

Beutefangverhalten beim Turmfalken (*Falco t. tinnunculus*): Entwicklung und Verhaltensabweichungen

Prey-catching behaviour of the Kestrel (*Falco t. tinnunculus*):
Ontogenetic development and deviations in behaviour

Von Rottraut Ille

Zusammenfassung

ILLE, R. (1986): Beutefangverhalten beim Turmfalken (*Falco t. tinnunculus*): Entwicklung und Verhaltensabweichungen. Ökol. Vögel 8: 215-235.

Entwicklung und Verlauf sowie Abweichungen beim Beutefangverhalten wurden an 48 Turmfalken *Falco tinnunculus tinnunculus* unter experimentellen Bedingungen untersucht.

Ergebnisse: 5 Jungfalken im Alter von 82–90 Tagen zeigten bei den ersten lebenden Beutetieren (Mäusen) mehr vollständige, also erwachsenen Turmfalken entsprechende Beutefanghandlungen und verfehlten weniger Beute als 9 Turmfalken im Alter von 45–54 Tagen. Die Beutefanghandlung entwickelte sich also nach einem von der Erfahrung unabhängigen Reifungsprozeß, welcher im Alter von 63–98 Tagen abgeschlossen war. Bis dahin zeigten die Jungfalken Ambivalenz gegenüber der Beute. Es empfiehlt sich, nachgezüchtete Jungfalken erst ab einem Alter von etwa 100 Tagen ins Freiland zu entlassen. Beutefangspiele waren etwa bis zum Abschluß der Reifung beobachtbar, stellen aber offenbar keine obligatorische Entwicklungsphase dar. Die Turmfalken schlugen lebende Mäuse vor allem mit der Technik der Anstanzjagd mit einem Fang oder Einsatz von Schnabel und Fängen. Manteln (Abdecken der Beute) beim Schlagen ist offenbar eine gegen die Beute gerichtete Drohgebärde, Manteln nach dem Schlagen gegen Artgenossen als potentielle Nahrungskonkurrenten gerichtet. Abstützen eines Flügels bei Beutebewegung oder Abreißen von Beutestücken könnten ein Balanceakt sein. Gefiedersträuben ist anscheinend gegen Beute und Nahrungskonkurrenten gerichtetes Drohverhalten. Junge Falken orteten den Kopf der Beute taktil, ältere Falken meist optisch. Häufigste Todesursache war eine Beschädigung des Periosts. Die Turmfalken transportierten Mausbeute vor allem im Fang. Vor dem Freßakt zerteilten sie auch kleine Mäuse. Nicht gefressene Beute deponierten sie immer mit dem Schnabel in einem Versteck. Eine vollständige Beutefanghandlung besteht aus obligatorischen Anteilen – Fixieren, Annäherung an die Beute, Schlagen der Beute und Endhandlung (Fressen oder/und Deponieren) und fakultativen Anteilen wie Manteln, Gefiedersträuben, Tötungsbiß oder Beutetransport. Ausprägung der obligatorischen wie auch der fakultativen Anteile war von Beutegröße, Nahrungskonkurrenz und Hungerzustand der Turmfalken abhängig.

Isolierte Darbietung akustischer und optischer Reize von Mausbeute, Vergleich der Behandlung lebender, toter unbewegter und (an Fäden) bewegter Mäuse sowie anderer Beutetypen (Wachteln, Zebrafinken, Wanderheuschrecken, Attrappen) zeigte, daß es für den Turmfalken keine getrennte auslösende Merkmalskombination für verschiedene Beute gibt. Jede optisch wahrgenommene Beutebewegung löste angeborenermaßen die Beutefanghandlung aus, während Form und akustische Merkmale von Beutetieren erlernt werden. So mieden Turmfalken, die nur Mäuse einer bestimmten Farbe schlagen konnten, danach solche mit einer anderen Farbe. Erwachsene Turmfalken zeigten gegenüber »neuer« Beute anfänglich Ambivalenz, auch wenn ich sie tot anbot. Offenbar sind erste Erfahrungen mit einem neuen Beutetypus mit kurzfristigem Konfliktverhalten verbunden, welches mit der Neukombination

Anschrift der Verfasserin:

Rottraut Ille, Zoologisches Institut der Universität Wien,
Althanstr. 14, A-1090 Wien

von Formmerkmalen zusammenhängt. In höherem Alter könnte aber abnehmende Lerndisposition zu endgültiger Meidung unbekannter Beuteformen führen. Bei langfristiger Fütterung mit toter Beute wurde diese gegenüber lebender präferiert. In Einzelhaltung handaufgezogene Turmfalken zeigten extreme Beuteverteidigung und Beutefangtendenz, fehlende reaktionsspezifische Ermüdung nach der Endhandlung sowie Beutefangspiele und regressives Bettelverhalten im Erwachsenenalter. Aufzucht durch artfremde Greifvögel (Wanderfalke, Milan, Habicht) hatte keine Verhaltensabweichungen zur Folge.

Bei der Vorbereitung für die Freilassung erscheint wesentlich, Turmfalken ausreichende Erfahrung mit einer entsprechenden Vielfalt an lebender Beute zu ermöglichen.

Summary

ILLE, R. (1986): Prey-catching behaviour of the Kestrel (*Falco t. tinnunculus*): Ontogenetic development and deviations in behaviour. *Ecol. Birds* 8: 215-235.

The developmet and course of prey-catching habits of 48 kestrels of the species *Falco tinnunculus tinnunculus*, as well as deviations from these habits, were investigated under experimental conditions. Results: 5 fledglings at ages from 82–90 days, when presented with their first living prey (mice), demonstrated a more complete mode of catching prey, that is one corresponding to adult birds, and failed to catch less prey than 9 kestrels at ages from 45–54 days. So prey-catching habits evolved in accordance with a process of maturation independent of experience and which was concluded at ages from 63–98 days. Up to this stage the young birds showed an ambivalent attitude towards their prey. It is recommended that fledglings bred in captivity only be released into the wild from an age of 100 days onwards. Prey-catching games were observed up to the attainment of maturity, but these did not apparently represent a necessary stage of the development. The kestrels caught living mice particularly by using a technique of stationary hunting and striking with a talon or by employing beak and talons. Covering the prey with the wings when killing it is obviously a threatening gesture directed at the prey, covering the prey with the wings after killing it is directed at rivals for the prey. Propping up one wing after movement on the part of the prey or the ripping off of parts of the prey could be an act of balance. Young kestrels located their prey's head by using their tactile sense, older birds usually optically. The most frequent cause of death was damage of the perioticum. As a rule the kestrels carried their prey (mice) in their talons. Before eating them they cut up even small mice. Prey they did not eat they always deposited in a cache with their beaks.

The complete prey-catching act consists of necessary components — location, approach, killing the prey and the terminal action (eating and/or depositing the prey) — and non-obligatory components such as covering the prey with the wings, ruffling the plumage, the fatal bite or removal of the prey. The nature of both the necessary and the non-obligatory components was dependent on the size of the prey, the presence of rivals for food and the kestrels' hunger.

The separated presentation of the acoustic and optical stimuli produced by mice and a comparison between the treatment according living, dead and motionless and dead mice moved by strings and other types of prey (quail, chestnut-eared finches, migratory locusts and dummies) showed that the kestrels does not perceive different combinations of characteristics which trigger off the prey-catching act in the case of different species of prey. Every optically perceived movement on the part of the prey sets off the prey-catching act instinctively, whereas the shape and the acoustic features of animals regarded as prey must be learned. Thus, kestrels which had only been able to kill mice of a particular colour avoided those of a different colour. Adult kestrels initially showed an ambivalent attitude towards »new« prey, even when I offered it dead. Apparently, the initial experiences with a new type of prey are connected with short-time conflicts arising from new combination of features of shape. At advanced ages the declining inclination to learn can lead to the permanent avoidance of unknown types of prey. After being offered dead prey over a long period of time this was preferred to living forms. Kestrels reared individually demonstrated an extreme tendency to catch and defend their prey, the absence of fatigue after the terminal action as well as prey-catching games and regressive begging behaviour in adulthood. Raising by birds of prey of different species (peregrine falcon, kite, hawk) resulted in no deviations.

When preparing kestrels for release into the wild it would seem essential to provide them with sufficient experience of a suitable variety of living prey.

1. Einleitung

Anliegen dieses Beitrages war es, auf experimentellem Weg festzustellen, wie und in welchem Alter sich die Beutefanghandlung beim Turmfalken entwickelt, und wie sich eine Variation äußerer Bedingungen auswirkt. Dadurch sollte auch der günstigste Termin für die Freilassung nachgezüchteter Jungfalken bestimmt werden. Weiters wollte ich feststellen, ob bei Einschränkung der Beutevielfalt, langfristiger Fütterung mit toter Beute, Aufzucht der Jungfalken durch Ersatzeltern (Menschen, verschiedene Greifvogelarten) oder Einzelhaltung von Turmfalken über einen längeren Zeitraum abweichendes Verhalten auftritt, welches die Chancen der Falken beim Beuteerwerb im Freiland beeinträchtigen könnte.

2. Material und Methode

Für die Experimente standen 48 Turmfalken *F. tinnunculus tinnunculus* aus 16 Brutpaaren, 28 ♀ und 21 ♂, zur Verfügung. Die Vögel wurden freiliegend in einem abgeschlossenen Raum mit den Maßen 460 cm x 700 cm Bodenfläche x 270 cm Höhe gehalten.

Als Beutetiere wurden Labormäuse verschiedener Größe und Farbe, Wachteln (*Coturnix japonica*), Zebrafinken (*Taeniopygia guttata*) und Wanderheuschrecken (*Locusta migratoria*) angeboten, außerdem verschiedene Attrappen.

Folgende Versuchsbedingungen wurden variiert: Alter der Falken bei der Erstdarbietung lebender Beute, Beutegröße bei den ersten 10 Beutetieren (Mäusen), Größe der Gruppe, in der die Falken während der Beutedarbietungen gehalten wurden, Größe der Falkengruppe während der Aufzucht, und Art der Aufzucht (arteigene Eltern, Mensch und artfremde Greifvögel als Adoptiveltern).

Danksagung

Zu besonderem Dank bin ich Herrn Dr. H. FREY verpflichtet, der diese Arbeit unterstützt hat, Herrn Prof. Dr. E. ABEL für die kritische Durchsicht des Manuskriptes, sowie der Abteilung Naturschutz des Amtes der Niederösterreichischen Landesregierung für die finanzielle Förderung des Projekts.

3. Ergebnisse

I. Zur Ontogenese des Beutefangverhaltens

1. Beutebehandlung in Abhängigkeit vom Alter der Falken bei der Erstdarbietung lebender Beute:

9 Jungfalken (V_{g_1}) bekamen die erste lebende Maus zwischen dem 45. und 54. Tag, 5 Turmfalken (V_{g_2}) zwischen 82. und 90. Tag. Verglichen wurde die Anzahl vollständiger und unvollständiger Beutefanghandlungen sowie nicht geschlagener (verfehlter) Beute.

Vollständige Beutefanghandlungen entsprachen denen erwachsener Turmfalken. Bei einer unvollständigen Handlung oder verfehlter Beute entfielen Handlungsteile, die Falken zeigten Konfliktverhalten oder Beutefangspiele.

Tab. 1. Behandlung der ersten 10 lebenden Mäuse.

Alter bei der Erstdarbietung	Vg ₁ (n = 9) 45.–54. Tag		Vg ₂ (n = 5) 82.–90. Tag	
	f	%	f	%
Hdl. vollständig (+ 1)	31	34.44	45	90.0
Hdl. unvollständig (- 1)	32	35.52	1	2.0
Beute verfehlt (0)	27	29.97	4	8.0
Summe	90		50	

Tab. 1: Ein Vergleich vollständiger Handlungen und nicht geschlagener Beute ergab einen signifikanten Unterschied zugunsten der Vg₂ ($\chi^2_{0.01} 6.64 < \chi^2_{emp} 19.02$).

Tab. 2: Vergleich der Behandlung kleiner (M₁ = 3–6 cm Länge) und großer (M₂ = 7–10 cm Länge) Mausbeute.

Beutegröße	Alter bei Erstdarb. Hdl.	Vg ₁ (n = 9) 45.–54. Tag		Vg ₂ (n = 5) 82.–90. Tag	
		f	%	f	%
M ₁ (3–6 cm)	+ 1	22	71.06	22	48.89
	- 1	17	53.13	1	100.00
	0	6	22.20	1	25.00
M ₂ (7–10 cm)	+ 1	9	29.03	23	51.11
	- 1	15	6.95	0	0
	0	21	77.78	3	75.00
Summe		90		50	

Tab. 2: Falken der Vg₁ zeigten bei kleiner Beute mehr vollständige Handlungen ($\chi^2_{0.01} 6.64 < \chi^2_{emp} 13.74$). Die Falken der Vg₂ hingegen schlugen große Mäuse gleich »sicher« wie kleine.

2. Ambivalenzverhalten und Abschluß des Reifungsprozesses:

Unter ambivalenten Verhaltensweisen versteht man solche, die aus einem approach-avoidance-Konflikt resultieren, in diesem Fall also einen Konflikt zwischen Tendenz zur Flucht vor der Beute und der Annäherung an sie.



Abb. 1. Ambivalente Haltung eines Jungfalken.

Tab. 3: Ambivalente Verhaltensweisen bis zum Alter von 100 Tagen.

	V _{G1} (n = 9) f	V _{G2} (n = 5) f	Summe f	%
Verfolgungsgeschwindigkeit = Fluchtgeschwindigkeit bei Beute	4	0	4	1.28
Flucht vor der Beute	16	1	17	5.44
Abwehrstellung	12	1	13	4.16
drohendes Schnabelöffnen vor der Beute	15	0	15	4.80
Hinfahren auf Beute mit Schnabel oder Fängen	76	5	81	25.92
Beute bei Berührung freilassen, Beute entkommt	66	2	68	21.76
Zupfen an Ohren, Extremitäten und Schwanz lebender Mäuse	59	0	59	18.88
fehlender Tötungsbiß bei großen Mäusen, Beute lebend anreißen, lebend deponieren	58	0	58	18.56
Summe ambivalenter Verhaltensweisen	306	9	315	
Summe der Beutefanghandlungen bis zum 100. Tag	103	65	168	

Tab. 3: Fast alle ambivalenten Verhaltensweisen entfielen auf die Tiere der Vg₁. Bei der Abwehrstellung breiteten die Falken die Flügel bei aufgerichtetem Körper horizontal aus. Das Gefieder war dabei glatt angelegt, der Schnabel manchmal drohend geöffnet.

Unter Reifungsabschluß ist der Zeitpunkt zu verstehen, ab welchem kein Ambivalenzverhalten mehr beobachtbar war, also nur mehr vollständige Beutefanghandlungen auftraten. Er lag bei den 14 Turmfalken der Vg₁ zwischen 63. und 98. Tag (im Durchschnitt bei 78.38 Tagen). Dies wurde durch Vg₂ bestätigt, in welcher die Falken zwischen 83. und 90. Tag sofort nur mehr vollständige Handlungen zeigten. Die ersten vollständigen Beutefanghandlungen zeigten die Tiere der Vg₁ aber schon ab einem Alter von 48 Tagen.

3. Beutefangspiele und Schlagen von Ersatzobjekten:

Nach HAAS (1936) sind Beutefangspiele schon bei 12–13tägigen Jungfalken zu beobachten.

10 der bereits ausgefiederten Jungfalken zeigten bis zum 93. Tag Beutefangspiele. Im Verlauf einer »Spielhandlung« wurde dieselbe Maus ein bis 24mal hintereinander gefangen und wieder freigelassen. Dabei umkreiste der Falke die Maus mit erhobenen Flügeln oder flügelschlagend, fing sie, beknabberte sie leicht und ließ sie wieder aus.

Das Beutefangspiel stellt aber offenbar keine obligatorische Entwicklungsphase dar.

Schlagen von Ersatzobjekten (Gewölle, Pappestücke etc.) konnte ich bei 5 Vögeln zwischen dem 61. und 150. Tag beobachten. Einige Male war kein Ersatzobjekt zu definieren (»Leerlaufhandlung«). Dieses Verhalten trat auf, wenn lebende Mäuse wegen Ambivalenz nicht geschlagen wurden (umororientierte Handlung nach IMMELMANN 1979, HASSENSTEIN 1980), oder wenn ein anderer Falke eine Maus schlug.

II. Anteile der Beutefanghandlung (Beutetiere = 740 lebende Mäuse)

1. Einleitende Verhaltensweisen waren Fixieren der Beute von erhöhter Warte, Schließen eines erhobenen Fanges, Schwanzzucken oder -prasseln, Flügelzucken, Gefiederschütteln, Defäkation, »Nackenkrause« (geplustertes Gefieder im Nackenbereich).

2. Jagdtechnik:

Jungfalken erjagten lebende Mäuse immer mit der Technik der Bodenjagd. Dabei landeten sie auf gleicher Ebene mit der Beute und verfolgten sie laufend und schlugen sie im Sprung aus geringer Distanz. Erst ab einem Alter von 81 Tagen flogen sie Mäuse auch in Ansitzjagd von erhöhter Warte direkt an. Bei den ersten Versuchen entkamen die Mäuse meist. Eventuell ist diese Jagdtechnik mit Ambivalenz gegenüber der Beute nicht vereinbar. Bei fast allen älteren Falken war Ansitzjagd häufiger als Bodenjagd.

Tab. 4: Ergreifen von Mausbeute.

Beutegröße Ergreifen der Beute mit	M ₁ (3–6 cm)		M ₂ (7–10 cm)		Summe einer Methode	
	f	%	f	%	f	f
Schnabel	85	26.48	0	0	85	
einem Fang	148	45.88	221	52.74	369	
beiden Fängen	16	4.96	34	8.16	50	
Schnabel und Fängen	72	22.32	164	39.36	236	
Summe	321		419		740	

Tab. 4: Die Falken ergriffen nur kleine Mäuse mit dem Schnabel allein, größere mit einem Fang oder Einsatz von Schnabel und Fängen.

3. Drohverhalten und Beuteverteidigung:

Manteln (Abdecken von Beute): Nach GLUTZ VON BLOTZHEIM, BAUER & BEZZEL (1971) läßt der Turmfalke dabei die Flügel herabhängen, der breitgefächerte Stoß ist nach unten abgewinkelt, Rücken- und Brustfedern sind gesträubt.

Manteln war aber auch bei glatt angelegtem Gefieder zu beobachten. Manchmal wurde auch nur ein Flügel am Untergrund abgestützt, die Flügel alternierend ausgebreitet oder (bei schwächerer Ausprägung des Verhaltens) nur vom Körper abgehoben.

Tab. 5. Manteln in Abhängigkeit von der Beutegröße.

Beutegröße	M ₁ (3–6 cm)		M ₂ (7–10 cm)		Summe	
	f	%	f	%	f	%
Manteln beim Schlagen	43	13.40	221	52.74	264	35.68
Manteln nach d. Schlagen	38	11.84	118	28.16	156	21.08
Darbiet. einer Größe	321		419		740	

Tab. 5: Sowohl Manteln beim Schlagen ($\chi^2_{0.01} 6.64 < \chi^2_{emp} 122.63$) als auch nach dem Schlagen ($\chi^2_{0.01} 6.64 < \chi^2_{emp} 29.12$) war bei großer Beute signifikant häufiger.

Tab. 6. Manteln in Abhängigkeit vom Alter der Falken.

Beutegröße Alter		M ₁ (3–6 cm)		M ₂ (7–10 cm)		Summe	
		f	%	f	%	f	%
A ₁ (45.–100. Tag)	Manteln beim Schlagen	11	13.25	76	61.29	87	42.03
	Manteln nach dem Schlagen	20	24.10	58	46.77	78	37.68
	Darbiet. einer Größe	83		124		207	
A ₂ (130.–160. Tg)	Manteln beim Schlagen	24	20.69	109	69.87	133	48.90
	Manteln nach dem Schlagen	6	5.17	38	24.36	44	16.18
	Darbiet. einer Größe	116		156		272	

13 der Turmfalken wurden zwischen 45.–100. Tag (A₁) und zwischen 130.–160. Tag (A₂) wieder untersucht.

Tab. 7. Manteln in Abhängigkeit von der Größe der Gruppe, in der die Falken während der Beutedarbie- tung gehalten werden.

Beutegröße Gruppengröße		M ₁ (3–6 cm)		M ₂ (7–10 cm)		Summe	
		f	%	f	%	f	%
Großgruppe (N = 4–9 Indiv.)	Manteln beim Schlagen	26	11.82	151	58.53	117	37.03
	Manteln nach dem Schlagen	30	13.64	101	39.15	131	27.41
	Darbiet. einer Größe	220		258		478	
Kleingruppe (N = 3–1 Indiv.)	Manteln beim Schlagen	13	13.00	74	45.68	87	33.21
	Manteln nach dem Schlagen	8	8.00	17	10.49	25	9.54
	Darbiet. einer Größe	100		162		262	

Manteln nach dem Schlagen nahm mit dem Alter der Falken ab (Tab. 6).

Tab. 7: Manteln beim Schlagen war bei 23 Falken in der Großgruppe und 21 Individuen in der Kleingruppe gleich häufig, Manteln nach dem Schlagen in der Großgruppe häufiger. Der Unterschied war aber auch nur bei großer Beute signifikant ($\chi^2_{0.01} 6.64 < \chi^2_{\text{emp}} 40.45$).

Manteln beim Schlagen korrelierte mit der Beutegröße und war von der Größe der Falkengruppe unabhängig. Offenbar ist es eine vor allem gegen Beute gerichtete Drohgebärde.

Manteln nach dem Schlagen war von der Gruppengröße bei den Falken abhängig und fehlte bei Einzelhaltung. Dabei kehrten die Falken oft die Frontseite von den Artgenossen ab oder beugten sich über die Beute vor. Dies spricht für Drohverhalten gegen Artgenossen als potentiellen Nahrungskonkurrenten.



Abb. 3. Manteln beim Schlagen.

Abstützen eines Flügels bei Beutebewegung oder Abreißen von Beutestücken könnte ein Balanceakt sein.

Weitere Verhaltensweisen bei der Verteidigung von Beute:

Beute wurde vor anderen Turmfalken verborgen, indem sie der Falke ins Bauchgefieder emporhob (23% der Beutedarbiet.). Bei der »Brutstellung« (7%) erinnerten die Falken an brütende Vögel. Sie setzten sich mit geplustertem Gefieder und gelüfteten Flügeln auf die Beute und versteckten sie so. Diese Verhaltensweisen fehlten bei einzeln gehaltenen Turmfalken.

Gefiedersträuben: Turmfalken sträubten das Kleingefieder im Bereich von Nacken, Rücken und Brust.

Tab. 8. Gefiedersträuben in Abhängigkeit von der Beutegröße.

Beutegröße	M ₁ (3–6 cm)		M ₂ (7–10 cm)		Summe	
	f	%	f	%	f	%
Gefiederstr.	91	28.35	164	39.14	255	34.46
Darbiet. einer Größe	321		419		740	

Tab. 8: Gefiedersträuben war bei großer Beute signifikant häufiger ($\chi^2_{0,01} 6.64 < \chi^2_{emp} 9.37$).

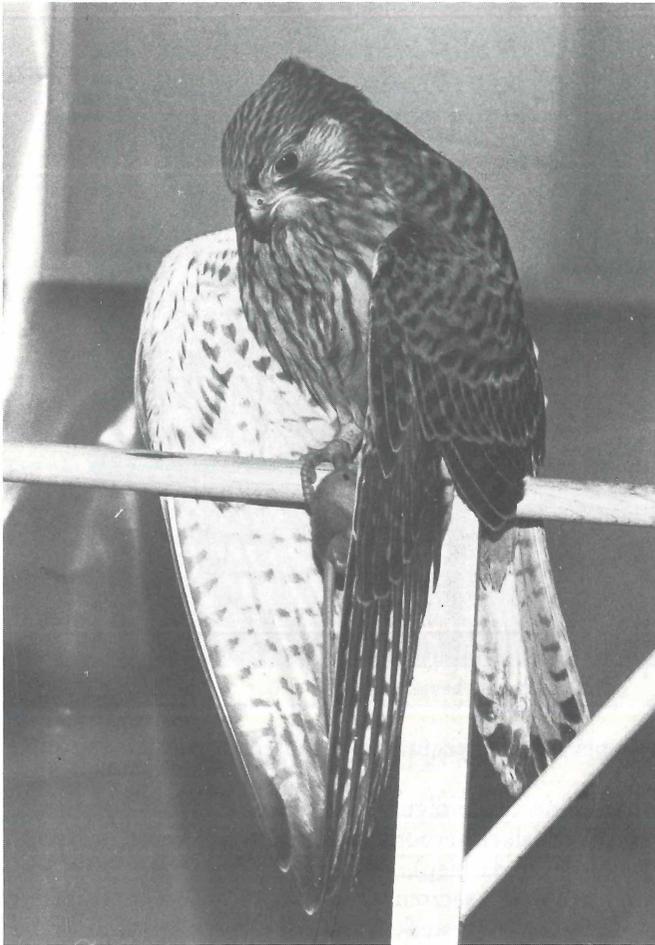


Abb. 6. Manteln nach dem Schlagen.

Tab. 9: Gefiedersträuben nahm mit zunehmendem Alter der Falken stark ab.

Tab. 9. Gefiedersträuben in Abhängigkeit vom Alter der Turmfalken.

Beutegröße Alter		M ₁ (3–6 cm)		M ₂ (7–10 cm)		Summe	
		f	%	f	%	f	%
A ₁ (45.–100. Tag)	Gefiederstr.	39	46.99	72	58.06	111	53.62
	Darbiet. einer Größe	83		124		207	
A ₂ (130.–160. Tag)	Gefiederstr.	12	10.34	29	18.59	41	15.07
	Darbiet. einer Größe	116		156		272	



Abb. 7. Brutstellung.

Tab. 10: Gefiedersträuben war in der Großgruppe signifikant häufiger ($\chi^2_{0.01} 6.64 < \chi^2_{emp} 37.11$).

Tab. 10. Gefiedersträuben in Abhängigkeit von der Größe der Falkengruppe.

Beutegröße		M ₁ (3–6 cm)		M ₂ (7–10 cm)		Summe	
Gruppengröße		f	%	f	&	f	%
Großgruppe (N = 4–9 Ind.)	Gefiederstr.	57	25.91	89	34.50	146	30.54
	Darbiet. einer Größe	220		258		478	
Kleingruppe (N = 1–3 Ind.)	Gefiederstr.	13	13.00	15	9.26	28	10.69
	Darbiet. einer Größe	100		162		262	

Gefiedersträuben ist offenbar ein gegen Beute und Nahrungskonkurrenten gerichtetes Drohverhalten.

Fächern des Stoßes (11.76%) war allein oder zusammen mit Manteln oder Gefiedersträuben beobachtbar und auch als aggressive Gebärde gegen Beute und Nahrungskonkurrenten zu verstehen.



Abb. 2. Gefiedersträuben.

4. Gefiederschütteln über der Beute (9.19%) trat meist nach dem Tötungsbiß auf und dient wohl dem Erregungsabbau nach dem Beuteschlagen.

5. Flügelschläge (6.35%) zeigten Falken über sich bewegender Beute, besonders über großen Mäusen, um das Gleichgewicht nicht zu verlieren.

6. Orientierung, Töten der Beute: Besonders junge Falken »beknabberten« Mäuse vor und nach dem Tötungsbiß. Ältere Falken orteten den Kopf der Beute meist optisch. Große Beute wurde getötet, indem der Falke mit beiden Fängen auf der Beute stand. Kleinere Mäuse hielten die Falken in einem hochgehobenen Fang fest. Jungfalken wiederholten den Kopfbiß an bereits toten Mäusen.

Bei den Jungfalken (A_1) fehlte der Tötungsbiß bei kleiner (63.86%) und großer (27.59%) Mausbeute, in höherem Alter (A_2) nur mehr bei kleinen Mäusen und auch hier viel seltener (24.19%).

Schnauzenbisse zeigten Falken bei 24.11% der Mausbeute, meist wurde sie aber sofort durch einen Kopfbiß getötet.

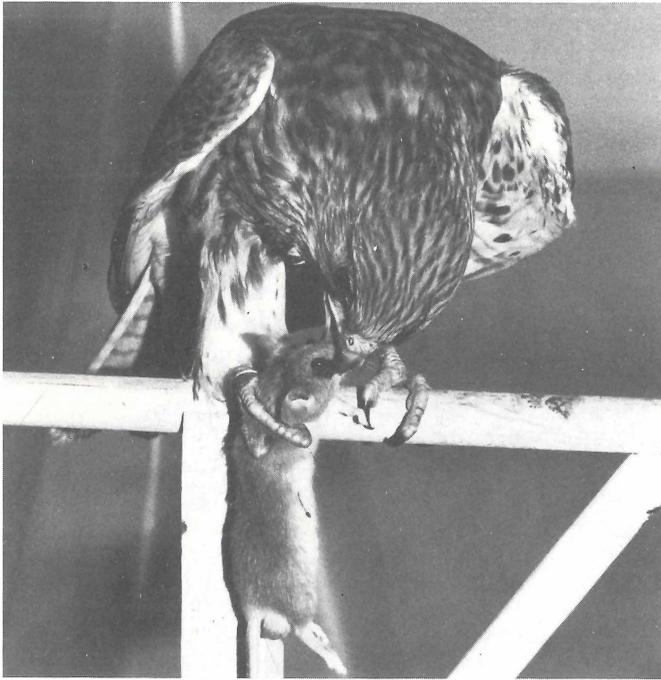


Abb. 4. Kopfbiß.

Tab. 11. Skelettverletzungen an 90 Mäusen:

Beutegröße Verletzungsstelle	M ₁ (3–6 cm)		M ₂ (7–10 cm)		Summe	
	f	%	f	%	f	%
Schädel völlig zerbissen	6	24.0	4	6.16	10	11.10
Perioticum	4	16.0	11	16.94	15	16.67
Naht Interparietale/Supraoccipitale	0	0	1	1.54	1	1.11
Interparietale	0	0	1	1.54	1	1.11
Naht Parietale/Interpariet.	2	8.0	8	12.31	10	11.10
Parietale	4	16.0	3	4.62	7	7.78
Schädel hinter Parietale	1	4.0	3	4.62	4	4.44
Schädel hinter Frontale	3	12.0	10	15.38	13	14.43
Naht Parietale/Frontale	0	0	5	7.70	5	5.55
Frontale	3	12.0	1	1.54	4	4.44
Nasale	1	4.0	0	0	1	1.11
Summe der Skelettverletzungen	24	96.0	47	72.31	71	78.89
unversehrt	1	4.0	10	15.38	11	12.22
Bluterguß im Kopfbereich	0	0	8	12.31	8	8.89
Summe	25		65		90	

Tab. 11: Häufigste Todesursache war also eine Beschädigung des Perioticums. Bei kleinen Mäusen war der Schädel öfters ganz zerbissen, bei großen Mäusen dagegen trotz Kopfbisses manchmal unverletzt.

7. Griffwechsel:

Turmfalken übernahmen eine Maus über den Schnabel von einem in den anderen oder wieder denselben Fang. Umgreifen dient auch der Lagekorrektur von Beutetieren, wenn sie nicht hinter dem Kopf erfaßt wurden.

8. Beutetransport:

Mausbeute transportierten die Falken entweder vor oder nach dem Tötungsbiß im Schnabel oder Fang vom Ort des Schlagens in ein Versteck oder auf eine Warte. Große Mäuse wurden häufiger vor dem Transport getötet als kleine ($\chi^2_{0,01} 6.64 < \chi^2_{emp} 18.21$).

Tab. 12. Transport im Fang oder Schnabel, fehlender Transport.

Beutegröße Transport	M ₁ (3–6 cm)		M ₂ (7–10 cm)		Summe	
	f	%	f	%	f	%
im Fang	249	75.91	461	96.24	710	87.98
im Schnabel	79	23.70	18	3.76	97	12.02
Summe der Transporte	328	88.17	479	95.04	807	
Fehlender Transport	44	11.83	25	4.96	69	7.88

Tab. 12: Die Turmfalken transportierten Mausbeute vor allem im Fang, große Mäuse aber häufiger als kleine ($\chi^2_{0,01} 6.64 < \chi^2_{emp} 76.07$). Transporte fehlten bei kleiner Mausbeute häufiger ($\chi^2_{0,01} 6.64 < \chi^2_{emp} 13.91$). Die Anzahl der Transporte bis zum Beginn des Freßaktes oder dem Deponieren lag meist zwischen 1 und 3.

9. Freßakt:

Die Greife kröpften kleine Mausbeute manchmal am Ort des Schlagens, große Mäuse in einem Versteck oder auf einer Warte. Kleine Mäuse hielten sie dabei in einem hochgehobenen Fang, auf größeren standen sie mit beiden Fängen.

Tab. 13. Anreißen von Mausbeute.

Beutegröße Anreißen an	M ₁ (3–6 cm)		M ₂ (7–10 cm)		Summe	
	f	%	f	%	f	%
Kopfdach (Fell)	5	15.63	27	84.51	32	22.86
Hinterkopf	0	0	7	100.0	7	5.0
Schnauze	8	17.39	38	82.46	46	32.66
Ohren	0	0	8	100.0	8	5.68
Augen	0	0	8	100.0	8	5.68
Kopf ganz abgerissen	39	100.0	0	0	39	27.69
Summe	52		88		140	

Tab. 13: Auch kleine Mäuse wurden nur selten unzerteilt verschlungen (etwa zu 6%). Großen Mäusen rissen die Falken z. T. einzelne Haarbüschel aus. Die Gedärme verschlangen sie oft erst am Schluß.

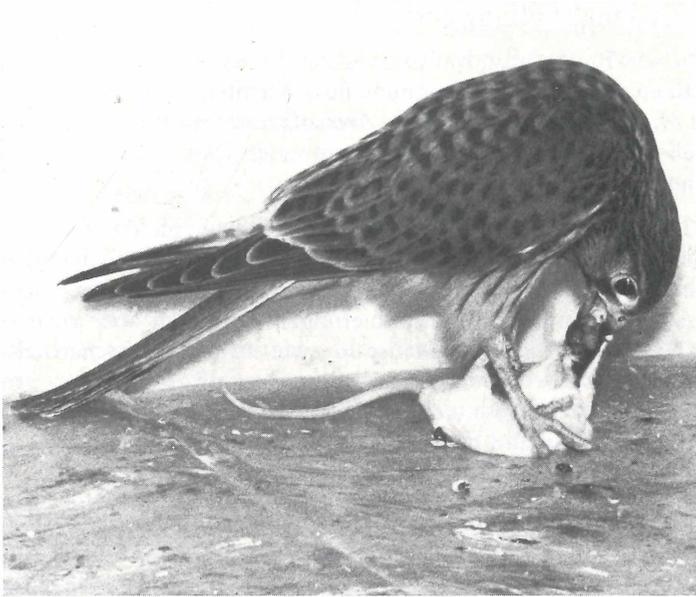


Abb. 8. Anreißen von Mausbeute.

10. Deponieren:

Die Turmfalken deponierten ganze oder teilweise gefressene Mäuse immer mit dem Schnabel in einem Versteck, häufig mit einer wischenden Bewegung des Kopfes.

11. Abschließende Verhaltensweisen:

Nach dem Freßakt folgen oft Reiben des Schnabels an Ästen etc., Wetzen der Schnabelränder gegeneinander und Zehenputzen, wobei die Falken an ihren Zehen zerren.

12. Der Zeitverlauf der Beutefanghandlung:

Mausbeute wurde bei Ansitzjagd nach durchschnittlich 4.7 sec angefliegen, bei Bodenjagd nach 24.3 sec, und nach 33.4 sec getötet. Der erste Transport folgte nach etwa 1.09 Min. Mausbeute wurde nach 1.2 Min. angerissen oder deponiert. Der Freßakt dauerte je nach Beutegröße zwischen 8 sec und 11 Min.

Neben den obligatorischen Anteilen einer vollständigen Beutefanghandlung – Fixieren, Annäherung an die Beute, Schlagen der Beute und Endhandlung (Fressen

oder/und Deponieren) gibt es offensichtlich fakultative Anteile wie Manteln, Griffwechsel, Tötungsbiß und Beutetransport. Sowohl Ausprägung der obligatorischen Anteile als auch Auftreten und Ausprägung fakultativer Anteile waren von Beutegröße, Nahrungskonkurrenz und Hungerzustand der Turmfalken abhängig.

III. Die Beutefanghandlung auslösende Beutemerkmale

Nach GLUTZ VON BLOTZHEIM, BAUER & BEZZEL (1971) herrschen im Beutespektrum des Turmfalken (*F. tinnunculus tinnunculus*) Kleinnager vor, vor allem *Microtus arvalis* und *M. agrestis*, weniger häufig *Arvicola terrestris*, *Clethrionomys* und echte Mäuse. Außerdem werden auch Insektenfresser (Soricidae, Talpa), Reptilien, Insekten und Kleinvögel gejagt.

1. Isolierte Darbietung akustischer und optischer Reize von Mausbeute:

Turmfalken zeigten keine oder kaum eine Reaktion (kurzes Fixieren) auf in einer geschlossenen Schachtel gebotene lebende Mäuse oder deren Geräusch auf Tonband. Auf rein optische Maudarbietungen reagierten aber auch beutenaive Jungfalken. Dies waren lebende Mäuse in zwei ineinandergeschachtelten Glasaquarien von 40 cm² x 25 cm, 5 mm Wandstärke, bzw. 32 cm² x 22 cm, 3 mm Wanddicke, auf schalldämmender Unterlage. Die Falken versuchten die Maus zu schlagen und fuhren mit Schnabel und Fängen gegen das Glas.

2. Vergleich der Behandlung lebender und toter Mausbeute:

Große unbewegte tote Mäuse erfaßten die Falken wie kleine lebende mit dem Schnabel. Artifizieell (an Fäden) bewegte Mausbeute wurde bei Einsatz von Schnabel und Fängen geschlagen. Die Bewegung der Mäuse löste Manteln und Gefiedersträuben aus.

3. Vögel als Beute:

Wachteln zwischen 1 und 8 Tagen sowie Zebrafinken wurden den Falken erst ab einem Alter von 130 Tagen geboten. Sie schlugen Wachteln oft erst bei großem Hunger oder gar nicht, behandelten sie aber im Prinzip wie Mausbeute. Vor dem Freißakt rupften sie Hand-, Arm- und Schwanzfedern, z. T. auch Kleingefieder. Zebrafinken verfolgten sie auch im Flug, fingen sie aber immer erst nach der Landung.

4. Insekten als Beute:

Auch Wanderheuschrecken wurden erst den erwachsenen Falken angeboten. Sie erfaßten sie meist mit einem Fang. Nach dem Tötungsbiß rissen sie den Kopf ab, dann fraßen sie die Heuschrecken stückweise. Beim und nach dem Schlagen zeigten sie Manteln und Gefiedersträuben.

5. Attrappen:

Unbewegte und bewegte Attrappen mit der Merkmalskombination von Mäusen waren Kaninchen- und Mausfellstücke verschiedener Form, Größe und Farbe und weiße Schaffellstücke. Als Attrappen mit für die Falken unbekannter Merkmalskombination verwendete ich Styropor- und Holzstücke verschiedener Form. Auch

erwachsene Turmfalken versuchten bewegte Attrappen zu »schlagen« und zu fressen. Nach mehrmaligen Darbietungen derselben Attrappe reagierten manche Jungfalken hingegen kaum mehr. Im Wahlversuch wurden Maus- und Kaninchenfellstücke den übrigen Attrappen vorgezogen, wohl wegen höheren Bekanntheitsgrades.

Verschiedene Beutetypen wurden also im Prinzip gleich behandelt. Offensichtlich löst jede optisch wahrgenommene Beutebewegung angeborenermaßen die Beutefanghandlung aus, während Formmerkmale von Beutetieren gelernt werden.

IV. Abweichungen beim Beutefangverhalten

1. Eingeschränkte Beutevielfalt.

Daß konkrete Merkmale von Beutetieren sehr rasch gelernt werden, zeigten 8 Falken im Alter von 50 bis 220 Tagen, die während einer Woche entweder nur schwarze oder weiße Mäuse schlagen konnten. Sie ignorierten Mäuse der konträren Farbe völlig. Bis zu 3 Tage Nahrungsdeprivation waren nötig, um das Ergebnis dieses Lernprozesses zu löschen.

Ambivalenzverhalten gegenüber der bekannten Beute verschwand, wie beschrieben, bei den Turmfalken in einem Alter von durchschnittlich 79 Tagen. Bekamen aber erwachsene Turmfalken (130.–160. Tag) für sie bisher unbekannte Beutearten (Wachteln, Zebrafinken, Wanderheuschrecken, Attrappen), so zeigten sie bei den ersten Darbietungen der »neuen« Beute wieder Ambivalenzverhalten (z. B. »Berührungsangst«, Abwehrstellung), regredierte also entwicklungsmäßig. Nach mehrmaligem Schlagen solcher Beute folgten aber vollständige Beutefanghandlungen.

2. Ausschließliche Fütterung mit toter Beute.

3 Turmfalken wurden zwischen 230 Tagen und 3 Jahren mit toten Mäusen und Küken gefüttert. Während Turmfalken normalerweise lebende Beute präferierten, bevorzugten diese tote Beute. Lebende Mäuse schlugen sie nur nach Nahrungsdeprivation oder wenn diese zufällig auf Körperkontakt heranliefen. Die Beutefanghandlungen waren unvollständig, meist fehlte der Tötungsbiß. Oft versuchten sie, den anderen Turmfalken bereits getötete Beute abzuja-gen.

3. Aufzucht durch artfremde Ersatzeltern.

Vier durch den Menschen handaufgezogene Falken wurden zwischen 49 Tagen und 10 Jahren einzeln gehalten (soziale Kaspar-Hauser-Tiere). Während der am kürzesten isolierte Vogel unauffällig blieb, schlug ein 87 Tage isolierter Terzl lebende Beute nur nach tagelanger Nahrungsdeprivation. Die Beutefanghandlungen waren stets unvollständig und mit Bewegungstereotypen verbunden (rhythmisches Auf- und Abbewegen des Körpers). Der Vogel bettelte und zickte über der Beute und versteckte sie im Bauchgefieder, ohne sie vorher zu töten. Oft hielt er Mäuse nicht hinter dem Kopf fest, so daß sie ihn durch Bisse verletzten. Er verteidigte Beute aggressiv vor dem menschlichen Pfleger, aber niemals vor Artgenossen. Im Alter von 126 Tagen wurde er von einem Turmfalken getötet, wohl wegen fehlender Verteidigungsbereitschaft.

Bei den 2 langfristig isolierten Falken war eine trotz langer Fütterung mit toter Beute extreme Beutefangtendenz auffällig. Tote wie lebende, bekannte wie unbekannte Beute wurde sofort in vollständiger Handlung geschlagen und aggressiv (auch mit Attacken) gegen Menschen und Artgenossen verteidigt. Manteln und Gefiedersträuben waren häufiger als bei den übrigen Falken. Die normalerweise nach der Endhandlung einer Instinkthandlung auftretende Schwellenerhöhung fehlte. Oft schlugen diese Turmfalken die nächste Maus, wenn sie noch eine im Fang trugen.

Ein Fall organisch bedingter optischer Isolation ergab sich durch einen Turmfalken mit primärer Anophthalmie (Fehlen der Augäpfel). Der blindgeschlüpfte Falke wurde zusammen mit einem gesunden Jungfalken aufgezogen. Bei Hunger suchte er die Umgebung mit Schnabel und Fängen ab und zerbiß alle erreichbaren Objekte. Anfangs hatte er Schwierigkeiten, Futterstücke im Fang mit dem Schnabel zu finden und beknabberte dabei auch das eigene Gefieder und seine Zehen. Lebende Mäuse bekam er ab dem 54. Tag. Er konnte sie aber nie selbst auf Grund von Geräuschen fangen. Nur bei 15,56% von 45 bis zum 130. Tag lebend gebotenen Mäusen zeigte er vollständige Beutefanghandlungen. Ein gezielter Tötungsbiß fehlte meistens, oft riß der Falke Mäuse lebend am Rücken, im Bereich der Extremitäten oder am Schwanzpol an. Er versuchte also, die Abwehr von Beutetieren zu unterbinden, indem er sie möglichst rasch fraß. Taktile Orientierung reicht offenbar nicht aus, Beute gezielt zu töten.



Abb. 5. Extremes Manteln bei einem Turmfalken mit primärer Anophthalmie.

Manteln mit Vorbeugen über die Beute, Abwenden der Front vor dem Kumpan und Gefiedersträuben waren bei jeder Beutebehandlung beobachtbar. Das Drohverhalten wurde durch Beutebewegung, Betteln des anderen Jungfalken und andere Geräusche der Umgebung ausgelöst. Bei starker Abwehr von Mäusen oder Störung von außen trug der Falke die Beute, zitternd vor Erregung, hüpfend und flatternd im Kreis herum. Deponieren von Beute entfiel.

Wurden Jungfalken in Gruppen handaufgezogen, so blieben sie zumeist unauffällig. 6 der so gezogenen Turmfalken zeigten allerdings abweichende Verhaltensweisen ähnlich den langfristig isolierten K.-H.-Vögeln wie extreme Beuteverteidigung, fehlende reaktionsspezifische Ermüdung, außerdem häufigere Beutefangspiele, auch im Erwachsenenalter. Durch kurzzeitige Fütterung aus der Hand war bei diesen Tieren Bettelverhalten wieder auslösbar, auch als sie erwachsen waren (Regressionstendenz).

Aufzucht durch artfremde Greifvögel (Wanderfalke, Schwarzmilan, Habicht) hatten weder bei 6 jeweils in Gruppen aufgezogenen noch bei 2 einzeln gezogenen Turmfalken Verhaltensabweichungen zur Folge.

4. Diskussion

Signifikante Unterschiede bei der Behandlung der ersten lebenden Beutetiere in Abhängigkeit vom Alter der Falken bestätigen einen von der Erfahrung unabhängigen Reifungsprozeß der Beuteerwerbshandlung, der in einem Alter von durchschnittlich 79 Tagen abgeschlossen war.

Es empfiehlt sich daher, nachgezüchtete Jungfalken in Hinblick auf die Entwicklung der Beutefanghandlung erst ab diesem Zeitpunkt ins Freiland zu entlassen.

Dagegen sind akustische wie auch Formmerkmale von Beutetieren offenbar Erfahrungswerte. Schwache oder fehlende Reaktionen auf rein akustische Merkmale von Beutetieren, eventuell auch fehlendes akustisches Orientierungsvermögen beim Beutefang eines sonst organisch gesunden, blinden Falken sprechen aber für eher untergeordnete Bedeutung dieser Reizmodalität.

Große Bedeutung scheint aber den Formmerkmalen von Beute zuzukommen. So ist Fixierung auf konkrete Beutemerkmale sehr rasch möglich. Erwachsene Turmfalken zeigten gegenüber »neuer« Beute anfänglich Ambivalenz oder verweigerten sogar die Annahme solcher Beute, auch wenn ich sie tot anbot. Das Konfliktverhalten dürfte also mit der Neukombination von Formmerkmalen zusammenhängen. Offenbar sind erste Erfahrungen mit einem neuen Beutetypus auch nach Beendigung des Reifungsprozesses mit einer — allerdings nur kurzdauernden — Konfliktphase verbunden. In höherem Alter aber könnte abnehmende Lerndisposition zu endgültiger Meidung unbekannter Beuteformen führen, wie z. B. bei Eulenvögeln beschrieben wurde (HERRLINGER 1973, MEYER-HOLZAPFEL & RÄBER 1976).

Langfristige Fütterung mit toter Beute führte dazu, daß Turmfalken tote Beute bevorzugten. Durch anfängliche Darbietung sehr kleiner lebender Mäuse und völliges Aussetzen der Fütterung mit toter Beute war eine gewisse Verhaltenskorrektur zu erzielen.

Daß noch andere Faktoren, wie etwa die Art der Aufzucht, eine Rolle spielen können, zeigten soziale Kaspar-Hauser-Falken. Trotz jahrelanger Fütterung mit toter Beute zeigten sie extreme Beutefangtendenz und waren somit hinsichtlich des Nahrungserwerbs durchaus konkurrenzfähig.

Durch artfremde Greifvögel aufgezogene Turmfalken zeigten keine Verhaltensabweichungen, ein weiterer Beweis dafür, daß sich die Beutefanghandlung unabhängig auch von einer Imitation elterlicher Verhaltensweisen entwickelt. Bei unterschiedlichem Beutespektrum von Adoptiv- und Nestlingsart könnte allerdings das Erlernen von Formmerkmalen der verfütterten Beute von Nachteil sein.

Bei der Vorbereitung für die Freilassung erscheint wesentlich, Turmfalken schon vor Abschluß des Reifungsprozesses Erfahrung mit einer entsprechenden Vielfalt an lebender Beute zu ermöglichen. Dies sollte sowohl die Artenzahl als auch die Variation von Merkmalen (Größe, Farbe etc.) von Beutetieren innerhalb einer Spezies betreffen.

Literatur

- BODENSTEIN, G. (1951): Turmfalke schlägt Spatzen. Orn. Mitt. 3:19. — BOZSKO, S. J. (1967): Die Brut und die Nahrung des Turmfalken, der Waldohreule und des Waldkauzes in den Parkanlagen der Umgebung von Leningrad. Aquila 73-74: 121-132. — BRAUN, W. (1961): Sperlingsbeizjagd mit einem Turmfalken. Falke 8:340. — GERBER, R. (1960): Die Maulwurfsgrille, *Gryllotalpa gryllotalpa*, als Vogelbeute. Beitr. Vogelkde. 7:24-32. — GERSDORF, E. (1971): Einige Beobachtungen über die Vogeljagd von Turmfalken (*Falco tinnunculus*). Vogelk. Ber. Niedersachs. 3, Hft. 3:71-74. — GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. K. BAUER & E. BEZZEL (1971): Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Bd. 4. — HAAS, G. (1936): Zur Brutbiologie des Turmfalken (*Falco tinnunculus*). Mitt. Vogelwelt 35/6:81-99. — HASENCLEVER, H. (1974): Der Turmfalke (*Falco tinnunculus*) in unseren Städten. Cinclus 2:16-18. — HASENSTEIN, B. (1980): Instinkt, Lernen, Spielen, Einsicht. Einführung in die Verhaltensbiologie. Verlag R. Piper. — HÄUPL, H. (1972): Bemerkungen zum Rüttelflug des Turmfalken. Falke 19:210. — HOLLIDAY, R. (1972): Kestrels Hunting in Aquatic Habitats. Bird Study 19: 115-116. — JUCKER, E. (1948): Turmfalken als Schwalbenjäger. Orn. Beob. 45: 188. — KASPAREK, M. (1974): Verstecken von Beute beim Turmfalken, *Falco tinnunculus*. Anz. Orn. Ges. Bayern 13:124. — KINZELBACH, R. (1974): Zur Ernährung von Falconiden in Griechenland. Orn. Mitt. 16: 195. — KRAMPITZ, H.-E. (1949): Beitrag zur Lebensweise und Ernährung des Turmfalken in der Großstadt: Iber. Vogelkdl. Beob. Station Untermain 22: 20-30. — KRÜGER, H. (1979): Kiebitz (*Vanellus vanellus*) und Stieglitz (*Carduelis carduelis*) als Beute des Turmfalken (*Falco tinnunculus*). Beitr. Vogelkde. 25: 361-362. — KÜHN, H. D. (1977): Interessantes Brutverhalten eines Turmfalken-Weibchens. Falke 24: 164-167. — KURTH, D. (1970): Der Turmfalke (*Falco tinnunculus*) im Münchner Stadtgebiet. Anz. Orn. Ges. Bayern 9: 2-12. — LANGE, E. (1948): Turmfalken als Schwalbenjäger. Orn. Beob. 45: 227-228. — LESINGER, A. (1963): Der Turmfalke (*Falco tinnunculus*) beim Fischfang. Larus 15: 218-219. — MEBS, TH. (1959): Beitrag zur Biologie des Feldeggfalken (*Falco biarmicus feldeggii*). Vogelwelt 80: 142-149. — MELCHIOR, E. (1973): Turmfalke (*Falco tinnunculus*) auf Heuschreckenjagd. Regulus 11: 37-38. — MESTER, H. (1980): Über die Paarbildung und das Sexualverhalten des Turmfalken (*Falco tinnunculus*). Orn. Mitt. 32: 150-153. — MUELLER, H. C. (1973): The Relationship of Hunger to Predatory Behaviour in Hawks (*Falco sparverius* und *Buteo platypterus*). Animal Behaviour 21: 513-520. — PIECHOCKY, R. (1952): Beobachtungen zur Brutbiologie des Turmfalken (*Falco tinnunculus* L.). Orn. Mitt. 4: 25-33. — Ders. (1982): Der Turmfalke, *Falco tinnunculus*. Verlag A. Ziemsen, 6. Auflage. — PRZYGODDA, W. (1953): Fledermaus und Großer Buntspecht als Beute des Turmfalken. J. Orn. 94: 348-351. — REICHHOLF, J. (1977 a): Nahrungsökologische Konkurrenz zwischen Mäusebussard *Buteo buteo* und Turmfalke *Falco tinnunculus*? Verh. Orn. Ges. Bayern 23: 89-93. — ROCKENBAUCH, D. (1968 a): Zur Brutbiologie des Turmfalken (*Falco tinnunculus*). Anz. Orn. Ges.

Bayern 8: 267–276. — SAURER, E. & P. SEILER (1937): Beobachtungen an einem Turmfalkenhorst. Orn. Beob. 35: 33–39. — SCHNEBEL, G. (1972): Nachtaktive Turmfalken (*Falco tinnunculus*). Orn. Mitt. 24: 20. — SCHUYL, G., L. & N. TINBERGEN (1936): Ethologische Beobachtungen am Baumfalken (*Falco subbuteo* L.). J. Orn. 84: 387–433. — SOIKKELI, M. (1967): A male kestrel (*Falco tinnunculus*) seen catching a reeve (*Philomachus pugnax*) which weighed 153 gm. Ornis Fennica 44: 86. — STAUBER, W. (1969): Zum Beuteerwerb von Turmfalke (*Falco tinnunculus*), Baumfalke (*Falco subbuteo*) und Sperber (*Accipiter nisus*). Orn. Mitt. 21: 37–38. — STEINFATT, O. (1940): Horstbeobachtungen beim Turmfalken, *Falco tinnunculus*. Vogelwelt 65: 13–16. — STÜSSI, E. (1977): Turmfalkenweibchen greift junges Alpenmurmeltier (*Marmota marmota*). Orn. Beob. Bern 74: 210. — SYKORA, W. (1965): Zur Biologie des Turmfalken (*Falco tinnunculus*). Abh. Ber. Mus. Altenburg 4: 373–378. — THIEDE, W. & W. THIEDE (1973): Zur Biologie des Turmfalken (*Falco tinnunculus*) in Nepal. Bonn. Zool. Beitr. 24: 285–290. — TINBERGEN, L. (1940): Beobachtungen über die Arbeitsteilung des Turmfalken während der Fortpflanzungszeit. Ardea 29: 63–98. — VIETINGHOFF-RIESCH, A. Frhr. v. (1957): Greife und Eulen als Vertilger der Rauchschnalbe (*Hirundo rustica* L.). Beitr. Vogelkde. 5: 210–220. — WAGMÜLLER, F. (1977): Fünfjährige Beobachtungen an einem Turmfalkenhorst am Hause des Beobachters von 1972–1976. Jb. Orn. Arb. gem. Ostbayern: 64–65. — WERNER, J. (1961): Turmfalke schlägt Kleinvögel. Vogelwelt 82: 186.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1986

Band/Volume: [8](#)

Autor(en)/Author(s): Ille Rottraut

Artikel/Article: [Beutefangverhalten beim Turmfalken \(*Falco t. tinnunculus*\):
Entwicklung und Verhaltensabweichungen 215-235](#)