

## Postembryonale Entwicklung und Jugendphase des Waldrapps (*Geronticus eremita* (L.))

### Postembryonic development and juvenile phase of the Northern Bald Ibis or Waldrapp Ibis *Geronticus eremita* (L.)

Von Karin Pegoraro und Ellen Thaler

**Key words:** *Geronticus eremita* (L.), Waldrapp Ibis, Northern Bald Ibis, Red-cheeked Ibis, postembryonic development and juvenile phase, sibling rivalry and sibling aggression.

#### Summary

PEGORARO, K. & E. THALER (1993): Postembryonic development and juvenile phase of the Northern Bald Ibis or Waldrapp Ibis *Geronticus eremita* (L.) Ecol. Birds 15: 155-192.

The morphological development is presented in detail, based on twelve hand-reared individuals, with special regard to two most intensively studied birds. Additionally the nesting behaviour was studied in some broods in the field. The development of body mass shows the sigmoid growth curve, also typical for passerines. The Waldrapp Ibis chicks are covered with smokey-grey down feathers. First feather tracts erupt on wings at the age of one week and begin to open at days 14-15.

The Waldrapp Ibises feed their young by regurgitation. At the beginning of the nestling period the parent takes the chick's bill and face in his own bill. Later on the young takes the regurgitated food directly from the base of the parent's opened bill.

For the first time at the age of 13-15 days the hand-reared chicks showed gradual types of fright behaviour as turning away, panting, conflict movements and freezing in the presence of unknown persons. In the following period of «shyness against the foster parent» the feed-avoidance behaviour, which changes to a locomotory play in a later period of the ontogeny, reached a maximum.

At the end of the second week the chicks begin to exercise their wings. Later on they spend increasing periods of time performing flight-movements, their tails turned to the precipice.

To gain results concerning fledgling behaviour above all the juvenile group of 1985 at Alpezenoo Innsbruck was observed. The fledglings keep close contact to their parents a long period after having left nest. Young are fed maximally till the beginning of the following year. After having left nest, in the field to some extent already at the breeding ledges, the young form flocks. Aggressive interactions lead to a rather stable hierarchy in the juvenile group. Attacked by older individuals, the fledglings learn to know their position in the colony. At the end of the first year the young develop an immature courtship behaviour: the maturation process of behaviour patterns of pair formation and pair bonding starts. The chicks show obligatory «sibling aggression», which is correlated to body mass. Older, stronger nestlings attack younger or weak siblings. This behaviour serves to suppress competitive begging and comprises repetitive and quite violent open-billed pecking directed mostly at the head of the sibling. As the bullied chicks are kept from begging, the parents often feed only the dominant young and the runts die of starvation.

#### Zusammenfassung

PEGORARO, K. & E. THALER (1993): Postembryonale Entwicklung und Jugendphase des Waldrapps *Geronticus eremita* (L.) Ökol. Vögel 15: 155-192.

Die körperliche Entwicklung wurde an zwölf, besonders intensiv an zwei handaufgezogenen Vögeln verfolgt. Die Entwicklung der Körpermasse zeigt eine sigmoide Wachstumskurve, wie sie auch für

---

Anschrift der Verfasser:

Dr. Karin Pegoraro und Prof. Dr. Ellen Thaler, Institut für Zoologie, Universität Innsbruck, Technikerstraße 25, A-6020 Innsbruck

Singvögel charakteristisch ist. Die Waldrappküken sind von einem rauchgrauen Neoptilflaum bedeckt. Die Blutkiele durchstoßen ab Ende der ersten Lebenswoche die Haut und beginnen Ende der zweiten Woche aufzubrechen.

Zum Verhaltensstudium konnten zusätzlich mehrere Freilandbruten herangezogen werden.

Die Waldralpe füttern ihre Jungen mit vorverdauter Nahrung. Zu Beginn der Nestlingszeit nimmt der Altvogel Schnabel und Gesicht des Kükens in seinen Schnabel. Später übernimmt der Jungvogel die Nahrungsballen direkt aus der Basis des geöffneten Schnabels des Elterntieres.

Ende der zweiten/Anfang der dritten Lebenswoche zeigen Handaufgezogene erstmals Schreckreaktionen wie Wegbeugen, Hecheln, Konfliktaktionen bis hin zum Einfrieren im Nest gegenüber fremden Personen. Es folgt eine Phase der Handscheu, die auch gegen die Ersatzeltern gerichtet ist. In dieser Periode kann das Konfliktverhalten der Futterabwehr, das sich später zu einem Spiel wandelt, verstärkt beobachtet werden.

Ende der zweiten Lebenswoche kommt es zum ersten Erproben der Flügel. Später werden, mit dem Abgrund zugewandtem Abdomen, heftige Flugübungen ausgeführt.

Das Verhalten flügger Jungvögel wurde besonders 1985 an den Volierenvögeln im Alpenzoo Innsbruck untersucht. Die Jungen halten noch lange nach dem Ausfliegen engen Kontakt zu ihren Eltern. Sie werden längstens bis zum Beginn des folgenden Jahres von den Altvögeln ab und zu gefüttert. Nach dem Verlassen der Nester, im Freiland teilweise bereits an den Brutsimsen, bilden sich Jugendtrupps, in denen es anfangs häufig zu Raufereien kommt, bis eine gewisse Rangordnung etabliert ist. Durch Angriffe älterer Individuen lernen die Flügglinge ihre Stellung in der Kolonie kennen. Gegen Ende des ersten Lebensjahres entwickelt sich eine pubertäre Balz, in der paarbildende und -bindende Verhaltensweisen heranreifen.

Beim Waldrapp tritt eine mit dem Nestlingsgewicht korrelierte obligatorische Nestlingsaggressivität auf. Jüngere und schwächere Küken werden von ihren Nestgeschwistern durch heftige Angriffe, insbesondere durch Schnabelhiebe auf den Hinterkopf, am Betteln gehindert. Es werden dann oft nur die dominanten Jungvögel gefüttert, die Nesthaken fallen dem Hungertod zum Opfer.

## 1. Einleitung

Der Waldrapp, ein Vertreter der Ibis, stellt eine der weltweit meistgefährdeten Vogelarten dar. Bis in das 17. Jahrhundert war er in Mitteleuropa heimisch. Daß die Jungvögel als Leckerbissen galten (GESNER 1557), dürfte sein Verschwinden maßgeblich beeinflußt haben. Doch dasselbe Schicksal ereilt ihn anscheinend in seinem gesamten Verbreitungsgebiet: Die türkische Kolonie von Birecik ist 1989 erloschen. Alle marokkanischen Inlandkolonien sind aufgegeben. Kleine Restvorkommen existieren nur mehr im Mündungsgebiet des Massa an der Atlantikküste, südlich Agadir. Aber auch dort leben weniger als 100 Brutvögel.

Während die Zahl im Freiland rasch abgenommen hat, wird er in zoologischen Gärten erfolgreich gezüchtet. Diese beiden Fakten machten ihn in den letzten Jahrzehnten zu einem beliebten Studienobjekt (z.B. KUMERLOEVE 1958, 1962, 1965, 1967, 1969, 1974, 1984, WACKERNAGEL 1963, 1964, RENCUREL 1974, HIRSCH 1976, 1979a, b, 1980, SCHENKER 1976, 1979, OLIVER et al. 1979, ŞAHIN 1982a, b, 1983a, b, c). Aufbauend auf einem allgemeinen Ethogramm (THALER et al. 1981, PEGORARO & THALER 1985) befaßt sich die vorliegende Arbeit mit der Postembryonalentwicklung des Waldrapps. Eine detaillierte Beschreibung wurde durch Abstimmung von Handaufzucht, Volieren- und Freilandbeobachtungen erreicht. Die Handaufzucht bietet den Vorteil einer weitgehend lückenlosen und für die Versuchsvögel störungsfreien Beobachtung bei geringem technischen Aufwand. Zusätzlich lassen sich an den handzahmen Vögeln Einzelheiten des Verhaltens, die in Freiland und Voliere nur schwer beobachtbar sind, gut verfolgen. Für die Erforschung der Eltern-Kind-

Beziehungen sind Volierenbeobachtungen ideal, weil besonders in diesem Themenbereich die individuelle Kenntnis der Vögel wichtig ist. Die Verfolgung von Einzelschicksalen dient der Klärung von Beziehungen zwischen den Individuen und von Hierarchiestrukturen in Jugendtrupps. Einzelne Fragestellungen machen Beobachtungen aus dem Freiland unumgänglich. So bleiben der elegante Flug und die damit verbundenen wilden Flugspiele dem Beobachter ein unvergeßliches Erlebnis.

## 2. Material und Methode

Die Daten wurden an zwölf handaufgezogenen Waldrappen erhoben. Zwei gemeinsam aufgezogene Individuen (P, S) wurden besonders intensiv beobachtet. Untersuchungen an 38 Jungvögeln, die 1982 bis 1989 von ihren Eltern aufgezogen wurden, runden das Bild ab. Der Vergleich mit Freilandbruten stammt von elf Beobachtungswochen 1984 in Bireçik (SE-Türkei) bzw. 1986, 1989 und 1990 in Marokko. In der Türkei waren zusätzlich zwölf Jungvögel in der Aufzuchtvoliere vorhanden.

Die künstlich erbrüteten Vögel verbrachten die ersten beiden Lebenstage weiterhin im Brutschrank. Sie wurden am dritten Tag in ein Kunstnest, das mit Wollstoff und Küchenpapier, später — um Spreizsitzen bzw. Wachstumsschwierigkeiten zu verhindern — auch mit grobem Heu gefüllt war, umgesetzt. Die Beheizung erfolgte durch eine Heizmatte, die Temperaturregelung auf 35°C durch Unterschieben dicker Lagen von Zeitungspapier. Anfangs stand das Kunstnest vollständig auf der Heizmatte, in der zweiten Lebenswoche wurde der flächenmäßige Anteil sukzessive verringert. So hatten die Jungvögel die Möglichkeit, ihren optimalen Temperaturbereich zu wählen (vgl. THALER 1978). Dadurch erhielten wir auch Hinweise auf die fortschreitende Entwicklung der Thermoregulation. Zur Erhaltung der notwendigen Luftfeuchtigkeit wurden die Papierknäuel am Nestrand mit einer Blumenspritze besprüht.

Die Aufzuchtbedingungen wurden ständig kontrolliert. Die Temperaturmessung erfolgte in der Liege- mulde mit einem Fieberthermometer. Zur Überprüfung der Futtermitteltoleranz wurden der Kot, später auch die Gewölle untersucht. Die Sättigung konnte am Füllungsgrad des Oesophagus und am prallen Bauch (vgl. ARCHIBALD et al. 1980, WITTMANN & RUPPERT 1984) festgestellt werden. Zur Prüfung des Gesamtzustandes zogen wir neben der körperlichen Konstitution das Verhalten, insbesondere die Bettelintensität, heran. Eine Minderung des Wohlbefindens wird durch Ausstoßen eines Unmutslautes angezeigt.

In den ersten Lebenstagen erhielten die Nestlinge ein Gemisch aus zerdrückten Wachsmottenraupen (*Galleria mellonella*) und kleine Heimchen (*Acheta domestica*) ohne Sprungbeine, dem nach und nach zerkleinerte milchjunge Mäuschen, ab der zweiten Lebenswoche leicht behaarte Mäuse- oder Ratten- junge und Mehlkäferlarven (*Tenebrio molitor*), hinzugefügt wurden. Zur Deckung des Kalkbedarfs mengten wir ab dem 3. Lebenstag fein zerriebene Schneckenhäuser bei (s. THALER 1977, 1978, PEGORARO & STABINGER 1992). Das Gemisch wurde für jede Fütterung frisch angerichtet und mit Spucke versetzt. Ab dem 4. Lebenstag fügten wir schrittweise Rinderherz-Quark-Grundgemisch hinzu. Dieses besteht zu 1/3 aus magerem, fein gehacktem Rinderherz und 2/3 Quark. Pro Tag und Vogel wurden fünf Tropfen Multivitaminpräparat (Multibionta) und ein Eßlöffel Babynahrung (Milupa) zugesetzt (vgl. THALER 1977). Erst gegen Ende der Nestlingszeit wurden zerkleinerte Eintagsküken und abgealgte Ratten beigemischt. In der neunten Lebenswoche wurde das Aufzuchtfutter durch die Waldrappdiät des Alpen- zoos ersetzt. Diese besteht aus gehackten Küken und magerem Rindfleisch sowie Quark mit Insekten- schrot. Zum spielerischen Kennenlernen wurden lebende Beutestücke — Gehäuseschnecken, Mehl- käfer (*Tenebrio molitor*) und deren Larven, Junikäfer (*Phylloperla horticola*), Wanderheuschrecken (*Locustaa migratoria*) und Jungmäuse — angeboten. Die Fütterung erfolgte zu Beginn der Nestlingszeit stündlich, später in Abhängigkeit vom Bettelverhalten alle zwei bis drei Stunden. Bei der Fütterungs- technik wurde die Ibis-eigene Fütterung, das Einwürgen vorverdauter Nahrung (vgl. LORENZ 1935) nachgeahmt. Die Jungvögel können zum Schnabelöffnen gebracht werden, wenn man den Schnabel an der Basis zwischen Zeigefinger und Mittelfinger nimmt (vgl. SCHENKER et al. 1980). Die Futtermenge pro Fütterung machten wir von der Bettelintensität der Jungen abhängig. Die Gefahr des Überfütterns besteht nur in den ersten Lebenstagen (THALER 1978). Zur Fütterung verwendeten wir bis zur dritten Lebenswoche eine leicht stumpfe Pinzette, danach einen langstieligen Eislöffel aus Kunststoff.

Tab. 1. Jungvögel im Alpenzoo Innsbruck (1982-1989). JV ... Jungvögel.

Table 1. Waldrapp Ibis chicks at Alpenzoo Innsbruck (1982-1989). JV ... young birds.

Brutsaison	Eltern	Anzahl flügger JV	Horst	Summe flügger JV	Besonderheiten
1982	C/E	2	III	3	
	K/L	1	IV		
1983	A/L	3	II	8	
	C/B	3	III		
1984	K/(E)	2	IV	2	K zieht alleine auf N erst zweijährig
	F/N	1	I		
1985	K/L	1	IV	9	jeweils 1 JV handaufgezogen 1 Flügglings gest.
	F/N	1+1	I		
	A/B	1+1	II		
	C/E	2	III		
1986	K/L	3	IV	4	
	F/R	2	II		
1987	K/L	4	IV	6	
	F/R	2	II		
1988	J <sub>1</sub> /P	2	I	4	Eltern handaufgezogen
	A/N	1	II		
	F/R	1	II		
1989	A/N	1	II	4	
	F/Q	3	II		

Zur Betreuung der beiden flüggen Waldrappe P und S stand eine Außenvoliere mit angeschlossenem Innenraum zur Verfügung. Um sie an adulte Individuen zu gewöhnen, wurde ihnen ein handzahmer Waldrapp zugesellt. Mit drei Monaten erfolgte die Umsiedlung in die Waldrappvoliere.

Das Verhalten der handaufgezogenen Vögel wurde während der ersten drei Lebensmonate täglich, bis zum fünften Monat in zweitägigem, bis zum Ende des ersten Lebensjahres in mehrtägigem Rhythmus protokolliert. Mehrmals täglich wurden zwanzigminütige Protokolle aller erkennbarer Verhaltensweisen erstellt. Zusätzlich erfolgte die Abhandlung einzelner Verhaltensweisen in verschiedenen Protokolltypen, wie Strichlisten, Zeitnehmungen (Stoppuhr der Makre CITIZEN LSW-9101, QD-060), Spielprotokollen und Aktivitätsaufzeichnungen. Erstmals auftretende Verhaltensweisen wurden genau beschrieben. Dieselben Protokolle wurden während acht Jahren an den Volierenvögeln regelmäßig und besonders intensiv an den Freilandpopulationen durchgeführt.

Als optische Hilfsmittel dienten ein Feldstecher Swarovski Habicht 8×56 SL und ein Fernrohr Swarovski 25-40×75 NZ. Die Fotoausrüstung bestand aus einer Nikon F-301 mit Normalobjektiv Nikkor (50 mm f/1,8), einem Zoom (Tamron 80-210 mm f/3,8) und einem Spiegeltele (Tokina TM 500 mm f/8). Diafilme (Ektachrome 64/200 ASA, Fudjichrome 100/400 ASA, Agfachrome 100/1000 ASA) und Farbfilm (Fujicholor 100 ASA) wurden eingesetzt. Verschiedene Bewegungsabläufe wurden mit einer Nikon R 10 Super Zoom sowie einer Canon 514 XL (Objektiv Canon Zoom Lens C-9) in Super-8-Filmen (Kodachrome 40, Peruchrome) festgehalten. Tonbandaufnahmen (NAGRA III der Firma Kudelski mit dynamischem Mikrofon des Typs DP4/X, UHER 4200 Report mit dynamischem Mikrofon UHER M 534-Nierencharakteristik) wurden bis Ende der dritten Lebenswoche täglich, später in Zweitagesabständen durchgeführt.

Der Verlauf der morphologischen Entwicklung wurde bis zum Verlassen des Nestes täglich fotografiert und beschrieben, das Federwachstum mit einem Lineal, jenes der Füße mit Millimeterpapier ermittelt. Um Schnabeldeformationen zu vermeiden, haben wir auf Schnabelmessungen verzichtet (vgl. WITTMANN & RUPPERT 1984). Die Größe der Gewölle wurde mittels Schublehre erfaßt. Ab der 9. Lebenswoche wurden Temperaturmessungen der Hautoberfläche mit einem digitalen Temperaturmeßgerät (5434/416/72) mit zwei verschiedenen dicken Fühlern (Thermometer Probe Typ IT-1) der Firma Bailey Instruments Inc. vorgenommen.

Der erste Lebenstag ist der Tag, an dem die Jungen vollständig schlüpfen.

### 3. Entwicklung der Körpermasse

Die Körpermasse beträgt beim Schlupf zwischen 33 und 52 g (vgl. WACKERNAGEL 1964, WITTMANN & RUPPERT 1984). Der Waldrapp zeigt eine sigmoide Wachstumskurve, wie sie auch für Singvögel typisch ist (vgl. BEZZEL 1977, BEZZEL & PRINZINGER 1990). Eine deutliche Reduktion der Körpermasse, die häufig bei Jungvögeln kurz vor dem Ausfliegen festgestellt werden kann (RICKLEFS 1968, BEZZEL 1977, STINSON 1977, BEZZEL & PRINZINGER 1990), tritt auf. Die Jungen erreichen in der 6. Lebenswoche ein Maximum. Es betrug bei den beiden bestbeobachteten Vögeln P (♀) und S (♂) 1160 bzw. 1228 g. Dies entspricht weitgehend den Ergebnissen (1150-1440 g) von WACKERNAGEL (1964). Ende der 9., Anfang der 10. Woche erreichten sie mit 1125 bzw. 1275 g den Adultwert, den HIRSCH & SCHENKER 1977 für ♂ mit 1370 g, für ♀ mit 1330 g angeben, noch nicht.

### 4. Zeitlicher Entwicklungsverlauf

#### Schlupf

Im Alpenzoo schlüpfen die ersten Jungvögel Ende April/Anfang Mai, etwa einen Monat später als die marokkanischen. In der Türkei lag der Schlupfbeginn Mitte April bis Anfang Mai. Vom Durchbrechen der Schale bis zum vollständigen Befreien von Schalenresten vergehen eineinhalb bis zwei Tage (vgl. WACKERNAGEL 1964,

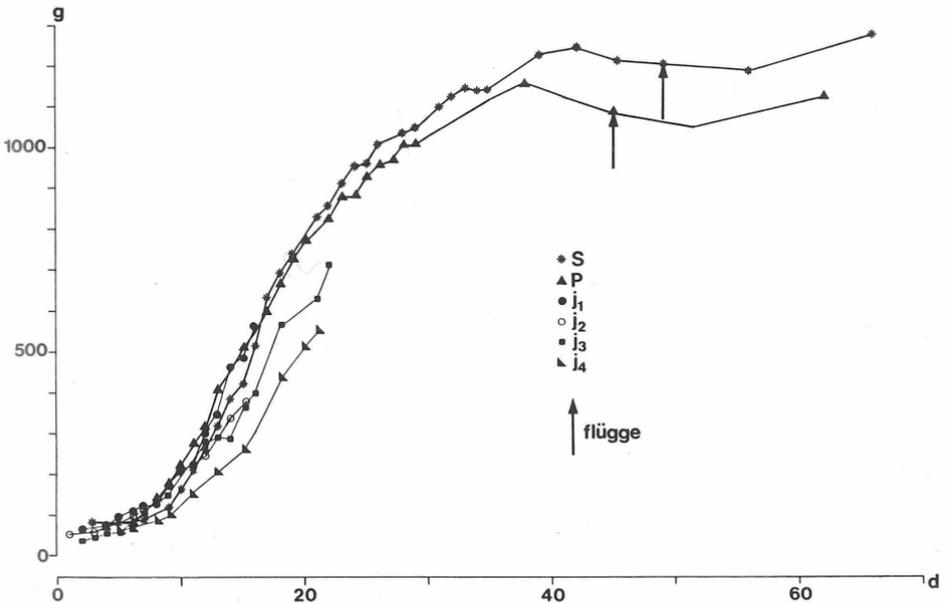


Abb. 1. Entwicklung der Körpermasse von sechs Waldrappnestlingen. Ordinate: Körpermasse in Gramm. Abszisse: Alter in Tagen.

Fig. 1. Growth rate expressed by mean bodymass increase per day of six nestling birds.

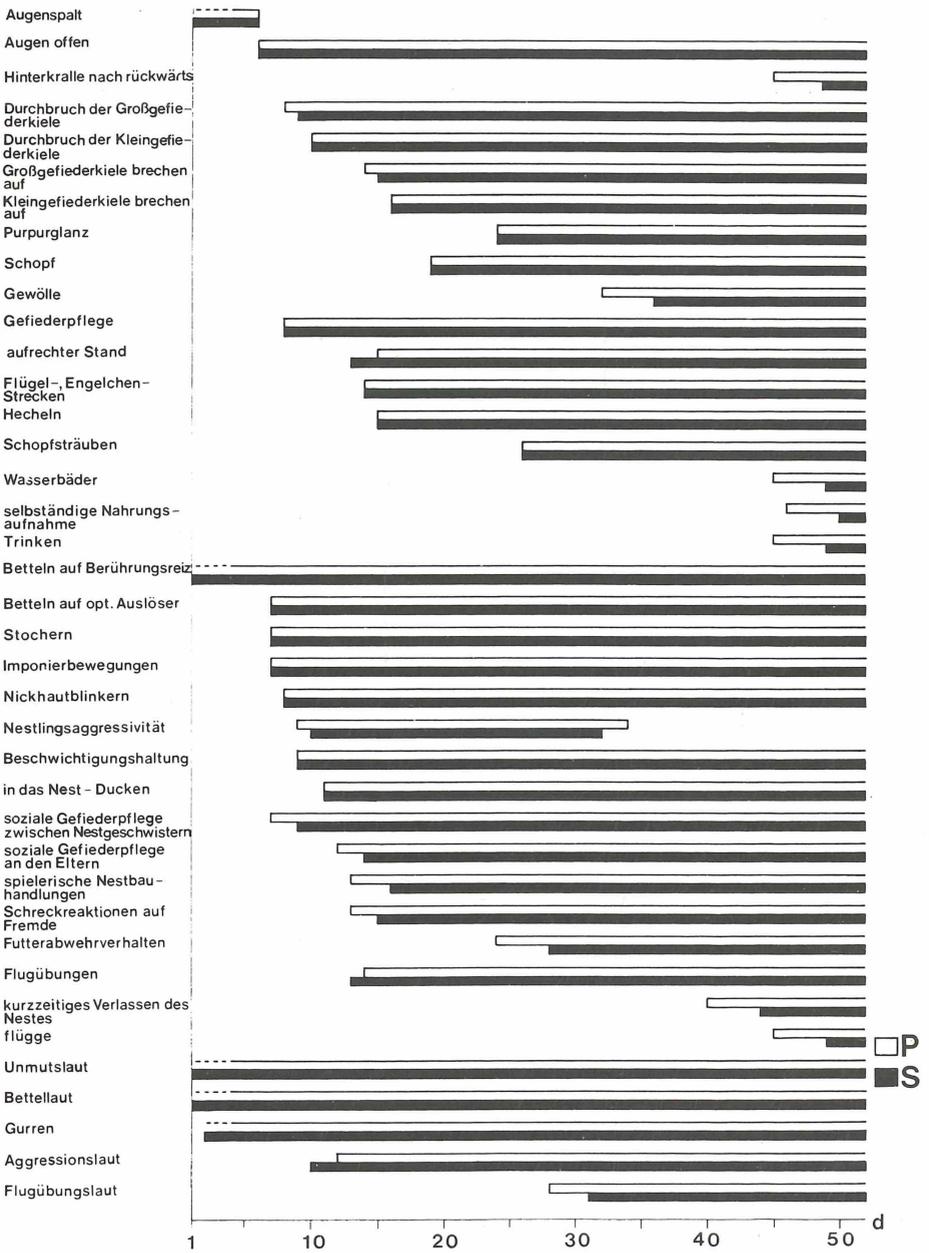


Abb. 2. Übersicht der Juvenilentwicklung von S und P. Entwicklung von Körpermerkmalen und Verhaltensweisen. Ordinate: morphologische/ethologische Merkmale. Abszisse: Alter in Tagen.  
 Fig. 2. Postembryonic development of S and P shown by morphological and ethological characteristics.

OLIVER et al. 1979, WITTMANN & RUPPERT 1984). Der künstlich erbrütete S pickte das Ei am Abend des fünften Mai an. Am siebten (etwa 10.30 Uhr) erfolgte der endgültige Schlupf. Diesen konnte ich auch bei Volierenbruten häufig am späten Vormittag (zwischen 10.00 und 11.30 Uhr) beobachten.

Der Zeitpunkt des Schlupfes ist durch Ruhelosigkeit (vgl. OLIVER et al. 1979) und stark erhöhten Erregungszustand (Nickhautblinkern, Gefiedersträuben, Erregungsschütteln, Übersprungsbewegungen usw.) der Eltern gekennzeichnet. Diese brauchen einige Zeit, um sich vom Anblick des Eies auf den des Jungen umzustellen (TSCHANZ 1968). Der brütende Altvogel widersetzt sich der Ablöse durch den Partner (vgl. ŞAHIN 1983 b), oft halten sich beide zugleich am Nest auf. Bei schlecht synchronisierten Paaren kommt es zu heftigen Auseinandersetzungen. Die nicht-brütenden Partner fliegen vermehrt den Horst an. Die Eltern beknabbern zart die frischgeschlüpften Jungvögel. Neben den ersten sozialen Kontakten werden auf diese Weise Schalen- und Eihautreste entfernt, die die Altvögel aus dem Nest schleudern. Anders als HIRSCH 1979a konnte ich echte Schlupfhilfe, wie sie z.B. bei Kolkkraben auftritt (GWINNER 1965, 1980), nie beobachten (vgl. ŞAHIN 1982a). Diese fehlt auch den nah verwandten Arten, wie etwa dem Strohhalssibis (STUMPF 1978).

### 1. Lebenstag

Die Nestlinge sind von einem grauen Neoptilflaum bedeckt, dessen Dunen Teile des Bauches und das Abdomen freilassen. Die nackten Stellen sind hellrosa und durchscheinend. Teile des Gesichts, Vorderstirn, Zügel, Augenumgebung (BAUER & GLUTZ VON BLOTZHEIM 1966) sind nackt, runzelig und blaugrau bis rosa gefärbt. Ein schütter bedunter rundlicher Fleck am Hinterkopf fällt auf. Der Schnabel ist kurz und kaum gebogen. Er ist an der Basis bläulichgrau, an der Spitze zartrosa. Der Schnabelspitze sitzt ein weißer Eizahn auf, der sich bis zum 12. Lebenstag zurückbildet. Der Unterschnabel ist in den ersten Lebenstagen geringfügig (etwa 1 mm) länger als der Oberschnabel (vgl. WITTMANN & RUPPERT 1984). Die Augen werden bereits am ersten Tag ab und zu einen kleinen Spalt geöffnet.

Betteln erfolgt schon kurze Zeit nach dem Schlupf durch Strecken des Halses und Aufrichten des Kopfes bei Berührung und Erschütterung; eine ungerichtete Pendelbewegung des Kopfes tritt auf.

Ein einsilbiges leises Quietschen oder Piepsen (SCHENKER 1979) ist beim Schlupf und danach fast unentwegt zu hören. Anders als bei MICHELMORE & OLIVER (1982) tritt bereits ein mehrsilbiger Bettellaut auf.

Beide Eltern füttern. Nach CRAMP & SIMMONS (Ed. 1977) erfolgt die erste Fütterung 10 bis 15 Minuten nach dem Schlupf. Der Altvogel steht breitbeinig, etwa parallel über dem Jungen, senkt seinen Kopf unter die Brutst, nimmt den Schnabel des Jungvogels in den seinen und würgt unter zuckenden Bewegungen den vorverdauten Nahrungsbrei in den Schlund des Jungtieres. Einen speziellen Fütterlaut gibt es nicht. Manchmal stoßen Eltern Grußlaute aus. Die Partner wärmen abwechselnd ihre Jungen, in den ersten Lebenstagen z.T. auch gemeinsam. Kot wird durch rüttelnde Bewegungen in den Nestgrund gebracht, bis Ende der zweiten Lebenswoche teilweise abgeschluckt. Getrocknete Kotreste schleudern die Altvögel über den Horstrand.

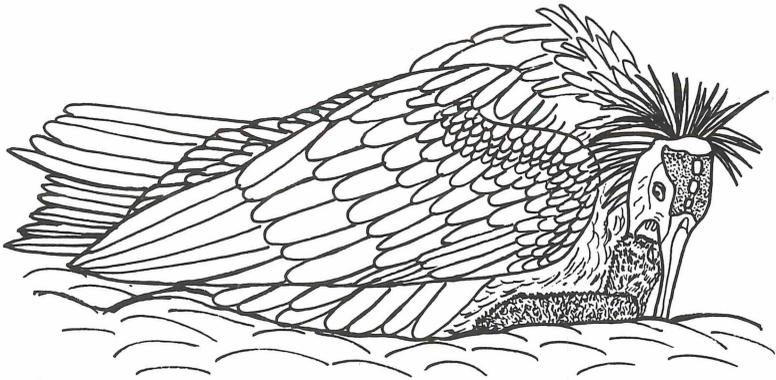


Abb. 3. Fütterung.  
Fig. 3. Feeding of chick.

2. Lebenstag

Ein sehr leiser, gurrender Wohlbehagenslaut, der auch in späteren Phasen immer wieder zu hören ist, tritt auf.

3. Lebenstag

Die Federfluren sind gut sichtbar.

Der Jungvogel bettelt gezielt nach der Schnabelspitze des Elters oder auf ein Ersatzobjekt, wie etwa den menschlichen Finger. Er richtet sich auf, stützt sich z.T. bereits auf den Intertarsalia ab und bewegt seinen Kopf auf den Schnabel des Altvogels zu. Die jungen Waldralpe halten ihre Köpfe kurzzeitig hochgereckt. Zur Kotabgabe schiebt sich der Jungvogel, auf Fersen und Bauch rutschend, nahe an den Nestrand.

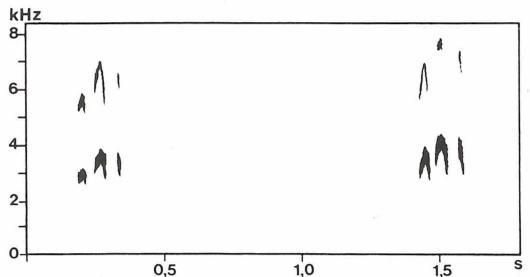
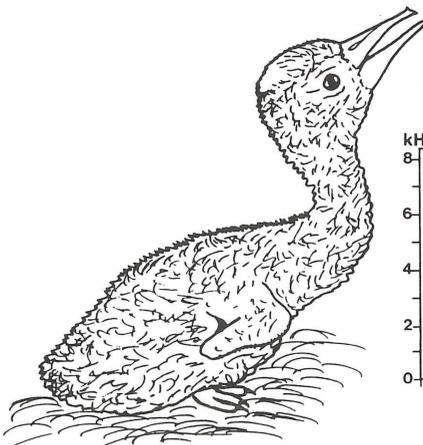


Abb. 4. Links: Bettelbewegung; rechts: Sonagramm des Bettelrufs.  
Fig. 4. Left: chick's begging posture; right: sonagram of begging calls.

### 5. Lebenstag

Das Gefiederwachstum des Teleoptils hat eingesetzt. Die Dunenbasen an den Handschwingen sind 0,5-1,0 mm hervorgeschoben. Die Augen sind über die Hälfte geöffnet, am 6. Lebenstag zur Gänze. WITTMANN & RUPPERT (1984) geben für ihre Handaufzuchten ein Alter von max. 3-4 Tagen an.

Die Nestlinge führen koordinierte Bewegungen aus. Eine Fortbewegung im Nest durch Rutschen auf Tarsi und Bauch ist möglich. Die Jungen stützen sich dabei mit den Zehen ab, oft werden die Flügelbüge zu Hilfe genommen. Sie betteln mit der typischen wippenden (RAETHEL 1967), hämmerchenförmigen (WACKERNAGEL 1963, 1964) Kopfbewegung. P bettelt erstmals S an. Die Jungvögel ruhen und schlafen eng aneinandergeschult, ihre Köpfe liegen häufig an Nestgeschwistern auf.

Die Altvögel beknabbern intensiv ihre Jungen. Sie verwenden viel Zeit auf die Reinigung ihrer Nester.

### 7. Lebenstag

Der Schnabel ist dunkel braugrau mit lachsrosa Spitze und zeigt bereits starkes Wachstum. Die Füße sind graurosa gefärbt. Die Nickhaut ist grau, milchig und durchscheinend.

Erste Imponierbewegungen und Erregungsausführungen treten auf. Es handelt sich dabei vor allem um eine schlingernde Kopfbewegung, eine ritualisierte seitliche Abstreifbewegung des Kopfes am Schultergefieder. Unbeholfene Gefiederpflege wird ausgeführt. Es kommt zur sozialen Gefiederpflege (IMMELMANN 1979, 1982, THALER et al. 1981, PEGORARO & THALER 1985) zwischen den Nestgeschwistern. P beknabbert zart die Rückendunen des älteren Nestgeschwisters S. An diesem Tag ist erstmals ein Stochern im Nest zu beobachten. Beim Betteln reckt sich der Jungvogel hoch, wobei er z.T. das Abdomen von der Unterlage abhebt.

Der Bettellaut hat sich zu einem heftigen Trillern (»chirrup-whirring« nach MICHELMORE & OLIVER 1982) entwickelt.

### 8. Lebenstag

Bei P brechen die Blutkiele der Handschwingen durch die Haut, bei S erst am 9. Lebenstag. WITTMANN & RUPPERT beobachteten dies bereits am 6. Lebenstag, MICHELMORE & OLIVER (1982) am 7. Tag.

Die Jungvögel reagieren stark auf optische Auslöser. Nickhautblinkern, ein erregungsbedingter, langsamer Nickhautschlag, kommt vor.

In der Voliere kann erste Nestlingsaggressivität bettelnder Jungvögel beobachtet werden. Die Altvögel schreiten ein, indem sie den Angreifer mit dem Schnabel an Schulter, Hals, Schnabel packen und wegziehen. Dieses Verhalten der Eltern wird von Erregungsausführungen wie Nickhautblinkern, Übersprungshandlungen und Imponierbewegungen begleitet. Sie beschäftigen sich dann intensiv mit den Nestlingen, beknabbern sie zart, stochern manchmal recht heftig nach ihnen.

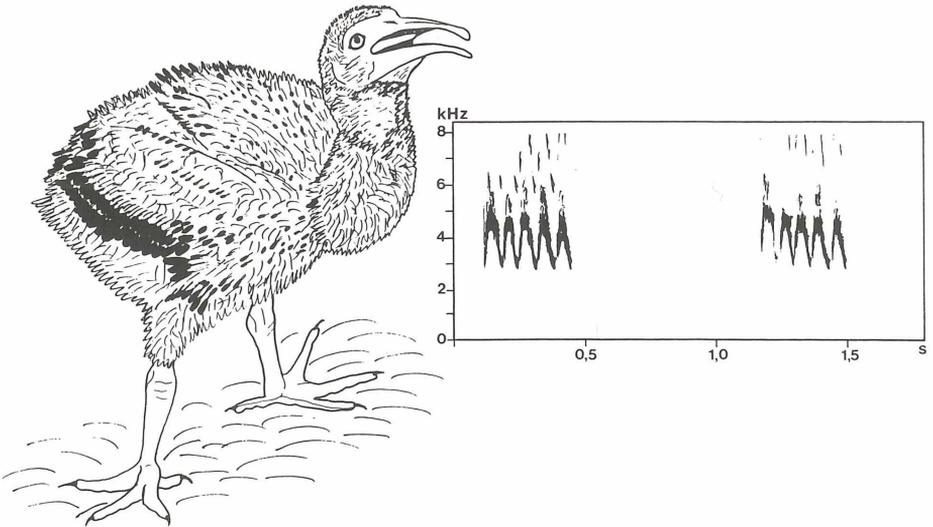


Abb. 5: Links: Bettelhaltung älterer Nestlinge; rechts: Sonogramm des Bettellautes.  
 Fig. 5. Left: begging posture of older nestling; right: sonogram of begging calls.

### 9. Lebenstag

P setzt erstmals aggressive Handlungen gegen S. THALER et al. (1981) beobachteten erste Auseinandersetzungen am 5.-6. Lebenstag. Demutsgebärden treten auf. Erste Kratzintentionen sind zu beobachten.

Immer häufiger ist der Unmutslaut zu hören. Dieses Quietschen, das sich aus dem Eilaut entwickelt, wird besonders in Beschwichtigungshaltung gebracht (Abb. 16).

### 10. Lebenstag

Die Blutkiele an Handschwingen und Unterarm sind 2 mm lang, am Oberarm 1 mm. Die Entwicklung des Kleingefieders schreitet voran: am Rücken durchstoßen die Blutkiele die Haut.

S ist erstmals aggressiv gegen P (vgl. MICHELMORE & OLIVER 1982). Die jungen Waldraupe zeigen Scheinschlafen.

Der Aggressionslaut, ein dumpfes Quaken, ist zu hören (Abb. 15).

### 11. Lebenstag

Die Blutkiele der Brust durchdringen die Haut. Während der Fütterungen kommt es zu heftigen Angriffen der Nestlinge gegen meist jüngere Geschwister. Bei Gefahr drücken sie sich in das Nest und verharren bewegungslos, meist eng aneinandergekuschelt.

## 12. Lebenstag

Die Länge der Blutkiele an Hand- und Unterarmschwingen beträgt 6 mm. Der ältere S »besteigt« imponierend P. Die Jungvögel betreiben soziale Gefiederpflege an den Eltern bzw. Ersatzeltern. Die Handaufgezogenen betteln auch fremde Personen an. Die Nestlinge in der Voliere stecken ihre Schnäbel selbständig in die der fütternden Eltern, um an den Nahrungsbrei zu gelangen. Dabei ist die Nickhaut geschlossen (vgl. CRAMP & SIMMONS Ed. 1977). Beim Abschlucken der Nahrungsballen wird der Kopf oft zurückgelegt und die Jungvögel zeigen ein Vibrieren bis heftiges Zucken und Schütteln (vgl. WACKERNAGEL 1964). Bei einer Fütterung erfolgen ein bis elf Nahrungsübergaben, die im Mittel 2,8 Sekunden dauern. Eine Sättigung läßt sich feststellen, wenn der Vogel während den Bettelbewegungen längere Pausen einschleibt und unter Kopfbeugen heftig schluckt (vgl. WITTMANN & RUPPERT 1984). Lautes Luftausstoßen ist dann zu hören; die Bettellaute klingen gequetscht und stimmlos.

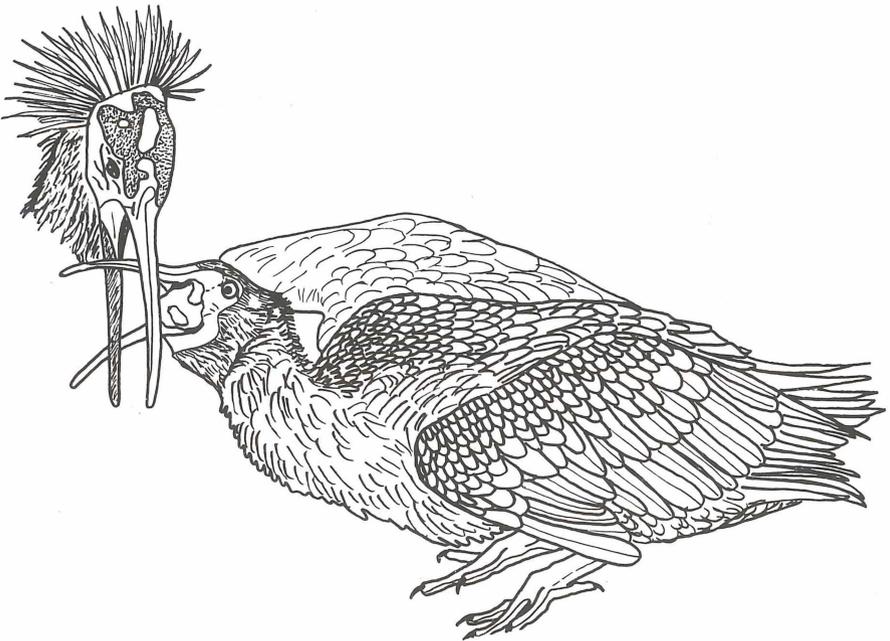


Abb. 6. Älterer Nestling, Haltung bei der Fütterung.

Fig. 6. Older nestling, feeding posture.

## 13. Lebenstag

Die Füße sind dunkler grau.

S steht erstmals aufrecht, bei P ist dies am 15. Tag zu beobachten. Es kommt zum ersten Erproben der Flügel. P zeigt erste Schreckreaktionen wie Wegbeugen, Hecheln, Konfliktaktionen bis hin zum Einfrieren im Nest auf fremde und wenig vertraute Personen. Zwischen verschiedenen Personen wird unterschieden. Die jungen Waldraupe imponieren mit hoherhobenem Kopf unter Schnabelklappern. Sie schlafen mit dem Kopf nach rückwärts, den Schnabel auf der Schulter aufgelegt. Die Jungvögel führen erste spielerische Nestbauhandlungen (Einzitterbewegungen) aus.

## 14. Lebenstag

Die Nickhaut ist heller und weniger durchscheinend. Der Schnabel erscheint dunkelgrau und ist bereits stärker gekrümmt. Die Nasenlöcher und Schnabelrinnen der Nestlinge sind bis zur 6./7. Lebenswoche von Salzausscheidungen weiß verkrustet.

Engelchen-Strecken und ausgeprägtes Flügelstrecken (meist etwa 45° nach unten) treten auf.

## 15. Lebenstag

Bei S brechen die Blutkiele der Handschwingen auf, bei P sind diese 5 mm geöffnet. Die Federspitzen schillern bereits in diesem Stadium grün. Bei P sind die Blutkiele des Pygidiums 2 mm aufgebrochen. An Hals, Nacken und Tibiotarsi durchstoßen sie die Haut. Der Bauch zeigt einen nackten Streifen, der sich am Abdomen zu einem birnenförmigen Flecken erweitert.

Mit aufgesperrten Schnäbeln und heftigen Bewegungen des Kehlbodens bei stark geblähter Kehle hecheln die Jungvögel in Stresssituationen, und wenn ihnen zu warm wird.

## 16. Lebenstag

Die Dunenbasen sind an Handdecken, am oberen Hals, am Schopf und an den sehr schütter bedunten Flanken hervorgeschoben. Am Hinterkopf zeigt sich immer noch die fast nackte Stelle.

Gefiederpflegehandlungen werden als Übersprungsbewegungen verwendet. Gezieltes Aufheben von Futterpartikeln aus dem Futternapf, »Kauen« und Abschlucken kommt vor. Die Nestgeschwister erproben gemeinsame spielerische Nestbauhandlungen, wie Luftschütteln (»Zweigeschütteln« oder »Twig pulling« nach SPIL et al. 1985) und Einzittern. P zeigt an diesem Tag, angesteckt von dem vier Tage älteren S, bereits heftige Schreckreaktionen (Nickhautblinkern, Hecheln, Bewegungslosigkeit, in das Nest ducken usw.) auf Fremde und wenig Vertraute. Sie bettelt diese Personen jedoch immer wieder an, was bei S kaum vorkommt. Auch im Freiland kann es zugleich mit Schreckreaktionen zum Anbetteln fremder Waldraupe in Beschwichtigungs-Absicht kommen.

## 17. Lebenstag

Die großen Armdecken sind 10 mm aufgebrochen, die Handdecken bis 8 mm.

## 18. Lebenstag

Beim Scheinschlafen wird der Schnabel im Vorderrückengefieder versteckt. Die Blutkiele sind am Großteil des Körpers aufgebrochen, ausgenommen am oberen Hals, an Schopf und Hinterkopf, im Gesicht, an der Flügelinnenseite und großflächig an den Flanken.

Die Jungvögel hocken zeitweilig im Fersensitz. Sie begrüßen ihre Eltern, wenn diese zur Ablöse den Horst erreichen.

Eltern und Jungvögel haben intensiven sozialen Kontakt zueinander. Dasselbe gilt für die Brutpartner. Die Waldrappküken werden nicht mehr gewärmt. Dennoch ist in der Voliere fast immer ein Altvogel im Nest anwesend; Ablösen werden wie zuvor fortgeführt. In der Türkei brüteten die Waldraupe auf einem künstlich angelegten Nistbrett. Dort ließen die Eltern ihre Jungen bald über Stunden hinweg allein, jedoch hielt sich öfters mindestens ein Elterntier auf dem Nistbrett (drei Nester) auf. Bleiben die Jungvögel in der Voliere oder in den marokkanischen Freilandkolonien für kurze Zeit unbewacht — dies kommt vor allem bei alleinaufziehenden Waldrappen vor — ziehen sie, wie es auch bei der Kolonie von Bireçik der Fall gewesen ist, das Interesse nichtbrütender Vögel, meist immaturer oder jungadulter, auf sich. Diese oft paarweis auftretenden »Besucher« zeigen ambivalentes Verhalten von zarter sozialer Gefiederpflege bis zu heftigen Angriffen. Dasselbe Verhalten wird auch von anderen Ibisarten berichtet (SPIL et al. 1985). Von den Jungen werden sie immer als Fremde erkannt. Die Nestlinge reagieren auf Erscheinen der »Besucher« mit Einfrieren (vgl. THALER 1979). Mit gestäubtem Gefieder liegen mehrere Junge (auch nestfremde) eng aneinandergekuschelt. Werden sie »freundlich« behandelt, beginnen sie sich vorsichtig aufzurichten, verharren jedoch meist in Beschwichtigungshaltung oder zeigen Scheinschlafen. Bewegungen der Jungvögel können bei den »Besuchern« aggressives Verhalten auslösen. Die Eltern vertreiben die Eindringlinge, sobald sie diese erspähen. In der Türkei konnten sich fremde Vögel oft lange Zeit ungestört mit den Jungvögeln beschäftigen. Fütterungen durch fremde Adulte, wie ŞAHİN (1982a) sie beschreibt, beobachtete ich (PEGORARO) nie.

## 21. Lebenstag

Der Schnabel ist an der Spitze (etwa 1 cm) hautfarben, dann ungefähr 2 cm braungrau — rosa und gegen die Basis braungrau. Die Beine sind grau mit zartrosa Schimmer, die Krallen graubraun mit rosafarbenen Spitzen.

Bei den gemeinsamen Nestbauhandlungen, wie Einzittern und Luftschütteln, zeigen die Jungvögel eine Kopf-über-Kopf-Bewegung, ein Hälseverschränken, das bei den adulten Waldrappen eine ritualisierte Balzbewegung darstellt. In der Voliere schießen die Jungen den Kot über den Horstrand. Die Gefiederpflege wirkt immer noch recht unbeholfen.

### 23. Lebenstag

Die Blutkiele erreichen an Hand- und Unterarmschwingen ihre maximale Länge von 40 mm und sind an den Handdecken bereits 38 mm aufgebrochen. Versuche der Handaufgezogenen, selbständig aus dem Futternapf zu fressen, scheitern meist. Die Volierenjungen erkunden die Horste: sie stolpern im Nest umher und stochern intensiv. In der Türkei verließen die Jungvögel bereits die Nester, trafen auf dem Nistbrett mit den nestfremden Jungen (vgl. CRAMP & SIMMONS Ed. 1977) zusammen und liefen ihren Eltern entgegen. Nach ŞAHİN (1982a) war dies bereits mit etwa zwei Wochen möglich. Untertags waren die Jungvögel viel allein. Nach der abendlichen Rückkehr der Altvögel wurden alle versorgt. Zu dieser Zeit und am späten Morgen waren die meisten Fütterungen festzustellen. In Marokko sind nur wenige Horste so angelegt, daß die Jungen mühelos zwischen den Nestern umherwandern können. Ist dies möglich, so wechseln sie – ebenso wie in mehreren Kunstnestern gehaltene handaufgezogene Tiere – immer wieder die Horste. Ihre Eltern erkennen sie bereits, wenn diese den Brutfelsen anfliegen, spätestens wenn sie landen. Die Landung der Altvögel am Nistsims oder Horst erfolgt lautlos, nur manchmal begrüßen sie die Jungen unter lauten »Chrup«-Rufen (THALER et al. 1981, PEGORARO & THALER 1985) und sehr ausprägten Bewegungen. Das Erkennen der Eltern muß demnach vorzugsweise optisch erfolgen. Dies ließ sich auch bei den Handaufgezogenen gut nachvollziehen. Anders als ŞAHİN (1982a) beschrieben hat, erkennen auch Eltern ihre Jungen (vgl. OLIVER et al. 1979). Bei ihnen hingegen scheint die akustische Komponente wichtig zu sein. So trillern junge Waldralpen beim Kontakt mit den Altvögeln fast unentwegt. Die Eltern sind jedoch in der Lage, ihre Jungen optisch zu erkennen (vgl. INGOLD 1973). So wird manchmal beim Auseinanderjagen einer Schar Jungvögel das eigene verschont, auch wenn es – wie die anderen – laut- und bewegungslos in Demuthaltung verharrt. Altvögel dulden Junge aus benachbarten Horsten nicht immer im eigenen Nestbereich (vgl. CRAMP & SIMMONS Ed. 1977).

### 24. Lebenstag

An den Armdecken sind einige purpurglänzende Federchen zu entdecken. Zugleich mit dem vier Tage älteren S beginnt sich P gegen meine Fütterung zu wehren. MICHELMORE & OLIVER (1982) konnten dieses Futterabwehrverhalten bereits am 21. Lebenstag beobachten. Dabei wendet der Vogel Brust und Kopf ab, quietscht, weicht aus und führt ruckartige Kopfbewegungen aus. Er zuckt und wackelt mit den Flügeln. Er reißt den gespreizten, der fütternden Person zugewandten Flügel hoch und versteckt seinen gesenkten Kopf dahinter. Der leicht geöffnete Schnabel wird wiederholt hektisch zwischen die Finger des Pflegers gestoßen und rasch wieder zurückgezogen. Der Blick erscheint starr. Nickhautblinkern ist zu beobachten. Die Nestlinge sind sehr erregt. Das Gefieder wird gestäubt. Ein Trippeln auf der Stelle tritt auf. Immer wieder werden Übersprungsbewegungen ausgeführt. Wahrscheinlich stellt diese Futterabwehr ein Konfliktverhalten dar. Es zeigt sich bei Handaufgezogenen ungleich häufiger und fällt in eine Phase der Scheuheit gegenüber dem menschlichen Ersatzelter. Aus der Futterabwehr entwickelt sich kontinuierlich ein Spielverhalten. In diesem Kontext tritt sie auch in der Voliere auf.

Die Bettellaute wirken stark stimmungsübertragend auf Jungvögel in benachbarten Nestern. In hoher Erregung und beim Spiel ertönen langgezogene, schrille Trillerlaute.

Die Eltern weichen intensiv bettelnden Jungen aus. Sie recken die Häse und schauen weg. Sie wirken häufig sehr erregt; Nickhautblinkern ist zu beobachten; Scheinschlafen tritt auf. Selten hacken sie leicht nach ihren Jungen.

### 25. Lebenstag

Die Blutkiele über den Augen und an den Wangen durchbrechen die Haut. Ein kleiner Schopf bildet sich aus; die Blutkiele brechen an dieser Stelle auf. Die Hinterzehen werden kaum mehr nach vorne gerichtet.

Die handaufgezogenen Jungvögel zeigen einen stark erhöhten Erregungszustand und große Sensibilität. So kommt es zu heftigen Reaktionen auf Geräusche und optische Eindrücke. Die jungen Waldraupe stehen minutenlang aufrecht. Mit der Ausbildung des Schopfes kommt es zum ersten Schopfsträuben, einem ritualisierten Verhalten im Funktionskreis von Imponieren und Beschwichtigen. Dies ist jedoch in diesem Alter immer mit dem Sträuben des Halsgefieders verbunden.



Abb. 7. Federfärbung.  
Fig. 7. Colours of feathers.

### 26.-30. Lebenstag

Die Teleoptilfedern zeigen bereits einen intensiveren Purpurglanz. Am 27. Lebenstag erreichen die Handdecken eine Länge von 50 mm. Der Schnabel wird insgesamt heller, bräunlich (vgl. MICHELMORE & OLIVER 1982). Die rosa Spitze vergrößert sich. Die Nickhaut hellt auf und erscheint weißlich grau.

»Kauen« (=Schnabelknabbern) tritt sowohl als Schnabelreinigungsverhalten als auch als Ausdrucksmittel im Kreis der Imponier- und Übersprungsbewegungen auf. Ebenso kommt es zu Schnabelnacken. Die Jungvögel in der Voliere schauen »interessiert« aus den Horsten und grüßen aus den Nestern. Ein großer Teil der Zeit wird dort, wie auch im Freiland, mit Gefiederpflege ausgefüllt. Die Jungvögel schlafen und ruhen viel. Die Handscheuheit der Handaufgezogenen klingt ab. Sie reagieren auf den Ersatzelter außerhalb der Fütterungen zuerst mit Beschwichtigungshaltung; dann beginnen sie ihn intensiv zu bekabbern. Die Schreckreaktionen gegenüber Fremden bleiben, wie auch in der Voliere und im Freiland, weiterhin erhalten. Heftig bettelnde Junge hacken ab und zu aggressiv nach Schnabel oder Hals des Elters. Dies löst jedoch beim Altvogel keine Angriffe aus.

1984 verbrachten die Altvögel in der Türkei in dieser Phase die Nächte nicht mehr unmittelbar auf dem Nistbrett. Das dürfte jedoch unüblich gewesen sein, wie uns die Angestellten der Waldrappstation versicherten und wurde eventuell durch den Überfall eines Adlerbussards (*Buteo rufinus*) hervorgerufen. HIRSCH (1979b) beobachtete, daß die Adulten außer Reichweite der Jungvögel übernachteten. »Einkinder« verbrachten die meiste Zeit in fremden Nestern, an die neuen Nestgeschwister gekuschelt. Versorgt wurden sie weiterhin von den eigenen Eltern. Bei deren Ankunft liefen sie ihnen entgegen oder zogen sich in die ursprünglichen Horste zurück. Nach CRAMP & SIMMONS (Ed. 1977) nächtigen freilebende Waldrappe meist am Brutfels, wie es in den marokkanischen Kolonien auch der Fall ist. Am Abend des 27. Lebenstages stößt P die ersten Flugübungs-laute aus. Bettellaute treten fast ausschließlich im Kontakt mit mir auf. In der Voliere sind die Trillerlaute der Jungen beinahe unentwegt zu hören. Ihnen kommt sicher auch Stimmföhlungs- (vgl. THALER et al. 1881) und Grußfunktion zu. Die Jungen begrüßen v.a. ihre Eltern und Nestgeschwister, im Freiland häufig andere Nestlinge. Das Vorspielen von Unmuts- bzw. Beschwichtigungslauten vom Tonband löst bei den Handaufgezogenen dieselben Laute aus.

### 31.-35. Lebenstag

Das Gefieder wirkt bereits sehr glatt. An Rücken und Flügeln sitzen kaum mehr Dunen auf. Die Augentrübung klingt allmählich ab.

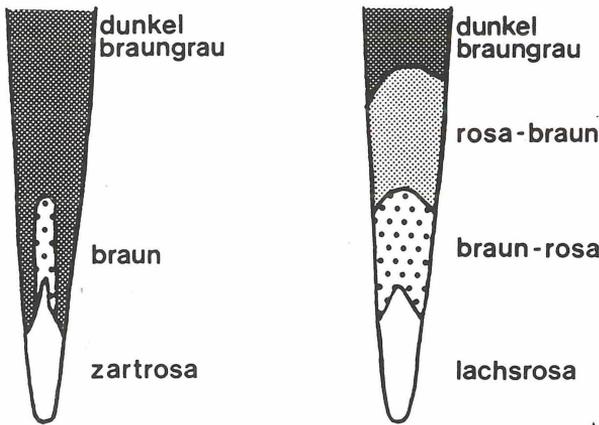
Erste Gewölle werden produziert. MICHELMORE & OLIVER (1982) entdecken diese erstmals am 9. Lebenstag, WITTMANN & RUPPERT (1984) geben das Alter mit etwa zwei Wochen an. Dies mag an der Futterzusammensetzung liegen. Die erste Gewölleabgabe dürfte bei ballaststoffreicherer Nahrung früher erfolgen (vgl. KOENIG 1973). Heftiges Schnabeltropfen durch vermehrten Speichelfluß tritt v.a. beim Betteln auf. Die Anzahl der Flugübungen nimmt rasch zu. Beide Handaufgezogenen zeigen keine Schreckreaktionen mehr auf den menschlichen Ersatzelter. Die Jungvögel sind kaum mehr aggressiv. Die Nestgeschwister — in der Türkei und teilweise in Marokko auch nestfremde Küken — halten engen sozialen Kontakt. Sie ruhen eng aneinandergeschelt, beknaubern einander, stochern gemeinsam an derselben Stelle, oft Schnabel an Schnabel.

In der Voliere und in den marokkanischen Kolonien ist immer noch fast ununterbrochen ein Altvogel im Horst. Lediglich alleinaufziehende Waldrappe lassen ihre Jungen einen großen Teil der Zeit unbewacht im Nest zurück.

### 36.-40. Lebenstag

Die Schwanzfedern erreichen eine Länge von 90 mm. Der Schnabel ist stark aufgehellt und rosa. Die Köpfe erscheinen heller. Die Federn im Gesicht und am Oberkopf sind grau mit weißem Rand.

Die jungen Waldrappe sind sehr aktiv. Flugübungen werden häufig ausgeführt. Der Jungvogel steht am Horstrand bzw. Brutsims und krallt sich fest. Befindet er sich auf einem Untergrund ohne Vorsprünge, sind die Zehen stark gespreizt und wirken verkrampft auf die Unterlage gepreßt. Die Intertarsalgelenke sind mehr oder minder



14. Lebenstag

36. Lebenstag

Abb. 8. Schnabelfärbung.  
Fig. 8. Colours of the bill.

abgewinkelt. Um nicht abzustürzen, kehren sie ihr Abdomen dem Abgrund zu (vgl. CULLEN 1957). Die leicht abgewinkelten bis gestreckten Flügel sind meist nach oben gerichtet; seltener werden sie gefächert in einem Bogen nach vorne unten geführt. Die Haltung des gefächerten Schwanzes reicht von leichtem Stelzen bis zum Abstemmen am Untergrund. Die Kehle ist gebläht. Der Blick wirkt starr. Danach werden die abgewinkelten Flügel in die richtige Position gebracht und bedächtig angelegt. In der Voliere konnte verschiedentlich beobachtet werden, daß Eltern anfangs eingriffen und die Jungvögel am Schwanz in den Horst zurückzogen. Die Jungvögel sind sehr erregt. Dies zeigt sich vor allem an extrem häufigem Kot-absetzen in winzigen Mengen. Heftiges Gefiederschütteln tritt sehr oft auf. Dabei wird meist zuerst der Körper, dann der Kopf geschüttelt. S und P zeigen heftigste soziale Gefiederpflege an dem Ersatzelter, seltener kraulen sie einander. Sie stehen längere Zeit auf einem Bein. Beim Schlaf sind der Schnabel und ein Teil des Kopfes im Schulter- bzw. Vorderrückengefieder versteckt.

41.-45. Lebenstag

Die Jungvögel schlucken aus Ritzen Hervorgestochertes und in das Nest gefallenem vorverdauten Nahrungsbrei. Aus dem Futterabwehrverhalten hat sich ein neues Spielverhalten herauskristallisiert. Beim Flügel-Fuß-Strecken stehen die Jungvögel auf einem Bein, strecken das andere waagrecht nach rückwärts, die Krallen durchstoßen die Schwingen. Der Erregungszustand ist hoch, die Aktivität allgemein groß. Die jungen Waldraupe zeigen viel Gefiederpflege und Kratzen-vorneherum, sowie eine große Anzahl von spielerischen Verhaltensweisen und Flugübungen. Es treten viele Bewegungen aus dem Funktionskreis des Imponierens und der Erregung, z.B. Erregungsschütteln und Nickhautblinkern, auf. Vor dem endgültigen Ausfliegen zeigen die Jungvögel immer wieder Abflugintentionen und legen bereits kleinere Strecken flatternd zurück, etwa von einem Felsvorsprung zum anderen. Neugierig versuchen sie fremde Nester zu erreichen. Zwischen dem 40.-50. Lebenstag (CRAMP & SIMMONS Ed. 1977), 45.-50. (ŞAHIN 1982a), 43., 44. (THALER et al. 1981), 43.-47.

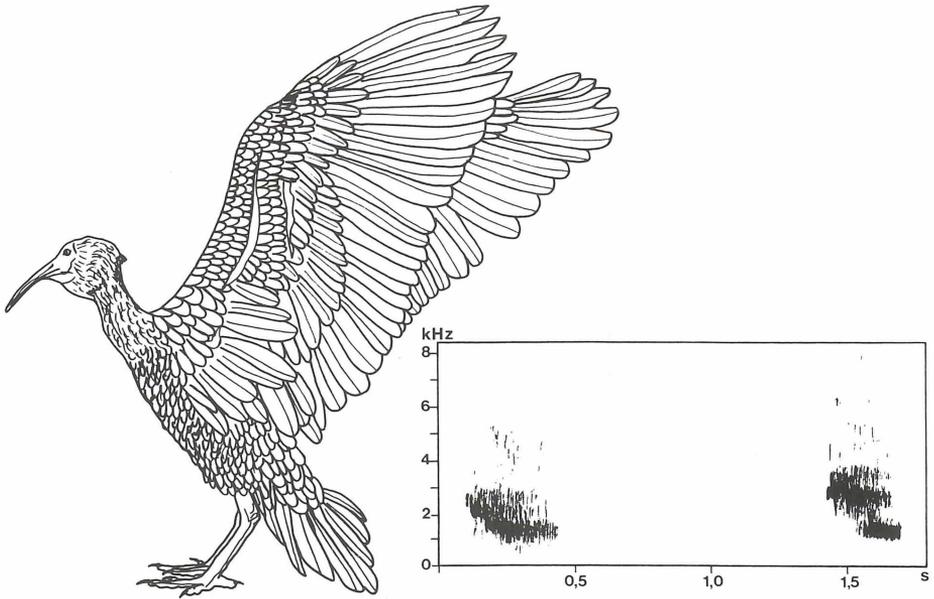


Abb. 9. Links: Flugübung; rechts: Sonogramm des Flugübungslautes.

Fig. 9. Lift: unfledged Waldraup Ibis exercising the wings; right: sonogram of calls uttered during flight movements.

(HIRSCH 1979a), 46.-51. (BAUER & GLUTZ VON BLOTZHEIM 1966), 42.-51. (SCHENKER 1979), 42.-50. (WITTMANN & RUPPERT 1984) werden die Jungvögel im allgemeinen flügel. P fliegt am 45. Tag aus, der um vier Tage ältere S folgt am selben Tag. Von 13 weiteren Jungvögeln, deren Schlupfdaten bekannt waren, wurden einer am 41. Lebenstag, zwei am 44., zwei am 45., sechs am 47. und zwei am 49. Lebenstag flügel. Im Freiland, wo die Horste in großer Höhe, oft direkt über dem Meer angelegt sind, gestaltet sich der erste Flug schwieriger als in der Voliere: Die Jungen zeigen sich anfangs recht ungeschickt und schlagen wild mit den abgewinkelten Flügeln. Der Schwanz wird gefächert, der Hals angezogen. Die – bei den Adulten im Flug den Schwanz durchstoßenden – Füße hängen herab. Die Vögel strampeln. In unruhigem Flug kämpfen sie gegen den Wind. Doch bereits kurze Zeit (z.T. nur Minuten) später nutzen sie die Aufwinde. Sie ziehen die Füße hoch, breiten die Schwingen aus und ziehen – begleitet von ihren Eltern – ruhiger ihre Kreise.

#### 46.-50. Lebenstag

Die Hinterzehen sind nie mehr nach vorne gerichtet.

P und S werden am 50. bzw. 46. Lebenstag in die Aufzuchtvoliere überstellt. Sie sind, ebenso wie die volierenenerbrüteten Jungvögel den Großteil des Tages mit der Erkundung der für sie neuen Umwelt beschäftigt. Bald nach dem Ausfliegen werden erhöhte Sitzplätze aufgesucht. Selten ist zu beobachten, daß Flügglinge in den ersten

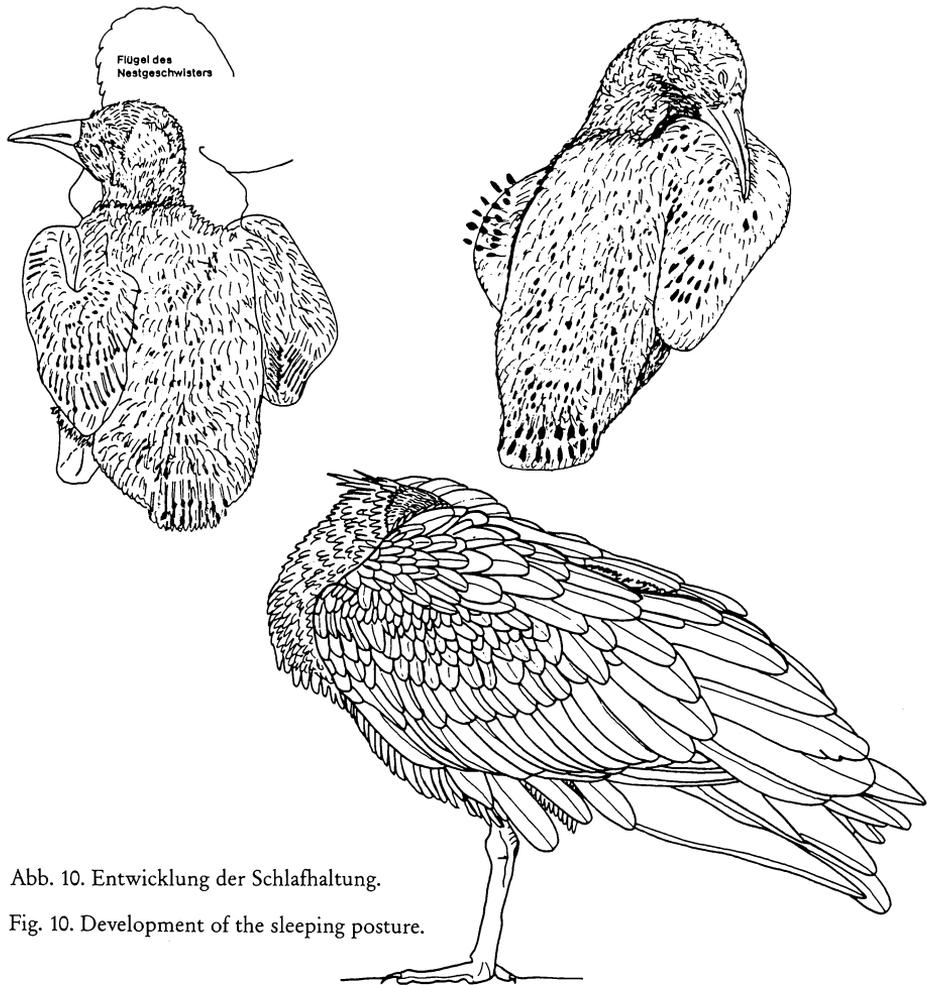


Abb. 10. Entwicklung der Schlafhaltung.

Fig. 10. Development of the sleeping posture.

Tagen, abhängig von der Horstlage oder durch aggressive Nachbarn behindert, nicht in ihr Nest zurückkehren können. In diesem Fall werden sie auf erhöhten Sitzplätzen oder in unbesetzten Horsten von ihren Eltern versorgt. Bei den ersten Flügen, die sich im Freiland in den ersten Flügeltagen auf den unmittelbaren Brutbereich beschränken, werden sie von den sehr erregten Eltern meist begleitet bzw. geführt und überwacht (vgl. RENCUREL 1974). Vor und nach den Flügen kommt es zu intensiven sozialen Kontakten. Die Jungen werden von den Eltern in die neue Umgebung eingeführt. Nahrungsquellen werden gemeinsam erschlossen. Wenige Tage später brechen die Jungen mit ihren Eltern frühmorgens zu weiter entfernten Futtergebieten auf und kehren meist nachmittags zum Nest zurück. Nicht immer folgen sie am ersten Abend den Altvögeln in das Horstgebiet zurück. Weiterhin

werden heftige Flugübungen unter dumpfen, quakenden Lauten ausgeführt. Am Boden gehen die jungen Waldralpe mindestens 2-3 Schritts zurück, bevor sie knicksend Kot absetzen. Erstmals ist Gierwürgen beim Erblicken von Freßbarem erkennbar. Bei erfolglosen Freßversuchen senkt der Vogel den Schnabel und führt Würgebewegungen, unterbrochen von Schnabelknacken und Gefiederschütteln, aus. Die handaufgezogenen Jungvögel nehmen, wie jene in der Voliere, am 2. Flügge-tag bereits selbständig Lebendbeute zu sich. Steinchen werden als Verdauungshilfe (vgl. HIRSCH 1979a, WITTMANN & RUPPERT 1984) abgeschluckt. Während es bei den Handaufgezogenen nur zu ersten spielerischen Versuchen kommt, fressen die Volierenjunge an diesem Tag bereits sehr sicher aus dem Futternapf, zu dem sie häufig von ihren Eltern geführt werden. Dies kann nach »Scheinfütterungen« geschehen: Dabei bettelt das Jungtier; der Altvogel würgt; entweder wird keine Nahrung hervorgebracht oder diese wieder verschluckt. Kurze echte Fütterungen kommen vor. Dann führt der Elter das Junge an die Futterstelle (vgl. MÜLLER 1987). Eine beschützende Komponente läßt sich erkennen, weil der Altvogel in imponierenden Stelzschritten vor dem Jungen »einerschreitet«. Die Anzahl der Fütterungen nimmt erwartungsgemäß stark ab. Am ersten Flügge-tag trinken die jungen Waldralpe selbständig. Erste Wasserbäder sind zu beobachten. Sonnenbäder mit der Sonne zugewandten Flügelinnenseiten kommen bei entsprechendem Wetter häufig vor. Der sehr enge soziale Kontakt der handaufgezogenen Nestgeschwister drückt sich durch Stochern an derselben Stelle, teils Schnabel an/in Schnabel aus. Sie betreiben gegenseitige soziale Gefiederpflege und beknabbern einander die Schnäbel. Diese Verhaltensweisen zeigen Volieren- und Freilandvögel in geringerem Maß. Alle Jungvögel spielen viel: Es dominiert Objekt-, gefolgt von Sozialspiel. Weiters werden Bewegungs- und akustische Spiele ausgeführt.

P stößt am 49. Lebenstag tiefe Laute aus, die für das menschliche Ohr bereits wie heisere »Chrup«-Rufe (die Grußrufe der Adultvögel) klingen.

Die jungen Waldralpe sind neugierigen Annäherungen und – besonders bei Mißachtung der Individualdistanz – Angriffen fremder Adulter ausgesetzt, sowie aggressiven und spielerischen Handlungen älterer Immaturer. Dadurch lernen sie ihre Stellung in der Gruppe kennen (vgl. THALER et al. 1981). Werden sie heftig attackiert, so kann es vorkommen, daß die Eltern erregt eingreifen. Die Eltern schützen die Jungvögel teilweise auch vor Individuen anderer Arten, nie jedoch vor Raubfeinden. So werden in der Voliere Teichhuhn (*Gallinula chloropus*) und Zwergdommel (*Icobrychus minutus*) vertrieben. Im Freiland war ein leichtes Drohen gegen Kormorane (*Phalacrocorax carbo*) zu beachten. Einen Warnruf gibt es nicht; bei Gefahr fliegen die Waldralpe auf, häufig nach Ausstoßen von Erregungsrufen. Die Jungen folgen meist unverzüglich.

#### 51.-55. Lebenstag

S ist am 51. Lebenstag erstmals wieder aggressiv gegen P, nun jedoch in anderem Kontext. Es geht nicht mehr um die Konkurrenz beim Betteln, sondern es entstehen Raufereien um interessante Objekte. Es handelt sich bei den Auseinandersetzungen bald nicht mehr um wildes Schnabelhacken; die Kämpfe haben ritualisierten

Charakter, was sich durch heftiges Drohimponieren, bei den Handaufgezogenen ab der 9. Lebenswoche, ausdrückt. Nach dem Ausfliegen treffen alle Jungen einer Kolonie zusammen. Durch zahlreiche Raufereien und Imponierhandlungen mit drohendem Charakter wird die Hierarchie im Jugendtrupp festgelegt (vgl. KALAS 1977). Abb. 11 zeigt die Rangordnung der Flügglinge des Jahres 1985 während drei Beobachtungsphasen: (1) Verlassen der Nester bis geringe Abhängigkeit von den Eltern, (2) Erreichen der Selbständigkeit, (3) Trennung von den Eltern bis pubertäre Balz. Erstes ausgeprägtes Landeimponieren tritt auf. Zu den spielerischen Nestbauhandlungen kommt Nestausmulden hinzu. Im Elternkontakt hüpfen und laufen die Jungvögel »übermütig« im Kreis und zeigen spielerische Verhaltensweisen der Futterabwehr, oft unter langegezogenen Trillerlauten. Bei den Handaufgezogenen kann man dieses Verhalten weit häufiger beobachten als in der Voliere und im Freiland. Der tägliche Aktivitätsverlauf zeigt sich deutlich. In der heißen Mittagszeit liegen die Jungvögel mit abgespreizten Flügeln und ruhen. Zwischen 17.45 und 18.15 Uhr kehren sie in der Voliere in die Nester zurück.

#### Ab dem 56. Lebenstag

Das Gefiederwachstum ist abgeschlossen. Das Teleoptil ist schwarz mit metallisch grünem Glanz. An den Flügeln zeigt sich ein leichter Purpurschimmer. Der Schopf wächst. Kopf und Gesicht sind grauweiß geschuppt befiedert. Die nackten Teile des Gesichts sind unterschiedlich grau. Die Iris ist blaugrau, bald gelblich-grau, um die Pupille zieht sich ein bräunlicher Ring. Die Umfärbung ins Orange erfolgt kontinuierlich und ist erst im 3. Lebensjahr beendet. Der Schnabel ist in der 12. Lebenswoche leuchtend orange-rosa bis korallenrot mit bräunlichgrauer Basis. Der vordere Teil der Wachshaut an der Oberschnabelbasis löst sich und fällt ab. Die Beine verfärben sich zu dieser Zeit bei den einzelnen Individuen verschieden stark von grau nach rot. So sind bei S nur vereinzelt lachsrosa Schilder eingestreut, während sich bei P bereits größere rosa Bereiche zeigen.

Die Anzahl der Streckbewegungen geht etwas, jene der Flugübungen stark zurück. Die freilebenden Waldrappe zeigen Flugspele mit wilden »Kapriolen« (BEKOFF & BYERS 1982), Verfolgungsjagden und gegenseitigem Anfliegen. In der 9. Lebenswoche ist bei den Handaufgezogenen erstmals Aufforderung zur sozialen Gefiederpflege festzustellen. Das Freßverhalten der Jungvögel vervollkommnet sich. Größere Lebendbeute wird durch Kopfschütteln (jeweils eine kräftige, ruckartige schleudernde Kopfbewegung, dies mehrmals hintereinander) in den Zustand der Bewegungslosigkeit versetzt (vgl. AHARONI 1929) und dann abgeschluckt. Die Jungen betteln weiterhin und werden bis in den Herbst hinein gefüttert. Die letzte Fütterung war am 13. Februar des darauffolgenden Jahres zu beobachten, ein letztes Betteln im März. Der Tagesablauf der Jungvögel kennzeichnet sich durch übermütige Spiele und Neugierigverhalten. Es kommt weiterhin zu Raufereien, jedoch gehen sie zunehmend Auseinandersetzungen aus dem Weg. Nestgeschwister begrüßen einander häufiger.

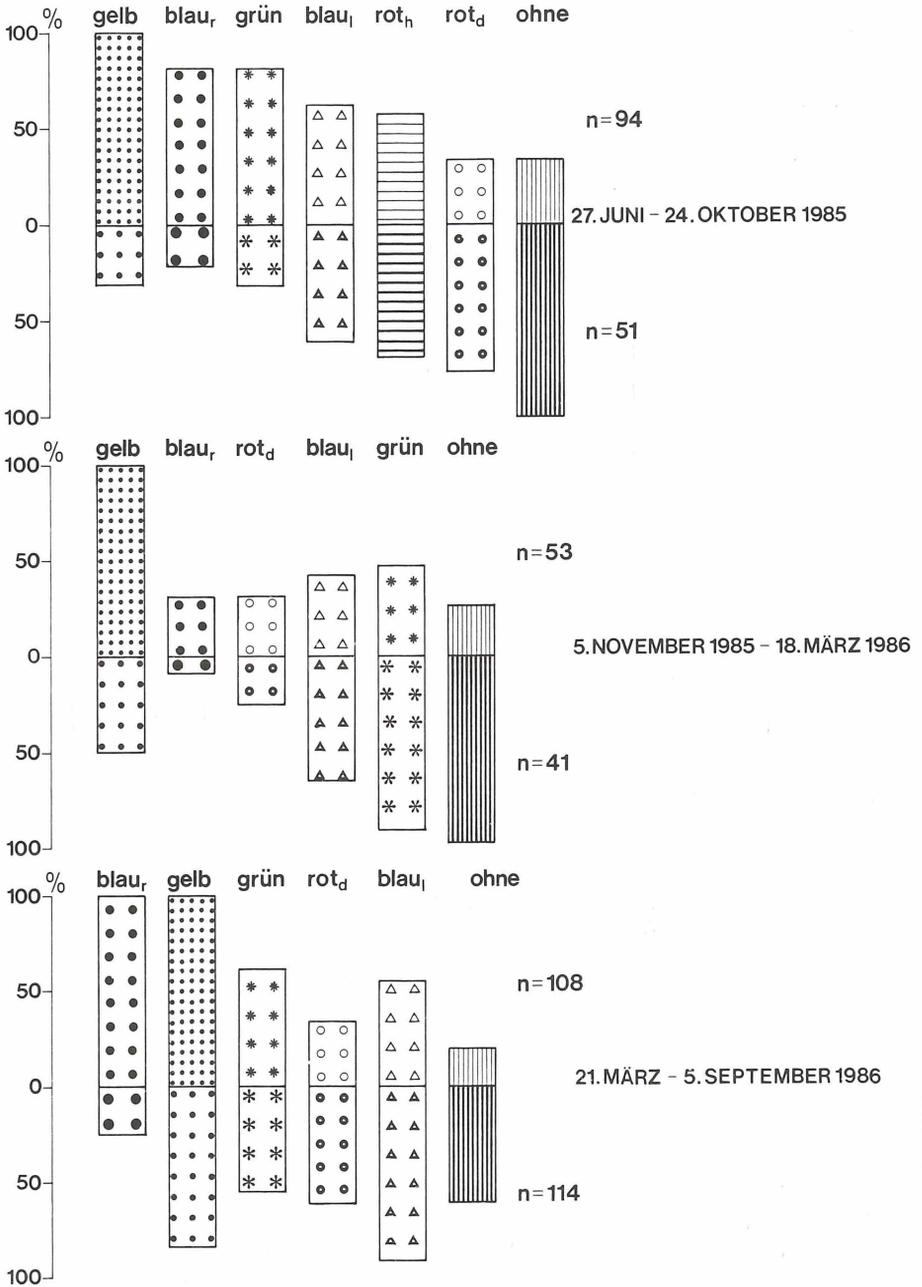


Abb. 11. Rangordnung im Jugendtrupp der Jungvögel von 1985 im Alpenzoo Innsbruck. Ordinate: Nach oben aufgetragen: Anzahl der Angriffe in % des Maximalwertes; nach unten aufgetragen: Anzahl der Ausweichbewegungen in % des Maximalwertes.

Fig. 11. Social hierarchy in the juvenile group of the fledglings of 1985 at Alpenzoo Innsbruck. Top: number of aggressive actions in % of maximum value. Bottom: number of evasive movements.

In der Türkei brachen die Jungvögel in der 10.-12. Lebenswoche mit der Kolonie in die Winterquartiere auf. Ein Jungvogel flog 1984 mit der Kolonie ab, obwohl die Eltern (ausgewilderte Volierenvögel) im Brutgebiet blieben. Zur gleichen Zeit verließen ehemals in Marokko die jungen Waldrappe mit ihren Eltern die Brutfelsen der Inlandkolonien und kehrten auch nachts nicht mehr dorthin zurück (RENCUREL 1974).

Die Volierenvögel halten weiterhin Kontakt zu ihren Eltern. Selten kommt es zu Irrtümern bei der Annäherung an Altvögel. Zu beobachten sind sie nur, wenn sich ein Jungvogel dem Adulten von rückwärts nähert oder bei schlechten Lichtverhältnissen, etwa am Abend. Wird der Irrtum erkannt, zeigt der Flügglings Schreck- und Konfliktverhalten.

Tab. 2. Anzahl der Irrtümer beim Erkennen zwischen Eltern und sieben Flügglings des Jahres 1985 (Juni 1985-März 1986).

Table 2. Number of errors in recognition between parents and seven young (June 1985-March 1986).

Annäherung	kein Irrtum	Irrtum
Eltern - > Jungvogel	111	4
Jungvogel - > Eltern	710	22

Jungvögel irrten sich bei 732 Annäherungen 22 mal, Eltern bei 115 Annäherungen 4 mal. Da der weitaus größere Teil der Annäherungen von den Jungen ausgeht, kann man die größere Zahl der Irrtümer im Vergleich zu jenen der Adulten nicht als signifikant höher bezeichnen (exakter Test nach FISHER und YATES). In den Kontakten zu den Flügglings waren im Mittel weder im Positiven (z.B. intensiver Blickkontakt, Beisammenhocken, soziale Gefiederpflege, Fütterungen) noch im Negativen (z.B. Abwenden, Davonlaufen, Drohimponieren, Schnabelhacken) signifikante Unterschiede zwischen ♂ und ♀ vorhanden. Dasselbe gilt für die Jungvögel in den Beziehungen zu Vätern und Müttern (U-Test nach MANN und WHITNEY). Geschwister weisen verschieden starke Bindungen zu den Eltern auf. Ab Herbst weichen die Eltern den Jungen immer mehr aus. Es kommt nur mehr zu wenigen Kontakten (vgl. TRIVERS 1974). Ein leichter Anstieg zeigt sich wieder zu Beginn des nächsten Jahres bis in der Brutsaison das Interesse verlischt. In Marokko nährt jedoch ein Teil der Immaturen weiterhin an den Brutfelsen (vgl. PEGORARO & MALIN 1990).

Im 11./12. Lebensmonat beginnt eine pubertäre Balz; eine allgemeine Verringerung der Individualdistanz ist zu verzeichnen. Paarbildende und -bindende Verhaltensweisen von Begrüßungszeremonien bis hin zu Kopulationsaufforderungen (OLIVER et al. 1979, THALER et al. 1981, ŞAHIN 1982c, 1983a, PEGORARO & THALER 1985) treten auf. Manchmal endet, was als heftige Anpaarung begonnen hat, in einer wüsten Rauferei. Bald kommt es zu einer länger anhaltenden Bevorzugung bestimmter Partner. Erste »Gruh«-Rufe (unspezifischer Erregungslaut adulter Waldrappe) ertönen im 3.-4. Lebensmonat, echte »Chrup«-Rufe am Ende des 5. Monats. Zu dieser Zeit wird auch der Stimmbruch vom menschlichen Ohr deutlich erfaßt. Trillernde, jetzt aber tieferfrequente Bettellaute sind weiterhin zu hören.

## 5. Nestlingsverluste

Bei den Waldrappen, wie auch bei vielen anderen Vogelarten, übersteigt die ursprüngliche Gelegegröße sehr oft die Anzahl von Jungen, die erfolgreich ausfliegen (vgl. HOWE 1976). Ihre Nestlinge unterliegen vor allem in zwei Phasen erhöhter Mortalität (vgl. SCHENKER 1976). Die erste Phase betrifft den Schlupf und die darauffolgenden Tage. In dieser frühen Phase tritt eine passive Rivalität auf, die zum Verhungern der Nesthäkchen (LÖHRL 1968) führen kann. Die zweite Verlustphase liegt in der 2.-4. Lebenswoche. Sie ist durch die zu dieser Zeit auftretende Nestlingsaggressivität gekennzeichnet.

Hinzu kommt, daß Waldrappe in diesem Alter bereits die Nester verlassen und auf den Felssimsen umherlaufen. Durch Attacken von Nestgeschwistern erschreckt, stürzen Jungvögel von den Brutfelsen ab. Dies geschieht jedoch auch, wenn Junge in Auseinandersetzungen Adulter geraten, sowie bei Flugübungen (vgl. ŞAHİN 1981). Im Freiland fallen junge Waldrappe – unabhängig von diesen Phasen – Nesträubern zum Opfer. In der Türkei stellte der Adlerbussard (*Buteo rufinus*), der 1984 zwei der acht Nestlinge erbeutete, eine Gefahr dar. An der Küste kommen hauptsächlich die in unmittelbarer Nähe brütenden Kolk- und Wüstenrabben (*Corvus corax*, *C. ruficollis*; EDWARDS 1985 unpubl.), Silbermöwen (*Larus argentatus*) und Zwergadler (*Hieraaetus pennatus* RIBI mündl. Mitt.) als Nesträuber in Frage. Die größte Gefahr stellt jedoch der Mensch dar.

Nach Daten von EDWARDS (1985, 1986 unpubl.) lassen sich Ausflugeraten für die drei marokkanischen Küstenkolonien berechnen. So wurden 1985, 1,6-2,2, 1986 1,3-1,8 Junge pro Nest flügel. Im Zoologischen Garten Basel ergaben sich 1975-1977 im Mittel 1,9 Flügglinge pro Nest (SCHENKER 1979). Im Alpenzoo Innsbruck waren 1982-1990 von insgesamt 43 Brutnen 26 erfolgreich. 51 Jungvögel, d.h. 1,2 pro Nest wurden flügel.

### 5.1 Passive Rivalität

Waldrappe bebrüten ihr Gelege vom ersten Tag an (vgl. SCHENKER 1976, OLIVER et al. 1979, THALER et al. 1981). Die Jungen schlüpfen asynchron. Die Schlupfintervalle betragen bei den türkischen Vögeln nach ŞAHİN (1981, 1983b) 1-4, vorzugsweise 2-3 Tage. RENCUREL (1974) beobachtete bei marokkanischen Populationen geringere Schlupfintervalle bei den ersten Jungen eines Geleges. OLIVER et al. (1979) berichten von meist einem Tag Abstand bei Volierenbruten. Durch den Altersunterschied ergibt sich vom Schlupf an eine Größen- und Gewichtshierarchie (FUJIOKA 1985a, b), die zur Rivalität zwischen den Nestgeschwistern beiträgt. Dieses Phänomen ist etwa von Tölpeln (NELSON 1966) Pelikanen (BURKE & BROWN 1970, COOPER 1980), Reihern (OWEN 1960, WERSCHKUL 1979, MOCK 1984, FUJIOKA 1985a, b), Ibissen (MILLER & BURGER 1978, STUMPF 1978, DE TARSO ZUQUIM ANTAS 1979), Greifvögeln (WENDLAND 1958, INGRAM 1959, MEYBURG 1974, STINSON 1979, THALER 1981, HAGAN 1986), Raubmöwen (PROCTER 1975), Möwen (CULLEN 1957, PARSONS 1975, HAHN 1981), Eulen (WENDLAND 1958, KOENIG 1973), Seglern (LACK & LACK 1951) und etlichen Singvögeln wie Schwalben (BRYANT 1978), Meisen (LÖHRL 1968, PERRINS & MOSS 1975), Ammern (HUSSEL 1972), Stärlingen (HOWE 1976) bekannt.

Jüngste und schwächere Waldrappküken werden in dieser ersten Phase bereits Opfer einer »passiven« Nestlingsrivalität (MOCK 1984, FUJIOKA 1985a), wobei der Grad der Schlupfasynchronie ausschlaggebend sein dürfte (RICKLEFS 1983). Das Schlupfintervall stellt demnach die kritische Größe dar (vgl. MEYBURG 1974). Diese Rivalität kann vor allem bei großen Bruten (O'CONNOR 1978) zum Verhungern der »Nesthäkchen« (LÖHRL 1968) führen. Der Verlust überschüssiger, jüngster und geschwächer, kranker Nestlinge zu einem möglichst frühen Zeitpunkt ist energetisch am ökonomischsten (vgl. WENDLAND 1958, DAWKINS 1978, STINSON 1979, EDWARDS & COLLOPY 1983, FUJIOKA 1985a, b). Ältere, gesunde Jungvögel haben gegenüber ihren bis zu zwei Wochen jüngeren Nestgeschwistern einen gewaltigen Vorsprung. Sie sind größer, schwerer und ihre lokomotorische Entwicklung ist weiter fortgeschritten. Die älteren Nestlinge orientieren sich bereits optisch; durch weiter fortgeschrittene Mobilität kommen sie dem Schnabel des Altvogels rasch näher. Sie betteln heftiger und werden zuerst gefüttert (vgl. ŞAHIN 1981, POOLE 1982). Einer der Hauptfaktoren des Wettstreits ist die Reaktionsgeschwindigkeit (MOCK 1985). Langsameres Reagieren ist einerseits durch den Altersunterschied bedingt, andererseits gehört es zu den ersten Anzeichen einer Schwächung (vgl. LÖHRL 1968). In den ersten beiden Lebenstagen wird der Vorsprung des Älteren durch das Piepsen, das die jungen Nestlinge fast ununterbrochen ausstoßen, kompensiert (vgl. KOENIG 1973). Dieser Laut dürfte die Eltern stimulieren (s. TRIVERS 1974), sich bevorzugt um den jüngsten Nachwuchs zu kümmern. So wird dieser auch ausgesprochen oft und lange von seinen Eltern gekraut.

Bei Waldrappen kann es in dieser Zeit unter Zoobedingungen in Stresssituationen zu Kronismus kommen (Schenker 1976, 1979, Schratte 1987 mündl. Mitt.). Im Alpenzoo Innsbruck konnten wir ein Auffressen von Jungvögeln nie beobachten. Auch für die türkische Kolonie gab es keine derartigen Befunde (ŞAHIN 1981).

## 5.2 Nestlingsaggressivität

Nestlingsaggressivität kommt in einigen Vogelfamilien vor. Interspezifisch ist sie von verschiedenen Brutparasiten wie z.B. vom Kuckuck (*Cuculus canorus*) bekannt (WENDLAND 1958, NICOLAI 1964). Intraspezifisch tritt diese »sibling aggression« etwa bei Tölpeln (NELSON 1966), Pelikanen (BURKE & BROWN 1970, COOPER 1980), Reihern (OWEN 1960, WERSCHKUL 1979, MOCK 1984, 1985, FUJIOKA 1985a, b), Ibissen (AHARONI 1929, SCHENKER 1976, 1979, OLIVER et al 1979, THALER et al. 1981, ŞAHIN 1982a, WITTMANN & RUPPERT 1984), Greifvögeln und Eulen (WENDLAND 1958, INGRAM 1959, MEYBURG 1974, STINSON 1979, THALER 1981, THALER et al. 1986), Raubmöwen (PROCTER 1975) und Möwen (CULLEN 1957, BRAUN & HUNT 1983) auf. Die Nestlingsaggressivität ist beim Waldrapp obligatorisch. Anders als beispielsweise bei verschiedenen Adlern, bei denen sich dieses Verhalten fakultativ zeigt (s. POOLE 1982, EDWARDS & COLLOPY 1983, HAGAN 1986), kommt sie beim Waldrapp in allen Populationen vor (s. etwa AHARONI 1929, ŞAHIN 1982a). Allerdings ist sie — zumindest unter Zoobedingungen — nicht bei allen Bruten zu beobachten. Sie ist nicht an einen akuten Nahrungsmangel während der Aufzucht gebunden (vgl. STIN-

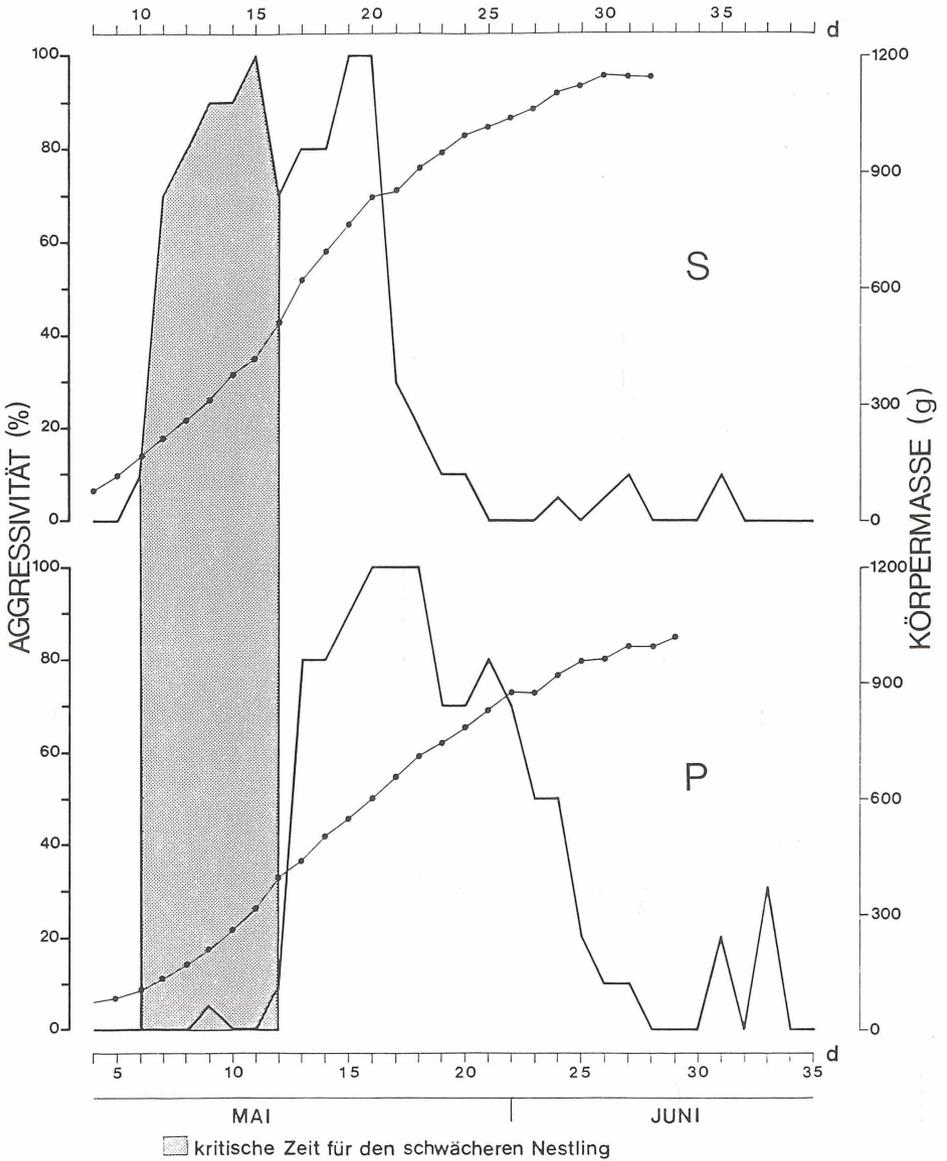


Abb. 12. Nestlingsaggressivität. Ordinate: Aggressivität in %. Abszisse: Alter in Tagen, dünne Linie: Körpermasse.  
Fig. 12. Sibling aggression in %. Slight line: body mass.

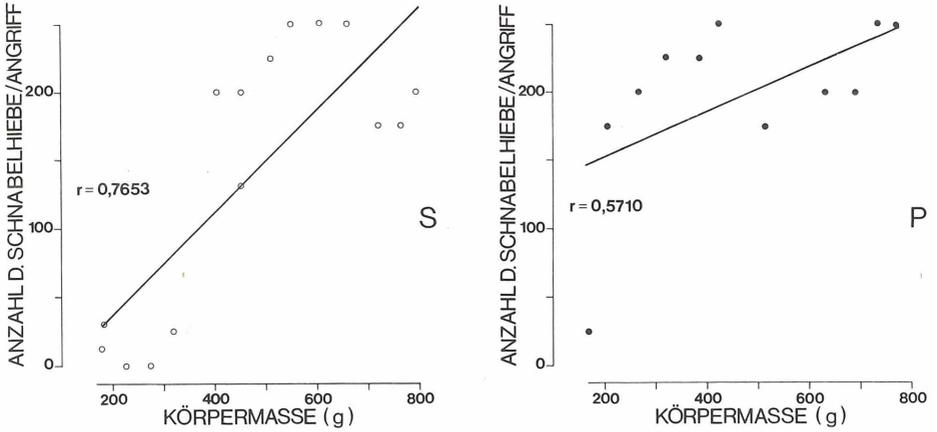


Abb. 13. Lineare Regression, Nestlingsaggressivität (Anzahl der Schnabelhiebe pro Angriff) gegen Körpermasse von S und P.

Fig. 13. Correlation between sibling aggression and body mass of S and P.

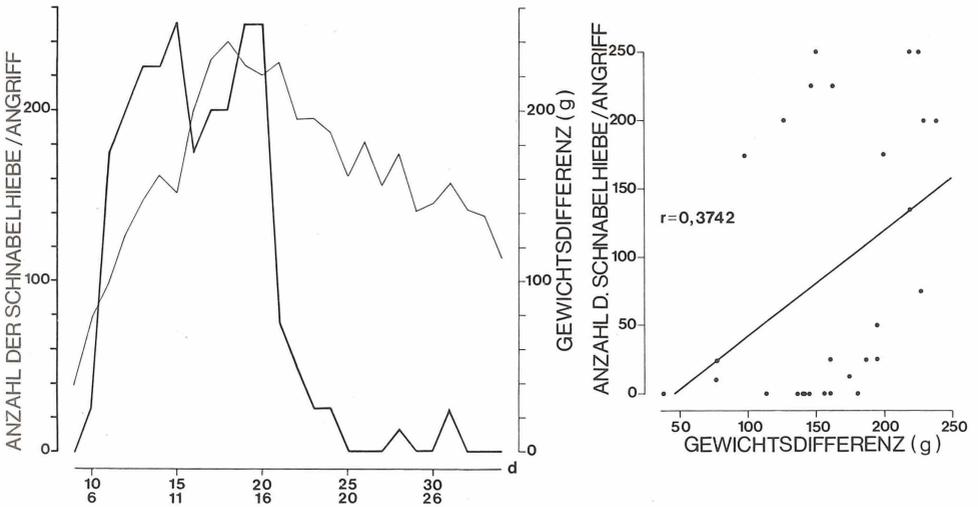


Abb. 14. Beziehung Nestlingsaggressivität und Gewichtsdiﬀerenz zwischen den beiden Individuen. Links: dünne Linie: Gewichtsdiﬀerenz; dicke Linie: Anzahl der Schnabelhiebe pro Angriff gegen Gewichtsdiﬀerenz.

Fig. 14. Correlation between sibling aggression and differences in body mass of S and P. Left: slight line: difference in body mass; broad line: number of bill strokes in each aggressive display. Right: linear regression.

SON 1979). So zeigt sich Nestlingsaggressivität auch bei den Handaufgezogenen, die von uns ad libitum gefüttert werden (s. OLIVER et al. 1979, THALER et al. 1981, MOCK 1984). Das Nahrungsangebot ist jedoch ausschlaggebend, ob jüngere Nestlinge trotz der Einschüchterung der älteren überleben (vgl. OWEN 1960), weil die in Beschwichtigungshaltung verharrenden Jungvögel zunehmend weniger gefüttert werden. Grundlegende Faktoren für das Nahrungsangebot stellen einerseits externe Einflüsse, wie Habitat, Witterung, Legedatum und Tageslänge (LACK 1954, PERRINS & MOSS 1975, JAMIESON et al. 1983), dar. Andererseits sind Qualitäten der Altvögel, wie Nahrungssuch- und Fütterungsverhalten, Alter und Erfahrung, ausschlaggebend. Die aggressive Phase fällt in die Zeit der maximalen Wachstumsrate (Abb. 12), in der der Nahrungsbedarf stark ansteigt (s. WENDLAND 1958, WITTMANN & RUPPERT 1984, HAGAN 1986). Die Regressionsgeraden der Handaufzuchten P und S zeigen eine hohe ( $r=0,7653$ ) bzw. eine mittlere ( $r=0,5710$ ) Korrelation zwischen Aggressivität und absoluter Körpermasse (Abb. 13; s. THALER et al. 1981). P setzt am 9. Lebenstag mit 176 g erste aggressive Handlungen; S wird am 10. Tag mit 163 g aggressiv. Die Korrelation zwischen Aggressivität und Differenz der Körpermasse ist in diesem Beispiel mit  $r=0,3742$  nur gering (Abb. 14; PROCTER 1975). Dies erklärt die Tatsache, daß die Nestlingsaggressivität reversibel ist. Ein überlebendes jüngeres Nestgeschwister wird bei Überschreiten des Schwellenwertes selbst aggressiv, obwohl es noch um einiges leichter ist als das ältere (vgl. OLIVER et al. 1979, THALER et al. 1981, MICHELMORE & OLIVER 1982). Während der nächsten Tage kommt es zu wilden Raufereien mit unterschiedlichem Ausgang. Die Situation wirkt insgesamt ausgeglichen (Abb. 12). Erhält im Freiland bei einer Fütterung nur der Angreifer Nahrung, kann er bei der nächsten eher passiv bleiben und sehr extensiv betteln. Ein anderer Nestling, nie jedoch ein viel kleinerer, übernimmt die Rolle des Aggressors. S zeigt am 21. Lebenstag mit 830 g einen starken Abfall in der Aggressionskurve, bei P ist dies am 25. Tag mit 873 g der Fall. P ist ab dem 34., S. ab dem 36. Lebenstag nicht mehr aggressiv. Auch in der Voliere des Alpenzoos Innsbruck und in der Türkei waren ab dieser Zeit kaum mehr aggressive Auseinandersetzungen zu beobachten (vgl. WITTMANN & RUPPERT 1984). Dieser Aggressionsabfall scheint durchwegs üblich zu sein. So leben z.B. Adlerjunge, falls beide überleben, nach den ersten Wochen kampfflos zusammen (WENDLAND 1958, INGRAM 1959). Waldrappjunge halten in der letzten Nestlingsphase einen sehr engen sozialen Kontakt. Viele Handlungen werden gemeinsam ausgeführt, spielerische Verhaltensweisen treten in großer Zahl auf. Wo es die Anlage der Horste ermöglicht, werden nestfremde Junge einbezogen. Rangordnungen werden deutlich, wenn ein Junges vor einem anderen Demutshaltung einnimmt, ohne attackiert zu werden.

### 5.2.1 Beschreibung des aggressiven Verhaltens

Der Angreifer stützt sich auf das Nestgeschwister. Die Flügel sind (meist nach unten) abgespreizt, zum Teil hochgezogen, Flügelschlagen kommt vor. Das Gefieder ist gestäubt, die Brust vorgestreckt. Bei heftigen Angriffen wird der Hals gestreckt, der Kopf in die Höhe gereckt, die Kehle stark gebläht. Mit geöffnetem Schnabel hackt

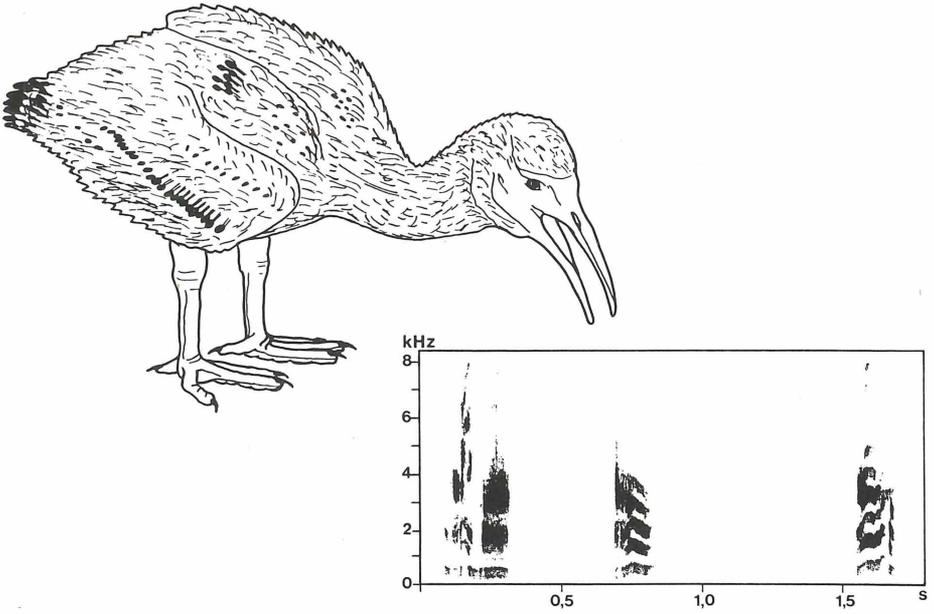


Abb. 15. Links: Angriffshaltung; rechts: Sonagramm des Aggressionslautes.

Fig. 15. Left: posture of aggressive Waldrapp Ibis nestling; right: sonagram of aggressivity calls.

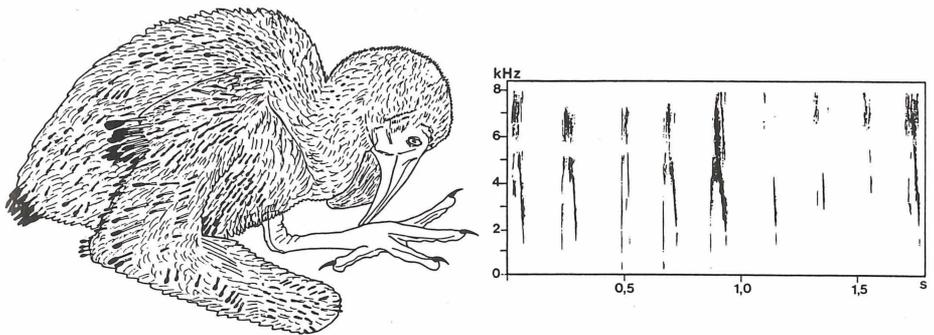


Abb. 16. Links: Beschwichtigungshaltung; rechts: Sonagramm des Unmutslautes.

Fig. 16. Left: appeasement posture; right: sonagram of distress calls.

der Aggressor wild auf das Nestgeschwister ein. Dabei zielen die Schnabelhiebe größtenteils auf den Hinterkopf, der in Beschwichtigungshaltung dargeboten wird (vgl. ŞAHİN 1982a). Der Angreifer packt das Geschwister auch am Hals oder zerrt es an den Flügeln. Entfernt man den unterlegenen Nestling, so hackt der Jungvogel umorientiert (IMMELMANN 1982) auf hervorstehende eigene Körperteile, wie Flügel, Füße oder die vorgestreckte Brust; auch Ersatzobjekte werden attackiert (vgl. BURKE & BROWN 1970, THALER et al. 1981). Der Angreifer — nicht wie SCHENKER (1976) vermutet, der Angegriffene — stößt typische Aggressionslaute aus.

Bei Zweikämpfen hacken die beiden Gegner mit weit ausholenden Kopfbewegungen aufeinander ein; die Bewegungen können auch in die Luft, ohne Berührung ausgeführt werden. Besonders in den ersten Tagen der Nestlingsaggressivität versuchen die älteren, kräftigeren Jungvögel immer wieder auf ihre Nestgeschwister zu steigen bzw. sich darauf zu schieben. Das angegriffene Küken drückt sich anfangs ins Nest, reagiert aber bald mit Demutshaltung (TINBERGEN 1959), wobei es Unmutslaute ausstößt. Aus dieser Haltung erhebt es sich meist erst dann, wenn der Angreifer nicht mehr bittelt.

Verletzungen konnten wir nie beobachten (vgl. OLIVER et al. 1979, MICHELMORE & OLIVER 1982), obwohl sehr viele Einzelschläge auftraten (s. dagegen WITTMANN & RUPPERT 1984). AHARONI (1929) sieht den Grund für fehlende Verletzungen in der frühen Ossifikation des Hinterhauptes, der bevorzugten Stelle für die Schnabelhiebe. Außerdem ist der Schnabel der Waldraupe gummiartig weich und biegsam. Der Kopf ist bereits beim Schlupf nur sehr schütter bedeckt; die Federn werden nicht — wie AHARONI annahm — vom Angreifer ausgerissen. Zu den Jungenverlusten kommt es indirekt; dies entspricht auch bei wehrhaften Arten eher der Regel (vgl. MEYBURG 1974, POOLE 1982). Der attackierte Jungvogel wird durch Einnehmen einer Demutshaltung am Betteln gehindert. Der Aggressor bittelt auf diese Weise früher gegen den Schnabel des Elters und erhält als erster bzw. einziger Nahrung. Ab der dritten Lebenswoche läuft er im Freiland dem ankommenden Elter bereits entgegen, während der eingeschüchterte Jungvogel in Demutshaltung im Nest verharrt. Dies kann dazu führen, daß jüngste Nestgeschwister, die zuvor meist einen gesunden Eindruck gemacht haben (vgl. WENDLAND 1958, SCHÜZ 1984), verhungern. Dieser Eindruck bestätigt sich, wenn man sie von Hand aufzieht. Bei Verlust dominanter Jungvögel durch Krankheit, Unfall oder Nestraub holen die unterlegenen Nestlinge schnell auf (vgl. LÖHRL 1968). Eine weitere Todesursache bei Auseinandersetzungen bietet im Freiland der Absturz von den Brutfelsen (vgl. WERSCHKUL 1979, ŞAHİN 1981, RİBİ 1986 mündl. Mitt.). Dies war besonders auf dem inadäquaten, künstlichen Nistbrett in Birecik der Fall.

Die Angriffe der Nestlinge sind fast vollständig auf die Anwesenheit der Eltern beschränkt und treten gehäuft bei Ablösen am Nest auf. Sie sind eng an die Fütterungen geknüpft, wobei jegliche Bewegung seitens des schwächeren Nestlings, wie Aufrichten, Bettel- und Streckbewegungen, den Auslöser für das aggressive Verhalten des dominanten Jungvogels bildet (vgl. POOLE 1979). Die größere Anzahl von Attacken in der Voliere ist durch die häufigeren Anflüge ablösungswilliger Altvögel an die Horste bedingt.

Außerhalb der Auseinandersetzungen halten die Geschwister engen sozialen Kontakt. Sie ruhen und schlafen aneinandergeschuldet; es kommt zu sozialer Gefiederpflege (vgl. WITTMANN & RUPPERT 1984).

### 5.2.2 Die Rolle der Eltern

Durch den asynchronen Schlupf wird das potentielle Opfer der Nestlingsrivalität von Anbeginn gekennzeichnet (vgl. PARSONS 1975). Der Altersunterschied allein muß jedoch noch keine Benachteiligung ergeben (s. LACK 1954, LÖHRL 1968, WERSCHKUL 1979). Bei den meisten Vogelarten bringen die Eltern mit mehr Jungen häufiger Futter an das Nest als jene mit wenigen. Die Zunahme erfolgt jedoch meist nicht proportional zur Gelegegröße, sondern ist geringer (LACK 1947, 1954, HUSSEL 1972). Im Alpenzoo unterscheidet sich beim Waldrapp die Anzahl der Besuche bei Paaren mit einem, zwei oder drei Jungvögeln nicht signifikant (U-Test nach MANN & WITHNEY;  $p > 0,05$ ). Die von den dominanten Jungvögeln eingeschüchterten Nestlinge werden gar nicht oder erst zum Schluß gefüttert (vgl. HUSSEL 1972, WERSCHKUL 1979). Im letzteren Fall ist die Magenfüllung des Altvogels allein für die Sättigung ausschlaggebend (OLIVER et al. 1979, ŞAHIN 1982a). Diese wiederum wird durch Nahrungsangebot und Futtersammelverhalten bestimmt. Bei langlebigen Arten, wie beim Waldrapp, hängt eine große Anzahl zukünftiger Bruterfolge vom Überleben der Adulten ab (vgl. NELSON 1966, FUJIOKA 1985b). Für diese ist deshalb wichtig, auch während der Jungenaufzucht ihre eigenen Bedürfnisse zu erfüllen. Werden etwa bei Nahrungsknappheit die Energiereserven der Altvögel stark angegriffen, kann es ihr Überleben gefährden. Unter Zooverhältnissen ist dies bei alleine aufziehenden Waldrappeltern zu beobachten. Sie sind am Ende der Huderperiode geschwächt, abgemagert und am ganzen Körper verschmutzt.

Der Selektionsdruck scheint bei den Jungvögeln in Richtung Qualität, z.B. hohes Gewicht (HOWE 1976), und nicht in Richtung Quantität zu tendieren (vgl. PERRINS & MOSS 1975), um die Überlebenschancen der einzelnen Individuen nach dem Ausfliegen zu erhöhen (vgl. BENGTSSON & RYDEN 1981). Bei gleichmäßiger Verteilung des Futters kämen alle Jungen unterernährt zum Ausfliegen (LÖHRL 1968). So haben Untersuchungen an einigen Vogelarten ergeben, daß eine negative Korrelation zwischen der Anzahl der Nestlinge und dem Gewicht der Flügglinge besteht (vgl. STINSON 1977). Fliegt im Zoo nur ein junger Waldrapp aus, so ist er besonders gut genährt und kräftig, dies vielleicht über das nötige Maß hinaus (WERSCHKUL 1979, FUJIOKA 1985b). Bei Jungen von Erstbrütern und aus späten Nachgelegen ist das kaum jemals der Fall. Eine gute körperliche Verfassung war besonders für die weit ziehende türkische Waldrapp-Population wichtig, weil diese bereits Ende Juni — Anfang Juli (ŞAHIN 1984 mündl. Mitt.), das heißt zwei bis vier Wochen nach dem Ausfliegen der Jungen, in das Winterquartier aufbrach.

Bei den meisten Vogelarten mit Nestlingsaggressivität greifen Eltern nicht in das Geschehen ein (POOLE 1979, EDWARDS & COLLOPY 1983, JAMIESON et al. 1983, FUJIOKA 1985a) oder scheinen es sogar zu unterstützen (INGRAM 1959). MEYBURG (1974) vermutet, Adlermütter wären dazu imstande, die Aggressivität der Nestlinge

zu verhindern. Tatsächlich sind Eingriffe der Eltern bei einigen Arten (O'CONNOR 1978), z.B. bei Raubmöwen (YOUNG 1963) wie auch beim Waldrapp zu beobachten. Waldrappelterne zeigen erhöhte Erregung bei den Raufereien ihrer Jungen. Diese drückt sich in Nickhautblinkern, Gefiedersträuben, Erregungsschütteln und Übersprungsbewegungen wie Schnabelknacken und schlingernden Kopfbewegungen aus (vgl. THALER et al. 1981, PEGORARO & THALER 1985). Sie setzen sich beim Hudern so, daß die beiden kämpfenden Jungvögel getrennt sind. Die Altvögel fahren auch imponierbegrüßend mit lauten »Chrup«-Rufen (PEGORARO & THALER 1985) dazwischen. Sie zupfen und knabbern an den Jungen (vgl. ŞAHİN 1982a) oder packen einen der Nestlinge und ziehen ihn — manchmal recht unsanft — in einen entfernteren Nestbereich und beschäftigen sich mit ihm. Oft kraulen sie ihn intensiv. Bei diesen Eingriffen sind lediglich Kurzzeiterfolge zu verzeichnen.

Eine langfristige Strategie stellt die Aufteilung der Jungenfürsorge auf beide Altvögel dar (vgl. LACK 1954). Beim Waldrapp füttern beide Eltern. Dadurch lassen sich die Investitionen der einzelnen adulten Individuen — bei gesteigerter Überlebenschance der Jungvögel — herabsetzen. Zumindest bei zwei Nestlingen kann die Aggressivität stark verringert, häufig sogar weitgehend vermieden werden. Im Birecik kamen oft beide Altvögel zugleich oder kurz nacheinander im Brutbereich an. Sie landeten dann in einiger Entfernung voneinander, meist links und rechts vom Horst, und versorgen je einen Jungvogel. Dadurch, daß die Eltern dort ihre Jungen ab der dritten Lebenswoche oft stundenlang alleinließen, hatten sie die Möglichkeit, die optimalen, weiter entfernten Futtergebiete aufzusuchen.

Auf Abstürze von den Brutplätzen und Verluste durch Nesträuber reagieren die anwesenden Altvögel einer Kolonie mit erhöhter Erregung. So werden besonders viele »Gruh«-Rufe (Erregungslaute der Waldralpe) ausgestoßen. In der Türkei war dies etwa bei den Jungenverlusten durch den Adlerbussard zu beobachten. Sterbende Nestlinge werden von den Eltern nicht beachtet. Tote Junge schleudern sie aus dem Horst oder bringen sie unter Einzitter- bzw. Nestbodenrüttelbewegungen in das Nestgefüge ein.

## 6. Diskussion

### Fütterung

Während MICHELMORE & OLIVER (1982) Spritzen benützt haben, füttern wir die Waldralpe mit Pinzetten und später mit Kunststofflöffeln. Da die Küken in den ersten Lebenstagen sehr sensibel auf Überfütterung reagieren, werden ihnen in dieser Periode nur sehr geringe Mengen pro Fütterung verabreicht. Anders als ARCHIBALD et al. (1980) fordern, füttern wir die Nestlinge bald ad libitum (vgl. WITTMANN & RUPPERT 1984). Daher sind die exakten Mengenangaben einer Spritzenskala nicht nötig. Auch sind die hygienischen Anforderungen nicht so groß; eine Reinigung der Fütterungswerkzeuge mit heißem Wasser scheint uns ausreichend. Auf eine chemische Sterilisation (MICHELMORE & OLIVER 1982) verzichten wir. MICHELMORE & OLIVER fütterten die Jungvögel nur bis zur achten Lebenswoche von Hand. Da unregelmäßige Fütterungen bei den Naturbruten noch lange Zeit nach dem Ausfliegen eine wichtige soziale Funktion erfüllen, wird dies bei den Handaufgezogenen kopiert, bis ihr Bettelverhalten versiegt.

## Jungenpflege, Jungenverhalten

Die handaufgezogenen Küken betteln mehr als Volieren- und Freilandjungen. Dies dürfte auf nicht adäquate Reaktionen der Ersatzeltern sowie die künstliche Fütter-situation und -frequenz zurückzuführen sein. Auch betteln jüngere Nestlinge häufiger ihre Geschwister an als dies bei Naturbruten der Fall ist. In Abwesenheit der Eltern wird wahrscheinlich der Auslöser durch arteigene Geschwister stärker zum Zug kommen.

Futterabwehrverhalten (vgl. MICHELMORE & OLIVER 1982, WITTMANN & RUPPERT 1984) tritt bei Naturbruten selten auf (vgl. OLIVER et al. 1979). Handaufgezogene zeigen es verstärkt in der Phase der Handscheu. In dieser Periode wird offenbar angeborenes Elternerkennen abgebaut und durch einen Lernvorgang ersetzt. Die Jungen brauchen zu dieser Zeit nicht mehr so viel Nahrung; die Wachstumskurve flacht ab. Im Freiland kommt es jetzt vor, daß sich bei Ankunft eines fütterwilligen Elters nicht mehr alle Jungen einer Brut am Betteln beteiligen.

Unterschiede zwischen Freiland- und Volierenbruten ergeben sich in Fütter- und Ablösefrequenz, da Freilandeltern meist zu relativ weit entfernten Nahrungsgrün-den fliegen müssen.

Das Bettelverhalten wandelt sich über das Bettelgrüßen in den Gruß der Adultvögel; die Bettelbewegung geht in die Grußbewegung über. Solche Übergänge zeigen sich auch in der dazugehörigen Lautentwicklung. Alle Jungenrufe verändern sich im Lauf der Ontogenese. Die Veränderung ist vor allem durch Verlagerung des Frequenzschwerpunkts in tiefere Bereiche und zunehmende Geräuschhaftigkeit gekennzeichnet. Sie gehen gleitend in die Adultlaute über. Aus dem Futterabwehrverhalten entwickelt sich ein lokomotorisches Spiel, das bereits von WACKERNAGEL (1964) als »Tanzen« beschrieben wurde.

Das Phänomen der »Besucher« ist auch für andere Ibisarten nachgewiesen (SPIL et al. 1985) und stellt im Normalfall keine Beeinträchtigung für die Bruten dar. Es führt wahrscheinlich schon in frühen Stadien zu einem sozialen Lernprozeß. Auffällig war die extreme Frequenz der Nestbesuche von Nichtbrütern in der Kolonie von Bireçik. Sie stellte anders als ŞAHİN (1982a) berichtete, keinen Vorteil, sondern eher eine Belastung dar. Dafür waren mehrere Faktoren verantwortlich: Die Jungen wurden viel mehr allein gelassen als in den marokkanischen Kolonien. Aus den im Brutgebiet befindlichen Volieren freigelassene, körperlich nicht voll funktionstüchtige Immature verließen die Waldrappstation kaum, unter anderem weil sie von den Bediensteten weiterhin gefüttert wurden. Die dort beobachteten aggressiven Verhaltensweisen solcher »Besucher« waren oft als Reaktion auf die Eingriffe der Tierpfleger zu verstehen.

Die von MICHELMORE & OLIVER (1982) sowie WITTMANN & RUPPERT (1984) beobachteten Jungvögel würgten viel früher Gewölle hervor als unsere Handaufgezogenen. Der Zeitpunkt läßt sich durch den Ballaststoffgehalt der Nahrung erklären. Auch unterschiedlich starke Salzausscheidungen über die Nasenlöcher ist durch unterschiedliche Futterzusammensetzung bestimmt. Die adäquate Nahrung der Freilandbruten führt zu geringerer Salzausscheidung, jedoch scheint diese Funktion

im marokkanischen Küstenbereich durch teilweise salzhaltige Bestandteile wichtig. Zu Beginn der Flügezeit halten sich die jungen Waldralpe besonders viel am Boden auf. Sie sind zu dieser Zeit sehr aktiv. Reifende Verhaltensweisen werden gehäuft ausgeführt, geleitet von einem ausgeprägten Neugierverhalten (SMITH 1983). Verschiedene Spiele können unterschieden werden, wobei manchmal eine Trennung von noch unausgeformten reifenden Verhaltensweisen nicht ganz leicht fällt. Bei letzteren sind jedoch folgende Kriterien, die das Spiel kennzeichnen (EWER 1976), nicht erfüllt: Spiel ist wohl gerichtet, wird in Bewegungsüberschlag vollführt. Das ganze Verhalten drückt Begeisterung, Erregung und echtes Vergnügen aus und bildet regelmäßig einen Teil des Tagesablaufes. Besonders gut in dieses Bild passen das »Futterabwehr-Spiel« und die Flugspiele mit ihren »Kapiolen« (BEKOFF & BYERS 1982). Kennzeichnend für übermüßige Spielsituationen ist ein langgezogener Trillerlaut. Eine für Vögel relativ lange Kindheit unter elterlichem Schutz (FICKEN 1977) ermöglicht, daß die Erkundung der Umwelt, insbesondere der Nahrungsquellen auch im Freiland spielerisch stattfinden kann. Sozialverhalten wird besonders durch die Annäherung an immature Gruppenmitglieder spielerisch geübt.

### Jugendentwicklung

Obwohl die Handaufgezogenen bereits früh in ihrer Entwicklung spielerische Handlungen selbständiger Nahrungsaufnahme zeigen, fressen sie später als die Volierenvögel aus dem Futternapf. Der Grund hierfür dürfte in der Fütterung bis zur vollständigen Sättigung zu suchen sein. Auf ein Hungernlassen, um frühzeitiges selbständiges Fressen zu forcieren (vgl. MICHELMORE & OLIVER 1982) sollte verzichtet werden. Hier möchten wir nochmals auf die Möglichkeit der spielerischen Annäherung an die Nahrung verweisen. Handaufgezogenen Individuen fehlt der Anreiz durch die Nahrungsaufnahme arteigener Gruppenmitglieder, insbesondere der Eltern. Bei der Jagd nach lebender Beute zeigt sich keinerlei Verzögerung gegenüber den Freilandbruten.

Waldralpe haben keinen Warnruf. Sie reagieren auf leiseste Ausdrucksbewegungen von Artgenossen (vgl. LORENZ 1935, 1965). Die Jungen fliegen in Gefahrensituationen, etwa bei Annäherung eines Greifvogels, mit der Gruppe auf. In die Volierenpopulation eingegliederte Handaufgezogene tun dies anfangs, zumindest in Anwesenheit der Ersatzeltern, nicht, sondern orientieren sich an deren Verhalten.

### Nestlingsaggressivität, Nestlingsverluste

Nestlingsaggressivität tritt bei Waldralpen obligatorisch auf. In Zeiten stabiler Populationen dürfte dieses Verhalten der Bestandsregulation gedient haben (FUJIOKA 1985a, b). Heute, da der Waldralpe akut vom Aussterben bedroht ist, klingt dieser Gedanke absurd. Die Zoopopulation hingegen ist in den letzten Jahrzehnten derart angewachsen, daß es nicht sinnvoll erscheint, schwache Nestlinge handaufzuziehen, wie es MALLET (1977) vorschlägt. Auf jeden Fall unvorteilhaft ist es, dies mit einzelnen Jungvögeln durchzuführen, weil Prägungsvorgänge zum Tragen kommen, die ein späteres artgerechtes Verhalten vereiteln oder zumindest sehr erschwe-

ren. Nicht nur die Eltern-, sondern auch die sexuelle Prägung zielt auf den Menschen (vgl. LORENZ 1935, MICHELMORE & OLIVER 1982, KREBS & DAVIES 1984).

Ähnlich Reihern (MILSTEIN & SIEGFRIED 1970) verteidigen Waldrappelterne ihre Jungen sehr wohl gegen innerartliche Übergriffe, nicht aber gegen größere Raubfeinde. Die im Verhältnis zur Dauer der Nestlingszeit schnelle morphologische Entwicklung der Jungvögel erlaubt den Eltern, sie bald allein im Nest zu lassen. Früh entwickelte Fluchtreaktionen führen nach WERSCHKUL (1979) zu geringer Bedrohung durch Raubfeinde.

### Dank

Besonders herzlich möchten wir Herrn Dr. H. PECHLANER, ehemaliger Direktor des Alpenzoos Innsbruck-Tirol, für seine ständige Hilfsbereitschaft danken. Ministerialdirektor A. KARMOUNT, Administration des Eaux et Forêts et de la Conservation des Sols, hat die Beobachtungen in Marokko ermöglicht. M. RIBI, Direktor des Nationalpark Massa, danken wir für die große menschliche und fachliche Hilfe bei der Arbeit an den Atlantikkolonien. Herrn Dr. R. ŞAHİN, Diarbakir, sind wir für die wertvolle Diskussion und ganz besonders für seine Hilfe und Gastfreundschaft beim Besuch der türkischen Waldrappstation in Bireçik dankbar. Für finanzielle Unterstützungen danken wir der Sparkasse Tirol, der Fa. Swarovski und der Messerli-Stiftung, Schweiz.

### Literatur

- AHARONI, J. (1929): Zur Brutbiologie von *Comatibis comata* Bp. (*Geronticus eremita* L.). Beitr. zur Fortpfl. Biol. Vögel 5: 17-19. ARCHIBALD, G. W., S. D. H. LANTIS, L. R. LANTIS & J. MUNETCHIKA (1980): Endangered ibises Threskiornithidae: their future in the wild and in captivity. Intern. Zoo Yearbook 20: 6-17. — BAUER, K. M. & U. N. GLUTZ VON BLOTZHEIM (1966): *Geronticus eremita* (Linné 1758) — Waldrapp. Handbuch der Vögel Mitteleuropas (NIETHAMMER Hg.). Akademische Verlagsgesellschaft Frankfurt/M.: 448-454. — BEKOFF, M. & J. A. BYERS (1982): Kritische Neuanalyse der Ontogenese und Phylogenese des Spielverhaltens bei Säugern: ein ethologisches Wespennest. In: Verhaltensentwicklung bei Mensch und Tier. Parey Berlin Hamburg : 415-453. — BENGTSOON, H. & O. RYDEN (1981): Development of parent-young interaction in asynchronously hatched broods of altricial birds. — BEZZEL, E. (1977): Ornithologie. Ulmer Stuttgart. — BEZZEL, E. & R. PRINZINGER (1990): Ornithologie. Ulmer Stuttgart. — BRAUN, B. M. & G. L. HUNT JR. (1983): Brood reduction in Black-legged Kittiwakes. Auk 100: 469-476. — BRYANT, D. M. (1978): Establishment of weight hierarchies in the brood of House Martins *Delichon urbica*. Ibis 120: 16-26. — BURKE, V. E. M. & L. H. BROWN (1970): Observations of the breeding of the Pink-backed Pelican *Pelicanus rufescens*. Ibis 112: 499-512. — COOPER, J. (1980): Fatal sibling aggression in pelicans — a review. Ostrich 51: 183-186. CRAMP, S. & K. E. L. SIMMONS (Ed. 1977): Handbook of the birds of Europe the Middle East and North Africa. Vol. I. Oxford University Press Oxford London New York. — CULLEN, E. (1957): Adaptions in the Kittiwake to cliff Nesting. Ibis 99: 275-302. — Daw-

- KINS, R. (1978): Das egoistische Gen. Springer Berlin Heidelberg New York. — DE TARSO ZUQUIM ANTAS, P. (1979): Breeding the Scarlet ibis *Eudocimus ruber* at the Rio de Janeiro Zoo. Int. Zoo Yearbook 19: 135-139. — EDWARDS, T. C. JR. & M. W. COLLOPY (1983): Obligate and facultative brood reduction in eagles: an examination of factors that influence fratricide. Auk. 100: 630-635. — EWER, R. F. (1976): Ethologie der Säugetiere. Parey Berlin Hamburg. — FICKEN, M. S. (1977): Avian play. Auk 94: 573-582. — FUJIOKA, M. (1985a) Sibling competition and siblicide in asynchronously-hatching broods of the Cattle Egret *Bubulcus ibis*. Anim. Behav. 33: 1228-1242. — FUJIOKA, M. (1985b): Food delivery and sibling competition in experimentally even-aged broods of the Cattle-Egret. Behav. Ecol. Sociobiol. 17: 67-74. — GESNER, C. (1557): Vogelbuch. Christoffel Froschouer Zürich. — GWINNER, E. (1965): Beobachtungen über Nestbau und Brutpflege des Kolkraben (*Corvus corax*) in Gefangenschaft. J. Orn. 106: 145-178. — GWINNER, E. (1980): *Corvus corax* (Corvidae) — Aufzucht der Jungen im Nest (1.-42. Tag). Publ. zu wissenschaftl. Filmen, Sektion Biologie 13 (25): 3-10. — HAGAN, J. M. (1986): Temporal patterns in pre-fledgling survival and brood reduction in an osprey colony. Condor 88: 200-205. — HAHN, D. C. (1981): Asynchronous hatching in the Laughing Gull: cutting losses and reducing rivalry. Anim. Behav. 29: 421-427. — HIRSCH, U. (1976): Beobachtungen am Waldrapp *Geronticus eremita* in Marokko und Versuch zur Bestimmung der Alterszusammensetzung von Brutkolonien. Orn. Beob. 73: 225-235. — HIRSCH, U. (1979a): Studies of west Palearctic birds. 183 Bald Ibis. Brit. Birds 72: 313-325. — HIRSCH, U. (1979b): Schopfbisse in der Türkei und in Marokko. Hilfe für den Waldrapp. Wir und die Vögel 11 (2): 12-15. — HIRSCH, U. (1980): Der Waldrapp *Geronticus eremita*, ein Beitrag zur Situation in seinem östlichen Verbreitungsgebiet. Vogelwelt 101: 219-236. — HIRSCH, U. & A. SCHENKER (1977): Der Waldrapp (*Geronticus eremita*). Freilandbeobachtungen und Hinweise für eine artgemäße Haltung. Zeitschr. Kölner Zoo 20: 3-11. — HOWE, H. F. (1976): Egg size, hatching asynchrony, sex, and brood reduction in the Common Grackle. Ecology 57: 1195-1207. — HUSSEL, D. J. T. (1972): Factors affecting clutch size in arctic passerines. Ecol. Monogr. 4: 317-364. — IMMELMANN, K. (1979): Einführung in die Verhaltensforschung. Parey Berlin Hamburg. — IMMELMANN, K. (1982): Wörterbuch der Verhaltensforschung. Parey Berlin Hamburg. — INGOLD, P. (1973): Zur lautlichen Beziehung des Elters zu seinem Kücken bei Tordalken (*Alca torda*). Behav. 45: 154-190. — INGRAM, C. (1959): The importance of juvenile cannibalism in the breeding biology of certain birds of prey. Auk 76: 218-226. — JAMIESON, I. G., N. R. SEYMOUR, R. P. BANCROFT & R. SULLIVAN (1983): Sibling aggression in nestling ospreys in Nova Scotia. Can. J. Zool. 61: 466-469. — KALAS, S. (1977): Ontogenie und Funktion der Rangordnung innerhalb einer Geschwisterschar von Graugänsen (*Anser anser L.*). Z. Tierpsychol. 45: 174-198. — KOENIG, L. (1973): Das Aktionssystem der Zwergohreule *Otus scops scops* (Linné 1758). Fortschritte der Verhaltensforschung 13. Parey Berlin Hamburg. — KREBS, J. R. & N. B. DAVIES (1984): Einführung in die Verhaltensökologie. Thieme Stuttgart New York. — KUMERLOEVE, H. (1958): Von der Kolonie des Waldrapps, *Geronticus eremita* (L.), bei Bireçik am Euphrat. Beitr. Vogelk. 6: 189-202. — KUMERLOEVE, H. (1962): Zur Geschichte der Waldrapp-Kolonie in Bireçik am oberen Euphrat. J. Orn. 103: 389-398. — KUMERLOEVE, H. (1965): Zur Situation der Waldrappkolonie *Geronticus eremita* (L. 1758) in Bireçik am Euphrat. Vogelwelt 86: 42-48. — KUMERLOEVE, H. (1967): Nouvelles données sur la situation de la colonie d'Ibis chevelus *Geronticus eremita* (L.) 1758 à Bireçik sur l'Euphrate (Turquie). Alauda 35: 194-202. — KUMERLOEVE, H. (1969): Situation de la colonie d'Ibis chevelus *Geronticus eremita* à Bireçik en 1968 et 1969. Alauda: 37: 260-261. — KUMERLOEVE, H. (1974): Bemerkungen zur Situation von Waldrapp und Kahlkopfbis. Angew. Orn. 4: 114-116. — KUMERLOEVE, H. (1984): The Waldrapp, *Geronticus eremita* (Linnaeus, 1758: historical review, taxonomic history, and present status. Biol. Cons. 30: 363-373. LACK, D. (1947): The significance of clutch-size. Ibis 89: 302-352. — LACK, D. (1954): The natural regulation of animal numbers. Oxford University Press. — LACK, D. & E. LACK (1951): The breeding biology of the Swift *Apus apus*. Ibis 93: 501-546. — LÖHRL, H. (1968): Das Nesthächchen als biologisches Problem. J. Orn. 109: 383-395. — LORENZ, K. (1935): Der Kumpen in der Umwelt des Vogels. J. Orn. 83: 137-213. — LORENZ, K. (1965): Über tierisches und menschliches Verhalten. Piper München. — MALLET, M. (1977): Breeding the Waldrapp ibis *Geronticus eremita* at Jersey Zoo. Intern. Zoo Yearbook 17: 143-145. — MEYBURG, B.-U. (1974): Sibling aggression and mortality among nestling eagles. Ibis 116: 224-228. — MICHELMORE, F. & W. L. R. OLIVER (1982): Hand-rearing and development of Bare-faced Ibis chicks *Geronticus eremita* at the Jersey Wildlife Preservation Trust; with comparative observations of parent-rearing behaviour. Dodo 19: 51-69. — MILLER, L. M. & J. BURGER (1978): Factors affecting nesting success of the Glossy Ibis. Auk 95: 353-361. — MILSTEIN, P. LE S. & W. R. SIEGFRIED (1970): Transvaal status of the Bald Ibis. Bokmakierie 22: 36-39. — MOCK, D. W. (1984):

- Siblicidal aggression and resource monopolization in birds. *Science* 225: 731-733. — MOCK, D. W. (1985): Siblicidal brood reduction. The prey-size hypothesis. *Am. Nat.* 125: 327-343. — MÜLLER, C. Y. (1987): Beiträge zur Fortpflanzung und Jungenaufzucht der Löffler (*Platalea leucorodia L.*) im Neusiedlerseegebiet. *Egretta* 30: 13-23. — NELSON, J. B. (1966): Population dynamics of the Gannet (*Sula bassanna*) at the Bass Rock, with comparative information from other Sulidae. *J. Anim. Ecology* 35: 443-470. — NICOLAI, J. (1964): Der Brutparasitismus der Viduinae als ethologisches Problem. *Z. Tierpsychol.* 21: 129-204. — O'CONNOR, R. I. (1978): Brood reduction in birds: selection for fratricide, infanticide and suicide? *Anim. Behav.* 26: 79-96. — OLIVER, W. L. R., M. M. MALLETT, D. R. SINGLETON & J. S. ELLET (1979): Observations on the reproductive behaviour of a captive colony of Bare-faced Ibis *Geronticus eremita*. *Dodo* 16: 11-35. — OWEN, D. F. (1960): The nesting success of the Heron *Ardea cinerea* in relation to the availability of food. *Proc. Zool. Soc. London* 133: 597-617. — PARSONS, J. (1975): Asynchronous hatching and chick mortality in the Herring Gull *Larus argentatus*. *Ibis* 117: 517-520. — PEGORARO, K. & G. MALIN (1990): Freilandbeobachtungen am Waldrapp (*Geronticus eremita*) in Marokko: Verhalten immaturer Individuen. *J. Orn.* 131: 453-456. — PEGORARO, K. & S. STABINGER (1962): Neue Hoffnung für den Waldrapp. *Der Zoofreund* 85: 14-16. — PEGORARO, K. & E. THALER (1985): Zum Verhalten erstbrütender Waldrapp-Weibchen im Alpenzoo. *Zool. Garten N. F. Jena* 55: 113-123. — PERRINS, C. M. & D. MOSS (1975): Reproductive rates in the Great Tit. *J. Anim. Ecol.* 695-708. — POOLE, A. (1979): Sibling aggression among nestling Ospreys in Florida Bay. *Auk* 96: 415-417. — POOLE, A. (1982): Brood reduction in temperate and sub-tropical Ospreys. *Oecologia* (Berlin) 53: 111-119. — PROCTER, D. L. C. (1975): The problem of chick loss in the South Polar Skua *Catharacta maccormicki*. *Ibis* 117: 452-459. — RAETHEL, H.-S. (1967): Dem Waldrapp ins Nest geschaut. *Vogelkosmos* 4: 280-283. — RENCUREL, P. (1974): L'Ibis chauve *Geronticus eremita* dans le Moyen-Atlas. *Alauda* 42: 143-158. — RICKLEFS, R. E. (1968): Patterns of growth in birds. *Ibis* 110: 419-451. — RICKLEFS, R. E. (1983): Avian postnatal development. In: *Avian Biology* (FARNER, D. S., J. R. KING & K. C. PARKES Ed.) Vol 7 Academic Press New York London. — ŞAHİN, R. (1981): Zur Aufzucht der Waldrapen (*Geronticus eremita L.*) in Bireçik, Türkei. *Communications de la faculté de sciences de l'université d'Ankara* 25: 37-44. — ŞAHİN, R. (1982a): Eltern-Kind-Beziehungen der freilebenden Waldrappe (*Geronticus eremita L.*) in Bireçik (Türkei). *Ökol. Vögel* 4: 1-7. — ŞAHİN, R. (1982b): Zur Form der Ehe freilebender Waldrapen (*Geronticus eremita*) in Bireçik (Türkei). *Orn. Mitt.* 34: 162-163. — ŞAHİN, R. (1982c): Beitrag zum Fortpflanzungsverhalten der freilebenden Waldrappe (*Geronticus eremita L.*) in der Türkei. 1. Mitteilung: Ankunft, Paarbildung und Nisten. *Ökol. Vögel* 4: 181-190. — ŞAHİN, R. (1983a): Beitrag zum Fortpflanzungsverhalten der freilebenden Waldrappe (*Geronticus eremita L.*) in der Türkei. 2. Mitteilung: Paarung. *Ökol. Vögel* 5: 63-72. — ŞAHİN, R. (1983b): Beitrag zum Fortpflanzungsverhalten der freilebenden Waldrappe (*Geronticus eremita L.*) in der Türkei. 3. Mitteilung: Eiablage, Brüten und Schlüpfen. *Ökol. Vögel* 5: 255-262. — ŞAHİN, R. (1983c): Beitrag zum Fortpflanzungsverhalten der freilebenden Waldrappe (*Geronticus eremita L.*) in der Türkei. 4. Mitteilung: Fortpflanzungskämpfe. *Ökol. Vögel* 5: 263-270. — SCHENKER, A. (1976): Die Waldrappkolonie im Zoo Basel. *Zooli* 37: 9-13. — SCHENKER, A. (1979): Beobachtungen zur Brutbiologie des Waldrapen (*Geronticus eremita*) im Zoo Basel. *Zool. Garten N. F. Jena* 49: 104-116. — SCHENKER, A., U. HIRSCH, M. MALLETT, H. PECHLANER, E. THALER & H. WACKERNAGEL (1980): Keeping & breeding the Waldrapp Ibis, Intern. *Zool. News* 27 (165): 9-15. — SCHÜZ, E. (1984): Über Syngenophagie, besonders Kronismus. Ein Beitrag zur Ethologie speziell des Weißstorchs. *Ökol. Vögel* 6: 141-158. — SMITH, S. M. (1983): The ontogeny of avian behaviour. In: *Avian Biology* (FARNER, D. S., J. R. KING & K. C. PARKES Ed.) Vol 7. Academic Press New York London. — SPIL, R. E., M. W. VAN WALSTIJN & H. ALBRECHT (1985): Observations on the behaviour of the Scarlet Ibis, *Eudocimus ruber*, in Artis Zoo, Amsterdam. *Bijdragen tot de Dierkunde* 55: 219-232. — STINSON, C. H. (1977): Growth and behaviour of young Osprey *Panion haliaetus*. *Oikos* 28: 299-303. — STINSON, C. H. (1979): On the selective advantage of fratricide in raptors. *Evol.* 33: 1219-1225. — STUMPF, D. (1978): Zur Brutbiologie des Strohhalbis (*Threskiornis spinicollis*). *Gefied. Welt* 102: 72-76. — THALER, E. (1977): Die postnatale Entwicklung eines Hybriden zwischen Alpenkrähen-♂ (*Pyrrhocorax pyrrhocorax*) und Alpendohlen-♀ (*P. graculus*). *Zool. Garten N. F. Jena* 47: 241-260. — THALER, E. (1978): Probleme bei der Bebrütung und Aufzucht von Sperlingsvögeln (Passeres). *Gefied. Welt* 3: 41-44. — THALER, E. (1979): Das Aktionssystem von Winter- und Sommergoldhähnchen (*Regulus regulus*, *R. ignicapillus*) und deren ethologische Differenzierung. *Bonn. Zool. Monogr.* 12. — THALER, E. (1981): Der Bartgeier (*Gypaetus barbatus*) im Alpenzoo Innsbruck: Methoden zur Verbesserung des Zuchterfolges. Zur Situation der Greifvögel in den Alpen. *NP. Berchtesgaden, Forschungsber.* 3: 45-46. — THALER, E.,

E. ETTTEL & S. JOB (1981): Zur Sozialstruktur des Waldrapps *Geronticus eremita* — Beobachtungen an der Brutkolonie des Alpenzoos Innsbruck. J. Orn. 122: 109-128. THALER, E., S. MASCHLER & V. STEINKELLNER (1986): Vergleichende Studien zur Postembryonalentwicklung dreier Altweltgeier: Bartgeier *Gypaetus barbatus aureus* (HABLI 1788), Schmutzgeier *Neophron percnopterus* (LINNÉ 1758) und Gänsegeier *Gyps fulvus* (HABLI 1783). Ann. Naturhist. Mus. Wien 88/89B: 361-376. — TINBERGEN, N. (1959): Einige Gedanken über »Beschwichtigungsgebärden«, Z. Tierpsychol. 16: 651-665. — TRIVERS, R. L. (1974): Parent-offspring conflict. Amer. Zool. 14: 249-264. — TSCHANZ, B. (1968): Trottelummen. Die Entstehung der persönlichen Beziehungen zwischen Jungvogel und Eltern. Z. Tierpsychol. Beih. 4 Parey Berlin Hamburg. — WACKERNAGEL, H. (1963): Vom Waldrapp. Zolli 11: 13-15. — WACKERNAGEL, H. (1964): Brutbiologische Beobachtungen am Waldrapp, *Geronticus eremita* (L.), im Zoologischen Garten Basel. Orn. Beob. 61: 49-56. — WENDLAND, V. (1958): Zum Problem des vorzeitigen Sterbens von jungen Greifvögeln und Eulen. Vogelwarte 19: 186-191. — WERSCHKUL, D. F. (1979): Nestling mortality and the adaptive significance of early locomotion in the Little Blue Heron. Auk 96: 116-130. — WITTMANN, U. & H. RUPPERT (1984): Künstliche Erbrütung und Aufzucht des Waldrapp, *Geronticus eremita* (L., 1758). Zool. Garten N. F. Jena 54: 427-438. — YOUNG, E. C. (1963): The breeding behaviour of the South Polar skua. Ibis 105: 203-233.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Ökologie der Vögel. Verhalten Konstitution Umwelt](#)

Jahr/Year: 1993

Band/Volume: [15](#)

Autor(en)/Author(s): Pegoraro Karin, Thaler Ellen

Artikel/Article: [Postembryonalentwicklung und Jugendphase des Waldrapps \(\*G eronticus erem ita\* \(L.\) 155-192](#)