

Zu Biologie und Verhalten des Rotkopfsamenknackers, *Spermophaga ruficapilla* (Fam. Estrildidae)¹⁾

Von PETER KUNKEL, Lwiro (Congo)

Die Prachtfinken (Estrildidae) stellen seit geraumer Zeit eines der bevorzugten Objekte vergleichend-ethologischer Untersuchungen dar (Chapin 1959, Eisner 1962, Goodwin 1959, 1960, 1962, 1963 a, b, 1964 a, b, 1965, Hall 1962, Harrison 1956, 1957, 1962 a, b, c, 1964, Harrison und Dormer 1962, Immelmann 1959, 1960, 1962, Kunkel 1959, 1962 a, 1965, 1966, Morris 1954, 1955 a, b, 1957 a, 1958, Moynihan und Hall 1954, Nicolai 1964, Sparks 1962, 1963, 1964, Ziswiler 1965 u. a.). Die vorliegende Arbeit beschäftigt sich mit Biologie und Ethologie des Rotkopfsamenknackers, *Spermophaga ruficapilla* (Shelley), über die bisher nur einige wenige Angaben (Burkard 1962 a, Moreau und Moreau 1937) vorliegen. Es handelt sich um einen Waldbewohner höher gelegener Teile Zentral- und Ostafrikas. Er gehört zu den Astrildiden (Estrildae bzw. Estrildini) im Sinne der Klassifikation Delacours (1943) und ist die größte Art dieser umfangreichen Tribus (vergl. Tab. 1).

Die Untersuchungen wurden am „Institut pour la recherche scientifique en Afrique Centrale“ in Lwiro (2° 14' S, 28° 49' E) durchgeführt. Das Institut liegt in 1750 m Meereshöhe am Innenhang des Zentralafrikanischen Grabens, etwa 7 km in der Luftlinie vom Westufer des Kivusees entfernt. Hier ist der Rotkopfsamenknacker nur in geringer Zahl zu Hause. Einmal ist die Art im kongolesischen Teil ihres Verbreitungsgebietes in höheren Lagen ohnehin seltener (Chapin 1954); zum andern ist ihr Biotop durch die außerordentlich dichte Bevölkerung in der Institutsumgebung nur noch in kleinsten Flecken zu finden. So konnte ich im Freiland nur einige Daten über Vorkommen, Nahrung und einige Züge des Individualverhaltens sammeln. Alle Daten zum Fortpflanzungsverhalten stammen von einem Paar, das nach anderthalb Jahren Volierenhaltung, in denen nur das ♂ Sexualverhalten zeigte, seit Dezember 1965 fünf Bruten nacheinander in der Voliere großzog. Leider besteht wenig Aussicht, diese auf so geringem Vogelmaterial basierenden Daten in absehbarer Zeit an andern Individuen zu überprüfen, sodaß sie hiermit vorgelegt seien.

Verbreitung und Systematik

Der Rotkopfsamenknacker ist in der Nominatrasse im Hochland Ostafrikas vom Keniaberger im Osten bis an den Zentralafrikanischen Graben, durch Katanga bis nach Kasai hinein und weiter westlich bis nach Nord-

¹⁾ Der Aufenthalt in Lwiro wurde zunächst von der Fritz-Thyssen-Stiftung finanziert, dann aus Mitteln des „Institut pour la recherche scientifique en Afrique Centrale“ sowie, mit Hilfe der Vermittlungsstelle für deutsche Akademiker im Ausland, aus Mitteln des Auswärtigen Amtes der Bundesrepublik Deutschland.

Angola verbreitet; eine weitere Rasse, *Sp. r. cana* (Friedmann), lebt isoliert in den Usambarabergen des nordöstlichen Tanganyika. Er scheint eine Zwillingart des Rotbrustsamenknackers, *Sp. haematina* (Vieillot), zu sein, der vor allem über Westafrika, aber auch noch über den größeren Teil des westlichen Kongo verbreitet ist. Die dritte Art der Gattung, der Grantsamenknacker, *Sp. poliogenys* (Ogilvie-Grant), ist auf ein verhältnismäßig kleines Gebiet in den östlichen Waldländern des Kongobeckens bis in die tiefer liegenden Teile des Zentralafrikanischen Grabens hinein beschränkt.

Sehr nahe verwandt mit *Spermophaga* ist die Gattung *Pirenestes*. Über die genaueren Beziehungen zu andern Astrildern bestehen dagegen verschiedene Meinungen. So bestehen nach Wolters (1957) nähere Beziehungen zu *Clytospiza*, *Mandingoa*, *Euschistospiza* und *Hypargos*, während Steiner (1960) die beiden Gattungen mit *Cryptospiza*, *Nesocharis*, *Parmoptila* und *Nigrila* zu einer Tribus *Cryptospizae* vereinigt, die ihrerseits zu den von Wolters genannten Formen, die von Steiner zu einer Tribus *Didymostictae* vereinigt werden, enge Beziehungen hat. In der vorliegenden Arbeit können nur Beziehungen zu solchen Astrildern herausgestellt werden, von denen Biologie und Verhalten näher bekannt sind. Die hier aufgeführten Gattungen gehören alle nicht dazu; von ihnen liegen, wenn überhaupt, dann nur bruchstückhafte Angaben vor, und die verwandtschaftlichen Verhältnisse unter ihnen mit Hilfe von Verhaltensmerkmalen aufzuklären, muß weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben.

Zur Morphologie

Maße und Gewichte einiger Wildfänge sind in Tabelle 1 zusammengestellt. Die Meßwerte für die Körperlänge betragen im Mittel 14,5 cm; da dieses Maß jedoch immer sehr unexakt bleibt, wurde es in der Tabelle weggelassen. Nach den Maßen, die bei Schouteden (1958) angegeben

Tabelle 1: Maße (in mm) und Gewichte (in g) einiger adulter Rotkopfsamenknacker aus der Umgebung von Lwiro

Geschlecht	Flügel	Schwanz	Lauf	Schnabel				Gewicht
				Culmen	Länge ¹⁾	Höhe ²⁾	Breite ³⁾	
♂	75	67	36	14	18	12,2	13,0	22
♂	72	59	38	14	17	11,8	12,3	25
♂	75	66	37	14	15	11,1	13,2	25
♂	72	65	36	14	15	11,2	12,5	21—22
♂	73	66	36	15	17	10,5	11,5	23
♀	71	60	36	14	16	10,9	12,4	20
♀	72	60	38	15	—	11,3	12,5	21
♀	70	60	36	13	13	10,4	11,3	21
♀	70	60	38	12	16	11,4	11,1	23
♀	73	62	38	15	16	11,2	11,5	23

1) gemessen von der Schnabelspitze bis zur Höhe der Schnabelwinkel in der Längsachse, mit Hilfe eines in den Schnabel geschobenen Papiers

2) gemessen auf der Höhe der Nasenlöcher

3) gemessen auf der Höhe der Schnabelwinkel

sind, ist der Rotkopfsamenknacker um ein geringes größer als die beiden andern Arten von *Spermophaga* und damit die größte Astrildenart überhaupt.

Ausführliche Beschreibungen der Gefiederzeichnung finden sich z.B. bei Mackworth-Praed und Grant (1960) Schouteden (1958) und im deutschen Schrifttum bei Immelmann, Steinbacher und Wolters (1963). Danach sind bei beiden Geschlechtern Kopf, Hals, Brust und Körperseiten sowie die Oberschwanzdecken rot, beim ♂ leuchtender als beim ♀, der Schwanz schwarz, der Schnabel hell stahlblau mit roter Spitze und Schneiden. Das ♂ besitzt im übrigen eine schwarze Ober- und Unterseite; das ♀ ist oberseits schiefer-schwarz bis -grau, ebenso unterseits, hier jedoch mit weißen runden Tropfen, die auf den Unterschwanzdecken in weiße Binden übergehen. Das Auge mit der braunen Iris wird als von einem blauen Lidrand umgeben angegeben.

Ergänzend seien hier noch folgende Merkmale angegeben: Das ganze Gefieder hat einen leichten Glanz, im Gegensatz etwa zu dem von *Estrilda*-, *Lagonosticta*- oder *Uraeginthus*-Arten. Die rote Farbe ist, abgesehen von den immer rein roten Oberschwanzdecken, bei ♂ und ♀ deutlich verschieden: beim ♂ hat sie nur einen schwachen Stich in Gelbe und ist dunkler; das ♀ ist an diesen Stellen heller und vor allem stärker gelblich gefärbt. Ein weiterer Unterschied der Geschlechter ist die stärkere Ausdehnung der roten Farbe am Schnabel entlang den Schneiden und an der Spitze beim ♂. Schließlich ist auch der Lidrand beim ♂ anders ausgebildet als beim ♀; während er bei diesem in der Tat bläulich und je in einem Sektor von etwa 120° ober- und unterhalb des Auges nur etwas aufgehellt, aber nicht verbreitert ist, sind diese Sektoren beim ♂ verbreitert und fast weiß; die schmalen Sektoren vor und hinter dem Auge sind wieder dunkel bläulich.

Das schiefergraue Jugendgefieder mit hellerer, bräunlicher Unterseite zeigt ebenfalls bereits einen leichten Geschlechtsdimorphismus: das ♀ ist nach Chapin (1954) unterseits undeutlich quergebändert; das ist jedoch kein sicheres Merkmal: unter den in der Voliere aufgezogenen Jungvögeln hatte einer einen schiefergrauen Bauch ohne Bänderung, erwies sich nachher aber als ♀. Chapin's (1954) Angabe, daß nur junge ♂♂ rot überflogene Oberschwanzdecken hätten, kann ich nicht bestätigen; bei mir hatten sie alle Jungvögel. Die Schnabelränder der Jungvögel sind nicht rot, sondern bis zur Mauser ins adulte Gefieder an Spitze und Schneiden gelb, in etwa gleicher Ausdehnung wie das Rot beim ad. ♀.

Vorkommen

Der Rotkopfsamenknacker ist in der untersuchten Region am Westufer des Kivusees zwischen dem Seeufer (1460 m) und etwa 2100 m Höhe zu finden, d. h. in den Höhenlagen, die am intensivsten durch den Ackerbau und die Weidewirtschaft umgeformt worden sind. So findet die Art den ihr zusagenden Biotop — sekundäres Buschwerk und Waldränder in der Nähe offenen Geländes (Chapin 1954, Moreau und Moreau 1937 u. a.) (Abb. 2) — hier nur noch in geringem Umfang, fast ausschließlich in

feuchten Talgründen auf dem Gelände europäischer Pflanzungen und auch unseres Institutes. Daneben kommt sie in etwas größerer Zahl auch an feuchten Stellen der Übergangszone zwischen Kulturland und Bergwald, zwischen 2000 und 2100 m Höhe, vor, wo sich infolge ständigen Baumfällens und Holz sammelns ein dichtes Gestrüpp von Schößlingen, Büschen, Horsten von Elefantengras (*Pennisetum purpureum* Schumann) und zahlreichen krautigen Rankern gebildet hat. Höher hinauf in den Bergwald, auch auf dessen größere Lichtungen, dringt der Rotkopfsamenknacker nicht mehr vor. Er meidet auch das Innere größerer Sekundärbaumbestände und, trotz einer deutlichen Bevorzugung feuchter bis halbsumpfiger Vegetation, ausgesprochene Sumpfflächen.

Von seinem Buschwerk aus unternimmt der Vogel häufig, vielleicht sogar regelmäßig Exkursionen in das benachbarte offene Gelände, vor allem in dicht bewachsene Brachfelder, in denen er bis zu etwa 200 m vom nächsten größeren Buschbestand angetroffen werden kann. Wie aus den wenigen untersuchten Magenproben (s. u.) hervorgeht, sucht er hier auch einen Teil seiner Nahrung.

Bewegungsformen

Der Flug des Rotkopfsamenknackers ist eher gerade als — wie bei den Astrildern offener Vegetationsformen (sehr ausgeprägt etwa bei den *Estrilda*-Arten) —, wellenförmig; er ist mehr flatternd und langsamer als bei diesen. Das entspricht der Lebensweise in dichter Vegetation und findet seine Parallele unter den australischen Prachtfinken (Immelmann 1962).

Der Rotkopfsamenknacker hält sich mehr noch als andere Astrilde — die beiden Gattungen *Amandava* und *Ortygospiza* ausgenommen — auf dem Boden und im Gezweig dicht über dem Grund auf. Er bleibt dabei, wie auch Burkard (1962 a) betont, möglichst in dichter Deckung, mit Vorliebe auf dem Boden unter Büschen. Dieses Verhalten dürfte ein Ausgleich für die auffällige, wohl auch die Aufmerksamkeit von Räubern auf sich ziehende Färbung beider Geschlechter sein. Wie *Amandava* und *Ortygospiza* und anders als *Uraeginthus*, *Estrilda* und *Lagonosticta* liegen Rotkopfsamenknacker auch oft zum Ruhen oder Dösen direkt auf dem Erdboden und nehmen so auch ein Sonnenbad.

Am Boden wie auch im Gezweig bewegt sich der Rotkopfsamenknacker ganz überwiegend hüpfend fort; winzigste Schrittchen von unter einem halben Fuß Länge benutzt er nur zur Nachkorrektur am Ort. Damit hält die Art sich sowohl im Rahmen der überwiegenden Mehrzahl der Astrilde wie auch der Bewohner des weichen Waldbodens, bei denen sich das Hüpfen als Fortbewegungsweise auf dem Boden in vielen parallelen Fällen stärker entwickelt hat (Kunkel 1962 b).

Der Rotkopfsamenknacker kann sich ohne Mühe an einen schrägen, selbst seitlich an einen senkrechten Ast ansetzen, wobei er den Körper nur wenig aus der Normallage herausdreht. Diese Fähigkeit kommt den meisten Prachtfinken zu und fehlt nur bei einigen sich viel oder ganz am Boden aufhaltenden Bewohnern offenerer Landschaften wie *Ortygospiza* (Kunkel 1962b) und *Emblema*, in gewissem Grade auch *Poephila* und *Taeniopygia* (Immelmann 1962). Die Fähigkeit, sich stärker aus der Normallage zu drehen, wie wir sie z. B. bei *Lonchura* finden, oder gar die meisenartige „Kletter“fähigkeit von *Estrilda*, *Nesocharis* und *Spermestes*, welche innerhalb der Prachtfinken ein abgeleitetes Merkmal darstellt, fehlt dem Rotkopfsamenknacker. Er ist in dieser Hinsicht eine ursprüngliche Art.

Die Fähigkeit, etwas unter den Fuß zu nehmen, ist dagegen beim Rotkopfsamenknacker vorhanden, jedoch nur unvollkommen entwickelt. Sie wird nur selten ausgeübt. Es handelt sich dann fast immer um Nistmaterial, das auf einem Sitzzweig abgelegt und unter den Fuß genommen wird, um es danach wieder besser in den Schnabel zu nehmen. Der Vogel drückt dabei das Objekt auf den Zweig und setzt danach den Fuß der gleichen Seite etwas nach außen heraus; es handelt sich nur um ein Aufsetzen des Fußes, nicht um ein Umgreifen mit den Zehen. Der Vogel legt jedoch das Objekt meist in so großer Entfernung auf dem Zweig ab, daß der nur wenig nach außen versetzte Fuß es nur dann zu fassen bekommt, wenn es sich um einen langen Halm handelt. Die beiden Teilhandlungen sind zwar zeitlich zueinander korreliert, nicht aber in ihren Taxien. Dieses unvollkommene Verhalten stellt einen interessanten Übergangstyp innerhalb der Prachtfinken dar, bei denen Arten, die häufig etwas unter den Fuß nehmen, wie *Estrilda*, *Nesocharis*, *Spermestes*, *Lonchura* und die Mehrzahl der australischen Prachtfinken (Immelmann 1962), und solche, die es nicht können, wie *Lagonosticta*, *Uraeginthus* und unter den Australiern *Emblema*, *Taeniopygia* und *Poephila*, sonst Übergangslos nebeneinander stehen. Ob es sich um ein Rudiment oder ein Oriment handelt, sei dahingestellt; daß die beiden Teilhandlungen zeitlich aufeinander bezogen, im Aktionspunkt aber nicht perfekt aufeinander gerichtet sind, läßt eine „im Zerfall“ begriffene Verhaltensweise vermuten.

Schwanzbewegungen, Flügelzucken und lokomotorische Intentionsbewegungen des Körpers wurden schon von Moreau und Moreau (1937) beschrieben. Die letzteren gleichen weitgehend denen anderer Astartide (Kunkel 1959); laterale überwiegen weitaus. Das Flügelzucken ist asymmetrisch; es hat eine sehr niedrige Schwelle und tritt schon bei geringer Erregung in Erscheinung. Die Flügel werden dabei bis in die Vertikale emporgeschlagen und ungefähr bis zu einem rechten Winkel von Hand und Arm geöffnet. Stets damit korreliert ist eine Auf-Ab-Bewegung des Schwanzes. Bei Erregung wird der Schwanz ruckartig bald zur einen, bald zur anderen Seite gedreht, in welcher Stellung er kurzfristig bleibt. Flügel-

zucken und Schwanzbewegungen gleichen weitgehend denen von *Uraeginthus* (Goodwin 1965). Der Schwanz wird schon bei einer geringen Flucht-tendenz breit gefächert; der Rotkopfsamenknacker besitzt für diese Verhaltensweise eine ähnlich niedrige Schwelle wie der Dunkelrote Amarant, *Lagonosticta rubricata* (Lichtenstein) (Goodwin 1964a, Harrison 1957).

Nahrung und Nahrungsaufnahme

Infolge der Seltenheit der Art und um die gefangenen Exemplare für Käfigbeobachtungen behalten zu können, habe ich insgesamt nur vier In-halte von Kröpfen und Mägen untersucht. Davon waren einige Samen von *Ipomenea* (Convolvulaceae) und einer von *Indigofera* (Leguminosae) bis zur Gattung bestimmbar; einige weitere waren kleine schwarze Legumino-sensamen, die denen der Wicke glichen, zu denen ich aber die Pflanze nicht feststellen konnte. Alle diese Samen waren voll ausgereift und nicht ent-schält. Ein Magen enthielt außerdem zahlreiche Bruchstücke kleiner Gra-mineensamen, die nicht mehr näher bestimmbar waren. Zwei Mägen schließ-lich enthielten Insektenreste, wahrscheinlich solche von kleinen Käfern.

Chapin (1954), der acht Mägen und Kröpfe untersuchte, fand in allen Samen, die er nicht näher bestimmte, in fünf auch Insekten, davon zwei mit geflü-gelten Termiten. Völlig abweichend davon gibt Webb (zit. nach Immel-mann, Steinbacher und Wolters 1963) für die Usambaraberge eine hohe Spezialisierung auf das Waldgras *Olyra latifolia* L. an, daneben Insekten als Nahrung.

Trotz der geringen Anzahl meiner Magenproben bestätigen sie zumin-dest für die hiesige Population mehrere von Ziswiler (1965) für die bei-den Steiner'schen (1960) Tribus Didymostictae und Cryptospizae ange-gebenen, als ursprünglich angesehenen Züge: breite Nahrungsauswahl, wie sie für waldbewohnende Prachtfinken im Gegensatz zu den spezialisierten Formen offener Vegetation typisch ist, Anteil der Insekten an der Nahrung auch des adulten Vogels, was auch durch die Angaben Chapin's und Webb's bestätigt wird, und schließlich die Tatsache, daß die Samen unge-schält verschlungen werden. Weiterhin bestätigt sich Burkard's (1962 a) Gefangenschaftsbeobachtung, daß die Art im Gegensatz zum Rotbrustsamen-knacker harte Körnernahrung liebt.

Webb's Angabe für die Usambaraberge, also für die Rasse *cana*, bedeutet nun gerade das Gegenteil der breiten Nahrungswahl, wie sie für die hiesige Popu-lation ersichtlich ist. Große Unterschiede in der Nahrungswahl zwischen Popula-tionen in verschiedenen Lebensräumen fand ich auch bei anderen Astrildern (Kunkel 1964); hier jedoch gäbe es hochspezialisierte Populationen neben solchen mit breiter Nahrungswahl bei der gleichen Art. Es wäre sicher sehr loh-nend, die Verhältnisse in den Usambarabergen noch einmal zu überprüfen.

Die beiden bis zur Gattung bestimmten Samenarten, *Ipomenea* und *Indigofera*, weisen schließlich darauf hin, daß die Vögel ihre Nahrung in den an ihr Busch-gebiet angrenzenden offenen Formationen gesucht haben: beide Gattungen sind

häufige und typische Pflanzen der Brachen und haben keine Vertreter im schattigen Sekundärbuschwerk und im Wald.

Schließlich sei noch angegeben, welche Nahrung die Rotkopfsamenknacker in der Voliere annahmen: reife und halbreife Sorghokörner, reife Eleusinekörner, Senegalhirse, die verhältnismäßig großen Achänen der als Gartenpflanze eingeführten Kompositen *Tithonia diversifolia*, dagegen nicht die kleinen des Löwenzahns (*Taraxacum officinale*), die weichen Samen einer *Impatiens*-Art, kleingedrücktes gekochtes Ei, Termiten und Heuschrecken. Auch hier zeigen sie sich als Vögel mit breitem Nahrungsspektrum, allerdings nicht mit besonderer Vorliebe für narte Samen wie bei Burkard. Der Anteil der tierischen Nahrung ist mäßig.

Der Rotkopfsamenknacker nimmt seine Nahrung normalerweise vom Boden auf. Das gibt auch Chapin (1954) an, der ihn jedoch auch vom Boden aus Grasrispen abstreifen sah. Auch die in den Magenproben gefundenen *Ipomenea*- und *Indigofera*-Samen sprechen für eine Aufnahme vom Boden: beide Pflanzengattungen sind Kräuter mit relativ schwachen Stengeln, die *Ipomenea*-Arten sogar rankende Winden, an die sich anzuklammern das geschilderte Bewegungsinventar der Art nicht erlaubt. Obwohl die Art der Nahrungsaufnahme am Boden in hohem Maße angepaßt ist, so ist diese doch nicht obligatorisch wie etwa bei *Ortygospiza*: der Rotkopfsamenknacker kann auch, wie in der Voliere zu beobachten, von einem festen Sitzzweig aus z. B. eine Sorghorispe ausklauben.

Eine vielen am Boden Nahrung suchenden Vögeln, auch vielen Prachtfinken (Goodwin 1964 a, 1965, Kunke 1959), zukommende Verhaltensweise konnte ich beim Rotkopfsamenknacker niemals beobachten: das alternerende Seitwärtsschleudern loser Bodenpartikel mit dem Schnabel, um darunter verborgene Nahrung zu suchen. Stattdessen hat die Art zwei andere Verhaltensformen zum Erreichen solcher Nahrung. Einmal packt der Vogel eine zum größten Teil im Boden steckenden Nahrungspartikel, etwa die Spitze eines Sämlings, und zieht sie mit drehenden Bewegungen des Kopfes um deren Längsachse aus dem Grund. Zweitens nimmt er, wenn er im Fallaub nach Nahrung sucht, die Blätter einzeln mit dem Schnabel auf und legt sie zur Seite, wie es auch Drosseln tun. Beim Rotkopfsamenknacker ist dieses Verhalten allerdings viel weniger auffällig, auch nicht so hastig und geräuschvoll wie bei diesen. Für einen Prachtfinken ist ein solches Verhalten bislang nicht beschrieben worden; es zeigt eine weitgehende Anpassung an das Leben auf dem Waldboden.

Das von Goodwin für den Dunkelroten Amaranten (1964 a) und die *Uraeginthus*-Arten (1965) beschriebene Kleinschlagen von größeren Brocken beobachtete ich oft beim Rotkopfsamenknacker, wenn den Vögeln in der Voliere Termitenneststücke gegeben wurden, in denen sich die Termiten im Innern versteckt hielten. Die Stückchen werden mit dem Schnabel senkrecht auf den Boden hinuntergestoßen, bis sie auseinanderbrechen.

Wie Ziswiler (1965) für die Tribus Didymostictae und Cryptospizae im Sinne der Klassifikation Steiners (1960) angibt, werden Samen und

größere Insekten zwar benibbelt, aber ganz verschluckt. Kleine Insekten werden sofort ganz verschlungen wie auch von anderen Prachtfinken (Immelmann 1962). Niemals werden Insekten aus der Luft gefangen, wie es verschiedene andere Prachtfinken tun (Goodwin 1959, 1965, Immelmann 1962).

Komfortbewegungen und Einemsen

Die Komfortbewegungen des Rotkopfsamenknacker gleichen durchaus denen anderer Prachtfinken. Er kratzt sich, wie alle bisher untersuchten Arten der Familie, „hintenherum“. Bemerkenswert war, daß Regen die Vögel stets zum Baden stimulierte. Es genügte, daß bei starken Gewittern der Regen etwas nachließ, um sie sofort an der Wasserschüssel erscheinen zu lassen.

Auffallend war auch das „Einemsen“. Rotkopfsamenknacker verwenden dazu allerdings keine Ameisen, wie auch *Uraeginthus*-Arten sich bei Angebot von Ameisen nicht einemsen (Goodwin 1965), sondern große Diplopoden. Diese rollen sich, wie immer bei Störungen, bei Berührung durch die Vögel zu einer „Scheibe“ zusammen. Der Vogel ergreift diese in der Mitte, also am Kopf des Diplopoden oder in dessen Nähe, und führt ihn an der Unterseite der Schwingen und des Schwanzes entlang. Da der Diplopode für den Vogel sehr schwer ist, dreht dieser den Schwanz so weit wie möglich nach vorne und kehrt auch die Flügel nach vorn unten hinunter, bis sie wie eine Glocke über jenem stehen; oft krümmt sich der Vogel regelrecht über ihm zusammen. Dieses Einemsen läßt sich jederzeit mit einem großen Diplopoden auslösen. Außer beim Rotkopfsamenknacker beobachtete ich es noch bei drei Bergastrildarten, nämlich Reichenows (*Cryptospiza reichenovii* [Hartlaub]), Salvadoris (*C. salvadorii* Reichenow) und Jacksons Bergastrild (*C. jacksoni* Sharpe). Mit diesen Arten zusammen in der Voliere lebende *Estrilda* und *Spermestes* interessierten sich dagegen weder für Ameisen noch für Diplopoden.

Geselligkeit und Kontaktverhalten

Geselligkeit ist beim Rotkopfsamenknacker nur schwach ausgebildet. Selbst ein ♂ und ein ♀ können monatelang in einer Voliere zusammenleben, ohne aufeinander anders als durch Beantwortung von Warnlauten zu reagieren. Auch bei einem Paar ist die Tendenz, in der Nähe des Partners zu bleiben, nur sehr schwach. Andererseits fehlt selbst bei Vögeln gleichen Geschlechts, die nicht in Fortpflanzungsstimmung sind, auch eine deutliche aggressive Reaktion. Man hat den Eindruck, daß die Vögel sich dann völlig gleichgültig sind.

Das bei der großen Mehrzahl der Prachtfinken so ausgeprägte Kontaktverhalten ist ebenfalls nur sehr schwach ausgeprägt. Selbst verpaarte Vögel rücken nur sehr selten zum Schlafen und Dösen zusammen, sondern gehen meist einzeln im

bodennahen Gezweig zur Ruhe. Bei kranken Vögeln und solchen, die sich in fremder Umgebung befinden, z. B. bei frischen Wildfängen im Eingewöhnungskäfig, ist die Tendenz zum Aneinanderrücken größer. Die Jungvögel einer Brut rücken dagegen zum Schlafen und Dösen zusammen, solange sie noch überwiegend im Jugendgefieder sind, oft auch in einer dichten Gruppe auf dem Boden. Sie rücken häufig auch an einen ihrer Eltern an.

Die gesellige Gefiederpflege, bei den meisten Prachtfinken hochentwickelt, fehlt dem Rotkopfsamenknacker ganz. Selbst kranke Vögel wehren Putzversuche artfremder Vögel mit ausgesprochen agonistischem Verhalten ab.

Zwei Deutungen für dieses bei einem Prachtfinken auffallend geringe Kontaktverhalten sind möglich; vielleicht treffen beide zu und sind zwei Faktoren wirksam. Einmal scheint eine Tendenz zur Reduzierung des Kontaktverhaltens häufig mit stärkerer Anpassung an das Bodenleben verbunden zu sein: die beiden am stärksten bodenangepaßten Prachtfinkengattungen — *Emblema* (Immelmann 1962) und *Ortygospiza* — sind Distanztiere, und bei dem ebenfalls in gewissem Umfang dem Bodenleben angepaßten Dunkelroten Amaranten sind Kontaktverhalten und gesellige Gefiederpflege ziemlich reduziert (Godwin 1964 a). Wenn auch die Tendenz bei diesen drei Formen, die ganz verschiedenen Gruppen innerhalb der Familie angehören, deutlich wird, so zeigt die Gattung *Amandava* andererseits, daß auch ausgesprochene Kontakttiere stärker an das Bodenleben angepaßt sein können (Godwin 1960, Kunkel 1959, 1962 a).

Zweitens könnte das geringe Kontaktverhalten des Rotkopfsamenknäckers auch auf die Ausbildung eines „männlichen Prachtkleides“ auch beim ♀ zurückzuführen sein, wie es Immelmann (1962) für die ebenfalls kaum Kontaktverhalten zeigenden Gattungen *Erythrura* und *Bathilda* angibt. ♂♂ mancher sexualdimorphen Prachtfinkenarten halten untereinander Distanz, während sie mit ♀♀ und diese auch untereinander zusammenrücken (Immelmann 1959, Sparks 1963); Immelmann (1959) konnte nachweisen, daß es sich dabei um einen Effekt des ♂-Kleides handelt. Wird nun im Laufe der Stammesgeschichte das zunächst nur dem ♂ zukommende Gefieder auch vom ♀ ausgebildet, so kann aus einer solchen Kontaktart mit ♂-Distanz ein reines Distanztier werden. Ähnliche Verhaltensumformungen im Gefolge dieser Entwicklung sind auch von andern Singvögeln bekannt (Nicolai 1959).

Vergleicht man die Arten der Gattungen *Spermophaga* und *Pirenestes* miteinander, so zeigt sich, daß bei zwei *Pirenestes*-Arten, nämlich dem Kleinen Purpurastrild, *P. minor* Shelley, und dem Karmesinastrild, *P. sanguineus* Swainson, beide Geschlechter neben den roten Gefiederteilen braune besitzen, während beim Purpurastrild, *P. ostrinus* (Vieillot), nur das ♀ braune Gefiederpartien aufweist, das ♂ aber anstelle der braunen schwarze hat. Dagegen sind bei allen drei *Spermophaga*-Arten ♂ und ♀ an den beim ♀ der Purpurastrilds braunen Gefiederpartien schwarz oder schwarzgrau gefärbt, also im Vergleich mit jener Art „männchenfarbig“. Leider ist das Verhalten der *Pirenestes*-Arten noch völlig unbekannt, so daß die Wirkung des ♂-Kleides auf das Kontaktverhalten bei ihnen nur vermutet werden kann. Ist das schwarz-rote Gefieder von *Spermophaga* jedoch wirklich ein solches Distanz verursachendes ursprüngliches ♂-Kleid, so

müßten alle drei Arten der Gattung Distanztiere sein. Das wird tatsächlich von Burkard (in Immelmann, Steinbacher und Wolters 1963) auch für den Rotbrust- und den Grantsamenknacker angegeben.

Agonistisches Verhalten

Das agonistische Verhalten des Rotkopfsamenknackers gleicht in hohem Maße dem vieler anderer Prachtfinken (Goodwin 1965, Immelmann 1962, Kunkel 1959, Morrises 1955 a), das von vielen Untersuchern als einfach und ursprünglich bezeichnet wird. Mehr noch als bei andern Astringiden wird jedoch bei diesen Vögeln deutlich, daß das nur für die Kämpfe zwischen Rivalen und gegeneinander sehr aggressiv gestimmten Tieren zutrifft, nicht aber für die Kampf- oder besser Streitformen verpaarter oder zur gleichen Familie gehörenden Vögel, ein Unterschied, den nur Goodwin (1959, 1964 a, 1965) klar herausgestellt hat.

Ernste Kämpfe, wie sie nach der Bildung eines Paares auch in der Voliere stattfanden und schließlich zum Tode eines der beiden Paare führten, finden nur zwischen Vögeln gleichen Geschlechts statt; die Kämpfe der ♂♂ untereinander sind dabei häufiger und heftiger als die der ♀♀. Sie gehen auf die gleiche Weise wie bei andern Singvögeln vor sich: die Gegner versuchen, jeweils sich auf den andern zu setzen, und bearbeiten dann die gefiederten Teile seines Körpers, jedoch niemals den Schnabel, mit kräftigen Schnabelbissen. Bevorzugt hacken sie dabei mit dem halboffenen Schnabel auf den Oberkopf ein, sodann auf Nacken und Rücken. Ein Aneinanderhochfliegen beobachtete ich nicht, vielleicht, weil die Gegner niemals ranggleich oder auch nur annähernd ranggleich waren.

Ein Balg eines ♂, den ich einmal einem nestbauenden und sehr aggressiven ♂ bot, löste zwar nur geringe Erregung aus, wurde aber ebenso wie ein Gegner behandelt: das ♂ pickte ihm auf den Oberkopf, dann auf den Nacken und zuletzt auf die Flanke, bevor es an seinem Etikett zog, ihn damit umwarf und daraufhin jedes Interesse verlor.

Ist einer der beiden Gegner dem andern überlegen, so beobachtet man oft den Verdrängungsangriff (supplanting attack: Hinde 1952), d. h. der dominante Vogel fliegt den andern an und setzt sich kurz auf dessen Platz, nachdem dieser kurz zuvor ausgewichen ist. Das wiederholt sich dann meist mehr- bis vielfach. Auch das ist ein bei Singvögeln weitverbreitetes und ursprüngliches Kampfverhalten.

Außer der ebenfalls als ursprünglich zu betrachtenden Drohhaltung in der Horizontale gibt es beim Rotkopfsamenknacker auch noch eine weitere, die überlegene Vögel in Fortpflanzungsstimmung gegenüber Rivalen zeigen: Der Vogel setzt sich seitlich zum Angedrohten und richtet sich steil auf, den Schnabel etwa 50° über der Horizontalen emporgerichtet. Er plustert mäßig das Bauch- und Flankengefieder, so daß er eine etwas birnen-

förmige Gestalt erhält. Die Haltung erinnert an die bei der Balz, jedoch fehlt das Zustellen des Schwanzes. Vögel, die weniger überlegen sind, fächern etwas den Schwanz und wischen sich öfters den Schnabel nach der vom Gegner abgewandten Seite auf dem Boden oder am Sitzzweig. Der drohende Vogel bleibt stumm.

Obwohl diese Haltung nur vor gleichgeschlechtigen Rivalen eingenommen wird, ist ihre Beziehung zur Balz doch an verschiedenen Elementen erkennbar: gleiche Stellung zum andern Vogel, Plusterung, Hochrecken. Sie tritt ja auch nur bei Vögeln in Fortpflanzungsstimmung auf. Solchen Drohgesten, die nur innerhalb der „Fortpflanzungskämpfe“ (reproductive fighting) auftreten, liegt neben agonistischen anscheinend auch eine sexuelle Motivation zugrunde; der ganze Komplex ist von *Andrew* (1961) ausführlich diskutiert und für die Singvögel mit zahlreichen Beispielen belegt worden. Gewisse Parallelen ergeben sich auch zu zugleich agonistisch und sexuell motivierten Verhaltensweisen anderer Astartiden, bei denen ebenfalls viele Elemente der Balz in die betreffende Ausdrucksgeste einbezogen sind (*Goodwin* 1959, 1960, 1965, *Harrison* 1962, *Kunkel* 1959, 1966).

Ein Demutverhalten bei Rivalenkämpfen fehlt dem Rotkopfsamenknacker wie den meisten Prachtfinken.

Kämpfe zwischen Rivalen treten nur auf, wenn die Vögel in Fortpflanzungsstimmung kommen; sonst sind sie sich ja gleichgültig (p. 146). Dann aber handelt es sich um ernste Beschädigungskämpfe, die rasch zum Tode eines Vogels führen können. Den Jungen früherer Bruten gegenüber, selbst wenn sie bereits völlig ausgefärbt waren, ging mein Zuchtpaar nie über kurze Verfolgungen und zwei- bis dreimaliges Verbeißen hinaus.

Unter miteinander verpaarten oder zur gleichen Familie gehörenden Vögeln sieht man dagegen häufig die Schnabelpickkämpfe (bill fencing bei *Goodwin* 1959, 1964 a, 1965), die von allen bisher untersuchten Prachtfinken beschrieben und außer von *Goodwin* stets als normales Kampfverhalten und als ursprünglich gedeutet (z. B. *Immelmann* 1962, *Kunkel* 1959, *Morris* 1958) worden sind. Streitereien zwischen solchen Vögeln werden durch Picken mit geschlossenem Schnabel auf den Schnabel des andern ausgetragen. Die Körperhaltung dabei wurde in ihrem Zusammenhang mit Angriffs- und Flucht Tendenzen bereits ausführlich von *Morris* (1955 a, 1957 a, 1958) und *Kunkel* (1965) besprochen; der Rotkopfsamenknacker weicht darin nicht von der Mehrzahl der Prachtfinken ab.

Dieses Schnabelpicken unterscheidet sich von den Rivalenkämpfen in zwei Punkten: einmal wird die Hauptwaffe, der Schnabel, geschlossen gehalten und damit des größten Teiles seiner schädigenden Wirkung beraubt; nur der Stoß mit ihm bleibt noch effektiv. Zweitens wird diese verminderte Kampfergie auf den bestgeschützten Teil des Körpers, und nur auf diesen, gerichtet, sehr im Gegensatz zur Beschädigung empfindlicher Körperteile beim Rivalenkampf. Beides sind Kennzeichen eines ausgesprochenen Kommentkampfes und haben als solche keine Parallele zumindest unter den Singvögeln. Die unauffällige Form darf nicht darüber hinwegtäuschen, daß es sich hier keineswegs um ein besonders ursprüngliches, sondern im Gegenteil um ein sehr abgeleitetes Verhalten handelt. Das gilt wohl für alle Prachtfinken, zumindest für die bislang untersuchten Arten.

Während der Schnabelpickkämpfe sieht man nicht sehr häufig noch eine weitere, der agonistischen Motivation zuzuordnende Verhaltensweise: Mandibulieren oder Nibbeln, das als Beschwichtigungsgebärde bei Prachtfinken weit verbreitet ist (Goodwin 1959, 1962, 1963 a, 1964 a, 1965, Immelmann 1962, Kunkel 1959, Sparks 1964). Beim Rotkopfsamenknacker sah ich es vor allem während und nach den Schnabelpickkämpfen im Paar. Das ♀ reagiert damit häufig auf Balz und Kopulationsaufforderungen des ♂, wenn es nicht willig ist. Das ♂ seinerseits reagiert auf abwehrendes Schnabelpicken und Mandibulieren des ♀ gelegentlich, indem es sich nach vorn unten verbeugt und mandibulierend mit dem Kopf wieder herauf in die Normalhaltung kommt, eine Beschwichtigungsgebärde, die Goodwin (1959, 1965) in einer sehr ähnlichen Form von *Uraeginthus* als „Demutbalz“ (submissive courtship display) beschrieben und als Konfliktverhalten zwischen einer sexuellen und einer Flucht tendenz gedeutet hat, was auch hier am wahrscheinlichsten ist.

Außer zwischen den Partnern eines Paares beobachtete ich Mandibulieren noch bei schon weitgehend selbständigen Jungvögeln, die ihren Vater anbettelten, damit aber keinen Erfolg hatten und nach einer Weile auf den Schnabel des Vaters zu picken begannen. Sie picken dann regelmäßig einmal auf den Vater ein und mandibulieren dann; das kann sich mehrere Male wiederholen.

Die Frequenz dieses Beschwichtigungsmandibulierens ist sehr viel langsamer als bei den kleineren Astrildern und erinnert am ehesten an die des Silberschnäbelchens, *Euodice cantans* (Gmelin).

Goodwin (1965) gibt an, daß bei *Uraeginthus* die Punktzeichnung des Nestlingsrachens auch beim adulten Tier noch vorhanden ist; er bringt dies mit dem Beschwichtigungsmandibulieren in Zusammenhang, bei dem die Rachenzeichnung als Auslöser funktionieren könnte. Auch beim Rotkopfsamenknacker bleiben die drei Punkte des Rachens mit dunkelgrauer Färbung und kräftigen Wülsten zwischen ihnen, die heller gelb als der übrige Rachen sind, erhalten. Auch hier erfüllen sie wohl die von Goodwin angegebene Funktion, vielleicht durch Ansprechen des Funktionskreises der Jungenpflege, wie es wohl auch gewisse „infantile“ Beschwichtigungsgebärden australischer Prachtfinken tun (Immelmann 1962).

Sexualverhalten

Schwanzzustellen als Begrüßung

Diese bei allen bisher untersuchten Prachtfinken beobachtete „Begrüßung“ zwischen verpaarten Vögeln, wenn sie sich zuvor längere oder kürzere Zeit getrennt hatten, findet sich auch beim Rotkopfsamenknacker. Der Schwanz wird dabei häufig etwas gefächert, Anzeichen einer schwachen Flucht tendenz (vgl. S. 144). Entsprechend dem geringen Kontaktverhalten der Art ist die Geste relativ selten und unauffällig.

Gesänge

Wie Burkard (in Immelmann, Steinbacher und Wolters 1963) für den Rotbrustsamenknacker und auch für die hier behandelte Art angibt, besitzen diese zwei voneinander sehr verschiedene Gesänge. Den einen schildert er als „eine laut vorgetragene Folge langezogener Flötentöne, die mit einem Triller abschließt“, den anderen als „eine abwechslungsreiche, schnelle, fast verwirrende Reihenfolge der verschiedensten pfeifenden, trillernden, knarrenden und quietschenden Töne, die einen ausgesprochen gutturalen Klang haben“. Diese vom Rotbrustsamenknacker gegebene Beschreibung soll auch auf den Rotkopfsamenknacker zutreffen; die Gesänge der beiden Arten seien kaum zu unterscheiden. Ich möchte dem nur hinzufügen, daß die „Trillerstrophe“ bei meinen Vögeln meist ein langer, ununterbrochener Gesang war, bestehend also aus Flötentönen, die regelmäßig von Trillern unterbrochen wurden. Die einzelnen „Strophen“ waren dabei nicht gleich, sondern in ihrer Melodik sehr variabel. Auch der „trillerlose“ Gesang wird ausdauernd vorgetragen. Über die genaue Struktur des Gesanges wie auch der übrigen Lautäußerungen soll später gesondert anhand von Sonagrammen berichtet werden.

Während das ♂ über diese beiden Gesangsformen verfügt, trägt das ♀, wie auch das des Rotbrustsamenknackers (Burkard in Immelmann, Steinbacher und Wolters 1963), sehr selten einmal den trillerlosen Gesang vor, jedoch kürzer und weniger abwechslungsreich als das ♂.

Die Haltung des singenden Vogels gleicht der anderer Astartiden (Kunkel 1959): Er sitzt hoch aufgerichtet, den Schnabel etwas über die Horizontale nach oben erhoben und das Bauchgefieder leicht geplustert. Alle diese Elemente der Singhaltung treten in der Balz höherer Intensität auf, deuten also auch beim Rotkopfsamenknacker die sexuelle Motivation des Gesanges an wie bei andern Prachtfinken (Kunkel 1959, 1962a, 1965).

Beide Gesänge werden ausgesprochen in Fortpflanzungsstimmung vorgetragen; sie sind, wie alle bisher untersuchten Prachtfinkengesänge, nicht agonistisch motiviert. Der trillerlose Gesang ist vor allem der Gesang des unverpaarten oder einsamen ♂ oder gelegentlich auch ♀, gleichgültig, ob sich ein möglicher, aber uninteressanter Geschlechtspartner in nächster Nähe aufhält oder nicht. Er wird außerdem auch vor und während der ersten Stadien des Nestbaus vorgetragen, solange sich das ♀ noch nicht stärker an diesem beteiligt. Seine Funktion dürfte in erster Linie sein, auf ein fortpflanzungsbereites ♂ hinzuweisen, d. h. es handelt sich um Solitärsgesang (solitary song) mit Kontaktfunktion im Sinne von Harrison (1962 b). Der Trillergesang dagegen ist vor allem Bestandteil der Balz; er wird aber auch vom balzbereiten ♂ anhaltend vorgetragen, wenn es durch die fehlende Reaktion des ♀ nicht zum Balzen kommt, eine Situation, in der andere Prachtfinken sogar auch die Bewegungen der Balz ausführen (Kunkel 1959). Er ist also Balzgesang (display song) mit epigamischer Funktion im Sinne von Harrison (1962 b).

Mit der Annahme eines einzigen sexuellen Triebes würde man keine qualitativ unterschiedliche Motivation in den beiden Gesangsformen sehen können, sondern den Trillergesang nur als Ausdruck des gegen die Phase der Kopulation und der Eiablage hin stärker gewordenen Triebes deuten dürfen. Dann allerdings müßten die beiden Gesänge durch Übergänge miteinander verbunden sein, was nicht zutrifft. Befriedigender ist der trillerlose Gesang einem allgemeineren Fortpflanzungstrieb, mit Einschluß der Tendenz, ein Nest zu bauen, zuzuordnen und als qualitativ verschieden vom Trillergesang anzusehen, der rein sexuell, d. h. nur auf das ♀ hin, motiviert ist.

Es gibt nur einige wenige Prachtfinken, bei denen bisher zwei verschiedene Gesangsstrophen nebeneinander festgestellt werden konnten: beim Veilchenastrild, *Granatina ianthinogaster* (Reichenow), beim Roten Tropfenastrild, *Hypargos niveoguttatus* (Peters), und beim Gelbkehligen Buntastrild, *Pytilia melba citerior* Strickland (Nicolai in Harrison 1962 b, Nicolai 1964); von ihnen gehören zumindest die beiden ersten in die nähere Verwandtschaft von *Spermophaga*. Obwohl die Annahme nahe liegt, daß jede der beiden Gesangsformen bei einer Art einer bei einer andern Art homolog ist, so sind doch, abgesehen von der ebenfalls sehr verschiedenen klanglichen Form, Motivation und Bedeutung bei diesen drei Arten verschieden von denen bei *Spermophaga*: neben dem „normalen“ Gesang gibt es bei ihnen eine Strophe, mit der das ♂ — zumindest beim Veilchenastrild auch das ♀ — bei Trennung nach seinem Partner ruft. Das ist ein nach Situation, Bedeutung und wohl auch Motivation dem trillerlosen Solitärgesang des Rotkopfsamenknackers nur sehr entfernt ähnliches Verhalten. Die anzunehmende Auseinanderentwicklung dürfte mit der stärkeren Geselligkeit und Bindung innerhalb des Paares bei diesen drei Arten in Verbindung stehen.

Balz und Kopulation

Wie alle bisher untersuchten Astarilde (Goodwin 1959, 1960, 1962, 1963 a, 1964 a, 1965, Harrison 1956, 1957, 1962 a, Harrison und Dormer 1962, Immelmann, Steinbacher und Wolters 1963, Kunkel 1959, 1966, Nicolai 1964) mit Ausnahme zweier *Amandava*-Arten (Goodwin 1960, Kunkel 1959, 1962 a) und des Wachtelastrids (*Ortygospiza atricollis* [Vieillot]) und ebenso wie der nächstverwandte Rotbrustsamenknacker (Burkard 1962 b) besitzt auch der Rotkopfsamenknacker eine Halmbalz. Sie zeichnet sich durch eine Reihe von Besonderheiten aus.

In vollständiger Form läuft die Balz folgendermaßen ab (Abb. 1): das ♂ nimmt einen Grashalm, eine Faser oder oft auch ein welches Blatt mit dem Stengelende in die Schnabelspitze (vgl. p. 157) und nähert sich damit dem ♀ auf dem Boden oder auf bodennahen Zweigen bis zu einem halben Meter über dem Grund. Er plustert die Federn des Bauches, der Flanken und des Vorder- und Mittlrückens etwas;

sie heben sich dabei nicht voneinander ab, sondern bilden noch eine zusammenhängende Decke. Das Gefieder von Kopf, Vorderbrust und Nacken bleibt angelegt, so daß der Vogel im Gegensatz zu andern Astrildern bei der Halmbalz noch ausgesprochen schlank wirkt; das geplusterte Rückengefieder macht ihn dazu noch „bucklig“. Ebenfalls anders als bei andern Astrildern ist die dem ♀ zugewandte Flanke nicht stärker geplustert als die abgewandte. Der Schwanz wird mäßig gefächert und dem ♀ zugedreht. Der Vogel richtet sich, wohl als Folge des Schwanzzustellens, mit der Körperlängsachse schräg zum ♀ aus, etwa 60° von der direkten Richtung auf sie zu abweichend.

Nun verbeugt sich das ♂ schräg zum ♀ hin, bis der Schnabel ungefähr 45° unter der Horizontalen zum Boden weist, und wirft den Kopf dann rascher, aber

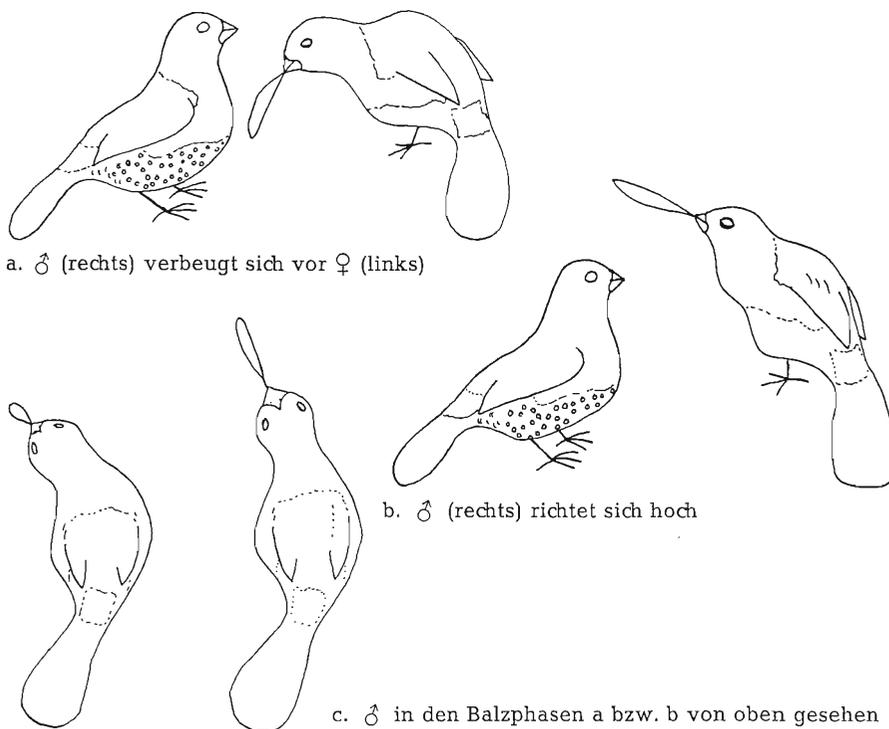


Abb. 1. Balz von *Spermophaga ruficapilla*

immer noch „gemessen“ empor in eine steile, rund 70° über der Horizontalen aufgerichtete Stellung, zurück in die Ausgangsposition des Kopfes, d. h. in Richtung der Körperlängsachse oder nur ein wenig zur Seite des ♀ hingewandt. Verbeugungen und Hochrichten sind in lockerer, unregelmäßiger Frequenz zu sehen, wenngleich sie selbst zeitlich rhythmisiert von typischer Intensität (Morris 1957b) erscheinen. Während der Balz trägt das ♂ ununterbrochen den Trillergesang vor.

Diese Halmbalz hat einerseits die Funktion einer Schaubalz (Kunkel 1959), d. h. dient anscheinend nur der Stimulation und Synchronisation des Partners und endet ohne weitere Verhaltensfolge, ist aber andererseits zu einem späteren Zeitpunkt auch ein Teil der Paarungseinleitung (s. u.).

Zeitlich fällt dabei die Schaubalz vor und in die Phase des Nestbaues; als Paarungseinleitung tritt die Halmbalz dagegen erst nach der Vollendung des Nestes und vor der Eiablage in Erscheinung. Eine ausführliche Schaubalz konnte ich bei meinem Zuchtpaar nur bei den vom ♀ nicht beachteten Balz- und Nestbauversuchen des ♂ vor der Serie der gelungenen Bruten beobachten, dann noch vor der ersten und in geringerem Ausmaß der zweiten erfolgreichen Brut. Die weiteren Bruten liefen ohne solche einleitenden Schaubalzphasen ab; anscheinend war das Paar nunmehr genügend aufeinander abgestimmt. Daß die Halmbalz sowohl als Schaubalz wie auch als Paarungseinleitung auftritt, scheint bei Prachtfinken nicht besonders häufig vorzukommen; mir sind als sichere Fälle dieser Art nur die Schmetterlingsfinken (*Uraeginthus*) (Goodwin 1959, 1962, 1965) und das Silber Schnäbelchen (*Euodice cantans*) (Kunkel 1959) bekannt.

Im Gegensatz zu andern Astrildern kann man beim Rotkopfsamenknacker zahlreiche Reduktionsformen der geschilderten vollständigen Halmbalz beobachten. Bei der Schaubalz können Verbeugung und Kopfhochwerfen sehr selten sein; oft trägt das ♂ seinen Trillergesang auch nur in aufrechter Haltung mit Halm im Schnabel vor, ohne überhaupt noch die Kopfbewegungen zu machen. Das erinnert an das Halmzeigen mancher Amadinen (Moynihan und Hall 1954, Kunkel 1959, 1966). Findet der Vogel keinen ihm geeignet erscheinenden Halm, so kann auch dieser wegfallen; der Vogel singt dann sozusagen sein ♀ nur noch in normaler Singhaltung an, vermehrt allerdings noch um das Schwanzzustellen. Auch bei der Paarungseinleitung kann der Halm fehlen; Verbeugung und Kopfhochwerfen scheinen aber, zumindest kurz vor dem Nackenpicken, obligatorisch zu sein, auch ohne Halm; dabei wird allerdings oft der Schnabel auf dem Zweig gewischt, eine Umorientierung einer Bewegung, wie sie auch beim Balzen anderer Prachtfinken vorkommt (Immelmann 1962, Kunkel 1962a, 1965). Während das Fehlen des Balzhalmes zumeist auf äußere Faktoren zurückzuführen sein dürfte, sind die übrigen Reduktionsformen wohl endogenen Ursprungs, also einem geringeren Erregungsgrad zuzuschreiben.

Eine Halmbalz dieser Art oder auch nur Ansätze dazu konnte ich bei den ♀♀ des Rotkopfsamenknackers nicht beobachten. Die Art verhält sich damit wie die stark sexualdimorphen *Lagonosticta*-Arten und anders als die nicht sexualdimorphen *Estrilda*- und die schwächer sexualdimorphen *Uraeginthus*-Arten (Goodwin 1959, 1964a, 1965, Harrison 1956, 1962a, Kunkel 1959, 1966). In der Ausprägung ihres Sexualdimorphismus hält sie zwischen den letzteren und *Lagonosticta* etwa die Mitte.

Schon früher wurde dargestellt, daß es sich bei der Halmbalz, soweit sie sich bei den Prachtfinken findet, um eine ritualisierte Nestbaubewegung handelt, die, zunächst wohl schwächer ritualisiert als Ausdrucksverhalten zum Anzeigen des Nestplatzes oder Nestes dienend, schließlich von diesem gelöst und stärkstens ritualisiert worden ist (Kunkel 1959); innerhalb der Prachtfinken insgesamt stellt allerdings bereits dieses stark abgeleitete Ausdrucksverhalten einen primitiven Charakter dar (Immelmann 1962, Kunkel 1959, Steiner 1955). Auch hier beim Rotkopfsamenknacker handelt es sich bei der Kopfbewegung um die Nestbau-

bewegung des Hochschiebens oder Seitwärtsziehens, wie sie beim Nestbau selbst schon sehr bald zur Errichtung einer dünnen, durchsichtigen Kuppel über dem ersten Nestfundament führt (p. 158).

Verbeugung und Wiederhochwerfen des Kopfes ist Bestandteil der Halmbalz auch bei einigen anderen Astrildern, nämlich dem Roten Tropfenastrild (*Hypargos hiveoguttatus*) und dem Braunen Tropfenastrild (*Clytospizza monteiri*) (Harrison und Dormer 1962), dem Grünen Tropfenastrild (*Mandingoa nitidula*) (Karl 1961), den Schmetterlingsfinken (*Uraeginthus*) (Goodwin 1959, 1962, 1965), den beiden Granatastrilden (*Granatina*) (Nicolai in Immelmann, Steinbacher und Wolters 1963) und schließlich dem Dunkelroten Amaranten (*Lagonosticla rubricata*), bei dem sie jedoch nur gelegentlich als Elemente der Balz erscheinen (Goodwin 1964 a). Vielleicht mit Ausnahme der Granatastrilde, bei denen aus der Balzbeschreibung dieser Punkt nicht deutlich zu ersehen ist, ist das Kopfhochwerfen jedoch bei allen diesen Arten streng mit dem Hochschnellen korreliert, d. h. mit einem raschen Strecken und Wiederanwinkeln des Tarsalgelenkes, durch das der balzende Vogel auf- und abschnellt, nach oben meist rascher und betonter als nach unten. Diese Bewegung ist ebenfalls eine von einer Nestbaubewegung abgeleitete Ausdrucksform, nämlich vom Strecken eines einen Halm in die Kuppel hochschiebenden Vogels. Sie ist bei vielen andern Arten die einzige Bewegung dieses Ausdruckselementes der Halmbalz, und der Körper wird steif gehalten (Goodwin 1963 a, Harrison 1956, 1962 a, Immelmann 1960, 1962, Kunkel 1959, 1966).

Daß der Rotkopfsamenknacker dieses Hochschnellen auch in Ansätzen nicht mehr zeigt, ist zweifellos sekundär. Sehr wahrscheinlich ist das wiederum der stärkeren Anpassung an das Bodenleben zuzuschreiben, wie dieses Ausdruckselement ja auch bei andern bodenbewohnenden Prachtfinken — *Emblema* (Immelmann 1962), *Amandava* (Goodwin 1960, Kunkel 1959, 1962 a) und *Ortygospiza* — fehlt. Von ihm abgesehen, ist die Balz des Rotkopfsamenknackers der der genannten Arten sehr ähnlich, vor allem der von Rotem und Braunem Tropfenastrild sowie den *Granatina*-Arten, die alle ebenfalls am Grund balzen; die *Granatina*-Arten verneigen sich dabei ebenfalls zur Seite.

Der Rotkopfsamenknacker verbeugt sich im Vergleich zu den meisten dieser Arten weiter hinunter. Am ähnlichsten ist ihm in dieser Hinsicht der Blaukopfschmetterlingsfink (*Uraeginthus cyanocephalus* [Richmond]), der sich bei der Halmbalz ebenfalls tiefer hinabbeugt als die beiden andern Schmetterlingsfinken (Goodwin 1962, 1965). Damit korreliert ist die Ausdehnung der leuchtend blauen Farbe über den ganzen Kopf, während die beiden andern Arten nur blaue Gesichtsmasken haben. Beim Rotkopfsamenknacker ist sehr ähnlich das Rot im Gegensatz zu den beiden andern Arten über den ganzen Kopf ausgedehnt; es wäre deshalb interessant, genaue vergleichende Beobachtungen an den beiden anderen Samenknackern zu machen, ob auch in dieser Gattung die Farbausdehnung am Kopf mit der Größe des Verneigungswinkels bei der Halmbalz korreliert ist.

Innerhalb der genannten Arten läßt sich also eine Reihe aufstellen, die von einer Halmbalz ohne jedes Kopfhochwerfen, wie sehr betont bei der Gattung *Estrilda*, über eine mit gelegentlichen Kopfaufwerfen wie beim Dunkelroten Amaranten, eine solche mit Hochschnellen und Kopfaufwerfen zusammen zu einer Halmbalz führt, die wie beim Rotkopfsamenknacker nur noch aus Kopfhochwerfen besteht. Zugleich mit der stärkeren Entwicklung des Kopfhochwerfens verschiebt sich dessen Orientierung: bei *Lagonosticta* und *Uraeginthus* bewegt sich der Kopf dabei noch in einer strengen Vertikalebene; bei *Spermophaga* und *Granatina* dagegen verneigt er sich dabei aus dieser heraus nach der Seite. Dieses bildet zumindest modellmäßig einen Übergang zur Verneigungshalmbalz der *Amandava*-Arten (G o o d w i n 1960, K u n k e l 1959, 1962a), die den Kopf nun nicht mehr über die Normalhaltung nach oben emporwerfen, dafür aber eine noch sehr viel tiefere Verneigung nach der Seite machen. Die ganze Kopfbewegung ist gewissermaßen bei ähnlicher Amplitude nach unten verlagert. Daß der phylogenetische Weg der *Amandava*-Balz tatsächlich so verlaufen sein muß, beweist das seltene Hochschnellen des Olivgrünen Astringids (*Amandava formosa* [Latham]), das ohne Kenntnis der hier beschriebenen Übergangsformen der Halmbalz nur schwer zu deuten war (K u n k e l 1962a).

Eine gelungene Kopulation konnte ich leider nie beobachten¹⁾. Ich sah kopulationsbereite ♂♂, die auch erfolglos aufflogen, und andererseits auch kopulationsauffordernde ♀♀, auf die das ♂ nicht reagierte. Das ♂ fordert dabei auf, indem es zunächst die Halmbalz mit Trillergesang vor dem ♀ zeigt, wobei zwar nicht der Halm, wohl aber anscheinend die Verbeugungen obligatorisch sind (s. o.). Danach läßt es den Halm fallen und pickt viele Male auf die Oberseite des ♀, bevorzugt auf den Oberkopf und Nacken, aber auch auf Rücken und Bürzel. Das entspricht der Kopulationseinleitung vieler, wahrscheinlich der meisten Astringide (G o o d w i n 1959, 1964 a, 1965, K u n k e l 1959). Das von G o o d w i n (1959, 1965) bei *Uraeginthus* beobachtete Picken nach der Kloake des ♀ beobachtete ich dabei nicht. Das ♀ fordert mit dem bisher bei allen untersuchten Prachtfinken festgestellte Schwanzflirren auf, wobei es die übliche horizontale Haltung aller kopulationsauffordernden Singvogel-♀♀ mit etwas durchgedrücktem Rücken einnimmt.

Vor der Paarungsaufforderung beobachtete ich wiederholt, daß das ♂ das vor ihm flüchtende ♀ mit dem Halm im Schnabel anhaltend durch die Voliere verfolgte; dieses „Treiben“ nahm oft die Form eines regelrechten Verdrängungsangriffs (p. 148) an. Ob es sich dabei um eine Folge der Unwilligkeit des ♀ oder um ein ritualisiertes, immer der Kopulation vorausgehendes Treiben handelt, wie es G o o d w i n (1965) von den Schmetterlingsfinken beschreibt, kann ich nicht entscheiden, weil ich ja keine gelungene Kopulation gesehen habe.

¹⁾ Inzwischen konnte ich eine gelungene vollständige Kopulation beobachten. Dabei hielt das ♀ die ganze Zeit über einen kleinen Halm im Schnabel. Das ♂ hielt sich, ähnlich wie das des Goldbrüstchens (*Amandava subflava* [Vieillot]) (G o o d w i n 1960, K u n k e l 1959), lange flatternd auf dem Rücken des ♀. Anschließend sah ich ein auffälliges Nachspiel: das ♂ umhüpfte das ♀ rasch in einem Kreis von etwa einem halben Meter Durchmesser und verbeugte sich dazu mit den auch bei der Balz gezeigten Bewegungen.

Nestbau

Nistmaterial wird in verschiedener Weise eingetragen: große Fasern, Grashalme und welke Blätter, das bevorzugte Material für den Außenbau des Nestes, werden vom ♂ zunächst geprüft, ob sie sich nach der bei Prachtfinken üblichen Weise mit einem Ende in der Schnabelspitze tragen lassen. Dazu nibbelt der Vogel sie der Länge nach bis zu einem Ende durch. Grashalme und Blätter packt er dann schließlich am unteren Stengel- bzw. Stielende. Bei Fasern und Rispen nimmt er auch einmal eine seitlich herausstehende Faser oder einen Seitenstengel in die Schnabelspitze, wie es Im m e l m a n n (1960) von der Rotohramadine, *Zonaeginthus oculatus* (Quoy und Gaimard), ausführlich beschreibt, hier wie dort wohl eher eine plastische Reaktion auf einen bestimmten Materialtyp als eine starre Endhandlung mit speziellem AAM. Der Rotkopfsamenknacker gibt, vor allem bei starkem Bautrieb, häufig die Versuche, große Fasern mit einem Ende in die Schnabelspitze zu nehmen, auf und trägt quer im Schnabel ein, bevorzugt allerdings an einer Knickstelle. Während große Materialien immer einzeln eingetragen werden, wird das kleine Material, mit dem die Nestmulde ausgelegt wird, gebündelt. Bevorzugt werden dafür Federn.

In der Voliere wurde das Material natürlich zum größten Teil von uns zur Verfügung gestellt. Die Vögel nahmen vor allem gern breite Streifen von Bananenstroh, wie es aus den dem Stamm der Bananenstaude anliegenden Blattstielen gewonnen wird. Sie selbst sammelten ähnliches Material in Gestalt von welken Blättern des in der Voliere wachsenden Elefantengrases, die sie vom Boden oder bodennahen Zweigen mit vielfachem Rucken abrissen. Zum Bau des größten Teiles des Nestes verwandten sie solches Material, wobei Grasblätter oder Strohhälften von 1 bis 2 cm Breite und etwa einem halben m Länge optimal zu sein schienen. Bei Mangel wurden jedoch auch welke Blätter eingebaut. Das Bananenstroh saugte sich bei Regen voll mit Wasser, so daß die Jungen später oft auf einer klatschnassen Unterlage lagen, ohne daß es ihnen geschadet hätte. Feines Material wurde nur zu Auslage der Mulde benutzt.

Das Nest wurde jedesmal ganz überwiegend vom ♂ gebaut. Das ♀ beteiligt sich nur gegen Ende des Nestbauens und trägt nur feineres Material zum Auslegen der Mulde ein. Diese geringe Beteiligung des ♀ am Nestbau scheint bei Prachtfinken ein abgeleitetes Verhalten zu sein (Im m e l m a n n 1962), findet sich jedoch unter den Astrildern auch bei den Schmetterlingsfinken (G o o d w i n 1965) und dem Dunkelroten Amaranten (G o o d w i n 1964 a, H a r r i s o n 1957).

Es scheint, daß nur einmal ein Nest im Freiland gefunden wurde (C h a p i n 1954). Die Beschreibung dieses in Uganda gefundenen Nestes trifft auch ganz auf die Nester zu, die unser Paar in der Voliere baute: groß, unsorgfältig, aus groben Grasblättern zusammengesetzt, mit feinerem Gras ausgelegt. Es war bedeckt mit lockeren vertrockneten Farnen und befand sich 10 Fuß hoch in einem Baum, während die Nester des Rotbrustsamenknackers nach B a t e s (zit. nach C h a p i n 1954) dichter über dem Grund zu stehen scheinen.

Das Paar in der Voliere baute seine Nester stets in der dichtesten Deckung, die es finden konnte: in Elefantengrasbüsche, in denen eingezogene Sitzäste eine festere Unterlage boten. Der versteckte Standort erschwerte die Beobachtung des Verhaltens am Nest sehr, so daß ich nicht einmal das sicher auch hier festzustellende Nestlocken sehen konnte. Die Nester befanden sich stets 30 bis 50 cm unter der Decke des 2 m hohen Käfigs. Für jede Brut wurde ein neues Nest gebaut, oft allerdings auf den Resten des vorangehenden, was jedoch wohl auf den Mangel geeigneter Nistplätze zurückzuführen sein dürfte.

Das Nest selbst ist ziemlich groß, kugelförmig wie die meisten Prachtfinkennester und hat einen Durchmesser von über 20 cm. Entsprechend dem verarbeiteten starren Material bleibt die Außenfläche recht struppig. Von der seitlichen, der Haupteinflugrichtung, also der Volierenmitte, zugewandten Einflugöffnung hängen lange Fasern oben und vor allem unten oft bis zu einem halben Meter herab. Eine Einflugröhre gibt es nicht. Die feinere Auslage umfaßt nur die Nestmulde und reicht an den Wänden höchstens bis zur halben Höhe.

Die Nestbaubewegungen des ♂ waren wegen der versteckten Anlage des Nestes schwierig zu beobachten. Ich stellte folgende, auch bei andern Prachtfinken (Immelmann 1962, Kunkel 1959) vorkommende Bewegungen fest: unterstecken, seitwärtsziehen, einschieben und hochschieben. Ähnlich wie *Estrilda* (Kunkel 1959) schiebt der Rotkopfsamenknacker schon Fasern in die Höhe, wenn es eben gerade mechanisch auf der noch dünnen Nestgrundlage möglich ist, so daß schon sehr früh die Kuppelumrisse in einem schütterten Netzwerk von Fasern sichtbar werden. Später wird zuerst die dem Einflugloch gegenüber liegende Kuppelpartie verstärkt, so daß das halbfertige Nest, wiederum wie bei *Estrilda*, einer mit der Schnittfläche senkrecht gestellten Kokosnuß gleicht. Die Umbauung des Einflugloches ist die letzte Arbeit vor dem Auspolstern der Mulde.

Brut und Jungenpflege

Bei den fünf in der Voliere beobachteten Bruten betrug die Zahl der Eier in den aufeinanderfolgenden Gelegen jeweils 4, 3, 4, 3 und noch einmal 3 Stück. Obwohl die Gelegegrößen tropischer Kleinvögel unter Gefangenschaftsbedingungen mit Vorsicht betrachtet werden müssen (s. Wagner 1960), entspricht das doch den Angaben von Immelmann, Steinbacher und Wolters (1963) für das Freiland; für den Rotbrustsamenknacker sind dort sogar Gelege bis zu 6 Eiern angegeben. Die Eier wurden im Abstand von je einem Tage gelegt, stets morgens zwischen Sonnenaufgang und etwa elf Uhr.

In den Pausen zwischen der Ablage der einzelnen Eier blieben ♀ und ♂ immer nur für kurze Zeit im Nest. Erst nach der Ablage des letzten Eies

begannen sie fest zu brüten; dem entsprach auch, daß später kein Altersunterschied zwischen den Nestlingen festzustellen war; beides galt auch für die Vierergelege. Das entspricht nicht den bisherigen Daten von Astrildern und auch von Amadinen (im Sinne von Delacour, 1943), die vom dritten, bzw. vorvorletzten Ei ab brüten (Eisner 1960, Goodwin 1964 a, 1965, Kunkel 1959), findet aber Parallelen bei den australischen Gattungen *Emblema*, *Bathilda* und *Poephila*, die mit der Ablage des vierten Eies zu brüten beginnen, und schließlich *Neochmia*, die sogar erst nach dem fünften Ei beginnen kann (Immelmann 1962).

Die Brutdauer beträgt 17 bis 18 Tage, ein Wert, der oberhalb der bei Prachtfinken bis jetzt gefundenen Normalwerte (Eisner 1960, Immelmann 1962, Immelmann, Steinbacher und Wolters 1963, Steinbacher und Wolters 1953, Ziswiler 1959) liegt; nur in zahlreichen Daten von Eisner (1960) für das Japanische Mövchen (Domestikationsform von *Lonchura striata* [L.]) sind auch solche langen Inkubationszeiten angegeben.

Wie bei allen bisher untersuchten Prachtfinken brüten ♂ und ♀; das ♀ übernimmt jedoch den weitaus größeren Teil des Brutgeschäfts. Das ♂ ist immer nur kurze Zeit auf dem Nest anzutreffen, vor allem am späten Morgen und in den frühen Nachmittagsstunden. Bei der Ablösung bringt es häufig einen Halm mit.

Die Nestlingszeit beträgt 20 Tage und hält sich damit im Rahmen der Daten auch für andere Prachtfinken. Die Jungen wurden in der Voliere ausschließlich mit kleingedrücktem hartgekochtem Ei und Termiten aufgezogen, soweit ich an der Nahrungswahl der Eltern vor dem Anfliegen des Nestes und an dem durchschimmernden Inhalt der Nestlingskröpfe feststellen konnte. Es ist wohl anzunehmen, daß auch im Freiland rein animalisches Aufzuchtfutter genommen wird. Das entspricht der Nestlingsfutterwahl von *Uraeginthus* (Goodwin 1965) unter den näheren Verwandten, während Nestlinge von *Estrilda* und *Lagonosticta* nach meinen Magenproben bereits in erheblichem Umfang auch mit halbreifen Gräsern gefüttert werden. ♂ und ♀ sind etwa gleichermaßen an der Fütterung der Nestlinge beteiligt.

Wie auch bei andern Prachtfinken ist die Nesthygiene zumindest mangelhaft ausgebildet. Fressen von Eierschalen und Nestlingskot ist wegen der geschlossenen Nester kaum zu beobachten und nur beim Japanischen Mövchen in eigens präparierten Beobachtungsnestern festgestellt (Eisner 1960). Wegtragen von Kotballen kenne ich bisher nur von einer einzigen Prachtfinkenart, nämlich dem Amaranten (*Lagonosticta senegala* [L.]), nicht aber vom Rotkopfsamenknacker. So verbleibt auch hier der Kot der Nestlinge an den Wänden und in der Mulde des Nestes und verbackt zu einer festen Schale. Bei Regen saugt er sich voll Wasser und

wird weich und schmierig, was jedoch die Nestlinge niemals beeinträchtigte. Wie auch beim Graustrild (*Estrilda troglodytes* [Lichtenstein]) (Kunkel 1959) geben die Nestlinge den Kot bevorzugt in Richtung des Einfluglochs ab, wo er sich mehr anhäuft als anderswo in der Nestmulde.

Nach dem Ausfliegen werden die Jungen wohl in dichte Deckung gelockt, niemals aber zurück zum Nest. Auch das entspricht wieder dem Verhalten der *Uraeginthus*-Arten (Goodwin 1965), nicht aber der Nestleite von *Lagonosticta* und *Estrilda* (Kunkel 1959), wie sie auch bei australischen Prachtfinken (Immelmann 1962), vor allem aber bei Amadinen (z. B. Eisner 1960) mit ihrer starken Bindung an das Nest zu finden ist.

Die Füttertechnik des Rotkopfsamenknackers entspricht vollkommen der anderer Prachtfinken, wie sie am eingehendsten wohl Nicolai (1964) beschrieben hat.

Bei der ersten bis vierten Brut begann das ♂ jedesmal bereits 3 bis 5 Tage nach dem Ausfliegen der Jungen, wieder ein Nest zu bauen und zu balzen. 10 bis 12 Tage nach dem Ausfliegen der Jungen legte das ♀ dann wieder das erste Ei, obwohl die Jungen noch keineswegs aufgehört hatten zu betteln. Noch vor der Eiablage hörte das ♀ auf zu füttern. Die Jungen wurden von dann ab noch bis zu 10 Tagen vom ♂ allein weitergefüttert und bettelten auch nur noch dieses an. Eine ähnliche Fürsorge des ♂ allein für die Jungen der älteren Brut, wenn eine zweite rasch folgte, beobachtete Goodwin (1965) auch bei den Schmetterlingsfinken.

Entwicklung und Verhalten der Jungvögel

Die frisch geschlüpften Nestlinge sind noch pigmentlos, also gelblich fleischfarben; sie besitzen einige Flaumfedern auf Oberkopf, Schultern, Unterarmen, über der Wirbelsäule am Hinterrücken und je einen Streifen auf den Hinterflanken der Oberseite. Auch der Schnabel ist zunächst noch pigmentlos; bereits am zweiten Tag beginnt sich jedoch schwarzes Pigment einzulagern, im Oberschnabel in einem Streifen, der vom Firstansatz aus etwa zur Mitte der Schneide schräg nach vorne unten zieht, im Unterschnabel diffuser in der Mitte, etwa gleich weit von allen Rändern entfernt. Die Pigmentation des Schnabels ist um den siebten Tag abgeschlossen; der Schnabel ist dann glänzend bleigrau bis auf die auch beim flüggen Jungvogel noch gelben und späten beim adulten Vogel roten Schneiden und Spitze. Während die Pigmentation der Füße der des Schnabels etwa parallel läuft, erscheint erst am sechsten Tage auch Pigment auf der Oberseite in der Haut um die sichtbar werdenden Federraine herum; es dehnt sich nur sehr langsam und mit der allmählichen Bedeckung des Körpers durch das Federkleid auf der Oberseite aus.

Als erste Federn erscheinen die Hand- und Unterarmschwingen, die schon am sechsten Tag durch die Haut brechen, während die anderen Federanlagen erst sichtbar werden. Sie brechen am siebten und achten Tag durch. Die Kiele beginnen sich um den neunten und zehnten Tag zu öffnen; dieser Prozeß zieht sich jedoch bis zum 20. Tage hin, an dem die Jungen dann soweit befiedert sind, daß sie, wie alle jungen Prachtfinken, nach einem halben Tag gewandt umherfliegen.

Die Augen beginnen sich am siebten Tag schlitzförmig zu öffnen; am achten Tag sind sie bereits völlig offen.

Ein Vergleich dieser Angaben mit solchen über australische Prachtfinken (Immelmann 1962) zeigt, daß hier unter den Prachtfinken zahlreiche Variationen bestehen, die zu untersuchen vielleicht auch taxonomisch von Wert wäre. Bis jetzt sind Beobachtungen hiervon freilich noch zu vereinzelt, um weitergehende Vergleiche anzustellen.



Abb. 2. Rachenzeichnung des Nestlings von *Spermophaga ruficapilla*

Die noch nicht näher beschriebene (Immelmann, Steinbacher und Wolters 1963) Rachenzeichnung zeigt Abb. 2. Schon beim frischgeschlüpften Nestling sind die drei Rachenpunkte tiefschwarz, und die beiden kleineren stehen über je einem starken gelblichen Wulst. Ebenso sind die drei Papillen im Schnabelwinkel bereits voll entwickelt. Dagegen sind die beiden Punktpaare oben und unten in der Schnabelspitze noch wenig pigmentiert und hellgrau; sie erreichen die tiefschwarze Pigmentation erst am sechsten Tage. Das übrige Schnabelinnere ist leuchtend gelb wie auch die Schnabelwülste. Zum Persistieren der Gaumenpunkte und ihrer Funktion beim Beschwichtigungsmandibulieren s. p. 150.

Die jungen Rotkopfsamenknacker betteln mit der den meisten Prachtfinken eigenen Haltung und Bewegung: sie beugen sich herab, drehen den Kopf gegen den fütternden Altvogel zurück und pendeln damit seitlich hin und her. Ganz junge Nestlinge, deren Bewegungsinventar die gebeugte Kopfhaltung noch nicht erlaubt, betteln im Liegen mit nach oben gerichtetem Schnabel, wie es Immelmann (1962) von den australischen Prachtfinken beschreibt. Eine Signalbewegung mit der Zunge, wie sie manche australischen Arten und Amadinen (Immelmann 1962, Kunkel 1959, 1965) besitzen, zeigen junge Rotkopfsamenknacker nicht.

Wie auch bei den Nestlingen der australischen Prachtfinken (Immelmann 1962) ist bei Nestlingen des Rotkopfsamenknackers immer nur die rechte Kropftasche gefüllt. Nie konnte ich beobachten, daß während der 20tägigen Nestlingszeit Nahrung auch einmal in die linke Kropftasche geriet. Die Kröpfe der Nestlinge waren vom Schlupftage an stets prall gefüllt und hatten, wie es auch Immelmann schildert, einen erheblich weiteren Durchmesser als der Körper selbst an dieser Stelle.

Schon am Tage des Ausfliegens beobachtete ich, wie die Jungen spielerisch an allem möglichen herumknabberten und -mandibulierten. Möglicherweise beginnt dieses Spielen schon innerhalb des Nestes. Daraus entwickeln sich rasch einerseits die selbständige Nahrungsaufnahme, andererseits Nestbauspiele. Bereits am 5. Tage nach dem Ausfliegen, also am 25. Lebenstage, fressen die Jungvögel selbst. Der späteste Termin, zu dem ich noch einen Jungvogel betteln und auch von seinem Vater gefüttert werden sah, war sein 43. Lebenstag.

Das sich zugleich mit der selbständigen Nahrungsaufnahme entwickelnde Spielen mit Nistmaterial ist bei jungen Rotkopfsamenknackern außerordentlich häufig und durch Bieten von geeignetem Material sehr leicht auszulösen. Es besteht ausschließlich im Durchmandibulieren der Halme und in Versuchen, sie mit einem Ende in die Schnabelspitze zu nehmen. Ist das erreicht, so hüpfet der Jungvogel noch eine Weile damit hin und her und läßt sie dann wieder fallen.

Ein Balzspiel sah ich erstmals am 53. Lebenstag: Ein junges ♂ saß in aufgereckter Sing- bzw. Balzhaltung vor einem jungen ♀, ohne jedoch zu singen. Nach kurzem Schnabelpickkampf hüpfte er um sie herum, pickte auf ihren Nacken und Rücken und versuchte dann aufzusteigen. Daraus entwickelte sich ein neuerliches Schnabelpicken, bei dem sich die beiden Jungvögel umeinanderdrehten, weil das ♂ nochmals vergebens versuchte, den Rücken des ♀ zu erreichen.

Nestbau- und Balzspiele dieser Art sind bei jungen Prachtfinken häufig (Eisner 1961, Immelmann 1962, Kunkel 1959, 1962 a). Auch beim Rotkopfsamenknacker wie bei den meisten bisher untersuchten Arten verschwinden sie während der Mauser ins adulte Federkleid.

Das Jugendgefieder und sein Sexualdimorphismus wurden bereits besprochen (p. 141). Die Mauser ins Adultgefieder beginnt bereits einige Tage nach dem Ausfliegen mit einzelnen Federn an Oberkopf und Brust; nach Ausdehnung dieser Flecken setzt der Wechsel des Kleingefieders an vielen Partien zugleich ein. Am längsten bleibt das Jugendgefieder um die Augen herum erhalten. Die Jugendmauser ist ein sehr langsamer Prozeß, der sich über eine Zeit von mehr als zwei Monaten hinzieht. Damit gleicht der Rotkopfsamenknacker wieder den *Uraeginthus*-Arten, nicht aber *Amandava*, *Lagonosticta* (Goodwin 1964a) und *Estrilda*, bei denen diese wie auch jede andere Mauser heftig und kurz ist. Leider besitze ich keine Daten über die Mauser adulter Rotkopfsamenknacker, kann also nicht sagen, ob sie, wie wahrscheinlich, ebenfalls langsam verläuft.

Zur systematischen Stellung

Mit den hier vorgelegten Daten ist der Rotkopfsamenknacker wohl der am besten bekannte Vertreter der *Spermophaga-Pirenestes*-Gruppe und kann als ihr Repräsentant in einer taxonomischen Diskussion betrachtet werden. Die bisherigen Ansichten über die feinsystematische Stellung der Gruppe sind bereits referiert (p. 140). Hier seien nun Schlußfolgerungen aus den vorgelegten Daten für die Taxonomie gezogen.

Zunächst sind die biologischen und Verhaltenselemente auszuschließen, die wahrscheinlich eine direkte Anpassung an den Lebensraum der Art darstellen. Dazu gehören der flatternde Flug, die starke Bindung an den Boden, die Fortbewegung „zu Fuß“ und die verschiedenen Verhaltensweisen bei der Nahrungsaufnahme. Die geringe Geselligkeit weist den Rotkopfsamenknacker als einen typischen Waldprachtfinken aus, wenn er auch nicht direkt im Inneren des Waldes zu Hause ist. Wenig gesellige Formen im Wald und geselligere in der offenen Landschaft finden sich nicht nur bei den afrikanischen, sondern ebenso bei den australischen Prachtfinken (Immelmann 1962) und bei den afrikanischen Ploceinen (Crock 1962). Mit dieser geringen Geselligkeit hängt wohl auch die starke

und für einen Prachtfinken ungewöhnliche Entwicklung des Gesanges zusammen, die einen Ausgleich dafür bietet, daß das Anlocken eines Fortpflanzungspartners durch die solitäre Lebensweise und den unübersichtlichen Lebensraum erschwert ist. Ein letztes, wahrscheinlich mit der Anpassung an das Leben auf und nahe über dem Boden zusammenhängendes Verhaltenselement ist der Verlust der Hochschnellbewegung bei der Halmbalz (p. 155).

Die Halmbalz ordnet andererseits den Rotkopfsamenknacker in eine Gruppe ein, zu der auch Wolters (1957) *Spermophaga* in Beziehung gesetzt hat, zu den Formen, bei denen das Kopfhochwerfen einen wesentlichen Bestandteil der Balz bildet: *Hypargos* und *Clytospiza* — ihre Balz scheint der des Rotkopfsamenknackers besonders ähnlich zu sein —, *Mandingoa*, *Uraeginthus* und *Granatina*. Von ihnen teilen die drei ersten auch ein auffallendes morphologisches Merkmal mit den ♀♀ von *Spermophaga*: die Tropfenzeichnung der Unterseite; bei *Hypargos* und *Mandingoa* ist sie in fast der gleichen Weise kontrastreich von der einfarbigen Brust abgesetzt. Leider liegen gerade von diesen drei Gattungen bisher nur vereinzelte mit den hier gegebenen Daten vergleichbare Angaben vor, so daß ein detaillierter Vergleich mit diesen vermutlich allernächsten Verwandten nicht möglich ist.

Von den beiden andern genannten Gattungen sind die drei *Uraeginthus*-Arten von Goodwin (1959, 1962, 1965) ausführlich bearbeitet. Parallelen mit diesen sind im Laufe der vorliegenden Arbeit immer wieder aufgewiesen worden und zeigen eine überraschende Übereinstimmung des Verhaltensinventars von *Spermophaga* mit diesen morphologisch zunächst ganz anders wirkenden Vögeln. Hier seien die Merkmale noch einmal aufgeführt, die bei *Spermophaga* und *Uraeginthus* übereinstimmen, soweit sie gesicherter erscheinen: Ausmaß der Kletterfähigkeit (p. 143), Schwanzbewegungen (p. 143), Beschwichtigungsmandibulieren und Demutbalz (p. 150), hierbei auch die Signalfunktion der Rachenzeichnung, Kopfhochwerfen bei der Halmbalz, deren Funktion als Schaubalz und Paarungseinleitung (p. 153), das Picken auf Kopf, Nacken oder Rücken des ♀ als Kopulationsaufforderung des ♂ (p. 156), die fehlende Netzleite (p. 160) und die langsame Jugendmauser (p. 162). Als nicht voll gesichert anzusehende gemeinsame Verhaltensmerkmale seien noch das Treiben (p. 156), die Arbeitsteilung zwischen ♂ und ♀ beim Nestbau (p. 157) und bei den dicht aufeinanderfolgenden Bruten (p. 160) genannt. Von den nahe verwandten *Granatina*-Arten lassen sich die Ausbildung zweier verschiedener Gesänge (p. 152) und der Seitwärtsverbeugungen bei der Halmbalz (p. 155) nach dieser Liste übereinstimmender Merkmale hinzufügen. Bisher nur von *Uraeginthus* bzw. *Granatina* und *Spermophaga* beschrieben sind davon die Demutbalz, die Signalfunktion der Rachenzeichnung beim Beschwichtigungsmandibulieren, die Seitwärtsbewegungen bei der Halmbalz — wenn man von der abweichenden Balz der *Amandava*-Arten absieht — und die langsame Jugendmauser. Einige der oben aufgeführten Merkmale finden sich auch bei *Lagonosticta*-Arten wieder, z. B. ähnliche Schwanzbewegungen, Beschwichtigungsmandibulieren, auch das Kopfhochwerfen bei der Balz, obwohl es nicht die Regel ist, und das Nackenpicken als Kopulationsaufforderung. Diese Verhaltenselemente sind jedoch denen von *Uraeginthus* und *Spermophaga* weniger ähnlich als diese untereinander, und zu vielen der obigen Elemente gibt es bei *Lagonosticta* kein Gegenstück; die Gattung scheint danach *Spermophaga* wesentlich ferner zu stehen als die *Uraeginthus*-Arten. Noch weiter entfernt und wahrscheinlich schon recht isoliert von allen hier bisher genannten Estrildiden steht *Estrilda*, bei der fast alle hier aufgeführten Verhaltenselemente anders ausgebildet sind oder fehlen.

Es kann m. E. angesichts so zahlreicher übereinstimmender Verhaltenselemente kein Zweifel daran bestehen, daß *Spermophaga* mit *Uraeginthus* und damit auch mit *Granatina* aufs engste verwandt ist, enger noch als diese beiden Gattungen bzw. Untergattungen mit *Lagonosticta*, zu denen sie Wolters (in Immelmann, Steinbacher und

Wolters 1963) in nächste Verwandtschaft setzt. So wenig ähnlich sich *Granatina* und *Uraeginthus* einerseits und *Spermophaga* andererseits morphologisch zunächst zu sein scheinen, so wenig kann es Wunder nehmen, daß Vögel so verschiedener Lebensräume sich divergent entwickelt haben, selbst wenn sie nahe verwandt sind. Unter den morphologischen Merkmalen sei jedoch auf die sehr ähnliche Verteilung der roten Farbe bei *Spermophaga* und der blauen bei *Uraeginthus* hingewiesen; wieweit allerdings eine Strukturfarbe wie das Blau der Schmetterlingsfinken mit einer Pigmentfarbe zu homologisieren ist, ist eine offene Frage. Ferner unterscheidet sich das Weinrot von *Lagonosticta* sehr vom Rot der *Spermophaga*-Arten und auch von dem im Ohrfleck des Schmetterlingsfinken *Uraeginthus bengalus* [L.]. Andere Merkmale, wie ein nackter Lidrand mit auffälliger Färbung und auffällig gefärbte, aber verschiedene Farbabstufungen aufweisende Schnäbel mit andersfarbiger Spitze und Schneiden, gibt es in allen drei Gattungen; sie können also nicht zur Entscheidung für, aber auch nicht gegen nähere Verwandtschaft mit der einen oder anderen Gattung herangezogen werden.

Zusammenfassend läßt sich also sagen, daß nach den vorgelegten Daten *Spermophaga* mit *Uraeginthus* und damit auch *Granatina* nahe verwandt sein muß, daß wahrscheinlich auch *Hypargos*, *Clytospiza* und *Mandingoa* in dieser Verwandtschaftskreis hineingehören, daß *Lagonosticta* als etwas entfernterer Verwandter dieser ganzen Gruppe zu betrachten ist, *Estrilda* dagegen eine sehr entfernte Stellung einnimmt. Am hypothetischsten bleibt dabei die Beziehung von *Hypargos*, *Clytospiza* und *Mandingoa*, die unbedingt gründlicher bearbeitet werden sollten, zumal Steiner (1960) sie als Didymostictae zwischen die den Cryptospizae zugeordneten *Spermophaga* und die Granatinae mit *Uraeginthus* und *Granatina* stellt. Eine Diskussion der von Steiner im Tribus Cryptospizae zusammengestellten Formen soll später, nach der Untersuchung von Mitgliedern auch der andern Gattungen, folgen.

Abschließend sei noch einmal auf die Ableitungsmöglichkeit der Balz von *Amandava* aus einer der des Rotkopfsamenknackers ähnlichen Halmbalz hingewiesen (p. 156). Zweifellos steht diese Gattung allen bisher in der Diskussion genannten Astrildern so fern, daß eine direkte Beziehung zu den heutigen Formen, die eine Halmbalz mit Kopfhochwerfen besitzen, nicht anzunehmen ist. Diese scheinen jedoch eine ursprünglichere Form der Halmbalz, zusammen mit andern primitiven Merkmalen (s. z. B. Ziswiler 1965), beibehalten zu haben, von der aus sich einerseits die senkrechte Halmbalz mit steifem Körper, wie vor allem bei *Estrilda*, andererseits aber auch die Verneigungsbalz von *Amandava* entwickelt hat. Zusammen mit einigen anderen Merkmalen weist deshalb gerade diese die Gattung als

wenn auch stark modifizierte Astrilde aus. Die starke Modifikation ihrer morphologischen und ethologischen Merkmale darf nicht dazu verführen, *Amandava* bei den Amadinen einzuordnen (Harrison 1962c), bei denen gerade die senkrechte Halmbalz mit steif gehaltenem Körper den Ausgangspunkt für z. T. ganz erhebliche Umformungen und Überlagerungen gegeben hat, die schließlich die heutigen Balzformen dieser Gruppe hervorgebracht haben (Immelmann 1962, Kunkel 1959, 1965, Morris 1957a, 1958), von andern hier nicht zu besprechenden Merkmalen abgesehen.

Zusammenfassung

Es werden Beobachtungen am Rotkopfsamenknacker mitgeteilt, die im Kivu-hochland des Ostkongo durchgeführt wurden, solche zur Ernährung und zum Individualverhalten im Freiland, brutbiologische an einem Paar in einer Voliere, das in dichter Folge fünf Bruten aufzog.

Die Art bewohnt die Ränder sekundärer Waldflecken unterhalb 2000 m Höhe, sucht seine Nahrung aber auch in benachbartem offenem Gelände, wenn dieses mit dichter Vegetation bedeckt ist. Sie hält sich überwiegend am Boden oder in bodennahem Gestrüpp in dichter Deckung auf. Am Boden wird auch der größte Teil der vielseitigen Nahrung — Dikotylen- und Monokotylen samen sowie in beschränktem Umfang Insekten — aufgenommen. Im Falllaub legt der Rotkopfsamenknacker Blätter einzeln zur Seite, um darunter nach Nahrung zu suchen.

Rotkopfsamenknacker sind sehr ungesellig und, bis auf die Jungvögel, in nur geringem Maß Kontakttiere. Die bei vielen andern Prachtfinken ausgeprägte gesellige Gefiederpflege fehlt ganz. Das agonistische Verhalten gleicht dem anderer Prachtfinken. Bei Streitereien innerhalb der Familie wird Mandibulieren als Beschwichtigungsgebärde verwendet.

Die Art besitzt zwei für einen Prachtfinken sehr variable Gesangsformen, deren eine allgemeiner Fortpflanzungsstimmung, die andere der Balz zugeordnet ist. Die Balz ist eine Halmbalz wie bei den meisten Astrilden, bei der der Kopf hochgeworfen wird, das sonst verbreitete Hochschnellen aus den Tarsalgelenken heraus aber fehlt. Sie dient sowohl als Schaubalz wie auch als Kopulationsaufforderung. Im letzten Fall pickt das ♂ danach auf Oberkopf, Nacken oder Rücken des ♀.

Das Verhalten beim Nestbau gleicht weitgehend dem anderer Prachtfinken. Große Halme werden bevorzugt mit einem Ende in der Schnabelspitze, oft aber auch quer im Schnabel getragen, feines Material wird gebündelt. Das ♀ beteiligt sich nur am Auslegen der Nestmulde, während das ♂ den größten Teil des Nestes baut.

Das Brut- und Nestlingsverhalten gleicht dem anderer Astrilde. Die Bebrütung dauert 17 bis 18 Tage, die Nestlingszeit 20 Tage. Nesthygiene fehlt.

Einige der Verhaltenselemente des Rotkopfsamenknackers können mit dem Leben am Waldboden in Zusammenhang gebracht werden, eine Reihe anderer gleichen unter den bislang genauer untersuchten Astrilden am meisten denen von *Uraeginthus* und *Granatina* und weisen auf eine nahe Verwandtschaft mit diesen Gattungen hin.

Summary

Some observations on the Red-headed Blue-bill in the Kivu highlands of the Eastern Congo are given, of which such concerning the habitat, the food, and the behaviour of single individuals were made in the field, while the reproductive behaviour was studied in captive birds, especially in a pair which brought up five clutches in an aviary.

The species is found at the margins of secondary woodland patches below the altitude of 2000 m. From there it visits also the neighbouring open country in search of food, if this is covered by dense vegetation. It stays on the ground or near above it predominantly, mostly in dense cover. Its food is also mainly searched on the ground and consists of a greater variety of seeds, of mono- as well as of dicotyledons, and to a small degree also of insects. For searching food hidden in the ground, Redheaded Blue-bills do not flick the loose particles to the side by alternate lateral bill movements, as other estrildid finches do, but, when confronted with dead leaves, put them singly to the side to investigate the ground under them. The species can not get hold on twigs but in upright body position and has also only a restricted capacity to take things under a foot.

Red-headed Blue-bills are not social outside the reproduction conditions and, except for the young birds, show rarely contact behaviour. Allopreening, strongly developed in the majority of estrildid finches, is entirely lacking. The agonistic behaviour is similar to that of most estrildid finches. In quarrels between mates or between parents and young birds, mandibulating is used as an appeasement behaviour pattern.

The species has two differing patterns of song, both very varied for an estrildid finch. One of them is given in general reproductive mood by lonely ♂♂ and such beginning to build a nest; the other is correlated with courtship behaviour. The courtship display is a stem display in which the head is thrown up repeatedly, but there is no bouncing up by stretching and bending the legs as in other waxbills. Often the display is only given in an uncomplete pattern. It is given as well without other behaviour patterns following, serving most likely to stimulate and synchronize the ♀, as in the copulation soliciting of the ♂. In this case it is followed by pecking on the head, the neck, or the back of the ♀.

Nest building resembles that of other estrildid finches. Big stems are carried with one end in the tip of the bill with preference, but also transversely in the bill. Small materials are bundled. Most of the building is done by the ♂. The ♀ only participates in the lining of the nest cup.

The incubation period is 17 to 18 days, longer than in other estrildid finches, the nestling period 20 days. Nest sanitation is lacking. Some data on the development of the nestlings, the begging and feeding behaviour, and the plays of the fledglings as well as a description of the mouth markings are given. In the breeding cycles which followed each other very quickly, the ♂ alone was feeding the older fledglings while the ♀ did the greater part of the incubation on the new eggs.

Some of the behaviour elements of the Red-headed Blue-bill can be brought in connection with live on the woodland ground. Many of the other behaviour patterns resemble mostly to those of Blue Waxbills (*Uraeginthus* and *Granatina*) among the waxills studied in more detail until now and suggest a near relationship of *Spermophaga* to those genera.

Schrifttum

- Andrew, R. J. (1961): The displays given by passerines in courtship and reproductive fighting: a review. — *Ibis* 103a, p. 315—348, 549—579.
- Burkard, R. (1962a) Plauderei über einige seltene Prachtfinken. — *Gefiederte Welt* 96, p. 185—186.
- (1962b): Die Zucht des Rotbrustsamenkackers. — *Gefiederte Welt* 86, p. 41—42.
- Chapin, J. P. (1954): The birds of the Belgian Congo. Part 4. — *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 75 B.
- R. T. (1959): The behaviour of the Olive Weaver-finch *Nesocharis ansorgei*. — *Ostrich Suppl.* 3, p. 230—232.
- Crook, J. H. (1962): The adaptive significance of pair formation types in weaver birds. — *Symp. Zool. Soc. London* 8, p. 57—70.

- Delacour, J. (1943): A revision of the subfamily Estrildinae of the family Ploceidae. — Zoologica 28, p. 69—86.
- Eisner, E. (1960): The biology of the Bengalese Finch. — Auk 77, p. 271—287.
- (1961): The behaviour of the Bengalese Finch in the nest. — Ardea 49, p. 51—69.
- Goodwin, D. (1959) Observations on Blue-breasted Waxbills. — Avicult. Mag. 65, p. 149—169.
- (1960): Observations on Avadavats and Golden-breasted Waxbills. — Avicult. Mag. 66, p. 174—199.
- (1962): Some notes on my Blue-Headed Waxbills (*Uraeginthus cyanocephalus*). — Avicult. Mag. 68, p. 117—128.
- 1963a): Some notes on Black-capped Waxbills. — Avicult. Mag. 69, p. 149 bis 157.
- (1963b): Observations on Java Sparrows. — Avicult. Mag. 69, p. 54—69.
- (1964a): Observations on the Dark Firefinch, with some comparisons with Jameson's Firefinch. — Avicult. Mag. 70, p. 80—105.
- (1964b): Some aspects of nesting behaviour in *Estrilda*. — Bull. Brit. Ornithol. Club 84, p. 99—105.
- (1965): A comparative study of captive Blue Waxbills (Estrildidae). — Ibis 107, p. 285—315.
- Hall, M. F. (1962): Evolutionary aspects of Estrildid song. — Symp. Zool. Soc. London 8, p. 37—56.
- Harrison, C. J. O. (1956): Some Fire-finches and their behaviour. — Avicult. Mag. 62, p. 128—141.
- (1957): Notes on the Dark Fire-finch. Avicult. Mag. 63 p. 128—130.
- (1962a): An ethological comparison of some Waxbills (Estrildini), and its relevance to their taxonomy. — Proc. Zool. Soc. London 139, p. 261—282.
- (1962b): Solitary song and its inhibition in some Estrildidae. — J. Ornithol. 103, p. 369—379.
- (1962c): The affinities of the Red Avadavat, *Amandava amandava* (Linn.). — Bull. Brit. Ornithol. Club 82, p. 126—132.
- (1964): The taxonomic status of the African Silverbill *Lonchura cantans* and Indian Silverbill *L. malabarica*. — Ibis 106, p. 462—468.
- Harrison, C. J. O., und B. P. Dormer (1962): Notes on the display and behaviour of Peters' Twin-spot and the Brown twin-spot. — Avicult. Mag. 68, p. 139—143.
- Hinde, R. A. (1952): The behaviour of the Great Tit (*Parus major*) and some other related species. — Behaviour Suppl. 2.
- Immelmann, K. (1959): Experimentelle Untersuchungen über die biologische Bedeutung artspezifischer Merkmale beim Zebrafinken (*Taeniopygia castanotis* Gould). — Zool. Jb. Syst. 86, p. 437—592.
- (1960): Contributions to the biology and ethology of the Red-eared Firetail (*Zonaeginthus oculatus*). — West. Austral. Naturalist 7, p. 142—160.
- (1962): Beiträge zu einer vergleichenden Biologie australischer Prachtfinken (Spermestidae). — Zool. Jb. Syst. 90, p. 1—196.
- Immelmann, K., J. Steinbacher und H. E. Wolters (1963): Prachtfinken. In: J. Steinbacher und H. E. Wolters: Vögel in Käfig und Voliere. 2. Aufl. — Aachen.
- Karl, F. (1961): Die Erstzucht des Grünen Tropfenstrilds. — Gefiederte Welt 85, p. 1—3.
- Kunkel, P. (1959): Zum Verhalten einiger Prachtfinken (Estrildinae). Z. Tierpsychol. 16, p. 302—350.

- (1962a): Zum Verhalten des Olivgrünen Astrilds (*Amandava formosa* Lath.). — J. Ornithol. 103, p. 358—368.
- (1962b): Zur Verbreitung des Laufens und Hüpfens unter Sperlingsvögeln (Passeres). — Z. Tierpsychol. 19, p. 417—439.
- (1965): Verhaltensstudien an den kontinentalafrikanischen Elsterchen (*Spermestes* Swainson). — Vogelwelt 86, p. 161—178.
- (1966): Displays functioning to stop intraspecific aggression in the Waxbill genus *Estrilda*. — Im Druck.
- Mackworth-Praed, C. W., and C. H. B. Grant (1960): Birds of Eastern and North Eastern Africa. Vol. 2. — London.
- Moreau, R. E., and W. M. Moreau (1937): Biological and other notes on some East African birds. — Ibis, ser. 14, p. 152—174, 321—345.
- Morris, D. (1954): The reproductive behaviour of the Zebra Finch (*Poephila guttata*), with special reference to pseudofemale behaviour and displacement activities. — Behaviour 6, p. 271—322.
- (1955a): The fighting postures of finches. — Birds Illustr. 1, p. 232—234.
- (1955b): The markings of the Cutthroat Finch. — Birds Illustr. 1, p. 132—134.
- (1957a): The reproductive behaviour of the Bronze Mannikin, *Lonchura cucullata*. — Behaviour 11, p. 156—201.
- (1957b): 'Typical intensity' and its relationship to the problem of ritualisation. — Behaviour 11, p. 1—12.
- (1958): The comparative ethology of Grassfinches (Erythruræ) and Mannikins (Amadinae). — Proc. Zool. Soc. London 131, p. 389—439.
- Moynihan, M., and M. F. Hall (1954): Hostile, sexual, and other social behaviour patterns in the Spice Finch (*Lonchura punctulata*) in captivity. — Behaviour 7, p. 33—76.
- Nicolai, J. (1959): Verhaltensstudien an einigen afrikanischen und paläarktischen Girlitzen. — Zool. Jb. Syst. 87, p. 317—362.
- (1964): Der Brutparasitismus der Viduinae als ethologisches Problem. — Z. Tierpsychol. 21, p. 129—204.
- Schouteden, H. (1958): De vogels van Belgisch Congo en van Ruanda-Urundi. — Ann. Mus. Roy. Congo Belge Sér. 4, Vol. 5, Fasc. 2, p. 237—504.
- Sparks, J. H. (1962): Clumping and social preening in the Red Avadavat. — Birds Illustr. 8, p. 48—49.
- (1963): On the plumage of the Red Avadavat and its effects upon contact behaviour. — Ibis 105, p. 558—561.
- (1964): Flock structure of the Red Avadavat with particular reference to clumping and allopreening. — J. Anim. Behaviour 12, p. 125—136.
- Steinbacher, J., and H. E. Wolters (1953): Vögel in Käfig und Voliere. Teil Cf, Prachtfinken. 1. Aufl. — Aachen.
- Steiner, H. (1955): Das Brutverhalten der Prachtfinken, Spermestidae, als Ausdruck ihres selbständigen Familiencharakters. — Acta 11. Congr. Intern. Ornithol., p. 350—355.
- (1960): Klassifikation der Prachtfinken, Spermestidae, auf Grund der Rachenzeichnungen ihrer Nestlinge. — J. Orn. 102, p. 92—112.
- Wagner, H. O. (1960): Beziehungen zwischen Umweltfaktoren und der Brutzeit, Zahl der Gelege sowie ihrer Größe. — Zool. Anz. 164, p. 161—172.
- Wolters, H. E. (1957): Die Klassifikation der Webefinken (Estrildidae). — Bonner Zool. Beitr. 8, p. 90—129.
- Ziswiler, V. (1959): Besonderheiten in der Ontogenese der Prachtfinken (Spermestidae). — Vierteljahresschrift Naturf. Ges. Zürich 104, p. 222—226.
- (1965): Zur Kenntnis des Samenöffnens und der Struktur des hörnernten Gaumens bei körnerfressenden Oscines. — J. Orn. 106, p. 1—48.