

Waarom broeden vogels in kolonies?*

Why do birds breed in colonies?

J. Veen

Vroegere onderzoekingen naar de betekenis van het broeden in kolonies hebben op boeiende wijze gedemonstreerd dat een kolonie een goede verdedigingsvorm tegen roofvijanden kan zijn. Bij velen leeft dan ook het idee dat broedkolonies vooral dienen om risico's van predatie te verminderen. Recente onderzoekingen hebben echter aangetoond, dat het broeden in een kolonie eveneens belangrijke voordelen kan hebben bij het vinden van voedsel. Door deze nieuwe gegevens zijn de oudere denkbbeelden belangrijk veranderd en hebben ruimte gemaakt voor het idee dat het broeden in kolonies verband houdt met een complex van voor- en nadelen die voor elke vogelsoort verschillend zijn, al naar gelang de eisen die de soort stelt en de omstandigheden waaronder hij leeft.

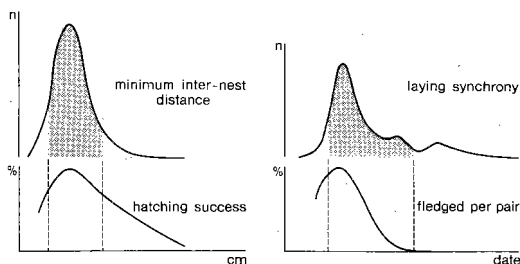
De onderzoekers die zich bezighouden met de vraag waarom vogels in kolonies broeden hebben als centraal uitgangspunt dat soort-specifiek gedrag geëvolueerd is onder de druk van natuurlijke selectie, dat dit gedrag aangepast is aan de eisen die de omgeving stelt en zal bijdragen tot het voortplantingssucces van de soort. Wanneer dit uitgangspunt juist is kunnen we verwachten dat bij een soort die normaliter in kolonies broedt, solitair broedende individuen minder succesvol zullen zijn. Zowel bij de Kokmeeuw *Larus ridibundus* (Patterson 1965) als bij de Grote Stern *Sterna sandvicensis* (Veen 1977) is gekeken naar mogelijke verschillen in succes tussen individuen die in kolonieverband broedden en individuen die buiten de kolonies nestelden. In beide gevallen bleek dat het broedsucces van de kolonievogels aanzienlijk hoger was dan van de individuen die verspreid broedden (figuur 1). Bij de Grote Stern is de relatie tussen een aantal aspecten van het broeden in kolonies en het hebben van broedsucces nader geanalyseerd. Zowel de grootte van een kolonie, als de positie van de nesten ten opzichte van het koloniecetrum, de nestdichtheid en de mate waarin het broedproces tussen de vogels onderling gesynchroniseerd was, bleek van invloed te zijn op het broedsucces (figuur 2). Deze gegevens tonen aan, dat niet alleen het broeden in kolonies adaptief is, maar ook het specifieke verspreidingspatroon van de

nesten binnen zo'n kolonie. Zij geven echter geen antwoord op de vraag hoe het broeden in kolonies zijn positieve invloed op het voortplantingssucces kan uitoefenen. Om hierover iets meer aan de weet te komen is het noodzakelijk om na te gaan onder welke omstandigheden een soort leeft, welke sterftefactoren er werkzaam zijn en hoe het broeden in een kolonie de betreffende soort in staat stelt om de negatieve invloed van dergelijke factoren te beperken. Een over-

	eggs laid	young fledged
colony nests	1703	157 = 9,2 %
outlying nests	358	0 = 0,0 %

	eggs laid	eggs hatched
colony nests	2000	1300 = 65,0%
outlying nests	100	20 = 20,0%

Figuur 1. Verschillen in broedsucces bij Kokmeeuw (Patterson 1965) en Grote Stern (Veen 1977) tussen individuen die in de kolonie en buiten de kolonie broedden. Differences in breeding succes of Black-headed Gulls and Sandwich Terns nesting inside and outside a colony.



Figuur 2. De relatie tussen nestafstand, synchronisatie en broedsucces bij de Grote Stern (Veen 1977). The relation between inter-nest distance, laying synchrony, and breeding success in the Sandwich Tern.

* Tekst van een inleiding, gehouden op de themadag „kolonievogels”, georganiseerd door de NOU op 3 februari 1979 te Haren.

zicht van onze huidige kennis op dit terrein wordt gegeven in de volgende hoofdstukken. Achtereenvolgens zullen de voordelen van het broeden in kolonies bekeken worden in relatie tot de omgevingsfactoren temperatuur, predatie en voedsel.

Temperatuur

De pinguïns vormen een groep waarbinnen sommige soorten door hun bijzondere broedplaats met zeer speciale problemen te kampen hebben. Deze problemen betreffen de temperatuur regulatie.

Keizerspinguïns *Aptenodytes forsteri* concentreren zich aan het eind van de poolzomer in hun koloniegebieden op het ijs langs de kust van Antarctica. Onmiddellijk na het leggen van de eieren verdwijnen de wijfjes naar zee. Het ijs voor de kust breidt zich vervolgens uit en de mannelijke vogels raken hierdoor volledig van hun voedselbronnen afgesloten. Gedurende de poolwinter, bij temperaturen die tot -50°C kunnen dalen worden de eieren geheel door de mannetjes uitgebroed. Dit proces neemt enkele maanden in beslag en gedurende deze periode nemen de vogels in de kolonie in het geheel geen voedsel tot zich. Het langdurige vasten en de lage temperaturen plaatsen de vogels voor grote energetische problemen. Deze problemen worden gedeeltelijk opgelost, doordat tijdens extreme koude alle dieren uit de kolonie stijf tegen elkaar aan gaan staan, waardoor de warmteafgifte met c. 20% kan worden verminderd. Dit draagt in belangrijke mate bij tot de overlevingskansen van deze vogels (Prévost 1961, 1962 a, b, Stonehouse 1953).

Bij de Koningspinguïns *Aptenodytes patagonica*, een soort die in de poolzomer broedt, maar waarbij de jongen de gehele poolwinter in de kolonie blijven, treedt hetzelfde gedrag op: wanneer de temperatuur daalt, drommen alle jongen samen en bij deze soort leidt dit zelfs tot een reductie van de warmteafgifte van c. 30% (Stonehouse 1960).

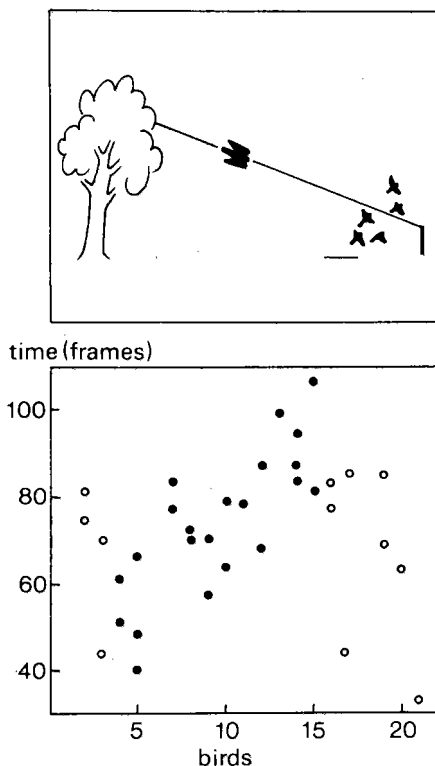
Samenvattend kan geconcludeerd worden, dat bij beide soorten een belangrijke betekenis van het broeden in kolonies gelegen lijkt in het feit, dat het de vogels in staat stelt om zuiniger om te springen met hun energiereserves.

Predatie

De pinguïnsorten die zojuist aan de orde zijn geweest, leven in een omgeving die wel zeer bijzondere eisen stelt. Een heel algemeen probleem waar kolonievogels mee te maken hebben is het gevaar voor predatoren. Op minstens vier verschillende manieren kan het broeden in kolonies een bijdrage leveren om dit gevaar zo gering mogelijk te maken.

De kolonie als gemeenschappelijk waarschuwingssysteem

Dat een predator door een groot aantal broedende vogels sneller opgemerkt zal worden dan door een enkeling lijkt uit een oogpunt van kansberekening tamelijk voor de hand liggend, maar is tot op heden voor de kolonies nog niet goed onderzocht. Wel is naar dit probleem gekeken bij groepen voedselzoekende vogels. Zo is door Siegfried & Underhill (1975) door middel van een experiment onderzoek gedaan naar de relatie tussen groepsgrootte bij duiven en de snelheid waarmee een naderende predator wordt ontdekt (figuur 3). Als predator gebruikten zij



Figuur 3. Het experiment verricht door Siegfried & Underhill (1975) om na te gaan of de grootte van een groep vogels (hier duiven) van invloed is op de afstand waarop een predator (hier een model) ontdekt wordt. Boven: schematische weergave van de wijze waarop het experiment werd uitgevoerd. Beneden: de verkregen resultaten (gewijzigd naar de oorspronkelijke figuur).

The experiment conducted by Siegfried & Underhill to test whether the group size of pigeons influences the distance at which a predator (in this case a hawk model) is detected. Above: the experimental set up. Below: the results obtained (original figure slightly changed).

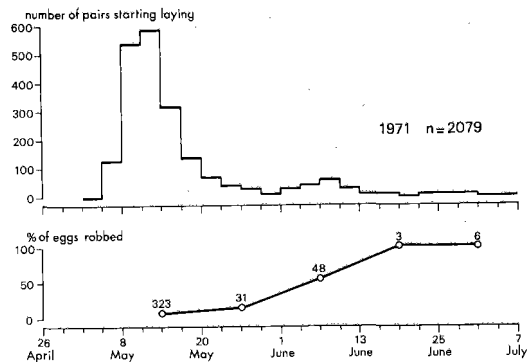
een roofvogelmodel dat dan vanuit een boom langs een draad over een voerplekje kon worden getrokken. Op dit voerplekje kwamen in het wild levende duiven naar voedsel zoeken. De waarnemingen werden met behulp van filmopnamen

vastgelegd en de tijd die verstreek tussen het moment waarop de eerste duif op de predator reageerde door op te vliegen en het moment waarop de predator de voerplaats bereikte werd in filmbeeldjes gemeten. Wanneer u nu kijkt naar de uiteindelijke resultaten, dan lijkt er wel enig verband te bestaan tussen groepsgrrootte en ontdekkingsnelheid, maar dat verband geldt in feite alleen voor groepen van 5 tot 15 individuen. Bij erg kleine groepen was de ontdekkingskans relatief groot, terwijl hij relatief laag was bij erg grote groepen. De onderzoekers hadden hier wel een verklaring voor: binnen de kleine groepjes waren de vogels „zenuwachtig”, en besteedden relatief veel tijd aan rondkijken. In de grote groepen was het omgekeerde het geval. Daar waren de vogels zeer intensief bezig met voedselzoeken en leken vooral onoplettend, doordat ze regelmatig onderling ruzie maakten over het aanwezige voer.

Zonder verder op de proeven van Siegfried & Underhill te willen ingaan, lijkt het van belang om te benadrukken dat de problemen waarmee wij hier te maken hebben aanzienlijk ingewikkelder zijn dan ze op het eerste gezicht lijken. De manier waarop een gemeenschappelijk waarschuwingssysteem functioneert zal van soort tot soort verschillend zijn, al naar gelang de omstandigheden waaronder de soort leeft. Bij kolonievogels die in open terrein broeden met zicht naar alle kanten, zal een toename van bijvoorbeeld 5 naar 50 paren een minder dramatische invloed hebben op de ontdekkingskansen van een predator, dan een zelfde aantalstoename bij een soort die broedt in een situatie waarbij het zicht beperkt is tot een klein gebied, bijvoorbeeld in dichtbebladerde bomen. Voorts is niet alleen van belang dat een grote groep vogels een predator sneller zal ontdekken, maar ook dat de predator zijn prooi sneller ontdekt, wanneer die zich in een groep bevindt.

Vermindering van de predatiedruk door een relatieve toename van het aantal prooidieren

Wanneer het aantal roofvijanden in het gebied waar zich een kolonie gevestigd heeft constant is, betekent een toename van het aantal prooidieren (volwassen vogels, eieren, jongen) een afname van de kans voor elk prooi-individu om gegeten te worden. In figuur 4 is dit weergegeven voor de situatie bij de Grote Stern op Griend. De figuur toont het aantal gevestigde legfels van de Grote Stern in de loop van het broedseizoen met daaronder het percentage door Kokmeeuwen geroofde eieren. Bij de punten zijn de werkelijke aantallen geroofde eieren weergegeven. Ondanks het feit dat er uit de pieklegfels relatief veel eieren geroofd worden, is dat aantal procentueel klein. Dit betekent dat de kans voor een individu om gegeten te worden het kleinste is voor de pieklegfels.



Figuur 4. Het aantal begonnen legfels van de Grote Stern op het eiland Griend in 1971 en het percentage door Kokmeeuwen geroofde eieren. Het percentage geroofde eieren is het kleinste wanneer het aanbod het grootst is (Veen, 1977).

Distribution of egg-laying of Sandwich Terns on Griend in 1971 and the proportion of eggs robbed by Black-headed Gulls. The proportion is lowest when the supply is highest.

Gegevens over predatie door Zilvermeeuwen *Larus argentatus* op de kuikens van de sterns geven een zelfde beeld te zien. De gegevens van de door Zilvermeeuwen geroofde kuikens zijn vooral illustratief, omdat het aantal aanwezige predatoren van deze soort bepaald wordt door het feit dat deze meeuwen er een voedselterritorium op na houden waaruit soortgenoten geweerd worden. Op Griend had dit tot gevolg, dat van de honderden Zilvermeeuwen die er in de omgeving van het eiland aanwezig waren, slechts één individu regelmatig in de sternkolonies opereerde. Deze vogel nam dagelijks 8-10 jonge sterns tot zich. Voor de pieklegfels betekende dit een verlies van slechts enkele procenten. Voor de latere legfels gold, dat vrijwel alle jongen door deze Zilvermeeuw werden opgegeten.

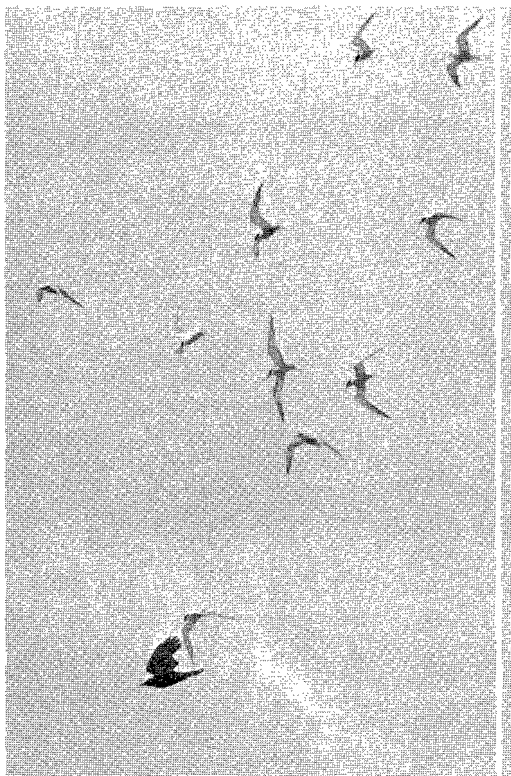
Uiteindelijk lijkt het van belang om na de genoemde voordelen ook een belangrijk nadeel van een toename van het aantal prooidieren te noemen. Een grote concentratie vogels is opvallend en trekt gemakkelijk predatoren aan. Bovendien hebben veel predatoren de neiging om terug te komen op een plaats waar zij met succes naar voedsel hebben gezocht. Deze nadelen van het voorkomen in concentraties maken speciale gedragsaanpassingen noodzakelijk, zoals het gemeenschappelijk aanvallen van een predator.

Gemeenschappelijk aanvallen van een predator

Het broeden in kolonies schept de mogelijkheid om een predator gemeenschappelijk aan te vallen. Wanneer de afstand waarover de predator wordt aangevallen groter is dan het eigen broedterritorium, zal elk individu in de kolonie kunnen profiteren van het anti-predatiegedrag van zijn buren. Om na te gaan of er van een dergelijke gemeenschappelijke verdediging van het koloniegebied sprake is, werd bij de Kokmeeuw

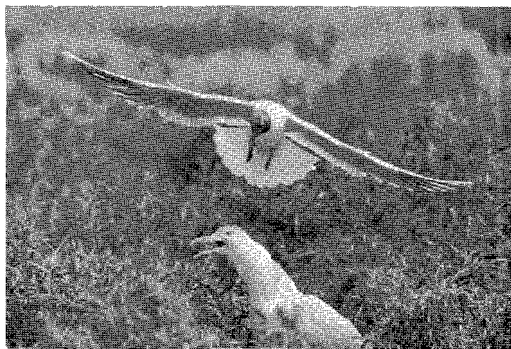
(Kruuk 1964) en bij de Grote Stern (Veen 1977) achtereenvolgens nagegaan:

- (a) of en hoe predatoren worden aangevallen;
- (b) hoe groot het gebied is dat door de individuele vogels verdedigd wordt;
- (c) hoe predatoren op eventuele aanvallen reageren, met andere woorden wat het effect is van de aanvallen.



Figuur 5. Visdieven en Noordse Sterns achtervolgen een Kraai die zich boven de broedkolonies op Griend bevindt, juni 1968 (J. Veen).

A Carrion Crow above the breeding colony on Griend being chased by Common and Arctic Terns.

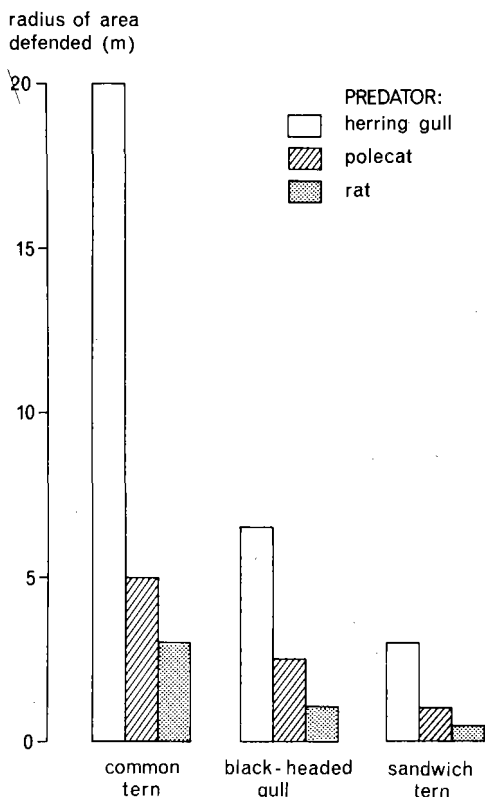


Figuur 6. Een Kokmeeuw valt een opgezette Zilvermeeuw aan, die in het koloniegebied is neergezet, Griend, juni 1967 (J. Veen).

A Black-headed Gull attacking a stuffed Herring Gull placed in the colony area.

Dat een groot aantal kolonievogels, waaronder meeuwen en sterns, de neiging vertoont om predatoren aan te vallen, mag bekend verondersteld worden. Figuur 5 geeft een voorbeeld waarbij Visdieven *Sterna hirundo* en Noordse Sterns *S. paradisaea* een Kraai *Corvus corone* boven Griend achtervolgen.

Onder natuurlijke omstandigheden is het erg moeilijk om gegevens te verzamelen over de afstand waarover kolonievogels predatoren aanvallen. Het is echter mogelijk om gebruik te maken van de neiging van de vogels om opgezette predatoren aan te vallen (figuur 6). Uit een vergelijking tussen de aanvallen op opgezette en levende zilvermeeuwen blijkt, dat het anti-predatiegedrag van meeuwen en sterns in beide situaties sterk overeenkomt. De resultaten van experimenten met opgezette predatoren hebben aangetoond dat Kokmeeuwen, Grote Sterns en Visdieven verschillend reageren op verschillende soorten predatoren (figuur 7). De grootte van het verdedigde gebied is echter in alle gevallen aanzienlijk meer dan het individuele broedterritorium. Er is dus sprake van een gemeenschappelijke verdediging van het broedgebied.



Figuur 7. De grootte van het gebied dat door Visdieven, Kokmeeuwen en Grote Sterns rond hun nest verdedigd wordt tegen Zilvermeeuw, Bunzing en Rat (Veen 1977).

The size of the area defended by Common Terns, Black-headed Gulls and Sandwich Terns against Herring Gull, Polecat and Rat.

Wanneer in een Kokmeeuw- of Sternkolonie een rovende Zilvermeeuw wordt aangevallen, dan zijn er meestal wel duidelijke reacties van de predator op die aanvallen te bespeuren. Meestal beperken die reacties zich tot snel vliegen en het maken van zwenkingen en lijkt het er niet op, dat de aangevallene werkelijk gevaar loopt. Toch zijn er verschillende aanwijzingen, dat een Zilvermeeuw zich moet inspannen om zich zijn belagers van het lijf te houden en rovers die niet op adequate wijze op de aanvallen van Kokmeeuwen en sterns reageren lopen wel degelijk gevaar. Dit wordt misschien wel het beste geïllustreerd door enkele waarnemingen aan Zilvermeeuwen die in de sternkolonies terecht kwamen en die waarschijnlijk door ziekte niet in staat waren om zich te verdedigen. Deze Zilvermeeuwen werden binnen korte tijd doodgepikt. In één geval ontving zo'n Zilvermeeuw in een Visdiefkolonie binnen een tijdsverloop van 5 minuten meer dan 250 pikken. Vergelijkbare gegevens zijn verzameld door Fuchs (1977), die waarnam dat gezonde Kraaien in een gemengde kolonie Kokmeeuwen en Visdieven door de broedvogels werden doodgepikt.

Deze gegevens suggereren dat het aanvallen van een predator een zeer effectief middel kan zijn om predatie te voorkomen. Dit is door Kruuk (1964) getoetst voor de Kokmeeuw door kippeëieren in de kolonie, aan de rand en buiten de kolonie neer te leggen en vervolgens te kijken in welke volgorde deze eieren door predatoren

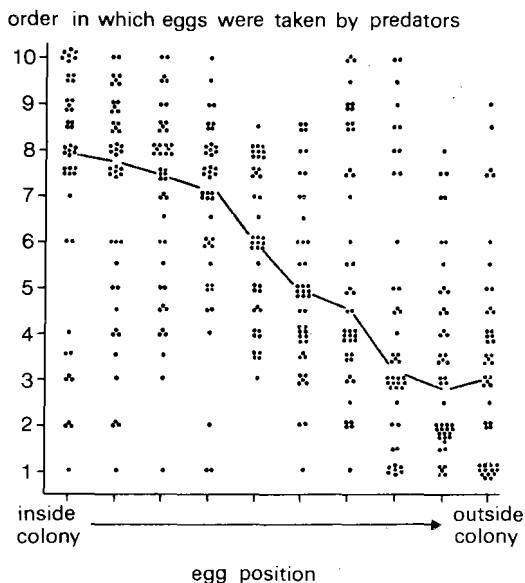
werden opgegeten (figuur 8). Uit de grafiek volgt duidelijk, dat de eieren buiten de kolonie het eerst werden opgegeten en in de kolonie het laatst. Kruuk vond, dat er een directe correlatie was tussen de volgorde waarin de eieren werden opgegeten en de hoeveelheid duiken die de broedende Kokmeeuwen op de rovende Zilvermeeuwen en Kraaien uitvoerden: tijdens roofpogingen op eieren in de kolonie werd veel meer op de predatoren gedoken dan tijdens roofpogingen op eieren buiten de kolonie.

Voedsel

In het voorgaande is aan de hand van voorbeelden bij meeuwen en sterns getoond dat het broeden in kolonies van betekenis kan zijn om predatie te verminderen. Bij de meeste vogelsoorten die in kolonies broeden zijn aspecten van het koloniebroedgedrag aan te wijzen die geïnterpreteerd kunnen worden als anti-predatiegedrag. Deze anti-predatieaanpassingen zijn gedurende een bepaalde periode van onderzoek sterk benadrukt.

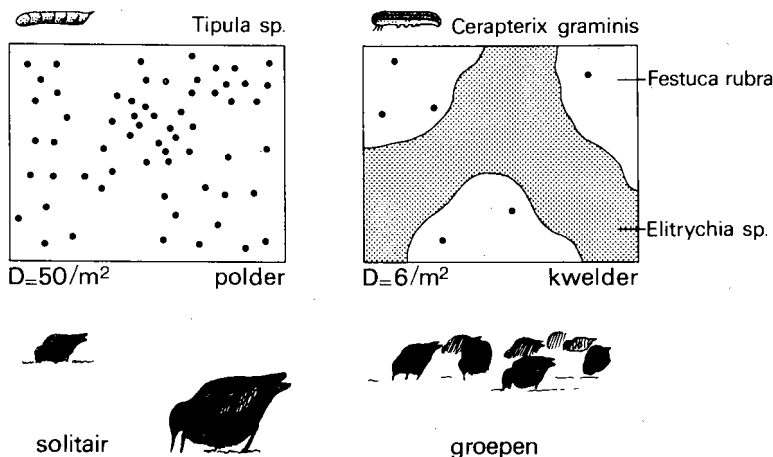
Door deze nogal eenzijdige benadering is er aanvankelijk weinig aandacht besteed aan de mogelijke betekenis die het broeden in kolonies heeft voor het vinden van voedsel. Dat het broeden in kolonies op een zeer speciale wijze in verband staat met de verspreiding van het voedsel is uitgebreid beschreven door Fisher (1954) en Lack (1968). Zij hebben opgemerkt dat vrijwel alle solitair levende vogelsoorten voedsel zoeken in de directe omgeving van hun verblijf- of broedplaats. Meestal gedragen deze soorten zich territoriaal, zij kennen hun territorium goed en beschikken over informatie over het voorkomen van voedsel binnen dat territorium. Het voorkomen van het voedsel is voor deze soorten redelijk voorspelbaar. Soorten die daarentegen in kolonies broeden hebben geen duidelijk voedselterritorium. Zij fourageren meestal op relatief grote afstanden van het nest, we zien hen vaak in groepen en steeds is het voorkomen van hun voedsel in de ruimte of in de tijd sterk heterogeen verspreid, dus onvoorspelbaar.

Alvorens nader in te gaan op de wijze waarop een kolonie van betekenis kan zijn voor het vinden van voedsel lijkt het van belang om als inleiding enkele voorbeelden te geven waarin de correlatie tussen het voorkomen in groepen enerzijds en een heterogene verspreiding van voedsel anderzijds tot uiting komt. Het eerste voorbeeld is ontleend aan het werk van J. Tinbergen dat verricht wordt aan een kolonie Spreeuwen *Sturnus vulgaris* op Schiermonnikoog (figuur 9). Het toont aan dat een zelfde soort, afhankelijk van de voorspelbaarheid van het voorkomen van prooi, er verschillende voedselzoekstrategieën op na houdt. Dicht bij de kolonie eten de Spreeuwen vrijwel uitsluitend emelten, die een tamelijk homogene en dichte verspreiding heb-



Figuur 8. De volgorde waarin kippeëieren, die op verschillende plaatsen in een kokmeeuwkolonie werden neergelegd, door Zilvermeeuwen en Kraaien geroofd werden (Kruuk 1964).

The order in which Hens' eggs placed inside and outside a Black-headed Gull colony were robbed by Herring Gulls and Carrion Crows.



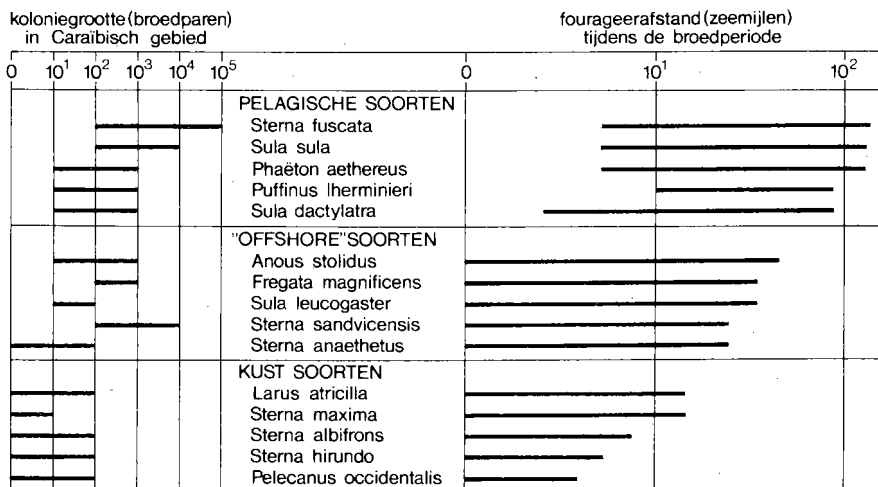
Figuur 9. De relatie tussen fourageerstrategie (solitair of groepen) bij de Spreeuw en de dichtheid (D) waarmee twee verschillende prooi-soorten in de polder en de kwelder op Schiermonnikoog voorkomen (J. Tinbergen ongepubl.).
The relation between foraging strategy (solitary or in groups) of the Starling and the density (D) of two prey species in the polder and the salt marsh on Schiermonnikoog.

ben. De vogels zoeken in deze situatie solitair naar voedsel, monteren een bepaald plekje en keren regelmatig terug, daarbij gebruik makend van de informatie die zij tijdens het monteren hebben opgedaan. Op veel grotere afstand van de kolonie, in de kwelder, worden rupsen gezocht. Zowel de grote afstand als de heterogene verspreiding maakt deze rupsen tot een tamelijk onvoorspelbare prooi. In de kwelder zoeken de spreeuwen in groepen naar voedsel.

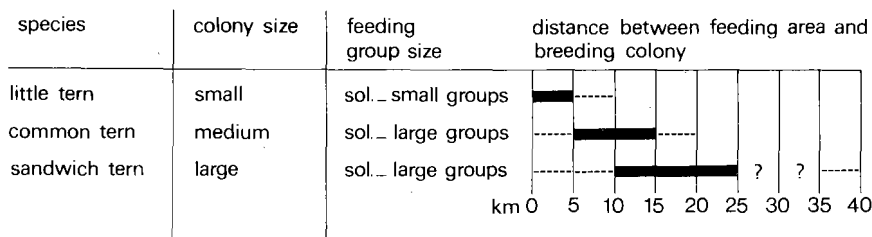
Het volgende voorbeeld is ontleend aan het zeevogelonderzoek dat door Van Halewijn (1979) in de Caraïbische Zee verricht is (figuur 10). Het betreft een vergelijking tussen de koloniegrootte van enkele zeevogelsoorten en de afstand waarop naar voedsel gezocht wordt. Dui-

delijk blijkt, dat de pelagische soorten de grootste kolonies hebben, de „offshore feeders” iets kleinere en de „coastal feeders” nog kleinere. Hier is koloniegrootte gecorreleerd met een toename van de afstand tussen kolonie en voedselgebied.

In het derde voorbeeld wordt een vergelijking gemaakt tussen enkele sternsoorten die op Griend broeden, namelijk de Grote Stern, de Vissdief en de Dwergstern *Sterna albifrons* (figuur 11). Dwergsterns broeden in kolonies van enkele tot enkele 10-tallen individuen. Vissdieven vormen kolonies van enkele 10-tallen tot vele 100-en paren, terwijl Grote Sterns in kolonies van vele 100- tot 1000-en paren broeden. Bij de genoemde sternsoorten gaat een toename van de



Figuur 10. De relatie tussen koloniegrootte en fourageerafstand bij zeevogels die in het Caraïbisch gebied broeden (van Halewijn 1979).
The relation between colony size and foraging distance of sea-birds breeding in the Caribbean Sea area.



Figuur 11. De relaties tussen koloniegrootte, wijze van voedselzoeken en de afstand tot het voedselgebied bij enkele sternsoorten van het eiland Griend.

The relation between colony size, feeding group size and foraging distance of terns on the island Griend.

koloniegrootte duidelijk gepaard met een toename van de neiging om in groepen te fourageren en tevens met een toenemende onvoorspelbaarheid van de plaats waar zich het voedsel bevindt. Deze onvoorspelbaarheid wordt enerzijds beïnvloed door de toenemende grootte van het fourageergebied en dus door de onmogelijkheid om op de hoogte te blijven van de nauwkeurige verspreiding van het voedsel binnen dit gebied; anderzijds wordt dit nog versterkt door de prooi-keuze van de genoemde soorten: op Griend eten de Dwergsterns hoofdzakelijk kreeftachtigen en kleine platvisjes, soorten die vrij homogeen over het omringende wad verspreid zijn, de Visdieven leven gedeeltelijk van crustaceën en platvisjes en gedeeltelijk van scholenvisjes zoals sprat en haring die op steeds wisselende plaatsen en tijdstippen aan het oppervlak komen, terwijl Grote Sterns volledig op laatstgenoemde vissoorten zijn aangewezen.

Hoewel door Lack de voordelen van het voorkomen in groepen voor het vinden van voedsel ten dele wel onderkend zijn, meende hij dat een homogene verspreiding van het voedsel bepaalde soorten dwingt tot verspreid broeden, terwijl een heterogene verspreiding van het voedsel andere soorten in staat stelt om in kolonies te broeden. Dat deze soorten ook daadwerkelijk in kolonies broeden werd door Lack verklaard vanuit de voordelen die het broeden in kolonies heeft met betrekking tot predatie. De relatie tussen koloniegrootte en fourageerafstand was volgens Lack een direct gevolg van het feit dat de totale hoeveelheid beschikbaar voedsel toeneemt met een toename van de grootte van het fourageeroppervlak.

Voor een aantal onderzoekers was dit geen bevredigende verklaring, al was het alleen maar omdat er bij een groot aantal in kolonies broedende vogelsoorten nauwelijks van predatiegevaar sprake is. Het is vooral de verdienste geweest van Horn, Ward en Zahavi (Ward 1965, Horn 1968, Zahavi 1971, Ward & Zahavi 1973) dat zij de relatie tussen het broeden in kolonies en het vinden van voedsel in een ander perspectief geplaatst hebben. Ward en Zahavi kwamen met het idee dat het voorkomen van vogels in groepen, en zij dachten daarbij zowel aan roest-

plaatsen als aan broedkolonies, zijn belangrijkste betekenis ontleent aan de mogelijkheid om op deze wijze gemakkelijker aan voedsel te komen. Zij beschouwden gemeenschappelijke roestplaatsen en broedkolonies als „informatiecentra” waar de vogels van elkaar te weten kunnen komen waar zich rijke voedselbronnen bevinden.

In de nu volgende hoofdstukken zullen wij nagaan, in hoeverre het idee van de broedkolonie als „informatiecentrum” over de aanwezigheid van voedsel door onderzoeksgegevens gesteund wordt. Daarbij zal achtereenvolgens aandacht worden besteed aan overdracht van informatie (a) in het voedselgebied en (b) in de kolonie.

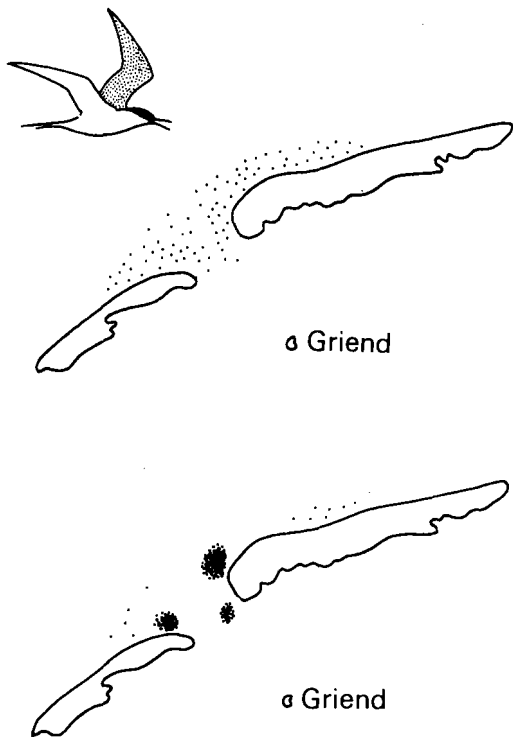
Soorten die coöperatief voedselzoeken

Van een aantal soorten is bekend dat zij coöperatief voedselzoeken. Zo weten wij uit het onderzoek van Brown en Urban (1969), Din & Eltringham (1974a, b), dat Rose Pelikanen *Pelecanus onocrotalus* solitair voedselzoeken wanneer er veel voedsel is. Wanneer de voedselsituatie echter minder gunstig is neigt deze soort tot coöperatief voedselzoeken, hetgeen als volgt in zijn werk gaat: de vogels zwemmen in een linie en drijven op deze wijze hun prooi op. Wanneer de aanwezigheid van prooidieren is waargenomen vormen de vogels een V, een halve cirkel of een cirkel en steken alle hun snavel in het water, waarna de ingesloten prooidieren gevangen worden.

De betreffende voedselzoektechniek impliceert dat de vogels gelijktijdig op dezelfde plaats in het voedselgebied aanwezig zijn. Het broeden in kolonies maakt het op eenvoudige wijze mogelijk om gezamenlijk van en naar de voedselgebieden te vliegen.

Soorten die in het voedselgebied van elkaars ontdekkingen profiteren

Als voorbeeld worden hier wederom de Grote Sterns gekozen die op Griend broeden (figuur 12). Het belangrijkste voedselgebied van deze vogels bevindt zich in het zeegat tussen en langs de Noordzeekust van Vlieland en Terschelling. In de vroege morgenuren wanneer de vogels uit



Figuur 12. Veranderingen in de verspreiding van voedselzoekende Grote Sterns bij Vlieland en Terschelling, resp. voor- en nadat de vogels zich, aangetrokken door duikende soortgenoten, boven enkele visscholen concentreren die tijdelijk aan de oppervlakte komen.

Changes in the spatial distribution of Sandwich Terns foraging near Vlieland and Terschelling, before and after they concentrate above schools of prey fish to which they are attracted by plunging conspecifics.

de kolonie vertrekken verdelen zij zich meestal tamelijk homogeen over dit grote gebied. Tijdens het voedselzoeken houden naburige individuen elkaar nauwlettend in de gaten. Wanneer een bepaald individu plotseling begint te duiken, komen buurvogels onmiddellijk aanvliegen om, wanneer er sprake is van een school vissen die aan de oppervlakte komt, hier zoveel mogelijk van mee te profiteren. De ontdekking van een rijke voedselbron kan onder de sterns een ware kettingreactie tot gevolg hebben en een aantal intensief duikende sterns kan alle soortgenoten die aanwezig zijn binnen een straal van vele km naar zich toe lokken. Op deze wijze ontstaat er boven de voedselbron een grote wolk duikende vogels. Wanneer de betreffende voedselbron is uitgeput — meestal doordat de visjes omlaag duiken — verspreiden de sterns zich weer. Grote Sterns vormen een goed voorbeeld van een soort waarbij de bevolking van een kolonie als geheel een groot gebied bemonstert en waarbij alle leden van de kolonie van elkaars ontdekkingen profiteren. Ook hier lijkt de vorming van een kolonie, en dan vooral van een grote kolonie, van

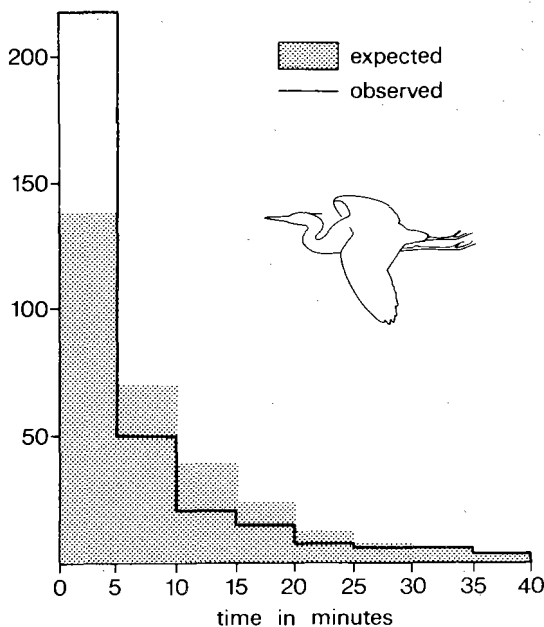
belang om het bovenbeschreven voedselzoekgedrag optimaal te laten functioneren.

Soorten waarbij de leden van de kolonie elkaar volgen naar het voedselgebied

Bij de meeste vogelsoorten lijkt het regel dat individuen die op een bepaalde plaats met succes naar voedsel hebben gezocht, naar deze plek terugkeren. Indien individuen die bij het voedsel zoeken weinig succes gehad hebben niet direct vanuit de kolonie opnieuw voedsel gaan zoeken, maar blijven rondhangen tot ze de kans krijgen om een ander individu te volgen dat vanuit de kolonie onmiddellijk naar het voedselzoekgebied terugvliegt, zal dit er in de meeste gevallen toe leiden dat zij er beter van worden. Er zijn aanwijzingen dat dit gedrag optreedt bij Spreeuwen (J. Tinbergen, med.), bij kraaiachtigen (Ward & Zahavi 1973), bij Zwarte Troepialen *Euphagus cyanocephalus* (Horn 1968), bij Amerikaanse Blauwe Reigers *Ardea herodias*, (Krebs 1974) en bij Oeverwaluwen *Riparia riparia* (Emlen 1975).

Illustratief is vooral het onderzoek dat door Krebs (1975) met de Amerikaanse Blauwe Reiger werd gedaan. Krebs vond dat het gedrag van deze reigers voor het vertrek uit de kolonie nogal verschillend was. Er waren individuen die direct vanaf het nest doelgericht vertrokken, maar er waren ook individuen die een minder besliste in-

inter-departure intervals



Figuur 13. Verschillen in de verwachte en waargenomen vertrekintervallen bij reigers *Ardea herodias* die uit de broedkolonie wegvliegen om voedsel te gaan verzamelen (Krebs 1974).

*Differences in the expected and observed inter-departure intervals of *Ardea herodias* leaving the colony in order to obtain food.*

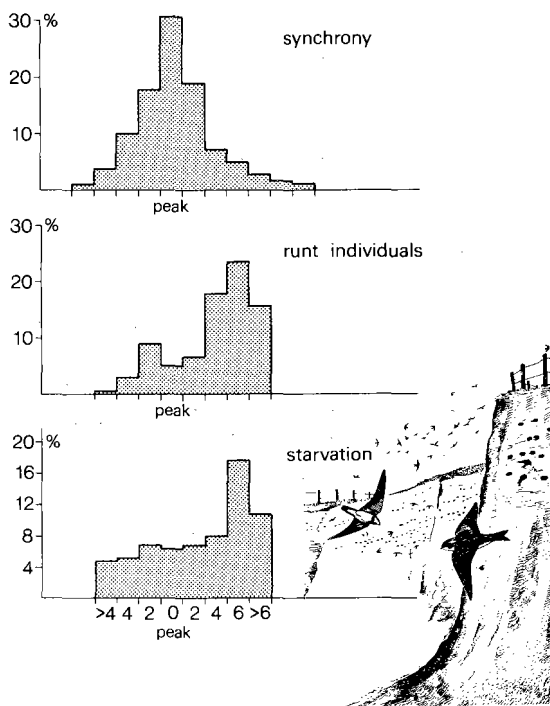
druk maakten, die zich vaak enige tijd in een hoge boom aan de rand van de kolonie ophielden en leken te wachten op het vertrek van anderen. Krebs ging uit van de veronderstelling dat, indien de reigers elkaar bij het vertrek uit de kolonie volgen, de tijdsintervallen tussen de vertrekkende vogels geringer zullen zijn dan op grond van het toeval te verwachten is. Uit de gegevens die Krebs verzamelde blijkt (figuur 13) dat het vertrek van de reigers inderdaad „geclusterd” was. Deze gegevens zijn een sterke aanwijzing dat de betreffende reigers elkaar bij het vertrek uit de kolonie volgen. Dat zij door elkaar te volgen in betere voedselgebieden terecht komen is niet aangetoond.

Het onderzoek van Emlen (1971, 1975) met Oeverzwaluwen is vooral van belang in verband met de mogelijke betekenis die het volgen uit de kolonie kan hebben voor het voortplantingssucces. Emlen vond dat Oeverzwaluwen in groepen voedsel zoeken en dat de plaats waar het voedsel (vliegende insecten) bemachtigd wordt, aan voortdurende veranderingen onderhevig is. Wanneer er in de kolonie nestjongen aanwezig zijn, is er vanuit de kolonie een konstante stroom vogels waar te nemen die zich naar de voedselge-

bieden begeven. Nieuw ontdekte voedselgebieden worden in zeer korte tijd door vrijwel alle zwaluwen uit de kolonie geëxploiteerd en het lijkt waarschijnlijk dat individuen die een bepaalde rijke voedselbron nog niet kennen, deze relatief gemakkelijk vinden door zich aan te sluiten bij andere vogels die uit de kolonie vertrekken. Emlen verwacht, dat de jongen van Oeverzwaluwen die niet van de gerichte voedselvluchten van soortgenoten kunnen profiteren vaak honger zullen lijden. In figuur 14 is bovenaan het patroon van eileggen bij de Oeverzwaluwen in Emlen's onderzoeksgebied weergegeven. Er is een duidelijke piek met vroege en late paren. Wanneer de jonge Oeverzwaluwen kunnen vliegen, verlaten zij met hun ouders vrijwel onmiddellijk de kolonie en het gevolg is dat de laat broedende paren in een vrijwel lege kolonie achterblijven. Juist bij deze paren werd een relatief groot aantal jongen aangetroffen die sterk in ontwikkeling achterbleven en waarvan een groot aantal van honger dood gingen. Deze sterfte kon niet verklaard worden door voedselgebrek, want de reeds uitgevlogen jongen deden het in dezelfde periode goed. Het probleem van de achterblijvers was, volgens Emlen, dat ze de rijke voedselbronnen niet tijdig konden vinden.

Individen die in staat zijn om het fourageersucces van soortgenoten in de kolonie te meten om vervolgens succesvolle individuen te volgen

Voor één soort, de Zwarte Troepiaal, zijn er aanwijzingen dat individuen die bij het voedsel zoeken weinig succes hebben, in staat zijn om in de kolonie informatie te verkrijgen over het fourageersucces van soortgenoten (Horn 1968). De Zwarte Troepiaal is een soort die zich veel op de grond ophoudt en enigszins gezien kan worden als het oecologische equivalent van onze Spreeuw. In Horn's onderzoeksgebied bestond een belangrijk gedeelte van het voedsel van de Troepialen uit libellen, die zich afhankelijk van de heersende windrichting op verschillende plaatsen langs de oevers van meren concentreren. In de bijgaande figuur (15) is het wisselvallige karakter van de verspreiding van deze prooi-soort duidelijk aangegeven. Omdat de plaats waar de libellen zich bevinden regelmatig verandert, zijn er ook voortdurende veranderingen waar te nemen in de plaats waar de Troepialen fourageren. In figuur 15 is dat voor een bepaalde dag weergegeven door middel van gestippelde sectoren die de richting aangeven waarin de vogels vanuit de kolonie wegvlogen. Tussen 07.30 uur en 09.30 uur is er een duidelijke toename van het aantal voedselvluchten dat in noordelijke richting wordt uitgevoerd. Tussen beide waarnemingen zag Horn in drie gevallen dat een vogel die in het westen of zuiden naar voedsel had gezocht een vogel volgde die met een snavel vol voedsel uit het noorden aan kwam vliegen, ver-



Figuur 14. De relatie tussen synchronoon broeden (boven), jongen die in ontwikkeling achterblijven (midden) en sterfte onder de jongen door ondervoeding (onder) bij de Oeverzwaluw. Bij de late broedvogels is de sterfte onder de jongen het grootst (Emlen 1975).

The relation between synchronised breeding (above), the proportion of runt individuals among the young (middle), and starvation of the young (below) in the Bank Swallow. Starvation is highest among the young of late breeding birds.

daarom de hoogste plekje uit te zoeken en te broeden in een periode waarin de kans op hoge vloedstanden gering is.

Wanneer we nu uitgaande van de genoemde omgevingsfactoren gaan kijken naar de mogelijke invloed ervan op het broeden in kolonies, dan kunnen we stellen dat de onregelmatige verspreiding van het voedsel betekent dat het voorkomen ervan voor de sterns onvoorspelbaar is. Dit heeft een positieve invloed op gemeenschappelijk voedsel zoeken, hetgeen weer van invloed is op zowel het aantal kolonies als de koloniegrootte. De totale hoeveelheid beschikbaar voedsel binnen een bepaald gebied bepaalt de maximale grootte van de broedpopulatie en deze is eveneens van invloed op de omvang van de kolonies en het aantal. Voor het leggen van eieren en het grootbrengen van jongen is veel voedsel nodig. De periode waarin het voedsel in maximale hoeveelheden aanwezig is kan bepalend zijn voor het tijdstip waarop gebroed wordt en kan op deze wijze een synchroniserend effect hebben op het verloop van het broedproces binnen een kolonie. De periode waarin het broedgebied redelijk veilig is met betrekking tot hoge vloedstanden stelt eveneens bepaalde grenzen aan het seizoen waarin gebroed kan worden. Voorts kan de beperkt beschikbare ruimte (tijdens springvloed zijn soms alleen de hoogste duintjes droog) van invloed zijn op de nestdichtheid. Wat predatie betreft, lijkt het beperkte aantal aanwezige predatoren van invloed op zowel koloniegrootte als synchronisatie. De soorten predatoren die in het broedgebied voorkomen zijn van invloed op de nestdichtheid: afhankelijk van de bedreiging die een predator vormt (bedreigt alleen het broedsel of ook de volwassen vogels) kan het voor de broedende vogels van belang zijn om dicht opeen te zitten en het legsel vanaf het nest te verdedigen zoals de grote sterns dat meestal doen, of verder uiteen te broeden, waardoor het legsel beter gecamoufleerd is wanneer de broedvogels opvliegen om de predator in de lucht aan te vallen.

Dankzegging

De auteur dankt Dr R. H. Drent voor het kritisch lezen van dit manuscript.

Summary

For a long period studies on the function of colony breeding behaviour in birds have emphasized the ways by which colonial nesting may reduce predation. More recently, attention has been given to other possible functions, such as food-finding and in a few cases, thermo-regulation.

In a number of studies colony nesting and solitary nesting individuals of a particular species have been compared for breeding success (figure 1), showing that colony nesting individuals were more successful. In *Sterna sandvicensis* a number of characteristics of a colony e.g., colony size, nest position, nest density and synchronization were related to success allowing the conclusion that the species-specific nest distribution pattern is adaptive (figure 2).

A number of species incubate their eggs and raise their young at very low temperatures. *Aptenodytes forsteri* which incubate during winter huddle together in dense groups during a period of extreme cold. Close body contact enables these birds to reduce heat loss. The same applies for *A. patagonica* chicks which remain in the colony through their first Antarctic winter.

Colonial nesting has been shown to reduce predation in a number of ways: (1) A colony may act as an early warning system and thus increase the likelihood that a predator is detected at a long distance. Until now, the warning function of a colony has been poorly studied and the results obtained are not very convincing (figure 3). (2) If the number of predators within a particular area is limited, concentration of broods increases the number of prey per predator and may thus decrease predation pressure. Examples are given for *Larus ridibundus* (figure 4) and *L. argentatus* preying on eggs and chicks of *Sterna sandvicensis*. (3) Colony nesting enables the breeding birds to defend the nesting area communally. In a number of cases such combined attacks have shown to be very effective in reducing predation (figure 7, 8).

There are some marked relationships between group life e.g. colony nesting and group foraging, and the distribution of prey. *Sturnus vulgaris*, for instance, feed solitarily when the location of prey is predictable, and group feeding occurs when the location of prey is unpredictable (figure 9). Colony size of seabird species breeding in the Caribbean is correlated with feeding distance (figure 10). In European terns colony size is related to both feeding group size and feeding distance (figure 11). It is suggested that colony nesting is to a large extent determined by prey distribution and a number of possible ways in which colony nesting might enhance prey location are discussed:

- (1) Colony nesting allows *Pelecanus onocrotalus* to synchronize foraging activities. This is important since feeding activities in this species require a high degree of co-operation.
- (2) *Sterna sandvicensis* of a particular colony usually forage within the same area. They strongly react to each other's success and a school of fish which is usually detected by a single individual is exploited by many colony members (figure 12).
- (3) For a number of species it has been suggested that unsuccessful individuals follow successful ones from colony to feeding grounds (figure 13). In *Riparia riparia* the incapability of parents of late hatching young to follow colony members to the feeding grounds is correlated with severe mortality (figure 14).
- (4) Observations on *Euphagus cyanocephalus* suggest that breeding birds measure success of colony members bringing food to the nest. Unsuccessful birds subsequently follow successful ones (figure 15).

The complex relationship between colony nesting on the one hand and environmental factors on the other is shown for *Sterna sandvicensis* in figure 16.

Literatuur

- Brown, L. H. & Urban, E. K. 1969. The breeding biology of the Great White Pelican *Pelecanus onocrotalus roseus* at Lake Shala, Ethiopia. Ibis III: 199-237.
- Din, N. A. & Eltringham, S. K. 1974a. Ecological separation between White and Pink-backed Pelicans in the Ruwenzori National Park, Uganda. Ibis 116: 28-43.
- 1974b. Breeding of the Pink-Backed Pelican *Pelecanus rufescens* in Ruwenzori National Park, Uganda. Ibis 116: 477-493.
- Emlen, S. T. 1971. Adaptive aspects of coloniality in the Bank Swallow. Amer. Zool. 11: 628.
- 1975. Adaptive significance of synchronized breeding in a colonial bird: A new hypothesis. Science 118: 1029-1031.
- Fisher, J. 1954. Evolution and bird sociality, In Huxley, J. et al. (eds) Evolution as a process, pp. 71-83. Allen and Unwin, London.
- Fuchs, E. 1977. Predation and anti-predator behaviour in a mixed colony of terns *Sterna spec.* and Black-headed

- Gulls *Larus ridibundus* with special reference to the Sandwich Tern *Sterna sandvicensis*. *Ornis Scand.* 8: 17-32.
- van Halewijn, R. 1979. Zeevogelonderzoek in de Caraïbische Zee. Jaarb. Ned. Org. zuiver-wet. Onderz. 1978: 160-167.
- Horn, H. S. 1968. The adaptive significance of colonial nesting in the Brewer's Blackbird (*Euphagus cyanocephalus*). *Ecology* 49: 682-694.
- Krebs, J. R. 1974. Colonial nesting and social feeding as strategies for exploiting food resources in the Great Blue Heron (*Ardea herodias*). *Behaviour* 51: 99-131.
- Kruuk, H. 1964. Predators and anti-predator behaviour in the Black-headed gull (*Larus ridibundus*). *Behaviour Suppl.* 11: 1-130.
- Lack, D. 1968. Ecological adaptations for breeding in birds. Methuen, London.
- Patterson, I. J. 1965. Timing and spacing of broods in the Black-headed Gull. *Ibis* 107: 433-453.
- Prévost, J. 1961a. Ecologie du Manchot Empereur *Aptenodytes forsteri* Gray. Publ. Exped. Polaires Françaises 222.
- 1962b. Influence des facteurs bio-climatiques sur le nomadisme des manchots empereurs à la colonie de Pointe Geologie. *Oiseau* 33: 89-102.
- 1962. How Emperor Penguins survive the Antarctic climate. *New Scientist* 16: 444-7.
- Siegfried, W. R. & Underhill, L. G. 1975. Flocking as an anti-predator strategy in doves. *Anim. Behav.* 23: 504-508.
- Stonehouse, B. 1953. The Emperor Penguin, *Aptenodytes forsteri* Gray. 1: Breeding behaviour and development. Falkland Is. Depend. Surv. Sci. Rep. 6: 1-33.
- 1960. The King Penguin, *Aptenodytes patagonica* of South Georgia, 1: Breeding behaviour and development. Falkland Is. Depend. Surv. Sci. Rep. 23: 1-81.
- Veen, J. 1977. Functional and causal aspects of nest distribution in colonies of the Sandwich Tern *Sterna s. sandvicensis* Lath. *Behaviour Suppl.* XX.
- Ward, P. 1965. Feeding ecology of the Black-faced Dioch *Quelea quelea* in Nigeria. *Ibis* 107: 173-214.
- & Zahavi, A. 1973. The importance of certain assemblages of birds as „information centres” for food-finding. *Ibis* 115: 517-534.
- Zahavi, A. 1971. The function of pre-roost gatherings and communal roosts. *Ibis* 113: 106-109.

J. Veen, Zoölogisch Laboratorium, Rijksuniversiteit Groningen, Postbus 14, 9750 AA Haren (Gr)

Aanvaard voor opname 22 mei 1980.