

ORNIS FENNICA

XXX, No 1

SUOMEN LINTUTIETEELLISEN YHDISTYKSEN JULKAISEMA
UTGIVEN AV ORNITOLOGISKA FÖRENINGEN I FINLAND

1953

Toimitus P. Voipio, G. Nordström
Redaktion

Die Beziehungen zwischen Reiherenten und Möwenvögeln in gemischten Kolonien.

KALEVI RAITASUO

In Finnland haben E. FABRICIUS (1937) und zumal L. v. HAARTMAN (1937, 1945) das Nisten der Reiherente (*Aythya fuligula* (L.)) auf den Nistschären der Seeschwalben und Möwen gründlich studiert. Ihre Beobachtungen zeigen klar, dass die Häufung der Reiherenten auf die Nistplätze der Lariden, insbesondere der Seeschwalben, in unseren Schären unmöglich nur durch gleichartigen Ansprüche auf den Biotop erklärt werden kann. Vielmehr ergibt sich eine deutliche Abhängigkeit der Reiherente von dem Vorkommen der Lariden.

FABRICIUS erklärt diese Abhängigkeit wie die meisten Forscher der gemischten Vogelkolonien sowohl in den Schären wie in den Binnengewässern (u.a. NYSTRÖM 1927, OLSONI 1928, MERIKALLIO 1929, 1938 a, DURANGO 1940, 1945, 1947, RUTHKE 1942, TÄNING 1943) durch die »Schutztheorie«. Nach dieser Theorie suchen die Reiherenten und in geringerem Grade auch andere Schwimmvögel die Seeschwalben- und Möwenkolonien wegen des Schutzes auf, den die Lariden vor allem gegen marodierende Krähen bieten sollen.

Demgegenüber hat v. HAARTMAN eine andere Erklärung vorgeschlagen: er nimmt an, dass die Möwenvögel die Soziabilität der Reiherenten auslösen. Die grösste Wirkung würden dabei die Seeschwalben ausüben, weil ihre grösste soziale Aktivität eben mit der Eiablagezeit der Reiherenten zusammentrifft — die Seeschwalben legen ja ihre Eier später als die anderen Lariden unserer Schären.

Die obenerwähnten wertvollen Untersuchungen gründen sich vor allem auf eine statistische Auswertung der gefundenen Nester. Dagegen ist das gegenseitige Verhalten der fraglichen Arten selbst in den gemischten Kolonien kaum berücksichtigt worden.

Verfasser hatte am 10. und 17. VI. 1950 die Gelegenheit auf dem Inselchen Tiirakari bei Helsinki während insgesamt etwa 20 Stunden die Verhältnisse zwischen den Reiherenten sowie den Flussseeschwalben und Lachmöwen zu verfolgen. Von Mag. phil. L. LEHTONEN assistiert, photographierte ich an den genannten Tagen das Leben dieser ungemein individuenreichen Vogelkolonie und konnte so aus nächster Nähe als unsichtbarer Betrachter das Vogelleben auf dem Inselchen verfolgen. Im folgenden beschränke ich mich lediglich auf die Verhältnisse zwischen den Reiherenten und Lariden.

Tiirakari ist ein in der Richtung N—S ausgedehntes, ganz niedriges Kiesriff in unmittelbarem Anschluss an die dicht westlich der Stadt Helsinki gelegene grössere Insel Lauttasaari. Die Mitte des Inselchens ist, offensichtlich dank der nachhaltigen Düngung durch die Lachmöwen, von einer 0,5—1 m hohen, sehr dichten Gras- und Kräutervegetation eingenommen. An den beiden Enden kommt auf einigen hundert Quadratmetern eine lichtere, nur etwa 0,1—0,3 m hohe Vegetation vor. Die Ufer werden von einer etwa 1—4 m breiten, fast sterilen Zone umsäumt. — Der Vogelbestand war i. J. 1950:

<i>Larus ridibundus</i>	etwa 1400 Paare	<i>Anas platyrhynchos</i>	1 Paar
<i>Sterna hirundo</i>	etwa 120 »	<i>Anas penelope</i>	1 »
<i>Aythya fuligula</i>	etwa 20 »	<i>Motacilla alba</i>	1 »
<i>Larus minutus</i>	6 »	<i>Actitis hypoleucos</i>	1 (?) »
<i>Spatula clypeata</i>	3 »		

Die Lage der Nester und die Nistzeiten der verschiedenen Arten.

Die Lachmöwen nisteten sehr nahe beieinander im dicht bewachsenen Zentrum des Inselchens. Das Nistgebiet der Flussseeschwalben folgt der Uferlinie in Form eines nur wenige Meter breiten Gürtels und zwar nistet der Hauptteil der Seeschwalbenpopulation auf der niedrigen Nordostspitze sowie im Lee am Ostufer. Etwa die Hälfte der Nester lagen i. J. 1950 offen, nahe an der Wasserlinie, während sich die übrigen etwas höher auf der Tangbank des Ufers befanden. Diese letzteren Nester waren Mitte Juni von hoher und üppiger Vegetation umgeben, die vollständig die Sichtverbindung zwischen den Nestern der Seeschwalben und Reiherenten verhinderte, trotzdem dieselben nur 1—2 m voneinander lagen. Die 10 i. J. 1950 gefundenen Reiherentennester lagen 0,5—10 m vom Wasserrand in hohem Gras und zwar ungefähr gleich viele in der Nistzone der Seeschwalben wie im Gebiet der Lachmöwen. Zur Beobachtungszeit hatten die Lachmöwen schon Junge; Dunenjunge aller Grössen wimmelten im Gras. Die meisten Seeschwalben brüteten noch, doch waren auch schon grosse Dunenjunge sichtbar. Von den am 10. VI. gefundenen Reiherentengelegen war die Hälfte noch nicht vollzählig (13, 11, 11, 10, 9, 8, 8, 8 und 6 Eier). Am 17. VI. hatte also das Brüten an den meisten Nestern eben begonnen.

Die gegenseitigen Beziehungen ausserhalb der Nistreviere.

Auch in den Lachmöwen- und Seeschwalbenkolonien hat jedes Paar sein Revier, das verteidigt wird, jedoch sehr klein und etwas unbestimmt ist.

Besonders an den Untiefen des Nord- und Südendes hielten sich immer eine Zahl von Lachmöwen, Seeschwalben und Reiherenten auf. Oft sah ich, wie ein einsames Reiherentenweibchen oder ein Reiherentenpaar auf denselben Stein hinaufstieg, auf dem schon eine Lachmöwe oder Seeschwalbe stand. Trotzdem sich der Abstand zwischen den Vögeln auf kaum einen Meter verkleinerte, entstanden nie Streitigkeiten.

Die gegenseitigen Beziehungen innerhalb der Nistreviere.

Einige typische Aufzeichnungen geben das beste Bild von den Beziehungen zwischen den Arten im Nistgebiet der Lariden:

a) Nordende von Tiirakari, 10. VI. 1950.

6 Minuten nachdem sich das Boot entfernt hat, nähert sich ein Reiherenten ♀ von einem ♂ gefolgt dem Ufer und bleibt etwa 6 m von diesem schwimmen.

Nach 7 min 30 sek schwimmen ♂ ♀ das Sandufer an, aber gleichzeitig macht eine Lachmöwe, die ihre Dunenjungen 5 m weit entfernt hat, einen Sturzangriff, und das Entenpaar entfernt sich etwa 8 m, wonach sie zu tauchen beginnen.

Nach 8 min 50 sek befindet sich das Reiherentenpaar wieder am Ufer.

Nach 9 min steigt das ♀ langsam ans Land im Schutze der Juncus-Vegetation, während das ♂ am Ufer schwimmen bleibt. Das ♀ begibt sich gehend in die Richtung nach dem Neste, aber als es ein paar m vom Ufer gelangt ist, wird es wieder von der Lachmöwe angegriffen, mit der sich andere vereinigen. Eine Möwe setzt sich auf den Boden und greift das Enten- ♀ bei den Nackenfedern, wobei dieses ins Wasser zurückflieht.

Nach 12 min sind ♀ und ♂ wieder am Ufer.

Zwischen 12 min 30 sek und 24 min ist das ♀ fast unbeweglich in der Juncus-Vegetation etwa 0,5 m von der Wasserlinie. Nur sein späher Kopf ist sichtbar; die Möwen reagieren nicht.

Nach 24 min 30 sek läuft plötzlich das ♀ über die 10 m breite, schutzlose Zone. Diesmal gelingt es ihm, von sturzfliegenden Möwen verfolgt, die hohe schützende Vegetation zu erreichen, wo sein Nest liegt.

b) Ostufer von Tiirakari, 17. VI. 1950.

4 min 20 sek nach der Störung nähert sich das Reiherentenpaar, von einem einsamen ♂ gefolgt, schwimmend dem Ufer, bis es etwa 8 m von diesem zu tauchen beginnt.

Nach 9 min schwimmt das Paar mit dem ♀ an der Spitze zum Ufer mit der Seeschwalbenkolonie. Eine etwa 2 m von der Uferlinie nistende Seeschwalbe



Abb. 1. Flusseeeschwalben mit kleinen Dunenjungen reagieren innerhalb eines Radius von 1—6 m von diesen aggressiv auf die Reiherenten. Photo K. Raitasuo (Tiirakari, 17. VI. 1950).

greift sie heftig an, indem sie jede sechste bis zwölfte Sekunde Sturzflüge unternimmt. Die Enten verteidigen sich mit gehobenen Schnäbeln und versuchen den Sturzflügen zu entgehen.

Nach 9 min 50 sek gesellt sich eine andere Seeschwalbe zum Angreifer, wobei Reiherenten mit dem ♀ an der Spitze entfliehen.

Nach 14 min nähert sich das Paar wieder langsam dem Ufer bis auf 6—7 m, wobei die Seeschwalben noch nicht reagieren.

Nach 16 min sind ♂ ♀ wieder am Ufer, und die nächste Seeschwalbe greift sie an. Die Reiherenten verteidigen sich an der Uferlinie. Das ♀ steigt langsam ans Land, während das ♂ einsam zurückbleibt, um die Angriffe abzuwehren; diese lassen immer mehr nach, indem das Intervall zwischen ihnen länger und länger wird.

Nach 19 min ist das ♀ in die ein Paar m von der Uferlinie beginnende hohe Grasvegetation verschwunden.

c) Ort und Zeit wie vor; vgl. die Aufnahmen!

5 min nach der Störung nähert sich das Reiherentenpaar von der Nordspitze her und schwimmt parallel mit dem Ufer etwa 10 m von demselben.

Nach 9 min kehren sich ♂ ♀ direkt dem Ufer zu, indem das ♀ voranschwimmt. Etwa 3 m vom Ufer und 4 m von einem Seeschwalbennest, in welchem sich Dunenjunge befinden, greift die ihre Jungen fütternde Seeschwalbe die Enten an (eine zweite bleibt auf einem Uferstein ein paar m entfernt sitzen). Anfangs verteidigen sich die Enten ohne zu weichen, aber als die Seeschwalbe nach 50 sek an den Rücken des ♀ stößt, flieht dieses laufend auf dem Wasser vom ♂ gefolgt, bis es etwa 20 m vom Ufer halt macht, ihre Flügel schüttelt und die Federn ordnet.

Nach 17 min schwimmt das Paar abermals nach dem Ufer, wird aber sofort

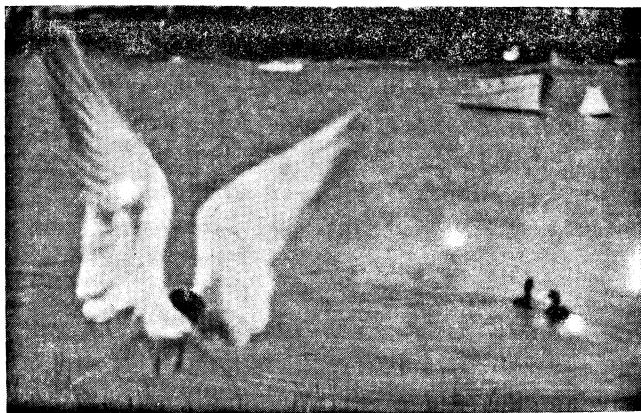


Abb. 2. Die Reiherenten entfliehen nach dem Angriff der Flusseeeschwalbe. Photo K. Raitasuo (wie Abb. 1).

wieder von der Seeschwalbe angegriffen. Die Enten weichen von den Angriffen einige m dem Ufer entlang und gelangen in ein Gebiet, wo sich keine Seeschwalbennester finden. Eine auf einem Stein sitzende Seeschwalbe greift dabei einigemal an.

Nach 21 min steht das ♂ fast auf dem Lande in der niedrigen Vegetation. Das ♀ steht 0,5 m entfernt in etwas höherem Gras, wo sein Kopf abwechselnd auftaucht und wieder verschwindet, in dem Masse es hervorguckt oder sich wieder vor den Angriffen der Seeschwalbe niederbeugt.

Nach 26 min ist das ♀ einen m vorwärts geschlichen und erreicht endlich den Weg, den es bei der Ankunft zum Nest immer verwendet und dabei gemacht hat.

Nach 29 min legt sich das ♀ zum Brüten nieder. Weil das Gras, um das Photographieren möglich zu machen, seitwärts vom Nest gebogen worden ist, wird das brütende Weibchen von einer Seeschwalbe entdeckt, die schreiend niedrig über ihm zu rütteln anfängt. Die Seeschwalbe reagiert also sogar auf eine unbewegliche Ente aggressiv, wenn diese sich in ihrem Revier befindet!

Zusammenfassung der Beobachtungen auf Tiirakari über die Beziehungen zwischen den Seeschwalben und Lachmöwen sowie Reiherenten.

1. Flusseeeschwalbe und Lachmöwe reagierten nicht auf die Reiherente ausserhalb des Nistreviers; die Reiherente ist also eine für sie indifferente Art.

2. Flusseeeschwalben und Lachmöwen mit stark gebrüteten Eiern oder kleinen Dunenjungen reagierten innerhalb eines Radius von 1—6 m von diesen aggressiv auf die Reiherente. In Teilen

der Kolonie, wo die Nester sehr dicht lagen, sah ich oft, wie die Reaktion einer einzelnen Seeschwalbe oder Lachmöwe einen Massenangriff auslöste.

3. Die Aggressivität der Seeschwalben und Lachmöwen erlosch nach einigen Minuten, wobei das Entenweibchen oft die Gelegenheit erhielt, in den Schutz des hohen Grases zu entkommen. Die Aggressivität hörte auf, wenn die Enten 5—6 m weit geschwommen waren, sowie auch, wenn es dem ♀ gelungen war, sich zum grössten Teil zu verstecken (nur der Kopf noch sichtbar).

4. Die Reiherenten suchten aber oft die Nähe der Seeschwalben und Lachmöwen auf. Bei den Angriffen der Lariden verteidigten sich die Enten meistens, aber wenn viele Lariden an dem Angriff beteiligt waren, flohen sie eine kurze Strecke.

5. Die Reiherentenweibchen versuchten etwa 2—9 Minuten nach dem Aufhören der Störung zurückzukehren, in Extremfällen dauerte es aber bis 42 Minuten, ehe dies ihnen gelang.

Welche Faktoren verursachen den Anschluss der Reiherenten an die Laridenkolonien?

FABRICIUS und v. HAARTMAN erwähnen nicht, dass die Lariden die in den Kolonien nistenden Reiherenten angegriffen hätten. TÄNING (1943) hat die Abhängigkeit der Entenvögel von der Zahl der Lachmöwen auf Klagebanken, einer der grössten Lachmöwenkolonien Dänemarks untersucht, hat jedoch keine Aggressivität der Lariden bemerkt. Er sagt (S. 17) ausdrücklich: »Haette maagerne er aldrig bemaerket at vaere aggressive overfor Aenderne...» DURANGO (1945) sagt (S. 101) ebenso: »Jag har aldrig iakttagit att tärnorna ofredat de arter som bott i deras kolonier». Vermutlich haben die genannten Autoren es unterlassen, das Verhalten der Lariden und Reiherenten von einem getarnten Zelt aus zu beobachten, was jedoch unerlässlich ist, wenn man einen Einblick in die wirklichen Verhältnisse zu erhalten wünscht. PALMER (1941, S. 26) sagt anlässlich der Untersuchungen von FABRICIUS und v. HAARTMAN, dass man seines Wissens in Amerika nie eine Abhängigkeit der Entenvögel von den Lariden festgestellt habe. Er weist darauf hin, dass das Nisten bei den meisten Entenvögeln der temperierten Zone früher beginnt als bei den Seeschwalben und behauptet (S. 27): »Most species of birds nesting with terns may be classed as associates...» Über das Verhalten der Seeschwalben schreibt PALMER

in diesem Zusammenhang: »The presence of nesting associates is accepted by the terns though the former are liable to social attack whenever they mowe about in a ternery».

Die Einwendungen PALMERS gegen die gut gesicherten Ergebnisse von FABRICIUS und v. HAARTMAN stimmen nicht in unseren Verhältnissen. In Finnland beginnen die Reiherenten später zu nisten als diejenigen Möwenvögel, deren Kolonien sie aufsuchen. Die Zusammenfassung v. HAARTMANS (1945) zeigt wohl eindeutig, dass die Wahl des Nistortes seitens der Reiherente in unseren Schären streng vom Vorkommen der Lariden abhängt, weshalb man in diesem Zusammenhang unmöglich von einer »Assoziation« (im Sinne von ALVERDES 1925) sprechen kann.

Was die Angriffsreaktion der Flusseeeschwalben betrifft, so wird sie meinen Beobachtungen gemäss zur Nistzeit von jedem wenigstens Seeschwalbengrossen Vogel ausgelöst, der sich in ihren Revieren bewegt. *Arenaria interpres*, *Actitis hypoleucos* und *Motacilla alba* lösten keinen Angriff aus, auch wenn sie sich in der Nähe eines Seeschwalbennestes bewegten; offensichtlich sind sie zu klein. Die Reiherente entspricht jedoch offenbar wenigstens in gewissen Hinsichten den Schlüsselreizen, die den Angriff bei den Seeschwalben auslösen.

WIGMAN & de VRIES (1941) erwähnen das Zusammenbrüten von Reiherenten und Lariden in Holland. Weil die Verhältnisse in England wohl als ziemlich ähnlich angenommen werden dürfen, erscheinen die rein negativen Befunde ALEXANDERS fraglich. Diese werden von DURANGO (1947) ohne Einwände angeführt und geben ihm Anlass zu Hypothesen über regionale Unterschiede des Verhaltens der Reiherente. ALEXANDER schreibt nach DURANGO (1947, S. 250): »The Tufted Duck has become a widespread breeding bird in England in the last 40 years and it certainly shows no tendency to associate with gulls and terns. I cannot recall any instance of such an association...» Die Tatsache, dass man bisher weder in England noch in Nordamerika (PALMER 1941) eine Neigung bei den Schwimmvögeln bemerkt hat, unter Seeschwalben und Möwen zu nisten, erlaubt keine andere Schlussfolgerungen, als dass es in den genannten Gegenden keine Schärenzone gibt, wo diese Erscheinung deutlich zum Vorschein kommen könnte. An ihren ursprünglichen Nistbiotopen, den eutrophen Seen, zeigt auch in Finnland die Reiherente keine sehr deutliche Abhängigkeit von den Lariden.

Die Theorie von Schutzsuchen der Reiherenten kann natürlich verschieden ausgeformt werden. Die Auffassung, dass die Enten **zielbewusst Schutz** in den Laridenkolonien suchen, stimmt gewiss nicht in bezug auf die Verhältnisse auf dem Inselchen Tiirakari. Waren doch diejenigen dort nistenden Reiherenten, die in den Revieren der Seeschwalben oder Lachmöwen brüteten, vom Anfang der Brutperiode an stetig Gegenstand heftiger Angriffe.

v. HAARTMAN hat treffend gezeigt, dass ein aktives und zielbewusstes Schutzsuchen u.a. zwei Dinge voraussetzt: dass die Gelegeverluste an den Laridenbrutstätten erheblich kleiner sind als anderswo, sowie dass Reiherenten ihren Nistplatz nach Gelegeverlust verlassen. Die Beobachtungen von v. HAARTMAN (1945) und BERGMAN (1939, 1941) zeigen nicht, dass die Reiherentennester in Laridenkolonien besser geschützt wären als anderswo. Der Umstand, dass die Eiderentengelege in den Laridenkolonien besonders erfolgreich sind (BERGMAN 1939), dürfte kaum als Beweis der »Schutztheorie« herangezogen werden können, weil eben diese Art kaum irgendwelche Bindung an die Lariden zeigt.

v. HAARTMAN konnte auch nicht feststellen, dass die Reiherenten regelmässig die Nistinselchen nach Gelegeverlust verlassen, vielmehr erscheinen oft erneute Gelege auf denselben Inselchen, wo Plünderungen stattgefunden hatten. Auch wenn freilich die Weibchen nicht individuell gekennzeichnet waren, kann jedoch vermutet werden, dass es zum Teil dieselben Individuen waren.

Die Beobachtung von LORENZ (1935) an Stockenten sind in dieser Hinsicht beleuchtend. Wenn die Jungen eines Stockentenweibchens geraubt werden, löst das beim Weibchen eine heftige Abwehrreaktion aus. Wenn es wieder ruhig geworden ist, vermeidet es aber keineswegs die Stelle, wo das Unglück eintraf, und zeigt keine besondere Scheu gegen den Räuber. Die Erklärung ist die, dass jede angeborene Reaktion von seinem Auslösemechanismus abhängt, aber ganz unabhängig von den anderen Auslösemechanismen ist, die auf dasselbe Objekt ansprechen. Auf die Reiherente übertragen bedeutet dies, dass die Eier nur dann ihrer Umwelt angehören, wenn sie sich in Neste unter ihr befinden oder ganz nahe am Neste liegen. Im ersteren Falle lösen sie das Brüten, im letzteren die Eirollreaktion aus. Trotzdem die Reiherente es wohl sieht, wie eine Krähe ihr Gelege plündert, reagiert sie nicht, und zwar eben weil das Gelege in diesem Fall auf keinen auslösenden Mechanismus

einwirkt. Weil der Reiherente die Nestverteidigungsreaktion fehlt und wiederum die Krähe nach den Untersuchungen von LORENZ und TINBERGEN nicht die auslösenden Merkmale des Luftfeindes besitzt, ist sie wahrscheinlich eine für die Reiherente indifferente Art.

DURANGO (1945, S. 98) gibt folgende Variante für die Schutztheorie: »... nog förefaller det mig, som om viggjar, roskaclar och andra dragas till laridhäckplatserna därför att de där kanna sig tryggare«. Wie sich die Reiherenten unter den ständigen Angriffen der Seeschwalben in dichten Kolonien besonders sicher fühlen könnten, ist nicht zu verstehen. Noch schwerer wiegt folgender Einwand. Für den modernen Behaviourismus sind die Handlungen der Tiere ein physisches Geschehen und als solches schliesslich nur physikalisch erklärbar; etwas Psychisches (hier die vermeinten Gefühle der Reiherente) kann also nicht die Ursache einer Reaktion sein.

So spricht wohl also nichts dafür, dass die Reiherenten bewusst die Gesellschaft der Lariden aufsuchen um dort Schutz gegen Krähen u.a. Nestplünderer zu geniessen.

FABRICIUS (1937, S. 116) hat die Schutztheorie anders geformt: »Den tanken låg då nära till hands, att viggjen, som är en jämförelsevis försvarslös fågel, s.a.s instinktivt uppsöker detta skydd«. Prinzipielle Bedenklichkeiten dürften kaum gegen diese Ausformung der Theorie erhoben werden können. — »Indessen müssen wir uns klar machen, dass der Schutz der Lariden... als Selektionsvorteil ein Genom [Erbanlagen] befördern könnte, das die soziale Reaktionsnorm der Ente in bezug auf die Lariden hervorruft« (v. HAARTMAN 1945, S. 90). Von HAARTMAN erwähnt jedoch nicht, dass eine solche Evolution der Reaktionsnorm eine beträchtliche Zeit voraussetzt. Es ist daher kaum zu denken, dass sie sich während der kurzen oder jedenfalls beschränkten Zeit entwickelt hat, während der die Reiherente unsere Schären bewohnt hat. Diese Evolution müsste also im ursprünglichen Lebensraum der Art — in den Binnengewässern — stattgefunden haben. In dieser Umgeung konzentrieren aber die brütenden Reiherenten im allgemeinen sich nicht besonders deutlich in Laridenkolonien. Es fehlen daher wahrscheinlich die Voraussetzungen eines vom Zusammenbrüten folgenden Selektionsvorteiles der Reiherente.

Weil jedoch viele Beobachtungen zeigen, dass die Reiherenten gerne die Gesellschaft der Lachmöwen auch ausserhalb der Nist-

zeit aufsuchen,¹⁾ wobei von einem Schutz des Nestes nicht die Rede sein kann, erscheint ein i n s t i n k t i v e s Aufsuchen der G e s e l l s c h a f t wahrscheinlicher. Meine Auffassung wird dadurch gestützt, dass die Reiherenten bei Gelegenheit gerne in homotypischen Kolonien nisten (z.B. FABRICIUS 1937, NIETHAMMER 1938).²⁾ *Die heterotypischen Reiherenten-Laridenkolonien repräsentieren also zu guter Letzt eine Form von Kolonienbildung, die sich wahrscheinlich nur dadurch von den homotypischen Reiherentenkolonien unterscheidet, dass ein Teil der adäquaten Glieder der Sozietät durch Ersatzkumpane ersetzt.* Weil die Bildung homotypischer Reiherentenkolonien sicher nicht durch Schutzsuchen ausgelöst wird, haben wir auch keinen Grund zu glauben, dass die mit ihnen ganz vergleichbaren gemischten Kolonien dadurch ausgelöst werden. *So deuten alle bekannten Tatsachen dahin, dass die Reiherenten in den Laridenkolonien nicht bewusst Schutz, sondern instinktiv Gesellschaft suchen.* Jedenfalls ist die starke Soziabilität der Reiherenten sowohl gegenüber ihren eigenen Artgenossen wie den Lariden eine durchaus arttypische und sicher auch angeborene Verhaltensweise, die nicht auf Erfahrungen und Selbstdressur zurückzuführen ist.

Aber warum lösen von den vielen Lariden unserer Schären eben die Seeschwalben und Lachmöwen das soziale Verhalten der Reiherenten aus? Die Antwort v. HAARTMANS hierauf wurde schon eingangs erwähnt. Es ist selbstverständlich, dass die Nistzeiten beider Arten wenigstens einigermaßen die gleichen sein müssen, damit gemischte Kolonien überhaupt entstehen können. Die Erklärung v. HAARTMANS ist jedoch insofern unvollständig, als sie die Frage

1) BURCKHARDT (1944) erwähnt folgende Beobachtung aus Basel: »Andererseits wirken die grosse Menge der Lachmöwen anziehend auf andere Wasservögel. Meist kann diese Beziehung nur vermutet werden, einmal konnten wir auch einen klaren Fall beobachten. Eine durchfliegende Reiherente war bei der Mittleren Brücke unmittelbar bei den am Ufer sitzenden Möwen gelandet. Immer wieder flog sie, erschreckt durch die vielen am Ufer durchspazierenden Menschen, in die Mitte des Rheins. Die ruhig bleibenden Möwen lockten sie aber immer wieder ans Ufer. Dieser Vorgang wiederholte sich einige Male, bis die Reiherente endgültig fortflog. SV(RDSON (vgl. DURANGO 1945) hat ähnliche Beobachtungen gemeldet.

2) NIETHAMMER schreibt: »Im Gegensatz zur Tafelente bevorzugt sie die grösseren, tieferen Seen, auf deren Insel sie gern ihr Nest baut und hier sogar kolonieweise brütet (TISCHLER, ROBIEN) ... Oft findet man mehrere Nester in kleinem Umkreis nahe beieinander (Übergang zum Koloniebrüten)».

offen lässt, warum z.B. die Lachmöwe vor der Heringsmöwe bevorzugt wird, obwohl letztere bedeutend später nistet und ihre Nistzeit besser mit derjenigen der Reiherente übereinstimmt.

Die Beobachtungen zeigen, dass die Kolonien von *Sterna hirundo*, *S. paradisea*, *Hydroprogne tschegrava* und *Larus ridibundus* (vgl. BERGMAN 1939, 1941, v. HAARTMAN 1937, 1945) die Reiherente viel stärker anziehen als die Kolonien unserer anderen Lariden. Vom ethologischen Standpunkt aus können wir die Frage folgendermaßen präzisieren: Welche gemeinsamen Merkmale oder Signale der genannten Arten die unseren anderen Lariden fehlen, lösen das soziale Verhalten der Reiherenten aus? — Untersuchen wir also kurz, welche gemeinsamen Merkmale, Lautäußerungen oder habituellen Eigenschaften der genannten Lariden irgendwie an die entsprechenden Merkmale der Reiherente erinnern.

BERGMAN (1946) hat den Gedanken ausgesprochen, dass die Soziabilität der Schwimm- und Watvögel vor allem durch das rege Leben in den Laridenkolonien ausgelöst wird; die Seeschwalben führen ja oft synchronisierte Fliegezeremonien an den Nistplätzen aus usw. DURANGO (1947) hat eine umfassende Zusammenfassung der heterotypischen Vogelsozietäten sowie des Nistens der Vögel in der Nähe sozialer Insekten gegeben (eine Zusammenstellung dieser Erscheinungen ist aber schon früher u.a. von Mrs NICE sowie von v. HAARTMAN vorgenommen worden) und polemisiert darin gegen die Erklärung BERGMANS. Durch diese Übersicht der verschiedensten Fälle von Zusammennisten der Vögel und Insekten, von denen er immer die irreführende Benennung Assoziation gebraucht, gelangt DURANGO zu folgendem Schluss (S. 200): »Sannolikt kunna flera orsaker inverka; med andra ord fågelns medfödda schema är rätt omfattande, vilket v. HAARTMAN (1945) också gör gällande.¹⁾ Ej endast det topografiska landskapet med viss vegetation, utan detta landskap med särskilda levande varelser ingår i fågelns schema över häckningslandskapet. Häri ingår säkerligen också ett krav på minimum av störingar. Viggens »måsschema» t.ex. är sannolikt en detalj av dess biotopschema». Diese Annahme dürfte kaum richtig sein können. Es ist durchaus schwierig zu verstehen, wie gewisse

¹⁾ v. HAARTMAN (1945, S. 104) meint offensichtlich mit seinem Satz: »Die angeborenen Schemata sind gewöhnlich recht weit» dasselbe wie LORENZ (1935 und vor allem 1943), d.h., dass das angeborene Schema nur auf sehr wenige Merkmale anspricht!

Lebewesen (DURANGO meint damit allerdings vermutlich die sie charakterisierenden Merkmale) in das »Schema des Nistbiotops« eingehen könnten, oder richtiger: auslösend wirken könnten. Dasselbe gilt auch diejenigen Merkmale, die »einigermassen« (?) die Störungsfreiheit des Nistgebietes charakterisieren sollen. Eine zu oft ausgelöste Fluchtreaktion kann natürlich die Ansiedlung hemmen, aber wie die Störungsfreiheit ein Ansiedlung auslösender »Reiz« sein könnte, bleibt rätselhaft. Die auslösenden Mechanismen sprechen ja auch, wie bekannt, nur auf verhältnismässig wenige, einfache Eigenschaften an (sie sind also gar nicht »weit« in dem Sinne, in welchem DURANGO das Wort gebraucht). Endlich kann man sich fragen, ob die Nistinselchen der Lariden wirklich für die Reiherente ein »Minimum von Störungen« darbieten oder störungsfreier sind als die schützende Vegetation an den eutrophen Seen. Je grösser die Laridenkolonien, desto öfter erfolgen Störungen und Fluchtreaktionen der ganzen Kolonie, während eine am Ufer eines eutrophen Sees brütende Reiherente eher ungestört ist. Sollte es sich herausstellen, dass meine Beobachtungen über die Aggressivität der Seeschwalben und Lachmöwen auf Tiirakari auch auf andere Teile unserer Schären übertragbar sind, so müssen die Laridennistplätze als ungemein unruhig geschätzt werden.

Zwischen dem Individuenreichtum der Seeschwalben und Lachmöwen einerseits und den in den Kolonien nistenden Schwimmvögeln andererseits besteht — wenigstens in einem genügend grossen Material — eine deutliche Korrelation (v. HAARTMAN 1937, TÄNING 1943). Dies zeigt, dass der Individuenzahl der Kolonie eine bedeutende Einwirkung zukommt, und dass das rege Leben mit seiner Kombination von optischen und akustischen Reizen eben in den Seeschwalben- und Lachmöwenkolonien das soziale Verhalten vieler Schwimmvögel auslöst.

TINBERGEN (1939) bemerkt, dass es ungenau ist, z.B. vom Auslösemechanismus des sozialen Kumpan zu sprechen. Man kann nur von dem Auslösemechanismus einer bestimmten Reaktion sprechen. Wenn ich im folgenden von dem »Schwarmkumpan« spreche, meine ich Vögel, deren optische und akustische Signale dermassen an die Schlüsselreize der Anschlussreaktion der Reiherente erinnern, dass sie diese auszulösen vermögen. Ich gebrauche diese Benennung auch zur Unterscheidung von dem »sozialen Kumpan« (LORENZ 1935), der ein Sammelnahme für die Objekte und Partner

der verschiedensten sozialen Reaktionen ist, die eine jede ihre besonderen auslösenden Schlüsselreize hat.

LORENZ u.a. haben gezeigt, dass die auslösenden Reize der Schwarmbildungsreaktion sehr oft akustisch sind. Die Lautäusserungen der fraglichen Seeschwalben sowie der Lachmöwe ähneln freilich einander, sind indessen von den Lautäusserungen der Reiherente deutlich verschieden. FABRICIUS (1951) hat aber neulich gefunden, dass die auslösenden Reize des Zulaufens der Reiherentengungen ausserordentlich einfach und merkmalsarm sind, weshalb es durch sehr verschiedene Laute ausgelöst werden kann und die Komplettierung des auslösenden Mechanismus durch Prägung möglich wird. Vermutlich gilt dasselbe auch für die auslösenden Reize des »Schwarkumpans«. Es wäre interessant, die Lautäusserungen der Lariden den Reiherenten in einem versteckten Lautsprecher vorzutragen, um zu sehen, ob sie reagieren würden.

Die Reiherente nistet ja (FABRICIUS 1937) oft einem Inselchen mit nur einem Seeschwalbenpaar (die Lachmöwen nisten meistens nur in Kolonien!). Der Einfluss eines grossen Schwarms ist also an und für sich keineswegs unerlässlich, auch wenn freilich viele Individuen stärker wirken. M.a.W., es besitzt auch die einzelne Seeschwalbe oder Lachmöwe irgendwelches Signal, das einem Merkmal des »Schwarkumpans« entspricht. Das geht ja auch aus den Beobachtungen des Verfassers auf Tiirakari klar hervor, denn die Reiherenten näherten sich oft einsamen Seeschwalben oder Lachmöwen.

Wie erwähnt, sprechen die angeborenen auslösenden Mechanismen auf wenige Schlüsselreize an, die summativ und durch gegenseitige Beziehung wirken. Besonders bedeutungsvoll ist, dass ein einziges Merkmal unter Umständen die Instinkthandlung auslösen kann, wenn es nur genügend intensiv ist. Aus diesen Eigenschaften der auslösenden Mechanismen ergeben sich zahlreiche Möglichkeiten zu Fehlleistungen. Diese Tatsache betrachte ich als eine wichtige Ursache der Entstehung heterotypischer Vogelkolonien.

Sterna hirundo und *paradisea*, *Hydroprogne tschegrava* sowie *Larus ridibundus* haben eine wichtige habituelle Eigenschaft gemeinsam, nämlich ihre weisse Körperfarbe mit dem teilweise schwarzen Kopf, oder vielleicht besser: der Kontrast zwischen dem schwarzen Kopf und der weissen Körperfarbe. Der entsprechende Kontrast schwarz-weiss ist ja auch bei der Reiherente vorhanden,

besonders bei den ♂♂, jedoch auch den ♀♀, vor allem im Fluge. *Es scheint möglich, dass eines der optischen Schlüsselreize des »Schwarmkumpans« in dem Kontrast Schwarz-weiss besteht, der bei den Seeschwalben und der Lachmöwe dermassen intensiv ist, dass er vielleicht allein die soziale Anschlussreaktion der Reiherenten auszulösen vermag.* Es muss freilich festgestellt werden, dass die Farbenkontraste der Lachmöwen und Enten im Winter schwächer werden. Beobachtungen über das Verhalten der Enten den Lachmöwen gegenüber im Ruhekleid wären also sehr erwünscht. Auch Attrappenversuche könnten vielleicht die Natur und Beteiligung der optischen Reize an der Auslösung des sozialen Verhaltens der Enten beleuchten. Es ist meine Absicht, solche Versuche auszuführen.

Die Auslösung der starken Gesellschaftlichkeit der Reiherente durch die Seeschwalben und Lachmöwen, die geradezu überoptimale (v. HAARTMAN 1945) Ersatzobjekte sind, mag jedenfalls ein »I r r t u m« sein, bedingt durch den »Schematismus« des auslösenden Mechanismus.

Wie schon erwähnt, sucht die Reiherente nicht besonders gern die Kolonien der Heringsmöwen auf, trotz der guten Übereinstimmung ihrer Nistzeiten und des ausgeprägten Schwarz-Weiss-Kontrastes dieser Möwen. Die Reaktion der Reiherenten auf die Heringsmöwen — wie auch auf andere Vögel, die bedeutend grösser und kräftiger sind als die Ente selbstdürfte vor allem durch die *F l u c h t r e a k t i o n* bestimmt werden, die die Anschlussreaktion hemmt. In diesem Zusammenhang ist es interessant festzustellen, dass eine fliegende Herings- (*Larus fuscus*) oder Silbermöwe (*Larus argentatus*) schon in etwa 150 m Entfernung bei einem neausgeschlüpften Reiherentenjungens das Sichern sowie Schrecklaute auslöst (FABRICIUS 1951).

Warum nisten die Reiherenten an ihren ursprünglichen Nistplätzen im allgemeinen nicht in den Laridenkolonien?

Aythya fuligula hat — soweit bekannt — ursprünglich nur in der üppigen Ufervegetation eutropher Seen genistet, wie es der grösste Teil der Population Südfinnlands noch in unseren Tagen tut. In diesen Seen des Nyroca-Typus (PALMGREN 1936) bildet die Reiherente, wie es viele Studien zeigen, im allgemeinen keine gemischten Kolonien zusammen mit Lach- oder Zwergmöwen, wie es dagegen

ihre Verwandte *Aythya ferina* tut. Dies scheint gegen meine Auffassung zu streiten. Wenn einmal die Lachmöwen auf den Schäreninselchen die Reiherenten anlocken, warum tun sie es nicht in den Seen? Unterziehen wir aber diese beiden Biotoptypen einem gegenseitigen Vergleich, so finden wir Unterschiede, und zwar vor allem in bezug auf die Unterlage des Nestes. Die Lachmöwennester sind in den Seen entweder Schwimmnester oder aber von unten her nur von Schlamm gestützt. Solche Lachmöwennester sind immer hoch; die wirkliche Nestmulde wird von einer dicken Halmschicht getragen. Auf den Inselchen dagegen liegen die Nester auf festem Boden und bestehen nur aus einer niedrigen, einfachen Mulde. — Dutzende von Reiherentennester, die ich im ursprünglichen Biotop der Art, an Ufern eutropher Gewässer gefunden habe, befanden sich alle auf festem Boden. Der festen Unterlage entsprechend bestanden die Nester nur aus einer mit dünnen Grasblättern und mit Dunen ausgepolsterten Vertiefung im Boden oder in einem Erdhöcker. Es scheint, dass die Reiherente nicht imstande ist, ein vollständigeres Nest anzufertigen — wenigstens nicht ein schwimmendes, wie die Tafelente, die eben dank dieser Eigenschaft sich in den auf dem Wasser schwimmenden Nestkolonien der Zwerg- und Lachmöwen anzusiedeln vermag. *Die in den Schären so ausgeprägte Soziabilität der Reiherente den Lariden gegenüber kann also darum in der seenartigen Umgebung nicht besonders deutlich zum Vorschein kommen, weil die instinktive Nestbautätigkeit der Art zu stereotyp ist.*

Ein zweiter negativ wirkender Faktor sind die verschiedenen Nistzeiten der Reiherente und der Lachmöwen, die gerade in den Binnengewässern ausgeprägter sind als in den Schären.

Zum Schluss möchte ich Herrn Doz. Dr. Lars von Hartman, mit dem ich diese Probleme habe besprechen können, meinen besten Dank aussprechen.

Literatur: ALVERDES, F. 1925, Tiersoziologie. Leipzig. — ARMSTRONG, E. A. 1947, Bird Display and Behaviour. An Introduction to the Study of Bird Psychology. London. — BERGMAN, G. 1939, Untersuchungen über die Nistvogelfauna in einem Schärengebiet westlich von Helsingfors. Acta Zool. Fenn. 23. — 1941, Om simfåglars och vadares häckning i måsfågelkolonier. Dansk Orn. For. Tidskr. 35. — 1946, Der Steinwälder, *Arenaria i. interpres* (L.), in seiner Beziehung zur Umwelt. Acta Zool. Fenn. 47. — BURCKHARDT, D. 1944, Möwenbeobachtungen

in Basel. Der Ornithologische Beobachter 41: 5—7. — DURANGO, S. 1940, Roskarlen, *Arenaria interpres*, som häckfågel i tärnkolonier. Fauna o. Flora 35. — 1945, Om silvertärnans, *Sterna macrura* Naum., häckningssamhällen och socialiteten mellan denna art och andra fåglar. Svensk Faunistisk Revy 7. — 1947, Om vanan hos vissa fåglar att bosätta sig intill insektssamhällen eller andra fågelarter. Fauna o. Flora 42. — FABRICIUS, E. 1937, Några iakttagelser rörande viggens, *Nyroca fuligula* (L.), beroende av måsfåglarna såsom häckfågel i skärgården. Orn. Fenn. 14. — 1951, Zur Ethologie junger Anatiden. Acta Zool. Fenn. 68. — v. HAARTMAN, L. 1937, Till kännedom om viggens (*Nyroca fuligula* L.) häckningspsykologi i skärgården. Orn. Fenn. 14. — 1945, Zur Biologie der Wasser- und Ufervögel im Schärenmeer Südwest-Finnlands. Acta Zool. Fenn. 44. — 1946, Förhållandet mellan individ och massa i djurens sociala liv. Svensk Faunistisk Revy 8. — 1947, Det utlösande schemat, ett grundbegrepp inom modern instinktanalys. Filosofisen Yhdistyksen vuosikarja Ajatus 14. — KIRKMAN, F. B. 1940, The inner territory of the black-headed gull. British Birds 34. — LEHTONEN, L. 1945, Lintuparatiisi pääkaupungin liepeillä. Vanhankaupunginlahti ja sen linnusto. Porvoo—Helsinki. — LORENZ, K. 1935, Der Kumpan in der Umwelt des Vogels. Journ. f. Ornith. 83. — 1943, Die angeborenen Formen möglicher Erfahrung. Zeitschr. Tierpsychol. 5. — MERIKALLIO, E. 1929, Äyräpäänjärvi, Suomen linturikkain järvi. Helsinki. — NIETHAMMER, G. 1938, Handbuch der deutschen Vogelkunde, Band II. Leipzig. — NYSTRÖM, E. W. 1927, Mitteilungen über Brutvögel und Nestanalysen von dem Grundträsk-See (Kirchspiel Esbo, Südfinnland). Orn. Fenn. 4. — OLSONI, B. 1928, Om svarthakedoppingens (*Podiceps auritus*) häckning. Orn. Fenn. 5. — PALMER, R. S. 1941, A Behavior Study of the Common Tern (*Sterna hirundo* (L.)). Proceedings of the Boston Society of Natural History 42: 1. — PALMGREN, P. 1936, Über die Vogelfauna der Binnengewässer Ålands. Acta Zool. Fenn. 17. — RAITASUO, K. 1944, Huomioita Pikku-Huopalahden pesimälinnustosta vuosina 1934—37. Orn. Fenn. 21. — RUTHKE, P. 1942, Brutvögel im südfinnischen Schärengebiet. Beitr. Fortpfl. Biol. Vögel 18. — TÄNING, V. Å. 1943, Haetteemaagekolonier og Svømmeaender. Et Forsøg udført paa Klægbanken i Ringkøping Fjord. Dansk Orn. For. Tidsskr. 37. — TINBERGEN, N. 1939 a, On the Analysis of Social Organization among Vertebrates, with special Reference to Birds. Amer. Midl. Natural. 21: 210—233. — TINBERGEN, N. & KUENEN, D. J. 1939, Über die auslösenden und die richtunggebenden Reizsituationen der Sperrbewegung von jungen Drosseln (*Turdus merula* L. und *T. e. ericetorum* Turton). Zeitschr. f. Tierpsychol. 3. — WIGMAN, A. B. & de VRIES, T. G. 1941, Nieuwe broedgevallen van de kuifeend, *Aythya fuligula* (L.). Limosa 14.
