

Dem Andenken an Beat Tschanz (1920–2013) und Adolf Portmann (1897–1982) gewidmet

Brüten an Felsklippen – was Trottellummen *Uria aalge aalge* befähigt, auf Felssimsen und in dichten Gemeinschaften zu brüten

Eine Übersicht über Ergebnisse des Berner Alkenvogelprojekts

Paul Ingold



INGOLD, P. (2016): Features that enable Common Murres *Uria aalge aalge* to breed on cliff ledges and in dense communities: an overview of results of the Bernese Project on Alcids. Ornithol. Beob. 113: 85–120.

In a long-term research project (1956 to 1981) on the island Vedøy and in Røst (Lofoten, Norway), the question was investigated how Common Murres are able to breed without a nest on ledges of cliffs and in dense communities. Observations and experiments in the field and laboratory, and in comparative studies on the related species Razorbill *Alca torda* – which breed pairwise in protected cavities and recesses – revealed the special adaptations of Common Murres to these extreme conditions. (1) Common Murres reduce the risk of an egg falling off the ledge by incubating their single egg close to the wall in greatest possible distance from the ledge edge and by having an array of extremely careful incubating behaviour patterns. (2) The pear-shape of Common Murre eggs also protects an egg that is rolling away from the nest site from falling off. (3) Common Murres know their egg on the basis of colour and pattern, and they learn the changing egg characteristics arising from soiling. The great individual variation in their eggs enable Common Murres to discriminate their own egg from neighbouring eggs on the ledge. (4) The parents react specifically to the calls of their young, and the chick is able to learn the acceptance call of both parents during hatching, so that the parent-young relationship is established before the chick is hatched. (5) Due to the behaviour of the parents and its own behaviour, the Common Murre chick is well protected against falling off, interference from other adults and predation. When chicks are not sheltered between the body and wing of the attending parent, they stay put on the nest site and orientate themselves towards the wall. The adult always places itself between the edge and the young; normally the attending adult never leaves the nest site. During feeding, small chicks are sheltered by both adults which diminishes the risk of the fish being stolen. (6) One evening, at the age of 3 to 4 weeks, chicks approach the edge, crouch forward and leap off the ledge. Chicks and parents are able to recognise and find each other on the sea by their calls.

Paul Ingold, Färichweg 1, CH–3038 Kirchlindach, E-Mail: paul.ingold@gmx.ch

Trottellummen *Uria aalge aalge*, hochspezialisierte Meeresvögel der Nordhemisphäre, brüten auf Felsklippen von Inseln und Küsten. Oft

liegen die Brutplätze auf schmalen Gesimsen schwer zugänglicher, ins Meer abfallender Felswände, zum Teil auch auf wenig geneig-

ten Plateaus aus dem Meer aufragender Felsen. Dabei schliessen sich die Vögel zu dichten Brutgemeinschaften zusammen (Bertram & Lack 1933, Johnson 1941, Storer 1952, Kartaschew 1960). Andere, ganz oder teilweise an Felsen brütende Arten wie Dreizehenmöwen *Rissa tridactyla*, Silbermöwen *Larus argentatus* oder Basstölpel *Sula bassana* legen ihre Eier in ein Nest. Trottellummen hingegen bebrüten ihr einziges Ei auf dem blossen Boden, dicht gedrängt, Körper an Körper. Das sind sowohl für das Ei als auch für das Junge extreme Bedingungen. Eier, die in Bewegung geraten, oder Junge, die sich vom Brutplatz wegbewegen, können abstürzen oder zu Nachbarlummen geraten und verloren gehen. Auf den offenen Gesimsen besteht zudem die Gefahr, dass Eier und Junge von Feinden wie Grossmöwen (z.B. Silbermöwen) und Kolkkraben *Corvus corax* geraubt werden. Da stellt sich die Frage,

wie ein erfolgreiches Brüten und Aufziehen des Jungen unter solch schwierigen Bedingungen möglich ist. Was tragen zum Beispiel die ausgeprägte Birnenform des Eies und das Verhalten der Altvögel dem Ei und dem Jungen gegenüber sowie das Junge durch sein Verhalten bei?

Dazu lagen bei Beginn des Alkenvogelprojekts 1956 wenig gesicherte und ausserdem widersprüchliche Angaben vor (Tschanz 1959). So wurde etwa die spezielle Form der Lummeneier zwar als Schutz vor dem Abstürzen betrachtet (Szielasko 1905, Storer 1952), doch wurde darauf hingewiesen, dass trotzdem Eier abstürzen, wenn Altvögel das Gesimse verlassen müssen (Bent 1919). Aus Eiverlegungsexperimenten schloss Johnson (1941), dass die Lummen ihr Ei von andern Eiern unterscheiden und so die sichere Zuordnung zum eigenen Ei ermöglichen: Vom Brutplatz entfernte Eier wurden von den Besitzerinnen an diesen zurücktransportiert, von den andern Altvögeln jedoch gewöhnlich nicht beachtet. Demgegenüber führten Bertram & Lack (1933) an, dass das eigene Ei von fremden Eiern nicht unterschieden werde. Was die Beziehung zwischen Alt- und Jungvogel betrifft, sollen nach Grote (1927) nur die Eltern das Junge aufziehen, fremde Junge würden gehackt. Das würde für eine individuelle Beziehung zum Jungen und eine familienweise Aufzucht desselben sprechen. Bertram & Lack (1933) schlossen aus ihren Beobachtungen aber, dass die Lummen zwischen dem eigenen und fremden Jungen nicht zu unterscheiden vermögen.

Dies war also die Ausgangslage, als 1956 das Berner Alkenvogelprojekt begann. Bis 1971 stand im Vordergrund die Klärung von Fragen nach den Besonderheiten des Verhaltens der Altvögel dem Ei und dem Jungen und dessen Verhalten dem Altvogel sowie verschiedenen Eigenschaften der Umgebung (Abgrund etc.) gegenüber. Fragen nach der akustischen Beziehung zwischen Alt- und Jungvogel und deren Entwicklung waren Gegenstand eingehender Analysen. In diesen Jahren widmeten wir uns auch der Frage nach der Schutzwirkung der Eiform. Die umfassenden Studien ermöglichten schliesslich, differenzierte Antworten zur grundlegenden Frage zu geben,

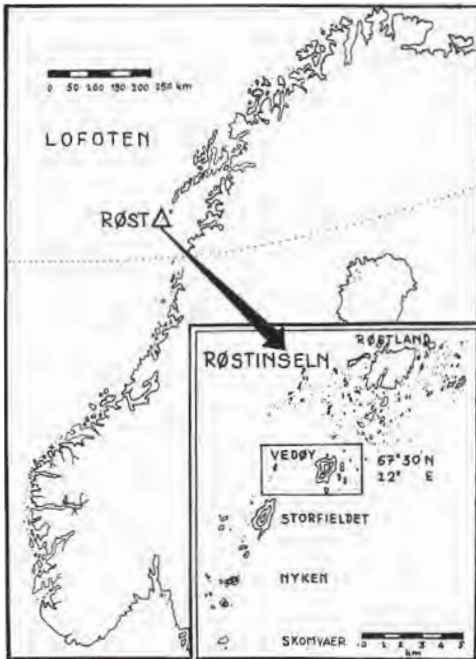


Abb. 1. Übersichtskarte von Norwegen und des Archipels von Røst mit der Vogelinsel Vedøy. Aus Tschanz (1959). – Norway with the Røst archipelago and the bird island Vedøy.

wie es den Trottellummen unter den extremen Bedingungen (Felssimse, dichte Brutgemeinschaften) möglich ist, erfolgreich zu brüten und Junge aufzuziehen. In dieser Übersichtsarbeit – bisher gab es keine solche – werden die wichtigsten Ergebnisse der zahlreichen Einzelpublikationen dargestellt.

Von 1972 bis zum Abschluss des Projekts 1981 wurden weitere vergleichende Studien an Küken der Trottellummen und jenen der verwandten Arten Dickschnabellumme *Uria lomvia*, Tordalk *Alca torda*, Papageitaucher *Fratertcula arctica* und Gryllteiste *Cepphus grylle* durchgeführt, dazu Arbeiten zu den Brut- und Aufzuchtbedingungen der verschiedenen Alkenvogelarten und zur Entwicklung des Brutbestands der Trottellummen. Auf Ergebnisse dieser Studien gehe ich insoweit ein, als sie im Zusammenhang mit der erwähnten Grundfrage wichtig sind.

Da ich selbst von 1960 bis 1970 während neun Sommern im Alkenvogelprojekt gearbeitet und Studien sowohl an Trottellummen als auch an Tordalken durchgeführt habe, kenne ich die Bedingungen und die Forschungen aus dieser Zeit grösstenteils aus eigener Erfahrung.

1. Entstehung des Projekts, Untersuchungsgebiet, Unterkunft, Material und Methode

1.1. Entstehung des Projekts

Das Alkenvogelprojekt geht auf eine Expedition nach Røst (Lofoten, Norwegen) zurück, die Dr. Gerhart Wagner, Zoologe und damals Lehrer am Gymnasium Bern-Kirchfeld 1956 organisiert hatte. Initiant war ursprünglich der Reiseschriftsteller René Gardi, der schliesslich seine Teilnahme absagen musste, Wagner aber anhielt, das Unternehmen trotzdem durchzuführen (G. Wagner mdl.). Begleitet wurde Wagner von Beat Tschanz, damals Biologielehrer am Staatlichen Lehrerseminar Hofwil-Bern, und Kurt Küng, Präparator am Naturhistorischen Museum in Bern. Anlässlich eines fast einmonatigen Aufenthalts auf Vedøy wurden Studien an Trottellummen durchgeführt (B. Tschanz in Wagner et al. 1957). Prof. Niko Tinbergen (Oxford) hatte Wagner dazu ermuntert.



Abb. 2. Das Fischerdorf Røst liegt einige Kilometer nördlich von Vedøy, 25 km von der nächstgrösseren Insel und 100 km vom Festland entfernt. Aufnahme B. Tschanz. – *The fishing village of Røst lies some kilometres N from Vedøy, 25 km from the next bigger island and 100 km away from the mainland.*

Insbesondere das Verhältnis der Trottellummen zum Ei und Jungen würde von Interesse sein. Tschanz setzte 1957 diese im Jahr zuvor auf Vedøy begonnene Forschung im Rahmen seiner Dissertation an der Universität Bern unter der Leitung von Prof. Dr. Monika Meyer-Holzappel fort, nachdem ihm Wagner die Weiterführung überlassen hatte. Von 1959 an führte Tschanz (ab 1966 Leiter der Abteilung Verhaltensforschung des Zoologischen Instituts der Universität Bern) das Projekt ohne Unterbrechung bis 1981 weiter.

1.2. Untersuchungsgebiet

Die Untersuchungen erfolgten auf der unbewohnten Insel Vedøy. Sie liegt an der Südspitze der Lofotenkette, rund 100 km vom Festland entfernt. Vedøy gehört zur Inselgruppe von Røst (67°30' N, 12° E). Die Insel ist gut 200 m hoch, 1600 m lang und 1000 m breit. Sie weist rund 150 m hohe Felsen und mit Grasbändern durchsetzte Wände, vertorfte Grashänge sowie vorgelagerte Gras- und Geröllhalden auf (Abb. 1–3).

Auf dieser Insel hatte es zum Teil grosse Bestände der Alkenvögel (Alcidae). Trottellummen: Rund 8000–10000 Paare (Brun 1969a, Tschanz 1978 zum Bestand 1960–63); Dickschnabellummen: 1964 20 Paare (Ingold & Vogel 1965); es war der Erstnachweis dieser hocharktischen Art als Brutvogel an der Küste



Abb. 3. Vedøy ist gut 200 m hoch und hat rund 100 m hohe Felswände, an deren Fuss sich eine Gras- und Geröllhalde ausdehnt. Der helle Fleck wenig oberhalb der Strandlinie ist das Haus, das ab 1964 dem Forscherteam aus Bern als Unterkunft diente. Aufnahme P. Ingold. – *Vedøy is a little over 200 m high and has around 100 m high cliffs towering above slopes covered with grass and screes. The bright dot close to the shoreline was the research team's abode.*

von Norwegen, später wurden auf Vedøy weitere entdeckt (Ingold & Tschanz 1969, Tschanz 1972a); Tordalken: 2800 Paare (Brun 1969b), eigenen Schätzungen zufolge waren es deutlich mehr; Papageitaucher: rund 160 000 Paare (Brun 1966); Gryllteisten: weniger als 50 Paare (U. Schüpbach mdl.). Die Trottellummen brüteten hauptsächlich auf Felssimsen, die Tordalken in Höhlen und Nischen im Übergangsbereich zwischen Felswänden und Grashalden sowie in den mit Grasbändern durchzogenen

Felsen, die Papageitaucher in den über den Felsen liegenden Grashängen, die Gryllteisten zwischen Felsblöcken oder in Felsspalten nahe der Strandlinie (Tschanz 1959, 1979a, Ingold 1973, 1980, Schüpbach 1980, Tschanz et al. 1989).

Unter den Trottellummen gibt es einzelne Individuen mit einem weissen Augenring und weissem Zügel, sog. Ringellummen. Ihre Häufigkeit lag auf den Vogelinseln von Røst 1956 bei 10,5 % (n = 2244; Wagner et al. 1957).



Abb. 4. Die beiden Unterkünfte auf Vedøy: Links die kleine Schutzhütte (nun erneuert), die wir bis 1963 benützen konnten, rechts das 1964 aufgestellte Haus von Røst. Aufnahme 1968, P. Ingold. – *On the left, the hut which we used till 1963; on the right, the house which, in 1964, was moved from Røst to Vedøy.*

1.3. Unterkunft

Für den jeweils bis zu dreimonatigen Forschungsaufenthalt (Juni – August) auf Vedøy stand bis 1963 eine 2 × 3 m grosse Holzhütte als Unterkunft zur Verfügung. Das musste für zeitweise bis zu fünf Personen reichen. Zelte ergänzten diese Unterkunft. Eine starke Verbesserung brachte 1964 ein altes Haus, das auf Røst abgebrochen und auf Vedøy aufgestellt werden konnte (Abb. 4). Ab 1961 gab es eine permanente zweite Station auf Røst. Später hatten wir auch ein eigenes Motorboot, so dass Leute von uns das Team auf Vedøy mit Trinkwasser, Nahrungsmitteln und Post versorgen konnten. Vorher erfolgte die Versorgung durch Angehörige der Familie Nilssen (Abb. 5).

1.4. Material und Methode

Für die Arbeit in den Felsen hatten wir speziell beschlagene Bergschuhe, die in den steilen Grashängen und auf den verkoteten Gesimsen guten Halt boten. Um auf die Gesimse zu gelangen, sicherten wir uns an den meisten Orten mit einem Seil.

Die Studien erforderten eine umfangreiche technische Ausrüstung: ein allwettertaugliches Tonbandgerät Marke «Nagra» III der Firma Kudelski Paudex (Lausanne), Lautsprecher, Verstärker, Mikrophone, Kopfhörer, entsprechende Kabel, Tonbandgeräte «Butoba» MT 5 für Experimente im «Labor» (Hütte, Station in Røst), Feldstecher, Fotokameras, Filmkamera Paillard-Reflex H-16 und einen mit Petroleum betriebenen Brutapparat «La Nationale» eines französischen Herstellers (Details in Tschanz 1968).

Da sich die Individuen der Trottellummen nicht voneinander unterscheiden lassen, mussten sie markiert werden. Dies erfolgte mittels einer Glycerinspritze mit Vogelmarkierfarbe der Firma Geigy (Basel). Küken wurden am Brutplatz mit der gleichen Farbe markiert. Über ein in der Nähe eines Brutplatzes hingehängtes und mit Grashalmen (Nistmaterial der Dreizehenmöwen) getarntes Mikrophon konnte das akustische Geschehen zwischen Alt- und Jungvogel am Beobachtungsplatz mit dem «Nagra» auf Band aufgenommen und über ei-



Abb. 5. Tochter Åse-Ann des Fischhändlers Nils Bernhard Nilssen und ein Angestellter der Fischhandlung haben uns von Røst aus nach Vedøy gebracht. Aufnahme P. Ingold. – *Åse-Ann, daughter of the Fishmonger Nils Bernhard Nilssen, and one of his employees took us from Røst to Vedøy.*

nen Kopfhörer gleichzeitig abgehört werden. Zusätzlich wurden mit einem zweiten Mikrophon die Beobachtungen auf dasselbe Band gesprochen.

Gewisse Fragen konnten nur an Küken untersucht werden, die im Brutapparat ausgebrütet worden waren. Wenn Eier früh vom Brutplatz weggenommen werden, legen und bebrüten die Lummen ein zweites, unter Umständen sogar ein drittes Ei (Tschanz 1959). Einige Stunden nach dem Schlüpfen kamen die Jungen in ein Holzgestell mit kleinen Abteilen. Wärme erhielten sie von Bettflaschen. Ab 1961 konnten Junge in der Untersuchungsstation von Røst ausgebrütet und in einem geheizten Zimmer in Einzelkästen gehalten werden. Für Lautexperimente im Felsen und im Labor wurden am Brutplatz Rufe der Altvögel auf Band aufgenommen. Im Felsen wurden sie unverändert, im Labor ebenso oder als Variationen von ihnen den Jungen vorgespielt. Variationen bestanden in Veränderungen der Klangfarbe durch Schwächen von Obertönen (Rufe tönen dunkler) oder Schwächen von tiefen Frequenzen (Rufe tönen heller, schriller), der Tonhöhe mit Hilfe eines Tongenerators und der Lautgestalt mit Hilfe einer Echomaschine.

Lautanalysen wurden im Forschungslaboratorium der PTT mit Hilfe eines Spektrometers und eines Schleifenoszillographen durchgeführt (Tschanz 1968). Weitere Lautanalysen



Abb. 6. Die Felsen waren dicht mit Dreizehenmöwen besetzt. Aufnahme 1960, P. Ingold. – *The cliffs were densely occupied by Black-legged Kittiwakes Rissa tridactyla.*

wurden mit Sonographen, Typ 6061 A und B der Kay Electric Co., vorgenommen (Ingold 1973, Schommer & Tschanz 1975, Hirsbrunner-Scharf 1982).

1.4.1. Grundsätzliches zum Vorgehen

Ausgegangen wurde von den Beobachtungen der Vögel an den Brutplätzen. Fragen, die sich aus diesen Beobachtungen ergaben, wurden nach Möglichkeit experimentell geprüft, und zwar sowohl an den Brutplätzen als auch mit Eiern und Jungen, die im Brutapparat gehalten bzw. ausgebrütet worden waren. Nach Tschanz (1968) ist jede Verhaltensuntersuchung mit einer teilnehmenden Betrachtung zu beginnen und diese muss während der Abklärung von Einzelfragen immer wieder gepflegt werden. Nur so liessen sich Versuche dem Tier ange-

messen durchführen, seine Reaktion richtig beurteilen und die Resultate sinnvoll deuten, worauf u.a. auch Tinbergen nachdrücklich hingewiesen habe.

Der Vergleich einander entsprechender Eigenschaften möglichst nah verwandter, unter verschiedenen Umweltbedingungen lebender Tiere ist eine der Methoden, mit welchen Anpassungen untersucht werden können (z.B. Cullen 1957, Curio 1973). Mit diesem methodischen Ansatz wurden die spezifischen Eigenheiten der Eier und des Verhaltens der adulten und jungen Trottellummen herausgearbeitet. Dazu wurden vergleichende Studien an Tordalken durchgeführt (Ingold 1973, 1980, Jenny 1981). Diese brüten einzelpaarweise vorwiegend in geschützten Höhlen und Nischen, also weit weniger exponiert als die Trottellummen (Abb. 13, s. auch Tschanz et al. 1989).

Wie beim Forschen halte ich mich auch im vorliegenden Bericht an die Reihenfolge Beobachtung – Experiment. Dabei stütze ich mich auf die zahlreichen, im Literaturverzeichnis aufgeführten Einzelstudien und die eigene Erfahrung. Methodische Details werden bei den jeweiligen Themen angegeben.

2. Ergebnisse

2.1. Zur Brutsituation der Trottellummen

2.1.1. *Gemeinschaftliches Brüten ohne Nest auf schmalen, gegen die Kante abfallenden Felssimsen*

Die zahlenmässig und akustisch dominierende Vogelart in den Felswänden von Vedøy war die Dreizehenmöwe *Rissa tridactyla* mit ihren Nestern auf kleinen Vorsprüngen (Abb. 6). Aber keine andere Vogelart brütete unter so extrem exponierten Bedingungen wie die Trottellumme, ausgenommen die 1964 auf Vedøy entdeckte und hier in geringer Zahl vorkommende Dickschnabellumme. Trottellummen bildeten auf Gesimsen dichte Gemeinschaften von einigen bis etwa 25 Brutpaaren (Abb. 7). Auf engstem Raum bebrüteten die beiden Partner eines Paares ihr einziges auf dem blossen Boden liegendes Ei und zogen ihr Junges auf, bis es im Alter von 3–4 Wochen weit genug entwickelt



Abb. 7. Breiter Sims mit einer dichten Brutgemeinschaft der Trottellummen. Die brütenden oder Junge hundernden Altvögel befinden sich, mit der Brust gegen die Wand orientiert, am Brutplatz. Die hinter ihnen oder an der Kante stehenden Vögel sind ihre Partner. Rechts unterhalb der Mitte ist ein Junges zu sehen. Aufnahme B. Tschanz. – *Wide ledge with a dense community of Common Murres. Adults sitting on an egg or those with a chick orientate themselves on their nest site to face the wall. Birds standing behind them or near the edge are their partners. On the right, below the middle of the picture, a chick can be seen.*

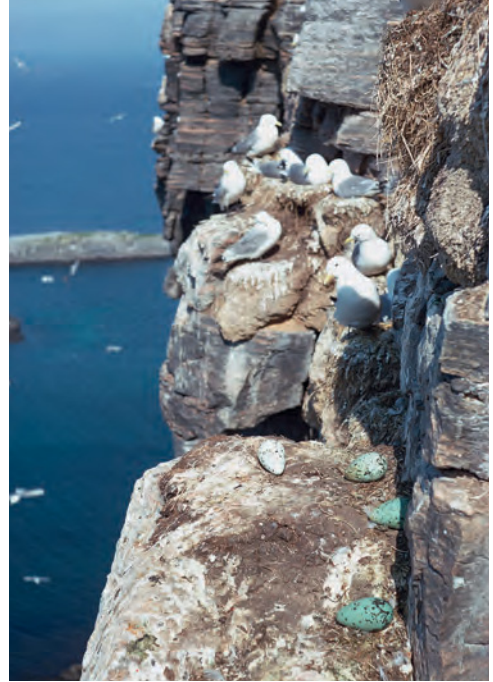


Abb. 8. Oben: Die Eier liegen auf dem blossen Boden, mit dem stumpfen Pol gegen die Wand gerichtet. Die Gesimseoberfläche besteht aus einem Gemisch aus Torf, Nistmaterial der Dreizehenmöwen und Kot; sie fällt gegen die Kante zunehmend ab. Unten: Gesimse mit viel solchem Nistmaterial. Aufnahmen P. Ingold. – *Top: The eggs lie – the blunt end facing the wall – on the surface which consists of peat, nesting material of Black-legged Kittiwakes and droppings. Bottom: Ledge with a large quantity of such nesting material.*

war, den Felsen zu verlassen und das Meer aufzusuchen.

Der Eindruck des exponierten Brütens wird durch eingehende Analysen der Bedingungen bestätigt (Tschanz 1979a, Ingold 1980, Tschanz et al. 1989). Die Gesimse der Trottellummen auf Vedøy sind zwischen 20 cm und etwa 1 m breit, zum Teil also sehr schmal, und zudem fallen sie gegen die Kante hin zunehmend stärker ab (Ingold 1980, n = 106). In Wandnähe ist die Neigung am geringsten (im Mittel 4 %), im mittleren Teil bereits deutlich

(17 %) und in Kantennähe mit 22 % (10°) erheblich grösser. Entlang der Wand befindet sich meist ein schmaler Streifen festen Torfs,



Abb. 9. Schmale Simse mit den Brutplätzen direkt an der Wand, maximal weit von der Gesimsekante entfernt. Aufnahme B. Tschanz. – *Narrow ledges with nest sites close to the wall and at greatest possible distance from the edge.*



Abb. 10. Das Ei passt perfekt zum Körper der Lumme. Sie deckt das Ei gegen die Gesimsekante hin ab. Aufnahme P. Ingold. – *The egg fits the body of the Common Murre perfectly. The parent's position protects the egg from rolling towards the edge.*

auf dem oft auch dürre Grashalme liegen, die vom Nistmaterial der darüber brütenden Dreizehnmöwen stammen. Gegen die Kante hin folgt ein stark verkoteter Streifen. Der grösste Teil der Gesimsoberfläche besteht aus einer mit Kot und Möwennistmaterial vermischten Torfschicht (Abb. 8). Auf ihr können unterschiedlich grosse Steine verteilt sein. Nach längeren Phasen trockenen Wetters ist die Oberfläche vielfach hart, die frisch verkoteten Bereiche sind aber stets etwas klebrig, bei nassem Wetter richtig schmierig. Lummen bauen, wie erwähnt, kein Nest, wie andere an Felsen brütende Vogelarten, zum Beispiel die Dreizehnmöwen. Die brütende Lumme greift während des Brütens höchstens ab und zu einen Halm oder einen kleinen Stein mit dem Schnabel und legt diesen zu sich hin.

2.2. Schutz des Eies vor dem Abstürzen

2.2.1. Platzwahl und das spezielle Brutverhalten der Trottellummen

Die Lummen wählen zum Brüten die wandnahen, also die am wenigsten geneigten und am weitesten von der Kante entfernten Bereiche (Abb. 8, 9). Damit verringern sie das Absturzrisiko des Eies. Ein kleiner Teil der Eier liegt an einer Stelle, an der sie z.B. durch grössere Steine so geschützt sind, dass sie, einmal in Bewegung geraten, nicht bis zur Gesimsekante gelangen könnten.

Das Ei liegt mit dem stumpfen Pol gegen die Wand hin gerichtet am Brutplatz (Abb. 8). Es befindet sich damit eigentlich in einer instabilen Lage. Vielfach genügt denn auch ein geringer Anstoss, damit es in Bewegung gerät, weg-

rollt und allenfalls abstürzt. Um dies möglichst zu verhindern, ist ein spezielles Brutverhalten nötig.

Die Lummen brüten gegen die Wand hin orientiert und decken so das Ei gegen den Abgrund hin ab (Abb. 9). Die Lage des Eies ermöglicht den bestmöglichen Kontakt mit dem grossen, zentral hinter dem Brustbein gelegenen Brutfleck (federlose, besonders stark durchblutete Stelle). Das ist optimal für die Wärmeübertragung. Es erklärt, weshalb das Ei mit dem stumpfen Pol und nicht mit der Spitze gegen die Wand orientiert auf dem Gesimse liegt (Abb. 10). Das Ei befindet sich zudem teilweise auf oder zwischen den Füssen des Vogels, wodurch ein seitliches Wegrollen verhindert wird, wenn der Vogel ab und zu aufsteht, sich reckt und dabei das Ei möglicherweise etwas bewegt. Dabei hält er es fast immer ganz oder teilweise unter dem Bauchgefieder verborgen (Ingold 1980). Beunruhigte Vögel können sich vom Brutplatz so sorgfältig entfernen, dass das Ei in seiner Lage bleibt (Abb. 11, s. auch Abb. 8).



Abb. 11. Diese leicht beunruhigte Lumme ist vorsichtig rückwärts gerutscht, das Ei bleibt in seiner Lage. Die Füsse würden ein Wegrollen des Eies verhindern. Aufnahme B. Tschanz. – *The slightly disturbed bird has carefully moved backwards. The egg remains on the nest site. The feet would prevent the egg from rolling away.*



Abb. 12. Tordalken *Alca torda*, Verwandte der Trottellummen. Ein Vogel krault den Partner im Gefieder. Aufnahme Juli 1962, P. Ingold. – *Razorbills Alca torda, related to Common Murres. A bird engages in social contact with its partner.*

Wenn sich die Partner beim Brüten ablösen, decken sie das Ei bestens ab: Der Ablösende schiebt sich von hinten her seitlich an den brütenden Vogel heran, wobei beide den äusseren Flügel abgespreizt halten und so eine «Handlungseinheit» bilden (Tschanz 1959). Der abzulösende Vogel rutscht langsam rückwärts, der Ablösende rückt an den Platz und schiebt das Ei mit dem Schnabel unter seinen Körper. Bei diesem Zeremoniell ist das Ei für einen Beobachter und für potenzielle Räuber (z.B. Silbermöwen) aus Distanz kaum zu sehen. Normalerweise entfernt sich der brütende Vogel kaum je vom Ei; sein schützender Körper bleibt zwischen ihm und dem Abgrund. Brutplatzwahl und Verhalten der Lummen geben dem Ei also bestmöglichen Schutz vor dem Wegrollen und Abstürzen, aber auch Schutz davor, geraubt zu werden (Ingold 1980).

Nicht alle Paare vermögen sich einen guten Brutplatz zu sichern, einzelne müssen ihr Ei auf stärker geneigtem Boden und näher an der Kante ablegen und bebrüten. Verlassen die Lummen etwa wegen des Angriffs durch einen Seeadler *Haliaeetus albicilla* den Platz hastig und geben dabei dem Ei unbeabsichtigt einen Stoss, sind es am ehesten die an diesen Plätzen liegenden Eier, welche abstürzen (Tschanz et al. 1969).

Wie speziell das Brutverhalten der Lummen ist, zeigt ein Vergleich mit dem Verhalten der



Abb. 13. Tordalken brüten in Höhlen und Nischen. Ungefähr in der Bildmitte und rechts unten ist die weisse Brust zweier brütender Vögel zu sehen, darüber drei Papageitaucher. Aufnahme Juli 1962, P. Ingold. – *Razorbills breed in cavities and recesses. Near the centre of the picture and below, to the right: the white breast of two incubating birds. On top of the picture three Arctic Puffins Fratercula arctica.*

nahe verwandten Tordalken, die in geräumigen Felshöhlen und Nischen brüten, aus denen das Ei nicht wegrollen und abstürzen kann (Abb. 12, 13; Ingold 1980, Tschanz et al. 1989). Während einer Brutunterbrechung können sich Tordalken durchaus etwas von ihrem Ei weg begeben, manchmal sogar den Höhlen- oder Nischeneingang aufsuchen und da etwa einen fremden Artgenossen oder einen neugierigen

Papageitaucher verjagen. Bevor sie weiterbrüten, wechseln sie oft etwas die Richtung und schieben dabei das Ei auf die andere Körperseite. Anders als die Lummen haben die Tordalken je einen Brutfleck beidseits des Brustbeins. Bei Tordalken dauern Ablösungen vielfach länger als bei den Lummen, und sie geschehen in verschiedenen Varianten: Der Ablösende nähert sich dem Brüter, dieser steht auf,



Abb. 14. Das Ei der Trottellummen (links) hat eine ausgeprägte Birnenform, liegt relativ steil und hat eine grosse Auflagefläche. Das etwas stumpfere Tordalkenei liegt weniger steil und die Auflagefläche ist kleiner (stärker gebogen). Aufnahme P. Ingold. – *The egg of the Common Murre (left) is distinctly pear-shaped. It therefore lies relatively steeply inclined on the supporting surface and has a big contact area. The slightly blunter Razorbill egg lies less steeply inclined and has a smaller contact area.*

geht weg, der Partner rutscht nach und nimmt das Ei an. Der Brüter kann auch etwas früher aufstehen und weggehen. Erst danach sucht der ablösende Vogel das Ei auf und rollt es seitlich unter den Körper. Ein tordalkenähnliches Verhalten wäre auf den exponierten Lummengesimsen also in verschiedener Hinsicht äusserst ungünstig für das Ei (Ingold 1980).

Wie würde es sich auf Lummengesimsen auswirken, wenn täglich mehrmals die Brutrichtung geändert und dabei das Ei in eine andere Lage verschoben würde, wie es die Tordalken tun? An 100 Lummensplätzen haben wir das Ei mehrmals um 90° gedreht. Wenn es also vorher gegen die Wand gerichtet war, versetzten wir es in eine parallele Lage zur Wand. 59 Eier gerieten in Bewegung und rollten vom Brutplatz weg. Für 16 endete die Rollbahn auf dem Gesimse, 25 wären manchmal bis zur Kante gelangt und abgestürzt, für 18 Eier wäre dies stets der Fall gewesen. Beim Brüten gingen an den 43 besonders exponierten Plätzen aber lediglich 6 Eier verloren, wobei nicht bekannt ist, wie viele davon abgestürzt sind; sie könnten zum Teil auch geraubt worden sein. Das unterstreicht die grosse Schutzwirkung des Brutverhaltens der Lummens (Ingold 1980).

2.2.2. Die Birnenform der Lummeneier als Schutz vor dem Abstürzen

Keine Vogelart hat solch birnenförmige Eier wie die Trottellummen (ausgenommen ihre nahen Verwandten, die Dickschnabellummen): breiter stumpfer Pol und lang ausgezogene Spitze. Damit liegen die Eier relativ steil am Boden (grosser Winkel zwischen Eiachse und Unterlage), und sie haben eine grosse Auflagefläche. Das sind Eigenschaften, welche sich positiv auf die Rolleigenschaften auswirken müssten (engerer Bogen und stabileres Rollen). Eier, welche weniger ausgeprägt birnenförmig sind, wie jene der Tordalken, sollten also weniger günstige Rolleigenschaften haben (Abb. 14).

Rollversuche mit Eiern beider Arten bestätigten dies (Tschanz et al. 1969). Zudem erreichten in Rollversuchen mit Eiern beider Arten auf Trottellummensimsen tatsächlich

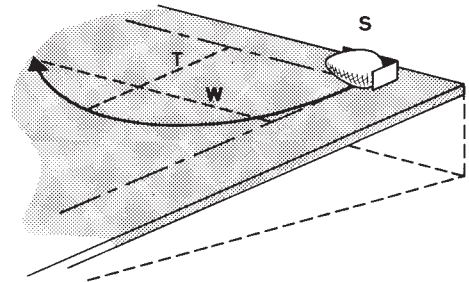


Abb. 15. Oben: Rollversuche auf einer schiefen Ebene im Haus auf Vedøy. Die Versuchseier wurden im Brutapparat gehalten (hinten sichtbar). Aufnahme 1969, P. Ingold. Unten: Gemessen wurden Weite (W) und Tiefe (T) des Bogens. Bei S wurde das Ei gestartet. Aus Ingold (1980). – *Top: Rolling experiments on a sloping surface in the house on Vedøy. The eggs were incubated in an incubator (visible in the background). Below: Width (W) and depth (T) of the rolling-arc were measured. S was the start point.*

weniger Lummeneier die Gesimsekante als Tordalkeneier, und in Versuchen in der Brutsituation (Bebrütungsversuchen) gingen weniger Lummens-Gipseier verloren als Tordalken-Gipseier (Tschanz et al. 1969). In später durchgeführten Roll- und Bebrütungsversuchen an Lummensplätzen mit natürlichen Eiern der

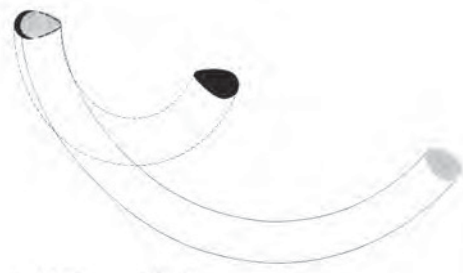


Abb. 16. Bogen, den das Lummenei (schwarz) und Tordalkenei auf harter, wenig strukturierter Unterlage beschreiben. Aus Tschanz et al. (1969). – *Rolling-arc of the egg of Common Murre (black) and Razor-bill on a hard, poorly structured surface.*

beiden Arten erreichten jedoch nicht weniger Lummeneier die Gesimsekante und gingen nicht weniger Lummeneier verloren als Tordalkeneier (Ingold 1980). Stellt die Birnenform der Lummeneier allenfalls doch keinen Abrollschutz dar?

Um diese Frage zu beantworten, wurden Rollversuche auf einer schiefen Ebene mit unterschiedlichen Unterlagen durchgeführt (Abb. 15, Ingold 1980).

Zunächst bestätigte sich, dass die Birnenform den Bogen, den die Eier beschreiben, verkleinert: Auf einer harten Unterlage (Holz) rollten die Lummeneier bereits bei einer Neigung von einigen wenigen Prozenten in einem signifikant kleineren Bogen (weniger tief und weit) als die Tordalkeneier (Abb. 16). Bei einer Neigung von 10 % rollte ein erheblicher Teil der Tordalkeneier in der Falllinie hinunter, während die allermeisten Lummeneier noch einen Bogen ausführten. Weniger ausgeprägt waren die Unterschiede auf einer Unterlage mit stärkerer Bremswirkung (z.B. nasser Torf). Hier gab es bis zu einer Neigung von 10 % keinen Unterschied zwischen den Eiern der beiden Arten. Auf einer mit Halmen und kleinen Hindernissen versehenen Oberfläche (entsprach einer stark strukturierten Gesimsoberfläche) ergab sich sogar bis zu einer Neigung von 17 % kein Unterschied. Dies hing u.a. damit zusammen, dass die Eier der Trottellummen schwerer sind (rund 100–140 g) als die Eier der Tordalken (80–115 g) und wegen

des grösseren Schwungs durch die strukturierte Unterlage weniger gebremst wurden, wenn sie einmal in Bewegung waren. Grundsätzlich vollzogen schwerere Eier einen grösseren Bogen als leichtere. Dies hat sich bei verschiedenen schweren, formähnlichen Lummeneiern gezeigt. Das Gewicht beeinflusst also ebenfalls die Rolleigenschaften. Wenn die Gesimsoberfläche trocken, hart und wenig strukturiert ist, sind die Lummeneier den Tordalkeneiern überlegen (kleinerer Bogen), bei stark strukturierter oder feuchter und klebriger Unterlage ist der Unterschied wegen des höheren Gewichts der Lummeneier aufgehoben. Hätten demnach die schweren Lummeneier eine Form wie die Eier der Tordalken, würden sie durchwegs einen viel grösseren Bogen vollziehen; die Gefahr eines Absturzes nähme zu. Oder anders ausgedrückt: Unter Bedingungen, wie sie auf den Gesimsen herrschen, stellt die Birnenform der Trottellummeneier offensichtlich einen Abrollschutz dar, denn sie wirkt sich dahingehend aus, dass der Bogen, den ein Ei beschreibt, verkleinert wird, auch wenn dieser Vorteil in den Roll- und Brütversuchen auf den Lummensimsen im Vergleich mit den Tordalkeneiern zum Teil nicht zum Ausdruck kam.

Die Rollversuche haben gezeigt, dass verschiedene Faktoren die Rolleigenschaften beeinflussen. Auf Seiten des Eies sind es die Form, das Gewicht und der Entwicklungsstand des Embryos. Mit zunehmender Entwicklung verlagert sich nämlich der Schwerpunkt gegen die Eispitze hin, so dass das Ei zunehmend steiler liegt, was den Bogen, den das Ei ausführt, verkleinert. In den letzten Tagen vor dem Schlüpfen des Jungen rollen die Eier unregelmässig und zum Teil wieder in etwas grösserem Bogen. Einen erheblichen Einfluss haben die Unterlage, auf der sich das Ei bewegt, und natürlich die Neigung.

2.3. Die Beziehung der Lumme zum eigenen Ei

2.3.1. Trottellummen «transportieren» ihr vom Platz weggerolltes Ei zurück

Was passiert mit einem Ei, das vom Brutplatz weggerollt, nicht abgestürzt und auch nicht geraubt worden ist? Nach Tschanz (1959) ge-

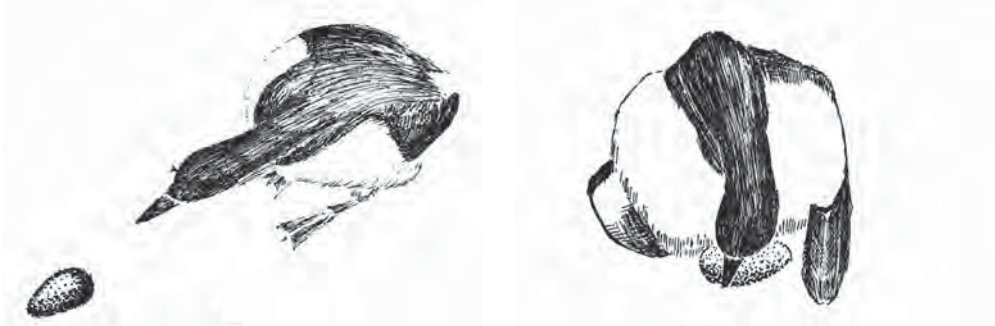


Abb. 17. Die Lumme erkennt ihr vom Brutplatz entfernt auf dem Gesimse liegendes Ei (links), sucht es auf, schiebt es unter den Körper und rutscht mit ihm, mit abgespreizten Flügeln, an den Brutplatz zurück. Aus Tschanz (1959). – *The Common Murre recognises its own egg, which lies away from the nest site (to the left), approaches it, shoves it under its belly and shuffles, while the wings are slightly lifted, back to the nest site.*

schiebt Folgendes: Die Lumme sucht zunächst den leeren Platz auf, reckt von da aus wiederholt mit langem Hals den Schnabel Richtung Ei, rutscht schliesslich zu ihm hin, dreht sich und deckt es mit dem Körper und abgespreizten Flügeln gegen die Kante hin ab, hält den Schnabel tief zu ihm, gibt einen weichen Ruf von sich, rollt es unter den Körper und rutscht mit ihm, zwischen Brust und Füsse geklemmt, an den Brutplatz zurück. Dass ein vom Brutplatz beziehungsweise vom Nest entferntes Ei zurück transportiert wird, ist an sich nichts Besonderes. Andere am Boden brütende Vögel, wie etwa Gänse, tun dies aber ausschliesslich mit dem Schnabel, indem sie das Ei zu sich hinziehen. Durch ihr Verhalten schützt die Lumme das Ei mit Körper und Flügeln vor dem seitlichen Ausbrechen, Wegrollen und allenfalls Abstürzen (Abb. 17).

Die Birnenform, die ein vom Brutplatz weggerolltes Ei vor dem Abstürzen schützt, trägt natürlich auch dazu bei, dass es sich, einmal in Bewegung geraten, weniger weit vom Brutplatz entfernt und leichter zurückgeholt werden kann. Das vermindert zusätzlich das Verlustrisiko und ist auch für die Ordnung innerhalb der Brutgemeinschaft vorteilhaft.

Selbst wenn verschiedene Eier von den Brutplätzen entfernt auf dem Gesimse liegen, wird jeder Vogel sich ausschliesslich mit dem eigenen Ei beschäftigen und es zurück transportieren (Tschanz 1959). Das ist nur bei Kenntnis

des eigenen Eies möglich. Dazu ist es nötig, dass sich die Eier voneinander unterscheiden.

2.3.2. Kennen von Merkmalen des eigenen Eies

Trottellummen haben ausgesprochen schöne, verschieden farbene und gemusterte Eier; jeder weibliche Vogel hat ein individuell gefärbtes und gemustertes Ei. Das hat sich wie folgt gezeigt: (1) Nach Eiverlust zu Beginn des Brütens legten Lummen ein in Farbe und Mustertypus (s. unten) gleiches Ei nach (Tschanz 1959). (2) Die Eier von beringten Vögeln gleichen einander von Jahr zu Jahr.

75 von 100 getesteten Eiern hatten einen Blau- oder Grünton bzw. eine Mischform der beiden Farben. Grüne wiesen manchmal einen feinen Stich ins Gelbliche auf. Ein kleiner Teil der Eier war weiss (25 von 100). Anders gefärbte, etwa bräunliche Eier waren auf Vedøy selten. Als Musterelemente kamen unterschiedlich grosse Flecken und Striche vor; sie konnten über das ganze Ei verteilt (59 %), am stumpfen Pol flächig konzentriert (33 %) oder als Kranz (8 %) angeordnet sein (P. Ingold unpubl.). Farbe, Musterelemente und deren Anordnung (Mustertypus) ergeben eine grosse Zahl von Kombinationsmöglichkeiten. Die Voraussetzung für ein individuelles Kennen des Eies ist somit gegeben (Abb. 18).

Tschanz hat bereits bei seinen ersten Feldstudien in einer Reihe von Experimenten zeigen



Abb. 18. Auf Vedøy gab es unter den Eiern der Trottellummen eine grosse Vielfalt an Blau- und Grüntönen, ein kleiner Teil war weiss. Flecken und Striche konnten übers Ei verteilt sein (Bild links), am stumpfen Pol einen Kranz bilden (Bild rechts, erstes Ei) oder hier konzentriert sein. Aufnahmen P. Ingold. – *On Vedøy, the eggs of the Common Murres displayed a great variety of blue and green colours, a small proportion was white. Dark spots and strokes could be distributed all over the egg (left), form a garland (right, first egg) or be concentrated on the blunt end.*

können, dass die beiden Partner eines Paares ihr Ei sowohl anhand der Farbe als auch des Musters von fremden Eiern unterscheiden (B. Tschanz in Wagner et al. 1957, Tschanz 1959). Dabei fördern die Merkmale des eigenen Eies die Eiannahme, jene fremder Eier hemmen sie. Von einem in Farbe und Muster dem eigenen Ei ähnlichen Fremdei geht jedoch auch eine positive Wirkung aus: Wurde ein solcherart ähnliches Ei in die Nähe des Brutplatzes gelegt, schob die Lumme auch dieses zusätzlich zum eigenen an den Platz. Dank der Vielfalt an Farben und Mustern liegen natürlicherweise jedoch nur selten zwei ähnliche Eier nebeneinander auf dem Gesimse.

Im Verlauf des Brütens verschmutzten die Eier oft, so dass deren Merkmale allmählich und manchmal komplett überdeckt werden (Abb. 19). Solche Eier werden weiterhin normal bebrütet. Das deutet darauf hin, dass die Lummen solche Veränderungen lernen. Um das genauer abzuklären, wurden entsprechende Veränderungen durch etappenweises Übermalen des Eies mit hellgrüner Deckfarbe simuliert (Tschanz 1959). Die Übermalungen hatten ein mehr oder weniger starkes Zögern bei der Eiannahme zur Folge. Schliesslich brüteten die Lummen aber normal weiter. Im anschließenden Versuch, in dem das eigene bemalte Ei und ein fremdes Ei zur Wahl gelegt wur-



Abb. 19. Ein etwa halb- und ein komplett verschmutztes Lummenei (1. und 4. von links), bei dem von den ursprünglichen Merkmalen fast nichts mehr zu sehen ist. Aufnahme 1969, P. Ingold. – *A partly and a completely soiled egg of Common Murre (1st and 4th from the left). On the latter, hardly any of the original characteristics remain visible.*

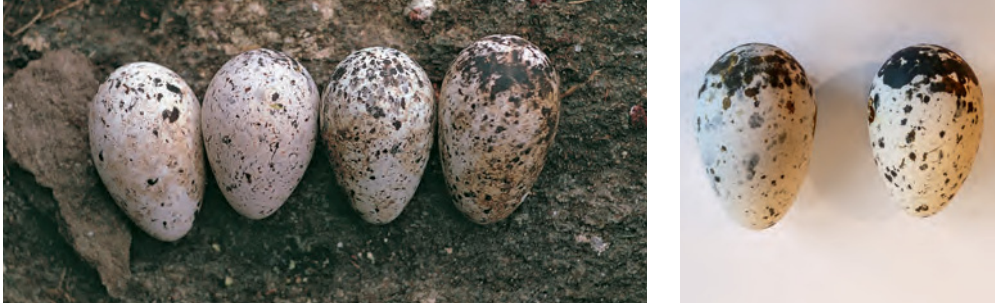


Abb. 20. Links: Drei Tordalkeneier mit Flecken verteilt und ein Ei mit einem Fleckenkranz am stumpfen Pol. Rechts: Tordalkeneier mit einem Kranz (Ei links) und einer Konzentration der Flecken am stumpfen Pol. Aufnahmen P. Ingold. – *Left: Three Razorbill eggs with spots distributed over the whole egg and one with a garland on the blunt end. Right: One Razorbill egg with a garland (left) and one with a concentration of spots on the blunt end.*

den, wählten die Lummen ihr verändertes Ei. Sie hatten sich auf die neue Farbe umgestellt. Schliesslich ging vom Ei mit der neuen Farbe sogar die stärkere Wirkung aus als vom Ei mit den ursprünglichen Merkmalen (durch Abwaschen sichtbar gemacht). Wenn dem eigenen Ei mit der neuen Farbe zusätzlich ein Muster aufgemalt worden war und später ein farbidentisches Ei ohne Muster zur Wahl gelegt wurde, schoben die Lummen auch in diesem Fall das eigene Ei zurück an den Brutplatz. Vom neuen Muster ging also eine zusätzliche Wirkung aus. Der Farbe kam aber eine grössere Bedeutung zu als dem Muster. Das hatte sich bereits in den Versuchen mit unveränderten Eiern gezeigt.

Die Trottellummen sind also fähig, Veränderungen der Farbe und des Musters ihres Eies und damit auch Veränderungen, wie sie durch Verschmutzung der Eier geschehen, zu lernen. Die Zuordnung zum eigenen Ei und die Ordnung innerhalb der Brutgemeinschaft bleiben so jederzeit erhalten.

Die Tatsache, dass die Lummen die Veränderung ihres Eies durch das Auftragen einer Farbe lernen können, ermöglichte den oben erwähnten Versuch in der Brutsituation mit Tordalkeneiern an Lummenbrutplätzen (Ingold 1980). In diesem Versuch wurde ein mit identischer Farbe bemaltes Tordalkenei an den Brutplatz gelegt. Die Lummen nahmen es ohne weiteres an und bebrüteten es. Das eigene Ei

wurde unterdessen im Brutapparat gehalten und nach dem Versuch der Lumme zurückgegeben. Das bemalte Tordalkenei wurde an den ursprünglichen Platz zurückgelegt. Die Tordalken hatten vorher diese Farbe ebenfalls gelernt. Während des Versuchs bebrüteten sie ein mit der gelernten Farbe versehenes Gipsei.

2.3.3. Vielfalt der Trottellummeneier als Anpassung an das Brüten in dichten Brutverbänden

Das spezielle Aussehen der Lummeneier kommt besonders gut zum Ausdruck im Vergleich mit den Eiern der Tordalken, bei denen von der Brutsituation her (Höhlen, Nischen) keine Gefahr besteht, dass das eigene mit einem fremden Ei verwechselt werden könnte. Deren Eier unterscheiden sich denn auch deutlich von jenen der Lummen; Tordalkeneier sind generell viel blasser. Auf Vedoy war der Grossteil weiss (66 von 100 getesteten Eiern), ein kleiner Teil fein cremefarben, bräunlich oder leicht grünlich getönt (Abb. 20). Grosse Unterschiede gibt es allerdings auch bei diesen in der Musterung, wobei die Elemente (Flecken, aber keine langen Striche) wie bei den Lummeneiern verteilt (41 %), am stumpfen Pol konzentriert (41 %) oder als Kranz (18 %) angeordnet sein können. Gleichwohl finden sich unter den Tordalkeneiern relativ häufig einander recht

ähnliche, die von den Altvögeln denn auch verwechselt werden können.

Wurde Tordalken zusätzlich zum eigenen Ei ein bezüglich Farbe oder Muster so deutlich wie möglich verschiedenes fremdes Ei zur Wahl gelegt, rollten überraschenderweise auch sie nur das eigene an den Brutplatz zurück. Das heisst, auch sie kennen offensichtlich Merkmale ihres Eies. Veränderungen durch etappenweises Auftragen einer Farbe und ei-

nes Musters können sie ebenfalls lernen (P. Ingold unpubl.). Das Lernvermögen bezüglich der Eimerkmale scheint also nicht auf die Trottellummen beschränkt zu sein. Allerdings gibt es Hinweise darauf, dass diese Fähigkeit bei Tordalken weniger gut ausgeprägt ist als bei den Lummen. Der Hauptunterschied zwischen Trottellummen und Tordalken liegt aber offensichtlich bei der vergleichsweise grossen Verschiedenheit unter den Eiern der Lum-

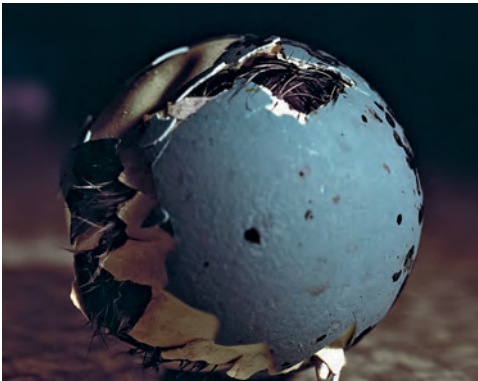


Abb. 21. Schlüpfphasen. Obere Reihe, links: Nach der Bildung eines ersten kleinen Loches hat das Junge weitere Schalenstücke weggebrochen. Von da aus hat es im Gegenuhrzeigersinn mit der Rinnenbildung begonnen. Rechts: Das Junge hat sich im Ei bereits um rund 90° gedreht. Untere Reihe, links: Das Junge hat sich schon um mehr als 180° gedreht, bald kann es die Kalotte wegdrücken und aus dem Ei fallen. Unten ist die Schnabelspitze mit dem weissen Eizahn zu sehen. Rechts: Das Junge ist geschlüpft; kaum zu glauben, dass es im Ei Platz hatte. Aufnahmen 1960, B. Tschanz. – *Hatching phases. Top row, left: After piercing a small hole the chick chips further shell fragments away and starts to create the circular groove. Right: The chick, inside the egg, has achieved a turn of about 90°. Bottom row: The chick has now made a turn of over 180°; soon it will push away the dome-shaped blunt end and drop from the egg. The tip of the bill shows the white, hard egg tooth. Right: The chick has hatched – it is difficult to believe that it fitted into the egg.*

men, welche diesen die sichere Zuordnung zum eigenen Ei ermöglicht. In Fällen, wo die Lummen eines Gesimses mit gleicher Farbe bemalte, also identisch aussehende Eier bebrüteten, gab es tatsächlich mehr Verluste als bei Lummen mit natürlichen Eiern. Die grosse Verschiedenheit (vor allem die farbliche) der Lummeneier ist damit als Anpassung an das Brüten in dichten Brutverbänden zu betrachten (P. Ingold unpubl., Tschanz 1990).

2.4. Vom Ei zum Jungen – Beziehungsaufbau zwischen Alt- und Jungvogel

2.4.1. Der Schlüpfvorgang – eine grosse Herausforderung für das Junge

Nach einer Bebrütungsdauer von gut einem Monat sind unter der noch intakten Eischale schwache schabende Geräusche und ganz feine Pieplaute des Jungen zu vernehmen. Als Nächstes sind am stumpfen Pol des Eies kleine Risse zu erkennen. Danach beginnt das Junge erste Schalenstücke wegzubrechen, so dass ein kleines Loch entsteht. Dieses liegt stets nach oben gerichtet. Wenn das Ei leicht gedreht wird, rollt es in die ursprüngliche Lage zurück. Das verhindert, dass die Öffnung im Ei auf der Gesimsoberfläche aufliegt und auf feuchtem Untergrund allenfalls verkleistert. Von Zeit zu Zeit presst das Junge den Schnabel gegen die Schale, bricht Stück um Stück weg und erweitert die Öffnung zu einem etwa 1 cm² grossen Loch (Abb. 21). In einer letzten Phase muss sich das Junge im Ei um die eigene Achse drehen – es tut dies stets im Gegenuhrzeigersinn – und dabei eine Rinne brechen. Das bedeutet nochmals mehrere Stunden besonders harte Arbeit. Ist ein kleines Schalenstück weggebrochen, dreht sich das Junge wieder etwas weiter und sprengt durch Pressen ein weiteres kleines Stück der Schale weg. Noch bevor eine durchgehende Rinne entstanden ist, kann es die Kallotte wegdrücken und sich aus dem Ei befreien. Während der Schlüpfvorbereitungen wechseln unterschiedlich lange Aktivitäts- und Ruhephasen ab.

Der ganze Vorgang, vom ersten Piepen bis zur Befreiung des Jungen aus der Eischale, dauert im Durchschnitt gut 3½ Tage (ermittelt

an 20 im Brutapparat ausgebrüteten Jungen). Aktivitätsphasen sind stets von Lautäusserungen begleitet! Es sind hauptsächlich ein- und zum Teil zweisilbige kurze Laute; während der Rinnenbildung äussert das Junge vermehrt auch stark gedehnte eindringliche Laute, die sich wie «düüüie» anhören und als «Weinen» interpretiert werden können (Tschanz 1968). Wie verhalten sich dabei die Altvögel, und was bedeutet es für sie, wenn sich im Ei das Junge bemerkbar macht?

2.4.2. Das Schlüpfen des Jungen – eine Herausforderung auch für die Altvögel

Für die Altvögel sind die Lautäusserungen des Jungen im Ei ein erstes Zeichen des Übergangs vom Brüten zur Jungenfürsorge. Diese Umstellung ist für sie eine grosse Herausforderung. Die einseitige Beziehung vom Altvogel zum Ei muss durch eine wechselseitige Beziehung zwischen ihm und dem Jungen abgelöst werden. Ausdruck des Aufbaus dieser neuen Beziehung ist ein verändertes Verhalten des Altvogels, wie wir in Dauerbeobachtungen in den Felsen, wo wir uns zu zweit alle paar Stunden abgelöst haben, feststellen konnten (Tschanz 1968). Immer wenn das Junge im Ei piepst, erhebt sich der Altvogel, hält den Schnabel zum Ei und äussert einen Ruf, bevor er sich wieder niederlässt. Dieser «Kontaktruf» hat später auch die Bedeutung eines «Lockrufs» («Annahmelaut»). Wenn der Altvogel Rufe des Jungen im Ei beantwortet, schüttelt er oft den Kopf. Je weiter der Schlüpfvorgang fortgeschritten ist, desto öfter steht der Altvogel auf und desto häufiger tritt Kopfschütteln auf. Allmählich stellt er sich vom Brutverhalten auf die Jungenfürsorge um. Bald muss ja auch Nahrung in Form eines Fisches zugetragen werden. Dabei kommt es vor, dass der nicht mit Brüten beschäftigte Partner bereits vor dem Schlüpfen des Jungen einen Fisch bringt, den er mit zum Ei gehaltenem Schnabel vergeblich zu verfüttern versucht. Die Umstellung auf die Jungenfürsorge muss rechtzeitig erfolgen, doch auch das Brutverhalten muss bis zum Erscheinen des Jungen noch gewährleistet werden (Tschanz 1968).

2.4.3. Aufbau einer akustischen Beziehung zwischen Jung- und Altvogel vor dem Schlüpfen

Der Schlüpfvorgang wird durch eine auffallend häufige Lautgebung des Jungen begleitet, auf die der Altvogel seinerseits, wie erwähnt, mit tief gehaltenem Schnabel und mit einem Ruf reagiert. Nicht nur der Altvogel beantwortet die Laute des Jungen, dieses reagiert ebenfalls mit Rufen. Weinen kann dabei in einen behaglicher klingenden Laut im Sinne eines Kontaktlauts übergehen. Altvogelrufe aktivieren das Junge auch bei seinen Schlüpfvorbereitungen; nach einem Elternruf widmet es sich oft verstärkt der Vergrößerung der Öffnung in der Schale. Bevor Alt- und Jungvogel einander sehen können, stehen sie also in engem Kontakt miteinander. Der Altvogel wird auf Jungenfürsorge umgestimmt, das Junge bei seinen Schlüpfvorbereitungen gefördert. Dabei wird offensichtlich bereits eine innige Beziehung auf akustischer Basis aufgebaut (Tschanz 1968). Ist diese Beziehung «familienspezifisch»? Ist es eine exklusive, das heisst individuelle Beziehung zwischen den Eltern und ihrem Jungen, die aufgebaut wird, bevor das Junge schlüpft?

2.4.4. Experimente zur Lernfähigkeit des Jungen während der Schlüpfvorbereitungen

Ob die Küken den Lockruf der beiden Eltern (beide betreuen abwechslungsweise das Junge)

bereits im Ei kennen lernen, untersuchten wir an Jungen, die im Brutapparat ausgebrütet wurden (Tschanz 1968). Eines der Vorgehen war folgendes: Sobald ein erstes Piepsen in den Eiern zu vernehmen war, die Schlüpfvorbereitungen also eingesetzt hatten, bekamen die Jungen stündlich über einen Lautsprecher mehrere Male einen Altvogel-Lockruf zu hören (Abb. 22). Im fortgeschrittenen Stadium wurde ihnen in gleicher Weise der Lockruf einer zweiten Lumme vorgespielt. Im Verlauf von 3–4 Tagen hörten die Jungen also viele Male den Lockruf von zwei verschiedenen Altvögeln, wie dies auch am Brutplatz durch die Eltern geschieht. Einige Stunden nach dem Schlüpfen, wenn sich die Jungen von den Anstrengungen etwas erholt hatten und weitgehend trocken waren, wurden sie getestet (besonders vitale gleich nach dem Schlüpfen). Auf einer ebenen Unterlage stellten wir zwei Tonbandgeräte in wenigen Zentimetern Abstand zueinander auf. Gut 20 cm von ihnen entfernt, in gleicher Distanz zu den beiden Geräten, wurde das Junge hingestellt. Abwechselnd ertönte nun in einen der beiden Geräte der Ruf, den es gehört hatte, als es noch im Ei war, im anderen Gerät ein bisher nicht gehörter Lockruf einer andern Lumme. Die Jungen richteten sich rasch gegen das Gerät mit dem im Ei gehörten Ruf aus, beantworteten viel häufiger diesen als den vorher nicht gehörten Ruf mit eigener Lautgebung und krabbelten bald einmal zum Gerät mit dem im



Abb. 22. Brutapparat mit Eiern der Trottellummen. Vor der linken Hand des Autors ein Ei mit einem kleinen Loch. Das entsprechende Ei wurde jeweils heraus genommen und vor den Lautsprecher gehalten, aus dem der Lockruf einer Lumme ertönte. Der Brutapparat stand normalerweise in der Hütte. Aufnahme 1960, B. Tschanz. – *Incubator with eggs of Common Murre. The egg nearest to the author's left hand has a small pip-hole. From time to time a pipped egg was placed in front of the loudspeaker emitting an adult Common Murre acceptance call. The incubator was normally kept inside the hut.*

Ei gehörten Ruf. Entsprechend verhielten sie sich auch im Wahlversuch mit dem zweiten, im Ei gehörten und mit einem nicht gehörten Lockruf.

Hatten die Jungen aus irgendeinem Grund eine bestimmte Seite bevorzugt, waren also die im Ei gehörten Lockrufe gar nicht entscheidend für das Aufsuchen des einen Gerätes? Um diese Möglichkeit auszuschließen, ertönten in einem zweiten Durchgang der im Ei gehörte und der neue Lockruf je aus dem anderen Gerät. Erneut richteten sich die Jungen nach dem im Ei gehörten, nun von der andern Seite her ertönenden Lockruf aus und bewegten sich auf das entsprechende Gerät zu. Damit war klar, dass die Jungen bereits unmittelbar nach dem Schlüpfen die beiden im Ei vorgespielten Altvogelrufe vom Ruf eines andern Altvogels unterscheiden konnten. Deshalb ist davon auszugehen, dass sie die Stimme beider Eltern effektiv bereits im Ei kennen lernen und somit von Anfang an eine individuelle Beziehung zu ihnen auf akustischer Basis haben. Also sollten sie trotz der Nähe anderer Altvögel ihre Eltern nicht mit jenen verwechseln (Tschanz 1968).

Ist das extrem frühe Lernen eine Anpassung an das Brüten im dichten Verband? Wenn dem so ist, sollte das für Tordalkenküken, die isoliert von fremden Artgenossen aufwachsen, nicht in dieser Weise zutreffen. Versuche an im Brutapparat ausgebrüteten Jungen haben zunächst ergeben, dass sie spätestens im Alter von 5–7 Tagen die Stimme der Eltern kennen können (Jenny 1981). Wie den Trottellummenküken wurden auch Tordalkenküken während der Schlüpfphasen Altvogelrufe (Annahmelaut, Ingold 1973) vorgespielt. Der nach dem Schlüpfen durchgeführte Wahlversuch verlief allerdings nicht so eindeutig wie bei den Lummenküken. Eine Schwierigkeit war, dass wenige Stunden alte Tordalkenküken oft eher am Ort blieben, sich weniger fortbewegten als die Lummenküken. Das Verhalten eines Teils der Küken – Kopfbewegungen, Lautäusserungen, einige Schritte in Richtung des Lautsprechers mit dem gehörten Ruf – zeigte aber, dass sie diesen gelernt hatten. Damit können offensichtlich auch sie die Stimme ihrer Eltern im Ei kennen lernen (Tschanz & Hirsbrunner-Scharf 1975). Das extrem frühe Lernen scheint also

nicht auf die Trottellummenküken beschränkt zu sein. Die Küken beider Arten haben offensichtlich ein ausgesprochen gutes Lernvermögen, wie dies auch für die Altvögel zutrifft (z.B. Kennen der Eimerkmale).

Zurück zu den Versuchen mit den frisch geschlüpften Lummenjungen. Die Versuche mit den im Brutapparat schlüpfenden Jungen erfolgten in einer optimalen Lernsituation. Diese ist am Brutplatz anders; hier herrschen erschwerte Bedingungen: Generell dominiert ein überwältigendes akustisches Geschehen die Situation am Felsen. Da ist einmal der ohrenbetäubende Lärm der schreienden Dreizehnmöwen, und auf den Brutgesimsen rufen auf vielerlei Weise die Lummen durcheinander. «Mit diesem Stimmengewirr vermischen sich die Elter- und Kükenrufe. Das Küken muss aus diesem Durcheinander die Stimme seiner Eltern heraushören und unter den verschiedenen Lauten den Lockruf beider feststellen und behalten» (Tschanz 1968).

Doch die Altvogelrufe heben sich für das Junge offensichtlich genügend von allen andern akustischen Ereignissen in der Umgebung ab. Sonst würde das Junge im Ei nicht gezielt auf den Lockruf des Elters mit Rufen reagieren (s. Kap. 2.4.3). Somit ist anzunehmen, dass das Junge die Rufe beider Eltern auch am Brutplatz bereits während der Schlüpfvorbereitungen lernen kann.

2.4.5. Lautsprecherexperimente zur Ermittlung der spezifischen Wirkung des Lockrufs der Eltern am Brutplatz

Über einen auf das Gesimse gestellten Lautsprecher prüfte Tschanz (1968), wie verschieden alte Lummenküken auf den Lockruf eines ihrer Eltern und auf den Lockruf einer fremden Lumme reagieren. Das jüngste Küken war 1 h 35 min alt, das älteste 19 Tage. Die entsprechenden Altvogelrufe waren vorher auf Tonband aufgenommen worden.

Wirkung der Elternstimme: Beim Abspielen der Elternstimme richteten sich 14 von 15 Jungen gegen den Lautsprecher aus und begannen zu rufen. 13 gingen rufend bis dicht zum Lautsprecher. Selbst das jüngste und drei weitere, weniger als einen Tag alte Küken krabbelten

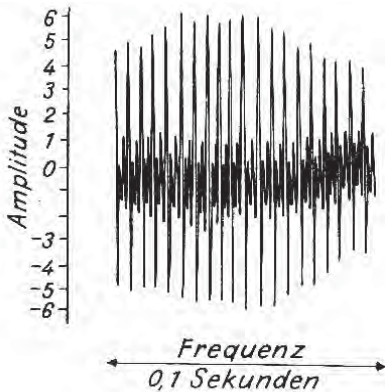


Abb. 23. Lautoszillogramm; es entspricht einem einzelnen Rufabschnitt (Impuls) eines Lummenlockrufes. Dargestellt sind Amplitude = Schwingungsaus- schlag (Lautstärke) und Frequenz = Anzahl Schwin- gungen pro Zeiteinheit (Tonhöhe). Das dunkle Band ist eine der Obertonschwingungen des Rufes. Sie hat eine geringere Amplitude und grössere Frequenz, tönt also leiser und höher als die Grundschiwingung. Aus Tschanz (1968), leicht horizontal gedehnt. – *Sound oscillogramme. Depicts a single pulse in a Common Murre's acceptance call. The amplitude re- flects the volume, the frequency the pitch. The dark line represents an overtone of the call.*

zum Lautsprecher. Die Wirkung des Elterrufes war so stark, dass sich die Jungen selbst dann dem Lautsprecher annäherten, wenn der Ver- suchsleiter diesen in der Hand hielt.

Wirkung der Fremdstimme: Wenn die frem- de Altvogelstimme ertönte, äusserte nur eines der 15 Jungen einen Ruf, näherte sich aber dem Lautsprecher nicht. Auch die jüngsten Küken

äusserten keine Rufe, wenn die Fremdstimme ertönte.

Schon ganz kleine Junge unterschieden also den Lockruf ihres Elters von jenem einer frem- den Lumme.

Offensichtlich lernen die Jungen auch unter den erschwerten Bedingungen am Brutplatz die Stimme ihrer Eltern sehr früh kennen. So- mit ist die Zuordnung zu ihnen im dichten Brutverband von Anfang an gegeben.

2.4.6. Woran erkennen die Jungen die Lockrufe ihrer Eltern?

Wie die Lummenrufe tönen, ist nur schwer zu beschreiben. In Bestimmungsbüchern wer- den sie etwa als «harte, nasale, gereichte Stak- katotöne» oder als «gedehntes, hartes, etwas gurgelndes arrie arrierr...» bezeichnet. Ich würde den sehr geräuschhaften Lockruf als im Hals gerolltes, langgezogenes «rrrrr...rrrrr... rrrrr» beschreiben. Mit unserem Gehör kön- nen wir bei genauen Zuhören Unterschiede in der Tonhöhe, in der Klangfarbe (hell oder eher dunkel) und in der Dauer feststellen. Doch die- se variieren sogar beim Lockruf ein und dersel- ben Lumme. Was hingegen konstant bleibt, ist das Impulsmuster (Dauer der Impulse und Art der Impulsfolge), also die Lautgestalt. Mittels Lautoszillogrammen lässt sich diese aufzeich- nen (Abb. 23–25). Für unser Gehör ist sie das schwierigste Unterscheidungsmerkmal, weil die einzelnen Impulse sehr rasch aufeinander folgen. Doch Vögel haben ein viel besseres zeitliches Auflösungsvermögen als wir. Es ist deshalb den Jungen zuzutrauen, dass sie die

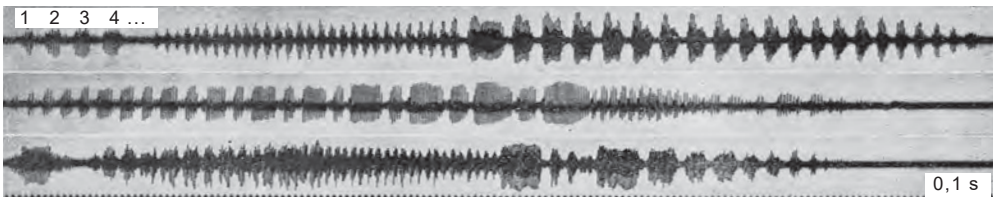


Abb. 24. Lautoszillogramme von Lockrufen dreier verschiedener Lummen. 1–4, etc. sind die einzelnen Im- pulse. Sie machen die Lautgestalt aus, die bei den drei Lummen deutlich verschieden ist. Aus Tschanz (1968), leicht horizontal gedehnt. – *Sound oscillogrammes of acceptance calls from three different Common Murres. 1–4 etc. are the single pulses. They constitute the call pattern which differs markedly between the three Com- mon Murres.*

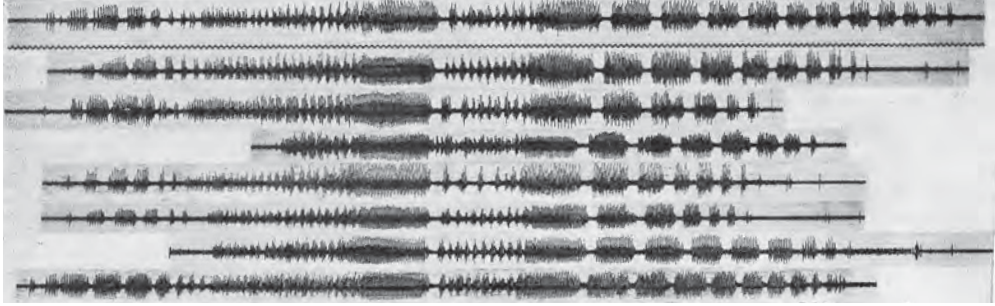


Abb. 25. Acht Varianten des Lockrufes derselben Lumme. Dauer der Impulse und Art der Impulsfolge (Lautgestalt) bleiben nahezu konstant, während Tonhöhe, Zahl der Impulse, Klangfarbe und Lautstärke bei den acht Varianten verschieden sind. Aus Tschanz (1968), horizontal gedehnt. – *Eight variations of the acceptance call of the same Common Murre. Length and cadence of pulses (call pattern) remain almost constant, whereas pitch, number of pulses, timbre and volume differ.*

Lockrufe der Eltern von jenen anderer Vögel anhand der Lautgestalt unterscheiden können. In zahlreichen Versuchen mit mehrere Tage alten Jungen, denen in der Tonhöhe, der Klangfarbe, Lautstärke oder im Impulsmuster veränderte Rufe vorgespielt wurden, hat sich denn auch gezeigt, dass dessen Veränderungen die grösste Wirkung haben. Dasselbe Ergebnis wurde in Versuchen mit Variationen eines künstlich erzeugten Signals erzielt, das die jungen Lummen gelernt hatten: Die Wirkung des Signals litt am stärksten durch die Veränderung des Impulsmusters. Das heisst, dass beim Erkennen der Elternstimmen der Lautgestalt die grösste Bedeutung zukommt (Tschanz 1968).

2.4.7. Kennen auch die Altvögel ihr Junges?

Im «Naturexperiment», wenn die Altvögel veranlasst wurden, das Gesimse zu verlassen und nach der Rückkehr den leeren Brutplatz vorfanden, zunächst spontan den Lockruf von sich gaben und die verschiedenen Jungen ebenfalls riefen, äusserten sie weitere Rufe gezielt auf die Rufe des eigenen Jungen hin. Rufe fremder Jungen wurden kaum beantwortet. Somit kennen offensichtlich auch die Altvögel die Stimme ihres Jungen. In Versuchen, in denen das eigene Junge vom Brutplatz entfernt in einem Stoffsäcklein so versteckt worden war, dass es der Elter hören, jedoch nicht sehen konnte, reagierte dieser stets nur auf die Stimme des

eigenen Jungen, auch wenn auf dem Gesimse noch weitere Junge anwesend waren. Schliesslich suchte er das Säcklein mit dem rufenden Jungen auf. Fremde Lummen taten dies nie (Tschanz 1959). Die Eltern kennen also die Stimme ihres Jungen, wobei sie diese möglicherweise nicht schon im Laufe des Schlüpfvorganges lernen.

2.4.8. Woran könnten die Eltern die Stimme ihres Jungen erkennen?

Diese Frage haben Mathilde Schommer und Martina Hirsbrunner-Scharf untersucht (Schommer & Tschanz 1975, Hirsbrunner-Scharf 1982). Bei den Küken kann u.a. zwischen Kontaktruf, Weinen und Wasserruf unterschieden werden. Diese Kükenrufe sind weitgehend klangvolle Laute. Der Tonhöhenverlauf ist beim Kontaktruf meist zweigipflig, beim Weinen und beim einzelnen Element des Wasserrufs mehr oder weniger ausgeprägt zwei- bis mehrgipflig, wobei der erste Gipfel in der Regel höher ist als die folgenden Gipfel. Der Kontaktruf ist sehr kurz (bis maximal ca. 0,2 s), Weinen dauert ungefähr doppelt so lang. Beim Wasserruf werden stets in rascher Folge 3–5 Elemente nacheinander geäussert. Die einzelnen Elemente sind etwas länger als der Kontaktruf. Im Absprungetherbe tönt dieser Ruf sehr laut. Im Zusammenhang mit dem Absprung des Kükens vom Felsen und dem Aufsuchen

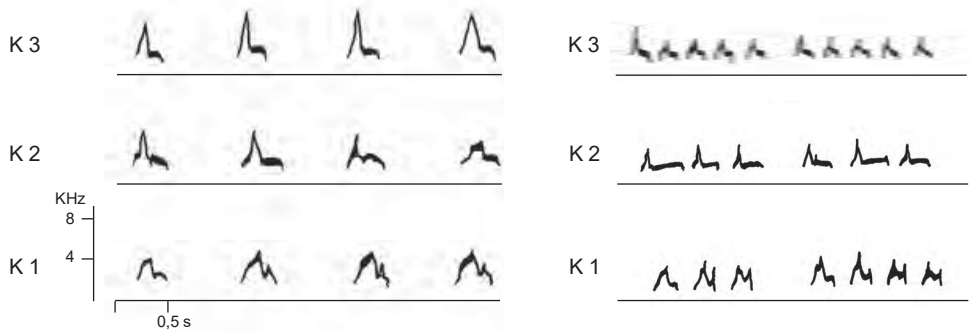


Abb. 26. Sonagramme von Weinen (Bild links) und Wasserrufen (rechts) dreier Trottellummenküken (K1–K3) im Alter von 3–4 Wochen. Pro Küken sind 4 Weinlaute und 2 Wasserrufe abgebildet. Wasserrufe bestehen aus 3–5 Elementen. Bei ein und demselben Küken ist der Tonhöhenverlauf der einzelnen Rufe sehr ähnlich, während zwischen den Küken deutliche Unterschiede bestehen. Aus Schommer & Tschanz (1975), umgezeichnet. – *Weeping calls (left) and water calls (right) from three Common Murre chicks (K1–K3) aged 3–4 weeks. 4 weeping calls and 2 water calls per chick are shown. The water call consists of 3–5 elements. In the individual chick's calls, there is very little variation in the pitch curve whereas there are marked differences between the calls of different chicks.*

des Wassers (Meeres) spielt er eine entscheidende Rolle, deshalb der Name. Vom Kontaktruf aus gibt es alle möglichen Übergänge zum Weinen und zum Wasserruf.

Individuelle Merkmale der Rufe sind erst im Alter der Küken von einigen Tagen gut erkennbar. Am ausgeprägtesten sind sie beim Weinen und Wasserruf. Von Individuum zu Individuum verschieden ist vor allem die Art und Weise des Tonhöhenverlaufs. Dieser bleibt bei ein und demselben Küken weitgehend konstant, während zum Beispiel die Dauer variieren kann. An Merkmalen des Tonhöhenverlaufs (Lautgestalt) könnten also die Eltern ihr Küken von fremden unterscheiden (Abb. 26).

Es erstaunt etwas, dass sich individuelle Merkmale der Kükenrufe offenbar erst im Verlauf von einigen Tagen nach dem Schlüpfen ausbilden. Denn damit sind die Voraussetzungen für das Lernen der Kükenrufe durch die Eltern relativ spät gegeben. Oder genügen den Altvögeln minimalste Unterschiede zwischen den Rufen verschiedener Jungvögel? Möglich wäre es. Doch da die ganz jungen Küken dank des Kennens der Rufe ihrer Eltern eng an sie gebunden sind, besteht normalerweise kaum die Gefahr, dass sie zu Nachbarlummen geraten. Gegenseitiges individuelles Kennen wird aber

wichtig, wenn bei Unterbrechungen des Huderns ältere Küken sich zuweilen etwas vom Brutplatz entfernen oder wenn die Altvögel das Gesimse wegen eines Ereignisses (z.B. wegen eines Seeadlers) verlassen, die Jungen sich in eine Felsspalte drücken und nach der Rückkehr der Altvögel die alte Zuordnung wiederhergestellt werden muss.

2.5. Verhalten von Alt- und Jungvogel nach dem Schlüpfen

2.5.1. Hudern des Jungen

Die Wärmeregulation der Jungen setzt etwa ab dem 4.–7. Tag ein, vollständig erfolgt sie erst nach einigen weiteren Tagen. Entsprechend sind die Jungen in den ersten Tagen ganz, danach abnehmend auf die Wärmespende durch den Elter angewiesen. Dieser «behandelt» das Junge anfangs noch fast wie das Ei, indem er es zentral unter dem Körper im Kontakt mit dem Brutfleck hält. Später kuschelt es zwischen dem Körper und dem leicht abgespreizten Flügel des Elters ein. Ab und zu ruft das Junge intensiv (weint es), was den Elter veranlasst, aufzustehen, den Schnabel zum Jungen zu halten und den Lockruf zu äussern. Vom

Jungen ist dabei nur wenig zu sehen; nach ein paar Minuten, wenn es wieder zu weinen beginnt, spreizt der Altvogel den einen Flügel ab, hält den Schnabel tief und ruft seinerseits, worauf das Junge sich dem Altvogel zuwendet und einkuschelt. Am ersten und zweiten Tag verbringt das Junge über 95 % der Zeit unter dem Altvogel, an den folgenden Tagen noch rund 90 %. Selbst ältere Junge, sogar «absprungreife», bleiben bis zu 80 % der Zeit eingekuschelt (Wehrlin 1977). Wenn die Jungen sich so lange beim Altvogel verborgen halten, sind sie sehr gut vor allerlei Gefahren geschützt: Vor dem Abstürzen, dem Geraubtwerden durch grosse Möwen (z.B. Silbermöwen) und Kolkkraben *Corvus corax* sowie vor Angriffen benachbarter Lummen, die ein Junges mit Schnabelhieben traktieren können. Das lange Gehudertwerden hat einen weiteren Vorteil: Es schützt das Junge vor Witterungseinflüssen. Dadurch spart es Energie, was seiner körperlichen Entwicklung förderlich ist (Wehrlin 1977).

Es kommt vor, dass Junge vorübergehend bei einem benachbarten fremden Altvogel unterschlüpfen, sogar regelmässig, wenn die benachbarte Lumme ihr Ei oder Junges verloren hat, sich weiterhin am Brutplatz aufhält und offensichtlich bestrebt ist, ein Junges anzunehmen. Das Junge wechselt dann jeweils zwischen dem Elter und der Nachbarlumme hin und her und geniesst so beim einen oder andern Altvogel Wärme und Schutz. Dies wird gefördert, wenn die Eltern ein etwas vermindertes Pflegeverhalten zeigen. Dabei kann das Junge durchaus auch den Lockruf der fremden Altvögel lernen, wie Versuche an handaufgezogenen Jungen nahelegen (Tschanz 1968). Gefüttert wird das Junge von den fremden Altvögeln allerdings kaum, das tun fast ausschliesslich die Eltern (Wehrlin 1977, Tschanz 1979a).

2.5.2. Füttern des Jungen

Wenn eine Lumme mit einem Fisch anfliegt und den Brutplatz aufsucht, gibt es zunächst eine lautstarke «Begrüssung» durch die anwesenden Lummen. Der fischzutragende Altvogel schiebt sich dicht an den Partner heran und äussert einen Lockruf, worauf das unter dem Partner verborgene Junge rückwärts her-



Abb. 27. Oben: Der Fisch liegt längs im Schnabel des Altvogels, der Schwanz ragt bei der Schnabelspitze heraus. Unten: Das Junge lässt den Fisch durch den Schnabel gleiten, bis es ihn kopfveran verschlingen kann. Danach richten sich Junge manchmal hoch auf. Aus Tschanz (1959). – *Feeding. Top: The fish lies lengthwise in the parent's bill, the tail protrudes from the tip of the bill. Bottom: The chick slides the fish through its bill until it can swallow it head first. After feeding, the young sometimes straightens up.*

vorrutscht. Beide Altvögel halten den äusseren Flügel abgespreizt, so dass von der Fischübergabe an kleine Junge kaum etwas zu sehen ist. Das vermindert die Gefahr, dass Nachbarn den



Abb. 28. Das etwa 4-tägige Lummenküken steht gegen den Altvogel gerichtet am Brutplatz, den Körper hat es vom Boden abgehoben, verschmutzt so nicht. Der Altvogel deckt es gegen die Gesimsekante hin ab. Aufnahme J. Wehrlin. – *The four day old chick is standing on the nest site facing the adult bird. It holds its body raised from the ledge surface so it avoids the dirt on the ledge. The adult shields the chick from the edge.*

Fisch entwenden können. Nach erfolgter Übergabe hebt der fischbringende Vogel den Kopf, schiebt sich mit weiterhin abgespreizten Flügeln ganz an den Brutplatz und übernimmt das Junge, während der Partner zurückweicht, die

Gesimsekante aufsucht und aufs Meer hinaus fliegt, um seinerseits für sich und das Junge Fisch zu erbeuten. Bei älteren Jungen erfolgt die Fütterung nicht mehr derart im Verborgenen, so dass zuweilen der ganze Ablauf beobachtet werden kann. Tschanz (1959) schildert ihn so: «Der Fischschwanz ragt immer vorne bei der Schnabelspitze der Lumme heraus, und die hellen Schuppen heben sich deutlich als helle Linie zwischen dem dunklen Ober- und Unterschnabel ab. Das Junge pickt gegen den Schnabel des Altvogels, kriegt den Fisch zu fassen, worauf ihn der Altvogel längs aus dem Schnabel gleiten lässt. Das Junge packt in rascher Folge immer wieder zu, bis zuletzt der Fischkopf in den Schnabel geglitten kommt. Damit fasst das Junge den Fisch endgültig und verschlingt ihn kopfvoran meist mit einem Schluck» (Abb. 27).

Die Jungen können einen auf den Boden gefallenen Fisch auch aufheben und verschlingen. Dies machte sich Alex Oberholzer zunutze: Er legte einigen Küken, die im Brutapparat geschlüpft waren, den Fisch für die erste Fütterung auf den Boden. Sie fassten ihn seitlich am Kopf, drehten und verschlangen ihn kopfvoran;

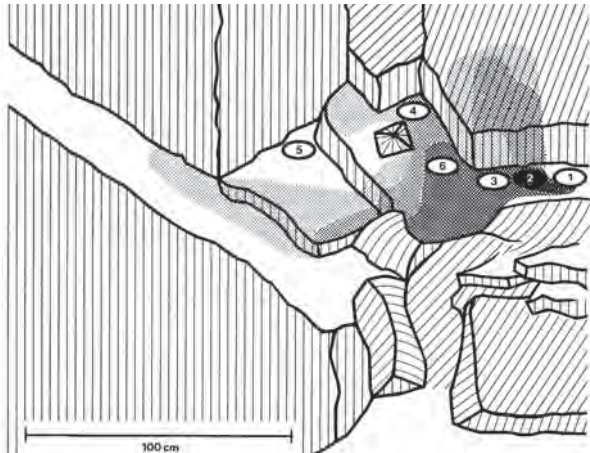


Abb. 29. Bewegungsraum des Trottellummenküken Nr. 2 vom 1. bis zum 23. Tag. Am 24. Tag ist es abgesprungen. Schwarz: 1.–18. Tag, am 20. Tag bewegte es sich hinter Platz 1 gegen die Kante. Danach erweiterte es den Bewegungsraum täglich etwas. Der zusätzliche tägliche Bewegungsraum ist mit einer jeweils helleren Graustufe angegeben. Hellstes Grau: Tag vor dem Absprung. Aus Wehrlin (1977). – *Moving space of chick no. 2 from day 1 to 23 after hatching. On day 24, it jumped from the ledge. Shown in black: days 1 to 18 during which it remained close to the site of the first day. From day 20 onwards, it increased its moving space little by little (indicated by fading shades of grey until the day before the jump).*

schwanzvoran, also gegen Schuppen und Flossen, wäre nicht möglich. Den ganzen Fressvorgang konnten die Jungen auf Anhieb, mussten also nicht üben, er liegt angeborenermassen vor (Oberholzer 1975).

2.5.3. Verhalten des Jungen zum Schutz vor dem Abstürzen

Schon zwei, drei Tage nach dem Schlüpfen sind die Lummenküken so mobil, dass sie sich ohne weiteres etwas vom Brutplatz entfernen könnten, wenn sie nicht beim Altvogel geborgen sind. Sie bleiben aber weitgehend am Brutplatz stehen, auch wenn sie nicht gehudert werden (Abb. 28). Frühestens ab einem Alter von etwa einer Woche erweitern sie den Bewegungsraum etwas, bleiben dabei aber weitgehend gegen die Wand hin gerichtet. Sie verhalten sich negativ phototaktisch, wie Jürg Wehrlin in Hell-Dunkel-Versuchen an frisch geschlüpften, im Brutapparat ausgebrüteten Jungen nachweisen konnte. Sie orientieren sich also gegen die dunklere Seite des Gesimses. Messungen auf den Gesimsen hatten ergeben, dass die Helligkeit gegen die Wand um ein Mehrfaches geringer ist als gegen die Kante (Wehrlin 1977). Erst gegen den Absprung hin beginnt das Küken weitere Gesimsebereiche zu erkunden (Wehrlin 1977; Abb. 29). Wenn irgendein Ereignis die Lummen beunruhigt, etwa wenn ein Seeadler nahe am Gesimse vorbeistreicht oder ein Militärjet vorbeidonnert, die Altvögel sich ein Stück weit vom Brutplatz entfernen oder gar vom Gesimse abfliegen, suchen die Jungen reflexartig die Wandnähe auf und drücken sich in eine Spalte oder Nische. Sollte es doch einmal vorkommen, dass in der allgemeinen Unruhe ein Junges unvermittelt den Abgrund vor sich sieht, wird es rechtzeitig stoppen. Wehrlin hat an handaufgezogenen Jungen gezeigt, dass sie stets ein paar Zentimeter vor der «Abgrundkante» anhalten, also quasi einen Sicherheitsabstand einhalten, den sie von sich aus niemals überschreiten. Kleine Junge haben ganz einfache Reaktionsweisen: den Hell-Dunkel-Reflex und das Abgrund-Meideverhalten. Diese werden rasch ergänzt durch ein differenziertes Lernen von Merkmalen des Brutplatzes und seiner Umgebung,



Abb. 30. 4-tägiges Tordalkenküken. Es hat den Körper am Boden aufgelegt. Aufnahme Juli 1962, P. Ingold. – *Four day old Razorbill chick. When it is resting, its belly lies on the surface.*

an denen sie sich in einer aussergewöhnlichen Situation, wenn sich die Eltern entfernt haben, orientieren können. Sie wissen zum Beispiel auch ganz genau, wo sie Schutz bietenden Unterschlupf finden (Wehrlin 1977).

Die Besonderheiten des Verhaltens von alten und jungen Trottellummen zeigen sich besonders deutlich, wenn wir es mit dem Verhalten der Tordalken vergleichen. Anders als bei den Trottellummen besteht bei den Tordalken in der Regel weder die Gefahr, dass Fische von Nachbarn gestohlen, noch dass Junge geraubt werden. Auch können diese meist weniger leicht in die Nähe des Abgrundes geraten und abstürzen als Lummenjunge.

2.5.4. Verhalten von Alt- und Jungvogel bei Tordalken und anderen Alkenarten

Verhalten von Alt- und Jungvogel, wenn das Junge ausgekuschelt ist: Wie bei den Lummen erfolgen Aus- und Einkuscheln auch bei den Tordalken weitgehend auf Initiative des Jungen hin. Wenn es intensiv zu rufen – und vermutlich sich zu bewegen – beginnt, erhebt sich der Elter und gibt das Junge frei. Bei den Tordalken sind dabei schon kleine Junge zu sehen, weil der Altvogel etwas zurückweicht oder sogar weggeht und dabei die Flügel angelegt hält. Kleine Junge bleiben am Brutplatz liegen, den Körper am Boden, oft nicht abgehoben wie bei den Lummen (Abb. 30); sie können aber auch

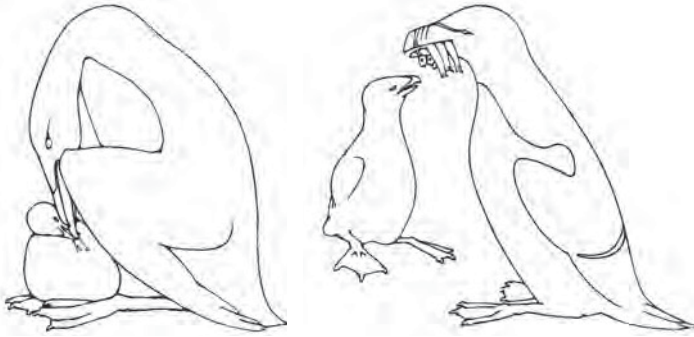


Abb. 31. Fütterungszeremoniell bei Trottellummen (links) und «offene» Fütterung bei Tordalken. Tordalken halten die kleinen Fische quer im Schnabel. Aus Tschanz & Hirsbrunner-Scharf (1975). – *Common Murre's feeding ceremony (left) and «open» feeding in Razorbills. Razorbills hold the small fishes across in their bill.*

schon im Alter von wenigen Tagen den engen Brutplatzbereich verlassen. Ältere Junge gehen in der Höhle oder Nische umher, und der Altvogel kann sich dabei ohne weiteres am Eingang oder zuweilen auch etwas weiter davon entfernt aufhalten. Das Junge äussert feine Stimmföhlungs-laute (Kontakttrufe), die wie «düi» tönen. Mit «düiiiiii», das sich als «Weinen» interpretieren lässt, tut das Junge kund, dass es einkuscheln möchte. Der Elter geht dann oft rasch auf das Junge zu, äussert mit tief gehaltenem Schnabel seinen knarrenden Lockruf, spreizt den einen Flügel ab und lässt das Junge unterschlüpfen. Es kommt aber auch vor, dass der Elter mehrere Minuten lang überhaupt nicht reagiert und das Junge, das einkuscheln möchte, längere Zeit allein lässt, wenn er etwa am Nischeneingang ausgiebig sein Gefieder pflegt oder gar etwas entfernt von ihm mit dem Partner Kontakt hat (schnäbeln, kraulen). Tordalken reagieren also weniger zuverlässig mit Lockruf und Einkuschelnlassen auf das Junge als Trottellummen. Andererseits reagiert auch das Junge – anders als das Lummenjunge – manchmal nicht auf den Lockruf des Altvogels (Ingold 1973, Tschanz & Hirsbrunner-Scharf 1975, Jenny 1981).

Füttern des Jungen: Die Fütterung verläuft bei Tordalken ganz anders als bei den Lummen. Der Partner des mit Jungenbetreuung beschäftigten Vogels trägt mehrere kleine Fische zu, die beidseits seines Schnabels herunterhängen. Der hudernde Altvogel gibt das Junge frei, der Fischzutragende präsentiert den mit Fisch behangenen Schnabel dem Jungen (Abb. 31). Dieses liest nun einen Fisch nach dem andern

vom Schnabel ab und verschlingt ihn. Fällt ein Fisch zu Boden, hebt ihn das Junge auf und verschlingt ihn ebenfalls. Älteren Küken präsentiert der Altvogel die Fische oft nicht mehr, sondern lässt sie gleich nach Ankunft am Brutplatz auf den Boden fallen. Anders als bei den Lummen kann man bei Tordalken den Fütterungsvorgang manchmal schon bei ganz kleinen Jungen sehen, weil diese nicht sorgsam abgedeckt werden (Jenny 1981, eigene Beob.).

Auch Papageitaucher können den Fisch auf den Boden fallen lassen. Die in dunklen Höhlen aufwachsenden Jungen haben ein spezielles Suchverhalten. Sie tasten den Boden systematisch nach Fressbarem ab (Marti 1971). Lummen- und Tordalkenküken haben kein solches Verhalten. Dies gilt auch für Gryllteisten. Doch bei diesen ist die Situation ganz anders. Gryllteisten legen zwei Eier, aus denen die Jungen gestaffelt schlüpfen, so dass ein Dominanzverhältnis zwischen diesen entsteht. Bei reichlicher Fütterung verteilt sich der angebotene Fisch gleichmässig auf beide Küken, bei mangelhaftem Angebot gelangt in den meisten Fällen nur das dominante Junge zu Futter, wie Schüpbach (1980) zeigen konnte. Im Freiland dürfte dies zum Verhungern des unterlegenen Jungen führen.

Das Verhalten der Lummen ist offensichtlich darauf ausgerichtet, das Junge vor dem Abstürzen, dem Zugriff durch Nachbarn und dem Geräubtwerden zu schützen. Die relativ aufrechte Haltung des Kükens beim Ruhen verhindert, dass der Körper bei Nässe verschmutzt. Der Vergleich mit den Tordalken legt nahe, dass es sich bei manchen Verhaltensweisen der Lum-

Abb. 32. Ein 3–4 Wochen altes, im Brutapparat ausgebrütetes und handaufgezogenes Trottellummen- (links) und Tordalkenjunges. Aufnahmen B. Tschanz. – *Three to four week old Common Murre (left) and Razorbill chicks, incubated in the incubator and hand-reared.*



men um Anpassungen an die speziellen Anforderungen der Jungenaufzucht auf exponierten Gesimsen und im Brutverband handelt.

2.6. Weg vom Felsen, hinaus aufs Meer

2.6.1. Absprungvorbereitungen von Jung- und Altvogel bei den Trottellummen

Im Alter von rund drei Wochen (Abb. 32), d.h. meist einige Tage vor dem Verlassen des Gesimses und Aufsuchen des Meeres, ändert sich das Verhalten des Jungen markant: Es orientiert sich nun erstmals von der Felswand weg, hin zur Gesimsekante (Abb. 29). An einem Abend gegen Ende Juli, wenn die Sonne schon tief über dem Horizont steht (Mitternachts-sonne vom 28. Mai bis 16. Juli), beginnt das Junge sehr aktiv zu werden. Tschanz (1959) schildert es so: «Plötzlich drängt es unter dem Flügel des Elters hervor, wandert der Felswand entlang, reckt sich hoch auf, probt seine Flügel und wendet den Kopf seitwärts, um aufs Meer hinaus zu äugen. Je tiefer die Sonne sinkt, umso lebhafter wird das Junge. Ruhelos wandert und hopst es flügelschlagend auf dem Gesimse umher, rutscht gegen die Gesimsekante zu und versucht nun zum ersten Mal, in die Tiefe zu blicken. <Kopfschüttelnd> wendet es sich zurück zur Wand.... Der Bereich des bisherigen Lebensraumes ist gesprengt, der erste Vorstoss ins Unbekannte getan.» In dieser

neuen Situation äussert das Junge den Wasser-ruf ausgesprochen intensiv und laut. Der Elter steht gegen das Meer hin gerichtet an der Kante, kräht laut und ist offensichtlich sehr erregt. Mit zunehmender Dämmerung flaut die Aktivität von Alt- und Jungvogel ab, das Junge kuschelt am Brutplatz wieder beim Elter ein. Am andern Tag verläuft das Leben noch im bisherigen Rahmen, allerdings ist das Junge kürzere Zeit als bisher beim Altvogel eingekuschelt; es beschäftigt sich oft und lange mit Putzen und Ordnen des Gefieders, unternimmt kleine «Ausflüge» auf dem Gesimse, hopst und flügelt dabei. Es bleibt jedoch gegen den Felsen orientiert und auch die Rufe tönen wieder wie üblich. Mit einbrechender Dämmerung steigert sich erneut die gegen die Kante und das Meer hin gerichtete, mit erregten Lautäusserungen verbundene Bewegungsaktivität. Auch der Altvogel ist wieder stark erregt. Erneut beruhigen sich Jung- und Altvogel mit dem Dunklerwerden und verbringen eine weitere Nacht und den folgenden Tag auf dem Gesimse (Tschanz 1959, Wehrin 1977).

2.6.2. Dramatische Augenblicke des Absprungs vom Felsen

Nach Absprungvorbereitungen an 2 oder 3, oft auch an mehreren Abenden, kuschelt das Junge tagsüber schliesslich kaum mehr ein und erweitert dabei nochmals seinen Bewegungs-



Abb. 33. Das absprungfähige Junge nähert sich der Kante, blickt in die Tiefe, schiebt sich plötzlich bis ganz zur Kante vor, äugt intensiv in den Abgrund, stösst kräftig ab und saust flügelstirrend schräg hinunter. Der Elter (eine «Ringellumme») wird ihm bald folgen. Aufnahmen J. Wehrlin. – *Once a chick is ready to leave the cliff, it approaches the edge, looks intensely down the precipice, crouches forward and jumps off the ledge. The parent (a «bridled» individual) will soon follow its young.*

raum. Am Abend nähert es sich erneut laut rufend und zögernd der Kante, wo der Altvogel steht und kräht. Die Sonne ist nun bereits am

Untergehen, da erreicht die Aktivität ihren Höhepunkt. Der Altvogel sucht immer wieder laut krähend die Kante auf, das Junge wagt sich zunehmend weiter mit vorgestrecktem Hals gegen sie vor, hält inne, ruft laut «tüüü tüüü tüüü». Beide, Alt- und Jungvogel, sind äusserst erregt. Plötzlich geht alles sehr schnell: Das Junge rückt zur Kante vor, neigt den Körper nach vorne, stösst ab und schwirrt schräg abwärts (Abb. 33). Die fürs Fliegen noch zu wenig weit entwickelten Flügel bremsen den Fall leicht und geben etwas Vortrieb. Augenblicklich sticht der Altvogel nach, begleitet das Junge mit ausgebreiteten Flügeln, bis sie zusammen das Wasser erreichen (Tschanz 1959, Wehrlin 1977). Der Absprung endet nicht immer im Wasser, sondern zuweilen am Fuss der Wand in der Geröll- und Grashalde. Übersteht das Junge den Aufprall unbeschadet, wandert es zum Meer hinunter (Abb. 34), wo es vom Elter erwartet wird. Dieser landet nämlich in der Regel nicht mit dem Jungen am Boden. Auf seiner Wanderung hält das Junge immer wieder inne und ruft laut, draussen auf dem Meer ertönt das Krähen der Altvögel, deren Junges abgesprungen ist. Bei günstigen Bedingungen (schönes Wetter, windstill) können am selben Abend viele Junge abspringen. Rufende Junge und krähende Altvögel aktivieren einander, die wandernden Jungen wissen so, wo sie erwartet werden. Wenn sie nicht zusammen im Wasser landen, werden sie sich dank gegenseitigem Kennen problemlos finden. Dies bestätigten Beobachtungen an markierten Alt- und Jungvögeln. Immer wieder war zu sehen, wie sich ein Junges und ein Altvogel trafen und zusammen dem offenen Meer zustrebten. Es kam nie vor, dass ein markiertes Junges mit einem fremden Altvogel wegschwamm (Tschanz 1959). Die Jungen können bereits bestens tauchen, sind auch fähig, langsam schwimmende Fische zu erbeuten, wie eine Studie von Alex Oberholzer an handaufgezogenen Jungen gezeigt hat (Oberholzer & Tschanz 1969). Ob sie von Anfang an fähig sind, auch im Meer Fische zu fangen, bleibt offen. Es ist anzunehmen, dass der Elter das Junge noch eine gewisse Zeit mit Fisch versorgt (oder mitversorgt). Wichtig ist die Begleitung des Jungen durch ihn auch als Schutz vor Angriffen durch Räuber (z.B.

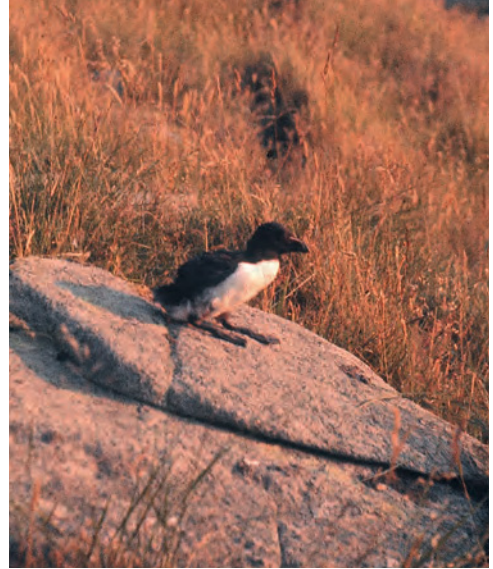


Abb. 34. Ein Trottellummen- (links) und ein Tordalkenküken (rechts), deren Absprung im Gras geendet hat. Sie hören die Altvögel vom Meer her rufen und wandern nun, immer wieder innehaltend und rufend, dem Ufer entgegen. Aufnahmen J. Wehrlin (links) und P. Ingold (rechts). – *A Common Murre and a Razorbill chick (right) have landed in the grass. They listen to the calls of the adults out on the sea and continue their journey towards the water; frequently stopping and uttering the water call.*

Silbermöwen), deren Aktivität nach Sonnenuntergang zwar etwas, aber nicht vollständig nachgelassen hat.

2.6.3. Absprung der Tordalkenjungen

Tordalkenjunge verlassen den Brutfelsens etwas früher als Lummenjunge, die meisten im Alter von 19–20 Tagen (Ingold 1974, Abb. 32). Was die Tageszeit und das Verhalten betrifft, erfolgen die Absprungvorbereitungen ähnlich wie jene der Lummen und auch unter «Mitbeteiligung» des erregt rufenden Elters. Die Flugbahn der Tordalkenküken nach dem Absprung verläuft weniger steil als jene der Lummenküken; sie erreichen dadurch vermehrt direkt das Meer. Einzelne Junge, die dennoch in die Gras- und Geröllhalde fallen, streben ebenfalls dem Meer zu (Abb. 34), wo sie von den laut rufenden Altvögeln erwarten werden. Nachgewiesenermaßen lernen die Tordalkeneltern die Stimme ihres Jungen in den ersten zehn Tagen am Felsen kennen (Ingold 1973), umgekehrt kennt

auch das Junge die Stimme seiner Eltern. Deshalb ist die Zuordnung von Alt- und Jungvogel auf dem Wasser eindeutig gegeben, auch im Stimmengewirr vieler laut rufender abgesprungener Junger und im Meer wartender Altvögel. Stets war zu sehen, wie auch bei Tordalken ein Junges zusammen mit einem Altvogel dem offenen Meer entgegenschwamm. Beobachtungen an markierten Vögeln bestätigten, dass es jeweils einer der beiden Eltern war (Ingold 1973). Gegenseitiges individuelles Kennen anhand der Stimme ist nach dem Verlassen des Brutfelsens auch bei dieser Art eine Notwendigkeit.

2.6.4. Das Lummen- und Alkenspringen – ein spektakuläres Ereignis am Ende der Brutsaison

Das Lummen- und Alkenspringen am Ende einer Brutsaison ist das spektakuläre Schlussergebnis bei diesen Vogelarten, die Land nur zur Fortpflanzung aufsuchen und ansonsten den grössten Teil ihres Lebens auf dem Meer



Abb. 35. Die Sonne ist am Untergehen, wenn das Absprungeschehen seinen Höhepunkt erreicht. Altvögel der Trottellummen und Tordalken warten in Ufernähe rufend auf ihr Junges. Aufnahme J. Wehrlin. – *As the sun is setting, the cliff-leaving event reaches its peak. The adult Common Murres and Razorbills wait for their chick near the shore-line.*

verbringen (Abb. 35). Das gilt auch für Dick-schnabellummen. Bei den Gryllteisten und Papageitauchern gibt es kein vergleichbares Springen. Ihre Jungen verlassen den Brutplatz erst im Alter von 5–6 Wochen. In diesem Alter sind sie flugfähig und suchen das Meer unabhängig von den Eltern auf (Marti 1971, Schüp-bach 1980).

3. Gedanken zum Schluss

Die zu Beginn des Alkenvogelprojekts gestellte Frage, wie es möglich ist, dass Trottellummen so exponiert und in dichten Gemeinschaften brüten können, konnte durch die zahlreichen Einzelstudien beantwortet werden. Die Beobachtungen im Felsen führten zu Fragen, die an den Brutplätzen oder im einfachen Labor experimentell untersucht wurden. Neue Antworten führten zu neuen Fragen und weite-

ren experimentellen Abklärungen. Es war eine ideale Kombination von Feldarbeit und Arbeit im Labor. Stets wurde versucht, die Ergebnisse in Zusammenhang mit dem Leben dieser Vogelart am Brutfelsen zu bringen. Daran orientierten wir uns, wenn es um die Frage ging, wie detailliert die Studien erfolgen und wie stark in die Tiefe sie gehen sollten. So ergab sich allmählich ein differenziertes Bild vom Leben am Brutfelsen dieser extrem ans Meer gebundenen Vögel, das ich mit dem vorliegenden Überblick zu vermitteln versuchte.

Mit der Zeit trat die Frage nach der Weiterexistenz dieser in den ersten Jahren des Projekts in so grosser Zahl auf Vedøy brütenden Trottellummen in den Vordergrund.

Vom Rückgang der Trottellummen-Bestände entlang der Küste Norwegens, von etwa 160000 Paaren in den 1960er-Jahren auf etwa 15000 Paare Anfang 2000 (Gjershaug 2010) blieb nämlich auch Vedøy nicht verschont.

Zählungen von 1971 bis 1977 auf ausgewählten Brutsimsen ergaben gegenüber Erhebungen von 1960 bis 1963 einen Rückgang der Zahl der Altvögel um rund 40 %. Noch stärker hatten die Zahl der Eier und am stärksten die Kükenzahlen abgenommen. Nach Tschanz (1978) waren die rückläufigen Kükenzahlen eine Folge von Nahrungsmangel und vermehrtem Raub durch Silbermöwen, Kolkraben und Nebelkrähen *Corvus corone cornix*, deren Bestände angestiegen waren.

1980 wurden noch rund 4700 Brutpaare festgestellt (Tschanz 1983). Von den ursprünglich tausenden von Trottellummen-Paaren, die auf Vedøy brüteten (Brun 1969a, Tschanz 1978), war um 2000 ein Restbestand von 100–200 Paaren geblieben. 2005 ergaben die Erhebungen lediglich 57 Brutpaare, und heute gibt es auf dieser Insel, zumindest auf offenen Gessimsen, keine brütenden Trottellummen mehr (Anker-Nilssen & Aarvak 2006, Anker-Nilssen 2014, Vortrag in Røst). Um die Jahrtausendwende soll die starke Zunahme der Seeadler (zuweilen streiften 30 oder 40 umher) den verbliebenen Lummen entscheidend zugesetzt haben. Auf benachbarten Inseln konnte sich bis heute ein kleiner Bestand von einigen hundert Trottellummen-Paaren halten, die gut geschützt in Nischen und Halbhöhlen brüten. Ob es auch auf Vedøy noch solche Paare gibt, ist nicht bekannt (J. Wehrlin mdl.).

Als Ursachen für den generellen Rückgang an der ganzen Küste Norwegens gibt Gjershaug (2010) an: Fischernetze als Todesfallen, die Verschmutzung des Meeres mit Öl (z.B. starben 1981 rund 60000 Lummen nach einem Ölunfall im Skagerrak, wovon offenbar zahlreiche norwegische) sowie Nahrungsmangel. Zudem habe die starke Zunahme der Seeadler den Druck auf die Trottellummen erhöht. Heute steht die Art auf der Roten Liste der Brutvögel Norwegens bereits in der höchsten Gefährdungskategorie («critically endangered»).

Glücklicherweise entwickelten sich die Trottellummenbestände nicht überall gleich wie in Norwegen. So haben in Grossbritannien die Kolonien von 1990 bis 2013 sogar zugenommen. Zwischen 2002 und 2007 gab es jedoch einen starken Einbruch in der Anzahl Junge pro Brutpaar (von etwa 0,7 auf 0,25),

danach hat dieser Wert wieder etwas zugenommen (2013 ca. 0,45; JNCC 2014).

Wer am Alkenvogel-Projekt teilhaben konnte, war begeistert von dieser Forschung in einer grossartigen Natur, zur Zeit der Mitternachts-sonne, weit draussen im Nordatlantik. Die Arbeit in den Felsen war aber nicht ungefährlich. Das aus Basalt bestehende Gestein ist zerklüftet und zerspalten, kleinere und grössere Blöcke sitzen zum Teil sehr locker im Untergrund und können beim Betreten in Bewegung geraten. Die Zugänge zu den Felsen sind mit wenig Halt bietenden Grasbändern durchzogen. Es brauchte höchste Konzentration bei der Fortbewegung unter solchen Bedingungen. Hinzu kam das überwältigende Vogelgeleben, das einen in seinen Bann zog. Diese Bedingungen wurden zwei jungen Menschen zum Verhängnis. Der eine, Res Rychner, stürzte 1965 zu Tode, als er nach der eigentlichen Arbeit noch Vögel fotografieren wollte, der andere, Martin Schwarz, 1970 nach der Arbeit beim Abstieg, vor der Rückfahrt nach Røst.

Im Verlauf der 1970er-Jahre nahmen weiterhin viele freiwillig Mitarbeitende am Projekt teil. Die meisten Arbeiten von Studierenden (Arbeit für das Höhere Lehramt, Diplomarbeit, Dissertation) wurden allerdings zwischen 1962 und 1971 durchgeführt.

Angesichts des dramatischen Rückgangs der Trottellummen, ja vieler Meeresvogelarten entlang der Küste Norwegens und der Verletzlichkeit dieser Arten ganz generell, deren Lebensraum das bedrohte Ökosystem der Meere ist, wären Studien, wie wir sie damals auf Vedøy durchgeführt haben, heute kaum mehr möglich. So bleiben die faszinierenden Ergebnisse dieses einmaligen Alkenvogel-Projekts der Universität Bern ein Dokument aus einer Zeit, da es lange kaum Anzeichen eines so dramatischen Rückgangs der an den steilen Klippen brütenden Meeresvögel gab.

Dank. Ohne die finanzielle Unterstützung durch die Janggen-Pöhn-Stiftung (St. Gallen) am Anfang und durch den Schweizerischen Nationalfonds über die ganze Zeit wäre das Alkenvogelprojekt nicht möglich gewesen. Prof. Adolf Portmann, Direktor des Zoologischen Instituts Basel, trug durch seine Vermittlung wesentlich dazu bei, dass diese finanzielle Unterstützung möglich wurde. Die Forschungen auf

der unbewohnten Vogelinsel Vedøy waren aber auch nur dank vielfältiger weiterer Unterstützung möglich. In den ersten Jahren war es die Fischhändler-Familie Nilssen (Vater Nils Bernhard und Mutter Astrid sowie Helene-Marie, Åse-Ann und Harald), die uns bei der Ankunft in Røst jeweils herzlich empfingen, uns und das Material mit ihrem Boot nach Vedøy brachten und den ganzen Sommer über mit Trinkwasser, Material und Post versorgten. Als ich einmal krank war, konnte ich sogar von ihrer Pflege profitieren. 1961 bis 1964 stellte uns die Familie auf Røst Räumlichkeiten für eine zweite Equipe zum Ausbrüten, Aufziehen von und Arbeiten mit Jungvögeln zur Verfügung. Ab 1965 konnten die Räumlichkeiten von Kari und Roald Olsen sowie Arne Johansen übernommen werden. Jentoft Henriksen stellte seine kleine Schutzhütte auf Vedøy zur Verfügung, bis 1964 ein altes Haus in Røst abgebrochen und auf Vedøy aufgestellt werden konnte. Mancherlei Unterstützung erhielten wir auch von Helga Helgesen. Vor allem in den ersten Jahren gaben uns der Vogelkenner und ehemalige Eiersammler Toralf Mikalsen und der Techniker Andreas Nøkleby wertvolle Ratschläge. Von 1960 an und bis zum Ende des Projekts war Doris Løkke, ehemalige Bernerin und Touristchefin für Nordnorwegen in Bodø, eine grosse Stütze. Sie sorgte für Unterkunft in Bodø, viele vom Team konnten auf der Hin- und Rückreise bei ihrer Familie übernachten, sie organisierte für uns manches und war in schwierigen Zeiten (Unfälle) eine besonders wertvolle Hilfe. Zwischen 1970 und 1981 nahm sie selbst mehrmals als Mitarbeiterin am Projekt teil. Sie blieb eine treue Freundin der Lofotengruppe bis zu ihrem Tod im August 2014. Alle, die eine eigene Arbeit durchführten, und die Mitarbeitenden haben einen wertvollen Beitrag zum Projekt geleistet. Es gäbe noch viele zu erwähnen: etwa die Erziehungsdirektion des Kantons Bern, welche Beat Tschanz und mir in den ersten Jahren Urlaub vom Schuldienst gewährte, oder die Direktion des Forschungslabors der Generaldirektion der PTT und ihre Techniker G. Werner und H. Kohler, welche die Voraussetzungen für die Tonexperimente mit den Lummenküken schufen und die Lautoszillogramme herstellten, sowie Radiotechniker F. Blaser (Interlaken), Konstrukteur F. Fahselabend (Bern) und Gerätespezialist Hunkeler (Langenthal), die Spezialanfertigungen der Apparatur für Tonaufnahmen und -wiedergaben machten. Dr. Gerhard Thielcke, Vogelwarte Radolfzell, half bei der Herstellung von Lautspektrogrammen und Dr. Alfred Schifferli, Leiter der Schweizerischen Vogelwarte Sempach, war bei der Literatursuche behilflich. Zudem konnte stets die reichhaltige Vogelwarte-Bibliothek benützt werden. Von der Vogelwarte Stavanger (Norwegen) erhielten wir regelmässig Ringe und Rückmeldungen von Funden beringter Vögel. Prof. R. Vik, Oslo, ermöglichte die nicht einfache Beschaffung von tiefgefrorenen Sprotten *Sprattus sprattus*, Nahrung für im Brutapparat ausgebrütete Lummen. Wertvolle Dienste leisteten verschiedene Firmen: die Firma Geigy AG (Basel), welche das Projekt mit Vogelmarkier-

farbe versorgte, und Firmen, welche in den ersten Jahren Nahrungsmittel spendeten (z.B. die Firma Dr. Wander AG in Bern und Somalon AG in Sachseln).

Speziell erwähnt seien René Gardi und Gerhart Wagner, die Wegbereiter des Projekts. Der Entscheid von Gerhart Wagner, die Expedition in die Lofoten nach dem Rückzug von René Gardi selbst zu organisieren und Beat Tschanz die Möglichkeit einer Teilnahme zu bieten, bildete den Ausgangspunkt dieses Projekts. Dazu, dass es nach 1956 eine Fortsetzung fand, trug auch Prof. Dr. Monika Meyer-Holzappel mit ihrer Bereitschaft bei, die Leitung der Dissertation von Beat Tschanz zu übernehmen.

Den erwähnten Geldgebern, Institutionen, Firmen und Personen danken wir ganz herzlich.

Prof. Adolf Portmann war, wie erwähnt, ein wichtiger Förderer des Projekts. Er übernahm die Leitung meiner Dissertation und sorgte gleichzeitig für zusätzliche finanzielle Unterstützung durch den Schweizerischen Nationalfonds. Beat Tschanz ermöglichte mir, eigene Forschungsarbeiten durchzuführen, nachdem ich anfänglich in seinem Projekt mitgearbeitet hatte. Ihnen beiden bin ich zu grossem Dank verpflichtet.

Martina Tschanz-Hirsbrunner und meine Frau Marie-Louise Tardent Ingold gaben mir wertvolle Anregungen bei der Ausarbeitung des Manuskripts. Durch ihre Korrekturarbeit unterstützten sie mich wesentlich. Wertvolle Hinweise erhielt ich auch von Angelika Jenny, Hansjürg Lengacher und Jürg Wehrli. Ihm verdanke ich zudem mehrere Bilder. Mathilde Baker-Schommer war eine grosse Hilfe bei den Übersetzungen ins Englische, und Verena Keller überprüfte die englischen Texte. Christian Marti redigierte die Arbeit sehr sorgfältig; er, Peter Knaus und zwei Gutachter gaben wichtige Verbesserungsvorschläge. Allen danke ich ganz herzlich.

Personelles

Manche im Alkenvogelprojekt involvierte Personen konnten eine eigene Forschungsarbeit durchführen, aber noch viel mehr haben als Helfende mitgearbeitet:

Gerhart Wagner (1956, Wegbereiter des Projekts), Beat Tschanz (Teilnehmer 1956, Dissertation 1957, Habilitation 1959–1963; er setzte das Projekt von 1959 an ununterbrochen bis zum Abschluss 1981 fort), Hans Lengacher (1959), Paul Ingold (Mitarbeiter 1960 und 1961, Dissertation 1962–1965, Habilitation 1968–1970), Herrmann Eymann (1961), Monica Impekoven (1961), Louise Schmekel (1961), Jürg Steiger (1962), Christoph Singeisen (1962), Norbert Schönenberger (1963), Hansjürg Lengacher (1963–1965 und 1968), Alex Oberholzer (Arbeit für das Höhere Lehramt und Dissertation 1964–1969), Sabine Bachmann (1964–1968), Randi Løkke (1964–1966), Peter Vogel (1964), Urs Ingold (1965), Hans Joss (1965), Res Rychner (1965†), Helene Haavie (1966), Jürg Wehrli (Dissertation 1966–1970), Bänz Marti (Arbeit für das

Höhere Lehramt (1966, 1968 und 1971, Mitarbeiter 1972), Angelika Jenny (Dissertation 1968–1971), Marie-Louise Tardent Ingold (1968–1970), Mathilde Schommer (Diplomarbeit 1969 und 1970), Bjørg Skille (1969 und 1970), Martin Schwarz (1970†), Verena Fatzer (1971), Annekäthi Marti (1971 und 1972), Doris Lökke (1972–1976), Martina Hirsbrunner-Scharf (Dissertation 1972 und 1973), Heidi Gyax (1972 und 1974), Heinz Hafner (1973 und 1974), Ueli Schüpbach (Mitarbeiter und Dissertation 1974–1979), Fritz Heimberg (1974 und 1978), Susanne Blum (1974), Erich Keller (1974), Peter Lüps (1974), Rudolf Steinle (1974), Olivier Biber (1975), Martin Engel (1975), Steffi Engel (1975), Hans-Peter Grossniklaus (1975), Alan Johnson (1975), Barbara Grundbacher (1976), Brigitte Schnyder (1976), Paul Mosimann (1977 und 1980), Christoph Schaad (1977 und 1981), Steve Baines (1977), Simone Kappeler (1977), Beatrice Lehner (1977), Christoph Scheidegger (1977), John Walmsley (1977), René Heim (1978 und 1979), Julian Rauch (1979 und 1980), Rustan Andersson (1979 und 1981), Christoph Meier (1979), Ulrike Schwarz (1979), J. Gisel (1980), Rahel Gratzfeld (1980), Bruno Meyer (1980), Hansjörgen Mosimann (1980), Robert Mosimann (1980), Marguerite Trocmé (1980), Reto Wieser (1980), Beatrice Michel (1981), Markus Stauffacher (1981). Bei folgenden Personen, die zwischen 1974 und 1981 mitgearbeitet haben, konnten die entsprechenden Daten nicht ausfindig gemacht werden: K. Brun, Kathia Frechenhäuser, Geri Käppeli. Zudem ist es nicht ausgeschlossen, dass die eine oder andere Person, die geholfen hat, hier fehlt, weil ich keine Angaben finden konnte.

Zusammenfassung

Trottellummen *Uria aalge aalge* brüten in dichten Gemeinschaften auf Simsens (z.T. auch auf Plateaus) ins Meer abfallender Felsen von Inseln und Küsten. Ihr einziges Ei liegt auf dem blossen Boden. Sowohl das Ei als auch das Junge könnten abstürzen, zu Nachbarn geraten und verloren gehen oder von Feinden wie Silbermöwen *Larus argentatus* oder Kolkrahen *Corvus corax* geraubt werden. Zur Frage, wie es die Lummen unter solch extremen Bedingungen schaffen, erfolgreich zu brüten und Junge aufzuziehen, gab es nur wenig gesicherte und widersprüchliche Angaben, als 1956 das Berner Alkenvogelprojekt begann. Die in zahlreichen Publikationen dokumentierten Studien des bis 1981 dauernden Projekts der Universität Bern ermöglichten, differenzierte Antworten auf diese Frage zu geben.

Die Untersuchungen erfolgten auf der unbewohnten Insel Vedøy des Archipels von Røst, an der Südspitze der Lofotenkette, rund 100 km vom Festland entfernt (67° 30' N, 12° E). Fragen, die sich aus den Beobachtungen an den mit Vogelmarkierfarbe individuell gekennzeichneten Vögeln ergaben, wurden teils an den Brutplätzen, teils unter Laborbedingungen (Hütte auf Vedøy, Station zur Aufzucht von

Jungen auf Røst) experimentell geklärt. Anhand von vergleichenden Studien an Trottellummen und den nahe verwandten, weniger exponiert und einzelpaarweise brütenden Tordalken *Alca torda* konnten eine Reihe von Besonderheiten (Anpassungen) der Eier und des Verhaltens der adulten und jungen Trottellummen aufgezeigt werden.

Die Lummen wählen zum Brüten die wandnahen und damit die am wenigsten geneigten und am weitesten von der Kante entfernten Bereiche auf dem Gesimse. Damit und mittels eines besonders sorgfältigen Brutverhaltens verringern sie das Absturzrisiko ihres Eies: Beispielsweise bleiben sie, im Gegensatz zu Tordalken, bei einer Brutunterbrechung stets am Brutplatz, und das Ei bleibt meist ganz oder zumindest teilweise unter dem Gefieder des Altvogels verborgen.

Die Birnenform der Trottellummeneier trägt ebenfalls zum Schutz vor dem Abstürzen bei.

Unter den Lummeneiern gab es eine grosse Vielfalt an Blau- und Grüntönen, nur ein kleiner Teil war weiss. Demgegenüber war der Grossteil der Tordalkeneier weiss. Bei den Eiern beider Arten waren Flecken, bei den Lummen zusätzlich Striche, übers Ei verteilt, am stumpfen Pol konzentriert oder hier als Kranz ausgebildet. Jede weibliche Lumme hat ein individuell gefärbtes und gemustertes Ei. Die Partner eines Paares kennen ihr Ei anhand von Farbe und Muster. Veränderungen, wie sie im Verlauf des Brütens durch Verschmutzung oft vorkommen, lernen sie hinzu und erkennen ihr Ei somit auch dann noch, wenn die natürlichen Merkmale komplett überdeckt sind. Auf diese Weise ist die Zuordnung zum eigenen Ei stets eindeutig gegeben. Dieses erstaunliche Lernvermögen ist allerdings nicht auf die Lummen beschränkt. Wurde Tordalken zusätzlich zum eigenen Ei ein bezüglich Farbe oder Muster so deutlich wie möglich verschiedenes fremdes Ei zur Wahl gelegt, rollten überraschenderweise auch sie nur das eigene Ei an den Brutplatz zurück. Das heisst, auch sie kennen offensichtlich Merkmale ihres Eies. Zudem sind sie ebenfalls fähig, Veränderungen zu lernen. Das Spezielle bei den Trottellummen ist demnach die grosse Verschiedenheit ihrer Eier; sie ist als Anpassung an das Brüten im dichten Brutverband zu betrachten.

Der Schlüpfvorgang des Jungen dauert im Durchschnitt 3½ Tage. Alt- und Jungvogel stehen in wechselseitigem akustischem Kontakt. Dabei kann das Junge die Stimme beider Eltern (beide betreuen abwechselungsweise das Junge) bereits im Ei kennenlernen und damit eine individuelle Beziehung zu ihnen aufbauen, wie Experimente an frisch geschlüpfen, im Brutapparat ausgebrüteten Jungen gezeigt haben. Lautsprecherexperimente auf den Brutgesimsen dokumentieren das frühe Lernen auch unter den erschwerten Bedingungen am Felsen (Stimmen der andern Lummen auf dem Gesimse). Versuche an handaufgezogenen Jungen lassen den Schluss zu, dass beim Erkennen der Elternstimme von den verschiedenen Parametern (Tonhöhe, Klangfarbe, Lautstärke, Impulsmuster) dem Impulsmuster, d.h.

der Lautgestalt, die grösste Bedeutung zukommt. Experimenten mit Altvögeln zufolge kennen auch diese die Stimme ihres Jungen. Individuelles Rufmerkmal ist vor allem die Art und Weise des Tonhöhenverlaufs (Lautgestalt). An ihr könnten die Eltern ihr Küken von fremden unterscheiden. Die sichere Elter-Jungen-Zuordnung ist von Anfang an durch das extrem frühe Lernen des Kükens gegeben.

Bis kurz vor dem Absprung vom Felsen im Alter von 3–4 Wochen sucht das Junge nie von sich aus die Gesimsekante auf: es verhält sich negativ phototaktisch, orientiert sich gegen die dunklere Seite des Gesimses, also gegen die Wand. Zudem hat es ein Abgrund-Meideverhalten. Es lernt Merkmale des Brutplatzes und seiner Umgebung kennen und weiss, wo es in einer aussergewöhnlichen Situation (wenn die Altvogel zum Beispiel wegen eines Seeadlers *Haliaeetus albicilla* das Gesimse verlassen mussten) Schutz findet.

Normalerweise ist das Junge die meiste Zeit zwischen Körper und Flügel des Elters verborgen. Wenn es frei ist, steht es am Brutplatz, während es der Altvogel gegen die Kante hin abdeckt. Normalerweise verlässt dieser den Brutplatz nie. Bei Fütterungen ist in den ersten Tagen vom Jungen kaum etwas zu sehen, da beide Altvogel den äusseren Flügel abgespreizt halten. Das vermindert die Gefahr, dass der Fisch von Nachbarlummen gestohlen wird. Demgegenüber kann bei Tordalken der Fütterungsvorgang manchmal schon bei ganz kleinen Jungen gesehen werden, weil die Altvogel die Flügel nicht abspreizen. Schon kleine Junge können, anders als Lummenjunge, den engen Brutplatzbereich verlassen. Zudem lässt der Elter bei Tordalken das Junge manchmal eine Zeitlang allein in der Höhle oder Nische. Der Vergleich mit den Tordalken legt nahe, dass es sich bei manchen Verhaltensweisen der Lummen um Anpassungen an die speziellen Anforderungen der Jungenaufzucht auf Gesimsen und in dichten Brutgemeinschaften handelt.

Im Alter von rund drei Wochen orientiert sich das Junge an einem Abend erstmals gegen den Abgrund hin. Zwei bis mehrere Tage später springt es ab und schwirrt schräg hinunter; die Flügel sind noch zu wenig ausgebildet, als dass es fliegen könnte. Der Elter fliegt ihm mit ausgebreiteten Flügeln hinterher. Entweder landen beide zusammen im Meer oder das Junge prallt in der Gras- und Geröllhalde auf, während der Altvogel auf dem Wasser landet und laut rufend auf das Junge wartet. Wenn dieses den Aufprall unbeschadet überstanden hat, wandert es zum Meer hinunter. Da an windstillen Abenden oft gleichzeitig viele Junge abspringen, herrscht auf dem Wasser ein Stimmengewirr von rufenden Alt- und Jungvögeln. Weil Eltern und Junge ihre individuellen Rufe gegenseitig kennen, finden sie einander und schwimmen zusammen dem offenen Meer entgegen.

Vom allgemeinen Rückgang der Trottellummen entlang der Küste Norwegens blieb auch Vedøy nicht verschont. In den 1960er-Jahren brüteten auf Vedøy 8000–10000 Paare, 1980 wurden noch rund 4700 Paare festgestellt, kurz nach der Jahrtausendwende

war lediglich ein Restbestand von 100–200 Paaren geblieben. Heute gibt es auf dieser Insel, zumindest auf den offenen Gesimsen, keine brütenden Trottellummen mehr. Auf der Roten Liste der Brutvögel Norwegens steht diese Art bereits in der höchsten Gefährdungskategorie («critically endangered»). Studien, wie sie von 1956 bis 1981 auf Vedøy durchgeführt wurden, wären nicht mehr möglich.

Summary

Common Murres *Uria aalge aalge* breed on cliff ledges (sometimes on plateaus) in dense communities. Each pair incubates only one egg which lies on the bare ledge surface, without a nest. In a long-term research project (1956 to 1981) of Berne University (Switzerland) on the island of Vedøy and at a second station in Røst (Lofoten, Norway), the question was investigated how Common Murres are able to breed successfully under such extreme conditions, where eggs and chicks may fall off the cliff and where they are endangered by conspecifics and predators (e.g. Herring Gulls *Larus argentatus*). Observations and experiments in the field and laboratory, and comparative studies on the related species Razorbill *Alca torda* – which breed pairwise in protected cavities and recesses – showed that many special features (adaptations) of eggs and behaviour enable Common Murres to incubate and to rear young under such conditions.

Common Murres reduce the risk of an egg rolling away and falling off by incubating their egg very close to the wall, on the least steeply inclined places on the ledge and at greatest possible distance from the edge. They also have extremely careful incubating behaviour patterns. For instance, in Common Murres – in contrast to Razorbills – the attending parent always stays on the nest site and the egg remains completely, or at least partly, covered by the adult's belly feathers during an incubating break.

The pear-shape of eggs of Common Murres protects an egg that is rolling away from the nest site from falling off.

Most Common Murre eggs were either coloured blue or green, a small proportion was white. On the other hand, most Razorbill eggs were white, only a small number had a slightly different colour. The eggs of both species had spots. Common Murre eggs also lines, which were either distributed over the whole egg, concentrated on the blunt end or with a garland added. Both species can differentiate their own egg from other eggs when these differ in colour or pattern, and they are capable of learning new egg characteristics following soiling of the eggs. These abilities and the great individual variation of their eggs enable Common Murres to discriminate their own egg from neighbouring eggs on the ledge. The increased individual variation in Common Murre eggs as compared to Razorbill eggs can be viewed as an adaptation to the high-density breeding in communities.

During hatching, calls of the chick stimulate its attending parent (both parents attend to the young in turns) to call too and vice versa. The chick builds up an early individual relationship with the parents: it can learn the acceptance call of both parents during hatching. This was shown by experiments with chicks hatched in an incubator. Acoustic experiments on the breeding ledges documented the early learning in the field. The most important individual feature of the adult call is the call pattern. Field experiments showed that the parents also react specifically to calls of their own young. Individual features appear some days after hatching.

Until it is ready to leave the ledge, the chick is under the influence of a negative phototaxis, thus orientates itself towards the wall and does not approach the edge of the ledge. Depth perception and the related stopping before the precipice represent an additional safety measure against falling off. Chicks learn to recognise characteristics of their nest site and its surroundings. They know where to find shelter if the attending parents leave the ledge in exceptional situations (e.g. attack by a White-tailed Eagle *Haliaeetus albicilla*).

Most of the time, the chick is sheltered between the parent's body and wing. If not, then it stays at the nest site between the wall and the parent. Normally the attending adult never leaves the nest site. During feeding, parents take the chick between them and stand close together, their wings slightly lifted. They bring the fish in such a manner that it is as invisible as possible to neighbouring adults. This diminishes the risk of the fish being stolen. In contrast to the behaviour of Common Murres, young Razorbills may soon leave the narrow nest site. Sometimes the attending parent leaves the cavity or recess, and therefore the young for a while. Often even small Razorbill chicks are visible during feeding because the adults don't lift their wings. Several behavioural differences between Common Murres and Razorbills can be interpreted as adaptations to the special demands of chick rearing on ledges and within the dense breeding communities of Common Murres.

Common Murre chicks leave the ledge at the age of three to four weeks. The chick begins to walk around the ledge, especially at dusk. It approaches the edge, something it had not done before. Two to several days later, upon reaching the edge, the chick crouches forward and jumps off the ledge. It flaps its small wings to slow down its descent and to give it sufficient propulsion, enabling it – at least from high up – to reach the sea simultaneously with the parent which has followed the chick. Many chicks lose contact with their parent because they do not reach the sea (as the parent does), but instead land in the grass or scree below the breeding cliffs and have to walk to the sea. Chicks and parents are then able to recognise and find each other by their calls.

In the 1960s, the island of Vedøy had a Common Murre breeding population of 8,000 to 10,000 pairs, in 1980 only about 4,700 pairs were left. Today there aren't any breeding murres on Vedøy, at least not on

open ledges. Common Murre populations have decreased dramatically on all Norwegian bird islands. This species is classified as «critically endangered» on the Red list of Norway's breeding birds.

Literatur

- ANKER-NILSSEN, T. & T. AARVAK (2006): Tidsseriestudier av sjøfugler i Røst kommune, Nordland. Norske Institut for Naturforskning, Rapport 133.
- BENT, A. C. (1919): Life histories of North American diving birds. Order Pygopodes. U.S. Nat. Mus. Bull. 107: 172–182.
- BERTRAM, G. C. L. & D. LACK (1933): Notes on the birds of Bear Island. Ibis ser. 13, vol. 3: 283–301.
- BRUN, E. (1966): Hekkebestanden av Lunde *Fratricula arctica* i Norge. Sterna 7: 1–17.
- BRUN, E. (1969a): Utbredelse og hekkebestand av Lomvi *Uria aalge* i Norge. Sterna 8: 209–224.
- BRUN, E. (1969b): Utbredelse og hekkebestand av Alke *Alca torda* i Norge. Sterna 8: 345–359.
- CULLEN, E. (1957): Adaptations in the Kittiwake to cliff-nesting. Ibis 99: 275–302.
- CURIO, E. (1973): Towards a methodology of teleonomy. *Experientia* 29: 1045–1058.
- GJERSHAUG, J. O. (2010): Lomvi *Uria aalge* – Rødlistet art. Norske Institut for Naturforskning. Artsdatabankens faktaark ISSN 1504-9140 nr. 2.
- GROTE, H. (1927): Die Lummenkolonien von Nowaja-Semlja (referiert nach G. P. GORBUNOW's russischer Arbeit). *Ornithol. Monatsber.* 35: 97–102.
- JNCC (2014): Common Guillemot, Status and Trends.
- JOHNSON, R. A. (1941): Nesting behaviour of the Atlantic murre. *Auk* 58: 153–163.
- KARTASCHEW, N. N. (1960): Die Alkenvögel des Nordatlantiks. Neue Brehmbücherei Bd. 257. Ziemsens, Wittenberg-Lutherstadt.
- STORER, R. W. (1952): A comparison of variation, behaviour and evolution in the sea bird genera *Uria* and *Cepphus*. *Univ. Calif. Zool.* 52: 121–221.
- SZIELASKO, A. (1905): Die Gestalt der Vogeleiter. *J. Ornithol.* 53: 273–297.
- Publikationen aus dem Alkenvogelprojekt*
- HIRSBRUNNER-SCHARF, M. (1982): Eigenschaften der Kükenrufe von Trottell- und Dickschnabellummen *Uria aalge* & *Uria lomvia* als Anpassungen an die arttypische Entwicklung und Aufzuchtsituation. *Diss. Univ. Bern.*
- INGOLD, P. (1973): Zur lautlichen Beziehung des Elters zu seinem Küken bei Tordalken *Alca torda*. *Behaviour* 45: 154–190.
- INGOLD, P. (1974): Brutverhältnisse bei Tordalken (*Alca torda*) auf der Vogelinself Vedøy (Lofoten). *Sterna* 13: 205–210.
- INGOLD, P. (1976): Zur Beziehung des Tordalken *Alca torda* zur Nestumgebung. *Ornithol. Beob.* 73: 1–10.
- INGOLD, P. (1980): Anpassungen der Eier und des Brutverhaltens von Trottellummen *Uria aalge*

- aalge* Pont. an das Brüten auf Felssimsen. Z. Tierpsychol. 53: 341–388.
- INGOLD, P., A. PORTMANN & B. TSCHANZ (1969): Individuelle Beziehung der Eltern zu ihrem Jungen bei Tordalken *Alca torda* L. Rev. Suisse Zool. 76: 602.
- INGOLD, P. & B. TSCHANZ (1969): Meddelelse Nr. 2 fra Ethologisk Station Røst, Universitetet i Bern. Sterna 8: 311–312.
- INGOLD, P. & B. TSCHANZ (1970): Tordalken, *Alca torda*, als Nahrungsschmarotzer. Sterna 9: 201–206.
- INGOLD, P. & P. VOGEL (1965): Vorkommen und Brutnachweis der Dickschnabellumme, *Uria lomvia*, auf Vedøy, Lofoten. Sterna 6: 223–228.
- JENNY, A. (1981): Der Vergleich des Verhaltens von Trottellummen *Uria aalge aalge* Pont. und Tordalken *Alca torda* L. während der Kükenaufzucht mit besonderer Berücksichtigung der Beziehungen zwischen Küken und Elter. Diss. Univ. Bern.
- MARTI, B. (1971): Futtersuche des Papageitaucherkükens *Fratercula arctica* im Hellen und Dunkeln. Arbeit für das Höhere Lehramt Univ. Bern.
- OSBERHOLZER, A. (1975): Angeborene Orientierungsvorgänge im Fressablauf bei Trottellummen *Uria aalge aalge* Pont. Z. Tierpsychol. 39: 150–172.
- OSBERHOLZER, A. & B. TSCHANZ (1968): Zum Verhalten der jungen Trottellumme *Uria aalge* gegenüber Fisch. Rev. Suisse Zool. 75: 43–51.
- OSBERHOLZER, A. & B. TSCHANZ (1969): Zum Jagen der Trottellumme *Uria aalge* nach Fisch. J. Ornithol. 110: 465–470.
- SCHOMMER, M. & B. TSCHANZ (1975): Lautäusserungen junger Trottellummen *Uria a. aalge* als individuelle Merkmale. Vogelwarte 28: 17–44.
- SCHÜPBACH, U. (1980): Geschwisterbeziehungen und Aufzuchterfolg in Abhängigkeit vom Nahrungsangebot bei der Gryllteiste *Cepphus grylle*. Diss. Univ. Bern.
- TSCHANZ, B. (1957): Beobachtungen und Versuche zum Brutverhalten der Trottellumme (*Uria aalge aalge* Pont.). S. 73–87 in: G. WAGNER, B. TSCHANZ & K. KÜNG (1957): Die Vogelinseln von Røst (Lofoten). Mitt. Nat.forsch. Ges. Bern 15: 59–96.
- TSCHANZ, B. (1959): Zur Brutbiologie der Trottellumme *Uria aalge aalge* Pont. Behaviour 14: 1–100.
- TSCHANZ, B. (1964): Beobachtungen und Experimente zur Entstehung der «persönlichen» Beziehung zwischen Jungvogel und Eltern bei Trottellummen. Verh. Schweiz. Nat.forsch. Ges. 144: 211–216.
- TSCHANZ, B. (1968): Trottellummen. Die Entstehung der persönlichen Beziehungen zwischen Jungvogel und Eltern. Z. Tierpsychol., Beih. 4: 1–103.
- TSCHANZ, B. (1972a): Beobachtungen an Dickschnabel- und Trottellummen (*Uria lomvia* und *aalge*) auf Vedøy (Lofoten, Norwegen). Ornithol. Beob. 69: 169–177.
- TSCHANZ, B. (1972b): Verhalten und Arterhaltung, Verh. Schweiz. Nat.forsch. Ges. 152: 28–44.
- TSCHANZ, B. (1978): Untersuchungen zur Entwicklung des Trottellummenbestandes auf Vedøy (Røst, Lofoten). J. Ornithol. 119: 133–145.
- TSCHANZ, B. (1979a): Helfer-Beziehungen bei Trottellummen. Z. Tierpsychol. 49: 10–34.
- TSCHANZ, B. (1979b): Zur Entwicklung von Papageitaucherküken *Fratercula arctica* in Freiland und Labor bei unzulänglichem und ausreichendem Futterangebot. Fauna norv. Ser. C, Cinclus 2: 70–94.
- TSCHANZ, B. (1983): Census methods for Guillemots *Uria aalge* in a highly structured breeding habitat. Fauna norv. Ser. C, Cinclus 6: 87–104.
- TSCHANZ, B. (1990): Adaptations for breeding in Atlantic Alcids. Netherlands Zool. 40: 688–710.
- TSCHANZ, B. & E. K. BARTH (1978): Svinginger i lomvibestanden på Vedøy på Røst. Fauna 31: 205–219.
- TSCHANZ, B., O. BIBER, B. GRUNDBACHER & P. LÜPS (1989): Brutplatzstrukturen, Lichtverhältnisse und Mikroklima an den Brutplätzen von Trottellummen *Uria aalge*, Tordalken *Alca torda*, Papageitauchern *Fratercula arctica* und Gryllteisten *Cepphus grylle* auf Vedøy (Lofoten, Norwegen). Ornithol. Beob. 86: 5–24.
- TSCHANZ, B., H. EYMANN, P. INGOLD, M. IMPEKOVEN, H. LENGACHER, H. J. LENGACHER, A. OSBERHOLZER, L. SCHMEKEL, C. SINGEISEN & J. STEIGER (1969): Familieliv hos lomvi, *Uria aalge*. Fauna 22: 1–14.
- TSCHANZ, B. & M. HIRSBRUNNER-SCHARF (1975): Adaptations to colony life on cliff ledges: a comparative study of Guillemot and Razorbill chicks. S. 358–380 in: G. BAERENDS, C. BEER & A. MANNING (eds): Function and evolution in behaviour. Clarendon Press, Oxford.
- TSCHANZ, B., P. INGOLD & H. LENGACHER (1969): Eiform und Bruterfolg bei Trottellummen *Uria aalge aalge* Pont. Ornithol. Beob. 66: 25–42.
- TSCHANZ, B. & J. WEHLIN (1968): Kryssning mellom lomvi, *Uria aalge*, og polarlomvi, *Uria lomvia*, på Røst i Lofoten. Fauna 21: 53–55.
- WAGNER, G., B. TSCHANZ & K. KÜNG (1957): Die Vogelinseln von Røst (Lofoten). Mitt. Nat.forsch. Ges. Bern 15: 59–96.
- WEHLIN, J. (1977): Verhaltensanpassungen junger Trottellummen *Uria aalge aalge* Pont. ans Felsklippen- und Koloniebrüten. Z. Tierpsychol. 44: 45–79.
- WEHLIN, J. & B. TSCHANZ (1969): Cliff-Response bei Trottellummen. Rev. Suisse Zool. 76: 1132–1144.

Manuskript eingegangen 2. April 2015

Bereinigte Fassung angenommen 9. Dezember 2015