

warnt, und zur Flucht veranlasst hatte. Dabei kam ihnen auch die tadellose Schutzfarbe sehr zu statten, die sie im ewig windbewegten Licht- und Schattenspiel der Pflanzenstengel unsichtbar machte.

Am 30. Juli war weder im Schutzgebiet noch in dessen Umgebung eine Lachmöwe zu sehen. Sie mussten wohl alle an Seen oder Flüsse abgewandert sein. Zum Schlusse wurde noch eine systematische, gründliche Kontrolle aller 29 Nester ausgeführt. — Damit wäre dieser erste Bericht abgeschlossen. Ich hoffe im Frühling 1948 weitere Beobachtungen an dieser neuen Lachmöwenkolonie anstellen und manche Frage abklären zu können, die vorläufig noch offen bleiben muss.

Die Bedeutung der Gelegegrösse beim Alpensegler

Von *David Lack* (Edward Grey Institute of Field Ornithology Oxford) und *Hans Arn*, Solothurn

Einleitung

Diese Arbeit stützt sich auf Brutdaten, die *Arn* während 16 Jahren in der Alpensegler-Kolonie (*Apus melba*) von Solothurn gesammelt hat. *Lack* hat dieses Beobachtungsmaterial, über das bereits zwei Publikationen vorliegen (*Arn* 1942, 1945), im Zusammenhang mit seinen Untersuchungen über die Bedeutung der Gelegegrösse bei Vögeln (*Lack* 1947, und im Druck) neu bearbeitet ¹⁾.

In Tab. 1 sind alle vollständigen Gelege des Alpenseglers aufgeführt, die in Solothurn in den Jahren 1932—1947 gefunden worden sind. Danach enthalten die Gelege meistens 3 Eier, oft 2 Eier, gelegentlich 1 Ei und selten 4 Eier.

Tab. 1. Gelegegrösse des Alpenseglers in Solothurn (1932—47)
Clutch-size of the Alpine Swift at Solothurn (1932—47)

Gelegegrösse <i>Clutch-size</i>	Zahl der Gelege <i>No. of clutches</i>	Prozentsatz <i>Percentage</i>
1	29	3%
2	325	30%
3	710	66%
4	6	0,6%

¹⁾ Wir freuen uns, diese Untersuchung des bekannten englischen Ornithologen unseren Lesern vorlegen zu können, besonders da sie sich auf ein Beobachtungsmaterial bezieht, das in der Schweiz gesammelt worden ist. Wir kommen auch gerne dem Wunsche des Verfassers nach, die Tabellen zweisprachig zu halten und der Arbeit eine englische Zusammenfassung beizufügen, um sie seinen Landsleuten zugänglich zu machen. Der besondere Wert dieser Studie scheint uns darin zu liegen, dass sie neue Wege in der Auswertung brutbiologischer Daten zeigt und durch ihre klare Fragestellung dazu anregt, mit vermehrtem Eifer weiter zu beobachten und an der Lösung der aufgeworfenen Fragen mitzuwirken. Die Redaktion.

In unserer Arbeit soll folgendes Problem untersucht werden: «Warum legt der Alpensegler in der Regel 3 Eier, warum nicht mehr oder weniger?» Dass der Alpensegler ein grösseres Gelege hervorbringen könnte, geht daraus hervor, dass er nach Zerstörung eines Geleges gewöhnlich ein Nachgelege zustande bringt. Werden aber die 3 ersten Eier nicht zerstört, so lässt er es bei dieser Zahl bewenden. Wenn wir von der Annahme ausgehen, dass die Eigenschaften einer Art im letzten Sinne durch die natürliche Auslese bestimmt sind, so müssen wir folgern, dass die Dreizahl die vorteilhafteste Gelegegrösse für den Alpensegler darstellt. Warum aber ist sie am vorteilhaftesten? Nach der hier vertretenen Ansicht sind 3er-Gelege am häufigsten, weil eine Familie von 3 Jungen im Durchschnitt eine grössere Zahl von Nachkommen ergibt als eine kleinere oder grössere Familie. Wenn es sich zeigen lässt, dass diese Annahme richtig ist, so bleibt noch eine zweite und schwierigere Frage zu beantworten: «Warum legt eine ansehnliche Zahl von Alpenseglerweibchen nur 2 Eier, und einzelne 4 Eier oder 1 Ei, wenn doch die Dreizahl die vorteilhafteste Gelegegrösse darstellt?»

Die Einzelheiten einer Untersuchung wie der gegenwärtigen sind verwickelt, aber die oben erwähnte Grundfrage ist ganz einfach und ebenso die Daten, mit denen sich die Schlussfolgerungen begründen lassen. Diese Arbeit möchte gerade zeigen, dass der Feldbeobachter Angaben von grösster biologischer Bedeutung sammeln kann, und wie wichtig es ist, dass solche Angaben in recht grosser Zahl und mit peinlicher Genauigkeit festgehalten werden.

Schlüpfertolg

Von allen Eiern schlüpften 86%. Die meisten Verluste wurden durch die Zerstörung ganzer Gelege durch Nesträuber wie z. B. Ratten verursacht, die die Kolonie heimsuchten. Lassen wir solche Verluste beiseite, so kommen wir auf 6% Verluste durch Eier, die unbefruchtet waren oder deren Embryo abgestorben ist, oder die von den Vögeln zerbrochen oder aus dem Nest gerollt wurden. Diese Verluste haben wir in Tab. 2 in Beziehung zur Gelegegrösse gesetzt. Wie zu erwarten war, zeigen verschieden grosse Gelege keine Unterschiede im Anteil nicht geschlüpfter Junger oder unbefruchteter Eier.

Tab. 2. Schlüpfertolg (ohne zerstörte Gelege)
Hatching Success (omitting destroyed clutches)

Gelegegrösse <i>Clutch-size</i>	Zahl der Gelege <i>No. of clutches</i>	Zahl der Eier <i>Number of eggs</i>		% geschlüpft <i>Percentage hatched</i>
		gelegt <i>laid</i>	geschlüpft <i>hatched</i>	
2	323	646	610	94%
3	658	1974	1863	94%
4	5	20	20	ca. 100%

Anmerkung: 1. Zerstörte Gelege sind nicht berücksichtigt worden, da viele noch nicht vollständig waren und die Grösse des Vollgeleges deshalb unbekannt blieb.
2. Der scheinbare kleine Vorteil der 4er-Gelege beruht natürlich auf Zufall.

Mortalität der Nestlinge

Von den geschlüpften Nestlingen flogen 81% aus. Eine kleine Anzahl wurde durch Raubwild vernichtet, aber die meisten Todesfälle sind auf Verhungern zurückzuführen. Man darf wohl annehmen, dass es für ein Elternpaar schwieriger ist, genug Futter für eine grosse als für eine kleine Familie zu finden. Deshalb wird man erwarten, dass die Sterblichkeitsrate mit der Jungenzahl steigt. Das ist in der Tat der Fall.

Tab. 3. Mortalität der Nestlinge — *Fledging Success*.

Grösse der Brut beim Schlüpfen <i>Size of brood hatched</i>	Zahl der Bruten <i>Number of broods</i>	Zahl der Jungen: <i>Number of young</i>		% ausgeflogen <i>Percentage fledged</i>	Im Mittel pro Brut aufgezogen <i>Average number raised per brood</i>
		geschlüpft <i>hatched</i>	ausgefl. <i>fledged</i>		
1	81	81	79	98%	0,98
2	351	702	603	86%	1,7
3	557	1671	1308	78%	2,3
4	5	20	12	ca. 60%	ca. 2,4
total	994	2474	2002	81%	2,0

Die Angaben in Tab. 3 zeigen klar, dass der Anteil der im Nest gestorbenen Jungen mit dem Ansteigen der Jungenzahl zunimmt. Aus Nestern mit 1 Jungen fliegen 98% aus, aus Nestern mit 2 Jungen 86%, aus Nestern mit 3 Jungen nur 78%. Trotzdem bei den letzteren ein kleinerer Prozentsatz aufkommt, ist die Zahl der pro Brut erfolgreich aufgezogenen Jungen bei 3er-Bruten grösser als bei 2er-Bruten (2,3 gegenüber 1,7 Junge pro Nest). Eine Brut mit 3 Jungen ist also vorteilhafter als eine solche mit bloss 2 Jungen.

Leider sind die Bruten mit 4 Eiern zu spärlich, um von ihnen zuverlässige Resultate zu bekommen. Nach den vorliegenden Angaben dürften etwa 60%, d. h. 2,4 Junge pro Brut aufkommen. Bruten mit 3 Jungen führen, wie oben erwähnt, fast zum gleichen Ergebnis (2,34 pro Brut). Die relative Mortalität ist demnach bei 4er-Bruten grösser als bei 3er-Bruten, und so scheinen diese grossen Bruten nicht vorteilhaft zu sein. Bei einer Brut mit 5 Jungen wäre wahrscheinlich die relative Mortalität so gross, dass weniger Junge als bei einer 3er-Brut zum Ausfliegen gebracht werden könnten. Es scheint also, dass aus einem Nest mit 3 Jungen die höchste Zahl von Nachkommen aufgezogen wird, und dass aus diesem Grunde 3er-Gelege am häufigsten vorkommen. Um volle Sicherheit über diesen Punkt zu erlangen, bedarf es aber noch weiterer Beobachtungen über den Erfolg von 4er-Bruten.

Mortalität nach dem Ausfliegen

Es ist möglich, dass die Grösse einer Brut die Mortalität auch nach dem Ausfliegen beeinflusst. Da der Grossteil der Nestlinge

beringt und z. T. wieder kontrolliert wurde, sind wir in der Lage, diese Frage im einzelnen zu untersuchen.

Tab. 4. Mortalität nach dem Ausfliegen — *Post-fledging Survival*.

Grösse der Brut <i>Size of brood</i> a) beim Schlüpfen <i>hatched</i>	Zahld. ausgeflogenen beringten Jungen <i>No. ringed which fledged</i>	Anzahl zurückgemeldet <i>Number recovered</i>	% zurückgemeldet <i>Percentage recovered</i>
1	87	10	11%
2	591	53	9%
3	1268	119	9%
4	15	1	ca. 7%
b) beim Ausfliegen <i>fledged</i>			
1	204	20	10%
2	952	72	8%
3	801	91	11%
4	4	0	0%
total	1961	183	9,3%

Wie Tab. 4 zeigt, ist wahrscheinlich die Nestlingszahl ohne Einfluss auf die Mortalität der ausgeflogenen Jungvögel. Junge aus grossen Bruten haben nach dem Flüggewerden fast dieselbe Aussicht davonzukommen, wie Junge aus kleineren Bruten. (Die kleinen Unterschiede in den Prozentzahlen für verschieden grosse Bruten in Tab. 4 sind wahrscheinlich nur zufälliger Natur.) Die Mortalität nach dem Ausfliegen braucht deshalb in der gegenwärtigen Untersuchung nicht weiter berücksichtigt zu werden. Es scheint, dass allein die Nestlingsmortalität mit der Steigerung der Jungenzahl zunimmt, und dass somit diese bei der Bestimmung der vorteilhaftesten Gelegegrösse die ausschlaggebende Rolle spielen muss.

Fütterungszahlen

Unsere Hypothese geht von der Voraussetzung aus, dass im allgemeinen jedes einzelne Junge aus einer grossen Brut weniger Futter erhält als ein Junges aus einer kleineren Brut. Um diese Annahme auf ihre Richtigkeit zu prüfen, können zwei Wege eingeschlagen werden. Entweder wägt man täglich eine grosse Anzahl junger Alpensegler aus Nestern mit verschieden grosser Geschwisterzahl, oder man beobachtet, wie häufig die Eltern an jedem Nest füttern. Vorläufig sind hierüber beim Alpensegler noch keine Beobachtungen gesammelt worden. Hingegen wird gegenwärtig am «Edward Grey Institute» in Oxford das Wachstum junger Mauersegler (*Apus apus*) nach der erstgenannten Methode untersucht, Ergebnisse liegen aber noch nicht vor.

Nach der zweiten Methode gewonnenes Beobachtungsmaterial verdanken wir Moreau (1939—42), der einige ostafrikanische Vögel untersucht hat. Das Ergebnis war immer dasselbe, und da sich unter den beobachteten Arten auch die beiden Segler *Micropus caffer* und

Cypselus parvus befanden, ist anzunehmen, dass es sich beim Alpengsegler gleich verhält. Moreau fand nämlich, dass bei grösserer Nestlingszahl die Eltern ihre Fütterungstätigkeit zwar etwas intensivieren, jedoch nicht im Verhältnis zur Jungenzahl. Es wird also jedes einzelne Junge einer grossen Brut weniger oft gefüttert als ein Junges aus einer kleinen Brut.

Die zweite Frage

Der Rest dieser Untersuchungen befasst sich mit dem Problem: «Weshalb bestehen beim Alpengsegler 30 % der Gelege aus 2 Eiern, sowie einige weitere aus 4 Eiern oder einem Ei, da doch 3 Eier die günstigste Gelegegrösse darstellen?» Wie bereits erwähnt, fliegen aus jeder 3er-Brut im Durchschnitt 2,3 Junge aus, aus jeder 2er-Brut aber nur 1,7 Junge. 2er-Gelege sind so ausgesprochen im Nachteil, dass sie vermutlich durch die natürliche Auslese längst ausgemerzt worden wären, falls die Zweizahl im Erbgut dieser Vögel unveränderlich festgelegt wäre. Es ist deshalb wahrscheinlicher, dass die meisten 2er-Gelege als das Ergebnis adaptativer Modifikationen zu betrachten sind. Unter einer «adaptativen Modifikation» verstehen wir eine Abweichung von der erblich festgelegten Eizahl (z. B. Verkleinerung) unter dem Einfluss gewisser Faktoren (wie z. B. Temperatur, Jahreszeit, Alter des Vogels u. a.), wobei diese veränderte gegenüber der normalen Eizahl einen Vorteil bedeutet, also Anpassungswert besitzt. Richtung und Ausmass dieser Modifikationen sind wie die normale Eizahl erblich bestimmt.

Spätgelege

Alljährlich werden die meisten Gelege im Zeitraum von ungefähr zwei Wochen gelegt (=Hauptlegezeit), nach welcher Zeit eine kleine Anzahl von Spätgelegen folgen. Die Hauptlegezeit liegt Jahr für Jahr etwas verschieden (siehe Tab. 10), weshalb die Zeit für die Spätgelege nicht auf ein bestimmtes Datum fixiert werden kann.

Die Angaben in Tab. 5 zeigen, dass die durchschnittliche Gelegegrösse für späte Gelege merklich kleiner ist als für die Gelege der Hauptbrutzeit (die im Folgenden auch als «Normalgelege» den Spätgelegen gegenübergestellt werden). Im besonderen ist der Anteil von 2er-Gelegen bei Spätbruten viel grösser und derjenige von 3er-Gelegen viel kleiner als in der Hauptlegezeit. (Dieser Unterschied ist statistisch gesichert, der Wahrscheinlichkeitswert liegt unter 1%).¹⁾

¹⁾ Durch den «Wahrscheinlichkeitswert» wird die Häufigkeit angegeben, mit welcher ein Unterschied, wie er in der untersuchten Tabelle gefunden wurde, als rein zufälliges Resultat auftreten könnte. In unserem Beispiel (Tab. 5) liegt die Wahrscheinlichkeit, dass der beobachtete Unterschied zwischen Normal- und Spätgelegen bloss zufälliger Natur sei, unter 1%. Oder mit andern Worten: Wären Normal- und Spätgelege durchschnittlich gleich gross, so würde erfahrungsgemäss die in Tab. 5 erhaltene Differenz unter mehr als 100 Beobachtungsserien nur einmal als Zufallsresultat auftreten.

Tab. 5. Gelegegrösse in normalen und späten Bruten
Clutch-size in normal and late nests

Gelegegrösse <i>Clutch-size</i>	Normalbruten <i>Main laying period</i>		Spätbruten <i>Late nests</i>	
	Zahl d. Gelege <i>No. of clutches</i>	Prozentsatz <i>Percentage</i>	Zahl d. Gelege <i>No. of clutches</i>	Prozentsatz <i>Percentage</i>
1	25	2,6%	4	4%
2	250	26 %	75	75%
3	689	71 %	21	21%
4	6	0,6%	—	—

Mittlere Gelegegrösse der 970 Normalbruten: 2,7 Eier
Average clutch-size in main period

Mittlere Gelegegrösse der 100 Spätbruten: 2,2 Eier
Average clutch-size for late nests

Die Ursachen für diese Spätbruten sind nur zum Teil bekannt. Einige davon, wir wissen nicht wieviele, stammen von jungen Eltern, die zum ersten Male brüten. Einige andere sind Nachgelege als Folge eines zerstörten ersten Geleges. Diese können als solche erkannt werden, wenn sie im selben Neste wie das erste Gelege gefunden werden. Solche Nachgelege sind in Tab. 6 aufgeführt.

Tab. 6. Grösse der Nachgelege — *Clutch-size in repeat Layings.*

Grösse des 1. Geleges <i>Size of 1st laying</i>	Grösse des Nachgeleges <i>Size of repeat laying</i>	Zahl der Gelege <i>No. of cases observed</i>
1	1	2
2	2	5
2	1	0
3	3	2
3	2	11
*	1	1
*	2	8
*	3	4

* unbekannt weil während Ablage zerstört.
unknown because destroyed during laying.

Mittlere Grösse von 33 Nachgelegen: 2,1 Eier
Average size of 33 repeat layings

Weshalb sollten späte Gelege im Durchschnitt kleiner sein als in der Hauptbrutzeit? Es ist sehr unwahrscheinlich, dass das ♀ nach der Ablage der ersten drei Eier erschöpft ist und daher für das Nachgelege nur noch zwei Eier hervorbringen kann. Wenn, wie hier angenommen wird, die Gelegegrösse durch Auslesefaktoren reguliert wird, dann könnte die geringere Gelegegrösse bei Spätbruten und Nachgelegen eine Anpassung (adaptative Modifikation) an erschwerte Nahrungsbeschaffung im Spätsommer sein. Diese Hypothese ist leicht überprüfbar, indem man die Mortalität der Nestlinge für Normalbruten und Spätbruten vergleicht.

Tab. 7. Mortalität der Nestlinge in Normal- und Spätbruten.
Fledging Success in normal and late Broods

Grösse der Brut <i>Size of brood</i>		Zahl der Fälle <i>No. of cases in</i>		Prozentsatz der ausgef. Jungen <i>Percentage of young fledged</i>		Im Mittel pro Brut aufgezogen <i>Average no. raised per brood</i>	
geschl. <i>hatched</i>	ausgef. <i>fledged</i>	Normalbr. <i>normal broods</i>	Spätbr. <i>late broods</i>	Normalbr. <i>normal</i>	Spätbr. <i>late</i>	Normalbr. <i>normal</i>	Spätbr. <i>late</i>
1	— 1	56	15	97%	100%	1.0	1.0
1	— 0	2	0				
2	— 2	220	42	87%	79%	1.8	1.6
2	— 1	51	24				
2	— 0	10	2				
3	— 3	280	2	79%	63%	2.4	1.9
3	— 2	199	10				
3	— 1	40	4				
3	— 0	22	0				
4	— 4	1	—	60%	—	2.4	—
4	— 3	1	—				
4	— 2	2	—				
4	— 1	1	—				
4	— 0	0	—				

Die Zahlen von Tab. 7 zeigen deutlich, dass entsprechend der oben ausgesprochenen Vermutung die Spätbruten gegenüber den Normalbruten im Nachteil sind. Bei Bruten mit 3 Jungen fliegen in der Hauptbrutzeit 79%, bei Spätbruten nur 63% aus. Bei Bruten mit 2 Jungen fliegen in der Hauptbrutzeit 87%, bei Spätbruten nur 79% aus. (Dieser Unterschied ist in beiden Fällen statistisch gesichert, der Wahrscheinlichkeitswert liegt jedesmal unter 1%.) Für Bruten mit nur 1 Jungen besteht zwischen Haupt- und Spätbrutzeit kein wesentlicher Unterschied.

Wie erwartet, ist also die Mortalität bei Spätbruten grösser als bei den normalen Bruten, ferner ist der Unterschied grösser für Bruten mit 3 als für solche mit 2 Jungen. Es besteht jedoch noch eine Unstimmigkeit, die besprochen werden muss. Die Daten in Tab. 5 zeigen, dass bei Spätbruten 2er-Gelege viel häufiger vorkommen als 3er-Gelege. Nach der hier vertretenen Auffassung sollten im Spätsommer 2er-Gelege vorteilhafter sein als 3er-Gelege. Die in Tab. 7 errechneten Werte machen es aber wahrscheinlich, dass letzteres nicht der Fall ist. Aus einer Spätbrut mit 3 Nestlingen gehen nämlich im Durchschnitt 1.9 Junge, aus einer Spätbrut mit 2 Nestlingen aber nur 1.6 Junge hervor. Vielleicht lässt sich dies auf ganz einfache Weise erklären. Die in Spätbruten beobachteten 3er-Gelege wurden immer verhältnismässig früh gefunden. Hätte es sehr späte 3er-Bruten gegeben, so wären diese vielleicht noch mehr benachteiligt gewesen als späte 2er-Bruten. Diese Frage könnte nur durch das Experiment gelöst werden, indem man einigen sehr spät brütenden Altvögeln 3 Junge zum Aufziehen gäbe.

Mortalität nach dem Ausfliegen bei Spätbruten

Es soll noch die Mortalität der aus Spätbruten ausgeflogenen Jungen untersucht und mit derjenigen der Jungen aus normalen Bruten verglichen werden. Zu diesem Zwecke sind in Tab. 8 die Kontrollfänge beringter Jungsegler für Normal- und Spätbruten einander gegenübergestellt. Die Tabelle zeigt, dass sich die beiden Gruppen in der Mortalität sicher nur wenig unterscheiden ¹⁾.

Tab. 8. Mortalität nach dem Ausfliegen bei Normal- und Spätbruten
Post-fledging Survival from normal and late Broods

	beringt <i>Number ringed</i>	zurückgemeldet <i>Number recovered</i>	% zurückgemeldet <i>Percentage recovered</i>
Normalbruten <i>Normal broods</i>	1801	170	9.4%
Spätbruten <i>Late broods</i>	160	13	8.1%

Junge Eltern

Aus Tab. 5 geht hervor, dass während der Hauptbrutzeit 26% der Gelege aus 2 Eiern bestehen. Für diese 2er-Gelege muss eine andere Erklärung als für die 2er-Gelege der Spätbruten gesucht werden. Wahrscheinlich stammen viele dieser Gelege von jungen Alpenseglern, die zum ersten Male brüten. Arn (1945) glaubt auf Grund seiner Kontrollfänge beringter Alpensegler, dass diese in der Regel erst im 2. und nur ausnahmsweise schon im 1. Lebensjahr brüten, und dass solche junge Eltern gewöhnlich 2 und nur selten 3 Eier legen. Es ist aber nötig, hierüber noch mehr Beobachtungen zu sammeln. Daneben gibt es auch direkte Anhaltspunkte, die darauf schliessen lassen, dass viele 2er-Gelege von jungen Paaren stammen müssen.

In Tab. 9 sind die Legedaten für 4 Jahre aufgeführt; 1943 und 1947 mit früher, 1937 mit mittlerer und 1939 mit später Hauptbrutzeit. In jedem dieser Jahre war die Hauptlegeperiode auf ungefähr zwei Wochen beschränkt, worauf jeweils eine kleine Anzahl später Gelege folgte. Diese letzteren sind bereits besprochen worden. (Es sei noch erwähnt, dass in diesen 4 Jahren in den Spätbruten keine 3er-Gelege vorkamen.) Zieht man nur die Hauptlegeperiode in Betracht, so kann man feststellen, dass die 2er-Gelege durchschnittlich

¹⁾ Für Junge aus Spätbruten ergibt sich zwar nach Tab. 8 eine etwas grössere Sterblichkeit, doch ist dieses Ergebnis statistisch nicht gesichert, und weitere Beobachtungen sind nötig um entscheiden zu können, ob wirklich ein kleiner Unterschied besteht.

einige Tage später als die 3er-Gelege abgelegt wurden. Das deutet darauf hin, dass zwischen Individuen die 2 und solchen, die 3 Eier legen, ein biologischer Unterschied besteht. Bei verschiedenen Vogelarten wurde beobachtet, dass Weibchen, die zum ersten Male brüten, sowohl einige Tage später damit beginnen als auch etwas kleinere Gelege hervorbringen; vergl. *Kluijver* (1933) für den Star, *Sturnus vulgaris*, *Ruiter* (1941) für den Gartenrotschwanz, *Phoenicurus phoenicurus*, und *Kluijver* (im Druck, priv. Mitt.) für die Kohlmeise, *Parus major*. Es ist wohl anzunehmen, dass dies auch für den Alpensegler gilt.

Tab. 9. Legezeit und Gelegegrösse — *Laying Time and Clutch-size*

Jahr Year	Gelegegrösse Clutch-size	Zahl der Gelege No. of clutches	Legezeit Dates of laying	
			Mittel Mean	Anfang und Ende Extremes
1937	3 (alle Bruten)	37	30. V.	23. V. — 5. VI.
	2 (Normalbruten)	11	3. VI.	31. V. — 6. VI.
	2 (Spätbruten)	11	14. VI.	10. VI.—20. VI.
1939	3 (alle Bruten)	41	9. VI.	4. VI.—14. VI.
	2 (Normalbruten)	16	12. VI.	8. VI.—15. VI.
	2 (Spätbruten)	9	25. VI.	23. VI.— 1. VII.
1943	3 (alle Bruten)	38	20. V.	17. V. —28. V.
	2 (Normalbruten)	9	22. V.	17. V. —26. V.
	2 (Spätbruten)	1	6. VI.	—
1947	3 (alle Bruten)	49	22. V.	16. V. — 3. VI.
	2 (Normalbruten)	17	31. V.	17. V. — 8. VI.
	2 (Spätbruten)	6	nicht beobachtet	

Anmerkung: Gelege, deren Ablage zeitlich nicht genau festgestellt wurde, sind nicht berücksichtigt, ebenso Eiergelege, da es zu wenige sind (4 in Normal-, 5 in Spätbruten).

Die Kontrollfänge der nestjung beringten Alpensegler zeigen, dass von 108 zwei- und mehrjährigen Vögeln 24 = 22% 2 Jahre alt und 84 = 78% 3 und mehr Jahre alt waren (Arn 1945, S. 174). Wahrscheinlich ist der Anteil der zweijährigen Segler in der Brutkolonie in Wirklichkeit etwas kleiner als 22%, da bis 1945 die in den vorhergehenden Jahren beringten Jungvögel noch nicht ihr volles Alter erreicht hatten. Der Anteil von 2jährigen Brutvögeln dürfte somit schätzungsweise 20% betragen. Von diesen 2jährigen Vögeln beginnt vielleicht ein Viertel etwas verspätet zu brüten und fällt unter die Kategorie der Spätgelege. Die übrigen, die in der Hauptbrutzeit legen, haben wahrscheinlich meist ein 2er-Gelege, einzelne auch ein 3er-Gelege. Andererseits brüten aber auch einige Segler im 1. Jahr, wobei sie gewöhnlich 2 Eier legen. Diese Ueberlegungen führen zur Annahme, dass von den 2er-Gelegen der Hauptbrutzeit (=26% aller Gelege) ein grosser Teil (wahrscheinlich etwa 16% aller Gelege) als Erstlingsgelege junger Eltern zu betrachten sind.

Warum neigen junge Eltern dazu, weniger Eier als die älteren zu legen? Eine rein physiologische Erklärung scheint ungenügend. Man kann sich kaum vorstellen, dass die Geschlechtsorgane 2jähriger Weibchen nicht in der Lage wären, 3 Eier auszubilden, wenn dies für die Art von Vorteil wäre. Deshalb nehmen wir an, dass junge Eltern im Futtersammeln weniger gewandt sind als mehrjährige. Trifft dies zu, so können junge Eltern weniger Nestlinge aufziehen, und es ist möglich, dass bei ihnen aus einem 2er-Gelege mehr Nachkommen hervorgehen als aus einem 3er-Gelege. Das starke Ueberwiegen von 2er-Gelegen bei jungen Eltern könnte dann als eine adaptative Modifikation im Sinne der Hauptthese dieser Arbeit aufgefasst werden. Unsere Annahme kann durch den Vergleich der Mortalität von Nestlingen junger und mehrjähriger Eltern geprüft werden. Da aber hiezu noch zu wenig Beobachtungen vorliegen, die sich auf Kontrollfänge beringter Segler stützen — denn nur so können junge und mehrjährige Eltern unterschieden werden —, muss diese Prüfung künftiger Forschung vorbehalten bleiben.

Unsere Frage könnte noch eine Komplikation erfahren, wenn viele Paare aus einem jungen und aus einem mehrjährigen Partner zusammengesetzt wären. Wie aber die Beringungsergebnisse zeigen, scheint dieser Fall selten einzutreten.

Im Gegensatz zu Singvögeln gleicher Körpergrösse pflegen Alpen- und Mauersegler im ersten Lebensjahr noch nicht zu brüten. Wenn man sich vorstellt, dass die frischgeschlüpften, nackten und hilflosen Seglernestlinge innert weniger als 2 Monaten zum selbstständigen Vogel heranwachsen, so erscheint es absurd, dass bei den meisten Individuen noch ganze 2 Jahre notwendig sein sollten, um funktionstüchtige Geschlechtsorgane auszubilden, — wenn nicht dieser Aufschub der Geschlechtsreife durch die natürliche Auslese begünstigt wird. Offenbar ist der Segler in seinem ersten Lebensjahr noch nicht so gewandt wie später und es würde ihm vielleicht schwer fallen, genügend Futter für seine Jungen zusammenzubringen, wenigstens nicht, ohne dass er selbst dabei zu kurz käme. Da aber gelegentlich auch einjährige Segler brüten, dürfte der dabei entstehende Nachteil nicht sehr gross sein.

Jährliche Unterschiede in der Legezeit und Gelegegrösse

Die Zeit der Eiablage variiert von Jahr zu Jahr und ist abhängig von den jeweiligen Wetterverhältnissen. Wie oben erwähnt wurde, sind Spätgelege etwas kleiner als Normalgelege. Es stellt sich nun die Frage, ob auch die Normalgelege in Jahren mit später Hauptlegeperiode kleiner sind als in Jahren mit früher Eiablage. Das soll in Tab. 10 untersucht werden.

Tab. 10. Jährliche Unterschiede in Legezeit und Gelegegröße (ohne Spätbruten)
Annual Differences in laying Period and in Clutch-size (omitting nests laid after the main period)

Jahr year	Zahl der Gelege No. of clutches	Prozentsatz der Gelege von Percentage of clutches of				Mittlere Gelege- größe Average clutch size	Wetter im Mai Weather in May	Lege- beginn Start of laying
		1	2	3	4			
1932	12	8%	42%	50%	—	(2.4)	schlecht (<i>bad</i>)	—
1933	27	—	18%	82%	—	2.8	schlecht	25. V.
1934	38	3%	18%	79%	—	2.8	gut (<i>good</i>)	18. V.
1935	40	—	10%	90%	—	2.9	schlecht	29. V.
1936	54	—	26%	72%	2%	2.8	gut	18. V.
1937	62	—	21%	79%	—	2.8	gut	23. V.
1938	35	9%	20%	71%	—	2.6	wechselnd (<i>mixed</i>)	21. V.
1939	67	2%	19%	79%	—	2.8	sehr schlecht	4. VI.
1940	86	3%	41%	56%	—	2.5	gut	—
1941	39	3%	41%	56%	—	2.5	schlecht	3. VI.
1942	70	9%	31%	60%	—	2.5	wechselnd	—
1943	61	2%	25%	72%	2%	2.7	gut	17. V.
1944	77	—	34%	66%	—	2.7	gut	18. V.
1945	80	1%	29%	68%	3%	2.7	gut	17. V.
1946	93	4%	17%	76%	2%	2.6	sehr gut	11. V.
1947	110	2%	19%	79%	—	2.8	gut	16. V.

Mittlerer Beginn der Legezeit in 8 Jahren mit gutem Wetter im Mai: 17. V.
Average start of laying period in 8 years with good weather in May:

Mittlerer Beginn der Legezeit in 1 Jahr mit wechselndem Wetter im Mai: 21. V.
(mixed)

Mittlerer Beginn der Legezeit in 4 Jahren mit schlechtem Wetter im Mai: 31. V.
(bad)

Mittlere Gelegegröße in 9 frühen Jahren mit gutem Wetter im Mai: 2.7 Eier
Average clutch-size in 9 early years with good weather in May:

Mittlere Gelegegröße in 5 späten Jahren mit schlechtem Wetter im Mai: 2.7 Eier
(late) (bad)

Die Daten in Tab. 10 zeigen eine deutliche Korrelation zwischen dem Beginn der Legezeit und dem Wetter im Mai. Die Eiablage beginnt in Jahren mit kaltem und nassem Wetter durchschnittlich 2 Wochen später als in Jahren mit schönem Wetter. Andererseits scheint dieser deutliche Unterschied nicht den geringsten Einfluss auf die mittlere Gelegegröße zu haben. Die durchschnittliche Eizahl kann dieselbe sein, ob die Hauptlegeperiode früh oder spät liegt, und ob das Wetter im Mai gut oder schlecht ist.

Zugleich geht aber aus Tab. 10 hervor, dass die mittlere Gelegegröße von Jahr zu Jahr etwas variiert, wenn auch nicht in Korrelation zur Legezeit oder, wie es scheint, zum Wetter. (Mit Hilfe der Prüfungsmethode von Brandt und Snedecor [Fisher 1936, par. 21, S. 91] lässt sich zeigen, dass die jährlichen Unterschiede der Gelegegröße in Tab. 10 wesentlich sind. Der Wahrscheinlichkeitswert beträgt ungefähr 1%.) Variationen solcher Art stellen oft, wie man vielleicht vermuten darf, eine adaptative Modifikation dar. Dies könnte

im positiven Sinne entschieden werden, wenn der Nachweis gelänge, dass zwischen der Häufigkeit grösserer Gelege und der Nestlingsmortalität eine Beziehung bestünde. Wir wollen darum in Tab. 11 die Frage untersuchen, ob in denjenigen Jahren, in welchen 3er- und 4er-Gelege häufiger sind als gewöhnlich, die Jungen aus grösseren Bruten mit besserem Erfolg aufgezogen werden als in Jahren mit durchschnittlich geringerer Gelegegrösse.

Tab. 11. Gelegezahl und Nestlingsmortalität — *Clutch-Size and Nestling Mortality*

Jahr <i>year</i>	% 3er und 4er Gelege <i>% clutches of 3 and 4</i>	% ausgeflogener Junger von 3er Gelegen <i>% young fledged from broods of 3</i>
1932	50%	67%
1933	82%	75%
1934	79%	87%
1935	90%	93%
1936	74%	74%
1937	79%	58%
1938	71%	78%
1939	79%	74%
1940	56%	65%
1941	56%	62%
1942	60%	74%
1943	73%	78%
1944	66%	77%
1945	70%	85%
1946	78%	80%
1947	79%	85%

Korrelations-Koeffizient = + 0.58
Correlation coefficient

Anmerkung: Die Unterlagen für die Prozentberechnung finden sich in Tabelle 10 und 13

Tab. 11 lässt vermuten, dass grössere Gelege in solchen Jahren verhältnismässig häufiger vorkommen, in welchen die Bedingungen zur Aufzucht einer grossen Brut günstiger sind. (Die positive Korrelation der Prozentwerte in Tab. 11 darf als statistisch gesichert gelten, da der Wahrscheinlichkeitswert etwas unter 5% liegt.) Da einige Prozentwerte aus einem recht kleinen Beobachtungsmaterial gewonnen sind (vergl. Tab. 10 und 13), ist allerdings Vorsicht in der Beurteilung dieses Ergebnisses am Platze, und weitere Beobachtungen sind erwünscht. Immerhin weisen die vorliegenden Daten in bestimmter Form auf die Möglichkeit hin, dass das Alpenseglerweibchen beim Legen von Faktoren beeinflusst wird, die später auf die Aufzuchtzeit einwirken. Der Vogel schiene sich also zu verhalten, als könnte er voraussehen, ob die Fütterungsbedingungen für die Jungen gut oder schlecht sein würden, und als würde er dementsprechend die Gelegegrösse modifizieren. Auf welche Weise dieses sinnvolle Verhalten zustande kommt, wissen wir nicht. Es ist denkbar, dass die zur Legezeit vorhandene Futtermenge in Beziehung

zu derjenigen steht, die voraussichtlich 3 Wochen später, wenn die Jungen geschlüpft sind, verfügbar ist. In diesem Falle könnte man annehmen, dass sich zwischen der Gelegegrösse und der zur Legezeit vorhandenen Futtermenge eine adaptative Wechselbeziehung ausgebildet hat. Hierüber sind weitere Untersuchungen nötig¹⁾.

Konstanz der Gelegegrösse

In Tab. 12 sind Gelege aus aufeinanderfolgenden Jahren zusammengestellt, die nachgewiesenermassen von ein und demselben Weibchen stammen. Leider sind hierüber erst wenige Angaben vorhanden, teilweise wohl deswegen, weil immer beide Partner eines beringten Paares gefangen werden müssen, um sicher zu sein, dass wieder dasselbe ♀ anwesend ist, da man die Geschlechter nicht unterscheiden kann. Gelegentlich werden solche Paare in nacheinanderfolgenden Jahren am gleichen Nistort gefunden. Das Alter der Vögel ist in keinem Falle bekannt. Das 1. Gelege in Tab. 12 braucht also nicht das Erstlingsgelege des betreffenden Paares zu sein.

Tab. 12. Gelege desselben Weibchens in aufeinanderfolgenden Jahren
Layouts of the same Female in successive Years

Jahr	A.	B.	C.	D.	E.	F.	G.	H.	J.	K.
1932		3			2					
1933		3			3	2				
1934			3		3	3				
1935	3		3		3	3				
1936	3		3	3	2	3	2			
1937			3	3	3	3	3	2		
1938								2	3	
1939								3	1	
1940								2	3	
1941								2	3	
1942								3	3	
1943								2	3	4
1944								3	3	3
1945								3	3	4
1946								3	3	3
1947								3	3	

Obwohl weitere Beobachtungen dringend nötig sind, enthält Tab. 12 genug Fälle, um zu zeigen, dass einige Weibchen an einer sehr konstanten Eizahl festhalten (ausser im ersten Jahr, in welchem

¹⁾ Ein geringer Teil der jährlichen Unterschiede sowohl in der Gelegegrösse wie in der Nestlingsmortalität könnte auf jährliche Schwankungen des Anteils junger Eltern an der Brutpopulation zurückgehen. Zum ersten Mal brütende Vögel pflegen ja geringere Gelege zu erzeugen und ihre Bruten haben vielleicht auch eine höhere Nestlingsmortalität (vergl. voriges Kapitel). Der Anteil junger Eltern ist aber zu klein, als dass dessen Schwankung einen wesentlichen Einfluss auf die Werte in Tab. 11 ausüben könnte.

das Gelege kleiner sein kann), während andere häufig wechseln. Die grösste Konstanz wurde beim Weibchen J beobachtet, das in 9 von 10 Jahren 3 Eier legte. In einem Jahr war nur 1 Ei vorhanden, was wohl auf einen Unglücksfall während des Brütens zurückzuführen ist. Die Weibchen A, B, C, D und F legten ebenfalls in allen Jahren 3er-Gelege, ausser im Fall von F im ersten Jahr, in welchem dieses Weibchen vielleicht zum ersten Mal brütete und nur 2 Eier legte. Auch Weibchen E verhielt sich ziemlich konstant: ausser im ersten Jahr (mit einem 2er-Gelege) legte es in 4 von den 5 folgenden Jahren stets nur 3 Eier. Auf der anderen Seite war bei Weibchen H ein starker Wechsel zu beobachten. In 11 Jahren legte dieser Vogel in 6 Fällen ein 3er-Gelege und in 5 Fällen ein 2er-Gelege (davon eines im ersten Beobachtungsjahr). Weibchen K wechselte zwischen einem Gelege von 4 und 3 Eiern. Die relative Häufigkeit von Weibchen mit konstanter und mit wechselnder Gelegegrösse ist nicht bekannt. Vermutlich sind die festgestellten Variationen hauptsächlich unter dem Einfluss jener nicht näher bekannten Modifikabilität entstanden, die in Verbindung mit Tab. 10 und 11 diskutiert worden ist.

Vererbung der Gelegegrösse

Die Gelegegrösse muss wie jede andere Eigenschaft einer Art dem Mechanismus der Vererbung unterstellt sein. Das heisst natürlich nicht, dass in jedem Fall die bei verschiedenen Individuen beobachteten Unterschiede in der Eizahl durch verschiedene Erbanlagen bedingt seien. Manchmal kann, wie mehrfach erwähnt, die Eizahl adaptativ modifiziert sein.

Ohne Kreuzungsversuche ist es schwierig, weiter in diesen Fragenkomplex einzudringen, aber es sollen doch noch einige allgemeine Bemerkungen angebracht werden. 1.) Es ist wahrscheinlich, dass es in der Alpensegler-Population erbliche Unterschiede in der Gelegegrösse gibt. In derselben Folge von Jahren (vergl. Tab. 12) hatten die Weibchen H, J und K so verschiedene mittlere Gelegegrössen, dass die Differenzen wahrscheinlich unterschieden in der Erbanlage zuzuschreiben sind. — 2.) Die betreffenden Erbanlagen wirken sich eher in einer *Tendenz* aus, kleinere oder grössere Gelege hervorzubringen, als in einer genau fixierten, unveränderlichen Gelegegrösse. So zeigte das ♀ K die Tendenz, ein grösseres, und ♀ H die Tendenz, ein kleineres Gelege als ♀ J zu legen, ohne dass ♀ K stets 4 Eier und ♀ H stets 2 Eier gelegt hätte. Manchmal legten sie Gelege von 3 Eiern wie ♀ J, und nur in der mittleren Gelegegrösse unterschieden sie sich von diesem. — 3.) Die Gelegegrösse wird wahrscheinlich durch eine ganze Anzahl von Erbfaktoren kontrolliert und beeinflusst, nicht nur durch einen oder zwei. Die meisten Eigenschaften einer Art stehen unter dem Einfluss vieler

Gene, und treten, zum Teil aus diesem Grunde, in einer Reihe von Varianten auf, die um einen Mittelwert streuen. Die Gelegegrösse zeigt nun im Gegensatz zu anderen Eigenschaften nur eine geringe Variationsbreite, was mit der Unmöglichkeit zusammenhängt, Bruchteile von Eiern zu legen. Rechnet man aber mit der mittleren Gelegegrösse jedes Weibchens statt mit Einzelgelegen, so dürften diese Mittelwerte eine ähnliche Variation aufweisen, wie andere Artmerkmale. Es ist darum auch anzunehmen, dass die Vererbung der Eizahl den gleichen Gesetzen folgt, die für jene gelten.

Die meisten Alpensegler haben wahrscheinlich eine erblich festgelegte Tendenz, ein 3er-Gelege hervorzubringen, das gelegentlich zu einem 2er-Gelege modifiziert wird. Tab. 5 zeigt, dass von 970 Gelegen der Hauptlegeperiode 6 aus 4 Eiern bestehen. Da junge, zum ersten Male brütende Eltern zu kleineren Gelegen neigen, erscheint es unwahrscheinlich, dass ein 4er-Gelege von ihnen stammt. Wie schon bemerkt, beträgt in der Hauptbrutzeit der Anteil erstmals brütender Segler ungefähr 16%. Wenn man diese 16% von den 970 Gelegen abzieht, so bleiben etwa 810 Gelege, die von mindestens 3- und mehrjährigen Seglern stammen. Daran sind 4er-Gelege mit etwas weniger als 1 % beteiligt. Es besteht kein Grund zur Annahme, dass die 4er-Gelege als Zufallsprodukt von 2 Weibchen herrühren, die ins selbe Nest legten. Vielmehr sind sie fast sicher das Ergebnis der bei einigen Individuen ausgeprägten, erblich bedingten Tendenz, grössere Gelege als andere Individuen zu legen, nämlich durchschnittlich 3—4 Eier statt etwas weniger als 3 Eier. Für diese Annahme spricht, dass das Weibchen K, das einzige beringte ♀ mit 4er-Gelegen, diese Eizahl in einem späteren Jahr nochmals hervorbrachte.

Eine nachteilige Mutation wird durch die natürliche Auslese sehr schnell ausgeschieden und kehrt nur selten wieder. Wenn auch die Häufigkeit der 4er-Gelege mit ungefähr 1% klein erscheinen mag, so ist dieser Wert bestimmt zu hoch, um auf eine wiederkehrende, sehr unvorteilhafte Mutation schliessen zu lassen. Daraus folgt, dass die Tendenz 3 bis 4 Eier zu legen als eine erblich festgelegte Eigenschaft aufzufassen ist, deren selektiver Wert sehr nahe demjenigen der 3er-Gelege liegen muss. Andernfalls müssten 4er-Gelege viel seltener vorkommen. Die verfügbaren Tatsachen stützen diese Annahme. In einem der beobachteten 4er-Gelege wurden alle 4 Jungen, in einem andern Fall 3 Junge aufgezogen, so dass im ersten Fall mehr, im 2. Fall ebensoviele Nachkommen wie in einem 3er-Gelege erzielt wurden. Die 4 übrigen 4er-Gelege waren nicht so erfolgreich. Immerhin wurden im Ganzen 60 % oder 2.4 Junge pro Brut hochgebracht. Wie Tab. 7 zeigt, wurden von 562 3er-Bruten aus der Hauptbrutzeit 79% der Nestlinge oder 2.4 pro Brut aufgezogen. Also scheinen 4er-Gelege im Durchschnitt zu einem ähnlichen Ergebnis wie die 3er-Gelege zu führen, was mit den oben erörterten theoretischen Erwägungen im Einklang steht. Die Anzahl der beobachteten 4er-

Gelege ist aber zu klein, als dass man die Ergebnisse als zwingend ansehen dürfte.

Gelege mit 5 Eiern wurden nicht gefunden. Vermutlich sind sie gegenüber den 3er-Gelegen so stark im Nachteil, dass jede Mutation in dieser Richtung sehr schnell durch die natürliche Auslese eliminiert würde.

Zum anderen Extrem der Gelegegrösse übergehend, zeigt uns Tab. 5, dass Gelege mit 1 Ei während der Hauptbrutzeit nur 2.6% aller Gelege ausmachen. Die meisten sind wahrscheinlich nicht auf besondere Erbanlagen zurückzuführen. Tab. 7 zeigt, dass von 1er-Bruten 97% oder 0.97 Junge pro Brut hochkommen, was weniger als die Hälfte der aus 3er-Bruten aufgezogenen Jungen (Mittel 2.4) ist. Gelege von 1 Ei sind derart unvorteilhaft, dass sie durch natürliche Auslese schnell ausgeschaltet würden, wären sie erblich festgelegt. Es ist deshalb wahrscheinlicher, dass sie irgend einem Unglücksfall zuzuschreiben sind und aus grösseren Gelegen hervorgegangen sind. Möglicherweise bilden einzelne dieser 1er-Gelege Erstlingsgelege junger Eltern.

Schwieriger sind die Probleme, die uns von den 2er-Gelegen gestellt werden. Nach Tab. 5 bestehen 26% der Gelege aus der Hauptbrutzeit aus 2 Eiern. Wie früher erörtert wurde, sind wahrscheinlich ungefähr 16% aller Gelege der Hauptbrutzeit den Paaren zuzuschreiben, die erstmals brüten. Von den verbleibenden 10% können wahrscheinlich die meisten, wenn nicht alle, mit adaptativen Modifikationen erklärt werden, die im Zusammenhang mit Tab. 10 und 11 besprochen worden sind. Das Verhalten von Weibchen wie H, die nicht selten nur 2 Eier legen, neben anderen wie J, die stets 3 Eier haben, lassen aber vermuten, dass die ererbte Tendenz, die gewöhnliche Zahl von 3 Eiern zu modifizieren und gelegentlich nur 2 Eier zu legen, verschieden stark ausgeprägt sein kann.

Der mittlere Aufzuchterfolg der 2er-Bruten beträgt nach Tab. 7 87% oder 1.7 Junge pro Brut, während bei 3er-Bruten 2.4 Junge pro Brut hochkommen. Dieser letztere Wert liegt beträchtlich über dem Maximum, das bei 2er-Gelegen überhaupt möglich wäre. Daher müssen im Durchschnitt 2er-Gelege stark im Nachteil sein. Man ist deshalb gezwungen anzunehmen, dass jede Mutation, die zu einer konstanten Gelegegrösse von 2 Eiern führt, rasch eliminiert würde. Und doch ist die Neigung, wenigstens gelegentlich 2 Eier zu legen, in der Population erhalten geblieben. Das deutet darauf hin, dass eine 2er-Brut unter bestimmten Umständen gegenüber der 3er-Brut im Vorteil sein kann. Es ist deshalb angebracht, den Erfolg von Bruten mit 2 und 3 Jungen für jedes Jahr gesondert zu untersuchen, und insbesondere zu prüfen, ob vielleicht in Jahren mit ungünstigen Aufzuchtbedingungen 2er-Bruten günstiger gestellt sind als 3er-Bruten.

Tab. 13. Mortalität der Nestlinge in verschiedenen Jahren (ohne Spätbruten)
Fledging Success in different years (omitting late nests)

Jahr year	2er-Gelege Clutches of 2			3er-Gelege Clutches of 3		
	Zahl der ausgeschl. Jungen <i>No. of young hatched</i>	% der aufgezog. Jungen <i>% of young fledged</i>	Im Mittel pro Brut aufgezog. <i>Average survival per brood</i>	Zahl der ausgeschl. Jungen <i>No. of young hatched</i>	% der aufgezog. Jungen <i>% of young fledged</i>	Im Mittel pro Brut aufgezog. <i>Average survival per brood</i>
1932	18	78%	1.6	36	67%	2.0
1933	14	93%	1.9	48	75%	2.3
1934	28	96%	1.9	69	87%	2.6
1935	12	100%	2.0	90	93%	2.8
1936	34	82%	1.6	90	74%	2.2
1937	32	72%	1.4	120	58%	1.7
1938	8	88%	1.8	36	78%	2.3
1939	30	80%	1.6	120	74%	2.2
1940	72	93%	1.9	138	65%	2.0
1941	34	64%	1.3	60	62%	1.9
1942	42	88%	1.8	126	74%	2.2
1943	32	88%	1.8	78	78%	2.3
1944	54	91%	1.8	126	77%	2.3
1945	52	92%	1.8	111	85%	2.6
1946	40	88%	1.7	198	80%	2.4
1947	60	95%	1.9	177	85%	2.6
total	562	87%	1.7	1623	79%	2.4

Die rechte Kolonne von Tab. 13 zeigt, dass in 12 von 16 Jahren die mittlere Zahl erfolgreich aufzogener Jungen bei 3er-Bruten den Wert 2 übersteigt und in 2 Jahren diesen gerade erreicht. In all diesen Jahren war es also nicht möglich, aus 2er-Bruten ebenso viele Nachkommen zu erzeugen. In den Jahren 1937 und 1941 fiel jedoch die Zahl der aus 3er-Bruten ausgeflogenen Nestlinge auf 1.7 und 1.9, so dass in diesen Jahren eine Ueberlegenheit der 2er-Gelege möglich gewesen wäre. Letzteres war aber, wie aus der 4. Kolonne von Tab. 13 hervorgeht, auch dann nicht der Fall. Wie zu erwarten stand, wirkten sich ungünstige Jahre sowohl bei 3er-Bruten wie bei 2er-Bruten im ähnlichen Sinne aus. 1937 und 1941 ergaben die 2er-Bruten im Mittel 1.4 und 1.3 flügge Junge, also beträchtlich weniger als die 3er-Bruten. — Dieser Vergleich ist nicht ganz korrekt, da eine Anzahl dieser 2er-Bruten von jungen Eltern aufgezogen wurde, die wahrscheinlich weniger erfahren sind als die älteren Vögel. Leider können diese Erstlingsbruten, wie schon erwähnt, nicht gesondert untersucht werden. Die zur Diskussion stehenden Unterschiede zwischen dem Ergebnis der 3er- und 2er-Bruten von 1937 und 1941 sind aber so gross, dass auch die Ausscheidung der Erstlingsbruten daran nichts ändern würde. — In keinem Jahr zwischen 1932—1947 wurden also aus 2er-Bruten durchschnittlich so viel Junge pro Brut wie aus 3er-Bruten erzeugt.

Vielleicht ist es in diesem Zusammenhang wichtig zu erwähnen, dass die Alpenseglerkolonie von Solothurn, obschon sie seit mindestens 1830 besteht, in den letzten 16 Jahren sehr beträchtlich angewachsen ist. Die starke Vermehrung der Individuenzahl weist darauf hin, dass die Lebensbedingungen in jüngster Zeit ungewöhnlich günstig sein müssen, sei es für die Nestlinge oder die Altvögel oder für beide. Wenn die Aufwuchsbedingungen für die Nestlinge besonders günstig waren, so heisst das, dass die 3er-Bruten während der ganzen Beobachtungsperiode erfolgreicher gewesen sind als gewöhnlich, während ein wirklich ungünstiges Jahr, in welchem die 2er-Bruten verhältnismässig im Vorteil gewesen wären, in diesem Zeitraum vielleicht gar nicht vorgekommen ist.

Zum Schluss muss auf einige Tatsachen hingewiesen werden, die möglicherweise die Auswertung unseres Beobachtungsmaterials noch weiter komplizieren und unsere vorläufigen Folgerungen beeinflussen könnten.

Erstens ist weder beim Alpensegler noch bei anderen Vögeln Genaueres darüber bekannt, in welcher Weise die Gelegegrösse vererbt wird. Die Sache ist jedenfalls recht kompliziert. Man muss mit Faktoren rechnen, welche eine Steigerung oder Verminderung der mittleren Eizahl bewirken, und mit anderen, welche die Tendenz, auf bestimmte Umwelteinflüsse die Gelegegrösse in adaptativer Weise zu modifizieren, stärker oder schwächer hervortreten lassen.

Zweitens ergaben die Beobachtungen von *Moreau* (1939—1942) und Anderen über die Nahrungsmengen, die den Jungen verabreicht werden, dass bei den Eltern bemerkenswerte individuelle Verschiedenheiten vorkommen. Tüchtigere Eltern dürften vermutlich in der Aufzucht grösserer Bruten erfolgreicher sein als weniger tüchtige. Es ist aber unwahrscheinlich, dass die Erbfaktoren für Gelegegrösse und elterliche Leistungsfähigkeit so miteinander verbunden sind, dass sie auch zusammen übertragen werden.

Drittens wird, wie wir gesehen haben, bei einer grösseren Nestlingszahl die elterliche Fütterungsfrequenz erhöht. Eine Brut mit drei Jungen hochzubringen ist für die Eltern anstrengender als die Aufzucht einer 2er-Brut. Sollte sich diese besondere Anstrengung auf die Lebensdauer auswirken, so würde der mittlere Vorteil, welchen ein 3er-Gelege gegenüber einem 2er-Gelege für die Erhaltung der Art bietet, kleiner sein als dies jetzt erscheint. Ausserdem ist es nicht ausgeschlossen, dass 3er-Bruten durchschnittlich etwas längere Aufzuchtzeiten benötigen als 2er-Bruten, was letzteren einen weiteren kleinen Vorteil verleihen mag.

Schliesslich könnte auch die gegenwärtig zu beobachtende rasche Zunahme der Art in Solothurn so verstanden werden, dass grosse Gelege in den letzten Jahren vielleicht aussergewöhnlich erfolgreich waren, und dass als eine Folge davon das zahlenmässige Verhältnis der verschiedenen Gelegegrössen sich immer noch gegeneinander ver-

schiebt. Wir hätten es in diesem Falle nicht mit einem ausgeglichenen Zustand zu tun, sondern mit einer Phase, in welcher sich die Allelkombinationen der verschiedenen, die Gelegegrösse beeinflussenden Erbfaktoren andauernd ändern.

Geographische Variationen der Gelegegrösse

Beim Alpengregler liegen Beobachtungen über die Gelegegrösse ausserhalb der Schweiz nicht vor. Dagegen sind Angaben vom nahe verwandten Mauersegler, *Apus apus*, erhältlich, der in der Schweiz von Weitnauer (1947) und in England vom Edward Grey Institute of Field Ornithology (Feldbeobachtungen 1946 und 1947, sowie Tagebuchnotizen über viele Jahre von F. C. R. Jourdain und A. Whitaker) eingehend untersucht worden ist. Wir stellen diese Beobachtungen in Tab. 14 zusammen.

Tab. 14. Gelegegrösse des Mauerseglers in der Schweiz und in England
Clutch-size of Common Swift in Switzerland and England

	Zahl der Gelege bestehend aus <i>Number of clutches consisting of</i>				Anzahl Gelege <i>No. of clutches</i>	Mittlere Gelege- grösse <i>Average clutch-size</i>
	1 Ei (egg)	2 Eier	3 Eier	4 Eier		
Schweiz	2	22	53	2	79	2.7
England	5	33	31	1	69	2.4

Wie unsere Tab. zeigt, ist die mittlere Gelegegrösse des Mauerseglers in England kleiner als in der Schweiz (der Unterschied ist statistisch gesichert, der Wahrscheinlichkeitswert liegt unter 1%). Wenn die hier vertretene Hauptthese angenommen wird, so muss man diese regionale Differenz in der Gelegegrösse als erblich betrachten, entstanden unter dem Einfluss der natürlichen Auslese, und man wird schliessen, dass in England die Futterbeschaffung für die Jungen schwieriger sein muss als in der Schweiz. Gibt es irgendwelche Beobachtungen, die eine solche Annahme stützen? Dank den Forschungen eines englischen Zoologen stehen uns zur Entscheidung dieser Frage glücklicherweise genaue Unterlagen zur Verfügung. Prof. A. C. Hardy (priv. Mitt.) bestimmte die Dichte, in welcher fliegende Insekten, die mit dem Wind über die Nordsee treiben, dort vorkommen. Diese in der Luft schwebenden Insekten bilden ja die Nahrung der Mauersegler. Bei Windrichtungen von NO bis SSO, wenn der Wind also vom europäischen Kontinent her wehte, fand nun Hardy eine sehr viel grössere Insektendichte, als wenn der Wind von England her kam. Daraus kann geschlossen werden, dass solche Fluginsekten über dem Kontinent in grösserer Menge vorkommen als über England. Dazu kommt als weiterer Umstand der Klimaunterschied. Bei Regenwetter kann der Mauersegler kein Fut-

ter finden, und in England ist regnerischeres Wetter viel häufiger als in der Schweiz. So scheint es mit ziemlicher Sicherheit festzustehen, dass dem Mauersegler in England tatsächlich weniger Futter zur Verfügung steht als in der Schweiz, und dass aus diesem Grunde die Gelege in England durchschnittlich kleiner sind als in der Schweiz. Diese Tatsachen stehen mit der in dieser Arbeit vorgebrachten Hypothese im Einklang.

Wir möchten nicht schliessen, ohne *D. J. Finney*, Lecturer in the Design and Analysis of Experiment in Oxford, für seine Ratschläge, speziell in statistischen Fragen, den besten Dank abzustatten, ebenso *A. Schifferli* und *E. Sutter* für die in Verbindung mit den Autoren angefertigte Uebersetzung des englischen Manuskripts und für die Diskussion mancher Frage während der Uebersetzungsarbeiten.

Appendix: Mortalität der Nestlinge pro Gelege in verschiedenen Jahren (ohne Spätbruten)

Fledging Success per clutch in different years (omitting late nests)
(cf. Table 13)

Jahr year	2er-Gelege Clutches of 2			3er-Gelege Clutches of 3		
	Zahl der Eier	% der ausgeflog. Jungen	Im Mittel pro Brut ausgeflog.	Zahl der Eier	% der ausgeflog. Jungen	Im Mittel pro Brut ausgeflog.
	No. of eggs laid	% of young fledged	Average survival per nest	No. of eggs laid	% of young fledged	Average survival per nest
1932	24	71%	1.4	42	62%	1.9
1933	10	100%	2.0	54	72%	2.1
1934	14	93%	1.9	90	82%	2.5
1935	8	100%	2.0	108	85%	2.6
1936	24	83%	1.7	117	67%	2.0
1937	26	77%	1.5	141	55%	1.7
1938	14	64%	1.3	48	67%	2.0
1939	24	75%	1.5	132	73%	2.2
1940	70	93%	1.9	144	85%	2.6
1941	30	67%	1.3	66	59%	1.8
1942	42	88%	1.8	126	82%	2.5
1943	30	87%	1.7	81	78%	2.3
1944	50	82%	1.6	150	74%	2.2
1945	40	90%	1.8	138	79%	2.4
1946	32	84%	1.7	213	78%	2.3
1947	42	79%	1.6	225	78%	2.3
total	466	84%	1.7	1875	75%	2.3

22 Einergelege hatten vollen Erfolg ausser 1938 und 1939, zusammengekommen flogen 91% der Jungen aus, pro Nest also 0,9.

Aus den 5 Vierergelegen sind 1936, 1943 und 1946 (2) nur ein Teil, 1945 alle Jungen ausgeflogen, im ganzen 60% oder 2,4 pro Nest.

The 22 clutches of 1 egg had complete success except in 1938 and 1939, altogether 91% success, or 0.9 per nest.

The 5 clutches of 4 had partial success in 1936, 1943 and 1946 (2), and a complete success in 1945, altogether 60% success, or 2.4 per nest.

*English summary**The significance of clutch-size in the Alpine Swift*

1. At Solothurn, the Alpine Swift (*Apus melba*) usually lays a clutch of 3 eggs, a clutch of 2 is not uncommon, and a clutch of 1 or 4 eggs is rare (Tab. 1).

2. The argument of this paper is that clutch-size is ultimately determined by natural selection, that 3 is the commonest clutch-size because 3 is the family-size which results in the maximum number of young being raised per pair, and that the main factor limiting family-size is the amount of food which the parents can collect for their young.

3. Hatching success is independent of clutch-size (Tab. 2) and the survival of the young after leaving the nest is independent of brood-size (Tab. 4), but mortality between hatching and fledging increases as brood-size increases (Tab. 3). Omitting late broods, from broods of 1 young 97% fledge, from broods of 2 87%, from broods of 3 79%, and from broods of 4 about 60% (Tab. 7).

4. Average clutch-size is markedly smaller in late layings than in those laid during the main breeding period. In late layings, a clutch of 2 is much commoner than a clutch of 3 (Tab. 5). The reduced clutch-size of late layings is considered to be an adaptive modification, and can be correlated with an increased difficulty in raising young late in the summer (Tab. 7).

5. Some of the late clutches are repeat layings following the destruction of a first attempt (Tab. 6).

6. Survival after leaving the nest appears to be very similar from late and normal broods (Tab. 8).

7. Alpine Swifts usually breed for the first time in their second summer, a few do so in their first summer. Those breeding for the first time tend to lay smaller clutches than older individuals, which is thought to be an adaptive modification correlated with the greater difficulty found by young than experienced parents in collecting food for a brood. The latter view cannot be tested at present. Such a test would require an extensive ringing programme, as young parents cannot otherwise be distinguished from older individuals.

8. In any one year, most clutches are laid during about a fortnight, and the few late layings follow irregularly afterwards. In the main breeding period, clutches of 2 eggs are laid on the average several days later than clutches of 3 eggs, perhaps because the former are chiefly due to birds which are breeding for the first time (Tab. 9).

9. Laying starts about a fortnight earlier in years with fine and warm weather in May than in years with cold and wet weather in May, but average clutch-size is the same for early as compared with late years, and for good as compared with bad weather in May (Tab. 10).

10. Average clutch-size differs significantly from one year to another (Tab. 10). The reasons for this are not known, but an adaptive modification is apparently involved, as larger clutches seem to be more frequent in those years when broods of larger size have a higher fledging success (Tab. 11).

11. Some females tend to lay a clutch of 3 nearly every year, but others are inconsistent. One female alternated between a clutch of 3 and 2, and another between 3 and 4 (Tab. 12).

12. Probably most Alpine Swifts at Solothurn have a hereditary tendency to lay a clutch of 3 eggs, but with the capacity to modify to 2 eggs under certain conditions. A few individuals appear to have a hereditary tendency to lay a clutch of between 3 and 4 eggs. Rather less than 1% of the clutches laid during the main breeding period consist of 4 eggs.

The few available observations on broods of 4 young suggest that the average number raised per brood is about the same as for broods of 3 (viz. 2.4 per brood), which would account for the persistence in the population of some individuals laying clutches of 4 eggs. Clutches of 5 eggs are not found, presumably because nestling mortality would be so high that fewer young would be raised per brood than from a brood of 3, hence any mutation in the direction of a clutch of 5 would be eliminated by natural selection. Clutches of 1 egg are probably due mainly to accidents during laying rather than to hereditary differences, as they are at a marked selective disadvantage.

13. Probably about 10% of the clutches laid during the main period by older parents consist of 2 eggs. Apparently, some individuals lay a clutch of 2 eggs more frequently than others, presumably due to hereditary differences. Clutches of 2 eggs are, on the average, at a marked disadvantage, as the average number of young raised per brood is only 1.7, whereas for broods of 3 the corresponding figure is 2.4. Possibly, broods of 2 are at a comparative advantage when the conditions for feeding the young are unusually poor, but broods of 3 were, on the average, more productive than broods of 2 in all the 16 years studied (Tab. 13). Hence the persistence in the population of individuals laying clutches of 2 eggs requires further study.

14. Factors which may complicate the action of natural selection on clutch-size include: the way in which clutch-size is inherited, the existence of adaptive modifications, the variability in fledging success from one pair to another and from one year to another, the length of the fledging period, the possible extra strain of a larger brood on the parents, and the present rapid increase of the species at Solothurn.

15. The Common Swift (*Apus apus*) has a larger average clutch-size in Switzerland than in England (Tab. 14), and there are strong reasons for thinking that the food for the young is more plentiful in Switzerland than in England.

Literatur:

Arn H. (1942): Beringungsergebnisse der Alpensegler *Micropus melba melba* (L.). Alter und Nistplatztreue. Orn. Beob. 39, 150—162.

— (1945): Zur Biologie des Alpenseglers *Micropus melba melba* (L.). Schweiz. Arch. Ornith. 2, 137—184.

Fisher R. A. (1936): Statistical Methods for Research Workers (6th ed. para. 21, p. 91).

Kluijver H. N. (1933): Bijdrage tot de Biologie en de Ecologie van den Spreeuw (*Sturnus vulgaris vulgaris* L.) gedurende zijn Voortplantings-tijd. Med. Plantenziektenkund. Dienst te Wageningen No. 69.

Lack D. (1947): The significance of clutch-size. Ibis 89, 302—352, and other studies in press.

Moreau R. E. (1939): Numerical data on African birds' behaviour at the nest: *Hirundo s. smithi* Leach, the Wire-tailed Swallow. Proc. Zool. Soc. London A. 109, 109—125.

— (1940): Numerical data on African birds' behaviour at the nest. II. *Psalidoprocne homomelaena massaica* Neum., the Rough-winged Bank-martin. Ibis 1940, 234—243.

— (1941): A contribution to the breeding biology of the Palm-Swift, *Cypselus parvus*. Journ. East Africa and Uganda Nat. Hist. Soc. 15, 154—170.

- (1942): The breeding biology of *Micropus caffer streubelii* Hartlaub, the White-rumped Swift. Ibis 1942, 27—49.
- Ruiter C. J. S. (1941): Waarnemingen omtrent de levenswijze van de Ge-kraagde Roodstaart, *Phoenicurus ph. phoenicurus* (L.). Ardea 30, 175—204.
- Weitnauer E. (1947): Am Neste des Mauerseglers, *Apus apus apus* (L.). Orn. Beob. 44, 133—182.

Beobachtungen an einer Zwergammer bei La Sauge

von H. Noll, Basel

Gleich einer Anzahl anderer Vogelarten ist die Zwergammer, *Emberiza pusilla* Pallas, bisher noch nicht einwandfrei in der Schweiz nachgewiesen worden, obwohl sie im Verzeichnis der schweizerischen Vögel v. Studer u. v. Burg (1916) als regelmässiger Zugvogel südlich der Alpen, als Ausnahmserscheinung nördlich derselben angeführt wird. Diese Angaben stützen sich offenbar auf die Notizen und Ausführungen v. Burgs (1915) im Katalog der schweiz. Vögel, in dem aber keine einzige sichere Beobachtung aus der Schweiz stammt, sondern nur aus den Grenzgebieten der oberitalienischen Seen. Nördlich der Alpen wird im Katalog ihr Vorkommen nur von Winteler erwähnt, der am 15. April 1906 einen Vogel beobachtete, den er mit den Worten «scheint mir die Zwergammer zu sein» benennt. Das mag wohl stimmen; denn Winteler war ein ganz hervorragender Vogelkenner und sehr vorsichtig in seinen Angaben. Fatio (1902) erwähnt die Art überhaupt nicht, scheint sie aber, wie Ghidini im Katalog mitteilt, als *Emberiza rustica*, die Waldammer, aufzuführen. So fügen Meylan und Haller in ihrer Artliste der schweiz. Vögel (1946) die Zwergammer mit Recht in die hypothetische Liste ein. Auch Corti, (1945) betont, dass die Art im Tessin nicht einwandfrei festgestellt sei.

In den Tagen vom 18.—20. April 1947 gelang es nun den Ornithologen Dr. Lüscher, Schöffland, Dr. Haller, Langenthal, René Müller und H. Striebel, Basel, und mir, diese Art bei La Sauge zu beobachten und sicher festzustellen. Am 18. April beobachteten wir früh um 7 Uhr auf einer der Birken, die den Damm vom Schuttablage-Geleise zum Ala-Turm säumen, einen kleinen Vogel, der hübsch zwitschernd sang. Da er uns nur seine grauweisse Unterseite zukehrte, konnten wir ihn nicht genau bestimmen. Der ziemlich stark ausgeschnittene Schwanz und seine Kleinheit liessen mich auf den Birkenzeisig raten. Er flog hierauf etwa 50 m weiter auf eine der Pappeln nahe der Aussichtsbank am Ende des Eisenbahndammes. Von dort aus konnte ich nun den braunen Rücken mit seinen schwärzlichen, zu Streifen angeordneten Flecken sehen und die rötlichbraunen Wangen, gelegentlich auch eine wie mir schien lichtbräunlich gefärbte Kehle. Ich riet jetzt auf die Zwergammer, und Dr. Haller meinte, das komme der Wahrheit wohl näher. Meine Gefährten standen unten und sahen den Vogel