

Luscinia



Ornithologische Zeitschrift
der Vogelkundlichen Beobachtungsstation Untermain e.V.

Band 46 Heft 3/4 1989

LUSCINIA 46|Heft 3/4|Seite 125-163|Frankfurt/Main 1989

DER FLÜGEL ALS AUSDRUCKSORGAN BEI VÖGELN.
Der Fall des Lappenstars *Creatophora cinerea* einer
afrikanischen Starenart.

von Walter A. Sontag jr.

1. Einleitung

Der Vogelflügel dient in erster Linie der zügigen Fortbewegung in der Luft, und zwar

1. der schnellen Ortsveränderung im engeren Lebensbereich, z.B. im eigenen Territorium, bei der täglichen Nahrungssuche, beim Wechsel zwischen verschiedenen Fixpunkten im Alltag des Vogels (Badeplatz, Tränke, Nahrungsgründe, Nistplatz etc.),
2. der plötzlichen Flucht und
3. der Überwindung großer Entfernungen bei Verknappung der Nahrungsressourcen (Invasionsvögel), beim Zug zwischen Überwinterungs- und Brutquartier (Zugvögel), beim Umherstreifen "Wandern" der Vogelarten (z.B. Rosenstar, *Sturnus roseus*). Die enormen Flugleistungen ermöglichen manchen Vogelarten die Besiedlung "extremer" Lebensräume, die sie bei relativ günstigen Klimabedingungen nutzen und denen sie bei klimatisch ungünstigen Verhältnissen ausweichen (z.B. Arktis).

Mit der Flugfähigkeit ist ein Vogel bei der Fortbewegung vom Boden unabhängig. Doch hierin besteht nicht die einzige Leistung der Flügel. Den weiteren Aufgaben des Vogelflügels, auch im Bereich des Sozialverhaltens, sind wir uns weit weniger bewußt.

Hier ist auch der Hinweis angebracht, daß ja längst nicht alle (erwachsenen) Vögel fliegen können; das gilt für die Straußenvögel, Pinguine und viele flugunfähige Inselformen.

Schon die Färbungs- und Zeichnungsmuster der Flügel vieler Vogelarten liefern einen Anhaltspunkt für die Annahme, daß der Flügel im Bereich der zwischentierlichen Verständigung Aufgaben erfüllt. Die Möglichkeit des Verdeckens bzw. Verbergens auffälliger Flügel Federn war neuerdings Gegenstand experimenteller Unter-

suchungen am Rotschulterstärling (*Agelaius phoeniceus*) von SMITH (1972), PEEK (1972) und HANSON & ROHWER (1986) (s. 5.2.).

Die Flügel können auch mittelbar das Erscheinungsbild eines Vogels beeinflussen, nämlich durch Zudecken bzw. Sichtbarmachen bestimmter Partien des Körpergefieders. Ein gutes Beispiel für das Flügel schlagen als innerartliches Signal führt CROOK (1964) an. Die Männchen vieler Webervogel-Spezies (Ploceinae) fordern die Weibchen mit artcharakteristischem Flügelgebrauch zum Nestbesuch auf. Dabei hält z.B. das Blutschnabelweber-Männchen (*Quelea quelea*) die Flügel vollständig entfaltet nach oben und zittert hin und wieder mit der Flügelspitze, während es sich in aufrechter Position auf oder in der Nähe des begonnenen Nestes befindet. Das Männchen des Manyar webers (*Ploceus manyar*) nimmt auf oder nahe dem Nest ebenfalls eine aufrechte Stellung ein, öffnet aber die Flügel schräg nach oben maximal und schlägt kräftig mit ihnen ungefähr zehnmal in 2 s. Bei einer verwandten Art, dem Safranweber (*P. xanthops*), dagegen trägt das Männchen die Flügel geschlossen am Körper, während es in der Nähe des Nestes an einem Zweig hängt. Man kann das Verhalten des Flügels zur ethologischen Unterscheidung von Arten heranziehen. Auch unter dem Gesichtspunkt eines artisolierenden Mechanismus läßt sich die unterschiedliche Verwendung des Flügels diskutieren, wie etwa bei den Zwillingarten Sommer- (*Regulus ignicapillus*) und Wintergoldhähnchen (*Regulus regulus*). Während das Weibchen des Sommergoldhähnchens das Männchen mit Flügelschlagen zur Kopulation auffordert, verharret das Weibchen des Wintergoldhähnchens vor der Paarung vollkommen ruhig (THALER 1979).

Bei tierpsychologischen Untersuchungen fand ich im afrikanischen Lappenstärk *Creatophora cinerea* eine Vogelart mit einer Fülle an Ausdrucksweisen des Flügels, die in unterschiedlichen sozialen Situationen auftreten. Bevor ich darauf in einzelnen eingehen, seien einige herausragende Eigenschaften der Biologie dieser hochsozialen Starenart skizziert.

Der Lappenstärk lebt außerhalb der Brutzeit in Schwärmen (LIVERSIDGE 1961). Die Brut erfolgt in großen, komplex strukturierten Kolonien, die auf engem Raum normalerweise bis zu einige hundert Nester umfassen (HOESCH 1936, LIVERSIDGE 1961, UYS 1977a). Bei Heuschreckenmassenvermehrung jedoch werden schlagartig Kolonien errichtet, die aus Tausenden von Nestern

bestehen (vgl. HOESCH 1936 und LIVERSIDGE 1961). Die Kolonien sind untergliedert in einzelne und miteinander "verflochtene" Nester, zahlenmäßig überwiegen letztere (LIVERSIDGE 1961). Solche "Nestergemeinschaften" bestehen aus 2-8 Nestern. 2-3 Nestergemeinschaften finden sich in einem Baum (s. WEBB 1951). Die Nester werden in Acacia-Arten (LIVERSIDGE 1961, UYS 1977b, MARTIN in UYS 1977a, DEAN 1978, PAXTON & COOPER 1986), neuerdings auch in eingeführten Eucalyptus-Bäumen (UYS 1977a) errichtet. Die Nisthöhe beträgt etwa 2-6 m (LIVERSIDGE 1961). Das Brutgeschäft wird in der Kolonie hochsynchronisiert durchgeführt (LIVERSIDGE 1961, PAXTON & COOPER 1986).

Eine weitere biologische Besonderheit des Lappenstärks besteht in der außerordentlich großen Variabilität im Aussehen des Kopfbereichs (CRANDALL 1949, HAMILTON 1959, LIVERSIDGE 1961, DEAN 1978). Weit weniger beachtet wurde die immense Variabilität in der Färbung des Flügels (s. SONTAG 1983). Die beiden Körperbereiche zusammengenommen machen den Lappenstärk zu einer der morphologisch variabelsten Vogelarten. Es ist hierbei hervorzuheben, daß keine Rassen unterschieden werden (WOLTERS 1975-1982).

Meine Gefangenschaftsstudien ergaben, daß der komplexen Soziologie des Lappenstärks ein reiches Inventar sozialer Verhaltensweisen entspricht. Voraussetzungen für eine wichtige Rolle der Flügel als Ausdrucksmittel bestehen

1. in der oben bereits erwähnten außerordentlichen Variabilität in der Flügelfärbung und
2. in dem unterschiedlichen und vielseitigen Gebrauch der Flügel in zahlreichen sozialen Situationen.

Bereits in einer früheren Arbeit wies ich auf die Vielfalt im Ausdruck des Flügels im Bereich des Sozialverhaltens hin (SONTAG 1981); die damalige Liste läßt sich um weitere Verhaltensweisen ergänzen.

In der folgenden Arbeit sollen die Ausdrucksmöglichkeiten des Flügels dargestellt werden. Zunächst werde ich kurz auf die Flügelfärbung, Unterschiede darin, deren Ursachen und die daraus ableitbaren möglichen kommunikativen Auswirkungen eingehen. Die nachfolgenden Verhaltensbeschreibungen schließen auch die Verhaltensweisen des Flügels ein, denen primär keine soziale Funktion zukommt, mit denen aber auch soziale Phänomene einhergehen bzw. bei denen solches zu vermuten ist (s. auch 4.8.). In der Diskussion wird der

Versuch unternommen, zu einer Klassifikation und Bewertung des Flügelaustrucks innerhalb der Ökologie und Soziologie des Lappenstars zu gelangen.

2. Tiere, Unterbringung, Methode

Die Untersuchungen führte ich durch in der Flughalle des Vogelhauses des Zoologischen Gartens Frankfurt/Main, in einem Volierenkomplex in einem Garten in der Nähe von Mainz (Innenkäfig: 1,8 x 2 x 2,2 m, Außenkäfig: 6 x 3 x 2,9 m), im Stadtpark in Mainz und in einem Volierenkomplex (mit Volieren von jeweils 5 x 3 x 2 m Größe) auf dem Universitätsgelände in Mainz.

Anzahl der beobachteten Tiere: über 40. Die in der erwähnten Gartenvoliere untergebrachten Individuen werden nachfolgend als Gruppe NO bezeichnet. Methoden: Schreibprotokolle, Zählprotokolle, Photographien; quantitative Gruppenbeobachtungen mit nachfolgender Photographie der Flügeloberseiten der Gruppenmitglieder.

A b k ü r z u n g e n : M. = Männchen; W. = Weibchen.

3. Variabilität des Flügels, ihre Ursachen und mögliche Bedeutung

Die Schwungfedern sind (ebenso wie die Steuerfedern) braun bzw. schwarz und variieren somit deutlich in der Farbe. Extreme inter-individuelle Unterschiede finden sich in der Färbung bzw. Zeichnung der Alula und des Kleingefieders der Flügeloberseite. Die größte, d. h. äußerste Alula-Schwinge ist immer dunkelfarbig. Die Deckfedern sind braun, schwärzlich, grau, weißlich, weiß oder farblich inkonsistent. Meine Darstellung konzentriert sich auf den Bereich der großen Flügeldecken.

Die Vielfalt im Aussehen der Flügel beruht auf verschiedenen Faktoren: dem Geschlecht und Lebensalter der Träger sowie noch nicht genauer analysierten individuellen Unterschieden. Durch die folgenden Befunde läßt sich die Ausbildung der Variabilität zu einem erheblichen Teil erklären. Änderungen in der Farbgebung vollziehen sich in der Mauser. Weiße Partien treten in der Gegend der innersten Handdecke zuerst auf. Mit steigendem Alter des Tieres ist das Deckgefieder zunehmend heller. W. verfügen i.a. über weniger weißes Deckgefieder als M.; sie bekommen später als letztere

die ersten weißen Gefiederpartien.

Im Flügel kommen häufig Schwarzfärbung des Großgefieders und ausgeprägte Helligkeit des Kleingefieders gemeinsam vor. In einer 8-köpfigen Lappenstar-Gruppe (3 M., 5 W.) zeigten die 3 M. diesen starken Farbkontrast und unterschieden sich darin von den W. Die Flügelzeichnung liefert demnach Hinweise zum Geschlecht und zum Alter von Lappenstaren und kann als individuelles Kennmal aufgefaßt werden.

4. Die Verhaltensweisen, ihre Träger und Bedeutung

4.1. Fliegen und Flugunruhe

Bereits vor dem Abfliegen nimmt ein Lappenstar eine charakteristische Stellung ein, wobei sich der Flügelbug deutlich vom Körper absetzt (vgl. Abb. 1b), der Bauch tief gehalten (Abb. 1a) und der Kopf nach vorn gerichtet werden.



Abb. 1a : Ein Weibchen in Abflugstimmung.

Im Zoo Frankfurt geborene Tiere zeigten ein Flügel-schlagen am Standort, das sich aus der beschriebenen Flügelstellung herleiten läßt. Das Verhalten sah ich zuerst bei 2 M.; beide M. wiesen eine schwarz-weiße Flügelkontrastierung und Lappenbildung auf. Sowohl langsames, angedeutetes als auch deutlich ausgeprägtes Flügelschlagen war zu beobachten. Hierbei konnten die weißen Bürzelfedern zum Vorschein kommen, die beim ruhenden Vogel unter den Flügeln verborgen sind.

Beim Flug ist die Flügelzeichnung frei sichtbar, ebenso das Bürzelgefieder, das sich vom Rücken- und Steuergefieder deutlich abhebt. Vermutlich dient es als Flug-signal und dem Zusammenhalt fliegender Lappenstarver-bände.



Abb. 1b :
Ein prächtig gezeichnetes Männchen (Schwarz-links, Gruppe NO) in Abflugstimmung. Sehr deutlich ist der abgesetzte Flügelrand zu erkennen.

Flugruhe-Phasen treten morgens und (vor allem an düsteren Tagen) spätnachmittags und abends auf, bei bedecktem Himmel ausnahmsweise auch zu anderen Tageszeiten. Die Flugaktivität kann auf einzelne Gruppenmitglieder beschränkt bleiben und unterliegt Schwankungen. Sie kann, muß aber nicht ansteckend wirken. In

Flugaktivitätsphasen wird lebhaft gerufen (Kontakt-rufe). Hier sei angefügt, daß Lappenstare im natürlichen Lebensraum Schlafplätze aufsuchen, auf denen sie in großer Zahl nächtigen (LIVERSIDGE 1961).

Bereits vor dem Erreichen der Flugreife schlagen junge Lappenstare "anfallartig" heftig und laut mit den Flügeln im Nest.

4.2. Rekeln

Zwei Rekelformen betreffen die Flügel:

1. Beide Flügel werden nach oben gedrückt. Dabei heben sie sich leicht vom Körper. Der Armteil wird nach oben gerichtet, der Handteil ist zum Arm abgeknickt. Schließlich wird der Flügel ganz nach oben gestreckt. Die Bewegung braucht nicht vollständig abzulaufen; sie kann auf den ersten oder die ersten beiden Teile der Handlung beschränkt bleiben.
2. Ein Flügel wird nach hinten gestreckt (Abb. 2), wobei die (individuelle) Zeichnung der Flügeloberseite deutlich zum Vorschein kommt. Gleichzeitig löst sich der zur selben Körperseite gehörige Fuß von der Unterlage, und das Bein wird nach hinten gestreckt.

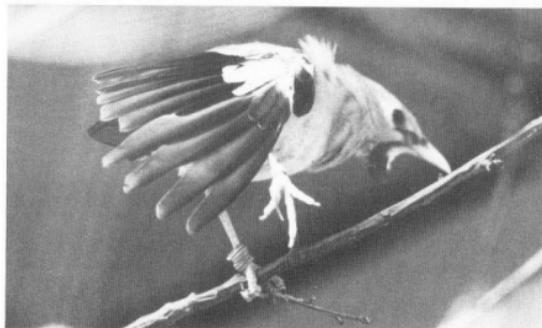


Abb. 2 : Durch die Streckbewegung einer Körperseite wird das (individuelle) Zeichnungsmuster der Flügeloberseite sichtbar. (Männchen Blau-Blau-links, Gruppe NO)

4.3. Erregung

Oft tritt bei "Erregung" Flügelzucken auf. Einen Sonderfall stellte in der Gruppe NO W. Rot-rechts dar, das manchmal hektisch umherflog und abrupte Bewegungen ausführte, ohne daß ein Anlaß gegeben war.

4.4. Badeverhalten (s. Abb. 3, 4)

Nach anfänglichen Badehandlungen ohne Flügelgebrauch schlägt ein Lappenstar gleichzeitig mit dem Eintauchen von Kopf und Schnabel mit den Flügeln zunächst ein wenig nach unten, schließlich ins Wasser. In der darauffolgenden Phase tunkt er Kopf und Brust ein, schmettert die Flügel ins Wasser und läßt das angehobene Steuer ins Wasser fallen; auch nach dem Auftauchen fährt er fort, mit den Flügeln ins Wasser zu schlagen. Nach dem Bad trocknet er sich ein erhebliches Stück über dem Boden. Im Innenkäfig stellte ich ein Schlagen der ausgebreiteten Flügel am Ort fest; vielleicht wird in diesen Fällen die Bade-Appetenz nicht vollständig befriedigt, oder die nach dem Verlassen der Badeschale zurückgelegte Flugstrecke ist nicht ausreichend weit. Eine charakteristische Nachbadehandlung stellt das Flügelschmettern dar, wodurch Wassertropfen weggeschleudert werden. Dabei kippt das Tier den Rumpf nach vorn-unten, das Steuer wird heftig bewegt, der Kopf mit den aufgestellten Oberkopffedern weist nach vorne; durch die heftigen Bewegungen der Flügel entsteht ein auffälliges Geräusch.



Abb. 3 : Wasserbaden. Hierbei ist Stimmungsübertragung zu bemerken.



Abb. 4 : Trocknen nach dem Wasserbad

Eine weitere charakteristische Nachbadehandlung läßt sich mit dem "scherenartigen Flügelschauern" beobachten; dabei werden die Flügel seitwärts hin und her geschleudert, übereinander gestrichen und ineinander gerieben.

Beim Trockenzittern spreizt das Tier Steuer- und Schwungfedern und hält die Flügel dachartig an die Rumpfoberseite.

Auch mittelbar wird der Flügel bei der Körperpflege eingesetzt: Der Lappenstar kratzt sich "hintenherum", senkt also einen Flügel, hebt über diesen das Bein der gleichen Körperseite und bearbeitet nun die entsprechende Partie des Kopfbereichs. Bei einer weiteren Trocknungshandlung nach dem Baden fährt das Tier mit dem Flügel zum Kopfbereich.

4.5. Sonnenbaden

Während das Baden im Wasser eindeutig der Reinigung des Körpers und Gefieders dient, ferner auch den Kreislauf des Tieres anregt, ist die Funktion des Sonnenbadens

beim Vogel weit weniger klar. LÖHRL (1971) weist auf sechs denkbare Aufgaben dieses Verhaltensbereiches hin: 1. Wärmeabsorption, 2. zunehmende Beweglichkeit der Ektoparasiten, die danach leichter entfernt werden mögen, 3. Gefiedertrocknen, 4. Vitamin D-Produktion, 5. Beeinflussung der Mauser, 6. Verflüssigung des Bürzeldrüsensekretes.

Hier kann keine umfassende Erörterung der Bedeutung dieses auffälligen Verhaltens vorgenommen werden. Zu berücksichtigen sind die verschiedenen Handlungen, die dem Sonnenbaden zugeordnet werden; deren vier sind beim Lappenstar zu beobachten. Zudem kann Sonnenbaden an unterschiedlichen Örtlichkeiten erfolgen. Dabei können individuelle Zeichnungsmuster der Flügeloberseite deutlich zur Geltung kommen.

- (a) Beim Bauchwärmen wird die Unterseite den Sonnenstrahlen zugewandt und der Flügel der zur Sonne orientierten Körperseite ein wenig heraufgezogen.
- (b, c) Lassen Lappenstare das Großgefieder bescheiden, breiten sie horizontal zur Körperlängsachse einen (Abb. 5) oder beide Flügel aus, wodurch das Rückengefieder weitgehend unbedeckt bleibt, und fächern die Steuerfedern breit. Die (individuelle) Flügefärbung wird hierbei deutlich präsentiert.



Abb. 5 : Sonnenbaden auf dem Boden mit einem entbreiteten Flügel.

- (d) Einmal sah ich ein Tier am Boden beide Flügel teilweise entfalten.
- (e) Sonnenbäder nehmen Lappenstare auf dem Boden oder im Geäst. Ich beobachtete, daß der ausgestreckte Flügel sich dabei im Gezweig abstützt.

In einer daraufhin näher beobachteten Gruppe (Gruppe NO) bemerkte ich auch zahlreiche Unterschiede im Gebrauch dieses Verhaltenskomplexes. Die Reaktionsbereitschaft zum Sonnenbaden schwankte unter den Gruppenmitgliedern.

Ein Beispiel inter- und intraindividuelle Unterschiede sei angefügt: Im ersten Sommer sah ich fast nie Sonnenbaden unten in der Voliere. Im Jahr darauf wandelte sich das Bild vollkommen; lediglich M. Blau-blau-links sonnte sich oft und ausgiebig auf einem Ast. Es ist anzunehmen, daß die Lappenstare mit der Eingewöhnung die ursprünglich bestehende "Vorsicht" z. T. abgelegt hatten und nun auf dem Untergrund dem Sonnenbaden nachgingen. Unter natürlichen Bedingungen ist mit Bodenfeinden zu rechnen. Dort stellt der Boden für einen Singvogel einen ungünstigen Ausgangspunkt für die Flucht und Feindvermeidung dar.

Kehren wir kurz zu dem eingangs angeschnittenen Fragenkreis zurück, welche Aufgabe(n) Sonnenbaden erfüllt, so können einige Beobachtungen zur Eingrenzung der biologischen Bedeutung dieses Verhaltensbereiches beim Lappenstar beitragen:

1. Im Zusammenhang mit Sonnenbaden tritt Kratzen des Kopfes auf (Bedeutung in der Mauser?).
2. Das im nächsten Abschnitt besprochene "Hitze" Verhalten kann - muß aber nicht - dem Sonnenbaden folgen; umgekehrt ist es nicht an ein vorausgehendes Sonnenbad gebunden.
3. An ein Wasserbad schließen Lappenstare kein Sonnenbad an.
4. Bei einem gesundheitlich anfälligen Tier wurde besonders viel Sonnenbaden festgestellt (therapeutische Funktion?).

4.6. Verhalten bei "Hitze"stau

Dabei legen Lappenstare die Federn ganz eng an den Körper, wodurch sie sehr schmal erscheinen, und halten Ober- und Unterschnabel auseinander; der Flügelbug hebt sich vom Rumpf deutlich ab.

4.7. Einemsen

Der Lappenstar ist eine der wenigen afrikanischen Vogelarten (vgl. WHYTE 1981), bei denen dieses Verhalten bislang nachgewiesen werden konnte. Er zeigt das sog. "aktive" Einemsen. Dabei ergreift er eine oder mehrere(?) Ameisen mit dem Schnabel und führt diesen zu dem ruckartig hochgerissenen, vom Rumpf abgewinkelten Flügel. Der "behandelte" Flügel wird ein Stück auseinandergezogen (s. Abb. 6).



Abb. 6 : Einemsen (Tier: oben Mitte). Beachte die Ansammlung von Individuen.

4.8. Soziale Auswirkungen selbstbezogener Handlungen
Das bisher behandelte Verhalten umfaßt selbstbezogene Handlungen, die der Aufrechterhaltung oder Förderung der eigenen Stoffwechselaktivität, der Körperpflege und der Fortbewegung dienen, denen aber auf Grund ihres charakteristischen Erscheinungsbildes bzw. Verlaufes auch Ausdrucksqualität zukommt. Die soziale Komponente wird zumindest im Falle der Stimmungsübertragung offenkundig; dabei scheinen (die betreffenden) Verhaltensseinheiten als solche vom Artgenossen erkannt zu werden. Stimmungsübertragung ließ sich beim Baden eindeutig feststellen. Allein die Tatsache, daß sich

Individuen den gleichen eigenbezogenen Aktivitäten häufig zusammen widmen, spricht für eine gewisse soziale Bedeutung wenigstens bei einem Teil dieser Handlungsbe-
reiche, wie z.B. dem gemeinschaftlichen Sonnenbaden. In einem Fall gemeinsamen Sonnenbadens berührten sich sogar zwei Individuen. Diese Beobachtung ist deshalb so bemerkenswert, weil Lappenstare als ausgesprochene Distanztiere sonst kaum miteinander Körperkontakt aufnehmen.

Deutlicher noch als in den vorgenannten Situationen zeigt sich der Sozialbezug primär nicht sozialer Verhaltensweisen während der Flugruhe-Phasen, in denen Lappenstare gemeinsam umher-, ja sogar (fast) gleichzeitig von ihrem Standort abfliegen. Dabei wird das unter den Flügeln liegende, auffallende Merkmal der weißen Bürzelfedern sichtbar. Hier ist also der Flügel an der Bildung eines Signals beteiligt, ohne selber Element des betreffenden Signals zu sein.

Sozial bedeutsam dürfte auch sein, daß bei bestimmten Handlungen (Rekeln, Fliegen) klassentypische und individuelle Merkmale der Flügelzeichnung zum Vorschein kommen (vgl. Abb. 5.).

Bei der vor dem Abflug beobachteten Körperstellung (s. 4.1.) handelt es sich möglicherweise nicht (mehr) um eine echte selbstbezogene Handlung, sondern um ein Verhalten, das ganz im Dienste innerartlicher Mitteilung und womöglich der Gruppensynchronisation steht.

4.9. Soziale Verhaltensweisen i. e. S.

Die folgenden Abschnitte behandeln die sozialen Verhaltensweisen im engeren Sinne, bei denen der Flügel bewegt oder in charakteristischer Weise präsentiert wird. Sie haben meist primär Mitteilungsfunktion.

4.9.1. Aggression

Den Flügeln fällt bei Auseinandersetzungen zwischen Individuen, die sich einander gegenüber befinden, schon als Balancierorgan eine wichtige Aufgabe zu. Flügel, Kopf und Schnabel wirken bei aggressiven Handlungen zusammen. Oftmals drohen sich Lappenstare an, indem sie Kopf und Schnabel nach vorn stoßen und den Flügel über den Rücken heben bzw. hochreißen. In der daraufhin näher untersuchten Gruppe NO waren solche Konflikte gerade zwischen den Individuen mit markant

schwarz-weiß gezeichneten Flügeln auffallend häufig zu beobachten. Stimmlich werden Auseinandersetzungen dieser Art von kräftigem Schreien, nur schwer zu lokalisierendem "gedämpften" Schreien oder Piepen begleitet.

Aggressivität kann sich auch in einem kurzen Anheben des geschlossenen Flügels ausdrücken. In der Gruppe NO bemerkte ich bei M. schwarz-links vor einem potentiellen Angriff eine betonte Präsentierung des Flügels: Dieses M. mit markant schwarz-weißer Flügelzeichnung hielt den Flügel vorn vom Rumpf gut abgesetzt und richtete währenddessen den Schnabel auf den gegnerischen Artgenossen. Der Flügel wirkte, obwohl zusammengefaltet, langgezogen, hierbei kam seine farbliche Kontrastierung besonders deutlich zur Geltung. In dieser Haltung zögerte das Tier mit der Annäherung an den - ihm unterlegenen - Widersacher.

4.9.2. "Ungerichteter" Gesang und "Zwitschern"

Die gesanglichen Äußerungen lassen sich in den eigentlichen Gesang und in das sog. "Zwitschern" unterteilen. Der eigentliche Gesang wird vom M. entweder auf ein W. bezogen (s. 4.9.3.) oder ungerichtet vorgetragen. Er ist verhältnismäßig klar strukturiert. Demgegenüber umfaßt das sog. "Zwitschern" äußerst vielfältige Lautgebungen mit einer weniger komplexen strukturellen Organisation. Es schließt auch den Gesang der W. ein. "Zwitscher"-Gesang kann dem Vollgesang recht nahekommen.

"Ungerichteter" Gesang wird zwar nicht unmittelbar sexuell an den Geschlechtspartner adressiert, und ihm kommt auch keine territoriale Markierungsfunktion zu (SONTAG 1985); doch dürfte eine soziale Bedeutung von den häufigen gemeinschaftlichen Singphasen abzuleiten sein. "Ungerichteter" Gesang wird optisch von Körperbewegungen begleitet, darunter einem Auf- und Abschlagen der Flügel, das angenähert als heftiges "Flügelwackeln" bezeichnet werden kann (vgl. Abb. 7). Hierbei treten weitgehend die äußeren Flügelmerkmale deutlich zutage und damit auch individuelle Verschiedenheiten in der Flügelgefärbung. Ferner bestehen in der Art der Flügelbewegung individuelle Unterschiede. In Gruppe NO behielt M. Weiß-links die Flügel dicht am Körper und versetzte hauptsächlich die Handteile in Unruhe, dagegen hoben und senkten M. Schwarz-links und M. Blau-Blau-links die Flügel ganz.



Abb. 7 : Singendes Männchen (Blau-Blau-links, Gruppe NO) mit für "ungerichteten Gesang" typischem Flügel "wackeln" und mit der Tendenz hin zu "frontaler Balz" (für dieses Männchen - eventuell auf Grund seiner Stellung in der Gruppe - charakteristisch; auch ein Beispiel für Unterschiede im Balzverhalten unter den Männchen).

Zwar erfolgen beim "Zwitschern" auch Bewegungen, doch sind sie oftmals oder stets weit weniger auffällig als beim "ungerichteten" Gesang. So ist häufig kein "Flügelwackeln" festzustellen. In Gruppe NO zeigten es die W. lange Zeit nie. Schließlich beobachtete ich es bei zwei der W., und dies selten und erst, als die beiden W. fast zwei Jahre alt (oder älter?) waren.

4.9.3. Balz des Männchens

Die Balz besteht aus Gesang und optischen Elementen, worauf ich in dieser Zeitschrift bereits kurz hingewiesen habe (SONTAG 1985). Dazu gehört auch die Präsentierung der Flügel. Zunächst senkt und spreizt das M. den Flügel leicht, der dem umworbenen W. zugewandt ist, hält ihn aber nahe an den Körper. Weiße Handdeckenpartien werden dadurch sichtbar. Dieser seitlichen Zurschaustellung folgt eine mehr frontale Zuwendung (Abb. 8). Beide Flügel werden von den Flanken abgehoben und v i b r i e r e n. Die Flügel erreichen eine Stellung etwa waagrecht zur Unterlage. Dabei

treten die Zeichnungskontraste von Schwingen, Decken und Schulterfedern prägnant hervor. Individuelle Unterschiede in der Färbung der Decken werden deutlich. An der Frontal-Balz ist als auffallendes Ausdrucksmittel auch das aufgeblähte Kleingefieder beteiligt.



Abb. 8 : Männchen Weiß-links (Gruppe NO) (Pfeil im Bild) läßt bei der Balz die Federn der Unterseite seitwärts ("schildartig") von den Flanken "abstehen": ein weiterer Fall individueller Abweichung im männlichen Balzverhalten.

Die Rückenfedern werden abgespreizt. Das maximal gesträubte Bürzelgefieder hebt sich von den gespreizten dunklen Steuerfedern markant ab. Weiteres zur Balz: SONTAG (i. Vorb.); individuelle Eigenheiten: s. Abb. 7 und 8.

Modifikationen der Flügelstellung sind bei sexueller Synchronisation der Geschlechter zu beobachten, wenn das W. in der Nähe des M. bleibt. Das balzende M. hält dann die Flügel wieder näher (Abb. 11a) und oft dabei ungleich dicht am Körper.

4.9.4. Abweisung des Männchens durch das Weibchen
Das W. verfügt über ein vielfältiges und fein differenziertes System von Verhaltensweisen, mit dem es die Werbung des M. abweisen kann. Der Flügel spielt hierbei eine wesentliche Rolle.

Dem balzenden Männchen gegenüber kann ein nicht - k o p u l a t i o n s b e r e i t e s Weibchen auf unterschiedliche Weise reagieren: Es weicht vor ersterem aus, oder es richtet oder stößt den Schnabel auf das M. zu, oder es dreht den Kopf nach hinten und steckt ihn ins Gefieder ("Scheinschlafen"). Eines der beobachteten W. zeigte sein sexuelles Desinteresse durch ein kurzes Anheben des geschlossenen Flügels an. Eine ausgeprägte generelle asexuelle (= nicht-sexuelle) Stimmungslage äußert sich in Kopfgefiedersträuben; bei Verstärkung dieser Motivationslage kommt Flügelzittern hinzu (Abb. 9).



Abb. 9 : Flügelzittern als sexuelle Abweisung.

Flügelzittern in diesem Funktionsbereich erinnert im Erscheinungsbild an die Flügelbewegungen des auf sich aufmerksam machenden jungen Lappenstars (s. 4.9.10.). Im Gegensatz zu diesem ist der Flügelzitternd sexuelles

Desinteresse verratende Altvogel ausgesprochen still. Auch das M. zeigt mit Kopfgefiedersträuben und Flügelzittern generell asexuelle Stimmung an.

Die Flügelzeichnung fällt bei den Abweisungshandlungen in weit geringerem Maße ins Auge, wenn überhaupt, als etwa bei der Balz des M.

4.9.5. Weibliche Werbung

Auch das W. kann die sexuelle Aktivität einleiten. Dabei nimmt es typische Körperstellungen ein. Zwar werden die Flügel weder bewegt noch auf andere Art betont exponiert; in vielen der geierartigen Posen jedoch, in denen sich ein W. im sexuellen Kontext präsentieren kann, wirkt die Kontur des oberen Flügelrandes kantig (s. Abb. 10) und hebt sich dadurch sehr deutlich von den anderen Flügelstellungen des W. ab. Sexuelle Stimmung bringt das W. auch durch Flügelzucken zum Ausdruck.



Abb. 10 : "Geierstellung" eines Weibchens.

Bei der Paarungsaufforderung (Abb. 11) hat das W. die Flügel "verkrampft" und hält die Handschwingen gespreizt, wobei die Handspitze nach unten weist. Die Bürzelfedern sind unbedeckt. Optisch am auffallendsten sind die schleudernden Bewegungen des Steuers; dagegen verblaßt das heftige (obligate?) vibrierende Zittern der Handschwingen.



Abb. 11 : Fortgeschrittene Balz eines Männchens (links) und Paarungsaufforderung eines Weibchens (rechts). Beachte die Flügelstellung des Weibchens.



Abb. 12 : Bei diesem Kopulationsversuch ist die markante Flügelzeichnung dieses Männchens mit den hellen Oberen Großen Deckfedern gut zu erkennen.

4.9.6. Kopulation und "Nachbalz"

Bei der Begattung (s. auch Abb. 12) hält sich das M. mit den Füßen auf der Oberseite des W. fest und schlägt währenddessen mit den Flügeln. Sofort nach Beendigung der Kopulation sucht es einen Ort außerhalb der unmittelbaren Umgebung des W. auf. Es nimmt eine spezifische, besonders auffällige Form der "Geierhaltung" ein, wobei es die Flügel betont langsam an den Körper holt. In dieser Pose stellt es sich steil auf und bläht das Bauchgefieder. Es verharrt in dieser Stellung. Die (farblich in sich kontrastierenden und schillernden) Flügel liegen dem Körper geierartig an und sind etwas gespreizt; dabei wirken sie an den Außenrändern des Körpers kantig und in ihrer augenblicklichen Längsachse markant längsgefaltet. Wegen des aufgepumpten Rumpfes wirkt der Kopf mit dem nach vorn bzw. nach unten deutenden Schnabel schmählig. - Weiteres über die "Geierhaltungen" des M.: s. 4.9.12.

4.9.7. Die "Wappenadler-Pose"

Eine Sonderstellung unter den weiblichen Körperstellungen nimmt die "Wappenadler-Pose" ein (Abb. 13), die das W. dem M. gegenüber zeigen kann und dessen Bedeutung noch nicht eindeutig geklärt ist.



Abb. 13 : Wappenadler-Stellung des Weibchens.

Sie scheint einem Konflikt zwischen Aggressivität und "Bindungsstreben" an einen oder den männlichen Partner zu entspringen. Die Flügel werden dabei unmittelbar nach der Landung des W. beim M. für kurze Zeit wappennadlerartig vom Körper abgespreizt. Die "ritualisierte" Pose dient möglicherweise der Anpaarung an ein M. oder der Auffrischung der Bindung zwischen den Partnern zu Beginn einer neuen Brut.

4.9.8. Flügel-Darbietung in Nestnähe

In Gruppe NO ließ sich an Lappenstaren bei ihrer Annäherung an den Nistplatz und in dessen Nähe oft eine Haltung beobachten, in der die Flügel außen etwas vom Rumpf abstehen; sie liegen dabei etwa in einer Ebene und stoßen auf dem Rücken aneinander; dadurch bilden sie eine gemeinsame große dreieckige Fläche. Diesen Ausdruck sah ich in reiner Ausprägung nur bei den M. Schwarz-links und Weiß-links. Beide M. verfügen über besonders kontrastreiche schwarz-weiß gezeichnete Flügel. Zumindest im Ansatz war eine solche Haltung auch bei einem W. zu sehen. Wahrscheinlich ist es unter beiden Geschlechtern verbreitet.

4.9.9. Warnen

Ein W. warnte zur Zeit der Jungenaufzucht optisch-akustisch, indem es markantes heiseres Schreien hervorbrachte und im gleichen Augenblick den Flügel ruckartig ein Stück vom Rumpf abhob. Dieses W. besaß keine hellen oberen Flügeldeckfedern. Bei zwei anderen Starenarten, dem Hirtenstar (*Acridotheres tristis*) und dem Braunmaina (*A. fuscus*), hatte ich im Freiland in Nepal ein ähnliches Verhalten - vermutlich ebenso wie bei dem erwähnten Lappenstar-W. als Reaktion auf (potentielle) Bodenfeinde - festgestellt. Bei den beiden Arten weisen alle Individuen einen einheitlichen weißen Flügel Spiegel auf.

4.9.10. Bettelbewegungen des Jungvogels

Vorauszuschicken ist, daß Jungvögel auf der Flügeloberseite niemals weiße Deckfedern haben. Wenn sie um Futter betteln, zittern ihre Flügel heftig. Das helle Bürzelgefieder ist dabei zu sehen.

4.9.11. Flügelzittern in anderen sozialen Situationen
Bereits in Abschnitt 4.9.4. wurde das Flügelzittern beider Geschlechter beim Vorliegen asexueller Stim-

mung behandelt. Demgegenüber ist das äußerlich damit übereinstimmende Flügelzittern, das in den beiden nachstehend skizzierten Konstellationen auftrat, sehr schwer zu deuten. Beide Konstellationen ergaben sich in Gruppe NO. In dieser Gruppe beobachtete ich kurz nach dem Schlupf von Jungvögeln Flügelzittern zunächst bei zwei nicht mit einer Aufzucht beschäftigten adulten Individuen (einem M., einem W.), später, am 14. Lebens-tag des einzigen, noch überlebenden Jungen, auch bei dessen Mutter. Auffallenderweise wurde genau oder fast genau zu diesem Zeitpunkt die Brutpflege vernachlässigt. Hier ist der Hinweis angebracht, daß Lappenstare nicht selten im Freileben unter gewissen Bedingungen ihre Jungen aufgeben (s. z. B. HOESCH 1936, LIVERSIDGE 1961). Das gesamte Verhaltenssyndrom umfaßte neben dem Flügelzittern weitere Elemente: Aufstellen der Kopffedern (wodurch bei den beiden W. ein <teilweise> "Verschwinden" des nackten Schläfenstreifs bewirkt wurde), Sichtbarkeit des Bürzelgefieders, Steuerspreizen, keine Lautäußerung. Im zweiten Fall zeigte ein W. Flügelzittern, das in der Gruppe eine sozial tiefe Stellung einnahm. In Situationen, in denen sich dieses W. in einem Konflikt zwischen Annäherungstendenz und sozialer Unterlegenheit zu befinden schien, trat solches Flügelzittern auf. So ließ sich das Tier bei Angebot von Ameisen, anziehenden Beute- oder Einemsobjekten, in einiger Entfernung vom "Ameisenplatz" nieder, blickte dorthin und zeigte Kopffiedersträuben sowie Flügelzittern.

4.9.12. Die zentrale Bedeutung der "Geierhaltungen": zusätzliche Beobachtungen

Die "Geierhaltung" tritt in zahlreichen Abwandlungen auf. Außer in den bereits behandelten und gut definierbaren Situationen der weiblichen Werbung (s. 4.9.5.) und der Nachbalz des M. (s. 4.9.6.) kommen "Geierstellungen" jedoch auch in anderen, weniger leicht zu charakterisierenden Zusammenhängen vor, die jedoch biologisch bedeutsam sind.

Zunächst ist hervorzuheben, daß auch außerhalb der Nachbalz M. in Zusammenhang mit sexuellem Verhalten "Geierhaltungen" einnehmen. Allerdings ist deren Funktion nicht klar. Typisch für männliche "Geierhaltungen" ist die aufgeblähte Unterseite. M. scheinen auf die "Geierstellung" eines W. mit der entsprechenden Körperhaltung zu antworten (vgl. dazu Abb. 14). Möglicherweise ist das Auftreten der "Geierhaltung" beim M. ein Hinweis auf weitgehende oder vollständige Synchronisa-

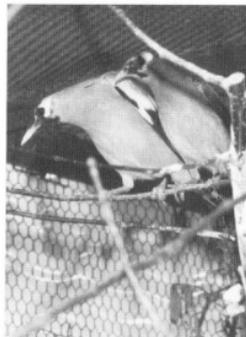


Abb. 14 (oben links): Beide Paarpartner in "Geierstellung".

Abb. 15 (oben rechts): Charakteristische "Geierstellung" von Männchen Weiß-links (Gruppe NO).

tion der Paarpartner.- In Gruppe NO zeigte M. Weiß-links eine abweichende "Geierstellung" (Abb. 15), bei der die obere Flügelregion nicht so deutlich vom Kopfpol abgesetzt und das Steuer leicht, aber doch ins Auge springend angehoben waren.

Weiterhin bieten die Paarpartner zur Brutzeit bei Begegnungen gegenseitig "Geierhaltungen" dar. Hier läßt sich dieser Körperausdruck als "Begrüßungsgeste" auffassen. Doch worin ihre tatsächliche Aufgabe besteht und welcher (welchen) Phase(n) exakt ihr Auftreten zugeordnet werden kann, bedarf noch genauerer Untersuchung.

Die "Geierhaltung" der W. unterliegt in ihrem spezifischen Aussehen beträchtlichen Unterschieden, die z. T. individuell bedingt sind (SONTAG i. Vorb.). Das besondere Gewicht, das die "Geierhaltung" im Verhaltensrepertoire der Lappenstar-W. hat (s. 4.9.5.), drückt sich auch darin aus, daß Brut-W. gegenüber allen Angehörigen des bestehenden Sozialverbandes die "Geierhaltung" präsentieren. Beim Vollzug von "Geierstellungen" schwingt bei W., wenigstens in vielen Fällen, aggressive Stimmung zumindest mit.

Aufgrund des Gebrauchs in einer Vielzahl sozialer Situationen erweisen sich die "Geierhaltungen" als zentraler Verhaltenskomplex des Lappenstars.

5. Diskussion:

Aussehen, Verhalten und Ausdrucksleistungen der Flügel bei Lappenstaren und anderen Vögeln

5.1. Flügelspiegel und benachbarte Gefiedermerkmale: worin liegt ihre Bedeutung bei Staren und anderen Singvögeln?

Auch außerhalb ihrer primären Funktion, dem Fliegen, erfüllen die Flügel biologische Aufgaben; dies wird bei solchen Arten besonders deutlich, die

1. auffällige Flügelabzeichen (Flügelspiegel, Flügelmuster) tragen und/oder die
2. Gefiederpartien aufweisen, die von den anliegenden Flügeln verdeckt werden ("Bürzelfleck").

Beide Merkmalstypen kommen beim Lappenstar vor. Gefieder-Merkmale dieser Art gehören in unterschiedlichen Abwandlungen neben der Ausbildung von Sondermerkmalen in der Kopfreion (nackte Hautpartien etc.) innerhalb der 110 Spezies umfassenden Familie der Stare (Sturnidae) zu den häufig vorkommenden morphologischen Eigenheiten (Beispiele in ALI & RIPLEY 1972, KING et al. 1975). Weitere in dieser Vogelgruppe weit oder allgemein verbreitete Eigenschaften sind die starke Tendenz zu geselliger Lebensweise und die Bildung großer Schlafgemeinschaften; auch auf Koloniebrüten wurde oftmals hingewiesen. Das Sozialsystem des Lappenstars stellt einen Extremfall dar. Bedenkt man die offenkundige Neigung unter den Sturniden zur Schwarm- und Verbandsbildung, liegt es nahe, die erwähnten Gefiederabzeichen mit der Tendenz zur Geselligkeit in Beziehung zu setzen. Flügelspiegel, "Bürzelfleck" und die (bei manchen Arten weißen) Steuerspitzen werden in vollem Umfang bzw. überhaupt erst während des Fluges sichtbar. Sie dürften den Zusammenhalt der Individuen in einem (Sozial-) Verband erleichtern. Zusätzliches Gewicht könnten die Gefiederabzeichen bei Arten haben, die, wie z.B. der Lappenstar, Wanderungen durchführen, bei denen sie große Entfernungen zurücklegen. Großräumiges Zugverhalten ist von etlichen Sturniden bekannt; am geläufigsten ist uns

der Zug des (Europäischen) Stars. Gute Beispiele für den Besitz solcher Gefiederkontrastierungen stellen vier Starenarten dar, die ich in Südost-Thailand beobachtete: Elsterstar (*Sturnus contra*), Hirtenstar (*Acridotheres tristis*), Langschopfmaina (*A. javanicus*) und Schwarzhalsstar (*Gracupica nigricollis*). Dort sah ich sie miteinander Mischverbände bilden. Jede der Arten verfügt über ein eigenes Gefiedermuster (siehe Tab. 1), das bei allen Artangehörigen in gleicher Weise verwirklicht ist (beachte auch Abb. 16).

Tab. 1 :
Zusammenstellung der Gefiedermuster der vier Starten:

| Art | Flügelabzeichen (weiß) | "Bürzelfleck" (weiß) | Steuerspitzen (weiß) |
|-----------------|-------------------------------------|-------------------------|-------------------------|
| Elsterstar | Schulterfleck | ja | nein |
| Hirtenstar | Flügelspiegel auf den Handschwingen | nein | ja |
| Langschopfmaina | Flügelspiegel auf den Handschwingen | nein | ja |
| Schwarzhalsstar | Flügelscheckung | ja | ja |

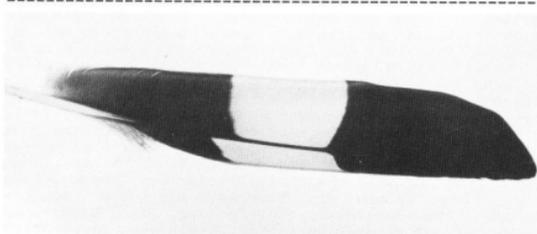


Abb. 16 :
Eine Handschwungfeder des Hirtenstars. Man beachte die scharf umrissenen Konturen des weißen Federfeldes, das zum Flügelspiegel beiträgt. Alle Individuen verfügen über einen, bei dieser Vogelart streng festgelegten Flügelspiegel.

Demgegenüber ist die Flügelfärbung und -zeichnung des Lappenstars enormer intra- und inter-individueller Variation unterworfen: Diese reicht von vollkommener Einheitlichkeit der Flügelfärbung bis zum Vorhandensein eines breiten weißen Federgürtels auf dem (schwarzen) "Untergrund" der Flügelschwingen. Eine Unzahl von Färbungs- bzw. Zeichnungskombinationen liegt "dazwischen".

Eine beträchtliche Abweichung des Lappenstars von den anderen Struniden ist in dessen hochkomplexer Sozialorganisation zu suchen. Hierbei könnten den vielfältigen Flügelmustern eine enorme ordnende Funktion bei der innerartlichen Verständigung zukommen (s. dazu Diskussion: 5.3.). Die Flügelzeichnungen lassen sich u.a. als morphologische Eigenschaften verstehen, welche die individuelle Erkennung durch (die) Gruppenmitglieder oder den Paarpartner erleichtern bzw. ermöglichen könnte. Inwieweit diese Möglichkeiten tatsächlich genutzt werden, ist experimentell zu prüfen.

Daß mit innerartlichen Verschiedenheiten in der Farbgebung der Flügel tatsächlich bedeutende Unterschiede in der Biologie der betreffenden Art einhergehen (können), läßt sich an einem einheimischen Vogel demonstrieren, dem Hausrotschwanz (*Phoenicurus ochruros*). Die W. sind untereinander gleich; sie tragen u.a. keinen Flügelspiegel. Bei den M. gibt es dagegen verschiedene Farbvarianten. Ausgefärbte M. besitzen einen weißen Flügelspiegel, der allerdings nach der Mauser infolge Abnützung nach und nach teilweise verlorengeht. Unter den einjährigen M. gleicht ein Teil der Individuen den braungrauen W. ("cairei"-Kleid oder "Hemmungskleid"); der andere Teil ähnelt den ausgefärbten M., weicht allerdings von letzteren auf Grund der braunen Armschwingen und des fehlenden Flügelspiegels ab ("Fortschrittskleid"). BIBER (1978) liefert eine detaillierte Darstellung dieses "Gefiederpolymorphismus" unter Einschluß abweichender Fälle von der beschriebenen Klassifizierung. Der Hausrotschwanz stellt demnach hinsichtlich der Flügelfärbung ein Beispiel für Geschlechts-, Alters- und Saisonunterschiede dar, das allerdings gegenüber der enormen Mannigfaltigkeit des Lappenstars verblaßt.

In zwei Hausrotschwanz-Populationen (Pyrenäen; Niederösterreich) gelang für die M. der Nachweis für einen Zusammenhang zwischen dem Auftreten der Gefiedervarianten und der Besiedelung des Lebensraums (SACKL &

RAUER 1987; VERBEEK 1984). Zwar können die M. jeder Gefiedervariante erfolgreich brüten, doch ihre Reviere weisen ein unterschiedliches Verbreitungsmuster auf. Bei einjährigen M. ist eine relative Zunahme der Reviere mit der Meereshöhe festzustellen; ausgefärbte M. dagegen neigen dazu, sich in tieferen Lagen anzusiedeln. Zusätzlich zeigten die Erhebungen in Niederösterreich (SACKL & RAUER 1987), daß die mit der Meereshöhe gekoppelte Zunahme der Reviere einjähriger M. in der Hauptsache auf die W.-farbigen M. ("cairei"-Kleid) zurückzuführen ist. Dagegen waren Individuen der "paradoxus"-Variante im Untersuchungsgebiet über die Höhenstufen fast gleichmäßig verteilt. Die Frage nach den Ursachen für dieses differenzierte Verbreitungsmuster der M.-Varianten ("Morphen") ist gegenwärtig noch nicht entschieden. Zu diskutieren ist die Möglichkeit, ob W.-farbige "paradoxus"-Individuen bzw. einjährige von ausgefärbten Individuen in ungünstigere Hausrotschwanz-Habitate abgedrängt werden.

5.2. Die aktive Rolle des Flügels im Verhalten: Flügelgebrauch beim Lappenstar und bei anderen Vögeln

Alein schon die Beweglichkeit des Flügels bietet beste Voraussetzungen für das Entstehen einer zumindest theoretisch denkbaren Fülle von Ausdrucksweisen. Hinsichtlich des Beitrags der Flügel im Verhalten des Lappenstars springen zwei Tatbestände besonders ins Auge:

1. die Art verfügt über eine hohe Anzahl sozialer Verhaltensweisen mit Flügelbeteiligung;
2. eine Reihe von Handlungen unter Flügelmitwirkung tritt nur bei bestimmten Individuen auf; dabei handelt es sich entweder um vollkommen eigenständige Verhaltensweisen (z.B. Flügelzittern eines W.: s. 4.9.11.) oder um gewisse Veränderungen allgemeiner verbreiteter Verhaltensweisen (z.B. Unterschiede im Flügelgebrauch beim "ungerichteten Gesang" der M.) bei bestimmten Individuen.

Am Zustandekommen von mindestens 43 Verhaltensweisen sind die Flügel beteiligt; 21 (evtl. 23 oder mehr) Handlungen lassen sich als primäre soziale Ausdruckshandlungen einstufen, die über die Stimmungslage des agierenden Tieres Auskunft geben oder die in bestimmten sozialen Situationen zur

Anwendung gelangen (s. Diskussion: 5.3.). Die anderen Handlungen dürften zumindest zum großen Teil von Artgenossen "verstanden" werden; darauf deutet die stimmungübertragende ("ansteckende") Wirkung, die sich wenigstens in einigen Fällen auf das Verhalten anderer Individuen feststellen ließ (Näheres dazu: s. 5.3.).

Über die genaue Anzahl der Verhaltensweisen mit Flügelbeteiligung herrscht aus drei Gründen Unklarheit:

1. Die "Geierhaltungen" sind noch nicht vollständig verstanden (s. 4.9.12.); möglicherweise rechtfertigt die weitere Untersuchung eine stärkere Aufklärung dieser Gruppe von Verhaltensweisen.
2. Einige Verhaltensweisen, wie z.B. Schütteln, wurden hier nicht berücksichtigt, da ihre Analyse aufwendig ist und ihnen im Rahmen unserer Betrachtungen eine untergeordnete Bedeutung zukommt. Bewußt verzichtete ich hier darauf, die sehr schnell ablaufenden Verhaltensweisen ernsthafter ("tätlicher") Auseinandersetzungen, die nur selten zu beobachten sind, in die Liste des Ausdrucksrepertoires aufzunehmen.
3. Nicht auszuschließen ist die Entdeckung weiterer Verhaltensweisen.

Zu den für bestimmte Individuen charakteristischen Handlungen zählen drei "selbstbezogene" und mehrere primäre soziale Verhaltensweisen; den letzteren zuzuordnen sind die voneinander abweichenden Ausprägungen dreier männlicher Verhaltens Elemente und zwei eigenständige Verhaltensweisen bei W. (bei einer dritten ist die Flügelstellung unauffällig: s. SONTAG i. Vorb.). Als situationsabhängig sind das erwähnte Auftreten des Flügelschlagens nach dem Baden im kleinen Innenkäfig und wahrscheinlich das Sonnenbaden im Geäst bzw. auf dem Boden anzusehen. Offensichtlich ist der Lappenstar mit einem reichen optischen Ausdrucksrepertoire ausgestattet. Demgegenüber scheint sein Stimminventar nicht so deutlich aufgefächert zu sein wie bei anderen Singvögeln, die über eine Vielzahl von Rufen mit unterschiedlichen Bedeutungen verfügen. Andererseits erfordert die Regelung der hochkomplexen Sozialorganisation des Lappenstars (s. Diskussion: 5.3.) ein differenziertes Verständigungssystem. Das hochentwickelte optische Ausdrucksrepertoire, zu dem der vielfältige Einsatz der Flügel wesentlich beiträgt, könnte bei diesem Sturniden das begrenzte, da nicht genügend

stark gegliederte Stimminventar ergänzen bzw. die Palette an Mitteilungsmöglichkeiten insgesamt erweitern.

Für andere Vogelarten wurden bisher in weit geringerem Umfang soziale Funktionen des Flügelgebrauchs beschrieben. Einige Beispiele seien behandelt. Hingewiesen wurde bereits auf das Vorhandensein bzw. Fehlen des Flügelzitterns bei der Paarungsaufforderung des W. des Sommer- bzw. Wintergoldhähnchens (THALER 1979), wodurch möglicherweise zwischen diesen beiden Zwillingarten Bastardisierungen (Kreuzungen) vermieden werden, die experimentell tatsächlich erzeugt werden kann (THALER mündl.). Eine Vogelgruppe, in der Flügelgebrauch vielfach beschrieben wurde, bilden die Fasane (Literatur: s. SAHIN & THOMAS 1988). So zeigen zahlreiche Arten ein sog. "Flügelwirren", das SAHIN & THOMAS (1988) detailliert am Mikadofasan (*Syrmaticus mikado*) untersucht haben. Beide Geschlechter dieser Fasanenart zeigen das ganze Jahr über dieses Gebaren, W. allerdings weniger ausgeprägt als die M., die die Handlung an bevorzugten Standorten, möglicherweise als territoriale Demonstration ausführen. Eine Parallele dazu, allerdings noch wesentlich markanter, findet sich bei einem anderen Hühnervogel, dem nordamerikanischen Kragenwaldhuhn (*Bonasa umbellus*): die M. dieser Art wirren fast ganzjährig an ganz bestimmten Standorten (ALLEN 1934). SAHIN (1985) befaßte sich beim Mikadofasan auch intensiv mit der "lateralpräsentation", einer Ausdruckshandlung, die im Bereich der Aggression bei beiden Geschlechtern vorkommt und in der Balz vom M. dem W. gegenüber dargeboten wird. Die Flügelstellung ist hierbei nur eine unter einer größeren Zahl von Ausdruckskomponenten.

Einen experimentellen Weg beschritten HANSON & ROHWER (1986), um der biologischen Bedeutung des Vorzeigens bzw. Verbergens des Flügelspiegels beim Rotschulterstärling (*Agelaius phoeniceus*) auf die Spur zu kommen.

Die M. dieses nordamerikanischen Singvogels besitzen auf der Flügeloberseite ein ausgedehntes rot-gelbes Gefiederfeld. In der Fortpflanzungszeit verteidigen sie Reviere. In ihrem Konzept von der Funktion verdeckbarer Gefiederpartien ("coverable badge hypothesis") setzten HANSON & ROHWER die beiden Eigenschaften dieses Stärlings, die verdeckbaren Flügelmale und möglichen Revierbesitz, miteinander in Beziehung. Sie prüften im Freiland u.a. die Reaktion

von Rotschulterstärklings-M. auf Bälge, deren Epauletten (a) völlig oder (b) zur Hälfte schwarz gefärbt oder (c) in der Größe unverändert belassen oder (d) verdoppelt worden waren. Den Ergebnissen zufolge bieten die M. den Flügelspiegel im eigenen Territorium als Demonstration ihrer Dominanz dar. Dringen sie in ein fremdes Revier ein, signalisieren sie mit Hilfe des verdeckten Flügel spiegels dem Revierbesitzer gegenüber ihre Unterlegenheit. Somit liegt der oder ein Vorteil für die Tiere darin, daß sie für die wechselnden Situationen (d.h. Aufenthalt innerhalb bzw. außerhalb des Reviers) gewappnet sind, denen sie innerhalb einer Saison ausgesetzt sein können.

Ein völlig anderer Aufgabentyp scheint bei gewissen Flügelbewegungen des erstmals 1985 von GATTER beschriebenen westafrikanischen Bülbüls (*Phyllastrephus leucolepis*) vorzuliegen: Während der Nahrungssuche hüpf dieser im Regenwald heimische Vogel mit zitternden geöffneten Flügeln umher, wobei die beiden Flügelbinden zur Geltung kommen. Gut vorstellbar ist die Annahme, daß die Flügelzeichnung als optisches Signal im Dunkel des Waldes verwendet wird.

Wie ich nachfolgend verdeutliche, sind die Funktionen des von den Flügeln geprägten und mitgestalteten Ausdrucksrepertoires des Lappenstars außerordentlich umfassend.

5.3. Die Biologie und Soziologie und die Rolle der Ausdrucksvielfalt der Flügel beim Lappenstar

Die wesentlichen Eigenschaften der Sozialorganisation des Lappenstars lassen sich in folgenden Punkten zusammenfassen (s. auch Literaturverzeichnis):

1. Lappenstare sind hochsozial (Schwarm- und Koloniebildung);
2. diese Sozialorganisation unterliegt Schwankungen (Wechsel zwischen Brut- und Nichtbrutzeit) sowie enormen umweltabhängigen Modifikationen (Brutkoloniegrößen in Abhängigkeit vom Nahrungsangebot);
3. die Kolonien sind untergliedert in Einzelnester und Nestergemeinschaften, letztere wiederum in Nester;
4. auf ihren nomadenhaften Wanderungen sind Lappenstare in Schwärmen unterschiedlicher Größe vereint;

5. Brutverhalten: die Paare verrichten in Kolonien (s. oben) das Brutgeschäft hochsynchronisiert und bringen es sehr zügig zum Abschluß;
6. neben Brutnestern gibt es andere Nesttypen (LIVER-SIDGE 1961, SONTAG i. Vorb.).

Aus alledem läßt sich ersehen, daß Lappenstare ein variables, kompliziertes Sozialsystem mit vielen "Nischen" aufweisen, die von Individuen im Laufe ihres Lebens potentiell besetzt werden können. Nur ein Kommunikationssystem mit differenzierten Ausdrucksmöglichkeiten dürfte den auftretenden vielfältigen sozialen Situationen und Möglichkeiten genügen. Vor diesem Hintergrund erweist sich die große Zahl von Verhaltensweisen mit Flügelbeteiligung, einschließlich der "individuellen Eigenheiten", (s. 5.2.) als "ideale" Bedingung für die Besetzung der unterschiedlichen sozialen Nischen und für die Regelung der Wechselbeziehungen zwischen Individuen gleicher und unterschiedlicher sozialer Nischen. Dabei drängt sich die Frage nach dem Zusammenwirken der Vielzahl von Verhaltensweisen und der Mannigfaltigkeit im Habitus geradezu auf.

Setzt man das - an sich bereits reichhaltige (s. 5.2.) - Verhalten in Beziehung zur Flügel färbung bzw. -zeichnung, sind zwei Wege in der Differenzierung des Ausdrucksrepertoires denkbar:

- (1) Eine eindeutige Zuordnung von gewissen Gefiedereigenschaften und Verhaltensmerkmalen liegt vor, d.h. ein gleichsinniges Zusammenwirken von Verhaltens-elementen und äußeren körperlichen Eigenschaften in Richtung auf eine spezifische Ausdruckseinheit hin.
- (2) Eine zahlenmäßige Steigerung von Ausdrucksmöglichkeiten wird bei gleichem Verhalten dank unterschiedlicher Gefiedermuster erreicht; dies könnte aufgrund der individuellen Zeichnungs- und Färbungsunterschiede bis zur Weitergabe individueller Mitteilungsinhalte führen.

Wie bei anderen biologischen Erscheinungen wird auch in diesem Fall nicht nur eine Alternative genutzt; denn es gibt Verhaltensweisen, für die ein Zusammenhang mit dem Färbungstyp nachweisbar ist; bei anderen dagegen ist keine Kopplung zu erkennen.

Zur Gruppe der Verhaltensweisen, die nicht an einen

bestimmten Färbungstyp gebunden sind, gehören die meisten selbstbezogenen, primär nicht-sozialen Handlungen. So führen sämtliche Individuen Gebrauchshandlungen aus (z.B. das einseitige Strecken, bei dem die Flügelfläche in vollem Umfang ausbreitet wird). Da die Gefiederfärbung in Beziehung zum Alter und Geschlecht steht, können dadurch neben individuellen Eigenschaften Hinweise auf den Altersstatus und die Geschlechtszugehörigkeit eines Individuums sichtbar werden. Zusätzlich belegen erste Auswertungen soziologischer Untersuchungen an einigen Lappenstärgruppen einen Zusammenhang zwischen Weißanteil im Gefieder der Flügeloberseite und dem Verhalten im agonistischen Bereich, d.h. im Bereich der Aggression und Dominanzverhältnisse (SOMTAG 1983 und i. Vorb.).

Eine Aufgabe auffallender Gefiedermuster dürfte auch in der Angabe des eigenen Standortes durch den Träger zu suchen sein, der dadurch die Aufmerksamkeit anderer Individuen erlangt, ein für Angehörige einer sozial so hochorganisierten Tierart wahrscheinlich wichtiger Faktor. Darüber hinaus dürften Artgenossen durch das jeweilige Erscheinungsbild eines Verhaltens, d.h. durch dessen spezifischen Ausdruck, Auskunft über die augenblickliche Handlung und/oder Stimmung des agierenden Tieres erhalten. Besonders deutlich sollte dies im Falle sog. Auslöser werden, die bei Artgenossen eine bestimmte Reaktion herbeiführen. Die Mitteilungsfunktion scheint aber auch für die selbstbezogenen, primär nicht sozialen Verhaltensweisen zu gelten, wie Beobachtungen von Stimmungsübertragung zeigen. NGUYEN-CLAUSEN (1975) konnte in einer detaillierten Studie bereits für einen anderen Sturniden, den Haubenmaina (*A. cristatellus*), im Bereich des Komfortverhaltens Stimmungsübertragung nachweisen.

In dieser Untersuchung war beim gemeinschaftlichen Aufsuchen des Futterplatzes sowie bei Wasser- und vermutlich auch Sonnenbaden Stimmungsübertragung wirksam. Wenn Lappenstare nach längerer Zeit einen Ortswechsel vornehmen, leiten sie den Aufbruch mit Rekeln ein; dadurch scheint innerhalb der Gruppe eine gewisse Synchronisation zu erfolgen. Hierbei werden (die) Flügel-Merkmale - und damit die entsprechenden individuellen und "Statusmerkmale" (s. oben) - in der Gruppe wechselseitig präsentiert. Möglicherweise dient dies wiederum der Festigung der bestehenden Gruppenverhältnisse (z.B. Dominanzverhältnisse; s. auch oben).

Die eigentlichen sozialen Ausdrucksweisen dienen in vorderster Linie der innerartlichen Verständigung. In diesem Verhaltensbereich erscheint die Suche nach komplementären, d.h. sich ergänzenden (z.B. wechselseitig verstärkenden) Eigenschaften im Aussehen und Verhalten des Flügels (s. obige Alternative 1) erfolgversprechend.

Eine Gruppe von Verhaltensweisen umfaßt das Flügelzittern beim "Betteln" der Jungvögel und die davon vermutlich ableitbaren Handlungen der Altvögel, das sexuelle "Abweisungs-zittern", Flügelzittern eines W. (Fall 2 in 4.9.11.) und das nicht einzuordnende Flügelzittern am Ende der Brutzeit in Gruppe NO. Obwohl auch an prächtig gezeichneten M. beobachtet, scheinen diese Arten "erwachsenen" Flügelzitterern mehr unter Individuen mit nicht so auffälliger Flügelgefärbung vorzukommen.

Ausdrucks-handlungen in spezifischen Situationen sind vor allem sexuelle Verhaltensweisen. Hier fällt auf, daß (die) Flügelabzeichen der M. durch entsprechendes Verhalten deutlich sichtbar gemacht und betont präsentiert werden: In diesen Verhaltensweisen wirken tatsächlich Flügelgefärbung und die Art der Präsentation verstärkend zusammen (z.B. seitliche Balz des M.: Orientierung zum W., "Fallenlassen" und leichtes Spreizen des dem W. zugewandten Flügels, hierdurch Auftauchen weißer Gefiederanteile, dadurch plötzlicher Kontrast weiß-dunkler Flügelgefärbung).

Das Vorhandensein individueller Verhaltensweisen (s. z.B. 4.9.11.: Fall 2) bietet die Möglichkeit für die Nutzung spezieller (sich sozusagen individuell ergebender) sozialer Nischen, die in dem komplizierten Sozialsystem entstehen und die z.B. in (den) Nestergemeinschaften der Kolonie in freier Natur gut vorstellbar sind.

Abschließend sei noch auf einen besonders interessanten Fall von Kommunikation eingegangen, auf das Warnverhalten, bei dem eine ruckartig-schleudernde Flügelzitterbewegung mit heiserem Schreien verknüpft ist, wodurch gleich mehrere Adressaten angesprochen werden:

A. Artfremde:

1. Die Aufmerksamkeit eines Raubfeindes wird auf den warnenden Altvogel gelenkt und damit
2. möglicherweise von den Jungvögeln abgelenkt;

B. Artgenossen:

1. Die Jungvögel werden gewarnt vor möglicher Gefahr,
2. besonders wichtig bei dem in Kolonien brütenden Lappenstar: andere Altvögel werden auf eine Gefahr aufmerksam gemacht und dadurch
3. eventuell zum (Mit-)Hassen gegen den Raubfeind angeregt (?), wovon auch der Warnende Nutzen ziehen könnte.

Punkt B.2. schließt die Möglichkeit einer "echten altruistischen" Leistung (d.h. einer "uneigennütigen Komponente") des warnenden Artgenossen ein: nichtverwandte, fremdverpaarte Altvögel und deren Junge profitieren davon.

Es bleibt die Feststellung, daß meine bisherigen Beobachtungen immer noch lückenhaft und eher als Etappe einer Forschungsarbeit zu verstehen sind, in der sich u.a. die Durchführung einer Reihe schöner Experimente anbietet.

ZUSAMMENFASSUNG

Der in Afrika beheimatete *Lappenstar* *Creatophora cinerea* zeichnet sich aus:

- (a) durch eine hochsoziale Lebensweise mit komplexer Sozialorganisation und reich entwickeltem Sozialverhalten,
- (b) durch ein enorm variables Erscheinungsbild des Kopfbereiches,
- (c) durch die außerordentlich variable Färbung bzw. Zeichnung der Flügel.

In dieser Arbeit wird der Frage nachgegangen, ob die Mannigfaltigkeit im Aussehen der Flügel in Beziehung zur sozialen

Lebensweise der Art stehen könnte. Die Sozialorganisation wechselt zwischen nomadisierenden Schwärmen unterschiedlicher Größe außerhalb der Brutzeit und Koloniebildungen von (je nach ökologischen Bedingungen) unterschiedlicher Größe während der Fortpflanzungsperiode. Die Kolonien sind in Nestergemeinschaften bzw. Nester untergliedert. Außerdem gibt es verschiedene Nestarten.

An einer größeren Zahl von in Volieren gehaltenen Individuen wurden eine Bestandsaufnahme äußerer Eigenschaften der Flügel vorgenommen, die Ursache

der Variabilität untersucht, das Verhalten, an dem die Flügel "aktiv" beteiligt sind, erfaßt und den aufgrund von Färbungs- bzw. Zeichnungseigenschaften und Verhaltensleistungen entstehenden Ausdrucksmöglichkeiten der Flügel nachgegangen. Die Variabilität der Flügel beruht auf der Geschlechtszugehörigkeit, dem Alter und individuellen Unterschieden. Die Schwungfedern können braun bzw. schwarz sein. Die oberen Flügeldeckfedern und die Alula variieren farblich enorm; die Federn sind dunkelfarbig bis weiß; unterschiedlichste Muster kommen vor. Insgesamt wurden mindestens 43 Verhaltensweisen mit Flügelbeteiligung ermittelt, 21 (evtl. 23 oder mehr) sind als soziale Verhaltensweisen anzusehen. Mehrere "Flügel-Verhaltensweisen" traten nur bei bestimmten Individuen auf.

Die Ausdrucksleistungen des Flügels bestehen

1. in den Verhaltensleistungen selbst, d.h. in der für die jeweilige Handlung/Situation charakteristischen Art der Stellung bzw. Bewegung des Flügels,
2. in der Sichtbarmachung der/von Flügelmuster(n) aufgrund des jeweiligen Verhaltens,
3. in der jeweiligen Lage der Flügel relativ zum weisen Bürzelgefieder, das sich vom angrenzenden Körpergefieder und vom nahen Großgefieder (Steuer-, Schwungfedern) deutlich abhebt.
4. Das an sich bereits große Ausdrucksrepertoire mit Flügelbeteiligung wird durch die Unterschiede im Habitus der Flügel weiter gesteigert; dadurch werden Hinweise auf Alter, Geschlecht und Individuum augenfällig. Beim "ungerichteten Gesang" und den Balzhandlungen des Männchens werden Artgenossen gegenüber (die) Flügelpartien in besonderer Weise präsentiert, die in diesem Geschlecht dazu neigen, sich bei den Individuen im Laufe des Lebens besonders leicht zu verfärben und sich dadurch markant zu verändern. Hinsichtlich aufgetretener Zusammenhänge zwischen dem Weißanteil der Flügel und agonistischem Verhalten verweise ich auf eine spätere Arbeit.

Aufgaben auffälliger Gefiedermerkmale und bemerkenswerter Verhaltensweisen unter maßgeblicher Beteiligung des Flügels werden an Hand verschiedener Beispiele aus dem Vogelreich erörtert. Der Lappenstar zeichnet sich durch ein hochkomplexes Sozial-

system mit einer großen Zahl unterschiedlicher sozialer Nischen aus. Die Besetzung dieser Nischen und die sich daraus ergebenden verschiedenartigen Wechselbeziehungen zwischen den Individuen "erfordern" ein differenziertes Verständigungssystem. Der enorme Umfang des optischen Ausdrucksrepertoires unter Flügelmitwirkung, die Verfeinerungsmöglichkeiten dieses Ausdrucksrepertoires durch die variable Flügelfärbung, gleichsinniges Zusammenwirken von Flügelverhalten und Flügelzeichnung sowie die Existenz einer Reihe für bestimmte Individuen charakteristischer Verhaltensweisen scheinen die akustisch nicht genügend differenzierten Verständigungsmöglichkeiten zu ergänzen und sind Komponenten eines Verständigungssystems, das den genannten "Erfordernissen" entspricht.

Summary

The Wing as an Expressive Organ in Birds. The Case of an African Sturnid. The African Wattled Starling (*Creatophora cinerea*) inhabits savannahs, and has a complex social system changing between swarm life and colony breeding. The species is morphologically distinguished by an enormous variability in head characters and wing colouring (wing-markings). In a captivity study differences in wing colour, and the reasons for this variability were studied. The behaviour items in which wing activity is involved were investigated. A list of at least 43 kinds of behaviour with the wing playing an active role in them are dealt with, 21 or more behavioural expressions are regarded as socially primarily relevant in the proper sense of it. Serious physical encounters were excluded from the list of expressional behaviour patterns. The list comprises: stretching (3-4), flying and prefling behaviour (3), excitatory wing-flicking (1), "excitement flying" (1), scratching (1), bathing and post-bathing behaviour (6), sun-bathing (4), heat balancing (1), anting (1), warning (1), agonistic behaviour (3; +), "undirected" song (1), male courtship (3), female sexual behaviour (3), copulation (1), post-copulatory behaviour (1), female "heraldic eagle" posture (1), sexual rejection (2), wing exercise of the young one (1), "begging behaviour" of the young one (1), wing "display" near the nesting-site (1), wing-quivering in "peculiar" situations (2: observed in one group after the breeding-period, and a special case in one female), additional "vulture performances" (2; +?). The reper-

toire of visual expressions is multiplied by the enormous variability of the outside appearance of the wing which is caused by individual factors, by age, and by sex. The remiges are brown or black; the upper wing coverts and part of the alula differ widely (between dark-coloured and white). Concerning this part of the wing males tend to be lighter than females; and the same goes for older individuals in comparison to younger ones. Referring to several characteristic male behaviour types ("undirected singing", courtship, and post-copulatory behaviour) wing-markings and behaviour co-act synergistically. A number of behavioural patterns were performed only by particular individuals. The multi-functional role of the wing in the expressional repertoire of the Wattled Starling seems to correspond to the highly complicated social system of the species with (a) a great number of possible "social niches" and (b) a lot of different interaction types (change between flocks of different sizes outside the breeding-period and breeding-colonies of different sizes in the reproductive period; the colony-sizes depending on ecological conditions; in the colonies strong synchronization among the pairs using nests or nesting-communities consisting of nests; existence of several nest-types).

Literatur

- ALI, S. & S.D. RIPLEY (1972): Handbook of the birds of India and Pakistan together with those of Nepal, Sikkim, Bhutan and Ceylon. Vol. 5. Oxford University Press, Bombay, London, New York.
- ALLEN, A.A. (1934): Sexrhythm in the Ruffed Grouse (*Bonasa umbellus*) and other birds. Auk 51, 180-199.
- BIBER, O. (1978): Zum Polymorphismus der Gefiederfärbung beim Hausrotschwanz *Phoenicurus ochurus* Jb. Naturhist. Mus. Bern 6, 133-142.
- CRANDALL, L.S. (1949): Notes on seasonal changes in *Creatophora cinerea*, the Wattled Starling. Zoologica (N.Y.) 34, 103-106.
- CROOK, J.H. (1964): The evolution of social organisation and visual communication in the weaver birds (Ploceinae). Behaviour Suppl. 10.
- DEAN, W.R.J. (1978): Plumage, reproductive condition and mould in nonbreeding Wattled Starlings. Ostrich 49, 97-101.

- GATTER, W. (1985): Ein neuer Bülbül aus Westafrika (Aves, Pycnonotidae).
J. Orn. 126, 155-161.
- HAMILTON, J.B. (1959): A male pattern baldness in Wattled Starlings resembling the condition in man.
Ann. New York Acad. Sci. 83, 429-447.
- HANSEN, A.J. & S. ROHWER (1986): Coverable badges and resource defence in birds.
Anim. Behav. 34, 69-76.
- HOESCH, W. (1936): Nester und Gelege aus dem Damara land. II.
J. Orn. 84, 3-20.
- KING, B.F., E.C. DICKINSON, M.W. WOODCOCK (1975): A field guide to the birds of South-East Asia.
Collins, London.
- LIVERSIDGE, R. (1961): The Wattled Starling (*Creatophora cinerea*) (Meuschen).
Ann. Cape Prov. Mus. 1, 71-80.
- LÖHRL, H. (1971): *Tichodroma muraria* (Sittidae). Sand- und Sonnenbaden.
Text zu Encyclopedia Cinematographica E 1085.
Göttingen.
- MARTIN, J.M.: in: Uys, C.J. 1977 a.
- PAXTON, M. & T. COOPER (1986): Wattled Starlings breeding at Rietfontein, Etosha.
Lanioturdus 22, 37-40.
- PEEK, F.W. (1972): An experimental study of the territorial function of vocal and visual display in the male Redwinged-Blackbird (*Agelaius phoeniceus*).
Anim. Behav. 20, 112-118.
- SACKL, P. & G. RAUER (1987): Populationsanteile und Höhenverbreitung einjähriger Männchen beim Hausrotschwanz (*Phoenicurus ochruros*) im Waldviertel, Niederösterreich.
J. Orn. 126, 213-216.
- SAHIN, R. (1985): Zur Lateralpräsentation des Mikado-Fasans (*Syrmaticus mikado*) in Gefangenschaft.
J. Orn. 126, 213-216.
- SAHIN, R. & E. THOMAS (1988): Zum Flügelschwirren des Mikado-Fasans (*Syrmaticus mikado*).
J. Orn. 129, 325-341.
- SMITH, D.G. (1972): The role of the epaulettes in the Redwinged Blackbird (*Agelaius phoeniceus*) social system.
Behaviour 41, 251-268.
- SONTAG, W.A., jr. (1981): Zur Rolle des Flügels im Ausdruck des Lappenstars, *Creatophora cinerea* (Meuschen).
Zool. Garten N. F. Jena 51, 337-342.
- Ders. (1983): Untersuchungen zur Soziologie des Lappenstars *Creatophora cinerea* (Meuschen, 1787) und ein Vergleich mit anderen Starenarten (Sturnidae).
Inaug.-Diss., Mainz.
- Ders. (1985): Zur Funktion des Gesangs bei Sturniden (Staren).
Luscinia 45, 181-200.
- THALER, E. (1979): Das Aktionssystem von Winter- und Sommergoldhähnchen (*Regulus regulus*, *R. ignicapillus*) und deren ethologische Differenzierung.
Bonner Zool. Monogr., Nr. 12, Museum Alex. König, Bonn.
- UYS, C.J. (1977a): Notes on Wattled Starlings in the Western Cape.
Bokmakierie 29, 87-89.
- Ders. (1977b): Birds of the Bossiesveld.
Bokmakierie 29, 59-64.
- VERBEEK, N.A.M. (1984): Altitudinal distribution of first-year male Black Redstarts (*Phoenicurus ochruros*) in the western Pyrenees.
J. Orn. 125, 333-334.
- WEBB, C.S. (1951): The Wattled Starling (*Creatophora carunculata*).
Avicult. Mag. 57, 79-82.
- WHYTE, I.J. (1981): Anting in Blue-cared Glossy Starlings.
Ostrich 52, 185.
- WOLTERS, H.E. (1975-1982): Die Vogelarten der Erde.
Paul Parey, Hamburg, Berlin.

Alle Aufnahmen vom Verfasser

Anschrift des Verfassers:

Walter A. Sontag jr.,
Institut für Vergleichende Verhaltensforschung der
Österreichischen Akademie der Wissenschaften,
Savoyenstrasse 1 a, A-1160 Wien. Österreich.