche Abb. 11b (S. 220) und 38 (S. 266).

der grössten Luftröhrenspannung. Dagegen fehlt der für die *Anas*arten bezeichnende Grunzlaut, und der Pffiff selbst ist weniger scharf und mehr auf *ü* lautend als bei jenen. (Abb. 21, Tafel XIV b.)

6. Das Kurzhochwerden. — Diese Bewegungsweise sieht beim Spiesserpel etwas anders aus als bei *Anas*. Vor allem bleiben die

Ellenbogen flach am Rücken angelegt, und das Bürzelgefieder wird nicht gesträub. Dagegen sind die Kopf-, Rumpf- und Schwanzbewegungen denen des Stockerpels durchaus gleich, ebenso die Koppelung an ein Kopfheben mit Hindrehen des Schnabels nach dem Weibchen (Abb. 22, Tafel XIII i,k). Ein anschliessendes Aufreissen und Nickschwimmen

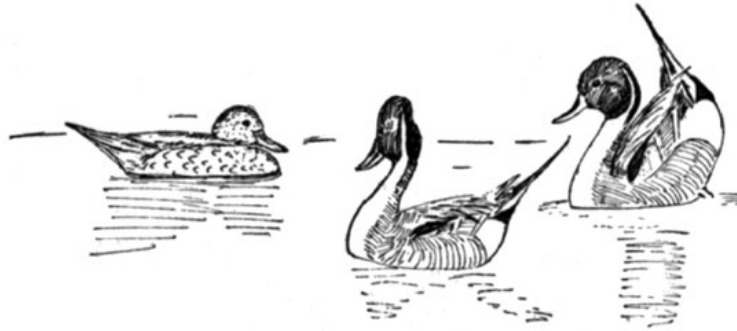


Abb. 22. Das Kurzhochwerden des Spiesserpels (rechts) mit nachfolgendem Kopfhindrehen nach der Ente (links) (S. 236). Vergleiche mit Abb. 12 und 13 S. 223.

fehlen bei *D. acuta* völlig. Unter allen anderen Anatinen hat die Bahamaente das dem der Spiessente ähnlichste Kurzhochwerden. Bei *D. spinicauda* fehlt, es.

7. Das Hinterkopfbzudrehen. — Diese Orientierungsreaktion spielt als Balzhandlung bei *D. acuta* zweifellos eine besondere Rolle, da ja ihre Wirkung durch eine besondere Gefiederdifferenzierung erhöht wird, nämlich das schon S. 225 erwähnte schwarze Plüschkissen am Hinterkopf des Erpels. Die Bewegungsweise unterscheidet sich grundlegend darin von der nur teilweise homologen des Stockerpels, dass sie nicht mit einem Anheben des Kinns verbunden ist. Das Kinnheben und das vielleicht nur seine mimische Uebertreibung darstellende Abauf fehlt ja bei *Dafila*, ebenso wie der zweisilbige Stimmföhlungslaut, der beim Stockerpel mit ihm einhergeht. Der werbende Spiesserpel „verwendet“ in allen biologischen Situationen, in denen der Stockerpel sein *Räbräb* sagt, das Aufstossen mit

g e e e e e g e e e e e

mit und ohne Pfiff ganz ebenso, wie es bei ihm die Stelle des langgezogenen *Rääb* als Lock- oder Warnruf vertritt, *Dafila* hat also anstelle zweier unterschiedener Reaktionen von *Anas* nur eine, u. z., wie mir aus vergleichenden Tatsachen ebenso wie aus der ontogenetischen Entwicklung hervorzugehen scheint, sicher nur sekundär. Siehe S. 209 und S. 232. So wirbt denn der Spiesserpel, auch wenn er mit dem

Weibchen ganz allein ist, dauernd mit dem Aufstossen statt mit Kinnheben, und die in dieser Situation ausgelöste Orientierungsreaktion, dem Weibchen den prächtig gefärbten Hinterkopf zuzuwenden, erfolgt daher meist in der Ausgangsstellung zum Aufstossen, oder — besonders häufig — unmittelbar nach seinem Abklingen. Eine Orientierung des Schnabels auf die Ente zu kommt, wie erwähnt, nur bei dem ans Kurzhochwerden gekoppelten Aufstossen vor. Die Stellung des Kopfgefieders ist bei der Ausgangsstellung mit eingezogenem Hals, die ganz der das Gesellschaftsspiel einleitenden Haltung entspricht, eine gleichmässige und allseitige Sträubung. Dabei sieht man sehr gut, wie das Kissen am Hinterkopf auch räumlich vorspringt (Abb. 23, Taf. XIVa)



Abb. 23. Das Hinterkopfdrehen des Spiesserpels, stets ohne Kinnheben (S. 237). Beachte die besonders dieser Bewegungsweise dienende Differenzierung des Hinterkopfgefieders und vergleiche mit Abb. 14 S. 223 und 42 S. 272. Siehe Tafel XIV.

Sonstige epigame Bewegungsweisen und Laute fehlen dem Spiesserpel, es sei denn, dass man eine eigenartige Drohstellung dazu rechnet, die eine Formalisierung der Angriffsstellung des Stockerpels darstellt. Unmittelbar bevor kämpfende Stockerpel sich gegenseitig mit den Schnäbeln ins Brustgefieder fahren, schwimmen sie mit tief bis auf die Wasseroberfläche gesenkten Schnäbeln aufeinander los. Diese Stellung nun nimmt der Spiesserpel und auch der Bahamaerpel als Drohstellung auch dann ein, wenn ein tätlicher Angriff mit Zufassen in der Folge gar nicht zustande kommt. Im Gegensatz zum Stockerpel nimmt er diese Haltung auch an, wenn er gehend oder schwimmend mit Vergewaltigungsabsichten auf eine fremde Ente zueilt.

8. Der Kampf der Erpel. — Das gegenseitige frontale Gegeneinanderschieben der sich am Brustgefieder gefasst habenden Erpel sieht ganz ähnlich aus wie bei Stockerpeln, nur zeigen die Spiesserpel eine weit grössere Abneigung gegen die körperliche und grobe Berührung ihres Gefieders durch den Gegner. Sie neigen daher mehr als *Anas*-Erpel zum Loslassen und Schlagen mit dem Flügelbug, was

bei ihnen im Gegensatz zu jenen auch vorkommt, ohne dass der Schnabel den Gegner gefasst hält. Die Bahamaerpel sind in ihrer Kampfweise in derselben Richtung noch weiter spezialisiert.

9. Das Paarungsnachspiel. — Eine besondere, nur ihm dienende Bewegungsweise fehlt bei *D. acuta*. Der Erpel schwimmt nach vollzogener Begattung unter mehrmaligem Aufstossen mit oder ohne Pfeifen um die Ente herum, die zu baden beginnt.

VIII. Die Südamerikanische Spiessente, *Dafila spinicauda*.

Allgemeines.

Bei aller Aehnlichkeit steht diese kleine und des männlichen Prachtkleides ermangelnde Spiessente der einheimischen weit weniger nahe, als etwa die prachtkleidlosen *Anas*arten unserer Stockente. Nicht nur die einzelnen Bewegungsweisen, sondern das ganz allgemeine Verhalten der Entchen ist eigenartig temperamentvoll, ja fähig. Von irgendwelchen näheren verwandtschaftlichen Beziehungen zu der in der Färbung sehr ähnlichen chilenischen Krickente, *Nettion flavirostre*, konnte ich im Verhalten der Tiere nichts bemerken.

B. Die nicht epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute

entsprechen völlig denen von *D. acuta*, nur dass der Erpel von *D. spinicauda* mehr dazu neigt, beim Lockruf das *Geeeeee* wegzulassen und den Pfiff allein auszustossen, was Spiesserpel nur bei besonders hoher Erregung tun.

C. Die epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute des Weibchens

entsprechen ebenfalls jenen der Spiessente, insbesondere das sehr häufig hörbare, fortlaufend knarrende Hetzen ist für mein Ohr bei beiden Arten völlig gleich. Dagegen ist der Decrescendoruf mehrsilbig und dem der Stockente weit ähnlicher als der von *acuta*, er klingt sehr ähnlich dem von *Poecilonetta bahamensis*.

Ueber die Abweisungsgebärde vermag ich nichts auszusagen, da die Tiere bei mir nicht zur Brut schritten. Vielleicht fehlt sie der Art ebenso wie die Vergewaltigungsreaktion der Erpel.

D. Die epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute des Erpels.

1. Die allgemeine Form der Balz. — Die Erpel balzen fast das ganze Jahr hindurch und versammeln sich dazu in kleinen Gesellschaften, die aber von denen der Stock- und Spiessenten dadurch

verschieden sind, dass die Tiere nicht einen Augenblick stilleliegen, sondern dauernd hastig und ruhelos durcheinanderwimmeln, woran sich, wiederum im Gegensatz zu den vorbesprochenen Arten, die Enten in ganz gleicher Weise beteiligen wie die Erpel.

2. Antrinken und Scheinputzen. — Beides habe ich nur gelegentlich gesehen. Eine grosse Rolle kommt, schon wegen der beschriebenen Hast und Ruhelosigkeit der Gesellschaftsspiele, keiner der beiden Gebärden zu.

3. Das einleitende Schütteln. — Aus dem gleichen Grunde ist auch diese Bewegung stark eingeschränkt und wird nur kurz und wenige Male ausgeführt, ehe die eigentlichen Balzbewegungen folgen.

4. Das Aufstossen. — Die rasch durcheinanderwimmelnden Erpel stossen in ganz kurzen Abständen auf, je höher die Reaktionsintensität, desto rascher die Aufeinanderfolge und desto stärker das Zurücktreten des Stimmlautes „geeeeegeeeee“ hinter den Pfiffen. Wenn



Abb. 24. Das Aufstossen des südamerikanischen Spiesserpels, *Dafila spinicauda*. Beachte die „Scheibenfrisur“ des Kopfgefieders und vergleiche mit Abb. 2 (S. 208), 15 (S. 224), 20 (S. 235), 34 (S. 261), 46 (S. 280) und 50 (S. 286).

meine drei Erpel richtig in Stimmung waren, hätte jemand, der nur die Stockentenbalz kennt und ihre Zahl aus der Häufigkeit der Pfiffe zu erschliessen trachtete, ihre Anzahl wohl um das Zehnfache überschätzt. (Abb. 24.)

5. Der Grunzpiff. — Auch dieser folgt schnell hintereinander, regellos zwischen die häufigeren Aufstossbewegungen eingestreut. Obwohl beide Bewegungen jede für sich absolut denen von *D. acuta* gleich sind, ist der Gesamteindruck eines Gesellschaftsspieles von *D. spinicauda* durchaus verschieden.

6. Das Kurzhochwerden — fehlt völlig, ebenso das bei *D. acuta* mit ihm verbundene Hinterkopfbzudrehen. Diesem wesentlichen Unterschied entspricht auch die besondere Differenzierung des Kopfgefieders von *D. spinicauda*. Die Federn der Schläfen und der Kopfoberseite sind stark verlängert und bilden bei der S. 222 beschriebenen, ans

Aufstossen gekoppelten Scheibenfrisur geradezu eine Haube, die dem kleinen Erpel im Verein mit der „Stülpnase“ und der diese noch unterstreichenden Schnabelzeichnung eine eigenartiges und trotz seiner Einfachheit reizvolles Aussehen verleiht. (Abb. 29)

7. Paarungsnachspiel und Kampfweise entsprechen völlig denen von *D. acuta*, nur dass *spinicauda* noch mehr zum Flügelbugschlagen neigt. Dies ist aber überhaupt eine Eigenart kleinerer Enten. Vielleicht hängt es mit der Empfindlichkeit des Gefieders zusammen, dass ganz allgemein kleinere Vögel weniger „handgemein“ zu kämpfen pflegen, als grössere Formen, die nah genug verwandt sind, um den Vergleich sinnvoll sein zu lassen.

IX. Die Bahamaente, *Poecilonetta bahamensis* (L.).

A. Allgemeines.

Diese Ente bildet zur vorbesprochenen Art insofern einen Gegensatz, als bei ihr nicht der Erpel weibchenfarbig, sondern das Weibchen mit dem Prachtkleid ausgestattet ist, d. h. sowohl die prächtig rostrote Gefiederfarbe als auch die weissen Backen und den blauroten Schnabel des Erpels hat. Das Gesellschaftsspiel der Erpel bildet durch seine besondere Feierlichkeit und Ortsbeständigkeit ebenfalls einen Gegensatz zur Quecksilbrigkeit von *spinicauda*, der die Bahamaente im Uebrigen in manchen Punkten ähnelt, wohl nur, weil sie ebenfalls in vielen Punkten eine kleinere Spiessente ist. Andererseits ist sie in manchen Hinsichten über diese Gruppe hinausdifferenziert, so in der Ausbildung des Kurzhochwerdens als einzige und „übertriebene“ Balzbewegung, ferner darin, dass dem Erpel, wohl sicher sekundär ein Pfiff völlig fehlt.

B. Die nicht epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute.

Diese sind bei den beiden Geschlechtern insofern weniger verschieden als bei den beiden *Dafila*-Arten, als der Erpel „noch“ ein leises, nur in allernächster Nähe hörbares „g'e, g'e“ hat, das, obwohl der Vorschlag kaum eine Andeutung einer zweiten Silbe ist, doch sicherlich dem zweisilbigen Stimmföhlungslaut der Kücken und beider Stockentengeschlechter entspricht. Die Ente gleicht im allgemeinen in Ausdrucksbewegungen und -lauten dem Weibchen der *Dafila*-Arten. Interessant ist dabei eine in der Richtung auf das Ueberwiegen von IRrrr-Lauten noch weiter getriebene Differenzierung der Weibchenstimme. So wie

bei den *Dafila*-Arten aus den aufeinanderfolgenden „*Queg*“-Lauten der hetzenden Ente ein zusammenhängendes rollendes „*Arrrrr*“ geworden ist, ist dies bei der Bahamaente auch bezüglich des einsilbigen Weg-geh-Lautes der Fall. Während dieser bei *Dafila* noch aus getrennten „*Queg*“-Lauten besteht, stellt bei *P. bahamensis* auch er ein leises, aber durchaus kontinuierliches Rollen dar.

C. Die epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute des Weibchens.

1. Das Hetzen. — Die Stimme der Bahamaente ist höher als die der Weibchen der beiden Spiessentenarten, neigt aber wie gesagt noch mehr zu rollenden *rr*-Lauten. Das Hetzen ist durchaus spiessentenähnlich, aber vielleicht noch kontinuierlicher-rollend als bei jenen.

2. Die Abweisungsgebärde ist durchaus spiessentenähnlich, wie bei *D. acuta* sehr leicht auslösbar, mir wohlbekannt, obwohl *P. bahamensis* bei mir noch nie gebrütet hat, die eigentlichen physiologischen Voraussetzungen der Reaktion also noch gar nicht gegeben waren. Das Aufwärtsbiegen des Oberschnabels ist wegen seiner bunten Färbung überaus auffallend, ebenso wegen ihrer „erpelhaften“ spitz ausgezogenen Form das Sträuben der Rückenfedern.

3. Der Decrescendoruf entspricht an Silbenzahl etwa dem von *D. spinicauda*, ist aber der besonderen Stimme der Art entsprechend, sehr rauh, vielleicht noch eigenartiger und auffallender als der von *D. acuta* (S. 233).

4. Das „Keuchen“. — Beim Weibchen von *P. bahamensis* ist das Interesse an der sozialen Balz der Erpel besonders gross. Der Ausdruckslaut des „Keuchens“ (S. 227), den Stockenten nur so ausnahmsweise bringen, dass ich ihn kaum zu ihrem normalen Reaktionsinventar zu rechnen wage, gehört bei der Bahamaente zu den regelmässigen Balzlauten der Ente. Es wird regelmässig im Augenblick ausgestossen, in dem die Erpel ihre fast stimmlose Balzbewegung ausführen. Es klingt schärfer und stimmhafter als bei der Stock- und Hausente, ist aber im Rhythmus fast gleich, ein dreisilbiges, scharf keuchendes „*chä'chächä*“. Dieses „Mitspielen“ der Enten im Gesellschaftsspiel der Erpel erinnert stark an die Knäckente, was man für Zufall halten würde, wenn nicht die Rotschnabelente, deren Weibchen ich leider nicht kenne, ein so deutliches Bindeglied zwischen Bahamaenten und echten Knäckenten bildete. Angesichts dieser Tatsache aber erhält das Keuchen der Bahamaente eine besondere taxonomische Bedeutung.

5. Das Nickschwimmen fehlt völlig.

6. Die Paarungseinleitung entspricht durchaus der der vorher besprochenen Enten.

D. Die epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute des Erpels.

1. Das Scheinputzen und das Antrinken sind vorhanden, aber wenig differenziert. Es wäre schwer, einem Skeptiker zu beweisen, dass beide Bewegungen nicht zufällig ausgeführte, autochthone Auswirkungen der entsprechenden Instinkte seien.

2. Das einleitende Schütteln.— Der Bahamaerpel braucht ganz wie der Stockerpel eine verhältnismässig lange Zeit der Selbststimulierung durch einleitendes Schütteln, um sich zur Ausführung seiner einzigen höher differenzierten Balzbewegung aufzupeitschen. Das Schütteln wird immer nur nach feierlichem Zusammenrücken und Stillehalten der Erpel ausgeführt. Schwimmt ihnen die angebalzte Ente davon, sodass sie zur Verlegung ihres Gesellschaftsspieles gezwungen werden, so müssen sie umständlich von neuem zu schütteln beginnen, ehe sie ihr hübsches Kurzhochwerden ausführen können. In dieser Umständlichkeit stehen sie im scharfen Gegensatz zu den Spiesserpeln, besonders zu *D. spinicauda*. Das einleitende Schütteln reisst den Erpel oft hoch aus dem Wasser, ganz wie den Stockerpel (Tafel XIII b, c). Bei solch starkem Schütteln erwartet der Kenner anderer Anatinen ganz zwangsläufig den Grunzpfeiff, dem sich die Bewegung auf dieser Intensitätsstufe ja in ihrer äusseren Form bereits stark nähert. Man meint, der kleine Erpel muss im nächsten Augenblick grunzpfeifen, statt dessen aber folgt auf dieses hoch intensive Schütteln immer das Kurzhochwerden. Ein Aufstossen ist nur nach weniger intensivem vorbereitenden Schütteln möglich.

3. Das Aufstossen ist in der Bewegungsweise völlig gleich dem der *Dafila*-Arten. Der Laut ist noch feiner und singvogelhafter als bei jenen, in Buchstaben vielleicht besser mit „hiiihiii“ als mit „geeegeeee“ wiederzugeben. Ein Pfeiff fehlt auch bei höheren Intensitäten. Wie beim Spiesserpel, nur vielleicht noch ausgesprochener, wird das Aufstossen vom Bahamaerpel zum persönlichen Anbalzen einer bestimmten Ente benutzt, häufig wechselweise mit Hinterkopfdrehen.

4. Das Kurzhochwerden. — Nach dem beschriebenen, hochintensiven Schütteln richtet der Erpel plötzlich den Schwanz auf und legt ihn über den eingezogenen und auf den Vorderrücken gedrückten

Kopf weg so weit nach vorne, dass er sich fast der Waagrechten nähert. Ellenbogen, sowie Rücken- und Bürzelgefieder bleiben dabei straff angelegt, erstere aber müssen, um dem Steuer Spielraum zu gewähren, sehr stark nach einer Seite ausweichen, u. z. immer beide Flügel nach derselben, nie wird das Steuer zwischen die Flügel gebracht (Abb. 25, Tafel XIV c). Sehr auffallend wirken dabei die hell rostfarbenen Unterschwanzdecken, die bei dieser Bewegung ziemlich stark



Abb. 25. Das Kurzhochwerden des Bahamaerpels, *Poecilionetta bahamensis* L. Einzige aber hochdifferenzierte Balzbewegung der Art. Die Extremstellung wird rudern mehrere Sekunden aufrechterhalten (S. 244). Sehr auffallend wirken die hellen Unterschwanzdecken. Siehe auch Tafel XIV c.

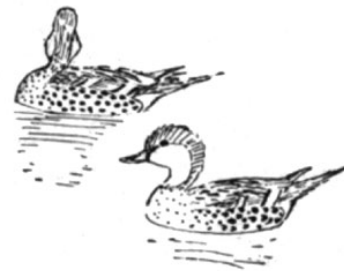


Abb. 26. Das Hinterkopfbzudrehen des Bahamaerpels (S. 244). Vergleiche Abb. 14 und 23, S. 223 und 238.

gesträubt werden. Im Gipfelpunkt der Bewegung verharret der Erpel etwa $\frac{3}{4}$ Sekunden, indem er mit den Rudern rückwärts trampelnd die vornüber gekippte Stellung aufrecht erhält. Nach dem Zurücksinken in Normalstellung erfolgt ein dem entsprechenden von *D. acuta* gleichendes Aufstossen mit einem meist sehr exakten Hinwenden des Schnabels nach der Ente. Während dieses überbetonten Kurzhochwerdens stösst der Bahamaerpel im Gegensatz zu Stock-, Spiess- und Kastanienerpel keinen Pfiff aus, sondern sagt ein stimmliches sehr leises „i-hieh, i-hieh, i-hieh“, das im Rhythmus sehr stark an das „Keuchen“ des Stockerpels und der weiblichen *P. bahamensis* erinnert.

5. Das Hinterkopfbzudrehen gleicht durchaus dem von *D. acuta* (S. 237). Es sind dabei, von hinten gesehen, die weissen Backen besonders auffallend, die im Schwimmen mit eingezogenem Kopf ohne vorherige Balz nicht so hervortreten, ja es will mir scheinen, als ob ihr Gefieder mehr als das des übrigen Kopfes gesträubt würde (Abb. 26).

6. Der Kampf der Erpel beginnt mit Annehmen der für *D. acuta* kennzeichnenden geduckten Stellung mit eingezogenem und

gesträubtem Kopf. Diese aus einer Intentionsbewegung zum Packen des Gegners entstandene Ausdrucksbewegung hat sich von ihrem stammesgeschichtlichen Ursprung insofern weit entfernt, als es bei Bahamaerpeln zu einem Packen des Gegners mit dem Schnabel nicht mehr kommt. Vielmehr wird der Schnabel nur drohend sehr weit aufgerissen, wobei seine ebenfalls auffallend rotblaue Innenseite zur Geltung kommt, und in dieser Stellung jagt der Erpel in rasendem Schwimmen dicht am Gegner vorüber, bzw. beide Gegner nebeneinander her, und dabei traktieren sie sich in voller Fahrt mit ganzen „Breitseiten“ von Flügelbugschlägen, die wie ein Feuern von Miniatur-Maschinengewehren klingen. Diese Kampfweise entspricht durchaus derjenigen von *Lampronessa*. Bei *Aix* ist sie interessanterweise zu einer Balzzeremonie verflacht, die nie mehr zur Besiegung oder auch nur zur Einschüchterung des Gegners führt. Bei *P. bahamensis* jedoch ist sie voll mechanisch wirksam, und oft gelingt es den wie Torpedoboote dahinschiessenden kleinen Erpeln, auch sehr viel grössere Gegner in die Flucht zu schlagen.

7. Das Paarungsnachspiel. — Ich habe bisher nur zwei Paarungen von *P. bahamensis* gesehen. Beide male entsprach das Nachspiel dem von *D. acuta*, nur war vielleicht das Aufstossen weniger intensiv als bei dieser.

X. Die Kotschnabelente, *Poecilonetta erythrorhyncha* (Vieillot).

A. Allgemeines.

Von dieser Art kenne ich leider nur einen Erpel, diesen aber seit vielen Jahren und in bester Gesundheit. Die Rotschnabelente steht der Bahamaente durchaus nicht so nahe, wie man bei äusserlicher Betrachtung ihres Gefieders annehmen möchte. Die Zeichnung der weissen Backen mit ihrer kennzeichnenden fließenden Abschattierung gegen die Kopfunterseite zu erinnert ebenso wie die dunkle Kopfkappe an *Querquedula versicolor*. Die Knochentrommel stellt, wie ich an Hand von HEINROTH'S prächtiger Sammlung feststellen konnte, ein genaues Mittelding zwischen derjenigen von *P. bahamensis* und derjenigen der echten Knäckenten dar. Auch die Form und Zeichnungsweise des Rückengefieders hält zwischen Spiess- und Knäckente die Mitte.

B. Die nicht epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute.

Abgesehen von seinem einzigen Balzlaut scheint der Erpel ziemlich stumm zu sein. Er hat zwar einen Stimmfühlungs-laut, aber dieser

ist so leise, dass man ihn im Freien und an einem nicht besonders zahmen Stück kaum hört. Ich vermag nicht zu sagen, ob er ein- oder zweisilbig ist. Als Lockruf wirkt, wie bei der Spiessentengruppe, das Aufstossen.

C. Die epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute des Erpels.

1. Das Antrinken und das Scheinputzen habe ich leider nicht beobachtet. Besonders auffallend, etwa wie bei Knäckerpeln besonders differenziert ist beides sicher nicht.

2. Das einleitende Schütteln ist deutlich ausgeprägt, aber nicht so ritualisiert wie bei *P. bahamensis*. Es folgt ihm meist unmittelbar das Aufstossen.

3. Das Aufstossen ist die einzige Bewegung des Gesellschaftsspieles, die mein Erpel bringt. Da er aber im Kreise der Bahamaerpel intensiv balzt, glaube ich nicht, dass dies auf einem gefangenschaftsbedingten Ausfall beruht. Die Bewegungsweise entspricht durchaus der von *Dafila* und *P. bahamensis*, auch der dabei ausgestossene Ton hat grosse Aehnlichkeit mit dem dieser Arten. Gleichzeitig aber erinnert er durch ein eigentümliches Auseinanderweichen seiner Einzelschwingungen deutlich an den Holzknarrenlaut des Knäckerpels. Im Gegensatz zu Spiess- und Bahamaenten und wiederum in Uebereinstimmung mit dem Knäckerpel wird der Ton aber nicht beim Auf- und Abgehen des Kopfes geäussert, sondern nur bei einem dieser Takte. Während der Knäckerpel seinen Ton von „oben herunter holt“, stösst der Rotschnabelerpel den Kopf ratschend nach oben und holt ihn schweigend wieder herunter. Wie dem Bahamaerpel und dem Knäckerpel fehlt auch dem Rotschnabelerpel ein Pfiff.

XI. Die Knäckente, *Querqaedula querquedula* (L.).

A. Allgemeines.

Die Knäckente steht ohne allen Zweifel den bisher besprochenen Enten weit ferner, als diese sich untereinander. Andererseits ist sie durch die mir leider in ihrem Verhalten unbekannte *Qu. versicolor*, die in Knochentrommel und manchen anderen Merkmalen eine Knäckente ist, in Kopfzeichnung, Schnabelfärbung u. a. aber deutliche Beziehungen zu Rotschnabel- und Bahamaente zeigt, mit jenen Arten und damit mit der Spiessentengruppe verbunden, während sie auf der anderen Seite durch *Qu. cyanoptera* und *Spatula platalea* eine ebenso deutliche

verwandtschaftliche Beziehung zu der Gruppe der Löffelenten aufweist, was sich, wie wir sehen werden, auch schon im Reaktionsinventar von *Qu. querquedula* etwas ausdrückt.

B. Die nicht epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute.

Als Stimmföhlungslaut hat der Erpel ein einsilbiges kurzes „geggeggeg“, dass er genau in denselben Lebenslagen ausstösst, wie der Stockerpel sein *räbräb*, insbesondere also auch bei Aerger, z. B. wenn sich zwei Erpel durch ein Gitter hindurch nicht an den Federn kriegen können. Lock- und Stimmföhlungsruf der Ente sind denen der Stockente ähnlicher als die durch ihr Knarren abweichenden Laute der zuletzt besprochenen Arten. Die Ente ist recht sparsam mit Lauten. Weggeh- und Abfliegestimmung werden ganz wie bei der Stockente ausgedrückt, die Neigung zum vertikalen „Pumpen“ des Kopfes bei jeder grösseren Allgemeinerregung ist aber grösser, worin *Querquedula* sehr an die Löffelenten erinnert.

C. Die epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute des Weibchens.

1. Das Hetzen der Ente unterscheidet sich von demjenigen der Stock- und Spiessentengruppe wie auch von dem der Kastanien- und Krickenten dadurch, dass ihm die kennzeichnende, wie ärgerlich aufbegehend klingende Folge in der Tonhöhe steigender Einzeltöne fehlt und statt dessen mit jeder Hetzbewegung ein einsilbiger, abgebrochener „Gäeg“-Laut ausgestossen wird. Ausserdem ist mit dem Hetzen, u. z. mit jeder Stimmäusserung, eine P u m p b e w e g u n g verbunden, als wollte die Ente abfliegen. *In beiden Punkten gleicht die Knäckente der Löffelente.* Sie bildet aber insofern ein Bindeglied zwischen dieser und den anderen Schwimmentenweibchen, als sie zwischen den Pumpbewegungen eine typische, sogar mit besonders deutlichem Vorstrecken des Kopfes gegen den „Feind“ verbundene Hetzbewegung, über die Schulter weg ausführt, was die Löffelente „nicht mehr“ tut.

2. Der D e c r e s c e n d o r u f ist sehr selten, ich glaubte längere Zeit, er fehle der Art. Er ist zwei- bis höchstens dreisilbig, die letzten Silben klingen wie verschluckt, das An- und Abswellen erfolgt so rasch, dass eine eigenartig aufbrüllende Betonung entsteht, die wiederum an die Löffelente erinnert.

3. Das N a c h h i n t e n a u s h o l e n. — Bemerkenswerter Weise verfügt die Knäckente über die hervorstechendste Balzbewegung des Erpels,

bei der der Kopf mit der Oberseite nach unten über den Rücken nach hinten gestreckt und dann in grossem, weit ausholenden Bogen wieder in die Normallage zurückgeholt wird; dazu sagt die Ente ein auf der ersten Silbe betontes „*Quähgeg*“. Diesen Ton sagt die Ente, wenn sie besonders intensiv am Gesellschaftsspiel der Erpel teilnimmt, also etwa in der gleichen Stimmung, in der die Bahamaente ihr „*chächächä*“ sagt. Ähnlich wie das Nickschwimmen der Stock- und Kastanienente ist diese Ausdrucksbewegung offenbar ein „aretisches“, d. h. vom männlichen Geschlecht übernommenes Merkmal.

4. Die Paarungseinleitung habe ich nie gesehen, sie entspricht, bei der sowieso grossen Neigung der Knäckente zur Pumpbewegung, ganz sicher derjenigen der vorher beschriebenen Arten.

5. Das Paarungsnachspiel habe ich nie gesehen, verlässliche diesbezügliche Mitteilungen wären mir hoch erwünscht!

D. Die epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute des Erpels.

1. Das einleitende Schütteln, das Antrinken und das Scheinputzen spielen beim Knäckerpel eine eigenartige Rolle. Das Antrinken findet sich nämlich nicht nur als unabhängige Einleitung des Gesellschaftsspieles, sondern daneben auch als fest in bestimmte Balzhandlungen eingebauter Bestandteil. Andererseits ist das Scheinputzen



Abb. 27. Die Ausgangsstellung zum Gesellschaftsspiel der Knäckerpel, *Querquedula querquedula* L. Beachte die gespannt an der Kehle vortretende Luftröhre (S. 249).



Abb. 28. Das Scheinputzen des Knäckerpels (S. 248). Beachte, dass hier die A u s s e n s e i t e des Flügels geputzt wird, wobei das hellblaue Flügelkleingefieder sehr auffällt. Vergleiche Abb. 8. (S. 217) und 49 (S. 285).

stark an der Einleitung der Balz beteiligt und erfolgt bei manchen Balzen fast ebensooft wiederholt wie das einleitende Schütteln. Im Gegensatz zu den meisten anderen Schwimmerpeln putzen sich die Knäckerpel dabei aber an der A u s s e n s e i t e des Flügels, wobei das

hellblaue Flügelkleingefieder sehr auffällt (Abb. 28. Siehe auch S. 217). Schon während der Einleitung zur Balz schwimmen die Erpel wimmelnd durcheinander (Abb. 27), wobei das fortwährende Schütteln und Putzen den Eindruck fiebernder „Nervosität“ erregt.

2. Das Sich-Flügel n. — Von allen mir bekannten Entenarten ist nur bei der Knäckente das von HEINROTH so benannte „Sich-Flügeln“ zu einer Balzhandlung geworden. Während des oben beschriebenen, ruhelosen Durcheinanderschwimmens der putzenden und schüttelnden Erpel geschieht es mit zunehmender Erregung immer häufiger, dass sich einer aufrichtet und eigenartig kurz und überbetont mit den Flügeln schlägt. Dieses Sich-Flügeln ist zweifellos als „Uebersprung-Toilettieren“, wie Tinbergen sagen würde, in analoger Weise aus der ursprünglichen Instinktbewegung zur auslösenden Zeremonie geworden, wie Scheinputzen und einleitendes Schütteln. Schon ehe die beiden nun zu beschreibenden Balzbewegungen folgen, sieht man an der Kehle des Erpels, der nach Art der ein Gesellschaftsspiel einleitenden Stockerpel den Hals kurz eingezogen trägt, die Trachea hervortreten, ähnlich wie es bei *Dafila*, bei dieser aber nur im Augenblick des Balzlautes selbst der Fall ist (Abb. 24).

3. Das Aufstossen. — Alle bisher beschriebenen Bewegungsweisen gehören insofern zur „Einleitung“ und nicht zur eigentlichen sozialen Balz, als sie die spezifische Erregungsqualität nicht abreagieren, sondern sichtlich der Selbst-Stimulierung dienen, wie dies für das einleitende Schütteln des Stockerpels im Gegensatz zu seinen „eigentlichen“ Balzbewegungen auseinandergesetzt wurde. Die erste „entspannende“ Balzbewegung, die wir beim Gesellschaftsspiel der Knäckerpel zu sehen bekommen, besteht darin, dass ein Vogel den Kopf mit ziemlich horizontal bleibendem Schnabel nach hinten und oben stösst, um ihn dann so rasch und ruckhaft wieder nach vorne und unten zu nehmen, dass ein Kenner der *Anas*-arten und der Kastanienente unbedingt an den ersten, auf das „Aufreissen“ folgenden Takt des Nickschwimmens gemahnt wird (Abb. 29). Dennoch scheint die Bewegung des Knäckerpels mit diesem nichts zu tun zu haben. Während das Heben

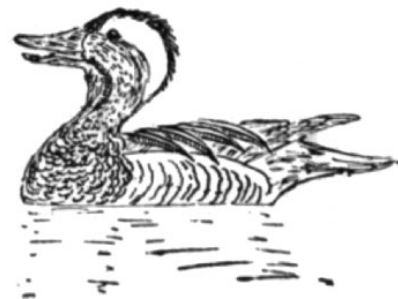


Abb. 29. Das Aufstossen des Knäckerpels (S. 249). Beachte die Trachea an der Kehle des Vogels und vergleiche mit Abb. 20 (S. 235), 24 (S. 240), 34 (S. 261), 39 (S. 267), 46 (S. 280) und 50 (S. 286)

des Kopfes im Gegensatz zum Aufstossen des Rotschnabelerpels (S. 246) stumm erfolgt, wird während seines Zurückschnellens in die Normallage ein kurzes „Rerrrp“ hörbar, das sich vor allem dadurch auszeichnet, dass es so ungemein schwer zu lokalisieren ist. Man glaubt den Erpel in vielen m Entfernung zu hören und sieht ihn im nächsten Augenblick dicht vor sich. Die Qualität des Tones erinnert täuschend an den einer „Ratsche“, wie jene in Süddeutschland gebräuchlichen Holzknarren im Volksmunde heissen, die während der Karwoche das Glockengeläute vertreten und die dadurch Lärm erzeugen, dass ein federnder Holzspan über die Zähne eines harthölzernen Zahnrades springt. Die Knäckente heisst daher bei den Umwohnern des Neusiedlersees ausschliesslich und sehr treffend die „Ratscherente“. Bei Kenntnis der Bewegung und des Lautes beim Rotschnabelerpel, bei dem das Aufstossen auch schon spurenhaftrückwärts gerichtet ist, kann an der Homologie des Aufstossens der Knäckente mit dem von *Dafila* und *Poecilonetta* kein Zweifel bestehen. Zweifelhafter ist dagegen der Ursprung der nun zu beschreibenden Bewegungsweise.



Abb. 30. Das Kopfzurücklegen des Knäckerpels (S. 250).

4. Das Kopfzurücklegen. - Der Kopf wird bei dieser auffallenden Bewegung langhin über den Rücken zurückgelegt, sodass die Stirn auf die Schwanzwurzel zu liegen kommt (Abb. 30), ganz so, wie man es von der Schellente, *Bucephala clangula*, abgebildet sehen kann (P. BERNHARDT, J. f. Orn. 1940 p. 490). Nun wird der Kopf unter Ausstossen eines lauten „Ratschens“ in schwunghaftem Bogen wieder in die Normalstellung zurückgeholt, dabei springt die gespannte Luftröhre wie die Saite eines Bogens an der Vorderseite des Halses vor, eine hohe Hautfalte abhebend. Hierauf folgt in absoluter Koppelung ein Antrinken. Diese Bewegung wird bei

höherer Intensität des Balzens häufiger ausgeführt, als das vorerwähnte Aufstossen, bei geringerer Intensität aber seltener. Es besteht zwischen den beiden also eine Beziehung, die zwischen den völlig „wahlweise“ ausgeführten Bewegungen des Stockerpels nicht vorhanden ist. Obwohl vermittelnde Zwischenstufen zwischen dem Aufstossen und dem Kopfzurücklegen des Knäckerpels nicht vorhanden sind, möchte ich daher glauben, dass das Kopfzurücklegen aus einem „übertriebenen“ Aufstossen entstanden ist. Dazu stimmt auch die Gleichheit der Einleitung und die bei beiden gleiche Koppelung ans Antrinken. Ueber die Verbreitung der Bewegung, insbesondere bei den Amerikanischen Knäckenten *Querquedula discors* und *Qu. cyanoptera*

konnte ich nichts in Erfahrung bringen. Die Aehnlichkeit mit *Bucephala* beruht ganz sicher auf Konvergenz, die aus der bei beiden Formen bestehenden Notwendigkeit einer besonders starken Spannung der Knochentrommel entstanden ist.

5. Das Kopfdrehen. — Auch der Knäckerpel verfügt über eine besondere Orientierungsreaktion, durch die die Zeichnungsmuster der Kopfseiten zur Blickrichtung der Ente in die wirksamste Lage gebracht werden. Im Gegensatz zu sämtlichen anderen in Bezug auf derartige Kopfbewegungen bekannten Schwimmerpeln kehrt der Knäckerpel der Ente weder den Schnabel, noch den Hinterkopf, sondern die Kopfseite zu und erhält diese Lagebeziehung mit einer auch bei anderen Erpeln deutlichen „nystagmischen“ Nachorientierungsbewegung durch mehrere Sekunden aufrecht. Bei dem hastigen Durcheinanderschwimmen der um eine Ente herum balzenden Erpel rucken oft eine ganze Anzahl gleichzeitig nystagmisch mit dem Kopf. Natürlich ist gerade bei dieser Bewegung das Kopfgefieder so gestellt, dass der weisse Augenbrauenstreifen maximal zur Geltung kommt.

6. Der Kampf der Erpel ist wenig kennzeichnend. Dass die Erpel im Aerger einsilbige Knochentrommeltöne wie „geg geg geg“ ausstossen, wurde schon erwähnt.

7. Das Paarungsspiel habe ich leider nie gesehen.

XII. Die Löffelente, *Spatula clypeata* (L.).

A. Allgemeines.

Die Löffelente reiht sich ohne Zweifel als ein extremer Typus an die Knäckenten an. Nicht nur im Verhalten wird dies deutlich, sondern auch in gewissen, beiden Gruppen gemeinsamen Färbungsmerkmalen: ich erinnere an die kennzeichnende und fast gleiche Zeichnungsweise von *Querquedula cyanoptera* und *Spatula platalea*, beide in Süd-Amerika heimisch. Nach allen bisher vorliegenden Angaben sollen die Löffelerpel keine soziale Balz wie andere Schwimmerpel haben. Nun hat aber kaum je ein Tiergarten oder ein Liebhaber gleichzeitig eine grössere Anzahl vollwertiger Löffelerpel gehalten, und ich glaube angesichts des so ungemein hochdifferenzierten Prachtkleides der Art, dass sie über eine uns noch unbekannte Form der Balz verfügt.

B. Die nicht epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute.

Löffelentenkücken haben im Gegensatz zu sämtlichen anderen mir bekannten Anatiden zwei deutlich verschiedene Arten des „Pfeifens“

des Verlassenseins". Das bei niedriger Intensität ziemlich hastig vorgetragene „tüt tüt tüt“, usw. schlägt bei höherer plötzlich in ein langgezogenes „tüht . . . tüht . . . tüht . . .“ usw. um. Stimmföhlungslaut und Lockruf der Ente sind im allgemeinen stockenten-ähnlich, der Erpel jedoch verfügt nur über einen einzigen Laut, ein heiseres „chat“, das langsamer oder schneller hintereinander ausgestossen, sowohl die Rolle des langen „Rääb“ als die des zweisilbigen „Räbräb“ des Stockerpels spielen muss. Ein der Löffelente, von allen mir bekannten Schwimmenten, ja sogar allen Anatiden schlechtweg, allein zukommender Zug liegt darin, dass ihr das Antrinken fehlt. An seiner Stelle wird das bei der Löffelente zugleich mit der entsprechenden Heraudifferenzierung des Schnabels so sehr in den Vordergrund tretende Schnattern als Uebersprunghandlung gebracht, das seiner Bedeutung nach völlig dem Antrinken anderer Entenvögel gleicht. Der Erpel sagt bei diesem „Anschnattern“ ein besonders rasches „chat . . . chat . . . chat . . .“

Bei jeder Erregung vollführen die Löffelenten jene pumpenden Kopfbewegungen, die bei anderen Anatinen nur bei der Paarungseinleitung ausgeführt werden. Auch Kücken und Halbwüchsige tun dies. Schon die kleinen Kücken verfügen über eine eigenartige Reaktion, die schon HEINROTH beschrieben hat. Sie schwimmen nämlich beim seihenden Schnattern eng aneinandergereiht so in kleinen Kreisen umher, dass eine Löffelente unmittelbar hinter dem Heck der anderen das Wasser durchschnattert und so offenbar die von dieser aufgewirbelten Kleinlebewesen wegfängt.

C. Die epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute des Weibchens.

1. Das Hetzen der Ente entspricht, was die dabei ausgeführte Bewegung des Kopfes und Halses anlangt, durchaus dem paarungseinleitenden „Pumpen“ aller echten Schwimmenten. Die Lautäusserung ist in Rhythmus und Klangfarbe ebensowohl wie ihrer Bedeutung nach deutlich als Hetzen zu erkennen, es fehlt jedoch die begleitende, nach dem Feinde hin drohende, Kopfbewegung, die bei der Knäckente noch vorhanden ist und mit der Pumpbewegung abwechselt.

2. Der Decrescendoruf ist in der bei der Knäckente angedeuteten Richtung noch weiter differenziert. Das einseitige, jäh an- und wieder abschwellende Geschrei hat etwas geradezu Erschreckendes. Man glaubt den Todesschrei einer totgetretenen oder von einem Raubtier gefassten Ente zu hören.

3. Die Paarungseinleitung. — Sie verdient hier deshalb besonders besprochen zu werden, weil die Bewegungsweise des „Pumpens“, die bei anderen Schwimmern ausschliesslich dieser einen Funktion dient, bei der Löffelente so sehr überhand genommen hat, dass sie zu einer allgemeinen Erregungsgeste sehr vieldeutiger Anwendungsmöglichkeit geworden ist. Wie schon erwähnt, hat sie beim Hetzen die ursprüngliche Seitenbewegung des Kopfes völlig verdrängt.

D. Die epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute des Erpels.

Wie schon erwähnt, glaube ich nicht an ein völliges Fehlen einer sozialen Erpelbalz bei *Spatula*. Die bunten Farben des Erpels sprechen meines Erachtens deutlicher für ihr Vorhandensein, als das Fehlen einschlägiger Beobachtungen dagegen spricht. Ich beabsichtige baldmöglichst eine grössere Anzahl von Löffelenten mit der nötigen Sorgfalt aufzuziehen, um mehrere junge Erpel bei der Anpaarung beobachten zu können. Die Schwierigkeit der Löffelentenhaltung wird in der Fachliteratur meist überschätzt. Ein aus dem Ei aufgezogenes Weibchen brachte im Vorjahre tadellose Nachzucht und befindet sich auch jetzt, nach Ueberstehung sämtlicher Gefahren des Winters 39/40 und des Transportes nach Königsberg, in bester Verfassung.

1. Das Hinterkopfzudrehen. — Die einzige mir jetzt schon bekannte Balzbewegung des Löffelerpels ist neben dem schon erwähnten, bei jeder Gelegenheit der Ente gegenüber ausgeführten, „Anschnattern“ ein deutliches Hinterkopfzudrehen, bei dem eine Gefiederstellung angenommen wird, die durchaus der dem Stockerpel bei der entsprechenden Bewegung eigenen „Kopffrisur“ entspricht.

2. Der Kampf der Erpel. — Da mein alter Löffelerpel verschwand, ehe sein Sohn in Farbe war, weiss ich über den Kampfkomment der Erpel nichts. Die Enten pflegen sich bei gelegentlichen Reibereien durchaus nach Stockentenmanier am Brustgefieder zu packen, ein Flügelbugschlagen sah ich dabei nie.

3. Das Paarungsnachspiel. — Nach dem von intensivstem „Pumpen“ eingeleiteten Treten macht der Erpel eine deutliche Aufstossbewegung und stösst dabei einen besonderen, sonst nie gehörten, nasalen Ton aus. Dann schwimmt er unruhig umher, sodass fast der Eindruck eines Nickschwimmens entstehen könnte, und dreht dabei eindeutig der Ente den Hinterkopf zu. Während des ganzen Nachspiels sagt er, wie beim Anschnattern, mit höchster Intensität sein „chat.... chat.... chat....“.

XIII. Die Kastanienente, *Virago castanea* (Eyton).

A. Allgemeines.

Mit dieser Form gelangen wir zu einer neuen Entengruppe, die sich ebenso deutlich an die Stockenten anschliessen lässt, wie die Reihe der bisher erwähnten Anatinen, aber in einer durchaus anderen Entwicklungsrichtung. Ich erinnere an das anfangs über die Methodik der Rekonstruktion verwandtschaftlicher Zusammenhänge Gesagte. Lassen sich die bisher besprochenen Enten ganz ungefähr in einer von der Stock- zur Löffelente verlaufenden Linie anordnen, so bilden die nun zu besprechenden Formen eine kleine Gruppe, in der eine solche Anordnung sich keineswegs aufdrängt. Die mir bekannten, hierher gehörigen Formen sind die Kastanienente, die Weisswangenente (*Virago gibberifrons*), die einheimische Krickente (*Nettion crecca*) und die chilenische Krickente (*Nettion flavirostre*). Alle diese Enten könnte man insofern als „Krickenten“ zusammenfassen, als sie neben einer sehr bezeichnenden schwarzen und grünen Spiegelzeichnung einen nur sie kennzeichnenden, mit einem eigenartigen Vorschlag versehenen Balzpfeiff besitzen, der der Krickente ihren Namen gegeben hat.

Die Kastanienente selbst zeigt in mehreren Belangen deutliche Beziehung zur Gattung *Anas*, ebenso *Virago gibberifrons*, die sich zu ihr so verhält wie die nicht prachtkleidbegabten, sonst aber in jeder Beziehung der Stockente ähnlichen *Anas*-arten zu dieser.

B. Die nicht epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute.

Diese entsprechen beim Weibchen ziemlich genau denen der Stockente, erinnern aber durch ein Vorherrschen kontinuierlicher Knarrlaute etwas an die der Spiessenten. Der Erpel ist, von seinen Balzpfeiffen abgesehen, fast stumm, dennoch benutzt er die leise hauchende „Stimme“ häufig. Ob er dabei einen einsilbigen Lock- und einen zweisilbigen Stimmföhlungslaut hat, vermag ich nicht sicher anzugeben. Sicher hingegen ist mir, dass der später zu beschreibende „Krick“-Pfeiff sowohl bei *Virago* als bei den beiden mir bekannten *Nettion*-Arten ganz entsprechend dem „Rääb“ des

Stockerpels und dem *g e e e e e g e e e e* der Spiesserpel den Lock- und gleichzeitig den Warnlaut der Erpels darstellt. Die Kücken sind mir leider unbekannt.

C. Die epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute des Weibchens.

1. Das Hetzen klingt des kontinuierlich steigenden Knarrlautes wegen etwas spiess- bzw. bahamaenten-ähnlich, hat aber in seiner

besonders stark steigenden, wie aufbegehrenden Betonung etwas durchaus Eigenartiges. Es klingt fast wie das Geschrei eines kleinen Schweinchens.

2. Der *Decrescendoruf* besteht aus vielen, sehr rasch hintereinander ausgestossenen Silben, von denen gleich die erste die stärkste ist.

3. Das *Nickschwimmen*. — Als einzige mir bekannte Schwimmente ausser den *Anas*-arten im engeren Sinn verfügt die weibliche Kastanienente über ein ausgesprochenes Nickschwimmen. Die Bewegungsweise ist im Vergleich zu der der Stockente ausgesprochen höher differenziert. Es sind nicht nur die Nickbewegungen ausgesprochener, nämlich wesentlich stärker „mimisch übertrieben“, als bei jener, sondern sie werden auch durch ein angedeutetes „Aufreissen“ (S. 228) eingeleitet, wie es bei *Anas* nur dem Erpel zukommt. Schliesslich dreht die Kastanienente ihrem Erpel am Ende des Nickschwimmens deutlich den *Hinterkopf* zu, was Stockenten niemals tun. Man hat den Eindruck, dass die Höherdifferenzierung des Aufreisens und Nickschwimmens, die das auffallendste Merkmal der Balz der Kastanienerpel darstellt, in irgend einer Weise auf das Weibchen „übergegriffen“ habe.

4. Die *Paarungseinleitung* ist durchaus stockentenähnlich.

D. Die epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute des Erpels.

1. Die *allgemeine Form der Balz* gleicht wohl von allen Schwimmten am meisten derjenigen der *Anas*-arten. Die Versammlung der Erpel, die verhältnismässig geringe Beachtung der anwesenden Enten, auf die nur durch Kopfzudrehen (S. 222) Bezug genommen wird, die „feierliche“ Ruhe vor den Balzbewegungen, und das einleitende Schütteln erinnern durchaus an *Anas*. Weiterhin verfügt *Virago* als *einzige* unter sämtlichen Anatinen (Tabelle) über sämtliche Balzbewegungen, die wir bei der Stockente kennen gelernt haben, dazu aber noch über eine weitere, die der Stockente fehlt.

2. Der *Krick-Pfiff*. — Der Erpel hebt nach einleitendem Schütteln den Kopf nicht allzuweit, stösst ihn jedenfalls nicht wie beim Aufstossen extrem weit nach oben. Aus ruhiger Haltung heraus erfolgt nun eine kleine nickende Niesbewegung, bei der der Unterschnabel sprunghaft nach abwärts klappt und ein mit einem Vorschlag versehener Pfiff, in Buchstaben etwa mit „*P-zih*“ wiederzugeben, ausgestossen wird. Der Laut macht im Verein mit der Kopfbewegung

zwingend den Eindruck eines Niesens. Beim Aufstossen der Spiesserpel hat man den Eindruck, dass das Hochstossen des Kopfes selbst die mechanische Ursache der Auslösung des Pfiffes ist. Bei höherer Intensität der Bewegung und dementsprechend höherem Anheben des Kopfes erfolgt nämlich der Pfiff mitten aus der Bewegung heraus und immer beim Erreichen eines ganz bestimmten Streckungsgrades, als würde ein mechanischer Auslösemechanismus in der Syrinx durch das Anspannen der Trachea etwa nach Art eines Gewehrhahnes betätigt. Bei dem Krick-Pfiff von *V. castanea* dagegen ist es sichtlich eine vom Kopfheben unabhängige Muskelfunktion, die das „Losgehen“ des Pfiffes bewerkstelligt, und zwar eine, an der die Muskulatur des Unterkiefers ausschlaggebend beteiligt ist. Der Pfiff erfolgt, während der Kopf ruhig auf gestrecktem Halse hochgehalten wird.

Die Verteilung des Krickpfiffes unter den Arten der Familie scheint genau die gleiche zu sein wie die des eigenartigen, scharf in zwei Teile zerschnittenen schwarzen und goldgrünen Armschwingenspiegels. Ich kenne ihn von *Virago* und *Nettion*. Die Ähnlichkeit, die er bei *Virago* mit der Aufstossbewegung hat und insbesondere der Umstand, dass er ganz wie das echte Aufstossen der *Dafila* und *Poecilonetta*-Erpel die vereinigte Lock- und Warnbedeutung hat, die wir am langgezogenen „Räääb“ des Stockerpels kennengelernt haben, lässt mich vermuten dass er eine weitergetriebene Differenzierungsstufe des Aufstossens darstellt, ganz wie dieses selbst aus einer Höherdifferenzierung des gewöhnlichen, sichernden Kopfhebens entstanden sein dürfte, das mit jedem Locken und Warnen aller Anatiden einhergeht. Dazu stimmt auch, dass der Krickpfiff eben in seiner Lock- und Warnfunktion von der ursprünglichen Funktion aller Erpelpfiffe bei der sozialen Balz unabhängiger geworden ist als irgend ein anderer, *Virago*- und *Nettion*erpel pfeifen auch ohne in Balzstimmung zu sein bei jeder Gelegenheit ihren Krickpfiff, etwa ebenso oft und ebenso vieldeutig wie ein Stockerpel sein „Räääb“ äussert.

3. Das Aufstossen ähnelt durchaus dem der Spiessenten und tritt wie bei diesen als selbständige Bewegung auf, nicht wie beim Stockerpel nur in der dort beschriebenen (S. 222) Koppelung mit dem Kurzhochwerden. Ein Stimmlaut ist nicht zu hören, jedoch glaube ich aus der Schnabelbewegung entnehmen zu dürfen, dass die Muskelkoordination des Atemapparates noch ähnlich ist wie beim „Geeeeeeee“ der *Dafila*-Erpel; sie verursacht aber nur einen unhörbaren Hauch als Rudiment des Stimmlautes. Der Pfiff, der beim Aufstossen der *Virago*- und *Nettion*erpel immer zu hören ist — nicht, wie bei *Dafila*

nur bei höherer Reaktionsintensität ist kurz und einsilbig und klingt scharf auf *i*, nicht flötend auf *ü* wie bei *Dafila*.

4. Der Grunzpfeiff entspricht in allen Punkten genau dem von *Anas*, nur fehlt der Grunzlaut.

5. Das Kurzhochwerden unterscheidet sich darin von dem bei *Anas*, dass die obligate Koppelung an die darauffolgenden Bewegungen des Aufstossens, Aufreissens und Nickschwimmens fehlt. Die Bewegungsweise des ersten Taktes, also des eigentlichen Kurzhochwerdens, entspricht ziemlich genau der von *Anas*, nur werden die Ellenbogen viel weniger, der Bürzel etwas weniger hoch emporgerissen als bei jener Gattung.

6. Das Aufreissen tritt als völlig isolierte Balzbewegung auf. Die Bewegung ist deutlich stärker und weiter ausholend als bei Stockerperln, der Kopf wird fast bis zur Schwanzwurzel zurückgerissen, ohne sich aber zu erheben, oder von der oberen Kontur des Rückens zu entfernen; es sieht aus, als gleite der Hinterkopf der Erpels in einer Schienenführung den Rücken entlang (Abb. 31). Dabei äussert der Kastanienerpel einen einsilbigen, nach Stockentenart schrillen Pfeiff.



Abb. 31. Das Aufreissen des Kastanienerpels *Virago castanea* Eyton. Vergleiche mit Abb. 17 (S. 228) und 40 (S. 267).

Die Verbreitung des isoliert ausgeführten Aufreisspfeiffes ist genau die gleiche wie die des Krickpfeiffes und des schwarzgrünen Spiegels. Ueber seine wahrscheinliche Herkunft aus der einleitenden Intensionsbewegung zum Nickschwimmen wurde schon bei der Stockente gesprochen.

7. Das Kinnheben. — Mitten aus dem Gesellschaftsspiel heraus, ungemein häufig gleich nachdem einer der Erpel Grunzpfeiff, Kurzhochwerden oder Aufreissen gebracht hat, stossen mehrere Erpel den Kopf mit hochoberhobenem Kinn hoch in die Höhe und verharren in dem Höhepunkt dieser Bewegung mehrere Sekunden, wobei sie ganz wie es der Bahama-Erpel bei seinem übertriebenen und in die Länge gezogenen Kurzhochwerden tut, trampelnd rudern müssen, um die Stellung aufrecht zu erhalten (Abb. 32). Die Bewegung erinnert zwingend an das Kinnheben, das beim Stockerpel auf die Abaufbewegung (siehe S. 226) folgt, auch die Anwendungsweise der Bewegung und ihr gleichzeitiges Auftreten bei mehreren Erpeln wirkt ungemein ähnlich. Sicher ist dieses Kinnheben aus dem Abauf und somit mittelbar

aus einer Antrinkbewegung entstanden. Das Weglassen des in dieser ursprünglichen Bewegungsform vorhandenen Senkens des Schnabels bis auf den Wasserspiegel spricht ebensowenig gegen die Homologie wie die Uebertreibung des nachfolgenden Kinnhochhaltens. Wir werden bei der Schnatterente noch ein völlig sicheres Homologon des Abauf der Stockerpel kennen lernen, bei dem ebenfalls die einleitende Abwärtsbewegung des Schnabels weggefallen ist.



Abb. 32. Das stark mimisch übertriebene Kinnheben des Kastanienerpels (S. 257). Die Stellung wird rudernd mehrere Sekunden beibehalten. Vergleiche Abb. 3 (S. 210), 16 (S. 226), 42 (S. 272), 44 (S. 274), 45 (S. 274) und 47 (S. 281).

8. Das Nickschwimmen. — Wie beim Stockerpel tritt das Nickschwimmen bei der männlichen Kastanienente nur gekoppelt an andere, vorhergehende Balzbewegungen auf. Diese Koppelung aber gehört zu den reizphysiologisch wie stammesgeschichtlich interessantesten Einzelheiten der Instinktbewegungen der Schwimmentenbalz. Beim Stockerpel treten, wie schon auseinandergesetzt, Aufreissen und Nickschwimmen nur entweder nach dem Kurzhochwerden (S. 222) oder nach der Paarung in obligater Koppelung an diese beiden so verschiedenen Instinktbewegungen auf. Weder Aufreissen noch Nickschwimmen kommen beim Stockerpel je allein vor, während das sehr viel höher differenzierte Aufreissen beim Kastanienerpel zur selbständigen Balzbewegung geworden ist. Bei höchster Intensität der Balz, ganz offensichtlich oberhalb eines genau vorgezeichneten Schwellenwertes reaktionsspezifischer Energie, treten nun beim Kastanienerpel Grunzpfeiff - Kurzhochwerden - Aufstossen - Kopfhindrehen - Aufreissen - Nickschwimmen - Hinterkopfbzudrehen *zu einer einzigen umständlichen und absolut starr gekoppelten Bewegungsfolge* zusammen. Gekoppelt sind also bei *Virago* entweder alle genannten Bewegungsweisen, oder aber jede tritt für sich allein auf, mit alleiniger Ausnahme des Nickschwimmens und Hinterkopfbzudrehens, die nur in Koppelung vorkommen. Das physiologisch Eigenartige ist hierbei, dass die Koppelungen zwischen Grunzpfeiff und Kurzhochwerden, zwischen Kurzhochwerden und Aufreissen und zwischen Aufreissen und Nickschwimmen augenscheinlich bei haargenau demselben Schwellenwert auftreten oder ausfallen, denn

Bruchstücke der Bewegungskette treten n i e m a l s auf, immer nur Einzelglieder oder die ganze Handlungsfolge. Das Nickschwimmen selbst ist ebenso wie das Aufreissen wesentlich stärker mimisch übertrieben als das der Stockente. Die Herkunft des Aufreissens aus dem Nachhinten-Ausholen zur ersten Nickbewegung wird bei der Kastanienente dadurch ungemein deutlich, dass nicht nur beim ersten Losschwimmen, sondern auch vor jeder folgenden Nickbewegung der Kopf weitausholend so weit auf den Rücken zurückgenommen wird, dass der Eindruck des Aufreissens entsteht (Abb. 33). Das Hinterkopfbzudrehen gleicht in Bewegungsweise und Kopfgefiederstellung völlig dem des Stockerpels und wirkt wegen der schönen kupfrig grünen Kopffarbe des Kastanienerpels besonders auffallend.



Abb. 33. Schema der Bewegung beim Nickschwimmen des Kastanienerpels (S. 258).
Vergleiche mit Abb. 6 (S. 214) und 14 (S. 223).

9. Der Kampf der Erpel scheint durchaus dem der Stockerpel zu entsprechen, es entstehen auch die Rupfstellen in analoger Weise vorne an der Brust.

10. Das Paarungsspiel entspricht durchaus dem der Stockenten, nur ist das Nickschwimmen natürlich dabei in der für die Art kennzeichnenden Weise überbetont.

XIV. Die Krickente. *Nettion crecca* (L).

A. Allgemeines.

Die einheimische Krickente unterscheidet sich zu ihren Ungunsten dadurch von so ziemlich allen anderen Anatinen, merkwürdigerweise auch einschliesslich ihrer nahen nordamerikanischen Verwandten *N. carolinense*, dass sie zu den als Wildfang hartnäckig scheuesten Vögeln gehört, die ich überhaupt kenne. Weder frei auf dem Teich, noch auch im engsten Gehege gehalten, wurden Krickenten bei mir auch nur erträglich zahm, sodass ich heute über ihr Gehaben trotz mühsamster und vorsichtigster Fernbeobachtung weniger weiss, als von irgend einer anderen von mir gehaltenen Ente. Ich hoffe im nächsten Jahre ein Gelege zu erhalten und eine Anzahl junger Krickenten zahm aufziehen zu können.

In der Färbungsweise gehört die Krickente in die Nähe von Stock- und Kastanienente, mit beiden hat sie die scharf gegen den

Hals abgesetzte Kopffärbung mit grünen Glanzfedern, mit letzterer die schwarzgrüne Spiegelfärbung gemeinsam. Noch ähnlicher ist der Spiegel von *N. flavirostre* dem von *Virago*. Eine eigenartige Kopfzeichnung des Kückens, nämlich eine fast einheitliche Dunkelfärbung der Kopfseiten, teilt die Krickente mit ihrer chilenischen Verwandten *N. flavirostre*.

B. Die nicht epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute.

Während die Ente in jeder Hinsicht als die verkleinerte Ausgabe einer Stockente wirkt, weicht der Erpel insofern besonders weit vom Stockerpel ab, als er vollständig stimmlos ist und den „Krickpfiff“, der dem des Kastanienerpels sicher homolog ist, als einzigen Laut besitzt, der wie bei jenem Lock- und Warnfunktion in sich vereinigt. Obwohl der Krickpfiff auch im eigentlichen Gesellschaftsspiel der Erpel gebraucht wird, hat er in seiner häufigen Anwendung die eigentliche Bedeutung eines Balzlautes völlig verloren und ist in jeder Hinsicht zum Vertreter der Ausdrucks-laute geworden, die beim Stockerpel dem Bereich der nicht pfeifenden Stimme angehören. Krickerpel pfeifen denn auch in Lebenslagen, in denen dies kein anderer Schwimmerpel tut, z. B. in ausgesprochener Angst beim Nahen eines Menschen an ihr Gehege.

C. Die epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute des Weibchens.

Ich habe von meinen wenigen und scheuen Krickentenweibchen nie das Nickschwimmen gesehen, wage aber nicht zu behaupten, dass es der Art fehlt, was ich für *N. flavirostre* mit Sicherheit angeben kann. In allen übrigen Bewegungen und Lauten gleicht die europäische Krickente durchaus der Stockente, nur dass ihre Stimme natürlich entsprechend der geringen Körpergrösse weit höher liegt.

D. Die epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute des Erpels.

1. Die allgemeine Form der Balz. - Die Umständlichkeit und „Feierlichkeit“ der Balz ist mindestens so gross wie bei der Stockente. Die Erpel müssen lange zurecht- und zusammenrücken, schnabelschütteln usw., ehe der erste Pfiff erfolgt. Dabei suchen sie aber im Gegensatz zu Stockerpeln, und ähnlich wie Spiess-, Bahama- und Knäckerpel dies tun, aktiv die Gegenwart eines Weibchens auf, schwimmen diesem gegebenen Falles, die Balz unterbrechend, auch nach, um bei ihm angelangt mit Schütteln und Zusammenrücken von vorne anzufangen. Im Uebrigen sieht eine Krickerpelbalz wie ein zu schnell

ablaufender Film einer Stockerpelbalz aus; alle Bewegungen und Pfliffe sowie das neuerliche Antrinken, Anschütteln usw. gehen so rasch und eilig hintereinander vor sich, dass der Beobachter gar nicht zu Atem kommt, schon bei der Vierzahl meiner Erpel klang das Pfeifen fast kontinuierlich. Die Balz flaut dann sehr rasch wieder ab, und man hat nur einen Bruchteil der Bewegungen richtig gesehen and aufgezeichnet.

2. Das Antrinken und das einleitende Schütteln gleichen völlig denen des Stockerpels, nur dauern sie kürzer, da entsprechend der geringen Grösse der Art das An- und Abschwellen jeder Erregung rascher erfolgt als bei *Anas*. Ein Scheinputzen habe ich bisher nie verzeichnet.

3. Der Krickpfliff, der wie schon erwähnt auch ausserhalb der sozialen Balz häufig ist, ist deutlich zweisilbig, die Krickente müsste genauer „Küdict“-Ente heissen, der Unterschnabel schnappt bei dem „d“ zwischen *ü* und *i* genau so ruckartig nach unten wie bei *V. castanea* und *gibberifrons*, deren Knochentrommelmechanismus dabei offensichtlich der gleiche ist. Der Kopf braucht zur Ausstossung dieses Lautes überhaupt nicht gehoben zu werden, was wohl für die Häufigkeit und Mühelosigkeit seiner Aeusserung von Belang ist.

4. Der Grunzpfliff gleicht in der Bewegungsweise völlig dem der vorbesprochenen Arten, der Ton ist sanft flötend, ein Grunzen fehlt.

5. Das Kurzhochwerden spielt, wie ich schon aus der Zeichnungsweise der Schwanzseiten vermutet hatte, beim Krickerpel eine grosse Rolle. Die gelben, sich scharf vom schwarzen Grund abhebenden Dreiecke der Unterschwanz decken werden dabei blitzartig gespreizt und kommen prächtig zur Geltung (Abb. 34). Das Kurzhochwerden kommt in zwei verschiedenen Koppelungen vor. Die in meiner Beobachtung häufigere zeichnet sich durch das Fehlen der nachfolgenden Aufstossbewegung aus, an deren statt ein Kinnheben eintritt, ohne dass aber der Kopf dabei gehoben, bzw. der Hals gestreckt wird. Anderenfalles u. z. nach meinem bisherigen Eindruck bei höherer Reaktionsintensität, folgt auf das Kurzhochwerden ganz wie beim Stockerpel



Abb. 34. Das Kurzhochwerden des Krickerpels (S. 261). Beachte die optische Wirksamkeit der gelben Dreiecke au den Schwanzseiten, vergleiche mit Abb. 12 (S. 223), 22 (S. 237), 25 (S. 244), 41 (S. 271) und Tafel XIV.

ein A u f s t o s s e n , das immer mit intensivstem Hindrehen des Kopfes nach der Ente einhergeht (Abb. 35). Der Kopf geht auch hierbei nur wenig weit in die Höhe; wenn er den höchsten Punkt erreicht hat, erfolgt ein K r i c k p f i f f . Die Tatsache, dass dieser also hier völlig in der gleichen Koppelung auftritt, wie bei der Spiessente und der Kastanienente der gewöhnliche Aufstosspfiff, spricht sicher stark für seine genetische Ableitbarkeit aus jenem. Wie beim Stockerpel kommt das Aufstossen nie als gesonderte Bewegung, sondern immer nur in Koppelung an das



Abb. 36. Das Aufstossen des Krickerpels, *Nettion crecca* L. (S. 261). Vergleiche mit Abb. 20 (S. 235), 24 (S. 240), 39 (S. 267), 46 (S. 280) und 50 (S. 286).

Kurzhochwerden vor. Beim Hochheben des Kopfes bleibt das Gefieder jener Fläche des Nackens und Hinterkopfes, die vorher dem Rücken anlag, wie eine „verlegene“ Frisur glatt zusammengedrückt, die hintere Kante, mit der die Kopfkontur bei angezogenem Kopf glatt in den Rücken überging, steht nun frei und scharf in die Luft hinaus, wobei das Schöpfchen am Hinterkopfe weit vorragt. Es ist eben „dazu da“ und hat bei *N. flavirostre*, bei dem die morphologische Differenzierung des „Zöpfchens“ weiter geht, dieselbe Funktion.

6. D a s A u f r e i s s e n kommt nur als völlig isolierte, selbständige Balzbewegung vor. Der Kopf geht dabei womöglich noch weiter nach hinten als bei *Virago*. WORMALD hat in seiner Beschreibung der Balz der Krick- und Stockente dieses starke Aufreissen mit dem Kurzhochwerden durcheinandergebracht, denn er sagt anlässlich des Kurzhochwerdens der Stockerpel, dieselbe Bewegung sei beim Krickerpel noch stärker ausgebildet, von dem er sagt „he makes his head and his tail meet over his back“. Zweifellos ist damit die Aufreissbewegung gemeint, die, wie aus allem Gesagten hervorgeht, keineswegs mit dem Kurzhochwerden homolog ist. Der Pfiff ist dabei einsilbig.

7. D a s K i n n h e b e n erfolgt stets ganz langsam und meist ausserhalb des eigentlichen Balzspieles. Ganz wie beim Kastanienerpel wird die Stellung lange beibehalten. Der Kopf steht dabei tief im Nacken, ähnlich wie beim Kinnheben der Pfeifentenarten. Die Bedeutung der Bewegung ist die gleiche wie die bei der Stockente, man sieht sie in dauernder Wiederholung von dem sich „höflich“ um ein Weibchen bemühen den Erpel.

8. Das Hinterkopfbzudrehen der Krickerpel erfolgt nicht, wie beim Stock-, Kastanien- und Brauterpel in der eben besprochenen Kopfhaltung mit hohem Kinn und glatt angelegtem Gefieder, sondern wie ich aus dem Zeichnungsmuster und der Gefiederstruktur des Hinterkopfes schon vorher vermutet hatte, ganz wie beim Spiesserpel mit eingezogenem Kopf, herausgedrücktem Nacken und dick gestäubtem Kopf- und Nackengefieder.

9. Der Kampf der Erpel und das Paarungsnachspiel sind mir unbekannt.

XV. Die Chilenische Krickente *Nettion flavirostre* (Vieillot).

A. Allgemeines.

Diese Art steht zweifellos *N. crecca* ungemein nahe, ist aber doch in höchst kennzeichnender Weise über diese Art hinaus spezialisiert. Die völlig gleiche Farbe der Geschlechter, die vielleicht mit der schon von GREY nachgewiesenen Brutpflege des Erpels zusammenhängt, wäre an sich kein so schwerwiegendes taxonomisches Merkmal — man denke an die entsprechende Verschiedenheit der noch so nahverwandten *Anas*-Arten — als es die Instinktbewegungen der männlichen Brutpflege selbst sind. Bemerkenswert ist dabei eine erstaunliche Konvergenz zu den ebenfalls im männlichen Geschlecht Brutpflegenden echten Gänsen (*Anserinae*), die darin liegt, dass eine ursprünglich feindliche, eine Drohung bedeutende Bewegung zum Ausdruck der Begrüssung und des Familienzusammenhaltens geworden ist. Völlig einzigartig innerhalb der Anatinen ist der Umstand, dass die Bewegung schon von dem eintägigen Küken ausgeführt wird, ganz wie das Halsvorstrecken der jungen Anserinen. Eine von vielen Systematikern hervorgehobene Merkwürdigkeit bildet die grosse Aehnlichkeit, die in Schnabel- und Gefiederfarbe zwischen *N. flavirostre* und *D. spinicauda* vorhanden ist. BOETTICHER hat ihrethalben für die chilenische Krickente die Untergattung *Daflonettium* geschaffen und sie geradezu als einen Uebergang zwischen Krick- und Spiessenten hingestellt. Ich kann mich dieser Anschauungsweise in keiner Hinsicht anschliessen. *N. flavirostre* ist trotz aller Eigenheiten eine echte Krickente, was Körperhaltung, Ausdrucksbewegungen und Kückenkleid anlangt, und hat zweifellos zur Kastanienente viel nähere Beziehungen als zu *D. spinicauda*. Ich erinnere an die Spiegelfärbung (S. 254), den Aufreisspiff (S. 257) und den Krickpiff (S. 255). Die Aehnlichkeit der Schnabelfärbung beruht wohl sicher auf homologen Mutationen, die auch ohne nähere Blutsverwandtschaft

absolut gleiche Zeichnungsweisen hervorbringen können, wie z. B. die sogenannte „Hämmerung“ auf den Flügeln der verschiedensten Wildtaubenarten und Haustaubenrassen. Auch *Anas undulata* hat nahezu die gleiche Schnabelzeichnung, obwohl sie ganz sicher keine näheren verwandtschaftlichen Beziehungen zu *N. flavirostre* oder *D. spinicauda* hat. Das Gefieder dieser beiden Arten stimmt übrigens nur im Färbungston, keineswegs aber in der feineren Zeichnungsweise überein, die eben deutlich bei der einen Art eine Krick-, bei der anderen eine Spiessenten- Zeichnung ist.

B. Die nicht epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute.

Stimmföhlungs-laute und Lockruf beider Geschlechter entsprechen im allgemeinen denen von *N. crecca*. Neben dieser ist es die einzige mir bekannte Art, bei der der Erpel ohne irgendwelche besondere Kopf- und Halsbewegungen zu pfeifen imstande ist. Der gewöhnliche Lock- und Warnpfiff ist im Gegensatz zu dem des Krickerpels einsilbig und wird noch leichter und häufiger, manchmal geradezu völlig in Rhythmus und Bedeutung der Stimmlaute des Stockerpels gebraucht. Man kann sagen, dass beim Erpel von *N. flavirostre* der Ersatz des eigentlichen Stimmlautes durch den Balzpfiff am weitesten getrieben ist. Ausserdem führt der Erpel bei jeder Erregung, insbesondere aber



Abb. 36 und 37. Die erste und zweite Phase der Begrüssungsgebärde des Chilenischen Krickerpels *Nettion flavirostre* (S. 264). Vergleiche mit Tafel XIV.

wenn er sein Weibchen nach kurzer Trennung wiederfindet, eine höchst eigenartige, ja einzigartige Begrüssungszeremonie aus, die mit der eigentlichen Balz, dem Gesellschaftsspiel, durchaus nichts zu tun hat und nie in Verbindung mit diesem gebracht wird. Der Erpel streckt den Kopf, ganz wie es alle drohenden Schwimmerpel einschliesslich des gewöhnlichen Hauserpels tun, mit waagrecht gehaltenem Schnabel dicht über dem Boden vor. Während dieser Bewegung sagt er ein rasches und vielsilbiges Zwitschern, wie etwa „rütütütütütütüü“. Vor dem Vorstrecken wird der Kopf zuerst steil abwärts gebeugt (Abb. 36), wobei das Zöpfchen im Nacken steil aufgerichtet in Erscheinung tritt,

um im nächsten Augenblick beim gänseartigen Durchstrecken des Nackens wieder völlig zu verschwinden (Abb. 37). Besonders häufig antwortet der Erpel auf das Hetzen der Ente mit dieser Ausdrucksbewegung. Als ich die drei von meiner *flavirostre*-Ente gelegten aber verlassenen Eier durch eine Zwerghenne ausbrüten Hess und drei gesunde Kücken in meine Pflege nehmen konnte, antworteten zu meinem geradezu grenzenlosen Erstaunen alle drei auf meine Nachahmung des Enten-Führungslautes mit der voll ausgebildeten, eben beschriebenen Zeremonie, wobei das Zwitschern gar nicht viel anders klang als beim alten Erpel (Tafel XIV). Die Kücken begrüßten sowohl mich als auch sich untereinander nach jeder Trennung mit dieser Bewegung, die aber auch durch andere erregende Umstände auslösbar war. Die Art der Anwendung und die zugeordnete Reizsituation entsprachen in erstaunlicher Weise jenen, die bei Graugänsen das Halsvorstrecken der Begrüssung auslösen. Interessant ist beim Vergleich dieser beiden deutlich analogen Ausdrucksbewegungen von *Anser* und *Nettion* die Homologiefrage. Beide entspringen aus einer h o m o l o g e n Wurzel, nämlich aus dem mit wenigen Ausnahmen (*Chloëphaga*!) so ziemlich allen Anatinen eigenen drohenden Vorstrecken des Halses. Dass nun aber aus dieser „Drohung nach aussen“ auf dem Umwege des durch die männliche Brutpflege gewährleisteten engen Familienzusammenhaltes eine „Freundschaftsbezeugung gegen Familienmitglieder“ wurde, ist angesichts der vielen, vielen zwischen *Nettion* und *Anser* liegenden Anatidenformen, bei denen das nicht der Fall ist, ganz sicher nur eine Konvergenz, eine reizvolle Spitzfindigkeit zur Begriffsbildung der Homologie und der Analogie! Da sich meine sämtlichen drei *flavirostre*-Kücken zu Erpeln entwickelten, weiss ich leider nicht, ob weibliche Junge die Bewegungsweise auch haben und später verlieren, oder ob der Geschlechtsdimorphismus des Bewegungsinventars schon mit dem ersten Lebenstage voll ausgebildet ist. Beides wäre in gleichem Maße interessant!

C. Die epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute des Weibchens.

1. Das Hetzen ist dem der Krickente ähnlich, hat aber deutliche Aehnlichkeit mit dem kennzeichnenden Tonfall der Kastanienente. Die Kopfbewegung geht Stockenten-ähnlich tief nach abwärts und hinten. Die aufgerichtete Körperhaltung von *Dafila*, auch *D. spinicauda*, fehlt völlig, ebenso wie das für die Spiessenten so bezeichnende knarrende *Brrr*.

2. Der Decrescendoruf hält unter allen Schwimmern den Rekord an Vielsilbigkeit. Der zweite Ton ist am lautesten, wie bei der Stock- und Krickente. Ich zählte bis zu 21 Silben, die ganz allmählich an Lautstärke und Tonhöhe sinkend den Eindruck erwecken, als entferne sich die rufende Ente während des Rufens vom Zuhörer.

3. Die Paarungseinleitung ist stockentenähnlich, ein Nickschwimmen fehlt.

D. Die epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute des Erpels.

1. Die allgemeine Form der Balz. — Die Einleitung ist mindestens so feierlich wie bei der Stockente. Ein Losgehen der Balzbewegungen mitten aus dem Schwimmen heraus, wie es bei den der Ente nachschwimmenden Spiess- und Knäckerpeln vorkommt, ist geradezu undenkbar, ehe nicht neuerlich zusammengerückt und geschüttelt wurde. Auf die Anwesenheit einer Ente legten meine 4 Erpel weniger Gewicht als die Krickerpel, immerhin aber mehr als Stock- oder Mandarinerpel. Die langsame, gemessene Folge der einzelnen Balzbewegungen erinnert ebensowenig an die europäische Krickente wie an die beim Balzen ruhelos durcheinanderwimmelnden Erpel von *D. spinicauda*. An die Krickerpel erinnert dagegen der Umstand, dass meist jede einzelne Balzbewegung häufig wiederholt wird, sodass man oft bei einem Gesellschaftsspiel buchstäblich nur immer eine und dieselbe Bewegungsweise zu sehen bekommt.

2. Das einleitende Schütteln entspricht dem anderer Arten. Ein Scheinputzen habe ich bisher nicht verzeichnet.



Abb. 38. Der Grunzpiff des Chilenischen Krickerpels (S. 266). Beachte das Schöpfchen am Hinterkopf und vergleiche mit Abb. 11b (S. 220) und 21 (S. 236).

3. Der Grunzpiff gleicht dem der meisten anderen Schwimmerpel, ein Grunzton fehlt. Das Zöpfchen am Hinterkopf wird beim Abwärtsneigen des Kopfes steil aufgerichtet (Abb. 38).

4. Das Aufstossen tritt, da ein Kurzhochwerden fehlt, als durchaus selbständige, an andere nicht gekoppelte Bewegung auf. Es erinnert jedoch insofern an das mit Kurzhoch gekoppelte Aufstossen des Stock-, Spiess- und Krickerpels, als es immer mit Hindrehen des Kopfes nach der Ente einhergeht. Während dieses Kopfhindrehens bildet das Kopfgefieder eine geradezu verblüffend hohe und schmale Scheibe, das dunkle Zöpfchen am Hinterkopf steht

wie ein Dorn waagrecht frei nach hinten ab, beides zusammen ergibt ein höchst auffallendes Bild und es besteht kaum ein Zweifel, dass gerade in der optischen Wirksamkeit dieser Bewegungsweise die Funktion des verlängerten, fast eine Haube bildenden Kopfgefieders liegt (Abb. 39).

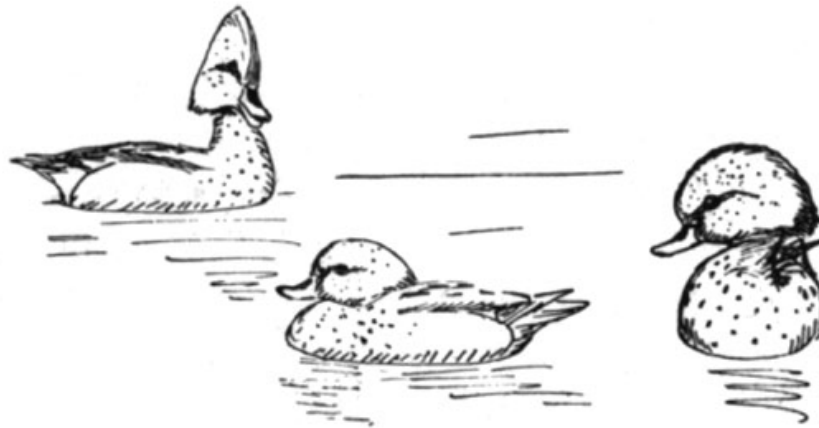


Abb. 39. Das Aufstossen mit Kopfhindrehen beim Chilenischen Krickerpel (S. 267). Beachte die Scheibenfrisur und vergleiche mit Abb. 13 (S. 223), 22 (S. 237) und 24 (S. 240). Hier o h n e vorangehendes Kurzhochwerden!

Eine strukturelle Besonderheit liegt darin, dass die Federn der Schläfen und Kopfseiten weit stärker verlängert sind, als die des Scheitels, sodass bei der „Scheibenfrisur“ (S. 222) eine flache, oben in der Mittellinie scharfrandige Linsenform entsteht, im Gegensatz zu der entsprechenden „Frisur“ von Stock-, Krick-, Braut- und Mandarinerpel, bei denen sich die Kopfoberseite in scharfer und optisch unterstrichener Kante gegen die Seitenfläche absetzt. Beim Aufstossen ist der Pfiff fast immer krickentenhaft zweisilbig, etwa wie „küddick“.



Abb. 40. Das Aufreissen des Chilenischen Krickerpels (S. 267). Man vergleiche die Überaus starke mimische Uebertreibung der Bewegung mit Abb. 17 (S. 228) und Abb. 31 (S. 267).

5. Das A u f r e i s s e n ist die auffallendste und wohl auch die häufigste Balzbewegung von *N. flavirostre*. Es übertrifft an Schwung und Bewegungsausmaß die homologen Bewegungen aller anderen Schwimmerpel. Der Kopf geht nicht nur längs des Rückens bis fast zur Schwanzwurzel zurück, sondern er gleitet sogar, während sich der Erpel vorne steil emporbäumt, seitlich von der Rückenmitte ab und nach unten. Abb. 40 und Tafel XIV.

6. Der Kampf der Erpel und das Paarungsnachspiel sind mir unbekannt, ebenso vielleicht vorhandene weitere Balzbewegungen des Erpels.

XVI. Die Schnatterente, *Chaulelasmus strepera* (L.).

A. Allgemeines.

So nahe die Schnatterente in vieler Beziehung der Stockente steht, so stellt sie doch eine Abzweigung in einer Differenzierungsrichtung dar, die recht weit von allen übrigen Schwimmenten wegführt und die Schnatterente in die Nähe der Pfeifentenarten rückt, die in Lebensweise und Bewegungsinventar allen anderen Schwimmenten ebenso fernstehen, wie anatomisch und in Bezug auf Färbungsweise und Kückenkleider. Es ist ausserdem bekannt, dass Pfeifenten mit *Anas*-arten stets unfruchtbare Bastarde erzeugen, während die Schnatterente auch insofern zwischen beiden Gruppen steht, als sie mit beiden zeugungsfähige Mischlinge erzeugt. Andererseits bestehen Beziehungen zu Krickenten, denn die asiatische Sichelente, *Anas falcata*, ist in ihrer Gefiederzeichnung ein eigenartiges Bindeglied zwischen *Chaulelasmus* und *Nettion*.

B. Die nicht epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute.

Die Weibchen und die Kücken haben alle Laute und Ausdrucksbewegungen, die Stockenten haben, über sie hinaus aber eine ungemein kennzeichnende Bewegungsweise, die bei Stockenten nur der Erpel voll ausgebildet, die Ente aber kaum angedeutet hat und die den Kücken völlig fehlt: Das **K i n n h e b e n**. Bei jeder Erregung, insbesondere wenn man die Tiere in die Ecke treibt, wenn sie futterheischend den Pfleger umdrängen oder wenn getrennt gewesene sich wiederfinden, bringen schon die ganz kleinen Kücken jene Bewegungen und jenen Rhythmus im zweisilbigen Stimmföhlungs-laut, den wir beim „*Räbräb*-Palaver“ der Stockerpel kennengelernt haben (S. 209 ff). In dieser Weise von einer Kückenschar ausgeführt, wirkt die Zeremonie mehr noch als die der Stockente einem Triumphgeschrei ähnlich. Wenn die Mutter, wie sie es normalerweise zweifellos tut, an der Zeremonie teilnimmt, so muss diese Analogie noch deutlicher hervortreten als bei meinen mutterlos aufgezogenen Kücken. Die sicher homologe Bewegungsweise der Pfeifenten hat ganz eindeutig die Funktion eines Triumphgeschreis übernommen. Die zweisilbigen Stimmföhlungs-laute fehlen dem Erpel, immerhin verfügt er noch über einen leise hauchenden Lockruf, der sicher dem langen „*Rääb*“ des Stockerpels homolog ist.

C. Die epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute des Weibchens.

1. Das Hetzen der Ente ist höchst eigenartig. Die eigentliche Hetzbewegung über die Schulter weg wechselt regelmässig mit einer Bewegung des Kinnhebens ab. Der Erpel reagiert auf das Hetzen regelmässig sofort mit einem zeitlich genau gleichgerichteten Kinnheben, das später näher zu beschreiben ist. Der Tonfall der Lautäusserung ist der eines echten Schwimmentenhetzens, gleichzeitig aber klingt der Rhythmus des „Räbräb“-Palavers durch, den wir von kinnhebenden Stockerpeln kennen (S. 210). Um den Rhythmus nach dem Vorbilde HEINROTHS in einen leicht merkbaren Satz zu bringen, sagten wir gut süddeutsch: „Sö, gehn's weg da, Sö!“, was gleichzeitig die Bedeutung der Zeremonie gut wiedergibt, die meist stattfindet, wenn zwei Paare sich nach Pfeifentenmanier gegenseitig anärgern und zu vertreiben trachten. Wie bei Braut- und Mandarinenten, aber auch bei *Amazonetta* und manchen Casarcinen, tippt das hetzende Weibchen zwischendurch mit dem Schnabel an die Brust des Erpels.

2. Der Decrescendoruf ist bei der Schnatterente ausgesprochen selten. Er klingt höher und hat weniger Silben als der der Stockente.

3. Die Paarungseinleitung habe ich an den beiden sehr scheuen erwachsenen Paaren, die ich hielt, nie gesehen.

D. Die epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute des Erpels.

1. Die allgemeine Form der Balz unterscheidet sich bei Schnatter- und Pfeifenten grundlegend darin von derjenigen aller anderen Schwimmpel (mit der möglichen Ausnahme des Löffelerpels), dass ein ausgesprochenes Gesellschaftsspiel im Sinne einer Versammlung mehrerer Erpel fehlt. Ähnlich wie bei der Brautente bemerkt man die Balzbewegungen und Laute vor allem dann, wenn sich zwei Paare anärgern oder wenn sich zwei oder mehrere Erpel um eine Ente bemühen. Irgendwelche positive Taxien der Erpel zueinander, wie sie neben den Schwimmenten auch die Mandarinente, *Aix galericulata*, hat, fehlen bei der Schnatterente. Obwohl das Gesellschaftsspiel der Erpel fehlt, sind beim Schnattererpel Bewegungen vorhanden, die denen der sozialen Balz anderer Schwimmpel sicher homolog sind. Die Instinktbewegung erweist sich stammesgeschichtlich ja sehr oft als konservativer als die Taxien, die sie orientieren. Sogar die Einleitung der Balz ist ähnlich wie bei anderen Erpeln. Der seiner Ente nachschwimmende Schnattererpel „benutzt“ das Schütteln und Scheinputzen zur Selbst-Stimulation in sehr ähnlicher Weise wie jene.

2. Das einleitende Schütteln geht ganz wie bei anderen Anatinen der eigentlichen Balz voraus.

3. Das Scheinputzen und Antrinken spielen beim Schnattererpel eine besondere Rolle. Beide Bewegungen sind bei ihm zu einer fest gekoppelten Zeremonie verschmolzen. Während beim Stockerpel (S. 216 ff) Antrinken und Scheinputzen regellos durcheinander erfolgen, sodass man demjenigen, der durchaus nicht daran glauben wollte, die Signalfunktion dieser Bewegungen kaum unmittelbar beweisen könnte, zeigt sich die Zeremonie des Schnattererpels eindeutig als solche: Auf das Scheinputzen folgt stets unmittelbar das Antrinken. Die phylogenetische Steigerung der einleitenden Bewegungen durch die feste Koppelung untereinander ist umso interessanter, als wir einen Fall kennen, in dem sie in umgekehrter Richtung stattgefunden hat: Beim Mandarinerpel geht das Antrinken stets dem Scheinputzen voraus. Wie beim Mandarinerpel, so hat auch beim Schnattererpel parallel mit der Höherdifferenzierung des Scheinputzens eine solche der bei seiner Ausführung besonders in Erscheinung tretenden Gefiederteile stattgefunden: Die auffallend gefärbten Federn am Flügelspiegel und an den grossen Armdecken sitzen genau an jener Stelle, die durch den scheinputzenden Schnabel besonders herausgehoben und bewegt wird.

4. Das Aufstossen ist deutlich höher differenziert, in gewissem Sinne spiesserpel-ähnlicher als das des Stockerpels. Auch ohne Kurzhochwerden, völlig isoliert auftretend, ist es eine der häufigsten Balzbewegungen des Schnattererpels. Der Laut, zu dessen Hervorbringung offensichtlich das Kopfbeugen und die dadurch bewirkte Luftröhrenspannung nötig ist, ist ein sehr eigentümlicher nasal-gequetschter Ton, der zwischen „ö“ und „ä“ die Mitte hält. Es ist sehr fraglich, ob die eigenartigen ö-Laute des Schnattererpels dem Stimmlaute „Rääb“ des Stockerpels vergleichbar sind. Das Aufstossen des Schnattererpels erinnert durch seine Stimmhaftigkeit — einen Pfiff habe ich dabei nie gehört — viel stärker an das langgezogene „Rääb“ des Stockerpels, das dessen Lock- und Warnlaut darstellt, als an die entsprechenden, oft mit einem Pfiff verbundenen (S. 234 ff) Aeusserungen der Spiesserpel. Allerdings hat der Schnattererpel neben dem grunzenden „ö“ auch noch den S. 268 erwähnten, leise-hauchenden Lockruf, dessen bewegungsmässige Homologie zu dem des Stockerpels mir sicher scheint.

5. Der Grunzpfiff. — Auch der Schnattererpel verfügt über diese Bewegung. Sie erscheint bei ihm eigentümlich unvollständig, kurz abgebrochen, die Aufrichtung des Körpers geht lange nicht so weit

wie bei anderen Schwimmerpeln, das Wiedereinnehmen der Normallage erfolgt eigenartig hastig, und die Stellung mit abwärts gebeugtem Kopf dauert extrem kurz. Der Kopf wird sofort wieder nach oben und dabei ziemlich stark in den Nacken gerissen. Beim Abwärtsbeugen des Kopfes ertönt ein durchdringender Grunzton auf „öh“, dem in fließendem Uebergange ein feiner, scharfer Pfiff folgt. Das Ganze klingt also wie „öööiii“. Die Lautfolge zwischen Grunzen und Pfeifen ist demnach genau umgekehrt wie beim Stockerpel.

Abb. 41. Das Kurzhochwerden des Schnattererpels, *Chaulelasmus strepera* L. Beachte die bei der Bewegung besonders hervortretenden Gefiederteile und vergleiche sie mit denen Abb. 12. (S. 223), 22 (S. 237), 25 (S. 244) und 34 (S. 261).



6. Das Kurzhochwerden ist beim Schnattererpel merkwürdigerweise mit der Abauf-Bewegung gekoppelt, die als isolierte Balzbewegung bei ihm nicht vorkommt. Das Anheben des Bürzels geht nicht entfernt so weit wie beim Stockerpel, dagegen ist das nachfolgende Aufstossen sehr ausgesprochen und mit einem überaus starken Hindrehen des Kopfes nach der Ente gekoppelt. Die Bewegung des Bürzels wird trotz ihres geringen Ausmaßes durch das Sträuben der sehr langen und dichten, tiefschwarz gefärbten Ober- und Unterschwanzdecken sehr auffällig gemacht. Auf das Kurzhochwerden folgt manchmal ein nicht besonders betontes Vorwärtsschwimmen, ohne jede Andeutung von nickenden Kopfbewegungen, das aber an seinem Ende, ganz wie das Nickschwimmen des Stockerpels, in extremem Hinterkopfbüdrehen ausklingt. Viel häufiger aber, ja fast regelmässig, folgt unmittelbar an das Kurzhochwerden und Aufstossen gekoppelt die Abauf-Bewegung.

7. Die Ab - Auf - Bewegung tritt nur in der eben erwähnten Koppelung auf. Die Bezeichnung passt schlecht auf die Bewegungsweise des Schnattererpels, da die einleitende Abwärtsbewegung kaum angedeutet, das nachfolgende Kinnheben dagegen stark ausgeprägt ist.

8. Das Kinnheben spielt durch seine Bedeutung als eine dem Triumphgeschrei der Anserinen und Casarcinen analoge Zeremonie, wie schon bei Besprechung der Bewegungsweisen des Weibchens erwähnt wurde, bei der Schnatterente eine ganz besondere Rolle. Der schon bei den „Räbräb-Palavern“ der Stockente angedeutete Rhythmus Láng kurzlángkurz Láng, findet sich bei der Schnatterente bei b e i d e n

Geschlechtern, sowohl beim Hetzen der Ente (S. 269) als bei der nun zu beschreibenden Bewegungsweise des Erpels. Auf das Hetzen der Ente hin hebt der Erpel den Schnabel, ohne ihn vorher gesenkt zu haben, bis weit über die Waagerechte, während sein Körper an der Halswurzel andeutungsweise tiefer in das Wasser einsinkt. Dieses Kinnheben wiederholt sich nun in der Regel dreimal, entsprechend dem beschriebenen Rhythmus; beim ersten und beim letzten Heben stösst der Erpel sein Grunzen, beim mittleren aber einen schrillen Pfiff aus, sodass die ganze Strophe also wie „öh, ö-ih-ö, öh“ klingt. Das Weibchen führt, wie erwähnt, synchron mit dieser Bewegung des Männchens sein abwechselndes Hetzen und Kinnheben aus (Abb. 42), u.z.



Abb. 42. Das gemeinsame Kinnheben des Schnatterentenpaares. Der Pfeil deutet die Richtung der zwischen je zwei Kinnhebungen eingeschalteten seitlichen Hetzbewegungen an. (S. 271.) Vergleiche Abb. 3. (S. 210), 44 und 45 (S. 274).

meist so, dass die Hetzbewegung, also das „weg“ in unserem Merkspruch „Sö, gehn's weg da, Sö“ mit dem Pfiff des Erpels zusammenfällt. Die unglaublich feste Korrelation der Laute beider Gatten erinnert sehr an die homologen, ebenfalls mit Kinnheben einhergehenden Triumphgeschrei-Zeremonien der Pfeifentenarten. Auch die Anwendung beim gegenseitigen Sich-Anärgern der Paare, die geringe Ernstlichkeit der Kämpfe, die kurze Nachwirkung eines „Sieges“ sind durchaus gleich wie bei jenen. Bei geringer Intensität schrumpft die Lautäusserung des Erpels auf zwei Laute, einen Pfiff mit anschliessendem Grunzen, zusammen, den man ungemein häufig zu hören bekommt.

9. Das H i n t e r k o p f z u d r e h e n spielt ebenfalls bei der Werbung des Schnattererpels eine sehr grosse Rolle. Das Kopfgefieder nimmt dabei eine ganz extreme und auffallende Stellung ein: Das Stirngefieder ist breit und rund gesträubt und wirkt daher dunkel, das Gefieder des Oberkopfes bildet einen hohen Kamm entlang der Mittellinie des Scheitels, der am Hinterkopf sich zu einem breiten, maximal gesträubten und daher fast schwarz wirkenden Feld verbreitert. Bei eingezogenem Kopf, also in der Einleitungsstellung, liegt dieses Feld dem Rücken

an. Vor der in Rede stehenden Bewegungsweise wird der Kopf gerade so weit gehoben, dass er sichtbar wird, worauf er der Ente zugekehrt wird. Das dunkle Kissen am Hinterkopf des Schnattererpels sticht so



Abb. 43. Das Hinterkopfbzudrehen des Schnattererpels. Das dunkle Feld am Hinterkopf entsteht nur durch Stellung, nicht durch dunkle Färbung der Federn. Vergleiche Abb. 15 (S. 223), 23 (S. 238) und 26 (S. 244).

scharf von der Farbe des übrigen Kopfes ab, dass jeder, der den Erpel nur in dieser Gefiederstellung kennt, ihm wie dem Spiesserpel eine dunkle Hinterkopffärbung zuschreiben würde.

10. Der Kampf der Erpel verläuft durchaus stockentenähnlich. Paarung und Paarungsnachspiel habe ich nie gesehen.

XVII. Die Pfeifente, *Mareen penelope* (L.) und die Chilenische Pfeifente, *M. sibilatrix* (Poëppig).

A. Allgemeines.

Die beiden Arten seien nur anhangsweise erwähnt, da ich sie lange nicht genügend genau kenne. Beide fallen durch den Mangel eines Gesellschaftsspieles und durch ihre hochspezialisierte, bei *M. sibilatrix* geradezu an die Anserinen erinnernde Eiligkeit stark aus dem Rahmen der übrigen Schwimmenten. Auch das fast einfarbige Weibchenkleid von *M. penelope*, dem die sonst so verbreitete Längsfleckung der Tragfedern völlig fehlt, das dunkel kastanienbraune Sommerkleid des Erpels und endlich das ausschliesslich *M. sibilatrix* zukommende weibliche Prachtkleid mit grünen Federn am Kopfe, sowie die Rückenfärbung mit fast einfarbigem, nicht längstgestreiftem Kopf sind schwerwiegende taxonomische Merkmale, die beide Arten stark von den anderen Anatinen abrücken.

B. Die nicht epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute.

Stimmfühlungs- und Lockrufe sind bei beiden Geschlechtern in eigenartiger Weise reduziert. Die weibliche *M. penelope* hat eigentlich nur einen Laut, ein schnarrendes „Rerrr“, dem bei der Südamerikanerin ein tieferes „Arrr“ entspricht. Die Erpel beider Arten haben alle Stimmlaute völlig verloren und sind für alle Stimmungsäusserungen auf ihren hochspezialisierten Balzpfeiff, der beim Europäer einsilbig, etwa wie „Wiirrr“, beim *Sibilatrix* - Erpel aber zweisilbig, etwa wie

„wibürrr“ klingt. Beide verwenden den Pfiff als Lock- und Warnruf, er wird durch eine vorbeischleichende Katze ganz ebenso ausgelöst, wie durch ein über den Garten hin fliegendes Weibchen.

C. Die epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute beider Geschlechter.

Diese konzentrieren sich bei beiden Arten in eine aus Kinnheben und Hetzen zusammengesetzte, derjenigen der Schnatterente ganz sicher homologe Zeremonie. Interessanter Weise ist bei *M. penelope* noch eine Andeutung der Balzeinleitung vorhanden, die ich bei *sibilatrix* nie sah. Der Erpel schwimmt unter Ausstossen eines zweisilbigen Tones, den man sich am besten durch den englischen Namen der Art „widgeon“ (englisch ausgesprochen) wiedergeben kann, auf die Ente zu, schüttelt kurz einleitend mit dem Kopf und lässt ein sehr ausführliches Scheinputzen folgen, das die Ente manchmal mit der gleichen Bewegung beantwortet. Meist aber beginnt sie daraufhin mit ihrem

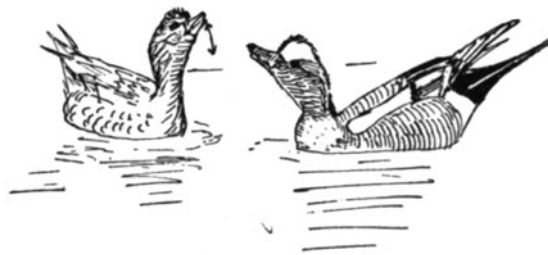


Abb. 44. Das gemeinsame Kinnheben des Pfeifentenpaares, *Mareca penelope* (L.). Der kleine Pfeil bezeichnet Richtung und Ausmaß der zitternden vertikalen Hetzbewegungen der Ente. Vergleiche Abb. 3 (S. 210), 32 (S. 258), 42 (S. 272) und 45. Beachte die Gefiederdifferenzierung am Vorderkopf des Erpels.

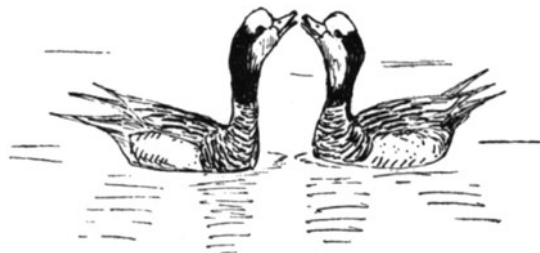


Abb. 45. Das gemeinsame Kinnheben des Paares der chilenischen Pfeifente, *Mareca sibilatrix* (S. 275). Beide Gattungen vollführen d i e s e l b e Bewegung, die Bewegungsweise erinnert in ihrer Bedeutung durchaus an das Triumphgeschrei der Gänse.

eigenartig zitternden, ruckartigen Kinnheben, worauf der Erpel, mit der Halswurzel tief ins Wasser eingesenkt, genau synchron ebenfalls ein Kinnheben ausführt, das aber nicht mehrmalig-zitternd wie das der Ente, sondern einmalig und mit einem lauten Pfiff verbunden ist (Abb. 44, 45). Das Knarren der Ente, das mit dem mehrmaligen, eine grosse Zahl von Aufwärtsbewegungen andeutenden Kinnheben einhergeht, ist seiner Betonung nach wohl als ein von dem der anderen Schwimmenten sehr weit abweichendes *Hetzen* zu betrachten und klingt wie ein ziemlich kontinuierliches „*errrr*“. Die Reizsituation entspricht der des Hetzens. Bei *M. sibilatrix* fehlt die zitternde Mehrmaligkeit der Kopfbewegung des Weibchens, beide Geschlechter heben das Kinn mit einer einmaligen Bewegung, der ein angedeutetes Abwärtstippen des Schnabels vorausgeht. Die Stimme des Weibchens klingt tiefer, mehr wie „*arrrr*“, der Pfiff des Erpels ist ein zweisilbiges „*Wibürrrrr*“. Bei beiden Arten sind die Bewegungen und Laute beider Gatten so streng koordiniert, dass das gesamte, sehr eigenartige Tonstück durchaus einfach klingt. NAUMANN schrieb ja auch bekanntlich beide Töne, Pfeifen wie Knarren, beiden Geschlechtern der Pfeifente zu. Die Zeremonie trägt durchaus den Charakter eines echten Triumphgeschreis, dessen Funktion der des Anserinen- und Casarcinen Triumphgeschreis durchaus gleicht. Ich habe deshalb auch den leisen Verdacht, dass auch bei der europäischen Pfeifente mindestens gewisse Andeutungen männlicher Brutpflege vorhanden seien.

XVIII. *Mareca sibilatrix* X *Anas platyrhynchos*.

A. Allgemeines.

Obwohl ich die vielen Entenmischlinge, die ich schon beobachtete und deren Bewegungsinventar ich einigermaßen genau aufzeichnen konnte, in die vorliegende Betrachtung nicht einbeziehen will, kann ich es mir nicht versagen, kurz auf die oben genannten Mischlinge einzugehen, die ich durch die Freundlichkeit Prof. HECK'S aus dem Berliner Zoologischen Garten erhielt, wo seit Jahren eine freifliegende Stockente mit einem *Sibilatrix*-Erpel gepaart lebt. Die Tiere waren körperlich ziemlich genau intermediär zwischen den Elternarten, der Erpel hatte in der Färbungsweise viel weniger vom Stockerpel als die von POLL (1910) abgebildeten Mischlinge, vor allem wenig Grün am Kopfe, ganz in der Verteilung der Chilepfeifente. Die beiden Tiere waren miteinander gepaart, legten und brüteten jedes Jahr auf tauben Eiern und flogen jahrelang frei, bis die Ente im Winter 1939/40 für immer fortflug,

während der Erpel, der diese schlimme Zeit überdauert hatte, leider durch das Einfangen der anderen Enten vor meinem Umzug nach Königsberg verschreckt, ebenfalls fortblieb.

B. Die nicht epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute

waren durchaus stockentenhaft, der Erpel hatte den ein- und den zweisilbigen Laut des Stockerpels, nur war seine Stimme leiser und heiserer.

C. Die epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute des Weibchens.

1. Das Hetzen kann man nicht kürzer beschreiben als mit der Feststellung, dass es weder dem der einen, noch dem der anderen Elternart, sondern bis in kleinste Einzelheiten dem der Schnatterente gleicht. Die von *M. sibilatrix* ererbte Neigung, bei jeder geschlechtlichen Erregung in Kinnheben auszubrechen, vereinigte sich mit dem Trieb zum Ausführen der Hetzbewegung über die Schulter weg, den die Ente von ihrer Mutter geerbt hatte, in der Weise, dass immer zwischen zwei Kinnhebungen ein Hetzstoss über die Schulter weg erfolgte. Da der Erpel genau gleichzeitig mit der Ente sein Kinn hob, kam eine Zeremonie zustande, die von derjenigen der Schnatterente schlechterdings nicht verschieden war.

2. Der Decrescendoruf war rauher und kürzer abgebrochen als bei einer Stockente, ein Nickschwimmen fehlte.

3. Die Paarungseinleitung entsprach der der Stockente, manchmal jedoch führten beide Tiere statt ihrer vor dem Treten eindeutige Intensionsbewegungen des Wegtauchens aus, genau wie zum Beginn des Spieltauchens vor dem mittäglichen Bade. Leider weiss ich nicht, ob Wegtauchen bei *Mareca* als Paarungseinleitung vorkommt. Von *Tadorna* hat *Heinroth* Entsprechendes beschrieben.

D. Die epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute des Erpels.

1. Die allgemeine Form der Balz war eigenartig zwiespältig. Einerseits umwarb der Erpel die Ente nach Pfeiferpelmanier, andererseits aber mischte er sich, ohne sich im geringsten um sie zu kümmern, unter die Gesellschaftsspiele der Stockerpel. LEINER beschrieb entsprechende Zwiespältigkeit der Taxien von Mischlingen zwischen dem am Boden nistenden dreistacheligen und dem frei in Wasserpflanzen bauenden neunstacheligen Stichling.

2. Das einleitende Schütteln, das Antrinken und das Scheinputzen entsprachen etwa denen des Stockerpels, nur das letztgenannte war nach Pfeifentenart stärker betont.

3. Der Grunzpiff und eine ungemein häufige stark betonte Abauf-Bewegung mit intensivem anschliessenden Kinnheben waren die Balzbewegungen des Mischlings, ein Kurzhochwerden fehlte ihm.

4. Das Paarungsspiel zeichnete sich durch Ausfall des Nickschwimmens aus, d. h. der Erpel riss nach dem Treten andeutungsweise auf und schwamm dann ohne Nicken sehr gemächlich um die Ente herum, ihr anhaltend und exakt den Hinterkopf zudrehend.

5. Das triumphgeschrei-ähnliche gemeinsame Kinnheben entsprach durchaus dem des Schnattererpels.

XIX. Die Brautente, *Lampronessa sponsa* (L.).

A. Allgemeines.

Wir gelangen hier zu einer Gruppe, die von manchen Kennern zu den echten Schwimmenten, von manchen zu den Cairininen gerechnet wird. In Wahrheit steht die sehr selbständige Unterfamilie, die nur aus den zwei Gattungen *Lampronessa* und *Aix* besteht, etwa in der Mitte zwischen beiden. Mit den Cairininen gemeinsam haben sie gewisse Merkmale der Kückenzeichnung, gewisse aus Baumleben und Höhlenbrütigkeit resultierende Körpermerkmale, wie sehr lange Oberschenkel und deshalb scheinbar sehr weit vorne am Körper eingelenkte Beine, das lange breite Steuer, ferner ein sicher sehr primitives Bewegungsmerkmal: Die eigentlichen Cairininen sind mit Braut- und Mandarinente die einzigen Anatiden, die vor dem Aufliegen zielende, durch parallaktische Bildverschiebung den Raum austastende Kopfbewegungen machen. Gemeinsam ist ferner den Gattungen *Aix*, *Lampronessa* und *Cairina*, dass das nystagmische Kopfnicken, welches eintritt, wenn der Vogel im Gehen sichert, nicht bei jedem Schritt, wie bei so ziemlich sämtlichen anderen Vögeln eintritt, sondern in ungemein kennzeichnender Weise bei jedem zweiten, der Kopf geht also immer gleichzeitig mit dem einen Bein nach vorn, was fast den Eindruck macht, als hinke der Vogel. Zweifellos ist gerade die Gattung *Cairina* ungemein reich an primitiven Merkmalen, worauf schon HEINROTH, DELACOUR und BOETTICHER hingewiesen haben. Die schwarz-weiße Gefiederzeichnung und die nackte Gesichtsmaske erinnern an *Anseranas*, die geradezu reptilienhafte Vergewaltigung des Weibchens und die völlige Keinehigkeit sind wohl ebenfalls als primitive Merkmale anzusprechen. Obwohl nun *Aix* und *Lampronessa* zweifellos hochdifferenzierte und den eigentlichen Schwimmenten ungemein nahestehende

Formen sind, möchte ich sie doch grundsätzlich mit DELACOUR und BOETTICHER zu den Cairininen rechnen. Diese Gruppe enthält eben trotz ihrer deutlichen Zusammengehörigkeit neben Formen, die reich an primitiven Merkmalen sind, auch einige sehr hoch differenzierte, in ähnlicher Weise, wie etwa unter den Carnivoren die Herpestoiden Formen enthalten, die wie etwa *Mungos* und *Crossarchus* Merkmale von geradezu insektivorenhafter Primitivität besitzen, gleichzeitig aber solche, die in ihrer Spezialisierung fast fließend zu der ganz allgemein höherstehenden Gruppe der Feliden überleiten, wie etwa die Zibethkatze, *Viverra*, der Palmenroller, *Paradoxurus* oder gar die Fossa, *Cryptoprocta ferox*.

Die Ausdrucksbewegungen der Brautente wurden schon 1910 erschöpfend von HEINROTH beschrieben. Nur des übersichtlichen Vergleiches halber seien sie kurz angegeben.

B. Die nicht epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute.

Ausser bei den ganz kleinen Kücken fehlt der zweisilbige Stimmföhlungs-laut der Anatinen. Beim Pfeifen des Verlassenseins erklingt der einsilbige Pieplaut nicht in gleichen Abständen wie bei jenen sondern, besonders bei höherer Intensität, meist zweimal hintereinander aber nicht so knapp, dass der Eindruck der Zweisilbigkeit entstünde. Ueber die für die ganze Gruppe kennzeichnenden Abfliege-Intentionsbewegungen wurde schon gesprochen. Der „Weggeh-Laut“ der Ente, der besonders bei der Nestsuche zu hören ist, ist ein leises, schnelles „tetetetetet“, dem beim Erpel ein seiner Stimmlage entsprechend feines „jibjibjibjib“ entspricht. Als Stimmföhlungs-laut sagt der Erpel ein kurzes, auf der zweiten Silbe betontes „jiib“, das man besonders dann hört, wenn er sich „höflich“ um die Ente bemüht. Der Lockruf des Erpels ist ein gezogenes „ji-ihb“, der Lockruf der Ente ein gröberes „ku-äck“. Während die bisherigen Laute in ihrer Bedeutung Analoga der wohl auch homologen Lautäusserungen vieler Anatinen sind, ist der Warnruf des Weibchens ein eigenartig kurzes „Huick“. Der Warnlaut des Erpels entspricht wie bei Anatinen dem Lockruf. Während er aber bei jenen von ihm nicht zu unterscheiden ist, kann man den Warnlaut des Brauterpels durch seine abgehackte Kürze ziemlich eindeutig erkennen,

C. Die epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute des Weibchens.

1. Das Hetzen erfolgt in der für Schwimmenten typischen Weise über die Schulter weg, zwischen den einzelnen Hetzbewegungen

aber pflegt das Weibchen mit dem Schnabel nach dem Erpel, besonders nach seiner Brust zu tippen. Mandarinenten tun das in gleichervWeise, die brasilianische „Krick“-Ente, *Amazonetta brasiliensis*, dagegen dreht merkwürdigerweise zwischen den einzelnen Hetz-Stößen ihrem Erpel den Schnabel zu, was ganz wie das S. 222 und 237 beschriebene Kopfzudrehen mancher Schwimмерpel wirkt. Zwischen den Hetzbewegungen vollführen die Brautenten häufig zielende Kopfbewegungen, die wie bei *Cairina* die Bedeutung einer sehr allgemeinen Erregungsgeste haben.

2. Der „Kokettier“-Ruf (HEINROTH) ist eine nicht sehr laute, in Buchstaben schwer wiederzugebende Lautäußerung, die wie „houi“ klingt und ihrer Funktion nach etwa dem Nickschwimmen der Stock- und Kastanienente entspricht d. h. die Erpel zum Balzen anregt.

3. Der Flugruf, ein eigenartig lautes „u-ih“ entspricht einem gezogenen und allmählich ausklingenden Lockrufe. Er klingt eigenartig eulen-ähnlich; niemand, der ihn nicht kennt, würde ihn einer Ente zuschreiben. Er ertönt besonders gegen Abend und wenn Brautenten über den Vogel hinfliegen. Da besonders einsame Enten ihn ausstossen, könnte er vielleicht die Nebenbedeutung eines Decrescendorufes haben, mit dem er aber genetisch sicher nichts zu tun hat. Die primäre Bedeutung des Rufes ist sicher der Ausdruck eigener Flug-Intentionen, und die hat der Decrescendoruf der Anatinen durchaus nicht.

4. Die Paarungseinleitung des Weibchens ist im Gegensatz zu allen Anatinen ein völlig stilles Sich-Hinducken mit weit vorgestrecktem Hals. In dieser Stellung schwimmen die Enten dem oft nicht paarungswilligen Gatten u. U. minutenlang nach. Der Erpel seinerseits zeigt Tret-Intentionen durch wiederholtes Antrinken und zielende Kopfbewegungen, manchmal auch mit eingestreutem Scheinputzen. Fast dieselbe Paarungseinleitung haben die S ä g e r, die nach Ansicht DELACOURS überhaupt mit der Braut-Mandarinentengruppe nahe verwandt sind.

D. Die epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute des Erpels.

1. Die allgemeine Form der Balz. Mehr als das Männchen irgend einer anderen mir bekannten Anatide umwirbt der Brauterpel eine bestimmte Ente. Während die Werbung von Schnatter- und Pfeiferpeln mit ihrem Androhen und Anärgern anderer Paare stark an die Werbung der Anserinen und Casarcinen gemahnt, erinnert die

Balz von *Lampronessa* geradezu an die mancher Hühnervögel, bei der das Männchen immer wieder vor dem Weibchen seine auffallenden Gefieder-Differenzierungen entfaltet. Irgend eine positive Bezugnahme der Erpel aufeinander fehlt bei der Balz völlig, was umso auffallender und interessanter ist, als diesem Minimum an Gesellschaftsspiel bei *Lampronessa* ein so ausgesprochenes Maximum bei der nahverwandten Gattung *Aix* gegenübersteht. Auffallend ist der Reichtum des Brauterpels an verschieden, doch meist wenig hochdifferenzierten Bewegungsweisen, vielleicht ein primitiver Zustand.

2. Das einleitende Schütteln kommt nur selten vor, wenn der Erpel sich zufällig einer gewissen Ruhestimmung der von ihm angebalzten Ente gegenüberfindet. Es erfolgt dann aus einer durchaus der einleitenden Stellung der Anatinen entsprechenden Körperhaltung heraus. Uebersaus häufig wird es mit Antrinken kombiniert.

3. Das Scheinputzen folgt, besonders bei höherer Reaktionsintensität, regelmässig auf das Antrinken. Wie bei *Aix* kommt es nie ohne vorhergehendes Antrinken vor, wohl aber gibt es bei *Lampronessa*, im Gegensatz zu *Aix*, bei niederer Reaktionsintensität ein Antrinken, das nicht vom Scheinputzen gefolgt wird. Beim Scheinputzen langt der Brauterpel sehr tief hinter den Flügel. So rasch die Bewegung erfolgt, habe ich doch den deutlichen Eindruck, dass er dabei von der Flügelunterseite her eine bestimmte Feder, nämlich die von HEINROTH so benannte „Messingfeder“ berührt und bewegt. Bei der ungemein kurzen Reaktionszeit der Vögel gibt es bei ihnen eben eine ganze Menge optisch wirksamer Auslöser, deren Darbietungszeit nur für die Beobachtung des Menschen zu kurz ist. Man denke an die S. 226 beschriebenen „Wasserkünste“ des Stockerpels, (Tafel XIV) die uns auch erst durch die kurzen Belichtungszeiten der Kamera entschleiert wurden.

4. Das Aufstossen ist beim Brauterpel ziemlich selten. Es ist dem der Anatinen und dem des Mandarinerpels zweifellos homolog. Der dabei ausgestossene Laut, ein pfeifend-niesendes „Pfit“, klingt sehr



Abb. 46. Das Aufstossen des Brauterpels, *Lampronessa sponsa* L. (S. 280). Die Scheibenfrisur durch weisse Linien an der Kante der Stirn und durch Federverlängerung optisch besonders wirksam. Vergleiche Abb. 20 (S. 235), 24 (S. 240), 35 (S. 262), 39 (S. 267) und 50 (S. 286).

viel anders als das langgezogene „Pfrrruib“ des Mandarin. Die Bewegung der Haube, die ganz besonders bei dieser Bewegung in Erscheinung tritt, ist bei beiden Arten ganz gleich. Die Kante der „Scheibenfrisur“, die schon S. 224 erwähnt wurde, tritt dabei ebenso scharf hervor wie die zu einem langen Schleier verlängerten, zum Teil weissen Federn des Hinterkopfes, die der Art ihren deutschen Namen gaben. (Abb. 46.)

5. Die Ab - Auf - Bewegung ist wohl der der Anatinen nur insofern homolog, als auch sie sicherlich aus einem Antrinken durch mimische Uebertreibung hervorgegangen ist. Nach einem kurzen Niedertippen des Schnabels wird dieser unter Ausstossen eines kurzen Pfeiftones bis fast zur Lotrechten emporgerissen. Eine lockere Verbindung der Bewegung mit dem Kinnheben zeigt, dass beides wohl gleichen Ursprungs ist.

6. Das Kinnheben selbst ist ganz wie beim „höflich tuenden“ Stockerpel mit Hinterkopfdrehen (Abb. 47) verbunden. Dabei wird wie bei diesem das Hinterkopfgefieder glatt angelegt, sodass die der

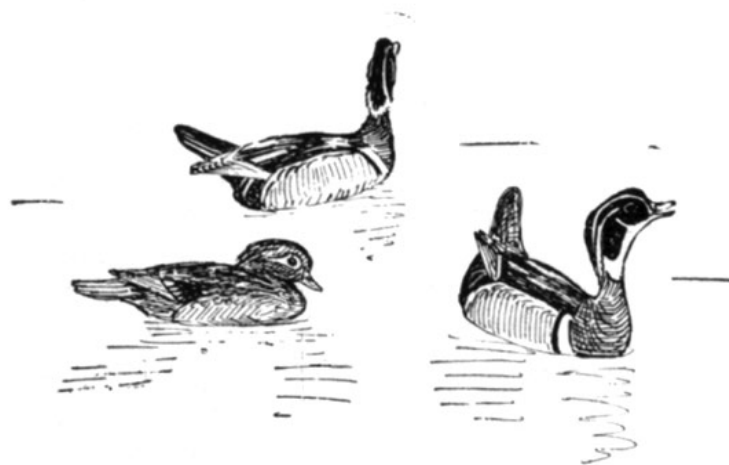


Abb. 47. Das Hinterkopfdrehen mit Kinnheben und Schwanzschrägstellen des Brauterpels (S. 281). Die weissgerandete Fläche des „Brautschleiers“ sowie die violette, mit orangegelben Haarfedern gezielte Seitenfläche der Schwanzwurzel werden so nach der angebalzten Ente orientiert, dass sie senkrecht auf deren Blickrichtung stehen.

Ente zugekehrte Fläche glänzt, nicht wie beim Spiess- und Schnattererpel und bei der S. 224 erwähnten, zweiten Hinterkopfdreh-Weise des Stockerpels durch glanzlose Schwärze auffällt. Die Kopfgefiederstellung des Brauterpels tut aber in diesem Falle noch ein Uebriges, indem die Haube nicht nur dem Nacken fest angepresst, sondern

gleichzeitig seitlich gespreizt wird, sodass ihre der Ente zugekehrte, glänzend grüne und weiss eingefasste Fläche ganz wesentlich verbreitert wird. Abb. 47. Dieses Hinterkopfbzudrehen ist eine der häufigsten Balzhandlungen des Erpels, der ja in fast ununterbrochenem Höflichkeit um seine Ente bemüht ist. Dabei kommt aber noch eine zweite Feder-Differenzierung in Verwendung. Der hinterkopfbzudrehende, unter dauernd ausgestossenem, kurzen „Jiih ...jiib...jiib...“ vor der Ente herschwimmende Erpel verdreht nämlich ausserdem den hochgetragenen Schwanz so, dass die tief purpurviolett gezeichnete Seitenfläche mit den sichelförmig an ihr herabhängenden orangeroten Haarfedern der Ente ebenso zugekehrt wird, wie die ausgebreitete Hinterfläche der Haube. (Abb. 47) Beim Brauterpel wird also sozusagen jede einzelne Kleinigkeit des an besonderen Differenzierungen so reichen Gefieders bei einer besonderen Zeremonie optisch wirksam als eine „visuelle Anpassung“ im SÜFFERTSchen, bzw. als „Auslöser“ im LORENZschen Sinne. Beim gleichzeitigen Hinterkopf- und Schwanzseiten- Zeigen schwimmt nun der Erpel, da er sein Steuer nicht rechtwinkelig seitwärts abknicken kann, stark schief „Schulter voraus“ vor der Ente her, immer haargenau so orientiert, dass die purpurne Fläche senkrecht auf die Blickrichtung der Ente steht. Er wechselt dabei häufig zwischen rechts und links wobei das Steuer jedesmal in sehr auffälliger Weise von der einen Seite auf die andere klappt.

7. Das Pfeif-Schütteln. — Ich bezeichne diese Bewegungsweise absichtlich nicht als Grunzpff, weil ich glaube, dass sie diesem nur soweit homolog ist, als beide Abkömmlinge des einleitenden Schüttelns sind. Andererseits ist gerade diese Bewegung des Brauterpels, die an sich viel weniger weit von der ursprünglichen Form des Schüttelns abdiffenziert ist, als der Grunzpff der Anatinen, der für mich überzeugendste Beweis für die Richtigkeit unserer phylogenetischen Ableitung des letzteren. Bei der Brautente wird selbst beim durchaus autochthonen, mechanisch wirksamen Sich-Schütteln beim „Auftakt“ der Kopf bis fast auf die Brust herabgesenkt, sodass das darauf folgende Emporreissen bereits sehr an die Grunzpffbewegung der Anatinen erinnert, ebenso auch an das S. 221 besprochene „Imponierschütteln“ der männlichen *Tadorna tadoma*. Das „Pfeif-Schütteln“: des Brauterpels ist nun gegenüber dem „echten“ Schütteln der Ente nur wenig, wenn auch merkbar mimisch übertrieben, aber im Verein mit der Bindung an ein einleitendes Schütteln wirkt die Tatsache, dass der Erpel genau an der richtigen Stelle einen scharfen Pff hören lässt,

restlos überzeugend für die Annahme, dass der Grunzpfeiff der Anatinen aus einem ähnlichen Schütteln entstanden ist. Das Pfeif-Schütteln der Brauterpel ist verhältnismässig selten.

8. Das männliche Hetzen. - Als einziges mir bekanntes Anatinenmännchen verfügt der Brauterpel über eine symbolische Drohbewegung, die durchaus der Hetzbewegung der Weibchen ähnelt. Besonders während er von der Ente gehetzt wird und deutlich als Antwort darauf stösst der Brauterpel den Kopf drohend seitlich gegen einen „Feind“ vor und lässt bei jedem Vorstossen ein leises „*dih*“ hören.

9. Der Kampf der Erpel zeichnet sich durch Zurücktreten des Schnabels als Angriffswaffe aus. Die Erpel schiessen blitzrasch nebeneinander her über die Oberfläche des Wassers und verprügeln sich dabei mit den Flügelbugen, ohne sich jemals mit dem Schnabel zu fassen. Das gestreckte Dahinschiessen ist nun schon bei *Lampronessa* sekundär zum formalisierten Imponiergehaben geworden, die Erpel schiessen oft in der gleichen Weise auf die angebalzte Ente los, oder insbesondere nach Verfolgung eines anderen Erpels zu ihr zurück. Ja sogar ältere Weibchen pflegen diese Bewegungsweise ihrem Erpel gegenüber zu bringen, beide Tiere schiessen dann mit gewaltiger Bugwelle ganz wie kämpfende Erpel nebeneinander her, im nächsten Augenblick löst sich die Zeremonie in Hinterkopfdrehen und Wohlgefallen auf.

10. Das Paarungsnachspiel zeichnet sich nicht durch besondere Bewegungsweisen aus. Der Erpel ergeht sich, während die Ente bereits zu baden beginnt, in besonders intensiven Bewegungen der „Höflichkeit“.

XX. Die Mandarinente, *Aix galericulata* (L.).

A. Allgemeines.

Zweifellos steht diese Form der Brautente überaus nahe, aber doch wohl nicht so nahe, wie man zunächst annehmen möchte. Immerhin scheint mir die Trennung der beiden Gattungen *Aix* und *Lampronessa* in keinem Verhältnis zu stehen zu der Zusammenfassung so verschiedener Tiere wie etwa Stock- und Pfeifenten in der Gattung *Anas*.

B. Die nicht epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute

Diese entsprechen im allgemeinen denen der Brautente. Der Lockruf des Erpels ist jedoch nicht wie beim Brauterpel von dem Aufstossen getrennt, ein mit aufs Aeusserste gesträubter Haube ausgestossenes sehr

nasales „Pfrrruib“ vertritt beides. Abb. 50. Der Weggeh- und Nestsuchlaut der Ente ähnelt stark dem der Brautente, der Erpel aber hat, im Gegensatz zum Brauterpel, meines Wissen keine entsprechende Lautäußerung.

C. Die epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute des Weibchens.

1. Das Hetzen entspricht durchaus dem der Brautente.
2. Der Kokettier-Ruf ist lauter und schärfer als bei jener, ein scharfes „Kett“.
3. Der Flugruf bildet eine hiermit eingestandene Lücke in meinen Beobachtungen. Zu meiner Schande finde ich über ihn weder Erinnerungen noch Tagebuchvermerke vor!
4. Die Paarungseinleitung gleicht der der Brautente.

D. Die epigamen Ausdrucksbewegungen und -laute des Erpels.

1. Die allgemeine Form der Balz. — Weniger als bei irgend einer mir bekannten Anatide kümmert sich der Mandarinerpel bei der Ausführung seiner Balzbewegungen um die Anwesenheit der Ente. Mehr noch als bei Stockerpeln ist die soziale Balz eine Angelegenheit der Männer, fast wie bei den keinehigen Hühnervögeln stellen sich die Männchen rein passiv zur Schau, ohne im geringsten auf die Anwesenheit eines Weibchens zu achten. Dementsprechend fehlen auch dem Gesellschaftsspiel von *Aix* jene Orientierungsreaktionen, mit denen andere Erpel, selbst Stockerpel, auf anwesende Enten Bezug nehmen, nämlich das Kopfhindrehen und das Hinterkopfszukehren. Nur beim Scheinputzen orientiert sich der Erpel zur Ente, aber gerade diese Bewegungsweise kommt während der sozialen Balz weniger vor. Beim eigentlichen Gesellschaftsspiel werben die Mandarinerpel ebensowenig wie balzende Pfaue, Puter, Birkhähne oder Kampfläufer um ein bestimmtes Weibchen. Es ist auch sicher kein Zufall, dass gerade diese Art, bei der die aktive Rolle bei der Gattenwahl so ausschliesslich dem Weibchen zufällt, gleichzeitig diejenige mit der höchsten Prachtkleiddifferenzierung des Männchens ist

2. Das einleitende Schütteln spielt eine sehr geringe Rolle. Dagegen ist die Stellung, aus der heraus es bei allen Anatiden, die über diese Bewegung verfügen, erfolgt, beim Mandarinerpel auf die Spitze getrieben. Das Einziehen des Kopfes, das Sträuben des Kopfgefieders usw. ist stärker, als bei allen Anatinen (Abb. 48).

3. Das Antrinken und das Scheinputzen sind bei *Aix* zu einer obligat gekoppelten Bewegungsfolge geworden, aber in umgekehrter Reihenfolge, wie wir es S. 270 beim Schnattererpel kennengelernt haben. Auf ein überbetontes Antrinken erfolgt ein Scheinputzen (Abb. 49 a—c), das stärker formalisiert und durch stärkere morphologische Differenzierungen unterstrichen ist als bei irgend einer anderen Ente: Der Mandarinerpel betippt nämlich von innen her die grosse rostrote innerste Armschwinge, die während jeglicher Balzerregung gleich einem Segel hoch emporragt Besonders häufig bringt



Abb. 48.



Abb. 49a.



Abb. 49b.



Abb. 49c.

Abb. 48. Die Ausgangsstellung des Mandarinerpels, *Aix galericulata* L., beim Gesellschaftsspiel (S. 285).
Vergleiche Abb. 9 (S. 217) und 19 (S. 234).

Abb. 49 a. b und c. Das mit Scheinputzen gekoppelte Antrinken des Mandarinerpels (S. 285). Beachte das Hinaufklappen des dunkelgrünen Hinterschopfes, durch das die Bewegung mimisch übertrieben wird. Vergleiche die Gefiederstellung mit Abb. 50.

der Erpel die Antrink-Scheinputzbewegung, wenn er neben seiner Ente am Ufer steht. Dann trinken beide Gatten genau gleichzeitig und anschliessend betippt der Erpel seine Schmuckfeder, u. z. mit absoluter Regelmässigkeit diejenige der der Ente zugewandten Körperseite. Beim Antrinken bewegt sich die Haube des Hinterkopfes (Abb. 49a) so, dass die Bewegung dadurch unterstrichen wird.

4. Das Aufstossen ist durch die Grösse des gesträubten Hauben- und Bartgefieders höchst auffallend (Abb. 50). Der gewaltige Federballen, der so ruckweise emporgestemmt wird, wirkt geradezu wuchtig. Dazu sagt der Erpel ein nasales „*Pfrrruiehb*“, wobei er die Federn des zwecks grösserer Knochentrommelspannung herausgedrückten Nackens in einer Weise anhebt, dass diese Bewegung übertrieben wird und man fast meint, der Vogel müsse sich den Hals ausrenken.



Abb. 50. Das Aufstossen des Mandarinerpels (S. 286). Vergleiche Abb. 20 (S. 235), 24 (S. 240), 39 (S. 267) und 46 (S. 280).

5. Das Imponierschütteln. — Der Mandarinerpel hat keinen eigentlichen Grunzpfiff, aber nicht weniger als drei verschiedene Bewegungsweisen, die aus mimischer Uebertreibung des Sich-Schüttelns hervorgegangen sind. Die erste erinnert stark an das Imponierschütteln der männlichen *Tadorna*. Der Kopf wird erst gesenkt und dann unter Ausstossen eines Schwirrlautes sehr hoch nach oben gestossen. Der Laut lässt sich am besten mit „*F^{w w w w w w w w w w w w w w w} r r r r r r r r r r r r r r r r*“ symbolisieren, man versuche das *r* und das *w* gleichzeitig und sonantisch auszusprechen. Die Haube wird auch bei dieser

Kopfbewegung stark gesträubt.

6. Der Doppelgrunzpfiff ist eine nur dem Mandarinerpel eigene Bewegungsfolge, die aus zwei weiteren, aus einem Uebersprungschütteln abzuleitenden Bewegungen besteht. Nach einem gewöhnlichen einleitenden Schütteln, manchmal auch ohne solches, taucht der Erpel den Schnabel schüttelnd und spritzend etwa 5 cm vor seiner Brust ins Wasser und reisst ihn dann, weiter schüttelnd empor. Diese Bewegung unterscheidet sich von einem gewöhnlichen sehr starken Schütteln, wie wir es auch von den Weibchen von *Aix* und *Lampronessa* kennen, eigentlich nur dadurch, dass die Bewegung immerhin so weit übertrieben ist, dass der Schnabel tatsächlich in einer an den Grunzpfiff der Anatinen gemahnenden Weise ins Wasser eintaucht, was bei autochthonem Schütteln nie der Fall ist. Ausserdem gibt der Erpel bei dieser Bewegung einen Laut von sich, den ich im Tagebuch mit „*Gnk-zit*“ verzeichnet finde, was seine Aehnlichkeit mit einem halbunterdrückten Niesen ganz gut zum Ausdruck bringt. Unmittelbar und obligat an diese Bewegung gekoppelt folgt nun eine zweite, die in ihrer Weiterdifferenzierung aus dem Schütteln etwas weiter fortgeschritten ist. Der Schnabel senkt sich mit starkem Einknicken des

Kopfes lotrecht abwärts, sodass er ganz dicht vor der Brust des Erpels ins Wasser taucht — die schon beim gewöhnlichen Schütteln (S. 282) bei *Aix* und *Lampronessa* festgestellte Tendenz zur Senkung der Kopfes ist also hier schon um sehr viel stärker mimisch übertrieben als bei der vorangehenden Bewegung. Unter einem ganz kurzen Schütteln — ich vermute, dass wie beim echten Grunzpff von Stock- und Spiesserpeln tatsächlich nur eine einzige Rechts-Links-bewegung stattfindet — wird nun der stark herausgewölbte Nacken aufwärts gestossen, wobei wiederum ein kurzer niesender Pff zu hören ist. Ein Aufrichten des Körpers erfolgt dabei nicht. Man kann sagen, dass von diesen beiden gekoppelten Schüttelzeremonien die erste kaum über das gewöhnliche, einleitende Uebersprungschütteln hinausdifferenziert ist, die zweite, höherdifferenzierte aber sozusagen auf halbem Wege zum Grunzpff stecken geblieben ist. Beide stellen somit deutlich Zwischenformen zwischen einem gegenüber dem autochthonen Schütteln kaum veränderten Uebersprungschütteln und dem kaum mehr als solches erkennbaren Grunzpff der Anatinen dar und machen dessen Ableitung aus einer Schüttelbewegung nahezu sicher.

7. Der Kampf der Erpel bildet ein besonders interessantes Kapitel in der Ethologie von *Aix*. Die Erpel kämpfen nämlich, wie sehr viele extrem sozial balzende und extrem prachtkleidbegabte Vogelmännchen, nicht mehr ernstlich miteinander. Das Nebeneinander-Herschiessen, das für die Kampfweise der Brauterpel so kennzeichnend ist und auch schon bei dieser Art zur Symbolisierung und Formalisierung neigt, ist bei *Aix* nur mehr als reine Symbolhandlung vorhanden, spielt aber als solche beim Gesellschaftsspiel eine grosse Rolle. Mit Recht vergleicht HEINROTH die Bewegungsweise der bei dieser Zeremonie wild durcheinanderschiessenden Erpel mit derjenigen einer Schar von Taumelkäfern (*Gyrinus*).

8. Das Paarungsnachspiel besteht nur aus unspezifischen Erregungsgesten, unter denen Aufstossen, Imponierschütteln und Zielbewegungen des Kopfes zu nennen sind.

Zusammenfassung.

Man muss sich, will man mit einigem wirklichen Erfolg die Einzelsystematik einer Gruppe weitertreiben, ein für alle Mal von der Vorstellung befreien, dass eine lineare Anordnung der Formen je die wirklich zwischen ihnen herrschenden verwandtschaftlichen Beziehungen wiedergeben könne. Auch für die „ungefähr“ in einer „Reihe“ ange-

fürten bisher besprochenen Enten gilt dies ganz selbstverständlich. Alle heute lebenden Tiere sind lebende Vegetationsspitzen des „Stammbaums“ und können ipso facto nicht „voneinander“ abstammen. Der Vergleich ihrer Merkmale lässt daher eine Anordnung zustandekommen, die sich im Gleichnis des Stammbaumes in den räumlichen Beziehungen wiedergeben lässt, die zwischen den einzelnen Vegetationsspitzen etwa eines rund beschnittenen Buchs- oder Taxusbäumchens bestehen. Sie liegen sämtlich in einer Fläche, einem zeitlichen Querschnitt des expansiv wachsenden Stöckchens. So wie wir durch die dichten und undurchsichtigen Blätterflächen des Gleichnisbäumchens hindurch nur vermutungsweise und wahrscheinlichkeitsmässig angeben können, welche Vegetationsspitzen auf einem gemeinsamen Zweige sitzen, bzw. wie weit wurzelwärts Gemeinsamkeiten und Trennungen der Abstammung reichen, so kann auch die beste systematische Anordnung uns über die wirklichen verwandtschaftlichen Verhältnisse nur wahrscheinlichkeitsmässige Vermutungen geben.

Ich will nun versuchen, an einem tabellarischen Schema jene Leistung des systematischen Taktgefühles graphisch wiederzugeben, die wir in der Einleitung als ein gleichzeitiges Ueberblicken möglichst vieler Merkmale gekennzeichnet haben, aus dem sich dann die richtige Beurteilung der relativen Dignität des Einzelmerkmals ergibt (S. 199). Dazu müssen wir zunächst eine kleine Ueberlegung grundsätzlicher Art anstellen. Die Aehnlichkeit einer Formenreihe muss, auch wenn die Reihenbildung aus der Verteilung der Merkmale noch so eindeutig hervorgeht, durchaus nicht einer Reihe von Entwicklungsstufen entsprechen. Man stelle sich vor, dass aus einer Wurzel eine Anzahl von Formen hervorgegangen seien, die alle gleich alt und alle von der Wurzel gleichweit abdifferenziert sind. Wir symbolisieren diese Stammbaumbildung in Abb. 51 als eine Art Rasierpinsel. Nun stelle man sich weiter vor, dass, wie in Abb. 52 schematisiert gezeigt wird, aus diesem Pinsel ein Teil der Haare so ausgefallen ist, dass der Rest in einer annähernd fächerförmigen Anordnung stehen bleibt. Die Spitzen stellen dann eine Stufenleiter dar, die scheinbar überzeugend für die Abstammung der beteiligten Formen „voneinander“ spricht, zumal wenn der Differenzierungsgrad an einem Rande des Fächers geringer ist, als an dem anderen. Zweifellos sind schon sehr häufig die Endpunkte solcher „Stammbaumfächer“ mit phylogenetischen Reihen verwechselt worden, was den Gegnern der Deszendenzlehre leider immer wieder willkommene Waffen in die Hand drückte. Andererseits dürfen wir nun nicht etwa in das Gegenteil dieser vor-

schnellen Reihenbildung verfallen und die Anschauung verallgemeinern, alle Aehnlichkeitsreihen rezenter Organismen könnten aus dem Prinzip der fächerförmig angeordneten Abstammungslinien erklärt werden. Ohne allen Zweifel gibt es sehr viele Fälle, in denen nicht nur eine monophyletische Entwicklung ganzer grosser Tierstämme stattgefunden hat, mit erst später einsetzender Aufspaltung in viele Einzelformen, sondern in denen auch die Weiter-Differenzierung der einzelnen Formen wenigstens in Bezug auf einzelne Merkmale so verschieden schnell war, dass Aehnlichkeitsreihen entstanden, wie sie etwa im

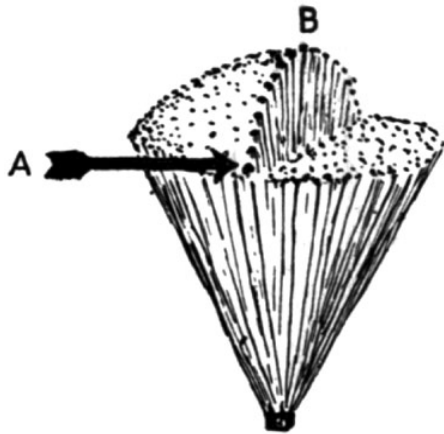


Abb. 51.

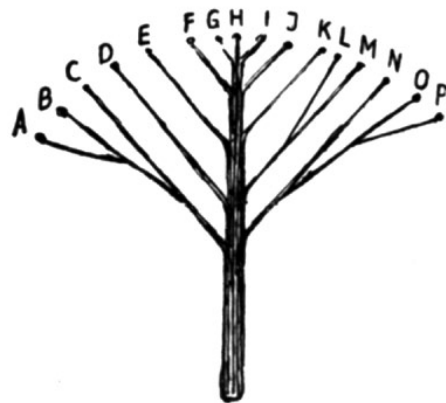


Abb. 52.

Abb. 51. Schema einer Aehnlichkeitsreihe rezenter Tierformen, deren benachbarte Glieder nicht durch stammesgeschichtlich nähere Verwandtschaft verbunden sind. Bei Ausfall eines Teils der Abstammungslinien können die in der Reihe A—B liegenden Restformen eine phylogenetische Reihe vortäuschen.

Abb. 52. Schema einer auf echter stammesgeschichtlicher Verwandtschaft beruhenden Aehnlichkeitsreihe rezenter Tierformen. Je zwei in der Reihe A—B benachbarte Formen verdanken ihre Aehnlichkeiten dem gemeinsam durchlaufenen Teil des Entwicklungsweges.

Schema der Abb. 53 dargestellt sind. Nur darf man auch bei der Betrachtung dieser wirklich stammesgeschichtlichen Stufenfolgen entsprechenden Aehnlichkeiten *nicht einen Augenblick vergessen, dass der Terminus »primitiv« immer nur auf ein oder mehrere Merkmale einer rezenter Tierform angewendet werden darf, niemals kurzweg auf diese als Ganzes*. Auch der *Sphenodon* oder der *Ornithorhynchus* ist nicht „ein primitives Tier“. Der Umstand, dass manche, oder sogar sehr viele Merkmale einer solchen Form stammesgeschichtlich ganz sicher primitiv sind, berechtigt uns keineswegs zu der Vermutung, dass alle ihre übrigen dies auch seien, das Stehenbleiben in der Weiter-

differenzierung eines Merkmals sagt n i c h t s über den Differenzierungsgang der anderen aus.

Das eingangs besprochene „Taktgefühl“ des berufenen Systematikers ist nun im allgemeinen sehr wohl imstande, zwischen Aehnlichkeitsreihen, die in der zuletzt beschriebenen Weise auf einheitlicher Abstammung beruhen und solchen zu unterscheiden, die durch das zuvor erörterte Phänomen der fächerförmig angeordneten Abstammungslinien zustande kommen. Um aber ein objektiv fassbares Kriterium für diese Unterscheidung zu erhalten, schlage ich folgende Wahrscheinlichkeitserwägung

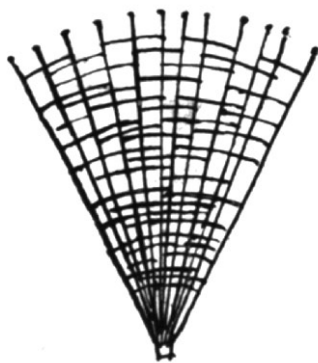


Abb. 53.

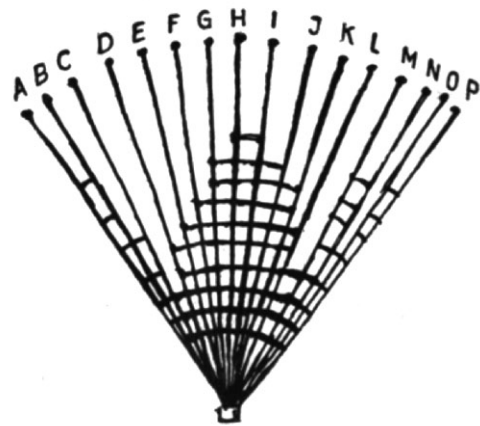


Abb. 54.

Abb. 53. Schema der zu erwartenden Merkmalverteilung bei büschelförmig divergenten, unverzweigten Abstammungslinien. Die Querverbindungen stellen gemeinsame Merkmale dar. Da die Verschiedenheiten und Gemeinsamkeiten sich nur aus grösserer oder geringerer Divergenz erklären, überschneiden sich die Verteilungen der meisten Merkmale.

Abb. 54. Schema der zu erwartenden Merkmalverteilung bei baumförmiger Verzweigung der Abstammungslinien. Da die verbindenden Merkmale Folge gemeinsam durchlaufener Entwicklungswege sind, sind sie, von Konvergenzen abgesehen, entsprechend dieser gemeinsamen Abstammung verteilt und überschneiden sich nicht.

vor: Nimmt man an, dass sämtliche Vertreter einer Tiergruppe so, wie es im Schema Abb. 51 symbolisiert ist, ohne nähere Beziehungen untereinander unabhängig und divergent aus einer Quelle kommen, so stünde zu erwarten, dass die Aehnlichkeiten der Merkmale die für die Anordnung, die Nebeneinander-Setzung der einzelnen Abstammungslinien maßgebend waren, über den ganzen Pinsel ziemlich gleichmäßig verteilt sind. Nehmen wir der einfacheren graphischen Darstellung halber einen Längsschnitt durch das Büschel, also eine Anzahl fächerförmig divergenter Abstammungslinien, so müssten die Aehnlichkeiten,

die jede Form an ihren systematischen Nachbarn knüpft, das ganze Linienbüschel homogen durchsetzen und vor allem immer von jedem Punkt nach beiden Seiten, im räumlichen Büschelschema also nach allen Seiten, gleicherweise Art mit Art verbinden. Stellt man nun gemeinsame Merkmale als Querverbindungen dar und ordnet die allgemeineren, älteren und grösseren Anteilen der Gruppe gemeinsamen Merkmale wurzelwärts, die anderen immer umso weiter peripher, je weniger weit verbreitet, je spezieller und somit phylogenetisch jünger sie sind, so ergibt sich im Idealfall büschelförmig divergenter Artentstehung eine Anordnung, wie sie im Schema Abb. 53 ausgedrückt ist.

Nimmt man nun an, dass nicht jede Art der untersuchten Formengruppe für sich von Grund auf ihren eigenen Entwicklungsgang gegangen ist, sondern dass ganze Anteile der Gruppe sich erst später aus einem gemeinsamen Stamm abgezweigt haben, so steht zu erwarten, dass den zu der betreffenden Untergruppe gehörigen Formen das eine oder das andere Merkmal einerseits gemeinsam sei, andererseits ausschliesslich zukomme, jene Merkmale nämlich, die im Laufe des gemeinsamen, von den systematischen Nachbarformen aber schon isolierten Stammbaumstückes herausdifferenziert wurden. Laufen zwei solche Stammbaumäste schon ziemlich tief unten auseinander, so entspricht es unserer Erwartung, wenn sie nur durch ganz alte, grösseren Gruppenkategorien gemeinsame Merkmale miteinander verbunden werden. Ueberschneidungen in der Merkmalverbreitung, wie wir sie in Abb. 53 gesehen haben, sind aus leicht verständlichen Gründen nicht zu erwarten, woferne wir vorläufig von der Möglichkeit der Konvergenz absehen. Abb. 54 gibt eine Merkmalverteilung von diesem Typus wieder.

Nun wollen wir versuchen, die Gruppe der Anatinen völlig voraussetzungslos in möglichst vielen ihrer systematisch verwendbaren Merkmale in der beschriebenen Weise graphisch darzustellen, um so ein Urteil darüber zu gewinnen, inwieweit ihre Vertreter zu echten phylogenetischen Verwandtschaftsgruppen zusammengefasst werden können, und inwieweit ihre Artentstehung dem Typus der geradlinig divergenten Büschelform von Schema Abb. 51 entspricht. Da das Büschel der Abstammungslinien nur räumlich symbolisiert werden kann, müssten wir mehrere ebene Projektionen darstellen; wer sehr am Anschaulichen hängt, mag sich solche herauszeichnen und in entsprechender Weise räumlich zusammenkleben. Ich gestehe, dass ich selbst zur Anordnung der Arten ein Bündel steifer Drähte verwandte, die mit dünnen Drähten als „gemeinsamen Merkmalen“ zu Untergruppen vereinigt wurden. Um

die Zusammenfassung des in der vorliegenden Arbeit getriebenen Merkmalvergleiches in eine einzige Tafel zusammenfassen zu können, bin ich gezwungen, die verbindenden, gemeinsame Merkmale symbolisierenden Striche bei jenen Arten, denen sie nicht zukommen, besonders zu kennzeichnen, was durch einen dicken Punkt geschieht. Bei Arten, bei denen Grund zu der Annahme besteht, dass das Fehlen eines Merkmals nicht primitiv, sondern sekundärer Ausfall sei, wird dies durch ein Kreuzchen am Kreuzungspunkt von Merkmalverbindung und Abstammungslinie symbolisiert. Wie aus der Tabelle klar hervorgeht, wird die Zusammenfassung zu gemeinsamen Stämmen umso wahrscheinlicher, je tiefer wir am Büschel der Abstammungslinien wurzelwärts vorrücken, während bei sehr vielen Merkmalen jüngeren Datums deutliche Ueberschneidungen der Merkmalverbreitung nach Art des Schemas Abb. 53 zu finden sind; man beachte etwa die Verbreitung von Grunzpfeiff, Kurzhochwerden und Hinterkopfbzudrehen.

Die wenigen in die Tabelle eingestreuten morphologischen Merkmale sollen dartun, wie ähnlich ihre Verbreitung in vielen Fällen derjenigen angeborener Verhaltensweisen ist. Ich plane nach Ausfüllung jener Lücken, die vor allem auch in der Liste der untersuchten Arten klaffen, eine nach dem gleichen Prinzip aufgebaute viel grössere Tabelle anzulegen, in der alle nur irgend erreichbaren morphologischen und verhaltensmässigen Merkmale ebenso eingetragen sind, wie die Fruchtbarkeit der Mischlinge. Der Veröffentlichung dieser Tabelle muss aber noch vor allen Dingen diejenige der vergleichenden Studien vorangehen, die HEINROTH über die an vergleichbaren Merkmalen ungemein reichen Knochentrommeln der Erpel angestellt hat. Auch in ihrer vorläufigen Unvollständigkeit zeigt die Zusammenstellung eindeutig die Anwendbarkeit des stammesgeschichtlichen Homologiebegriffes auf Merkmale des angeborenen Verhaltens. Diese Tatsache, die zu erweisen eine Hauptaufgabe meiner Untersuchung war, ist von grösster vergleichend psychologischer Bedeutung.

Schrifttum.

HEINROTH, O. Die Brautente; J. f. Orn. 58, 1910.

—. Beiträge zur Biologie, insbesondere Psychologie und Ethologie der Anatiden; Verh. d. V. intern. Ornith. Kongr. Berlin 1910.

—. Ueber bestimmte Bewegungsweisen bei Wirbeltieren; Sitzgsber. naturf. Freunde, Berlin 1930.

—, O. und M. Die Vögel Mitteleuropas. Berlin-Lichterfelde 1924—28.

KORTLANDT, A. De uitdrukkingsbewegingen en geluiden van *Phalacrocorax sinensis* SHAW & NODDER; Ardea 1938.

LEINER, M. Oekologische Studien an *Gasterosteus aculeatus*; Zs. Morph. und Oek. d. Tiere 1929, 14 und 1930, 16.

LORENZ, K. Der Kumpan in der Umwelt des Vogels (Der Artgenosse als auslösendes Moment sozialer Verhaltensweisen); J. f. Orn. 83, H. 2/3, 1935.

POLL, H. Ueber Vogelmischlinge; Verh. d. V. Intern. Ornith. Kongr. Berlin 1910.

TINBERGEN, N. Die Uebersprungbewegung; Zschr. Tierpsychol. IV., H. 1, 1940.

WHITMAN, C. O. Animal Behavior; Biolog. Lectures of the Marine Biological Lab. Wood's Hole, Mass. 1899.

WORMALD, H. The Courtship of the Mallard and other Ducks; British Birds, V. 1910.

Legende zur Tabelle.

Die *lotrechten Linien* stellen Arten, die *waagrechten* die diesen gemeinsamen Merkmale dar. Ein *Kreuzchen* bedeutet das Fehlen des Merkmales bei der an der betreffenden Stelle von der Merkmal-Linie gekreuzten Art. Ein *Kreis* bedeutet besonderes Hervortreten und Differenzierung des Merkmals, ein *Fragezeichen* Unwissenheit des Verfassers.

Artenliste:

- | | |
|---|---|
| 1. <i>Cairina moschata</i> , Türkenente. | 11. <i>Dafila spinicauda</i> , Südamerikanische Spiessente. |
| 2. <i>Lampronessa sponsa</i> , Brautente. | 12. <i>Dafila acuta</i> , Spiessente. |
| 3. <i>Aix galericulata</i> , Mandarinente. | 13. <i>Poecilonetta bahamensis</i> , Bahamaente. |
| 4. <i>Mareca sibilatrix</i> , Chilenische Pfeifente. | 14. <i>Foecilonetta (?) erythrorhyncha</i> , Rotschnabeleute. |
| 5. <i>Mareca penelope</i> , Pfeifente. | 15. <i>Querquedula querquedula</i> , Knäckente. |
| 6. <i>Chaulelasmus strepera</i> , Schnatterente. | 16. <i>Spatula clypeata</i> , Löffelente. |
| 7. <i>Nettion crecca</i> , Krickente. | 17. <i>Tadorna tadoma</i> , Brandente. |
| 8. <i>Nettion flavirostre</i> , Chilenische Krickente. | 18. <i>Casarca ferruginea</i> , Rostgans. |
| 9. <i>Virago castanea</i> , Kastanienente. | 19. <i>Anser</i> als Gattung. |
| 10. <i>Anas</i> als Gattung, Stock-, Fleckschnabel, Madagaskarente u. a. m. | 20. <i>Branta</i> als Gattung. |

Merkmale: **EPV** Einsilbiges Pfeifen des Verlassenseins (S. 208), **Antr.** Antrinken (S. 216), **Kn Tr** Knochentrommel an der Trachea des Männchens (S. 208), **AKk** Anatinen - Kückenkleid (S. 273). **Fs** Flügelspiegel, **Ssn** Seihschnabel mit Hornlamellen, **2 St.** zweisilbiger Kückenstimmföhlungslaut (S. 209), **H** Hetzen der Ente (S. 210), **Is** Schütteln als Balz- bzw. Imponiergeste (S. 221), **PE** zielende Kopfbewegung als Paarungseinleitung (S. 279), **Sp** Scheinputzen des Erpels hinter dem Flügel (S. 217), **Ges** Gesellschaftsspiel der Erpel (S. 215, 284) **Afs** Aufstossen (S. 234, 249, 280), **Skh** seitliche Kopfbewegung der Ente beim Hetzen S. 211), **Spf** besondere, dem Scheinputzen dienende Federdifferenzierungen (S. 285), **Els** einleitendes Schütteln (S. 214), **P** Pumpen als Paarungseinleitung (S. 218), **Dc** Decrescendoruf der Ente (S. 213), **EPf** Erpelpfiff (S. 216, 235.), **Kh** Kinnheben (S. 209, 274), **Hkz** Hinterkopfbzudrehen des Erpels (S. 222, 281), **Gp** Grunzpffiff (S. 219, 266), **Abf** Abaufbewegung (S. 226, 271), **Kzh** Kurzhochwerden (S. 222, 236, 244), **GISp** nach Geschlechtern gleiche Flügelspiegel, **Ar** Aufreissen (S. 228, 267), **KrSp** Schwarz-goldgrüner Krickentenspiegel (260), **Trkh** an das Triumphgeschrei erinnerndes Kinnheben (S. 274). **IA** Isoliertes, nicht an Kurzhochwerden gekoppeltes Aufreissen (S. 257, 267), **Kr** Krickpfiff (S. 256, 261), **Kd** „Küdict“ der eigentlichen Krickenten (S. 261, 267), **Pn** Paarungsnachspiel mit Aufreissen und Nickschwimmen (S. 228, 259), **Ns** Nickschwimmen der Ente (S. 214, 259), **Gg** „Geeeeeeee“-Laut der echten Spiesserpel (S. 234, 234), **Spi** spiessartig verlängerte mittlere Steuerfedern, **RR** R-Laute der Ente beim Hetzen und Stimmföhlungslaut (S. 233, 242), **HV** Hetzen mit hoch erhobenem Vorderkörper (232, 232), **Ss** Stufiges Steuer, **Sz** Schnabelzeichnung mit Firstfleck und hellen Seiten (264), **OP** Fehlen des Pfiffs der Erpel, **LSf** Lanzettförmige Schulterfedern, **Bfk** Blaues Flügelskleingefieder (S. 249), **PiH** Pumpen als Hetzbewegung (252), **FZ** Schwarzweisse und rotbraune Flügelzeichnung der Casarcinen, **SwK** schwarzweisses Kückenkleid, **MKSt** mehrsilbiger Kückenstimmföhlungslaut der Anserinen (S. 209), **Ef** einfarbiges Kückenkleid, **He** Halseintauchen als Paarungseinleitung.

