

Bidrag til Svanernes Ethologi.

Af HOLGER POULSEN.

(With a Summary in English: Contributions to
the Ethology of the Swans.)

Fra Zoologisk Have, København.

Ved Fuglenes Biologi forstaar man alt vedrørende deres Liv: Forplantning, Træk, Ernæringsforhold o. s. v. De nærmere Enkeltheder vedrørende Fuglenes Vaner og Maader at opføre sig paa i forskellige Situationer sammenfatter man under Begrebet Ethologi. Foruden at iagttage hvordan Fuglene opfører sig, kan man ogsaa undersøge, hvad der betinger deres Handlinger, og hvilke Handlingstyper det dyrepsykologisk set drejer sig om, det man kalder Adfærdsanalyse. Vor Viden paa disse Omraader er mangelfuld, og kun lidt er publiceret derom i den hjemlige Litteratur.

Nedenfor gives nogle Iagttagelser af enkelte Sider af Knopsvanens (*Cygnus olor* (Gm.)), Sangsvanens (*C. c. cygnus* (L.)) og den australske Sorte Svanes (*C. atratus* (Lath.)) Ethologi. Iagttagelserne er gjort paa Fugle i Zoologisk Have, paa Knopsvaner og Sangsvaner, der i stort Antal er her om Vinteren, og paa Knopsvaner ynglende i Københavns Omegn. Det er i Virkeligheden meget vanskeligt og tidsrøvende at faa Kendskab til Enkelthederne i Fuglenes Vaner selv i en zool. Have, hvor man omgaas dem dagligt, bl. a. fordi Fuglene ikke altid er i den bestemte Stemning.

Dyrepsykologiske Begreber.

Naar det drejer sig om sammenlignende Dyrepsykologi, maa man være sikker paa kun at sammenligne homologe Handlinger. Med den uklare Anvendelse af Instinktbegrebet er det ikke let at beskrive Dyrs Handlinger paa en entydig Maade. Paa Grund af den tilfældige Brug af Instinktbegrebet undgaas det af mange, og man taler ofte kun om plastiske og om invariable Handlinger. Men dette er heller ikke heldigt, da man ikke har taget Hensyn til, at Handlinger, der tilsyneladende er homogene Helheder, i Virkeligheden ofte bestaar af flere forskelligartede, sammenkoblede Enkelthandler. Her betyder LORENZ' Analyse af Dyrs Handlinger et stort Fremskridt. Nu adskiller man Dyrenes Handlinger i to fysiologisk forskellige Handlinger: 1) Instinkthandler, der er medfødte,

invariable, automatiske, uafhængige af Omverdenen og skyldes en endogen Impulsproduktion (i Centralnervesystemet) og 2) Reflekshandlinger, dels medfødte, reflektoriske Orienteringsbevægelser (Taxier), dels tillærte Reflekser, der i alle Tilfælde er afhængige af Omverdenen, idet de er styret og udløst af ydre Impulser. Mens de medfødte Reflekshandlinger er uforanderlige, er de tillærte variable. De allerfleste Handlinger hos Dyr er sammensat af Instinktbevægelser og tillærte og medfødte Reflekser. Nærmere om disse Begreber kan ses hos H. POULSEN (1948).

Svanernes almene Ethologi.

Sammenlignende Studier af Instinkthandlinger hos en afgrænset Dyregruppe er foretaget af WHITMAN (1898), HEINROTH (1911) og i de senere Aar af LORENZ (1941) og enkelte andre. De to sidstnævnte anvender ligesom DELACOUR og MAYR (1945) de ethologiske Forhold ved den systematiske Inddeling. DELACOUR og MAYR opfatter alle Svaner som hørende til samme Slægt, *Cygnus*, hvad der forekommer naturligt, naar man kender lidt til disse Fugles Livsvaner.

Hvad de tre Arter angaar, det drejer sig om her, er det tydeligt ud fra deres hele Adfærd, at Knopsvanen og den Sorte Svane staar hinanden nærmere end disse to Arter og Sangsvanen, hvad ogsaa fremgaar af deres morfologiske Karakterer.

Den Svane, det er lettest at iagttage, er Knopsvanen, fordi den foruden at være blevet en almindelig Ynglefugl i Københavns Omegn ogsaa holdes ret almindeligt i tam eller halvtam Tilstand. Efter mine Erfaringer ligner de tamme Svaner fuldstændigt de vilde i deres Opførsel; de, der holdes i Fangenskab, er ikke blevet virkeligt domesticeret.

Jeg skal ikke her gaa ind paa Enkeltheder om, hvordan man kender Knopsvane fra Sangsvane, men kun omtale nogle karakteristiske Forskelle i deres Bevægelser. Sangsvanen har længere og slankere Hals end Knopsvanen, og dens Hoved staar vinkelret paa Halsen. Det siges ofte, at de kendes fra hinanden paa, at Knopsvanen bøjer Halsen s-formet, men at Sangsvanen ikke gør det. Det passer ikke, de indtager begge alle mulige Stillinge med Halsen. Man tænker sikkert paa Knopsvanens mest karakteristiske Stilling, Angrebsstillingen, hvor Halsen er dybt s-formet bøjet, mens Sangsvanen strækker den. Sangsvanens Ben er længere end Knopsvanens, og den gaar derfor meget bedre end denne f. Eks. paa Isen.

Under Gangen holder Sangsvanen ofte den forreste Del af Kroppen lidt skraat opad og Halsen krummet, mens Knopsvanen vralter besværligt afsted med Kroppen i vandret Stilling. Knopsvanens Krop er længere end Sangsvanens, og dens Hals er tilspidset, mens Sangsvanens er afrundet.

Knopsvanens mest iøjnefaldende Handling er, at den svømmer med Halsen s-formet bøjet og med løftede Svingfjer, hvorved Vingerne staar op som to buede Segl. Naar denne Holdning er mest intensiv, ligger Halsens nederste Del op ad Kroppen. Det er en Handling, der tilhører Yngletiden og er mest udpræget i denne Tid. Før og efter denne Tid tiltager og aftager den i Intensitet, idet den som alle andre Instinkthandlinger er afhængig af Dyrets indre fysiologiske Tilstand. Det er et af de smukkeste Eksempler paa en "Imponerepositur", og denne pralende Stilling indtages, naar en Modstander skal jages væk. Med denne skræmmende Stilling holder Knopsvanerne andre Svaner ude fra deres Territorium, mens de Vinteren igennem er sociale og lever i Flokke. Udenfor deres Territorium er de dog fredelige overfor hinanden. Naar to Modstandere mødes, viser de begge denne Stilling og svømmer rundt om hinanden. Oftest afgøres Kampen ad rent psykologisk Vej, uden at det kommer til Hug eller Bid. Kampene udkæmpes paa Grænserne mellem to Territorier, og som ved andre Territoriefugle viser den Fugl, paa hvis Territorium Kampene foregaar, størst Selvtillid og bluffer den anden, der indser sin Underlegenhed, sænker Vingerne, gør Fjerdragten glat og svømmer væk. Paa denne Maade kan Kampen bølge frem og tilbage. Denne Stilling ses især hos Hannen, men jeg har ogsaa set den hos Hunnen, f. Eks. naar andre Fugle eller jeg selv kommer i Nærheden af Reden.

Naar en Svane i Imponerepositur nærmer sig en anden, svømmer den fremad i Ryk, idet den ror stødvist med begge Ben paa en Gang. Efter HEINROTH er Knopsvanen den eneste Fugl, der gør det, og kun naar den er i denne Stilling. Betydningen skulde ligge i, at den derved saa endnu mere pralende ud. Jeg har set, at den forfulgte Svane kunde holde sig paa Afstand af sin Forfølger, der svømmede paa den ovennævnte Maade. Den svømmede ved at bevæge en Fod ad Gangen, men saa hurtigt efter hinanden, at det næsten saa ud, som om de

bevægedes samtidigt. Naar Svaner lokkes til med Foder, har jeg set dem skynde sig til Foderpladsen ved at bevæge snart begge Fødderne samtidigt, snart hurtigt efter hinanden i rykvisse Sted. Hos Sangsvanen og den Sorte Svane har jeg aldrig set, at Fødderne blev bevæget samtidigt.

Den førnævnte Imponerepositur ses kun hos Knopsvanen, aldrig hos Sangsvanen, der i en lignende Situation tværtimod holder Halsen strakt og iøvrigt holder Fjerdragten helt glat. Selv om den nok kan løfte Vingerne lidt ud fra Kroppen, sker det aldrig paa samme Maade som hos Knopsvanen. Derimod udstøder den nogle skarpe, skingrende Skræp, mens Hovedet bevæges ned og fremad-opad flere Gange efter hinanden, mens Knopsvanen næsten er stum og kun lader høre nogle svage, prustende Lyde.

Den Sorte Svane har en Stilling svarende til Knopsvanens, men dens Vinger hæves ikke saa meget, og den bøjer Halsen paa en anden Maade, idet Bøjningen sker i den øverste Del, saa Halsen helt er fri af Kroppen, og indtager en mere opret Stilling. Disse Stillinger har intet med Parringen at gøre og er altsaa noget helt andet end f. Eks. Paafuglens velkendte Stilling, hvor den viser sine lange Rygfjer. Denne Opførsel hos Paafuglen stimulerer Hunnen til Parring, mens Knopsvanens og den Sorte Svanes Stilling imponerer og skræmmer Modstanderen. Sin Imponerepositur viser Knopsvanen kun indenfor sit Territoriums Grænser. Paa neutral Grund enes Svaner godt. En fremmed Hun har to forskellige Valenser for Hannen i Territoriet. Befinder Hunnen sig i Territoriet kommer Hannen straks "brusende" og jager hende, men naar Hunnen er kommet udenfor, viser Hannen en helt anden Holdning, idet den nu sænker Vingerne og holder Fjerdragten glat, hvad der udtrykker Venlighed og Opfordring til Parring. Denne Stilling danner en skarp Modsætning til den truende Holdning og viser Modparten de fredelige Hensigter. Alt eftersom hvor Hunnen befinder sig, har den altsaa Angrebs-Valens og Parrings-Valens.

Angaaende Handlinger, der stimulerer og indleder Parringen, henvises til NIETHAMMER (1938) og WITHERBY (1943).

Sangsvanen har helt andre Stillinger end de to foregaaende Arter. Som før omtalt har Sangsvanen ingen Imponerepositur,

men kan løfte Vingerne lidt ud fra Kroppen. Den er ret stridbar og jager og hugger efter andre Svømmefugle. Den er ofte Knopsvanen overlegen, idet den uden videre gaar løs paa Knopsvanen, der stiller sig i Imponerepositur, men maa vige for Modstanderens Hug. Ifølge HEINROTH (1911) mangler Sangsvanen den Stilling, Knopsvanen indtager efter Parringen, efter hvilken de to Fugle stiller sig med Front mod hinanden. Bade- og Pudebevægelserne efter Parringen har den dog.

Den sorte, australske Svane, *Cygnus atratus* (Lath.), der tidligere regnedes til en særlig Slægt (*Chenopsis*), har som omtalt en Imponerepositur, der meget ligner Knopsvanens. Den er mere fredelig end de to andre Arter og interesserer sig ikke saa meget for andre Svømmefugle i Dammen i Zool. Have. Under Ophidselse indtager den Sorte Svane en særlig Stilling. Saaledes viste et Individ, som jeg et Par Gange havde fanget og haft i Haanden følgende Bevægelse, naar jeg nærmede mig: Den bøjede Hals kastedes fremefter, saa den laa parallelt med og lige over Vandfladen eller Jorden. Samtidig aabnede den Næbbet og udstødte en langtrukken, hæs, trompetagtig Lyd. Derefter bevægedes Halsen tilbage i sin normale Stilling. Den samme Bevægelse kan gentage sig nogle faa Gange. Den har ogsaa en anden Bevægelse, der bruges baade naar to Individer mødes, og hvis man nærmer sig. Den bestaar i, at Hovedet bevæges ned og op; i sin øverste Stilling er Næbbet rettet skraat opad, og samtidig udstødes nogle korte, svage, pibende Lyde, *iu, iu, iu*.

Der skal nu omtales nogle Bevægelser, der er fælles for alle Svaner. Hos alle Andefugle ser man af og til, at Fuglene rejser Kroppen op i skraa Stilling og slaar nogle faa kraftige Slag med Vingerne. Dette sker hos Knopsvanen og den Sorte Svane med Halsen strakt i skraa Stilling opad, mens det hos Sangsvanen sker med bøjet Hals. Denne Bevægelse foregaar baade, naar Fuglene svømmer, og naar de staar paa Land.

Naar Svaner og andre Andefugle ryster sig, sker det paa følgende Maade: Først rystes Halen; dernæst forplanter Bevægelsen sig hen over Kroppen og ud paa Hals og Hoved, samtidig med at Halsen strækkes skraat opad.

Naar Svaner og andre Andefugle skal kradse sig i Hovedet med Foden, føres denne frem under Vingen i Modsætning til

f. Eks. Spurvefugle, der fører Foden frem over Vingen. Dette er dog ikke noget der staar i Forbindelse med Fodens Længde, for jeg har iagttaget, at nogle langbenede Fugle som Hejre og Trane fører Foden frem under Vingen, mens andre langbenede Fugle som Vibe og Præstekrave fører Foden frem over Vingen, ligesom nogle kortbenede Fugle som Ænder fører Foden frem under Vingen, mens andre kortbenede som Spurvefugle fører den over Vingen. Denne Handling er en typisk Instinkthandling, ligesom de andre Handlinger der staar i Forbindelse med Ordningen af Fjerdragten.

Jeg har aldrig set Svaner dykke, men ifølge DELACOUR og MAYR (1945) kan alle Svaner undtagen Knopsvanen gøre det, omend sjældent. CHRISTOLEIT (1926) har dog set Knopsvanen dykke.

Naar Svaner har til Hensigt at flyve op, viser de det ved, at Fjerdragten holdes glat, og Halsen strækkes lige i Vejret, samtidig med, at de udstøder deres Lokketoner, men særlige Bevægelser med Hovedet, som hos andre Andefugle, har de ikke. Graaanden bevæger saaledes Næbbet i Sæt op og ned, samtidig med at Halsen strækkes, inden den flyver. Gæs ryster Næbbet fra Side til Side, som vilde de ryste Vand af det, hurtigere og hurtigere, hvorefter de flyver. Disse Instinkthandlinger er symbolske Bevægelser, der udtrykker Opflyvning til andre i Flokken og altsaa er en Slags Sprog. Bevægelsen smitter ligesom Gaben hos os, og Artsfællen reagerer med mere eller mindre hurtig og intensiv Opflyvning, alt efter hvor intensive Bevægelserne er hos andre Artsfæller. Dette har jeg ofte iagttaget paa de vilde Graaænder, der holder til i Dammen i Zool. Have. Nærmer man sig langsomt, foregaar de symbolske Bevægelser og Flokkens Opflyvning gradvist, mens de sker pludseligt, hvis man gaar hurtigt hen imod dem og overskrider en Afstand paa ca. 15 m.

Under Opflyvningen og ved Landingen skal Sangsvanen og Knopsvanen efter HEINROTH (1911) have forskellige Stillinger med Halsen. Naar de flyver er Halsen som bekendt strakt, men i de to nævnte Situationer kommer der en Krumning paa Halsen. Hos Sangsvanen skulde denne ligge længere fra Kroppen end hos Knopsvanen. Dette har jeg dog aldrig kunnet konstatere Rigtigheden af. Jeg har iagttaget alle Slage Krumninger af Halsen hos de to Arter ved Op- og Nedflyvning.

Stemmer.

Angaaende Sangsvanens og Knopsvanens Stemmer er Op-givelserne i Litteraturen meget forskellige. Lydene er vanskelige at gengive med Bogstaver, og forskellige Sprog udtrykker dem saa forskelligt, at det er svært at genkende de forskellige Lyde paa Tryk. For Sangsvanens Vedkommende har især CHRISTOLEIT (1926) beskrevet en Del Lyde. Af egen Erfaring kender jeg kun nogle enkelte, der bruges almindeligt. Naar Sangsvanen ligger paa Vandet hører man ofte et ret svagt, hult *koo* eller *koo-ko* gentaget flere Gange. Denne Lyd høres ogsaa, naar den flyver. *Koo* gengives ofte med *ang*, men *koo* kommer Lyden nærmest. Naar Sangsvanehannen bliver ophidset, naar jeg nærmer mig Reden, udstøder den en skingrende, viddlydende Lyd, der er en Variant af det almindelige Kald. Denne Lyd, der gentages flere Gange, minder en Del om Graagaasens Skræppen. Naar Sangsvanen udstøder disse Lyde bevæges Hovedet helt ned til Kroppen. Desuden hvæser den, hvis den angribes paa nært Hold.

Knopsvanen synes næsten stum, men naar Knopsvaneflokke ligger i Vaager om Vinteren, hører man ofte en svag, kort, snorkende Lyd, *kirr*. I Ophidselse, naar f. Eks. en indespærret Han ser andre Svaner, udstøder den en kraftig Variant af denne snorkende, prustende Lyd, der kan høres længere væk. Unge Svaner, der var ca. 1 Aar gamle, ligesom spæde Unger, har jeg hørt udstøde nogle korte, ret svage, pibende Lyde, *vi-vi-vi-vi-vi*, omtrent som hos Gæslinger. Samtidigt løftes Hovedet langsomt opad, tilsidst med Næbbet vendende skraat opad. De udstøder ogsaa et svagt, hæst, gaaseligende *ga-ga-ga*. Naar man fanger en Knopsvane med Hænderne udstøder den et kraftigt, hæst Skrig. Angribes den paa nært Hold, hvæser den.

Flugtreaktion.

Naar en Fjende, f. Eks. Mennesket, nærmer sig en Fugl eller et andet Dyr, viser det Flugtreaktion. Herved forstaas ikke alene, at det flyver eller løber væk, men ogsaa andre Handlinger, hvorved Dyr undgaar deres Fjender. Flugtreaktionen udløses ved, at en Fjende kommer indenfor en bestemt Afstand fra Dyret, den saakaldte Flugtdistance. Som HEDIGER (1934) har vist, er denne Handling ikke tilfældig, men under-

kastet bestemte Lovmæssigheder. Den er artsspecifik, veksler med hvilken Fjende det drejer sig om, undertiden forskellig for de to Køn, endvidere varierer den med Alderen, Milieuet og Erfaringen. Flugtdistancen er nok artsspecifik, men ikke absolut, den er underkastet Svingninger. Under Flugten søger Dyret stadig at holde i det mindste den artsspecifikke Flugtdistance mellem sig og Forfølgeren, og det bliver først roligere,

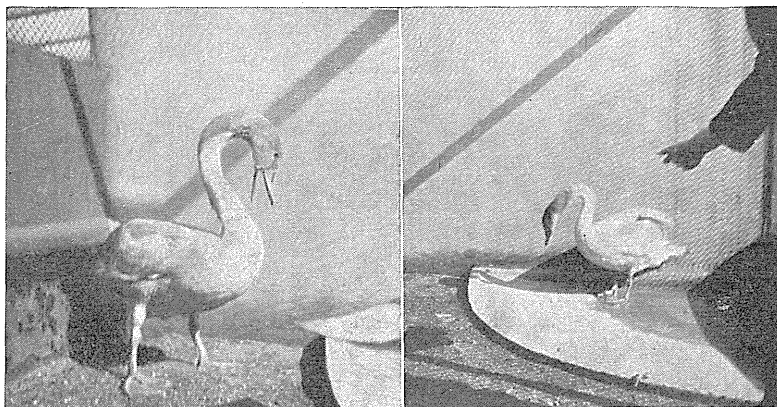


Fig. 1.

Fig. 2.

U. MØHL HANSEN fot.

Fig. 1. Knopsvane (*Cygnus olor*) juv. i intensiv Forsvarsstilling, da den bliver angrebet og er forhindret i at flygte.

Mute Swan (Cygnus olor) juv. in threat display when attacked and prevented from escaping.

Fig. 2. Den samme Knopsvane i Forsvarsstilling. Paa Grund af den større Afstand til Angriberen er Stillingen ikke saa fuldstændig.

The same Mute Swan in faint threat display because of the greater distance from the attacker.

naar Fjenden er udenfor denne Distance igen. Hvis det indhentes, foretager Dyret en artsspecifik Forsvarshandling, idet det ved at stille sig i bestemte Stillinger søger at skjule sig eller skræmme Fjenden. Kommer Fjenden endnu nærmere udløses en artsspecifik Angrebshandling.

Det er meget vanskeligt at faa et Indtryk af, hvor stor Flugtdistancen er hos Svaner, da de jo er fredede og derfor kun gør faa daarlige Erfaringer med Mennesket. Dette behøver dog ikke at influere paa deres Reaktioner overfor Mennesket i andre Situationer, f. Eks. paa Ynglepladsen. I sin Bog om Fugle-

livet i Tåkern opgiver B. BERG (1928) Flugtdistancen for de ynglende Knopsvaner til at være henimod 1 km. Sangsvanen, der er mere sky, yngler kun i de mest øde Egne i Nordsverige. Dens Flugtdistance opgives af ROSENBERG (1946) til at være ca. 1,5 km. Iagttager man herhjemme Sangsvaner og Knopsvaner i et Vandhul ude paa aabent Land, hvor den eneste Maade, de kan flygte paa, er ved at flyve op, ser man, at Flugtdistancen i denne Situation er ca. 300 m for begge Arter¹). Forsvarshandlingen og Angrebshandlingen faar man normalt ikke at se i Naturen. Fuglene er flygtet for længst, men i Fangenskab er der god Lejlighed til at iagttage dem.

I Begyndelsen er indfangede Svaner meget urolige i Buret, fordi der befinder sig Mennesker indenfor Flugtdistancen; efterhaanden bliver denne dog mindre, og til sidst er Flugtdistancen kun nogle faa Meter. (Ved fuldstændig Tamhed er Flugtdistancen helt ophævet). Men saadan er det kun saa længe, man er udenfor Buret, gaar man ind til dem, bliver de straks urolige og prøver paa at flyve op. Naar man kun er ca. 2 m fra dem, udløses Forsvarshandlingen, der her er en Imponerepositur, og gaar man nærmere, saa udløses Angrebshandlingen. Ved at omgaas disse Fugle viste det sig, at disse Handlinger tager sig forskelligt ud hos Knopsvanen, Sangsvanen og Sort Svane. Hos Knopsvanen bestaar Afværgehandlingen i en truende Holdning. Den vender Siden til, løfter Vingerne paa Knopsvanevis, lægger Halsens nederste Del opad Kroppen, rejser Halsfjerene, og sænker Hovedet fremefter, saa at Halsen er stærkt krummet. Næbbet er aabent, og der høres en hæs Hvæsen. Den ser ikke direkte paa Angriberen, men bevæger Hovedet langsomt fra Side til Side (Fig. 1). Naar man er 3 m fra Fuglen, er Handlingen svagere, og Fuglen gækker eller grynter svagt, omtrent som en Gaas. Kommer man nærmere, tiltager Bevægelsen i Styrke, og Fuglen begynder at hvæse og indtager den føromtalte Stilling (Fig. 2) eller prøver paa at undslippe. Hindres den i dette, indtager den igen Stillingen. Jeg har set baade unge og gamle Fugle opføre sig saadan, men de gik aldrig over til Angreb. Det har jeg derimod set hos den rugende Fugl, efter at den først havde rejst sig op paa Reden og ind-

1) Saavel hos vore ynglende Knopsvaner, som hos Sang- og Knopsvaner, der fodres om Vinteren, er Flugtdistancen dog meget lille.

taget Imponerepositur. Den hævede Vingerne, og med Haandleddet gav den mig nogle kraftige Slag i Ansigtet, idet den vendte Siden til.

Hos Sort Svane har jeg iagttaget en lignende Imponerepositur som hos Knopsvanen (Fig. 3). Jeg har især iagttaget et ret tamt Individ i Flamingoparken i Zool. Have. Naar jeg

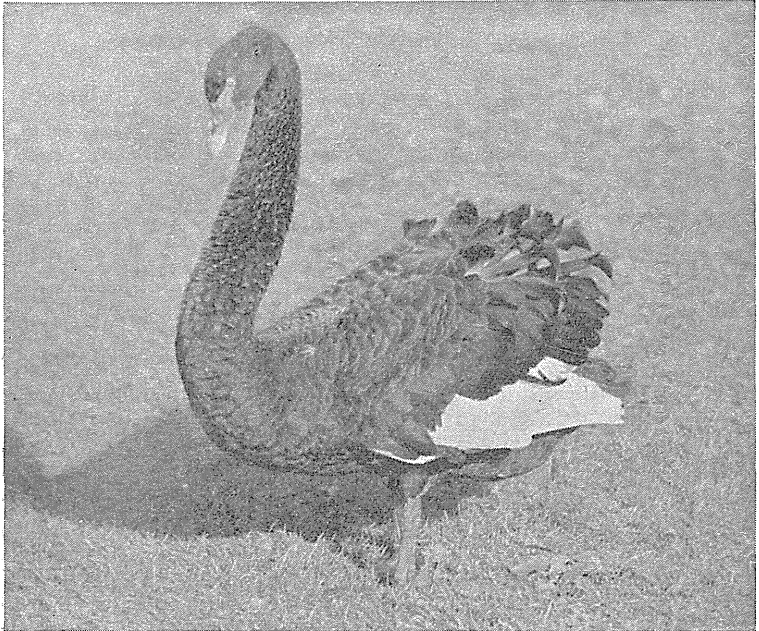


Fig. 3. ARTHUR CHRISTIANSEN fot.

Sort Svane (*Cygnus atratus*) i Forsvarsstilling.

Black Swan (*Cygnus atratus*) in threat display.

indhentede det, stillede det sig altid op med Siden til, med Vingerne lidt løftede og Halsen svagt bøjet med stærk Bøjning i Nakken, saa Næbbet vendte nedad. Halsfjerene var løftede, og Næbbet var aabent, og der hørtes en hæs Hvæsen. Sangsvanen opfører sig helt anderledes i samme Situation (Fig. 4). Naar man gaar ind i Buret til den, søger den at flygte, men trænges den op i en Krog, retter den sig op med Kroppen i skraa Stilling og Halsen strakt. Vingerne holdes ud til Siden med Vingefladerne næsten lodret. Den vender hele Tiden Front mod Angriberen og hvæser med aabent Næb. Er man ca. 1 m

fra den, gaar den over til Angreb, idet den med raske Bevægelser med Vingerne tildeler Modstanderen kraftige Hug med Vingernes Forkant.

Opførsel i Yngletiden.

I Naturen sker det kun sjældent, at to Fugle af to Arter parrer sig og faar Afkom. Meget almindeligt er det derimod, at forskellige Arter i Fangenskab parrer sig med hinanden og danner Bastarder. Især hos Andefugle er der i Tidens Løb fremkommet en Mængde Bastarder, bl. a. omtalt af POLL (1911) og HEINROTH (1911). Mærkeligt er det at se, at to Individer af to forskellige Arter parrer sig (danner et Par), selvom Artsfæller findes. F. Eks. var der et Par Kanadagæs (*Branta canadensis* (L.)) i Dammen i Zoologisk Have i Sommeren 1947, men Hannen sluttede sig til en Tamgaas og taalte ikke Hunnen af dens egen Art. Hvad angaar Svaner kan det nævnes, at HEINROTH (1911) omtaler, at der i Berlins zool. Have har været Bastarder af Sort Svane-Han og Knopsvane-Hun. De var askegraa med hvide Pletter og iøvrigt helt igennem intermediære mellem de to Arter. Endvidere er i Berlin frembragt Bastarder mellem Knopsvane og den nordamerikanske *Cygnus buccinator* (Rich.), der meget ligner Sangsvanen baade i Væremaade og Udseende. Bastarder mellem Knopsvane og Sangsvane kan aabenbart ogsaa forekomme, idet P. HENRICI (1946) nævner, at der Parken i Malmø var en saadan Bastard med tydeligt intermediært Udseende.

I vor Zool. Have har et Par Sangsvaner, som blev holdt alene i en Indhegning tidligere ynglet. Men af Knopsvaner har man kun holdt Hunner, da et Par — ogsaa Hannerne alene — er meget stridbare, idet Knopsvanen jo er en udpræget Territoriefugl. I 1945 blev der sat en Sangsvane-Han ud i Dammen, hvor der i Forvejen var en Knopsvane-Hun. I 1946, 1947 og 1948 har de dannet et Par og har lagt Æg, uden at der endnu er kommet Unger af Æggene. Rugningen foregik regelmæssigt, saa Uheldet skyldes sikkert den ret store Ufrugtbarhed, der af og til forekommer hos Svaner i Fangenskab. Hos vilde Svaner kan den ogsaa forekomme. Et Par vilde Svaner, der i 1946 og 1947 havde slaaet sig ned i Sortedamssøen ved Østerbrogade, havde 5 raadne Æg det første Aar og 6 det andet og fik altsaa ingen Unger.

Selvom Sangsvanens og Knopsvanens Opførsel er forskellig, kan de godt parre sig med hinanden, da Parringsindledningen er den samme hos begge Arter, de kan altsaa godt "forstaa" hinanden i denne Henseende. Efter Kopulationen er deres Opførsel imidlertid forskellig, og det kan da ske, at de kommer op at slaas, som HEINROTH (1911) nævner et Tilfælde paa. Dette skyldes, at Knopsvanen straks efter Kopulationen vender Front mod sin Mage, mens Sangsvanen, der ikke har denne Handling, straks foretager Badebevægelser. Knopsvanen "misforstaar" Sangsvanen, og der udvikler sig et Slagsmaal.

Svanerne er monogame og Parret holder sammen hele Livet. PORTIELJE (1936) angiver dog Tilfælde paa, at en Knopsvane samtidig havde to Hunner, som den begge vogtede. Vedrørende Pardannelse hos Fugle i Almindelighed maa det siges, at der gives 3 Typer: 1) Pardannelse kun i Yngletiden som hos mange Trækfugle (undertiden Pardannelse for hvert Kuld i Yngletiden), 2) permanent Pardannelse, 3) ingen Pardannelse. Hos Svaner ser man ingen særlige Parringslege som Indledning til Pardannelsen. Hannens Adfærd i Yngletiden gaar hele Tiden ud paa at holde Territoriet frit for Fjender, bl. a. ogsaa Artsfæller. I Modsætning til Ænderne, men i Lighed med Gæssene deltager Hannen i høj Grad i Føringen af Ungerne, og Familien holder sammen længe, selv efter at de har forladt Ynglestedet og strejfer omkring om Vinteren. Dette hænger nok sammen med, at Ungerne, ligesom hos Gæssene, men i Modsætning til andre Fugle, har meget faa medfødte Instinkthandlinger. En saadan Pardannelse er altsaa ikke knyttet til Kønslivet alene, men holdes vedlige af Fuglenes sociale Indstilling og Plejehandlingerne overfor Ungerne. Kun i saadanne Tilfælde udvikles et intenst Familieliv. Det ser ogsaa ud til, at der her er Tale om en særlig Tiltrækning mellem bestemte Individider af modsat Køn, og dør den ene, hænder det, at Partneren ikke vil tage en ny. Omparring skal dog efter HEINROTHS Erfaring ikke være saa vanskelig som hos Gæs.

Igennem Ingeniør ALBRECHTSEN har jeg velvilligst faaet Oplysninger om disse Forhold hos Københavns Vandforsynings Bestand af Knopsvaner, i Øjeblikket ca. 60 unge og gamle Fugle. Alle disse Svaner bliver hver Vinter transporteret til en lille Dam paa Vandforsyningens Areal ved Borups Allé,

hvor de fodres Vinteren igennem. Til Trods for, at alle Svanerne lever her hele Vinteren og lidt af Foraaret (indtil April), sker der aldrig Omparringer. Er to Svaner først parret, holder de stadig sammen. Der er endog Tilfælde paa, at en Fugl nægter at tage mod en anden, naar dens Mage dør. For to Aar siden døde en Hun af det Par, der plejer at være i Ørsted-

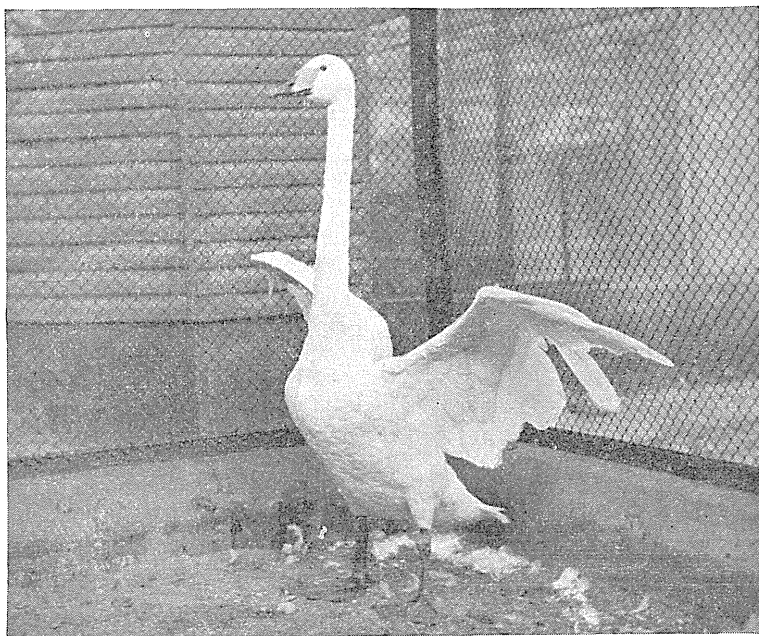


Fig. 4. ARTHUR CHRISTIANSEN fot.

Sangsvane (*Cygnus cygnus*) i Forsvarsstilling.

Whooper Swan (Cygnus cygnus) in threat display.

parken, kort efter at det var sluppet ud der om Foraaret. Man prøvede to forskellige nye Hunner, men Hannen taalte dem ikke, men jagede og huggede dem, og man maatte lade ham være alene. Nu er det jo en kendt Sag, at Dyr, der hører hjemme paa Stedet, optræder med større Selvtillid end nyankomne Dyr. For at dette ikke skulde spille en Rolle, havde man spærret ham inde i nogle Dage, til Hunnen havde fundet sig til Rette i de nye Omgivelser, og lukkede ham derefter ud, men det gik altsaa ikke. Man har ogsaa haft Eksempler paa, at en Hun af et gammelt Par, der havde levet sammen i

ca. 10 Aar, nægtede at have med en ny Han at gøre, da Magen døde. Paa den anden Side kan der som tidligere omtalt forekomme Utroskab. Hos Københavns Vandforsynings Svaner kender man i Løbet af 10 Aar kun 3 Tilfælde paa dette. I alle disse Tilfælde parrede Hannen sig med en ny Hun, naar den første var begyndt at ruge. Saaledes havde en vild Knopsvanehan for et Par Aar siden parret sig med 2 uparrede tamme Hunner. Den ene havde Rede i Sortedamssøen, den anden i Peblingsøen, og Hannen fløj frem og tilbage mellem de to Hunner.

De to Fugle, der danner et Par i Zool. Have, holder sig altid i Nærheden af hinanden, og deres Tilbøjeligheder overfor hinanden begynder allerede at vise sig i det sene Efteraar, hvor i det hele taget Andefuglenes Parringslege begynder.

I Slutningen af Januar 1948 satte jeg en voksen Knopsvanehan ind i en Indhegning i Nærheden af, hvor Parret opholdt sig. Dette Par bestaar som før omtalt af en Sangsvanehan og en Knopsvanehun, der nu har været sammen i ca. 3 Aar. Det viste sig nu for det første, at Hunnen var parret og ikke interesserede sig for den nye Han, selvom det var en Artsfælle, for det andet saa man, hvor forskelligt de to Arter opfører sig i en saadan Situation. Knopsvanen indtog straks sin Imponerepositur ved Synet af den fremmede, hvorimod Sangsvanen stadig holdt sig glat i Fjerene, men løftede og sænkede Hovedet ivrigt, samtidig med, at den udstødte sit nasale, trompetagtige *koo-ko-ko*.

Sammen med disse Svaner findes et Par Sorte Svaner. De er født her i Landet, men alligevel kan man iagttage, at de er i Ynglestemning om Vinteren. Den Sorte Svane hører jo hjemme paa den sydlige Halvkugle, hvor Aarstiderne er modsat vore, og den bevarer denne indre Rytme trods det ændrede Milieu og selvom den er født her. Saadan er det dog ikke altid, man har ogsaa Eksempler paa, at Sorte Svaner avlet her i Landet yngler om Sommeren.

Jeg har ikke som HUXLEY (1947) iagttaget, at de Sorte Svaner i Begyndelsen af Marts, hvor de er i Ynglestemning, jager Knopsvanerne, hvis Kønskirtler ikke er modnet endnu, mens Rollerne noget senere byttes om, og det da er Knopsvanerne, der nu er i Ynglestemning og jager de Sorte Svaner.

Et smukt Eksempel paa hvordan Dyrs Adfærd er afhængig af Ændringer i den interne Sekretion. Naar Zool. Haves Sorte Svaner opførte sig anderledes, skyldtes det maaske, at de ikke var kommet i den tilstrækkelige Ynglestemning. I Begyndelsen af December 1947 viste de dog nogen Interesse for det hvide Svanepars gamle Redeplads og foretog ufuldstændige Redebygningsbevægelser, og da jeg gav dem noget Hø at bygge med, aad de det i Stedet for. Paa dette Tidspunkt var det hvide Svanepar ganske uinteresset i, at de Sorte Svaner var paa deres Redeplads, men i Februar 1948, da Vejret var mildt, fik de hvide Interesse for Redepladsen. De opholdt sig hyppigt paa dette Sted, og de gik kraftigt til Angreb paa de sorte, hvis de saa dem der, idet Knopsvanen udtrykte sin Ophidselse ved at svømme derhen i Imponerepositur og Sangsvanen ved at udstøde sin kraftige Trompetfanfare og bevæge Hovedet hurtigt op og ned. Senere da Knopsvanen var ved at lægge Æg, lagde Hunnen af den Sorte Svane sig paa dem, naar Knopsvanen var borte fra Reden. Først i Begyndelsen af Juli 1948 havde de Sorte Svaner Æg i den nu af de hvide Svaner forladte Rede.

Fra de tamme Svaner i Københavns Parker ved man, at de gamle Svaner i Februar begynder at hakke ad Ungfuglene samtidig med, at de bliver mere stridbare overfor andre Svaner. Paa dette Tidspunkt har jeg ogsaa set de vilde Svanepar i Damhussøen og i Utterslev Mose alene uden Unger. Paa samme Tid begyndte Knopsvanen og Sangsvanen i Zool. Have ogsaa at vise større Interesse for deres gamle Redested, hvor de nu tit stod og pudsede deres Fjerdragt. Af og til gjorde de tilfældige og ufuldstændige Redebygningsbevægelser. Hunnen tog Straa og Kviste op med Næbbet, drejede Hovedet bagud og kastede dem bagud langs Kroppen snart til højre snart til venstre. Men det foregik ikke paa noget bestemt Sted og saa helt tilfældigt ud. Det er tydeligt, at Fuglen ikke kender Hensigten med sin Handling. Imens stod Hannen uinteresset ved Siden af. Man kunde ogsaa se Hunnen foretage disse Bevægelser, uden at der var noget Redemateriale altsaa en Tomgangshandling. Ca. seks Uger senere var Bevægelserne fuldstændige og førte til virkelig Redebygning. Denne Handling bestaar sikkert af en uforanderlig Instinkthandling og en Del foranderlige, reflektoriske Handlinger. Instinkthandlingens Ud-

løsning svinger med Aarstiden styret af den interne Sekretion. Senere begyndte Hannen ogsaa at samle Materiale. I Litteraturen faar man kun at vide, at Hunnen bygger og Hannen skaffer Materiale, men ikke noget om, hvordan det nærmere foregaar. Her kunde man se, at Svaner ligesom andre Andefugle fuldkommen mangler den Instinkthandling at transportere Materiale til Reden i Næbbet. De trækker udelukkende Materiale til sig med Næbbet fra Redens umiddelbare Omgivelser. I Naturen maa Svanerne derfor bygge Reden, hvor der er Redemateriale. Han og Hun har den samme Bevægelse til at trække Redematerialet ind, men Hunnen ligger eller staar i Reden og gør det, mens Hannen staar nogle Skridt derfra og gør den samme Bevægelse med at tage Materiale i Næbbet og kaste det om bag sig. Herved kommer der noget Materiale nærmere Reden, som Hunnen kan naa. Der er altsaa ikke et nøje afpasset Samarbejde mellem de to Fugle. I Dammen i Zool. Have er der paa Grund af manglende Plantevækst ikke noget naturligt Redemateriale udover enkelte Kviste. Skal Svanerne bygge en ordentlig Rede, maa man give dem Materiale, f. Eks. Kviste og Halm. Hvis jeg lagde det paa Vandet i Nærheden af Redestedet, tog de det ikke. Lagde jeg det paa Land ca. 2 m fra Reden, tog de nok Materialet men kastede det ikke hen paa Reden. Redebygningen foregik nemlig paa den rent tilfældige Maade, at Fuglen stod og lavede den tidligere omtalte Redebygningsbevægelse, hvorved den lille Halm-bunke fra at have ligget foran Fuglen nu laa under og omkring den. Lidt senere stod den i Reden og kunde nu naa den Bunke, den før havde samlet sammen. Paa denne tilfældige Maade havnede Materialet i Reden. Saadan var det hos alle tre Svanearter. De foretager altsaa kun Redebygning paa Stedet, hvor Materialet er, og de er øjensynligt ikke klar over Hensigten med deres Handling. Ejendommeligt er det iøvrigt at iagttage Knopsvanehunnens Reaktion, naar den var ved at trække Redemateriale ind og herved fik fat i en Kvist, der hang ned fra en Busk, den kunde da længe blive ved med at trække den ind, selvom Grenen blev ved med at svippe tilbage.

Da Knopsvanen havde taget alle de Halmstraa, jeg havde lagt, tog den Smaasten i Stedet. Her har man et Eksempel

paa en Instinkthandling, der i Fravær af den rigtige Impuls udløses af andre Impulser, naar Driften er stærk. Dette viser ogsaa Handlingens tvangsmæssige Natur.

Fordybningen i Reden dannedes ved, at Hunnen langsomt og besværligt skrabe bagud med Benene, samtidig med at

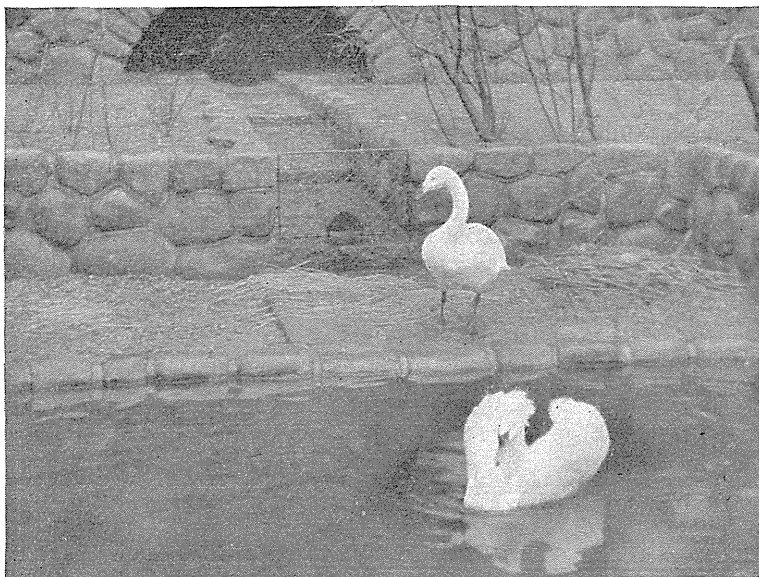


Fig. 5.

P. VALENTIN JENSEN fot.

Svaneparret ved Reden. Yderst til venstre det Redemateriale, der er lagt ud til Svanerne. I Midten har Svanen staaet og flyttet Redematerialet om bag sig. Til højre Reden, hvor Svanen senere staaer og trækker det Materiale, der ligger i Midten, ind i Reden.

The swan-pair at the nest. To the left, straw given to the swans for nesting material. In the middle the swan has carried out nesting movements with the material in front of it, throwing the straw behind. Later on the bird standing in the nest is drawing in the material, which it now can reach.

den drejede sig rundt. Senere rejste den sig og gik ud og tog det Materiale, den ikke kunde naa før, da den laa i Reden. Den lagde dog ikke Materialet hen i Reden, men foretog den samme uforanderlige Redebygningsbevægelse, hvorved Halmen kom til at ligge under den, hvor den nu stod. Lidt efter laa den igen paa Reden og tog dette Redemateriale, som den nu kunde naa, ind i Reden. (Fig. 5). Dette saa jeg et Par Gange,

men engang, mens Knopsvanen stod uden for Reden og samlede Redemateriale omkring sig, stod Sangsvanen og lavede Redebygningsbevægelser, idet den tog Straa ud af Redekanten, hvorved der dannedes en lille Bunke Halm under den. Knopsvanen, der stod 1 m fra Reden med det sidste Materiale, den havde samlet, vendte sig nu om og begyndte ogsaa at trække Materiale ud af Redekanten til den "nye Rede". Nogle Timer senere laa Hunnen paa Reden og havde lagt Materialet fra den "nye Rede" ind i den rigtige Rede igen.

Knopsvanen har altsaa ialt to Redebygningsbevægelser: 1) Halsen strækkes ud efter Materiale, der tages i Næbbet og kastes bagud. Denne Handling findes hos begge Køn, naar de er i Ynglestemning, evt. uden Redemateriale, det man kalder en Tomgangshandling (Leerlaufreaktion, LORENZ 1935). Den udføres hvorsomhelst, men mest intensivt i Reden eller lige udenfor. Den samme Bevægelse bruger Hunnen, naar den ligger paa Reden og flytter Straa fra et Sted i Reden til et andet. 2) Udformningen af Fordybningen i Reden. Denne Handling findes kun hos Hunnen og foregaar kun i Reden.

Den 22. April 1947 havde Knopsvanen 1 Æg, derefter blev der lagt 1 Æg hveranden Dag, ialt fem Æg. De blev lagt om Natten eller inden Kl. 7 om Morgenen. I 1948 blev det første Æg lagt d. 8. April, det sidste og fjerde d. 14. April. Iøvrigt blev der gjort de samme Iagttagelser under Æglægning og Rugning i 1947 og 1948. Rugningen begyndte først, da det sidste Æg var lagt. Den første Dag var Hunnen dog af Reden flere Gange, men den næste Dag rugede den fast, for det meste liggende med Næbet stukket ind under Rygfjerene. I den Tid, Æggene blev lagt, var den kun af og til paa Reden, hvor baade Hannen og Hunnen stod og pudsede Fjer eller sov. Efterhaanden opholdt Hunnen sig imidlertid mere og mere paa Reden, hvor den ofte stod og gjorde Redebygningsbevægelser. Naar Hunnen forlod Reden, var Æggene ikke dækkede til, som de blev det senere, da den begyndte at ruge. I de første Dage af Æglægningstiden forlod Hunnen Reden, naar jeg nærmede mig, og dens Forsvarsreaktioner var ikke stærke, men efterhaanden lod den sig vanskeligere jage af Reden, og da den var begyndt at ruge, lod den sig ikke jage af og viste nu intensiv Forsvarsreaktion. Jeg saa aldrig Hannen ruge, da

den som Sangsvane helt manglede denne Handling. Hos Knopsvanen derimod sker det, at Hannen deltager i Rugningen. Mens Hunnen rugede, holdt Hannen Vagt ved Siden af eller ude paa Vandet, hvor den hele Tiden holdt Øje med Reden. Naar jeg nærmede mig Reden, kom den rask svømmende, udstødende sine høje Skræp, idet Hovedet bevægedes op og ned, og kom jeg hen til Reden, naar den stod der, viste den Sangsvanens karakteristiske Forsvarsstilling, idet den holdt Vingerne ud til Siden og hvæsedede. Den gik ikke til Angreb, men veg langsomt tilbage og gik i Vandet og blev liggende 1-2 m borte. Hunnen, der laa paa Reden, viste den for Knopsvanen normale Forsvarsstilling, naar jeg var 1,5 m fra Reden. Et Par Gange saa jeg dem paa Vandet sammen, nemlig naar Hunnen var ude for at fouragere og Hannen ledsagede den.

Svaner kan nok genkende en bestemt Person, men de kender ham ikke rigtigt. Dette Forhold udtrykker man bedre ved at sige, at Mennesket har forskellig Valens i forskellige Situationer. Naar Svanerne var paa Vandet, var de ganske tillidsfulde, og jeg kunde fodre dem med Haanden, (jeg var "noget med Foder"), men gik jeg derefter hen mod Reden, var de meget aggressive mod mig, nu var jeg "noget der kom i Nærheden af Reden" og ikke een de kendte og som ikke gjorde Fortræd. Var jeg ved Reden, naar de var ude paa Vandet, kom de rask svømmende hen imod mig, Knopsvanen tavs men i Imponerepositur, Sangsvanen udstødende sine skingrende Skrig men uden nogen Positur (Fig. 6). Naar jeg kom hen til Reden, hvor Sangsvanen stod paa Vagt, saa jeg i flere Tilfælde, at den pludselig gjorde Antydninger af Redebygningsbevægelser med Næbbet. Laa den paa Vandet, saa jeg den mange Gange bøje Halsen og stikke Næbbet ned i Vandet som for at drikke dog uden at gøre det. Disse Handlinger passede jo slet ikke til denne Situation, hvor det var Forsvar, det gjaldt. Øjensynligt afreagerede den sin Angrebshandling paa disse to Maader. Dette er Eksempler paa hvad TINBERGEN (1940) kalder Overspringsbevægelser. Disse kan opstaa, naar der i en bestemt Situation samtidig opstaa Impulser til to modstridende Handlinger i et Dyr. Handlingen slaar da over i en helt anden Bane. I dette Tilfælde drejede det sig om Angreb og Flugt samtidigt, hvad der førte til Redebygningsbevægelser og Drikke-

bevægelser. Det svarer til "nervøse" Bevægelser hos forlegne Mennesker, som retter paa Slipset, paa Frisuren o. s. v.

Æggenes Udrugningstid hos Knopsvanen angives af HEINROTH (1928) til ca. 35 Dage. I nogle Tilfælde begynder Rugningen inden alle Æggene er lagt, i andre Tilfælde først naar Kuldet er fuldtalligt. I Zool. Have begyndte Rugningen som før omtalt, da alle Æggene var lagt.

Hos de tamme Svaner i Københavns Parker har man set, at Ungerne altid kommer ud af Ægget i Løbet af højst 2 Dage. Hos disse Fugle har man iøvrigt ikke bemærket, at Hannen skulde føre de først klækkede Unger paa Vandet, mens Hunnen rugede de sidste Æg, saaledes som det anføres i Litteraturen. Her var det saadan, at naar alle Ungerne var tørre, gik Hunnen af Reden med dem.

Da der var gaaet 38 Dage, siden det første Æg i Zool. Have var lagt, var der endnu ingen Unger, og da jeg undersøgte et Æg et Par Dage efter, var det raaddent. Men først da der var gaaet 50 Dage, siden det første Æg var lagt, og 43 Dage siden det sidste Æg var lagt, forlod Hunnen Æggene. De var alle raadne ligesom foregaaende Aar. I den følgende Tid viste Svanerne, selv nu, hvor de havde forladt Reden, Angrebs handlinger, naar jeg nærmede mig Reden, men i Løbet af nogle Dage blev disse Handlinger svagere og svagere og forsvandt gradvis.

Ogsaa denne Sangsvanehan viste polygame Tendenser. Efter at Hunnen havde ruget i ca. 3 Uger saa jeg en Dag, at den forsøgte Kopulation med en Tamgaas.

Knopsvanehunnens Reaktioner overfor sine Æg.

Mens Knopsvanen rugede, fik jeg Lejlighed til at gøre et Par Forsøg. Naar jeg lagde et af dens Æg paa Redekanten eller 1 m fra Reden, rejste den sig og strakte Halsen ud efter Ægget og rullede det ind i Reden med Næbbet. Laa Ægget længere borte, gjorde den det ikke. Denne Handling findes sikkert hos alle Fugle, der ruger paa Jorden. Jeg har set den hos Høns, Fasaner, Gæs og Pingviner, og hos Maager og Vade-fugle kender man den ogsaa. Hos Stenvenderen har BERGMAN (1946) vist, at den største Afstand fra Redens Centrum, hvorfra Ægget rulles ind, er 10-15 cm. Hos Præstekraven er

denne Afstand iflg. O. KOEHLER (1940) over 1 m, hos Sølvmaagen er den iflg. E. GOETHE (1937) 15 cm, og noget lignende har KIRKMAN (1937) fundet for Hættemaagens Vedkommende. Udenfor denne Afstand reagerer disse Fugle ikke paa Ægget, det har ingen Valens for dem, sikkert fordi det normalt er noget, de ikke kommer ud for i Naturen, og Forstand til at gribe ind her har de ikke.



Fig. 6.

P. VALENTIN JENSEN fot.

Det samme Svanepar som i Fig. 5 ved Reden. Naar Faren nærmer sig, viser den stumme Knopsvane Imponerepositur, mens Sangsvanen, der ikke viser nogen Imponerepositur, udstøder sine skingrende Skrig.

The same swan-pair as in fig. 5 at the nest, the Mute Swan showing its threat display, and the Whooper Swan moving its neck up and down emitting its alarm note.

Ved iagttagelsen af Indrulningen af Æg kunde jeg iøvrigt ogsaa for Knopsvanens Vedkommende bekræfte LORENZ' Tydning af denne Handling hos Graagaasen. Laa der et Æg højst 1 m fra Reden rakte den rugende Fugl Næbbet frem mod Ægget. Det er den indledende Appetenshandling (en reflektorisk, variabel Handling) efter den Impulssituation (Ægget), der udløser Indrulningen. Denne er en sammensat Handling bestaaende af en Instinkthandling og nogle Taxier (reflektoriske Bevægelsesreaktioner). Instinkthandlingen er en nedad mod Bugen rettet Bøjning af Hals og Hoved, hvorved det paa Næbbets Underside liggende Æg bliver skubbet ind mod Reden. Sam-

tidig foretager Fuglen styrende Sidebevægelser med Næbbet, der holder Ægget i den rigtige Retning. Bevægelsen udefra og indefter var altid den samme, og den er ganske uafhængig af ydre Impulser (Ægget) og kan løbe Tomgang (LORENZ og TINBERGEN (1938)), men dette havde jeg desværre ikke Lejlighed til at se. Sidebevægelserne var derimod reflektoriske, idet de stadig var tilpasset Bevægelsen af Ægget. Jeg bemærkede ogsaa den karakteristiske Forskel paa Reflekshandlingen og Instinkthandlingen, idet Fuglen ved gentagne Forsøg blev ved at række ud efter Ægget, mens selve Rullebevægelsen, der er en Instinkthandling, udeblev og sprang over i en anden Handling, nemlig en Redebygningsbevægelse.

Ved forskellige Undersøgelser har det vist sig, at Fuglene har et vist medfødt Kendskab til deres Æg, et saakaldt medfødt Skema (LORENZ 1935), der kun tillader Variation i Form, Farve, Størrelse og Konsistens indenfor visse Grænser. CULMAN (1928) har saaledes vist, at nogle Fugle ikke kan "lide" en saa ekstrem Ændring som at deres Æg er farvet røde, hvilket jo ogsaa er en unaturlig Ægfarve.

Jeg foretog nogle rent foreløbige Forsøg m. H. t. at udforske det medfødte Skema af Æggene hos Knopsvanen. Attrapper, der laa lidt udenfor Reden (mindre end 1 m), blev rullet ind, naar de havde ret stor Lighed med Knopsvaneæg. Men Træklodser af en anden Form blev ikke rullet ind uanset om de var glatte eller ru, kantede eller afrundede, større eller mindre. Udpustede Æg af Afrikansk Struds (*Struthio camelus* L.), der er større og lysere end Knopsvaneæg blev heller ikke rullet ind. Stærkt farvede gule, grønne eller røde Knopsvaneæg blev heller ikke rullet ind. Mens mange Fugle, der ruger paa Jorden, har et vist Kendskab til deres Æg, naar Æggene ligger udenfor Reden, reagerer de ikke paa selv ret store Ændringer af Æggene i Reden, men ruger videre paa dem. Knopsvaner ruger saaledes paa Flasker (HEINROTH 1938), Hættemaager paa Blikæsker (KIRKMAN 1937) og denne Knopsvane, der her er Tale om, paa Træklodser og en Bold, som den vel at mærke ikke rullede ind. Naar man derfor ser en Fugl ruge paa fremmede Genstande, kan man ikke uden videre slutte, at den ikke har Spor Kendskab til sine Æg, hvilket ogsaa O. KOEHLER (1940) giver Udtryk for. Sagen er den, at Fuglen

ikke kender sit Æg som et Æg. Den reagerer ikke paa en Helhed, men paa Situationerne: Æg mere end 1 m fra Reden, Æg mindre end 1 m fra Reden og Æg i Reden. I første Tilfælde lader den Ægget ligge, i andet Tilfælde ruller den Ægget ind, og i tredje Tilfælde ruger den paa Ægget. I hver af disse Situationer udløses ganske bestemte Handlinger af bestemte Impulser (Signaler, TINBERGEN 1939), som Fuglen har et medfødt Kendskab til. I naturlige Situationer behøver Tingene i en Fugls Verden ikke at blive opfattet som Ting, og Fuglen behøver ikke at være klar over den biologiske Betydning af sine Handlinger. Fugle kender ikke altid andre Individier som saadanne eller har Forstaaelse af den foreliggende Situation. Deres Handlinger udløses imidlertid hver for sig af et eller flere Signaler eller Udløserer hos Objektet og ikke af hele Objektet. Men kommer de ud for en unaturlig Situation, bliver Handlingerne uhensigtsmæssige, og de har ingen Intelligens til at gribe ind med.

Fuglen foretager Handlingen for Handlingens Skyld, uden at ane noget om den biologiske Hensigt med den. Dette ses f. Eks. tydeligt, naar Handlingen paa Grund af indre hormonale Tilstande ikke naar Maalet og er uhensigtsmæssig. Det Forhold, at Fuglen forfølger et bestemt Maal, er ikke ensbetydende med, at den er klar over Instinkthandlingens biologiske Betydning.

SUMMARY IN ENGLISH:

Contributions to the Ethology of the Swans.

The following is a report of ethological observations on Black Swan (*Cygnus atratus* (Lath.)), Whooper Swan (*Cygnus c. cygnus* (L.)) and Mute Swan (*Cygnus olor* (Gm.)) in the Zoological Gardens of Copenhagen, the two last mentioned species also in the free. In the Mute Swan the well known threat display (imposing posture, Imponiergehaben, HEINROTH) serving to intimidate intruders in its territory was observed chiefly in the adult male, but also in the female when I approached the nest at a time, when it had left it in search of food. Both in male and female a similar attitude was observed, but never in the Whooper Swan. The threat display of the Mute Swan is assumed in the breeding season towards fellow members of

the species as towards other intruders, as for instance man. Outside the breeding season the swans are sociable birds, and outside their territories they even in the breeding season agree well. A strange female, which settled in a territory, was seen to be chased off by the owning male in threat display, whereas outside the territory he dropped this attitude, the feathers now being close to the body. Thus a strange female may have two different valences (TINBERGEN 1942). Inside the territory: enemy, outside the territory: female to copulate with.

When excited the Black Swan (both sexes) besides the threat display shows another motion. The bowed neck is thrown forward nearly to the ground or the water, while the swan is emitting some nasal trumpet-like notes, and this is repeated two or three times. The two partners greet each other by moving the head down and up ending with the head in a sloping position and emitting some short, faint, whistling notes. Like other Anseriformes the swans can be seen now and then stretching their body and making two or three powerful wing-beats. They do this both on land and water. The Mute Swan and the Black Swan do this with the neck erect, the Whooper Swan with the neck curved.

When a swan is going to shake its plumage, the movement starts at the tail, which is swung from side to side, and then the movement is spreading all over the body ending at the head.

When a swan is going to scratch its head with the leg, it moves the leg forwards below the wing. These preening-actions are stereotype and are typical instinctive actions in the sense of LORENZ.

The swans do not show intention movements, when they are going to fly up such as do geese and ducks. But the neck is held erect and the call-notes are emitted preparatory to taking wings.

The escape-distance (Fluchtdistanz, HEDIGER 1934) of Whooper Swan and Mute Swan in winter in shore marshes was about 300 meters. In open lanes in the ice in winter in the harbour of Copenhagen the escape-distance is much less, that is they have then got used to human beings and have become tame. This does not influence the escape-distance in their breeding-places. The Danish resident Mute Swans have a small escape-

distance towards man and often breed close to habitations. But in the great Swedish lakes as for instance Tåkern the escape-distance of the Mute Swan is about 1000 meters according to B. BERG (1926). The Whooper Swan is a more shy bird. According to ROSENBERG (1946) the escape-distance in its breeding places in northern Sweden is about 1500 meters. In enclosures the swans gradually become tame, the escape-distance gradually decreasing. However, if you enter the enclosure, they turn shy, and forced into a corner they assume a defensive or aggressive posture specific to the species. The flight turns into aggression. The Mute Swan turns the flank toward the attacker, raises its wings, bows the neck, erects the feathers of the neck, open its bill and hisses, moving the head slowly from side to side (fig. 1 and 2). The Black Swan reacts much the same, only it bows the neck just under the head without moving the latter (fig. 3). The Whooper Swan, however, turns the front against the attacker, spreads out its wings from the body, opens its bill and hisses (fig. 4). If you walk nearer to the swans, they make an aggression with some powerful wing-beats, whereby you are struck by the wrist of the swan. These actions too are instinctive actions in the sense of LORENZ.

The Mute Swan is strictly monogamous. Among the 60-100 tame (hand-amputated) Mute Swans kept in the parks of Copenhagen, each pair always sticks together for life. In the cases in which it has been attempted to pair a swan with a new mate instead of the dead one, no success has been achieved in contrast to the statements of HEINROTH (1911) that the re-pairing is not difficult.

There is a real attraction between particular individuals of the opposite sex. Unfaithfulness between the mates is rare. During the last ten years only three cases have occurred among the tame swans in Copenhagen. Thus a wild male had paired with two tame females. Just as mentioned by PORTIELJE (1936) the pairing with the second female occurred when the first one was sitting on the eggs.

In the wild Mute Swans in the environs of Copenhagen the family holds together till December-January, and in the breeding places the adults appear without young in February-March. The Mute Swan has an intensive family life. No doubt

the scarcity of inborn instinctive actions of the young of this species — like in geese but unlike most other birds — has much to do with this. This pair formation in the swans is not only associated with the sexual life.

On account of their territorial behaviour the Whooper Swan and the Mute Swan are not kept in pairs in the Zoological Gardens. They are too aggressive against other inmates of the pond. There are only a male Whooper Swan and a female Mute Swan, and they have been paired for three years. The female did not show interest in a male of the same species placed in an enclosure close by. Of the Black Swan there is a pair, as this species is far less quarrelsome.

The Black Swans were in breeding mood in December-February (in 1948 their breeding mood began in January, but the nest was not built until July 1948), during which month they occupied the nest-site of the white swans. In February the white swans began to show interest in their old nest-site, and when the Black Swans were there, the white swans were swimming toward them in obvious excitement, the Mute Swan showing her threat-display and the Whooper Swan with the plumage close to the body, moving head up and down and emitting his alarm note, a harsh variant of the ordinary call.

The domination of the Black Swans over the white swans in winter as mentioned by HUXLEY (1947) was not observed, but that may be due to insufficient breeding mood on the part of the Black Swans, for they showed only vestigial nesting-movements and did not build a real nest.

In the beginning of March the female Mute Swan in the Zoo showed nesting-movements. She stood at the old nest-site collecting straws with the bill from as far away she could reach in stretching the neck. Then she turned the head back and handed the straw over the shoulder to drop it along the body now to the left now to the right. Occasionally she made these movements with non-existent straws, and this was not done in a definite place. Six weeks later the movements were complete and led to a purposive action in a definite place. This action is composed of an invariable, inborn instinctive action and some variable reflex actions. The release of this action varies seasonally with the internal physiological state.

According to my observations swans as well as geese and ducks lack the instinctive action of transporting nesting material to the nest. Therefore they build only where the material is abundant. When material was missing she collected small stones, *i. e.* the instinctive action was released by inappropriate stimuli.

When observing Mute Swans building nest I have never seen the male actually help the female. Both male and female make the above mentioned nestbuilding action, the female standing in or just by the nest, and the male a little from her, so that without moving she can reach the material, which he has collected. There is, however, no accurately adapted cooperation between the two mates. The nest was built exclusively by the female. The depression for the eggs was made by scratching back with the legs and thereby with difficulty turning round. Nest building never stopped throughout the incubation (fig. 5).

The swans thus have two nesting movements 1) Stretching the neck towards the straw taking it in the bill and throwing it behind. Both sexes have this action, and it can be performed anywhere, also without material (vacuum activity). 2) Making depression for the eggs, which only occurs in the female and is only performed in the nest.

The female Mute Swan in the Zoo laid five eggs in 1947 (the first egg on 22 April) and four eggs in 1948 (the first egg on 8 April) on alternate days. During the first days of egg-laying the female was not sitting constantly on the eggs. She began to brood, when all the eggs were laid.

As being a Whooper Swan the male never participated in the incubation — this the male Mute Swan sometimes does — but was on guard at the nest or in the neighbourhood. The female left the nest irregularly only to search for food and accompanied by the male on watch. The eggs were then covered with feathers and fragments of straw. Before the incubation the eggs were left uncovered.

When far from the nest both male and female were tame and accepted food from my hand, but near it they were aggressive (fig. 6) and attacked me. They did not really recognize me. To the swans I had two different valences in the two

situations: "something with food", and "enemy by the nest" and they responded with two corresponding different actions.

At the nest sometimes the male (Whooper Swan) reacted with a nest building action in stead of aggressive behaviour. This is a substitute activity (TINBERGEN 1939) caused by two antagonistic impulses of attack and flight, and this results in an inconsequent action. The bird showed another substitute activity, when I came near to the nest, while he was on the water close by the nest. In this situation the swan lowered its neck into the water several times, *i. e.* making drinking movements.

On June 12., 1947 when the female had been brooding for fifty days, she left the eggs, and the interest for nest and eggs decreased gradually in the course of some days. Both in 1947 and 1948 the eggs have been addle, and the swans have had no young. However, a hybrid of Mute Swan and Wooper Swan with intermediary appearance is mentioned by HENRICI (1946) from a park in Malmö, Sweden.

Like other birds brooding on the ground, the female rolled in her eggs, when they were placed outside the nest. When the eggs were lying more than one meter from the center of the nest, the eggs were ignored. The eggs had no rolling valence in this situation. As LORENZ and TINBERGEN (1939) have shown, the very action of the bill in rolling the eggs inwards is a stereotype instinctive action, while the sideways movements of the bill which prevent the egg rolling to the side represent variable reflex actions.

Like other birds the swans respond to an innate pattern of their eggs. The female Mute Swan under consideration did not roll in eggs, which were considerably smaller or greater than her own eggs nor eggs with an edged shape or deeply coloured eggs (red, green, blue). But lying in the nest she brood upon them as well as on balls and bottles (which also is known of other Mute Swans), but she did not roll them into the nest. The eggs have three different valences in the three situations: more than 1 m. from the centre of the nest, 1 m. or less, and in the nest, which is responded with ignoring, rolling and brooding. When a bird is seen sitting on wrong objects it is not to be concluded, that the bird is not at all able to recognize its eggs as done by MARPLES (1931).

Literatur.

- BERGMAN, G. 1946: Der Steinwalzer, *Arenaria i. interpres* (L.) in seiner Beziehung zur Umwelt. — Acta Zool. Fennica. **47**.
- BERG, B. 1928: Takern. — Stockholm.
- CHRISTOLEIT, E. 1926: Bemerkungen zur Biologie der Schwane. — Journ. f. Ornith. **74**.
- CULEMAN, H. W. 1928: Ornithologische Beobachtungen um und auf Melum. — Journ. f. Ornith. **76**.
- DELACOUR, J. and MAYR, E. 1945: The Family Anatidae. — The Wilson Bulletin **57**.
- GOETHE, F. 1937: Beobachtungen und Untersuchungen zur Biologie der Silbermowe, *Larus a. argentatus* Pontopp. — Journ. f. Ornith. **85**.
- HEDIGER, H. 1934: Zur Biologie und Psychologie der Flucht bei Tieren. — Biol. Zentralblatt **34**.
- HEINROTH, O. 1911: Beitrage zur Biologie, namentlich Ethologie und Biologie der Anatiden. — Verh. V Int. Orn. Kongr. Berlin 1910.
— und M. 1928: Die Vogel Mitteleuropas. **3**. — Berlin.
— 1938: Aus dem Leben der Vogel. — Berlin.
- HENRICI, P. 1946: Knolsvanan. Vara Faglar i Norden **3**. — Stockholm.
- HUXLEY, J. 1947: Display of the Mute Swan. — Brit. Birds. **40**.
- KIRKMAN, F. B. 1937: Bird Behaviour. — London.
- KOEHLER, O. 1940: Instinkt und Erfahrung im Brutverhalten des Sandregenpfeifers. — Sitzungsber. Gesellsch. Morph. und Physiol. Munchen. **49**.
- LORENZ, K. 1939: Vergleichende Verhaltensforschung. — Verh. Deutsch. Zool. Gesellsch. **12**.
— 1941: Bewegungsstudien an Anatinen. — Journ. f. Ornith. **88**.
— & TINBERGEN, N. 1938: Taxis und Instinkthandlung in der Eirollbewegung der Graugans. — Zeitschr. f. Tierpsychol. **2**.
- MARPLES, G. 1931: Experimental studies of the Ringed Plover. — Brit. Birds **25**.
- NIETHAMMER, G. 1938: Handbuch der deutschen Vogelkunde. **3**. — Berlin.
- POLL, H. 1911: Vogelmischlinge. — Verh. V Int. Orn. Kongr. Berlin 1910.
- PORTIELJE, A. F. J. 1936: Beitrage zur Ethologie bzw. Psychologie von *Cygnus olor* (Gm.). — Journ. f. Ornith. **84**.
- POULSEN, H. 1948: Nyere Anskuelser indenfor Dyrepsykologien. — Naturrens Verden.
- ROSENBERG, E. 1946: Sangsvanan. Vara Faglar i Norden. **3**. — Stockholm.
- TINBERGEN, N. 1939: Social organization among vertebrates with special reference to birds. Conf. on plant and animal communities at Cold Spring Harbour. — The American Midland Naturalist **21**.
— 1940: Die ubersprungbewegung. — Zeitschr. f. Tierpsychol. **4**.
— 1942: An objectivistic study of the innate behaviour of animals. — Bibliotheca biotheoretica **1**.
- WITHERBY, H. G. 1943: The handbook of british birds. **3**. — London.