

Nogle sociale reaktioner hos terner

Af

HANS LIND

(With a Summary in English: Notes on Social Behaviour in Terns).

(Meddelelse fra Naturfredningsrådets reservatudvalg, nr. 73).

INDLEDNING

Ternerne yngler som bekendt i kolonier. Disses struktur, størrelse og sammensætning varierer meget, ikke blot fra art til art, men også inden for samme art. Man kan finde artsrene kolonier og kolonier, der er sammensat af to eller tre ternearter eller af terner og andre fugle. Rederne kan ligge tæt sammen eller så spredt, at koloniformen er svær at erkende. Der skal i det følgende gøres nærmere rede for disse sociale forhold, og den funktionelle baggrund skal søges belyst. Det er endvidere hensigten at fremdrage nogle træk i ternernes adfærd, der tilsyneladende er tilpasset sociabiliteten. Visse sider af ternernes sociale adfærd har tidligere været behandlet i litteraturen, først og fremmest af SALOMONSEN (1947) og CULLEN (1960 a).

Hos terner og nogle måger forekommer en meget karakteristisk social adfærd, den tavse, kollektive opflyvning. En analyse af selve adfærden og en undersøgelse af de nærmere omstændigheder ved dens forekomst skal tjene til belysning af de kausale forhold og den rolle, adfærden spiller i ternernes koloni- og flokliv.

De iagttagelser, der henvises til i det følgende, er alle gjort på Tipperne, dels i selve reservatet på halvøen i den sydlige del af Ringkøbing fjord og dels på nogle små øer, Poldene, i Nymindestrømmen vest for halvøen. Her yngler Splitterne, *Sterna sandvicensis*, Sandterne, *Sterna (Gelochelidon) nilotica*, Havterne, *S. paradisaea*, og Fjordterne, *S. hirundo*.

SOCIABILITET

Splitternekoloniernes opbygning

Splitternens kolonier er som regel meget store og altid meget kompakte. Rederne ligger tæt sammen på et forholdsvis lille område, gerne med redeafstande på 25—40 cm. På Tipperne har der ofte været indtil 3000 reder i én koloni, omend betydeligt mindre kolonier også forekom (60—100 reder); engang fandtes en koloni på blot 6 reder. Men også når der er tale om små kolonier, ligger rederne

tæt sammen. At den store og tætsluttede koloni er typisk for Splitternen fremgår af talrige oplysninger i litteraturen.

Som det skal omtales nærmere nedenfor ligger splitternekolonien normalt indesluttet i en koloni af måger eller andre terner. Man kunne derfor tænke sig, at den udprægede sammenklumpning af rederne var en umiddelbar følge af de ringe pladsforhold, og at en koloni, der blev anlagt isoleret, ville brede sig over et for-

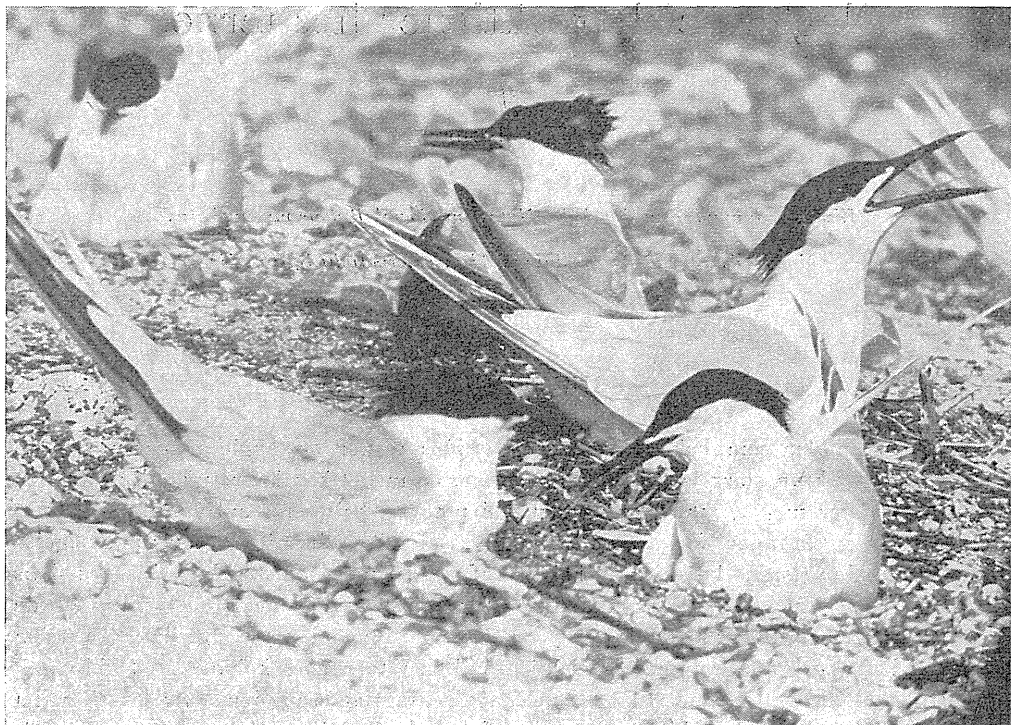


Fig. 1. Udsnit af en splitternekoloni, hvor redeafstanden er meget kort. De to terner øverst tilhøjre ses i truepositur, se side 163—164.

Fig. 1. Part of a colony of Sandwich Tern. The distance between nests is very short. Two individuals in the upper right corner are threatening.

holdt stort område. Det er jo velkendt, at territoriernes størrelse i vid udstrækning tilpasses pladsforholdene. Da man normalt ikke finder helt isoleret beliggende kolonier, kunne det blive vanskeligt at skaffe klarhed på dette punkt. Nu skete der imidlertid det, at et eller andet rovdyr hjemsøgte Poldene i 1958 og ryddede den store splitternekoloni for æg. Ternerne forlod da helt kolonistedet og anlagde ganske mod sædvane et par kolonier på et område uden for Hættemågerens domæne, et sted, hvor der kun var nogle spredte storm- og sølvmågereder. I disse fritliggende kolonier med næsten ubegrænsede udvidelsesmuligheder lå rederne lige så tæt som normalt. Det viser, at sammenklumpningen af reder i splitternekolonien ikke skyldes de ringe plads-

forhold i værtskolonien, men sandsynligvis et specielt træk i artens sociale tilbøjeligheder.

Koloniopbygning hos andre terner

Hos andre terner, som Hav-, Fjord- og Sandterne, finder man en anden, og man kunne sige mere normal, koloniopbygning. Den indbyrdes afstand mellem rederne er større og meget variabel. I nogle og især i store hav- og fjordternekolonier kan redeafstandene nærme sig dem, der findes i splitternekolonier (ses især på Poldene), men i andre kolonier breder ternerne sig over større områder, og der levnes store afstande mellem rederne (ses især på selve Tipperreservatet). Antallet af reder er som regel under de 100 og når aldrig så højt op som i de store

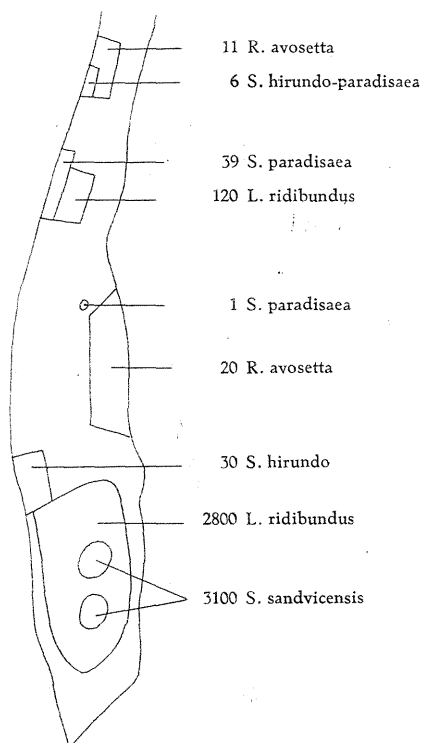
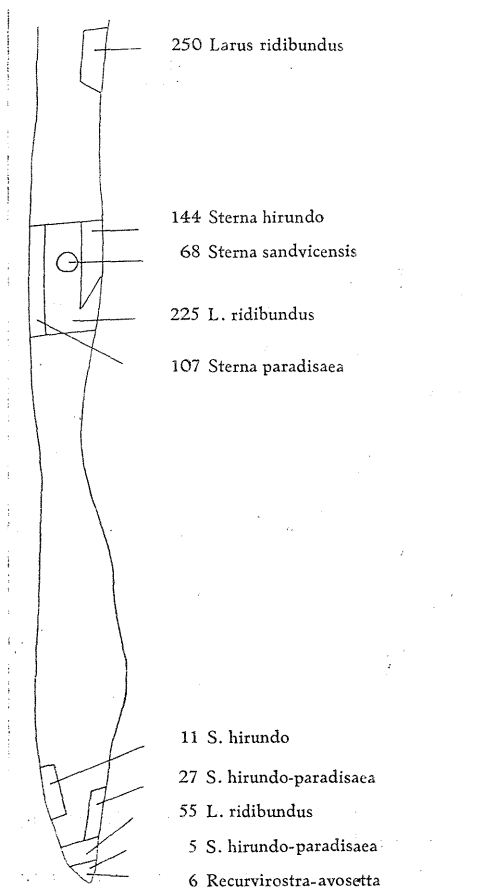


Fig. 2. Kolonier af terner, hættemåger og klyder på dele af Poldene (Bjerggård og Heides Pold) 1954 visende centrums- og randkolonier.

Fig. 2. Colonies of terns, Black-headed Gulls and Avocets at part of some of Poldene 1954: Centre and border colonies.

splitternekolonier. Endvidere kan de nævnte tre ternearter yngle blot to eller tre sammen med flere meters afstand mellem rederne, og lejlighedsvis kan et par yngle helt isoleret. Noget sådant er så vidt vides aldrig set hos Splitternen.

Splitternekoloniernes placering

På Tipperne har splitternekolonierne altid været anbragt midt i store kolonier af Hættemåger (*Larus ridibundus*) (tipperjournalen, egne obs.). Det samme gælder for splitternekolonier andre steder i landet, f. eks. på Hirsholmene (SALOMONSEN 1940, 1947), øerne i Stavns fjord (SALOMONSEN 1940), øer i Lillebælt (egne obs.) og Klægbanken i Ringkøbing

fjord (iflg. optællingskort i Naturfredningsrådets arkiv). Denne meget karakteristiske placering af kolonien er indgående beskrevet af SALOMONSEN (1947) fra Hirsholmene, og hans beskrivelse stemmer nøje overens med forholdene på Poldene.

Fra udlandet omtales samme koloniplacering (ASSEM 1954 b), men imidlertid også kolonier beliggende på steder, hvor der ikke yngede Hættemåger; her fandtes kolonierne i store kolonier af andre terner (DIRCKSEN 1932, GOETHE 1939, CULLEN 1960 a).

Det synes altså sikkert, at splitternekolonier almindeligvis anlægges som enklaver midt i hættemågekolonier, og hvor

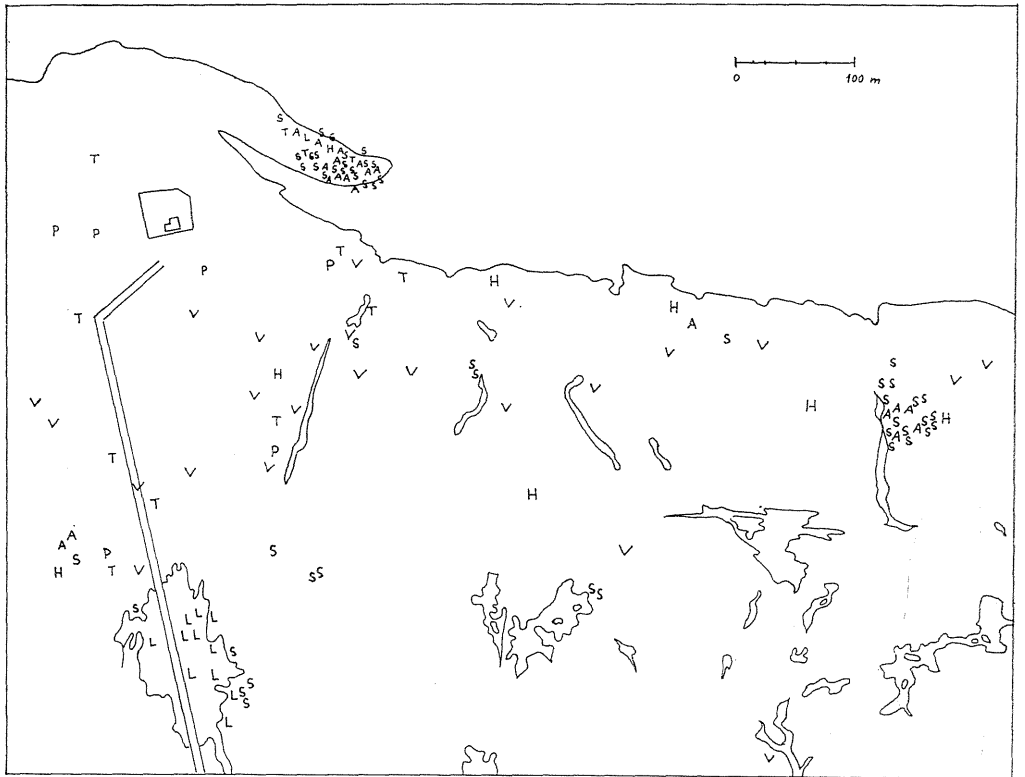


Fig. 5. Redekort over en del af Tipperne fra 1951 visende blandings- og sub-kolonier. Hvert bogstav (se nedenfor) angiver en rede.

Fig. 5. *Mixed and sub-colonies at a part of Tipperne 1951. Each signature represents a nest.*

L: *Larus ridibundus*, S: *Sterna hirundo-paradisaea*, H: *Haematopus ostralegus*, V: *Vanellus vanellus*, A: *Recurvirostra avosetta*, P: *Philomachus pugnax*, T: *Tringa totanus*.

Hættemåger ikke findes, anlægges de midt i kolonier af andre terner. Kun særlige omstændigheder bevirker undtagelser fra denne regel, se side 159.

Koloniernes placering hos andre terner

Hos Hav-, Fjord- og Sandterne ytrer den interspecificke sociabilitet sig på andre måder. På Poldene grænser disse arters kolonier næsten altid umiddelbart op til hættemågekolonier, men de ligger ikke midt i mågekolonierne. Eksempler er vist i fig. 2, der samtidig viser splitternekoloniernes placering midt blandt Hættemågerne. Sådanne sammenslutninger af kolonier er meget typisk for Poldene og f. eks. også for Klægbanken.

På Tipperhalvøen er det imidlertid anderledes (fig. 3). I de år, da Sandterne yngede her, var det ingen regel, at rederne blev anlagt lige ved hættemågekolonier, de kunne ligge ret isoleret eller lige ved kolonier af andre terner eller Klyder (*Recurvirostra avosetta*) (se JENSEN 1946, fig. 4). Det samme gælder for de andre terner (det er først og fremmest Havterne, der yngler på selve reservatet), til tider ligger rederne helt isoleret, til tider ligger de ved kolonier af Hættemåger, andre terner eller Klyder, eller de findes i koloniagtige sammenslutninger af forskellige vadefugle (se LIND 1961, p. 140). Kolonierne af de forskellige arter ligger enten tæt sammen, eller, hyppigere,

redefaststandene er så store, at der levnes plads til en mere eller mindre udpræget blanding af de to arters reder.

En skematisk fremstilling af de forskellige kolonityper er vist i fig. 4. Man vil naturligvis kunne finde overgange mellem de forskellige typer af sammensatte kolonier, specielt mellem typerne II og III og mellem III og IV. På Poldene findes især typerne I (Splitterne) og II og på selve Tipperne især III og IV.

Medens der ikke kan være nogen tvivl om, at Splitternernes sociale tendenser indebærer en tilslutning til bestemte andre arter ved kolonidannelsen, er dette måske mere tvivlsomt for de andre terners vedkommende. Det benægtes f. eks. af SALOMONSEN (1947), der mener, at der kun er tale om tilfældige sammenslutninger af kolonier. Den regelmæssighed, hvormed der sker en associering til andre kolonirugere på lokaliteter som f. eks. Poldene og Klægbanken, antyder dog meget stærkt, at den tilsyneladende noget tilfældige interspecifikke associering på en lokalitet som f. eks. Tipperhalvøen bunder i bestemte sociale tendenser. Der er med andre ord grund til at antage, at terner som Hav-, Fjord- og Sandterne besidder en lignende, men ikke så stærkt udtalt, interspecifik social tendens som Splitternen. „Artsvalget“ ved dannelsen af den sammensatte koloni er mindre specifikt, kolonien kan antage forskellige former, og sociabiliteten synes at være afhængig af forskellige faktorer, heriblandt lokalitetstypen.

Både med hensyn til den intraspecifikke og den interspecifikke sociabilitet synes forholdene hos Splitternen at repræsentere en videreudvikling af de forhold, man finder hos de andre ternere.

Beskyttelse i hættemågekolonier

Der kan næppe være nogen tvivl om, at ternere, der yngler i umiddelbar tilknytning til hættemågekolonier, opnår en vis beskyttelse mod ægrøvende fugle som

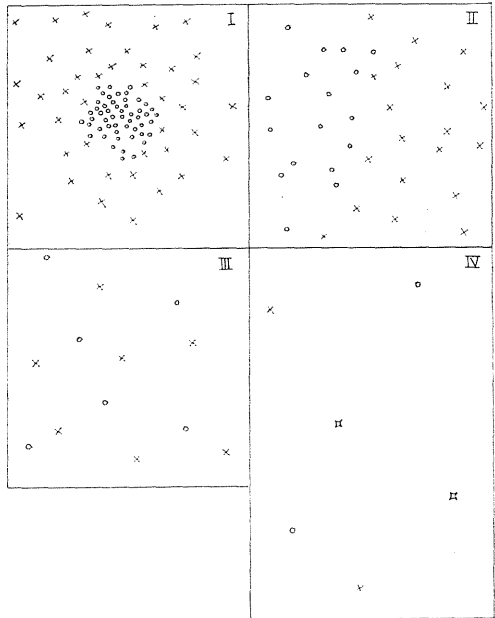


Fig. 4. Typer af sammensatte kolonier. I: centrumskoloni, II: randkoloni, III: blandingskoloni, IV: sub-koloni. Signaturerne angiver reder af forskellige arter.

Fig. 4. Types of complex colonies. I: centre colony, II: border colony, III: mixed colony, IV: sub-colony. Signatures represent different species.

Sølv- og Stormmåger (*Larus argentatus* og *L. canus*) og Krager (*Corvus corone*) (se f. eks. SALOMONSEN 1940, 1947, ASSEM 1954 b og CULLEN 1960 a). På Poldene har jeg ofte set, hvordan Sølv- og Stormmåger, der også yngler her, er blevet angrebet og jaget bort af Hættemågerne, når de invaderede koloniområdet. Flere gange så jeg de store måger stryge ind over f. eks. sandtnerederne i udkanten af en hættemågekoloni, men altid blev de jaget bort igen ved Hættemågernes og ternernes fælles angreb. Det er karakteristisk for ternere som Hav-, Fjord- og Sandterne, at de selv angriber fjenderne over kolonien, men forsvaret må nødvendigvis blive styrket ved „samarbejdet“ med Hættemågerne. Da de sammensatte kolonier som regel består af et langt større antal Hættemåger end ternere, er det ternerne, der

har størst fordel af sammenslutningen. Det er i overensstemmelse med, at det er ternerne, der slutter sig til mågerne, og ikke omvendt.

I de hættemågebeskyttede splitternekolonier på Poldene var det faktisk meget sjældent, at en af de store måger kom i faretruende nærhed af splitternerederne, og skete det, var der altid nogle Hættemåger efter den. Som ASSEM (1954 b) skriver, danner Hættemågerne en beskyttende mur omkring Splitterterne. Disse må så absolut være endnu bedre beskyttet mod overgreb fra de store måger end de terner, der danner randkolonier. Det er ret sjældent, at Splitterterne selv angriber fjenderne, de nøjes med at true (se side 169). Da trueadfærden kun kan have betydning for beskyttelsen af selve splitternekolonien, er det klart, at disse terner — i modsætning til de andre terner — er udelukkende nydende medlemmer af den sammensatte koloni. Hættemågerne nyder ingen fordel ved sammenslutningen (i overensstemmelse med at det er Splitterterne, der opsøger mågerne), tværtimod er den til skade for mågerne, idet sikkert ikke få reder bliver ødelagt, når Splitterterne slår sig ned i den i forvejen ret tætsluttede mågekoloni (se f. eks. CHRISTENSEN 1905, SALOMONSEN 1947). Splitterterne er i realiteten snyltere hos Hættemågerne.

I 1957 og 1958 jagttog jeg Splitternernes adfærd i længere observationsperioder, og jeg så ikke en eneste gang, at det lykkedes en af de store måger at tage æg eller unger i splitternekolonien. På den frisiske ø Norderoog har der været store splitternekolonier, som iflg. DIRCKSEN (1932) ikke var enklaver i hættemågekolonier (der fandtes ingen Hættemåger her), men i store havternekolonier. DIRCKSEN nævner, at Sølvmågerne her tog mange splitterneæg og -unger. Det samme var tilfældet på øen Mellum (GOETHE 1939). Denne sammenligning mellem udstrækningen af sølvmågerov i de hættemåge-

mågebeskyttede kolonier på Poldene og de ternebeskyttede kolonier på Norderoog og Mellum, tilligemed de ovenfor nævnte observationer, viser temmelig tydeligt, at Hættemågernes „forsvar“ af ternekolonierne er meget effektivt og mere effektivt end ternernes eget forsvar. Splitterterne opnår naturligvis nogen beskyttelse ved at være associeret andre terner, der angriber fjender, og disse terner kan til en vis grad beskytte sig selv, men en tilslutning til hættemågekolonier må under alle omstændigheder være den bedste løsning for alle terner.

Ternernes tilbøjelighed til at danne sammensatte kolonier er formodentlig medfødt (det kunne eventuelt til dels berø på en prægning). Forklaringen på at en sådan interspecifik social tendens er udviklet som en del af den instinktive adfærd, må naturligvis søges i den positive betydning, den har for arten i forholdet til fjender.

Hættemåger som predatorer

Når man har konstateret, at Hættemågerne yder de associerede terner beskyttelse mod ægrøvendé måger, må dog en omstændighed ved dette tilknytningsforhold ikke glemmes. Det er, at Hættemågerne selv optræder som æggerøvere over for ternerne. ASSEM (1954 b) omtaler det, og selv så jeg det nogle gange på Poldene, hvor det kunne gå ud over både æg og små unger. YTREBERG (1956) nævner ligeledes, at Hættemågen røver æg i eget koloniområde.

Det er imidlertid sådan, at alle de omtalte ternearter uden vanskelighed bortjager eller borttruer Hættemågerne fra deres reder. Det er kun æg eller små unger, der for en tid er overladt til sig selv, der står i fare for at blive taget. Hvis blot én af magerne i et ternepar altid er til stede ved reden (se side 168), udgør Hættemågen ingen alvorlig trussel.

ASSEM (l. c.) angiver, at Hættemågerne er til gene for Splitterterne ved at røve

de fisk, som ternerne bringer hjem til mage og unger. Jeg har kun i ganske enkelte tilfælde set noget sådant lykkes for en Hættemåge, så det spiller vel ikke nogen væsentlig rolle. I Sandternekolonierne på Poldene søgte Hættemågerne ofte at tage byttet fra ternerne, men det lykkedes aldrig.

Der er altså al mulig grund til at antage, at den beskyttelse, Hættemågerne yder ternerne mod ægrøvende store måger, mere end opvejer de direkte ulemper ved naboskabet.

Gensidig beskyttelse i kolonien

Sandtneren jager kun Hættemåger på og lige ved eget territorium, ikke andre steder i kolonien eller over denne (se side 168). Sandsynligvis gælder noget tilsvarende for Hav- og Fjordterne. Når rederne ligger forholdsvis tæt, vil én ternes angreb på en Hættemåge kunne virke beskyttende for en naborede, men jo større afstanden er, jo mindre vil chancen for en sådan nabobeskyttelse være. Det betyder altså, at faren for æggerov fra Hættemågernes side er des mindre, des tættere rederne ligger. Herefter skulle de meget tætliggende splitternereder være særlig godt garderet. Jeg har da også flere gange set, hvordan Splitternen ved deres ihærdige truen har hindret en Hættemåge i at tage et æg fra en ubeskyttet naborede.

Den ringe redeafstand i ternernes centrums- og randkolonier vil altså ikke alene være af betydning for forsvaret udadtil mod de store måger, men også — og måske især — for det interne forsvar mod de „beskyttende“ Hættemåger.

Sammenklumpningen af mange reder i en tætsluttet koloni kan også på anden måde, som anført af CULLEN (1960 a, p. 155), være et godt forsvar mod fjender, „since the fringe nests of any group would be more likely to suffer than the central ones, and the more birds in the group the smaller the proportion of them

which would lie in this vulnerable fringe“. Dette betoner iøvrigt yderligere betydningen af Splitternens tendens til at danne en centrumskoloni, hvad enten det så er Hættemåger eller andre ternearter, der danner værtskolonien, idet Splitternen her befinder sig langt fra den farlige yderzone. Også andre terners tendens til at danne sammensatte kolonier har betydning i denne forbindelse, idet den hjælper til at øge koloniernes størrelse, hvor de enkelte arters populationer er små.

Beskyttelse mod fjender på jorden

Den beskyttelse, ternerne opnår mod ægrøvende måger ved dannelse af kompakte eller forholdsvis kompakte, sammensatte kolonier, må nødvendigvis byde på den ulempe, at rederne bliver meget stærkt udsat for at blive plyndret af rovdyr, der ikke kan bortjages af fuglene, f. eks. Ræve. Når rederne ligger så tæt, er det let for ægrøveren at finde alle æg. Er en klyde eller ternekoloni blevet ryddet af et rovdyr, finder man ofte adskillige æg halvt skjult i små hulheder, under græstotter og jordklumper. Det er sikkert Ræven, der er mester for det. Den finder langt flere æg, end den kan æde, og resten gemmer den bort på denne måde. Om den nogensinde finder dem igen, ved jeg ikke.

Det forekommer altså umiddelbart indlysende, at den omtalte ret effektive beskyttelse mod flyvende ægrøvere ikke kan praktiseres, hvor der findes større pattedyr, der tager æg. De tætte kolonier og sammensatte kolonier findes da også hovedsageligt på isolerede øer, hvor sådanne rovdyr ikke optræder, som f. eks. normalt på Poldene.

Splitternen, der altid danner de meget kompakte kolonier, og derved som nævnt ovenfor på nogle punkter er bedre beskyttet mod luftfjender end andre terner, er særlig stærkt udsat for rov fra pattedyrs side, og findes kun på små øer.

Det kan f. eks. nævnes, at der på øen Madstedborg i Ovesø i Thy tidligere fandtes en splitternekoloni, men da vandstanden i søen blev sænket i 1942, fik Rævene adgang til øen, og ternerne forsvandt (LØPPENTHIN 1943). Et andet eksempel giver hændelserne på Poldene i 1958—61. Her havde der gennem mange år været store kolonier, men i 1958 fandt et rovdyr, formodentlig en Ræv, vej til øen, og et meget stort antal æg og unger forsvandt. I 1959 og 1960 kom Splitterterne tilbage, men i betydeligt mindre antal (henholdsvis 325 og 250 par mod 1125 par i 1958 og 2550 i 1957), kolonierne blev ryddet af Ræven, og ingen unger kom på vingerne. I 1961 var de forsvundet som ynglefugle. Noget tilsvarende var sket tidligere på reservatet. Splitterternen har ynglet i stort tal på en lille ø mod øst, kaldet Anholt, men formodentlig som følge af den tiltagende opgrøde mellem øen og fastlandet og dermed indtrængende Ræve, gik de ned i antal i begyndelsen af fyrerne (flyttede over til Poldene) og fandtes der sidste gang i 1946; i 1947 havde Ræven grav og unger på øen.

Anderledes forholder det sig med de andre terner. Der yngler således stadig Hav- og Fjordterner på Poldene, og de findes til stadighed på selve reservatet, som tit hjem søges af Ræve, der endog forsøger at yngle; Sandterner var først i 1951 rykket over på Poldene. Det er jo iøvrigt velkendt, at man kan finde Hav-, Fjord- og Dværgterner ynglende på fastlandskyster og strandenge. Det er med andre ord tydeligt, at disse terner på en eller anden måde er i stand til at undgå Rævene. Det er nærliggende, at søge forklaringen i deres stærkt variable sociale tendenser.

Som antaget af TINBERGEN (1953, p. 95), vil en vis spredning af rederne i en koloni (i det konkrete tilfælde en sølvmågekoloni) betyde bedre forsvarsmuligheder over for rovdyr, da det vil være vanskeligere for disse at finde æggene. Dette passive forsvar understøttes af et vist aktivt forsvar, nemlig skinangreb, der generer rovdyret og bortleder dets opmærksomhed fra rederne.

Det er højst sandsynligt, at forskellen i koloniopbygning og dannelse af sammensatte kolonier hos ternerne på en lokalitet som Poldene og en lokalitet som Tipper-

halvøen må betragtes i relation til arten af ægrøvere de to steder. Den tætte kolonidannelse på Poldene yder beskyttelse mod måger, de løst opbyggede blandings- og sub-kolonier på halvøen vil mindske faren for Rævenes indgreb.

Man finder noget tilsvarende hos en vade-fugl som Klyden. På Poldene kan kolonierne være meget tætsluttede, på Tipperhalvøen derimod er der som regel enten en forholdsvis spredt koloniopbygning, eller rederne ligger enkeltvis. I flere år er der dog blevet dannet en meget tætsluttet koloni af Polde-type på selve Tipperne, men den var anlagt på en lille holm i en sø. Hvert år sank vandstanden i søen, og på et vist tidspunkt forsvandt alle æggene, formodentlig taget af en Ræv.

Det er også bemærkelsesværdigt, at Stormmågerne på Poldene danner virkelige kolonier, hvorimod de på Tipperne yngler meget spredt. Endvidere kan det nævnes, at Hættemågerne lejlighedsvis yngler på selve strandengen på Tipperhalvøen, og rederne ligger da altid meget mere spredt end i kolonierne på Poldene og i vandhullerne på Tipperne.

Talrige iagttagelser har vist, at Stormmågerne på Tipperne regelmæssigt tager, og forsøger at tage, artsfællers og andre fugles yngel. På andre lokaliteter er Kragen en vigtig fjende. På landfaste ynglepladser vil forsvaret mod luftfjender altså være lige så nødvendigt som på ø-lokaliteter, og lige så nødvendigt som forsvaret mod rovdyr. Ved den ganske vist noget løse kolonistruktur og den mere eller mindre udtalte tilknytning til andre arter i blandings- og sub-kolonier opnår ternerne stadig en vis form for kollektivt forsvar mod luftfjender. Det er af lignende karakter som i de hættemågebeskyttede, tætte kolonier, men naturligvis mindre effektivt. Der bliver tale om et kompromis.

Adskillige vadere, der almindeligvis ikke opfattes som værende kolonifugle, danner (sammen med bl. a. terner) sub-kolonier. Det ses meget hyppigt på Tipperne (jvf. fig. 2). I sådanne kolonier har det været muligt at konstatere virkningen af den gensidige beskyttelse mod æggerov, når redeafstandene var mindre end de en-

kelte arters (eller individers) jage- og (især) angrebsafstand over for Stormmåger (LIND 1961, p. 141). Man ser meget ofte, at en enkelt eller to fugle bortjager en måge fra et område, hvor flere par har rede, til tider sådan, at de jagende fugle „afløser“ hinanden. Det synes at vise, at det ikke så meget er et masseangreb (se CULLEN 1960 a, p. 155) som en betydelig overlapning af forsvarsområderne, der er af betydning i sub-kolonierne og vel til dels også blandingskolonierne.

Betydningen af koloniens opbygning

De ovennævnte synspunkter kan sammenfattes således: Den stærkt udviklede inter- og intraspecifikke sociabilitet hos Splitternen er på flere måder en meget effektiv tilpasning til forsvar mod ægrøvende fugle, men artens adfærd er så stærkt specialiseret til forsvaret mod denne ene kategori af fjender, at den ikke kan yngle, hvor ægrøvende pattedyr forekommer. Hos andre terner findes en lignende sociabilitet, men den er ikke så specielt udviklet; såvel den inter- som intraspecifikke sociabilitet varierer efter omstændighederne. Det forsvar der herved kan opnås mod luftfjender, bliver ikke helt så effektivt som hos Splitternen, men til gengæld kan der også opnås et vist forsvar mod jordfjender. Det betyder, at disse terner har langt større udbredelsesmuligheder end Splitternen.

Variationerne i social adfærd og deres årsager

Det er vanskeligt at afgøre, hvad der er den direkte årsag til de store variationer i den sociale adfærd hos Hav-

Fjord- og Sandterne; ovenfor er kun omtalt fænomenets indirekte årsag, d.v.s. dets biologiske funktion.

Man kunne tænke sig, 1) at der med tiden på de forskellige lokaliteter var opstået en vis tradition for en bestemt kolonitype, der vil være effektiv, så længe fjendesituationen er den samme, 2) at fuglene på en måde prøver sig frem, idet de reagerer med en spredning af rederne, når den tætte koloni ødelægges, 3) at fuglene har en medfødt evne til at afgøre, om den ene eller den anden kolonitype passer til en bestemt lokalitet.

Vedrørende pkt. 1 kan det nævnes, at en vis tradition utvivlsomt gør sig gældende med hensyn til koloniens placering, idet man ofte finder ternekolonierne på de samme steder i flere år, selv om andre steder synes at være lige så ideelle og under tilsyneladende uændrede forhold anvendes i andre perioder. Det er derfor ikke usandsynligt at en tradition også i andre henseender kunne gøre sig gældende ved kolonidannelser. Angående pkt. 2 kan der henvises til f. eks. TINBERGENS iagttagelser (1953, p. 95) over Sølvmågen: De par, hvis æg var taget af en Ræv, der en tid huserede i en koloni, startede nye kuld i udkanten af kolonien, hvilket medførte at kolonien bredte sig over et større område og redeafstandene øgedes. På side 159 er det omtalt, hvordan Splitternen som en reaktion på meget kraftig predation faktisk ændrede deres hidtidige meget faste tilknytningsforhold til Hættemågerne og dannede isolerede kolonier; det fejlslagne yngleforsøg medførte en generel adfærdsendring. Endvidere kan det nævnes, at jeg hos en koloniruger som Klyden flere gange har bemærket, at den først på ynglesæsonen har tendens til at danne tætte kolonier på Tipperne, senere hen (når disse er ødelagt af Ræve) er der derimod en tendens til at anbringe rederne mere spredt.

Det er vel sandsynligt, at alle tre forhold spiller en rolle.

TILPASNINGER I ADFÆRDEN

Man kan forvente at finde træk i ternernes adfærd med relation til de sociale forhold, der er omtalt i foregående afsnit, og at der er visse forskelle mellem Splitternen og andre terner i denne del af ad-

færden. Jeg skal i det følgende hovedsageligt beskæftige mig med én repræsentant for kategorien „andre terner“, nemlig Sandternen, som jeg kender bedst. Såvidt jeg kan bedømme, er der ingen

væsentlige forskelle mellem denne art og f. eks. Hav- og Fjordterne i de forhold, der skal fremdrages her.

Territoriehævdelse og kolonidannelse

Det er en forudsætning for dannelsen af kompakte eller forholdsvist tætsluttede kolonier, at den aggressive adfærd indebærer dannelsen af små territorier, eller at den rent fjendtlige adfærd over for artsfæller, og dermed territorialiteten, modificeres eller forsvinder.

Hos Sandternen findes en normal territorial adfærd. Der består en tilknytning til et bestemt område, som gennem den aggressive adfærd bliver et ret veldefineret territorium. Dets størrelse varierer og kan være temmelig ringe, dog næppe mindre end 3—4 m². Til tider ses redeafstande helt ned til 80 cm, men også i sådanne tilfælde har territorierne den normale udstrækning, idet de breder sig i retninger, hvor ingen reder findes. Der dannes allerede i dagene før æglægningen et redebygningsterritorium, hvor redeskrabninger og fodringer m. v. foregår, og hvor reden senere placeres. Såvel redebygningsterritoriet som det senere redeterritorium er altid så stort, at magerne eller den af dem, der ikke er beskæftiget på redestedet, her kan hvile sig og ordne fjer (smlg. LIND, i trykken).

Hos Splitternen ytrer territorialiteten sig på en anden måde. Der er antagelig tale om en videreudvikling af en adfærd svarende til den, vi finder hos andre tern.

I tiden forud for æglægningen bevæger splitterparret sig meget omkring i kolonien, og det har aldrig været muligt at konstatere nogen fast tilknytning til et bestemt lille område, tværtimod ses snart ét og snart et andet par skrabe redeskål på samme sted. De mange redeskåle i koloniområdet opstår faktisk ved mange pars fælles anstrengelser. Hertil kommer, at

stridigheder mellem Splitternen, der endnu ikke har æg, i hovedsagen begrænser sig til de situationer, hvor en terne slutter sig til et par i forsøg på at deltage i parrets ceremonier. Der findes med andre ord intet redebygningsterritorium.

Når æglægningen er begyndt dannes en vis form for redeterritorium. En fremmed terne skal komme temmelig nær til reden, før den udløser aggressivitet hos den rugende fugl. Afstanden varierer noget (ca. 20—50 cm), og også intensiteten i den aggressive reaktion er meget variabel. En afløsning på en rede fremkalder som regel truen hos naboparrene (det skal bemærkes, at f. eks. Sandternen lejlighedsvis truer efter fremmede uden for de normale territoriegrenser). Det mest bemærkelsesværdige er dog, at den aggressive reaktion hovedsageligt indskrænker sig til en trueadfærd, kun sjældent udføres et direkte angreb, som hos Sandternen forekommer meget almindeligt. Selv stærkt provokeret bliver Splitternen liggende på reden og nøjes med at true. I realiteten holdes altså kun et ganske lille område omkring reden fri for fremmede fugle. Det følger heraf, at redeterritoriet ikke som hos Sandternen kan være et opholdssted for den af magerne, der ikke ruger. Den opholder sig på en åben plads i eller nær kolonien sammen med andre.

Dannelsen af den meget kompakte splitternekoloni beror altså ikke simpelthen på, at territorierne kan blive endnu mindre end hos andre tern (d. v. s. at angreb udløses på kortere afstand), men at den territoriale adfærd på nogle punkter er helt ændret. Der må nødvendigvis være en nedre grænse for størrelsen af et normalt redebygningsterritorium, rede- og opholdsterritorium, der opretholdes ved angreb på invaderende artsfæller. Åbenbart er den territoriestedstørrelse, der for Splitternen er „formålstjenlig“ i forsvaret mod fjender, under denne kritiske størrelse, og der er derfor udviklet den særlige territoriale adfærd.

Trueadfærden hos Splittertenen afviger fra andre terners truen ved at hovedet ofte bevæges rytmisk ned og op, samtidig med at fuglen skælder ud. Måske er trueeffekten herved øget i overensstemmelse med den særlige betydning, trueadfærden har fået hos denne art. Man antager almindeligvis, at ternernes sorte kalot (i lighed med hættten hos Hættemågen) virker som et truemiddel (se f. eks. LIND, i trykken), og den demonstreres jo særligt tydeligt ved sådanne hovedbevægelser.

Adfærden overfor Hættemåger

Det må være en nødvendig forudsætning for ternernes associering til hættemågekolonier, at fjendereaktionen på Hættemåger ikke er den samme som reaktionen på andre ægrøvende måger. Man kunne jo dårligt forestille sig, at et stort antal terner skulle gå på vingerne for at bortjage enhver Hættemåge, der måtte vise sig over kolonien. Ternerne kunne i så fald ikke få meget andet at gøre yngletiden igennem. Det viser sig da også, at Sandternen i det store og hele kun jager Hættemåger, når de kommer ind på territoriet, ikke når de invaderer koloniområdet som sådant, og Splitterterne truer efter dem, når de overskrider den omtalte trueafstand, og angriber dem, hvis de kommer alt for tæt på reden eller flyver tæt hen over den ubeskyttede rede. Stort set udløses de fjendtlige reaktioner på Hættemåger (ulig reaktionen på andre ægrøvende måger) under samme omstændigheder som fjendtlige reaktioner på artfæller.

Det er imidlertid et spørgsmål, om den særlige adfærd over for Hættemågen er at opfatte som en tilpasning til den sociale tilknytning til denne art. Hættemågen kan let jages og trues væk fra æg og unger og bliver derfor, som anført af ASSEM (1954 b), en fjende af en helt anden kategori end de store måger. Det er derfor muligt, at det særlige forhold til hættemågen er en o p r i n d e l i g

foreteelse, der har muliggjort udviklingen af sociabiliteten, på samme måde som det forholdsvis fredelige forhold til andre tern og visse vadefugle har muliggjort en tilknytning til disse fugle.

En bekræftelse på, at det forholder sig således, finder man hos nogle vadefugle som f. eks. Kobbersnepe og Vibe. De er ikke tilknyttet hættemågekolonier, men reagerer alligevel forskelligt på Hættemåger og større måger. Hættemåger jages kun bort, når de kommer tæt på reden, hvorimod f. eks. Stormmåger angribes på stor afstand.

Beskyttelse af æggene i æglægningstiden

Når ternernes fjendtlige adfærd over for Hættemåger stort set er en territorial affære, vil det, når det første æg er lagt, være nødvendigt, at dette på en eller anden måde beskyttes af forældrefuglene. Det er velkendt, at fuglenes rugedrift modnes gradvis, efter at æglægningen er begyndt, og at de førstlagte æg derfor i perioder ikke er beskyttet af den rugende fugl. En fugl som Stor Kobbersnepe (*Limosa limosa*) har „klaret“ beskyttelsesproblemet i æglægningsperioden ved redens isolerede beliggenhed, en lidet iøjnefaldende ægfarve, en vis camouflering af æggene (bringes istand ved en bestemt redebygningshandling) og endelig ved en relativt hurtig udvikling af rugedriften hos hannen (LIND 1961).

Sandternen (og måske også andre tern) har tilpasset sig dette krav på følgende måde. Ved yngletidens begyndelse fodrer hannen meget ofte hunnen på territoriet, formodentlig som et led i pardanelsen og i befæstelsen af forbindelsen mellem magerne. Fodringsadfærden ændrer gradvis karakter, og når æglægningen begynder, er den (i hvert fald for hunnens vedkommende) uden forbindelse med det seksuelle. Hunnens tilknytning til territoriet er nu så stærk, at den praktisk taget ikke forlader det, og fodringens ene-

ste funktion er, at hunnen får den nødvendige føde; den får i de dage, æglægningen varer, al sin føde fra hannen. Hvis den forlader territoriet for et øjeblik, er det kun, når hannen sidder på reden. Omkring det tidspunkt, da sidste æg lægges (Sandternens kuld består af 3 æg), holder hannen op med at bringe føder, hvorefter hunnen begynder selv at finde føde. Hunnens stærke tilknytning til territoriet i forbindelse med fodringsadfæden sikrer således en konstant vagt ved reden under den farlige overgang til rugeperioden (mere udførlig beskrivelse af disse forhold hos LIND, i trykken).

Anden beskyttelsesadfærd

CULLEN (1960) opregner hos Havterneren nogle tilpasninger i adfæden, der gør det relativt vanskeligt for fjender at finde yngelen (iflg. egne iagttagelser forekommer disse tilpasninger også hos Sandternen). Han viser, at tilsvarende adfærd ikke findes hos Splitternen med de afvigende forsvarsmetoder. Således lader Havterneren ekskrementerne falde langt fra reden, hvorimod Splitternen søler kolonien til, så den er synlig på lang afstand. Havterneunger går et stykke fra reden, inden de udtømmer sig, men splitterneungerne gør det hvor som helst. Endelig fjerner Havterneren de iøjnefaldende æggeskaller fra reden, mens Splitternen lader dem ligge. Da Splitternen altid danner tætte kolonier, der er let synlige (mange fugle, kort redeafstand), er særlige camoufleringsforanstaltninger, som de findes hos andre terner, nytteløse.

Endnu en karakteristisk forskel mellem Splitternens og andre terners adfærd skal sikkert på samme måde sættes i relation til forskellen i forsvarsmekanisme. Splitternen anlægger i modsætning til de andre terner med forkærlighed kolonien på et relativt højt punkt i terrænet. På Poldene har det altid været sådan, at når værtskolonien fandtes på ujævnt terræn, slog Splitternen sig ned på de højestliggende

partier. Når kolonien vokser, kan den så brede sig ud over lavereliggende områder. Til tider er det „højtliggende“ parti blot en bræmme af sammenskyllede planterester. Da kolonien i forvejen er let synlig vil denne beliggenhed på en præsenterbakke ikke være af væsentlig negativ betydning. Derimod har det sikkert en vis positiv betydning, idet det sikrer et godt udsyn og mindsker faren for oversvømmelse; det sidste er nok det vigtigste.

Forskelle i den aggressive adfærd

CULLEN (l. c.) omtaler en karakteristisk forskel mellem Havterneren og Splitternen, nemlig at førstnævnte foretager kraftige angreb på fjender i kolonien, hvad sidstnævnte ikke gør. Det omtales også andre steder i litteraturen. Hertil skal knyttes nogle kommentarer.

Nærmer man sig reder af Hav-, Fjord- eller Sandterner, angriber ternerne ofte direkte, især når der er unger. De dykker med skingrende angrebslyde og rammer nu og da med næb eller vinger. Angrebene kan gennemføres igen og igen, indtil man har fjernet sig. Kommer man ind i en splitternekoloni, oplever man noget helt andet. Der står en sky af skældende terner over kolonien, og hele flokken udfører samlet en slags bølgende bevægelse; snart glider den lidt bort, og snart svinger den tilbage tættere ned over fredsforstyrrelsen. Kun nu og da er der en enkelt terne, der stryger længere ned i en flad bue, men noget direkte angreb med snerrende angrebslyd oplever man ikke.

Noget tilsvarende sker i reaktionen på store måger. De „andre terner“ letter fra jorden og angriber, Splitternen bliver derimod i reglen siddende på rederne og udstøder trueblyde. I det øjeblik en Sølvmåge har gennembrudt hættmågebarrieren, breder der sig en intens true-„gakk“ hen over splitternekolonien. Kun Hættmåger og en enkelt terne, der i forvejen er i luften, jager den.

Det ser ud som om Splitternen helt har „indstillet sig“ på hættmågebeskyttelse og kompakt trueadfærd og har „opgivet“ et direkte forsvar (d. v. s. at tærskelværdien for udløsning af angrebsadfærd er hævet meget stærkt). I 1959 skete der

imidlertid det, at en splitternekoloni på Poldene blev ryddet for æg af formodentlig en ræv, kun én rede undgik ødelæggelse. Da jeg nærmede mig denne enlige rede (med æg og nyklækket unge), opførte den tilstedeværende Splitterne sig, som kunne det have været en Havterne. Den angreb gentagne gange i nærgående styrtdyk og med snerrende angrebslyde. Endvidere har jeg lagt mærke til, at de enligt rugende Havterne på Tipperne angriber langt hyppigere og voldsommere end de Havterne, der danner forholdsvist tætte kolonier på Poldene; disse terner begrænser sig i langt højere grad end de enligt ynglende til blot at skælde.

Der ser herefter ud til, at tendensen

til blot at skælde (d.v.s. true) og ikke angribe, skyldes mange artsfællers tilstedeværelse, og jo færre fugle, desto større bliver tendensen til direkte angreb. Sagt med andre ord, den gensidige påvirkning fra mange artsfæller hæver tærskelværdien for angrebsadfærd.

Den typiske forskel i den aggressive reaktion på fjender hos Splitterne og andre terner synes altså ikke at bero på en divergerende udvikling i den instinktive adfærd, men blot på de ydre omstændigheder.

At tærskelværdien for udløsning af angreb hæves ved sociale påvirkninger kan opfattes som en tilpasning til kolonilivet, og den er ens for alle terner.

KOLLEKTIV OPFLYVNING

Den kollektive opflyvning udføres på principielt samme måde hos de her behandlede ternearter og hos Hættemågen. En lidt afvigende form forekommer hos Sortterne (BAGGERMAN *et al.* 1956). Nedenfor følger en beskrivelse af denne sociale adfærd, som den udføres af Splitterne.

I splitternekolonien er der altid en vis uro, lydtringer og aktivitet af forskellig art, men så ganske pludseligt bliver der fuldstændig ro. Kun enkelte terner udstøder en svag, drøvende lyd. Alle har indtaget giv-agt-stillingen med strakt hals og tillagte fjer, og nogle løfter vingerne over ryggen. Straks efter letter alle næsten samtidig, og stadig er de tavse. Men et øjeblik senere bryder en vældig larm løs, stammende fra et virvar af skældelyde (det er de samme lyde, der udstødes, når f. eks. et menneske kommer ind i kolonien), hvorefter alle daler ned igen, og kolonilivet går uforstyrret videre.

Opflyvningen sker ofte i to tempi. Først letter en del af flokken (i det væsentlige alle fugle inden for et vist område af kolonien), og de tilbageblevne står stille i giv-agt-stilling, eventuelt med løftede vinger, og så flyver også de op alle på en gang. Det sker ret hyppigt, at kun en del af koloniens medlemmer deltager i opflyvningen, idet de tilbageblevne ikke følger efter. Endelig er der det at bemærke, at når tilsyneladende alle er gået på vingerne, vil man dog som regel se enkelte stå tilbage hist og her.

I sammensatte kolonier kan alle deltage, f. eks. sådan, at Hættemågerne indleder og ternerne følger trop, men det sker også, at kun den ene part udfører opflyvningen.

Det er for alle arter typisk, at den kollektive opflyvning er hyppigst i yngletidens begyndelse, og at den på denne tid meget ofte fremkommer uden at en udløsende ydre påvirkning kan påvises; den er tilsyneladende spontan. Desuden udføres den kollektive opflyvning ofte som reaktion på en eller anden forstyrrelse, f. eks. det at et menneske nærmer sig kolonien, eller at en flyvemaskine passerer hen over ynglestedet.

Den kollektive opflyvning finder ikke blot sted i kolonien. Splitteren udfører den også på samlingspladsen ved yngletidens begyndelse (se side 174) og i de store flokke, der f. eks. på Tipperne holder til på fladvandet eller sandfladerne sidst på sommeren. Det sidste gælder også for andre terner og Hættemåger.

Sammenligning mellem Splitterne og andre terner

Kollektive opflyvninger ses hyppigere i splitternekolonier end i kolonier af an-

dre terner og synes også at være af særlig betydning for Splitternen (se side 174). Man kunne derfor tænke sig, at der var sket en særlig udvikling i adfærden hos denne art som tilpasning til det sociale liv. Jeg har aldrig haft lejlighed til gennem længere tid at iagttage en lille koloni, så jeg kan ikke afgøre, om kollektive opflyvninger er relativt sjældne her. Hos Hav- og Fjordterne er det imidlertid tydeligt, at opflyvningerne er langt hyppigere i store kolonier end i små. Det var i og for sig også at forvente, da forskellige sociale signaler er medvirkende ved udløsningen (side 173); jo flere fugle, jo større chance for opflyvning. I de små sandternekolonier på Poldene (mindre end 10 reder) forekom kollektiv opflyvning kun sjældent og som regel som følge af påvirkning fra Hættemågerne. Alligevel kan der ikke konstateres nogen forskel mellem Sandternens og Splitternens måde at udføre opflyvningen på. Alt taler således for, at den kollektive opflyvning ikke har undergået en yderligere specialisering hos Splitternen, idet den relativt hyppige forekomst og iøjnefaldende udførelse blot skyldes det store antal fugle; jvf. den aggressive adfærd, side 170).

Kollektiv opflyvning som flugtaadfærd

Der hersker almindelig enighed om, at den kollektive opflyvning er en flugtaadfærd (hermed menes det modsatte af angrebsadfærd), se f. eks. BAGGERMAN *et al.* (1956, p. 46). Jeg kender bedst den kollektive opflyvning hos Splitternen, og for denne arts vedkommende kan der til støtte for ovennævnte antagelse bl. a. anføres, 1) at positionen, der indtages umiddelbart før opflyvningen, vingeløftningen og den pludselige tavshed er træk, der normalt kendetegner en flugttendens, og 2) at der ingen forskel er mellem den „spontane“ kollektive opflyvning og den, der fremkommer som en reaktion på forstyrrende og normalt flugtudløsende stimuli.

MOYNIHAN (1955, 1956) beskriver adfærden hos Hættemåge og en amerikansk mågeart (*Larus delawarensis*) som en reaktion på forstyrrelse (uden for kolonierådet). Han nævner, at mågerne kort efter opflyvningen kan udvise forskellige former for aggressivt betonet adfærd. Det samme er tilfældet hos ternerne: efter opflyvningen brydes tavsheden af voldsom skælden, og det hvad enten opflyvningen er udløst af forstyrrelse eller ej. Hos Sandternen fremkommer som regel først lokkelyde, så skældelyde, der er forårsaget af samtidig angrebs- og flugttendens, og endelig de stærkt aggressive truelyde. Den aggressive adfærd synes lige så lidt som den indledende flugtaadfærd at være orienteret.

Den kollektive opflyvning er altså sandsynligvis en flugtaadfærd uden synlige aggressive elementer, og den efterfølges altid umiddelbart af en forholdsvist aggressiv opførsel.

Virningen på individet

Når ternerne lander i kolonien efter opflyvningen, er der ingen tegn til flugttendenser, selv om sådanne jo var til stede umiddelbart før og under den kollektive handling. Disse tendenser er åbenbart helt forsvundet. Fuglene genoptager rugning, begynder parringsspil, o.s.v.

Da jeg iagttog Splitternernes adfærd, prøvede jeg nogle gange at placere skjulet meget tæt på kolonien. I en sådan situation sker det, at ternerne efter nogen tids forløb begynder at dale ned i kolonien, først i den del der ligger længst borte fra skjulet, senere tættere på. Med små mellemrum foretager de, der er landet, kollektive opflyvninger, selv om man sidder absolut stille i skjulet. De der endnu er i luften, deltager i den tavse flugt og den efterfølgende larmen. Det viser sig da altid, at når ternerne lander igen, følger en stor del af dem, der endnu ikke har været nede i kolonien, med ned. Endvidere

kan man se, at terner, der før var landet forholdsvis tæt ved skjulet, og som ikke kunne bekvemme sig til at gå på rederne (udviste tydelige tegn på flugttendenser: spejden, tillagte fjer, strakt hals), går på reden uden betænkning efter den kollektive opflyvning; først senere kan de igen begynde at blive urolige. Ofte ses enkelte fugle flyve forskræmt op og så lande igen, uden at deres adfærd af den grund er ændret; først når en kollektiv opflyvning har fundet sted, bliver de rolige. På denne måde kommer alle ternerne efterhånden ned i kolonien, de kollektive opflyvninger bliver mindre hyppige og udebliver til sidst helt.

Engang var en Splitterne, sandsynligvis p. gr. a. nogle forandringer i redens nærmeste omgivelser, meget urolig. Den viste tydelige flugttentioner og ville ikke gå på reden. Til sidst udførte den en pludselig, flugtbetonet opflyvning, som udløste en kollektiv opflyvning i hele kolonien (de andre havde længe ruget uforstyrret). Efter landingen gik den pågældende terne, der var mærket med farve, straks til reden og rugede roligt.

Når man i yngletidens begyndelse langsomt nærmer sig en koloni af terner og måger, udfører fuglene ofte en kollektiv opflyvning, når man er 3—400 m borte, hvorefter de går ned igen og genoptager rugningen. Først når man er kommet betydeligt nærmere, flyver de op igen (nu ikke kollektiv opflyvning) og begynder at skælde.

Det fremgår af disse iagttagelser, at flugttendenser, der af en eller anden grund er til stede før og under opflyvningen, er totalt forsvundet, når fuglene atter lander, også når de flugtfremkaldende stimuli er uforandrede eller forøgede.

Hyppigheden

Det er karakteristisk for den „spontane“ kollektive opflyvning, at den i yngletidens begyndelse (senere hen forekom-

mer „spontane“ opflyvninger slet ikke) udføres med mellemrum dagen igennem og iflg. CHRISTENSEN (1905) også om natten.

Intervallernes længde er dog langt fra konstante. Ofte er det ikke muligt at se nogen relation mellem de ydre forhold og intervallængden, men i visse situationer er det tydeligt, at der er en sammenhæng mellem korte intervaller og tilstedeværelsen af konstante, flugtudløsende stimuli. Det er tilfældet, når observationsteltet, som ovenfor omtalt, står tæt på kolonien; opflyvningerne sker med få minutters mellemrum eller hyppigere, og hyppigst hos de terner, der er nærmest ved skjulet. Står teltet meget tæt ved de yderste reder i kolonien, kan man opleve, at de kollektive opflyvninger bliver stadigt hyppigere i stedet for at aftage i hyppighed (se ovenfor). Det skyldes, at ternerne, der er nærmest ved skjulet, efterhånden begynder at komme ned, og jo nærmere de er ved det, jo oftere sker opflyvningerne. Det kan da blive nødvendigt at rykke teltet længere bort, hvis ternerne skal falde til ro.

Når et skjul placeres 15—20 m fra en splitternekoloni, sker der et par opflyvninger med 5-10 minutters mellemrum og så ikke flere. Det er at forvente, at betydningen af de flugtudløsende påvirkninger efterhånden vil mindskes, når de er konstante og ikke for kraftige.

Tendensen til en periodisk udførelse viser, at den kollektive opflyvning til en vis grad skyldes det fænomen, der benævnes akkumulation. Beredskabet til den flugtprægede opflyvning (flugtmotivationen) øges gradvis (man kan også sige, at tærskelværdien for udløsningen langsomt sænkes), og til sidst vil handlingen kunne udløses af selv ganske svage påvirkninger; herved får adfærden en spontan karakter. Det ses, at jo betydeligere flugtudløsende stimuli fuglene udsættes for under intervallet mellem to kollektive opflyvninger, jo kortere bliver intervallet, d.v.s. jo hurtigere øges beredskabet.

Udløsningen

Ofte er det umuligt at observere en bestemt ydre påvirkning, der sætter opflyvningen i gang. En iagttager vil dog kun se en brøkdelen af de mange små hændelser, der vil kunne udløse handlingen, når motivationen i forvejen er stor. En gang kunne det konstateres, at bare det, at én eneste Splitterne foretog en pludselig og flugtbetonet opflyvning, var tilstrækkeligt til udløsning af en kollektiv opflyvning i den store koloni. Sandsynligvis er sådanne svage stimuli, der atter og atter vil fremkomme blandt så mange fugle, altid den direkte årsag til de tilsyneladende spontane opflyvninger.

Sidder man i observationstelt ved en koloni, er det ofte let at udløse en kollektiv opflyvning blot ved at stikke noget ud af et hul i teldugen og bevæge det en smule. Kun et fåtal eller en enkelt af fuglene kan se, men alle reagerer. Den fugl, der ser forstyrrelsen, indtager givagtstilling eller foretager en pludselig opflyvning, og det er sikkert sådanne signaler de andre bemærker. De nærmeste vil reagere med givagtstilling og tavshed, og det breder sig lynhurtigt over hele kolonien, jo hurtigere, jo flere der allerede har reageret. Hos Splitternen er løftning af vingerne og en langtrukket, hæs lyd, der udstødes med løftet hoved, sikkert andre signaler. Når den første fugl flyver op, vil det være signal til de andre, der allerede står parat til at gå på vingerne, og tilsyneladende sker opflyvningen på samme tid hos alle.

En kollektiv opflyvning skyldes med andre ord et sammenspil af forskellige faktorer: 1) en akkumulation af flugtmotivation, 2) flugtudløsende stimuli, der fremkalder en synlig reaktion hos én eller flere af fuglene, 3) signaler der derpå bringer alle koloniens medlemmer i givagt-position, og 4) signaler der bringer alle til opflyvning samtidig. Der kan være grund til at gentage, at der med „flugt“ menes det at flygte og ikke det at flyve.

Overgangen til den aggressivt dominerede afslutning på opflyvningen kan skyldes, at flugtmotivationen opbruges.

Funktionen

Det synes på forhånd givet, at en så markant og vidt udbredt adfærd som den kollektive opflyvning må have en eller flere vigtige funktioner i floklivet.

Når adfærden umiddelbart bevirker en fjernelse af alle flugttendenser hos de deltagende fugle (se side 172), ligger den antagelse nær, at en af dens funktioner er en beroligelse af koloniens medlemmer. Rugning og anden aktivitet vil således ikke blive forstyrret af betydningsløse ændringer i omverdenen. Det er jo af væsentlig betydning for beskyttelsen af æggene, at rugningen foregår uden langvarige afbrydelser (se side 163). Ved den kollektive opflyvning afreageres flugttendenserne hurtigt og effektivt. Måske er påvirkninger fra de uvante omgivelser årsag til de relativt hyppige opflyvninger kort efter, at kolonibesættelse har fundet sted (TINBERGEN, cit. af BAGGERMAN *et al.* 1956). Funktionen kan også i denne situation være en beroligelse af koloniens medlemmer.

På Tipperne har jeg flere gange set flokke af rastende ternere udføre kollektiv opflyvning som reaktion på en rovfugls tilsynkomst. Det er sikkert fordelagtigt, at fuglene foretager en samlet opflyvning i denne situation, så flokken virker som et hele, fremfor en spredt opflyvning, der vil „indbyde“ rovfuglen til angreb på et enkelt individ (smlg. stæreflokkens velkendte sammenklumpningsreaktion på rovfugle, TINBERGEN 1951, p. 169; se også MARKGREN 1960, p. 28). Samme funktion kan adfærden muligvis have i kolonien; jeg har dog aldrig set en ternerkoloni angrebet af en rovfugl. CULLEN (1960 b) antyder, at den kollektive opflyvning kan være en tilpasning til beskyttelse af de voksne fugle mod rovfugle.

Straks efter udførelsen af en kollektiv

opflyvning i yngletidens begyndelse kan der konstateres en øget sexuel aktivitet i kolonien, hvilket øjensynlig hidrører fra den stærke tilbøjelighed, terneparrene har til udførelse af parringspil m. v. umiddelbart efter, at de er landet sammen i kolonien. Det er derfor muligt, at de hyppige opflyvninger (såvel de „spontane“ som andre) kan medvirke til en generel intensitetsstigning i parringsadfærden hos de fugle, der endnu befinder sig på et indledende stadium, og dermed bidrage til den synkronisering af yngletidsadfærden, der er så karakteristisk for mange måge- og ternekolonier. CULLEN (1960 b) tvivler på, at den kollektive opflyvning kan have nogen betydning for denne synkronisering, eftersom adfærden ikke er direkte forbundet med nogen form for parringsadfærd. Det synes i denne sammenhæng underordnet, om der er nogen kausal forbindelse mellem de to typer adfærd, det væsentlige er, at opflyvningen, omend indirekte, forårsager en øget sexuel aktivitet i kolonien. Endvidere kan den kollektive opflyvning hos en art som Splitternen på anden vis medvirke til adfærdssynkroniseringen blandt koloniens medlemmer, idet den kan fremskynde opsøgningen af kolonistedet hos de par, der endnu ikke er nået så langt i yngleforberedelserne. Som omtalt nedenfor vil disse fugle blive „trukket med“ til kolonien fra samlingspladsen, når der har fundet en kollektiv opflyvning sted.

Adfærdssynkroniseringen er særlig udpræget hos Splitternen og også meget betydningsfuld for denne art. Det er således påpeget af CULLEN (1960 a), at jo kortere tid Splitterne tilbringer i kolonien, jo større chance har de for at undgå rovdyrs efterstræbelser her, og opholdet i kolonien afkortes bl. a. derved, at et stort antal fugle på samme tid slår sig ned på kolonistedet, når pardannelse m. v. allerede har fundet sted, og alle er parat til at begynde æglægningen.

Kolonibesættelsen om foråret er hos

Splitternen et fællesforetagende. Det synes at være det mest fordelagtige, dels af ovennævnte grund og dels fordi Splitterne jo slår sig ned midt i en koloni af andre fugle og formodentlig i mange tilfælde må fordrive en del af „værtsfuglene“, som beskrevet af CHRISTENSEN (1905) og SALOMONSEN (1947). Som det skal vises i det følgende, er der grund til at antage, at den kollektive opflyvning spiller en vigtig rolle i denne forbindelse.

Når Splitterne ankommer til ynglepladserne, slår de sig ikke straks ned på kolonistedet, men opholder sig på en såkaldt samlingsplads et sted i nærheden. Her står de tæt sammen og udfører kurtiseringsadfærd som kunne det være i kolonien. Det omtales i litteraturen (f. eks. STEINBACHER 1931, DIRCKSEN 1932, ASSEM 1954 a), og selv så jeg det på Poldene. En dag rykker så pludselig et stort antal terner fra samlingspladsen over i koloniområdet. Jeg har aldrig set, hvordan denne samlede overflytning til kolonien foregår; og iflg. oplysningerne i litteraturen er det heller ikke iagttaget af andre. Men ser man på ternernes adfærd i kolonien i dagene umiddelbart efter kolonibesættelsen, får man et indtryk af, hvordan det kan være sket.

Forstyrres ternerne i kolonien på dette tidspunkt (altså før æglægningen er begyndt), forlader de stedet og slår sig ned på samlingspladsen, hvor de fortsætter deres kurtiseringsadfærd, som om intet var sket. Ingen, eller i hvert fald kun ganske få individer, vender straks tilbage til kolonien, hvor Hættemågerne forlængst er faldet til ro igen. Først efter ca. $\frac{3}{4}$ times forløb sker der pludselig en kollektiv opflyvning fra samlingspladsen, og i stedet for at gå ned igen styrer hele flokken, eller i hvert fald en stor del af den, over til kolonien og går ned her. Den kollektive opflyvning bevirker, at alle ternerne kommer på vingerne på én gang, og når nogle derefter sætter kursen mod kolonien, vil de have store chancer for at

trække mange andre med sig. I stedet for en gradvis tilbagevenden til kolonien, sker der altså en samlet tilbagevenden som følge af den kollektive opflyvning.

Der er al mulig grund til at antage, at også den første samlede opsøgning af kolonien induceres af en kollektiv opflyvning.

Selv om opholdet på samlingspladsen til en vis grad har synkroniseret ternernes adfærd, er dog sikkert nogle individer nået længere med hensyn til yngledriftens

udvikling, og de vil have en stærkere tendens til opsøgning af ynglepladsen end andre. Det er muligt, at sådanne fugle på et relativt tidligt tidspunkt forsøger en kolonibesættelse, uden at andre følger med, men det synes givet (p. gr. a. den udprægede flokintegration hos Splitteren), at når deres antal er blevet tilstrækkeligt stort, og alle pladsens tern er på vingerne, vil de kunne trække mange andre med sig til kolonien.

ENGLISH SUMMARY

Notes on social behaviour in terns

The observations were carried out at the Tipperne Peninsula and the neighbouring small islets, Poldene, in Ringkøbing Fjord, Denmark.

Inter- and intra-specific sociability

Differences between the Sandwich Tern (*Sterna sandvicensis*) and "other terns", viz. the Gull-billed Tern (*S. nilotica*), Arctic Tern (*S. paradisaea*) and Common Tern (*S. hirundo*), are pointed out:—

The *sandvicensis* colonies are very compact and mostly very large. Under normal circumstance they are situated in the centre of a colony of Black-headed Gulls (*Larus ridibundus*), or, when this species is not present, in colonies of other terns. The compact character of the colony is not caused by any, "pressure" from the surrounding birds (on one occasion — as a result of severe predation — the terns founded some isolated colonies, and these were in no way less compact than usual).

Colonies of other terns are relatively small; the distances between nests vary to a great extent (they are rarely as small as in the *sandvicensis* colonies and are often much greater). On some occasions isolated breeding takes place. "Other terns" are frequently associated Black-headed Gulls or terns of different species or waders; sometimes there is no inter-specific association at all. They contribute to the formation of a "border colony", "mixed colony" or "sub-colony", but never a typical "centre-colony" (figs. 1 and 2). The main types of complex colonies mentioned are shown schematically in fig. 3: of course intermediate forms do occur.

Thus, all terns mentioned have similar inter- and intraspecific social tendencies, but in the

Sandwich Tern they are more specialized and stereotyped than in other terns.

Eggs and chicks obtain some protection against aerial predators (big gulls and crows) through the very aggressive behaviour of the neighbouring Black-headed Gulls. This protection is most efficient in the centre colonies of the Sandwich Tern. Other terns do defend themselves, but when they are associated with Black-headed Gulls in border colonies, the defence becomes more efficient. In the case of the Sandwich Tern an association with Black-headed Gulls is more advantageous than association with other terns (e.g. severe depredations caused by the Herring Gull in the tern-protected colonies on the Frisian Islands (DIRCKSEN 1932, GOETHE 1939), none in the *ridibundus*-protected colonies on Poldene).

It is true that the Black-headed Gull is predatory with respect to tern eggs and tern chicks, but, unlike bigger gulls, can easily be threatened or chased away (even by a single tern). According to the author's observations, Black-headed Gulls only occasionally succeed in stealing food from Sandwich Terns, and they were never observed to steal from the Gull-billed Tern. Thus, there is good reason to assume that the advantages of the *ridibundus* association are greater than the disadvantages.

Since a tern only reacts aggressively when Black-headed Gulls come rather close to its nest, it seems that the closer the nests in a colony, the better the defence against "protecting" Black-headed Gulls (centre and border colonies). The close-clustering of a larger number of nests in the colony also has other advantages (cf. CULLEN 1960 a, p. 155). The tendency to form complex colonies helps to enlarge the colonies, where the population of one species is small.

However, the closer and larger the colony, the greater the danger of attack by predatory mammals (e.g. TINBERGEN 1953). The Sandwich Tern, always having compact centre-colonies, only breeds on islets that are free of ground predators. Examples of disastrous mammalian predation are mentioned. Owing to the specialized sociability, which provides good protection against aerial predators, this species cannot breed in areas where ground predators are present.

"Other terns" are capable of varying their social behaviour. On islets, e.g. Poldene, they form rather compact border and mixed colonies, which offer fairly good protection against flying enemies. On landcoasts, e.g. Tipperne, their less compact mixed colonies and their sub-colonies give some protection against aerial predators, and owing to the scattering of the nests, they are less exposed to attack from ground predators. The effectiveness of the common defence of the sub-colony is due to the fact that the distance from the nest at which a flying predator is attacked and pursued is greater than the distances between the nests, and to a lesser degree, this is applicable to a mass attack as in more compact colonies.

Thus, the less specialized and, therefore, variable sociability of "other terns", means that the maximum protection which can be mustered against aerial predators is not as efficient as that of the Sandwich Tern. However, when necessary, some protection can also be afforded against ground predators.

Behaviour patterns related to sociability

The Gull-billed Tern (as representative of "other terns") manifests normal territorial behaviour, e.g. in the formation of a nest-building and a brooding territory (minimum 3—4 m², frequently larger), both of which are also used for resting and preening. The Sandwich Terns has no nest-building territory. Only after the laying of the first egg the aggressive behaviour is restricted to a certain area, the nest territory. Here aggressive behaviour is restricted confined to rather short distances around the nest, and (unlike other terns) it is mainly expressed by threatening behaviour and rarely by actual attack. This means, therefore, that only a very small area round the nest is guarded against invaders. The territory is not used for preening and resting. These changes of territorial behaviour have probably become developed in the Sandwich Tern because the size of territory suitable to its anti-predator system (formation of compact colonies) is below the minimum size of a normal territory.

Terns react aggressively to big gulls when they invade the colony, but react to Black-headed Gulls only when they come close to the territory. The different reaction to the protecting Black-headed Gulls is probably not a form of adaptive behaviour, but it rather one of the basic features responsible for the development of a positive social reaction to this species. For instance, many waders have no social relationship to Black-headed Gulls, but they also do distinguish this gull from the larger species.

Because of the association with Black-headed Gulls the first eggs laid must in some way be protected until the start of continuous brooding. In the Gull-billed Tern, and possibly some other terns as well, the courtship feeding has developed into a pattern of behaviour which meets this demand: When laying starts, the male's manner of feeding the female continues as before, but it loses its sexual function, and as long as laying is in progress, the male procures all the food for the female. This enables the female to remain almost constantly in the territory and guard the eggs.

Owing to its special anti-predator system, the Sandwich — tern has lost some of the behaviour patterns appertaining to camouflage, which are found in other terns (cf. CULLEN 1960 a). This apparent disinterest in the need for camouflage may explain that the Sandwich Tern can permit itself to select colony sites at rather high places, where the danger of submersion is small.

The reaction to enemies invading the colony takes different forms in *sandvicensis* and other terns; the latter frequently attacks, while the former does not. However, on one occasion, a *sandvicensis* colony was attacked and robbed by a fox to such an extent that only one nest was left. The owner of this — now isolated — nest attacked the author repeatedly and vigorously in a manner reminiscent of an Arctic Tern. Further, "other terns" in small colonies and sub-colonies usually attack more intensively than those in large colonies. Thus, in this case, the difference between the Sandwich Tern and other terns is possibly due not to a diverging development of behaviour, but is, rather, dependent on the fact that there are normally a large number of Sandwich Terns flying in a dense swarm when the colony is invaded. The fact that close contact between the members of a colony is likely to depress aggressive behaviour may be an adaptation to social behaviour, and this is similar in all terns.

Collective upflight ("silent panic")

This behaviour occurs in several species of gulls and terns. In the case of the Sandwich

Tern it is performed as follows: — All the birds of the colony are suddenly silent and on the alert, some raise their wings; then silent mass upflight takes place, and after a moment intensive alarm calling starts (e.g. as when a human invades the colony). Finally, the birds alight again. In many instances only birds inside a certain area of the colony take part, or the upflight takes place by stages. In complex colonies, all or only one species participates. The upflight is sometimes caused by some disturbing stimuli, sometimes it appears to be performed spontaneously. It occurs in the colony, especially at the beginning of breeding time, and in roosting places outside the breeding season.

In the Sandwich Tern the collective upflight occurs more frequently than in other terns and it is very conspicuous. However, these peculiarities may be due to the large number of birds present, so that no special development of the behaviour has taken place in this species.

Some facts confirm the generally accepted assumption that the upflight is an escape behaviour without aggressive components; but it is always immediately followed by behaviour dominated by aggressiveness. On many occasions neither of these two phases of behaviour are orientated.

Several facts show that the escape tendencies present before and during the performance are completely absent when the birds alight again. This is also the case when the escape-provoking stimuli are unchanged or on the increase. When, for instance, a human approaches a colony, the birds perform the upflight behaviour at a distance of about 300 m. They then return and continue brooding until the disturber has come much closer, whereupon they take wing (not collectively) with alarm calling. On one occasion, a very frightened tern would not go to its nest, it suddenly took wing, and in so doing released a collective upflight; immediately afterwards it came to the nest and then brooded quietly for a while.

The tendency to perform the upflight spontaneously, and to some extent periodically, indicates an internal accumulation. Some observations show that the more escape-releasing stimuli the birds are exposed to during the interval.

In some cases it was observed that only one very unimportant incident was enough to release an upflight. It is possible that all "spontaneous" upflights are due to preceding accumulation and to such unimportant stimuli, which are

often difficult to determine. Several factors may be responsible for the collective upflight: 1) accumulation of escape motivation, 2) escape-releasing stimuli which provoke an overt reaction in one or a few birds, 3) signal (call and attitude) bringing all the members of the group on the alert, 4) signals bringing all the birds on the wing at approximately the same time (the greater the number to react, the quicker the spread of the behaviour), 5) a use-up of escape motivation and, therefore, a transition to behaviour dominated by aggressiveness.

The collective upflight may have more than one function. Firstly, it has an obvious reassuring effect on the members of the flock (cf. above). Secondly, it will provide a "compact defence" to birds of prey (like the Starling-flock reaction, TINBERGEN 1951, p. 169). Thirdly, it may help to synchronize early reproductive behaviour in the members of the colony. Of course, there is no direct causal connection between upflight and courtship, but since in all terns, male and female are inclined to perform some sexual activity when they alight near other in the colony, the upflight may very well have a positive influence on the frequency of sexual behaviour.

Finally, collective upflight in the Sandwich Tern possibly leads to simultaneous colony-occupation by a large number of birds. This is important since, firstly, a simultaneous start of brooding activities in the colony is part of the anti-predator system (CULLEN 1960 a), and secondly, the terns are frequently obliged to expel Black-headed Gulls from the centre of their colony (mass action advantageous). The process of colony occupation has never been observed, but the behaviour of the terns on the following days up to the start of egg-laying, may show how it takes place: — When the terns are disturbed at this stage they all leave the colony and alight on a certain spot nearby — the gathering place (At this place the birds have performed all kinds of early reproductive activities in the period between arrival at the breeding area and occupation of the colony site). After about three quarters of an hour they perform a collective upflight, and instead of returning to the gathering place they move to the colony and all alight there together. It is probable that initial colony occupation cannot take place if only a few birds make for the future colony site after a upflight, but the more birds following the initiators, the greater the chance of a successful occupation.

LITTERATUR

- ASSEM, J. v.d. 1954 a: Waarnemingen over het gedrag van de Grote Stern. — De Levende Natuur **57**, p. 1—9.
- 1954 b: Kokmeeuwen als belagers van Grote Sterns. — De Levende Natuur **57**: 141—145.
- BAGGERMAN, B., G. P. BAERENDS, H. S. HEIKENS and J. H. MOOK 1956: Observations on the behaviour of the Black Tern, *Chlidonias n. niger* (L.), in the breeding area. — *Ardea* **44**: 1—71.
- CHRISTENSEN, R. 1905: Dvergmågen (*Larus minutus*) som ynglefugl på Klægbanken i Ringkøbing fjord. — Vid. Medd. Naturh. Foren. **57**: 245—249.
- CULLEN, J. M. 1960 a: Some adaptations in the nesting behaviour of terns. — Proc. XII Int. Ornith. Congr. I: 153—157.
- 1960 b: The aerial display of the Arctic Tern and other species. — *Ardea* **48**: 1—37.
- DIRCKSEN, R. 1932: Die Biologie des Austernfischers, der Brandseeschwalbe und der Küstenseeschwalbe nach Beobachtungen und Untersuchungen auf Norderoog. — Journ. f. Ornith. **80**: 427—521.
- GOETHE, F. 1939: Die Vogelinsel Mellum. — Berlin.
- JENSEN, P. V. 1946: Nogle iagttagelser over Sandternens (*Gelochelidon nilotica*) biologi. Dansk ornith. Foren. Tidsskr. **40**: 80—96.
- LIND, H. 1961: Studies on the behaviour of the Black-tailed Godwit, *Limosa limosa* (L.). — Copenhagen.
- (i trykken): The reproductive behaviour of the Gull-billed Tern, *Sterna nilotica* GME-LIN. — Vid. Medd. Naturh. Foren.
- LØPPENTHIN, B. 1943: Madstedborgs skæbne som fugleø. — Dansk Ornith. Foren. Tidsskr. **37**: 89—98.
- MARKGREN, M. 1960: Fugitive reactions in avian behaviour. — Acta Vertebratica **2**, nr. 1: 1—160.
- MOYNIHAN, M. 1955: Some aspects of reproductive behaviour in the Black-headed Gull (*Larus ridibundus* L.) and related species. — Behaviour, suppl. 4.
- 1956: Notes on the behaviour of some North American gulls. I. Aerial hostile behaviour. — Behaviour **10**: 126—178.
- SALOMONSEN, F. 1940: Optælling af ynglefugle på nogle danske reservater. — Dansk Ornith. Foren. Tidsskr. **34**: 17—54.
- 1947: Mågekolonierne på Hirsholmene. — Dansk Ornith. Foren. Tidsskr. **41**: 174—186.
- STEINBACHER, G. 1951: Beiträge zur Biologie von Silbermöwe und Brandseeschwalbe. — Journ. f. Ornith. **79**: 349—353.
- TINBERGEN, N. 1951: The study of instinct. — Oxford.
- 1955: The Herring Gull's world. — London.
- YTREBERG, N.-J. 1956: Contribution to the breeding biology of the Black-headed Gull (*Larus ridibundus* L.) in Norway. — Nytt Mag. for Zool. **4**: 5—106.

Modtaget 20. november 1962

HANS LIND, Zoologisk Laboratorium, Universitetsparken 15, København Ø