

CORAX

Veröffentlichungen der Ornithologischen Arbeitsgemeinschaft
für Schleswig-Holstein und Hamburg e.V., Kiel

Band 22, Heft 2

Dezember 2012

Kolonialität und Territorialität bei Lappentauchern Podicipedidae

Jan J. Vlug

VLUG, J. J. (2012): Kolonialität und Territorialität bei Lappentauchern Podicipedidae. Corax 22: 81-96

Die vorliegende Arbeit präsentiert eine Hypothese über die Entstehung und Evolution der Kolonialität und Territorialität bei Lappentauchern Podicipedidae. Die Überlegungen basieren im Wesentlichen auf den Arbeiten von J. FJELDSÅ, P. H. KLATT, A. KONTER, G. L. NUECHTERLEIN, J. L. SACHS, R. W. STORER und J. J. VLUG.

Sogar die aggressivsten, revierverteidigenden Lappentaucher können in bestimmten Situationen in hohen Dichten oder in Semikolonien brüten, d. h. in Brutanhäufungen, in denen die Tiere nicht durch Artgenossen, sondern von besonderen Umweltmerkmalen angezogen werden.

Echte Kolonialität, d. h. ein Zusammenbrüten infolge einer sozialen Anziehung durch Artgenossen, kommt nur bei dem Podicipedini-*Poliocephalus*-Kladus innerhalb der Lappentaucherfamilie vor. Sie hat sich bei 9 der 13 Arten dieses Kladus entwickelt (Tab. 1), z. B. bei den *Podiceps*-Arten mit Ohrbüscheln (Schwarzhalstaucher *Podiceps nigricollis* und seine vier südamerikanische Verwandten).

Diese echten Koloniebrüter verhalten sich bei der Nistplatzwahl sozial. Die ersten im Frühjahr gebauten Nester bilden das Zentrum der künftigen Kolonie. Die Eiablage erfolgt oft synchron durch gegenseitige Beeinflussung der Artgenossen.

Die in echten Kolonien brütenden Lappentaucher sind friedlicher als die territorialen und semi-kolonialen Arten. Der Haarschopftaucher *Poliocephalus poliocephalus* und die Arten der *Podiceps*-Arten mit Ohrbüscheln weichen von den territorialen Lappentauchern (wie Hauben-, Rothals- und Ohrentaucher) durch eine Vereinfachung der agonistischen Verhaltensweisen ab, sehr wahrscheinlich durch das Koloniebrüten bedingt.

Die ersten Lappentaucher lebten vermutlich in einem geschlossenen, eng abgegrenzten Habitat, in Sümpfen mit einer Mischung aus Röhricht und offenen Wasserstellen. Es ist wahrscheinlich, dass diese Taucher ein Revierverhalten zeigten, weil territoriales Brüten, d. h. solitäres Nisten in Revieren, wohl die ursprüngliche Dispersionsweise der Vögel ist. Diese ersten Lappentaucher könnten manchmal in hohen Dichten gebrütet haben.

Aus den frühen Lappentauchern entstanden zwei Hauptabstammungslinien, die Podilymbini und Podicipedini. Die Arten der Podilymbini (Zwerg- und Bindentaucher) behielten die Eigenschaften der Vorfahren, d. h. Territorialität und eine Vorliebe für Brut und Nahrungssuche an offenen Stellen in einem geschlossenen Sumpfhabitat. In einem solchen Lebensraum ist die Zahl der Beutetiere beschränkt, so dass es sinnvoll ist, das Revierverhalten aufrecht zu erhalten. Diese Taucher sind Nahrungsverfolger, die einzeln ihrer beweglichen Beute nachsetzen.

Wahrscheinlich hat das Genus der Weißhaarigen Taucher *Poliocephalus* die Basis des Podicipedini-Kladus gebildet (alle *Podiceps*-Arten und die Schwantaucher *Aechmophorus*).

Die Podicipedini-Arten und der Haarschopftaucher verließen das geschlossene Sumpfhabitat und besuchten häufig Gewässer mit großen und offenen Nahrungsgebieten. Der Haarschopftaucher und die *Podiceps*-Arten mit Ohrbüscheln (z. B. der Schwarzhalstaucher) verfolgen ihre Beute nicht aktiv wie die Zwerg- und Bindentaucherarten. Sie sind Nahrungssammler und sammeln kleine und sich langsam bewegende Beutetiere. Diese Nahrungsobjekte kommen oft massenhaft vor, können einfach gefangen werden und verteilen sich ungleichmäßig. Solitäre Nahrungssuche und das Brüten in größeren Territorien sind unter solchen Umständen nicht

von Vorteil. Diese Taucher erbeuten deswegen häufig ihre Nahrung gemeinsam in Trupps, und sind echte Koloniebrüter geworden. Dieses gemeinsame Brüten wurde teilweise wohl auch durch die Knappheit an geeigneten Brutplätzen an größeren Gewässern gefördert.

Die übrigen Arten des Podicipedini-Kladus, d. h. die Schwantaucher, der Ohrentaucher *Podiceps auritus*, der Haubentaucher *P. cristatus* und (in viel geringerem Maße) der Rothalstaucher *P. grisegena*, behielten die aktiv verfolgende Nahrungssuche der Vorfahren bei, aber in einem anderen Habitat; sie spezialisierten sich auf das Fressen von Fischen auf größeren, offenen Wasserflächen. Sie sind meistens solitäre Nahrungssucher. Von ihnen nisten nur die zwei Schwantaucherarten in echten Kolonien. Die Ohren-, Hauben- und Rothalstaucher zeigen ein ausgeprägtes territoriales Verhalten und brüten gelegentlich in Semikolonien.

Als die Podicipedini-Arten begannen, Gewässer mit großen Nahrungsflächen zu besiedeln, wurden viele unter ihnen durch einen Mangel an (idealen, vor Wellen und Räufern geschützten) Nistplätzen gezwungen, in Semikolonien zu brüten. Anfangs bot das Koloniebrüten den Tauchern keine Vorteile. Die Semikolonialität von Rothals-, Hauben- und Ohrentauchern entstand vermutlich erst in neuerer Zeit und ähnelt vermutlich der Anfangsphase der Kolonienbildung bei Tauchern. Die Individuen der Semikolonien profitieren vom seltenen (sehr guten) Bruthabitat und der großen Nahrungsfläche, aber nicht von der Nähe der Artgenossen.

Sobald Semikolonien entstanden sind, kann man Anpassungen durch natürliche Auslese erwarten, um die Vorteile der neuen sozialen Umgebung zu maximieren und die Nachteile zu minimieren. Man kann also eine allmähliche Entwicklung zu einer echten Kolonialität vermuten. Zu den sekundären Adaptationen gehören eine Verringerung der Angriffsbereitschaft und die Entwicklung einer Brutsynchronisierung. Die Nistplatzwahl wurde sozial.

Lariden dürften wesentlich zur Entstehung der Taucherkolonialität beigetragen haben. Denn in gemischten Kolonien synchronisieren Lappentaucher ihre Brutaktivitäten mit denen der Möwen und Seeschwalben. Die Lariden warnen die Taucher rechtzeitig vor Raubfeinden und greifen diese aktiv an. Es ist anzunehmen, dass natürliche Auslese das Zusammenbrüten mit Möwen und Seeschwalben begünstigte, und dass der Übergang von Semi- zu echter Kolonialität (teilweise) in oder nahe an Möwenkolonien stattfand.

Jan J. Vlug, *Bergerweg 171, 1817 ML Alkmaar, Niederlande, E-mail: jyvlug-gris@hotmail.com*

1. Einleitung

Die einzelnen Lappentaucherarten zeigen ein unterschiedliches Sozialverhalten am Brutplatz. Während der Schwarzhalstaucher *Podiceps nigricollis* ein richtiger Kolonievogel ist und ein geselliges Verhalten hat, ist der Zwergtaucher *Tachybaptus ruficollis* ein ausgesprochen solitär-territorialer Vogel (im Folgenden einfach als „territorial“ bezeichnet). Hauben- *Podiceps cristatus*, Rothals- *P. grisegena* und Ohrentaucher *P. auritus* verteidigen in der Regel große Territorien, können aber auch in Verbänden nisten.

Schwarzhalstaucher brüten schon sehr viele Generationen in Kolonien. Das gesellige Nisten bietet ihnen zwar viele Nach-, aber noch mehr Vorteile, die sich durch natürliche Auslese entwickelt haben. Anfangs bietet das gemeinsame Nisten den Tauchern jedoch nur Nachteile. Es gibt ein größeres Risiko, dass die Vögel Nestparasitismus, Gelegeverlusten, innerartlichem Infantizid usw. ausgesetzt werden. Weshalb fingen die Lappentaucher an, in Gruppen zu brüten, und wie entwickelte sich das

Koloniebrüten trotz derartiger Nachteile? Ich versuche solche Fragen in dieser Arbeit zu beantworten und auch zu erklären, weshalb einige Taucher in Kolonien brüten und andere territorial sind.

Ab und zu verwende ich das Wort „agonistisches Verhalten“. Darunter verstehe ich alle Verhaltensweisen innerhalb von Auseinandersetzungen, das heißt Droh-, Angriffs-, Verteidigungs-, Beschwichtigungs-, Vermeidungs- und Fluchtverhaltensweisen.

2. Lappentaucherkolonien in Schleswig-Holstein

2.1 Haubentaucherkolonien

Haubentaucher brüten nicht selten in größeren Verbänden. Schon DIETRICH (1899) fand im Jahre 1899 auf dem Mözener See/SE 30 Haubentauchernester auf einer Fläche von 10 m x 15 m. Ende des zwanzigsten Jahrhunderts nisteten etwa 10-20 % des Landesbestandes auf diese Weise (BERNDT 1974, BERNDT et al. 2003).

Das Kolonieverhalten am Großen Plöner See/PLÖ sticht besonders hervor. Am 27. Mai 1900 zählte DIETRICH (1901) auf zwei Möweninseln 12 bzw. 22 Nester von Haubentauchern neben und zwischen denen der Möwen. Die Nester standen sämtlich auf festem Boden, vom Wasser bis zu 3 m entfernt, auf einer der Inseln fast ohne Ausnahme auf dem ganz kahlen, sandigen Strande. 1990 brüteten insgesamt 320 Paare Haubentaucher auf dem See, zu 75 % in meist großen Kolonien in Röhrichtbeständen. Obwohl danach ein rapider Schilfschwund stattfand, hat die Zahl der Brutvögel nicht abgenommen; vielmehr haben sich die Taucher den veränderten Bedingungen angepasst: 1999 nisteten sie überwiegend in Kleinkolonien unter überhängenden Zweigen an den bewaldeten Inseln; als Nistmaterial dienten vor allem Reisig und Algenreste (BERNDT et al. 2003).

Manchmal sind die Tiere der Brutkolonien Menschen gegenüber zutraulich. 1991 brüteten 13 Paare nur 10 m vom Ufer entfernt in einem 30 m x 15 m großen Schilfbestand zwischen belebten Bootsstegen bei Schanzenberg am Ratzeburger See/RZ (BERNDT & BUSCHKE 1993).

Neben vielen kleinen gibt es manchmal sehr große Kolonien. In Schleswig-Holstein können bis 160 Paare in einer Kolonie brüten, und in den Niederlanden und der Schweiz bis 300-500 Paare (VLUG 1983, BERNDT et al. 2003, VLUG 2005, unveröff.).

2.2 Schwarzhalstaucherkolonien

Anfang der 1980er Jahre war diese in Kolonien brütende Art fast aus Schleswig-Holstein verschwunden. Der Bestand stieg ab 1983 langsam, ab 1990 sprunghaft an (BERNDT et al. 2003). Diese dynamische Besiedlung führte dazu, dass im Jahre 2003 um 480 Revierpaare Schwarzhalstaucher im Lande anwesend waren, davon etwa 370 in Kolonien am Lanker See/PLÖ. Danach brach der Bestand zusammen: 2004 gab es landesweit ca. 115 Revierpaare, davon am Lanker See nur noch etwa 55 (KOOP et al. 2009). Diese Bestandsschwankungen und Zusammenballung der Tiere an einem oder wenigen Gewässern sind charakteristisch für den Schwarzhalstaucher.

3. Definition des Begriffes Brutkolonie

Obwohl die meisten Autoren den Begriff „Kolonien“ für die Brutgesellschaften von Hauben- und Schwarzhalstauchern verwenden, wird das Wort selten defi-

niert. Eine gute Arbeitsdefinition ist m. E. die von WITTENBERGER & HUNT (1985) bzw. BEZZEL & PRINZINGER (1990). Sie sprechen von einer Kolonie, wenn eine größere Zahl von Individuen oder Paaren in einem relativ kleinen Gebiet brütet, das die Tiere zur Nahrungssuche wiederholt verlassen. In der Regel erbeuten also die Vögel ihre Nahrung außerhalb der Kolonie. Die Nester nehmen eine relativ kleine Fläche ein, und die Nahrungssuche findet in einem ungleich größeren Gebiet außerhalb statt. Nicht definiert ist jedoch, ab wie vielen zusammenliegenden Nestern man von einer Kolonie sprechen kann und wie gering die Abstände zwischen den Nestern sein müssen.

Klar ist jedoch, dass nach dieser Definition sowohl Schwarzhal- als auch Haubentaucher Brutkolonien bilden. Diese kommen jedoch nicht auf die gleiche Weise zustande. Schwarzhalstaucher werden leicht durch Artgenossen angezogen. Bei Haubentauchern hingegen wird ein gemeinsames Brüten unabhängig von Artgenossen durch besondere Umweltverhältnisse begünstigt; ja, Haubentaucher werden unter bestimmten Umständen sogar mehr oder weniger gezwungen, in größeren Verbänden zu nisten. NÜECHTERLEIN et al. (2003) folgend schlage ich vor, Haubentaucherkolonien „Semikolonien“ oder „Brutaggregationen“ („Brutanhäufungen“, „Brutansammlungen“) zu nennen und die Kolonien von Schwarzhalstauchern „echte Kolonien“.

4. Echte Koloniebrüter bei Lappentauchern

Weltweit gibt es 22 Lappentaucherarten. In Tabelle 1 werden diese Arten, ihre Brutdispersion (Kolonialität oder Territorialität), ihr bevorzugtes Nahrungshabitat und ihre Brutstrategie (K- oder r- Strategie) zusammengefasst.

STORER (1963a, 1967, 2000) und FJELDSA (1982, 1985, 2004) erkannten nach anatomischen, morphologischen und ethologischen Studien zwei Hauptlinien (Kladen) innerhalb der Lappentaucherfamilie: 1. den Podilymbini- oder Zwerg- und Bindentaucher-Kladus und 2. den Podicipedini-Kladus. Der letztgenannte Kladus umfasst den Haubentaucher und die anderen *Podiceps*-Arten sowie die Schwantaucher *Aechmophorus*. Sehr nahe verwandt sind die Weißhaarigen Taucher *Poliiocephalus*. Ich behandle sie darum hier als eine Einheit, und nenne sie hier Podicipedini- oder Hauben- und Schwantaucher-Kladus. Der Schwarzhalstaucher und seine nahen Verwandten, die ich

Podiceps-Arten mit Ohrbüscheln nenne, gehören also auch zum Hauben- und Schwantaucher-Kladus.

Es stellt sich heraus, dass alle echten Koloniebrüter unter den Tauchern zum Podicipedini-Kladus gehören. Von seinem 13 Arten brüten 9 in echten Kolonien (z. B. STORER 1963b, NUECHTERLEIN 1975, GREENQUIST 1982, FJELDSÅ 1983, 1988, 2004, Vlug unveröff.) (Tab. 1). Alle anderen Lappentaucherarten verteidigen Reviere und nisten niemals in echten Kolonien, obwohl sie manchmal in hohen Dichten oder Semikolonien brüten können. Beispiele sind der Haubentaucher (s. 2.1) und der Zwergtaucher. An kleineren Gewässern benutzen Zwergtaucher ihre Territorien für Balz, Nahrungssuche, Rast, Nestbau und Großziehen der Küken, aber an größeren Gewässern können sie Semikolonien bilden oder in großen Zahlen brüten. So wurden 2001 an der alten Spülfäche südlich des Flemhuder Sees/RD (13 ha) 36 Reviere festgestellt (KOOP et al. 2007).

Nicht selten brüten die echten Kolonievögel in dichten Kolonien. So können die Nester des Schwarzhals- oder Haarschopftauchers *Poliiocephalus poliocephalus* so dicht zusammen liegen, dass sie sich gegenseitig berühren.

Die Zahl der Nester der Schwarzhals-, Renn- *Aechmophorus occidentalis* und Clarktaucherkolonien *A. clarkii* kann einige Tausend betragen, aber die meisten Vögel brüten in kleineren Gemeinschaften. Ab und zu nisten sie sogar einzeln. Solch ein solitäres Brüten findet man z. B. bei Schwarzhalstauchern in den Dünenweihern der Niederlande (Vlug 2010).

5. Was kennzeichnet echte Koloniebrüter?

Sie unterscheiden sich von den territorialen Arten in ethologischen und ökologischen Merkmalen. Sie zeigen nicht nur eine soziale Nistplatzwahl (s. 5.1), sondern auch eine durch Artgenossen stimulierte Brutsynchronisation (s. 5.2). Zudem leben sie friedlicher als die territorialen Taucher (s. 5.3), häufig gesellig in Scharen, auch außerhalb des Brutplatzes (s. 5.4). Hinzu kommt, dass sie bevorzugt an offenen Gewässern brüten und Nahrung suchen (s. 5.5). Sie haben eine K-Brutstrategie entwickelt (s. 5.6). Diese eng verknüpften Aspekte werden nachfolgend näher betrachtet.

5.1 Soziale Nistplatzwahl

Echte Koloniebrüter verhalten sich bei der Nistplatzwahl sozial, und die ersten im Frühjahr gebauten Nes-

ter bilden das Zentrum der künftigen Kolonie. Dies wird z. B. durch NUECHTERLEIN (1975) für den Renn- taucher beschrieben: Im Anfangsstadium der Koloniebildung schwimmen Neuankommlinge gewöhnlich zu den besetzten Nestern und suchen dann einen unbesetzten Platz in der Nähe, um selber ein Nest zu bauen. Andere Gebiete mit ähnlicher Habitatstruktur des Gewässers werden zu Beginn der Koloniebildung selten durch die Tiere untersucht. Erst später in der Saison, mit wachsender Koloniegröße, werden auch diese Areale intensiv benutzt.

Die Attraktion durch Artgenossen bedeutet nicht, dass die Habitatstruktur keine Rolle bei der Nistplatzwahl spielt. Die Vögel bevorzugen größere Gewässer mit flachen, vegetationsreichen, gegen Wind und Wellen geschützten Stellen. Auch bauen sie gerne ihre Nester nahe an oder in Möwen- und Seeschwalbenkolonien.

5.2 Eine durch Artgenossen verursachte Brutsynchronisation

Ein anderes Merkmal der echten Kolonievögel ist, dass Nestbau und Eiablage oft synchron durch gegenseitige Beeinflussung der Artgenossen erfolgen (MCALLISTER 1958, FJELDSÅ 1983, BOE 1994, FJELDSÅ 2004, Vlug unveröff.). Dies kann man insbesondere beim Schwarzhals- taucher, seinen nahen südamerikanischen Verwandten und dem Haarschopftaucher beobachten. Nestbauaktivitäten wirken ansteckend. Tiere, die noch nicht beteiligt sind, schwimmen oft hin und her und verfolgen die Anstrengungen der anderen Taucher. Dieses gemeinsame Nestbauen kann mehrfach an unterschiedlichen Stellen begonnen und wieder abgebrochen werden, sogar wenige Tage vor der Eiablage. Daher lässt sich manchmal schwer vorhersagen, wo die Kolonie letztendlich entstehen wird.

Auch Plattform-Balz und promiskuitive Paarungen können die Synchronisierung der Eiablage fördern. Begattungen mit beliebigen Artgenossen ist u. a. bei nicht brütenden Inka- *Podiceps occipitalis* und Goldscheitel- tauchern *P. gallardoi* an einem See in Patagonien beobachtet worden (FJELDSÅ 1983, 2004). Eine Zahl von Vögeln beider Arten versammelte sich um künstliche Nistflöße. Das Paarungsverhalten steigerte sich, so dass manchmal die Vögel an den Plattformen „Schlange standen“. Es scheint, dass der Anblick einer Plattform und der Balz anderer Vögel die Tiere so erregt, dass sie die Balzzeremonien überspringen und unverzüglich zu promiskuitiven Paarungen übergehen.

Durch Umweltfaktoren (z. B. Wellenschlag und nasskaltes Wetter) können Gelege verloren gehen und kleine Küken sterben. Dadurch beobachtet man in großen Kolonien oft eine beträchtliche zeitliche Streuung der Eiablage. Wenn die Brutsynchronisation jedoch nicht zu sehr gestört wird, steigt durch sie der Bruterfolg, da die Vielzahl der gleichzeitig vorhandenen Eier und kleinen Küken die Überlebenschancen gegenüber Raubfeinden erhöht. Sie können unmöglich alle durch Raubfeinde gefressen werden (vgl. DARLING 1938).

5.3 Friedliches Verhalten

Die in echten Kolonien brütenden Lappentaucher sind friedlicher als die territorialen und semi-kolonialen Arten. Vermutlich reduzierte sich die Angriffsbereitschaft durch die natürliche Auslese als Anpassung an das Koloniebrüten. Die einzelnen Tiere haben den Vorteil, dass sie weniger Zeit und Energie durch Kämpfe verlieren und weniger Gefahr laufen körperlich verletzt zu werden oder Gelege und Küken zu verlieren.

Auch wenn die echten Koloniebrüter diese Eigenschaft gemeinsam haben, zeigen sie Unterschiede in agonistischen und sozialen Verhaltensweisen, wie nachfolgend dargestellt wird. Ich nehme daher an, dass die echte Kolonialität sich unabhängig in vier phylogenetischen Linien der Podicipedini (Hauben- und Schwantaucher Kladus) entwickelt hat.

5.3.1 Haarschopftaucher

Der Haarschopftaucher aus Australien ist der geselligste unter den Lappentauchern. Seine agonistischen Verhaltensweisen sind am stärksten reduziert und vereinfacht. Offene Kampfhandlungen werden nur sehr selten bei ihm beobachtet. Die gegenseitige Toleranz hat offenbar auch das Bedürfnis nach Paarbildungs-Zeremonien verringert, jedenfalls zeigen die Tiere nur eine sehr vereinfachte Partnerwerbung. Die Balzhandlungen sind bei allen anderen Lappentaucherarten komplizierter und offenbar notwendig, um zwei unbekannte sexuell motivierte Vögel zusammen kommen zu lassen (FJELDSÅ 1983, 2004).

5.3.2 Der Schwarzhalsstaucher und seine vier nahen Verwandten aus Südamerika (Podiceps-Arten mit Ohrbüscheln)

Diese Arten weichen von den territorialen Lappentauchern (wie Hauben-, Rothals- und Ohrentaucher)

durch eine Vereinfachung der agonistischen Verhaltensweisen ab, sehr wahrscheinlich durch das Koloniebrüten bedingt. Sie zeigen nur kurze, nie lange andauernde Haltungen beim Vorwärtsdrohen (Forwards Threat). Das stationäre Vorwärtsdrohen ist charakteristisch für die territorialen Arten. So können Haubentaucher eine Minute oder länger mit dem Hals über dem Wasser ausgestreckt drohen. Bei Schwarzhalsstauchern dauert dieses Drohen nur sehr kurz, und beim Punataucher *Podiceps taczanowskii* fehlt es sogar (FJELDSÅ 1981, 1982, 2004).

Das ritualisierte Schein- oder Drohtauchen (Token-diving) der revierverteidigenden Taucher ist bei den Ohrbüscheltauchern noch nie beobachtet worden. Beim Drohtauchen tauchen Hauben-, Rothals- oder Ohrentaucher sehr „geschmeidig“ unter, kommen aber bald in Drohhaltung, manchmal genau an der Stelle des Untertauchens, wieder hoch (WOBUS 1964, MELDE 1973, CRAMP et al. 1977).

Aggression bei Ohrbüscheltauchern wird nur ausgelöst, wenn der Gegner sehr nah kommt. Sie zeigt sich hauptsächlich in nicht ritualisierten, schnellen und beweglichen Angriffs- und Fluchtbewegungen. Oft schlägt Aggression zu Balzhandlungen um. Die Kämpfe bei den Arten mit Ohrbüscheln wirken auf uns spielerisch.

Die Geselligkeit und die verkümmerten, agonistischen Verhaltensweisen dieser Taucher führten jedoch nicht zu einer ausgeprägten Vereinfachung oder Reduzierung der aggressiven Bestandteile in den Balzhandlungen. Die Balz ähnelt vielmehr der des Haubentauchers und der anderen territorialen *Podiceps*-Arten (vgl. Haarschopftaucher 5.3.1) (FJELDSÅ 1981, 1982, 2004).

5.3.3 Schwantaucher

Die Schwantaucher sind aggressiver als Schwarzhals- und andere Ohrbüscheltaucher. Agonistische Handlungen und Kämpfe sind während der Balzperiode häufig, aber sobald die Eiablage beginnt, werden körperliche Angriffe in den Kolonien selten. Die Vögel vermeiden Revierstreitigkeiten in den Kolonien, indem sie das Nest unter Wasser schwimmend erreichen und verlassen (STORER & NÜECHTERLEIN 1992).

Schwantauchern ähneln Ohrbüscheltauchern, vor allem Inka- und Punatauchern, in vielen Verhaltensweisen, insbesondere dem Parallel-Rennen (Parallel-rushing) mehrerer Tiere. Dieses zeigen sie bei

agonistischen Begegnungen und der Balz. Aber die meisten Ähnlichkeiten sind oberflächlich, und einige andere Balzelemente der Schwantaucher sind ganz anders als bei den Ohrbüscheltauchern. Die Ähnlichkeiten haben sich wahrscheinlich bei diesen Arten parallel als Anpassungen an das Kolonienbrüten entwickelt (FJELDSÅ 1982).

5.3.4 *Magellantaucher Podiceps major*

Diese südamerikanische Art brütet wahrscheinlich oft in echten Kolonien. Er unterscheidet sich von den anderen koloniebrütenden Tauchern in vielen Verhaltensweisen (s. STORER 1963b, GREENQUIST 1982).

5.4 Truppbildung

Alle Lappentaucher neigen mehr oder weniger dazu, außerhalb der Brutgebiete Trupps zu bilden, aber diese Neigung ist bei echten Koloniebrütern stärker ausgeprägt als bei den territorialen Arten. Schwarzhalsstaucher kommen außerhalb der Brutgebiete häufig in dichten Trupps vor, die aus Hunderttausenden von Tieren bestehen können. Bei diesen Tauchern und den anderen Ohrbüschel- und Haarschopftauchern kann man beobachten, dass einige Tiere in diesen Trupps sich sogar körperlich berühren (FJELDSÅ 1983, 1988, O'BRIEN 1990, LLIMONA & DEL HOYO 1992, CULLEN et al. 1999).

Auch bei Hauben- und Rothalstauchern können in der Mauserzeit Tausende von Individuen zusammenkommen. Aber diese Trupps sind in der Regel lockerer als bei den echten Kolonievögeln, und die Tiere stehen nie in physischem Kontakt (VLUG unveröff.).

Das Leben in Trupps sorgt dafür, dass Gefahren eher entdeckt werden, und angesichts der großen Zahl der Taucher sinkt für das Individuum die Gefahr erbeutet zu werden.

5.5 Brüten und Nahrungssuche an offenen Gewässern

Die Zwerg- und Bindentaucherarten sind territoriale Vögel und suchen in der Regel alleine oder paarweise ihre Beute. Sie zeigen eine Vorliebe für Brut und Nahrungssuche an offenen Stellen in einem geschlossenen Sumpfhabitat. Dort ist die Zahl der Beutetiere beschränkt, was wohl ihr Revierverhalten und ungesellige Nahrungssuche erklärt. Es gibt ganz einfach nicht genug Nahrung für viele Taucher.

Die solitäre Beutesuche ist vermutlich auch wichtig, weil die Vögel ziemlich große und bewegliche Arthropoden und Fische verfolgen, die wohl verschreckt werden wenn viele Taucher im selben Gebiet tätig sind. Anders als die echten Kolonievögel sind sie also Nahrungsverfolger. Die Vögel, vor allem die Zwergtaucherarten, bevorzugen es, sich in der Nähe von geschützten Stellen aufzuhalten, wo sie sich bei Gefahr verstecken können (FJELDSÅ 1988, 2004).

Im Gegensatz zu den Arten des Zwerg- und Bindentaucher-Kladus brüten die echten Kolonievögel und ihre nahen Verwandten (Podicipedini oder Hauben- und Schwantaucher-Kladus) meistens an großen Gewässern mit umfangreichen und offenen Nahrungsgebieten (Tab. 1). Obwohl die Nahrungsfläche ausgedehnt ist, gibt es an diesen Seen oder Weihern oft nur wenige Brutmöglichkeiten. Dies dürfte das Brüten in Kolonien fördern.

Der Haarschopftaucher und die *Podiceps*-Arten mit Ohrbüscheln verfolgen ihre Beute nicht aktiv. Sie zeigen ein systematisches Suchverhalten, und sammeln kleine und sich langsam bewegende Beutetiere. Sie sind Nahrungssammler. In manchen Feuchtgebieten leben riesige Mengen dieser Beutetiere. Sie können ohne großen Aufwand gefangen werden, sind also keine umkämpfte Ressource, zeigen einen schnellen Bestandsumsatz und verteilen sich ungleichmäßig. Deshalb würden eine solitäre Nahrungssuche und das Brüten in zerstreuten Revieren diesen Tauchern keine Vorteile bringen. Sie suchen deswegen häufig ihre Nahrung gemeinsam in Trupps, und haben sich zu echten, d. h. sozialen Koloniebrütern entwickelt (FJELDSÅ 1988, 2004).

Ihre nahen Verwandten, d. h. die übrigen Podicipedini-Arten (Schwan-, Ohren-, Rothals- und Haubentaucher), zeigen eine aktive, verfolgende Nahrungssuche und sie spezialisierten sich auf das Fressen von Fischen (dies gilt jedoch nur eingeschränkt für den Rothalstaucher, der viele Merkmale eines Sammlers hat). Diese Taucher suchen in der Regel ihre Nahrung einzeln. Die zwei Schwantaucherarten nisten in echten Kolonien, Hauben-, Ohren- und Rothalstaucher hingegen verfügen über ein ausgeprägtes territoriales Verhalten und brüten nur gelegentlich (mehr oder wenig gezwungen) in Semikolonien (VLUG unveröff.).

5.6 K-Brutstrategie

Die Koloniebrüter unter den Lappentauchern leben meistens an großen, offenen Wasserflächen und haben

deshalb Anpassungen an die Nahrungssuche in diesen Gewässern entwickelt. Ihnen stehen dadurch viele stabile Überlebenshabitats mit vorhersehbaren Bedingungen zur Verfügung, d. h. vor allem große Mauser-, Übersommerungs- (Nichtbrüter-) und Wintergebiete (vgl. ALERSTAM & HÖGSTEDT 1982). Die Aussichten für ein Überleben sind bei diesen Tauchern eher vorauszusehen als die Aussichten auf Fortpflanzung. Das gilt insbesondere für Lappentaucher, die in Habitats mit nicht vorhersehbaren Bedingungen brüten (z. B. an Flachgewässern die austrocknen können), die aber außerhalb der Brutzeit in großen stabilen Gebieten leben (tiefere Gewässer, die nicht austrocknen und zufrieren). Obwohl sie in den instabilen Brutgebieten zwar einige Merkmale von r-Strategen (Wachstums-Strategen) zeigen, haben sie sich in allen anderen Aspekten zu K-Brutstrategen (Kapazitätsstrategen) entwickelt; das heißt, sie zeigen ein relativ geringes jährliches Fortpflanzungspotenzial (eine ziemlich kleine Vollgelegegröße und geringe Familiengröße, nur selten Zweitbruten und ein relativ hohes Alter, in dem die Vögel zum ersten Mal brüten). Die Koloniebrüter und andere Taucher, die an großen Gewässern brüten, setzen auf ein langes Leben bei vergleichsweise niedriger jährlicher Reproduktion (FJELDSA 1986, 2004, VLOG 2005, unveröff.). In Tabelle 1 wird erwähnt ob eine Art zu den K- oder r-Strategen unter den Lappentauchern gerechnet werden kann.

Ein Beispiel ist der Schwarzhalstaucher. Diese Art brütet hauptsächlich in Kolonien an größeren Flachgewässern mit submerser Vegetation, vielen Makroinvertebraten und vorzugsweise ohne große Fische. Diese Feuchtgebiete sind ökologisch instabil, zeigen große Wasserstandsschwankungen und können in trockenen Perioden ganz verschwinden (CULLEN et al. 1999, KOOP 1998, VLOG 2005). Die Vögel haben eine hohe Bereitschaft entwickelt, ihre Gewässer zu verlassen und andere zu suchen. Ausgedehnte neue Feuchtgebiete können sofort nach ihrer Entstehung von großen Brutkolonien besiedelt werden. So brüteten nach der Vernässung der Murchiner Wiesen (Mecklenburg-Vorpommern) 2003 ca. 440 Paare dort (ZIMMERMANN 2006). Durch die Instabilität der Brutgewässer ist es für die Vögel günstig, innerhalb kürzester Zeit Junge hoch zu bringen. Die Eltern der Schwarzhalstauerküken in Nordamerika hören gewöhnlich schon 20 Tage nach dem Schlüpfen mit der Versorgung der Jungen auf (CULLEN et al. 1999). Diese Eigenschaften sind typisch für r-Strategen. Jedoch zeigt der Schwarzhalstaucher auch viele Merkmale eines K-Strategen. Diese

haben sich wohl durch die Tatsache entwickelt, dass die Vögel außerhalb der Brutsaison hauptsächlich an großen, stabilen Salzwässern leben, die einen Reichtum an Makrozooplankton aufweisen. Weil sie einen großen Teil ihres Lebens in diesen Gewässern verbringen, nehmen ihre Chancen alt zu werden zu, und sie brauchen nicht in wenigen Jahren viele Küken hoch zu bringen. Sie haben eine geringe mittlere Vollgelegegröße (meist 3 bis 4 Eier) und führen gewöhnlich nicht mehr als zwei Junge (VLOG 2005). In Schleswig-Holstein schwankt die mittlere Familiengröße gebiets- und jahresweise zwischen 1,5 und 2,2 Jungen, und die Zahl der Jungen pro Gesamtpaar (einschließlich erfolgloser Paare) von 0,2 bis 2,1 (KOOP 1998). Die Vögel haben fast immer nur eine Jahresbrut.

Anders als der Schwarzhalstaucher gehört der Zwergtaucher zu den r-Strategen unter den Lappentauchern; dementsprechend hat er ein hohes Fortpflanzungspotenzial (große mittlere Vollgelegegröße von mehr als 5 Eiern und Mehrfachbruten) (BANDORF 1970, VLOG 2005). Wie der Schwarzhalstaucher brütet er oft in instabilen Gewässern. Aber die Situation im Brutgebiet alleine führt nicht zwangsläufig zu einer r-Strategie (s. oben, Schwarzhalstaucher). Hier scheint sich das geringe Angebot an geeigneten Überwinterungsgebieten (flache, ruhige Gewässer) auszuwirken. Da die meisten guten Wintergewässer zufrieren können, kann man auch diese als instabil ansehen. Die Überlebenschancen der Altvögel sind demnach das ganze Jahr hindurch nicht so groß, was zu einer r-Strategie geführt hat (VLOG 2005).

6. Lappentaucher in Semikolonien

Sogar die aggressivsten, revierverteidigenden Lappentaucher können in bestimmten Situationen in hohen Dichten oder in Semikolonien brüten. Wie schon erwähnt, werden diese Vögel nicht von Artgenossen, sondern von besonderen Umweltmerkmalen angezogen.

Im Hauben- und Schwantaucher Kladus (*Podicipedini*) gibt es drei Arten, die manchmal in Semikolonien brüten, nämlich Hauben-, Rothals- und Ohrentaucher. Zur Semikoloniebildung kommt es auf Gewässern mit großen Nahrungsgebieten, die einen Mangel an (idealen) Nistplätzen zeigen. So sind die Ufer des Genfer Sees fast ohne Verlandungsvegetation und also für brütende Haubentaucher ungeeignet. Es gibt jedoch im Bereich des Rhôneinlaufs bei Villeneuve-Les Granges relativ schmale Schilfbestände, in denen die Taucher in großen

Semikolonien nisten (300-500 Paare). Durch Wellenschlag gehen hier oft viele Gelege verloren, sodass die Taucher hier meistens nur wenig Küken großziehen (VLUG 2005). Dass die ortstreuen Vögel (vgl. FUCHS 1982) jedes Jahr zurückkehren (schon 1938 gab es hier mehr als 350 Paare), ist wohl darauf zurückzuführen, dass die Altvögel bei der Habitatwahl vor allem durch Faktoren beeinflusst werden, die für ihr eigenes Überleben günstig sind und nicht für die jährliche Reproduktion (vgl. DANCHIN et al. 1998). Sie folgen also einer K-Brutstrategie (VLUG 2005).

Es gibt manchmal Semikolonien von Hauben-, Rothals- und Ohrentauchern an großen Brutgewässern an denen es auch andere Stellen gibt wo sie brüten könnten, so z. B. im Żarnowieckie See, Polen und am Gothensee auf Usedom, Deutschland (Haubentaucher) (MOSKAL & MARSZALEK 1986, MEYER 1992) sowie am Osakis See, Minnesota (Rothalstaucher) (NUECHTERLEIN et al. 2003). Obwohl es hier relativ viel Vegetation gibt, brüten viele Taucher nicht in gleichmäßigen Abständen, sondern sie nisten konzentriert an sehr guten, wellen- oder räubergeschützten Stellen. Sie ziehen also die Konkurrenz in einer Kolonie einer weniger geeigneten Brutstelle vor. Die Taucher in diesen Semikolonien haben oft viele Küken.

Die Nestdichte in Semikolonien kann hoch sein. So war der mittlere Abstand zwischen zwei Nachbarnestern in einer Haubentaucherkolonie in einem Hafen in Enkhuizen, Niederlande 2,19 m (112 Nester, 8. Mai 2004). Der Abstand war manchmal nur ca. 0,2 m, d. h. dass die Nester sich (fast) berührten (KONTER 2008).

Die Semikolonialität von Rothals-, Hauben- und Ohrentauchern ähnelt wohl der Anfangsphase der Koloniebildung bei Tauchern (vgl. SACHS 1998, SACHS et al. 2007). Die Individuen der Semikolonien profitieren vom seltenen (sehr guten) Bruthabitat und der großen Nahrungsfläche, aber nicht von der Nähe der Artgenossen. Im Gegenteil, durch die anderen Taucher gibt es ein größeres Risiko, dass sie Nestparasitismus, Gelegeverlusten, innerartlichem Infantizid, Übertragung von Ektoparasiten usw. ausgesetzt werden.

Gründer der Semikolonien bei Hauben-, Rothals- und Ohrentauchern beginnen große Areale im künftigen Koloniegebiet heftig zu verteidigen (dies im Gegensatz zu den Gründern echter Kolonien, die nur kleine Areale beanspruchen). Sobald weitere Paare Fuß fassen wollen, entstehen häufig Kämpfe, die manchmal mehrere Minuten dauern. Soweit der Populationsdruck zu-

nimmt oder anhält, können die ersten Revierbesitzer nicht allen Ansiedlungsversuchen der zahlreichen neuen Paare begegnen, und ihre Widerstandskraft nimmt ab. Die Aggression der angesiedelten Taucher geht weiterhin dann zurück, wenn sie Gelege zeitigen und insbesondere nachdem das Gelege komplett ist. Dieses Verhalten gilt auch für Einzelbrüter; aber Taucher in Semikolonien neigen mehr als solitäre Artgenossen dazu, auf dem Gelege sitzen zu bleiben, so dass die Eier nicht durch Rivalen oder andere Feinde vernichtet werden können. Sie dulden dann, dass andere Paare in der Nähe ihres Nestes brüten. Die ersten Paare gewöhnen sich nur allmählich an Nachbarn in ihrer Nähe. Wenn noch mehr Taucher ankommen, müssen diese immer mehr in der Nähe anderer Nester bauen, so dass der Nestabstand im Laufe der Zeit zunehmend geringer wird. Schließlich verteidigen die Vögel nur die unmittelbare Umgebung ihrer Nester (FJELDSA 1973, KOSHELEV & CHERNICHKO 1985, NUECHTERLEIN et al. 2003, FJELDSA 2004, KLATT et al. 2004, KONTER 2008, 2011, VLUG unveröff.).

Nicht nur bei den Tauchern in Semikolonien, sondern auch bei den Arten in echten Kolonien nimmt der mittlere Abstand zwischen den Kolonienestern während der Saison ab (z. B. beim Schwarzhalstaucher, s. z. B. BOE 1994). Trotzdem ist deutlich, dass die Semikolonien anders entstehen als echte Kolonien. Bei Hauben-, Rothals- und Ohrentauchern strahlt die Kolonie nicht von den zuerst gebauten Nestern aus, und die Vögel sind territorial und sehr aggressiv.

7. Die Bindung an Laridenkolonien

Wie schon besprochen (s. 6.), werden die Taucher in Semikolonien mehr oder weniger durch Habitatumstände gezwungen, in Kolonien zu brüten. Doch nicht nur die Nahrungssituation und der Mangel an (idealen) Nistplätzen veranlasst die Tiere zu einem gemeinsamen Brüten, sondern häufig auch die Anwesenheit von Laridenkolonien.

Die Bindung an Laridenkolonien ist von allen Lappentauchern beschrieben, insbesondere für Schwarzhalstaucher und Schwantaucher. Auch in Schleswig-Holstein ist die Lockwirkung der lebhaften Möwen (meistens Lachmöwen *Larus ridibundus*) und Seeschwalben auf die geselligen Schwarzhalstaucher auffällig. Möwen brüten häufig auf baum- und buschfreien Inseln von Binnenseen, Weihern und Teichen, so dass sich auch Schwarzhalstaucher dort ansiedeln (KOOP 1998). Die Bindung

ist häufig so stark, dass bei Umzug der Möwen zu einem anderen Platz die Taucher folgen und bei Rückgang oder Ausbleiben der Möwen der Brutbestand des Tauchers oft drastisch sinkt (SCHOLL 1974, NUECHTERLEIN 1981).

Häufig brüten auch territoriale Taucherarten in Semikolonien in der Nähe von Möwen. So fanden BLINOV et al. (1981), dass die Haubentaucherkolonien am Menzelinskoe See (West-Sibirien) in der Regel in oder bei Laridenkolonien liegen. TISCHLER (1941) schreibt, dass an zwei Stellen am Drausensee (jetzt Druzno) im ehemaligen Ostpreußen Nester des Haubentauchers kranzförmig um eine Lachmöwenkolonie herum angelegt waren. VON HOMEYER (laut HENNICKE 1903) fand auf dem Velencer See in Ungarn Nester des Rothalstauchers mitten unter den Nestern einer großen Lachmöwenkolonie zusammen mit Nestern des Schwarzhalstauchers. Die Mehrzahl der Rothalstaucher hatte sich auf der einen Seite, die der Schwarzhalstaucher auf der anderen Seite der Möwenkolonie ihre Nester gebaut.

Lappentaucher sind morphologisch an eine spezialisierte Art der Nahrungssuche angepasst, wodurch sie nicht sehr manövrierfähig sind und sich nicht gut gegen Räuber verteidigen können. Lariden jedoch können sich ausgezeichnet wehren. Die Taucher profitieren von ihnen. Die Möwen warnen die Taucher nicht nur rechtzeitig vor Raubfeinden, sondern greifen Krähen, Rohrweihen usw. aktiv an. Die Taucher in gemischten Kolonien sind dadurch erfolgreicher in ihrem Brutgeschäft als andere Taucher (BLINOV et al. 1981, NUECHTERLEIN 1981, BURGER 1984, ULFVENS 1988, HENRIKSEN 1993). Vermutlich sind auch die Überlebenschancen der Alttaucher in gemischten Kolonien höher. Die häufig beobachtete Anlehnung der Schwarzhalstaucherkolonien an Möwenkolonien könnte vor allem entstanden sein, um die Überlebenschancen der Altvögel zu erhöhen. Die Vorteile des Brütens in gemischten Kolonien sind so groß, dass die Lappentaucher ihre Brutaktivitäten mit denen der Möwen und Seeschwalben synchronisieren (GOC 1986).

8. Zusammenfassender Überblick: Ursprung und Evolution echter Brutkolonien

Aus den vorhergehenden Kapiteln und der Literatur habe ich Schlussfolgerungen über Ursprung und Evolution echter Brutkolonien gezogen, die hier zusammen-

gefasst werden. Dazu müssen einige schon erwähnte Tatsachen und Vermutungen wiederholt werden.

Die ersten Lappentaucher lebten vermutlich in einem geschlossenen, eng abgegrenzten Habitat, in Sümpfen mit einer Mischung aus Röhricht und offenen Wasserstellen (vgl. STORER 2004). Es ist wahrscheinlich, dass diese Taucher ein Revierverhalten zeigten, weil territoriales Brüten, d. h. solitäres Nisten in Revieren, wohl die ursprüngliche Dispersionsweise der Vögel ist (s. z. B. ROLLAND et al. 1998). Diese ersten Lappentaucher könnten manchmal in hohen Dichten gebrütet haben (vgl. SIEGEL-CAUSEY & KHARITONOV 1990).

Das Genus (Gattung) *Rollandia* ist der phylogenetisch älteste Ast der noch existierenden Lappentaucher, und die zwei Arten der Goldtaucher zeigen tatsächlich ein ausgeprägtes territoriales Verhalten, brüten aber manchmal in dicht beieinander liegenden Revieren (FJELDSA 1985, 2004). Man darf wohl davon ausgehen, dass die flexible Brutverteilung der Goldtaucher dem ursprünglichen Verhalten der Lappentaucher entspricht.

Aus den frühen Lappentauchern entstanden zwei Hauptabstammungslinien, der Podilymbini- oder Zwerg- und Bindentaucher-Kladus und der Podicipedini- oder Hauben- und Schwantaucher-Kladus (s. 4.). Die Zwerg- und Bindentaucherarten behielten die Eigenschaften der Vorfahren, d. h. Territorialität und eine Vorliebe für Brut und Nahrungssuche an offenen Stellen in einem geschlossenen Sumpfhabitat. Wie schon erwähnt, ist in einem solchen Lebensraum die Zahl der Beutetiere beschränkt, so dass es sinnvoll ist, das Revierverhalten aufrecht zu erhalten. Diese Taucher sind Nahrungsverfolger, die einzeln ihrer beweglichen Beute nachsetzen (s. 5.5).

Wahrscheinlich hat das Genus der Weißhaarigen Taucher *Poliiocephalus* die Basis des Podicipedini-Kladus gebildet. Die Podicipedini-Arten und der Haarschopftaucher verließen das geschlossene Sumpfhabitat und besuchten häufig Gewässer mit großen und offenen Nahrungsgebieten. Hier mussten sie ihre Nahrungsgewohnheiten ändern.

Der Haarschopftaucher und die *Podiceps*-Arten mit Ohrbüscheln (z. B. der Schwarzhalstaucher) verfolgen ihre Beute nicht aktiv (s. 5.5). Sie sind Nahrungssammler und sammeln kleine und sich langsam bewegende Beutetiere. Diese Nahrungsobjekte kommen oft massenhaft vor, können einfach gefangen werden und verteilen sich ungleichmäßig. Solitäre Nahrungssuche

und das Brüten in größeren Territorien sind unter solchen Umständen nicht von Vorteil. Diese Taucher erbeuten deswegen häufig ihre Nahrung gemeinsam in Trupps, und sind echte Koloniebrüter geworden. Dieses gemeinsame Brüten wurde teilweise wohl auch durch die Knappheit an geeigneten Brutplätzen an größeren Gewässern gefördert.

Die übrigen Arten des Podicipedini-Kladus, d. h. die Schwantaucher, der Ohren-, der Hauben- und (in viel geringerem Maße) der Rothalstaucher, behielten die aktiv verfolgende Nahrungssuche der Vorfahren bei, aber in einem anderen Habitat; sie spezialisierten sich auf das Fressen von Fischen auf größeren, offenen Wasserflächen. Sie sind meistens solitäre Nahrungssucher. Von ihnen nisten nur die zwei Schwantaucherarten in echten Kolonien.

Als die Podicipedini-Arten begannen, Gewässer mit großen Nahrungsflächen zu besiedeln, wurden viele unter ihnen durch einen Mangel an (idealen, vor Wellen und Räubern geschützten) Nistplätzen gezwungen, in Semikolonien zu brüten (s. 6.). Vermutlich waren die innerartlichen Feindseligkeiten nicht so groß wie an kleinen Gewässern, weil ein Überfluss an Nahrung die Angriffstendenz besänftigte (FJELDSÅ 1973, KLATT & PASZKOWSKI 2005). Anfangs bot das Koloniebrüten den Tauchern keine Vorteile. Im Gegenteil, durch die Nähe vieler Artgenossen gab es ein größeres Risiko, dass die Taucher Nestparasitismus, Gelegeverlusten, innerartlichem Infantizid, Übertragung von Ektoparasiten usw. ausgesetzt wurden. Die Semikolonialität von Rothals-, Hauben- und Ohrentauchern entstand vermutlich erst in neuerer Zeit und ähnelt vermutlich der Anfangsphase der Koloniebildung bei Tauchern, so dass wir durch das Verhalten der semi-kolonialen Taucher die Entstehung echter Kolonialität besser verstehen können (vgl. SACHS 1998, SACHS et al. 2007).

Sobald Semikolonien entstanden sind, kann man Anpassungen durch natürliche Auslese erwarten, um die Vorteile der neuen sozialen Umgebung zu maximieren und die Nachteile zu minimieren. Man kann also eine allmähliche Entwicklung zu einer echten Kolonialität vermuten. Zu den sekundären Adaptationen gehören eine Verringerung der Angriffsbereitschaft und die Entwicklung einer Brutsynchronisierung. Die Nistplatzwahl wurde sozial.

Lappentaucher können sich gegen Raubfeinde nicht gut verteidigen und nisten deswegen gerne bei Möwen- und Seeschwalbenkolonien (s. 7.). Lariden

dürften wesentlich zur Entstehung der Taucherkolonialität beigetragen haben. Die Möwen und Seeschwalben warnen die Taucher rechtzeitig vor Raubfeinden und greifen diese aktiv an. Häufig brüten nicht nur die echten Koloniebrüter, sondern auch territoriale Taucherarten bei Möwen und bilden dort nicht selten Semikolonien. Taucher in gemischten Kolonien waren (und sind) erfolgreicher in ihrem Brutgeschäft als andere Taucher (s. 7.). Es ist anzunehmen, dass natürliche Auslese das Zusammenbrüten mit Möwen und Seeschwalben begünstigte, und dass der Übergang von Semi- zu echter Kolonialität (teilweise) in oder nahe an Möwenkolonien stattfand.

Es gibt Unterschiede in agonistischen und Sozialverhaltensweisen bei den vier phylogenetischen Linien der echten Koloniebrüter der Podicipedini (Hauben- und Schwantaucher Kladus) (VLUG unveröff.). Man kann daher annehmen, dass echte Kolonialität sich in vier Tauchergruppen unabhängig voneinander entwickelt hat: beim Haarschopftaucher, bei den fünf *Podiceps*-Arten mit Ohrbüscheln, den zwei Schwantaucherarten und vermutlich beim Magellantaucher.

Da die Koloniebrüter und andere Taucher des Podicipedini-Kladus Anpassungen an die Nahrungssuche an Gewässern mit großen, offenen Wasserflächen entwickelt haben, unterscheiden sie sich von den Zwerg- und Bindentaucherarten durch die Adoption einer K-Brutstrategie, d. h. sie setzen auf ein langes Leben bei vergleichsweise niedriger jährlicher Reproduktion (s. 5.6).

9. Danksagung

Besonderen Dank schulde ich Rolf BERNDT und André KONTER (Echternach, L), die das Manuskript kritisch durchgesehen haben. Nina VIVANCO (Edinburgh, UK) war so freundlich, die englische Zusammenfassung nachzusehen.

10. Summary: Coloniality and territoriality in grebes Podicipedidae

This paper reviews the work of many authors (especially J. FJELDSÅ, P.H. KLATT, A. KONTER, G.L. NUECHTERLEIN, J. L. SACHS, R. W. STORER and J. J. VLUG) on coloniality and territoriality in grebes Podicipedidae and offers a preliminary hypothesis on the origin and evolution of coloniality in this family.

Even the most fiercely aggressive territorial grebes are able to breed in high densities or semi-colonies, i.e. nesting aggregations in which individuals are independently attracted by a particular environmental feature. Apparently, the nesting dispersion behaviour of the extant 22 species of grebes is very flexible. However, it appears that true coloniality in which the birds nest together as a result of social attraction between conspecifics, only occurs in the Podicipedini-Poliocephalus clade (table 1). It has evolved in 9 of 13 species of this clade [in the Hoary-headed Grebe *Poliocephalus poliocephalus*, the five eared *Podiceps* species (Black-necked Grebe *Podiceps nigricollis* and its four South American relatives), the two swan grebes (Western Grebe *Aechmophorus occidentalis* and Clark's Grebe *A. clarkii*) and perhaps in the Great Grebe *Podiceps major*].

In the true colonial grebes the nest site selection is highly social, with the initial nests serving as epicentres from which the colony grows outward. The birds may show synchronization of egg-laying caused by the interaction of conspecifics. Nest-building activities, platform-courtship and promiscuous mating may promote this synchronization.

The true colonial grebes are more peaceful than the territorial and semi-colonial species. The Hoary-headed Grebe and the species of the eared *Podiceps* group deviate from the territorial grebes by a simplification of agonistic behaviour (= behaviour relating to combat), which is very likely conditioned by colony breeding.

The first grebes probably lived in a closed habitat, i.e. marshes with mosaics of aquatic vegetation and open spaces such as channels intersecting the reed marsh. It is very likely that they were territorial because it is generally agreed that territorial (solitary) nesting is the ancestral condition in birds. However, it is reasonable to believe that the first grebes sometimes nested in high densities.

The genus *Rollandia* is the oldest, most unspecialized ("primitive") branch in the extant grebes, and the two species of golden grebes indeed show highly territorial behaviour and sometimes a crowding together of the territories (semi-colonies). It is perhaps justified to assume that the flexible nesting dispersion of the golden grebes represents the ancestral state in grebes.

The earlier grebes gave rise to two main lineages, the Podilymbini and Podicipedini. The species of the Podilymbini (dabchicks and piedbills) retained the ancestral states, i.e. territoriality and a preference for breeding and feeding on open spaces in swamps. In their habitat the number of prey animals is restricted and it is likely that natural selection preserved the territorial nesting system. Their solitary hunting may also be vital because they pursue rather big and agile arthropods and fish which likely are chased away if many grebes forage in the same area. The birds, especially the dabchicks, prefer to stay nearby cover of some kind, where they can hide themselves when in peril.

Most likely, the genus of white-haired grebes *Poliocephalus* is basal to the Podicipedini lineage (swan grebes and the *Podiceps* species such as the Great Crested Grebe *Podiceps cristatus* and the Black-necked Grebe *P. nigricollis*) (table 1). The Hoary-headed Grebe *Poliocephalus poliocephalus* is the most gregarious grebe species.

The Podicipedini species and the Hoary-headed Grebe left the closed marsh habitat and went to the more open wetlands with (rather) large open foraging areas. The Hoary-headed Grebe and the eared *Podiceps* species (Black-necked Grebe and its South American relatives) do not actively pursue their prey like the dabchicks and piedbills. They are searchers and simply pick small slow-moving prey from the vast supply that is found in some wetlands. Their food items are easily caught and not a contested resource, show a rapid population turnover and a patchy occurrence. This eliminated the possible advantages of individual food exploitation and breeding on dispersed territories. The birds often feed in flocks, and adopted true coloniality as breeding system.

The remaining Podicipedini species, i.e. the swan grebes, the Horned Grebe *Podiceps auritus*, the Great Crested Grebe *P. cristatus* and (to a much lesser extent) the Red-necked Grebe *P. grisegena*, retained the ancestral pursuing feeding techniques and specialized on fish. They normally forage singly on larger open lakes. The two swan grebes nest in true colonies, but the Horned, Great Crested and Red-necked Grebes are highly territorial and only occasionally breed in semi-colonies.

When the Podicipedini species occupied large waters, a shortage of nesting sites or a rarity of ideal sites in relation to the large feeding areas forced many of them

to nest in aggregations (semi-colonies). Perhaps, the hostility here was not as large as in small pools because abundance of food seems to decrease the tendency to attack. At the beginning, coloniality in these birds had no beneficial component. On the contrary, there was a larger risk of nest parasitism, egg loss, intraspecific infanticide, ectoparasite transmission, etc. The semi-colonial breeding of Red-necked, Great Crested and Horned Grebes probably recently evolved and closely resembles the beginning stage of coloniality in the Podicipedini. The individuals only gain selfish benefits from the relatively rare (high-quality) nesting habitat and not from the proximity of conspecifics.

Once (semi-) coloniality had arisen, adaptations were to expect to maximize the benefits and minimize the costs of the new social environment, thus a gradual development into true coloniality may be supposed. Among these secondary adaptations are a reduction of pugnacity and the development of breeding synchronization. The nest site selection became highly social.

Grebes are not very capable of pursuing and attacking predators. It may be assumed that gulls and terns were important in the origin of grebe coloniality. They not only provide an early warning system, but they also actively pursue predators and drive them away. Grebes in mixed colonies synchronized their breeding activities with those of gulls and terns. The grebes in these colonies were (and are) more successful in their reproduction than other grebes. If nesting together with larids was selected for, it is imaginable that the transition from semi- to true coloniality in grebes took place (partly) in or near gull colonies.

Because there are differences in agonistic and social behaviours in the true colonial grebes, it is conceivable that true coloniality originated independently four times in the Podicipedini-Poliiocephalus clade: in the Hoary-headed Grebe, the five eared *Podiceps* species, the two *Aechmophorus* (swan grebes) and perhaps in the Great Grebe.

The colonial grebes are adapted to forage in wetlands with large stretches of open water and have stable and predictable survival habitats to their disposal, at least extensive moulting, summering (non-breeding) and winter areas. The prospects for survival in these grebes are more predictable than those for breeding, especially in the species with unpredictable breeding habitat and large survival areas. They evolved a K-breeding strategy, i.e. they show a rather small annual repro-

ductive potential (relatively small complete clutch and brood sizes, only rarely second broods and a deferred breeding age) and contribute to the future gene pool by a long life with many breeding seasons.

11. Literatur

ALERSTAM, T. & G. HÖGSTEDT 1982. Bird migration and reproduction in relation to habitats for survival and breeding. *Ornis Scandinavica* 13: 25-37.

BANDORF, H. 1970. Der Zwergtaucher. Die Neue Brehm-Bücherei No. 430. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt.

BERNDT, R. K. 1974. Haubentaucher *Podiceps cristatus*. In: R. K. BERNDT & D. DRENCKHAHN: Vogelwelt Schleswig-Holsteins, Band 1: 68-88. Ornithologische Arbeitsgemeinschaft für Schleswig-Holstein und Hamburg, Kiel.

BERNDT, R. K. & G. BUSCHE 1993. Ornithologischer Jahresbericht für Schleswig-Holstein 1991. *Corax* 15: 118-146.

BERNDT, R. K., B. KOOP & B. STRUWE-JUHL 2003. Vogelwelt Schleswig-Holsteins, Band 5, Brutvogelatlas. Wachholtz Verlag, Neumünster.

BEZZEL, E. & R. PRINZINGER 1990. Ornithologie. Verlag Ulmer, Stuttgart.

BIRDLIFE INTERNATIONAL 2008. Species factsheet: *Tachybaptus rufolavatus*, *Tachybaptus pelzelni*, *Podiceps andinus*, *Podiceps taczanowskii*. <http://www.birdlife.org>

BLINOV, V. N., A. I. KOSHELEV & A. P. YANOVSKIY 1981. The structure of colonies, breeding success and behaviour of the Great Crested Grebe (*Podiceps cristatus* L.) on Lake Menzelskoe, West Siberia. In: Ecology and biocoenosis of migratory birds of West Siberia: 30-48. Nauka, Novosibirsk (russisch).

BOE, J.S. 1994. Nest site selection by Eared Grebes in Minnesota. *Condor* 96: 19-35.

BURGER, J. 1984. Grebes nesting in gull colonies: protective associations and early warning. *American Naturalist* 123: 327-337.

CRAMP, S., K. E. L. SIMMONS, I. J. FERGUSON-LEES, R. GILLMOR, P. A. D. HOLLOW, R. HUDSON, E. M. NICHOLSON, M. A. OGLIVIE, 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, Band 1. Oxford University Press, Oxford.

CULLEN, S. A., J. R. JEHL JR. & G. L. NÜECHTERLEIN 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, Pennsylvania.

DANCHIN, E., T. BOULINIER & M. MASSOT 1998. Conspecific reproductive success and breeding habitat selection: implications for the study of coloniality. *Ecology* 79: 2415-2428.

DARLING, F. F. 1938. Bird flocks and the breeding cycle: a con-

- tribution to the study of avian sociality. Cambridge University Press, Cambridge.
- DIETRICH, F. 1899. Taucherkolonien in Holstein. Ornithologische Monatschrift 24: 116-118.
- DIETRICH, F. 1901. Taucherkolonien. Ornithologische Monatschrift 26: 276-278.
- FJELDSA, J. 1973. Territory and the regulation of population density and recruitment in the Horned Grebe *Podiceps auritus arcticus* Boje, 1822. Videnskabelige Meddelelser fra Dansk Naturhistorisk Forening 136: 117-189.
- FJELDSA, J. 1981. *Podiceps taczanowskii* (Aves, Podicipedidae). The endemic grebe of Lake Junín, Peru. A review. Steenstrupia 7: 237-259.
- FJELDSA, 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 Ornithologisk Forenings Tidsskrift 76: 37-68.
- FJELDSA, J. 1983. Social behaviour and displays of the Hoary-headed Grebe *Poliiocephalus poliocephalus*. Emu 83: 129-140.
- FJELDSA, J. 1985. Displays of the two primitive grebes *Rollandia rolland* and *R. microptera* and the origin of the complex courtship behaviour of the *Podiceps* species (Aves: Podicipedidae). Steenstrupia 11: 133-155.
- FJELDSA, J. 1986. Feeding ecology and possible life history tactics of the Hooded Grebe *Podiceps gallardoi*. Ardea 74: 40-58.
- FJELDSA, J. 1988. Comparative ecology of the Australasian grebes (Aves: Podicipedidae). No. 54, Royal Australasian Ornithologists Union, Moonee Ponds, Victoria.
- FJELDSA, J. 2004. The grebes. Oxford University Press, Oxford.
- FUCHS, E. 1982. Bestand, Zugverhalten, Bruterfolg und Mortalität des Haubentauchers *Podiceps cristatus* auf dem Sem-pachersee. Der Ornithologische Beobachter 79: 255-264.
- GOC, M. 1986. Colonial versus territorial breeding of the Great Crested Grebe *Podiceps cristatus* on Lake Družno. Acta Ornithologica 22: 95-145.
- GREENQUIST, E. A. 1982. Displays, vocalizations and breeding biology of the Great Grebe (*Podiceps major*). Condor 84: 370-380.
- HENNICKE, C. R. 1903. Naumann, Naturgeschichte der Vögel Mitteleuropas, Band 12. Köhler, Gera-Untermhaus.
- HENRIKSEN, K. 1993. Costs and benefits to Great Crested Grebes *Podiceps cristatus* nesting in association with Black-headed Gulls *Larus ridibundus*. Dansk Ornithologisk Forenings Tidsskrift 87: 243-246.
- KLATT, P. H. & C. A. PASZKOWSKI 2005. Intruder pressure explains more of the variation in territory size than fish abundance for Red-necked Grebes (*Podiceps grisegena*) breeding on small boreal lakes. Ornithologia Fennica 82: 129-136.
- KLATT, P. H., G. L. NUECHTERLEIN & D. BUITRON 2004. Frequency and distribution of behaviour of Red-necked Grebes breeding colonially and in classic territories. Behaviour 141: 263-277.
- KONTER, A. 2008. Colonial nesting in the Great Crested Grebe *Podiceps cristatus* (Linné 1758) – Research results from a colony on the Dutch IJsselmeer in comparison to other studies on colonial nesting in the species. Ferrantia 56, Musée National d'Histoire Naturelle, Luxembourg.
- KONTER, A. 2011. Seasonal patterns of aggressiveness in colonial Great Crested Grebes *Podiceps cristatus*. Ardea 99: 85-92.
- 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., K. JEROMIN, K. GÜNTHER, A. MITSCHKE & R. K. BERNDT 2007. Ornithologischer Jahresbericht für Schleswig-Holstein 2001. Corax 20: 201-240.
- KOOP, B., K. JEROMIN, R. K. BERNDT, A. MITSCHKE & K. GÜNTHER 2009. Ornithologischer Jahresbericht für Schleswig-Holstein 2003-2005. Corax 21: 105-207.
- KOSHELEV, A.I. & I.I. CHERNICHKO 1985. Ecological factors determining the colonial type of the Great Crested Grebe. In: V. A. ZUBAKIN (Hrsg.): Theoretical aspects of bird coloniality: 67-72. Nauka, Moskva (= Moskau) (russisch).
- LABASTILLE, A. 1974. Ecology and management of the Aitlán Grebe, Lake Aitlán, Guatemala. Wildlife Monographs of The Wildlife Society 37, Washington, D.C.
- LLIMONA, F. & J. DEL HOYO 1992. Order Podicipediformes. In: J. DEL HOYO, A. ELLIOTT & J. SARGATAL (Hrsg.): Handbook of the birds of the world, Band 1: 174-196. Lynx Edicions, Barcelona.
- LUSK, C. H. & J. R. LUSK 1981. The New Zealand Dabchick on Lake Rotoiti. Notornis 28: 203-208.
- MCALLISTER, N. M. 1958. Courtship, hostile behavior, nest-establishment and egg laying in the Eared Grebe (*Podiceps caspicus*). Auk 75: 290-311.
- MELDE, M., 1973. Der Haubentaucher. Die Neue Brehm-Bücherei No. 461. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt.
- MEYER, R. 1992. Die Dynamik von Haubentaucherkolonien am Gothensee auf Usedom. Der Falke 39: 60-65.
- MOSKAL, J. & J. MARSZALEK 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.
- 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, Pennsylvania.
- NUECHTERLEIN, G. L. 1975. Nesting ecology of Western Grebes on the Delta Marsh, Manitoba. Master of Science thesis, Co-

lorado State University, Fort Collins, Colorado.

NUECHTERLEIN, G. L. 1981. "Information parasitism" in mixed colonies of Western Grebes and Forster's Terns. *Animal Behaviour* 29: 985-989.

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.

O'BRIEN, R. M. 1990. Hoary-headed Grebe *Poliiocephalus poliocephalus*, New Zealand Dabchick *Poliiocephalus rufopectus*. In: S. MARCHANT & P. J. HIGGINS (Hrsg.): *Handbook of Australian, New Zealand & Antarctic birds*, Band 1: 100-115. Oxford University Press, Melbourne.

ROGERS, D. I. 1990. Australasian Grebe *Tachybaptus novaehollandiae*, Great Crested Grebe *Podiceps cristatus*. In: S. MARCHANT & P. J. HIGGINS (Hrsg.): *Handbook of Australian, New Zealand & Antarctic birds*, Band 1: 92-100, 115-124. Oxford University Press, Melbourne.

ROLLAND, C., E. DANCHIN & M. DE FRAIPONT 1998. The evolution of coloniality in birds in relation to food, habitat, predation, and life-history traits: a comparative analysis. *American Naturalist* 151: 514-529.

SACHS, J.L. 1998. The evolutionary origin of coloniality: a test of hypotheses with the Red-necked Grebe. Master of Science thesis, University of North Dakota, Grand Forks, North Dakota.

SACHS, J. L., C. R. HUGHES, G. L. NUECHTERLEIN & D. BUITRON 2007. Evolution of coloniality in birds: a test of hypotheses with the Red-necked Grebe (*Podiceps grisegena*). *Auk* 124: 628-642.

SCHOLL, D. 1974. Schwarzhalsstaucher *Podiceps nigricollis*. In: R. K. BERNDT & D. DRENCKHAHN: *Vogelwelt Schleswig-Holsteins*, Band 1: 102-106. Ornithologische Arbeitsgemeinschaft für Schleswig-Holstein und Hamburg, Kiel.

SIEGEL-CAUSEY, D. & S.P. KHARITONOV 1990. The evolution of coloniality. In: D. M. POWER (Hrsg.): *Current ornithology*, Band 7: 285-330. Plenum, New York.

STORER, R. W. 1963a. Courtship and mating behavior and the phylogeny of the grebes. In: *Proceedings XIII international ornithological congress Ithaca*, Band 1: 562-569. The American Ornithologists' Union, Museum of Zoology, Louisiana State University, Baton Rouge, Louisiana.

STORER, R.W. 1963b. Observations on the Great Grebe. *Condor* 65: 279-288.

STORER, R.W. 1967. The patterns of downy grebes. *Condor* 69: 469-478.

STORER, R.W. 1976. The behavior and relationships of the Least Grebe. *Transactions of the San Diego Society of Natural History* 18: 113-125.

STORER, R.W. 1992. Least Grebe *Tachybaptus dominicus*. In: A. POOLE, P. STETTENHEIM & F. GILL (Hrsg.): *The birds of North America*, No. 24. The Academy of Natural Sciences, Philadel-

phia/The American Ornithologists' Union, Washington, DC.

STORER, R.W. 2000. The systematic position of the Miocene grebe *Thiornis sociata* Navás. *Annales de Paléontologie* 86: 129-139.

STORER, R.W. 2004. Foreword. In: J. FJELDSÅ: *The grebes Podicipedidae*. Oxford University Press, Oxford.

STORER, R.W. & G.L. NUECHTERLEIN 1992. Western Grebe *Aechmophorus occidentalis* and Clark's Grebe *Aechmophorus clarkii*. In: A. POOLE, P. STETTENHEIM & F. GILL (Hrsg.): *The birds of North America*, No. 26. The Academy of Natural Sciences, Philadelphia/The American Ornithologists' Union, Washington, DC.

TISCHLER, F. 1941. Die Vögel Ostpreußens und seiner Nachbargebiete, Band 2. Ost-Europa-Verlag, Königsberg.

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.

VLUG, J.J. 1983. De Fuut (*Podiceps cristatus*). Wetenschappelijke mededeling No. 160. Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging, Hoogwoud.

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.

VLUG, J. J. 2010. Geoorde Fuut. In: C. J. G. SCHARRINGA, W. RUITENBEEK & P. J. ZOMERDIJK: *Atlas van de Noord-Hollandse broedvogels 2005-2009*: 66-67. Samenwerkende Vogelwerkgroepen Noord-Holland

WITTENBERGER, J. F. & G. L. HUNT Jr 1985. The adaptive significance of coloniality in birds. In: D. S. FARNER, J. R. KING & K. C. PARKES (Hrsg.): *Avian biology*, Band 8: 1-78. Academic Press, Orlando.

WOBUS, U. 1964. Der Rothalstaucher. Die Neue Brehm-Bücherei No. 330. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt.

ZIMMERMANN, H. 2006. Schwarzhalsstaucher – *Podiceps nigricollis*. In: W. EICHSTÄDT, W. SCHELLER, D. SELLIN, W. STARKE & K.-D. STEGEMANN: *Atlas der Brutvögel in Mecklenburg-Vorpommern*: 108-109. Steffen Verlag, Friedland.

Tab. 1: Brutdispersion (Kolonialität-Territorialität), bevorzugtes Nahrungshabitat der Brutvögel und Brutstrategie (K-r) der 22 Lappentaucherarten (nach McALLISTER 1958, STORER 1963b, WOBUS 1964, BANDORF 1970, FJELDSÅ 1973, MELDE 1973, BERNDT 1974, LABASTILLE 1974, SCHOLL 1974, NUECHTERLEIN 1975, STORER 1976, CRAMP et al. 1977, BLINOV et al. 1981, FJELDSÅ 1981, LUSK & LUSK 1981, FJELDSÅ 1982, FUCHS 1982, GREENQUIST 1982, FJELDSÅ 1983, VLUG 1983, FJELDSÅ 1985, KOSHELEV & CHERNICHKO 1985, FJELDSÅ 1986, GOC 1986, MOSKAL & MARSZALEK 1986, FJELDSÅ 1988, ULFVENS 1988, O'BRIEN 1990, ROGERS 1990, LLIMONA & DEL HOYO 1992, MEYER 1992, STORER 1992, STORER & NUECHTERLEIN 1992, BOE 1994, KOOP 1998, SACHS 1998, CULLEN et al. 1999, MULLER & STORER 1999, BERNDT et al. 2003, NUECHTERLEIN et al. 2003, FJELDSÅ 2004, KLATT et al. 2004, KLATT & PASZKOWSKI 2005, VLUG 2005, SACHS et al. 2007, BIRDLIFE INTERNATIONAL 2008, KONTER 2008, 2011, VLUG unveröff.)

Brutdispersion (Kolonialität-Territorialität):

Ko = Die Art brütet meistens in echten Kolonien (soziale Nistplatzwahl)

T = Die Art brütet solitär-territorial (und manchmal in Semikolonien oder Brutaggregationen, aber nie in echten Kolonien);

Bevorzugtes Nahrungshabitat der Brutvögel:

O = offenes Habitat (große offene Gewässergewässer)

G = geschlossenes Habitat (Sümpfe mit einer Mischung aus Röhricht und offenen Wasserstellen);

Brutstrategie:

K = K-Brutstrategie (Kapazitäts-Strategie)

r = r-Brutstrategie (Wachstums-Strategie)

Table 1: Nest dispersion (coloniality-territoriality), preferred feeding habitat of the breeding birds and breeding strategy (K-r) of the 22 species of grebes

Nest dispersion (coloniality-territoriality):

Ko = species usually breeds in true colonies (social nest site selection)

T = Species nests solitary-territorial (and occasionally in semi-colonies or nesting aggregations, but never in true colonies);

Preferred feeding habitat of the breeding birds:

O = open feeding habitat (large expanses of open water)

G = closed habitat (marshes with mosaics of aquatic vegetation and open spaces in the reed-marsh);

Breeding strategy:

K = K-breeding strategy (carrying capacity strategy)

r = r-breeding strategy (rapid population growth strategy)

Arten species	Brutdispersion Nest dispersion	Nahrungshabitat Feeding habitat	Brutstrategie Breeding strategy
Genus <i>Rollandia</i> (Goldtaucher):			
Rollandtaucher <i>R. rolland</i>	T	G	r/K
Titikakataucher <i>R. microptera</i>	T	O	r/K
Podilymbini-Kladus (Zwerg- und Bindentaucher-Kladus): Genus <i>Tachybaptus</i> (Zwergtaucherarten):			
Australischer Zwergtaucher <i>T. novaehollandiae</i>	T	G	r
Zwergtaucher <i>T. ruficollis</i>	T	G	r
Delacourzwergtaucher <i>T. rufolavatus</i>	T	G?	r?
Madagaskarzwergtaucher <i>T. pelzelinii</i>	T	G?	r?
Schwarzkopftaucher <i>T. dominicus</i>	T	G	r
Genus <i>Podilymbus</i> (Bindentaucherarten):			
Bindentaucher <i>P. podiceps</i>	T	G	r
Atitlantaucher <i>P. gigas</i>	T	O	K
Podicipedini-Kladus (Hauben- und Schwantaucher-Kladus): Genus <i>Poliiocephalus</i> (Weißhaarige Taucher):			
Maoritaucher <i>P. rufopectus</i>	T	O/G	r/K
Haarschopftaucher <i>P. poliocephalus</i>	Ko	O	K

Fortsetzung Tab. 1
Table 1 continued

Arten <i>species</i>	Brutdispersion <i>Nest dispersion</i>	Nahrungshabitat <i>Feeding habitat</i>	Brutstrategie <i>Breeding strategy</i>
Genus <i>Podiceps</i>:			
Magellantaucher <i>P. major</i>	Ko?	O	K
Genus <i>Podiceps</i>: „Haubentaucherarten“:			
Ohrentaucher <i>P. auritus</i>	T	O	K
Rothalstaucher <i>P. grisegena</i>	T	O/G	K
Haubentaucher <i>P. cristatus</i>	T	O	K
“<i>Podiceps</i>-Arten mit Ohrbüscheln“:			
Schwarzhalstaucher <i>P. nigricollis</i>	Ko	O	K
Andentaucher <i>P. andinus</i>	Ko	O	K?
Inkantaucher <i>P. occipitalis</i>	Ko	O	K
Punataucher <i>P. taczanowskii</i>	Ko	O	K
Goldscheiteltaucher <i>P. gallardoi</i>	Ko	O	K
Genus <i>Aechmophorus</i> (Schwantaucher):			
Renntaucher <i>A. occidentalis</i>	Ko	O	K
Clarktaucher <i>A. clarkii</i>	Ko	O	K

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Corax](#)

Jahr/Year: 2011-14

Band/Volume: [22](#)

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

Artikel/Article: [Kolonialität und Territorialität bei Lappentauchern Podicipedidae 81-96](#)