

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Bern, Ethologische Station Hasli,
dem Naturhistorischen Museum der Burgergemeinde Bern
und der Schweizerischen Vogelwarte Sempach

Brutplatzstrukturen, Lichtverhältnisse und Mikroklima an den Brutplätzen von Trottellummen *Uria aalge*, Tordalken *Alca torda*, Papageitauchern *Fratercula arctica* und Gryllteisten *Cephus grylle* auf Vedöy (Lofoten, Norwegen)¹

Beat Tschanz, Olivier Biber, Barbara Grundbacher und Peter Lüps

Vögel wählen je nach Artzugehörigkeit bestimmte Monotope (Schwerdtfeger 1963) aus und in diesen bestimmte Plätze, um zu brüten und Junge aufzuziehen. Durch diese Wahl ergeben sich für jede Art typische Brut- und Aufzuchtbedingungen. Mit Nestbau und anderen Aktivitäten können die vorhandenen Umgebungsbedingungen zusätzlich verändert werden. Das ist dann nötig, wenn der unveränderte Ort nicht jene Bedingungen erfüllt, die für das Gelingen von Brut und Aufzucht gegeben sein müssen. Dazu gehört z.B. Schutz der Eier vor Raubfeinden, vor mechanischer Beschädigung durch Wegrollen und solcher durch Artgenossen. Wichtig ist auch die Aufrechterhaltung der für die Entwicklung des Kükens erforderlichen Temperatur sowohl vor wie nach dem Schlüpfen, bis es seine Körpertemperatur selbständig zu regulieren vermag. Wie die Eier bedürfen auch die Küken des Schutzes vor möglicher Schädigung durch Artgenossen oder Räuber. Von Bedeutung ist weiter, dass der Kontakt zwischen Elter und Jungvogel jederzeit hergestellt werden kann, solange das Küken von der Versorgung durch den Altvogel abhängig ist.

Da sich ein Altvogel während des Brütens und Huderns weder Raubfeinden noch

der Belästigung durch Artgenossen entziehen kann, und weil er nachteiligen Witterungseinwirkungen nicht durch Aufsuchen eines andern Ortes zu begegnen vermag, ist es auch für die Eltern wichtig, während der Brut- und Aufzuchtzeit an einem Ort zu sein, der Schutz bietet. Dafür wird mit der Wahl des künftigen Brutplatzes und dessen Ausgestaltung Vorsorge geleistet.

Was durch diese Vorsorge erreicht wird, lässt sich durch den Vergleich von Bedingungen, welche in der Umgebung des Brutortes und jenen, die an ihm selbst vorhanden sind, feststellen. In der vorliegenden Arbeit werden Strukturen und Klimafaktoren in der näheren Umgebung des Brutortes mit jenen am Brutort selbst verglichen, und zwar bei vier Arten von Alkenvögeln: der Trottellumme *Uria aalge*, dem Tordalken *Alca torda*, dem Papageitaucher *Fratercula arctica* und der Gryllteiste *Cephus grylle*. Sie brüten in grosser Zahl auf der Insel Vedöy, an der Südspitze der Lofoten (67°30'N/12°E). Durch die Ortswahl ergeben sich für jede Art charakteristische strukturelle Eigenschaften am Brutplatz und ein durch Licht-, Temperatur-, Feuchte- und Windverhältnisse bestimmtes Mikroklima. Die Frage war, ob und wie sich diese Eigenschaften von jenen der Brutplatzumgebung unterscheiden.

Wie die Alt- und Jungvögel ausgerüstet sind und wie sie ihre Möglichkeiten in der Auseinandersetzung mit den Bedingungen am Brutplatz nutzen, um sich entfalten und

¹Mit Unterstützung des Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung (Projekt 3.081–0.76).

erhalten zu können, führt zu Fragen nach der Anpassung von Stoffwechselvorgängen, Körperbildungen und Verhalten. Da sich verschiedene Autoren (u.a. Birkhead & Harris 1985; Gaston 1985; Tschanz & Hirsbrunner-Scharf 1975) mit Anpassungsproblemen bei Alkenvögeln bereits eingehend beschäftigt haben, soll in der Diskussion nur mit einigen Hinweisen darauf eingegangen werden.

Dank. Für die während vielen Jahren gewährte Möglichkeit, auf Vedöy zu arbeiten, danken wir den Besitzern dieser Insel. Roal Olson war stets mit Hilfe und Ratschlägen zur Stelle, wenn sich solche als notwendig erwiesen. Julek Rauch als technischer Assistent beteiligte sich an der Aufnahme der Daten für die Gryllteiste. Frau Dr. Martina Tschanz-Hirsbrunner, Dr. Marcel Güntert und Dr. Christian Marti haben mit aufbauender Kritik wesentlich zur jetzt vorliegenden Form der Arbeit beigetragen. Dr. Beat Naef übernahm die statistische Bearbeitung und Frau Rosemarie Althaus bearbeitete seit 1974 stets neue Übersichten, Diskussionsgrundlagen und schliesslich die Reinschrift. Allen gilt unser Dank für ihre grosse Hilfe – und Geduld.

1. Untersuchungsgebiet, Methode

Auf Vedöy sind 100 m hohe, fast senkrecht abfallende Felswände mit Längs- und Querspalten und Gesimsen verschiedenen Ausmasses vorhanden. Andere Partien der Insel bestehen aus mehr oder weniger steilen, z.T. stark vertorften oder mit Felsbändern durchsetzten Grashängen. Ähnliche Verhältnisse gelten auch für die Inseln Storfjellet und Röstholmen. Kleine Schären in der Umgebung sind weitgehend vegetationslos.

1.1. Morphologie der Brutplätze

Aufnahmen zur Morphologie der Brutplätze von Tordalken, Trottellummen und Papageitauchern machten wir auf Vedöy. Die Daten für die Gryllteisten stammen von Vedöy, Röstholmen und umgebenden Schären sowie aus der Küstenpartie von Storfjellet.

Die Auswahl der Brutplätze richtete sich nicht zuletzt nach praktischen Gesichtspunkten

(Zugänglichkeit vom Plateau der Insel aus). Alle Brutplätze wurden anhand bestimmter, in einer Checkliste zusammengestellter Habitatparameter beschrieben (s. Abb. 3).

In einer ersten Serie wurden 50 Tordalken-Plätze, 113 Trottellummen-Brutplätze auf 38 Gesimsen, 54 Papageitaucher-Plätze und 11 Gryllteisten-Plätze erfasst. Bei der Sichtung der Protokolle fiel eine unregelmässige Berücksichtigung der verschiedenen Höhenstufen bei Tordalken und Trottellummen auf. Deshalb wurde für die genannten Arten eine zweite Serie aufgenommen, und zwar beim Durchsteigen verschiedener Wände unterschiedlicher Exposition von oben nach unten. Dies ergab die Beschreibung zusätzlicher 79 Tordalken-Plätze und 270 Trottellummen-Plätze auf 50 Gesimsen. Fast alle Aufnahmen erfolgten während der Brutsaison 1976 vom 25. Juni bis zum 7. Juli durch B. Tschanz und B. Grundbacher. Die zusätzlichen 39 Gryllteisten-Plätze wurden 1977 durch U. Schüpbach und J. Rauch nach demselben Schema aufgenommen.

1.2. Helligkeit und Mikroklima

Auswahl der Brutplätze. Aus praktischen Erwägungen mussten bei der Auswahl der Brutplätze folgende Punkte berücksichtigt werden: (1) ohne allzu grosse Schwierigkeiten erreichbar, (2) Möglichkeit, die Apparate auf dem Sims oder in dessen unmittelbarer Nähe auszuliegen, ohne sie unnötigen Risiken auszusetzen, (3) Koordination mit andern auf den Inseln arbeitenden Mitgliedern der Equipe. Wir haben versucht, für jede der vier Arten ein bezüglich Lage und Beschaffenheit möglichst breites Spektrum von Brutplätzen abzudecken (z.B. Simse, jedoch auch Halbhöhlen bei der Trottellumme; Erdhöhlen, aber auch Felsbrutplätze beim Papageitaucher). Es wurden Gelege in verschiedenen Höhenlagen und Expositionen der Wände berücksichtigt. Bei der Auswertung der Angaben zur Morphologie der Brutplätze (2.1.) zeigte sich, dass einige der ausgewählten Messplätze als «atypisch»

Tab.1. Verteilung der Messungen von Licht und Mikroklima. Als «atypisch» bezeichnete Plätze sind in dieser Zusammenstellung nicht berücksichtigt. – *Number of sites investigated and number of light and microclimate measurements per year and species. Breeding places found to be «atypical» for the species concerned are excluded here.*

	Jahr	Anzahl Plätze	Anzahl Begehungen
Trottellumme <i>Uria aalge</i>	1974	9	37
	1975	9	18
Tordalk <i>Alca torda</i>	1974	9	34
	1975	12	29
Papageitaucher <i>Fratercula arctica</i>	1974	7	30
	1975	16	31
Gryllteiste <i>Cephus grylle</i>	1974	11	47
	1975	12	24

zu bezeichnen sind. Sie wurden in der quantitativen Datenauswertung nicht berücksichtigt und lediglich als Hinweis zur ökologischen Valenz erwähnt. Dass die Zahl der in Tab.1 angegebenen Anzahl Messungen höher liegt als die in Tab.2, liegt daran, dass in einzelnen Fällen aus technischen Gründen nicht alle 4 Mikroklimasituationen erfasst werden konnten.

Zeitliche Verteilung der Messungen. Die Messungen erfolgten zwischen dem 2. Juli und dem 5. August 1974 durch P. Lüps und zwischen dem 28. Juni und dem 4. August 1975 durch O. Biber. Zu Beginn der Datenaufnahme lagen fast ausschliesslich Eier auf den Brutplätzen, gegen Ende erfolgten die ersten Absprünge von Jungvögeln zum Meer. 1974 wurde an jedem Brutplatz an mindestens 3 Tagen gemessen, jeweils in Minimalabständen von 48 Stunden. 1975 wurden an jedem Brutplatz in der Regel zwei Messungen im Abstand von mehreren Tagen vorgenommen. In beiden Jahren wurden mehr als zwei Drittel der Messungen zwischen 11.00 und 18.00 Uhr durchgeführt, die restlichen verteilt auf die übrige Zeit, gegen Ende der Untersuchung also bereits nach Ablauf des Dauertags (auf Vedöy vom 2. Juni bis 12. Juli). Diese Datenaufnahme stellt eine Stichprobe aus dem jahres- und tageszeitlichen Verlauf des

Brutgeschehens dar. Umfassende Mikroklimauntersuchungen erfordern systematische, mitunter kontinuierliche Registrierungen der einzelnen Faktoren zur Ermittlung ihrer ganzen Amplitude und für die Berechnung von Mittelwerten. Neben den im Zentrum stehenden ethologischen Untersuchungen liess sich aber eine solche Arbeit für vier Arten bei einer jeweils möglichst breiten Palette an Brutplatzsituationen im topographisch schwierigen Gelände nicht durchführen. Es ist im folgenden zu berücksichtigen, dass die Stichproben nicht die ganze Schwankungsbreite der Faktoren wiedergeben und ebensowenig auf Tages- oder Monatsmittel schliessen lassen. Die gesammelten Daten erlauben immerhin eine Charakterisierung der mikroklimatischen Bedingungen als Ergänzung zur vergleichenden Darstellung der Brutplatzmorphologie.

Messungen. Folgende Instrumente wurden eingesetzt: Beleuchtungsmesser EBLX 2 mit Transistorverstärker (Hartmann & Braun, Frankfurt), mit Anpassungsfilter A3 und Filter 20×; Hygroskop/Thermometer Rotronic BT (Rotronic AG, Zürich), 1974 mit einer, 1975 mit zwei Sonden. Ein Schalen-Handwindmesser 1438 (Lambrech, Göttingen) erlitt 1974 schon frühzeitig Defekt. Es werden nur die 1975 mit einem Mini-Air 624a (Vetter AG, Schaffhausen) erhobenen Daten ausgewertet. Gemessen wurde unmittelbar neben dem Ei bzw. brütenden oder hudernden Altvogel oder bei verlassenen Brutplatz an ehemaligen Eistandort. Beim Papageitaucher konnte die Brutstelle zuhinterst in der Höhle oft nicht erreicht werden, und wir mussten uns damit begnügen, Fotozelle, Feuchte- und Temperatursonde armtief, den Windmesser 20–30cm vom Eingang entfernt hinzulegen. Bei vielen Papageitaucherhöhlen war der Röhrendurchmesser so klein, dass sich der Windmesser nicht einführen liess. Die Fotozelle des Belichtungsmessers wurde immer in horizontaler Lage installiert. Der Windmesser wurde jeweils so gerichtet, dass er die zum Zeitpunkt der Messung maximale Windstärke registrierte.

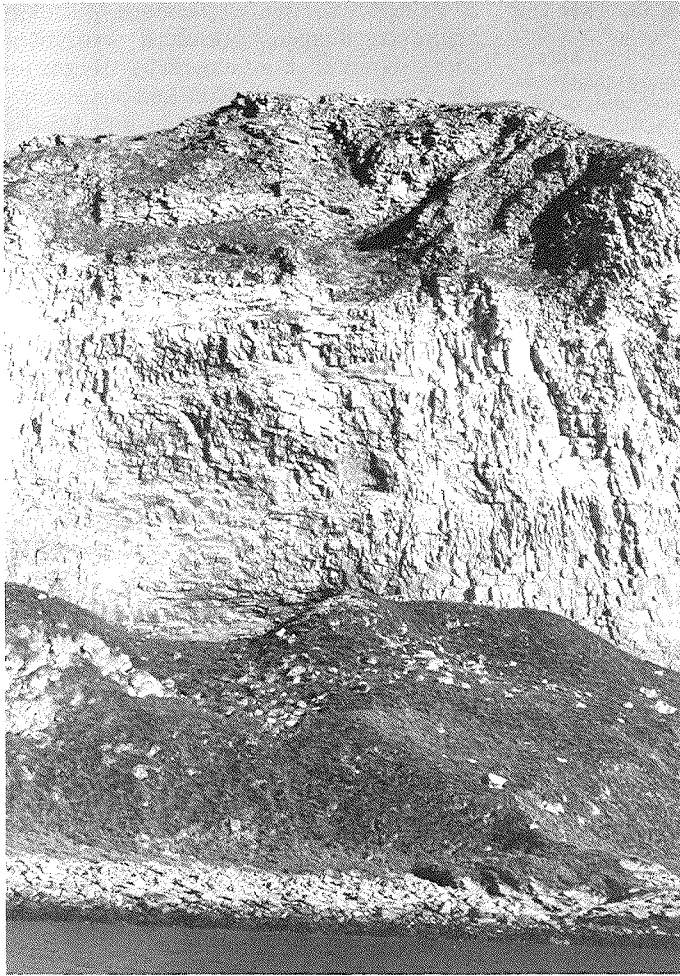


Abb. 1. NW-Wand von Vedöy. Gut sichtbar sind alle in Abb. 2 erwähnten Brut-situationen: Grashänge oberhalb Felswand (Papageitaucher), Übergang Grashalde-Felswand, z.T. mit Felstrümmern (Tordalk), senkrechte Felswand (Trottellumme) und Blockfelder an der Küstenlinie (Gryllteiste). Aufnahme P. Lüps. – NW-face of Vedöy. All topographic situations of breeding sites mentioned in fig. 2 are to be found: grassy slopes above the cliff (Puffins), transition zone between grassy slopes and cliff with rocky areas (Razorbills), vertical cliff (Guillemots) and block fields along the shore (Black Guillemots).

Vergleichsmessungen. Zu jeder Messung am Brutplatz wurde eine Vergleichsmessung für die Aussenbedingungen durchgeführt. Als Mess- und Auflageort für die Instrumente wurden wenn möglich hervorragende Steine oder Felsvorsprünge in 1 bis 3m Entfernung vom Nesteingang bzw. Gessimserand gewählt.

Auswertung. Bereits bei der Auswahl der Brutplätze und bei der Festlegung des Zeitpunktes der Messungen musste trotz angestrebter breiter Verteilung aus gelände- und arbeitstechnischen Gründen von einer

reinen Zufälligkeit abgewichen werden. Von den meisten Brutplätzen lagen mehrere Messungen vor. Ein Vergleich ihrer Varianzen ergab, dass diese innerhalb der einzelnen Brutplätze ähnlich gross sind wie jene über alle Brutplätze innerhalb jeder der vier Arten, so dass die verschiedenen Messungen an jeweils einem Brutplatz als von einander unabhängig beurteilt werden können. Als Test zum Vergleich der Unterschiede zwischen dem Messwert am Brutplatz und demjenigen der Vergleichsmessung wurde der Wilcoxon-Test für Paardif-

ferenzen (Wilcoxon matched-pairs signed-ranks Test) verwendet. Zur Prüfung der Unterschiede zwischen den Arten diente der t-Test; da die Windstärkewerte nicht normal verteilt waren, wurde hier der Kruskal-Wallis-H-Test verwendet. Die Signifikanzschwelle wurde durchwegs auf $p = 0,05$ festgelegt.

2. Resultate

2.1. Lage und Morphologie der Brutplätze

Die Lage und Morphologie der Brutplätze der vier Alkenarten lassen sich anhand der Checkliste wie folgt charakterisieren (die Angaben in Klammern beziehen sich auf Abb.3):

Bei *Trottellummen* brüten meistens mehrere Paare beieinander (E1, L1). Sie bevorzugen offene, schmale Gesimse (D1, G1,2, H2,3), die mindestens 50m ü.M. (B3) in-

mitten der steilen bis senkrechten Felswände (A4) liegen. Seltener findet man sie in verwitterten, Spalten und Höhlen bildenden Partien der Felswände (A5). Die meisten Brutplätze sind nicht überdacht (F4), somit Sonne, Regen und Wind stark ausgesetzt. Der ursprünglich aus nacktem Fels bestehende Boden dieser Brutgesimse erhält im Laufe der Brutsaison eine Kruste, die aus einem Gemisch von Vogelkot und Torfstaub besteht (K3,7). In seltenen Fällen brüten Trottellummen in Spalten und Halbhöhlen (D2,4), ähnlich den Tordalken (= «atypische» Brutplätze).

Alle *Tordalken* brüten einzelpaarweise (L3) in steilen, zerklüfteten Partien der mehr oder weniger senkrechten Felswände (A4) oder der mit Felsblöcken durchsetzten Graswände (A3,5) mindestens 50m über dem Meer. Die meisten Brutplätze liegen in geräumigen Felshöhlen oder überdachten Spalten und Nischen (D4, F1,2). In sel-



Abb.2. Flache Felsküste mit Gryllteisten-Brutplätzen auf Röstholmen. Aufnahme O. Biber. – *Flat island with typical breeding sites of Black Guillemot.*

Abb. 3. Morphologische Beschreibung der Brutplätze aller 4 Arten. Jede Kategorie (B, C,...) ergibt in der Regel 100 % für jede Art. Bei den Kriterien A, D, E, K, L sind aber Mehrfachnennungen möglich, so dass die Summe zuweilen 100 % nicht erreicht oder übersteigt. Für die Gryllteiste konnten für A nur die 11 Daten von 1976 (Röstholmen, vgl. 1.1.) verwendet werden. – *Description of breeding site morphology in the four species. In each category (B, C, ...) the sum is generally 100 % per species except for A, D, E, K and L where more than one criterion is possible and the sum thus may be more or less than 100 %.*

Allgemeine Lage der Brutplätze / *General situation of breeding sites*

A = Geländebeschaffenheit allgemein / *general topography*. **1** = Steile Grashalde oberhalb der Felswand / *steep grassy slopes above the cliffs*; **2** = verwitterte Felspartie in der Grashalde oberhalb der Felswand / *rocky parts within grassy slopes above the cliffs*; **3** = obere Kante der Felswand (Übergang Grashalde-Felswand) / *upper edge of the cliffs (transition between grassy slopes and cliffs)*; **4** = ± senkrechte Felswand / *± vertical cliffs*; **5** = nicht-senkrechte Stellen mit Felsblocktrümmern in der Felswand / *non-vertical rocky zone within the cliffs*; **6** = Gras- und Geröllhalde unterhalb der Felswand / *grassy slopes within rocks and stones underneath the cliffs*; **7** = Felstrümmer unterhalb Nr. 6 oder felsige Küstenlinie oberhalb der Spülwasserlinie oder eigentlicher Felsstrand in der Hochwasserspülzone / *block field underneath no. 6 or rocky shore above flood line*; **8** = Schären / *rocky islets*.

B = Höhe über Meer / *altitude above sea level*. **1** = 0–20 m; **2** = 20–50 m; **3** = >50 m.

C = Schrägdistanz zur Flutlinie / *nearest distance to the shore (flood line)*. **1** = 0–5 m; **2** = >5 m.

Spezielle Geländebeschaffenheit / *Specific topography*

D = Umgebung im Umkreis von 0,2 – 2 m um die eigentliche Brutstelle / *nearest surroundings of the breeding sites (up to 2 m round them)*. **1** = Felsabsatz (= Gesimse, Terrasse), ober- und unterhalb davon ± senkrechte Felswand / *ledge, vertical cliff above and underneath*; **2** = waagrechte oder senkrechte Felsspalte in der Wand / *vertical or horizontal crack within cliff*; **3** = senkrechte oder schräge Felsspalten in ± waagrecht oder leicht geneigten Felsflächen / *vertical or near-vertical crack in non-vertical rocky area*; **4** = Ansammlung von Felsblöcken, die Nischen, Spalten und Höhlen bilden / *crack, cave or niche in rocky/grassy areas*; **5** = Höhlen, Spalten und Nischen aus Fels und Torf in verwittertem Fels oder in Bruchstellen der Grashalde / *Caves, cracks and niches in rocky/grassy areas*; **6** = von den Vögeln gegrabene Höhlen in der Grashalde (reine Grashalde oder diese mit Fels durchsetzt) / *hole in the grassy slope dug by the birds themselves*; **7** = Höhlen unter Felsplatten oder -blöcken auf ± waagrecht oder leicht geneigten Felsflächen oder leicht geneigten, mit Felsbrocken durchsetzten Grasflächen / *cave under rock, within non-vertical rocky areas or block field*.

Nachbarschaft anderer Arten / *Species breeding in the neighbourhood*

E = In einer so beschaffenen Umgebung brüten auch: **1** = Trottellummen / *Guillemots*; **2** = Tordalken / *Razorbills*; **3** = Papageitaucher / *Puffins*; **4** = Gryllteisten / *Black Guillemots*; **5** = Dreizehenmöwen / *Kittiwakes*.

Eigentlicher Brutplatz (Ort, wo sich das Gelege befindet) / *Morphology of the breeding place (within a radius of 20 cm)*

F = Überdachung / *shelter*. **1** = Dach <30 cm über Brutplatz / *«roof» <30 cm above breeding place*; **2** = Dach 30 cm bis 1 m über Brutplatz / *30 cm–1 m above*; **3** = Felsvorsprung in >1 m senkrecht über Brutplatz ein Dach bildend / *rock giving some shelter >1 m vertically above breeding place*; **4** = Brutplatz nicht überdacht / *breeding place not sheltered*.

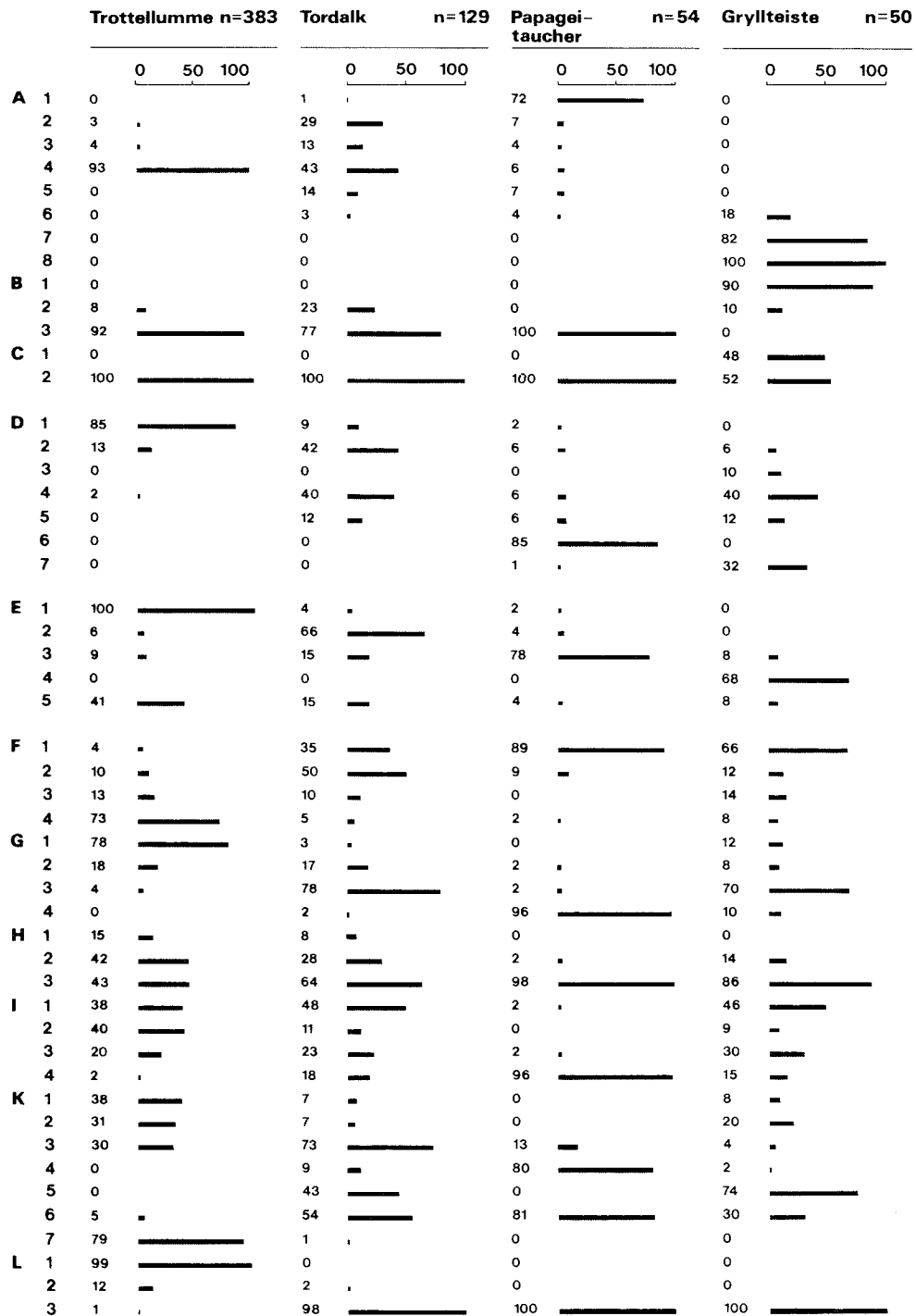
G = Abschränkungen um den Brutplatz herum mind. 20 cm hoch aufsteigend oder abfallend / *lateral separation of the breeding place from the surroundings (min. 20 cm in height)*. **1** = Brutplatz frei oder auf einer Seite abgeschränkt (Rückwand oder 1 Abschränkung 20 cm vom Brutplatz entfernt / *no lateral separation or only at the back (wall)*; **2** = Brutplatz auf 2 Seiten abgeschränkt (Schränken < 20 cm entfernt) / *separations on two sides (one at the back, one lateral)*; **3** = Brutplatz auf 3 Seiten abgeschränkt / *separations on three sides*; **4** = Brutstelle ringsherum abgeschränkt / *separations all around breeding place (only openings allowing passage of adults)*.

H = Distanz von der Brutstelle zum Abgrund (>30 cm tief, ± senkrecht abfallend) / *distance to the abyss (>30 cm)*. **1** = 20 cm; **2** = 20–40 cm; **3** = >40 cm.

J = Neigung des Brutplatzes / *slope of breeding place*. **1** = ebene Fläche / *even*; **2** = zum Abgrund hin geneigte Fläche / *slope towards abyss*; **3** = nach innen (Rück- oder Seitenwand) geneigte Fläche / *slope toward backwall or lateral separation*; **4** = Mulde / *hollow*.

K = Bodenbeschaffenheit am Brutplatz / *structure of breeding place*. **1** = nackter Fels ohne Unebenheiten / *even bare rock*; **2** = nackter Fels mit Unebenheiten, die ein Ei am Abrollen hindern können / *uneven bare rock, unevenness hindering rolling away of the egg*; **3** = Torf oder Erde auf Fels / *rock with peat or earth*; **4** = nur Torf- oder Erdboden / *peat or earth alone*; **5** = kleine Steine / *small stones*; **6** = abgestorbene lose Pflanzenteile / *plant material*; **7** = verkotet / *soil covered with excrements*.

L = Es brüten in unmittelbarer Nachbarschaft (<40 cm entfernt, ohne Schranken dazwischen) / *nearest neighbours breeding (< 40 cm, without structural separation)*. **1** = Artgenossen / *same species*; **2** = Fremdgenossen / *other species*; **3** = keine Vögel / *no birds*.



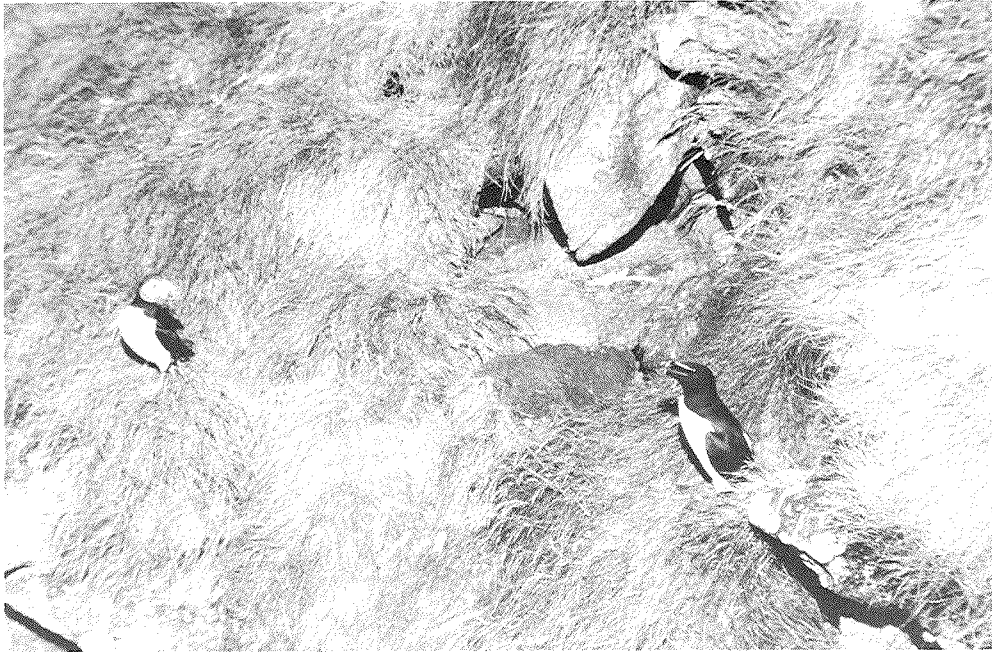


Abb. 4. Tordalk vor seiner Felshöhle, links davon Erdhöhlen des Papageitauchers. Aufnahme P. Lüps. – *Razorbill in front of his breeding cave, to the left holes of Puffins.*

tenen Fällen liegen die Brutplätze auf offenen Gesimsen (= «atypische» Brutplätze), ähnlich jenen der Trottellummen. In der Nähe brüten bisweilen andere Paare (E1); die einzelnen Nistplätze sind jedoch stets durch Felsschranken räumlich voneinander getrennt. Die Brutstelle liegt meist in sicherer Distanz zur mehr oder weniger senkrecht zum Meer abfallenden Kante (H3). Wie die Trottellummen-Brutplätze können auch jene der Tordalken vom Meer her direkt angeflogen werden. Der Fels ist an den Brutstellen häufig mit Torf, Erde, losen Pflanzenteilen oder kleinen Steinen bedeckt (K3,5,6); in allen untersuchten Fällen war die Brutstelle trocken und nicht verkotet.

Die meisten *Papageitaucher* brüten in den vertorften Grashalden oberhalb der Felswände (A1) in selbstgegrabenen Höhlen (D6), zwischen 50 und 150 m ü.M. (B3). Seltener liegen ihre Brutplätze in Felshöh-

len und -spalten, ähnlich jenen der Tordalken (= «atypische» Brutplätze). Wie diese brüten sie einzelpaarweise (L3). Häufig findet man jedoch in der nächsten Umgebung weitere Brutpaare (E3). Der Eingang zur Bruthöhle kann vom Meer her direkt angeflogen werden. Der Untergrund der Nestmulde besteht aus Torf oder Erde (K4) und wird von den Papageitauchern mit Gras und Federn ausgepolstert (K6).

Gryllteisten brüten häufig auf Schären (A8), zuweilen auch in Höhlen unter Felsplatten inmitten des Graslandes (D7), meist weniger als 20 m über Meer (B1). Ihre Zweiergelege befinden sich meist auf feuchtem bis nassem, kiesigem (K5) oder felsigem (K2) Untergrund, auf dem oft abgestorbenes Pflanzenmaterial liegt (K6). *Gryllteisten* brüten einzelpaarweise (L3); in der weiteren Umgebung befinden sich aber des öfteren andere artgleiche Brutpaare (E4).

Beim *Vergleich* einander entsprechender Brutplatzmerkmale ergibt sich bezüglich der Lage eine Reihenfolge von der Trottellumme (ausgeprägte Felswand-Plätze) über Tordalk (Übergang Felswand-Grashalde) und Papageitaucher (Grashaldenbrüter) zur Gryllteiste (wenig steile Halden bzw. flache Partien). Die Distanz vom Brutplatz zum Meer ist bei der Gryllteiste klein, bei den andern Arten je etwa um gleichviel grösser. Bei der Distanz vom Brutplatz zum Abgrund ergibt sich wiederum eine klare Reihenfolge: Sie ist am kürzesten bei der Trottellumme und nimmt vom Tordalken über die Gryllteiste zum Papageitaucher zu. Hinsichtlich Abschränkung und Überdachung nehmen die Papageitaucher als Erdhöhlenbrüter eine Sonderstellung ein; an Trottellummenplätzen kann im anderen Extrem die Überdachung fehlen und die Abschränkung auf zwei Seiten beschränkt sein; Gryllteiste und Tordalk haben eine Zwischenstellung, wobei die Felshöhlen der Gryllteiste tendenzmässig enger und geschlossener sind als die des Tordalken. Schliesslich ist noch festzustellen, dass nur bei Trottellummen zwischen den Brutplätzen verschiedener Brutpaare keine Geländeschränken vorhanden sind.

Zusammenfassend lassen sich charakterisieren:

Trottellumme: wenig Schutz gegen oben und seitlich, kleine Distanz zum Abgrund, Möglichkeit des Körperkontaktes zwischen benachbarten Brütern.

Tordalk: deutlich besserer Schutz, grössere Distanz zum Abgrund, meist mit Geländestrukturen zur Trennung der Brutpaare und als Schutz gegen das Abrollen des Eies.

Gryllteiste: Trennung der Brutpaare und Abrollschutz ähnlich wie Tordalk; Nisthöhlen oft tiefer und dunkler.

Papageitaucher: maximaler Schutz mit grosser Distanz zum Abgrund. Brutpaare durch Geländestrukturen getrennt.

Bei den «atypischen» Plätzen ergeben sich in bezug auf Schutz fast fliessende Übergänge zwischen den Arten («tordalkenähnliche Trottellummen-Plätze» etc.).

Auf die funktionelle Bedeutung dieser Befunde wird im Anschluss an die Betrachtung von Helligkeit und Mikroklima eingegangen.

2.2. Helligkeit und Mikroklima an den Brutplätzen

Die Resultate der Licht-, Temperatur-, Feuchte- und Windmessungen sind in Tab. 2 zusammengestellt. In ihr wird angegeben, ob sich die entsprechenden Messwerte an den Brutplätzen der verschiedenen Arten voneinander unterscheiden.

Aus Tab. 3 ist ersichtlich, ob Unterschiede zwischen ausserhalb des Brutplatzes und an diesem selbst gemessenen Werten für Licht, Temperatur, Feuchte und Wind vorhanden sind.

2.2.1. Licht

Bei allen vier Arten ist die Lichtintensität in unmittelbarer Nähe des Brutplatzes signifikant höher als am Brutplatz selbst. Bei der Trottellumme ist der Unterschied am geringsten. Am grössten ist er bei Gryllteiste und Papageitaucher. Bei letzterem erhält das Gelege in Erdhöhlen weniger als 1 Lux. Einzig bei dieser Art herrschen demnach Lichtbedingungen, unter denen eine optische Wahrnehmung von Gegenständen oder der Tiere untereinander stark eingeschränkt oder unmöglich ist. Bei Tordalk und Gryllteiste beträgt die Lichtmenge am Brutplatz in Extremfällen wohl ebenfalls weniger als 1 Lux, doch liegt der Mittelwert bei beiden Arten über 100 Lux.

2.2.2. Temperatur

An den Brutplätzen von Tordalk, Gryllteiste und Papageitaucher herrschen meist etwas niedrigere Temperaturen als in der Umgebung. Der Unterschied ist zwar signifikant, aber mit durchschnittlich bloss etwas mehr als 1° Differenz recht klein. Bei 1/4 bis 1/5 der Plätze sind keine Unterschiede vorhanden. Ob beim Papageitaucher zuhinterst in der Nestkammer durch Abgabe von Körperwärme durch den brütenden

Tab.2. Licht- und Mikroklimaverhältnisse am Brutplatz. Lichtmenge: Lichtmengen unter 1 Lux waren nicht exakt ablesbar und wurden grundsätzlich als 0,1 Lux verrechnet. Windstärke: Kruskal-Wallis H-Test: Vergleich der Gruppe *Uria/Alca* mit der Gruppe *Fratercula/Cepphus*. n.s. = nicht signifikant. – *Light and microclimate at breeding sites. Light: values lower than 1 Lux could not be measured exactly and were therefore noted as 0.1 Lux. Wind speed: Kruskal-Wallis-H-test: comparison of group Uria/Alca with group Fratercula/Cepphus. n.s. = not significant.*

Art	n	Bereich	$\bar{x}$	s	p		
Lichtmenge (Lux)							
Trottellumme	53	5,5 – 60000	12352	± 12297	} 0,018 } 0,000 } n.s. }	} 0,000 }	
Tordalk	58	<1 (0,1) – 1840	360	± 482			
Papageitaucher	51	<1 (0) – 72	5,8	$\pm 15,3$			
Gryllteiste	67	<1 (0,1) – 3400	155	± 446			
Temperatur (°C)							
Trottellumme	43	6 – 28	14,47	$\pm 4,96$	} 0,039 } 0,05 } n.s. }	} 0,027 }	
Tordalk	54	5,5 – 21	10,85	$\pm 3,50$			
Papageitaucher	52	5,5 – 19	10,58	$\pm 3,19$			
Gryllteiste	58	10 – 17	12,95	$\pm 1,52$			
Luftfeuchte (%)							
Trottellumme	43	25 – 90	65,07	$\pm 17,69$	} n.s. } 0,025 } n.s. }	} 0,006 }	
Tordalk	54	42 – 97	78,32	$\pm 11,87$			
Papageitaucher	52	59 – 97	78,61	$\pm 9,25$			
Gryllteiste	58	66 – 96	80,04	$\pm 7,42$			
Windstärke (m/sec)							
Trottellumme	18	0,3 – 3,2	1,29	$\pm 1,05$	} n.s. }	} 0,001 }	
Tordalk	27	0,3 – 3,0	1,03	$\pm 0,65$			
Papageitaucher	4	0,0 – 0,4	0,10	$\pm 0,20$			
Gryllteiste	24	0,0 – 0,65	0,16	$\pm 0,24$			

Altvogel oder das Junge eine Erhöhung der Lufttemperatur stattfindet oder nicht, bleibt dahingestellt. Bei der Trottellumme sind die Temperaturen an den Brutplätzen etwa gleich häufig höher, niedriger oder gleich wie in der Umgebung. Die Temperaturschwankungen sind grösser als an den Brutplätzen der anderen Arten. Nur bei der Trottellumme wurde eine Höchsttemperatur von 28° gemessen. Die Temperaturverhältnisse an ihren Brutplätzen sind knapp signifikant verschieden von jenen an den Brutplätzen der andern Arten. Bei diesen konnten keine signifikanten Unterschiede verzeichnet werden, obschon die Temperaturschwankungen an den Brutplätzen der Gryllteiste sichtbar kleiner sind. Bemerkenswert ist insbesondere die Tatsache, dass auch im kalten Sommer 1975 bei dieser Art keine Temperaturen unter 10°C gemessen wurden.

2.2.3. Luftfeuchte

Bei allen Arten ist die durchschnittliche Luftfeuchte am Brutplatz höher als in dessen unmittelbarer Umgebung. Den grössten Unterschied finden wir mit durchschnittlich 10% an den Brutplätzen der Gryllteiste. Es folgt jener beim Papageitaucher mit 9% und jener beim Tordalken mit 6%. Bei der Trottellumme ist die Luftfeuchte am Brutort im Mittel weniger als 4% höher als in dessen Umgebung. Der Absolutwert ist etwas geringer als bei den andern Arten (der Unterschied zu Gryllteiste und Papageitaucher ist signifikant). Wie bei der Temperatur sind auch bezüglich Luftfeuchte auf den Lummensimsen die grössten Schwankungen zu verzeichnen (sie kann bis auf 25% absinken). Bei der Gryllteiste sind die niedrigsten gemessenen Werte nie < 66%. Höchstwerte von 90% und darüber treten bei allen Arten auf.

Tab. 3. Differenzen (Δ) zwischen Vergleichswert (aussen) abzüglich Brutplatzwert (innen). – *Differences (Δ) between paired measurements: figure outside breeding place (surrounding) minus figure inside (at the breeding site itself). Number of cases plus, minus, and with no difference.*

	n	$\bar{x}$	s	Anzahl Fälle ^a			p
				>	<	=	
Δ Lichtmenge (Lux)							
Trottellumme	53	8784 $\pm$ 9676		48	3	2	0,0000
Tordalk	58	15976 $\pm$ 16013		58	0	0	0,0000
Papageitaucher	51	20313 $\pm$ 16400		51	0	0	0,0000
Gryllteiste	67	20857 $\pm$ 14365		67	0	0	0,0000
Δ Temperatur (°C)							
Trottellumme	43	–0,21 $\pm$ 3,92		17	14	12	0,53
Tordalk	54	1,28 $\pm$ 1,66		36	6	12	0,0000
Papageitaucher	52	1,46 $\pm$ 2,75		30	9	13	0,0003
Gryllteiste	58	1,41 $\pm$ 2,13		40	8	10	0,0000
Δ Luftfeuchte (%)							
Trottellumme	43	–3,79 $\pm$ 8,79		13	29	1	0,007
Tordalk	54	–6,03 $\pm$ 9,47		12	37	5	0,0000
Papageitaucher	52	–8,91 $\pm$ 9,39		6	42	4	0,0000
Gryllteiste	58	–9,66 $\pm$ 9,77		5	52	1	0,0000
Δ Windstärke (m/sec)							
Trottellumme	18	2,18 $\pm$ 2,92		17	1	–	0,0003
Tordalk	27	2,55 $\pm$ 2,63		27	–	–	0,0000
Papageitaucher	4	2,78 $\pm$ 0,82		4	–	–	–
Gryllteiste	24	2,31 $\pm$ 1,57		24	–	–	0,0000

^a Vergleichswert grösser als (>), kleiner als (<), identisch mit (=) Brutplatzwert (Anzahl der Fälle).

2.2.4. Wind

Die nur für 1975 vorliegenden Zahlen ergeben geringe, aber signifikante Windreduktion an den Brutplätzen der Trottellumme im Vergleich zur Umgebung und grosse signifikante Unterschiede bei den übrigen Arten. Die Morphologie der Brutplätze bewirkt bei Tordalk und Gryllteiste einen weitgehenden, beim Papageitaucher in der Regel einen totalen Windschutz. Die Messungen an den Brutplätzen der Gryllteiste ergeben im Mittel signifikant geringere Windstärken als an jenen des Tordalken.

Abb. 5 zeigt, wie unterschiedlich der Variationsbereich der Mikroklimawerte am Brutplatz von Art zu Art und im Vergleich zu den ausserhalb des Brutplatzes herrschenden Bedingungen ist. Am grössten ist die Variationsbreite aller Faktoren bei der Trottellumme. Temperatur und Feuchte variieren am wenigsten bei der Gryllteiste.

Bei der Gryllteiste weist das Mikroklima allerdings auch in der Umgebung der Brutplätze auffallend geringere Schwankungen auf als in Höhen von 50 und mehr m ü. M., wo die andern Arten vorwiegend brüten. Licht und Wind variieren am wenigsten beim Papageitaucher.

3. Diskussion funktioneller Aspekte

Felswände, Grashalden, Geröllfelder, Spalten, Höhlen und Gesimse bieten mannigfache Möglichkeiten um zu brüten. Dieses Angebot wird von den Alkenvögeln artspezifisch unterschiedlich genutzt. Es ergeben sich für jede Art typische Brut- und Aufzuchtbedingungen. Mit der Wahl von Plätzen, welche den Brut- und Aufzuchterfolg begünstigen, wird Brutvorsorge, und mit dem Brüten und der Jungenpflege Brutfürsorge geleistet. Vorsorge und Für-

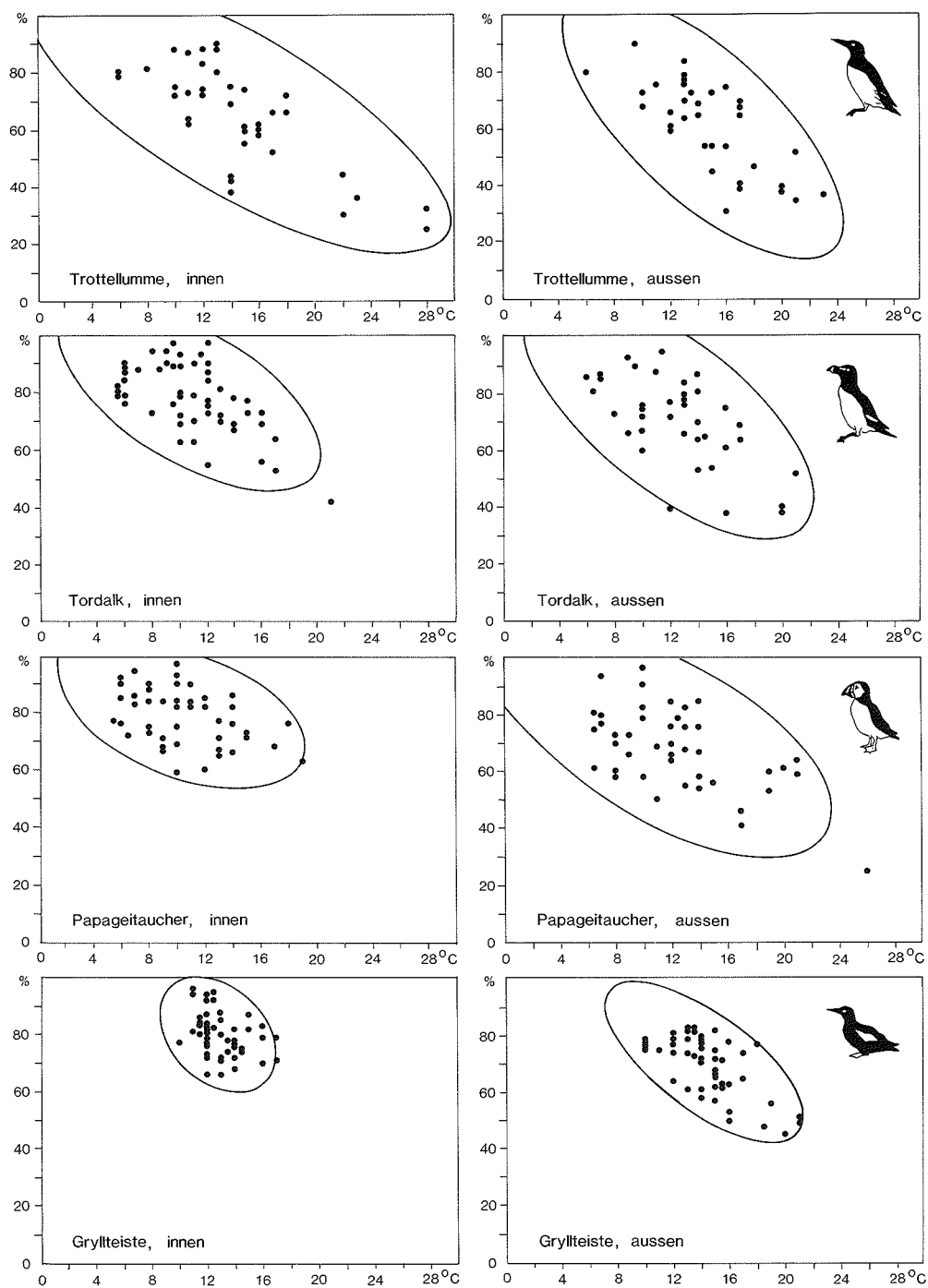




Abb. 6. Typische Brutplätze der Trottellumme. Aufnahme B. Grundbacher. – *Typical breeding places of Guillemot.*

sorge schaffen zusammen jene Bedingungen, welche den Alttieren und Jungen ermöglichen, das zu beschaffen, was sie zur Entfaltung und Erhaltung benötigen, und sich vor dem zu schützen, was ihnen schadet. Im folgenden wird zuerst betrachtet, was durch Brutvorsorge erreicht wird und anschliessend, welche Leistungen durch die Brutfürsorge erbracht werden.

3.1. Brutvorsorge

Trottellummen

Aus der Wahl von Gesimsen als Brutplatz erwachsen den Trottellummen wenig Vor-

teile hinsichtlich des Schutzes von Ei, Küken und Altvogel vor schädigenden Einflüssen: Auf den Gesimsen gibt es wohl Bodenstrukturen, die das Wegrollen des Eies vom Brutplatz verhindern, es fehlen aber jene Begrenzungen, die Ei und Küken Schutz vor dem Absturz in die Tiefe zu bieten vermöchten. Gegen Wind, insbesondere Fallwind und Aufwind, sowie gegen Steinschlag sind die an der Felswand gelegenen Plätze etwas geschützt im Vergleich zu den ausserhalb des Gesimses liegenden Felsvorsprüngen. Sie bieten aber nicht besseren Sichtschutz vor räuberischen Silbermöwen *Larus argentatus* und Kolkraben

Abb. 5. Beziehungen zwischen Luftfeuchte und Temperatur am Brutplatz (innen) und in dessen Umgebung (ausser), mit 95%-Konfidenzellipse. – *Relationship between air humidity and air temperature at breeding places (left) and their surroundings (right); with ellipse of 95% confidence.*



Abb. 7. Tordalk. Aufnahme
P. Lüps. – Razorbill.

Corvus corax. Auf den Gesimsen sind die Tiere auch direkter Besonnung und Einwirkung von Regen ausgesetzt. Wie sich die im Vergleich zur Umgebung erhöhte Feuchte und geringere Lichtstärke auswirken, muss offen bleiben. Die Wahl von Brutplätzen, die nur geringen Schutz gegen Wettereinflüsse und keinen vor Raubfeinden bieten (ausgenommen Ratten), und auf denen wegen der Belästigung durch Artgenossen Ei- und Kükenverluste auftreten können, ist um so erstaunlicher, als auf der Insel genügend Spalten und Höhlen vorhanden sind, die besseren Schutz zu gewähren vermöchten. Sie bieten jedoch meist nur für wenige Brutpaare Raum. Bei der Wahl solcher

Plätze könnten die Trottellummen demnach nicht in grosser Zahl und vergesellschaftet brüten. Der Verzicht auf möglichen Schutz zugunsten der Artgenossennähe weist darauf hin, dass die soziale Attraktion für die Wahl eines Brutplatzes von ausschlaggebender Bedeutung ist. Brüten im Verband bietet Vorteile, wie von Tinbergen et al. (1967) bei Lachmöwen nachgewiesen worden ist. Sie können dann wahrgenommen werden, wenn die Beziehungen zwischen den Angehörigen eines Brutverbandes so geregelt sind, dass gegenseitige Belästigung weitgehend entfällt. Das trifft nach den Untersuchungen von Tschanz (1959) und Birkhead (1978) für Trottellum-

men zu. Vorsorge für das Aufkommen der Küken wird demnach bei Trottellummen dadurch geleistet, dass sie sich einem Brutverband anschliessen.

Tordalken

Durch die Wahl überdachter und auf drei Seiten durch Fels begrenzter Plätze wird eine wirkungsvolle Abschirmung von Brüter, Ei und Küken vor Raubfeinden, Artgenossen sowie Regen, Wind und Besonnung erreicht. Auf dem rauen Felsboden liegende, kleine Steine bieten dem Ei etwas Halt. Dadurch wird das Wegrollen des Eis vom Brutplatz erschwert. Der Altvogel verstärkt diesen Abrollschutz, indem er mit dem Schnabel weitere, in der näheren Umgebung liegende Steinchen aufnimmt und diese am Brutort zu Boden fallen lässt (Ingold 1974). Wie das Ei wird auch das Junge durch die den Brutplatz umgebenden Felschranken weitgehend vor Absturz bewahrt. Da an ihm das Licht gedämpfter, die Temperatur gleichmässiger und etwas tiefer und die Luftfeuchte etwas höher ist als in der Umgebung, dürfte er im Vergleich zu ihr günstigere Aufzuchtbedingungen bieten. Experimente bei künstlicher Aufzucht von Küken bestätigen diese Annahme (unveröffentlicht). Damit ergeben sich beim Tordalken aus der Vorsorge Schutz vor schädigenden Einwirkungen und dank den Eigenschaften des gewählten Platzes günstigere Lebensbedingungen.

Papageitaucher

Papageitaucher bevorzugen bei der Wahl von Brutorten Gebiete, in denen es möglich ist, bis mehrere Meter lange Röhren zu graben und diese am Ende zu einer Brutkammer zu erweitern. Trocken Gras und kleine Federn werden als Nestmaterial eingetragen. Falls nicht alte Höhlen übernommen werden können, wird in die Einrichtung des Brutplatzes erheblich Arbeit investiert. In der Brutkammer kann der Altvogel von Umgebungseinflüssen weitgehend abgeschirmt brüten und das Junge aufziehen. Altvogel, Ei und Junges sind in der Höhle dem Zugriff von Silbermöwen und

Kolkraben entzogen; Ratten könnten in die Höhlen eindringen, steigen jedoch nicht in den Grashängen hoch und bilden demnach keine Gefahr. Artgenossen dürften sich während der Brut und Jungenaufzucht kaum in fremde Nestkammern verirren, nachdem durch heftige Raufereien zu Beginn der Brutzeit eine Klärung der Besitzverhältnisse stattgefunden hat (eigene Beobachtungen). Mit der Einrichtung einer tief im Torf gelegenen Nestkammer erreicht der Altvogel, dass Luftfeuchte und Temperatur etwas weniger schwanken als im Aussenraum. Weitgehend stabil sind auch die Windströmungs- und Lichtverhältnisse. In vielen Höhlen ist es vollkommen dunkel; das gereicht den Papageitauchern nicht zum Nachteil, weil sie als einzige Art (ev. Krabbentaucher ausgenommen) von Hell- auf Dunkelorientierung umzustellen vermögen (Marti 1971; Tschanz et al. in Vorb.).

Gryllteiste

Gryllteisten wählen nahe dem Strand unter Felsblöcken oder in Felsspalten gelegene, überdachte Brutplätze und erreichen damit Sichtschutz gegen Raubfeinde, Separierung von Artgenossen und Abschirmung gegen Regen, Besonnung und Windeinflüsse. Der Brüter installiert sich meist so weit entfernt vom Eingang, dass nur noch wenig Licht auf den Brutplatz fällt. Räubern wie Kolkraben und Nebelkrähen wird es dadurch erheblich erschwert, festzustellen, ob sich Eier bzw. Küken am Brutplatz befinden. Vor Ratten sind nur die auf den Schären gelegenen Nester geschützt. Die seitlichen Begrenzungen erschweren den Küken, ungehindert andere, in der Nähe des Brutplatzes gelegene Felsnischen und -höhlen aufzusuchen; die Abschränkungen tragen damit zur Sicherung des Kontaktes zwischen Eltern und Nachwuchs bei. Im Vergleich zur Umgebung herrschen am Brutplatz gleichmässige Temperatur- und Feuchteverhältnisse, die sich auf den Energiehaushalt der Brüter und Küken vorteilhaft auswirken dürften.

3.2. Anpassung

Wie die vorangehenden Ausführungen zeigen, schaffen die vier Arten mit der Wahl des Brutplatzes und dessen Veränderungen unterschiedliche, gegenüber der Brutplatzumgebung in mancher Hinsicht aber günstigere Voraussetzungen zum Gelingen der Brut und Jungenaufzucht. Die geringste Vorsorge wird von Trottellummen geleistet, die beste vom Papageitaucher (Höhlenbau, vgl. auch Tab.4). Je nach dem Grad der Vorsorge haben die Brüter und Küken Unterschiedliches zu leisten, um sich mit ihrer Umwelt erfolgreich auseinandersetzen zu können.

Trottellummen

Bei Trottellummen finden sich im Vergleich zu andern Alkenvögeln bei den Eiern, den Küken und den Altvögeln Eigenschaften, die besondern Schutz gegen schädigende Einwirkungen bieten: Dicke Schale und Kreiselform der Eier verringern die Wahrscheinlichkeit von Verlusten durch

Schalenbruch oder Absturz, wenn Eier vom Brutplatz weggrollen (Tschanz et al. 1969). Variabilität bei Eifarben und -muster, verbunden mit unterschiedlicher Ansprechbarkeit der Altvögel auf Merkmale des eigenen Eies und solcher von Artgenossen, verunmöglichen Eiannektion durch Nachbarn (Tschanz 1959). Dauernde Anwesenheit eines Partners am Brutplatz bietet Ei und Küken Schutz vor Fressfeinden (Tschanz & Hirsbrunner-Scharf 1975). Abstimmung des Verhaltens zwischen den Partnern bei der Brutablösung und zwischen Küken und Elter bei der Fütterung wirkt Eiverlust und Futterraub entgegen (Tschanz & Hirsbrunner-Scharf 1975). Kauerstellung beim Ruhen und Beschaffenheit des Gefieders verringern bei Küken die Gefahr, sich mit dem auf dem Gesimse reichlich vorhandenen Kot-Torf-Gemisch zu verschmutzen (Tschanz & Hirsbrunner-Scharf 1975). Durch Hudern wird der Jungvogel vor Einwirkung extremer Temperatur und Wind geschützt. Schliesslich folgen Trottellummenküken nur dem Ruf der



Abb. 8. Papageitaucher.
Aufnahme B. Tschanz. –
Puffin.

Tab.4. Vorsorge (V) und Anpassung (A) bezüglich Brüten und Jungenaufzucht bei allen 4 Arten. – = keine Ausschaltung der Komponente, + = Ausschaltung der Komponente mit der Wahl des Brutplatzes (V) oder durch Verhalten (A). – *Brood provisioning (V) and adaptation (A) in breeding and parental care of the four species.* – = no influence on component, + = component influenced by breeding site selection (V) or behaviour (A). Components: Predators; egg robbing, pecking, food robbing by birds of same species; competition between kins; spoiling of plumage by moist, dirt and excrements; falling down of egg or young; orientation in the dark.

Komponente	Trottellumme		Tordalk		Papageitaucher		Gryllsteiste	
	V	A	V	A	V	A	V	A
Fressfeind	–	+	+	–	+	–	+	–
Artgenossen								
Eiraub	–	+	+	–	+	–	+	–
hacken	–	+	+	–	+	–	+	–
Futterraub	–	+	+	–	+	–	+	–
Geschwisterkonkurrenz	–	–	–	–	–	–	–	+
Verschmutzung	–	+	+	–	+	–	+	–
Absturz von Ei und Küken	–	+	+	+	+	–	+	–
Nachteile der Dunkelheit	–	–	–	–	–	+	–	–

eigenen Eltern, deren Stimme sie schon im Ei von jener anderer Altvögel unterscheiden lernen (Tschanz 1964, 1968). Dadurch ergibt sich auf den Gesimsen jene Gruppierung nach Brutpaaren mit Küken, die bei andern Alkenvogelarten durch räumliche Trennung verwirklicht ist (Schommer & Tschanz 1975).

Tordalken

Am Brutplatz bieten Geländestrukturen weitgehend Schutz vor Fressfeinden. Auch die Annektion von Eiern, Angriffe auf Küken sowie Futterraub durch Artgenossen sind bei Tordalken durch eine räumliche Trennung der Brutplätze ausgeschlossen. Die Plätze werden auch nicht durch Torfablagerungen und Kot so verschmutzt, dass Eischalen verkrusten und Federn der Küken verkleben könnten (Ingold 1974, 1976). Deshalb erübrigt sich die Ausbildung von Körperstrukturen und Verhaltensweisen, die geeignet wären, den nachteiligen Einwirkungen von Fressfeinden, Artgenossen und Verschmutzung auf das Bebrüten des Eis und die Aufzucht des Jungen zu begegnen. Es erstaunt deshalb, dass auch Tordalken selektiv auf die Merkmale des eigenen Eis ansprechen (Ingold 1980). Verständlich ist dagegen die selektive Ansprechbarkeit auf diejenigen Rufe, die von

den Familienmitgliedern geäußert werden: Tordalkenküken müssen, wie Trottellummenküken, von den Altvögeln noch mit Futter versorgt werden, nachdem sie den Brutplatz verlassen und sich aufs Meer begeben haben. Manche Junge erreichen es beim Abflug vom Brutplatz nicht auf Anhieb. Sie landen in Ufernähe auf dem Land, die Altvögel als bessere Flieger dagegen auf dem Wasser. Die Wiederherstellung des Kontaktes zwischen Elter und Küken kann nur mit akustischen Signalen erreicht werden. Für Tordalken ist deshalb individuelles Kennen der Familienmitglieder ebenso wichtig wie für Trottellummen (Ingold 1973).

Papageitaucher

Beim Aufenthalt in einer tief in der Erde gelegenen Höhle bedarf es keiner besonderen Leistungen, um nachteiligen Einwirkungen von Fressfeinden und Artgenossen zu begegnen. Mit dem Vorteil der völligen Abschirmung gegenüber solchen Einwirkungen ist verbunden, in völliger Dunkelheit leben zu müssen. Da sich Alt- und Jungvogel unter diesen Bedingungen nur hören und betasten, nicht aber sehen können, sind sie darauf angewiesen, Kontakte mittels Lautäußerungen und Tasten aufzunehmen und aufeinander abzustimmen.



Abb. 9. Gryllteisten an der Küstenlinie in Nestnähe, mit typischem Aufzuchtfutter (Butterfisch *Pholis gunnellus*). Aufnahme P. Lüps. – *Black Guillemots*.

Anflug- und Kratzgeräusche am Röhreneingang veranlassen das Küken, gereiht Laute zu geben, und Berührung am Schnabel löst sogleich Fassen nach Fisch und anschließend systematisches Absuchen des Bodens aus (Marti 1971). Durch rasches Züngeln wird festgestellt, ob sich vom Altvogel fallen gelassener Fisch im Nest befindet. Weder Küken von Trottellummen noch jene von Tordalken oder Gryllteisten sind fähig, im Dunkeln am Boden liegendes Futter zu finden (Tschanz et al. in Vorb.). Sie verändern ihren Brutplatz auch nicht, wogegen ihn die Küken von Papageitauchern durch Zurücklegen von Halmen und Scharren so bearbeiten, dass jederzeit eine mit Nestmaterial ausgepolsterte Mulde zur Verfügung steht. Spezielle Laute, die Eltern und Küken erlauben würden, sich bei Kontaktverlust wieder zu finden, gibt es nicht. Papageitaucherjunge bedürfen auch keiner weiteren Pflege durch die Eltern, wenn sie das Nest verlassen und das Meer aufgesucht haben. Sie sind dann fähig, sich selbst zu versorgen.

Gryllteiste

Bei Gryllteisten ergeben sich durch Geländestrukturen und räumliche Trennung der Brutpaare bezüglich des Schutzes vor Fressfeinden und Artgenossen ähnliche Verhältnisse wie bei Tordalken. Im Unterschied zu diesen haben aber Gryllteisten zwei Küken: diese laufen nicht Gefahr, abzustürzen, wenn sie sich vom Brutplatz wegbegeben, und sie bedürfen wie Papageitaucherjunge keiner weiteren Pflege durch die Eltern, wenn sie das Meer aufgesucht haben. Den Besonderheiten der Aufzuchtsituation bei Gryllteisten entspricht, dass die Küken ein Interaktionssystem entwickeln, das ihnen ermöglicht, Konkurrenz um Futter auszuschalten, und dass sie beim Anflug von Altvögeln so intensiv und ausdauernd zirpen, dass ein Elter seine Küken auch dann findet, wenn diese sich vom Nestplatz entfernt und eine andere Felshöhle aufgesucht haben. Bemerkenswert ist, dass die Altvögel nicht zwischen den Lautäußerungen eigener und fremder Jungen unterscheiden (Schüpbach 1982).

Zusammenfassung, Summary

Aus der Brutplatzwahl ergeben sich bei vielen Vögeln für die Art typische Kombinationen von Gelände-, Vegetations- und Klimaeigenschaften. Diese sind zusammen mit Anpassungen im Verhalten bestimmend für erfolgreiches Brüten und bei Nest- sowie Platzhockern auch für das Gelingen der Jungenaufzucht. Auswahl von Brutorten, die dem Brüter und den Küken Schutz vor Feinden, Artgenossen und nachteiligen Witterungseinflüssen bieten, wirkt als Vorsorge. Deren Resultat lässt sich durch den Vergleich von Strukturen und Klima am Brutort und in dessen näheren Umgebung ermitteln. Verglichen wurden diese Verhältnisse bei 383 Trottellummen *Uria aalge*, 129 Tordalken *Alca torda*, 54 Papageitauern *Fratercula arctica* und 50 Gryllteisten *Cephus grylle* auf Vedöy, einer an der Südspitze der Lofoten gelegenen Vogelinsel. Die Beschreibung der Brutplätze dieser vier Alkenvogelarten erfolgte nach 50 Kriterien, bezogen auf die Kategorien: Lage des Platzes auf der Insel, Überdachung, Abschränkung, Neigung und Beschaffenheit des Bodens der eigentlichen Brutstelle, deren Distanz zum Abgrund, Höhe über Meer, Distanz zur Flutlinie und zu Brutnachbarn. An insgesamt 75 Orten wurden in rund 300 Begehungen Daten über Licht- und Klimabedingungen erhoben.

Aus den Daten ergibt sich bezüglich der Lage, dass Trottellummen extreme Felswand-Plätze wählen, Tordalken Übergangsgebiete zwischen Felswand und Grashalde, Papageitaucher Grashalden und Gryllteisten wenig steile Halden bis flache Par- tien.

Überdachung der Brutplätze fehlt meist bei den Trottellummen; sie wird, wie die seitlichen Abschränkungen, vom Tordalken über die Gryllteiste zum Papageitaucher zunehmend stärker ausgeprägt.

Die Distanz zum Abgrund ist am geringsten bei der Trottellumme und nimmt in der soeben erwähnten Reihenfolge der Arten zu. Ausser bei Trottellummen, welche dicht beisammen sitzend Kolonien bilden, brüten die Alkenvögel einzeln. Gryllteisten haben zwei Eier, die anderen Arten eines. Die Temperatur ist an den Brutplätzen mit durchschnittlich 1°C Unterschied und die Luftfeuchte mit maximal 10% Abweichung meistens wenig verschieden von der Umgebung.

Merklich geringer als in der Umgebung sind an den Brutplätzen von Tordalken, Gryllteisten und Papageitauern Windstärke (bei den beiden letztgenannten oft null) und Helligkeit (beim Papageitaucher oft null).

Aus den Vergleichen ist ersichtlich, dass sich die Brutplätze der verschiedenen Arten vor allem bezüglich Strukturmerkmalen und weniger hinsichtlich des Klimas von der Umgebung unterscheiden. Aus der Struktur des gewählten Brutplatzes ergibt sich für Tordalk, Papageitaucher und Gryllteiste ein Sichtschutz vor Fressfeinden, eine Ausschaltung von Aggressionen bzw. Ei- und Futterraub durch

Artgenossen und eine Verminderung oder ein Ausschluss der Absturzgefahr für Eier und Küken. All das entfällt auf den offenen, in Steilwänden gelegenen Felsgesimsen, den Brutplätzen der Trottellummen. Was bei den anderen Alkenarten durch Vorsorge entsteht, müssen sie durch Fürsorgeverhalten erreichen. Beim Papageitaucher müssen besondere Verhaltensweisen die Orientierung im Dunkeln ermöglichen und bei der Gryllteiste Aufteilung von Futter unter die beiden Geschwister. Diese Ergebnisse werden diskutiert.

Nesting site morphology, light and microclimate at breeding places of Guillemot *Uria aalge*, Razorbill *Alca torda*, Puffin *Fratercula arctica* and Black Guillemot *Cephus grylle* on Vedöy (Lofoten, Norway)

Breeding site selection in birds leads to species specific combinations of environmental, vegetational and climatic characteristics. These combinations together with behavioural adaptations are important in determining hatching success and, in altricial birds, fledging success. Selection of nesting sites which provide adult birds as well as eggs and young with protection against predators, intraspecific interference and adverse weather acts as brood provisioning.

The effect of nest site selection can be assessed by comparing the morphology and microclimate at the nest to the conditions prevailing in the neighbourhood. 616 breeding sites were studied on Vedöy, one of the southernmost islands of the Lofoten: 383 of Guillemot, 129 of Razorbill, 54 of Puffin, and 50 of Black Guillemot. 50 criteria were chosen for the description of the nest sites relating to the following categories: topographic location of nesting sites on the island, shelter, lateral separations, slope and soil structure of the breeding place, distance from the abyss, altitude above sea level, distance to the flood line and to neighbours. 300 series of light and microclimate measurements were taken at 75 sites.

Guillemots were found in cliffs on narrow ledges, Razorbills in the transition zone between cliffs and grassy slopes above them, Puffins in grassy slopes and Black Guillemots in block fields at the bottom of cliffs and on flat islets.

Nesting places of Guillemots usually lack shelter, those of the other species are sheltered. Razorbills and Black Guillemots breed in caves, Puffins breed in holes.

The distance to the abyss is shortest in the Guillemot, and largest in Black Guillemots and Puffins. Guillemots breed next to each other in dense colonies. The other species breed individually (though Puffins usually form loose colonies). Black Guillemots lay two eggs, the other species only one.

Differences in temperature (mean -1°C) and humidity (mean +4 to 10%) between the nest sites and their neighbourhood are usually small.

At breeding places of Razorbill, Black Guillemot and Puffin wind speed is largely reduced (often equal zero in the Puffin and Black Guillemot) and light intensity low (often nearly zero in the Puffin) as compared with the nearest surroundings.

It was shown that the nest sites of all species differ more from their surroundings in topographic and morphological than in microclimatical parameters. Razorbills, Puffins and Black Guillemots gain the following advantages from nesting site morphology: sight protection against predators, avoidance of intraspecific aggression, egg robbing and food parasitism, and reduction of the risk of falling of eggs and chicks. Guillemot breeding places lack these advantages on the ledges; protection of the brood and young must be provided by parental care and behavioural adaptations of the young entirely. On the other hand, Puffins have to be capable of orientation in the dark, and Black Guillemots need special adaptations for sharing food between two chicks. Results are discussed.

Summary: J.-P. und O. Biber

Literatur

- BIRKHEAD, T. R. (1978): Behavioural adaptations to high density nesting in the common guillemot, *Uria aalge*. *Anim. Behav.* 26: 321–331.
- BIRKHEAD, T. R. & M. P. HARRIS (1985): Ecological Adaptations for Breeding in the Atlantic Alcidae. In: Nettleship & Birkhead, 205–231.
- GASTON, J. (1985): Development of the Young in the Atlantic Alcidae. In: Nettleship & Birkhead, 319–354.
- INGOLD, P. (1973): Zur lautlichen Beziehung des Elters zu seinem Küken bei Tordalken (*Alca torda*). *Behaviour* 45: 154–190. – (1974): Brutverhältnisse bei Tordalken (*Alca torda*) auf der Vogelinsel Vedöy (Lofoten). *Sterna* 13: 205–210. – (1976): Zur Beziehung des Tordalken *Alca torda* zur Nestumgebung. *Orn. Beob.* 73: 1–10. – (1980): Anpassungen der Eier und des Brutverhaltens von Trottellummen (*Uria aalge aalge* Pont.) an das Brüten auf Felssimsen. *Z. Tierpsychol.* 53: 341–388.
- MARTI, B. (1971): Futtersuche des Papageitaucherkükens (*Fratercula arctica*) im Hellen und Dunkeln. Lizentiatsarbeit Zool. Inst. Univ. Bern (unveröff.).
- NETTLESHIP, D. N. & T. R. BIRKHEAD (1985): The atlantic alcidae. London.
- SCHOMMER, M. & B. TSCHANZ (1975): Lautäusserungen junger Trottellummen als individuelle Merkmale. *Vogelwarte* 28: 17–44.
- SCHÜPBACH, U. (1982): Geschwisterbeziehung und Aufzuchterfolg in Abhängigkeit vom Nahrungsangebot bei der Gryllsteiste (*Cepphus grylle*). Diss. Zool. Inst. Univ. Bern (unveröff.).
- SCHWERDTFEGER, F. (1963): Ökologie der Tiere. Bd. 1: Autökologie. Hamburg und Berlin.
- SPRING, L. (1971): A comparison of functional and morphological adaptations in the Common Murre and Thick-billed Murre. *Condor* 73: 1–27.
- TINBERGEN, N. (1967): Adaptive features of the black-headed gull (*Larus ridibundus* L.). In: D. W. SNOW (Hrsg.): Proc. XIV Intern. Ornithol. Congr., Oxford and Edinburgh.
- TSCHANZ, B. (1959): Zur Brutbiologie der Trottellumme (*Uria aalge aalge* Pont.). *Behaviour* 14: 2–100. – (1964): Beobachtungen und Experimente zur Entstehung der «persönlichen» Beziehung zwischen Jungvogel und Eltern bei Trottellummen. *Verh. Schweiz. Naturf. Ges.* 144: 211–216. – (1968): Trottellummen. Berlin und Hamburg. – (1981): Artspezifische Beziehungen zwischen Temperaturregulation und Verhalten. In: Aktuelle Arbeiten zur artgemässen Tierhaltung 1980, KTBL-Schrift 307: 94–102, Darmstadt.
- TSCHANZ, B., P. INGOLD & H. LENGACHER (1969): Eiform und Bruterfolg bei Trottellummen *Uria aalge aalge* Pont. *Orn. Beob.* 66: 25–42.
- TSCHANZ, B. & M. HIRSBRUNNER-SCHARF (1975): Adaptations to colony life on cliff ledges: a comparative study of guillemot and razorbill chicks. In: G. Baerends, C. Beer & A. Manning (Hrsg.): Function and Evolution in Behaviour. Clarendon Press, Oxford.

Manuskript eingegangen Okt. 1987
bereinigte Fassung 3. Nov. 1988

Prof. Dr. Beat Tschanz, Ethologische Station Hasli,
Wohlenstrasse 50a, CH-3036 Hinterkappelen
Olivier Biber, Schweizerische Vogelwarte,
CH-6204 Sempach
Barbara Lüps-Grundbacher und Dr. Peter Lüps,
Naturhistorisches Museum, Bernastrasse 15,
CH-3005 Bern