

Fortpflanzungsstrategie, Bruterfolg und Familiengröße des Rothalstauchers (*Podiceps grisegena*), insbesondere in Schleswig-Holstein und Hamburg 1969-2002 – im Vergleich zu Hauben- (*Podiceps cristatus*) und anderen Lappentauchern (Podicipedidae)

J.J. Vlug

VLUG, J.J. (2005): Fortpflanzungsstrategie, Bruterfolg und Familiengröße des Rothalstauchers (*Podiceps grisegena*), insbesondere in Schleswig-Holstein und Hamburg 1969-2002 – im Vergleich zu Hauben- (*Podiceps cristatus*) und anderen Lappentauchern (Podicipedidae). Corax 20: 19-64.

Die Reproduktion des Rothalstauchers (*Podiceps grisegena*) in Schleswig-Holstein wurde 1969-2002 untersucht. In fast allen Jahren dieser Periode wurde ein großer Teil der Brutpaar- und Jungenzahl kontrolliert. Da Rothalstaucherküken längere Zeit von dem Wärmeschutz und der Nahrungsversorgung der Eltern abhängig sind, ist die Familiengröße der Taucher im Vergleich zu typischen Nestflüchtern gering. Die mittlere Familiengröße lag bei 1,62 Jungen im Alter von ≥ 14 Tagen (meistens 3-6 Wochen) ($n = 4.016$ Familien) (Tab. 1). Obwohl 3-4 Eier die häufigste Gelegegröße bei Rothalstauchern ist, bestanden 52 % der Familien nur aus einem, 37 % aus zwei, 9 % aus drei und 2 % aus vier Jungen ($n = 3.261$ Familien). Viele Paare bringen in mancher Brutzeit gar keine Jungen hoch. Der Bruterfolg der schleswig-holsteinischen Paare lag bei 39 %.

Die jährlichen Schwankungen der Familiengröße (1,33-2,18) und des Bruterfolgs (14-68 %) (Tab. 1, Abb. 1) werden vermutlich vor allem durch die Wetterverhältnisse in der Brutzeit verursacht. Trockenheit kann Nestbau verhindern oder Nester unerreichbar machen, und als Folge von Schlechtwetterperioden können viele Gelege verloren gehen und Küken getötet werden.

Das Klima in Schleswig-Holstein ist seit 1970 deutlich „atlantischer“ geworden (Zunahme der Sommerniederschläge und der Windaktivität). Diese Klimaänderung verursachte wahrscheinlich eine Abnahme des Bruterfolgs: Im Zeitraum 1969-1980 waren 46 % der 1.403 Paare erfolgreich, 1981-1991 war der Bruterfolg 40 % ($n = 4.281$ Paare) und 1992-2002 35 % ($n = 4.666$ Paare). In kontinentaler geprägten Gebieten sind sowohl der Bruterfolg als auch die Familiengröße des Rothalstauchers höher als in Schleswig-Holstein.

An den verschiedenen Gewässern gab es Unterschiede in Bruterfolg und Familiengröße des Rothalstauchers, die von vielen Faktoren abhängig zu sein scheinen, insbesondere von:

1. Gewässertyp und Nahrung. Die geringe Reproduktion an Strandseen (Abb. 2) und anderen Gewässern Fehmarns wird vermutlich verursacht durch ein geringes Nahrungsangebot und die damit zusammenhängenden Nahrungsflüge. Der Bruterfolg auf Fehmarn war 32 %, und die mittlere Familiengröße 1,31 Junge ($n = 2.707$ Paare), und am Festland von Schleswig-Holstein waren die Zahlen 41 % bzw. 1,69 Junge ($n = 6.932$ Paare).

An Fischteichen waren Bruterfolg und Familiengröße ebenfalls ziemlich gering (38 % bzw. 1,63) (Abb. 2), wahrscheinlich verursacht durch große Karpfen (*Cyprinus carpio*), die auf vielerlei Weise die Anzahl der Beutetiere des Rothalstauchers verringern können. Wenn in Teichen keine Karpfen mehr eingesetzt werden, nehmen in der Regel Bruterfolg und Familiengröße zu. An Weihern brachten schleswig-holsteinische Rothalstaucher die meisten Jungen hoch (Bruterfolg 53 % und mittlere Familiengröße 1,78) (Abb. 2). Vor allem an neu entstandenen Weihern war die Reproduktion überdurchschnittlich, da es hier eine individuenreiche Limnofauna (Makroinvertebraten und kleine Wirbeltiere) und eine reiche submerse Vegetation gibt, die nicht durch die Anwesenheit von großen Cypriniden reduziert wird.

2. Gewässergröße. Bruterfolg und durchschnittliche Familiengröße an Fischteichen und Weihern sinken tendenziell mit zunehmender Gewässergröße (Tab. 2), auch bei gleichbleibender absoluter Brutpaarzahl (Tab. 3). Dies kann vermutlich teilweise durch das Fehlen größerer Cypriniden an kleineren Fischteichen erklärt werden. Wellenschlag allerdings spielt sicherlich auch eine Rolle, weil dieser an größeren Gewässern viele Gelege vernichten und Küken töten kann.

3. Anwesenheit des Haubentauchers. Haubentaucher (*Podiceps cristatus*) können zumindest die Fortpflanzung des Rothalstauchers erschweren, aber es ist unbekannt, wie groß der Einfluß des Haubentauchers ist.

4. Absolute Brutpaarzahl. Bei gleichbleibender Gewässergröße der Fischteiche zeigt vielleicht ein größerer Bestand tendenziell weniger Bruterfolg als ein kleiner (Tab. 3), was möglicherweise durch intraspezifische Konkurrenz zu erklären ist.

5. Siedlungsdichte. Bruterfolg und Familiengröße scheinen bei zunehmender Siedlungsdichte (= Brutpaarzahl pro ha) immer höher zu werden, jedenfalls bei Beständen an Fischteichen und Weihern (Tab. 5). Aber die höchsten Siedlungsdichten werden fast nur an kleineren Gewässern erreicht. Daher ist es wahrscheinlich, dass die gute Reproduktion bei hohen Siedlungsdichten hauptsächlich mit den guten Voraussetzungen an kleineren Gewässern zusammenhängt.

Aus der Untersuchungsperiode sind 36 Zweitbruten aus Schleswig-Holstein bekannt, von denen 27 erfolgreich waren. In der Erstbrut wurden 57 und in der Zweitbrut 51 Junge großgezogen, d.h. insgesamt 108 Junge, also 4,00 Junge pro erfolgreiches Paar. Zweitbruten erfolgen nur bei Paaren, die bereits früh in der Saison mit dem Brutgeschäft beginnen und an Gewässern mit einem vermuteten Reichtum an Beutetieren brüten.

Rothals- und Haubentaucher nisten häufig unter unvorhersagbaren Nahrungs- und Habitatbedingungen. Sie haben Anpassungen entwickelt, die es ihnen möglich machen, die Zahl der Jungen in verschiedenen Stadien des Brutzyklus zu kontrollieren, so dass mindestens ein oder zwei Küken überleben können. Diese Anpassungen sind: variable Vollegelegegrößen, asynchrones Schlüpfen und seine Folgen (Möglichkeit, das Restgelege zu verlassen, und Konkurrenz zwischen den Geschwistern). Auch können Rothals- und Haubentaucher schnell neue Gewässer besiedeln.

Rothals- und Haubentauchern stehen große stabile Überlebensgebiete (Mauser- und Überwinterungsgebiete), aber relativ wenig Brutgewässer zur Verfügung. Obendrein sind die Bedingungen in den Brutgebieten häufig unvorhersagbar. Dadurch sind vermutlich die Aussichten der Rothals- und Haubentaucher aufs Überleben hoch und größer als ihre Aussichten auf ein (erfolgreiches) Brüten. Die natürliche Auslese optimiert in solchen Situationen eine Fortpflanzungsstrategie, die darauf gerichtet ist, viel Energie auf das eigene Überleben zu verwenden (K-Strategie/Kapazitätsstrategie). Rothals- und Haubentaucher zeigen tatsächlich ein ziemlich geringes Fortpflanzungspotenzial und eine lange Bebrütungsdauer. Die Jungen sind lange Zeit von den Eltern abhängig und brüten meist erst, wenn sie zwei Jahre alt sind. Die beträchtliche Lebenserwartung der Altvögel kann durch eine hohe Investition in Nachkommenschaft leicht abnehmen. Dadurch haben die Altvögel Verhaltensweisen entwickelt, um im Brutgebiet ihre eigenen Aussichten auf ein langes Leben nicht zu verringern (nächtliches Nestverlassen, Verteidigung großer Territorien und ein rapides Verlassen der Brutplätze).

Hauben- und Rothalstaucher, die Nahrungsflüge unternehmen oder an großen Seen in Kolonien brüten, zeigen häufig einen geringen Bruterfolg. Die Altvögel allerdings verfügen über große Flächen (Meer oder See), an denen sie Nahrung suchen können. Die großen Gewässer bieten ihnen auch relativ gut vorhersagbare Bedingungen. Dadurch sind hier die Aussichten auf ein langes Leben groß. Vermutlich setzen Hauben- und Rothalstaucher, die an großen Gewässern brüten (oder in der Nähe dieser Gewässer) auf ein langes Leben und eine gute „lifetime“ Reproduktion, noch mehr als ihre Artgenossen an Kleingewässern.

Vergleich mit anderen Lappentaucherarten:

Wenn auch sowohl Rothals- als auch Haubentaucher zu den K-Strategen gerechnet werden können, gibt es doch Unterschiede in ihrer Reproduktion, die hauptsächlich mit unterschiedlicher Nahrungs- und Habitatwahl zusammenhängen. Rothalstaucher halten sich eine kürzere Zeit im Brutgebiet auf und zeitigen seltener Zweitbruten als Haubentaucher. Auch scheint ein Meeresklima stärker die Reproduktion des Rothalstauchers als die des Haubentauchers zu beeinträchtigen.

Zwergtaucher-Arten (*Tachybaptus* spec.) sind ausgeprägte Opportunisten und unter den Lappentauchern gehören sie zu den r-Strategen (Wachstums-Strategen), was in der Regel bei Opportunisten der Fall ist. Sie haben ein hohes Fortpflanzungspotenzial (große Vollegelegegröße, Mehrfachbruten, kurzer Reproduktionszyklus) und zeigen große Populationschwankungen. Die Verhältnisse in ihren Brutgebieten sind oft instabiler, als es bei Hauben- und Rothalstauchern der Fall ist, so dass sie eine noch größere Bereitschaft als diese zeigen, von einem Gewässer zu einem anderen umzusiedeln und Neugewässer zu suchen und zu okkupieren. Die Situation im Brutgebiet alleine führt allerdings nicht zwangsläufig zu einer r-Strategie. Hier scheint sich das geringe Angebot an geeigneten Überwinterungsgebieten (flache, ruhige Gewässer) auszuwirken.

Schwarzhalstaucher (*Podiceps nigricollis*) sind einerseits Opportunisten und r-Strategen wie die Zwergtaucher (schnelle Besiedlung von Neugewässern, sehr kurze Führungszeit), zeigen andererseits auch Züge einer K-Strategie wie Rothals- und Haubentaucher (erstmaliges Brüten im zweiten Lebensjahr, gute Aussichten der Altvögel auf ein hohes Alter). Diese Verhältnisse sind vermutlich zu erklären durch die hohe Instabilität ihrer Brutgewässer (wie bei Zwergtauchern) und die Be-

ständigkeit der Gebiete, die sie außerhalb der Brutzeit bewohnen (wie bei Hauben- und Rothalstauchern).

Ohrentaucher (*Podiceps auritus*) in Nordamerika neigen vermutlich eher zu einer r-, und die nordatlantischen Vögel zu einer K-Strategie. Diese Differenz ist wahrscheinlich entstanden durch unterschiedliche Bedingungen im Bruthabitat und ungleiche Abstände zwischen Brut- und Wintergebiet.

Jan J. Vlug, Bergerweg 171, NL-1817 ML Alkmaar, Niederlande

1. Einleitung

In seiner Monographie aus dem Jahre 1964 konnte WOBUS nur sehr wenige exakte Daten über die Brutergebnisse des Rothalstauchers vorlegen. Noch dreizehn Jahre später stellten CRAMP et al. (1977) fest, dass es keine Daten über den Bruterfolg gäbe. Seitdem wurde in Brutvogelatlantien, Avifaunen und Aufsätzen über die Art (z.B. AXELSSON 1997, CAMPBELL et al. 1990, KÖCHER & KOPSCHE 1979, SCHONERT 2001) und in allgemeinen Übersichten (STOUT & NÜECHTERLEIN 1999, VLUG 2002) viel über die Brutergebnisse veröffentlicht. Bis jetzt sind jedoch keine Langzeitstudien größerer Bestände publiziert. Zwar untersuchten FOURNIER & HINES (1998) elf Jahre lang Rothalstaucher bei Yellowknife in Kanada, aber die Population war ziemlich klein (50-72 Paare). H. & W. DITTBERNER erforschten ungefähr 30 Jahre lang Rothalstaucher und andere Lappentaucher an den Brutgewässern in der Uckermark, haben ihre Ergebnisse aber nur in einer kurzen Übersicht veröffentlicht (DITTBERNER 1996).

In Schleswig-Holstein ist der Rothalstaucher nicht selten (die Bestandsgröße schwankte in der Periode 1969-2002 zwischen 272 und 726 Brutpaaren, Tab. 1, Abb. 1), und einige Ornithologen verfolgten die Brutergebnisse mehr als 30 Jahre lang. In der vorliegenden Übersicht werden die wichtigsten Resultate dargestellt und mit Ergebnissen aus anderen Gebieten verglichen.

Es wird versucht, die These von ALERSTAM & HÖGSTEDT (1982) über Fortpflanzungs- und Zugstrategien speziell auf Rothalstaucher und Haubentaucher anzuwenden. Diese Strategien werden denen anderer Lappentaucher gegenübergestellt. Der Vergleich wird durch die Forschungen von FJELDSÅ (u.a. 1973, 1977, 1981, 1982, 1983, 1986, 1988) möglich, der Ethologie, Ökologie und Verbreitung vieler Lappentaucher untersuchte, insbesondere der südamerikanischen Arten.

2. Methode und Material

In der Periode 1969-1973 wurden Ökologie, Bestandsentwicklung und Brutergebnisse des Rothalstauchers in Schleswig-Holstein von BERNDT, DRENCKHAHN, SCHOLL, SPLETZER und anderen untersucht (SCHOLL 1974, SPLETZER 1974). Auch danach (1974-2002) wurde der Rothalstaucher an vielen Brutgewässern intensiv beobachtet (u.a. BANSEMER, BEBENSEE, BERG, BERNDT, BOHNSACK, BRUNS, BUSCHE, BÜTJE, FLEISCHER, GARTHE, GEISSLER, GRIMM, GÜNTHER, GUTA, M. & H. HEINZ, KIECKBUSCH, KLOSE, KOOP, KREUTZKAMP, LUNK, MÖLLER, MOTHS, NABU Fehmarn, PFEIFER, RIESCH, RÜGER, SCHINDLER, SCHULZ, SCHÜTT, SCHWARZE, STRUWE-JUHL, THIEME, THIES, VLUG, ZIESEMER), so dass eine gute Übersicht über Brutpaarzahl und Reproduktion erzielt werden konnte.

In fast jeder Brutsaison haben wir das Gros des Brutbestandes mindestens zweimal erfasst und Siedlungsdichte, Brutpaar- und Jungenzahl festgestellt. Viele Brutgewässer, vor allem die wichtigsten, wurden öfter besucht. Natürlich ist nicht auszuschließen, dass an einigen Stellen Spätbruten übersehen wurden, aber Nachkontrollen an vielen Gewässern zeigten, dass es sich hier nur um einen Bruchteil der Bruten handeln kann.

Nicht selten wurden erwachsene Einzeltiere oder Teilfamilien beobachtet, deren Zugehörigkeit nicht klar war. Bei der Verwertung der Daten entstanden so Minimal- und Maximalzahlen. Wenn z.B. an einem Teich zwei nicht beisammen liegende Altvögel oder zwei Teilfamilien gesichtet wurden, könnte es sein, dass entweder die beiden zusammen gehörten (= 1 Paar bzw. 1 Familie) oder dass sich im Schilf versteckt die Partner bzw. die anderen Teilfamilien befanden (= 2 Paare bzw. 2 Familien). Wenn es keine Nachkontrollen gab, sind Mittelwerte eingesetzt (hier 1,5 Paare bzw. 1,5 Familien). Daher sind in den Tabellen regelmäßig „halbe“ Paare und Familien genannt.

Tab. 1: Jährliche Brutergebnisse der Rothalstaucherpaare in Schleswig-Holstein und Hamburg 1969-2002

Table 1: Annual breeding results of the Red-necked Grebe in Schleswig-Holstein (SH) and Hamburg (HH) 1969-2002

| Jahr | Gesamtbrutbestand in SH und HH (Brutpaare) | Brutpaare mit bekanntem Brutergebnis | davon mit großen Jungen (= Familienzahl) | Bruterfolg (= % der Paare mit großen Jungen) | Gesamtzahl der großen Jungen | Junge pro Familie |
|-------------|---|--------------------------------------|---|---|------------------------------|---------------------------------|
| Year | Total number of breeding pairs in SH and HH | Pairs with known breeding result | Pairs with one or more older young (= number of families) | Brood success (= % of pairs raising at least one young) | Total number of older young | Young per family (= brood size) |
| 1969 | 339,5 | 124,5 | 49,5 | 39,76 | 77 | 1,56 |
| 1970 | 364,5 | 179,0 | 90,0 | 50,28 | 164 | 1,82 |
| 1971 | 362,5 | 139,0 | 46,0 | 33,09 | 79 | 1,72 |
| 1972 | 347,0 | 185,5 | 54,5 | 29,38 | 113 | 2,07 |
| 1973 | 347,5 | 196,5 | 104,0 | 52,93 | 168 | 1,62 |
| 1974 | 339,0 | 47,5 | 31,5 | 66,32 | 58 | 1,84 |
| 1975 | 347,5 | 106,0 | 59,0 | 55,66 | 96 | 1,63 |
| 1976 | 346,0 | 43,5 | 12,0 | 27,59 | 16 | 1,33 |
| 1977 | 330,5 | 95,0 | 34,0 | 35,79 | 57 | 1,68 |
| 1978 | 342,5 | 118,0 | 59,5 | 50,42 | 90 | 1,51 |
| 1979 | 272,0 | 76,5 | 50,0 | 65,36 | 109 | 2,18 |
| 1980 | 300,5 | 91,5 | 48,5 | 53,01 | 86 | 1,77 |
| 1981 | 329,0 | 163,5 | 111,0 | 67,89 | 200 | 1,80 |
| 1982 | 422,0 | 253,5 | 118,0 | 46,55 | 212 | 1,80 |
| 1983 | 485,5 | 365,5 | 207,5 | 56,77 | 344 | 1,66 |
| 1984 | 465,5 | 311,5 | 60,0 | 19,26 | 87 | 1,45 |
| 1985 | 511,5 | 325,5 | 126,5 | 38,86 | 178 | 1,41 |
| 1986 | 543,5 | 396,5 | 215,5 | 54,35 | 371 | 1,72 |
| 1987 | 590,5 | 479,5 | 232,0 | 48,38 | 355 | 1,53 |
| 1988 | 605,5 | 458,5 | 252,0 | 54,96 | 394 | 1,56 |
| 1989 | 680,5 | 517,0 | 152,5 | 29,50 | 232 | 1,52 |
| 1990 | 726,0 | 509,5 | 127,0 | 24,93 | 169 | 1,33 |
| 1991 | 698,5 | 500,5 | 123,5 | 24,68 | 165 | 1,34 |
| 1992 | 621,0 | 428,0 | 157,0 | 36,68 | 245 | 1,56 |
| 1993 | 567,5 | 392,0 | 63,0 | 16,07 | 88 | 1,40 |
| 1994 | 604,5 | 419,0 | 168,5 | 40,21 | 255 | 1,51 |
| 1995 | 616,0 | 464,0 | 146,5 | 31,57 | 214 | 1,46 |
| 1996 | 523,5 | 353,0 | 50,0 | 14,16 | 82 | 1,64 |
| 1997 | 584,5 | 438,0 | 183,5 | 41,89 | 314 | 1,71 |
| 1998 | 630,0 | 440,5 | 183,0 | 41,54 | 357 | 1,95 |
| 1999 | 627,5 | 430,0 | 230,5 | 53,60 | 387 | 1,68 |
| 2000 | 667,5 | 442,0 | 131,5 | 29,75 | 196 | 1,49 |
| 2001 | 693,5 | 455,5 | 185,0 | 40,61 | 304 | 1,64 |
| 2002 | 662,0 | 403,5 | 153,5 | 38,04 | 249 | 1,62 |
| insg. total | | 10349,0 | 4016,0 | 38,81 | 6511 | 1,62 |

Bei der Bestimmung der jährlichen Brutergebnisse des Rothalstauchers sind in der Regel zwei demographische Parameter benutzt worden. Erstens wurde die mittlere Familiengröße (Schofgröße) berechnet, d.h. die durchschnittliche Jungenzahl pro erfolgreiches Paar in einem Jahr. Als erfolgreiches Paar bezeichne ich ein Paar mit einem oder mehreren größeren Jungen (mindestens 14 Tage alt). Zweitens wird der jährliche Bruterfolg erwähnt, d.h. der Prozentsatz der Paare, die mindestens ein Junges im Alter von ≥ 14

Tagen führten. Die Mehrzahl der Jungen in den Berechnungen ist 3-6 Wochen alt.

Nicht immer sind die Angaben vollständig. So ist manchmal nur die Gesamtzahl der Brutpaare und Jungen eines Teichkomplexes bekannt, so dass Siedlungsdichte und Bruterfolg nicht für jeden einzelnen Teich berechnet werden können. Die Daten sind aber gut zu verwenden bei der Bestimmung der Brutpaarzahl und des Bruterfolges der Population im ganzen Berichtsgebiet.

Auch wissen wir nicht immer, ob Paare eines Gewässers Junge führten. In diesem Fall kann nur die Siedlungsdichte berechnet werden, der Bruterfolg jedoch nicht. Umgekehrt können wir von manchen Gewässern nur den Bruterfolg der Paare berechnen und nicht die Siedlungsdichte, da die Größe dieser Gewässer unbekannt ist. Dies alles führt dazu, dass Stichproben unterschiedlich groß sein können.

Einige Verwirrung könnte entstehen, wenn zwei Begriffe aus diesem Aufsatz verwechselt werden, nämlich „absolute Brutpaarzahl“ und „Siedlungsdichte“ (= „Bestandsdichte“). Die absolute Brutpaarzahl ist die gezählte Zahl der Paare an einem Gewässer, und die Siedlungsdichte ist die Zahl der Brutpaare pro ha. Wenn an zwei Gewässern unterschiedlicher Größe (z.B. 5 bzw. 10 ha) die Zahl der Brutpaare identisch ist (z.B. 10 Paare), ist also die absolute Brutpaarzahl gleich (10 Paare), aber die Siedlungsdichte unterschiedlich (2,0 bzw. 1,0 Paar/ha). Natürlich kann es auch passieren, dass an zwei Gewässern ungleicher Größe (z.B. 16 bzw. 40 ha) die Siedlungsdichte identisch ist (0,5 Paar/ha), z.B. bei einer absoluten Brutpaarzahl von 8 bzw. 20 Paaren.

Das Berichtsgebiet umfasst die Bundesländer Schleswig-Holstein und Hamburg. Da in der Hansestadt Hamburg maximal 1 % des ganzen Bestandes brütet, haben die Daten aus diesem Gebiet kaum Einfluss auf die Gesamtzahlen.

3. Konstitution von Lappentaucherküken und ihre Aufzucht

Im Zeitraum 1969-2002 führten 4.016 erfolgreiche Rothalstaucherpaare in Schleswig-Holstein insgesamt 6.511 Junge, d.h. die mittlere Familiengröße betrug 1,62 Junge (Tab. 1). Obwohl die Werte in anderen Gebieten in der Regel größer sind (VLUG 2002), sind sie immer viel kleiner als z.B. bei Enten, d.h. bei typischen Nestflüchtern. So beträgt die mittlere Jungenzahl von mindestens vierwöchigen Stockentenfamilien (*Anas platyrhynchos*) 5,8-7,0 (BUSCHE & MEYER 1991). In bis zu einwöchigen Tafelentenfamilien (*Aythya ferina*) befinden sich im Durchschnitt 4,8 Junge (BERNDT 1993). Auch die fischfressenden Gänse-säger (*Mergus merganser*) führen viel mehr Junge als Rothalstaucher. Bis einwöchige Familien umfassen durchschnittlich 7,6 Junge und mindestens vierwöchige Familien 4,8 (SCHARENBERG & BERNDT 1993) (sämtliche Daten aus Schleswig-Holstein). Andere Lappentaucher führen eben-

falls weniger Junge als Enten. Die durchschnittliche Größe von 4.262 Haubentaucherfamilien in Europa betrug 2,11 Junge (VLUG 1983).

Lappentaucher werden zu den Nestflüchtern gerechnet (FJELDSA 1977), aber anders als bei den typischen Nestflüchtern ist ihre Vollgelegegröße gering. Trotz der geringen Zahl der Eier, es sind meist nur 3-4 beim europäischen Rothalstaucher, sind sie im Vergleich zum Vogel klein. Während bei den Anseriformen das Ei etwa 14,2 % des Körpergewichts des Weibchens wiegt und bei den Charadriiformen 17,4 % (O'CONNOR 1984), wiegt es bei den größeren Lappentauchern nur etwa 4 % und bei den kleineren (Schwarzhalbs- und Zwergtaucher) etwa 7 % des Körpergewichts. Das Verhältnis des Eigewichts (25-32 g) zum Körpergewicht des Rothalstaucherweibchens (600 g) ist 1 : 24, d.h. 4,5 %, und dieser Wert ist eher charakteristisch für Nesthocker (HEINROTH 1922, O'CONNOR 1984).

Die Eier der Lappentaucher sind nicht nur klein, sondern besitzen auch relativ kleine Dotter (HEINROTH & HEINROTH 1928). Der Eidotter hat einen hohen Fettgehalt und Proteine und dient insbesondere als Energiespender für den sich entwickelnden Keimling. Bei Nesthockern liegt der Anteil des Dotters am Gesamtgewicht des Eies etwa bei 15-25 %, während dieser Anteil bei Nestflüchtern bei 40 % liegt (TERRES 1980, WASSMANN 1999). Laut FJELDSA (1977) beträgt das Dottervolumen bei Nestflüchtern im Durchschnitt sogar 60 %. Dies bedeutet, dass Nestflüchter im Ei viel mehr Nahrung bekommen und sich beim Schlüpfen in einem Stadium relativ großer physischer Selbständigkeit befinden und weniger von den Eltern abhängig sind.

Bei Rothals- und Haubentaucher allerdings bildet das Dotter nur etwa 22 % des Eivolumens, und beim Zwergtaucher (*Tachybaptus ruficollis*) 29-31 % (FJELDSA 1977). Die Werte des Dottergewichtes bei Rothalstaucher- und Haubentaucher liegen also weitaus unter denen der echten Nestflüchter und innerhalb der Spanne der Nesthocker.

Frisch geschlüpfte Lappentaucher sind daher ziemlich hilflose, unentwickelte Tiere. Obwohl sie ein wenig schwimmen können und im Notfall auch klägliche Tauchversuche zeigen, bleiben sie freiwillig nie lange im Wasser. Ihr Daunenkleid ist für Wasservögel auffallend kurz, nicht wasserdicht und gewährt keinen ordentlichen Kälteschutz. Dieses Kleid ist mit dem junger Enten gar

nicht zu vergleichen. Hinzu kommt, dass in den ersten Lebenstagen die Thermoregulation der Küken schlecht entwickelt ist. Sie werden deshalb längere Zeit unter den Mantelfedern und Flügeln der Eltern geschützt getragen, was den Vorteil hat, dass sie Nachstellungen und Witterungseinflüssen weniger ausgesetzt sind (FJELDSÅ 1977, HEINROTH 1922, VLUG 2002, WOBUS 1964).

Auch in der Ernährung sind junge Lappentaucher völlig von den Eltern abhängig. Sie werden mit schnell schwimmenden aquatischen Wirbellosen und kleineren Fischen gefüttert. Die Küken sind zu schwach und unentwickelt, um selber diese Nahrung zu erbeuten. So sind Rothalstaucherküken in der Regel ungefähr 45-55 Tage von der Nahrungsversorgung durch die Eltern abhängig, und gelegentlich bringen die Eltern den Jungen Nahrung, bis sie zehn Wochen alt sind (KŁOSKOWSKI brfl.).

Man könnte folglich Lappentaucher als Seminestflüchter (semiprecocials) einstufen (vgl. STOUT & NUECHTERLEIN 1999). Wie die typischen Nestflüchter haben die Küken der Seminestflüchter beim Schlüpfen ein Daunenkleid, geöffnete Augen und können außerhalb des Nestes laufen oder schwimmen. Anders als die echten Nestflüchter jedoch bleiben Seminestflüchter wie junge Möwen und Seeschwalben lange Zeit im oder beim Nest, während die Nahrung von den Eltern herbeigeschafft wird. Rothals- und Haubentaucherküken bleiben zwar nicht lange im Nest, leben dafür aber längere Zeit auf dem Rücken der Eltern, und ihre Nahrung wird vom nicht-führenden Elternteil gebracht. Sie zeigen damit ein vergleichbares Verhalten wie Seminestflüchter.

Die Empfindlichkeit der Lappentaucherküken erklärt ihre aufwendige Aufzucht sowie die relativ geringe Familiengröße der Taucher im Vergleich zu den Enten. Nicht nur die Tragfähigkeit der Eltern beschränkt die Jungenzahl, sondern auch die Nahrungsversorgung. Die Altvögel können den Küken jedesmal nur ein einzelnes Beutetier anbieten und brauchen viel Zeit und Energie, um genug Wirbellose und Kleinstfische zu erbeuten.

4. Gelegegröße

Obwohl oft behauptet wird, dass die Nominat-Subspezies des Rothalstauchers (*P. g. grisegena*) aus der westlichen Paläarktis normalerweise 4-5 Eier pro Gelege zeitigt (z.B. HARRISON & CASTELL

2002, MAKATSCH 1974), ist die Gelegegröße in Wirklichkeit meistens geringer, sie kann aber sehr fluktuieren (1 bis 7 Eier). So enthielten 80-90 % von 237 Gelegen aus der Uckermark und Estland 3-4 Eier. Die mittlere (Voll)gelegegröße in der westlichen Paläarktis schwankt gebietsweise zwischen 3,2 und 4,09 (VLUG 2002).

Auch die Gelegegröße der in Nordamerika brütenden Subspezies des Rothalstauchers (*P. g. holboellii*) kann pro Gelege (1-9 Eier) und gebietsweise schwanken (z.B. KEVAN 1970, RISKE 1976, STOUT & NUECHTERLEIN 1999). Sehr gering ist die durchschnittliche Gelegegröße in einem Sumpfbereich bei Creston, British Columbia, nämlich 3,3 ($n = 57$). Dies wird vermutlich durch die hohen Energiekosten der Nahrungsflüge verursacht, die diese Vögel vom Brutgebiet zum benachbarten Duck Lake unternehmen. Die Rothalstaucher vom Duck Lake, die ihre Nahrungsgebiete schwimmend erreichen, hatten in derselben Periode mit 4,1 ($n = 55$) eine höhere mittlere Gelegegröße (s. 9.1.1) (OHANJANIAN laut STOUT & NUECHTERLEIN 1999).

5. Familiengröße

Nur selten passiert es, dass Gelege- und Familiengröße übereinstimmen, weil gewöhnlich Eier oder Junge verloren gehen. Da sowohl das Wetter als auch das Nahrungsangebot sehr fluktuieren können und nicht vorhersagbar sind, sind die Vollgelegegrößen sehr variabel und in der Regel größer als die Jungenzahl, die die Altvögel hochbringen können (s. 11.2.1).

Wie schon erwähnt war in Schleswig-Holstein die mittlere Familiengröße des Rothalstauchers im Zeitraum 1969-2002 1,62 ($n = 4.016$ Familien) (Tab. 1). Die Familiengrößen in anderen Gebieten sind in der Regel höher: Mecklenburg-Vorpommern (1980er Jahre) 1,80 ($n = 267$ Familien), Brandenburg (1960-1993) 2,07 ($n = 610$) und Sachsen (1948-1989) 1,74 ($n = 481$). In Skåne, Süd-Schweden (1967-1996) war die durchschnittliche Schofgröße 1,83 ($n = 263$ Familien), in der Provinz Lublin, Südost-Polen (1993-1999) 1,94 ($n = 108$) und im Wolgadelta (1961-1962) 2,81 ($n = 288$). Nur an den Naursum Seen, Nord-Kasachstan, war der Wert geringer, nämlich 1,5 (errechnet nach Angaben von AHLÉN 1970, AXELSSON 1997, DITTBERNER 1996, EICHSTÄDT et al. 1987, FIEDLER & FREITAG 1989, GORDIENKO 1980, 1981, HÖSER 1993, HUMMITZSCH 1975, 1977, KŁOSKOWSKI 2000, KÖCHER & KOPSCH 1979, MARKUZE 1965, MELDE

1978, 1986, MÜLLER 1991, SCHMIDT 1983, SCHULZE & THINIUS 1982, TALLROTH & AXELSSON 1991, TUCHSCHERER 1981, WOBUS 1964, ZIMMERMANN 1987, ZIMMERMANN & SCHIEWECK 1988; AXELSSON brfl., HUMMITZSCH brfl.).

In Nordamerika war die mittlere Familiengröße von *P. g. holboellii* in der Periode 1969-1996 1,96 und variierte zwischen den Gebieten von 1,49 bis 2,05 (n = 1.249 Familien) (errechnet nach Angaben amerikanischer Autoren, s. VLOG 2002).

Obwohl 3-4 Eier die häufigste Vollgelegegröße ist, besteht die Mehrzahl der Familien in allen Gebieten aus 1 oder 2 Jungen. Bei 3.261 Familien wurden in Schleswig-Holstein (1969-2002) beide Eltern zusammen mit ihren großen Jungen beobachtet. Von diesen Tieren war ein Junges die am häufigsten anzutreffende Familienstärke, ermittelt bei 1.688 Familien (= 52 % der Familien). 1.197 der erfolgreich brütenden Paare führten zwei Jungvögel (37 %), 308 Paare drei (9 %) und 61 vier Junge (2 %). Nur 6 Familien hatten fünf Junge. Außergewöhnlich war die Beobachtung eines Paares, das im Jahre 2002 sechs Junge am Rastorfer Gutsteich/PLÖ hochbrachte (BERNDT, VLOG).

Die entsprechenden Werte in Sachsen weichen nur wenig von denen aus Schleswig-Holstein ab. Hier betreuten 47 % der Rothalstaucherpaare ein Junges, 36 % zwei, 13 % drei und 4 % vier Junge (n = 385 Familien, errechnet nach Angaben von HÖSER et al. 1998, KÖCHER & KOPSCH 1979, MELDE 1978, 1986, MÜLLER 1991, TUCHSCHERER 1981). Aber in der Uckermark, Brandenburg, stellte DITTBERNER (1996) fest, dass von den 545 Familien nur 25 % ein Junges hatten. Die am häufigsten anzutreffende Familiengröße hier war zwei Junge (48 %), drei Junge wurden in 22 % und vier in fast 5 % der Fälle festgestellt. Zweimal wurden Paare mit fünf Jungen beobachtet.

In einem Fischteichgebiet in Südost-Polen bestanden 20,1 % von 129 Gelegen aus 5 oder mehr Eiern, aber nie wurden Familien mit 5 Jungen beobachtet (KLOSKOWSKI brfl.).

CAMPBELL et al. (1990) geben Daten von 577 Rothalstaucherfamilien an mit insgesamt 1.180 Jungen aus British Columbia: 181 x 1 Junges (= 31 % der Familien), 262 x 2 (= 45 %), 90 x 3 (= 16 %), 25 x 4 (= 4 %) und 13 x 5 Junge (= 2 %). Außerdem wurden noch 4 Familien mit sechs und 2 sogar mit acht Jungen verzeichnet!

6. Bruterfolg

Oft bringen Rothalstaucherpaare in einer Brut-saison gar keine Jungen hoch. In der Untersuchungsperiode (1969-2002) blieben 61 % der Paare in Schleswig-Holstein erfolglos, d.h. der Bruterfolg lag bei 39 % (n = 10.349 Paare) (Tab. 1). In anderen Gebieten ist der Bruterfolg in der Regel höher: in Sachsen (1955-1982) 54 % von 457 Paaren (s. VLOG 2002), in der Uckermark (1965-1995) 73 % von 776 Paaren (errechnet nach Angaben von H. & W. DITTBERNER brfl.), in Skåne, Süd-Schweden (1970-1996) 60 % von 351 Paaren, in der Provinz Lublin, Polen (1993-1999) 66 % von 163 Paaren und im Wolgadelta (1961-1962) 80 % von 360 Paaren. In Nordamerika (1969-1996) waren im Durchschnitt 60 % der Rothalstaucherpaare erfolgreich (n = 1.125 Paare). Die Werte schwankten gebietsweise von 25 % (n = 207 Paare, Pine Lake, Alberta) bis 72 % (n = 652 Paare, Northwest Territories, Kanada) (s. VLOG 2002).

Manchmal wird behauptet, dass an einem Brutgewässer die Paare ohne Junge hauptsächlich „Nichtbrüter“ seien, aber vieles spricht dafür, dass die meisten dieser Paare brüten oder es zumindest versuchen (VLOG 1985). Auch vorjährige, nicht-brütende Rothalstaucher können die hohe Zahl der Paare ohne Junge an den Brutgewässern nicht erklären. Diese jungen Tiere halten sich, obwohl sie (in der Regel?) geschlechtsreif sind, nur selten an Brutgewässern auf (KOOP 1996a, VLOG 2000). Die Diskrepanz zwischen Paar- und Familienzahl ist wohl meistens auf verlorene Gelege oder frühzeitig gestorbene Junge zurückzuführen.

7. Jährliche Schwankungen von Familiengröße und Bruterfolg

Die Familienstärken des Rothalstauers schwanken jährlich beträchtlich. Die niedrigste durchschnittliche Familiengröße in Schleswig-Holstein 1969-2002 (272-726 Paare) war 1,33-1,34 (1976, 1990 und 1991), und die höchste 2,18 (1979) (Tab. 1, Abb. 1).

Noch auffälliger sind die Unterschiede hinsichtlich des Anteils erfolgreicher Rothalstaucherpaare. In Schleswig-Holstein wurde im Jahre 1996 das Minimum erreicht, als nur 14 % der Paare erfolgreich waren. Das Maximum war 68 % (1981) (Tab. 1). An vielen einzelnen Gewässern werden in schlechten Jahren gar keine Jungen hochgebracht, und in Perioden optimaler Bedingungen

hat die Mehrheit der Paare Nachwuchs. Zwangsläufig schwankt der Bruterfolg an Gewässern mit nur einem Paar am stärksten (entweder 0 % oder 100 % Erfolg), aber auch an Gewässern mit größeren Beständen sind die Differenzen sehr groß. Am Kührener Teich/PLÖ hatten 1973 alle 12 Paare Junge, 1996 21 Paare gar keine; am Grünen Brink III (Niobeteich)/ Fehmarn brachten 1983 alle 4 Paare Junge hoch, 1996 34 Paare keine, und an der Überschwemmung südlich des Autobahndammes bei Achterwehr/RD waren 1989 alle 12 Paare erfolgreich und 1991 nur 2 der 15 Paare (BERNDT, VLUG).

8. Ursachen der jährlichen Schwankungen in der Reproduktion

Die jährlichen Schwankungen der Familiengröße und des Bruterfolgs des Rothalstauchers in Schleswig-Holstein werden vermutlich vor allem durch die Wetterverhältnisse in der Brutzeit verursacht (vgl. Ohrentaucher *Podiceps auritus* in Kanada, FOURNIER & HINES 1999).

8.1 Trockenheit – Nestbau nicht möglich oder Nest wird unerreichbar

In extrem trockenen Frühjahren kann der Wasserstand so sehr sinken, dass die Taucher die Vegetationszone zum Nestbau nicht erreichen können und den Brutplatz vergebens besuchen. Auch passiert es öfter, dass der Wasserstand im Frühjahr hoch genug ist, um ein Nest zu bauen, aber später so stark sinkt, dass das Nest unerreichbar wird und die Taucher erfolglos wegziehen müssen, z.B.:

1971

Im Jahre 1971 beeinträchtigte der niedrige Wasserstand an vielen Seen und Teichen das Brutgeschäft der Wasservögel; an manchen Teichen kam es zu fast völligem Brutausfall (BERNDT & BUSCHE 1973). So brachten die 5 Rothalstaucherpaaire des Neuen Teiches/Kletkamp/PLÖ keine Jungen hoch und von den 14 Paaren des Neuen Teiches/Kopendorfer Wallnau/Fehmarn war nur eines erfolgreich (BERNDT, SCHOLL). Der Gesamtbruterfolg im Lande war in diesem Jahr unterdurchschnittlich (33 %) (Tab. 1, Abb. 1).

1983

Im Jahre 1983 war der Wasserstand durch die nasen Frühlingsmonate hoch, und die Rothalstaucher konnten ein Nest bauen. Anfang Juni setzte sommerliches Wetter ein, das ohne nennenswerte

Unterbrechung bis Ende August anhielt und im Juli/August über Wochen hochsommerliche Temperaturen brachte; es fielen nur 10 % der vieljährigen Niederschlagsmittelwerte. Der übliche Sommerregen im Juni/Juli fiel also völlig aus (BERNDT & BUSCHE 1985). An einigen Gewässern, vor allem auf Fehmarn, sank der Wasserstand erheblich, wodurch die Vögel die Nester verlassen mussten. So gab es am 9. Mai am Fastensee 8 Paare Rothalstaucher, die Anfang Juli, als der Wasserstand ungefähr 40 cm niedriger war, nach erfolgloser Brut verschwunden waren (VLUG 1985). Von den 31 Paaren an den Kopendorfer Teichen-Wallnau/Fehmarn waren nur 7 erfolgreich (BERNDT, VLUG). Insgesamt jedoch war der Bruterfolg im Lande relativ hoch (57 %) (Tab. 1, Abb. 1), weil viele Teiche durch das nasse Frühjahr längere Zeit einen hohen Wasserstand hatten, so z.B. Kasseteich V/PLÖ, wo alle 20 Paare Junge führten (VLUG).

1996

Im Jahre 1996 erreichte der Bruterfolg in Schleswig-Holstein seinen absoluten Tiefpunkt (14 %) (Tab. 1, Abb. 1). Wegen der Trockenheit waren viele wichtige Brutplätze nicht zu nutzen (BERNDT 1998). So konnten die Rothalstaucher an den Lebrader Teichen/PLÖ (22 Paare) und am Kührener Teich/PLÖ (21 Paare) gar keine Jungen aufziehen, und es wurden keine Taucher am Methorstteich/RD beobachtet, da dieser fast ohne Wasser war (BERNDT, KOOP, VLUG). Zu den nutzbaren Fischeichen erfolgte kaum eine Umsiedlung. Doch es gab einige Vorkommen auf Binnenseen, die man als Ausweichen deuten könnte: Selenter See/PLÖ 21 Paare und damit starke Zunahme (1989-1995 4-9 Paare, VLUG 2000) (KOOP, VLUG); und Dassower See/HL 3.6. 17 Ex. (SCHÜTT).

8.2 Regen und Wind

8.2.1 Regnerisches Wetter mit starkem Wind – Ei- und Nestverluste

Hohe Wellen können bei Lappentauchern große Verluste an Nestern und Gelegen verursachen. Obwohl die Taucher während Stürmen neues Material zum Nest bringen (STORER & NÜECHTERLEIN 1992), hilft dies häufig nicht. Auf großen Seen mit einer schmalen Ufervegetationszone verlieren sie auf diese Weise oft ihre Gelege und unternehmen von einem bestimmten Zeitpunkt an keine weiteren Brutversuche mehr. Dies ist u.a. bei Haubentauchern der Fall, die an windex-

ponierten Stellen in Kolonien am Genfer- und IJsselsee brüten (s. weiter 12.4.4). Der Bruterfolg in Brutkolonien, die tief in einem breiten Vegetationsgürtel liegen, ist in der Regel höher, weil die Nester hier besser vor hohen Wellen geschützt sind. Die Haubentaucher an großen Seen fangen erst mit der Brut an, wenn die emerse Vegetation hoch genug ist, um als Wellenbrecher zu dienen (VLUG 1979, 1983). Auch der Bruterfolg des Schwarzhalstauchers (*Podiceps nigricollis*) ist sehr stark von der Witterung abhängig. Insbesondere Gewitter mit starken Böen und anhaltend starkem Wind zerstören viele Nester an großen Gewässern, wie z.B. am Lanker See/PLÖ. Solche Ereignisse wirken sich erst dann negativ aus, wenn sie kurz vor dem Schlupf oder mehrfach im Verlaufe einer Brutsaison auftreten (KOOP 1998). In Nordamerika können ganze Brutkolonien und Hunderte von Nestern der Renntaucher (*Aechmophorus occidentalis*) durch heftigen Wellenschlag verloren gehen (STORER & NUECHTERLEIN 1992).

Auch Rothalstaucher verlieren nicht selten ihre Nester und Gelege durch Wind und hohen Wellenschlag. So gingen im Juni 1987 an den Lewitz-Fischteichen in Mecklenburg 17 Nester auf diese

Weise verloren (ZIMMERMANN & SCHIEWECK 1988). Obwohl Stürme, die einen hohen Wellenschlag verursachen, am Lake Osakis, Minnesota, nur vereinzelt auftreten, sind sie für hohe Nestverluste verantwortlich (ca. 40 % der 150 Rothalstauchernester). Die Verluste zeigen die Tendenz, früh in der Brutsaison am höchsten zu sein, bevor der größte Teil der neuen emersen Vegetation über die Wasseroberfläche hinausragt und als Wellenbrecher funktionieren kann (NUECHTERLEIN et al. 2003, STOUT & NUECHTERLEIN 1999).

RISKE (1976) stellte fest, dass die Gesamtwindstärke (im Mai, Juni und Juli, 1970-1973) und die durchschnittliche Zahl der größeren Jungen pro *grisegena*-Paar am Pine Lake (Alberta) negativ korrelierten ($r = -0,85$). Rothalstaucher an Kleingewässern (potholes) brachten mehr Junge hoch als Artgenossen an den größeren Seen. Die mittlere Jungenzahl pro Brutpaar an Seen zeigte eine negative Korrelation mit der Gewässergröße ($r = -0,74$ im Zeitraum 1970-1973). RISKE (1976) erklärte die geringere Reproduktion an großen Gewässern mit dem Einfluss des Windes, da bei zunehmender Gewässergröße auch die Vernichtungskraft des Wellenschlages zunimmt.

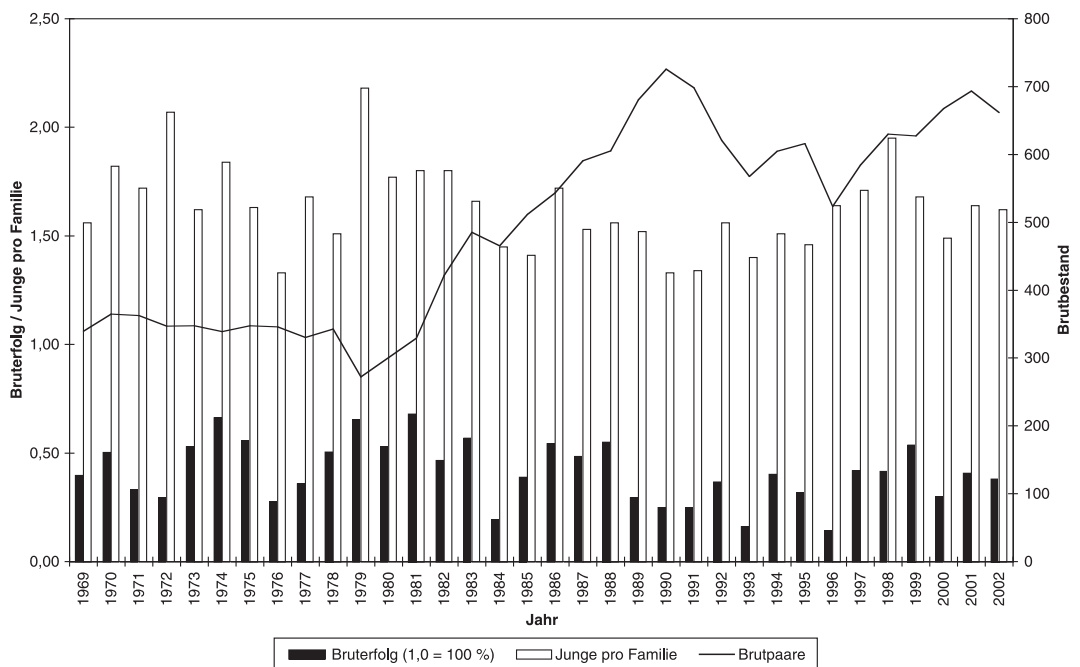


Abb. 1: Brutergebnisse des Rothalstauchers in Schleswig-Holstein und Hamburg 1969-2002

Fig. 1: Breeding results of the Red-necked Grebe in Schleswig-Holstein and Hamburg 1969-2002

Die Verluste durch Wellenschlag sind am geringsten an kleineren und mehr geschützten Brutgewässern unter guten Wetterbedingungen. DE SMET (1983, 1987) untersuchte 1980-1981 Rothalstaucher in Turtle Mountain Provincial Park (Manitoba), wo sich über 400 kleine bis mittelgroße Gewässer befinden. In der Untersuchungsperiode war die Gesamtwindstärke im Sommer etwa 20 % geringer als üblich. Von insgesamt 697 Eiern aus 179 regelmäßig kontrollierten Gelegen gingen nur 17 Eier (= 2 %) durch Wellenschlag verloren (er selber schreibt fälschlicherweise, dass 2 % der Eiverluste wellenbedingt waren, aber es waren in Wirklichkeit 2 % aller Eier).

An den kleineren Fischteichen Mitteleuropas ist Wellenschlag kaum gefährlich. Trotzdem kann an kleinen Gewässern das Wetter Gelege und Nester vernichten, weil bei starkem Regen Hochwasser entsteht, das die Nester und Gelege überschwemmen kann. Hauben-, Rothals- und Zwergtaucher versuchen bei heftigem Regen, das Nest zu erhöhen, doch hat dies nicht immer Erfolg. Den von BANDORF (1970) beobachteten Zwergtaucherpaaren gelang es tagsüber immer, das Gelege vor Hochwasser bis zu 15 cm Anstieg zu bewahren. Wenn das Hochwasser nachts kam, gelang es den Tauchern nie, das Gelege zu retten. Vermutlich erfolgte das nächtliche Bauen so unorientiert, dass das Nest kaum erhöht bzw. fest gebaut wurde und zudem rollten stets einige Eier aus dem Nest oder wurden sogar von den Tauchern zertritten (BANDORF 1970).

8.2.2 Regnerisches Wetter mit starkem Wind – Jungenverluste

Erfahrungen zeigen, dass durch ungünstige Witterung Rothalstaucherpaare nicht nur Gelege, sondern auch Junge verlieren können (z.B. DITTBERNER 1996, WOBUS 1964). Auch bei anderen Lappentauchern ist dies beobachtet worden. So wurden nach heftigen Stürmen Hunderte von Renntaucherjungen an die Ufer von Lake Manitoba, Kanada, gespült (STORER & NUECHTERLEIN 1992).

Bei anhaltend regnerisch-kaltem und stürmischem Wetter können die kleinen Küken leicht abkühlen und sterben, vor allem wenn auch die Zahl der geeigneten Beutetiere im Brutgewässer gering ist. Wahrscheinlich ist das Fangen von Wasserinsekten u.ä. bei Schlechtwetter ohnehin schwerer als sonst, aber wenn im Brutgewässer auch noch Nahrungsmangel herrscht, müssen beide Eltern mehrere Male am Tag gleichzeitig nach Beute suchen, wobei die Jungen auf dem Wasser

schwimmen. Den frischgeschlüpften Taucherjungen fehlt noch die Fähigkeit zur Wärmeregulation, und der ins Wasser gesetzte Jungvogel erlangt schon im Laufe einiger Minuten eine der Wassertemperatur angenäherte Körperwärme, insbesondere wenn er unterernährt ist. Dagegen weisen schon ungefähr eine Woche alte Jungvögel im Wasser eine im Vergleich zur Wasserwärme erhebliche höhere Körpertemperatur auf, die allerdings die der Altvögel noch nicht erreicht (ONNO 1960). So ist es nicht verwunderlich, dass die Sterblichkeit unter den Rothalstaucherküken während der ersten 5-10 Tage nach dem Schlüpfen am höchsten ist, und dass nur wenige Junge nach dem ersten Monat eingehen (VLUG 2002). Nicht nur längere Perioden mit Schlechtwetter, sondern auch relativ kurze, heftige Gewitterböen können vermutlich verheerende Auswirkungen haben, da die Küken dann leicht ins Wasser fallen. Durch schnelle Auskühlung werden sie träge und verlieren den Kontakt zu den Alttauchern oder es gelingt ihnen nicht mehr, auf den Rücken der Eltern zu klettern (VLUG).

Extrem geringer Gesamtbruterfolg wird auch in Schleswig-Holstein in einigen Jahren (zumindest mit-) verursacht durch Jungenverluste während schlechter Witterung, so z.B. 1984 und 1993.

Nach einer Trockenperiode 1984 gab es in den Monaten Juni und Juli mehrere Unwetter und sehr hohe Wasserstände an den Gewässern. Auch die Temperaturen waren zu niedrig (BUSCHE & BERNDT 1986). Durch diese Faktoren war der Bruterfolg des Rothalstauchers nur sehr gering (19 %) (Tab. 1, Abb. 1). Einige Beispiele von Gewässern, wo gar keine Jungen hochgebracht wurden, sind Kaseteich V/PLÖ (20 Paare), Kührener Teich/PLÖ (12 Paare), Lammershagen V/PLÖ (9 Paare), Lebrader Teiche/PLÖ (5 Paare) und Rummelteich/PLÖ (5 Paare) (BERNDT, SPLETZER, VLUG).

Zwei überdurchschnittlich warmen Frühlingsmonaten (April, Mai) folgte 1993 ein zu kalter, sehr schlechter Sommer (BERNDT & BUSCHE 1995). Durch die ungünstige Witterung gingen vermutlich viele Küken ein, so dass nur 16 % der schleswig-holsteinischen Rothalstaucher erfolgreich waren (Tab. 1). Am Kührener Teich/PLÖ (19 Paare) und am Methorstteich/RD (15 Paare) konnten keine Jungen festgestellt werden (BERNDT, BÜTJE, VLUG), und an den Kopendorfer Teichen-Wallnau/Fehmarn (40 Paare) wurde nur 1 Junges aufgezogen (NABU, BERNDT, VLUG).

Sturm und Regen haben nur in bestimmten Perioden in der Brutsaison eine negative Auswirkung. Einzelne Regentürme in der Zeit, in der die Vögel brüten oder kleine Junge haben, können einen Großteil der Bruten vernichten. Später im Jahr, wenn die Jungen schon größer sind, haben solche Witterungsereignisse viel weniger Einfluss. Die Situation wird noch komplizierter durch die Tatsache, dass Gewitterböen eventuell nur lokal auftreten.

Von großer Bedeutung ist in diesem Zusammenhang, dass das Klima in Schleswig-Holstein seit 1970 deutlich „atlantischer“ geworden ist. Die Sommerniederschläge haben zugenommen, von durchschnittlich 176 mm (1968-1977) auf 221 (1978-1988) und 230 mm (1989-2003), wobei die Schwankungsbreite hoch ist (für den Gesamtzeitraum 60-340 mm pro Sommer, meistens um 200 mm). Überdurchschnittlich ist der Anstieg der Niederschläge im Juni, dem Monat, in dem das Gros der Rothalstaucherküken schlüpft. Weil maritime Wetterlagen mit Wolken und Regen häufiger geworden sind, hat die Sonnenscheindauer im Sommer beträchtlich abgenommen. Auch die Windaktivität ist in Schleswig-Holstein erheblich gestiegen. In den letzten 50 Jahren hat die Zahl der jährlichen Sturmtiefs sich verdoppelt (BERNDT & STRUWE-JUHL 2004, KIRSCHNING 1991, SCHMIDTKE 1995; Berechnungen durch M. KONTER nach Daten des LANDESAMTES FÜR NATUR UND UMWELT SCHLESWIG-HOLSTEIN).

Die meisten Sommer der 1990er Jahre waren in Schleswig-Holstein durch einzelne Regentürme geprägt, die vermutlich in einer einzigen Nacht einen großen Teil der Rothalstaucher- und anderen Wasservogelbruten vernichtet haben. Vermutlich ist diese Klimaänderung die Ursache der Abnahme des Bruterfolgs des Rothalstauchers im Laufe der Untersuchungsperiode: Im Zeitraum 1969-1980 (12 Jahre) waren 46 % der 1.403 Rothalstaucherpaare erfolgreich, und es wurden 0,79 Junge pro Gesamtpaar (alle Paare einschließlich erfolgloser Paare) hochgebracht, 1981-1991 (11 Jahre) waren die Werte 40 % bzw. 0,63 Junge (n = 4.281 Paare) und 1992-2002 (11 Jahre) 35 % bzw. 0,58 Junge (n = 4.666 Paare). Da sich an den schleswig-holsteinischen Brutgewässern keine gravierenden Änderungen vollzogen haben, scheidet dieser Faktor als Ursache der Abnahme wohl aus. Seit dem Ende der 1980er Jahre ist allerdings eine Zahl von Weihern entstanden. An diesen Gewässern ist aber die Re-

produktion überdurchschnittlich hoch, so dass sie eher die Abnahmetendenz verringert haben (s. 9.1.3).

Schleswig-Holstein liegt am Westrand des Verbreitungsareals des Rothalstauchers. In kontinentaler geprägten Gebieten (weniger Sommer-niederschläge und Windaktivitäten) sind sowohl Bruterfolg als Familiengröße der Art höher, so z.B. in Brandenburg, Polen und im Wolgadelta (s. 5., 6. und 13.5). Der geringen jährlichen Reproduktion in Schleswig-Holstein steht allerdings ein kurzer Zugweg zu den Mauser- und Wintergebieten gegenüber, wodurch vielleicht das durchschnittliche Alter der Vögel hier höher ist als bei Tauchern, die weit entfernt von den Wintergebieten brüten (s. 14.3, 14.4).

9. Ursachen der Reproduktionsunterschiede an den verschiedenen Gewässern

Unterschiede in Bruterfolg und Familiengröße an den verschiedenen Gewässern scheinen von folgenden Faktoren abhängig zu sein: Gewässertyp und Nahrung, Gewässergröße, Anwesenheit des Haubentauchers, absolute Brutpaarzahl und Siedlungsdichte. Da diese Faktoren auf eine komplexe Weise verflochten sind, kann nur vermutet werden, welche Ursachen die größte Bedeutung haben.

9.1 Gewässertyp und Nahrung

Die schleswig-holsteinischen Brutgewässer kann man in ökologische Haupttypen gliedern (VLUG 1993), bei denen Bruterfolg und Familiengröße des Rothalstauchers im Zeitraum 1969-2002 unterschiedlich waren (Abb. 2), vermutlich vor allem durch Unterschiede in der Nahrungssituation. Man darf jedoch nicht vergessen, dass es sowohl zwischen den Gewässertypen als auch innerhalb eines Typs ökologische Unterschiede gibt, die in diesem Aufsatz nicht behandelt werden und vielleicht einen Einfluss auf die Reproduktion des Rothalstauchers haben.

9.1.1 Strandseen

Von der Art bewohnte Strandseen sind seicht und zeigen einen stark wechselnden Salzgehalt. Das Nahrungsangebot ist nicht groß (VLUG 1993). Relativ wenige Rothalstaucher an Strandseen haben Bruterfolg (38 %, n = 1.508 Paare), und auch die Familiengröße ist gering (1,33 juv.) (Abb. 2). Fast alle für Rothalstaucher wichtigen Strandseen liegen auf Fehmarn. Auf dieser Insel ist nicht nur an Strandseen, sondern auch an anderen Gewässern

die Reproduktion gering. So war der Bruterfolg in der Untersuchungsperiode (1969-2002) am Flügger Teich, einem Fischteich, 32 % und die mittlere Familiengröße 1,41 Junge (n = 425 Paare). Die Zahlen für ganz Fehmarn waren 32 % bzw. 1,31 Junge (n = 2.707 Paare) und für das Festland von Schleswig-Holstein 41 % bzw. 1,69 Junge (n = 6.932 Paare).

77 % der vollständigen Familien auf Fehmarn hatten 1 Junges, 21 % 2, 1 % 3 und weniger als 1 % 4 Junge (nur einmal wurde eine Familie dieser Größe festgestellt) (n = 670 Familien). Auf dem Festland waren die entsprechenden Werte 45 % bzw. 41 %, 12 % und 2 % (zusätzlich gab es noch sechs Familien mit 5 und eine mit 6 Jungen) (n = 2.591 Familien).

Die ziemlich geringe Reproduktion an Strandseen und anderen Gewässern Fehmarns wird vermutlich durch ein zu geringes Nahrungsangebot und die damit zusammenhängenden Nahrungsflüge verursacht. Die Rothalstaucher der meisten Gewässer Fehmarns fliegen nämlich regelmäßig zur Ostsee, wo sie Beute für sich selbst und ihre Jungen fangen. Da die Zahl der Beutetiere, die zu den Küken gebracht werden, beschränkt ist, bekommen die Jungen vermutlich zu wenig Nahrung und sterben nicht selten an Nahrungsmangel (s. 12.4.4). Untersuchungen aus British Columbia zeigen, dass die Gelegegröße von Rothalstauchern, die Nahrungsflüge unternehmen, geringer ist als bei den anderen Tauchern. Möglicherweise kostet die Altvögel das Fliegen so viel Energie, dass weniger für die Produktion von Eiern bleibt (s. 4.).

Eine ähnliche Situation fanden LEYS, MARBUS & DE WILDE (1969) 1966-1968 bei Haubentauchern an vier kleinen (insgesamt 25 ha) von Menschenhand geschaffenen Teichen in Ost-Flevoland (Niederlande). Obwohl an diesen vier Gewässern fast keine Nahrung für die Taucher vorhanden war, brüteten hier jährlich etwa 95 Paare. Die mittlere Vollgelegegröße der Taucher war relativ gering. Obwohl die Eltern Nahrungsflüge zum benachbarten IJsselsee unternahmen, starben sehr viele der Jungvögel den Hungertod. Insgesamt zogen die Brutpaare (incl. erfolglose) 0,4-1 Junge pro Paar auf.

9.1.2 Fischteiche

Die meisten der vom Rothalstaucher besetzten Gewässer in Schleswig-Holstein sind Fischteiche, d.h. Flachgewässer, die jährlich abgelassen werden. Diese relativ vegetationsreichen Brutplätze bieten einige günstige Bedingungen. Trotzdem ist der Bruterfolg (38 %, n = 5.992 Paare) genau so gering wie an Strandseen. Die mittlere Familiengröße (1,63) ist allerdings höher (Abb. 2). Die Fischteiche sind gewöhnlich mit Karpfen (*Cyprinus carpio*) besetzt. Diese Fische und auch andere Cypriniden, besonders die alten, großen Exemplare, sind Nahrungskonkurrenten des Rothalstauchers. Darüber hinaus können sie auf vielerlei Weise das Wachstum der submersen Vegetation und damit auch die Entwicklung der Beutetiere hemmen (VLUG 1993). Wahrscheinlich beeinträchtigen die Cypriniden den Bruterfolg. Drei Tatsachen weisen darauf hin:

1. In den kleineren Fischteichen werden vorwiegend jüngere Karpfen ausgesetzt, die nicht mit

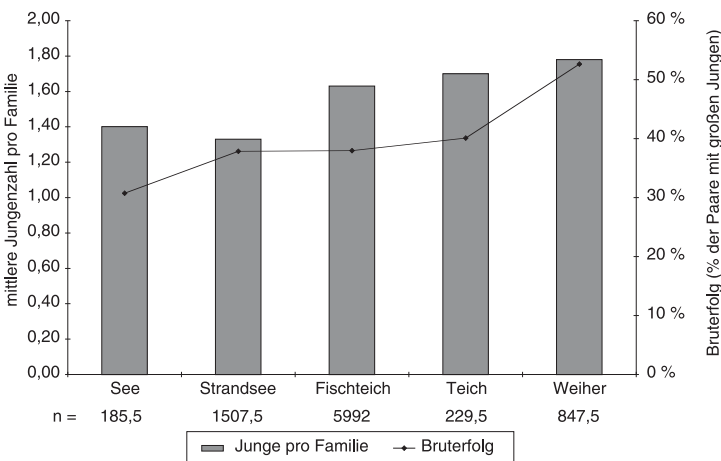


Abb. 2: Brutergebnisse des Rothalstauchers in den verschiedenen Gewässertypen in Schleswig-Holstein und Hamburg 1969-2002

Fig. 2: Breeding results of the Red-necked Grebe on different types of breeding sites in Schleswig-Holstein and Hamburg 1969-2002

See = lake, Strandsee = lagoon, Fischteich = fish pond, Teich = permanent man-made pond, Weiher = natural pond

Rothalstauchern konkurrieren (VLUG 1993). Diese Tatsache erklärt wahrscheinlich teilweise die Tendenz, dass an kleineren Fischteichen mehr Junge hochgebracht werden (s. Tab. 2). An Fischteichen bis 5 ha Größe war der Bruterfolg 47 % und die mittlere Familiengröße 1,76 Junge (n = 1.370 Paare). An Fischteichen ab 5,1 ha waren die entsprechenden Werte 35 % bzw. 1,58 (n = 4.546 Paare).

2. Wenn in größeren Teichen keine Karpfen mehr eingesetzt werden, nehmen in der Regel Bruterfolg und Familiengröße des Rothalstauchers zu. Die Lebrader Teiche/PLÖ sind seit Ende 1995 zu Naturschutzzwecken gepachtet, und seitdem werden hier keine Fische mehr ausgesetzt. 1970-1995 zogen hier 107 der insgesamt 338 Paare (Bruterfolg = 32 %) 162 Junge auf (= 1,51 Junge/Familie), 1996-2002 119 der 261 Paare (= 46 %) 237 Junge (= 1,99 Junge/Familie) (KOOP, VLUG). Ein ähnliches Bild fand man an einigen anderen Teichen, z.B. am Spitzbrookteich (Rantzauer Teich)/PLÖ. Dieser Teich diente erst als Fischteich, und später wurden Karpfen für den Seeadler (*Haliaeetus albicilla*) ausgesetzt. 1980-1997 waren 31 % der 71 Paare erfolgreich mit einer mittleren Familiengröße von 1,59. Ab 1998 wurde auf den Besatz verzichtet, nachdem 1997 der größte Teil der Fische während einer Hitzeperiode umgekommen war. Daraufhin war der Bruterfolg besser: 25 der 63 Paare (= 40 %) zogen im Zeitraum 1998-2002 46 Junge auf (= 1,84 Junge pro Familie) (RÜGER, VLUG).

3. An neu entstandenen Weihern ohne große Cypriniden werden in der Regel viele Junge aufgezogen (s. unten).

9.1.3 Weiher

Weiherr sind mehr oder weniger natürliche, flache Dauergewässer. An diesen Gewässern brachten schleswig-holsteinische Rothalstaucher die meisten Jungen hoch (Bruterfolg 53 % und mittlere Familiengröße 1,78; n = 848 Paare) (Abb. 2). Vor allem an neu entstandenen Weihern ist die Reproduktion höher als an anderen Gewässern. An diesen Gewässern entwickelt sich ein Reichtum an Makroinvertebraten (z.B. Ruderwanzen und Schlammschnecken) und kleinen Wirbeltieren (z.B. Zwergstichlinge und Amphibien). Die Entwicklung einer individuenreichen Limnofauna und einer reichen submersen Vegetation wird nicht durch die Anwesenheit von großen Cypriniden gehemmt und erklärt vermutlich nicht nur das Vorkommen vieler Rothalstaucher, sondern

auch ihre gute Reproduktion (VLUG 2000). Ein Beispiel ist die Überschwemmung bei Achterwehr/RD. Dieser Weiher ist 4 ha groß (0,5 bis 1 m tief) und entstand um 1986 durch Wasserstau beim Bau des Autobahndammes. Hier waren 1987-2002 162 der 244 Paare (= 66 %) erfolgreich mit insgesamt 289 Jungen (= 1,78 Junge/Familie) (BERNDT, VLUG).

Nicht immer bleiben die neu entstandenen Weiherr frei von großen Cypriniden. Manchmal gelangen diese Fische auf natürliche Weise in die Gewässer, aber sie werden auch von Menschen eingesetzt. Hierdurch entsteht eine Nahrungsverknappung für Rothalstaucher und andere invertiertenfressende Vögel, so dass deren Zahl und Reproduktion abnimmt (s. z.B. LARSSON 1990). Am Klenzauer See/OH, einem Weiher, der 1995 durch die Wiedervernässung einer ca. 8 ha großen Grünlandniederung bei Eutin entstand, war im Zeitraum 1996-1998 der Bruterfolg 68 % und die Familiengröße 3,13 Junge (n = 22 Brutpaare). Danach wurden große Cypriniden in nennenswerter Anzahl in diesem Weiher beobachtet. 1999-2002 war der Bruterfolg nur noch 16 % und die Familiengröße 1,60 Junge (n = 31 Brutpaare) (KLOSE 2002; BERNDT, KLOSE, KOOP, VLUG).

Der Struckteich bei Zarpfen/OD, eine aufgestaute Bachniederung von 14 ha, entstand 1997/1998. Der Bruterfolg 1998-1999 war 79 %, und die mittlere Familiengröße betrug 1,83 Junge (n = 60 Brutpaare). In der Periode 2000-2002 waren die entsprechenden Werte nur 26 % und 1,27 Junge (n = 117 Brutpaare) (BERNDT, KONTER, KOOP, VLUG).

Obwohl große Cypriniden erheblichen Einfluss auf die Taucherreproduktion haben, sind sie sicherlich nicht allein verantwortlich. Mehrere Faktoren beeinträchtigen im Laufe der Jahre das Angebot an Beutetieren des Rothalstauchers. Die pflanzlichen Materialien aus der Periode vor dem Aufstau sind nach 3-7 Jahren zersetzt und die Biomasse der Detritusfresser wird dadurch wesentlich geringer. Auch nimmt die Zahl der Beutetiere ab durch das Verschwinden der submersen Makrophyten (s. z.B. ANDERSSON 1985, VLUG 2000). Am Struckteich spielte das Sterben des Rohrglanzgrases (*Typhoides* = *Phalaris arundinacea*), eines hohen schilfähnlichen Ausläufergrases, sicherlich auch eine Rolle. Die Rothalstaucher suchten ihre Nahrung zwischen den Halmen dieser am Anfang massenhaft auftretenden Pflanze und benutzten sie für die Verankerung ih-

Tab. 2: Gewässergröße in ha (Größenklassen), Gewässertyp und Brutergebnisse des Rothalstauchers in Schleswig-Holstein und Hamburg 1969-2002

Table 2: Size class (ha), type of breeding site and breeding results of the Red-necked Grebe in Schleswig-Holstein and Hamburg 1969-2002

| Gewässergröße (Größenklasse in ha) | Zahl der Gewässer x Jahre | Brutpaare mit bekanntem Brutergebnis | davon mit großen Jungen (= Familienzahl) | Bruterfolg (= % der Paare mit großen Jungen) | Gesamtzahl der großen Jungen | Junge pro Familie |
|--|--|---|--|--|------------------------------------|--|
| <i>Size class [ha]</i> | <i>Number of records (nos. sites x nos. years)</i> | <i>Pairs with known breeding result</i> | <i>Pairs with one or more older young (= number of families)</i> | <i>Brood success (= % of pairs raising at least one young)</i> | <i>Total number of older young</i> | <i>Young per family (= brood size)</i> |
| <i>Fischteiche fish ponds</i> | | | | | | |
| 0,60-1,00 | 96 | 133 | 59,5 | 44,74 | 102 | 1,71 |
| 1,10-2,00 | 197 | 322 | 181 | 56,21 | 339 | 1,87 |
| 2,10-3,00 | 160 | 246,5 | 107 | 43,41 | 190 | 1,78 |
| 3,10-4,00 | 96 | 240,5 | 108 | 44,91 | 180 | 1,67 |
| 4,10-5,00 | 116 | 428 | 187 | 43,69 | 318 | 1,7 |
| 5,10-7,50 | 131 | 640,5 | 248,5 | 38,8 | 396 | 1,59 |
| 7,60-10,0 | 172 | 676,5 | 217,5 | 32,15 | 332 | 1,53 |
| 10,1-15,0 | 63 | 337,5 | 109 | 32,3 | 172 | 1,58 |
| 15,1-20,0 | 100 | 703 | 250,5 | 35,63 | 394 | 1,57 |
| 20,1-30,0 | 66 | 641 | 233,5 | 36,43 | 381 | 1,63 |
| 30,1-44,0 | 130 | 1547 | 538 | 34,78 | 842 | 1,57 |
| <i>insg. total</i> | 1327 | 5915,5 | 2239,5 | 37,86 | 3646 | 1,63 |
| <i>Teiche (nicht-ablassbar) permanent man-made ponds</i> | | | | | | |
| 0,25-3,00 | 44 | 167 | 56 | 33,53 | 82 | 1,46 |
| 3,10-8,00 | 17 | 29 | 12 | 41,38 | 22 | 1,83 |
| <i>insg. total</i> | 61 | 196 | 68 | 34,69 | 104 | 1,53 |
| <i>Strandseen lagoons</i> | | | | | | |
| 0,80-5,00 | 79 | 671,5 | 287 | 42,74 | 360 | 1,25 |
| 5,10-30,0 | 64 | 686 | 239,5 | 34,91 | 308 | 1,29 |
| 30,1-528 | 24 | 83 | 14 | 16,87 | 26 | 1,86 |
| <i>insg. total</i> | 167 | 1440,5 | 540,5 | 37,52 | 694 | 1,28 |
| <i>Weiherr natural ponds</i> | | | | | | |
| 0,30-5,00 | 52 | 316 | 194 | 61,39 | 364 | 1,88 |
| 5,10-27,0 | 79 | 487,5 | 228 | 46,77 | 388 | 1,7 |
| <i>insg. total</i> | 131 | 803,5 | 422 | 52,52 | 752 | 1,78 |

rer Nester. Rohrglanzgras ist zwar gut an zeitweilige Überflutung angepasst, verträgt diese jedoch nicht ganzjährig.

9.2 Gewässergröße

Bruterfolg und durchschnittliche Familiengröße an Fischteichen sinken tendenziell mit zunehmender Gewässergröße (Tab. 2), auch bei gleichbleibender absoluter Brutpaarzahl (Tab. 3). Dies kann vermutlich teilweise durch das Fehlen größerer Cypriniden an kleineren Fischteichen erklärt werden (s. 9.1.2). Dieser Faktor kann jedoch nicht die einzige Ursache sein, da nicht nur an kleineren Fischteichen, sondern auch an kleinen Weihern und Strandseen der Bruterfolg durchschnittlich höher ist als an größeren

(Tab. 2, Tab. 3). Wellenschlag spielt sicherlich eine Rolle, weil dieser an größeren Gewässern viele Gelege vernichten und Küken töten kann (s. 8.2.1 und 8.2.2).

Anzunehmen ist, dass noch viele andere Faktoren die Brutergebnisse des Rothalstauchers beeinflussen, v.a. die unter 9.3-9.4 genannten.

9.3 Konkurrenz durch Haubentaucher

Der Haubentaucher bewohnt vorzugsweise größere und tiefere Gewässer als der Rothalstaucher. VLUG (1993) untersuchte im Zeitraum 1985-1990 94 Gewässer in Schleswig-Holstein, insgesamt 564 Fälle (Gewässer x Jahre). An Rothalstauchergewässern bis 2,9 ha wurde der Haubentaucher sehr selten beobachtet (nur in einem von

Tab. 3: Brutpaarzahlen (Größenklassen), Gewässergröße in ha (Größenklassen), Gewässertyp und Brutergebnisse des Rothalstauchers in Schleswig-Holstein und Hamburg 1969-2002

Table 3: Number of breeding pairs (size class of number of pairs), size classes of breeding sites (ha), type of breeding site and breeding results of the Red-necked Grebe in Schleswig-Holstein and Hamburg 1969-2002

| Brutpaare pro Gewässer (Größenklasse der Brutpaarzahl) | Gewässergröße (Größenklasse in ha) | Zahl der Gewässer x Jahre | Brutpaare mit bekanntem Brutergebnis | davon mit großen Jungen (= Familienzahl) | Bruterfolg (= % der Paare mit großen Jungen) | Gesamtzahl der großen Jungen | Junge pro Familie |
|--|---|--|---|--|--|------------------------------------|--|
| <i>Size class of number of pairs</i> | <i>Size class of breeding site (ha)</i> | <i>Number of records (nos. sites x nos. years)</i> | <i>Pairs with known breeding result</i> | <i>Pairs with one or more older young (= number of families)</i> | <i>Brood success (= % of pairs raising at least one young)</i> | <i>Total number of older young</i> | <i>Young per family (= brood size)</i> |
| <i>Fischteiche fish ponds</i> | | | | | | | |
| 0,5-1,0 | 0,6-3,0 | 284 | 270 | 149 | 55,19 | 271 | 1,82 |
| 0,5-1,0 | 3,1-42 | 139 | 126,5 | 56 | 44,27 | 85 | 1,52 |
| 1,5-2,0 | 0,6-3,0 | 102 | 202 | 92 | 45,54 | 167 | 1,82 |
| 1,5-2,0 | 3,1-42 | 121 | 236 | 87 | 36,86 | 160 | 1,84 |
| 2,5-3,0 | 1,0-5,0 | 75 | 220 | 102,5 | 46,59 | 168 | 1,64 |
| 2,5-3,0 | 5,1-44 | 67 | 194 | 61 | 31,44 | 92 | 1,51 |
| 3,5-5,0 | 1,0-5,0 | 68 | 281,5 | 110,5 | 39,25 | 197 | 1,78 |
| 3,5-5,0 | 5,1-42 | 138 | 584 | 185 | 31,68 | 270 | 1,46 |
| 5,5-10 | 1,0-8,0 | 85 | 592 | 250 | 42,23 | 397 | 1,59 |
| 5,5-10 | 8,1-44 | 91 | 653 | 241,5 | 36,98 | 380 | 1,57 |
| 10,5-35 | 5,0-27 | 83 | 1224,5 | 447,5 | 36,55 | 733 | 1,64 |
| 10,5-35 | 27,1-44 | 74 | 1332 | 457,5 | 34,35 | 726 | 1,59 |
| <i>insg. total</i> | | 1327 | 5915,5 | 2239,5 | 37,86 | 3646 | 1,63 |
| <i>Strandseen lagoons</i> | | | | | | | |
| 0,5-3,0 | 0,8-4,0 | 32 | 46,5 | 19 | 40,86 | 29 | 1,53 |
| 0,5-3,0 | 4,1-111 | 27 | 53 | 14 | 26,42 | 27 | 1,93 |
| 3,5-34 | 2,0-13 | 54 | 676 | 286,5 | 42,38 | 350 | 1,22 |
| 3,5-34 | 13,1-528 | 54 | 665 | 221 | 33,23 | 288 | 1,3 |
| <i>insg. total</i> | | 167 | 1440,5 | 540,5 | 37,52 | 694 | 1,28 |
| <i>Weiher natural ponds</i> | | | | | | | |
| 0,5-3,0 | 0,3-4,0 | 33 | 54 | 30 | 55,56 | 67 | 2,23 |
| 0,5-3,0 | 4,1-27 | 41 | 72 | 29,5 | 40,97 | 43 | 1,46 |
| 3,5-54 | 2,0-10 | 32 | 350,5 | 205 | 58,49 | 394 | 1,92 |
| 3,5-54 | 10,1-27 | 25 | 327 | 157,5 | 48,17 | 248 | 1,57 |
| <i>insg. total</i> | | 131 | 803,5 | 422 | 52,52 | 752 | 1,78 |

234 Fällen = 0,4 %). Bei zunehmender Gewässergröße der Rothalstauerbrutplätze, vor allem auf Fehmarn, waren Haubentaucher hier immer häufiger anzutreffen (insgesamt in 78 % von 102 Fällen in Gewässern von 11,0 bis 44,0 ha). Der durchschnittliche Bruterfolg und die mittlere Familiengröße des Rothalstauchers sinken also sowohl mit zunehmender Gewässergröße als auch mit zunehmendem Vorkommen des Haubentauchers.

SPLETZER (1974) untersuchte, ob sich der Bruterfolg im selben Gewässer ändert, je nachdem, ob in

einem Jahr dort der Haubentaucher mit vorgekommen ist oder gefehlt hat. Da nur solche Gewässer berücksichtigt wurden, in denen keine menschlichen Eingriffe (Ausbaggerung, künstliche Senkung des Wasserspiegels) beobachtet wurden, geht er davon aus, dass die Vergleichbarkeit der Habitatumstände gewährleistet war. Rothalstauerpaare, die zusammen mit Haubentauchern an einem Gewässer lebten, hatten eine durchschnittliche Familiengröße von 1,34 Jungen ($n = 20$ Familien) und Rothalstauerpaare in Jahren ohne Haubentaucher als Mitbe-

wohner 1,90 (n = 9). Wenn auch die Zahl der von SPLETZER (1974) untersuchten Familien gering ist (insgesamt 29), weisen seine Daten darauf hin, dass Haubentaucher die Reproduktion des Rothalstauchers beeinträchtigen können. Es lässt sich aber nicht sagen, ob die Gewässer für Menschen unsichtbare Änderungen durchmachen und vor allem in den Jahren von Haubentauchern besiedelt werden, in denen es für diese Art optimale und für Rothalstaucher relativ schlechte Voraussetzungen gibt (z.B. Zahl und Art der Beutetiere und Entwicklung der submersen Vegetation).

Es gibt Beobachtungen von zwischenartlichen Auseinandersetzungen, wobei die Rothalstaucherküken kürzere oder längere Zeit ihrem Schicksal überlassen werden oder von den Haubentauchern gepickt werden (VLUG). Auch passiert es, dass ein Haubentaucherpaar ein Paar Rothalstaucher zwingt, auf einen anderen Teich auszuweichen (das Umgekehrte kommt übrigens auch vor) (SPLETZER 1974) oder das Nest zu verlassen (KLOSKOWSKI 2000). Durch die Verflechtung vieler Faktoren kann aber nicht bestimmt werden, wie groß der Einfluss des Haubentauchers auf die Reproduktion des Rothalstauchers tatsächlich ist.

9.4 Konkurrenz durch Artgenossen

9.4.1 Absolute Brutpaarzahl

Gravierender für die Reproduktion des Rothalstauchers ist die Konkurrenz mit Artgenossen, die ja genau dieselben Ansprüche haben. An Gewässern, wo viele Rothalstaucher zusammen brüten, gibt es zahlreiche lautstarke agonistische Begegnungen, wobei manchmal die kleinen Küken von den Rücken der drohenden oder kämpfenden Eltern auf die Wasseroberfläche fallen und längere Zeit ungeschützt sind. Dabei können sie zu stark abkühlen oder von anderen Paaren getötet werden (VLUG 2002). Auch können Paare so oft belästigt werden, dass sie das Nest oder Gelege verlassen müssen oder keine Gelegenheit bekommen, ein Gelege zu zeitigen, was vielleicht vor allem bei unerfahrenen, vorjährigen Tieren der Fall ist. Raum- und Nahrungsmangel, Stress durch dauernde Beunruhigung, Überflussangebot für Räuber und Parasiten sowie erhöhte Verbreitungsfahr für Kontaktkrankheiten sind Faktoren, die einen Einfluss auf die Gesundheit der Alt- und Jungvögel haben können. Man würde also erwarten, dass bei zunehmender Brutpaarzahl die Brutergebnisse abnehmen.

Tatsächlich haben Einzelpaare des Rothalstauchers (im Vergleich zu nicht einzeln brütenden Paaren auf Gewässern gleicher Größe) den höchsten Bruterfolg und die größten Familien, vermutlich weil mehr Nahrung verfügbar ist und die Revierverteidigung entfällt, so dass Zeit und Energie ausschließlich der Jungenaufzucht gewidmet werden können (VLUG 1993).

Bei zunehmender Brutpaarzahl nimmt der Bruterfolg an Fischteichen deutlich ab, und die Familiengröße zeigt dieselbe Tendenz (Tab. 4). An Strandseen jedoch gibt es nur eine deutliche Abnahme der Familiengröße (und nicht des Bruterfolgs) bei zunehmender Brutpaarzahl, und bei Weihern ist kaum eine Tendenz zu entdecken (Tab. 4). Da an größeren Gewässern im Durchschnitt mehr Brutpaare leben als an Kleingewässern, ist es vermutlich so, dass nicht nur die absolute Zahl der Brutpaare eine Rolle spielt, sondern auch Faktoren, die mit der Gewässergröße zusammenhängen (s. 9.2).

Aus Tab. 3 ist vielleicht die Tendenz zu entnehmen, dass bei gleichbleibender Gewässergröße der Fischteiche ein größerer Bestand weniger Bruterfolg hat als ein kleiner. Auf 1-5 ha kleinen Fischteichen hatten bei einem geringen Bestand von 2,5-3 Brutpaaren pro Teich 47 % der Brutpaare (n = 220 Paare) Erfolg, wohingegen bei einem Bestand von 3,5-5 Paaren pro Teich nur 39 % (n = 282 Paare) Junge hatten. Diese Tendenz galt jedoch nicht für die mittlere Familiengröße. Eine signifikante Bestandsabhängigkeit des Bruterfolgs auf kleinen Fischteichen konnte nicht nachgewiesen werden (χ^2 -Test mit Yates-Korr.: 2,72 = n.s., BRÄGER).

9.4.2 Siedlungsdichte

Der Einfluss der Gewässergröße ist auch erkennbar, wenn die Siedlungsdichte (= Brutpaarzahl pro ha) berechnet wird. Aus Tab. 5 geht hervor, jedenfalls bei Beständen an Fischteichen und Weihern in Schleswig-Holstein, dass Bruterfolg und Familiengröße des Rothalstauchers bei zunehmender Siedlungsdichte immer höher werden. Man könnte den Eindruck haben, dass hier der Vermutung aus dem vorigen Kapitel widersprochen wird, und intraspezifische Konkurrenz sich sogar positiv auf die Reproduktion des Rothalstauchers auswirkt. Tatsächlich sind es aber hauptsächlich Bestände an kleineren Gewässern, die die höchsten Siedlungsdichten erreichen.

Tab. 4: Brutpaarzahlen (Größenklassen), Gewässertyp und Brutergebnisse des Rothalstauchers in Schleswig-Holstein und Hamburg 1969-2002

Table 4: Number of breeding pairs (size class of number of pairs), type of breeding site and breeding results of the Red-necked Grebe in Schleswig-Holstein and Hamburg 1969-2002

| Brutpaare pro Gewässer (Größenklasse der Brutpaarzahl) | Zahl der Gewässer x Jahre | Brutpaare mit bekanntem Brutergebnis | davon mit großen Jungen (= Familienzahl) | Bruterfolg (= % der Paare mit großen Jungen) | Gesamtzahl der großen Jungen | Junge pro Familie |
|--|--|---|--|--|------------------------------------|--|
| <i>Size class of number of pairs</i> | <i>Number of records (nos. sites x nos. years)</i> | <i>Pairs with known breeding result</i> | <i>Pairs with one or more older young (= number of families)</i> | <i>Brood success (= % of pairs raising at least one young)</i> | <i>Total number of older young</i> | <i>Young per family (= brood size)</i> |
| Fischeiche fish ponds | | | | | | |
| 0,5-1,0 | 436 | 409,5 | 214 | 52,26 | 373 | 1,74 |
| 1,5-2,0 | 228 | 448 | 182,5 | 40,74 | 335 | 1,84 |
| 2,5-3,0 | 147 | 429 | 173,5 | 40,44 | 284 | 1,64 |
| 3,5-4,0 | 128 | 490 | 180,5 | 36,84 | 294 | 1,63 |
| 4,5-5,0 | 85 | 406 | 122,5 | 30,17 | 182 | 1,49 |
| 5,5-10,0 | 177 | 1253 | 495,5 | 39,55 | 784 | 1,58 |
| 10,5-15 | 88 | 1100,5 | 387,5 | 35,21 | 634 | 1,64 |
| 15,5-35 | 69 | 1456 | 517,5 | 35,54 | 825 | 1,59 |
| <i>insg. total</i> | 1358 | 5992 | 2273,5 | 37,94 | 3711 | 1,63 |
| Strandseen lagoons | | | | | | |
| 0,5-1,0 | 36 | 34,5 | 8 | 23,19 | 18 | 2,25 |
| 1,5-2,0 | 25 | 49,5 | 32 | 64,65 | 64 | 2,00 |
| 2,5-3,0 | 18 | 53 | 17 | 32,08 | 28 | 1,65 |
| 3,5-4,0 | 12 | 47 | 15 | 31,91 | 24 | 1,60 |
| 4,5-5,0 | 9 | 44,5 | 16 | 35,96 | 21 | 1,31 |
| 5,5-10,0 | 34 | 263,5 | 77 | 29,22 | 95 | 1,23 |
| 10,5-15 | 27 | 359 | 127,5 | 35,52 | 160 | 1,25 |
| 15,5-34 | 29 | 656,5 | 278 | 42,35 | 348 | 1,25 |
| <i>insg. total</i> | 190 | 1507,5 | 570,5 | 37,84 | 758 | 1,33 |
| Weiherr natural ponds | | | | | | |
| 0,5-1,0 | 48 | 45,5 | 30 | 65,93 | 53 | 1,77 |
| 1,5-2,0 | 25 | 50 | 25 | 50,00 | 48 | 1,92 |
| 2,5-3,0 | 20 | 59,5 | 23,5 | 39,50 | 43 | 1,83 |
| 3,5-4,0 | 9 | 34,5 | 12 | 34,78 | 17 | 1,42 |
| 4,5-5,0 | 8 | 39 | 20 | 51,28 | 37 | 1,85 |
| 5,5-10,0 | 16 | 106,5 | 51,5 | 48,36 | 101 | 1,96 |
| 10,5-15 | 13 | 173,5 | 101 | 58,21 | 189 | 1,87 |
| 15,5-54 | 14 | 339 | 183 | 53,98 | 308 | 1,68 |
| <i>insg. total</i> | 153 | 847,5 | 446 | 52,63 | 796 | 1,78 |

Die Siedlungsdichte nimmt nämlich mit zunehmender Gewässergröße ab. Im Zeitraum 1969-1990 war sie an bis 5 ha großen schleswig-holsteinischen Gewässern 0,48 Rothalstaucherpaare/ha, an Gewässern von 10,1-20 ha 0,19 und an Gewässern von 30,1-40 ha 0,09 (VLUG 1993). Die höchsten Siedlungsdichten wurden erreicht am 1 ha großen NW-Nebenteich des Gödfeldteiches/PLÖ (8,00 Paare/ha im Jahre 1990) und am 3 ha großen Westermarkelsdorfer Teich/Fehmarn (8,67 Paare/ha, 1989). Dies ist vor allem dadurch zu erklären, dass kleine Gewässer im Verhältnis zur

Wasserfläche eine große Uferlänge haben und große Gewässer eine kleine. Da die meisten Taucher in der Vegetationszone am Ufer brüten, weisen kleine Gewässer in der Regel eine höhere Siedlungsdichte auf. Daher ist es wahrscheinlich, dass die gute Reproduktion bei hohen Siedlungsdichten hauptsächlich mit den guten Voraussetzungen an kleineren Gewässern zusammenhängt. Offenbar sind die Nachteile der intraspezifischen Konkurrenz im Allgemeinen geringer als die Vorteile, die die kleinen Gewässer bieten. So zogen im Jahre 1983 11 der 13 Brutpaare am Lammers-

Tab. 5: Bestandsdichte (= Brutpaare/ha, Größenklassen), Gewässertyp und Brutergebnisse des Rothalstauchers in Schleswig-Holstein und Hamburg 1969-2002

Table 5: Population density (= breeding pairs/ha, size classes), type of breeding site and breeding results of the Red-necked Grebe in Schleswig-Holstein and Hamburg 1969-2002

| Bestandsdichte (Größenklasse BP/ha) | Zahl der Gewässer x Jahre | Brutpaare mit bekanntem Brutergebnis | davon mit großen Jungen (= Familienzahl) | Bruterfolg (= % der Paare mit großen Jungen) | Gesamtzahl der großen Jungen | Junge pro Familie |
|---|--|---|--|--|--|--|
| <i>Population density (size class of breeding pairs/ha)</i> | <i>Number of records (nos. sites x nos. years)</i> | <i>Pairs with known breeding result</i> | <i>Pairs with one or more older young (= number of families)</i> | <i>Brood success (= % of pairs raising at least one young)</i> | <i>Total number of older young</i> | <i>Young per family (= brood size)</i> |
| <i>Fischteiche fish ponds</i> | | | | | | |
| 0,01-0,10 | 89 | 131,5 | 42 | 31,94 | 59 | 1,40 |
| 0,11-0,20 | 112 | 263,5 | 88,5 | 33,59 | 129 | 1,46 |
| 0,21-0,30 | 117 | 449 | 170 | 37,86 | 267 | 1,57 |
| 0,31-0,40 | 159 | 699,5 | 264,5 | 37,81 | 429 | 1,62 |
| 0,41-0,50 | 169 | 765,5 | 308,5 | 40,30 | 509 | 1,65 |
| 0,51-0,60 | 77 | 488,5 | 142,5 | 29,17 | 225 | 1,58 |
| 0,61-0,70 | 94 | 563,5 | 187 | 33,19 | 293 | 1,57 |
| 0,71-0,80 | 66 | 429 | 152 | 35,43 | 247 | 1,63 |
| 0,81-0,90 | 92 | 504 | 191 | 37,90 | 317 | 1,66 |
| 0,91-1,00 | 91 | 292,5 | 117 | 40,00 | 197 | 1,68 |
| 1,01-1,25 | 71 | 410,5 | 169 | 41,17 | 290 | 1,72 |
| 1,26-1,50 | 66 | 333,5 | 158 | 47,38 | 257 | 1,63 |
| 1,51-2,00 | 93 | 424 | 171,5 | 40,45 | 300 | 1,75 |
| 2,01-7,50 | 31 | 161 | 78 | 48,45 | 127 | 1,63 |
| <i>insg. total</i> | <i>1327</i> | <i>5915,5</i> | <i>2239,5</i> | <i>37,86</i> | <i>3646</i> | <i>1,63</i> |
| <i>Teiche (nicht-ablassbar) permanent man-made ponds</i> | | | | | | |
| 0,13-1,00 | 28 | 45 | 16 | 35,56 | 30 | 1,88 |
| 1,01-8,50 | 33 | 151 | 52 | 34,44 | 74 | 1,42 |
| <i>insg. total</i> | <i>61</i> | <i>196</i> | <i>68</i> | <i>34,69</i> | <i>104</i> | <i>1,53</i> |
| <i>Strandseen lagoons</i> | | | | | | |
| 0,01-1,00 | 106 | 738,5 | 233,5 | 31,62 | 324 | 1,39 |
| 1,01-8,50 | 61 | 702 | 307 | 43,73 | 370 | 1,21 |
| <i>insg. total</i> | <i>167</i> | <i>1440,5</i> | <i>540,5</i> | <i>37,52</i> | <i>694</i> | <i>1,28</i> |
| <i>Weiherr natural ponds</i> | | | | | | |
| 0,04-1,00 | 91 | 275,5 | 134 | 48,64 | 231 | 1,72 |
| 1,01-5,25 | 40 | 528 | 288 | 54,55 | 521 | 1,81 |
| <i>insg. total</i> | <i>131</i> | <i>803,5</i> | <i>422</i> | <i>52,52</i> | <i>752</i> | <i>1,78</i> |

hagener Teich V/PLÖ (5 ha groß) 26 Junge hoch (Siedlungsdichte 2,60 Paare/ha, Bruterfolg 85 %, Familiengröße 2,36), und 12 der 17 Paare waren 2002 an der Überschwemmung südlich des Autobahndammes bei Achterwehr/RD (4 ha) erfolgreich (Siedlungsdichte 4,25 Paare/ha, Bruterfolg 71 %, Familiengröße 1,58) (BERNDT, VLUG).

10. Zweitbruten des Rothalstauchers

Eine Zweitbrut ist eine Brut oder ein Brutversuch in einer Brutsaison, nachdem die Jungen der ersten Brut (Erstbrut) in der Regel schon (relativ) groß sind. Zweitbruten des Rothalstauchers sind selten. Aus Nordamerika ist nur eine erfolg-

reiche Zweitbrut bekannt (STOUT & NUECHTERLEIN 1999). Vier der 163 untersuchten Brutpaare in Südost-Polen versuchten eine Zweitbrut und zwei von ihnen waren erfolgreich (KLOSKOWSKI 2001a).

Aus Schleswig-Holstein sind im Zeitraum 1969-2002 immerhin 36 Zweitbruten nachgewiesen, von denen 27 erfolgreich waren. Die erfolgreichen Paare hatten einen überdurchschnittlichen Gesamtbruterfolg. In der Erstbrut wurden 57 und in der Zweitbrut 51 Junge großgezogen, d.h. insgesamt 108 Junge oder 4,00 Junge pro erfolgreiches Paar.

Zeitmangel ist ein wesentlicher Grund dafür, dass Rothalstaucherpaare so wenig Zweitbruten produzieren. Schon relativ früh müssen die Altvögel die Brutgebiete verlassen, um in flachen Meeresbuchten zu mausern (VLUG 1996). Zweitbruten erfolgen daher auch nur bei Paaren, die bereits früh in der Saison mit dem Brutgeschäft beginnen, und auch dann nur bei wenigen.

Die Jungen der ersten Brut haben zu Beginn der Eiablage der Zweitbrut meistens ein Alter von 3 bis 5 Wochen erreicht. Manchmal allerdings sind sie nur 1-2 Wochen alt oder noch jünger. MELDE (1978) beobachtete einmal, dass die Eier der Zweitbrut in der Zeit gelegt wurden, in der die Jungen der Erstbrut schlüpften, und DE SMET (1983) entdeckte in einem Fall, dass die Eiablage der Zweitbrut schon 1-2 Tage vor dem Schlüpfen der Jungen der Erstbrut begann. Zur Zeit des Schlüpfens der Zweitbrutküken sind die Jungen der ersten Brut meistens noch (teilweise) von den Eltern abhängig (VLUG 2002).

Zweitbruten beim Rothalstaucher werden vermutlich nur an Gewässern mit einem Reichtum an Beutetieren gezeitigt, z.B. an neu entstandenen Weihern (s. 9.1.3). So gab es am Klenzauer See/OH im Jahre 1997 1 und 1998 sogar 3 erfolgreiche Zweitbruten (KOOP, VLUG). Die erfolgreichen Paare mit Zweitbruten in Schleswig-Holstein zogen in der Erstbrut im Durchschnitt 2,11 und in der Zweitbrut 1,89 Junge groß, d.h. schon bei der Erstbrut mehr als der Landesdurchschnitt (= 1,62, Tab. 1). Auch dies weist darauf hin, dass Nahrung reichlich vorhanden war. KŁOSKOWSKI (2001a) stellte fest, dass Rothalstaucher, die eine Zweitbrut versuchten, an Teichen brüteten, in denen viele Kleinstfische ausgesetzt waren. Die Altvögel hatten mehr Erfolg als andere Paare bei der Nahrungssuche.

In seltenen Fällen füttern die Jungen der Erstbrut die kleineren Geschwister. Meistens jedoch ist die Aufzucht der Zweitbrutküken für die Eltern nicht leicht, da die Jungen der Erstbrut sich den Küken der Zweitbrut gegenüber feindselig verhalten. KŁOSKOWSKI (2001a) stellte fest, dass in der ersten Woche nach dem Schlüpfen des Zweitbrutküken das Erstbrutjunge sich 75 % der von den Eltern herbeigeführten Beutetiere bemächtigte (n = 267 elterliche Fütterungen). Dadurch bekam das jüngere Küken weniger Fütterungen pro Stunde (5,5) als sein Erstbrutgeschwister im entsprechenden Alter (14,5 pro Stunde). Obendrein wurde das kleine Küken während der kur-

zen Perioden, die es nicht auf dem Rücken eines Altvogels verbrachte, vom älteren Küken angegriffen und bekam heftige Schnabelhiebe (KŁOSKOWSKI 2001a). Es liegt auf der Hand, dass sich die Überlebenschancen der kleinen Küken dadurch verringern.

11. Anpassungen an unvorhersagbare Nahrungs- und Habitatbedingungen in der Brutzeit

11.1 Notwendigkeit der Anpassungen an unvorhersagbare Nahrungs- und Habitatbedingungen

Das Nahrungsangebot für Rothalstaucher ist an den verschiedenen Gewässern sehr unterschiedlich und schwankt jährlich. Es hängt unter anderem vom Fischbesatz, Entwicklung der submersen Vegetation und Eutrophierungsgrad ab (VLUG 1993).

Das Wetter, das auf verschiedene Weisen die Reproduktion beeinflussen kann, wirkt sich wahrscheinlich auch auf die Nahrungsversorgung aus (s. 8.). Die kleinen Küken werden mehr als die Altvögel durch Engpässe in der Nahrungsversorgung getroffen. Die Eltern müssen für sie jedes einzelne Beutetier an die Oberfläche bringen, und dies kostet Zeit. Große Beutetiere, die für die Altvögel geeignet sind, sind häufig zu groß für die Küken, so dass die Auswahl an geeigneten Wasserinsekten u.ä. relativ gering ist. Bei schlechtem Wetter ist die Erbeutung der Nahrungstiere vermutlich schwerer als sonst, und es gelingt den Eltern nicht, alle Jungen am Leben zu erhalten.

Die Altvögel können in der Legeperiode nicht vorhersehen, wieviel Nahrung später für die Küken verfügbar ist. Auch können sie natürlich nicht ahnen, wie groß die Jungenverluste durch negative Wetterbedingungen werden. Deswegen haben sich Anpassungen entwickelt, die es ihnen ermöglichen, die Zahl der Jungen in verschiedenen Stadien des Brutzyklus zu kontrollieren, so dass mindestens ein oder zwei Küken überleben können (vgl. SIMMONS 1974).

Da auch Zahl und Verfügbarkeit der Nistplätze fluktuieren können, zeigen Lappentaucher bestimmte opportunistische Verhaltensweisen.

11.2 Anpassungen an ein nicht vorhersehbares Nahrungsangebot

11.2.1 Variable Vollegegrößen

Die Vollegegröße bei Rothalstauchern fluktuiert enorm und schwankt bei der Nominatsubspezies zwischen 1 und 7, und bei *P. g. holboellii* zwischen 1 und 9 Eiern (s. 4.). Die größte norma-

le Vollgelegegröße der Haubentaucher kann drei mal so groß sein wie die kleinste. Diese Unterschiede sind größer als bei den meisten anderen Vogelarten. Möglicherweise entspricht die Größe des Geleges der Zahl der Jungen, die später hochgebracht werden könnten, wenn die Nahrungssituation während der Eiablage und der Aufzucht die gleiche wäre (SIMMONS 1974).

Rothals- und Haubentaucher legen allerdings meistens mehr Eier, als sie später Junge großziehen können (s. 5.). Sie können es sich erlauben, ziemlich große Gelege zu zeitigen, weil die Eier relativ klein sind und es eine nicht so große energetische Investition für das ♀ ist, ein Ei zu produzieren (was übrigens nicht bedeutet, dass diese Investition ganz zu vernachlässigen ist) (s. 3.).

Vermutlich wird das Risiko, ein oder mehr unbefruchtete Eier zu haben, durch ein großes Gelege wettgemacht. Aber wichtiger ist wahrscheinlich, dass das Wetter und die Nahrungsbedingungen nicht sicher vorhersehbar sind und die Situation nach der Eiablage sich sehr ändern kann. Wenn sich später in der Saison herausstellt, dass ohne Schwierigkeiten mehr Küken hätten hochgebracht werden können als das Paar jetzt besitzt, ist es zu spät. Eine zu große Eizahl kann durch das Verlassen des Restgeleges korrigiert werden (s. unten), eine zu kleine Zahl allerdings nicht. Die Vögel gehen also vermutlich auf „Nummer Sicher“.

Geringere mittlere Vollgelegegrößen werden vor allem von Rothals- und Haubentaucherbeständen produziert, die an stabilen Gewässern brüten und die in größerem Maße als die Artgenossen eine K-Strategie verfolgen (s. 9.1.1 und 12.4.4).

11.2.2 Asynchrones Schlüpfen und seine Folgen

Bei den meisten Nestflüchtern wie z.B. Anatiden und Charadriiformen, beginnt die effektive Bebrütung des Geleges mit dem letztgelegten Ei und die Küken schlüpfen mehr oder weniger gleichzeitig. Bei Lappentauchern jedoch beginnt das Brüten mit wenigen Ausnahmen sofort nach Ablage des ersten Eies, manchmal nach Ablage des zweiten. Da der Legeabstand zwischen zwei aufeinander folgenden Eiern beim Rothalstaucher 1 oder 2 Tage ist, schlüpfen die Küken nicht gleichzeitig. Dieses asynchrone Schlüpfen gibt den Altvögeln die Möglichkeit, die Zahl der Küken zu kontrollieren, nämlich durch das Verlassen des Restgeleges. Die Konkurrenz zwischen den ungleich alten Geschwistern fördert eine

schnelle Anpassung ihrer Zahl an die verfügbare Nahrungsmenge.

Verlassen des Restgeleges

Oft beenden Rothalstaucher das Brüten, bevor alle Eier geschlüpft sind. Nicht nur unbefruchtete Eier oder Eier mit gestorbenen Embryonen werden verlassen, sondern auch Eier mit lebensfähigen Embryonen (VLUG 2002). VAN DER POEL (1985) stellte bei ca. 30 % der 72 von ihm untersuchten fruchtbaren Haubentaucherpaare in der Provinz Zuid-Holland fest, dass sie ein oder mehrere Eier vor dem Schlüpfen verließen, obwohl diese Eier meistens lebensfähige Embryonen enthielten. Auch verlassene Eier von Schwarzhals- und Renntauchern besitzen häufig lebensfähige Embryonen, die sich einige Tage vor dem Schlüpfen befinden (BRUA et al. 1996). Wenn auch Störungen am Nest zur Aufgabe des Restgeleges führen können (WOBUS 1964), gibt es Hinweise, dass sie meistens nicht die Ursache sind, und dass asynchrones Schlüpfen und Verlassen des Restgeleges Anpassungen sind, um Nahrungsmangel in der Schlüpfzeit bewältigen zu können. Dadurch bekommen die erstgeschlüpften Küken eine höhere Überlebenschance.

KLOSKOWSKI (2003b) stellte in Fischteichen in Südost-Polen fest, dass das Verlassen des Restgeleges nicht mit der Zahl der schon geschlüpften Küken oder mit dem Zeitpunkt der Eiablage zusammen hing. Auch Störungen am Nest hatten keinen deutlichen Einfluss. Es gab aber einen klaren Zusammenhang mit der Nahrungssituation. Das Verlassen kam nämlich vor allem vor bei Paaren mit größeren Gelegen und bei Familien mit Küken, die den Hungertod starben. In drei Nestern schlüpfen die verlassenen Eier, die Eltern zeigten jedoch kein Interesse für das Nest, und die Küken starben. Bei 38 der 54 von KLOSKOWSKI (2003b) untersuchten Paare wurde die Zahl der Jungen durch das Verlassen der letzten Eier (30 Paare) und/oder durch Hungertod (37 Paare) verringert.

Es ist natürlich nicht im Interesse der Küken im Restgelege, dass sie von den Eltern verlassen werden. Rothals- und andere Lappentaucherküken piepen während der letzten 1-2 Tage vor dem Schlüpfen laut im Ei. Möglicherweise versuchen die Küken so, ein Verlassen zu verhindern. Experimente an Schwarzhalsstaucherküken kurz vor dem Schlüpfen weisen darauf hin, dass diese Theorie stimmt. Zumindest zeigen sie, dass die Eltern den piependen Küken mehr Zuwendung

geben. Experimentell abgekühlte Embryonen geben mehr Laute vor sich als Embryonen, die normalen Bebrütungstemperaturen ausgesetzt sind. Gelegentlich verlässt ein brütender Taucher das Nest, aber durch das Piepen wird die Zeit außerhalb des Nestes reduziert und mehr Zeit auf die Bebrütung der Eier verwendet. Auch der andere nicht brütende Altvogel reagiert auf das Piepen und verbringt längere Zeit in der Nähe des Nestes (BRUA 1996, BRUA et al. 1996).

Konkurrenz zwischen den Geschwistern

Die erstgeschlüpften Lappentaucherküken sind nicht nur größer und stärker als die jüngeren Geschwister, sie sind auch geschickter in ihren Bewegungen, so dass sie sich schneller dem Futter bringenden Altvogel nähern und früher bei den Fütterungen die besten Positionen auf der Wasseroberfläche einnehmen können. Sie haben dadurch in den ersten Tagen nach dem Schlüpfen Vorteile den kleineren Geschwistern gegenüber.

Der Vorzug, den die älteren Küken durch Größe und Geschicklichkeit genießen, ist an sich nur von kurzer Dauer. Aber durch ihre ursprüngliche Überlegenheit an Kampfvermögen haben die Erstgeschlüpften die Möglichkeit, schnell eine Hierarchie aufzubauen, wodurch sie längere Zeit die später geschlüpften Geschwister dominieren können. Auf diese Weise verursacht also das asynchrone Schlüpfen ein selbstregulierendes Dominanzsystem (NUECHTERLEIN 1981, SIMMONS 1974). Durch NUECHTERLEIN (1981) sind mehr Einzelheiten über diesen Prozess bekannt, der erwartungsgemäß gleich nach dem Schlüpfen anfängt. Er führte Experimente bei Renntauchern und ihren frischgeschlüpften Küken durch und entdeckte, dass die älteren Küken die Reaktionen der kleineren auf die elterlichen Nahrungsrufe unterdrückten. Die jüngeren Geschwister, versteckt zwischen den Rückenfedern, ließen sich am Anfang sofort blicken, als sie die Nahrungsrufe hörten, und bettelten gleichzeitig mit den älteren Geschwistern. Sie wurden jedoch gewöhnlich heftig gepickt und bald lernten sie, sich nicht mehr zu zeigen, bis die älteren Geschwister gesättigt waren.

WOBUS (1964) beobachtete, wie die beiden größten Jungen eines Rothalstaucherpaares ständig über das kleinste Geschwister herfielen; das älteste schwamm auf das jüngste los und hakte es längere Zeit kräftig auf den Hinterkopf, was sich in geringen Abständen wiederholte. Auf dem Rücken des Altvogels vertrugen sich die Ge-

schwister, doch beim Füttern bekam das Kleinste nur selten etwas ab. Stets hatten die Großen vor ihm den Futter bringenden Altvogel erreicht und nahmen die Nahrung ab. Zwei Tage nach dem Schlüpfen war das Junge tot. DE SMET (1983) stellte Geschwisterkonkurrenz bei ein- bis zweiwöchigen Rothalstaucherküken fest. Während einer Beobachtungsstunde bekam das kleinste Küken nur eines der 53 Beutetiere von den Eltern und wurde von seinem älteren Geschwister gepickt oder gejagt, immer wenn es in die Nähe des fütternden Altvogels kam.

Rothalstauchereltern greifen die ersten zwei Wochen nach dem Schlüpfen nicht in die Konkurrenz der Küken ein. Die Jungen werden ganz einfach nach dem Prinzip „wer zuerst kommt, mahlt zuerst“ gefüttert. Es ist also nicht verwunderlich, dass, je höher das Rothalstaucherküken in der Hierarchie steht, es desto mehr Nahrung von den Eltern bekommt (KLOSKOWSKI 2001b). Dadurch erhalten die kleinsten Küken in Zeiten von Nahrungsmangel zu wenig Beutetiere, und die Sterblichkeit ist unter ihnen höher als unter den Erstgeschlüpften. Der Vorteil für die Fortpflanzung der Eltern besteht in der größeren Chance, dass zumindest das älteste Junge überlebt und nicht alle Küken eingehen. Es gibt sogar Beobachtungen von Altvögeln, die in schlechten Nahrungsumständen ganz kleine Küken pickten (DE SMET 1983, KLOSKOWSKI 2001b). Dies weist darauf hin, dass die Eltern manchmal auch eine aktive Rolle bei der Verminderung der Familiengröße spielen können.

Das Hierarchiesystem ist auch in Situationen wirksam, die nichts mit Nahrungsversorgung zu tun haben. In der Zeit, in der die Küken größer werden, wird der Raum auf dem Rücken der Eltern knapp. Die dominierenden Taucherküken bekommen eher einen Platz als die Untergeordneten, wodurch sie vermutlich während Schlechtwetterperioden eine größere Überlebenschance haben (NUECHTERLEIN 1981).

Wenn auch die Rothalstauchereltern in den ersten Wochen nach dem Schlüpfen eine ungleiche Nahrungsverteilung und damit eine Brutreduktion zu akzeptieren scheinen, ändert ihre Haltung sich danach. Sie werden schneller und häufiger den größeren Jungen gegenüber aggressiv. Wenn die Altvögel in ihrer Nähe sind, zeigen die älteren Jungen Furcht und verhalten sich zögernd. Dadurch sind nun die jüngeren Küken im Vorteil bei der Nahrungsverteilung (KLOSKOWSKI 2001b).

In schlechten Nahrungssituationen ist es für den Fortpflanzungserfolg der Altvögel natürlich besser, das Restgelege zu verlassen, als die kleinsten Küken durch Nahrungsmangel zu verlieren. Je später die Tiere im Brutzyklus sind, desto mehr Zeit und Energie sind schon verbraucht. Da die Nahrungssituation und die Wetterverhältnisse nicht vorhersagbar sind und sich auch nach der Schlüpfzeit verschlechtern können, ist es oft nicht zu vermeiden, dass erst die Hierarchie die Zahl der Küken verringern muss, anstatt dass alle Küken eingehen.

11.3 Anpassungen an unvorhersagbare Habitatbedingungen: Rothals- und andere Lappentaucher als Opportunisten – rapide Besiedlung neuer Gewässer

Variable Vollgelegegrößen und asynchrones Schlüpfen sind Anpassungen an unvorhersagbare Nahrungsbedingungen. Lappentaucher haben sich allerdings auch mit einer fluktuierenden Verfügbarkeit der Nistplätze auseinander zu setzen. Unter anderem können durch Verlandung, Trockenheit oder hohe Wasserstände Gewässer ganz ungeeignet für das Brutgeschäft werden. Sobald die Umstände günstig sind, müssen die Taucher gleich reagieren können. Sie haben daher opportunistische Verhaltensweisen entwickelt, um sich sofort der jeweils gegebenen Lage anpassen zu können. Sie sind imstande, innerhalb eines Tages ein Nest zu bauen und in kurzer Zeit ein Gelege zu zeitigen.

Dieser Opportunismus wird insbesondere deutlich, wenn man die schnelle Besiedlung von Neugewässern in Betracht zieht. Während des Zuges fliegen Lappentaucher nachts über Land und können gleichzeitig das Gelände auf geeignete Brutplätze untersuchen. Funde verdutzter Rothals- und Haubentaucher auf Straßen verraten uns etwas über ihre nächtlichen Streifzüge. Bei Schnee, Nebel und Regen landen sie manchmal auf Straßen oder anderen nassen oder vereisten, glänzenden Asphaltflächen, da sie diese mit Gewässern verwechseln (THÖNEN 1969, VLUG 2002). Im Winter werden zwar mehr falsch gelandete Taucher gefunden als während des Frühjahrszuges, aber auch im Frühjahr zeigen die Vögel lebhafte nächtliche Flugaktivitäten.

Wenn einige Rothalstaucher ein neues geeignetes Gewässer gefunden haben, machen sie durch ihre Rufe auch Artgenossen auf dieses Gewässer aufmerksam, wodurch es schnell von vielen Tauchern besiedelt werden kann. So wurde der Struckteich/OD (14 ha groß) gleich nach dem

Anstau (Winter 1997/98) besiedelt: 1998 wurden 25, 1999 35 und 2000 mindestens 54 Rothalstaucherpaare gezählt (BERNDT, KOOP, VLUG).

Auch der Haubentaucher hat die Fähigkeit, neue Gewässer rasch zu besiedeln: Hauke-Haien-Koog/NF 1965 erstmals 1 Paar, 1973 35, 1980 40-45. Im 1987 eingedeichten Beltringharder Koog/NF stieg der Bestand von 1988 bis 1999 von 1 auf 33 Paare (BERNDT 2002). Dieses Phänomen ist noch viel ausgeprägter bei u.a. den Zwergtaucherarten (*Tachybaptus* sp.) (s. 14.2) und beim Schwarzhalstaucher (s. 14.3).

12. Rothals- und Haubentaucher als K-Strategen

FJELDSÄ (1981, 1986) hat Untersuchungen an fünf Lappentaucherarten aus den Anden und Patagonien durchgeführt. Unter dem Einfluss von ALERSTAM & HÖGSTEDT (1982) und anderen entwickelte er eine These über die Fortpflanzungsstrategien dieser Arten. ALERSTAM & HÖGSTEDT (1982) und FJELDSÄ (1986) versuchten zu zeigen, dass nicht nur die Qualität des Bruthabitats, sondern auch das Größenverhältnis von Überlebens- zu Bruthabitaten ein wichtiger Faktor ist bei der Entwicklung der Fortpflanzungs- und Zugstrategien verschiedener Vogelarten. Rothals-, Hauben- und andere Lappentaucher passen gut in das von ihnen beschriebene Bild.

Größenverhältnis von Überlebens- zu Bruthabitaten

Das Bruthabitatangebot für Rothals- und Haubentaucher ist viel geringer als das Angebot an Überwinterungsgebieten. Dies ist insbesondere beim Rothalstaucher der Fall. Innerhalb seines Brutverbreitungsareals gibt es in der Regel nur vereinzelt geeignete Brutgewässer, d.h. vegetationsreiche Flachgewässer. Aber die wichtigsten Winter- und Mauseergebiete findet man an den Meeres- und Ozeanküsten, in Ästuaren oder an sehr großen Binnenseen (VLUG 2002). Obwohl Rothalstaucher nicht überall im Meer angetroffen werden, sondern nur an den flacheren Teilen bis zu einer Tiefe von 20 m (manchmal auch weit von der Küste entfernt, wie z.B. in der Ostsee), ist offensichtlich, dass ihnen viel mehr Mause- und Winterhabitat zur Verfügung steht als Bruthabitat.

Für Haubentaucher gibt es zwar mehr geeignete Brutgewässer als für Rothalstaucher, aber auch bei ihnen ist das Winter- und Mausegebiet (Meeres- und Ozeanküsten, Ästuar, große natürliche und anthropogene Binnengewässer) viel größer als das Bruthabitat (SNOW & PERRINS 1998). Eine

Anzahl großer Binnengewässer (z.B. IJssel- und Bodensee) werden von einem Teil der Population sowohl als Brut- als auch als Mauser- und Wintergebiet genutzt.

Da Rothals- und Haubentaucher tief tauchen können (bis über 40 Meter, HOFER 1969, MÜLLER et al. 1990), können sie wesentlich größere Teile der Küstengewässer nutzen als die kleineren Lappentaucher. Die kleineren Arten besitzen nicht die Fähigkeit, große Tiefen zu erreichen; so beträgt z.B. die beobachtete maximale Tauchtiefe des Eurasischen Zwergtauchers nur 6,3 Meter (BANDORF 1970) (s. 14.2).

Obwohl die meisten Wintergebiete fürs Brutgeschäft ungeeignet sind, bieten sie den Tauchern gute Nahrungsbedingungen. Sie sind so groß, dass die Konkurrenz gering ist oder sogar fehlt, ganz anders als an den Brutgewässern, wo die Konkurrenz häufig stark ist. Auch sind die Verhältnisse in den Wintergebieten eher vorhersehbar als in den kleineren Brutgewässern. Dies gilt vor allem für die Meeres- und Ozeanküsten, in etwas geringeren Maße für die großen Binnenseen. Letztere sind zwar häufig nicht optimal oder ungeeignet für die Reproduktion (Wellenschlag, fehlende Vegetation usw.), aber die Bedingungen sind relativ vorhersagbar (weniger Schwankungen in Nahrungsversorgung, Wassertemperaturen u.ä. als in Kleingewässern).

Gute Überlebenschancen und K-Strategie

Rothals- und Haubentauchern steht also viel Überlebens-, aber relativ wenig Bruthabitat zur Verfügung. Dadurch sind vermutlich ihre Aussichten aufs Überleben hoch und größer als ihre Aussichten auf ein (erfolgreiches) Brüten. Die natürliche Auslese optimiert in solchen Situationen eine Fortpflanzungsstrategie, die darauf gerichtet ist, viel Energie auf das eigene Überleben zu verwenden (K-Strategie/Kapazitätsstrategie). Für die Weitergabe ihres genetischen Materials ist es für die Altvögel besser, so lange wie möglich gesund zu bleiben und dadurch so viele Brutsaisons wie möglich zur Verfügung zu haben, um Jahre mit guten Bedingungen ausnutzen zu können. Eine hohe Investition der Eltern in ihre (wenigen) Nachkommen mit sicherer Zukunft ist ebenfalls selektionsbegünstigt (lange Führungszeit). Da die Brutbestände sich häufig in der Nähe der Kapazitätsgrenzen des Lebensraumes befinden, ist der Erwerb von Brutrevieren für Jungtaucher nicht einfach. Neben einer hohen Lebenserwartung, einer geringen Vollgelegegröße

und einer kleinen jährlichen Jungenzahl sind eine große Zahl an „Nichtbrütern“ charakteristisch für K-Strategen. Die Vögel versuchen möglichst wenig Zeit an den Brutplätzen zu verbringen, und die Schwimmenmauser findet im Überlebenshabitat statt. „Nichtbrüter“, häufig vorjährige Vögel, werden meistens im Überlebenshabitat angetroffen und nicht im Brutgebiet (vgl. ALERSTAM & HÖGSTEDT 1982, NEWTON 1991, 1998).

Die Begriffe K- bzw. r-Strategie sind der Populationsökologie entnommen. Sie sind keine absoluten, sondern relative Umweltbeziehungen. Innerhalb der Lappentaucherfamilie gibt es Arten, die stärker K-, und Arten die stärker r-selektiert sind. Diese Unterschiede werden hier näher betrachtet. Es ist allerdings klar, dass es im Tierreich sowohl viel ausgeprägtere K- (z.B. Menschenaffen) als auch viel deutlichere r-Strategen (z.B. Mücken) gibt.

K-strategische Eigenschaften von Rothals- und Haubentaucher

Vieles weist darauf hin, dass Rothals- und Haubentaucher bei der Fortpflanzung vor allem eine K-Strategie verfolgen, nämlich: 1. ein geringes Fortpflanzungspotenzial, lange Bebrütungsdauer und lange Abhängigkeit der Jungen, 2. hohe Überlebensraten der Altvögel, 3. das Alter, in dem die Vögel zum ersten Mal brüten und 4. Verhaltensweisen der Altvögel im Brutgebiet, um ihre eigenen Aussichten auf ein langes Leben nicht zu verringern.

12.1 Geringes Fortpflanzungspotenzial, lange Bebrütungsdauer und lange Abhängigkeit der Jungen

Die mittlere Gelegegröße von Rothals- und Haubentaucher ist gering, verglichen mit Zwergtauchern, die typische r-Strategen sind. Rothalstaucher haben in der westlichen Paläarktis eine mittlere Gelegegröße, die gebietsweise von 3,2 bis 4,09 Eiern schwankt (s. 4.); Haubentaucher in den Niederlanden haben eine durchschnittliche Vollgelegegröße von 3,50 (n = 592 Gelege), und in Europa schwankt sie gebiets- und zeitweise von 2,00-4,52 (n = 918 Gelege) (LEYS & DE WILDE 1971). Der Zwergtaucher in Mitteleuropa hat dagegen eine mittlere Vollgelegegröße von 5,17 Eiern (BANDORF 1970). Hinzu kommt, dass Mehrfachbruten bei den Zwergtaucherarten in der Regel viel häufiger vorkommen als bei Rothals- und Haubentauchern (s. 14.2).

Auch die relativ lange Bebrütungszeit und lange Abhängigkeit der Jungen lässt vermuten, dass Rothals- und Haubentaucher K-Strategen unter

den Lappentauchern sind. Die Brutdauer beim Rothalstaucher beträgt im Durchschnitt 24 Tage (Polen, KLOSKOWSKI 1999) oder einige Tage länger (Manitoba, DE SMET 1983) und beim Haubentaucher etwa 28 Tage (VLUG 1983).

Die Rothalstaucherküken sind gewöhnlich abhängig von den elterlichen Fütterungen, bis sie circa 45-55 Tage alt sind. Aber hin und wieder füttern die Eltern sie bis zu zehn Wochen (KLOSKOWSKI brfl.). Die elterlichen Fütterungen beim Haubentaucher dauern in der Regel noch länger an, bis die Küken mindestens 10 bis 12 Wochen alt sind (CRAMP et al. 1977, SIMMONS 1974, 1989). Zwergtaucher-Küken sind früher selbständig als Hauben- und Rothalstaucherküken (s. 14.2).

12.2 Hohe Überlebensraten der Altvögel

KONTER (brfl.) analysierte die Ringrückmeldungen von 529 europäischen Haubentauchern. Zehn dieser Haubentaucher erreichten ein Alter von 10 oder mehr Jahren. Das Höchstalter betrug 23 Jahre; das beweist natürlich nicht, dass die Mehrzahl der adulten Haubentaucher lange leben. Aber die jährliche, mittlere Überlebensrate der Altvögel (60-75 %) weist darauf hin, dass sie gute Aussichten haben, auch in der nächsten Brutsaison wieder dabei zu sein (FUCHS 1982, PERRINS 1987, VAN DER POEL 1984; KONTER brfl.). Untersuchungen an farbberingten adulten Rothalstauchern am Lake Osakis, Minnesota, lassen auch auf hohe jährliche Überlebensquoten für Altvögel dieser Art schließen. Während einer 5-jährigen Periode kehrten jährlich 61 % (n = 69) bis 100 % (n = 9) der Altvögel ins Brutgebiet zurück (STOUT & NUECHTERLEIN 1999).

12.3 Das Alter, in dem die Vögel zum ersten Mal brüten

Vorjährige Rothals- und Haubentaucher tragen im Frühjahr das Brutkleid und sind gewöhnlich geschlechtsreif, brüten allerdings meistens nicht (VLUG 1983, 1985, 2000). Es ist jedoch möglich, dass in Jahren, in denen viele optimale Brutplätze unbesetzt sind, eine größere Zahl dieser vorjährigen Vögel Brutversuche unternimmt. Von einjährigen Rothalstauchern ist bekannt, dass sie in der Regel abseits der Brutgebiete übersommern, von Haubentauchern wird es vermutet. Schon im Juni gibt es Ansammlungen von Haubentauchern am IJsselsee (Niederlande) die aus mehr als 2.000 Tieren bestehen können. Auch werden in der Brutsaison auf großen Seen in Schleswig-Holstein Haubentaucherschwärme beobachtet, die sich entfernt von der Schilfzone

und den Brutrevieren weiter draußen auf dem Gewässer aufhalten (BERNDT). Möglicherweise sind dies hier vor allem vorjährige Tiere.

Vielleicht schreitet durch das dominierende Verhalten der alten, erfahrenen Taucher ein Teil der einjährigen Vögel nicht zur Brut (vgl. FJELDSÅ 1973). Möglicherweise unternehmen viele der jungen Vögel auch deshalb keine Brutversuche, weil sie noch nicht genügend Geschicklichkeit entwickelt haben, um Nahrung zu suchen, so dass die Jungenerziehung ein riskantes Unternehmen wird und ihre Überlebensaussichten senken kann. Beobachtungen an den Überwinterungsplätzen an der norwegischen Küste deuten darauf hin, dass junge Rothalstaucher die Methoden des Beutefangs noch entwickeln müssen. Hier bilden vor allem junge Rothalstaucher Nahrungssuchergesellschaften mit Samtenten (*Melanitta fusca*), denn durch die auf dem Boden nach Beute suchenden Samtenten kommen Polychäten (Meeresborstenwürmer) für die Rothalstaucher frei. Vermutlich wird die Geschicklichkeit der Taucher allmählich größer. Jedenfalls nimmt im Laufe des Winters die Zahl der Taucher, die alleine, d.h. ohne Samtenten Nahrung suchen, immer weiter zu (BYRKJEDAL et al. 1997).

12.4 Verhaltensweisen der Altvögel im Brutgebiet, um ihre eigenen Aussichten auf ein langes Leben nicht zu verringern

Die beträchtliche Lebenserwartung der Altvögel kann durch eine hohe Investition in Nachkommenschaft leicht abnehmen (BENNETT & OWENS 2002, CLUTTON-BROCK 1991), vor allem wenn das Brutgebiet keine optimalen Bedingungen für das Überleben der Altvögel aufweist.

Das Füttern und die Verteidigung der Küken sind die kostspieligsten Aktivitäten der Brutpflege, mehr als Nestbau oder Bebrütung des Geleges (BENNETT & OWENS 2002). Trotzdem kann das Brüten den Tauchern zum Verhängnis werden, weil sie auf dem Nest getötet werden können, insbesondere von Nachtprädatoren wie Uhu (*Bubo spec.*) und Amerikanischem Nerz (*Mustela vison*). Amerikanische Uhus (*Bubo virginianus*) töteten adulte Rothalstaucher auf 9 der 138 Nester am Rush Lake in Wisconsin (EICHHORST 1985).

Rothals- und Haubentaucher gehen möglicherweise weniger Risiken ein als r-Strategen und haben einige Verhaltensweisen entwickelt, durch die ihre Aussichten auf ein langes Leben so wenig wie möglich durch den Verbleib im Brutgewässer und unter der Investition in die Reproduktion lei-

den. Es sind dies: 1. nächtliches Nestverlassen, 2. Verteidigung großer Territorien, 3. frühes Verlassen der Brutplätze, 4. Brüten an Gewässern, an denen der Bruterfolg in der Regel gering ist.

12.4.1 Nächtliches Nestverlassen

NUECHTERLEIN & BUITRON (2002) entdeckten, dass viele brütende Rothalstaucher am Lake Osakis, Minnesota, nachts häufig längere Perioden das Nest verlassen (3 bis 9 Stunden). Vermutet wird, dass die Altvögel dies machen, um die Chance zu verringern, dass sie Nachtprädatoren zum Opfer fallen. Das Verhalten ist wahrscheinlich weit verbreitet und hat sich also in erster Linie wohl entwickelt, um die hohen Überlebenschancen der Altvögel zu wahren. Es ist jedoch nicht ausgeschlossen, dass durch das Verlassen der Nester die Paare ihren Körpergeruch am Nest verringern, so dass Waschbären (*Procyon lotor*) und andere Säugetiere weniger schnell die Gelege entdecken können.

Die Ei-Temperaturen in den verlassenen Gelegen sanken in der Regel innerhalb von 15-20 Minuten unter 30 °C, und danach näherten sie sich häufig der 20 °C-Grenze oder sanken noch tiefer. Die Brutdauer der verlassenen Eier erhöhte sich zwar auf 30 oder mehr Tage; aber es stellte sich heraus, dass die Embryonen die niedrigen Temperaturen überlebten (NUECHTERLEIN & BUITRON 2002).

12.4.2 Verteidigung großer Territorien

Rothalstaucher verteidigen in der Regel vehement große Brutreviere sowohl Artgenossen als auch anderen Tauchern gegenüber. Sobald ein Paar versucht, in das Revier anderer Taucher einzudringen, wird es angedroht und angegriffen. Manchmal werden heftige „Brust an Brust“-Kämpfe beobachtet, wobei versucht wird, den Gegner unter Wasser zu drücken.

Die Größe der Territorien beträgt oft 1-6 ha (WOBUS 1964). Manchmal nisten Rothalstaucher an sehr kleinen Gewässern, so dass das verteidigte Revier dort nur Bruchteile eines Hektars messen kann. So brütete 1989 ein Paar mit Erfolg an einem 0,05 ha kleinen Teich bei Prasdorf/PLÖ (GUTA), und an einem 0,09 ha kleinen Teich bei Klein-Waabs/RD führte 1975 1 Paar 3 Junge (SCHROETER). Am Rönner Weg, Raisdorf/PLÖ, gab es 1983 einen Teich von 0,12 ha, in dem ein Paar ein Nest hatte. Obwohl der Teich im Juli teilweise ausgetrocknet war und dem Rothalstau-

cherpaar nur die Hälfte der Wasserfläche zur Verfügung stand, zog es zwei Junge groß (VLUG).

In Schleswig-Holstein (1969-2002) beanspruchten in 70 Fällen Rothalstaucherpaare einen Fischteich bis 1 ha Größe für sich alleine. Offenbar reichen diese Kleingewässer für eine erfolgreiche Reproduktion aus, da die Taucher dort einen überdurchschnittlichen Bruterfolg (51 %) und Familiengröße (1,89 Junge/Fml) zeigten. 200 Paare bewohnten ohne Artgenossen einen Fischteich von 1,1-3 ha, und 127 einen von 3,1-42 ha. Obwohl größere Fischteiche wahrscheinlich relativ wenig Nahrung besitzen, wird stark der Eindruck erweckt, dass Paare häufig größere Areale verteidigen und ihnen mehr Nahrung zur Verfügung steht, als unbedingt notwendig ist.

Es ist deutlich, dass nicht immer kleinere Gewässer von nur einem Paar bewohnt werden. An Gewässern mit außerordentlich guten Nahrungsbedingungen (z. B. neu entstandenen Weihern) versuchen Einzelpaare zwar, das ganze Gewässer für sich alleine zu behalten, aber durch den hohen Populationsdruck gelingt dies nicht. Auch spielt in neuen Gebieten wahrscheinlich die Tatsache eine Rolle, dass es hier keine alteingesessenen Paare gibt, die schon im Voraus eine Dominanz besitzen. Dies alles widerspricht jedoch nicht der Tatsache, dass viele Gewässer nur von einem Paar bewohnt und heftig verteidigt werden, obwohl hier mehrere Paare Junge hätten großziehen können.

FJELDSÅ (1973) stellte auch bei Ohrentauchern fest, dass Paare die Hegemonie über unnötig große Reviere besitzen können. Obwohl verschiedene Erklärungen möglich sind, ist es wahrscheinlich, dass Altvögel diese großen Reviere vor allem verteidigen, um selbst einen möglichst guten Gesundheitszustand zu erhalten, so dass sie imstande sind, noch viele Jahre Junge hochzubringen.

12.4.3 Frühes Verlassen der Brutplätze

Rothalstaucher räumen häufig frühzeitig in der Brutperiode ihre Brutgewässer. Vor allem Vögel, die nicht zur Brut schreiten können (brutverhinderte Tiere) oder ihre Gelege oder Jungen verlieren, verlassen ihre Aufenthaltsgewässer früh (VLUG 1996). Auch erfolgreiche Paare ziehen manchmal schnell aus den Brutgewässern weg. In der Uckermark werden Rothalstaucherjunge aus späten Brutzeiten vor dem Flüggewerden von ihren Eltern verlassen (DITTBERNER 1996).

Es kommt regelmäßig vor, dass vor dem Ende der Führungszeit ein Altvogel nicht länger wartet und wegzieht, während der Partner die Jungenaufzucht und -führung übernimmt (DE SMET 1983, KLOSKOWSKI 2003a). Wenn Paare nur ein einziges Küken zu betreuen haben, zieht einer der Altvögel oft weg, bevor das Küken einen Monat alt ist (Manitoba, DE SMET 1983). Küken die spät in der Saison schlüpfen, werden häufiger und in einem früheren Alter von einem Elternteil verlassen als Küken, die früh schlüpfen; manchmal passiert dies schon ab einem Alter von 13 Tagen (Südost-Polen, KLOSKOWSKI 2003a und brfl.).

Auf den schleswig-holsteinischen Brutgewässern waren 1988-1995 am Sommeranfang (17.6.-7.7.) im Durchschnitt noch 69 % aller Altvögel anwesend, aber diese Zahl schwankt pro Jahr erheblich (zwischen 42 und 86 %; n = 2.997 ad). In einigen Jahren hat also die Hälfte der Brutvögel in dieser Zeit die Gewässer verlassen und in anderen Jahren nur ein Fünftel. Da es nur selten passiert, dass neue Rothalstaucher ab der zweiten Junihälfte an Brutgewässern eintreffen, um hier Brutversuche zu unternehmen, muss angenommen werden, dass die erfolglosen und brutverhinderten Vögel auf weitere Brutversuche verzichten.

Man könnte vermuten, dass Nahrungsverknappung beim frühzeitigen Verlassen eine Rolle spielt, aber, obwohl die Nahrung im Spätsommer und Herbst vermutlich nicht so reichlich ist wie im Früh- und Hochsommer, reicht sie fast sicher aus, um in dieser Periode noch eine Ersatzbrut zu zeitigen. Zwergtaucher brüten oft an Rothalstauchergewässern, und ihre Nahrungswahl überlappt sich sehr mit der des Rothalstauchers. Trotzdem bleiben Zwergtaucher in Schleswig-Holstein nicht selten bis in den Oktober hinein am Brutplatz und haben oft noch sehr spät nicht-selbstständige Junge (s. 14.2). Nicht Nahrungsmangel, sondern „Mauserzwang“ erklärt vermutlich das frühzeitige Räumen der Brutgebiete. Die Hauptmauserquartiere des Rothalstauchers liegen in flachen Meeresbuchten (VLUG 1996).

Das frühzeitige Verlassen der Brutgewässer ist bei Haubentauchern zwar nicht so ausgeprägt wie bei Rothalstauchern, aber kleine Gewässer werden häufig schnell geräumt. Erst ziehen viele der Paare weg, die keinen Erfolg mit dem Brutgeschäft hatten. Die anderen Paare folgen, sobald ihre Jungen flugfähig sind (MELDE 1973, VLUG 1996). Die Altvögel fliegen zu großen Binnenseen, um dort ihre Schwinge zu mausern. Wie

beim Rothalstaucher verlässt nicht selten der eine Partner eines Haubentaucherpaares das Brutgewässer, sobald die Jungen ca. 33-55 Tage alt sind, während der andere Partner bleibt und die Küken bis zur Selbständigkeit betreut (BANDORF 1982).

Die meisten Rothalstaucher und viele der Haubentaucher an Kleingewässern verlassen offenbar lieber ihre Brutplätze, als neue Brutversuche zu unternehmen. Die großen Gewässer, an denen sie mausern, sind ruhiger und bieten ihnen mehr Raum, um Nahrung zu suchen. Auf diese Weise investieren sie in ihre eigene Gesundheit, wodurch die Aussichten auf ein längeres Leben vergrößert werden.

12.4.4 Brüten an Gewässern, an denen der Bruterfolg in der Regel gering ist

Die These, dass Rothals- und Haubentaucher eine K-Strategie verfolgen, wird untermauert durch die Tatsache, dass sie nicht selten an Gewässern brüten, an die sie trotz niedrigen Bruterfolgs immer wieder zurückkehren. Dies ist vor allem auffällig bei Tauchern, die Nahrungsflüge unternehmen und bei denen, die in Kolonien an vermeintlich ungeeigneten Stellen an Großseen brüten.

Rothals- und Haubentaucher, die Nahrungsflüge unternehmen

Schon erwähnt wurde (s. 9.1.1), dass ca. 95 Paare Haubentaucher an Teichen in Ost-Flevoland brüteten, an denen es kaum Nahrung gab und die Altvögel Nahrungsflüge unternehmen mussten. Trotzdem verschwand die Brutpopulation erst, als das Bruthabitat für den Schleusenbau vernichtet wurde (VLUG). Die Altvögel tauchten selten im Brutgewässer nach Nahrung. Sie „wussten“ also, dass der Brutplatz wenig Nahrung besaß (LEYS, MARBUS & DE WILDE 1969). Die Eltern hätten vielleicht genug Beute für die Jungen durch sehr viele Nahrungsflüge holen können, aber die Zahl der Flüge war gering und damit auch die Zahl der Fütterungen. Die Frequenz der Fütterungen ist normalerweise unter anderem abhängig von der Jungenzahl, dem Alter der Jungen und der mittleren Beutegröße. SIMMONS (1968) beobachtete eine Familie Haubentaucher mit 3 Küken. In der Periode, in der die Küken ca. 2 Wochen alt waren, brachten die Altvögel während 4 Stunden 107 Fische. Sechs Tage später brachten sie 89 Fische in fünf Stunden. Aber die Haubentaucher aus Ost-Flevoland fütterten jedes einzelne Küken weniger als einmal pro Stun-

de und häufig nur einmal pro 2-4 Stunden, wodurch viele Küken den Hungertod starben (LEYS, MARBUS & DE WILDE 1969).

Die Situation beim Rothalstaucher auf Fehmarn zeigt viele Ähnlichkeiten mit denen des Haubentauchers in Ost-Flevoland, ist vermutlich jedoch nicht so extrem schlecht (s. 9.1.1). KŁOSKOWSKI (2001b) stellte an Fischteichen in Südost-Polen fest, dass die Rothalstaucherküken in den ersten zwei Wochen im Durchschnitt etwa 6 bis 9 Mal pro Stunde Futter bekamen. Aber die Frequenz der Fütterungen auf Fehmarn war deutlich geringer (s. unten). An einigen Brutgewässern, z.B. an der Sulsdorfer Wiek und am Flügger Teich, tauchen die Altvögel nach verschiedenen kleinen Beutetieren, womit sie insbesondere die kleineren Küken füttern. Die Tauchvorgänge sind jedoch oft erfolglos, und wenn die Altvögel etwas fangen, sind es nur ganz kleine Beutetiere. An vielen anderen Brutgewässern der Insel werden selten tauchende Altvögel beobachtet, vermutlich weil sie die Erfahrung haben, dass sich die Nahrungssuche hier nicht lohnt.

Die Zahl der Rothalstaucherbrutpaare auf Fehmarn war, vor allem Ende der 1980er und Anfang der 1990er Jahre, sehr hoch. Das Maximum wurde im Jahre 1990 mit 235 Paaren erreicht. So gab es 1989 32 Paare an dem nur 4 ha großen Strandsee beim Niobe-Denkmal (Grüner Brink III) und 26 Paare am 3 ha großen Teich bei Westermarkelsdorf. Durch diese hohe Zahl der Rothalstaucher war natürlich auch die Gesamtzahl der beobachteten Nahrungsflüge groß. Aber die Frequenz der Fütterungen pro Küken betrug meistens nur etwa 1 oder 2 pro Stunde. Häufig wurde beobachtet, dass die Altvögel lange auf der Ostsee nach Nahrung für sich selbst tauchten und erst nach längerer Zeit zum Brutgewässer zurückflogen.

Für die älteren Küken wird die geringe Zahl der Fütterungen möglicherweise zum Teil durch die relativ große Beute ausgeglichen, die sie aus der Ostsee bekommen können, häufig bis zu 15 cm lange, schlanke Butterfische (*Pholis gunnellus*). Da nur die größeren Küken diese größere Beute verschlingen können, gibt es vermutlich vor allem Engpässe in der Nahrungsversorgung der kleinen Küken. Da die Frequenz der Fütterungen gering ist und die Eltern nicht immer größere Beute aus der Ostsee mitbringen, sind weitere Untersuchungen erforderlich, um festzustellen, ob die ge-

ringe Reproduktion auf Fehmarn wirklich durch Nahrungsmangel entsteht.

Rothals- und Haubentaucher in Brutkolonien

Obwohl Hauben- und Rothalstaucher stark territorial sind, können sie Brutkolonien bilden. Aus Nordamerika gibt es zahlreiche Berichte über das Brüten des Rothalstauchers in Kolonien, aus der westlichen Paläarktis allerdings nur wenige (VLUG 2002). Haubentaucher bilden nicht selten große Kolonien, die manchmal aus Hunderten von Paaren bestehen können. Ganz anders jedoch als die typischen Koloniebrüter unter den *Podiceps*-Arten (*P. nigricollis*, *P. gallardoi*, *P. occipitalis* und *P. taczanowskii*) zeigen Rothals- und Haubentaucher in ihrem Verhalten keine Anpassungen an das gesellige Brüten (FJELDSÅ 1982). Nur weil im Laufe der Saison die direkten Nachbarn sich aneinander gewöhnen, klingt die Aggression zwischen ihnen ab (KONTER, VLUG).

Die Kolonien der beiden Arten findet man immer an großen Gewässern. Sie bilden sich an den geeignetsten Stellen, wobei eine gewisse Anziehungskraft der schon etablierten Paare auf Neuankömmlinge nicht auszuschließen ist. Wenn ein Röhrichtgürtel den ganzen See umsäumt, brüten sie bevorzugt in großen Schilf/Rohrkolbenwäldern oder -inseln, wo sie Schutz gegen Wellenschlag und Raubtiere finden. An fast vegetationslosen Seen jedoch sind schmale Schilf- oder Rohrkolbenstreifen die einzigen Brutplätze. Obwohl diese Stellen die besten dieser Seen sind, sind sie verglichen mit Schilfwäldern ein schlechtes Habitat. Bei hohen Wellen gehen hier immer wieder viele Gelege verloren, so dass in diesen Kolonien gewöhnlich kaum Junge großgezogen werden (s. 8.2.1). Weitere Informationen und Diskussionen über Habitat und Bildung der Hauben- und Rothalstaucherkolonien findet man u.a. in BERNDT (1974), GOC (1986), KLATT (2003), KOSHELEV (1977), KOSHELEV & CHERNICHKO (1985), MOSKAL & MARSZALEK (1986), NUECHTERLEIN et al. (2003), SACHS (1998) und VLUG (1983).

Viele Brutkolonien der Haubentaucher existieren schon sehr lange, auch diejenigen, an denen die Tiere in der Regel wenig Bruterfolg haben. Schon DIETRICH (1901) erwähnte Haubentaucherkolonien am Großen Plöner See/PLÖ. 1970 brüteten 240 Paare an diesem Gewässer, viele in Kolonien (BERNDT 1974). Trotz des rapiden Schilfschwundes hat der Brutbestand nicht abgenommen; vielmehr haben sich die Taucher bislang den veränderten Bedingungen anpassen können.

Sie brüteten 1990 noch zu 75 % in meist großen Kolonien in Röhrichtbeständen, 1999 dagegen überwiegend in Kleinkolonien unter überhängenden Zweigen an den bewaldeten Inseln (BERNDT 2002).

VLUG (1983) fand 1971 eine Haubentaucherkolonie (11 Gelege) am IJsselsee bei Hoorn (Niederlande). Obwohl diese Kolonie sehr windexponiert lag und dort nie viele Küken hochgebracht wurden, wuchs die Zahl der Brutpaare an. 1976 war nur eines der 54 Brutpaare erfolgreich. Im Jahre 1979 wurden 57 und 1983 52 Gelege gefunden. In der Brutkolonie bei Wervershoof, IJsselsee, werden die Nester so oft weggespült, dass viele Haubentaucher nicht dazu kommen, ein Vollgelege zu zeitigen.

Die Haubentaucher am Genfer See brüten schon lange in Kolonien im Rhônedelta zwischen Ville-neuve-Les Grangettes und der Mündung. GÉROUDET (1987) sah dort am 29. Mai 1938 mehr als 350 Brutpaare. Die meisten ihrer Nester waren durch Wellenschlag vernichtet und die Eier lagen auf dem Seeboden. Im Juni 1940 wurden dort mindestens 950 Eier geraubt, d.h. dass ungefähr 300 Gelege von Menschen vernichtet wurden (GÉROUDET 1987). Rund 400 Haubentaucherpaare zogen 1975 höchstens 50, 1976 etwa 70 und 1977 etwa 120 Junge auf (FUCHS 1978). Der Brutbestand (300-500 Paare, GILLIÉRON 1991) und die Reproduktion änderten sich auch danach kaum. Im Jahre 1989 wurden in den Kolonien bei Villeneuve-Les Grangettes etwa 120 und 1990 80-90 Küken hochgebracht (GÉROUDET 1990, 1991).

Nicht nur am Genfer See, sondern auch an anderen Seen in der Schweiz ist der Bruterfolg des Haubentauchers gering. Am Sempacher See waren 1978 56 der 160 Haubentaucherpaare (= 35 %) erfolgreich und 1979 nur 31 der 156 (= 20 %) (FUCHS 1982). Auf dem Greifensee zogen von 1974-1976 etwa 40 Paare jährlich zusammen nur 2-4 und 1977 24-30 Junge auf. Am Pfäffikersee hatten etwa gleich viele Paare von 1974-1976 gar keinen Nachwuchs und 1977 zogen sie 4-8 Junge auf (FUCHS 1978).

Es scheint als ob die Taucher ihre Lektion nie lernen. Taucher aber, die Nahrungsflüge unternehmen oder an großen Seen brüten, mögen zwar einen geringen Bruterfolg haben, sie verfügen jedoch über große Flächen (Meer oder See) für die Nahrungssuche. Die großen Gewässer bieten ihnen auch relativ gut vorhersagbare Bedingungen. Dadurch sind hier die Aussichten auf ein langes

Leben groß. Zu diesem Bild passt, dass die Frequenz der Nahrungsflüge, die sehr viel Energieaufwand erfordern, gering ist.

FUCHS (1978) schreibt, dass auf Kleingewässern in der Schweiz der Bruterfolg des Haubentauchers wesentlich besser zu sein scheint als an den Großseen: Auf dem rund 50 ha großen Lac de Bret zogen 1975 19 Paare 13 und 1977 35-36 Paare 42 Junge auf. Auf verschiedenen noch kleineren Gewässern erzielten Haubentaucher, z.T. dank Mehrfachbruten, noch bessere Bruterfolge. Da aber nur ein kleiner Bruchteil der schweizerischen Haubentaucher auf Kleinseen brütet, genügen diese Erfolge nicht, um die Misserfolge auf größeren Seen auszugleichen.

Möglicherweise sind die Taucher vieler Großseen, und diejenigen, die Nahrungsflüge unternehmen, Vögel, die keinen optimalen Brutplatz bekommen konnten. Dadurch mussten sie in diese Gebiete ausweichen, die zwar wenig geeignet sind für die Reproduktion, ihnen aber gute Überlebensbedingungen bieten. Sobald wieder Plätze frei werden an den guten Brutplätzen, können diese von ihnen okkupiert werden. In dieser Situation führt eine K-Selektion zu einer optimalen Strategie: Je länger die Tiere leben, desto mehr Chancen haben sie, früher oder später einen guten Brutplatz zu finden. Dass ein Teil der Taucher nie die Gelegenheit bekommt, ein gutes Brutrevier zu okkupieren und kaum oder nie Junge aufzieht, ist natürlich gut denkbar.

Eine andere Möglichkeit allerdings ist, dass die Taucher mit jährlich geringem Bruterfolg ihrem Brutgebiet treu bleiben und solch ein hohes Alter erreichen, dass sie insgesamt in ihrem Leben doch noch (ziemlich) viele Junge produzieren, d.h. eine hohe „lifetime“ Reproduktion zeigen. Vor allem könnte dies der Fall sein, wenn es in den schlechten Brutgebieten ab und zu günstige Brutsaisons gibt. So war am Flügger Teich/Fehmarn 1969-2002 in den meisten Jahren die Reproduktion des Rothalstauchers gering (mittlerer Bruterfolg 32 % und Familiengröße 1,41 Junge, s. 9.1.1), aber in einigen Jahren war sie plötzlich hoch, z.B. 1992. In diesem Jahr brachten 11 der 15 Paare insgesamt 21 Junge hoch (= Bruterfolg 73 % und mittlere Familiengröße 1,91). Am Sempachersee, wo am Ende der 1970er Jahre der Haubentaucherbruterfolg gering war (s. oben), beobachtete HOFER (laut FUCHS 1982) bei annähernd gleichem Bestand (ca. 150-200 Paare) in den 1950er Jahren in einem Jahr mehr als 300 Jungvögel.

Nur eine individuelle Kennzeichnung der Taucher durch Beringung eines großen Bestandes kann zeigen, ob sie ortstreu sind. Insgesamt sprechen die Ringfunde des Sempachersees für eine ausgesprochen starke Ortstreue der adulten Haubentaucher. Es gibt 16 Ringfunde und 3 Kontrollfänge von Haubentauchern, die als Altvögel auf dem Sempachersee beringt worden sind. 17 davon wurden auf dem gleichen See wiedergefunden: 12 zur Brutzeit, 3 im März und 2 im Winter. Dem stehen lediglich zwei Fernfunde im Januar gegenüber. Es gibt ebenfalls aus allen Perioden Wiederfunde vom Sempachersee von Tauchern, die als pulli auf diesem See beringt wurden. Wie bei den adulten Tieren stammen die meisten aus der Brutzeit der folgenden Jahre. Für Fremdsiedlung juveniler Haubentaucher gibt es nur wenige Anhaltspunkte (FUCHS 1982). Dies deutet darauf hin, dass Taucher mit geringem jährlichen Bruterfolg an Großseen auf ein langes Leben und eine gute „lifetime“ Reproduktion setzen und mehr als ihre Artgenossen an Kleingewässern zu einer K-Strategie neigen. Nicht nur bei Hauben- und Rothalstauchern, sondern auch bei anderen Lappentauchern können Populationen innerhalb der Art unterschiedliche Fortpflanzungsstrategien verfolgen (s. 14.4).

13. Unterschiede in den Fortpflanzungsstrategien von Rothals- und Haubentaucher

Unter den Lappentauchern kann man sowohl Rothals- als auch Haubentaucher zu den K-Strategen rechnen. Aber sie zeigen auch Unterschiede in ihren Fortpflanzungsstrategien, die hauptsächlich mit unterschiedlicher Nahrungs- und Habitatwahl zusammenhängen.

13.1 Nahrung und Habitat

Die Nominatsubspezies des Rothalstauchers ernährt sich im Brutgebiet meist von Wasserinsekten und deren Larven, Mollusken und Krebs-tieren. Sie frisst manchmal auch viele Fische, aber da sie nicht so geschmeidig wie der Haubentaucher nach größeren und schnelleren Fischen tauchen kann, sind die von ihr erbeuteten Fische in der Regel klein. Der Rothalstaucher besiedelt hauptsächlich flache Binnengewässer, die zumindest etwas emerse und eine üppige submerse Vegetation aufweisen, in der eine Vielfalt an größeren Wirbellosen und kleinen Vertebraten gedeihen (VLUG 1993, 2002). Diese Gewässer sind mehr als Großseen durch Instabilität gekennzeichnet.

Eine nicht zu starke Eutrophierung der Brutgewässer wirkt sich für den Rothalstaucher positiv aus, aber an stark eutrophen bis polytrophen Gewässern kommt er nicht vor, weil hier kaum Nahrung für ihn vorhanden ist. Da die für ihn geeigneten Flachgewässer relativ selten sind, fehlt er innerhalb seines Verbreitungsareales in vielen Gebieten.

Der Haubentaucher ernährt sich, im Unterschied zum Rothalstaucher, hauptsächlich von Fischen. Die Brutgewässer des Haubentauchers weisen im Vergleich zu denen des Rothalstauchers eine viel breitere Streuung der Strukturmerkmale auf. Der Haubentaucher besiedelt Gewässer jeder Art, Größe und Trophiestufe (BERNDT 2002), aber er bewohnt vorzugsweise größere und tiefere Gewässer und kommt kaum vor an Kleingewässern unter 3 ha. Die letzteren werden in Schleswig-Holstein fast nur von Rothals- und Zwergtauchern bewohnt.

Die weit fortgeschrittene Eutrophierung vieler Seen ist für den Haubentaucher kein Problem. Anders als der Rothalstaucher besiedelt er auch polytrophe Gewässer, weil in diesen Weißfische (Cyprinidae) und Barsche (*Perca fluviatilis*), die er gerne frisst, in großer Zahl vorkommen (VLUG 1993).

Mit bedingt durch die Tatsache, dass die für ihn geeigneten Brutgewässer viel häufiger sind, brütet der Haubentaucher an vielen Stellen innerhalb seines Verbreitungsareals und kommt auch zahlreicher vor als der Rothalstaucher. In Europa westlich des Urals wurde die Brutpopulation des Haubentauchers auf mindestens 340.000 Paare geschätzt (O'DONNELL & FJELDSA 1997), und die des Rothalstauchers auf mindestens 35.000 Paare (VLUG 2002), d.h. die Zahl der europäischen Haubentaucher beträgt fast das Zehnfache der des Rothalstauchers.

13.2 Legebeginn

Haubentaucher fangen im Allgemeinen früher in der Saison mit dem Brutgeschäft an als Rothalstaucher. Der Legebeginn des Haubentauchers in Schleswig-Holstein findet ab Ende März statt (BERNDT 1974) und der des Rothalstauchers ab der ersten Aprildekade (SCHOLL 1974). Im Gegensatz zum Rothalstaucher zeitigen Haubentaucher in verschiedenen europäischen Gebieten (z.B. Berlin, Niederlande, Frankreich und England) bei günstiger Witterung ab und zu ein Gelege im Winter (im Dezember und Januar) (VLUG

1983). Dies hängt vermutlich mit der Nahrung zusammen, die für Haubentaucher immer vorhanden ist (Fische). Da viele Wirbellose erst später in der Brutsaison in größerer Zahl vorkommen, können Rothalstaucher nicht so früh im Jahr brüten.

Die Beziehung Nahrung - Legebeginn zeigt sich deutlich an Fischteichen, die ab Mitte Oktober abgelassen werden. An den wiederaufgestauten Fischteichen erreichen die Nahrungstiere des Rothalstauchers ihren Entwicklungshöhepunkt erst im Früh- oder Hochsommer, daher brüten die Vögel verhältnismäßig spät im Jahr, meist erst im Mai und Anfang Juni (Schleswig-Holstein). Es ist kein Zufall, dass die frühesten Gelege oft an Weihern oder an nicht abgelassenen Teichen gefunden werden. So gab es an der Überschwemmung südlich des Autobahndammes bei Achterwehr/RD am 31.3.1989 ein Nest des Rothalstauchers und am 8.5. drei Küken, die maximal 3 Wochen alt waren (VLUG 1993).

13.3 Abzug aus dem Brutgebiet

Rothalstaucher verlassen in der Regel früher die Brutgewässer als Haubentaucher, vermutlich weil ihre Brutgewässer ungeeignet für die postnuptiale Vollmauser sind (s. 12.4.3). Haubentaucher, die an großen Gewässern brüten, können dort auch die Schwingen mausern, wie z.B. am IJsselsee (Niederlande) (VLUG 1983), Schaalsee/RZ, Großer Plöner See/PLÖ, Selenter See/PLÖ (KOOP 1996b) und Bodensee (JACOBY 1983). Die Mauseransammlungen auf diesen Gewässern bestehen teilweise aus Alttauchern, die dort auch gebrütet haben.

13.4 Nachgelege, Zweitbruten und Familiengröße

Obwohl Haubentaucher an kleinen Gewässern in der Regel früher abziehen als ihre Artgenossen an großen Seen, zeigen auch sie mehr als Rothalstaucher die Neigung, am Brutplatz zu bleiben, um ein Ersatzgelege zu zeitigen. Haubentaucher beginnen also nicht nur früher mit dem Brutgeschäft, sie hören auch später auf. In Schleswig-Holstein umfasst der Legebeginn des Haubentauchers 14 Dekaden (Ende März bis Anfang August) (BERNDT 1974), des Rothalstauchers 11 (ab 1. Aprildekade bis 2. Julidekade) (SCHOLL 1974). Schon erwähnt wurden die Wintergelege des Haubentauchers (s. 13.2).

Durch die längere Brutzeit ist zu erwarten, dass Haubentaucher mehr Junge pro Saison hochbringen als Rothalstaucher; sie haben einfach mehr

Zeit und Gelegenheit, Nachgelege und auch Zweitbruten zu zeitigen. Hinzu kommt, dass auch die mittlere Familiengröße bei Haubentauchern etwas höher ist. Beträgt sie beim Rothalstaucher in der Regel weniger als 2,00 (s. 5.), so liegt sie beim Haubentaucher oberhalb dieser Grenze (2,11 Junge, n = 4.262 Familien) (VLUG 1983).

Zweitbruten, die beim Rothalstaucher selten sind (s. 10.), kommen bei Haubentauchern tatsächlich in größerer Zahl vor, bis zu 11 % der Paare in Großbritannien (CRAMP et al. 1977). VAN DER POEL (1985) untersuchte eingehend 82 Haubentaucherpaaire an einem Ringgraben und einem Mahlbusen in der Provinz Zuid-Holland (Niederlande), und stellte fest, dass dort sogar 56-58 % der frühen und 21-28 % der späten fruchtbaren Paare eine Zweitbrut begannen. In Amsterdam (Provinz Noord-Holland) fingen im Jahre 1983 mindestens 25 % der etwa 175 Paare eine Zweitbrut an (KRAAK 1984). Manchmal ziehen Haubentaucher dreimal in einer Saison Junge auf (Niedersachsen - KUNZ 1963, Leiden, Zuid-Holland - VAN DER POEL & OTTEMA 1983, Amsterdam, Noord-Holland - KRAAK 1984). In Schleswig-Holstein sind Zweitbruten zwar nicht so häufig wie an Kleingewässern in Holland, sie sind aber auch nicht selten (BERNDT). Dass sie in westlichen Gebieten öfter vorkommen, hängt wahrscheinlich mit dem milderem Klima zusammen, wodurch Haubentaucher dort früher mit dem Brutgeschäft anfangen können.

Im Allgemeinen kommen Zweitbruten bei Haubentauchern nur lokal und in bestimmten günstigen Jahren häufig vor und sind nicht die Regel wie bei Zwergtauchern und anderen r-Strategen (s. 14.2). Tatsache bleibt jedoch, dass Haubentaucher, insbesondere an Kleingewässern, in dieser Hinsicht mehr als Rothalstaucher zu einer r-Strategie neigen. Andererseits sind bei Haubentauchern die Jungen länger von den Eltern abhängig (s. 12.1), d.h. sie sind in dieser Beziehung etwas mehr K-Strategen als Rothalstaucher.

13.5 Witterung

Witterung wirkt mittelbar oder unmittelbar an den Unterschieden zwischen beiden Arten mit. So beeinflussen Wassertemperaturen die Entwicklung des Röhrichtgürtels (Nestbau) und die Entfaltung der aquatischen Wirbellosen (Nahrung), und Stürme können Gelege oder kleine Küken vernichten.

Da es Nahrungs- und Habitatunterschiede zwischen Rothals- und Haubentauchern gibt, wirkt die Witterung unterschiedlich auf sie ein, und die beiden Arten sind auch einer unterschiedlichen Selektion unterworfen. Wie groß der Witterungseinfluss ist, ist schwer zu beurteilen, aber die Verbreitung beider Arten lässt vermuten, dass ein Meeresklima vor allem die Reproduktion des Rothalstauchers beeinträchtigt und weniger die des Haubentauchers.

Rothalstaucher erreichen in Schleswig-Holstein die westliche Grenze ihres Brutareals. Sie brüten nur selten in Gebieten, die weiter westlich oder südwestlich liegen, wie z.B. die Niederlande (1985-2002 vermutlich regelmässiger Brutvogel, aber in sehr kleiner Zahl, maximal 8-10 Paare), Belgien (Gelege 1979 und 1985, aber keine Küken), Frankreich (seit 1920 zweimal eine erfolgreiche Brut, 1978 und 1988) und Großbritannien (1988 zwei Paare mit einem Gelege, aber keine Küken beobachtet; 2001 erste erfolgreiche Brut in Süd-Schottland) (OGILVIE et al. 2003, VLUG 2002, VAN DER VEEN). In diesen Gebieten mit einem Meeresklima ist der Haubentaucher jedoch ein häufiger Brutvogel und kommt mit Tausenden von Brutpaaren vor. Andererseits brütet der Rothalstaucher nördlicher als der Haubentaucher (VLUG 2002). Dass hier das Klima (mit)verantwortlich ist, liegt auf der Hand, aber auf welche Weise ist unbekannt. Vielleicht sind Rothalstaucherküken empfindlicher für regnerisches Wetter mit starkem Wind und es gibt möglicherweise eher Engpässe in der Nahrungsversorgung bei schlechtem Wetter als dies beim Haubentaucher der Fall ist (s. 8.2.2). Gezielte Beobachtungen und Experimente könnten diese Sachverhalte klären.

Schlussfolgernd kann festgestellt werden, dass durch eine Kombination verschiedener Faktoren (Habitat, Nahrung, Witterung) die Reproduktion des Rothalstauchers nur unter beschränkteren zeitlichen und räumlichen Bedingungen als beim Haubentaucher stattfindet.

14. Fortpflanzungsstrategien bei anderen Lappentauchern

14.1 K-Strategen unter den Lappentauchern

Aus den Daten vieler Autoren ist zu entnehmen, dass die südamerikanischen Inka- (*Podiceps occipitalis*), Puna- (*P. taczanowskii*) und Goldscheiteltaucher (*P. gallardoi*) und der nordamerikanische Renntaucher in größerem Maße als Hauben- und Rothalstaucher einer K-Selektion un-

terworfen sind. Wenn auch weniger als diese Arten, ist wahrscheinlich auch der australische Haarschopftaucher (*Poliocephalus poliocephalus*) ein K-Strategie (vgl. FJELDSÅ 1981, 1986, 1988, LLIMONA & DEL HOYO 1992, NÜECHTERLEIN 1981, O'BRIEN 1990, O'DONNELL & FJELDSÅ 1997, STORER & NÜECHTERLEIN 1992).

Beispiel Goldscheiteltaucher, ein extremer K-Strategie

Der Goldscheiteltaucher kann ohne weiteres als ein extremer K-Strategie unter den Lappentauchern bezeichnet werden (Informationen aus FJELDSÅ 1986, LLIMONA & DEL HOYO 1992, NÜECHTERLEIN & JOHNSON 1980-1981, O'DONNELL & FJELDSÅ 1997). Diese erst im Jahre 1974 entdeckte Art lebt an Seen der unwirtlichen, vulkanischen Hochebenen in Patagonien. Hier tobt fast ununterbrochen ein kalter starker Westwind, der die Entwicklung eines Röhrichtgürtels verhindert. In keinem der Gewässer im Hochland leben Fische, so dass es hier große Bestände an Makrozooplankton, Flohkrebse (Amphipoden) und Schnecken gibt. Die Anzahl der Wasservögel dort ist enorm, vermutlich mehrere Millionen. Den Alttauchern stehen viele gute Überlebensgebiete zur Verfügung, d.h. ziemlich große und relativ flache Seen mit einer ausgedehnten, aber nicht sehr dichten, submersen Vegetation und einer großen Zahl an Wirbellosen. Das Angebot an Brutgewässern jedoch ist geringer. Für die Fortpflanzung müssen die Goldscheiteltaucher tiefe und relativ unproduktive Seen mit dichten, schwimmenden Teppichen von Tausendblatt (*Myriophyllum elatinoides*) aufsuchen. Die Taucherkolonien, die aus 5-75 Nestern bestehen, liegen sehr deutlich sichtbar in diesen Teppichen, die den Wellenschlag mildern und dadurch die Nester mehr oder weniger schützen.

Es gibt viele Hinweise, dass Goldscheiteltaucher versuchen, so viel Zeit wie möglich in den guten Überlebenshabitaten zu verbringen. Nicht brütende Goldscheiteltaucher meiden die Brutgewässer. Ein großer Teil der Vögel gibt das Brutgeschäft offenbar auf und mausert statt dessen an guten Nahrungsgewässern. Es ist nachgewiesen worden, dass die Altvögel an den Brutgewässern die leicht erreichbaren Vorräte optimaler Nahrung (Schlammschnecken *Lymnaea diaphana* und Flohkrebse), die nötig sind, um die Küken groß zu ziehen, erschöpfen können. Es passiert dadurch häufig, dass die Eltern nicht mehr imstande sind, ihr einziges Küken zu ernähren. Wenn es stirbt, verlassen die Altvögel gewöhnlich

sobald das Brutgewässer, und falls die Taucher spät in der Saison brüten, geschieht es sogar, dass sie das lebende Küken im Stich lassen.

Vermutlich werden Goldscheiteltaucher alt und wahrscheinlich erst geschlechtsreif, wenn sie zwei Jahre alt sind. Wie die Inka- und Punataucher aus den Anden besteht ihre Vollgelegegröße aus nur zwei Eiern. Bei den anderen Arten schlüpfen zwei Küken, obwohl meistens nur eines großgezogen wird. Der Goldscheiteltaucher verlässt dagegen das zweite Ei und scheint nicht imstande zu sein, mehr als ein Küken mit Nahrung zu versorgen. Die Fortpflanzungsstrategie dieses außergewöhnlichen Tauchers ist wahrscheinlich eine gute Anpassung an das Größenverhältnis von Überlebens- zu Bruthabitaten, seine schmale Nahrungsnische und die harten Umgebungsumstände.

14.2 r-Strategen unter den Lappentauchern

Geringe Körpergröße und Überlebenschancen

Wahrscheinlich fallen Zwergtaucher (*Tachybaptus spec.*) durch ihre geringe Größe leichter als größere Lappentaucher Raubfeinden zum Opfer, sowohl im Brut- als auch im Wintergebiet. Unter anderem auch dadurch sind ihre Aussichten auf ein langes Leben geringer als bei Rothals- und Haubentauchern. Der Zwergtaucher versucht, sich seinen Feinden vor allem durch ein außerordentlich versteckt-scheues Verhalten zu entziehen. Die Brutvögel werden selten weit entfernt von der schützenden Vegetation beobachtet (BANDORF 1970, FJELDSÅ 1988). Den Großteil der Zwergtaucherfeinde unter den Vögeln stellen die Greifvögel und Eulen dar, in Mitteleuropa unter anderem der Uhu (*Bubo bubo*), Wanderfalke (*Falco peregrinus*) und Sperber (*Accipiter nisus*). Aus der Klasse der Säugetiere haben hauptsächlich Fuchs (*Vulpes vulpes*), Hauskatze (*Felis domestica*), Hermelin (*Mustela erminea*), der Mensch und vielleicht gelegentlich die Wanderratte (*Rattus norvegicus*) als Feinde für die Altvögel und flüggen Jungen zu gelten (BANDORF 1970).

Geringe Körpergröße und ihre Folgen können dazu beitragen, dass Vögel sich zu r-Strategen (Wachstums-Strategen) (s. unten) entwickeln, aber sie führen nicht zwangsläufig in diese Richtung (s. 15). Vor allem durch Art und Verfügbarkeit der Brut- und Wintergebiete sind Zwergtaucher einer r-Selektion unterworfen, so dass sie entlang des r-K-Kontinuums der Lappentaucher den Platz der r-Strategen besetzen.

Weltweit gibt es fünf Zwergtaucherarten, von denen drei ein großes Verbreitungsareal haben und interessante Übereinstimmungen in ihren Fortpflanzungsstrategien zeigen, nämlich der Schwarzkopftaucher (*Tachybaptus dominicus*) aus den tropischen und subtropischen Teilen von Amerika, der Australische Zwergtaucher (*T. novaehollandiae*) und der Eurasische Zwergtaucher (*T. ruficollis*) (s. FJELDSÅ 1988, LLIMONA & DEL HOYO 1992, O'DONNELL & FJELDSÅ 1997, ROGERS 1990, STORER 1992).

Qualität des Bruthabitats

„Unser“, der Eurasische Zwergtaucher, brütet in der westlichen Paläarktis (*T. r. ruficollis*), in Afrika südlich der Sahara (*T. r. capensis*) und in Süd-Asien (u.a. *T. r. iraquensis* und *T. r. poggei*, aber nicht *T. r. capensis* wie man früher meinte) (O'DONNELL & FJELDSÅ 1997). Wie die beiden anderen Arten bevorzugt er flache Kleingewässer, brütet wie sie allerdings auch an vielen anderen Gewässerarten, in Schleswig-Holstein z.B. an allen Gewässertypen des Landes einschließlich großer Binnenseen, Moorweiher, Dünen- und Waldtümpel von 0,06 bis 3.038 ha, sofern Röhricht vorhanden ist (KOOP & BERNDT 2002).

Die Brutplätze der Zwergtaucherarten unterscheiden sich häufig von denen vieler anderer Lappentaucher. Obwohl sie nicht selten in stabilen limnologischen Verhältnissen brüten, z.B. an großen Seen in Mitteleuropa und in subtropischen Gewässern in Australien (FJELDSÅ 1988), werden sie oft an Gewässern mit unvorhersagbaren ökologischen Bedingungen angetroffen. Die fluktuierenden Faktoren dieser Habitats sind u.a. Wasserstand, Klarheit des Gewässers, Art und Menge der Vegetation und Zahl der Cypriniden und anderer Konkurrenten.

Art und Verfügbarkeit der Wintergebiete

Viele Vögel der Nominatspezies *T. ruficollis ruficollis* verlassen nach der Brutsaison ihre Brutgewässer, weil diese zufrieren oder austrocknen (Fischteiche) und vielleicht auch weil die Nahrung knapp wird (VINICOMBE 1986). Im Winterhalbjahr – auf dem Durchzug und im Winterquartier – genügen ihnen geringste Deckungsmöglichkeiten: spärliche Ufervegetation, überhängende Büsche und Bäume, Bootshäuser, Hafenanlagen, Ufermauern, angelegte Schiffe; bisweilen erfüllt bereits der Aufenthalt im Trupp auf offener Wasserfläche ihr Schutzbedürfnis. Stets aber müssen einigermassen klares Wasser und ge-

ringe Tiefe (2-3 m) vorhanden sein; in dieser Zeit bevorzugen sie offene und größere Wasserflächen und strömendes Wasser. So finden wir sie auf vielen Binnenseen, besonders den großen, die wenigstens z.T. eisfrei bleiben; doch auch hier sind sie an die flachere Randzone gebunden. Weiterhin rasten und überwintern die Vögel der Nominatspezies auf fast allen Flüssen und Flüsschen, auf Bächen, in Kanälen, in Häfen von Binnenseen und auf Stauseen (BANDORF 1970). Mehr als die anderen Unterarten (s. z.B. BROWN et al. 1982 für *T. ruficollis capensis*) und die anderen *Tachybaptus*-Arten verbleibt *Tachybaptus r. ruficollis* außerhalb der Brutsaison an flachen marinen Gewässern, z.B. an geschützten Stellen von Ästuaren, Meeresbuchten und Seehäfen (BANDORF 1970, SNOW & PERRINS 1998). Die Vögel weichen jedoch in der Regel nur auf diese Salzwässer aus, wenn sie dazu durch das Zufrieren der Süßgewässer gezwungen werden (BIJLSMA et al. 2001).

Wenn auch *T. r. ruficollis* mehr als die anderen Zwergtaucher an marinen Gewässern verbleibt, suchen sie diese viel weniger auf als die meisten anderen Lappentaucher. Zwergtaucher können nicht so tief tauchen wie die größeren Verwandten, so dass große Teile der Küstengewässer und großen Seen für ihre Nahrungssuche ungeeignet sind (s. 12.). Auch ist der Beutefang für sie an marinen und anderen großen Gewässern durch Wellenschlag schwieriger, und sie finden dort weniger Schutz vor Feinden. Dadurch stehen Zwergtauchern außerhalb der Brutzeit weniger Gewässer zur Verfügung als Rothals- und Haubentauchern, und sie sind an diesen Gewässern möglicherweise stärker einer innerartlichen Konkurrenz unterworfen. Da die meisten Wintergewässer von *T. r. ruficollis* (Flüsse, Kanäle, Häfen u.ä.) zufrieren können, kann man diese als instabil bezeichnen.

Hohe jährliche Mortalitätsrate, Qualität der Habitate und r-Strategie

Wenn auch das Höchstalter beringter und wiedergefundener europäischer Zwergtaucher respektabel ist (vier Vögel erreichten ein Alter von 15 oder mehr Jahren, n = 434, KONTER brfl.), bedeutet dies nicht, dass die jährliche, mittlere Überlebensrate der Altvögel hoch ist. Wahrscheinlich ist die jährliche Mortalitätsrate der Zwergtaucher durch ihre geringe Körpergröße und durch die Qualität und den Umfang der Wintergebiete höher als beim Hauben- und Rothalstaucher. Diese hohe Mortalitätsrate zusammen

mit der Unbeständigkeit der Brutplätze begünstigen die Entwicklung einer r-Strategie (Wachstums-Strategie). Bei einer r-Strategie werden die zur Verfügung stehenden Ressourcen möglichst schnell auf möglichst viele Individuen verteilt, um das Überleben wenigstens einiger Nachkommen zu ermöglichen. Da die Brutbestände der r-Strategen meistens die Kapazitätsgrenze des Brutgebietes nicht erreichen (hohe Mortalitätsrate), fehlt die intraspezifische Konkurrenz oder sie ist gering. Nachkommen können meistens unbesetzte Stellen finden. Charakteristisch für r-Strategen sind sechs Merkmale: eine frühe Geschlechtsreife, große Vollgelege, Mehrfachbruten, ein kurzer Reproduktionszyklus, große Populationschwankungen und eine hohe Bereitschaft, Neugewässer zu suchen und zu besiedeln.

Die r-strategischen Eigenschaften der Zwergtaucher

1. Es gibt Hinweise, dass einjährige Zwergtaucher geschlechtsreif sind und, im Gegensatz zu Hauben- und Rothalstauchern, meistens auch im zweiten Kalenderjahr brüten. Jedenfalls gibt es im Sommerhalbjahr normalerweise in Europa nur sehr wenige Beobachtungen von nicht-brütenden Zwergtauchern (BANDORF 1970).

2. Der Zwergtaucher in Mitteleuropa hat eine Vollgelegegröße von 5,17 Eiern (n = 110 vermutlich vollständige Gelege) (BANDORF 1970), also größer als beim Rothalstaucher (3,2-4,09, westliche Paläarktis) und beim Haubentaucher (2,00-4,52, Europa) (s. 12.1).

3. Zweitbruten kommen bei Eurasischen Zwergtauchern häufiger vor als bei den K-Strategen. *T. r. ruficollis* in Europa zeitigt nicht selten eine Zweitbrut (BANDORF 1970), sogar in den nördlichsten Gebieten seines Verbreitungsareals, in Schweden (AHLÉN 1966). Da er ein verstecktes Dasein führt, werden wohl (viele?) Mehrfachbruten übersehen. Zwergtaucher in Schleswig-Holstein verbleiben erheblich länger am Brutplatz als Rothalstaucher, und im September/Oktober werden viele Familien mit nichtflüggen Jungen beobachtet. Es handelt sich hier sicherlich zumindest teilweise um Zweitbruten (BERNDT).

In wärmeren Regionen sind Mehrfachbruten bei Eurasischen Zwergtauchern die Regel. Im tropischen Afrika wird die Eiablage von *T. r. capensis* das ganze Jahr hindurch beobachtet (BROWN et al. 1982, LLIMONA & DEL HOYO 1992), so dass angenommen werden kann, dass auch Drittbruten in wärmeren Regionen nicht selten sind. Australi-

sche Zwergtaucher und Schwarzkopftaucher haben ebenfalls eine sehr lang andauernde Brutsaison mit gewöhnlich 2 oder 3 Brut (LLIMONA & DEL HOYO 1992, O'DONNELL & FJELDSÅ 1997).

Mehrfachbruten bewirken auch beim Zwergtaucher eine deutliche Erhöhung der Vermehrungsrate: Bei 26 Paaren von *T. r. ruficollis* mit einer Brut in Europa wurden 50 Junge (= 1,9 je Paar), bei 18 Paaren mit 2 Jahresbruten 66 Junge (= 3,7 je Paar) flügge (BANDORF 1970).

Wie groß das Fortpflanzungspotenzial bei *Tachybaptus*-Arten ist, geht aus Wahrnehmungen von GROSS (1949) hervor. Er beobachtete ein Schwarzkopftaucherpaar auf Kuba und stellte fest, dass es im Verlauf eines Jahres 8 Gelege mit insgesamt 35 Eiern zeitigte und 24 Küken hochbrachte!

4. Die Zwergtaucherarten brauchen weniger Zeit für einen Reproduktionszyklus als die K-Strategen. Die Bebrütungsdauer eines Eies von *T. ruficollis* beträgt meistens zwischen 19 und 23 Tagen (BANDORF 1970), bei *T. dominicus* 21 Tage (PALMER 1962) und bei *T. novaehollandiae* vermutlich etwa 23 Tage (ROGERS 1990). Rothals- und Haubentaucher haben eine längere Brutdauer, im Durchschnitt mindestens 24 bzw. 28 Tage (s. 12.1).

T. ruficollis-Küken sind meistens ab einem Alter von ca. 32-42 Tagen selbständig (BANDORF 1970, BROWN et al. 1982), Rothalstaucherküken in der Regel erst ab 45-55 Tagen (KLOSKOWSKI brfl.) und Haubentaucherküken noch später (s. 12.1). Küken der Australischen Zwergtaucher scheinen allerdings längere Zeit als die der Eurasischen Zwergtaucher abhängig von den Eltern zu sein und erreichen erst mit 8 Wochen ihre Selbständigkeit (ROGERS 1990).

5. Die Populationsentwicklung der *Tachybaptus*-Arten ist durch starke Schwankungen gekennzeichnet. Die jährlichen Bestandsfluktuationen bei Hauben- und Rothalstauchern in Schleswig-Holstein sind groß, aber deutlich geringer als beim Zwergtaucher. Trockenheit kann bei allen Zwergtaucherarten katastrophale Bestandsverluste verursachen. Die hohe reproduktive Leistungsfähigkeit dieser Taucher gleicht diese Verluste schnell wieder aus, wie z.B. beim Australischen und Eurasischen Zwergtaucher (FJELDSÅ 1988, O'DONNELL & FJELDSÅ 1997).

Bei *T. r. ruficollis* entstehen starke Verluste durch Kältewinter mit anhaltender Vereisung der Gewässer (BANDORF 1970, KOOP & BERNDT 2002).

Viele Zwergtaucher harren zu lange an ihren einmal bezogenen Winterplätzen aus und müssen dann verhungern, weil das Eis ihre Nahrungsquellen verschließt. Auch ein Wegziehen zu marinen Gewässern ist keine gute Alternative, da diese Gewässer meistens für die Nahrungssuche ungeeignet sind (s. oben). In Schleswig-Holstein kann der Rückgang des Brutbestandes bis 70 % betragen (von etwa 700 auf ca. 200 Brutpaare). Die Erholung der Bestände dauert in Europa länger als in den wärmeren Regionen. In Schleswig-Holstein können die Verluste innerhalb von 3-4 Jahren wieder ausgeglichen werden (KOOP & BERNDT 2002).

6. Wie *T. dominicus* und *novaehollandiae* besiedelt auch der Eurasische Zwergtaucher schnell neue Gewässer, häufig schon im ersten Jahr (BROWN et al. 1982, KOOP & BERNDT 2002). Sogar in der Brutsaison können größere Zahlen von einem Gewässer zu einem anderen umsiedeln, wobei nicht immer deutlich ist, ob die Eignung des Herkunftsgewässers sich verschlechtert hat (Schleswig-Holstein, BERNDT). Durch die unvorhersagbaren ökologischen Bedingungen ihrer Brutgewässer ist dieses Verhalten bei Zwergtauchern ausgeprägter als bei Rothals- und Haubentauchern.

Andere r-Strategen

Außer den Zwergtaucherarten gibt es noch einige r-Strategen unter den Lappentauchern. Wenn auch der Rollandtaucher (*Rollandia rolland*) aus Südamerika und der Maoritaucher (*Podiceps rufopectus*) aus Neuseeland eine geringe Vollgelegegröße haben, gibt es Hinweise, dass sie zu den r-Strategen gerechnet werden können (lang andauernde Brutsaison, mehrere Jahresbruten). Der Bindentaucher (*Podilymbus podiceps*) aus Süd- und Nordamerika ist ebenfalls einer r-Selektion unterworfen (vgl. Daten aus FJELDSÅ 1981, FJELDSÅ & KRABBE 1990, LLIMONA & DEL HOYO 1992, MULLER & STORER 1999, O'BRIEN 1990, O'DONNELL & FJELDSÅ 1997).

14.3 Schwarzhalstaucher (*Podiceps nigricollis*)

Der Schwarzhalstaucher zeigt eine interessante Mischung beider Fortpflanzungsstrategien, die höchstwahrscheinlich durch Verfügbarkeit und Art der Brut- und Überwinterungsgebiete zu erklären ist. Seine Brutgebiete sind mit denen der Zwergtaucherarten zu vergleichen und führten zur Entwicklung einer r-Strategie. Aber in den

Gebieten, die er außerhalb der Brutzeit bewohnt, ist er einer K-Selektion unterworfen.

Bruthabitat

Der Schwarzhalstaucher brütet hauptsächlich in Kolonien an Flachgewässern mit submerser Vegetation, vielen Makroinvertebraten und vorzugsweise ohne große Fische. Diese Gewässer sind ökologisch außergewöhnlich instabil, zeigen große Wasserstandsschwankungen und können in trockenen Perioden ganz verschwinden, insbesondere in Gebieten, in denen er am häufigsten vorkommt (CULLEN et al. 1999, KOOP 1998, PRINZINGER 1979, SNOW & PERRINS 1998).

r-strategische Eigenschaften

1. Rapide Besiedlung neuer Gewässer

Durch die Instabilität der Brutgewässer haben die Schwarzhalstaucher eine hohe Bereitschaft entwickelt, alte Gewässer zu verlassen und andere zu suchen. Ausgedehnte neue überschwemmte Feuchtgebiete können sofort nach der Flutung von großen Brutkolonien besiedelt werden.

2. Kurze Aufzuchtzeit der Jungen

Da seine Brutgewässer instabil sind, ist es für den Schwarzhalstaucher günstig, innerhalb kürzester Zeit Junge hoch zu bringen. In Mitteleuropa (*P. n. nigricollis*) sind vierwöchige Jungvögel größtenteils selbständig. Die Jungen schwimmen allein auf dem Gewässer umher, suchen Nahrung und schließen sich öfter zu kleineren Jugendgesellschaften zusammen (PRINZINGER 1979). FIALA (1974, 1976) bemerkt, dass im Vergleich zu anderen Taucherarten die jungen Schwarzhalstaucher in einem Teichgebiet 40 km westlich von Brünn, Mähren, sehr rasch heranwachsen; sie sind im Alter von 3-3,5 Wochen oft schon ganz selbständig und die Eltern sorgen nur noch wenig für sie. In einem Fall beobachtete er, dass ein erst 2,5wöchiger Jungvogel durch die abziehenden alten Taucher verlassen und dennoch flügge wurde.

Die Eltern der Schwarzhalstaucherküken in Nordamerika (*P. n. californicus*) hören gewöhnlich schon 20 Tage nach dem Schlüpfen mit der Versorgung der Jungen auf (CULLEN et al. 1999). Dies bedeutet, dass die Schwarzhalstaucherküken noch früher selbständig sind als die Zwergtaucherküken (s. 14.2).

Bruthabitat und Bindung zu Möwenkolonien

In der Brutzeit sind Prädatoren vermutlich eine große Gefahr für die ziemlich kleinen, brütenden

Vögel. Die häufig beobachtete Anlehnung der Schwarzhalstaucherkolonien an Möwenkolonien könnte vor allem entstanden sein, um die Überlebenschancen der Altvögel zu erhöhen (vgl. BURGER 1984).

Mauser- und Winterhabitat

Außerhalb der Brutsaison findet man die Schwarzhalstaucher hauptsächlich an stabilen Salzwässern, die einen Reichtum an Makrozooplankton aufweisen (O'DONNELL & FJELDSÄ 1997). Gleich nach der Brutzeit ziehen die meisten nordamerikanischen Alt- und Jungvögel nach Mono Lake, Kalifornien, oder Great Salt Lake, Utah, wo die Alttaucher ihre Schwimmen mausern. Auch Taucher, die anderswo gemausert haben, und ebenso eine gewisse Zahl an Jungen ziehen später zu diesen Seen. Am Mono Lake können Anfang Oktober ca. 750.000 Schwarzhalstaucher anwesend sein. Nach der Mauserzeit verbleiben die Tiere noch monatelang an diesen übermäßig salzigen Seen, wo sie sich hauptsächlich von Salinenkrebsen (*Artemia* sp.) und „brine flies“ (*Ephydra* sp.) ernähren, die dort in riesigen Zahlen vorkommen. Die Taucher verlassen die Gewässer meistens erst ab November oder Dezember-Januar (CULLEN et al. 1999, JEHL jr. 1988).

Im Winter werden mehr als 450.000 Vögel am Salton Sea, Kalifornien, beobachtet. Noch mehr überwintern am Golf von Kalifornien. Die wichtigsten Wintergebiete in Eurasien sind das Schwarze und Kaspische Meer und die türkischen Seen (CULLEN et al. 1999, HARRISON 1988, O'DONNELL & FJELDSÄ 1997).

K-strategische Eigenschaften

1. Vermutliche hohe Überlebensraten der Altvögel

Durch die relative Stabilität der Gebiete, die die Schwarzhalstaucher außerhalb der Brutzeit besuchen, erreichen die Altvögel im Durchschnitt wohl ein hohes Alter und werden einer K-Selektion unterworfen (wie Hauben- und Rothalstaucher). Das bisher festgestellte Höchstalter (12 Jahre in Nordamerika, CULLEN et al. 1999, und 13 Jahre in Europa, n = 105, KONTER brfl.) besagt wenig, da die aktuellen demographischen Daten hauptsächlich auf Aluminiumringen basieren, die in Salzwässern schnell korrodieren (CULLEN et al. 1999). Jedenfalls reicht die niedrige Reproduktionsrate einer normalen Jahresbrut nur dann aus, wenn die Schwarzhalstaucher in mehreren Brutperioden für Nachwuchs sorgen können.

2. Geringe mittlere Gelegegröße

Die mittlere Gelegegröße des Schwarzhalstauchers ist gering. In Europa schwankt sie gebietsweise von 2,6 bis 3,9 Eiern pro Gelege (PRINZINGER 1979). Eine hohe mittlere Vollgelegegröße wurde in der Uckermark festgestellt: 3,93 Eier ($n = 623$ Gelege) (DITTBERNER 1996). In Nordamerika schwankt der Wert von 2,40 bis 4,23 (CULLEN et al. 1999). Die durchschnittliche Gelegegröße des Schwarzhalstauchers ist mit der des Rothalstauchers vergleichbar.

3. Geringe mittlere Familiengröße

Paare der beiden best untersuchten Subspezies (*nigricollis* und *californicus*) (über *P. n. gurneyi* aus Südafrika ist weniger bekannt) führen gewöhnlich nicht mehr als zwei Junge, obwohl das Vollgelege meist 3 bis 4 Eier enthält (CULLEN et al. 1999, PRINZINGER 1979). Etwa zwei Wochen nach dem Schlüpfen wird je ein Jungvogel von je einem Altvogel geführt. Im Verlauf der Jugendentwicklung können jedoch noch weitere Jungvögel sterben, so dass die Fortpflanzungsrate recht gering wird. In Schleswig-Holstein schwankt die mittlere Familiengröße gebiets- und jahrweise von 1,5 bis 2,2 Jungen, und die Zahl der Jungen pro Gesamtpaar (einschließlich erfolgloser Paare) von 0,2 bis 2,1 (KOOP 1998). In der Uckermark beträgt die durchschnittliche Jungenzahl/Familie 2,1 (DITTBERNER 1996). Diese Fortpflanzungsrate weicht nicht viel von der des Rothalstauchers ab.

4. Eine Jahresbrut

Normalerweise findet beim Schwarzhalstaucher wie beim Rothalstaucher nur eine Jahresbrut statt (CULLEN et al. 1999, O'DONNELL & FJELDSÅ 1997, PRINZINGER 1979), aber auch Zweit- und Schachtelbruten sind festgestellt worden, z.B. am Felchowsee, Uckermark (DITTBERNER 1996).

5. Spätes erstmaliges Brüten

Obwohl die Geschlechtsreife sehr wahrscheinlich schon mit einem Jahr eintritt (PRINZINGER 1979), brüten viele Schwarzhalstaucher vermutlich nicht, bevor sie zwei Jahre alt sind (CULLEN et al. 1999). Am Mono Lake, Kalifornien, werden viele übersommernde (nicht brütende) Schwarzhalstaucher beobachtet (10.000-60.000 Exemplare). Es betrifft hier vor allem subadulte Vögel, d.h. Taucher, die im Vorjahr (oder vielleicht auch vor zwei Jahren) geschlüpft sind. Da die ♂ in der Mehrzahl sind, nehmen diese im Durchschnitt

vermutlich später als die ♀ am Brutgeschäft teil (CULLEN et al. 1999, JEHL jr. 1988).

6. Frühes Verlassen der Brutplätze

In Mitteleuropa setzt der Abzug oft bereits in der ersten Hälfte des Juli ein. Der Großteil der Altvögel wandert noch vor der Mauser aus dem Brutgebiet ab, d.h. zwischen Anfang Juli und Mitte August. Vor allem bei späten Bruten kommt es vor, dass die Jungvögel vorzeitig von den Altvögeln verlassen werden, weil die alten Tiere in die Mausergebiete abziehen. Dies erhöht die Jungenverluste beträchtlich (PRINZINGER 1979).

Zugweg und Überlebenschancen der Altvögel

Es gibt bei Schwarzhals- und anderen Lappentauchern einen oft übersehenen Faktor, der sicherlich Einfluss auf die Überlebenschancen der Vögel und damit auf die Fortpflanzungsstrategie hat, nämlich Art und Länge des Zugweges. Je länger der Abstand vom Brut- zum Mauser- oder Wintergebiet ist, desto größer ist die Möglichkeit, dass die Taucher durch Schlechtwetterverhältnisse umkommen.

Vor allem bei Schwarzhalstauchern können die Risiken des Zuges ab und zu sehr auffällig hervortreten. Während Schneestürmen oder Nebel landen in Utah und Nevada manchmal viele Tausende (bis 35.000) Schwarzhalstaucher auf dem Boden (CULLEN et al. 1999, JEHL jr. 1996). Taucher, die dorthin geraten, sind zum Tode verurteilt, da sie ohne einen Fluglauf auf einer Wasseroberfläche nicht wegfliegen können. COTTAM (1929) beschrieb eine Massenlandung in Caliente, Nevada, als „einen Lappentaucherschauer“. Am 13. Dezember 1928 fielen nachts während eines Schneesturms buchstäblich Tausende von Schwarzhalstauchern auf den Boden und die Dächer der Stadt. Man versuchte morgens, viele zu retten, indem sie in ein Flüschen gebracht wurden. Die meisten tot gefundenen Taucher waren verkrüppelt. Tausende waren unter dem Schnee begraben und versuchten, sich morgens selbst zu befreien.

Solche Katastrophen haben sicherlich Folgen für die Populationsentwicklung, aber wie groß diese sind, ist nicht abzuschätzen. Anzunehmen ist, dass Taucher, die weit entfernt von der Küste im Binnenland brüten und an Meeresküsten überwintern, unter sonst gleichen Umständen durch ihre geringeren Aussichten auf ein langes Leben eher zu einer r-Strategie neigen als Vögel, die in der Nähe des Wintergebietes brüten. Untersuchun-

gen an Ohrentauchern scheinen dies zu bestätigen.

14.4 Ohrentaucher (*Podiceps auritus*)

Brut- und Winterhabitat

Ohrentaucher in Nordamerika (*Podiceps auritus cornutus*) brüten in der Regel an kleinen (Minimum etwa 0,05 ha) bis größeren (1-10 ha), ziemlich flachen Süßwasserteichen und Sümpfen mit emerser Vegetation und größeren offenen Wasserflächen (STEDMAN 2000). In Finnland und Schweden (*Podiceps auritus auritus*) sind die bevorzugten Brutplätze flache, eutrophe Seen und Teiche, hauptsächlich 1 bis 10 ha groß, umgeben von einer reichen helophyten Vegetation. Aber in Nord-Norwegen, Schottland und Island brüdet die Nominatspezies zusätzlich an oligotrophen, offenen Seen mit sterilen, exponierten Ufern (CRAMP et al. 1977, DENNIS & ULFVENS 1997). Im Winter suchen Ohrentaucher vor allem marine Gewässer auf. Sie werden in dieser Periode meistens in geschützten Meeresbuchten beobachtet, aber auch auf offenem Meer (z.B. Ostsee). Ebenfalls verbleiben Ohrentaucher im Winter auf Süßgewässern (LLIMONA & DEL HOYO 1992, STEDMAN 2000).

Wegen seiner großen Überwinterungsgebiete und relativ geringen Zahl an Brutgewässern ist zu erwarten, dass der Ohrentaucher einer K-Selektion unterworfen ist. Tatsächlich haben die meisten Ohrentaucher nur eine Jahresbrut, und viele einjährige Tiere brüten wahrscheinlich nicht (STEDMAN 2000). Es gibt allerdings Anhaltspunkte, dass es gebietsweise Unterschiede in den Fortpflanzungsstrategien dieser Art gibt.

Gelege- und Familiengröße in verschiedenen Gebieten

In nordatlantischen Gebieten (Island, Norwegen, Schottland) ist die Gelegegröße geringer als in den (meisten?) anderen Gebieten. Die durchschnittliche Vollgelegegröße liegt dort unter 4,0: Norwegen 3,79 (n = 233 Gelege) und Island 3,75 (n = 537) (FJELDSA 1973). Weiter östlich, in Finnland (ULFVENS 1988) und Estland (ONNO 1960), sind die Werte in der Regel höher als 4,0 (Maximum 5,3). In British Columbia, Kanada, beträgt die mittlere Gelegegröße 4,01 (CAMPBELL et al. 1990). In Manitoba und Northwest Territories, Kanada, ist sie höher als 5,0 (5,11-6,45) (ARNOLD 1990, FERGUSON & SEALY 1983, FOURNIER & HINES 1999).

Auch die mittlere Familiengröße im nordatlantischen Areal ist gering. Sie beträgt in Island und

Norwegen nur 2,00 Junge (n = 83 Familien mit 166 Küken von 40 Tagen) (FJELDSA 1973). DENNIS (1993), der über den Ohrentaucher in Schottland berichtet, erwähnt zwar nicht die Familiengröße, gibt aber Daten über die Jungenzahl pro Gesamtpaar. Diese Zahl schwankt von nur 0,4 in schlechten bis 0,8 Jungen in guten Jahren (zum Vergleich: In den Northwest Territories ist die Zahl der Jungen pro Gesamtpaar 1,37, n = 894 Paare, FOURNIER & HINES 1999).

An Seen in Finnland beträgt die Familiengröße 1,52 (n = 33 Familien mit großen Jungen) und im finnischen Archipel 3,09 (n = 44) (ULFVENS 1988). In Kanada liegen alle Werte höher als 2,00: Manitoba 3,09 (n = 33 Familien mit 102 flüggen Jungen) (FERGUSON & SEALY 1983), Northwest Territories 2,23 (n = 542 Familien) (FOURNIER & HINES 1999), und in British Columbia 2,34 (n = 141 Familien mit 330 Jungen) (CAMPBELL et al. 1990).

Unterschiedliche Fortpflanzungsstrategien

Es gibt also deutliche Hinweise, dass Ohrentaucher in Nordamerika und (vielen?) anderen Gebieten eher zu einer r-Strategie neigen und die nordatlantischen Vögel mehr eine K-Strategie verfolgen. Dies wird untermauert durch die Tatsache, dass die Ohrentaucherküken in Kanada sich meistens schneller entwickeln als diejenigen in Island und Norwegen. In Manitoba sind die meisten Küken mit 19-21 Tagen unabhängig von den Eltern, obwohl die jüngeren Küken einer Brut häufig gefüttert werden, bis sie 21-24 Tage alt sind (FERGUSON & SEALY 1983). In Island und Norwegen bleiben im Allgemeinen die Jungen und Eltern sechs Wochen zusammen, aber besonders bei Familien in der Spätsaison kann diese Zeit auf die Hälfte reduziert werden (FJELDSA 1973).

Vielleicht sind die Unterschiede entstanden durch die Bedingungen im Bruthabitat und den Abstand zwischen Brut- und Wintergebiet. Die Ohrentaucher aus Kanada brüten unter unvorhersagbaren Umständen (wechselnde Witterung, schwankende Wasserstände und häufige, kurzfristige Änderungen in der Verfügbarkeit der emersen Vegetation für den Nestbau). Der Zugweg in die Wintergebiete ist lang. In Island, Schottland und Norwegen ist die Zahl der geeigneten Brutplätze geringer als in Kanada, der Zugweg in die Wintergebiete ist kurz und die Bedingungen im Bruthabitat sind wahrscheinlich besser vorhersehbar als in Kanada (FERGUSON & SEALY 1983, FJELDSA laut STEDMAN 2000).

15. Fortpflanzungsstrategien, Körpergröße und Nahrung

Nicht nur das Größenverhältnis von Brut- zu Überlebenshabitaten, sondern auch andere Faktoren können Einfluss auf die Fortpflanzungsstrategie ausüben, so dass die These von ALERSTAM & HÖGSTEDT (1982) im vorliegenden Aufsatz in einer abgewandelten Form präsentiert wird. Einige Faktoren sind in anderen Kapiteln schon behandelt (z.B. Stabilität der Brutgewässer und geographische Lage). Ein weiterer Faktor ist die Körpergröße der Lappentaucher (s. 14.2).

Der Schwarzkopftaucher (Least Grebe) (Gesamtlänge 21-26 cm) wiegt 116-130, und der Magellantaucher (Great Grebe, „*Podiceps*“ *major*) (ca. 67-77 cm) etwa 1.600 Gramm (LLIMONA & DEL HOYO 1992). Der größte Lappentaucher wiegt also etwa das dreizehnfache des kleinsten Tauchers. Es gibt eine auffällige, positive Korrelation zwischen Körpergröße und Höchstalter, die Konsequenzen für das Leben der Vögel hat (ALERSTAM & HÖGSTEDT 1982). Kann deshalb der Faktor Körpergröße nicht besser die Fortpflanzungsstrategien erklären als die Habitatthese von ALERSTAM & HÖGSTEDT (1982)? Häufig wird folgendermaßen argumentiert: Große Vögel sind Raubfeinden weniger ausgesetzt und überleben zeitweilige Nahrungsmängel besser als kleine. Je größer der Vogel, desto höher ist unter sonst gleichen Umständen die Wahrscheinlichkeit, dass seine Bestände sich in der Nähe der Kapazitätsgrenzen des Lebensraumes befinden. Die Fortpflanzung ist schwer und für die Nachkommen gibt es nur wenig unbesetzte Plätze. Kleine Vögel allerdings sind anfälliger für Prädatoren, zeitweiligen Nahrungsmangel und andere Extreme, und leben kürzer. Die meiste Zeit bleiben ihre Bestände beträchtlich unter den Kapazitätsgrenzen des Lebensraumes. Die Reproduktion ist relativ leicht, und die Jungtiere haben eine große Chance, eine unbesetzte Stelle für das Brutgeschäft zu finden. Diese Argumentation legt nahe, dass große Vögel sich zu K-, und kleine sich zu r-Strategen entwickeln, was sicherlich teilweise stimmt. Aber die Umstände wie Habitatwahl (Brut- gegenüber Wintergebiet) und jahreszeitliche Verfügbarkeit der Nahrung sind nicht gleichbleibend. Es gibt in der Vogelwelt so viele Beispiele von großen Arten, die ausgeprägte r-, und von kleinen, die überdeutlich K-Strategen sind, dass sicherlich andere Faktoren als die Körpergröße eine zusätzliche Rolle spielen bei der Bildung von

Fortpflanzungsstrategien und Zugverhaltensweisen (ALERSTAM & HÖGSTEDT 1982).

Bei Lappentauchern gibt die Körpergröße nur eine beschränkte Auskunft über die Fortpflanzungsstrategien. Die kleinsten Arten (*Tachybaptus ruficollis*, *novaehollandiae* und *dominicus*) (100-236 Gramm, Gesamtlänge 21-29 cm) sind tatsächlich r-Strategen. Der Bindentaucher, ebenfalls r-Strategie, ist aber deutlich größer (339-458 Gramm, 30-38 cm).

Unter den K-Strategen gibt es große Arten, z.B. den Renntaucher (550-1.225 Gramm, 51-74 cm) und den Haubentaucher (596-1.490 Gramm, 46-61 cm). Ausgeprägte K-Strategen, wie der Goldscheiteltaucher (ca. 32 cm), der Inkataucher (ca. 340-400 Gramm, 23-28,5 cm) und der Punataucher (33-38 cm) allerdings gehören zu den kleineren Lappentaucherarten (Angaben aus LLIMONA & DEL HOYO 1992).

Bleibt noch die Möglichkeit, dass hauptsächlich die Eigenschaften ihrer Beutetiere bestimmen, welche Strategie die Taucher entwickeln, und nicht so sehr die Habitatumstände. Durch Schwierigkeiten beim Nahrungserwerb ist zwar bei allen Lappentauchern die Kükenzahl gering (s. u.a. 3.), aber möglicherweise sind diese Schwierigkeiten bei K-Strategen noch größer als bei r-Strategen. K-Strategen können dadurch vielleicht nie mehr als eine kleine Jungenzahl ernähren, auch unter optimalen Bedingungen mit einem Überfluss an Beutetieren.

Das Fangen von Fischen könnte komplizierter sein als das von Wirbellosen. Für die Hypothese, dass Fischfresser sich eher zu K-, und Invertebratenfresser zu r-Strategen entwickeln, gibt es jedoch wenig Anhaltspunkte.

Dass viele Lappentaucher sich entweder auf Fische oder auf Invertebraten spezialisieren, ist deutlich an ihrem Körperbau zu erkennen. Die typischen Fischfresser (z.B. Haubentaucher) haben einen verlängerten Körper, einen schlanken Hals und einen langen, dünnen Schnabel. Taucher die hauptsächlich Wirbellose fressen (z.B. Zwergtaucher), sind kleiner, besitzen einen kurzen, runden Körper und einen ziemlich kurzen Hals und Schnabel. Nun stellt sich heraus, dass es sowohl bei den K- als auch bei den r-Strategen Fisch- und Invertebratenfresser gibt. So fressen unter den K-Strategen Goldscheitel-, Inka- und Haarschopftaucher vorwiegend Invertebraten, während Renn-, Puna- und Haubentaucher typische Fischfresser sind. Unter den r-Strategen ernähren z.B.

Zwergtaucher sich hauptsächlich von Wirbelloosen (LLIMONA & DEL HOYO 1992). Die Hauptnahrung einiger anderer r-Strategen allerdings besteht aus Fischen, so liegt z.B. der Gewichtsanteil der Fische in der Nahrung des Australischen Zwergtauchers über 80 % (FJELDSÅ 1988).

Es ist allerdings denkbar, dass die Spezialisierung auf Fische allein nichts über den Schwierigkeitsgrad der Nahrungssuche aussagt. Schließlich sind kleinere Fische viel einfacher zu erbeuten als große, und wahrscheinlich ist das Erwerben von Kleinfischen nicht schwerer als die Erbeutung schneller, nektonischer Makroinvertebraten. So ist die Nominatspezies des Rothalstauchers an eine Invertebratennahrung angepasst und kann die großen, schnellen Fische nicht erbeuten. Kleine Fische allerdings bilden nicht selten einen wesentlichen Bestandteil seines Menüs (VLUG 1993, 2002).

Obwohl alle Lappentaucher mehr oder weniger opportunistisch in ihrer Nahrungswahl sind, gibt es Hinweise, dass K-Strategen im Bruthabitat meistens ein schmaleres Nahrungsspektrum zeigen als r-Strategen, unabhängig davon, ob sie Fisch- oder Invertebratenfresser sind. Es ist anzunehmen, dass die Nahrungserbeutung bei ihnen dadurch schwerer ist.

Unter den K-Strategen können u.a. Goldscheiteltaucher, der hauptsächlich Schnecken und Amphipoden frisst, und Renn- und Punataucher zu den Nahrungsspezialisten gerechnet werden. Bei den beiden letztgenannten Arten besteht ca. 81 bis fast 100 %, bzw. ca. 90 % der Nahrungsmasse aus Fischen. Auch der fischfressende Haubentaucher gehört zu den Nahrungsspezialisten. Zwei andere K-Strategen, der Inka- und Haarschopftaucher, haben sich spezialisiert auf das Fangen von kleinen Arthropoden (LLIMONA & DEL HOYO 1992, STORER 2000). FJELDSÅ (1988) stellte fest, dass nur 5 der 7.056 Nahrungsbestandteile in 19 untersuchten Mägen des Haarschopftauchers Fische waren.

Typische Generalisten findet man wenig (oder kaum?) bei den K-Strategen. Unter den r-Strategen scheinen sie häufiger vorzukommen, z.B. der Rollandtaucher und der Schwarzkopftaucher (LLIMONA & DEL HOYO 1992).

Man kann sich schwer dem Eindruck entziehen, dass K-Strategen sich im Allgemeinen mehr als r-Strategen auf relativ wenige Beutetierarten spezialisieren. Wird dadurch die These von ALERSTAM & HÖGSTEDT (1982) weniger glaubwürdig?

Vermutlich nicht, wahrscheinlich wird sie sogar durch diese Tatsache untermauert. Durch ihre lange Lebensdauer (große Überlebensgebiete) stehen K-Strategen verhältnismäßig wenig Brutplätze zur Verfügung, und es gibt eine starke Selektion zu Gunsten spezialisierter Tiere, die mehr Fortpflanzungschancen haben, weil sie weniger unter der zwischenartlichen Konkurrenz zu leiden haben. Den r-Strategen stehen mehr Brutplätze zur Verfügung, die Konkurrenz ist, sowohl inner- als auch zwischenartlich, nicht hoch, und eine Nahrungsspezialisierung ist vermutlich viel weniger notwendig (vgl. ALERSTAM & HÖGSTEDT 1982).

16. Fortpflanzung von Lappentauchern – Resümee

Schlussfolgernd können wir wohl folgendes feststellen: Nicht nur die Bedingungen im Bruthabitat, sondern auch Größe und Qualität der Mauer- und Wintergebiete beeinflussen die Fortpflanzungsstrategie der Lappentaucher.

Zwergtaucher (*Tachybaptus spec.*) sind ausgeprägte Opportunisten und r-Strategen, was in der Regel bei Opportunisten der Fall ist. Die Verhältnisse in ihren Brutgebieten sind oft instabil. Dieser Faktor alleine führt allerdings nicht zwangsläufig zu einer r-Strategie. Ein anderer Faktor ist das geringe Angebot an Überwinterungsgebieten (flache, ruhige Gewässer). Vermutlich ist es vor allem eine Kombination dieser zwei Faktoren, die verantwortlich für die Entwicklung einer r-Strategie bei Zwergtauchern ist.

Rothals-, Hauben- und Goldscheiteltaucher, denen große stabile Überlebensgebiete (Mauer- und Überwinterungsgebiete) zur Verfügung stehen, entwickelten sich zu K-Strategen und zeigen eine eigenartige Mischung aus Opportunismus und K-Strategie. Der Rothalstaucher in der westlichen Paläarktis und wahrscheinlich auch der Haarschopftaucher in Australien sind K-Strategen die an Gewässern brüten, die beträchtlich instabil sind. Dies weist darauf hin, dass trotz unvorhersagbarer Bedingungen im Brutgebiet die Taucher sich unter dem Einfluss der Überlebensgebiete zu K-Strategen entwickeln können.

Schwarzhalstaucher sind einerseits Opportunisten und r-Strategen wie die Zwergtaucher (schnelle Besiedlung von Neugewässern, sehr kurze Führungszeit), zeigen andererseits auch Züge einer K-Strategie wie Rothals- und Haubentaucher (erstmalig Brüten im zweiten Lebens-

jahr, gute Aussichten der Altvögel auf ein hohes Alter). Diese Verhältnisse sind vermutlich zu erklären durch die hohe Instabilität ihrer Brutgewässer (wie bei Zwergtauchern) und die Beständigkeit der Gebiete, die sie außerhalb der Brutzeit bewohnen (wie bei Hauben- und Rothalstauchern).

Nicht nur zwischen den Arten, sondern auch innerhalb einer Art kann es Unterschiede in Fortpflanzungsstrategien geben. Diese sind wahrscheinlich durch Unterschiede in der Bruthabitatwahl und im Abstand zwischen Brut- und Überlebensgebiet zu erklären, z.B. Haubentaucher an Großseen im Gegensatz zu Artgenossen an Kleingewässern, Rothalstaucher im Binnenland Schleswig-Holsteins gegenüber Rothalstauchern an den Gewässern Fehmarns, und Ohrentaucher an den instabilen Brutplätzen in Kanada – weit entfernt von den Wintergebieten – gegenüber Ohrentauchern an den stabilen Brutgewässern in Island, die sich in der Nähe der Wintergebiete befinden.

Die hier entwickelte, auf ALERSTAM & HÖGSTEDT (1982) und FJELDSÅ (1981, 1986) gegründete These, scheint die Unterschiede zwischen den Fortpflanzungsstrategien der Lappentaucher ziemlich gut zu erklären. Problematisch ist allerdings, dass subjektive Beurteilungen nicht ausgeschlossen werden können, da das Angebot an Habitaten und ihre Qualität meistens nicht quantitativ erfasst werden können. Hinzu kommt, dass alle Lappentaucher mehr oder weniger sowohl Züge einer r-, als auch einer K-Strategie zeigen, und diese Züge sind ebenfalls schwer quantitativ zu erfassen. Erschwerend ist auch, dass die meisten der 22 Lappentaucherarten nicht genügend untersucht worden sind, um sie zuverlässig in das r-K-Kontinuum einordnen zu können. Einige Lappentaucher sind sehr selten oder ausgestorben und können kaum oder überhaupt nicht mehr untersucht werden (z.B. Delacourzwergetaucher *Tachybaptus rufolavatus*, Atitlantaucher *Podilymbus gigas* und Andentaucher *Podiceps andinus*) (OGILVIE & ROSE 2003). Aber auch von den übrigen Arten wissen wir oft noch recht wenig.

Folglich muss betont werden, dass die These nur einen heuristischen Wert hat, d.h. nur eine vorläufige Annahme zum Zweck des besseren Verständnisses der Unterschiede in den Fortpflanzungsstrategien bei Lappentauchern ist. Es liegt allerdings auf der Hand, dass man bei Untersuchungen über die Entwicklung der Fortpflan-

zungsstrategien nicht nur die Bedingungen im Brut-, sondern auch die im Mauser- und Winterhabitat in Betracht ziehen muss.

Danksagung

Besonderen Dank schulde ich Rolf BERNDT und Bernd KOOP, die mir durch tatkräftige Unterstützung und durch kritische Diskussionen sehr geholfen haben. Für die Datenverarbeitung bedanke ich mich bei Hanneke VAN DAALLEN (Alkmaar, NL) und Els und Jaap VLUGT (Amersfoort, NL).

Vielen Dank schulde ich Rolf BERNDT, Maria und André KONTER und der CORAX-Redaktion für die kritische Durchsicht des Manuskripts. Ohne ihre Hilfe wäre es nicht möglich gewesen, diesen Aufsatz zu veröffentlichen. Durch die Bemühungen von Anna-Paulien SMITS (Heerhugowaard, NL) war es mir möglich, auch außerhalb der Ferien Schleswig-Holstein und seine Lappentaucher zu besuchen. Geoff MAWSON (Dronfield near Sheffield, GB) war so freundlich, die englische Zusammenfassung kritisch nachzusehen.

17. Summary: Brood success and brood size of the Red-necked Grebe (*Podiceps grisegena*) in Schleswig-Holstein and Hamburg 1969-2002, and comparative reproductive strategies of grebes (Podicipedidae)

Brood (breeding) success (percentage of pairs raising at least one young) and brood size (family size) of the Red-necked Grebe (*Podiceps grisegena*) were studied in Schleswig-Holstein during 1969-2002. The majority of the breeding pairs and number of young were monitored almost annually in this period.

The short down of newly hatched chicks of grebes insulates poorly and they are normally carried below the mantle feathers or wings of the parents. Young also depend on their parents for food. Consequently, brood size of Red-necked Grebes is smaller than in typical precocial birds such as ducks. During the study period 4016 families with a total number of 6511 older young were recorded (≥ 14 days, usually 3-6 weeks old), i.e. the mean brood size was 1.62 young (Table 1). Although the majority of complete clutches of Red-necked Grebes comprises 3-4 eggs, 52 % of the families consisted of one, 37 % of two, and only 9 % of three and 2 % of 4 young ($n = 3261$ broods). Many breeding pairs do not manage to produce fledglings every year. In Schleswig-Holstein 39 % of

10,349 pairs on breeding waters were observed with one or more older young.

Large annual fluctuations in brood size (1.33-2.18) and breeding success (14-68 %) (Table 1, Fig. 1) are attributed to varying weather conditions in the breeding season. Low water levels, caused by shortage of precipitation, prevented a number of grebes from breeding or led to the abandonment of nests, and bad weather (storms, heavy rainfall) destroyed many clutches and killed chicks.

The Atlantic Ocean has a growing influence on the climate in Schleswig-Holstein since 1970 (increase in summer precipitation and wind activities). The change of climate during this period coincides with a decrease in breeding success: During 1969-1980 46 % of 1403 pairs raised young, during 1981-1991 the breeding success was 40 % (n = 4281 pairs) and during 1992-2002 35 % (n = 4666 pairs). In areas where the influence of the marine climate is smaller, breeding success and brood size is higher than in Schleswig-Holstein, e.g. in Brandenburg, Poland and in the Volga delta.

It appears that differences in the reproduction rates between the Red-necked Grebes at the breeding sites was caused by a variety of factors including:

1. Type of breeding site and food. Poor reproduction rates of Red-necked Grebes in lagoons (Fig. 2) and other breeding sites on the island of Fehmarn were probably caused by the sparse food supply and related food flights. Brood success on Fehmarn was 32 %, and mean brood size 1.31 young (n = 2707 pairs). The corresponding values for the mainland of Schleswig-Holstein were 41 % and 1.69 young (n = 6932 pairs) respectively.

In fishponds breeding success and brood size was also rather poor (38 % and 1.63 respectively) (Fig. 2), most likely caused by large Carp (*Cyprinus carpio*). These fish can decrease the amount of prey available for the Red-necked Grebe in numerous ways. As a rule, breeding success and brood size increase if ponds are no longer stocked with Carp. Most young in Schleswig-Holstein were produced in natural ponds (brood success 53 % and mean brood size 1.78) (Fig. 2). In newly created artificial or natural ponds, large cyprinids are absent and cannot impair the development of a rich limnofauna (macro-invertebrates and small vertebrates) and submerged

vegetation. So, in these new bodies of water reproduction rates are high for Red-necked Grebe.

2. Size of the breeding sites. If the size of the fish as well as the size of natural ponds (surface area of pond in ha) increases, breeding success and mean brood size tend to decrease (Table 2). Observations show that this is also the case if the absolute number of breeding pairs does not change (Table 3). The absence of larger cyprinids in smaller fishponds may partly be responsible. However, wave action during storms is another contributing factor, as waves in larger breeding waters can destroy many clutches and kill chicks.

3. Presence of Great Crested Grebes. Great Crested Grebes (*Podiceps cristatus*) can at least make the reproduction of the Red-necked Grebe more difficult. However, it is unknown how large the effect of the Great Crested Grebe is.

4. Absolute number of breeding pairs. In fishponds with a large population of Red-necked Grebes, breeding success perhaps tends to be poorer than in fishponds of the same size with a smaller population (Table 3). This phenomenon is possibly caused by intraspecific competition.

5. Population density. It seems that an increasing population density (breeding pairs per ha) goes together with increasing breeding success and brood size, in populations breeding in fishponds and natural ponds (Table 5). However, highest population densities are almost exclusively to be found in smaller bodies of water. So it is likely that good reproduction rates in populations with high densities are mainly caused by the good breeding conditions found in smaller breeding sites (see 2).

During 1969-2002, 36 second broods were recorded in Schleswig-Holstein, from which 27 were successful. In the first brood 57 and in the second 51 young were reared, i.e. in total 108 young (= 4.00 young per successful pair). Observations show that pairs with second broods nest in breeding waters which have probably an abundance of food and the birds start their first clutch early in the season.

Red-necked and Great Crested Grebes often breed in unpredictable food and habitat conditions. They have developed adaptations for controlling the number of young in different phases of the breeding cycle so that at least one or two chicks can survive. These adaptations are: variable clutch sizes, asynchronous hatching and its

effects (opportunity for abandonment of the last-laid eggs after partial hatching of the clutch and sibling competition). They are also capable of rapid colonization of newly formed ponds and lakes.

Red-necked and Great Crested Grebes have a surplus of stable survival habitats (moulting and wintering areas) at their disposal, but their breeding habitat is fairly limited and unpredictable. So it is likely that they have long life expectancies and rather confined prospects for successful breeding. Selection generally leads in such situations to allocation of energy to survival adaptations (K-selection). Red-necked and Great Crested Grebes show a relatively small reproductive potential and a long incubation time. Their young are dependent on parents for a long time and have a deferred age of first breeding (though one year old birds are sexually mature, they rarely breed before they are two years old). Survival rates of adult Red-necked and Great Crested Grebes are large, but can be easily reduced by a high investment in rearing their offspring. Adult grebes have as a result developed behaviour patterns to increase prospects for their own survival at breeding sites, this includes leaving nests for extended periods at night, the defence of large territories which means that established pairs have more food available than the bare necessities, and early departures from breeding sites.

Great Crested and Red-necked Grebes which make food flights or breed in colonies on large lakes, often have a poor reproductive success. However, these adult grebes do have large feeding areas (see or lake) at their disposal. The large bodies of water offer them more predictable conditions, too, so, the long life expectancies of these grebes is high. Probably, Red-necked and Great Crested Grebes breeding in or near large bodies of water follow the strategy of living a long life with a high lifetime reproduction, even more so than those breeding in ponds. In general, the contribution to the future gene pool of Red-necked and Great Crested Grebes is likely to be a matter of the total life production rather than annual productivity.

Both Red-necked and Great Crested Grebes belong to the K-strategists. However, there are differences in reproductive strategies between the two species, which are mainly related to differences in feeding and habitat selection. Red-necked Grebes stay for a shorter period at the

breeding sites than Great Crested Grebes and produce second broods less frequently. It appears that a marine climate impedes the reproduction of the Red-necked more than that of the Great Crested Grebe.

Little Grebes (*Tachybaptus spec.*) are pronounced opportunists and belong, among the grebes (Podicipedidae), to the r-strategists. They have a high breeding potential (large complete clutch size, multiple broods, short reproductive cycle) and are subjected to large population fluctuations. Conditions at their breeding sites are often more unstable than at the breeding sites of Red-necked and Great Crested Grebes. So Little Grebes show an even larger readiness than these species to change breeding waters and search for and colonize rapidly newly formed habitats. However, unstable conditions at the breeding sites alone do not inevitably lead to an r-strategy. A limited supply of wintering areas (shallow, quiet bodies of water) is another factor.

On the one hand Black-necked Grebes (*Podiceps nigricollis*) are opportunists and r-strategists as are Little Grebes (colonizing rapidly newly formed habitats, very short period of dependency of chicks), but on the other hand, they also show features of a K-strategy as do Red-necked and Great Crested Grebes (deferred age of first breeding, long life expectancies of adult birds). Probably, these facts are caused by the high instability of their breeding sites (as in Little Grebes) and the stability of the habitats visited outside the breeding season (as in Great Crested and Red-necked Grebes).

Slavonian (Horned) Grebes (*Podiceps auritus*) in North America may be more r-selected, and North Atlantic birds more K-selected. The most likely explanation is that there are differences in the conditions at the breeding waters and unequal distances between breeding and wintering areas.

18. Schrifttum

- AHLÉN, I. (1966): Studies on the distribution and ecology of the Little Grebe, *Podiceps ruficollis* (Pall.), in Sweden. *Vår Fågelvärld*, Suppl. 4: 1-45.
- AHLÉN, I. (1970): Gråhakedoppingen *Podiceps griseigena* som häckfågel i Skåne 1960-1968. *Vår Fågelvärld* 29: 57-59.
- ALERSTAM, T. & G. HÖGSTEDT (1982): Bird migration and reproduction in relation to habitats for survival and breeding. *Ornis Scandinavica* 13: 25-37.
- ANDERSSON, Å. (1985): Viltvattnen – de nya våtmarkerna. *Vår Fågelvärld*, Suppl. 10: 53-64.

- ARNOLD, T.W. (1990): Determinacy of clutch size in Horned and Pied-billed Grebes. *Wilson Bulletin* 102: 336-338.
- AXELSSON, P. (1997): Gråhakedoppingen *Podiceps grisegena* i sydöstra Skåne 1987-1996. *Ansvar* 36: 185-202.
- BANDORF, H. (1970): Der Zwergtaucher *Tachybaptus ruficollis*. Ziemsens, Wittenberg Lutherstadt.
- BANDORF, H. (1982): Haubentaucher *Podiceps cristatus*. In: H. BANDORF & H. LAUBENDER (Hrsg.): Die Vogelwelt zwischen Steigerwald und Rhön. Bd. 1: 190-208. Landesbund für Vogelschutz in Bayern, Münsterstadt, Schweinfurt.
- BENNETT, P.M. & I.P.F. OWENS (2002): Evolutionary ecology of birds. Oxford Univ. Press, Oxford, New York.
- BERNDT, R.K. (1974): Haubentaucher *Podiceps cristatus*. In: R.K. BERNDT & D. DRECKHAHN: Vogelwelt Schleswig-Holsteins. Bd. 1: 68-88. OAG, Kiel.
- BERNDT, R.K. (1993): Tafelente *Aythya ferina*. In: R.K. BERNDT & G. BUSCHE (Hrsg.): Vogelwelt Schleswig-Holsteins. Bd. 4, Entenvögel II: 12-23. Wachholtz, Neumünster.
- BERNDT, R.K. (1998): Ornithologischer Jahresbericht für Schleswig-Holstein 1996. *Corax* 17: 146-168.
- BERNDT, R.K. (2002): Haubentaucher *Podiceps cristatus*. In: R.K. BERNDT, B. KOOP & B. STRUWE-JUHL (Hrsg.): Vogelwelt Schleswig-Holsteins. Bd. 5, Brutvogelatlas: 58-59. Wachholtz, Neumünster.
- BERNDT, R.K. & G. BUSCHE (1973): Ornithologischer Jahresbericht der OAG für 1971. *Corax* 4, Beiheft 2: 103-126.
- BERNDT, R.K. & G. BUSCHE (1985): Ornithologischer Jahresbericht für Schleswig-Holstein 1983. *Corax* 10: 419-467.
- BERNDT, R.K. & G. BUSCHE (1995): Ornithologischer Jahresbericht für Schleswig-Holstein 1993. *Corax* 16: 30-62.
- BERNDT, R.K. & B. STRUWE-JUHL (2004): Warum geht der Brutbestand des Drosselrohrsängers (*Acrocephalus arundinaceus*) in Schleswig-Holstein zurück? *Corax* 19: 281-301.
- BIJLSMA, R.G., F. HUSTINGS & C.J. CAMPHUYSEN (2001): Algemene en schaarse vogels van Nederland. Avifauna van Nederland. Bd. 2. GMB, Haarlem & KNNV, Utrecht.
- BROWN, L.H., E.K. URBAN & K. NEWMAN (1982): The birds of Africa. Bd. 1. Academic Press, London, New York.
- BRUA, R.B. (1996): Impact of embryonic vocalizations on the incubation behaviour of Eared Grebes. *Behaviour* 133: 145-160.
- BRUA, R.B., G.L. NUECHTERLEIN & D. BUITRON (1996): Vocal response of Eared Grebe embryos to egg cooling and egg turning. *Auk* 113: 525-533.
- BURGER, J. (1984): Grebes nesting in gull colonies: protective associations and early warning. *American Naturalist* 123: 327-337.
- BUSCHE, G. & R.K. BERNDT (1986): Ornithologischer Jahresbericht für Schleswig-Holstein 1984. *Corax* 11: 169-209.
- BUSCHE, G. & D. MEYER (1991): Stockente *Anas platyrhynchos*. In: R.K. BERNDT & G. BUSCHE (Hrsg.): Vogelwelt Schleswig-Holsteins. Bd. 3, Entenvögel I: 151-163. Wachholtz, Neumünster.
- BYRKJEDAL, I., S. ELDOY, S. GRUNDETIERN & M.K. LØYNING (1997): Feeding associations between Red-necked Grebes *Podiceps grisegena* and Velvet Scoters *Melanitta fusca* in winter. *Ibis* 139: 45-50.
- CAMPBELL, R.W., N.K. DAWE, I. MCTAGGART-COWAN, J.M. COOPER, G.W. KAISER & M.C.E. McNALL (1990): The birds of British Columbia. Bd. 1, Nonpasserines. Royal British Columbia Museum, Victoria.
- CLUTTON-BROCK, T.H. (1991): The evolution of parental care. Princeton Univ. Press, Princeton.
- COTTAM, C. (1929): A shower of grebes. *Condor* 31: 80-81.
- CRAMP, S., K.E.L. SIMMONS, I.J. FERGUSON-LEES, R. GILLMOR, P.A.D. HOLLOR, R. HUDSON, E.M. NICHOLSON, M.A. OGILVIE, P.J.S. OLNEY, K.H. VOOUS & J. WATTEL (1977): Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. The birds of the Western Palearctic. Bd. 1. Oxford Univ. Press, Oxford, London.
- CULLEN, S.A., J.R. JEHL JR. & G.L. NUECHTERLEIN (1999): Eared Grebe *Podiceps nigricollis*. In: A. POOLE & F. GILL (Hrsg.): The Birds of North America, No. 433. The Birds of North America, Inc., Philadelphia.
- DENNIS, R. (1993): Slavonian Grebe *Podiceps auritus*. In: D.W. GIBBONS, J.B. REID & R.A. CHAPMAN: The new atlas of breeding birds in Britain and Ireland 1988-1991: 28-29. Poyser, London.
- DENNIS, R. & J. ULFVENS (1997): *Podiceps auritus* Slavonian Grebe. In: W.J.M. HAGEMEIJER & M.J. BLAIR: The EBCC atlas of European breeding birds. Their distribution and abundance: 12-13. Poyser, London.
- DE SMET, K.D. (1983): Breeding ecology and productivity of Red-necked Grebes in Turtle Mountain Provincial Park, Manitoba. M.Sc. Thesis, Univ. North Dakota, Grand Forks.
- DE SMET, K.D. (1987): Organochlorines, predators and reproductive success of the Red-necked Grebe in Southern Manitoba. *Condor* 89: 460-467.
- DIETRICH, F. (1901). Taucherkolonien. *Orn. Mschr.* 26: 276-278.
- DITTBERNER, W. (1996): Die Vogelwelt der Uckermark. Hoyer, Galenbeck.
- EICHHORST, B.A. (1985): Status of the Red-necked Grebe on Rush Lake, Winnebago County, Wisconsin. *Passenger Pigeon* 47: 60-62.
- EICHSTÄDT, W., K. BALLEYER, W. BROSE & H. EICHSTÄDT (1987): Die Vogelwelt des Kreises Pasewalk. *Natur und Naturschutz in Mecklenburg* 24: 1-72.
- FERGUSON, R.S. & S.G. SEALY (1983): Breeding ecology of the Horned Grebe, *Podiceps auritus*, in southwestern Manitoba. *Canadian Field-Naturalist* 97: 401-408.
- FIALA, V. (1974): Populationsdynamik und Brutbiologie der Lappentaucher Podicipedidae im Teichgebiet von Náměšť n. Osl./ČSSR. *Anz. orn. Ges. Bayern* 13: 198-218.
- FIALA, V. (1976): Beitrag zur Brutbiologie des Schwarzhalsstauchers (*Podiceps nigricollis*). *Zoologické Listy* 25: 157-173.
- FIEDLER, B. & B. FREITAG (1989): Zum Brutvorkommen des Rothalstauchers (*Podiceps grisegena*) im Stadt- und Landkreis Wismar. *Orn. Rundbrief Mecklenburgs – Neue Folge* 32: 3-10.
- FJELDSÅ, J. (1973): Territory and the regulation of population density and recruitment in the Horned Grebe *Podiceps auritus* arcticus Boje, 1822. *Vidensk. Meddr. dansk naturh. Foren.* 136: 177-189.
- FJELDSÅ, J. (1977): Guide to the young of European precocial birds. Skarv Nature Publications, Tisvildeleje.
- FJELDSÅ, J. (1981): Comparative ecology of Peruvian grebes – A study of the mechanisms of evolution of ecological isolation. *Vidensk. Meddr. dansk naturh. Foren.* 144: 125-249.
- FJELDSÅ, J. (1982): Some behaviour patterns of four closely related grebes, *Podiceps nigricollis*, *P. gallardoi*, *P. occipitalis* and *P. taczanowskii*, with reflections on phylogeny and adaptive aspects of the evolution of displays. *Dansk Orn. Foren. Tidsskr.* 76: 37-68.
- FJELDSÅ, J. (1983): Ecological character displacement and character release in grebes Podicipedidae. *Ibis* 125: 463-481.
- FJELDSÅ, J. (1986): Feeding ecology and possible life history tactics of the Hooded Grebe *Podiceps gallardoi*. *Ardea* 74: 40-58.
- FJELDSÅ, J. (1988): Comparative ecology of the Australasian grebes (Aves: Podicipedidae). Royal Australasian Ornithologists Union Report 54, Victoria.
- FJELDSÅ, J. & N. KRABBE (1990): Birds of the High Andes. *Zool. Mus. Univ. Kopenhagen & Apollo*, Svendborg.
- FOURNIER, M.A. & J.E. HINES (1998): Breeding ecology and status of the Red-necked Grebe, *Podiceps grisegena*, in the subarctic of the Northwest Territories. *Canadian Field-Naturalist* 112: 474-480.

- FOURNIER, M.A. & J.E. HINES (1999): Breeding ecology of the Horned Grebe *Podiceps auritus* in subarctic wetlands. Occ. Paper No. 99. Canadian Wildlife Service, Ottawa.
- FUCHS, E. (1978): Zum Bruterfolg des Haubentauchers *Podiceps cristatus* auf dem Sempacher See. Orn. Beob. 75: 33-37.
- FUCHS, E. (1982): Bestand, Zugverhalten, Bruterfolg und Mortalität des Haubentauchers *Podiceps cristatus* auf dem Sempachersee. Orn. Beob. 79: 255-264.
- GÉROUDET, P. (1987): Les oiseaux du Lac Léman. „Nos Oiseaux“, Prangins.
- GÉROUDET, P. (1990): Chronique ornithologique romande: le printemps et les nidifications en 1989. Nos Oiseaux 40: 433-456.
- GÉROUDET, P. (1991): Chronique ornithologique romande: le printemps et la nidification en 1990. Nos Oiseaux 41: 119-136.
- GILLIÉRON, G. (1991): Les oiseaux nicheurs de la région des Grangettes de Noville (canton de Vaud). Nos Oiseaux 41: 165-182.
- GOC, M. (1986): Colonial versus territorial breeding of the Great Crested Grebe *Podiceps cristatus* on Lake Dru'no. Acta Ornithologica 22: 95-145.
- GORDIENKO, N.S. (1980): (Häufigkeit und räumliche Verteilung der Lappentaucher auf den Seen der Steppenzzone Nord-Kasachstans) (russisch). In: *Biologiya ptits Naurzumskogo zapovednika* (Biologie der Vögel des Naursum-NSG): 167-198. Kairar, Alma-Ata.
- GORDIENKO, N.S. (1981): (Die Ökologie der Lappentaucher Nordkasachstans) (russisch). *Ornitologija* 16: 33-41.
- GROSS, A.O. (1949): The Antillean Grebe at Central Soledad, Cuba. *Auk* 66: 42-52.
- HARRISON, C.J.O. & P. CASTELL (2002): Bird nests, eggs and nestlings of Britain and Europe. Harper Collins, London.
- HARRISON, P. (1988): Seabirds. Helm, London.
- HEINROTH, O. (1922): Die Beziehungen zwischen Vogelgewicht, Eigewicht, Gelegegewicht und Brutdauer. *J. Orn.* 70: 172-285.
- HEINROTH, O. & M. HEINROTH (1928): Die Vögel Mitteleuropas. Bd. 3. Bermühler Verlag, Berlin-Lichterfelde.
- HOFER, J. (1969): Zur Tauchtiefe des Haubentauchers *Podiceps cristatus*. Orn. Beob. 66: 1-6.
- HÖSER, N. (1993): Rothalstaucher (*Podiceps grisegena*) und Schwarzhalstaucher (*Podiceps nigricollis*) in Sachsen. *Mauritiana* (Altenburg) 14: 215-222.
- HÖSER, N., J. FISCHER, P. HUMMITSCH & K. TUCHSCHERER (1998): Rothalstaucher *Podiceps grisegena*. In: R. STEFFENS, D. SAE-MANN & K. GRÖSSLER (Hrsg.): Die Vogelwelt Sachsens: 130-131. Fischer, Jena, Stuttgart.
- HUMMITSCH, P. (1975): Brutvorkommen und Siedlungsdichte der Wasservogel im Naturschutzgebiet „Zschornaer Teiche“. Naturschutzarbeit und naturkundliche Heimatforschung in Sachsen 17: 5-20.
- HUMMITSCH, P. (1977): Brutvorkommen und Siedlungsdichte der Wasservogel im Moritzburger Teichgebiet. *Falke* 24: 296-303.
- JACOBY, H. (1983): Haubentaucher *Podiceps cristatus*. In: OAG Bodensee: Die Vögel des Bodenseegebietes: 58-61. OAG Bodensee, Konstanz.
- JEHL, J.R. jr. (1988): Biology of the Eared Grebe and Wilson's Phalarope in the nonbreeding season: a study of adaptations to saline lakes. *Studies in Avian Biology* 12: 1-74.
- JEHL, J.R. jr. (1996): Mass mortality events of Eared Grebes in North America. *Journal Field Ornithology* 67: 471-476.
- KEVAN, C.L. (1970): An ecological study of Red-necked Grebes on Astotin Lake, Alberta. M.Sc. Thesis, Univ. Alberta, Edmonton.
- KIRSCHNING, E. (1991): Sonnenscheindauer und Niederschlag in Schleswig-Holstein von 1968 bis 1990. *Flensburger Regionale Studien* 4: 7-88.
- KLATT, P.H. (2003): Territorial behavior and nesting dispersion in Red-necked Grebes. *Waterbirds* 26: 94-99.
- KLOSE, O. (2002): Die Entwicklung der Wasservogelbestände einer überstauten Grünlandniederung am Beispiel des Klenzauer Sees im östlichen Schleswig-Holstein. *Corax* 19: 27-38.
- KLOSKOWSKI, J. (1999): Prolonged incubation of unhatchable eggs in Red-necked Grebes (*Podiceps grisegena*). *J. Orn.* 140: 101-104.
- KLOSKOWSKI, J. (2000): Reproduction and feeding success of the Red-necked Grebe *Podiceps grisegena* at fish ponds, SE Poland. *Acta Ornithologica* 35: 85-89.
- KLOSKOWSKI, J. (2001a): Double-brooding in Red-necked Grebes. *Waterbirds* 24: 121-124.
- KLOSKOWSKI, J. (2001b): Temporal patterns of parental resource distribution in the Red-necked Grebe: equalizing the share of the survivors. *Behaviour* 138: 1355-1370.
- KLOSKOWSKI, J. (2003a): Offspring desertion in Red-necked Grebes *Podiceps grisegena*. *Ardea* 91: 25-34.
- KLOSKOWSKI, J. (2003b): Brood reduction in the Red-necked Grebe *Podiceps grisegena*. *Ibis* 145: 233-243.
- KÖCHER, W. & H. KOPSCH (1979): Die Vogelwelt der Kreise Grimma, Oschatz und Wurzen. Sonderheft „Aquila“, Bd. 1: 1-92.
- KOOP, B. (1996a): Der Anteil vorjähriger Rothalstaucher *Podiceps grisegena* am Brutbestand Schleswig-Holsteins 1995. *Limicola* 10: 79-82.
- KOOP, B. (1996b): Die Bedeutung der Binnengewässer Ostholsteins für die Schwingenmauser von Wasservögeln am Beispiel von Haubentaucher (*Podiceps cristatus*), Schnatterente (*Anas strepera*), Tafelente (*Aythya ferina*) und Reiherente (*Aythya fuligula*). *Corax* 16: 393-405.
- KOOP, B. (1998): Ist der Schwarzhalstaucher (*Podiceps nigricollis*) ein r-Strategie? Populationsdynamik und Habitatwahl unter dem Einfluß interspezifischer Konkurrenz. *Corax* 17: 199-214.
- KOOP, B. & R.K. BERNDT (2002): Zwergtaucher *Tachybaptus ruficollis*. In: R.K. BERNDT, B. KOOP & B. STRUWE-JUHL (Hrsg.): Vogelwelt Schleswig-Holsteins. Bd. 5, Brutvogelatlas: 56-57. Wachholtz, Neumünster.
- KOSHELEV, A.I. (1977): (Die kolonienbildenden Brutgewohnheiten des Haubentauchers (*Podiceps cristatus* L.) im nördlichen Teil des Menzelskoesees, West-Sibirien) (russisch). *Byulleten Moskovskogo obshchestva ispytatelei prirody, Otd. Biologii* (Bulletin der Moskauer Naturwissenschaftlichen Gesellschaft, Abteilung Biologie): 82(4): 5-9.
- KOSHELEV, A.I. & I.I. CHERNICHKO (1985): (Ökologische Faktoren die den Brutkolonientyp des Haubentauchers bestimmen) (russisch). In: *Teoreticheskie aspekty kolonial'nosti u ptits* (Theoretische Aspekte der Brutkolonienbildung der Vögel): 67-72. Nauka, Moskau.
- KRAAK, E.M. (1984): Reproductie-capaciteit van de Fuut, *Podiceps cristatus*, in de grote stad. *Vogeljaar* 32: 57-61.
- KUNZ, W. (1963): Weitere Zweitbrutnachweise beim Haubentaucher (*Podiceps c. cristatus*) in Deutschland. *Beitr. Naturkunde Niedersachsens* 16: 75-78.
- LARSSON, T. (1990): Häckfågelfaunan i Lappkäret 1973-86. *Vår Fågelvärld* 49: 455-462.
- LEYS, H.N. & J.J.F.E. DE WILDE (1971): Het voorkomen van de Fuut *Podiceps cristatus* L. in Nederland. *Limosa* 44: 133-183.
- LEYS, H.N., J. MARBUS & J.J.F.E. DE WILDE (1969): Voedselvluchten en jongenproductie bij de Futen van de Houtruisluizen. *Levende Natuur* 72: 11-18.
- LLIMONA, F. & J. DEL HOYO (1992): Family Podicipedidae (grebes). In: J. DEL HOYO, A. ELLIOTT & J. SARGATAL (Hrsg.): Handbook of the birds of the world. Bd. 1, Ostrich to ducks: 174-196. Lynx, Barcelona.
- MAKATSCH, W. (1974): Die Eier der Vögel Europas. Bd. 1. Neumann, Radebeul.

- MARKUZE, V.K. (1965): (Zur Ökologie der Lappentaucher in Verbindung mit der Fischzucht im Wolgadelta) (russisch). Ornitologija 7: 244-257.
- MELDE, M. (1973): Der Haubentaucher *Podiceps cristatus*. Ziemsens, Wittenberg Lutherstadt.
- MELDE, M. (1978): Notizen über die Taucher aus dem Kreis Kamenz. Falke 25: 60-65, 88-90.
- MELDE, M. (1986): Die Taucherarten der Gattung *Podiceps* in der Oberlausitz. Abh. und Ber. Naturkundemuseum Görlitz 60 (7): 1-8.
- MOSKAL, J. & J. MARSZAŁEK (1986): Effect of habitat and nest distribution on the breeding success of the Great Crested Grebe *Podiceps cristatus* on Lake Żarnowieckie. Acta Ornithologica 22: 147-158.
- MÜLLER, A., F. PILSTL & A. LANGE (1990): Der Starnberger See als Rast- und Überwinterungsgewässer für See- und Lappentaucher (Teil II). Anz. orn. Ges. Bayern 29: 97-138.
- MÜLLER, J. (1991): Zum Vorkommen des Rothalstauers (*Podiceps griseigena*) im Kreis Wurzen. Mitt. Ver. Sächsischer Orn. 7: 16-19.
- MULLER, M.J. & R.W. STORER (1999): Pied-billed Grebe *Podilymbus podiceps*. In: A. POOLE & F. GILL (Hrsg.): The Birds of North America, No. 410. The Birds of North America, Inc., Philadelphia.
- NEWTON, I. (1991): Concluding remarks. In: C.M. PERRINS, J.-D. LEBRETON & G.J.M. HIRONS (Hrsg.): Bird population studies: 637-654. Oxford Univ. Press, Oxford, New York.
- NEWTON, I. (1998): Population limitation in birds. Academic Press, San Diego, London.
- NUECHTERLEIN, G.L. (1981): Asynchronous hatching and sibling competition in Western Grebes. Canadian Journal Zoology 59: 994-998.
- NUECHTERLEIN, G.L. & D. BUITRON (2002): Nocturnal egg neglect and prolonged incubation in the Red-necked Grebe. Waterbirds 25: 485-491.
- NUECHTERLEIN, G.L., D. BUITRON, J.L. SACHS & C.R. HUGHES (2003): Red-necked Grebes become semicolonial when prime nesting substrate is available. Condor 105: 80-94.
- NUECHTERLEIN, G.L. & A. JOHNSON (1980-1981): The downy young of the Hooded Grebe. Living Bird 19: 68-71.
- O'BRIEN, R.M. (1990): Hoary-headed Grebe *Polyocephalus polyocephalus* & New Zealand Dabchick *Polyocephalus rufopectus*. In: S. MARCHANT & P.J. HIGGINS (Hrsg.): Handbook of Australian, New Zealand and Antarctic birds. Bd. 1A, Ratites to Petrels: 100-115. Oxford Univ. Press, Melbourne, Oxford.
- O'CONNOR, R.J. (1984): The growth and development of birds. Wiley & Sons, Chichester, New York.
- O'DONNELL, C. & J. FIELDSÄ (1997): Grebes – Status survey and conservation action plan. IUCN, Gland, Cambridge.
- OGILVIE, M. & THE RARE BREEDING BIRDS PANEL (2003): Rare breeding birds in the United Kingdom in 2001. British Birds 96: 476-519.
- OGILVIE, M. & C. ROSE (2003): Grebes of the world. Coleman, Uxbridge.
- ONNO, S. (1960): Zur Ökologie der Lappentaucher (*Podiceps cristatus*, *griseigena* und *auritus*) in Estland. Proc. Int. Orn. Congr. 12. Bd. 2: 577-582. Helsinki.
- PALMER, R.S. (Hrsg.) (1962): Handbook of North American birds. Bd. 1. Yale Univ. Press, New Haven, London.
- PERRINS, C. (1987): Vögel – Biologie, Bestimmen, Ökologie. Parey, Hamburg, Berlin.
- PRINZINGER, R. (1979): Der Schwarzhalstauer *Podiceps nigricollis*. Ziemsens, Wittenberg Lutherstadt.
- RISKE, M.E. (1976): Environmental and human impacts upon grebes breeding in Central Alberta. Ph. D. dissertation, Univ. Calgary.
- ROGERS, D.I. (1990): Australasian Grebe *Tachybaptus novaehollandiae*. In: S. MARCHANT & P.J. HIGGINS (Hrsg.): Handbook of Australian, New Zealand and Antarctic birds. Bd. 1A, Ratites to Petrels: 92-100. Oxford Univ. Press, Melbourne, Oxford.
- SACHS, J.L. (1998): The evolutionary origin of coloniality: a test of hypotheses with the Red-necked Grebe. M.Sc. Thesis, Univ. North Dakota, Grand Forks.
- SCHARENBERG, W. & R.K. BERNDT (1993): Gänsesäger *Mergus merganser*. In: R.K. BERNDT & G. BUSCHE (Hrsg.): Vogelwelt Schleswig-Holsteins. Bd. 4, Entenvögel II: 116-126. Wachholtz, Neumünster.
- SCHMIDT, R. (1983): Rothalstauer *Podiceps griseigena*. In: E. RUTSCHKE (Hrsg.): Die Vogelwelt Brandenburgs: 99-101. Fischer, Jena.
- SCHMIDTKE, K.-D. (1995): Land im Wind. Wetter und Klima in Schleswig-Holstein. Wachholtz, Neumünster.
- SCHOLL, D. (1974): Rothalstauer *Podiceps griseigena*. In: R.K. BERNDT & D. DRENCKHAHN: Vogelwelt Schleswig-Holsteins. Bd. 1: 89-99. OAG, Kiel.
- SCHONERT, H. (2001): Rothalstauer *Podiceps griseigena*. In: ABBO: Die Vogelwelt von Brandenburg und Berlin: 46-49. Natur & Text, Rangsdorf.
- SCHULZE, G.-P. & L. THINIUS (1982): Der Rothalstauer *Podiceps griseigena* (Boddaert, 1783) in der nordwestlichen Niederlausitz. Biol. Studien Luckau 11: 60-68.
- SIMMONS, K.E.L. (1968): Some observations on families of Great Crested Grebes. Bristol Ornithology 1: 21-26.
- SIMMONS, K.E.L. (1974): Adaptations in the reproductive biology of the Great Crested Grebe. British Birds 67: 413-437.
- SIMMONS, K.E.L. (1989): The Great Crested Grebe. Shire Natural History, Aylesbury.
- SNOW, D.W. & C.M. PERRINS (1998): The birds of the Western Palearctic – Concise edition. Bd. 1, Non-Passerines. Oxford Univ. Press, Oxford, New York.
- SPLETZER, F. (1974): Zur vergleichenden Ökologie der Lappentaucher – Podicipedidae. Zwischenartliche Konkurrenz und Habitatwahl. In: R.K. BERNDT & D. DRENCKHAHN: Vogelwelt Schleswig-Holsteins. Bd. 1: 38-61. OAG, Kiel.
- STEDMAN, S.J. (2000): Horned Grebe *Podiceps auritus*. In: A. POOLE & F. GILL (Hrsg.): The Birds of North America, No. 505. The Birds of North America, Inc., Philadelphia.
- STORER, R.W. (1992): Least Grebe *Tachybaptus dominicus*. In: A. POOLE, P. STETTENHEIM & F. GILL (Hrsg.): The Birds of North America, No. 24. Academy Natural Sciences, Philadelphia & AOU, Washington.
- STORER, R.W. (2000): The metazoan parasite fauna of grebes (Aves: Podicipediformes) and its relationship to the birds' biology. Misc. Publ., No. 188. Mus. Zoology, Univ. Michigan, Ann Arbor.
- STORER, R.W. & G.L. NUECHTERLEIN (1992): Western Grebe *Aechmophorus occidentalis* & Clark's Grebe *Aechmophorus clarkii*. In: A. POOLE, P. STETTENHEIM & F. GILL (Hrsg.): The Birds of North America, No. 26. Academy Natural Sciences, Philadelphia & AOU, Washington.
- STOUT, B.E. & G.L. NUECHTERLEIN (1999): Red-necked Grebe *Podiceps griseigena*. In: A. POOLE & F. GILL (Hrsg.): The Birds of North America, No. 465. The Birds of North America, Inc., Philadelphia.
- TALLROTH, G. & P. AXELSSON (1991): Gråhakedoppingens *Podiceps griseigena* häckningsframgång i Skåne. Anser 30: 51-56.
- TERRES, J.K. (1980): The Audubon Society encyclopedia of North American birds. Knopf, New York.
- THÖNEN, W. (1969): Nasse Asphaltflächen als „Fallen“ für ziehende Haubentaucher. Orn. Beob. 66: 227-228.
- TUCHSCHERER, K. (1981): Zum Brutvorkommen des Rothalstauers, *Podiceps griseigena*, im Bezirk Leipzig. Actitis 19: 2-13.

ULFVENS, J. (1988): Comparative breeding ecology of the Horned Grebe *Podiceps auritus* and the Great Crested Grebe *Podiceps cristatus*: archipelago versus lake habitats. *Acta Zoologica Fennica* 183: 1-75.

VAN DER POEL, A.M. (1984): Overwinteringsgebieden, plaats-trouw en levensverwachting van Nederlandse Futen *Podiceps cristatus*. *Limosa* 57: 43-46.

VAN DER POEL, A.M. (1985): Is de stadsfuut (*Podiceps cristatus*) echt anders? *Vogeljaar* 33: 97-106.

VAN DER POEL, A.M. & O. OTTEMA (1983): Een Futenpaar met drie broedsels in Leiden. *Vogeljaar* 31: 300.

VINICOMBE, K.E. (1986): Little Grebe *Tachybaptus ruficollis*. In: P. LACK: The atlas of wintering birds in Britain and Ireland: 40-41. Poyser, Calton.

VLUG, J.J. (1979): De Fuut (*Podiceps cristatus*) op grote meren. *Natura* 76: 288-295.

VLUG, J.J. (1983): De Fuut (*Podiceps cristatus*). *Wet. Med.* 160, KNNV, Hoogwoud.

VLUG, J.J. (1985): „Nichtbrüter“ bei Rothalstaucher (*Podiceps grisegena*) und Haubentaucher (*Podiceps cristatus*). *Corax* 10: 474-480.

VLUG, J.J. (1993): Habitatwahl des Rothalstauchers (*Podiceps grisegena*) in Schleswig-Holstein, in Zusammenhang mit seiner Nahrungsökologie. *Corax* 15: 91-117.

VLUG, J.J. (1996): Frühzeitiges Verlassen der Brutgebiete und Mauserzug bei vier europäischen Lappentaucherarten, insbesondere dem Rothalstaucher (*Podiceps grisegena*). *Corax* 16: 373-387.

VLUG, J.J. (2000): Zur Brutbestandsentwicklung und Ökologie des Rothalstauchers (*Podiceps grisegena*) in Schleswig-Holstein und Hamburg 1969-1998 – mit ergänzenden Bemerkungen zur früheren Situation und zu den Verhältnissen in den Nachbarländern. *Corax* 18: 160-179.

VLUG, J.J. (2002): *Podiceps grisegena* Red-necked Grebe. *BWP Update* 4: 139-179. Oxford Univ. Press, Oxford, New York.

WASSMANN, R. (1999): Ornithologisches Taschenlexikon. Aula, Wiesbaden.

WOBUS, U. (1964): Der Rothalstaucher *Podiceps grisegena*. Ziemsen, Wittenberg Lutherstadt.

ZIMMERMANN, H. (1987): Rothalstaucher *Podiceps grisegena*. In: G. KLAFS & J. STÜBS (Hrsg.): Die Vogelwelt Mecklenburgs: 86-87. Fischer, Jena.

ZIMMERMANN, H. & G. SCHIEWECK (1988): Veränderungen des Brutbestandes einiger Wasservogelarten im NSG „Lewitz-Fischteiche“. *Orn. Rundbrief Mecklenburgs – Neue Folge* 31: 11-24.

Rezension

FJELDSÅ, J. (2004): The Grebes Podicipedidae. Oxford University Press, Oxford & New York. ISBN 0-19-850064-5 (Festeinband), xvii+246 Seiten mit zahlreichen Farbfotos und Farbtafeln sowie Schwarzweiß-Zeichnungen. £ 95,-.

Der neueste Band in der Oxford-Reihe über „die Vogelfamilien der Welt“ (Band 11 über Albatrosse et al. wurde im *Corax* 19: 430 besprochen) befaßt sich mit den 22 Lappentaucher-Arten. Der Autor ist prädestiniert für diese Aufgabe: Jon FJELDSÅ untersuchte schon seit seinen Schultagen in Norwegen (Ohren-) Taucher, arbeitet inzwischen seit vielen Jahrzehnten am Universitätsmuseum in Kopenhagen und gilt heute weltweit als Fachmann für Lappentaucher sowie andere Vogelgruppen Südamerikas.

Das Werk ist in drei Teile gegliedert mit vier „generellen“ bzw. sieben „thematischen“ Kapiteln und der „Klassifikation“ mit den Artabhandlungen. Wer dachte, er wüßte schon viel über diese Artengruppe, der wird ständig aufs Neue überrascht mit kleinen Details (z.B. „reversed mounting“, dem häufigen Rollentausch bei der Kopula) ebenso wie dem Layout des ganzen Buches, welches durchgehend mit eindrucksvollen Verhaltensskizzen des Autors aufgelockert ist. Die Gründlichkeit, die diesem Buch zugrunde liegt, wird schon beim vorangestellten „Plan des Buches“ offenkundig; alles wird offen gelegt und – auch für Nicht-Muttersprachler – im Detail nachvollziehbar dargestellt bzw. angekündigt.

Im ersten Buchteil folgen der obligatorischen Einleitung Kapitel über die physiologischen Begrenzungen durchs Tauchen, die Verwandtschaftsbeziehungen von Lappentauchern und Seetauchern sowie über die Morphologie der Lappentaucher. Im zweiten Teil beschreibt der Autor die Biogeographie der Lappentaucher, ihre ökologische Verteilung, die Nahrungsökologie, ihr Verhalten und Kommunikation, Brüten und Lebensstrategie, Umweltgefahren sowie Artenschutz. Der dritte Buchteil mit den Artbeschreibungen (auch der jüngst ausgestorbenen bzw. derzeit aussterbenden Arten) auf nur 70 Seiten wird vom vorhergehenden Teil durch acht farbige Bildtafeln abgetrennt. Auf diesen Tafeln sind einzelne Arten, ausgefallene Bruthabitate und Balzverhalten auf vier Fototafeln bzw. die Neuwelt- und Altweltarten sowie deren Schlicht- und Pullikleider auf vier Farbzeichnungen dargestellt. Den Abschluß dieses hochklassigen Buches bilden ein Anhang mit 80 morphologischen Charaktereigenschaften zur phylogenetischen Analyse der Lappentaucher, ein Glossarium, ein umfangreiches Literaturverzeichnis und ein nützlicher Stichwortindex. Der Autor kennt die Lappentauchersliteratur, und zwar nicht nur die englischsprachige; schließlich hat er schon 1990 mit J.J. VLUG für ICBP und IWRB eine sogenannte Arbeitsbibliographie für die Lappentaucher der Welt herausgegeben. Die bedeutenden Arbeiten von Han VLUG u.a. im *Corax* über schleswig-holsteinische Rothalstaucher werden wiederholt zitiert.

Dem OUP-Verlag (und seinen Editoren PERRINS, BOCK & KIKAWA) ist sehr dafür zu danken, daß er mit dieser taxonomisch ausgerichteten Serie den Lesern die Möglichkeit gibt, am ungeheuren Wissen von Experten wie Jon FJELDSÅ teilzuhaben. Weitere umfangreiche Werke zu Vogelgruppen von schleswig-holsteinischer Bedeutung sind schon angekündigt und sollen beizahlen hier besprochen werden. Der einzige Wermutstropfen ist – wie so oft – der Preis, der wohl auch diesen empfehlenswerten Lappentaucherband nur besonders Interessierten und möglichst vielen Bibliotheken vorbehalten könnte.

Stefan BRÄGER

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Corax](#)

Jahr/Year: 2005-07

Band/Volume: [20](#)

Autor(en)/Author(s): Vlug Jan Johan (Han)

Artikel/Article: [Fortpflanzungsstrategie, Bruterfolg und Familiengröße des Rothalstauchers \(*Podiceps grisegena*\), insbesondere in Schleswig-Holstein und Hamburg 1969-2002 – im Vergleich zu Hauben- \(*Podiceps cristatus*\) und anderen Lappentauchern \(*Podicipedidae*\) 19-64](#)