

VI. SUMMARY

1. Courtship and mating in the Ruff occur on a *lek*—a communal display ground. This study, based on four seasons of field observations, investigates the social organization of the lek community and the behavior patterns that serve mutual communication among the birds; it also describes morphological features in their external appearance.

2. Very marked *sexual dimorphism* exists in both size and plumage. Males are larger than females and develop a distinctive nuptial plumage. The length and brilliance of the nuptial feathers, the size of the wattles, and the color of the legs and bill are influenced by age.

Extreme *plumage diversity* exists among males. The colors of the ruff and head tufts vary from black through brown, red, and yellow, to white. Both ruff and head tufts may be plain or show transverse striping, spots, or a pattern called the bib. The wattles show different shades of yellow and red. The values each of these dimensions assume can vary to some extent independently. Thus, completely identical males on one lek are very rare. Certain combinations of color and pattern, however, are more frequent than others. Plumage types in individual males are constant from year to year. The plumage diversity among males makes individual recognition easy.

3. A lek site consists of a number of bare spots about 30 cm in diameter and about 1 meter from each other. The bare spots are called *residences*.

Within the male community two groups can be distinguished: independent males and satellite males. The group of *independent males* can be subdivided into *resident males* and *marginal males*; the group of *satellite males* can be subdivided into *central* and *peripheral satellite males*. These distinctions are based on differences in territoriality and attachment to the lek and in the behavior patterns shown by the various groups of males. Resident males possess a residence which they occupy nearly continuously during the day, and which they defend from other independent males. After their nocturnal absence, each resident male returns to his own residence. Marginal males stay at the edge of the lek outside the residences. They visit the lek only infrequently. Occasionally severe territorial fighting is seen among resident males, which may lead to the conquest of another one's residence. The resident male which loses his residence usually leaves the lek and returns only in the status of marginal male. A marginal male may acquire resident status by establishing a residence at the edge of the lek. In contrast to resident males, many marginal males visit different leks. Satellite males do not possess a residence of their own. Rather, they make use of the residences of the resident males in the presence of the owner. A satellite male is never seen to show any form of overt aggressive behavior toward his host. The reaction of the visited resident male is highly variable: he may try to expel the satellite male by attacking him, or he may allow the satellite male to enter his residence and to remain there with him—in the latter case, the resident male shows behavior toward the satellite male that is similar to the behavior shown toward a female. The reaction of a resident male depends on the individuals involved; further, resident males on large leks are consistently less tolerant toward a visiting satellite male than resident males on small leks. One to three satellite males may visit the same residence at a time.

Although an individual satellite male usually shows a preference for one or a few particular resident males, satellite males frequently change hosts; they also visit different leks. Satellite males spend more time on small leks than on large leks because of the intolerance of resident males on the latter. Central satellite males spend relatively more time on the lek and its residences than peripheral satellite males which are easily driven off to the edge of the lek by resident males. As one extreme, a specific satellite male which visited a particular small lek almost exclusively spent nearly as much time there as the resident males.

In interactions among each other, resident males show fighting, attack, charge, and agonistic displays; this behavior serves the function of conquest and defense of residences, and is predominantly aggressive. Most of the time, however, resident males stay peacefully together on the lek, each on his own residence. In this situation a display posture is shown which reflects balanced agonistic motivation. Toward, marginal males, resident males show behavior similar to that shown among each other, but marginal males react with overt escape behavior or with displays in which escape components are very marked. Among marginal males, interactions usually do not occur, though on rare occasions behavior similar to that shown among resident males is seen. Toward satellite males, on large leks, resident males show attack, charge, and agonistic displays—behavior which is predominantly aggressive; on small leks, resident males show behavior with relatively balanced agonistic motivation. Toward resident males, on large leks, satellite males primarily show behavior in which aggressive components are predominantly absent, but a few escape components are recognizable; while, on a small lek, the central satellite males frequently show behavior in which both aggressive and escape components are predominantly absent, and which evidently has a strong appeasing effect on the resident males; the performance of such behavior patterns evidently enables the satellite males to enter and stay on a residence in the presence of the owner. The distinctive reaction of resident males toward satellite males on small and large leks must be the result of a difference in the activation of aggression in the resident males.

Transformations between independent male and satellite male occur neither within a season, nor between successive seasons. A very few males of both groups (less than 3%) occasionally show behavior in some respects characteristic of the opposite group (anomalous behavior). The status of individuals within the independent males and satellite males is influenced by age. The independent male begins in the status of marginal male, with increasing age he acquires the status of resident male, and still later in life probably loses his resident status and becomes a marginal male again. Satellite males change status from peripheral to central as they grow older. Males with anomalous plumage (see below) appear to have a reduced chance to acquire resident status (for independent males) or central status (for satellite males). Of more than 200 males observed, about 38% were satellite males.

Analysis of the plumage diversity within each group of males led to the conclusion that behavior was highly correlated with the color of the plumage: the typical plumage of independent males has black or dark-colored ruff and head tufts or a white (or almost white) ruff with black head tufts; the typical plumage of satellite males has a white or almost white ruff and head tufts or,

somewhat less common, a white or almost white ruff with colored head tufts. Anomalous plumage among independent males and satellite males was seen in 11% and 9% of the cases, respectively.

Females visit the lek for short periods. After landing they place themselves near a residence where they usually remain during their total stay at the lek. They may also move around in the interresidential area to visit other residences. They sometimes step on a residence and crouch and copulate. Only males on a residence (either resident male or satellite male) copulate. Females visit more than one lek.

Females normally approach the lek by air. The males on the lek may react with a sequence of very conspicuous displays called the reception ceremony. After the females have landed, the resident males sink into the squat and freeze in that posture on their residence; satellite males, after having selected a residence, squat and freeze together with the resident male. Females may visit either a singly-occupied residence (resident male only) or a multiply-occupied residence (resident male and one or more satellite males). A resident male and/or satellite male may interrupt squatting from time to time by raising themselves slightly and turning from side to side; the resident male is usually oriented with his tail toward the female, while the satellite male usually faces the female. A resident may also interrupt squatting to attack or to show agonistic displays toward a satellite male on his residence; this may result in expelling the satellite male. A resident male may also interrupt squatting to attack or charge males outside his residence or to show agonistic displays toward such males, while staying on his residence. A satellite male interrupts squatting only to perform behavior directed toward a nearby female. Females are evidently stimulated to step onto the residence and crouch during such interruptions of the squat. Copulation may then ensue. On a doubly-occupied residence, the satellite usually has an opportunity to copulate successfully in the short period that the resident male is absent from the residence during a charge or attack on outside males; the resident male usually copulates just after he has expelled the satellite male; when both males are present, interference frequently inhibits successful copulation. The presence of females increases the aggressive behavior shown by resident males toward satellite males; females do not have a similar effect on satellite males. Fighting among resident males also increases in the presence of females, especially on small leks. Excessive fighting has a frightening effect upon females. On large leks, resident males alone on their residences are almost exclusively the copulating partners; on small leks, the presence of satellite males on a residence increases the chances for copulation for both resident males and satellite males. In one area with two leks, the frequency of copulations by satellite males was approximately proportional to their frequency; in another area with two leks, satellite males copulated relatively less frequently than independent males. Both males and females may copulate with more than one partner, although in the case of females promiscuity is probably less pronounced. Females choose the residence on which they will copulate. Certain residences (and thus particular resident males and/or satellite males) are chosen much more frequently than others. The choice of the female appears to depend mainly on individual characteristics in the behavior and plumage of the males, especially rising from

the squat; the previous experience of the female also seems to play an important role. Similar factors are involved in the host selection of the satellite males.

Infrequently males without a nuptial plumage (*naked-nape males*) temporarily visit a lek. These birds are probably either young birds or birds from a more northern population which develop their plumage later in the season.

4. Except for the fighting activities, *behavior patterns* were grouped according to the position of the body axis. Attacking activities and forward postures are shown only by independent males. Oblique, upright, and horizontal postures are shown by both independent males and satellite males; between the two groups of males, these postures differ primarily in that independent males hold their bill in a conspicuous position, whereas satellite males tend to conceal their bill in the ruff.

5. It is argued that the Ruff provides an example of *balanced behavioral polymorphism*. A model has been constructed of how the balancing forces operate to ensure the behavioral polymorphism. It is suggested that the survival value of satellite males lies in the facts that 1) their presence increases chances for copulation on small leks and 2) they promote the establishment of new leks and the maintenance of several leks in an area. It is suggested that the marked plumage diversity among independent males serves to facilitate individual recognition by both females and other males; the less marked plumage diversity among satellite males serves primarily to identify satellite males as such to both females and other males. The evolution of both the behavioral and morphological polymorphism is briefly discussed.

VII. REFERENCES

- ANDERSEN, F. S. 1944. Contributions to the breeding biology of the Ruff (*Philomachus pugnax*). Dansk Ornithol. Foren. Tidsskr. 38: 26-30.
- ANDERSEN, F. S. 1948. Contributions to the biology of the Ruff (*Philomachus pugnax* (L.)) II. Dansk Orn. Foren. Tidsskr. 42: 125-148.
- ANDERSEN, F. S. 1951. Contributions to the biology of the Ruff (*Philomachus pugnax* (L.)) III. Dansk Orn. Foren. Tidsskr. 45: 145-173.
- ARMSTRONG, E. A. 1947. Bird display and behavior. London-Oxford.
- BAERENDS, G. P. & J. M. BAERENDS-VAN ROON. 1950. An introduction to the study of the ethology of cichlid fishes. Behavior, Suppl. 1.
- BANCKE, P. & H. MEESBURG. 1952. A study of the display of the Ruff (*Philomachus pugnax* (L.)). Dansk Orn. Foren. Tidsskr. 46: 98-109.
- BANCKE, P. & H. MEESBURG. 1958. A study of the display of the Ruff (*Philomachus pugnax* (L.)). II. Dansk Orn. Foren. Tidsskr. 52: 118-141.
- CHRISTOLEIT, F. 1924. Zum Balzspiel des Kampfpläufers. Pallasia 1: 181-197.
- DAANJE, A. 1951. On locomotory movements and the intention movements derived from them. Behaviour 3: 48-98.
- FORD, E. B. 1945. Polymorphism. Biol. Rev. 20: 73-88.
- FORD, E. B. 1964. Ecological genetics. London. Methuen.
- GOETHE, F. 1953. Färbungstypen männlicher Kampfpläufer aus den Pripet-Sumpfen. Vogelring 22: 43-47.

VIII. SAMENVATTING

1. Bij de Kempphaan worden de balts en de paring in hoofdzaak uitgevoerd op een gemeenschappelijke baltsplaats, de z.g. *lek*. Gedurende vier seizoenen werd in het veld de sociale organisatie van de lek-gemeenschap bestudeerd waarbij veel aandacht werd besteed aan de gedragspatronen door middel waarvan de vogels zich met elkaar kunnen verstaan. Ook de uitwendige morfologische kenmerken van de vogels werden in het onderzoek betrokken.

2. De grootte en het verenkleed van de vogels vertonen een zeer uitgesproken *sexueel dimorfisme*. De mannetjes zijn groter dan de wijfjes en ontwikkelen een typisch baltskleed. De lengte en de glans van de veren van dit kleed, de grootte van de wratjes om de snavel en de kleur van poten en snavel zijn afhankelijk van de leeftijd.

Tussen individuele mannetjes bestaan gewoonlijk zeer grote verschillen in de kleur van het verenkleed. De kleuren van de *kraag* en de *pluimen* op de kop kunnen van zwart via bruin, rood en geel tot wit variëren. Kraag en pluimen kunnen voorts effen zijn, maar ook dwarse strepen of stippen vertonen, terwijl soms een patroon aanwezig is dat men als „slab” zou kunnen aanduiden. De *wratjes* kunnen verschillende tinten geel en rood hebben. De kleuren en patronen der verschillende structuren kunnen betrekkelijk onafhankelijk van elkaar variëren. Op dezelfde plek treft men zelden volkomen identiek gekleurde mannetjes aan. Toch komen sommige kleurpatronen veelvuldiger voor dan andere. Individuele mannetjes vertonen van jaar tot jaar hetzelfde type verenkleed. De mannetjes zijn aan hun individuele verenkleed gemakkelijk te herkennen.

3. Een lek bestaat uit een aantal kale plekken (diameter \pm 30 cm) op ongeveer 1 meter afstand van elkaar (*bonken*).

Binnen de gemeenschap van de mannetjes kan men twee groepen onderscheiden: *onafhankelijke mannetjes* en *satellietmannetjes*. Bij de onafhankelijke mannetjes kan men weer onderscheiden: de *honkmannetjes* en de *randmannetjes*; de satellietmannetjes kan men in *centrale* en *perifere satellietmannetjes* indelen. Deze onderscheidingen berusten op verschillen in de mate waarin de mannetjes een territorium verdedigen en aan een bepaalde lek gebonden zijn en tevens op verschillen in hun gedragspatronen. Honkmannetjes bezetten gedurende de dag hun honk vrijwel voortdurend en verdedigen het tegen andere onafhankelijke mannetjes. Na 's nachts afwezig te zijn geweest keren zij 's morgens weer op hun eigen honk terug. Randmannetjes blijven aan de rand van de lek buiten de honken. Zij bezoeken de lek met onderbrekingen. Soms treedt vechten tussen honkmannetjes op, dat leidt tot de verovering van het territorium van de ander. De honkman die daarbij zijn honk kwijt raakt, verlaat gewoonlijk de lek om er slechts als een randmannetje terug te keren. Een randmannetje kan tot honkmannetje worden, wanneer hij aan de rand van de lek een honk in stand weet te houden. In tegenstelling tot de honkmannetjes bezoeken de randmannetjes verschillende leks. Satellietmannetjes hebben zelf geen honk, maar maken gebruik van dat van de honkmannetjes terwijl deze aanwezig zijn. Satellietmannetjes vertonen nooit openlijk aanvalsgedrag tegenover hun gastheer. De reactie van de laatste kan sterk variëren: hij kan trachten het satellietmannetje weg te jagen door

het aan te vallen, maar hij kan het ook toestaan het honk te betreden en er met hem te blijven. In dit laatste geval vertoont de honkman tegenover de satellietman gedrag, dat lijkt op zijn gedrag tegenover een wijfje. Hoe de reactie van een honkmannetje verloopt, wordt door beide individuen bepaald; bovendien zijn honkmannetjes op grote leks veel minder tolerant tegenover satellietmannetjes dan honkmannetjes op kleine leks. Een honk kan tegelijkertijd door één tot drie satellietmannetjes worden bezocht. Hoewel een bepaald satellietmannetje gewoonlijk een voorkeur heeft voor één of enkele bepaalde honkmannetjes wisselen zij gewoonlijk vaak van gastheer en bezoeken zij ook verschillende leks. Satellietmannetjes brengen meer tijd op kleine leks door dan op grote. Centrale satellietmannetjes brengen relatief meer tijd op de lek en de honken door dan perifere satellietmannetjes, die door de honkmannetjes gemakkelijk naar de randen van de lek worden verdreven.

De honkmannetjes veroveren en verdedigen hun honken door gedrag dat overwegend van agressieve aard is: *vechten, aanvallen, jagen* en *agonistisch vertoon (dreigbewegingen)*. Meestentijds echter staan de mannetjes rustig op de lek, ieder op zijn eigen honk. Zij laten dan een agonistisch vertoon zien, waarin de neigingen tot aanval en vlucht meer in evenwicht zijn. Honkmannetjes gedragen zich tegenover randmannetjes juist zoals zij dat tegenover elkaar zouden doen, maar randmannetjes reageren met openlijk vluchtgedrag of met een vertoon, waarin duidelijk vluchtcomponenten aanwezig zijn. Tussen randmannetjes komt gewoonlijk geen treffen voor. Op grote leks vertonen honkmannetjes tegen satellietmannetjes hetzelfde aanvalsgedrag dat zij tegen andere honkmannetjes gebruiken, maar op kleine leks laten zij gedrag zien waarin de tegenstrijdige neigingen meer in evenwicht zijn. De satellietmannetjes vertonen op grote leks tegenover de honkmannetjes gedragspatronen waarin agressieve componenten gewoonlijk ontbreken, maar waarin wel vluchtcomponenten te herkennen zijn. Op kleine leks laten de centrale satellieten gedrag zien waarin geen agressieve of vluchtcomponenten opvallen en dat op de honkmannetjes een duidelijk aanvalsremmend effect heeft. Door dit gedrag kunnen de satellietmannetjes de honken binnentreden en er samen met de honkman verblijven. Het verschil in reactie van de honkmannen tegen de satellietmannen op kleine en grote leks moet het gevolg zijn van de mate waarin de neiging tot aanval reeds bij de honkmannetjes geactiveerd is.

De status van onafhankelijke mannetjes en van satellietmannetjes blijft dezelfde, zowel binnen één seizoen als tussen opeenvolgende seizoenen. Enkele mannetjes van beide groepen (minder dan 3 %) vertonen nu en dan gedrag dat in sommige opzichten karakteristiek is voor de tegenovergestelde groep (*anomaal* gedrag). Binnen de groepen van de onafhankelijke mannetjes en van de satellietmannetjes wordt de status van het individu door de leeftijd beïnvloed. Onafhankelijke mannetjes beginnen als randmannetjes, verkrijgen op latere leeftijd de status van honkmannetjes en verliezen deze waarschijnlijk later weer om als randmannetjes hun leven te eindigen. Perifere satellietmannetjes worden op oudere leeftijd centrale satellietmannetjes. Een anomaal verenkleeft vermindert de kans dat een mannetje tot honkmannetje of tot centraal satellietmannetje opklimt. Van de ruim 200 mannetjes, die werden waargenomen, waren 38 % satellietmannetjes.

De *kleur van het verenkleeft* bleek verband te houden met het gedrag: on-

afhankelijke mannetjes hebben als regel een zwarte of donker-gekleurde kraag en pluimen of een witte kraag met zwarte pluimen; satellietmannetjes hebben vrijwel steeds een witte of bijna witte kraag en pluimen of minder vaak een witte kraag met gekleurde pluimen. Een anomaal verenkleed kwam bij 11 % van de onafhankelijke mannetjes en bij 9 % van de satellietmannetjes voor.

Wijfjes bezoeken de lek gedurende korte perioden. Na te zijn neergestreken stellen zij zich bij een honk op en blijven daar meestal totdat zij de lek weer verlaten. Ook bewegen zij zich wel in de ruimte tussen de honken. Soms betreden zij een honk om er te *burken* en te *copuleren*. Slechts de mannetjes die op een honk staan (honkman of satellietman) copuleren. De wijfjes bezoeken meer dan één lek.

Gewoonlijk naderen de wijfjes de lek vanuit de lucht. De mannetjes reageren dan met een reeks opvallende gedragingen, die de *ontvangstceremonie* is genoemd. Nadat de wijfjes zijn neergestreken, gaan de mannetjes in de *omlaag* houding en verstijven in deze houding op hun honk. Satellietmannetjes, die een honk hebben gekozen, voeren hetzelfde gedrag naast de honkman uit. De wijfjes kunnen of een enkelvoudig bezet honk bezoeken of een meervoudig bezet honk (honkman met één of meer satellietmannen). Beide soorten mannetjes onderbreken van tijd tot tijd de omlaag, richten zich op en draaien zich heen en weer; de honkman richt gewoonlijk zijn staart naar het wijfje, terwijl de satellietman zich meestal met de kop naar het wijfje richt. Een honkman kan ook de omlaag onderbreken voor agonistisch vertoon tegenover een satellietman op zijn honk, een vertoon dat gewoonlijk eindigt in het weggagen van de satellietman. Een honkman kan ook de omlaag onderbreken om mannetjes buiten zijn honk aan te vallen of hen te bedreigen terwijl hij op zijn eigen honk blijft. Satellietmannetjes onderbreken de omlaag alleen om tegenover een naburig wijfje het zelfde gedrag te vertonen. De gedragingen van de mannetjes blijken de wijfjes te stimuleren om het honk te betreden waar zij tijdens onderbrekingen van de omlaag hurken. Hierop kan copulatie volgen. Op een dubbel-bezet honk geeft een korte periode waarin de honkman afwezig is om een ander mannetje te bestrijden gewoonlijk gelegenheid aan een satellietmannetje om te copuleren. Het honkmannetje kan dan copuleren direct nadat hij het satellietmannetje heeft verjaagd. Als beide mannetjes aanwezig zijn belemmert hun onderlinge interactie vaak het succes van copulatiepogingen. De aanwezigheid van wijfjes verhoogt het aggressieve gedrag van honkmannetjes tegenover satellietmannetjes; het heeft echter niet een dergelijk effect op satellietmannetjes. Als wijfjes aanwezig zijn neemt — vooral op kleine leks — het vechten tussen de honkmannetjes toe. Veel vechten verschrikt de wijfjes. Op grote leks wordt vrijwel alleen gecopuleerd door honkmannetjes die alleen op hun honk aanwezig zijn; op kleine leks vergroot echter de aanwezigheid van één of meer satellietmannetjes op het honk de kansen op copulatie voor zowel het honkmannetje als de satellietmannetjes. In een gebied met twee leks bleek de talrijkheid van copulaties door satellietmannetjes ongeveer evenredig met hun aantal. In een ander gebied met twee leks copuleerden de satellietmannetjes relatief minder vaak dan de onafhankelijke mannetjes. Zowel de mannetjes als de wijfjes kunnen met meer dan één partner copuleren, hoewel in het geval van de wijfjes promiscuïteit waarschijnlijk minder sterk uitgesproken is. De wijfjes kiezen het honk waarop zij

copuleren. Sommige honken (en dus ook sommige honkmannetjes of satellietmannetjes) worden vaker gekozen dan andere. De keuze van het wijfje schijnt vooral af te hangen van individuele eigenaardigheden in het gedrag en het verenkleed van de mannetjes; het zich oprichten uit de omlaag speelt daarbij een belangrijke rol. Ervaring van de wijfjes wordt van betekenis geacht voor de keuze van de partner. Voor de keuze van de gastheer door satellietmannetjes lijken gelijksoortige factoren te gelden als voor de partnerkeuze door de wijfjes.

Van tijd tot tijd bezoeken mannetjes zonder baltskleed (*kale-kraag mannetjes*) tijdelijk een lek. Dit zijn waarschijnlijk of jonge mannetjes of mannetjes van een populatie uit een meer noordelijk gebied waarvan het verenkleed pas later in het seizoen volledig ontwikkeld is.

4. Behalve voor het vechtgedrag werden de gedragspatronen ook ingedeeld naar de stand van de *lichaamsas*. Aanvalshandelingen en vooruitgerichte houdingen worden alleen door onafhankelijke mannetjes getoond. Schuine, rechtopstaande en horizontale houdingen worden zowel door onafhankelijke als door satellietmannetjes vertoond; daarbij houden de satellietmannetjes gewoonlijk hun snavel verborgen, terwijl de onafhankelijke mannetjes de snavel opvallend vertonen.

5. Er wordt betoogd, dat de Kemphaan een voorbeeld is van *uitgebalanceerd polymorfisme*. Een beeld wordt opgebouwd van de werking der krachten die met elkaar in evenwicht zijn en zo het polymorfisme van het gedrag verzekeren. Verondersteld wordt dat de satellietmannetjes in de evolutie zijn blijven bestaan doordat 1) hun aanwezigheid de kans op copulatie op kleine heks vergroot en 2) zij het stichten van nieuwe leks en het in stand houden van verschillende leks in hetzelfde gebied bevorderen. Het wordt waarschijnlijk geacht, dat het opvallende verschil in verenkleed tussen de honkmannetjes het herkennen van een individu zowel door de mannetjes als door andere wijfjes vergemakkelijkt. Doordat satellietmannetjes in verenkleed minder verschillen zouden zij door de wijfjes en door andere mannetjes in hoofdzaak als vertegenwoordigers van hun groep worden herkend. De mogelijke evolutie van het polymorfisme in gedrag en in verenkleed wordt kort besproken.

1110⁰
1967

| | |
|---|-----|
| IV. Descriptions of behavior patterns | |
| A. Male behavior patterns | 200 |
| 1. Fighting activities | 201 |
| a. Attacking acts | 201 |
| b. Defensive acts | 202 |
| 2. Forward postures | 203 |
| 3. Oblique postures | 204 |
| 4. Upright postures | 207 |
| 5. Horizontal postures | 209 |
| B. Female behavior patterns | 211 |
| 1. Oblique postures | 211 |
| 2. Upright postures | 211 |
| 3. Other behavior patterns | 212 |
| C. Copulation | 212 |
| V. Discussion | |
| A. Behavioral polymorphism in the male Ruff | 212 |
| 1. Genetic control of the behavioral polymorphism. | 212 |
| 2. Balanced or transient polymorphism | 214 |
| 3. Balancing forces. | 216 |
| B. Survival value and evolution of the behavioral polymorphism | 217 |
| C. Survival value and evolution of the plumage diversity in the male Ruff | 219 |
| VI. Summary | 221 |
| VII. References | 224 |
| VIII. Samenvatting | 226 |

I. INTRODUCTION

A. SCOPE OF THE STUDY

The Ruff, *Philomachus pugnax* (L.), differs from other waders in its breeding behavior: courtship and mating take place on a communal display ground or lek; no sounds are uttered during these activities; nesting behavior, incubation, and parental care are the exclusive task of the female. The Ruff is also distinguished by its sexual dimorphism in both size and plumage, and by the extreme individual diversity in the male nuptial plumage.

The earliest published accounts of behavior on the lek are those of SELOUS (1906, 1907), a pioneer in the field study of bird behavior. Interested in the Darwinian concept of sexual selection, SELOUS objectively described the interactions among the individual males and females on the lek in an attempt to gather information on partner choice on the lek and, specifically, on the function of fighting among the males. His descriptions and interpretations of this behavior are remarkably good,

considering the date at which they were made. Other accounts of field studies on the breeding behavior of the Ruff have since been published (PORTIELJE 1931; ANDERSEN 1944, 1948, 1951; LINDEMANN 1951; BANCKE & MEESENBURG 1952, 1958; MILDENBERGER 1953), and a number of authors have made comments on different aspects of the Ruff's breeding behavior (e.g., CHRISTOLEIT 1924; ARMSTRONG 1947; TINBERGEN 1959; WYNNE-EDWARDS 1962). VAN OORDT and JUNGE (1934, 1936) have investigated the endocrinological aspects of the development of the male nuptial plumage. LINDEMANN (1951) and GOETHE (1953) describe and comment on the extent of the plumage diversity among the males.

The present study extends the observations on the lek behavior and morphological features in the external appearance of the Ruff. Specifically, this is an ethological study of the lek behavior of the Ruff which investigates the social organization of the lek community and the behavior patterns that serve mutual communication among the birds. It is assumed that the behavior patterns provide many clues for the understanding of the social organization. Further, particular attention is paid to the biological significance of the plumage diversity within the lek community. Accidentally, this study revealed that the Ruff presents an extreme example of behavioral polymorphism: it appears that within the male community two groups of males coexist which show distinct differences in behavior. In a complicated way these behavioral differences are associated with differences in the external appearance of the individual males.

This paper is organized in the following manner. Descriptive data on morphological features in the external appearance of the Ruff are presented in Chapter II. Mutual relations within the male community, correlations of behavioral differences with external appearance, and the intersexual relations during courtship are dealt with in Chapter III; the typical situations on the lek in which the behavior patterns occur are also described in this chapter. Detailed descriptions of the form of these behavior patterns are presented in Chapter IV. Chapter V is concerned with a discussion of different aspects of the behavioral polymorphism and the plumage diversity in the male Ruff.

B. TAXONOMY AND BIONOMY

The Ruff is the only representative of the genus *Philomachus*. This genus belongs to the *Charadrii* which, according to WITHERBY *et al.* (1952), with the *Lari* and some other groups constitute the order of the