

GERD GRÜN

PHOCOENA PHOCOENA

SCHWEINSWAL

KLEINER TÜMMLER, BRAUNFISCH

2016

Phocoena phocoena Schweinswal, Kleiner Tümmler, Braunfisch

e Harbour Porpoise, Common Porpoise
d Marsvin

f Marsouin
p Morświn

n Bruinvis
č Sviňucha obecná

Bilder:

<http://www.bing.com/images/search?q=Phocoena+phocoena&view=detail&id=07CBA854E802CE27601560E6BD0583F74A822458>

Einordnung ins System

Als *Delphinus phocoena* wurde er 1758 von Linné registriert und später von Cuvier in eine eigene Gattung *Phocoena* übernommen. (Die Schreibweise *Phocaena* statt *Phocoena* ist nicht gültig.) Mit drei weiteren Arten (*Ph. spinipinnis*, *Ph. sinus* und *Ph. dioptrica*, die alle nicht in europäischen Gewässern vorkommen), gehört die Gattung *Phocoena* auch nicht länger in die Familie der *Delphinidae*, sondern zu den *Phocoenidae*, den Schweinswalen. Wie die Delphine und anders als die großen Wale haben sie – und damit auch der hier betrachtete Kleine Tümmler – Zähne im Maul und keine Barten, besitzen aber in Gegensatz zu den Delphinen keine schnabelartige Verlängerung am Vorderkopf. Ihr Kopf ist abgerundet.

H a b i t u s

Schweinswale haben die typische fischähnliche Walgestalt und sind bei einem Gewicht von maximal 90 Kilo und 1,30 bis 1,80 oder auch 2 Metern Länge ausgewachsen. Weibliche Schweinswale sind im Allgemeinen etwas größer als männliche, und zwar ist bei ihnen der Teil hinter dem Kopf proportional länger. Die Schnauze ist stumpf gerundet und nicht delphinartig lang vorgezogen. Körperextremitäten sind die kleinen Brustflossen und eine dreieckige Rückenfinne. (Die Bezeichnungen Finne und Fluke sind gegenüber Rückenflosse und Schwanzflosse vorzuziehen, weil keine anatomische Übereinstimmung und keine morphologische Verwandtschaft mit den Fischflossen behauptet werden kann). Die

Rückenfinne sitzt hinter der Rückenmitte und trägt Hautknoten an ihrem Vorder- und hinterem Ende. Am Hinterende läuft der Körper in einen kurzen Stiel und die Fluke aus. Die Walfluke ist nicht seitlich abgeplattet, wie die Schwanzflosse der meisten Fische, sondern horizontal und lässt eine rechte und eine linke Hälfte erkennen.

Die Oberseite (Rücken, Kopf und Fluke) ist schwarz, mitunter blau, grünlich oder violett irisierend. Schwarz sind auch die Brustflossen und die Rückenfinne. Von deren Ansatzstelle zieht sich graue Färbung zu den Körperseiten hinunter. Zur Unterseite hin geht die schwarze Färbung locker in weiß über. Das Muster der Farbverteilung ist individuell unterschiedlich, andererseits aber auch für die verschiedenen Populationen des Nordatlantik jeweils charakteristisch.

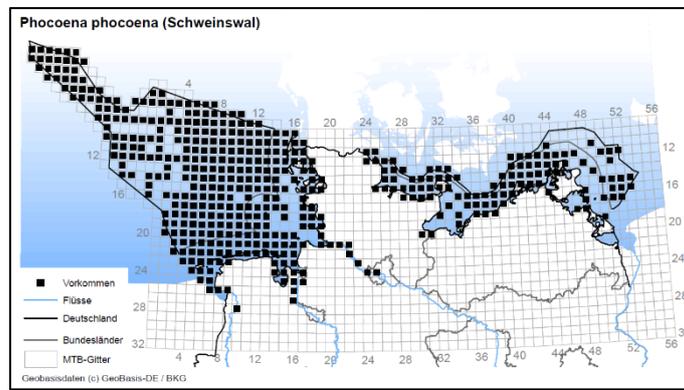
Schweinswale verfügen über 90 bis 110 Zähne, in jeder Kieferhälfte also 22-28. Diese Zähne sind an der Oberkante gerade, selten spitz und gelegentlich auch mit einer Kaufläche versehen.

Verbreitung und Lebensraum

Nordpazifik und Nordatlantik sind die Heimat der Schweinswale (Kleine Tümmler, Braunfische). Von allen europäischen Atlantikküsten und aus dem westlichen Mittelmeer sind sie bekannt, wenn auch ihr Vorkommen in manchen Gebieten auf bestimmte Jahreszeiten eingeschränkt oder aber überhaupt fraglich geworden ist. Andererseits tauchen sie an einigen Küsten wieder auf, wo sie länger nicht gesehen worden waren, so etwa in Belgien und den Niederlanden; dort scheinen sie sich auch

in dem halbgeschlossenen Bereich der Oosterschelde dauerhaft aufzuhalten. Eine isolierte Population lebt im Schwarzen Meer. In diesen Meeren sind sie nicht gleichmäßig verteilt, sondern eher in Zonen mit größerer oder geringerer Dichte. In der Nordsee und der westlichen Ostsee gibt es vielleicht neun solcher Dichtezentren. Ihr Auftreten innerhalb dieser Zonen ist aber wiederum abhängig von den Jahreszeiten. Häufig werden sie in den Frühlingsmonaten April und Mai gesehen, in der westlichen Ostsee mehr im Sommer und Herbst. Mit genaueren Methoden (akustische Detektoren) ist es auch möglich, Tage und Stunden zu erkennen, an welchen sie lokal häufiger auftreten als zu anderen Zeiten.

Vorkommen des Schweinswals vor den Küsten der Nord- und Ostsee in Deutschland.
Quelle: Bundesamt für Naturschutz



Für die Deutsche Bucht (Nordsee) wurden Schätzungen von (je nach Zählmethode) 8000 oder 17000 Tieren angegeben. 100 km nördlich von Borkum scheinen sie ein Gebiet als Durchgang bei Wanderungen zwischen der östlichen und der westlichen Nordsee zu nutzen. Dort wurden bei Flugzählungen über zwei Jahre hinweg 400 Kleine Tümmler innerhalb einer Fläche von ca 56 km Durchmesser gesehen, am meisten in den Monaten Januar, Februar, April, Mai, Juli und September. Da eine eigene Nordseepopulation nicht bekannt ist, könnte es sich um Tiere der englischen West-Nordsee-Population handeln. Soweit man es wissen kann, vermischen sich die verschiedenen Populationen im Nordatlantik und an den europäischen Atlantikküsten nicht und überlagern sich nicht durch Wanderungen. Dies gilt zumindest für weibliche Tiere; männliche Schweinswale verbreiten sich weiter und tiefer in andere Populationen hinein.

Von der Nordsee her wandern sie mit zunehmendem Hochwasser in das Marsdiep (Niederlande) ein und verlassen es wieder

mit Einsetzen der Ebbe. Vermutlich folgen sie dabei ihren Beutetieren.

2008 lauteten Zahlen aus der Nordsee: Ein bis fast drei Tiere wurden pro km² gesehen, insgesamt konnte man daraus auf mehrere Hundert Wale in dem darunter liegenden Wasserkörper schließen. 2015 zählte man in der südlichen Nordsee: 4377 Schweinswale in 55000 km², eine erkennbare Zunahme seit 2002. Zudem kann man auch auf mehr Zonen größerer Dichte schließen.

Für die gesamte Ostsee wird eine eigene Population angenommen. Aus der Kieler Bucht und der gesamten deutschen und vielleicht auch polnischen Ostseeküste sind Schweinswale bekannt, ihre Zahl nimmt

aber von Kiel bis zur Pommerschen Bucht ab. Im Juli 2012 wurden für ein 51000 km² Gebiet des Kattegatts und der Westlichen Ostsee 40000 Schweinswale ermittelt, also ein Tier pro 1,2 km².

Das Bundesamt für Naturschutz

veröffentlicht Sichtungskarten, an die man Schätzungen anschließen kann, wie sich das Vorkommen der Schweinswale in der Ostsee entwickelt.

Auf Grund von Fangstatistiken lässt sich kalkulieren, dass die Anzahl Schweinswale in dänischen Gewässern vor über hundert Jahren bei 25 000 gelegen hat.

Im Winter ist ihre Anzahl geringer als in den wärmeren Jahreszeiten. Winterwanderungen zwischen der Nordsee und der Ostsee führen durch Skagerrak und Kattegat und in diesen Meeresteilen werden Schweinswale häufiger angetroffen als in der benachbarten Kieler Bucht oder überhaupt in der Ostsee. Es ist deshalb anzunehmen, dass sie die dänischen und deutschen Küstengewässer der Ostsee zur Paarung und Jungenaufzucht nutzen.

Schweinswale halten sich überhaupt gern in Küstengewässern auf, gelegentlich auch in Mündungen oder auch weiter im Unterlauf von Flüssen (Seine, Schelde, Maas, Rhein, Themse, Elbe). In der Unterweser, und zwar bis Stromkilometer 51 oder gar

42, das heißt oberhalb von Bremerhaven, lassen sie sich seit sieben Jahren wieder blicken, nachdem sie über Jahrzehnte nicht erschienen waren.

Seltener sind sie über tieferen Gewässern anzutreffen, die sie dann vielleicht nur überqueren.

Populationsdynamik, Lebensdauer

Insgesamt gibt es wohl nicht mehr oder weniger weibliche als männliche Tiere. In einigen Regionen mag es aber anders sein, so in der westlichen Ostsee, wo männliche Tiere zahlenmäßig überwiegen.

Zwei Drittel bis drei Viertel der ausgewachsenen weiblichen Tiere in einer Population sind trächtig und der Anteil von Jungen, das heißt nicht geschlechtsreifen Tieren liegt bei 15 bis 20%. In dieser Gruppe ist allerdings die Sterblichkeitsrate höher als bei älteren Tieren. Ihr natürliches Ende dürften die ältesten Tiere mit dreiundzwanzig Jahren erreichen, aber nur jeder zwanzigste Schweinswal wird zwölf Jahre alt. Viele Jungtiere sterben als so genannter Beifang in Netzen, die für Fische aufgestellt werden und in denen sie häufiger zu finden sind als ältere Tiere. Vermutlich geraten sie durch die Maschen noch hinein, aber nicht mehr so leicht heraus, während ältere Schweinswale gar nicht erst hineingeraten.

Andere Todesursachen, die man an jüngeren gestrandeten Tieren konstatiert, sind Auszehrung und in der Hälfte der Fälle Lungenentzündung und andere bakterielle Erkrankungen sowie Parasitenbefall.

Populationen in Europa und an den kanadischen und grönländischen Küsten haben zum Teil unterschiedliche Körpermaße und Lebensdaten.

Aktivität und Bewegungsformen

Gern und lustvoll bewegen Kleine Tümmler sich, springen und schaukeln mit den Wellen, folgen Booten, liegen aber lieber minutenlang an der Wasseroberfläche als dass sie hohe Luftsprünge machen. Alles das mit durchschnittlich drei Atemzügen in der Minute. Meist halten sie sich dicht unter der Wasseroberfläche auf und schauen zum Atmen kurz hoch. Schwimmen sie längere Strecken, können sie zwanzig

und mehr Stundenkilometer schnell werden. Tauchen sie in die Tiefe, legen sie einen bis anderthalb Meter in der Sekunde zurück, können einhundert Sekunden im Wasser verbleiben und bis zu einhundert Metern hinabgehen. Es sind Tiere bekannt, die sich länger als fünf Minuten und in Tiefen von 200 Metern aufhielten. Zumeist schwimmen Schweinswale aber zwischen zwanzig und hundert Metern. Beim Auftauchen sind sie mit zwei Metern pro Sekunde etwas schneller.

Gegen Abend sollen ihre Aktivitäten zunehmen, Tauchgänge finden nachts aber seltener statt als tagsüber.

Schweinswale können besser als landlebende Säuger ähnlicher Größe den Sauerstoff aus den Lungen ausnutzen, weil ihre Erythrozyten eine höhere O₂-Affinität haben. Beim Tauchen nimmt sie jedoch ab, was wiederum den Übertritt von Sauerstoff aus den Blutzellen in die Gewebe fördert.

Sie wandern zwischen Nord und Süd oder verschiedenen Meeresteilen hin und her oder von einer Küstenregion in die offene See hinaus. Solche Wanderungen unternehmen sie zum großen Teil einzeln und individuell, nicht in geschlossenen Abteilungen oder nach einheitlichem Muster. Dennoch folgen sie vermutlich festgelegten Korridoren. Zusammenhänge mit Temperatur- oder Nahrungsbedingungen lassen sich nicht erkennen, wohl aber mit Zeiten der Paarung oder Jungenaufzucht.

Die von ihnen abgegebenen Klick-Laute (siehe unten) nutzen Schweinswale zur Orientierung im Wasser (Echoortung). Die Töne ihrer Stimmlippen werden zu einer Fettansammlung oberhalb der Oberkiefer geleitet, dort gebündelt und als Strahl in eine bestimmte Richtung gelenkt. Die zurückgeworfenen Echos hören sie und schließen daraus auf einen Gegenstand im Wasser sowie auf dessen Umfang und Lage. Diese Fähigkeit nutzen sie nicht nur zum Aufspüren einzelner, auch kleinerer Objekte; feste Objekte in ihrer Umgebung, deren Abstand und deren Lage zueinander dienen ihnen dazu, sich ein Raumbild von ihrer Umgebung zu machen und sich im Raum zu orientieren.

Sinne und Signale

Mittels ihrer Stimmlippen im Nasalbereich können Kleine Tümmler hörbare Töne er-

zeugen, wenn sie einen Luftstrom hindurchpressen. Diese als Klick-Laute bezeichneten Lautmuster sind charakterisiert als eine Folge von Tönen im Bereich von 110 - 150 kHz mit einer definierten Lautstärke von 180 bis 200 dB. (Bei Tieren, die in Aquarien und Seewasserbecken gehalten werden - und das sind in der Regel alle diejenigen, an denen Untersuchungen angestellt werden -, wurden immer Lautstärken von weniger als 170 dB registriert, was gelegentlich zu Fehlschlüssen führte). Die einzelnen Töne werden in Abständen von 30 bis 200, meist aber 60 ms abgegeben. Zu dem Klick-Lautmuster gehören weiter noch Töne von 2 kHz und geringerer Intensität. In einem bestimmten Klick-Laut weichen Schweinswale (*Phocoena phocoena*) in dänischen Gewässern ganz spezifisch um 4 kHz von Tieren der gleichen Art in den pazifischen Gewässern vor Kanada ab, sind aber darin Tieren der ebenfalls dort lebenden verwandten Art *Phocoenoides dalli* nahezu gleich.

Was sie von sich geben, können sie auch am besten hören. Ihre höchste Empfindlichkeit für Töne liegt zwischen 100 und 140 kHz, schon eine Oktave oberhalb 140 kHz hören sie wesentlich schlechter. Klingen Obertöne mit, steigert dies das Hörvermögen der Schweinswale. Wenn sie sich in Richtung auf den eingehenden Schall hin ausrichten, sind sie noch besser in der Lage, ihn aus Umgebungsgeräuschen herauszuheben. Eine weitere Sensitivitätszone liegt unterhalb von 10 kHz; sie hören also auch ihre eigene niederfrequente Klick-Komponente gut. Laute, die zu kurz andauern (immer im Millisekundenbereich), hören sie abhängig von der Frequenz ebensowenig wie andere Säugetiere, Für Tiere, die sehr auf ihre Echoortung angewiesen sind (siehe oben), weisen sie also hierin keine Besonderheit auf. Dafür hören sie aber auch die Töne, die von Schallortungsgeräten (Sonaren) auf Schiffen und vielleicht in Hubschraubern ausgesendet werden. Dauertöne beeinträchtigen ihr Hörvermögen stärker als solche, die mit Unterbrechungen unterbrochen eintreffen.

Starker Lärm, zum Beispiel von Hafenaufbauarbeiten, scheint sie zu stören und sie meiden solche Orte. Dazu gehört freilich auch der Lärm beim Errichten von Stützpfeilern für Off-shore-Windkraftanlagen, auf welchen sie noch in 10 km Entfernung

mit erhöhter Atemfrequenz und Sprüngen aus dem Wasser reagieren und denen sie bis zu einer Entfernung von 20 km zu entkommen suchen. Durch die niedrigfrequenten Töne des Einrammens wird das Hörvermögen im Bereich höherer Frequenzen für fast eine Stunde vermindert.

N a h r u n g

Schweinswale fressen Fische. Zu den Fischen, die sie verfolgen oder die man in ihren Mägen gefunden hat, gehören:

<i>Clupea harengus</i> , Hering	<i>Abramis brama</i> , Brasse
<i>Trisopterus esmarkii</i> , Stintdorsch	Gobiidae, Meergrundel
<i>Alosa spec.</i> , Maifisch, Finte	<i>Anguilla anguilla</i> , Aal
<i>Stizostedion lucioperca</i>	<i>Zoarces viviparus</i> , Aalmutter
<i>Sprattus sprattus</i> , Sprotte	<i>Belone belone</i> , Hornhecht
<i>Trachurus trachurus</i> , Stöcker	<i>Cottus scorpius</i> , Seeskorpion
<i>Engraulis engraulis</i> , Sardelle	<i>Merluccius merluccius</i> , Seehecht
<i>Ammodytes ammodytes</i> , Sandaal	<i>Pleuronectes platessa</i> , Scholle
<i>Osmerus eperlanus</i> , Stint	<i>Pleuronectes flesus</i> , Flunder
<i>Gadus merlangus</i> , Wittling	<i>Limanda limanda</i> , Kliesche
<i>Gadus morrhua</i> , Kabeljau, Dorsch	<i>Solea solea</i> , Seezunge
<i>Gadus aeglefinus</i> , Schellfisch	<i>Mugil spec.</i> , Meeräsche
<i>Pollachius virens</i> , Köhler	<i>Trisopterus minutus</i> , Zwergdorsch
<i>Pollachius pollachius</i> , Pollack	<i>Scomber scombrus</i> , Makrele

Es sind auch diejenigen darunter, die sie im Bereich der Flussmündungen und Flussunterläufe vorfinden.

Nicht alle der genannten Fische werden regelmäßig von allen Kleinen Tümmlern gefressen. Im Gegenteil scheinen die Wale sich in der Regel nur von einigen wenigen Arten, etwa zwei bis vier verschiedenen aus der obigen Liste, zu ernähren. Das kann eine Frage des Alters sein: Jungtiere nehmen vornehmlich Grundeln vom Boden auf. Oder es ist davon abhängig, welche

Fische sie wann und wo gerade antreffen, also jahreszeitlich bedingt. Die Auswahl der Beutefische scheint auch von deren Größe mit bestimmt zu werden; denn Schweinswale fressen selten Fische, die länger als 25 cm sind.

Zu den am meisten verspeisten zählen in der Ostsee Heringe, Kabeljau/Dorsch und Grundeln. In der Nordsee kommen größere Anteile von Plattfischen (Seezunge, Kliesche) hinzu. Langfristig können sie aber auch ihre Vorlieben wechseln, zum Beispiel von bevorzugten Heringen auf Sandaale oder Dorscharten übergehen; das ließe sich mit dem Rückgang der Heringschwärme erklären.

In der Nähe von großen Fischschwärmen finden sich oft zahlreiche Schweinswale zusammen ein, weil sie bei der Jagd ihre Fähigkeit zur Echoortung einsetzen (siehe oben). Sie ermöglicht ihnen, nicht nur größere Fischansammlungen sondern auch einen 16 Meter entfernten Fisch von 5 cm Länge und einen 7 cm langen Fisch noch auf 26 m aufzuspüren. Die Fische werden aus den Schwärmen heraus gefangen oder dicht über dem Boden aufgenommen und gepackt, wie die Wale sie gerade erwischen, stets aber so gedreht, dass der Kopf zuerst im Rachen verschwindet. Nähern sie sich, dem Echo ihrer Klicklaute folgend, einem ausgewählten Objekt, so können sie noch unmittelbar vor dem Zustoß die Breite ihres ausgestrahlten Signals ausweiten und damit entfliehende Fische besser erkennen als mit den Augen.

Was Schweinswale sonst noch fressen – Krabben, Garnelen, Schnecken, Tintenfische oder auch Ringelwürmer (Polychaeten) – das fällt wohl nur nebenher an oder hat an den Fischen daran gesessen wie der parasitisch auf Kiemen sitzende Ruderfußkrebs *Lernaecocera*. Jungtiere allerdings fressen – zumindest in Gewässern bei Kanada – weit überwiegend Krill (*Meganyctiphanes norvegica*).

Schweinswale trinken nicht. Ihr Körper enthält ca 14 Liter Wasser und das meiste davon, nämlich bis zu 13 Litern, wird täglich ausgetauscht. Frisches Seewasser nehmen sie auf osmotischem Wege durch die Haut auf.

Sozialeben

Einzel, zu zweit oder zu mehreren schwimmen und tauchen Schweinswale, manchmal aber auch in Gruppen (so genannten Schulen) von fünfzig oder mehr Mitgliedern. Junge männliche Tiere bilden eigene Gruppen und es kommen auch andere feste Gruppierungen vor. Nichts weiß man hingegen von inneren Strukturierungen einer solchen Schule.

Ihre Klicklaute werden auch für Mitteilungen an andere Schweinswale eingesetzt. Vermutlich geschieht das, indem bestimmte Klickmuster bestimmten stereotypen Inhalten entsprechen. Klickserien von einer Lautstärke um 180 dB werden offenbar als aggressiv wahrgenommen. Auch für den menschlichen Beobachter ist das direkt vorgehaltene Maul eindeutig Ausdruck von Angriff oder Bedrohung. Allerdings dringen akustische Mitteilungen nicht über 1 km hinaus.

Reproduktion

Wenn sie 1,40 m lang sind, also ca 70% der Endlänge erreicht haben, werden weibliche Schweinswale geschlechtsreif. Sie sind dann drei bis fünf Jahre alt. Männliche Tiere erreichen die Reife bereits mit zwei bis vier Jahren und sind dann um die 1,30 m lang. Es werden aber auch 18 Monate angegeben. In den darauffolgenden Sommermonaten (Juli, August) schwellen bei ihnen wie bei den älteren Tieren die Hoden um das 200fache auf 400 g an. Damit ist in den hier betrachteten Meeresregionen die Paarungszeit gekommen. Die männlichen Tiere jagen eine weibliche Partnerin und wenn sie paarungsbereit ist, schwimmen beide umeinander, betasten und streicheln den anderen mit ihren Finnen und drehen ihre Körper, bis sie plötzlich und schnell kopulieren. Beide Tiere stehen dabei mit einander zugewandten Bauchseiten senkrecht im Wasser, aus dem oben die Köpfe heraus schauen. Es muss nicht bei der einen Paarung bleiben.

War sie erfolgreich, so wird nach zehn oder elf Monaten, also im Mai oder Juni, ein Junges geboren. Es ist, gleich ob männlich oder weiblich, mit 65 bis 90 cm schon halb so lang wie seine Mutter, wiegt zwischen vier- einhalb und acht Kilo und hat eine Muskulatur, die im Vergleich mit anderen Zahn-

walen bereits in einem reiferen Zustand ist. Für die Geburt und die Zeit danach suchen die Mütter gern flaches, stilles Wasser auf, auch in Flussmündungen. In der Nordsee scheinen die Küstengewässer vor Sylt und Amrum ein allgemein genutztes Gebiet für Geburten und Aufzucht der Jungtiere zu sein. Ähnliche Zonen gibt es in dänischen Ostseegewässern.

Die Mütter halten die Jungen bei sich und beschützen sie, indem sie sie durch ihren Körper vor einer vermuteten Gefahr oder einem Angriff abschirmen. Die Jungen ihrerseits lassen sich auch nicht von den Müttern trennen; sollte eine solche Gefahr drohen oder eingetreten sein, rufen sie.

Nach fünf Monaten haben sie ein Gewicht von 25 Kilo. Die ersten Zähne brechen dann durch und sie sind in der Lage, Fische zu fressen. Dennoch werden sie noch weitere drei oder vier Monate gesäugt, auch wenn sie nach sieben Monaten über das vollständige Gebiss verfügen, soweit es überhaupt auswächst. Nach einem Jahr haben sie eine Länge um 1,20 m. Jungtiere haben von allen Schweinswalen den besten Körperzustand, soweit er sich nach der Fettmasse und der Muskulatur beurteilen lässt. Das gilt auch für die Mütter bis zur Geburt; danach aber nimmt ihr Fettspeicher ab.

Nicht jedes Jahr bekommt ein weibliches Tier Nachwuchs; aber es sind stets ein Drittel bis drei Viertel einer Population trächtig oder führen ein Junges.

Bei gefangen gehaltenen Schweinswalen können einzelne Elemente und Abläufe der Paarung auch losgelöst von der Reproduktionsfunktion in Form von Masturbation oder Homosexualität auftreten.

Zwischenartliche Beziehungen

Beziehungen, in denen Schweinswale Feinde anderer Tiere sind, bestehen nur zu den im Abschnitt Nahrung genannten Fischen. Umgekehrt haben sie aber selbst einige Feinde: Weißhaie (*Carcharodon carcharias*), Grönlandhaie (*Somniosus microcephalus*), Schwert- oder Mörderwale (*Orcinus orca*) und den Weißseitendelphin (*Lagenorhynchus acutus*), wenn auch kaum in den hier betrachteten Regionen. Schwertwale nehmen die Klicklaute erst dann wahr, wenn ein Schweinswal schon ziemlich nahe bei ihnen ist; über größere Entfernungen können Schweinswale ihnen entgehen.

An der niederländischen, der belgischen und der nordfranzösischen Küste wurden Schweinswale von Kegelrobben (*Halichoerus grypus*), nicht nur durch Bisse, welche die Haut und die Speckschicht aufreißen, tödlich verletzt, sondern auch angefressen. Diese Vermutung ließ sich nicht nur durch Beobachtung von Angriffen, sondern bei angelandeten Schweinswalkörpern in den Niederlanden und in Frankreich unter anderem auch durch Abgleich von DNA aus den Fraßspuren bestätigen.



Bei Scheveningen gestrandeter Schweinswal mit blutigen Verletzungen (Eigene Aufnahme)

Ein weiterer Feind scheint der Große Tümmler (*Tursiops truncatus*) zu sein: Aus dem Moray Firth in Schottland wurde bekannt, dass er dem Kleinen Tümmler heftige, ja wohl tödliche Verletzungen beibringt. Fast ein Drittel der dort tot am Ufer gestrandeten Schweinswale weisen Blutungen und zerrissene Lungen auf, welche sich auf Aggressionen von *Tursiops* zurückführen lassen. Gründe für die Angriffe und die Vorgänge selbst kennt man nicht. Ähnliche Erfahrungen müssen Schweinswale auch an der ostpazifischen Küste machen und versuchen, Tümmlern aus dem Weg zu schwimmen.

Fleisch vom Schweinswal wurde und wird anderenorts noch heute von Menschen gegessen. Fang und Nutzung von Schweinswalen werden von der Ostsee, aber auch vom Englischen Kanal seit dem Spätmittelalter berichtet. Im 19. Jahrhundert gingen die Erträge von mehr als tausend Tieren pro Jahr konstant zurück und lagen nach 1940 bei 300 Tieren. Immer schon wurden in stürmischen Zeiten tote oder halbtote Schweinswale an den Strand gespült, aber

ihre Zahl scheint an der deutschen Ostseeküste zuzunehmen. Ursache für das vermehrte Sterben ist vermutlich weniger der Befall mit Parasiten als vielmehr die Verbreitung von chlororganischen Verbindungen, Quecksilber, Blei und Cadmium im Meerwasser. Diese Stoffe konzentrieren sich bei den Schweinswalen als Endstufe in einer längeren Nahrungskette. Es gibt aber noch eine andere Ursache:

Schweinswale, die heutzutage in den hier behandelten Gebieten gefangen werden, sind stets unerwünschte Beifänge in Fischstellnetzen. Sie schwimmen nicht aktiv auf die Netze zu, etwa um an die darin gefangenen Fische zu gelangen, sondern suchen sie zu meiden, wenn sie sie wahrnehmen. Sie geraten immer nur zufällig hinein. Aber wenn auch nur „Beifang“, so kommen die Tiere in der Regel in den Netzen um, weil sie sich nicht befreien können, um Luft zu holen. Und selbstverständlich trägt er doch zur Verringerung der Populationen bei. In der Irischen See zwischen England und Irland werden pro 10000 km Netz acht Schweinswale gefangen, in einem Jahr sollen das 6% oder 2200 der in diesem Meer lebenden Schweinswale sein. Dies dürfte auch an der Ostsee dazu führen, dass immer mehr tote Wale gefunden werden. Für die Jahre 1990 bis 1999 wurde für die Ostsee vor Polen 62mal über Beifänge von Schweinswalen berichtet, fast die Hälfte davon betraf Lachs-Treibnetze und ein Drittel Kabeljau-Bodennetze.

Man ist bestrebt, diesen Beifang zu reduzieren, beispielsweise indem man die Größe der Netzmaschen oder die Dicke der Fäden ändert. Ein Teil der Ergebnisse, die im Abschnitt „Signale“ dargestellt werden, beruht auf Untersuchungen zur Fähigkeit der Schweinswale, die Netze mittels ihrer Echoortung wahrzunehmen, es soll vermieden werden, dass sie „echotaub“ hineinschwimmen.

Andere Vorhaben zielen darauf, Wale mittels akustischer Signale davon abzuhalten, auf die Netze zu zu schwimmen. Signale von 9–15 oder 20–80 kHz, die in Abständen von 0,3, 2 oder 5 Sekunden ertönen, veranlassen die Tiere, sich von der Tonquelle wegzubewegen. Bei ausreichender Tondauer und Lautstärke können sie die Tonquelle auch mehr oder weniger exakt lokalisieren. Dies gelingt auch bei hochfrequenten Dauertönen, welche für Fische nicht zu

hören sind; diese werden somit nicht aus der Nähe der Fangnetze verjagt.

Kontaminierung des Meerwassers macht sich bei Schweinswalen dadurch bemerkbar, dass sie anfälliger für Parasiten zu sein scheinen, wenn sich in ihrer Leber Cadmium, Quecksilber, Selen und Zinn angereichert haben. Bei adulten Tieren, die ohnehin schwerer belastet sind, kommt noch Vanadium hinzu. PCB-Belastung nimmt zu, DDT-Belastung nimmt ab, ist aber noch nicht überwunden. Organophosphor-Rückstände von Flammenschutzmitteln wurden in englischen Gewässern bei Schweinswalen nachgewiesen, nicht aber in bedrohlichen Mengen.

Off-Shore-Windkraftanlagen schrecken, so weit man weiß, Schweinswale nicht ab; im Gegenteil sind die Tiere innerhalb größerer Anlagen vermehrt anzutreffen, sei es, dass sie dort auf mehr Futter stoßen, sei es, dass sie vor Schiffsverkehr geschützt sind. Auf den Lärm beim Bau solcher Anlagen reagieren sie allerdings sehr empfindlich (siehe oben).

Um die teilweise als bedroht eingestuften Populationen zu erhalten, haben alle europäischen Staaten den Kleinen Tümmler unter gesetzlichen Schutz gestellt. Bestimmte Gebiete, wie die Gewässer westlich von Sylt und Amrum, wo sie Jugendareale haben, sollen zu Schutzgebieten erklärt werden.

L i t e r a t u r (bis 2016)

- Andersen, L. W. 1993 The population structure of the harbour porpoise, *Phocoena phocoena*, in danish waters and part of the atlantic. *Marine Biology* 116, 1, 1-8
- Andersen, S. H., Nielsen, E. 1983 Exchange of water between the harbor porpoise, *Phocoena phocoena*, and the environment. *Experientia*, 39, 1, 52
- Au, W. W. L. et al. 2006 Acoustic radiation from the head of echolocating harbor porpoises (*Phocoena phocoena*). *J. Exp. Biol.*, 209, 14, 2726-2733
- Benke, H. (ed.) 2006 Endbericht über das FuE-Vorhaben Erfassung von Schweinswalen in der deutschen AWZ der Ostsee mittels Porpoise-Detektoren. Deutsches Meeresmuseum

- Bouveroux, Th. et al. 2014 Direct evidence for gray seal (*Halichoerus grypus*) predation and scavenging on harbor porpoises (*Phocoena phocoena*). *Marine Mammal Science* 30, 4, 1542–1548
- Bleijswijk, J. D. L. van et al. 2014 Detection of grey seal *Halichoerus grypus* DNA in attack wounds on stranded harbour porpoises *Phocoena phocoena* *Marine Ecol. Progr. Series*, DOI:<http://dx.doi.org/10.3354/meps11004>, 513: 277-281
- Bundesamt für Naturschutz: <http://www.bfn.de/habitatmare/de/spezielle-projekte-schweinswalsichtungen-2012.php>
- Clausen, K. T. et al. 2010 Click communication in harbour porpoises *Phocoena phocoena*. *Bioacoustics – Int. J. Animal Sound Record.*, 20, 1, 1-28
- Dathe, H. 1975 Kegelrobbe, *Halichoerus grypus* Fabr., bei Boltenhagen und Schweinswal, *Phocoena phocoena* (L.), auf Rügen. *Naturschutzarbeit in Mecklenburg*, 18, 1, 54
- Dathe, H. 1977 Schweinswal, *Phocoena phocoena* (L.), bei Esper Ort. *Naturschutzarbeit in Mecklenburg*, 20, 1-2, 53
- Desportes, G. et al. 2014 Multiple insights into the reproductive function of harbour porpoises (*Phocoena phocoena*): An ongoing study. *NAMMCO Scientific Publications*, 5, 0, 91 DOI: <http://dx.doi.org/10.7557/3.2741>
- Fontaine, M. C. et al. 2007 Long-term feeding ecology and habitat use in harbour porpoises *Phocoena phocoena* from Scandinavian waters inferred from trace elements and stable isotopes. *BMC Ecology*, 7, 1472-6785
- Fricke, G., Linke, K. 1972 Kurze Mitteilung über 3 Funde von Schweinswalen (*Phocoena phocoena* L.) an der Ostseeküste. *Der Zool. Garten*, 41, 6,,303-307
- Goodson, A. D., Sturtivant, C. R. 1996 Sonar characteristics of the harbour porpoise (*Phocoena phocoena*): Source levels and spectrum. *ICES J. Marine Sci.* 53, 2 465-472
- Haelters, J. et al. 2011 The harbour porpoise *Phocoena phocoena* in the Belgian part of the North Sea: trends in abundance and distribution. *Belgian J. Zool.*, 141 2, 75-84
- Haelters, J. et al. 2012 The Grey Seal (*Halichoerus grypus*) as a Predator of Harbour Porpoises (*Phocoena phocoena*)? *Aquatic Mammals*, 38, 4, 343-353
- Haelters, J. et al. 2015 Towards a numerical model to simulate the observed displacement of harbour porpoises *Phocoena phocoena* due to pile driving in Belgian waters. *Hydrobiologia*, 756, 1, 105-116
- Heide-Jørgensen, M. P. et al. 1993 Abundance and distribution of harbour porpoises *Phocoena phocoena* in selected areas of the western baltic and the north sea. *Helgoländer Meeresuntersuchungen*, 47, 3, 335-346
- Jacobson, E. et al. 2015 Acoustic evidence that harbor porpoises (*Phocoena phocoena*) avoid bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *Marine Mammal Sci.*, 31, 1, 386-397. <http://dx.doi.org/10.1111/mms.12154>, first published online: 24 JUL 2014, DOI: 10.1111/mms.12154
- Jauniaux, T. et al. 2002 Post-mortem findings and causes of death of Harbour Porpoises (*Phocoena phocoena*) stranded from 1990 to 2000 along the coastlines of Belgium and Northern France. *J. Comp. Pathol.*, 126, 4, 243-253
- Jauniaux, T. et al. 2014 Bite Injuries of Grey Seals (*Halichoerus grypus*) on Harbour Porpoises (*Phocoena phocoena*). *PLoS One.*; 9, 12, e108993. Published online 2014 Dec 2. doi: 10.1371/journal.pone.0108993
- Jepson, P. D., Baker, J.R. 1998 Bottlenosed dolphins (*Tursiops truncatus*) as a possible cause of acute traumatic injuries in porpoises (*Phocoena phocoena*). *The Veterinary Record*, 143, 22, S. 614
- Kastelein, R. A. et al. 1999 Target detection by an echolocating harbor porpoise (*Phocoena phocoena*) *J. Acoust. Soc. Amer.*, 105, 4, 2493-2498
- Kastelein, R. A. et al. 2001 The influence of three acoustic alarms on the behaviour of harbour porpoises (*Phocoena phocoena*) in a floating pen. *Marine Environ. Res.*, 52, 4, 351-371

- Kastelein, R. A. et al. 2005 Receiving beam patterns in the horizontal plane of a harbor porpoise (*Phocoena phocoena*). J. Acoust. Soc. Amer., 118, 2, 1172-1179
- Kastelein, R. A. et al. 2002 Audiogram of a harbor porpoise (*Phocoena phocoena*) measured with narrow-band frequency-modulated signals. J. Acoust. Soc. Amer., 112, 1, 334-344
- Kastelein, R. A. et al. 2006 Differences in the response of a striped dolphin (*Stenella coeruleoalba*) and a harbour porpoise (*Phocoena phocoena*) to an acoustic alarm. Marine Environ. Res., 61, 3 363-378
- Kastelein, R. A. et al. 2007 The influence of signal parameters on the sound source localization ability of a harbor porpoise (*Phocoena phocoena*). J. Acoust. Soc. Amer. 122, 2, 1238-1248
- Kastelein, R. A. et al. 2008 Behavioral avoidance threshold level of a harbor porpoise (*Phocoena phocoena*) for a continuous 50 kHz pure tone. J. Acoust. Soc. Amer., 123, 4, 1858-1861
- Kastelein, R. A. et al. 2010 The effect of signal duration on the underwater detection thresholds of a harbor porpoise (*Phocoena phocoena*) for single frequency-modulated tonal signals between 0.25 and 160 kHz J. Acoust. Soc. Amer., 128, 5, 3211-3222
- Kastelein, R. A. et al. 2011 Hearing thresholds of a harbor porpoise (*Phocoena phocoena*) for sweeps (1-2 kHz and 6-7 kHz bands) mimicking naval sonar signals., 129 (5): 3393-3399. J. Acoust. Soc. Amer. 129, 5, 3393-3399
- Kastelein, R. A. et al. 2011 Hearing thresholds of a harbor porpoise (*Phocoena phocoena*) for helicopter dipping sonar signals (1.43-1.33 kHz). J. Acoust. Soc. Amer., 130, 2, 679-682
- Kastelein, R. A. et al. 2013 Behavioral responses of a harbor porpoise (*Phocoena phocoena*) to playbacks of broadband pile driving sounds. Marine Environ. Res. 92, 206-214. Doi: 10.1016/j.marenvres.2013.09.020
- Kastelein, R. A. et al. 2014 Frequency of greatest temporary hearing threshold shift in harbor porpoises (*Phocoena phocoena*) depends on the noise level. J. Acoust. Soc. Amer. 136, 1410
- Kastelein, R. A. et al. 2015 Hearing frequency thresholds of harbor porpoises (*Phocoena phocoena*) temporarily affected by played back offshore pile driving sounds. J. Acoust. Soc. Amer. 137, 2, 556-64
- Kastelein, R. A. et al. 2016 Cumulative Effects of Exposure to Continuous and Intermittent Sounds on Temporary Hearing Threshold Shifts Induced in a Harbor Porpoise (*Phocoena phocoena*). Adv. Experim. Medicine Biology, 875, 523-8
- Kinze, C. C. 1994 *Phocoena phocoena* (Linnaeus, 1758) – Schweinswal oder Kleintümmeler (auch Braunfisch). In: Niethammer, J. [Hrsg.] : Handbuch der Säugetiere Europas 1994 Bd. 6. Meeressäuger Teil 1. Wale und Delphine - Cetacea A
- Kinze, C. C. 1995 Exploitation of harbour porpoises (*Phocoena phocoena*) in Danish Waters: a historical review. In: Borge, A., Donovan, G.P. eds. International Whaling Commission, Cambridge, Report of the IWC, Special Issue, 16, p. 141-153
- Koopman, H. N., Gaskin, D. E. 1994 Individual and geographical variation in pigmentation patterns of the harbour porpoise, *Phocoena phocoena* (L.). Can. J. Zool., 72, 1, 135-143
- Koschinski, S. 2002 Current knowledge on harbour porpoises (*Phocoena phocoena*) in the Baltic Sea. Ophelia, 55, 3, 167-197
- Kyhn, L. et al. 2013 Clicking in a Killer Whale Habitat: Narrow-Band, High-Frequency Biosonar Clicks of Harbour Porpoise (*Phocoena phocoena*) and Dall's Porpoise (*Phocoenoides dalli*). PLOS ONE, 8 (5)
- Kyhn, L. et al. 2015 Pingers cause temporary habitat displacement in the harbour porpoise *Phocoena phocoena*. Marine Ecol. Progr. Series, 526, 253-265, DOI: <http://dx.doi.org/10.3354/meps11181>
- Laczny, M. et al. 2009 Fachgutachten Meeressäuger. Untersuchungsgebiet: alpha ventus. Stiftung Offshore-Windenergie. <http://www.bsh.de/de/Meeresnutzung/Wirtschaft/Windparks/StUK3/Fachgutach->

- ten_Basisaufnahme_av/alpha_ventus_fg_marine_saeuger_090128.pdf
- Lahaye, V. et al., 2007 Biological and ecological factors related to trace element levels in harbour porpoises (*Phocoena phocoena*) from European waters. Marine Environmental Research, 64, 3, S. 247-266
- Larrat, S. et al. 2012 Rake Marks on a Harbor Porpoise (*Phocoena phocoena*) Calf Suggestive of a Fatal Interaction with an Atlantic White-Sided Dolphin (*Lagenorhynchus acutus*). Aquatic Mammals, 38, 1, 86-91
- Learmonth, J. A. et al. 2014 Life history of harbor porpoises (*Phocoena phocoena*) in Scottish (UK) waters. Marine Mammal Science, 30, 4, 1427-1455
- Lockyer, C. 1996 Investigation of aspects of the life history of the harbour porpoise, *Phocoena phocoena*, in British waters. Oceanogr. Lit. Review, 43, 10, 1041
- Lockyer, C. et al. 2001 Age, length and reproductive parameters of harbour porpoises *Phocoena phocoena* (L.) from West Greenland. ICES J. Marine Sci. 58, 1, 154-162
- Lockyer, C., Kinze, C. C. 2014 Status, ecology and life history of harbour porpoise (*Phocoena phocoena*), in Danish waters. NAMMCO Scientific Publications 5, 0, 143, DOI: <http://dx.doi.org/10.7557/3.2745>
- Ijsseldijk, L. L. 2015 Going with the flow: Tidal influence on the occurrence of the harbour porpoise (*Phocoena phocoena*) in the Marsdiep area, The Netherlands. J. Sea Res. 103, 129
- Lucke, K. et al. 2011 The use of an air bubble curtain to reduce the received sound levels for harbor porpoises (*Phocoena phocoena*). J. Acoust. Soc. Amer. 130, 5, 3406-3412 Part 2, Sp. Iss.
- Mahfouza, C. et al. 2014 Harbour porpoises (*Phocoena phocoena*) stranded along the southern North Sea: An assessment through metallic contamination. Environ. Res., 133, 266-273
- Mohl, B., Andersen, S. 1973 Echolocation: high frequency component in the click of the harbour porpoise (*Phocoena phocoena* L.). J. Acoust. Soc. Amer. 54, 1368-1372
- Nielsen, T. et al., 2012 Swimming patterns of wild harbour porpoises *Phocoena phocoena* show detection and avoidance of gillnets at very long ranges. Marine Ecol. Progr. Series, 453: 241-248
- Noren, S. R. et al. 2014 Living in the fast lane: rapid development of the locomotor muscle in immature harbor porpoises (*Phocoena phocoena*). J. Comp. Physiol. B 184, 8, 1065-1076
- Northridge, S. P. et al. 1995 Distribution and relative abundance of harbour porpoises (*Phocoena phocoena* L.), white-beaked dolphins (*Lagenorhynchus albirostris* Gray), and minke whales (*Balaenoptera acutorostrata* Lacepède) around the British Isles. ICES J. Marine Sci. 52, 1, 55-66
- Peschko, V. et al. 2016 Trends of harbour porpoise (*Phocoena phocoena*) density in the southern North Sea. Ecological Indicators, 60, 174-183. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.06.030>
- Papachlimitzou, A. et al. 2015 Organophosphorus flame retardants (PFRs) and plasticisers in harbour porpoises (*Phocoena phocoena*) stranded or bycaught in the UK during 2012. Marine Pollution Bull., 98, 1-2, 328-334 DOI:<http://dx.doi.org/10.1016/j.marpolbul.2015.06.034>
- Polacheck, T. et al. 1996 What do stranding data say about harbor porpoises (*Phocoena phocoena*)? Oceanographic Literature Review 43, 10, 1041
- Prochnow, G., Kock, K. H. 2000 The protection of harbour porpoise (*Phocoena phocoena*) in the waters off Sylt and Amrum (German Wadden Sea): A baseline study. Archive of Fishery and Marine Research, 48 (2), 195-207
- Read, A. J 1990 Estimation of body condition in harbour porpoises, *Phocoena phocoena*. Can. J. Zool., 68, 3, 1962-1966
- Read, A. J. 1990 Reproductive seasonality in harbour porpoises, *Phocoena phocoena*, from the bay of Fundy. Can. J. Zool., 68, 1, 284-288
- Read, A. J., Westgate, A. J. 1997 Monitoring the movements of harbour porpoises (*Pho-*

- coena phocoena*) with satellite telemetry. *Marine Biology*, 130, 2, 315-322
- Rodrigues, J. 2014 Echolocation activity of Harbour Porpoise *Phocoena phocoena* in the Eastern Scheldt estuary (The Netherlands) and the North Sea. <http://www.researchgate.net/publication/269405826>. DOI: 10.13140/2.1.1093.7926
- Santos, M. B., Pierce, G. J. 2003 The diet of harbour porpoise (*Phocoena phocoena*) in the northeast Atlantic. *Oceanography and Marine Biology* 41, 355-390
- Scheidat, M. et al. 2011 Harbour porpoises (*Phocoena phocoena*) and wind farms: a case study in the Dutch North Sea. *Environmental Research Letters*, 6, 2
- Siebert, U. et al. 2001 Post-mortem findings in harbour porpoises (*Phocoena phocoena*) from the German North and Baltic Seas. *J Comp. Pathol.* 124, 2-3, 102-114
- Smith, R. J. Read, A. J. 1992 Consumption of euphausiids by harbour porpoise (*Phocoena phocoena*) calves in the bay of fundy. *Can. J. Zool.*, 70, 3, 1629-1632
- Skóra, K. E. Kuklik, I. 2014 Bycatch as a potential threat to harbour porpoises (*Phocoena phocoena*) in Polish Baltic waters. *NAMMCO Scientific Publications*, 5, 0, 303. DOI:<http://dx.doi.org/10.7557/3.2831>
- Soegaard, L. B. et al. 2012 Respiratory properties of blood in the harbor porpoise, *Phocoena phocoena*. *J. Exp. Biol.*, 215, 11, 1938-1943
- Sonntag, R. P. et al. 1999 Identification of the first harbour porpoise (*Phocoena phocoena*) calving ground in the North Sea. *J. Sea Res.*, 41, 3, 225-232
- Stringell, Th. et al. 2015 Predation of Harbour Porpoises (*Phocoena phocoena*) by Grey Seals (*Halichoerus grypus*) in Wales. *Aquatic Mammals*, 41, 2, 188-191
- Sveegaard, S. et al. 2011 High-density areas for harbor porpoises (*Phocoena phocoena*) identified by satellite tracking. *Marine Mammal Science*, 27, 1, 230-246
- Thomsen, F. et al. 2007 The harbour porpoise (*Phocoena phocoena*) in the central German Bight: phenology, abundance and distribution in 2002-2004. *Helgoland Marine Research*, 61, 4, 283-289
- Tolley, K. A., Heldal, H. E. 2002 Inferring ecological separation from regional differences in radioactive caesium in harbour porpoises *Phocoena phocoena*. *Marine Ecology-Progress Series*, 228, 301-309
- Tregenza, N. J. C. et al. 1997 Harbour porpoise (*Phocoena phocoena* L.) by-catch in set gillnets in the Celtic Sea. *ICES Journal of Marine Science*, 54, 5, 896-904
- Verfuss, U. K. et al. 2005 Spatial orientation in echolocating harbour porpoises (*Phocoena phocoena*). *J. Exp. Biol.*, 208, 17, 3385-3394
- Verfuss, U. K. et al. 2007 Geographical and seasonal variation of harbour porpoise (*Phocoena phocoena*) presence in the German Baltic Sea revealed by passive acoustic monitoring. *J. Marine Biol. Assoc. U. K.*, 87, 1, 165-176 Sp. Iss.
- Viquerat, S. et al. 2014 Abundance of harbour porpoises (*Phocoena phocoena*) in the western Baltic, Belt Seas and Kattegat. *Marine Biology* 161, 4, 745-754
- Villadsgaard, A. et al. 2007 Echolocation signals of wild harbour porpoises, *Phocoena phocoena*. *J. Exp. Biol.*, 210, 1 56-64
- Walton, M.J. 1997 Population structure of harbour porpoises *Phocoena phocoena* in the seas around the UK and adjacent waters. *Oceanogr. Lit. Rev.*, 44, 8872
- Wenger, D., Koschinski, S. 2012 Harbour porpoise (*Phocoena phocoena* Linnaeus, 1758) entering the Weser river after decades of absence. *Marine Biol. Res.*, 8, 8, 737-745
- Westgate, A. et al., 1995 Diving Behavior of harbor porpoises, *Phocoena phocoena*. *Can. J. Fisheries Aquatic Sci.*, 52 5, 1064-1073
- Wisniewska, D. M et al. 2015 Range-dependent flexibility in the acoustic field of view of echolocating porpoises (*Phocoena phocoena*). *eLife*, 4, e0565, DOI:<http://dx.doi.org/10.7554/eLife.05651.001>