Ber. naturhist. Ges. Hannover	123	221–243	Hannover 1980

Soziale Aspekte des Kontaktverhaltens beim Grauastrild *Estrilda troglodytes* (LICHT.), Prachtfinken (Estrildidae)

von

GERHARD BOENIGK

mit 3 Abbildungen und 5 Tabellen

Z u s a m m e n f a s s u n g : Besonders Vögel und Säugetiere lassen sich nach HEDIGER (1940 b) in zwei soziale Verhaltenstypen einteilen: Kontakt- und Distanztiere. Zur Familie der Prachtfinken (Estrildidae) gehören zahlreiche Arten mit ausgeprägtem Kontaktverhalten. In der vorliegenden Arbeit werden experimentelle Untersuchungen und Beobachtungen zum Kontaktverhalten des Grauastrilds (Estrilda troglodytes) mitgeteilt. Die täglich mit Kontaktsitzen verbrachte Zeit liegt arttypisch fest. Kontaktsitzende Vögel haben eine bestimmte sozialstimulierende Wirkung auf Artgenossen. Es konnte experimentell geklärt werden, daß Grauastrilde zum Kontaktsitzen einen möglichst engen, beidseitigen Körperkontakt zu Artgenossen einnehmen wollen. Je enger der Körperkontakt, desto höher ist die Reizschwelle für Fluchtreaktionen. Das Sozialverhalten in einem Schwarm des Grauastrilds wird durch "Kontaktgruppen" wesentlich beeinflußt. Diese Kontaktgruppen weisen eine lineare Rangordnung zueinander auf und verhindern weitgehend Verpaarungen von Geschwistern. Die Entstehung der Kontaktgruppen wird beschrieben. Der soziale Kontakt (Kontaktsitzen) im Schwarm des Grauastrilds wird qualitativ von den Männchen und quantitativ von den Weibchen zum arttypischen Verhalten fixiert. - Das Kontaktverhalten ist unabhängig von einer (ehemaligen) thermoregulatorischen Funktion ein eigenständiger Teil der Sozialethologie der Art geworden.

S u m m a r y : Social aspects of contact behaviour of the Grey waxbill Estrilda troglodytes (LICHT), Grassfinches (Estrildidae). Especially birds and mammals can be classified in two types of social behaviour (HEDIGER 1940 b): contact-type animals and distance-type animals. Several species of grassfinches (Estrildidae) show a distinctly marked contact behaviour. In this work some experimental studies and observations about the contact behaviour of the Grey waxbill (Estrilda troglodytes) are told.

The daily time spent by the birds in contact-sitting is fixed. Contact-sitting birds have a special social stimulating effect on conspecific companions. Experimentally it could be cleared up that grey waxbills try to come in very close contact with other birds on both sides of the body when resting and sleeping. The closer the body-contact, the higher is the stimulus threshold for readiness to flee. The social behaviour in a flock of grey waxbills gets considerably affected by "contact-groups". They show a linear rank-order to each other and prevent far-reaching pair-formations of birds of the same brood (no in-breeding). The new formation of contact-groups is described. The social contact (contact-sitting) in a flock of grey waxbills is fixed qualitatively by the males and quantitatively by the females. - Independent of a (former) thermoregulating function, the contact behaviour of the grey waxbill changed into an autonomous part of the social ethology of this species.

Einleitung

Ein Schwerpunkt der modernen Ethologie liegt in der Erforschung des sozialen Verhaltens. Besonders das intraspezifische Sozialverhalten ist Gegenstand zahlreicher Untersuchungen. HEDIGER (1934, 1935, 1937, 1938, 1940 a, 1940 b, 1950) wies als erster auf "einige geometrisch charakterisierbare Verhaltensgesetzmäßigkeiten" im sozialen Leben der Tiere hin. Er unterschied in bezug auf das Dulden körperlichen Kontaktes zwei grundsätzliche Verhaltensmöglichkeiten: den Kontakttyp und den Distanztyp. HEDIGER (1940 b) definiert diese Typen wie folgt: "Viele Tierarten (Kontakt-Typ) besitzen keine Individualdistanz, sondern sie haben im Gegenteil das Bestreben, z.B. in Zuständen der Ruhe möglichst große Flächen ihres Körpers mit dem von Artgenossen in Kontakt zu bringen oder taktile Reize auszutauschen, mindestens dulden sie die körperliche Berührung mit Artgenossen, wenn sie mehr oder weniger zufällig zustandekommt ... Werden Vertreter von Arten mit Individualdistanz (Distanz-Typ) auf mehr als ihre auf den Zentimeter genau bestimmbare spezifische Distanz von Artgenossen angenähert, so erfolgt entweder (je nach der Stellung innerhalb der Rangordnung) aktives Vertreiben oder passives Ausweichen."

Auffällig ist das Kontakt- bzw. Distanzverhalten vor allem bei Vögeln, da sie meistens auf Ästen, Drähten u.ä. ruhen und so die artspezifischen Kontakt- oder Distanzeigenschaften in der linearen Anordnung gut erkennen lassen. Das Kontaktsitzen tritt bei einigen Vogelarten bevorzugt bei un-

günstigen Witterungsbedingungen (Regen und Kälte) auf (KOENIG 1951, ARMSTRONG 1955, LÖHRL 1955, LACK 1956, SPARKS 1964 a). Daher wurde dieses Verhalten vielfach als ein spezifisches Schutzverhalten gedeutet (BRODY 1945, MARLER 1956, MORRIS 1956, MARSHALL 1957, OSBALDISTON 1966). Gegen diese Deutung spricht die Tatsache, daß gerade extrem kontaktbedürftige Arten unter den Vögeln (Artamidae, Estrildidae) sehr warme Biotope bewohnen, in denen auch bei "Tiefsttemperaturen" ein Kontaktsitzen als Witterungsschutz nicht erforderlich ist. Eine rein thermoregulatorische Erklärung des Kontaktsitzens ist daher nicht möglich (vgl. IMMELMANN 1959 b, 1966). Vielmehr nimmt das Kontaktverhalten bei vielen Vogelarten relativ unabhängig von Witterungseinflüssen einen festen Platz im täglichen Sozialverhalten ein (z.B. die "Sozialstunde" bei einigen australischen Estrildidae, vgl. IMMELMANN 1962). Es muß daher angenommen werden, daß das Kontaktsitzen unabhängig von einer möglichen (ehemaligen) thermoregulatorischen Funktion ein bedeutungsvoller Bestandteil der Sozialethologie bestimmter Arten ist.

Beobachtungen des Kontaktverhaltens im Rahmen des Sozialverhaltens von Prachtfinken (Estrildidae) beschreiben IMMELMANN (1959 b an Taeniopygia guttata castanotis) und SPARKS (1963, 1964 an Amandava amandava). In der hier vorliegenden Untersuchung konnten beim Graustrild (Estrilda troglodytes) einige soziale Aspekte des Kontaktverhaltens beobachtet und experimentell untersucht werden.

Der Teil C der Arteit wurde vom Verfasser als Vortrag auf der Jahrestagung der "Deutschen Ornithologen-Gesellschaft" in Innsbruck (1968) gehalten.

Material, Haltung und Methode

Für die Untersuchungen stand ein Schwarm von 41 Grauastrilden (20 Männchen, 21 Weibchen) zur Verfügung. Die Tiere wurden freifliegend in einer ehemaligen Lastwagenhalle (ca. 5 x 8 x 20 m) gehalten. Die Halle war dicht mit Gesträuch bepflanzt und mit sieben abgestorbenen Bäumen (bis 3,50 m Höhe) ausgestattet. Es herrschte hier ganzjährig ein 12-Stunden-Licht-Dunkel-Wechsel (8 bis 20 Uhr Licht) bei thermostatgeregelter

Temperatur von $21^{o} \pm 2^{o}$ C und einer relativen Luchtfeuchtigkeit von 40 bis 70 %.

Die Attrappenversuche (s.S. 225) wurden mit zwei Gruppen von je drei Vögeln durchgeführt. Die Versuchstiere wurden bei gleichen Bedingungen (s.o.) in einem Käfig von 200 x 80 x 60 cm gehalten. Als Attrappen wurden Stopfpräparate von Estrilda troglodytes in natürlicher Sitzhaltung verwendet. Im gleichen Käfig und bei gleichen Bedingungen fanden die geschlechtsspezifischen Untersuchungen (Teil C) mit 20 Grauastrilden statt.

Wird von Versuchstagen ohne nähere Zeitangaben gesprochen, so ist immer ein Lichttag von 8 bis 20 Uhr gemeint. Das umfangreiche Zahlenmaterial zu den einzelnen Versuchen wurde hier der Übersicht wegen auf die wesentlichen Aussagen reduziert. Gegebenenfalls können alle Zahlenunterlagen in den Versuchsprotokollen des Autors eingesehen werden.

Versuchsergebnisse

A Die Kontaktreihe

Der Grauastrild (E. troglodytes) ist bestrebt, die täglichen Ruhephasen möglichst in Körperkontakt mit Artgenossen zu verbringen. Es konnten Kontaktreihen von 2 bis 8 Tieren beobachtet werden, die eng aneinandergeschmiegt ruhten oder schliefen. In Kontakt sitzende Vögel scheinen in diesem Verhalten auf Artgenossen eine sozialstimulierende Wirkung zu haben. Bei zwei Gruppen von je drei Grauastrilden unter gesonderten Versuchsbedingungen (s.o.) konnte festgestellt werden, daß die Vögel durchschnittlich 27 mal pro Tag eine Kontaktreihe bilden und dabei insgesamt und durchschnittlich 164 Minuten in Körperberührung miteinander ruhen. Zur Stabilität der täglichen Kontaktdauer liegen umfangreiche Untersuchungen vor, die in anderem Zusammenhang näher erläutert werden (in Vorbereitung). Um eine sozialstimulierende Wirkung von kontaktsitzenden Tieren auf Artgenossen zu testen, wurde den zwei Gruppen von Versuchsvögeln eine Attrappenreihe von zwei "kontaktsitzenden" Stopfpräparaten angeboten. Die Versuchsvögel schlossen sich in Ruhephasen dieser Attrap-

penreihe an; die Anzahl der täglichen Kontaktreihen erhöhte sich auf durchschnittlich 34. Bei dem gleichen Test mit einer Attrappen-Kontaktreihe von fünf Präparaten erfolgte eine weitere Steigerung der täglichen Anzahl an Kontaktreihen auf 50 (vgl. Tabelle 1 und 2). In beiden Versuchen änderte sich jedoch die durchschnittliche tägliche Zeitdauer (Gesamt-Minutenzahl) des Kontaktsitzens nicht! Das bedeutet, daß bei einer Steigerung der Anzahl der eingenommenen Kontaktreihen die einzelnen Kontaktphasen kürzer waren.

Diese einfachen Beobachtungen und Versuche lassen den Schluß zu, daß

1. ... der Grauastrild (E. troglodytes) unter gleichen Umweltbedingungen täglich und durchschnittlich eine bestimmte Zeit in Körperkontakt mit Artgenossen verbringt und dabei täglich und durchschnittlich eine bestimmte Anzahl von Kontaktreihen bildet.

2. ... vorhandene Kontaktreihen eine sozialstimulierende Wirkung auf das Kontaktsitzen der Art haben. Je mehr Tiere in Kontakt miteinander sitzen, desto stärker ist ihre kontaktstimulierende Wirkung auf Artgenossen.

3. ... sich die Kontaktstimulation durch ein häufigeres Kontaktsitzen (Anzahl der täglichen Kontaktreihen) ausdrückt, nicht jedoch in einer Erhöhung der täglichen Gesamtkontaktmenge.

In diesem Zusammenhang soll noch folgende Beobachtung angefügt werden: Im großen Schwarm (41 Expl.) der Grauastrilde war festzustellen, daß auch das Ende einer Kontaktphase sozialstimulativ beeinflußbar ist. Wenn kontaktsitzende Tiere ihre Reihe auflösen, so wirkt das auf Tiere anderer Kontaktreihen, die etwa gleich lange in Kontakt gesessen haben, stimulierend. Auch diese lösen dann die Reihe auf. Dieses konnte an drei Tagen 23 mal beobachtet werden.

Während des Kontaktsitzens (Ruhe, Schlaf) vollführen die Grauastrilde von Zeit zu Zeit kuschelnde Bewegungen ("Ruckeln"), was das gleiche Verhalten der anderen Reihenmitglieder zur Folge hat; hierbei bleiben die Augen geschlossen. Bewegt sich der Reihennachbar nicht, so erhält dieser häufig einen sehr leichten Schnabelhieb zum Kopf, worauf dieser sofort die Ruckelbewegung "nachholt" (IMMELMANN 1959: "Hacken zum Kopf als Reaktions-

Tabelle 1: Kontaktstimulation durch Attrappenreihen (Versuchsgruppe 1)

Anzahl der Kontaktreihen	ohne Attrappen	mit 2 Attrappen	mit 5 Attrappen
1. Tag	24	34	51
2. Tag	31	33	49
3. Tag	29	36	48
m_1	28,0	34,3	49,3

Tabelle 2: Kontaktstimulation durch Attrappenreihen (Versuchsgruppe 2)

Anzahl der Kontaktreihen	ohne Attrappen	mit 2 Attrappen	mit 5 Attrappen
1. Tag	28	31	56
2. Tag	19	34	50
3. Tag	30	35	51
m_2	25,7	33,3	52,3

Anmerkung zu Tabelle 1 und Tabelle 2:

Die Werte jeder Tabelle wurden von einer Gruppe aus n = 3 Versuchstieren ermittelt (insgesamt 6 Vögel). Als Kontaktreihe wurde nur gezählt, wenn alle drei Tiere eine Reihe bildeten.

m_1; m_2 (Mittelwerte) = Anzahl der täglichen Kontaktreihen als Mittelwert aus Messungen von drei aufeinander folgenden Tagen

aufforderung"). Durch eine fehlende Antwort auf das Ruckeln stellt ein Vogel häufig erst fest, daß der Kontaktpartner inzwischen nicht mehr in Kontakt sitzt. Es konnte bei Estrilda troglodytes viermal beobachtet werden, daß der Alleingelassene daraufhin plötzlich und überstürzt aufflog.

Zur Überprüfung des taktilen Reizes während des Kontaktsitzens (CROOK 1958: Thigmotropismus) wurden in zwei Versuchstiergruppen (jeweils drei Vögel) die täglichen Kontaktmengen an zwei verschiedenen Attrappen gemessen, die zwischen den Beinen mit unterschiedlich weichen Spiralfedern an der Sitzstange befestigt waren. Die Attrappe mit weicher Spiralfeder (A) ließ eine seitliche Neigung um 20^{o} bei einem Gegendruck von 17 Pond zu, die Attrappe mit härterer Spiralfeder (B) entsprechend bei einem Gegendruck von 32 Pond. Im Versuch wird von den Grauastrilden die Attrappe mit harter Spiralfeder (mehr Gegendruck) signifikant bevorzugt: Tageskontaktmenge an A beträgt 139 Minuten, an B 162 Minuten (Durchschnitt von jeweils sechs Tagesmessungen).

Wurde eine Kontaktreihe vom Versuchsleiter gestört (z.B. durch Geräusche, Bewegen der Sitzunterlage), so reagierten immer die zuäußerst der Reihe sitzenden Tiere zuerst auf den Störreiz. Bei Andauer eines nicht zu heftigen Störreizes flogen die Tiere der Reihe von außen zur Mitte hin nacheinander ab. Es wurde ein Störreiz so abgestimmt (langsames Anheben der Sitzstange in eine Neigung von 7 bis 10^{o}), daß die äußersten Tiere einer Reihe mit Schlankwerden und Anheben des Körpers, aber nicht durch Abfliegen reagierten. Nach Abbruch des Störreizes setzten sich die Tiere wieder in Kontakt, indem sie mehrmals "ruckelnd" und sich aufplusternd an den Partner heranrückten. Währenddessen öffneten die Tiere in der Mitte der Reihe nicht einmal die Augen.

Bei allen reihensitzenden Prachtfinkenarten (Estrildidae) versuchen die kontaktsuchenden Tiere möglichst in die Mitte der Reihe zu gelangen. Beim Grauastrild (E. troglodytes) konnte häufig beobachtet werden, daß die äußeren Tiere einer Kontaktreihe auffliegen und sich von oben in die Mitte der Reihe "einzudrängeln" versuchen. MORRIS (1956) bezeichnet dieses Verhalten als "leapfrog-phenomenon". Ein Versuch gab hier nähere

Hinweise. Es wurden fünf Attrappenpaare nacheinander an verschiedenen Tagen zum Kontaktsitzen angeboten. Die Attrappenpaare unterschieden sich im Körperabstand der Präparate voneinander:

1. Paar - 4 cm Körperabstand
2. " - 8 cm "
3. " - 12 cm "
4. " - 16 cm "
5. " - 20 cm "

Es wurden pro Attrappenpaar die Anflüge zum Kontaktsitzen registriert. Tabelle 3 zeigt das Versuchsergebnis: Je weiter der Abstand zwischen zwei benachbarten Vögeln (Attrappen) ist, desto weniger wird die Lücke zum Kontaktsitzen angeflogen (vgl. die M miteinander).

Aus den bisher geschilderten Ergebnissen geht hervor, daß der Grauastrild (E. troglodytes) bestrebt ist, in Ruhe- oder Schlafphasen einen möglichst engen, beidseitigen Körperkontakt mit Artgenossen zu finden. Das Verhalten kann von Artgenossen stimulierend gefördert werden. Derartige Stimmungsübertragungen finden sich häufig bei sozial lebenden Vögeln (LORENZ 1935, IMMELMANN 1966). Grauastrilde, die in beidseitigem Kontakt sitzen, reagieren wesentlich weniger empfindlich auf Störungen als die Tiere an den beiden Enden einer Kontaktreihe. Der beidseitige taktile Reiz des Kontaktsitzens vermittelt den Tieren eine "Sicherheit", die die Reizschwelle für Fluchtreaktionen erhöht. Das Einzelindividuum findet im Funktionskreis des Ruhens durch den intensiven Körperkontakt mit Artgenossen Signale vor, die offenbar sozial beruhigend wirken. Auch bei Primaten konnte die beruhigende Funktion des Körperkontaktes eingehend beobachtet werden (SCHALLER 1963; LAWICK-GOODALL 1965).

B Kontakt im Schwarm

Bei vielen sozial lebenden Tierarten sind die Beziehungen der einzelnen Individuen zueinander in verschiedenen Verhaltensbereichen oftmals wohlgeordnet und nicht zufällig. Es sollte daher in einem Schwarm von 41 Grauastrilden (E. troglodytes)geprüft werden, ob die interindividuellen

Tabelle 3: Kontaktattraktivität von Attrappenreihen (Paare) mit unterschiedlichem Körperabstand

		AAK 1.Tag	AAK 2.Tag	AAK 3.Tag	AAK 4.Tag	AAK 5.Tag	m_1 m_2	M
Attrappenpaar 1 4 cm KA	VGT 1	54	56	49	52	51	52,4	52,5
	VGT 2	51	50	54	52	56	52,6	
Attrappenpaar 2 8 cm KA	VGT 1	50	44	48	41	49	46,4	47,4
	VGT 2	49	49	50	48	49	48,4	
Attrappenpaar 3 12 cm KA	VGT 1	38	39	32	37	39	37,0	37,7
	VGT 2	36	39	40	38	39	38,4	
Attrappenpaar 4 16 cm KA	VGT 1	24	27	23	28	25	25,4	25,5
	VGT 2	28	23	26	24	27	25,6	
Attrappenpaar 5 20 cm KA	VGT 1	23	19	18	20	23	20,6	21,6
	VGT 2	21	24	24	21	23	22,6	

Anmerkungen zu Tabelle 3:

Es wurden zwei Gruppen von je drei Vögeln über jeweils fünf Tage pro Attrappenpaar getestet (also sechs Tiere an insgesamt zehn Tagen).

KA = Körperabstand von einem Präparat zum anderen des Attrappenpaares
VGT1 = Versuchstiergruppe 1
VGT 2 = Versuchstiergruppe 2
AAK = Anzahl der Anflüge zum Kontaktsitzen (pro Versuchstag)
m_1, m_2 = AAK als Mittelwert aus den Ergebnissen aller Tage (pro Attrappenpaar) von VTG 1 (m_1) oder VTG 2 (m_2)
M = AAK als Mittelwert aus m_1 und m_2 pro Attrappenpaar

Kontaktbeziehungen beliebig sind oder bestimmten Regeln gehorchen. Es wurden daher die Kontaktaufnahmen (Reihensitzen) der individuell markierten (Farbringe) Versuchstiere registriert (d.h. wer sitzt mit wem in Kontakt?). Nach 14 aufeinanderfolgenden Tagesprotokollen stellte sich heraus, daß in dem Schwarm sieben Kontaktgruppen von jeweils drei bis acht Tieren bestanden. Der gesamte Körperkontakt eines Tieres wurde fast ausschließlich in der eigenen Gruppe "abgesessen".

Bei keiner Prachtfinkenart (Estrildidae) konnte bisher eine individuelle Rangordnung nachgewiesen werden. Es überrascht daher, daß zwischen den festgestellten Kontaktgruppen des Grauastrildschwarmes eine lineare Rangordnung bestand. Zwischen den einzelnen Vögeln der Gruppe oder des Gesamtschwarmes war keine Rangordnung zu erkennen. Die α-Gruppe (1) konnte sich jederzeit die beliebtesten Ruheplätze zum Kontaktsitzen auswählen, die Ω-Gruppe (7) mußte mit den wenig beliebten Ruheplätzen vorliebnehmen. Rangniedere Gruppen wurden von ranghöheren durch Verdrängungsangriffe vertrieben. Ein Zusammenhang zwischen Ranghöhe und Mitgliederanzahl der Gruppe bestand nicht. Tiere aus ranghohen Gruppen weisen durchschnittlich eine höhere Tageskontaktmenge auf als Vögel aus rangniederen. Die Ehepartner gehören meistens der gleichen Kontaktgruppe an. Zur Brutzeit, wenn die meisten sozialen Verhaltensweisen bevorzugt zwischen den Ehepartnern abreagiert werden (Festigung der Paarbindung), ist der Zusammenhalt der Kontaktgruppe wesentlich geringer. Tabelle 4 gibt eine Übersicht dieser Ergebnisse.

Tendenzen zur Gruppenbildung in Schwärmen anderer Prachtfinkenarten (Estrildidae) sind von einigen Autoren beschrieben worden, jedoch nicht im Zusammenhang mit dem Kontaktverhalten. VON SOMEREN (1945) nennt "Gruppenbildungen" (= lockeres Koloniebrüten) von E. malabarica im Freiland. Ähnliches berichtet GÜTTINGER (1970) von Schwärmen einiger Prachtfinkenarten in Gefangenschaft. IMMELMANN (1962, bei verschiedenen Prachtfinkenarten in Australien) und SUMMERS-SMITH (1954 beim Haussperling) stellten innerhalb größerer Schwärme eine Gruppenbildung von 6 bis 20 Tieren fest, die IMMELMANN (l.c.) als "Nachbarfreundschaften" bezeichnet. Bei den hier beschriebenen Gruppen von E. troglodytes konnte außer dem Kontaktsitzen kein anderer gemeinsamer Zusammenhalt erkannt werden. Es ist denkbar, daß durch das Kontaktsitzen in überschaubar kleiner Gruppe die einzelnen

Tabelle 4: Kontaktgruppen im Schwarm von 41 Grauastrilden (E. troglodytes)

Kontaktgruppe (KG)	Zugehörige Vögel n	Tageskontakt in Minuten	Ehepartner innerhalb der KG	Ehepartner außerhalb der KG
1	6	184	4	2
2	8	180	8	-
3	4	171	4	-
4	7	172	6	1
5	3	164	2	1
6	7	160	6	1
7	6	149	6	-

Anmerkungen zu Tabelle 4:

Kontaktgruppe 1 bis 7 in abnehmender Ranghöhe (von oben nach unten)

Tageskontakt in Minuten = Mittelwert der Tageskontaktzeiten von allen Tieren einer Gruppen (gemessen und gemittelt von drei aufeinanderfolgenden Tagen)

KG = Kontaktgruppe

n = Anzahl der Vögel

Gruppenmitglieder einander in Aussehen und Verhalten genau kennen. Zur Aufnahme des vorteilhaften Kontaktsitzens (s.S. 228) reicht daher ein Minimum an Zeit bei wenigen "abgeschliffenen" Verhaltensweisen gegenüber dem bekannten Partner. Aufwendige Verhaltensabläufe, z.B. zur Beschwichtigung der Aggression zwischen einander unbekannten Partnern, können stark eingeschränkt werden oder entfallen.

An der Nachzucht (29 Jungtiere) eines Schwarmes von 41 adulten E. troglodytes konnte die Bildung von sechs neuen Kontaktgruppen beobachtet werden. Ausgefärbte Jungtiere derselben Brut sind aggressiver gegeneinander als gegen andere Jungtiere oder Adulte des Schwarmes (Tabelle 5). Neue Kontaktgruppen werden aus Jungtieren von mehreren Elternpaaren gebildet (nach dem Umfärben; beobachtet ab 43. Lebenstag). Nestgeschwister in einer Kontaktgruppe kommen selten vor (bei sechs Gruppen einmal zwei Nestgeschwister). Durch die erhöhte Aggression der Nestgeschwister gegeneinander gelangen diese selten in dieselbe Kontaktgruppe. Da es in den Gruppen zur Paarbildung kommt, werden so Geschwisterehen und damit genetische Inzuchtdepressionen vermieden.

Tabelle 5: Aggressivität von Jungvögeln (E. troglodytes)

Aggression: gegen Nestgeschwister	gegen Adulte	gegen Jungtiere anderer Bruten
29	17	21

Anmerkung zu Tabelle 5:

Aggression: = Anzahl der aggressiven Verhaltensweisen pro 6 Stunden (14 bis 20 Uhr), gemessen an fünf Jungtieren. Mittelwert aus 4 x 6 Stunden.

Die Bedeutung des Lebensalters von E. troglodytes bei der Bildung der Kontaktgruppen konnte durch einen Isolationsversuch aufgezeigt werden. Im Alter von 29 Tagen wurden fünf Jungtiere vom Schwarm isoliert und im Alter von 99 Tagen wieder in den Schwarm zurückversetzt. Zwischenzeitlich hatten etwa gleichaltrige Jungtiere feste Kontaktgruppen gebildet, die jetzt weitere Eingliederungen von Artgenossen aggressiv verhinderten. Von den fünf zeitweilig separat gehaltenen Vögeln gerieten drei in völlige soziale Isolation (kein Kontaktsitzen, keine Verpaarung u.a.), ein Tier davon starb im Alter von 189 Tagen ohne sichtbare Krankheitsanzeichen (vgl. IMMELMANN 1969). Der vierte Vogel bildete mit einem "verwitweten" Weibchen eine neue Zweier-"Kontaktgruppe". Nur einem der isolierten Vögel gelang nach 22 Tagen der Anschluß an eine bestehende Kontaktgruppe; dabei waren z.T. heftige Aggressionen der Gruppenmitglieder zu überwinden.

C Bedeutung der Geschlechter für das Kontaktverhalten

Die Bedeutung des Kontaktverhaltens bei der Paarbildung und Paarbindung vieler Prachtfinkenarten wird von mehreren Autoren erwähnt (MORRIS 1954 a, b, 1955; MOYNIHAN and HALL 1954; STEINER 1955; HARRISON 1956; GOODWIN 1959, 1960; IMMELMANN 1962, 1967; KUNKEL 1959, 1965). Ob das Kontaktverhalten seinerseits von den Geschlechtern einer Art unterschiedlich beeinfluß wird, ist dagegen von keiner Prachtfinkenart bekannt. Es wurden deshalb an einem Schwarm von 20 einander unbekannter Grauastrilde (zehn Männchen, zehn Weibchen) Untersuchungen durchgeführt, die im einzelnen und unter besonderer Berücksichtigung der Geschlechter Rückschlüsse auf den Tageskontakt zulassen. Zunächst wurden die Männchen- und Weibchengruppen (jeweils zehn Tiere) unabhängig voneinander getestet. Es wurden die Aktivität und die Kontaktzeiten der Vögel registriert.

Die Aktivität wurde gemessen, indem alle Ortsveränderungen der Vögel gezählt und in einer Tageskurve mit 45-Minuten-Intervallen summarisch eingezeichnet wurden. Dabei ergab sich eine täglich im Prinzip gleichbleibende Aktivitätsverteilung (Abbildungen 1 bis 3, oben), wie sie ähnlich auch von SOSSINKA (1970) beim Zebrafinken (Taeniopygia guttata castanotis) festgestellt wurde. Prinzipiell entspricht das Aktivitätsmuster auch dem an einigen europäischen Finkenvögeln gefundenen (ASCHOFF und MEYER-LOHMANN 1955; ASCHOFF 1963; ASCHOFF 1966).

Das Kontaktsitzen der Grauastrilde wurde gemessen, indem pro Versuchstag (8 bis 20 Uhr) alle Kontaktphasen gezählt, in ihrer Länge (Minuten- bzw. Sekundenzahl) registriert und der Tagesuhrzeit zugeordnet wurden. Eine Kontaktphase liegt dann vor, wenn drei oder mehr Tiere in Körperberührung eine Reihe bilden; die Länge der Kontaktphase wird gemessen von der Kontaktaufnahme des dritten Tieres bis zur Auflösung der Reihe. Kontaktreihen von nur zwei Tieren müssen hier unberücksichtigt bleiben, da bestimmte Verhaltensweisen, die beim Zweierkontakt auftreten, die zu klärenden Zusammenhänge sehr unübersichtlich gestalten. (Näheres hierzu wird an anderer Stelle eingehend erörtert; in Vorbereitung.) In Vorversuchen konnte jedoch geklärt werden, daß das Eliminieren der Zweiterkontaktreihen keine Verfälschung der hier vorliegenden Ergebnisse darstellt; es ist lediglich eine etwas geringere Gesamt-Tageskontaktmenge zu verzeichnen.

In den Abbildungen 1 bis 3 wurden sowohl die einzelnen Kontaktphasen aufgezeichnet als auch deren Summierung über jeweils 3 Stunden und über den gesamten Versuchstag (TKM).

Die Ergebnisse aus den Versuchen mit der Weibchengruppe und der Männchengruppe zeigen (Abb. 1 und 2), daß an den ersten beiden Tagen in beiden Gruppen die Tageskontaktphasen gleichmäßig über den ganzen Tag verteilt sind. Vom dritten Versuchstag an bilden sich jedoch typische, fortan ständig zu registrierende Kontaktmaxima heraus. Die ersten beiden Tage müssen daher als untypische Eingewöhnungszeit der Vögel an die Versuchsbedingungen angesehen werden und bleiben unberücksichtigt. Vom dritten Versuchstag an sind bestimmte Unterschiede zwischen Männchengruppen und Weibchengruppen vorhanden. In der Männchengruppe sind täglich bevorzugte Kontaktzeiten (Kontaktmaxima) festzustellen, die stets zur Zeit der geringsten Tagesaktitivät auftreten. Es liegt also eine Relation zwischen Kontaktmaximum und Aktivitätsminimum vor (Abb. 1). Die Gesamttageskontaktmenge der Männchen (TKM) fällt jedoch an den einzelnen Tagen sehr unterschiedlich aus. - In der Weibchen-Gruppe können die Kontaktmaxima zu allen Tageszeiten auftreten (Abb. 2); sie weisen keine Relation zur Tagesaktivität auf. Die Gesamttageskontaktmengen der Weibchen sind - im Gegensatz zu denen der Männchen - an allen Tagen gleich.

Unter den gleichen Versuchsbedingungen wurde jetzt ein gemischtgeschlechtlicher Schwarm getestet (fünf Männchen und fünf Weibchen). Es ergab sich jetzt für Männchen und Weibchen ein prinzipiell gleiches Ergebnis (Abb. 3). Die Kontaktmaxima von Männchen und Weibchen fallen in die aktivitätsschwache Zeit; die Tageskontaktmengen von Männchen und Weibchen sind an allen Tagen gleich. Der soziale Kontakt (Kontaktsitzen) in einem gemischtgeschlechtlichen Schwarm des Grauastrilds (E. troglodytes) wird demzufolge qualitativ (Bezug zwischen Kontakt und Aktivität) von den Männchen und quantitativ (stets gleiche Tageskontaktmenge) von den Weibchen fixiert und gelangt so zur arttypischen Gestaltung dieses Verhaltens.

Schlußwort

Es konnte experimentell an Versuchsgruppen des Grauastrilds (E. troglodytes) festgestellt werden, daß das Kontaktverhalten im Tagesablauf dieser Prachtfinkenart regelmäßig und geordnet auftritt. Die Tiere sind durch verschiedene Verhaltensanpassungen aktiv bemüht, diese Verhaltensordnung einzuhalten. Hierbei können die Männchen und die Weibchen unterschiedliche Funktionen übernehmen. Es werden durch das Kontaktverhalten im sozialen Leben der Vögel Vorteile erreicht ("Sicherheit", gewisse Ordnung im Schwarm, Vermeidung von Inzucht, Vorteile für Paarbildung und -bindung, u.a.), die über das Sozialgefüge eines Schwarmes hinaus auch arterhaltende Funktion haben. Es ist damit erstmals quantitativ-experimentell belegt worden, daß das Kontaktverhalten einer Vogelart (Estrilda troglodytes) unabhängig von einer möglichen (ehemaligen) thermoregulatorischen Funktion ein eigenständiger Teil der Sozialethologie der Art geworden ist.

Literatur

ARMSTRONG, E.A. (1955): The Wren. - London.

ASCHOFF, J. (1963): Gesetzmäßigkeiten der biologischen Tagesperiodik. - Dtsch. med. Wschr. 88, 1930 - 1937.

-- (1966): Circadian activity rhythms in chaffinches (Fringilla coelebs) under constant conditions. - Jap. J. Physiol. 16, 363 - 370.

-- und MEYER-LOHMANN, J. (1955): Die Aktivität gekäfigter Grünfinken im 24-Stunden-Tag bei unterschiedlich langer Lichtzeit mit und ohne Dämmerung. - Z. Tierpsychol. 12, 254 - 265.

BRODY, D. (1945): Bioenergetics and Growth. - Baltimore.

CROOK, J.H. (1958): The basis of flock organisation in birds. - In: Thorpe und Zangwill (s.d.).

GOODWIN, D. (1959): Observations on blue-breasted waxbills. - Avic. Mag. 65, 149 - 169.

-- (1960): Observations on avadavats and golden-breasted waxbills. - Avic. Mag. 66, 174 - 199.

GÖTTINGER, H.R. (1970): Zur Evolution von Verhaltensweisen und Lautäußerungen bei Prachtfinken (Estrildidae). - Z. Tierpsychol. 27, 1011 - 1075.

HARRISON, C.J.O. (1956): Some fire-finches and their behaviour. - Avic. Mag. 62, 128 - 141.

HEDIGER, H. (1934): Zur Biologie und Psychologie der Flucht bei Tieren. - Biol. Zentralblatt 54, 1.

-- (1935): Zur Biologie und Psychologie der Zahmheit. - Arch. Ges. Psychol. 93.

-- (1937): Die Bedeutung der Flucht im Leben des Tieres und in der Beurteilung tierischen Verhaltens im Experiment. - (Zitiert nach HEDIGER 1940 b).

-- (1938): Ergebnisse tierpsychologischer Forschung im Zirkus. - Naturwiss. 26, 16.

-- (1940 a): Zum Begriff der biologischen Rangordnung. - Rev. suisse zool. 47, 3.

-- (1940 b): Biologische Gesetzmäßigkeiten im Verhalten von Wirbeltieren. - Mittlg. Naturforsch. Ges. Bern. 37 - 56.

-- (1950): Wild Animals in Captivity. - London.

IMMELMANN, K. (1959 a): Experimentelle Untersuchungen über die biologische Bedeutung artspezifischer Merkmale beim Zebrafinken (Taeniopygia castanotis GOULD). - Zool. Jb. (Syst.) 86, 437 - 592.

-- (1959 b): Gesetzmäßigkeiten im sozialen Verhalten der Wirbeltiere. - Umschau 59, 393 - 395.

-- (1962): Beiträge zu einer vergleichenden Biologie australischer Prachtfinken (Spermestidae). - Zool. Jb. Syst. 90, 1 - 196.

-- (1966): Beobachtungen an Schwalbenstaren. - J. Orn. 107, 37 - 69.

-- (1969): Über den Einfluß frühkindlicher Erfahrungen auf die geschlechtliche Objektfixierung bei Estrildiden. - Z. Tierpsychol. 26, 677 - 691.

-- und IMMELMANN, G. (1967): Verhaltensökologische Studien an afrikanischen und australischen Estrildiden. - Zool. Jb. Syst. 94, 609 - 686.

KOENIG, L. (1951): Beiträge zu einem Aktionssystem des Bienenfressers (Merops apiaster L.) - Z. Tierpsychol. 8, 169 - 210.

KUNKEL, P. (1959): Zum Verhalten einiger Prachtfinken (Estrildidae). - Z. Tierpsychol. 16, 302 - 350.

-- (1965): Verhaltensstudien an den kontinentalafrikanischen Elsterchen (Spermestes S.). - Vogelwelt 86, 161 - 178.

LACK, D. (1956): Swifts in a Tower. - London.

LAWICK-GOODALL, J. van (1965): New Discoveries among Africa's Chimpanzees. - Nat. Geogr. Mag. 128, (6), 802 - 831.

LÖHRL, H. (1955): Schlafgewohnheiten der Baumläufer (Certhia brachydactyla, C. familiaris) und anderer Kleinvögel in kalten Winternächten. - Vogelwarte 18, 71 - 77.

LORENZ, K. (1935): Der Kumpan in der Umwelt des Vogels. - J. Orn. 82.

MARLER, P. (1956): Study of Fighting in Caffinches: Proximity as a Cause of Aggression. - Brit. J. Anim. Beh. 4, 23 - 30.

MARSHALL, A.J. (1957): On the Function of 'Clustering' in Wood-Swallows. - Emu 57, 53 - 54.

MORRIS, D. (1954 a): The repdoductive behaviour of the Zebra Finch (Poephila guttata). - Behaviour 6, 271 - 322.

-- (1954 b): The courtship behaviour of the Cutthroat Finch. - Avic. Mag. 60, 169 - 177.

-- (1955): The breeding behaviour of the Zebra Finch. - Birds Illustr. 1, 28 - 30.

-- (1956): The feather postures of birds and the problem of the origin of social signals. - Behaviour 9, 75 - 113.

MOYNIHAN, M., und HALL, M.F. (1954): Hostile, sexual, and other social Behaviour Patterns of the Spice Finch (Lonchura punctulata) in Captivity. - Behaviour 7, 33 - 76.

OSBALDISTON, G.W. (1966): The response of the immature chicken to ambient temperature. - B.E.M.B. Symp. 1, 228.

SACHS, L. (1970): Statistische Methoden. - Heidelberg.

SCHALLER, G.B. (1963): The Mountain Gorilla. - Chicago.

SOMEREN, V.G.L. von, und SOMEREN, G.R.C. von (1945): Evacuated weaver colonies and notes on the breeding exology of Euodice cantans GMELIN and Amadina fasciata GMELIN. - Ibis 87, 33 - 44.

SOSSINKA, R. (1970): Domestikationserscheinungen beim Zebrafinken Taeniopygia guttata castanotis (GOULD). - Zool. Jb. Syst. 97, 455 - 521.

SPARKS, J.H. (1963): The Plumage of the Red Avadavat (Amandava amandava) and its effect upon Contact Behaviour. - Ibis 105, 558 - 561.

-- (1964): Flock structure of the Red Avadavat (Amandava amandava) with particular reference to clumping and allopreening. - Brit. J. Anim. Behav. 12, 125 - 136.

STEINER, H. (1955): Das Brutverhalten der Prachtfinken, Spermestidae, als Ausdruck ihre selbständigen Familiencharakters. - Acta 11, Congr. Int. Orn. Basel, 350 - 355.

SUMMERS-SMITH, D. (1954): The communal display of the housesparrow Passer domesticus. - Ibis 96, 116 - 128.

THORPE, W.H. und ZANGWILL, O.L. (1961): Current problems in animal behaviour. - Cambridge.

Manuskript eingegangen am: 17. 4. 1980

Anschrift des Verfassers:

Dr. Gerhard BOENIGK
Niedersächsisches Landesmuseum
Hannover
Naturkunde-Abteilung
Am Maschpark 5

3000 Hannover 1

Auf den folgenden Seiten: Abbildungen 1 - 3

Abb. 1: Aktivität und Kontakt einer **Männchen**gruppe (10 Tiere) des Grauastrilds *(E. troglodytes).*

Aktivität = Ortsveränderungen (Mittelwert) der Versuchstiere an einem Versuchstag (8.00–20.00 Uhr); dargestellt in 45 Minuten-Intervallen.

$$\text{Mittelwert} = \frac{\text{n (= Anzahl der gezählten Ortsveränderungen aller Versuchstiere)}}{\text{10 (= Anzahl der Versuchstiere)}}$$

| = Kontaktphase in Minutenanzahl dargestellt

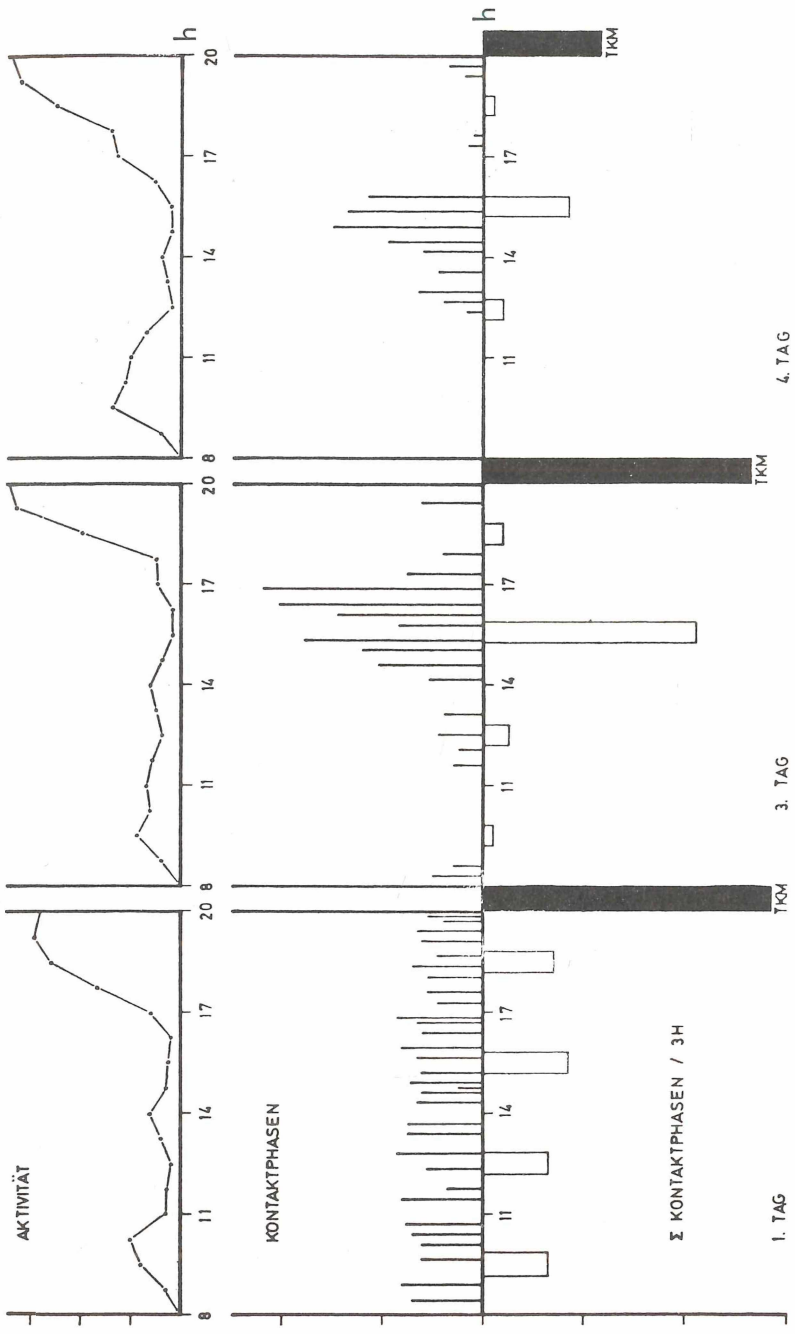
▯ = Kontaktzeit (in Minuten) pro 3 Stunden (als Summe der entsprechenden Kontaktphasen)

▮ = TKM = Tageskontaktmenge in Minuten (als Summe aller täglich registrierten Kontaktphasen)

h = Uhrzeit (8.00–20.00 Uhr)

♀ = Weibchen

♂ = Männchen


AKTIVITÄT
600
400
200
8
11
14
17
20
h
KONTAKTPHASEN
10
5
0
Σ KONTAKTPHASEN / 3H
30
60
90
1. TAG
3. TAG
4. TAG
TKM
E. TROGLODYTES ♂

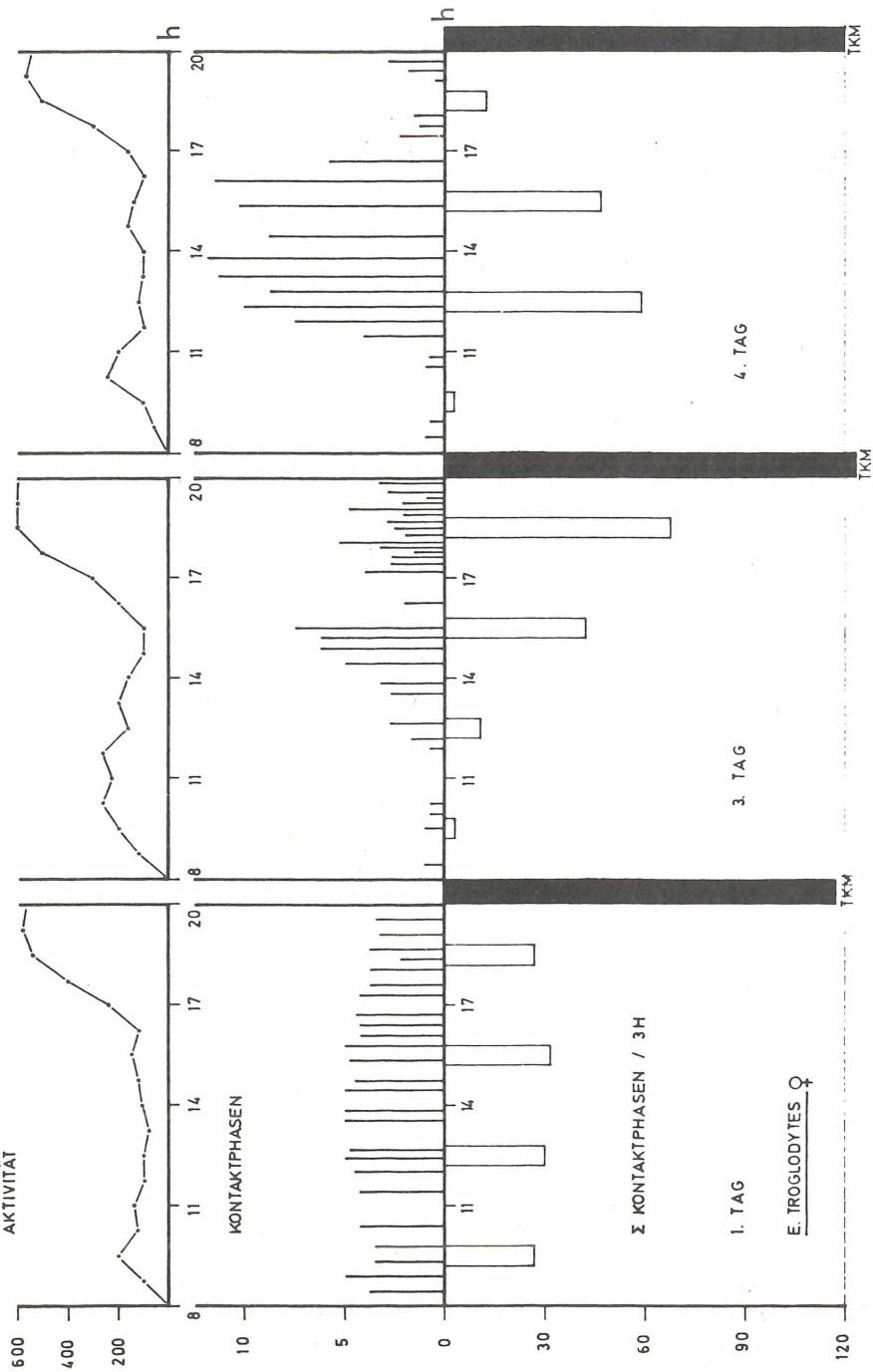


Abb. 2: Aktivität und Kontakt einer **Weibchen**gruppe (10 Tiere) des Grauastrilds *(E. troglodytes)* Bedeutung der Zeichen und Abkürzungen wie bei Abbildung 1.

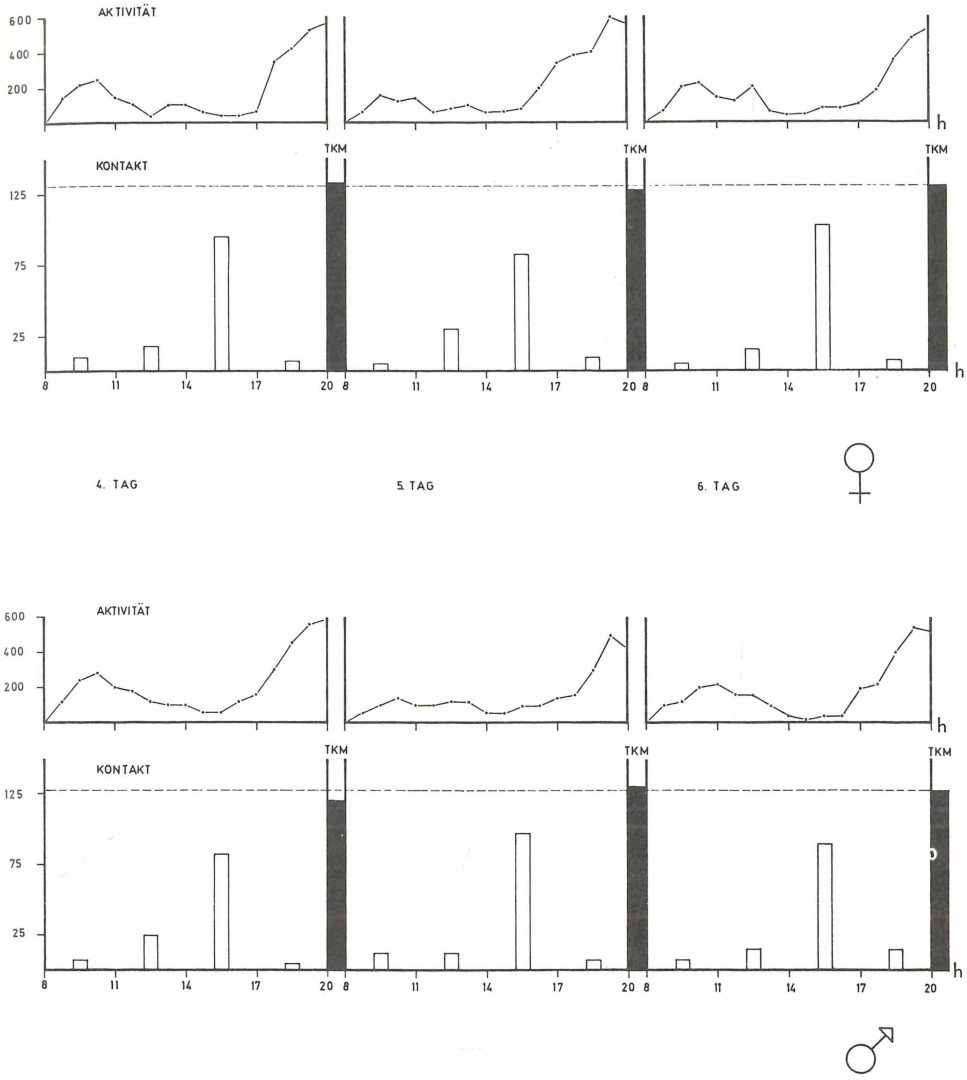


Abb. 3: Aktivität und Kontakt eines **gemischtgeschlechtlichen** Schwarmes (5 Männchen, 5 Weibchen) des Grauastrilds *(E. troglodytes)*. Weibchen und Männchen sind grafisch getrennt dargestellt. Bedeutung der Zeichen und Abkürzungen wie bei Abbildung 1.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte der Naturhistorischen Gesellschaft Hannover

Jahr/Year: 1980

Band/Volume: 123

Autor(en)/Author(s): Boenigk Gerhard

Artikel/Article: Soziale Aspekte des Kontaktverhaltens beim Grauastrild Estrilda troglodytes (LICHT.), Prachtfinken (Estrildidae) 221-243