

Zeitschrift:	Verhandlungen der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft. Wissenschaftlicher und administrativer Teil = Actes de la Société Helvétique des Sciences Naturelles. Partie scientifique et administrative = Atti della Società Elvetica di Scienze Naturali
Herausgeber:	Schweizerische Naturforschende Gesellschaft
Band:	152 (1972)
Artikel:	Verhalten und Arterhaltung
Autor:	Tschanz, Beat
DOI:	https://doi.org/10.5169/seals-90702

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 12.01.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Verhalten und Arterhaltung*

BEAT TSCHANZ (Bern), 1972

Eine Frage wird heute immer wieder gestellt: Führt unser Verhalten zur Gefährdung unserer eigenen Existenz? Die Frage wird oft bejaht. Ermahnungen und Empfehlungen zu umweltgerechtem Verhalten erreichen uns beinahe täglich. Wir werden aufgerufen, unseren Beitrag zu leisten zur Wiederherstellung des ökologischen Gleichgewichtes.

Ein ökologisches Gleichgewicht ist dann vorhanden, wenn sich in einem System Aufbau und Abbau, Vermehrung und Verminderung, Entstehung und Zerstörung langfristig die Waage halten (SCHWERTFEGER, 1963). Auf ein biologisches System übertragen würde das heissen, dass sich die Bedürfnisse und Leistungen aller darin vorhandenen Lebewesen so ergänzen müssen, dass sich weder die Anzahl der Arten noch ihr Anteil am gesamten Bestand wesentlich ändern. Diesen grundsätzlichen Forderungen haben wir Rechnung zu tragen, wenn unsere Versuche zur Wiederherstellung des ökologischen Gleichgewichtes gelingen sollen und wenn wir danach trachten, das Auftreten weiterer Störungen zu verhindern. Das können wir aber nur dann, wenn wir wissen, welche Bedürfnisse die Vertreter der mit uns zusammenlebenden Arten haben, unter welchen Bedingungen es ihnen gelingt, sie zu befriedigen, und wie sie dabei sich selber und die Umwelt (KÜHNET, 1970) verändern.

Einblick in diese Zusammenhänge zu erreichen ist nicht einfach. Bereits die physikalisch messbaren Eigenschaften eines Gebietes zu erfassen, stellt hohe Anforderungen. Wer einmal versucht hat, Licht- und Temperaturverhältnisse an den Uferpartien, am Grund und an der Oberfläche eines kleinen Teiches miteinander zu vergleichen, weiss, wie schwierig es ist, die Messungen so vorzunehmen, dass sie für die Durchführung einer biologischen Arbeit taugen. Noch schwieriger ist, alle in einem Lebensraum zusammengeschlossenen Arten zu ermitteln. Die grössten Schwierigkeiten jedoch ergeben sich beim Versuch, Aussagen über das Verhalten der darin vorkommenden Tiere zu machen. Das hat seinen besonderen Grund: Wir sind alle fähig, Temperatur- und Lichtmessungen durchzuführen und morphologische Merkmale von Tieren festzustellen. Wir sind aber nicht geschult, Verhaltensmuster zu erfassen und mit diesen komplexen Phäno-

* NIKO TINBERGEN in Dankbarkeit gewidmet.

menen zu arbeiten (HAYEK, 1967). Das mag mit ein Grund dafür sein, dass die Zoologen bis heute wohl beschrieben haben, wie die Vertreter von rund einer Million Tierarten aussehen, aber nur von sehr wenigen, wie sie sich verhalten. Ohne Kenntnis des Verhaltens können wir aber keine Aussagen machen über die Wechselwirkungen zwischen den Tieren einer Lebensgemeinschaft und ihrem Lebensraum. Die Verhaltensforschung ist sich dieser Lücke bewusst. TINBERGEN hat 1970 eindringlich darauf hingewiesen, dass wir heute einer umweltbezogenen Verhaltensforschung bedürfen, welche das Wechselspiel zwischen den Tieren und ihrer Umgebung und dessen Auswirkungen auf das ökologische Gleichgewicht untersucht. Er hat an Arbeiten von CROZE, FRANCK, IMPEKOVEN, KRUUK, NORTON-GRIFFITHS und an eigenen Untersuchungen gezeigt, wie fruchtbar es hierbei ist, zu fragen, was Tiere tun und was sie damit erreichen. Mit der Frage nach der Wirkung von Verhaltensweisen wird es nämlich möglich, festzustellen, auf welche Weise eine Tierart in ein bestimmtes Biotop und dessen Lebensgemeinschaft eingegliedert ist und sich darin zu erhalten vermag. Hierzu ein Beispiel: Lachmöwen tragen, wie viele andere Vögel, die Eischalen weg, nachdem das Junge geschlüpft ist. Sie lassen die Schalen zwischen 2 und 20 Meter vom Nest entfernt fallen und kehren zu ihm zurück. Der ganze Vorgang dauert nur etwa 10 Sekunden. Niemand würde vermuten, dass diese Verhaltensweise einen Beitrag zur Arterhaltung leisten könnte. Dennoch trifft das zu. Aufgebrochene Schalen sind nämlich auf der Innenseite weiß, das unversehrte Ei dagegen khakifarben und dunkel gefleckt. Daher sind die Schalen auffälliger als das Ei und könnten die Aufmerksamkeit von Räubern, wie Raben und Silbermöwen, auf sich ziehen. Legt man im Experiment die vom Vogel weggetragenen Eischalen wieder in Nestnähe, finden die Räuber tatsächlich die Nester und fressen Eier und Küken. Das führt in den Versuchsnestern (mit Eischalen) zu erheblich grösseren Ausfällen an Eiern und Küken als in den Kontrollnestern (ohne Eischalen). Damit ist nachgewiesen, dass das Wegtragen von Eischalen einen Beitrag zur Arterhaltung leistet. Das Wegtragen von Objekten aus dem Nest könnte ihr auch entgegenwirken, wenn die Möwen z.B. statt der Schalen Eier oder Küken wegtrügen. Damit stellt sich die Frage: Wie merkt die Möve, was aus dem Nest wegzutragen ist? Die Antwort lässt sich wiederum experimentell finden. Vergleichen wir folgende drei Situationen: Küken im unversehrten Ei, Küken im aufgebrochenen Ei und leere Eischale. Im ersten Fall ist die Eioberfläche glatt und das Ei schwer, im zweiten hat das Ei einen scharfen Rand und ist ebenfalls schwer, und im dritten Fall hat es wiederum einen scharfen Rand, ist aber leicht. Nur diese beiden Merkmale «leicht» und «scharfer Rand» zusammen veranlassen den Altvogel, die Schale wegzutragen. Er erreicht also durch sein Verhalten dreierlei: Schutz der Brut vor Raubfeinden, ungestörtes Schlüpfen des Kügens und störungsfreie Fortsetzung der Brut- und Pflegetätigkeit.

Das Beispiel zeigt, dass die mit dem Wegtragen der Eischalen verbundenen Verhaltensweisen die Beziehungen sowohl zwischen Räuber und Brut, Räuber und Altvogel als auch Altvogel und Brut beeinflussen und ausser-

dem eine Veränderung der nächsten und weiteren Umgebung der Möwe bewirken.

Ausgehend von der natürlichen Situation, ermöglicht also die Frage nach der Wirkung von Verhaltensweisen, Einblick in das Beziehungsgefüge einer Lebensgemeinschaft zu gewinnen. Dieser Ansatz erlaubt, präzise anzugeben, wo eine Verhaltensweise ins Gefüge eingreift, und experimentell nachzuweisen, was sie zur Arterhaltung beiträgt.

Zu zeigen, wo Verhaltensweisen ins Gefüge eingreifen, und experimentell nachzuweisen, was sie zur Arterhaltung beitragen, ist auch das Ziel jener Untersuchungen, die wir seit 17 Jahren an Trottellummen und Tordalken durchführen. Auf welche Weise diese Untersuchungen gemacht werden und zu welchen Ergebnissen sie führten, sei nun nachfolgend etwas eingehender dargestellt.

1. Tiere und Lebensraum

Trottellummen und Tordalken sind Meervögel. Sie kommen nur zur Brutzeit an Land und sammeln sich dann zu Tausenden an Felsküsten

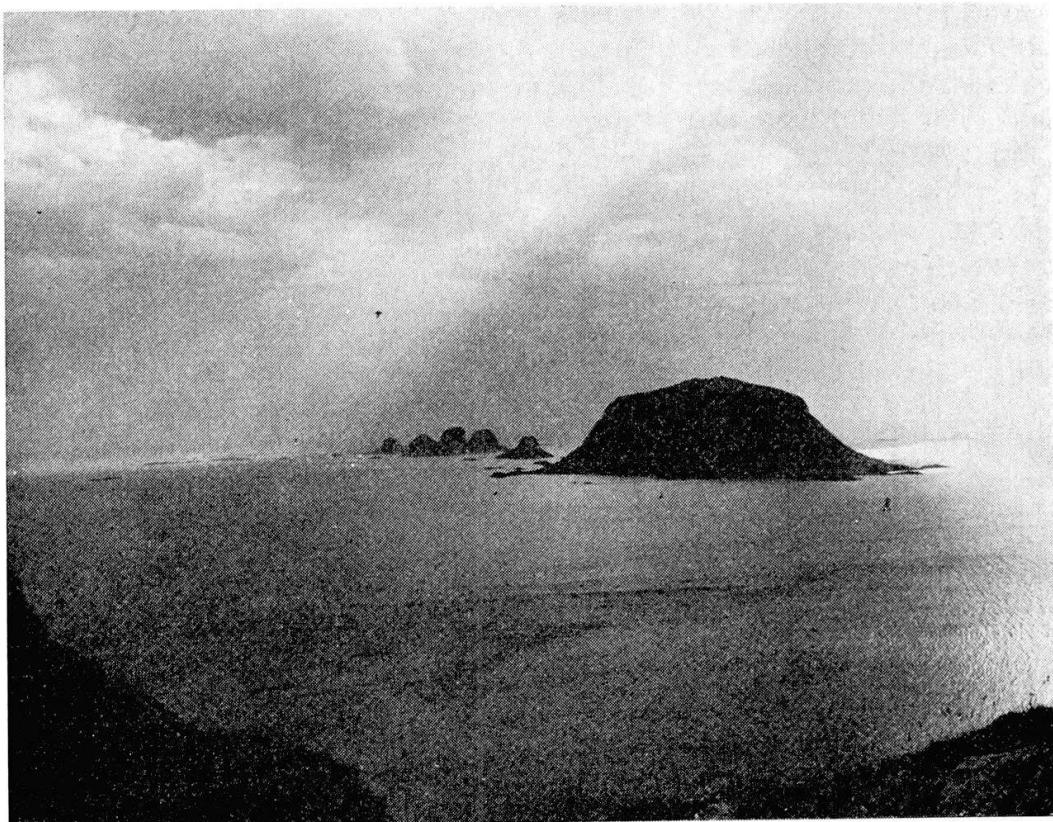
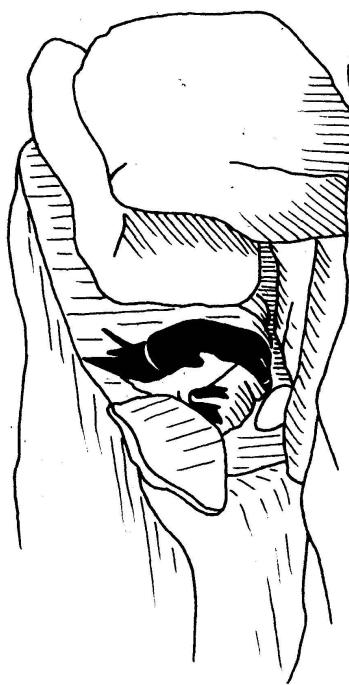


Abbildung 1

Blick von Vedøy auf die südwestlich gelegenen Vogelfelsen. Von rechts nach links:
Storfieldet, Ellefsnyken, Trebyken, Hernyken

Abbildung 2
Tordalken-Brutplatz in einer Felsspalte



oder auf Inseln. Ein solcher Sammelplatz sind z.B. die Vogelinseln von Röst (Abb. 1). Auf ihnen finden 6 Singvogelarten, 2 Raubvogel- und 12 Seevogelarten in den Felswänden und steilen, mit Felsbändern durchzogenen Grashängen sowie an der zerklüfteten Brandungslinie passende Brutplätze. Trottellummen und Tordalken brüten 50–180 Meter über dem Meer. Tordalken bevorzugen Höhlen und Felsspalten, Trottellummen dagegen Gesimse (Abb. 2, 3). Gesimse sind – im Gegensatz zu Höhlen – Wind, Regen und Sonneneinstrahlung ausgesetzt. Auf Gesimsen ist deshalb mit stärkeren Schwankungen des Mikroklimas zu rechnen als in Höhlen. Ausserdem bieten Höhlen Sichtschutz vor Raubfeinden, Gesimse können jedoch eingesehen werden (Tab. 1).

Tabelle 1
Lage und Eigenschaften der Brutplätze von Trottellummen und Tordalken

	Trottellummen	Tordalken
Biotoptyp	Felswand, Grashang	Felswand, Grashang
Brutplätze, auf/in	Gesimse, Felsspalten, Höhlen	Höhlen, Felsspalten, Gesimse
Höhe über Meer	50–170 m	50–180 m
Regen, Sonne, Wind	ausgesetzt	abgeschirmt
Feuchtigkeit des Bodens	trocken bis nass	trocken bis feucht
Helligkeit	hell, halbdunkel	halbdunkel, hell
Sichtschutz	<i>schlecht</i> , mittel, gut	<i>gut</i> , <i>mittel</i> , schlecht

Alken und Lummen brüten also unter verschiedenen Aussenbedingungen und haben deshalb auch unterschiedliche Leistungen zu erbringen, um die Art erhalten zu können. Was Tiere leisten können, hängt einerseits von den strukturellen und funktionellen Eigenschaften ihres Organismus ab und anderseits davon, wie die Tiere diese Eigenschaften in der Auseinandersetzung mit der Umwelt zu nutzen vermögen. Wir betrachten deshalb zuerst einige strukturelle und funktionelle Eigenschaften von Trottellummen und Tordalken, dann wie sie genutzt werden und fragen zuletzt, was die Tiere damit erreichen.

2. Morphologische, brutbiologische und entwicklungsbiologische Voraussetzungen

Nach den Angaben von KARTASCHEW (1960) zur Morphologie, Brut- und Entwicklungsbiologie der Alkenvögel stehen die Tordalken den Lummen

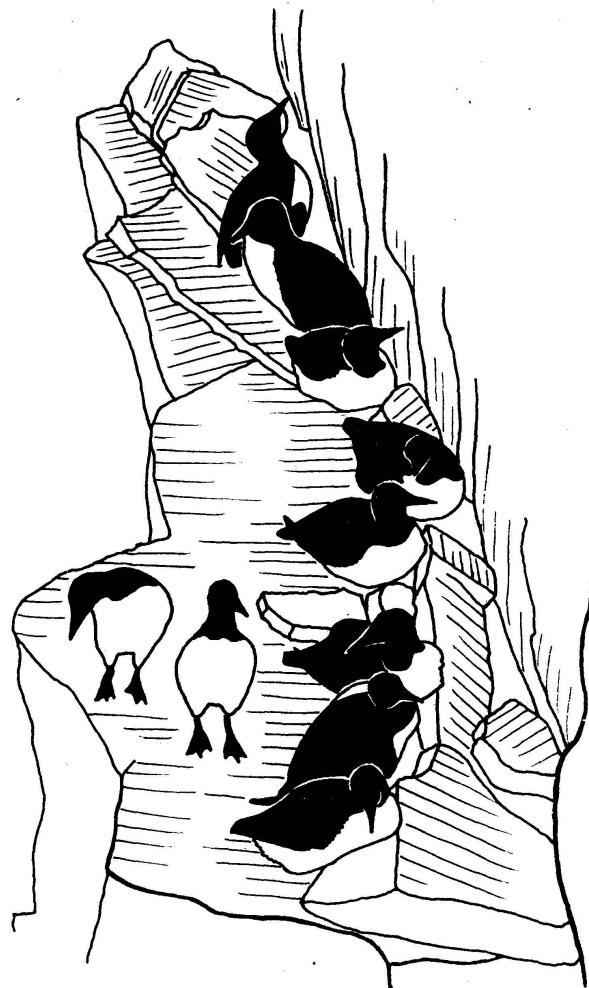


Abbildung 3

Lummengesimse

(Trottel- und Dickschnabellummen) näher als den übrigen Alkenvögeln (Gryllteiste, Papageitaucher, Krabbentaucher). Wie die folgenden Beispiele zeigen, besteht in einigen Daten völlige Übereinstimmung, in anderen geringere und in weiteren grössere Unterschiede (Tab. 2a, b, c). Deutlich verschieden sind die Schnäbel der Altvögel, Lage und Zahl der Brutflecke, die Gefiederfarbe bei frisch geschlüpften Küken und die Lautäußerungen sowohl bei den Altvögeln als auch bei den Küken. Verschieden sind auch die Grundfarbe der Eier sowie die Variationsbreite der Eimerkmale in der untersuchten Population (INGOLD, im Druck). Die Eier beider Arten lassen sich gleicherweise bei 100 °F (37,8 °C) künstlich erbrüten und die Jungen bei denselben Haltebedingungen von Hand aufziehen. Sie gedeihen dabei ebenso gut wie die unter natürlichen Bedingungen aufwachsenden Küken. Im Zusammenhang mit der Bruttätigkeit werden wir Zahl und Lage der Brutflecke sowie die Eifarben besonders zu beachten haben.

Vorerst betrachten wir jedoch das Verhalten der Trottellummen und Tordalken.

3. Verhalten

Beide Arten brüten zu Paaren, jedes Paar bebrütet nur ein Ei. Die Vögel nehmen ab und zu Steinchen und Halme auf und lassen sie am Nistplatz fallen, bauen jedoch kein Nest, sondern sitzen auf dem blossem Fels. Alken und Lummen schaffen sich am Nistplatz also die gleichen Bedingungen. Erhebliche Unterschiede treten aber in der Nähe des Nistplatzes auf (Abb. 2, 3, S. 31, 32).

Trottellummen sind Kontaktiere (HEDIGER, 1952). Sie schliessen sich zu Brutverbänden zusammen und sitzen – meist körpernah – wandwärts gerichtet nebeneinander. In gut besetzten Kolonien ist der ganze Gesimsbereich längs der Wand durch brütende Tiere abgedeckt. Auf breiten Gesimsen lassen sich hinter diesen weitere Lummen nieder und bilden eine zweite Linie. Beobachtungen an farbmarkierten Tieren zeigen, dass Trottellummen platztreu sind (TSCHANZ, 1959). Die Bruttiere haben also immer mit den gleichen Nachbarn Kontakt. Der Artgenosse ist deshalb bei den Trottellummen ein bekannter Umgebungsfaktor. Er fehlt bei Tordalken, denn diese brüten örtlich voneinander getrennt in Höhlen und Spalten (Tab. 1, S. 31).

Sowohl bei Tordalken als auch bei Trottellummen lösen sich die Partner beim Brüten ab. Die brütende Lumme bleibt während der Ablösung so lange sitzen, bis der Partner sich von hinten her seitlich dicht an sie herangeschoben hat. Dann halten beide den vom Partner entfernteren Flügel nach vorne und zugleich so tief, dass die Handschwingen den Boden berühren. Der ablösende Elter greift alsdann mit dem Schnabel über das Ei und rollt es sich zwischen die Füsse, währenddem der andere langsam rückwärts geht. Nach sorgfältigem Zurechtschieben des Eies mitten vor den Körper lässt sich die Lumme mit leicht gesenkten Flügeln darauf nieder; das abgelöste Tier fliegt ab, oft erst nachdem es den Partner

wiederholt aufgesucht, ihm das Kopfgefieder beknabbert und sich dessen Brust entlang zum Nistplatz gebeugt hat, als wollte es sich vergewissern, dass alles in Ordnung sei. Bei den Tordalken bemühen sich während der Brutablösung nicht beide Partner gleichzeitig um das Ei: Der Ablöser wartet, bis es vom Brüter freigegeben worden ist, legt sich dann darauf und bringt es mit seitlichen Wackelbewegungen in Kontakt mit einem der beiden Brutflecke; aus anatomischen Gründen müssen Tordalken flacher brüten als Trottellummen. Zuweilen kümmert sich der ablösende Elter vorerst mehr um den Partner als um das Ei. Beide Tiere können am Nistplatz oder davon entfernt soziale Gefiederpflege treiben und zusammen knarren (INGOLD, im Druck).

Nicht nur bei der Brutablösung können Tordalken das Ei verlassen, sondern auch beim Abflug einer Schar Papageitaucher oder Dreizehenmöwen, beim wiederholten Rufen von Nebelkrähen oder Kolkraben oder bei der Annäherung eines Menschen. «Bebrüten mit Unterbrechung» wird auch von KARTASCHEW (1960) als typisches Brutverhalten von Tordalken angegeben. Trottellummen sitzen fester. Im allgemeinen entfernen sie sich nicht vom Ei. Wohl erheben sich die Tiere zur Gefiederpflege und Kotabgabe, aber sie verlassen den Nistplatz dabei nicht. Beim Abflug von Scharen fremder Vögel oder Erklingen der Rufe von Raubfeinden äussern die Tiere unter raschem, tiefem Kopfnicken einen bestimmten Laut, brü-

Tabelle 2a

Einige morphologische, brutbiologische und entwicklungsbiologische Eigenschaften von Trottellummen und Tordalken

	Trottellummen	Tordalken	
Körperlänge ad.	390–480 mm	390–480 mm	=
Körperfarbe	Rücken dunkelbraun; Halsansatz, Brust, Bauch weiss	Rücken dunkel; Halsansatz, Brust, Bauch weiss	~
Körpergewicht ad.	820–1200 g	600–900 g	~
Flügelform	Schwimmflügel	Schwimmflügel	=
Flügelspannweite ad.	190–230 mm	180–230 mm	~
Füsse	Schwimmfüsse	Schwimmfüsse	=
Schnabel	schlank, stark, konisch zulaufend, ohne Zeichnung	hoch, steil, zusammengedrückt, mit weisser Querfurche	≠
Brutfleck	1, körpermedian	2, seitlich	≠
Kopf	schlank, zuweilen mit Brille	dick, mit Zügelstreifen Auge-Schnabel	≠

= übereinstimmend, ~ ähnlich, ≠ stark abweichend

Tabelle 2b

Einige morphologische, brutbiologische und entwicklungsbiologische Eigenschaften von Trottellummen und Tordalken

	Trottellummen	Tordalken	
Eigrösse	74–93 × 46–55 mm	60–86 × 44–59 mm	~
Eiform	stark birnenförmig	birnenförmig	~
Eifarbe	intensiv, sehr variabel	blass, variabel	≠
Eimuster	Flecken, Striche sehr variabel	Flecken, Striche sehr variabel	=

= übereinstimmend, ~ ähnlich, ≠ stark abweichend

Tabelle 2c

Einige morphologische, brutbiologische und entwicklungsbiologische Eigenschaften von Trottellummen und Tordalken

	Trottellummen	Tordalken	
Eizahl	1	1	=
Brutzeit	30–36 Tage	32–36 Tage	~
Bruttemperatur (Brutapparat)	100 °F	100 °F	=
Schlüpfdauer	1–3 Tage	1–3 Tage	=
Entwicklungszeit auf dem Fels	20–25 Tage	19–20 Tage	~

= übereinstimmend, ~ ähnlich, ≠ stark abweichend

ten aber weiter, und selbst eine über dem Gesimse rüttelnde Silbermöve veranlasst die Tiere nur, den Kopf nach ihr zu recken.

Die auffälligsten Verhaltensunterschiede betreffen also die Bruthaltung, die räumliche Gruppierung der Brutpaare, die Aufenthaltsdauer des Brüters beim Ei und die Brutablösung. Damit wissen wir, welche strukturellen und funktionellen Möglichkeiten die beiden Typen haben, wie die Tiere sie nutzen, und haben jetzt zu fragen, was sie damit erreichen.

4. Wirkungen des Verhaltens

Fragen wir zuerst, was die Lummen mit ihrer Bruthaltung erreichen. Die Lummen brüten auf Gesimsen, welche zuweilen nur etwa 30 Zentimeter breit und stark meerwärts geneigt sind. Eier, die ins Rollen kommen, geraten sogleich an die Gesimsekante und stürzen ab. Besonders gefährdet sind dabei Eier auf jenen Plätzen, auf denen die Bewegung nicht durch Felsstrukturen behindert oder gar – ähnlich wie in Nestern – vollkommen

verunmöglicht wird. Es ist einleuchtend, dass sich die Eibewegungen leichter kontrollieren lassen, wenn das Ei mitten unter dem Körper als wenn es seitlich liegt. Die Lummen reagieren denn auch augenblicklich auf jede Bewegung des Eies, halten den Flügel tief, bringen es mit dem Schnabel wieder an seinen Platz zurück und schieben das Ei so lange hin und her, bis es auf dem Fels ruhig liegt. Das erlaubt den Trottellummen, auf exponierten Plätzen erfolgreich zu brüten, auf Plätzen, die von Tordalken nie aufgesucht werden. Brüten Tordalken ausnahmsweise auf Gesimsen, dann sind diese Plätze nicht exponiert gelegen.

Betrachten wir nun die Auswirkungen des Brütens im Verband auf den Bruterfolg. Was erreichen andere Tiere mit der Bildung von Verbänden? Wir wissen, dass sich verschiedene Arten von Fischen, anderen Vögeln und Säugern bei der Annäherung von Raubfeinden eng zusammenschließen und damit eine Schutzwirkung erreichen. Das Jagdverhalten der Räuber ist denn auch darauf angelegt, Beutetiere vom Verband zu isolieren oder sich unbemerkt zu nähern, so dass gar kein Zusammenschluss erfolgen kann. Im Brutverband der Trottellummen sind die Tiere bereits zusammengeschlossen. Wir erwähnten, dass die Lummen die Köpfe gegen rüttelnde Silbermöwen hin recken. Auf schmalen, gut besetzten Gesimsen wird damit erreicht, dass Möwen und auch Kolkraben nicht landen. Anders wird die Situation, wenn ein Lummenpaar ausfällt. Da die Paare platztreu sind, also nicht zusammenrücken, entsteht eine Lücke in der Reihe. Hier können Eiräuber absetzen. Das nützen vor allem Kolkraben aus. Sie nähern sich, oft zu zweit, von der Lücke aus der nächsten Lumme und rücken ihr so zu Leibe, dass sie sich erhebt. Vor ihren kräftigen Schnabelhieben weicht der Kolkrabe zurück, bedrängt die Lumme aber sofort wieder, wenn sie sich anschickt weiterzubrüten, wird wiederum angegriffen und weicht zurück. Dieses Spiel wiederholt sich so lange, bis es dem Räuber oder seinem Spiessgesellen gelingt, das Ei zu ergreifen und damit abzufliegen. Lummen, welche ihr Ei verloren haben, sitzen nicht mehr so fest wie brütende Tiere, weichen vor Kolken rasch an die Gesimsekante aus und fliegen ab. Sie bleiben auch tagelang dem Brutplatz fern. Damit wird den Kolkraben erleichtert, an die übrigen Eier zu gelangen. Ein ganzes Gesimse kann so, nach Berichten von Einheimischen, in einem Tag ausgeräumt werden.

Brüten im Verband bietet nicht nur Vorteile. Wir werden später darauf zurückkommen und fragen jetzt, was mit der dauernden Anwesenheit beim Ei erreicht wird, welcher Zusammenhang also zwischen Aufenthaltsdauer beim Ei und Bruterfolg besteht. Wir veranlassen die Lummen, sie zu verkürzen und somit – ähnlich wie bei Alken – das Ei freizugeben. Das wird folgendermassen erreicht: Der Experimentator steigt auf ein Gesimse ab, zählt die Eier, markiert ihre Position und steigt dann wieder auf. Unterdessen kontrolliert der Beobachter, was sich auf dem Gesimse abspielt. Zusammengefasst ergeben sich folgende Einblicke: Wenn der Experimentator entfernt vom Gesimse erscheint, werden die Tiere unruhig und halsen in Richtung der Störung. Nähert er sich, erheben sich die Lummen halbwegs, beugen sich zum Ei, schieben es sich zurecht, brüten

weiter, erheben sich wieder, stehen ganz auf und weichen dann vom Ei zurück. Einige machen es so behutsam, dass die Füsse das Ei nicht berühren, andere etwas rascher und zuweilen mit einer leichten Drehung zur Gesimskante. Oft wird das Ei dabei angestossen und setzt sich je nach Art der Berührung und Beschaffenheit des Gesimses in mehr oder weniger rasche Bewegung. Auf schmalen Gesimsen geraten die Eier zuweilen an die Gesimsekante und stürzen ab; andere können von den Lummen mit dem Schnabel aufgehalten werden und bleiben auf dem Gesims liegen. Mit Beginn der Eikontrolle haben alle Vögel das Gesimse verlassen. Die darauf liegenden, auffällig gefärbten Eier werden sogleich von den Silbermöwen entdeckt. Eine nach der andern fliegt das Versuchsgesimse an, setzt kurz ab, ergreift ein Ei und trägt es weg. Beobachter und Experimentator haben, vor allem zu Beginn der Brutzeit, alle Hände voll zu tun, die Möwen so lange vom Gesimse fernzuhalten, bis die Lummen zurückgekehrt sind, wenn nicht innert weniger Minuten alle Eier verschwunden sein sollen. Die zurückkehrenden Lummen setzen meist nahe der Gesimsekante ab, schauen sichernd umher, suchen den Nistplatz auf, gehen wieder zur Kante und wiederholen das mehrmals, bevor sie sich anschicken zu brüten. Beim Herumgehen stossen die Tiere auch Eier an, die auf dem Gesimse liegen, was zu weiteren Eiverlusten führt. Diese fallen je nach Platzbeschaffenheit verschieden aus (Abb. 4). Auf 183 nicht exponierten Plätzen verloren die Lummen 35 Eier, auf 264 exponierten Plätzen dagegen 101; somit 19% im ersten gegenüber 39% im zweiten Fall. Das zeigt, dass ein alkenähnliches Verhalten während des Brütens und bei der Brutablösung zu hohen Eiverlusten führen müsste. Sie treten bei Tordalken nicht auf, weil deren Nistplätze erstens nicht exponiert gelegen und zweitens sichtgeschützt sind, so dass freiliegende Eier weder abrollen noch leicht von Räubern entdeckt und geholt werden können.

Man kann sich fragen, ob durch die experimentelle Situation nicht Extrembedingungen geschaffen wurden und bei ungestörter Brutablösung und bei ruhigem Verlassen des Platzes zwischen den Brutablösungen das Ei nicht am Platz liegen bliebe. Selbst wenn das der Fall wäre, müsste auf Lummengesimsen mit Eiverlusten gerechnet werden, wenn wie bei den Tordalken das Ei zeitweise verlassen würde. Die in der ersten Linie an der Wand sitzende Tiere müssen sich nämlich zur Ablösung zwischen den in der zweiten Linie brütenden hindurchdrängen oder über sie hinwegsteigen. Daraus ergäben sich unfehlbar Eiverluste, falls die Eier nicht durch die Brüter geschützt würden, denn brütende Tiere tragen – von Ausnahmen abgesehen – nur zu ihrem eigenen Ei Sorge; auf andere treten sie, als wären es Felsstrukturen. Das heisst, dass die dauernde Anwesenheit beim Ei auch bei ungestörten Brutbedingungen arterhaltende Wirkung hat.

Wir haben unsere Versuchslummen verlassen, als sie sich wieder anschickten zu brüten. Kehren wir nun zu ihnen zurück. Liegt das Ei noch am Nistplatz, wird es untergeschoben und bebrütet. Ist der Nistplatz leer, können sich die Tiere auch niederlassen, stehen aber nach kurzer Zeit wieder auf und begeben sich oft zu einem der auf dem Gesimse liegenden Eier. In einigen Fällen wird dieses Ei von der Lumme eingerollt und

vorwärts rutschend, oft mit zusätzlicher Schnabel-, Fuss- und Flügelhilfe an ihren Nistplatz transportiert. In andern Fällen beugen sich die Lummen zum Ei, als wollten sie es einrollen, erheben sich aber wieder ruckartig und schütteln den Kopf, als hätten sie etwas sehr Unangenehmes erlebt. Das kann sich bis zu zwanzig Mal wiederholen, bevor die Annahmeversuche eingestellt werden und das Tier wiederum an seinen Nistplatz zurückkehrt.

Worauf beruht dieses unterschiedliche Verhalten? Naheliegend ist, auf eine unterschiedliche Wirkung der Eimerkmale zu schliessen und anzunehmen, dass diejenigen des eigenen Eies die Lummen veranlassen, es einzurollen, davon abweichende, es abzulehnen.

Um das zu prüfen, legen wir das eigene zusammen mit einem Wahlei etwas ausserhalb des Nistplatzes auf das Gesimse und beobachten, wie sich die Lumme verhält, wenn das Wahlei dem eigenen ähnlich ist und wie, wenn es verschieden aussieht. Wie aus Tabelle 3 hervorgeht, wird ein

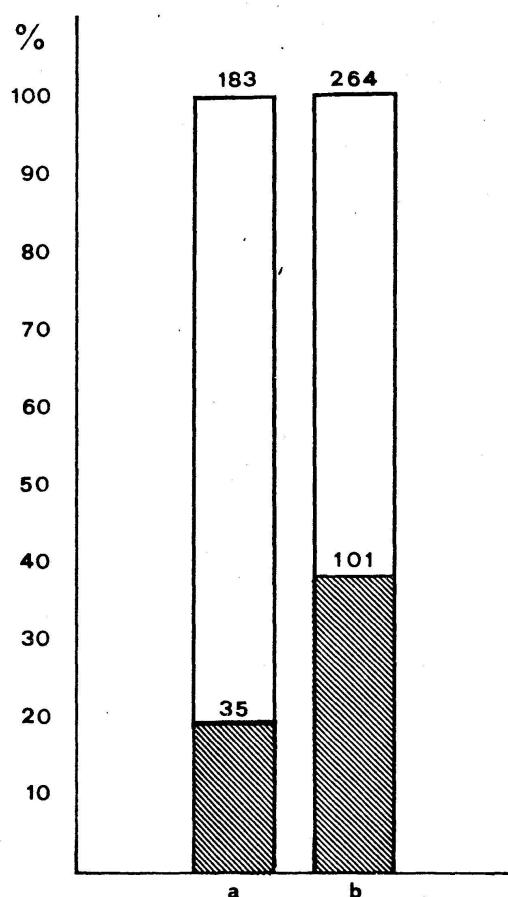


Abbildung 4

Abrollverluste auf nicht exponierten (a) und exponierten Plätzen (b);
schraffiert: Anteil abgestürzter Eier

Tabelle 3

Wahlversuch

Die Lummen finden beim Wiederanflug kein Ei am Brutplatz vor. Das eigene Ei wurde ausserhalb des Brutplatzes zusammen mit einem ähnlich oder andersartig aussehenden hingelegt

Wahlei im Vergleich zum eigenen	Eipaare	Davon angenommen			
		eigenes	Wahlei	beide	keines
ähnlich aussehend	23	7	5	9	2
andersartig aussehend	20	20	0	0	0

ähnliches Ei ebensooft eingerollt wie das eigene, ein anders aussehendes aber liegen gelassen. Da die Eier auf einem Gesimse verschieden aussehen, wird durch dieses unterschiedliche Verhalten dasselbe erreicht wie durch die örtliche Trennung bei andern Vogelarten: Ausschaltung der Konkurrenz um Eier. Wären sie alle gleich, müsste demnach mit Eiannektionen und als Folge davon mit erheblichen Eiverlusten gerechnet werden. Ob das zutrifft, lässt sich prüfen. Lummen sind fähig, allmähliche Veränderungen der Eimerkmale, wie sie natürlicherweise im Lauf der Brutzeit durch Verschmutzung entstehen, zu lernen. Daher können alle Eier auf einem Gesimse stufenweise gleich übermalt werden. Der Abstieg verursacht, wie wir bereits wissen, Eiverluste, welche im Versuchsergebnis zu berücksichtigen sind. Wir haben deshalb Kontrollgesimse in gleicher Weise begangen wie die Versuchsgesimse, die Eier jedoch unverändert gelassen und nur die Abrollverluste ermittelt. Der Vergleich der Versuchszahlen auf beiden Gesimsen ermöglicht, den Einfluss der Übermalung auf die Nachwuchsrate zu beurteilen. Wie Abbildung 5 zeigt, treten vom ersten bis zum letzten Abstieg auf den Kontrollgesimsen immer geringere Verluste auf, bezogen auf die jeweils noch vorhandenen Eier. Auf den Versuchsgesimsen fallen sie dagegen unterschiedlich aus. Nach der ersten Übermalung sind sie gross. Durch die Übermalung aller Eispitzen wird das Gesamtbild des Gesimses verändert. Die Lummen wandern ungewöhnlich lange auf dem Gesimse umher, bevor sie den Nistplatz aufsuchen und bringen dabei Eier zum Abrollen. Die eigentliche Eiannahme verläuft ohne Störung. Die zusätzliche Übermalung der Mittelzone löst keine Störung aus. Der Bezug der Nistplätze und die Eiannahme verlaufen gleich wie auf den Kontrollgesimsen. Das spiegeln die übereinstimmenden relativen Verluste auf beiden Gesimsen wieder. Nach der Totalübermalung suchen die Lummen den Nistplatz wiederum auf, ohne Anzeichen einer Störung zu zeigen. Die zuerst an kommenden Tiere rollen ihr Ei normal ein, brüten kurz und holen dann eines der Nachbareier herbei, brüten weiter und greifen zuweilen auch noch nach einem dritten. Alle zusätzlich eingerollten Eier gehen verloren. Dem Verlust von 0,6% auf den Kontrollgesimsen steht ein solcher von 59% auf den Versuchsgesimsen.

sen gegenüber. Er ist damit 96mal grösser und zeigt eindrücklich, wie wichtig die normalerweise vorhandenen Merkmalsunterschiede sind. Sie müssen vorhanden sein, damit eine Brutrate erzielt werden kann, welche zur Sicherung der Arterhaltung genügt. Fassen wir zusammen:

1. Trottellummen halten das Ei beim Brüten mitten unter dem Körper. Das ermöglicht ihnen, sogleich auf alle Eibewegungen zu reagieren und

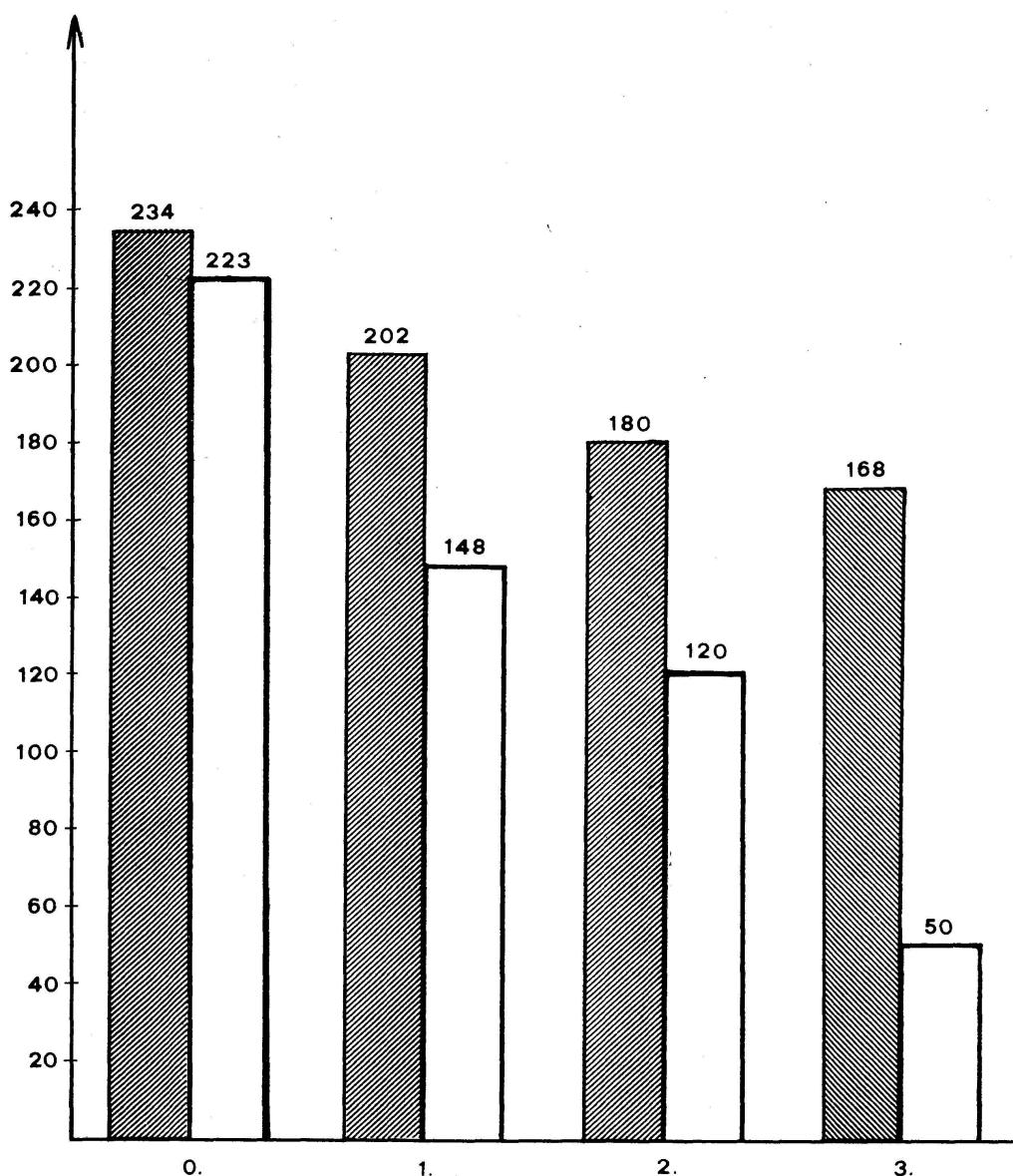


Abbildung 5

Übermalungsversuch

schraffiert = Kontrollsims; leer = Versuchssims

0. vor der Übermalung; 1. nach Übermalung der Spitze; 2. nach Übermalung der Spitze und Mitte; 3. nach vollständiger Übermalung

unerwünschte zu korrigieren. Trottellummen können deshalb selbst auf stark geneigten Felsplatten erfolgreich brüten.

2. Lummen brüten in dichten Verbänden und erreichen damit einen Schutz vor Eiräubern wie Silbermöwen und Kolkraben.

3. Lummen bleiben immer beim Ei und verhindern so, dass Artgenossen es anstossen und zum Abrollen bringen können.

4. Lummeneier sind farblich stark verschieden. Durch die Merkmale des eigenen Eies werden die Lummen veranlasst, es einzurollen; Merkmalsabweichungen erzeugen eine Einrollhemmung.

Bei Tordalken fanden wir:

1. Tordalken halten das Ei seitlich unter dem Körper. Eibewegung auszugleichen ist weniger leicht möglich. Deshalb finden wir Tordalken nie auf stark geneigten Plätzen.

2. Höhlen und Spalten verhindern das Abrollen der Eier und bieten Sichtschutz vor Räubern.

3. Tordalken brüten mit Unterbrechung.

4. Alkeneier sind weniger stark farbverschieden als Lummeneier.

Man könnte annehmen, dass die Farbmerkmale von den Tordalken gar nicht beachtet werden, da ja keine funktionelle Notwendigkeit dazu besteht. INGOLD (im Druck) hat geprüft, wie Tordalken im Wahlversuch auf das eigene und ein zufällig aus andern Eiern herausgegriffenes Wahlei ansprechen (Tab. 4). Seine Farb- und Musterexperimente ergaben, dass Alken überraschenderweise ähnlich selektiv auf Merkmalsübereinstimmungen und Merkmalsabweichungen ansprechen wie Trottellummen (TSCHANZ, 1959).

Tordalken wären von diesem Gesichtspunkt aus also genau gleich befähigt, in Kolonien zu brüten wie Trottellummen. Warum tun sie es nicht? Einen wichtigen Beitrag zur Lösung dieser Frage haben wir 1972 während der Aufzucht von Alken und Lummen gefunden. Wir hielten die Tiere auf einem simulierten Gesimse. In Ermangelung eines Elters boten wir den Jungen Kästchen mit einer warmen Röhre, an die sich die Tiere anschmiegen konnten. In den ersten Tagen nach dem Schlüpfen blieben

Tabelle 4

Wahlversuche

mit einem eigenen und einem artgleichen Ei, das aus einer grösseren Zahl zufällig herausgegriffen wurde

Art	Eipaare	Angenommen			Total angenommen	
		eigenes	fremdes	beide	eigenes	fremdes
Trottellummen	30	24	3	3	27	6
Tordalken	58	32	11	15	47	26

sie in den Kästchen. Dann machten sie kleine Ausflüge auf dem Gesimse und gingen auch in andere zu Besuch. Zuweilen blieben sie auch gleich zu Gast, so dass wir neben leeren Kästchen solche hatten, in denen sich zwei Tiere befanden. Unter diesen Paaren gab es Kombinationen zwischen Alken und Lummen, zwischen Lummen und Lummen, nie aber solche zwischen Alken und Alken. Systematische Versuche zeigten, dass Tordalken gegen Artgenossen mehr als unfreundlich sind: Jeder Alk, der versucht, ein von einem Artgenossen besetztes Kästchen zu betreten, wird sogleich angegriffen. Trottellummen weisen einen Besucher nicht ab, sondern suchen ihn auf und schmiegen sich an ihn an.

Das gibt uns den Schlüssel zum Verständnis des ganzen Gefüges, das sich zur Brutzeit bei Tordalken und Trottellummen mit dem Bezug der Brutplätze entwickelt (Abb. 6). Beide, Tordalken und Trottellummen, fliegen hoch über dem Meer gelegene Felsplätze an. Tordalken verteidigen die Umgebung ihres Nistplatzes. Das können sie am wirksamsten mit Rückendeckung und seitlichem Schutz durch Fels, also in Felsspalten und Höhlen. Trottellummen suchen Kontakt mit Artgenossen und deshalb Plätze, die mehreren Tieren Raum geben. Aus diesem Grunde lassen sie sich auf Gesimsen nieder. Platzeigenschaften und die Art der Beziehung zum Artgenossen ergeben einen Teil der Brutbedingungen. Im weiteren sind Trottellummen dank ihrer Bruthaltung befähigt, sich auf stärker geneigten Plätzen anzusiedeln als Tordalken. Die Unterscheidungsfähigkeit für verschiedenartige Eimerkmale und die Reaktionsweise beim Anblick bekannter und davon abweichender Merkmale auf einem Ei ist beiden Arten eigen. Im Brutsystem der Trottellummen spielen sie eine entscheidende Rolle. Ebenso entscheidend ist in diesem System die dauernde Anwesenheit beim Ei. Sie ermöglicht erfolgreiches Brüten auf exponierten Plätzen und die Bildung von Kolonien, in denen die Tiere nicht nur nebeneinander, sondern auch hintereinander sitzen.

Für beide Arten gilt, dass die Tiere eine ihren strukturellen und funktionalen Möglichkeiten angemessene Umgebung suchen und sie so nutzen, dass eine hohe Schlüpfrate erzielt werden kann. Sinngemäß liesse sich dieses Prinzip auf die Fortpflanzung aller Tierarten anwenden. Eine solche Aussage ist jedoch ohne Kenntnis der realen Gegebenheiten in einem gewissen Sinne inhaltsleer wie alle prinzipiellen Aussagen. Deshalb nützt uns in der Konfrontation mit der Wirklichkeit die Kenntnis der Prinzipien so wenig. Was hilft uns zu wissen, dass sich zur Erhaltung des ökologischen Gleichgewichtes Aufbau und Abbau, Entstehung und Zerstörung, Vermehrung und Verminderung in einem System langfristig die Waage halten müssen, wenn unbekannt ist, auf welchen Vorgängen diese Gleichgewichtsbeziehungen beruhen! Einblick in den Ablauf bestimmter Vorgänge zu erreichen, haben wir eben versucht. Wir betrachteten, wie sich das Wechselspiel zwischen körperlichen und verhaltensmässigen Anlagen der Tiere und den Anforderungen ihrer belebten und unbelebten Umwelt auf den Bruterfolg auswirkt. Damit haben wir uns mit einem ganz engen Ausschnitt aus all dem beschäftigt, was schliesslich zur Arterhaltung führt. Über das reale Geschehen in diesem Ausschnitt lassen sich nun

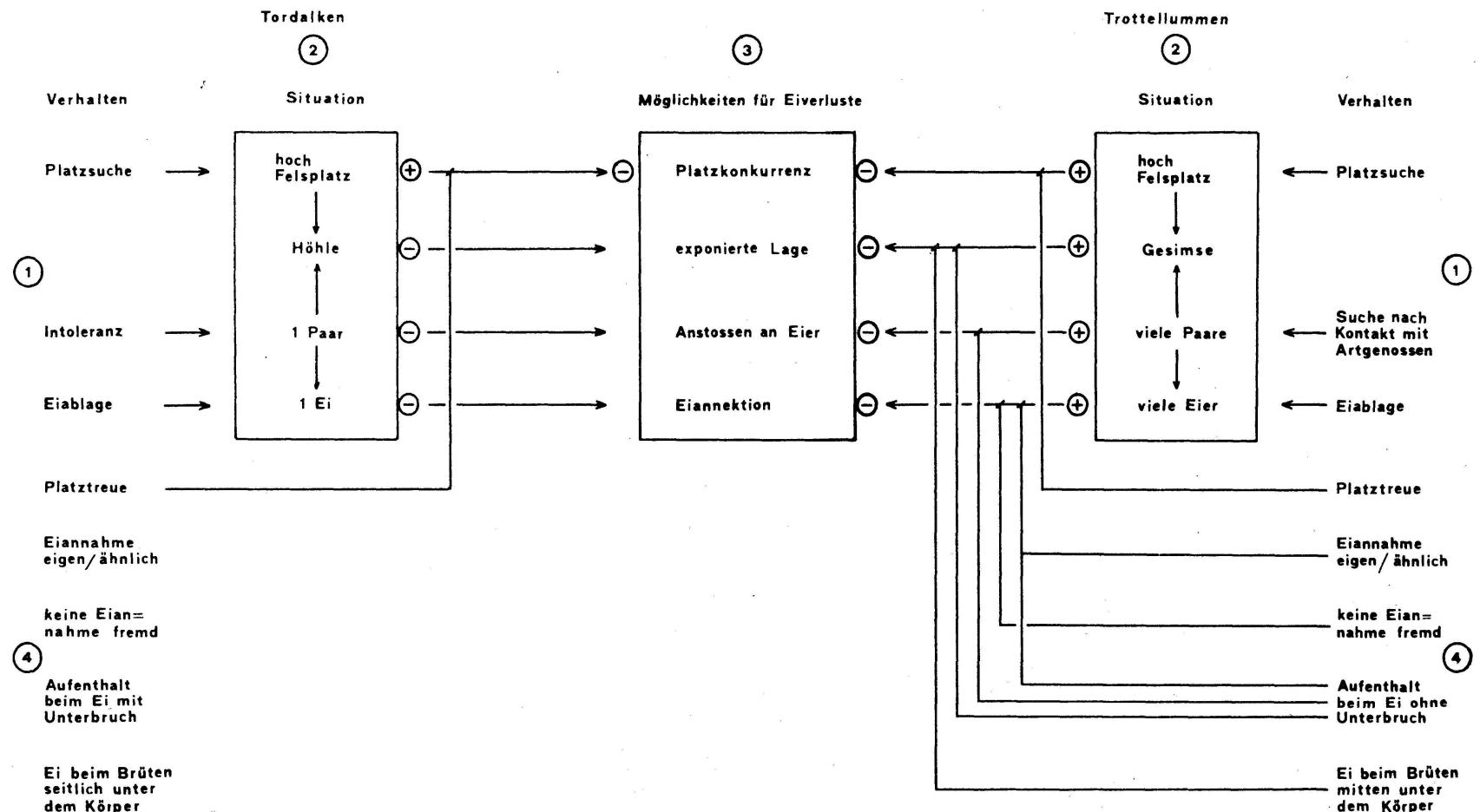


Abbildung 6

Brutsysteme bei Tordalken und Trottellummen

1. Verhalten beim Schaffen der Brutsituation; 2. geschaffene Brutsituation; 3. Möglichkeiten für Eiverluste; 4. Verhalten in der Brutsituation
+ Möglichkeit gegeben; — Möglichkeit genommen

konkrete Angaben machen und lässt sich voraussagen, welche Folgen sich aus unserem Tun ergeben.

Das genügt bei weitem nicht, jene Probleme anzugehen, die wir heute zu lösen haben. Sie sind viel gewichtiger, als allgemein angenommen wird, da wir ausserstande sind, uns in ein ökologisches Gleichgewicht einzugliedern. Wir schaffen zusätzlich zu den zwischen Produzenten (Pflanzen), Konsumenten (Pflanzen- und Fleischfresser) und Zerlegern (z. B. Bakterien) kreisenden Stoffen neue, die sich nicht in die Kreisläufe einfügen, sondern sie stören. Jede Störung zwingt die davon betroffenen Lebewesen, sich an die neuen Bedingungen anzupassen. Wir spielen also die Rolle eines Evolutionsfaktors und haben es in der Hand, die Evolutionsrichtung zu bestimmen. Damit haben wir aber auch die Aufgabe, die Zukunft bewusst zu gestalten. Um dies tun zu können, müssen wir fähig sein, aufgrund der Kenntnisse des realen Geschehens die Folgen unseres Verhaltens zu beurteilen. Hierzu einen Beitrag zu leisten, gehört mit zur Zielsetzung umweltbezogener Verhaltensforschung.

LITERATUR

- CROZE, H.J.: Searching image in Carrion-crows. Hunting strategy in a predator and some anti-predator devices in camouflaged prey. *Z. Tierpsychol.*, Beiheft 5: 1-85 (1970).
- CULLEN, E.: Adaptation in the Kittiwake to cliff-nesting. *Ibis* 99: 275-302 (1957).
- HAYEK, F. A.v.: The theory of complex phenomena, in: *Studies in philosophy, politics and economics*. University Press of Chicago, Chicago 1967.
- HEDIGER, H.: Beiträge zur Säugetierszoologie. *Coll. intern. du Centre national de la Rech. scient.* 34: 297-322 (1952).
- INGOLD, P.: Verhälten der Tordalken (*Alca torda*) gegenüber ihrem und fremdem Ei (im Druck).
- KARTASCHEW, N. N.: Die Vögel des Nordatlantiks. Ziemsen, Lutherstadt Wittenberg 1960.
- KRUUK, H.: Predators and antipredator behaviour of the Black-headed gull. *Behaviour, Suppl.* 11: 1-135 (1964).
- KÜHNELT, W.: Grundriss der Ökologie. Fischer, Stuttgart 1970.
- NORTON-GRIFFITHS, M.: Organisation, control and development of parental feeding in the Oyster Catcher (*Haematopus ostralegus*). *Behaviour* 34: 55-114 (1969).
- SCHWERTFEGER, F.: Autökologie. Paul Parey, Hamburg und Berlin 1963.
- TINBERGEN, N.: Umweltbezogene Verhaltensanalyse - Tier und Mensch. *Experientia* 26/4: 447-456 (1970).
- TINBERGEN, N., IMPEKOVEN, M., FRANCK, D.: An experiment on spacing-out as defence against predation. *Behaviour* 28: 307-321 (1967).
- TINBERGEN, N., et al.: How do Black-headed gulls distinguish between eggs and eggshells? *British Birds* 55: 120-129 (1962).
- TINBERGEN, N., et al.: Eggshell removal by the Black-headed gull *Larus ridibundus*, a behavioural component of camouflage. *Behaviour* 19: 74-117 (1962).
- TSCHANZ, B.: Zur Brutbiologie der Trottellumme. *Behaviour* 14: 1-100 (1959).