

ACTA ZOOLOGICA FENNICA 44  
EDIDIT  
SOCIETAS PRO FAUNA ET FLORA FENNICA

ZUR BIOLOGIE DER WASSER- UND UFER-  
VÖGEL IM SCHÄRENMEER SÜDWEST-  
FINNLANDS

VON  
LARS VON HAARTMAN

MIT 31 TABELLEN, 12 DIAGRAMMEN, 12 KARTEN, 7 ABBILDUNGEN  
UND 1 KARTENBEILAGE

VORGELEGT AM 15. MAI 1944

HELSINGFORSIAE 1945

WELSHKATA YLEPISTÖN  
METSÄTIEDELLÄNEN KIRJASTO

HELSINGFORS 1945  
DRUCK VON A.-G. TILGMANN

VERLAGSSTELLE: HELSINGFORS  
KUNST- UND VERLAGS-ANSTALT

## Inhaltsverzeichnis.

	Seite
I. <i>Der Vogel als Glied der belebten Umwelt</i> .....	5
II. <i>Die Methode der Vogelbestandsaufnahmen</i> .....	12
III. <i>Die Vogelfauna der Schären und Seen</i> .....	20
Einteilung der Seen in Typen und ihre Vogelfauna.....	20
Synökologische Gesichtspunkte bezüglich der Bedeutung der morphometrischen Verhältnisse der Seer.....	23
Die Vogelfauna der vegetationsreichen Meereswäde.....	28
Zwei tiergeographische Probleme.....	29
Die Vogelfauna der inneren Schären.....	32
Die Vogelfauna der Außerschären.....	34
IV. <i>Zur Nahrungssuche der Wasser- und Ufervögel</i> .....	37
Das Tauchen der Schwimmvögel.....	37
Die Bedeutung der Tiefenverhältnisse für die Bodentaucher... Nahrungstreffzüge der Lariden.....	42 48
V. <i>Nistplatz und Neststand</i> .....	50
Die Bedeutung der Landschaftsphysiognomie für die Biotopwahl der Vögel.....	50
Nistplatz und Wasserstand.....	52
Zur nistökologischen Analyse zweier Anatiden.....	55
Bemerkungen über die einzelnen Arten.....	58
VI. <i>Fortpflanzungsbiologische Beobachtungen</i> .....	60
Das Geschlechtsverhältnis der Anatiden.....	60
Nicht nistende Vogelindividuen.....	63
Die Balz von <i>Bucephala clangula</i> .....	64
Die Beteiligung der männlichen Ente am Brutgeschäft.....	66
Die Legezeit einiger Arten und darauf einwirkende Faktoren. Eierlegen mehrerer Weibchen in dasselbe Nest.....	69 75
Einige populationsdynamische Fragen.....	78
Eine populationsanalytische Übersicht der Fortpflanzungsbio- logie von <i>Nyroca fuligula</i> .....	81
VII. <i>Die Reiherente als Brutvogel auf Lariden-Nistplätzen</i> .....	82
Allgemeine Übersicht.....	82
Die Verhältnisse im Schärenmeer.....	87
Das Verhalten der Reiherente bei Gelegeverlust.....	90
Der Schutz gegen Feinde.....	92

<i>VIII. Über gemischte Vogelsozietäten und die Massenpsychologie der Vögel.</i> .....	93
Gemischte Vogelkolonien. ....	93
Gemischte Vogelschwärme ausserhalb der Nistzeit.....	98
Brutzyklus und Vogelschwärme. ....	99
Die gemischten Vogelsozietäten im Lichte neuerer Ergebnisse der Tierpsychologie. ....	102
<i>Schrifttum</i> .....	106
 <i>Karten, Abbildungen (Tafel 1—8). Kartenbeilage.</i>	

»Ein Schärenarchipel von der Ausdehnung und Abwechslung wie derjenige Finnlands ist sonst nirgends zu finden. Er verpflichtet die Forschung des Landes, wissenschaftlich das aus ihm herauszuholen, wozu er ganz spezifische Voraussetzungen bietet« (ALVAR PALMGREN: Die Artenzahl als pflanzengeographischer Charakter etc., S. 16).

## I. Der Vogel als Glied der belebten Umwelt.

Die Synökologen von MÖBIUS bis auf RESWOY und FRIEDERICHS führen die Selbstregulierung des Bevölkerungssystems als wesentliche Eigenschaft der Biozönose an — ihre bekannte Definition durch FRIEDERICHS (1930, S. 37) lautet ja: »das sich selbst regelnde Bevölkerungssystem einer natürlichen abgegrenzten Einheit des Lebensraumes«. Einen guten Überblick über den Standpunkt der heutigen amerikanischen Ökologie gibt das Sammelwerk »Plant and animal communities« (The American Midland Naturalist 1939). CLEMENTS, der den terminus technicus »biome« eingeführt hat für »the largest natural unit«, also die Biozönose, unterstreicht die in der Regel dominierende Rolle der Pflanzen, aber auch ihre ursprüngliche Abhängigkeit von dem »Habitat«. »In its development the biotic formation reacts upon the habitat, and thus produces a succession of biomes« (CLEMENTS 1916).

Sehen wir von den Pflanzen ab, bei denen ja die Raumkonkurrenz zu einem Kampf aufs Messer werden kann, so muss man sich vergegenwärtigen, dass es noch in hohem Grade ungewiss ist, ob das Habitat, d. h. die abiotischen Faktoren, oder die gegenseitige Abhängigkeit der Bevölkerungsglieder das Gleichgewicht des Systems bestimmt.

Besonders gehen die Ansichten darüber auseinander, welche Faktoren den Massenwechsel der terrestren Insekten beeinflussen. Nach einer langen Periode, in der man fast überall ins kleinste gehende Gesetzmässigkeiten zwischen den Organismen sah, schlug die Auffassung nach 1914—1918 ins Gegenteil um und zwar wohl vor allem infolge der Untersuchungen BODENHEIMERS.

»Indessen zeigen neuere Untersuchungen, dass — zunächst bei den wechselwarmen Tieren — das grosse »Ausdichten« der Keimproduktion bereits beendet ist, bevor eine Konkurrenz um die Nahrung, ein wirklicher Kampf ums Dasein, beginnt«.

»die Bedeutung der Parasiten und Räuber (tritt) als primäre Regulatoren des Massenwechsels hiergegen stark zurück«. (BODENHEIMER 1931, S. 10.)

Nebenbei weist auch BODENHEIMER auf die ohne Zweifel sehr grosse Sterblichkeit der Jungen der meisten Vögel hin.

In der allerletzten Zeit ist nach WEBER (1942) wieder in gewissem Sinn ein Umschwung nach einer stärkeren Anerkennung der biotischen Faktoren hin eingetreten. Recht bemerkenswert erscheint mir eine Untersuchung SCHEDLS, der bei Prüfung von nahezu 50000 Kokons der Blattwespe *Pteronus pini* nicht weniger als 34,02 % von Vögeln geöffnet fand.

Nach einer in recht weiten Kreisen gehegten Auffassung sind die Nahrungsquellen durch den Vogelfrass erschöpflich, und die Vogelpopulationen wären wirkliche Höchstpopulationen im Sinne von PEARL. Besonders deutlich lässt sich diese Auffassung aus Äusserungen über den Zweck der Revierbehauptung der Vögel herauslesen: »Wird nur eine begrenzte Zahl von Brutrevieren etwa am Ufer eines Sees geduldet, reicht die Nahrung im See selbst weiter, als wenn beliebig viele Paare zusammen nisten dürften« (MEISE, S. 18). Indessen heben z. B. VENABLES & LACK hervor, dass das Revier eines einzelnen *Podiceps cristatus*-Paares einen gleich grossen Raum einnehmen kann wie das einer ganzen Kolonie, und LACK (1941) zeigt, dass die Unverträglichkeit der Buchfinkenmännchen gegen Eindringlinge beim Füttern der Jungen nachlässt, also gerade dann, wenn die Nahrungsfrage doch am brennendsten sein müsste. Wenn die Reviere bei reichlicher Nahrungszufuhr kleiner sind, wie z. B. MARGARET DRUM (1939) für *Spinus tristis* and SCHIERMANN (1943) zeigen, so kann dies verschiedene Ursachen haben, nämlich 1. die Vögel finden ohne lange Ausflüge genügend Nahrung bei reichlicherer Zufuhr, 2. eine grössere Anzahl Individuen siedelt sich an, so dass sich die Reviere durch gegenseitige Beeinflussung der Vögel einengen. Auch PALMGREN (1938, S. 257) drückt einen Zweifel an der Ausnutzung der Nahrungsvorräte jedenfalls »bis zum absoluten Gleichgewicht zwischen Konsumtion und Produktion« aus.

Besser als irgend eine andere Biozönose spiegelt wohl der See, wie schon FORBES erkannt hat, als ein Mikrokosmos die allgemeinen Gesetzmässigkeiten der Lebensvereine wider. Im Schärenhof sind die Verhältnisse weit verwickelter (S. 42—49), aber ich habe doch versucht, ohne Anspruch auf Endgültigkeit zu erheben, eine Berechnung darüber auszuführen, wie sich die Menge der Vögel zur Menge der Vogelernährung verhält. Die Voraussetzungen sind durch die quantitativen Studien SEGERSTRÄLES über die Kleintierfauna der

*Fucus*-Vegetation der Küstengewässer Finnlands gegeben. Als Bezugsfläche wähle ich die »Fjärdzone« meines Untersuchungsgebietes (Naturbeschreibung S. 35). Das Areal der vollständig untersuchten Fläche ist 65 km<sup>2</sup>, wovon etwa 9 % des Bodens mit weniger als 8 m tiefem Wasser bedeckt sind, die ungefähre Tiefengrenze des Blasentanges (vgl. HÄYRÉN 1931) sowie auch der Tauchleistungen der allermeisten bodentauchenden Vögel. Die obere Grenze des Tanges liegt bei etwa 1 m, so dass ich nicht mit 9 %, sondern 8 % tangbewachsener Bodenfläche in dieser Zone rechne. Es ist indessen möglich, dass die Deckung der Tangbestände unter der 4 m-Tiefengrenze geringer als auf den seichteren Stellen ist (Dr. SEGERSTRÅLE, mündliche Mitteilung). Wenn also im folgenden mit vollständiger Deckung bis zur unteren Tiefengrenze gerechnet wird, so geschieht es in dem Bewusstsein, dass wir auf diese Weise wahrscheinlich zu allzu hohen Werten gelangen. Der Kleintierbestand ist nach SEGERSTRÅLE (1944) in der Meereszone 39 (abgerundet 40) gr/m<sup>2</sup> *Fucus* (vgl. S. 43). (Vielleicht ist dieser Wert noch grösser in der Fjärdzone, wo die Gewässer besser als am offenen Meere geschützt sein dürften.) Unter den hier gegebenen Voraussetzungen wäre die Kleintiermenge des Tanges 208,000 (abgerundet 200,000) kg. Wenn auch diese Schätzung zu hoch gegriffen sein sollte, mehr als 100,000 kg muss man doch wohl annehmen, und das ist schon ein Mass, das uns gewisse Vorstellungen von der Mengenfaltung gibt.

Die Paarzahl der Vögel auf der 65 km<sup>2</sup> grossen Fläche beläuft sich im Mittel auf 326. Daraus lassen sich unter Zuhilfenahme der in Tab. 4 gegebenen Dominanzzahlen der Zone die unten angeführten Paarzahlen der Anatiden, der hier in Frage kommenden Vogelgruppe, berechnen. Auch die übrigen erforderlichen Werte erhellen aus der folgenden Tabelle:

Tabelle<sup>1)</sup> 1.

	Durchschn. Paarzahl der Zone	Über- zählige ♂♂	Jungvögel (annähernd)	Gewicht (kg)
<i>Nyroca fuligula</i> . . . . .	47	16	—	98
<i>Somateria mollissima</i> . . . .	27	—	30?	168
<i>Oidemia fusca</i> . . . . .	8	1	40?	86
<i>Mergus merganser</i> . . . . .	2	—	—	6
<i>Mergus serrator</i> . . . . .	4	—	—	8
				366

Exakte Gewichtswerte standen mir nicht zur Verfügung, was auch bei der präliminären Natur der Darstellung weniger wichtig ist, sondern ich war gezwungen, aus den von NIETHAMMER angeführten Grenzwerten annähernde Mittelwerte zu bestimmen, und zwar die folgenden: *Nyroca fuligula* ♂ 0,9 kg, ♀ 0,8 kg, *Somateria mollissima* ♂, ♀ & Juv 2 kg, *Oidemia fusca* ♂, ♀ & Juv 1,5 kg,

<sup>1)</sup> Ein Strich bedeutet in allen Tabellen 0.

*Mergus merganser* ♂ 1,5 kg, ♀ 1,25 kg, *Mergus serrator* ♂ 1,15 kg, ♀ 0,9 kg. Die Anzahl der ungepaarten ♂♂ wurde nach meinen diesbezüglichen Studien (vgl. Kap. VI) bestimmt, die der Jungvögel ist dagegen nur annähernd, und unterliegt wohl überhaupt, wie vereinzelte Exkursionsbeobachtungen andeuten, sehr grossen Schwankungen. Die hier angeführten Werte dürften recht hoch gegriffen sein.

Die gefundene Biomasse (DEMOLL), 366 kg Vögel gegen 200,000 kg Kleintiere, zeigt wohl trotz Ungenauigkeiten, dass die biozönotische Rolle der Seevögel wahrscheinlich recht unbedeutend ist. Entscheidend sind allerdings natürlich letzten Endes nicht die momentanen Werte sondern das Verhältnis Produktion: Konsumtion, eine sehr komplexe Frage. Die Vögel machen ja auch nur einen Teil der Konsumenten aus, und es ist wahrscheinlich, dass die biozönotische Rolle der Fische viel bedeutungsvoller ist. Es wird sicherlich eine der wichtigsten Aufgaben der künftigen ökologischen Forschung sein, in geeigneten Biozönoten das Verhältnis Konsumtion: Produktion genau zu studieren. — Hier sei ein dritter Massenwert, die annähernde Produktion der Kieselalgen an organischer Substanz auf demselben Areal genannt (die primären Werte sind von K. BUCH & STINA GRIPENBERG festgestellt worden, Referat von K. B. 1943). Ich gebe die Berechnungen nicht wieder, das Endergebnis liegt etwas unter 11,700,000 kg.

Das mittlere Gewicht des Tanges pro m<sup>2</sup> ist nach SEGERSTRÅLE (1944, S. 7) 6,25 kg und seine Menge also etwa das 150fache der Kleintiermenge. THIENEMANN (1941) führt für einen nordamerikanischen See die Vergleichszahl 30 × an, wobei zu beachten ist, dass das Tierleben des Wassers quantitativ verhältnismässig sehr reich ist. THIENEMANN schreibt weiter (S. 86) »Vielgestaltig und individuenreich ist das Tierleben zwischen den Tangen und Algen in der Uferzone der nordischen Meere — aber diese Pflanzen selbst weisen kaum je einmal Frassspuren von Tieren auf». Als Ernährung dienen nämlich den Kleintieren vorwiegend tote Pflanzenreste, sowie Detritus oder organischer Schlamm. Auch hier, nahe der Basis der ELTONSchen »pyramid of numbers» sehen wir, dass die jeweils hierarchisch eine Stufe höher stehenden Organismen nicht immer die unteren Stufen »belasten».

Einleitend wurde schon gezeigt, dass die Biozönose als der Verein anzusehen ist, im Verhältnis zu dem das Leben der einzelnen Organismengruppen des Bevölkerungssystemes gesehen werden muss. Der Grund ist der Pflanzenwuchs, und die meisten Tiere haben nicht die Bedeutung, dass sie auf diesen einwirken könnten. In gegebenen Fällen können allerdings einzelne Tierformen sogar umformend wirken, wie auf der Prärie (BIRD 1930 u. a.) der Bison und in geringerem Ausmass die Nagetiere, die wirklich dominant in dem von der amerikanischen Ökologie gewöhnlich gebrauchten Sinne des Wortes sind. Als andere Beispiele augenfällig dominanter Tiere können

Heuschrecken und Nonnenraupen (THIENEMANN 1941, S. 65—70) genannt werden, und andere Tierformen, wie pollenüberführende Insekten, müssen stellenweise unentbehrliche Glieder der Ganzheit sein. Die Rolle der Vögel für die Vegetation kann aber sicherlich in der Regel als gering angesehen werden, obwohl grosse Vogelkolonien z. B. von Kormoranen alles Leben (mit Ausnahme von Insekten und Spinnen) durch Düngung vernichten (NAUMANN 1932, BEHLE u. a.). Auf die Limnologie der Seen können grosse Lachmöwensiedlungen einen bemerkenswerten Einfluss ausüben (APSTEIN 1896, NAUMANN 1932). — RITCHIE (1920, S. 501—505) berichtet aus einem schottischen Moor über den umformenden Einfluss einer Lachmöwenkolonie auf die Vegetation und mittelbar auf die Tierbevölkerung, einschliesslich der Vögel. Auch auf den waldlosen Schären der Meeresküste ist stellenweise die Einwirkung der Lariden auf die Flora offensichtlich (HÄYRÉN 1914, ALMQUIST 1929, A. PALMGREN 1934, P. PALMGREN 1930, EKLUND 1931, 1937, EKLUND & FORSIUS 1934, NORDBERG 1932, GRENQUIST 1938, BERGMAN 1939). Unter den Pflanzen, die besonders vogelbegünstigt sind, nennt ALMQUIST *Matricaria maritima*, *Silene viscosa* und *Cochlearia danica*. Ein sehr gutes Beispiel der Abhängigkeit der Pflanzen von der Vogeldüngung bietet die nitrophile Flechte *Parmelia scortea*, von deren 49 im Jahre 1933 bekannten Fundorten im Schärenmeer SW-Finnlands 47 auf Vogelsitzplätzen lagen (EKLUND & FORSIUS).

Besonders in der Nestumgebung von *Hydroprogne tschegrawa* scheint die Vegetation zu luxurieren. Der Neststandort ist immer schon weithin erkenntlich durch die leuchtend weisse Farbe des Düngers, und in den Spalten und Vertiefungen wachsen *Matricaria maritima*, *Cochlearia* und *Rumex crispus* sehr üppig. Da die Nahrung des Vogels grösstenteils aus Cypriniden der inneren Gewässer besteht, kommen diese auch der Vegetation der Meereszone stellenweise indirekt zugute. Ein merkwürdiges Beispiel der biozönotischen Einheit des Schärengürtels!

Die Rolle der Vögel als Verbreiter der Pflanzendiasporen in den Schären ist vereinzelt nachgewiesen worden (z. B. EKLUND 1925, 1931). Für Grünalgen der Gattung *Prasiola* scheint die ornithochore Verbreitung sogar sehr wichtig zu sein (BORGE, PETTERSSON 1940), obwohl diese Algen auch von der Stickstoffmenge der Exkrementplätze begünstigt werden (HÄYRÉN 1914, PETTERSSON).

Allgemein gilt jedoch, dass die Biozönose (Biome) »is characterized by a combination of major and minor influent animals, a few climax influents, and many small influents and subinfluents« (SHELFORD & OLSON 1935, Referat von CARPENTER 1939, S. 75). Zu bemerken ist, dass SHELFORD (1929) die Dominanz in verhältnismässig weitem Sinne auffasst, indem er auch »size,

weight and abundance» als Dominanzkriterien verwendet. Die europäischen Ökologen verwenden den Dominanzbegriff noch weniger wörtlich, gewöhnlich als prozentualen Anteil der Individuenzahl einer Art an der Gesamtzahl der Individuen einer einzigen, oft systematisch recht beschränkten Tiergruppe (Individuendominanz). Dabei werden mit PALMGREN (1930) und KROGERUS (1932) unter den dominanten Arten die verstanden, deren Individuenzahl  $> 5 \%$ , influenten  $2-5 \%$  und rezedenten  $< 2 \%$  der Gesamtzahl der Individuen ausmacht. Gegen diese festgelegten Kategoriengrenzen haben BRUNDIN, RENKONEN und SOVERI Widerspruch erhoben. Die Grenzen müssten in casu bestimmt werden und das Zahlenverhältnis entscheiden, so dass z. B. die Art A mit dem Dominanzwert  $6 \%$  in einem Bestand mit der Art B =  $50 \%$  nur influent, in einem Bestand mit der zahlreichsten Art C =  $10 \%$  dagegen dominant wäre. — Eine recht komplizierte Methode.

PALMÉN (1939, S. 56) will den Einfluss der Arten auf die quantitative und qualitative Zusammensetzung der Tiergesellschaften durch einen besonderen Dominanzbegriff feststellen. Die von ihm vorgeschlagene Benennung soziale Dominanz empfiehlt sich indessen nicht, da man darunter nach den Untersuchungen SCHJELDERUP-EBBES die Rangordnungsbeziehungen der Individuen der Sozietäten höherer Vertebraten versteht. Der Gedanke ist aber richtig und deckt sich mit der eben besprochenen Auffassung gewisser amerikanischer Ökologen, obwohl die Dominanz in ihrem Sinne — wie auch der sog. dynamische Wert (vgl. PALMGREN 1930) mehr das Leben der ganzen Biozönose und nicht das einzelner Gruppen berücksichtigt. — Allerdings scheint kein anderer Weg »of determining the influence that an animal may exert except to study its natural history« (MAC GINTIE 1939, S. 50) möglich zu sein, was ja gewöhnlich bei Bestandesuntersuchungen nicht der Fall ist.

So weitzielende Aufgaben stellen sich wohl die meisten Studien über Zahlenverhältnisse innerhalb einzelner Tiergruppen nicht, aber ich glaube trotzdem, dass es formal am richtigsten wäre, statt von dominanten, influenten und rezedenten von prädominanten oder influenten, subinfluenten und rezedenten Tierformen zu sprechen.

War die Einwirkung der Vögel auf die Kleintierfauna — von der Vegetation gar nicht zu sprechen — unwesentlich oder jedenfalls nicht ohne weiteres evident, so fällt das entgegengesetzte Verhältnis sofort in die Augen. Am tiefsten zielen die Untersuchungen, wo ausser der Zusammensetzung der Vogelnahrung auch ihre Zufuhr beachtet worden ist, wie in Untersuchungen von FORMOSOF, PALMGREN 1932, TINBERGEN 1933, REINIKAINEN, NORDBERG 1935, SIIVONEN 1939 und KUUSISTO 1941. — Die Einteilung der Vogelfauna auf Grund der Vegetationstypen, die in den U.S.A. sogar zu einem ökologischen Grundprinzip geworden ist, das u. a. PITELKA neulich in einer bedeutungsvollen Studie über die geographische Verbreitung einiger Vogelarten der Staaten

verwendet hat, ist in Finnland zu einem der leitenden Grundsätze geworden. Besonders die Landvogelfauna wurde nach dem richtunggebenden Einfluss PALMGRENS (1928, 1930) im Verhältnis zu den Waldtypen CAJANDERS untersucht. Auch der ornithologischen Einteilung der Seen wurden in hohem Grade, wie in Kap. III näher besprochen wird, dieselben Prinzipien zu Grunde gelegt.

Im Schärenürtel ist es vor allem die Vegetationslosigkeit, die der Ornis ihr Gepräge aufdrückt. Entscheidend sind hier, wie schon S. EKMAN (1922) erkannt hat, die edaphischen Faktoren, und seit SUNDSTRÖM hat man im allgemeinen die von HÄYRÉN gegebene Schärenzoneneinteilung zu Grunde gelegt, nach der die Schären in parallel zur Küste verlaufende Zonen von innen nach dem Meere zu eingeteilt werden. Diese Zonen sind mehr geographisch-physiognomische Einheiten, aus denen sowohl botanische wie zoologische Untersuchungen basiert worden sind, als irgendein den Wald- und Seetypen entsprechendes System. Die betreffende Zoneneinteilung ist auch nicht immer völlig identisch mit der ursprünglichen, gewissermassen für die Schären von E k e n ä s spezifischen, gewesen (BERGMAN 1939, GRENQUIST 1938 u. a.).

Als grösstes Brackwassergebiet der Welt bildet ja die Ostsee trotz grosser Artenarmut der niederen Fauna ein biogeographisch besonders fesselndes Untersuchungsgebiet. VÄLIKANGAS hat das Brackwasser nach seiner Salinität in verschiedene Kategorien eingeteilt, die sich in bezug auf wichtige Leitformen unterscheiden. Die Schärenormis nach diesem Prinzip einzuteilen war jedoch bisher nicht nötig, teils weil gewöhnlich wenigstens der grösste Teil kleinerer Gebiete nur einer Salinitätszone angehört — mein Untersuchungsgebiet mit seinen etwa  $5,75 \frac{0}{100}$  (GRANQVIST 1937 b) gehört zur sog. meio-mesohalinen Zone von VÄLIKANGAS — teils weil erfahrungsgemäss die Mehrzahl der Vogelarten sehr wenig auf das Süsserwerden des Wassers im Bottnischen (vgl. EKMAN 1922, TAXELL, MERIKALLIO, SANDMAN, STUART-BAKER, PEASE, OLOFSSON u. a.) und Finnischen Meerbusen reagiert (SUOMALAINEN 1936 u. a.) oder sogar im Ladogasee (HILDÉN) nistend angetroffen sind. Die zonale Untersuchung der Schären von der Küste bis zum Meeressaum zeigt denn auch, dass mehrere »marine« Arten gerade die inneren Gewässer als Nahrungsraum bevorzugen.

Die in dieser Arbeit in Frage kommenden Wasserbiotope können aus prinzipiellen Gründen in zwei Hauptgruppen, die Seen und die Küstengewässer eingeteilt werden. Der See ist nach THIENEMANN (1941) der Prototyp eines (relativ) geschlossenen Lebensraumes. Im Gegensatz zu dieser geschlossenen, sich selbst erhaltenden (THIENEMANN 1918) Biozönose bildet eine Schärenzone nur einen Teil eines grösseren Lebensraumes. Eine Vogelart, die in einer Zone nistet, kann also nahrungsökologisch weitgehend auf

andere Zonen angewiesen sein. In früheren Arbeiten über die Schärenornis ist aber dieser Biotopdualismus nur ungenügend beachtet worden. So schreibt SUNDSTRÖM (S. 11):

»Der Zusammenhang zwischen den verschiedenen Faktoren ist nämlich so eng, dass sowohl Nahrung wie Niststelle und -material gewöhnlich an oder in der Nähe des Ortes zu finden sind, dessen Naturverhältnisse einer Art zusagen».

In einer früheren Studie (1937) habe ich darauf hingewiesen, dass *Nyroca fuligula* im Schärenhof stellenweise erst recht spät die Nistbiotope aufsucht. BERGMAN (1939) findet, dass die lokale Verteilung mehrerer Schärenvögel während, sowie vor und nach der Nistzeit bedeutend wechselt. — Auch CORTI lenkt in einer prinzipiellen Studie die Aufmerksamkeit auf den Biotopwechsel der Vögel.

Zusammenfassend kann man also sagen, dass die einzelnen Zonen keine geschlossenen Einheiten sind; das ist nur der Schärenring als Ganzes, von der Küste bis zum offenen Meere. Jeder Versuch, die Vogelfauna in einer Zone ohne Kenntnis der anderen zu analysieren, muss ein Torso bleiben. Andererseits kann aber auch eine Übertreibung der ganzheitlichen, holistischen Zusammenhänge leicht in absurdum führen (vgl. auch WEBER 1942).

## II. Die Methode der Vogelbestandsaufnahmen.

Die beiden Standardmethoden der quantitativen Vogelbestandesforschung, die Linientaxierung und die Probeflächenmethode dürfen wohl als bekannt vorausgesetzt werden. Eine allerdings nicht vollständige Übersicht über die einschlägige Literatur hat LACK (1937 a) gegeben, weiter seien folgende Untersuchungen besonders genannt: PALMGREN 1930, 33, 41, LONGSTAFF 1932, SCHIERMANN 1930, 34, 42, 43, LACK 1935, VÄLIKANGAS 1937, SOVERI 1940, KENDEIGH 1941 u. a., sowie besonders die Schären berücksichtigend: SUNDSTRÖM, GRENQUIST 1938 a und b, 1942, BERGMAN 1939, VALOVIRTA 1931, NORDBERG 1932, EKLUNDH 1938, SALOMONSEN 1940, 43, und die Seen berücksichtigend: PALMGREN 1936, SOVERI 1940 und ZIMMERMANN 1932.

Seltener wurde die Linientaxierungsmethode verwendet; von neueren Arbeiten seien folgende genannt: BRECKENBRIDGE 1935, PALMGREN 1936, 43, KLOCKARS 1936, GRANIT 1938, BERGROTH & BRUUN 1939, LEHTONEN 1943, sowie besonders eine interessante Arbeit WIBECKS (1939), die gerade die Schärenornis betrifft.

PALMGREN (1930) unterstreicht in seiner grundlegenden Arbeit folgerichtig die Notwendigkeit, die Fehlerquellen der Methode kennen zu lernen. Er zitiert FRIEDENFELT (1923, S. 572):

»Nichts ist gefährlicher als eine quantitative Methode, die mit einem konstanten aber unberechenbaren Fehler behaftet ist, oder, wenn auch dieses nicht der Fall ist, mit Umsicht und Kritik verwendet werden muss, aber mit Mangel an diesen behandelt wird».

In welchem Grade lässt sich nun der unvermeidliche Fehler der Methode berechnen? PALMGREN verwendet 1930 die Probeflächenmethode und versucht, ihre Zuverlässigkeit exakt nachzuprüfen (S. 84):

»Wenn eine Probefläche mehrmals untersucht worden ist, ist man natürlich berechtigt, als Mindestzahl der Paare jeder Art die *grösste* bei einer Untersuchung konstatierte Anzahl anzunehmen».

Von dieser apriorischen Voraussetzung ausgehend, entwickelt dann PALMGREN (a.a. O., S. 84—95) eine Korrektionsmethode, deren Einzelheiten nicht besprochen werden können, deren Grundgedanke aber der folgende ist: einige Probeflächen werden mehrfach (bis zu 4 mal) taxiert. Die Differenz zwischen der auf der Probefläche beobachteten Paarzahl nach 2 und 1, nach 3 und 2 sowie nach 4 und 3 Taxierungen wird immer kleiner, und man kann zeigen, dass die Ergebnisse für jede Taxierung sich asymptotisch einem Grenzwert, der von PALMGREN angenommenen Anzahl nistender Paare, nähert. Nach diesen Berechnungen dürfte eine recht kleine Zahl Taxierungen genügen, um die wirkliche Paarzahl zu erfassen.

Indessen scheint die Grundannahme PALMGRENS prinzipiell nicht einwandfrei zu sein. Obwohl die meisten Vögel zu einem engeren Brutrevier gehören, sind doch die Reviere im Verhältnis zu den Probeflächen so gross, dass eine Probefläche erneut von ausserhalb ihrer Grenzen nistenden Vögeln besucht werden muss. — Um die Leistungsfähigkeit der Korrektionsmethode zu prüfen, machte ich mir die Mühe, im Sommer 1943 18 waldbewachsene kleinere Inseln im inneren Schärenhof viermal zu taxieren, und die Resultate nach der Methode PALMGRENS zu bearbeiten. Ich ging nämlich von der Voraussetzung aus, dass die Isolierung der Probeflächen ein häufigeres Eintreffen ausserhalb ihrer Grenzen nistender Vögel und damit die oben nachgewiesene Fehlerquelle einschränken müsse. Im folgenden werden PALMGRENS und meine Ergebnisse verglichen (die beobachtete Paarzahl bei der vierten Taxierung war in meinem Material 205):

		P. PALMGREN	I. v. H.
Vergleichszahl der beob. Paare nach	1 Taxierung	100	100
» » » » »	2 Taxierungen	129,5	138,3
» » » » »	3 »	145,6	161,1
» » » » »	4 »	154,3	175,2

Es ergibt sich 1. dass die Übereinstimmung der beiden Serien recht gut ist, 2. dass meine Serie wider Erwarten die höheren Werte zeigt. Ob die Verschiedenheit statistisch signifikant ist, weiss ich nicht, finde es aber recht unwahrscheinlich. In seiner Arbeit von 1930 vermutet PALMGREN, die einzelnen Beobachter seien mit einem verschiedenen »persönlichen Beobachtungsfehler« behaftet. Diese Auffassung wird indessen gewissermassen widerlegt, wenn es dem Autor später (PALMGREN 1941) zu zeigen gelingt, dass die Taxierungsresultate verschiedener Forscher im allgemeinen gut übereinstimmen.

Es bleiben somit nur zwei Hauptmöglichkeiten übrig, die Übereinstimmung unserer Versuchsergebnisse zu erklären und zwar 1. dass die Beweglichkeit der Vögel nicht durch die trennenden Gewässer beeinträchtigt wird, 2. dass die Fehlerquelle der Beweglichkeit der Vögel nicht allzu bedeutend ist. — Man kann wohl davon ausgehen, dass die Vögel nicht ebenso oft von Insel zu Insel fliegen, wie sie sich im zusammenhängenden Walde im Revier (bzw. Existenzgebiet) hin und her bewegen. Indessen geschah dies doch dann und wann, und mehrere Vögel wurden auf Probeflächen verzeichnet, wo sie ganz sicher nicht nisteten (auffallendstes Beispiel: *Haliaeetus albicilla*). Es kann also wohl keinem Zweifel unterliegen, dass die hier besprochene Korrektionsmethode sozusagen über das Ziel schießt und zu viele Vogelpaare registriert, und jedenfalls keinen einwandfreien Einblick in das Defizit der bei der erstmaligen Untersuchung der Probefläche beobachteten Paarzahl gewährleistet. Meine Kontrolle — soweit sie ausreicht — deutet aber keineswegs darauf hin, dass die Fehlerquelle der Beweglichkeit der Vögel von grösserem Belang ist.

Eine ohne Zweifel gute Korrektionsmethode ist der Vergleich der bei einer mehr oberflächlichen Untersuchung gewonnenen Werte mit der durch Dauerbeobachtung einzelner Probeflächen erhaltenen. Einen solchen Vergleich in beschränktem Massstab hat PALMGREN 1933 ausgeführt, und eine recht gute Übereinstimmung gefunden (die erhaltenen Werte unterschieden sich ein wenig, aber die Taxierungen wurden in verschiedenen Jahren ausgeführt). Natürlich sind auch die bei sehr langer Beobachtung nicht individuell gekennzeichneten Populationen erhaltenen Paarzahlen nicht völlig einwandfrei.

PALMGREN (1941) hat Taxierungsresultate verschiedener Ornithologen verglichen und im allgemeinen befriedigende Übereinstimmung gefunden. Gegen den Vergleich kann man zwar einige Bedenken prinzipieller Natur erheben, nämlich die Möglichkeit einer wissenschaftlichen Auswahl (WEINBERG) z. B. so, dass ein Forscher, der Ergebnisse erzielt, die von denjenigen der Majorität stärker abweichen, lieber auf ihre Veröffentlichung verzichtet (wobei allerdings wahrscheinlich gerade die schlechtesten Beobachtungen nicht an die Öffentlichkeit gelangen). — Dieser Einwand ist indessen sicher recht belanglos, und der Vergleich der verschiedenen Ergebnisse muss wohl als überzeugend betrachtet werden.

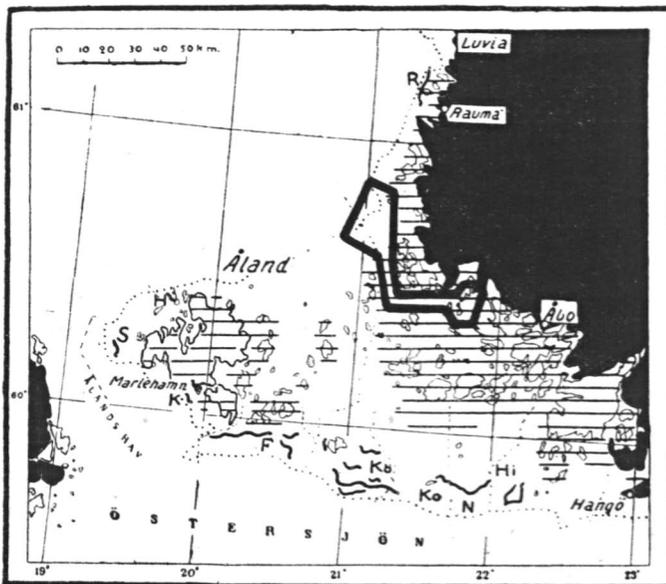
Bei den quantitativen Bestandesaufnahmen wird gewöhnlich 1 ♂ einem Paare gleichgestellt. Der Fehler mag recht unbedeutend sein, »wenn man in Betracht zieht, dass ein ♂, das ein Revier behauptet, bei Beurteilung der »Kapazität« eines Gebietes für Vögel einem Paar entspricht» (PALMGREN 1933, S. 94). Nur wenn man wie SHAVER (nach Referat) und SOVERI es tun, die Nistvogelfauna mit den Vogelbeständen anderer Jahreszeiten vergleichen will, wird die Fehlerquelle sichtbar, obwohl sie nicht allzu bedeutend ist. Der Überschuss der ♂♂ scheint ja bei den meisten Landvögeln weniger gross zu sein. Doch fanden PRICE bei *Phylloscopus trochilus* und *collybita* und v. TREUENFELS bei *Ph. sibilatrix* einen bedeutenden ♂-Überschuss. Bedenklicher scheint der Umstand, dass ein und dasselbe ♂ gewisser Arten mehrere Reviere behaupten (vgl. v. HAARTMAN 1944 über *Muscicapa hypoleuca*) und somit in der Statistik als mehrere Paare auftreten kann.

Die quantitative Vogelbestandsforschung begegnete bei ihrer Begründung in Europa zum Teil einer recht strengen Kritik, die in dem drastischen Urteil SCHUSTERS über die Linientaxierung (in der Kritik der Arbeit ERNSTINGS) gipfelt: »man kann sich schwer enthalten diese Methode nicht als wissenschaftlichen Humbug zu bezeichnen«. Auch KROGERUS und BRUNDIN stellen sich recht skeptisch zu der Bestrebung, absolute Werte für Populationszahlen zu erhalten. Der Umstand, dass diese Werte natürlich mit Unsicherheitsmomenten behaftet sind, berechtigt aber keineswegs dazu, sie zu verwerfen. Entscheidend ist wie sie verwendet werden. Schon die Kenntnis der Grössenordnungsklassen ist bei dem jetzigen Stand der Wissenschaft in gewissen Fällen überaus wertvoll. Ein sehr wichtiger Ansporn war in den letzten Jahren die von SEWALL WRIGHT, FISHER und DOBZHANSKY nachgewiesene Bedeutung des Populationsgrössenfaktors in der Evolution, ein Problemkreis, dessen Rolle für die Vogelkunde neulich PALMGREN (1942) berührt hat, und der u. a. TIMOFÉEFF-RESSOVSKY veranlasste, populationsgenetische Studien über *Drosophila* auszuführen. Dass eine weit geringere Untersuchungsgenauigkeit als die bei quantitativen Vogelbestandesaufnahmen zu erzielende schon dazu beiträgt, die Probleme der Populationsgrössenklassen wesentlich zu beleuchten, liegt auf der Hand.

Die vorliegende Arbeit gründet sich auf Felduntersuchungen, die zu folgenden Zeiten ausgeführt wurden: 1935: 1. VI.—30. VIII; 1936: 9. IV.—16. IV; 11. V.—26. V; 3. VI.—8. IX; 1937: 17. IV.—21. IV; 16. V.—13. IX; 1938: 11. IV.—20. IV; 10. V.—13. IX; 1939: 6. IV.—19. IV; 12. V.—12. IX; 1940: 7. IV.—7. IX; 1941: 5. IV.—21. IV; 9. V.—Spätherbst; 1942: 27. V.—4. VI; 1943: 5. IV.—30. IV; 4. V.—9. VII; 27. VII.—Spätherbst. Das Untersuchungsgebiet ist im nördlichen Schärenmeer SW-Finnlands, westlich der Stadt Åbo (Turku) gelegen (Karte 1). Es bildet sozusagen einen Querschnitt durch den ganzen Schärengürtel, von der Küste bis zum offenen Meere. Innerhalb dieses Gebietes konnte die Vogelfauna der wichtigsten Biotope quantitativ untersucht

werden, und zwar wurden die meisten Taxierungen in den Jahren 1937—40 ausgeführt. Als Operationsbasis diente das Gut *Lemsjöholm* im inneren Schärenhof, von dort habe ich längere Exkursionen teils mit dem Segel- teils mit dem Motorboot vorgenommen. In den Jahren 1938 und 1940 wohnte ich einige Wochen im Juni in der Meereszone. Die Schwerpunkt der Untersuchungen lag jedoch in den inneren Schären und ihrem Vogelleben. Während der Jahre 1941—43, als ich mich schon anderen Forschungsaufgaben gewidmet hatte, setzte ich die Beobachtungen in diesem Teil des Gebietes fort.

Das Untersuchungsgebiet wurde hauptsächlich nach praktischen Gesichtspunkten gewählt: der Schärenhof sollte nicht zu verwickelt (der untersuchte Teil der Meereszone) oder leicht erreichbar sein (besonders der innere Schärenhof). Der letzte Gesichtspunkt hat auch die Wahl der Wieke und Seen bestimmt.



Karte 1. Der südwestfinnische Schärenhof. Schwarz das südwestfinnische Festland; punktierte Linie = äusserste Grenze des Schärenhofs; schraffiertes Areal = Schärenhof mit grossen, nadelwaldbedeckten Inseln und relativ engen Gewässern; unshraffiertes Areal innerhalb der punktierten Linie = Schärenhof mit weiten offenen Gewässern, kleinen, waldlosen Inseln (Schären, Kobbe, Öre und Grunde) oder grösseren und grossen, öfters mit Laubgehölz bedeckten Inseln; wellige Linien = untersuchte Teilgebiete: R = Rauma, H = Hammarland, S = Signilskär, K = Kobba Klintar, F = Föglö, Kö = Kökar, Ko = Korpo, N = Nagu, Hi = Hitis. (Aus GRENQUIST 1942.) Das Untersuchungsgebiet ist schwarz eingrahmt.

Betrachtet man die Verhältnisse im Schärenarchipel im Hinblick darauf, was oben über die Verwendung der quantitativen Methode in der Erforschung

der Landvogelbestände gesagt wurde, so findet man, dass sich nur mit Rücksicht auf die besonderen Verhältnisse modifizierte Methoden bewähren. Eine Probeflächenmethode im engeren Sinne ist wegen der wechselnden Natur des Schärenürtels weniger empfehlenswert, und zuverlässige Quellen über den Anteil der verschiedenen Biototypen aus dem ganzen Schärenhof fehlen im Gegensatz zu den Wäldern Finnlands. Uns bleibt somit, falls die Linientaxierung als Hauptmethode ausser Acht gelassen wird, die Methode, die unter Berücksichtigung des Homogenitätsgrades des Schärenürtels allgemein bei Untersuchungen über die Schärenormis verwendet worden ist, d. h. die Untersuchung grösserer zusammenhängender Gebiete, also sehr grosser Probeflächen. Indessen stösst eine erschöpfende quantitative Untersuchung der bewaldeten Schärenzonen auf fast unüberwindliche Schwierigkeiten. Es ist wohl kaum möglich, wie SUNDSTRÖM versucht hat, auf Grund von Probeflächenuntersuchungen z. B. die Paarzahl von *Anas platyrhynchos* in einem grösseren Schärengebiet zu berechnen. Auch wo die Verhältnisse infolge der Schmalheit des Schärenürtels und der geringen Anzahl der bewaldeten Landeinheiten besonders günstig für dergleichen Untersuchungen ist, wie in E s b o - K y r k s l ä t t, bereitet eine Berechnung bedeutende Schwierigkeiten (BERGMAN). Aus praktischen Gründen habe ich somit meine quantitativen Taxierungen auf folgende Biotope und Zonen konzentriert, deren Naturverhältnisse in Kap. III eingehender besprochen werden:

1. *Seen*. Die Untersuchungen wurden während der vorteilhaftesten Zeit (25. V.—15. VI.) ausgeführt. Gewöhnlich wurde der See umwandert, gelegentlich auch mit einem Kahn befahren. Das in Frage kommende Artmaterial ist nach den Erfahrungen von ZIMMERMANN relativ leicht taxiert, und ich habe mich in den meisten Fällen mit nur einer jährlichen Taxierung begnügen müssen. Da es indessen mehrere Fehlerquellen gibt, die bei einer einmaligen Taxierung nicht zu vermeiden sind, können diese Seentaxierungen (wenigstens bis Vergleichsmaterial für mehrfach untersuchte Seen vorhanden ist) nicht als völlig quantitativ betrachtet werden. Die grosse Übereinstimmung meiner Ergebnisse mit früheren, hauptsächlich mit derselben Methode erzielten, ergibt sich aus Kap. III. — Das Geschlechtsverhältnis der meisten Arten war untersucht worden (Kap. VI), und ich konnte somit wenn nötig (selten!) eine Korrektion für die Anzahl ♂♂ verwenden, die einem Paar entspricht.

2. *Die vegetationsreichen Wieke des Festlandes und der inneren Schären*. Nur dieser Biotop ist in quantitativer und qualitativer Hinsicht an der Festlandsküste von grösserem Belang. Die allermeisten Wieke wurden mehrfach jährlich taxiert, ja ein grosser Teil stand unter fast täglicher Beobachtung (> 20 Untersuchungen im Sommer). Auch hier konnten aber nicht alle Nester gefunden werden, teils weil mehrere Arten

wie *Anas platyrhynchos*, *A. penelope*, *Bucephala clangula* u. a. nicht der eigentlichen Nistvogelfauna des Wiekes angehören, teils deshalb, weil wegen Nestplünderung nie alle Nester z. B. von *Podiceps cristatus* gleichzeitig Gelege enthielten. Bei den Berechnungen habe ich somit hauptsächlich Paare, oder ihnen entsprechende Einheiten, gezählt. Aus den früher angeführten Gründen betrachte ich nicht die Maximalzahl der bei einer Untersuchung beobachteten Paare als die richtige, sondern glaube, dass eine eklektische Beurteilung, auch wenn sie weniger objektiv erscheint, zu den besten Ergebnissen führt.

3. Die innere Zone. Alle waldlosen Felsen der ganzen Zone sowie die bewaldeten Inseln ihres innersten Teiles wurden taxiert. Gewöhnlich fassen die Paarzahlen auf Nestfunden, beinahe sämtliche waldlose Felsen wurden mehrmals (bis über 10 mal) jährlich untersucht. Hier dürften die Paarzahlen fast 100 %-ig richtig sein. Für die Kleinvögel und gewisse Watvögel gilt die Beobachtung wahrscheinlich ansässiger Individuen als Paarzahlen, wie bei uns gebräuchlich ist.

4. Die Aussenschären. Die Fjärdzone. Die waldlosen (oder spärlich mit Wald bewachsenen) Inseln des Fjärdes<sup>1)</sup> Iniöfjärden wurden nach denselben Grundsätzen wie die des inneren Schärenhofs untersucht. Oft wurde jedoch auch, z. B. in bezug auf *Larus fuscus*, die oft Eierplünderung ausgesetzt war, die Anzahl der beobachteten Möwen halbiert, und diese Zahl als Paarzahl gebucht.

Da die Landschaft völlig offen ist, bereitet ja die Registrierung sämtlicher umherfliegender oder auf dem Wasser schwimmender Vögel keinerlei Schwierigkeiten. Die Paarzahl der Lariden auf den Schären ist ja nie so gross, dass sie Berechnungsschwierigkeiten verursachte. Die als Anatidennistplätze möglichen vegetationsreicheren Flächen sind meistens unbedeutend, so dass sie eine schnelle Durchsuchung gestatten. Nur auf vereinzelt grösseren Schären, besonders in der Meereszone, sind die Nester schwerer zu finden, und hier muss man natürlich mit Unsicherheitsmomenten rechnen. Die Watvögel sind ja ohne Schwierigkeit zu zählen, gewöhnlich kommen nur einzelne Paare der verschiedenen Arten auf den Inseln vor. Die Schären wurden oft mehrmals jährlich besucht.

Die Meereszone. Auf den waldlosen Inseln, d. h. den allermeisten, wurden die Taxierungen gewöhnlich nur einmal jährlich nach der üblichen Methode ausgeführt. Die grösseren, teilweise mit marinem Laubwald bewachsenen Schären Stor-Klyndan und Enskär bereiteten grössere Schwierigkeiten. Hier leistete bezüglich der Kleinvögel die von VÄLIKANGAS u. a. ver-

<sup>1)</sup> Das schwedische Wort fjärd hat eigentlich keine Entsprechung in der deutschen Sprache; darunter wird ein offener, von Inseln und Land umgebener Teil des Meeres verstanden.

wendete Kartierungsmethode gute Hilfe. — Die auf Grund von Nestfunden, Bruten und Paarbeobachtungen erhaltenen Werte für *Oidemia fusca* und *Somateria* müssen wegen den Taxierungsschwierigkeiten mit Vorbehalt genommen werden.

Es ist hier nicht möglich, das recht umfangreiche Primärmaterial für die taxierten Seen, Wieke und Inseln zu veröffentlichen. Da es sich indessen gezeigt hat, dass die künftige Forschung solches Primärmaterial oft für Arbeitsaufgaben benötigt, die dem Sammler des Materials vielleicht gar nicht vorgeschwebt haben [so habe ich PALMGRENS und SOVERIS Seentaxierungen neben meinen eigenen als Primärmaterial für eine Studie über den Einfluss der morphometrischen Verhältnisse der Seen auf ihre Fauna (Kap. III, S. 23 ff) verwenden können], werde ich mein Primärmaterial im Zoologischen Institut der Universität Helsingfors (Helsinki) deponieren. Die Aufstellung des Materiales ist im Prinzip die bei uns gebräuchliche (vgl. PALMGREN 1930, 1936, SOVERI). Ich bitte die Ökologen sich bei Bedarf an dieses Institut zu wenden, um Lichtkopien oder Auszüge aus den Protokollen zu erhalten. Der einheimischen Forschung sind ja diese Tabellen leicht zugänglich.

Eine Übersicht über den Umfang des Primärmateriales wird in Tab. 2 gegeben.

Tabelle 2.

Zahl der Untersuchungsjahre	1 2 3 4 5 6 7							Mittlere Paarzahl 1937—40	
	Zahl der taxierten:								
Seen ..... (15)	11	3	—	1	—	—	—		170
Wieke ..... (20)	4	2	3	1	6	1	3		362
bewald. Inseln, Innere Zone (37)	5	—	1	8	10	13	—		69
waldlosen » » » (58)	17	9	6	6	10	5	5		246
» » Fjärdzone (64)	36	19	9	—	—	—	—		405
» » Meereszone (51)	30	16	5	—	—	—	—		955

Die verhältnismässig wenigen Taxierungen vor dem Jahre 1937 wurden in diesem Zusammenhang weggelassen. Die mittlere Paarzahl des Vogelbestandes eines Biotops (z. B. der Seen oder der Wieke, vgl. Tab. 2) sei P. Dann ist  $P \sim \sum \frac{\Sigma a}{n}$ , wo n die Zahl der Untersuchungsjahre, a die Paarzahl einer Einheit (z. B. eines Sees, eines Wiekes) in einem Jahre ist. Durch Multiplizieren von P mit dem Dominanzwert (prozentualer Anteil einer Art an der Gesamtpopulation, Kap. III, Tab. 4), erhält man p = die mittlere Paarzahl der Art auf dem fraglichen Biotop. Dividiert man p durch die Anzahl

der taxierten Einheiten (Tab. 2), erhält man die mittlere Paarzahl der Art auf 1 Einheit des Biotops. Dividiert man  $p$  durch die Wasserfläche des Biotops (Tab. 13, Kap. IV), ergibt sich die Abundanz der Art.

### III. Die Vogelfauna der Schären und Seen.

#### *Einteilung der Seen in Typen und ihre Vogelfauna.*

Man hat die Seen Finnlands ornithofaunistisch in verschiedene Typen eingeteilt. In seiner Monographie über die Seen Ålands geht PALMGREN (1936) von den Vogelbeständen aus, eine Methode, die besonders die amerikanische Ökologie charakterisiert (vgl. CLEMENTS, SHELFORD, CARPENTER u. a.). In Europa ist die Einteilung nach den Standorten viel gewöhnlicher gewesen (vgl. z. B. FRIEDERICHS 1930, S. 60) und sie hat ja der »topographischen« Richtung unserer Ornithologie (PALMÉN) ihr besonderes Gepräge verliehen. Allerdings sind die Gegensätze dadurch recht weitgehend überbrückt worden, dass biozönotische Einteilungsprinzipien unter Synthese pflanzen- und tierökologischer Untersuchungen (PALMGREN 1928, 30) leitend geworden sind — und auch dadurch, dass die biozönotische Charakterisierung durch die dominierenden Organismen als einziges zum Ziele führendes Einteilungsprinzip nicht einmal in den U.S.A. gilt:

»The name of a community may be given either as representative of the predominating members of the community or for the locality in which they are found.»

»I think that it is safer to use the locality, as very often with marine communities the predominant animal may be predominant in two or more different localities» (MAC GINTIE 1939, S. 50).

PALMGREN findet, dass der sinkenden Abundanz der Seevogelfauna eine qualitative Verschiedenheit entspricht; in den vogelreichsten Seen ist *Nyroca fuligula* die weitaus zahlreichste Art (»*Nyroca-facies*«), die »*Podiceps-facies*« mit *Podiceps cristatus* als Charakterart ist eine Übergangsform, während *Colymbus arcticus* den vogelärmsten Seen (»*Colymbus-facies*«) das Gepräge gibt. Die Benennung Fazies anstatt etwa Assoziation für zwei so verschiedene Vogelbestände wie die von *Nyroca* und *Colymbus* charakterisierten mag vielleicht dem Sprachgebrauch nicht völlig entsprechen. CARPENTER (1939, S. 81) versteht darunter eine »subclimax unit«, die sich von der entsprechenden Assoziation (oder eigentlich: Assozies) dadurch unterscheidet, dass jene irgend eine dominante Art mehr oder weniger als diese hat, obwohl »the general aspect, structure, and physiognomy of the community remain unchanged«. In der europäischen Literatur dürfte man unter Fazies am ehesten eine sich

in der Artzusammensetzung widerspiegelnde Besonderheit des Lebensraumes (REMANE 1942, S. 39) verstehen, also wohl das, was mit *Nyroca*- etc. – Fazies gemeint ist. Indessen lehnt REMANE das Wort ab, und ich glaube, es wäre am zweckmässigsten ein neutrales Wort zu verwenden und z. B. von *Nyroca*- etc. – Typ zu sprechen. Auf jeden Fall beeinflussen diese nomenklatorischen Subtilitäten die Verwendbarkeit der Dreiteilung nicht.

In limnologischer Hinsicht entsprechen den *Nyroca*-, *Podiceps*- und *Colymbus*-Seen die eutrophen (inklusive argillotrophen, JÄRNEFELT) bzw. weniger eutrophen bzw. oligo- und dystrophen Seen. Vergleicht man wieder die Typen mit der von SAMUELSSON eingeführten und u. a. von ALMQUIST verwendeten Einteilung der Seen nach der höheren Wasserflora, so findet man folgende Übereinstimmungen: *Nyroca*- sowie die meisten *Podiceps*-Seen = *Potamogeton*-Typ, *Colymbus*-Seen eine Zwischenstufe, bisweilen reine Dyseen. Eine eingehendere Parallelisierung hat CEDERCREUTZ (1934 und besonders 1937) gegeben.

KALELA (1938, S. 16) teilt die Seen des Kumölvgebietes (Kokemäenjoki) nach den wasserfloristischen Prinzipien LINKOLAS ein, fügt aber einen vom vogelökologischen Standpunkt wichtigen Typ hinzu, wodurch eine Viertelung erhalten wird: Kleinseen mit Weissmoorumrandung, dürftige Seen, Tonseen und nahrungsreiche Seen. Den drei letztgenannten entsprechen die *Colymbus*-, *Podiceps*- und *Nyroca*-Typen Ålands. Die Typen KALELAS werden von SOVERI vorwiegend aus physiognomischen Gründen weiter in Unterabteilungen eingeteilt, so dass er 7 Typen erhält.

In meinem Untersuchungsgebiet fehlen die *Colymbus*-Seen = ausgesprochen nahrungsarmen Seen, und nur in einem See war *Podiceps cristatus* die zahlreichste Art. Doch habe ich zum *Podiceps*-Typ auch 3 andere physiognomisch ähnliche Seen gerechnet. Wegen der unwesentlichen Verschiedenheit der beiden Typen habe ich beim Vergleich des Vogelbestandes der Seen mit den Beständen der Schärenzonen die Seen kollektiv behandelt. Auch unter den *Nyroca*-Seen gibt es verschiedene Abstufungen mit Hinsicht auf Vegetationsreichtum und Vogeldichte — die letztere wechselt zwischen 0,5 und 3 Paaren/ha in den *Nyroca*-Seen und 0,2 und 0,6 Paaren/ha in den *Podiceps*-Seen.

Die morphometrischen Verhältnisse der Seetypen werden weiter unten erörtert. Die Vegetation ist in den *Nyroca*-Seen weit kräftiger als in den anderen Typen entwickelt. Die Röhrichte bilden oft dicht geschlossene Bestände, die in seichem Wasser wachsen. Pflanzen wie *Typha*, *Scirpus*, *Nymphaea alba* und *Potamogeton* geben den Seen ihr Gepräge. In den *Podiceps*-Seen dominiert die freie Wasseroberfläche. Die Schilfbestände wachsen gewöhnlich als ein lichter Saum in ein bis ein paar Meter tiefem Wasser und auch die übrigen Wasserpflanzen treten in geringerer Menge auf.

Unten (Tab. 3) habe ich Dominanz und Konstanz einiger Arten mit den von PALMGREN auf Åland gefundenen Werten verglichen. Der Konstanzwert wurde aus praktischen Gründen so berechnet, dass die jährliche Taxierung eines Sees als Einheit betrachtet wurde; wären somit 2 Seen, A und B, während 1 bzw. 2 Jahre untersucht, und eine Art das eine Jahr nur in B angetroffen, so wäre ihre Konstanz  $\frac{1}{3} = 33\%$ .

Tabelle 3.

	Nyroca-Seen				Podiceps-Seen			
	Åland		Schärenmeer		Åland		Schärenmeer	
	Dom.	Konst.	Dom.	Konst.	Dom.	Konst.	Dom.	Konst.
<i>Anas platyrhynchos</i>	9	67	14	77	8	31	29	88
» <i>crecca</i> . . . . .	3	26	1	8	3	23	—	—
» <i>penelope</i> . . . . .	—	—	0,4	8	—	—	3	25
<i>Spatula clypeata</i> ..	2	20	0,7	15	—	—	—	—
<i>Nyroca ferina</i> . . . .	8	51	10	46	1	8	—	—
» <i>fuligula</i> ..	36	82	48	92	13	54	38	50
<i>Bucephala clangula</i>	6	44	4	39	13	31	4	25
<i>Podiceps cristatus</i>	8	54	9	62	47	100	20	88
» <i>auritus</i> ..	5	26	3	15	—	—	—	—
<i>Larus ridibundus</i> ..	13	10	—	—	—	—	—	—
<i>Fulica atra</i> . . . . .	10	74	8	62	5	31	4	13

Die Übereinstimmung der *Nyroca*-Seen, die ich genügend eingehend studiert habe, ist ja recht gross. *Anas crecca* ist im allgemeinen auffallend selten in meinem Untersuchungsgebiet, *Anas penelope* fehlt wieder in den Seen Ålands. Ist dies eine Folge des quartärgeologisch jungen Alters der Landschaft, welches nach PALMGREN (1927, 1938) einige Lücken in der Vogelfauna Ålands verursacht hat? Das Fehlen von *Larus ridibundus* in meinen Seen ist dagegen sicher ein Zufall.<sup>1)</sup>

Die Verschiedenheiten der *Nyroca*- und *Podiceps*-Seen des nördlichen Schärenmeeres treten wegen der geringen Zahl der letztgenannten weniger gut zu Tage. Ausser den aus der Tabelle ersichtlichen Verschiedenheiten kann noch erwähnt werden, dass *Acrocephalus scirpaceus*, *A. schoenobaenus* und *Anas crecca* nur in den *Nyroca*-Seen, *Sterna hirundo* dagegen nur in den *Podiceps*-Seen angetroffen wurden.

<sup>1)</sup> Nach der Niederschrift (1944) habe ich eine kleine Kolonie in einem der Seen Rimitos angetroffen.

*Synökologische Gesichtspunkte bezüglich der Bedeutung der morphometrischen Verhältnisse der Seen.*

Die Vogeldichte in den von mir untersuchten Seen wechselte wie gesagt selbst in einem Seetyp erheblich. Eine gewisse Gesetzmässigkeit kommt indessen darin zum Ausdruck, dass die Vogeldichte gewöhnlich mit zunehmendem Areal des Sees sinkt. Um die Allgemeingültigkeit dieser Regel näher zu überprüfen, habe ich ausser eigenem Material auch die Taxierungen von PALMGREN (1936) und SOVERI auf Åland bzw. in Lammi bearbeitet. Die gewonnenen Ergebnisse werden durch Diagramm 1 veranschaulicht. In dem Diagramm für Lammi beziehen sich die gefüllten Kreise auf »nahrungsreiche Seen mit flachen Ufern«, die halbgefüllten auf »mässig karge Seen mit flachen Ufern« sowie »mässig karge offene Seen«, zwei Typen, die sich vor allem durch die relative Bedeutung der Uferzone im Verhältnis zur Fläche des Sees unterscheiden. — Im Material aus dem Schärenmeer beziehen sich die gefüllten Kreise auf *Nyroca*-Seen mit stark, die halbgefüllten auf solche mit weniger stark eutraphenter Vegetation, während die leeren Kreise sich auf *Podiceps*-Seen beziehen. — Das Seenmaterial PALMGRENS habe ich in zwei Klassen eingeteilt: Seen, wo *Nyroca fuligula* der zahlreichste Schwimmvogel war (gefüllte Kreise), und wo dies nicht zutrifft (leere Kreise).

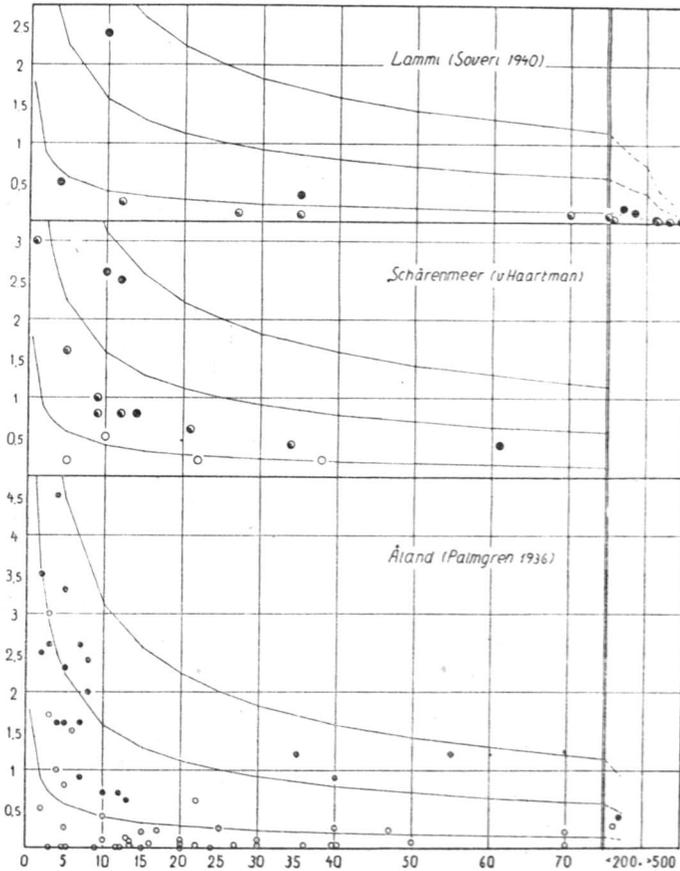
Die Regel von der Relation zwischen Vogeldichte und Seegrösse wird durch das Material von allen drei Gebieten bestätigt und ich möchte sie folgendermassen formulieren: *Innerhalb regional gleichwertiger Gebiete besteht eine indirekte Proportionalität zwischen Grösse der Gewässer und Vogeldichte.*

Das åländische Material veranlasst uns zu fragen, ob die Regel auch in deutlich regionalen Gebieten gültig ist. CEDERCREUTZ (1937) sowie PALMGREN (1936) zeigen kartographisch, dass die vom botanischen und ornithologischen Gesichtspunkt karger Seen vor allem in NE-Åland liegen. Der Felsgrund ist nach PALMGREN einheitlich, aber der Ca-Gehalt und die Tone werden spärlicher von SW nach NE. Ist nun die Geomorphologie oder die Beschaffenheit der Erde entscheidend für die regionale Verteilung der Seetypen? Wir werden sehen, dass THIENEMANN vom Gesichtspunkt der gesamten Limnologie die Form des Seebeckens als entscheidend für die Trophie betrachtet, und ist dies der Fall, so muss die Regel natürlich in mehr oder minder hohem Grade trotz gewisser regionaler Unterschiede des Substrates gültig sein.

Auf welchem Wege wirkt die Seegrösse auf die Vogelfauna ein? Eine allgemeine Orientierung über die Beziehungen der Umweltverhältnisse zur Seegrösse gibt HESSE (S. 334—335):

»Die Grössenverhältnisse sind nicht ohne Einfluss auf die Lebensfülle. Wie schon oben berührt, ist bei kleinen, flachen Gewässern die Bodenfläche im

Verhältnis zur Wassermasse grösser, die Menge der aus dem Boden stammenden gelösten Salze unter sonst gleichen Bedingungen reichlicher, sie sind daher für das Gedeihen der Lebewesen günstiger. Die Uferlinie ist im Verhältnis zur Fläche länger, und daher die Ufervegetation reicher. Ein viel grösserer Teil



*Diagr. 1.* Seegrösse (in ha, auf der Abszisse) und Vogel-dichte (Paare/ha, auf der Ordinate). Die verschieden gezeichneten Kreise beziehen sich auf verschiedene Seetypen. Die Hyperbeln stellen das Verhältnis Umkreis: Areal in einem Quadrat wachsender Grösse dar (Grösse auf der Abszisse, Quotient auf der Ordinate. NB. Von den unendlich vielen Hyperbeln sind nur 3 eingezeichnet). Näheres im Text.

des Wassers wird von den Strahlen des Sonnenlichts durchsetzt, wodurch die Entwicklung der Pflanzen gefördert wird. Die Bedingungen für die Sauerstoffversorgung sind günstiger bei flacheren Gewässern, da hier die Oberfläche im Verhältnis zur Wassermasse grösser ist als bei tieferen.»

Schon APSTEIN (1896) fand in Holstein, dass die planktonreicheren Seen im Gegensatz zu den planktonärmeren klein und seicht waren. HUITFELT-KAAS (1898, 1906) untersuchte norwegische Seen und fand die Regel, dass die Planktonproduktion der seichteren grösser war, und NORDQVIST (1918) vermochte auf Grund eines 195 schwedische Seen umfassenden Materials die Ansicht von einer umgekehrten Proportionalität Seetiefe:Produktion zu bestätigen. SELIGO (1922), der den morphometrischen Verhältnissen besondere Aufmerksamkeit gewidmet hat, teilt die Seen aus fischereiwirtschaftlichen Gründen in Flachseen und Tiefseen ein. NAUMANN unterwirft indessen besonders die Ergebnisse NORDQVISTS einer Kritik vom Standpunkt der regionalen Limnologie: »studiert man indessen näher das Primärmaterial OSC. NORDQVISTS, so findet man, dass eine grosse Reihe von seichten und fischreichen Seen eben in dem eutrophen Tiefland liegt, eine auch grosse Reihe von tiefen und fischarmen Seen hingegen oligotrophen Urgebirgsgegenden angehört. Die Statistik hat in dieser Weise ein für das gewählte Material durchaus unmögliches Gesetz auf das schönste bestätigen können» (1926, S. 645). NAUMANN schlägt deshalb folgende Formulierung des Gesetzes von HUITFELT-KAAS vor: »Innerhalb regional gleichwertiger Gebiete besteht aller Wahrscheinlichkeit nach prinzipiell eine indirekte Proportionalität zwischen Tiefe und Grösse der Planktonproduktion» (a. a. O., S. 646.)

In weit höherem Ausmass als NAUMANN schreibt THIENEMANN (1928) den morphometrischen Verhältnissen der Seen entscheidende Bedeutung für ihre Trophie zu (»den Typus bestimmen ist nur die Morphologie jedes Seebeckens«, a. a. O., S. 144). Als Indikator des ganzen Stoffumsatzes des Sees verwendet THIENEMANN den  $O_2$ -Standard. In der obersten Wasserschicht, der trophogenen, bis zu einer Tiefe von 10 m, wird unter Einwirkung des Lichtes organische Substanz produziert, im tieferen Wasser, der tropholytischen Schicht, wird die Nahrung unter Sauerstoffverbrauch abgebaut. Die Seen werden eutroph, falls das Volumen der trophogenen Schicht grösser ist als das der tropholytischen, was nach THIENEMANN in Seen von weniger als 18 m mittlerer Tiefe zutrifft. — Dieser Betrachtungsweise pflichtet u. a. auch LENZ (1928) bei. Später hat indessen THIENEMANN (1931) die Einschränkung gemacht, die Entwicklung folge diesem Schema nur in harmonischen (= alle Produktionsvoraussetzungen sind harmonisch entwickelt) Seen in der temperierten Zone, und LÖNNERBLAD hat in einigen Untersuchungen gezeigt, dass die Regel THIENEMANNS vom  $O_2$ -Standard nicht bei dystrophen Seen verwendet werden kann. Ausnahmen von der Regel werden auch von JÄRNEFELT erwähnt.

Ausser dem Tiefenproblem wurde besonders der damit weitgehend korrelierten Grösse der Seen Beachtung geschenkt. Bei Untersuchung norddeutscher Seen fand SELIGO (1907) eine direkte Proportionalität zwischen Ausdehnung

des Litorals (Tiefengrenze bei 5 m gedacht) und der Produktivität. Nach SELIGO wird die Ökologie des Sees durch sechs morphometrische Werte genügend bestimmt: Fläche, Maximal- und Mitteltiefe, Rauminhalt, Uferzone bis zu 5 m (in % der Gesamtoberfläche), die oberste Wasserschicht bis 5 m (in % des Rauminhalts). NAUMANN (1926, S. 647) misst dem Gesetz SELIGOS von der Proportionalität zwischen Uferzone und Produktivität die grösste Bedeutung bei, aber mit dem Vorbehalt der regionalen Limnologie: »Innerhalb gleichwertiger Gebiete besteht aller Wahrscheinlichkeit nach in derartigen Gewässern, wo eine wirkliche Profundalzone vorhanden ist, eine direkte Proportionalität zwischen Ausdehnung des Litorals — bei entsprechender Tiefengrenze der genannten Zone — und Grösse der Planktonproduktion».

NORDQVIST (S. 35) zeigt, dass der Fischertrag umgekehrt proportional der Seegrösse ist. ALM findet eine im Mittel höhere Bodenproduktion in kleineren Seen »beroende på att åtskilliga faunaelement synes hysa förkärlek för de grundare och närmare stränderna belägna regionerna» (a. a. O., S. 171). Besonders »gross und durchgehend» ist diese Korrelation nach ALM in den eutrophen *Plumosus*-Seen, während die oligotrophen *Tanypus*-Seen nur in geringem Grade die Korrelation zeigen. Bei einer Seegrösse von über 150 ha ist die Regel schon oft durchbrochen.

Die Ausdehnung der Litoralzone wirkt nach LÖNNERBLAD (1933) auf die Thermik der Seen in einer für die Produktion günstigen Richtung ein, indem das Wasser viel schneller in Seen mit ausgedehnter Litoralzone aufgewärmt wird. Besonders wichtig erscheint nach MÜNSTER STRØM (1933) die Ausdehnung der belichteten Bodenfläche; er bestätigt auch, dass einer relativen Zunahme der Bodenfläche gewöhnlich eine Abundanzzunahme der lebenden Formen folgt.

Im Hinblick auf das Gesagte ist es nicht überraschend, dass das Verhältnis Ufergebiet: Seegrösse das Vogelleben beeinflusst. Die Bodenproduktion ist, wie wir sahen, stark von dem Seereal abhängig, und das begrenzte Tauchvermögen der Bodentaucher (vgl. Kap. IV) verursacht, dass der Boden von mehr als 5 m Tiefe vom ornithologischen Gesichtspunkt aus unproduktiv ist (vgl. auch PALMGREN 1936). Dazu kommen noch nistbiologische Umstände; eben das Ufer ist ja der Nistplatz sehr vieler Arten. SOVERI führt Zahlen an, die zeigen, dass die Paarzahl auf die Seeoberfläche bezogen in nahrungsreichen Seen 11 mal grösser als der entsprechende Wert einer gewissen Klasse der »mässig kargen Seen» ist, die Paarzahl auf das Areal Schilfgewächsoziation bezogen dagegen äusserst konstant ist. In Diagr. 1 habe ich eine graphische Darstellung des Verhältnisses Umkreis: Areal eines Quadrates wachsender Grösse ( $X = \frac{4\sqrt{a}}{a}$ , wo  $a$  die Area des Quadrates bedeutet) gegeben, eine Funktion, die den sinkenden Anteil der Uferlinie in grösseren Seen beleuchtet.

Tabelle 4. Dominanz der Vogelarten auf den gründlichst untersuchten Biotopen(1937—40).

Zone	Binnen- gewässer	Kü- sten-	Innere		Fjärd-	Mee- res-	Zone	Binnen- gewässer	Kü- sten-	Innere		Fjärd-	Mee- res-
Biotop	Seen	Wiek- e	wald- bewachsene	wald- lose & fast waldlose	waldlose & fast waldlose	waldlose & fast waldlose	Biotop	Seen	Wiek- e	wald- bewachsene	waldlose & fast waldlose	waldlose & fast waldlose	waldlose & fast waldlose
<i>Emberiza schoeniclus</i> . . . . .	—	0.6	—	—	—	—	<i>Podiceps cristatus</i> . . . . .	10.1	51.4	1.2	0.4	—	—
<i>Anthus pratensis</i> . . . . .	—	+	—	—	2.3	} 3.1	» <i>auritus</i> . . . . .	1.4	—	—	—	—	—
» <i>spinoletta</i> . . . . .	—	—	—	—	—		<i>Haematopus ostralegus</i> . . . . .	—	+	0.8	1.6	1.3	1.2
<i>Motacilla flava</i> . . . . .	(+)	1.4	—	—	—	—	<i>Charadrius hiaticula</i> . . . . .	—	(0.3)	—	0.4	0.5	0.5
» <i>alba</i> . . . . .	(+)	—	18.7	7.7	5.2	2.4	» <i>dubius</i> . . . . .	—	(0.3)	—	+	—	—
<i>Acrocephalus scirpaceus</i> . . . . .	0.6	0.3	—	—	—	—	<i>Vanellus vanellus</i> . . . . .	0.7	5.1	—	—	—	+
» <i>schoenobaenus</i> . . . . .	1.8	1.1	—	—	—	—	<i>Arenaria interpres</i> . . . . .	—	—	—	—	3.5	3.2
<i>Oenanthe oenanthe</i> . . . . .	—	—	2.1	2.8	4.0	1.4	<i>Tringa glareola</i> . . . . .	0.3	—	—	—	—	—
<i>Anser anser</i> . . . . .	—	—	+	—	—	0.2	» <i>totanus</i> . . . . .	—	2.2	—	2.4	1.5	1.7
<i>Anas platyrhynchos</i> . . . . .	15.5	7.0	3.1	0.4	+	0.3	<i>Actitis hypoleucos</i> . . . . .	—	—	18.7	1.2	—	—
» <i>crecca</i> . . . . .	1.2	0.3	—	—	—	+	<i>Numenius arquata</i> . . . . .	2.5	2.8	0.4	+	+	—
» <i>querquedula</i> . . . . .	0.3	0.3	—	—	—	—	<i>Capella gallinago</i> . . . . .	0.6	—	—	—	—	—
» <i>penelope</i> . . . . .	0.9	4.5	2.1	—	—	—	<i>Larus ridibundus</i> . . . . .	—	0.6	—	7.7	—	—
» <i>acuta</i> . . . . .	—	0.3	—	—	—	—	» <i>canus</i> . . . . .	—	—	2.1	8.1	7.0	2.9
<i>Spatula clypeata</i> . . . . .	0.4	3.6	—	0.6	—	0.1	» <i>argentatus</i> . . . . .	—	—	—	—	0.8	0.6
<i>Nyroca ferina</i> . . . . .	8.3	2.0	—	—	—	—	» <i>fuscus</i> . . . . .	—	—	—	2.4	19.0	16.7
» <i>fuligula</i> . . . . .	44.5	6.1	15.6	41.5	14.5	1.6	» <i>marinus</i> . . . . .	—	—	—	0.2	0.3	1.4
» <i>marila</i> . . . . .	—	—	—	—	—	0.5	<i>Sterna hirundo</i> . . . . .	0.3	—	30.9	20.7	9.9	1.8
<i>Bucephala clangula</i> . . . . .	3.2	4.5	+	—	—	—	» <i>macrura</i> . . . . .	—	—	—	(+)	8.6	16.0
<i>Clangula hyemalis</i> . . . . .	—	—	—	+	?	—	<i>Hydroprogne tschegrawa</i> . . . . .	—	—	—	—	+	2.1
<i>Somateria mollissima</i> . . . . .	—	—	3.1	2.4	8.4	17.4	<i>Stercorarius parasiticus</i> . . . . .	—	—	—	—	0.5	1.3
<i>Oidemia fusca</i> . . . . .	—	—	1.6	0.4	2.4	4.4	<i>Alca torda</i> . . . . .	—	—	—	—	—	9.3
<i>Mergus merganser</i> . . . . .	—	+	+	—	0.5	+	<i>Uria grylle</i> . . . . .	—	—	—	—	8.9	9.8
» <i>serrator</i> . . . . .	—	—	—	0.4	1.8	0.6	<i>Fulica atra</i> . . . . .	7.5	5.9	—	—	—	—

Die Abundanzwerte der verschiedenen grossen Seen folgen ja recht genau den Kurven der Areal: Umkreis-Relation. Es muss jedenfalls unterstrichen werden, dass wie gesagt andere morphometrische Werte so nahe der Oberflächengrösse korreliert sind, dass ein Versuch, statistisch den Einfluss der verschiedenen Faktoren zu unterscheiden, im jetzigen Stadium unmöglich ist.

#### *Die Vogelfauna der vegetationsreichen Meereswieke.*

Der allergrösste Teil der Vogelfauna der Festlandsküste bewohnt die hie und da gelegenen vegetationsreichen Ufer oder sucht wenigstens an ihnen ihre Nahrung (in den Wäldern nistende Anatiden). Ich führe alle diese Ufer und die unmittelbar sich anschliessenden Gewässer ohne Rücksicht auf ihre Form unter der Benennung »Wieke« an. Die übrigen Ufer werden übergangen.

Die Vegetation der seichten Wieke ist qualitativ, aber nicht quantitativ ärmer als die der Seen. Vegetationsbeschreibungen aus dem Schärenmeer finden sich in den Arbeiten von EKLUND (1924) und LUOTOLA. Ausserhalb der äusseren *Phragmites*-Grenze wachsen *Potamogeton*-Arten, und innerhalb der inneren Grenze ist der Boden oft mit *Lemna trisulca*, *Myriophyllum* und besonders *Chara* bewachsen. Mehr nach dem Ufer zu gibt es gewöhnlich eine ausgedehnte *Scirpus maritimus*-Vegetation. An der Landgrenze wachsen oft üppige Röhrichte, die indessen oft im Spätsommer geerntet werden. Die subsaline (vgl. BRENNER 1922) Zone umfasst Soziationen von *Triglochin*, *Juncus*, *Glaux* etc., die suprasaline wieder ist eine typische krautreiche Kurzgras- und Riedgraswiese. Von Anfang Juni an werden die Uferwiesen als Weiden verwendet, wobei die Vegetation kurz gefressen wird und die versumpften näher am Ufer liegenden Zonen infolge der Hufspuren der Tiere eigentümlich holperig aussehen. Nur einer kleineren Zahl von Uferwiesen schliessen sich Ackerfelder an.

Da die Wasserfläche der Wieke nach aussen nicht begrenzt ist, stellen sie einen in völlig anderer Weise »offenen« Biotop dar als die Seen, mit weit grösseren Möglichkeiten der Vogelfauna, sich Nahrung an entfernteren Gewässern zu suchen. Die Dominanztabelle (Tab. 4) zeigt denn auch, dass *Podiceps cristatus*, eine Art, die bei ihrer Nahrungssuche nicht auf Bodentauchungen angewiesen ist, und somit leichter die äusseren tieferen Gewässer nahrungsökologisch ausnutzen kann, eine hohe Dominanz erreicht. Kein anderer der von mir untersuchten Biotope hat eine gleich stark dominierende Art. Nun fragt es sich, ob man die Vogelfauna der Wieke als derjenigen der *Podiceps*-Seen gleichgestellt betrachten kann. In den Wieken kommen indessen einige von besserer Bonität abhängige Arten wie *Spatula clypeata* und *Fulica atra* zahlreich vor. Die geringe Anzahl von *Nyroca fuligula* kann wahrscheinlich durch besondere Umstände, und zwar sicherlich nistökologische, erklärt wer-

den. Es unterliegt somit keinem Zweifel, dass die Vogelfauna der Wieke derjenigen der stärker eutrophen (*Nyroca*-) Seen entspricht, und dass die Climax-Formation (sensu CLEMENTS = Schlussverein, WARMING) eines solchen Wiekes nicht der *Podiceps*-Bestand, sondern der *Nyroca*-Bestand wäre, falls nämlich wegen der Morphologie des Wiekbeckens der Wiek sich bei der säkularen Landhebung in einen See verwandeln, aber nicht austrocknen würde. Eine solche Entwicklung würde sukzessiv den Haubentaucher ausmerzen und die Reiherente begünstigen.

### *Zwei tiergeographische Probleme.*

Mehrere Ornithologen Finnlands haben sich die Aufgabe gestellt, die Veränderungen der Verbreitungsareale der Vögel kausalanalytisch zu studieren (SIIVONEN & KALELA 1937, KALELA 1938, 1940, SIIVONEN 1943 a, b, PALMGREN 1938, SOVERI 1940). Ganz besondere Aufmerksamkeit hat hierbei eine Reihe südlicher Wasser- und Ufervögel gefunden, die sich erst in den letzten Jahrzehnten in Finnland angesiedelt bzw. stark angereichert haben. Ich greife im folgenden zwei Probleme heraus, und zwar die Einwanderung von *Acrocephalus scirpaceus* und den Bestandeswechsel von *Podiceps cristatus* und *Fulica atra* in den letzten Jahren.

I. Die Einwanderung von *Acrocephalus scirpaceus*. Die Art wurde zum ersten Mal im Jahre 1939 im Untersuchungsgebiet angetroffen (1 Nestfund), doch ist es durchaus möglich, dass ich sie früher übersehen habe. Im Jahre 1940 trat sie dann in einem See und 3 Wieken auf (1 Nestfund). Im Jahre 1941 sangen 3 ♂♂ in den Röhrichten des Wiekes Nr. 9. Ein paar Tage vor Johanni traf ich ein singendes ♂ am Slottsviken bei Åbo an (1938 hörte ich hier nur 5 *schoenobaenus*). 1942 fehlen die Beobachtungen, 1943 sang ein ♂ im Wiek Nr. 10. Dazu kommen noch einige Beobachtungen singender Durchzügler: 16. VI. 1940 ein Ind. in Wacholdergebüsch auf der Schäre Iso Hauteri und eines im kleinen Röhricht auf Enskär, beide in der Meereszone. Im Jahre 1943 wurde der Vogel am 24. V. im dichten Röhricht auf Lemsjöholm als zufällig, und am 30. V. in dichtem Erlengebüsch auf einer Insel in der inneren Schärenzone beobachtet. Im Jahre 1944 sangen wenigstens 2 ♂♂ im Wiek Nr. 7. — Die Art scheint jetzt wenigstens gleich häufig wie *A. schoenobaenus* zu sein.

Die Geschichte des Sumpfrohrsängers in Finnland ist in Kürze die folgende: er wanderte Ende der 20er und Anfang der 30er Jahre auf Åland ein (PALMGREN 1934). Etwa zu derselben Zeit wurde er als Durchzügler auf Signilskär beobachtet und zwar bis spät in den Juni hinein (SNELLMAN).

Nachdem die Art in Helsingfors ein paar Mal angetroffen worden war (1933 und 1934, HYTÖNEN), stellte LEIVO sie 1936 und besonders 1937 in grosser Anzahl

fest. Die Population ist seitdem nicht zurückgegangen (LEIVO 1940). — Am 3. VII, 1940 wurde ein Paar bei Kristinestad nistend angetroffen (HÖGLUND & NORDSTRÖM). OLSONI (1944) fand die Art bei Borgå.

PALMGREN vermutet, die Einwanderung sei eine Zugprolongation (LÖNNBERG 1934), die in Überbevölkerung der Population in den alten Nistgebieten wurzele. Es ist bemerkenswert, dass ein Teil der Vögel erst sehr spät das Nistgebiet besiedelt, wie die Beobachtungen auf Signilskär, in der Gegend von Enskär, und die Bestandesaufnahmen LEIVOS (1940) zeigen. Eine andere bedeutungsvolle Stütze der Zugprolongationstheorie ist der Umstand, dass die Zugrichtung der Art südwestlich ist (Ringfunde, SUNKEL, GROEBBELS, CREUTZ) und dass die Einwanderungsrichtung in Finnland deutlich NE ist. — Die Vergrößerung der Areale der Vögel in ihrer Zugrichtung könnte auch die bei gewissen Arten beobachtete Identität der Zug- und Einwanderungswege erklären, die sonst ohne Annahme der Tradition recht schwerverständlich wäre.

KLINGSTEDT (1939) hat versucht, die Phasentheorie UVAROVs über die Wanderungen der Heuschrecken auf die Verhältnisse in anderen Tiergruppen zu beziehen. Obwohl eine Analogisierung so wesensungleicher Tiergruppen wie Arthropoden und Vögel natürlich immer nur relativ sein kann, lassen sich gewisse äussere Ähnlichkeiten nicht bestreiten: bei *Locusta* folgt auf eine starke Populationszunahme mit folgender zunehmender Beweglichkeit der Heuschrecken die Entwicklung der Wanderphase, bei *Acrocephalus scirpaceus* ist nach der von PALMGREN gegebenen Deutung eine Prolongation des Frühjahrszuges die Ursache der Ausbreitungstendenz, eine Prolongation, die wahrscheinlich auf allzu grosse Bevölkerungsdichte in den alten Verbreitungsgebieten der Art beruht. Schon EKMAN (1920) hebt die Rolle der Übervölkerung bei der Ausbreitung des Höckerschwans in nördlicher Richtung hervor.

Der Bestandeswechsel von *Podiceps cristatus* und *Fulica atra*. Soweit meine Taxierungen ein Urteil erlauben, war die Bestandesgrösse beider Arten am Ende der 1930er Jahre ziemlich stabilisiert (vgl. Tab. 5 u. 6). Darauf deuten auch meine früheren nicht quantitativen Beobachtungen über *Podiceps cristatus* hin. Diese Stabilität ist in bezug auf die Art recht bemerkenswert, denn ihre jährliche Fortpflanzungsziffer ist in dieser Gegend sehr schwach (Kap. VI, S. 78). Es ist möglich, dass nur ein fortgesetzter Zuzug von Individuen aus anderen Gebieten den Rückgang der Population verhinderte.

Zur Beginn der 1940er Jahre trat ein Umschwung ein. Die Anzahl des Haubentauchers in den früher sehr dichtbevölkerten Kolonien ist im allgemeinen erheblich gesunken, und in dem Wiek Nr. 12 ist die Art sogar verschwunden. Noch schlimmer war es mit *Fulica atra*. Früher in mehreren Paaren in jedem seichten vegetationsreichen Wiek nistend, fand sich das

Tabelle<sup>1)</sup> 5. *Podiceps cristatus*, Paarzahlen 1936—44.

	1936	1937	1938	1939	1940	1941	1942	1943	1944
Wiek Nr. 1		4	7		7	8		1	1
» » 3		13	22	17	25	24	10	19	14
» » 7			6	10	4	9		8	8
» » 8			6	8	3	—		3	1
» » 9			8	10	12	10		8	11
» » 10			5	10	6	4		6	10
» » 12		14	27	20	11	3	5	—	1
» » 17	35	50	60	50	36	38	<10	4	23
» » 20		2	—?	—?	16	—	—	—	—
$\Sigma$		(110?)	141	ca.132	120	96		49	69

Tabelle 6. *Fulica atra*, Paarzahlen 1937—44.

	1937	1938	1939	1940	1941	1942	1943	1944
Wiek Nr. 1	—	—		1	—		—	—
» » 3	2	2	3	2	1	—	—	—
» » 7		4	4	2	—		—	—
» » 8		2	2	1	—		—	—
» » 9	2—6	6	5	3	1		—	2
» » 10	1	5	5	1	3		1	1
» » 12	2	1	2	1	—	1	—	—
$\Sigma$		20	21	11	5		1	3

Tabelle 7.

	IV. 6.	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
1939	14	35	80	75	+	+	+	+	+	+	+	+	10	+	+
1940			—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1943			—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—
	IV.21.	22	23	24	25	26	27	28	29	30	V.1.	2	3	4	
1939	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
1940	—	1	4	15	3	8	12	22	17	10	13	13	10	12	
1943	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	

Blässhuhn im Jahre 1943 nur in einem einzigen Wiek. Der Rückgang der Art spiegelt sich auch sehr deutlich in der Anzahl beobachteter Individuen wider, zum Teil Durchzügler, die im Frühling in einer früh eisfreien Meeresenge westlich von Lemsjöholm beobachtet wurden (Tab. 7).

In den Jahren 1939 und 1940 waren die äusseren Voraussetzungen für eine Konzentration des Blässhuhnes in der genannten Wasserenge sehr gut, da die übrigen Gewässer völlig eisbedeckt waren. Das Jahr 1943 wieder war

<sup>1)</sup> Eine leere Stelle bedeutet in allen Tabellen: keine Untersuchung.

mit den beiden übrigen nicht völlig vergleichbar, da die Küstengewässer von Anfang April an beinahe völlig eisfrei waren.

Da die klimatischen Verhältnisse der Sommer sich in den letzten Jahren nicht merkbar verändert haben dürften, muss man mit den kalten Wintern 1939—40, 40—41 und 41—42 in Nord- und Mitteleuropa als Kausalfaktor des Rückganges der beiden Arten rechnen. Der Bodenfrost ist wohl die Ursache, dass die *Phragmites*-Bestände mancherorts in den 40er Jahren fast verschwunden sind. Der Wiek Nr. 12 war der erste, wo der weite *Phragmites*-Bestand, der in etwa  $\frac{1}{2}$  m tiefem Wasser wuchs (ersichtlich im Abbildung 3, Tafel 6), vernichtet wurde. In den Jahren 1941 und 1942 hielten sich hier nur vereinzelte *Podiceps*-Paare auf, die aber kaum nisteten. Erst im Jahre 1944 waren die in geringer Wassertiefe wachsenden *Phragmites*-Bestände des Wiekes Nr. 3 völlig verschwunden, und die 27 Taucher, die hier zeitweise beobachtet wurden, hatten keine Nester und balzten sehr wenig. Im Wiek Nr. 7 gibt es (im Jahre 1944 bei der Niederschrift) noch einige Reste der vorjährigen, in einigen dm tiefem Wasser wachsenden *Phragmites*-Bestände, in den Wieken Nr. 1 und 8 war von ihnen nichts übrig, und das emporwachsende Rohr ist, wo es vorkommt, so licht, dass es nicht als Neststandort in Frage kommt. Die Überwachungsrohrliche, wo sich die Nester des Blässhuhns befinden, haben dagegen viel weniger gelitten.

RUTHKE (1942) findet, dass das Blässhuhn durch den Winter 1939—40 stark dezimiert worden ist. Im Berlinchener See nisteten früher 10—15 Paare, nach dem kalten Winter war die Art verschwunden. Fast gleich schlecht war es in einem anderen See. Dagegen hat NIETHAMMER (1942) keinen Rückgang des Blässhuhns beobachtet. PETERSEN hat den Bestand in einem Ort in Dänemark verfolgt. Hier nisteten früher 60 Paare, eine Anzahl, die nach dem ungewöhnlich kalten Winter 1940—41 nicht nennenswert vermindert war, die aber nach dem Winter 1942 auf nur 13 sank. — Was *Podiceps cristatus* betrifft, so habe ich keine Veröffentlichungen gefunden, die auf eine Populationsherabsetzung deuten könnten. Indessen hat stud. rer. nat. Eric Fabricius mir freundlichst mitgeteilt, dass die Art in der Gegend von Hangö im Jahre 1943 auffallend spärlicher als in irgend einem der 30er Jahre auftrat. Es scheint somit, als wäre die Erscheinung des Bevölkerungsrückganges der beiden Arten mehr als eine lokale Angelegenheit gewesen.<sup>1)</sup>

#### *Die Vogelfauna der inneren Schären.*

Das Schärenmeer SW-Finnlands steht bezüglich der Zahl der Landeinheiten ziemlich einzigartig in der Welt da; EKLUND (1931) führt die Zahl 17,354

<sup>1)</sup> Weitere Beobachtungen finden sich in einer Arbeit von DROST] & SCHÜZ (Vogelbewegung 1940 und 1941, Vogelzug XIII, 1942).

an. Die grossen Schwierigkeiten bei der Taxierung der Wasservogelfauna der bewaldeten Inseln haben gewöhnlich eine eingehendere Analyse der Vogelfauna unmöglich gemacht, was jedoch mit Hinsicht auf ihre qualitative und quantitative Vogelarmut nicht so viel bedeuten dürfte. Nur von den innersten Inseln liegen genügende quantitative Beobachtungen vor.

Physiognomisch wird die küstennahe Zone durch wenig ausgedehnte, von waldbewachsenen kleineren Inseln unterteilte Gewässer charakterisiert. Hie und da liegen walddlose kleine Felseninseln. Das Wasser ist selten mehr als 5 m tief und seine Durchsichtigkeit selten mehr als  $\frac{1}{2}$  m.

Die bewaldeten Inseln. Entscheidend für das Gedeihen besonders der Lariden auf den bewaldeten Inseln ist das Vorkommen walddloser Landspitzen. Gewöhnlich sind die Ufer recht niedrig, weiter nach dem Meere hin werden sie weit steriler und felsiger. Die *Phragmites*-Säume, die die Inseln in 1—2 m Tiefe umgeben, sind gewöhnlich sehr licht und auch die Ufervegetation ist selten üppig. Waldbildend ist hauptsächlich die Kiefer, auch die Fichte und Birke kommt vor. Um die Ufer herum wächst gewöhnlich ein Kranz von Erlen.

Betrachtet man das Gebiet, in dem sämtliche Inseln und walddlose Kleininseln taxiert wurden, als eine Probefläche der Vogeldichte der innersten Zone, so erhält man (vgl. S. 36) den ungefähren Wert 0,06 Paare/ha, was den vogelarmen *Colymbus*-Seen Ålands (PALMGREN 1936) nahe kommt. An diese erinnern auch gewisse Arten wie *Actitis hypoleucos*. Dagegen fehlt *Colymbus arcticus* als Nistvogel, und *Nyroca fuligula* ist auch auf den bewaldeten Inseln eine recht häufige Art.

Walddlose innere Schären und Felsen. Sämtliche walddlose Landeinheiten der ganzen inneren Zone wurden untersucht. Ein Teil von ihnen liegt schon an der Grenze der »mittleren Schärenzone«, worunter ich das Übergangsgebiet zwischen dem inneren und dem äusseren Schärenhof, mit kargen, felsige Kiefernwälder tragenden Inseln, verstehe. In bezug auf ihre Geomorphologie und Vegetation sind diese inneren Schären recht wechselnd. Eine Einteilung, die nicht zu kompliziert würde, aber gleichzeitig die ornithologischen Gesichtspunkte zu ihrem Recht kommen liesse, scheint kaum möglich. Die Felsen sind ja Mosaiken verschiedensten Typs und nicht etwa wie die Wald- und Seetypen sich selbst regelnde Systeme, die einem Gleichgewicht zustreben, und der Mehrzahl der Vögel bietet die Schäre ja auch nur einen Nistplatz, kein Nahrungsmilieu.

Zu der Kategorie der walddlosen Inselchen wurden auch aus praktischen Gründen einige von Lariden bewohnte kleinere Inseln mit felsigem Kiefernwald in der mittleren Zone gerechnet. Recht vegetationsreich sind einige niedrigere Kleininseln, die mit *Juncus*, *Elymus*, *Allium*, *Valeriana*, *Aster*, *Rumex*, *Triglochin*, *Plantago maritima* u. a. bewachsen sind. — Reich an

Vegetation, besonders Grasvegetation, sind einige grössere Schären mit Wacholdergebüsch und vereinzelt Erlen. — Andere Schären sind stellenweise mit vereinzelt Kriechwacholderexemplaren, Moosteppichen und Flechten (*Cladonia*) bewachsen. — Die völlig vegetationsfreien Kleininseln kommen nur als Nistplatz von *Larus canus* in Betracht.

Die Vogelfauna der waldlosen Felseninseln erinnert trotz grösseren Artenreichtums qualitativ sehr an die der bewaldeten. Die Dominanzverhältnisse sind aber, wie Tab. 4 (S. 27) zeigt, teilweise andere, besonders *Actitis hypoleucos* tritt auf den waldlosen Felsen stark zurück.

Die Vogelfauna der bewaldeten Teile der mittleren und äusseren Zone. Zeitmangel und Exkursionsschwierigkeiten verhinderten ein genaueres Studium dieser Bezirke des Schärenürtels, aber als Beispiel der ungefähren Zusammensetzung der Vogelfauna seien ein paar Bestandesaufzeichnungen angeführt:

1. Beobachtungen über sämtliche angetroffene Vogelpaare auf zwei Motorbootsfahrten, Juni 1938 und 1939 im mittleren Schärenhof von Rimito (Jahresmittel 55 Paare):

Prädominante:	Subinfluente:
Oidemia fusca . . . . . 43 %	Mergus serrator . . . . . 4 %
Anas platyrhynchos . . . . . 18 %	Bucephala clangula . . . . . 4 %
Somateria mollissima . . . . . 9 %	Rezedente:
Podiceps cristatus . . . . . 9 %	Nyroca fuligula . . . . . 2 %
Mergus merganser . . . . . 8 %	Uria grylle . . . . . 2 %

2. Geschützte Bucht zwischen Inseln mit marinem Laubwald; äusserer Schärenhof von Brändö. Jahresmittel 1938—39:

Oidemia fusca . . 15 Paare	Larus canus . . 1 Paar
Mergus merganser 2 Paare	Motacilla alba. 1 Paar

Die Charakterart ist somit *Oidemia fusca*. — Auch die Inseln Enskär und Storklyndan sind bewaldet, obwohl *Somateria mollissima* hier am Meeresaum völlig dominiert.

#### *Die Vogelfauna der Aussenschären.*

Im Schärenmeer verlaufen die Zonen nicht einmal in der Hauptsache parallel zur Küste, wie die ursprünglich von HÄYRÉN aufgestellten Zonen im Schärenürtel von Ekenäs. Vielmehr liegt der Iniö-Fjärd, der physiognomisch fast der HÄYRÉNSchen Meereszone oder genauer der von DU RIEZ in den Schären von Stockholm charakterisierten Kahlzone entspricht,

innerhalb von Gebieten vom Typ eines »mittleren« Schärenhofs. Auch Skiftet ist im W und E von bewaldeten Inseln umgeben. Der Wald der W-Seite ist z. T. von hainartigem Gepräge (Laubwiesen, A. PALMGREN), und diesem Gebiet entspricht am ehesten die marine Laubwaldregion von DU RIEZ.

Ist die Maritimität der Fj ä r d z o n e dank ihrer Lage innerhalb waldbewachsener Zonen auch weniger auffallend, so zeigten doch die Flora und Vegetation beinahe völlige Übereinstimmung mit der Meereszone. Beobachtungen über die Flora des Iniöfjärds, Skiftet sowie der angrenzenden Gebiete finden sich in den Arbeiten von BERGROTH, A. PALMGREN, EKLUND und LUOTOLA. Von Interesse ist, dass LUOTOLA die Übereinstimmung der Fj ä r d- und Meereszone als sehr gross bezeichnet, und sie zusammen als Aussenschären behandelt. Wir werden sehen, dass es jedoch ornithologische Unterschiede gibt.

Ein Schärentyp, dem Entsprechungen im inneren Schärengürtel hauptsächlich fehlen, sind die gewöhnlich hohen, teilweise mit felsigem Kiefernwald bewachsenen Inseln, auf denen gewöhnlich einzelne Paare, bisweilen aber auch grössere Kolonien von *Larus fuscus* nisten. Die waldlosen Schären sind zum Teil von bedeutender Grösse (einige ha) mit Zwergstrauchheiden (DU RIEZ), aber auch mit Teppichen von Moos, Flechten und Gras. — Die kleineren Schären (Kobben) sind teilweise vegetationsreich, mit Kräutern wie *Lythrum*, *Cochlearia*, *Matricaria maritima*, *Sedum telephium*, *Allium schoenoprasum*, *Rumex crispus*, *Valeriana*, *Angelica*, *Silene inflata* u. a. bewachsen, also eine ornithophile Vegetation. Bisweilen sind sie steriler, mit wenig *Sedum acre*-Vegetation. Sehr charakteristisch sind die Kiesbänke (»Örar«), mit reichlichen Beständen von *Elymus arenaria* und einer oft üppigen Ufervegetation. Hie und da gibt es auf den grösseren Schären Geröllmoränen, die in der Meereszone noch gewöhnlicher sind.

Ein Vergleich mit dem Vogelbestand der inneren waldlosen Felseninseln zeigt, dass nicht weniger als  $\frac{1}{4}$  der Arten neu sind: *Anthus pratensis*, *Arenaria interpres*, *Larus argentatus*, *Sterna macrura* (hat einmal im inneren Schärenhof genistet), *Stercorarius parasiticus* und *Uria grylle*.

Die Meereszone liegt nach dem Bottenmeere hin ungeschützt, und macht physiognomisch den Eindruck einer endlosen Wasserfläche mit wenigen zerstreuten Schären. Die zwei grössten Landeinheiten, Stor-Klyndan und Enskär, tragen marinen Laubwald. Die kleineren Inseln sind im allgemeinen infolge Brandung und Wind vegetationsarm, die Vegetation der grösseren erinnert an die der Fj ä r d z o n e. Erschöpfende Vegetationsbeschreibungen werden von LUOTOLA gegeben.

Unter den prädominanten Arten der Meereszone ist eine, *Alca torda*, exklusiv. Ausserdem wurden *Anthus spinoletta littoralis* und *Nyroca marila* nicht in der Fj ä r d z o n e angetroffen, deren Vogelbestand am ehesten als eine weniger marine Übergangsform nach demjenigen der Meereszone zu betrachten ist.

Faunistisch bemerkenswert ist das Nisten von *Nyroca marila* sowie die Häufigkeit von *Hydroprogne tschegrawa*, eine Art, die wahrscheinlich ihr häufigstes Vorkommen in Finnland nächst der Helsingforsger Gegend (BERGMAN 1939) im Enskärgebiet hat (vgl. jedoch FORSIUS 1932 a, AHLQVIST & FABRICUS). — Ein Vergleich meiner Untersuchungsergebnisse mit der Vogelfauna der übrigen quantitativ untersuchten Teilgebiete im Schärenmeer (eine Übersicht hat GRENQUIST 1942 gegeben) zeigt, wie rein lokal die Variationen der Dominanzwerte meist sind. In den Aussenschären SW-Finnlands gibt es also keine deutlichen ornithofaunistischen Regionen, nur ein Mosaik von Teilgebieten mit etwas variierender Zusammensetzung der Vogelfauna.

In der Praxis ist die Dominanz leichter zu bestimmen als die Abundanz und sie mag somit ihre Stellung als Hauptcharakteristikum der Vogelbestände weiter behalten. Die Dominanz der Arten auf den von mir untersuchten Biotopen wurde schon in Tab. 4 dargestellt. Einige Karten am Ende der Arbeit sowie im Text stellen typische Ausbreitungsbilder dar.

Die Abundanzwerte, soweit ich sie habe ermitteln können, erhellen aus folgenden Daten:

	Paare/km <sup>2</sup> Wasserfläche	Paare/km <sup>2</sup> Landoberfläche
Meereszone .....	6.5	292
Fjärdzone .....	4.9	479
Küstennahe Gebiete des inneren Schärenhofs (nicht Wieke) .....	5.7	
Wieke .....	166	
Küstennahe Gebiete des inneren Schärenhofs + Wieke .....	20.5	
Seen .....	64.6	

Auf Grund der zonalen Verbreitung kann die Vogelfauna des nördlichen Schärenmeeres in drei Hauptkategorien eingeteilt werden nach den pflanzenökologischen Prinzipien ALMQUISTS (1929, S. 397): Intrataeniaten = Arten, die die inneren Gewässer bevorzugen, Ubiquisten = im ganzen Schärenhof vorkommende Arten (NB! Ubiquität wird hier nicht in völlig demselben Sinn wie Euryökie verwendet, da eine Art, die auf einen einzigen, aber gleichmässig vorkommenden Standort beschränkt ist, in allen Zonen sehr verbreitet sein kann wie z. B. *Haematopus ostralegus*), Extrataeniaten = vorwiegend an die äusseren Zonen gebundene Arten.

#### Intrataeniaten

*Emberiza schoeniclus* subsp.  
*Motacilla flava* subsp.

*Acrocephalus s. scirpaceus* (Herm.)  
— — — *schoenobaenus* (L.)

Circus ae. aeruginosus (L.) <sup>1)</sup>	Podiceps c. cristatus (L.)
Anas p. platyrhynchos L.	— a. auritus (L.)
» c. crecca L.	Vanellus vanellus (L.)
» querquedula L.	Tringa glareola L.
» penelope L.	Actitis hypoleucos (L.)
» a. acuta L.	Numenius a. arquata (L.)
Spatula clypeata L.	Capella gallinago (L.)
Nyroca f. ferina (L.)	Larus r. ridibundus L.
Bucephala c. clangula (L.)	Fulica a. atra L.

*Ubiquisten*

Motacilla a. alba L.	Nyroca fuligula (L.)
Oenanthe oe. oenanthe (L.)	Sterna h. hirundo (L.)

*Ubiquisten,*

die nur im Schärengebiet angetroffen wurden.

Anser anser (L.)	Charadrius h. hiaticula L.
Oidemia f. fusca (L.)	» dubius curonicus Gmel.
Mergus m. merganser L.	Tringa t. totanus L.
Haematopus o. ostralegus L.	Larus c. canus L.

*Extrataeniaten*

Anthus pratensis L.	Larus f. fuscus L.
» spinoletta littoralis Brehm	» m. marinus L.
Nyroca marila (L.)	Sterna macrura Naum.
Somateria m. mollissima (L.)	Hydroprogne tschegrawa (Lepech.)
Mergus s. seriator L.	Stercorarius p. parasiticus (L.)
Arenaria i. interpres (L.)	Alca torda L.
Larus a. argentatus Pontopp.	Uria g. grylle (L.)

Im allgemeinen sind die Grenzen der verschiedenen Gruppen ziemlich scharf. Einige Arten verhalten sich jedoch in anderen Gebieten etwas anders als im Untersuchungsgebiet.

#### IV. Zur Nahrungssuche der Wasser- und Ufervögel.

##### *Das Tauchen der Schwimmvögel.*

Um einen Überblick über die Bedeutung des Tauchvermögens für die Biotopwahl der Vögel zu gewinnen, ist es nicht nur notwendig, die Grenzwerte desselben zu kennen. PALMGREN (1936, S. 55) empfiehlt Kartierung

<sup>1)</sup> Im Sommer 1944 wurde ein Paar dieser nicht früher im Schärenmeernistend angetroffenen Art im Wiek Nr. 7 (Vuotlahti, A s k a i n e n) beobachtet, und ein Nest, das allerdings leer war, am 9. VII. gefunden.

der Weidegründe der Arten in ihrem Verhältnis zur Tiefe und zur Vegetation, um eine quantitativ richtige Auffassung von der optimalen Tauchtiefe zu bekommen.

Es ist bekannt, dass die Tauchleistungen eines Vogels sich mit seinem physiologischen Zustand ändern (DEWAR). Die Vögel erwerben auch leicht die »Gewohnheit«, auf einer bestimmten Stelle zu tauchen, auch wenn diese nicht die einzige günstige in der Nähe zu sein braucht.

Es war somit nötig, ein ziemlich umfangreiches Beobachtungsmaterial zu sammeln, was sich nicht in einem so kleinen Gebiet vornehmen liess, dass seine Bodenfläche hätte vollständig kartiert werden können. Die Beobachtungen wurden mit ein paar Ausnahmen an einem kleinen Fjärd durchgeführt, wo der grösste Teil — wohl etwa  $\frac{3}{4}$  des Bodenareals — in 2–5 m Tiefe liegt, und wo die Maximaltiefe nach der Seekarte 6 m beträgt. Die Beobachtungen sind somit in bezug auf die einzelnen Arten vergleichbar.

Beobachtungen über die fraglichen Arten wurden früher von DEWAR (1924) und zwar im Süsswasser durchgeführt. GRENQUIST (1936) berücksichtigt besonders das Tauchen der Jungvögel und BERGMAN (1939) macht einige zerstreute Angaben. Leider war mir ein Teil des einschlägigen Schrifttums nicht zugänglich (TOWNSEND, DEWAR 1939).

*Nyroca ferina*. Nach DEWAR ist die gewöhnlichste Tauchtiefe sowohl bei dieser Art wie bei *N. fuligula* dieselbe, 0.9 m, dagegen soll die maximale Tauchtiefe dieser Art kleiner als die jener sein. Aus der Zusammenfassung NIETHAMMERS erhält man die gleiche Auffassung. PALMGREN (1936, S. 51) findet dagegen die Tafelente auf Åland in grösseren und tieferen Seen als die Reiherente.

Ich habe bei 15 verschiedenen Gelegenheiten die Tauchtiefe von *N. ferina* (gewöhnlich kleine Scharen) und bei 38 Gelegenheiten die von *N. fuligula* verzeichnet. Die Beobachtungen verteilen sich folgendermassen (Tab. 8):

Tabelle 8.

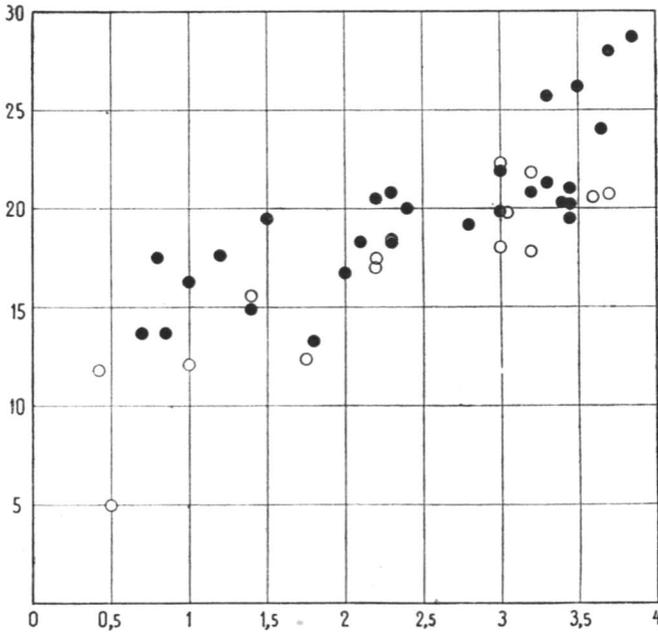
Tauchtiefe . . . . .	<100	100—200	200—300	300—400	400—500 cm	
<i>Nyroca ferina</i> . . . . .	13.4	20.4	13.5	46.8	6.7	} % der Fälle
» <i>fuligula</i> . . . . .	10.5	21.0	23.7	42.1	2.6	

Ein Unterschied in bezug auf die optimale Tauchtiefe lässt sich zwischen den beiden Arten nicht feststellen. Tiefen von über 4 m scheinen vermieden zu werden, trotzdem ein bedeutender Teil des Bodenareals (schätzungsweise  $\frac{1}{5}$ ) unter dieser Tiefe liegt.

*Nyroca fuligula*. Die Angaben DEWARs und NIETHAMMERS über die gewöhnlichste Tauchtiefe (0.9 m bzw. 2 m) liegen niedriger als meine. Die maximale Tiefe nach DEWAR 4.9 m, nach ROHWEDER (zit. nach NIETHAMMER)

6 m und Zeit 40—50 Sek. (DEICHLER, nach NIETHAMMER). Die Wahrscheinlichkeit, solche Spitzenleistungen zu beobachten, sind ja in einem seichten Gebiet sehr gering. Doch habe ich Tauchen in etwa 5 m tiefem Wasser beobachtet.

Die Verteilung der Tauchserien auf verschiedene Tiefen wurde schon oben



Diagr. 2. Zeit- (in Sek., Ordinate) Tiefe- (in m, Abszisse) Korrelation tauchender Reiher- (gefüllte Kreise) und Tafelenten (leere Kreise).

erörtert. Ein Vergleich der Zeit-Tiefe-Korrelation (time-depth correlation, DEWAR) der Arten (Diagr. 2) zeigt, dass die Tauchzeiten der grösseren Tafelente gewöhnlich unter denen der Reiherente liegen. Entscheidend für die Tauchzeit ist offenbar 1. die am Boden, 2. die auf dem Weg zu und von dem Boden verbrachte Zeit. Wegen des relativ geradlinigen Verlaufes der Zeit-Tiefe-Korrelation ist man berechtigt anzunehmen, dass dem Tiefenwert 0 m für *Nyroca juligula* etwa die Zeit 10 Sek. entsprechen würde, welche Zeit der Vogel somit im Mittel am Boden verbringen dürfte.

*Bucephala clangula*. Die gewöhnlichste Tauchtiefe nach DEWAR 0,9, Maximaltiefe 4 m (DEWAR) bzw. über 4 m (NIETHAMMER). LOW sah *Bucephala clangula americana* oft 2—6 Fuss tauchen. Nach NIETHAMMER ist Tauchen in 2—4 m Tiefe gewöhnlich in Salzwasser, und der Autor hebt hervor, dass das Tauchvermögen des ♂ grösser als das des ♀ sei. Dies ist recht be-

merkwürdig, und ich habe bei den anderen studierten Arten Ähnliches nicht beobachtet. Tab. 9 zeigt Tauchtiefe und -Zeiten nach Beobachtungen im Spezialgebiet.

Tabelle 9.

Geschlecht	Tiefe (cm)	Tauchzeit (Sek.)						
		0—5	6—10	11—15	16—20	21—25	26—30	31—35
♀	60	—	2	—	—	—	—	—
♀	60	—	1	2	—	—	—	—
♀	70	—	2	5	4	—	—	—
♀	70	—	4	17	3	—	—	—
♀	70	—	2	1	—	—	—	—
♀	80	—	1	3	1	—	—	—
♀	80	—	2	12	7	—	—	—
♀	80	—	—	2	2	—	—	—
♀	80?	—	—	2	—	—	—	—
♀	90	—	—	1	—	—	—	—
♂	100	—	—	3	1	3	—	—
	noch mehrere Serien							
♀	110	1	4	5	2	—	—	—
♀	110—150	—	—	11	16	3	—	—
♀	130	—	—	—	2	—	—	—
♀	150	—	—	1	2	4	—	—
♂ & Juv.	ca. 150	—	—	2	7	12	1	—
♂	205—230	—	—	—	3	2	—	—
♂ & ♀	250	—	—	—	—	—	2	—
♂	300	—	—	—	1	—	—	—
♂	360	—	—	—	—	—	2	2
♂	410	—	—	—	—	1	2	4

Die Serien des ♀ und des ♂ überschneiden sich zwar ein wenig, aber das Optimum des ersteren liegt offenbar unter 1 m, während das letztere unbehindert viel tiefer taucht. Man sieht auch äusserst selten beide Gatten gleichzeitig tauchen; welcher Gatte jeweils taucht, ist von der Tiefe abhängig.

*Oidemia fusca*. Längste Tauchzeit nach DEWAR 51 Sek., Maximaltiefe 24 Fuss. Die gewöhnlichste Tiefe (♀) soll nach demselben Autor 3.9—5.4 m sein. Nach BERGMAN (1939, S. 55) sieht man in der Helsingforscher Gegend die Samtenten vor der Nistzeit in 2—5 m tiefen Buchten im inneren und mittleren Schärenhof, aber sie nisten hauptsächlich weiter draussen nach dem Meere zu. Meine eigenen Beobachtungen über das Tauchvermögen der Art sind lückenhaft, ich habe ♀ in 1.2 m und sowohl ♂ wie ♀ in 7 m tiefem Wasser tauchen sehen.

*Somateria mollissima*. Die Angaben DEWARS und NIETHAMMERS über das Tauchen der Eiderente scheinen recht niedrig. Nach BERGMAN kommt

sie zwar gewöhnlich auf seichteren Stellen vor, aber grosse Jungvögel tauchten in 12—15 m Tiefe (Zeit bis 78 Sek.). Vgl. auch die Beobachtungen GRENQUISTS (1936, S. 21).

*Fulica atra*. Maximale Tauchleistung nach DEWAR 2.1, nach INGRAM & SALMON sogar 8 m (Zeit bis 27 Sek.). Diese Werte fallen wahrscheinlich weit oberhalb der Grenze des normalen. Die gewöhnlichste Tauchtiefe ist nach DEWAR 0.9 m und meine eigenen Beobachtungen liegen sogar darunter. Auch INGRAM & SALMON geben nur 6 Sek. als mittlere Tauchzeit an. Ich registrierte nur sehr kurzes Tauchen (bisweilen verschwanden die Vögel nicht vollständig unter dem Wasser) in weniger als 80 cm Tiefe (Tab. 10):

Tabelle 10.

Tauchende Individuen	Tiefe	Halb-tauchen	Tauchzeit (Sek.)									
			1/2	1	2	3	4	5	6	7	8	9
2	ca. 2 dm	7	4	6	2	1	1	—	—	—	—	—
11	einige dm	—	—	2	1	—	—	—	—	—	—	—
20	» »	—	—	1	9	9	3	—	—	—	—	—
13	» »	—	—	4	19	18	7	1	—	—	—	—
30	0.5 m	—	—	—	2	5	3	—	3	—	1	1
5	ca. 0.5 m	—	—	—	1	2	1	4	—	1	2	—

GLADKOW hat gefunden, dass das Eigengewicht des Blässhuhns auffallend niedrig ist im Vergleich mit den anderen Tauchvögeln, und will dies durch einen phylogenetisch späten Übergang zu dieser Lebensweise erklären. Sein schlechtes Tauchvermögen ist offenbar eine Folge des geringen spezifischen Gewichts.

Die *Anas*-Arten. Ganztauchen wurde nur bei einer Brut von *A. penelope* beobachtet (Tauchzeit einige Sek.).

*Podiceps cristatus*. Nach GROEBBELS (1932) war die Tauchdauer alter Haubentaucher bei der Nahrungssuche in der Regel etwa 30, mitunter bis zu 50 Sek. Bemerkenswert ist, dass das Maximum der von mir registrierten Tauchungen etwa eine halbe Minute war, und dass das Mittel weit niedriger ist (Tab. 11):

Tabelle 11.

Tauchdauer (Sek.) . . . . .	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Zahl der Beobachtungen ..	1	—	—	1	—	1	2	4	2	2	1
Tauchdauer (Sek.) . . . . .	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27
Zahl der Beobachtungen ..	1	1	—	7	1	—	2	—	—	—	1

Der Haubentaucher ist ja — und war es besonders vor den kalten Wintern Anfang der 40er Jahre — ein ausserordentlich zahlreicher Brutvogel in

dem Untersuchungsgebiet. Man muss somit wohl annehmen, dass die Nahrungszufuhr hier reichlich ist, was möglicherweise die geringe Tauchdauer erklären kann.

*Die Bedeutung der Tiefenverhältnisse für die Bodentaucher.*

Oben wurden die Beobachtungen über das Tauchvermögen einiger Arten mitgeteilt. Die Aufgabe ist jetzt zu untersuchen, ob die bei den verschiedenen Arten recht ungleiche Entwicklung dieses Vermögens die Biotopwahl der Vögel beeinflusst. Zunächst seien die Beobachtungen (in m ausgedrückt) übersichtlich zusammengefasst (Tab. 12):

Table 12.

	Maximaltiefe	Gewöhnlichste Tiefe	Minimaltiefe
Nyroca ferina .....	4.5	0.5—4	0.3*
» fuligula .....	6**	0.7—4	0.3*
Bucephala clangula ♂ ....	4.2	2—4.2	1
» » ♀ .....	2.5	0.5—1	0.3*
Oidemia fusca .....	7.2	< 7	?
Somateria mollissima .....	15***	< 10	?
Fulica atra .....	8****	0.2—0.7	—

\*DEWAR \*\*ROHWEDER \*\*\*BERGMAN \*\*\*\*INGRAM & SALMON

Die durchschnittliche Bodentiefe wird bekanntlich um so grösser und der Anteil des seichten Wassers um so geringer, je weiter man von der Küste zum offenen Meere gelangt. Leider sind die Seekarten nicht genügend genau, um einen vollwertigen Vergleich zu ermöglichen, die Karte der Meereszone hat nämlich eine andere Reliefeinteilung als die Karten der anderen Zonen, die ohne weiteres vergleichbar sind (Tab. 13):

Table 13.

Zone	Wasserfläche km <sup>2</sup>	Anatiden Paare/km <sup>2</sup> Wasserfläche	Bodenfläche < 8 m tief, %	Anatiden Paare/km <sup>2</sup> dieser Fläche
Seen .....	2.6	50	100	50
Wieke .....	2.2	46	100	46
Innerste .....	11.5	3	94	3
Innere-mittlere ....			41	
Fjärdzone .....	65	1.7	9	19
Meereszone .....	130	1.9	?	?

Ausser den Tiefenverhältnissen kommen auch die Nahrungsmenge und ihre Zusammensetzung sehr stark als ökologische Faktoren in Betracht. Über diese Verhältnisse sind wir durch die Bonitierungen SEGERSTRÅLES recht gut unterrichtet; die qualitative Zusammensetzung des Nahrungsmilieus interessiert uns hier allerdings nicht, da die Nahrung der Wasservögel erst recht ungenügend bekannt ist. Im folgenden seien die Werte SEGERSTRÅLES (1944) bezüglich die Menge der Kleintiere pro m<sup>2</sup> Bodenfläche zusammengefasst (Tab. 14):

Tabelle 14.

		Schärenzone gr/m <sup>2</sup>	Meereszone gr/m <sup>2</sup>
Gyttjaboden	Tvärminne . . . . .	(29) 50—81 (145)	18
»	Barösundsfjärden . . . .	56	48—57
»	Pellinge . . . . .	17—48	
Fucus-Bestände	Lemsjöholm (1939) . . . .	55	
»	Tvärminne (1928) . . . .	70	
»	» (1939) . . . .	123	39
»	Pellinge (1922) . . . . .	27	14

Die Bestandeswerte für 1 m<sup>2</sup> *Fucus*-Vegetation beziehen sich auf solche Stellen, wo diese vollständig deckend auftritt, was nach SEGERSTRÅLE (a. a. O., S. 23) in der Meereszone die Regel ist. Dagegen kommen in den geschützten Gewässern solche Areale nur fleckenweise vor, und SEGERSTRÅLE vermutet, die wirklichen Mittelwerte je m<sup>2</sup> *Fucus* seien hier nur etwa die Hälfte der oben angeführten. — Indessen ist es durchaus möglich, dass nicht die Mittelwerte, sondern die Tiermenge gewisser besonders produktiver Areale über das Gedeihen der Vögel entscheidet. — Die Nahrungsmenge der Kies- und Felsenböden liegt offenbar unter der des Gyttjabodens.

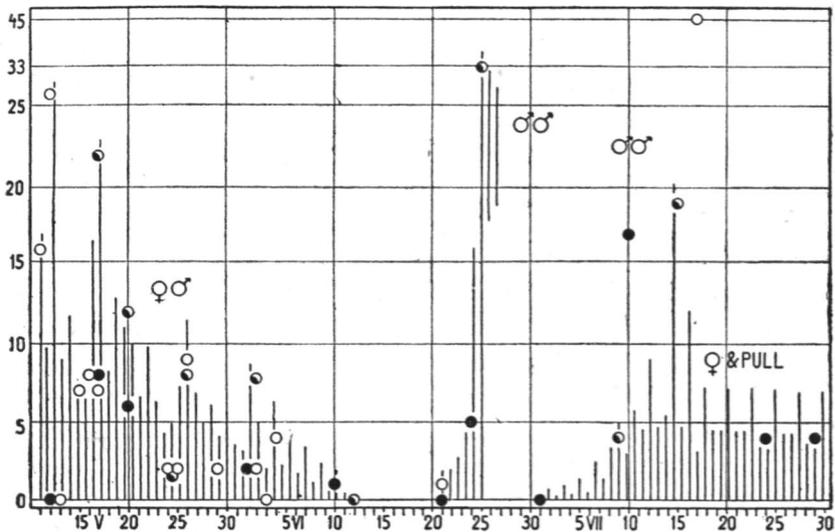
Die obere Grenze der *Fucus*-Vegetation liegt in der Meereszone etwa bei 1 m, in der Schärenzone weit höher, ihre untere Grenze bei etwa 8—10 m, also unter der Tauchtiefe der meisten Tauchenten. Die für die *Fucus*-Vegetation und Gyttjaboden erzielten Mengenwerte liegen einander sehr nahe.

*Nyroca fuligula*. Von den an unseren Ostseeküsten nistenden Süßwasseranatiden (vgl. PALMGREN 1936 und GRENQUIST 1938) verdient diese Art besondere Aufmerksamkeit. Die Salinität der Meereszone stellt ja kein Verbreitungshindernis dar (Kap. I). GROTE (1932) hat sogar gezeigt, dass die Süßwasservögel keineswegs die salinen Steppenseen Russlands vermeiden, und zur Zugzeit sieht man ja zahlreiche Süßwasservögel am Meeressaum rasten. Richtig ist sicher die Auffassung PALMGRENS, die auch GRENQUIST bestätigt hat, dass die *Fucus*-Vegetation eine bedeutsame Rolle als Nahrungs-

milieu der Anatiden der äusseren Zonen darstellt. Doch findet man auch innerhalb der Verbreitungsgrenze des Blasentanges in den Meerbusen der Ostsee zahlreiche Anatiden nistend, wovon sich Verf. auf einer Exkursion zusammen mit Herrn stud. rer. nat. G. Bergman überzeugen konnte. In der Gegend von Jakobstad nisteten nämlich *Mergus serrator* und *Oidemia fusca* besonders zahlreich.

Es muss auch unterstrichen werden, dass die Reiherente keineswegs zwei Maxima, in den Wieken und in der Meereszone, hat, wie die Studien SUNDSTRÖMS in den Schären von Ekenäs vermuten lassen. In der Meereszone tritt die Reiherente in meinem Untersuchungsgebiet verhältnismässig stark zurück. BERGMAN (1939) sah Reiherentenbruten von den äusseren Schären in der Richtung nach den inneren seichteren Gewässern schwimmen. Das ist wohl auch in der Regel so in der Fjärdzone, wo man sehr selten Bruten sieht. Dagegen verhindern wahrscheinlich die grossen Abstände der Meereszone einen solchen Biotopwechsel.

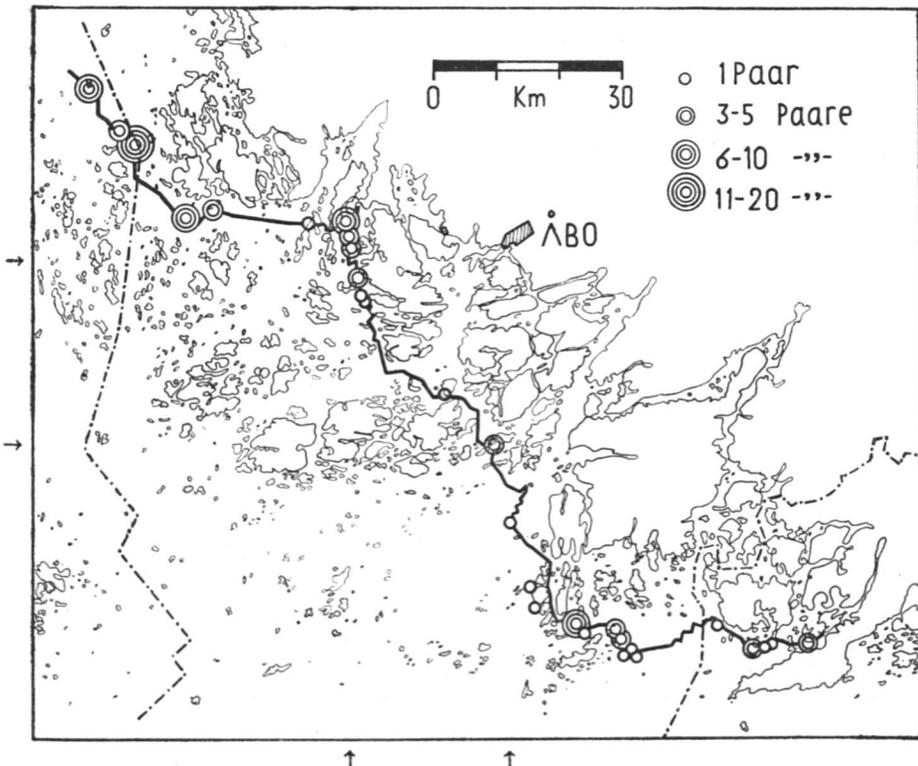
Im Hinblick auf die hohe Nahrungsproduktion des Gytjtjabodens wirkt die Seltenheit der Reiherente als Nistvogel der Wieke überraschend. Tatsächlich stellen sie das nahrungsökologische Optimum der Art im Schärenhof dar. Ich habe früher dargelegt, dass die Paare vor der Nistsaison hauptsächlich in wiekartigen Gewässern verweilen, um erst kurz vor dem Eierlegen



Diagr. 3. Die sommerliche Periodizität von *Nyroca fuligula* im Wiek Nr. 12. Halbgelbte Kreise = 1937, leere = 1938, gefüllte = 1939. Abszisse = Datum, Ordinate = Zahl der Individuen. Die Schraffierung deutet die ungefähren Aspekte der Paare, der ♂-Flüge und der Bruten an.

den Schärenhof in voller Ausdehnung zu besiedeln. Dieses Verhalten tritt auch klar in Diagramm 3 zu Tage, das die sommerliche Häufigkeitsvariation der Art in einem seichten Wiek (Nr. 12) darstellt. Während einer kurzen Zeit im Juni ist der Wiek völlig leer an Reiherenten. Nach dem Ausbrüten der Eier treten dort Bruten auf, die von kleinen Felsen herüber geschwommen sind, wo die Nester sich befinden. Man sieht auch Scharen von ♂♂, die sich, wenn auch recht unregelmässig, Ende Juni in den Wieken versammeln.

*Bucephala clangula*. Das Verhalten der ♂-Flüge nach dem Brutbeginn der ♀♀ scheint die Bedeutung des Tauchvermögens für die zonale Verbreitung der Schwimmvögel zu bestätigen. Während die Verbreitung der Brutpaare sehr intrataeniat ist — die Art ist ja ein Charaktervogel der seichten Wieke — ziehen sich die ♂♂, deren Tauchvermögen ja das der ♀♀ weit übertrifft, in die mittlere Schärenzone zurück, wo sie im Mai—Juni zu Hunderten zu finden sind. In der Fjärdzone wurden solche Schwärme ebenfalls beobachtet, ja einmal sogar vor Enskär in der Meereszone (13. VI. 1940 3 Ind.).



Karte 2. Relative Abundanz von *Oidemia fusca* während einer Segelfahrt 10.—15. VI. 1938 durch das Schärenmeer. Das Koordinatensystem begrenzt das Gebiet, wo die Ufer besonders hoch und steil und die Gewässer tief sind.

Die zonale Verbreitung von *Bucephala clangula* als Nistvogel spiegelt wahrscheinlich die Vorliebe der ♀♀ für seichtes Wasser wider. Doch ist ihr Aktionsradius nicht unbedeutend; ich habe ein ♀ regelmässig bis 1 km weit vom Nest fliegen sehen.

*Oidemia fusca*. Die zonale Verbreitung der Samtente wird deutlich durch die Karte 2 (S. 45) veranschaulicht — meine Bestandesaufnahmen beziehen sich dagegen hauptsächlich auf waldlose Biotope, wo die Samtente spärlich ist. In der mittleren Zone, wo man wohl gleichartige nistökologische Verhältnisse annehmen kann, nistet die Ente in denjenigen Gebieten auffallend selten, wo die Ufer hoch und steil sind, und das Wasser somit überhaupt tief ist, so besonders im Kirchspiel Nagu, wo die Strandfelsen oft fast lotrecht aus dem Wasser emporragen, und wo man beim Segeln ohne Gefahr sehr nahe ans Land gehen kann.

*Somateria mollissima*. Der geschickteste Taucher und zugleich der extra-taeniataeste Entenvogel, wenn man von der seltenen *Nyroca marila* absieht. Die nistökologischen Verhältnisse erklären kaum allein den Umstand, dass die äusserste Schärenzone »Eiderschärenhof«, die mittlere »Samtentenschärenhof« (WIBECK) ist. Die Schwärme der Jungvögel und ♂♂ verhalten sich ja bei den Arten gewissermassen verschieden, bei *Oidemia fusca* sieht man sie in einer Anzahl, die oft 100 übersteigt (Höchstzahl am 8. VII. 1936 400 ♂♂ & Juv.) in der Fjärdzone. In der Meereszone sah ich höchstens etwa 100 zusammen. Die ♂♂ von *Somateria mollissima* wieder suchen die Gewässer der Meereszone auf (z. B. 16. VI. 1940 300 Ind. bei Iso Hauteri). Die letzten verlassen die innere Zone Mitte Juni (14. VI. 1941 1 ♂). Jungvögel der Eiderente wurden in allen Zonen gesehen, seltener aber in den inneren.

*Fulica atra*. Die von der Art bevorzugten Gewässer sind ausnahmslos seicht, so dass oft grosse Areale Bodengytija bei Tiefwasser im Frühling entblösst daliegen. Ich habe wie PALMGREN die Weidegründe gewöhnlich mit *Chara* bewachsen gefunden.

Bei den fischfressenden Arten, *Mergus merganser* und *serrator* (vgl. auch SIIVONEN 1936, PALMGREN 1936), *Uria grylle* und *Alca torda* kann möglicherweise die Durchsichtigkeit des Wassers eine gewisse Rolle spielen. Nach dem Meere zu wird ja das Wasser klarer (Durchsichtigkeit in den Seen 0.1—0.5 m, in der inneren Zone etwa  $\frac{1}{2}$  m, in der Fjärdzone schon 2—6 m und in der Meereszone nach Atlas of Finland 5—8 m). *Alca torda* habe ich nie im Untersuchungsgebiet in den inneren Zonen, *Uria grylle* nur einmal, im Juni 1939, 5 km innerhalb der Grenzen des Nistgebietes gesehen. Sogar *Podiceps cristatus* scheint das trübste Wasser zu meiden. Sowohl Altvögel wie Bruten suchen ihre Nahrung zum grossen Teil ausserhalb der Wieke, ja sogar in der Fjärdzone habe ich am Ende des Sommers Bruten schwimmen sehen.

Zusammenfassend kann man also sagen, dass die ökologische Verbreitung der Tauchvögel in gewissen Fällen offenbar durch die Tiefenverhältnisse im Schärenhof beeinflusst wird (deutlichstes Beispiel wohl *Oidemia fusca*). Vor allem zeigt sich dieser Einfluss vor und nach der Nistzeit, wo die Vögel von den nistökologischen »Ansprüchen« unabhängig sind. Die Vögel sind somit biotopwechselnd, heterozön, (FRIEDERICHS 1930, S. 37) nicht nur wie alle Zugvögel in Anbetracht ihrer Jahresperiodizität, sondern auch im Verlauf eines Sommers. Tab. 15 gibt in vereinfachter Form eine Übersicht über den Biotopwechsel der Anatiden und *Podiceps cristatus*, wenn man die Paare, ♂♂ und Bruten berücksichtigt. Gleichzeitig stellt sie die unten zu besprechenden Nahrungsgebiete gewisser bemerkenswerterer Lariden dar.

Tabelle 15.

	Seen	Wieke (Küste)	Innere Zone	Mittlere Zone	Fjärd- Zone	Meeres- Zone
<i>Anas platyrhynchos</i>						
nistend.....	+++	+++	++	+	( )	+
♂♂ .....	++	++	++	+	+	++
<i>Nyroca ferina</i> nistend ..	+++	++	—	—	—	—
♂♂ .....	++	+	+++	—	—	—
<i>Nyroca fuligula</i>						
vor der Nistzeit ....	+++	+++	++	+	+	+++?
nistend .....	+++	++	+++	+++	+++	++
♂♂ .....	++	+++	+++	+++?	+	++?
Bruten .....	+++	+++	++	+	( )	+++?
<i>Bucephala clangula</i>						
nistend.....	+++	+++	++	( )	—	—
♂♂ .....	( )?	++	+	+++	++	+
<i>Somateria mollissima</i>						
nistend .....	—	—	+	++	+++	+++
♂♂ .....	—	—	—	—	—	+++
Juv. ....	—	—	+	+	++	+++
<i>Oidemia fusca</i> nistend ..	—	—	+	+++	+	++
♂♂ .....	—	—	—	++?	+++	+++
Juv. ....	—	—	—	—	+++	+++
<i>Mergus merganser</i> nistend	—	+	+	+++	+	( )
♂♂ .....	—	—	—	( )?	+++?	+++
<i>Podiceps cristatus</i>						
nistend.....	+++	+++	+	( )	—	—
Bruten .....	+++	+	+++	+	( )	—
Laridae, Nahrungsgebiet						
<i>Larus ridibundus</i> .....	++	+++	+	( )	—	—
—»— <i>argentatus</i> .....	—	+	+++	+++	++?	+++?
—»— <i>fuscus</i> .....	—	+	+++	+++	++?	+++?
—»— <i>marinus</i> .....	—	+	+++	+++	++?	+++?
<i>Hydroprogne tschegrawa</i>	—	+++	( )	( )	—	+

*Nahrungsstreifzüge der Lariden.*

*Larus marinus.* Die von der Mantelmöwe von den Nistfelsen bis zu den Küstengewässern zurückgelegten Wegstrecken sind oft in je 10 km zu messen. Die Zahl der Nistplätze in der mittleren Schärenzone oder sogar in der Fjärdzone ist sehr klein. Die Möwe ist jedoch z. B. in der Gegend von Lemsjöhölm (an der Küste) ein täglicher Gast; z. B. im Sommer 1937 wurde sie hier im Mittel jeden dritten Tag verzeichnet. Die Mantelmöwe besichtigt gern Reusen und soll hierbei den Fischern Schaden zufügen; auf Plätzen, wo man Strömlinge zum Trocknen ausbreitet, um sie später zu Fischmehl vermahlen zu lassen, wird sie vielleicht nicht so oft wie *L. fuscus* und *argentatus* gesehen. — Im Hafengebiet von Åbo sah ich mehrmals Mantelmöwen (vgl. auch BERGROTH & BRUUN & FREDRIKSSON).

*Larus argentatus* hat ungefähr dieselbe zonale Verbreitung wie *L. marinus* und ist von den Nahrungsvorräten der inneren Zone gleich abhängig (17. V.—15. VII. 1937 jeden dritten Tag in der inneren Zone verzeichnet). Die Silbermöwe kommt hier sehr oft auf Stellen, wo Strömlinge getrocknet werden, vor. Seitdem diese Wirtschaftsform infolge des Krieges aufgehört hat, wird der Vogel bedeutend seltener in der inneren Zone beobachtet. Im Hafengebiet von Åbo oft massenweise (8. VII. 1936 fast 100). Die Bedeutung der Kultur für die Art ist somit auch hier offensichtlich (vgl. BERGMAN über die Helsingforsger Gegend).

*Larus fuscus.* Die Nahrungsanalyse der Art (vgl. BERGMAN & FABRICIUS & v. HAARTMAN) zeigt, dass sie im Untersuchungsgebiet fast ausschliesslich fischfressend ist. Direkter Kulturabfall wie Papierstücke nur in geringem Ausmass, Beeren auch nur selten im Untersuchungsgebiet. Jungenräubereien wurden im Untersuchungsgebiet nicht festgestellt.

In den inneren Schären tritt die Heringsmöwe an den Plätzen, wo Strömlinge getrocknet werden, zahlreich auf (z. B. 21. V. 1937 120 Ind. auf einer Stelle). Der Abstand bis zu den nächsten Kolonien ist hierbei 10—25 km.

*Larus ridibundus.* Karte 3 veranschaulicht den Lebensraum der Lachmöwen des Untersuchungsgebietes zur Nistzeit. Die meisten Beobachtungen liegen im NE-Teil der Karte, wo die Ufer am seichtesten sind. Die innersten Wieke liegen jedoch offenbar ausserhalb des Aktionsbereiches der Möwe. Im Frühling, wenn die Gewässer noch teilweise eisbedeckt sind und auch später, halten sich die Lachmöwen fast ausschliesslich in den Wieken auf, und besiedeln erst später die Schären.

In dem Lachmöwenstamm wurde eine grosse Sterblichkeit beobachtet, und ich fand Dutzende von toten Möwen (auch einige tote *L. argentatus*, *marinus* und *fuscus* wurden gefunden). Ob dies auf das Verzehren vergif-

teter Strömlinge, die als Ausrottungsmittel gegen die Krähen verwendet werden, oder auf irgend einer anderen Ursache beruht, lässt sich nicht mit Sicherheit entscheiden.

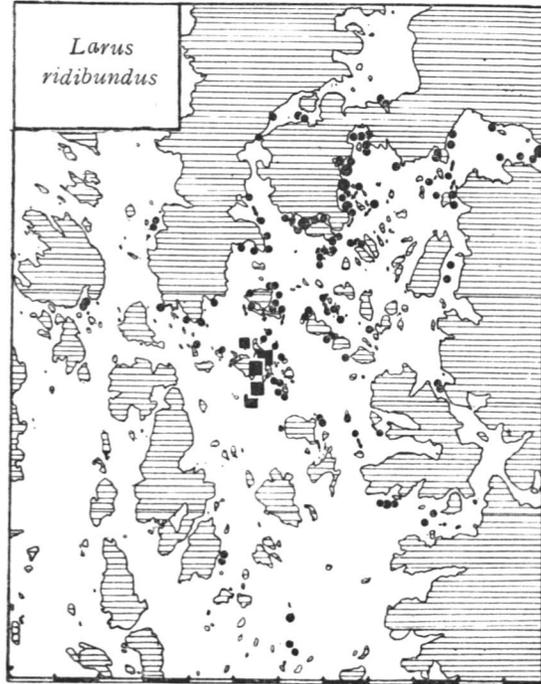
*Hydroprogne tschegrawa.*

Die Nahrung wird vorwiegend in den küstennahen Gewässern gesucht, was auch in anderen Gebieten beobachtet worden ist (Schären von Stockholm, BERG 1925, Hangö, AHLQVIST & FABRICIUS, Barösund—Helsingfors, BERGMAN 1939, Ingå nach eigenen Beobachtungen Anfang August 1938; vgl. auch KIVIRIKKO. Nur KREUGER ist entgegengesetzter Ansicht). Infolge des bedeutenden Abstandes bis zum nächsten Nistgebiet (Gegend von Enskär?) wurde die Raubseeschwalbe nur vereinzelte Male zur Nist-

zeit in der inneren Zone angetroffen (insgesamt nur 4 mal). Dagegen erscheint sie hier Ende August als regelmässiger Gast in den eutrophen Wicken.

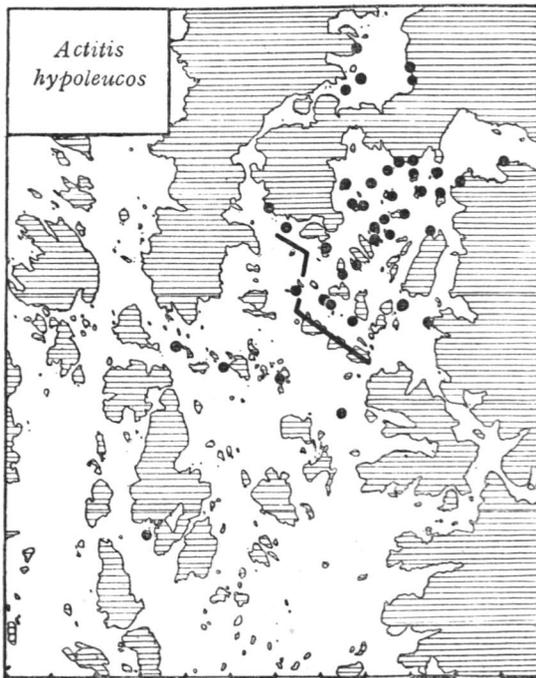
Im Gegensatz zu den oben genannten wurden einige andere Lariden nicht auf längeren Streifzügen ausserhalb des Nistgebietes angetroffen: *Larus canus*, *Sterna hirundo* (festgestellte Flugstrecke vom Nist- zum Nahrungsplatz 5 km, fischt hauptsächlich nahe am Ufer, etwa 90 % von über 100 registrierten Stosstauchungen der Art wurden < 20 m vom *Phragmites*-Saum festgestellt), *Sterna macrura* (nicht in der inneren Zone gesehen) und *Stercorarius parasiticus* (nur am 27. VI. 1941 in der inneren Zone beobachtet).

Nebenbei möchte ich noch ein paar Watvögel nennen. *Actitis hypoleucos* ist ja stark intrataeniat (Karte 4), was sicherlich nicht nistökologisch bedingt ist (die meisten von mir gefundenen Nester lagen im Walde unter Wacholder oder in Reisig bis 100 m vom Ufer). Wahrscheinlich sind es die sterileren



Karte 3. Lebensraum der Lachmöwen in Velkua zur Nistzeit. Vierecke: Nistplätze im Jahre 1937. Kleine Kreise: einzelne Beobachtungen, grössere Kreise: über zehn Beobachtungen. Sämtliche Beobachtungen beziehen sich auf das Jahr 1937 mit Ausnahme der beiden westlichsten. Im äussersten NE fängt der Lebensraum anderer Populationen an. — Masstab in km.

und felsigen Ufer der äusseren Teile der inneren Zone und der meeresnäheren Zonen, die verbreitungseinschränkend wirken. In den Schären von Jakobstad, wo die Ufer überall steinig und niedrig sind, trafen G. Bergman und Verf. die Art mehrmals an. — In den seichten Wieken sieht man die



Karte 4. Die Nistplätze von *Actitis hypoleucos* im Untersuchungsgebiet (1935—1940). Die ganzgezogene Linie veranschaulicht die Grenze der dichtesten Bevölkerung und zugleich im grossen und ganzen den Übergang der wirklichen Innenschären in ein Gebiet mit zunächst mittlerem Schären-Charakter.

KRÄTZIG, LACK 1937 b, PALMGREN 1930, 1938, 1941, SUOMALAINEN, WEBER 1942). Es ist tatsächlich oft nicht leicht, weder durch die nahrungsökologischen Faktoren, noch durch den Neststand im engeren Sinne die topographische Verteilung der Vögel zu erklären. Eine gewisse Gefahr liegt allerdings darin, die oft schwerkontrollierbaren »psychischen« Faktoren als *deus ex machina* zu verwenden, (vgl. auch PALMGREN 1938).

Ein Beispiel der Rolle der Landschaftsphysiognomie für die Ansiedlung der Vögel bieten *Sterna macrura* und *Stercorarius parasiticus*, die sowohl auf

Art (auch ausserhalb der Nistzeit) nur selten.

*Haematopus ostralegus*. Nicht nistende Individuen sieht man recht oft auf Gytjaboden innerhalb des eigentlichen Verbreitungsgebietes. Auf Stellen, wo Strömlinge getrocknet werden, traten sogar kleine Scharen (bis zu 15 Ind.) auf.

## V. Nistplatz und Neststand.

*Die Bedeutung der Landschaftsphysiognomie für die Biotopwahl der Vögel.*

In den letzten Zeiten hat man immer häufiger die »psychischen« Faktoren als Erklärung für die Biotopwahl der Vögel herangezogen (SCHNURRE 1921, SUNKEL 1928, LORENZ 1932, VON VIETINGHOFF-RIESCH,

Fjeldheiden wie in den Schären am Meere nisten (PALMGREN 1938, S. 265). — Nach PORTENKO sind auch Küstenvögel ins Gebirge Ostasiens übergesiedelt.

Die Anforderungen der Schmarotzerraubmöwe an die Nistplatzumgebung können vielleicht an und für sich ihre extraterritoriale Verbreitung an den Küsten erklären; sie bevorzugt die grossen flachen Schären mit ausgedehnten Teppichen von Moos- und Flechtenvegetation, in der die unbedeutende Nestmulde angelegt wird. Das Fehlen solcher Schären mag auch die Ursache der Seltenheit der Art im Finnischen Meerbusen sein.<sup>1)</sup> — Der Fall *Sterna macrura* ist eine der alten Streitfragen unseres schärenornithologischen Schrifttums, die einer endgültigen Lösung zu trotzen scheint. Nach BERGMANS Untersuchungen (vgl. auch HORTLING 1921, SUNDSTRÖM, SUOMALAINEN 1939) sind die beliebtesten Nistplätze der Art 1. Kiesbänke, sog. »Örar«, 2. gewöhnlich flache kleine Kobben, »Klacke«, aus grauem, geadertem Felsgrund, wo das Nest in *Sedum acre*-Vegetation angelegt wird, sowie 3. Partien dieser beiden Typen, wenn sie als Mosaik zusammen mit anderen Typen vorkommen. SUOMALAINEN will die Vorliebe der Art für den erstgenannten Typ durch eine Reaktion auf die starke Lichtrückstrahlung des Kieses erklären.

Doch wird das Nest oft, wie ich mich im Untersuchungsgebiet habe überzeugen können, auf dunklen Kies gelegt, falls dieser nur vegetationsfrei ist. Gewöhnlich ist der dunkle Kies indessen schon so vegetationsreich, dass er den Anforderungen dieser Seeschwalbe nicht entspricht. Man muss BERGMAN darin recht geben, dass die Standorte der Art im inneren Schärenhof sehr zerstreut liegen. Es ist denkbar, dass die Nistplatzmöglichkeit mit Felsen eines besonderen Typs durch Selbstdressur assoziiert wird (»bedingter Reflex«). Eine andere Erklärung führt PALMGREN (1938) als möglich an: die Prägung der Jungen auf die Umgebung. Die Prägung auf den »Elternkumpan« wurde von LORENZ beschrieben, die Erscheinung hat aber keineswegs dieselbe Beachtung gefunden wie z. B. das angeborene Schema und ist noch der Untersuchung sehr bedürftig.

---

<sup>1)</sup> »Vergleicht man die Frequenz der Arten in zwei Gebieten, wo sich günstige Standorte in verschiedenem Grade darbieten, so findet man für mehrere Arten, zunächst für die selteneren, dass die Zahl der Fundorte in den beiden Gebieten nicht in derselben Proportion zu der Zahl der geeigneten Standorte steht. Vielmehr nimmt sie in stärkerer Progression als die Zahl dieser ab« schreibt A. PALMGREN (1925, S. 89), und EKLUND pflichtet dieser Auffassung bei, indem er von einem pflanzengeographischen Faktor grosser Tragweite spricht. Obwohl wir es hier sicher nicht mit einem einzigen Faktor, sondern mit einem Faktorenkomplex zu tun haben, zeigt doch das gleichartige Verhalten sowohl der Flora wie der Vogelfauna, dass es sich um ein wichtiges biogeographisches Grundgesetz handelt.

Ich möchte aber noch eine andere Erklärung heranziehen, nämlich ein die Ansiedlung auslösendes angeborenes Schema der Nistlandschaft. Bezüglich der Natur des angeb. Schemas — eine sehr bemerkenswerte Leistung neuerer Tierpsychologie — muss auf die etwas breitere Darstellung in Kap. VIII (S. 103) hingewiesen werden. Hier interessiert uns zunächst, dass das Ansprechen eines Schemas auf die Reize des Artenkumpans, wie LORENZ (1943) sagt, einen Spezialfall darstellt, sowie die von allen Forschern auf diesem Gebiete bestätigte Merkmalsarmut des Schemas. Fehlleistungen des Schemas sind daher sehr gewöhnlich und man könnte sich wohl keinen typischeren Fall denken als einen Vogel, dessen Ansiedlungstrieb durch ein Schema ausgelöst wird, das den flachen Weiten des Fjeldes angepasst ist, »fehlerhaft« aber auch auf die Weiten der Meereszone ansprüche (bzw. umgekehrt). Es ist auch denkbar, dass in der Gruppe der Extrataeniaten die Mehrzahl der Vögel wegen angeborener Schemata an die Aussenschären gebunden ist. KOEHLER hat neulich die Bedeutung angeborener auslösender Schemata für die Biotopwahl der Vögel unterstrichen.

Da das Schema keine Gestaltnatur hat<sup>1)</sup>, sondern die Einzelmerkmale desselben an und für sich auslösend sind, liessen sich auch die sonst schwervereinlichen Beobachtungen von SUOMALAINEN sowie BERGMAN und Verf. bezüglich der Anforderungen an den engeren Nistplatz zwanglos erklären. — Zur Entscheidung dieser Fragen wäre Ausbrüten von Küstenseeschwalbeniern in *Sterna hirundo*-Kolonien nebst individueller Kennzeichnung der Arten sehr nützlich.

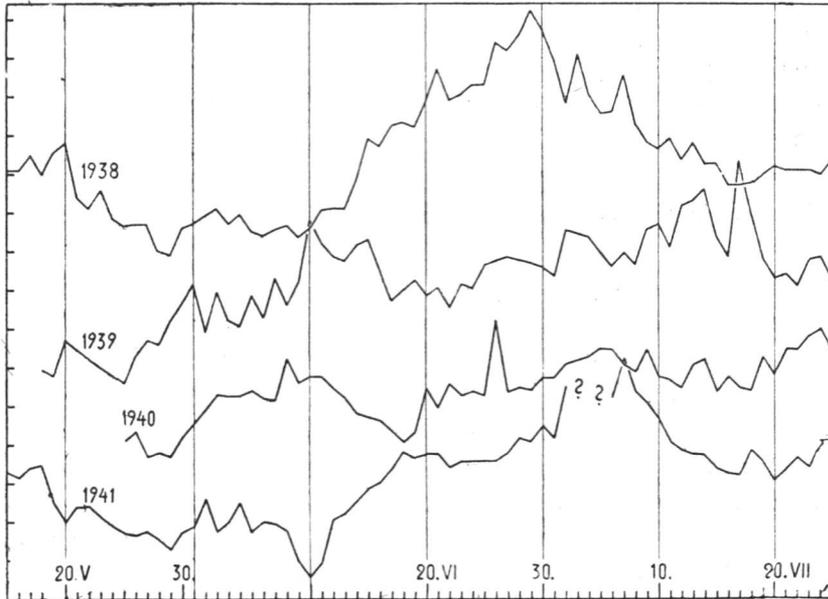
Falls das angeborene Schema sich in der Zukunft als massgebend für die Biotopwahl der Vögel erweist, ist damit natürlich nicht die Bedeutung etwa der Nahrungsverhältnisse widerlegt. Ein Schema, das auf Biotope mit vorteilhaften Nahrungsbedingungen anspricht, hat natürlich Selektionsvorteile, die für die Einbürgerung bzw. Ausmerzung der ihm zugrundeliegenden Gene entscheidend werden können. So sind die Gegensätze zwischen der Bedeutung der »psychologischen« Faktoren und dem nahrungsökologischen Komplex eben nur scheinbar.

#### *Nistplatz und Wasserstand.*

Es ist die Regel, dass der Wasserstand an unseren Küsten im Mai—Juni niedriger ist als etwas später. In normalen Jahren sind die Unterschiede nicht gross, aber sie können in besonderen Fällen ein solches Ausmass er-

<sup>1)</sup> Die optimalen auslösenden Reizkombinationen wirken vielmehr als »meristische« Totalitäten (im Sinne von KALLA, 1939, Personlighetens psykologi S. 28).

reichen, dass die Nester nahe der Uferlinie nistender Arten gefährdet werden. Überhaupt erscheint das Verhalten der Vögel den Uferzonen gegenüber in mehr oder minder hohem Grade bestimmt (GRENQUIST 1938, v. TÖRNE 1941). *Larus marinus* nistet gewöhnlich recht hoch über dem Wasserniveau, brütete



Diagr. 4. Die Wasserstandsschwankungen auf Runsala, 25 km östlich des Untersuchungsgebietes. Die Werte sind Maximalbeobachtungen je Tag. Abszisse: Datum, Ordinate: Grösse der täglichen Wasserstandsschwankungen; die Gradierung in dm. Nach GRANQVIST und PALMÉN.

aber im Sommer 1937 erfolgreich auf einem winzigen Felsen in der Fjärdzone gleich an der Wasseroberfläche. Die Nester von *Larus canus* liegen oft niedrig und der von *Larus ridibundus* bevorzugte Niststättentyp sind ja sehr niedrige vegetationsreiche Kleinfelsen. Im Untersuchungsgebiet waren diese Nistplätze allerdings recht selten, so dass ich keine überflutete Lachmöwennester fand.

Eine Darstellung der Wasserstandsschwankungen findet sich in Diagr. 4.

Die Nester von *Sterna macrura* scheinen oft so nahe an den jeweiligen Wasserspiegel gelegt zu werden (vegetationsfreie Kiesbänke!), dass sie später bei Hochwasser zugrunde gehen. 1938 waren die hydro- und meteorologischen Verhältnisse für die Küstenseeschwalbe verhängnisvoll. Fast alle Nester wurden so auf dem Geröll- und Kiesufer von Vähä Hauteri (Nr. 26, Meeres-

zone), die eine Siedlung von 30 Paaren beherbergte, überflutet. Die alten Vögel hielten sich zwar Ende Juni noch auf dem Nistplatz auf, aber nur 2 Neugelege wurden gefunden. Auf Kobben entgingen zwar die Nester dieser Gefahr, aber hier fielen die Jungen dem Niederschlag und rauhem Wetter zum Opfer, so dass ich bei Untersuchung von einigen Felseninseln über die Hälfte der Dunenjungen tot fand. Die Empfindlichkeit der *Sterna*-Jungen gegen das Wetter ist ja auch aus anderen Gebieten bekannt (NOLL 1943, TINBERGEN 1932). Die Brutkatastrophe im Jahre 1938 wurde auch in der Helsingforsger Gegend von BERGMAN (1939) wahrgenommen. — Wahrscheinlich als Folge des Fortpflanzungsunterschusses war die Paarzahl im folgenden Jahre ungewöhnlich niedrig, durch Vergleich der einzelnen Taxierungen bin ich zu folgenden Vergleichswerten der Populationsgrösse der Küstenseeschwalbe gelangt:

1937: Relat. Populationsgrösse	103
1938: » »	116
1939: » »	74
1940: » »	107

Die Paarzahl der Küstenseeschwalbe scheint im Gebiete abgenommen zu haben, denn HORTLING, der 1924 Enskär besuchte, fand eine Kolonie von 100—150 Vögeln, gegenüber nur etwa 20 Paaren nach meinen Beobachtungen 1939—40.

Infolge ausgeprägter Nistplatzeuryökie ist *Sterna hirundo* viel weniger an die ufernahen Bezirke gebunden. In den Jahren 1939—40 waren die Nester in folgender Weise über das Maximalwasserniveau während der Nistzeit verteilt (Tab. 16):

Tabelle 16.

Höhe (m) .....	—	0.1	0.2	0.3	0.4	0.5	1—9
Nester im inneren Schärenhof	1	1	4	7	3	2	20
» » äusseren »	—	—	1	—	—	1	4

Eben in diesen Jahren waren die Wasserstandsverhältnisse sehr vorteilhaft, und nur ein Nest ging verloren. Wären die Schwankungen gleich gross wie im Jahre 1938 gewesen, so wären dagegen 16 Nester im inneren Schärenhof überflutet worden. Dieses Jahr wurden tatsächlich auf dem Felsen Nr. 126 etwa die Hälfte aller nicht erneuerten Gelege überflutet. Allerdings mag dieser Nistplatz ungewöhnlich ungünstig für die Nester gewesen sein.

Eine Statistik über den Neststand von *Nyroca fuligula* in den Jahren 1938—40 zeigt, dass die auf den Verlandungsflächen der Wieke befindlichen Gelege viel ausgesetzter sind als die der Schären (Tab. 17):

Tabelle 17.

Höhe über dem Maximalwasserstand während der Nistzeit (m)	—0,5—0	0—0,5	0,5—1	1—9,5
Wieke (5 Nester) . . . . .	80 %	20 %	—	—
Innerer Schärenhof (161 N.)	4.4 %	25.8 %	15 %	54.8 %
Äusserer » (63 N.)	—	15.8 %	17.6 %	66.6 %

Die Gelegeverluste infolge Überflutung wechseln von Jahr zu Jahr, obwohl die Ziffern wegen geringer Beobachtungszahl mit Vorsicht zu lesen sind: 1938: 14 %, 1939: 2.6 %, 1940: 3.8 %, 1941: 17,4 % (von steigendem Wasser in Pfützen überflutete einberechnet).

Die aktuelle Rolle des Wasserstandsfaktors für die topographische Verteilung der Vögel ist wahrscheinlich nicht gross, aber es ist möglich, dass er die relative Seltenheit von *Nyroca fuligula* als Nistvogel an den Wieken mit veranlasst. Ein anderer negativer Faktor ist hier ja das Abweiden der Wiesen. — Das Fehlen von *Colymbus arcticus* als Nistvogel an den Küsten des baltischen Gebietes (Ausnahmen von KRANCK und HANNERZ genannt) will PALMGREN (1938) eben durch den Einfluss der Wasserstandsschwankungen erklären. In den Seen sind diese ja denen des Schärenhofes entgegengesetzt, indem das Wasserniveau hier gewöhnlich im Verlauf des Sommers sinkt.

#### Zur nistökologischen Analyse zweier Anatiden.

Das Anatidennest liegt ja gewöhnlich gut geschützt — sei es in einer Nisthöhle oder in üppiger Vegetation. Auf den kahlen Schären aller Zonen sind die Nistgelegenheiten stellenweise verhältnismässig schlecht. Dennoch haben sich hier eine ganze Reihe von Arten — auch solche des Süsswassers, die sonst an vegetationsreichen Seen oder Wieken nisten, angesiedelt. Zu diesen Arten gehört wahrscheinlich auch *Nyroca fuligula*, die im letzten halben Jahrhundert sich stark im Schärenhof vermehrt hat. LÖNNBERG vermutet, es habe eine Einwanderung der Art von den Seen Zentralasiens stattgefunden (vgl. auch SCHÜZ 1941). Dagegen ist die Eiderente ein typischer Repräsentant der Meeresvögel, obwohl sie auch in den inneren Zonen vorkommt, früher nach Mitteilung meines Vaters sogar häufiger als jetzt (Einwirkung der Jagd?). Der Neststand der beiden Arten in seinem Verhältnis zur Nahumgebung wird unten erläutert (Tab. 18 und 19).

Zur Standortskategorie »Reiser und Gebüsch« gehören vor allem *Juniperus*-Gebüsch, aber auch kleine Kiefern, *Empetrum* usw. Die Kategorien Kräuter und Gras (Halbgras einberechnet) bedürfen keiner weiteren Erklä-

Tabelle 18. *Somateria mollissima*.

	Zahl der Nester	Reiser u. Gebüsch	Kräuter	Gras	Offen
Äussere Schären, bewaldet	22	77.8	—	9	13.6 %
» » waldlos	28	10.7	7.1	42.8	39.8 %
Innere » bewaldet	7	57	—	—	43 %
» » waldlos	6	33.3	16.7	33.3	16.7 %

Tabelle 19. *Nyroca fuligula*.

	Zahl der Nester	Reiser u. Gebüsch	Kräuter	Gras	Offen
Innere Schären . . . . .	171	42.4	14.4	24	19.6 %
Fjärdzone . . . . .	54	33.6	39.7	11.2	11.8 %
Meereszone . . . . .	17	—	41	30	30 %

rung, dagegen sind die »offenen« Nester eine wenig einheitliche Gruppe. Sehr oft wird das Nest in einem Felsenwinkel angebracht, und kann so vor Sicht geschützt sein, ja ich habe sogar Reiherentennester in Höhlen unter hervorragenden Steinen gefunden, so dass der brütende Vogel kaum zu sehen war (Vorstufe des Übergangs zum Höhlenbrüten).

Wenden wir uns zuerst der Eiderente zu, so finden wir, dass die Gebüsch auf den waldlosen Schären stark an Bedeutung verlieren. Dies wird zum Teil durch Nestlage in Kräutern bzw. in Gras- (Halbgras-)Vegetation kompensiert. Die Zahl der offenen Nester wächst (im äusseren Schärenhof), was grösstenteils darauf zurückzuführen ist, dass die Nester auf Bänke angespülten Tanges gelegt werden. Die Vorteile dieser Nestunterlage ersetzen sozusagen das Fehlen der Vegetation, und dies Substrat ist sehr geschätzt sowohl von der Eider- wie der Reiherente. Da die Vegetation der Tanghaufen oft reich ist, brauchen die Nester nicht immer offen zu liegen. Im inneren Schärenhof spielen die Bänke aus vorjährigem *Phragmites* fast dieselbe Rolle. Die Nistplatzwahl der Eiderente erlaubt die Schlussfolgerung, dass ihre zonale Verbreitung kaum nistökologisch bedingt ist.

In der Tabelle (19) über die Reiherente ist die zonale Verteilung der unter Gebüsch usw. gelegenen Nester besonders interessant. Im inneren Schärenhof, wo der Wacholder keineswegs besonders zahlreich auftritt, dient sie meist als Schutz des Nestes. Noch bemerkenswerter wird der Sachverhalt dadurch, dass solche Nester im grossen und ganzen nicht in den übrigen Teilen des Schärenürtels gefunden werden; BERGMAN (1939) weiss aus der Helsingforsger Gegend nichts von solchen Nestern zu berichten, und FABRICIUS nennt

aus dem Hangöer Gebiet nur ein Nest unter einem Wacholderstrauch. Auf Schären des Gullkronafjärdes (mittleres Schärenmeer) fand ich dagegen diese Nestlage sehr oft.

Um die Ökologie der Reiherente zu erklären, muss ich das Thema der zwei letzten Kapitel vorwegnehmen. Das Vorkommen von Lariden übt nämlich auf die Reiherente einen Reiz aus, sich auf dem Nistplatz anzusiedeln, ein Reiz, der unabhängig von der Erfahrung ist. Der Trieb muss als echte Soziabilität bezeichnet werden, und ist so stark, dass die Ente fast ausnahmslos solche Schären bevorzugt, die Laridennistplätze sind.

Als wahrscheinliche Erklärung des oben besprochenen regionalen Fehlens der Reiherentennester unter *Juniperus*-Gebüsch möchte ich nun, auf die Erklärung durch »Stammesgenossenschaften« oder »psychologische Rassen« verzichtend, folgendes erwähnen: 1. ist wohl der Wacholder auf den inneren Lariden-Nistplätzen in der Gegend von Hangö und Helsingfors verhältnismässig spärlich, 2. sind zwar Wacholderteppiche überall in den Aussenschären reichlich, aber auf Schären dieses Typs fehlen die Seeschwalben, in deren Kolonien die Ente am liebsten brütet — oder aber sie nisten nur auf vegetationsärmeren Landzungen, wo die Reiherentennester dann auch zu finden sind.

Die Nestlage auf Inseln ohne Lariden verhält sich zum ganzen Nestmaterial 1938—40 in der inneren Zone folgendermassen (Tab. 20):

Tabelle 20.

	Reiser u. Gebüsch	Kräuter	Gras	Offen
Sämtliche Nester (171) .....	42	14	15	29 %
Nester auf Nistplätzen ohne Lariden (23) .....	61	9	25	4 %

Es fällt einem sofort in die Augen, dass die Zahl der unter Sträuchern gelegenen Nester auf den Inseln mit Lariden niedrig, die Zahl der offenen Nester dagegen hoch ist. Dieser Sachverhalt scheint kaum in anderer Weise erklärlich, als dass die Lariden die Reiherente zum Besiedeln nistökologisch weniger zusagender Plätze verlocken. Wir haben es somit mit einem sehr deutlichen Beispiel der Bedeutung der inneren (psychischen) Faktoren für die Biotopwahl des Vogels zu tun (vgl. auch FABRICIUS 1937, BERGMAN 1939, v. HAARTMAN 1937) und man darf vermuten, dass die Reiherente ihre jetzige dominierende Stellung in fast dem ganzen Schärenhof grösstenteils diesem Sachverhalt verdankt.

Die schon genannte Armut an geeigneten Niststätten auf den Felsen ist wohl ganz wörtlich zu nehmen, denn man findet oft, dass Reiherenten sich in

vorjährigen Nestmulden ansiedeln. Die Spuren der alten Nestmulde können zwar positiv auf die Wahl der Niststelle einwirken, sind aber kaum an und für sich eine hinreichende Erklärung, da die Erscheinung so gewöhnlich ist. Es ist einwandfrei bewiesen, dass es nicht immer dieselben Vögel sind, die zurückkehren, und zwar erstens deshalb, weil die Niststellen oft erst nach einer Zwischenzeit von Jahren wieder besiedelt werden, zweitens darum, weil ich einmal *Spatula clypeata* in einem vorjährigen *Nyroca fuligula*-Nest und einmal *Anas platyrhynchos* in einem vorjährigen *Somateria mollissima*-Nest gefunden habe. Es ist auch möglich, dass das auf dichter besiedelten Nistplätzen überaus gewöhnliche Zusammenlegen mehrerer ♀♀ in demselben Nest zum Teil auf einer wirklichen Platznot beruht.

#### Bemerkungen über die einzelnen Arten.

Die Standorte der Vogelarten sind schon sehr lange in den Lokalfaunen beachtet worden, und über die Nester der Schärenvögel sind wir schon durch die Studien von SUNDSTRÖM, BERGMAN u. a. gut unterrichtet. Unter Hinweis auf diese Arbeiten beschränke ich mich lediglich darauf, die typischen Biotope der Arten im Umriss zu schildern.

*Larus marinus*. Gewöhnlich einsamer Nistvogel kahler Kobben. Zweimal im inneren Schärenhof, der eine Nistplatz war eine vegetationslose Kobbe (innere-mittlere Zone), der andre wieder ein niedriger Kleinfelsen (innere Zone), früher von *Larus ridibundus* und *Nyroca fuligula* besiedelt. Die Innenschärennatur dieses Platzes erhellt daraus, dass man von dort nirgends freien Horizont erblicken kann.

*Larus argentatus*. In den äusseren Teilen der Fjärdzone auf einigen kleinen Kobben nistend. In der Meereszone vereinzelt in *L. fuscus*-Siedlungen.

*Larus fuscus*. Einzelne Paare auf Schären mit lichten, felsigen Kiefernbeständen und Reiservegetation in den äusseren Teilen des inneren Schärenhofs. Das Nest liegt hier oft an einer Lichtung des Waldes, recht weit vom Ufer. In der mittleren Zone wird die Heringsmöwe auf solchen Inseln immer zahlreicher, und in der Fjärdzone werden schon Kolonien erheblicher Grösse angetroffen (Schäre Nr. 104 1936—37 etwa 20 Paare). In dieser und der Meereszone ausserdem zahlreich auf grösseren, waldlosen, mit Kriechwacholder und Moos bewachsenen Schären. Vereinzelt in allen Zonen auf kleinen Schären (fehlt aber in den inneren Teilen der inneren Zone).

*Larus canus*. Ubiquist, der auf allerlei Schärentypen, ja sogar winzigen Felsen vorkommt, gewöhnlich aber einzeln oder in sehr kleinen Kolonien.

*Larus ridibundus*. Nur einmal (1937 6 Paare) in wiekartiger Umgebung. Als Nistvogel der waldlosen Felsen trat die Möwe 1935 oder etwas früher auf. Diese Einwanderung schliesst sich der Tendenz der Art mancherorts in den Schären an (BERGMAN 1939, AHLQVIST & FABRICIUS et lit. *ibid.* cit., FREDRIKSSON). Dieselben Vögel scheinen bisweilen Nester verschiedenen Aussehens zu bauen. Im Jahre 1938 wurden die Gelege in 4 Nestern geplündert, von denen 3 aus mittelmässig und 1 aus wenig *Phragmites* gebaut waren. Bei der Neuanlage wurden sämtliche Nester aus sehr reichlichem *Phragmites* gebaut.

*Sterna hirundo*. Sehr euryök. Von 26 Nestern in der inneren Zone lagen 12 in kurzem Gras oder auf nackter Erde, 7 in Moos, 3 in *Sedum acre*-Vegetation, 2 in *Cladonia*, 1 auf Kies und 1 auf nacktem Felsen.

*Sterna macrura*. Wurde schon oben besprochen. Das wahrscheinlich einzige im baltischen Gebiet in der inneren Zone gefundene Nest (Felsen Nr. 140) lag auf nacktem Boden in einem kleinen Felsspalt. Früher war *Larus ridibundus* Nistvogel auf dieser Insel. Nur einige Hundert Meter davon nistete *Podiceps cristatus*.

*Hydroprogne tschegrawa*. Die Einwirkung der Art auf die Vegetation wurde schon (S. 9) besprochen. Es ist nicht völlig klar, ob die Vegetation in den Felsenritzen die Vorbedingung für das Auftreten der Art ist oder ob sie nur ganz sekundär ist. Grösste Kolonie 13 Paare.

*Stercorarius parasiticus*. Die Paare nisten nie nahe beieinander. Nest gewöhnlich in Moosteppich, aber bisweilen in völlig unbedeutenden Vegetationsfeldern (einige dm<sup>2</sup> *Sedum acre* oder Gras). Die Voraussetzung einer grösseren Population sind wohl doch Schären der S. 51 beschriebenen Natur.

*Oidemia fusca*. Obwohl die Art auch in üppiger Kräutervegetation der waldlosen Schären nistet, so sind doch ihr gewöhnlichster Standort die waldbewachsenen Inseln. Nester wurden mehrere 100 m vom Ufer gefunden (wie in den Stockholmer Schären nach WIBECK).

*Mergus merganser*. Wurde auch zweimal in Felsenspalten nistend angetroffen (einmal auf einer Schäre in der Fjärdzone).

*Anas platyrhynchos*. Die meisten Nester im Walde, oft an kleinen Tümpeln, oft auf Inseln der inneren Zone. Ein Nestfund in *Carex* und *Scirpus maritimus* in der eulitoralen Zone eines vegetationsreichen Wieks ist der einzige dieses Typs. Vereinzelt auf waldlosen Schären und auch bisweilen auf bewaldeten Inseln unter Kriechwacholder.

*Anas penelope*. Nistet an Tümpeln in den Wäldern sowie häufig auf waldbewachsenen Inseln unter Wacholdergebüsch. Ein Nestfund in kurzem Gras auf einem Felsen in der inneren Zone.

*Spatula clypeata*. Nestlage: dichte Wiesenvegetation der Wieke. Ziemlich oft auf den Inselchen (besonders der inneren Zone), wo das Nest in Gras, vereinzelt unter Kräuter gelegt wird, nie aber unter Wacholder.

*Podiceps cristatus*. Die Nester liegen gewöhnlich über 3—4 dm tiefem Wasser. Eirige Nester lagen auf kleinen waldlosen Felsen (vgl. Kap. VIII, S. 94), 2 dieser Nester waren aus *Fucus* gebaut.

*Uria grylle*. Die innersten Nistplätze waren einige hohe, zerklüftete Schären mit spärlichem Kiefernwald. Weiter nach draussen nistet die Grüllumme auch in kleineren Klüften und unter Steinen.

*Alca torda*. Die Kolonien sind recht gross, und die ziemlich vegetationsarmen Nistplätze werden durch ihren Dünger weiss. Fordert in dieser Gegend bedeutend tiefere Klüfte als die Teiste.

*Fulica atra*. Das Nest kann bisweilen in einem sehr kleinen Röhricht oder sogar in sehr kurzem, emporwachsendem *Phragmites* fast auf *Podiceps*-Art liegen. Ein Nest in *Scirpus tabernaemontani* war auch aus dieser Pflanze gebaut.

*Tringa totanus*. Bemerkenswert selten an den Uferwiesen, sehr häufig auf am liebsten nicht allzu kleinen Felsen mit Moorfragmenten im äusseren Schärenhof.

*Arenaria interpres*. Sehr konstant auf Felsen wechselnder Natur in der Fjärd- und Meereszone. Der Steinwölzer sowie *Uria grylle* und *Sterna macrura* haben fast dieselbe Verbreitung, indem sie alle bis zum innersten Teil des Iniöfjärdes vorkommen. *Stercorarius parasiticus*, *Hydroprogne tschegrawa* und *Larus argentatus* wurden dagegen erst in den äusseren Gebieten der Fjärdzone nistend angetroffen.

*Charadrius hiaticula*. Nistet auf einem Sandufer sowie auf Schären aller Zonen. *Ch. dubius*. Da die Sandufer selten sind, nisten auf diesem Standort nur 2 Paare. Darüber 1 Paar auf einem Felsen der inneren (mittleren Zone).

*Haematopus ostralegus*. Die meisten Nester liegen auf Stein- oder Kiesufern, aber von 16 Nestern lagen doch nicht weniger als 6 (von denen 2 am Gullkronafjärd ausserhalb des Untersuchungsgebietes gefunden wurden) auf nackter Erde oder in Moos.

*Numenius arquata*. Ausser auf den Uferwiesen wurde die Art während der Jahre 1936—40 6 mal auf Inseln der inneren Zone ohne Wiesen, und zwar auf 5 bewaldeten und 1 waldlosen angetroffen. Auf der letztgenannten Insel lag das Nest etwa 1 m hoch, einige Meter vom Ufer entfernt, in *Cladonia* und Moos, nahe einem vorjährigen *Sedum telephium*. Auf der Schäre Nr. 71 (Fjärdzone) nistete der Vogel offenbar im Jahre 1937. Auch früher wurde die Art — zwar nicht so oft — auf nichtversumpften Standorten angetroffen: von ROSENBERG (1930) und PALMGREN (1930) in felsigem Kiefernwald, von FISCHER auf Kiesbänken und TAXELL auf einer Schäre.

*Anthus spinoletta* und *pratensis*. Ich verzichtete gewöhnlich auf die Artbestimmung der Pieper; *A. spinoletta* wurde nur in der Meereszone gefunden. Die Seltenheit des Wiesenpiepers auf den Uferwiesen ist recht auffällig (nur an einem Wiek angetroffen).

Von den meisten hier nicht genannten Arten ist entweder nichts Besonderes zu erwähnen, oder sie waren so selten, dass ich mir keine richtige Auffassung von ihren Biotopanforderungen bilden konnte. Einige von ihnen wurden schon früher eingehender erörtert. Ein Verzeichnis sämtlicher nistenden Arten findet sich in Tab. 4 und S. 36—37.

## VI. Fortpflanzungsbiologische Beobachtungen.

### *Das Geschlechtsverhältnis der Anatiden.*

Ich konnte nur das »tertiäre« Geschlechtsverhältnis, d. h. bei alten Vögeln ermitteln. Das primäre und sekundäre Geschlechtsverhältnis (bei der Befruchtung bzw. vor vollendeter Individuenentwicklung) wurde mit Ausnahme des sehr genau studierten Haushuhns (CREW 1938) und einiger Artbastarde leider nur selten ermittelt. MC. ILHENNY (1937 und besonders 1940) fand bei Nestlingen von *Cassidix mexicanus* als Geschlechtsverhältnis 125 ♂♂: 287 ♀♀ (69,6 % ♀♀), WILLIAMS bei Nestlingen von *Agelaius phoeniceus* keine statistisch gesicherte Abweichung vom sog. mechanischen Geschlechtsverhältnis 1:1, nämlich 57 ♂♂: 62 ♀♀. Dagegen fand MC ILHENNY bei dieser

Art einen fehlersicheren Überschuss der ♂♂ (322 ♂♂: 98 ♀♀ = 76.7 % ♂♂). Diese Beobachtungen sind, wie WILLIAMS hervorhebt, signifikativ ungleich. Ich möchte hier nebenbei an die geographische Ausbreitung des »sex-ratio«-Gens von *Drosophila pseudoobscura* (DOBZHANSKY & QUEALE 1938) erinnern, die in homozygotischem Zustande nur ♀♀ entstehen lässt. — Weiter seien einige Angaben MAYRS (1939) genannt, die auf einen Überschuss der ♀♀ bei Jungen von *Accipiter* deuten. Es ist somit bisher keine einwandfrei gelöste Frage, ob das Überwiegen der ♂♂, das in der Vogelwelt — und besonders bei den gleich zu besprechenden Anatiden — so häufig ist, genotypisch oder durch den »Kampf ums Dasein« bedingt ist. Mrs. NICE hat zwar bezüglich *Melospiza* gezeigt, dass die ♀♀ stärker den Gefahren ausgesetzt sein mögen, aber so weit bekannt ist (vgl. die diesbezügliche Statistik MC. ILHENNYS), bringt das postembryonale Leben keineswegs umstürzende Veränderungen im Geschlechtsverhältnisse mit sich. — Das primäre Geschlechtsverhältnis der Vögel ist u. a. darum so ungemein interessant, weil die Theorie der geschlechtsgebundenen Lethalfaktoren als Ursache der bekannten Übersterblichkeit der ♂-Embryonen u. a. beim Menschen, möglicherweise durch Untersuchungen an Vögeln zu bestätigen ist. Diese sind ja heterozygotisch beim ♀ (und zwar gehören die untersuchten Formen dem XO-Typ beim ♀, vgl. MILLER 1938), und die X-gebundenen Lethalfaktoren müssen somit die ♀♀ ausmerzen.

Man kennt ja schon jetzt zahlreiche Mechanismen, durch die das Geschlechtsverhältnis 1:1 verschoben wird. Die meisten wurden bei *Drosophila* entdeckt (CREW 1937 nennt einige in seiner vorzüglichen Übersicht über die »sex ratio«). Ich möchte hier nur, da es sich um eine Gruppe mit weiblicher Heterogametrie handelt, auf die Studien SEILLERS über die Geschlechtsbestimmung des Schmetterlinges *Talaeoporia* hinweisen, wo es durch Kultur in verschiedenen Temperaturen gelingt, das X-Chromosom vorwiegend in den Polkern wandern oder im Ei bleiben zu lassen. Die Vögel sind zwar eigenwarm, aber die zufallsmässige Verteilung des X-Chromosoms braucht ja nur ein Spezialfall zu sein, der gerade bei der Körpertemperatur des Vogels nicht zutrifft.

Die Tabelle unten (Tab. 21) zeigt das Geschlechtsverhältnis der beiden bestuntersuchten Arten, *Nyroca fuligula* und *ferina*. Ich habe das Primärmaterial nicht variationsanalytisch behandelt, und zwar aus folgenden Gründen: 1. werden wahrscheinlich teilweise dieselben Individuen von Tag zu Tag notiert, und das Material ist somit kleiner als die angeführten Zahlen ausweisen, 2. kommen die Anatiden schon gepaart in der Gegend an<sup>1)</sup> und die

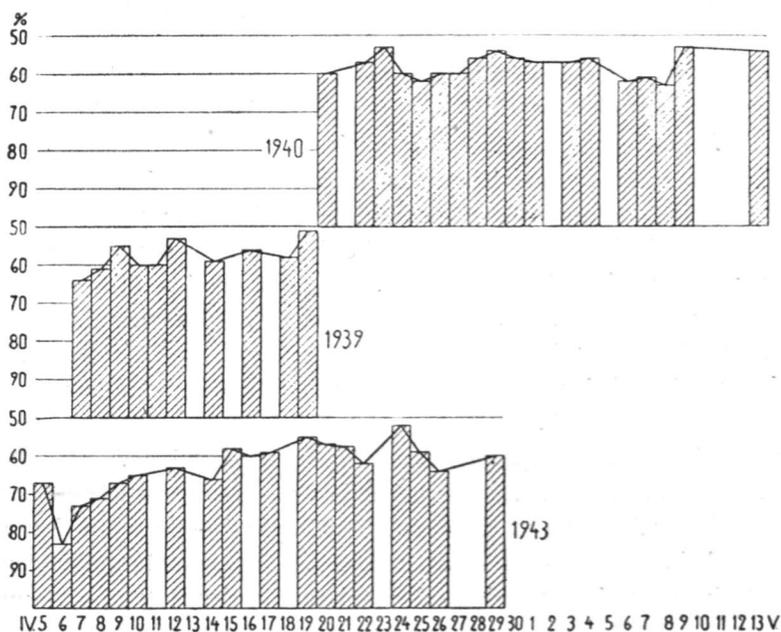
<sup>1)</sup> Dagegen sah ich *Podiceps cristatus* an den ersten Tagen einzeln, obwohl die Paarungszeremonien schon einige Tage nach dem Ankommen zu beginnen pflegen.

Verteilung der Geschlechter ist somit keineswegs zufällig, sondern in der Regel variiert nur der Überschuss des zahlreicheren Geschlechtes.

Tabelle 21.

		1937		1938		1939		1940		1941		1943	
		♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
N. fuligula	April — 10.V.	13	8	43	31	297	202	240	177	19	13	338	214
	♂♂:100 ♀♀ ..	163	100	139	100	147	100	136	100	146	100	158	100
	nach 10.V. ..	48	35	117	97	97	72	116	105	303	255		
	♂♂:100 ♀♀ ..	137	100	121	100	135	100	111	100	119	100		
N. ferina	April — 10.V.	7	3	20	15	82	29	69	32	25	17	62	17
	♂♂:100 ♀♀ ..	233	100	133	100	283	100	216	100	147	100	365	100
	nach 10.V. ..			41	14	39	16	2	2	50	18		
	♂♂:100 ♀♀ ..			293	100	244	100			278	100		

Zur Zugzeit ist der Überschuss der ♂♂ bei beiden Arten noch auffälliger. Die Hauptursache mag die besondere Zugordnung der Anatiden sein (vgl. FRIELING 1934, DATHE & PROFFT 1936, HUXLEY & BERT, FURNIS u. a.).



Diagr. 5. Zugordnung von *Nyroca fuligula* im Frühling. Abszisse: Datum, Ordinate: Geschlechterverhältnis (Prozentsatz ♂♂ der beobachteten Vögel).

Ich habe meine täglichen Notizen über das Geschlechtsverhältnis von *Nyroca fuligula* zur Zugzeit im Frühling in Diagramm 5 dargestellt. Die Zahlen sind mit einem ziemlich grossen Fehler der kleinen Zahlen behaftet, aber in den Jahren 1939 und 1943 überwogen die ♂♂ deutlicher zu Beginn der Zugzeit als später. Der Frühling 1940 war sehr verspätet und die Zugordnung der Vögel undeutlich.

Auf 100 ♀♀ kommen bei *Nyroca fuligula* zur Nistzeit im Mittel 121 ♂♂, bei *N. ferina* noch entschieden mehr. Der ♂-Überschuss der Anatiden ist eine allgemein anerkannte Regel (vgl. die Beobachtungen von BOASE, LINCOLN 1932, MC. ILHENNY 1934, 1937, 1940, LOW 1941, FRIELING 1934, DATHE & PROFFT 1936, MERIKALIO 1929 sowie während der Nistzeit FURNIS 1935, 1938). Eine Ausnahme von der Regel scheint *Somateria mollissima* zu sein (Tab. 22):

Tabelle 22.

	♂♂	♀♀	♂♂: 100♀♀		♂♂	♀♀	♂♂: 100♀♀
<i>Nyroca marila</i> . . . .	14	10	140	<i>Anas penelope</i> . . . .	17	13	131
<i>Mergus merganser</i>	136	103	132	<i>Spatula clypeata</i> ..	20	18	111
<i>Bucephala clangula</i>	147	116	127	<i>Oidemia fusca</i> ..	59	53	111
<i>Anas platyrhyn-</i> <i>chos</i> . . . . .	188	169	111	<i>Somateria mollis-</i> <i>sima</i> . . . . .	10	11	91

In diesen Zahlen sind mit Ausnahme von *Somateria mollissima* und *Oidemia fusca* ziehende Individuen einberechnet. — BERGMAN fand mehr ♀♀ als ♂♂ bei *Somateria mollissima*. Dagegen sollen nach ECKE (zit. nach NIETHAMMER) die ♂♂ überwiegen. Es ist möglich, dass die Jagd auf die Eidermännchen die niedrige ♂-Ziffer bei uns verursacht. Bei *Oidemia fusca* fand BERGMAN 15 ♂♂: 12 ♀♀, bei *Anas platyrhynchos* KUUSISTO 10 ♂♂:8 ♀♀ (beide Beobachtungen zur Nistzeit).

Nicht nistende Vogelindividuen.

Ausser den überzähligen geschlechtsreifen Individuen verdienen auch die noch nicht geschlechtsreifen oder aus anderen Gründen sich nicht fortpflanzenden Individuen einige Worte.

*Somateria mollissima*. Jungvögel, die nicht geschlechtsreif sind, sind bekanntlich zahlreich. *Oidemia fusca*. Nicht fortpflanzungsreife Individuen oft in grossen Schwärmen, z. B. während einer Motorbootsfahrt Nystad — Enskär Anfang Juni 1940 35 Paare, 3 überzählige ♂♂ und 100 + 25 + 5 Juv. *Nyroca ferina*. Von dieser Ente erschienen regelmässig (Beobachtungen Mai—Juni 1938—41) vereinzelte ♀♀ oder Juv. in den ♂-Flügen (auf 10 ♂♂ etwa 1 ♀-gleicher Vogel). *Bucephala clangula*. Nicht geschlechtsreife Individuen in kleinen Flügen

oder zusammen mit den ♂♂ (z. B. 10. VI. 1939 40 ♂♂ und 4 Juv.). Nicht voll ausgefärbte ♂♂ mit einer in Braun und Beige spielenden Farbe sieht man oft im Frühling. *Mergus merganser*. In einzelnen Flügen sieht man vor oder zur Nistzeit fast ausschliesslich ♀-gleichende Vögel (z. B. 1. VI. 1938 1 ♂ + 6 ♀-gleiche, 11. IV. 1943 2 ♂♂ + 8 ♀-gleiche). Die Zahl solcher Individuen ist jedenfalls klein, und der Überschuss an ♂♂, wie Tab. 22 zeigt, sehr ausgesprochen. *Clangula hyemalis* und *Phalacrocorax carbo*: einige nicht nistende Vögel wurden gesehen, jene Art in der inneren, diese in der Meereszone. Möglicherweise nistete ein Paar von *Clangula* i. J. 1939 irgendwo in der inneren Zone. *Podiceps cristatus*. Anfangs der 40er Jahre wurden die *Phragmites*-Bestände in mehreren Wicken vernichtet. Die Taucher hielten sich jedoch in den Wicken auf, aber ohne zu nisten (vgl. S. 32). Unter den *Lariden* sah ich bei *Larus marinus* und *Sterna hirundo* ein nicht nistendes Paar. — Von folgenden Watvögeln wurden wahrscheinlich nicht nistende Individuen wahrgenommen: *Vanellus vanellus* (vereinzelt), *Tringa totanus* (nur 1), *Numenius arquata* (recht oft), *Haematopus ostralegus* (oft). Bei *Alca torda* schliesslich ist die Zahl der nicht nistenden Vögel bekanntlich sehr gross, wohl gleich gross wie die Zahl der nistenden. Mitte Juli mausern sie so vollständig, dass einige das Flugvermögen verlieren (auf Schäre Nr. 16 15. VII. 1939 10—20 nicht flugfähige Individuen). BERTRAM & LACK & ROBERTS, die die Erscheinung der nicht nistenden adulten arktischen Vögel untersucht haben, wollen sie durch Einfluss der Eisverhältnisse erklären; ob hinreichende Gründe dafür vorliegen, ist allerdings unentschieden. Die Theorie von DARLING über die Ursachen des ausbleibenden Nistens der sozialen Vögel wird später (Kap. VIII) erörtert.

#### Die Balz von *Bucephala clangula*.

In hohem Grade verleiht die Balz der Schellente dem Seevogelleben der inneren Schären im Frühling sein Gepräge. Die Balzhandlungen des ♂ gehören ja zu den klassischen Beispielen der Paarungsspiele der Vögel. Auch ♀ führt Balzhandlungen aus (GUNN 1939, BERNHARDT 1940, GUGGISBERG), wobei es die Flügel flatternd ausbreitet (selten) oder mit halb offenem Schnabel Hals und Haupt senkrecht nach oben richtet (zeitweise fast täglich beobachtet). Ich habe den Balzlaut »goarr» beim ♀ verzeichnet, der rauh und tauchentenartig lautete. Den Knirr-Laut des ♂ habe ich auch beim fliegenden Vogel gehört (bei dieser Gelegenheit wurden keine anderen ♂♂ in der Nähe beobachtet); in Hinsicht auf den angeblichen Lautmechanismus bedarf aber diese Beobachtung noch der Bestätigung. Ausser dem lauten Knirr-Laut hörte ich auch in einigen zehn Metern Entfernung ein sanftes knirrendes rrr.

Das Balzen des ♂ (Nackenwerfen und Knirren) beginnt schon im September (1941 9. IX. wenigstens etwa 10 balzende ♂♂ in einem Schwarm von 600, 1943 3. IX. mehrere balzende in einem Schwarm von 400, 10. IX. und auch später wieder Balz verzeichnet). Bei Schellenten auf dem Frühjahrszuge ist das Balzen in vollem Gange. Nach BERNHARDT (1928) beginnt es in Deutschland im Februar, der Durchzug Januar—Februar geht truppweise vor sich,

aber zunächst ziemlich nach Geschlechtern getrennt. Low (1941) beobachtete dagegen bei der amerikanischen Schellente in NW-Iowa durchziehende Paare, aber keine Balz. — Die Balz hört, was recht bemerkenswert ist, nicht mit der Auflösung der Paare auf, sondern ich habe balzende ♂♂ noch in den grossen ♂-Flügen gesehen, die Ende Mai in der inneren Zone erscheinen (20. V. 1943 mehrere balzende ♂♂ in einem Schwarm von 20 ♂♂ und irgendein Juv.). Nach dem Beginn des Eierlegens sah ich noch ♂ mit grosser Intensität balzen. Am 24. V. 1943 wurde ein ♀ mit Jungen beobachtet, an die sich ein balzendes ♂ anschloss, vermutlich jedoch nicht der Gatte dieses ♀.

Am 12. V. 1940 sah ich ein einzelnes ♂ balzen, ohne dass irgend eine andere Schellente in der Nähe zu sehen war. Ich verzeichnete dies als Kuriosität; drei Jahre später, im Frühling 1943 zeigte sich indessen, dass das Balzen einzelner Schellenten ♂♂ eine ziemlich gewöhnliche Erscheinung ist, die mehrmals zu sehen war, wobei zu beachten ist, dass die meisten ♂♂ ja gepaart sind oder sich zusammen mit anderen Vögeln aufhalten.

In seiner Instinktanalyse hat LORENZ besonders den »Aktions«-Charakter der Triebhandlungen betont. Schon 1932 (S. 87) und später lenkt er die Aufmerksamkeit auf die sog. Leerlaufreaktionen: fehlt die normale Auslösung oder trifft sie zu selten ein, so sinkt der Schwellenwert der die Triebhandlung auslösenden Momente (durch Stauung eines Stoffes im Zentralnervensystem? vgl. auch die Untersuchungen v. HOLSTS), bis die Erbkoordination sogar ohne äussere Auslösung, im Leerlauf, ausgeführt wird. — Die Balzhandlungen gehören allerdings nicht zu denen, die im Leerlauf aufzutreten pflegen, »weil die adäquate Reizung meist schon eintritt, bevor die innere Stauung ein objektloses Abreagieren verursacht« (TINBERGEN 1940).

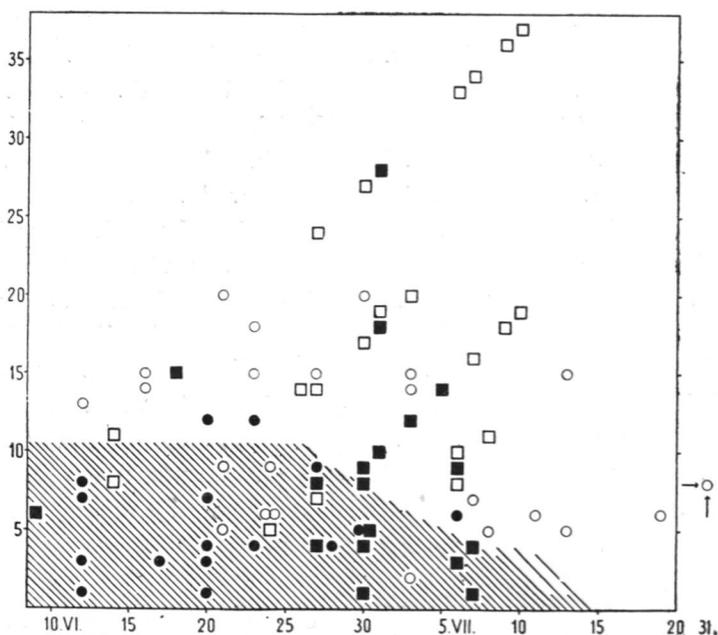
Auch bei den sog. Übersprungsreaktionen (KORTLANDT, TINBERGEN 1940) treten Erbkoordinationen ohne den adäquaten Reiz auf, und zwar vor allem beim »Drangüberschuss« in folgenden Situationen (TINBERGEN a. a. O., S. 36—37): 1. wenn im Tier zwei Triebe zur gleichen Zeit erregt werden, die antagonistisch sind, 2. bei zu plötzlichem Erreichen des Zieles, 3. beim Ausbleiben der notwendigen äusseren Reizung irgendwo in einer Handlungskette. Es leuchtet wohl ein, dass keine dieser Situationen in dem in Frage stehenden Falle vorliegt.

Die Schellente balzt, wie die obenerwähnten Beobachtungen zeigen, ausserordentlich oft und intensiv, und man muss somit annehmen, dass die innere Bereitschaft zur Ausführung der Instinkthandlung sehr stark ist. Beim Vorkommen überzähliger ♂♂ (vgl. S. 63) sind die Voraussetzungen des Leerlaufbalzens gegeben.<sup>1)</sup>

<sup>1)</sup> Es wäre interessant, in dieser Hinsicht das Verhalten ungepaarter ♂♂ systematisch zu untersuchen. — In einem neulich erschienenen Buch vertritt MELLQUIST die Auffassung, gewisse Balzhandlungen von *Philomachus pugnax* erfor-

*Die Beteiligung der männlichen Ente am Brutgeschäft.*

Die Frage wurde schon von ECKHARDT und SCHUSTER zusammenfassend behandelt. Über mehrere Arten gibt es Beobachtungen, die zeigen, dass sich die ♂♂ nicht nur in der Nestumgebung aufhalten, sondern sogar mit den Bruten gesehen werden. Diese Beobachtungen häufen sich — besonders in bezug auf *Anas platyrhynchos* immer mehr (BERT, JOURDAIN, LLOYD, MC. CULLOCH, OLDHAM, RUTHKE 1943, SERLE, STEINBACHER, v. TÖRNE 1942,



*Diagr. 6.* Das Verhalten der männlichen Reiherente zur Brutzeit. Abszisse: Datum, Ordinate: Tage nach dem Legen des ersten Eies der Gelege. Die gefüllten Kreise (1939) bzw. Quadrate (1941) beziehen sich auf Fälle, wo ♂ sich in der Nähe des brütenden ♀ aufhielt, die leeren Kreise oder Quadrate auf Fälle, wo es nicht anwesend war. Die Schraffierung bezieht sich auf 1939 und veranschaulicht den Umstand, dass das ♂ am Ende der Brutperiode früher die Nähe des Nestes verlässt. Weiteres im Text.

derten keine äussere Auslösung: »Inte heller ha lekarna något med uppvisning att göra, vilket framgår av att de utföras oavsett om honorna äro närvarande på lekplatsen eller inte. De äro helt ett utslag av hanarnas sexuella upprördhet och kulminera därför gärna i extasen, som är en så realistiskt genomförd kopulationsakt som gärna kan tänkas» (a.a. O., S. 60).

Wüst). Der Wert dieser Beobachtungen liegt darin, dass sie zeigen, dass die Anatiden ♂♂ eine grössere Anhänglichkeit an das ♀ zeigen können, als oft angenommen wurde. Sie stellen indessen eine Interessantheitsauswahl dar (vgl. WEINBERG 1913), die in bezug auf die Häufigkeit der Erscheinung recht nichtssagend ist.

Im folgenden beschränke ich mich hauptsächlich auf *Nyroca fuligula*, die Art, die ich am besten studiert habe. In Diagramm 6 werden meine Beobachtungen in den Sommern 1939 und 1941 dargestellt. Bei jedem Besuch auf einem Reiherentennistplatz wurde verzeichnet, ob das ♂ in der Nähe beobachtet wurde oder ob es dahin kam, als das ♀ das Nest verliess. Die Verhältnisse in den grossen Kolonien wurden in der wahrscheinlichsten Weise gedeutet. Die gefüllten Kreise bzw. Quadrate beziehen sich auf Fälle, wo das ♂ anwesend war. Die Anfangszeit des Brütens konnte zwar nicht im Diagramm zur Darstellung gebracht werden, doch gilt als Regel, dass das Brüten in den meisten Fällen etwa 8—11 Tage nach dem Legebeginn eingesetzt hat. Der Tag, wo das erste Ei gelegt wurde, wird im folgenden aus praktischen Gründen als 1-Tag (nicht wie logisch einwandfreier wäre, als 0-Tag) gerechnet. — Die Schraffierung bezieht sich auf das Jahr 1939 und veranschaulicht das Verhältnis, dass die ♂♂ am Ende der Nistzeit im Mittel kürzere Zeit in der Nestumgebung gesehen werden. Die Beobachtungen i.J. 1941 stützen zwar diese Annahme nicht, aber die diesjährigen Beobachtungen beziehen sich auf vereinzelte Nistplätze, die erneut besucht wurden, so dass das Material in dieser Hinsicht weniger aussagt. Man muss wohl annehmen, dass die freilich nicht sehr ausgesprochene Verschiedenheit im Verhalten der ♂♂ am Anfang und Ende der Brutzeit von der später stärkeren Schwarmbildung der ♂♂ beeinflusst wird, was die Auffassung stützt, die NIETHAMMER (1939, S. 430—431) ausdrückt, um die regionalen Verschiedenheiten im Verhalten der Stockentenerpel zu erklären:

Die Verschiedenheiten in diesem Verhalten mögen darauf zurückzuführen sein, dass die ♂ von einsam brütenden Paaren keine Gelegenheit zur Vergesellschaftung haben, während dagegen die ♂ von dichter beieinander wohnenden Paaren leichter vom ♀ abgelenkt werden.

Die Anhänglichkeit des ♂ an das ♀ klingt ja mit zunehmender Anzahl Tage nach dem Anfang des Eierlegens allmählich ab. Wenn meine Beobachtungen 1939 und 1941 zu Grunde gelegt werden, ergibt sich folgende Übersicht (Tab. 23):

Ein sehr markierter Sturz findet sich nach dem 12. Tage. *Die ♂♂ verlassen also in der Regel die Nestnähe zur Zeit des Bebrütungsbeginns.* Diese Regel wird allerdings nicht selten durchbrochen. Tab. 24 zeigt die Verhält-

Tabelle 23.

Tage nach Beginn des Eierlegens	% der Fälle, wo ♂ sich in der Nestumgebung befand	Tage nach Beginn des Eierlegens	% der Fälle, wo ♂ sich in der Nestumgebung befand
1—3. Tag	76 %	13—15. Tag	16 %
4—6. »	62 %	16—18. »	20 %
7—9. »	54 %	19—21. »	—
10—12. »	57 %	> 21. »	14 %

nisse in 3 Nestern auf dem Felsen Nr. 204 in der inneren Zone im Jahre 1941 (erster Tag des Eierlegens bzw. Brütens wie im Vorhergehenden als 1-Tag gerechnet).

Tabelle 24.

Tage nach Beginn des:	9.VI.	14.	18.	28.	30.	1.VII.	3.	5.	6.	7.	9.	10.
{Eierlegens	6	11	15	25	27	28			33	34	36	37
{Brütens	0	0	4	14	16	17			22	23	25	26
{Eierlegens			ca.	14	17	18	20		überflutet			
{Brütens			ca.	1	4	5	7					
{Eierlegens					9	10	12	14		16	18	19
{Brütens					0	1	3	5		7	9	10

Durch *Kursivdruck* sind die Tage hervorgehoben, an denen das ♂ beobachtet wurde. Der letzte Zeitpunkt, wo ♂ in der Nähe des brütenden ♀ gesehen wurde, ist mehr als ein halber Monat nach dem Bebrütungsbeginn. — Das Zusammenkommen des ♂ mit der Brut (HORTLING 1927, WÜST), mag eine Ausnahme darstellen. Aus meiner Erfahrung liegt nur ein solcher Fall vor, am 25. VIII. 1940. Als die Brut aufgescheucht wurde, verschwand aber ♂ allein, und es liegt keine Ursache zu der Annahme vor, dass es sich um den Ehegatten des ♀ handelte. Ich habe sogar fremde ♀♀ sich zufällig der Brut anschliessen sehen, einmal sogar ein Löffelentenweibchen zusammen mit ♀ & Brut der Reiherente.

*Bucephala clangula*. Ein paar Beobachtungen wurden schon im Zusammenhang mit der Balz des ♂ genannt. Beim Nestsuchen sieht man das ♂ dem ♀ folgen (vgl. CHRISTOLEIT). Wenn ♀ brütet, wird ♂ regelmässig bis zu 15 Tagen nach dem Brutbeginn in der Nähe gesehen (Beobachtungen an einem täglich studierten Paar 1938), was mit HORTLINGS (Ornitologisk Handbok) Angabe gut übereinstimmt.

*Spatula clypeata*. Man sieht das ♂ ziemlich ausnahmslos in der Umgebung des Nestes, auch nachdem das Brüten begonnen hat. Im Wiek auf Jänissaari hielt sich das ♂ 1937 wenigstens 1 Woche, 1938 wenigstens 11 Tage,

1941 wenigstens 9 Tage nach dem Brutbeginn in der Nähe des ♀ auf. (Brutdauer nach HEINROTH 22—23 Tage, doch kann das Brüten schon vor dem letzten Ei — festgestellt beim vorletzten von 10 — beginnen). Sogar an einem Felsen (wohl schlechte Nahrungsmöglichkeiten!), wo ♀ 10 Eier bebrütete, sah ich einmal das ♂, obwohl dies nicht die Regel zu sein scheint.

*Die Legezeit einiger Arten und darauf einwirkende Faktoren.*

Wie bereits erwähnt wurde, wohnte ich in der inneren Zone, deren Vogel-dichte gering ist, wo die Voraussetzungen zu einer Klärung der Legezeit und besonders ihrer Abhängigkeit von den äusseren Faktoren somit gering waren. Ich beschränke mich deshalb auf einzelne Arten.

*Einfluss des Eisfreiwerdens auf die Legezeit.* Die Bedeutung dieses Faktors für einige früh nistende Arten wurde schon von BERGMAN (1939) dargelegt. Um seine Wirkung vollständig zu klären, müsste man die Zugverhältnisse und die Besiedlung des Schärenhofes durch die Paare berücksichtigen. Falls die Eisbedeckung lange dauert, kommen nämlich die frühen Arten nicht direkt zu den Nistplätzen, sondern siedeln sich zuerst in einem offenen Sund W Lemsjöholm an, der infolge Wasserströmung schon Wochen bis Monate vor dem Schärenhof eisfrei wird. Verhältnismässig früh werden auch die inneren Teile der Wieke eisfrei, und die Paare von *Anas platyrhynchos*, *Bucephala clangula* und *Mergus merganser* können deshalb zerstreut in den Küstengewässern vorkommen, wenn man sich auf dem Eis noch ohne Gefahr bewegen kann. Unten seien einige Notizen über das Eisfreiwerden mitgeteilt:

1937: 18. IV. Ein Teil der Ufer eisfrei, man kann sich stellenweise noch auf dem Eis bewegen. — 21.—22. IV. Die Gewässer werden in grosser Ausdehnung eisfrei.

1938: Eisfreiwerden früh. 14. IV. fast ganz eisfrei.

1939: 16. IV. Eisfrei nur an den Ufern. Eisfreiwerden etwa am 20. IV.

1940: 27. IV. Das Eis trägt Pferde; die inneren Teile der Wieke unbedeutend eisfrei. — 1. V. Das Eis ist noch betretbar. — 4. V. Die Wieke ganz eisfrei. — 5. V. Alle Ufer eisfrei. — 8. V. Die innere Zone fast ganz eisfrei.

1941: 9. V. Grösstenteils eisfrei. — 13. V. Man sieht noch Eis. — Wahrscheinlich ein ebenso spätes Jahr wie 1940.

1943: 5. IV. Schon halbeisfrei. — 11. IV. fast ganz eisfrei. — Ein ungewöhnlich frühes Jahr.

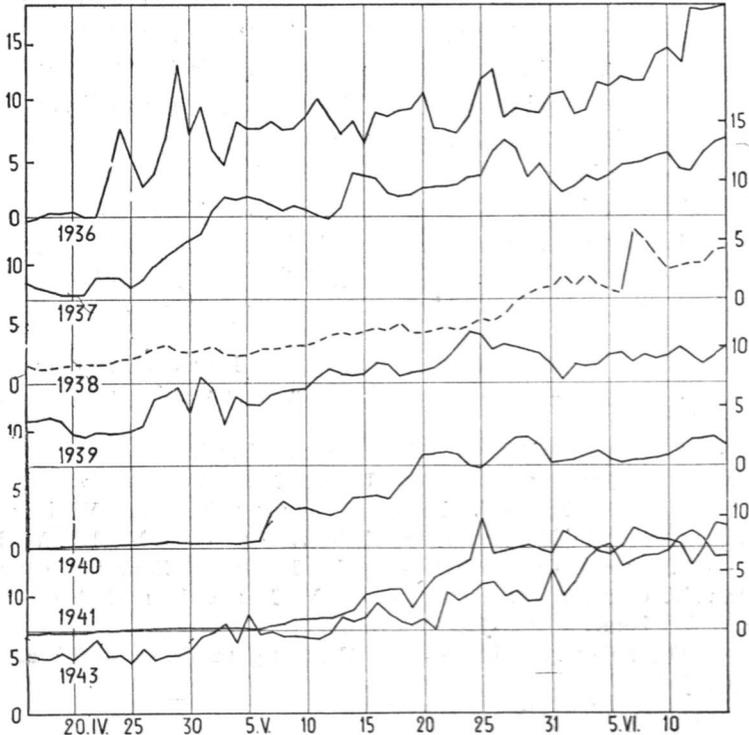
1944: Eisfreiwerden etwa 1.—2. V.

Folgende, allerdings recht fragmentarische Belege über die Nistzeiten dreier Anatiden seien mitgeteilt:

*Anas platyrhynchos.* 1935. 15. IV. erstes Ei eines Geleges.

1936. 4. VI. ♀ brütet 11 Eier. 5., 7. VI. Bruten mit kleinen Jungen.

- Anas platyrhynchos*. 1937. 4. VI. ♀ brütet 8 Eier. Noch keine Bruten.  
 1938. 27., 28., 31. V., 2., 3. VI. Bruten.  
 1939. 26. V., 8. VI. Bruten mit kleinen Jungen.  
 1940. Keine Bruten vor 9. VI.  
 1941. 11. VI. Brut mit etwa 1 Woche alten Jungen.  
 1943. 22. IV. ♀ brütet 9 Eier.  
 1944. 10., 11. VI. Bruten mit kleinen Jungen.
- Bucephala clangula*. 1935. 2. VI. 1, 8. VI. 2 Bruten mit kleinen Jungen.  
 1936. 11. VI. die erste Brut.  
 1937. 17. V. ♀ brütet seit einiger Zeit.  
 1938. 10. V. ♀ brütet 10 Eier. Schlüpfdatum 6. VI.; 2., 6. VI. Bruten.  
 1939. 12. V. ♀ brütet schon. Schlüpfdatum nach 15. VI  
 1940. 18. VI. Brut mit kleinen Jungen.  
 1941. 13. V. erstes Ei eines Geleges.  
 1943. 20., 24. V. Bruten.

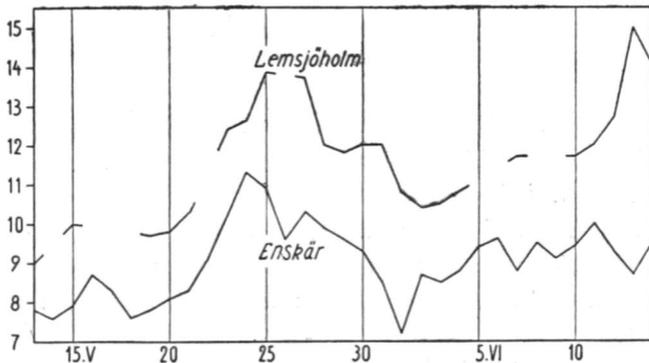


Diagr. 7. Die Schwankungen der Wassertemperatur. Abszisse: Datum, Ordinate: Temperatur (Massstab der geraden Jahreszahlen sowie des Jahres 1943 links, der ungeraden rechts). Die Kurven beziehen sich auf Enskär, mit Ausnahme der gestrichelten, die sich auf Rauma bezieht, und nicht mit den übrigen vergleichbar ist. Nach GRANQVIST und PALMÉN.

- Spatula clypeata*. 1937. 20. V. ♀ brütet 10 Eier.  
 1938. 12. V. ♀ brütet 11 Eier.  
 1940. 16. V. 2 ♀♀ brüten 10 bzw. 10 Eier.  
 1941. 7. V. erstes Ei eines Geleges.  
 1943. 24. V. ♀ brütet 9 Eier.

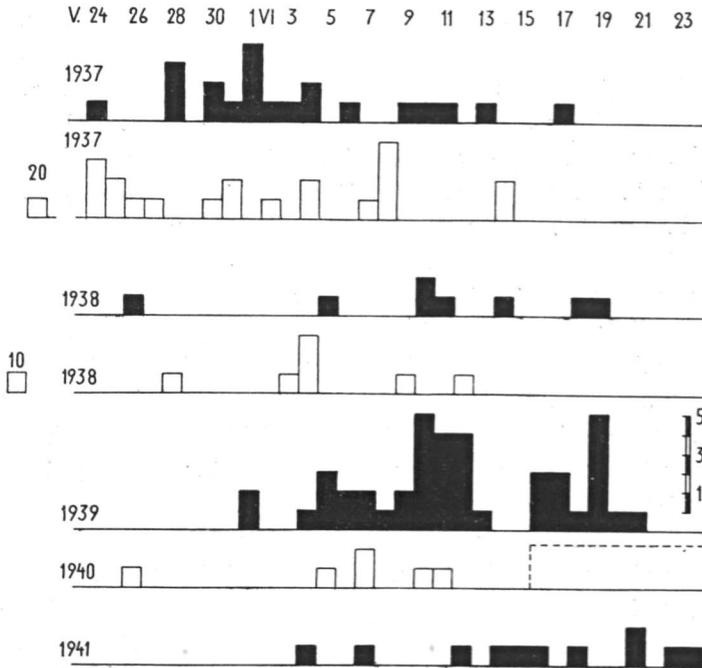
Obwohl sich die Beobachtungen nicht statistisch auswerten lassen, ergeben sich doch einige Schlüsse: die Zeit des Eierlegens von *Anas platyrhynchos* und *Bucephala clangula* zeigt wenigstens im grossen und ganzen Parallelität zum Eisfreiwerden des Schärenürtels, was wahrscheinlich eine Folge der früheren oder späteren Besiedlung der Gewässer ist (man beachte z. B., wie früh das Jahr 1943 war). — *Spatula clypeata* legt ein paar Wochen später, so dass die Dauer der Eisbedeckung die Legezeit sehr wenig beeinflusst (vgl. die Beobachtungen 1940 und 1941).

Der Einfluss der Temperatur lässt sich auf zweierlei Weise untersuchen: erstens durch Vergleich verschiedener Jahre, zweitens durch Vergleich von Teilgebieten mit verschiedenen Temperaturverhältnissen wie die Aussen- und Innenschären. Da die jährlich verschiedene Ankunftszeit geeignet ist, die Resultate zu verwischen, bietet die zweite Methode gewisse Vorteile. — Die Kälte der äusseren Gewässer (vgl. Diagr. 8) ist ja eine Folge der morphometrischen Verhältnisse des Meeres, indem die tieferen Gewässer als Kältereservoir wirken. Dagegen werden sie oft früher eisfrei (JURVA). Die Lufttemperatur wird ihrerseits durch das Wasser beeinflusst, was das bekannte »Schärenklima« hervorruft (vgl. z. B. MEINANDER 1943). Mit Hinsicht auf die Schwimmvögel ist es aber sicher am richtigsten, gerade die Wassertemperatur besonders zu berücksichtigen (vgl. SALOMONSEN 1943 b). Die Wassertemperatur in den Jahren 1936—43 wurde in Diagr. 7 dargestellt.



Diagr. 8. Die Oberflächentemperatur des Wassers bei Enskär (Meereszone) und Lemsjöholm (innere Zone) im Untersuchungsgebiet. Abszisse: Datum, Ordinate: Temperatur. Beobachtungen i. J. 1939.

*Nyroca fuligula*. Der Legeabstand ist etwa 1 Tag (oder etwas kürzer), wodurch sich recht oft das ungefähre Datum feststellen lässt, wo das erste Ei eines Geleges gelegt worden ist. Diagramm 9 veranschaulicht das Lege-datum in den Fällen, wo eine solche Bestimmung möglich war. Eine Darstel-



Diagr. 9. Eierlegezeiten (Datum, wo das erste Ei eines Geleges wahrscheinlich gelegt wurde) von *Nyroca fuligula* im inneren (gefüllte Blöcke) und äusseren (leere Blöcke) Schärenhof. Abszisse: Datum, Ordinate: Zahl der Gelege (vgl. den Massstab).

lung der Legezeit nach diesem Grundsatz braucht aber keineswegs genau die wirklichen Verhältnisse widerzuspiegeln, denn die wechselnde Untersuchungsintensität im Verlauf der Nistzeit kann die Kurven verschieben. Weiter verwischt das Umlegen die Resultate am Ende der Nistzeit. — Im Jahre 1940 wurden die Untersuchungen in der Meereszone nach dem 16. VI. nicht mehr fortgesetzt, so dass die Anzahl der nach dieser Zeit begonnenen Gelege unbekannt blieb.

Indessen zeigen die Blöcke für die Fjärd- und die innere Zone in den Jahren 1937 und 1938 keine grösseren Verschiedenheiten der Legezeiten, es sei denn, dass der Vogel in der Fjärdzone wider Erwarten etwas früher ist. Die Rolle der Temperatur dürfte somit recht unbedeutend sein. Es muss jedoch zuge-

geben werden, dass die Legezeiten von Jahr zu Jahr in einer Weise wechseln, die einigermassen mit den Temperaturschwankungen (vgl. Diagr. 7, S. 70) übereinstimmt (vgl. BERGMAN 1939). Hier zeigen sich indessen wieder die Möglichkeiten eines Einflusses der Ankunftszeiten der Vögel. Es ist denkbar, dass man, wie in der Frage nach dem Zug und der Witterung (GROEBBELS 1932), teils mit einer Lege-»Disposition« der Vögel — bedingt durch die Entwicklung der Milieuverhältnisse während längerer Zeit — teils mit einer »Stimmung« — bedingt durch die momentanen meteorologischen Verhältnisse rechnen muss.

*Sterna hirundo*. Auch diese Art eignet sich durch ihre Häufigkeit sowohl im äusseren wie im inneren Schärenhof für eine Studie über Temperatur und Legezeit. Folgende, teilweise recht fragmentarische Beobachtungen beleuchten die Legezeit:

- Gelege.* 1937. Fjärdzone. 24. V. 2 vollzählige von 12 Gelegen, 4. VI. 21 von 23.  
— Innere Zone. 1. VI.  $\frac{3}{4}$  aller Gelege vollzählig.  
1938. Innere Zone. 28. V. erste gefundene Gelege, 2 Eier.  
1939. Innere Zone. 20. V. Gelege mit 1 Ei, 22. V. Gelege mit 2 Eiern.  
1940. Innere Zone. 23., 27., 28. V. vollzählige Gelege. 29. V. 10 vollzählige Gelege und 1 mit 2 Eiern.
- Bruten.* 1936. Fjärdzone. 8. VII. Junge meistens 3 Wochen alt.  
1937. Fjärdzone. 8. VII. Etwa 80 % der Jungen flügge.  
1938. Innerer Schärenhof. 5—6. VII. 3 Bruten von 11 flügge.  
1939. » » 19. VI. die ersten Jungen schlüpfen aus.  
1940. » » 7. VII. flügge Brut.  
1941. » » 18. VI. die ersten Jungen schlüpfen aus.

Die Jahresvariationen sind offenbar gering (vgl. auch BERGMAN), und die Legezeit in dem kälteren äusseren Schärenhof kaum verspätet.

*Die Legezeit der Podiceps cristatus-Kolonien.* Die Jahresvariationen des Haubentauchers sind unbedeutend und zwar wahrscheinlich darum, weil der Schärenhof bei seiner Ankunft schon eisfrei ist, so dass die Nistplätze direkt besiedelt werden. HARRISON & HOLLÖM stellen die Legezeit in England in Zusammenhang mit der Entwicklung der Vegetation. Hierüber habe ich aus meinem Untersuchungsgebiet keine sicheren Aufschlüsse.<sup>1)</sup>

Obwohl das Gebiet, wo die Kolonien sich befinden, ökologisch sehr homogen erscheint, wechselt die Legezeit der grösseren Kolonien in demselben

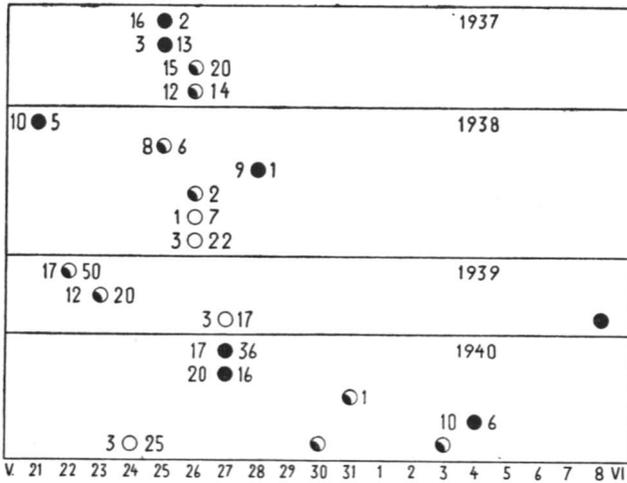
<sup>1)</sup> Die Sache verhält sich wahrscheinlich folgendermassen: das Emporwachsen der *Phragmites*-Vegetation ist bedeutungslos, falls genügend vorjähriges Röhricht vorhanden ist (wie vor den kalten Wintern in allen Wicken der Fall war). Dagegen wurde im Wiek Nr. 12 i. J. 1944 ein Nest mit 1 Ei erst am 29. VI. angetroffen. Das Nest befand sich in wachsendem Rohr.

Jahr recht bedeutend, und zwar so, dass, während in einer Kolonie sämtliche untersuchten Nester schon vollzählige Gelege enthalten, in anderen Kolonien noch kein einziges Paar zu legen begonnen hat. — Die Plünderungen seitens der Krähe verwischen zwar die Legezeiten, aber wenigstens alle die grösseren Kolonien scheinen ja dieser Gefahr ausgesetzt zu sein. Im folgenden sind sämtliche Beobachtungen 1937—40 mitgeteilt:

1937. Wiek Nr. 3 (13 Paare) 25. V. die Taucher brüten.  
 » Nr. 16 (2 P.) 25. V. die Taucher brüten.  
 » Nr. 15 (20 P.) 26. V. ein Teil brütet.  
 » Nr. 12 (14 P.) 26. V. ein Teil brütet.  
 » Nr. 17 (50 P.) 16. VI. erste Pull.  
 See Nr. 3 17. VI. Junge.
1938. Wiek Nr. 10 (5 P.) 21. V. 2 untersuchte Nester enthalten beide vollzählige Gelege.  
 » Nr. 8 (6 P.) 25. V. ein untersuchtes Nest enthält 1 Ei.  
 » Nr. 9 25. V. ein unters. Nest enthält 4 Eier.  
 » Nr. 1 (7 P.) 26. V. keine brütenden Taucher.  
 » Nr. 3 (22 P.) 26. V. nur leere Nester.  
 Insel Nr. 171 (2 P.) 26. V. 2 + 3 Eier.  
 See Nr. 6 10. VI. ♂♀ & 3 Pull.
1939. Wiek Nr. 17 (50 P.) 22. V. Nisten eben angefangen. Untersuchte Nester:  
 2 × 2 Eier, 3 × 1 Ei, 1 leeres.  
 » Nr. 12 (20 P.) 23. V. meistens leere Nester, jedoch wenigstens 3 Gelege (1—2 Eier).  
 » Nr. 3 (17 P.) 27. V. nur leere Nester. 8. VI. 1 × 4, 3 × 3, 3 × 2, 3 × 1, 1 × ?, 3 × 0 Eier, das Eierlegen somit hauptsächlich abgeschlossen (die leeren Nester sicher nur eine Folge der Plünderung durch Krähen).  
 Seen auf Rimito 14. VI. ein Taucher brütet, Brut mit 3 Jungen.
1940. Wiek Nr. 3 (25 P.) 24. V. das Bauen wirklicher Nester im Gange. 30. V. 1 Nest mit 1 Ei. 3. VI. nur leere Nester.  
 » Nr. 17 (36 P.) 27. V. die Gelege offenbar eben vollzählig, obwohl einige von den Krähen geplündert waren: 1 × 4; 4 × 3 Eier.  
 » Nr. 20 (16 P.) 27. V. wie vorhergehende. 1 × 6, 4 × 4, 3 × 3, 3 × 2 Eier.  
 » Nr. 19 (21 P.) 30. V. kaum ein einziger Vogel brütet.  
 » Nr. 10 (6 P.) 4. VI. sämtliche Vögel brüten.  
 » auf der Insel Talosmeri (1 P.) 31. V. ein Taucher brütet.

Die Beobachtungen werden anschaulicher durch Diagramm 10 dargestellt. Die Variationen innerhalb einer Kolonie entsprechen überhaupt nicht denjenigen der Legezeit des ganzen Bestandes, was als Folge einer Synchronisation der Fortpflanzung bei dieser, was die meisten Individuen betrifft, so stark sozialen Art aufgefasst werden kann. Damit scheinen die Beobachtungen die Theorie DARLINGS über die Bedeutung der Kolonie als überindividuelle Einheit zu bestätigen. Diese Theorie sowie der Fall *Podiceps cristatus* sollen

weiter in Kap. VIII besprochen werden. Vorwegnehmend sei hier jedoch erwähnt, dass kleine Kolonien oder gar einzelne Paare keineswegs, wie von der Theorie DARLINGS gefordert wird, später als die grösseren Kolonien gelegt haben.

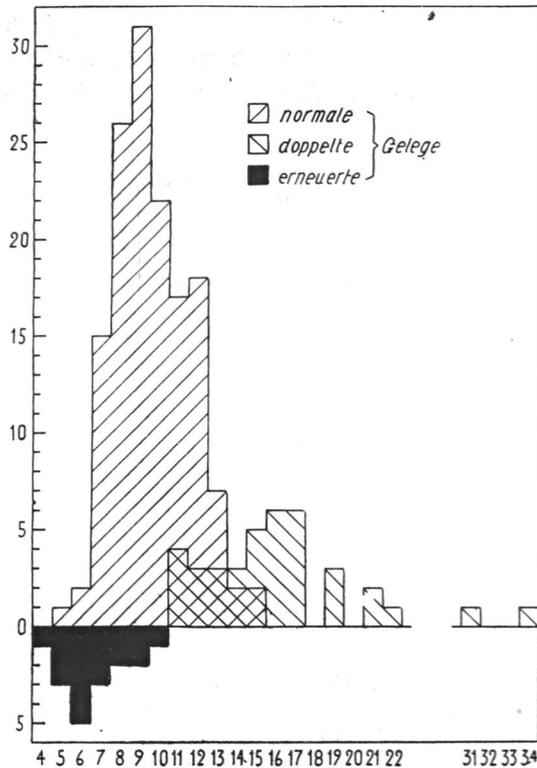


Diagr. 10. Die Eierlegezeiten der *Podiceps cristatus*-Kolonien. Abszisse: Datum. Bei den Kreisen sind Nr. des Nistplatzes (links) und Paarzahl (rechts) angegeben. Gefüllter Kreis: sämtliche Nester enthalten vollzählige Gelege, halbgefüllter Kreis: das Eierlegen im Gange, leerer: das Eierlegen noch nicht begonnen.

Ist die hier angedeutete Lösung richtig, so haben wir es mit einem klaren Beispiel der Bedeutung der inneren Faktoren für die Legezeit zu tun. Leider hat das, ich möchte sagen fast dramatische Verschwinden des Haubentauchers an mehreren Stellen des Untersuchungsgebietes (vgl. S. 31) mich verhindert, durch weitere Untersuchungen alle Erklärungsmöglichkeiten eingehender zu überprüfen.

*Eierlegen mehrerer Weibchen in dasselbe Nest.*

Besonders bei *Nyroca fuligula* legen mehrere ♀♀ sehr oft ihre Eier zusammen in ein Nest, was, wie BERGMAN (1939, S. 80) erkannt hat, als Vorstufe zu bei mehreren Anatiden, *Heteronetta*, *Erismatura*, *Talassornis* (vgl. FRIEDMANN) und jedenfalls in sehr starken Vorstufen bei *Tadorna* (vgl. v. ZEDLITZ) und *Nyroca ferina* (BERG 1913) ausgebildetem Brutparasitismus zu betrachten ist. Auch u. a. TISCHLER, BERGMAN und STEINFATT (1940) beschreiben Reiherentengelege mit Eiern von mehreren ♀♀.



Diagr. 11. Eierzahl von *Nyroca fuligula* (Abzisse). Zahl der Gelege (Ordinate).

Verhältnis entspricht, dass grosse Kolonien einen auffallend hohen Anteil doppelter Gelege zeigen (z. B. Felsen Nr. 127, 25 Paare, 20. VI. 1939 von

In Diagramm 11 sind die Eierzahlen der von mir gefundenen vollzähligen Gelege der Reiherente dargestellt. Die relative Häufigkeit der doppelten Gelege scheint direkt proportional zur Häufigkeit der Reiherente zu sein (vgl. Tab. 25). In dieser Tabelle wird die Häufigkeit der Reiherente durch die Höchstzahl der Brutpaare in einer Kolonie sowie durch die mittlere Paarzahl der Nistplätze ausgedrückt. Zum Vergleich habe ich aus der Arbeit von G. BERGMAN (1939) entsprechende Zahlen herangezogen.

In den dichter besiedelten Zonen steigt deutlich die Häufigkeit des Brutparasitismus. Dem zonalen

Tabelle 25.

Schärenzone	Zahl der Gelege		% der Gelege mit Eiern mehrerer ♀♀	Häufigkeit der Reiherente	
	insgesamt	mit Eiern mehrerer ♀♀		Mittlere Paarzahl der Nistplätze	grösste Kolonie (Paare)
Innere Zone (bewald. Inseln u. Felsen) .....	119	31	26	3.7	25
Fjärdzone .....	51	7	14	3.5	14
Meereszone .....	12	—	—	1.6	3
N. Schärenmeer .....	182	38	21	3.2	25
Esbo—Kyrkslätt (drei Zonen zusammen) .....	ca. 250	13	5	4.6	27

4 vollzähligen Gelegen 3 doppelt; Nr. 138, 15 Paare, 27. VI. 1939 von 7 vollzähligen Gelegen 3 doppelt). Bei anderen Vogelarten fand ich keine Reiherenteneier, abgesehen von einem Eiderentengelege mit 6 eigenen Eiern und 1 Reiherentenei. Die Zahl der Eier fremder ♀♀ wechselte, nach der Grösse und Form der Eier zu urteilen, von 1 bis zur normalen Gelegegrösse. Mehr als 31 Eier habe ich innerhalb eines Nestes nicht gefunden, von den 34 Eiern, die die Höchstzahl darstellen, lag ein Teil ausserhalb des Nestes, was in grossen Gelegen der Fall zu sein pflegt. Nach den Eiern zu urteilen stammten einige Gelege von wenigstens 4 ♀♀. Ein sehr eindrucksvoller Beweis für die Anzahl der zusammenlegenden Weibchen ist, dass, während der Legeabstand in Gelegen nur eines ♀ etwas weniger als 1 Tag ist, im Nest mit den 34 Eiern im Mittel 3.7 neue Eier pro Tag festgestellt wurden. Einige charakteristische Beispiele seien erwähnt:

1936. 16. VI. 3 Eier, 21. VI. 9 Eier. 6 Eier in (höchstens) 5 Tagen. 1 ♀.  
 26. VI. 9 Eier, 30. VI. 9 Eier, 2. VII. 10 Eier. 1 Ei eines zweiten ♀.  
 1939. 12. VI. 12 Eier, 18. VI. 34 Eier. 22 Eier in 6 Tagen. 4 ♀♀.  
 24. VI. 6 Eier, 27. VI. 10 Eier, ♀ brütet. 4 Eier in 3 Tagen. 1 ♀.

In erneuerten Gelegen fand ich nie mit Sicherheit Eier mehrerer ♀♀, sicherlich infolge der geringen Anzahl der Vögel, die so spät noch legen.

Ich habe festzustellen versucht, ob die Reiherente künstliche Porzellan- oder Haushühnereier nachahmen, annimmt. Sehr oft wurden sie aus dem Neste entfernt, bisweilen aber nicht. Dasselbe ♀ verhielt sich in dieser Hinsicht verschieden. Eine eierlegende Schellente liess ihr Nest im Stich, als ich zu ihren eigenen 4 Eiern ein halbes Dutzend künstliche Nesteier hinzulegte. Ein ♀ von *Spatula clypeata* setzte aber das Legen fort, und brütete auch auf den künstlichen Eiern.

Hier verdient noch das bekannte Verhalten der Reiherente genannt zu werden, ihre Eier hie und da in Haufen (bis zu 15 Eiern) auf die Felsen verstreut zu legen, ohne sie zu bebrüten. Auch diese Erscheinung sieht man gewöhnlich nur in grossen Kolonien, wo die Nistverhältnisse der Ente überhaupt recht chaotisch sind.

Von *Bucephala clangula* wurde ein Gelege mit 18 (= 9 + 9 verschiedenen grossen und gefärbten) Eiern gefunden. In der Nähe hielt sich bis Anfang Juni ein nicht nistendes Paar auf. — Bei *Larus ridibundus* sah ich einmal 4, ein anderes Mal 5 Eier (2 ♀♀ oder möglicherweise Eirollen?), bei *Larus fuscus* wurden Gelege mit 4 und 5 Eiern recht oft gefunden (jedenfalls mehrere % aller Gelege), bei *Larus canus* wurden Nester mit 5 Eiern zweimal gefunden, und jedenfalls über dem einen flogen vier Vögel, bei *Sterna hirundo* sah ich nur einmal 4 Eier.

## Einige populationsdynamische Fragen.

Im folgenden wird eine Übersicht (nach dem Material 1937—40) über den Prozentsatz der Gelege, wo wenigstens ein Ei ausgebrütet wurde, gegeben:

	Zahl d. Nester	Nicht Totalverlust
<i>Nyroca fuligula</i> .....	87	74 %
<i>Somateria mollissima</i> .....	48	67 %
<i>Haematopus ostralegus</i> .....	16	81 %
<i>Larus ridibundus</i> .....	76	21 %
<i>Larus marinus</i> .....	8	87 %
<i>Hydroprogne tschegrawa</i> .....	24	95 %
<i>Stercorarius parasiticus</i> .....	10	90 %
<i>Fulica atra</i> .....	15	67 %

Es verdient weiter erwähnt zu werden, obwohl ich es nicht ziffernmässig ausdrücken kann, dass die Verluste in den *Podiceps cristatus*-Kolonien durch die Plünderungen der Krähe sehr hoch sind, so dass es Regel ist, dass die ersten Gelege vor dem Emporwachsen der *Phragmites*-Vegetation verlorengehen. Die S. 74 angegebenen Eierzahlen sind ja auch stark unternormal. Ausgetrunkene Eier, die auf den Fressplätzen der Krähen in Mengen liegen, zeugen davon, dass die in der Nähe der Kolonien nistenden Krähen sich zu Nahrungsspezialisten entwickeln. Schon vor dem Legebeginn sieht man Krähen über die leeren Haubentauchernester fliegen und sich sogar auf einer Nestmulde niederlassen (z. B. 16. V. 1940, Wiek Nr. 17). Es ist offenbar ein sehr schwacher Schutz, dass die Eier überdeckt werden, und ich sah (im Wiek Nr. 3), dass die Taucher nur die eigenen Nester gegen die Krähen zu verteidigen versuchten, nicht aber die der Brutnachbarn, wozu sie auch zu langsam wären.

Die Brutverluste der *Sterna*-Arten durch Hochwasser und Kälte wurden schon (Kap. V, S. 54) erörtert.

Nicht ausgebrütete Eier wurden vor allem bei *Larus ridibundus* und *Nyroca fuligula* festgestellt. Bei dieser Art handelt es sich nur um einen kleineren Teil aller Gelege, bei *Larus ridibundus* bestanden indessen 46 % sämtlicher Gelege nur aus faulen Eiern, die 10—14 Tage über die normale Brutdauer wenigstens zeitweise bebrütet wurden (gewöhnliches Verhalten der Vögel, vgl. die Zusammenfassung von GROEBBELS 1937).

Die Sterblichkeit der Lachmöwenjungen war nicht besonders gross. — Man könnte möglicherweise die faulen Eier dadurch erklären wollen, dass eine gewisse Mindestpaarzahl der Kolonie notwendig sei für die gegenseitige Stimulation gewisser Fortpflanzungshandlungen (DARLING), indem vielleicht

z. B. die Bebrütung in kleinen Kolonien zu unregelmässig wäre. Die Frage wird in Kap. VIII erörtert, und aus Gründen, die dort erwähnt sind, wage ich sie nicht positiv zu beantworten.

Tab. 26 zeigt, in welchem Ausmass nicht ausgebrütete Eier in den Gelegen von *Nyroca fuligula* angetroffen wurden:

Tabelle 26.

Eierzahl .....	4	7	8	8	9	10	11	11	11	
nicht ausgebrütete Eier .....	—	—	—	3	—	2	—	—	—	
Eierzahl .....	12	12	13	14	19	16	16	20	21	?
nicht ausgebrütete Eier .....	2	3	3	—	3	—	—	7	15	4

Die Zahl der unausgebrüteten Eier steigt also, auch relativ, in den grösseren Gelegen. Es ist zu beachten, dass es sich nicht um Fauleier im wörtlichen Sinne handelt, sondern um Eier, die voll entwickelte Junge enthalten. Ich habe mehr als 15 solche in den Nestern zurückgebliebene Eier untersucht, und niemals ein wirkliches Faulei gefunden. Auch Low (1940), der *Nyroca americana* untersuchte, fand bedeutend mehr verlassene als faule Eier (vgl. S. 82). Das Weibchen bricht somit die Bebrütung ab, ehe alle Jungen ausgeschlüpft sind, offenbar weil es, wenn die zuerst ausgeschlüpften Jungen getrocknet sind, das Nest verlässt. Eine Gelegenheitsbeobachtung, die indessen experimentell erneut werden müsste, deutet auf eine ausgeprägte Stereotypie der Reaktion: 2 Reiherentenjunge waren von ihrer Brut getrennt worden, und befanden sich nahe bei einem Reiherentennest. Als ich mich näherte, flog ♀ vom Nest zum Ufer, und begann dort zu schwimmen. Die Jungen schlossen sich bald dem ♀ an, und dieses kehrte, soweit ich feststellen konnte, nicht zum Nest zurück. — Die Ursache des ungleichzeitigen Ausschlüpfens ist teils die, dass die Bebrütung schon vor dem letzten Ei beginnt (ein unbedeutender Dunenkranz des Nestes ist also kein Beweis dafür, dass die Gelege vollzählig sind), teils die, dass oft mehrere ♀♀ in demselben Nest zu verschiedenen Zeiten legen.

Im Verlauf der Bebrütung vermindert sich oft die Grösse der Gelege. Ein bedeutender Teil der Eier rollt häufig über den Nestrand. Ist der Abstand nicht zu weit (experimentell festgestellt 1 dm), so wird das Ei zurückgerollt (vgl. LORENZ & TINBERGEN über *Anser anser*). In den meisten Fällen bleiben die Eier jedoch liegen. Die Verluste sind in der Regel natürlich in den grösseren Gelegen auch relativ grösser (Tab. 27):

Tabelle 27.

Eier im Nest .....	1	1	7	7	7	7	8	9	11	11	11
ausgerollt .....	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1
Eier im Nest .....	12	12	14	12	14	14	16	11	21	20	
ausgerollt .....	1	2	1	4	2	2	1	8	1	14	

Die Verluste dadurch, dass Eier über den Nestrand rollen oder aber nicht ausgebrütet werden, sind somit auch vor allem in solchen Gelegen bedeutend, die von mehreren ♀♀ gelegt worden sind. Der »Brutparasitismus« muss also populationsdynamisch als schädlich für die Art bezeichnet werden.

Die Grösse der Bruten einiger Arten erhellt aus Tab. 28. Bruten, die durch Vereinigung mehrerer, wie es bei *Somateria mollissima*, *Oidemia fusca* und bisweilen *Nyroca fuligula* der Fall ist, entstanden sind, werden nicht berücksichtigt. (Eierzahl *Oidemias* nach BERGMAN angegeben.)

Tabelle 28.

	Mittlere Eierzahl nicht erneuerter Gelege	Junge		Zahl der Bruten
		klein	> 2 Wochen	
<i>Nyroca fuligula</i> . . . . .	9.5	5	4.4	17 + 22
<i>Mergus merganser</i> . . . . .	10?	9.6	9	10 + 7
<i>Anas platyrhynchos</i> . . . . .	9.5	7.4	5.5	12 + 15
<i>Bucephala clangula</i> . . . . .	10?	7.3		21
<i>Podiceps cristatus</i> . . . . .	4	1.6		32
<i>Oidemia fusca</i> . . . . .	8.1	4.1		9
<i>Somateria mollissima</i> . . . . .	4.7	3.1		20

Da ich für die Mehrzahl der Arten den Prozentsatz der verlorenen Gelege nicht kenne, besagt die Tabelle recht wenig. Es erscheint jedoch berechtigt anzunehmen, dass die Jungenzahl mit zunehmendem Alter recht wenig dezimiert wird (vgl. PALMGREN 1936, S. 45). Immer braucht dies aber nicht zuzutreffen (vgl. BERGMAN 1939, S. 86—87 bezüglich *Somateria mollissima*). Die Todesursachen sind gewöhnlich nicht festzustellen; tote Junge ohne Spur äusserer Gewalt fand ich bei den *Sterna*-Arten (vgl. S. 54), *Arenaria interpres*, *Larus ridibundus*, *Nyroca fuligula* und *Somateria mollissima*. Wegen recht grosser Sterblichkeit der Eiderentenjunger im Sommer 1938 liegt der Gedanke an eine Seuche nahe (vgl. FORSIUS 1932 b).

Zum Vergleich seien einige Beobachtungen aus anderen Gegenden erwähnt. — *Somateria mollissima*. BERGMAN fand fortschreitende Dezimierung bis zu 30 Jungen auf 12 ♀♀. — *Mergus merganser*. BERGMAN fand unbedeutende Sterblichkeit (ca. 15—25 %). — *Bucephala clangula*. PALMGREN fand auf Åland in 7 Bruten nur 4.6 Junge. Es ist möglich, dass mein Material einige doppelte Bruten enthält. — *Anas platyrhynchos*. PALMGREN fand auf Åland in jüngeren Bruten 5.7, in älteren 5.1 Junge, DATHE & PROFFT in Deutschland in fast neu- ausgeschlüpften Bruten 6.8 Junge je Schof. — *Nyroca fuligula*. Auch PALMGREN fand eine starke Disproportion zwischen Eier- und Jungenzahl in einem åländischen See. 13 Paare brachten nur 8 Bruten mit einem Mittel von 4.5 Jungen hoch. Nur aus höchstens 34 % der Eier entwickelten sich Junge. —

*Podiceps cristatus*. Das Fortpflanzungsergebnis ist noch schlechter als das Brutmittel zu ergeben scheint, da wahrscheinlich gewöhnlich weniger als die Hälfte aller Paare Junge ausbrütet. Die Kolonie im Wiek Nr. 17 mit ihren etwa 50 Paaren hat sicherlich gewöhnlich weniger als 20 Junge hochgebracht. HARRISON & HOLLÖM, die den Haubentaucher in England studierten, fanden im Mittel 1.3 Junge je Paar.

*Eine populationsanalytische Übersicht der Fortpflanzungsbiologie von Nyroca fuligula.*

Schon mehrmals sind Faktoren erörtert worden, die auf das Fortpflanzungsergebnis der Reiherente einwirken. Diesen Faktoren wurde im Jahre 1939 innerhalb des inneren Schärengebietes eine Spezialuntersuchung gewidmet, die ich im folgenden zusammenfasse. Bezüglich der Belege einzelner Abschnitte wird auf das früher Gesagte hingewiesen.

Populationsgrösse (etwa) 110 Paare + 39 ♂♂ (Verhältnis ♂♂ : ♀♀ = 135 : 100) = 259 Ind.

Durch Multiplizieren der Paarzahl (auf Grund der Nestfunde berechnet) mit der mittleren Eierzahl eines ♀ im Jahre 1939 = 10 ( $10.05 \pm 0.28$ ) gelangt man zur Gesamtzahl 1,100 Eier (da ich eine geringere Zahl der Nester nur, als die Gelege noch unvollständig waren, untersuchte, ist es nicht möglich direkt von der gefundenen Eierzahl auszugehen). Die Zahl der Nester liegt wegen Zusammenlegen mehrerer ♀♀ bei (etwa) 90 mit im Mittel 12.24 Eiern.

Die Eierzahl vermindert sich durch Rollen der Eier über den Nestrand (bei 55 Nestern 48 solche Eier) mit 79. Übrig 1,021 Eier (92.8 % der gelegten).

Von den Gelegen gehen 26 % (= 265) Eier verloren. Übrig 756 Eier (68.7 %). 18 % der Eier (= 136) werden nicht ausgebrütet. Übrig 620 neu ausgeschlüpfte Junge (56.3 %).

Von den Jungen starben 4 % (25) neu ausgeschlüpft, oder wurden von der Brut geschieden (Beobachtungen an 55 Nestern, wo die Jungen ausgeschlüpft waren). Übrig 595 Junge (54.1 %).

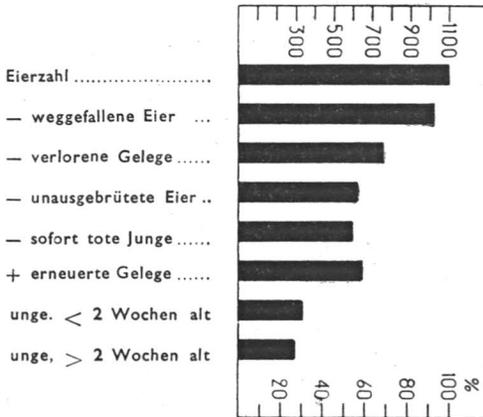
Umlegen der verlorenen Gelege trifft etwa in 50 % der Fälle ein (= bei 14 Paaren). Mittlere Eierzahl der erneuerten Gelege 6.6. Zuschuss 92 Eier.

Nach der obigen Zusammenstellung gehen von diesen Eiern etwa 46 % (= 41) verloren. Übrig 51 Junge.

Nach diesen Berechnungen haben also 110 Paare 646 (58.7 %) neu ausgeschlüpfte Junge hochgebracht.

Nach meinen Brutbeobachtungen (die allerdings nicht sämtlich vom Jahre 1939 stammen) ist die Mittelgrösse der < 2 Wochen alten Jungbruten 5, was auf etwa 67 ausgeschlüpfte Bruten 335 (30.45 %) Junge bedeutet.

Wenn die Jungen > 2 Wochen werden, sinkt die Mittelgrösse der Bruten bis auf 4.4 (diese Zahl enthält fast ausgewachsene Junge), was 295 (26.8 %) Junge bedeutet.



Diagr. 12. Die Fortpflanzungsdynamik von *Nyroca fuligula*. Massstab oben: Zahl der Eier bzw. Jungen, unten: Prozentsatz der ursprünglich gelegten Eier.

Jungen auf 110 Paare und 259 Ind. entspricht.

In Diagramm 12 wird eine übersichtliche Darstellung dieser Verhältnisse gegeben. — Es muss unterstrichen werden, dass die Deutungen in vielen Fällen sehr schwierig waren, vor allem da die einzelnen Individuen nicht zu trennen waren. Völlig einwandfreie Ziffern erzielt man überhaupt nicht über die Fortpflanzungsergebnisse, denn die Voraussetzung ihres genauen Studiums ist mehrmaliges Besuchen der Nistplätze, was wieder die Fortpflanzungsergebnisse stört (vgl. SIVONEN über *Turdus ericetorum*).

Die Werte sind auch in ziemlich hohem Grade mit dem Fehler der kleinen Zahlen behaftet, und ich stelle mich überhaupt recht pessimistisch zu dem Versuch, durch noch so fleissige Untersuchungen zu einem tiefer zielenden Einblick in die Populationsdynamik der Vögel zu gelangen. — Doch scheint das Diagramm 12 einen recht klaren Umriss der sukzessiven Verminderung des Fortpflanzungsüberschusses vor dem Flüggewerden der Jungen zu geben.

Eine sehr hübsche Studie über die Eierverluste von *Nyroca americana* in Iowa verdanken wir Low (1940). 42 Nester mit insgesamt 384 Eiern wurden unter Beobachtung gehalten. Von den Gelegen gingen 45.3 % verloren (10 wegen Überflutung, 1 wegen Plünderung durch Krähen, 8 wurden verlassen). Von den übrig gebliebenen Eiern waren indessen 17 (4.4 %) infertil und 30 (7.8 %) wurden vom ♀ vor dem Schlüpfen verlassen. Nur 147 Eier (38.3 %) wurden ausgebrütet, ein noch schlechteres Ergebnis als bei *Nyroca fuligula* im nördlichen Schärenmeer (58.7 % oder falls man nicht die erneuerten Gelege einberechnet 54.1 %).

## VII. Die Reiherente als Brutvogel auf Lariden-Nistplätzen.

### Allgemeine Übersicht.

Es ist wohl ein ziemlich allgemein anerkanntes Prinzip, unter dem Begriff Soziologie »the study of the relations between individuals of the same species« (TINBERGEN 1939, S. 211) zu verstehen. Indessen gibt es auch Sozietäten,

die, aus mehreren Arten bestehend, somit wenigstens formell ausserhalb des Bereiches der Soziologie fallen würden. Ein gemischter Meisenschwarm ist, um ein Beispiel zu nennen, ohne Zweifel eine Sozietät, auch wenn die Beziehungen zwischen den Individuen weit weniger fest organisiert sind als in Schwärmen nur einer Art. Solche Tiergesellschaften, die aus zwei oder mehreren Arten bestehen, nennt DEGENER in seiner formal-logischen Nomenklatur heterotypisch (Gegensatz: homotypisch). — Der Gegensatz der Sozietäten ist das zufalls- bzw. umweltbedingte Zusammenkommen von Tieren auf engstem Raum:

»Eine Assoziation kommt dadurch zustande, dass die äusseren Milieufaktoren eine Anzahl von Tieren derselben Art oder verschiedener Arten an einer Stelle zusammenführen, nicht die blosse Anwesenheit anderer Individuen bindet das Einzeltier an den betreffenden Ort; assoziierend wirkt also irgendeiner der Lebenslagefaktoren« (ALVERDES 1925, S. 9).

Die Benennung Assoziation, die zwar ein gewisses Bürgerrecht in dem tierpsychologischen Schrifttum (vgl. z. B. LORENZ 1935) gewonnen hat, erregt hinsichtlich ihrer Verwendung in der Biozöologie Anstoss. FRIEDERICH (1930, S. 30) spricht von den zufälligen Tieransammlungen als Aggregationen, deren Gegensatz, die Tiervereine, jede Vergesellschaftung gesetzmässig (seien die Beziehungen fördernder oder feindlicher Art) verbundener Lebewesen darstellt. ALVERDES hat später (1932, S. 87) statt Assoziationen den *terminus technicus* »Konglobationen« einführen wollen, was ohne Zweifel empfehlenswert ist. Dagegen wird der Aggregationsbegriff von ALLEE (vgl. z. B. 1940, S. 27 ff.) in einer weit umfassenderen Bedeutung verwendet, und es ist auch zu beachten, dass der Gegensatz der Aggregation sensu FRIEDERICH nicht als tierpsychologische »Sozietät«, sondern als rein ökologisch gedachter »Tierverein« definiert wird.

Die Konglobation wurzelt also in den meisten Fällen in gleichartigen Standortsansprüchen der Tierarten oder Individuen, was BRUNDIN (1934, S. 36) zöologische Affinität nennt. Im Prinzip sind natürliche Konglobationen somit oft nichts anderes als Tierbestände, deren Mitglieder auf einer kleinen Oberfläche vorkommen. Es ist mit Rücksicht auf das bekannte Hauptcharakteristikum der Biozönose, die Selbstregelung des Bevölkerungssystems (vgl. Kap. I), nicht schwer einzusehen, dass gewisse in dieser Weise zusammenkommende Individuen letzten Endes auf einander als vorteilhafte Lebenslagefaktoren einwirken können (obwohl das Umgekehrte in der Natur die Regel ist) und ich finde ALLEES (1940, S. 119) Definition der sozialen Tiere als solche, deren Gruppenleben für das Bestehen der Art im Kampf ums Dasein von Wert ist, zu weit. Im folgenden wird beim Gebrauch des Wortes »Soziabilität« das Hauptgewicht auf die angeborenen psychischen interindividuellen Be-

dingungen gelegt, in denen das Zusammenleben wurzelt. Ich glaube, dass diese Auffassung der von ALVERDES ziemlich nahe kommt.

Im folgenden wird das Brüten gewisser Schärenvögel, vor allem der Reiherente, zusammen mit den Lariden erörtert. Dieses Zusammenbrüten ist früher nicht unbeachtet geblieben, und man kann es sowohl in den Schären wie im Binnenseemilieu feststellen. MERIKALLIO (1929) beschreibt einige gemischte Kolonien in dem berühmten Vogelsee Äyräpääjärvi. Seine Auffassung der Ursachen des Zusammenbrütens geht aus folgendem Zitat hervor.

(S. 169 über das Zusammenbrüten von Zwergmöwe, Flusseeeschwalbe, Schwarzhals- und Haubentaucher sowie Reiher- und Tafelente): »Die Art und Weise, wie die Seevögel zusammen im engsten Raume nisten, kommt somit auch in den Binnengewässern vor. Vögel, deren Nester offen lagen, die somit besonders den Plünderungen der Räuber ausgesetzt waren, nisteten somit auch hier zusammen. Mehrere Augenpaare sahen immer besser als ein Paar. Ein sich nähernder Feind wurde schneller entdeckt, und es blieb somit mehr Zeit für Vorsichtsmassnahmen. — — War der Feind kleiner, wie die immer zur Plünderung bereite Krähe, konnte er von dem Schwarm leichter im Zaum gehalten werden» (Orig. finnisch).

NYSTRÖM (1927) beobachtet Konzentration des Seevogelbestandes (Ausnahme: *Fulica atra*) in einer Lachmöwensiedlung des Grundträsk-Sees und hebt hervor, dass der Nistplatz geschützt ist. *Podiceps auritus* scheint sich Möwenkolonien besonders gern anzuschliessen (OLSONI 1924, 1928, ZIMMERMANN 1932). Nach FRIELING (1933) schliesst sich auch *P. ruficollis* gern den Möwenkolonien an.

OLSONI will nie gesehen haben, dass eine Krähe sich auf ein Nest in einer Möwenkolonie setzt, und er gibt der »Schutztheorie« mit folgenden Worten einen sehr klaren Ausdruck (1928, S. 66, Orig. schwed.) »Es ist ganz deutlich, dass er (nämlich *P. auritus*) Schutz gegen seine Feinde, vor allem die Krähe sucht, indem er das Nest in der Nähe anderer Vögel, besonders von Vogelkolonien, falls es solche gibt, baut. Er scheint sich besonders gut mit *Larus ridibundus* zu vertragen«. — Die Schutztheorie wird weiter von TOIVARI verfochten, der in einer kleinen Studie feststellt, dass eine Menge Seevögel im Wiek »Gammelstadsviken« bei Helsingfors in der Lachmöwensiedlung nisten.

In vielen Fällen ist es, wenn es sich um das Nisten der Schwimmvögel in Laridenkolonien handelt, nicht klar, ob der betreffende Autor die Erscheinung als etwas anderes als die Folge gleichartiger ökologischer Ansprüche betrachtet, so z. B. ARHIMO & TAMMILEHTO (S. 127—128) bezüglich *Nyroca fuligula* und *Oidemia fusca*. SUNDSTRÖM (1927, S. 10) beschränkt sich auch auf ein in allgemeinen Worten gehaltenes Urteil:

»In besonderen Fällen können auch andere Umstände bei der Wahl des Standortes durch die Arten ausschlaggebend sein, wie z. B. Schutz vor Feinden, Vorhandensein oder Fehlen gewisser anderer Vogelarten — —»

In den Schären Finnlands sind die gemischten Vogelkolonien eine sehr auffallende Erscheinung. In den Weissvogelkolonien blüht das Vogelleben, während die anderen Schären oft sehr vogelarm sind. FABRICIUS (1937) lehnt den Gedanken gleichartiger Standortsansprüche als einziger Kausalfaktor ab. Durch eine auf mehrere Jahre ausgedehnte Beobachtungsserie erweist er, dass Absiedeln der Seeschwalben von einem Nistplatz regelmässig dieselbe Erscheinung bei den Reiherenten veranlasst, was gewiss ein entscheidender Beweis dafür ist, dass nicht nur die Naturverhältnisse des Nistplatzes die Anhänglichkeit der Reiherenten an die Lariden erklärt. Diese Ursache sucht FABRICIUS wie mancher andere in dem Schutz, den besonders die Seeschwalben gegen Plünderung seitens der Krähen bieten sollen. Er spricht (a.a. O., S. 116 ff.) von den Lariden als »Schutzvögeln« der Reiherente, denkt aber kaum, dass das Schutzsuchen als eine Folge von Selbstdressur zu betrachten ist, denn an einer Stelle (S. 116) spricht er von der »s. z. s. instinktiven« Reaktionsweise der Ente. — Auch DURANGO (1940) glaubt, die Ursache des Brütens von *Arenaria interpres* auf Laridennistplätzen (schon von BERGMAN 1939, S. 109 beachtet), sei der Schutz. RUTHKE (1942) nennt nach einem Besuch an der finnischen Küste nebenbei die gemischten Kolonien, die er als Folge von gleichartigen Biotopansprüchen oder aber Schutz auffasst. — GRENQUIST widmet den Ursachen sozialen Zusammenbrütens in den Schären eine recht eingehende Darstellung, jedoch ohne die gemischten Kolonien besonders zu nennen. Bezüglich der Ursachen der Kolonienbildung scheint er im wesentlichen derselben Auffassung wie MERIKALLIO zu sein (1938 a, S. 65):

»Viele Augen entdecken leichter eine drohende Gefahr als wenige, und ein Massenangriff der Seeschwalben und Möwen kann natürlich leichter den Feind in die Flucht treiben als ein Angriff nur weniger Individuen. Auf einer Insel mit reichem Vogelbestand sind für die Sicherheit der Individuen einer Art nicht nur die Individuen derselben Art von Bedeutung, sondern der Vogelbestand als Ganzes erscheint als Apparat mit verschiedenen Instanzen für Alarm und Abwehr — —».

In einer früheren Untersuchung wies Verf. (v. HAARTMAN 1937) den Gedanken zurück, die Natur des Nistplatzes sei die einzige Ursache des Nistens der Reiherente auf Laridennistplätzen. Anstatt den Schutz gegen Krähen als Kausalfaktor heranzuziehen, wurden die gemischten Kolonien von einem neuen Gesichtspunkt betrachtet. Unter Annahme einer wirklichen von den Lariden ausgelösten Soziabilität seitens der Reiherente wurde (a.a. O., S. 125) die starke psychologische Abhängigkeit dieser Art von den Lariden unterstrichen.

BERGMAN (1939) spricht keine bestimmte Auffassung aus, aber der Versuch, den von den Lariden dargebotenen Schutz genau zu messen, ist wertvoll (S. 112—113):

»Als Beispiel soll erwähnt werden, dass im Jahre 1937 auf Schären, wo keine Möwenvögel nisteten, 10 von 33 Eiderentennestern geplündert wurden, auf Felsen, wo Möwenvögel nisteten 5 von 53, also ein bedeutend kleinerer Teil».

Man könnte diesen Umstand sehr leicht als Zeugnis dafür ansehen, dass eine der wichtigsten Voraussetzungen der Schutztheorie vorhanden sei (ein Beweis gegen die Theorie von der Soziabilität ist das ja auf keinen Fall, da natürlich ein reeller Schutz seitens der Lariden keineswegs den sozialpsychischen Faktor als den ursächlichen ausschliesst). — Indessen ist *Somateria mollissima* — teilweise vielleicht wegen ihrer frühen Legezeit — eine Art, die nach BERGMAN ungewöhnlich wenig von den Lariden abhängig ist. Das Hauptinteresse wird darum auf *Nyroca fuligula* konzentriert, eine Art, über die BERGMAN (a. a. O., S. 57) sich recht deutlich geäußert hat:

»Im Gegensatz zu sämtlichen anderen Seevögeln kehrt das Weibchen sehr gewöhnlich schnell zum Neste zurück, sobald der Friedenstörer sich entfernt hat. Demzufolge werden die Reiherentennester äusserst selten von Krähen geplündert».

Die Plünderung beläuft sich nach BERGMAN (1941) nur auf etwa 2 % (Zahl der Nestfunde 253), während der entsprechende Wert der Flusseeeschwalbe etwa 15—25 % ist (BERGMAN 1939). Diese und andere Überlegungen haben BERGMAN veranlasst, sich (1941) meiner Auffassung anzuschliessen.

Die Seevogelkonzentration in den Laridenkolonien ist in der letzten Zeit in Dänemark bestätigt worden (SALOMONSEN 1940, 1942 — die Arbeit war mir nicht zugänglich; TÄNING 1943). Die Auffassung SALOMONSENS ist aus folgenden Worten (1940, S. 33) ersichtlich: »Det sociologiske Forhold mellem Arterne er kun en enkelt af de Faktorer, der bestemmer Arternes fordeling paa en Lokalitet».

Auf Nistplätzen mit sehr weitem Areal ist es schwerer als in einer zerstückelten Landschaft wie der Schärenhof Finnlands zu zeigen, dass die Seevögel wirklich die Lariden-Nistplätze bevorzugen. Es ist interessant zu sehen, wie TÄNING diese Schwierigkeit zu überbrücken versucht hat. Die 3 km lange Insel Klaegbanken beherbergt jährlich u. a. eine Sturmmöwenkolonie, eine riesige Lachmöwensiedlung und Seevögel, deren Anzahl bis zu 200 Paaren beträgt. Durch eine Einteilung der Insel in 29 Parzellen, die mehrere Jahre lang untersucht wurden, gelang es zu feststellen, teils dass sich die Seevögel auf den Parzellen, wo die Möwendichte am grössten war, ansammeln, teils dass auf das Verlassen einer Parzelle seitens der Möwen oft eine Verminderung der Schwimmvögel folgt. — Bezüglich der Ursachen der Erscheinung ist TÄNING äusserst zurückhaltend, er vermutet aber doch, dass die primäre Ursache der Vorliebe der Enten für die Lachmöwenkolonien der natürliche Schutz ist, den sie hierbei erreichen. Auf dem Klaegbanken sind nämlich die Sturmmöwen schlimme Feinde der Anatidengelege.

*Die Verhältnisse im Schärenmeer.*

Das mir auf Grund eigener Untersuchungen und des Schrifttums (BERGMAN 1939, FABRICIUS 1937) zu Gebote stehende Material der Reiherentennestfunde in den Schären, über 1,100, zeigt eine ausgesprochene Vorliebe für solche Felsen, wo Lariden, vor allem Seeschwalben, nisten. In den Jahren 1937—40 wurden auf Inseln und Felsen der inneren, der Fjärd- und der Meereszone 512 Paare nistend angetroffen, davon 94.4 % auf Laridennistplätzen. Dies lässt sich unmöglich dadurch erklären, dass die überwiegende Mehrzahl der Felsen, wo keine Lariden nisteten, nicht den ökologischen Ansprüchen der Reiherente entsprächen. Auf den Felsen der inneren Zone (1937—40) verteilte sich das Vorkommen vor *Sterna hirundo* und *Nyroca fuligula* folgendermassen (jeder Jahreswert eines Felsens wird als eine gesonderte Einheit berechnet):

Tabelle 29.

	Felsen mit Seeschwalben	Felsen ohne Seeschwalben, aber als Reiherentennistplatz möglich
Felsen mit Reiherenten .....	38	8
Felsen ohne Reiherenten .....	19	51

Hieraus lässt sich<sup>1)</sup>  $\chi^2 = 34$  bei einem Freiheitsgrad berechnen, was nach PÄTAU nur in  $10^{-8.3}$  der Fälle durch Zufall bedingt sein kann.

Jedenfalls gibt es einen Punkt in der obigen Darstellung, den ein Skeptiker kritisieren könnte. Wie ist es möglich zu entscheiden, ob ein Felsen den nistökologischen Anforderungen der Reiherente entspricht oder nicht? Wie gesagt wurde in der Statistik oben jeder Jahreswert als eine Einheit, d. h. als ein besonderer Felsen gerechnet. Die meisten Felsen ohne Lariden und ohne Reiherenten, die ich als denkbare Reiherentennistplätze bezeichnet habe, waren indessen solche, wo die Vögel nur in einigen Jahren fehlten, in anderen aber angetroffen wurden. In diesen Fällen sind also die Nistmöglichkeiten der Reiherente zweifelsfrei, wobei man allerdings mit der Möglichkeit verschiedener Stufen der Eignung rechnen muss. In anderen Fällen habe ich die Nistmöglichkeiten unter Berücksichtigung meiner Kenntnisse über die Nistbiologie der Art beurteilt.

Studiert man während einer Reihe von Jahren den Vogelbestand der Felsen, wie es FABRICIUS, BERGMAN und Verf. schon früher getan haben, so ist

<sup>1)</sup> Die in dieser Arbeit verwendeten statistischen Methoden sind zum grössten Teil in der Arbeit von BONNIER & TEDIN beschrieben. Unter den in den Kongresssachen verfassten Darstellungen werden die von FISHER und SNEDECOR besonders oft empfohlen.



zahl der Seeschwalben ( $S = Sterna hirundo$  und  $macrura$ ) und der Reiherente (N) auf den Felsen und Inseln dargestellt, wo die Seeschwalben nicht jährliche Nistvögel waren, und wo die Reiherente wenigstens einmal genistet hat.

Die leeren Stellen der Tabelle bedeuten, dass keine Untersuchung vorgenommen werden konnte. Ein Sternchen bedeutet Vorkommen anderer Lariden auf dem Nistplatz; es findet sich an solchen Stellen, wo dieses Vorkommen das Verhalten der Ente hat bzw. hätte beeinflussen können.

Die Tabelle bestätigt weitgehend die Abhängigkeit der Reiherente von den Lariden. Auf ein und demselben Felsen, wo ja die Standortsverhältnisse von Jahr zu Jahr fast unverändert sind, entscheidet das Vorkommen der Seeschwalben im grossen und ganzen, ob die Reiherente vorkommt oder fehlt.

Nur in einigen Fällen kann eine Veränderung des Milieus eingewirkt haben: die Felsen Nr. 158 und 205 sind in der Regel grösstenteils überflutet, aber im Frühling 1941 war der Wasserstand sehr niedrig, so dass die Nistmöglichkeiten sowohl für *Sterna hirundo* wie *Nyroca fuligula* ungewöhnlich gut waren (wahrscheinlich wurden die Felsen erstmalig von Vögeln besiedelt, und wir haben es somit mit der ersten Phase der durch die säkulare Landhebung verursachten Sukzession zu tun). Der Felsen Nr. 127 war ein anderer Fall: als ich Anfang Juli 1943 den Felsen besuchte, war die Vegetation völlig von den Schafen abgeweidet. Indessen konnte die Anfangszeit des Abweidens nicht festgestellt werden, und es gibt ja Beispiele dafür, dass die Reiherente fast völlig kahle Felsen nicht vermieden hat, vorausgesetzt, dass dort Seeschwalben nisteten.

Tab. 31 gibt eine Zusammenfassung sämtlicher Populationsverschiebungen Reiherente: Seeschwalben, die ich in den Jahren 1935—1943 im Untersuchungsgebiet beobachtet habe.

Tabelle 31.

		Sterna				
		++	+	=	—	0
Nyroca fuligula	++	18	4	8	1	1
	+	2*	11	5	1	2*
	=		5	5	3	1*
	—	1*	2	1	7	3 (2*)
	0		2	5	5	21

++ Neubesiedlung eines Nistplatzes von einem Jahr zum folgenden.  
 + Paarzahl auf dem Nistplatz zugenommen.  
 = Paarzahl unverändert.  
 — Paarzahl vermindert.  
 0 Nistplatz von den Vögeln verlassen.  
 Weiteres im Text!

Die Korrelation ist ja offenbar und zwar besonders in den Spalten Sterna ++ und 0. Sind die Seeschwalben zu einem neuen Nistplatz übergesiedelt (Spalte ++), so ist die Reiherente 18 mal an ihre Seite als Neusiedler getreten, in nur 3 Fällen nistete sie dort früher, und hierbei kamen auf dem Felsen im-

mer im vorhergehenden Jahr andere Lariden vor (ein Sternchen hebt die Fälle hervor, die sich durch Vorhandensein anderer Lariden als Nistvögel erklären lassen). Verliessen aber die Seeschwalben den Nistplatz (Spalte 0), so verschwand auch die Reiherente in 21 Fällen gegenüber 7. Von den 7 Ausnahmefällen finden 5 ihre Erklärung darin, dass andere Lariden auf dem Felsen weiter nisteten.

In Spalte Sterna ++ findet sich also keine Ausnahme von 18, in Spalte Sterna 0 wieder 2 Ausnahmen von 23, wenn von den Fällen abgesehen wird, die durch das Vorkommen anderer Lariden erklärt werden. Die Gesamtzahl bekannter Populationsverschiebungen (vgl. Tab. 31) war 106 (von denen mit Sternchen natürlich abgesehen). In 32 Fällen besiedelte die Reiherente einen Felsen als neuer Nistvogel und in 33 Fällen bezog sie nicht einen früher besiedelten Felsen. Die Wahrscheinlichkeit, dass die Reiherente einen Felsen besiedeln bzw. verlassen wird, ist somit, falls der Zufall entscheidet, 32 gegen  $(106 - 32 =) 74$  bzw. 33 gegen  $(106 - 33 =) 73$ . Vergleicht man nun z. B. 18:0 (tatsächlich beobachtetes Verhalten) mit 32:74 (zufallsbedingte Wahrscheinlichkeit) mittels der  $\chi$ -Probe PEARSONS, erhält man  $\chi^2 = 31.2$  bei einem Freiheitsgrad, was nach PÄTAU nur in  $10^{-7.6}$  der Fälle durch Zufall bedingt sein kann.

*Zusammenfassend ist also zu sagen, dass die Massenkonzentration von *Nyroca fuligula* auf den Nistplätzen der Lariden, insbesondere der Seeschwalben, nicht nur durch gleiche Standortsansprüche der Arten erklärt werden kann.* Es dürfte überflüssig sein, zu unterstreichen, dass ein gewisser Grad »ökologischer Affinität« eine Voraussetzung des Zusammenbrütens ist. Wir finden ja im allgemeinen keine höhlenbrütenden Anatiden als Nistvögel in den Lariden-Kolonien. Dass wir die Reiherente, einen Typvogel der eutrophen Ufer, auf kahlen Felsen nistend finden, deren einzige Phanerogamenvegetation in extremen Fällen aus einigen winzigen *Sedum acre*-Teppichen besteht, die auch den Seeschwalben eine Nistmöglichkeit bieten, ist schon an und für sich recht bemerkenswert (vgl. Kap. V, S. 55).

#### *Das Verhalten der Reiherente bei Gelegeverlust.*

Der Gedanke, dass die Reiherente ihre durch die Vegetation gut geschützten Nistplätze an der Küste und den Seen aufgäbe, um auf oft recht kahlen Schären die Vorteile des zweifelhaften Schutzes der Seeschwalben (BERGMAN hat gezeigt, dass 15—25 % aller Seeschwalbennester geplündert werden) zu haben wirkt gesucht. Indessen müssen wir uns klar machen, dass der Schutz der Lariden — ausser durch eine von der Erfahrung verursachte mnemische Leistung von Jahr zu Jahr — auch als Selektionsvorteil ein Genom befördern könnte, das die soziale Reaktionsnorm der Ente in bezug auf die Lariden hervorruft. In einer solchen Ausformung wäre die Schutztheorie mit meiner

Auffassung einer psychologischen Affinität der Reiherente gegenüber den Lariden nicht unvereinbar. Fragt man, warum der Vogel sehen kann, so werden wohl die meisten eine Übersicht über die Physiologie des Auges geben, aber man kann auch antworten, die Ursache sei der Umstand, dass seine phylogenetischen Ahnen Selektionsvorteile von der Phototaxis gehabt haben. Formell mag die Schutztheorie somit unanfechtbar sein, ja, ich möchte sagen, dass, wenn man hier die Phylogenese der Soziabilität erörtern will, der mögliche gegenseitige Schutz der Individuen nicht als Erklärungsgrund ausser Acht gelassen werden darf. Leider haben die Vertreter dieser Theorie ihre Stellung zu der Frage Selektionsvorteil gegenüber aktuell wirkendem Vorteil im allgemeinen nicht präzisiert. Überhaupt scheint die Schutztheorie mehr ein Anachronismus zu sein aus einer Zeit, wo die Biologen freigiebiger als jetzt mit dem Ausdruck »nützlich für die Art« bzw. »schädlich für die Art« allerlei Eigenschaften bezeichneten, ohne sich um die empirischen Grundlagen besonders zu bekümmern. Da ich keine Möglichkeiten sehe, die Rolle des Schutzes für die Phylogenese der Soziabilität fruchtbar zu erörtern, muss ich mich darauf beschränken, die Möglichkeiten eines »aktiven« Schutzsuchens seitens der Reiherente zu untersuchen.

Vor allem scheint mir ein solches »aktives« Schutzsuchen zwei Dinge vorauszusetzen: 1. dass die Reiherente wirklich infolge des Nestverlustes den Nistplatz verlässt, sowie 2. dass die Nestverluste auf den Lariden-Nistplätzen bedeutend kleiner sind.

Ohne die mühsame Methode zu verwenden, durch Beringung die Vögel zu kennzeichnen, erscheint es a priori am lohnendsten, das Erneuern verlorengegangener Reiherentengelege innerhalb einer Nistsaison zu studieren, und die Verhältnisse von Jahr zu Jahr unberücksichtigt zu lassen. Schon innerhalb eines Sommers ist es schwierig zu entscheiden, wo und wann die ♀♀ ihre verlorenen Gelege erneuern. Die von NORDBERG erprobte Methode, durch Färbung die brütenden Seevögel individuell zu kennzeichnen, wäre vielleicht trotz gewisser praktischer Schwierigkeiten eine wertvolle Hilfe bei einer Untersuchung über das Erneuern der Gelege der Reiherente.

Im grossen und ganzen fehlen Beobachtungen im Schrifttum, doch hat HORTLING (1927) das Umlegen sogar in demselben Nest festgestellt, was mit einer gleichartigen Beobachtung des Verf. übereinstimmt, und GRENQUIST (1938, S. 105) erwähnt einen Fall von Umlegen auf demselben Felsen. Im folgenden gebe ich in stark gekürzter Form meine diesbezüglichen Beobachtungen wieder.

1938. Felsen Nr. 139. Nest unter einem *Phragmites*-Haufen. Wird verlassen, ein neues (von demselben ♀?) wird auf dem Haufen, über dem früheren angetroffen.

1939. Nr. 171. Nest überflutet, wird unweit davon erneuert.

Nr. 160. 2 geplünderte Nester; 1 verlassenes, 2 erneuerte Gelege auf demselben Felsen. Ein Gelege wahrscheinlich auf dem Felsen Nr. 196, 1 km weit davon, erneuert.

Nr. 126. Mehrere (wohl 3) geplünderte Gelege und mehrere verlassene. Wenigstens ein halbes Dutzend erneuerte Gelege auf dem Felsen.

Nr. 139. Keine Nester geplündert, aber mehrere in frühem Stadium verlassen. Wenigstens ein erneuertes Gelege.

Nr. 141. Ein Gelege verlassen; später ein erneuertes Gelege.

Nr. 132. (Ohne Lariden). Ein geplündertes Gelege und ein erneuertes.

Nr. 134. 2 geplünderte Gelege, kein erneuertes.

Nr. 135. (1 km von dem vorhergehenden). Ein erneuertes Gelege (♀ wahrscheinlich auf Nr. 134 genistet? jedenfalls nicht hier).

Insel Allinpieli. Ein geplündertes Gelege, später ein erneuertes.

1943. Nr. 162. Ein Gelege, wurde geplündert. Später ein Gelege in derselben Nestmulde.

Zu den genannten Beobachtungen vom Jahre 1939 kommen noch einige über verlorengegangene Gelege, die wegen der vorgeschrittenen Zeit (wahrscheinlich) nicht erneuert wurden. Überhaupt sind ja die Eierverhältnisse der Reiherente, wie bereits hervorgehoben wurde, recht chaotisch, und es ist unmöglich aus einzelnen Fällen Schlüsse zu ziehen. Doch darf man wohl als allgemeines Urteil aussprechen, *dass ein bedeutender Teil der verlorengegangenen Gelege, wohl etwa  $\frac{3}{4}$  aller erneuerten, auf demselben Felsen erneuert werden.* Zwar muss man als möglich ansehen, dass Gelegeverlust wirklich die Reiherente zum Nistplatzwechsel veranlassen kann, doch ist es unwahrscheinlich, dass dies in genügendem Ausmass stattfindet, um eine Selbstdressur bei einem grossen Teil der Reiherentenpopulation zu gestatten. — In derselben Richtung gehen die Beobachtungen BERGMANS (1939, S. 85) über *Mergus serrator*: falls eine frühe Brut zerstört wurde, war um Johanni immer eine neue in der Nähe der geplünderten vorhanden.

#### *Der Schutz gegen Feinde.*

Die Beobachtungen BERGMANS über die Plünderung der Gelege von *Somateria mollissima* (früher, S. 86 referiert) zeigen bei Variationsanalyse, dass auf Lariden-Nistplätzen  $90.6 \pm 4.01\%$ , auf den übrigen  $59.7 \pm 7.4\%$  der Gelege der Plünderung entgingen. Diese Zahlen sind fehlersicher (Diff. =  $30.9 \pm 8.4\%$ ). Dagegen wurden in der Helsingforscher Gegend höchstens einige von 100 Reiherennestern von Krähen geplündert. In K ö k a r sollen indessen nach GRENQUIST die ersten Gelege beinahe aller Reiherenten geplündert werden, der Autor erwähnt aber nicht, ob die Beobachtungen von Nistplätzen ohne oder mit Lariden stammen.

Da die Zahl der Reiherennester auf Schären und Inseln ohne Lariden verschwindend gering ist (vgl. auch FABRICIUS 1937, BERGMAN 1939, v. HAART-

MAN 1937), ist es nicht leicht zu feststellen, wie die Plünderungszahlen auf diesen beiden Biotopen sich zueinander verhalten. Im Jahre 1939 gelang es mir jedoch mit grosser Mühe, eine Anzahl Reiherentennester auf Felsen ohne Lariden zu finden. Von diesen 21 Nestern gingen 5 ( $= 24 \pm 9.3\%$ ) verloren, eine durch Überflutung, 4 durch Plünderung. Auf den Lariden-Nistplätzen wurden 66 Nester kontrolliert, von denen 18 ( $= 27 \pm 5.4\%$ ) verloren gingen, 2 durch Überflutung, die übrigen durch Plünderung.

Es ist möglich, dass die Reiherentennester in verschiedenen Gegenden recht ungleich der Plünderung ausgesetzt sind. Innerhalb meines Untersuchungsgebietes liess sich nicht feststellen, dass die Gelege auf Laridennistplätzen besser geschützt waren. In der Helsingforsger Gegend wieder entgingen die Nester fast völlig der Plünderung, obwohl die *Sterna*-Nester auf denselben Nistplätzen sehr gefährdet waren. Die Schutztheorie wird also kaum durch die Tatsachen gestützt.

Ich verneine nicht den Schutz, den gewisse Anatiden möglicherweise auf den Lariden-Nistplätzen geniessen, glaube aber, dass es Kausalität und Finalität verwechseln heisst, diesen Schutz als die primäre Ursache zu bezeichnen. Es scheint, als hätte DEEGENER (S. 116) gewissermassen das Richtige getroffen, wenn er schreibt:

»Wenn wir den wesentlichen Charakter der essentiellen Vergesellschaftungen — — darin erkennen, dass die Sozietät als solche einen Zweck hat, so ist dieser Zweck doch von der vergesellschaftenden Ursache, wo immer möglich, scharf zu trennen; denn wenn auch in manchen Fällen gerade der Zweck die Ursache der Vergesellschaftung zu sein scheint, ergibt sich doch vielfach dieser »Zweck« als eine Folge von Ursachen, die keineswegs als die zur Erreichung dieses Zwecks in Wirkung tretenden Mittel angesehen werden können.»

## VIII. Über gemischte Vogelsozietäten und die Massenpsychologie der Vögel.

### *Gemischte Vogelkolonien.*

Wie bereits im vorgehenden Kapitel dargelegt wurde, sind es nicht nur die Reiherenten, die in besonderer Menge die Laridennistplätze aufsuchen, sondern auf diesen konzentriert sich das ganze Seevogelleben. BERGMAN (1939, S. 109) betrachtet folgende Arten in E s b o - K y r k s l ä t t als mehr oder weniger an die Lariden-Kolonien gebunden: *Nyroca fuligula*, *Oidemia fusca*, *Mergus serrator*, *M. merganser* als Nistvogel der waldlosen Schären, (*Somateria mollissima*), *Arenaria interpres*, *Tringa totanus*, *Charadrius hiaticula* und *Ch. dubius* sowie gewissermassen *Motacilla alba*. Zu diesen fügt

er später (BERGMAN 1941) *Uria grylle* hinzu. Noch weniger als die Reiherente sind jedoch die übrigen obengenannten Arten völlig an die Lariden-Kolonien gebunden, ja in meinem Untersuchungsgebiet wurden sie alle ohne Lariden in der Nähe nistend angetroffen, *Arenaria interpres* allerdings nur einmal und zwar nahe der Schäre Blekungen in der Meereszone. — Damit ist aber die Anhänglichkeit des Steinwälzers an die Lariden noch nicht bewiesen, denn die Zahl der Felsen ohne Lariden ist in den äusseren Zonen sehr gering, und ihre Naturverhältnisse sicherlich weniger zusagend. Gleichartige Nistplatzansprüche sind auch verdächtig, wenn *Mergus serrator* nach BERGMAN in Esbo—Kyrkslätt in so hohem Grade die *Larus fuscus*-Nistplätze bevorzugt. *Motacilla alba* ist ja überall in den Schären sehr gewöhnlich. BERGMAN hebt jedoch hervor, dass das Insektenleben der Schären durch die Lariden gefördert wird, aber er glaubt, dass die vermutete Bevorzugung der Lariden-Kolonien seitens der Bachstelze durch die psychische Einwirkung der Kolonien veranlasst wird (a.a. O., S. 111). Ich halte es nicht für notwendig, hier unter Zuhilfenahme der Korrelationsmethode usw. die Anhänglichkeit der verschiedenen Arten an die Lariden zu prüfen. Diese Werte können aus meinem Primärmaterial (Inst. Zool., Univ. Helsingfors) berechnet werden.

Ein paar Worte verdient *Corvus cornix*, die bekanntlich nicht selten als Nistvogel in den Laridenkolonien der waldlosen Meereszone gefunden wird, wo sie sich mit sehr anspruchslosen Nestanlagen begnügt — selbst habe ich ihr Nest auf einem Absatz eines Seezeichens gefunden. In diesem Fall liegt indessen der Gedanke an die reichen Nahrungsvorräte der Aussenschären sehr nahe.

Recht bemerkenswert ist die soziale Tendenz der *Podiceps*-Arten den Lariden gegenüber, was schon oben (Kap. VII, S. 84) erwähnt wurde. *Podiceps cristatus* kommt bisweilen in dem Schärengürtel als Nistvogel auf oder dicht am Ufer kleiner Felsen vor. 8 solche Nester befanden sich auf Lariden-Nistplätzen und 2 nur einige 10 m von solchen entfernt. Auch BERGMAN fand ein solches Nest, und zwar in der Meereszone — und auf einem Lariden-Nistplatz. Völlig einzigartig ist dieser Neststand jedoch nicht; Nester auf trockenem Boden werden von VENABLES & LACK sowie WANGRIN (ohne Lariden-Vorkommen zu nennen) erwähnt. Es ist leicht festzustellen, dass sogar extensive Plünderung seitens der Krähe den Haubentaucher nicht aus seinen Nistplätzen zu vertreiben vermag (vgl. S. 78), und es ist auch bekannt, dass *Sterna hirundo* sich sogar feindselig gegen die Taucher benehmen kann, indem sie die von ihnen erbeuteten Fische raubt (REUTER 1929, BERGMAN 1939, eigene Beobachtungen).

In den genannten Fällen handelt es sich um eine von den Lariden ausgelöste Soziabilität gewisser Vögel. Aber auch andere Vogelarten scheinen auffallend oft zusammen zu nisten. Besonders häufen sich die Angaben über das

Vorkommen gewisser Raubvögel in Vogelkolonien. *Falco peregrinus* nistet nach GROTE (mehrere Arbeiten), HORST, OHLENDORF, MICHEL, PRESCHER, WENDLAND (1932, 1934) ZIMMERMANN (weitere Literatur in GROTE: Ueber das Horsten des Wanderfalken in Vogelkolonien) gern auf Nistplätzen von *Ardea cinerea*, *Nycticorax*, *Corvus frugilegus* aber auch *Coloeus monedula*, *Columba livia*, *Micropus apus*, *Falco tinnunculus* und merkwürdigerweise auch von Gänsen. Man hat sich bisher über die Ursachen des Zusammenbrütens nicht einigen können. SUSCHKIN will als Erklärungsgrund die Leichtigkeit des Falken sehen, Beute in den Kolonien zu erhalten, eine Auffassung, der GROTE nicht beipflichtet. Auch MICHEL hebt hervor, dass der Falke bei Nachbarschaft von *Anser albifrons* keineswegs räuberisch auftritt, auch soll er die Reiher nicht angreifen (ZIMMERMANN, OHLENDORF). Eine völlig erschöpfende Erklärung glaubt GROTE (1934) nicht geben zu können. In gewissen Fällen schreibt GROTE dem Falken einen Nutzen von dem Zusammenbrüten zu, er kann in alten *Ardea cinerea*-Nestern nisten oder von der »Warnfreudigkeit« der kleineren Vögel Nutzen ziehen. WENDLAND hebt hervor, dass der Falke in den Reiherkolonien oft nicht die Nester der Reiher, sondern die alten Milanester benutzt. SCHUSTER (in einer Note zur Arbeit GROTES) verneint andere als nistbiologische Ursachen für das Zusammenbrüten, und neulich hat GROTE (1942) das ganze Problem des Zusammennistens der Falken und Gänse zu einer Frage rein zöologischen Affinität zu vereinfachen versucht: die Gänse legen so früh, dass Südhänge der Felsen die einzigen schneefreien Stellen sind, und ihre Anzahl in den Gebieten wäre so klein, dass die Vögel zusammen brüten müssen. Den Mangel an Niststätten führt auch SCHÄFER (1938) an: »Die Brutplatzarmut der hohen Steppengebiete machte sich deutlich bemerkbar. Adlerbussarde liessen sich oft von Gänsen von ihren Horsten vertreiben, während die Würgfalken stets das Feld behaupteten« (die Schilderung bezieht sich auf die Mongolei). — Die Erklärung durch Nistplatznot scheint hier plausibel zu sein, auf jeden Fall bleibt jedoch das Zusammenbrüten des Falken mit anderen Arten zu erklären. In gewisser Weise symptomatisch ist auch möglicherweise das Vorkommen des Wanderfalken in Möwenkolonien (VAN RHYN 1935), obwohl die Wahrscheinlichkeit einer zöologischen Affinität hier besonders gross sein dürfte (vgl. z. B. Stora Karlsö, BERG). — Schliesslich möchte ich das Vorkommen des Falken auf unseren Hochmooren erwähnen. Auf diesen nisten ja recht oft Sturm- und Silbermöwen (*Larus argentatus* subsp.). Kommt der Falke hier oft gleichzeitig mit den Lariden vor? Ich finde im Schrifttum sehr wenig Angaben zur Beleuchtung dieser Frage. PAASIO hält das gleichzeitige Vorkommen des Falken und der Sturmmöwen für gewöhnlich. Er hat nie gesehen, dass der Falke Sturmmöwen erbeutete, obwohl die Vögel bisweilen in enger Nachbarschaft vorkommen. Falls der Falke sich in die Möwenkolonien verirrt, wurde er verjagt. LUMIALA erwähnt das

gleichzeitige Brüten des Falken und eines *Larus argentatus*-Paares auf einem Moor im mittleren Finnland. Eine notwendige Voraussetzung ist aber das Laridenvorkommen keineswegs (vgl. MONTELL).

Wie der Wanderfalke scheint auch *Falco tinnunculus* recht oft in der Nähe anderer Vogelpaare, am öftesten in Kolonien, zu brüten (*Ardea cinerea*-Kolonien, GROTE 1933, PRESCHER 1934; Abendfalken, Tauben, GROTE 1939; Dohlen, HORST 1936, GROTE 1939; Saatkrähen, GROTE 1939, STEINBACHER 1938). In gewissen Fällen sind die Baumgruppen im Nistgebiet so vereinzelt, dass eine Konzentration der Nistvögel völlig natürlich erscheint (Südrussische Steppen, GROTE 1939; WEIGOLD bezüglich *Falco vespertinus* in Saatkrähenkolonien in Jehol). In anderen Gebieten lässt sich das Zusammenbrüten kaum so einfach erklären. Für unsere Problemstellung besonders interessant ist jedoch folgende Äusserung GROTES (1939): »Infolge seines stark ausgeprägten Geselligkeitstriebes mag *Falco tinnunculus* auch nicht selten durch andere Vogelarten bewogen werden, kolonienweise mit ihnen zusammen an Orten, die ihm für gewöhnlich weniger zusagen, zu nisten».

Auch zahlreiche andere Raubvögel werden als Mitbewohner der Vogelkolonien genannt. GROTE (1933) zählt in den Fischreiherkolonien folgende Vögel auf: Wanderfalke, Würgfalke, Baumfalke, Abendfalke, Schwarzer Milan, Steinadler, Zwergadler, Seeadler und Rohrweihe, PRESCHER (1934) Wanderfalke, Turmfalke, Roter und Schwarzer Milan und Seeadler, WENDLAND (1932) u. a. Roter Milan. Als Nistvogel in Kolonien von Reiher und Kormoranen nennen SCHNURRE (1936, 1941) und MÄRZ (1940) den Uhu. SCHNURRE (1941) erwähnt von einem untersuchten Paar, dass die Theorie des bequemsten Beuteerwerbs nicht zutraf, und er hat die Kormorane auf dem Speisezettel des Uhus nicht gefunden. SEITZ findet *Circus aeruginosus* in *Platalea leucorodia*-Kolonien. GEBHARDT stellt fest, dass die Ringeltaube und *Falco subbuteo* oft in der Nähe voneinander nisten, und spricht von »einer Art Brutgemeinschaft, deren einziger Nutzniesser allerdings nur die Taube ist», und TINBERGEN (1933) teilt mit, dass *Asio otus* und *Falco tinnunculus* oft in demselben Baume nisten (zufällig?).

Das Vorkommen von Raubvögeln in Saatkrähen- und Reiherkolonien wurde oben erörtert. Bemerkenswert ist, dass die Saatkrähen und Reiher oft nahe beieinander zu wohnen scheinen. Besonders beleuchtend ist eine Untersuchung über den Saatkrähenbestand Hollands, die von der Redaktion der Zeitschrift *Ardea* veröffentlicht worden ist. Auf nicht weniger als 28 Stellen lagen die Saatkrähenkolonien in unmittelbarer Nähe der Reiherkolonien. Vgl. auch BÄSECKE (1940) für deutsche Reiherkolonien. PRESCHER erwähnt, dass Nebel- und Saatkrähen, die in den Reiherkolonien nisten, Eier rauben, während nach GROTE (1920) Burgfrieden zwischen den vielen Mitbewohnern der Reiherkolonien (u. a. die Saatkrähe) herrscht. — Die Reiher

nisten auch sehr oft zusammen mit anderen Grossvögeln (Silberreiher und Löffler, SERTZ) am häufigsten *Phalacrocorax carbo*. DJUNIN nennt gemischte Kolonien von *Phalacrocorax*, *Ardea cinerea* und *garzetta*, *Nycticorax*, *Ibis* u. a. in Astrachan. Auch in Deutschland wurden *Phalacrocorax-Ardea*-Kolonien beobachtet (LINDNER 1921, 1923, STRESEMANN 1923 u. a.). Die Kormorane sollen dabei oft alte *Ardea*-Nester beziehen. BEHLE berichtet über Kolonien von *Pelecanus erythrorhynchos*, *Ardea herodias treganzai*, *Phalacrocorax auritus* und *Larus californicus* im Great Salt Lake.

Sowohl in Reiher- (GROTE 1920, SCHÜZ 1929) wie Dohlen- (GROTE 1939, HORST) und Saatkrähenkolonien (SAMORODOW) nisten auch zahlreiche Kleinvögel. SCHÜZ führt als mögliche Erklärung den grossen Reichtum an Insekten an — die Beobachtungen BERGMANS über starke Insektenproduktion in den Laridenkolonien der Schären wurden schon früher erwähnt (S. 94), und nach BEHLE florieren nur die Fliegen, Insektenlarven und Spinnen in den gewaltigen *Ardea herodias*-Kolonien von Salt Lake.

Weiter ist ein Fall des Zusammenbrütens zweier Vogelarten zu erörtern. *Sylvia nisoria* scheint jedenfalls in Deutschland (zusammenfassende Darstellung in NIETHAMMERS Handbuch) und Dänemark (KOFOED, NORUP, DEBOIS) sehr oft in der Nähe von *Lanius collurio* zu nisten. NIETHAMMER vermutet, dass die Ursache gleichartige ökologische Anforderungen sei (es wäre also unrichtig von einer Soziabilität zu sprechen), eine Auffassung, die von den dänischen Vogelkundigen, obwohl sie ihre Auffassung noch nicht überzeugend bekräftigt haben, offenbar nicht geteilt wird. DEBOIS (S. 216—217) vermutet, dass »Feinde wahrscheinlich die einzige erklärliche Ursache des Beisammenseins der beiden Vögel auf dem Nistplatz seien« (übers.)<sup>1)</sup>.

Versucht man die oben erwähnten Fälle von Zusammenbrüten biologisch einander fernstehender Arten aus einem einheitlichen Gesichtspunkt zu überblicken, so ist es wohl vor allem die Buntheit, die einem in die Augen fällt, eine Buntheit in bezug auf die beteiligten Arten sowie auf die herangezogenen Erklärungsgründe. In einigen Fällen konnte dies Zusammenbrüten einfach durch gleichartige ökologische Ansprüche der Vögel erklärt werden, oder dadurch, dass ihre Nistbiotope so selten waren, dass eine Konzentration der nistenden Paare eine natürliche Sache war, z. B. gemischte Vogelsiedlungen in vereinzelter Baumgruppen der Steppengebiete. In anderen Fällen stand

<sup>1)</sup> In einer materialreichen Studie hat CHRISTIANSEN neulich den Fall *Sylvia-Lanius* erörtert. Seine Kausalanalyse endet gewissermassen in Skeptizismus, indem er von Schwierigkeiten spricht, »der endnu skal overvindes, før man med Sikkerhed kan udtale sig om et af de mest interessante Eksempler paa Sociabilitet man kender« (S. 25).

der gegenseitige Schutz <sup>1)</sup> oder andere Vorteile im Vordergrund des Interesses, z. B. findet das Vorkommen gewisser Raubvögel in den Reiherkolonien eine Erklärung in den Nistmöglichkeiten, welche die alten unbesetzten Nester darbieten. Dieser Umstand ist natürlich eine unentbehrliche Voraussetzung in bezug auf Raubvögel, die kein eigenes Nest bauen. Aber ist er die letzter Hand ausschlaggebende Voraussetzung? Die Frage, die man sich stellen muss, ehe man *ausschliesslich* die Nistmöglichkeiten und nicht die Reiher selbst als auslösende Ursache des Zusammenbrütens betrachtet, lautet: wie verhalten sich die Raubvögel verlassenen Kolonien gegenüber? Falls die Vogelsiedlungen wegziehen, bleiben die Raubvögel weiter auf den alten Plätzen? — Leider scheinen diese Fragen schwer beantwortbar zu sein, da die Reiherkolonien (nach NIETHAMMER) sehr sesshaft sind.

In anderen Fällen ist es sehr schwierig, ökologische Vorteile für die zusammennistenden Vögel zu erblicken, z. B. Saatkrähen und Reiher in gemischten Kolonien; Reiher und andere Grossvögel, wie Kormorane. Hier scheint es nicht unwahrscheinlich, dass die Kolonien selbst die auslösende Ursache sind. GROTE (1939) unterstreicht wie gesagt bezüglich des Turmfalken in Vogelkolonien, seinen »Geselligkeitstrieb«, und es scheint mir, als müsste man die Erklärung gewisser Fälle des Nebeneinanderbrütens in Analogie zu meiner Theorie über die Ursachen der Kolonienbildung von *Sterna-Nyroca*-typ (v. HAARTMAN 1937) in einer wirklichen (durch innere Faktoren bedingten) Soziabilität der Arten bzw. einer Art einer anderen gegenüber suchen.

#### *Gemischte Vogelschwärme ausserhalb der Nistzeit.*

Zwar gestalten sich die sozialen Verhältnisse der Vögel in verschiedenen Phasen des Jahreszyklus recht verschieden, aber es wäre doch ein grundsätzlicher Irrtum, den Scharbildungstrieb der in Kolonien nistenden Vögel ohne Berücksichtigung ähnlicher Verhältnisse ausserhalb der Brutzeit zu beurteilen. Gemischte Vogelschwärme im Winterhalbjahre sind ja auch im Norden gut bekannt, man denke nur an die Meisenschwärme, an die sich Spechte (vgl. u. a. PYNNÖNEN 1939), Häher usw. anschliessen, aber die auffallendsten Beispiele stammen doch aus den Tropen. BATES, STRESEMANN 1917 et lit. *ibid.* cit.; 1940), STRESEMANN & HEINRICH führen solche Vogelschwärme aus verschiedenen Gegenden an, und die Erscheinung umfasst systematisch sehr ungleiche Vogelgruppen. Mehrere Forscher haben versucht, diese Schwarmbildung zu erklären — und es ist wohl kaum überraschend,

<sup>1)</sup> STRESEMANN (Aves, S. 352—354) erwähnt einige solche Fälle aus den Tropen. Gewisse Vogelarten sollen sogar die Nähe der Kolonien wehrhafter Insekten (wie Ameisen) bevorzugen.

dass der gegenseitige Nutzen in den allermeisten Erklärungsversuchen im Vordergrund steht. Gegen diesen scheinbar soliden Gesichtspunkt wendet sich STRESEMANN (1917):

»Hier versagt jeder Versuch, Nützlichkeitsgründe zu machen, hier ist es etwas unseren Begriffen unfassliches, dem die Vogelgesellschaften ihr Bestehen verdanken: nicht die gemeinsame Not noch anderes Bedürfnis nach gegenseitigem Schutz, noch auch der aus gemeinsamem Jagen entspringende Vorteil: es ist die faszinierende Wirkung der Masse.»

Man kann dem Verfasser nicht vorwerfen, dass er letzten Endes die Erscheinung nicht »erklärt« habe. Es liegt leider in der Natur der Tierpsychologie, nur relativ unkomplizierte Fälle einwandfrei lösen zu können.

Zur Zugzeit sind ja die gemischten Vogelscharen, wie jeder Migrationsforscher weiss, besonders häufig. Man kann sehr ungleichartige Vögel in bunter Schar ziehen sehen. — Weiter sei erwähnt, dass man in den Herden von Zebras und Gazellen sehr oft Strausse und Kronenkraniche findet (ALVERDES 1925, S. 55).

#### *Brutzyklus und Vogelschwärme.*

Eine recht bemerkenswerte Seite der Einwirkung der Kolonien ist von FR. DARLING (1938) herangezogen worden. Die wichtigsten Annahmen seiner Theorie können teils als Synchronisation der Eierlegezeiten der einzelnen Vögel durch gegenseitige Stimulation betrachtet werden, so dass eine grössere Kolonie eine kürzere und im Mittel frühere Legezeit hat, teils als das Bedürfnis einer Minimalindividuenzahl als für den Verlauf gewisser Fortpflanzungshandlungen notwendige Stimulation.

Wenden wir uns zunächst der Legezeit der Vögel als Folge gegenseitigen Einflusses zu. Als Ursache des Einflusses denkt sich DARLING vor allem die soziale Balz der Vögel — er hat sich besonders mit Möwen beschäftigt. Allzu bedeutend seien die Verschiedenheiten zwischen den Kolonien allerdings nicht: »I do not wish to overestimate the significance of the social factor in the breeding cycle but to point to its existence« (DARLING, S. 67).

Die verschiedenen Eierlegezeiten der *Podiceps cristatus*-Kolonien wurden schon erörtert (Kap. VI, S. 73), und es zeigte sich, dass die Legezeiten in gewissen Kolonien überhaupt nicht transgredieren. Die Legezeit der einzelnen Kolonien war also, mit der der ganzen Population verglichen, sehr kurz. Beweise dafür, dass die Legezeiten grösserer Kolonien kürzer wären als die kleinerer, gab es indessen nicht, und gewisse Fehlerquellen und schwerkontrollierbare Erklärungsgründe können wohl nicht völlig ausgeschlossen werden: die Eierübereien der Krähen üben einen sehr bedeutenden und schwer zu beurteilenden Einfluss aus, und es wäre denkbar, dass lokale Verschie-

denheiten im Aufwuchs des Röhrchtes sich in der Legezeit der Kolonien widerspiegeln könnten. Auch die allerdings im vorliegenden Falle weniger ansprechende Theorie von »Stammesgenossenschaften« (NOLL, SCHIERMANN 1939) oder »Sippen« (STRESEMANN 1943) ist in Erwägung zu ziehen. — Auch positive Unterschiede können also nur mit gewisser Einschränkung als Beweis der Synchronisation gelten.

DARLINGS (S. 66) eigene Angaben über die Eierlegezeit einer kleinen und einer grossen *Larus fuscus affinis*-Kolonie zeigen indessen keinen statistisch gesicherten Unterschied.<sup>1)</sup> (Die Beobachtungen DARLINGS im Jahre 1936 sind zwar überzeugender, aber sie eignen sich nicht für Variationsanalyse.) Vor kurzem glaubt SALOMONSEN (1943) Beweise für die DARLINGSsche Auffassung gefunden zu haben in bezug auf *Sterna hirundo*: »Det framgaar tydeligt af Tabellen (die ich unten in der für die Variationsanalyse notwendigen gekürzten Form wiedergebe) att Fugle ynglende i Kolonier paa mere end 100 Par begynder Aeglaegningen tidligere end Fuglene i de mindre Kolonier».

Eierlegen von *Sterna hirundo* nach SALOMONSEN (1943 a, S. 3).

	frühe Nester	späte Nester
grosse Kolonien .....	43	693
kleine » .....	13	272

Daraus lässt sich BRAVAIS' Korrelationskoeffizient  $r = +0,025 \pm 0,03$  berechnen. Ein statistisch gesicherter Unterschied zwischen den kleinen und grossen Kolonien ist also nicht vorhanden.

Beobachtungen, die an meine über *Podiceps cristatus* erinnern, haben LACK & EMLÉN (S. 228) über die in Kolonien von Tausenden von Paaren nistende Art *Agelaius tricolor* gemacht:

»With three colonies only a few miles apart, the differences in breeding time (synchronous, however, at each colony) cannot possibly be due solely to physical factors acting on the birds' physiological state».

Auch Mc. ILHENNY (1937) und LINDSDALE (1938) machen eine Gleichzeitigkeit des Nistens der einzelnen Brutpaare in den Kolonien der Icteriden *Cassidix mexicanus* bzw. *Xantocephalus xantocephalus* wahrscheinlich. ARHIMO & TAMMILEHTO (1936) glauben Unterschiede in der Eierlegezeit der *Larus fuscus*-Kolonien in der Helsingforsger Gegend gefunden zu haben, was sie auf »Stammesgenossenschaft« zurückführen wollen. BERGMAN (1939)

<sup>1)</sup> Eierlegen in der grossen Kolonie im Mittel etwa am  $2.8 \pm 0.75$ , in der kleinen  $4.8 \pm 1.75$  Tage nach 25. V.: Diff. =  $2 \pm 1.9$  Tage.

verneint indessen auf Grund von Beobachtungen in derselben Gegend jene Differenzen kategorisch.

Man muss also gewissermassen denen recht geben, die sich dem behaupteten Vermögen der Kolonien, als überindividuelle Einheiten die Nistzeiten ihrer Mitglieder zu beeinflussen, noch skeptisch gegenüberstellen, aber einige Untersuchungen sprechen doch für einen positiven Einfluss in der genannten Richtung.

Nach der Theorie DARLINGS sollte ferner das Fortpflanzungsergebnis in den grösseren Kolonien besser sein. Um den Stamm beizubehalten, wäre somit eine Mindestpaarzahl notwendig.

»Undercrowding«, wie es ALLEE (1934, 1940) nennt, ist auch in so verschiedenen Tiergruppen wie Insekten und Ziliaten bekannt. Unter den letztgenannten (Zusammenfassung bei PARK 1939) ist die Teilungsgeschwindigkeit in gewissen Grenzen von der Individuendichte abhängig. MAST & PACE (1937) wollen diesen sog. ROBERTSONSchen oder allelocatalytischen Effekt durch eine Substanz erklären, welche die Tiere vermutlich absondern. — Bei den Insekten *Tribolium confusum* (PARK 1932) und *Calandra granaria* (MACLAGEN 1932) wird die Fortpflanzung — sichtlich infolge effektiverer Befruchtung — von einer bestimmten Individuendichte begünstigt. ALLEE zieht die allgemeine Schlussfolgerung, dass man bei den Tieren nicht nur mit einer Maximal- sondern auch mit einer Minimalpopulation rechnen muss.

Ein neuer, sehr bedeutungsvoller Gesichtspunkt in der Frage der Populationsgrösse ist ihre mathematisch von WRIGHT und FISHER und von mehr praktischem Standpunkt von dem letzteren und DOBZHANSKY in glänzender Weise erwiesene Bedeutung für die Populationsgenetik.

Auch die Rolle der Inzucht in kleineren Populationen muss — wie übrigens DARLING (S. 105) richtig erkannt hat — berücksichtigt werden. Mehrere Studien über freilebende *Drosophila*-Populationen haben gezeigt, wie unglaublich zahlreich die Lethalfaktoren in natürlichen Populationen vorkommen, und nach TIMOFÉEFF-RESSOVSKY (1935) sind die vitalitätsvermindernden Mutationen noch zahlreicher. Das Herausmendeln jener rezessiven Erbfaktoren muss in kleineren Populationen durch Inzucht viel grösser sein. So zeigt z. B. eine Studie FINKBEINERS über die Taubstummheit in der Schweiz, dass die Ortschaften mit kleiner Bevölkerungsziffer ein viel höheres Promille Taubstummer aufweisen als die mit grösseren.

Die obenerwähnten Tatsachen zeigen, wie vorsichtig man sein muss, ehe man schlechte Fortpflanzungsergebnisse in den kleineren Vogelkolonien bzw. etwa das Aussterben gewisser ungenügend zahlreicher sozialer Vögel als massenpsychologischen Effekt ansieht.

Innerhalb meines Untersuchungsgebietes versuchte die Lachmöwe (vgl. S. 58) in den 1930er Jahren sich anzusiedeln, was indessen misslang, so dass 1943 kein einziges Paar mehr nistete. In dieser Population traten allerlei Unregelmässigkeiten auf, Verlassen der Kolonien und vor allem der schon

besprochene (S. 78) grosse Anteil fauler Eier. Die Populationsziffer war die ganze Zeit sehr gering, meistens bestanden die Kolonien aus weniger als 10 Paaren. — Doch wird die Kausalität dadurch verworren, dass die Sterblichkeit der Möwen sehr bedeutend war, vielleicht infolge davon, dass sie Ausrottungsmittel gegen Krähen frassen. Als Beweis für den Einfluss der geringen Populationsgrösse wage ich diese schwache Fortpflanzung nicht zu deuten.

DARLING untersuchte in den Jahren 1936 und 1937 u. a. einige Kolonien von *Larus argentatus*. In den kleineren (< 34 Ind. wurden von 51 Eiern  $25.5 \pm 6.1$  % Junge, in den grösseren (> 80) Ind.) wieder von 273 Eiern  $40.3 \pm 2.97$  % Junge flügge. Die Differenz ist nicht statistisch gesichert (Diff. =  $14.8 \pm 6.78$  %), aber deutet doch auf einen Unterschied hin. Bei *Larus fuscus affinis* hatten dagegen Kolonien verschiedener Grösse offenbar etwa dasselbe Fortpflanzungsergebnis. — Das Vorkommen nicht nistender Paare ist nach DARLING ein Beweis für die Notwendigkeit der sozialen Stimulation für das Nisten. Auch abgesehen davon, dass das Material bisher bei weitem nicht genügt, scheint mir die Schlussfolgerung keineswegs zwingend, denn dieselbe Abnormität, die das Ausbleiben des Eierlegens verursacht, kann nämlich sehr wohl die Ursache sein, dass sich die einzelnen Paare nicht an Kolonien anschliessen. — Eine gewisse Stütze findet aber die Theorie vielleicht in Studien über die Ovulation der Vögel — besonders Tauben (Zusammenfassung von MARSHALL 1936), wo das Vorhandensein eines anderen Individuums, das nicht der Ehegatte zu sein braucht, die Ovulation auslösen kann. »It is the stimulation of the companion rather than of the mate which induces ovulation and the significance of the social relation is manifest« (DARLING, S. 104). Die Anzahl der vereinzelt nistenden Paare der meisten sozialen Arten ist jedoch z. B. in unserm Schärenhof so gross, dass man annehmen darf, dass die »massenpsychologische« Beeinflussung des Fortpflanzungsergebnisses jedenfalls keine grosse sein kann. Bei *Sterna hirundo* wurde ja sogar in den Kolonien ein kleinerer Prozentsatz der Jungen flügge als bei den einzelnen Paaren (BERGMAN 1939).

#### *Die gemischten Vogelsozietäten im Lichte neuerer Ergebnisse der Tierpsychologie.*

Die Theorie DARLINGS hat gewiss trotz ihrer ungenügenden empirischen Begründung der ornithologischen Soziologie bedeutungsvolle Gesichtspunkte zugeführt. Sie auf das Brüten der Reiherenten in Laridenkolonien übertragen zu wollen, wäre jedoch sicher übertrieben. DARLING selbst sah ja in der sozialen Balz ein bedeutungsvolles Mittel der Kolonie als Ganzheit, die Legezeiten der einzelnen Individuen zu beeinflussen und die Fortpflanzungshandlungen zu stimulieren. Alle aktiven Momente in den Beziehungen der See-

schwalben der Reiherente gegenüber sind ja indessen ausgeschlossen (nur einmal sah ich ein Dunenjunge von *Sterna hirundo* bei kaltem Wetter in den Nestdunen eines Reiherentennestes Schutz suchen). Man kann also mit ziemlich grosser Bestimmtheit behaupten, dass die Reiherente nicht zur »Umwelt« (v. UEXKÜLL) der Seeschwalben gehört. Dagegen besitzen die Reiherenten gewisse Reaktionen, die auf das Verhalten der Seeschwalben ansprechen: die Rückkehr der Enten zum Nistplatz, nachdem sich die Friedensstörer entfernt haben, geschieht viel schneller, wenn Möwenvögel auf dem Nistplatze sind (BERGMAN 1939, 1941). Ob dies ein »massenpsychologischer« Effekt oder die Folge einer Dressur (vgl. TINBERGEN 1939 über gleichzeitiges Auffliegen der Seeschwalben und Möwen) ist, lässt sich noch nicht entscheiden.

Schon mehrfach ist hervorgehoben worden, dass das Nisten der Reiherente zusammen mit Lariden ohne Zweifel ein angeborenes Verhalten ist. Nun erhebt sich die Frage, was man von der Auslösung nichterlernter Verhaltensweisen der Vögel weiss, und ob die Kenntnisse auf den Fall *Nyroca-Sterna* bezogen werden können.

RUSSEL (1935) hat den Begriff »Valenz« für Erscheinungen mit »Aufforderungscharakter« in bezug auf die Reaktionen der Tiere eingeführt. Es gibt sekundäre und primäre Valenzen, eine primäre Valenz »erregt ohne Mitwirkung einer Erfahrung ein Lebewesen« (FISCHEL 1938). Der Valenzbegriff ist lediglich beschreibend, nicht erklärend.<sup>1)</sup> Wie sich die primäre Valenz zu dem unten näher zu besprechenden angeborenen Schema verhält, ist nicht völlig klar. In gewissen Fällen scheint die Valenz nur die Benennung der Wirkung des vom auslösenden Merkmal empfangenen Reizes zu sein.

JUNG und ALVERDES in ihrer Archetypenlehre und KONRAD LORENZ und sein Kreis in der Lehre vom angeborenen auslösenden Schema haben versucht, die Auslösung instinktiver Verhaltensweisen zu erklären. In einigen bedeutungsvollen Untersuchungen haben LORENZ, TINBERGEN & KUENEN, GOETHE, KRÄTZIG, PETERS, SEITZ die Natur der die Instinkthandlungen auslösenden Schemata untersucht (Zusammenfassung von LORENZ 1943). Im Gegensatz zur Auffassung von JUNG und ALVERDES haben die bisher studierten angeborenen Schemata nicht gestaltlich gewirkt, sondern die einzelnen Merkmale des Schemas wirken durch Summierung und gegenseitige Beziehung,

---

<sup>1)</sup> Nach der Drucklegung finde ich, dass der Begriff der Valenz (Aufforderungscharakter nach LEWIN) aus guten Gründen anders beurteilt werden kann. Die Valenz hängt offenbar mit der Gestaltung des Wahrnehmungsfeldes innig zusammen, die weitgehend von der Erfahrung unabhängig ist (vgl. WOLFGANG KÖHLER, 1933, Psychologische Probleme). Prägnant gestaltlich wahrgenommene Dinge können in gewissen Fällen offenbar a priori eine positive Reaktion auslösen, was LORENZ (1943) indessen als einen von dem Ansprechen des Schemas auf Reize grundsätzlich verschiedenen Vorgang betrachten will.

wobei die Anzahl dieser Beziehungen klein ist. Die angeborenen Schemata sind gewöhnlich recht weit, woraus sich zahlreiche Möglichkeiten zu Fehlleistungen ergeben.

Es ist bemerkenswert, dass es unter den Vögeln, die zu den Lariden-Kolonien gelockt werden, auch typische Revierbesitzer wie *Arenaria interpres* und *Tringa totanus* gibt, die keine Eindringlinge der eigenen Art dulden, und deshalb gewöhnlich in einzelnen Paaren auch auf recht grossen Schären vorkommen. Falls man annimmt, dass das angeborene Schema auch für das Verhalten der Schärenvögel den Lariden gegenüber wirksam ist, was wohl als Arbeitshypothese nicht unberechtigt ist, muss man folgern, dass dasjenige Schema, das die Angriffsreaktion (wie dem Artenkumpan gegenüber) auslöst, viel enger ist, als dasjenige, das das soziale Ansiedeln eines Nistplatzes veranlasst. Der Artgleiche wird weggetrieben; die Möwen aber lösen das soziale Verhalten aus. Haben sie gewisse Charaktere, die einem sozialen Kumpan zukommen (denn einzelne Merkmale des Schemas genügen ja nach LORENZ, um die Instinkthandlung auszulösen) oder sind sie sogar durch ihre »Auffälligkeit« überoptimal? Die Soziabilität der Reiherente den Lariden gegenüber scheint stärker als den Artgleichen gegenüber zu sein, denn während 38 % aller Reiherentennistplätze in den Jahren 1937—1940 von nur einem Paar besetzt waren, war es, wie früher dargetan wurde, eine Ausnahme, das Reiherentennest auf einem Felsen zu finden, wo keine Lariden nisteten. Die auf demselben Felsen nistenden Reiherenten wissen offenbar sehr wenig von der Existenz der anderen, aber die Lariden fallen in dem Milieu stark in die Augen. Auffällig sind wohl auch die in Kolonien nistenden Reiher und Saatkrähen, die den Ansiedlungstrieb anderer Vögel wahrscheinlich auslösen können. Auffällig sind auch schliesslich die gewaltigen Vogelscharen der Tropenwälder, an die sich die verschiedensten Vogelarten anschliessen.

Es muss noch hervorgehoben werden, dass es alle Stufen von heterotypischen Sozietäten gibt, und dass *Nyroca-Sterna* nur die Extreme einer Reihe, die von den homotypischen Sozietäten über die einander gleichenden Arten wie *Sterna hirundo* und *macrura* oder andere habituell schon einander fernstehende Lariden geht (vgl. RICHTER über Brutgemeinschaften von *Larus argentatus* und *L. fuscus graellsii*)<sup>1)</sup>. Aber in jenen wie in diesen Fällen ist nach der hier angeführten Auffassung die Ursache des Zusammenbrütens im Grunde genommen *derselbe soziale Trieb*. Leider sind in bezug auf das Zusammenbrüten der Reiherente mit den Lariden unsere Möglichkeiten, tiefer in das Auslöse-

1) v. TÖRNE hat beobachtet, dass Sturmmöwen, die in ihrem Brutgeschäft gestört wurden, Stellen aufsuchten, die ihnen weniger zusagten, aber wo andere Vögel, Seeschwalben und Säbelschnäbler, vorkamen.

problem einzudringen, stark begrenzt. Da die Frage nicht experimentell angreifbar ist, sind auch die oben angeführten Gedanken über diese Auslösung eben nur als Gesichtspunkte zu betrachten. Die Tatsache der Abhängigkeit der Reiherente, und wohl auch gewisser anderer Schärenvögel von den Lariden ist, das muss betont werden, von der Richtigkeit jener Gedanken unabhängig.

Herrn Professor Dr. PONTUS PALMGREN, der die Abfassung dieser Arbeit mit grösstem Wohlwollen gefördert und mich ermutigt hat, sie als akademische Abhandlung vorzulegen, spricht Verf. seinen tiefsten Dank aus.

Die sprachliche Durchsicht des Manuskriptes wurde von Herrn Universitätslektor Dr. H. SCHLÜCKING besorgt.

## Skrifttum.

- AHLQVIST, H. & FABRICIUS, E. 1938. Die Vögel des äusseren Schärenhofes zwischen Tvärminne und Jussarö. *Ornis Fenn.* XV.
- ALLEE, W. C. 1934. Recent studies in mass physiology. *Biol. Rev.* IX.
- 1940. *Djurens sociala liv.* Stockholm. — Übersetzt von B. HANSTRÖM. (Orig. 1938. *The social life of animals.* New York.)
- ALM, G. 1922. Bottenfaunan och fiskens biologi i Yxtasjön samt jämförande studier över bottenfauna och fiskavkastning i våra sjöar. *Meddel. fr. Kungl. Lantbruksstyr.* 236.
- ALMQUIST, E. 1929. Upplands vegetation och flora. *Acta Phytogeogr. Suec.* I. Uppsala.
- ALVERDES, F. 1925. *Tiersoziologie.* Leipzig.
- 1932. *Die Tierpsychologie in ihren Beziehungen zur Psychologie des Menschen.* Leipzig.
- 1937. *Die Wirksamkeit von Archetypen in den Instinkthandlungen der Tiere.* *Zool. Anzeiger* XXVI.
- APSTEIN, C. 1896. *Das Süswasserplankton.* Kiel u. Leipzig
- Ardea. 1937. De sterke der roekenkolonies in 1936. *Ardea* XXVI.
- ARHIMO, A. A. & TAMMILEHTO, R. P. 1936. Espoon ja Kirkkonummen saaristojen linnustosta. (With summary.) *Ornis Fenn.* XIII.
- Atlas of Finland 1925. Helsingfors 1929.
- BÄSECKE, K. 1940. Fischreierkolonien in Mitteldeutschland. *Beitr. Fortpfl. Biol. d. Vögel* XVI.
- BATES, H. W. 1892. *The naturalist on the river Amazonas.* London.
- BEHLE, W. H. 1935. *A history of the bird colonies of Great Salt Lake.* *Condor* XXXVII.
- BERG, B. 1913. *Täkern.* Stockholm.
- 1924. *Stora Karlsö.* Stockholm.
- 1925. *Vildgäss och skrântärnor.* Stockholm.
- BERGMAN, G. 1939. *Untersuchungen über die Nistvogelfauna in einem Schärengebiet westlich von Helsingfors.* *Acta Zool. Fenn.* XXIII.
- 1941. *Om simfåglars och vadares häckning i måsfågelkolonier.* *Dansk Orn. For. Tidsskr.* XXXV.
- & FABRICIUS, E. & v. HAARTMAN, L. 1940. *En preliminär undersökning över silltrutens, Larus f. fuscus L., och gråtrutens, Larus a. argentatus Pontopp., näringsbiologi, särskilt ur jaktvårdssynpunkt.* (Nebst Referat.) *Orn. Fenn.* XVII.
- BERGROTH, O. 1894. *Anteckningar om vegetationen i gränstrakterna mellan Åland och Åbo-området.* *Acta Soc. Fauna Flora Fenn.* XI.
- 1894. *Om floran och vegetationen i gränstrakterna mellan Åland och Åbo-området.* *Medd. Soc. Fauna Flora Fenn.* XX.

- BERGROTH, S. & BRUUN, H. 1939. Bidrag till kännedomen om vinterfågelbeståndet i Åbo-traktens skogar. Orn. Fenn. XVI.
- & FREDRIKSSON, K. A. 1940. Iakttagelser över fågelfaunan på Runsala vid Åbo. (Nebst Referat.) Ibid. XVII.
- BERNHARDT, P. 1928. Beobachtungen an der Schellente. Beitr. Fortpfl. Biol. Vögel IV.
- 1940. Beitrag zur Biologie der Schellente (*Bucephala clangula*). Journ. f. Ornith. 88.
- BERT, A. T. 1939. Nest-building of male mallard. Brit. Birds XXXIII.
- BERTRAM, G. C. L. & LACK, D. & ROBERTS, B. B. 1935. Notes on East Greenland birds, with a discussion of the periodic non-breeding among arctic birds. Ibis XIII.
- BIRD, R. D. 1930. Biotic communities of the aspen parkland of Central Canada. Ecology XI.
- BOASE, H. 1926. Proportions of male and female duck on Tay Estuary 1910—1925. Brit. Birds XX.
- BODENHEIMER, F. 1931. Der Massenwechsel im Tierreich. Forsch. u. Fortschr. VII.
- BONNIER, G. & TEDIN, O. 1940. Biologisk variationsanalys. Stockholm.
- BORGE, O. 1897. Algologiska notiser: Zur Kenntnis der Verbreitungsweise der Algen. Botan. Not.
- BRECKENBRIDGE, W. J. 1935. A bird census method. Wilson Bull. XLVII.
- BRENNER, W. 1921. Växtgeografiska studier i Barösunds skärgård. I. Allmän del och floran. Acta Soc. Fauna Flora Fenn. 49.
- BRUNDIN, L. 1934. Die Coleopteren des Torneträskgebietes. Lund.
- CAIN, S. 1939. The climax and its complexities. Amer. Midl. Natural. XXI.
- CAJANDER, A. K. 1909. Ueber Waldtypen. Acta Forest. Fenn. I.
- & ILVESSALO, Y. 1921. Ueber Waldtypen. II. Ibid. XX.
- CARPENTER, J. R. 1939. The biome. Amer. Midl. Natural. XXI.
- CEDERCREUTZ, C. 1937. Eine pflanzengeographische Einteilung der Seen Ålands und die regionale Verteilung der verschiedenen Seetypen. Acta Soc. Fauna Flora Fenn. 60.
- CHRISTIANSEN, C. F. 1944. Hvad er Aarsagen til Sociabiliteten mellem Høgesanger (*Sylvia n. nisoria* (Bechst.)) og Rødrygget Tornskade (*Lanius c. collurio* L.)? Dansk. Orn. For. Tidsskr. XXXVIII.
- CHRISTOLEIT, E. 1927. Bemerkungen zur Biologie der Säger (*Mergus*). Journ. f. Ornith. 75.
- CLEMENTS, F. E. 1916 a. Plant succession. Carn. Inst. Wash. Publ. 242.
- 1916 b. The development and structure of biotic communities. Journ. Ecol. V.
- 1936. Nature and structure of the climax. Ibid. XXIV.
- CORTI, U. A. 1941. Zur Analyse des Biotop-Begriffes. Schweiz. Arch. Ornith. XII.
- CREUTZ, G. 1937. Die bisherigen Beringungsergebnisse bei der Gattung *Acrocephalus* Naum. Ber. Ver. Schles. Orn. XXII.
- CREW, F. A. E. 1937. The sex ratio. Amer. Natural. 71.
- 1938. The sex ratio of the domestic fowl and its bearing upon the sex linked lethal theory of different mortality. Proc. Roy. Soc. Edinb. 58.

- MC. CULLOCH, G. K. 1939. Association of drake mallard with alarmed call duck and brood. Brit. Birds XXXIII.
- DARLING, F. F. 1938. Bird flocks and the breeding cycle. Cambridge.
- DATHE, H. & PROFFT, J. 1936. Studien an Stockentenbruten. Beitr. Fortpfl. Biol. Vögel XII.
- »— 1936. Zur Frage des Geschlechtsverhältnisses bei ziehenden Reiher- und Tafelenten, *Nyroca fuligula* (L.) und *Nyroca f. ferina* (L.). Mitteil. Ver. Sächs. Orn. V.
- DEBOIS, A. 1943. Sociabiliteten mellem Høgesanger (*Sylvia nisoria nisoria* (Bechst.)) og Rødrygget Tornskade (*Lanius collurio collurio* L.) Dansk Orn. For. Tidsskr. XXXVII.
- DEEGENER, P. 1918. Die Formen der Vergesellschaftung im Tierreich Ein systematisch-soziologischer Versuch. Leipzig.
- DEWAR, J. M. 1924. The bird as a diver. London.
- »— 1939. Timing the under water activities of diving birds. Brit. Birds XXXIII.
- DJUNIN, 1936. In: Das staatliche Naturschutzgebiet Astrachan (Wolga-Delta). Sammelwerk herausg. vom Naturschutzkomitee beim Präsidenten des W. Z. I. K. (Zentr. Exekutivkomitee). Moskau.
- DOBZHANSKY, TH. 1939. Die genetischen Grundlagen der Artbildung. Jena. (1937: Genetics and the origin of species.)
- »— & QUEALE. 1938. Genetics of natural populations. I. Chromosome variation in populations of *Drosophila pseudoobscura* inhabiting isolated mountain ranges. Genetics XXVIII.
- DROST, R. & SCHÜZ, E. 1942. Vogelbewegung 1940 und 1941. Vogelzug XIII.
- DRUM, MARGARET. 1939. Territorial studies on the eastern goldfinch. Wilson Bull. 51.
- DURANGO, S. 1940. Roskarlen, *Arenaria interpres*, som häckfågel i tärnkolonier. Fauna o. Flora XXXV.
- DU RIEZ, G. E. 1923. Det uppländska skärgårdshavet och dess framtid. Sveriges Natur. Stockholm.
- »— 1925 a. Die Hauptzüge der Vegetation des äusseren Schärenhofs von Stockholm. Svensk Bot. Tidskr. XIX.
- »— 1925 b. Die Hauptzüge der Vegetation der Insel Jungfrun. Ibid. XIX.
- ECKHARDT, W. R. 1925. Beiträge zur Fortpflanzungsbiologie der Anatiden. Beitr. Fortpfl. Biol. Vögel I.
- EKLUND, O. 1924. Strandtyperna i Skärgårdshavet. Ett bidrag till kännedomen om litoralens vegetation. Terra 1924.
- »— 1925. (Referat.) Ornis Fenn. II.
- »— 1929. Ergebnisse einer botanischen Reise in den Kirchspielen Houtskär und Iniö (Südwestfinnland) im Jahre 1928. Memor. Soc. Fauna Flora Fenn. V.
- »— 1931. Über die Ursachen der regionalen Verbreitung der Schärenflora Südwest-Finnlands. Acta Bot. Fenn. VIII.
- »— 1937. Klimabedingte Artenareale. Acta Soc. Fauna Flora Fenn. 60.
- EKLUND, O. & FORSIUS, R. 1934. *Parmelia scortea* Ach., eine ausgeprägte marine Vogelkuppenflechte in Finnland. Mem. Soc. Fauna Flora Fenn. X.

- EKLUNDH, C. 1938. Kvalitativa och kvantitativa undersökningar av fågel-faunan på Hallands Väderö 1937. K. Svenska Vetensk. Akad. Skrifter i naturskyddsärenden XXXV.
- EKMÄN, S. 1920. Några jaktbara djurarters utbredningshistoria i Sverige under senaste tid, 5. Knölsvanen. Svenska Jägarf. Tidskr. 58.
- 1922. Djurvärldens utbredningshistoria på Skandinaviska halvön. Stockholm.
- ELTON, CH. 1927. Animal ecology. London.
- ERNSTING, W. 1935. Die Vogelwelt der Seewiesen bei Bodenteich. Lüneburg.
- FABRICIUS, E. 1937. Några iakttagelser rörande viggens, *Nyroca fuligula* (L.), beroende av mäs fåglarna såsom häckfågel i skärgården. (Nebst Referat.) Orn. Fenn. XIV.
- FINKBEINER. 1923. Die kretinische Entartung. Berlin.
- FISCHEL, W. 1938. Psyche und Leistung der Tiere. Berlin.
- FISCHER, A. 1926. Die Brutvögel auf den Lechkiesbänken. 44. Bericht d. naturw. Vereins f. Schwaben u. Neuburg.
- FISHER, R. A. 1936. Statistical methods of research workers. Edinburgh.
- FORBES, S. A. 1887. The lake as a microcosm. Bull. Peoria Scient. Ass.
- FORMOSOF, A. N. 1933. The crop of cedar-nuts, invasions into Europe of the Siberian nutcracker (*Nucifraga caryocatactes macrorhynchus* Brehm) and fluctuations in numbers of the squirrel (*Sciurus vulgaris* L.). Journ. Anim. Ecol. II.
- FORSIUS, I. 1929. Anteckningar från en resa till Aspskärs skyddsområde. Orn. Fenn. VI.
- FORSIUS, R. 1932 a. Ornitologiska anteckningar från Al Föglö. Mem. Soc. Fauna Flora Fenn. VIII.
- 1932 b. Stor dödlighet hos sjöfågel i Föglö skärgård våren och sommaren 1931. Ibid. VIII.
- FRIEDENFELT, T. 1923. Neue Versuche zur Methodik der quantitativen Untersuchung der Bodenfauna der Binnenseen. Einige kritische Bemerkungen. Arch. Hydrobiol. XIV.
- FRIEDERICH, K. 1927. Grundsätzliches über die Lebenseinheiten höherer Ordnung und den ökologischen Einheitsfaktor. Naturwiss. XV.
- 1930. Gedanken zur Biocönologie insbesondere über die soziale Frage im Tierreich. S. B. Abh. Ges. Rostock II.
- 1930. Die Grundfragen und Gesetzmässigkeiten der land- und forstwissenschaftlichen Zoologie insbesondere der Entomologie. I. Berlin.
- 1937. Ökologie als Wissenschaft von der Natur. Bios 1937.
- FRIEDMANN, H. 1932. The parasitic habit in the ducks, a theoretical consideration. Proc. of U. S. Nat. Mus. Vol. 80. Smiths. Inst. Washington.
- FRIELING, H. 1933. Die Ausbreitung des Schwarzhalstauchers, *Podiceps nigricollis nigricollis* Brehm. Zoogeographica I.
- 1934. Statistische Untersuchungen über das Geschlechtsverhältnis der Enten zur Zugzeit. Vogelzug V.
- FURNIS, O. C. 1935. The sex ratio in ducks. Wilson Bull. 47.
- 1938. The 1937 waterfowl season in the Prince Albert District, Central Saskatschewan. Wilson Bull. 50.
- GEBHARDT, L. 1941. Zur Fortpflanzungsbiologie des Baumfalken (*Falco s. subbuteo*). Beitr. Fortpfl. Biol. Vögel XVII.

- MAC GINTIE, 1939. In: Amer. Midl. Natural. XXI.
- GLADKOW, N. A. 1937. In: Bull. Soc. Nat. Moskau 46.
- GOETHE, F. 1937. Beobachtungen und Versuche über angeborene Schreckreaktionen junger Auerhühner (*Tetrao u. urogallus L.*). Zeitschr. Tierpsychol. IV.
- GRANT, O. 1938. Versuch zur quantitativen Untersuchung der Vogelfauna einer Fjeldgegend in Nordfinnland. Orn. Fenn. XV.
- GRANQVIST, G. 1937 a. Regular observations of temperature and salinity in the seas around Finland July 1935—June 1936. Havsforskningsinst. skrift 109. Helsingfors.
- 1937 b. Zur Kenntnis der Temperatur und des Salzgehaltes des Baltischen Meeres an den Küsten Finnlands. Akad. Abh. Helsingfors.
- 1940. Regular observations etc. July 1937—June 1938. Havsforskningsinst. skrift 126. Helsingfors.
- 1941. Regular observations etc. July 1939—June 1940. Ibid. 131.
- GRENQUIST, P. 1936. Some diving notes on young tufted ducks, young velvet scoters and young eider ducks. Orn. Fenn. XIII.
- 1938. Studien über die Vogelfauna des Schärenhofkirchspiels Kökar, Åland. Acta Soc. Fauna Flora Fenn. 62.
- 1938. Die Nistvogelfauna des Vogelschutzgebietes Klåvskär auf Åland. Ann. Univ. Turkuensis. Ser. A: V.
- 1942. Iakttagelser över storskrakens, *Mergus m. merganser L.*, föda omedelbart efter ruggningen. Orn. Fenn. XIX.
- 1942. Vogelbestandsaufnahmen in der Meereszone des Schärenhofs Südwest-Finnlands. Ibid. XIX.
- GROEBBELS, F. 1932. Beobachtungen über die Art der Nahrungsaufnahme und der Tauchdauer beim jungen Haubentaucher (*Podiceps cristatus*). Journ. f. Ornith. 80.
- 1932. Der Vogel. I. Berlin.
- 1934. Ein weiterer Teichrohrsänger (*Acrocephalus s. scirpaceus (Herm.)*) aus Portugal wiedergemeldet. Vogelzug V.
- 1937. Der Vogel. II. Berlin.
- GROTE, H. 1920. Ornithologische Beobachtungen aus dem südlichen Uralgebiet (Orenburg). Journ. f. Ornith. 68.
- 1932. Brutvorkommen von *Podiceps cr. cristatus (L.)* an Meeresküsten. Beitr. Fortpfl. Biol. Vögel VIII.
- 1933. Rothalsgans und Wanderfalke als Brutnachbarn. Ibid. IX.
- 1933. Steinadlerhorst in Fischreiherkolonie. Ibid. IX.
- 1934. Gänse und Falken als Brutnachbarn. Ibid. X.
- 1934. Ueber das Horsten des Wanderfalken in Vogelkolonien. Ibid. X.
- 1939. Ueber kolonienweises Nisten des Turmfalken. Ibid. XV.
- 1942. Nochmals über das nachbarliche Nisten von Wanderfalken und Wildgänsen in der Tundra. Ibid. XVIII.
- GUGGISBERG, C. A. W. 1941. Eine Exkursion an die Stauseen von Klingnau und Bernau. Orn. Beob. 1941.
- GUNN, D. 1939. In: Brit. Birds XXXIII.
- V. HAARTMAN, L. 1937. Bidrag till kännedomen om viggens (*Nyroca fuligula L.*) häckningspsykologi i skärgården. (Nebst Referat.) Orn. Fenn. XIV.

- V. HAARTMAN, L. 1944. Die Orientierung des Trauerfliegenschnäppers, *Muscicapa h. hypoleuca* (Pall.), zum Nesteingang in einem Nistkasten mit mehreren Öffnungen. *Orn. Fenn.* XXI.
- HANNERZ, E. 1934. Storlommen häckande i Norrbottens skärgård. *Fauna o. Floia* XXIX.
- HARRISON, T. H. & HOLLUM, P. A. D. 1932. The great crested grebe enquiry 1931. *Brit. Birds* XXVI.
- HÄYRÉN, E. 1900. Längszonerna i Ekenäs skärgård. *Geogr. Fören. Tidskr.* XII.  
 — 1914. Über die Landvegetation und Flora der Meeresfelsen von Tvärminne. *Acta Soc. Fauna Flora Fenn.* XXXIX.  
 — 1931. Aus den Schären Südfinnlands. *Verh. d. Intern. Ver. theor. u. Angew. Limnol.* V.
- HESSE, R. 1924. Tiergeographie auf ökologischer Grundlage. Jena.
- HILDÉN, I. 1921. Havaintoja linnustosta Laatokan ulkosaarilla. *Luonnon Ystävä* XXV.
- HÖGLUND, H. & NORDSTRÖM, G. 1942. Rörsångaren (*Acrocephalus s. scirpaceus*) som häckfågel vid Kristinestad samt andra anmärkningsvärda fågelfynd. *Orn. Fenn.* XIX.
- HORST, F. 1936. Die Dohle als Felsenbrüter. *Beitr. Fortpfl. Biol. Vögel* XII.
- HORTLING, I. 1921. Zur Ornithologie Südfinnlands. I. *Acta Soc. Fauna Flora Fenn.* 52.  
 — 1925. Ornithologische Beobachtungen. *Orn. Fenn.* II.  
 — 1927. Südfinnische Vögel. *Ibid.* IV.  
 — 1929—31. Ornithologisk handbok I—V. Helsingfors.
- HUITFELT-KAAS, H. 1898. Plankton in norwegischen Binnenseen. *Biol. Centralbl.* XVIII.  
 — 1906. Planktonundersøgelser i norske vande. (Nebst Referat.) *Christiania.*
- HUXLEY, J. S. & BERT, A. T. 1934. A census of birds on the Highgate and Kenwood Ponds. *Brit. Birds* XXVIII.
- HYTÖNEN, O. 1934. *Acrocephalus s. scirpaceus* (Herm.) Helsingin ympäristössä kesinä 1933—34. *Orn. Fenn.* XI.
- MC. ILHENNY, I. E. 1934. Twenty two years of banding migratory wild fowl at Avery Island, Louisiana. *Auk* 51.  
 — 1937. Results of 1936 bird banding operations at Avery Island, Louisiana. With special reference to the sex ratios and hybrids. *Bird Banding* VIII.  
 — 1937. Life history of the boat-tailed grackle in Louisiana. *Auk* 54.  
 — 1940. Sex ratio in wild birds. *Auk* 57.
- INGRAM, G. C. S. & SALMON, H. M. 1935. Field notes on the coot. *Brit. Birds* XXIX.
- JÄRNEFELT, H. 1934. Zur Limnologie einiger Gewässer Finnlands. XI. *Ann. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo* XIV.
- JOHANNSEN, W. 1926. Elemente der exakten Erblichkeitslehre. Jena.
- JOURDAIN, F. C. R. 1937. Behaviour of male mallards with broods. *Brit. Birds* XXXI.
- JURVA, R. 1937. Über die Eisverhältnisse des Baltischen Meeres an den Küsten Finnlands nebst einem Atlas. *Havsforskningsinst. skrift* 114. Helsingfors.
- KAILA, E. 1939. Personlighetens psykologi. Tammerfors.

- KALELA, O. 1938. Über die regionale Verteilung der Brutvogelfauna im Flussgebiet des Kokemäenjoki. Ann. Zool. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo V.
- 1940. Zur Frage der neuzeitlichen Ausreicherungen der Brutvogelfauna in Fennoskandien mit besonderer Berücksichtigung der Austrocknung in den früheren Wohngebieten der Arten. Orn. Fenn. XVII.
- K. B. 1943. Om havets fruktbarhet sedd med jordbrukarögon. Nordenskiöld-Samf. Tidskr. III.
- KENDEIGH, S. CH. 1941. Birds of a prairie community. Condor 43.
- KIVIRIKKO, K. E. 1926. Suomen linnut. II. Porvoo.
- KLINGSTEDT, H. 1939. Die Uvarovsche Theorie der Wanderheuschreckenphasen und ihre Bedeutung für die Zoologie. Notul. Entomol. XIX.
- KLOCKARS, B. 1936. Försök till kvantitativ undersökning av vinterfågelbeståndet. (Nebst Referat.) Orn. Fenn. XIII.
- KOEHLER, O. 1943. Die Aufgabe der Tierpsychologie (Autoreferat). Zeitschr. Tierpsychol. V.
- KOFOED, A. 1922. Iakttagelser over Høgesangeren, Sylvia nisoria, og Tornskaden, Lanius collurio, paa Yngleplads. Dansk Orn. For. Tidsskr. XVI.
- KÖHLER, W. 1933. Psychologische Probleme.
- KORTLANDT, A. 1938. De utdrukkningsbewegingen en-geluiden van Phalacrocorax carbo sinensis (Shaw & Nodder). Ardea XXVII.
- KRANCK, H. 1898. Fågelfaunan uti Gamla Karleby, Larsmo och en del av Kronoby socknar. Acta Soc. Fauna Flora Fenn. XV.
- KRÄTZIG, H. 1939. Untersuchungen zur Siedlungsbiologie waldbewohnender Höhlenbrüter. Orn. Abhandl. I. Beihefte Deutsch. Vogelw. 1939.
- 1940. Untersuchungen zur Lebensweise des Moorschneehuhns (*Lagopus l. lagopus* L.) während der Jugendentwicklung. Journ. f. Ornith. 88.
- KREUGER, R. 1928. Iakttagelser rörande fågelfaunan på Kittelskären. Orn. Fenn. V.
- KROGERUS, R. 1932. Über die Ökologie und Verbreitung der Arthropoden der Tribsandgebiete an den Küsten Finnlands. Acta Zool. Fenn. XII.
- KUUSISTO, P. 1937. Lisiä sinisorsan, *Anas p. platyrhyncha* L. biologiaan. (Nebst Referat.) Orn. Fenn. XIV.
- 1941. Studien über die Ökologie und Tagesrhythmik von *Phylloscopus trochilus acredula* (L.) mit besonderer Berücksichtigung der Brutbiologie. Acta Zool. Fenn. XXXI.
- LACK, D. 1933. Habitat selection in birds, with special reference to the effects of afforestation on the Breckland avifauna. Journ. Anim. Ecol. II.
- 1935. Ibid. IV.
- 1937 a. A review of bird census work and bird population problems. Ibis XIV.
- 1937 b. The psychological factor in bird distribution. Brit. Birds XXXI.
- 1941. Notes on territory, fighting and display in the chaffinch. Ibid. XXXIV.
- & EMLEN, J. T. 1939. Observations on breeding behavior in tricolored red-wings. Condor 41.
- LEHTONEN, L. 1943. Havaintoja Vuokkonien seudun talvilinnustosta. Orn. Fenn. XX.
- LEIVO, O. 1937. Lampikertun, *Acrocephalus s. scirpaceus* (Herm.) esiintymisestä Suomessa. (Nebst Referat.) Ibid. XIV.

- LEIVO, O. 1940. Ibid. XVII.
- LENZ, F. 1928. Einführung in die Biologie der Süßwasserseen. Berlin.
- LINDNER, C. 1921. In: Orn. Monatsschr. XLVI.
- »— 1923. Ibid. XLVIII.
- LINDSDALE, J. M. 1938. Environmental responses of vertebrates in the Great Basin. Amer. Midl. Natural. XIX.
- LINKOLA, K. 1916. Studien über den Einfluss der Kultur auf die Flora in den Gegenden nördlich vom Ladogasee. I. Acta Soc. Fauna Flora Fenn. 45.
- »— 1932. Vesiemme suurkasvillisuuden ja suurkasv ien tutkiminen. Tutkimusohjelma luonnon. Luonnon Ystävä XXXVI.
- LLOYD, B. 1936. On the behaviour of male mallards with broods. Brit. Birds XXX.
- LÖNNBERG, E. 1924. Ett bidrag till den svenska faunans invandringshistoria. Fauna o. Flora XIX.
- »— 1934. Om förkortad och förlängd flyttning. Ibid. XXIX.
- LÖNNERBLAD, G. 1929. Biologische Untersuchungen in einigen Seen im Anneboda-Gebiet. Botan. Notiser. Lund.
- »— 1930. Über Sauerstoff-Absorption des Bodensubstrates in einigen Seetypen. Ibid.
- »— 1931. Zur Kenntnis der Chemie einiger Humasseen. Arch. Hydrobiol. XXII.
- »— 1931. Der Sauerstoffhaushalt des dystrophen Seetypus. Lund Univ. Årsskr. Abt. II.
- »— 1933. Die Thermodynamik der Seen und die Seetypenlehre. Arch. Hydrobiol. XXV.
- LORENZ, K. 1932. Betrachtungen über das Erkennen der arteigenen Triebhandlungen der Vögel. Journ. f. Ornith. 80.
- »— 1935. Der Kumpan in der Umwelt des Vogels. Ibid. 83.
- »— 1937. Biologische Fragestellungen in der Tierpsychologie. Zeitschr. Tierpsychol. I.
- »— 1937. Über die Bildung des Instinktbegriffes. Naturwissenschaften XXV.
- »— 1939. Vergleichende Verhaltensforschung. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1939.
- »— 1939. Die Paarbildung beim Kolkraben. Zeitschr. Tierpsychol. III.
- »— 1941. Vergleichende Bewegungsstudien an Anatiden. Journ. f. Ornith. 89. Sonderheft.
- »— 1943. Die angeborenen Formen möglicher Erfahrung. Zeitschr. Tierpsychol. V.
- »— & TINBERGEN, N. 1938. Taxis und Instinkthandlung in der Eirollreaktion der Graugans. Ibid. II.
- LOW, J. B. 1940. Produktion of the redhead (*Nyroca americana*) in Iowa. Wilson Bull. 52.
- »— 1941. Spring flight of the diving ducks through Northwestern Iowa. Condor 43.
- LUMIALA, O. V. 1943. Havaintoja kahden suon linnustosta. Orn. Fenn. XX.
- LUOTOILA, V. L. 1931. Tutkimuksia Kustavin kasvillisuudesta ja kasvistosta. (Nebst Referat.) Ann. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo XV.
- MACLAGEN, D. S. 1932. The effect of population density upon rate of reproduction with special reference to insects. Proc. Roy. Soc. B: III.
- MARSHALL, F. H. A. 1936. Sexual periodicity and the causes with determine it. Phil. Trans. Roy. Soc. London. B: 226.

- MÄRZ, R. 1940. Querschnitt durch eine mehrjährige Nahrungskontrolle einiger Uhuapaare. Beitr. Fortpfl. Biol. Vögel XVI.
- MAST, S. O. & PACE, D. M. 1937. The relation between the number of individuals per volume of culture solution and the rate of growth in *Chilomonas paramecium*. Anat. Rec. 70 (Suppl.).
- MAYR, E. 1939. The sex ratio in wild birds. Amer. Natural. 73.
- MEINANDER, R. 1943. Skärgårdsklimater. Nordenskiöld-Samf. Tidskr. III.
- MEISE, W. 1936. Neue Ergebnisse der Revierforschung. Mitt. Ver. Sächs. Orn. V.
- MELLQUIST, S. A. 1943. Det stumma spelet. Stockholm.
- MERIKALLIO, E. 1928. Hailuodon lintuluettelo. Orn. Fenn. V.
- 1929. Äyräpäänjärvi, Suomen linturikkain järvi. Helsinki.
- MICHEL, N. M. 1935. Materialien über die Vögel des Indigirgebietes. Trans. Arct. Inst. XXXI. Leningrad.
- MILLER, R. A. 1938. Spermatogenesis in a sex-reversed female and in normal males of the domestic fowl *Gallus domesticus*. Anat. Rec. 70.
- MÖBIUS, K. 1877. Die Auster und die Austernwirtschaft. Berlin.
- MONTELL, J. 1917. Fågelfaunan i Muonio socken och angränsande delar af Enontekis och Kittilä socknar. Acta Soc. Fauna Flora Fenn. 44.
- NAUMANN, E. 1926. Über die Produktionsgesetze des Planktons. Ibid. XVII.
- 1932. Grundzüge der regionalen Limnologie. Binnengewässer XI.
- NICE, MARGARET MORSE. 1933—34. Zur Naturgeschichte des Singammers. Eine biologische Untersuchung mit Hilfe des Beringungsverfahrens. Journ. f. Ornith. 81—82.
- 1937. Studies in the life history of the song sparrow. I. A population study of the song sparrow. New York. Trans. Linn. Soc. VI.
- NIETHAMMER, G. 1937—42. Handbuch der deutschen Vogelkunde. I—III. Leipzig.
- 1942. Zu: »Starke Abnahme des Blässhuhns«. Beitr. Fortpfl. Biol. Vögel XVIII.
- NOLL, H. 1934. Die Stammesgenossenschaften unserer Vögel. Schweiz. Arch. Ornith. I.
- 1943. Die Flusseeeschwalbe (*Sterna hirundo*) am Untersee. Ornith. Beobachter 1943.
- NORDBERG, S. 1932. Die Entwicklung des Seevogelbestandes in einem Vogel-schutzgebiet auf Åland 1918—1932. Orn. Fenn. IX.
- 1935. Zur Ernährungsbiologie des Sperbers, *Accipiter n. nisus* (L.) während der Zugzeit. Ibid. XV.
- 1942. Über die Ortstreue von *Somateria m. mollissima* (L.), *Oidemia f. fusca* (L.) und *Mergus m. merganser* L. während der Brutzeit. Ibid. XIX.
- NORDQVIST, O. 1918. Våra sjöars fiskavkastning. Statsvetensk. tidskr. 1918.
- NORUP, S. 1942. Angaaende Tornskadens (*Lanius collurio* L.) og Høgesangerens (*Sylvia nisoria* (Bechst.)) Yngleforhold. Dansk Orn. For. Tidsskr. XXXIII.
- NYSTRÖM, E. W. 1927. Mitteilungen über Brutvögel und Nestanalysen von dem Grundträsk-See (Kirchspiel Esbo, Südfinnland). Orn. Fenn. IV.
- OHLENDORF, A. 1932. Ueber das Brüten des Wanderfalken (*Falco p. peregrinus*) in Reihersiedlungen. Beitr. Fortpfl. Biol. Vögel VIII.

- OLDHAM, C. 1939. Association of drake Mallard with the duck and young brood. Brit. Birds XXXIII.
- OLOFSSON, O. 1934. Ornitologiskt strandhugg i Norrbottens skärgård. Fauna o. Flora XXIX.
- OLSONI, B. 1924. Träskfåglar i Kimito (Ab.). Orn. Fenn. I.
- 1928. Om svarthakedoppingens (*Podiceps auritus*) häckning. Ibid. V.
- 1944. Ruskis fågelskyddsområde vid Borgå. Finl. jakt o. fisketidskr. XXXIX.
- PAASIO, I. 1932. Etelä-Suomen rahkasoiden linnuista. Luonnon Ystävä XXXVI.
- PALMÉN, ERIK 1938. Regular observations of temperature and salinity in the seas around Finland, July 1936—June 1937. Havsforskningsinst. skrift 120 Helsingfors.
- 1940. Regular observations etc. July 1938—June 1939. Ibid. 130.
- PALMÉN, ERNST 1939. Beobachtungen über die Käferfauna der Bodenschicht der Heide Siikangas in Ruovesi (EH). Suom. Hyönteistiet. Aikakausk. V.
- PALMÉN, J. A. 1908. Plan för undersökning af fogelfaunan ur topografisk synpunkt. Helsingfors.
- PALMGREN, A. 1915—17. Studier öfver löfängsområdena på Åland. Ett bidrag till kännedomen om vegetationen och floran på torr och på frisk kalkhaltig grund. I. Vegetationen. II. Floran. III. Statistisk undersökning af floran. Acta Soc. Fauna Flora Fenn. 42.
- 1925. Die Artenzahl als pflanzengeographischer Charakter sowie der Zufall und die sekundäre Landhebung als pflanzengeographische Faktoren. Acta Bot. Fenn. I.
- 1927. Die Einwanderungswege der Flora nach den Ålandsinseln. I. Acta Bot. Fenn. II.
- 1934. Kompletterande fyndorter och synpunkter till Ålands flora. Memor. Soc. Fauna Flora Fenn. X.
- PALMGREN, P. 1927. Die Haubenmeise (*Parus cristatus* L.) auf Åland. Ein Beitrag zur Kenntnis der Verbreitungsökologie der Vögel. Acta Soc. Fauna Flora Fenn. 56.
- 1928. Zur Synthese pflanzen- und tierökologischer Untersuchungen. Acta Zool. Fenn. VI.
- 1930. Quantitative Untersuchungen über die Vogelfauna in den Wäldern Südfinnlands, mit besonderer Berücksichtigung Ålands. Ibid. VII.
- 1932. Zur Biologie von *Regulus r. regulus* (L.) und *Parus atricapillus borealis* Selys. Eine vergleichend-ökologische Untersuchung. Acta Zool. Fenn. XIV.
- 1933. Die Vogelbestände zweier Wäldchen, nebst Bemerkungen über die Brutreviertheorie und zur quantitativen Methodik bei Vogelbestandsaufnahmen. Orn. Fenn. X.
- 1934. Die Einwanderung des Teichrohrsängers, *Acrocephalus s. scirpaceus* (Herm.) in Finnland. Ibid. XI.
- 1936. Über die Vogelfauna der Binnengewässer Ålands. Acta Zool. Fenn. XVII.
- 1936. Über den Massenwechsel bei *Regulus r. regulus* (L.). Orn. Fenn. XIII.
- 1938. Zur Kausalanalyse der ökologischen und geographischen Verbreitung der Vögel Nordeuropas. Archiv Naturgesch. B; VII.

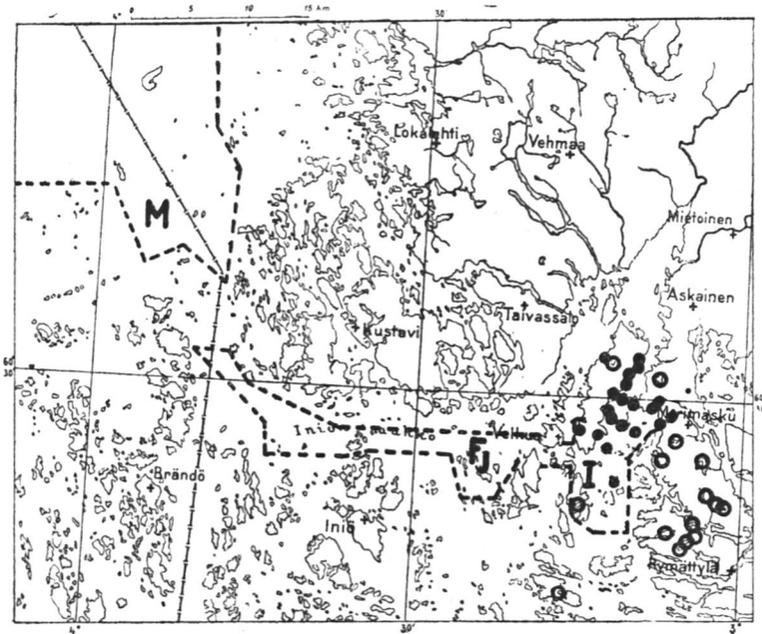
- PALMGREN, P. 1941. Oekologische Probleme der Ornithologie. Journ. f. Ornith. 89.
- 1942. Die Populationsgrösse der Vögel als Evolutionsfaktor. Naturwissenschaften XXX.
- 1943. Vogelbestandsaufnahmen im Winter. Orn. Fenn. XX.
- & AHLQVIST, H. & LUTHER, F. 1938. Der Vogelbestand auf dem Grundstück der zoologischen Station Tvärminne. Ibid. XV.
- PARK, T. 1932. Studies in population physiology. The relation of numbers to initial population growth in the flour beetle *Tribolium confusum* Duval. Ecology XIII.
- 1939. Analytical population studies in relation to general ecology. Amer. Midl. Natural. XXI.
- PÄTAU, K. 1942. Eine neue  $\chi^2$ -Tafel. Zeitschr. Ind. Abst. Vererbungslehre 80.
- PEASE, H. J. R. 1937. Birds of Hailuoto, Finland. Ibis XIV.
- PETERS, H. 1938. Experimentelle Untersuchungen über die Brutpflege von *Haplochromis multicolor*, einem maulbrütenden Knochenfisch. Z. Tierpsychol. I.
- PETERSEN, E. 1943. Iakttagelser over Fuglefaunaen paa Nakskov Inrefjord og Aunede Strand. Dansk Orn. For. Tidsskr. XXXVII.
- PETTERSSON, B. 1940. Experimentelle Untersuchungen über die euanemochore Verbreitung der Sporenpflanzen. Acta Bot. Fenn. XXV.
- PITELKA, F. 1941. Distribution of birds in relation to major biotic communities. Amer. Midl. Natural. XXV.
- PORTENKO, L. A. 1937. Ornithogeographical correlations on the extreme North-East of palearctic in connection with the peculiarities of the landscape. Gedenkschr. f. Menzbier. Moskau.
- PRESCHER, H. 1933. Rückmeldung eines norddeutschen Teichrohrsängers aus Portugal. Vogelzug IV.
- 1934. Der graue Reiher (*Ardea cinerea*) in Pommern 1934. Dohrniana XIV.
- PRICE, M. P. 1935. Notes on population problems and territorial habits of chiffchaffs and willow-warblers. Brit. Birds XXIX.
- 1935. Census of nightingales in Gloucestershire. Ibid. XXIX.
- PYNNÖNEN, A. 1939. Beiträge zur Kenntnis der Biologie finnischer Spechte. I. Ann. Zool. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo VII.
- REINKAINEN, A. 1937. The irregular migrations of the crossbill, *Loxia c. curvirostra*, and their relation to the cone-crop of the conifers. Orn. Fenn. XIV.
- REMANE, A. 1941. Einführung in die zoologische Ökologie der Nord- und Ostsee. II: GRIMPE & WAGLER: Tierwelt der Nord- und Ostsee. Leipzig.
- RENKONEN, O. 1938. Statistisch-ökologische Untersuchungen über die terrestrische Käferwelt der finnischen Bruchmoore. Ann. Zool. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo VI.
- RESWOY, P. D. 1924. Zur Definition des Biocönose-Begriffs. Russ. Hydrobiol. Zeitschr. III.
- REUTER, J. 1929. Fisktärna med labbinstinkter. Orn. Fenn. VI.
- VAN RHYN, H. W. 1935. Ueber das Horsten des Wanderfalken in Vogelkolonien. Beitr. Fortpfl. Biol. Vögel XI.
- RICHTER, R. 1939. Weitere Beobachtungen an einer gemischten Kolonie von *Larus fuscus graellsii* Brehm und *Larus argentatus* Pontopp. Journ. f. Ornith. 87.

- RITCHIE, J. 1920. The influence of man on animal life in Scotland. Cambridge.
- ROSENIUS, P. 1927. Måkläppen. Stockholm.
- RUSSEL, E. S. 1935. Valence and attention in animal behaviour. Acta Biotheor. I.
- RUTHKE, P. 1942. Starke Abnahme des Blässhuhns. Beitr. Fortpfl. Biol. Vögel XVIII.
- »— 1942. Brutvögel im südfinnischen Schärengbiet. Ibid. XVIII.
- »— 1943. Beteiligung des Stockentenerpels an der Jungenführung. Ibid. XIX.
- SALOMONSEN, F. 1940. Optaelling af Ynglefugle paa nogle danske Reservater. Dansk Orn. For. Tidsskt. XXXIV.
- »— 1943 a. Betydningen af social Stimulans for Yngleforholdene i Fuglekolonier. Ibid. XXXVII.
- »— 1943 b. Fugletaellinger 1936—1942 paa Hirsholmene og Christiansø. Ibid. XXXVII.
- SAMORODOW, A. W. Die Saatkrähe. Bull. Soc. Nat. Moscou XLIV.
- SAMUELSSON, G. 1925. Untersuchungen über die höhere Wasserflora von Dalarna. Sv. Växtbiol. Sällsk. Sociol. Handl. IX.
- SANDMAN, J. A. 1892. Fågelfaunan på Karlö och kringliggande skär. Medd. Soc. Fauna Flora Fenn. XVII.
- SCHÄFER, E. 1938. Ornithologische Ergebnisse zweier Forschungsreisen nach Tibet. Journ. f. Ornith. 86. Sonderheft.
- SCHEDL, K. E. 1938. Zur Blattwespen-Prognose. Mitt. aus Forstwirtschaft u. Forstwissenschaft IX.
- SCHIERMANN, G. 1930. Studien über die Siedlungsdichte im Brutgebiet. Journ. f. Ornith. 78.
- »— 1934. Studien über die Siedlungsdichte im Brutgebiet. II. Der brandenburgische Kiefernwald. Ibid. 82.
- »— 1939. »Stammesgenossenschaften« bei Vögeln. Orn. Monatsber. 47.
- »— 1942. Studien über Siedlungsdichte im Brutgebiet. (Das Naturschutzgebiet »Insel Imchen bei Kladow« im Ablauf der Brutperiode 1932—1934). Beitr. Fortpfl. Biol. Vögel XVIII.
- »— 1943. Studien über Siedlungsdichte im Brutgebiet. III. Die brandenburgischen Bruch- und Oedlandschaften. Ibid. XIX.
- SCHJELDERUP-EBBE, T. 1922. Beiträge zur Sozialpsychologie des Haushuhns. Zeitschr. Psychol. 88.
- SCHNURRE, O. 1921. Die Vögel der deutschen Kulturlandschaft. Marburg.
- »— 1936. Ein Beitrag zur Biologie des deutschen Uhus. Beitr. Fortpfl. Biol. Vögel XII.
- »— 1941. Der Uhu als Mitbewohner einer Kormorankolonie, nebst brutbiologische Beobachtungen an anderen Vogelarten. Ibid. XVII.
- SCHUSTER, L. 1928. Über die Beteiligung der männlichen Ente am Brutgeschäft. Ibid. IV.
- SCHÜZ, E. 1929. Von der Reiherkolonie bei Schwarzort auf der Kurischen Nehrung. Ibid. V.
- »— 1941. Beobachtungen über die Oekologie und Brutbiologie von Tafelente (*Nyroca f. ferina*) und Reiherente (*N. fuligula*). Ibid. XVII.
- SEGERSTRÅLE, S. G. 1927. Quantitative Studien über den Tierbestand der Fucusvegetation in den Schären von Pellinge (an der Südküste Finnlands). Soc. Scient. Fenn. Comment. Biol. III.

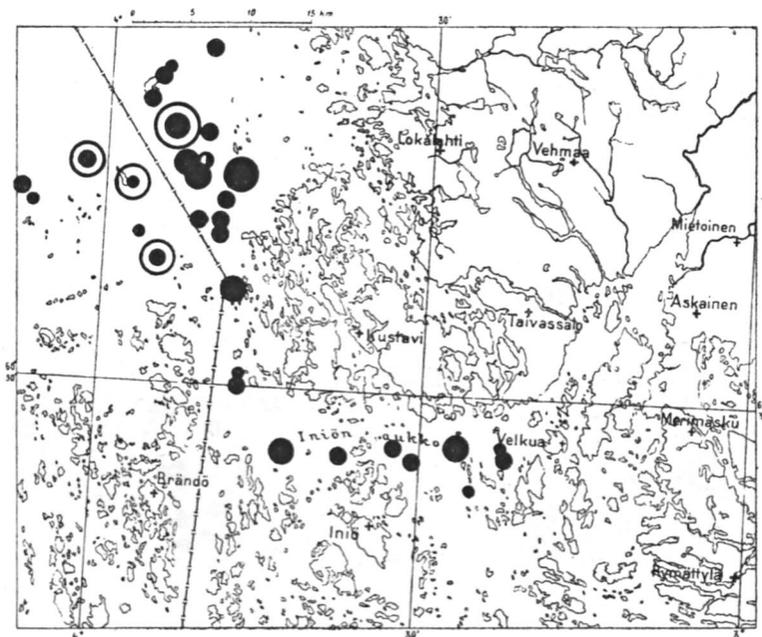
- SEGERSTRÅLE, S. G. 1932. Studien über die Bodentierwelt in südfinnländischen Küstengewässern. I. Untersuchungsgebiete, Methodik und Material. II. Übersicht über die Bodentierwelt, mit besonderer Berücksichtigung der Produktionsverhältnisse. *Ibid.* IV.
- »— 1944. Weitere Studien über die Tierwelt der Fucus-Vegetation an der Südküste Finnlands. *Ibid.* IX.
- SEILER, J. 1944. Das Verhalten der Geschlechtschromosomen bei Lepidopteren. *Arch. Zellf.* XIII.
- »— 1949. Researches on the sex-chromosomes of Psychidae (Lepidoptera). *Biol. Bull.* XXXVI.
- »— 1920. Geschlechtschromosomenuntersuchungen an Psychiden. *Arch. Zellforsch.* XV.
- SEITZ, A. 1937. Beobachtungen in den Reiherkolonien des Neusiedlersees (Oesterreich) 1935. *Beitr. Fortpfl. Biol. Vögel* XIII.
- »— 1940. Die Paarbildung bei einigen Cichliden. I. Die Paarbildung bei *Astatotilapia strigigena* Pfeffer. *Zeitschr. Tierpsychol.* IV.
- »— 1942. Die Paarbildung bei einigen Cichliden. II. Die Paarbildung bei *Hemichromis bimaculatus* Gill. *Ibid.* V.
- SELIGO, A. 1907. Hydrobiologische Untersuchungen II. Die Abhängigkeit der Produktivität nordostdeutscher Seen von ihrer Sohlenform. *Danzig.*
- »— 1922. Über fischereiwirtschaftliche Seetypen. *Fischereizeitung* XXV.
- SERLE, W. 1937. On the behaviour of male mallards with broods. *Brit. Birds* XXXI.
- SHAVER, J. M. 1933. The influence of climate and weather factors upon the numbers of birds on a depositing crec bank. *Ecol. Monogr.*
- SHELFORD, V. E. 1929. Laboratory and field ecology.
- »— & OLSON, S. 1935. Sere, climax and influent animals with special reference to the transcontinental coniferous forest of North America. *Ecology* XVI.
- SIVONEN, L. 1936. Havaintoja Pieksämäen seudun linnustosta. (Nebst Referat.) *Kuopion Luonnon Ystäv. Yhd. Julk. B: I.*
- »— 1939. Zur Ökologie und Verbreitung der Singdrossel (*Turdus ericetorum philomelos* Brehm). *Ann. Zool. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo* VII.
- »— 1943 a. Artenstatistische Daten über die Veränderungen in der Vogelfauna Finnlands während der letzten Jahrzehnte. *Orn. Fenn.* XX.
- »— 1943 b. Ist unsere Eulafauna im Begriff, einen hochborealen Charakter anzunehmen? *Ibid.* XX.
- »— & KALELA, O. 1937. Über die Veränderungen in der Vogelfauna Finnlands während der letzten Jahrzehnte und die darauf einwirkenden Faktoren. *Acta Soc. Fauna Flora Fenn.* 60.
- SNEDECOR, G. W. 1937. *Statistical methods.* Ames, Iowa.
- SOVERI, J. 1940. Die Vogelfauna von Lammi, ihre regionale Verbreitung und Abhängigkeit von den ökologischen Faktoren. *Acta Zool. Fenn.* XXVII.
- STEINBACHER, G. 1938. Kolonienweises Brüten beim Turmfalken. *Beitr. Fortpfl. Biol. Vögel* XIV.
- STEINBACHER, G. 1943. Beteiligung des Erpels an der Jungenführung. *Ibid.* XIX.
- STEINFATT, O. 1940. Weitere Beobachtungen über die Vögel der Rominter Heide und ihrer Randgebiete. *Verh. Phys.-Ökon. Ges. Königsberg* 71.
- STRESEMANN, E. 1917. Über gemischte Vogelschwärme. *Verh. d. Orn. Ges. Bayern* XIII.

- STRESEMANN, E. 1923. Ein Besuch der Kormoranenkolonie im Jassener Sec (Hinter-Pommern). Orn. Monatsber. XXXI.
- 1934. Aves. In: Kükenthal-Krumbach: Handb. d. Zoologie
- 1940. Die Vögel von Celebes. Journ. f. Ornith. 88.
- 1943. Oekologische Sippen-, Rassen- und Artunterschiede bei Vögeln. Journ. f. Ornith. 91.
- & HEINRICH, G. 1940. Die Vögel des Mount Victoria. Mitt. Zool. Mus. Berlin XXIV.
- STRØM, MÜNSTER K. 1933. Nutrition of Algae. Archiv Hydrobiol. XXV.
- STUART-BAKER, E. C. 1929. Notes on the birds of Hailuoto (Karlö) 65° lat. Finland. Orn. Fenn. VI.
- SUNDSTRÖM, K. E. 1927. Ökologisch-geographische Studien über die Vogel-fauna der Gegend von Ekeräs. Acta Zool. Fenn. III.
- SUNKEL, W. 1928. Bedeutung optischer Eindrücke der Vögel für die Wahl ihres Aufenthaltsortes. Z. wissenschaftl. Zool. 132.
- SUOMALAINEN, H. 1937. Über die Verbreitung der marinen Schärenvögel im Finnischen Meerbusen. Orn. Fenn. XIV.
- 1939. Über die Brutbiologie der Küstenseeschwalbe, *Sterna macrura* Naum., in ihrem Verhältnis zu derjenigen der Flusseeeschwalbe, *Sterna hirundo*, in den Schären des Finnischen Meerbusens. Ann. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo VI.
- SUSCHKIN, P. P. 1897. Die Vögel des Gouvernements Ufa. Moskau. (Russ.).
- TÄNING, VEDEL, Å. 1943. Hættemaagekolonier og Svommeænder. Et Forsøg udført paa Klægbanken i Ringkøping Fjord. Dansk Orn. For. Tidsskr. XXXVII.
- TAXELL, C. G. 1934. Fågelfaunan på Valsörarna i Vasa skärgård. Orn. Fenn. XI.
- THIENEMANN, A. 1918. Lebensgemeinschaft und Lebensraum. Naturwissensch. Wochenschr. XVII.
- 1926. Der Sauerstoff im eutrophen und oligotrophen See. Ein Breitrag zur Seetypenlehre. Binnengewässer IV.
- 1931. Tropische Seen und Seetypenlehre. Arch. Hydrobiol. XXII. Suppl. IX.
- 1941. Leben und Umwelt. Bios.
- TIMOFÉEFF-RESSOVSKY, N. W. 1935. In: Nachr. Ges. Wiss. Göttingen. Biol. N.F.I.
- TIMOFÉEFF-RESSOVSKY, N. W. & E. A. 1941. Populationsgenetische Versuche an *Drosophila*. I, II, III. Zeitschr. Ind. Abst. Vererbungslehre 79.
- TINBERGEN, N. 1932. Vergelijkende waarnemingen aan enkele Meeuwen en Sterns. *Ardea* XXI.
- 1933. Die ernährungsbiologischen Beziehungen zwischen *Asio otus* *otus* L. und ihren Beutetieren, insbesondere den *Microtus*-arten. Ecol. Monogr. III.
- 1939. On the analysis of social organisation among vertebrates, with special reference to birds. Amer. Midl. Natural. XXI.
- 1940. Die Übersprungbewegung. Zeitschr. Tierpsychol. IV.
- TINBERGEN, N. & KUENEN, D. J. 1939. Über die auslösenden und die richtunggebenden Reizsituationen der Sperrbewegung von jungen Drosseln (*Turdus m. merula* L. und *T. e. ericetorum* Turton). Zeitschr. Tierpsychol. III.

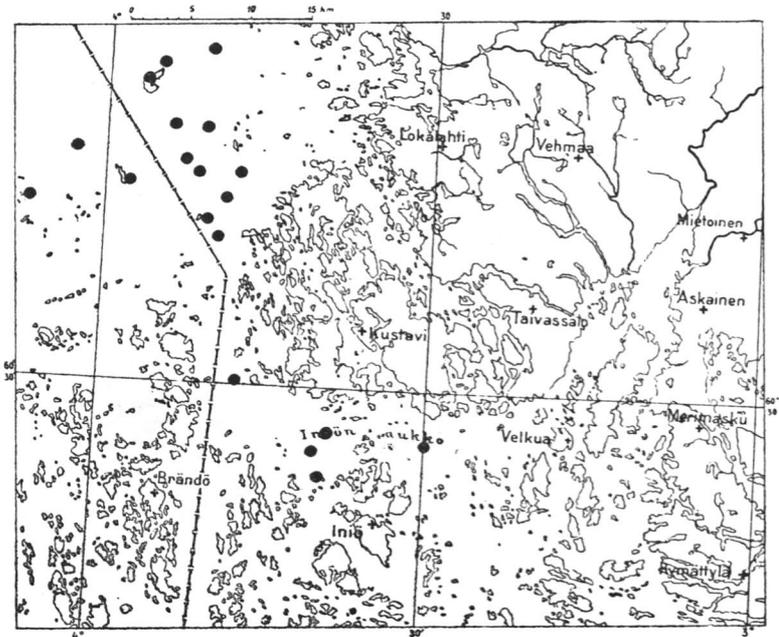
- TISCHLER, F. 1916. Das Vorkommen der Reiherente (*Nyroca fuligula*) in Deutschland. Orn. Monatsschr. XLI. — 1918. Nachtrag. Ibid. XLIII.  
 —»— 1941. Die Vögel Ostpreussens und seiner Nachbargebiete. Königsberg.
- TOIVARI, L. 1938. Liejukana, *Gallinula ch. chloropus* (L.) pesivänä Varhankaupungin lahdella. (Nebst Referat.) Orn. Fenn. XV.
- v. TÖRNE, H. 1940. Wie reagieren die Sturmmöwen auf das Eierfortnehmen. Deutsche Vogelwelt.  
 —»— 1941. Nistplatz und Wasserstand. Beitr. Fortpfl. Biol. Vögel XVII.  
 —»— 1942. Wann verlässt der Stock-Erpel die Ente? Ibid. XVIII.
- TOWNSEND, CH. W. 1930. Diving habits in the genus *Nyroca*. Auk 47.
- v. TREUENFELS, H. 1937. Beitrag zur Brutbiologie des Waldlaubsängers (*Phylloscopus sibilatrix*). Journ. f. Ornith. 85.
- v. UEXKÜLL, J. 1921. Umwelt und Innenwelt der Tiere. Berlin.
- VÄLIKANGAS, I. 1933. Über die Biologie der Ostsee als Brackwassergebiet. Verh. intern. Ver. f. theor. u. angew. Limnol. VI.  
 —»— 1937. Qualitative und quantitative Untersuchungen über die Vogelfauna der isolierten Insel Suursaari (Hogland) im Finnischen Meerbusen. I. Die Landvogelfauna. Ann. Acad. Scienc. Fenn. 45.
- VALOVIRTA, E. 1931. Signilskärin linnusto. Orn. Fenn. VIII.
- WANGRIN, G. 1941. Haubentaucher nistet auf nacktem Boden. Beitr. Fortpfl. Biol. Vögel XVII.
- WARMING, E. 1896. Ökologische Pflanzengeographie. Berlin.
- WEBER, H. 1942. Der gegenwärtige Stand der deutschen ökologischen Forschung an Beispielen aus der Oekologie der Tiere aufgezeigt. Forsch. Fortschr. XVIII.
- WEIGOLD, H. 1935. Als Ornithologe in Jehol. Journ. f. Ornith. 83.
- WEINBERG, W. 1913. Auslesewirkungen bei biologisch-statistischen Problemen. Arch. Rass. Ges. Biol. X.
- VENABLES, L. S. V. & LACK, D. 1934. Territory in the great crested grebe. Brit. Birds XXVIII.  
 —»— 1936. Further notes on territory in the great crested grebe. Ibid. XXX.
- WENDLAND, W. 1932. Ueber das Horsten von Raubvögeln in Vogelsiedlungen. Beitr. Fortpfl. Biol. Vögel VIII.  
 —»— 1934. Fünf- und sechsjährige Beobachtungen über die Raubvögel zweier norddeutscher Waldgebiete (mit Berücksichtigung ihrer Siedlungsdichte) Ibid. X.
- WIBECK, E. 1939. Sjöfågelslivet i Stockholms skärgård. Redogörelse för Sv. Jägarförb. f. Stockholms stad o. län sjöfågelinvertering 1937—1939. Stockholm.
- v. VIETINGHOFF-RIESCH, A. 1932. Vogelschutz und Waldhygiene. Tharandter Forstl. Jahrb. 1932.
- WILLIAMS, J. F. 1940. The sex ratio in nestling eastern red-wings. Wilson Bull. 52.
- WÜST, W. 1942. Zum Neuauftreten der Reiherente. Freude am Leben XIX.
- v. ZEDLITZ, O. 1927. Eigenartige Symbiose von *Tadorna tadorna* L. und *Mergus serrator serrator* L. Beitr. Fortpfl. Biol. Vögel III.
- ZIMMERMANN, R. 1932. Ueber quantitative Bestandaufnahmen in der Vogelwelt. Mitt. Ver. Sächs. Orn. III.  
 —»— 1931. In: Mitteilungen des Landesver. Sächs. Heimatschutz. 1931 Heft 3/4.



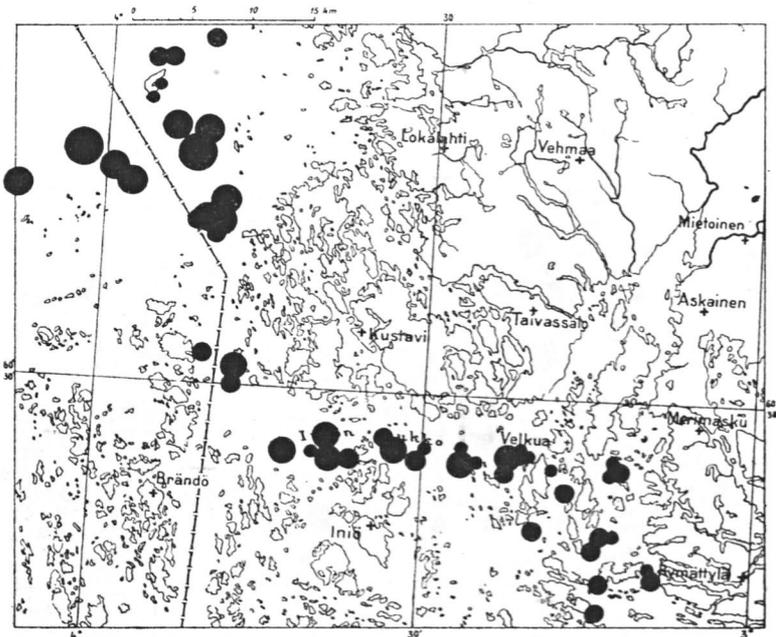
Karte 5. Leere Kreise = quantitativ untersuchte Seen. Gefüllte Kreise = quantitativ unters. Wieke. Eingerahmt: Gebiete, wo sämtliche waldlose Inselchen untersucht wurden. M = Meereszone; Fj = Fjärdzone; I = innerer (inkl. »mittlerer«) Schärenhof.



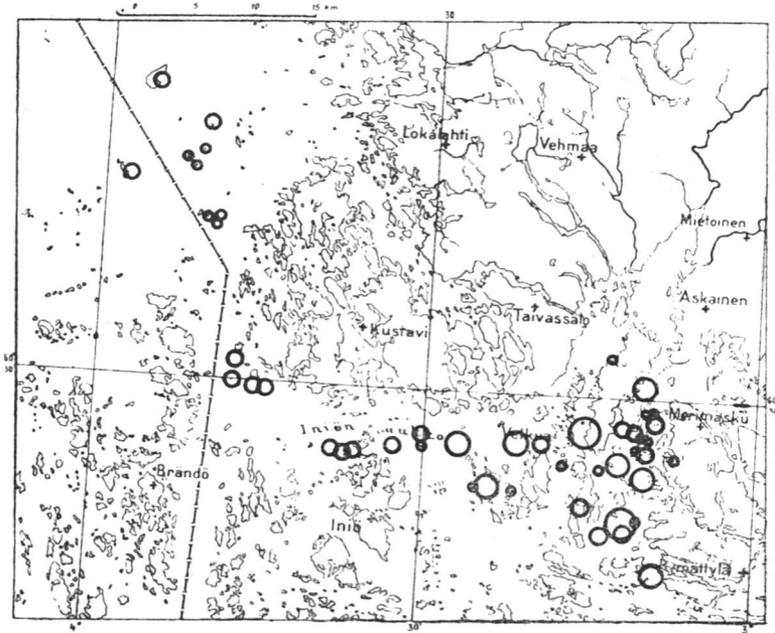
Karte 6. *Alca torda* (leere Kreise), extremer Extrataeniat, und *Uria grylle* (gefüllte Kreise) Extrataeniat mit typischer Verbreitung.



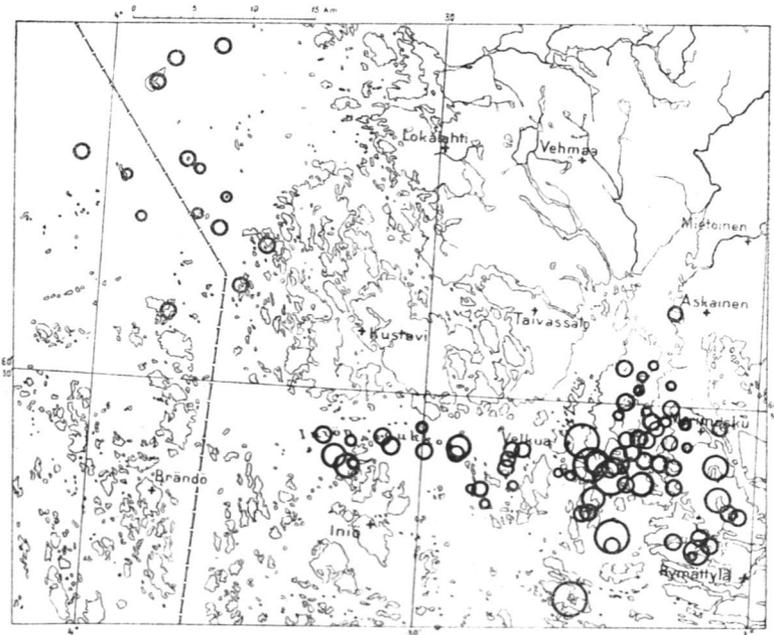
Karte 7. *Stercorarius parasiticus*. Extrataeniat. Nur einzelne Paare (Reviervogel)!



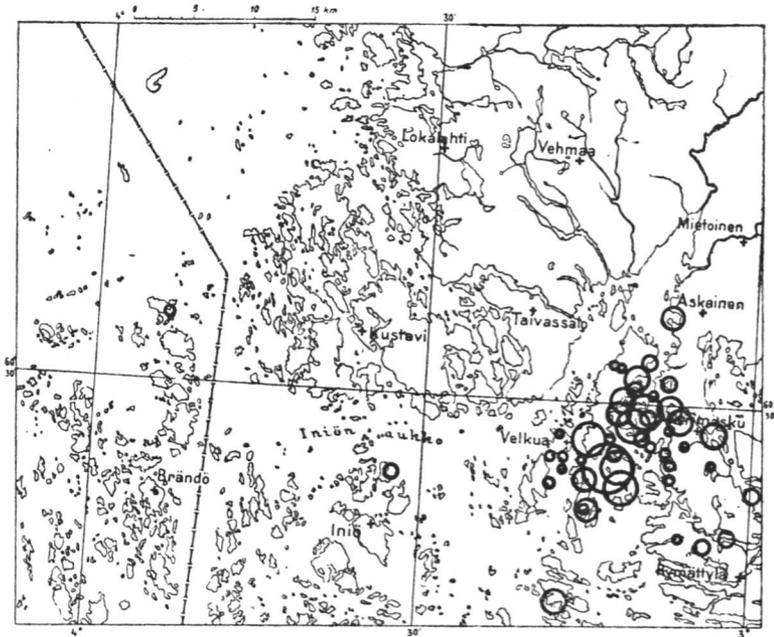
Karte 8. *Larus fuscus*. Extrataeniat mit spärlichem Vorkommen in den mittleren Schären.



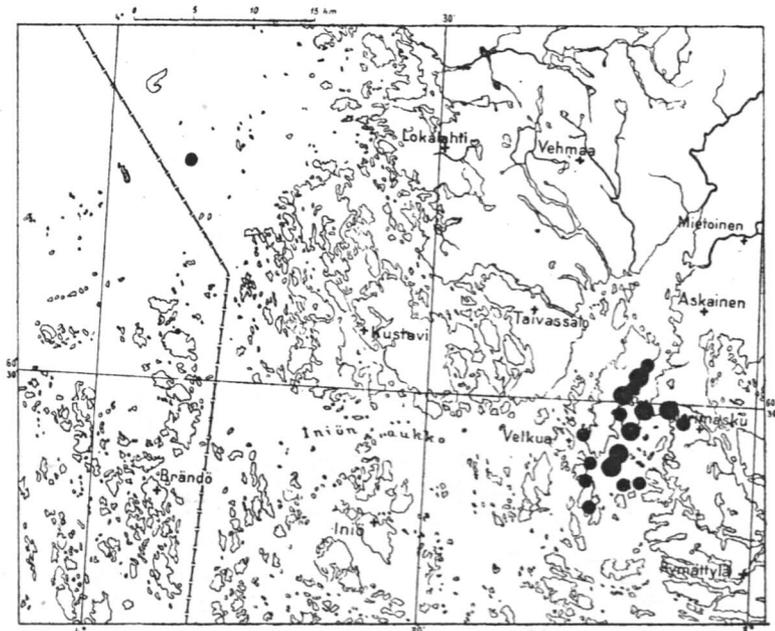
Karte 9. *Sterna hirundo*. Der ubiquitärste Möwenvogel.



Karte 10. *Nyroca fuligula*. Der ubiquitärste Schwimmvogel.



Karte 11. *Podiceps cristatus*. Intrataeniat, der von kräftigeren Phragmites-Beständen abhängig ist.



Karte 12. *Spatula clypeata*. Intrataeniat mit spärlichem Vorkommen auf waldlosen Inselchen.



Abbildung 1. Wiek Nr. 7 (Vuorlahti). Nistplatz für *Acrocephalus scirpaceus*, *Emberiza schoeniclus*, zahlreiche eutraphente Wat- und Schwimmvögel, *Circus aeruginosus* u. s. w.



Abbildung 2. Wiek Nr. 10 bei niedrigem Wasserstand im Frühling.



Abbildung 3. Wiek Nr. 12. Früher Nistplatz einer grösseren *Podiceps cristatus*-Kolonie.



Abbildung 4. Aus den inneren Teilen des mittleren Schärenhofes. Nistplätze vereinzelter Lariden sowie von *Nyroca fuligula*. Das Inselchen hinter dem Segelboot ist der innerste bekannte Nistplatz von *Sterna macrura*.



Abbildung 5. »Fjärdgrunden«, Schären in der Fjärdzone, Nistplätze von *Larus juscus*-Siedlungen.



Abbildung 7. Typische Nestlage von *Stercorarius parasiticus* (Flatskär, Fjärdzone.)

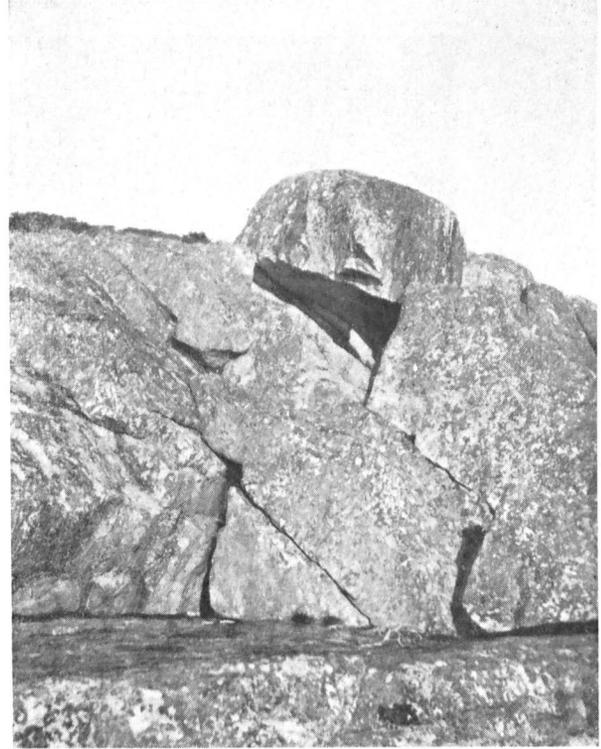
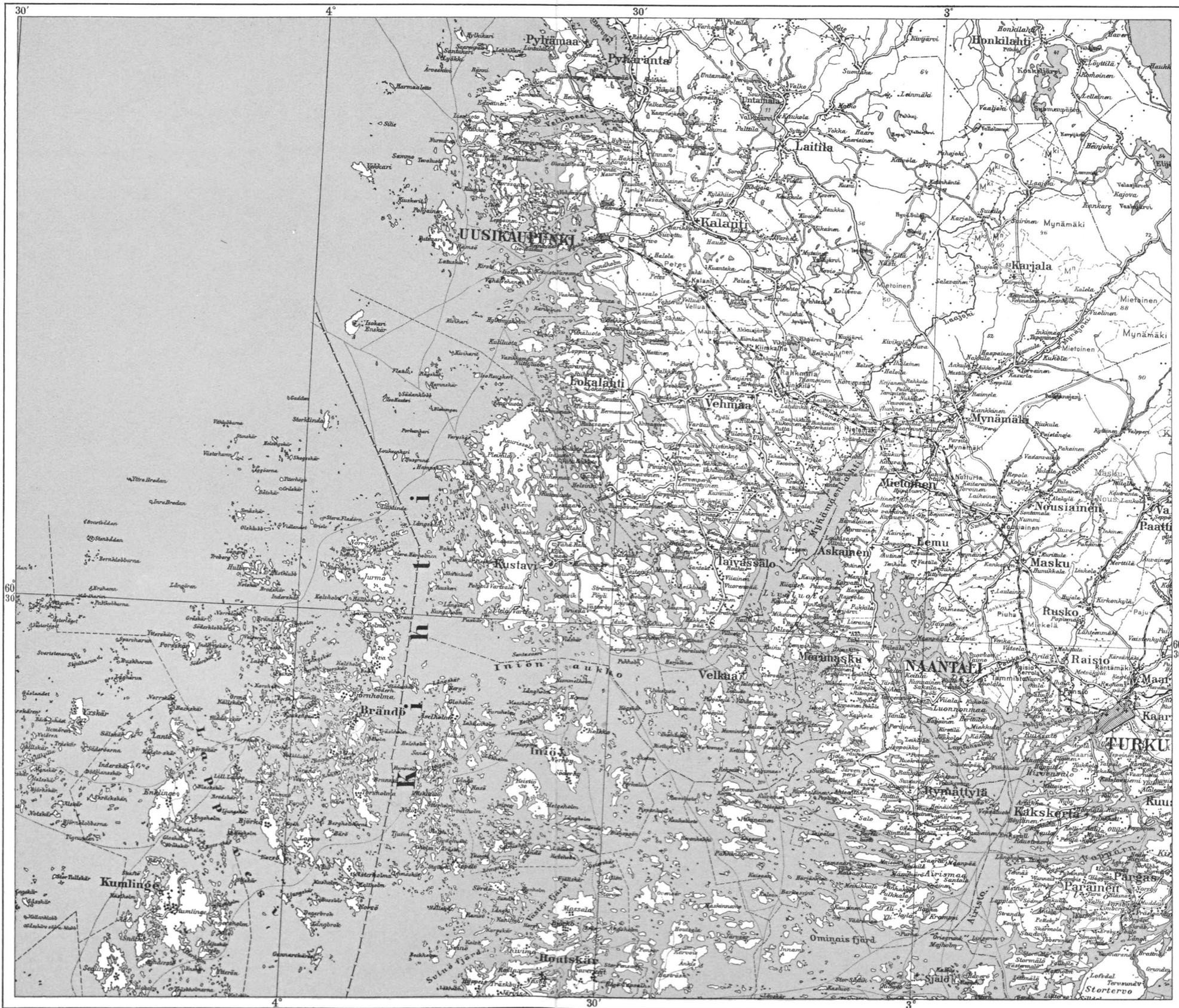


Abbildung 6. Innerster Nistplatz von *Uria grylle* (Kuuskattila, Fjärdzone).



DAS NÖRDICHE SCHARENMEER SW-FINNLANDS

0 1 2 3 4 5 10 15 20 km  
1:400,000.

Maanmittaushallituksen kivipaino, Helsinki, 1944

Su: muut sijat

Acta