

KONKRETE UND ABSTRAKTE POPULATIONEN DES HÖCKERSCHWANS (*CYGNUS OLOR*) IN NORDWESTDEUTSCHLAND)*

Erwin Rudolf Scherner

ABSTRACT

The Mute Swan has spread throughout much of Northwest Germany. In contrast, breeding birds attain low densities only, and during each year many suitable habitats remain unused. Life-history traits suggest that winter abundance affects the probability of subsequent nesting. Consequences of this view can be illustrated by a model based on a logistic equation relating nesting to the number of adults alive at the previous 1st September.

In arriving at a population's structure and dynamics, the entire range of a spatially isolated collective must be regarded. Any model confined to a partial area would yield an abstract entity which originates in properties of its members. For the actual population, however, the degree of intraspecific competition during winter is influenced by movements so that the probability of nesting results from co-operation with birds of other regions.

keywords: *mute Swan (Cygnus olor), population types, population regulation, density-dependent fertility, life-history strategy*

1. EINLEITUNG

Höckerschwäne erlangen ihre Geschlechtsreife bereits gegen Ende des zweiten Lebensjahres. Die individuellen Unterschiede hinsichtlich Beginn, Dauer und Kontinuität der Fortpflanzungsleistung sind jedoch beträchtlich. Daher bestehen Populationen im Sommer regelmäßig aus immaturren Vögeln, adulten Nichtbrütern und reproduktiven Tieren. Lokal und regional ist die Abundanz reproduktiver Paare relativ gering, obwohl viele der als Nistplatz geeigneten Standorte ungenutzt bleiben und rivalisierende Artgenossen dort häufig fehlen. Demnach fällt die Entscheidung für eine Fortpflanzung normalerweise nicht im Frühjahr, sondern eher, zumeist abseits der Brutgewässer. Ausschlaggebend sind vermutlich die Überlebenschancen der Jungtiere im ersten Winter. Zentrale Bedeutung dürfte der Ernährungssituation zukommen, die u. a. von der Intensität intra- und interspezifischer Konkurrenz sowie der Wirksamkeit des elterlichen Schutzes abhängt.

Dem hohen, möglicherweise auch die Lebenserwartung des Brutvogels mindernden Fortpflanzungsaufwand steht das Risiko einer letztlich erfolglosen Reproduktion entgegen. Sind die Aussichten für das Überwintern der Jungtiere schlecht, sollte deshalb eine bessere Situation abgewartet werden. Zumindest im ersten Jahrzehnt nach Erreichen der Flugfähigkeit wird eine derartige Strategie durch sehr geringe Mortalitätsraten begünstigt.

Das Abschätzen der Überlebensaussichten künftiger Nachkommen ist wohl nur im Zusammenhang mit den bisherigen Erfahrungen eines Individuums möglich. Eine unmittelbare Entscheidungshilfe bietet die eigene, durch entsprechendes Körpergewicht angezeigte Kondition am Ende des Winters bzw. vor Beginn der neuen Fortpflanzungsperiode.

Das hier vereinfacht dargestellte Konzept einer Lebenslaufstrategie steht im Einklang auch mit neueren Erkenntnissen über Sozial-, Wander- und Reproduktionsverhalten des Höckerschwans (SCHERNER, in Vorb.). Für die Wahrscheinlichkeit, daß ein adultes Tier zur Fortpflanzung

* 16. Mitteilung aus dem Nordwestdeutschen Höckerschwan-Projekt

schreitet, ist daher eine Dichteabhängigkeit anzunehmen. Konsequenzen dieser Hypothese werden sichtbar bei Betrachtung einiger Befunde aus dem Nordwestdeutschen Höckerschwan-Projekt (s. SCHERNER 1985).

2. GRUNDLAGEN EINER MODELLPOPULATION

Der Versuch, die Entwicklung eines Höckerschwan-Bestandes aus dem Zusammenwirken formaler und funktioneller Strukturelemente abzuleiten, führt zur Untersuchung numerischer Aspekte, während Dispersionsänderungen unberücksichtigt bleiben. Angenommen wird eine konstante, nicht endliche Umwelt, deren limitierende Bedeutung für die Populationsgröße allein in Einflüssen auf Bruterfolg und Mortalität begründet ist. Wegen dieser indirekten Begrenzung bedarf die Kapazität des Lebensraumes keiner vorherigen Festlegung. Das angestrebte Modell enthält jedoch Komponenten, die Standardisierungen erfordern (s. SCHERNER 1985):

- Reproduktive Paare sind durch Nestbau definiert;
- Jungtiere gelten als flügge, wenn sie den September des Geburtsjahres erreichen;
- Überlebensraten (nach Erlangen der Flugfähigkeit) betreffen stets den Zeitraum vom 1. September bis zum 31. August.

Die in Tab. 1 bezeichneten Parameter bilden ein System, das sowohl die Anzahl der am 1. September lebenden Individuen als auch die Größe des Brutbestandes im folgenden Frühjahr festlegt (Abb. 1). Dabei sind die maßgeblichen Faktoren weitgehend auf Situationen in Nordwestdeutschland bezogen (Bundesländer Niedersachsen, Bremen und Hamburg südlich der Süderelbe).

Tab. 1: Modell einer Höckerschwan-Population (Verzeichnis der Komponenten)

Y	Jahr ($Y = 0, 1, 2, \dots$), jeweils vom 1. Sept. bis zum 31. Aug.
N_i	Anzahl i-jähriger Individuen am 1. Sept. des Jahres Y ($i = 0, 1, 2, \dots, 13$)
N_{14}	Anzahl 14-jähriger und älterer Individuen am 1. Sept. des Jahres Y
N	Populationsgröße am 1. Sept. des Jahres Y
A	Anzahl erwachsener Individuen am 1. Sept. des Jahres Y ($A = N - N_0$)
S_j	Überlebensrate im j-ten Lebensjahr ($j = 1, 2, 3, \dots, 13$)
S_{14}	Überlebensrate per annum ab 14. Lebensjahr
M	Sexilität (Männchen-Anteil)
W	Wahrscheinlichkeit, daß ein am 1. Sept. lebender Altvogel im folgenden Frühjahr zur Fortpflanzung gelangt
U, V	konstante Parameter der logistischen Beziehung zwischen W und A
F	Anteil erfolgloser Brutpaare
C	mittlere Anzahl flügger Nachkommen erfolgreicher Brutpaare
P	Anzahl reproduktiver Paare im Jahr Y

2.1 Brutergebnisse

In Nordwestdeutschland dürfte alljährlich jedes dritte Brutpaar ohne flüggen Nachwuchs bleiben (Tab. 2). Vergleichbare Befunde aus anderen Gebieten ergeben Anteile zwischen 24 und ca. 45 % (z.B. HÖLZINGER und SCHILHANSL 1968; COLEMAN und MINTON 1980). Die extreme Quote in Göttingen ($F = 0,72$ oder $0,74$) ist weitgehend Resultat planmäßiger "Regulation" durch Gelegevernichtung (s. SCHERNER 1985).

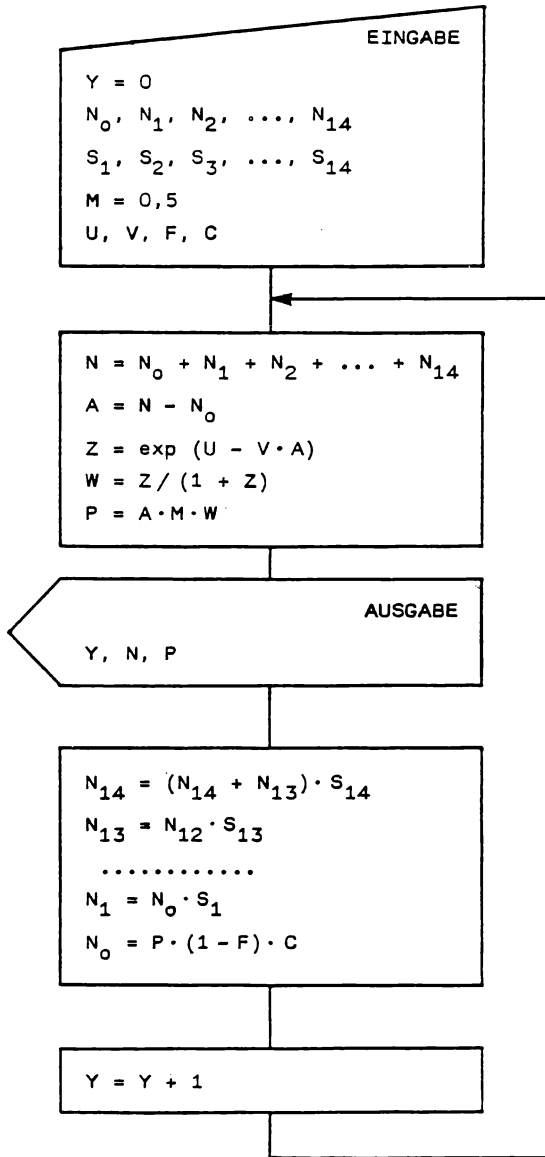


Abb. 1: Modell einer Höckerschwan-Population (Flußdiagramm; Komponenten s. Tab. 1)

Bei erfolgreichen Brutpaaren Nordwestdeutschlands betrug die Anzahl flügger Nachkommen 1969 durchschnittlich 3,3. Im Zentrum von Wolfsburg erreicht C sogar 4,0, in Göttingen 3,0 (Tab. 3). Für andere Gegenden sind Mittelwerte zwischen 3,4 und 4,6 bekannt (z.B. COLEMAN und MINTON 1980; MENZEL 1977).

Mit $F = 0,33$ ist für 1969 in Nordwestdeutschland eine mittlere Produktivität von 2,2 flügger Nachkommen je Brutpaar anzunehmen. Im Zentrum von Wolfsburg betrug die durch $(1 - F) \times C$ definierte Fortpflanzungsrate 2,4 - 2,8, in Göttingen lediglich 0,8. Entsprechende Befunde aus anderen Regionen führen zu Werten von 1,9 - 3,7 (z.B. COLEMAN und MINTON 1980; SZLIJ 1963).

Tab. 2: Fortpflanzungsleistungen von Höckerschwan-Brutpaaren (BP) in Nordwestdeutschland. BPO = erfolgloses Brutpaar (ohne flüggen Nachwuchs); Bpm = erfolgreiches Brutpaar; BPX = Brutpaar, dessen Erfolg ungewiß ist.

	BP	BPO	Bpm	BPX
Nordwestdeutschland und Randgebiete 1969	199	64	51	84
Zentrum von Wolfsburg 1955-1986	65	20	39	6
Göttingen 1972-1987	39	28	10	1

Tab. 3: Jungenzahl erfolgreicher Brutpaare (Bpm) am 1. September. C = arithmetisches Mittel

	1	2	3	4	5	6	7	8	Bpm	C
Nordwestdeutschland und Randgebiete 1969	11	6	10	12	7	3	2	0	51	3,3
Zentrum von Wolfsburg 1955-1986	2	8	8	4	8	3	4	1	38	4,0
Göttingen 1972-1987	5	0	0	2	2	0	1	0	10	3,0

2.2 Überlebensraten

Bisherige Quantifizierungen der Sterblichkeit bei Höckerschwänen gehen auf verschiedene, oft fragwürdige Methoden zurück. Probleme bereiten z.B. die Bewertung markierter Individuen, die während einer Untersuchung "spurlos" verschwinden, Ungewißheiten über die Erfassungsgrade für Todesfälle und lebende Tiere sowie die verbreitete, aber nicht erwiesene Annahme einer altersunabhängigen Mortalität adulter Vögel.

Eine von den bei anderen Verfahren notwendigen Annahmen und Voraussetzungen befreite Analyse der Informationen über 26 im Landkreis Göttingen und 102 im Raum Wolfsburg geschlüpfte Tiere zeigt, daß die Überlebensrate altersabhängig ist, mit einem Maximum ungefähr zwischen 4. und 10. Jahr (Tab. 4). Die geringe Sterblichkeit im 1. Jahr nach dem Flüggewerden ist u.a. darin begründet, daß Jungtiere einen Teil dieser Zeit noch im Familienverband verbringen (SCHERNER, in Vorb.). Hervorzuheben sind in diesem Zusammenhang die von früher veröffentlichten Quoten z.T. erheblich abweichenden Ergebnisse regelmäßiger Beobachtungen an 47 Höckerschwänen in Schweden: die jährliche Mortalität kann nach dem 1. Lebensjahr weniger als 10 % betragen und später, etwa ab dem 7. Jahr, deutlich zunehmen (MATHIASSEN 1987). Daneben ist auf eine von PERRINS und OGILVIE (1981) vorgenommene Studie zu verweisen (Sterblichkeit im 2. und 3. Lebensjahr jeweils ca. 10 %). In das Modell sind lediglich die für Höckerschwäne aus dem Raum Göttingen geschätzten Überlebensraten (S_1 bis S_{13}) einbezogen (s. Tab. 4). Hinzu kommt die unrealistische Annahme, daß die Mortalität nach dem 13. Jahr konstant 50 % per annum beträgt ($S_{14} = 0,500$). Denkbare Unterschiede zwischen Nichtbrütern und reproduktiven Tieren bleiben unberücksichtigt, da sie sich derzeit nicht quantifizieren lassen.

2.3 Geschlechterverhältnis

Unter den noch nicht flüggen Jungtieren beträgt die Sexilität annähernd 1:1 (MATHIASSEN 1976, COLEMAN und MINTON 1979). Das Nordwestdeutsche Höckerschwan-Projekt berücksichtigt 318 individuell markierte Vögel, von denen je 49 bei Kennzeichnung oder später eindeutig als Männchen bzw. Weibchen identifiziert werden konnten. (Für weiter 44 Tiere liegen unsichere Angaben vor: 26 Männchen, 18 Weibchen.) Im Modell gilt $M = 0,5$.

Tab. 4: Jährliche Überlebensraten (S_j) nach dem Flüggewerden für Gruppen individuell gekennzeichnete Höckerschwäne aus den Räumen Wolfsburg und Göttingen (Schätzwerte ohne Konfidenzintervalle).

Lebensjahr* (j)	Wolfsburg	S_j Göttingen
1	0,880	0,934
2	0,866	0,841
3	0,915	0,959
4	0,887	0,789
5	0,899	0,926
6	0,890	0,917
7	0,930	0,913
8	0,924	0,896
9	0,867	0,879
10	0,902	0,869
11	0,863	0,848
12	0,881	0,834
13	0,861	0,631
14	0,837	
15	0,811	
16	0,759	
17	0,597	

* jeweils 1. Sept.-31. Aug.

2.4 Brutvögel

Ortswechsel innerhalb eines Gebietes wie auch Zu- und Abwanderungen sind ganzjährig möglich, weshalb Anzahl und Dispersion anwesender Höckerschwäne selbst kurzfristig kaum konstant bleiben. Wochen- oder monatelang stabil ist nur die Verteilung der Brutpaare. Diese Problematik bedingt Ungewissheiten über die adäquate Bezugsgrundlage für die Frequenz reproduktiver Individuen. (Nach bisherigen Kalkulationen erreicht die Quote während der Fortpflanzungsperiode gewöhnlich 10 - 60 %).

Im Modell ist der Anteil nistender Individuen auf die am 1. September vorhandene Population bezogen, deren Größe (N) ein Maß für die Abundanz im Winter darstellt. Hinsichtlich der von Alter und Geschlecht bestimmten Konkurrenzfähigkeit erfolgt eine Schematisierung, indem alle erwachsenen Schwäne (A) als gleichwertig gelten, während die generell schwächeren Jungtiere (N_0) unberücksichtigt bleiben ($A = N - N_0$). Daher bezeichnet W die Wahrscheinlichkeit, daß ein am 1. September lebender Altvogel im nächsten Frühjahr zur Fortpflanzung gelangt. Dieser Parameter wird durch die Mortalität bis zur Brutsaison begrenzt ($W < 1,0$) und soll, dichteabhängig, aus der logistischen Beziehung

$$W = \frac{\exp(U - V \times A)}{1 + \exp(U - V \times A)}$$

mit den Konstanten U und V resultieren.

Hinweise auf W liefern fiktive Populationen konstanter Größe und stabiler Altersverteilung gemäß den Überlebensraten (Tab. 4) aus den Räumen Göttingen (mit $S_{14} = 0,500$) und Wolfsburg (analog mit $S_{18} = 0,500$). Da es sich um "stationäre" Bestände handelt, sollten bei $M = 0,5$, $F = 0,33$ und $C = 3,3$ von den am 1. September lebenden Altvögeln (A) durchschnittlich 13,4 bzw. 12,6 % in den folgenden zwölf Monaten sterben und 14,0 bzw. 13,1 % im Frühjahr zur Fortpflanzung gelangen. Willkürlich, aber unter Beachtung dieser Quoten werden im Modell zwei Situationen definiert: Ist am 1. September lediglich ein adultes Paar

vorhanden ($A = 2$), beträgt die Wahrscheinlichkeit für das Nisten 80 % ($W = 0,8$). Für $A = 500$ gilt $W = 0,2$, so daß in der nächsten Saison 50 Paare brüten ($P = A \times M \times W$). Die entsprechenden Konstanten der logistischen Funktion lauten $U = 1,39743$ und $V = 0,00557$.

3. NUMERISCHE BEISPIELE

Die Untersuchung betrifft häufige, regional geradezu charakteristische Ereignisse in der Entwicklung von Höckerschwan-Beständen, nämlich die Ansiedlung einzelner, meist dem Tierhandel entstammender Paare und die "Regulation" durch Gelegevernichtung. Die gewählten Beispiele sind deterministisch; das Modell liefert für N und P lediglich Erwartungswerte. Wenn statt C eine Häufigkeitsverteilung der Jungenzahl (vgl. Tab. 3) berücksichtigt wird, läßt sich das Konzept jedoch so verändern, daß es auch stochastische Betrachtungen gestattet (z. B. Abschätzen der Erfolgsaussichten bei Einbürgerungen).

Abb. 2 zeigt einen Bestand, der auf die Freilassung eines Paares einjähriger Vögel zurückgeht. Für $Y = 0$ gilt daher $N = A = N_1 = 2$. Die Brutergebnisse sind durch $F = 0,33$ und $C = 3,3$ definiert.

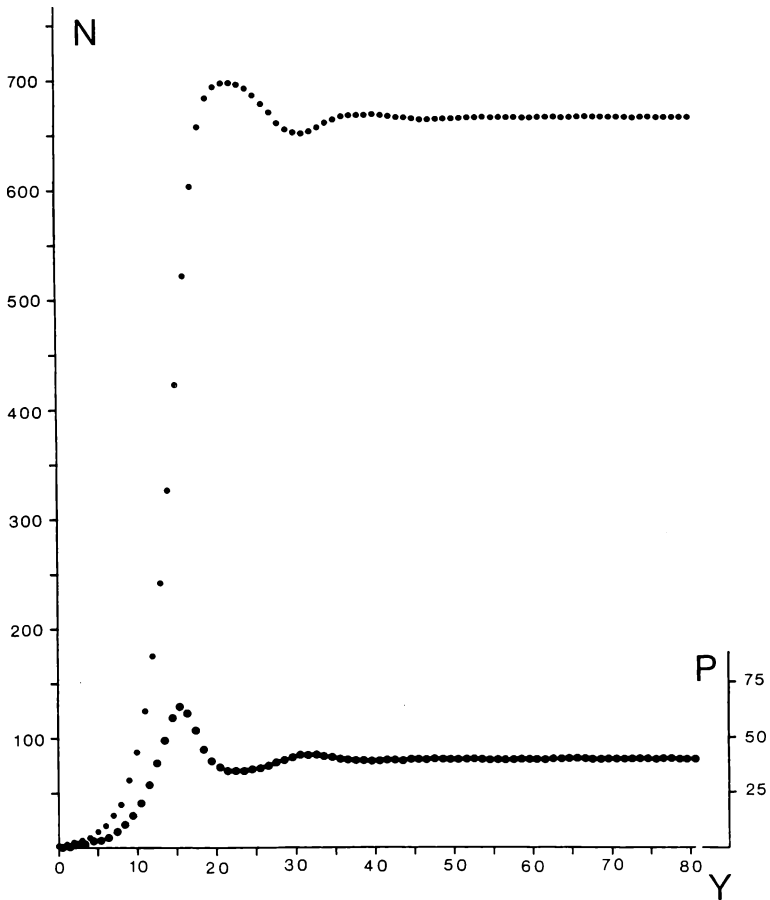


Abb. 2: Entwicklung einer mit einem Paar einjähriger Vögel begründeten Population (mit $F = 0,33$ und $C = 3,3$). N = Individuen; P = Brutpaare; Y = Jahr.

Abb. 3 repräsentiert eine Population, die mit 500 Paaren einjähriger Vögel begründet wurde. Für $Y = 0$ gilt $N = A = N_1 = 1000$ (Fortpflanzungsleistungen wie im vorigen Fall). Abb. 4 entspricht der im ersten Beispiel dargestellten Situation, doch beginnt 50 Jahre nach Bestandsgründung eine planmäßige "Regulation" mit den aus Göttingen bekannten Brutergebnissen (s. Tab. 2 und 3). Ab $Y = 50$ gelten deshalb $F = 0,73$ (statt 0,33) und $C = 3,0$ (statt 3,3).

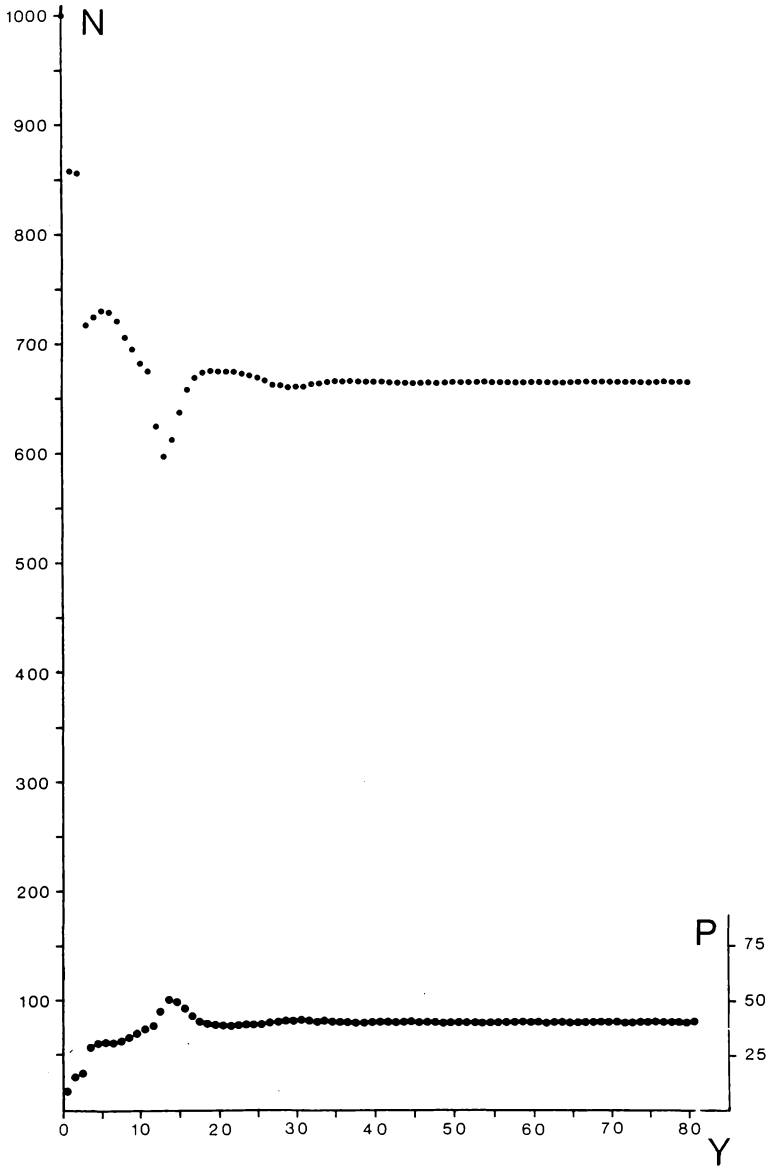


Abb. 3: Entwicklung einer mit 500 Paaren einjähriger Vögel begründeten Population (mit $F = 0,33$ und $C = 3,3$)

4. DISKUSSION

Die meisten Populationen des Höckerschwans haben ihren Ursprung in Einbürgerungen oder Zuwanderungen, deren Konsequenzen vielfach durch Erfassung der Brutvorkommen dokumentiert sind: Einem längeren Zeitraum geringen Wachstums folgt eine kurze Phase starker Zunahme mit einem Maximum, dem sich ein Rückgang anschließt, der zu einer kleineren, aber relativ konstanten Anzahl nistender Paare führt. Eine ähnliche Entwicklung resultiert aus dem Konzept einer dichteabhängigen Festlegung der Frequenz reproduktiver Individuen (Abb. 2).

Im Modell wird sichtbar, daß eine Dichteabhängigkeit der Fertilität und damit auch der Zuwachsrates einer Population selbst dann möglich ist, wenn die Nistgelegenheiten nicht limitiert sowie Natalität (F , C) und Mortalität konstant sind. Ungeachtet der jeweiligen Anfangsgröße (s. Abb. 2 und 3) entwickelt sich eine Situation, in der W den für einen "stationären" Bestand zu erwartenden Wert annimmt. (Bei $Y = 80$ gilt in Abb. 2 und 3 jeweils $W = 0,14$.)

Bei welcher Abundanz der Sollwert für W eintritt, wird formal durch die Konstanten U und V festgelegt. Konzeptionell jedoch entscheidet die Kondition des Altvogels am Winterende. Die logistische Funktion ist demnach Ausdruck einer spezifischen Konstellation vielfältiger Umweltgegebenheiten (Klima, Vegetation, konkurrierende Arten etc.), so daß U und V geographisch wie auch zeitlich variabel sind. Eine bestimmte Populationsgröße (N bzw. A) kann deshalb regional und jährlich verschiedene Wirkung (W) haben.

Mit dem für W gültigen Sollwert und der zugeordneten Abundanz existiert eine Gleichgewichtssituation, die durch negative Rückkopplung ermöglicht wird. Einer Reduktion der Populationsgröße muß daher ein erhöhter Anteil reproduktiver Individuen folgen. Diesem Regulationsmechanismus entspricht die Tatsache, daß nach den extremen Bestandsverlusten der "Jahrhundertwinter" 1962/63 und 1978/79 die Anzahl der Brutpaare in vielen Gegenden Europas nur wenig oder gar nicht abnahm (Beispiele s. HÖLZINGER und SCHILHANSL 1968; PERRINS und OGILVIE 1981; KAATZ 1985; SCHÖNFELD et al. 1985; HAMPE 1986; COLEMAN in BIRKHEAD und PERRINS 1986).

Einwirkungen auf Parameter, von denen Struktur und Leistungen eines "stationären" Bestandes abhängen, bedingen eine veränderte Gleichgewichtssituation mit einem neuen Sollwert für W . Ein Beispiel bietet die "Regulation" durch Minderung der Fertilität. In Abb. 4 führt die Manipulation von F und C zu $W = 0,38$ statt $0,14$ (bei $Y = 80$). Die Möglichkeit, daß eine erhöhte Anzahl reproduktiver Individuen einen Rückgang der Gesamtpopulation signalisiert, ist nicht zuletzt deshalb beachtlich, weil bei vielen Arten, etwa in Seevogelschutzgebieten, lediglich die Brutpaare erfaßt werden.

Viele der in Nordwestdeutschland geschlüpften Höckerschwäne verlassen zeitweise und oft mehrmals diesen Raum, der auch einer großen Anzahl fremder Tiere als Rast-, Mauser- und Überwinterungsgebiet dient (SCHERNER 1981). Bisher bekannte Migrationen gekennzeichnete Individuen (Beispiele s. LATZEL und SCHERNER 1984) dokumentieren einen Einzugsbereich von Belgien (Frankreich ?) und den Niederlanden (England ?) bis Schweden (Norwegen ?), Lettland, Böhmen und Oberfranken mit einem Schwerpunkt im Tiefland zwischen Rhein und Oder. Das Wanderverhalten bedingt, daß ein Vogel während des Winters auf Angehörige anderer Populationen treffen kann und keineswegs sämtlichen Mitgliedern des eigenen Bestandes begegnen muß, und es beeinflusst den aus der Intensität intraspezifischer Konkurrenz resultierenden Parameter W .

Für Nordwestdeutschland wird W im Zusammenwirken mit Vögeln anderer Gebiete festgelegt, so daß ein bestimmter "Sollwert" wohl schon vor Erreichen der zugeordneten Bestandsgröße (N bzw. A) eintritt. Die konkrete Population dürfte daher weniger Individuen und Brutpaare umfassen als nach dem dargestellten Modell eines abstrakten Bestandes zu erwarten wären. Die Besiedlung großer Teile Mitteleuropas und benachbarter Gebiete durch den Höckerschwan begann mit vielen kleinen Vorkommen, die voneinander weitgehend isoliert und in ihrer Dynamik vermutlich unabhängig waren. Die spätere Entwicklung zu einer Fortpflanzungseinheit zwischen Fennoskandien und den Alpen mußte lokal und regional einen wachsenden Ein-

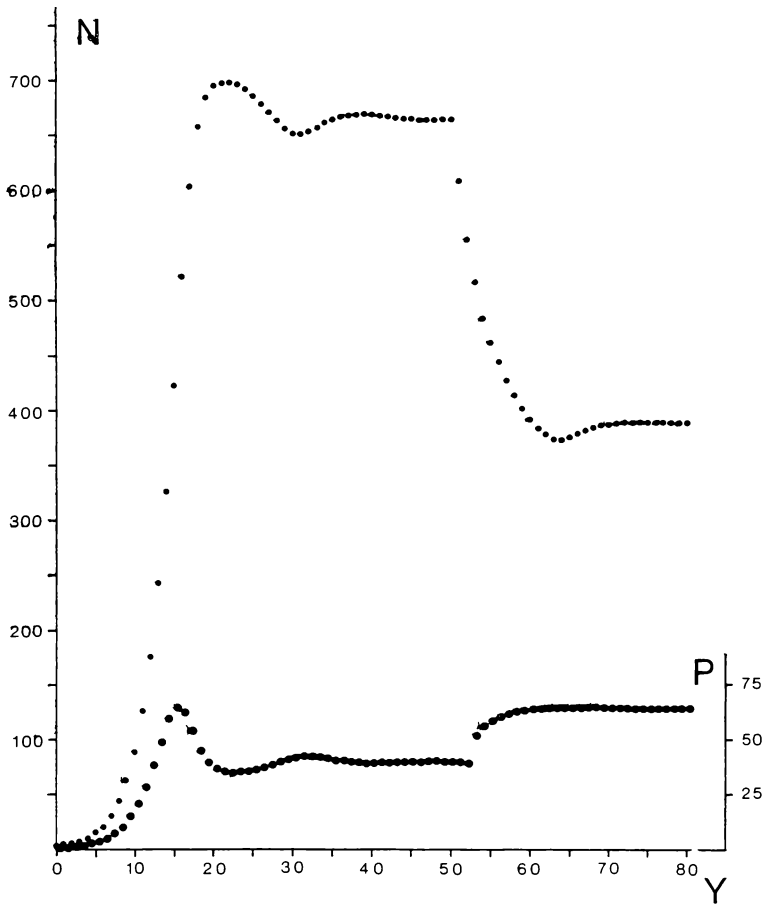


Abb. 4: Entwicklung einer Population unter dem Einfluß einer 50 Jahre nach Bestandsgründung beginnenden "Regulation" durch Minderung des Bruterfolges. Ab $Y = 50$ gelten $F = 0,73$ (statt $0,33$) und $C = 3,0$ (statt $3,3$).

fluß fremder Vögel auf die Abundanz reproduktiver Individuen zur Folge haben. Der seit 1969 in Nordwestdeutschland für den gesamten Raum ebenso wie in Göttingen und dem Zentrum von Wolfsburg nachweisbare Rückgang des Brutbestandes (SCHERNER 1989) könnte auch als Ergebnis dichteabhängiger Regulation unter zunehmender Beteiligung anderer Populationen gedeutet werden.

Die in Modellen häufig angestrebte Ableitung von Bestandsstruktur und -dynamik allein aus den Leistungen der Brutvögel und den Überlebensraten ihrer Nachkommen muß bei *Cygnus olor* offenbar auf das gesamte Areal einer räumlich isolierten Population bezogen werden (vgl. SIEFKE 1982). Betrachtungen von Teilgebieten führen dagegen zu abstrakten Beständen, weil die für eine Regulation konkreter Populationen maßgebliche Abundanz unberücksichtigt bleibt.

LITERATUR

- BIRKHEAD M., PERRINS C.M., 1986: The Mute Swan. - London
- COLEMAN A.E., MINTON C.D.T., 1979: Pairing and breeding of Mute Swans in relation to natal area. - Wildfowl 30: 27-30.
- COLEMAN A.E., MINTON C.D.T., 1980: Mortality of Mute Swan progeny in an area of south Staffordshire. - Wildfowl 31: 22-28.
- HAMPE H., 1986: Der Brutbestand des Höckerschwans in der Dessauer Umgebung 1972-1983. - Naturwiss.Beitr.Mus.Dessau 3: 35-45.
- HÖLZINGER J., SCHILHANSL K., 1968: Zur Bestandsentwicklung des Höckerschwans (*Cygnus olor*) im Ulmer Raum. - 72. Ber. Naturwiss. Ver.Schwaben: 37-42.
- KAATZ J., 1985: Ergebnisse der Höckerschwan-Bestandserfassung von 1976 bis 1983 im Kreis Kyritz. - Naturschutzarb. Berlin Brandenburg 21: 81-86.
- LATZEL G., SCHERNER E.R., 1984: Wanderwege des Höckerschwans (*Cygnus olor*) im nördlichen Mitteleuropa unter besonderer Berücksichtigung Ost- und Südniedersachsens. - Vogelk. Ber. Niedersachsen 16: 33-47.
- MATHIASSEN S., 1976: Studies in Mute Swans in Sweden - aims and problems. - In: KUMARI, E.: Bird Migration. Tallinn: 190-196.
- MATHIASSEN S., 1987: Parents, children and grandchildren - maturity process, reproduction strategy and migratory behaviour of three generations and two year-classes of Mute Swans *Cygnus olor*. - Acta Regiae Soc.Sc.Litterarum Gothoburgensis, Zool. 14: 60-70.
- MENZEL H., 1977: Die Schwäne (Gattung *Cygnus*) in der Oberlausitz. - Abh. Ber. Naturk.-Mus. Görlitz 50 (10), 1976: 1-15.
- PERRINS C.M., OGILVIE M.A., 1981: A study of the Abbotsbury Mute Swans. - Wildfowl 32: 35-47.
- SCHERNER E.R., 1981: Der Höckerschwan (*Cygnus olor*) in Nordwestdeutschland (Übersicht). - Drosera '81: 47-54
- SCHERNER E.R., 1985: Der Brutbestand des Höckerschwans (*Cygnus olor*) im Landkreis Göttingen. - Mitt. Fauna Flora Süd-Niedersachsens 7: 39-52.
- SCHERNER E.R., 1989: Aspekte der Dispersionsdynamik des Höckerschwans (*Cygnus olor*) in Nordwestdeutschland. - Verh. Ges. Ökol. 18: 729-739.
- SCHÖNFELD M., ZUPPKE U., BECHER H., 1985: Die Vögel des Kreises Wittenberg - eine kommentierte Artenliste. - Apus 6: 49-65.
- SIEFKE A., 1982: Größe und Struktur eines Brutbestandes des Sandregenpfeifers, *Charadrius hiaticula*, in ihrer Beziehung zu Dismigrationen und lokalen Umwelteinflüssen (I). - Beitr. Vogelk. 28: 89-106.
- SZIJJ J., 1963: Bestand des Höckerschwans (*Cygnus olor*) am Bodensee. - Vogelwarte 22: 80-84.

ADRESSE

Dr. E. R. Scherner
Gesellschaft für biologische Landeserkundung
Im Wiesengrund 5a
D-W-4594 Garrel

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie](#)

Jahr/Year: 1990

Band/Volume: [19_2_1990](#)

Autor(en)/Author(s): Scherner Erwin Rudolf

Artikel/Article: [Konkrete und abstrakte Populationen des Höckerschwans \(Cygnus olor\) in Nordwestdeutschland 226-235](#)