

Keine Hinweise auf Konkurrenz zwischen Kormoran *Phalacrocorax carbo*, Haubentaucher *Podiceps cristatus* und Gänsesäger *Mergus merganser*

Gerhard Kinshofer, Roland Brandl und Robert Pfeifer

No evidence for interspecific competition between Great Cormorant *Phalacrocorax carbo*, Great Crested Grebe *Podiceps cristatus* and Goosander *Mergus merganser*

In Bavaria, the wintering populations of Great Cormorant, Great Crested Grebe and Goosander increased during the second half of the 20th century, but reached some kind of a carrying capacity during the nineties of the last century. One possible factor for this logistic growth could be that the food resources for these piscivores are limited, leading also to interspecific competition between the three species. However, analyses of almost daily counts at the lake Seehamer See (Upper Bavaria) between 2001 and 2016 showed no evidence for interspecific competition. The local food resources, at least on Seehamer See, do not limit the winter populations of the three species.

Key words: interspecific competition, Great Cormorant, Great Crested Grebe, Goosander, piscivorous birds.

Gerhard Kinshofer¹, Am Geiger 36, 83714 Miesbach, Deutschland
E-Mail: gerhard.kinshofer@lbv.de

Prof. Dr. Roland Brandl², Philipps-Universität Marburg, AG Allgemeine Ökologie und Tierökologie, Fachbereich Biologie, Karl-von-Frisch Str. 8, 35032 Marburg, Deutschland
E-Mail: brandlr@staff.uni-marburg.de

Robert Pfeifer, Dilchertstr. 8, 95444 Bayreuth, Deutschland
E-Mail: ro.pfeifer@gmx.de

Einleitung

Die Bestandsveränderungen von Wasservögeln gelten seit langem als Indikator für den Zustand von Gewässern und deren Ressourcen (Utschick 1980, Bezzel 1986). Ihre Bestände lassen sich zudem relativ leicht erfassen, so dass wir über die Bestandsentwicklung vieler Arten im Rahmen

der in Deutschland seit 1948 durchgeführten „Internationalen Wasservogelzählung“ gut informiert sind (Wahl et al. 2017). Trotzdem sind häufig die Ursachen solcher Bestandsentwicklungen nur ungenügend verstanden (Newton 2013).

In Mitteleuropa nahmen die Rastbestände des Kormorans ab Mitte der 1970er Jahre erheblich

¹ Korrespondierender Autor für Freilandarbeit und Untersuchungsgebiet

² Korrespondierender Autor für Datenanalyse und Statistik

zu (Bezzel 1992, 1995, Suter 1995, 1997). Seit Anfang der 1990er Jahre liegt der durchschnittliche Winterbestand in Bayern zwischen 6.000 und 8.000 Individuen (Bayerisches Landesamt für Umwelt 2015). Es scheint, als hätte der Winterbestand seine Kapazitätsgrenze erreicht (Schifferli et al. 2005, Suter 1995; siehe auch Frederiksen und Bregnballe 2000). Auch für andere fischfressende Vogelarten wie Haubentaucher oder Gänsesäger sind Bestandszunahmen der Rastbestände seit Beginn der 1990er Jahre belegt (Lohmann und Rudolph 2016). Am Ammersee verlief die Dynamik der Jahresmaxima bei Haubentaucher und Kormoran sogar fast gleich (Strehlow 1998). Diese Zunahme des Kormoranbestandes sowie anderer fischfressender Vogelarten führte zu Diskussionen und Konflikten, da befürchtet wurde, dass die Fischfresser die Fischbestände „übernutzen“ (z. B. Keller 1995, 1998, diverse Beiträge in Herzig und Böhnke 2007). Die drei hier betrachteten Arten gehören zwar unterschiedlichen systematischen Ordnungen an (Gänsesäger: Anseriformes, Kormoran: Suliformes; Haubentaucher: Podicipediformes; Prum et al. 2015), doch sind die für den Nahrungserwerb relevanten morphologischen Merkmale durchaus vergleichbar (Abb. 1, Tab. 1). Als opportunistische Unterwasserjäger könnten daher die drei Arten ein vergleichbares Größen- und Artenspektrum an Fischen nutzen (siehe Diskussion in Trauttmannsdorff und Rudolph 2013), wenn auch das Artenspektrum sicherlich mitunter etwas unterschiedlich ist. Man kann somit bei Kormoran, Haubentaucher und Gänsesäger von gewissen Überlappungen im Nahrungsspektrum ausgehen. Die Nutzung ähnlicher Ressourcen sollte bei knappem Ressourcenangebot zu Konkurrenz zwischen diesen drei fischfressenden Arten führen. Unsere Frage lautet daher: Gibt es Anzeichen für interspezifische Konkurrenz zwischen Kormoran, Haubentaucher und Gänsesäger?

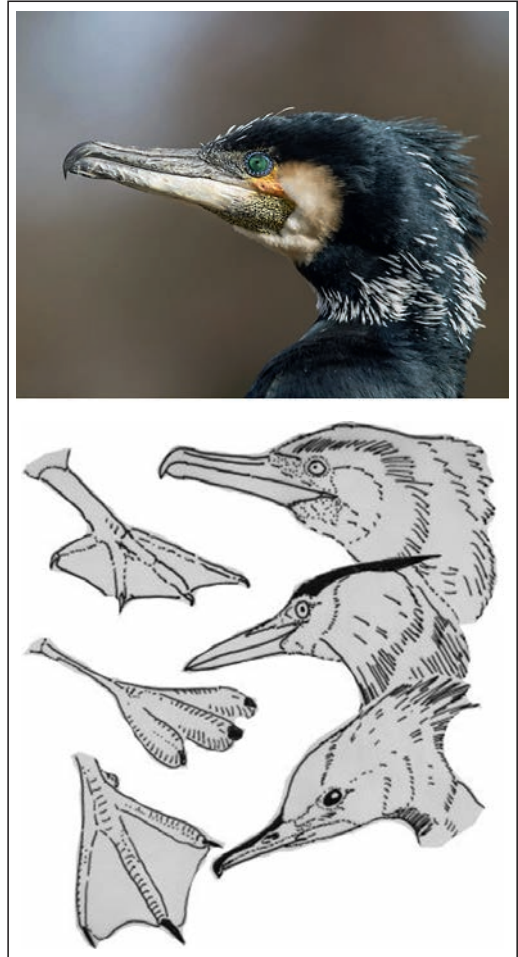


Abb. 1. Morphologische Merkmale von Kopf und Fuß bei Kormoran (Suliformes), Haubentaucher (Podicipediformes) und Gänsesäger (Anseriformes). – *Characteristics of head and foot morphology of Great Cormorant (Suliformes), Great Crested Grebe (Podicipediformes) and Goosander (Anseriformes).* Zeichnungen: RP, Foto: S. Rösner.

Tab. 1. Einige Kenndaten zu den untersuchten Arten (Quelle: Bauer et al. 2005). – *Some characteristics of the species studied: body mass, diving depth, prey size (source: Bauer et al. 2005).*

	Körpergewicht	Tauchtiefe	Beutegröße
Kormoran	1.700–3.000 g	1–3 m (max. 16 m)	meist 10–20 cm
Haubentaucher	568–1.380 g	2–4 m (max. 40 m)	meist 10–15 cm
Gänsesäger	898–2.160 g	> 10 m	meist < 10 cm

Neben Untersuchungen zur Veränderung der realisierten Nische der Arten (siehe auch Kajtoch et al. 2017), können auch Zählreihen in verschiedenen Habitaten bzw. langjährige Zählreihen in einem Habitat genutzt werden, um erste Hinweise auf Konkurrenz zu erhalten. Man erwartet nämlich, dass bei begrenzten Ressourcen die Dichten der Arten eine negative Beziehung zeigen (Hallett und Pimm 1979, Pimm 1985; aber auch Rosenzweig et al. 1985): Nimmt eine Art zu, so sollte die konkurrierende Art abnehmen. Für Kormoran und Gänsesäger gibt es dazu bereits Belege (Kajtoch et al. 2017). Bei Zählungen in verschiedenen Habitaten müssen natürlich Unterschiede in der Habitatnutzung der infrage stehenden Arten berücksichtigt werden (z. B. Ritchie et al. 2009), bei Zählungen in einem Habitat eventuelle Veränderungen im Habitat im Laufe der Zeit bzw. die unterschiedliche Phänologie der Arten in der Nutzung eines Gewässers. Unsere Erwartung ist daher, dass im Falle von Konkurrenz nach Berücksichtigung der Phänologie von Kormoran, Haubentaucher und Gänsesäger sich negative Beziehungen zwischen den Beständen der drei Arten ergeben. Dazu nutzen wir eine langjährige Zählreihe zum Bestand der drei Arten auf dem Seehamer See.

Untersuchungsgebiet, Material und Methode

Der Seehamer See (57° 41' 0" N, 11° 51' 22" E) liegt am Alpennordrand im Landkreis Miesbach, ca. 40 km südöstlich von München. Der See wurde 1911 bis 1913 für den Betrieb eines Pumpspeicherkraftwerks aufgestaut und besitzt seitdem eine Wasserfläche von 1,47 km² bei einer mittleren Tiefe von 3,8 m (maximal 12 m). Somit liegt der gesamte See im Bereich der Tauchtiefe der drei Arten (Tab. 1). Er wird touristisch stark genutzt (Quelle: https://de.wikipedia.org/wiki/Seehamer_See, aufgerufen am 25.11.2017). Seit dem 1. Mai 2002 bis 13. November 2016 werden durch G.K. hier nahezu täglich die Bestände von Kormoran, Haubentaucher und Gänsesäger erfasst. Die Zählung erfolgte vom Ufer aus mit Hilfe eines Spektivs. In der Regel erfolgten die Zählungen am Abend und von mehreren Orten aus. Diese Zählstopps wurden so gewählt, dass die gesamte Seefläche eingesehen werden konnte. Für die vorliegende Auswertung standen 5.321 Zählungen zur Verfügung. Die Datenserie weist nur wenige, meist wetterbedingte Lücken auf. Als Wetterdaten

für den Seehamer See wurden die Werte des Deutschen Wetterdienstes für die ca. 12 km vom See entfernte Station Holzkirchen verwendet (frei verfügbare Daten in der Datenbank WESTE-XL des DWD, <https://kunden.dwd.de/weste/>).

Die statistische Analyse erfolgte mit Hilfe des Statistikpakets R 3.4.2 (R Core Team 2017). Zunächst wurden die Dynamik der Bestände grafisch dargestellt und der jahreszeitliche Verlauf mittels der vorhergesagten Werte aus einem generalisierten additiven Modell mit Zeit als unabhängiger Variable visualisiert (add-on package *mgcv*; Funktion *gam* mit Poisson-Fehler; Glättungsterm: „cubic spline“ mit $k = 100$; Wood 2017). Aufgabe war hier, die jahreszeitlichen Schwankungen über die Jahre hinweg möglichst detailliert abzubilden. Für eine statistische Analyse wurde ein generalisiertes lineares Modell (Funktion *glm*) mit Quasipoisson-Fehlerverteilung gewählt, da in den Modellen mit einem Poisson-Fehler die Residuen mehr Varianz zeigten, als aufgrund der Fehlerverteilung zu erwarten war (Varianzüberschuss, „overdispersion“; z. B. Crawley 2007). Als unabhängige Variable dienten zunächst der Faktor „Monat“ (12 Stufen) sowie die kontinuierlichen Variablen „Jahr“ und „Temperatur“ am Zähltag. Da sich der Trend der Arten, der Einfluss der Temperatur von Monat zu Monat unterscheiden können (der Einfluss der Temperatur ist sicherlich im Winter anders gelagert als im Sommer), wurden diese Einflüsse für jeden Monat explizit modelliert. Das Modell lautet damit z. B. für den Kormoran:

```
glm(Kormoran ~ Monat + Monat:Jahr +
    Monat:Temperatur, family
    = quasipoisson())
```

Die Angabe Monat:Jahr bedeutet dabei, dass für jeden Monat der lineare Trend des Kormoranbestandes über die Zähljahre hinweg geschätzt wird. Man beachte auch, dass generalisierte Modelle nicht die Bestandszahlen selbst modellieren, sondern deren transformierte Erwartung, wobei eine sogenannte link-Funktion genutzt wird. Bei Zähldaten wird dabei meist Logarithmus genutzt (für Details siehe Crawley 2007). Die Ergebnistabellen dieser Modelle sind recht umfangreich und wir verzichten daher in dieser Arbeit auf die Diskussion des Einflusses der mittleren Tagestemperatur während der Zählungen. Zur Darstellung des Trends über die Jahre für die einzelnen Monate verwenden wir den standardi-

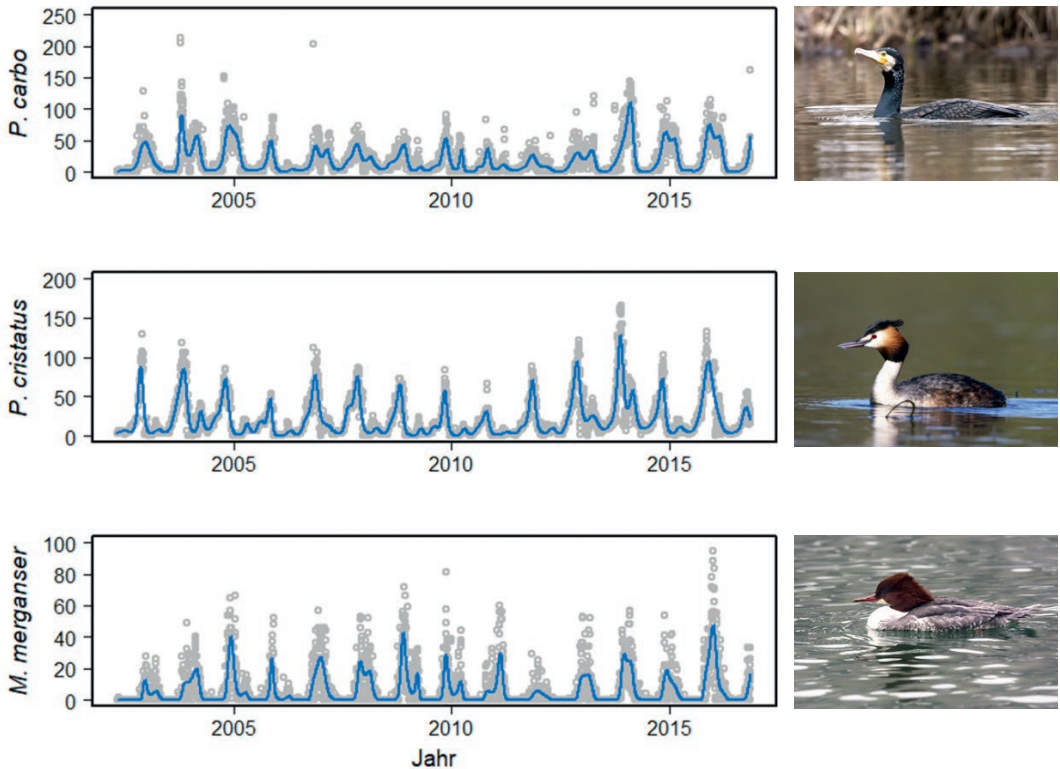


Abb. 2. Dynamik der Bestände von Kormoran *Phalacrocorax carbo*, Haubentaucher *Podiceps cristatus* und Gänsesäger *Mergus merganser* am Seehamer See, Oberbayern. Tagessummen von 2001 bis 2016 (graue Punkte) und geglättete Kurve (blau, (siehe Material & Methode). – *Seasonal fluctuations in the population of Great Cormorant Phalacrocorax carbo, Great Crested Grebe Podiceps cristatus and Goosander Mergus merganser on Seehamer See, Upper Bavaria. Sums of individuals at daily counts between 2001 and 2016 (grey dots) and fitted curve (blue, see Material and Methods).* Fotos: S. Rösner

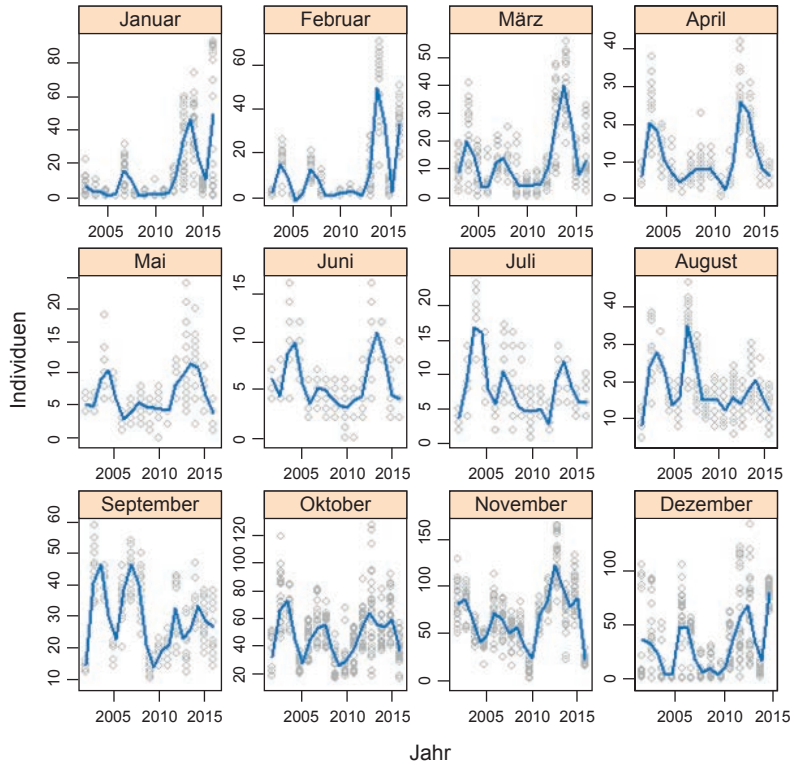
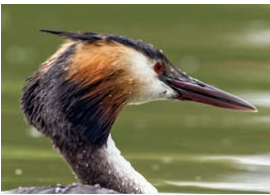
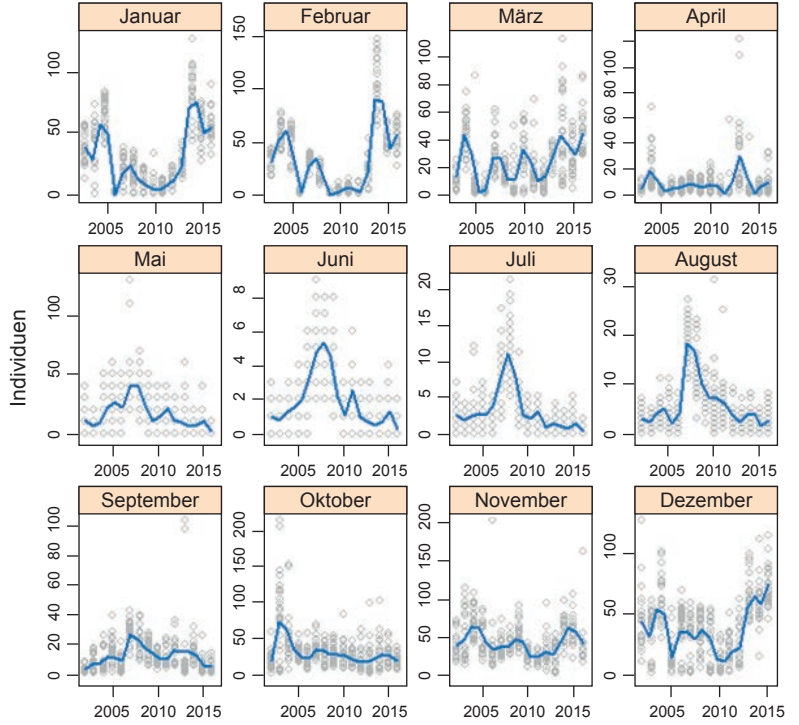
sierten Regressionskoeffizienten (= Regressionskoeffizient / Standardfehler). Dieser Wert erlaubt eine schnelle Abschätzung der Signifikanz, da er bei großem Probenumfang standardnormalverteilt ist. Werte größer bzw. kleiner 1,96 (≈ 2) können als signifikant angesehen werden.

Da sich für die einzelnen Monate komplexe Dynamiken der Zählergebnisse über die Jahre ergaben, haben wir für die Schätzung des gegenseitigen Einflusses der Arten das Jahr als Faktor modelliert und für jeden Monat so mittlere Bestandszahlen der einzelnen Jahre für die drei Arten geschätzt. Zudem wurden, wenn die Arten als unabhängige Variable in die Modelle eingingen, die Zählungen wurzeltransformiert, da die Verteilungen der Bestandszahlen allesamt

rechtsschief waren. Da bei manchen Zählungen Null-Werte auftreten, ist es nicht ohne weiteres möglich, die Daten mit dem Logarithmus zu transformieren. Bei der abhängigen Variablen wird die Rechtsschiefe durch die link-funktion berücksichtigt. Das Modell hatte dann beispielsweise für den Kormoran folgende Form:

```
glm(Kormoran ~ Monat + Monat:
  as.factor(Jahr) + Monat:Temperatur
  + Monat:I(Haubentaucher ^0.5) +
  Monat:I(Gaensesaeger^0.5), family
  = quasipoisson())
```

Die Angabe `Monat:I(Haubentaucher^0.5)` bedeutet, dass für jeden Monat der Zusammenhang zwischen Kormoran und Haubentaucher be-



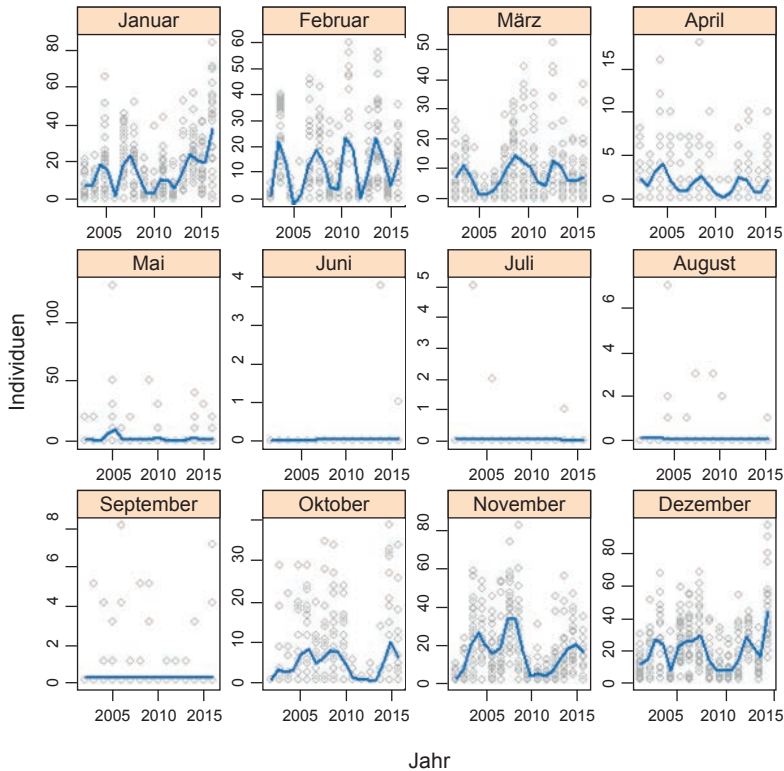


Abb. 3. Dynamik der monatlichen Rastbestände von Kormoran *Phalacrocorax carbo* (links oben), Haubentaucher *Podiceps cristatus* (links unten) und Gänsesäger *Mergus merganser* (rechts oben) von 2001 bis 2016 am Seehamer See. Tagessummen für die Monate Januar bis Dezember (graue Punkte), Monatsmittelwerte (blaue Kurve). – Population dynamics per month of Great Cormorant *Phalacrocorax carbo* (top left), Great Crested Grebe *Podiceps cristatus* (bottom left) and Goosander *Mergus merganser* (top right) between 2001 and 2016 on Seehamer See, Upper Bavaria. Sums of daily counts (grey dots), mean monthly population per year (blue line).
Fotos: S. Rösner

rechnet wird. Dabei wurde der Bestand des Haubentauchers wurzeltransformiert ($\sqrt{0.5}$) und das I stellt nur sicher, dass R die Formel richtig interpretiert. Wir präsentieren wieder monatweise den standardisierten Regressionskoeffizienten. Für das Modell des Kormorans ergeben sich dann je 12 standardisierte Regressionskoeffizienten sowohl für Haubentaucher als auch Gänsesäger. Falls Konkurrenz eine Rolle spielt, erwarten wir, dass diese Koeffizienten meist negativ sind. Die Modellierung der Phänologie über den Faktor Monat hat den Vorteil, dass die zeitliche Autokorrelation meist nur innerhalb eines Monats

wichtig ist und man so auf kompliziertere Methoden, die solche Autokorrelationen berücksichtigen verzichten kann.

Ergebnisse

Das Muster des Auftretens aller drei Arten zeigt einen ausgeprägten Jahresgang mit Maxima im Winter- und Minima im Sommerhalbjahr (Abb. 2). Die Allzeitmaxima betragen für den Kormoran 214 (14. Oktober 2003), für den Haubentaucher 165 (25. November 2013) und für den Gänsesäger 95 Individuen (31. Dezember 2015). Obwohl sich

an der Mangfall in direkter Nähe zum Seehamer See Brutvorkommen befinden (Rödl et al. 2012), tritt der Gänsesäger am See im Sommer nur selten auf (Abb. 2, Abb. 3). Es ist nicht ohne weiteres abzuschätzen, inwieweit die vorliegenden Zählungen den wahren Bestand unterschätzen und inwieweit sich die Unterschätzungen zwischen den Arten unterscheiden. Für die vorliegende Auswertung ist aber nur wichtig, dass für jede

Art solche Zählfehler über die Jahre mehr oder minder konstant bleiben.

Entgegen dem ersten optischen Eindruck aus der Darstellung der Zählraten in Abb. 2, ergeben sich in der statistischen Analyse bei allen drei Arten für einzelne Monate Zu- bzw. Abnahmen (Abb. 3, Abb. 4). Die Zunahmen betreffen die Winterbestände der drei Arten, während die Som-

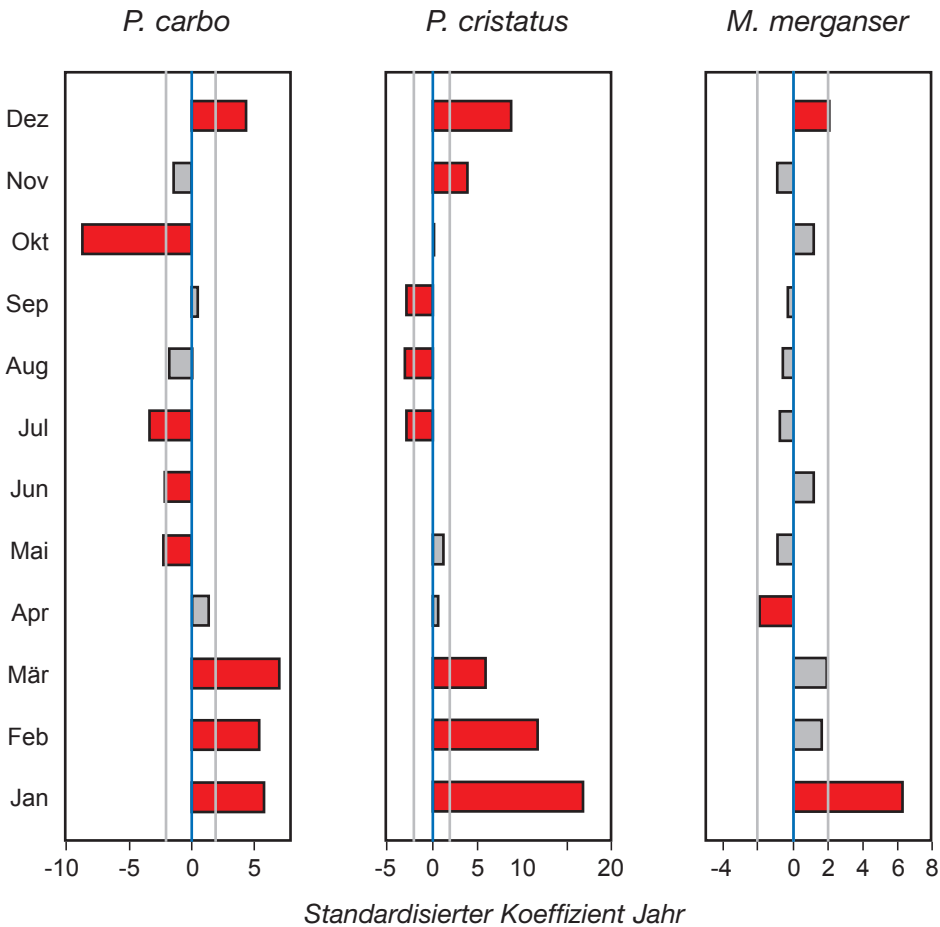


Abb. 4. Standardisierter Regressionskoeffizient für den Bestandstrend der drei fischfressenden Vogelarten, getrennt geschätzt für jeden Monat eines Jahres. Für signifikante Werte (größer bzw. kleiner 2; grau Linien) sind die Balken rot gefüllt. Man beachte die meist positiven Trends aller drei Arten im Beobachtungszeitraum während der Wintermonate. Während im Sommer für Kormoran und Gänsesäger eher negative Trends vorherrschen. – *Standardized regression coefficients for the trends of the three piscivorous birds estimated for each month. For significant values (larger or smaller than 2; grey lines) the bars are in red. Note that all three species show positive trends during winter. During summer Great Cormorants and Great Crested Grebes show negative trends.*

merbestände mitunter rückläufige Tendenzen aufweisen (Abb. 4). Aufgrund der geringen Zahlen sind für den Gänsesäger die Trends in den Sommermonaten nicht aussagekräftig. Insbesondere beim Kormoran verbirgt sich hinter dem Gesamttrend eine komplexe Dynamik, die

durch lineare Regressionskoeffizienten nicht wiedergegeben wird. Hohe Winterbestände wurden in den Jahren 2004 und 2005 sowie 2014 und 2015 beobachtet, während die Sommerbestände 2007 und 2008 ihr Maximum erreichten (Abb. 3).

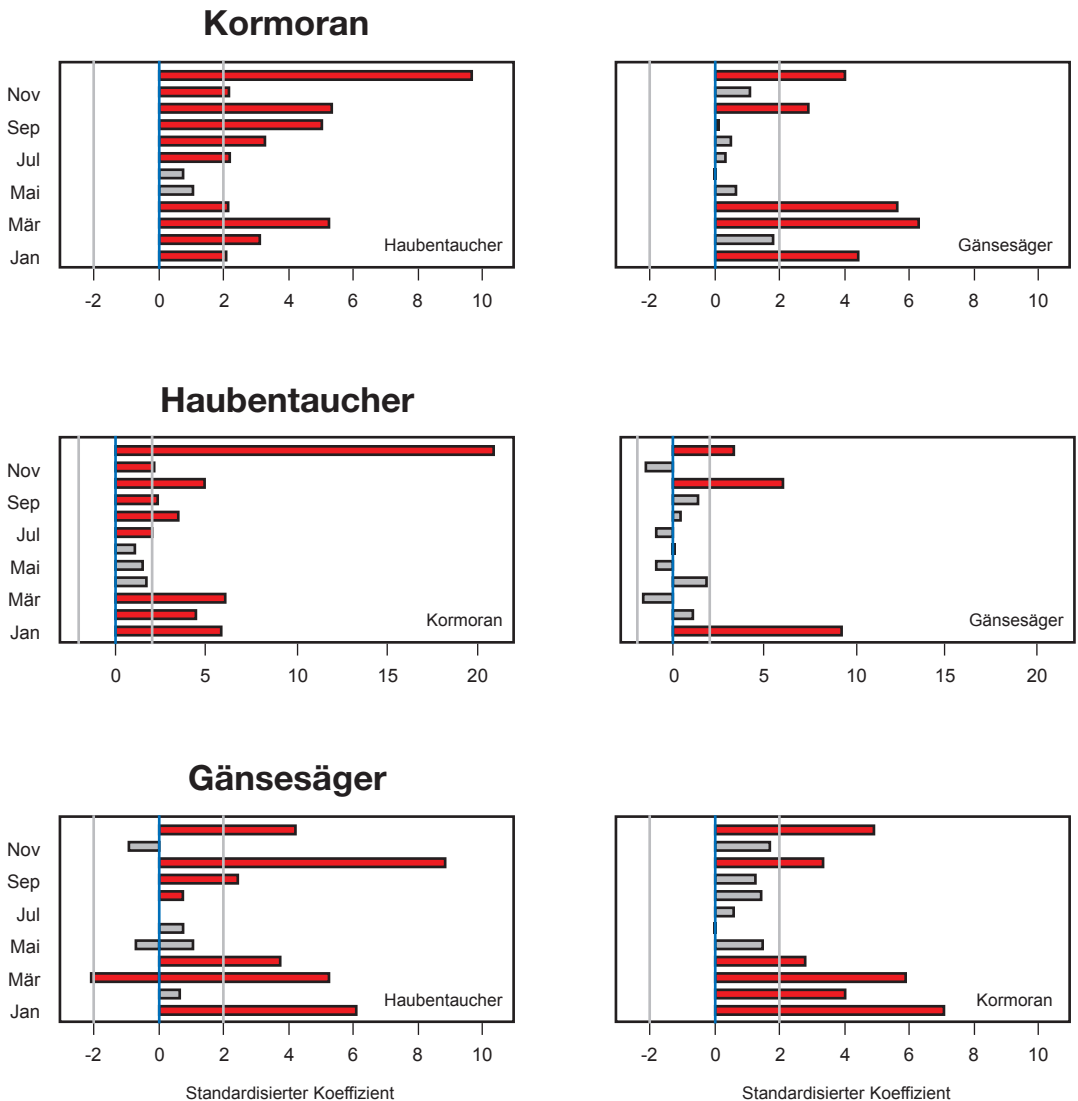


Abb. 5. Standardisierte Regressionskoeffizienten für die Beziehungen zwischen den Tagesbeständen der drei fischfressenden Vogelarten am Seehamer See, Oberbayern, für die einzelnen Monate. Für signifikante Werte (größer bzw. kleiner 2; graue Linien) sind die Balken rot gefüllt. Man beachte die meist positiven Beziehungen zwischen den Arten. – *Standardized regression coefficients for the relationships between the daily numbers of the three piscivorous birds estimated for each month. For significant values (larger or smaller than 2; grey lines) the bars are in red. Note that the relationships between the three species are mostly positive.*

Nach Berücksichtigung von Jahreszeiten, klimatischen Bedingungen und (auch komplexer) Bestandstrends für die einzelnen Monate, sind die Beziehungen zwischen den einzelnen Arten in der Mehrzahl positiv (Abb. 5). Abweichungen treten nur für den Gänsesäger als Zielvariable auf und dabei meistens in den Frühlings- und Sommermonaten. In diesen Monaten ist der Bestand des Gänsesägers auf dem Seehamer See allerdings nur gering (Abb. 3) und die Ergebnisse sind daher, wie bereits erwähnt, nicht belastbar.

Diskussion

Konkurrenz ist neben Prädation und Mutualismus eine zwischenartliche Interaktion, die nach theoretischen Vorarbeiten (Lotka 1932, Volterra 1926) vor allem in der zweiten Hälfte des zwanzigsten Jahrhunderts intensiv untersucht wurde (Hutchinson 1959, Schoener 1983, Connell 1983). Konkurrenz sollte auf ökologischen und evolutionsbiologischen Zeitmaßstäben sich in vorhersagbaren Mustern von Morphologie (z. B. Kontrastbetonung, Größenabstufung, z. B. Hutchinson 1959, Brown und Wilson 1956; zur Kontrastbetonung bei Lapentauchern siehe Fjeldså 1982, 1983), Verhalten (interspezifische Aggressivität), Bestand und Verbreitung der Arten abbilden (z. B. "niche shifts", Dichte-Kompensation, „checkerboard distribution“, z. B. Crowell und Pimm 1976, Valeix et al. 2007, MacArthur et al. 1972, Diamond 1975). Vor allem während der Brutzeit kann Konkurrenz als ein wichtiger lokaler Prozess die Populationsdichte beeinflussen (z. B. Newton 2013), da in dieser Zeit durch Bindung an den Nistplatz die Flexibilität der Raum- und Ressourcennutzung eingeschränkt ist (vgl. auch Gorke und Brandl 1986).

Da es äußerst schwierig ist, aus der Struktur von Lebensgemeinschaften verlässlich auf die zugrunde liegenden ökologischen und evolutionsbiologischen Prozesse zu schließen, rückten zur Abschätzung der Bedeutung von Konkurrenz zunehmend Experimente in den Vordergrund (Connell 1980, 1983, Schoener 1983, 1985). Üblicherweise wird bei solchen Experimenten die Dichte einzelner Arten manipuliert und dabei verfolgt, wie sich z. B. Nischen oder die Bestände potenzieller Konkurrenten entwickeln. Nun sind aber aus technischen und ethischen Gründen solche Experimente nicht immer möglich. Beobachtende Studien bleiben die einzige Möglichkeit, der Vielfalt ökologischer Systeme wirklich gerecht werden.

Auch wir nutzen langfristige Beobachtungsdaten für die Analyse möglicher Konkurrenzbeziehungen. Wie bereits in der Einleitung angedeutet, gibt es gewisse Überlappungen im Nahrungsspektrum der drei hier untersuchten Arten (Tab. 1). Nichtsdestoweniger erscheint uns die Hypothese potenzieller Konkurrenzbeziehungen zwischen den drei fischfressenden Arten durchaus denkbar. Neben der Nutzung ähnlicher Ressourcen tritt Konkurrenz nur dann auf, falls die lokale Nahrungsressource tatsächlich limitierend ist. Da oftmals befürchtet und behauptet wurde, dass mit der Zunahme der Bestände fischfressender Arten die Fischbestände unter Druck geraten sind, hätten wir negative Beziehungen der drei Arten erwartet. Die meisten Beziehungen sind aber positiv. Dies ist ein klarer Hinweis darauf, dass die Winterbestände im untersuchten Gebiet *nicht* durch die örtlichen Nahrungsressourcen limitiert sind.

Unsere Analysen der Zeitreihe von drei fischfressenden und tauchenden Arten konnten zeigen, dass selbst im Winter mit hohen Beständen der drei Arten Konkurrenzbeziehungen für den beobachteten See unwahrscheinlich sind. Es gibt natürlich eine Menge von Ansätzen, um unser Scheitern zu erklären. So erlauben natürlich die Zählraten keine Aussagen darüber, ob die drei Arten nicht auch andere Seen zur Nahrungsbeschaffung besuchen und dort zumindest einen Teil ihres Nahrungsbedarfs decken. In weniger als 10 km Entfernung befinden sich einige weitere Gewässer, zumeist Baggerseen, der Inn befindet sich rund 20 km Luftlinie entfernt. Zumindest wirft unser Ergebnis Licht auf die Frage, ob die drei Arten die örtlichen Fischbestände überhaupt übernutzen können. Im Rahmen der Aussagekraft der hier genutzten Methoden ergeben sich dazu keine Hinweise. Vielleicht war das auch nicht wirklich zu erwarten, da selbst in den Brutgebieten die Kormorane weniger als 10 % des Fischbestandes nutzen (Zydelis et al. 2002).

Zusammenfassung

Die Winterbestände von Kormoran, Haubentaucher und Gänsesäger haben in Bayern in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts zugenommen, dann aber eine Obergrenze erreicht. Ein möglicher Faktor für diese Grenze könnten limitierte Nahrungsressourcen im Überwinterungsgebiet und zunehmende Konkurrenz zwischen den drei Arten sein. Die Auswertungen von nahezu tägli-

chen Zählungen am Seehamer See, Oberbayern, zwischen 2001 und 2016 ergaben jedoch keine Hinweise auf interspezifische Konkurrenz zwischen den drei fischfressenden Arten. Die Bestände am Seehamer See sind nicht durch die örtlichen Ressourcen limitiert.

Dank. Dr. Norbert Schäffer danken wir für die Vermittlung der Zusammenarbeit, Dr. Sascha Rösner für die Bereitstellung der Fotos. Bedanken möchten wir uns vor allem bei Dr. Verena Keller, Vogelwarte Sempach, für wertvolle Hinweise zur Überarbeitung unseres Manuskriptes.

Literatur

- Bauer HG, Fiedler W, Bezzel E (2005) Das Kompendium der Vögel Mitteleuropas. Aula, Wiesbaden
- Bayerisches Landesamt für Umwelt (2015) Der Winterbestand des Kormorans in Bayern: Ergebnisse der Schlafplatzzählungen 2014/2015. <https://www.lfu.bayern.de/natur/vogelmonitoring/kormoran/index.htm> (aufgerufen am 25. 11. 2017)
- Bezzel E (1986) Struktur und Dynamik binnenländischer Rastbestände von Schwimmvögeln in Mitteleuropa. Verhandlungen der Ornithologischen Gesellschaft in Bayern 24: 155–207
- Bezzel E (1992) Rastende Kormorane (*Phalacrocorax carbo*) in Südbayern: Entwicklung der Bestände im Winterhalbjahr bis 1991/1992. Garmischer Vogelkundliche Berichte 21: 46–55
- Bezzel E (1995) Neue Ergebnisse über die Dynamik der Rastbestände des Kormorans (*Phalacrocorax carbo*) in Südbayern. Garmischer Vogelkundliche Berichte 24: 16–23
- Brown WL, Wilson EO (1956) Character displacement. Systematic Zoology 5: 49–64
- Connell JH (1980) Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. Oikos 35: 131–138
- Connell JH (1983) On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. American Naturalist 122: 6610–696
- Crawley MJ (2007) The R Book. John Wiley & Sons, Ltd, Chichester
- Crowell KL, Pimm SL (1976) Competition and niche shifts of mice introduced onto small islands. Oikos 27: 251–258
- Diamond JM (1975) Assembly of species communities. In Cody ML, Diamond JM: Ecology and evolution of communities. Harvard University Press, Cambridge, 342–444
- Fjedså J (1982) The adaptive significance of local variations in the bill and jaw anatomy of North European Red-necked Grebes *Podiceps grise-gena*. Ornis fennica 59: 84–98
- Fjedså J (1983) Ecological character displacement and character release in grebes Podicipedidae. Ibis 125: 463–481
- Frederiksen M, Bregnballe T (2000) Evidence for density-dependent survival in adult cormorants from combined analysis of recoveries and resightings. Journal of Applied Ecology 69: 737–752
- Gorke M, Brandl R (1986) How to live in colonies: spatial foraging strategies of the black-headed gull. Oecologia 70: 288–290
- Hallett JC, Pimm SL (1979) Direct estimation of competition. The American Naturalist 113: 593–600
- Grant BR, Grant PR (1982) Niche shifts and competition in Darwin's finches: *Geospiza conirostris* and congeners. Evolution 36: 637–657
- Herzig F, Böhnke A (2007) Fachtagung Kormoran 2006. BfN-Skripten 204
- Hutchinson GE (1959) Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? American Naturalist 93: 145–159
- Kajtoch L, Lešo P, Matysek M, Kata M, Gacek S, Zontek C, Bisztyga A, Gwiazda R (2017) Do flocks of great cormorants and goosanders avoid spatial overlap in foraging habitat during the non-breeding season? Aquatic Ecology 51: 473–483
- Keller T (1995) Food of cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis* wintering in Bavaria, southern Germany. Ardea 83: 185–192
- Keller T (1998) Die Nahrung von Kormoranen (*Phalacrocorax carbo sinensis*) in Bayern. Journal für Ornithologie 139: 389–400
- Lohmann M, Rudolph BU (2016) Die Vögel des Chiemseegebietes. Ornithologische Gesellschaft in Bayern, München
- Lotka AH (1932) The growth of mixed populations: two species competing for a common food supply. Journal of the Washington Academy of Sciences 22: 461–469
- MacArthur RH, Diamond JM, Karr JR (1972) Density compensation in island faunas. Ecology 53: 330–342
- Newton I (2013) Bird Populations. HarperCollins Publishers, London
- Pimm SL (1985) Estimating competition coefficients from census data. Oecologia 67: 588–590

- Prum RO, Berv JS, Dornburg A, Field DJ, Townsend JP, Lemmon EM, Lemmon AR (2015) A comprehensive phylogeny of birds (Aves) using targeted next-generation DNA sequencing. *Nature* 526: 569–573
- R Core Team (2017) R: A language and environment for statistical computing. <https://www.R-project.org>
- Ritchie EG, Martin JK, Johnson ChN, Fox BJ (2009) Separating the influence of environment and species interactions on patterns of distribution and abundance: competition between large herbivores. *Journal of Animal Ecology* 78: 724–731
- Rödl T, Rudolph BU, Geiersberger I, Weixler K, Görden A (2012) Atlas der Brutvögel in Bayern. Verbreitung 2005 bis 2009. Ulmer, Stuttgart
- Rosenzweig ML, Abramsky Z, Kotler B, Mitchell W (1985) Can interaction coefficients be determined from census data. *Oecologia* 66: 194–198
- Schifferli L, Burkhardt M, Kestenholz M (2005) *Bestandsentwicklung des Kormorans Phalacrocorax carbo* in der Schweiz 1967–2003. *Der Ornithologische Beobachter* 102: 81–96
- Schoener T (1983) Field experiments on interspecific competition. *American Naturalist* 122: 240–285
- Schoener T (1985) Some comments on Connell's and my reviews of field experiments on interspecific competition. *American Naturalist* 125: 730–740
- Strehlow J (1998) Ammersee-Gebiet 1966–1996. Teil II: Trends ausgewählter Gastvögel. *Ornithologischer Anzeiger* 37: 19–45
- Suter W (1995) Are Cormorants *Phalacrocorax carbo* wintering in Switzerland approaching carrying capacity? An analysis of increase patterns and habitat choice. *Ardea* 83: 255–266
- Suter W (1997) Roach rules: shoaling fish are a constant factor in the diet of cormorants *Phalacrocorax carbo* in Switzerland. *Ardea* 85: 9–27
- Trauttmansdorf J, Rudolph B.-U. (2013) Nahrungswahl des Gänsesägers *Merus merganser* in südbayerischen Flüssen im Winter. *Ornithologischer Anzeiger* 52: 19–27
- Utschick H (1980) Wasservögel als Indikatoren für die ökologische Stabilität südbayerischer Stauseen. *Verhandlungen der Ornithologischen Gesellschaft in Bayern* 23: 273–345
- Valeix M, Chamaillé-Jammes S, Fritz H (2007) Interference competition and temporal niche shifts: elephants and herbivore communities at waterholes. *Oecologia* 153: 739–748
- Volterra V (1926) Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi. *Memoria della Reale Accademia Nazionale dei Lincei* 2: 31–113
- Wahl J, Dröschmeister R, König C, Langgemach T, Sudfeld C (2017) Vögel in Deutschland – Erfassung rastender Wasservögel. DDA, BfN; LAG, VSW Münster
- Wood SN (2017) *Generalized Additive Models: an introduction with R* (2nd edition), CRC
- Žydelis R, Gražulevič G, Zarankaitė J, Mečionis R, Mačiulis M (2002) Expansion of the Cormorant (*Phalacrocorax carbo sinensis*) population in western Lithuania. *Acta Zoologica Lituonica* 12: 283–287

Eingegangen am 20. April 2018

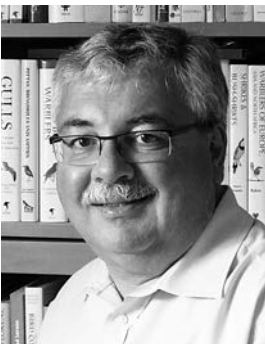
Angenommen nach Revision am 18. Mai 2018



Gerhard Kinshofer, Jg. 1944, Rentner, engagiert sich für die Schaffung neuer und die Betreuung bestehender Schutzgebiete, um den Artenverlust durch Erhaltung und Verbesserung der Biodiversität zu stoppen.



Prof. Dr. Roland Brandl, Jg. 1956, Diplom-Biologe, Professor für Tierökologie an der Philipps-Universität Marburg, Interessenschwerpunkte: Biogeografie und Ökologie biologischer Vielfalt.



Robert Pfeifer, Jg. 1963, Dipl.-Ing. (FH), Studium der Landespflege an der Fachhochschule Weihenstephan, Generalsekretär der OG Bayern, ornithologische Schwerpunkte: Ökologie und Biogeografie paläarktischer Vögel, Vogel-Umwelt-Beziehungen, Avifaunistik Bayerns und angrenzender Gebiete.