

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

Die Bedeutung von Nestdichte und Neststandort für den Bruterfolg der Flußseeschwalbe (*Sterna hirundo*) in Kolonien einer Wattenmeerinsel

Von Peter H. Becker und Peter Finck

1. Einleitung

Die Struktur von Vogelkolonien, die durch die räumliche und zeitliche Verteilung ihrer Mitglieder gegeben ist, hat sich als Ergebnis verschiedener, teils entgegengesetzter Selektionsdrucke herausgebildet (z. B. CULLEN 1960, CROOK 1965, TINBERGEN et al. 1967, VEEN 1980, GÖTMARK 1982). Faktoren wie die Steigerung der Effektivität der Feindabwehr (z. B. KRUK 1964, HOOGLAND & SHERMAN 1976, VEEN 1977, GÖTMARK & ANDERSSON 1984, BECKER 1984), die Optimierung der Nahrungssuche (z. B. KREBS 1974, ERWIN 1978, ANDERSSON et al. 1981) und die soziale Stimulation (z. B. GOCHFELD 1980) fördern hohe Siedlungsdichten und Koloniebildung. Andererseits bewirken beispielsweise die im Falle massierten Auftretens erhöhte Auffälligkeit für Predatoren und die intraspezifische Konkurrenz um Nahrung und Nistplatz ein Auseinanderstreben der Brutvögel. Die tatsächliche Struktur einer Kolonie stellt in der Regel einen art- und habitatspezifischen Kompromiß dieser beiden entgegengesetzten Tendenzen dar. Dabei können die Auswirkungen des Koloniebrütens auf den Fortpflanzungs-erfolg der verschiedenen Kolonienmitglieder durchaus unterschiedlich sein.

Um den Einfluß der räumlichen Position von Nestern innerhalb einer Brutkolonie zu erfassen, untersuchten wir an zwei Kolonien der Flußseeschwalbe auf einer Wattenmeerinsel den Zusammenhang zwischen Neststandort, Nestdichte und Bruterfolg.

2. Untersuchungsgebiet und Methoden

2.1 Untersuchungsgebiet

Die Untersuchungen fanden auf der Strandinsel Minsener Oldeog (53.46 N/08.00 E) statt, einem der wichtigsten Brutgebiete der Flußseeschwalbe in Nordwesteuropa (ROOTH 1980, TAUX 1982). Das Naturschutzgebiet wird vom Mellumrat betreut. Seit der Vergrößerung der Insel durch Aufspülung ab Mitte der 70er Jahre — die Inselfläche wurde von ca. 1 ha auf über 140 ha erweitert — hat sich hier eine Brutpopulation von, je nach Jahr, etwa 2 000—3 700 Paaren in zwei großen Kolonien etabliert (Abb. 1). Während der Jahre 1983 und 1984 lagen im Westen und Süden der Insel weitere kleine, gemischte Kolonien von Fluß- und Küstenseeschwalben (*Sterna paradisaea*).

Die beiden großen Kolonien unterschieden sich durch 1.) ihre Lage (Abb. 1); 2.) ihr Alter: die „Alte Kolonie“ bestand 1981 seit mindestens 35 Jahren, die „Neue Kolonie“ dagegen erst seit 4 Jahren; 3.) die Größe: 1983 brüteten in der „Alten Kolonie“ etwa 500, in der „Neuen Kolonie“ etwa 1 500 Brutpaare; und 4.) den Grad der Beeinflussung

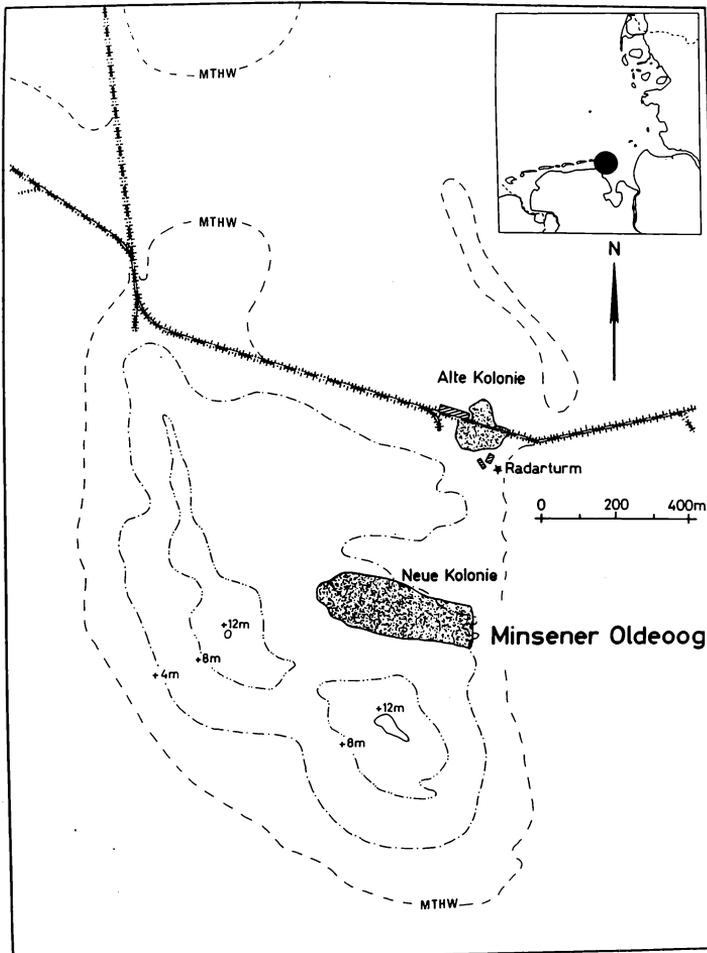


Abb. 1: Lage der untersuchten Flußseeschwalben-Kolonien auf Minsener Oldeog.

Fig. 1: Locations of the studied Common-Tern colonies („Old“ and „New Colony“) on Minsener Oldeog.

durch Menschen: während die „Neue Kolonie“ ungestört ist, liegt die „Alte Kolonie“ neben der Unterkunft der Mitarbeiter des Wasser- und Schiffsamtes (Abb. 2). Mindestens 10mal pro Tag durchqueren Gruppen von Mitarbeitern auf ihrem Weg zwischen Arbeitsplatz und Unterkunft die Kolonie. Außerdem verkehren Schienenfahrzeuge.

2.2 Auswahl und Einzäunung von Nestern

Während der Jahre 1981–1984 wählten wir für detaillierte brutbiologische Untersuchungen nach den Kriterien Nestdichte (dicht und weniger dicht besiedelte Areale), Neststandort („Alte“ oder „Neue Kolonie“, zentrale oder periphere Nestlage) und Legebeginn bis zu 12 repräsentative Probeflächen je Brutperiode aus (Abb. 2) und markierten dort die Gelege. Ab 1982 wurden außerdem jährlich 9–21 vereinzelt

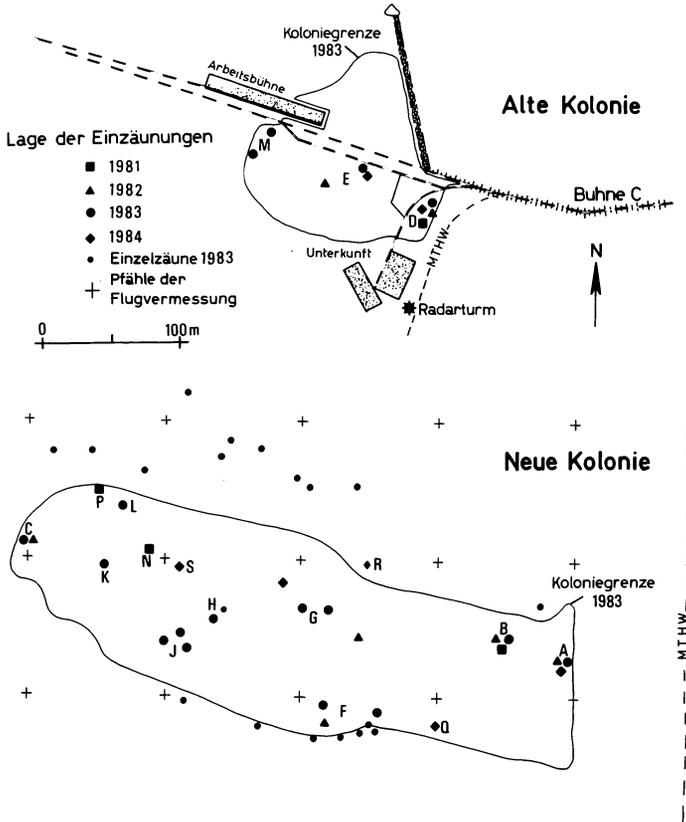


Abb. 2: Lage, Anzahl und Bezeichnung der Einzäunungen von Flußseeschwalben-Nestern in den Untersuchungsjahren 1981–1984 auf Minsener Oldeog.

Fig. 2: Locations, number and specification of the enclosures for Common Tern nests in the years studied (1981–1984).

liegende Nester aus dünn besiedelten Bereichen rings um die „Neue Kolonie“ ausgesucht („Einzelnester“, Abb. 2). Um das Schicksal der Küken bis zum Flügwerden verfolgen zu können, wurden in den Probestrassen jeweils Gruppen von 2–25 Gelegen bzw. die „Einzelnester“ vor dem Schlüpfen der Küken mit Maschendraht eingezäunt (Abb. 2; Methode s. NISBET & DRURY 1972. Höhe: 50 cm, davon 5–10 cm in den Boden eingegraben, Maschenweite 13 mm, Stärke: 0,7–1,0 mm; Eisenstäbe gaben dem Zaun zusätzlichen Halt. Umzäunte Fläche: etwa 3–225 m²). In jeder Einzäunung bot Vegetation den Küken ausreichenden Schutz vor Feinden und Witterung.

2.3 Kontrollen und Bruterfolgsangaben

Frisch geschlüpfte Küken wurden mit Aluminiumringen individuell markiert. Bei der gewählten Kontrollfolge von 2 Tagen ergaben sich in der Regel keine Schwierigkeiten, geschlüpfte Küken ihren Nestern zuzuordnen, da Flußseeschwalbenküken in den ersten Tagen nach dem Schlüpfen nicht sehr mobil sind (z. B. PALMER 1941). So ließ sich 1983 und 1984 ein ziemlich genaues Mindestalter der Küken ermitteln, das max. 48 h zu gering war. Während der Brutperioden 1981 und 1982 wurde in der Regel einmal pro Pentade kontrolliert; mit Hilfe der von NISBET &

DRURY (1972) beschriebenen Alterskriterien ließ sich das Alter der Küken ebenfalls hinreichend genau bestimmen.

Als „flügge“ galten Küken, die ein Alter von mindestens 18 Tagen erreichten und auch später nicht tot in der Einzäunung gefunden wurden. Vom 18. Lebenstag an gelingt es nämlich einzelnen Küken, die Umzäunung zu überwinden; im Durchschnitt blieben sie 1983 26 Tage innerhalb der Umzäunungen ($n = 230$ Küken). Küken, die vor dem 18. Lebenstag verschwanden oder solche, deren Überreste eindeutige Hinweise darauf gaben, daß sie einem Beutegreifer zum Opfer gefallen waren, wurden als erbeutet gewertet. Tot gefundene Küken wurden registriert und aus den Umzäunungen entfernt. Im Falle der am 30. 6. 83 tot gefundenen Küken wurde die schlechte Witterung an den beiden Vortagen als Todesursache angenommen („Tote vom 29. 6. 83“, BECKER & FINCK 1985).

Angaben zum Bruterfolg: Schlüpferfolg: geschlüpfte Küken in % der Eier; Ausfliegerfolg: flügge Küken in % der geschlüpfen Küken; Bruterfolg: a) flügge Küken in % der Eier b) flügge Küken pro Gelege. Die statistischen Prüfungen stützen sich auf SACHS (1978). Signifikanzgrenze: $p \leq 0,05$.

2.4 Ermittlung von Nestdichte und Nachbarabstand

Jeweils nach Beendigung der Brutsaison wurden die Positionen der Nester mit einem Nivelliergerät (Zeiss Ni 2) eingemessen. Wir bestimmten die tatsächlichen Nestdichten als Anzahl der Nachbarn in 5 m Umkreis um ein Bezugsnest und die Entfernung zum nächsten Nachbarnest. Da 1981—1982 nur die Nester innerhalb der Einzäunungen markiert worden waren, wurde in diesen Jahren die Zahl der Nestnachbarn von der Anzahl innerhalb der Zäune vorhandener Nachbarnester hochgerechnet.

2.5 Bewertung möglicher methodischer Einflüsse auf den Bruterfolg

Die Methode, den Ausfliegerfolg von koloniebrütenden Seevögeln, insbesondere Lariden, durch Einzäunung bestimmter Kolonieteile zu erfassen, wurde auch von anderen Autoren in den letzten Jahren erfolgreich angewandt (z. B. Flußseeschwalbe: LECROY & COLLINS 1972, LECROY & LECROY 1974, MORRIS et al. 1976, ERWIN 1979, Lachmöwe *Larus ridibundus*: VIKSNE 1980, VIKSNE & JANAUS 1980). Nur mit einem solchen Verfahren lassen sich in einer Laridenkolonie mit hoher Nestdichte exakte Erhebungen zum Ausfliegerfolg ohne große Störung vornehmen. Kritisch wurde diese Methode von NISBET & DRURY (1972), SAFINA & BURGER (1983) sowie MOUSSEAU (1984) betrachtet. NISBET & DRURY (1972) folgerten aus ihren Untersuchungen an Flußseeschwalben-Kolonien, daß der Einfluß von Zäunen auf den Bruterfolg vernachlässigbar gering war; er variierte nur unwesentlich in Abhängigkeit der Anzahl der Nester pro Einzäunung, der Größe des umzäunten Areals oder der Kontrollhäufigkeit. Die Autoren führten nur 6 der beobachteten Todesfälle, die bei 2 000 geschlüpfen Küken auftraten, direkt auf die Verwendung von Zäunen zurück. 5 dieser 6 Todesfälle waren in der Verwendung von ungeeignetem Zaunmaterial begründet. SAFINA & BURGER (1983, Scherenschnabel *Rynchops niger*) und MOUSSEAU (1984, Ringschnabelmöwe *Larus delawarensis*) kamen in ihren Arbeiten zu dem Ergebnis, daß der Ausfliegerfolg je nach Häufigkeit der Kontrollen unterschiedlich war.

Hinsichtlich unserer Fragestellung war insbesondere zu prüfen, ob sich durch Art und Größe der Einzäunungen Unterschiede in der Vitalität der Küken in den verschiedenen Probeflächen ergaben. Bei der Analyse der Daten aus dem Jahre 1983 ließ sich kein gesicherter Zusammenhang zwischen 1.) Kükendichte in den Zäunen und Kükenmortalitätsrate (Abb. 3) und 2.) Ausfliegerfolg und eingezäunter Fläche (Abb. 4; s. NISBET & DRURY 1972) feststellen. Auf die im Jahre 1983 etwas geringere Kükenmortalität der einzeln eingezäunten Nester im Vergleich zur Einzäunung von Nestgruppen gehen wir in 3.2 ein. Ältere Küken verwundeten sich gelegentlich den

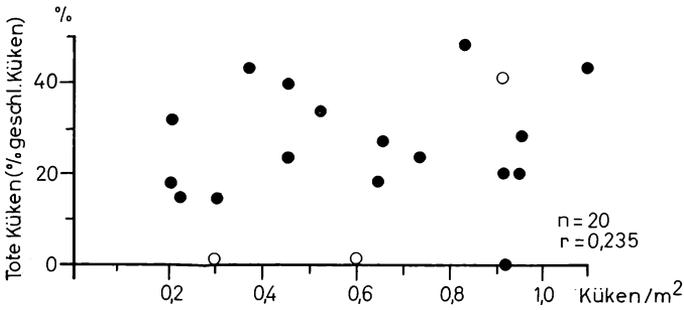


Abb. 3: Durchschnittliche Kükenmortalitätsrate je Einzäunung bei unterschiedlicher Küken-dichte im Jahre 1983 (r: n. s.). Offene Symbole: Mittelwerte einzeln eingezäunter Nester.

Fig. 3: Average chick mortality rate in various enclosures with different chick densities (chicks/m²) in 1983 (r: n. s.). Open symbols: average values for individually fenced nests.

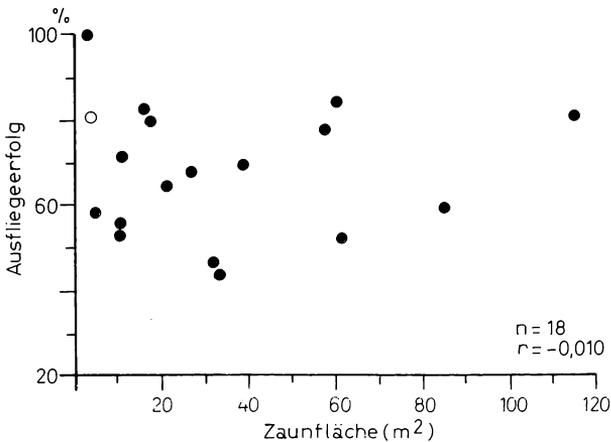


Abb. 4: Durchschnittlicher Ausfliegerfolg in umzäunten Arealen unterschiedlicher Größe im Jahre 1983 (r: n. s.). Offenes Symbol: einzeln eingezäunte Nester.

Fig. 4: Average fledging success in enclosed areas of different size (m²) in 1983 (r: n. s.). Open symbol: Individually fenced nests.

Hautansatz am Oberschnabel, wenn sie versuchten, meist auf der Flucht vor dem Menschen, ihren Schnabel durch das Drahtgeflecht zu stecken, doch verheilte die Verletzung rasch wieder.

Während der Kontrollen verminderten wir diese Verletzungsgefahr durch Einsammeln der größeren Küken in einen Behälter. In keinem Fall hat der Zaun nachweislich den Tod eines Jungvogels verursacht.

Aufgrund der eigenen Erfahrungen und Literaturangaben können wir davon ausgehen, daß die Umzäunung von Nestern keinen wesentlichen Einfluß auf die Kükenvitalität der Flußseeschwalbe hat.

Für die wertvolle Mitarbeit bei der Erhebung und Auswertung der Daten gilt unser Dank Frau M. Wingenroth und den Herren B. Mlody und U. Walter. Dem Wasser- und

Schiffahrtsamt Wilhelmshaven danken wir für Fahrt-, Arbeits- und Übernachtungsmöglichkeiten sowie vielfältige Unterstützung und dem Mellumrat, der das Naturschutzgebiet Minsener Oldeoog betreut, für seine Förderung. Bei der Deutschen Forschungsgemeinschaft bedanken wir uns für die finanzielle Unterstützung. Die Übersetzung der Zusammenfassung und Legenden verdanken wir Frau B. Zulauf.

3. Ergebnisse

3.1 Jahresvergleich des Bruterfolgs in „Alter“ und „Neuer Kolonie“

Der Fortpflanzungserfolg der Flußseeschwalben auf Minsener Oldeoog wies in den Jahren 1981–1984 deutliche Unterschiede auf (Tab. 1), über deren ausschlaggebende Ursachen, Witterung und Ernährungssituation, wir an anderer Stelle berichtet haben (BECKER et al. 1985, BECKER & FINCK 1985). Zwischen den beiden Kolonien der Insel zeigten sich geringe Unterschiede im Ausfliege- und Bruterfolg (n. s.) nur in den Brutperioden 1981 und 1984, die für die Flußseeschwalben sehr ungünstig verliefen. Die Differenzen im Bruterfolg waren in der Tendenz 1981 und 1984 aber entgegengesetzt und offensichtlich auf Witterungseinflüsse zurückzuführen, die 1981 vor allem die früh, 1984 aber die später geschlüpften Küken betrafen (vgl. BECKER & FINCK 1985); der Anteil der früh begonnenen Gelege war in der „Alten Kolonie“ größer.

Tab. 1: Vergleich des Bruterfolgs in der „Alten“ und „Neuen Kolonie“ 1981–1984. *: Unterschiede mit $p < 0,05$ gesichert (χ^2 -Test).

Table 1: Comparison of the breeding success in the „Old“ and „New Colony“ from 1981 to 1984 (number of nests, eggs per nest, hatching success, fledging success, chicks older than 18 days per nest). *: $p < 0,05$ (χ^2 -test).

		Anzahl Nester	Eier/ Nest	Schlüpf- erfolg	Ausfliege- erfolg	Küken ≥ 18 T pro Nest
1981	Alte Kolonie	19	2,63	96 %	10 %	0,26
	Neue Kolonie	84	2,74	84 %	25 %	0,56
1982	Alte Kolonie	22	2,59	83 %	47 %	1,00
	Neue Kolonie	44	2,52	86 %	41 %	0,89
1983	Alte Kolonie	39	2,51	91 %	66 %	1,51
	Neue Kolonie	94	2,46	94 %	65 %	1,49
1984	Alte Kolonie	22	2,73	88 %	8 %	0,18
	Neue Kolonie	49	2,71	90 %	1 %	0,02

Tab. 2: Vergleich des Bruterfolgs der Nester in Probearalen mit durchschnittlich größerer und geringerer Nestdichte (Anzahl Nachbarn in 5 m-Umkreis des Bezugsnests). *: Unterschied mit $p < 0,05$ gesichert (χ^2 -Test).

Table 2: Comparison of the breeding success of nests in study plots with an average high or low nest-density (number of neighbours within a radius of 5 m around the nest). See table 1 for further details. *: $p < 0,05$ (χ^2 -test).

	Nestdichte (5 m Umkreis)	Anzahl Nester	Eier/ Nest	Schlüpf- erfolg	Ausfliege- erfolg	Küken $\geq 18T$ pro Nest
1981	> 10	77	2,73	87 %	21 %	0,51
	< 10	26	2,69	84 %	22 %	0,50
1982	> 10	40	2,43	82 %	41 %	0,80
	< 10	26	2,73	87 %	47 %	1,11
1983	> 5	90	2,40	93 %	62 %	1,44
	< 5	43	2,40	92 %	73 %	1,60
1984	> 5	44	2,61	86 %	4 %	0,09
	< 5	27	2,89	95 %	1 %	0,04

3.2 Jahresvergleich des Bruterfolgs in Abhängigkeit von der Nestdichte und Einfluß von Beutegreifern

In den Ergebnissen zur Dichteabhängigkeit des Fortpflanzungserfolgs im Jahresvergleich deuten sich bei der Gegenüberstellung von Nestern aus Kolonieteilen hoher und niedriger Siedlungsdichte nur in den Brutperioden 1982 (n. s.) und 1984 ($p < 0,05$) beim Schlüpfertag bzw. 1982 und 1983 beim Ausfliegeerfolg Unterschiede an (n. s., Tab. 2). Die Differenzen im Schlüpfertag gingen nicht auf Eiraub zurück. Eine Analyse der Kükenverluste erwies Kükenraub als Ursache der Unterschiede im Ausfliegeerfolg: So fielen 1982 20 % bzw. 1983 9 % der in Nestern aus Gebieten hoher Siedlungsdichte geschlüpften Küken Predatoren zum Opfer, während in weniger dichten Kolonieteilen 1982 nur 8 % bzw. 1983 nur 4 % der geschlüpften Küken auf diese Weise ums Leben kamen.

Der Vergleich der gruppenweise eingezäunten Kolonienester mit den einzeln eingezäunten Gelegen, den „Einzelnestern“ (s. 2.2), erbrachte in keinem der Jahre gesicherte Unterschiede im Ausfliege- und Bruterfolg. Einige Differenzen wurden jedoch 1983 festgestellt: Die 20 Einzelnester hatten gegenüber Kolonienestern einen verringerten Schlüpfertag (80 %, vgl. mit Tab. 1 oder 2; $\chi^2 = 8,96$, $p < 0,01$), der im wesentlichen durch erhöhten Eiraub bewirkt wurde (12 % Eiraub gegenüber 3 % bei Kolonienestern). Der Ausfliegeerfolg dagegen war gegenüber Kolonienestern leicht erhöht (80 %, vgl. Tab. 1 oder 2; $\chi^2 = 3,17$, n. s., vgl. Abb. 4). Die Analyse der Kükenmortalitätsursachen zeigte, daß bei Einzelnestern Kükenraub zwar ebenso selten war wie bei Nestgruppen; in letzteren wurden jedoch mehr tote Küken am Nest gefunden (vgl. Abb. 3). Die Einzäunung eines einzelnen Nests verhindert, daß die Jungvögel in nachbarliche Brutreviere geraten und von fremden Altvögeln attackiert werden (s. 4.).

Beim Erbeuten von Flußseeschwalbeneiern wurden Lachmöwe (*Larus ridibundus*) und Austernfischer (*Haematopus ostralegus*), beim Erbeuten von Küken Sumpfohreule (*Asio flammeus*), Silbermöwe (*Larus argentatus*) und Lachmöwe beobachtet. Der wichtigste Kükenräuber in der Saison 1983 — und wahrscheinlich auch in den übrigen Jahren — war die Sumpfohreule. Insgesamt jedoch spielten Kükenverluste durch Beutegreifer auf Minsener Oldeog während der vier Jahre eine relativ geringe Rolle für den Fortpflanzungserfolg, denn sie betrafen nur 6—15 % der geschlüpften Küken (BECKER & FINCK 1985; vgl. Abb. 6).

3.3 Nestdichte und Abstand zum nächsten Nachbarnest im Brutjahr 1983

Aufgrund des umfangreichen Datenmaterials waren für das Brutjahr 1983 weitergehende Analysen möglich. In den beiden Kolonien der Insel herrschten recht unterschiedliche Nestdichten vor. So hatten in der „Neuen Kolonie“ nur ca. 10 % der untersuchten Nester mehr als 7 Nachbarnester in 5 m Umkreis, wohingegen sich der Anteil solcher Nester in der „Alten Kolonie“ auf etwa 70 % belief. Aus diesem Grund betrachten wir im folgenden jeweils zunächst die „Neue Kolonie“ und stellen die Ergebnisse dann denen der „Alten Kolonie“ gegenüber. Die „Einzelnester“, die rings um die „Neue Kolonie“ lagen (Abb. 2), ordneten wir bei der Einteilung der Nester in Dichteklassen der Klasse geringster Dichte zu.

3.3.1 Nestdichte und Schlüpfertfolg

Obwohl sich im Gesamtjahresvergleich 1983 kein Zusammenhang zwischen Siedlungsdichte und Schlüpfertfolg zeigte (s. Tab. 2), fanden wir in diesem Jahr in der „Neuen Kolonie“ eine Zunahme des Schlüpfertfolgs mit steigender Nestdichte (Abb. 5; linearer Trend mit $p < 0,05$ gesichert, $\chi^2 = 4,59$; χ^2 gesamt = 4,73). Entsprechend nahm der Eiraub mit zunehmender Nestdichte ab. Auch in der „Alten Kolonie“ hatten die Nester der höchsten Dichteklasse den besten Schlüpfertfolg (n. s.).

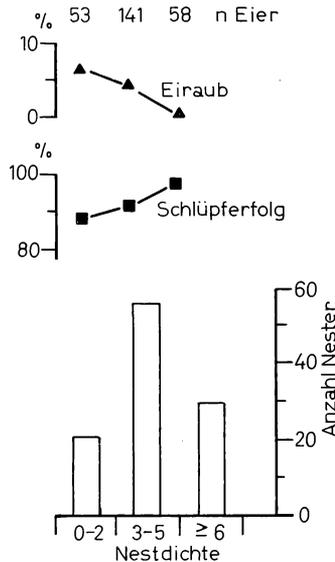


Abb. 5: Eiraub und Schlüpfertfolg in verschiedenen Nestdichteklassen in der „Neuen Kolonie“ 1983. Die Nestdichte ist als Anzahl der Nachbarnester in 5 m Umkreis um ein Bezugsnest angegeben.

Fig. 5: Egg predation („Eiraub“) and hatching success („Schlüpfertfolg“) of different nest-density groups in the „New Colony“ in 1983. The nest-density is given as the number of neighbouring nests within a radius of 5 m around the nest.

3.3.2 Nestdichte und Ausfliegeerfolg

„Neue Kolonie“

In der „Neuen Kolonie“ lag die Siedlungsdichte überwiegend im Bereich zwischen 4 und 5 Nestnachbarn im 5 m-Umkreis; 39 % der untersuchten Nester wurden in diesem Dichtebereich angelegt. Dennoch waren diese Nester nicht die erfolgreichsten: Den höchsten Ausfliegeerfolg erzielten Nester mit 3 Nachbarn in 5 m Umkreis (Abb. 6). Bei noch geringerer Siedlungsdichte nahm der Erfolg wieder leicht ab, jedoch läßt sich diese Abnahme wegen der zu geringen Anzahl Nester aus dünn besiedelten Gebieten nicht statistisch absichern und kommt bei der in Abb. 6 gewählten Zusammenfassung von Dichteklassen nicht zum Ausdruck. Signifikant verringerten sich mit zunehmender Nestdichte Ausfliegeerfolg (Abb. 6; $\chi^2 = 11,0$, $p < 0,01$; linearer Trend $\chi^2 = 7,54$, $p < 0,01$) und Bruterfolg ($\chi^2 = 6,94$, $p < 0,05$).

Untersucht man das Schicksal der geschlüpften Küken in den verschiedenen Dichteklassen, so ist zu erkennen, daß mit der Abnahme des Ausfliegeerfolgs in dichteren Bereichen der „Neuen Kolonie“ eine Zunahme der geraubten Küken einherging (Abb. 6). Allerdings war auch der Anteil tot gefundener Küken, die nicht eindeutig schlechter

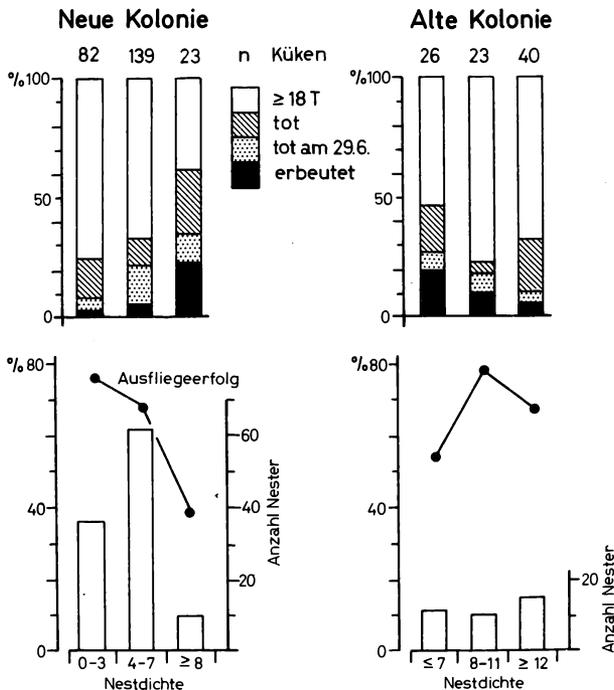


Abb. 6: Abhängigkeit des Ausfliegeerfolgs und der Mortalitätsursachen von der Nestdichte (Anzahl Nestnachbarn in 5 m – Umkreis um ein Bezugsnest) für die „Neue“ und „Alte Kolonie“ 1983. Die prozentuale Aufteilung der Kükenschicksale über den verschiedenen Nestdichteklassen ist im oberen Teil wiedergegeben.

Fig. 6: Dependence of fledging success („Ausfliegeerfolg“) and mortality causes on the nest-density (number of nest-neighbours within a radius of 5 m around the nest) for the „New“ and the „Old Colony“ in 1983. The fate of the chicks (percent) in different nest-density-groups is shown in the upper graph (chicks ≥ 18 days, dead, taken by predators).

Witterung zum Opfer gefallen waren („sonstige tote Küken“), in der dichtesten Klasse leicht erhöht.

„Alte Kolonie“

Die „Alte Kolonie“ unterschied sich nicht nur durch größere Nestdichte von der „Neuen Kolonie“ (s. o.), sondern nach den vorliegenden Daten auch durch eine weniger deutliche Bevorzugung einer bestimmten Siedlungsdichte, als sie sich in der „neuen Kolonie“ ergab (Abb. 6). Darüberhinaus war in der „Alten Kolonie“ das Ergebnis der Dichteabhängigkeit des Ausfliegeerfolgs andersartig: er zeigte nämlich über verschiedene Dichteklassen keinen einheitlichen Trend (n. s., Abb. 6).

Für Nester mit weniger als 8 Nachbarn im 5 m Umkreis, also dem Dichtebereich, in dem 90 % der Nester der „Neuen Kolonie“ lagen, war der durchschnittliche Ausfliegeerfolg relativ gering, da der Anteil erbeuteter Küken dort besonders hoch war (Abb. 6). Die Nester dieses Dichtebereichs lagen hauptsächlich in der Einzäunung „M“ (Abb. 2). Der Anteil flügger Küken an den geschlüpften Küken erreichte ein Maximum bei Nestern aus Gebieten mittlerer Siedlungsdichte, lag aber bei Nestern mit mehr als 12 Nestnachbarn im 5 m Umkreis wieder niedriger. Anders als in der „Neuen Kolonie“ nahm der Anteil geraubter Küken mit zunehmender Dichte ab. Sehr dichte Koloniebereiche (mehr als 12 Nestnachbarn im 5 m-Umkreis) und Kolonieteile geringer Dichte (weniger als 8 Nachbarnester im 5 m Umkreis) wiesen einen höheren Anteil „sonstiger toter Küken“ auf als Gebiete mittlerer Dichte (Abb. 6).

3.3.3 Abstand zum nächsten Nachbarnest

Die Position eines Nestes innerhalb einer Kolonie ist neben der Nestdichte unter anderem durch den Abstand zum nächsten Nest eines Artgenossen gekennzeichnet. Die Flußseeschwalben auf Minsener Oldeoog bevorzugten in der Brutsaison 1983 in beiden

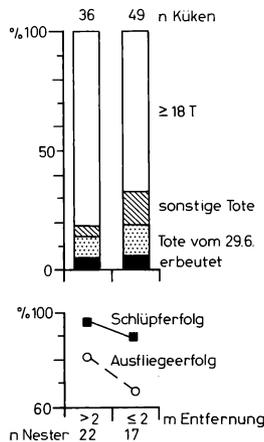


Abb. 7: Abhängigkeit des Schlüpf- und Ausfliegeerfolgs vom Abstand zum nächsten Nachbar- nest für die „Neue Kolonie“ 1983. Die prozentuale Aufteilung der Kükenschicksale ist im oberen Teil dargestellt. Zur Eliminierung der Dichte- und Zeitabhängigkeit wurden nur Nester berücksichtigt, die zwischen dem 21. und 30. Mai begonnen wurden und 3–5 Nestnachbarn hatten.

Fig. 7: Dependence of hatching- („Schlüpferfolg“) and fledging success („Ausfliegeerfolg“) on the distance to the next neighbouring nest (m) for the „New Colony“ in 1983. The fate of chicks (percent) is shown in the upper graph (see fig. 6). To eliminate the dependence of density and time only those nests were chosen which had been begun between May 21 and May 30 and which had between 3 and 5 neighbours.

Kolonien einen Abstand zwischen 1,5 und 2 m zum nächsten Nachbarn: 30 % der Nester hatten diesen Abstand.

In der „Neuen Kolonie“ reichte das Datenmaterial 1983 aus, um den Einfluß des Abstandes zum nächsten Nest unabhängig von Nestdichte und Legezeitpunkt zu untersuchen (Abb. 7). Hierbei ergab sich mit der Abnahme des Abstandes zum nächsten Nest eine leicht abfallende Tendenz von Ausfliege- und Schlüpf-erfolg (n. s.). Während der Anteil geraubter und tot gefundener Küken, die eindeutig den Folgen schlechter Witterung zum Opfer gefallen waren, im wesentlichen in beiden Abstandsklassen gleich war, nahm der Anteil „sonstiger toter Küken“ mit geringer werdendem Abstand zum nächsten Nachbarnest von 4 % der geschlüpften Küken auf 14 % zu.

Tab. 3: Vergleich des Bruterfolgs von Nestern in zentraler oder peripherer Lage in Bezug zum Koloniezentrum (vgl. Abb. 2, Zentral: Einzäunungen E,B,G,J,K,N,S). Die Unterschiede waren nicht signifikant (χ^2 -Test).

Table 3: Comparison of the breeding success of nests in central or peripheral positions with reference to the colony's centre (see fig. 2: central enclosures: E,B,G,J,K,N,S). The differences were not significant (χ^2 -test). See table 1 for further details.

		Anzahl Nester	Eier/ Nest	Schlüpf- erfolg	Ausfliege- erfolg	Küken \geq 18T pro Nest
1981	Zentral	58	2,76	84 %	25 %	0,59
	Peripher	45	2,67	89 %	17 %	0,40
1982	Zentral	34	2,47	86 %	39 %	0,84
	Peripher	32	2,63	83 %	47 %	1,03
1983	Zentral	67	2,46	92 %	64 %	1,46
	Peripher	66	2,48	93 %	66 %	1,53
1984	Zentral	28	2,82	92 %	3 %	0,07
	Peripher	43	2,65	88 %	3 %	0,07

3.4 Der Bruterfolg zentral und peripher gelegener Nester

Neben dem Abstand zum nächsten Nest und der Nestdichte ist der Neststandort innerhalb einer Kolonie auch durch die Entfernung in Bezug auf das Koloniezentrum bzw. den Kolonierand gekennzeichnet. Für jedes Untersuchungsjahr verglichen wir die Bruterfolgsdaten zentral und peripher gelegener Nester (Tab. 3, vgl. Abb. 2).

Die festgestellten Unterschiede im Schlüpf-erfolg 1981 und 1984 bzw. im Ausfliege-erfolg der Jahre 1981 und 1982 waren geringfügig und in ihren Tendenzen jeweils entgegengesetzt (n. s., Tab. 3).

4. Diskussion

Im Vergleich zum wesentlichen Einfluß von Witterung und Ernährungsbedingungen (BECKER et al. 1985, BECKER & FINCK 1985; s. Tab. 1—3) hatten räumliche Faktoren wie Nestposition und Nestdichte in den Flußseeschwalbenkolonien von Minsener Oldeog während der vier Brutperioden nur eine untergeordnete Bedeutung für den Fortpflanzungs-erfolg. Auch der Zeitpunkt der Eiablage hatte keine entscheidenden Auswirkungen auf den Bruterfolg (BECKER & FINCK 1985).

Ein wesentlicher Unterschied zwischen den beiden untersuchten Kolonien bestand im hohen Maß der Beeinflussung der „Alten Kolonie“ durch Menschen (s. 2.1), die sich in der gegebenen Intensität jedoch nicht auf den Bruterfolg auswirkte. Da sich Men-

schen und Fahrzeuge stets auf festgelegten Wegen durch die Kolonie bewegen, haben sich die Flußseeschwalben offensichtlich an ihre Gegenwart gewöhnt und fliegen nur noch kurz auf, wenn jemand das Brutgebiet durchquert. Allerdings werden Menschen sehr heftig angegriffen (BECKER & FINCK 1984).

Auswirkungen von Nestposition und Nestdichte in Vogelkolonien auf den Bruterfolg gehen hauptsächlich auf drei Faktoren zurück: 1.) Altersabhängigkeit von Nistplatzwahl und Bruterfolg, 2.) Einfluß von Beutegreifern und 3.) intraspezifische Aggression.

Zu 1: Ältere Individuen von Lariden beginnen in der Regel früher in der Brutsaison mit der Eiablage und haben einen höheren Bruterfolg als jüngere Tiere (Flußseeschwalbe HAYS 1978, NISBET et al. 1984, Küstenseeschwalbe COULSON & HOROBIN 1976, Brandseeschwalbe *Sterna sandvicensis* VEEN 1977, Dreizehenmöwe *Rissa tricaetyla* COULSON & WHITE 1958, Silbermöwe DROST et al. 1961). Jüngere Seeschwalben nisten auch häufig in weniger dicht besiedelten Bereichen der Kolonie (Flußseeschwalbe AUSTIN 1951, Küstenseeschwalbe COULSON & HOROBIN 1976, Brandseeschwalbe VEEN 1977) oder an deren Rand (Rußseeschwalbe *Sterna fuscata* HARRINGTON 1974, Flußseeschwalbe NISBET et al. 1984).

In zwei der vier Brutperioden war der Ausfliegererfolg in der „Alten Kolonie“ geringfügig besser als in der „Neuen Kolonie“. Auch die Eiablage begann in der „Alten Kolonie“ eher (unveröff.), und die Nestdichte war größer (3.3). Diese Befunde deuten auf ein durchschnittlich höheres Lebensalter der Brutvögel in der wesentlich länger bestehenden „Alten Kolonie“ hin (s. 2.1; vgl. COULSON & WHITE 1960).

Alters- und Qualitätsunterschiede der Brutvögel bewirken auch Differenzen im Bruterfolg von Nestern in zentraler und randständiger Lage in Bezug zum Koloniezentrum (s. o.; Dreizehenmöwe COULSON 1968, Ringschnabelmöwe DEXHEIMER & SOUTHERN 1974, HAYMES & BLOKPOEL 1980, Indianermöwe *Larus californicus* PUGESEK & DIEM 1983). Bei den Flußseeschwalben auf Minsener Oldeoog ergaben sich jedoch keine Hinweise auf unterschiedliche Verteilung von Paaren verschiedener Fitness innerhalb der Kolonien, da nur geringe, in den verschiedenen Jahren in der Tendenz entgegengesetzte Unterschiede im Fortpflanzungserfolg zentraler und peripherer Nester festgestellt wurden.

Zu 2: Ein weiterer Faktor, der zu Differenzen im Fortpflanzungserfolg zentraler und peripherer Nester führt, ist Predation, die an der Peripherie von Kolonien verstärkt auftreten kann (z. B. PATTERSON 1965, FEARE 1976, FUCHS 1977, SIEGEL-CAUSEY & HUNT 1981). Aufgrund des im Koloniezentrum gesteigerten Abwehrverhaltens (KRUIK 1964, VEEN 1977, 1980, GÖTMARK & ANDERSSON 1984, BECKER 1981, 1984) kommen Predatoren wie Möwen und Krähen beim Beutefang hauptsächlich an der Peripherie zum Erfolg.

Für die Kükenmortalität auf Minsener Oldeoog spielte Predation jedoch nur eine geringe Rolle (3.2). Der bedeutendste Feind war die Sumpfhohle (s. u.) und nicht etwa die Silbermöwe, obwohl diese Art auf der 10 km entfernt liegenden Insel Mellum in mehr als 10 000 Paaren brütet (BECKER & NAGEL 1983), wo sie der hauptsächliche Verlustfaktor für dort erbrütete Flußseeschwalbenküken ist (BECKER 1981, 1984). Daß Möwen an der Peripherie der Kolonien Minsener Oldeoogs nicht verstärkt als Beutegreifer in Erscheinung treten, erklärt die fehlenden Unterschiede im Fortpflanzungserfolg zentral und peripher gelegener Nester.

Die Ergebnisse zeigten weiterhin, daß es zum Teil nicht günstig war, in den dicht besiedelten Arealen der großen Kolonien und mit geringem Abstand zum nächsten Artgenossen zu nisten. Dichteabhängige Bruterfolgsunterschiede traten vor allem in den günstigen Brutjahren 1982 und 1983 auf und wurden im wesentlichen durch ein unterschiedliches Ausmaß an Kükenraub und intraspezifischer Aggression bewirkt. Offenbar ist eine Mindestdichte gleichzeitig anwesender Küken erforderlich, damit diese Faktoren zu bestimmenden Einflüssen werden (s. auch VEEN 1977).

Koloniebereiche mit dichter Besiedlung können aufgrund der größeren Anzahl von Altvögeln, die für die Feindabwehr zur Verfügung stehen, bessere Bruterfolge aufwei-

sen als Zonen geringer Nestdichte (z. B. HARRIS 1980, BECKER 1981; vgl. KRUIK 1964, VEEN 1977, 1980, GÖTMARK & ANDERSSON 1984, BECKER 1984); das erklärt die geringen Eiverluste in dichten Bereichen der Kolonien (3.2, 3.3.1). Weshalb aber trat im Gegensatz dazu Kükenraub gerade in den dicht besiedelten Arealen der „Neuen Kolonie“ vermehrt auf? Die Antwort ist darin zu suchen, daß der bedeutendste Beutegreifer die Sumpfohreule war. In dichten Koloniebereichen bieten sich ihr besonders gute Beuteerwerbchancen, da Flußseeschwalben diesen Feind kaum abzuwehren vermögen. Effektive Abwehrmaßnahmen gegen diesen Räuber würden wohl ein lebensgefährdendes, zu hohes Risiko für die Altvögel bergen. Die Investitionen in die Brutpflege dürfen jedoch nicht so hoch werden, daß sich die Gesamtfitness der Elterntiere verringert.

Ein Beutegreifer, der wie die Sumpfohreule zur Brutzeit selten gehäuft auftritt, verursacht allerdings einen zu geringen Selektionsdruck — weniger als 10 % der Küken fielen im Durchschnitt der 4 Brutperioden Räubern zum Opfer (3.2) —, um bei den Flußseeschwalben eine Veränderung der Niststrategie zu bewirken, die gegenüber anderen Feinden sehr erfolgreich sein kann (s. o.). Eine mögliche Reduzierung der Nestdichte durch Selektion diskutieren BURGER & LESSER (1978) an einem Beispiel starker Eiverluste durch Silbermöwen in den Zonen dichter Besiedlung von Flußseeschwalbenkolonien.

Im Gegensatz zur „Neuen Kolonie“ trat 1983 Kükenraub in den dichtesten Kolonieteilen der „Alten Kolonie“ seltener auf. Möglicherweise haben die Nähe der Unterkunft und die häufige Anwesenheit von Menschen Beutegreifer, insbesondere die Sumpfohreule, abgeschreckt, so daß sie sich auf geringer besiedelte Randbereiche konzentrierten (Zaun M, s. Abb. 2), die aufgrund ihrer Lage am wenigsten von dieser „Schutzfunktion“ des Menschen profitierten.

Zu 3: Ein weiterer dichteabhängiger Faktor für den Fortpflanzungserfolg ist intraspezifische Aggressivität. GAUZER (1981, 1983) stellt fest, daß hohe Nestdichten in Brandseeschwalbenkolonien nicht mehr adaptiv sind, wenn Predatoren keine Bedeutung für den Bruterfolg haben. In solchen Fällen ist die wichtigste Ursache der Kükensterblichkeit intraspezifische Aggressivität der Altvögel gegen fremde Küken, die durch Picken verletzt, geschwächt oder sogar getötet werden können. Die Häufigkeit derartigen aggressiven Verhaltens nimmt mit steigender Siedlungsdichte sowohl von Altvögeln als auch von Jungvögeln zu.

In Koloniebereichen mit großer Nestdichte und geringen Abständen zum nächsten Artgenossenest deutet sich auch bei unseren Befunden eine Verringerung des Ausfliegerfolgs durch Aggressivität gegen die Jungvögel der Nestnachbarn an (3.2, 3.3.2, 3.3.3), wie es für koloniebrütende Lariden mehrfach belegt ist (Seeschwalbe: s. o., PETTINGILL 1939, PALMER 1941, FEARE 1976; Möwen (Ei- oder Kükenraub): FORDHAM 1964, PARSONS 1971, 1975, BROWN 1967, HUNT & HUNT 1976, BUTLER & TRIEVELPIECE 1981, GÖTMARK 1982).

Zusammenfassend bleibt festzustellen, daß im Falle der Flußseeschwalbenkolonien Minsener Oldeoogs zwar einige Effekte der Koloniestruktur auf den Bruterfolg angedeutet waren, die in ihrer Auswirkung aus den erörterten Gründen jedoch gering blieben. Im Gegensatz zu anderen Laridenarten (s. o.) wird der Bruterfolg der Flußseeschwalbe weitgehend von Witterung und Ernährungssituation bestimmt (BECKER & FINCK 1985, GAUZER 1983), wenn Predation oder Hochwasser als Faktoren ausfallen.

Zusammenfassung

Auf der Wattenmeerinsel Minsener Oldeoog wurden in den Jahren 1981 bis 1984 an zwei Flußseeschwalben-Kolonien („Alte“ und „Neue Kolonie“) Untersuchungen zur Bedeutung von Neststandort und Nestdichte für den Bruterfolg durchgeführt (Abb. 1, 2). Der Bruterfolg variierte stark in den vier Jahren und war in den Jahren 1982 und 1983 deutlich höher als in den Jahren 1981 und 1984 (Tab. 1). Im Vergleich zum Einfluß von Witterung und Ernährungssituation hatten Neststandort und Nestdichte nur eine untergeordnete Bedeutung für den Fortpflanzungserfolg.

Die beiden in Größe, Alter, Nestdichte und Grad menschlicher Beeinflussung verschiedenen Kolonien wiesen, wenn überhaupt, nur geringfügige, je nach Brutperiode gegensätzliche Unterschiede im Bruterfolg auf (Tab. 1). Auch die Nestposition innerhalb der Kolonien beeinflusste den Bruterfolg nicht (Tab. 3); ein Grund dafür waren die relativ unbedeutenden und an der Peripherie nicht erhöhten Kükenverluste durch Beutegreifer.

Eiraub ging mit zunehmender Nestdichte zurück (Abb. 5). Eine Dichteabhängigkeit des Bruterfolgs war aber nur in den günstigen Brutjahren erkennbar und konnte im wesentlichen auf verstärkten Kükenraub in den dicht besiedelten Bereichen zurückgeführt werden (Tab. 2, Abb. 6, „Neue Kolonie“). Bei geringem Abstand zum nächsten Nachbarn traten zusätzliche Kükenverluste offenbar durch intraspezifische Aggression auf (Abb. 7).

Summary

The importance of nest-density and nest-position for the Common Tern's breeding success in colonies of a Wadden Seaisland

The importance of nest-position and nest-density for the breeding-success was investigated in two Common Tern-colonies („Old“ and „New Colony“) on the Wadden Sea island of Minsener Oldeoog, West Germany, from 1981 to 1984 (figs. 1, 2). The breeding-success varied considerably during the four years studied and was distinctly higher in 1982 and 1983 than in 1981 and 1984 (table 1). Nest-position and nest-density were only of minor importance for the reproductive success, compared with the influence of weather and food-situation (see Becker & Finck 1985).

Both colonies which differed in size, age, nest-density and the extent of human influence showed only minor and even breeding-period dependent opposite differences in their breeding-success (table 1). The nest-position within the colony didn't have any influence on the breeding-success, either (table 3); one reason for this fact was the relatively minor predation on chicks, not enhanced at the colonies' periphery. With increasing nest-density egg predation decreased (fig. 5). Dependence of breeding-success on nest-density, however, was found only during the favourable breeding years, and could be essentially related to an increasing chick predation in densely colonized areas (table 2, fig. 6, „New Colony“). Proximity of the neighbouring nest was an additional factor of chick loss, obviously due to intraspecific aggression (fig. 7).

Literaturverzeichnis

- Andersson, M., F. Götmark, & C. G. Wiklund (1981): Food information in the Black-headed Gull, *Larus ridibundus*. Behav. Ecol. Sociobiol. 9: 199—202. ● Austin, O. L. (1951): Site tenacity, a behaviour trait of Common Tern (*Sterna hirundo* Linn.). Bird Banding 20: 1—39. ● Becker, P. H. (1981): Der Einfluß der Silbermöwe auf den Bruterfolg einer Flußseeschwalben-Kolonie auf Mellum. Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1981: 159. ● Ders. (1984): Wie richtet eine Flußseeschwalbenkolonie (*Sterna hirundo*) ihr Abwehrverhalten auf den Feinddruck durch Silbermöwen (*Larus argentatus*) ein? Z. Tierpsych. 66: 265—288. ● Becker, P. H. & P. Finck (1984): Tageszeitliche Steigerung der Feindabwehr der Flußseeschwalbe (*Sterna hirundo*). J. Orn. 125: 336—339. ● Dies. (1985): Witterung und Ernährungssituation als entscheidende Faktoren des Bruterfolgs der Flußseeschwalbe (*Sterna hirundo*). J. Orn. 126: 393—404. ● Becker, P. H., P. Finck, & A. Anlauf (1985): Rainfall preceding egg-laying — a factor of breeding success in Common Terns (*Sterna hirundo*). Oecologia 65: 431—436. ● Becker, P. H., & R. Nagel (1983): Schätzung des Brutbestandes der Silbermöwe (*Larus argentatus*) auf Mellum, Langeoog und Memmert mit der Linientranssekt-Methode. Vogelwelt 104: 25—39. ● Brown, R. G. B. (1967): Breeding success and population growth in a colony of Herring and Lesser Black-backed Gulls *Larus argentatus* and *L. fuscus*. Ibis 109: 502—515. ● Burger, J., & F. Lesser (1978): Selection of colony sites and nest sites by Common Terns *Sterna hirundo* in Ocean county, New Jersey. Ibis 120: 433—449. ● Butler, R. G., & W. Trivelpiece (1981): Nest spacing, reproductive success, and behavior of the Great Black-backed Gull (*Larus marinus*). The Auk 98: 99—107. ● Coulson, J. C. (1968): Differences in the quality of birds nesting in the centre and on the edges of a colony. Nature 217: 478—479. ● Coulson, J. C., & J. Horobin (1976): The influence of age on the breeding biology and survival of the Arctic Tern. J. Zool. London 178: 247—260. ● Coulson, J. C., & E. White (1958): The effect of age on the breeding biology of the Kittiwake *Rissa tridactyla*. Ibis 100: 40—51. ● Dies. (1960): The effect of age and nest density on the time of breeding of

the Kittiwake. *Ibis* 102: 71—84. ● Crook, J. H. (1965): The adaptive significance of avian social organizations. *Symp. Zool. Soc. London* 14: 182—218. ● Cullen, J. M. (1960): Some adaptations in the nesting behaviour of Terns. *Proc. Int. Orn. Congr.* 12: 153—157. ● Dexheimer, M., & W. E. Southern (1974): Breeding success relative to nest location and density in Ring-billed Gull colonies. *Wilson Bull.* 86: 288—290. ● Drost, R., E. Focke, & G. Freytag (1961): Entwicklung und Aufbau einer Population der Silbermöwe, *Larus argentatus argentatus*. *J. Orn.* 102: 404—429. ● Erwin, R. M. (1978): Coloniality in Terns: The role of social feeding. *Condor* 80: 211—215. ● Ders. (1979): Species interactions in a mixed colony of Common Terns (*Sterna hirundo*) and Black Skimmers (*Rynchos niger*). *Anim. Behav.* 27: 1054—1062. ● Feare, C. J. (1976): The breeding of the Sooty Tern *Sterna fuscata* in the Seychelles and the effects of experimental removal of its eggs. *J. Zool. Lond.* 179: 317—360. ● Fetterolf, P. M. (1983): Effects of investigator activity on Ring-billed Gull behaviour and reproductive performance. *Wilson Bull.* 95: 23—41. ● Fordham, R. A. (1964): Breeding biology of the Southern Black-backed Gull: II. Incubation and the chick stage. *Notornis* 11: 110—126. ● 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 the Sandwich Tern *Sterna sadvicensis*. *Ornis Scand.* 8: 17—32. ● Gauzer, M. E. (1981): Socially conditioned mortality of nestlings in the Thallasaeus Sandvicensis colonies on the Krasnovodsk Bay Islands. *Zoologičeskii Žurnal* 60: 530—540, 879—885. ● Dies. (1983): Adaptive significance of different types of colonial nesting in Laridae in the absence of predators. In the collection of papers: Coloniality in birds: Structure, Function, Evolution; 121—143. Kuibyshev. ● Gochfeld, M. (1980): Mechanisms and adaptive value of reproductive synchrony in colonial seabirds. In: J. Burger, B. L. Olla, & H. E. Winn (eds): Behavior of marine animals. 4: marine birds: 207—270. New York Plenum. ● Götmark, F. (1982): Coloniality in five *Larus* gulls: a comparative study. *Ornis Scand.* 13: 211—224. ● Ders. & M. Andersson (1984): Colonial breeding reduces nest predation in the Common Gull (*Larus canus*). *Anim. Behav.* 32: 485—492. ● Harrington, B. A. (1974): Colony visitation behavior and breeding ages of Sooty Terns (*Sterna fuscata*). *Bird Banding* 45: 115—144. ● Harris, M. P. (1980): Breeding performance of Puffins *Fratercula arctica* in relation to nest density, laying date and year. *Ibis* 122: 193—209. ● Haymes, G. T., & H. Blokpoel (1980): The influence of age on the breeding biology of Ring-billed Gulls. *Wilson Bull.* 92: 221—228. ● Hays, H. (1978): Timing and breeding success in three- to seven-year-old Common Terns. *Amer. Nat.*: 127—128. ● Hoogland, J. L., & P. W. Sherman (1976): Advantages of Bank Swallow (*Riparia riparia*) coloniality. *Ecol. Monogr.* 46: 33—58. ● Hunt, G. L., & M. W. Hunt (1976): Gull chick survival: The significance of growth-rates, timing of breeding and territory size. *Ecology* 57: 62—75. ● Krebs, J. R. (1974): Colonial nesting and social feeding as strategies for exploiting food resources in the Great Blue Heron (*Ardea herodias*). *Behaviour* 51: 99—134. ● Kruuk, H. (1964): Predators and anti-predator behaviour of the Black-headed Gull (*Larus ridibundus* L.). *Behav. Suppl.* 11: 1—129. ● LeCroy, M., & C. T. Collins (1972): Growth and survival of Roseate and Common Tern chicks. *Auk* 89: 595—611. ● LeCroy, M., & S. LeCroy (1974): Growth and fledging in the Common Tern (*Sterna hirundo*). *Bird Banding* 45: 326—340. ● Morris, R. D., R. A. Hunter, & J. F. McElman (1976): Factors effecting the reproductive success of Common Tern (*Sterna hirundo*) colonies on the lower Great Lakes during the summer of 1972. *Can. J. Zool.* 54: 1850—1862. ● Mousseau, P. (1984): A comparison of two methods to assess the breeding success of Ring-billed Gulls. *J. Field Ornithol.* 55: 151—159. ● Nisbet, I. C. T., & W. H. Drury (1972): Measuring breeding success in Common and Roseate Terns. *Bird-Banding* 43: 97—106. ● Nisbet, I. C. T., J. M. Winchell, & A. E. Heise (1984): Influence of age on the breeding biology of Common Terns. *Colonial Waterbirds* 7: 117—126. ● Palmer, R. S. (1941): A behavior study of the Common Tern (*Sterna hirundo hirundo*). *Proc. Boston Sec. Nat. Hist.* 42: 1—129. ● Parsons, J. (1971): Cannibalism in Herring Gulls. *Brit. Birds* 64: 528—537. ● Parsons, J. (1975): Seasonal variation in the breeding success of the Herring Gull: An experimental approach to pre-fledging success. *J. Anim. Ecol.* 44: 553—573. ● Patterson, I. J. (1965): Timing and spacing of broods in the Black-headed Gull *Larus ridibundus*. *Ibis* 107: 433—459. ● Pettingill, O. S. (1939): History of one hundred nests of Arctic Tern. *Auk* 56: 420—428. ● Pugsek, B. H., & K. L. Diem (1983): A multivariate study of the relationship of parental age to reproductive success in California Gulls. *Ecology* 64: 829—839. ● Rooth, J. (1980): Common Tern (*Sterna hirundo*). In: C. J. Smit & W. J. Wolff (eds): Birds of the Wadden Sea: 258—265. Report 6, Wadden Sea Working Group, Leiden. ● Ryder, J. P. (1980): The influence of age on the breeding biology of colonial nesting seabirds. In: J. Burger, B. L. Olla, & H. E. Winn (eds): Behavior of marine animals, Vol. 4: marine birds: 153—168. New York Plenum. ● Sachs, L. (1978): Statistische Auswertungsmethoden. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, New York. ● Safina, C., & J. Burger (1983): Effects of human disturbance in the Black Skimmer. *Condor* 85: 164—171. ● Siegel-

Causey, D., & G. L. Hunt, Jr. (1981): Colonial defense behavior in Double-crested and Pelagic Cormorants. *Auk* 98: 522—531. ● Spaans, M. J., & A. L. Spaans (1975): Enkele gegevens over de broedbiologie van de Zilvermeeuw *Larus argentatus* op Terschelling. *Limosa* 48: 1—39. ● Taux, K. (1984): Brutvogelbestände an der deutschen Nordseeküste im Jahre 1982 — Versuch einer Erfassung durch die Arbeitsgemeinschaft Seevogelschutz. *Seevögel* 5, Sonderband: 27—37. ● Tinbergen, N., M. Impekovén, & D. Frank (1967): An experiment on spacing-out as a defense against predation. *Behav.* 28: 307—321. ● Veen, J. (1977): Functional and causal aspects of nest distribution in colonies of the Sandwich Tern (*Sterna s. sandvicensis* Lath.). *Behav. Suppl.* 20 Leiden und Brill: 1—193. ● Ders. (1980): Waarom broeden vogels in kolonies? *Limosa* 53: 37—48. ● Viksne, J. (1980): Some problems in the Black-headed Gull *Larus ridibundus* research and the necessity of international cooperation in this respect. *Acta Ornithologica* 6: 71—80. ● Viksne, J., & M. J. Janaus (1980): Breeding success of the Black-headed Gull *Larus ridibundus* in relation to the nesting time. *Orn. Fenn.* 57: 1—10.

Anschriften der Verfasser: Dr. P. H. Becker, Institut für Vogelforschung „Vogelwarte Helgoland“, An der Vogelwarte 21, D-2940 Wilhelmshaven-15; P. Finck, Zoologisches Institut der Universität zu Köln, III. Lehrstuhl, Weyertal 119, D-5000 Köln 41.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Vogelwarte - Zeitschrift für Vogelkunde](#)

Jahr/Year: 1985/86

Band/Volume: [33_1985](#)

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

Artikel/Article: [Die Bedeutung von Nestdichte und Neststandort für den Bruterfolg der Flußseeschwalbe \(*Sterna hirundo*\) in Kolonien einer Wattenmeerinsel 192-207](#)