

mit dem besten Freizeit
144165 H.W. Nehls

~~AB 161~~

Untersuchungen über den „Angeborenen Auslösemechanismus“ des Futterbettelns und die Farbbevorzugung nestjunger Sturmmöwen (*Larus canus* L.)

Von HANS WOLFGANG NEHLS, Rostock

Mit 27 Abbildungen

1. Einleitung	234
2. Material und Methode	234
3. Ergebnisse	236
3.1. Zum Fütterungsverhalten der Lariden	236
3.2. Die Verbreitung der roten Schnabelfarbe und die Schnabelzeichnung innerhalb der Unterordnung <i>Lari</i>	237
3.3. Attrappenversuche zur Auslösung des Futterbettelns junger Sturmmöwen (<i>Larus canus</i>)	243
3.3.1. Der Einfluß der Farbe eines vorhandenen Schnabelfleckes	243
3.3.2. Der Einfluß der Kontrastwirkung eines Schnabelfleckes	246
3.3.3. Der Einfluß der Schnabelfarbe	248
3.3.4. Der Einfluß der Kopffarbe	250
3.3.5. Versuche zur Reaktionssteigerung durch Kombination mehrerer übernormaler farblicher Reize	252
3.3.6. Der Einfluß der Schnabel- und Kopfform	253
3.3.7. Der Einfluß der Lage eines Schnabelfleckes	255
3.3.8. Die Reizwirkung stark schematisierter Attrappen	256
3.3.9. Der Einfluß von Schnabellänge und -höhe	256
3.3.10. Der Einfluß der Haltungsebene des Schnabels und der Position des Kükens	258
3.3.11. Der Einfluß der Bewegung	260
3.3.12. Der Einfluß der Plastizität	260
3.3.13. Die Wirkung des Anblickes eines Möwenkopfes in den verschiedenen Fütterungsphasen	260
3.3.14. Der Einfluß eines farbigen Hintergrundes	261
3.3.15. Vergleichende Untersuchungen zur Reizwirkung einiger Attrappen auf Silber-, Sturm- und Lachmöwenküken	263
3.4. Aufzuchtversuche artfremder Möwenküken durch <i>Larus canus</i>	266
4. Diskussion und Vergleiche zu anderen Arten	275
5. Zusammenfassung	288
Danksagung	289
Schrifttum	289
Tabellen-Anhang	293

1. Einleitung

Wenn ein unerfahrenes Tier auf einen Kennreiz eine ganz spezifische Reaktion zeigt, muß ein bestimmter koordinierender nervenphysiologischer Mechanismus als stammesgeschichtliche Anpassung vorhanden sein, den TINBERGEN „Angeborener Auslösemechanismus“ (AAM) bzw. „Innate Releasing Mechanism“ nannte. Die Reaktion auf den Reiz kann durch bestimmte Merkmalskonstellationen, die von den natürlichen Auslösern in der Regel jedoch nicht erreicht werden, optimal ausgelöst werden (EIBL-EIBESFELDT 1966, SCHLEIDT 1962, TEMBROCK 1956, 1964, TINBERGEN 1952).

Im Brutverhalten der Vögel begegnen wir dem AAM unter anderem bei den ersten Fütterungen der Jungen durch die Eltern. Der AAM des Futterbettelns von Möwen wurde zuerst bei *Larus argentatus* von GOETHE (1937) und später ausführlicher von TINBERGEN und PERDECK (1950) beschrieben. Die letzteren Autoren untersuchten experimentell die einzelnen Merkmale des Kennreizes, die zum Auslösen der Bettelreaktion führen. Dieses Schema ist seitdem häufig als Schulbeispiel zur Darstellung eines Angeborenen Auslösemechanismus benutzt worden.

In der Folgezeit wurden dann auch andere Lariden, Anatiden und weitere Arten von Nestflüchtern vorwiegend im nordwesteuropäischen und nordamerikanischen Raum in ähnlicher Weise auf den AAM des Futterbettelns („Food-begging“) hin untersucht. Es fehlen jedoch entsprechende Analysen vieler und zum Teil wegen ihrer systematischen Stellung besonders interessierender Möwenarten.

Bisher wurde die Pickreaktion („Pecking response“) von Laridenküken und anderen Arten experimentell genauer untersucht bei *Larus argentatus* (TINBERGEN u. PERDECK 1950, NYSTRÖM 1972, 1973), *Larus ridibundus* (WEIDMANN 1958, FRANCK 1966), *Larus pipixcan* (COLLIAS and COLLIAS 1957), *Larus atricilla* (HAILMAN 1962, 1964), *Rissa tridactyla* (CULLEN and CULLEN 1962), *Sterna paradisaea* (QUINE and CULLEN 1964), *Sterna fuscata* (CULLEN 1962), *Hydroprogne caspia* (BERGMANN 1953), *Haematopus ostralegus* (LIND 1965), bei verschiedenen Anatiden (KEAR 1964) und bei den Rallen *Fulica atra* und *Gallinula chloropus* (KEAR 1966).

Von den oben genannten 5 Möwenarten sind 3 rotschnäblig, eine besitzt einen roten Unterschnabelfleck und eine einen gelben Schnabel mit leuchtend roter innerer Schnabelkammer.

Deshalb schien es besonders interessant, den Auslösemechanismus für das Futterbetteln einer Laridenart ohne rote Schnabelmerkmale näher zu bestimmen, zumal die große Brutkolonie der Sturmmöwen (*Larus canus*) – einer Art mit gelbgrünem Schnabel – auf dem Langenwerder bei der Insel Poel eine günstige Gelegenheit dazu bot.

2. Material und Methode

Zur Analyse des AAM des Futterbettelns junger Sturmmöwen wurden insgesamt mehr als 200 Küken benutzt, die der Brutkolonie auf dem Langenwerder (Wismar-Bucht) entnommen wurden (1966–1969).

Kurz nach dem Schlüpfen, noch vor dem Abtrocknen und der ersten Fütterung sammelte ich die Küken ein und transportierte sie nach Rostock, wo sie im Institut in einem Wärmeschränk gehalten wurden. So konnte eine Prägung auf alte Sturmmöwen weitgehend verhindert werden, und die Küken blieben unerfahren, da sie noch keine arttypische elterliche Fütterung erlebt hatten. Die Küken wurden dreimal täglich mit einem Futtermisch aus hartgekochtem Ei, Quark und Weizenbrot gefüttert, die Farbe der Nahrung war also gelb.

ZOOLOGISCHER GARTEN



ROSTOCK

Zoologischer Garten Rostock 25 Rostock 1, Rennbahnallee 21

Herrn
Guido Burggraeve
Natuurreservaat Het Zwin
Ooievaarslaan 8
B-8300 Knokke - Heist 1

Ihre Zeichen

Ihre Nachricht vom

Unsere Zeichen

Hausapparat

Datum 18.2.82

Betreff

Sehr geehrter Herr Burggraeve,

Besten Dank für Ihren Brief vom 9.11.1982, in dem Sie mich um Auskunft über die Situation von *Larus minutus* in der DDR baten. Die Zwergmöwe ist in der DDR kein Brutvogel, sondern nur Durchzügler, Sommer- und Wintergast. Im Binnenland erscheint sie ziemlich spärlich an größeren Gewässern, aber an der Küste ist sie besonders seit mehreren Jahren nicht mehr selten und wird ziemlich oft beobachtet. Manchmal werden sogar Schwärme von mehreren hundert Exemplaren gesehen, besonders im Frühjahr und Sommer/Frühherbst.

Die Zwergmöwe wurde in früherer Zeit ziemlich selten hier beobachtet, aber seit den 1950er Jahren ist sie ständig häufiger geworden, und wahrscheinlich ist dieser Vorgang noch nicht beendet. An der Küste bevorzugt sie flache Gewässer der Außenküste und Buchten.

Das Vorkommen im Jahreslauf läßt sich wie folgt skizzieren: Von Mitte April bis Anfang Mai setzt der Frühjahrszug ein, er erreicht seinen Höhepunkt in der 1. Maidekade und endet Ende Mai bis Anfang Juni. Es sind meistens Altvögel, aber auch viele immat. (vorjährige).

Von Ende Mai bis Anfang Juli sieht man in zunehmendem Maße an einigen Boddengewässern Schwärme von immat. (vorjährigen) Zwergmöwen, die ganz offensichtlich nicht brüten und hier übersommern. Es sind manchmal 200 und mehr Vögel, unter denen sich nur ganz wenige ad. befinden. Zum Beispiel sah ich am Darß im Saaler und Bodstedter Bodden am 25.6.1978 155 (darunter nur 5-6 ad.) und am 4.6.1980 250 (immat.) Zwergmöwen.

Ab Mitte Juli setzt dann wieder der Herbstzug ein, der seinen Höhepunkt im September erreicht und etwa bis Anfang November dauert. Aber auch im November und Dezember ziehen noch einzelne durch. Im Januar werden nur selten Zwergmöwen gesehen, im Februar und März wieder regelmäßig einzelne.

Ich hoffe, Ihnen mit diesen Angaben geholfen zu haben und

verbleibe mit den besten Grüßen

Ihr

(Dr. H. W. Nehls)

Telefon 3 71 11

Drahtwort
Zoo Rostock

Bankverbindung
Staatsbank der DDR
Kreisfiliale Rostock 1171-26-5563

Betriebsnummer 9043298 6



Die Attrappenversuche führte ich jeweils kurze Zeit vor den Fütterungen durch. Im Alter von 3 Tagen wurden die Küken jedoch unbrauchbar, da sie inzwischen gelernt hatten, die mittels einer Pinzette dargebotene Nahrung von den kein Futter spendenden Attrappen zu unterscheiden und auf diese nicht mehr oder kaum noch reagierten.

Während der Tests nahm ich die Küken einzeln aus dem Wärmeschrank und brachte sie unter eine Lampe (100 W Glühbirne) in einen sonst nur mäßig hellen Raum. Dadurch waren Attrappe und Küken intensiv beleuchtet, während der Hintergrund dunkel und farblich indifferent blieb. Die aus flacher Pappe gefertigten Attrappen waren anfangs mit Wasserfarben bemalt. Später beklebte ich sie mit standardisiertem OSTWALD-Farbpapier.

Um eine möglichst gute Vergleichbarkeit der gewonnenen Ergebnisse mit den Angaben anderer Autoren über verwandte Arten zu gewährleisten, fertigte ich die Attrappen mit einigen erforderlichen Ausnahmen nach den von TINBERGEN verwendeten Mustern an.

Die Attrappen wurden den Küken unter leichten Bewegungen und mit nach unten gerichtetem Schnabel vorgehalten, und die Anzahl der Pickreaktionen, sowie deren Intensität und Richtung während einer Zeitdauer von 60 Sekunden registriert. Da die Küken nach einem solchen Test unverkennbare Ermüdungserscheinungen zeigten, wurde ihnen jeweils nur dreimal täglich eine Attrappe präsentiert. Wenn schwächere Küken, die nicht normal entwickelt waren, keine oder kaum Reaktionen zeigten (auch nicht auf optimal wirksame Attrappen) wurden sie aussortiert.

Jede Versuchsreihe bestand aus 2–8 verschiedenen Attrappen, und jede Attrappe wurde 10 verschiedenen Küken dargeboten. Es stellte sich heraus, daß je Test mindestens 10 Küken benötigt wurden, da sonst die zum Teil recht großen individuellen Unterschiede in der Intensität der Pickreaktionen nicht mehr ausgeglichen worden wären, und die Einzelergebnisse einen stark zufallsbetonten Charakter erhalten hätten. Die Variationsbreite der Anzahl der „pecks“ je Küken auf eine Attrappe war sehr hoch, da manche sehr träge und andere wieder äußerst lebhaft auf ein und dieselbe Attrappe reagieren konnten.

Zu Vergleichszwecken wurden einige wichtige Versuchsreihen außerdem an gleichaltrigen Küken von Lach- und Silbermöwen unter denselben Bedingungen durchgeführt.

Zur statistischen Sicherung wurden alle Ergebnisse der Varianzanalyse unterzogen (F-Test und t-Prüfung). Ein großer Teil der festgestellten Unterschiede erwies sich danach als signifikant. Ein Teil der nicht signifikanten Unterschiede könnte bei Verwendung eines wesentlich größeren Materials je Test wahrscheinlich ebenfalls noch statistisch abgesichert werden. Die kurze zur Verfügung stehende Zeitspanne während des Schlüpfens des Gros der Jungen ließ jedoch die Verwendung einer um das Vielfache höheren Kükenzahl nicht zu.

Die Versuchsreihen waren in der Regel als Sukzessivtests, einige auch als Simultantests angeordnet.

Die Aufzuchtversuche artfremder Möwenküken durch Sturmmöwen-Adoptiveltern vom Ei an wurden im Freilandexperiment unter natürlichen Bedingungen durchgeführt.

Die fremden Eier legte ich den zukünftigen Pflegeeltern einige Tage vor dem Schlüpfen ins Nest und beobachtete dann das Bettelverhalten und die Aufzucht der artfremden Küken aus einem Zeltansitz. Solche Aufzuchten wurden an Küken von *Larus argentatus*, *Larus ridibundus* und *Larus melanocephalus* beobachtet.

3. Ergebnisse

3.1. Zum Fütterungsverhalten der Lariden

Wie eingangs erwähnt, vollziehen sich die ersten Fütterungen bei den Möwenküken nach dem Prinzip des AAM. Der Anblick des elterlichen Schnabels löst beim Küken eine Pickreaktion aus, die auf die Spitze oder auch andere Partien des Schnabels gerichtet ist. Auf dieses Bettelverhalten hin würgt der Altvogel nach kurzer Zeit einen Nahrungsbrei hervor, den die Küken entweder bereits von der Schnabelspitze abnehmen oder vom Erdboden aufpicken und verschlingen.

Mit gewissen Abweichungen, auf die später noch eingegangen wird, finden wir dieses Fütterungsverhalten bei allen Lariden, und nur die ihnen nahe verwandten Sterniden zeigen mit Ausnahme einiger Arten ein abgewandeltes Fütterungsschema, weil sie die Jungennahrung (kleine Fische, Würmer, Krebse oder Insekten) nicht verschlingen, sondern den Küken offen im Schnabel anbieten. Da der Pickreflex angeboren ist, läßt er sich leicht durch Nachahmung der natürlichen Kennreize auslösen. So bewirken auch in der Natur verschiedene andere Gegenstände (Grasähren, die Schnäbel der Nestgeschwister u. a.) Pickbewegungen der Küken, aber der elterliche Schnabel bleibt als auffälligstes Merkmal in deren Umgebung der wirksamste Reizauslöser. Mit zunehmendem Alter wird das Bettelverhalten der Jungmöwen – bedingt durch Erfahrungen – abgewandelt und erscheint dann stärker gerichtet.

Die Küken picken nicht mehr ausschließlich an den Schnabel der Eltern, sondern sie beginnen bereits in einiger Entfernung von ihnen mit heftig pumpenden Bewegungen des ganzen Vorderkörpers zu betteln, indem sie in schneller Folge Hals und Kopf bis zur „Demuthaltung“ (Flat-posture) einziehen und bis zur „Aufrechterhaltung“ (Upright-posture) aufrecken und dabei ständig scheppernde Laute von sich geben.



Abb. 1. Sturmmöwe hält einem Eintagsküken, das noch nicht bettelt, Nahrung vor.
Alle Aufn.: Dr. W. NEHLS

So bettelnd rennen sie auf die Elternvögel zu oder hinter ihnen her. Ist der Altvogel zum Füttern bereit und bleibt stehen, wird die Intensität des Bettelns weiter gesteigert. In einem Wechsel von „Pumpen“, scheppernden Bettelrufen, Schnabelpicken und Berühren des Vorderhalses wird der Elternvogel solange von seinen Jungen gereizt, bis er die Nahrung hervorwürgt und ausspeit.

Das Schnabelpicken ist jetzt vorwiegend auf den Schnabelwinkel der Eltern gerichtet, oder der Schnabel wird ganz umgriffen. In der Auswärtsphase der Pumpbewegungen streift der Jungvogel mit seiner Schnabelspitze das Halsgefieder der Eltern von unten nach oben „gegen den Strich“ und verstärkt dadurch wahrscheinlich die Reizwirkung.

Seltener versuchen die Jungen, fremde Altvögel anzubetteln, da sie in der Regel von diesen vertrieben werden und keinen Erfolg haben. Häufiger geschieht das jedoch gegen Ende der Brutperiode, wenn fast flügge Junge ihre Eltern verloren haben. So sah ich gelegentlich bis zu 9 ausgewachsene Junge eine Altmöwe gleichzeitig anbetteln. Oft stoßen fremde Jungvögel auch schnell hinzu, wenn in ihrer Nähe gefüttert wird und verschaffen sich so zusätzlich Nahrung.

3.2. Die Verbreitung der roten Schnabelfarbe und die Schnabelzeichnung innerhalb der Unterordnung *Lari*

Da bei den bisher untersuchten Arten der *Larinae* und *Sterninae* mit wenigen Ausnahmen eine starke Rotbevorzugung bzw. Blaubevorzugung beim Picken der Küken festgestellt worden ist, dürfte es für eventuelle Schlußfolgerungen von Interesse sein, die Verbreitung der roten Schnabelfarbe und die Färbung der Schnäbel überhaupt bei den Möwenvögeln einmal genauer zu analysieren (Angaben nach ALEXANDER 1959, BERNDT u. MEISE 1962, HAILMANN 1963, LÖNNBERG 1931 u. a.).

Ein Vergleich zwischen den großen Unterfamilien der *Larinae* (Möwen) und *Sterninae* (Seeschwalben) läßt die weite Verbreitung der roten Schnabelfarbe bei den *Larinae* erkennen. Bei den insgesamt bekannten 44 Möwenarten finden wir folgende Situation:

16 Arten mit rotem Schnabel	— 36,4%	} ca. 73%
11 Arten mit rotem Schnabelfleck	— 25,0%	
5 Arten mit \pm roter Schnabelzeichnung	— 11,4%	
12 Arten ohne rote (äußere) Schnabelfärbung	— 27,3%	

Bei den insgesamt 40 Seeschwalbenarten der Erde sieht die Rotverteilung etwas anders aus:

13 Arten mit rotem (bis orangefarbenem) Schnabel	— 32,5%	} ca. 35%
1 Art mit teilweise rotem Schnabel	— 2,5%	
4 Arten mit rötlicher Farbkomponente	— 10,0%	
22 Arten ohne rote Schnabelfärbung	— 55,0%	

Die *Stercorariinae* (Raubmöwen) besitzen weder am Schnabel, an den Füßen noch am Augenrand (Lid) rot gefärbte Partien. Die 3 Arten der *Rynchopinae* dagegen haben alle rote bis orangefarbene Schnäbel.

Der hohe Anteil von Möwenarten mit mehr oder weniger intensiv gefärbten Schnäbeln (ca. 73%) läßt auf eine gewisse Bedeutung dieser Farbe im Fortpflanzungsverhalten schließen.

Den Typ des völlig roten Schnabels finden wir am häufigsten. Die Silber- und Mantelmöwengruppen dagegen zeichnen sich durch eine sehr einheitliche Schnabelfärbung aus — gelber Schnabel mit rotem Fleck am Unterschnabeleck.

Es erscheint nicht ausgeschlossen, daß sich die heute gelb-, grün- oder schwarz-schnäbligen Arten aus ehemals rotschnäbligen Stammformen entwickelt haben. Geringe Reste von Rotfärbung am Schnabelgrund oder anderen Partien weisen auf eine solche Entwicklung hin, die sich in Anpassung an Umweltfaktoren oder an das Fortpflanzungsverhalten vollzogen haben mag.

Ferner sei auf die Tatsache hingewiesen, daß sich die endgültige Schnabelfärbung der adulten Möwen erst mit dem Eintritt der Geschlechtsreife voll herausbildet. Der Schnabel juveniler Möwen ist in der Regel braunschwarz mit heller Spitze. Er wird dann von der Basis her heller und nimmt nach 2–4 Jahren die endgültige Altersfärbung an.

Die Schnabelfarbe von *Larus canus* variiert ziemlich stark von gelbgrün nach graugrün, und nicht gerade selten findet sich im vorderen Drittel des Schnabels in Höhe des Unterschnabecks ein angedeutetes oder gut ausgebildetes Querband, ähnlich wie bei *Larus delawarensis*. Diese geringe Schwarzzeichnung kann als Restfärbung des juvenilen Schnabels gedeutet werden, sie verliert sich jedoch meistens auch im hohen Alter nicht (in einigen Fällen bei 18jährigen Ringvögeln beobachtet). Auf Langenwerder ergab ein Test an 148 Brutvögeln folgende Häufigkeit der Schnabel-Zeichnungstypen:

1. Gelbgrün bis graugrün ohne Andeutung einer Binde	— 104 (70,3%)
2. Mehr oder weniger deutlich angedeutete Querbinde	— 36 (24,3%)
3. Vollständige, gut ausgebildete schwärzliche Binde	— 8 (5,4%)



Abb. 2. 14 Tage alte Küken betteln das ♂ an, dabei greift das vordere über den Schnabel des Altvogels

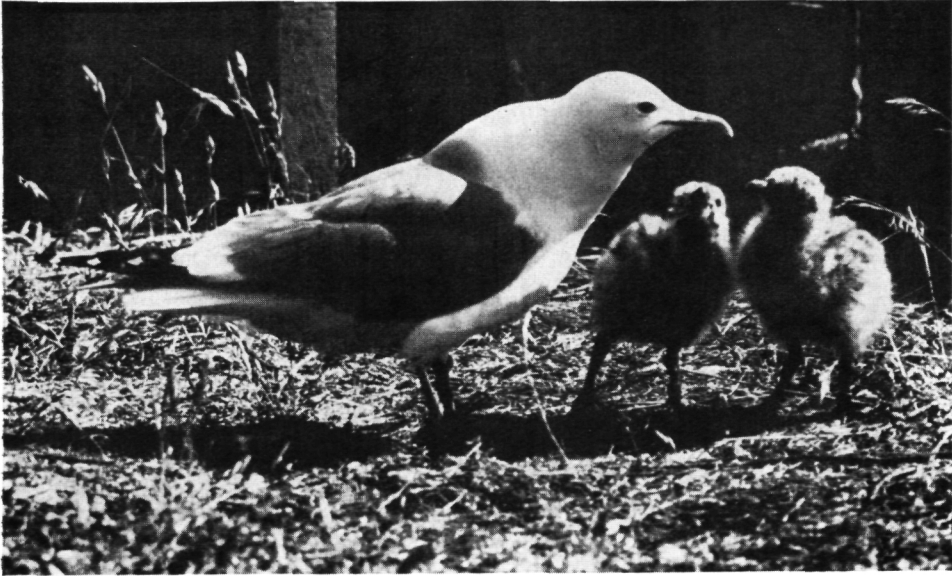


Abb. 3 a

Abb. 3 a–b. Das ♂ füttert 9 Tage alte Küken. Die Küken zeigen typisches Bettelverhalten, der Altvogel würgt Futter hoch (a) und senkt den Kopf zum Auspeien (b)

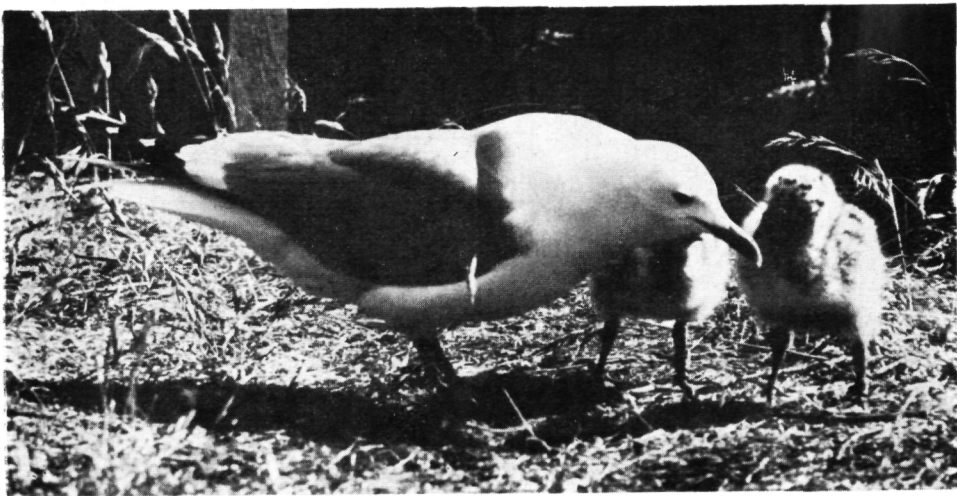


Abb. 3 b

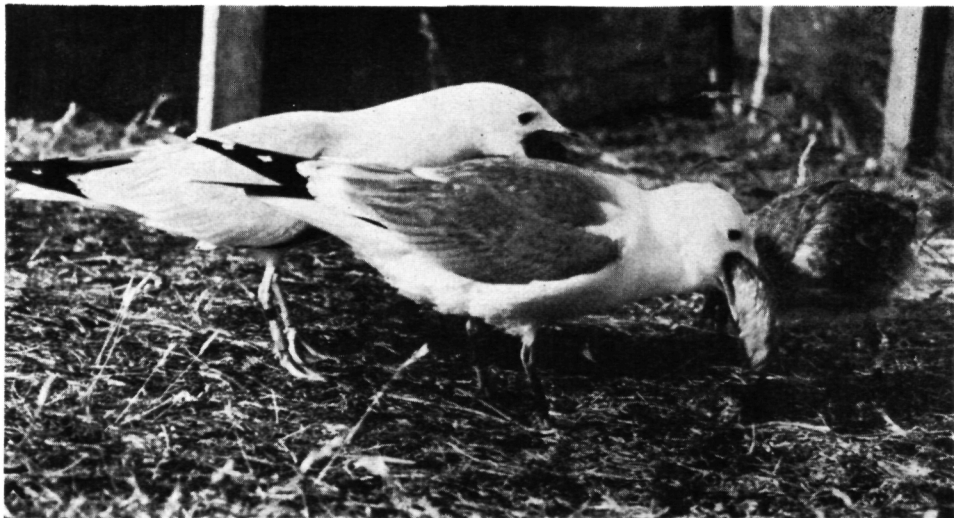


Abb. 4 a

Abb. 4 a–c. Sturmmöwenpaar mit 20 Tage alten Jungen. Das ♂ würgt Futter aus, von der großen Portion fressen dann neben den Jungen auch das ♀ und sogar das ♂

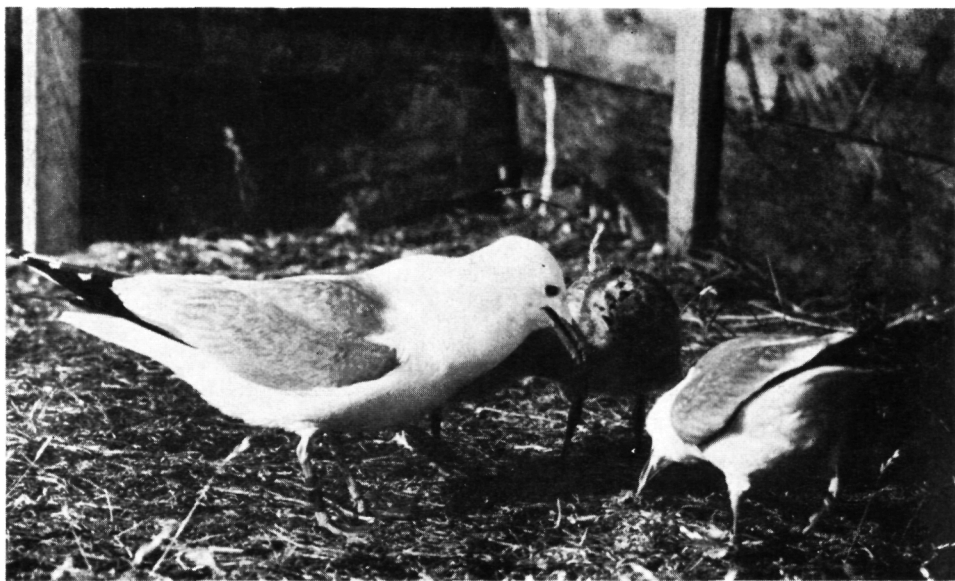


Abb. 4 b

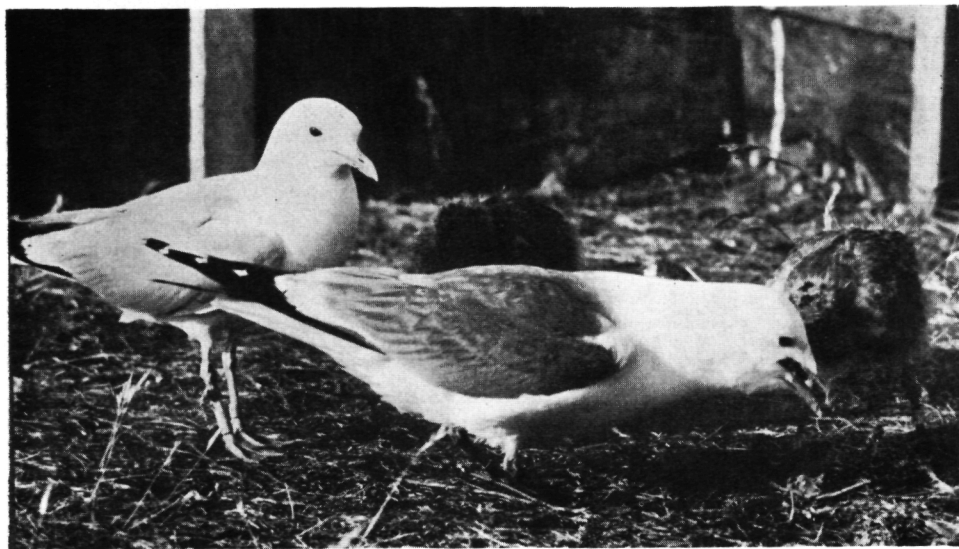


Abb. 4 c

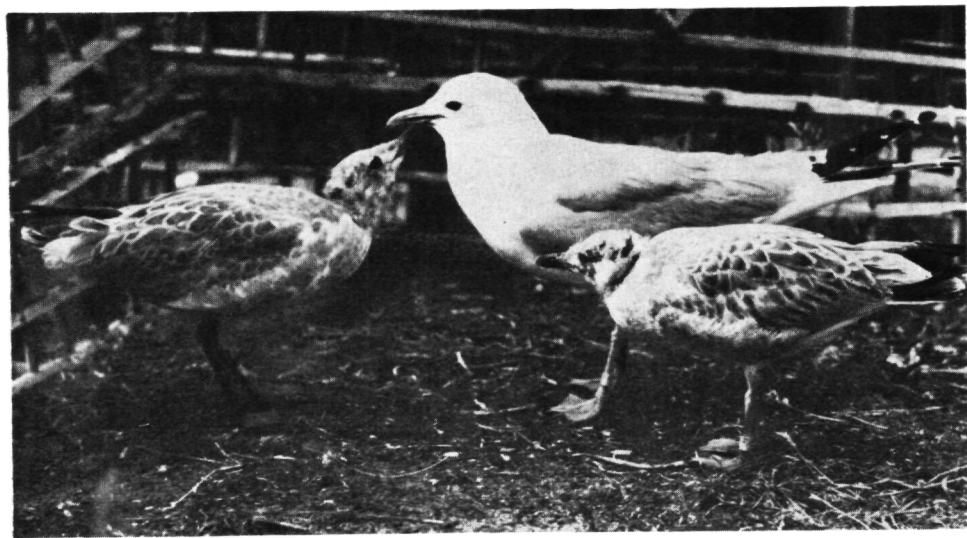


Abb. 5 a

Abb. 5 a–b. Betteln von 5–6 Wochen alten Jungen. Der Jungvogel streicht Kehle und Unterschnabel des ♀ (a), dann in Erwartung des Futters (b)

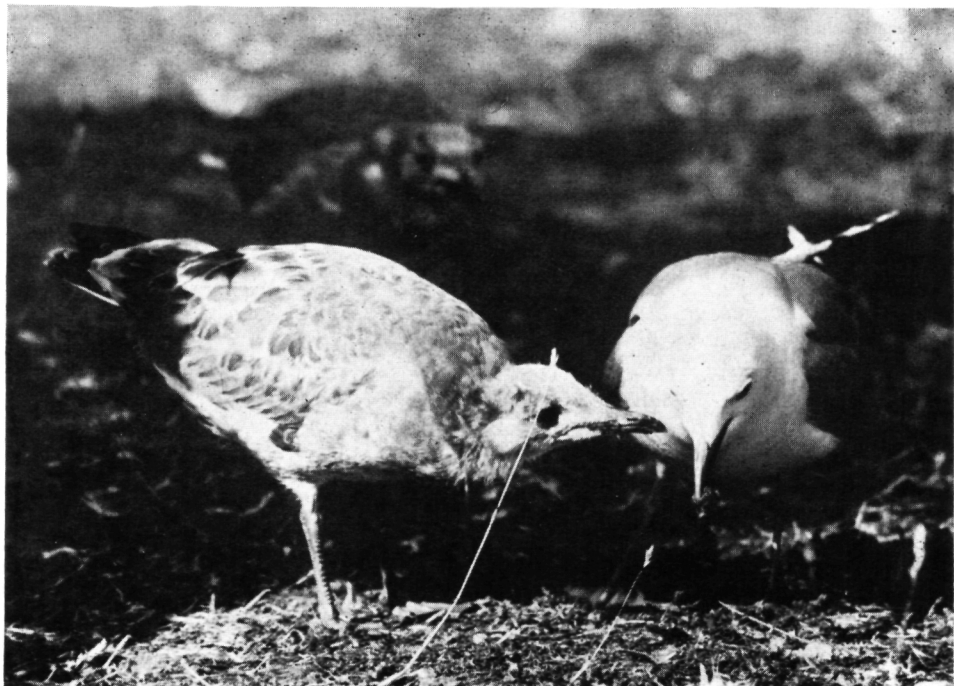


Abb. 5 b



Abb. 6 a

Abb. 6 a–b. Bettelverhalten junger Sturmmöwen (14 und 35 Tage alt) in Distanz zum Altvogel. Bei den „Pumpbewegungen“ ertönt der Bettellaut

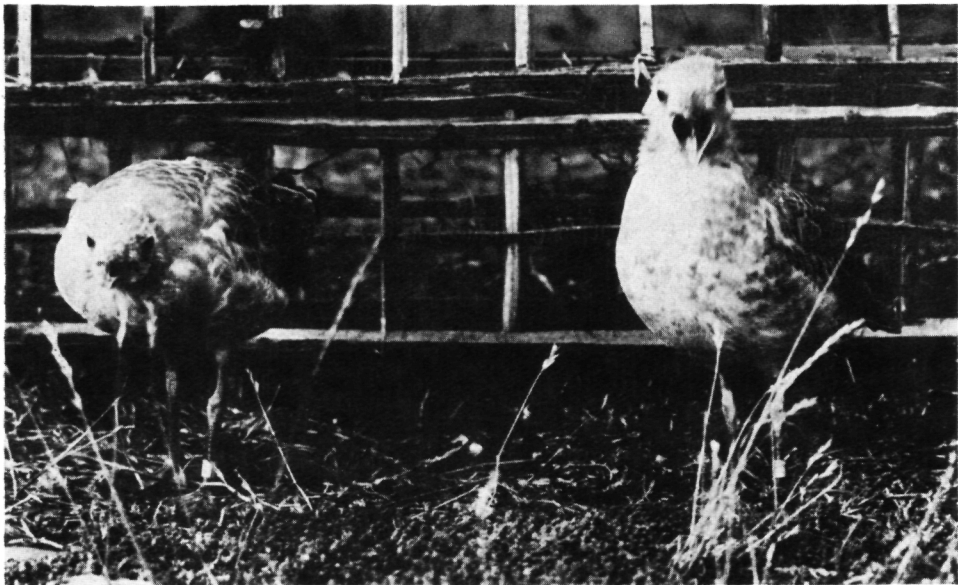


Abb. 6 b

3.3. Attrappenversuche zur Auslösung des Futterbettelns junger Sturmmöwen (*Larus canus*)

Zur Ermittlung der reizauslösenden Merkmale für das Futterbetteln bei der grünschnäbeligen Sturmmöwe wurden mittels der Attrappen eine Anzahl von Versuchsserien zusammengestellt, die jeweils der Ermittlung der reizauslösenden Wirkung eines Merkmals dienten. Die in den folgenden Testserien mit „Standard“ bezeichneten Modelle entsprechen der Form, Färbung und Größe eines natürlichen Sturmmöwenkopfes (außer der Plastizität). Die Ergebnisse der Testreihen auf Farben verwundern insofern, als die doch erwartete besonders gute Reaktion auf die „arteigene Standardattrappe“ ausblieb und dafür Modelle mit leuchtenden Farben (blau und rot) als „übernormale“ oder „Superreize“ wirksam wurden.

Den Ergebnissen liegt die Auswertung von insgesamt 29 010 Pickreaktionen (pecks) zugrunde.

3.3.1. Der Einfluß der Farbe eines vorhandenen Schnabelfleckes

Nr.	Fleckfarbe	pecks (%)	Nr.	Fleckfarbe	pecks (%)
1	blau	170	1	blau	pa 13 262
2	rot	137	2	rot	pa 7 202
3	schwarz	128	3	schwarz	p 174
4	weiß	102	4	gelb	pa 2 162
5	gelb	101	5	weiß	a 142
6	Standard	100	6	Standard	
a				(grün la 24)	100
			b		

Ergebnisse (in Prozent) der Testserien a und b. In der Serie a (1246 Reaktionen) wurden mit Wasserfarbe bemalte Attrappen benutzt, in der Serie b (1793 Reaktionen) waren sie mit OSTWALD-Papier beklebt.

Typ	blau	rot	schwarz	weiß	gelb
Standard	0,05	n. s.	n. s.	n. s.	n. s.
gelb	0,05	n. s.	n. s.	n. s.	
weiß	0,05	n. s.	n. s.		
schwarz	n. s.	n. s.			
rot	n. s.				

Signifikanz der Unterschiede (t-Prüfung) in der Testserie a (n. s. – nicht signifikant).

Typ	blau pa 13	rot pa 7	schwarz p	weiß a	gelb pa 2
Standard (grün)	0,01	0,01	0,05	n. s.	0,05
gelb pa 2	0,01	n. s.	n. s.	n. s.	
weiß a	0,01	0,05	n. s.		
schwarz p	0,01	n. s.			
rot pa 7	0,05				

Signifikanz der Unterschiede in der Testserie b

Die Ergebnisse dieser Testserie lassen 2 Tatsachen deutlich in Erscheinung treten:

1. Ein gefleckter Schnabel wird dem ungefleckten Standardmodell vorgezogen.
2. Eine starke Bevorzugung der blauen und roten (artfremden) Farbe ist unverkennbar.

Auch der schwarze Fleck besitzt wegen seiner guten Kontrastwirkung noch einen hohen Reizwert. Weiß und gelb erhöhen die Reaktionsbereitschaft nur wenig, ihre Kontrastwirkung zur grünen Schnabelfarbe ist auch wesentlich geringer.

In der Testserie b wurde die Reaktion der Küken durch die stärker leuchtenden OSTWALD-Farbpapiere noch gesteigert und andererseits die in der Testserie a gewonnenen weniger krassen Unterschiede bestätigt.

Die Unterschiede in der Reizwirkung der einzelnen Schnabelfleckfarben sind zum großen Teil mit $p = 0,01$ oder $p = 0,05$ Irrtumswahrscheinlichkeit signifikant (siehe Tabellen). Die relativ hohe Signifikanz der Werte in Testserie b gegenüber a beweist, daß auch nicht signifikante Unterschiede in anderen Serien durchaus nicht zufällig bedingt sein müssen.

Blau pa 13 ergab signifikante Unterschiede zu allen übrigen Farben und steht in der Reizwirkung somit an erster Stelle!

Im Gegensatz dazu fanden TINBERGEN und PERDECK (1950) bei der Silbermöwe eine Bevorzugung von rot vor blau. Eine viel schwächere Reizwirkung üben die Farben grün, gelb und weiß aus, untereinander ergaben sie mit einigen Ausnahmen keine signifikanten Unterschiede mehr.

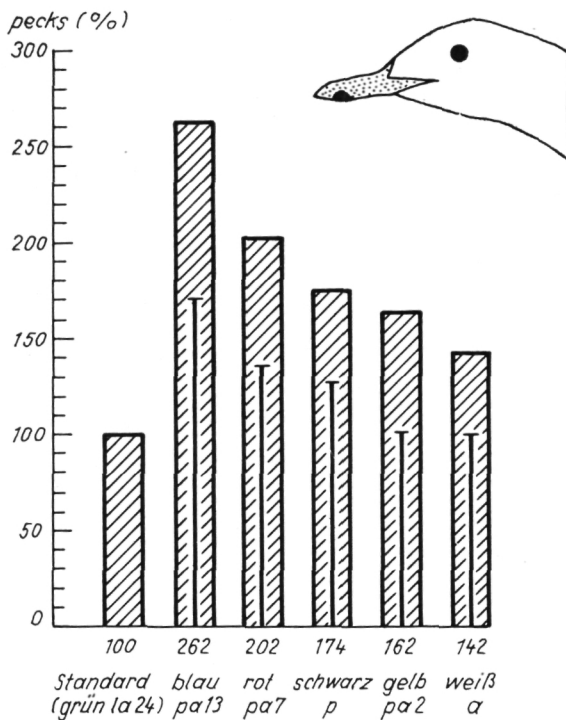


Abb. 7. Der Einfluß der Farbe eines Unterschnabelfleckes. Das Diagramm zeigt die im Test b gewonnenen Ergebnisse. Die senkrechten Linien innerhalb der Säulen sollen vergleichsweise die im Test a erzielten Werte andeuten. Die Kopffarbe der Attrappen blieb jeweils weiß, die Schnabelfarbe grün la 24 (Standard). Variiert wurde ausschließlich die Farbe des Schnabelfleckes. Die Anzahl der durch die Standardattrappe ausgelösten Reaktionen wird stets gleich 100% gesetzt

Bereits aus der ersten Versuchsreihe geht hervor, daß die natürliche Schnabelfarbe der Sturmmöwe keineswegs als optimaler Auslöser auf die Pickreaktion der Küken wirkt, sondern daß andere Zeichnungstypen und Farben viel wirksamere Reize aussenden können. Ein blauer oder roter Schnabelfleck steigert die Pickantwort der Küken gegenüber dem Standardmodell um mehr als das Doppelte.

Die etwas bessere Reaktion auf den weißen Fleck gegenüber dem Standardmodell beruht auf dessen Kontrastwirkung.

Testserie c zum nochmaligen Kontrollvergleich eines roten mit einem schwarzen, also stark kontrastierenden Fleck (670 Reaktionen):

Nr.	Fleckfarbe	pecks (%)
1	rot	100
2	schwarz	64

Signifikanz des Unterschiedes: $p = 0,01$

Diese Serie beweist noch einmal gesondert die größere Wirksamkeit eines farbigen (roten) Schnabelfleckes gegenüber dem stärksten Kontrastfleck schwarz. Da ein schwarzer Fleck jedoch in den Testserien a und b mehr „pecks“ erhielt, als manche farbigen, dürfen wir annehmen, daß auch die Stärke des Kontrastes einen erheblichen Einfluß auf die Reizwirkung eines Schemas ausübt.

Die Kontrastwirkung soll deshalb in der folgenden Versuchsreihe analysiert werden.

3.3.2. Der Einfluß der Kontrastwirkung eines Schnabelfleckes

908 Reaktionen. Am stärksten kontrastieren die Flecken im schwarzen und weißen Bereich zur grünen Schnabelfarbe der Attrappen, am geringsten die im grauen Bereich liegenden.

Nr.	Fleck-Graustufe	pecks (%)
1	weiß	115
2	grauweiß	126
3	weißgrau	75
4	Standard	100
5	grau	64
6	dunkelgrau	69
7	schwarzgrau	143
8	schwarz	134

Die Standardattrappe ist wiederum grün ohne Schnabelfleck.

Typ	weiß	grau- weiß	weiß- grau	Standard	grau	dunkel- grau	schwarzgrau
schwarz	n. s.	n. s.	n. s.	n. s.	0,05	n. s.	n. s.
schwarz- grau	n. s.	n. s.	(n. s.)	n. s.	0,05	(n. s.)	
dunkel- grau	n. s.	n. s.	n. s.	n. s.	n. s.		
grau	n. s.	n. s.	n. s.	n. s.			
Standard	n. s.	n. s.	n. s.				
weißgrau	n. s.	n. s.					
grauweiß	n. s.						

Signifikanz der Unterschiede, (n. s.) = Signifikanz von $p = 0,05$ wurde fast erreicht.

Die beste Reizwirkung geht erwartungsgemäß von den am stärksten mit der Schnabelfarbe kontrastierenden Flecken der Graustufen weiß, grauweiß, schwarzgrau und schwarz aus, wobei der schwarze Bereich wiederum mehr Reaktionen erzielte, als der weiße. Recht schwach reagierten die Küken auf die grauen Flecken, die sich nur wenig vom Schnabelgrün abhoben. Signifikant bzw. bedingt signifikant sind jedoch nur die Unterschiede der Typen 7 und 8 (schwarz) gegen die grauen Flecken. Die Unterschiede der grauen Typen untereinander dürfen in ihrer Reihenfolge mit Sicherheit als zufallsbedingt angesehen werden.

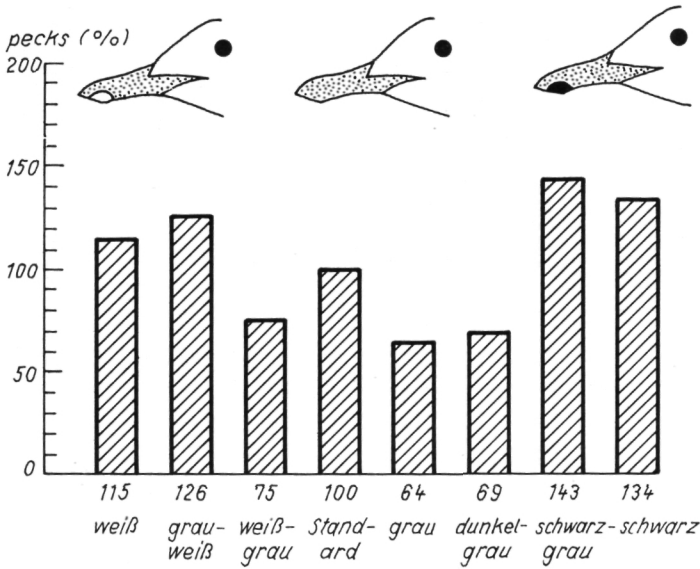


Abb. 8. Bedeutung der Kontrastwirkung des Schnabelfleckes

Die Versuchsreihe zeigt also, daß nicht die Farbe eines Schnabelfleckes allein, sondern auch sein Kontrast gegen den Schnabel die Pickreaktion der Küken beeinflusst.

In einem weiteren Test soll geprüft werden, ob sich die Reizwirkung eines farblich optimalen Fleckes durch Kontrastverstärkung noch steigern läßt:

Eine Bevorzugung des „Superfleckes“ ist deutlich erkennbar, obwohl die Ergebnisse bei den einzelnen Küken (insgesamt 10) unterschiedlich ausfielen: 7 Küken gaben dem Superfleck den Vorzug, 3 dagegen pickten öfter an den einfachen roten Fleck. Zusammenfassend kann festgestellt werden, daß ein zusätzlicher Kontrast die Wirksamkeit eines Schnabelfleckes erhöht, auch wenn dieser schon optimal gefärbt ist.

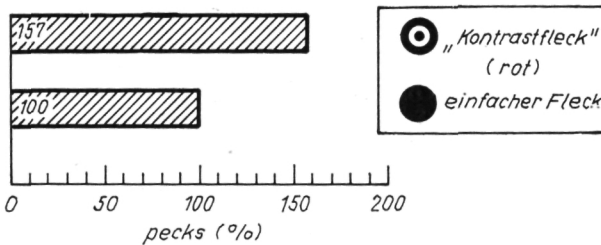


Abb. 9. Einfluß des Kontrastes von Schnabelflecken gleicher Farbe. Die Farbe der Flecken ist rot, es wurden 234 Reaktionen registriert. Signifikanz von $p = 0,05$ wurde fast erreicht. Beide Flecken liegen auf einer Attrappe und wurden den Küken somit im Simultantest geboten. Die Attrappe wurde so gehalten, daß sich beide Flecken in gleicher Höhe und Entfernung zum Schnabel des Kükens befanden

3.3.3. Der Einfluß der Schnabelfarbe

Nr.	Schnabelfarbe	pecks (%)
1	rot	186
2	gelb	179
3	blau	163
4	Standard (grün)	100
5	schwarz	96
6	weiß	89
7	grau	39

Testserie a: 1293 Reaktionen. Attrappen mit Wasserfarbe, variiert wird jeweils die Farbe des ganzen Schnabels (ohne Fleck).

Typ	rot	gelb	blau	Standard	schwarz	weiß
grau	0,01	0,01	0,01	0,05	0,05	0,05
weiß	0,01	0,01	0,01	n. s.	n. s.	
schwarz	0,01	0,01	0,05	n. s.		
Standard	0,01	0,01	0,05			
blau	n. s.	n. s.				
gelb	n. s.					

Signifikanz der Unterschiede

Nr.	Schnabelfarbe	pecks (%)
1	blau	pa 13 169
2	rot	pa 8 155
3	blau	pa 16 133
4	rot	pa 7 132
5	gelb	pa 2 107
6	Standard: grün	la 24 100
7	grau	Stufe c 90
8	schwarz	Stufe p 86
9	weiß	Stufe a 62

Testserie b: 1946 Reaktionen. Attrappen mit OSTWALD-Farbpapier.
Signifikanztabelle auf Seite 26.

Auch in diesen Serien konnte wieder eine statistisch gesicherte Bevorzugung der blauen und roten Schnäbel vor dem Standardmodell beobachtet werden. Im Gegensatz zu den vorhergegangenen Versuchsreihen besitzt hier schwarz als Schnabelfarbe nur eine geringe Reizwirkung. Der schwarze Schnabel erhielt sogar noch weniger Pickantworten als das Standardmodell, ein schwarzer Schnabelfleck hingegen stand an dritter Stelle hinter blau und rot. Diese Tatsache läßt sich dadurch erklären, daß ein völlig schwarzer Schnabel auf das Küken negativ wirkt und nur unwillig angenommen wird, während ein schwarzer Fleck durch seine Kontrastwirkung den Reiz verstärkt.

Vergleiche mit den Küken schwarzschnäbeliger Möwenarten wären in dieser Hinsicht sicher interessant.

Die nicht farbigen Attrappen grau und weiß erreichten ebenfalls nicht den Reizwert der Standardattrappe. Unerklärlich erscheint in der Testserie a die starke Reaktion auf den gelben Schnabel, und wir dürfen hier wohl eine gewisse Zufallswirkung annehmen, zumal die Unterschiede zwischen rot, gelb und blau nicht signifikant sind.

Typ	blau pa 13	rot pa 8	blau pa 16	rot pa 7	gelb pa 2	Stan- dard	grau e	schwarz p
weiß a	0,01	0,01	0,01	0,01	n. s.	n. s.	n. s.	n. s.
schwarz p	0,01	0,01	n. s.	n. s.	n. s.	n. s.	n. s.	
grau e	0,01	0,05	n. s.	n. s.	n. s.	n. s.		
Standard	0,01	0,05	n. s.	n. s.	n. s.			
gelb pa 2	0,05	n. s.	n. s.	n. s.				
rot pa 7	n. s.	n. s.	n. s.					
blau pa 16	n. s.	n. s.						
rot pa 8	n. s.							

Signifikanz der Unterschiede in Testserie b

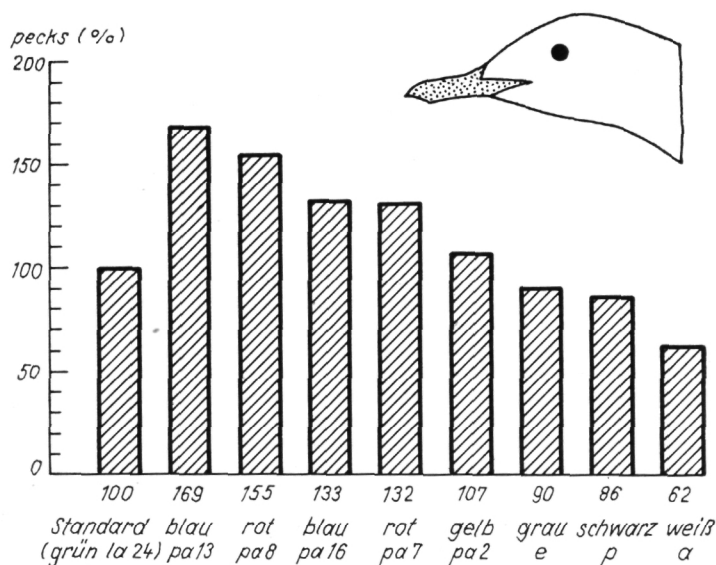


Abb. 10. Der Einfluß der Schnabelfarbe auf die Pickreaktion von Sturmmöwenküken. Diagramm zu Testserie b

In der Testserie b, die repräsentativer erscheint, stand an erster Stelle blau pa 13, gefolgt von rot pa 8, blau pa 16 und rot pa 7. Die Unterschiede zwischen diesen Farben sind nicht signifikant (siehe die Tabellen).

Gelb erhielt in Serie b etwa ebenso viele pecks wie Standard. Die blauen und roten Schnäbel lösten im Verhältnis zum Standardmodell in diesen Testserien weniger Reaktionen aus, als die Schnäbel mit roten und blauen Flecken in der 1. Versuchsreihe:

gefleckter Schnabel	ungefleckter Schnabel
---------------------	-----------------------

blau pa 13 – 262%	blau pa 13 – 169%
rot pa 7 – 202%	rot pa 7 – 132%
Standard – 100%	Standard – 100%

Testserie c: Vergleich zwischen einem Standardmodell, einfarbig-rottem und rot geflecktem Schnabel.

Nr.	Schnabeltyp	pecks (%)	Typ	rot	roter Fleck
1	rot	151	Standard	(n. s.)	n. s.
2	roter Fleck	121	roter Fleck	n. s.	
3	Standard	100			

742 Reaktionen wurden registriert.

In dieser Serie erhielt der gefleckte Schnabel weniger Reaktionen als der rote, die hier umgekehrten Unterschiede sind jedoch nicht signifikant und eventuell zufallsbedingt. Sie zeigen, daß die Beurteilung geringer Unterschiede von Einzelergebnissen mit Vorsicht zu erfolgen hat. Die Attrappen waren mit Wasserfarben bemalt.

3.3.4. Der Einfluß der Kopffarbe

Nachdem eine Beeinflussung der Pickreaktion durch Färbung und Zeichnung des Schnabels bei *Larus canus* erwiesen ist, bliebe noch die Frage nach der Bedeutung der in der Natur ebenfalls variablen Kopffarbe offen. Unter den verschiedenen Möwenarten finden wir solche mit weißen, grauen, braunen und schwarzen Köpfen. Die dunkelköpfigen Arten besitzen dazu häufig noch kontrastierende weiße Abzeichen am Augenrand.

Nr.	Kopffarbe	pecks (%)
*1	blau	214
2	grün	174
3	rot	152
4	grau	110
5	schwarz	109
6	weiß (Standard)	100
7	gelb	95

Insgesamt wurden 1213 Reaktionen registriert. Die Schnabelfarbe der Attrappen ist stets grün, ein Fleck fehlt.

Typ	blau	grün	rot	grau	schwarz	weiß
gelb	0,01	0,05	n. s.	n. s.	n. s.	n. s.
weiß	0,01	0,05	n. s.	n. s.	n. s.	
schwarz	0,01	(n. s.)	n. s.	n. s.		
grau	0,01	(n. s.)	n. s.			
rot	n. s.	n. s.				
grün	n. s.					

Signifikanz der Unterschiede

Aus dem Diagramm geht hervor, daß nicht nur die Schnabel-, sondern auch die Kopffärbung der Möwenattrappen die Pickreaktionen der Küken beeinflussen und zwar in ähnlicher Weise wie die Schnabelfarbe. Auch hier tritt wieder die optimale Wirksamkeit der blauen Farbe in Erscheinung. Rot und grün lösten mehr Reaktionen aus als gelb, weiß, schwarz und grau. Die Unterschiede zwischen rot, grün und blau sind nicht signifikant. Die geringe Reaktion auf schwarz mag dieselben Ursachen wie die im vorigen Versuch genannten haben. In der Natur besitzen schwarz- und braunköpfige Möwen in der Regel einen roten oder gelbgezeichneten Schnabel, und bei hellköpfigen Möwen kontrastiert die Schnabelfarbe (schwarz, rot, gelb usw.) ebenfalls gut zum Kopf. Eine Ausnahme machen hier nur *Larus philadelphia* und *saundersi* mit schwarzem Kopf und Schnabel. Wenn diese Arten die gleiche Farbbevorzugung zeigen sollten, würde hier das ungünstigste Auslösemoment für die Pickreaktion der Küken vorliegen.

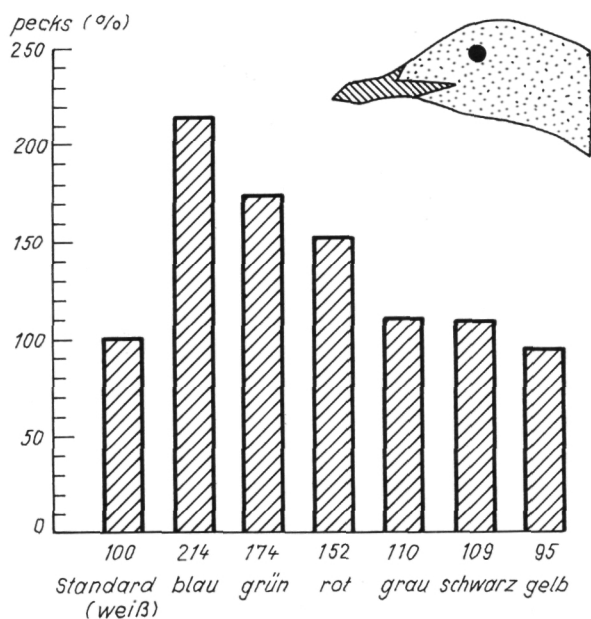


Abb. 11. Einfluß der Kopffarbe auf die Pickreaktion junger Sturmmöwen. Die Schnabelfarbe ist immer grün

Die 3 im Experiment gefundenen optimalen Kopffärbungstypen blau, rot und grün kommen bei keiner Möwenart als Auslöser in Frage, da es entsprechende Gefiederfärbungen bei Möwen nicht gibt.

3.3.5. Versuche zur Reaktionssteigerung durch Kombination mehrerer übernormaler farblicher Reize

Nr.	Schnabelfarbe	pecks (%)
1	Standard (grün la 24)	100
2	rot pa 7	218
3	blau pa 16	195
4	rot pa 7 und Fleck blau pa 16	267
5	blau pa 16 und Fleck rot pa 7	255
6	blau pa 16, Superfleck und Kopf rot pa 7	251

Insgesamt wurden 1853 Reaktionen registriert. Die Kopffarbe war bei Nr. 1–5 weiß

Typ	Standard	rot	blau	rot + blauer Fleck	blau + roter Fleck
blau + roter Fleck + K.	0,01	n. s.	n. s.	n. s.	n. s.
blau + roter Fleck	0,01	n. s.	n. s.	n. s.	
rot + blauer Fleck	0,01	n. s.	0,5		
blau	0,01	n. s.			
rot	0,01				

Signifikanz der Unterschiede

In den bisherigen Versuchen wurde jeweils die Wirksamkeit der Färbung eines Merkmals getestet. Deshalb soll in dieser Testserie versucht werden, die Reaktion der Küken durch eine Kombination der jeweils wirksamsten Reizauslöser noch zu steigern. Dazu muß allerdings bemerkt werden, daß das Maximum der möglichen „pecks“ pro Minute durch die Motorik der Pickbewegung auf schätzungsweise etwa 80–90 begrenzt ist und die Reizbeantwortung somit nicht beliebig gesteigert werden kann (selbst ausgezeichnet reagierende Küken erreichten bei optimalen Attrappen selten 70–80 Pickschläge pro Minute). Wie die Ergebnisse zeigen, erreichten die beiden Attrappen mit rotem und blauem Schnabel (Nr. 2 und 3) erwartungsgemäß eine wesentlich stärkere Beantwortung als das Standardmodell (vgl. Abb. 12). Mit der zusätzlichen Reizverstärkung durch Kombination der wirksamsten Farben und Kontraste konnte die Reaktion der Küken jedoch nur noch unwesentlich erhöht werden. Mit einer Ausnahme (blau pa 16 gegen rot pa 7 mit Fleck blau pa 16) sind alle Unterschiede der Attrappen Nr. 2–6 untereinander nicht signifikant. Selbst das konstruierte „Supermodell“ Nr. 6 erhielt nur wenig mehr

„pecks“ als die einfachen roten und blauen Modelle (Nr. 2 und 3). Ein blauer oder roter bzw. ein blau oder rot gefleckter Schnabel löst also bereits annähernd optimales Bettelverhalten der Küken aus.

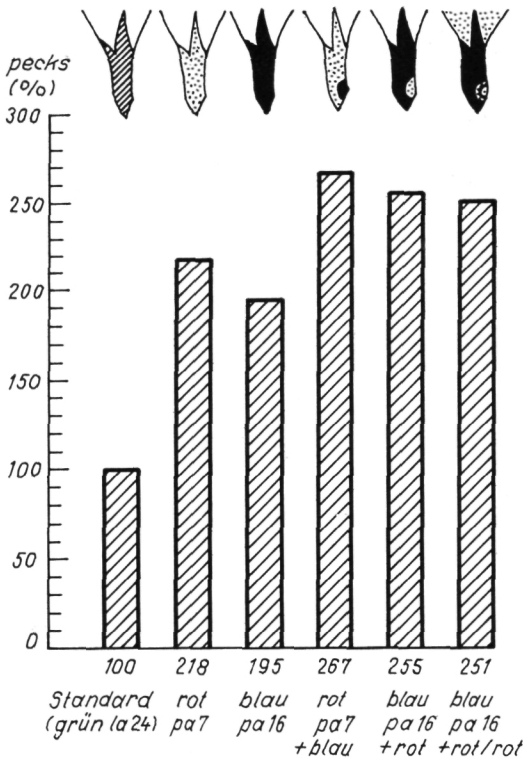


Abb. 12. Die Wirkung übernormal gefärbter Kopfatrappen auf die Pickreaktion der Sturmmöwenküken. (Im Versuch zeigten die Attrappen den ganzen Möwenkopf. Farbdarstellung der Attrappen: grün = schraffiert, rot = punktiert, blau = schwarz)

Wenn die bisherigen Versuchsreihen nur die Farbe von Schnabel und Kopf einschließlich ihrer Kontrastwirkung hinsichtlich der Bedeutung als Reizauslöser beinhalteten, so sollen die folgenden Testserien in Anlehnung an TINBERGEN und PERDECK hauptsächlich einen eventuellen Einfluß der Form dieser Merkmale herausstellen. Es war aber zu erwarten, daß die Form der Auslöser nicht art-, sondern gattungsspezifisch wirksam ist, da das Kopfprofil der Möwenarten nur unbedeutend variiert.

3.3.6. Der Einfluß der Schnabel- und Kopfform

Typ	normal mit Fleck	Eiform mit Fleck
Standard		
Eiform	0,05	n. s.
mit Fleck	n. s.	

Signifikanz der Unterschiede

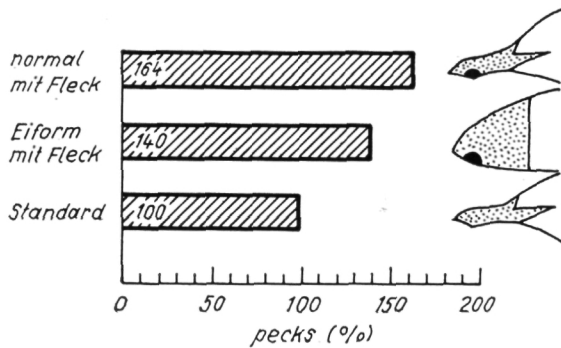


Abb. 13. Einfluß des Schnabels auf die Pickreaktion der Sturmmöwenküken (Testserie a). 722 Reaktionen wurden registriert

Aus den Versuchsergebnissen ist ersichtlich, daß die Schnabelform die Reizwirkung zwar beeinflusst, daß eine negativ wirkende Form jedoch durch das Vorhandensein eines anderen wirksamen Merkmales kompensiert werden kann. So erhielt der eiförmige Schnabel mit rotem Fleck zwar weniger „pecks“ als der normale rotgefleckte, aber mehr als das ungefleckte Standardmodell. Signifikant ist nur der Unterschied zwischen den beiden normal geformten Schnabelattrappen.

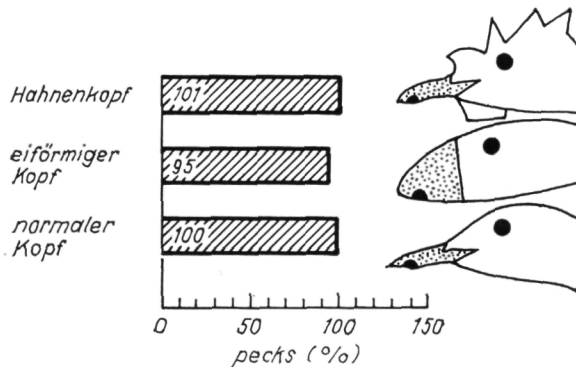


Abb. 14. Einfluß der Kopfform auf die Pickreaktion der Sturmmöwenküken (Testserie b). 1028 Reaktionen wurden registriert. In den Abb. 13 und 14 ist die Schnabelfarbe stets grün, der Fleck rot. Die Unterschiede zwischen den einzelnen Attrappen sind nicht signifikant

Alle 3 Attrappen der Testserie b besitzen eine annähernd gleiche Reizwirkung, die Unterschiede sind zufallsbedingt und nicht signifikant. Die Kopfform ist für die Auslösung der Bettelreaktion unbedeutend, denn die Küken achten nur auf den Schnabel bzw. den Schnabelfleck. Zur Richtung der Pickbewegungen muß noch bemerkt werden, daß die Küken bei der eiförmigen Attrappe fast nur nach dem roten Fleck zielten, während sie beim „Hahnenkopf“ auch oft an den angedeuteten unteren „Kopflappen“ oder andere Schnabelregionen pickten. Der „normale“ Kopf erhielt Pickschläge an den Schnabelfleck, die Schnabelbasis oder -spitze, wobei

der Schnabel öfter ganz umgriffen wurde. Da der Versuch die Bedeutungslosigkeit der Kopfform zeigte, soll in der nächsten Testserie (c) geprüft werden, ob zum Auslösen der Reaktion überhaupt die Gegenwart des Kopfes erforderlich ist.

Nr.	Kopftyp	pecks (%)
1	Standard, also Kopf und Schnabel	100
2	Kopfansatz und Schnabel	83
3	Schnabel ohne Kopf	84

Testserie c: Die Bedeutung der Gegenwart des Kopfes. Es wurden 1030 Reaktionen registriert. Die Unterschiede sind nicht signifikant.

Die vollständige Attrappe erhielt nur unbedeutend mehr Pickschläge als die beiden Fragmente eines Möwenkopfes. Obwohl der Kopf die Reizwirkung der Attrappe leicht erhöhen mag, ist seine Gegenwart nicht erforderlich.

3.3.7. Der Einfluß der Lage eines Schnabelfleckes

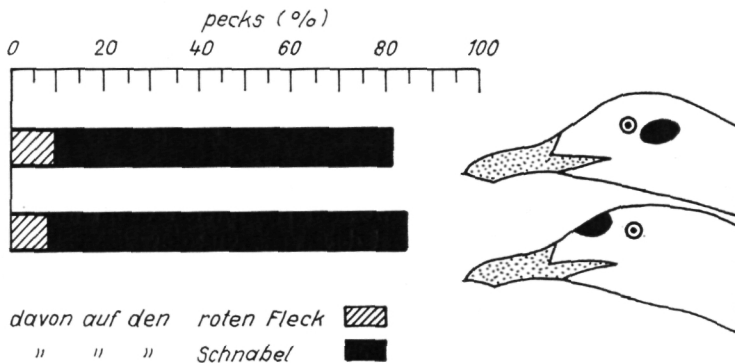


Abb. 15. Bedeutung der Lage des Schnabelfleckes. Der Fleck liegt jeweils hinter oder vor dem Auge. Grüner Schnabel mit rotem Fleck. Die Anzahl der Pickreaktionen auf das Standardmodell in der Serie c unter 3.3.6. (siehe oben) wurde gleich 100% gesetzt. Der Unterschied zwischen den einzelnen Modellen ist nicht signifikant

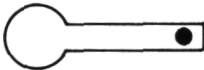
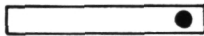
In den bisherigen Versuchen befand sich der Fleck stets im Bereich des Unterschnabelecks. In diesem Test sollte deshalb geprüft werden, ob seine Lage die Reizwirkung beeinflussen kann. Eine Verlagerung des Fleckes an nicht exponierte Kopfpforten könnte seine Wirksamkeit aufheben, weil die Küken mit Vorliebe an exponierte Stellen der Attrappe picken.

Im Test erhielten beide Attrappen mit verlagertem Fleck nur unbedeutend weniger Reaktionen als ein Modell mit dem Fleck am Unterschnabel. Trotzdem wirkte der rote Fleck selbst nicht mehr so stark richtend, denn die meisten Pickschläge der Jungen zielten nicht mehr auf den Fleck, sondern auf den ungefleckten Schnabel und trafen z. T. auch das neben dem Fleck liegende Auge:

Attrappe	Gesamtzahl der pecks	davon: auf Fleck und Auge	auf den Schnabel
roter Fleck hinter dem Auge	316	40	276
roter Fleck vor dem Auge	329	36	293

Wenn die Attrappen trotzdem gut beantwortet wurden, so darf das darauf zurückgeführt werden, daß der rote Fleck die Pickreaktion zwar noch positiv beeinflusste, sie auf Grund seiner Lage aber kaum noch zu richten vermochte.

3.3.8. Die Reizwirkung stark schematisierter Attrappen

Nr.	Schema	pecks (%)
1		101
2		105

796 Reaktionen wurden registriert. Die Reaktionen auf die Standardattrappe im Versuch c unter 3.3.6 wurden gleich 100% gesetzt. Der Unterschied ist nicht signifikant

Wie bereits weiter oben festgestellt worden ist, spielen Form und Gegenwart des Kopfes eine untergeordnete Rolle bei der Auslösung der Pickreaktion. Es soll deshalb geprüft werden, wie weit das Kopf-Schnabel-Modell schematisiert bzw. abgewandelt werden kann, um überhaupt noch als Auslöser akzeptiert zu werden. Im vorliegenden Versuch sind beide Merkmale stark schematisiert, so daß keine direkte Ähnlichkeit mehr mit einem Möwenkopf vorhanden ist. Trotzdem wurden beide Attrappen ebenso gut beantwortet, wie eine Standardattrappe. Allein der lange Fortsatz und der rote Fleck der schematisierten Attrappen lösen die Pickreaktionen der Küken aus. In den nachfolgenden Versuchen soll deshalb die reizauslösende Wirkung des Fortsatzes „Schnabel“ unter Ausschaltung farblicher Reize analysiert werden.

3.3.9. Der Einfluß von Schnabellänge und -höhe

Zwischen den Attrappen Nr. 1 bis 4 konnten nur geringe und nicht signifikante Unterschiede festgestellt werden, die Attrappe Nr. 5 mit extrem hohem Schnabel dagegen wurde offensichtlich ungern angenommen (vgl. die Tabelle). Ein Schnabelschema braucht also nur eine gewisse Länge zu besitzen und darf eine gewisse Höhe nicht überschreiten, um als Auslöser wirken zu können. Die Attrappe Nr. 5 wurde nicht mehr voll als „länglicher Fortsatz“ anerkannt und erhielt die wenigsten Reaktionen. Der natürliche Schnabel entspricht in Länge und Höhe also etwa dem optimalen reizauslösenden Schema.

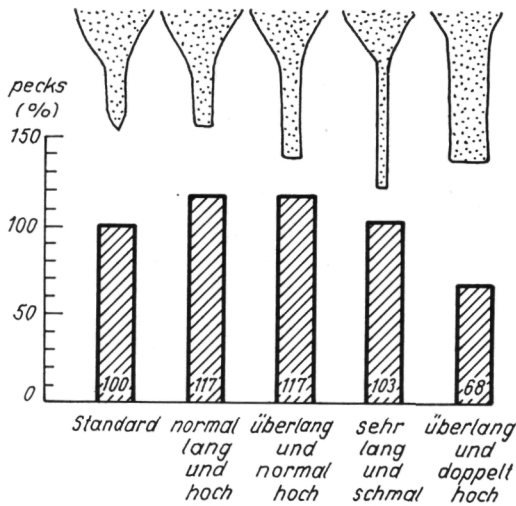


Abb. 16. Die Beeinflussung der Pickreaktion von Sturmmöwenküken durch die Länge und Höhe des Schnabels. Insgesamt wurden 1513 Reaktionen registriert. Die Attrappen sind einfarbig grün ohne aufgezeichnete Flecken oder Augen. Testserie a

Typ	Standard	normal lang und hoch	überlang u. normal hoch	überlang u. sehr schmal
überlang u. überhoch	n. s.	0,01	0,01	0,05
überlang u. sehr schmal	n. s.	n. s.	n. s.	
normal hoch u. überlang	n. s.	n. s.		
normal lang normal hoch	n. s.			

Signifikanz der Unterschiede in Testserie a.

In einer weiteren Testserie (b) soll geprüft werden, ob der Schnabel eine gewisse Mindestlänge besitzen muß:

Nr.	Schnabellänge	pecks (%)
1		100
2		94
3		55

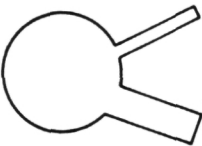
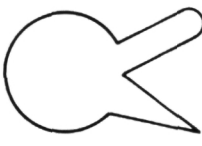
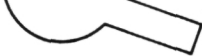

Insgesamt wurden 904 Reaktionen registriert. Der Schnabel der Attrappen ist grün, der stark schematisierte Kopf weiß.

Typ	Schnabel von normaler Länge	Schnabel halblang
Kopfschema ohne Schnabel	0,01	0,01
Schnabel halblang	n. s.	

Signifikanz der Unterschiede

Auch dieser Test bestätigt, daß der eigentlichen Schnabellänge keine große Bedeutung zukommt, daß aber das Vorhandensein eines deutlich erkennbaren Fortsatzes (Schnabels) wichtig ist. Die Attrappe mit fehlendem Schnabel besaß nur noch etwa halbe reizauslösende Wirkung.

Schließlich wurde in einem Simultantest (c) noch untersucht, ob ein schmaler oder ein hoher bzw. ein abgerundeter oder ein spitzer Schnabel gewählt wird. Die Modelle waren weiß mit grünen Schnabelschemata und wurden den Küken so vorgehalten, daß die „Schnabelspitzen“ beide die gleiche Position zum Gesicht des Kükens hatten.

Nr.	Schema	pecks (%)	Nr.	Schema	pecks (%)
1		110	1		100
2		100	2		66

Test zur Bevorzugung der Schnabelhöhe (links) – 299 Reaktionen und zur Bevorzugung der Schnabelspitzenform (rechts) – 174 Reaktionen.

Die Unterschiede sind nicht signifikant.

Eine simultane Bevorzugung eines der Schnabelschemata ließ sich nicht nachweisen, da die Unterschiede nicht signifikant waren. Die Form der Schnabelspitze, ob rechteckig, rund oder spitz, dürfte kaum einen Einfluß auf die Pickreaktion der Küken ausüben. Die meisten Pickschläge erhielt das schmale Schema (rechteckig). In beiden Tests war die Bevorzugung durch die einzelnen Küken außerdem recht unterschiedlich, manche pickten öfter an die Nr. 1, andere öfter an die Nr. 2.

3.3.10. Der Einfluß der Haltungsebene des Schnabels und der Position des Kükens

Typ	Haltung senkrecht	Haltung schräg
Haltung horizontal	0,01	0,05
Haltung schräg	n. s.	

Signifikanz der Unterschiede

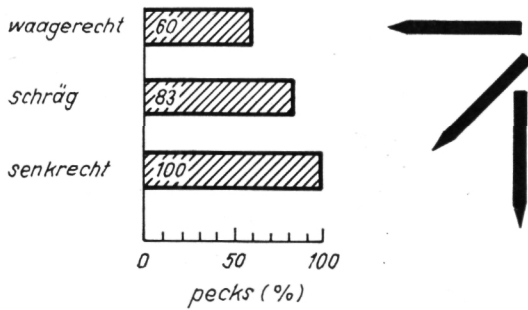


Abb. 17. Der Einfluß der Haltungsebene eines schematisierten Schnabels auf die Pickreaktion der Sturmmöwenküken. Es wurden 1083 Reaktionen registriert. Die Attrappen bestanden aus runden, farblosen hölzernen Stäben, deren Spitzen rot-weiß gebändert waren – Testserie a

Während des Testes befand sich der Kopf des Kükens stets vor der Spitze des Stabes. Der senkrechte Stab erhielt die meisten, der waagrechte die wenigsten Antworten. Das entspricht etwa der natürlichen Situation, wenn die Eltern auf die noch kleinen Küken herabsehen. Später wird dann der Schnabel erst während des Würgevorganges gesenkt.

In der folgenden Testserie b soll der Einfluß der Position des Kükens in Verbindung mit der Kopfhaltung der Eltern geprüft werden:

Nr.	Position des Kückens (Pfeil)	pecks (%)	Nr.	Position des Kückens	pecks (%)
1		100	1		100
2		51	2		31
Signifikanz: $p = 0,01$			Signifikanz: $p = 0,01$		

Kopfposition des Kükens seitlich der Kopfmitte der Attrappe (links) – 241 Reaktionen.

Kopfposition des Kükens vor der Schnabelspitze der Attrappe (rechts) – 464 Reaktionen.

Ebenso wie die Testserie a zeigt auch dieser Vergleich, daß ein geneigter Kopf unabhängig von der Position des Kükens die meisten Reaktionen auslöst. Ein Vergleich der beiden Teilversuche läßt jedoch erkennen, daß die Position des Kükens vor dem Schnabel gegenüber anderen Stellungen hinter dem Schnabel weitaus günstiger ist. Im zweiten Teilversuch (rechts) wurden fast doppelt so viele Pickschläge ausgelöst, wie im ersten (links). Auch während des natürlichen Bettelvorganges befindet sich das Küken in der Regel vor oder seitlich neben dem Schnabel des Elternvogels.

Der Test wurde mit einer Standardattrappe durchgeführt.

3.3.11. Der Einfluß der Bewegung

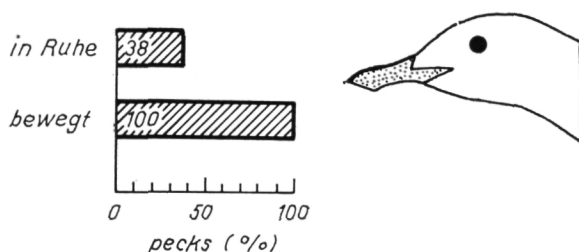


Abb. 18. Einfluß der Bewegung eines Kopfmodelles auf die Pickreaktion der Sturmmöwenküken. 483 Reaktionen wurden auf die Standardattrappe registriert
Signifikanz: $p = 0,01$

Ein bewegtes Modell übt auf das Küken eine wesentlich größere Reizwirkung aus als ein ruhig gehaltenes. Das entspricht wiederum den natürlichen Bedingungen, denn der Kopf des Elternvogels befindet sich ebenfalls ständig in Bewegung. Bewegte Gegenstände erregen die Aufmerksamkeit der Möwen ohnehin viel stärker, da sie ja ausgesprochene „Augentiere“ sind.



3.3.12. Der Einfluß der Plastizität

Nr.	Modell	pecks (%)
1	Kopfpräparat (Sturmmöwe)	100
2	Standardattrappe	89

Der Unterschied der Ergebnisse ist nicht signifikant.




Das echte Kopfpräparat einer Sturmmöwe erhielt nur wenig mehr Pickreaktionen als das flache Pappmodell der Standardattrappe. Der Unterschied (n. s.) dürfte zufallsbedingt sein. Durch die dreidimensionale Wirkung eines Merkmales wird seine Reizwirkung zumindest nicht entscheidend erhöht. Ganz ähnlich fielen die von TINBERGEN und PERDECK (1950) an Silbermöwen gewonnenen Ergebnisse aus.

3.3.13. Die Wirkung des Anblickes eines Möwenkopfes in den verschiedenen Fütterungsphasen

Nr.	Attrappe	pecks (%)
1		114
2		100

Testserie a: die Wirkung eines „Nahrungsbrockens“ im Schnabel des Altvogels. 579 Reaktionen wurden registriert. Die Farbe des Schnabels war grün.
Der Unterschied ist nicht signifikant.

Die von der Attrappe mit angedeutetem Nahrungsbrocken im Schnabel ausgelöste Anzahl von Pickreaktionen übertraf die Wirkung des Standardmodelles nur unbedeutend. Der nicht signifikante Unterschied dürfte zufällig entstanden sein. Es muß allerdings berücksichtigt werden, daß der natürliche Vorgang des Erscheinens eines Nahrungsbrockens im Schnabel und das Anbieten desselben durch eine Pappattrappe nur unvollkommen imitiert werden kann.

Nr.	Attrappe (Fütterungsphase)	peks (%)
1		100
2		113
3		128

Testserie b: Der Einfluß der Kopfform während der verschiedenen Fütterungsphasen. 780 Reaktionen wurden registriert. Die Schnabelfarbe war grün. Die Unterschiede sind nicht signifikant.

Ebenso wie in der Testserie a konnten auch hier keine signifikanten Unterschiede erzielt werden. Man darf aber auch hier annehmen, daß die einzelnen Phasen im Attrappenversuch zu unvollkommen nachgeahmt werden können, um zu differenzierten Ergebnissen zu gelangen. In der Natur spielt sicher die Dynamik des Vorganges eine große Rolle.

3.3.14. Der Einfluß eines farbigen Hintergrundes

Es wurden mit OSTWALD-Papier beklebte Attrappen benutzt.

Farben		weißer Hintergrd.			roter Hintergrd.			blauer Hintergrd.	
		grün	rot	blau	grün	rot	blau	grün	rot
blauer Hintergrund	blau	0,01	n. s.	n. s.	0,01	0,05	n. s.	0,01	n. s.
	rot	0,01	n. s.	n. s.	0,01	0,05	n. s.	0,01	
	grün	n. s.	0,01	0,01	n. s.	n. s.	0,01		
roter Hintergrund	blau	0,01	n. s.	n. s.	0,01	0,01			
	rot	n. s.	0,01	0,05	n. s.				
weißer Hintergrund	grün	n. s.	0,01	0,01					
weißer Hintergrund	blau	0,01	n. s.						
	rot	0,01							

Signifikanz der Unterschiede. Die Art der Farben (nach OSTWALD) ist aus Abb. 19 ersichtlich.

Aus Abb. 19. ist ersichtlich, daß der blaue Schnabel gegen alle 3 Hintergrundfarben fast dieselbe Anzahl von „pecks“ erhielt, die geringen Unterschiede sind nicht signifikant (vgl. die Tabelle).

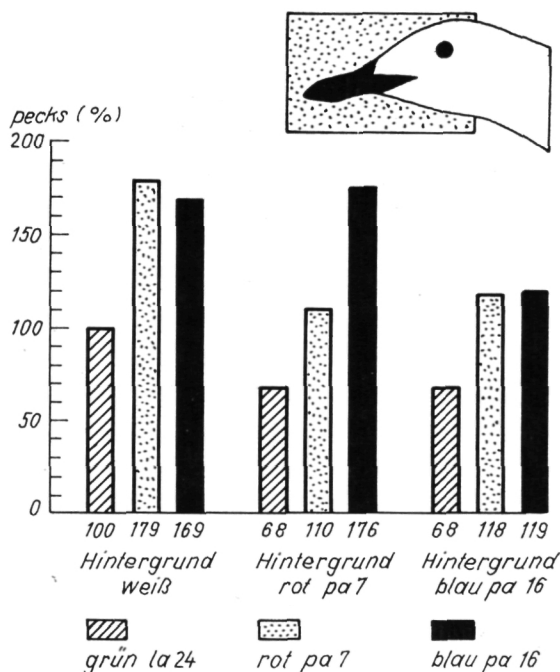


Abb. 19. Der Einfluß eines weißen, roten und blauen Hintergrundes auf die Pickreaktionen von Sturmmöwenküken an grün-, rot- und blauschnäbligen Attrappen. — 2347 Reaktionen wurden registriert. Die Küken wurden stets in eine solche Position gebracht, daß sie die Attrappen direkt gegen den farbigen Hintergrund sehen mußten

Die vom blauen Schnabel ausgehende Reizwirkung ist also so stark, daß sie durch auffällige Farben der Umgebung, auch durch blau selbst, nicht beeinflusst wird. Beim roten Schnabel machte sich jedoch ein Absinken der Reizwirkung vor gleichfarbigem Hintergrund mit einem signifikanten Unterschied zu den gegen einen weißen und blauen Hintergrund erhaltenen Werten bemerkbar. Die Reaktionen auf die rotschnäbelige Attrappe bei weißem und blauem Hintergrund entsprachen in der Intensität denjenigen auf blauschnäbelige Attrappen. Beim roten Hintergrund machte sich möglicherweise der fehlende Kontrast oder eine gewisse Ablenkung negativ bemerkbar. Ganz sicher aber dürfen wir eine solche Ablenkung vom grünen Schnabel (Standardmodell) vor rotem und blauem Hintergrund annehmen, obwohl die diesbezüglichen Unterschiede zu den Reaktionen bei weißem Hintergrund nicht signifikant sind. (Der „Hintergrund“ hatte jeweils die Größe eines DIN A4-Blattes.)

3.3.15. Vergleichende Untersuchungen zur Reizwirkung einiger Attrappen auf Silber-, Sturm- und Lachmöwenküken

Testserie a: Die Wirkung der Schnabelfarbe auf Silber-, Sturm- und Lachmöwenküken.

Alle 3 Arten wurden auf grün-, gelb-, rot- und blauschnäbelige Attrappen (OSTWALD-Farbpapier) getestet.

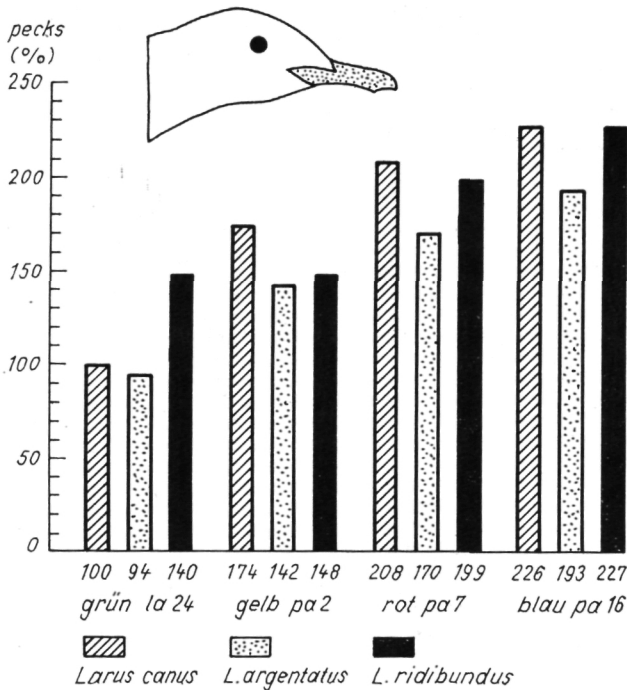


Abb. 20. Der Einfluß der Schnabelfarbe auf die Pickreaktion von Sturmmöwenküken im Vergleich mit Silber- und Lachmöwenküken. — 3023 Reaktionen

Die Reihenfolge der Bevorzugung der Schnabelfarben grün la 24, gelb pa 2, rot pa 7 und blau pa 16 durch alle 3 Möwenarten war dieselbe (nur die Lachmöwenküken reagierten auf grün und gelb mit gleicher Intensität), obwohl die Schnäbel jeder Art im Brutkleid einem anderen Färbungstyp angehören: einfarbig gelbgrün (Sturmmöwe), gelb mit rotem Unterschnabelfleck (Silbermöwe) und einfarbig rot (Lachmöwe).

Im Vergleich zu den Sturmmöwen reagierten die Silbermöwen insgesamt etwas schwächer auf die Attrappen, zeigten aber sonst genau dieselbe Farbbevorzugung. Die Lachmöwen dagegen beantworteten auch das grüne Standardmodell recht intensiv und zeigten somit die geringste Differenz zwischen diesem und den wirkksamsten Attrappen mit rotem und blauem Schnabel, auf die sie ebenso intensiv reagierten, wie die Sturmmöwen. Ob die relativ starke Bevorzugung des grünen Schnabels durch die Lachmöwen in diesem Test der tatsächlichen Situation entspricht, sei dahingestellt. Es darf aber geschlußfolgert werden, daß alle 3 Arten — obwohl eine unterschiedliche angeborene Farbbevorzugung hätte vermutet werden können — grundsätzlich gleich auf diese Farben reagieren.

Art und Farbe	Silbermöwe				Sturmmöwe				Lachmöwe			
	grün	gelb	rot	blau	grün	gelb	rot	blau	grün	gelb	rot	blau
Lachmöwe	blau	0,01	0,05	n. s.	n. s.	0,01	n. s.	n. s.	n. s.	0,05	0,05	n. s.
	rot	0,01	n. s.	n. s.	n. s.	0,01	n. s.	n. s.	n. s.	n. s.	n. s.	
	gelb	n. s.	n. s.	n. s.	n. s.	n. s.	n. s.	n. s.	0,05	n. s.		
	grün	n. s.	n. s.	n. s.	n. s.	n. s.	n. s.	n. s.	0,05			
	blau	0,01	0,05	n. s.	n. s.	0,01	n. s.	n. s.				
Sturmmöwe	rot	0,01	(n. s.)	n. s.	n. s.	0,01	n. s.					
	gelb	0,05	n. s.	n. s.	n. s.	0,05						
	grün	n. s.	n. s.	0,05	0,01							
Silbermöwe	blau	0,01	n. s.	n. s.								
	rot	0,05	n. s.									
	gelb	n. s.										

Signifikanz der Unterschiede

Testserie b: Vergleich der Wirkung eines schwarzen und weißen Kopfes auf Sturm- und Lachmöwenküken.

Da Sturm- und Lachmöwen im Brutkleid einen sehr verschieden gefärbten Kopf besitzen, nämlich weiß bzw. dunkelbraun, mußte vermutet werden, daß die Küken eventuell unterschiedlich auf helle bzw. dunkle Kopfattrappen reagieren könnten. Es erwies sich jedoch (vgl. Abb. 21), daß nicht etwa – wie eigentlich erwartet – die Lachmöwenküken im Gegensatz zu den Sturmmöwen auf den



Abb. 21. Die Bevorzugung von weißen und schwarzen Kopfattrappen durch Sturm- und Lachmöwenküken. – 737 Reaktionen, Attrappen mit OSTWALD-Papier

schwarzen Kopf besser reagieren, sondern das Sturm- und Lachmöwen eine deutliche Bevorzugung des weißen Kopfes zeigten (die Unterschiede gegen schwarz sind nicht signifikant).

Art und Kopffarbe	Sturmmöwe		Lachmöwe
	schwarz	weiß	schwarz
Lachmöwe	weiß	0,01	0,05
	schwarz	0,01	n. s.
Sturmmöwe	weiß	n. s.	

Signifikanz der Unterschiede

Die Lachmöwen reagierten auf beide Attrappen stärker als die Sturmmöwen und die Differenz zwischen der Anzahl der „pecks“ auf die schwarze und weiße Attrappe war bei ihnen kleiner. Das Ergebnis läßt nicht auf eine angeborene Bevorzugung dunkler Kopffarben bei Lachmöwen schließen.

Zusammenfassend kann festgestellt werden, daß die einzelnen Testserien z. T. nur geringe oder kleine Unterschiede in der reizauslösenden Wirkung der einzelnen Attrappen erbrachten. Danach müßte ein konstruierter Möwenkopf, um als optimaler Reizauslöser für das Futterbetteln der Küken zu wirken, etwa folgende Merkmale aufweisen:

Einen exponierten und abwärts gerichteten Fortsatz (Schnabel), der dem Küken von oben und vor dessen Schnabel angeboten wird. Als Hauptreizauslöser darf er eine gewisse Mindestlänge nicht unterschreiten und muß relativ schmal sein. Das Schema soll sich außerdem in leichter Bewegung befinden, um die volle Aufmerksamkeit des Kükens zu erregen. Für die Erhöhung der Reizwirkung ist die Farbe des Schnabels (mit Einschränkungen auch die des Kopfes) von ausschlaggebender Bedeutung. Die wirksamsten Farben sind blau (z. B. pa 13) und rot (z. B. pa 8), wobei Kopf und Schnabel wegen des besseren Kontrastes unterschiedlich gefärbt sein sollen. Der starke vom Schnabel ausgehende Reiz wird durch ein zur Schnabelfarbe kontrastierendes Mal (Fleck) an der Schnabelspitze weiter gesteigert. Die für den Schnabelfleck wirksamsten Farben sind blau, rot und schwarz. Ein aus mehreren ineinander liegenden Ringen bestehender Fleck („Superfleck“) vermag die Kontrast- und damit auch die Reizwirkung maximal zu erhöhen.

Bei allen Möwenarten sind jedoch stets nur wenige dieser Merkmale vorzufinden und farblich nie optimal.

Die Reaktion der Küken auf die Pappmodelle war recht unterschiedlich. Bei einzelnen Küken lösten auch die sehr wirkungsvollen Attrappen (rote oder blaue Schnäbel) schlechte Pickantworten aus, andere reagierten maximal. Verschiedentlich erhielt auch das Auge trotz eines roten Schnabelfleckes Pickschläge. Besonders häufig geschah das jedoch, wenn an der Attrappe andere Kontrastpunkte fehlten und die Farbe des Modelles zu den wenig wirksamen (z. B. grün) zählte.

Diese „pecks“ auf die Augen wurden mitgezählt. Würde man sie unberücksichtigt lassen, wären zwar die Unterschiede zu den wirksameren Attrappen etwas größer, aber das Gesamtergebnis würde die gleiche Bevorzugungsfolge zeigen.

Während des Pickens an die Attrappe öffneten die Küken ihren Schnabel im Normalfall ein wenig und umfaßten vielfach auch den Schnabel des Modelles ganz.

In nicht wenigen Fällen vollzogen die stets hungrigen Küken auch den gesamten Freßvorgang in einer beispielhaften Leerlaufreaktion: Nach dem Picken an den Pappschnabel „schlangen“ sie unter heftigen Bewegungen des ganzen Körpers

einen nicht vorhandenen Nahrungsbrocken herunter und reinigten anschließend Kopf und Schnabel durch die typischen Schlenkerbewegungen von ebenfalls nicht vorhandenen Nahrungsresten.

3. 4. Aufzuchtversuche artfremder Möwenküken durch *Larus canus*

Die Versuchsserien mit den Kopfattappen haben gezeigt, daß ein roter Schnabel bzw. Schnabelfleck auch bei den Küken des grünschnäbeligen *Larus canus* das Futterbetteln stark positiv beeinflusst. Auf die Küken rotschnäbliger Möwenarten wirkt diese Farbe nach den Ergebnissen anderer Autoren (und eigener) nach blau ohnehin fast optimal. Somit ergab sich die Frage, ob grünschnäbelige Adoptiveltern die Küken von rotschnäbeligen Arten unter natürlichen Bedingungen noch in genügendem Maße zum Futterbetteln stimulieren können, daß eine normale Entwicklung der Jungen gewährleistet ist. Deshalb wurden auf Langenwerder die Eier einiger Sturmmöwenpaare mit Eiern von *Larus argentatus* (Art mit rotem Unterschnabelfleck), *Larus ridibundus* (Art mit dunkelrotem Schnabel) und *Larus melanocephalus* (Art mit leuchtend korallenrotem Schnabel) vertauscht. Als die Küken geschlüpft waren, wurde ihr Bettelverhalten gegenüber den artfremden „Eltern“ beobachtet.

Im ersten Versuch erbrütete ein Sturmmöwenpaar je eine Sturm- und Silbermöwe. Die Küken schlüpften am 20. VI. und wurden während des ganzen Tages gehudert. Als das ♀ nach einer Störung zum Nest zurückkehrte, pickte das Silbermöwenküken von unten an dessen Schnabel. Das ♀ reagierte jedoch nicht (das ♂ stand in Nestnähe und putzte sich). Als dann auch das Sturmmöwenküken erfolglos pickte, hackte das Silbermöwenküken nach dem sich bewegenden „Geschwister“. 30 Minuten später pickte das Silbermöwenküken abermals nach der Schnabelspitze der Altmöwe, die daraufhin Regenwürmer auswürgte und den Jungen im Schnabel vorhielt. Beide Küken fraßen, und die naturgemäß größere Silbermöwe erhaschte die meisten Brocken. In der Folgezeit pickte das Silbermöwenküken öfter als das Sturmmöwenküken an den Schnabel der alten Sturmmöwe und zwar vorwiegend in die Region des Unterschnabelecks. Es griff dabei meistens ganz über den Schnabel des Altvogels. Trotz des einfarbig grünlichen Sturmmöwenschnabels war die Intensität des Bettelns bei der jungen Silbermöwe eher höher als bei dem Sturmmöwenküken. Einmal sah ich die junge Silbermöwe auch an den roten Fußring des Sturmmöwen-♂ picken.

Die junge Sturmmöwe war nach 3 Tagen verschwunden, offensichtlich wurde sie von anderen Möwen geraubt. Die junge Silbermöwe entwickelte sich normal weiter, sie zeigte stets ein intensives Bettelverhalten und pickte an alle Partien des Sturmmöwenschnabels. Ihr Nahrungsbedarf war sehr groß (sie übertraf in der Körpergröße ja bald ihre Pflegeeltern), und häufig holte sie das Futter bereits während des Würgevorganges aus dem Schnabel der Sturmmöwe. Das Bettelverhalten wurde während des Wachstums in der bereits beschriebenen Weise modifiziert (Abb. 22 u. 23).

Das gesamte Fütterungsverhalten bzw. der betreffende AAM darf ohnehin nicht zu stark schematisiert gesehen werden. Gelegentlich konnte ich beobachten, wie die Altvögel ohne vorheriges Betteln der Jungen von allein Nahrung erbrachen und den noch sehr kleinen Küken vorhielten.

Die Eltern befinden sich zu dieser Zeit eben in einer erhöhten „Bereitschaft“, die nach einer gewissen Überstauung das entsprechende Verhalten auch ohne den auslösenden Reiz ablaufen läßt.



Abb. 22 a



Abb. 22 b

Abb. 22 a–b. Eine von Sturmmöwen erbrütete Silbermöwe pickt gezielt an den Schnabelspitzenbereich des Sturmmöwen-♀ (a) oder überfaßt den Schnabel des Altvogels (b). Küken 1 Tag alt



Abb. 23 a

Abb. 23 a–b. Futterbetteln eines Silbermöwenküken beim Sturmmöwen-♀ (a) und -♂ (b). Küken 5 bzw. 18 Tage alt. Das Picken ist auf die Schnabelspitze der Altvögel gerichtet

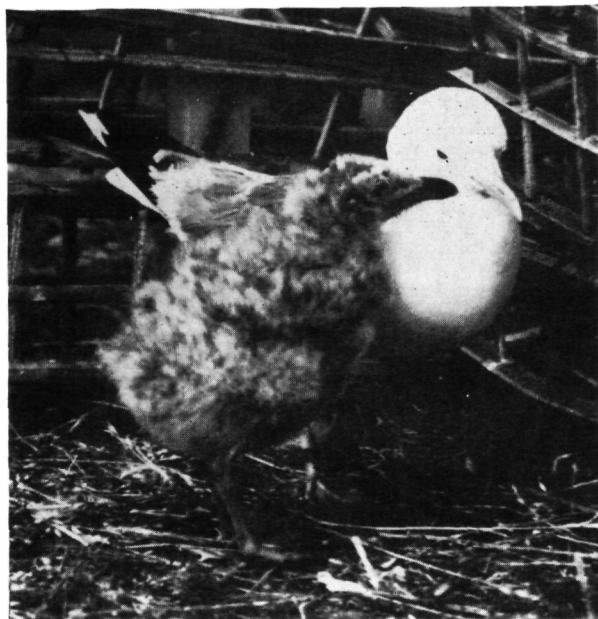


Abb. 23 b

Im Alter von 6 Wochen verließ die junge Silbermöwe Anfang August das engere Nestrevier und wurde anscheinend nicht mehr gefüttert, da fast alle Sturmmöwen, deren Entwicklungszeit kürzer ist, Anfang August die Brutkolonie endgültig verlassen. Ein zweiter Aufzuchtversuch einer Silbermöwe im folgenden Jahr verlief ebenfalls erfolgreich, die junge Silbermöwe entwickelte sich normal und wurde flügge. Im Jahre 1969 ließ ich nochmals 10 Silbermöweneier in Sturmmöwenestern ausbrüten und auch diese Vögel entwickelten sich normal. Es sei ferner erwähnt, daß die jungen Silbermöwen ihre angeborenen arteigenen Bettellaute beibehielten und keine Elemente der Sturmmöwenrufe erlernten.

Der gleiche Versuch wurde mit Lachmöwen durchgeführt. Ein Sturmmöwenpaar brütete 2 vertauschte Eier dieser Art aus und zog beide Jungen bis zum Flüggewerden auf. Die Lachmöwenküken bettelten ebenso wie junge Sturmmöwen, obwohl ihren Adoptiveltern der rote Schnabel und die braune Kopfkappe einer alten Lachmöwe fehlten. Die Küken behielten beim Betteln ebenfalls ihre arteigenen Rufe bei, und die alten Sturmmöwen wurden dadurch offensichtlich nicht im mindesten „irritiert“.

Im Jahre 1968 bot sich die Möglichkeit, ein Ei der Schwarzkopfmöwe durch Sturmmöwen ausbrüten zu lassen, und auch dieser Versuch verlief erfolgreich. Das Schwarzkopfmöwenküken bettelte durch Picken an den Schnabel der alten Sturmmöwen und sein Bettelverhalten unterschied sich außer den arteigenen Lautäußerungen nicht grundsätzlich von dem der anderen Möwenarten.

Das Küken kannte im fortgeschrittenen Alter seine Adoptiveltern genau und lief ihnen bei der Ankunft am Brutplatz stets entgegen. Der weiße Kopf der Sturmmöwen im Gegensatz zum tiefschwarzen und der grüne Schnabel im Gegensatz

zum leuchtend roten des adulten *Larus melanocephalus* beeindruckte sie allem Anschein nach nicht im geringsten (vgl. Abb. 24 u. 25). 1969 konnten die Versuche mit 2 weiteren Küken von Schwarzkopfmöwen und 3 Bastardküken *Larus ridibundus* x *melanocephalus* wiederholt werden. Alle 5 Jungvögel entwickelten sich normal und wurden flügge. Durch Parallelbeobachtung an einem anderen Schwarzkopfmöwenpaar, das 1968 2 Junge aufzog, konnte im Fütterungsverhalten von

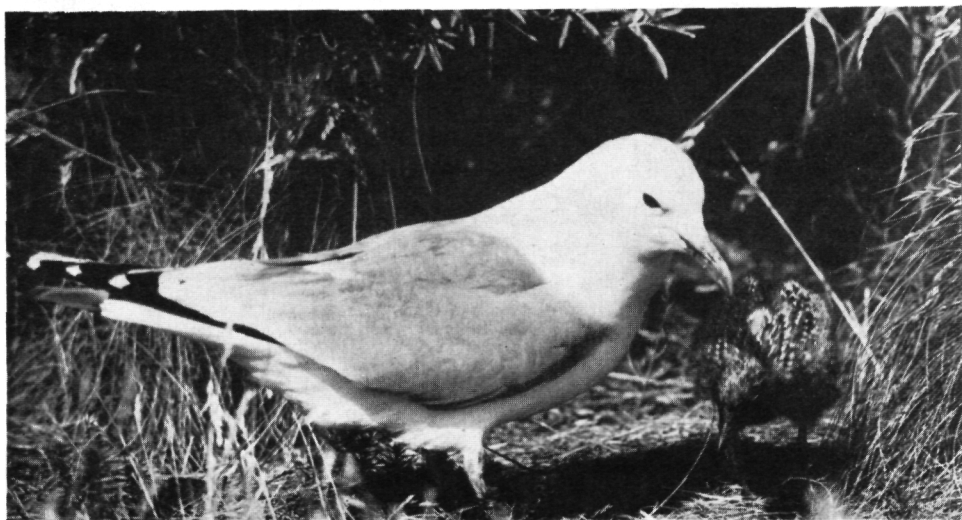


Abb. 24 a

Abb. 24 a—c. 10 Tage altes Schwarzkopfmöwenküken bettelt Sturmmöwe an: „Pumpen“ (a), Schnabelpicken (b) und Vorwürgen des Altvogels (c)

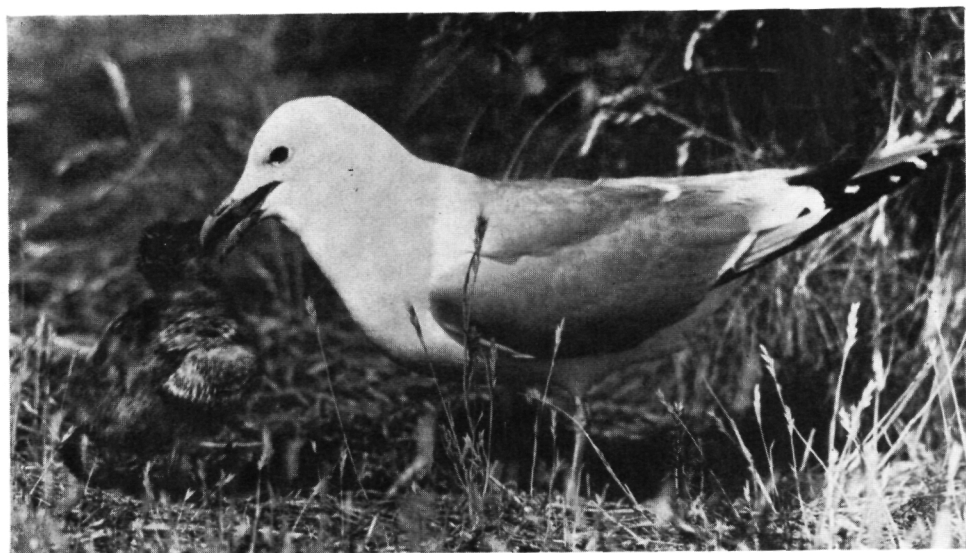


Abb. 24 b



Abb. 24 c

Larus melanocephalus eine interessante Abweichung vom normalen Modus festgestellt werden, wie sie bisher nur noch von *Rissa tridactyla* bekannt war (PALUDAN 1955, CULLEN 1957):

Die beiden Schwarzkopfmöwenküken bettelten zunächst ganz normal durch Picken an den roten Schnabel der Eltern. Diese würgten daraufhin das Futter aber nur bis in den Schlund vor und öffneten den Schnabel maximal, ohne – wie das bei allen anderen bisher untersuchten *Larus*-Arten üblich ist – die Nahrung mit gesenktem Kopf auf den Boden zu speien. Die Küken mußten sich die Nahrung selbst aus dem Schlund der Eltern hervorholen. Dabei beschmutzten sie ihre Kopfdunen, die demzufolge ständig mit angetrocknetem Nahrungsbrei mehr oder weniger stark verunreinigt waren. Auf den Boden gefallene Brocken wurden von den Küken aber ebenfalls aufgenommen (vgl. Abb. 26 u. 27).

Möglicherweise stellt diese spezielle Fütterungsmethode eine Anpassung an die Brutbiologie der Schwarzkopfmöwe dar.

In den riesigen Kolonien dieser Art in ihrem südosteuropäischen Brutareal nisten auf engstem Raum ähnlich den Brandseeschwalben viele Paare dicht beisammen, die Nestabstände sind minimal. Ein normales Fütterungsverhalten könnte infolge des den Möwen eigenen Triebes zum Nahrungsschmarotzen vielleicht keinen störungsfreien Ablauf der Fütterungen gewährleisten. Futterraub durch benachbarte Möwen kann durch dieses spezielle Fütterungsverhalten weitgehend ausgeschaltet werden.

Zu diesem besonderen Fütterungsverhalten korreliert sicher wiederum die leuchtend rote Farbe der inneren Schnabelkammer der adulten Schwarzkopfmöwen, die auch bei der gleiches Verhalten zeigenden *Rissa tridactyla* festgestellt worden ist und bei dieser sicher dieselbe Funktion hat. Während des Bettel- und Fütterungsvorganges wird die Aufmerksamkeit der Jungen zunächst auf den (roten) Schnabel der Eltern gelenkt. Wenn die alte Schwarzkopfmöwe infolge des Pickens der Jungen das Futter bis in den Schlund gewürgt und den Schnabel geöffnet hat,

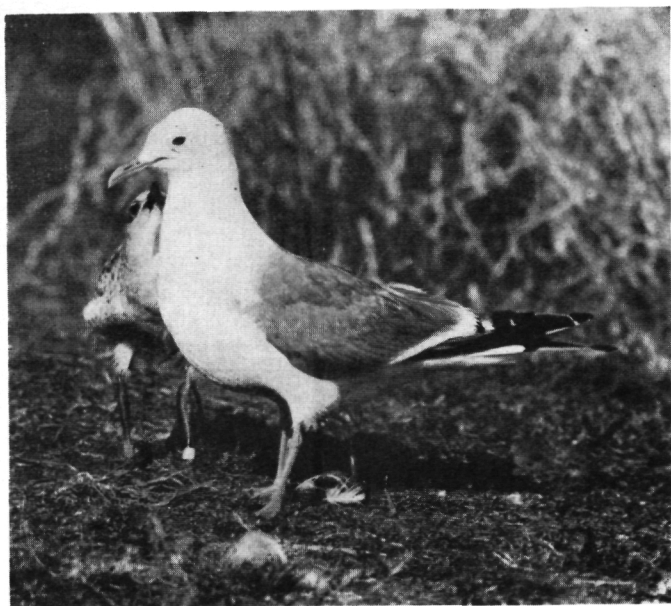


Abb. 25 a

Abb. 25 a—c. Futterbetteln der 27 Tage alten Schwarzkopfmöwe: Picken an den Schnabelwinkel (a), „Pumpen“ und Streichen des Halsgefieders (b) und kurz vor der Fütterung (c)

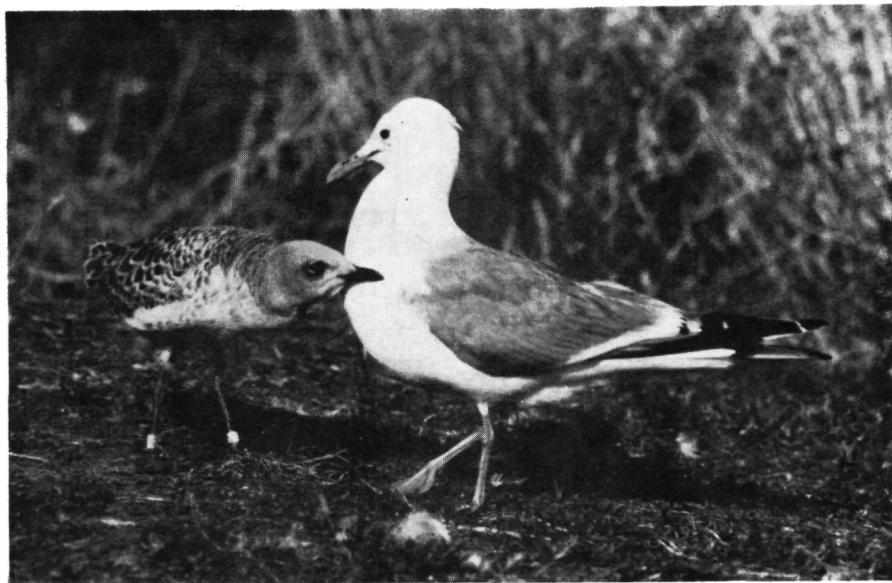


Abb. 25 b

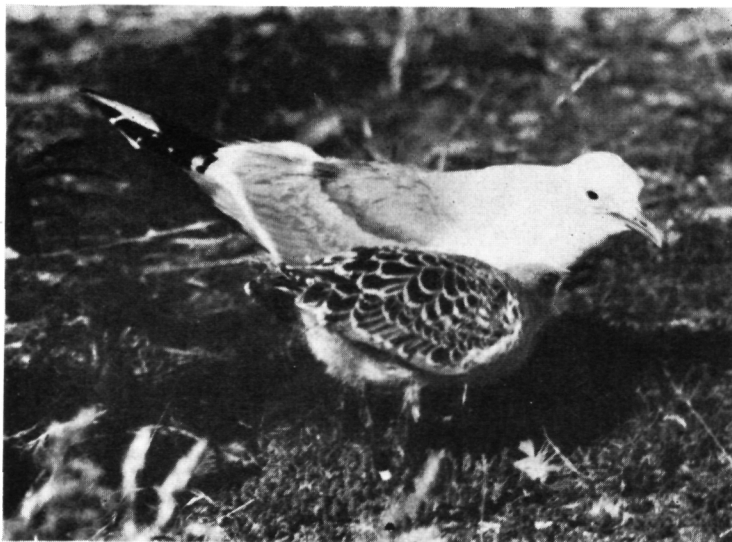


Abb. 25 c

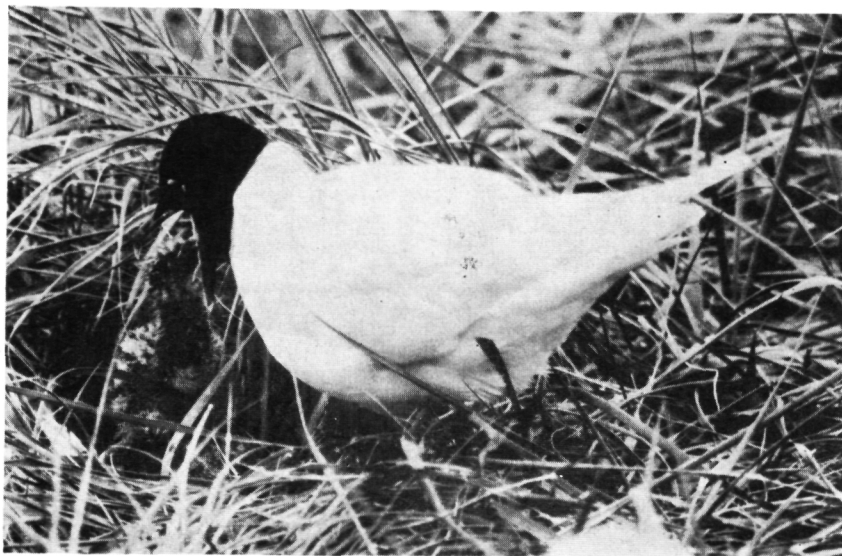


Abb. 26. Typisches Fütterungsverhalten der Schwarzkopfmöwen: Das Küken (4 Tage alt) holt die Nahrung aus dem Schlund des Altvogels



Abb. 27 a

Abb. 27 a–c. Fütterungsverhalten der Schwarzkopfmöwen (Küken 9 Tage alt): „Pumpen“ und Bettellaute des Kükens (a), Schnabelpicken des Kükens (b) und Hervorholen der Nahrung aus dem Schlund des Altvogels (c)



Abb. 27 b

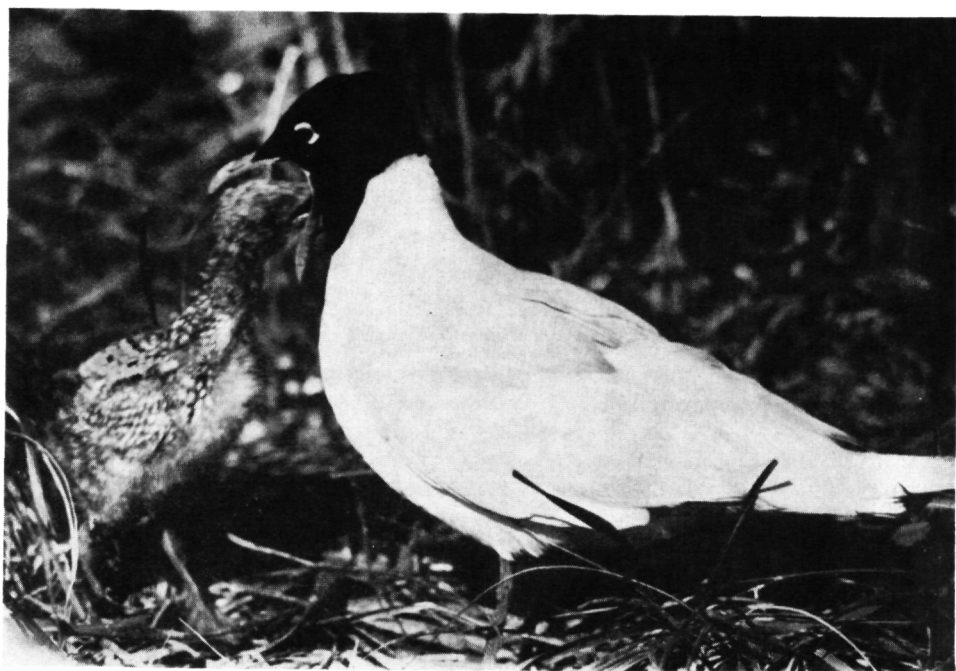


Abb. 27 c

könnte die leuchtend rote Schnabelkammer als zweiter Kennreiz dienen, um das Interesse der Küken auf den Schlund und damit zur Nahrung hinzulenken (NEHLS 1969).

Die von den Sturmmöwen aufgezogenen Schwarzkopfmöwen mußten zwangsläufig nach „Sturmmöwenart“ Nahrung aufnehmen, doch paßten sie sich ohne Schwierigkeiten an.

Andererseits paßte sich aber auch eine Lachmöwe, die CULLEN (1957) von Dreizehnmöwen aufziehen ließ, dieser besonderen Fütterungsweise an und holte den „Eltern“ die Nahrung aus dem Schlund. CULLEN vermutet, daß diese Fütterungsmethode bei *Rissa tridactyla* eine Anpassung an deren Nistbiotop auf schmalen Felsvorsprüngen darstellt. Es wird so garantiert, daß keine Nahrung verlorengeht.

4. Diskussion und Vergleiche zu anderen Arten

Ein Vergleich der an Sturmmöwen mit Hilfe der Attrappenversuche gewonnenen Erkenntnisse mit den Ergebnissen anderer Autoren, die verwandte Arten untersuchten, zeigt eine gewisse Übereinstimmung der Reaktionen. Das war bei manchen Merkmalen zu erwarten, überraschte jedoch bei den Reaktionen auf die Farben.

TINBERGEN und PERDECK (1950) kamen auf Grund ihrer Attrappenversuche an *Larus argentatus* unter anderem zu folgenden Ergebnissen: Bei einer Farbvariation des Schnabelfleckes erhielten rot, schwarz und blau die meisten Pickreaktionen, bei einer Kontrastvariation (Graustufen) ernteten die am stärksten kontrastierenden Flecke im weißen und schwarzen Bereich die meisten „pecks“.

Eine Variation der Schnabelfarbe (ohne Fleck) ergab eine starke Bevorzugung von rot gegenüber allen anderen Farben, und eine Variation der Kopffarbe zeigte eine bessere Wirkung von grün, gelb und schwarz (diese Ergebnisse fielen jedoch in 2 Versuchsserien unterschiedlich aus, die Differenzen blieben gering und z. T. sicher zufallsbedingt: Angaben über die Signifikanz der Werte fehlen).

Der Vergleich zwischen einem Standardmodell mit rotem Schnabelfleck und einem Modell mit rotem Schnabel ergab eine Bevorzugung des Standardmodells (signifikanter Unterschied?). Ein Simultantest zwischen einem einfachen und einem doppelt kontrastierten roten Fleck (vgl. Testserie b unter 3.3.2.) zeigte eine Bevorzugung des letzteren. Wurde die Kopfform variiert, so bevorzugten die Küken die natürlichere, aber andererseits wirkte sich auch das Fehlen des ganzen Kopfes nicht negativ aus.

Nach einer Variation der Ausmaße des Schnabels wurden normal hohe bis schmale und normal lange bis überlange Schnabelattrappen bevorzugt.

Die senkrechte Schnabelhaltung erwies sich als die wirkungsvollste, die waagerechte als die ungünstigste.

Die vorteilhafteste Lage des Fleckes war die natürliche im Bereich der Schnabelspitze. Ein bewegtes Modell wurde einem unbewegten eindeutig vorgezogen, die Plastizität der Attrappe dagegen schien keinen Einfluß auf die Pickreaktion auszuüben, aber ein Schnabel mit angedeutetem Nahrungsbrocken wurde einem Standardmodell vorgezogen.

Die Autoren schlußfolgerten: „Sämtliche Schlüsselreize enthalten relative Elemente. Von diesen Eigenschaften des Schnabels ist nur die 6. (der rote Unterschnabelfleck) ein wirklicher Auslöser in dem Sinne, daß er nicht nur Schlüsselreize für das angeborene Schema der Bettelreaktion liefert, sondern als Anpassung an diese Mitteilungsfunktion betrachtet werden muß.“

Eine solche Korrelation zwischen rotem Schnabelfleck und dem Futterbetteln junger Silbermöwen vermutete bereits PORTIELJE (1928): „Mitunter sieht man die Jungen auch nach oben an den elterlichen Schnabel und sogar hinein picken, wo der orangefarbene Kinnfleck – wie auch HEINROTH dies hervorhebt – ihnen ein Anreiz zur Futteraufnahme sein mag“.

PETERS (1953) untersuchte ebenfalls an Silbermöwenküken mit Hilfe von Attrappen die Orientierung des Greifens und die motorische Komponente der Reaktion des Futterbettelns. Als Ergebnis mehrerer Simultantests stellte er eine Orientierung auf die auffälligsten Merkmale fest (z. B. Bevorzugung eines durchkreuzten vor einem leeren Kreis oder Bevorzugung eines achtermigen vor einem vierarmigen Kreuz). Die Pickschläge auf einen einfachen Stab waren vorwiegend auf dessen unteres Ende orientiert, ebenso auf die untere Ecke des Dreiecks.

War die Spitze desselben Dreiecks aufwärts gerichtet, so erhielt sie nur wenige „pecks“. Das entspricht der natürlichen Situation des abwärts gerichteten Möwenschnabels. PETERS kommt auf Grund der Ergebnisse seiner Experimente zu dem Schluß, daß der rote Schnabelfleck der Silbermöwen zwar die Reaktionsbereitschaft des Kükens beträchtlich erhöhe, aber die Spezifität der Reaktion damit nicht nachgewiesen sei. „Jene Markierung könnte einfach durch Erhöhung der Auffälligkeit des Schnabels wirksam werden, ohne daß sie Signalcharakter zu haben braucht, d. h. den Elterschnabel repräsentiert.“ Zweifel an der Bedeutung des roten Unterschnabelfleckes der Silbermöwen klingen auch bei PALUDAN (1951) an, der mehrere Jahre hindurch auf Christiansö eingehend Silbermöwen in der Brutkolonie beobachtete. Seine Feststellungen beruhen nicht auf Attrappenversuchen, sondern auf Freilandbeobachtungen. Die geteilten Meinungen der „Laridologen“ über die Beziehung AAM – roter Unterschnabelfleck bei Silbermöwen spiegeln sich auch in dem Referat der PALUDANSCHEN Arbeit von F. GOETHE (Vogelwarte 16, 1952, 127–128) wider:

„Die Bemerkung des Verfassers, daß junge Silbermöwen nicht immer nach dem roten Unterschnabelfleck picken, sondern auch nach anderen Teilen des Schnabels und Kopfes, entkräftet keineswegs die Tatsache, daß dieses Farbsignal bei den ersten Fütterungen der Jungen eine ungemein wichtige Rolle spielt, was N. TINBERGEN und PERDECK (1950) exakt mittels unzähliger Experimente nachgewiesen haben. Wer beobachtet hat, wie schnell ganz junge Stadien von *L. argentatus* gerade beim Fütterungsvorgang lernen, wird gar nicht erwarten, daß dieser angeborene auslösende Mechanismus länger als höchstens 2 Tage Bedeutung behält. Darum muß der Ethologe das Alter seiner Jungvögel nach Stunden rechnen; Junge schlechthin gibt es für ihn gar nicht!“

Wenn aber der rote Unterschnabelfleck auch nur bei den allerersten Fütterungen der Silbermöwenküken wirklich eine so „ungemein wichtige Rolle spielt“, dann leuchtet es nicht ein, daß beim Fehlen desselben (vgl. Kap. 3.4.) trotzdem alle Reaktionen ohne Störungen und völlig normal ablaufen.

NYSTRÖM (1972, 1973) fand bei Eintagsküken der Silbermöwe in 3 verschiedenen Darbietungsmethoden der Attrappen eine deutliche Bevorzugung von blau vor rot, danach folgten grau und grüngelb. In weiteren Versuchen mit roten, blauen und weißen Streifen, die den Küken in 15 Sekunden-Intervallen dargeboten wurden, stellte er fest, daß blau und rot die gleiche Ausgangsfrequenz von Pickreaktionen erzielten. Bei den blauen Streifen stellten sich jedoch viel rascher Ermüdungserscheinungen der Küken ein, als bei den roten. Noch schneller erlosch das Interesse für das von vornherein schlecht beantwortete Weiß. Die Darbietung andersfarbiger Reize rief bei diesen Küken sofort wieder eine Reaktionssteigerung hervor.

NYSTRÖM schlußfolgert, daß die Überlebenschance der Möwenküken nicht ausschließlich von ihrer ursprünglichen Farbbevorzugung abhängig ist, sondern auch

von dem Widerstand gegen das Erlöschen der Farbbevorzugung, da in der Natur den Fütterungen immer ein schnelles Picken an den elterlichen Schnabel und andere exponierte Stellen vorausgeht.

COLLIAS und COLLIAS (1957) untersuchten den Einfluß der Schnabelfarbe der Eltern auf die Bettelreaktion junger Franklins Möwen (*Larus pipixcan*), einer rotschnäbeligen nordamerikanischen Art.

Die Methodik dieser Autoren wich von der herkömmlichen insofern ab, als die Schnabelattrappen in Form von Löchern in einen Pappkarton geschnitten, mit farbigem Cellophanpapier beklebt und von außen angeleuchtet wurden. Das im Karton befindliche Küken konnte im Simultantest zwischen 2 Farben wählen. Bei dieser Methode bleibt das Modell unbeweglich. Eine Zusammenfassung aller Tests ergab folgendes Bild:

Nach einem roten Schnabel (= elterlicher Schnabel) pickten die Küken siebenmal öfter als nach einem weißen und fünfmal öfter als nach einem grauen. Die Unterschiede waren signifikant. HAILMAN (1962) testete mit Pappattrappen nach dem Muster von TINBERGEN und PERDECK junge Aztekenmöwen (*Larus atricilla*), eine ebenfalls rotschnäbelige mittelamerikanische Art. In 3 Testserien prüfte er die Bedeutung der Gegenwart und Form des Kopfes, die Bedeutung von Schnabelform und -spitze und verschiedenfarbige Kopf- und Schnabelattrappen (Imitationen anderer Arten). Im Ergebnis wurde das Standardmodell anderen Kopfformen und Modellen ohne Kopf bzw. ohne Schnabel eindeutig vorgezogen, und bei der Darbietung verschieden geformter und verschieden langer Schnäbel erwiesen sich die natürlichsten Attrappen als die wirksamsten.

Schließlich wurde in der dritten Serie ein Standardmodell mit einem Aztekenmöwenkopf, dem verschiedene Details fehlten, einem solchen mit „Futter“ im Schnabel, einem Silbermöwen- und einem Delawarenmöwenkopf (*L. delawarensis*) verglichen. Wieder erhielt das Standardmodell die meisten Reaktionen, die wenigsten jedoch das Standardmodell mit „Futter“. Die „pecks“ waren meistens auf die markantesten Stellen (falls vorhanden) gerichtet: auf die Schnabelspitze oder den roten Fleck des Silbermöwenschnabels.

HAILMAN schlußfolgert: Der stärkste Auslöser für das Picken scheint der elterliche Schnabel und nicht das Futter zu sein. Proportion und Spitze des Schnabels sowie die Gegenwart des Kopfes bestimmen die Wirkung des Auslösers (Gegensatz zu den Befunden an Silber-, Lach- und teilweise Sturmmöwen). Wichtig ist auch die Kopfform (Standardmodell). Lange und dünne Schnäbel sind bessere Auslöser als kurze und runde (außer Standard). Änderungen von Schnabel- und Kopffarbe bedingen schwächere Reaktionen (allerdings prüfte HAILMAN in diesen Versuchen nicht die Reizwirkung der blauen Farbe).

In einem späteren Versuch zog HAILMAN (1966) Aztekenmöwen im dunklen Brutschrank auf und testete die Küken im Alter von 1 bis 1,5 Tagen in mehreren Gruppen bei jeweils verschiedenen Hintergrundfarben und kam zu folgendem Ergebnis:

1. Vor achromatischem Hintergrund (d. h. schwarzem und weißem) wirkte der Reiz optimal, wenn die Attrappe (ein Holzstab) orange, rot oder blau gefärbt war, und minimal, wenn sie grün aussah.
2. Vor einem Hintergrund von wechselnder Farbe (blau 11, grün 24, gelb 14, orange 27 und rot 3) wurden die Küken mit schwarzen und weißen Attrappen (Holzstäben) getestet. Es wurde gegenüber dem ersten Versuch eine umgekehrte, fast genau spiegelbildliche Farbbevorzugung (im Kurvendiagramm) der Küken beobachtet: Der Reiz wirkte optimal, wenn der Hintergrund grün war, und minimal, wenn er rot, orange oder blau gefärbt war.

In der natürlichen Situation sehen die jungen Aztekenmöwen den roten Schnabel der Eltern gegen einen Hintergrund von bräunlich-gelbem Nistmaterial und grüner Vegetation.

R. und U. WEIDMANN (1958) untersuchten den AAM des Futterbettelns bei Lachmöwen (*Larus ridibundus*). Als Auslöser benutzten sie Pappattrappen und Stäbe. Die Autoren kamen zu folgendem Ergebnis:

1. Um das Picken auszulösen, muß ein relativ kleiner Gegenstand dicht vor dem Kükenschnabel gehalten werden.
2. Das Modell muß, um optimal wirksam zu werden, etwa in Augenhöhe gehalten werden, es muß hin und her bewegt werden und dabei vertikal gehalten werden, es muß relativ schmal und rot oder blau gefärbt sein.

Die Gegenwart oder Beschaffenheit der auf den Schnabel folgenden Körperregionen beeinflußt das Picken nicht. Die wirksamen Reize passen sich also gut der natürlichen Situation an. Sie sind weitgehend identisch mit den von TINBERGEN und PERDECK für die Silbermöwe gefundenen optimalen Reizsituationen. Die Autoren vermuten u. a., daß die Selektivität der Bettelreaktionen teilweise durch die Begrenzung des Gesichtsfeldes hervorgerufen wird, sowie durch andere physiologische Eigenschaften des Auges (Filterung des Lichtes durch die gelben Öltröpfchen der Retina usw.). Die Reaktionsfähigkeit der Küken wächst mit zunehmendem Alter, sie sinkt aber nach jeder Fütterung ab. Einige Farbbevorzugungstests mit Hilfe der Successiv- und Simultanmethode wurden von FRANCK (1966) ebenfalls an Lachmöwen vorgenommen. FRANCK kam zu folgendem Schluß:

1. Bei einzelner und paarweiser Darbietung verschiedener Farben (rot, blau, gelb, grau) werden blau 13 und blau 16 allen anderen vorgezogen. An zweiter Stelle stehen rot 7 und rot 8, gefolgt von gelb 2. Mit großem Abstand erhält grau c die wenigsten Reaktionen.
2. Blau und rot wurden nochmals gesondert vor weißem Hintergrund getestet (Simultantest). Blau 13 gegen blau 16 ergab eine Bevorzugung von blau 13, aber rot 7 gegen blau 16 eigenartigerweise eine sehr starke Bevorzugung von rot 7 (Ergebnis im ersten Versuch umgekehrt).

FRANCKs an Lachmöwen gewonnene Ergebnisse stimmen weitgehend mit den von mir an Sturmmöwen ermittelten überein: An erster Stelle in der Bevorzugung der Schnabelfarbe stand ebenfalls blau 13, gefolgt von rot 8, blau 16 und rot 7 (vgl. Versuch 3.3.3. b). Die Unterschiede in der Wirksamkeit dieser Farben untereinander sind jedoch nicht signifikant. Auf blau und rot folgte ebenfalls gelb 2, danach dann grün 24 und an letzter Stelle standen grau, schwarz und weiß.

Außer Lachmöwen testete FRANCK noch Sturmmöwen im Simultanversuch auf einen gelben Schnabel und einen gelben Schnabel mit rotem Unterschnabelfleck. Die Sturmmöwenküken zogen den letzteren einem rein gelben vor.

FRANCK stellt auch die Frage nach den auslösenden und richtenden Komponenten einer Reizsituation: In den Successivtests wird die Auslösbarkeit der Gesamtreaktion (Taxis und Erbkoordination) gemessen, in den Simultantests dagegen nur die Ausrichtung der Reaktion auf ein bestimmtes Merkmal unter mehreren dargebotenen.

Bei den Lachmöwen hatten die Farbreize gleichzeitig auslösende und richtende Bedeutung. Ungerichtete Pickbewegungen wurden nicht beobachtet, und besonders deutlich trat die richtende Komponente in Erscheinung, wenn die Pickfrequenz der Küken gering war. Sie richteten ihren Schnabel zuerst gegen die optimal

richtende Attrappe und pickten wenig später zu. Dieselbe Erscheinung konnte ich auch bei Sturmmöwenküken beobachten:

In hoher Pickbereitschaft befindliche Küken pickten schnell hintereinander auf die Schnabelspitze, das Auslösen und Richten der Pickschläge war zeitlich weitgehend überlagert. Erst wenn eine gewisse Reaktionsmüdigkeit einsetzte, fixierten die Küken Sekunden vor dem Picken die Schnabelspitze als auffälligsten Punkt der Attrappe, oder auch — besonders wenn diese bereits längere Zeit erfolglos angepickt worden war — das schwarze Auge.

Die Farbe übt eine stark richtende Wirkung auf die Reaktion der Küken aus, jedoch nur, wenn sie im Verein mit anderen Merkmalen geboten wird, also sich auf einer Spitze und nahe dem Schnabel des Kükens befindet. Wenn diese Bedingungen nicht erfüllt sind, kann der richtende Einfluß einer Spitze stärker sein (im Versuch 3.3.7. wählten die Küken meistens den Schnabel und viel seltener den Farbfleck).

Es ergibt sich also die Frage, wie weit bestimmte Merkmale der elterlichen Reizkombination eine richtende Funktion ausüben, denn ganz offensichtlich sind — die Freilandbeobachtungen und Attrappenversuche bestätigen das — die Pickreaktionen schon der ganz jungen Küken hauptsächlich auf das vordere Drittel des Schnabels, und zwar vorwiegend auf die Region des Unterschnabelecks gerichtet. Die Zielgenauigkeit wird dabei mit zunehmendem Alter besser, doch hat das in erster Linie seine Ursache darin, daß die kräftigeren Küken die Motorik ihres Körpers sicherer unter Kontrolle haben als ganz junge. Diese haben meistens Schwierigkeiten, ihren Kopf ruhig aufrecht zu halten und erscheinen noch ziemlich „wackelig“. Sie fixieren zwar die Schnabelspitze, stoßen aber daneben oder zu kurz.

Wie die Aufzuchtversuche der Silbermöwen und anderer Arten durch Sturmmöwen und auch die Attrappenversuche zeigen, sind die Pickschläge der Küken aber auch ohne das Vorhandensein eines Fleckes oder der arteigenen Schnabelfarbe gerichtet. Es muß deshalb angenommen werden, daß in erster Linie schon andere „gröbere“ Merkmale, wie die nahe dem Kükenkopf bewegte Spitzenkontur des Schnabels nicht nur auslösende, sondern bereits richtende Funktion haben. Befindet sich nun am Unterschnabeleck auch noch ein kontrastierender Fleck, dann vermag dieser — wie das an den Attrappen gut zu beobachten war — das Picken noch genauer zu richten, obwohl das wahrscheinlich gar nicht nötig wäre.

Man sollte deshalb einen roten Schnabelfleck nicht als „richtenden Reiz“ schlechthin bezeichnen, sondern ihn als „Richtverstärker“ betrachten. Wollte man allein die Schnabelfärbung für die richtende Wirkung des Reizes verantwortlich machen, so dürfte zumindest der Sturmmöwenschnabel dafür farblich ungünstige Voraussetzungen bieten.

In diesem Zusammenhang ergibt sich aber die Frage nach der biologischen Bedeutung einer Ausrichtung der Reaktion des Pickens auf eine ganz bestimmte Schnabelregion, also beispielsweise den roten Fleck des Silbermöwenschnabels. Das Richten des Pickens auf diesen Fleck wäre ja nur sinnvoll, wenn andererseits dadurch für den Elternvogel die günstigste Reizsituation zur Auslösung des Fütterungsverhaltens herbeigeführt würde. Die Freilandbeobachtungen ließen dagegen vermuten, daß das spätere durch Lernvorgänge stark überlagerte Bettelverhalten der älteren Küken durch häufiges Picken in die Region der Schnabelwinkel und Berühren des Halsgefieders die Eltern stärker zur Fütterung stimulierte (vgl. Kap. 3.1.). Vielmehr ist eben das vordere Schnabeldrittel für junge Küken motorisch am leichtesten erreichbar und der rote Fleck oder die rote Farbe des Schnabels dienen nur als „Richtverstärkung“ auf den Schnabel schlechthin.

Ausgesprochen richtende Funktion in der elterlichen Reizsituation dürften die leuchtend rote Färbung der inneren Schnabelkammer bei *Rissa tridactyla* und

Larus melanocephalus und die hellen Abzeichen am Schnabel von *Creagus furcatus* besitzen.

Interessante Ergebnisse brachten auch die Untersuchungen von IMPEKOVEN (1969) hinsichtlich der Reizbevorzugung der Lachmöwen. Die Verfasserin prüfte im Gegensatz zu anderen Autoren die Küken unter verschiedenen physiologischen und psychischen Bedingungen: hungrige, unterkühlte und „alarmierte“. Sie benutzte ebenfalls die OSTWALD-Farbpapiere rot (pa 7), gelb (pa 2), blau (pa 13), grün (pa 21), weiß a, hellgrau c, dunkelgrau k und schwarz p. Auf die abweichende Methodik der Attrappendarbietung (Simultantests) soll hier nicht näher eingegangen werden.

IMPEKOVEN kam zu folgenden Ergebnissen: Hungrige Küken pickten bevorzugt nach blauen Attrappen, an zweiter Stelle stand rot. Unterkühlte Küken dagegen bevorzugten schwarze Möwenattrappen, wohl aus dem Bedürfnis zum Wärmen, also „Unterkriechen“, viel intensiver als „hungrige“, doch lösten auch bei ihnen blau und rot die meisten Reaktionen aus. Gelb dagegen erhielt wesentlich weniger Antworten als von „hungrigen“ Küken (signifikanter Unterschied). IMPEKOVEN betont, daß die Bevorzugung (auch nach unveröff. Ergebnissen von WEIDMANN) nicht nach der Helligkeit der Reize, sondern nach ihrer farblichen Wirkung vorgenommen wird.

„Alarmierte“, also ängstliche Küken bevorzugten dunkle Farben in der Reihenfolge ihrer Helligkeitsabnahme, also schwarz, blau, grün, rot, gelb und weiß, wenn sie im Test in farbige Pappboxen laufen sollten („Annäherung“), nachdem sie durch elterliche Warnrufe (Bandaufnahmen) dazu veranlaßt worden waren. Das Ergebnis war zu erwarten, da die Küken ja auch in der Freiheit bei Alarm dunkle Nischen aufsuchen.

Um eine eventuelle Abhängigkeit der schwachen Beantwortung der weißen Modelle vom Hintergrundkontrast zu prüfen, testete IMPEKOVEN „hungrige“ Küken mit schwarzen und weißen Schnabelmodellen gegen einen Hintergrund der verschiedensten Graustufen. Dabei wurde vor einem weißen Hintergrund schwarz, und vor einem schwarzen Hintergrund weiß vorgezogen. Bei mittelgrauem Hintergrund erhielten beide Modelle etwa die gleiche Anzahl Pickschläge, die „unterkühlten“ Küken bevorzugten jedoch auch dann das schwarze Modell.

Eine weitere Testserie sollte die Anpassung des Pickverhaltens an die natürliche Situation durch Merkmalsveränderungen an den Kopfatrappen erkunden, z. B. die Bedeutung der elterlichen roten Schnabelfarbe. Die Verfasserin schlußfolgert ähnlich anderen Autoren, daß die im Test gefundene Rotbevorzugung der Lachmöwenküken auf einer selektiven Adaptation auf den Elternschnabel (oder umgekehrt) beruhe, obwohl die hohe Blaubevorzugung auf diese Weise nicht erklärt werden könne. Die Farbe der Kopfmaske hat für das eigentliche Picken der Küken keine Bedeutung, wohl aber für die Annäherung derselben aus einiger Entfernung an den Elternvogel.

In den von IMPEKOVEN durchgeführten Tests erhöhte eine rote oder schwarze Kopfmaske auf diese Weise die Wirksamkeit der Attrappen. Dazu muß allerdings bemerkt werden, daß dann die Wirksamkeit dieses elterlichen Reizes gerade bei den ersten Bettelversuchen der Küken mehr oder weniger funktionslos wäre, weil sich die Jungen dann noch nicht aus dem Nest entfernen. Das Merkmal würde erst etwas später wirksam werden, wenn bereits andere Lernvorgänge eingesetzt hätten, die es schnell überflüssig werden ließen.

Aus der unterschiedlichen Reaktion von „hungrigen“, „unterkühlten“ und „alarmierten“ Küken auf bestimmte Farbreize schließt IMPEKOVEN auf eine veränderliche Reizelektivität unter dem Einfluß ihres jeweiligen Zustandes („motivational state“) auf verschiedene physikalische Dimensionen (chromatische Eigenschaften

oder Helligkeitswert der Reize) der elterlichen Kennreize. Eine Steigerung der Annäherungstendenz und -geschwindigkeit sowie der Pickrate beim Betteln durch Hunger wies übrigens auch EVENS (1970) an der Maorimöwe (*Larus bulleri*) nach.

Schließlich führten noch E. und J. M. CULLEN (1962) einige Attrappenversuche an jungen Dreizehenmöwen (*Rissa tridactyla*) durch. Die Dreizehenmöwenküken bevorzugten rot vor gelb (das entspricht der natürlichen Situation des gelben Schnabels mit roter innerer Schnabelkammer bei den Altvögeln, denen die Küken ebenfalls das Futter aus dem roten Schlund herausholen müssen). Leider wurde die Reizintensität der übrigen Farben nicht geprüft, die vielleicht gerade bei dieser Art interessant gewesen wäre. Eine junge Lachmöwe, die die Verfasser von Dreizehenmöwen aufziehen ließen, bevorzugte gelb vor rot. Da keine Angaben über das Alter des Lachmöwenkükens zur Testzeit gemacht werden, besteht in diesem Falle die Möglichkeit einer bereits auf den Schnabel von *Rissa* vollzogenen Prägung.

Im Folgenden seien noch einige Vergleiche zu den an Sturmmöwen gewonnenen Ergebnissen angestellt:

Die Reaktionen der Silbermöwenküken auf die Attrappen TINBERGENS zeigten in den meisten Punkten eine Übereinstimmung mit den Pickantworten der jungen Sturmmöwen. Das war bei den nicht artspezifischen Merkmalen, wie Kontrastwirkung eines Schnabelmusters, Form des Schnabels, Bewegung und Position des Schnabels, zu erwarten. Doch auch bei den Sturmmöwen verstärkte das Vorhandensein eines Schnabelfleckes die Reizsituation, indem ein blauer, roter oder schwarzer Fleck die meisten Reaktionen auslöste. Im Unterschied zur Sturmmöwe bevorzugten diese Silbermöwen allerdings rot vor blau. Die auffallende Rotbevorzugung zeigten die Silbermöwen auch bei einer Variation der gesamten Schnabelfarbe. Es könnte deshalb vermutet werden, daß den Silbermöwen eine gewisse Rotbevorzugung angeboren sei, da diese Farbe am Schnabel der Altvögel stets vorhanden ist. Dem widersprechen jedoch die bereits zitierten Ergebnisse von NYSTRÖM (1972, 1973), der auch bei Silbermöwen eine deutliche Blaubeförderung feststellte. Er führt die abweichenden Resultate der beiden vorgenannten Autoren auf mögliche methodische Unzulänglichkeiten zurück. Da bei Sturmmöwen ja eine angeborene Beeinflussung vorliegen kann, beantworten sie rot und blau nach der natürlichen Reizwirkung, die von diesen Farben ausgeht, und dann erweist sich blau als effektivste Farbe. Eine den Sturmmöwen eventuell angeborene Bevorzugung der arteigenen gelbgrünen Farbe wird nur durch die starke Reizwirkung von rot und blau, nicht aber von anderen Farben überboten.

Unerklärlich bleibt die nach TINBERGEN und PERDECK recht gute Reaktion der Silbermöwenküken auf schwarze Köpfe, die von Sturmmöwen viel schlechter beantwortet wurden und in ihrer Reizwirkung weit hinter blauen, grünen und roten zurücktraten. Auch *Larus pipixcan* bevorzugt einen roten Schnabel vor einem grünen und weißen, doch sind Vergleiche mit *Larus canus* nur bedingt möglich, da Tests auf blau und andere Farben fehlen. Mit gewissen Einschränkungen können Vergleiche mit *Larus atricilla* angestellt werden: Übereinstimmung wurde mit der Sturmmöwe hinsichtlich der relativen Bedeutungslosigkeit der Gegenwart des Kopfes beobachtet, und ebenso erwies sich auch bei *atricilla* die etwa dem natürlichen Schema entsprechende Schnabelform als die günstigste.

Bemerkenswert ist bei der Aztekenmöwe aber wiederum, daß blau nicht stärker, sondern etwas schwächer als rot – die natürliche Schnabelfarbe – beantwortet wurde. Die Wirkung von schwarz-schnäbeligen Attrappen auf *Larus atricilla* wurde nicht untersucht.

Von den getesteten Farben erhielt die natürliche Schnabelfarbe rot die meisten Pickreaktionen.

Die optimalen Auslösesituationen für das Futterbetteln von *Larus ridibundus* sind ebenfalls weitgehend identisch mit denen von *Larus canus*. Bei Lachmöwen konnte eine ganz geringe bzw. keine Beeinflussung durch die auf den Schnabel folgenden Kopfreionen festgestellt werden. Interessant erscheint aber, daß der rotschnäbelige *Larus ridibundus* ebenso wie *Larus canus* blaue und rote Schnabelattrappen anderen bevorzugt, wobei blau gegenüber rot dominiert (allerdings nicht signifikant).

Vergleiche zwischen *Larus canus* und der felsbrütenden *Rissa tridactyla* sind in endgültiger Form noch nicht möglich, da letztere bisher nur auf gelb und rot getestet worden ist. Untersuchungen über den AAM des Futterbettelns bei Seeschwalben, die den Möwen verwandtschaftlich sehr nahe stehen, wurden nach der Literatur bisher an Küstenseeschwalben (*Sterna paradisaea*), Zwergseeschwalben (*Sterna albifrons*), Rußseeschwalben (*Sterna fuscata*), Brandseeschwalben (*Sterna sandvicensis*) und Raubseeschwalben (*Hydroprogne caspia*) durchgeführt. Das andere Fütterungsverhalten der Seeschwalben machte eine Änderung der Attrappen erforderlich.

Die rotschnäbelige *Sterna paradisaea* bevorzugte nach QUINE und CULLEN (1964) blau 13 und rot 7 vor anderen Farben und einen schwarzen Schnabelfleck mittlerer Größe vor Flecken anderer Kontrastwerte und Größen. Dem Fütterungsverhalten der Altvögel entsprechend beeinflussten auch Fischmodelle und deren Form im Schnabel der Attrappen das Picken. Das Modell mußte ebenfalls bewegt werden, aber in Übereinstimmung mit der natürlichen Situation im Unterschied zu den Möwen horizontal gehalten werden (die Unterschiede waren jedoch geringer als bei Möwen).

Junge Zwergseeschwalben bevorzugten nach SCHÖNERT (1961) einen natürlichen gelben Schnabel mit schwarzer Spitze vor einem rein gelben (andere Farben wurden nicht getestet). Die Raubseeschwalbe, eine rotschnäbelige Art, bevorzugt rote Schnäbel mit silberner oder schwarzer Spitze vor schwarz, hellblau, gelb und grün (BERGMANN 1953).

Im Unterschied zu den genannten Arten ähneln die schwarzschnäbeligen Arten Rußseeschwalbe (*Sterna fuscata*), Schlankschnabelnoddi (*Anous tenuirostris*) und Noddi (*Anous stolidus*) in ihrem Fütterungsverhalten den Möwen: sie tragen die Nahrung nicht im Schnabel herbei, sondern verschlucken sie und würgen nach dem Betteln der Küken alles wieder aus (CULLEN u. ASHMOLE 1963 u. a.).

CULLEN (1962) testete 2–3 Tage alte Küken von Rußseeschwalben auf ihre Farbbevorzugung (auf rot 7, schwarz p, weiß a, grau i, silbern und einen natürlichen Kopf). Die meisten Reaktionen riefen rot, schwarz, silbern hervor, doch signifikant war nur der Unterschied rot gegen weiß.

Nach WEIDMANN (1961) zieht die ebenfalls schwarzschnäbelige (mit gelber Schnabelspitze) Brandseeschwalbe schwarz den anderen Farben vor.

Wir finden auch bei *Sterna fuscata* dieselbe Situation wie bei *Larus canus*, daß nämlich die optimale Reizsituation des Kükens nicht mit der Schnabelfarbe der Eltern übereinstimmt. Nach der Auffassung CULLENS wäre diese Diskrepanz möglicherweise darauf zurückzuführen, daß die heutige Farbbevorzugung der Rußseeschwalbe (also die Anpassung der optimalen Reaktion an den Kennreiz) noch nicht den Punkt erreicht hat, wo die schwarze der roten Farbe vorgezogen wird.

Die Schnabelfarbe wird aber nicht nur durch das Futterbetteln der Küken beeinflusst worden sein, sondern auch noch durch andere Faktoren im Fortpflanzungsverhalten. So kommt dem Schnabel als Hauptwaffe im Territorialkampf bei Seeschwalben und Möwen sicher Signalfunktion zu, und auch bei der Paarung dürfte die Farbe eine Rolle spielen. So tritt z. B. die günstigste Reizsituation am Schnabel der Küstenseeschwalbe nur im Winterhalbjahr auf, also außerhalb der Brutperiode.

Am roten Schnabel der Altvögel bildet sich im Herbst eine schwarze Spitze aus, die im Frühjahr wieder verschwindet. Somit ist zur Brutzeit der ganze Schnabel leuchtend rot, obwohl die Küken einen solchen mit schwarzer Spitze besser beantworten. Auch TINBERGEN (pers. Mitt. an IMPEKOVEN) vermutet, daß die beim Picken bevorzugte rote Farbe bei Territorialkämpfen wieder wirksam werden kann, ebenso wie bei den Begegnungen von ♂♂ und ♀♀.

Ferner könnte die Schnabelfarbe ein der Artisolierung dienender Mechanismus sein, wie das z. B. SMITH (1966) für den Augen/Kopfkontrast (Farbe der Iris und des Lidrandes) bei einigen nordamerikanischen Großmäwenarten nachgewiesen hat. Erwähnt seien noch die Untersuchungen von LIND (1965) an einem Vertreter der den Lariden systematisch nahestehenden Limikolen. LIND testete die Jungen des rotschnäbeligen Austernfischers (*Haematopus ostralegus*) mit roten, weißen und schwarzen Schnabelattrappen. Die jungen Austernfischer zogen die roten Attrappen den schwarzen mit großem Abstand vor, die weißen erhielten noch weniger Reaktionen.

Fassen wir alle hier dargelegten Untersuchungsergebnisse über die Farbbevorzugung von Küken der verschiedenen Laridenarten zusammen, so müssen wir feststellen, daß eine besonders gute reizauslösende Wirkung der blauen und roten Schnabelfarbe unverkennbar ist, gleichgültig, ob der Schnabel der Altvögel der eigenen Art nun rot, grün oder schwarz gefärbt ist. Es konnte außerdem nachgewiesen werden, daß die Reizwirkung durch bestimmte markante Zeichnungsmuster (Schnabelfleck) infolge der besseren Kontrastwirkung maximal erhöht wird. Die Küken reagierten mit unterschiedlicher Intensität jedoch auch auf alle übrigen Farben.

Es entsteht daher die Frage, ob die Farbe des Schnabels bzw. des Schnabelflekes der Elternvögel wirklich als ein durch Selektion entstandener Reizauslöser für das Futterbetteln der Küken anzusehen ist, oder ob die Küken sich in der phylogenetischen Entwicklung in ihrer Pickreaktion der elterlichen Schnabelfarbe mehr oder weniger gut angepaßt haben bzw. sich noch im Prozeß der Anpassung befinden. Es ist wahrscheinlicher, daß die Funktion der leuchtenden Schnabelfarbe adulter Lariden unter anderem in deren Balz- und Territorialverhalten oder als artisolierender Faktor zu suchen ist und dadurch bei vielen Arten auch dem Bettelverhalten der Jungen mehr oder weniger zufällig zugute kommt. Während blau als natürliche Schnabelfarbe überhaupt nicht auftritt, besitzt ein großer Teil der betreffenden Spezies mehr oder weniger intensiv rot gefärbte Schnäbel. Die Pickreaktion der Küken wird im Attrappenversuch zwar durch rote Schnabelzeichnungen gesteigert, aber auch die übrigen reizauslösenden und nicht artspezifischen Komponenten des Mäwenkopfes reichen völlig aus, um einen normalen Fütterungsablauf zu gewährleisten. Beim hungrigen Küken ist von vornherein eine hohe Pickbereitschaft vorhanden, und da der Schnabel des hudernden Altvogels in seiner nächsten Umgebung ohnehin der auffälligste schmale und bewegliche Gegenstand ist, pickt es eben an ihn, ohne daß spezifische Merkmale nötig sind, welche die Aufmerksamkeit des Kükens erst auf den elterlichen Schnabel lenken und das Picken richten müssen. Andererseits ist auch die Fütterungsbereitschaft der Eltern nach dem Schlüpfen der Jungen sehr stark, so daß die Altvögel nicht erst durch optimale Pickreaktionen zum Hervorwürgen der Nahrung aktiviert zu werden brauchen. Die Küken picken anfangs ohnehin nur schwach und nicht immer präzise gerichtet nach dem Elternschnabel. Daraufhin und gelegentlich auch ohne dieses Futterbetteln würgt der Altvogel Futter hervor und hält es den Küken, wenn sie es nicht gleich aufnehmen, geduldig vor. Es erscheint aber fraglich, ob unter diesen Bedingungen in der phylogenetischen Entwicklung die Herausbildung einer roten Schnabelzeichnung durch Selektion stattfinden kann. Im fortgeschrittenen Alter

verlieren — wie bereits geschildert — die Kennreize der Eltern durch Lernvorgänge der Jungen ohnehin stark an Bedeutung.

Daß die Schnabelfärbung nicht optimal der natürlichen Reizsituation des Kükens angepaßt sein muß, um die Erhaltung der Art zu sichern, beweisen u. a. die schwarzschnäbeligen Rußseeschwalben, deren Küken rot bevorzugen, und unsere grünschnäbelige Sturmmöwe, deren Küken ebenfalls blau und rot bei weitem am besten beantworten.

Auch die erfolgreichen Aufzuchtversuche einiger rotschnäbeliger Arten (Silber-, Lach- und Schwarzkopfmöwen), denen am ehesten eine gewisse Rotbevorzugung angeboren sein könnte, durch Sturmmöwen sprechen gegen eine spezifische Bedeutung der elterlichen Schnabel- wie Kopffarbe in dieser Beziehung, und das gleiche gilt auch für die Färbung des Kopfes.

Die Auslösereize für das Futterbetteln bei den *Stercorariidae* (Raubmöwen), welche die geringste farbliche Reizwirkung des Kopf-Schnabelkomplexes zeigen, wurden noch nicht experimentell untersucht. Bei den meisten Raubmöwen sind Kopf und Schnabel ohne besondere Kontraste fast einfarbig braun bis schwarzbraun. Das Fütterungsverhalten, das YOUNG (1963) für die Skua (*Stercorarius skua*) und ANDERSEN (1971) für die Falkenraubmöwe (*Stercorarius longicaudus*) beschrieben, entspricht demjenigen der anderen Möwen. AHLQUIST (1937) berichtet allerdings von der Schmarotzerraubmöwe (*Stercorarius parasiticus*), daß sie beim Futterbetteln Kopf und Schnabel auf den Boden richtet.

Man darf deshalb annehmen, daß die Schnabelfarbe der Möwen nicht direkt mit der reizauslösenden Situation für das Futterbetteln korreliert, sondern daß sie in vielen Fällen rein zufällig mit einer der reizstärksten Farben — nämlich rot — übereinstimmt, und daß sich im Laufe der phylogenetischen Entwicklung eine relativ gute Reaktion auf die arteigene Schnabelfarbe (und mit Einschränkungen auf die Kopffarbe) herausgebildet hat. So ließe sich auch die Tatsache erklären, daß die weißköpfigen Sturmmöwen schwarze Schnabel- oder Kopfattappen viel schlechter beantworten als blaue oder rote, und einen schwarzen Kopf dem weißen arteigenen nicht vorziehen, während die schwarzköpfigen Aztekenmöwen nach HAILMAN das arteigene Modell mit schwarzem Kopf drei bis viermal öfter anpicken als weiße Modelle der Köpfe von Silber- und Delawarenmöwen. Bei der Lachmöwe konnte dagegen keine Bevorzugung des arteigenen dunklen vor einem weißen Kopfmodell festgestellt werden.

Nicht ganz so zufällig scheint sich hingegen die rote Färbung der Schnabelkammern von *Rissa tridactyla* und *Larus melanocephalus* herausgebildet zu haben. Jedenfalls ist es auffallend, daß gerade diese beiden Arten mit dem bereits beschriebenen abweichenden Fütterungsverhalten leuchtend rote Schnabelkammern besitzen. Der roten Färbung des Schnabelinnern kommt bei diesen Arten mit Sicherheit eine Signalfunktion zu:

Nachdem die Altmöwen durch das Picken der Jungen stimuliert, den Schnabel geöffnet haben, muß die Aufmerksamkeit der Küken auf den Schlund und damit die Nahrung gelenkt werden (vgl. Kap. 3.4.). Ein derartiges Verhalten war bisher nur von der nordatlantischen Dreizehenmöwe bekannt, doch dürfen wir es auch bei der ihr nahe verwandten nordpazifischen Klippenmöwe (*Rissa brevirostris*) vermuten. Es wäre interessant zu erfahren, ob eventuell noch bei weiteren weniger bekannten Arten eine rot gefärbte Schnabelkammer zusammen mit dem beschriebenen Fütterungsverhalten auftritt.¹ Parallelen finden sich ja in großer Zahl

¹ Das für die Schwarzkopfmöwe beschriebene Fütterungsverhalten wurde kürzlich auch bei der Dünnschnabelmöwe (*Larus genei*) festgestellt (ISENMANN, P.: Contribution à l'étude de la biologie de la reproduction et de l'éthoécologie du Goéland railleur, *Larus genei*. Ardea 64, 1976, 48–61)

bei vielen Nesthockern, wo umgekehrt die leuchtende Rachenfarbe der Jungen Auslöser und zugleich richtender Reiz für das Stopfen durch die Eltern ist.

Auch die weißen Flecken am Schnabel von *Creagus furcatus* besitzen mit Sicherheit Signalfunktion für das Futterbetteln der Jungen. Diese auf den Galápagos-Inseln brütende Schwalbenschwanzmöwe hat eine nächtliche Lebensweise angenommen und füttert auch ihre Jungen nachts. Die grauweiße Spitze ihres sonst dunklen Schnabels lenkt dabei das Picken der Jungen, während der weiße Fleck an der Schnabelbasis (der Kopf ist ebenfalls dunkel) dem Küken die Lage und Position des Kopfes anzeigt (HAILMAN 1974 c). Auch NELSON (1968) ist der Meinung, daß der Kontrast des weißen Schnabelfleckes an der Schnabelbasis eine direkte Funktion für das Betteln und Füttern der Jungen haben dürfte. Das Fütterungsverhalten der Schwalbenschwanzmöwe entspricht sonst dem der anderen Möwenarten, B. K. und D. W. SNOW (1968) weisen noch darauf hin, daß die Küken von *Creagus furcatus* auch an den roten Augenring der Eltern picken, oder – wenn diese den Schnabel öffnen – an ihrer roten Zunge ziehen. Die Rotbevorzugung tritt also auch bei dieser Art, die sich ziemlich stark von den übrigen Möwen unterscheidet, in Erscheinung.

Eine Parallele finden wir bei der Graumöwe (*Larus modestus*), die in den Wüsten der südamerikanischen Pazifikküste brütet und ihre Jungen ebenfalls hauptsächlich in der Dämmerung füttert. Der schwarze Schnabel der Graumöwe kontrastiert im Dunkeln stark mit dem weißen Vorderkopf des sonst dunkelgrauen Gefieders und bildet so nachts eine leicht sichtbare Zielscheibe für die Pickreaktionen der Küken, die nach typischer Möwenart gefüttert wurden (HOWELL, ARAYA u. MILLIE 1974).

Eine andere recht stark von den *Larus*-Arten abweichende Art, die Schwalbenmöwe (*Xema sabini*), füttert ihre Jungen ebenfalls typisch larid (BROWN, BLURTON, JONES u. HUSSEL 1967). Die Verfasser betonen, daß die Küken nicht auf die gelbe Spitze des Schnabels selbst, sondern auf die Trennlinie zwischen dem schwarzen Schnabel und der gelben Spitze picken, und zwar oft sehr stark gerichtet. Die Spitze diene ebenso wie der rote Fleck am Silbermöwenschnabel als „aiming mark“. Die Verfasser weisen aber auch darauf hin, daß das Picken gar nicht immer nötig ist, sondern daß die Eltern auch von allein Futter auswürgen und den Jungen vorhalten.

Da die Nahrung in der Regel bei den Möwen weder blau noch intensiv rot gefärbt ist, kann die angeborene Bevorzugung dieser Farben nicht mit der Futter-suche korrelieren, so wie das wahrscheinlich bei jungen Anatiden der Fall ist. KEAR (1964) testete Gössel und Entenküken verschiedener Arten auf die 6 Farben rot, orange, gelb, grün, blaugrün und blau. Danach bevorzugten folgende Arten eindeutig die grüne Farbe: Feldgänse der Gattung *Anser*, Meergänse der Gattung *Branta* (*B. canadensis*, *B. bernicla*, *B. ruficollis*), Höckerschwan (*Cygnus olor*), Nilgans (*Alopochen aegypticus*), Magellangans (*Chloephaga picta*), Stockente (*Anas platyrhynchos*), Brautente (*Aix sponsa*), Moschusente (*Cairina moschata*), Hartlaubente (*Cairina hartlaubi*) und Kolbenente (*Netta rufina*). Die Rotkopfente (*Aythya americana*) bevorzugte gelb. Alle Arten sind in erster Linie Pflanzenfresser oder nehmen Wasserinsekten von grünen Pflanzen auf. Doch kann die Ursache für die Grünbevorzugung der Enten und die Rotbevorzugung der Möwen nach KEAR auch in einer unterschiedlichen Empfindlichkeit der Augen begründet sein (je nachdem, welche Farbe ihnen am leuchtendsten und hellsten erscheint).

Obwohl die Grünbevorzugung der Entenvögel recht einheitlich ist, variiert die weitere Reihenfolge der Farben bei den einzelnen Arten ziemlich stark. So meiden Feldgänse rot und orange, während diese Farben bei einigen Meeresgänsen an zweiter Stelle stehen, dafür meiden Meeresgänse blaugrün und blau, *Branta rufi-*

collis auch orange, ebenso wie *Cygnus olor*. Bei den übrigen Arten rangiert blau, rot oder orange an letzter Stelle. Dabei muß jedoch berücksichtigt werden, daß die Freßgewohnheiten der Entenvögel recht unterschiedlich sind.

Die von DAVIES (1961) untersuchten Spaltfußgänse (*Anseranas semipalmata*) vernachlässigten ebenfalls rot und blau und zogen diesen Farben zitronengelb und gelbgrün vor.

Die Rallen *Fulica atra* (Bleßralle) und *Gallinula chloropus* (Teichralle) bevorzugen dagegen nach KEAR (1966) wieder rot. Von der Bleßralle wurden gelb und blau am schlechtesten beantwortet, von der Teichralle blau und blaugrün. Hierzu sei bemerkt, daß die Teichralle ein rotes frontales Kopfschild besitzt, die Bleßralle dagegen ein weißes. Die amerikanische Art *Fulica americana* ist allerdings hinsichtlich der Färbung des Kopfschildes dimorph, es kommen weiße und mahagonirote Schilde vor. Nach KEAR hat die Farbbevorzugung in evolutionärer Hinsicht anscheinend stärker konservativen Charakter als die Schnabelfarbe.

Während WEIDMANN (1965), der ebenfalls *Fulica* und *Gallinula* testete, bei der Teichralle zu ähnlichen Ergebnissen kam, ergaben sich bei der Bleßralle insofern Differenzen zu KEARS Ergebnissen, als er eine sehr starke Gelbbevorzugung feststellte und rot erst den dritten Platz hinter weiß einnahm!

Für das Problem des Auslösemechanismus des Futterbettelns junger Sturmmöwen (bzw. der Möwenküken überhaupt) ergeben sich folgende Schlußfolgerungen: An unerfahrenen Küken ist die Reaktion des Bettelpickens auch durch stark schematisierte Attrappen auslösbar. Die natürlichen Reize lassen sich im Attrappenversuch übertreiben („übernormale Reize“) und summieren (Reizsummenregel). Die einzelnen Merkmale des auslösenden Reizes, der in solchen Fällen nach TINBERGEN besser Kennreiz (sign stimulus) anstatt Schlüsselreiz genannt werden sollte (SCHLEIDT 1962), können sich untereinander vertreten. Beispielsweise wird durch das Vorhandensein eines wirksamen Kontrastfleckes am Schnabel dessen erforderliche Mindestlänge stark herabgesetzt und praktisch bedeutungslos. Andererseits wird das Picken auch ohne das Vorhandensein eines besonderen Fleckes oder einer effektiven Färbung ausgelöst, wenn das Schnabelschema eine optimal wirksame Form, Stellung und Bewegung aufweisen kann. Durch Kombination aller dieser Merkmale des Kennreizes wird dessen Wirksamkeit gesteigert. Auf Grund dieser Kriterien dürfen wir den von SCHLEIDT (1962) weiter differenzierten AAM-Begriff auch für das Futterbetteln junger unerfahrener Möwen verwenden und einen echten „Angeborenen Auslösemechanismus“ (AAM) annehmen. Als Gerüst dieses AAM, der das Futterbetteln der ganz jungen Küken auslöst, bleibt lediglich ein in einer bestimmten Position zum Kopf des Kükens gehaltener, schmaler, bewegter und mit dem Hintergrund kontrastierender Gegenstand übrig. Alle anderen Merkmale des als Kennreiz fungierenden Möwenkopfes, wie Schnabellänge und -höhe, Farbe, Kontrastflecken usw. dienen nur der Reizverstärkung und z. T. auch dem besseren Richten der ausgelösten Reaktionen.

Im Verlaufe der Jugendentwicklung des Kükens wird die Selektivität des Auslösemechanismus (AM) immer mehr erhöht, da das Grundgerüst des AAM immer stärker von erlernten und im Gedächtnis gespeicherten Elementen überlagert wird. Schon nach Tagen werden die „Pickreaktionen“ von Attrappen nur noch unvollkommen ausgelöst, weil die Küken infolge des ständigen „Versuch und Irrtum“ – Lernens den echten Möwenkopf oder bei den Experimenten die Pinzette des Pflegers sehr bald als alleinige Nahrungsspender erkennen. Der AAM wurde also durch Erfahrung ergänzt. Einen solchen erweiterten AAM nennt SCHLEIDT EAAM („durch Erfahrung ergänzter AAM“).

Während der weiteren Entwicklung der Küken kommen immer neue erlernte Merkmale hinzu und der AM wird ständig selektiver. Bald betteln die Jungen in

der Regel nur noch ihre Eltern an und lernen auch, daß Elternvögel, die nach längerer Abwesenheit ins Revier zurückkehren, mit ziemlicher Sicherheit Futter spenden.

So wird eine zurückkehrende Möwe besonders „stürmisch“ empfangen, während die andere im Revier verbliebene viel weniger intensiv angebettelt wurde.

Das angeborene Element des ganzen Fütterungsvorganges, nämlich die Pickreaktion auf ein einfaches Reizschema tritt völlig in den Hintergrund. An seine Stelle tritt nunmehr als optimale Anpassung an die Situation in einer großen Möwenkolonie, mit ihren negativen Begleiterscheinungen wie Nahrungsraub usw. ein „Erworbener Auslösemechanismus“ (EAM). Die Kennzeichen eines EAM sind nach SCHLEIDT vom Individuum in seiner Ontogenese erworbene und im Gedächtnis gespeicherte Merkmale. Die Auslösung der Reaktion wird nicht mehr über den AAM vollzogen. Spätestens zu diesem Zeitpunkt dürfte auch die elterliche Schnabelfarbe für das Futterbetteln der Jungen ohnehin völlig bedeutungslos geworden sein.

Die sinnesphysiologischen Ursachen der Bevorzugung bestimmter Farben durch Vögel wurden schon öfter experimentell untersucht, ohne daß bis jetzt eine allgemein gültige Antwort auf diese Frage gegeben werden konnte (HAILMAN 1964 b, 1967; MAYR 1970; PEIPONEN 1959; SCHILDMACHER 1963).

Als Ursache für das Zustandekommen der Bevorzugung einer oder mehrerer Farben wird von einigen Autoren die Filtertheorie der Ölkugeln, der Retinazäpfchen des Auges, genannt. Die Leuchtkraft der Schnabelfarbe und damit die Pickrate der Küken ist somit nach HAILMAN proportional dem Verhältnis der Durchlässigkeit der Öltröpfchen. Hieraus läßt sich rechnerisch eine parabelähnliche Kurve ermitteln, die tatsächlich ungefähr mit den Verhaltensdaten übereinstimmt. Daß die Möwenküken die langen und kurzen Wellen des sichtbaren Lichtes, also den roten und blauen Bereich bevorzugen, wäre nach den Feststellungen HAILMANS also physiologisch bedingt.

WEIDMANN (1961) vermutet, daß blau 13 von den Möwen als eine Art dunkles Rot gesehen wird, blau 16 aber nicht, weshalb es schlechter als blau 13 beantwortet wird. Diese Beobachtung konnte auch an Sturmmöwen bestätigt werden, allerdings war der Unterschied zwischen blau 13 und blau 16 nicht signifikant. WEIDMANN hält es jedoch für unmöglich, zu entscheiden, ob das Rot am Schnabel der meisten Lariden eine Anpassung an die angeborene Farbbevorzugung der Jungen ist, oder umgekehrt, da bisher viel zu wenige Lariden-Arten untersucht worden sind. Ergänzend sei noch auf die Experimente einiger Autoren zum Farbempfinden und -bevorzugen anderer Vogelarten hingewiesen. Nach PEIPONEN (1959) entspricht das den Vögeln sichtbare Spektrum etwa dem für Menschen sichtbaren. Bei den verschiedensten Vogelarten (Rotkehlchen, Blaukehlchen, Schafstelze, Kohlmeise, Blaumeise, einigen Finkenarten, Dohle, Rabenkrähe, Buntspecht, Sittiche u. a.) wurde ein gutes Farbempfinden und zum Teil sogar Differenzierungsvermögen innerhalb einer Farbe festgestellt (RENSCH 1958, DÜCKER 1963, PEIPONEN 1963, SCHILDMACHER 1963, TIGGES 1963). Bei fast allen diesen Arten wurde ein spontanes Bevorzugen der artigen Farben gefunden und dazu eine dem Durchlässigkeitsvermögen entsprechende Zusammensetzung der Ölkugeln in den Zäpfchen. SCHILDMACHER (1963) stellte dagegen bei Rotkehlchen, Kohl- und Blaumeisen eine Gelbbevorzugung (der hellsten Spektralfarbe also) fest, wenn die Vögel zwischen Käfigen wählen konnten, die farbigem Licht ausgesetzt waren. Blau wurde nur ungern gewählt.

DÜCKER (1963) hält es für denkbar, daß die artigene Farbe einen besonderen Signalwert als angeborener Auslöser hat, sagt aber bezüglich der Ölkugeln: „Wie sich die Filterwirkung physiologisch auf die Sehsubstanz der Vögel auswirkt, ist

bisher unbekannt. „Nach DÜCKER (1970) bevorzugen Vögel arteigene Farben gegenüber artfremden auch dann, wenn es sich nicht um die Erkennung der Art handelt. In DÜCKERS Simultan-Vierfach-Wahlversuchen mit farbigen Futterkästchen bevorzugten z. B. Stieglitze vor allem gelb und rot und Feuerweber-♂♂ die ihnen eigene rote Farbe. Nach Injektion von weiblichen Hormonen verlor rot seinen Reizwert und die Weber-♂♂ verhielten sich wie ihre andersfarbigen ♀♀. Bei Arten ohne Geschlechtsdimorphismus (Stieglitz) reagierten ♂♂ und ♀♀ gleich. DÜCKER nimmt an, daß die bei manchen Arten zu beobachtende spontane Bevorzugung mehrerer kennzeichnender Artfarben wohl dadurch bedingt ist, daß im Laufe der Stammesgeschichte eine natürliche Auslese diese für die Arterhaltung vorteilhafte Eigenschaft gefördert hat.

Die starke Reizwirkung der blauen Farbe auf Möwen kann im Gegensatz zu diesen Vogelarten jedoch nicht mit einer Bevorzugung arteigener Farben erklärt werden, weil keine Möwenart irgendwelche intensiv blau gefärbten Körperteile besitzt. Die Rotbevorzugung könnte man bei etwa 75% aller Arten mit einer Spontan tendenz für arteigene Farben erklären (Schnabel, teils auch Füße und Augenpartien mehr oder weniger rot) und müßte die Möglichkeit einschließen, daß die übrigen 12 Arten in Anpassung an andere Umweltbedingungen aus rotschnäbeligen Formen hervorgegangen sind, sich in ihrer Farbbevorzugung aber noch nicht der neuen Situation angepaßt haben. (Manche der 12 nicht rotschnäbeligen Arten besitzen Rotfärbungen am Lidrand, in der Schnabelkammer oder an den Füßen, z. B. *Rissa*, *Rhodostethia*, *Creagus*, *Larus saundersi*, *bulleri* und *canus*).

Wahrscheinlich erscheinen aber unabhängig von diesen Erwägungen außerdem beide Farben den Möwen besonders auffällig und werden schon aus diesem Grunde den anderen spontan vorgezogen (so erfreute sich auch stets der sich bewegende Druckknopf meines Kugelschreibers wegen seines Glanzes großer „Beliebtheit“ bei den Möwenküken).

Um die ursächlichen Zusammenhänge der Farbbevorzugung der Möwenküken weiter zu erkunden, wäre das Ausdehnen entsprechender Tests auf andere Möwenarten wichtig. Dabei wären besonders solche Arten zu untersuchen, die ihrer exponierten taxonomischen Stellung wegen interessant erscheinen, oder abweichende Schnabelfärbungen aufweisen, z. B. Raubmöwen, *Pagophila eburnea*, *Larus scoresbii*, *ichthyaetus*, *philadelphia*, *saundersi*, *bulleri*, *Rhodostethia rosea*, *Xema sabini*, *Creagus furcatus* oder beide *Rissa*-Arten.

5. Zusammenfassung

Um den Angeborenen Auslösemechanismus (AAM) des Futterbettelns und die Farbbevorzugung junger Sturmmöwen (*Larus canus*) zu analysieren, wurden eine Anzahl Versuchsreihen mit Kopfattappen (Pappmodelle) durchgeführt. Dabei ergab sich für ein optimal wirksames reizauslösendes Schema folgendes Bild: Das Schema muß einen relativ schmalen abwärts gerichteten Fortsatz besitzen, der vor dem Schnabel des Kükens bewegt wird. Eine hohe Kontrastwirkung der einzelnen Merkmale und die Farben blau und rot vermögen die Reizwirkung des Schemas maximal zu steigern und einen „übernormalen“ Reiz hervorzurufen.

In der Natur werden nie alle optimal wirksamen Merkmale gleichzeitig am Möwenkopf vorgefunden und gerade die Schnabelfärbung variiert sehr stark und stimmt oft nicht mit der wirksamsten überein. Die Schnabelfarbe stellt wahrscheinlich einen Kompromiß zwischen mehreren an sie gestellten Anforderungen dar. Auf Grund verschiedener Beobachtungen wird gefolgert, daß die rote Färbung bzw. der rote Fleck am Schnabel vieler Möwenarten nicht primär als angeborener Auslöser für das Futterbetteln der Küken verantwort-

lich ist, sondern daß diese Merkmale lediglich als Reizverstärker wirken und das Picken auf den Schnabel zu richten helfen. Es erscheint fraglich, daß sich die betreffenden Farbmerkmale selektiv in Anpassung an den AAM des Futterbettelns der Möwenküken entwickelt haben.

Um die geringe Bedeutung der elterlichen Schnabelfarbe für das Futterbetteln auch in der Natur nachzuweisen, wurden Aufzuchtversuche von Silber-, Lach- und Schwarzkopfmöwen (Arten mit roter Schnabelzeichnung) durch Sturmmöwen durchgeführt. Es konnte gezeigt werden, daß die artfremden Küken auch bei grünschnäbeligen Sturmmöwen normal bettelten und die Aufzucht ohne Komplikationen vonstatten ging.

Bei der Schwarzkopfmöwe (*Larus melanocephalus*) konnte ein vom normalen Fütterungsmodus der Möwen abweichendes Verhalten festgestellt werden, wie es bisher nur von *Rissa tridactyla* bekannt war. Es wird die Meinung vertreten, daß bei diesen beiden Möwenarten die leuchtend rote Färbung der inneren Schnabelkammer mit dem besonderen Fütterungsverhalten korreliert und Signalwert hat. In der speziellen Fütterungsweise dieser Art wiederum wird eine Anpassung an die Brutbiologie der Schwarzkopfmöwen vermutet.

Die Ergebnisse der Attrappenversuche an Sturmmöwen werden mit den Versuchsergebnissen anderer Autoren an verschiedenen meist rotschnäbeligen Laridenarten verglichen. Dabei konnte – soweit direkte Vergleiche auf Grund ähnlicher Methodik möglich waren – eine weitgehende Übereinstimmung festgestellt werden.

Kleinere Unterschiede erwiesen sich als kaum vergleichbar, da sie meistens nicht signifikant und wohl oft zufallsbedingt waren.

Eigene vergleichende Tests an Silber-, Lach- und Sturmmöwen ergaben ebenfalls fast die gleiche Reaktion aller 3 Arten auf die einzelnen Farben.

Außer bei den nicht artspezifischen Merkmalen eines Möwenkopfes wurden auch in der Farbbevorzugung Parallelen zu den von anderen Autoren getesteten Arten (Aztekenmöwe, Franklins Möwe) festgestellt. Allgemein wurde rot anderen Farben vorgezogen, doch fehlen bei mehreren Arten Tests auf das noch wirksamere Blau.

Vergleiche werden auch zu den bisher vorliegenden Untersuchungen über die Farbwahl bei Seeschwalben, Entenvögeln und Rallen gezogen, bei denen die Farbbevorzugung teilweise andere Ursachen hat.

Der Auslösemechanismus des Futterbettelns wird in der Ontogenese des Kükens analysiert und festgestellt, daß er sich von einem nur ganz kurze Zeit wirksamen echten AAM über einen durch Erfahrung ergänzten AAM (EAAM) schließlich zu einem Erworbenen Auslösemechanismus (EAM) entwickelt.

D a n k s a g u n g

Für zahlreiche Anregungen und Hinweise bin ich Herrn Prof. Dr. G. TEMBRÖCK zu besonderem Dank verpflichtet.

S c h r i f t t u m

- AHLQVIST, H. (1937): Psychologische Beobachtungen an einigen Jungvögeln der Gattungen *Stercorarius*, *Larus* und *Sterna*. Acta Soc. Fauna Flora Fenn. **60**, 162–178.
- ALEXANDER, W. B. (1959): Die Vögel der Meere. Hamburg-Berlin.
- ANDERSSON, A. (1971): Breeding Behaviour of the Long-tailed Skua *Stercorarius longicaudus* (Vieillot). Ornis Scand. **2**, 35–54.
- BAGGERMAN, B., BAERENDS, G. P., HEIKENS, H. S., and MOOK, J. H. (1956): Observations on the behaviour of the Black Tern, *Chlidonias n. niger* (L.), in the breeding area. Ardea **44**, 1–71.
- BATESON, P. P. G., and PLOWRIGHT, R. C. (1959): Some aspects of the reproductive behaviour of the Ivory Gull. Ibid. **47**, 157–176.

- BERGMAN, G. (1953): Verhalten und Biologie der Raubseeschwalbe (*Hydroprogne tschegrava*). Acta Zool. Fenn. **77**, 3–50.
- BERNDT, R., u. MEISE, W. (1962): Naturgeschichte der Vögel. Bd. 2. Stuttgart.
- BOETTICHER, H. v. (1958): Die Möwen der Erde und ihre geographische Verbreitung. Falke **5**, 13–17, 48–54.
- BROWN, R. G. B., BLURTON JONES, N. G., and HUSSELL, D. J. T. (1967): The breeding behaviour of Sabine's Gull, *Xema sabini*. Behav. **28**, 110–140.
- COLLIAS, E. C., and COLLIAS, N. E. (1957): The response of chicks of the Franklin's Gull to parental bill-color. Auk **74**, 371–375.
- CULLEN, E. (1957): Adaptations in the Kittiwake to cliff-nesting. Ibis **99**, 275–302.
- CULLEN, J. M. (1962): The pecking response of young Wideawake Terns, *Sterna fuscata*. Ibid. **103** b, 162–173.
- and CULLEN, E. (1962): The pecking response of young Kittiwakes and a Black-headed Gull foster chick. Bird Study **9**, 1–6.
- and ASHMOLE, N. P. (1963): The Black Noddy, *Anous tenuirostris*, on Ascension Island. Part. 2, Behaviour. Ibis **103** b, 423–446.
- DAVIES, S. J. J. F. (1961): The orientation of pecking in very young Magpie Geese, *Anser-anas semipalmata*. Ibid. **103** a, 277–283.
- DAWKINS, R., and IMPEKOVEN, M. (1969): The „peck/no peck decisionmaker“ in the Black-headed Gull. Anim. Behav. **17**, 243–251.
- DÜCKER, G. (1963): Spontane Bevorzugung art eigener Farben bei Vögeln. Z. Tierpsych. **20**, 43–65.
- (1970): Untersuchungen über die hormonale Beeinflussbarkeit der Farbbevorzugung von Feuerwebern (*Euplectes orix franciscanus*). J. Orn. **111**, 19–29.
- EIBL-EIBESFELDT, I. (1966): Ethologie, die Biologie des Verhaltens. In: Handbuch der Biologie. Bd. 2. Frankfurt/M.
- ERHARD, H. (1924): Messende Untersuchungen über den Farbensinn der Vögel. Zool. Jahrb., Allg. Zool. Physiol., **41**, 489–552.
- EVENS, R. M. (1970): Parental Recognition and the „Mew Call“ in Black-billed Gulls (*Larus bulleri*). Auk **87**, 503–513.
- FOGDEN, M. P. L. (1964): The reproductive behaviour and taxonomy of Hemprich's Gull, *Larus hemprichi*. Ibis **106**, 299–320.
- FORDHAM, R. A. (1963): Individual and social behaviour of the Southern Black-backed Gull. Notornis **10**, 206–232.
- FRANCK, D. (1965): Beobachtungen zum Fütterungsverhalten der Sturmmöwe (*Larus canus*). J. Orn. **106**, 347–349.
- (1966): Möglichkeiten zur vergleichenden Analyse auslösender und richtender Reize mit Hilfe des Attrappenversuchs, ein Vergleich der Successiv- und Simultanmethode. Behav. **27**, 150–159.
- GAVRILOV, E. I., and BORODICHIN, I. F. (1970): Bird ringing in Kazakhstan. The Ring **6**, 38–40.
- GOETHE, F. (1937): Beobachtungen und Untersuchungen zur Biologie der Silbermöwe (*Larus a. argentatus* Pontopp.) auf der Vogelinsel Memmertsand. J. Orn. **85**, 1–119.
- (1955): Beobachtungen bei der Aufzucht junger Silbermöwen. Z. Tierpsych. **12**, 402–433.
- (1956): Die Silbermöwe. Neue Brehm-Bücherei, Bd. **182**. Wittenberg Lutherstadt.
- HAARTMANN, L. v. (1948): Eine Methode zum vergleichenden Studium der optischen Wahrnehmungsfähigkeit höherer Tiere. Behav. **1**, 35–55.
- HAILMAN, J. P. (1961): Why do gull chicks peck at visually contrasting spots? A suggestion concerning social learning of food-discrimination. Americ. Naturalist **95**, 245–247.
- (1962): Pecking of Laughing Gull chicks at models of the parental head. Auk **79**, 89–98.
- (1963): Why is the Galápagos Lava Gull the color of lava? Condor **65**, 528.
- (1964 a): The Ontogeny of an instinct: The pecking response in chicks of the Laughing Gull (*Larus atricilla* L.) and related species. Dissert. Abstracts **25**, 2671.

- HAILMANN, J. P. (1964 b): Coding of the colour preference of the gull chick. *Nature* **204**, 710.
- (1964 c): The Galápagos Swallow-tailed Gull is nocturnal. *Wilson Bull.* **76**, 347–354.
- (1966): Mirror-image color-preferences for background and stimulus-object in the gull chick (*Larus atricilla*). *Experientia* **22**, 257–258.
- (1968): Spectral reflectance of gull's bill: physiological and evolutionary implications for animal communication. *Science* **162**, 139.
- HESS, E. H. (1956): Natural preference of chicks and ducks for objects of different colors. *Psych. Reps.* **2**, 477–483.
- HOWELL, T. R., ARAYA, B., and MILLIE, W. R. (1974): Breeding Biology of the Gray Gull, *Larus modestus*. Univ. Calif. Publ. Zool. **104**, 1–57.
- IMPEKOVEN, M. (1969): Motivationally controlled stimulus preferences in chicks of the Black-headed Gull (*Larus ridibundus* L.). *Anim. Behav.* **17**, 252–270.
- KEAR, J. (1964): Colour preference in young *Anatidae*. *Ibis* **106**, 361–369.
- (1966): The pecking response of young Coots, *Fulica atra*, and Moorhens, *Gallinula chloropus*. *Ibid.* **108**, 118–122.
- KLOPPER, P. H. (1959): Social interactions in discrimination learning with special reference to feeding behaviour in birds. *Behav.* **14**, 282–299.
- KUHLEMANN, P. (1939): Beobachtungen an einer durch Flußseeschwalben (*Sterna h. hirundo* L.) aus vertauschtem Ei erbrüteten und aufgezogenen Silbermöwe (*Larus a. argentatus* Pontopp.). *Z. Tierpsych.* **3**, 75–84.
- LIND, H. (1963): The reproductive behaviour of the Gull-billed Tern, *Sterna nilotica* Gmelin. *Vidensk. Medd. Dansk Naturh. Foren.* **125**, 407–448.
- (1965): Parental feeding in the Oystercatcher (*Haematopus o. ostralegus* (L.)). *Dansk Orn. Foren. Tidsskr.* **59**, 1–31.
- LÖNNBERG, E. (1931): A remarkable Gull from the Gobi Desert. *Ark. Zool.* **23** B, 1–5.
- MAGNUS, D. (1955): Zum Problem der „überoptimalen“ Schlüsselreize. *Verh. Dt. Zool. Ges., Tübingen* **1954**, 317–325.
- MAKATSCH, W. (1968): Beobachtungen an einem Brutplatz der Korallenmöwen (*Larus audouinii*). *J. Orn.* **109**, 43–56.
- MAYR, I. (1970): Über die Ölkugelverteilung in der Retina männlicher und weiblicher Feuerweber (*Euplectes orix franciscanus*). *Ibid.* **111**, 30–37.
- NEHLS, H. W. (1969): Beobachtungen zur Aufzucht einer Schwarzkopfmöwe (*Larus melanocephalus*) durch Sturmmöwen (*Larus canus*) und zum Fütterungs- und Drohverhalten der Schwarzkopfmöwe. *Vogelwarte* **25**, 130–134.
- NELSON, J. B. (1968): Breeding behaviour of the Swallow-tailed Gull in the Galapagos. *Behav.* **30**, 146–174.
- NYSTRÖM, M. (1972): On the Quantification of Pecking Responses in Young Gulls (*Larus argentatus*). *Z. Tierpsych.* **30**, 36–44.
- (1973): Extinction, Disinhibition and Spontaneous Recovery of the Pecking Response in Young Herring Gulls. *Behav.* **45**, 271–281.
- PALUDAN, K. (1952): Contributions to the breeding-biology of *Larus argentatus* and *Larus fuscus*. *Vidensk. Medd. Dansk Naturhist. Foren.* **114**, 1–128.
- (1955): Some behaviour patterns of *Rissa tridactyla*. *Ibid.* **117**, 1–21.
- PEIPONEN, V. A. (1959): Farbensehen bei den Vögeln und die Zapfenölkugeln. *Orn. Fenn.* **36**, 88–94.
- (1963): Experimentelle Untersuchungen über das Farbensehen beim Blaukehlchen, *Luscinia svecica* (L.) und Rotkehlchen, *Erithacus rubecula* (L.). *I. Ann. Zool. Soc. „Vanamo“* **24**, 1–49.
- PETERS, H. M. (1953): Zum Problem des „angeborenen Schemas“. (Nach Versuchen an jungen Silbermöwen). *Psych. Forsch.* **24**, 175–193.
- PFEFFER-HÜLSEMAN, K. v. (1955): Die angeborenen Verhaltensweisen der Sturmmöwen (*Larus c. canus* L.). *Z. Tierpsych.* **12**, 434–451.

- PORTIELJE, A. F. J. (1928): Zur Ethologie bzw. Psychologie der Silbermöwe, *Larus argentatus argentatus* Pont. Ardea **17**, 112–149.
- QUINE, D. A., and CULLEN, J. M. (1964): The pecking response of young Arctic Terns, *Sterna macrura*, and the adaptiveness of the „Releasing Mechanism“. Ibis **106**, 145–173.
- RENSCH, B. (1958): Die Wirksamkeit ästhetischer Faktoren bei Wirbeltieren. Z. Tierpsych. **15**, 447–461.
- SCHILDMACHER, H. (1963): Photoperiodischer Effekt und spektrales Helligkeitsempfinden bei einigen Vogelarten. Biol. Zbl. **82**, 31–44.
- SCHLEIDT, W. (1962): Die historische Entwicklung der Begriffe „Angeborenes auslösendes Schema“ und „Angeborener Auslösemechanismus“ in der Ethologie. Z. Tierpsych. **19**, 697–722.
- SCHÖNERT, C. (1961): Zur Brutbiologie und Ethologie der Zwergseeschwalbe (*Sterna albifrons albifrons* Pallas). In: SCHILDMACHER, H.: Beiträge zur Kenntnis deutscher Vögel. Jena.
- SMITH, N. G. (1966): Evolution of some arctic gulls (*Larus*): an experimental study of isolating mechanism. Orn. Monogr. Nr. **4** (Ref.: J. Orn. **108**, 1967, 505–507).
- SNOW, B. K., and SNOW, D. W. (1968): Behaviour of the Swallow-tailed Gull of the Galápagos. Condor **70**, 252–264.
- TEMBROCK, G. (1956): Tierpsychologie. Wittenberg Lutherstadt.
- (1964): Verhaltensforschung. Jena.
- TIGGES, M. (1963): Muster- und Farbbevorzugung bei Fischen und Vögeln. Z. Tierpsych. **20**, 129–142.
- TINBERGEN, N. (1952): Instinktlehre. Berlin-Hamburg.
- (1958): Die Welt der Silbermöwe. Eine Untersuchung des Sozialverhaltens von Vögeln. Göttingen.
- and PERDECK, A. C. (1950): On the stimulus situation releasing the begging response in the newly hatched Herring Gull chick (*Larus argentatus argentatus* Pont.). Behav. **3**, 1–39.
- WEBER, E. (1956): Grundriß der biologischen Statistik. 2. Aufl. Jena.
- WEIDMANN, U. (1955): Some reproductive activities of the Common Gull, *Larus canus* L. Ardea **43**, 85–132.
- and WEIDMANN, R. (1959): An analysis of the stimulus situation releasing food-begging in the Black-headed Gull. Anim. Behav. **6**, 114.
- (1961): The stimuli eliciting begging in gulls and terns. (Abstract.). Ibid. **9**, 115–116.
- (1965): „Colour preference“ and pecking response in young Moorhens, *Gallinula chloropus*, and Coots, *Fulica atra*. Ibis **107**, 108–110.
- YOUNG, E. C. (1963): Feeding habits of the South Polar Skua, *Catharacta maccormicki*. Ibid. **105**, 301–318.

Tabellen – Anhang

In den nachfolgenden Tabellen ist die Anzahl der von den einzelnen Küken erzielten Reaktionen (pecks) aufgeführt.

Versuch 3.3.1., Serie a:

n	rot	schwarz	blau	weiß	Stand.	gelb	Summe	Mittel
1	29	29	45	15	13	11	142	23,7
2	0	0	10	0	0	10	20	3,3
3	1	5	14	14	10	4	48	8,0
4	20	21	7	13	5	8	74	12,3
5	21	22	25	12	17	10	107	17,8
6	23	23	23	9	12	13	103	17,2
7	22	18	46	26	27	20	159	26,5
8	36	21	52	23	35	28	195	32,5
9	36	42	40	29	27	33	207	34,5
10	43	35	26	31	23	33	191	31,8
Summe	231	216	288	172	169	170	1246	
Mittel	23,1	21,6	28,8	17,2	16,9	17,0	20,8	

Versuch 3.3.1., Serie b:

n	rot 7	schwarz p	blau 13	weiß a	Stand.	gelb 2	Summe	Mittel
1	33	36	58	10	14	25	176	29,3
2	50	12	44	17	6	29	158	26,3
3	19	25	58	22	7	28	159	26,5
4	53	14	21	25	22	6	141	23,5
5	38	37	36	22	20	28	181	30,1
6	26	18	54	30	22	33	183	30,5
7	39	50	69	21	15	33	227	37,8
8	23	41	37	43	6	25	175	29,1
9	27	31	43	17	25	31	174	29,0
10	40	35	30	38	35	41	219	36,5
Summe	348	299	450	245	172	279	1793	
Mittel	34,8	29,9	45,0	24,5	17,2	27,9	29,8	

Versuch 3.3.1., Serie c:

n	rot	schwarz	Summe	Mittel
1	44	28	72	36,0
2	34	21	55	27,5
3	37	30	67	33,5
4	29	31	60	30,0
5	65	21	86	43,0
6	31	29	60	30,0
7	34	22	56	28,0
8	33	26	59	29,5
9	35	28	63	31,5
10	66	26	92	46,0
Summe	408	262	670	
Mittel	40,8	26,2	33,5	

Versuch 3.3.2., Serie a:

n	weiß	grau- weiß	weiß- grau	Stand.	grau	dunkel- grau	schwarz- grau-	schwarz	Summe	Mittel
1	7	21	17	10	22	6	22	24	129	16,1
2	3	5	0	2	14	7	26	11	68	8,5
3	19	29	6	43	2	3	25	9	136	17,5
4	22	3	3	5	5	10	21	24	93	11,6
5	0	20	5	13	5	9	8	0	60	7,5
6	5	20	10	5	10	0	3	0	53	6,6
7	19	4	8	7	0	6	8	23	75	9,4
8	11	18	12	0	0	5	8	15	69	8,6
9	28	2	6	12	11	9	15	26	109	13,6
10	13	17	15	13	1	21	21	15	116	14,5
Summe	127	139	82	110	70	76	157	147	908	
Mittel	12,7	13,9	8,2	11,0	7,0	7,6	15,7	14,7	11,4	

Versuch 3.3.2., Serie b:

n	Kontrast- fleck	normaler Fleck	Summe	Mittel
1	15	14	29	14,5
2	6	8	14	7,0
3	11	26	37	18,5
4	20	6	26	13,0
5	12	4	16	8,0
6	7	16	23	11,5
7	24	4	28	14,0
8	24	3	27	13,5
9	11	5	16	8,0
10	13	5	18	9,0
Summe	143	91	234	
Mittel	14,3	9,1	11,7	

Versuch 3.3.3., Serie a:

n	rot	gelb	blau	schwarz	grau	weiß	Stand.	Summe	Mittel
1	29	30	25	11	5	10	16	126	18,0
2	28	12	20	19	9	12	8	108	15,4
3	35	45	29	9	2	4	13	137	19,6
4	28	33	50	15	8	25	25	184	26,3
5	28	26	22	13	8	33	27	157	22,4
6	29	8	34	27	4	14	18	134	19,1
7	40	10	7	9	11	10	3	90	14,3
8	27	50	17	18	7	7	7	133	19,0
9	24	28	12	6	0	14	19	103	14,7
10	14	30	32	19	4	6	16	121	17,3
Summe	282	272	248	146	58	135	152	1293	
Mittel	28,2	27,2	24,8	14,6	5,8	13,5	15,2	18,5	

Versuch 3.3.3., Serie b:

n	rot 7	rot 8	gelb 2	blau 16	blau 13	schwarz	grau e	weiß a	grün 2	Summe	Mittel
1	21	25	21	14	32	33	14	35	1	196	21,8
2	20	23	17	23	32	14	12	0	4	145	16,1
3	22	27	23	21	14	4	8	0	7	126	14,0
4	23	38	28	18	58	22	6	10	24	227	25,2
5	22	46	26	39	23	10	0	3	21	190	21,1
6	23	43	16	30	17	15	39	7	28	218	24,2
7	29	36	10	35	40	32	17	6	21	226	25,1
8	39	22	27	32	56	16	25	19	28	264	29,3
9	15	15	16	19	20	5	29	10	22	151	16,7
10	35	16	18	19	25	11	20	27	32	203	22,6
Summe	249	291	202	250	317	162	170	117	188	1946	
Mittel	24,9	29,1	20,2	25,0	31,7	16,2	17,0	11,7	18,8	21,6	

Versuch 3.3.3., Serie c:

n	Standard	roter Fleck	roter Schnabel	Summe	Mittel
1	11	35	38	84	28,0
2	24	21	55	100	33,3
3	21	12	14	47	15,7
4	28	34	21	83	27,7
5	20	15	46	81	27,0
6	13	10	45	68	22,7
7	11	22	13	46	15,3
8	29	37	15	81	27,0
9	20	32	18	70	23,3
10	23	23	36	82	27,3
Summe	200	241	301	742	
Mittel	20,0	24,1	30,1	24,7	

Versuch 3.3.4.:

n	grün	gelb	rot	blau	grau	weiß	schwarz	Summe	Mittel
1	31	8	10	24	22	15	14	124	17,7
2	25	20	36	26	14	20	26	167	23,9
3	19	15	33	26	6	30	10	139	19,9
4	20	6	20	15	17	0	0	78	11,1
5	26	19	34	16	12	8	5	120	17,1
6	25	20	2	44	26	0	9	126	18,0
7	3	6	16	32	12	8	13	90	12,9
8	10	3	0	43	3	12	34	105	15,0
9	26	14	15	7	16	13	16	107	15,3
10	36	10	27	39	12	21	12	157	22,4
Summe	221	121	193	272	140	127	139	1213	
Mittel	22,1	12,1	19,3	27,2	14,0	12,7	13,9	17,3	

Versuch 3.3.5.:

n	Standard	rot 7	blau 16	rot 7 + Fleck bl.	blau 16 + Fleck rot 7	blau 16 + roter Doppelfl.	Summe	Mittel
1	7	24	28	41	49	32	181	30,1
2	14	46	34	25	50	46	215	35,8
3	10	33	25	31	26	25	150	25,0
4	16	32	38	25	41	23	175	29,1
5	12	45	37	58	34	34	220	36,6
6	20	31	37	45	38	25	196	32,6
7	4	15	22	27	20	60	148	24,6
8	11	24	23	24	40	38	160	26,6
9	22	26	25	40	28	42	183	30,5
10	28	38	12	69	41	37	225	37,5
Summe	144	314	281	385	367	362	1853	
Mittel	14,4	31,4	28,1	38,5	36,7	36,2	30,9	

Versuch 3.3.6., Serie a:

n	normal mit Fleck	Eiform mit Fleck	Standard	Summe	Mittel
1	46	27	23	96	32,0
2	42	37	40	119	39,7
3	37	34	20	91	30,3
4	19	25	11	55	18,3
5	31	20	6	57	19,0
6	13	28	5	46	15,3
7	25	33	21	79	26,3
8	23	2	24	49	16,3
9	26	12	7	45	15,0
10	31	32	22	85	28,3
Summe	293	250	179	722	
Mittel	29,3	25,0	17,9	24,1	

Versuch 3.3.6., Serie b:

n	Standard m. rot. Fleck	Hahnen- kopf	eiförm. Kopf	Summe	Mittel
1	36	34	27	97	32,3
2	49	45	33	127	42,3
3	33	34	27	94	31,3
4	31	36	32	99	33,0
5	33	27	23	83	27,7
6	54	40	50	144	48,0
7	16	45	23	84	28,0
8	46	46	27	119	39,7
9	5	26	50	81	27,0
10	44	18	38	100	33,3
Summe	347	351	330	1028	
Mittel	34,7	35,1	33,0	34,3	

Versuch 3.3.6., Serie c:

n	Standard	Schnabel + Kopfansatz	Schnabel ohne Kopf	Summe	Mittel
1	34	50	27	111	37,0
2	49	25	33	107	36,3
3	19	37	27	63	21,0
4	31	16	32	79	26,3
5	79	37	23	139	46,3
6	30	37	50	117	39,0
7	22	19	23	64	21,3
8	39	48	27	114	38,0
9	45	20	50	115	38,0
10	38	30	38	106	35,3
<hr/>					
Summe	386	319	325	1030	
<hr/>					
Mittel	38,6	31,9	32,5	34,3	

Versuch 3.3.7.:

n	Fleck hinter dem Auge	Fleck vor dem Auge	Summe	Mittel
1	18	37	55	27,5
2	29	30	59	29,5
3	40	50	90	45,0
4	32	32	64	32,0
5	41	20	61	30,5
6	30	21	51	25,5
7	34	29	63	31,5
8	27	44	71	35,5
9	29	37	66	33,0
10	36	29	65	32,5
<hr/>				
Summe	316	329	645	
<hr/>				
Mittel	31,6	32,9	32,3	

Versuch 3.3.8.:

n	Schnabel/ Kopfschema	Schnabel- schema	Summe	Mittel
1	30	60	90	45,0
2	23	47	70	35,0
3	50	20	70	35,0
4	35	28	63	31,5
5	42	40	82	41,0
6	49	34	83	41,5
7	31	42	73	36,5
8	34	28	62	31,0
9	40	63	103	51,5
10	43	44	87	43,5
Summe	390	406	796	
Mittel	39,0	40,6	39,8	

Versuch 3.3.9., Serie a:

n	Standard	normal hoch und lang	überlang und normal hoch	überlang und überhoch	überlang und schmal	Summe	Mittel
1	22	35	28	18	34	137	27,4
2	36	25	40	30	14	145	29,0
3	45	28	42	25	22	162	32,4
4	15	37	38	22	40	152	30,4
5	27	34	30	24	35	150	30,0
6	28	24	31	24	21	128	25,6
7	10	29	47	13	46	145	29,0
8	34	32	28	33	40	167	33,4
9	51	28	41	8	17	145	29,0
10	34	78	26	6	40	184	36,8
Summe	300	350	351	203	309	1513	
Mittel	30,0	35,0	35,1	20,3	30,9	30,0	

Versuch 3.3.9., Serie b:

n	Schnabel normal lang	Schnabel halblang	Kopf ohne Schnabel	Summe	Mittel
1	49	31	15	95	31,7
2	36	20	18	74	24,7
3	40	47	22	109	36,3
4	43	58	13	114	38,0
5	20	36	16	72	24,0
6	48	30	29	107	35,7
7	30	29	20	79	26,3
8	45	27	22	94	31,3
9	25	25	18	68	22,7
10	27	38	27	92	30,7
<hr/>					
Summe	363	341	200	904	
<hr/>					
Mittel	36,3	34,1	20,0	30,1	

Versuch 3.3.9., Serie c:

n	Schnabel rechteckig u. schmal	Schnabel rechteckig u. breit	Summe	Mittel
1	35	18	53	26,5
2	8	25	33	16,5
3	19	8	27	13,5
4	24	23	47	23,5
5	23	7	30	15,0
6	12	9	21	10,0
7	10	16	26	13,0
8	13	7	20	10,0
9	7	25	32	16,0
10	6	4	10	5,0
<hr/>				
Summe	157	142	299	
<hr/>				
Mittel	15,7	14,2	15,0	

n	Schnabel- spitze rund	Schnabel- spitze spitz	Summe	Mittel
1	11	5	16	8,0
2	7	5	12	6,0
3	19	7	26	13,0
4	4	6	10	5,0
5	20	8	28	14,0
6	10	3	13	6,5
7	10	4	14	7,0
8	6	12	18	9,0
9	4	8	12	6,0
10	14	11	25	12,5
Summe	105	69	174	
Mittel	10,5	6,9	8,7	

Versuch 3.3.10., Serie a:

n	Stab senkrecht	Stab schräg	Stab horizontal	Summe	Mittel
1	25	19	26	70	23,3
2	59	51	34	144	48,0
3	41	48	38	127	42,3
4	32	45	32	109	36,3
5	35	42	24	101	33,7
6	50	25	22	97	32,3
7	43	39	27	109	36,3
8	45	29	20	94	31,3
9	51	41	10	102	34,0
10	67	32	30	192	43,0
Summe	446	371	266	1083	
Mittel	44,6	37,1	26,6	36,1	

Versuch 3.3.10., Serie b:

n	Kopf horizontal	Kopf schräg	Summe	Mittel
1	5	12	17	8,5
2	7	16	23	11,5
3	6	18	24	12,0
4	6	22	28	14,0
5	14	16	30	15,0
6	15	9	24	12,0
7	3	30	33	16,5
8	12	17	29	14,5
9	2	6	8	4,0
10	11	14	25	12,5
Summe	81	160	241	
Mittel	8,1	16,0	12,1	

Versuch 3.3.10., Serie b:

n	Kopf horizontal	Kopf vertikal	Summe	Mittel
1	6	59	65	32,5
2	3	26	29	14,5
3	8	12	20	10,0
4	24	56	80	40,0
5	13	27	40	20,0
6	16	35	51	25,5
7	20	35	55	27,5
8	8	40	48	24,0
9	5	50	55	27,5
10	8	13	21	10,5
Summe	111	353	464	
Mittel	11,1	35,3	23,2	

Versuch 3.3.11.:

n	Standard bewegt	Standard in Ruhe	Summe	Mittel
1	19	29	48	24,0
2	50	12	62	31,0
3	38	29	67	33,5
4	34	15	49	24,5
5	36	10	46	23,0
6	38	9	47	23,5
7	48	18	66	33,0
8	20	3	23	11,5
9	42	7	49	24,5
10	25	1	26	13,0
Summe	350	133	483	
Mittel	35,0	13,3	24,2	

Versuch 3.3.12.:

n	Standard	Präparat	Summe	Mittel
1	33	18	51	25,5
2	46	34	80	40,0
3	26	32	58	29,0
4	16	32	48	24,0
5	22	20	42	21,0
6	28	42	70	35,0
7	25	27	52	26,0
8	32	16	48	24,0
9	18	55	73	36,5
10	26	28	54	27,0
Summe	272	304	576	
Mittel	27,2	30,4	28,8	

Versuch 3.3.13., Serie a:

n	Standard	Standard mit „Futter“	Summe	Mittel
1	15	40	55	27,5
2	19	34	53	26,5
3	10	10	20	10,0
4	26	12	38	19,0
5	29	39	68	34,0
6	35	41	76	38,0
7	25	35	60	30,0
8	18	42	60	30,0
9	51	50	101	50,5
10	43	25	68	34,0
Summe	271	308	579	
Mittel	27,1	30,8	28,9	

Versuch 3.3.13., Serie b:

n	Standard	„würgend“	„speiend“	Summe	Mittel
1	43	11	4	58	19,3
2	18	16	26	60	20,0
3	22	18	35	75	25,0
4	18	38	46	102	34,0
5	7	14	36	57	19,0
6	40	16	24	80	26,6
7	17	34	25	76	25,3
8	17	47	30	94	31,3
9	26	31	35	92	36,6
10	21	33	32	86	28,6
Summe	229	258	293	780	
Mittel	22,9	25,8	29,3	26,0	

Versuch 3.3.14.:

n	weißer Hintergr.			roter Hintergr.			blauer Hintergr.			Summe	Mittel
	grün	rot	blau	grün	rot	blau	grün	rot	blau		
1	22	53	22	13	26	24	4	34	32	230	25,6
2	29	34	35	8	27	31	6	30	20	220	24,4
3	13	35	43	26	19	36	18	18	28	236	26,2
4	32	31	25	6	8	20	23	20	35	200	22,2
5	3	57	34	5	9	47	10	22	35	222	24,7
6	28	31	27	15	19	18	22	28	40	228	25,3
7	8	18	36	6	7	12	2	56	37	182	20,2
8	21	45	38	10	26	40	10	43	24	257	28,6
9	24	27	22	16	36	53	24	48	37	287	31,9
10	14	17	46	26	36	61	12	30	43	285	31,7
<hr/>											
Summe	194	348	328	131	213	342	131	329	331	2347	
<hr/>											
Mittel	19,4	34,8	32,8	13,1	21,3	34,2	13,1	32,9	33,1	26,1	

Versuch 3.3.15., Serie a:

n	Silbermöwe			Sturmmöwe			Lachmöwe			Summe	Mittel			
	grün	gelb	rot	blau	grün	gelb	rot	blau	grün			gelb	rot	blau
1	17	33	26	40	11	44	33	14	17	28	38	40	341	28,4
2	11	25	40	27	21	5	38	63	37	30	42	55	394	32,8
3	7	11	22	19	20	49	32	12	38	22	44	52	328	27,3
4	19	31	25	27	12	23	42	30	16	39	25	30	319	26,6
5	16	13	13	18	10	41	30	28	41	34	35	38	317	26,4
6	7	17	15	24	9	10	16	36	36	33	39	56	298	24,8
7	18	12	26	22	16	20	27	36	1	4	24	21	227	18,9
8	20	25	28	41	32	24	28	51	15	14	7	12	297	24,8
9	15	29	25	38	13	27	43	26	14	7	20	18	275	22,9
10	10	16	33	32	5	17	21	40	5	9	23	16	227	18,9
Summe	140	212	253	288	149	260	310	336	220	220	297	338	3023	251,8
Mittel	14,0	21,2	25,3	28,8	14,9	26,0	31,0	33,6	22,0	22,0	29,7	33,8	25,2	

Versuch 3.3.15., Serie b:

n	Sturmmöwe		Lachmöwe		Summe	Mittel
	schwarz	weiß	schwarz	weiß		
1	1	21	26	23	71	17,8
2	19	1	33	35	88	22,0
3	8	14	15	13	50	12,5
4	13	23	24	36	96	24,0
5	1	8	15	18	42	10,5
6	12	8	19	34	73	18,3
7	24	6	29	16	75	18,8
8	21	23	37	18	99	24,8
9	0	14	13	41	68	17,0
10	0	32	15	28	75	18,8
Summe	99	150	226	262	737	
Mittel	9,9	15,0	22,6	26,2	18,4	

Dr. HANS WOLFGANG NEHLS, Zoologischer Garten Rostock, DDR-2500 Rostock,
Rennbahndamm 21

