

Eiform und Bruterfolg bei Trottellummen *Uria aalge aalge* Pont.¹

von BEAT TSCHANZ, PAUL INGOLD und HANSJÜRIG LENGACHER, Bern

Abteilung für Verhaltensforschung der Universität Bern, Feldstation Röst (Norwegen)

Einleitung

1. Brutverhältnisse bei Alkenvögeln

Zur südlichen Gruppe der Alkenvögel gehören u. a. Trottellummen *Uria a. aalge*, Tordalken *Alca torda*, Papageitaucher *Fratercula arctica* und Gryllteisten *Cephus grylle*. Auf der Vogelinsel Vedöy (Lofoten) weilen Vertreter dieser Arten von Anfang Juni bis Mitte August. Sie finden in den Grashängen und Steilwänden die ihnen zusagenden Brutbedingungen (Tab. 1). Papageitaucher graben im oberen Teil der Grashalden Röhren in den Torf und scharren an deren Ende eine Nestmulde aus. Tordalken suchen sich hoch über dem Meer und Gryllteisten nahe dem Wasser in natürlichen Felsspalten und Höhlen Nistplätze, Trottellummen dagegen auf offenen, in Steilwänden gelegenen Gesimsen (Abb. 1). Wie aus Tab. 1 ersichtlich, können in seltenen Fällen Trottellummen auch in Halbhöhlen und Tordalken auf offenen Gesimsen brüten.

Gryllteisten legen zwei Eier, die andern drei Arten nur eines. Die Eier der Papageitaucher und Gryllteisten sind klein im Vergleich zu jenen der Alken und Lummen. Trottellummeneier sind besonders auffällig durch ihre intensive Farbe, ihre vielfältigen Muster und die stark kegelförmig länglich zugespitzte Form (Abb. 2). Da Trottellummen, Tordalken und Gryllteisten keine Nester bauen, sondern auf blossen Fels brüten, können die Eier leicht ins Rollen geraten, wenn sich die Vögel bei Störungen von ihnen wegbegeben. Das dürfte in den Nestmulden der Papageitaucher kaum der Fall sein. In Tordalken- und Gryllteistenhöhlen besteht geringe Gefahr, dass in Bewegung geratene Eier verloren gehen. An den Höhlenwänden kommen sie meistens zur Ruhe. Ausgesprochene Absturzgefahr besteht jedoch für Trottellummeneier. Auf den offenen Gesimsen gelegene kleine Steine oder sanfte Mulden vermögen rollende Eier nur wenig aufzuhalten verglichen mit den Höhlenwänden. Nach KARTASCHEW (1960) sollen aber Lummen-eier dank der ausgeprägten Birnenform in einer Kreisbahn rollen und so weniger Gefahr laufen, über den Gesimserand hinauszugeraten. Während unserer Feldarbeit auf Vedöy stellten wir jedoch immer wieder Abstürze von Lummeneiern fest, wenn wir auf die Gesimse abstiegen und die Vögel veranlassten, sie vorübergehend zu verlassen.

2. Problemstellung

Falls die Birnenform der Lummeneier einen Abrollschutz darstellt, müssten Eier mit geringeren Formunterschieden zwischen Eispitze und stumpfem Eipol stärker abrollgefährdet sein. Eier von Papageitauchern sollten also leichter abrollen als

¹ Mit Unterstützung des Schweizerischen Nationalfonds (Nr. 4993) und der Stiftung zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung an der Universität Bern (Dr. WANDER)

TABELLE 1. Brutsituation der Alkenvögel auf der Vogelinsel Vedöy.

| | Trottellumme | Tordalk | Papagei- taucher | Gryllteiste |
|---------------------------|------------------------------|---|-----------------------------|-----------------------------|
| Brutpaare | in Kolonie | einzel | einzel | einzel |
| Biotop | Felswand Grashang | Felswand Grashang | Grashang | Fels |
| Höhe über dem Meer ca. | 50—170 m | 50—180 m | 50—190 m | Ufernähe |
| Brutplatz auf / in | <i>Gesimse</i> Halbhöhlen | <i>Halbhöhlen</i> Höhlen <i>Gesimse</i> | <i>Höhlen</i> Halbhöhlen | <i>Halbhöhlen</i> Höhlen |
| Helligkeit | <i>hell</i> halbdunkel | <i>halbdunkel</i> hell | <i>dunkel</i> halbdunkel | <i>halbdunkel</i> |
| Nest | keines | keines | vorhanden | keines |
| am Brutplatz | Steinchen Halme | Steinchen Halme | Halme | ? |
| Eizahl | 1 | 1 | 1 | 2 |

solche von Gryllteisten und Tordalken, und diese wiederum leichter als jene der Trottellummen. Wenn alle Alkenvögel unter den gleichen Bedingungen brüten würden wie Trottellummen, müssten letztere demnach den grössten Bruterfolg haben.

Von besonderem Interesse ist zu prüfen, wie der Formunterschied zwischen Alken- und Lummenei den Bruterfolg beeinflusst. Tordalken und Trottellummen sind nicht nur besonders ähnlich in Körperbau und Brutverhalten und haben etwa gleich grosse und gleich schwere Eier, sondern sie können auch um den Besitz von Brutplätzen miteinander in Konkurrenz treten. Falls also die besondere Form der Trottellummeneier das Abrollen erschwert, hätten auf offenen Gesimsen brütende Lummen einen grösseren Bruterfolg als die Alken. Im Hinblick auf die Populationsentwicklung würde der Lummeneiform demnach ein positiver Selektionswert zukommen.

Unsere Untersuchungen sollen ermitteln, ob der postulierte unterschiedliche Abrollschutz für die Eier der verschiedenen Alkenvogelarten besteht und wirksam wird, wenn wir die Eier von Trottellummen bebrüten lassen.

3. Methode

Wir ermitteln den Abrollschutz der verschiedenen Alkenvogeleier experimentell in Rollversuchen, sowie in Brütversuchen mit Trottellummen auf ihren Brutplätzen.

a) In den *Rollversuchen* verwenden wir erstens Eier von Trottellummen, Tordalken, Papageitauern und Gryllteisten, zweitens verschieden stark kegelförmige Lummeneier und drittens aus Gips hergestellte Tordalken- und Lummeneiatrappen und Kugeln (Abb. 3). Wir fassen die Kugel als ein allseits gleichartig abgerundetes Ei auf und wählen ihre Grösse entsprechend dem grösstmöglichen Querschnitt durch den stumpfen Pol eines Lummeneies (52 mm).

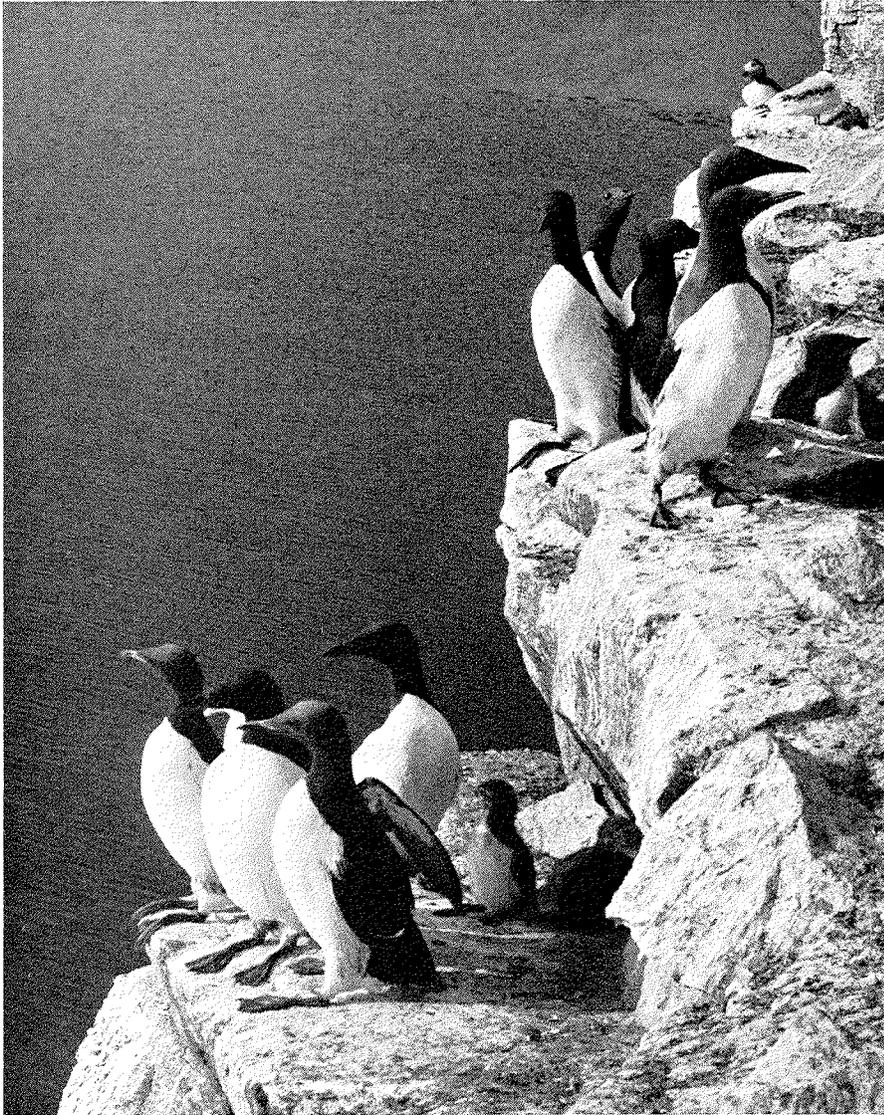


ABB. 1. Lummengesimse

Aus dem Vergleich zwischen Kugel und Eiattrappe und zwischen den Rollbahnen beider Körper wird ermittelt, inwieweit die Form der Rollbahn durch die Form der Eier bedingt ist. Mit dem Einsatz natürlicher und künstlicher Eier wird ferner festgestellt, wie bei gleicher Form des Eies die unterschiedliche Beschaffenheit des Eihaltes die Rollbewegung der Körper beeinflusst (KARTASCHEW 1960).

b) In den *Brutversuchen* werden den Trottellummen die eigenen Eier gegen Gipsattrappen ausgetauscht und deren Abrollverluste bestimmt. Damit ermitteln wir

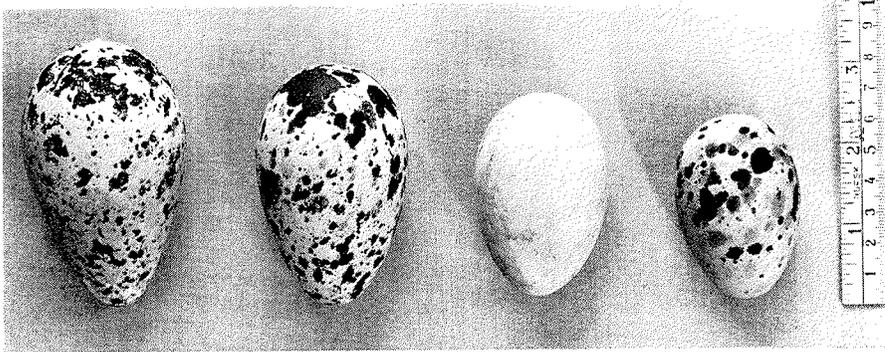


ABB. 2. Eier von Alkenvögeln, von links nach rechts: Trottellumme, Tordalk, Papageitaucher, Gryllsteiste.

die Abrollgefährdung. Aus ihr können wir auf den Abrollschutz schliessen. Die natürlichen Eier halten wir bei $37,8^{\circ}\text{C}$ im Brutapparat und geben sie den Vögeln nach Versuchsabschluss zurück.

Ausser von den Eieigenschaften hängen die Verluste von der Beschaffenheit des Brutplatzes, des Gesimses und dem Verhalten der Vögel ab. Auf welche Weise die Vögel beim Verlassen und Aufsuchen des Brutplatzes die Eibewegung beeinflussen, verfolgt ein Beobachter mit dem Feldstecher aus 40 bis 100 m Entfernung, während sich der Experimentator auf das Gesimse abseilt, die Eivertauschung vornimmt und damit die Vögel veranlasst, das Gesimse vorübergehend zu verlassen.

Eitypus und Abrollgefährdung¹ in Rollversuchen

1. Rollversuche mit Eiern der Alkenvögel

Vorversuche zeigten, dass mehr oder weniger glatte, ca. 20 cm breite und 15 bis 20 % meerwärts geneigte Gesimse ermöglichen, die unterschiedliche Absturzgefährdung der verschiedenen Eiformen der Alkenvögel festzustellen. Wir führen deshalb

¹ Absturzgefährdung

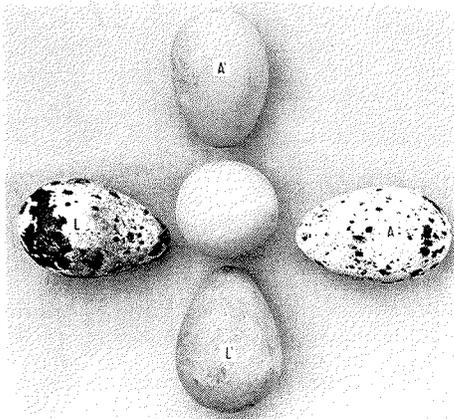


ABB. 3. Lummenei, Alkenei und Attrappen: Ei (L) und Attrappe (L') der Trottellumme, Ei (A) und Attrappe (A') des Tordalks, in der Mitte Kugel.

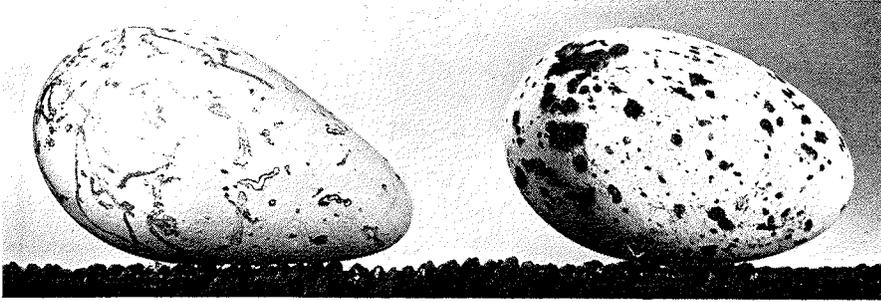


ABB. 4. Kontakt zwischen Unterlage und Ei. Links Trottellummen-Ei, rechts Tordalken-Ei.

die Rollversuche mit je einem Lummen-, Alken-, Papageitaucher- und Gryllteistenei auf solchen Gesimsen durch. In den Experimenten legen wir die Eier nahe dem Fels parallel dazu hin, je 10mal nacheinander den stumpfen Pol nach rechts, dann nach links zur Abrollrichtung orientiert. Der Auflageort wird so gewählt, dass sich das Ei im labilen Gleichgewicht befindet und sich bei einem leichten Anstoss in Bewegung setzt. Über den Gesimserand hinausgeratene Eier fangen wir sofort auf.

Das Lummenei rollt in einem ausgeprägten, ziemlich engen Bogen und kommt bald zum Stillstand. Dabei legt der stumpfe Pol einen längeren Weg zurück als die Eispitze, so dass das Ei aus der Falllinie herausgerät und schliesslich mit dem stumpfen Eipol der Gesimskante zugewendet liegen bleibt (Abb. 5). Das Ei berührt längs eines Teils der Seitenlinie vom stumpfen zum spitzen Eipol die kleinen Gesimseunebenheiten. Dies trägt dazu bei, dass es kaum Kippbewegungen in der Längsachse macht und trotz kleiner Hindernisse dank seiner Masse von 90 g auf der formbedingten Rollbahn verbleibt.

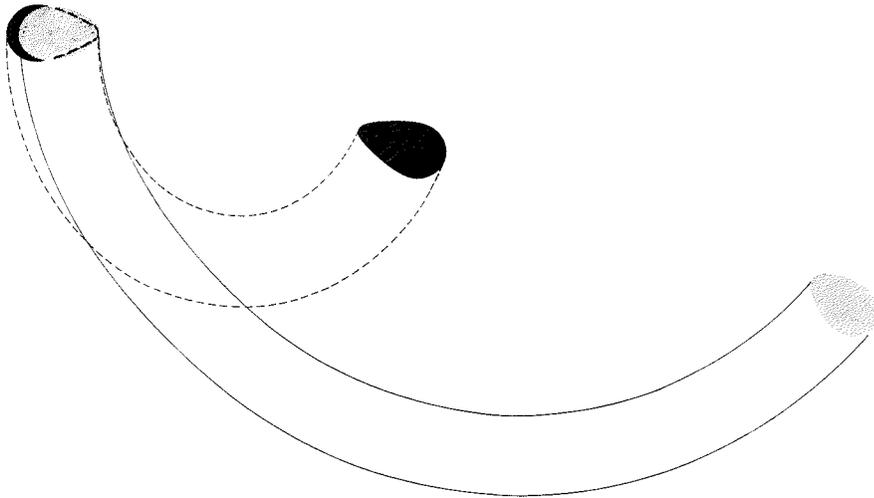


ABB. 5. Rollbahnen des Tordalken-Eies (ausgezogene Linien) und des Trottellummen-Eies (gestrichelte Linien).

Das Alkenei rollt in einem grösseren und gestreckteren Bogen. Da es besonders gegen die Eispitze zu stärker gekrümmt ist als das Lummenei, kommt ein kleinerer Teil der Eioberfläche mit Unebenheiten der Unterlage in Berührung (Abb. 4). Das Alkenei rollt deshalb unruhiger und wird durch Hindernisse etwas leichter von der Rollbahn abgelenkt. Zunehmende Gesimseneigung wirkt sich stärker auf die Rollbewegung des Alken- als des Lummeneies aus; bei einem Neigungsgrad von ca. 20 % beschreibt dieses noch einen ziemlich engen Bogen, das Alkenei rollt aber bereits in stark gestrecktem Bogen ab (Abb. 5).

Das Gryllteistenei rollt ähnlich wie das Alkenei, beschreibt aber entsprechend seiner weniger verjüngten Eispitze einen etwas weiteren Bogen und wird von Hindernissen leichter abgelenkt, da es kleiner und leichter ist.

Das Papageitaucherei bewegt sich oft, wie erwartet, ähnlich einer Kugel, indem es entlang der Falllinie rollt, zuweilen aber auch auf überraschend enger Bahn. Worin diese unerwarteten und von den andern Eiern abweichenden Rolleigenschaften des Papageitauchereies herrühren, ist noch nicht bekannt.

Wie stark absturzgefährdet Tordalken-, Gryllteisten- und Papageitauchereier gegenüber jenen der Trottelummen sind, zeigen die in Tab. 2 zusammengestellten Verluste. In den 400 Versuchen auf 20 Brutplätzen geriet das Lummenei 80 mal

TABELLE 2. Abrollversuche mit Eiern von Alkenvögeln.

| Platz Nr. | In je 20 Versuchen über den Gesimsrand hinausgeratene Eier von | | | |
|------------------------------------|--|---------|-------------|----------------|
| | Trottelumme | Tordalk | Gryllteiste | Papageitaucher |
| 1 | 0 | 15 | 17 | 8 |
| 2 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| 3 | 8 | 12 | 20 | 3 |
| 4 | 0 | 13 | 20 | 20 |
| 5 | 6 | 11 | 13 | 14 |
| 6 | 0 | 3 | 10 | 14 |
| 7 | 0 | 4 | 4 | 13 |
| 8 | 12 | 19 | 20 | 17 |
| 9 | 10 | 10 | 4 | 13 |
| 10 | 0 | 13 | 20 | 15 |
| 11 | 11 | 20 | 20 | 15 |
| 12 | 0 | 5 | 10 | 10 |
| 13 | 0 | 7 | 4 | 0 |
| 14 | 0 | 0 | 7 | 8 |
| 15 | 4 | 4 | 5 | 13 |
| 16 | 0 | 18 | 20 | 20 |
| 17 | 13 | 18 | 20 | 20 |
| 18 | 6 | 11 | 13 | 14 |
| 19 | 10 | 10 | 11 | 5 |
| 20 | 0 | 12 | 12 | 5 |
| total Verluste in 400 Versuchen | 80 | 205 | 250 | 228 |
| in % | 20 | 50 | 62 | 57 |

über die Gesimsekante hinaus, das Alkenei bereits 205 mal und die Eier der beiden andern Arten noch etwas häufiger. Tab. 2 zeigt ausserdem, dass trotz der nach bestimmten Kriterien getroffenen Wahl der 20 Versuchsplätze auf keinem einzigen dieselben Abrollbedingungen vorhanden sind. Auf Platz 8 und 11 rollten die Eier in nahezu allen Versuchen über die Gesimsekante hinaus, auf Platz 2 dagegen nur das Papageitaucherei in einem einzigen Versuch. Bei aller Verschiedenheit der Plätze gilt aber, dass unter allen Eiern der Alkenvögel dasjenige der Trottellumme am wenigsten absturzgefährdet ist.

2. Rollversuche mit formverschiedenen Lummeneiern

Ob alle Lummeneier im Vergleich zu den übrigen Alkenvogeleiern so gut absturzgesichert sind, ist zunächst fraglich, denn unter den Lummeneiern finden sich auch solche, deren Form sich jener des Alkeneies stark nähert. Wie sich Formunterschiede der Lummeneier auf die Verlustraten auswirken, prüfen wir auf 20 weiteren Plätzen, wie oben beschrieben, mit drei Lummeneiern und einem Alkenei. Aus

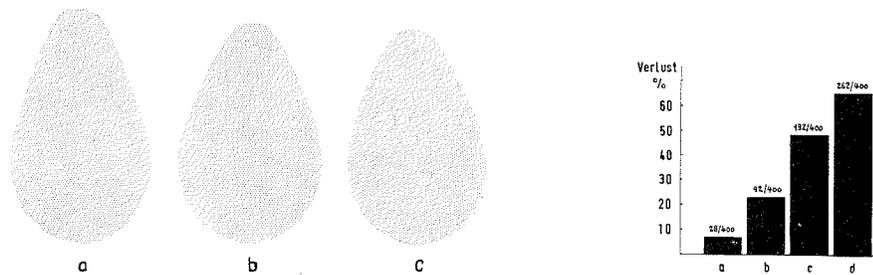


ABB. 6 (links). Formvariationen bei Eiern von Trottellummen: a = Birnenform, b = Mittelform, c = Tordalkenei-ähnliche Form. — ABB. 7 (rechts). Abrollverluste bei verschieden geformten Eiern von Trottellummen: a, b, c wie Abb. 6; d = Tordalkenei. 28/400 = Verlust 28 von 400.

rund 100 Lummeneiern wählen wir hierzu ein ausgesprochen birnenförmiges (a), ein möglichst alkeneiähnliches (c), sowie eines mit einer Mittelform (b, Abb. 6) und vergleichen deren Verlustraten untereinander und mit jener des Alkeneies. Von den beiden Extremformen geraten, entsprechend ihren unterschiedlichen Roll-eigenschaften (Abb. 7), 7 % und 48 % über den Gesimserand hinaus, von der Mittelform 23 %. Die Abrollgefährdung steigt also mit zunehmender Annäherung der Lummeneiform an jene des Alkeneies, erreicht sie aber auch bei der Extremform nicht. Bei gleichen Versuchsbedingungen gehen 65 % Alkeneier verloren, also 17 % mehr als von den alkeneiähnlichsten Lummeneiern. Die Form der Lummeneier besitzt demnach gegenüber derjenigen der Alkeneier immer einen positiven Selektionswert.

3. Rollversuche mit Gipseiern und Gipskugeln

Wie bereits erwähnt, soll geprüft werden, wie die Abrollverluste für Alken- und Lummeneier ausfallen, wenn Trottellummen beide Eitypen an ihren Brutplätzen bebrüten. Um den Ausfall an natürlichen Eiern möglichst tief zu halten, führen

wir die Versuche mit Gipseiern durch. Diese könnten aber trotz gleicher Form und gleichen Gewichts (90 g) andere Rolleigenschaften haben als natürliche Eier, was den Vergleich der Resultate aus den Roll- und Brütversuchen erschweren würde. Jener wird möglich, wenn die Rollversuche nach bekanntem Verfahren auch mit Gipseiern durchgeführt werden.

Tatsächlich bewegen sich Attrappen anders als natürliche Eier. Die Attrappen kommen rascher in Fahrt, bleiben länger in Bewegung, rollen auf gestreckter Bahn und kippen in der Längsachse hin und her. Bei zunehmender Gesimseigung brechen die Attrappen früher aus der Rollbahn aus, drehen sich über den stumpfen Pol und kollern, mehr oder weniger der Fallinie folgend, direkt auf die Gesimsekante zu. Daraus geht hervor, dass die Art der Rollbewegung nicht nur von der Körperform und dem Körpergewicht, sondern auch von der Beschaffenheit des Körperinhaltes bestimmt wird.

Der Inhalt der Gipsattrappen ist kompakt, jener natürlicher Eier dagegen zum Teil mehr oder weniger flüssig. Physikalischen Überlegungen folgend schliessen wir: Im rollenden Ei dreht sich die Flüssigkeit anfänglich weniger rasch als die sie umgebende Schale, so dass Reibungskräfte entstehen, welche die Rollbewegung verlangsamen. Da die Flüssigkeit auch den Kippbewegungen nur verzögert folgt, werden diese bei natürlichen Eiern gedämpft. Die Eier vermögen deshalb die von der Körperform her bedingte Rollbahn auch dann noch einzuhalten, wenn die Attrappen durch Gesimseunebenheiten abgelenkt werden. In den Gipsattrappen und den natürlichen Eiern ist ausserdem die Masse unterschiedlich verteilt. Gegen Ende der Brutzeit vergrössert sich die am stumpfen Eipol gelegene Luftblase; dadurch verlagert sich der Schwerpunkt des Eies gegen die Eispitze (USPENSKI 1950), und er wird noch weiter in gleicher Richtung verschoben durch die Lage des Jungen. Bei gleich geformten Gipseiern liegt der Schwerpunkt im Bereich des stumpfen Poles. Deshalb vermögen natürliche Eier auf geneigten Gesimsen noch auf einer Kreisbahn zu rollen, wenn sich die Attrappen bereits überschlagen.

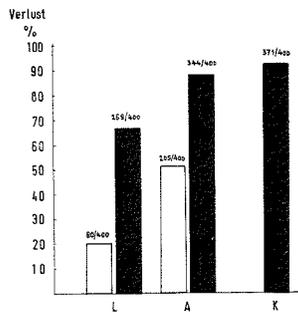


ABB. 8. Abrollverluste bei Eiern (weisse Säulen) und Attrappen (schwarze Säulen). L = Trottellumme, A = Alkenei, K = Kugel. 80/400 = Verlust 80 von 400.

Wie Abb. 8 zeigt, treten denn auch bei künstlichen Eiern grössere Abrollverluste auf als bei natürlichen. Aber auch bei diesen hohen Verlusten zeigt sich, dass die Form des Lummeneies zur Verminderung der Absturzgefahr beiträgt: Es stürzen 20 % weniger Attrappen von Lummen- als solche von Alkeneiern ab. Die Alkeneiform bietet auch ihrerseits einen, wenn auch geringen Abrollschutz. Sie bewirkt, dass 7 % weniger Alkeneiattrappen als Kugeln verloren gehen.

Eitypus und Abrollgefährdung in der Brutsituation

A. Voraussetzungen, Vorbereitungen und Durchführung des Versuches

1. Voraussetzungen

In den bisherigen Versuchen kamen die unterschiedlichen Rolleigenschaften der verschiedenen Eier voll zur Geltung, da wir erstens unter den Brutplätzen der Lummen jene auswählten, die sich zum Experimentieren eigneten, und zweitens die Eier nach leichtem Anstossen unbehindert rollen liessen. Unter natürlichen Bedingungen liegen die Verhältnisse anders: Die Plätze sind vielgestaltiger, die Lummen bringen Eier durch schwaches und starkes Anstossen in Bewegung und halten ausserdem oft in Bewegung geratene Eier mit dem Schnabel auf. Damit stellt sich die Frage, ob der positive Selektionswert der Lummeneiform auf den verschiedenartigen Plätzen und bei der Einwirkung der Bruttiere auf ruhende und bewegte Eier zum Ausdruck kommt. Erst wenn dies zutrifft, kann mit Recht von einem positiven Selektionswert der Form des Lummeneies gesprochen werden. Wir versuchen die Frage dadurch zu lösen, dass wir den Trottellummen ausser den art-eigenen Gipseiern auch solche von Tordalken sowie Gipskugeln zum Bebrüten geben und die Verlustrate der verschiedenen Brutobjekte feststellen.

Aus früheren Untersuchungen ist bekannt, dass jedes Brutpaar ein an den Brutplatz hingelegtes fremdes Ei nur dann störungsfrei bebrütet, wenn dieses gleich gefärbt und gemustert ist wie das eigene. Die Tiere vermögen sich jedoch auf neue Eimerkmale umzustellen (TSCHANZ 1959). Wir haben deshalb zuerst alle Versuchstiere an die Farbe jener Attrappen zu gewöhnen, die wir ihnen an Stelle des eigenen Eies unterzuschieben beabsichtigen.

2. Versuchsvorbereitungen

Wir steigen mit dem Seil gesichert auf 30 Gesimse ab, um einzelne der dort liegenden Eier stufenweise zu übermalen: Sie werden zunächst nur an der Spitze mit grüner oder blauer Deckfarbe gefärbt und dann wieder an den Brutplatz gelegt.

Nach früheren Beobachtungen wirkt die Eiveränderung störend. Die Vögel landen erst, nachdem sie während mehrerer Vorbeiflüge das Gesimse betrachtet haben. An der Kante bleiben sie vorerst stehen, halsen zu ihrem Brutplatz, suchen ihn auf und gehen zunächst einige Male zwischen beiden hin und her, bevor sie das Ei einrollen und es, allerdings zuweilen kopfschüttelnd, bebrüten.

Bis zum nächsten Abstieg haben die Lummen Gelegenheit, sich an die neuen Eimerkmale zu gewöhnen. Im Abstand von je zwei Tagen übermalen wir die Mittelzone und zuletzt den stumpfen Pol des Eies. Schliesslich brüten die Versuchstiere auf vollständig blau oder grün übermalten Eiern.

3. Durchführung des Versuches

Der Versuch gliedert sich in drei Serien. In einer ersten tauschen wir die Eier gegen entsprechend übermalte Attrappen so aus, dass gleichmässig verteilt auf jedes Gesimse Kugeln, sowie Lummen- und Alkengipseier zu liegen kommen. In der zweiten Serie werden die verschiedenen Attrappen ein erstes und in der dritten ein zweites Mal zyklisch vertauscht (Tab. 3). Damit kommen alle Attrappen auf sämtlichen 150 im Versuch verwendeten Brutplätzen zum Einsatz. Bei jeder Vertauschung stellen wir die Verluste fest und ersetzen verloren gegangene Körper durch gleichartige, so dass in jeder Serie je 50 Alken- und Lummengipseier sowie Kugeln verwendet werden.

TABELLE 3. Zyklische Vertauschung der Attrappen auf den Brutplätzen. K = Kugel, L = Lummenei-Attrappe, A = Tordalkenei-Attrappe

| Brutplätze | 1 | 2 | 3 | |
|------------|---|---|---|-----------------|
| 1. Serie | K | L | A | Versuchsbeginn |
| 2. Serie | L | A | K | 1. Vertauschung |
| 3. Serie | A | K | L | 2. Vertauschung |

Die Hälfte aller Versuchstiere (75) (Abb. 9, Gruppe a) lassen wir in der ersten Serie vier Tage und in der zweiten einen Tag ungestört brüten. In der dritten Serie führen wir nach dem ersten Bruttag eine Zwischenkontrolle durch und tauschen am darauffolgenden die Attrappen wiederum gegen die Eier aus, welche während der Dauer des Versuchs im Brutapparat gehalten wurden. Die andere Hälfte der Tiere wird in der ersten Serie nach zwei Tagen ungestörten Brütens täglich bis zur Vertauschung der Körper am 6. Tag kontrolliert (Abb. 9, Gruppe b) und dann gleich behandelt wie die übrigen.

Die Art der Durchführung der Versuche ermöglicht zu prüfen, wie die zeitliche Folge und Häufigkeit von Störungen den Bruterfolg beeinflussen, und wie sich Lage und Beschaffenheit der Brutplätze sowie die verschiedenen Rolleigenschaften der eingesetzten Attrappen auf ihn auswirken.

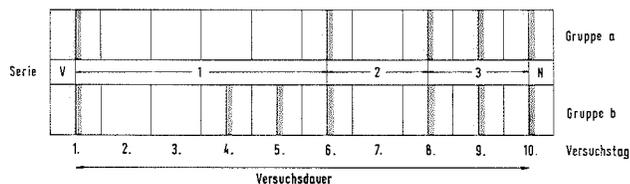


ABB. 9. Häufigkeit und zeitliche Folge der Störungen in den Brutversuchen mit Attrappen. Signaturen: punktiert = Abflug der Vögel beim Abstieg des Experimentators, schraffiert = Rückkehr der Vögel nach erfolgter Störung durch den Experimentator, leer = keine Störung durch den Experimentator, V = vor dem Versuch, N = nach dem Versuch.

B. Einfluss des Brutverhaltens

Normalerweise brüten die Tiere Schulter an Schulter gedrängt felsenwärts auf dem Gesimse sitzend. Sie erheben sich nur selten, etwa zum Sichputzen oder Flügeln, verlassen aber nie den Brutplatz oder lassen das Ei unbedeckt liegen. Selbst während der Brutablösungen wird dieses nur freigegeben, wenn es der Partner mit dem Schnabel von den Füßen des Brütters auf seine eigenen rollt.

Durch unsere Abstiege wird das Brutverhalten der Tiere beeinflusst: Sie beginnen unruhig zu werden, halsen in Richtung der Störung, erheben sich dann halb-

wegs und richten sich ganz auf, wenn etwa der Experimentator mit den Nagelschuhen auf dem Fels aufstösst. Bei weiterer Annäherung weichen die Vögel langsam und so behutsam rückwärts, dass die Füsse das Ei nicht berühren, drehen sich mehrwärts und rutschen hinaus an die Gesimsekante. Rückt der Experimentator noch näher, erheben sich auch die von ihm entfernter brütenden Vögel, suchen die Gesimsekante auf und alle fliegen schliesslich, oft aufgereggt krähen, ab. Sie kehren aber bald wieder zurück, wenn sich niemand mehr auf dem Gesimse befindet.

Wiederholen sich die Abstiege während Tagen, erheben sich die Tiere immer früher und mit schnelleren Bewegungen von ihren Plätzen und fliegen, meist ohne an der Gesimsekante zu verweilen, ab. Die Rückkehr auf das Gesimse verzögert sich, denn die Vögel landen in der Regel erst nach mehrmaligen Kreisflügen oder bleiben sogar über Stunden weg, falls sie sich entfernt vom Fels auf dem Meer niedergelassen haben. Nach der Landung verweilen die Tiere meistens sichernd an der Anflugkante, gehen an ihr entlang hin und her, suchen mehrmals den Brutplatz und wiederum die Gesimsekante auf, bis sie sich schliesslich zum Brüten niederlassen. Die Vögel können durch solch gestörtes Brutverhalten Eiverluste verursachen. Sie weichen z. B. beim Verlassen des Brutplatzes nicht weit genug zurück und stossen deshalb beim Abdrehen mit Fuss, Schwanz oder Flügel an ihr Ei. Gleicherweise können Eier bei gestörtem Aufsuchen des Brutplatzes ins Rollen gebracht werden. Beunruhigte Tiere verlieren zuweilen auch ohne starken Anstoss in Bewegung geratene Eier: Eier, die nicht so zurechtgeschoben werden, dass sie mit dem stumpfen Pol zur Wand gerichtet in einer kleinen Vertiefung liegen, können bereits beim Aufstehen der Brüter ins Rollen geraten. Auf Rollbewegungen reagieren ungestörte Tiere sogleich, indem sie mit dem Schnabel das Ei aufhalten und zurechtschieben, bis es still liegt, oder sich sogleich wieder darauf niederlassen. Durch Störung abgelenkte Tiere reagieren schwächer oder überhaupt nicht; statt aufs Ei achten sie auf den Experimentator und lassen es wegrollen. Eier, die von den Brutplätzen entfernt auf dem Gesimse liegen oder sich an Brutplätzen befinden, über die andere Lummen hinweggehen müssen, um ihre eigenen erreichen zu können, sind besonders gefährdet. Auf fremden Eiern gehen die Lummen herum wie auf Steinen oder irgendwelchen Erhebungen des Gesimses und versetzen ihnen oft kräftige Bewegungsanstösse.

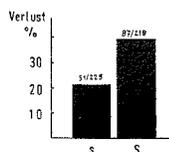


ABB. 10. Total der Attrappenverluste bei schwach gestörten (s) und stark gestörten (S) Tieren. 51/225 = Verlust 51 von 225.

Aktives Anstossen der Eier wie passives Verhalten gegenüber in Bewegung geratenen Eiern wirkt sich auf den Bruterfolg aus, da in beiden Fällen Eiverluste eintreten. Abb. 10 zeigt, dass während 10 Tagen siebenmal gestörte Tiere (Gruppe S) rund doppelt so viele Attrappen verlieren wie Vögel, die im gleichen Zeitraum nur fünfmal gestört wurden, also weniger häufig und in grösseren zeitlichen Abständen (Gruppe s). Aus Abb. 11 geht ferner hervor, dass mit einer Ausnahme in beiden Fällen die Verluste von Serie zu Serie ansteigen. In jeder Serie sind sie für die stärker gestörten Tiere höher.

Ob sich stark und schwach gestörtes Verhalten auf die Verlustraten der beiden Ei-Attrappen und der Kugeln unterschiedlich auswirkt, ist noch zu prüfen (S. 38). Ausserdem ist zu untersuchen, wie sich die Beschaffenheit der Gesimse und die Rolleigenschaften der drei Körper auf die Verluste auswirken.

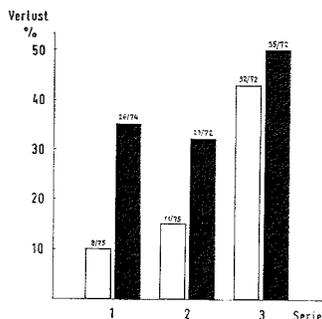


ABB. 11. Attrappenverluste pro Serie bei schwach gestörten (weisse Säulen) und stark gestörten (schwarze Säulen) Tieren. 8/75 = Verlust 8 von 75.

C. Einfluss der Brutplatzbeschaffenheit

1. Beschaffenheit der Brutplätze

Wie bereits erwähnt, befinden sich die Brutplätze der Trottellummen meist auf offenen, hoch über dem Meer gelegenen Felsgesimsen und in Halbhöhlen in Fels- und Graswänden. Kleine Felsunebenheiten oder Mulden im kotdurchtränkten Belag aus Torf und herabgefallenem Material von Dreizehnmöwennestern geben den Eiern an den Brutplätzen etwas Halt. Gleiches bewirken Steinchen und Halme, welche die brütenden Tiere vom Gesimse aufnehmen und vor sich zu Boden fallen lassen (TSCHANZ 1959).

Der Bereich zwischen Brutplatz und Gesimsekante bildet die Rollfläche der Eier. Sie ist von Brutplatz zu Brutplatz, sogar auf demselben Gesimse, etwas verschieden. Kaum einmal stimmen Ausdehnung, Neigung, Bodenstruktur und Beschaffenheit der seitlichen Begrenzung der Rollflächen auf zwei Brutplätzen miteinander überein. Die verschiedenen Komponenten der Rollfläche sind mitbestimmend für die Art und Weise, wie sich ein Ei auf dem Gesimse bewegen und ob es über die Gesimsekante hinausgelangen kann.

2. Einteilung der Brutplätze

Die Einteilung der Brutplätze kann erfolgen nach dem Abrollschutz, den das Ei auf dem Gesimse findet, nach der Beschaffenheit jenes Gesimsebereiches, der die Eiabstürze ermöglicht oder unter Beachtung beider Komponenten. Für die vorliegende Arbeit wählen wir die Einteilung nach Abrollschutz.

Besonders gut sind Eier vor dem Absturz dann geschützt, wenn ihr Wegrollen vom Brutplatz, ähnlich wie bei Nestern, nach allen Seiten hin erschwert ist. Als Abrollerschwerung gelten z. B.: Lage des Eies in einer Mulde, Steine oder ausgeprägte Mulden in Brutplatznähe, entfernter vom Brutplatz liegende Felsblöcke, grosse Entfernung des Brutplatzes von der Gesimsekante oder geringe Neigung des Gesimses. Um die Brutplätze entsprechend der Güte des Abrollschutzes einzustufen zu können, stellen wir uns das Ei im Zentrum eines Quadrates vor, das mit der einen Seite dem Fels anliegt. Durch die Diagonalen des Quadrates werden vier

TABELLE 4. Gruppierung der Plätze nach Abrollschutz.

| Wert der Schutzwirkung | Anzahl Plätze | Gruppe |
|------------------------|---------------|-------------|
| 0 | 0 | exponiert |
| 1 | 28 | |
| 2 | 60 | |
| 3 | 46 | unexponiert |
| 4 | 14 | |
| 5 | 1 | |

Bereiche um das Ei abgegrenzt. Wir betrachten, in wievielen davon das Wegrollen des Eies erschwert ist. Trifft dies für alle vier Bereiche zu, ist das Ei wenig abrollgefährdet. Es befindet sich an einem unexponierten Brutplatz. Dessen Schutzwirkung bewerten wir entsprechend der vier Bereiche mit vier Punkten. Befindet sich das Ei ausserdem in einer Mulde, wird dieser zusätzliche Abrollschutz mit einem weiteren Punkt berücksichtigt. Am schwächsten exponierte Brutplätze erhalten demnach fünf Punkte, am stärksten exponierte null.

Wir bewerten 150 Versuchsplätze der Schutzwirkung entsprechend nach dem angeführten Punktsystem. Tab. 4 zeigt, wie sie sich auf die Gruppen 0 bis 5 verteilen. Der grösste Teil der Plätze entfällt auf die Gruppen 2 (40 %) und 3 (30 %). Für die vorliegende Untersuchung fassen wir alle Plätze mit 2 und weniger Punkten als «exponiert» (E) und alle mit 3 und mehr Punkten als «unexponiert» (e) zusammen.

3. Abrollgefährdung

Auf exponierten Plätzen geraten Eier leicht in Bewegung, wenn sie von den Vögeln mit dem Fuss, Schwanz oder Flügel berührt werden, rollen unbehindert der Gesimsekante zu und stürzen ab, bevor es den erregt krähen Lummeln gelingt, sie mit dem Schnabel aufzuhalten. Auf unexponierten Plätzen bleiben sie dagegen entweder am Brutplatz liegen oder werden, in Bewegung geraten, von Mulden

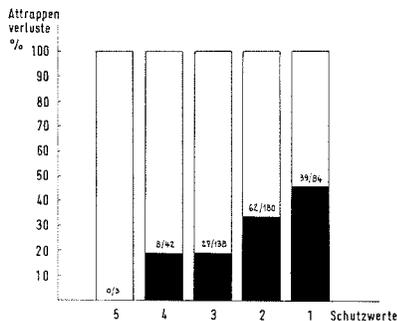


ABB. 12. Attrappenverluste auf Plätzen mit verschiedenem Abrollschutz. Schwarz = vom Gesimse abgerollt, weiss = auf dem Gesimse verblieben. 0/3 = Verlust 0 von 3.

und Steinen gebremst. Auf breiten Gesimsen können die Eier einen Bogen beschreiben und dann zur Ruhe kommen. Das gibt den Lummeln Gelegenheit, sich zum Ei hinzubegeben, es einzurollen und mit ihm an den Brutplatz zurückzurutschen. Abb. 12 zeigt, dass die Verluste mit zunehmender Exponiertheit der Plätze ansteigen, und auf den exponierten (Gruppen 1, 2) insgesamt 38 % aller Attrappen verloren gehen, auf den unexponierten (Gruppen 3, 4, 5) nur 19 %.

D. Brutverhalten, Brutplatzbeschaffenheit und Abrollgefährdung

Wir haben eben gezeigt, dass die Verluste auf exponierten Plätzen (E) besonders hoch sind und fanden früher (S. 35), dass Vögel mit gestörtem Brutverhalten (S) mehr Attrappen verlieren als ruhig brütende. Demnach ist zu erwarten, dass sich Störungen bei exponiert brütenden Tieren besonders stark auf die Eiverluste auswirken, ruhig (s) auf unexponierten Plätzen (e) brütende Tiere dagegen nur geringe Verluste erleiden.

TABELLE 5. Multiplikative Kombination der Wirkung von Störung und Exponiertheit. s = schwach gestört, S = stark gestört, e = unexponiert, E = exponiert, V = Versuchsergebnis in %, W = erwartetes Ergebnis in %.

| | s | | S | |
|---|----|----|----|----|
| | V | W | V | W |
| e | 10 | 14 | 26 | 25 |
| E | 28 | 29 | 50 | 49 |

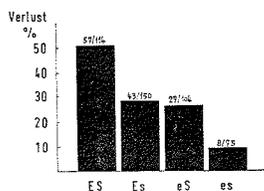


ABB. 13. Attrappenverluste in Abhängigkeit von Exponiertheit und Störung. E = stark exponierte, e = unexponierte Brutplätze; S = stark gestörte, s = schwach gestörte Tiere. 57/114 = Verlust 57 von 114.

Wie aus Abb. 13 ersichtlich ist, entsprechen die Versuchsergebnisse der Erwartung: Tiere der ersten Gruppe (E · S) verlieren 50 % (57 von 114), jene der zweiten (e · s) nur 10 % (8 v. 75) der Attrappen. Die Verluste der schwach gestört auf exponierten Plätzen (E · s) brütenden Tiere betragen 28 % und jene der stark gestört auf unexponierten Plätzen (e · S) brütenden 26 %. Von besonderem Interesse ist festzustellen, ob Exponiertheit des Platzes und Beunruhigung der Vögel als Störungen additiv oder multiplikativ zusammenwirken. Wie Tab. 5 zeigt, entsprechen die prozentualen Verluste aus unseren Versuchen in den vier Kombinationen e · s 10, e · S 26, E · s 28 und E · S 50 % in hohem Masse der Wahrscheinlichkeit, dass sich beide Störfaktoren (E und S) multiplikativ kombinieren.

Dem Ergebnis, dass sich voneinander unabhängig auftretende Störfaktoren auf einen biologischen Prozess multiplikativ auswirken, dürfte allgemeingültige Bedeutung zukommen.

E. Einfluss des Brutverhaltens, der Brutplatzbeschaffenheit und der Eitypen

Entsprechend unserer Versuchsanlage werden die drei Testtypen — Lummenei-, Alkeneiattrappe und Kugel — von schwach (s) oder stark gestörten Lummen (S) auf exponierten (E) oder nicht exponierten Plätzen (e) bebrütet. Der Einfluss der Eibeschaffenheit auf den Bruterfolg kann demnach in den vier Brutsituationen E · S, e · S, e · s und E · s zur Geltung kommen. Wir vergleichen zuerst den Bruterfolg für Lummen- und Alkenei.

Wie Abb. 14 zeigt, gehen bei stark gestörten Tieren sowohl auf exponierten (ES) als auch auf unexponierten Plätzen (eS) etwa gleich viele Attrappen von Lummen- wie Alkeneiern verloren. Gleiches trifft zu bei schwach gestörten Lummen, die auf unexponierten Plätzen brüten (es): Lummeneier 2 von 24, Alkeneier 1 von 26. Dagegen stürzen doppelt so viele Alken- als Lummenei-Attrappen ab bei wenig gestörten Vögeln auf exponierten Plätzen (Es). Die unterschiedlichen Rolleigenschaften der beiden Eiformen wirken sich also auf die Attrappenverluste bei den Tieren der E · s-Gruppe aus. Ob sie sich auch auf die Verluste bei den andern drei Gruppen auswirken könnten, lässt sich nach den bisherigen Versuchen nicht entscheiden.

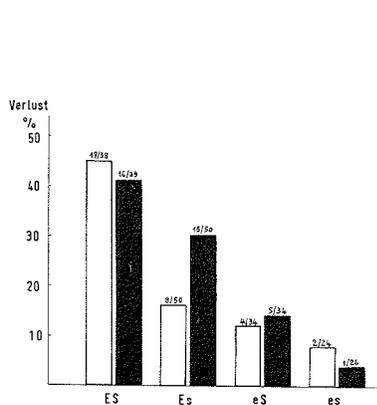


ABB. 14. Verluste von Lummenei-Attrappen (weisse Säulen) und Alkenei-Attrappen (schwarze Säulen) in Abhängigkeit von Exponiertheit der Brutplätze und Störung der Tiere. Abkürzungen wie Abb. 13. 17/38 = Verlust 17 von 38.

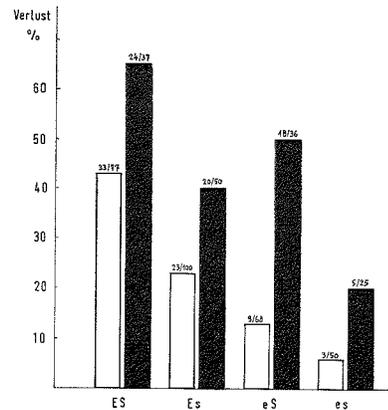


ABB. 15. Verluste von Eiattrappen (weisse Säulen) und Kugeln (schwarze Säulen) in Abhängigkeit von Exponiertheit der Brutplätze und Störung der Tiere. Abkürzungen wie Abb. 13. 33/77 = Verlust 33 von 77.

Beim Vergleich der Verluste an Kugeln und Eiattrappen zeigt sich jedoch klar, dass die Rolleigenschaften des Brutobjektes den Bruterfolg beeinflussen, gehen doch bei den Tieren aller Gruppen mehr Kugeln verloren als Attrappen (Abb. 15). Kugeln setzen sich nicht nur leichter in Bewegung als Eier und folgen der Falllinie besser, sondern sie kommen auch rascher in Fahrt. An sich sind die Lummen so geschickt, dass sie mit dem Schnabel auch eine Kugel über eine geneigte Fläche und selbst über Hindernisse hinweg zu transportieren vermögen. Die Vögel werden aber überrascht von der Schnelligkeit, mit der die Kugeln davonrollen. Meistens reagieren die Lummen zu spät, sie können sie deshalb trotz Nacheilen nur selten vor dem Absturz bewahren.

Diskussion

Trottellummen brüten häufig, Tordalken zuweilen, auf schmalen, meerwärts geneigten Felsbändern. Nestbau fehlt beiden Arten. Die Eier können oft leicht vom Brutplatz wegrollen und laufen Gefahr, über den Gesimserand hinauszugeraten. Diese Gefahr wird durch die formbedingten Rolleigenschaften der Eier ver-

ringert, wie der Vergleich der Verluste an Eiattrappen und Gipskugeln zeigt. Der geringere Attrappenverlust beweist, dass die Eiform den Bruterfolg beider Arten begünstigt.

Alken- und Lummeneier besitzen ebenfalls unterschiedliche Rolleigenschaften. Sie bewirken, dass Lummeneier weniger abrollgefährdet sind. Unterschiedliche Abrollgefährdung liess sich in Rollversuchen und in Brütversuchen mit schwach gestörten, auf exponierten Plätzen brütenden Lummen nachweisen. Dass in allen andern Fällen gleich viel Alken- wie Lummeneier abrollen, mag den tatsächlichen Verhältnissen entsprechen; möglicherweise liessen sich die Unterschiede der geringen Verluste wegen nicht erfassen. Sicher vermögen unterschiedliche Rolleigenschaften bei stark gestörten Tieren die Grösse der Verlustraten weniger zu beeinflussen als bei ruhig brütenden, denn scheu gewordene Lummen versetzen den Eiern häufig einen starken Stoss. Dadurch erhalten Alken- und Lummeneier eine Anfangsgeschwindigkeit, bei der sich die formbedingten Rollbahnen gar nicht auszubilden vermögen. Besonders auf stärker geneigten Gesimsen überschlagen sich die Eier und kollern in der Fallinie über den Gesimserand hinaus.

Um festzustellen, bei welchen Gesimseigungen und welcher Entfernung der Eier von der Gesimsekante sich der unterschiedliche Verlauf der Rollbahnen von Alken- und Lummeneiern auf die Eiverluste auswirken könnte, müsste die Beschaffenheit der ungeschützten Bereiche besonders untersucht werden. Insbesondere wäre festzustellen, wie Neigung der Rollfläche, Entfernung der Eier von der Gesimsekante und formbedingte Rollbahn sich in verschiedenartigen Kombinationen auf die Verluste von Alken- und Lummeneiern auswirken.

Die bisherigen Ergebnisse mit Attrappen zeigen jedoch bereits, dass bei Trottellummen dank der besonderen Form ihrer Eier der Bruterfolg grösser wäre als bei Tordalken, wenn beide auf exponierten Plätzen wenig gestört ihre eigenen Eier bebrüten würden. Aus den Ergebnissen der Rollversuche mit Attrappen und natürlichen Eiern geht ausserdem hervor, dass der Erfolgsunterschied unter natürlichen Bedingungen noch deutlicher zugunsten der Lummen ausfallen müsste. In diesen Versuchen ist noch nicht berücksichtigt, dass bei Trottellummen der Bruterfolg nicht nur durch die Eiform, sondern zusätzlich noch durch das besondere Brutverhalten dieser Vögel gesichert wird: Die Brutpartner verlassen normalerweise das Ei nie und lassen es selbst bei Brutablösungen nicht unbedeckt auf dem Fels liegen. Das tun jedoch die Tordalken, bei denen kein Ablösungszeremoniell ausgebildet ist. Bei ihnen würde die zusätzliche Sicherung also wegfallen und damit die Möglichkeit, dass Eiverluste eintreten können, vergrössert.

Da Trottellummen wie Tordalken über Jahre am gleichen Platz brüten, hätten Alken, die exponiert gelegene Plätze bevorzugen, eine geringere Fortpflanzungsrate als Trottellummen. Sie kämen dadurch nicht in die Lage, falls die Nachkommen sich zum Brüten gleichartige Plätze suchen wie die Eltern, auf diesen Plätzen Trottellummen in grösserer Zahl zu konkurrenzieren.

In der Konkurrenz um den Besitz von Brutplätzen setzen sich die Alken gegenüber den Lummen durch: Ein Alkenpaar, das sich auf einem Gesimse ansiedelte, welches während zehn Jahren von drei Lummenpaaren besetzt war, verwehrte den Lummen den weitem Zutritt. Versuchten die Tiere sie aufzusuchen, verliess der brütende Alke das Ei und verjagte sie, selbst wenn die Vögel mehr als einen Meter von ihm entfernt standen. Das Alkenpaar brütete im ersten Jahr erfolgreich, verlor aber im zweiten das Ei.

Vertriebene Lummen können auf Gesimse ausweichen, die so exponiert liegen, dass es Alken nicht möglich wäre, darauf erfolgreich zu brüten. Wir fanden in den Brütversuchen, dass auf solchen Gesimsen sich die unterschiedlichen Rolleigenschaften von Lummen- und Alkeneiern am stärksten auswirken. Die Unterlegenheit der Lummen gegenüber den Alken in der Konkurrenz um den Besitz von Brutplätzen wird kompensiert durch den grösseren Abrollschutz, den die Lummeneier geniessen, und damit wird die Arterhaltung gewährleistet.

ZUSAMMENFASSUNG

In der vorliegenden Arbeit wird untersucht, wie sich die Beschaffenheit des Brutplatzes, der Eier und das arttypische Brutverhalten auf den Bruterfolg von Trottellummen auswirken. Insbesondere wird geprüft, inwieweit der Bruterfolg von der besonderen Form des Lummeneies abhängig ist.

Rollversuche mit Eiern aller auf Vedöy brütenden Alkenvögel zeigen, dass sich die Lummeneier auf dem engsten Bogen bewegen. Gipsattrappen von Lummeneiern beschreiben ebenfalls einen engeren Bogen als solche von Alkeneiern. Kugeln folgen der Fallinie, sie gehen am häufigsten verloren, Lummeneier geraten am wenigsten über den Gesimsrand hinaus (S. 28—32).

Die Ausbildung der typischen Rollbahn ist ausser von der Form auch abhängig vom Inhalt des rollenden Körpers (Eier z. T. flüssig, Gipsattrappen fest) und von seiner Massenverteilung (Schwerpunktlage) (S. 32). Anfangsgeschwindigkeit (Anstoss), Beschleunigung (Gesimseneigung), zusätzliche Stösse (Hindernisse auf der Rollbahn) und Grösse der Rollfläche (Kantennähe) sind mitbestimmend für den Verlauf der formbedingten Rollbewegung (S. 36).

Unter natürlichen Bedingungen stabilisiert und bremst der Ei-Inhalt die Eibewegung. Gegen Ende der Brutzeit bewirkt die Verlagerung des Schwerpunktes im Lummenei gegen die Eispitze zu eine Verengung der Rollbahn.

Wenn stark beunruhigte Tiere mit dem Schwanz, Flügel oder Fuss an die Eier stossen, werden die Verluste besonders gross. Sie sind klein bei wenig gestört brütenden Tieren (S. 34—36).

Auf stark exponierten Brutplätzen gehen viele, auf wenig exponierten wenig Eier verloren (S. 37).

Beunruhigung der Tiere und Exponiertheit der Plätze setzen einzeln den Bruterfolg herab. Die Einzeleffekte der beiden Störfaktoren wirken gleichzeitig auftretend nicht additiv, sondern multiplikativ (S. 38).

Bei wenig beunruhigten, auf exponierten Plätzen brütenden Tieren wirken sich die formbedingten Unterschiede der Rollbewegung von Lummen- und Alkenei aus: der Bruterfolg für die Lummenei-Attrappe ist grösser als für die Alkenei-Attrappe. Am kleinsten ist er für Kugeln (S. 39).

Die Lummeneiform besitzt demnach gegenüber der Form des Alkeneies einen positiven Selektionswert.

Seine Auswirkung auf die Populationsentwicklung in der Auseinandersetzung mit Tordalken wird diskutiert (S. 39—41).

SUMMARY

This study examines how the characteristics of the breeding place, the eggs and the species typical breeding behaviour influence the reproductive success of Guillemots. In particular, we tested to what extent the breeding success depends on the special form of the egg.

Eggrolling tests: Using eggs of Guillemot, Razorbill, Puffin and Black Guillemot, it was found that Guillemot eggs describe the narrowest arc. Further, plaster dummies of Guillemot eggs follow a narrower arc than similar dummies of Razorbill eggs. Balls follow the line of fall and usually get lost. On the other hand, Guillemot eggs fall over the ledge least frequently.

Aside from the form, the typical rolling path depends on the content of the rolling object (e.g. partially liquid eggs, solid plaster dummies, etc) and on the distribution of its mass (localization of the center of gravity). The initial speed (impulse), acceleration (incl-

nation of the ledge), additional jostling (obstacles in the way) and size of the roll surface (proximity of borders) are additional factors which determine the course of the form-dependent rolling movement.

Under natural conditions the egg content brakes the movement. Towards the end of the breeding season, the displacement of the center of gravity towards the tip of the Guillemot egg makes the rolling course narrower.

When highly disturbed animals bump against their eggs with their tails, wings or feet, there are large losses. Losses are small when the animals are not disturbed.

In exposed breeding places the loss of eggs is large; with little exposure the loss is small.

Disturbance of the animals and exposure of the breeding places act separately to diminish the breeding success. If these two factors occur simultaneously, their effects are not combined in an additive way, but in a multiplicative way.

Among little disturbed birds which breed in exposed places the form-dependent differences of the rolling movement of the Guillemot egg and the Razorbill egg appear: The breeding success is greater for the Guillemot egg than for the Razorbill egg. It would be smallest for ballshaped eggs.

Accordingly, the form of the Guillemot egg possesses a greater selective value than the Razorbill egg.

The form effects of the eggs on population development is discussed in relation to Razorbills.

LITERATUR

KARTASCHEW, N. N. (1960): Die Alkenvögel des Nordatlantiks. Neue Brehmbücherei 257.
TSCHANZ, B. (1959): Zur Brutbiologie der Trottellumme (*Uria aalge aalge* Pont.). Behaviour 14: 1—100.

USPENSKI, W. S. (1950): Adaptive Züge des Eis der Dickschnabellumme. Naturschutz 11: 95—100.

Zoologisches Institut der Universität, Sahlistrasse 8, 3000 Bern

Zur Biologie des Dreizehenspechtes *Picoïdes tridactylus* L.

2. Beobachtungen zur Mauser

von KLAUS RUGE, Basel/Ludwigsburg

Die im Rahmen meiner vergleichenden Untersuchungen an Spechten ausgeführten Beobachtungen über die Juvenil- und Adultmauser des Dreizehenspechtes bildeten zugleich eine der Hauptaufgaben bei der feldbiologischen Bearbeitung dieser Art. Bezeichnend für *Picoïdes* ist die extreme Reduktion der jugendlichen inneren Handschwingen. Die äusseren Handschwingen sowie die Armschwingen und Steuerfedern sind ähnlich ausgebildet wie beim Buntspecht *Dendrocopos major*.

Die Grundzüge der Picinen-Jugendmauser sind bekannt. Eine vorzügliche Übersicht bietet die Darstellung von STRESEMANN (1966). Bei den Spechtarten der Holarktis sind gewöhnlich die beiden innersten Handschwingen der ersten Federgeneration verkürzt und werden schon vor dem Verlassen der Bruthöhle oder unmittelbar danach vermausert. Eine Sonderstellung nimmt der Dreizehenspecht ein (HEINROTH 1933). Die von den HEINROTH's aufgezogenen Jungvögel waren zwei bis vier Tage vor dem Ausfliegen der Höhle entnommen worden. Trotzdem waren schon die Handschwingen 1 bis 5, bei einem Vogel sogar noch Handschwinge 6 vermausert. Der Zeitpunkt des Federwechsels und die Grösse der inneren Jugend-Handschwingen blieben HEINROTH allerdings unbekannt. Über wei-