

Aus dem Institut für Vogelforschung, Wilhelmshaven, und dem Zoologischen Institut der Universität zu Köln, Lehrstuhl für Physiologische Ökologie

Nistplatzwahl und Bruterfolg der Flußseeschwalbe (*Sterna hirundo*) im Deichvorland. I. Nestdichte*

Nest site choice and breeding success of marsh nesting common Terns
(*Sterna hirundo*). I. Nest density*

Von Peter H. Becker und Andreas Anlauf

Key words: Common Tern (*Sterna hirundo*), tidal salt marsh, nest site choice, nest density, losses through predation and breeding success dependent on nest spacing.

Zusammenfassung

BECKER, P. H., & A. ANLAUF (1988): Nistplatzwahl und Bruterfolg der Flußseeschwalbe (*Sterna hirundo*) im Deichvorland. I. Nestdichte. Ökol. Vögel 10: 27-43.

Der Einfluß der Nistplatzwahl und Nestdichte auf den Bruterfolg der Flußseeschwalbe wurde von 1982 bis 1984 in bis zu 5 kleinen Kolonien auf dem Deichvorland am östlichen Jadebusen untersucht (Abb. 1). Die Flußseeschwalbe brütet dort meist in der Nähe der Grodenkante sowohl in lockeren Kolonien als auch in solchen mit hohen Nestdichten (Tab. 1, Abb. 2-5). Das raumzeitliche Muster der Besiedlung an den verschiedenen Standorten konnte von Jahr zu Jahr variieren. Auch Umsiedlungen innerhalb des Untersuchungsgebietes kamen vor. An den südlichen Standorten nisteten die zuerst ablegenden Brutpaare grodenkantennah, wo sich später das Koloniezentrum bildete (Abb. 3, 5). In den Nordkolonien dagegen war die Entfernung der Nestanlage von der Grodenkante nicht vom Legebeginn abhängig (Abb. 4). Die Anzahl der Nachbarn zur Zeit der Nistplatzwahl nahm mit fortschreitender Brutzeit zu (Abb. 6), wobei sich nur an den nördlichen Koloniestandorten die Entfernung zum nächsten Nachbarn verminderte.

Traten Eiverluste durch Predatoren auf, stieg der Schlüpferfolg mit zunehmender Nestdichte an (Tab. 2, Abb. 7). Der Ausfliegerfolg hing jedoch, hauptsächlich aufgrund geringer Küken-Predation, nicht von der Nestdichte ab (3.3, Abb. 7). Für die Nestdichteabhängigkeit des Schlüpferfolges war die Zahl der Nachbarn im Nestumkreis von größerer Bedeutung als die Entfernung zum nächsten Nachbarn (Tab. 3). Über mehrere Jahre gesehen aber beeinflusste Predation den Bruterfolg weniger stark als Hochwasser oder Witterung und Ernährungssituation (Teil II, BECKER & ANLAUF 1988b). Vor dem Hintergrund der Qualität des Lebensraums, insbesondere des Nistplatzangebots, der auftretenden Predatoren sowie des Faktors Überflutung, werden die Adaptivität und Entstehung der flexiblen Niststrategie der Flußseeschwalbe im Deichvorland diskutiert.

* Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

Anschrift der Verfasser:

Dr. Peter H. Becker, Institut für Vogelforschung, An der Vogelwarte 21, D-2940 Wilhelmshaven 15
Andreas Anlauf, Zoologisches Institut der Universität zu Köln, III. Lehrstuhl, Weyertal 119,
D-5000 Köln 41

Summary

BECKER, P. H., & A. ANLAUF (1988): Nest site choice and breeding success of marsh nesting Common Terns (*Sterna hirundo*). I. Nest density. Ecol. Birds 10: 27-43.

At 2-5 colony sites in the tidal salt marsh of Augustgroden (Jadebusen, Wadden Sea, West Germany, fig. 1) we studied how far the breeding success of Common Terns was influenced by nest site choice and nest spacing (see table 1). In the study area Common Terns generally breed near the outer edge of the salt marsh in colonies with both low or high density of nests (fig. 2-5, table 1). The spatial and temporal colonization was inconsistent both from year to year and among colony sites. There were even instances of resettling within the study area. At the southern sites SI-SIII the breeding pairs which began egg-laying first were those nesting close to the edge of the salt marsh, the eventual centre of the colony (fig. 3, 5). At the northern sites NI, NII, however, the distance between nest sites and salt marsh's edge did not depend on the time of egg-laying (fig. 4). Nest density during the period of nest site choice (N_{20} , N_{30}) increased with advancing breeding time (fig. 6) but nearest neighbour distance (NND) decreased only at the northern colony sites.

Egg losses through predation decreased with nest density (N_{20} , BTN; fig. 7, table 2). But predation on chicks was insignificant anyway and fledging success was not shown to vary with nest density (3.3, fig. 7). The number of neighbours had greater influence on hatching success than the nearest neighbour distance (NND, table 3). Over several years, however predation was of less importance for reproductive success than flooding, weather and food-situation (see part II, BECKER & ANLAUF 1988b). With particular reference to the quality of breeding habitat — especially nest site supply, predator situation and flooding — we discuss adaptivity and origin of the flexible nesting strategy of Common Terns breeding in the salt marsh of Augustgroden.

1. Einleitung

Flußseeschwalben brüten an der Nordseeküste nicht nur auf Wattenmeerinseln, wo sie ihren Verbreitungsschwerpunkt haben, sondern auch auf dem vegetationsbedeckten Deichvorland, so beispielsweise an der Leybucht, im Hullen an der Elbmündung und am östlichen Jadebusen (z.B. TAUX 1986, BECKER 1985b, HECKENROTH 1985). Brutplätze im Deichvorland bieten folgende Vorzüge im Vergleich zu den Inseln: ein größeres Raumangebot zur Nistplatzwahl und die Erreichbarkeit binnendeichs liegender Ernährungsgebiete (BECKER, FINCK & ANLAUF 1985, BECKER, FRANK & WALTER 1987). Sie bringen aber auch gravierende Nachteile mit sich, wie beispielsweise die größere Hochwassergefährdung und die leichtere Zugänglichkeit der Neststandorte für Predatoren (z.B. GROßKOPF 1968, BURGER & LESSER 1978, ERWIN et. al. 1981, ERWIN & SMITH 1985), Menschen oder Weidevieh (Greenhalgh 1974).

Während Koloniestandorte auf den Wattenmeerinseln meist sehr dicht besiedelt sind (z.B. BECKER & FINCK 1986), zeichnet sich die Besiedlung des Deichvorlands durch große Variabilität aus: Neben dichten Bereichen gibt es lockere Nestansammlungen bis zu vereinzelt nistenden Flußseeschwalben. Diese verschiedenen Besiedlungsformen können durch eine Reihe von Faktoren wie Beutegreifer, Feindabwehr, intraspezifische Aggression, soziale Stimulation sowie gemeinschaftliche Nahrungssuche begünstigt oder benachteiligt werden (z.B. TINBERGEN et al. 1967, CROOK 1965, LACK 1968, ERWIN 1978, GOCHFELD 1980, ANDERSSON et al. 1981, VEEN 1980, GÖTMARK 1982, WITTENBERGER & HUNT 1985, BECKER & FINCK 1986). Das Verteilungsmuster der Individuen einer Brutpopulation in Raum und Zeit ist das Ergebnis einer Regulation durch solche kontinuierlich oder periodisch auftretenden Faktoren. Es sollte sich um ein standortbedingtes Optimum einpendeln, das die höchste Reproduktionsrate der Brutvögel sichert.

Gegenstand dieser Arbeit ist die Nestverteilung unter den skizzierten Standortbedingungen des Deichvorlands und ihre Auswirkung auf den Bruterfolg der Flußseeschwalbe. Dazu führten wir mehrjährige Untersuchungen im Deichvorland des Augustgroden am östlichen Jadebusen durch. Im ersten Teil der Arbeit wenden wir uns dem Einfluß der Nistplatzwahl und Nestdichte auf den Bruterfolg zu, im zweiten Teil demjenigen der sommerlichen Springtiden (BECKER & ANLAUF 1988b).

2. Untersuchungsgebiet und Methoden

2.1 Untersuchungsgebiet

Ca. 150 Brutpaare der Flußseeschwalbe nisten auf dem durch Salzwiesenvegetation bedeckten, etwa 600 m breiten Deichvorland (= Außengroden) am östlichen Jadebusen auf Höhe des Straßendorfes Augustgroden (53.28 N 08.20 E, Abb. 1). Die Vegetation von bis auf wenige Ausnahmen sehr hohem Bedeckungsgrad besteht hauptsächlich aus halophilen Gräsern und Blütenpflanzen wie *Plantago maritima*, *Triglochin maritima*, *Puccinellia maritima*, *Festuca rubra*, *Limonium vulgare*, *Armeria maritima*, *Artemisia maritima* u. a. (Liste s. ERDMANN 1977). Die Flußseeschwalbennester fanden sich meist in der *Puccinellia-Festuca*-Zone (HEINZE, RUSCHKE & BACH unveröff.). Im Sommer wird der Außengroden einmal gemäht, meist im Juli-August. Gräben teilen das Deichvorland in ca. 30 m breite nummerierte Parzellen auf (Abb. 1). Die Höhen des Grodens, 2,2-2,4 m über NN, liegt etwa 0,6 m über dem mittleren

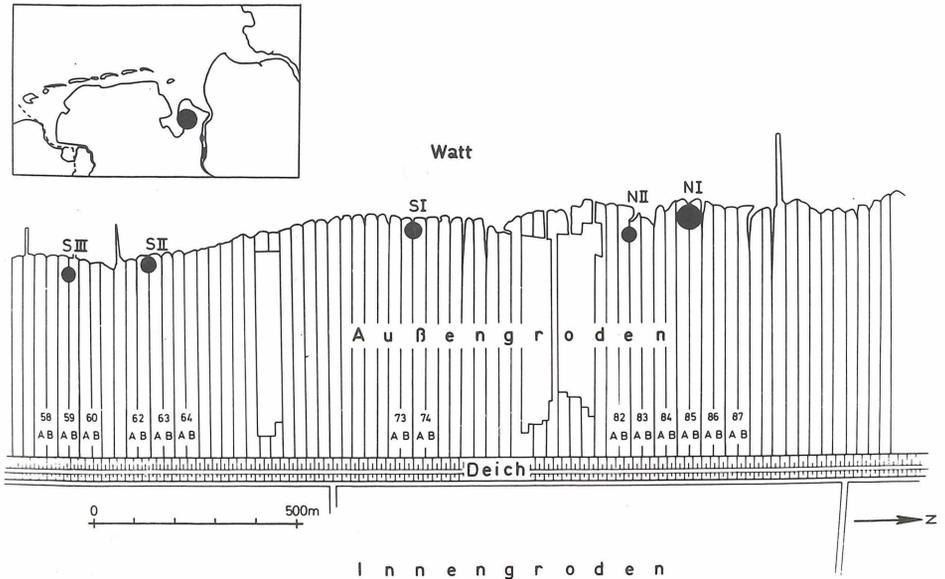


Abb. 1: Lage des Untersuchungsgebietes und der Koloniestandorte (NI, NII; SI, SII, SIII) im Deichvorland Augustgroden. Jede der ca. 30 m breiten Außengroden-Parzellen ist mit Nummer und Buchstaben gekennzeichnet.

Fig. 1: Study area and colony sites SI, SII, SIII, NI, NII at the tidal salt marsh (»Außengroden«) of Augustgroden, Jadebusen. Each of the 30 m wide salt marsh plots is marked by number and letters. »Deich« = dike, »Innengroden« = polder, »Watt« = Waddensea.

Tidenhochwasser. Ein Höhenunterschied von der Uferkante des Grodens bis zum Deichfuß von ca. 20-40 cm läßt die höhergelegenen ufernahen Bereiche als letzte unter dem steigenden Wasser versinken. In den Jahren 1980-1985 wurden bis zu 5 kleine Flußseeschwalben-Kolonien untersucht (Abb. 1: 1980: NI; 1981: NI, SI; 1982-1984 s. Tab. 1; 1985: wie 1984). Im Brutgebiet der Flußseeschwalben nistete außerdem u. a. Lachmöwen (*Larus ridibundus*, ca. 500 Brutpaare), Silbermöwen (*Larus argentatus*, ca. 50 BP), Sturmmöwen (*Larus canus*, ca. 10 BP) und Austernfischer (*Haematopus ostralegus*, ca. 20 BP).

2.2 Ermittlung der brutbiologischen Daten

Die brutbiologischen Daten wurden bei flächendeckenden Kontrollgängen in zweitägigem Abstand gewonnen; bei schlechter Witterung wurden die Kontrollen verschoben. Vom Legebeginn an markierten wir die Gelege mit nummerierten Eisenpfählen, beschrifteten die Eier und registrierten ihr Schicksal bis zum Schlüpfen der Küken.

Um die Entwicklung der Küken bis zum Ausfliegen verfolgen zu können, wurde in jeder Kolonie eine repräsentative Stichprobe von Gelegen nach fortgeschrittener Bebrütung mit ca. 40cm hohem Maschendraht eingezäunt (Methode: s. BECKER & FINCK 1986, NISBET & DRURY 1972, ERWIN & CUSTER 1982). Wir zäunten hauptsächlich einzelne Gelege (umzäunte Fläche ca. 3m²), daneben auch Nestgruppen ein (1982-1985: 39-93 umzäunte Gelege = 24%-40% der Gesamtgelege; vgl. Tab. 1, 3.1.). In den Jahren 1980 (1 Einzäunung in Kolonie NI mit 16 Gelegen) und 1981 (je 1 Einzäunung in NI, 9 Gelege, und SI, 12 Gelege; s. Tab. 1 in BECKER & ANLAUF 1988b) kontrollierten wir die umzäunten Areale ca. alle 5 Tage. Die Küken wurden durch Beringung individuell markiert und ihr Schicksal bis zum Verlassen der Einzäunung verfolgt, das einzelnen Küken vom 18. Lebenstag an gelang (durchschnittlich mit 26 Tagen, BECKER & FINCK 1986). Als flügge galten Küken, die ein Alter von mindestens 18 Tagen erreicht hatten und auch später nicht tot gefunden wurden.

Verlustsachen: Als erbeutet galten die Eier, die aus der Nestmulde verschwanden oder beschädigt in der Nestumgebung aufgefunden wurden, sowie Küken, die vor dem 18. Lebenstag verschwanden oder solche, deren Überreste darauf hinwiesen, daß sie Opfer eines Beutegreifers geworden waren. Hochwasserverluste ermittelten wir bei der nach einem Hochwasser durchgeführten Kontrolle: weggeschwemmte Eier bzw. ertrunkene Küken.

Angaben zum Bruterfolg: Schlüpfertag: geschlüpfte Küken in % der Eier. Ausfliegeerfolg: flügge Küken in % der geschlüpften Küken; Bruterfolg: a) flügge Küken in % der Eier b) flügge Küken pro Gelege (ohne Nachgelege). Von 1980-1982 wurde der Schlüpfertag nur bei den eingezäunten Gelegen ermittelt, ab 1983 bei allen erfaßten Gelegen. Den Ausfliegeerfolg bestimmten wir nur für eingezäunte Nester. Wegen der umfangreichen Kükenverluste im Jahr 1983 war es nötig, einen altersabhängigen theoretischen Ausfliegeerfolg unter Annahme keiner Hochwasserverluste zu errechnen, und zwar aufgrund der Ausfliegeraten nicht hochwassergeschädigter Jungvögel des gleichen Jahres (n = 112; Alter 0-6 Tage 42,6%, 7-12 Tage 78,9%, 13-18 Tage 91,7%). Zur Rettung von Küken vor Hochwasser s. BECKER & ANLAUF (1988b).

2.3 Ermittlung von Nestlage und Nestdichte

Nach der Brutzeit wurden die Neststandorte mit einem Nivelliergerät eingemessen (Zeiss Ni 2, Genauigkeit ± 1 dm; Nesthöhe s. BECKER & ANLAUF 1988b). Auf Grundlage der daraus gezeichneten Karten jeder Kolonie (1:200) ermittelten wir für die Jahre 1982-1984 den Besiedlungsablauf, den Nestabstand von der Grodenkante und folgende Nestdichte-Kennwerte:

1. N_{20} , N_{30} : Anzahl der Nachbarn im Radius = 20 m (Kolonie NI auch 30 m) um das Bezugsnest zur Zeit der Eiablage.
2. Nächstnachbardistanz (NND): Entfernung des nächsten Nachbarnests zum Bezugsnest in m zur Zeit der Eiablage.

Bei diesen beiden Kennwerten berücksichtigten wir nur diejenigen benachbarten Paare, die entweder mindestens bis zum 2. Tag vor Ablage des ersten Eis des Bezugsaares bereits brüteten bzw. Küken führten oder die bis spätestens 2 Tage nach Legebeginn des Bezugsaares ihr erstes Ei legten. Auf diese Weise erfaßten wir die Nachbarn ± 2 Tage zur Eiablage eines Bezugsaares (vgl. VEEN 1977, GOCHFELD 1980).

3. Bruttagesnachbarn (BTN):

Dieser Kennwert bezieht sich auf die gesamte Brutzeit eines Paares und geht aus von der aufsummierten Zahl gemeinsamer Bruttage eines Bezugspaares mit seinem Nachbarn (mit Gelege oder Brut) in $r = 20$ m um den Neststandort (Nächstnachbartage = NNT, s. VEEN 1977). In diesem Maß werden Nachbarverluste und hinzukommende Nachbarn berücksichtigt. Um zur durchschnittlichen Zahl der Nachbarn eines Brutpaares zu kommen (= BTN), dividierten wir die NNT durch die Brutdauer eines Nestes. In den Jahren 1982 und 1984 wurde BTN für die Bebrütungs- und Kükenaufzuchtzeit getrennt ermittelt.

Die statistischen Berechnungen stützen sich auf SACHS (1978); Signifikanzgrenze: $P \leq 0,05$.

Für vielerlei Hilfe möchten wir den Eheleuten C. und T. STÜHMER, C. und J. GROS sowie D. BLOEM danken, die uns die Arbeit auf unserer Feldstation im Augustroden erleichterten. Für die Mitarbeit bei den Freilanduntersuchungen oder der Auswertung danken wir D. BLOEM, W. BÖRNER, U. FISCHER, D. FRANK, H. FUHRKEN, V. KULLIK, FRAU S.-L. MARSH, FRAU A. MASSIAS, R. ROSS, M. SCHLÜNDER, U. WALTER und FRAU M. WINGENROTH. Eine hilfreiche Einführung in die Vermessungstechnik gab uns freundlicherweise J. BECKER. Der Deutsche Wetterdienst und das Wasser- und Schifffahrtsamt Wilhelms-haven stellten uns dankenswerterweise Daten zur Verfügung. Frau H. DIETZE und K. WILSON danken wir für die kritische Durchsicht der englischen Texte. Für die finanzielle Förderung gilt unser Dank der deutschen Forschungsgemeinschaft.

Tab. 1. Siedlungsdichte — Kennwerte (Median, Standardfehler) und Schlüpfertfolg der Kolonien im Deichvorland Augustroden zum Vergleich. Angaben von NND in m, von N20 und BTN als Anzahl der Nachbarn im Umkreis von 20 m eines Bezugsnests (Näheres s. 2.3).

Table 1. Nest spacing and hatching success («Schlüpfertfolg») of the studied Common Tern colonies 1982-1984. Nest spacing was defined by means of various parameters (median \pm se of the median): Nest density (N20 or N30, fig. 6: number of clutches of broods within a radius of 20 or 30 m respectively, around a reference nest) and nearest neighbour distance (NND) were calculated for each pair's time of egg laying (day of clutch initiation \pm 2 days); BTN is a value of the daily number of neighbours — with clutch or brood — within a 20 m radius of a pair's nest site during its whole breeding period.

Jahr	Kennwert	Kolonien				
		S III	S II	S I	N II	N I
1982	n Nester			41		121
	NND			8,2 \pm 0,6		8,9 \pm 0,9
	N 20			3,0 \pm 0,5		4,0 \pm 0,5
	BTN			3,4 \pm 0,5		5,2 \pm 0,5
	Schlüpfertfolg			95%		93%
1983	n Nester		34	49		147
	NND		6,0 \pm 1,5	6,5 \pm 1,0		9,7 \pm 0,9
	N 20		7,5 \pm 1,5	3,0 \pm 1,0		2,0 \pm 0
	BTN		11,9 \pm 1,2	2,8 \pm 0,9		2,7 \pm 0,5
	Schlüpfertfolg		84%	40%		46%
1984	n Nester	41	18	7	28	57
	NND	3,8 \pm 0,7	12,1 \pm 1,6	6,4 \pm 0,2	7,9 \pm 1,1	9,3 \pm 0,6
	N 20	8,0 \pm 1,5	2,0 \pm 0	4,0 \pm 2,0	5,0 \pm 0,5	3,0 \pm 0,5
	BTN	12,8 \pm 1,7	2,8 \pm 0,5	4,5 \pm 0,8	6,1 \pm 1,2	3,1 \pm 0,3
	Schlüpfertfolg	73%	78%	70%	68%	46%

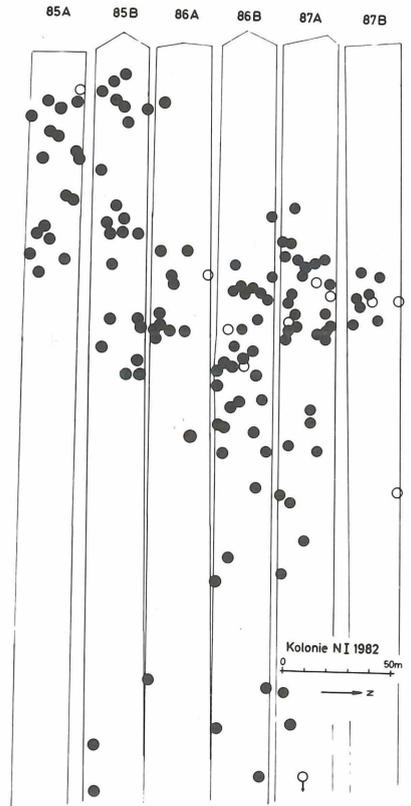
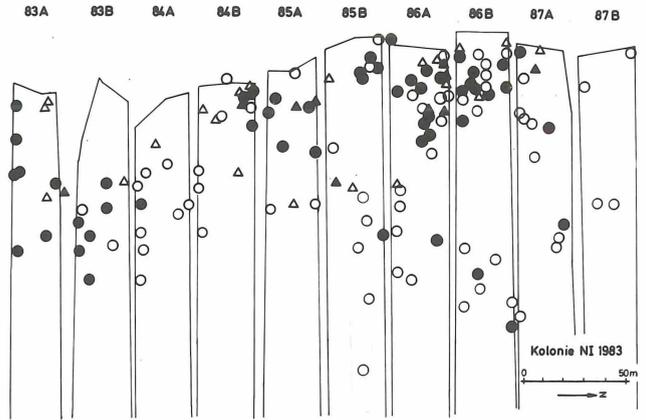


Abb. 2: Lage der Nester auf dem Deichvorland am Standort NI 1982 (unten) und 1983. Parzellen-Nr. vgl. Abb. 1. Kreise: Gelege, Dreiecke: Nachgelege (nach Hochwasser); gefüllte Symbole: Gelege mit Schlüpfertfolg, offene Symbole: Gelege ohne Schlüpfertfolg.

Fig. 2: Position of nests in the salt marsh at colony site NI 1982 (below). For plot no. see fig. 1. Circles = clutches; triangles = replacement clutches after flooding; filled symbols = clutches successfully hatched; open symbols = clutches without hatching success.

3. Ergebnisse

3.1 Struktur der Kolonien und Besiedlung der Standorte

Die Koloniestruktur der Flußseeschwalbe im Augustgroden erwies sich als sehr variabel: Neben lockeren Kolonieförmungen gab es dichte Nestansammlungen; die räumliche Struktur konnte sich sowohl von Standort zu Standort als auch von Jahr zu Jahr unterscheiden (s. Tab. 1).

In den Kolonien NI und SII (1984, 1985) herrschten geringere Nestdichten und entsprechend größere Abstände zum nächsten Nachbarn vor (Tab. 1, Abb. 2; 1985 s. u.), in den südlichen Standorten SII 1983 (Abb. 3) und SIII 1984 dagegen große Nestdichten und geringe Nestabstände. Eine Zwischenstellung in Nestdichte und Abstand zum nächsten Nachbarn nahmen die Standorte SI und NII ein.

Im Jahre 1985 waren die gleichen Standorte wie 1984 besiedelt (Abb. 1), doch hatte sich am Standort SI wie in den Jahren 1981-1983 wieder eine geschlossene Kolonie

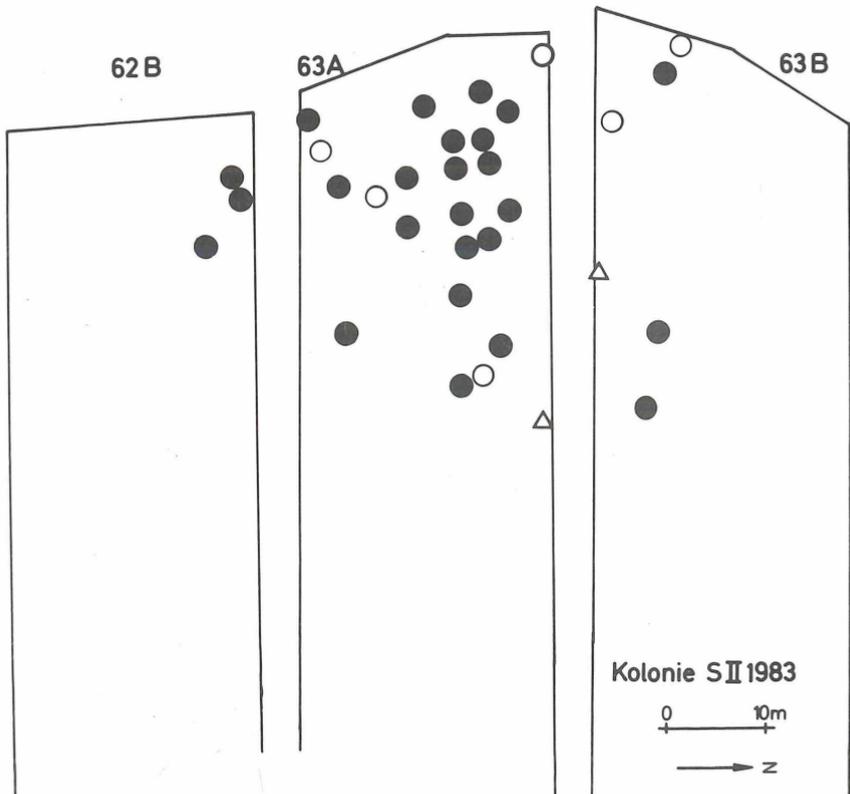


Abb. 3: Lage der Nester auf dem Deichvorland am Standort SII 1983. Symb. wie Abb. 2.

Fig. 3: Position of nests on the salt marsh at colony site SII 1983. For explanations see Fig. 2.

gebildet, und zwar mit hohen Nestdichten, während SIII von mehr aufgelockerter Struktur im Vergleich zu 1984 war. Nestdichte und Entfernung zum nächsten Nachbarn an den anderen Standorten entsprachen denjenigen der Vorjahre (Anzahl Gelege 1985: NI 66, NII 44, SI 30, SII 25, SIII 43).

Die deutlichsten Veränderungen der Koloniestruktur und -größe (s. Tab. 1) verzeichneten wir beim Standort NI 1982 bis 1984 (Koloniegröße, Wegfall vereinzelter kantenferner Nester, s. u.), zwischen 1983 und 1984 bei SII (Koloniegröße, Nestdichte-Kennwerte) sowie am Standort SI zwischen den Jahren 1983, 1984 und 1985 (Wegfall vereinzelter, kantenferner Nester s. u., Koloniegröße). Im Jahre 1984 siedelten Flußseeschwalben an in den Vorjahren wahrscheinlich nicht genutzten Stellen (NII und SIII), während die Standorte SI und NI von deutlich weniger Paaren als 1983 zum Brutgebiet gewählt wurden, offenbar eine Folge der hohen Ei-Predation (s. 3.3., Tab. 1) und des minimalen Ausfliegererfolgs durch Hochwasser im Vorjahr (näheres s. BECKER & ANLAUF 1988b).

Die vergleichsweise locker besiedelten Standorte NI und SI waren 1982 durch Nester gekennzeichnet, die vereinzelt und teilweise weit von der Grodenkante entfernt in Richtung Deich angelegt worden waren (s. Abb. 2, 4; NI: bis 390 m; SI bis 160 m; ein extrem abgelegener Neststandort in NI lag nur etwa 150 m vom Deichfuß entfernt). Solche Neststandorte wurden in den Folgejahren zunehmend seltener (s. auch Abb. 2 in BECKER & ANLAUF 1988b), so daß sich alle Kolonien seit 1984 weitgehend auf den grodenkantennahen Bereich beschränkten (s. beispielsweise Abb. 2, 3). Zur Meidung uferferner Zonen mag im Jahre 1983 die aufgrund starker Niederschläge große Nässe des Grodens beigetragen haben, die im ufernahen, höher gelegenen Bereich weniger ausgeprägt war. Während 1982 während der Zeit der Eiablage (Pentaden 25-29) nur 64 mm Niederschlag fielen, waren es 1983 142 mm (Daten des Deutschen Wetterdienstes für Wilhelmshaven).

3.2 Abhängigkeit der Besiedlung und Nestdichte vom Legebeginn

3.2.1 Legebeginn der Kolonien

In den vier Untersuchungsjahren fanden wir die frühesten Gelege Anfang Mai während der 25. oder 26. Jahrespentade (01.-10. Mai). Der Legemedian — meist identisch mit dem Legegipfel — fiel auf die Pentaden 27 (1985), 28 (1982, 1983) oder 29 (1984).

In jedem Jahr gab es Kolonieunterschiede im zeitlichen Legemuster, ausgenommen im Legebeginn des Jahres 1983. Der Legemedian der Kolonien fiel auf folgende Pentaden: 1982: NI P. 28/SI P. 29; 1983: NI P. 28/SI, SII P. 27; 1984: alle Kolonien P. 29, NI und SIII begannen aber ein bis zwei Pentaden früher zu legen als die anderen Kolonien; 1985: NII mit P. 28 später als die anderen Kolonien mit P. 27.

Nachgelege s. u. und BECKER & ANLAUF (1988b).

3.2.2 Abstand von der Grodenkante

An den Standorten NI und NII bestand in keinem der Jahre 1982 bis 1984 ein Zusammenhang zwischen Legebeginn und Entfernung der Nester von der Grodenkante

(wattseitige Abbruchkante des Deichvorlandes; NI 1982: Abb. 4). Früh oder spät begonnene Nester wurden gleichermaßen grodenkantennah oder grodenkant fern angelegt. An den südlichen Koloniestandorten SI bis SIII fanden wir dagegen die ersten Gelege stets in Grodenkantennähe, wo sich auch später das Koloniezentrum bildete (Beispiel SIII 1984: Abb. 5).

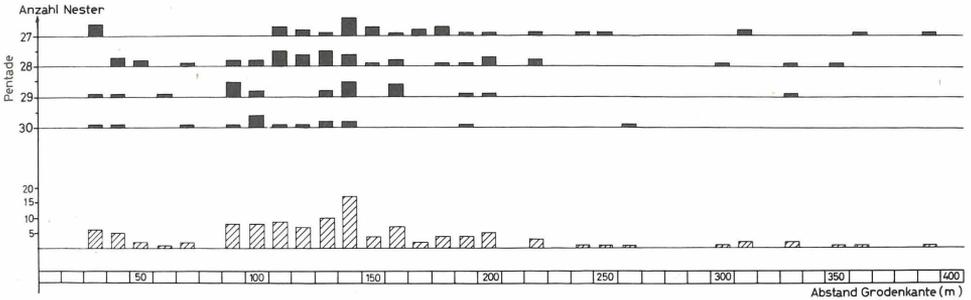


Abb. 4: Verteilung der Neststandorte in Kolonie NI 1982 in Abhängigkeit von Legebeginn (Pentaden) und Abstand von der Grodenkante.

Fig. 4: Frequency of nests at colony site NI 1982 dependent on distance from outer edge of the salt marsh (»Abstand Grodenkante«) and on the time of clutch initiation (pentads, no. 27: May 11-15, 28: 16-20, ...).

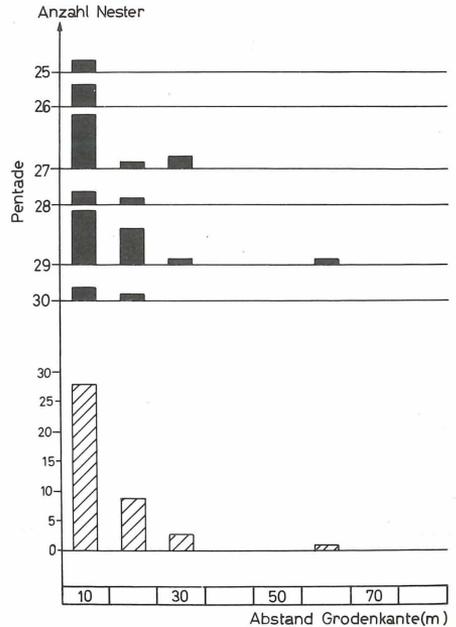


Abb. 5: Verteilung der Neststandorte in Kolonie SIII 1984 in Abhängigkeit von Legebeginn (Pentaden) und Abstand von der Grodenkante. Vgl. Abb. 4.

Fig. 5: Frequency of nests at colony site SII 1984 dependent on distance to the outer edge of the salt marsh and on the time of clutch initiation (pentads, see fig. 4 for further explanation).

Im Jahre 1983 breitete sich die Nordkolonie über die 1982 besiedelten Parzellen hinaus auf die südlich anschließenden Parzellen Nr. 83 und 84 aus (Abb. 1, 2), und zwar erst von der 28. Legepentade an. Vorher waren auf diesen beiden Parzellen keine Gelege begonnen worden. Möglicherweise hing diese Verlagerung der Kolonie mit den starken Eiverlusten in der 27. Jahrespentade auf den Parzellen Nr. 85 und 86 zusammen (s. geringer Schlüpfertfolg der kantenfernen Nester, Abb. 2). Nach der jeweils ersten Überschwemmung in den Jahren 1983 bis 1985 (s. BECKER & ANLAUF 1988b) wurden von Pentade 35 an Nachgelege begonnen, hauptsächlich in den beiden nördlichen Kolonien (so in NI 33, 12 bzw. 25 Nachgelege, das entspricht 22%, 21% bzw. 38% der Gesamtgelege von NI). Im Jahre 1983 wurden die Nachgelege näher an der Grodenkante abgelegt als die Erstgelege (Abb. 2, Abb. 2 in BECKER & ANLAUF 1988b).

3.2.3 Entfernung zum nächsten Nachbarn zur Zeit der Eiablage

Die kolonietypische Entfernung zum nächsten Nachbarn zur Zeit der Eiablage (NND, s. Tab. 1) blieb während des Legezeitraums relativ konstant. Nur im Falle der Kolonie NI 1982 verringerte sich der Abstand zum Nachbarn mit fortschreitender Brutzeit durch zunehmende Konzentrierung der Nester im Bereich zwischen 90 und 160 m von der Grodenkante (vgl. Abb. 4; $\bar{x} \pm \text{sd}$, Pentade 27: NND $11,3 \pm 7,8$ m, $n = 33$, $P = 28$, $11,0 \pm 6,3$ m, $n = 41$; $P 29: 9,1 \pm 8,8$ m, $n = 22$; $P 30: 5,4 \pm 2,6$ m, $n = 16$). Eine entsprechende Abnahme deutete sich auch bei Kolonie NII 1984 an ($P 29$: NND $8,4 \pm 4,5$ m, $n = 15$; $P 30: 5,3 \pm 3,7$ m, $n = 10$). In den Nordkolonien wiesen die frühesten Gelege die größten Entfernungen zum nächsten Nachbarn auf, bedingt durch die große Ausdehnung dieser Kolonien.

Im NND unterschieden sich die Nachgelege nicht von den Erstgelegen (1983 und 1984 geprüft, s. 3.2.2.).

3.2.4 Nestdichte zur Zeit der Eiablage

In den meisten Kolonien war mit fortschreitender Brutzeit eine Zunahme der gewählten Nachbardichte festzustellen (Anzahl Gelege im Nestumkreis), die mit der steigenden Verdichtung der Kolonien zusammenhing (Beispiele s. Abb. 6).

Ein Brutpaar, das sein Nest in einer Zone großer Nestdichte angelegt hatte, war auch während der gesamten Brutzeit von vielen Nachbarn umgeben: Die Parameter N 20 und BTN waren nämlich hochsignifikant positiv miteinander korreliert ($r > 0,8$; $p < 0,001$, geprüft für 6 Kolonien).

Die Nestdichte N 20 der Nachgelege (s. 3.2.2.) unterschied sich in beiden Jahren nicht von derjenigen der Erstgelege.

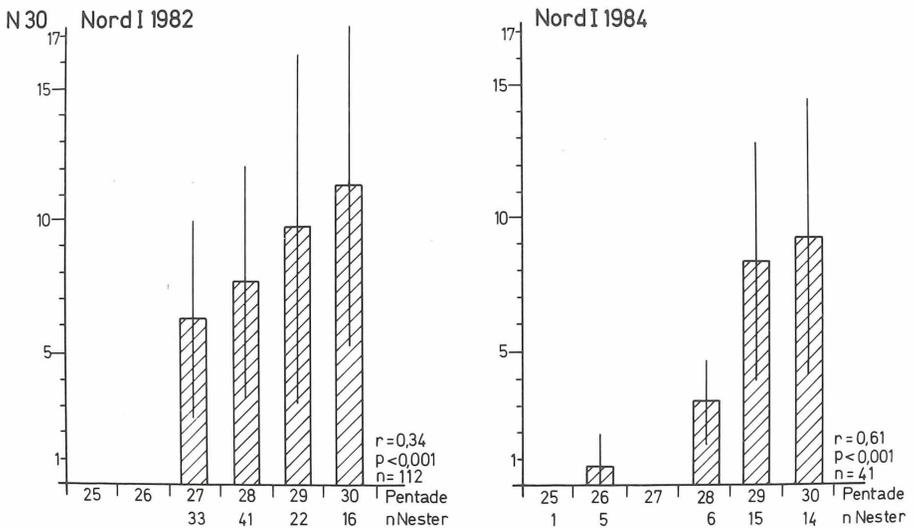


Abb. 6: Nestdichte zur Zeit der Eiablage (N_{30} : Anzahl Nachbarn in 30 m Umkreis um ein Beszugsnest) in Abhängigkeit vom Legebeginn (Pentaden) bei Kolonie NI 1982 und 1984. Angegeben sind Mittelwerte, Standardabweichungen und Korrelationskoeffizienten.

Fig. 6: Dependence of nest density (N_{30} during clutch initiation, see table 1) on the time of clutch initiation (pentads, see fig. 4) at colony site NI 1982 and 1984.

3.3 Der Bruterfolg in Bezug zur Nestdichte

Die Nestdichte beeinflusste den Bruterfolg im Deichvorland Augustgroden entscheidend nur in Brutzeiten, in denen Brutverluste durch Beutegreifer auftraten. Der Schlüpfertag wurde durch Eiraub verringert (s. Tab. 1, 2; Tab. 1 in BECKER & ANLAUF 1988b). Die stärksten Verluste traten 1983 auf, als insgesamt 32% der Eier Predatoren zum Opfer fielen. Besonders betroffen waren die Kolonien NI 1983 (Abb. 2) und 1984 sowie SI 1983. Dabei zeigte sich eine deutliche Abhängigkeit des Schlüpfertags von der durchschnittlichen Zahl der Nachbarn im Nest-Umkreis (BTN, Tab. 2): Je mehr Nachbarn, desto besser war der Schlüpfertag. Dieser Trend war bei den anderen Kolonien aus dem Jahre 1984 sowie im Jahre 1982, als die Verluste der Eier sehr gering war, nicht festzustellen.

Kükenraub dagegen war im Untersuchungsgebiet kein bedeutender Verlustfaktor (1982: 12%, $n = 126$ Küken; 1983: 10%, $n = 235$; 1984: 4%, $n = 116$; 1985: 13%, $n = 167$). Dementsprechend war der Ausfliegerfolg 1982 in den Kolonien NI und SI unbeeinflusst von der Anzahl der Nachbarn (vgl. Abb. 7). Das gleiche galt für den theoretischen Ausfliegerfolg im Jahre 1983 (vgl. Abb. 7). 1984 verzichteten wir auf eine Prüfung der Nestdichteabhängigkeit des Ausfliegerfolgs, da fast alle Küken durch Hochwasser umgekommen sind.

Da der Ausfliegerfolg nicht Nestdichte-abhängig war, beeinflusste die Nestdichte über den Schlüpfertag auch den Bruterfolg.

Tab. 2. Schlüpf- und Ausfliegerfolg (n = Eier) in Abhängigkeit von der Nachbardichte (BTN) in den Kolonien NI (1983, 112 Gelege; 1984, 38 Gelege) und SI (1983, 43 Gelege). Nachgelege und aufgrund von Hochwasser nicht geschlüpfte Eier gingen nicht in die Auswertung ein.

Table 2. Hatching success (n = number of eggs) dependent on nest density (BTN, see table 1 for explanation) of the colonies NI (1983, 112 clutches; 1984, 38 clutches) and SI (1983, 43 clutches). Replacement clutches and eggs not hatched due to flooding are not included.

BTN	1983		1984
	NI	SI	NI
0,1	26% (74)	0% (12)	37% (19)
2,3	53% (72)	17% (23)	58% (12)
4,5	70% (47)	50% (10)	75% (28)
>5	71% (56)	74% (43)	68% (19)
$p(x^2)$	<0,001 (29,11)	<0,001 (31,77)	n.s. (7,44)
p-Trend (x^2)	<0,001 (24,14)	<0,001 (31,49)	<0,05 (5,47)

Hat das für den Nistplatz ausgewählte »soziale Umfeld« (Anzahl und nächste Entfernung der Nachbarn: N 20, NND) den späteren Bruterfolg eines Paares beeinflusst? Aufgrund der hochsignifikanten positiven Korrelationen zwischen der gesamtbrutzeitlichen Nachbaranzahl und den Wahldichten sollte man dies erwarten (s. 3.2.4).

Wir prüften zusätzlich direkt den Zusammenhang zwischen Schlüpf- und Ausfliegerfolg und den gewählten Nestdichten (Abb. 7). Während der (theoretische) Ausfliegerfolg nicht von der Nestdichte bei der Eiablage abhing, nahm der Schlüpf-

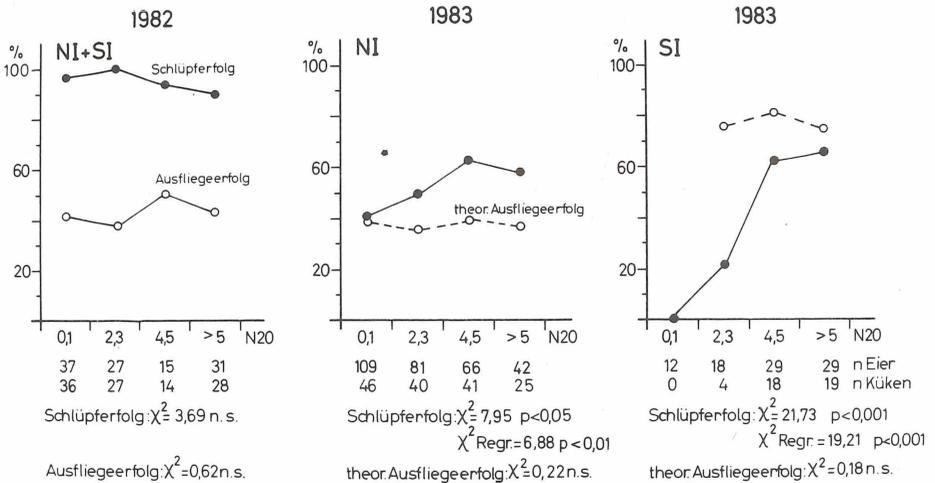


Abb. 7: Abhängigkeit des Schlüpf- und Ausfliegerfolgs von der Nestdichte zur Zeit der Eiablage (N₂₀) in den Kolonien NI und SI 1982 und 1983. Hochwassergeschädigte Eier gingen nicht in die Auswertung ein. Zur Berechnung des theoretischen Ausfliegerfolgs (1983) s. 2.2.

Fig. 7: Dependence of hatching (»Schlüpf-erfolg«) and fledging success (»Ausfliegererfolg«) on nest density (N₂₀ during clutch initiation, see table 1) at the colony sites NI and SI 1982 and 1983. Eggs destroyed by flooding are not included. For calculation of the theoretical fledging success of NI 1983 see 2.2.

erfolg mit zunehmender Nestdichte deutlich zu (vgl. BTN, Tab. 2). Im Falle der Kolonien N I und N II im Jahre 1984 war ebenfalls eine Abnahme von Eiverlusten durch Predation mit zunehmender Nestdichte zu verzeichnen.

Mit steigender Nachbardichte verringerte sich in der Regel auch die Distanz zum nächsten Nachbarn zur Zeit der Eiablage (s. Tab. 1; z. B. Kolonie S I 1983, Korrelationskoeffizient von N 20 und NND: $r = -0,74$, $p < 0,01$, $n = 44$), so daß der Schlüpfertag auch mit diesem Kennwert in den Jahren 1983 und 1984 negativ korreliert war (signifikant 1983: S I: χ^2 -Trend 11,97, $p < 0,01$, N I: χ^2 -Trend 5,81, $p < 0,05$). Welches Kriterium während der Nistplatzwahl für den späteren Schlüpfertag entscheidend war, entweder die Anzahl Nachbarn oder die Entfernung zum nächsten Nestplatz, konnten wir anhand des umfangreichen Datenmaterials aus dem Jahr 1983 prüfen (Tab. 3). Bei den gewählten Klassen der Tab. 3 bestand eine Abhängigkeit des Schlüpfertags in beiden Kolonien insbesondere von der Anzahl der Nachbarn. Sie war deutlicher als die in N I außerdem festgestellte Abhängigkeit von der Nächstnachbardistanz. War die Entfernung zum nächsten Nachbarn gering, führte eine Steigerung der Anzahl der Nachbarn nicht zu einer Verbesserung des Schlüpfertags. Ebensowenig nahm der Schlüpfertag mit zunehmender Entfernung zum nächsten Nachbarn ab, falls mehr als 4 Nachbarn im Nestumkreis vorhanden waren. Wählten wir andere Klassengrenzen (Kolonie N I: $N 30 \leq 5$, > 5 ; NND ≤ 10 , > 10), war nur die Nachbarzahl für den Schlüpfertag ausschlaggebend. Demnach war die Anzahl der Nachbarn für den Schlüpfertag von größerer Bedeutung als der Abstand zum nächsten Nachbarn.

Tab. 3. Schlüpfertag (geschlüpfte Küken/Eier) in den Kolonien NI (links) und SI 1983 in Abhängigkeit von der Anzahl der Nestnachbarn (N 20) und der Nächstnachbardistanz (NND in m) zur Zeit der Eiablage. In diese Auswertung gingen nur Eier ein, die nicht durch Hochwasser geschädigt wurden. Table 3. Hatching success (hatched chicks/eggs) dependent on nest density and nearest neighbour distance (N 20, NND; see table 1 for explanation). Only eggs not affected by flooding are included.

	N 20		p	N 20		p
	≤ 4	> 4		≤ 4	> 4	
≤ 5 m	16/24 66%	10/18 56%	n. s.	2/3 —	27/48 56%	—
NND						
> 5 m	96/212 45%	30/44 68%	$< 0,01$	5/29 17%	7/8 88%	$< 0,001$
p	$< 0,05$	n. s.		—	n. s.	

3.4 Wurde die Abhängigkeit des Schlüpfertags von der Nestdichte durch den Legebeginn und die Lage im Deichvorland beeinflusst?

Dadurch, daß mit fortschreitendem Legetermin der Bruterfolg der Flußseeschwalbe im Deichvorland Augustgrodens entweder gleich blieb oder in der für Lariden typischen Weise absank (unveröff., ohne Nachgelege), die Nestdichte jedoch anstieg (3.2.4), wird der von uns festgestellte Einfluß der Nestdichte auf den Bruterfolg noch bekräftigt (Tab. 2).

Im Jahre 1983 waren gerade die von der Grodenkante entfernter gelegenen Standorte besonders von Eiverlusten betroffen (s. Abb. 2). Da in diesen Nistbereichen auch geringere Nestdichten herrschten, wäre denkbar, daß die Nestdichteabhängigkeit des Schlüpfserfolgs durch die Entfernung von der Grodenkante bedingt wurde.

Zur Prüfung dieser Frage ermittelten wir den Zusammenhang zwischen BTN und Schlüpfserfolg getrennt für Grodenkantennahe und ferne Standorte. Sowohl in Kolonie S I blieb der positive Effekt der Nestdichte auf den Schlüpfserfolg bei Standorten von einer Entfernung von ≤ 40 m von der Grodenkante erhalten (43 Gelege, $n = 65$; χ^2 -Trend = 6,59, $p < 0,05$), als auch in Kolonie N I für die Bereiche ≥ 80 m (38 Gelege, χ^2 -Trend 4,37, $p < 0,05$) und < 80 m (90 Gelege, χ^2 -Trend 28,34, $p < 0,001$). Der entscheidende Faktor für den Schlüpfserfolg war demnach nicht die Entfernung des Nistplatzes von der Grodenkante, sondern die Siedlungsdichte der Flußseeschwalben.

4. Diskussion

Ein wichtiges Kriterium für die Wahl des Brutplatzes für Möwen und Seeschwalben ist seine Unzugänglichkeit für Bodenfeinde, die zumeist auf Inseln, nicht aber im Deichvorland gegeben ist (PALMER 1941, CULLEN 1960, LACK 1968, SOUTHERN et al. 1985, BUCKLEY & BUCKLEY 1980). Immerhin bevorzugten Flußseeschwalben, Silber-, Lach- und Sturmmöwen im Deichvorland Augustgroden die grodenkantennahen Flächen als Nistplätze (Abb. 1-5), die durch ihre große Entfernung vom Deich am ehesten Sicherheit vor Bodenfeinden bieten. Diese Nistgebiete waren außerdem durch weitere Vorteile gekennzeichnet: Durch erhöhte Lage gaben sie größere Sicherheit vor Überflutungen (BECKER & ANLAUF 1988b) und wiesen trockenere und vegetationsärmere Stellen für die Nestanlage auf (s. 3.1).

Die räumliche Besiedlung des Deichvorlands durch Flußseeschwalben zeichnete sich durch große Variabilität aus: Jährliche und standortbedingte Unterschiede in der Größe der Kolonien, in der Nestdichte (bis hin zu vereinzelt Gelegen), in der Lage der schwerpunktartig besiedelten Standorte, in der Entfernung der Brutplätze von der Grodenkante bzw. zum Deich, in der Nesthöhe (BECKER & ANLAUF 1988b) sowie die Umsiedlung von Flußseeschwalben (AUSTIN 1949, McNICHOLL 1975, GOCHFELD 1979, BUCKLEY & BUCKLEY 1980) könnten Anzeichen dafür sein, daß das Deichvorland als Brutplatz für die Flußseeschwalbe einen intermediär stabilen Lebensraum darstellt (vgl. McNICHOLL 1975).

Die instabile Komponente dieses Lebensraums bilden hauptsächlich die sommerlichen Springtiden und Predation (vgl. BECKER & ANLAUF 1988b; salt marsh: GREENHALGH 1974, BURGER & LESSER 1978, 1979, ERWIN et al. 1981, ERWIN & SMITH 1985). Relativ konstant dagegen sind der Bruthabitat und das Nahrungsangebot. Insbesondere wird die Nahrungserreichbarkeit durch die Nutzung binnendeichs liegender Nahrungsgebiete unabhängiger von Witterungsfaktoren und Tide (s. BECKER et al. 1985; BECKER, FRANK & WALTER 1987). Das führt im Vergleich zu Kolonien auf Wattenmeerinseln zu einer geringeren Abhängigkeit des Bruterfolgs

von den Faktoren Witterung und Ernährungssituation (vgl. BECKER & ANLAUF 1988b mit BECKER & FINCK 1985). Das große Raumangebot des Deichvorlands mit relativ einheitlichem Pflanzenkleid macht eine flexible Niststrategie der Flußseeschwalbe möglich, die anderenorts häufig durch Mangel an geeigneten Bruthabitaten oder interspezifische Konkurrenz eingeschränkt wird (GREENHALGH 1974, MORRIS & HUNTER 1976, MORRIS et al. 1976, ERWIN et al. 1981, WITTENBERGER & HUNT 1985, BECKER 1987, BECKER & ERDELEN 1987), etwa auf Wattenmeerinseln. Die Flußseeschwalbe gehört zu den Vogelarten, die fakultativ kolonial sind, das heißt, die in Einzelpaaren bis hin zu dichten Kolonien brüten können (ZUBAKIN 1983, LACK 1968, BURGER & LESSER 1978, BERGMANN 1980). Im Untersuchungsgebiet kamen diese verschiedenen Niststrategien nebeneinander vor. Wie sie sich auf den Bruterfolg auswirkten, unter welchen Bedingungen sie entstanden sein könnten und ob sie adaptiv waren, soll Gegenstand der weiteren Erörterung sein, bei der der Faktor Predation im Mittelpunkt steht. Allerdings waren andere Faktoren wie Hochwasser sowie Witterung und Ernährungssituation über mehrere Jahre gesehen im Augustgroden von größerer Bedeutung für den Bruterfolg als Predation. Auf diese Faktoren gehen wir im zweiten Teil der Arbeit näher ein (BECKER & ANLAUF 1988b).

Im Untersuchungsgebiet gab es Kolonien mit geringen wie auch solche mit großen Nestdichten (3.1). In den dichten Kolonien war der Schlüpferfolg stets vergleichsweise gut (Tab. 1) und unabhängig von der Nestdichte, in den lockeren Kolonien nur unter der Bedingung, daß der Einfluß von Predation gering war: So 1982 und im Falle von SII 1984 und 1985, als isoliert liegende Nester einen ebenso guten Bruterfolg wie solche in dichten Nestansammlungen hatten (3.3). Predation auf Küken, häufig die wesentliche Ursache für Brutverluste bei Seeschwalben (z.B. BURGER & LESSER 1978, 1979, BECKER 1984, 1985a, 1987), kam im Augustgroden selten vor, so daß der Ausfliegerfolg nicht von der Nestdichte abhing. Für das Wirksamwerden von intraspezifischer Aggression der Altvögel gegen fremde Küken als Ursache für Kükenmortalität war die Nestdichte im Deichvorland wiederum zu gering (Seeschwalben: FEARE 1976, GAUZER 1981, 1983, BECKER & FINCK 1986; Möwen: HUNT & HUNT 1976, GÖTMARK 1982; vgl. WITTENBERGER & HUNT 1985).

Während unserer Untersuchungen war es also für Flußseeschwalben vorteilhaft, ihr Nest nahe bei Nachbarn anzulegen, da auf diese Weise Eiverluste aufgrund der gesteigerten Feindabwehr vermindert wurden. Die Effektivität der Feindabwehr hängt nämlich von der Zahl der angreifenden Altvögel ab (KRUUK 1964, HOOGLAND & SHERMAN 1976, VEEN 1977, 1980, BECKER 1984, 1987; GÖTMARK & ANDERSON 1984, WITTENBERGER & HUNT 1985). Aus diesem Grund hatte auch die Anzahl der Nachbarn im Nestumkreis größere Bedeutung für den Schlüpferfolg als die Entfernung zum nächsten Nachbarn (Tab. 3). Weshalb hält sich dann aber im Außenroden Augustgroden die andere Strategie, nämlich in größerer Entfernung von Artgenossen zu nisten? Um dieser Frage nachzugehen, ist ein Blick auf die Feindsituation im Deichvorland nötig.

Leider haben wir selbst nur wenige direkte Beobachtungen zu den Räubern von Eiern und Küken der Flußseeschwalbe machen können. In vielen Fällen wiesen Spuren an den ausgefressenen Eischalen und ihr Auffinden im oder neben dem Nest auf den häufig in unmittelbarer Nähe zu den Seeschwalben brütenden Austernfischer hin, der als Eiräuber bekannt ist (z. B. VEEN 1977, BURGER & LESSER 1978). Einige Eier dürften wahrscheinlich auch von Lach- und Silbermöwen erbeutet worden sein. Silbermöwen werden jedoch von Flußseeschwalben sehr viel häufiger angegriffen als Lachmöwen und Austernfischer (BECKER unveröff.), die daher leichter zum Nest gelangen können. Nur 1985 führte die Jagd von Sumpfhohleulen (*Asio flammeus*) zu Verlusten bei den Küken. Andere im Deichvorland auftretende potentielle Beutegreifer waren die Rabenkrähe (*Corvus corone*) sowie für Küken die Rohrweihe (*Circus aeruginosus*). An Säugetieren ist die Hauskatze (*Felis domesticus*) als Räuber von adulten Flußseeschwalben Mitte der 70er Jahre im Augustgroden belegt (BLOEM mdl.) sowie der Mensch, der nach Aussage einiger Bürger von Augustgroden in früheren Jahrzehnten als Eisammler auftrat (vgl. GREENHALGH 1974). Wir schließen nicht aus, daß 1983 das gleichzeitige Verschwinden von mehreren markierten Gelegen in Kolonie NI ebenfalls auf Menschen zurückging. Weidevieh (s. l.) kommt im Untersuchungsgebiet als Verlustfaktor nicht vor. Als potentielle Bodenräuber beobachteten wir außerdem Wiesel (*Mustela erminea*, vgl. KRUK 1964) und Fuchs (*Vulpes vulpes*; Lit. s. SOUTHERN et al. 1982, 1985) im Deichvorland Augustgroden. Auch Igel (*Erinaceus europaeus*; vgl. KRUK 1964, GROßKOPF 1968), Wanderratte (*Rattus norvegicus*; vgl. TEMME 1976, BECKER 1985b) und Steinmarder (*Martes martes*) kamen vor.

Unter dem Einfluß von Feinden, die sich von koloniebrütenden Seeschwalben- oder Möwenarten nicht abwehren lassen, kann Brüten in großer Dichte von Nachteil sein. Zu solchen Feinden zählen insbesondere nächtliche Predatoren, einige Bodenräuber und der Mensch (SOUTHERN et al. 1982, 1985, WITTENBERG & HUNT 1985). Sie suchen gezielt gerade die dichtesten Nistbezirke auf, wo sie am schnellsten zu ihrer Beute kommen (BURGER & LESSER 1978; Sumpfhohleule: BECKER & FINCK 1985). Große, dichte Kolonien können daher komplett ausgeraubt werden (SOUTHERN et al. 1985). Ein starker Selektionsdruck sollte also darauf gerichtet sein, daß Kolonien von Bodenbrütern räuberfreie oder -arme Gebiete auswählen, die sie in der Regel auf Inseln finden (s. o.). Im Augustgroden könnten die Nachteile, die vereinzelt und Räuber-zugängliches Brüten mit sich bringen, durch die günstige Ernährungssituation – zusätzliche Nahrungsquellen im Binnenland in geringer Flugdistanz (s. o.) – aufgewogen werden (LACK 1968, WITTENBERGER & HUNT 1985).

Bei Zugang von Bodenräubern sollten fakultativ koloniale Arten wie die Flußseeschwalbe in kleinen Gruppen oder in geringer Nestdichte weit verteilt brüten; beide Strategien fanden wir im Deichvorland verwirklicht. Offenbar sind sie für Kolonien der Flußseeschwalbe in Salzwiesen typisch (vgl. GREENHALGH 1974, BURGER & LESSER 1978, 1979). Im Gegensatz zu BURGER & LESSER (1978) stellten wir fest, daß bei den größten Kolonien (NI, SI) die Nestdichte gerade am geringsten war. TINBERGEN (1952) berichtet, daß die Neststandorte von Silbermöwen weit auseinander liegen, wenn das Nistgebiet Zugang von Bodenräubern hat.

Auch wenn während des Untersuchungszeitraums das Brüten in geringer Nestdichte nicht immer von Vorteil war (aber auch nicht immer von Nachteil, s. o.), kann sich diese Nistweise unter einer anderen Räubersituation, in der möglicherweise Säugetiere dominierten, in früheren Jahren herausgebildet und als adaptiv erhalten haben. Unter diesen Umständen sollten wir erwarten, daß gerade die älteren, erfahrenen Vögel diese Niststrategie weiterverfolgen und bestimmen. Nach NISBET et al. (1984) zeichnen sie sich dadurch aus, daß sie früher legen als jüngere Flußseeschwalben und die zentralen, höher gelegenen Nistplätze auswählen (Küstenseeschwalben *Sterna paradisaea*: s. COULSON & HOROBIN 1976; weitere Arten s. WITTENBERGER & HUNT 1985). In der Tat fanden wir im Augustgroden, daß in den Nordkolonien die zuerst ablegenden Brutpaare vereinzelt Nistplätze in größerer Entfernung von Nachbarn aufsuchten (Abb. 4), während sie in den Südkolonien Grodenkanten-nah und in großer Dichte brüteten. Daher traten schon bei Legebeginn geringere Nachbardistanzen auf (3.2.3). Die frühesten Leger bestimmten somit weitgehend den räumlichen Aufbau der späteren Kolonie. Daß Seeschwalben und Möwen am Nistplatz und an der Nistweise festhalten (s. Kolonie N I, Tab. 1), auch wenn sie durch jahrelange starke Predation geringen Bruterfolg haben, zeigen beispielsweise McNICHOLL (1975) und SOUTHERN et al. (1985) auf. Die letzteren Autoren führen dieses Verhalten auf erfahrene Brutvögel zurück, die ihr traditionelles Brutgebiet nicht aufgeben.

Wie kam es zur Besiedlung der Grodenkanten-ferneren Brutplätze an den Standorten NI und S I in den Jahren 1981-1983? Möglicherweise ließen die an den optimalen, kantennahen Standorten brütenden Lachmöwen zu wenig Raum für die Ausdehnung der Flußseeschwalben-Kolonien (vgl. GREENHALGH 1974). Auch war in den 60er und 70er Jahren Hochwasser nur von geringer Bedeutung für den Bruterfolg (BECKER & ANLAUF 1988b). Das Aufgeben von kantenfernen Brutplätzen ab 1983 könnte folgendermaßen erklärt werden: Die zunehmende Aggregation der Lachmöwen auf den Parzellen 81/82 erlaubte die Rückbesiedlung der kantennahen Plätze durch die Flußseeschwalben im Bereich des nördlichen Koloniestandorts. Vermutlich wurde dieser Prozeß durch die Auswirkungen von Hochwasser, Predation (s. 3.3) und Grodenübernässung (3.1) gefördert. Flußseeschwalben können auf schlechten Bruterfolg direkt mit dem Aufsuchen neuer Nistplätze reagieren. Beispiele dafür sind die Umsiedlung von grodenkantenfern brütenden Paaren von NI 1983 auf andere Parzellen nach Eiraub sowie nach Springtiden-Verlusten, Nachlege an grodenkantennahen, höheren Standorten (NI 1983, Abb. 2; Abb. 2,5 in BECKER & ANLAUF 1988b) und Nichtbesiedlung des Standorts SI von den meisten Paaren 1984 nach dem Totalverlust im Vorjahr an diesem Platz. Diese Beobachtungen stimmen mit den Ausführungen von McNICHOLL (1975) überein, nach denen in instabilen Habitaten die Nistplatztreue von den Lariden reduziert, dafür aber der Gruppenzusammenhalt besonders ausgeprägt ist. Auf diese Weise wird die Besiedlung neuer Brutgebiete erleichtert. Aber auch Rückbesiedlungen verlassener, früher genutzter und geeigneter Brutplätze werden durch die Gruppenbindung begünstigt (BUCKLEY & BUCKLEY 1980). Die Neubesetzung des Standorts SI im Jahre 1985 ist ein Beispiel für eine solche Wiederbesiedlung. Die

Wahl eines bekannten Brutplatzes bietet große Vorteile, wie die Vertrautheit mit den Nahrungsgebieten und der Feindsituation. Die Gruppenbindung kann soziale Kontakte, Stimulation sowie die Synchronisierung des Brutablaufs erleichtern (GOCHFELD 1980).

Die durch die eingangs erwähnten Faktoren gegebene Instabilität des Brutgebiets Deichvorland begünstigt offensichtlich die flexible Nistweise der fakultativ kolonialen Flußseeschwalbe. Einige der gewählten Strategien erwiesen sich unter den Bedingungen des Untersuchungszeitraums von Vorteil, andere von Nachteil. Wahrscheinlich ist die Variabilität selbst eine Anpassung an die wechselnden Bedingungen, insbesondere auch das Brüten in relativ kleinen Gruppen. Dadurch ist gewährleistet, daß katastrophale Auswirkungen auf den Bruterfolg der gesamten Brutpopulation des Gebiets ausbleiben und stets einige Brutpaare Junge zum Ausfliegen bringen (vgl. GREENHALGH 1974, BURGER & LESSER 1979). Auf diese Weise wird der Fortbestand der Brutpopulation im Deichvorland gesichert. Die interessante Frage, ob einzelne Flußseeschwalben durch vieljährige Bruterfahrung (vgl. NISBET et al. 1984) ihre individuelle Niststrategie ändern und so ihre Fitness erhöhen können, läßt sich aufgrund unserer Studien nicht beantworten, da die Vögel nicht individuell gekennzeichnet waren.

Literaturverzeichnis s. Teil II (BECKER & ANLAUF 1988b), S. 45-58 in diesem Heft.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1988

Band/Volume: [10](#)

Autor(en)/Author(s): Becker Peter Hermann, Anlauf Andreas

Artikel/Article: [Nistplatzwahl und Bruterfolg der Flußseeschwalbe \(*Sterna hirundo*\) im Deichvorland. I. Nesträume 27-44](#)