

## Zur Nahrungsökologie einer binnenländischen Population der Flußseeschwalbe (*Sterna hirundo*)

Von Kurt Bauer, Wien

In der Absicht, die während meiner Tätigkeit an der Vogelwarte in Neusiedl am See begonnenen Studien früher oder später fortzuführen, habe ich das vorliegende Manuskript bisher zehn Jahre liegengelassen. Gelegenheit zur Fortsetzung der Studien bot sich bisher nicht — entweder fehlte die Zeit oder aber Lage oder Vegetation der Kolonienstandorte machten ein Sammeln von Gewöllen unmöglich. Da andererseits unsere Kenntnis der Nahrung der Flußseeschwalbe noch gleich lückenhaft ist wie damals, bringe ich den Beitrag in leicht zusammengestricherener, aber kaum veränderter Form zum Druck. Gewidmet sein mag diese bescheidene Arbeit dem Andenken an Theodor Samwald, mit dem mich mehrere Jahre gemeinsamer Tätigkeit verbunden und der auch einen Teil der hier ausgewerteten Gewölle gesammelt hat.

### A. Vorkommen der Flußseeschwalbe im Untersuchungsgebiet

In kleinen Kolonien in Vorarlberg (Altrhein, Rheindelta, Bodensee), Ober- und Niederösterreich (Donau, Waldviertel) brütend, hat die Flußseeschwalbe ihr österreichisches Hauptbrutgebiet im Burgenland am Neusiedler See. Hier darf sie als eine Charakterart der östlich des Sees gelegenen Sodalacken des Seewinkels gelten. Über das Brutvorkommen in diesem Gebiet liegen ausführliche Berichte von Zimmermann (1940), Seitz (1942), Zimmermann (1944) und Bauer, Freundl & Lugitsch (1955) vor. Hier, bei dem von Jahr zu Jahr erheblich schwankenden Wasserstand, wechselt die Flußseeschwalbe, gleich wie die anderen brütenden Lariden, nicht nur fast alljährlich die Brutplätze, sondern schwankt auch außerordentlich im Bestand. Als Extremwerte wurden bisher 65 (1941) und 220 Brutpaare (1953) ermittelt. Zu diesen, nach gefundenen Gelegen registrierten Paaren, kommt jeweils noch eine nicht genauer erfaßbare Anzahl von Nichtbrütern. Bei der Wahl der Brutplätze erweist sich die hiesige Flußseeschwalbenpopulation als bemerkenswert plastisch. Neben den wohl bevorzugten Inselchen mit offenem *Festuca-pseudovina*-Rasen werden ganz vegetationslose Schotterrücken, aber auch in 50 cm tiefem Wasser stehende Seebinseln (*Schoenoplectus tabernaemontani*)-bestände besiedelt. Derartige „Schwimmnester“-Kolonien entstanden 1951 in einer kleinen Lacke nördlich von Podersdorf (15 Paare mit einem Paar Lachmöwen), 1955 in der Szerdahelyerlacke (drei Paare im Anschluß an eine Lachmöwenkolonie) und 1956 in der Illmitzer Zicklacke (14 Paare mit zirka 50 Lachmöwenpaaren). Diesen Schwimmnesterkolonien schlossen sich dann noch in jedem Fall mehrere Schwarzhalstaucher (*Podiceps nigricollis*)-paare an.

Sowenig die Flußseeschwalbe einerseits von der Gestaltung des Untergrundes abhängig ist, sowenig ist sie andererseits in der Lage, sich mit höherem und dichterem Pflanzenwuchs abzufinden. Dies zeigte sich deutlich auf der Halbinsel am Südufer der Langen Lacke, einem bevorzugten und fast alljährlich bezogenen Brutplatz. Wohl als direkte Folge der ungewöhnlich starken Besiedlung im Sommer 1953 kam im folgenden Jahr an Stelle des dürrtigen Trockenrasens ein üppiger, das ganze von *Sterna hirundo* besiedelte Areal bedeckender Kamillenbestand (*Matricaria chamomilla*) auf, der die Flußseeschwalben richtiggehend an den Rand ihres früheren Brutplatzes abdrängte. Diese Massenentfaltung der Kamille, einer typischen Nitratpflanze, wurde zweifellos erst durch die starke Düngung durch die im Vorjahr in großer Zahl dort brütenden Seeschwalben ermöglicht. 1955 ließen Üppigkeit und Dichte dieser Kamillenflur bereits wieder erheblich nach, und die Seeschwalben begannen, sich neuerlich hier anzusiedeln. Dabei verdient erwähnt zu werden, daß hier und auch in anderen Flußseeschwalbenkolonien des Neusiedler-See-Gebietes die Nester sehr viel dichter stehen als etwa in den Schutzgebieten Wangerooe-Ost und -West an der Nordseeküste, die ich 1956 kurz besuchen konnte. Ohne daß man immer Platzmangel dafür verantwortlich machen könnte, erinnert die Nestdichte in den hiesigen Kolonien oft schon an die aus *Sterna sandvicensis*-Kolonien bekannten Bilder.

1956, als das nachstehend ausgewertete Gewöllmaterial gesammelt wurde, bestanden im Beobachtungsgebiet die folgenden Kolonien der Flußseeschwalbe: Etwa 120 Paare brüteten auf einer kleinen Insel im NW-Teil der Langen Lacke, 30 Paare legten auf der Halbinsel am Südufer dieser Lacke, zusammen mit Lachmöwen und einem Lachseeschwalbenpaar (*Gelochelidon nilotica*), verschwand aber von dort nach der Plünderung ihrer Gelege, wobei nicht ganz klar wurde, ob diese auf das Konto von Menschen oder aber eines in diesem Raum jagenden Fuchses zu buchen war. 14 Paare schließlich brüteten auf zusammengeschwemmtem Schilf (4), Lachmöwen- (2) oder Eigenbau-Nestern (8) in einem halbquadratkilometergroßen Seebinsenbestand der Illmitzer Zicklacke. Hier ging ein Teil der Gelege durch Wellenschlag zugrunde. Da bei den erfolgreichen Bruten dieser Kolonie die Gewölle fast durchwegs ins Wasser fielen, konnten nur von der großen, erstgenannten Kolonie auswertbare Gewöllreihen gesammelt werden.

#### B. Vorliegende Daten über die Nahrung der Flußseeschwalbe

Bei der umfangreichen Literatur, die gerade über Seeschwalben, und hier insbesondere über *Sterna hirundo*, schon vorliegt, ist es überraschend, daß die Zahl der nahrungsökologischen Untersuchungen bisher recht gering ist. Die Handbücher (Niethammer 1942 und Witherby, Jourdain, Ticehurst & Tucker 1943) stützen sich in erster Linie auf Untersuchungen von Collinge (1924). Collinge fand in 150 Magen-

inhalten ungefähr 50 Prozent Fische, 30 Prozent Krebstiere, marine Würmer und Stachelhäuter, 12 Prozent marine Mollusken und 8 Prozent Insekten und unbestimmbare Reste. N i e t h a m m e r zitiert einen anderen Befund C o l l i n g e s. Hier treten die Fische mit 40,32 Prozent etwas zurück, dafür steigt der Anteil der Insekten auf 19,09 Prozent. G r o e b b e l s (1932) führt noch Ergebnisse von R ö r i g und M c A t t e e & B e a l an, beide ebenfalls gestützt auf Mageninhaltsuntersuchungen. Dabei lagen im ersten Fall 43, im zweiten 116 Mageninhalte vor. R ö r i g fand 38mal Fische, fünfmal Insekten und je einmal Mollusken- und Crustaceenreste. An den von M c A t t e e & B e a l an nordamerikanischen *Sterna hirundo* erarbeiteten Daten fällt der hohe Anteil von 95,5 Prozent Fischen auf, dem nur 1 Prozent Mollusken und 3,5 Prozent Insekten gegenüberstehen.

Neben diesen Mageninhaltsuntersuchungen liegen noch Berichte über Beobachtungen von D i r c k s e n, G o e t h e und P e t e r s vor, die N i e t h a m m e r mit ausgewertet hat. Wie bei C o l l i n g e s Mageninhaltsuntersuchungen handelt es sich auch hier um Befunde an Küstenpopulationen. Auch die anderen genannten Untersuchungen stützen sich wohl nur zu kleinem Teil auf binnenländisches Material.

Insgesamt schien die Nahrung der Flußseeschwalbe, insbesondere unter binnenländischen Verhältnissen, noch nicht allzu gut bekannt. Es wurde deshalb versucht, durch die Beobachtung jagender Seeschwalben Aufschluß über die Nahrung der Neusiedler Population zu bekommen. Diese Feldbeobachtungen hätten nun allerdings für sich allein nicht so schnell zu auswertbaren Ergebnissen geführt. Nach Auffindung der ersten Gewölle war es klar, daß diese verschiedene Einblicke bieten würden, die weder durch Feldbeobachtungen, noch durch eine beschränkte Zahl von Mageninhalten zu erlangen waren. Es wurden deshalb auf vier Exkursionen am 11. und 20. Juni und am 6. und 27. Juli 1956 sorgfältig alle auffindbaren Gewölle, insgesamt etwa 400, aufgesammelt.

### C. Gewölle

Merkwürdigerweise finden sich bisher nirgends Hinweise auf Gewölle der Flußseeschwalbe. Lediglich von der Lachseeschwalbe (*Gelochelidon nilotica*) sind Gewölle schon lange beschrieben und auch abgebildet worden (H a v e r s c h m i d t 1945). L é v ê q u e hat kürzlich eine Liste der Beutetiere dieser Art nach Gewöllaufsammlungen in der Camargue veröffentlicht (L é v ê q u e 1956).

Nach den 1956 gemachten Beobachtungen liefert *Sterna hirundo* ebenso regelmäßige Gewölle. Neben den vorwiegend aus Insektenresten bestehenden fanden sich auch reine Fischknochengewölle, so daß die Gewöllbildung wohl nicht mit dem bei dieser *Sterna-hirundo*-Population besonders großen, bei *Gelochelidon* aber normal hohen Insektenanteil in der Nahrung in Zusammenhang gebracht zu werden braucht. Wenn diese bisher nicht beachtet wurde, so wohl, weil die Gewölle meist in der das Nest umgeben-

den Vegetation verschwinden. In diesem Fall wurde die Entdeckung dadurch erleichtert, daß die Seeschwalben eine nur ganz spärlich mit *Suaeda maritima* bewachsene Insel bezogen, wo sich die schwarzen Chitin-Gewölle auffällig vom weißlichen Salzboden abhoben.

Die Gewölle haben eine durchschnittliche Größe von  $15 \times 10$  mm. Als Extreme wurden unter 100 Stücken  $10 \times 7$  und  $31 \times 11$  mm gemessen. Während manche Gewölle nur aus einem einzigen, verdrückten, aber ziemlich vollständigen Insekt bestanden, enthielten andere nur noch die dauerhaftesten Reste mehrerer Tiere. Oft fanden sich namentlich kopflose Käferlarven zu zweit oder dritt, während die Kopfkapseln oder deren Reste, vielfach auch nur noch die Mandibeln, in anderen Gewöllern angereichert wurden. Ähnlich steht es mit der Erhaltung anderer Insekten. Von Käfer-, Libellen- und Hautflügler-Imagines bleiben vor allem Köpfe und Thoraxreste, von Käfern oft auch noch die Flügeldecken übrig. Erstaunlicherweise finden sich vielfach auch so zarte Bildungen, wie Schlankjungfer-, Käfer- und Ameisenflügel, zwar stark zerknittert, aber gut erhalten. An Fischresten liegen neben einzelnen Wirbeln, Stachelstrahlen und Kieferknochen vor allem die Schlundknochen der Cypriniden vor. Diese sind zwar oft zerbrochen, haben auch vielfach einzelne Zähne verloren, erlauben aber doch noch in etwa zwei Fünftel der Fälle eine sichere Bestimmung der Art.

Der Zustand des ganzen Gewöllinhaltes scheint dafür zu sprechen, daß die Erhaltungsbedingungen für Vertebraten- und Gliedertierreste etwa gleich sind. Die Gewölle dürften damit ein ziemlich unverfälschtes Bild der relativen Häufigkeit der einzelnen Beutetierarten geben. Zur Zählung wurden jeweils die widerstandsfähigsten und in größter Zahl erhaltenen Organteile herangezogen: Mandibelpaare für die Larven von *Dytiscus*, *Cybister* und *Hydrous*, Kopfkapseln (oder für erstere auch Flügeldecken) für Käfer-Imagines und Hautflügler, Mandibeln und Legeböhrer für Anisopteren, Schlundknochen für Karpfenfische und Kieferknochen für *Perca fluviatilis*. Nur bei *Lestes* ergab die Auszählung der Reste ein so eindeutig zu niedriges Resultat, so daß die Gesamtzahl geschätzt werden mußte. Mit ganz besonderer Vorsicht wurde die Zählung der Fischreste vorgenommen. Wenn nicht eindeutig zusammengehörige Paare in einem Gewölle vorlagen, wurde auch ein einzelner Schlundknochen als ein Individuum gewertet, so daß der Fischanteil im Ganzen eher über- als unterbewertet wurde.

Im großen und ganzen dürften Gewöllinhalte bei *Sterna hirundo* und wohl auch anderen Seeschwalben die Nahrungszusammensetzung annähernd ebenso genau widerspiegeln wie bei Greifvögeln und Eulen. Damit aber bieten sich für die Zukunft noch sehr reizvolle Forschungsaufgaben.

Nicht ganz klar ist vorläufig, ob die Gewölle nur von Jung- oder auch von Altvögeln ausgeworfen werden. Gefunden wurden sie nur zwischen den Nestern der Kolonie, nicht aber an einigen, von den Altvögeln regel-

mäßig aufgesuchten Strandabschnitten der Langen Lacke. Ob dies damit zu erklären ist, daß Altvögel ihre Nahrung ganz verdauen oder aber die Gewölle im Flug auswürgen, werden künftige Beobachtungen zeigen müssen. Manches scheint nicht nur dafür zu sprechen, daß die Gewölle allein von Jungtieren stammen, sondern daß schon zwischen kleinen und größeren Küken ein Unterschied in der Intensität des Nahrungsabbaues besteht, der sich in der Zusammensetzung der Gewölle auswirkt. So wurden neben ein- bis fünftägigen Küken Gewölle gefunden, die nur ein ausgedrücktes und zusammengefaltetes, aber noch vollständig intaktes Exoskelett einer *Dytiscus*- oder *Hydrous*-Larve enthielten. Die Zuordnung der Gewölle größerer Jungvögel ist leider infolge von deren größerer Beweglichkeit kaum mehr sicher möglich. Da aber wohl angenommen werden darf, daß auch *Sterna* die Gewölle in wenigstens einigermaßen konstanten Abständen auswirft, würde die größere Zahl der Beutetiere (bis neun Käverlarven) in manchen Gewöllern auf die Herkunft von größeren Jungvögeln hindeuten. Eine Stütze fände diese Annahme noch durch den viel weitergehenden Abbau der hierin enthaltenen Beutetiere. Genauere Auskunft wird aber erst die Kontrolle von Nahrung und Gewöllbildung aufgezogener Jungvögel geben können. Für die Frage nach der Nahrungszusammensetzung ist dies aber gar nicht wesentlich, da sichtlich auch noch bei sehr weitgehender Verdauung von allen nachgewiesenen Beutetiergruppen bestimmbare Reste erhalten bleiben und die alten Seeschwalben sich nach den Beobachtungen wohl von den gleichen Tieren nähren, die sie auch an ihre Jungen verfüttern.

#### D. Die Beutetiere

Die Bestimmung der Coleopterenlarven, der Fische und eines kleinen Teiles der übrigen Reste besorgte ich selbst unter Verwendung der Werke von Baade (1901) und Wesenberg-Lund (1943), vor allem aber an Hand selbstgesammelten Vergleichsmaterials. Dies ist nicht schwer, da die häufigsten Formen, die großen Wasserkäferlarven, an ihren sehr charakteristischen Mandibeln gut kenntlich sind (vgl. Abb. 1). Herr Univ.-Prof. Dr. F. Schremer (damals Wien, jetzt Heidelberg) besorgte die mühsame Bestimmung des größten Teiles der übrigen Insekten. Einen Teil der Käfer-Imagines gab er an die Herren R. Petrovitz und Dr. H. Schweiger (beide Wien) weiter. Ich möchte Freund Schremer und den beiden Herren Coleopterologen für ihre freundliche Hilfe an dieser Stelle danken.

Nachgewiesen wurden:

Fische: 150 (davon 64 weiter bestimmbar):		<i>Leuciscus rutilus</i> (Rotauge)	1
<i>Perca fluviatilis</i> (Flußbarsch)	7	<i>Scardinius erythrophthalmus</i> (Rotfeder)	9
<i>Tinca tinca</i> (Schleie)	1	<i>Squalius cephalus</i> (Döbel)	4
<i>Carassius carassius</i> (Karausche)	10	<i>Abramis brama</i> (Brachsen)	10
		<i>Alburnus alburnus</i> (Laube)	22

## Odonaten — Imagines:

<i>Lestes</i> sp.	zirka 136
Zygopteren indet.	40
Anisopteren indet.	11

## Orthopteren:

<i>Stenobothrus</i> sp.	1
-------------------------	---

## Heteropteren:

<i>Notonecta</i> sp.	1
<i>Eurygaster maurus</i>	1
<i>Eurygaster austriaca</i>	2
<i>Corixa</i> sp.	1

## Coleopteren — Larven:

<i>Dytiscus marginalis</i>	146
<i>Cybister laterimarginalis</i>	766

*Hydrous* sp. (wohl *piceus*  
und *niger*)

98

## Coleopteren — Imagines:

<i>Pterostichus vulgaris</i>	10
<i>Dytiscus dimidiatus</i>	1
<i>Dytiscus marginalis</i> (?)	1
<i>Cybister laterimarginalis</i>	1
<i>Aphodius melinophilus</i>	27
<i>Amphimallus solstitialis</i>	6
<i>Anisoplia austriaca</i>	3
<i>Pentodon idiota</i>	1
<i>Hydrophilus caraboides</i>	2
<i>Psalidium maxillosum</i>	1
Curculionide indet.	1

## Hymenopteren:

*Lasius niger* 174

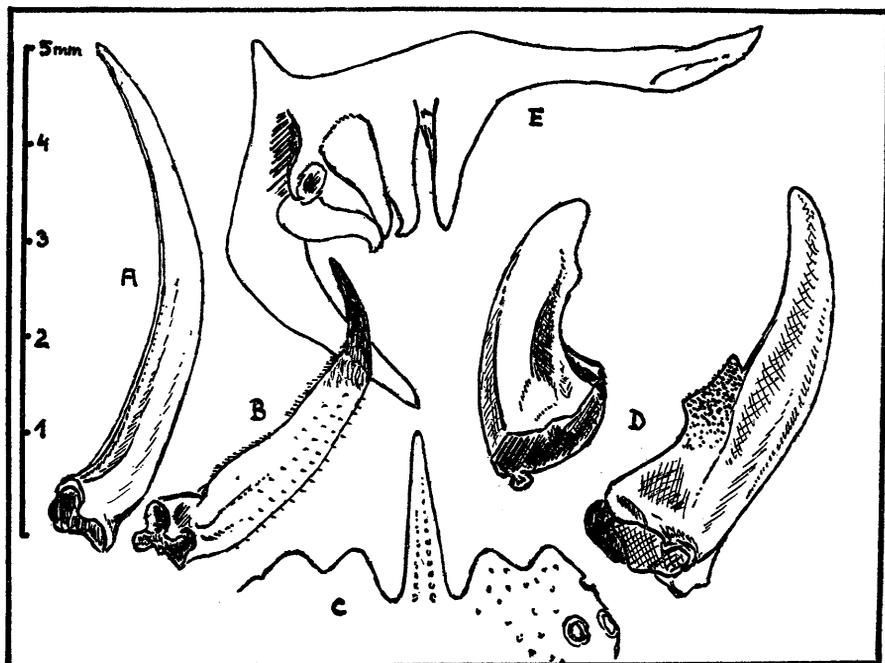


Abb. 1: Die häufigsten Beutetierreste in den Gewöllen. A Mandibel von *Dytiscus*-Larve, B Mandibel und C Clypeus-Vorderrand von *Cybister*-Larve, D die unsymmetrischen Mandibeln der *Hydrous*-Larve, E Cypriniden-Schlundknochen.

Die nachgewiesenen Arten geben Aufschluß über die Vielseitigkeit der nahrungsuchenden Flußseeschwalbe. Der Großteil der Beute wird aus dem Wasser bezogen und hier wieder fast ausschließlich aus der oberflächennahen Schicht der offenen Flächen. Unter den Fischen dominieren deshalb

Formen, die in mehr oder weniger großen Schwärmen im offenen Wasser leben, während Arten, die wie Hecht (*Esox lucius*) und Karpfen (*Cyprinus carpio*) in der Jugend im Schilfgürtel des Sees und der Lacken leben, fehlen. Daß im Gegensatz zu den tausend Käferlarven nicht eine einzige Libellenlarve gefunden wurde, erklärt sich aus dem Bodenleben dieser Tiere. Die im Wasser lebenden Imagines größerer Käfer (*Dytiscus dimidiatus*, *Cybister laterimarginalis*, *Hydrophilus caraboides*) und Wanzen (*Notonecta* und *Corixa*) werden gelegentlich, aber wohl nur in geringer Zahl erbeutet. Das dürfte damit zusammenhängen, daß sowohl das Ergreifen als auch das Verschlingen dieser großen, harten Tiere den Seeschwalben Schwierigkeiten macht. Dafür scheint auch zu sprechen, daß von den als Larven häufig erbeuteten Gelbrandkäfern nur zwei und von den sehr häufigen Kolbenwasserkäfern nicht eine einzige Imago erbeutet wurde.

Für manche der nichtaquatischen Tiere, die in den Gewöllen gefunden wurden, scheint die Annahme, sie wären auf dem Wasser treibend aufgefischt worden, naheliegend. Dies trifft vor allem auf die Erdwanzen der Gattung *Eurygaster* zu, die manchmal auf der Langen Lacke in größerer Zahl treibend gefunden wurden. Gegen diese Annahme spricht aber die übrige Zusammensetzung der Liste, da die kennzeichnendsten und häufigsten Formen dieser „Wasserleichen-Gesellschaft“, wie Schmetterlinge, Weichkäfer und Coccinelliden, vollständig fehlen. Die meisten dieser nichtaquatischen Arten wurden deshalb wohl im Flug erbeutet. Sicher gilt dies für die 174 geflügelten ♀♀ von *Lasius niger*. Wiederholt wurden Flußseeschwalben beobachtet, die in Gesellschaft der Lachmöwen die aufsteigenden Hochzeitsschwärme dieser und wohl auch anderer Ameisen dezimierten. Ebenfalls macht die Flußseeschwalbe Jagd auf die niedrig über der Hutweide schwärmenden kleinen (8 bis 10 mm) Dungkäfer (*Aphodius melinophilus* und wohl auch noch andere). Diese Jagdflüge haben sehr viel Ähnlichkeit mit den Sturzflügen, mit denen der Bienenfresser (*Merops apiaster*) Heuschrecken vom Boden aufjagt, um sie dann in der Luft zu fangen. Anfänglich wurden denn auch diese Sturzflüge der Seeschwalben als Heuschreckenjagd gedeutet, und erst bei der Auswertung der Gewölle stellte sich heraus, daß diese nicht den auf den Hutweiden überaus häufigen Feldheuschrecken, von denen nur ein einziges Stück nachgewiesen werden konnte, galten, sondern den kleinen Dungkäferchen. Wahrscheinlich im Fluge wurden auch die Blatthornkäfer *Amphimallus* und *Anisoplia* gefangen.

Nicht eindeutig geklärt ist die Art, in der die auffallend zahlreichen Libellen erbeutet wurden. *Lestes* ist in zwei Arten zeitweise geradezu ungläublich häufig. Auf Hunderten Quadratmetern kann buchstäblich jeder Seebinsenhalm von einem oder zwei Tieren besetzt sein, so daß der gesamte Pflanzenbestand einen blauen Schimmer auszustrahlen scheint. Wahrscheinlich wird ein erheblicher Teil dieser Kleinlibellen von den Halmspitzen abgenommen und nicht im Flug erjagt. Dagegen muß für die Anisopteren Flugjagd angenommen werden.

Besonders auffällig sind nun drei Arten, die auf keine der geschilderten Weisen erbeutet worden sein können: *Pentodon idiota*, *Psalidium maxillosum* und *Pterostichus vulgaris*. Die ersten beiden Käfer sind immer flugunfähig, der dritte meist flügellos. Alle drei sind ausgesprochene Trockenrasenbewohner, die den sumpfigen oder von Salzpflanzengesellschaften besiedelten Uferabschnitten der Lacken fehlen und deshalb auch kaum unfreiwillig ins Wasser gelangen können. Alle drei werden nach eigenen Gewöllfunden manchmal in größerer Anzahl von der Lachmöwe erbeutet, die mehr oder weniger regelmäßig Teile der Hutweiden zu Fuß absucht. Nicht gerade selten wurden in Gesellschaft der Möwen auch einzelne Flußseeschwalben auf der Hutweide beobachtet, und es ist recht wahrscheinlich, daß die gefundenen zwölf Individuen der drei Arten und dazu wahrscheinlich noch der eine oder andere Vertreter von *Amphimallus*, *Anisoplia* und *Eurygaster* auf diese Weise erbeutet wurden.

*Sterna hirundo* bezieht ihre Nahrung also keineswegs nur aus dem Wasser. Abb. 2 gibt Aufschluß über die zahlen- und ungefähre gewichtsmäßige Aufteilung der festgestellten, aus dem Wasser gefischten, im Flug erbeuteten, von Halmen abgesammelten oder vom Grund aufgelesenen

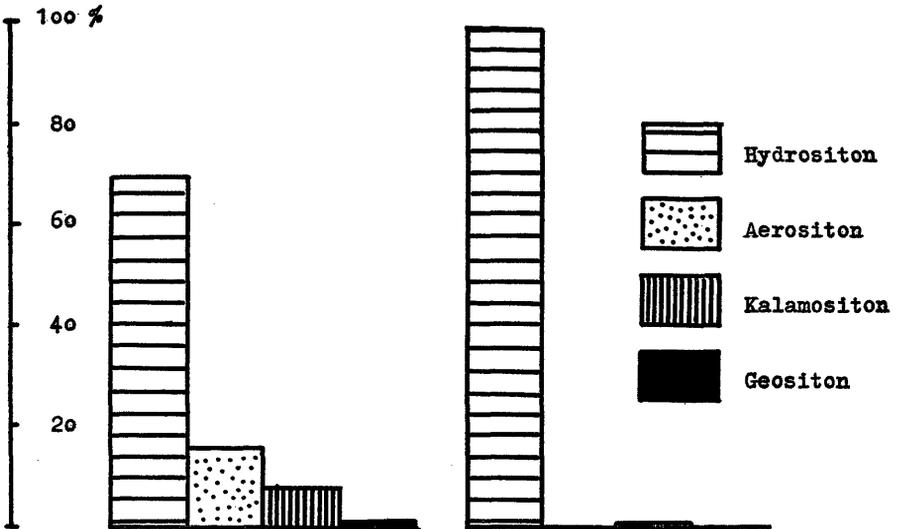


Abb. 2: Anteil der einzelnen Nahrungsfelder an der Nahrung der Flußseeschwalbe. Verteilung der 1581 Beutetiere, links nach Zahl, rechts nach Gewicht.

Beutetiere. Für diese verschiedenen Nahrungsfelder sollen im folgenden die von Corti (1941) geprägten Bezeichnungen Hydrositon (Wasser), Aerositon (Luft), Kalamositon (Halmbestände) und Geositon (Boden) Verwendung finden. Beim Vergleich stellt sich heraus, daß zwischen den zahlenmäßigen und den gewichtsmäßigen Verhältnissen ein ganz erheblicher

Unterschied besteht. Zwar wurden immerhin 25 Prozent der Beutetiere in fremden Sitotopen erbeutet — ihr quantitativer Anteil aber ist minimal, denn die aquatische Beute allein erreicht wenigstens 98 Prozent des gesamten Gewichts. Biologisch wird diese große Zahl gewichtsmäßig unbedeutender „Nebenbeutetiere“ dadurch eigentlich nur interessanter. Denn mit etwaigem Nahrungsmangel während Schlechtwetterperioden kann sie kaum erklärt werden. Solche Nahrungsmangelperioden wären an sich nicht undenkbar, da sowohl der See als auch die Lacken infolge ihrer geringen Tiefe bei stärkerem Wind regelmäßig eine derart starke Trübung erfahren, daß die Sichttiefe bis auf ein Minimum reduziert und die normale Stoßjagd auf oberflächennahe Beute weitgehend unmöglich wird. Allein, diese Deutung ließe sich höchstens auf die vielen Zygopteren anwenden, die während solcher Windperioden ruhig an Halmen oder Blättern sitzen. Andere regelmäßig erbeutete Tiere, wie die Ameisen-♀ und die kleinen Dungkäfer, können nur während des Schwärmens, also nur bei Schönwetter, erbeutet worden sein und deshalb wohl auch nicht als Not- oder Ausweichnahrung betrachtet werden. Nach dem Gewöllibefund (dem die Feldbeobachtungen nicht widersprechen) werden im Flug zwar gelegentlich Libellen erbeutet. Abgesehen von den vergleichsweise weichhäutigen Odonaten aber fällt auf, das alle in der Luft erjagten Beutetiere sonst sehr klein sind (6 bis 10 mm). Wieweit auch die etwa 14 bis 18 mm langen *Amphimallus*- und *Anisoplia*-Käfer noch im Flug erbeutet wurden, steht ja nicht fest. Größere, hart chitinierte Käfer kann die Flußseeschwalbe im Flug aber offenbar nicht fangen, wie das Fehlen der im gleichen Lebensraum von der Lachmöwe mehr oder weniger regelmäßig erbeuteten Arten der Gattungen *Geotrupes*, *Potosia* und *Melolontha* zeigt.

Bei den aus dem Wasser gefischten Beutetieren fällt demgegenüber auf, daß kleine Formen gänzlich fehlen. Tiere von der Größe der im Fliegen häufig erjagten Ameisen und Dungkäfer, wie sie in zahlreichen kleinen aquatischen Insekten zur Verfügung stünden, wurden nicht ein einziges Mal gefunden und gelten (beim Stoßtauchen) wohl nicht mehr als Beute. Die untere Grenze liegt hier etwa dort, wo für Flugbeute die obere liegt: sie wird im vorliegenden Material markiert durch *Hydrophilus caraboides* mit etwa 16 mm. 116 halbwegs erhaltene *Cybister*-Larven wurden gemessen (Abb. 3). Danach werden eindeutig die größten, vor der Verpupung stehenden Larven am häufigsten gefangen. An Hand der Schlundknochen der Cypriniden konnte auch eine ungefähre Sortierung der Fische nach der Größe vorgenommen werden. Da aber mehrere verschiedene Arten beteiligt sind, das Vergleichsmaterial zwar zur Artbestimmung, nicht aber zu einer genauen Größenklassen-Sortierung ausreichte, und die meist fragmentarischen Schlundknochen aus den Gewöllen auch oft keinen allzu genauen Vergleich zuließen, können diese in Abb. 4 zusammengefaßten Befunde nur als ganz grober Anhalt gewertet werden. Danach wären die meisten Fische zwischen 80 und 100 mm, die größten zwischen 120 und 140 mm lang. Nach den Feldbeobachtungen scheinen diese Werte eher zu

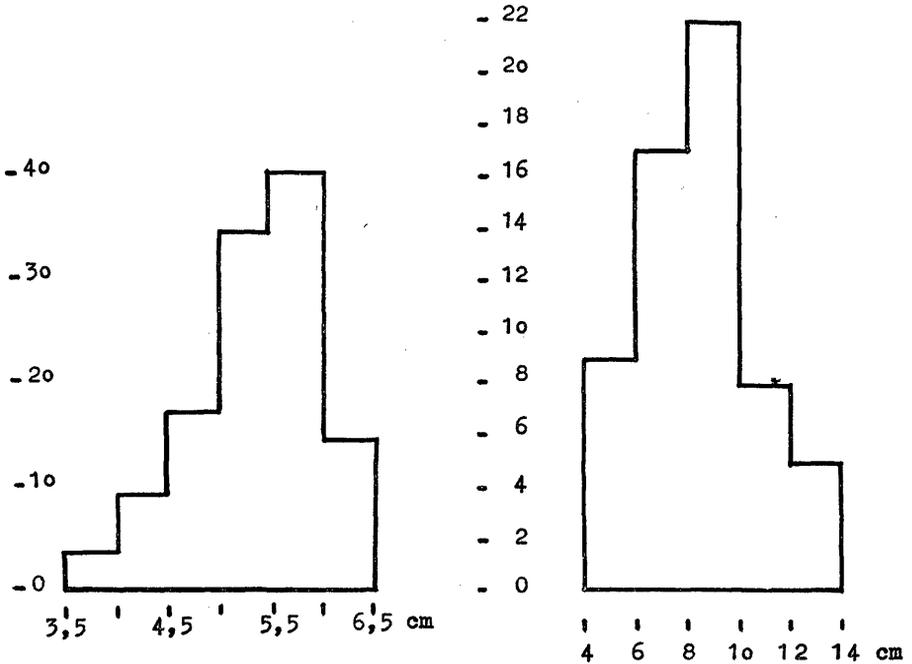
Abb. 3 (links): Die Größe der erbeuteten *Cybister*-Larven.

Abb. 4: Ungefähre Größenklassenverteilung der erbeuteten Fische.

groß als zu klein. Jedenfalls wird auch in den Gewöllen in den oberen Größenklassen schon eine deutliche Auswahl merklich. In der obersten (auf 120 bis 140 mm geschätzten) Klasse fand sich keine ausgesprochen hochrückige Form (Brachsen, Karausche) mehr, in der nächstkleineren nur ein Brachsen. Ein weiterer Brachsen von zirka 110 mm frischer Länge lag mumifiziert neben einem Nest. Das Verschlingen so großer hochrückiger Fische ist den Jungen offenbar unmöglich und macht wohl auch den Altvögeln schon Schwierigkeiten. Von der Vermeidung großer hochrückiger Formen abgesehen, ergeben sich keine Anzeichen für eine merkliche Bevorzugung bestimmter Arten. Alle Oberflächenformen sind in etwa ihrer Häufigkeit entsprechenden Anteilen vertreten. Etwas überraschend ist lediglich die Zahl der Karauschen. Sie erklärt sich aber vielleicht ganz einfach aus zufälligen, lokalen Faktoren.

Um Aufschluß über die relative Bedeutung der wichtigeren Beutetiere zu bekommen, wurde für die in 100 Gewöllen einer Aufsammlung vom 27. Juli gefundenen Tiere an Hand von frischem Vergleichsmaterial das möglichst genaue Frischgewicht errechnet (Abb. 5). Das Verhältnis ist in den anderen Aufsammlungen jeweils ganz ähnlich, allerdings mit einer auffälligen Ausnahme. Zwischen den Anteilen der drei großen Wasser-

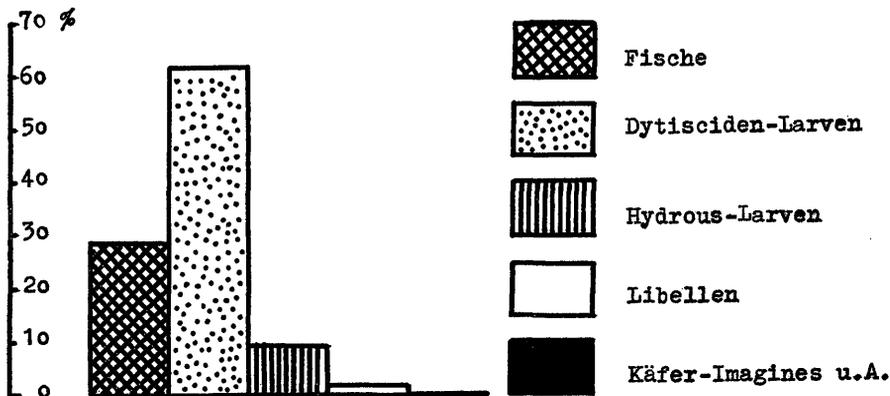
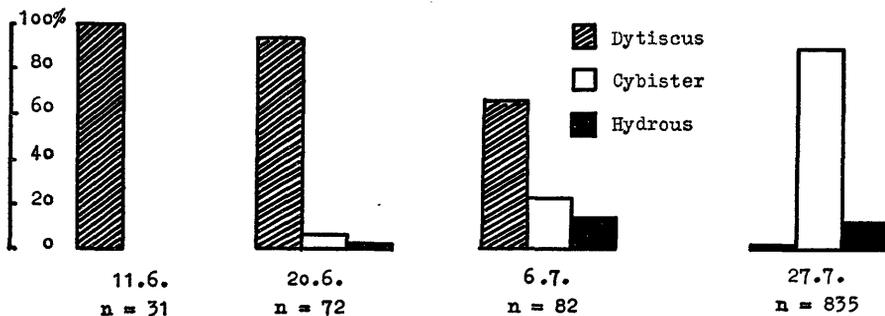


Abb. 5: Gewichtsanteile der wichtigeren Beutetiergruppen (nach 100 Gewöllen).

käferarten ergeben sich deutliche Unterschiede. Ganz auffallend sind sie zwischen *Dytiscus* und *Cybister*, deren sehr ungleiches Zahlenverhältnis zwischen Mitte Juni und Mitte Juli sich ins Gegenteil verkehrt (die letzte Aufsammlung wurde zwar erst am 27. Juli gemacht, um diese Zeit aber hatten die Jungen bis auf zwei allerletzte Nachzügler die Insel schon verlassen. Der Großteil der Gewölle stammt deshalb wohl aus der ersten Hälfte des Monats). Die beiden Gelbrandkäfer *Dytiscus marginalis* und

Abb. 6: Verschiebungen der Anteile von *Dytiscus*, *Cybister* und *Hydrous* in den einzelnen Aufsammlungen. Unter dem Sammeldatum jeweils die Zahl der Käferlarven.

*Cybister laterimarginalis*, deren Larven in gleicher oder ähnlicher Weise räuberisch leben, vermeiden die gegenseitige Konkurrenz offenbar recht weitgehend durch eine zeitliche Staffelung der Entwicklungszeiten (Abb. 6). Genauere Untersuchungen über die Populationsdichte der einzelnen Beutetierarten liegen leider nicht vor. Eine Vorliebe für eine bestimmte Gruppe scheint die Flußseeschwalbe nicht zu haben. Der Anteil der *Hydrous*-

Larven ist offenbar, im Vergleich mit *Dytiscus* und *Cybister*, kleiner, als man nach der beobachteten Häufigkeit erwarten sollte. Dies hängt aber wohl damit zusammen, daß erstere mehr Bodenformen sind.

### E. Jagdgebiet und Aktionsradius

Die Feststellung, daß die Nahrung mehr oder weniger weit zur Brutkolonie zugetragen wird, findet sich in der Literatur immer wieder. Eine Erklärung dafür ist naheliegend. Koenig hat sich damit in einem eigenen Kapitel seiner originellen Arbeit (Koenig 1952) auseinandergesetzt. Das Schwergewicht legt er dabei auf die Feststellung, daß der Koloniebrüter schon wegen der intraspezifischen Konkurrenz in Brutplatznähe weitab vom Brutplatz jagen müsse. An zweiter Stelle wird angeführt, daß dem Standortwechsel der Beute Rechnung getragen werden müsse, und schließlich wird auch auf die manchmal erhebliche Diskrepanz zwischen den ökologischen Ansprüchen hinsichtlich Brut- und Nahrungsgebiet hingewiesen. Wie Koenig sagt, muß diese Frage für jede Art gesondert behandelt werden. Im Gegensatz zu den von ihm ausführlicher besprochenen Reihern und Löfflern möchte ich bei der Flußseeschwalbe die Faktoren anders reihen. Die Konkurrenz der Artgenossen kann hier schon deshalb keine dominierende Rolle spielen, da die Seeschwalben auch nach kilometerweit von der Brutkolonie wegführenden Nahrungsflügen unter Umständen doch nicht eine leere Wasserfläche absuchen, sondern sich in ziemlich regelmäßig aufgesuchten Jagdgebieten einem fischenden Seeschwalbentrupp anschließen. Sehr im Gegensatz zu den Reihern bejagen die Seeschwalben hier auch während der ganzen Zeit ihres Aufenthaltes im Brutgebiet ziemlich genau dieselben Zonen. Als tonangebender Faktor hätten wir also wohl das Fehlen zusagender Brutstätten in den Jagdgebieten zu betrachten. Voraussetzung ist ja nicht einfach die Möglichkeit, ein Gelege abzulegen. Gefordert wird auch möglichst vollständige Abgeschlossenheit durch Wasser und die Nachbarschaft von Artgenossen; das heißt eine für den Räuber schwer zugängliche Fläche von einer gewissen Ausdehnung, die die Ansiedlung mehrerer Paare erlaubt. Damit aber bieten die Lacken im Seewinkel mit ihren Halbinseln, Inseln und isolierten Seebinsenbeständen wesentlich günstigere Brutmöglichkeiten als der See selbst, obwohl nahrungsökologisch der See eindeutig vorgezogen wird.

Es mag hier eingefügt werden, daß mit recht plausiblen Argumenten der Gedankengang: Koloniebrüter, daher Notwendigkeit, die Nahrung weit herzuholen, auch umgedreht werden kann: Jagdgebiet vom Brutplatz weit entfernt, daher Notwendigkeit des Koloniebrütens. Während nämlich ein territorialer Vogel, bei dem Brut- und Nahrungsrevier mehr oder weniger zusammenfallen, auch bei der Nahrungssuche noch in der Nähe des Nestes bleibt und damit, zusammen mit dem am Nest bleibenden Partner, eine gewisse Sicherungsfunktion weiter ausfüllen kann, ist dies einem Vogel, der seine Nahrung mehrere Kilometer weit herholen muß, nicht

mehr möglich. Durch den Zusammenschluß zur Kolonie würde zumindest dieser Nachteil ausgeglichen. Da die Koloniebildung auch mit neuen, das Einzelpaar weniger bedrohenden Gefahren verknüpft ist, muß man ja nicht gleich von größerer Sicherheit reden.

Genauere Angaben über die Entfernungen, die die Seeschwalben auf ihren Flügen vom Brut- zum Jagdgebiet zurückzulegen haben, liegen kaum vor. T a n t o w spricht von kilometerweiten Nahrungsflügen, und S t e i n i g e r vermutet zwischen einer Kolonie und 8 km davon jagenden Seeschwalben einen Zusammenhang (zit. nach G r o e b b e l s 1942).

Die Flußseeschwalben des Neusiedler-See-Gebietes bejagen in erster Linie den See selbst und nur in recht geringer Zahl die Lacken des Seewinkels. Acht von zehn die kontrollierte Kolonie an der Langer Lacke

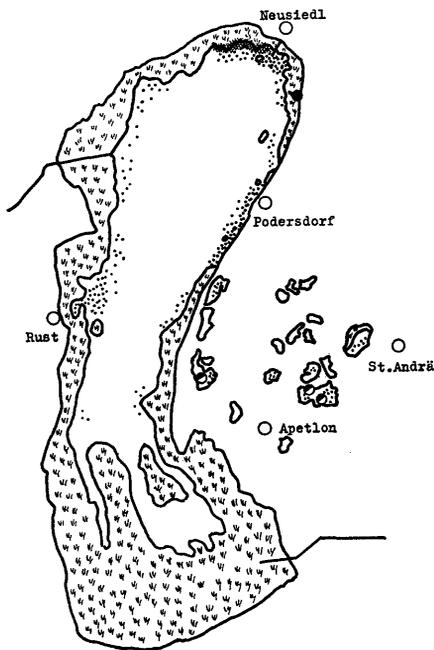


Abbildung 7: Brutplätze der Flußseeschwalbe 1956 (schwarzweiße Scheiben); Hauptjagdgebiete punktiert. Brutkolonie der Trauerseeschwalbe 1951 (schwarze Scheibe); zugehöriges Jagdgebiet doppelt schraffiert.

verlassenden Seeschwalben flogen zielstrebig gegen den See zu ab. Daß sie dabei nicht eine der zwischen Langer Lacke und Neusiedler See liegenden anderen Lacken aufsuchten, konnte durch wiederholte Beobachtung gesichert werden. Dies bedeutet aber schon bei der kürzesten Strecke 6 km für einen Flug. Bei der beträchtlichen Zahl der nicht nur zwischen Illmitz und Podersdorf, sondern auch am West- und Nordufer des Sees jagenden Flußseeschwalben muß es sich zumindest zum Teil wohl auch

noch um Brutvögel aus einer der drei, etwa im selben Raum gelegenen Brutkolonien gehandelt haben (Abb. 7). Damit aber kämen Flugstrecken bis zu 17 km zustande, die bei jedem Futterflug zweimal zu bewältigen wären. Exakte Daten, etwa Kontrollen beringter Vögel, liegen aber nicht vor. Durch wirkliche Verfolgung der Flugwege mit dem Boot konnte 1951 aber die Lage des Jagdgebietes einer Trauerseeschwalben (*Chlidonias niger*)-kolonie lokalisiert werden (die Kolonie wurde durch Verfolgung der mit Futter heimfliegenden Seeschwalben gefunden). Dabei stellte sich heraus, daß die im Schilfgürtel des Sees, an dessen Nordostufer brütenden 20 Trauerseeschwalbenpaare ihre Nahrung aus einem 2,5 bis 4,5 km entfernten, scharf umrissenen Abschnitt des Nordufers bezogen. Das Merkwürdige daran war, daß der zwischen Jagdgebiet und Brutplatz liegende, ökologisch durchaus ähnliche Raum gar nicht bejagt wurde.

#### F. Nahrungsökologische Beziehungen zu den anderen Lariden

Von dem im Gebiet brütenden Möwen- und Seeschwalbenarten: Lachmöwe (*Larus ridibundus*), Lachseeschwalbe (*Gelochelidon nilotica*)\*, Flußseeschwalbe (*Sterna hirundo*), Zwergseeschwalbe (*Sterna albifrons*)\* und Trauerseeschwalbe (*Chlidonias niger*) spielen wohl nur Lachmöwe, Flußseeschwalbe und Trauerseeschwalbe im Nahrungshaushalt der Biozönose eine gewisse Rolle. Dazu kommt von den mehr oder weniger regelmäßig erscheinenden Arten unter Umständen noch die Silbermöwe (*Larus argentatus*), von der gelbbeinige südeuropäische Tiere in von Jahr zu Jahr zunehmender Zahl übersommern. Leider liegen bisher nur von einem Teil dieser Arten auswertbare nahrungsbiologische Unterlagen vor. Von der Lachmöwe konnten zwar nicht unerhebliche Gewölmengen gesammelt werden, diese bieten aber noch kein geschlossenes Bild von der Nahrung dieser Art im Gebiet. Die Flußseeschwalbenbefunde wurden vorstehend besprochen. Von der Trauerseeschwalbe liegen nur Notizen über 97 gesehene Beutetiere (durchwegs Larven großer Wasserkäfer, entweder *Dytiscus*, *Cybister* oder *Hydrous*) vor, und die Silbermöwe schließlich wurde erst viermal beim Verzehren toter, auf dem See treibender Fische beobachtet.

Die regelmäßige, wenn auch nicht planmäßig betriebene Beobachtung der vor der Vogelwarte jagenden Möwen und Seeschwalben ergab eine recht deutliche zonale Verbreitung der einzelnen Arten. Die Trauerseeschwalbe bejagt nur die kleinen Buchten und Kanäle („Schluichten“) am Rand des Schilfgürtels und dringt, den Schluichten folgend, weit in diesen ein, auch die dort vorhandenen offenen Wasserflächen bejagend. Ihr Jagdbiotop sind von *Phragmites communis*, *Typha angustifolia* und *Scirpus lacustris* gegliederte „Kleingewässer“ am Rand der offenen Wasserfläche.

\* Vorkommen jetzt erloschen.

Die Flußseeschwalbe überfliegt zwar ganz regelmäßig die gesamte Fläche des Sees. Sie jagt aber — dies gilt zumindest für den Neusiedler See — fast ausschließlich in „Ufer“-Nähe, in der Zone der Tausendblatt-Kammlaichkraut-Atolle (*Myriophyllum sp.* und *Potamogeton pectinatus*), die in einer Breite von 50 bis 400 m dem Schilfgürtel vorgelagert ist und namentlich in den weiten Buchten größere Ausdehnung erreicht. Wahrscheinlich besteht ein ursächlicher Zusammenhang zwischen dem hohen Anteil an Wasserkäferlarven in der Nahrung und dieser weitgehenden Beschränkung auf die Zone submerser Wasserpflanzen.

Die Lachmöwe rastet wohl zeitweise in großen Scharen auf der Wasserfläche des Sees, bezieht aber den Großteil ihrer Nahrung aus anderen Sitotopen. Nach den recht wenigen vorliegenden Beobachtungen von am See nahrungsuchenden Lachmöwen bleibt sie im äußeren Teil der Flußseeschwalbenzone und außerhalb derselben. Daß sich die Lachmöwen dabei (wie auch beim Schlafen) in einem nicht zu breiten, anschließenden Streifen aufhalten, hängt wahrscheinlich in erster Linie mit dem hier noch spürbaren Windschutz durch den Schilfgürtel zusammen. Aber auch an windstillen Tagen trifft man auf der offenen Seefläche kaum Lachmöwen an.

Die einzige Art, die die offene Seefläche den ufernahen Partien vorzieht, ist die Silbermöwe (die aber zum Rasten sehr oft die vegetationslosen Ufer der größeren Lacken aufsucht). Wovon sich diese übersommernenden Silbermöwen nähren, ist übrigens noch weitgehend unklar. Die große Zahl tot und lebend angeschwemmter Seetiere der Meeresküste fehlt ja hier vollkommen. Große Muscheln (*Unio*, *Anodonta* und *Dreissena*), wie sie den Möwen am Donauufer gelegentlich in größerer Anzahl geboten werden, fehlen im See (wegen der ständigen Verunreinigung des Wassers durch aufgeschwemmten Feinsand) gänzlich. An den von der Silbermöwe frequentierten kahlen Ufern sind sogar die im Schilfgürtel so häufigen Schnecken der Gattungen *Succinea*, *Lymnea* und *Planorbis* nur recht vereinzelt zu finden. Und die gelegentlich auf dem Wasser treibenden Fischleichen allein dürften wohl noch keine ausreichende Nahrungsbasis für die manchmal 30 bis 40 anwesenden Silbermöwen bieten.

Die nur in wenigen Paaren brütende Zwergseeschwalbe jagt nicht in diesem Gebiet. Nach Beobachtungen am Ostufer des Sees fischt sie dort in ganz seichten, durch einen mehr oder weniger breiten Schilfgürtel vom See abgeschnittenen „Lagunen“, die weder von der Fluß- noch von der Trauerseeschwalbe regelmäßig bejagt werden. Soweit die wenigen Feldbeobachtungen eine Aussage erlauben, erbeutet sie vor allem kleine Fische.

Trotz ihrer Unvollständigkeit bestätigen auch diese Befunde wieder den erstmals 1934 von G a u s e aufgestellten und später vor allem durch L a c k und seine Mitarbeiter immer wieder bestätigten Satz, daß das Nebeneinandervorkommen verwandter Formen nur durch verschiedene ökologische Einpassung möglich gemacht werde. Je mehr Übereinstim-

mung dabei in der Nahrung herrscht, desto deutlicher kommt es zur Spezialisierung auf bestimmte Biotop-Ausschnitte, und umgekehrt, je stärker die Jagdbiotope zusammenfallen, desto ausgeprägter wird die Spezialisierung auf jeweils ganz bestimmte Beutetiergruppen. Möwen und namentlich Seeschwalben bieten in dieser Sicht noch eine Fülle reizvoller Aufgaben, namentlich in Gebieten mit individuen- und artenreichen Kolonien, wie sie vor allem an Meeresküsten bestehen. Bisher beschäftigte sich nur Formosov (1923, zit. nach Fisher & Lockley 1954) mit dieser nahrungsökologischen Vikarianz mehrerer nebeneinander brütender Seeschwalbenarten, ohne aber die Verhältnisse eingehender zu untersuchen.

Vergleicht man die einleitend angeführten Befunde, dann sind die Unterschiede gegenüber den Flußseeschwalben der Meeresküsten sehr auffällig. Größere Übereinstimmung herrscht mit der Weißbartseeschwalbe (*Chlidonias hybrida*), für die Schifferli (1955) und Swift (1960) Befunde aus der Camargue mitgeteilt haben. Vor einer Verallgemeinerung eines solchen Vergleichs muß allerdings gewarnt werden. Denn sowenig wie die Befunde von Küstenkolonien für die Art *Sterna hirundo* als Ganzes Gültigkeit haben, sowenig können die am Neusiedler See erarbeiteten Ergebnisse ein allgemeingültiges Bild von der Nahrung der binnenländischen Populationen geben.

#### Literatur

- Baade, E. (1901): Die mitteleuropäischen Süßwasserfische. Walther, Berlin.
- Bauer, K., H. Freundl, R. Lugitsch (1955): Weitere Beiträge zur Kenntnis der Vogelwelt des Neusiedler-See-Gebietes. Wiss. Arb. Burgenland 7, 1—123.
- Collinge, E. W. C. (1924): The Food of some British wild Birds. Selbstverlag, York.
- Corti, U. A. (1941): Zur Analyse des Biotop-Begriffes. Schweiz. Arch. Orn. 1, 545—549.
- Fisher, J. u. R. M. Lockley (1954): Sea-birds. Collins, London.
- Groebels, F. (1932): Der Vogel I., Bornträger, Berlin.
- (1942): Zur Nist- und Nahrungsökologie der Brutvögel unserer nährstoffreichen Binnengewässer. Verh. orn. Ges. Bayern 22, 223—254.
- Haverschmidt, F. (1945): Een nieuw broedgeval van de Lachstern, *Gelochelidon n. nilotica* (Gm.) in Nederland. Ardea 33, 117—125.
- Koenig, O. (1952): Ökologie und Verhalten der Vögel des Neusiedler-See-Schilfgürtels. Orn. 93, 207—289.
- Lévêque, R. (1956): Une colonie de Sternes hansel en Camargue. Nos Oiseaux 23, 233—246.
- Niethammer, G. (1942): Handbuch der deutschen Vogelkunde III. Akad. Verlagsges., Leipzig.
- Schifferli, A. (1950): Beobachtungen an einer Weißbartseeschwalbenkolonie in der Camargue. Orn. Beob. 52, 1950, 25—38.
- Seitz, A. (1942): Die Brutvögel des „Seewinkels“. Niederdonau, Natur und Kultur 12, 1—52.

Swift, J. J. (1960): Notes on the behaviour of Whiskered Terns. Brit. Birds 53, 559—572.

Wesenberg-Lund, C. (1943): Biologie der Süßwasserinsekten. Springer, Berlin-Wien.

Witherby, H. F., F. C. R. Jourdain, N. F. Ticehurst & B. W. Tucker (1943): The Handbook of British Birds V. Witherby, London.

Zimmermann, R. (1940): Das Brutvorkommen der Flußseeschwalbe, *Sterna h. hirundo* L., am Neusiedler See. Ber. Ver. Schles. Orn. 25, 1—10.

—, (1944): Beiträge zur Kenntnis der Vogelwelt des Neusiedler-See-Gebiets. Ann. Naturhist. Mus. Wien 54, 1—272.