

*Der Ornithologische Beobachter 73: 1—10 (1976)*

## Zur Beziehung des Tordalken *Alca torda* zur Nestumgebung

von PAUL INGOLD<sup>1</sup>

Abteilung für Verhaltensforschung des Zoologischen Instituts der Universität Bern

### Einleitung

#### *Ausgangslage und Problemstellung*

Wenn Vögel zu ihrem Nest und ihren Eiern zurückkehren, könnten ihnen möglicherweise Umgebungsmerkmale und, je nach Art, Merkmale der Höhle, des Nests und/oder der Eier, eventuell auch kinästhetische Erinnerung zur Orientierung dienen. Einzelne dieser Komponenten könnten auch für das Brüten wichtig sein. Wie diese wirken, kann festgestellt werden, indem man sie versetzt, verändert oder entfernt und schaut, wo z. B. ein Vogel landet, wo er hingeht und wo er schliesslich brütet.

Experimente, in denen das Nest mit den Eiern an einem neuen Ort geboten wurde, führten LASHLEY (1915) an Noddi- und Russeeschwalben, KÖHLER (1940) an Sandregenpfeifern, TINBERGEN (1953) und GOETHE (1937) an Silbermöwen, POULSEN (1953) an einer Saatgans, MEISE (1933) an einem Hausspatz und GROEBBELS (1937) an einem Raubwürger durch. All diese Vögel suchen zuerst den alten Nestort und erst danach Nest und Eier auf. Sandregenpfeifer orientieren sich dabei an Merkmalen der Nestumgebung (KÖHLER 1940; LAVEN 1949). Silbermöwen finden den Nestort trotz stärkster Veränderung der Umgebung, offenbar sind sie im Stande, sich kinästhetisch zu orientieren (GOETHE 1937). Sandregenpfeifer, Silbermöwen und Raubwürger bebrüten schliesslich ihre Eier am neuen Ort, nicht aber Noddi- und Russeeschwalben, bei denen der Nestort stärker wirkt als Nest und Eier zusammen. Lachmöwen wurden das Nest, das Gelege und der Nestort getrennt und in Kombination miteinander geboten. Suchen Lachmöwen aus der Luft, überwiegt in monotoner Umgebung die Wirkung des Nests gegenüber jener der Eier und des Nestortes (TSCHANZ 1972), in merkmalsreicher Umgebung dominiert die Wirkung des Nestortes (TSCHANZ mdl.). Wenn die Möwen brüten wollen, wirken die Eier am stärksten (TSCHANZ 1972; KIRKMAN 1937).

In einer eingehenden Analyse stellte HIRSBRUNNER (unv.) fest, dass Wellensittiche sich bei der Rückkehr hauptsächlich an Lagemerkmalen des Nistkastens, also an der Umgebung, daneben auch an Marken der Kastenaussenwände orientieren. Wie lange inspiziert und ob danach eingeschlüpft wird, hängt ausser von Umgebungsmerkmalen und Merkmalen des Kastenaüssern auch von solchen des

<sup>1</sup> Mit Unterstützung des Schweizerischen Nationalfonds Nr. 3440 und 3.8560.72. Die Arbeit ist Teil der 1962—65 durchgeführten Untersuchung zum Verhalten des Tordalken gegenüber Nestumgebung, Ei (unver.) und Küken (INGOLD 1973). Frau M. HIRSBRUNNER danke ich herzlich für die kritische Durchsicht und Frau V. CHRISTEN für die Reinschrift des Manuskripts sowie Herrn M. TARDENT und Herrn R. LÉVÊQUE für das Abfassen des Résumés.

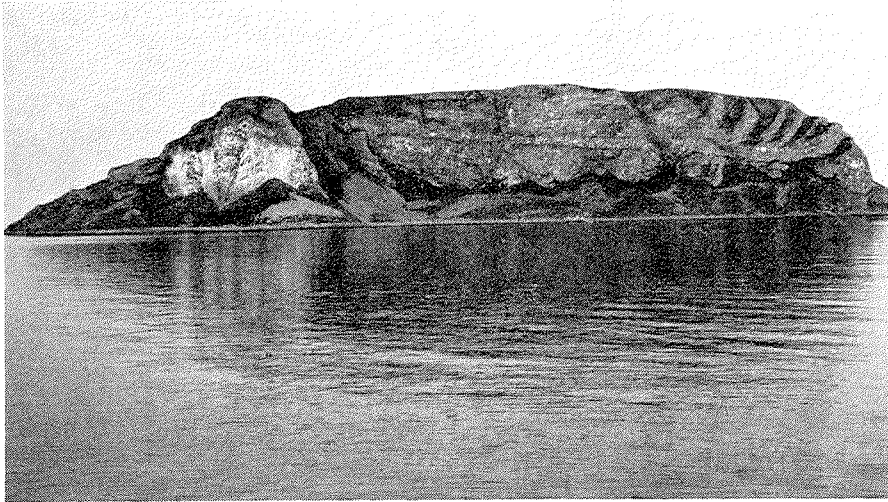


ABB. 1. Blick von Nordwesten her auf die ungefähr 1600 m lange, bis 1000 m breite und 200 m hohe Insel Vedöy in Norwegen ( $67^{\circ}30' N$ ,  $12^{\circ}E$ ). Die Tordalkenbruthöhlen und -nischen befinden sich in steilen, mit Graspartien durchsetzten Wänden. Solche gibt es oberhalb der auf der linken Bildseite sichtbaren hellen Felswand und besonders reichlich in allen Höhenlagen der nach rechts anschliessenden Längswand.

Kastenninnern (Nest, Eier, Merkmale der Wände) ab. Merkmale des Innern bestimmen hauptsächlich, ob ruhig gebrütet wird, Umgebungsmerkmale haben in diesem Fall keine Wirkung mehr. Nach BÖHRINGER (1960) orientieren sich Mehlschwalben beim Rückflug an Merkmalen der Scheune, aus einem Meter Distanz dann an solchen des Nestes. Mehlschwalben stellen also bereits während des Anfluges von Umgebungsmerkmalen auf Nestmerkmale um. Insbesondere die Untersuchung von HIRSBRUNNER zeigt, dass von der Rückkehr bis zum Brüten unter Umständen mehrere Phasen zu unterscheiden sind, in denen sich der Vogel je an verschiedenen Komponenten orientiert, wobei das Schwergewicht doch auf einer einzigen liegen kann. Für die Rückkehr ist festzuhalten, dass sich die meisten bisher untersuchten Arten hauptsächlich nach dem Nestort richten und sich dazu an der Umgebung (nachgewiesen für Sandregenpfeifer, Lachmöwe, Mehlschwalbe, Wellensittich) und kinästetisch (Silbermöwe) orientieren. Für das Brüten richten sie sich dagegen in erster Linie nach Komponenten der Nestsituation selbst, nach den Eiern, dem Nest und/oder dem Höhleninnern, wobei die Wirkung einzelner Komponenten bisher bei Lachmöwen und Wellensittichen nachgewiesen worden ist.

Möglicherweise ist in allen Situationen die Wirksamkeit der Komponenten u. a. davon abhängig, wie markant sie sind. So richten sich Lachmöwen bei der Rückkehr im einen Fall nach dem Nest, im andern nach dem Nestort (s. oben). Silbermöwen sollen in monotoner Umgebung eher veranlasst werden können, vom alten Nestort entfernt zu brüten, als in einer Umgebung mit auffälligen Marken (TINBERGEN 1951). Bei Noddi- und Russeeschwalben, welche für das Brüten am Nestort festhalten, sollen die Nester benachbarter Paare wichtige Umgebungsmerkmale sein: Vogel, die ihr Nest in dichtbesiedelten Teilen der Kolonie haben,



ABB. 2. Links eine überdachte Tordalken-Brutnische. Die übrigen Vögel sind zum Teil Partner in der Nähe brütender Tiere.

zeigen stärker gestörtes Verhalten bei geringer Verschiebung des Nestes als solche aus dünnbesiedelten Kolonieteilen (LASHLEY 1915).

Unsere Untersuchungen auf Vedöy (Lofoten, Norwegen) sollten zeigen, wie sich diesbezüglich Tordalken verhalten, deren Nest sich in besonders markanter Umgebung befindet. Auf Vedöy brüten Tordalken in steilen, mit zerklüfteten Felsen durchsetzten Graswänden (Abb. 1). Die meisten Nester liegen in geräumigen Höhlen, ein Teil befindet sich in überdachten Nischen und auf offenen Gesimsen (von 100 kontrollierten Nestern fanden sich 76 in Höhlen mit ein bis zwei grossen Öffnungen, 20 in überdachten Nischen und 4 in Nischen ohne Überdachung oder auf freien Gesimsen). Das Nest besteht häufig aus einer leichten Mulde und einigen Steinchen und Halmen, zum Teil auch nur aus einer Mulde oder etwas Nistmaterial. Vereinzelt hebt sich die Stelle, an der das Ei liegt, durch keines dieser Merkmale vom übrigen Höhlen- oder Nischenboden ab (von 100 kontrollierten Höhlen und Nischen enthielten 60 Nestmulde und Nistmaterial, 21 nur eine Nestmulde, 14 nur Nistmaterial und 5 weder Mulde noch Nistmaterial). Im folgenden verwenden wir der Einfachheit halber den Begriff «Nest», auch wenn er nicht besonders zutreffend ist. Zur Nestumgebung gehören der umliegende Höhlen- oder Nischenboden und die reich strukturierten Wände mit Eingang, Löchern und Spalten. Der Boden ist meist mehrfach grösser als das

Nest. Das Ei könnte also vom Raumangebot her auch an einer anderen Stelle bebrütet werden (Abb. 2, 3).

Die beiden Partner eines Paares lösen einander ab. Der nichtbrütende Vogel verbringt die meiste Zeit auf dem Meer. Bei der Rückkehr fliegt er gezielt die Bruthöhle oder -nische an. Abgelöst wird wie folgt: der Nichtbrüter begibt sich zum brütenden Partner, dieser steht auf, geht vom Ei weg und der Nichtbrüter nimmt das Ei an. Das brütende Tier kann aber auch vom Ei weggehen, wenn der Partner am Eingang erscheint. Der Nichtbrüter begibt sich gleich oder nach Kontakten mit dem Partner zum Ei hin, schiebt sich darüber und brütet. Im Verlauf des Brütens kann der Tordalk wegen einer Störung den Eingang aufsuchen und manchmal sogar abfliegen, zurückkehren, dann gleich wieder zum Ei hingehen, es annehmen und weiterbrüten. Es gibt also oft Situationen, in denen der ablösende oder brütende Vogel Nest und Ei ohne Partner vorfindet, so dass er sich im Höhlen- oder Nischeninnern nur nach Merkmalen der Nest-situation (Nest, Ei) oder der Umgebung orientieren kann.

Den geschilderten Verhältnissen entsprechend stellen sich zwei Orientierungsprobleme: (1.) Wie findet der Tordalk unter den zahlreichen Höhlen und Nischen am Felsen die seine? (2.) Wonach richtet er sich: (a) Wenn er sich vom Eingang der Höhle oder Nische aus zum Ei begibt? (b) Wenn er brütet? Unser Beitrag gilt dem zweiten Problem.

### *Methode*

Wir führen folgende Versuche durch:

1. *Verlegungsversuch 1*: Das Ei wird 15—20 cm vom Nest verlegt, es ist von ihm aus also noch erreichbar.
2. *Verlegungsversuch 2*: Das Ei wird 30—50 cm vom Nest verlegt, ist von ihm aus nicht mehr erreichbar.
3. *Verlegungsversuch 3*: Ei und Nistmaterial werden 30—50 cm vom Nestort entfernt in eine neue Mulde gelegt, die alte wird zugedeckt.
4. *Veränderungsversuch 1*: Die Nestumgebung wird durch Wegnehmen oder Hinlegen eines faustgrossen Steines leicht verändert. Im übrigen wie Verlegungsversuch 3.
5. *Veränderungsversuch 2*: Die Nestumgebung wird, je nach sich bietenden Möglichkeiten, durch Schliessen einer grossen Öffnung, Erweitern eines Loches oder teilweise Schliessen oder Öffnen des Eingangs, stark verändert. Im übrigen wie Verlegungsversuch 3.

Jeder der fünf Versuche wird an 20 Plätzen durchgeführt. In jeder Serie wird an möglichst vielen beobachtbaren Plätzen (je 3—6) festgestellt, wohin der Tordalk im Höhlen- oder Nischeninnern geht und wie er sich verhält. Fünf Stunden nach Versuchsbeginn wird an allen Plätzen kontrolliert, wo sich das Ei befindet und ob es bebrütet wird (Prüfen der Temperatur).

### Ergebnisse

#### *Verlegungsversuch 1*

Kurz nach der Rückkehr suchen die Tiere das Nest auf, drehen sich mit tiefgehaltenem Schnabel um die eigene Achse, flügeln und gähnen zuweilen, wenden sich dann gleich dem verlegten Ei zu und transportieren es zum Nest. Sie tun dies auf zweierlei Arten: (a) Der Tordalk rollt mit dem Schnabel das Ei vom Nest



ABB. 3. Tordalkenhöhle mit weitem Eingang. Das Ei ist von Steinchen umgeben, eine Mulde fehlt hier.

aus zu sich hin (Abb. 4). (b) Der Vogel begibt sich zum Ei, lässt sich darauf nieder, brütet kurz, steht auf, flügelt dabei mehrmals und schiebt sich unter Mit Hilfe des Schnabels mit dem Ei näher zum Nest (Abb. 5). Er brütet erneut nur kurz, steht wieder auf und rutscht abermals ein Stück weit gegen das Nest. Das wiederholt sich, bis das Nest erreicht ist. Bei der Kontrolle liegt an allen 20 Versuchsplätzen das Ei wieder bebrütet im Nest.

Tordalken können ihr verlegtes Ei also nach Graugansart (LORENZ & TINBERGEN 1938), wie es die bis anhin untersuchten Vögel im allgemeinen tun (POULSEN 1953), oder davon abweichend transportieren. Die zweite Variante hat Ähnlichkeiten mit dem Zurücktransportieren des Eis bei Trottellummen (TSCHANZ 1959). Halten wir ferner fest, dass zuerst das Nest aufgesucht wird, dann erst das Ei. Über längere Zeit wird es nur im Nest bebrütet. Ob dies auch der Fall ist, wenn das Ei innerhalb der Höhle oder Nische möglichst weit verlegt worden ist, wird der folgende Versuch zeigen.

#### *Verlegungsversuch 2*

Die Tiere verhalten sich gleich wie im Verlegungsversuch 1. Das Ei wird durch Rollen oder Rutschen zum Nest transportiert. *Rollen*: Der Vogel steht zwischen Nest und Ei und rollt dieses zu sich hin, brütet, steht auf, geht zum Nest, dann erneut gegen das Ei, rollt es zu sich hin, brütet, usw. Nach mehreren Etappen ist das Nest schliesslich erreicht. *Rutschen*: Wie im Verlegungsversuch 1. Zwischen hinein kann der Altvogel vom Ei weg zum Nest, zuweilen auch an den Eingang gehen, dann zum Ei zurückkehren und wieder ein Stück weit rutschen, bis es

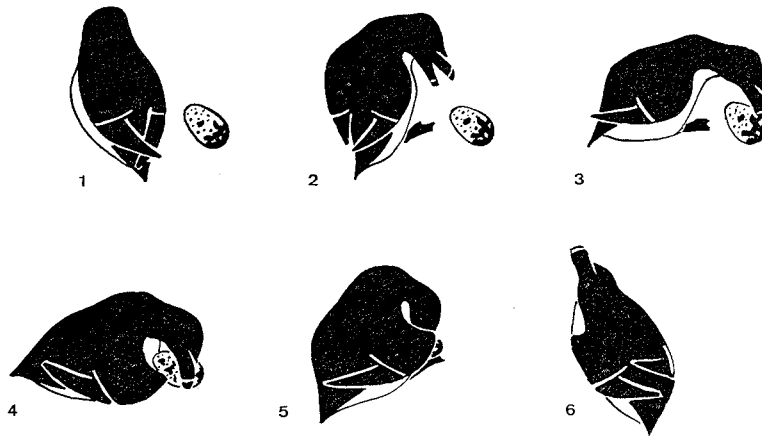


ABB. 4. Zurückrollen des vom Nest verlegten Eis.

nach manchmal mehr als zwei Stunden im Nest liegt. Bei der Kontrolle befinden sich 19 Eier bebrütet im Nest, eines, ebenfalls bebrütet, zwischen ihm und dem Verlegungsort.

Auch wenn das Ei irgendwo innerhalb der Höhle oder Nische liegt, wird es also zum spärlich, manchmal kaum sichtbaren Nest zurücktransportiert. Ob der Tordalk den Nestort wieder als erstes aufsucht, also findet und das Ei zurücktransportiert, wenn ein neues Nest (Mulde, Steinchen, Halme) geschaffen und die alte Mulde unkenntlich gemacht worden sind, soll der nächste Versuch zeigen.

#### *Verlegungsversuch 3*

Gleiches Verhalten wie im Verlegungsversuch 2. Die Tiere suchen den alten Nestort auf, ehe sie zum neuen gehen und das Ei zurücktransportieren. Bei der Kontrolle liegen 18 Eier am alten Nestort, eines befindet sich halbwegs zwischen ihm und dem neuen Ort und eines am neuen Ort. An einzelnen Nestorten befinden sich bereits wieder einige Steinchen und Halme, die der Altvogel während des Brütens hingelegt hat. Das alte «Nistmaterial» liegt am Verlegungsort.

Der an sich «merkmalslose» alte Nestort wird also gefunden. Die Frage ist, wie der Tordalk dies tut. Vermutlich orientiert er sich mindestens beim Rücktransport des Eis optisch und nicht kinästhetisch, sonst wäre dies kaum von irgendeiner Stelle aus möglich. Veränderung der Umgebung könnte zeigen, ob er sie tatsächlich beachtet. Im folgenden Versuch überprüfen wir das Verhalten vorerst einmal nach kleiner Veränderung.

#### *Veränderungsversuch 1*

Die Tiere können minutenlang zwischen Eingang und Nestort hin- und herpendeln, gähnen und flügeln und sich zeitweise sogar am Eingang hinlegen. Zum Teil dauert es bis zu einer Stunde, ehe das Ei angenommen und zurücktransportiert wird. Noch während Stunden stehen die meisten beobachteten Vögel häufiger auf, als beim normalen Brüten. Auch während des Brütens zeigen sie oft Schnabelpendeln. Allmählich beruhigen sie sich, anderntags ist kaum mehr gestörtes Verhalten festzustellen. Bei der Kontrolle liegen alle 20 Eier bebrütet am Nestort.

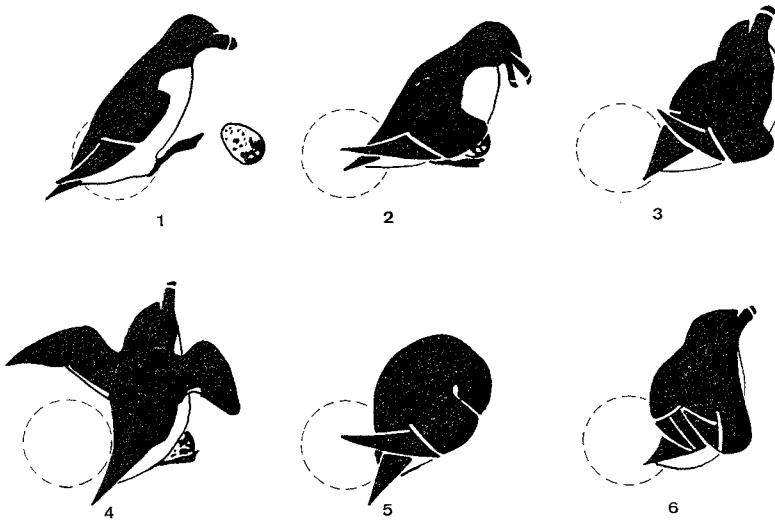


ABB. 5. Zurückkrutschen mit dem vom Nest verlegten Ei. Der Altvogel geht vom Nest (= gestrichelter Kreis) aus aufs verlegte Ei zu (1), schiebt sich übers Ei (2), brütet (3), steht auf und flügelt (4), schiebt das Ei mit Schnabelhilfe das Nest (5), brütet (6).

Eine kleine Veränderung zögert demnach die Eiannahme bereits etwas hinaus und stört das Brüten. In beiden Situationen wird die Umgebung also beachtet. Es wäre möglich, dass nach noch stärkerer Veränderung der Nestort nicht mehr gefunden würde. Ob dann am Verlegungsort gebrütet würde, ist fraglich.

#### *Veränderungsversuch 2*

Die Tiere sind ausserordentlich stark gestört. Erst nach langem werden der Nestort, dann immer wieder der Eingang und, manchmal erst nach Stunden, das Ei aufgesucht. Ebsolang dauert es, bis es schliesslich zurücktransportiert ist, denn häufig geht der Tordalk für Minuten vom Ei weg. Einen Tag später haben sich die Tiere immer noch nicht beruhigt, was sich hauptsächlich bei Ablösungen zeigt. Die Partner können ausserhalb der Höhle oder Nische auffallend viele und zum Teil aggressive Kontakte miteinander haben und dadurch die Dauer der Ablösungen sehr stark verlängern. Aber auch während des Brütens stehen die Tiere viel häufiger auf als normal und bleiben auch jetzt noch oft minutenlang vom Ei weg.

Einen Tag nach Versuchsbeginn liegen 19 Eier am Nestort, davon sind 5 nur halbwarm. Ein Ei liegt unbebrütet am Verlegungsort. Damit normales Brüten wieder gewährleistet ist, geben wir der Nestumgebung das alte Aussehen. Der Nestort wird also auch nach dieser starken Veränderung noch gefunden und als erstes aufgesucht. Das Aufsuchen des Nestortes, die Annahme und der Rücktransport des Eis sowie das Brüten sind stark gestört. Noch stärkere Veränderung hätte vermutlich Aufgabe des Brütens zur Folge.

## Diskussion

Als erstes wird immer der Nestort aufgesucht, auch wenn er unkenntlich gemacht worden ist, dann erst das verlegte Ei. Es kann kurzfristig am Verlegungs-ort bebrütet werden, wird dann aber stets an den alten Nestort zurücktransportiert. Daraus und aus dem verzögerten Aufsuchen des Nestortes und dem gestörten Brüten nach Veränderung der Umgebung schliessen wir:

1. Beim Aufsuchen von Ei und Nest richten sich Tordalken hauptsächlich nach Merkmalen der Nestumgebung.

2. Bereits vor dem Aufsuchen des Nestortes und während des Brütens wird die Umgebung beachtet.

3. Für das Brüten ist der Nestort besonders wichtig.

4. Der Nestort wird anhand von Umgebungsmerkmalen gefunden (im Veränderungsversuch 2 waren noch genügend alte vorhanden, um den Nestort optisch ermitteln zu können), wobei beim Aufsuchen vom Eingang aus Beteiligung kinästhetischer Orientierung natürlich nicht ausgeschlossen ist. Entscheidend mag die ganz bestimmte Lage des Nestortes zu den Umgebungsmerkmalen sein, denn auch von andern Orten aus innerhalb der Höhle sieht der Vogel dieselben Strukturen, gleichwohl ist es die eine Stelle, die er allen anderen gegenüber bevorzugt.

Die Frage ist, ob Tordalken am neuen Ort brüten würden, könnten sie das Ei nicht zurücktransportieren. Wir haben Hinweise, dass in einem solchen Fall das Brüten zumindest stark gestört wäre: In einigen Höhlen und Nischen wurde der Nestort mit einer Steinplatte bedeckt. Das Ei wurde in eine neue Mulde mit Nistmaterial gelegt. Die Umgebung wurde im übrigen nicht verändert. Einen Tag nach Versuchsbeginn lagen fünf Eier dicht bei der Platte, sie waren also möglichst nah an den Nestort zurücktransportiert worden, davon waren drei bebrütet, eines war halbwarm und eines kalt, ein weiteres lag kalt am Verlegungsort. Die Verluste veranlassten uns, keine weiteren Versuche dieser Art durchzuführen.

Solch starres Festhalten am Nestort für das Brüten wurde bisher offenbar erst bei Noddi- und Russeeschwalben (LASHLEY 1915) gefunden. Allerdings fragt sich, ob bei den übrigen untersuchten Arten in jedem Fall wirklich lange genug gewartet wurde. Tordalken können ja auch kurzfristig an einem neuen Ort brüten. Weshalb richten sich Tordalken nach Merkmalen der Nestumgebung und nicht nach Ei und Nest und weshalb halten sie für das Brüten derart starr am Nestort fest, obschon vom Raumangebot her an einer anderen Stelle in der Höhle oder Nische gebrütet werden könnte?

Wir vermuten folgendes: Der Nestort ist innerhalb der Höhle oder Nische jene Stelle, welche bei der Platzwahl aufgrund verschiedener Faktoren — Deckenhöhe, Distanz zur Wand, Position zum Eingang — den übrigen möglichen Plätzen vorgezogen wurde. Die Wahl erfolgt vor der Eiablage (Tordalken halten sich einige Zeit vor der Eiablage in der Höhle oder Nische auf; PALUDAN 1947). Um den Platz jeweils wieder finden zu können, muss der Vogel Merkmale der Umgebung und ihre Lage zum Platz genau kennen, wenn er sich optisch orientiert. Es kann sich aber auch eine bestimmte Bahn vom Eingang zum künftigen Nistplatz auf kinästhetischer Basis einspielen. Für optisches Kennenlernen bietet das äusserst merkmalsreiche Höhlen- oder Nischeninnere beste Voraussetzung. Der Vogel kann also den Platz finden, bevor eine leichte Mulde entsteht, einige Steinchen und Halme als Nistmaterial hingelegt werden und die Eiablage erfolgt. Von daher überrascht es nicht, wenn sich der Vogel auch nachher noch nach den



«alten» Merkmalen orientiert. Das ist insofern sinnvoll, als ein Wegrollen des Eis mangels eines richtigen Nestes nicht ausgeschlossen ist!

Einerseits können nun die Wahlkriterien über die ganze Brutzeit hinweg wirksam sein und andererseits mag sich eine starke Bindung an die einmal gewählte Situation ergeben, wobei wir unter Situation die bestimmte, vom Nestplatz aus sich ergebende Konstellation der Umgebungsmerkmale meinen. Eine solche Bindung könnte bei Tordalken während Jahren bestehen, denn einzelne Beobachtungen von uns beringter Tiere lassen vermuten, dass alljährlich dieselbe Bruthöhle oder -nische und darin derselbe Nestort benützt werden. Unter Annahme einer solch dauerhaften Bindung an die bekannte Situation — gelernter Reizkomplex, der ebenso wie das Ei zum Brüten gehört — ist es verständlich, dass das verlegte Ei in jedem Fall zurückgerollt und nicht an einem neuen Ort bebrütet wird, denn dort befindet sich der Vogel in einer für das Brüten ungewohnten Situation.

Dauerhafte Bindungen an die gewohnte Nestsituation sind vermutlich nicht selten. So ist z. B. von Raubvögeln bekannt, dass sie während Jahren denselben Horst benützen. Möglich ist, dass es in erster Linie eine Bindung an den Nestort und dadurch an die Umgebungsmerkmale und weniger an das Nest selbst darstellt. Bei Vögeln, welche jährlich am selben Ort ein neues Nest bauen, muss es sich um eine Ortsbindung handeln. Ob Vögel mehrmals genau am selben Ort brüten, mag auch von der Stabilität der Umgebungsmerkmale und des Nestortes abhängen. Diesbezüglich sind Tordalkennischen und -höhlen besonders günstig. Sie verändern sich im allgemeinen über Jahre hinweg kaum merklich.

#### ZUSAMMENFASSUNG

Verlegungsversuche zeigen, dass Tordalken das Ei nicht irgendwo innerhalb der Höhle oder Nische bebrüten, sondern am Nestort festhalten und diesen auch dann noch finden, wenn er unkenntlich gemacht worden ist. Dabei wird immer zuerst der Nestort aufgesucht, dann erst das verlegte Ei. Dieses kann kurzfristig am Verlegungsort bebrütet werden. Schwache Veränderung der Nestortumgebung hat leicht gestörtes Verhalten zur Folge. Starke Veränderung bewirkt stark gestörtes Verhalten. Das Ei wird zwar zurücktransportiert, aber nur mit häufigen und zum Teil recht langen Unterbrüchen bebrütet. Die daraus zu ziehenden Schlüsse werden angegeben; ferner wird diskutiert, weshalb sich Tordalken nach Merkmalen der Nestumgebung richten und weshalb sie so starr am Nestort festhalten.

#### RÉSUMÉ

##### *A propos du comportement du Petit Pingouin Alca torda sur l'aire de nidification*

Les essais de déplacement de l'œuf prouvent que le Petit Pingouin ne couve pas n'importe où sur l'aire de nidification, mais qu'il s'en tient exclusivement à l'emplacement du nid, même si celui-ci a été maquillé. Il s'efforce toujours et d'abord de retrouver l'emplacement du nid, pour y ramener l'œuf déplacé qu'il aura pu d'abord couvrir un bref instant. Puis il le transportera par étapes successives pour le couvrir avec des interruptions plus ou moins longues. Alors que de faibles variations du milieu ambiant n'occasionnent qu'un changement insignifiant de l'attitude de l'oiseau, des modifications plus fortes le troublent manifestement. On tire les conclusions de ce comportement et on expose les raisons pour lesquelles les Petits Pingouins manifestent une telle fidélité à l'emplacement du nid.

## SUMMARY

*Relationship of razorbill Alca torda to the surroundings of the nesting-site.*

Investigations show that razorbills do not incubate their eggs anywhere in the hole or niche, but keep to the nesting-site and can even find it when it has been rendered unrecognizable. They always search for the nesting-site first and then the egg, which is incubated relatively quickly in the foreign area. A slight change in the surroundings of the nesting-site leads to slightly disturbed behaviour. A considerable change causes highly disturbed behaviour. The egg is moved back, but is only incubated with frequent and sometimes long interruptions. The conclusions are given; it is further discussed why razorbills take their bearings from the surroundings of the nesting-site and why they keep so rigidly to the nesting-site.

## LITERATUR

- BÖHRINGER, R. (1960): Die Nahorientierung der Mehlschwalbe (*Delichon urbica* L.). Z. vgl. Physiol. 42: 566—594.
- GOETHE, F. (1937): Beobachtungen und Untersuchungen zur Biologie der Silbermöwe, *Larus a. argentatus* Pont., auf der Vogelinsel Memmertsand. J. Orn. 85: 1—119.
- GROEBBELS, F. (1937): Der Vogel. 2. Berlin.
- HIRSBRUNNER, M. (unver.): Orientierung und Regelung des Verhaltens von Wellensittichweibchen zu Nisthöhle und Eiern in der Brutzeit.
- INGOLD, P. (1973): Zur lautlichen Beziehung des Elters zu seinem Küken bei Tordalken (*Alca torda*). Behaviour 45: 154—190.
- KIRKMAN, F. B. (1937): Bird behaviour. A contribution based chiefly on a study of the Black-headed Gull. London.
- KÖHLER, O. (1940): Instinkt und Erfahrung im Brutverhalten des Sandregenpfeifers. Sitzungsber. Ges. Morphol. Physiol. München 49: 4—39.
- LASHLEY, K. S. (1938): Experimental analysis of instinctive behaviour. Psychol. Review 45: 445—471.
- LAVEN, H. (1949): Vögel als Augentiere. Festschr. zum 60. Geburtstag von E. Stresemann, Heidelberg, 147—152.
- LORENZ, K., & N. TINBERGEN (1938): Taxis und Instinkthandlung in der Eirollbewegung der Graugans 1. Z. Tierpsychol. 2: 1—29.
- MEISE, W. (1933): Kinästhetisches Gedächtnis und Fernorientierung der Vögel. Vogelzug 4: 101—113.
- PALUDAN, K. (1947): Alken. Kobenhavn.
- POULSEN, H. (1953): A study of incubation responses and some other behaviour patterns in birds. Vidensk. Medd. Dansk Naturhist. Foren. 115: 1—129.
- TINBERGEN, N. (1953): The Herring Gulls world. London.
- TSCHANZ, B. (1959): Zur Brutbiologie der Trottellumme (*Uria aalge aalge* Pont.). Behaviour 14: 1—100.
- (1968): Zur Heimbeziehung der Lachmöwen. Wiss. Z. Humboldt-Univ. Berlin, Math.-Nat. R. 21: 4.

*Dr. P. Ingold, Ethologische Station Hasli, Wohlenstrasse 50a, 3032 Hinterkappelen/Bern*