

Zoologisches Institut und Zoologisches Museum der Universität Hamburg;
Institut für Vogelforschung »Vogelwarte Helgoland«, Wilhelmshaven;
Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn

Untersuchungen zum Ehe-, Familien- und Sozialleben der Küstenseeschwalbe (*Sterna paradisaea* PONT.) mit besonderer Berücksichtigung des langzeitlichen Wandels der individuellen Beziehungen¹⁾

The conjugal, family and social life of the arctic tern (*Sterna paradisaea* PONT.) with special regard to the long term changes in the inter-individual relationships

Von Klaus Busse

Key words: Conjugal behaviour, social behaviour, longterm relationships, *Sterna paradisaea*

Zusammenfassung

Die Partnerwerbung und die Paarbildung sind bei der Küstenseeschwalbe (*Sterna paradisaea*) ein relativ langwieriger Vorgang, bei dem allmählich aggressive sowie auch beschwichtigende Verhaltensweisen schwinden. Diese Wandlung, die einige Wochen oder ausnahmsweise Jahre dauert, geht mit einem fortschreitendem Nachlassen ausgeprägter Balzstellungen einher, die schließlich ganz wegfallen können. Auch nach der ersten Kopula schreitet die Festigung der Paarbildung weiter voran. Unabhängig von ihrem individuellen Alter haben erstjährig verpaarte eine höhere Scheidungsrate und einen schlechteren Brut- und Aufzuchtserfolg als mehrjährig verbundene Gatten. Die Vögel haben eine starke Neigung zur Einehe, die sich erwartungsgemäß positiv auf den Zuchterfolg auswirkt. Das Sterben eines Gatten hat meistens zur Folge, daß der Hinterbliebene, sofern er sich in der anschließenden Saison verpaart, verspätet brütet oder gar ein Brutjahr überspringt: manchmal nimmt der verwitwete einen vorher schon bekannten ledigen Partner. Bei der Werbung kann sowohl das ♂ als auch das ♀ der aktivere Teil sein. Beide Geschlechter unterscheiden sich in ihrem Verhalten wenig; sie brüten im Mittel etwa gleich viel. Unter speziellen Voraussetzungen können gleichgeschlechtliche Paare zustandekommen, die in einigen Bereichen wie etwa dem Brutverhalten, funktionsfähige Einheiten bilden können. Bei Einzeltieren erlischt jedoch der Bruttrieb. Die starken individuellen Bindungen und die Einehigkeit einerseits, die Brutpflegetätigkeit und das Kolonieleben andererseits werden als sich gegenseitig selektionistisch fördernde innerartliche funktionelle Anpassungen gedeutet.

¹⁾ Mit Unterstützung des Deutschen Akademischen Austauschdienstes, der Graduiertenförderung der Universität Hamburg, und der Deutschen Forschungsgemeinschaft (in zeitlicher Folge).

Anschrift des Verfassers:

Dr. Klaus Busse, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig,
Adenauerallee 150-164, D-5300 Bonn.

Summary

In the arctic tern, pair formation takes a relatively long time. During this process the aggressive as well as the appeasing gestures of the partners decrease in frequency and intensity, and even tend to disappear. This process can last from a few weeks to several years. Even after the first copulation of a pair, the bond of the partners grows still stronger. Young pairs have less breeding success and higher divorce rates than older ones. Terns have a strong tendency to be monogamous, which has a positive effect on the number of offspring. After the death of one of the partners the surviving one is late in its breeding activities during the following season, or even skips one breeding season. The widowed individual sometimes forms a pair with a previously known partner. In pair formation either the ♂ or the ♀ can take the more active role. Both sexes are very similar in behaviour and the same applies for their amount of brooding activity. Under certain circumstances homosexual pairs can be formed. They function quite well, for instance in the brooding of eggs of another individual, which a single one is unable to accomplish. The strong tendency towards individual bonds and monogamy is considered to be an intraspecific coadaptation with regard to the parental care and the colony breeding habits of the species.

Resumen

Estudios sobre la vida conyugal, familiar y social del Charrán Ártico (*Sterna paradisaea* PONT.) con especial interés en el devenir a largo plazo de las relaciones interindividuales.

El proceso conducente a la formación de parejas en el charrán ártico requiere un tiempo relativamente largo, durante el cual van disminuyendo poco a poco componentes del comportamiento agresivo y también de apaciguamiento. Este proceso puede durar desde semanas hasta años, acompañado de una disminución paulatina de las ritualizadas figuras del cortejo, que al fin pueden desaparecer por completo. Incluso después de la primera cópula la unión conyugal sigue haciéndose más estrecha. Parejas en el primer año de su apareamiento tienen un índice de divorcio mayor que las más antiguas. Estas aves poseen una recia tendencia hacia la monogamia, la que produce un efecto positivo en el éxito de incubación y de crianza de la progenie. La muerte de uno de los cónyuges generalmente tiene el resultado, de que el ejemplar viudo, si es que logra pareja en la estación de nidificación siguiente, lo hace con retardo, o incluso deja pasar un año. A veces se une a un ejemplar soltero que ya conocía de antes. En el cortejo el papel más activo puede ser desempeñado por el ♂ como también por la ♀. Ambos sexos son muy semejantes en su comportamiento, su participación en la incubación es en término medio equivalente aproximadamente. En circunstancias especiales pueden formarse «parejas» de igual sexo, que en ciertos aspectos como ser el incubar de los huevos forman una unidad funcionante. Ejemplares sin pareja son incapaces de incubar. La fuerte adhesión entre los individuos como también la monogamia fueron interpretados como adaptaciones intraespecíficas con respecto a la neomelia como también a la modalidad de nidificar en colonias.

Inhalt

	Seite
1. Einleitung	75
2. Material und Methode	75
3. Ergebnisse	77
3.1 Partnerwerbung	77
3.2 Paarbildung	79
3.3 Verhalten verpaarter Tiere	82
3.4 Partnertreue	86
3.5 Brutverhalten	90
3.6 Kükenaufzucht	97
4. Diskussion	103
5. Danksagung	107

1. Einleitung

Das Verhalten der Seeschwalben, insbesondere deren Balz und Brutpflege, wurde an verschiedenen Arten einschließlich der Küstenseeschwalbe bereits mehrfach untersucht (DESSELBERGER 1929, TINBERGEN 1931, 1932, 1938, DIRCKSEN 1932, WACHS 1933, MARPLES 1934, SOUTHERN 1938, GOETHE 1939, BULLOUGH 1941, PALMER 1941, STEINBACHER 1941, AUSTIN 1947, VAN DEN ASSEM 1954, CULLEN 1956, 1060 a, b, RITTINGHAUS 1962, BUSSE 1975, NADLER 1976, BORDEL 1977, NEUBAUER 1978). Es wurde auch durch Fotografien (SPILLNER 1971) und Filme (RITTINGHAUS 1969 a, b, c, d, e, f, BUSSE in Vorber.) belegt.

In den meisten Fällen handelt es sich um Beobachtungen an Tieren, deren Identität nicht über längere Zeit bekannt war. Es ist schwierig, etwa die Balz oder den Kampf zweier Seeschwalben länger als einige Sekunden oder höchstens Minuten im Auge zu behalten, spätestens beim Auffliegen verschwindet das Paar in der Menge des Schwarmes. Eine weitere Schwierigkeit ist die Erkennung der Geschlechter. Trotzdem konnten obengenannte Autoren ein allgemeines Bild des Verhaltens mosaikartig zusammenstellen. Da die Einzeltiere nicht individuell unterschieden wurden, mußten zwangsläufig Erkenntnisse über langzeitiges Geschehen ausbleiben. Das bedeutet, daß manche Zusammenhänge, die in langfristiger ursächlicher Beziehung zueinander stehen, größtenteils bisher ungeklärt blieben.

Da es sich bei den Seeschwalben nicht um einen anonymen Verband handelt, wo jeder jedem mit gleichen Voraussetzungen gegenübersteht, sondern Einzeltiere einander persönlich kennen (DIRCKSEN 1932), und sich außerdem die Beziehungen zwischen den einzelnen Individuen wandeln, steht das momentan beobachtete Verhalten in engen Zusammenhang mit den Vorerfahrungen und den entstandenen Verbindungen der Individuen untereinander. Um diese Verhältnisse zu klären, war eine gut erkennbare Individualkennzeichnung erforderlich, die die Verfolgung von Einzelschicksalen über mehrere Jahre hinweg ermöglicht.

Es fehlt zwar nicht an Untersuchungen, die beispielsweise Brutplatztreue (AUSTIN 1949, DROST 1953, GROSSKOPF 1957, COULSON et al. 1976) und auch die Partnertreue über Jahre verfolgen; aber sie berücksichtigen im allgemeinen nicht das übrige Verhalten im Werdegang der Beziehungen zwischen den Individuen, eine Lücke, die wir im vorliegenden Beitrag versuchen zu schließen.

2. Material und Methode

Die Untersuchungen wurden in sieben aufeinanderfolgenden Brutzeiten (1971 bis 1977) auf der Hallig Norderoog (54° 32' N; 8° 30' E), einer Insel innerhalb der Gezeitenzone des Nordfriesischen Wattenmeeres, durchgeführt. Aus der dort brütenden Kolonie von etwa 1000 Paaren von Küstenseeschwalben (*Sterna paradisaea*) und auch einiger Flußseeschwalben (*Sterna hirundo*) wurden etwa 50 Exemplare mit Celluloid-Farbringen beringt und zwar zusätzlich zu einem Aluminiumring der »Vogelwarte Helgoland«. Sowie die Vögel brüteten, und sie von den Nestern gefangen werden konnten, wurde zusätzlich ihr Gefieder farbgekennzeichnet. Hierzu dienten alkohollösliche Farben der Firma Ciba Geigy. Auch von einer fernbedienten Gefieder-Markierspritze konnte Gebrauch gemacht werden (BUSSE im Druck). Da die zwei Hütten, als einzige Behausung auf der etwa 8 ha großen Hallig, mitten in der Kolo-

nie lagen, konnten die meisten Beobachtungen von hier aus gemacht werden. Trotzdem wurden auch von Beobachtungszelten in Iglu-Form, die dem Wind geringen Widerstand leisten, Gebrauch gemacht. In diesen, ursprünglich als Kinder-Spielzelte bestimmten Verstecken von 1,20 x 1,20 m Grundfläche konnte man, ohne herauszukommen die Seeschwalbenkolonie durchwandern, indem man das Zelt auf den Schultern etwas hochstemmte und Stück für Stück weiterschob, was die Vögel kaum beunruhigte.

Beobachtet wurde mit bloßem Auge, mit einem Feldstecher und mit einem Fernrohr. Ergänzend wurde fotografiert und gefilmt. Die Beobachtungsprotokolle wurden auf Kassettenrecorder gesprochen und danach in ein Register übertragen, wo jedes Seeschwalbenpaar, beziehungsweise jede Familie ihr eigenes »Familienbuch« bekam, das aus zusammengehefteten Karteikarten bestand. So konnten die Daten über jedes Individuum allmählich zusammengestellt werden; das Geschlecht wurde beispielsweise erst nach der Beobachtung einer Kopula eingetragen (davon ausgehend, daß das ♂ dabei oben und das ♀ unten ist). Dieses ergab sich manchmal erst nach Jahren. Besonders häufig wiederkehrende Verhaltensweisen, wie die Brutablösung und die Kükenfütterung wurden auf einem Übersichtsblatt eingetragen. Die Brutablösungsaktivität wurde später zwecks Erstellung von Aktogrammen mit einer eigens konstruierten elektronischen Apparatur registriert, die an anderer Stelle beschrieben wird (BUSSE im Druck).

Statistische Prüfverfahren wurden, sofern erforderlich, nach dem Chiquadrat-Test vorgenommen. Da jedoch in vielen Fällen die Ereignishäufigkeiten des Verhaltens deutlich unterscheidbar waren, konnte meistens auf weitere statistische Prüfung verzichtet werden und zwar: 1. Bei offensichtlicher Signifikanz (Beispiel: Wenn man von einem Individuum wochenlang zimal täglich angegriffen wurde, vom anderen nur selten oder garnicht, so ist der Unterschied ohne statistische Nachrechnung erwiesen). 2. Bei Ausbleiben des Alternativereignisses (Beispiel: zeigten ♂ eine Verhaltensweise mindestens 4mal, ♀ dagegen überhaupt nicht, so ist der Unterschied nach dem Chiquadrat-Test auf dem 5%-Niveau abgesichert). In allen diesen Fällen wurde auf rechnerische Auswertung verzichtet. Die im Text aufgenommenen Feststellungen haben demnach eine Mindestabsicherung mit 5% Irrtumswahrscheinlichkeit, wo jedoch nicht abgesicherte Einzelfälle wiedergegeben werden, sind sie als solche gekennzeichnet.

Um sicherzustellen, daß irgendwelche Verhaltensweisen überhaupt reale Bedeutung haben und nicht auf Verhaltens- oder Beobachtungsirrläufem beruhen, mußten sie ebenfalls wenigstens 4mal registriert worden sein, um erwähnenswert zu erscheinen. Wenn dennoch geringere Häufigkeiten angegeben werden, so ist ihre Anzahl vermerkt.

Schließlich sind langfristige Verhaltensabläufe beziehungsweise Einzelschicksale, sofern sie für das Verständnis des Sozialgeschehens von Bedeutung erschienen, exemplarisch dargestellt.

Von einigen Kritikern wird ein Fehlen an zahlenmäßigen Daten und statistischen Erhebungen bemängelt, was für Laboruntersuchungen ein gerechtfertigter Standpunkt sein mag. In diesen Felduntersuchungen gibt es jedoch viele Gründe, die gegen eine rechnerische Bearbeitung der Daten sprechen als da sind: 1. Es ist schwer, die Stichprobengröße, die einer Berechnung zugrunde liegen müßte abzuschätzen. Sie kann je nach Fragestellung und Methode theoretisch auf die ganze Kolonie von etwa 2000 Tieren zurückgeführt werden, oder auf die etwa 50 markierten Altvögel zuzüglich des kleinen Rests der überlebenden in die Adultphase eintretenden beringten Küken, abzüglich der verstorbenen Altvögel, alles sehr veränderliche unsichere Werte. In der Praxis kann man davon aber nur den in der jeweiligen Verhaltensweise überschaubaren Teil der jeweiligen Stichprobe heranziehen. 2. Bei nicht genau abzuschätzender Stichprobengröße lohnt es sich nicht, aus den Protokollen alle Einzelbeobachtungen herauszuzählen. Anders bei bekannter Stichprobengröße, was manchmal auch im Freiland möglich ist (vgl. Tab 1 und BUSSE et al. 1977, BUSSE 1977 a) b). 3. Es gibt selbst bei individuell erfaßten Tieren Verhaltensweisen, die sich fernab vom Beobachtungsort abspielen, was eine erhebliche Dunkelziffer darstellt. 4. Der rechnerische Aufwand würde sich nicht rechtfertigen, er würde eher eine nicht vorhandene quantitative Genauigkeit vortäuschen. 5. Aus obigem wird oft mit qualitativen Angaben Vorliebe genommen, und manche quantitative Daten nur als Abschätzung betrachtet.

Ein Teil der Beobachtungen konnte durch Bild und Ton ergänzt oder belegt werden. Als Filmkamera wurde eine Beaulieu R 16 mit zwei »Zoom«-Objektiven verwendet (Schneider Kreuznach, Brennweiten 16 bis 60 mm und 80 bis 240 mm). Dazu wurde der Ton synchron, pilottongesteuert mit dem Uher 4200 Report-Stereo-Tonbandgerät aufgenommen. Da es am Untersuchungsort kein elektrisches Versorgungsnetz gibt, dienten als Energiequelle zwei Autobatterien zu 12 V; 44 Ah teils auf dem Festland aufgeladen, teils an Ort und Stelle durch einen Windgenerator (Wechselstrom-Fahrraddynamo mit 38 cm Propeller). Zusätzlich mußte ein Transformator verwendet werden (mehrere Abgriffe in der Sekundärwicklung), ein Gleichrichter und ein Ladewiderstand nebst Strommeßgerät.

3. Ergebnisse

3.1 Partnerwerbung

TINBERGEN (1931) beschrieb bei der Flußseeschwalbe (*Sterna hirundo*) im zeitigen Frühjahr zwei Verhaltensphasen, und zwar die soziale Phase und die sexuelle Phase, zwischen denen die Tiere hin- und herpendeln. Bei der 1. handelt es sich vor allem um das Fliegen im Schwarmverband und das gemeinsame Rasten im Watt; bei der 2. um die weitgehend individuell ausgerichtete Balz, bei der sich die Paare bilden, und sich (vor allem bei der Landkontakt-Aufnahme) ein neuer Gleichgewichtszustand zwischen Schwarmverhalten und Revieransprüchen herausbildet. Ähnlich verhält sich auch die Küstenseeschwalbe (CULLEN 1956).

Im Frühjahr sieht man die im Watt rastenden Vögel auf relativ geringe Entfernung nebeneinandersitzen. Plötzlich sieht man jedoch, daß zwei von ihnen sich aufeinander zu bewegen oder umeinander tippeln, dabei die Hälse recken und die Flügelbuge abspreizen. Stehen sie sich gegenüber, richten sie ihren Kopf steil auf, tippeln sie umeinander oder nebeneinander her, so halten sie ihn schief, so daß immer die schwarze Kopfplatte voneinander abgewandt wird. Dieses Verhalten wurde bereits insofern gedeutet, als es zwischen Furcht und Anziehung motiviert sei und partnerbeschichtigende Funktionen habe (vgl. CULLEN 1956, BUSSE 1975), was durch Ausschalten der Aggression die Partnerannäherung ermöglicht. Die Körperhaltungen sind dabei sehr extrem, auch bezüglich des Abspreizens der Flügelbuge, das als Ausdruck ambivalenter Motivation zwischen Flucht- und Angriffsbereitschaft angesehen wurde (CULLEN op. cit.). Es ist offensichtlich, daß die Vögel in dieser Phase der Balz zwar das Bestreben haben, einander zu nähern, aber auch erhebliche Scheu voneinander zeigen. Jeder kleinste Schreck, daß einer etwa zu schnell näherkommt oder ein Stolpern beim Tippeln hat eine Steigerung der eingenommenen Haltung zur Folge (vgl. CULLEN op. cit.). Außerdem sind die Tiere jederzeit bereit aufzufliegen, was die Beobachtung erheblich erschwert. Unsere Protokollfragmente sind daher in dieser Verhaltensphase meist nur sehr kurz. Hier handelt es sich nach unseren Aufzeichnungen um neugebildete oder gar um potentielle Paare, bestehend aus Exemplaren, die in die sexuelle Verhaltensphase eintreten, sich dann aber bald wieder wie der Rest des Schwarmes verhalten. Immer wieder, wenn sie erneut Interesse aneinander zeigen, bekunden sie ihre gleichzei-

tige Scheu durch die Kopfhoch- beziehungsweise Kopfschiefhaltung in extremer Form. Die altverpaarten bekannten Seeschwalben haben wir in dieser extremen Situation nie gesehen.

Die Balz kann aber in gleicher Form auch in der Luft weitergehen und wurde von CULLEN (1960a) eindrucksvoll beschrieben.

Wenn das Koloniegesehen sich nach der ersten Landkontaktaufnahme mehr und mehr vom Watt auf das Halligland verlagert, während die altverpaarten Seeschwalben ihre Reviere einnehmen (etwa 70% sind Altbrüter, vgl. BUSSE 1975), folgen ihnen die unverpaarten. Sie fliegen dabei manchmal mit einem Fisch im Schnabel oft die Gegend im Bereich ihres Geburtsnestes längs der Küstenlinie auf und ab, und lassen den Territorialruf verlauten. Hier zeigt sich dann, wenn sie neben anderen Artgenossen einfallen wieder das gleiche Balzspiel wie im Watt, aber sie können auch von den Revierinhabern durch Nickdrohen (BUSSE op. cit.), bei dem im Gegensatz zum Kopfhoch dem Gegner die schwarze Kopfplatte gezeigt wird, verjagt, oder schlicht und offen angegriffen werden.

Nach einigen Tagen erfolgloser Partnerwerbung verschwindet so ein unverpaartes Tier meistens wieder für einige wenige Tage, um danach erneut in Erscheinung zu treten, so verhielten sich jedenfalls unsere als Küken gekennzeichneten Seeschwalben, bei denen ferner auffiel, daß sie die ersten Male, da sie zu beobachten waren, ohne Fisch im Schnabel balzten. Bei den darauf folgenden Streifflügen in der 2. oder 3. Woche ihrer Anwesenheit häufte sich das Beutetragen.

Bei diesen Balzspielen konnte festgestellt werden, daß es sich nicht immer um ♂ und ♀ handeln muß, die umeinander hertippeln; es ist anzunehmen, daß sie ihr Geschlecht nicht sofort erkennen oder zumindest, daß auch von gleichgeschlechtlichen Partnern Reize ausgehen können, die zu einer balzähnlichen Handlung führen. So konnten wir ebenso wie CULLEN (1956) ♂ beobachten, die sich wie ♀ verhielten und ein anderes ♂ um einen Fisch anbettelten, den sie dann weghaschten und anschließend einem wirklichen ♀ anboten. Dieses Verhalten kann einen Rückfall der ♂ in kindliches Betteln sein, das beim ♀ sowieso erhalten bleibt. In ähnlicher Weise betteln Küken und seltener auch vorjährige unausgefärbte Seeschwalben manchen vollausgefärbten Junggesellen Fische ab, ohne an der übrigen Balz teilzunehmen. Die gekennzeichneten altverpaarten ♂ konnten nur sehr selten bettelnderweise beobachtet werden, höchstens andeutungsweise bei der Brutablösung. Oft geraten balzende Exemplare an bereits brütende Artgenossen; meistens werden sie von ihnen verjagt. Manchmal regt die Beute die Brütenden zwar zum Betteln an, wenn der andere mit dem Fisch nahe genug herankommt, wird er ihm entrissen, und der Gebende wird wie jeder andere Eindringling verjagt. Die auf dem Neste bettelnden waren sofern bekannt immer ♀.

Obgleich der Fisanbietende das ♂ ist, kann die Werbung auch vom ♀ ausgehen. Der werbende Teil bringt sich, gleichgültig welchen Geschlechtes er ist, immer wieder dem Umworbenen in Erscheinung, der gerade um einen anderen bemüht sein kann. Es können manchmal in kurzen Abständen verschiedene Individuen umworben werden. Die Polarisierung auf ein bestimmtes ist in dieser Phase der

Partnerwerbung oft noch nicht deutlich. Vor allem bei Spätankommern in der Kolonie fällt auf, daß sie nacheinander verschiedene Artgenossen anbalzen. Diese spezielle Situation der spät ankommenden ist wahrscheinlich mit einer Reizschwelenherabsetzung durch Nichtbefriedigung verbunden, sodaß sie es mit jedem versuchen. Die Regel der Beobachtung zeigte jedoch, daß meistens ein bestimmtes Individuum bevorzugt wird, selbst wenn es seinerseits tage- oder wochenlang kein Interesse am anderen zeigt.

Die Partnerwerbungsphase dauert solange an, wie zumindest einer der Partner kein deutliches oder ausschließliches Interesse am anderen zeigt.

3.2 Paarbildung

Die Phase der Paarbildung zeichnet sich dadurch aus, daß das Verhalten der beiden Partner beginnt, sich jeweils ausschließlicher werdend auf den anderen auszurichten. Die Tiere werden oft – gleichgültig an welchem Ort – gleichzeitig getroffen. Ein weiterer Ausdruck der Bevorzugung ist die Verringerung der Individualdistanz, welches wiederholte Fütterungen des ♀ ermöglicht. Wenn man beobachtet, daß einige Male eine Fischübergabe von einem ♂ an dasselbe ♀ stattgefunden hat, kann man mit hoher Wahrscheinlichkeit annehmen, daß aus beiden ein Paar wird. Während anfangs der Zeitpunkt vom Anbieten des Fisches bis zur Annahme seitens des ♀ sehr lange dauern kann und mit viel Kopfhoch, Beugehaltung und Umeinandertippeln, Wiederauffliegen und auch einigen aggressiven Komponenten einhergeht, verkürzt sich die Zeit zwischen Anbieten und Annahme bei den Fütterungswiederholungen immer mehr. Anfangs vergehen dabei manchmal Viertelstunden oder mehr, nach denen der Anbietende den Fisch des öfteren, anstatt zu verfüttern, selbst auffrißt. Wenn es dann bei noch nicht fest verpaarten Tieren zu einer Übergabe kommt, ist es wiederholt nur ein Weghaschen des Fisches durch das ♀, das anschließend flieht. Bei manchen Gelegenheiten ist es aber auch so, daß das ♂ den Fisch zwar anbietet, ihn trotzdem, sobald das ♀ ihn ergreift, doch nicht abgeben will, und es fängt ein gegenseitiges Zerrn an der Beute an, wonach sie dennoch in der Regel zum ♀ übergeht, obgleich letzteres meistens schwächer ist. Nach solchen ersten Fütterungen ist die Kopfhochhaltung der Vögel sehr ausgeprägt, selbst bei denen, die bereits einen deutlichen Vorzug füreinander haben.

Während die Fütterungs-Wiederholungen allmählich immer schneller und reibungsloser vor sich gehen, fällt auf, daß die Partner immer weniger ausgeprägte Balzstellungen einnehmen und manchmal sogar wegfallen lassen. RITTINGHAUS (1965) zitiert von NADLER (1976) wies auf das Nachlassen ausgeprägter Balzstellungen bei der Zwergseeschwalbe (*Sterna albifrons*) hin. Diese Veränderung dauert mehrere Tage bis Wochen. Dabei wird das ♂ zwischendurch oft nestmuldenscharren und dabei locken; ein Verhalten, das manchmal am Anfang auf mehr oder weniger neutralem Gebiet im Watt ausgeführt werden kann, aber meistens erst richtig beginnt, wenn sich die gesamte Aktivität mehr auf etwas höher gelegenes Sandgebiet oder das grabbewachsene Land der Brutkolonie verlagert hat. Beim

Muldenscharren des ♂ steht das ♀ normalerweise nur dabei. Es ist aber nicht unbedingt notwendig, daß das ♀ in der Nähe ist, ja es ist nicht einmal erforderlich, daß die muldenscharrenden und lockenden ♂ überhaupt ein ♀ haben. Wir konnten es ausnahmsweise (mit Sicherheit belegt in 2 Fällen) an Vögeln, die nicht verpaart waren, feststellen. Es waren fremdaufgezogene zwischenartlich ausgetauschte Küstenseeschwalben, die wahrscheinlich wegen ihrer Fehlprägung keinen Partner gefunden hatten (BUSSE & FRANCK, im Druck). Sie führten das gesamte Repertoire im Alleingang aus, einschließlich der entsprechenden Lautäußerung, die als Lockton gilt (vgl. Sonagramme BUSSE 1975, 1977).

Wenngleich manches vermeindliche Paar, bei dem das ♂ intensiv scharrte und lockte, und das ♀ dicht daneben stand, am nächsten Tage wieder zerfiel (3-4 Fälle unter einigen zig), beinhaltete das gemeinsame Muldenscharren allgemein eine stärkere Festlegung auf den Partner als das bloße gelegentliche Umeinanderstipeln und Fischenbieten im Watt, das in kurzen Abständen mit verschiedenen ausgeführt werden kann (vgl. 3.1).

Ähnlich wie bei der Partnerwerbung kann der aktive Anteil der Geschlechter beim Paarbildungsvorgang sehr verschieden sein. In einem kann das ♀ sich ziemlich passiv verhalten oder gar immer noch Flucht tendenz haben; es braucht auch nicht unbedingt zu betteln, damit das ♂ daran interessiert bleibt und weiter nachfliegt oder nachläuft, aber meistens bettelt es schließlich doch. In anderen Fällen kann es auch geschehen, daß die Paarbildung das Ergebnis eines ständigen Folgens und Bettelns seitens des ♀ ist, ohne daß das ♂ viel Aktivität dabei zeigt. Es brauchen auch nicht unbedingt Fütterungen voranzugehen (vgl. »Orangeschwänchen« 3.4; 8. Absatz).

Eng mit der Paarbildung zweier Partner geht die Revierfestlegung einher. Die bevorzugten Aufenthaltsorte der Gatten sind anfangs verschieden. Sie gleichen sich nach und nach, wenn auch nicht ganz, einander an, sodaß eine Art gemeinsames Revier entsteht, das gegen die Nachbarn durchgesetzt und dann weitgehend von ihnen respektiert wird. Die Reviere der Paare sind stabiler als die der Jungesellen, die es während ihrer Abwesenheitszeiten immer wieder verlieren und neu erobern müssen. Bei jungen Individuen konnte eine auffällige Beziehung und Bevorzugung zu ihrem Neststandort festgestellt werden, als sie in geschlechtsreifem Zustand wieder in ihre Brutkolonie zurückkehrten. Dieses deckt sich mit der Aussage, die DROST & SCHILLING (1940) für die Silbermöwe machten.

Das gemeinsame Revier kann sowohl im ursprünglichen Bereich des ♂ als auch des ♀ gegründet werden. So nimmt es nicht Wunder, wenn ein seit Tagen beobachtetes Tier sich plötzlich der Kontrolle entzieht, und schließlich an ganz anderem Orte mit dem neuen Gatten, den es inzwischen fand, angetroffen wird. Die Reviere können auf sehr verschiedene Weise zustandekommen, was auf folgende Umstände zurückgeführt werden kann: 1. Daß sowohl das ♂ als auch das ♀ das nachfolgende also auch revierverändernde Individuum sein kann. 2. Daß das Revier in Balz-, Nest- und andere Reviere aufgliedert sein kann, die nicht immer räumlich zusam-

menhängen. 3. Daß in der Brutkolonie eine relativ hohe Brutdichte herrscht, bei der ein gegenseitiges Gleichgewichtssystem zwischen gegenseitiger Verdrängung und Duldung der Nachbarn besteht, was ebenfalls einen Standortwechsel verursachen kann.

So individuell unterschiedlich wie das Zustandekommen der Reviere ist auch die Entstehungsgeschichte eines jeden werdenden Paares. Ein Grund dafür dürfte sein, daß sowohl dem einen als auch dem anderen Geschlecht die aktivere paarungswilligere oder die passivere zurückhaltendere Rolle zukommen kann. Möglicherweise ist es ebenfalls auf diese Unterschiedlichkeit zurückzuführen, daß sich die Paarbildung bei einigen Verbindungen innerhalb von Tagen oder Wochen vollzieht, während sie bei anderen viel Zeit beansprucht, wenn beide Partner nicht sehr aktiv sind. Nach unseren Verhaltensprotokollen kann es sich dabei sogar um einige Jahre handeln. Im Normalfall bildet sich ein Paar innerhalb einer Saison und kann – wenngleich etwas später als die Anderen – erfolgreich miteinander brüten. Obgleich die Festigung der Paarbildung (vgl. 3.3; 1. Absatz) noch nach der Kopula und Eiablage fortschreitet, kann man Partner, die bereits kopuliert haben als relativ gefestigte Paare betrachten. Vergewaltigungen seitens der ♂ scheinen weitgehend ausgeschlossen zu sein. Verführungen seitens kopulationsauffordernder ♀ ohne ein gewisses Maß an Partnerbindung sind selten. Dennoch beobachtete RITTINGHAUS (pers. Mitt.) ein Flußseeschwalben-♀ das vorbeifliegende Artgenossen in Kopulationsaufforderung anbettelte und nacheinander von verschiedenen ♂ befriedigt wurde, ohne jedoch eine Paarbindung einzugehen oder Eier zu legen. Andererseits beschreibt CULLEN (1956) einen Versuch bei dem eine von ihm ausgelegte tote Küstenseeschwalbe von einem ♂ mit Kopulationsversuchen bedacht wurde. Bei lebenden beobachtete er ebenso wie wir, daß hin und wieder ♂, die sich nicht an das ♀ heranwagen, am Boden Kopulationsbewegungen ausführen, die von Spermaabgabe begleitet sein können.

Es konnte nicht nachgewiesen werden, ob die Kopula zur Paarfestigung beiträgt, wohl aber, daß sie normalerweise nur bei einigermaßen fest verpaarten Tieren möglich ist, denn erst in diesem Zustand sind die auf Trennung und Individualabgrenzung ausgerichteten Verhaltensschranken soweit abgebaut, daß es zu diesem Schritt kommen kann. Dennoch können diese Schranken durch besondere, wie die oben erwähnten, Umstände mit Reizschwellenherabsetzung oder Aggressionsausschaltung durchbrochen werden. Daraus kann man schließen, daß die Kopulationsappetenz unabhängig von der Partnerbindung bestehen kann, daß sie jedoch von letzterer, also durch ein weitgehend komplizierteres und individuell ausgerichtetes soziales Zusammenspiel zwischen den Partnern unter Kontrolle gehalten und gesteuert wird.

Ferner besteht auch eine gewisse zeitliche Trennung zwischen dem Fütterungs- und dem Kopulationstrieb. Obgleich es dem ♂ sicherlich unmittelbar nach dem es das ♀ fütterte, ein Leichtes wäre es zu besteigen, geschieht dies im Allgemeinen nicht. Fütterung und Kopula dürften, wenn überhaupt, nur sehr schwach miteinander gekoppelt sein (vgl. BUSSE 1975). Die Rolle der Fütterung gehört viel-

mehr in den Funktionsbereich der Paarbildung und nicht der Kopula, ganz anders als es bei manchen Spinnen und Fliegen der Familie *Empididae* der Fall ist, bei denen die Beuteübergabe direkt den Weg zur Kopulation ermöglicht.

Da überall gefüttert werden kann, ist die Menge der verfütterten Fische schwer zu quantifizieren, das ♀ erhält aber wahrscheinlich nur einen relativ kleinen Anteil ihres Gesamtfutterbedarfes von ihrem ♂.

3.3 Verhalten verpaarter Tiere

Es ist schwer zu entscheiden, woran man die Enge der Bindung zweier Partner messen soll. Ihre räumliche und zeitanteilmäßige Nähe zueinander hat nur einen begrenzten Aussagewert, der langzeitliche Wandel der Beziehungen läßt jedoch einige weitere Zusammenhänge nachweisen: Einer ist das weitere Nachlassen ausgeprägter Balzhandlungen mit beschwichtigender Funktion und ambivalenter Motivation (vgl. 3.1 und 3.2). Hinzu kommt die Tatsache, daß ältere Paarverhältnisse schwerer zerfallen als neuere (Tab. 1). All das kann als allmählicher Anstieg des gegenseitigen »Vertrauens« gedeutet werden. Uns altbekannte Paare verhielten sich, wenn sie im Frühjahr erneut im Brutgebiet eintrafen von vornherein wie altverpaarte Tiere. Der Paarbildungsvorgang braucht sich ebenso wie es bei anderen Charadriiformen bekannt ist, nicht alljährlich zu wiederholen. Altverpaarte Seeschwalben sitzen am Anfang der Brutsaison oft und stundenlang in einigen Dezimetern bis Metern Entfernung voneinander an ihrem Balzplatz. Ab und zu wird das ♀ gefüttert.

Anfangs nahm ich an, daß bei alten Paaren weniger gefüttert wird, das liegt aber wahrscheinlich daran, daß in diesen Fällen die Fütterungen öfter der Beobachtung entgingen, weil sie unauffällig und schnell vonstatten gehen, während sie bei werdenden oder neuen Paaren durch ihre Dauer und Umständlichkeit die Beobachtung auf sich lenkten. Um Verfälschungen auszuschließen, soll daher von einem statistischen Vergleich abgesehen werden. Man kann aber trotzdem annehmen, daß die Fütterungshäufigkeit größenordnungsmäßig ähnlich bleibt und in keiner Weise mit der drastischen Abnahme der auffälligen Balzstellungen zu vergleichen ist.

Ein weiteres Verhalten, das bestehen bleibt und sich jährlich in gleicher Weise wiederholt ist das Nestmuldenscharren und das Zunestelocken des ♂. Das ♀ fängt mit dem Scharren meistens erst nach der Kopula an, am intensivsten vor und nach der Ablage des ersten Geleges. Während dieser Phase wird das Scharren sehr oft vom Aufraffen von Nistmaterial begleitet. Manchmal scharren Partner an verschiedenen Orten, oder dicht nebeneinander an verschiedenen Nestmulden.

Festverpaarte Tiere haben längere Rastzeiten im Revier als noch nicht festverpaarte. Zwischendurch kommt es dann vor, daß etwa das ♀ anfängt zu betteln, und das ♂ um das ♀ umhertippelt, bis es zur Kopula kommt. CULLEN (1956) beschreibt vor der Kopula eine vorkopulatorische Haltung des ♂, wobei es sich nicht so stark in die Höhe streckt wie bei dem Kopfhoch- oder dem Kopfschiefehalten, dabei wird nur der Hals senkrecht gehalten und ein wenig verdickt, wobei der Kopf waagrecht bleibt. Die Kopula scheint aber immer, obgleich die Vögel altverpaart sind,

eine Unterschreitung der Individualdistanz zu sein, daher tritt die Kopfhochhaltung mit ihrer beschwichtigenden Funktion während der kopulationsbereiten Zeit erneut auf, wenngleich sie bisweilen nur angedeutet wird oder mit der vorkopulatorischen Haltung des ♂ verwechselt werden kann. Nach der Kopula zeigen beide Partner erneut eine ausgeprägte Kopfhochhaltung, obgleich sie sie ansonsten – auch bei der Fütterung – aufgegeben hatten. Während die Kopulationsappetenz des ♂ öfters von der Kopfhochhaltung begleitet wird, so zeigt das ♀ in fortgeschrittener Phase nur noch das Betteln. Wenn die Partner in ihrem gegenseitigen Verlangen nicht voll aufeinander abgestimmt sind, so ist die Kopula praktisch ausgeschlossen. Auch bei festverpaarten Seeschwalben konnten gewaltsame Kopulationen nicht beobachtet werden. Wenn sich die Gatten aber in der Kopulationsbereiten Phase befinden, die einige Tage dauert, dann wiederholen sie diese ein bis mehrmals am Tage, wobei es nicht bei jedem Versuch zur Samenübertragung kommt. Dieses Verhalten dürfte bei in der Saison verpaarten wie auch bei mehrjährigen Partnern gleich sein. Während der kopulationsbereiten Zeit und auch in der Zeit bis zur Eiablage wird das ♀ vom ♂ gefüttert. Im Revier konnten bis 6 Fütterungen am Tage beobachtet werden, hinzu kommt die Dunkelziffer der unbeobachteten Fütterungen im Revier und vor allem draußen im Watt.

So wie Junge bei der Erlangung der Geschlechtsreife einen gewissen Vorzug für ihr Geburtsrevier haben (vgl. 3.2; 3. Absatz) gilt in wesentlich stärkerem Maße, daß Altverpaarte ihr Nest vorzugsweise nahe dem vorjährigen errichten. Die genaue Nestlage variiert von Jahr zu Jahr von der Benutzung derselben Mulde, bis zum Abstand von wenigen Metern. In einigen Fällen in denen die Nester einer Saison Schritt für Schritt an einen gänzlich anderen Ort gebracht wurden, konnte eine künstlich herbeigeführte Gewöhnung und Bindung für das folgende Jahr an den neuen Standort herbeigeführt werden (2 Fälle).

Die örtliche Umgewöhnbarkeit ist eine wichtige Voraussetzung dafür, daß auch Partner mit ursprünglich entfernten Revieren sich in Bezug auf den Standort aufeinander einstellen können, das war bei Wiederverpaarungen von Witwer besonders deutlich. Für die Revierwahl kann sowohl das ♂ als auch das ♀ den Ausschlag geben (vgl. 3.2; 6. Absatz). Über die genaue Lage des Neststandortes entscheidet letztlich das ♀, und zwar durch die Ablage des ersten Eies. Es kann in einer der Mulden, die das ♂ scharfte, zu liegen kommen, es wird aber auch manchmal auf unvorbereitetem Boden abgelegt. Bei der Standortentscheidung spielen mehrere Faktoren mit: 1. Das ♀ hat eine Vorliebe für einen Platz, der nicht immer genau mit dem des ♂ zusammenfallen muß. 2. Die Nachbarn üben auf eine Entfernung von mehreren Dezimetern bis Metern einen gewissen Verdrängungseffekt aus, so daß es eine Rolle spielt, ob die Nachbarn gerade während der Eiablage anwesend sind oder nicht. 3. Die Höchststände der derzeitigen Hochwasser treiben die Tiere gegen das Land. Es deutet einiges darauf hin, daß die ♀ ihre Eier ungern auf von den letzten Fluten befeuchteten Flächen ablegen. 4. Der Zufall ist auch nicht auszuschließen, insofern als das erste Ei manchmal da liegt, wo das Legen das ♀ überkommt. Manches Ei wird in ein fremdes oder sogar artfremdes Nest gelegt. Dies

gilt auch für Fluß- und Rosenseeschwalben (*Sterna dougalli*, vgl. HAYS 1975). Auf Norderoog legten einige Küstenseeschwalben in Nestern von der Brandseeschwalbe (*Sterna sandvicensis*) oder des Austernfischers (*Haematopus ostralegus*) ab, was anschließende Auseinandersetzung zur Folge hatten.

Während der Grund für manche Gelegestandortwahlen ersichtlich war, war er für andere unerklärlich. So beispielsweise, als das ♀ »Orangerückenbrust« im Jahr 1974 in 15 m Entfernung von dem üblichen Neststandort ablegte, zu welchem es in den folgenden Jahren zurückkehrte. Nach einem Hochwasser-Verlust liegt das Nestgelege meistens etwas weiter landeinwärts und somit höher.

Das ♂ folgt dem ♀ zum Gelege, welches in 2 bis 5 Tagen mit 2 oder manchmal 3 Eiern vollständig ist.

Trotz Nachlassens aller ausgeprägten Balzstellungen mit beschwichtigender und aggressiver Funktion lassen diese sich, außer bei der Kopula, auch künstlich bei besonderen Erregungszuständen wieder hervorrufen:

So lieferte das Paar »Orange«, als ein Spiegel in unmittelbarer Nähe des Nestes aufgestellt wurde, einen erbitterten Kampf gegen das eigene Spiegelbild, wobei das ♂ im Durcheinander des Gefechts auch seinem ♀ einige Schnabelhiebe auf den Kopf gab. Selbst nach Entfernen des Spiegels begegneten sich die Partner über mehrere Male mit der Kopfhochhaltung, die sie ansonsten kaum mehr gezeigt hatten.

Bei vielen Situationen mit Kopfhochhaltung alter Paare konnte festgestellt werden, daß sie entweder nach außen gerichtet, oder durch äußere Einflüsse bewirkt wurden. Auch das Nickdrohen gilt im allgemeinen Eindringlingen oder Revirnachbarn, aber gegenüber letzteren tritt ebenfalls eine Gewöhnung und ein Nachlassen dieser Drohgebärde ein. Etablierte Nachbarn kämpfen kaum noch. Sie dulden einander, solange sie sich in den gewohnten Abständen aufhalten. Fremde werden bei weit größerer Entfernung attackiert.

In unmittelbarer Nähe des Nestes wird normalerweise nur der Partner geduldet (später auch die Küken). Eine experimentelle tatsächliche Annäherung zweier Nachbarn (Abb. 1) oder auch eine vorgetäuschte Annäherung durch den obengenannten Spiegelversuch kann Kämpfe höchster Intensität bewirken, wobei der Sichtkontakt ausschlaggebend ist. Wird er unterbrochen, so wird der Kampf beendet (Abb. 2).

Abb. 1 Auseinandersetzung zwischen einer Küstenseeschwalbe (»Schläfenweißstern«) und einer Flußseeschwalbe (♀ »Gelbkragen-F«) bei künstlicher Annäherung der Nestreviere. Die Nestmulden wurden Schritt für Schritt an ein sichttrennendes Brett herangerückt und dann das Brett vom Versteck aus weggezogen (vgl. BUSSE et al. 1977). Dieses ist eine direkte und wenig ritualisierte Form des Kampfes: a) Schnabelfassen; b) Zerren; c) Schnabelschnappen, hierbei wird das Zuschlagen des Gegners durch schnelles seitliches Kopfschütteln erschwert, so daß beide in schnellem Wechsel wiederholt ins Leere schnappen, bis einer den Schnabel des Gegners faßt. – Aufnahmen KARIN BUSSE.

Fig. 1 Fight between an arctic tern and a common tern. The nests were artificially brought together to both sides of the board that was removed afterwards by a string from a hide (see BUSSE et al. 1977). This is a direct and less ritualized way of fighting. a) beak sizing; b) pulling; c) beak pecking, here the birds try to avoid to be grasped by shaking their heads quickly so that they repeatedly fail to size each other's beak till one of them gets hold of it. – Photographs KARIN BUSSE.

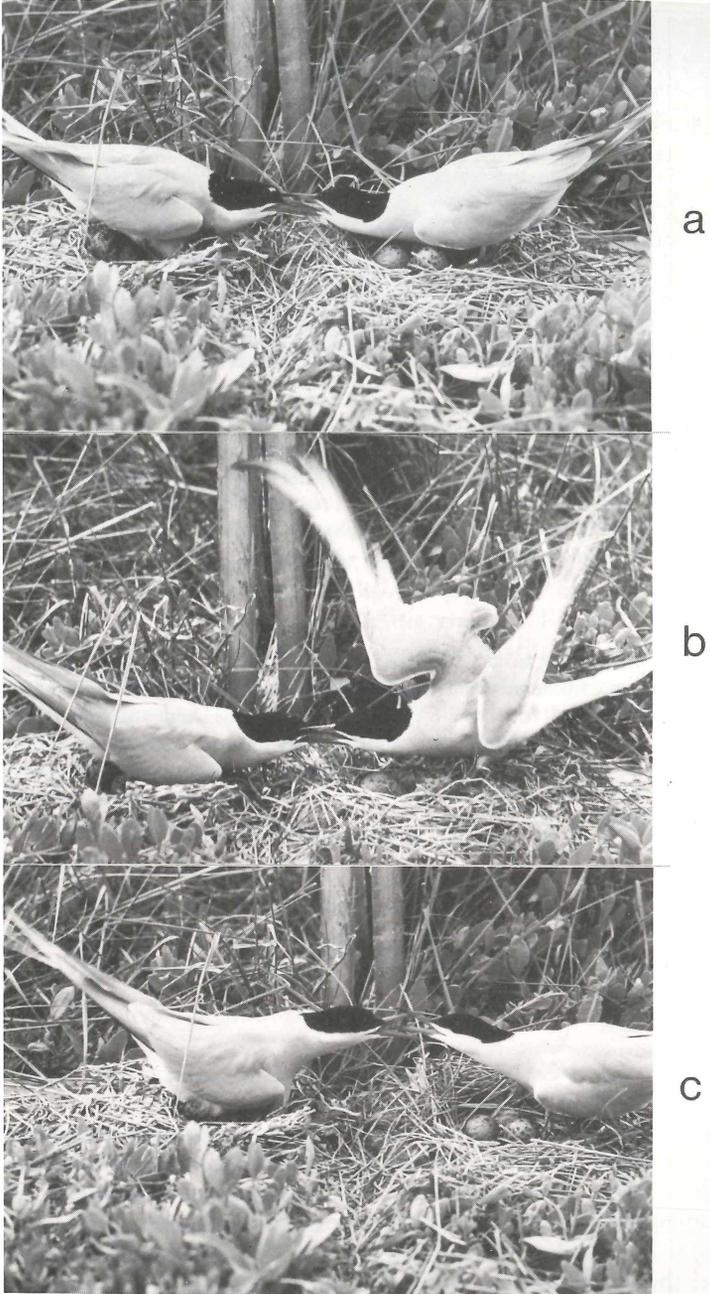




Abb. 2 Bei Wiedereinsetzen des Brettes wird der Kampf sofort beendet. Auch die nach einigen Tagen geschlüpften Küken werden normal gefüttert. Hier füttert der Partner von »Schläfenweißstern« (Geschlecht unbekannt) das Küken direkt. Rechts reicht das ♂ den Fisch erst an das ♀ (»Gelbkragen-F«), welches ihn anschließend an das Küken weitergibt. – Aufnahmen KARIN BUSSE.

Fig. 2 The flight ends immediately when the board is replaced. The chicks that hatched a few days later were fed normally. Here one of the partners (sex unknown) feeds the chick directly. On the right the ♂ gives the fish to the ♀ which gives it to the chick. – Photographs KARIN BUSSE.

Die Spiegelversuche, die BORDEL (1977) durchführte, erbrachten kein Kampfergebnis. Er stellte die Spiegel in 20 bis 25 cm Entfernung vom Nest auf, sodaß das eigene Spiegelbild vom Vogel in der doppelten Entfernung gesehen wird. Im 50 cm Bereich liegt aber schon die Duldungsgrenze der Nachbarn, was hierbei ebenfalls eine Rolle gespielt haben kann. BORDEL (op. cit) begründet sein Ergebnis mit der Unvollständigkeit der Reizsituation (unter anderem durch das Fehlen von Lautäußerungen). Eine sicher erhebliche Hürde bei diesen Versuchen stellt auch die Landschaftsveränderung der Nestumgebung durch den Versuchsaufbau dar. Zu bedenken ist ferner, daß es seltene Situationen gibt, bei denen ein drittes Individuum in der Nähe des Nestes geduldet wird.

Sowohl die Versuche als auch die Beobachtung ohne experimentelle Veränderungen deuten darauf hin, daß in der Seeschwalbenkolonie ein fließendes Gleichgewicht besteht zwischen gregaristischen Neigungen, die zur Koloniebildung führen, und gegenseitigem Revierverhalten, das einen Mindestabstand der Paare bewirkt, wobei aber die Individualität der Beziehung eine wichtige Rolle in der Wahl des Mindestabstandes spielt.

3.4 Partnertreue

Vorausgesetzt, daß die Gatten noch am Leben sind, so trifft man beide mit hoher Wahrscheinlichkeit regelmäßig jedes Jahr erneut zusammen an (vgl. BUSSE 1975). Es ist nicht geklärt, ob sie in den Überwinterungsgebieten beieinander bleiben. Es gibt Argumente die dafür, und andere die dagegen sprechen.

Dafür spricht, daß die Tiere, die uns als Paar bekannt waren, sich in jedem Jahr bereits bei ihrer Ankunft im Brutgebiet in der für die Altverpaarten typischen

Weise benahmen (vgl. 3.3; 1. Absatz). Viele kamen beinahe gleichzeitig an, und selbst wenn einige Tage dazwischenlagen, zeigte sich der allein sitzende Partner an der Balz aller anderen weitgehend unbeteiligt. Wenn sie jedoch zusammen sind, verhalten sie sich auch fern vom Revier in für festverpaarte Seeschwalben charakteristischer Weise.

Gegen ein Zusammenbleiben im Überwinterungsgebiet spräche eventuell, daß die Gatten manchmal im Abstand von einigen Tagen erstmals erneut im Brutgebiet angetroffen wurden. Ein dauerndes Zusammenbleiben ist ferner für das Fortbestehen der Paarverbindung nicht erforderlich. DIRCKSEN (1932) wies nach, daß sich die Partner, nach einer Trennung durch Verschleppen des einen, bei seiner Rückkehr noch nach Tagen oder Wochen auf Anhieb wiedererkennen. Über längere Zeiträume, etwa von einer Saison zur anderen, soll nach FULLER⁽²⁾ ein verletzt gehaltenes Tier in der nächsten Saison wieder denselben Partner gefunden und angenommen haben. Es ist möglich, daß sich der eheliche Verband außerhalb der Brutzeit, wie sich auch während der Brut- und Aufzuchtzeit die Abschnitte des Beieinanderseins vermindern (vgl. 3.5; 9. Absatz), ebenfalls raum- zeitlich lockert. Aber trotz der beinhalteten Kontaktverminderung bleibt eine partnerliche Beziehung bestehen. Die individuelle Bindung ist demnach relativ raum- und zeitunabhängig. Daher müssen wir den Begriff der Bindung in ähnlicher Weise wie TSCHANZ (in Vorbereitung) gebrauchen, nach welchen die räumliche Nähe beim Eltern-Kind-Verhältnis keine wesentliche Aussagekraft über die Bindung hat. Ähnliches gilt in übertragener Weise für die eheliche Bindung der Küstenseeschwalben. Für uns ergab sich als brauchbarer Maßstab für die Stärke oder Enge der Bindung der Umstand, wie leicht oder wie schwer sie zerfällt (vgl. Tab. 1 und letzte 3 Absätze dieses Kapitels).

Nach den vorausgegangenen Erwägungen kann Reviertreue auf keinen Fall alleine als Ursache für den Paarzusammenhalt dastehen, wohl aber die persönliche Bindung an den Gatten.

Die Seeschwalben brüten, selbst wenn beide am Leben sind, nicht in jedem Jahr. Manche Paare lassen, obgleich sie im Brutgebiet sind und das ♀ gefüttert wird, manchmal ein Brutjahr ausfallen. Im Jahr 1975 waren es 25 bis 30% der Paare. Witwer finden manchmal erst in dem nächsten Jahr einen Partner. Auch die, die in der ersten Saison nach dem Tode des Gatten noch einen neuen finden, sind in ihrer Brut verspätet. Sie neigen dazu, den Anschluß zu verpassen, weil sie anfangs am Koloniesgeschehen so unbeteiligt sind, als würden sie noch auf den ehemaligen Partner warten.

RITTINGHAUS (pers. Mitt.) registrierte Fälle, in denen Zwergseeschwalben, die, nachdem sie zwischenzeitlich mit einem anderen gebrütet hatten, wieder zu ihrem ehemaligen Gatten zurückkehrten. Bei den allerdings erst siebenjährigen Untersuchungen an der Küstenseeschwalbe konnten wir solches nicht feststellen. Wenngleich die meisten Verbindungen durch den Tod eines Partners aufgelöst werden, so gibt es weitere Wege, über die ein Paar zerfallen kann, dabei spielt die Vorgeschichte der Tiere eine wichtige Rolle.

⁽²⁾ Leider ließ sich der Beobachter brieflich nicht ausfindig machen

Die Norm ist, daß verpaarte Tiere in Bezug auf Revierteilung, Fütterungen, Balzversuchen und Kopula mit Fremden keinerlei Beziehungen zustandekommen lassen. Sowohl ♂ als auch ♀ verjagen Eindringlinge beiderlei Geschlechts wie Rivalen. Am konsequentesten sind dabei die ♂. Diese Verhaltensschränken können abgeschwächt oder durchbrochen werden, wenn beispielsweise ein fremdes ♂ mit einem Fisch bei einem brütenden ♀ einfällt. Es kann zur außerehelichen Fütterung kommen. Sie hat normalerweise bis auf wenige Ausnahmen keine weiteren Folgen. In den von uns beobachteten Fällen waren die Eindringlinge unverpaarte ♂, die sich um die brütenden ♀ während der Abwesenheit ihrer eigentlichen Gatten bemühten. Ähnliches erwähnte GOETHE (pers. Mitt.) von der Heringsmöwe (*Larus fuscus*) und NADLER (1976, S. 64) von der Zwergseeschwalbe.

Das ♀ »Orangerückenbrust« wurde eine Zeitlang (Beispiel vom 24. 5. 1974) von einem fremden ♂ behelligt. Letzteres tippelte anfangs mit Kopfhoch um das brütende ♀, später wurde es, da es mit direktem Drohen reagierte, von dem ♂ ebenfalls mit direktem Drohen bedacht, aber auch mit Nickdrohen (Stellungen vgl. BUSSE 1975). Es entstand ein gegenseitiges Zerrn an den Schnäbeln mit anschließendem Aufwärtsgeflatter. Verfolger war das ♀. Das fremde ♂ fiel ein, rief den Territorialruf und bebrütete zwischendurch die Eier. Sie saßen abwechselnd einander verjagend auf dem Nest, wobei der Eindringling außer aggressiven Verhaltensweisen immer wieder solche der Balz vollführte. Es kam zu erneutem Schnäbelzerrn. Einmal riß der Eindringling sogar an der Schwanzfeder des ♀. Die Oberhand verlagerte sich allmählich von dem ♀, das verhältnismäßig schwächling war, auf das fremde ♂, das nun beim Aufwärtsgeflatter als Verfolger fungierte. Dem Treiben wurde durch das Erscheinen des angestammten ♂ »Orangeflügel« schlagartig ein Ende gesetzt, und das Paar brütete in normalem Wechsel weiter.

Das Eindringen fremder ♂ kann auch in weit weniger aggressiver Weise als im obigen Beispiel vonstattengehen. So wurde ♀ »Gelbkragen« mehrmals von fremden ♂ gefüttert, ohne daß Aggression zu beobachten war. »Gelbkragen« war ohnehin fremden ♂ gegenüber wenig aggressiv. Trotzdem kam es lediglich zu Fütterungen und ein wenig Tippeln des fremden ♂ um das Nest auf dem das ♀ weiterbrütete. Von dem ♀ »Weißfleckkopf« wurde nach einigen Tagen Anlaufzeit mit heftiger Verteidigung ein fremdes ♂ sogar in der Nähe des Nestes geduldet. Es kam zwei mal zur Brutablösung, wobei das fremde aber höchstens für Sekunden auf den Eiern blieb.

In den meisten Fällen hatten eindringende ♂ bis auf eine beobachtete Ausnahme (siehe unten) keine Aussicht auf Erfolg. Sie könnten allenfalls bei Ausfall des angestammten Gatten zur Ersatzmännchen werden. Ehescheidungen sind ebenfalls selten. Hier sollen lediglich zwei besser beobachtete Beispiele angefügt werden.

Eine der geschiedenen Ehen war die vom ♂ »Orangeflügel« und seinem zweiten ♀ »Orangeschwänzchen«. Es war einer der Fälle, bei denen das ♀ bei der Partnerwerbung die aktive Rolle gespielt hatte, indem es dem ausweichenden Witwer immer nachgeflogen war. Zum Umeinandertippeln kam es kaum; das ♀ hat eindeutig mehr gelockt und nestmuldengescharrt. Obgleich das ♂ sein ehemaliges ♀ gut und reibungslos gefüttert hatte, kam es beim neuen Paar erst nach der Kopula zur ersten beobachteten Fütterung, und selbst dann wollte das ♂ den Fisch nicht einmal gleich loslassen. Es kam immer wieder vor, daß das ♂ vor dem ♀ auswich oder sich abweisend verhielt. Es »fremdelte«. Dennoch kam es zur Eiablage. Auf dem Nest wurde das ♀ nicht gefüttert. Am 9. Bebrütungstag wurde es von einem fremden ♂ mehrmals durch Umtippeln, Kopfhochhaltung und Beugehaltung veranlaßt vom Nest zu fliegen. Am Nachmittag desselben Tages tippelten beide in einer ganz normalen Balz in 10-20 m Entfernung von dem Nest. Als das ♂ »Orangeflügel« wiederkam, gab es Verfolgungsflüge höchster Intensität, wobei der Verfolger, das alte ♂, anfangs zweifellos der Überlegene war. Beide ♂ wiederholten das Aufwärtsgeflatter alle paar Minuten, wobei sie jedesmal so hoch stiegen, daß sie kaum noch als winzige weiße Pünktchen am Himmel zu sehen waren. »Orangeflügel«, der Verfolger, war dabei viel aggressiver und sein Geflatter wesentlich intensiver, wobei er sich verausgabte und allmählich ermattete, während der andere mit nur

leichtem Flügelschlag ständig auswich. In den längeren Pausen, die nach mehreren Flatterzügen eingelegt wurden, bebrütete »Orangeflügel« die Eier des ♀, das in einiger Entfernung mit dem anderen ♂ balzte. Nach drei Tagen weiterer Bebrütung, die durch Flatterzüge und durch den Nahrungserwerb unregelmäßig unterbrochen wurde, verließ ♂ »Orangeflügel« endgültig die Eier. Das neue Paar dagegen errichtete eine Woche später in 25 m Entfernung ein neues Nest mit nur einem Ei.

Eine weitere Scheidung wurde im Gegensatz zur letztgenannten allem Anschein nach nicht durch einen Nebenbuhler bewirkt. Das ♂ »Schwarzblau« und sein sehr junges ♀ »Schwarzring« (2 Jahre) verließen vermutlich durch menschliche Störung ihr spätangelegtes Nest und waren auch im kommenden Jahr noch am Leben, jedoch ohne miteinander und auch nicht mit fremden zu verkehren. Die Spur des ♀ haben wir anschließend leider verloren, es könnte gestorben sein, das ♂ hat drei Jahre nach Verlassen des Nestes zwar erneut mit einem weiteren ♀ gebalzt, aber zur Eiablage kam es bisher nicht wieder.

Statistisch ließen sich folgende Zusammenhänge in Verbindung mit dem Paarzusammenhalt ersehen (Tab. 1)

- a) Jungverpaarte Seeschwalben haben eine höhere Scheidungsrate als die mehrjährig verpaarten;
- b) Jungverpaarte verlassen häufiger die Eier als die mehrjährig verpaarten;
- c) Nach Verlassen der Eier ist die Scheidungsrate höher als wenn die Tiere ihr Gelege beibehielten.

(Diese Aussagen sind statistisch nach dem Chi-Quadrat-Test für eine Irrtumswahrscheinlichkeit $p < 0,01$ abgesichert).

Tab. 1 Vergleich der Häufigkeiten von Scheidungen und Verlassen des Geleges, je nachdem, ob es sich um mehrjährig (= Altverpaarte) oder erstjährig (= Neuverpaarte) Küstenseeschwalben handelt (χ^2 -Test; $p < 0,01$).

	Eier ausgebrütet	Eier verlassen	gesamt
a) Altverpaarte	14	1	15
Neuverpaarte	3	6	9
	geblieben	geschieden	gesamt
b) Altverpaarte	15	0	15
Neuverpaarte	5	4	9
	anschl. geblieben	anschl. geschieden	gesamt
c) Eier behalten	17	0	17
Eier verlassen	3	4	7

Die sinnvollste Erklärung dürfte hier sein, daß mit dem Alter der Verpaarung die Bindung der Partner aneinander sich weiter festigt (a); und auch der Bruttrieb stärker wird (b). Die Jüngeren lassen sich leichter durch negative äußere Einflüsse vom Brutgeschäft abhalten, was unter Umständen zusätzlich eine sofortige Scheidung beinhaltet. Auch ein älteres Paar wurde durch Störung zum Nestverlassen veranlaßt, es folgte jedoch keine Scheidung. Bei allen diesen Erhebungen wurden nur Paare berücksichtigt, die bei vorhandenem Gelege dieses verließen. Die häufig durch Sturmfluten zerstörten Gelege wurden hier nicht einbezogen; sie hatten im Normalfall keine Scheidung zur Folge. Die Sturmfluten erfaßten jedoch vornehmlich die frühlegenden alten Paare. Von den Jungen, die später legen, haben wir daher keine Daten ihrer Reaktionsweise auf die Hochwasserstörungen, die einen statistischen Vergleich hätten ermöglichen können.

Ob die Erfahrung des Gelegeverlustes an sich scheidungsauslösend ist, beziehungsweise das Behalten der Eier oder deren erfolgreiches Ausbrüten paarbindend wirkt, ist zwar denkbar, aber hiermit nicht eindeutig nachgewiesen (siehe Diskussion: 4.; 13. Absatz). Bei Paaren, die jedoch selber ihre Eier im Stich lassen trennen sich oft die Gatten.

Es ist bekannt, daß ältere Lariden in verschiedenerlei Hinsicht, wie Partnertreue, sozialer Durchsetzungsfähigkeit und Bruterfolg den jüngeren Artgenossen überlegen sind (COULSON 1972, 1974 WOOLLER et al 1975). Dieses trifft auch für die Küstenseeschwalbe zu COULSON et al. (1976). Was aber jene Autoren nicht berücksichtigen ist, daß – zumindest bei den Seeschwalben – weniger das Alter des Individuums, sondern vielmehr die Dauer der Paarverbindung dabei ausschlaggebend ist. Unsere Beobachtungen deuten daraufhin, daß alle wechselseitigen Verhaltensweisen bei Altverpaarten reibungsloser (vgl. 3.2 und 3.4) und mit geringerem Zeitverlust vonstatten gehen, was durchaus in ursächlicher Beziehung zu ihrem besseren Bruterfolg stehen kann.

3.5 Brutverhalten

Nach der Ablage des ersten Eies fangen beide Gatten an zu brüten. Das Nest ist in den ersten Tagen zeitweise unbesetzt, aber sehr bald steigert sich die Brutintensität, sodaß die Eier ständig von einem der beiden Partner bedeckt sind. Die Aufteilung der Brutzeiten erfolgt in unregelmäßigen Abschnitten. Die Brutablösung kann manchmal schon nach Sekunden wiedererfolgen, aber normalerweise handelt es sich, ähnlich wie GOETHE (1953) bei der Silbermöwe feststellte, um Brutzeiten von Stunden oder halben Tagen je Partner. Dies sind wesentlich größere Zeitabschnitte als sie NADLER (1976) für die Zwergseeschwalbe angibt. Bei jedem einzelnen Individuum war die Variationsbreite groß (Abb. 3). Bei Kohlmeisen (*Parus major*), bei denen nur das ♀ brütet, wies WINKEL (1977) am selben Individuum nur geringe Abweichungen der einzelnen Brutabschnitte nach. Von einem Individuum zum anderen waren die Unterschiede größer, sodaß jedes Tier dadurch charakterisiert wurde. Die große Variabilität der Brutabschnitte bei ein und derselben Seeschwalbe ließ dagegen keine individuelle Charakteristik hervortreten, wohl aber in der

Paar Blauspritzer

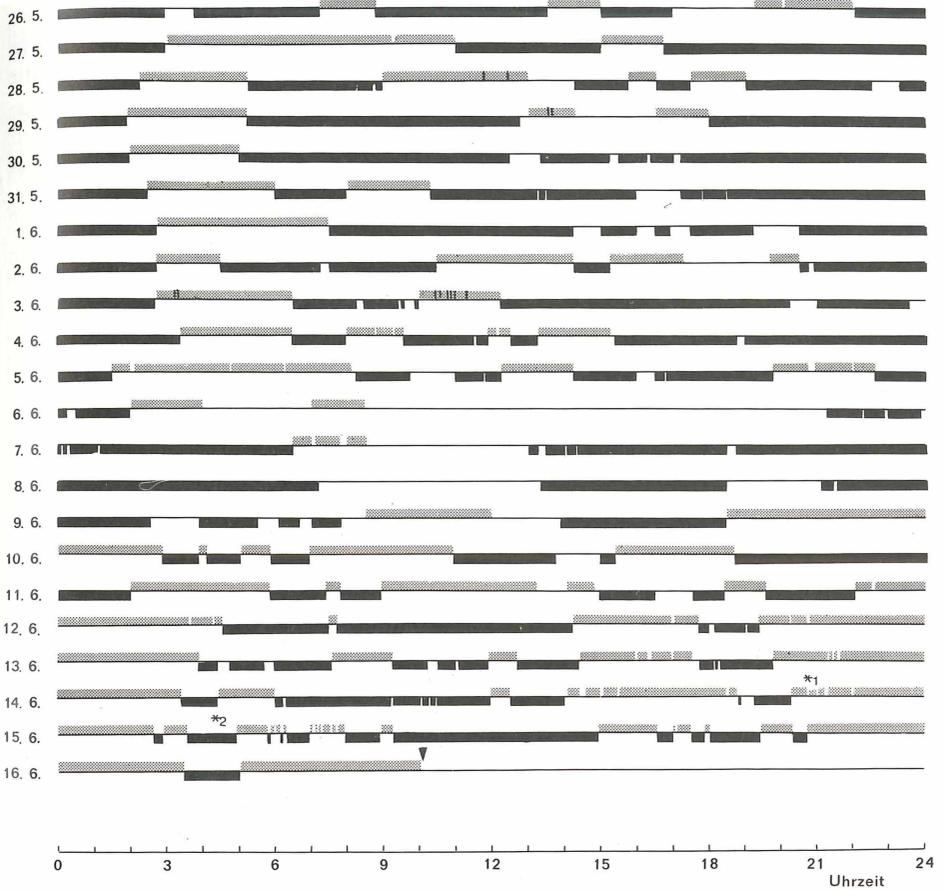


Abb. 3 Aktogramm der Brutaktivität des Küstenseeschwalbenpaares »Blauspritzer« in der Brutseason 1977, vom 2. Tage nach Vervollständigung des Geleges, bis die Küken die Nestmulde verließen. ■■■■■ : ♀ brütet; ■■■■ : ♂ brütet; — : Gelege unbesetzt; *1, *2: Schlüpfen des 1. und 2. Kükens; ▼ : Beendigung des Versuches zu dem Zeitpunkt, da die Küken sich neben dem Nest befanden. Die langen Zeitspannen mit unbebrütetem Nest folgten einer Sturmflut am 5.6.

Fig. 3 Actogram of the brooding activity of one pair in 1977 beginning from the second day from laying the last egg till the moment when the chicks left their nest. ■■■■■ : ♀ brooding; ■■■■ : ♂ brooding; — : nest uncovered. *1, *2: hatching of the first and second chick. ▼ : end of the experiment as the chicks left their nest. The long intervals in which the nest remained uncovered followed a storm tide on 5th June.

Summe der Bebrütungszeiten während einer Brutsaison (Abb. 4). So bestanden die Paare »Schwarz« und »Blaukragen« aus zwei etwa gleich eifrigen Brütern. Bei »Gelb« brütete das ♀ mehr, dagegen war »Orangeflügel's« erstes ♀ ihrem Partner im Brüten mindestens ebenbürtig oder überlegen; sein kurzfristiges zweites ♀ war ihm darin unterlegen. Diese individuellen Unterschiede ähneln den Befunden, die PORTIELJE (1928) und GOETHE (1937) bei Silbermöwen feststellten. Die Bebrütungszeiten stellten nicht nur eine Individualcharakteristik dar, sondern spiegeln vielmehr ein Gleichgewicht im Bruteifer beider Gatten wieder. Ob das Alter oder andere Verhältnisse, die mit der Enge der Ehebeziehung in Verbindung stehen, eine Bedeutung beim Bruteifer haben, ließ sich nicht absichern, wenngleich auffiel, daß bei zwei Neuverpaarungen die Nester länger unbedeckt blieben als bei alten (Abb. 4).

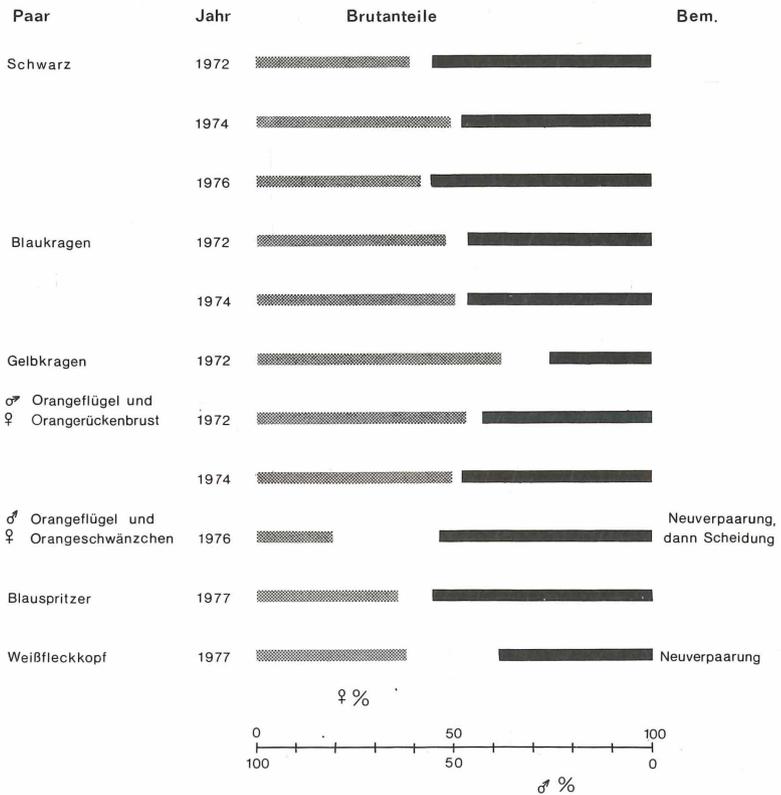


Abb. 4 Beteiligung der Geschlechter am Brutgeschäft bei verschiedenen Küstenseeschwalben-Brutpaaren. : Anteil des ♀; : Anteil des ♂. Dazwischen Anteil mit unbedeutetem Nest. Die Neuverpaarten ließen ihre Nester länger alleine.

Fig. 4 Sharing of the brooding activities by different pairs of arctic turns. : parcel of the ♀; : parcel of the ♂; between them: uncovered parcel. New pairs left their nests longer than older ones.

Damit überhaupt ein Brutverhalten zustandekommt müssen einige Grundvoraussetzungen erfüllt sein, diese konnten mit Rücksicht auf den Vogelschutz nicht anhand systematischer Versuche abgeklärt werden, sondern wurden anhand zufälliger aufschlußreicher Einzelbeobachtungen indizienweise erhellt.

Wie bei anderen Lariden erlischt der Bruttrieb nach Wegfall eines Partners, oder entsteht garnicht erst, wenn dieser von vornherein fehlt. Lediglich in Ansätzen ist zu beobachten, daß ledige Seeschwalben fremde Nester für einige Sekunden bedecken. (In den 5 Fällen, in denen das Geschlecht dabei belegt werden konnte, waren es nur ♂).

Verpaarte ♂ bebrüteten manchmal, auch ohne vorheriges Brutablösungsverhalten das erstmals in ihrem Revier entdeckte Ei des abwesenden ♀ (3 Beobachtungen). ♀ dagegen brüteten nur, wenn sie selber das Ei abgelegt hatten. Daraus läßt sich schließen, daß das Brutverhalten des ♂ durch das Ei im Revier ausgelöst werden kann. Beim ♀ trifft dieses sicherlich auch zu, hier ist aber der Vorgang der Eiablage auf einem sehr eng umgrenzten Gebiet eine notwendige Voraussetzung für den Beginn des Brutverhaltens.

Diese Hypothese wird außerdem dadurch gestützt, daß selbst die vielen nicht-legenden Paare niemals ein verlassenes fremdes Gelege adoptiert haben. Beim einzigen »Paar«, bei dem solches geschah, (»Blauflügel« und »Blauschwänzchen« – sie übernahmen das verlassene Gelege von »Orangezügel«) stellte sich später heraus, daß es aus zwei ♂ bestand. Eine wirksame interfamiliäre Trennungsschranke wurde hier durch das Fehlen des ♀ mit seinem auf die eigene Eiablage fixierten Brutverhalten aufgehoben, da die ♂ potentiell jedes Ei, das in ihrem Revier liegt, annehmen können.

In den ersten Tagen der Brutzeit geht die Brutablösung mit vermehrtem Nistmaterialrupfen und Aufraffen vor sich. Manchmal entsteht erst dann das richtige Nest. Dabei steht oft einer der Partner und wirft mit Seitwärtsbewegungen des Kopfes Stöckchen, Halme oder Muschelreste zum brütenden Exemplar hin, welches diese nebst anderem herumliegenden Material nimmt und um die Mulde aufbaut und ab und zu, während es aufsteht, mitten hineinwirft. Das anschließende Zurechtrückeln des Ablösenden bewirkt, daß die Halme unter die Eier zu liegen kommen.

Ebenfalls in der Anfangsphase wird die Brutablösung oft, wenn der Ablösende das ♂ ist, von einer Fütterung des ♀ am Nest begleitet. Dieses Verhalten mehrjähriger und neugegründeter Paare läßt ebenso wie das Halmerupfen mit fortschreitender Bebrütung nach (vgl. STEINBACHER 1941 für die Flußseeschwalbe). Bei jungen Paaren ist die Brutablösung vor allem in der Anfangsphase ein sehr komplizierter Vorgang, der nicht immer frei ist von aggressiven Verhaltenselementen. Oft ist ein mehrmaliges Sichabwechseln der Partner festzustellen, bis endlich der abgelöste abfliegt. Manchmal sitzt einer der Partner derart fest, daß der andere ihn, indem er sich mit der Brust gegen ihn stemmt, vom Nest herunterschiebt. In anderen Fällen dagegen (hauptsächlich bei alten Paaren, und erst recht bei fortgeschrittener Brut-

phase) fliegt der Brütende schon auf und verläßt das Nest, wenn er den Ablösenden von weitem bemerkt. Dann treffen sich die Gatten gerade noch im Vorbeigehen oder Vorbeifliegen. Andere wiederum sitzen stundenlang in einigen Dezimetern bis Metern Entfernung nebeneinander.

Die Brutablösung wird wahrscheinlich durch ein pendelndes Gleichgewicht zwischen Bruttrieb und Hunger beeinflusst, sie kann aber nicht allein dadurch gesteuert werden. Es trifft zwar zu, daß ein Tier, das lange gebrütet hat und zwangsläufig Hunger haben muß, sich leichter ablösen läßt als ein sattes. Wenn es aber trotzdem nicht abgelöst wird, beharrt es sehr lange auf dem Nest. Das Herbeibringen eines Fisches bei der Brutablösung dürfte dem ♂ den Zugang zum Nest erleichtern und zwar dadurch, daß es beim Partner den Appetit weckt und ihn zum Fischausflug veranlaßt. Bei gefangen gehaltenen Seeschwalben erwies sich ebenfalls die »Aperitiv«-Wirkung eines vorab gereichten Fisches, indem es die Futteraufnahmebereitschaft steigerte.

Daß der Bruttrieb nur dann fortbesteht, wenn beide Partner am Leben sind, hat sicher seine Begründung in einer gegenseitigen Stimulierung. Es genügen dazu die manchmal äußerst kurzen Begegnungen auf relativ große Entfernung. Die Fütterungen des ♀ auf dem Nest werden bei fortgeschrittener Brut eingestellt. Gemeinsames Fischen ist wegen der Brutabwechslung nicht möglich. Obgleich man bei einigen Paaren den Eindruck haben könnte, als hätten beide nichts mehr miteinander zu tun, und als würde nur noch das gemeinsame Nest den Bruttrieb erhalten, so kann dieses nicht zutreffen, denn dieser Trieb erlischt nach Ausfall eines Partners in wenigen Tagen. Die Nestbesuche des zurückgebliebenen werden dann immer kürzer und seltener, bis sie ganz ausbleiben. Bei Verlust der Eier schwindet der Bruttrieb noch schneller und zwar innerhalb weniger Stunden. Es ist eindeutig, daß der Anblick der Eier im Nestrevier das Brutverhalten auslöst und erhält. Selbst Nachbarnester werden unter Umständen kurz bebrütet, wenn der Vogel verhindert ist, etwa durch eine aufgebaute Nestfalle, an sein eigenes Nest zu gelangen (vgl. NADLER 1976). Das Verweilen auf dem fremden Nest ist nur kurz. Die Tiere sind dabei sehr unruhig, und fliegen bald wieder auf, selbst wenn der eigentliche Nestinhaber abwesend ist.

Veränderungen im Landschaftsbild der unmittelbaren Nestumgebung bewirken zwar ein Zögern beim Wiederaufsuchen des Geleges, indessen gewöhnen sich die Seeschwalben schnell an die neue Situation (Abb. 5). Erstaunlich ist, daß wenn einer der Gatten zur Brutablösung kommt und den anderen in der ihm selbst noch ungewohnten Umgebung brüten sieht, kaum bei der Brutablösung zögert. Das spricht auch dafür, daß der vertraute Partner bei der Erhaltung des Bruttriebes eine wichtige Rolle spielt (vgl. 3.5; 3. Absatz). Zu diesen »Landschaftsveränderungen« ohne Standortwechsel, die meistens akzeptiert werden, zählte das Aufstellen von Fallen über dem Nest, der Aufbau von Fernmarkierungseinrichtungen, die Erhöhung des Geleges auf einem Holztablett oder einer Grasbülte bei Sturmfluten, bis zum Einlegen des Nestes auf eine eingefriedete Holzplatte von 2x1,5 m, in deren Mitte das Nest eingebettet war. Die Annahmefähigkeit trotz veränderter Bedin-

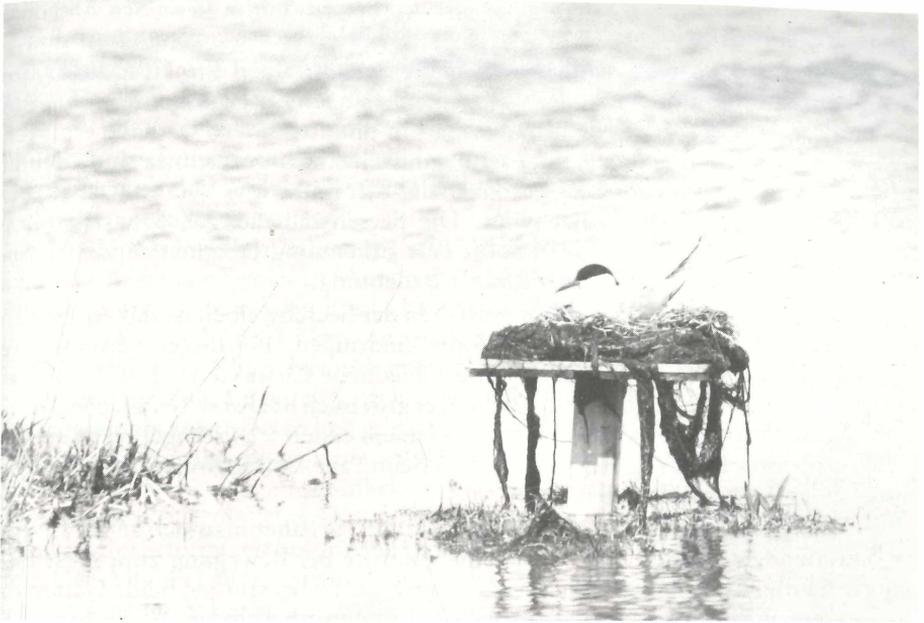


Abb. 5 Bei derartigen Veränderungen am Nest brütete der Altvogel in der Regel weiter. Hier wurde unter Beibehaltung des Standortes das Nest lediglich ein wenig erhöht, um es vor dem Hochwasser zu schützen.

Fig. 5 Such changes are usually accepted by the brooding birds. The nest was only a little lifted to prevent it from the high tide without removing it from the spot.

gungen kann eine Anpassung an die Veränderlichkeit des Biotops sein, denn auch große Mengen an angeschwemmtem Material einschließlich großer Holzteile, sowie Sandverwehungen können die Nestumgebung erheblich verändern. Bei einer Änderung des Gelegstandortes ist die Annahmewahrscheinlichkeit geringer. Dabei befinden sich die Eier in einer fremden Umgebung. Selten wird eine Verlegung um mehr als 1,5 m akzeptiert, meistens erheblich weniger. Dieser Fall tritt unter natürlichen Umständen gelegentlich beim Wegspülen der Eier durch Sturmfluten ein, die dann in der Regel verloren sind. Trotzdem haben einige Vögel ein oder beide Eier, nachdem sie einige Dezimeter gegen das Land gespült wurden, wieder angenommen. Wenn sie zu weit auseinander liegen, können sie durch das von KÖRNER (1966) untersuchte Eirollverhalten zusammengebracht werden.

Weit größer ist die Annahmewahrscheinlichkeit bei Gelegen, die mitsamt ihrer nächsten Umgebung versetzt wurden. Sie konnten auf kleinen Tablettts in Schritten von einigen Dezimetern um mehrere Meter verschoben werden. Wenn sich das Gelege auf einer Schubkarre befand, konnte man den Standort sogar in Schritten von mehr als 1 m wechseln.

Der bedeutendste Standortwechsel geschah mit einem Flußseeschwalben-Paar auf einer 40 cm hoch eingezäunten Sperrholzplatte von 2 x 1,5 m mit eingebauter Graslandschaft, in der ein Nest in Schritten von 5 bis 10 m für insgesamt 100 m verfrachtet wurde, ohne daß die Inhaber es aufgegeben haben zu folgen.

Aus obigem kann man schließen, daß die Seeschwalben ihr Nest außer am Partner am Standort erkennen, der wahrscheinlich nach der großräumigen Lage in der Landschaft und an der Kleinstlandschaft in unmittelbarer Nestnähe ermittelt wird. Obgleich die Eier manchmal sehr unterschiedlich gezeichnet sind, deutet bisher nichts auf ein individuelles Erkennen der Eier hin, wie es TSCHANZ (1959) bei Trottellummen (*Uria aalge*) nachwies. Die Seeschwalbeneier ließen sich ohne weiteres austauschen (BUSSE 1975). Sollte eine Erkennungsfähigkeit dennoch vorhanden sein, wäre sie von untergeordneter Bedeutung.

Ein auffälliges und weitbekanntes Verhalten der Seeschwalben ist das Angreifen artfremder Lebewesen, die in die Kolonie eindringen. Bei dieser Verteidigung zeigen die einzelnen Individuen sehr unterschiedliche Charaktere. ♂ »Orangeflügel« kann als ausgesprochen friedlich gelten, er griff mich höchst selten an, gleichzeitig war seine Fluchtbereitschaft gering. Bei seinem ersten ♀ »Orangerückenbrust« war sie größer und die Angriffsquote höher. Beim Paar »Schwarz« lag die Angriffsquote beider Partner näher zusammen.

Die Angriffe gegen Menschen sind umso stärker, je näher man sich an dem Nest des Betreffenden aufhält. Zudem sind die Angriffe bei Bewegung zum Nest hin weniger häufig, als wenn man sich wieder entfernt. Dabei stürzen beide Gatten in alternativem Wechsel auf den Kopf des Eindringlings hernieder. Wenn man bei jedem Sturzflug zusammenzuckt, oder sich bückt, wird besonders stark attackiert, nicht jedoch, wenn man nach oben schaut, oder die Vögel ansieht. Auf Tiere wird in ähnlicher Weise reagiert, so zum Beispiel auf Dohlen (*Corvus monedula*) oder Möwen, die in die Kolonie eindringen. Sogar gegenüber Artgenossen ist der unritualisierte Sturzflug im Nestrevier eine häufige Angriffsweise, sie hat normalerweise nicht die koloniealarmierende Wirkung, wie bei Artfremden. In einem Falle löste jedoch eine ausgestopfte Küstenseeschwalbe den Kolonialalarm aus. Sie wurde wahrscheinlich nicht als normaler Artgenosse angesehen (BUSSE 1975). Ähnlich kann es mit verwundeten Exemplaren geschehen. Obgleich die Angriffsreaktion am größten bei Revierinhabern ist, kommen auch andere Koloniegenossen von weit her angefliegen und beteiligen sich daran. Es konnte mehrmals nachgewiesen werden, daß darunter Exemplare sind, deren Nest weit über 100 m entfernt liegt. Es ist ein soziales Abwehrverhalten mit einem Schutzeffekt auf die ganze Kolonie, was besonders bei den Verfolgungen fliegender Eindringlinge deutlich wird. VEEN (1977, S. 103) sowie FUCHS (1977) zeigten, daß Lachmöwen (*Larus ridibundus*) und auch Küstenseeschwalben die Kolonien der Brandseeschwalben (*Sterna sandvicensis*) unter bestimmten Umständen wirksam vor Feinden schützen.

Das Kolonieverteidigungsverhalten setzt etwa mit Legebeginn ein, steigert sich während der Brutzeit und ist während der Zeit des Kükenschlüpfens besonders ausgeprägt. Es reicht bis über die Zeit des Flüggewerdens hinaus; selbst flügge Junge werden fernab der Kolonie vor herannahenden Menschen verteidigt. Nach der Farbkennzeichnung zu urteilen wurde hierbei der eigene Nachwuchs geschützt.

3.6 Kükenaufzucht

Von unseren vorausgegangenen Untersuchungen wurden einige Aspekte der Kükenaufzucht der Küstenseeschwalbe veröffentlicht (BUSSE 1975, BUSSE et al. 1977). Damit befaßt sich auch die Arbeit von NEUBAUER (1978), jedoch war sein Untersuchungsobjekt die Flußseeschwalbe. In manchem kommen wir zu ähnlichen oder ergänzenden Ergebnissen, die im Folgenden dargestellt werden. Nur sofern es sich um abweichende Befunde handelt stellen wir sie denen von NEUBAUER gegenüber.

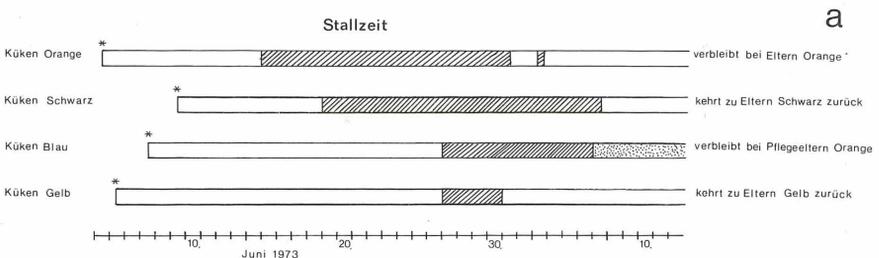
Nach 22 bis 25 Tagen Bebrütung tritt der Schlüpftermin ein. Vorher hört man schon die Küken im Ei piepen. Auf diese Pieplaute reagieren die Eltern mit Gackern oder zurechtrucken auf den Eiern. Es konnten bereits vor dem Schlüpfen Dialoge zwischen Altvogel und Küken aufgenommen werden (GOETHE 1953). Während dieser Zeit sind die Eltern besonders ans Nest gebunden. Die Fluchtdistanz ist sehr gering und die Zeit, bis sie sich nach einer Störung wieder auf den Eiern niederlassen, besonders kurz. Zusätzlich erhöht sich dieser Effekt an heißen Tagen, welches als sinnvolle Anpassung gedeutet werden kann, da zu diesem Zeitpunkt die Küken in den Eiern besonders empfindlich gegen Überhitzung sind. Die Eltern spenden ihnen bei Wärme lediglich Schatten. Die Anziehungskraft der Eier auf die Eltern ist während der Schlupfzeit besonders stark. Ein typischer Verhaltensablauf ist folgender: Der Altvogel sitzt; es piept im Ei, der Altvogel gackert, hebt die Brust an, schiebt mit der Schnabelunterseite eins der Eier zurecht und setzt sich wieder, ruckelt sich auf den Eiern zurecht; der Gacker- und Piep-Dialog ebbt allmählich ab, bis sich nach einer Weile das Ganze wiederholt. Auf das Schlüpfen des Kükens, wie auf jede kleine Bewegung im Nest, reagiert der Altvogel mit Platzmachen (vgl. RITTINGHAUS 1969 a), er hebt den Bauch für die Dauer der Bewegung des Kükens kurz an, wonach er ihn wieder langsam senkt. Jedes Küken, das zu schwach ist diese Reaktion hervorzurufen, wird unweigerlich plattgewalzt und bleibt, wenn es erst mit Nistmaterial vermengt ist, als bald verwesende Einlage zurück. In diesem Fall wird es nicht mehr von den Eltern entfernt, lediglich die bald heranwachsenden Fliegenlarven sorgen für eine schnellere Zersetzung.

Gelegentlich konnte man aber auch sehen, daß sehr schwache oder tote Küken, die noch nicht plattgedrückt waren, von den Eltern mit dem Schnabel neben das Nest gelegt, weggetragen oder weggeflogen wurden, ebenso wie sie es mit den Eischalen tun. Das Wegtragen der Eischalen, das meistens erst nach einigem Zögern und mehrmaligem Ansehen der Schale geschieht, wurde von RITTINGHAUS (1969 bei der Zwergseeschwalbe beschrieben und gefilmt. Nicht fortgetragene Schalen stülpen sich leicht über ungeschlüpfte Eier und behindern den Schlüpfvorgang der Küken. Gesunde frischgeschlüpfte Küken werden von den Eltern anstandslos angenommen, gleichgültig ob es eigene oder fremde sind. Es braucht keinerlei Dialog mit irgendwelchen Küken im Ei vorausgegangen zu sein, das heißt, daß auch Eltern, deren Brutphase noch nicht zeitlich vollendet ist, Küken annehmen. Dieses gilt auch für Altvögel, die schon längere Zeit auf abgestorbenen Eiern brüteten. Ob dieses auch zu einem sehr frühen Zeitpunkt der Bebrütung möglich ist, wurde nicht

geprüft. Durch Tretmühlenversuche (vgl. BUSSE et al. 1977) konnte nachgewiesen werden, daß Küken in den ersten Lebenstagen lernen, ihre Eltern an der Stimme zu erkennen, ihre Eltern brauchen zur Erlangung der Küken-Erkennungsfähigkeit länger, oder bleiben zumindest länger zur Aufnahme fremder Küken bereit.

Bei anderen Vögeln wurde mit unterschiedlichen Methoden Elternerkennungsfähigkeit nachgewiesen. BEER (1970, dort weitere Literatur), STEVENSON et al. (1970), NEUBAUER (1978) untersuchten verschiedene Seeschwalbenarten. Letzterer, dessen Untersuchungen gleichzeitig mit unseren stattfanden, kommt bei der Flußseeschwalbe zu ähnlichen Erkenntnissen in Bezug auf den Zeitpunkt, an dem die elterliche Fähigkeit zur Erkennung ihrer Küken einsetzt. Umgekehrt aber zeigten unsere Versuche (BUSSE et al. 1977), daß die Erkennungsfähigkeit bei den Küken wesentlich früher einsetzt als NEUBAUER annimmt, nämlich spätestens bereits um den zweiten Lebenstag. Die Unterschiede beruhen wahrscheinlich nicht auf Verschiedenheit zwischen Fluß- und Küstenseeschwalben, sondern auf der Unterschiedlichkeit der verwendeten Experimentiermethoden. Darüber hinaus zeigte sich, daß sogar unberücksichtigt unserer Tretmühlen-Versuche, das Verhalten der Küken viel spezifischer auf die elterlichen Individuen ausgerichtet ist, als das letzterer auf jene. Wenn man erreicht, daß Küken ihre Scheu vor Altvögeln, die von ihnen als Fremde erkannt wurden, ablegen, können sie, selbst wenn sie mehrere Tage oder gar Wochen alt sind, von ihnen adoptiert werden (Abb. 6a, b). Ein Verhalten, das die Annahme bewirkt, ist das Betteln oder das Piepen. Fliehende Küken werden dagegen meistens gehackt, sie können dabei totgehackt werden, was häufiger bei voll befiederten Küken geschieht. Ein Merkmal das Hudern auslöst ist der Anblick den Dunenkleides (BUSSE 1965). Dieses kann manchmal sogar fremde Jungesellen zum Hudern veranlassen. Ebenso das Betteln, das sie manchmal zum Füttern fremder Küken veranlaßt. Eine weitgehendere Untersuchung der Brutverhalten auslösenden Reize, die von den Küken ausgehen, finden wir bei NEUBAUER (op. cit.).

Sehr auffallend ist die Verhaltensänderung der Eltern, bei denen gerade ein Küken geschlüpft ist. Schon kurz nach dem Schlüpfvorgang erscheint einer der Partner mit einem Fisch und bietet ihn dem Jungen an. Das Zunestetragen von Futter seitens der ♂ ist zu diesem Zeitpunkt allgemein schon längst aufgegeben worden. Plötzlich wird es wieder wachgerufen, diesmal zugunsten des Nachwuchses. Allerdings gibt das ♂ die Beute manchmal an das ♀ ab (Abb. 2), welches sie dann weiterreicht, was auch NADLER (1976, S. 102) bei der Zwergseeschwalbe feststellte. Die



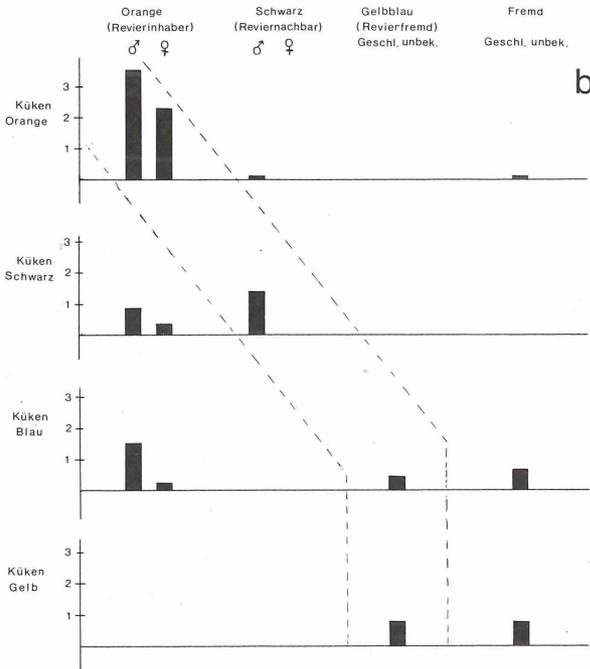


Abb. 6 Ergebnisse eines Versuches, bei dem Küken in ein Gehege (Stall) gesetzt wurden, das im Revier des Seeschwalbenpaares »Orange« lag. (Küken »Gelb« und »Blau« sind Flußseeschwalben).

a) Zeitliche Gliederung des Versuches: * Schlupftermin; : Zeitspanne im elterlichen Revier (bzw. im Revier, in dem die Küken schlüpften); : Zeitspanne im Stall; : Rückkehr oder Verbleib bei den ursprünglichen Eltern; : Verbleib beim Ziehelternpaar »Orange«. Es zeigt sich, daß auch bei älteren Küken eine beidseitige Umgewöhnung an ein neues Eltern-Küken-Verhältnis entstehen kann.

b) Vergleich der beobachteten Fütterungshäufigkeit (durchschnittliche Fütterungen pro Tag, Ordinate) der Küken, die sich im Stall befinden, durch verschiedene Altvögel (Abszissen), die von oben her einfliegen und die Küken betreuen. Die zwischen den gestrichelten Linien liegenden Säulenwerte sind Fütterungen jeweils eigener Küken (d.h. solcher, die seit dem Schlüpfen mit den entsprechenden Altvögeln zusammen waren). Sie lassen die Wichtigkeit der persönlichen Bindung erkennen; die senkrecht unter »Orange« angegebenen Werte zeigen aber auch, daß das Revier, in dem sich die Küken befinden, ebenfalls ausschlaggebend für die Fütterungsaktivität der Altvögel ist.

Fig. 6 Results of an experience in which the chicks were confined by a small fence in the territory of one pair (»Orange«). (The chicks »Gelb« and »Blau« are common terns).

a) timing of the experience: *hatching time; : time spent in the territory of the parents (or where they hatched); : time in the confinement; : returning to or remaining with the real parents; : remaining with the foster parents (»Orange«). It is demonstrated that even older chicks can be accustomed to new parents.

b) Comparison of the feeding activity (main observed feedings a day, ordinates) of different parents (abscisses) to the chicks that live in the confinement. The feedings between the dotted lines are feedings of the own chicks. One can see the importance of the individual bond, but the values vertically under »Orange« demonstrate that the territory also has an importance for the feeding activity of the parents.

Küken brauchen hierzu nicht zu betteln. Der Fisch, oder eine sonstige Beute wird immer wieder vorgehalten, zwischendurch gewaschen und erneut gereicht, bis das Küken oder schließlich ein Elternteil ihn selbst verschlingt (vgl. RITTINGHAUS 1969e). Die plötzliche Umstellung auf das Futterbringen muß in irgendeiner Weise durch das Küken ausgelöst werden. Ein allmähliches Übergleiten von der Partnerfütterung zur Kükenfütterung ist es nach obigem jedenfalls nicht. Bei der Silbermöwe bewirken die Vorgänge beim Schlüpfen und schon zuvor die im Ei erzeugten Lautäußerungen der Küken deutliche Verhaltensänderungen der Eltern die eingehend durch GOETHE 1953 untersucht wurden. TSCHANZ (1959) beobachtete, daß das Piepen im Ei Trottellummen zum Futterbringen bereits vor dem Schlüpfen der Küken anregen kann. Solche verfrühten Fütterungsversuche beobachteten wir bei der Küstenseeschwalbe bisher nicht. Wahrscheinlich sind bei der letzteren außer den akustischen Reizen weitere notwendig, um dieses Verhalten auszulösen. Sie stimmen den Altvogel nachhaltig insofern um, als er den Fang nicht mehr gänzlich selber frißt, sondern nun einen sehr beträchtlichen Anteil davon zum Nest bringt. Dieser Anteil ist viel größer als die gelegentliche Fütterung, die das ♂ anfangs dem brütenden ♀ herbeibrachte. Bei manchen Paaren fütterten beide Partner die Küken etwa gleich häufig, bei anderen fütterte das ♂ häufiger als das ♀. Da dieses aber manchmal Fische verfüttert, die es vorher vom ♂ erhielt, kann man schließen, daß der größere Anteil des Fanges vom ♂ erbracht wird. Dieses war aber nicht zu quantifizieren, da die Übergabe an das ♀ oft unbeobachtet fern vom Nest geschehen kann. Daß das ♀ auch selbstgefangene Fische verfüttert geht aus Abb. 7 hervor.

Bei erschwertem Zugang zu den Küken, beispielsweise durch Einsperren letzterer in ein Gehege in einem fremden Revier, erwiesen sich die ♂ als hartnäckiger in ihren Versuchen, das Hindernis zu den Küken zu überwinden (BUSSE 1975, BUSSE et al. 1977).

Abb. 7 Meistens füttert das ♂ mehr als das ♀, was auch für das abgebildete Paar zutrifft. Hier füttert jedoch gerade das ♀, während das ♂ hudert. a) Das brütende ♂ hört die Stimme seines ♀ aus dem Kolonielärm heraus; die vorher halbgeschlossenen Augen werden nun geöffnet, der Kopf etwas angehoben und das Gefieder angelegt, gleichzeitig bricht das Küken aus dem Gefieder hervor; b) Das ♀ überreicht den Fisch direkt an das Küken; c) Es entfernt sich wieder, während das Küken den Fisch verschlingt und das ♂ es weiterhudert.

Fig. 7 Mostly the ♂ feeds more than the ♀, which is also true for this pair. Nevertheless, in this case the ♀ is feeding meanwhile the ♂ is howering. a) The ♂ hears the voice of the ♀ recognizing it out from the background noise of the colony. The formerly half-closed eyes are widely opened and the head is a little lifted. Simultaneously the chick comes out through the feathers. b) The ♀ gives the fish directly to the chick. c) The mother flies away, the chick swallows the fish and is howered again by its father.



a



b



c

Das ♀ »Orangerückenbrust« fütterte das im eigenen Revier eingefriedete Küken nach Gewöhnung an die Umzäunung dennoch weniger als ihr ♂ »Orangeflügel« das tat. Das ♂ »Schwarzbrust« fütterte sein im gleichen »Stall« befindliches Küken während der Abwesenheit des Revierinhabers »Orangeflügel«. ♀ »Schwarzschwänzchen« stellte die Fütterungen sofort ein, sowie ihr Küken in das Revier von Paar »Orange« gesetzt wurde (Abb. 7b). Die gesamten Feststellungen können derart gedeutet werden, daß der Küken-Fütterungstrieb beim ♂ stärker ausgebildet ist als beim ♀. Dies deckt sich mit der allgemein männlichen Rolle bei der Balzfütterung und den kükenfütternden fremden Junggesellen die sich durchweg als ♂ erwiesen (vgl. 3).

In den Gehegeversuchen hat sich gezeigt, daß auch ältere fremde Küken im Revier angenommen werden können.

Küken »Schwarz« wurde von den revierinhabenden Pflegeeltern mehr gefüttert als von den eigenen Eltern, kehrte aber zu ihnen zurück (Abb. 6a). Bei Küken »Blau« ging jedoch der Vorgang soweit, daß es nach Flüggewerden bei den Pflegeeltern blieb. In diesem angeführten Beispiel sind außer Küstenseeschwalben auch Flußseeschwalben einbezogen worden. Bei reinen Küstenseeschwalben-Beobachtungen waren die Ergebnisse ähnlich, da diese zu fragmentarisch sind haben wir vorgezogen in der Abbildung den gemischten Versuch darzustellen. Ferner kann man mit einiger Genauigkeit voraussetzen, daß beide Arten im Verhalten sehr ähnlich sind.

Es kann vorkommen, daß ein Küken von den Eltern stark bevorzugt wird und mehr als doppelt soviel Futter bekommt wie das andere. Dieses liegt manchmal an der Bettelaktivität und/oder an dem schnelleren Zupacken des Kükens. Trotzdem ergab sich, wenngleich in wesentlich schwächerer Form, daß ein Partner das eine und der andere das zweite häufiger fütterte, als hätte jeder seinen »Liebling«. Die Gegenüberstellung der Fütterungshäufigkeit ergab allerdings noch keine statische Absicherung, könnte aber durch zusätzliche Beobachtungen ergänzt werden.

In der besonderen Vorliebe für verschiedene Futtersorten konnte ebenfalls nachgewiesen werden, daß es zwischen den einzelnen Altvögeln Unterschiede gibt.

Außer den genannten individuellen Unterschieden sind die der zeitlichen Wandlung zu betrachten, die durch das Heranwachsen der Küken bedingt sind. Schon vom ersten Tag während der Kennlern-Zeit der Küken kann das Hudern der Alten erheblich nachlassen. Dennoch wird es immer erneut durch das Piepen des Kükens ausgelöst. Falls noch ein ungeschlüpfes Ei im Nest ist, regt es den Altvogel an, es gleichzeitig zu bebrüten. Spätestens am fünften Lebenstag des ersten Kükens erlischt das Interesse an einem im Nest verbleibenden Ei, für das es dann kaum noch Überlebenschancen gibt. Die Zeit des parallelen Brütens und Huderns sowie des Fütterns erscheint bei den Schlüpfabständen von bis zu drei Tagen als sinnvolle Anpassung. Ein für diese Zeit typisches Bild ist das plötzliche Hervorbrechen der Küken unter den Fitichen eines der Eltern, während der andere Futter bringt. Es entsteht ein Gleichgewicht zwischen dem vom Küken ausgelösten Hudetrieb und der Fütterungsaktivität der Eltern. Kaltes Wetter verschiebt dieses Gleichgewicht zugunsten des Huderns. Bei geeignetem Wetter werden die Küken zumindest während der Tagesstunden nach ihrer ersten Lebenswoche überhaupt nicht mehr gehudert, und beide Eltern verbringen die meiste Zeit mit dem Heranschaffen des Futters. Nur bei naßkaltem Wetter sieht man hin und wieder Eltern die ihre Küken hudern, vollbefiederte wurden nach unseren Befunden überhaupt nicht mehr gehudert.

Ebenfalls nach der ersten Woche der Küken läßt die Ortsgebundenheit der Familie erheblich nach. Die Vögel können zwar bis zum Flüggewerden im näheren Revier verharren, haben aber auch die Möglichkeit, es im Falle von Störungen zu Fuß zu verlassen. Auch an fremdem Ort verhalten sich Eltern und Küken als Familie. Selbst weit über die Zeit des Flüggewerdens bleiben die Bindungen bestehen und werden die Fütterungen fortgeführt. Wann die Beziehung aufgelöst wird, ist nicht gewiß, weil über das Verhalten der Seeschwalben in den Überwinterungsgebieten wenig bekannt ist.

Eine gewisse Bindung an das Gebiet nahe des Neststandortes bleibt manchmal bestehen (vgl. 3.2; 6. Absatz) und ist nach Jahren bei ihrer Rückkehr in die Brutgebiete feststellbar. Über eventuell noch fortbestehende Bindungen bereits geschlechtsreifer Nachkommen an ihre Eltern können nach unserem Material noch keine sicheren Aussagen gemacht werden.

4. Diskussion

Aus der in der Einleitung (1.) zitierten Literatur ist bekannt, daß Seeschwalben viele Verhaltensweisen im Verband ausführen. Dieses sind vor allem solche, die im Zusammenhang mit dem Schwarmverhalten stehen. Dabei spielt die Individualität der wechselseitigen Beziehungen eine relativ untergeordnete Rolle. Die einzelnen Teilnehmer können dabei bis zu einem gewissen Grade austauschbar sein, ohne daß sich das Gesamtverhaltensbild dadurch ändert.

Wie aber aus den vorigen Kapiteln hervorgeht, gibt es darüberhinaus Bereiche in denen das Verhalten sehr stark zwischen ganz bestimmten Einzelindividuen wechselseitig untereinander ausgerichtet ist. Die Einzeltiere sind dabei nicht, oder nur schwer untereinander austauschbar. Insbesondere gilt dies für die Ehebeziehungen (3.3 und 3.4), Eltern/Kindbeziehungen (3.6) und Nachbarschafts-Beziehungen (3.3; letzter Absatz). Es wird dort vertreten, daß in erster Linie das persönliche Sichkennen der Seeschwalbe eine Grundvoraussetzung für das Bestehen solcher Wechselbeziehungen ist, die also nicht allein durch das gemeinsame Revier oder andere äußere Umstände bedingt sein können.

Eine weitere Erscheinung ist; daß im Verhalten der Einzeltiere individuelle Unterschiede festzustellen sind. Außer einigen groben Unterschieden, die sich statistisch erfassen lassen, wie der unterschiedliche Brutfleiß (3.5 und Abb. 4) und unterschiedliche Aggressivität oder unterschiedliche Furchtsamkeit (3.; 15. Absatz) gibt es Feinheiten, beispielsweise die Art und Weise sich auf das Nest zu setzen, oder diejenige anzugreifen und vieles andere mehr, die als individuelle Charakterzüge gedeutet werden können. Das Endprodukt, das beobachtete interindividuelle Verhalten ist mit Sicherheit nicht allein aus der zufälligen äußeren Ausgangssituation eines jeden Tieres, sondern vornehmlich aus der Eigenart eines Jeden zu erklären. Die Variationsbreite der Charaktere ist größer als die Unterschiede zwischen den Geschlechtern an sich. Selbstverständlich ist die Geschlechtsaktivität im engeren Sinne geschlechtsgebunden.

Die Rollen-Ähnlichkeit von ♂ und ♀ im Fortpflanzungsgeschehen ermöglicht, daß unter besonderen Voraussetzungen ein gleichgeschlechtliches Paar zustande kommen kann, das in gewissen Bereichen (Balz- und Brutverhalten) funktionsfähig wird. Trotzdem gibt es einige Verhaltensweisen, die schwerpunktmäßig mehr dem einen oder dem anderen Geschlecht zukommen. So übernimmt das ♂ in der Zeit von der Kopula und um die Eiablage und meistens auch bei der Kükenaufzucht durch sein Füttern einen höheren Anteil am Fischfang als das ♀. Für die übrigen Verhaltensweisen, die zwischen den Individuen stärker als zwischen den Geschlechtern als Ganzes variieren, könnten nur durch umfangreiche statistische Reihenuntersuchungen eventuelle Geschlechtsunterschiede nachgewiesen werden.

Die individuellen Unterschiede bedingen zwangsläufig Unterschiede von einem Paar zum anderen und beinhalten auch, daß eine neugebildetes Paar je nach Zusammensetzung nicht immer sofort voll einander ergänzend funktioniert. Der schlechtere Bruterfolg Neuverpaarter (es kann sich dabei auch um wiederverpaarte Witwer handeln; 3.4; Tab. 1) und die anfängliche Umständlichkeit im Umgang miteinander weisen daraufhin, daß zwischen den Gatten ein Einspielungsvorgang stattfinden muß, der relativ lange Zeit beansprucht.

Dieser Zeitverlust als Ergebnis der Variabilität innerhalb der Geschlechter, sowie das Zustandekommen gleichgeschlechtlicher Paare, bedingt durch deren relative Gleichschaltung, könnte durch den folgenden Nachkommenschaftsausfall als ein negativer Selektionswert angesehen werden. Ein für jedes Geschlecht einheitlicher Standard, der immer auf den Partner paßt, erschiene durch Ausschaltung dieses Ausfalls als selektionsbegünstigt, dennoch muß das Gegenteil der Fall sein. Wahrscheinlich wird der Nachteil des gegenseitigen Lernen-Müssens durch ein weit besseres Ergebnis in Bezug auf die Einspielung der Partner aufeinander aufgewogen, welches besonders durch die relativ hohe Lebenserwartung der Seeschwalben zum Tragen kommt. In Anbetracht des schlechteren Bruterfolges der Jungverpaarten und des guten der Altverpaarten dürfte der Selektionsvorteil, den die starke Neigung zur Einehe beziehungsweise Dauerehe birgt, eindeutig sein.

Aus Untersuchungen von PUGESEK (1980) an verschiedenen Möwenarten geht hervor, daß auch bei diesen Vögeln alte Tiere einen besseren Bruterfolg haben als jüngere. Er geht aber nicht darauf ein, ob hierbei das absolute Alter des Einzelnen, oder die Dauer der beidseitigen Verpaarung ausschlaggebend ist. Er meint vielmehr, daß eine herausselektierte und genetisch fixierte mit dem Alter steigende Einsatzbereitschaft für das Brutgeschäft den Tieren innewohnen würde. Obgleich das Eine das Andere nicht ausschließen muß, räumt er der größeren Erfahrung der Einzeltiere kaum Bedeutung ein und erwähnt nicht die steigende Einspielung der Gatten während der Zeit ihrer Ehe. Wahrscheinlich ist aber vor allem hier der biologische Anpassungswert einer Dauerehe im Tierreich zu sehen, denn in dieser Form ist sie nur bei brutpflegenden Arten zu finden. Ausnahmen hierin bilden Arten, bei denen die Dauerbindung einen andern Zweck erfüllt, wie bei den Anglerfischen der Familie Ceratiidae, wo das Parasitieren der ♂ an ihren ♀ die Befruchtung überhaupt erst ermöglicht.

Wie die Silbermöwen (*Larus argentatus*, vgl. DROST 1951, 1952, 1955; MÜLLER 1954, GOETHE 1956) haben die Seeschwalben eine starke, aber nicht absolute Neigung zur Einehigkeit. Sie stellt wahrscheinlich einen Kompromiß dar, der aus den Selektionsvorteilen der Partnertreue einerseits, und andererseits aus denen der Umverpaarungsmöglichkeit bei Verlust des Partners erwachsen ist. Die Ehe und Partnertreue steht aber nicht nur in funktioneller Verbindung mit der Kükenaufzucht, sondern hat ihre Wirkung im ganzen sozialen Bereich. Sie erhöht die soziale Durchsetzungsfähigkeit der Tiere, die hier operationell als Rang bezeichnet werden soll. So sind erst Verpaarte in der Lage in der Kolonie ein Revier zu behaupten (3.2; 5. Absatz).

Nach Untersuchungen von COULSON (1974) (vgl. auch COULSON 1972, WOOLLER et al. 1977) an der Dreizehenmöwe (*Rissa tridactyla*) haben ranghöhere Tiere eine zentrale Position in der Kolonie³⁾, bessere Überlebensraten, bestehen aus dauerhaften Paaren und haben besseren Bruterfolg. Das Primäre dürfte nach seiner Deutung eine im Individuum liegende Eigenschaft («better individuals») sein, die die übrigen Parameter steuert.

Nach Untersuchungen von BAEYENS (1976) an Elstern (*Pica pica*) haben diejenigen, die schlechten oder keinen Bruterfolg gehabt hatten, anschließend eine höhere Scheidungsrate. Dieser Umstand könnte nach BAEYENS (briefl. Mitt.) dadurch erklärt werden, daß Tiere in schlechten Revieren (mit gleichzeitig schlechterer Aufzuchtmöglichkeit) dazu neigen, Revier und Partner zu verlassen, zugunsten eines besseren Reviers, sofern es von einem alleinstehenden Inhaber besetzt ist, der dann als neuer Partner genommen wird. Auch bei Meisen (*Parus sp.*) wies WINKEL (1975, S. 55) einen häufigeren Partnerwechsel im Anschluß an eine mißlungene Brut nach, welches ebenfalls für einen scheidungsauslösenden Effekt eines Brut-Mißerfolges spricht.

Eine Korrelation zwischen den genannten Größen ist auch bei den Seeschwalben ersichtlich, bloß erscheinen bei ihnen die ursächlichen Beziehungen in anderer Anordnung.

Während bei einer der obengenannten Untersuchungen die Ranghöhe den Paarzusammenhalt und dieser den Bruterfolg bedingen, bei den anderen umgekehrt der Bruterfolg den Paarzusammenhalt bestimmen kann, deuten unsere Ergebnisse an der Küstenseeschwalbe am ehesten darauf hin, daß Ursache und Wirkung vertauscht sind: Nämlich, daß die enge der Paarbindung gleichzeitig für Rang und Bruterfolg bestimmend sind. Wengleich bei solch komplexen Verhaltensvorgängen eine positive Rückkopplung der Wirkung auf ihre Ursache nicht nachweislich auszuschließen ist, so müssen sie bei den Küstenseeschwalben nach dem Stand unserer Erkenntnisse, wenn überhaupt vorhanden, so doch geringer einschätzen als den primären Einfluß der Paarbindung auf Rang und Bruterfolg.

³⁾ Bei den von COULSON et al. (1976) untersuchten Seeschwalben sind es die älteren Tiere, die eine zentrale Position in der Kolonie einnehmen.

Die Neigung der Elstern und der Dreizehenmöwen bessere Reviere anzustreben ist bei der Küstenseeschwalbe nicht ausgeprägt, die Tiere weisen vielmehr eine relative Treue zu ihrem angestammten Revier auf. Größer als die Reviertreue ist jedoch die Gattentreue, die sich als Verhaltenssystem ausnimmt, das folglich stärker an das Individuum als an das Territorium gekoppelt ist. Aus den Arbeiten von DROST (1951 und 1952) geht hervor, daß bei der Silbermöwe sehr ähnliche Verhältnisse vorliegen.

Bei Vögeln gibt es sowohl Arten, bei denen die Bindung an den Gatten, wie auch solche, bei denen das Revier die größere Rolle spielt. Zu den ersten können wir, außer einigen Anatiden und einigen der obengenannten Arten, beispielsweise Dohlen (*Corvus monedula*), Gimpel (*Pyrrhula pyrrhula*), Bartmeisen (*Panurus biarmicus*), Zebrafinken (*Taenopygia guttata*) rechnen (vgl. LORENZ 1931, NICOLAI 1956 S. 119 und folgende, VAN DEN ELZEN 1977, IMMELMANN et al. 1978); zu der zweiten Gruppe dagegen Elstern oder einige echte Meisen (vgl. BAEYENS 1976, WINKEL 1975). Bei Vögeln mit gemeinsamer Brutpflege der Geschlechter kann bei Arten mit größerem Revier sowohl die Bindung an dieses als auch die Bindung an den Partner vorherrschen. Bei den geselligen Arten müßte die Bindung an den Gatten überwiegen, da es wahrscheinlich unter Koloniebedingungen das besser funktionsfähige Sozialsystem darstellt. Was das Küken-Eltern-Verhältnis betrifft, wurde im Falle der Seeschwalben diese bessere Funktionsfähigkeit bei starker Individualität der Beziehungen bereits diskutiert (BUSSE et al. 1977). Bei der Trottellumme (*Uria aalge*) zeigte TSCHANZ (1959, 1964, 1968) die Rolle der Individuellen Erkennungsfähigkeit und Bindung für die Kontinuität des familiären Zusammenhalts aber auch als Trennungsschranke zu Nachbarfamilien, welches eine Kükenverwechslung verhindert. Er zählt diese Vorgänge zu einem Funktionsbereich, den er »Interfamiliäre Trennungsmechanismen« nennt. Diese Mechanismen setzen je nach artspezifischen Koloniebedingungen in verschiedener Weise an, und haben in Anpassung an diese unterschiedliche Ausprägung. Sie treten umso früher auf, und sind umso trennschärfer, je geringer die Trennung durch Raum, Zeit und Unbeweglichkeit der Küken ist (TSCHANZ & HIRSBRUNNER 1975, INGOLD 1973, SCHOMMER & TSCHANZ 1975).

Wie die Küken-Eltern-Bindung müssen auch die Einehe-Verhältnisse der Seeschwalben, außer ihrer Funktion in Bezug auf die Einspielung der Partner bei der Brutaktivität (5., 6., und 7. Absatz), ebenfalls zu den interfamiliären Trennungsmechanismen im weiteren Sinne gerechnet werden, da sie alle zusammen zur Geschlossenheit der Einzelfamilien beitragen und Untermischungen vermeiden. Hier hat das Fehlen an räumlicher Trennung der Koloniebedingungen wahrscheinlich einen Selektionsdruck in Richtung auf eine sie ersetzende psychische Trennung bewirkt, sodaß die Integrität der Familien durch ihr stärker diskriminierendes Verhalten trotzdem erhalten bleibt.

Eine Grundvoraussetzung für das Funktionieren eines solchen Systems ist allerdings, daß die Tiere physiologisch dazu in der Lage sein müssen, ihre Individuen persönlich zu erkennen, sodaß hier der Selektionsdruck ansetzen kann. Wo diese Fähigkeit im Laufe der Stammesgeschichte – wie auch immer – zustande gekommen ist, kann er mehrfach im Tierreich ähnliche konvergente Evolutionsvorgänge eingeleitet haben, die einmal bei bruttpflegenden Arten und erst recht bei zudem noch in einem räumlich eng gedrängten Nachbarnverband lebenden Tieren zu einer Stärkung des individualdiskriminativen Verhaltens und damit zur Einigkeit und Familiengeschlossenheit geführt haben kann. Dieses gilt wahrscheinlich auch für andere gesellige und bruttpflegende Tierarten – einschließlich des Menschen.

5. Danksagung

An dieser Stelle möchte ich meinen Dank aussprechen: Herrn Prof. Dr. Dierk FRANCK (Zool. Inst. Hamburg) und Herren Dr. Friedrich GOETHE (Inst. f. Vogelforschung Wilhelmshaven) für ihr Interesse und ihren Einsatz bei der Durchführung der Arbeiten und vor allem für Anleitung sowie Anregungen und wertvolle Ideen; für letzteres wie für das Bereitstellen von apparativem Material, Herrn Dr. Wolfgang WINKEL (Inst. f. Vogelforschung). Für wertvolle Anregungen und praktischen Rat bedingt durch seine Erfahrung an Seeschwalben, Herrn Hans RITTINGHAUS (ebenda).

Für die Bereitstellung von elektronischen Bauteilen danke ich meiner Schwiegermutter Frau Ida WINTER (Koblenz), für die Vogelmarkierfarben, der Firma Ciba Geigy (Basel, Schweiz). Für anregende tatkräftige Unterstützung im Gelände, Herrn Peter MEESENBURG und Frau, Herrn Albert HAUSMANN, Herrn Hartwig REHDER und Frau, Herrn Christian RATHJE, und Ehepaar Eckart SCHREY. Ebenfalls meiner Mutter, Frau Alli B. (jetzt Santiago, Chile) danke ich für den Beistand, den sie mir im Jahr 1976 im Untersuchungsgebiet leistete.

Für die Ermöglichung der Untersuchungen auf der Hallig Norderoog danke ich dem Verein Jordsand zum Schutze der Seevögel (Hamburg) und seinen aufeinanderfolgenden Vorsitzenden, Herrn Prof. Dr. Klaus STÜVEN, Herrn Dr. Joachim MÜNZING und Herrn Uwe SCHNEIDER. In gleicher Weise danke ich Herrn Sigfried HELLMANN (Pellworm), der uns per Schiff versorgte.

Finanzielle Unterstützung verdanke ich in zeitlicher Reihenfolge: dem Deutschen Akademischen Austauschdienst, der Graduiertenförderung der Univ. Hamburg und der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

Für die Durchsicht und kritische Stellungnahme zum Manuskript danke ich den Herren: Prof. Dr. Eberhard CURIO (Ruhr-Univ. Bochum), Prof. Dr. Dierk FRANCK, Dr. Friedrich GOETHE, Dr. Jürgen NICOLAI (Inst. f. Vogelforschung) und Hans RITTINGHAUS.

Für die englischen Zusammenfassungen danke ich Herrn Dr. Scott MOODY (Dept. of Zoology, Ohio University) und für die Mitwirkung bei der Erstellung der geographischen Darstellungen und des maschinenschriftlichen Textes Fräulein Ursula BOTT (Museum Koenig).

Besonderer Dank gebührt meiner Frau Karin B.-WINTER, die trotz aus der Sache erwachsender Schwierigkeiten und Einschränkungen, einschließlich der finanziellen, tapfer in allen Bereichen entscheidend mitgewirkt hat.

Literatur

- ASSEM, J. VAN DEN (1954): Waarnemingen over het gedrag van de grote stern. *Levende Nat.* 57: 1-9. – AUSTIN, O. L. (1947): A study of the mating of the common tern (*Sterna b. hirundo*): *Bird-Banding* 18: 1-16. – AUSTIN O. L. (1949): Site tenacity, a behaviour trait of the common tern (*Sterna hirundo* LINN.). *Bird-Banding* 20, 1-39. – BAEYENS, G. (1980): Sociale Organisatie bij Eksters (*Pica pica*): een Etho-Oecologisch Onderzoek. Proefschrift Rijksuniversiteit te Groningen, 1-94. – BEER, C. G. (1970): Individual Recognition of Voice in the Social Behaviour of Birds. In: LEHRMANN, D. S., R. A. HINDE & E. SHAW (Hrsg.): *Advances in the Study of Behaviour*. Acad. Press, New York and London, 3: 27-74. – BORDEL, H. (1977): Brutbiologie der Küstenseeschwalbe. *Uthörn Mitt.* 4 (5): 1-36. – BULLOUGH, W. S. (1941): Observations on the colonies of the arctic tern (*Sterna macrura* NAUMANN) on the Farne Islands. *Proc. zool. Soc. Lond. Ser. A* 112: 1-12. – BUSSE, KA., & K. BUSSE (1977): Prägungsbedingte Bindung von Küstenseeschwalbenküken (*Sterna paradisaea* PONT.) an die Eltern und ihre Fähigkeit, sie an der Stimme zu erkennen. *Z. Tierpsychol.* 43: 287-294. – BUSSE, K. (1975): Vergleichende Untersuchungen zum Fortpflanzungsverhalten und zum Problem der arttrennenden Mechanismen an Fluß- und Küstenseeschwalben (*Sterna hirundo* L. und *S. paradisaea* PONT.) auf der Hallig Norderoog. Dissertation Univ. Hamburg, 1-75. – BUSSE, K. (1977a): Statistisches Prüfverfahren des Untermischungsgrades von im Watt rastenden Flußseeschwalben und Küstenseeschwalben-Schwärmen (*Sterna hirundo* L. und *S. paradisaea* PONT.). *Z. Tierpsychol.* 43: 295-303. – BUSSE, K. (1977b): Prägungsbedingte akustische Arterkennungsfähigkeit der Küken der Flußseeschwalben und Küstenseeschwalben *Sterna hirundo* L. und *S. paradisaea* PONT. *Z. Tierpsychol.* 44: 154-161. – BUSSE, K. (im Druck): Methoden zur individuellen Kennzeichnung und automatischen Registrierung von Brutvögeln entwickelt und erprobt an einer Seeschwalbenkolonie. – BUSSE, K. & D. FRANCK (im Druck). Cross fostering experiments between common and arctic terns and the problem of species isolating mechanisms. – COULSON, J. C. (1972): The significance of the pair-bond in the kittiwake. *Proc. Intl. Ornithol. Congr.* 15: 424-433. – COULSON, J. C. (1974): Colonial organization in the kittiwake (*Rissa tridactyla*). *Kurzfassungen wissenschaftl. Vorträge, Jahresversammlung der Deutschen Ornithologen Gesellschaft* 86, S. 6. – COULSON, J. C. & J. HOROBIN (1976): The influence of age in the breeding biology and survival of the arctic tern *Sterna paradisaea*. *J. Zool.* 178: 247-260. – CULLEN, J. M. (1956): A study of the behaviour of the arctic tern (*Sterna macrura*). D. Phil. Thesis, Oxford Univ., 1-233. – CULLEN, J. M. (1960a): The aerial display of the arctic tern and other species. *Ardea* 48: 1-39. – CULLEN, J. M. (1960b): Some adaptations in the nesting behaviour of terns. *Proc. 12th international Ornithological Congress Helsinki*, 153-157. – DESSELBERGER, H. (1929): Soziologische Beobachtungen an Brandseeschwalben. *Orn. Mber.* 37: 14-18. – DIRCKSEN, R. (1932): Die Biologie des Austernfischers, der Brandseeschwalbe und der Küstenseeschwalbe nach Beobachtungen und Untersuchungen auf Norderoog. *J. Orn.* 80: 427-521. – DROST, R. (1951): Beobachtungen an einer kleinen Silbermöwenpopulation im Jahreslauf. Ein Beitrag zur Soziologie von *Larus argentatus*. *Vogelwarte* 16: 44-48. – DROST, R. (1952): Das Verhalten der männlichen und weiblichen Silbermöwen (*Larus a. argentatus* PONT.) außerhalb der Brutzeit. *Vogelwarte* 16: 108-116. – DROST, R. (1953): Über die Heimattreue deutscher Seevögel. *J. Orn.* 94: 181-193. – DROST, R. (1955): Neue Beiträge zur Soziologie der Silbermöwe (*Larus a. argentatus* PONTOPP.). *Acta XI. Congr. Int. Orn. Basel*, 564-569. – DROST, R. & L. SCHILLING (1940): Über den Lebensraum deutscher Silbermöwen, *Larus a. argentatus* PONT., auf Grund von Beringungsergebnissen. *Vogelzug* 11: 1-22. –

- ELZEN, R. VAN DEN (1977): Paarzusammenhalt bei der Bartmeise (*Panurus biarmicus*). Vogelwarte 29: 122-125. – FUCHS, E. (1977): Predation and anti-predator behaviour in a mixed colony of terns *Sterna sp.* and Black-headed Gulls *Larus ridibundus* with special reference to Sandwich Tern *Sterna sandwicensis*. Orn. Scand. 8: 17-32. – GOETHE, F. (1937): Beobachtungen und Untersuchungen zur Biologie der Silbermöwe (*Larus a. argentatus* PONTOPP.) auf der Vogelinsel Memmertsand; J. Orn. 85: 1-119. – GOETHE, F. (1939): Die Vogelinsel Mellum. Abhandl. Gebiet Vogelkunde 4: 1-110. – GOETHE, F. (1953): Experimentelle Brutbeendigung bei Silbermöwen (*Larus a. argentatus* PONTOPP.). J. Orn. 94: 160-174. – GOETHE, F. (1956): Die Silbermöwe. Neue Brehm-Bücherei, Heft 182, Wittenberg Lutherstadt. – GROSSKOPF, G. (1957): Das Durchschnittsalter der auf Wangerooge nistenden Küstenseeschwalben (*Sterna macrura*). J. Orn. 98: 65-70. – HAYS, H. (1975): Probable common \times roseate tern hybrids. Auk 92: 219-234. – IMMELMANN, K., H.-H. KALBERLAH, P. RAUSCH & A. STAHNKE (1978): Sexuelle Prägung als möglicher Faktor innerartlicher Isolation beim Zebrafinken. J. Orn. 119: 197-212. – INGOLD, P. (1973): Zur lauthen Beziehung des Elters zu seinem Küken bei Tordalken (*Alca torda*). Behaviour 45: 154-190. KÖRNER, H. K. (1966): Untersuchungen zur Eiröllbewegung der Küstenseeschwalbe (*Sterna macrura* NAUM.) Jordsand Mitt. 1: 51-63. – LORENZ, K. (1931): Beiträge zur Ethologie sozialer Corviden. J. Orn. 79: 67-127. – MARPLES, G. & A. MARPLES (1934): Sea terns or sea swallows. London, 1-227. – MÜLLER, R. (1954): Das geschlechtsspezifische Verhalten der Silbermöwe. Dissertation Univ. Tübingen, 1-61. – NADLER, T. (1976): Die Zwergseeschwalbe. Neue Brehm-Bücherei. – NEUBAUER, W. (1978): Experimentelle Untersuchungen zur akustischen und visuellen Kommunikation an der Flußseeschwalbe (*Sterna hirundo* L.) unter besonderer Berücksichtigung der Jungenaufzucht. Beitr. Vogelk. 24: 1-71. – NICOLAI, J. (1956): Zur Biologie und Ethologie des Gimpels. Z. Tierpsychol. 13: 93-132. – PALMER, R. S. (1941): A behaviour study of the common tern (*Sterna hirundo* L.). Proc. Bost. Soc. nat. Hist. 42: 1-119. – PORTIELJE, A. F. J. (1928): Zur Ethologie bzw. Psychologie der Silbermöwe *Larus a. argentatus* PONT. Ardea 17: 112-149. – PUGSEK, B. H. (1980): Increased reproductive Effort with age in the California gull (*Larus californicus*). Science 212: 822-823. – RITTINGHAUS, H. (1962): Die Seeschwalben auf der Insel Minsener Oldeoog. Ein Beitrag zu ihrer Ethologie und Ökologie. Oldenburg. Jahrb. 61: 93-104. – RITTINGHAUS, H. (1969a): *Sterna macrura* Laridae, Brüten und Hudern. Enc. Cin. Göttingen E 637 (1964): 1-5. – RITTINGHAUS, H. (1969b): *Sterna macrura* Laridae, Fütterung der Jungen. Enc. Cin. Göttingen E 638 (1964): 1-5. – RITTINGHAUS, H. (1969c): *Sterna hirundo* Laridae, Balz und Kopulation. Enc. Cin. Göttingen E 659 (1964): 1-7. – RITTINGHAUS, H. (1969d): *Sterna hirundo* Laridae, Brüten und Hudern. Enc. Cin. Göttingen E 660 (1964): 1-6. – RITTINGHAUS, H. (1969e): *Sterna hirundo* Laridae, Fütterung der Jungen. Enc. Cin. E 661 (1964): 1-7. – RITTINGHAUS, H. (1969f): *Sterna albifrons* Laridae, Verhalten der Eltern beim Schlüpfen der Jungen. Enc. Cin. Göttingen E 1255 (1967): 1-6. – SCHOMMER, M. & B. TSCHANZ (1975): Lautäußerungen junger Trottellummen (*Uria a. aalge*) als individuelle Merkmale. Vogelwarte 28: 17-44. – SOUTHERN, H. N. (1938): Posturing and related activities of the common tern (*Sterna hirundo* L.). Proc. Zool. Soc. London (A) 108: 423-431. – SPILLNER, W. (1971): Küstenseeschwalben, Lebensbilder ihrer Fortpflanzungsbiologie. Falke 18: 400-413. – STEINBACHER, J. (1941): Beobachtungen über das Brutleben der Flußseeschwalbe. Orn. Mbr. 49: 78-81. – STEVENSON, J. G., R. E. HUTCHISON, J. B. HUTCHISON, B. C. R. BERTRAM & W. H. THORPE (1970): Individual recognition by auditory cues in the common tern (*Sterna hirundo*) Nature 226: 562-563. – TINBERGEN, N. (1931): Zur Paarungsbiologie der Flußseeschwalbe. Ardea 20: 1-18. – TINBERGEN, N. (1932): Verglijkende waarnemingen an enkele meeuwen en sterns. Ardea 21: 1-13. – TINBERGEN, N. (1938): Ergänzende Beobachtungen über die Paarbildung der Flußseeschwalbe (*Sterna hirundo* L.) Ardea 27: 247-249. – TSCHANZ, B. (1959): Zur Brutbiologie der Trottellumme (*Uria aalge aalge* PONT.). Behaviour 14: 1-100. – TSCHANZ, B. (1964): Beobachtungen und Experimente zur Entstehung der »persönlichen« Beziehung zwischen Jungvogel und Eltern bei Trottellummen. Verh. Schweiz. naturf. Ges. Zürich: 211-216. – TSCHANZ, B. (1968): Trottellummen, die Entstehung der persönlichen Beziehungen zwischen Jungvogel und Eltern. Z. Tierpsychol. Beih. 4: 1-103. – TSCHANZ, B. (in Vorbereitung): Die Entwicklung der sozialen Beziehungen vom Fohlen zu Artgenossen beim Camargue-Pferd. – TSCHANZ, B. & M. HIRSBRUNNER-SCHARF

- (1975): Adaptations to colony life on cliff ledges: A comparative study of guillemot and razorbill chicks. In: BAERENDS G., C. BEER, A. MANNING, (Hrsg.): Function and evolution in behaviour. Clarendon. Press Oxford, 358-380. – VEEN, J. (1977): Functional and causal aspects of Nest distribution in colonies of the sandwich tern (*Sterna s. sandwicensis* LATH.) Behaviour Supl. 20: 1-193. – WACHS, H. (1933): Paarungsspiele als Artcharaktere, Beobachtungen an Möwen und Seeschwalben. Verh. dt. zool. Ges., 192-202. – WINKEL, W. (1975): Vergleichend-brutbiologische Untersuchungen an fünf Meisen-Arten (*Parus spp.*) in einem niedersächsischen Aufforstungsgebiet mit japanischer Lärche (*Larix leptolepis*). Vogelwelt 96: 41-63, 104-114. – WINKEL, W. (1977): Zum Verhalten von Kohlmeisen (*Parus major*) während der Bebrütungsphase. Vogelwarte 29 (Sonderh.): 101-111. – WOOLLER, R. D. & J. C. COULSON (1977): Factors affecting the age of first breeding of the kittiwake *Rissa tridactyla*. Ibis 119: 339.349.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1983

Band/Volume: [5](#)

Autor(en)/Author(s): Busse Klaus

Artikel/Article: [Untersuchungen zum Ehe-, Familien- und Sozialleben der Küstenseeschwalbe \(*Sterna paradisaea* PONT.\) mit besonderer Berücksichtigung des langzeitlichen Wandels der individuellen Beziehungen 73-110](#)