

Was macht Haubentaucher *Podiceps cristatus* so erfolgreich? Brut- und Nahrungsstrategien eines weit verbreiteten Opportunisten

Jan J. Vlug & Rolf K. Berndt

Jan J. Vlug & Rolf K. Berndt 2019. Was macht Haubentaucher *Podiceps cristatus* so erfolgreich? Brut- und Nahrungsstrategien eines weit verbreiteten Opportunisten. Corax 24: 1–74.

Der Haubentaucher hat sich besonders flexibel den instabilen und variablen Bedingungen an den Brut- und Nahrungsgewässern angepasst. Er erscheint als Generalist, während die anderen Lappentaucherarten mehr zu den Spezialisten zu rechnen sind. Vermutlich sind nur die flexiblen Anpassungen der beiden Zwergtaucherarten *Tachybaptus ruficollis* und *T. novaehollandiae* in ihrer Intensität mit denen des Haubentauchers zu vergleichen.

1. Unter den 22 Lappentaucherarten der Welt hat der Haubentaucher die größte Brutverbreitung und zwar über vier Weltklimazonen.
2. Der Haubentaucher besiedelt das umfangreichste Brutgewässerspektrum unter den paläarktischen Lappentauchern, und er muss auf die laufenden Veränderungen dieser Gewässer angemessen reagieren. Die breite Palette von unterschiedlichen Bedingungen lässt vermuten, dass bei ihm Anpassungen an verschiedenartige Lebensräume besonders deutlich hervortreten.
3. Unter den größeren Lappentaucherarten der Welt zeigt der Haubentaucher die höchste Individuenzahl. Mehr als seine Verwandten hat er in der (westlichen) Paläarktis im 20. Jahrhundert an Zahl zugenommen. Dies war vor allem eine opportunistische Reaktion auf die Eutrophierung und Hypertrophierung der Gewässer und die Zunahme seiner Hauptnahrung (Cypriniden).
4. Der Haubentaucher verhält sich hinsichtlich seiner nahrungsökologischen Ansprüche weniger spezialistisch als die (meisten) anderen Lappentaucherarten. Er kann sehr unterschiedliche Ressourcen nutzen. So ist er weniger Fischspezialist als die *Aechmophorus*-Arten, und seine Nahrung kann örtlich sogar vorwiegend aus Wirbellosen bestehen. Er ist zudem flexibel in den Methoden seiner Nahrungssuche: Unter bestimmten Umständen jagen die Vögel z. B. in der Dämmerung oder nachts, tauchen bis ca. 40 m tief, suchen in Trupps Nahrung oder unternehmen Nahrungsflüge.
5. Im Unterschied zu den anderen Lappentauchern nistet die Art manchmal in großer Zahl in der Nähe des Menschen.
6. Die Nistplatzwahl ist ebenfalls sehr variabel. Fehlt das Schilf, nutzen die Tiere viele andere Möglichkeiten. Insbesondere können sie von der Ufervegetation ganz unabhängig sein. Sie bauen ihre Nester an ins Wasser hängenden Zweigen, auf abgestorbenen Baumstubben, auf dem Trockenen, an Meeresküsten auf oder zwischen Steinen oder Felsbrocken.
7. Die lange Brutsaison des Haubentauchers ist ebenfalls eine Anpassung, die man bei den anderen paläarktischen Tauchern viel weniger ausgeprägt sieht.
8. In größerem Maße als die anderen territorialen Arten bilden Haubentaucher Kolonien, meistens an großen Seen. Darin zeigt sich eine Anpassung der Fortpflanzungsstrategien an die Bedingungen der Umgebung. Haubentaucher an großen Gewässern neigen mehr zu einer K-Strategie (geringer jährlicher Bruterfolg, aber größere Überlebenschancen und so eine hohe Reproduktion in ihrer Lebenszeit), die Tiere in kleineren Binnengewässern mehr zu einer r-Strategie (Mehrfachbruten).
9. Wenn auch die anderen Lappentaucher einige flexible Anpassungen zeigen, z. B. schnelle Besiedlung neuer Gewässer, variable Vollegelegegrößen, asynchrones Schlüpfen und dessen Folgen, Brüten in Kolonien, Nahrungsflüge usw., findet man solche Anpassungen bei Haubentauchern häufiger und oft ausgeprägter. Das große Ausmaß opportunistischer Verhaltensweisen beim Haubentaucher könnte sich im Laufe der Evolution daraus entwickelt haben, dass er den anderen Lappentauchern körperlich überlegen ist, so dass durch geringere interspezifische Konkurrenz größere Entwicklungsmöglichkeiten für ihn bestehen.

Jan J. Vlug, Bergerweg 171, NL-1817 ML Alkmaar, E-Mail: jjvflug-gris@hotmail.com
Rolf K. Berndt, Helsinkistraße 68, 24109 Kiel, E-Mail: RKBerndt@t-online.de

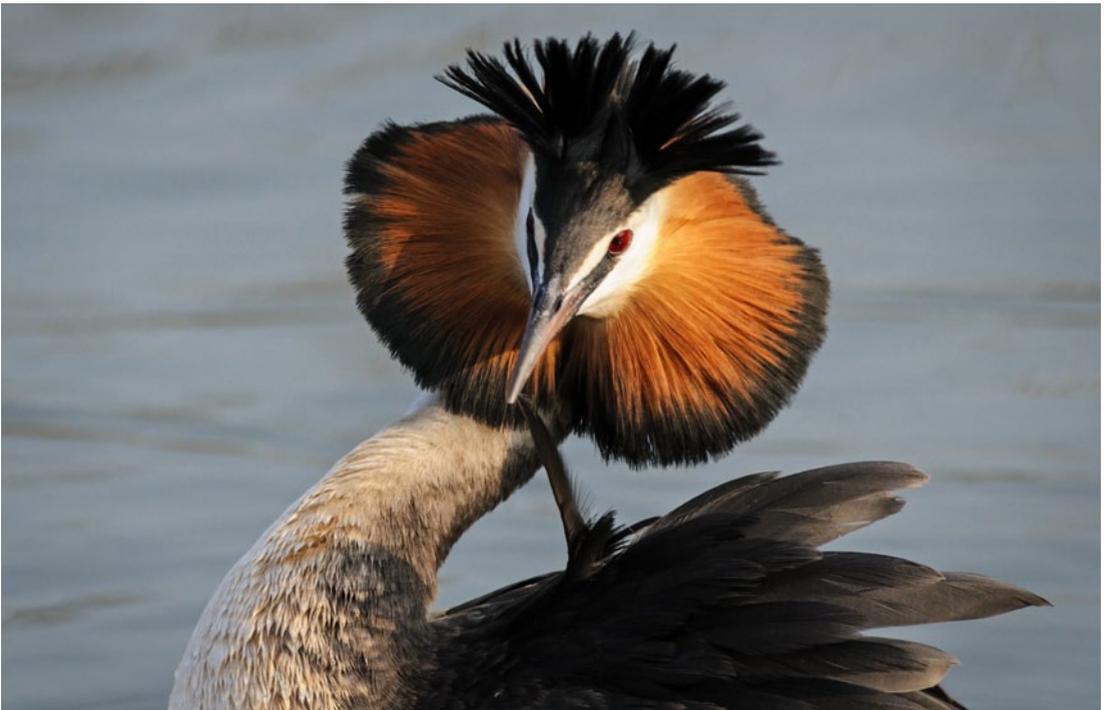


Foto 1: Kopfschütteln – eine der am häufigsten zu beobachtenden Balzzeremonien. // *Head-shaking Ceremony – one of the most frequently observed courtship acts.* Foto: H. Niesen, 14. 4. 2005, Enkhuizen, Compagnieshaven, IJsselmeer, Niederlande.

Foto 2: Scheinputzen – ein ritualisiertes Schulterfederputzen, das während der Kopfschüttelzeremonie gezeigt wird. // *Habit-preening – a ritualized feather-cleaning shown during Head-shaking Ceremony.* Foto: N. Paklina, 23. 4. 2008, Enkhuizen, Compagnieshaven, IJsselmeer, Niederlande.

Inhalt

1	Einleitung.....	6
2	Instabile und unvorhersehbare Lebensbedingungen an den Brutgewässern.....	7
2.1	Wellengang.....	7
2.2	Schwankungen des Wasserstandes.....	7
2.3	Veränderungen in der Verfügbarkeit geeigneter Schilfbestände.....	7
2.4	Unsicheres Nahrungsangebot.....	8
2.4.1	Schwankungen der Fischbestände.....	8
2.4.2	Fluktuierende Nahrungseffizienz durch Trübheit der Gewässer und ungünstiges Wetter.....	8
3	Anpassungen an die Habitate.....	9
3.1	Großes Verbreitungsareal.....	9
3.1.1	Bewohner vieler Klimazonen.....	10
3.1.2	Bewohner von Tiefebene und Gebirgen.....	10
3.2	Wahl und Merkmale der Brutgewässer.....	11
3.2.1	Brutgewässerwahl in verschiedenen Ländern.....	11
3.2.2	Brutgewässergröße.....	14
3.2.3	Brutgewässertiefe.....	14
3.2.4	Brüten an Salz- und Brackgewässern.....	14
3.2.5	Brüten an Flüssen.....	15
3.2.6	Besiedlung anthropogener Gewässer bis in die Städte.....	16
3.2.7	Brüten an Gewässern mit geringen bzw. schwankenden Fischbeständen.....	17
3.2.8	Brüten an Fischteichen und die Folgen der Bewirtschaftung auf die Habitatwahl.....	17
3.2.9	Habitatwahl und Konkurrenz mit Raubfischen.....	18
3.2.10	Habitatwahl und Konkurrenz mit anderen Lappentauchern.....	18
3.2.11	Trophiestufen der Brutgewässer; Nahrung und Bestandsentwicklung des Haubentauchers in Abhängigkeit vom Eutrophierungsgrad.....	20
3.2.12	Habitatwahl und Kormorane.....	22
3.3	Nistplatzwahl und opportunistische Anpassungen an lokale Situationen.....	22
3.3.1	Nester im Schilf und in anderer Ufervegetation.....	22
3.3.2	Nester in schwimmender und anderer Vegetation.....	23
3.3.3	Nester an ins Wasser hängenden Zweigen und auf Baumstubben.....	24
3.3.4	Nester im Schärengebiet der Ostsee.....	24
3.3.5	Offene Nester auf der Wasserfläche.....	24
3.3.6	Künstliche Nisthilfen.....	25
3.3.7	Nester auf dem Trockenen.....	25
3.3.8	Nisten in Laridenkolonien.....	25
3.3.9	Nistplatzwahl und Schilfrückgang.....	26
3.3.10	Nestbau, Materialien und Nestreparatur.....	27
3.3.11	Anpassungen der Embryonen an das Nest im Wasser.....	28
4	Anpassungen an sich schnell ändernde Habitate.....	28
4.1	Variable Größe der Territorien.....	28
4.1.1	Semikolonien.....	28
4.2	Besiedlung neuer Gewässer.....	31

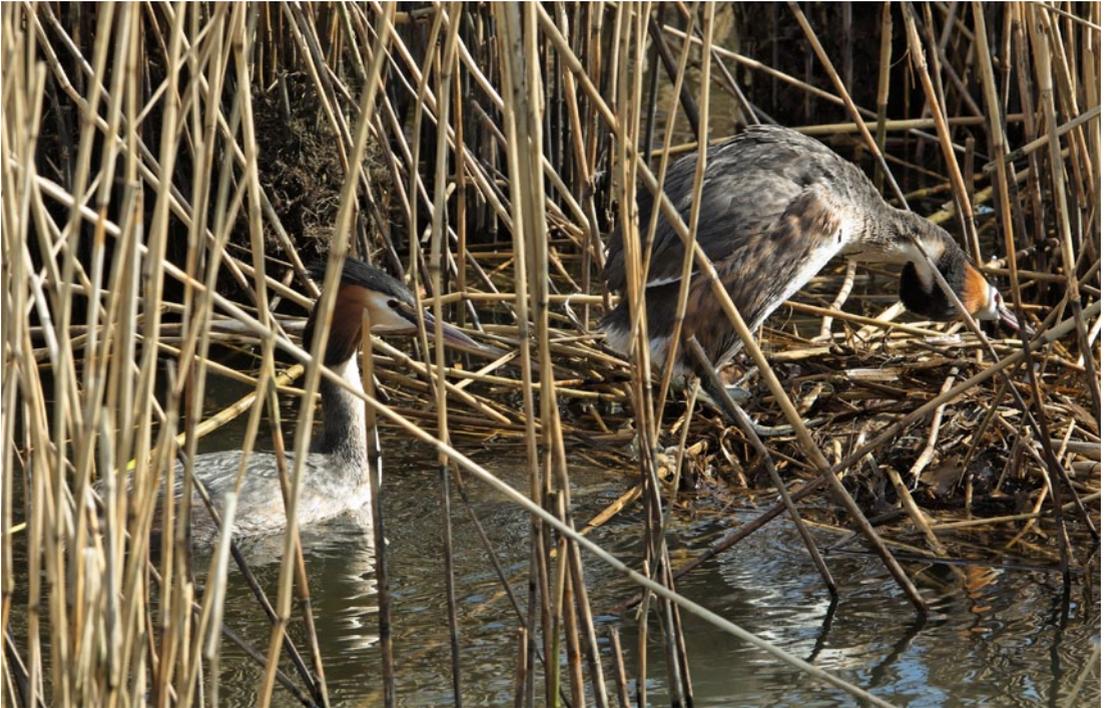


Foto 3: Katzenstellung – ein ritualisiertes, defensives Verhalten, das während der Entdeckungszeremonie gezeigt wird. // *Cat-display – a ritualized defensive behavior shown during Discovery Ceremony*. Foto: H. Niesen, 21. 3. 2005, Enkhuizen, Compagnieshaven, IJsselmeer, Niederlande.

Foto 5: Winkelstellung des zur Kopula einladenden Tauchers auf der Plattform während der Paarungsbalz. // *Rearing-display – a behavior inviting to copulation on the nest platform during Platform-courtship*. Foto: H. Niesen, 21. 3. 2005, Enkhuizen, Compagnieshaven, IJsselmeer, Niederlande.

4.3	Paarbindung und Revierbesetzung	31
4.4	Ankunft am Brutplatz und Beginn der Eiablage	32
4.5	Lange Brutsaison	34
4.6	Schnelles Bauen des Nestes.....	35
4.7	Ei, Eiablage und Küken.....	35
4.8	Variable Brutdauer	36
4.9	Alter, in dem die jungen Haubentaucher flügge bzw. selbständig werden	37
4.10	Zweit- und Drittbruten und Jungenzahl.....	37
5	Anpassungen in der Nahrungsökologie und im Nahrungssuchverhalten	39
5.1	Nahrungszusammensetzung.....	39
5.2	Methoden der Nahrungssuche	41
5.3	Täglicher Nahrungsbedarf	42
5.4	Schnabelspaltgröße, Behändigkeit und Geschwindigkeit der Taucher in Beziehung zur Beutegröße	42
5.5	Geschlechtsdimorphismus hinsichtlich Schnabelgröße und Nahrung	45
5.6	Nahrungssuche in trübem Wasser und nächtliches Jagen	45
5.7	Wechselnde Tauchtiefen während des Jahres.....	45
5.8	Solitäre und gemeinsame Nahrungssuche, Ansammlungen.....	46
5.9	Nahrungsflüge.....	46
6	Anpassungen im Fortpflanzungsverhalten an ein nicht vorhersehbares Nahrungsangebot für die Küken	47
6.1	Variable Vollegeleggrößen	47
6.2	Asynchrones Schlüpfen	48
6.3	Verlassen des Restgeleges	48
6.4	Konkurrenz zwischen den Geschwistern und Bildung eines Hierarchiesystems.....	49
6.5	Aufteilung der Jungen auf Männchen und Weibchen	49
7	K- und r- Strategien des Haubentauchers.....	50
7.1	K-strategische Eigenschaften des Haubentauchers	50
7.1.1	Fortpflanzungspotenzial	51
7.1.2	Abhängigkeit der Jungen	51
7.1.3	Mortalitäts- und Überlebensraten der Altvögel.....	51
7.1.4	Das Alter, in dem die Vögel zum ersten Mal brüten	52
7.2	Unterschiede in Brutstrategien der verschiedenen Haubentaucherbestände	52
7.2.1	Brutstrategie von Haubentauchern, die Nahrungsflüge unternehmen oder in Kolonien in großen Gewässern brüten im Vergleich zu Tauchern an kleinen Gewässern	53
7.2.2	Länge der Zugwege und Reproduktion.....	54
8	Gesamtdiskussion: Der Haubentaucher als besonders erfolgreiche Art – flexible Anpassungen eines ausgeprägten Opportunisten im Vergleich zu den anderen Lappentaucherarten, insbesondere dem Zwergtaucher	54
	Danksagung.....	58
9	Summary: What makes the Great Crested Grebe <i>Podiceps cristatus</i> so successful? Breeding and feeding strategies of a widely distributed, opportunistic bird	58
10	Literatur	62

1 Einleitung

Seit ca. 1970 wurden zahlreiche Untersuchungen über die Nahrungs-, Brut- und Verhaltensökologie des Haubentauchers durchgeführt. Es fehlt jedoch eine Zusammenschau von deren Resultaten. Fjeldså (2004) behandelt zwar auch den Haubentaucher in seinem Buch über Lappentaucher, aber angesichts von Abhandlungen zu 22 Arten dieser Vogelfamilie kommen viele Ergebnisse der neuen Untersuchungen zu kurz. In diesem Aufsatz versuchen wir, diese Lücke in Verbindung mit unseren eigenen Erkenntnissen zu schließen.

Ursprünglich fand vor allem die komplizierte Balz Aufmerksamkeit (Huxley 1914, 1924, Simmons 1955,



Foto 4: Pflanzentanz – ein ritualisiertes Präsentieren von Nestmaterialien kombiniert mit einer Drohhaltung. // *Weed-dance – a ritualized presenting of nesting material in combination with a threatening attitude.* Foto: H. Niesen, 21. 3. 2005, Enkhuizen, Compagnieshaven, IJsselmeer, Niederlande.

1975b). Später wurden dann viele verhaltensökologische und ökologische Studien durchgeführt (insbesondere Leys & De Wilde 1968, Leys et al. 1969, Melde 1973, Berndt 1974, Simmons 1974, Spletzer 1974, Cramp et al. 1977, Zang 1977, Asbirk & Dybbro 1978, Vlug 1979a, 1979b, Blinov et al. 1981, Fuchs 1982, Fjeldså 1983a, Vlug 1983, Kraak 1984a, 1984b, Van der Poel 1984, Büttiker 1985, Koshelev & Chernichko 1985, Van der Poel 1985, Goc 1986, Mayr 1986a, 1986b, Moskal & Marszałek 1986, Fjeldså 1988, Piersma et al. 1988, Renevey 1988, Ulfvens 1988, Renevey 1989a, 1989b, 1989c, Ulfvens 1989, Ulenaers & Dhondt 1991, Henriksen 1992, Adriaensen et al. 1993, Henriksen 1993, Van Eerden et al. 1993, Wiersma et al. 1995, Piersma et al. 1997, Simmons 1997, Abramowitz & Johansen 2001, Fjeldså 2004, Konter & Konter 2004, Vlug 2005, Kjeldsen 2008, Konter 2008a, Neubauer 2008, Abt & Konter 2009, Berndt 2010, 2011, Konter 2011, Vlug 2012). Diese Studien haben das Wissen über Nahrungsökologie, Nest- und Habitatwahl sowie über Fortpflanzungsstrategien sehr erweitert.

Wenn wir uns in dieser Arbeit auch auf die Verhältnisse in Europa bzw. Mitteleuropa konzentrieren, ist es doch sinnvoll, den Blick punktuell darüber hinaus zu richten, um ökologische und verhaltenskundliche Strategien des Haubentauchers schärfer zu erkennen. Ohne die Beiträge der obengenannten Autoren hätte unsere Arbeit nicht diese Form gefunden. Ihre Veröffentlichungen und die internationale Diskussion sind weitgehend englischsprachig. Um diesem Personenkreis den Zugang zu dieser Arbeit zu erleichtern, haben wir bestimmten Fachbegriffen die eingeführten englischen Bezeichnungen hinzugefügt und das Summary erheblich umfangreicher angelegt, als es üblich ist.

Im Kapitel 2 werden die instabilen und unvorhersehbaren Lebensbedingungen an den Brutgewässern der Art besprochen, und im Kapitel 3 wird die Habitatwahl behandelt, sowohl hinsichtlich der Brutgewässer- als auch der Nistplatzwahl. Im Kapitel 4 folgen Verhaltensmerkmale, die als opportunistische, flexible Anpassungen an unvorhersehbare Habitatbedingungen zu interpretieren sind. Im Kapitel 5 diskutieren wir nahrungsökologische Aspekte, im Kapitel 6 Anpassungen an fluktuierende Nahrungsangebote für die Küken. Im Kapitel 7 werden die variablen Brutstrategien (K- und r-Strategien) des Haubentauchers besprochen, und im letzten Kapitel (8) vergleichen wir das opportunistische Verhalten der Art mit den anderen Lappentaucherarten.

2 Instabile und unvorhersehbare Lebensbedingungen an den Brutgewässern

Lappentaucher wurden vom festen Land unabhängig, indem sie schwimmende Nestplattformen bauen und ihre kleinen, empfindlichen Jungen im Schutze des Rückengefieders tragen. Beide Verhaltensweisen charakterisieren diese Vogelfamilie, was darauf hindeutet, dass sie bereits gut entwickelt waren, bevor die Differenzierung der modernen Arten begann. Vermutlich errichteten ihre Vorfahren die Nester auf feuchtem Grund an sumpfigen Gewässern und gingen allmählich zu einem Brüten im Röhricht des Flachwassers über. Dort waren sie vor Nesträubern geschützt, die oft der Uferlinie folgen (Fjeldså 2004). Auf diese Weise konnten sich Lappentaucher der aquatischen Umgebung anpassen. Das Brüten und die Aufzucht von Jungen in Feuchtgebieten bringen aber auch diverse Gefahren mit sich. Die Brutgewässer von Lappentauchern sind nämlich in verschiedener Hinsicht instabile Lebensräume (Simmons 1974, Fjeldså 2004).

Insbesondere Wellengang, sich ändernde Wasserstände und abnehmende Röhrichtgürtel beeinflussen Zahl der Gelege und Küken negativ. Außerdem können sich durch unvorhersehbare Umstände die Nahrungsmenge oder der Zugang zur Nahrung plötzlich verschlechtern.

2.1 Wellengang

Wellenbewegungen durch Wind sind die häufigste Ursache für die Zerstörung von Nestern und den Verlust von Eiern oder Jungen, vor allem auf großen Wasserflächen mit ihren windexponierten Ufern. Besser geschützt sind Nester in separaten Buchten sowie dort, wo Röhrichte und Unterwasservegetation die Wellenbewegungen mildern. Insgesamt leiden Haubentaucher, die auf großen Gewässern brüten, viel mehr unter solchen Gelegeverlusten als Haubentaucher auf kleinen Gewässern (Fuchs 1978, Vlуг 1979a, 1979b, Fuchs 1982, Vlуг 1983, Géroudet 1987, Renevey 1988, Vlуг 2005, 2012; vgl. Rothalstaucher bei Stout & Nuechterlein 1999 und Renntaucher *Aechmophorus occidentalis* bei Storer & Nuechterlein 1992). Wellenbewegungen und steigende Wasserstände können Haubentaucher veranlassen, zusätzliches Nistmaterial einzutragen und ihre Nester zu erhöhen, was jedoch deren Zerstörung nicht immer verhindert (Berndt & Vlуг, unveröff.). Stürme

vernichten in manchen Jahren alle Nester von Kolonien, und gerade auf großen Seen ist der Bruterfolg des Haubentauchers typischerweise oft sehr gering (Vlуг 1979a, 1979b, 1983, 2005; siehe auch 7.2.1).

2.2 Schwankungen des Wasserstandes

Wasserstandsschwankungen können das Brüten und den Bruterfolg von Lappentauchern erheblich beeinträchtigen. Niederschlagsdefizite im Winterhalbjahr oder Frühjahr führen zu niedrigen Wasserständen in der Brutzeit. So ist bei niedrigem Wasserstand die für Neststandorte in Frage kommende Röhrichtfläche in manchen Bereichen des Neuenburger Sees, Schweiz, bis zu $\frac{2}{3}$ kleiner als in Jahren mit 50 cm höherem Wasserstand (Glutz von Blotzheim 1989). Das Röhricht liegt dann teilweise auf dem Trockenen, was einen Nestbau der Haubentaucher verhindert. Auf Flachgewässern wirken sich niedrige Wasserstände zwangsläufig sofort aus und verhindern eine Ansiedlung; das Sinken des Wasserspiegels später in der Brutsaison kann zur Folge haben, dass Nester und Gelege aufgegeben und wenig oder gar keine Jungen aufwachsen (für Haubentaucher z. B. Tischler 1941, Renevey 1988). Unter solchen Umständen verlassen die Taucher das Gewässer häufig früh in der Brutzeit (Vlуг 1996). Andererseits können Wasserstände, z. B. aufgrund starker Regenfälle, rasch ansteigen, so dass die Nester weggeschwemmt werden.

2.3 Veränderungen in der Verfügbarkeit geeigneter Schilfbestände

Haubentaucher bauen ihre Nester überwiegend im Röhrichtgürtel, meistens nutzen sie im Wasser stehendes Schilfrohr *Phragmites australis (communis)*, daneben viele andere Ufer- und Wasserpflanzen (Harrisson & Hollom 1932, Bauer & Glutz von Blotzheim 1966, Berndt 1974, Cramp et al. 1977).

Die Siedlungsdichte an Binnenseen steigt mit zunehmendem Anteil des Schilfgürtels an der Uferlänge (Berndt 1974, Büttner & Zimmermann 1979), so dass Veränderungen des Röhrichtgürtels unmittelbar auf die Zahl der Taucher wirken. Außer Wasserstandsschwankungen gibt es weitere Ursachen dafür, dass der Röhrichtgürtel für das Nisten ungeeignet werden kann, u. a. weil das im Wasser stehende Schilf abstirbt („Schilfsterven“). Haubentaucher müssen dann alternative Nistplätze finden.

Während sich terrestrische Röhrichte („Landschilf“) an vielen Stellen in Mitteleuropa in den letzten Jahrzehnten ausgebreitet haben und als ungefährdet gelten, sind die aquatischen Röhrichte („Seeschilf“) an vielen Gewässern stark zurückgegangen (Holsten et al. 2011). Dadurch gehen viele Brutmöglichkeiten für Wasservögel verloren. Die Ursachen sind vielfältig und nicht wirklich geklärt (Diskussion für Schleswig-Holstein in Berndt & Struwe-Juhl 2004). Nach Ostendorp (1999) sind mindestens 60 mitteleuropäische Seen vom Schilfsterben betroffen, so in Deutschland (z.B. Havelseen in Berlin, Starnberger See in Bayern) und in der Schweiz (z.B. Neuenburger See, Bieler See, Bodensee und Genfer See). In Schleswig-Holstein ist die Abnahme am Großen Plöner See, dem größten See des Landes, mit 98% zwischen 1953 und 2006 besonders krass. Er weist den stärksten Röhrichtrückgang aller bislang untersuchten mitteleuropäischen Seen auf, und das Gewässer ist inzwischen fast schilfflos (Buske 1991, 1999, Schoenberg et al. 2008). Schilfrückgänge geringeren Umfangs sind auch für andere Seen Schleswig-Holsteins nachgewiesen, z.B. am Westensee/RD und Selenter See/PLÖ. Gleichwohl sind viele Gewässer noch immer schilffreich, so dass man nicht generell von einer massiven Beeinträchtigung brütender Wasservögel ausgehen kann.

Wind- und Wellenbelastung (Brandung) können den Schilfgürteln erhebliche Schäden zufügen. Auch Treibgut in Verbindung mit Wellengang vernichtet nicht selten die Ufervegetation. Zu dem angeschwemmten Treibgutmaterial gehören oft Algenteppiche, aber auch andere Wasserpflanzen, die von Herbststürmen losgerissen und in die seewärtigen Schilffronten gedrückt werden. Die stärksten Schilfschädigungen am Bodensee-Untersee z.B. werden durch Spülsäure von Armleuchteralgen *Characeae* hervorgerufen. In anderen mitteleuropäischen Seen verursachen oft Treibholz oder Kulturmüll erhebliche Schäden (Ostendorp 1990). So trieb ein Sturm am Genfer See Treibholz und sogar schwere Baumstämme viele Meter tief in eine Haubentaucherkolonie, wodurch nicht nur das Schilf sondern auch viele Gelege vernichtet wurden (Vlug 1983). Andere Faktoren, die zum Schilfsterben führen, sind Fraßdruck von Wasservögeln (vor allem Graugans *Anser anser*), Bisamratte *Ondatra zibethicus* und Nutria *Myocastor coypus*, und schließlich auch Veränderungen im hydrologischen Regime, beispielsweise künstliche Seespiegelmanipulationen oder natürliche Hochwasserereignisse. Ein konstant hoch eingestellter Wasserstand verhindert das Trockenfallen von Uferbereichen

im Sommer, eine Rückeroberung von Seeboden über Leghalme entfällt, auch eine Neuansiedlung auf trocken fallendem Rohboden ist so nicht mehr möglich (Schmieder et al. 2002, Wübbenhorst 2017).

Eisgang und Schneebruch können große Flächen an Altschilfhalmen zerstören, so dass lokal der Schilfrohgürtel für die nächste Brutzeit weitgehend fehlt bzw. vielleicht erst durch das nachwachsende Jungschilf entsteht (Ulfvens 1988, Berndt 1993; Berndt unveröff.).

Andere, ursprünglich für Haubentaucher geeignete Schilfgebiete gehen durch Verlandung verloren, indem sie sich vom im Wasser stehenden Seeschilf zu Landschilf auf feuchtem oder trockenem Boden entwickeln. Jedoch entstehen auch neue Röhrichte, sowohl in alten als auch in neu angelegten Brutgewässern.

2.4 Unsicheres Nahrungsangebot

Wenn auch Haubentaucher manchmal viele aquatische Wirbellose fressen, sind Fische ihre Hauptnahrung. Dadurch haben Schwankungen von Fischbeständen für ihn größere Auswirkungen als für die meisten anderen Lappentaucher.

2.4.1 Schwankungen der Fischbestände

Durch anthropogene Einflüsse können die Fischbestände bzw. die Bestände der Nahrungsfische optimaler Größe sehr fluktuieren, z.B. durch Art und Menge der ausgesetzten Fische an natürlichen und künstlichen Gewässern und durch den Umfang der fischerischen Nutzung (z.B. Simmons 1974, Winfield et al. 1992, Berndt 1993, Vlug 2011). Auch sind Fischbestände starken natürlichen Schwankungen unterworfen. Diese hängen ab von den klimatischen Bedingungen und Wassertemperaturen, dem Nahrungsaufkommen, von Wasserqualität und Eutrophierungsgrad, von den Wasserständen während der Laichzeit, von der Zahl der konkurrenzfähigen Raubfische, von Krankheiten und Parasiten (Simmons 1974, Van Eerden et al. 1993, Abramowitz & Johansen 2001, Fjeldså 2004).

2.4.2 Fluktuierende Nahrungseffizienz durch Trübheit der Gewässer und ungünstiges Wetter

Die Sichttiefe des Wassers hat großen Einfluss auf die Nahrungseffizienz, da Lappentaucher ihre Nahrung unter Wasser optisch suchen (Fjeldså 2004). Die Turbidität (Trübung) des Wassers variiert zeitlich sowie von Gewässern zu Gewässern (Simmons 1974). Nach Van

Eerden et al. (1993) behindern Sichttiefen (Secchi-Tiefen) von weniger als ca. 40 cm Haubentaucher bei der Nahrungssuche (siehe 5.6).

Die Klarheit des Wassers hängt zunächst einmal von der Bodenbeschaffenheit ab. Zudem können durch schwere Regenfälle Bodenstoffe ausgewaschen werden. Ganz besonders aber bestimmen der Grad der Eutrophierung und damit die Menge an Phytoplankton die Klarheit der Gewässer („Algenblüten“). In polytrophen Gewässern ist die Sichttiefe aufgrund des Phytoplanktons gering. Durch zunehmende Eutrophierung nimmt außerdem die Zahl der Cypriniden (karpfenartige Fische) zu, die durch ihre selektive Nahrungsaufnahme sowie ihre Wühltätigkeit selber zu einer steigenden Eutrophierung und damit zu einer stärkeren Wassertrübung beitragen (Vlug 1993). Manche Klargewässer können ziemlich plötzlich trübe werden. Flache, vegetationsreiche Klargewässer haben nämlich Perioden der Instabilität, in denen vermutlich sogar kleine, schwer zu identifizierende Störungen eine Verschiebung auslösen können, wodurch das Gewässer trübe und vegetationsarm wird. Anhäufung von Nährstoffen aus der Landwirtschaft kann die Ursache einer langfristigen Instabilität des Klarwasserstadiums sein. Dann können die Vernichtung der unter Wasser lebenden Vegetation durch Eis, eine Zunahme der Karpfenfische oder Wasserstandserhöhungen das Gewässer trübe machen (Vlug 2011).

Auch das Wetter wirkt sich wahrscheinlich auf die Nahrungsversorgung aus. Vor allem die Nahrungssuche für die kleinen Küken dürfte durch schlechtes Wetter beeinträchtigt werden (Vlug 2005).

Damit ist aufgezeigt, dass Haubentaucher mit unvorhersehbaren Nahrungs-, Habitat- und Wetterumständen konfrontiert werden. Selbstverständlich sind sie nicht die einzigen opportunistischen Vögel; alle Arten müssen sich an sich verändernde Umstände anpassen und sind dazu mehr oder weniger imstande. Es ist jedoch anzunehmen, dass durch das Brüten in sich häufig verändernden Gebieten mit einer Pionier-Vegetation Hauben- und manche anderen Lappentaucher sich flexibler und opportunistischer verhalten müssen als andere Vogelarten.

3 Anpassungen an die Habitate

3.1 Großes Verbreitungsareal

Der Haubentaucher ist in der Paläarktis weit verbreitet, und sein Brutvorkommen reicht im Norden bis 67°N

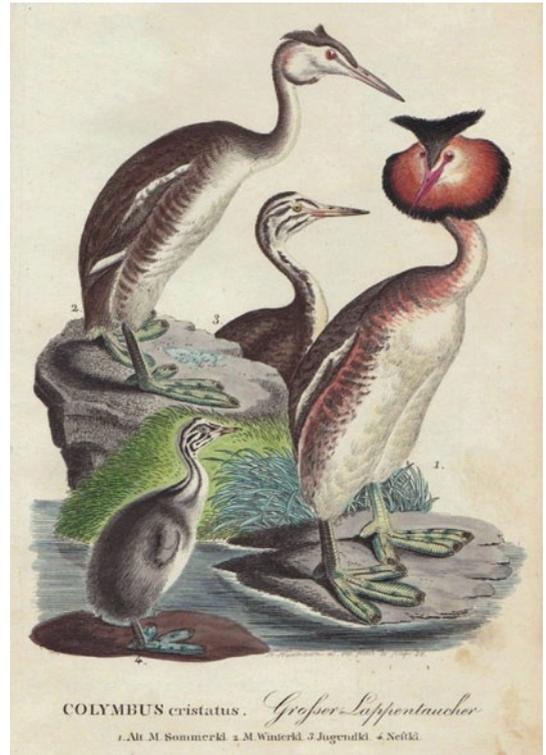


Foto 6: Auf Abbildungen des 18. und 19. Jahrhunderts wurde das Habitat meistens nicht berücksichtigt. Dies änderte sich erst im Laufe des 19. Jahrhunderts. Hier ein Beispiel aus Naumann (1838), Tafel 242. // *In most cases no habitat information was shown on illustrations during the 18th and 19th century. One figure from Naumann (1838), plate 242 illustrates this.*

in Schweden und Finnland. Zudem siedelt er, teils nur lokal in NW-Indien, Afrika, Australien und Neuseeland (Brown et al. 1982, Rogers 1990, Llimona & del Hoyo 1992, Fjeldså & Lammi 1997, O'Donnel & Fjeldså 1997, Snow & Perrins 1998, Fjeldså 2004, Hölzinger et al. 2011). In Amerika kommt er nicht vor, auch wenn es im 19. Jahrhundert gegenteilige Behauptungen gab (Swainson & Richardson 1831, Audubon 1844, Coues 1872, Baird, Brewer & Ridgway 1884, Yarrell 1884–1885, Vlug 2015).

Die Art besitzt unter den 22 Lappentaucherarten der Welt das größte Brutverbreitungsareal (158.000.000 km²). Zum Vergleich die Größen der weltweiten Brutverbreitungsgebiete der anderen vier heimischen Arten: Schwarzhalsstaucher 155.000.000 km², Zwergtaucher 134.000.000 km², Rothalstaucher 50.300.000 km² und Ohrentaucher 26.000.000 km² (BirdLife International 2017). Sein großes Verbreitungsgebiet lässt erwarten,

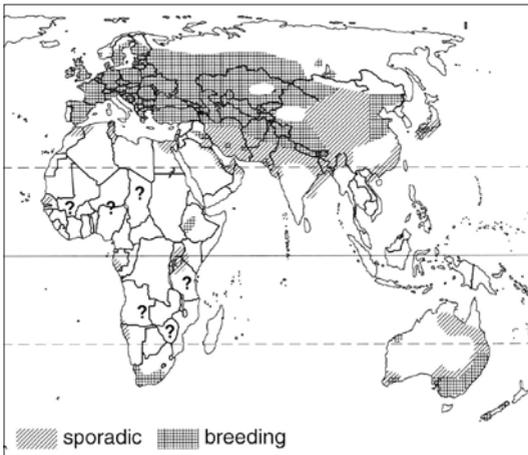


Abb. 1: Weltverbreitungskarte des Haubentauchers. Sie zeigt deutlich die weite Verbreitung der Art in der Paläarktis und die diskontinuierliche Verbreitung in Afrika und Australien. // Map of the worldwide distribution of the Great Crested Grebe. It clearly shows the distribution in the Palearctic and the discontinuous distribution in Africa and Australia. Karte: Fjeldså 2004.

dass der Haubentaucher sich an sehr unterschiedliche Habitat- und Klimabedingungen angepasst hat.

Unter den größeren Lappentaucherarten zeigt der Haubentaucher die höchsten Individuenzahl; weltweit wird diese auf ca. 920.000–1.400.000 geschätzt. Beim Rothalstaucher beträgt diese Zahl ca. 190.000–290.000, beim Ohrentaucher ca. 239.000–583.000, beim Rennentaucher *Aechmophorus occidentalis* ca. 130.000 und beim Clarktaucher *A. clarkii* ca. 11.000–21.000 Individuen (BirdLife International 2013, 2016). Auch die Höhe des Bestandes legt nahe, dass der Haubentaucher sehr erfolgreich in der Anpassung ist.

3.1.1 Bewohner vieler Klimazonen

Der Haubentaucher brütet in sehr unterschiedlichen Klimaten (Voous 1960) und zwar in vier der fünf Weltklimazonen („main climates“). Er nistet in den tropischen (verstreut, s. unten), trockenen, warmgemäßigten und borealen Klimaten, und fehlt nur in den polaren Klimaten (Köppen-Geiger lt. Kottek et al. 2006). Er nistet sowohl in Gebieten mit Seeklima (z. B. in Großbritannien, Irland und den Niederlanden) als auch in Ländern mit Landklima (z. B. Kasachstan und Tibet). Darüber hinaus werden Haubentaucher nach Fjeldså (2004) verstreut sogar in der äquatorialen Zone gefunden (in Mittelfrika

und Nord-Australien). In der nördlichen Hemisphäre reicht die nördlichste Grenze seines Brutareals in Europa bis zur Isotherme von 15° C im wärmsten Monat (Juli); in der südlichen Hemisphäre liegen die südlichsten Brutplätze (Neuseeland) ebenfalls an der Isotherme von 15° C im wärmsten Monat, hier im Januar (Voous 1960).

3.1.2 Bewohner von Tiefebene und Gebirgen

Die Nominatform ist in Tiefebene verbreitet und häufig. Aber wir finden sie bis in Hochgebirge (Bauer & Glutz von Blotzheim 1966, Vlug 1983). Die höchstgelegenen besetzten Gewässer in Europa liegen in der Schweiz. Dort brütet der Haubentaucher mit mehreren Dutzend Paaren am Lac de Joux im Jura auf 1.005 m Höhe. Er nistet im Jura zudem am Lac des Taillères auf 1.040 m (seit 1991) und am grenznahen Lac des Roussets (im französischen Jura) auf 1.060 m sowie in den Voralpen am Schwarzsee, Kanton Freiburg, auf 1.045 m Höhe. Ein Brutversuch fand im Mai 2000 auf dem St. Moritzersee in Graubünden auf 1.770 m statt; im Jahr 2005 brütete dann ein Paar erfolgreich auf dem Champfèrersee in Graubünden auf 1.790 m (Keller & Renevey 1998, Maumary et al. 2007).

Außerhalb Europas nisten Haubentaucher in noch größeren Höhen, und zwar auf Seen im Himalajagebiet und in Zentralasien. Van Orden (unveröff.) fand zwei Haubentauchernester auf dem Ufer des Manassarovar Sees (= Manasarowar See oder Mapam Yumco See) in Tibet (4.590 m Höhe). Meinertzhagen (lt. Harrison and Hollom 1932) entdeckte eine Kolonie von 58 Paaren im Tso-Kar See, ein oligotropher Salzsee in Ladakh, 4.530 m hoch. Der Haubentaucher brütet auch auf dem oligotrophen Moriri See in Ladakh, 4.522 m hoch (Van Orden unveröff.). In Kirgisien (Kirgistan) brütet die Art im Gebirge auf dem See Sonkjol (= Oz. Sonkel'), 3.016 m hoch (Kuročkin 1985). In Kasachstan nistet sie nicht nur in Steppenseen, in Halb (Semi)-Wüsten und in Wüsten, sondern auch bis 1.850 m hoch im Tian-Shan-Gebirge (Wassink & Oreel 2007). In den afrikanischen Tropen brütet die Unterart *P.c. infuscatus* regelmäßig an hochgelegenen Seen, so in Äthiopien und Kenia nicht unter 1.500 m und bis in eine Höhe von 3.400 m (Cramp et al. 1977, Brown et al. 1982). Auf der Südinself in Neuseeland nistet die Unterart *P.c. australis* an den sauberen, kalten alpinen und subalpinen Seen im High Country (Fjeldså 2004, Jensen & Snoyink 2005). Der Haubentaucher kann also durchaus im Hochgebirge brüten, und in den Tropen findet er gerade dort einen geeigneten Lebensraum, vielleicht aus klimatischen Gründen.



Foto 7: In Amerika kommt der Haubentaucher nicht vor. Ornithologen in der Periode ab circa 1830 (Swainson & Richardson 1831) bis circa 1875 (Coues 1872) meinten jedoch, dass der Haubentaucher in Nordamerika heimisch ist (Baird, Brewer & Ridgway 1884, Yarrell 1884–1885). So präsentierte Audubon (1844) ein Bild mit zwei „nordamerikanischen“ Haubentauchern (Tafel 479). // *The Great Crested Grebe does not live in America. Between 1830 (Swainson & Richardson 1831) until about 1875 (Coues 1872) however ornithologists believed this bird might be resident in North America (Baird, Brewer & Ridgway 1884, Yarrell 1884–1885). Audubon (1844) presented a picture with the „northamerican“ Great Crested Grebe (plate 479).*

3.2 Wahl und Merkmale der Brutgewässer

Vor allem Nahrung und sichere Niststandorte bestimmen die Brutgewässerwahl bei Lappentauchern (Fjeldså 2004). Der Haubentaucher brütet vorzugsweise an großen eutrophen, fischreichen Binnenseen, die einen hohen Anteil des Röhrichtgürtels an der Uferlänge aufweisen und große, von Pflanzenbewuchs freie Wasserflächen. Auf Großgewässern können sehr hohe Bestände brüten: am Schweriner See, Mecklenburg-Vorpommern 1973–1974 2.020 Brutpaare (Büttner & Zimmermann 1979), aber nach 1980 <500 Brutpaare (Zimmermann 1987, Vökler 2014), am Lough Neagh, Nord Irland 1998 ca. 1.800 Brutpaare und 1999 ca. 2.000 Brutpaare (Perry et al. 1998, Perry 2000, Balmer et al. 2013), am Mälaren See bei Stockholm, Schweden 1.630 Paare (Nilsson 1980 lt. Ottosson et al. 2012), am Neuenburger See, Schweiz 1979 ca. 1.600 Brutpaare (Vlug 1979b), 1984–1986 (Renevey 1989c) und 1993–1998 ebenfalls ca. 1.600 Brutpaare (Keller & Renevey 1998, Perry et al. 1998), am IJsselmeer, Niederlande 1978 ca.

1.500 Brutpaare (Vlug 1983), am Bodensee (Obersee und Untersee), Schweiz/Deutschland/Österreich 1990–1992 ca. 1.400 Brutpaare (Gönner 1999), und am Vesijärvi See, Süd-Finnland 1.100–1.600 Brutpaare (Fjeldså & Lammi 1997).

Hinsichtlich der Beschaffenheit seiner Brutgewässer ist der Haubentaucher sehr flexibel, wenn auch Cyprinidenbestände und Nistplatzmöglichkeiten meistens zumindest die Bestandsdichten der Taucher stark beeinflussen (zur Nistplatzwahl siehe 3.3). Als Beispiele für die große Streuung der Brutgewässer werden nachfolgend Brutplätze in Norddeutschland und den Niederlanden näher dargestellt. Dabei spielt das regionale Gewässerangebot selbstverständlich eine große Rolle.

3.2.1 Brutgewässerwahl in verschiedenen Ländern

Schleswig-Holstein

Die Brutgewässer weisen im Vergleich zu denen der anderen Lappentaucher die breiteste Streuung der



Foto 8: Diverse Binnenseen des Landes weisen Schilffronten auf, die große Teile des Ufers begleiten und in Buchten eine erhebliche Ausdehnung haben können. Die höchsten Bestände bzw. Dichten erreicht der Haubentaucher auf diesen Binnenseen. 1994 brüteten circa 60 Paare auf dem Lanker See (Berndt 2002). // *Several lakes of the country have reed fronts which accompany large parts of the shore and can have a considerable extent in bays. The highest population or densities reach the Grebe on these lakes. In 1994, about 60 pairs were breeding on Lanker See (Berndt 2002).* Foto: G. & R. K. Berndt, 6. 4. 1993, Lanker See, Gläserkoppel, Schleswig-Holstein.



Foto 9: Blick vom Tüteberg auf die Schilffronten des nord-westlichen Ufers. 1985 gab es circa 230 Brutpaare auf dem Westensee (Berndt 2002). // *From the „Tüteberg“ on can see the reed front of the north-west lakeshore. About 230 pairs were breeding 1985 on this lake (Berndt 2002).* Foto: G. & R. K. Berndt, 27.3.1989, Westensee, Schleswig-Holstein.

Foto 10: Solche buchtenreichen Schilfufer bieten viele Brutmöglichkeiten für Haubentaucher und andere Wasservögel. 1987 brüteten circa 160, 2009 circa 135 Paare auf dem Selenter See (Berndt 2002, Koop & Berndt 2014). // *Lakes with many reed-fringed bays offer many breeding possibilities for Great Crested Grebes and other water birds. In 1987 about 160 pairs were breeding here, while 2009 it had been 135 pairs. (Berndt 2002, Koop & Berndt 2014).* Foto: H. Thiessen, Selenter See, Südufer, Schleswig-Holstein.



Foto 11: Blick auf die Halbinsel Prinzeninsel sowie die Inseln südlich davon. Diese waren größtenteils von Schilfkränzen eingerahmt, die inzwischen abgestorben sind. In der Schilfbrücke zwischen den beiden Inseln im Mittelgrund sowie auf der Ostseite der Prinzeninsel gab es damals Haubentaucherkolonien mit insgesamt über 100 Paaren – um 1980. // *View to the peninsula „Prinzeninsel“ and the small islands south of it. These were mostly framed by reed beds, which have died in the meantime. In the reed bridge between the two islands in the „middle ground“ and on the east side of Prinzeninsel there were colonies of Great Crested Grebes with a total of more than 100 pairs around 1980.* Foto H. Thiessen, Großer Plöner See, Schleswig-Holstein.



Strukturmerkmale auf. Er besiedelt hier Gewässer jeder Art, Größe und Trophiestufe. Die höchsten Bestände bzw. Dichten erreicht er auf mittelgroßen bis großen Binnenseen, die einen durchschnittlichen bis hohen Anteil des Röhrlichtgürtels an der Uferlänge aufweisen. Diese Gewässer sind meistens eutroph oder polytroph. Binnenseen stellen mit 86 % der Paare den größten Teil der Brutplätze. In geringem Umfang und oft unetst sind kleine sowie ganz flache Gewässer besiedelt. Doch brüten immerhin einige Hundert Paare an solchen Gewässern und zwar in Form von Strandseen, Fischteichen, Baggerseen, Kiesgrubenseen und Speicherbecken.



Weiterhin sind einige Schilfstreifen an Flüssen und Kanälen besetzt. Als extreme Brutplätze erscheinen Regenwasserrückhaltebecken, Abwasserklärteiche und Parkteiche, meist schilflose Gewässer in unmittelbarer menschlicher Nähe, von denen einige z.T. langjährig von Einzelpaaren besetzt sind, selbst innerhalb von Ortschaften. Ein erheblicher Anteil der Brutgewässer ist also künstlich entstanden (Berndt 1974, Spletzer 1974, Berndt 2002).

Mecklenburg-Vorpommern

Der Haubentaucher brütet in besonders hoher Dichte auf eutrophen Binnen- und Boddengewässern. Nährstoffarme Seen bzw. flache Fischteiche sind weniger besiedelt. Die Art nistet, wenn auch ausnahmsweise, an toten Flussarmen, größeren dystrophen (nährstoffarmen, huminsäurereichen und kalkfreien) Gewässern, großen Söllen, Mergelgruben, Torfstichen und flach überstauten Geländesenken (Büttner & Zimmermann 1979, Zimmermann 2006).

Brandenburg

Hier findet man die Art vor allem auf größeren Seen, Teichen, an Flussaltarmen, breiteren schilfbestandenen Flussabschnitten und auf Überschwemmungsflächen, selten auch an Kleingewässern (Ryslavy 2001). In der Uckermark besiedelt sie fast alle Seen, größeren Feldpflühe und Fischteiche. In der unteren Odertal-Niederung nutzt der Haubentaucher Trocken- und Flutungspolder. Einzelpaare nisten im Stolper Raum auch am Odervorgelände (Dittberner 1996).

Niedersachsen

Die meisten Brutmöglichkeiten finden Haubentaucher auf den großen Seen, wo sie in manchen Jahren in Kolonien mit über 20 Paaren brüten (z. B. an den Flachseen



Foto 12: Durch Herbst- und Winterstürme, Eisgang und Schneebruch können große Flächen an Altschilfsäumen zerstört werden. Das junge Schilf wächst erst im Sommer auf, so dass der Gelegegürtel an diesen Stellen für die Brutzeit weitgehend fehlt bzw. erst spät in der Saison durch das nachwachsende Jungschilf entsteht. // *Autumn and winter storms, ice drifts and snow can destroy large areas of old reed beds. The young reed only grows up in summer, so that the breeding habitat is largely missing in these places for the incubation period or is only formed late in the season by the regrowing young reed.* Foto: G. & R. K. Berndt, 29. 5. 1987, Selenter See, Seekrug, Schleswig-Holstein.

Foto 13: Haubentaucher bilden oft Brutkolonien. Ein gemeinsames Brüten bei ihnen wird durch besondere Umweltverhältnisse begünstigt. Manchmal warten die ersten Koloniebrüter schon im Januar am Schilfrand, um mit dem Nestbau anfangen zu können. // *Great Crested Grebe often form breeding colonies. A common brooding is favoured by environmental conditions. Sometimes the first pairs are waiting already in January in order to be able to begin with nest-construction.* Foto: H. Niesen, 2. 1. 2015, Den Oever, Zuiderhaven, IJsselmeer, Niederlande.

Foto 14: Die Taucher bildeten in einem Jachthafen in Enkhuizen eine Kolonie mit bis zu 125 Paaren in einem Vegetationsgürtel neben einem Steg (links auf dem Bild). // *Great Crested Grebes formed a colony in a marina in Enkhuizen with up to 125 pairs in a vegetation belt next to a landing stage (left on the picture).* Foto: A. Konter, April 2007, Enkhuizen, Compagnieshaven, IJsselmeer, Niederlande.

Dümmer und Steinhuder Meer), an Teichkomplexen, Altwässern und Altarmen entlang der Flüsse sowie zunehmend an Abbaugewässern (Baggerseen). Im Jahre 2014 fand die Mehrheit der Haubentaucherbruten (55%) auf Abbaugewässern statt, meist handelte es sich dabei um Kiesabbauflächen in den Flusstälern, und insgesamt wurden 71% der Haubentaucherbruten in Niedersachsen und Bremen auf künstlichen Gewässern erfasst ($n=1.312$ Paare im Jahre 2014). Bruten an natürlichen Gewässern abseits der großen Seen sind heute zahlenmäßig unbedeutend (Krüger et al. 2014, Wübbenhorst 2017).

Niederlande

Haubentaucher brüten auch dort auf einer Vielzahl von Gewässertypen. Man findet sie nicht nur auf großen Seen und Weihern, sondern auch in kleineren Weihern und an Gewässern, die durch das Ausbaggern von Flachmooren entstanden sind, zudem in Hochmooren, Dünenweihern, Tongruben entlang der Flüsse sowie in Altarmen. Viele Paare brüten in größeren Gräben und Kanälen in Poldern sowie in deren Entwässerungskanälen. Außerdem werden ihre Nester gelegentlich in eingedeichten Brackgewässern an der Nordseeküste und in Süßwasser-Gezeitengewässern gefunden (Leys & De Wilde 1971, Vlug 1983; Vlug unveröff.). Manche Vögel haben sich an menschliche Nähe gewöhnt und brüten in Kanälen („Grachten“), Parkteichen und anderen Gewässern in Amsterdam und anderen Städten (Kraak 1984, Bijlsma et al. 2001). Man findet die Nester sogar in belebten Bootshäfen (siehe 3.2.6) (Vlug 1983).

3.2.2 Brutgewässergröße

Wie schon erwähnt bevorzugen Haubentaucher große Gewässer als Brutplatz, wie das IJsselmeer (1.100 km²), den Bodensee (Obersee und Untersee insg. 536 km²), den Genfersee (580 km²) oder den Vesijärvi See (108 km²). Die Art brütet auch im Baikalsee (circa 31.500 km²) in Ost-Sibirien (Mlíkovský 2009). Insgesamt besiedeln sie aber Gewässer fast aller Größen und manchmal auch ganz kleine. Die Mindestgröße der besiedelten Gewässer in den Niederlanden beträgt 0,8–1 ha (Leys & De Wilde 1971), in der Schweiz 0,9 ha (Kleiner Moossee, Bauer & Glutz von Blotzheim 1966), in Schleswig-Holstein weniger als 2,9 ha (Vlug 1993) und in Rheinland-Pfalz 0,6 ha (Dietzen 2015). In Sachsen brütet der Haubentaucher sogar „gelegentlich auch auf Kleingewässern bis 0,5 ha“ (Tuchscherer et al. 1998), doch werden Gewässer mit einer Größe von 10–100 ha in diesem Land überproportional häufig genutzt,

während Kleingewässer (<1 ha) nur sehr selten als Brutplatz dienen (Ulbricht & Nachtigall 2003 lt. Steffens et al. 2013).

3.2.3 Brutgewässertiefe

Der Haubentaucher nistet bevorzugt an (relativ) tiefen Gewässern, so z.B. am Bodensee (maximale Tiefe 251m, mittlere Tiefe 90 m) und am Neuenburger See (maximale Tiefe 152 m) (siehe 3.2). Viele große Gewässer mit hohen Beständen erreichen solche Tiefen nicht. So findet man sehr viele Brutpaare am Schweriner See (maximale Tiefe 52 m, mittlere Tiefe 13 m) und am IJsselmeer (maximale Tiefe 7,0 m, mittlere Tiefe 5,5 m) (siehe 3.2). Da Haubentaucher unter Wasser aktiv ihre Beute verfolgen (siehe 5.2), ist die Nahrungssuche nur in Gewässern ohne dichte Unterwasservegetation möglich, d.h. auf Seen mit offenen Wasserflächen (Cramp et al. 1977). Flachgewässer weisen nicht nur eine Röhrlichtzone auf, sondern auch viele Unterwasser- und Schwimmblattpflanzen, die nicht selten die Hälfte oder mehr der Wasserfläche bedecken. Deswegen meidet der Haubentaucher oft Gewässer, die weniger als ca. zwei Meter tief sind.

Gleichwohl besiedelt er manchmal ganz flache Gewässer, insbesondere dort, wo tiefere Gewässer nur spärlich vorhanden sind wie z.B. in Sachsen. Nach Melde (1973) halten sich Haubentaucher in der Westlausitz, Sachsen, vor allem auf durchschnittlich 80 cm tiefen Teichen auf. Laut Tuchscherer et al. (1998) bevorzugt die Art in Sachsen Gewässer ab 7 ha Wasserfläche und 0,8–4 m Wassertiefe. In Schleswig-Holstein findet man nur einen kleinen Teil des Landesbestandes an Karpfenteichen und anderen Flachgewässern. Die mittlere Tiefe der Karpfenteiche beträgt ca. 0,5–1,0 m und die maximale ca. 1,5 m. Die Besiedlung solcher Teiche ist oftmals unstat (Berndt 1993, 2002). Andererseits kam es auf dem Felchower See in Brandenburg, einem Flachsee mit einer durchschnittlichen Tiefe von 1,5 m, 1969 sogar zu kolonieartigem Brüten (Dittberner & Dittberner 1970). In Niedersachsen und Bremen siedelten im Jahre 2014 etwa 45 % der Paare ($n=630$ Paare) auf Flachgewässern bis etwa zwei Meter Tiefe (Wübbenhorst 2017).

3.2.4 Brüten an Salz- und Brackgewässern

In der Regel werden Süßgewässer bewohnt. Aber auch Meeresküsten, Brackgewässer und Salzseen sind als Brutplatz geeignet. In Schleswig-Holstein brütet ca. 6 % des Landesbestandes an Strandseen der Ostseeküste

(Berndt 2002). In Mecklenburg-Vorpommern bilden die Boddengewässer eine wichtige Brutstätte (Büttner & Zimmermann 1979, Zimmermann 2006). Diese Gewässer enthalten oft Brackwasser. Im polnischen Teil des leicht salzhaltigen Stettiner Haffs brüten sogar ca. 1.500 Paare (Tomiałojć & Stawarczyk 2003, Antczak & Górski 2007).

In Dänemark nisten Haubentaucher in Förden, Haffs und flachen Brackgewässern (Dybbro 1976, Asbirk & Dybbro 1978, Grell 1998). Warncke (1961) fand in einem der großen Fjorde an der Nordseeküste von Mitteldänemark eine Kolonie im Salzwasser (siehe 3.3.2). In Finnland und Schweden nutzt der Haubentaucher ziemlich häufig Brackwasser an küstennahen Inselgruppen, geschützten Buchten und Ästuaren der Ostsee, z. B. nisten ca. 3.500 Paare in den Schären bei Stockholm, Schweden (Ulfvén 1989, Nilsson 1980 lt. Ottosson et al. 2012). Starke Wellen und große Schwankungen der Wasserstände in Küstengewässern verhindern ein Brüten nicht grundsätzlich.

Im Gebiet des Neusiedler Sees brütet der Haubentaucher auch an Sodaseen (Bauer & Glutz von Blotzheim 1966).

3.2.5 Brüten an Flüssen

Ungeachtet manchen Bootsverkehrs und beträchtlicher Schwankungen der Wasserstände (durch Gezeiten oder Niederschläge) nutzen Haubentaucher gelegentlich Flüsse, selbst die Hauptströme. So wurden in England 1975 auf 15 Flüssen Brutpaare beobachtet (Hughes & Bacon 1980). In Schleswig-Holstein fand Ekelöf am 16.5.1980 auf der Treene bei Friedrichstadt/NF auf 4 km Länge neun Paare, meistens mit Nest, und 1981 sah er an diesem Fluss zwischen Friedrichstadt und Schwabstedt 13 Paare (Busche & Berndt 1982, Berndt & Busche 1983). Ein anderes Beispiel gibt es in Niedersachsen, wo in den Jahren 1984 bis 1990 sowie 1993 auf den Flüssen Vechte und Dinkel an mindestens vier Stellen Bruten des Haubentauchers nachgewiesen wurden (Mülstegen 1995). In Brandenburg sind Fließgewässer (Spree, Havel) dort besiedelt, wo der Flusslauf streckenweise erweitert ist, geringe Strömung hat und Ufervegetation aufweist (Litzbarski & Litzbarski 1983). In Westfalen finden Bruten an Fließgewässern wie z. B. der Lippe und Ruhr statt (Nordrhein-Westfälische Ornithologengesellschaft 2002). In Hessen findet man Haubentaucher vor allem in Still- und Seitengewässern größerer Flussauen, manchmal aber auch in gestauten Bereichen von Flüssen. Während sie früher vor allem die Rheinauen



Foto 15: In Neuseeland wird die Unterart *Podiceps c. australis* heutzutage nur in kleiner Zahl auf der Südinsel gefunden (Rogers 1990, O'Donnell & Fjeldså 1997, Fjeldså 2004). Back Mary Lake ist ein Brutplatz. „Tussock“ Grasland bildet den Vordergrund des Bildes. // *In New Zealand the subspecies Podiceps c. australis is nowadays found only in small numbers on the South Island. Back Mary Lake is one breeding place. „Tussock“ grassland forms the foreground of the picture.* Foto: A. Konter, 4.1.2006, Canterbury, Südinsel, Neuseeland.

Foto 16: Obwohl örtlich häufig, manchmal sogar reichlich vorkommend, hat der Haubentaucher (Unterart *Podiceps c. infuscatus*) in Afrika nur eine diskontinuierliche Brutverbreitung und wird in vielen vermutlich geeigneten Habitaten nicht gefunden (Brown et al. 1982). Hier ein Brutplatz aus Südafrika, dem Verlorenvlei, einem Ästuar in Western Cape Province. // *Although locally frequent, sometimes even abundant, the Great Crested Grebe (subspecies Podiceps c. infuscatus) has only a discontinuous breeding distribution in Africa and is not found in many presumably suitable habitats (Brown et al. 1982). Here a breeding place from South Africa, the Verlorenvlei, an estuary in Western Cape Province.* Foto: A. Konter, 28.10.2005.

besiedelten, wies um 2008 der Ederstausee mit bis zu 50 Paaren den höchsten Brutbestand auf (Hessische Gesellschaft für Ornithologie und Naturschutz 2010). In Rheinland-Pfalz liegt eine sehr geringe Zahl der Brutplätze an Fließgewässern, wobei die Neststandorte sich



Foto 17: Brut in mehreren Jahren an einem festliegenden Schiff, das als Gaststätte dient. Die Gäste schauen direkt auf das Nest.
// *Brooding several years on a tied-up ship, which serves as a restaurant. The guests look directly at the nest.* Foto: S. Hinrichs, Juni 2011, Binnenalster, Hamburg.

dann meist in Stillwasserbuchten oder ruhigen Seitenarmen befinden (Dietzen 2015). In der Schweiz besiedelt die Art fast alle größeren, langsam fließenden Gewässer in den tieferen Lagen (Keller & Renevey 1998).

3.2.6 Besiedlung anthropogener Gewässer bis in die Städte

Haubentaucher findet man nicht selten an anthropogenen Gewässern wie Baggerseen, Kies-, Sand-, Stein- und Lehmgruben, Speicherbecken, Fischteichen, Parkteichen, Stauseen, Talsperren, Abtragungsgewässern, Kanälen mit Schilfsäumen, Industrieweihern, Tagebaurestlöchern und Tageauseen (Cramp et al. 1977, Stenzel 1997, Tuchscherer et al. 1998, Berndt 2002, Anselin 2004, Leibl & Bezzel 2005, Wink et al. 2005, Jacob 2010, Balmer et al. 2013, Grüneberg & Sudmann 2013, Steffens et al. 2013, Krüger et al. 2014). Sie akzeptieren Gewässer auch im bebauten Bereich der Städte, teilweise in unmittelbarer menschlicher Nähe. In den Niederlanden ist dieses Verhalten besonders ausgeprägt. So brüteten

1983 ca. 175 Paare im Stadtgebiet von Amsterdam (Kraak 1984, Bijlsma et al. 2001). Die Taucher bildeten in einem Jachthafen in Enkhuizen an der IJsselmeerküste eine Kolonie mit bis zu 125 Paaren neben einem Bootssteg (Foto 14). Die Tiere waren offenbar ganz uninteressiert an den menschlichen Aktivitäten, die wenige Meter entfernt stattfanden (Konter 2008a). In der Schweiz werden Bruten einzelner Paare in Bootshäfen vermehrt festgestellt (Géroudet 1987, Keller & Renevey 1998). In Schleswig-Holstein entdeckte Bansaer 1991 eine Kolonie mit 13 Brutpaaren am Schanzenberg am Ratzeburger See/RZ. Die Nester befanden sich nur 10 m vom Ufer entfernt in einem 30 x 15 m großen Schilfbestand zwischen belebten Bootsstegen (Berndt & Busche 1993). In Hamburg brüten die Taucher in der Stadt, so z. B. am Rondeelteich. In mehreren Jahren nistete ein Paar in der Binnenalster an einem festliegenden Schiff, das als Gaststätte dient. Die Gäste schauten direkt auf das Nest (Foto 17). Die nachlassende Scheu vor dem Menschen dürfte dadurch begünstigt werden, dass der



Verfolgungsdruck in vielen Teilen Europas langfristig nachgelassen hat. Es ist noch nicht so lange her, dass die Gelege vernichtet oder gesammelt und die Taucher geschossen wurden. So wurden allein im Bezirk Steckborn (Bodensee) in den Jagdperioden von 1961/62 bis 1967/68 insgesamt 4.721 Haubentaucher erlegt (Jacoby 1970). Aber in den 1970er Jahren begann sich in vielen Ländern die Situation zugunsten des Haubentauchers zu ändern (Zomerdijsk, unveröff.).

3.2.7 Brüten an Gewässern mit geringen bzw. schwankenden Fischbeständen

Wenngleich Haubentaucher hauptsächlich Fisch fressen, nehmen sie in geringerem Maße auch Wasserwirbellose (Cramp et al. 1977, Fjeldså 2004). Es könnte sein, dass sie manchmal in fischlosen Gewässern brüten, was bisher jedoch nicht nachgewiesen ist. Wohl aber ist bekannt, dass es zwischen den Populationen bedeutende Unterschiede hinsichtlich des Fischverzehr gibt (Kuročkin 1985). Auf den Seen von Naursum, Kasachstan, erbeuten die dort nistenden Haubentaucher sehr wenige Fische, vielmehr besteht ihre Hauptnahrung aus Wirbellosen (Gordienko & Zolotareva 1977; siehe 5.1).

Obwohl Haubentaucher manchmal viele aquatische Wirbellose fressen, kann in der Regel ein Mangel an Fischen nicht durch andere Nahrung kompensiert werden. So reduzierte ein akuter Fischmangel – Zusammenbruch der Weißfischbestände, vor allem von Rotaugen (Plötzen) *Rutilus rutilus* – Anfang der 1980er Jahre den Brutbestand am Bodensee vorübergehend sehr auffällig. Der Zusammenbruch der Fischbestände führte auch zu einem massiven Rückgang der Winterzahlen des Haubentauchers (Jacoby 1983, Gönner 1999, Schmid et al. 2001). Das Jahr mit dem höchsten Fangertag an Weißfischen (1978: 336 Tonnen) zeigte auch die höchste Zahl überwinternder Haubentaucher (Wintersumme 18.400 Individuen), das Jahr mit dem schlechtesten Fangertag (1982: 53 Tonnen) dagegen einen sehr niedrigen Haubentaucherbestand (Wintersumme 4.000 Individuen) (Hölzinger et al. 2011). Am Steinhuder Meer, Niedersachsen, brüteten um 2002 rund 250 Paare, nur drei Jahre später jedoch weniger als 20, und am Dümmer, ebenfalls Niedersachsen, schwankte der Brutbestand 2005–2009 zwischen zehn und 225 Paaren. Diese Bestandsschwankungen basieren auf massiven Veränderungen im Angebot an kleinen Fischen zur Zeit der Jungenaufzucht (Krüger et al. 2014). Im IJsselmeer, Niederlande, nahm die Art seit ca. 2002 drastisch an Zahl ab. So gab es in einer Kolonie („De

Ven“, nördlich von Enkhuizen) 2000 125 Brutpaare, 2013 waren es nur fünf. Auch die Zahl der Haubentaucher im Winter zeigte einen Rückgang. Das dürfte, mindestens teilweise, mit einem verringerten Angebot an Stinten *Osmerus eperlanus* zusammenhängen. In den „Randseen“ des IJsselmeeres profitierten die Haubentaucherbestände von einer Zunahme von Flussbarsch *Perca fluviatilis* und Rotaugen (Boele et al. 2015).

Anders als bei z. B. Rothalstauchern und Reiherenten *Aythya fuligula* leiden Haubentaucher nicht unter einem Rückgang der Makroinvertebraten und des Benthos, sondern nur unter einer Abnahme der Fischbestände. An einem See in Nordirland, Lough Neagh, wurden um das Jahr 1973 Rotaugen eingeführt. Die Zunahme dieser Fische in den 1970er Jahren wurde begleitet von einer Zunahme der überwinternden Haubentaucher und einem Rückgang der Zahl der überwinternden Reiherenten. Eine Abnahme der Zahl der Rotaugen Mitte der 1980er Jahre verursachte eine gegenläufige Entwicklung (weniger Haubentaucher und mehr Reiherenten) (Winfield et al. 1992).

Manchmal brüten Haubentaucher auf Gewässern, in denen fast keine Fische geeigneter Größe vorkommen. Leys et al. (1969) berichten dies für vier kleine (insgesamt 25 ha) von Menschenhand geschaffene Teiche in Ost-Flevoland, Niederlande. Trotz des Mangels an Fischen geeigneter Größe brüteten hier jährlich etwa 95 Paare. Die Vögel tauchten sehr selten im Brutgewässer nach Nahrung und dann ohne Erfolg. Stattdessen unternahmen sie Nahrungsflüge zum benachbarten IJsselmeer. Trotzdem verhungerten sehr viele der Jungvögel. Insgesamt zogen die Brutpaare, inklusive der erfolglosen, nur 0,4 bis 1 Junges pro Paar auf. Man könnte schlussfolgern, dass die Taucher hier ein Verhalten zeigen, dass ihrer Reproduktion abträglich ist. Das wäre jedoch vermutlich ein Trugschluss. Denn den Altvögeln bietet das IJsselmeer ein gutes Nahrungsangebot sowie eine große Wasserfläche für die Nahrungssuche. Tatsächlich dürften die Altvögel also ihre eigenen Aussichten aufs Überleben und damit auf zukünftigen Bruterfolg erhöhen (siehe 7.2.1).

3.2.8 Brüten an Fischteichen und die Folgen der Bewirtschaftung auf die Habitatwahl

Wenn auch in Schleswig-Holstein nur relativ wenig Haubentaucher an Fischteichen brüten (siehe 3.2.3), findet man sie andernorts häufiger an solchen Gewässern wie z. B. in Schlesien, Polen. Dort gibt es Bestandsdichten zwischen 0,7 und 2,4 Brutpaaren pro 10 ha

(einschließlich der offenen Wasserfläche) an verschiedenen Fischteichen (Dyrce 1991).

Die Bewirtschaftung von Fischteichen hat großen Einfluss auf Bestandsdichten und Reproduktion der Wasservögel. In Schleswig-Holstein und auf anderen mitteleuropäischen Fischteichen werden die Fische nach dem Aufstau der Teiche ihrem Alter entsprechend, also nach Größe und Nahrungsbedarf, auf die Teiche verteilt. Im Allgemeinen enthalten folglich die größten Teiche auch die größten Fische (Berndt 1993). Haubentaucher bevorzugen vermutlich Teiche, die viele Fische mit einer Länge von 7,5 bis 15 cm enthalten (vgl. Simons 1974). In niederländischen Fischteichen bei Valkenswaard, mit Karpfen besetzt, wurden diese Fische ab etwa Juli zu groß für die Taucher, und dann mussten die Vögel andere Fische suchen (Ulenaers & Dhondt 1994). Wenn es diese zu wenig gibt, können diese Teiche zur ökologischen Falle werden, insbesondere wenn die Tiere dort ihre Küken aufziehen, die viel kleinere Beute benötigen. Für den Rothalstaucher ist dies nachgewiesen. Laut Kloskowski (2012) mieden brütende Rothalstaucher in Polen Fischteiche mit großen Karpfen; Teiche mit mittelgroßen, einjährigen Karpfen hingegen besiedelten sie gern. Obwohl die Fische zu Beginn der Saison die richtige Größe für die Altvögel hatten, starben viele Küken durch Nahrungsmangel, weil sie die Karpfen nicht fressen konnten.

3.2.9 Habitatwahl und Konkurrenz mit Raubfischen

Raubfische können wahrscheinlich die Menge an Beutefischen für Haubentaucher verringern, so dass sie teilweise die Habitatwahl und Bestandsdichten der Taucher beeinträchtigen. So vermuten Abramowitz & Johansen (2001), dass Nahrungskonkurrenz mit Zander *Stizostedion (Lucioperca, Sander) lucioperca* die Hauptursache dafür ist, dass der Haubentaucherbestand auf dem See Arresø in Dänemark gering ist. Zander und andere Raubfische werden bei der Nahrungssuche weniger als Taucher durch Gewässertrübung beschränkt und können dadurch bei hoher Turbidität die Beutetierbiomasse besser kontrollieren und ausnutzen als die Vögel (Van Eerden et al. 1993, Fjeldså 2004). Hinzu kommt, dass die wechselwarmen Fische keine hohen Energiekosten beim Beutefang haben, anders als Wasservögel, die ihre Körper auf gut 40°C warm halten müssen. Auch brauchen Fische nicht gegen den Auftrieb anzukämpfen, der tauchende Wasservogel nach oben drückt. Die Wasservogel-Nahrungskette erfordert aus diesem

Grund eine wenigstens zehnfach günstigere Basis als die Fischnahrungskette (Reichholf 1988). Wenn dann das Gewässer sehr trübe ist, kann es für manche der (nicht erfahrenen?) Taucher nicht mehr lohnen, dort nach Fischen zu jagen.

Van Eerden et al. (1993) zeigten, dass das Beziehungsgeflecht manchmal sehr komplex ist. Auf einem Mauserplatz des Haubentauchers am IJsselmeer fraßen Flussbarsche *Perca fluviatilis* 90% der Stinte *Osmerus eperlanus*, die durch Haubentaucher und Flussbarsche zusammen konsumiert wurden. Insgesamt wurden sehr viele Stinte durch Barsche und Taucher gefangen, was nur durch eine stetige Einwanderung von Stinten ins Gebiet möglich war. Durch diese Prädation konnten die übriggebliebenen Stinte größer werden, da es weniger Konkurrenz mit Artgenossen gab. Dies wiederum wirkte sich günstig auf die Haubentaucher aus, weil diese bevorzugt größere Stinte mit einer Länge ab 6,5 cm fressen. Nach Van Eerden et al. (1993) war also letztlich die Fresstätigkeit der Raubfische die Voraussetzung für die Bildung des Mauserplatzes der Haubentaucher (bis 18.000 Vögel).

3.2.10 Habitatwahl und Konkurrenz mit anderen Lappentauchern

Gewässer- und Nahrungswahl des Haubentauchers überlappen sich mit den Ansprüchen der anderen Lappentaucherarten (Cramp et al. 1977). Da der Haubentaucher diesen körperlich überlegen ist, kann man vermuten, dass er eine relativ „freie“, d.h. nicht ernsthaft durch eine interspezifische Konkurrenz begrenzte Wahl hinsichtlich seines Bruthabitats und seiner Beute hat, und dass die anderen Arten sich nach seinen Ansprüchen richten müssen. Diese haben sich inzwischen, vermutlich teilweise durch direkte Konkurrenz mit dem Haubentaucher bedingt, nach einer langen Evolutionsperiode an Gewässer und Nahrungstiere angepasst, die der Haubentaucher weniger bevorzugt, so dass sie sich auch in Räumen, die vom dominanten Haubentaucher bewohnt werden, behaupten können. In der Paläarktis brüten vier andere Lappentaucherarten: der Rothalstaucher *Podiceps grisegena*, der Ohrentaucher *P. auritus*, der Schwarzhalstaucher *P. nigricollis* und der Zwergtaucher *Tachybaptus ruficollis*. In Afrika nisten Schwarzhals- und Zwergtaucher im Verbreitungsareal des Haubentauchers, und in Australien der Australische Zwergtaucher *Tachybaptus novaehollandiae* sowie der Haarschopftaucher *Poliiocephalus poliocephalus*. Die ökologischen Daten dieser Arten sprechen dafür, dass



sie sich tatsächlich mit dem Haubentaucher arrangiert haben.

Auseinandersetzungen von Hauben- und Rothalstauchern werden regelmäßig beobachtet (Spletzer 1974). Manchmal zwingen Haubentaucher die Rothalstaucher das Nest zu verlassen. So wurden 2014 an den Süplinger Teichen in Niedersachsen fünf bis sechs Rothalstaucherpaaire auf Nistplattformen so lange von Haubentauchern attackiert, bis diese Nistplätze von den Rothalstauchern aufgegeben und schließlich von den Haubentauchern besetzt wurden (Wübbenhorst 2017). Nur im Extremfall führen diese Auseinandersetzungen dazu, dass eine Art die andere von einem Gewässer vertreibt (Vlug 1993). Der Rothalstaucher ist hinsichtlich Ernährung und Körperbau (insbesondere Bau der Bein- und Kiefermuskulatur) optimal an das Leben in flachen und vegetationsreichen Gewässern angepasst. In Schleswig-Holstein nutzt er überwiegend flache Gewässer mit einer Tiefe von 0,5 bis 1,2 m, die häufig teilweise verlandet sind und in der Regel eine üppige emerse und submerse Vegetation aufweisen. Die Hälfte des Bestandes in den Jahren 1969–1990 besiedelte Kleingewässer bis 10 ha. Die Brutgewässer sind damit im Schnitt deutlich kleiner als die des Haubentauchers und mit denen des Zwergtauchers vergleichbar. Die kleinsten Brutplätze haben eine Größe von 0,05 bis 0,1 ha. Rothalstaucher ernähren sich meist von Wasserinsekten und deren Larven, Mollusken, Krebsstieren, Amphibien, Fischbrut und kleinen Fischen. Dadurch sind Rothals- und Haubentaucher teilweise ökologisch getrennt, ausreichend, um eine Konkurrenz sehr zu beschränken (Vlug 1993, 2011).

Dass der Haubentaucher eine „freie“ Wahl hinsichtlich seines Bruthabitats und seiner Beute hat, wird indirekt durch Rothalstaucher bestätigt, die in Gebieten ohne Haubentaucher brüten. Dort zeigen Rothalstaucher morphologische Anpassungen, die es ihnen erlauben, mehr oder weniger die ökologische Nische vom Haubentaucher zu besetzen. Ganz im Norden des Verbreitungsareals des Rothalstauchers (Nord-Finnland, Kola, Archangelsk, Dvina) nistet der Haubentaucher sehr spärlich oder gar nicht. Dort weisen die Rothalstaucher einen längeren, schlankeeren Schnabel und eine andere Kiefermuskulatur auf als ihre südlicher lebenden Artgenossen, wodurch sie wahrscheinlich besser imstande sind, Fische und andere schnelle Beutetiere zu fangen. Nordost-Asien und Nord-Amerika, wo der Haubentaucher fehlt, werden von einer anderen Unterart des Rothalstauchers,

dem Holboelltaucher *Podiceps grisegena holboellii*, bewohnt. Körpergröße und Schnabellänge entsprechen denjenigen des Haubentauchers. Diese geographischen Variationen kann man interpretieren als „Merkmalsbefreiung“ („character release“). In diesem Fall geht man davon aus, dass Hauben- und Rothalstaucher ursprünglich beide in der westlichen Paläarktids lebten und dass der Rothalstaucher von hier aus neue Gebiete ohne Haubentaucher besiedelte (Nordamerika, Nordost-Asien), wo er Merkmale entwickelte, die es für ihn möglich machte, mehr oder weniger die ökologische Nische des Haubentauchers zu besetzen. Eine andere Möglichkeit ist, dass der Rothalstaucher ursprünglich in Nordamerika und Nordost-Asien heimisch war, wo er an ein Leben ohne Haubentaucher angepasst war. Als er sich zur westlichen Paläarktids ausbreitete, musste er sich mit der Anwesenheit seines größeren Verwandten arrangieren, mit Ausnahme in ganz nördlichen Arealen. Er entwickelte eine Anatomie für ein Leben in Flachgewässern mit einer Spezialisierung auf eine Nahrung von Wirbellosen, Amphibien und kleinen Fischen. Diese Entwicklung bezeichnet man als „Merkmalsverdrängung“ oder „character displacement“ (Fjeldså 1982a, 1983a, Vlug 1993, 2002). Beim Haubentaucher sind die geographischen Unterschiede in der Schnabellänge viel geringer als beim Rothalstaucher (Figur 4, Seite 472 in Fjeldså 1983a, Fjeldså 2004).

Das Bruthabitat des Ohrentauchers zeigt wenig Überlappung mit dem des Haubentauchers, sondern mehr mit dem des Rothalstauchers. Er brütet bevorzugt in kleinen, isolierten Tümpeln (1–10 ha), eutrophen Flachseen umgeben von einer üppigen Vegetation, abgelegenen Buchten von größeren Seen und in Sümpfen. Vermutlich kann er sich in Auseinandersetzungen mit dem Rothalstaucher selten behaupten. Es bleibt ihm daher nichts anderes übrig, kleinere Gewässer ohne dichte emerse Vegetation zu akzeptieren. Es gibt einige Beobachtungen von Haubentauchern, die Ohrentaucher angreifen und jagen, so dass der Ohrentaucher möglicherweise manchmal auch wegen des Haubentauchers ein Brutgewässer verlassen muss. Die Nahrung in der Brutsaison sucht der Ohrentaucher hauptsächlich in luxuriöser, submerse Vegetation. Sie besteht hauptsächlich aus Arthropoden (z. B. Insekten und deren Larven und Flohkrebse *Gammarus*) und kleineren Fischen (Stichlinge *Gasterosteus*). Er sucht seine Nahrung viel mehr im Litoral als der Haubentaucher (Cramp et al. 1977, Ulfvens 1988, Fjeldså 2004), sodass eine interspezifische Konkurrenz nicht groß sein kann.

Der Schwarzhalstaucher brütet in Sümpfen, kleinen Flachgewässern und Flachwasserseen mit einer reichen submersen Vegetation. Er bevorzugt anders als der Rothalstaucher Gewässer mit größeren freien Wasserflächen (Bauer & Glutz von Blotzheim 1966, Cramp et al. 1977, Fjeldså 2004). In Schleswig-Holstein nistet die Art in Flachgewässern mit einem reichen Wirbellosenangebot als Nahrungsgrundlage. Die Größe der besiedelten Gewässer hat eine große Spannweite und liegt zwischen 13 ha (Schellbruch/HL) und 424 ha (Lanker See/PLÖ) (Koop 2002). Der Schwarzhalstaucher zeigt keine aktive, verfolgende Nahrungssuche wie der Haubentaucher, sondern ist ein Nahrungssammler. Er hat ein systematisches Suchverhalten, und sammelt kleinere, sich langsam bewegende Beutetiere (Fjeldså 2004, Vlug 2012). In der Paläarktis frisst er hauptsächlich Insekten und deren Larven, daneben Mollusken und Crustaceen. Fische aber spielen in der Nahrung nur eine geringe Rolle; gelegentlich werden Kaulquappen und kleine Frösche aufgenommen (Bauer & Glutz von Blotzheim 1966, Cramp et al. 1977, Fjeldså 2004). Daher gibt es kaum Probleme zwischen Schwarzhal- und Haubentauchern.

Zwergtaucher brüten in stark verlandeten Gewässern oder in vegetationsreichen Buchten größerer Seen. In Schleswig-Holstein bewohnt die Art alle Gewässertypen des Landes, sofern Röhricht vorhanden ist. Ideale Brutgewässer sind klein bis mittelgroß (<50 ha), vegetationsreich und flach. Das Röhricht hat für den Zwergtaucher die Bedeutung eines Rückzugsraumes, in den er sich insbesondere in der ersten Hälfte der Brutzeit und bei Anwesenheit des Hauben- und Rothalstauchers regelmäßig zurückzieht, was ein gelegentliches Erscheinen auf der freien Wasserfläche nicht ausschließt. Wenn in der zweiten Hälfte der Brutzeit die zwischenartliche Aggressivität abnimmt und Zwergtaucher Junge führen, nutzen sie die freie Wasserfläche häufig (Berndt 2016). Durch dieses Verhalten sowie durch eine andere Nahrungswahl des Zwergtauchers (hauptsächlich Insekten und deren Larven, Mollusken, Crustaceen, Larven von Amphibien und kleine Fische; Cramp et al. 1977) wird Konkurrenz mit dem Haubentaucher bei gemeinsamen Vorkommen vermieden; doch fehlt der Haubentaucher ohnehin an den meisten Zwergtaucher-Gewässern.

Der Haubentaucher in Australien lebt nur selten mit Australischen Zwergtauchern zusammen, wird aber häufig bei Haarschopftauchern beobachtet. Die Nahrungszusammensetzung von Hauben- und Haarschopftauchern ist sehr unterschiedlich, da der letztere

in der Regel Fisch ignoriert. Es ist beachtenswert, dass in Australien niemals Auseinandersetzungen zwischen Haubentauchern und den beiden kleineren Verwandten gesehen wurden (Fjeldså 1988).

3.2.11 Trophiestufen der Brutgewässer; Nahrung und Bestandsentwicklung des Haubentauchers in Abhängigkeit vom Eutrophierungsgrad

Besiedlung eutropher und hypertropher Gewässern
Die Flexibilität der Haubentaucher zeigt sich in der Besiedlung von Gewässern jeder Trophiestufe. Sie brüten sowohl in hypertrophen, polytrophen, eutrophen, mesotrophen als auch in oligotrophen Gewässern. Zudem findet man sie in dystrophen (nährstoffarmen, huminsäurereichen und kalkfreien) und in dyseutrophen (nährstoff- und huminsäurereichen) Gewässern. Die weitaus höchsten Bestandsdichten jedoch erreicht die Art auf Seen, die eutroph oder (im Sommer zeitweise) polytroph oder hypertroph sind (Asbirk & Dybbro 1978, Büttner & Zimmermann 1979, Ulfvens 1988, Fjeldså & Lammi 1997, Berndt 2002, Fjeldså 2004, Gedeon et al. 2014). So brüten nach Henriksen (1992) die Vögel in sehr hohen Dichten auf dem Braband Sø, einem hypertrophen Flachsee in Dänemark (1,5 km² groß mit 107 Brutpaaren im Jahre 1987). Der Haubentaucher ist der einzige Lappentaucher, der von einer Hypertrophierung bis zu einem gewissen Grade profitiert. Denn bei einer fortschreitenden Eutrophierung steigt die Zahl seiner Beutetiere (Cypriniden) zunächst einmal an, und das Nisthabitat, das Schilfröhricht, profitiert ebenfalls von der Zunahme der Nährstoffe (Fjeldså & Lammi 1997, Fjeldså 2004).

Haubentaucher als Indikator der Gewässerqualität
Man kann mit Hilfe von Bestand und Dichte des Haubentauchers eine Diagnose der Gewässerqualität stellen und ihn also als Indikator der Seenverschmutzung benutzen (Asbirk & Dybbro 1978, Meltofte & Fjeldså 1989, Fjeldså 2004). Eine starke Dominanz des Haubentauchers spricht für riesige Cyprinidenbestände im Ökosystem. Solange die Taucher viele Junge haben, weist das darauf hin, dass sich die Fischbestände normal fortpflanzen. Relativ große Fische stehen für die Haubentauchermännchen zur Verfügung, etwas kleinere für die Weibchen und Fischbrut für die Küken. Nimmt der Grad der Eutrophierung weiter zu, kann jedoch die Entwicklung der Fischbrut z.T. stark beeinträchtigt

werden. Dann ziehen die Haubentaucher manchmal keine Küken groß, da nur noch größere Fische für die Ernährung der Altvögel vorhanden sind. Eventuell nutzen die Taucher dann den See nur noch im Spätsommer als Rast- und Mauserplatz (O'Donnel & Fjeldså 1997, Fjeldså 2004).

Angesichts der Vorliebe für eutrophe und polytrophe Gewässer wurde der Haubentaucher als „Verschmutzungs-vogel“ („pollution bird“) bezeichnet (Fjeldså 2004). Doch hat die Flexibilität des Haubentauchers ihre Grenzen. Mit fortschreitender Eutrophierung kann das Gewässer auch für ihn ungeeignet werden (vgl. Newton 2013). Wenn z. B. das Phytoplankton stirbt und auf den Seeboden sinkt, wird dessen organische Substanz von Bakterien zersetzt. Diese entnehmen dem Wasser viel Sauerstoff und produzieren saure Nebenprodukte. Dadurch können bei massenhaftem Sterben der Algen die Bestandsdichten der Fische erheblich verringert werden, so dass die Nahrungsbasis für die Taucher teilweise oder ganz ausfällt und sie das Gewässer verlassen müssen (Henriksen 1992; Vlug unveröff.). Auch gibt es in hypertrophen Gewässern nicht selten Massenerkrankungen von giftigen Cyanobakterien („Blualgenblüten“), die Fischbestände reduzieren können. Vermutlich aus diesen Gründen nahmen die Brutbestände an einigen ganzjährig polytrophen Seen in Schleswig-Holstein stark ab, z. B. am Schulensee/RD-KI und Vollstedter See/RD (Berndt 2002).

Eutrophierung und Bestandsentwicklung in Europa seit Ende des 19. Jahrhunderts

Der Haubentaucher zeigt seit gut 100 Jahren eine nördliche Arealerweiterung in Fennoskandien. Gleichzeitig war in vielen europäischen Gebieten eine starke Zunahme der Brutpaarzahlen zu verzeichnen. Diese wurde u. a. den gesetzlichen Schutzmaßnahmen, der Schaffung anthropogener Gewässer und einer Klima-Verbesserung zugeschrieben. Die Eutrophierung war aber vermutlich der wichtigere Faktor. Diese wurde durch die Anwendung von Klee *Trifolium* (Bindung Luft-Stickstoff) und (Kunst)Dünger in der Landwirtschaft und die folgende Verunreinigung der Gewässer verursacht (Bauer & Glutz von Blotzheim 1966, Cramp et al. 1977, Vlug 1983, Fjeldså & Lammi 1997, O'Donnel & Fjeldså 1997, Vlug 2000, Fjeldså 2004, Gedeon et al. 2014). Im 19. Jahrhundert waren die Lappentaucher im Allgemeinen in West-Europa seltener als heutzutage. Hier waren nährstoffarme Landschaften mit großen Arealen von Brach- und Heideland verbreitet, und

das änderte sich erst durch die neuen Bewirtschaftungsmethoden in der Landwirtschaft. Anders als die fischfressenden Haubentaucher haben die übrigen vier paläarktischen Lappentaucher nur von einer mäßigen Eutrophierung Vorteile, nämlich durch Zunahme der submersen Vegetation und der Makroinvertebraten. Durch eine stärkere Nährstoffanreicherung werden sie hingegen sehr beeinträchtigt, und zwar infolge einer Zunahme der Cypriniden sowie einer Abnahme der Makroinvertebraten (O'Donnel & Fjeldså 1997, Vlug 2000, Fjeldså 2004).

In den Niederlanden war der starke Bestandsanstieg des Haubentauchers besonders deutlich. Hier gab es 1932 vermutlich nur bis etwa 300 Paare (Thijssse 1932), danach erfolgte eine exponentielle Zunahme: 1966–1969 3.300–3.700 Paare, 1973–1977 5.000–7.500, 1983–1986 7.000–10.000, 1998–2000 13.000–16.000, und 2013–2015 11.000–16.000 Paare (Leys & De Wilde 1971, Teixeira 1979, SOVON 1987, Veldkamp 2002, Vlug 2018).

Harrisson & Hollom (1932) schätzten den Bestand in England und Wales im Jahre 1860 auf nur etwa 42 (32–72) Paare. Diese geringe Zahl wurde wohl teilweise durch das massenhafte Töten von Tauchern wegen ihrer „Federpelze“ („grebe furs“) verursacht (Harrisson & Hollom 1932, Holloway 1996). Im Jahre 1931 gab es in England und Wales etwa 1.160 Brutpaare. In ganz Großbritannien (England, Wales und Schottland) wurden in diesem Jahr, 1931, insgesamt ca. 2.825 Altvögel in der Brutzeit gezählt; 1965 waren es ca. 4.435, 1975 ca. 6.454, und 1988–1991 ca. 8.000 Altvögel (Harrisson & Hollom 1932, Prestt & Mills 1966, Hughes et al. 1979, Moss 1993). Noble et al. (2001) und BirdLife International (2004) erwähnen für 1994–2000 einen Bestandsanstieg von ca. 30 % in Großbritannien und Nordirland und im Jahre 2000 wurde der Bestand hier auf 6.100 Paare (=12.200 Altvögel) geschätzt (BirdLife International 2004). Vermutlich jedoch erfolgte der größte Anstieg nicht in Großbritannien (z. B. England nur 2%, Noble et al. 2001) sondern in Nordirland (vor allem Lough Neagh: 1995 ca. 2.000 und 1999 ca. 4.000 Altvögel; Perry 2000). Im Jahre 2009 wurde der Bestand in Großbritannien und Nordirland auf 5.300 Paare (=10.600 Altvögel) geschätzt (BirdLife International 2015).

Aus Schleswig-Holstein gibt es keine konkreten Brutpaarzahlen vor 1969; doch hat zumindest danach der Bestand auch hier deutlich zugenommen, nämlich um 35%: Anfang der 1970er Jahre mindestens 2.600, 1985–1994 ca. 3.500 Brutpaare (Berndt 1974, 2002). Wie in vielen anderen Gebieten stabilisierte sich der Bestand in

Schleswig-Holstein danach: 2001–2009 betrug die Brutpaarzahl weiterhin ca. 3.500 Paare (Koop & Berndt 2014).

In Niedersachsen und Bremen ist der Bestand über die vergangenen Jahrzehnte stetig angestiegen: 1974 700 bis 800 (Zang 1978), 1985 840–1.900 (Heckenroth & Laske 1997) und 2005–2008 1.600–2.600 Brutpaare (Krüger et al. 2014); für das Jahr 2014 werden nur noch 1.500 Brutpaare angegeben (Krüger & Nipkow 2015).

Ein anderes Beispiel ist Nordrhein-Westfalen. Der Haubentaucher war im 19. Jahrhundert in Nordrhein kein Brutvogel, und die ersten Bruten wurden erst um die Jahrhundertwende festgestellt. Für Westfalen wird der Haubentaucher vor 1930 als sehr seltener und unregelmäßiger Brutvogel angegeben. Seitdem hat eine ständige Arealausdehnung und Bestandszunahme stattgefunden. So brüteten Mitte der 1960er Jahre etwa 170–240 Paare in Nordrhein-Westfalen. Für die erste Hälfte der 1990er Jahre wurde der Landesbestand auf 1.000–1.200, 2002 auf 1.650–2.200 und 2005–2009 auf ca. 2.000–3.000 Brutpaare geschätzt (Grüneberg & Sudmann 2013).

Ein letztes Beispiel: In Finnland brüteten ca. 5.000 Paare in den 1950er Jahren. Zwanzig Jahre später (1974–1979) waren es 25.000–30.000 Paare, und für die Periode 1990–1995 wird eine Zahl von 40.000–60.000 Paaren genannt, was allerdings wohl eine Überschätzung war. Im Zeitraum 2006–2010 wurden 25.000–35.000 Paare festgestellt und in der Periode 2006–2012 28.000–47.000 (Merikallio 1958, Lammi 1983, Lammi & Väisänen 1998, BirdLife International/European Bird Census Council 2000, Valkama et al. 2011, BirdLife International 2015).

Um das Jahr 2000 stabilisierten sich die Brutbestände in diversen Gebieten mehr oder weniger, z. B. in Brandenburg und Berlin (Ryslavy et al. 2011), in Schleswig-Holstein (Koop & Berndt 2014) und in der Schweiz (Knaus et al. 2018). In anderen Gebieten jedoch sind Rückgänge zu verzeichnen, z. B. in Mecklenburg-Vorpommern (Zimmermann 2006, Vökler 2014), Pommern und Masurien in Polen (Antczak & Górski 2007). Es gibt auch noch weitere Zunahmen wie z. B. in Belgien (Anselin 2004, Jacob 2010), Bayern (Rödl et al. 2012), Italien (Brichetti & Grattini 2007), Frankreich und in der Tschechischen Republik (BirdLife International 2015).

3.2.12 Habitatwahl und Kormorane

Mit abnehmender Eutrophierung, z. B. durch Gewässersanierung, gehen die Haubentaucherbestände im Allgemeinen zurück (siehe z. B. Knaus et al. 2018). Die teils starke Reduktion des Phosphorgehalts und der damit verbundene Rückgang der Weißfischbestände

dürfte ein wichtiger Grund für die Bestandsabnahme an vielen Seen sein. An einigen Gewässern hingegen sind die Zahlen trotz Nährstoffrückgang angestiegen, so zwischen 1980 und 2010 am Bodensee oder am Sempachersee in der Phase nach der übermäßigen Phosphorbelastung in den 1980er Jahren (Knaus et al. 2018, Keller & Korner-Nievergelt 2019). Das liegt vermutlich daran, dass in der polytrophischen Phase die Fischbestände durch Sauerstoffmangel und/oder Toxinen von Cyanobakterien sehr reduziert wurden (siehe 3.2.11).

Ein anderes Beispiel einer Zunahme nach Nährstoffrückgang kommt aus den Niederlanden. In De Wieden, Flachgewässern in Overijssel, nahmen die Brutbestände von fast 300 Brutpaaren (1982) auf beinahe 500 (1995) zu, obwohl in diesem Zeitraum das Wasser durch Sanierungsmaßnahmen etwas weniger nährstoffreich wurde. Der unerwartete Bestandsanstieg hängt in diesem Fall vermutlich damit zusammen, dass die Zahl der nahrungssuchenden Kormorane *Phalacrocorax carbo* in dieser Periode stark anstieg. Da sie Fische mit einer Länge von 15 bis 25 cm bevorzugen, verringerte sich deren Anteil zugunsten kleinerer Fische, die gerne von Haubentauchern gefressen werden. Durch die Nahrungssuche der Kormorane entstand eine Nische für jüngere und kleinere Fische, wovon die Haubentaucher profitierten (Veldkamp 2002). Dies ist ein gutes Beispiel für die Komplexität ökologischer Beziehungen.

3.3 Nistplatzwahl und opportunistische Anpassungen an lokale Situationen

Haubentaucher sind sehr flexibel in ihre Nistplatzwahl (Ulfvens 1988). Sie akzeptieren die unterschiedlichsten Stellen als Niststandort, versuchen aber wie alle Wasservögel möglichst Orte zu finden, wo das Nest vor Wellen und Raubtieren geschützt ist. Die Vegetation spielt eine wichtige Rolle hinsichtlich des Zeitpunktes, zu dem die Haubentaucher mit dem Bau des Nestes und mit der Eiablage beginnen (siehe 4.4).

3.3.1 Nester im Schilf und in anderer Ufervegetation

Haubentaucher bauen ihre Schwimmnester überwiegend im Röhrichtgürtel am Ufer, in Schilfinseln, -halbinseln und -brücken zwischen dem Festlandsufer und einer Insel. Die Nester finden sich meistens in im Wasser stehendem Schilf *Phragmites australis* (*communis*), daneben in Schmalblättrigen Rohrkolben *Typha angustifolia*, in Teichbinsen *Schoenoplectus* (*Scirpus*)



Foto 18: Die Nester finden sich meistens in im Wasser stehenden Schilf *Phragmites australis*. Auf dem Bild ein brütender Vogel auf einem Nest im Altschilf. // Nests commonly can be found in the reeds of *Phragmites australis*, standing in water. A breeding bird on its nest. Foto: H. Niesen, 14. 4. 2005, Enkhuizen, Compagnieshaven, IJsselmeer, Niederlande.

lacustris, Seggen *Carex*, Kalmus *Acorus calamus* u.a. (Harrisson & Hollom 1932, Bauer & Glutz von Blotzheim 1966, Leys & De Wilde 1968, Berndt 1974, Cramp et al. 1977, Tuchscherer et al. 1998, Berndt 2002).

Wenn Schilf vorhanden ist, bildet dieses den bevorzugten Neststandort. So lagen in den Niederlanden 362 (48 %) von 758 Nestern im Schilf und 129 (17 %) in Teichbinsen (Leys & De Wilde 1968). Im Bezirk Leipzig befanden sich 61 (52 %) von 117 Nestern im Schilf, in der Oberlausitz 62 (74 %) von 84 Nestern (Tuchscherer et al. 1998).

Haubentaucher bauen häufig ihre Nester in größeren und großen Seen mit breiten, mitteldichten *Phragmites* Gürteln, oft an Stellen, wo die Dichte 11–40 Schilfhalm/m² beträgt, und wo das Wasser 25–90 cm tief ist, so dass sie das Nest schwimmend und tauchend erreichen und verlassen können. Dort ist das Schilf im Idealfall hoch (50–300 cm), so dass das Nest kaum durch Greifvögel und Krähen entdeckt werden kann. Die Nester liegen wenn möglich 10–30 m vom Ufer entfernt, wodurch sie besser vor Landprädatoren geschützt sind, und 10–20 m von der Grenze Schilf–offenes Wasser, so dass sie vor Wellen sicher sind (Lammi 1988, Stanevičius 2002; Vlug unveröff.). Siedlungsdichte und Brutbestände des Haubentauchers an Seen steigen mit zunehmendem Anteil

des Schilfgürtels an der Uferlänge, so dass die Taucher bei Eutrophierung von einem sich ausbreitenden Röhrichtgürtel profitieren (Berndt 1974, Büttner und Zimmermann 1979, Fjeldså & Lammi 1997, Ottosson et al 2012).

Gleichwohl brüten viele Haubentaucher auf Gewässern mit wenig oder ohne geeignete Ufervegetation (siehe unten). Tischler (1941) schrieb, dass nach Steinfatt der Haubentaucher in der Johannsburger Heide (im ehemaligen Ostpreußen) sogar Charaktervogel aller rohrrahmen Seen ist, auf denen sonst kaum Wasservögel brüten. Auch in diesem Aspekt ist die Art offenbar sehr anpassungsfähig.

3.3.2 Nester in schwimmender und anderer Vegetation

Nicht selten, insbesondere wenn Ufervegetation fehlt, bauen die Tiere frei liegende Nester in der Schwimmblattzone. Solche Neststandorte findet man u.a. auf Teich- *Nuphar lutea* und Seerosenmatten *Nymphaea alba*, in Krebschierenbeständen *Stratiotes aloides*, Hornblatt- *Ceratophyllum demersum* und Tausendblattbänken *Myriophyllum verticillatum*, Wassernussteppichen *Trapa natans* sowie in Algenwatten (Vlug 1983, Dittberner 1996). Vermutlich hängt der Brutbeginn in

solchen Fällen von der „Tragfähigkeit“ der schwimmenden Pflanzenteppiche ab. Das Brüten in der Schwimmblattzone kann manchmal als Strategie zur Prädationsvermeidung gedeutet werden, da solche Nester von Prädatoren wie Waschbär *Procyon lotor* und Marderhund *Nyctereutes procyonoides* kaum erreicht werden können (Dörrie lt. Wübbenhorst 2017).

Einige Beispiele von Nestern in der Schwimmblattzone: Conradt & Hohlt (1967) entdeckten eine Haubentaucherbrutkolonie von 15 Paaren am Nitrikoisee, Nordgriechenland, weit ab vom Schilfrand auf der offenen Seefläche auf einem dichten Wassernussteppich. Am Warder See/SE wurden die Brutkolonien, mangels geeigneter Ufervegetation, teilweise in Teichrosenbeständen angelegt, so 1970 eine Kolonie in einem einer trockenen Schilfzone vorgelagerten 100 x 100 m großen Teichrosenbestand (Berndt 1974). Auf der Alten Elbe bei Klieken, Sachsen-Anhalt, lagen über 15 Nester frei im offenen Wasser vor der Schilfkante auf schwimmenden Wurzeln von Seerosen (Stenzel 1997).

Warncke (1961) fand 1959 in einem der großen Fjorde an der Nordseeküste von Mitteldänemark mit Salzwasser eine Kolonie von etwa 10 Paaren. Die Nester lagen auf gemähtem Gras, das etwa 50 m vom Ufer angeschwemmt worden war. Das Gras bildete einen schmalen, hufeisenförmigen und wenig aus dem Wasser hervorragenden Wall von 15–20 m Länge. Die Nester befanden sich also auf einem völlig offen und frei liegenden Streifen. Es verwundert nicht, dass ein kurzfristiges Hochwasser alle Nester zerstörte.

Erwähnenswert ist auch, dass im Wollmatinger Ried/Untersee, Deutschland, 1991 64 Nester in Bachbungenbeständen *Veronica beccabunga* gebaut wurden (Göner 1999).

Tuchscherer et al. (1998) schreiben, dass die Art in Sachsen auf vegetationsarmen bis vegetationsfreien Gewässern nistet, wenn im Wasser liegende Äste, abgestorbenes Strauchwerk, Teich-Schachtelhalme *Equisetum fluviatile*, Wasser-Knöterich *Polygonum amphibium* oder andere Wasserpflanzen die Befestigung der Nester erlauben. In Finnland brütet die Art nicht nur in Schilf u. a., sondern auch in Feldern von Teich-Schachtelhalme (Ulfvens 1988).

3.3.3 Nester an ins Wasser hängenden Zweigen und auf Baumstubben

Am Stausee Glauchau, Bezirk Chemnitz, wurden 1970–1982 von 293 Nestern und Plattformen 86 (29%) an ins Wasser hängenden Zweigen gefunden (Fritsche lt.

Tuchscherer et al. 1998). Auch an anderen Gewässern ohne Ufervegetation werden die Nester in flach auf dem Wasser aufliegenden oder überfluteten herunterhängenden Zweigen oder Ästen von am Ufer wachsenden Bäumen (meistens Weiden *Salix* und Erlen *Alnus*) angelegt, so z. B. in England, im Saarland und in Schleswig-Holstein (Melde 1973, Heyne 1975, Berndt 2002). In den Niederlanden wurden 99 (13%) von 758 Nestern auf diese Weise gebaut (Leys & De Wilde 1968). Tischler (1941) fand auf dem Kinkeimer See (ehem. Ostpreußen) 1903 etwa 20 Nester dicht nebeneinander im Weidenbüsch. In Sachsen-Anhalt werden zunehmend Nester an im Wasser stehenden Baumwurzeln oder in überfluteten Büschen gebaut, und so erschließt die Art sich auch vegetationsarme Kiesgruben und Tagebaurestlöcher (Stenzel 1997).

Haubentaucher benutzen ebenfalls Baumstubben als Nistplatz. Heyne (1975) fand zehn nicht schwimmende Nester an der Pferdemosel, einem 1.500 m langen Altarm der Mosel im Saarland. Sie waren auf untergetauchten oder knapp aus dem Wasser ragenden, abgestorbenen Baumstubben gebaut. Der Neststand war völlig frei, meist mitten auf dem Gewässer und mehr als zehn Meter vom Ufer entfernt.

3.3.4 Nester im Schärengbiet der Ostsee

In Finnland und Schweden nisten Haubentaucher ziemlich häufig in Schären, der Küste vorgelagerten Felseninseln in der Ostsee. Dieses Habitat weist extreme Bedingungen für brütende Taucher auf, u. a. weil hier Sumpfpflanzen häufig fehlen und es starke Wellen und große Wasserstandsschwankungen gibt. Die Taucher finden jedoch auch dort ausreichend geschützte Neststandorte, indem sie ihre Nester oft oben auf einem Stein oder Felsbrocken in Höhe der Wasserlinie (diese Nester sind im Allgemeinen von ziemlich tiefem Wasser umgeben), oder direkt auf dem Uferboden nahe der Uferlinie (meistens nicht verankert an Helophyten) bauen, manchmal sogar auf dem Trockenen. Hier wird besonders deutlich, wie eurytopisch der Haubentaucher in der Wahl seines Nistplatzes ist (Ulfvens 1988, 1989) (vgl. 3.3.9).

3.3.5 Offene Nester auf der Wasserfläche

Manchmal werden Nester frei auf dem Wasser errichtet, die nur eine Verankerung auf dem Gewässergrund aufweisen. So waren am Stausee Glauchau in Sachsen 1970–1982 von 293 Nestern und Plattformen 83 (28%) mit Uferberührung an einer Insel ohne Röhrich und 63

(22%) völlig frei mit Grundverankerung gebaut (Fritsche lt. Tuchscherer et al. 1998). Dietrich (1928) fand drei Nester in völlig freiem Wasser auf einer Bodenerhebung bei einer Insel im Großen Plöner See/PLÖ, und Scholl (lt. Berndt 1974) sah ein Nest am Giekauer Teich/PLÖ an wenige Schilfhalm in der Teichmitte angelehnt. Ein Nest am Mittkoppelteich/SL lag völlig frei zehn Meter vom Ufer entfernt (Berndt 1974).

Selten findet man völlig frei schwimmende Nester ohne Grundverankerung, die durch den Wind von einer Ecke des Gewässers zur anderen versetzt werden. Manchmal bauen die Taucher ihre Nester auf Balken, Brettern u. a., die im Schilfgürtel schwimmen (Bauer & Glutz von Blotzheim 1966, Vlug 1983).

3.3.6 Künstliche Nisthilfen

Haubentaucher akzeptieren künstliche Nisthilfen als Nistplatz. So werden z. B. in den „Grachten“ (Kanälen) in Amsterdam ab und zu Nisthilfen für Wasservögel gebaut, die von Haubentauchern und Blesshühnern angenommen werden (Vlug unveröff.). Am Hengsteysee, einem völlig schilffreien Ruhrstausee bei Hagen, Westfalen, nisteten die Taucher in Teichrosenfeldern *Nuphar lutea* (*luteum*). In diesen Feldern wurden 1974 künstliche Nisthilfen ausgebracht, da die Haubentaucher (Gesamtbestand des Sees sieben Paare) wegen des nur spärlichen Wuchses der Gelben Teichrose und ständigen Wechsels des Wasserstandes nicht in der Lage waren, ihre schwimmenden Brutstätten fertig zu bauen und zu verankern. Alle sieben Paare benutzten diese „Flöße“, die aus Stangen und Stöcken mit eingeflochtenen Zweigen hergestellt waren und mit einem Ziegelstein mittels Nylonschnur am Seegrund verankert wurden. Für fünf Paare konnten Zweitbruten nachgewiesen werden, von denen vier erfolgreich waren (Schücking 1974, 1976).

3.3.7 Nester auf dem Trockenen

Manchmal brüten die Vögel auf dem Trockenen. Dietrich (1928) berichtet über die Haubentaucher der holsteinischen Seen: „Auf dem Plöner See beobachtete Leverkühn ein kolonieweises Brüten auf einer kleinen von Möwen bewohnten Insel. Im Jahre 1898 fand ich dort ebenfalls eine kleine Kolonie von 5 Nestern, die nahe dem Ufer auf Weidenstubben standen, deren Schößlinge im Herbst vorher abgeschnitten worden waren. Bei einem Besuch am 27. 5. 1900 fand ich zahlreiche Nester aus Algen, Binsen- und Rohrstücken auf dem flachen Sandstrande und neben und zwischen denen der Möwen. Die Entfernung vom Wasser betrug

bis zu 3 m.“ Laut Krohn (1925) standen am Plöner See sämtliche Nester auf dem Trockenen, und zwar an der Wasserlinie auf den von Lachmöwen besetzten, dicht mit Brennesseln überwucherten Inseln. In neuerer Zeit sind solche Neststände in Schleswig-Holstein nicht wieder festgestellt worden (Berndt unveröff.).

Weitere Beispiele: Auf einer kleinen Insel im Bangast-See, Pommern (Polen), fand Wangrin (1941) am 3. Juli 1941 acht Nester des Haubentauchers auf nacktem Boden, direkt an dem sandigen Seeufer auf erhöhten, abgestorbenen Rasenplaggen, in größerem Umkreis frei von jeglichem Pflanzenwuchs.

Lays & De Wilde (1968) entdeckten 1967 13 Nester auf dem Trockenen in einem Teichkomplex bei Lelystad-Haven, Niederlande. Zwölf dieser Nester lagen auf sandigem Ufer eines 5–12 m breiten, nicht hohen Damms zwischen zwei Teichen, 10–100 cm vom Wasser entfernt. Das dreizehnte Nest lag auf der Damm-Mitte, 1,5 und 3 m vom Wasser entfernt. Diese Nester wurden von Anfang an auf dem Trockenen errichtet und waren nicht etwa durch eine Absenkung des Wasserstandes trocken gefallen.

Van Orden (unveröff.) fand im Mai 1993 zwei Haubentauchernester (mit zwei bzw. drei Eiern) auf dem Ufer des Manassarovar Sees (= Manasarowar See oder Mapam Yumco See) in Tibet (4.590 m Höhe), einem Gewässer ohne Helophyten. Die beiden Nester lagen auf angeschwemmten Algen auf dem Trockenen.

3.3.8 Nisten in Laridenkolonien

Eine Bindung an Laridenkolonien ist von allen Lap-pentauchern beschrieben, insbesondere für Schwarz-hals- und Schwantaucher *Aechmophorus*. Auch Haubentaucher brüten häufig in der Nähe von Möwen oder Seeschwalben, und haben nicht selten die Neigung, dort Kolonien zu bilden (Henriksen 1993, Vlug 2012). Der minimale Abstand zwischen Haubentaucher- und Lachmöwengelegen beträgt nur einen Meter (Meyer 1992), oder manchmal sogar nur 0,2 und 0,7 Meter (Dittberner 1996).

Dazu einige Beispiele: Krohn (1925) und Dietrich (1928) erwähnen das Brüten von Haubentauchern bei oder in Möwenkolonien auf dem Großen Plöner See/PLÖ (siehe 3.3.7).

Auf der Sulsdorfer Wiek, Fehmarn, Schleswig-Holstein, brüteten im Mai 2014 fünf Paare Hauben- und drei Paare Rothalstaucher in einer Kolonie am Rand einer kleinen Insel mit einer Lachmöwenkolonie (Berndt & Vlug unveröff., Fahne in ornitho.de).

Im Kreis Kleve, Nordrhein-Westfalen, wurden jährlich 100 bis 140 Nisthilfen (Brutflöße) am Niederrhein für Trauerseeschwalben *Chlidonias niger* ausgesetzt. Nachdem auch schon in früheren Jahren vereinzelt Haubentaucher die Nistflöße zur Brut genutzt hatten, siedelten sich 2008 bis zu 15 Paare in der Trauerseeschwalben-Kolonie an (Vossmeier 2009).

In Vejlerne, Nord-Jütland, Dänemark, befand sich 1971 eine Haubentaucherkolonie mit 89 Nestern in direkter Nähe einer Lachmöwenkolonie. Die Verbreitung der Taucher in Vejlerne (um 1990 wahrscheinlich mehr als 200 Brutpaare) änderte sich beträchtlich in der Periode 1989–2003, was teilweise mit Verlagerungen der größeren Lachmöwenkolonien zusammenhing (Kjeldsen 2008).

Im Braband See, Dänemark, brüteten im Durchschnitt 88 % der 94 Haubentaucherpaare bei oder in Lachmöwenkolonien. Diese Taucher errichteten 1985–1989 ihre Nester weniger als 30 Meter entfernt von den Möwenkolonien, und zwar in der Regel in Gruppen von drei bis 36 Nestern. Die übrigen 12 % der Taucher bauten Nester, die zerstreut lagen, also nie in Gruppen zusammen, sondern einzeln, und im Durchschnitt 240 m von den Möwennestern entfernt (Henriksen 1993).

Nach Tischler (1941) waren an zwei Stellen auf dem Drausensee (Jeziro Družno in Polen) die Nester des Haubentauchers auffallenderweise kranzförmig um eine Lachmöwenkolonie *Larus ridibundus* herum angelegt, wie es sonst Schwarzhalstaucher tun.

Im Schärengbiet West-Finnlands nisten (territoriale) Haubentaucher häufig in z.T. hoher Dichte bei Möwen (Ulfvens 1988). Am Vesijärvi See, Süd-Finnland, brüten im Mittel 20–25 % der Haubentaucher in Verbindung mit Lachmöwen (Lammi lt. Ulfvens 1988).

Blinov et al. (1981) stellten fest, dass die Haubentaucherkolonien am Menzelinskoe See, West-Sibirien, in der Regel in oder bei Laridenkolonien (mit Lach- und Zwergmöwen *Larus minutus*, Fluss- *Sterna hirundo* und Trauerseeschwalben *Chlidonias niger*) liegen.

Warum brüten Lappentaucher gerne bei oder in Möwenkolonien? Sie sind morphologisch an eine spezialisierte Art der Nahrungssuche angepasst, wodurch sie nicht sehr manövrierfähig sind und sich nicht gut gegen Räuber verteidigen können und dies auch selten aktiv tun. Bei sich ankündender Gefahr bedeckt der brütende Taucher das Gelege mit Pflanzenstücken und flieht; dieses Bedecken dient dem Sichtschutz vor Feinden (Melde 1973, Fjeldså 2004). Es ist gut möglich, dass Haubentaucher auf Brutplätzen mit nachtaktiven

Räubern nachts häufig das Nest für längere Zeit verlassen, um die Gefahr zu verringern, ihnen zum Opfer zu fallen (vgl. Nuechterlein & Buitron 2002).

Lariden jedoch können sich ausgezeichnet wehren, und deshalb profitieren die Taucher von ihnen. Die Möwen warnen sie nicht nur rechtzeitig vor Raubfeinden, sondern greifen Krähen, Rohrweihen, Seeadler usw. aktiv an. Wenngleich die Haubentaucher in gemischten Kolonien auch Nachteile erfahren, da sie durch die Möwen Eier verlieren können (weil die Möwen Tauchernerster manchmal usurpieren oder die Eier der Taucher fressen), betrachten viele Autoren die Vorteile deutlich größer als die Nachteile, und die Haubentaucher in Möwenkolonien sind im Durchschnitt erfolgreicher in ihrem Brutgeschäft als andere Haubentaucher (Blinov et al. 1981, Goc 1986, Salonen & Penttinen 1988, Henriksen 1993, Vlug 2012). Die Vorteile des Brütens in gemischten Kolonien sind nach Goc (1986) und Zaynagutdinova & Mikhailov (2019) so groß, dass die Haubentaucher ihre Brutaktivitäten mit denen der Möwen synchronisieren und früher in der Saison mit dem Eiablage anfangen. Ulfvens (1988) fand jedoch, dass das Brüten mit Lariden für Haubentaucher zwar einen deutlichen Schutz gegen Prädatoren bietet, aber dass die Eierverluste in gemischten Kolonien etwas größer sind als bei den anderen Haubentauchern. Möglicherweise sind aber die Überlebenschancen der Alttaucher in gemischten Kolonien höher als bei solitären Vögeln, da die Aggressivität und das Warnen der Möwen verhindern können, dass Alttaucher Greifvögeln und Raubtieren zum Opfer fallen. Dies könnte ein zusätzlicher Faktor bei der Anlehnung von Tauchern an Laridenkolonien sein (Vlug 2012).

3.3.9 Nistplatzwahl und Schilfrückgang

Haubentaucher können auf einen Rückgang oder das Verschwinden des Röhrichts z.B. durch das Schilfsterben flexibel reagieren. Am Großen Plöner See/ PLÖ (1970 240, 1990 320, und 2005 200–250 Paare) hat der Brutbestand trotz des rapiden Schilfchwundes über längere Zeit nicht erheblich abgenommen. Im Jahre 1990 brüteten die Taucher zu 75 % in meist großen Kolonien in Röhrichtbeständen, 1999 dagegen überwiegend in Kleinkolonien unter überhängenden Zweigen an bewaldeten Inseln. Als Nistmaterial dienten vor allem Reisig und Algenreste (Koop lt. Bruns, Berndt & Koop 2002, Berndt 2002; Berndt unveröff.). Solche Nester sind jedoch sehr empfindlich gegenüber Wellenschlag und vermutlich auch Prädation; jedenfalls hat die Brutpaarzahl nach ca. 2005 stark abgenommen

(2019 maximal 30 Brutpaare; B. Koop unveröff.). Auch am Wittensee/RD verschwanden die Schilfgürtel; stattdessen fanden Andritzke & Käselau (unveröff.) im Jahre 2018 elf Nester mit insgesamt 33 Eiern auf einigen Steinen an der Sander Insel.

Am Dümmer, einem hypertrophen Flachsee in Niedersachsen, sank der Brutbestand des Haubentauchers von fast 400 Paaren Mitte der 1980er Jahre auf 40–120 Paare in den 1990er Jahren (Marxmeier & Düttmann 2002). An Nahrungsfischen für die Altvögel und Küken bestand anscheinend kein Mangel, doch hat sich seit den 1980er Jahren das Nistplatzangebot sehr verschlechtert. Während in den 1980er Jahren die meisten Gelege in der durchfluteten Röhrlichtzone gebaut wurden, war das später nach einem großflächigen Absterben des Seeröhrlichts nicht mehr möglich. Die Mehrzahl der Vögel wick in den 1990er Jahren in die Schwimmblattzone und in Inseln aus Kalmus aus. Die Nutzung von Schwimmblattpflanzen hat jedoch Nachteile. Da angesichts der zeitlichen Entwicklung der Pflanzenbestände Bruten auf Schwimmblätter und Kalmus signifikant später beginnen als im Röhrlicht, ist eine zeitliche Verzögerung des Brutgeschäfts die Folge. Haubentaucher brüteten in den 1990er Jahren am Dümmer etwa 50 Tage später als in den 1980er Jahren, so dass weniger Zeit für das Brutgeschäft blieb. Darüber hinaus unterscheiden sich die Nester qualitativ nach ihren Standorten. Schwimmblatt- und Kalmusnester haben eine geringere Stabilität als Röhrlicht- und Seebinsennester (Marxmeier & Düttmann 2002). Im Hinblick auf Gelegeverluste durch Wind und Wellen ist es anzunehmen, dass die Reproduktion der Taucher am Dümmer abgenommen hat, seit sie in der Schwimmblattzone und auf Kalmusinseln brüten. Aus den Daten vom Dümmer See und vom Großen Plöner See geht hervor, dass eine Abnahme des Brutbestandes erst viele Jahre nach dem Schilfsterben eintreten kann.

In Mecklenburg-Vorpommern nahm der Brutbestand von 8.000–10.000 Brutpaaren 1978–1982 auf 3.500–4.000 Paare 1994–1998 ab (Zimmermann 2006). In der Periode 2005–2009 wurden 3.900–7.500 Paare festgestellt (Vökler 2014). Als ursächlich werden eine drastische Zunahme der Erholungsnutzung sowie starke Rückgänge der Röhrlichte angesehen (Zimmermann 2006, Vökler 2014).

3.3.10 Nestbau, Materialien und Nestreparatur

Nestmaterialien und Nestgröße spiegeln das Nesthabitat wider. Als Baumaterial dienen vor allem die in der

Umgebung vorhandenen Pflanzenarten, aber auch viele andere Materialien. Sowohl faulende Pflanzenstoffe (oft halbverrottetes Pflanzenmaterial vom Seegrund) als auch frische Pflanzenteile sieht man in den Nestern. Schilf wird häufig verwendet, aber auch Teile von Rohrkolben, Binsen, See- und Teichrosen und sehr viele andere Pflanzenarten. Im Schärengbiet in Finnland und Schweden benutzen die Haubentaucher Grünalgen (*Cladophora* und *Enteromorpha*), Blasentang *Fucus* und Laichkraut *Potamogeton* (Ulfvens 1988). Stehen diverse Materialien zur Verfügung, kommt man nicht umhin, den bauenden Tieren ein gezieltes Auswählen von Stoffen zuzuschreiben. So fand Schuster (1928, lt. Melde 1973) sechs Nester, deren obere Lagen ausschließlich aus Seerosenblättern *Nymphaea* bestanden, so dass sie leuchtend grün aussahen. Melde (1973) fand mehrfach Nester, die fast vollständig aus Wasser-Sumpfkresse *Rorippa amphibia* oder zum überwiegenden Teil aus Scheinsimsen *Scirpus* bestanden, obwohl genügend anderes Pflanzenmaterial umher schwamm. Auch werden Modder, Schlamm, Holzstücke, Moos, Lappen, Papierfetzen, Plastikteile, Blechdosen, Muscheln, Fischlaich, Silberpapier, usw. im Nest verarbeitet. Es gibt ebenfalls Nester, die (fast nur) aus Reisern, Zweigen und Ästen von Weiden und Erlen bestehen (Bauer & Glutz von Blotzheim 1966, Leys & De Wilde 1971, Melde 1973, Heyne 1975, Keller 1992; Berndt unveröff.).

Haubentaucher fügen während der ganzen Brutphase dem Nest Material hinzu. Dieses Verhalten trägt dazu bei, das Nest bis zum Schlüpfen der Jungen in gutem Zustand zu erhalten. Die Höhe des Nests über dem Wasserspiegel, die Tiefe der Nestmulde sowie der Außendurchmesser bleiben während der ganzen Brutzeit meistens unverändert, nehmen aber sehr schnell ab, wenn kein neues Material hinzugefügt wird. Dies zeigt, dass das Nestbauverhalten während der Brutphase einen wichtigen Beitrag zur Vermeidung von Eiverlusten leistet (Keller 1992). Bei starkem Wellenschlag oder einem Anstieg des Wasserspiegels, z. B. durch starke Regenfälle, intensivieren die Taucher den Nestbau (Schifferli 1967, Cramp et al. 1977, Ulfvens 1988), wodurch die Nester an dem Wind ausgesetzten Brutstellen, in schilflosen Gewässern und in Seen mit stark schwankenden Wasserständen häufig größer sind als andernorts. So stellte Berndt (2010, und unveröff.) fest, dass gut verankerte Reisinester auf schilflosen, anthropogenen Gewässern in Schleswig-Holstein mehrfach kräftig erhöht und verbreitert wurden, teilweise offenbar durch einen steigenden Wasserstand veranlasst.

Eines dieser Nester hatte eine Breite von ca. 70 cm und eine Höhe von ca. 15 cm, nach der Körperlänge des brütenden Tauchers geschätzt. Solche Bauten erinnern an die stabilen Nester des Blässhuhns *Fulica atra*.

Die Nester in finnischen Meereshäfen, wo es hohe Wellen und große Wasserstandsschwankungen geben kann, sind größer als an Seen im Binnenland. Die erstgenannten haben einen Durchmesser von $72,1 \pm 12,3$ cm und eine Höhe über Wasser von $11,6 \pm 5,6$ cm, während die Maße von Nestern an Binnenseen $60,0 \pm 10,3$ bzw. $9,9 \pm 4,6$ cm sind (Ulfvén 1988).

Heyne (1975) fand in der ufervegetationslosen Pferdemose, Saarland, völlig frei stehende Nester (meistens mehr als 10 m vom Ufer entfernt, gebaut auf Baumstüben, siehe 3.3.3), die aus Reisern, Zweigen und Ästen von Weiden und Erlen bestanden. Diese Nester hatten große Ausmaße und ragten hoch aus dem Wasser. Die Nestdurchmesser am Wasserspiegel waren 60 bis 100 cm und die Nesthöhen über dem Wasserspiegel 10 bis 20 cm. Vier andere, mehr geschützte Nester waren an flach auf dem Wasser aufliegenden Ästen oder Zweigen von Bäumen befestigt. Diese versteckten Nester waren deutlich kleiner (Nestdurchmesser am Wasserspiegel 30 bis 60 cm, Nesthöhe über Wasser unter 10 cm).

Werden Nester durch Wind, Wellen oder steigende Wasserstände zerstört, versuchen Haubentaucher auf dem Wasser schwimmende Eier zu retten. Konter (2007) sah Anfang April 2005 in einer Kolonie am IJsselmeer, Niederlande, dass nach einem Sturm Eier auf dem Wasser schwammen, umgeben von Materialien des zerstörten Nests. Die Taucher bauten das Nest rund die Eier herum wieder auf und schoben diese mit dem Schnabel immer wieder höher auf die erneuerten Teile des Nests. Auf diese Weise retteten 13 Paare 26 von 35 auf dem Wasser schwimmenden Eiern. Aus mindestens einem Teil der geretteten Eier schlüpften später Küken, was zeigt, dass die Embryonen der Taucher sehr widerstandsfähig gegen Kälte sind. Am Heidenberger Teich in Kiel, Schleswig-Holstein, versuchte 2012 ein Paar, das aufgeschwommene und größtenteils zerstörte Nest wieder zusammenzufügen und gleichzeitig die Eier aus dem Wasser zu rollen. Am nächsten Tag wurde wieder gebrütet. Die Brut blieb dann durch nochmaligen Anstieg des Wasserstandes erfolglos (Berndt unveröff.).

3.3.11 Anpassungen der Embryonen an das Nest im Wasser

Zur Kälteresistenz von Embryonen von Hauben- und anderen Lappentauchern wie Renn- *Aechmophorus*

occidentalis, Goldscheitel- *Podiceps gallardoi* und Rothalstauchern gibt es diverse Angaben (Schiermann 1927, Nuechterlein & Buitron 2002, Fjeldså 2004). Nach Schiermann (1927) schlüpfte ein fast schlupfreifer Haubentaucherembryo, als er nach einer mehr als vierzigstündigen Brutunterbrechung in den Brutofen gebracht wurde (die übrigen zwei Embryonen des Restgeleges überstanden diese sehr lange Abkühlung jedoch nicht). Diese Resistenz gegen Kälte ist bei Lappentauchern größer als bei den (meisten) anderen Vogelarten (Nuechterlein & Buitron 2002, Fjeldså 2004) und möglicherweise eine Anpassung an den Nestbau auf dem Wasser.

Haubentaucher haben also effiziente Verhaltensweisen entwickelt, um Schäden an Gelegen durch Wellenschlag und Wasserstandsschwankungen zu minimieren. Auf großen Wasserflächen und bei heftigen Stürmen können die Vögel jedoch wenig ausrichten. Durch hohe Wellen gehen an windexponierten Stellen viele oder alle Gelege verloren (siehe 7.2.1).

4 Anpassungen an sich schnell ändernde Habitate

4.1 Variable Größe der Territorien

Haubentaucher verteidigen in der Regel vehement große Brutreviere sowohl Artgenossen als auch anderen Taucherarten und Wasservögeln gegenüber. Sobald ein Paar versucht, in das Revier anderer Taucher einzudringen, wird es bedroht und angegriffen. Manchmal werden heftige „Brust an Brust-Kämpfe“ beobachtet, wobei versucht wird, den Gegner unter Wasser zu drücken (McCartan & Simmons 1956, Cramp et al. 1977, Simmons 1989, Fjeldså 2004, Rolls 2004b). Die Größe der Brutreviere der Haubentaucher variiert sehr, auch an ein und demselben Gewässer. Einige Paare verteidigen Reviere von bis zu mehreren Hektar Größe, andere nur das Nest und dessen unmittelbare Umgebung. Dies hängt teilweise mit örtlichen Merkmalen und Populationsdruck zusammen (Cramp et al. 1977, Simmons 1989, Rogers 1990). Wie Rothals- und Ohrentaucher verteidigen auch Haubentaucher vermutlich häufig größere Areale als unbedingt notwendig, so dass ihnen mehr Nahrung zur Verfügung steht, vor allem wohl im Interesse der eigenen Fitness (Vlug 2005).

4.1.1 Semikolonien

Die Flexibilität von Haubentauchern zeigt sich auch darin, dass viele Paare in Kolonien brüten und andere

nicht. Man spricht von Kolonien, wenn eine größere Zahl von Individuen oder Paaren auf engem Raum zusammen nistet. Die Nester nehmen zusammen eine relativ kleine Fläche ein, die Nahrungssuche hingegen findet in einem ungleich größeren Gebiet außerhalb der Brutkolonie statt (Wittenberger & Hunt 1985, Vlug 2012). Die in echten Kolonien brütenden Lappentaucher (z. B. Schwarzhalstaucher und Haarschopftaucher *Polioccephalus poliocephalus*) verhalten sich bei der Nistplatzwahl sozial. Die ersten im Frühjahr gebauten Nester bilden das Zentrum der künftigen Kolonie. Bei Haubentauchern sollte man vielleicht besser von Semikolonien sprechen (vgl. Nuechterlein et al. 2003). Bei ihnen wird nämlich ein gemeinsames Brüten unabhängig von Artgenossen durch besondere Umweltverhältnisse begünstigt; ja, sie werden unter bestimmten Umständen sogar mehr oder weniger gezwungen, in größeren Verbänden zu nisten (Vlug 2012). Dazu einige Beispiele von Semikolonien:

In Schleswig-Holstein brüteten Ende des zwanzigsten Jahrhunderts etwa 10–20 % des Landesbestandes in Kolonien, am Warder See und am Großen Plöner See sogar 50–60 % (Berndt 1974, 2002).

Büttner & Zimmermann (1979) schreiben, dass 25–30 % des Landesbestandes in Mecklenburg (= heutzutage ungefähr Mecklenburg-Vorpommern) in Kolonien brüten. Am Schweriner See (Gesamtbestand 1973 und 1974 2.020 Brutpaare) wurden 16 Kolonien gefunden und fast keine Einzelbrüter.

Das Südost-Ufer des Neuenburger Sees (die Grande Caricaie), Schweiz, beherbergt 1.300–1.400 Haubentaucherbrutpaare (1985: 1.326 Nester), mehr als ein Viertel der Schweizer Brutpopulation. In diesem Gebiet nistet das Gros der Haubentaucher in Kolonien, nur 1,6 % der Paare brüten solitär (Renevey 1987, Maumary et al. 2007).

In allen größeren Schilffarealen des Bodenseegebietes brüten Haubentaucher in Kolonien. Die großen befinden sich vor allem in den ausgedehnten Schilfbeständen des Untersees, aber auch in den Schilfböden des übrigen Seeufers, insbesondere in den Mündungsbereichen der Zuflüsse (Jacoby 1983).

Die Kolonien des Haubentauchers können sehr groß sein. So wurden 1978 an einem Tag 403 Gelege in einer Kolonie beim Mirnser Klif, IJsselmeer, Niederlande, gefunden und die Zahl der Brutpaare auf ca. 500 geschätzt (Vlug 1983). Die größte Kolonie in Deutschland wurde Ende Mai 2002 mit 370 besetzten Nestern am Ostufer der Insel Lieps im Schweriner Außensee festgestellt (Zimmermann 2004, Gedeon et

al. 2014). Die Nestdichte kann ebenfalls hoch sein. So war der mittlere Abstand zwischen zwei Nachbarnestern in einer Haubentaucherkolonie in einem Jachthafen in Enkhuizen, Niederlande 2,19 m (112 Nester, 8. Mai 2004). Der Abstand betrug manchmal nur ca. 0,2 m, d. h. die Nester berührten sich fast (Konter 2008a).

Die Unterart *Podiceps cristatus australis* aus Australien und Neuseeland brütet gelegentlich ebenfalls in Kolonien (Rogers 1990). *Podiceps cristatus infuscatus* aus Afrika nistet häufig in lockeren („loose“) Kolonien, und manchmal sehr dicht zusammen, so dass die Vögel an das eigene Nest unter Wasser heranschwimmen müssen, um Angriffe zu vermeiden (Brown et al. 1982).

Zur Bildung von Semikolonien kommt es auf Gewässern mit großen Nahrungsgebieten und einem Mangel an Nistplätzen. So weisen die Ufer des Genfer Sees kaum Verlandungsvegetation auf. Im Bereich des Rhôneinlaufs bei Villeneuve-Les Grangettes, Schweiz, gibt es jedoch relativ schmale Schilfbestände, in denen die Taucher in großen Semikolonien mit insgesamt 300–500 Paaren nisten (Vlug 2012). Manchmal entstehen Semikolonien an großen Brutgewässern, an denen es auch andere Stellen gibt, wo die Haubentaucher brüten können, so z. B. im Żarnowieckie See, Polen, am Gothensee auf Usedom, Deutschland, am Meteliai See, Litauen und am Neuenburger See, Schweiz. Obwohl es hier relativ viel Vegetation gibt, brüten viele Taucher nicht in gleichmäßigen Abständen, sondern konzentriert an wellen- oder räubergeschützten Stellen (Moskal & Marszałek 1986, Meyer 1992, Stanevičius 1994, Perry et al. 1998, Stanevičius & Švažas 2005). Die Flexibilität der Haubentaucher in Semikolonien besteht darin, dass die Vögel hier die Konkurrenz mit Artgenossen einer weniger geeigneten Brutstelle vorziehen. Die Individuen der Semikolonien profitieren also vom seltenen (sehr guten) Bruthabitat und der großen Nahrungsfläche, aber nicht von der Nähe der Artgenossen. Im Gegenteil, durch die anderen Taucher steigt das Risiko, dass sie Nestparasitismus, Gelegeverlusten, innerartlichen Infantizid, Übertragung von Ektoparasiten usw. ausgesetzt werden (Vlug 2012).

Schutz vor Prädatoren kann bei der Koloniebildung eine wichtige Rolle spielen, wie ein Beispiel aus dem Seengebiet von Masuren, Polen, zeigt. Dort tauschten Haubentaucher große Territorien in Kleingewässern gegen ein Koloniebrüten in Großgewässern. Mitte der 1980er-Jahre siedelte sich der Amerikanische Nerz *Neovison vison* an. Dies hatte eine beträchtliche Verringerung der Zahl der Brutpaare des Blässhuhns *Fulica*



Foto 19: Haubentaucher verteidigen vehement ihre Brutreviere. Hier ein heftiger „Brust an Brust-Kampf“, wobei versucht wird, den Gegner unter Wasser zu drücken. // *Great Crested Grebes vehemently defend their breeding grounds. Here is a fierce “breast-to-breast” fight, whereby one bird tries to press the opponent under water.* Foto: N. Paklina, 5. 4. 2009, Enkhuizen, Compagnieshaven, IJsselmeer, Niederlande.

atra zur Folge. Die Zahl der Haubentaucher hingegen nahm im Gesamtbereich nicht ab. Allerdings zogen sich diese von mehreren Kleingewässern zurück und gründeten auf einigen Großseen neue Brutkolonien oder schlossen schon existierenden Kolonien an. Anfang der 1980er Jahre waren die Anteile von territorialen Tauchern und Koloniebrütern ziemlich gleich groß, 2002/2003 aber, 20 Jahre nach der Einwanderung der Minks, war der Anteil der koloniebrütenden Haubentaucher auf 90 % angestiegen. Dabei hatten Taucher in weiter vom Ufer entfernten Stellen, dort wo die Nerze schwer hinkommen, mehr Bruterfolg als in Ufernähe brütende Vögel. Zudem hatten Taucher an Orten mit hohen Brutdichten einen höheren Gesamtbruterfolg als an Stellen mit geringen Brutdichten. Die Autoren gehen davon aus, dass die Gefahr von individuellen Gelegetverlusten mit dem Ansteigen der Brutdichte abnimmt, da die Nerze nur eine begrenzte Anzahl von Gelegen vernichten können („Verdünnungseffekt“ oder „dilution effect“; Brzeziński et al. 2018).

Gründer von Semikolonien bei Hauben-, Rothals- und Ohrentauchern beginnen im Frühjahr, große Areale im künftigen Semikoloniegebiet heftig zu verteidigen, dies im Gegensatz zu den Gründern echter

Kolonien (z. B. Schwarzhalstaucher), die nur kleine Areale beanspruchen. Sobald weitere Paare Fuß fassen wollen, entstehen häufig Kämpfe, die manchmal mehrere Minuten dauern. Wenn der Populationsdruck zunimmt oder anhält, können die ersten Revierbesitzer nicht mehr allen Ansiedlungsversuchen der zahlreichen neuen Paare begegnen, und ihre Widerstandskraft nimmt ab. Die Aggression der angesiedelten Taucher geht weiter zurück, wenn sie Gelegetzeitigen bzw. 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 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 öfter nahe von anderen Nestern bauen, so dass der Nestabstand zunehmend geringer wird. Schließlich verteidigen die Vögel nur noch die unmittelbare Nestumgebung (Fjeldsá 1973, Koshelev & Chernichko 1985, Nuechterlein et al. 2003, Fjeldsá 2004, Klatt et al. 2004, Konter 2008a, 2011, Vlug 2012).

Die Semikolonialität von Hauben-, Rothals- und Ohrentauchern entstand vermutlich erst in neuerer Zeit, in einer Art Anfangsphase der Koloniebildung bei Tauchern, so dass wir durch das Verhalten der semikolonialen Taucher die Entstehung echter Kolonialität besser verstehen können (Sachs 1998, Sachs et al. 2007). Sobald Semikolonien entstanden sind, kann man Anpassungen durch natürliche Auslese erwarten, die die Vorteile der neuen sozialen Umgebung maximieren und die Nachteile 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 wird sozial (vgl. McAllister 1958, Nuechterlein 1975, Fjeldså 1981a, 1982b, 1983b, Boe 1994, Fjeldså 2004).

4.2 Besiedlung neuer Gewässer

Da das Angebot an Nistplätzen und Nahrung variiert, haben Haubentaucher wie die meisten Lappentaucher die Fähigkeit entwickelt, alte Brutplätze aufzugeben und schnell neue zu besiedeln. Während des Zuges fliegen Lappentaucher nachts über Land (Stout 1995, Vogelzang 2002, Fjeldså 2004) und inspizieren gleichzeitig das Gelände auf geeignete Brutplätze. Bei Schnee, Nebel und Regen landen Haubentaucher manchmal auf Straßen oder anderen nassen oder vereisten, glänzenden Asphaltflächen, die sie mit Gewässern verwechseln, was uns ihre nächtlichen Streifzüge verrät (Thönen 1969, Vlug 2005). Im Winter werden zwar mehr falsch gelandete Taucher gefunden als während des Frühjahrszuges, aber auch im Frühjahr zeigen die Vögel lebhaft nächtliche Flugaktivitäten: Neue, im Winter aufgestaute Gewässer werden in der Regel schon im nächsten Frühjahr besiedelt.

Berndt (2002) nennt einige Beispiele für die Besiedlung neu entstandener Speicherköge an der schleswig-holsteinischen Nordseeküste. Im Hauke-Haien-Koog/NF gab es 1965 erstmals ein Paar Haubentaucher, 1973 wurden dort 35, und 1980 40–45 Paare beobachtet. Im 1987 eingedeichten Beltringharder Koog/NF stieg der Bestand von 1988 bis 1999 von ein auf 33 Revierpaare; 2008 und 2009 waren dort etwas mehr als 70 Revierpaare (Berndt 2002, Klinner-Hötker & Petersen-Andersen 2012).

Aus ganz Europa gibt es zahllose Beispiele für die Besiedlung neuer Gewässer. Die Anlage neuer Gewässer (Speicherbecken, Kiesgruben u. a.) wird als eine der

Ursachen für die Zunahme der Art in Europa gesehen (Cramp et al. 1977, Vlug 1983, Kuročkin 1985, Fjeldså & Lammi 1997, Brown & Grice 2005, De Juana & Garcia 2015), was allerdings auch für diverse anderen Wasservogelarten gilt. Ein besonders gutes Beispiel findet man in den Niederlanden. Ursprünglich gab es hier in der Zuiderzee, einer Meeresbucht, nur bei einigen Flussmündungen Ufervegetation mit Brutmöglichkeiten. Um 1925 nisteten in der ganzen Meeresbucht außerhalb der Deiche wahrscheinlich nicht mehr als 30 Paare (geschätzt nach Angaben von Ten Kate 1936). Im Jahre 1932 wurde diese Bucht durch einen Damm von der Nordsee getrennt, wonach das Brackwasser aussüßte und große Röhrichtgebiete entstanden. Dadurch sowie durch Eutrophierung nahm die Zahl der Brutvögel stark zu: 1978 brüteten am Ufer der ehemaligen Zuiderzee, seit 1932 IJsselmeer genannt, etwa 1.500 Paare Haubentaucher (Vlug 1983).

4.3 Paarbindung und Revierbesetzung

Haubentaucher mit einer kontinuierlichen Paarbindung würden sogleich mit dem Brutgeschäft anfangen können, sobald die ökologischen Umstände es erlauben. Und, tatsächlich, Simmons (1974, 1977) und Rolls (1977) entdeckten, dass es in England Taucher gibt, die im Winter verpaart bleiben und sogar ihr Prachtkleid behalten. Diese Taucher sind in der Regel Tiere mit großen Brutterritorien, die sie auch während des Winters besetzen, wenn die Wetterlage es zulässt, oder die sie mindestens ab und zu im Winter besuchen (Simmons 1974). Auch laut Suetens (1960) werden die Partnerbindungen der älteren Paare seines Beobachtungsgebiets in Hofstade, Belgien, im Winter nicht völlig aufgelöst. Diese Altvögel halten dort auch nach dem Verschwinden der Jungen zusammen, überwintern im Brutgebiet oder ziehen sehr spät weg und kehren früh zurück. Sie unterscheiden sich deutlich gegenüber den Durchzüglerinnen bzw. Wintergästen: Sie besitzen ihr Brut- oder Übergangskleid, während die anderen, nicht gepaarten Tiere meist ein komplettes Winterkleid tragen. Auch bei einer recht großen Zahl von Haubentauchern in Alkmaar und Amsterdam, Niederlande, geht die Bindung mit dem Brutrevier während des Winters nicht ganz verloren (Kooijmans 2007; Vlug unveröff.). Diese Tiere reagieren demnach opportunistisch auf günstige ökologische Verhältnisse und Wetterbedingungen und sind eigentlich immer im Stande, sich fortzupflanzen. Bemerkenswerterweise scheinen Haubentaucher der

australischen (*P. c. australis*) und afrikanischen Unterart (*P. c. infuscatus*) in der Regel ihr Prachtkleid zu behalten, was darauf hindeutet dass sie sich (fast) das ganze Jahr hindurch fortpflanzen können. Allerdings besitzen sie zu Zeiten, in denen sie nicht brüten, reduzierte Schöpfe und Kragen (Rolls 1977, Simmons 1977a, Fjeldså 2004).

In mittel- und nordeuropäischen Gebieten gibt es meistens keine Möglichkeit für die Taucher, das ganze Jahr auf dem Brutgewässer zu verbringen. In Schleswig-Holstein z.B. müssen sie diese oft mit Frosteinbruch verlassen. Zunächst vereisen die kleinen Seen und Teiche, je nach Witterung meist Mitte November bis Anfang Januar. Zwei bis vier Wochen später können auch die großen Seen vereisen (Berndt 1974). Soweit Tiere in milden Wintern im Lande bleiben können, erfolgt dies in der Regel nur auf großen Binnenseen sowie auf der Ostsee (siehe z.B. Berndt & Busche 1993). So wurden Mitte Januar 1994 10.198 Haubentaucher in Schleswig-Holstein gezählt, davon 6.321 an der Ostseeküste und 3.877 in Binnengewässern (Berndt 1996). Leider ist deren Herkunft nicht bekannt.

Anders als bei den sesshaften Tauchern verliert sich die Paarbindung bei wegziehenden Vögeln. Bei vielen Paaren lockert sich die Bindung schon gegen Ende der Brutsaison, und die adulten Tiere verlassen häufig das Brutgewässer einzeln oder die Kontakte gehen nach dem Abzug vom Brutplatz verloren (Simmons 1974, Van der Poel 1984, 1985, Fjeldså 2004). Aus einer Nistortstreue beider Geschlechter kann im Frühjahr eine Wiederherstellung der alten Paarbindung resultieren (Ferguson 1981, Van der Poel 1984, 1985, Fjeldså 2004). Durch Farberingungen von Haubentauchern in Leiden, Niederlande, ist nachgewiesen, dass schon im Januar die ersten Männchen zu ihren alten Territorien zurückkehren. Die Weibchen kommen im Durchschnitt circa 50 Tage später ins vorjährige Revier zurück. Nicht selten erneuern die Tiere dann die alte Paarbindung. Doch sind auch Umverpaarungen möglich. Oft müssen die frühen Paare aufgrund erneuten Frostes das Brutgewässer wieder verlassen. Dies tun sie individuell, also nicht gemeinsam, und die Paarbindung geht wieder verloren. Wenn die Tiere zurückkehren, schließen sie sich nicht selten anderen Partnern an. Zusammengefasst versuchen die Männchen also, so früh wie möglich das alte Brutrevier zu okkupieren; bei der Partnerwahl gehen sie opportunistisch vor (Van der Poel 1985). Im Unterschied zum Studiengebiet von Van der Poel (1985) gibt es viele Gebiete, wo die Ankunft am Brutplatz vielfach schon gepaart stattfindet oder wo die ankommenden

Einzelvögel ziemlich gleichzeitig eintreffen (Bauer & Glutz von Blotzheim 1966, Melde 1973; Berndt unveröff.). Dittberner & Dittberner (1970) stellten fest, dass die Erstankömmlinge in der ersten Märzdekade am Felchower See, Brandenburg, gepaart erschienen und bereits Balzverhalten zeigten. Die Hauptmenge der Taucher traf dort erst im April ein, nur teilweise gepaart, während sich andere in kleinen Trupps bis maximal 35 Tiere meist gesondert auf der Seemitte aufhielten.

Nach der Ankunft am Brutplatz beginnen ziehende Taucher so schnell wie möglich, wieder Paare zu bilden und ein Revier zu verteidigen. Auf diese Weise können sie sogleich mit dem Brutgeschäft anfangen, wenn die Umstände günstig sind. Viele Paare sind aber schon mehrere Wochen oder sogar Monate zusammen, bevor sie diese Gelegenheit bekommen (siehe 4.4) (Simmons 1974, Van der Poel 1985).

4.4 Ankunft am Brutplatz und Beginn der Eiablage

Die Rückkehr zum Brutplatz hängt oft direkt von dem Auftauen vereister Gewässer ab (Henriksen 1992, Fjeldså 2004). Dies ist nach Bauer & Glutz von Blotzheim (1966) etwa im Februar/März im Westen Europas und im April im Osten der Fall. Doch kann es bis Ende Mai noch viele Nachzügler geben. Im IJsselmeer, Niederlande, kehren die Haubentaucher oft im März oder April zum Brutplatz zurück, in der Regel abhängig von der Eisschmelze. So war 2003 das Wasser im Hafen von Enkhuizen erst um Mitte März eisfrei, und dann besuchten die Taucher wieder die Ufervegetation an diesem Brutplatz (Konter 2008a). In Schleswig-Holstein dürften je nach Strenge des Winters Anfang April 50–100 % der Brutpaare angekommen sein. Wenn im Februar/März mancher Jahre die Seen dort noch vereist sind, rasten die bereits angekommenen Haubentaucher in größeren Ansammlungen auf den Küstengewässern und Förden der Ostsee (Berndt 1974). Auch in Finnland fällt die Ankunft in die Brutgebiete zusammen mit dem Aufbrechen des Eises. Bevor die eigentlichen Brutplätze erreichbar sind, müssen die Taucher ein oder zwei Wochen in eisfreien Buchten der Ostsee warten (Ulfvén 1988).

Nicht selten bezieht ein Teil des Brutbestandes einen See viel später als die Masse der Taucher. So waren 1987–1989 ca. 75 % der Vögel im Brabant See, Dänemark, Ende April anwesend. Die übrigen 25 % erschienen erst im Mai (Henriksen 1992). Die Ursache ist unbekannt.

Vielleicht kommen diese späten Tiere nicht direkt aus den Überwinterungsgebieten, sondern inspizierten zunächst andere potenzielle Brutgewässer. Es könnte sich teilweise auch um erstmalig brütende, jüngere Taucher handeln die vielleicht von anderen Gewässern verdrängt wurden. Unerfahrene Vögel haben wenig Chance, ein Revier in einem Gewässer zu erlangen, das schon von alten Tauchern besetzt ist. Auch könnte ein Teil der spät eintreffenden Vögel direkt aus weit entfernten Winterarealen kommen, während die frühen Vögel vielleicht in der Umgebung des Brutplatzes überwintern. Die ersten (alten) Männchen kehren in den Niederlanden schon im Januar zu ihren vorjährigen Territorien zurück (siehe 4.3).

Eine Verlagerung von Winterquartieren kann die Brutabläufe stark beeinflussen. Ursprünglich war die Schweiz ein wichtiges Überwinterungsgebiet für Haubentaucher, auch für niederländische (Ulenaers & Dhondt 1991, Adriaensen et al. 1993). Seit den 1960er Jahren hat in den Niederlanden die Zahl der Haubentaucher im Winter stark zugenommen (Ringfunde und Zählungen). Gleichzeitig (1967–1987) nahmen die Winterbestände in der Schweiz ab, mit einem Tiefpunkt in den 1980er Jahren (Schmid et al. 2001, Maumary et al. 2007). Die wachsenden Winterzahlen in den Niederlanden wurden wahrscheinlich durch neue, von Menschenhand geschaffene Gewässer begünstigt. So wurde „de Grevelingen“, eine Meeresbucht, 1965–1971 durch Dämme von der Nordsee getrennt. Jetzt ist der Grevelingen See ein wichtiger Überwinterungsplatz (bis 16.000 Haubentaucher, Bijlsma et al. 2001). Mildere Winter können auch eine Rolle spielen. Die in den Niederlanden überwinternden Vögel brauchen damit nicht weit zum Brutplatz zu ziehen, und suchen wahrscheinlich früh im Jahr, vor Ende März, die Brutgebiete auf, so dass sie die besseren Brutplätze besetzen können. Sobald die Umstände günstig sind, fangen sie mit dem Brutgeschäft an und haben danach mehr Zeit, um eventuell Zweit- und Drittbruten zu produzieren. Haubentaucher, die erst Ende April/Anfang Mai zurückkehren, sind wahrscheinlich diejenigen, die noch in der Schweiz überwintern. Laut Ulenaers & Dhondt (1991) ziehen die frühen, lokal überwinternden Haubentaucher jährlich im Durchschnitt 1,78 flügelige Junge pro Paar auf, die späten, ziehenden Vögel nur 0,72.

Die Zeitspanne zwischen Ankunft und Nestbau bzw. Eiablage schwankt beträchtlich (Simmons 1974). Da schon Ende März einige Paare in Schleswig-Holstein Gelege haben, haben diese wohl nicht lange mit dem

Brutgeschäft gewartet. Der Legebeginn der meisten Paare fällt jedoch in den Mai (Berndt 1974). Simmons (1974) entdeckte in seinem Untersuchungsgebiet in England, dass Ende Dezember und im Januar einige Paare ein Revier verteidigten und Anfänge des Plattform-Verhaltens zeigten. Funktionelle Kopulationen und Eiablagen beobachtete er in den meisten Jahren jedoch nicht vor März, d. h. erst nach einer Verzögerung von mindestens acht Wochen. Im Hafen von Enkhuizen, IJsselmeer, Niederlande, besuchten 2003 die Taucher die Ufervegetation um Mitte März. Der Beginn der Eiablage der einzelnen Paare fand in diesem Jahr vom 30. März bis 18. Mai statt, d. h. nach einer Verzögerung von mindestens zwei Wochen (Konter 2008a).

Der Zeitpunkt, zu dem die Haubentaucher mit dem Bau des definitiven Nestes und mit der Eiablage anfangen, wird vor allem durch das Vorhandensein von sicheren, wellengeschützten Nistplätzen bestimmt. Andere Faktoren, die diesen Zeitpunkt beeinflussen, sind vermutlich Wetterlage, Luft- und Wassertemperaturen, Wasserstand, Ernährungsbedingungen, Schutz gegen Räuber, das Alter der Taucher (erfahrene versus unerfahrene Vögel) und die Kondition der Weibchen (Bauer & Glutz von Blotzheim 1966, Berndt 1974, Cramp et al. 1977, Vlug 1983, Simmons 1989, Ulenaers & Dhondt 1991, Stanevičius 2001, Fjeldså 2004). An exponierten Stellen großer Seen warten die Haubentaucher, bis das junge Schilf hoch genug ist, um als Wellenbrecher zu dienen (Vlug 1983, Renevey 1988). In kleineren Gewässern und in geschützten, vegetationsreichen Buchten großer Seen müssen die Tiere hingegen nicht warten und brüten einige Wochen früher. Diese Taucher akzeptieren Altschilf oder auf dem Wasser aufliegende Äste oder Zweige von Bäumen als Nistplatz (zur Nistplatzwahl siehe 3.3). So beginnt die Eiablage in der Kolonie vom relativ wellengeschützten Jachthafen von Enkhuizen (IJsselmeer) im April, aber in den ungeschützten Kolonien im IJsselmeer erst im Mai (Vlug unveröff.). Wenn Taucher in schwimmenden Pflanzenteppichen brüten, hängt der Brutbeginn vermutlich von der „Tragfähigkeit“ dieser Vegetation ab.

In Schleswig-Holstein ist der Brutverlauf auf den Seen unter 50 ha Größe statistisch signifikant Breitgipflig. Es wird also relativ häufiger früh und relativ häufiger spät gebrütet, während der Brutablauf auf den Seen über 50 ha Größe stärker konzentriert verläuft. Dass die Vögel an kleineren Gewässern früher in der Saison brüten, hängt vielleicht nicht nur mit geringerem Wellengang zusammen, sondern auch mit der schnelleren

Erwärmung kleiner und meist flacher Gewässer. Deshalb entwickelt sich das junge Schilf in kleinen Seen zeitiger, und das Altschilf wird infolge des schwächeren Eis- und Wellengangs weniger in Mitleidenschaft gezogen (Berndt 1974).

Auch der Wasserstand kann den Anfang der Brut-saison beeinflussen, so am Bodensee. Dort steigt der Wasserstand zum Frühjahr hin an. Die großen Brutgebiete liegen lange trocken und werden erst spät überschwemmt. Daher halten sich die Vögel bis in den Mai in großer Zahl vor den Brutgebieten auf. So wurden noch am 12. 5. 1990 1.925 Haubentaucher vor den Schilfflächen des Rheindeltas gesehen (Gönner 1999).

4.5 Lange Brut-saison

Normalerweise zeitigen die meisten mittel- und westeuropäischen Haubentaucher Gelege im Mai und Juni (Berndt 1974, Cramp et al. 1977, Litzbarski & Litzbarski 1983, Vlug 1983, Dittberner 1996). Die Vögel versuchen in der Regel, eine möglichst lange Brut-saison einzuhalten (siehe 4.3. & 4.4.). Diese beginnt mit der ersten Eiablage und endet, wenn die letzten Küken selbständig sind. Diese Periode kann sehr lang sein (Simmons 1974). Der Legebeginn in Schleswig-Holstein umfasst 14 Dekaden von Ende März bis Anfang August, der Schlüpftermin liegt von Anfang Mai bis Mitte September (Berndt 1974). Während bis 1973 Legeanfänge im März und April nur 0,1% bzw. 8,7% des Gesamtmaterials in Schleswig-Holstein umfassten ($n=924$), sind im Zeitraum 1974 bis 2009 diese Anteile auf 0,6% für März bzw. 12,3% für April gestiegen ($n=1.203$, ohne Zweitbruten). Damit deutet sich eine gewisse Vorverlegung der Bruttermine an (Berndt 2010). Ein sehr frühes Paar wurde in der Schwentine bei Wittmold-Wahlstorf/PLÖ beobachtet. Am 14. 5. 1988 führte das Paar drei ca. 4 Wochen alte Junge. Es begann also ungefähr am 14. 3. 1988 mit der Eiablage, und das Schlüpfen muss ungefähr am 17. April stattgefunden haben (Busche & Berndt 1990). Ein weiterer früher Schlüpftermin datiert vom ca. 20. 4. 2016 vom Heidenberger Teich/KI (Berndt unveröff.).

Nach neueren Daten werden in Schleswig-Holstein Gelege manchmal noch im August und September zeitig, so dass es Jungvögel gibt, die erst im November oder Dezember selbständig werden. Damit kann die Brut-saison in Schleswig-Holstein bis neun Monate umfassen. Beobachtungen zu Legeanfängen im September liegen vor: am 9. November und am 4. 12. 1997

wurde auf der Dorfbucht des Westensees/RD ein Paar Haubentaucher mit zwei Jungen gesehen, die am erstgenannten Datum ca. vier Wochen alt waren. Aus dem Alter der Jungen ergaben sich folgende Termine: Legebeginn ca. 9. September, Schlüpftermin ca. 13. Oktober (Bruns & Berndt 1999). Am 8. 11. 1998 führte ein adulter Taucher auf dem Russee/KI ein ca. vier Wochen altes Küken, das wohl ca. 11. Oktober geschlüpft war. Der Legebeginn war vermutlich ca. 11. September (Berndt, Bruns & Koop 2001). Am 17. 12. 1982 wurde auf dem Trammer See/PLÖ ein gerade flügger Jungvogel gefüttert. Das Tier war wohl um den 25. Oktober geschlüpft, und der Legebeginn war vermutlich ca. 25. September (Busche & Berndt 1984). Am 26. 11. 2006 wurde ein Altvogel mit zwei Küken unbekanntem Alters auf der Eider bei Lohklindt/RD gesehen (Jeromin et al. 2014).

In der Uckermark, Brandenburg, reicht die Brutperiode von Ende März bis Mitte November, d. h. etwa acht Monate. Das Legen beginnt Ende März (ab 21. 3.) und dauert bis Anfang August (bis 6. 8.). Noch Anfang September (bis 2. 9.) schlüpfen einzelne Küken. Zwischen August und Mitte November erreichen die letzten Küken ihre Flugfähigkeit. So führte ein Altvogel noch am 13. 11. 1975 einen nichtflüggen Jungvogel auf dem Mündesee (Dittberner 1996).

Aus einigen Gebieten Deutschlands sind Winterbruten bekannt. So brütete ein Haubentaucherpaar Ende Dezember 1977 bis Januar 1978 erfolgreich auf einem Kanal in Berlin, dessen Wasser durch ein Kraftwerk erwärmt wurde. Diese Winterbrut fiel in eine Phase extrem warmer Witterung bis zum Schlüpfen der beiden Jungen. Sie überstanden dann anschließend einen Wintereinbruch mit Nachttemperaturen bis minus 13 Grad Celsius (Witt & Schröder 1978). Ein Haubentaucherpaar im NSG Kleewoog in Hessen begann Anfang Februar 2002 mit dem Nestbau und um den 6. Februar mit dem Brutgeschäft. Vier Jungvögel schlüpften Anfang März und waren trotz einer Reihe von Frosttagen während dieses Monats am 3. April schon etwa zwei Drittel so groß wie ihre Eltern. Alle Jungvögel wurden flügge (Stübing 2005). In den Jahren 2001 und 2002 konnten im NSG Alter Neckar bei Altbach in Baden-Württemberg drei erfolgreiche Haubentaucher-Bruten mit Legebeginn, vollständiger Bebrütung über vier Wochen hinweg und Schlüpfterminen noch im kalendarischen Winter (21. 12. bis 19. 3.) beobachtet und dokumentiert werden (Kroymann & Kroymann 2003).

Auch in Frankreich haben die Haubentaucher eine lange Brut-saison, und es gibt Winterbruten, so z. B. im

Tal der Avre, Somme (Royer 1991 lt. Commecey 1995). In Pas-de-Calais begann ein Haubentaucherpaar um den 10. Januar 1975 mit der Eiablage, und das erste Küken schlüpfte um den 10. Februar. Zwei Küken wurden aufgezogen (Kérautret 1976).

Die Brutsaison in England und Wales dauert in der Regel sieben bis acht Monate, manchmal aber fast ein ganzes Jahr. Das Seeklima dort ermöglicht wohl eine längere Brutperiode als in Mitteleuropa mit seinem etwas kühleren Übergangsklima. Die Eiablageperiode währt gewöhnlich sechs Monate, von März bis August, kann jedoch auch acht Monate oder länger andauern, von Februar (oder selbst Januar) bis September. Es gibt in England relativ viele Feststellungen von Eiablagen im Januar. Die ersten Küken schlüpfen manchmal im Februar, vor allem im März oder April, die letzten von August bis Anfang Oktober. Im November, Dezember und manchmal im Januar findet man noch einige halb-abhängige Küken. Dies bedeutet also, dass man in England in Jahren mit milden Wintern von Januar oder Februar bis November oder Dezember Jungführende Haubentaucher sehen kann. Die Brutzeit schwankt nicht nur jährlich und zwischen den Gewässern, sondern auch zwischen den Paaren eines Gewässers (Simmons 1974, Christie 1976, Hughes & Bacon 1977, Tydeman 1977, Simmons 1989).

Die Situation in den Niederlanden unterscheidet sich kaum von der in England. Auch dort kann die Brutsaison alle zwölf Monate umfassen. Vlug (1983) und Leys (1986) berichten über Gelege im Januar und Februar sowie über führende Paare im November und Dezember. Nach Kooijmans (2007) brüten einige Vögel in Amsterdam das ganze Jahr hindurch. Im Winter 1998–1999 brachte dort ein Paar ein Junges groß, in einem Eisloch unter einer Brücke in einer Gracht.

Auch in Afrika versuchen Haubentaucher, das ganze Jahr hindurch zu brüten. In diesem Kontinent wird die Brutzeit nicht durch Frost und Eis, sondern durch Trockenheit beschränkt, so auch in Algerien. Dort beginnt der Legebeginn auf dem Tonga See Ende März und endet schon Ende Mai (Cheriet et al. 2015). In Äthiopien zeitigen Haubentaucher Gelege in der Regenperiode von Mai bis September; und in Kenia das ganze Jahr hindurch, aber vor allem von April bis Juni, d. h. während und kurz nach langen Regenperioden. In Transvaal kann man in jedem Monat Gelege finden, aber die meisten von März bis Juli (Brown et al. 1982).

4.6 Schnelles Bauen des Nestes

Hauben- und andere Lappentaucher können in sehr kurzer Zeit ein Nest bauen, so dass sie schnell auf überraschende Umstände reagieren können, z. B., wenn das alte Nest durch Wellenschlag verloren gegangen ist. Eine Plattform, die mehr oder weniger das Gewicht eines Tauchers trägt, kann in zehn Minuten errichtet werden und eine Plattform, die ein Paar für die Kopula braucht, in 2–3 Stunden. Günstigstenfalls können Taucher ein komplettes Nest für die Eiablage in 24 Stunden errichten, wenn auch 4–7 Tage üblich sind (Fjeldså 2004).

4.7 Ei, Eiablage und Küken

Lappentaucher werden zu den Nestflüchtern gerechnet. Ihre Küken haben beim Schlüpfen ein Daunenkleid, geöffnete Augen und können gleich schwimmen, wenn es notwendig ist. Anders als bei typischen Nestflüchtern jedoch ist die Vollgelegegröße der Taucher gering (Fjeldså 1977, Vlug 2005). Anseriformes legen in der Regel 8–10 Eier, aber Haubentaucher meist nur 3–5, und diese sind im Vergleich zur Körpergröße des Tauchers klein (Heinroth 1922, Heinroth & Heinroth 1928, Bauer & Glutz von Blotzheim 1966, Melde 1973, Makatsch 1974, Simmons 1974, Cramp et al. 1977, Fjeldså 1977). Während bei den Anseriformes das Ei etwa 14 % des Körpergewichts des Weibchens wiegt und bei den Charadriiformes 17 %, macht es bei den größeren Lappentauchern nur etwa 3–4 % und bei den kleineren etwa 6–7 % des Körpergewichtes des Weibchens aus. Das Verhältnis des Eigewichts (39–45 g) zum Körpergewicht des Haubentaucherweibchens (etwa 1 kg) ist 1:25, d. h. dass das Ei ca. 4 % des Körpergewichts wiegt. Dieser Wert ist eher charakteristisch für Nesthocker (Heinroth 1922, Simmons 1974, O'Connor 1984, Fjeldså 2004).

Die Eier der Lappentaucher sind nicht nur klein, sondern besitzen auch relativ kleine Dotter (Heinroth 1922, Heinroth & Heinroth 1928). Der Vogeleidotter allgemein hat einen hohen Fett- und Proteingehalt 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 40–60 % liegt (Fjeldså 1977, Terres 1980, Wassmann 1999). Demnach bekommen Nestflüchter im Ei viel mehr Nahrung und befinden sich beim Schlüpfen in

einem Stadium relativ großer, physischer Selbständigkeit; sie sind weniger von den Eltern abhängig.

Bei den größeren Lappentauchern (Hauben- und Rothalstaucher) allerdings bildet der Dotter nur etwa 22 % des Eivolumentums und beim Zwergtaucher 29–31 % (Fjeldså 1977). Laut Heinroth (1922) wiegt der Dotter in einem Haubentaucherei 8,5–9,2 g, d. h. 20–25 % (im Durchschnitt 22 %) des Eigewichts (39–45 g). Die Werte des Dottergewichtes bei Hauben- und Rothalstaucher liegen also unter denen der echten Nestflüchter und innerhalb der Spanne der Nesthocker. Durch diese Tatsachen könnte man Lappentaucher besser als Seminestflüchter (semiprecocials) einstufen.

Dieser Sachverhalt hat Konsequenzen. Die verfügbaren Energiereserven im Körper des Haubentaucher-Weibchens werden wahrscheinlich durch die Ablage von Eiern mit ihrem geringen Dottervolumen nicht stark beansprucht. Hinzu kommt, dass vor allem ein Teil der Nahrung aus dem Brutgewässer direkt für sie verwendet wird und weniger die Energiereserven (vgl. Rothalstaucher in Paszkowski et al. 2004, McParland et al. 2010, Kloskowski & Trembacowski 2015, aber siehe auch Forsyth et al. 1994). Die Energie der Tauchereltern wird vor allem für die Führung der Küken genutzt, die beim Schlüpfen ziemlich hilflose, wenig entwickelte Tiere sind mit einer schlecht entwickelten Thermoregulation in den ersten Lebenstagen. Sie müssen gefüttert werden. Dies bedingt vermutlich die spezialisierte Nahrungssuche der Lappentaucher, die viel Geschicklichkeit und Erfahrung fordert. In starkem Kontrast dazu steht die Situation bei den echten Nestflüchtern. Deren Weibchen legen große Eier mit großen Dottern, so dass beim Schlüpfen die Küken groß und hochentwickelt sind und eine sehr gute Thermoregulation haben, wie z. B. bei den Anseriformes. Diese Küken können ihre Nahrung sogleich selbst suchen und brauchen dafür keine besondere Übung. Anders als bei den Lappentauchern wird bei solchen Vogelarten also die Energie der Weibchen für die Bildung der Eier benutzt (Fjeldså 2004, Gill 2007).

Weil die Bildung der Eier bei Tauchern nur relativ wenig Energie benötigt, sind Hauben- und andere Lappentaucher in der Lage, im Laufe einer Brutperiode eine sehr große Zahl von Eiern zu legen (undeterminierte Eiablage). Ohrentaucher, und vermutlich auch Haubentaucher, können 50 Eier in einer Saison legen (Fjeldså 2004). Daher können sie nach Eiverlusten kontinuierlich Nachgelege zeitigen.

Taucher produzieren nicht nur viele, sondern auch sehr schnell neue Eier, weil sie ihre Gelegegröße durch Follikel-Resorption regulieren können (Fjeldså 2004). Der Legeabstand bei Haubentauchern beträgt in der Regel etwa 48 Stunden (Bauer & Glutz von Blotzheim 1966, Simmons 1974, Cramp et al. 1977). Manchmal jedoch ist dieser Abstand viel kürzer; die Vögel reagieren rapide auf unvorhersehbare Änderungen in der Umwelt.

Ein Beispiel von einem kurzen Intervall bei der Eiablage stammt vom Heidenberger Teich/KI (Berndt unveröff.). Hier brütet jedes Jahr ein Paar Haubentaucher. Am 5.6.2013 wurde das (zweite) Nest des Brutpaares mit mindestens zwei Eiern zerstört aufgefunden. Durch einen Wasserstandsanstieg nach Regenfällen hatte sich das Reisignest losgerissen, und das Baumaterial hing in den ins Wasser hängenden Zweigen der Weide, unter der die Nester oft gebaut werden. Am 8. Juni, nur 72 Stunden später, fand sich an fast derselben Stelle ein neues Nest mit vier Eiern. In den Weidenzweigen hing kein Baumaterial mehr, so dass die Taucher wohl das Material aus den Zweigen „gepflückt“ haben, was das Heranschaffen von Baumaterial sehr vereinfacht haben dürfte. Die Tiere brauchten also nur etwa 72 Stunden für den Bau eines Nestes und das Legen von vier Eiern. Da für das Bauen eines für die Eiablage geeigneten Nestes mindestens 24 Stunden notwendig sind (siehe 4.6), brauchte das Weibchen also etwa 48 Stunden für das Legen von vier Eiern; das Intervall betrug demnach ca. 16 Stunden, und damit ein Drittel der „normalen“ Zeit. Konter (unveröff.) fand in einer Haubentaucherkolonie in Enkhuizen, Niederlande, einige Male ein Intervall von vielleicht 12, aber höchstens 24 Stunden, aber hier ist nicht ganz ausgeschlossen, dass ein zweites Weibchen ein Ei ins Nest legte.

4.8 Variable Brutdauer

Heinroth (1922) definiert die Brutdauer oder Inkubationszeit als die Zeit, die bei ungestörter Bebrütung eines frischen Eies bis zum Auskriechen des jungen Vogels verstreicht, d. h. also die Entwicklungsdauer des Keimlings bis zum Ausschlüpfen. Im Brutofen (bei etwa 39,5°C) beträgt die Brutdauer eines Eies vom Haubentaucher 25 Tage (Heinroth 1922, Heinroth & Heinroth 1928). Draußen in der Natur dauert die Inkubationszeit in der Regel länger. Harrison & Hollom (1932) stellten eine Periode von 27–29 Tage fest, und Cramp et al. (1977) nennen 28 (27–29) Tage, sodass eine Brutdauer von ca. 28 Tagen wohl die Regel in West- und Mitteleuropa ist.

Eine Brutdauer von 22 Tagen (Hanzák 1952) bzw. 23 Tagen (des letzten geschlüpftes Eies) (Konter 2012) ist als Ausnahme zu betrachten.

Die Differenzen in der Bebrütungsdauer dürften u. a. mit der Intensität von Störungen an den einzelnen Nestern zusammenhängen. Ein Embryo, der wiederholten und längeren Wärmezufuhrunterbrechungen ausgesetzt ist, benötigt insgesamt eine längere Brutdauer als ein Embryo, der annähernd pausenlos bebrütet wird (Melde 1973). Wie schon erwähnt wird vermutet, dass Haubentaucher an Brutplätzen mit nachtaktiven Räubern nachts häufig das Nest für längere Perioden verlassen; dadurch verlängert sich die Brutdauer (vgl. Nuechterlein & Buitron 2002).

Darüber hinaus entstehen Unterschiede vermutlich durch Anpassungen an die Länge der Sommer. Im Norden sind die Sommer relativ kurz, und den Haubentauchern steht dort eine kürzere Periode fürs Brutgeschäft zur Verfügung. Die Brutdauer im Vesijärvi See, Süd-Finnland, beträgt im Durchschnitt 26 Tage und an der südwestlichen Meeresküste in Finnland nur $25,6 \pm 1,3$ Tage ($n=135$) (Ulfvens 1988).

4.9 Alter, in dem die jungen Haubentaucher flügge bzw. selbständig werden

Die Altvögel führen und füttern ihre Jungen meistens bis zum Flüggewerden, mitunter darüber hinaus (Berndt 2011). Laut Cramp et al. (1977) können junge Haubentaucher erst ab ihrer achten Lebenswoche Nahrung erbeuten; sie sind mindestens bis zu ihren zehnten Lebenswoche von den Fütterungen der Eltern abhängig, werden im Durchschnitt 13 Wochen gefüttert und mit 71–79 Tagen flügge (Cramp et al. 1977). Simmons (1974) hat in England intensive Studien an 39 Brutten durchgeführt. In diesen Fällen blieben die Jungen elf bis 16 Wochen oder noch länger bei den Eltern. Der Autor beobachtete keine Küken, die vor ihrer elften Lebenswoche ganz unabhängig von den Eltern waren. Aus Schleswig-Holstein liegen jedoch zwölf Nachweise vor, bei denen die Jungen das Brutgewässer in einem Alter von unter zehn Wochen verlassen haben; in zwei weiteren Fällen waren sie zehn bzw. elf Wochen alt (Berndt 2011). Im Falle von Zweitbruten müssen und können die Jungen der ersten Brut häufig ab der vierten oder fünften Woche teilweise selbst nach Nahrung tauchen, was die Ablösung von den Eltern beschleunigen wird (Berndt 2011) (siehe 4.10). Auch bei anderen Lappentauchern kann die Führungszeit fluktuieren, so z. B. bei

Ohren- (Fjeldså 1973) und Schwarzhalstauchern (Fiala 1974, 1976). Die Führungszeit hängt stark von den ökologischen Bedingungen ab. So spielen Jahreszeit, Nahrungsangebot, sinkende Wasserstände, aber auch Mauerzug („Mauerzwang“) und Zweitbruten vermutlich eine Rolle (Vlug 1996, Berndt 2011).

Die Unterschiede in der Länge der Führungszeit und einige andere Verhaltensweisen wie z. B. das Verlassen des Restgeleges (siehe 6.3), weisen darauf hin, dass es bei Haubentauchern einen Eltern-Nachkommen-Konflikt („parent-offspring-conflict“) gibt. Dieser Interessenkonflikt zwischen den Jungtieren und den Eltern wird seit Trivers (1974) oft im Schrifttum erwähnt. Es ist das „Bestreben“ des Jungtieres, einen möglichst hohen Brutpflege-Aufwand von den Eltern zu erhalten. Die Eltern jedoch müssen diesen Aufwand begrenzen, im Interesse der eigenen Gesundheit und zur Maximierung des eigenen, zukünftigen Fortpflanzungserfolges. Das Alter des Jungtieres spielt hierbei eine große Rolle. Je älter es wird, desto mehr kann es selbst für sich sorgen, desto geringer ist somit der Vorteil, den es durch die Brutpflege erhält. Der junge Taucher versucht mit bestimmten Verhaltensweisen die Eltern milde zu stimmen, z. B. durch charakteristische Bettelhaltungen (Simmons 1968). Oft haben die Küken damit Erfolg und werden länger versorgt, als wirklich nötig ist. Mitunter lassen sich aber die Eltern nicht umstimmen, z. B. wenn sie Küken der Zweitbrut versorgen müssen oder wenn es Zeit für die Flügelmäuser wird.

4.10 Zweit- und Drittbruten und Jungenzahl

Wird eine Brut beim Haubentaucher gestört und muss vorzeitig aufgegeben werden, folgt sehr oft ein Nach- oder Ersatzlege. Zudem gibt es regelmäßig Zweitbruten, d. h., eine weitere Brut nach einer erfolgreichen ersten. Oft beginnt die zweite Brut, wenn die Jungen der ersten Brut höchstens drei Wochen alt sind, d. h., die Brutten sind verschachtelt (Berndt 2010). Dann brütet der eine Altvogel und der Partner übernimmt die Fütterung der Küken. Mitunter ruhen die Jungen der ersten Brut neben dem erneut brütenden Altvogel, meistens das Weibchen (Kroymann & Kroymann 2003, Ruf 2005, Berndt 2010). Nach dem Schlüpfen der zweiten Brut besorgt in der Regel das Männchen das Futter, während das Weibchen die kleinen Jungen betreut oder auf dem Rücken trägt. Doch wechseln die Partner mitunter ihre Aufgaben (Berndt 2010). Die Jungen der ersten Brut beginnen zwar schon im Alter von wenigen Wochen

selbständig nach Nahrung zu suchen; doch betteln sie immer wieder erfolgreich ihre Eltern an (Berndt 2010). Aber die Eltern können sich ihnen gegenüber mit einer Mischung aus Akzeptanz und Feindseligkeit verhalten (Kunz 1963, Melde 1973, Ruf 2005). Der Eindruck besteht, dass die Jungen der ersten Brut meistens früh selbständig und flügge werden und das Brutgewässer rasch verlassen, gewöhnlich bevor die Jungen der zweiten Brut flügge sind (Berndt 2011). Küken der Erstbrut versuchen z.T., die Nahrung der kleineren Geschwister abzufangen (Chance 2002; Vlug unveröff.; vgl. Rothalstaucher in Kloskowski 2001b). Andererseits werden in seltenen Fällen Küken einer Zweitbrut durch die älteren Küken gefüttert; auch kann ein Küken der Erstbrut wiederholt Nahrung von einem Altvogel übernehmen, um damit zu einem kleineren Geschwister zu schwimmen und dieses füttern (Kunz 1963, Michels 1986, Gipson & Orton 1992). Selten trägt ein älteres Küken ein Geschwister der Zweitbrut auf dem Rücken (Cramp et al. 1977, Chance 2002, Berndt 2010).

Sehr ungewöhnlich ist ein langfristiger Zusammenschluss der Jungen aus beiden Bruten im Domänental/RD 2018 (Berndt unveröff.). Um den 18. Mai schlüpfte die erste Brut mit zwei Jungen, und am 7. Juni begann die Eiablage der zweiten Brut, aus der um den 13. Juli fünf Junge schlüpften. Die Küken beider Bruten wurden während der gesamten Aufzucht zusammen geführt, d. h., es wurden stets sieben Junge hinter den Altvögeln schwimmend beobachtet. Ganz abweichend vom „normalen“ Verhalten war, dass die Eltern beiden Jungengruppen eine gleich große Aufmerksamkeit schenkten. Am 9. September wurden letztmals die beiden Alten und alle sieben Jungvögel zusammen gesehen, die dann 16 bzw. acht Wochen alt waren. Am 11. Oktober war noch ein Jungvogel da (das „Nesthäkchen“?); er wurde in 15 Minuten einmal gefüttert, im Alter von 13 Wochen. Am 14. Oktober waren nur noch die Altvögel anwesend.

Aufgrund der langen Brutperiode können Haubentaucher mehr Zweitbruten zeitigen als z. B. Rothalstaucher (Vlug 2005). Die Nachrichten über Zweitbruten in Europa häufen sich in den letzten Jahrzehnten, mit auffälligen regionalen Unterschieden. Besonders oft treten sie in Westeuropa auf, in Mitteleuropa regelmäßig, in der ehemaligen Sowjetunion gar nicht (Kuročkin 1985, Berndt 2010). In Großbritannien versuchen laut Prestt & Jefferies (1969) 11 % der erfolgreichen Brutpaare wieder zu nisten, von denen drei Viertel erfolgreich sind, also etwa 8 % der erfolgreichen Paare. In den Niederlanden zeitigt nach Leys & De Wilde (1971) eine große Zahl der

Haubentaucher ein Zweitgelege. Das bestätigen lokale Untersuchungen: Van der Poel (1985) kontrollierte 82 Haubentaucherpaare in der Provinz Zuid-Holland, Niederlande, wo 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 1984a).

In Deutschland wird nach 1970 zunehmend von Zweitbruten berichtet (Berndt 2010). So ermittelte Haafke (1983) an einem Brutplatz in Nordrhein-Westfalen bei einem von 1974 bis 1982 von ein auf acht Paare wachsenden Brutbestand 34 erfolgreiche Erstbruten, 15 erfolgreiche Zweitbruten sowie eine erfolgreiche Drittbrut.

Aus Schleswig-Holstein sind bis einschließlich 2009 46 erfolgreiche Zweitbruten sowie eine Drittbrut von 21 Gewässern bekannt, und zwar seit 1969 aus 26 von 41 Jahren. Bei landesweiter Suche könnte man vielleicht pro Jahr 30–50 Zweitbruten finden, was einem Anteil von 1–2 % am Brutbestand entspräche (Berndt 2010). Drittbruten hingegen werden selten beobachtet: Meldungen kommen u. a. aus England (Rolls 2004a), Niedersachsen (Kunz 1963), Nordrhein-Westfalen (Haafke 1983), Baden-Württemberg (Kroymann & Kroymann 2003) und den Niederlanden (Van der Poel & Ottema 1983). Kraak (1984a) stellte fest, dass 1983 mindestens 4 % der etwa 175 Brutpaare in Amsterdam ein Drittgelege zeitigten. 2009 gelang Berndt (2010) der erste dokumentierte Drittbrutnachweis in Schleswig-Holstein und zwar am Heidenberger Teich/KI. Im Jahre 2014 gab es den zweiten Nachweis einer Drittbrut im Domänental/RD (Berndt unveröff.).

Mehrfachbruten des Haubentauchers wurden in den letzten Jahrzehnten wesentlich häufiger beobachtet. Das beruht vermutlich teilweise auf einer höheren Beobachtungsintensität, insbesondere aber wohl darauf, dass die Witterungsbedingungen in Form milder Winter günstiger werden und die Vögel früher mit der Brut beginnen (Kunz 1963, Simmons 1974, Van der Poel 1985, Mayr 1986b, Berndt 2010). Laut Berndt (2010) werden in Schleswig-Holstein Erstbruten ab Ende März, vor allem aber im April begonnen, die meisten Zweitbruten etwa zwei Monate später hauptsächlich im Juni. Die Termine für die Erstbruten liegen also in diesen Fällen sehr früh, denn bei der Gesamtheit der Haubentaucher beginnt die Eiablage hauptsächlich im Zeitraum Anfang Mai bis Anfang Juni. Allerdings hat generell die Zahl der Brutanfänge 1974–2009 im März und April zugenommen, was Zweitbruten begünstigen dürfte (siehe 4.5). Eine

andere wichtige Voraussetzung von Mehrfachbruten ist eine Zunahme von kleinen Weißfischen infolge der Eutrophierung der Gewässer in den letzten 50 Jahren (Zang 1977, Mayr 1986b, Berndt 2010).

Vermutlich sind kleine Gewässer optimale Brutplätze für Zweitbruten. Jedenfalls werden die meisten Zweitbruten dort beobachtet (u.a. Kraak 1984a, Van der Poel 1985), wenn auch die Beobachtungsmöglichkeiten besonders günstig sind. So wurden Zweitbruten in Schleswig-Holstein hauptsächlich von Gewässern gemeldet, die unter 10 ha groß sind, reiche Kleinfischbestände aufweisen und auf denen nur ein Paar Haubentaucher brütet. Dabei handelt es sich überwiegend um anthropogene Gewässer wie Parkteiche und Regenwasserrückhaltebecken (Berndt 2010). Einzelbrüter an kleinen, fischereilich nicht bewirtschafteten Gewässern dürften in mehrfacher Hinsicht Vorteile genießen: fehlende Konkurrenz, schnelle Erwärmung und geringer Wellenschlag (Simmons 1974, Berndt 2010).

Wahrscheinlich produzieren vor allem frühe, dominante und erfahrene Paare Zweitbruten. Für drei Gewässer im Raum Kiel liegen längere Datenreihen vor: Am Stadtsee/RD, Heidenberger Teich/KI und Hasensee/RD zeitigten Haubentaucher über 23, 22 und 15 Jahre viele erfolgreiche Erstbruten. Der Anteil erfolgreicher Zweit-/Drittbruten (in Relation zu Erstbruten) betrug 43% bzw. 50% und 53% (Stand 2016) (Berndt unveröff.). Berndt (2010) hatte anhand der Färbung den Eindruck, dass das Männchen am Hasensee über mindestens 13 Jahre dasselbe war und das Weibchen nach neun Jahren gewechselt hat. Vielleicht ist die Bruttradition am Hasensee mit dem Tod des Männchens erloschen. Danach dauerte es elf Jahre bis 2007, bis dort wieder ein Haubentaucherpärchen ansässig wurde. Bütje (lt. Berndt 2010) vermutete, dass am Stadtsee das Paar nach elf Jahren gewechselt hat. Bei den genannten Gewässern im Raum Kiel handelt es sich um unter 5 ha große, anthropogene Gewässern mit jeweils nur einem Brutpaar.

Mit Hilfe von Zweitbruten verdoppeln bis verdreifachen Haubentaucherpärchen ihren Bruterfolg. An vier Gewässern im Raum Kiel (die drei oben erwähnten Gewässer sowie Domänental/RD) folgten auf insgesamt 66 Erstbruten (jährlicher Durchschnitt 2,9 Junge pro Paar) 34 erfolgreiche Zweit- und Drittbruten (jährlicher Durchschnitt 2,7 Junge pro Paar), und die Jungenzahl in Jahren mit zwei/drei erfolgreichen Bruten belief sich im Durchschnitt 5,4 Junge/Paar. Die Jahresreproduktion in Jahren mit erfolgreichen Mehrfachbruten betrug maximal viermal 6, fünfmal 7, zweimal 8, einmal 9 und

einmal 11 Junge/Paar (Stand 2016; Berndt unveröff.). Insbesondere die Haubentaucher am Heidenberger Teich/KI zeigten eine hohe Reproduktionskapazität. Von 1995 bis 2018, also 24 Jahre lang, waren sie in jedem Jahr erfolgreich. Aus Erstbruten wurden 64 Junge flügge, aus Zweitbruten in elf Jahren gingen weitere 23 Junge hervor, und dann gab es noch eine Drittbrut mit vier Jungen. Insgesamt wurden also 91 Junge in 24 Jahren groß, was ein Brutergebnis von 3,8 Jungen pro Paar ergibt (Berndt unveröff.). Es wird wohl nicht viele, ähnlich erfolgreiche Haubentaucher geben. Wie lange dieselben Brutpartner zusammen waren bzw. ob und wann ein Wechsel der Individuen erfolgte, ist unbekannt.

In Schleswig-Holstein könnten Zweitbruten einen nicht unerheblichen Anteil von vielleicht 10% an der aktuellen Gesamtproduktion des Haubentauchers haben (Berndt 2010). Die Jahresreproduktion von Paaren mit Mehrfachbruten ist viel höher als die mittlere Familiengröße in Schleswig-Holstein (2,07 Junge, $n=1.660$ Familien; Berndt 1974) und in Europa (2,11 Junge, $n=4.262$ Familien; Vlug 1983). Im Hinblick auf den Gesamtbruterfolg, d.h. einschließlich der erfolglosen Bruten, sind die Unterschiede mit Zweitbruten und dem Gesamtergebnis noch krasser: 4,0 Junge/Paar an den vier erwähnten Gewässern mit Zweitbruten (Stand 2016; Berndt unveröff.), 1,3 Junge pro Brutpaar in Schleswig-Holstein ($n=2.600$ Brutpaare; Berndt 1974) und 1,11 in Europa ($n=19.561$ Brutpaare; Vlug 1983); mehr Daten über Familiengröße und Gesamtbruterfolg siehe z.B. Prestt & Jefferies 1969 (England), Leys & de Wilde 1971 (Niederlande), Melde 1973 (Oberlausitz), Zang 1976 (Niedersachsen und Bremen), Ranftl 1980 (Bayern), Bendorff 1982 (Bayern), Gierth 1986 (Thüringen), Dittberner 1996 (Uckermark), Ryslavý 2001 (Brandenburg und Berlin), Berndt & Lunk 2005 (Fehmarn), Forrester & Andrews 2007 (Schottland), Kraus & Krauß 2013 (Teiche im Fränkischen Weihergebiet) und Dietzen 2015 (Rheinland-Pfalz). Wir müssen jedoch im Auge behalten, dass die in der Literatur angegebenen Zahlen des Gesamtbruterfolges oft zu hoch sind (siehe 7.1.3).

5 Anpassungen in der Nahrungsökologie und im Nahrungssuchverhalten

5.1 Nahrungszusammensetzung

Haubentaucher sind opportunistisch auch in ihrer Nahrungswahl. Sie weisen eine breite Streuung der



Foto 20: An vielen Gewässern bilden Flussbarsche *Perca fluviatilis* eine wichtige Nahrungsquelle für Haubentaucher. In der Regel fressen die Vögel Flussbarsche mit einer Länge von 5–10 cm (Geiger 1957, Büttiker 1985), aber manchmal sind die Fische erheblich größer. // For Great Crested Grebes Perch *Perca fluviatilis* are an important source of food in many waters. Usually birds feed on Perch 5–10 cm long, but sometimes the fish are considerably larger. Foto: H. Niesen, 21. 3. 2005, Enkhuizen, Compagnieshaven, IJsselmeer, Niederlande.

Beutetiere auf, von vielen Fischarten bis zu aquatischen Wirbellosen (Cramp et al. 1977). Sie fressen sogar ihre eigenen Helminthen (Darmwürmer) und füttern die Küken mit diesen Parasiten (Simmons 1975a, 1989).

Im Unterschied zu den anderen paläarktischen Lap-pentauchern sind Fische, wie sie an seinem jeweiligen Aufenthaltsort vorkommen, die Hauptnahrung des Haubentauchers (Bauer & Glutz von Blotzheim 1966, Cramp et al. 1977, Kuročkin 1985, Fjeldså 2004). Es gibt viele Untersuchungen der Magen- und Speiseröhreinhalte (hier Mageninhälte genannt), die dies bestätigen. Hier folgt eine Auswahl:

Geiger (1957) untersuchte die Mageninhälte von 77 erwachsenen und 30 jungen Haubentauchern, die in den Monaten Juni und Juli 1955 und 1956 auf dem Bielersee, Schweiz, erlegt wurden. Auf Grund der in diesen 107 Mägen vorgefundenen Reste konnten mindestens 1.141 Fische nachgewiesen werden, davon 926 Cypriniden (Weißfische, vor allem Rotaugen *Rutilus rutilus*) und 213 Flussbarsche *Perca fluviatilis*.

Die Befunde von Büttiker (1985) waren ähnlich. Sie untersuchte 313 Mägen aus der Schweizer Seite des Untersees (Bodensee). Diese Vögel wurden von Juli 1974

bis Juli 1977 erlegt. In 306 Mägen wurden insgesamt 7.120 Fische identifiziert. Die mit Hilfe von Knochen bestimmten Fische verteilten sich auf die folgenden Arten: Rotauge 44 %, Brachsen (Blei) *Abramis brama* 15 %, übrige Cypriniden 5 %, Flussbarsch *Perca fluviatilis* 26 % und Dreistachliger Stichling *Gasterosteus aculeatus* 10 % sowie Seeforelle *Salmo trutta lacustris*, Hecht *Esox lucius* und Äsche *Thymallus thymallus* zusammen knapp 0,2 %.

Im IJsselmeer, Niederlande, fanden Piersma et al. (1997) eine andere Zusammensetzung. Sie untersuchten 1978–1985 mehr als 1.300 in Fischernetzen ertrunkene Haubentaucher aus der Periode August–März. Die meisten (85 %) der insgesamt 26.754 identifizierten Beutefische waren Stinte *Osmerus eperlanus*, die übrigen Fische Kaul- *Gymnocephalus cernua* (9 %) und Flussbarsch *Perca fluviatilis* (4 %) sowie Rotauge und Zander *Stizostedion (Sander) lucioperca* mit zusammen 1 %.

Sonntag (2009) untersuchte die Mägen von 20 in Netzen ertrunkenen Haubentauchern aus dem Brackwasser der Pommerschen Bucht, Ostsee, aus dem Zeitraum Oktober bis April 2001–2006. Insgesamt wurden 1.275 Fische in den Mägen gefunden, davon 77 % Grundeln

Gobiidae [Strandgrundel *Gobius (Pomatoschistus) microps*, Sandgrundel *Gobius (Pomatoschistus) minutus*, Schwarzgrundel *Gobius niger* und Kristallgrundel *Crystallogobius linearis*] sowie 21% Barsche Percidae (Zander *Stizostedion lucioperca* und Kaulbarsch *Gymnocephalus cernua*). Die relativ kleine Zahl von Barschen hatte einen hohen Anteil an der Biomasse (79%).

Außer Fischen fressen Haubentaucher zahlreiche andere Wassertiere, manchmal in großen Mengen, wenn sie auch hinsichtlich des Gewichtsanteils an der Nahrung meistens wenig bedeutsam sind. So fressen sie Insekten und deren Larven (Libellen Odonata, Stein- oder Uferfliegen Plecoptera, Wasserwanzen Hemiptera, Käfer Coleoptera, Zweiflügler Diptera, Köcherfliegen Trichoptera, Nachtschmetterlinge Lepidoptera, Hautflügler Hymenoptera), Krebstiere Crustacea (Flohkrebse *Gammarus*, Flusskrebse *Astacus*) und Spinnen Araneae. Im Meer oder Brackwasser werden Vielborster Polychaeta verzehrt. Von den Tintenfischen Cephalopoda steht der Nordsee-Kalmar *Alloteuthis subulata* auf dem Menü. Kaulquappen, Frösche, und gelegentlich auch Molche, Schlangen (Ringelnatter *Natrix natrix*) und Laich dienen als Nahrung (Madsen 1957, Bauer & Glutz von Blotzheim 1966, Cramp et al. 1977, Fjeldså 2004, Sonntag 2009). In bestimmten Gebieten trifft also zu, was Naumann (1838) über die Nahrung schreibt: „Er nährt sich von allerlei Wasserinsekten und ihren Larven, von kleinen Fischchen und, doch nur im Nothfall, auch von kleinen Fröschen. Wo er Insekten genug hat, kümmert er sich wenig um andere Geschöpfe, fängt so vorzüglich Wasserkäfer, von den größten bis zu den kleinsten, aus den Gattungen *Hydrophilus*, *Dytiscus*, *Gyrinus* u. a., noch mehr ihre Larven, zumal der großen Arten und die diesen ähnelnden Larven der größeren Libellen, von *Aeschna* und *Libellula*, doch auch von *Agrion*. Fische, aber höchstens bis einen Finger lang, fängt er, wo jene weniger häufig sind, frißt aber keine abgestandenen“.

Auf den Seen von Naursum, Nord-Kasachstan, sind Haubentaucher am allerwenigsten Fischfresser. Fische stellen hier nur 1,2% der Nahrungsobjekte und werden in 12,5% der Mägen gefunden ($n=16$ Mägen). Die Nahrung besteht hier vor allem aus Wasser- und Schwimmkäfern (37% der Nahrungsobjekte, in 78% der Mägen) und Wanzen (41% der Nahrungsobjekte, in 50% der Mägen), zu ihnen kommen noch Krebstiere (Flohkrebse Amphipoda), Zuckmückenlarven, Weichtiere, Mücken, Köcherfliegenlarven, Spinnen und Fliegen Imagines (Gordienko & Zolotareva 1977, Kuročkin 1985).

Knopfli (1956) erwähnt das häufige Auffinden von Maikäfern *Melolontha* in den Mägen von zur Flugzeit dieses Insektes erlegten Haubentauchern in der Schweiz. Von 66 untersuchten Mägen im Jahre 1915 enthielten 34 Maikäfer. 13 Mägen davon waren mit solchen Insekten reichlich angefüllt. Dafür aber fehlten in diesen, mit einer Ausnahme, Fischreste.

Die kleinen Jungvögel werden vor allem mit Insekten und Fischbrut gefüttert (Cramp et al. 1977, Simmons 1989). Markuze (1965) untersuchte Mägen von Haubentauchern aus den Fischwirtschaften im Wolgadelta, Russland; die Hauptnahrung der adulten Haubentaucher besteht dort aus Fischen (51–90 Gewichtsprozent); die Jungen aber bekommen vor allem Wasserinsekten und deren Larven und viel weniger Fisch (nur 32 Gewichtsprozent).

5.2 Methoden der Nahrungssuche

Das Tauchen unter Wasser ist die vorherrschende Methode der Nahrungssuche. Unter Wasser verfolgen Haubentaucher aktiv ihre Beute. Sie sind also Nahrungsverfolger – „pursuers“, anders als die Nahrungssammler – „searchers“ wie z. B. der Schwarzhalstaucher, die kleine und sich langsam bewegende Beutetiere aufpicken (Fjeldså 1988, 2004, Vlug 2012). Fische, insbesondere die größeren Exemplare, werden hauptsächlich im Wasser ohne dichte Vegetation gefangen (Cramp et al. 1977).

Insgesamt können Haubentaucher Nahrung aber auf sehr verschiedene Weise erbeuten. Beim Fang von Wirbellosen nutzen sie manchmal die Methode von Nahrungssammlern, indem sie Wasserinsekten u. a. von Wasserpflanzen ablesen. Dabei bewegen sie die Füße unabhängig von einander und können dadurch fast stationär im Wasser „hängen“ (Fjeldså 2004). An flachen Stellen oder in der Unterwasservegetation suchen Haubentaucher ihre Beute ohne zu tauchen („surface-hunting“, „Oberflächen-Jagd“). Sie liegen still auf der Wasseroberfläche oder schwimmen langsam, halten einen Teil des Kopfes unter Wasser und suchen, häufig mit Kopf-Halsbewegungen, nach Fischbrut und aquatischen Wirbellosen. Wenn die Taucher Beute entdecken, schieben sie den ganzen Kopf und den Hals unter Wasser oder gründern („up-ending“), d. h. dass sie beinahe den ganzen Körper nach vorne unter Wasser kippen (nur das Schwanzende ist sichtbar), während die Beine diese fast senkrechte Stellung heftig rudern stabilisieren. Wenn nötig, tauchen die Vögel weiter unter, wobei anschließend meistens der Schwanz als erster Körperteil wieder

an derselben Stelle oberhalb der Wasseroberfläche erscheint (Simmons 1977b, Cramp et al. 1977, Simmons 1989).

Manchmal nehmen die Taucher schwimmend Nahrung, meistens Insekten, von der Wasseroberfläche oder von Pflanzenblättern, Ufermauern usw. auf, so z. B. Ameisen Formicidae, Schilfkäfer *Donacia clavipes* und schlüpfende Zuckmücken Chironomidae (Hölzinger et al. 2011). Gelegentlich schwimmen sie rasch auf dem Wasser hin- und her und picken Insekten aus der Luft, dabei den Hals oft sehr lang ausgestreckt haltend oder den Körper fast ganz im Wasser aufrichtend (Knopfli 1956, Melde 1973, Cramp et al. 1977, Kuročkin 1985). In Durham, England, wurde ein Haubentaucher bei dem Erbeuten von Schwalben beobachtet. 2015, 2016 und 2017 „pickte“ ein Taucher Ufer- *Riparia riparia* und Rauchschwalben *Hirundo rustica* aus der Luft und schluckte sie hinunter. Die Wetterverhältnisse waren schlecht und die Schwalben flogen in geringer Höhe und langsam über der Wasseroberfläche, sodass es für den Taucher möglich war, sie zu erwischen (Stoker 2018).

5.3 Täglicher Nahrungsbedarf

Nach Heinroth & Heinroth (1928) frisst ein hungriger Haubentaucher von etwa 1kg Gewicht in Gefangenschaft im Laufe eines Tages ungefähr 38 Ukeleis *Alburnus alburnus* von je 6–10g, d.h. zusammen rund 260g. Wenn man ihm täglich diese Fische in beliebiger Menge gibt, so nimmt er auf die Dauer nicht mehr so viele, sodass sein Nahrungsverbrauch im Freien pro Tag durchschnittlich 200g betragen dürfte, also ein Fünftel seines Körpergewichts. Mit dem Befund von Heinroth & Heinroth (1928) deckt sich ein von Knopfli (1956) zitierter Bericht von Richard (1915), der einen Haubentaucher in Gefangenschaft pflegte. Dieser Vogel hatte ein Gewicht von 740g und beanspruchte pro Tag durchschnittlich 157g Nahrung, ebenfalls ein Fünftel seines Körpergewichts. Jedoch kann der Nahrungsbedarf erheblich fluktuieren, u.a. weil es verschiedene Energiegehalte der Beute gibt. So ist der Energiegehalt von Heringen *Clupea* zweimal so hoch wie der der meisten anderen Beutetiere (Fjeldså 2004).

Wiersma et al. (1995) zeigten, dass die gefressene Nahrungsmenge der Haubentaucher im IJsselmeer, Niederlande, im Januar 1,8-mal größer ist als im Oktober. Die Ursachen dieser Zunahme dürften sein:

1. Veränderungen in Luft- und vor allem in Wassertemperaturen; bei den niedrigen Temperaturen im Mittwinter verlieren die Vögel mehr Körperwärme;

2. Unterschiedliche Zeiten, die die Taucher unter Wasser verbringen; sie müssen in der Kälteperiode mehr fressen, und tauchen vermutlich häufiger und länger;
3. Erwärmung der Nahrung; die gefangenen Fische haben die gleiche niedrige Temperatur wie das Wasser;
4. Tauchtiefen; sie sind im Januar 1,5-mal größer als im Oktober;
5. Zunahme der Körpermasse und des Auftriebes („buoyancy“); die frische Körpermasse („fresh body mass“) der adulten Taucher ist im Januar etwa 7% größer als im Oktober. Individuen mit mehr Fett haben einen höheren Auftrieb, verbrauchen also mehr Energie beim Tauchen;
6. Aktivitätskosten. Die fünf oben genannten Faktoren können insgesamt ca. 55% der 1,8-fachen Zunahme der Nahrungseinnahme vom Herbst bis zur Wintermitte erklären. Die übrigen 45% werden wohl durch die höheren Aktivitätskosten im Winter verursacht, d.h. eine Zunahme von Nahrungssuche- und Bewegungsaktivitäten aufgrund des größeren Nahrungsbedarfs.

5.4 Schnabelspaltgröße, Behändigkeit und Geschwindigkeit der Taucher in Beziehung zur Beutegröße

Haubentaucher sind sehr fähige Nahrungssucher. Laut Simmons (1989) fressen sie hauptsächlich hochrückige Cypriniden und Flussbarsche bis zu einer maximalen Länge von etwa 22cm. Haubentauchermännchen fangen ab und zu Fische von 200g, was bedeutet, dass sie mit einem erfolgreichen Tauchvorgang den täglichen Bedarf an Nahrung decken können. Manchmal lohnt es sich für einen Taucher, lange Tauchvorgänge zu unternehmen, um Fischschwärme mit Fischen geeigneter Größe zu finden (Fjeldså 2004). Gewässer, an denen es keine Fische der richtigen Größe für Altvögel oder Küken gibt, werden gemieden (siehe 3.2.8 und 3.2.11).

Zur maximalen Größe der Beutefische liegen mehrere Befunde vor. Nach Geiger (1957) fraß ein Haubentaucher ein Rotauge mit einer Länge von 21,5cm, und Ribí (lt. Geiger 1957) erwähnt einen Hecht *Esox lucius* von 27cm. Am IJsselmeer, Niederlande, konnte ein über 30cm langer Aal *Anguilla anguilla* trotz heftiger Gegenwehr letztendlich verschluckt werden (Konter lt. Felten 2013). Außergewöhnlich ist die Beobachtung im Baggerweihergebiet Remerschen, Luxemburg. Dort erbeutete und verschluckte ein Haubentaucher einen ca. 40cm langen Hecht *Esox lucius* (Felten 2013). Die



Foto 21: Außergewöhnlich ist eine Beobachtung in Luxemburg. Dort erbeutete und verschluckte ein Haubentaucher einen ca. 40 cm langen Hecht *Esox lucius* (Felten 2013). // One observation in Luxembourg is unusual: a Great Crested Grebe captured and swallowed an approx. 40 cm long Pike *Esox lucius*. Foto R. Felten, 21. 7. 2012, Baggerweihergebiet Remerschen, Luxemburg.

Länge der Beute spielt jedoch nicht die entscheidende Rolle. Es ist vielmehr der Durchmesser oder Querschnitt eines Fisches, wahrscheinlich zusätzlich auch seine Gegenwehr, die bestimmen, ob der Taucher die Beute hinunterschlucken kann (Piersma 1988, Felten 2013). Die Schnabelspaltgröße Fisch fressender Lappentaucher begrenzt die Größe der Beutetiere, die sie fressen können (Kloskowski 2011). Wenn sich herausstellt, dass ein gefangener Fisch zu groß ist, um verschluckt zu werden, gibt der Taucher meistens nach vielen Versuchen auf (Simmons 1989; Vlug unveröff.). Manchmal ersticken Haubentaucher, die zu große Fische schlucken wollen, so ein Vogel am niederländischen IJsselmeer an einer ca. 30 cm langen Rotfeder *Scardinius erythrophthalmus* (Konter lt. Felten 2013).

Nicht nur die Größe der Beute, sondern auch deren Schwimmgeschwindigkeit spielt eine Rolle bei der Nahrungswahl der Taucher. Die maximale Schwimmgeschwindigkeit der poikilothermen („wechselwarmen“) Echten Knochenfische Teleostei korreliert ungefähr linear mit ihrer Gesamtlänge sowie mit den Wassertemperaturen (Piersma 1997). In diesem Zusammenhang sind vor allem die Untersuchungen über das Beutefangverhalten von Rothals- und Ohrentaucher

erhellend: Nach Piersma (1988) fressen diese Taucher im Winter im IJsselmeer, Niederlande, ausschließlich Fische, hauptsächlich Stinte *Osmerus eperlanus*. Der Ohrentaucher ist hinsichtlich der Struktur des Beines besser an das Tauchen angepasst als der Rothalstaucher (Onno 1966). Rothalstaucher fingen, ungeachtet ihrer fast zweimal so großen Schnäbel, im Durchschnitt kleinere Stinte als der Ohrentaucher ($n = 18$ Rothalstaucher- und sechs Ohrentauchermägen und Speiseröhren). Obwohl Stinte verschiedener Größe anwesend waren, die die Vögel im Prinzip alle hinunterschlucken könnten, erbeuteten beide Taucherarten vor allem die kleineren. Dies weist darauf hin, dass die Schwimmgeschwindigkeit der Fische beim Beutefang wichtig ist, so dass die Nahrungswahl vielleicht stärker von der Behändigkeit und Geschwindigkeit der Vögel abhängt, d. h. von der Anatomie der Beinmuskulatur, als von der Schnabelgröße. Auch Haubentaucher erbeuten in der Regel in der warmen Jahreszeit kleinere Fische als sie aufnehmen können (Geiger 1957, Büttiker 1985). Im Winter jedoch fangen sie größere und schnellere Fische, weil diese bei niedrigen Wassertemperaturen nicht so schnell schwimmen und entkommen können (Piersma et al 1997).



Foto 22: Auf diesem Bild verschluckt der Taucher den Fisch. Tags darauf wurde der Vogel wieder in seinem Revier gesehen, offensichtlich hatte er keine Probleme, den Hecht zu verdauen (Felten 2013). // In this picture the bird swallows the fish. The next day it was seen again in its territory. Obviously it had no problems to digest the Pike. Foto: R. Felten, 21. 7. 2012, Baggerweihergebiet Remerschen, Luxemburg.

Geiger (1957) untersuchte die Mageninhalte von Haubentauchern aus Juni und Anfang Juli (siehe 5.1). Danach waren die erbeuteten Fische (vor allem Rotaugen und Flussbarsche) meistens kleiner als sie hintergeschluckt werden könnten. Die Rotaugen maßen 10 bis 21,5 cm (Durchschnitt 16 cm), während die Barsche nur 5 bis 10 cm (Durchschnitt 6,5 cm) lang waren. Diese Befunde werden von Büttiker (1985) bestätigt. Sie untersuchte Mägen von Haubentauchern, die aus allen Monaten des Jahres stammten (siehe 5.1). Von den gefressenen Rotaugen waren 63 % 4–6 cm lang und 15 % 6–8 cm, während die Anteile an den anderen Größenklassen gering waren. Von den Barschen waren größere Exemplare als beim Rotauge erbeutet worden; 85 % dieser Fische waren 6–10 cm lang. Bei den Brachsen *Abramis brama* zeigte es sich, dass wie bei den Rotaugen vorwiegend Fischchen aus dem ersten Jahrgang gefressen wurden. Beim größten frisch verschluckten Fisch handelte es sich um einen Hasel *Leuciscus leuciscus* von 20 cm Länge (Büttiker 1985).

Jungtiere werden, je nach ihrem Alter, mit unterschiedlich großen Beutestücken gefüttert. Wenige Tage alte Junge erhalten im Normalfall 1–2 cm große, noch

durchsichtige Jungfische, die der nicht führende Altvogel in Ufernähe erbeutet. Zu große Fische werden den Jungen zwar gelegentlich angeboten, von diesen aber nicht angenommen. Ab der zweiten Woche der Küken frisst der Altvogel zu große Fische in der Regel ohne vorherige Fütterungsversuche selbst oder verfüttert sie an den die Jungen führenden Partner (Mayr 1986a). Wenn viele kleine Fische im Brutgewässer vorhanden sind, bekommen die Küken mehr Nahrung von den Eltern, und ihre Sterblichkeit ist geringer (Ulenaers & Dhondt 1994).

Ein zu großes Beutestück kann ein Jungvogel wieder herauswürgen. Ein Altvogel am Lucherberger See, Kreis Düren, versuchte, das zwei Wochen alte Küken mit einem ca. 15 cm langen Rotauge (Plötze) zu füttern. Der Versuch des Jungvogels, die Beute mit den normalen ruckartigen Schlingbewegungen abzuschlucken, scheiterte jedoch. Nach zwei Minuten intensiven Kopfrückens ragte die Schwanzflosse des Fisches immer noch aus dem weit geöffneten Schnabel. Das Jungtier neigte dann den Hals nahezu horizontal nach vorn und schüttelte Kopf und Hals in dieser Lage mehrmals heftig hin und her. Nach zwei Minuten war es ihm gelungen, das Rotauge wieder auszuwürgen (Mayr 1986a).

5.5 Geschlechtsdimorphismus hinsichtlich Schnabelgröße und Nahrung

Es gibt Unterschiede in Körper- und Schnabelgröße zwischen Männchen und Weibchen (Cramp et al. 1977, Piersma et al. 1997). Die Culmen der Männchen der Nominatform des Haubentauchers ($n=204$) messen 42–58,8 mm, die der Weibchen ($n=199$) 39–51 mm (Fjeldså 2004). Auch Flügel-, Tarsus-, Zehgrößen und Körpergewicht sind bei den Weibchen im Allgemeinen kleiner. Durch diesen Geschlechtsdimorphismus fangen Weibchen im Durchschnitt kleinere Beute als Männchen (Piersma et al. 1997). Vermutlich hat die natürliche Auslese diese Situation begünstigt, u. a. weil dimorphen Eltern eine größere Palette an Beutetieren für die Küken zur Verfügung steht als monomorphen Eltern (Fjeldså 2004).

5.6 Nahrungssuche in trübem Wasser und nächtliches Jagen

Das Tauchen ist die vorherrschende Jagdmethode. Vor dem Tauchen versuchen die Haubentaucher nicht selten, die Beute von der Wasseroberfläche aus zu entdecken, indem sie unter den Wasserspiegel gucken (Fjeldså 2004). Bei Sichttiefen (Secchi-Tiefen) von weniger als ca. 40 cm sind die Vögel in der Nahrungssuche behindert, so dass es in hypertrophen, trüben Gewässern unmöglich ist, die Beute von der Wasseroberfläche aus zu sehen (Van Eerden et al. 1993). Die vielen Haubentaucher in fischreichen, trüben Gewässern müssen eine andere Lösung finden, um ihre Nahrung zu finden. Sehr wahrscheinlich nähern sie sich ihrer Beute von unten, so dass sie die Fische im Gegenlicht sehen können. Sie müssen folglich tiefer tauchen als ihre Beute (Piersma et al. 1988, 1997, Fjeldså 2004).

In der Regel suchen Haubentaucher ihre Nahrung tagsüber (Cramp et al. 1977). Wenn dies nicht möglich ist, sind sie in der Lage, den Zeitraum ihrer Jagd zu verändern. Am IJsselmeer, Niederlande, ist der Stint *Osmerus eperlanus* in der Periode August–März die Hauptnahrung (siehe auch 3.2.9 und 5.1), also auch während der Flügel-Mauserzeit der adulten Vögel im August und September (Piersma et al. 1988). Während des Tages und der Nacht konzentrieren die Fische sich in relativ großen Wassertiefen in Seebodennähe, wo die Taucher sie aufgrund der hohen Wassertrübung nicht oder nur schlecht sehen. Während der Abend- und Morgendämmerung jedoch ziehen die Fische in

Richtung Wasseroberfläche, wo die Taucher sie entdecken und effizient fangen können. Die Taucher suchen dann in den Perioden um Sonnenauf- und -untergang ihre Nahrung (Piersma et al. 1988).

Ungeachtet solcher Techniken kann die Wassertrübung mitunter Bestandsdichten der Taucher beeinträchtigen. In den Monaten Januar und Februar überwinterten trotz der geringeren Fischdichte auf dem Starnberger See, Bayern, mehr Haubentaucher als am Ammersee, Bayern, der eine geringere Sichttiefe aufweist (Müller et al. 1990).

Auch nächtliches Jagen des Haubentauchers ist festgestellt worden; manchmal suchen die Vögel ihre Nahrung in mondbeschienenen Nächten (Fjeldså 2004). Am Neuenburger See (Lac de Neuchâtel, Schweiz) verwendete ein adulter Vogel in der Periode der Jungenaufzucht nur 8 % der Tageshelligkeit für die Deckung des eigenen Nahrungsbedarfs; er fing dazu zwischen fünf und 20 Uhr durchschnittlich fünf 1–1,5-jährige Fische; 25 % der Tageshelligkeit benötigte er für die Versorgung der Jungen. Das Defizit bei der Deckung des Eigenbedarfs wurde wohl nachts ausgeglichen. Jedenfalls wurde Nachtaktivität von Haubentauchern beobachtet sowie durch mit Kleinsendern ausgerüstete Vögel nachgewiesen. Nachtaktivität schien am Neuenburger See die Regel zu sein, und einiges deutete auf einen größeren Fangerfolg als bei Tag (Glutz von Blotzheim 1989, Renevey 1989a, 1989b).

5.7 Wechselnde Tauchtiefen während des Jahres

Haubentaucher suchen, vor allem im Sommer, bevorzugt die oberen Wasserschichten zur Nahrungssuche auf (Hofer 1969, Cramp et al. 1977). Da Haubentaucher regelmäßig in Grundnetzen ertrinken, ist etwas über ihre Tauchtiefen bekannt. Nur ab und zu tauchen sie in der Periode Juni–September ziemlich tief, z. B. im Sempacher See, Schweiz, bis 17,5 m am 28. September (Hofer 1969). In Winter sind größere Tauchtiefen keine Ausnahme, so von 40 bzw. 41 m im Februar im Sempacher See (Hofer 1963). Am Starnberger See, Bayern, betrug die maximale Tauchtiefe im Winter 35 bzw. 39–40 m (Müller et al. 1989).

Darüber hinaus gehen Haubentaucher im Winter häufig in Ufernähe bei wenigen Metern Wassertiefe auf Fischfang. Sehr gerne suchen sie im Sempacher See die oft mehrere Tonnen betragenden Massenansammlungen von Rotaugen auf, die in geringer Tiefe den

Winter verbringen (Hofer 1969). Die durchschnittliche Tauchtiefe im Winter ist jedoch größer als im Sommer, auch in Flachseen, so z. B. im IJsselmeer (Piersma et al. 1997). Ursache ist, dass im Verlauf des Winters größere Fische sich in größere Tiefen zurückziehen. Den nahrungssuchenden Tauchern kommt zwar entgegen, dass die Abnahme der Wassertemperaturen zu einer geringeren maximalen Schwimmgeschwindigkeit der Fische führt und die Transparenz des Wassers und damit die Sichtbarkeit der Fische im Herbst und Winter zunehmen. Angesichts der erforderlichen Tauchtiefen sind die Tauchkosten für die Vögel jedoch hoch (Müller et al. 1989, 1990, Piersma et al. 1997).

5.8 Solitäre und gemeinsame Nahrungssuche, Ansammlungen

Die Vögel suchen gewöhnlich unabhängig von ihren Artgenossen Nahrung (Melde 1973, Fjeldså 2004). Aber auch hier zeigen Haubentaucher ein flexibles Verhalten, indem sie sowohl innerhalb als auch außerhalb der Brutzeit gemeinsam in Trupps dem Fischfang nachgehen können. Regelmäßig tauchen sogar große Schwärme „wie auf ein Kommando“ gemeinsam (Gruppentauchen), so am Selenter See/PLÖ Verbände von 500 bis 800 Tauchern (Berndt 1974). Zweimal jagten in Schleswig-Holstein eng geschlossene und langgestreckte Verbände schwimmend und tauchend hinter einem Fischschwarm her: 19.10.1968 160 Ex. Westensee/RD, 14.6.1970 50 Ex. Großer Plöner See/PLÖ, jeweils von Möwenschwärmen begleitet. Anders als bei dem nicht seltenen Gruppentauchen werden solche „Fischzüge“ in einem eng geschlossenen, langgestreckten Verband und unter beträchtlichen Ortsveränderungen durchgeführt (Berndt 1974). Dieses Verhalten ist viel ausgeprägter von Gänsesägern *Mergus merganser* und Kormoranen *Phalacrocorax carbo* bekannt.

Aus England wurde ein solches Verhalten vom Chew Valley Lake, Avon, gemeldet. In Juli und August bildeten sich dort öfters eng geschlossene Trupps aus in der Regel 150 bis 250 Haubentauchern. Sobald ein Fischschwarm entdeckt wurde, zeigten die Taucher ein intensives Nahrungssuchverhalten mit hoher Tauchaktivität. Diese „Fischzüge“ zogen häufig bis zu 70 Lachmöwen an, die sich auf die kleinen Fische stürzten, die durch die Taucher zur Oberfläche getrieben wurden (Vinicombe 1976). Källander (2008, 2011) beobachtete wiederholt „Fischzüge“ („fishing-flocks“) während des Sommers 2008–2011 in Südschweden, und auch er beschreibt

sie als eng geschlossene und langgestreckte, synchron tauchende Verbände mit bis zu ungefähr 140 Tauchern (8. Mai 2009). Die Tiere legten schwimmend und tauchend große Entfernungen zurück, so z. B. ein Trupp von 60 Tauchern etwa 2,5 km in circa 180 Minuten. Die Fischzüge bildeten sich kurz nach Sonnenaufgang und lösten sich während des Tages auf.

Die von Källander (2011) beobachteten Fischzüge im Krankesjön See, Südschweden, wurden hauptsächlich von Tauchern einer Brutkolonie während Brutpausen gebildet und zwar in der Zeit, als die Vögel Nester hatten. Das ist bemerkenswert, denn in der Regel leben brütende Haubentaucher in Paaren. Außerhalb der Brutzeit hingegen bilden sie regelmäßige Trupps und Verbände von lokal mehreren hundert Vögeln (Berndt 1974). Zu bedeutenden Ansammlungen kommt es vor allem Ende Juni bis Anfang Oktober auf Gewässern, wo große Gesellschaften die postnuptiale Vollmauser durchführen, in deren Verlauf die Taucher zeitweilig flugunfähig werden. Größere Mauseransammlungen gibt es z. B. auf Schaalsee, Gr. Plöner See und Selenter See, Schleswig-Holstein, wo insgesamt bis zu 4.000 Haubentaucher Mausergesellschaften bilden (Drenckhahn lt. Berndt 1974, Koop 1996) sowie auf dem IJsselmeer, Niederlande, wo an einer Stelle (Mokkebank, Friesland) bis zu 20.000 (einmal 40.000) Vögel zusammen kommen (Vlug 1976a, 1976b, Piersma et al. 1986, Piersma 1987, Konter 2008b).

5.9 Nahrungsflüge

In der Regel besiedelt der Haubentaucher solche Gewässer, in denen er sowohl Nahrungsangebot als auch Nisthabitat vorfindet. Normalerweise fliegen Taucher in der Brutsaison wenig oder gar nicht. An einigen Brutgewässern jedoch fehlt mitunter ein ausreichendes Nahrungsangebot; dann unternehmen sie Nahrungsflüge insbesondere von Binnengewässern zum nahen Meer, wo sie Beute für sich selbst und ihre Jungen fangen (Berndt 1974, Vlug 1983).

Schon Lunau (1933) erwähnt Nahrungsflüge des Haubentauchers von der Sulsdorfer Wiek (Fehmarn) aus, und noch heute sind sie von mehreren Gewässern Fehmarns zur Ostsee zu beobachten (Berndt 1974, Vlug 1983). Kortegaard (1973) beobachtete regelmäßige Nahrungsflüge in der Brutzeit von den Seen in Vejlerne zu den Salzwässern des Limfjords, Dänemark. In den Niederlanden wurde dieser Pendelverkehr von Dünenweihern zur Nordsee beobachtet, außerdem von

Brutgewässern hinter dem Deich zu Flüssen (Rhein und Waal), und von Kleingewässern hinter dem Deich zum IJsselmeer (Leys et al. 1969, Vlug 1983).

6 Anpassungen im Fortpflanzungsverhalten an ein nicht vorhersehbares Nahrungsangebot für die Küken

Junge Haubentaucher können sehr von Engpässen in der Nahrungsversorgung betroffen sein. Die Eltern müssen für sie jedes einzelne Beutetier an die Oberfläche bringen, und das kostet Zeit. Große, für Altvögel geeignete Beutetiere, sind häufig für kleine Junge zu groß. Die Auswahl an geeigneten Fischen und Wasserinsekten kann daher gering sein (vgl. Vlug 2005). Dies führt eventuell zu einer größeren Mortalität der Küken. In niederländischen Fischteichen mit vielen Kleinfischen bekamen Küken mehr Nahrung als Jungvögel auf Teichen mit weniger Beute. Der Prozentsatz der Küken, die die Versorgungsperiode überlebten, war im ersten Fall höher (Ulenaers & Dhondt 1994).

Bei schlechtem Wetter ist die Erbeutung der Nahrungstiere vermutlich erschwert, und wenn dann auch noch Nahrungsmangel herrscht, müssen beide Eltern wahrscheinlich mehrere Male am Tag gleichzeitig nach Beute suchen, während die Jungen allein und schutzlos auf dem Wasser schwimmen. Die Körperwärme weniger Tage alter Jungvögel nähert sich dann schon innerhalb einiger Minuten der Wassertemperatur, zumal wenn sie nicht ausreichend ernährt sind. So gelingt es den Eltern insbesondere in nasskalten, regnerischen und stürmischen Wetterperioden häufig nicht, alle Jungen am Leben zu halten. Die Mortalität vor allem in den ersten zwei Lebenswochen ist hoch (Ulenaers & Dhondt 1994, Vlug 2005).

Die Altvögel können weder das Nahrungsangebot noch die Wetterbedingungen vorhersehen. Daher 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 (vgl. Simmons 1974, Kloskowski 2003). Die wichtigsten Anpassungen an nicht vorhersehbare Nahrungsbedingungen für die Küken sind: variable Volllegegrößen, asynchrones Schlüpfen, Verlassen des Restgeleges, Konkurrenz zwischen den Geschwistern und die Bildung eines Hierarchiesystems unter ihnen sowie Aufteilung der Jungen auf Männchen und Weibchen.

6.1 Variable Volllegegrößen

In Europa schwankt die durchschnittliche Volllegegröße des Haubentauchers gebiets- und zeitweise zwischen 2,00 und 4,52 Eiern ($n=918$ Gelege; Leys & De Wilde 1971). In der Regel legen die Vögel 3–5 Eier (siehe 4.7); die Variabilität der Volllegegrößen ist jedoch sehr hoch und schwankt zwischen 1 und 9 Eiern (Cramp et al. 1977, Fjeldså 2004). Extreme Werte (1 und 9) sind selten, Gelege mit 2 oder 6 Eiern aber nicht ungewöhnlich, so dass die größte normale Volllegegröße dreimal soviel Eier umfassen kann wie die kleinste (Melde 1973, Simmons 1974).

Die variablen Volllegegrößen sind vermutlich vor allem als Anpassungen an fluktuierende Nahrungsangebote entstanden (Simmons 1974, 1997). Möglicherweise korreliert die Größe des Geleges mit der maximalen Zahl der Jungen, die aufgezogen werden könnten, wenn die Nahrungssituation während der Eiablage und der Aufzucht gleich günstig wäre (vgl. Simmons 1974, 1997). Doch gibt es andererseits Daten, die eine Beziehung zwischen Volllegegröße und Nahrungsangebot nicht erkennen lassen (Ulenaers & Dhondt 1991). Möglicherweise spielen Lebensalter, Erfahrungen, Reviergröße, Kondition und Brutstrategie der Taucher sowie die Zahl der Raubfeinde eine Rolle bei den Unterschieden der Volllegegrößen (vgl. Campbell & Lack 1985, Bezzel & Prinzing 1990, Scott 2010).

Haubentaucher legen meistens mehr Eier als sie später Junge großziehen. Aufgrund schlechter Wetterbedingungen und Nahrungsmangel ist die Sterblichkeit unter den Jungvögeln häufig sehr groß (Ulenaers & Dhondt 1994, Vlug 2005, Dietzen 2015).

In sehr guten Nahrungssituationen kann ein Paar bis zu fünf Küken hochbringen, auch wenn es nicht selten Gelege mit sechs Eiern gibt. Es ist für die Tiere nicht vorhersehbar, ob durch schlechte Nahrungsbedingungen, Wetterverhältnisse oder Prädatoren Küken sterben werden, und vermutlich gehen die Taucher mit größeren Gelegen auf „Nummer sicher“ (Simmons 1997).

Die jeweilige Fortpflanzungsstrategie (K- oder r-Strategie, siehe 7.) könnte eine Rolle hinsichtlich der Volllegegröße spielen (Vlug 2005). Vielleicht zeitigen Haubentaucher an stabilen, großen Gewässern im Durchschnitt kleinere Gelege als Artgenossen auf Kleingewässern, so dass sie weniger Küken bekommen und weniger Energie verlieren, gesund bleiben und sich länger fortpflanzen können (K-Strategie, Lebenszeit-Reproduktion oder „lifetime reproduction“, siehe 7.). Zu kleineren Gelegen

an großen Gewässern gibt es bisher nur wenige Fakten. Laut Leys & De Wilde (1971) haben niederländische Haubentaucher in Kolonien (die sich immer in oder bei großen Gewässern befinden) im Allgemeinen eine niedrigere durchschnittliche Gelegegröße als der Landesdurchschnitt von 3,50 Eiern. Die Ursache dieser geringen Zahl braucht nicht unbedingt eine K-Strategie zu sein: Vlug (1983) fand in einer Kolonie eine mittlere Größe von 2,98 Eiern pro Gelege ($n = 491$ Gelege, *inklusive noch nicht kompletter Gelege*, berechnet aus Daten von mehreren Jahren). Die Nester in dieser Kolonie werden so oft durch Wellenschlag vernichtet, dass man nur relativ wenige komplette Gelege findet. In einer Periode mit schwachem Wind lag der Durchschnitt in dieser Kolonie jedoch mit 4,19 Eiern pro Gelege ($n = 48$ Gelege) deutlich höher. Manchmal ist die mittlere Vollgelegegröße in Taucherkolonien relativ hoch, so z. B. in Enkhuizen, Niederlande 3,94 Eier ($n = 452$; Konter 2008a), und im Krakower See, Mecklenburg-Vorpommern, 4,13 Eier ($n = 214$; Neubauer 2008).

Viele Autoren erwähnen, dass die mittlere (Voll) Gelegegröße beim Haubentaucher, wie bei sehr vielen anderen Vogelarten (Rowe et al. 1994), früh in der Brutsaison größer ist als später (Onno 1960, Leys & De Wilde 1971, Melde 1973, Ulenaers & Dhondt 1991, Dittberner 1996; aber siehe auch Bauer & Glutz von Blotzheim 1966, Simmons 1974). Dies gilt für sowohl Erst- als auch Ersatz- als auch Zweitgelege (Fjeldså 2004). Dafür gibt es noch keine befriedigende Erklärung. Es ist sehr wohl möglich, dass es später in der Saison schwerer ist, Küken groß zu ziehen, vielleicht durch ein geringeres Nahrungsangebot oder weil die Weibchen mit der Mauser anfangen. Auch ist denkbar, dass jüngere Taucher, die schon im zweiten Kalenderjahr brüten, dies meistens spät in der Saison tun und eine geringe Gelegegröße zeitigen. Auch in diesem Fall versuchen die Altvögel, das eigene Überleben und damit die Chance auf Bruterfolg in Folgejahren zu maximieren (vgl. Toft et al. 1984).

Zusammengefasst kann man sagen, dass möglicherweise die variablen Vollgelegegrößen Anpassungen an fluktuierende Nahrungsangebote sind, wir jedoch die genaue Beziehung zwischen den beiden Faktoren noch nicht verstehen.

6.2 Asynchrones Schlüpfen

Bei den meisten Nestflüchtern wie z. B. Anatiden und Charadriiformen beginnt die effektive Bebrütung

des Geleges mit dem letztgelegten Ei, und die Küken schlüpfen daher mehr oder weniger gleichzeitig (Simmons 1974). Lappentaucher hingegen brüten mit wenigen Ausnahmen sofort nach Ablage des ersten Eies, manchmal nach Ablage des zweiten. Da der Legeabstand zwischen zwei aufeinander folgenden Eiern beim Haubentaucher in der Regel etwa 48 Stunden beträgt, schlüpfen die Küken in zeitlichen Abständen von ein bis zwei Tagen (Heinroth & Heinroth 1928, Bauer & Glutz von Blotzheim 1966, Simmons 1974, Cramp et al. 1977).

Dieses asynchrone Schlüpfen gibt den Altvögeln die Möglichkeit, die Zahl der Küken zu kontrollieren, indem sie das Restgelege verlassen. Alters- und Größenunterschiede der Jungen bedingen eine unterschiedliche Überlebenschance, denn die Konkurrenz zwischen den Geschwistern fördert eine schnelle Anpassung ihrer Zahl an die verfügbare Nahrungsmenge.

6.3 Verlassen des Restgeleges

Oft beenden Lappentaucher das Brüten, bevor alle Eier geschlüpft sind. Sie verlassen nicht nur unbefruchtete Eier oder Eier mit gestorbenen Embryonen, sondern auch Eier mit lebensfähigen Embryonen (Brua et al. 1996, Kloskowski 2003, Fjeldså 2004). Van der Poel (1985) stellte dieses Verhalten bei ca. 30 % der 72 von ihm untersuchten fruchtbaren Haubentaucherpaare in der Provinz Zuid-Holland, Niederlande, fest.

Wenn auch Störungen am Nest zur Aufgabe des Restgeleges führen können, sind sie meistens nicht die Ursache. Vielmehr sind asynchrones Schlüpfen und Verlassen des Restgeleges regelmäßige Anpassungen an einen Nahrungsmangel in der Schlüpfzeit (Simmons 1974). Dadurch wächst die Überlebenschance für die erstgeschlüpften Küken, so dass mindestens ein Teil der Brut überlebt. Ähnliches fand Kloskowski (2003) bei Rothalstauchern in Polen. Dort hing das Verlassen des Restgeleges nicht mit der Zahl der schon geschlüpften Küken oder mit dem Zeitpunkt der Eiablage zusammen. Vielmehr gab es einen klaren Zusammenhang mit der Nahrungssituation; das Verlassen kam vor allem bei Paaren mit größeren Gelegen bzw. bei Familien mit Küken vor, die den Hungertod starben.

Es ist selbstverständlich nicht im Interesse der Küken eines Restgeleges, dass sie von den Eltern verlassen werden. Hauben- und andere Lappentaucherküken piepen während der letzten ein bis zwei Tage vor dem Schlüpfen laut im Ei (Heinroth & Heinroth 1928, Brua et al.

1996). Möglicherweise versuchen die Küken so, ein Verlassen zu verhindern. Experimente mit Schwarzhalstau-
 cherküken 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. Wenn ein
 brütender Taucher das Nest verlässt, veranlasst ihn das
 Piepen zu einer schnelleren Rückkehr. Durch das Pie-
 pen wird also die Zeit außerhalb des Nestes reduziert
 und mehr Zeit auf die Bebrütung der Eier verwendet.
 Auch der nicht brütende Altvogel reagiert auf das Pie-
 pen und verbringt längere Zeit in der Nähe des Nestes
 (Brua 1996, Brua et al. 1996).

6.4 Konkurrenz zwischen den Geschwistern und Bildung eines Hierarchiesystems

Die zuerst geschlüpften Küken sind nicht nur grö-
 ßer und stärker als die jüngeren Geschwister, sie sind
 auch geschickter in ihren Bewegungen, so dass sie sich
 schneller dem Futter bringenden Altvogel nähern und
 bei den Fütterungen die besten Positionen auf der Was-
 seroberfläche einnehmen (Simmons 1974). Sie haben
 dadurch in den ersten Tagen nach dem Schlüpfen
 den kleineren Geschwistern gegenüber Vorteile. Diese
 sind allerdings nur von kurzer Dauer. Jedoch baut sich
 durch die ursprüngliche Überlegenheit an Kampfver-
 mögen schnell eine Hierarchie auf, wodurch die äl-
 teren Geschwister längere Zeit die jüngeren dominieren
 können. Das asynchrone Schlüpfen verursacht also ein
 selbstregulierendes Dominanzsystem (Nuechterlein
 1981, Simmons 1974). Durch Nuechterlein (1981) sind
 mehr Einzelheiten über diesen Prozess bekannt, der
 erwartungsgemäß gleich nach dem Schlüpfen anfängt.
 Nach seinen Experimenten mit Renntauchern *Aech-
 mophorus occidentalis* und ihren frisch geschlüpften
 Küken, unterdrückten die älteren Küken die Reak-
 tionen der kleineren auf die elterlichen Nahrungsrufe.
 Zwar ließen sich die jüngeren Geschwister, zwischen
 den Rückenfedern versteckt, beim Verhören von Nah-
 rungsrufen sofort blicken, und bettelten gleichzeitig mit
 den älteren Geschwistern. Sie wurden jedoch gewöhn-
 lich von diesen heftig gepickt, und bald lernten sie, sich
 nicht mehr zu zeigen, bis die älteren Geschwister gesät-
 tigt waren.

Tauchereltern greifen in den 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. Je
 höher das Küken in der Hierarchie steht, desto mehr
 Nahrung bekommt es von den Eltern (Kloskowski
 2001a). Dadurch erhalten die kleinsten Küken in Zei-
 ten von Nahrungsmangel zu wenig Beutetiere, und die
 Sterblichkeit ist unter ihnen höher als unter den Erstge-
 schlüpften. Der Vorteil für die Fortpflanzung der Eltern
 besteht in der Chance, dass zumindest das älteste Junge
 überlebt und nicht alle Küken eingehen.

Zudem wird in der Zeit, in der die Küken größer wer-
 den, der Raum auf dem Rücken der Eltern knapp. Die
 dominanten Taucherküken bekommen eher einen Platz
 als die Untergeordneten, wodurch sie vermutlich wäh-
 rend Schlechtwetterperioden eine größere Überlebens-
 chance haben (Nuechterlein 1981).

6.5 Aufteilung der Jungen auf Männchen und Weibchen

Zunächst kümmern sich beide Altvögel um die Jungen,
 indem der eine die Jungen betreut und der andere Futter
 holt. Nach einigen Wochen kommt es vielfach zu einer
 Aufteilung der Küken. Der eine Altvogel füttert dann
 selten oder nie die Küken des anderen Altvogels. Die
 Aufteilung kann so weit gehen, dass das Männchen die
 „Weibchen-Küken“ angreift und vertreibt und umge-
 kehrt. Auch können die Altvögel sich gegeneinander
 feindselig verhalten (Simmons 1968, Cramp et al. 1977).

Bei einigen Familien in Schleswig-Holstein wurde
 diese Aufteilung bereits zwei bis drei Wochen nach dem
 Schlüpfen festgestellt (Berndt unveröff.); in England
 beginnt sie in der Regel erst in der dritten oder vierten
 Woche und stabilisiert sich spätestens in der sechsten
 Woche (Simmons 1997).

Nach Simmons (1974) bildet die Aufteilung sich
 etwas früher heraus, wenn die Eltern mit Problemen
 bei der Nahrungsversorgung der Küken konfrontiert
 werden. Die Hauptfunktionen des Aufteilens schei-
 nen eine Verringerung der Nahrungskonkurrenz der
 Küken sowie eine Zunahme der Fütterungseffizienz der
 Eltern zu sein; bei einigen Haubentaucherfamilien gab
 es eine sehr große Zunahme der Fütterungsfrequenz
 nach der Teilung der Jungen. Die Bedeutung der Teil-
 lung könne nur dann verstanden werden, wenn zwei
 weitere Aspekte in Betracht gezogen würden, nämlich
 die Bevorzugung bestimmter Küken innerhalb einer
 Teilfamilie und die räumliche Trennung der beiden
 Untergruppen.

In aufgeteilten Familien erhält jeweils ein Küken in der Teilfamilie, das Alpha-Küken („in-chick“), mehr Aufmerksamkeit und Nahrung als das andere, das Beta-Küken („out-chick“). Das Alpha-Küken braucht aber nicht unbedingt das ältere Küken zu sein. Das Hierarchiesystem der ersten Wochen, in dem das älteste und größte Küken die meiste Nahrung bekam, ist nun also durch ein anderes ersetzt. Bei extremem Nahrungsmangel erhält nur das Alpha-Küken Futter, und das Beta-Küken wird vernachlässigt, genauso wie in früheren Brutphasen der letzte Embryo beim Verlassen des Restgeleges (Simmons 1974, 1997).

Da nach der Teilung die Untergruppen sich mehr oder weniger trennen und oft Nahrung an verschiedenen Stellen suchen, vermutlich insbesondere bei Nahrungsmangel, verringert sich die Konkurrenz zwischen den beiden Teilfamilien (Simmons 1974, 1997).

7 K- und r- Strategien des Haubentauchers

Die individuellen Lebensgeschichten von Haubentauchern sind verständlicherweise schwer zu untersuchen und dadurch kaum dokumentiert, so dass wir über die Reproduktion eines Individuums in seiner Lebenszeit („lifetime reproduction“) nur spekulieren können. Es gibt jedoch Hinweise dafür, dass der Haubentaucher innerhalb der Lappentaucherfamilie bei der Fortpflanzung vor allem eine K-Strategie verfolgt. Fjeldså (1981b, 1986, 2004) untersuchte südamerikanische Lappentaucherarten und vertrat die Auffassung, dass nicht nur die Qualität des Bruthabitats, sondern auch das Größenverhältnis von Überlebens- zu Bruthabitaten die Entwicklung der Fortpflanzungs- und Zugstrategien verschiedener Lappentaucherarten erheblich beeinflusst (siehe auch Alerstam & Högstedt 1982). Der Haubentaucher passt gut in dieses Bild.

Bei ihm ist das Überlebenshabitat (Winter- und Mausergebiet: Meeres- und Ozeanküsten, Deltas, Ästuare, Haffs, Lagunen, große natürliche und anthropogene Binnengewässer) viel größer als das Bruthabitat (Cramp et al. 1977, Bijlsma et al. 2001, Fjeldså 2004). Jedoch werden eine Anzahl großer Binnengewässer (wie IJsselmeer, Genfer- und Bodensee) sowohl als Brut- als auch als Mauser- und Wintergebiet genutzt.

Wenn auch die meisten Wintergebiete fürs Brutgeschäft ungeeignet sind, bieten sie den Tauchern gute Nahrungsbedingungen außerhalb der Brutzeit. Die Gewässer sind so groß, dass die Konkurrenz gering ist

oder fehlt, ganz anders als an den Brutgewässern. Auch sind die Verhältnisse in den Wintergebieten eher vorhersehbar als auf den kleineren Brutgewässern; es gibt z. B. weniger Schwankungen in der Nahrungsversorgung und der Wassertemperaturen. Dies gilt vor allem für Meeres- und Ozeanküsten, in etwas geringerem Maße für die großen Binnenseen (Vlug 2005).

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 beträchtliche Lebenserwartung der Altvögel kann durch eine hohe Investition in Nachkommenschaft reduziert werden, vor allem wenn das Brutgebiet keine optimalen Bedingungen für das Überleben der Altvögel aufweist (Toft et al. 1984, Clutton-Brock 1991, Bennett & Owens 2002). Die natürliche Auslese optimiert in solchen Situationen eine Fortpflanzungsstrategie, die viel Energie auf das eigene Überleben verwendet (K-Strategie/Kapazitätsstrategie). Für die Weitergabe ihres genetischen Materials ist es für die Altvögel günstiger, so lange wie möglich gesund zu bleiben und dadurch so viele Brutperioden wie möglich und insbesondere Jahre mit guten Bedingungen zur Verfügung zu haben. Eine hohe Investition der Eltern in relativ wenige Nachkommen mit sicherer Zukunft ist ebenfalls selektionsbegünstigt. Da die Brutbestände sich häufig in der Nähe der Kapazitätsgrenzen des Lebensraumes befinden, ist der Erwerb von Brutrevieren für Jungvögel nicht einfach. Neben einer hohen Lebenserwartung, einer geringen Vollegegegröße und einer kleinen jährlichen Jungenzahl ist eine große Zahl an „Nichtbrütern“ charakteristisch für K-Strategen. Die Vögel versuchen möglichst wenig Zeit an den ökologisch instabilen Brutplätzen zu verbringen, und die Schwingenauser findet im Überlebenshabitat statt. „Nichtbrüter“, häufig vorjährige Vögel, werden meistens im Überlebenshabitat angetroffen und weniger im Brutgebiet (vgl. Alerstam & Högstedt 1982, Newton 1991, 1998).

7.1 K-strategische Eigenschaften des Haubentauchers

Vergleicht man den Haubentaucher mit dem Zwergtaucher *Tachybaptus ruficollis*, einem typischen r-Strategen, werden die K-strategischen Eigenschaften des Haubentauchers besonders deutlich (Einzelheiten in Vlug 2005, Berndt 2016). Dazu ist es notwendig, einige bereits geschilderte Tatsachen in Erinnerung zu rufen.

7.1.1 Fortpflanzungspotenzial

Die durchschnittliche Vollgelegegröße des Haubentauchers in Europa schwankt gebiets- und zeitweise zwischen 2,00 und 4,52 Eiern (siehe 6.1). In den Niederlanden fanden Leys & De Wilde (1971) eine durchschnittliche Vollgelegegröße von 3,50 Eiern ($n=592$ Gelege, Mai–Juli). Der Zwergtaucher hingegen hat in Mitteleuropa eine mittlere (Voll)Gelegegröße von 5,17 Eiern (Bandorf 1970). Zudem sind Mehrfachbruten bei dieser Art häufiger als beim Haubentaucher (Llimona & Del Hoyo 1992, Fjeldså 2004, Berndt 2016). Sogar in den nördlichsten Gebieten des Zwergtaucher-Verbreitungsareals, in Schweden, werden in den regelmäßig besetzten Brutplätzen (in der Regel) zwei Jahresbruten zeitig (Ahlén 1966). Da der Zwergtaucher ein verstecktes Dasein führt, werden sicher viele Mehrfachbruten übersehen. Von August bis Oktober werden in Schleswig-Holstein wiederholt Spätbruten in größerer Zahl festgestellt. Zweit- und sogar Drittbruten dürften einen erheblichen Anteil an diesen Spätbruten haben (Berndt 2016).

7.1.2 Abhängigkeit der Jungen

Die Führungszeit von Jungen des Haubentauchers kann sehr fluktuieren (siehe 4.9). In Schleswig-Holstein können sie das Brutgewässer in einem Alter von unter zehn Wochen verlassen (Berndt 2011). Meistens jedoch bleiben sie darüber hinaus bei den Eltern, so in England in einem Studiengebiet elf bis 16 Wochen oder noch länger (Simmons 1974). Zwergtaucher-Küken sind meistens ab einem Alter von ca. 32–42 Tagen (4½–6 Wochen) selbständig, also erheblich früher als Haubentaucher-Küken (Bandorf 1970, Brown et al. 1982, Fjeldså 2004).

7.1.3 Mortalitäts- und Überlebensraten der Altvögel

Um 1970 betrug das bekannte Höchstalter des Haubentauchers neun Jahre und acht Monate (Rydzewski 1973 lt. Cramp et al. 1977). Später nennt Fuchs (1982) ein Alter von mindestens 14 ½ Jahren für einen in der Schweiz beringten Vogel, und Adriaensen et al. (1993) erwähnen ein Alter von mindestens 14 Jahren für einen in den Niederlanden beringten Taucher. Fransson et al. (2010) geben ein Alter von 19 Jahren und drei Monaten für einen geschossenen Vogel aus der Russischen Föderation. Im Jahre 2004 analysierten Konter & Konter (2004) 529 Wiederfunde von beringten Haubentauchern. Das älteste Tier wurde am 30.06.1971 in Spanien beringt als voll ausgewachsener Vogel mit unbekanntem

Alter (es war jedenfalls vor 1971 geschlüpft) und am 12.9.1993 tot aufgefunden, über eine Woche nach seinem Tod. Dieser Haubentaucher wurde also mindestens 23 Jahre alt (siehe auch Abt & Konter 2009). Da erfahrene Vögel besser auf Änderungen in der Umgebung reagieren können, ist es gut möglich, dass der Haubentaucher sich im Allgemeinen besser anpassen kann als Vögel, die nicht so alt werden.

Aussagen über das Höchst- bzw. Durchschnittsalter von Vögeln auf der Basis von Ringfunden werden immer wieder versucht, sind jedoch tatsächlich im allgemeinen nicht möglich, da z. B. das Leben der meisten wiedergefundenen beringten Haubentaucher durch den Menschen vorzeitig beendet wurde und die Funde selbst vielen Zufällen unterliegen.

Solange wir nicht wissen, welches Alter die Tiere im Durchschnitt erreichen, sind valide Aussagen über die lebenslange Reproduktion („lifetime reproduction“) ungenau. Häufig wird angenommen, dass die jährliche Sterblichkeit hoch ist (siehe z. B. Bauer et al. 2005) (die Sterblichkeits- oder Mortalitätsrate gibt an, wie viel Prozent der Taucher einer Population pro Jahr durch Tod ausfallen). Laut Fuchs (1982) dürfte die jährliche Mortalität adulter (d. h. mehr als einjähriger) Haubentaucher im Bereich zwischen 25 % und 35 % liegen. Van der Poel (1984) geht von einer Mortalitätsrate von circa 40 % der adulten Vögel aus. Konter & Konter (2004) nehmen auf Basis europäischer Ringfunde ($n=529$ Wiederfunde) an, dass 35,8 % der unabhängigen Haubentaucher ihren ersten und weitere 28,5 % ihren zweiten „Geburtstag“ (eigentlich „Schlupftag“) nicht erreichen. Nur 10,3 % würden mindestens fünf und 2 % mindestens zehn Jahre alt. Das mittlere Alter der Haubentaucher in dieser Studie wurde auf 843 Tage geschätzt; damit würden sie als Erwachsene zwei Brutsaisons überleben (Konter & Konter 2004).

Die Ermittlungen von Mortalitätsraten unterliegen jedoch enormen Fehlermöglichkeiten. Unter Wiederfunden von Ringvögeln haben „unnatürliche“ Todesursachen größere Wahrscheinlichkeit, bekannt zu werden (Bezzel & Prinzinger 1990). Denn viele Ringfundmeldungen von Tauchern stammen von erschossenen oder in Fischernetzen ertrunkenen Tieren. Vögel, die irgendwo eines natürlichen Todes sterben, findet man hingegen kaum (Konter & Konter 2004, Abt & Konter 2009). Konter & Konter (2004) schlussfolgern, dass ihre Studie nur zu guten Aussagen über das maximale Alter der Art führt, nicht aber zu seiner Lebenserwartung. Abnutzung der Ringe und Verlust der Markierungen vergrößern die

Fehleranfälligkeit der Berechnungen von Mortalitätsraten. Zudem werden viele Taucher als adult beringt, so dass ihr Alter unbekannt ist und oft unterschätzt wird.

Auch Befunde zur Populationsdynamik bringen keine zuverlässigen Auskünfte über Mortalitäts- und Überlebensraten. Die Schätzungen der langjährigen Bestandschwankungen in großen Gebieten sind zu grob und zeigen allenfalls eine Tendenz auf. Hinzu kommt, dass man aus großen Arealen keine Daten hat. So wurde die Population des Haubentauchers in Russland (europäischer Teil) auf 100.000–1.000.000 geschätzt (Fjeldså & Lammi 1997), was alle Spekulationen offen lässt. Bei der Feststellung der Reproduktionsraten werden in der Regel die Zählungen der Jungen im Brutgebiet benutzt. Wie groß die Sterblichkeit danach ist, ist unbekannt. Nur gibt es Hinweise, dass die Mortalität eben selbständig gewordener Jungvögel bis zur Geschlechtsreife viel höher ist als in späteren Jahren. Hinzu kommt, dass die in der Literatur angegebenen Zahlen der hochgebrachten Küken pro Paar oft zu hoch sind, da diese Zahlen vor allem auf den einfach zu beobachtenden Paaren in Kleingewässern basieren und weniger auf Paaren großer Gewässer. Die letztgenannten Tiere haben oft eine geringe Jungenzahl (siehe 7.2.1), bilden aber häufig sehr große Bestände (siehe 3.2). Weiterhin werden die nicht brütenden Taucher in vielen Fällen nicht in die Berechnungen einbezogen, obwohl diese Teil der Gesamtpopulation sind. So ist vermutlich die von Abt & Konter (2009) genannte Zahl des Gesamtbruterfolges von 1,0–1,5 Jungen pro Paar zu hoch.

Abt & Konter (2009) versuchten, die Überlebensraten mit Hilfe der Ringwiederfunde von 433 Haubentauchern zu berechnen. Neu war, dass sie die Ergebnisse der Beringungen mit Hilfe von Populationsdaten aus der Literatur korrigierten. Sie schätzten, dass adulte Haubentaucher ab einem Alter von vier Jahren eine Überlebensrate von 75% haben, d. h. eine Mortalitätsrate von 25%. Obwohl diese Zahlen auf zwei verschiedenen Quellen basieren, ist es unmöglich zu sagen, ob sie stimmen, da sie auf vielen unsicheren Annahmen gründen (siehe oben). Wir schlussfolgern, dass die tatsächliche Sterblichkeit von Haubentauchern unbekannt ist, vermuten aber, dass sie im Durchschnitt älter werden als bisher in der Literatur angegeben. Indirekte Hinweise für diese Vermutung geben insbesondere die Verfügbarkeit eines riesigen Überlebenshabitates in den Winter- und Mausegebieten (siehe 7.), das Alter, in dem die Vögel in der Regel zum ersten Mal brüten (siehe 7.1.4) sowie die trotz geringen Bruterfolgs

gleichbleibenden oder wachsenden Bestände an vielen Großseen (siehe 7.2.1).

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

Haubentaucher tragen das Brutkleid im zweiten Kalenderjahr; sie sind dann eben erst ein Jahr oder noch kein Jahr alt. Das lässt vermuten, dass sie dann gewöhnlich geschlechtsreif sind (Vlug 1985). Dem entsprechen anatomische Befunde. Hofer & Sutter (1965) untersuchten die Geschlechtsorgane einiger beringter Haubentaucherweibchen, die ein Jahr oder zwei Jahre alt waren. Aus dem Zustand der Eierstöcke, Eileiter und Follikel ergab sich, dass auf jeden Fall die Weibchen am Ende des ersten Lebensjahres fortpflanzungsfähig sein können. Piersma (unveröff.) untersuchte das Federkleid und die Geschlechtsorgane von 730 Haubentauchern, von denen 303 Tiere weniger als ein Jahr alt waren. Er wies nach, dass nicht nur die einjährigen Weibchen, sondern auch die Männchen in diesem Alter gewöhnlich geschlechtsreif sind. Seine anatomischen Untersuchungen zeigten aber auch, dass erste Bruten üblicherweise erst im dritten Kalenderjahr erfolgen. Zwar gibt es Beobachtungen von brütenden Haubentauchern im zweiten Kalenderjahr. So fand Kraak (1984b) in Amsterdam ein totes Haubentaucherweibchen auf einem Nest mit Eiern; das Tier war höchstens 12½ Monate alt, als es zu legen anfang. Nach den obengenannten Untersuchungen von Piersma (unveröff.) dürften solche jungen Haubentaucher *in der Regel* noch nicht brüten (siehe auch Simmons 1989). Da auch einige ältere Weibchen nicht in jedem Jahr ein Gelege zeitigen, ist nach Piersma der Prozentsatz von allen Weibchen, der in einem Jahr keine Eier legt, ziemlich hoch, nämlich 10–26%.

7.2 Unterschiede in Brutstrategien der verschiedenen Haubentaucherbestände

Haubentaucher, die an windexponierten Stellen an großen Gewässern brüten oder Nahrungsflüge zu diesen Gewässern oder zum Meer unternehmen, haben oft einen geringen Bruterfolg, geringer als Vögel an Kleingewässern (Fuchs 1978, Vlug 1979a, 1983). Auf den ersten Blick scheint es, dass diese Taucher schlecht angepasst seien. Wenn man aber davon ausgeht, dass diese Tiere stärker zu einer K-Strategie tendieren als Artgenossen in kleineren Gewässern, trifft dies vermutlich nicht zu (vgl. Austernfischer *Haematopus ostralegus*, Ens & Kersten 2005). Auch entstehen Unterschiede in

Brutstrategien wahrscheinlich durch unterschiedliche Zugwege. Offenbar verhalten Haubentaucher sich auch in der Wahl der Brutstrategie opportunistisch.

7.2.1 Brutstrategie von Haubentauchern, die Nahrungsflüge unternehmen oder in Kolonien in großen Gewässern brüten im Vergleich zu Tauchern an kleinen Gewässern

In Ost-Flevoland, Niederlande, brüteten Haubentaucher an Teichen, an denen es kaum Nahrung gab und die Altvögel Nahrungsflüge zum IJsselmeer unternehmen mussten (siehe 3.2.7). Nur sehr wenig Junge wurden hier aufgezogen (Leys et al. 1969). Trotzdem verschwand die Brutpopulation erst, als das Bruthabitat durch einen Schleusenbau vernichtet wurde (Vlug 2005). An diesem Gewässer war die Zahl der Futterflüge auffällig gering. 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 drei Küken. In der Periode, in der die Küken ca. zwei Wochen alt waren, brachten die Altvögel während vier Stunden 107 Fische. Sechs Tage später brachten sie 89 Fische in fünf Stunden. Die Haubentaucher aus Ost-Flevoland jedoch fütterten jedes einzelne Küken weniger als einmal pro Stunde und häufig nur einmal pro 2–4 Stunden. Für die älteren Küken wurde die geringe Zahl der Fütterungen möglicherweise zum Teil durch relativ große Beute ausgeglichen, die die Altvögel im IJsselmeer erbeuteten (vgl. Ohanjanian 1986, 1989). Da nur die größeren Küken diese größere Beute verschlingen können, gibt es vermutlich vor allem Engpässe in der Nahrungsversorgung der kleinen Küken, wodurch viele von ihnen den Hungertod starben (Leys et al. 1969).

An großen Gewässern findet man oft Kolonien von Haubentauchern (siehe 4.1). Diese Koloniebrüter bilden in vielen Ländern einen erheblichen Teil der Gesamtpopulation, so z. B. in der Schweiz. Nicht selten sind die Tiere gezwungen, in relativ schmalen Schilf- oder Rohrkolbenstreifen zu brüten. Bei hohen Wellen gehen hier immer wieder zahlreiche Gelege verloren, so dass in diesen Kolonien gewöhnlich kaum Junge großgezogen werden. Trotzdem existieren viele Kolonien teilweise schon Jahrzehnte, auch diejenigen, an denen die Tiere in der Regel wenig Bruterfolg haben (Vlug 2005). Dafür einige Beispiele:

Vlug (1983) fand 1971 eine Haubentaucherkolonie (11 Gelege) am IJsselmeer bei Hoorn, Niederlande. Obwohl

diese Kolonie sehr windexponiert lag und dort nie viele Küken beobachtet 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 einer anderen Brutkolonie am IJsselmeer, bei Wervershoof, werden die Nester so oft weggespült, dass viele Haubentaucher nicht einmal dazu kommen, ein Vollgelege zu zeitigen.

Am Krakower See, Mecklenburg-Vorpommern, nistet der Haubentaucher sowohl einzeln als auch in Kolonien. Bisher sind auf dem See neun Standorte von Kolonien bekannt geworden, die über unterschiedlich lange Zeiträume bestanden. Zählungen des Taucherbestandes im Sommer auf dem südlichen Teil des Sees ergaben eine sehr geringe Nachwuchsrate: In der Periode 1984 bis 2007 wurden insgesamt 1461 Alt- und 208 Jungvögel beobachtet, d. h. nur ca. 0,28 Junge pro Paar (Neubauer 2008).

Die Haubentaucher am Genfer See brüten seit mindestens 95 Jahren in Kolonien im Rhônedelta zwischen Villeneuve-Les Grangettes und der Flussmündung. Im Jahre 1920 fand Meylan (lt. Géroudet 1987) dort 42 Nester. Géroudet (1987) entdeckte am 29. Mai 1938 mehr als 350 Brutpaare. Er schrieb, dass die meisten Nester durch Wellenschlag vernichtet waren, und die Eier auf dem Seeboden lagen. Im Juni 1940 wurden dort mindestens 950 Eier geraubt, d. h., dass ungefähr 300 Gelege von Menschen vernichtet wurden (Géroudet 1987). Im Jahre 1969 stellte Trüb (lt. Géroudet 1987) hier ungefähr 450 Brutpaare fest. Rund 400 Haubentaucherpaare zogen 1975 höchstens 50, 1976 etwa 70 und 1977 etwa 120 Junge auf (Werder lt. Fuchs 1978). Der Brutbestand (300–500 Paare, Gilliéron 1991) änderte sich auch danach kaum und die jährliche Reproduktion schwankte zwischen 0,1 und 0,3 Junge pro Brutpaar. Im Jahre 1989 wurden in den Kolonien bei Villeneuve-Les Grangettes etwa 120, 1990 80–90 und 1991 50–70 Küken hochgebracht (Géroudet 1990, 1991, 1992). Nach Maumary et al. (2007) brüten auf dem Genfer See etwas mehr als 300 Paare, fast alle in Les Grangettes. Der Bestand blieb also trotz hoher Verluste über Jahrzehnte hinweg etwa gleich hoch.

Nicht nur am Genfer See, sondern auch an anderen Seen in und außerhalb der Schweiz ist der Bruterfolg des Haubentauchers oft gering. So waren am Sempacher See 1978 56 der 160 Haubentaucherpaare (= 35 %) erfolgreich und 1979 nur 31 der 156 (= 20 %) (Fuchs 1982). Am Neuenburger See stellten Vlug (1979b) und Renevey (1989c) ca. 1.600 Paare, meistens in Brutkolonien, fest. Sie brachten 1979 und 1984–1986 0,3–0,4 Junge pro Paar hoch. In Nordostpolen hatten am

Juno-See 1978 ca. 400 Paare Haubentaucher 140 Küken (= 0,4 Junge pro Brutpaar; Vlug 1979b).

Auf kleinen Gewässern und an windgeschützten Stellen in großen Seen jedoch ist der Bruterfolg des Haubentauchers meistens wesentlich besser (Fuchs 1978, Vlug 1979a, 1983). Nach Vlug (1983) brachten 975 Paare in kleinen Gewässern in der Provinz Noord-Holland, Niederlande, fast 1.400 Küken hoch (= 1,4 Junge pro Brutpaar). Auf anderen kleinen Gewässern erzielen Haubentaucher, z.T. dank Mehrfachbruten, noch bessere Bruterfolge (siehe z. B. Kraak 1984a, Van der Poel 1985, Berndt 2010 & 4.10). Ein Beispiel für einen See, an dem Haubentaucher geschützt vor Wellenschlag brüten können, ist der Lötzeener See (Jezioro Niegocin; 26 km², maximale Tiefe 40 m) in Nordostpolen. Hier brüteten 1978 ca. 450 Paare Haubentaucher in den breiten Röhrichsäumen der Buchten. Sie brachten mindestens 600 Küken hoch (= 1,3 Junge pro Brutpaar; Vlug 1979b, 1983).

Lernen die Taucher, die an vegetationsarmen Großseen brüten oder Nahrungsflüge unternehmen, ihre Lektion nie? Zu bedenken ist Folgendes:

Diese Vögel mögen zwar oft einen geringen Bruterfolg haben, verfügen jedoch über große Flächen (Meer oder Binnensee) für die Nahrungssuche. Die großen Gewässer bieten ihnen zudem relativ gut vorhersehbare Bedingungen. Dadurch sind hier wahrscheinlich die Aussichten auf ein langes, eigenes Leben groß.

Zu diesem Bild passt, dass die Frequenz der Nahrungsflüge, die sehr viel Energieaufwand erfordern, gering ist. Die Altttaucher unternehmen diese Flüge wahrscheinlich vor allem deshalb, um den eigenen Bedarf an Nahrung zu decken.

Vielleicht handelt es sich in solchen Situationen um Vögel, die keinen optimalen Brutplatz bekommen konnten, die in Gebiete ausweichen mussten, die zwar für die Reproduktion wenig geeignet sind, ihnen aber gute Überlebensbedingungen bieten. Sobald wieder Plätze frei an den guten Brutplätzen werden, können sie diese okkupieren. 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.

Wahrscheinlicher allerdings ist, dass die Haubentaucher mit jährlich geringem Bruterfolg ihrem Brutgebiet treu bleiben und ein hohes Alter erreichen, so dass sie insgesamt in ihrem Leben doch noch ziemlich viele Junge produzieren, d.h. eine hohe und ausreichende Reproduktion in ihrer Lebenszeit („lifetime reproduction“) erreichen. Dabei kann von Bedeutung sein,

dass es in schlechten Brutgebieten ab und zu günstige Brutjahre gibt. So haben die Paare am Neuenburger See meistens wenig Küken (siehe oben), aber 1977 brachten sie dort 1,1 Küken pro Paar hoch (Vlug 1979b). Am Sempachersee, Schweiz, war der Bruterfolg am Ende der 1970er Jahre gering (siehe oben), aber Hofer (lt. Fuchs 1982) beobachtete bei annähernd gleichem Bestand (ca. 150–200 Paare) in den 1950er Jahren in einem Jahr mehr als 300 Jungvögel. Insgesamt sprechen die Ringfunde des Sempachersees für eine ausgesprochen starke Ortstreue der adulten Haubentaucher. Auch für Fremdansiedlung juveniler Haubentaucher gibt es nur wenige Anhaltspunkte (Fuchs 1982; aber siehe 4.1).

7.2.2 Länge der Zugwege und Reproduktion

Brutbeginn und Brutstrategie hängen möglicherweise auch von der Entfernung der Winterquartiere ab (siehe Ohrentaucher; Stedman 2000, Vlug 2005). Ein Teil der niederländischen Haubentaucher überwintert in der Schweiz, ein anderer Teil in den Niederlanden (siehe 4.4). Letztere suchen wahrscheinlich früh im Jahr die Brutgebiete auf (vor Ende März), fangen früh mit dem Brutgeschäft an und haben mehr Zeit für Mehrfachbruten. Später zurückkehrende Haubentaucher (Ende April/Anfang Mai) sind wahrscheinlich diejenigen, die in der Schweiz überwintern. Laut Ulenaers & Dhondt (1991) bringen die frühen, lokal überwintrenden Haubentaucher jährlich im Durchschnitt mehr flügge Junge pro Paar hoch (1,78) als die anderen (0,72). Vielleicht haben die lokal in den Niederlanden überwintrenden Taucher eine geringere Überlebensrate (60%, Van der Poel 1984) als die in der Schweiz überwintrenden Vögel (65–75%, Fuchs 1982). Möglicherweise tendieren die in der Schweiz überwintrenden Vögel mehr zu einer K-Strategie (Ulenaers & Dhondt 1991).

8 Gesamtdiskussion: Der Haubentaucher als besonders erfolgreiche Art – flexible Anpassungen eines ausgeprägten Opportunisten im Vergleich zu den anderen Lappentaucherarten, insbesondere dem Zwergtaucher

Selbstverständlich haben sich alle 22 Lappentaucherarten ihrer aquatischen Umgebung angepasst. Da die meist flachen Brutgewässer in verschiedener Hinsicht instabile Lebensräume sind, entwickelten sie

opportunistische Verhaltensweisen. Allerdings sind fast alle von ihnen viel stärker spezialistisch als generalistisch ausgerichtet (siehe unten in diesem Kapitel). Hingegen sprechen Ausprägung und Zahl der Anpassungen beim Haubentaucher dafür, dass dieser sich besonders opportunistisch verhält und als Generalist zu betrachten ist. Da er in seinem Brutareal der konkurrenzstärkste Lappentaucher ist, dürfte dies maßgeblich durch eine freie, von anderen Lappentauchern wenig beeinflusste Habitatwahl gefördert werden. Allenfalls der ihm ökologisch besonders fern stehende Zwergtaucher könnte in seinen ganz anders beschaffenen Lebensräumen ebenso flexibel und erfolgreich sein.

Die Stellung des Haubentauchers als besonders ausgeprägter Opportunist und Generalist zeigt sich in vielerlei Hinsicht:

- Unter den 22 Lappentaucherarten hat der Haubentaucher die größte Brutverbreitung in der Welt (siehe 3.1) und zwar über vier Weltklimazonen (siehe 3.1.1). Weiterhin besiedelt er das weiteste Brutgewässerspektrum unter den paläarktischen Lappentauchern (siehe 3.2), und unter den größeren Arten zeigt er weltweit die höchste Individuenzahl (siehe 3.1).
- Viel stärker als seine Verwandten hat er in der (westlichen) Paläarktis im 20. Jahrhundert an Zahl zugenommen. Dieser Bestandsanstieg wird als opportunistische Reaktion auf die Eutrophierung und Hypertrophierung und die damit zusammenhängende Zunahme seiner Hauptnahrung (Cypriniden) angesehen. Die meisten anderen Lappentaucherarten sind viel weniger Fischfresser und leiden unter einer fortschreitenden Nährstoffanreicherung, da diese ihre Nahrung, vor allem aquatische Makroinvertebraten, verringert (siehe 3.2.11). Es wäre jedoch ein Trugschluss anzunehmen, dass der Haubentaucher nur durch die Nährstoffanreicherung so erfolgreich ist, denn Haubentaucher behaupten sich durchaus auch auf oligotrophen, mesotrophen und dystrophen Gewässern. Renn- *Aechmophorus occidentalis* und Clarktaucher *A. clarkii* hingegen, zwei nordamerikanische Fischspezialisten, haben nicht von der fortschreitenden Eutrophierung in Nord-Amerika profitiert (Dodds et al. 2009). Diese Arten zeigen seit den 1970er Jahren sogar eine leichte Abnahme (Storer & Nuechterlein 1992, BirdLife International 2014).
- Der Haubentaucher verhält sich hinsichtlich der Nahrung weniger spezialistisch als die (meisten) anderen Lappentaucherarten. So ist er weniger Fischspezialist als die *Aechmophorus*-Arten (Storer & Nuechterlein 1992) und seine Nahrung kann örtlich sogar vorwiegend aus Wirbellosen bestehen (siehe 5.1). Er ist ebenfalls in seinen Methoden der Nahrungssuche sehr flexibel. Unter bestimmten Umständen jagen die Vögel in der Dämmerung oder nachts, nähern sich ihrer Beute von unten (siehe 5.6), tauchen bis ca. 40 m tief (siehe 5.7), suchen in Trupps Nahrung (siehe 5.8) oder unternehmen Nahrungsflüge (siehe 5.9).
- Wenn er auch die höchsten Bestandsdichten auf Seen erreicht, die eutroph oder (zumindest im Sommer zeitweise) polytroph oder hypertroph sind, besiedelt er Gewässer jeder Trophiestufe (siehe oben & 3.2.11). Im Unterschied zu den anderen Lappentauchern nistet die Art manchmal in großer Zahl in unmittelbarer Nähe von Menschen (siehe 3.2.6). Dieses Verhalten deutet ebenfalls an, dass der Haubentaucher ein Generalist ist, weil in der Regel generalistische Arten mit weiter geografischer Verbreitung in vom Menschen umgestalteten Lebensräumen erfolgreicher sind als spezialisierte Arten (Bonier et al. 2007, Kegel 2014).
- Hinsichtlich der Nistplatzwahl ist er in der Lage, sehr verschiedenartige Möglichkeiten zu nutzen. Fehlt das Schilf, baut er z. B. Nester in anderen Uferpflanzen. Darüber hinaus kann er von der Ufervegetation ganz unabhängig sein. Er errichtet Nester in schwimmender Vegetation, an ins Wasser hängenden Zweigen, auf abgestorbenen Baumstubben oder auf dem Trockenen und an Meeresküsten sogar auf Steinen oder Felsbrocken (siehe 3.3).
- Die lange Brutsaison (siehe 4.5) ist ebenfalls eine Anpassung, die man bei fast allen anderen paläarktischen Tauchern viel weniger ausgeprägt findet.
- In größerem Maße als die anderen territorialen Arten bilden Haubentaucher Kolonien (siehe 4.1). Das zeigt, dass die lokalen Bestände ihre Fortpflanzungsstrategien gut der Umgebung anpassen.
- Haubentaucher auf großen Gewässern neigen mehr zu einer K-Strategie (geringer jährlicher Bruterfolg, aber größere Überlebenschancen der Altvögel und so eine hohe Reproduktion in ihrer Lebenszeit), die Tiere auf kleineren Binnengewässern mehr zu einer r-Strategie (Mehrfachbruten) (siehe 4.10 und 7). Diese Flexibilität begünstigt eine der lokalen Situation angepasste Reproduktion.
- Wenn auch die anderen Lappentaucher flexible Anpassungen zeigen, z. B. schnelle Besiedlung neuer Gewässer, variable Vollgelegegrößen, asynchrones Schlüpfen und seine Folgen, Brüten in Kolonien, das

Unternehmen von Nahrungsflügen usw., findet man diese Anpassungen häufiger und oft ausgeprägter bei Haubentauchern.

Eine Tatsache scheint nicht gut zur These zu passen, dass der Haubentaucher eine besonders erfolgreiche Art ist. Sie gilt nämlich nur für die Nominatform in der Paläarktis. Obwohl örtlich häufig vorkommend, hat die Unterart *Podiceps c. infuscatus* in Afrika nur eine diskontinuierliche Brutverbreitung und wird in vielen scheinbar geeigneten Habitaten nicht gefunden (Bannerman 1953, Brown et al. 1982, Maclean 1985, Fjeldså 2004). In Australien brütet die Unterart *Podiceps c. australis* meistens nur in kleinen Zahlen und ist lediglich im Südosten und im äußersten Südwesten des Kontinents relativ häufig, in den anderen Gebieten jedoch verstreut. In Neuseeland wird die Unterart heutzutage nur in kleiner Zahl auf der Südsinsel gefunden (Rogers 1990, O'Donnel & Fjeldså 1997, Fjeldså 2004).

Die diskontinuierliche Verbreitung in Afrika und Australien könnte mit der Entstehungsgeschichte des Haubentauchers zusammenhängen. Da die zwei nächsten Verwandten von ihm, der Ohrentaucher und der Rothalstaucher, ausschließlich eine zirkumpolare Verbreitung haben, ist wahrscheinlich, dass auch er irgendwo in der Holarktis, vermutlich in der Paläarktis, entstanden ist (Fjeldså 1988). Vielleicht hat er von dort aus Afrika und Australien besiedelt und noch nicht genug Zeit gehabt, um sich dort ebenso gut anzupassen wie in der Paläarktis. Möglicherweise ist die phänotypische Plastizität der beiden südlichen Unterarten geringer und eine genetische Anpassung (noch) nicht eingetreten.

Zudem beeinträchtigen anthropogene Änderungen in Afrika und Australien die Bestände viel stärker als in der Paläarktis. Aus Afrika gibt es Meldungen von dramatischen Bestandsrückgängen in Kenia und Uganda, vermutlich durch die Einführung von *Tilapia* (Familie der Buntbarsche Cichlidae) und die Zunahme der Benutzung von Kiemennetzen („gill nets“) für den Fischfang (Zimmerman et al. 1996, O'Donnel & Fjeldså 1997, Fjeldså 2004). Die Zahl der Taucher der Unterart *P.c. infuscatus* wurde 2002 auf weniger als 10.000 geschätzt, aber vielleicht ist die Zahl noch geringer (Simmons 2015). Die Bestände in Neuseeland haben seit der Ankunft der Europäer sehr abgenommen, und die Art verschwand von der Nordinsel (Fjeldså 2004). Im Jahre 1980 wurde der Bestand auf der Südsinsel von Neuseeland auf 240–250 (Jensen & Snoyink 2005), 1988

auf ca. 250 (O'Donnel lt. Rogers 1990) und 2004 auf 340–350 Altvögel (Jensen & Snoyink 2005) geschätzt. Die geringe Zahl auf der Südsinsel und das Verschwinden von der Nordinsel sind vermutlich durch Verluste von Nesthabitaten eingetreten, nämlich durch von Menschen verursachte Wasserstandsfluktuationen, Zunahme der Störungen durch Freizeitbeschäftigungen, die Einführung von Forellen *Salmo* sp., von Marderarten Mustelidae und vielleicht auch von Ratten und verwilderten Katzen (O'Donnel & Fjeldså 1997, Fjeldså 2004). Solche Probleme haben in der Paläarktis nur lokale Bedeutung und keinen erheblichen Einfluss auf Vorkommen und Zahl der Haubentaucher. Vielleicht hat die Art sich außerhalb der Paläarktis noch nicht den neuen menschlichen Einwirkungen sowie den eingeführten Raubtieren anpassen können.

Im Verbreitungsareal des Haubentauchers brüten sechs andere Lappentaucherarten (siehe 3.2.10), wovon vier Arten (Rothals-, Ohren-, Haarschopf- und Schwarzhalstaucher) im Unterschied zum Haubentaucher als Spezialisten anzusehen sind. In der Paläarktis nisten Rothals- und Ohrentaucher. Diese sind in ihren Habitat- und Nahrungswahl beschränkter als der Haubentaucher (siehe 3.2.10) und haben eine viel kürzere Brutsaison. Während die Unterart des Haubentauchers in Australien, *Podiceps c. australis*, große, tiefe und offene Süßwasserseen bevorzugt (Rogers 1990), nistet der dort ebenfalls beheimatete Haarschopftaucher *Poliiocephalus poliocephalus* vor allem in semi-permanenten Sümpfen im Binnenland und ist gut an die ziemlich unvorhersehbaren Bedingungen der australischen Feuchtgebiete angepasst. Durch sein nomadisches Verhalten profitiert er von großen Konzentrationen aquatischer Wirbelloser, die sich manchmal massenhaft in temporären Binnengewässern und in Kläranlageteichen entwickeln (Fjeldså 2004). Er ist auf ein Leben in semi-permanenten und temporären Gewässern und auf eine Nahrung von kleineren Arthropoden stark spezialisiert, während der Haubentaucher weniger strenge Anforderungen stellt.

Nur auf den ersten Blick könnte man den Schwarzhalstaucher, der in der Paläarktis und in Afrika im Brutareal des Haubentauchers lebt, als Generalisten ansehen. Er ist die zahlreichste Lappentaucherart der Welt (Fjeldså 2004, BirdLife International 2014). Dieser Status ist größtenteils seiner Abundanz in Nordamerika zu verdanken (Jehl Jr. 2001). Die hohen Zahlen kann man jedoch denen des Haubentauchers nicht direkt gegenüberstellen, da Schwarzhalstaucher viel kleiner als

Haubentaucher sind und kleinere Tierarten oft häufiger sind als größere. Anders als Haubentaucher haben Schwarzhalstaucher eine sehr spezifische Habitatwahl. Brütende Schwarzhalstaucher sind vor allem auf isolierte oder neu entstandene Feuchtgebiete ohne Fische oder mit kleinen Fischbeständen und großen Mengen an Wirbellosen angewiesen. Durch ihr nomadisches Verhalten finden sie diese Brutgewässer schnell. Außerhalb der Brutzeit ist die Art sehr abhängig von wenigen stabilen, fischlosen Salzseen mit hohen Bestandsdichten von Salinenkrebse (*Artemia* sp.), „brine flies“ *Ephydra* sp. oder anderem Makrozooplankton (Jehl Jr. 1988, Cullen et al. 1999, Fjeldså 2004). Seine große Zahl hat der Schwarzhalstaucher seiner Spezialisierung an ein Leben in diesen hypersalinen Seen zu verdanken (Jehl Jr. 2001). In Europa ist die Zahl der Schwarzhalstaucher viel geringer als in Nordamerika, vielleicht weil hier geeignete hypersaline Seen selten sind. Die wichtigsten Wintergebiete in Eurasien sind das Schwarze und Kaspische Meer und die türkischen Seen (Cullen et al. 1999, Harrison 1988, O'Donnel & Fjeldså 1997). Wir können daher den Schwarzhalstaucher nicht zu den Generalisten rechnen.

Wie verhält es sich mit dem Zwergtaucher? In der Paläarktis und Afrika nistet *Tachybaptus ruficollis* im Verbreitungsareal des Haubentauchers, und in Australien und Neuseeland lebt der Australische Zwergtaucher *Tachybaptus novaehollandiae* im Gebiet der australischen Unterart des Haubentauchers (siehe 3.2.10). Diverse Arbeiten belegen, dass Zwergtaucher eine hohe ökologische Toleranz haben (z. B. Bandorf 1970, Spletzer 1974, Vinicombe 1982, Fjeldså 1988, Hughes 1992, Moss & Moss 1993, Bijlsma et al. 2001, Schmidtko et al. 2001, Konter 2013, Koop & Berndt 2014, Berndt 2016).

Da der Zwergtaucher und die anderen *Tachybaptus* Arten vor allem in den Tropen leben (Fjeldså 2004), darf man annehmen, dass der paläarktische Zwergtaucher dort entstanden ist. Vermutlich haben sich manche seiner Verhaltensweisen in tropischen Gebieten entwickelt, so z. B. seine Neigung, bei Trockenheit rasch das Brutgewässer zu verlassen und ein anderes Gewässer aufzusuchen. Um die Verhaltensweisen, Nahrungs- und Habitatwahl des Zwergtauchers gut zu verstehen, ist es unerlässlich, sie in den Zusammenhang mit Körpergröße und Körperbau zu stellen. Zwergtaucher sind kleiner als Haubentaucher und haben eine andere Körperform: nicht lang und schlank wie der Haubentaucher, sondern verhältnismäßig kurz und breit. Durch seine geringe Größe fällt der Zwergtaucher wahrscheinlich leichter

als größere Lappentaucher Raubfeinden zum Opfer. Er versucht, sich seinen Feinden vor allem durch ein verstecktes und scheues Verhalten zu entziehen (Vlug 2005). Die Anatomie des Zwergtauchers begünstigt das aktive Verfolgen der Beute am Rande der emersen und submersen Vegetation oder zwischen Schwimmpflanzen, wo er bei Gefahr rasch die nahe Deckung aufsuchen kann (Fjeldså 1988, 2004). Er kann nicht so tief tauchen wie die größeren Verwandten, wodurch große Teile der Küstengewässer und offene Stellen an großen Seen für seine Nahrungssuche ungeeignet sind. Auch ist der Beutefang für ihn an marinen und anderen großen Gewässern durch Wellenschlag erschwert. Dadurch stehen Zwergtauchern außerhalb der Brutzeit weniger Gewässer zur Verfügung als Haubentauchern (Vlug 2005). Die Tiere versuchen, so viel wie möglich in Gewässern ohne starken Wellengang wie an geschützten Stellen in Binnenseen, Teichen, Kiesgruben, Flüssen und Ästuaren (Deltas, Flussmündungen) zu überwintern (Bandorf 1970, Cramp et al. 1977, Snow & Perrins 1998, Fjeldså 2004, Brown & Grice 2005, Dubois et al. 2008, Balmer et al. 2013).

Durch Kältewinter erleidet der Zwergtaucher in der Paläarktis hohe Verluste bei anhaltender Vereisung der Binnengewässer; denn ein Wegziehen zu offenen marinen Gewässern ist für ihn keine gute Lösung. An Binnengewässern jedoch verhungern sie oft, weil das Eis ihre Nahrungsquellen verschließt. In Afrika und in Australien müssen die Tiere öfters durch Trockenheit ihre Brutgewässer verlassen und zu größeren Gewässern ausweichen; sie werden auch dort nur selten in marinen Gewässern beobachtet (Brown et al. 1982, Fjeldså 2004). Vor allem durch Art und Verfügbarkeit der Winter- und Brutgebiete sind Zwergtaucher einer r-Selektion unterworfen, so dass sie entlang des r-K-Kontinuums der Lappentaucher den Platz der r-Strategen besetzen (Vlug 2005).

Das ökologische Spektrum des Zwergtauchers in Schleswig-Holstein ist sehr breit, womit eine hohe Plastizität deutlich wird. Auf diversen Gewässertypen sowie auf zahlreichen Einzelgewässern ist der Zwergtaucher der einzige Lappentaucher (Berndt 2016). Er brütet bevorzugt an kleinen bis mittelgroßen, flachen Gewässern mit ausgeprägter Verlandungszone. In Schleswig-Holstein umfassen die kleinsten Gewässer mit erfolgreichen Bruten nur 0,03–0,06 ha (300–600 m², Koop & Berndt 2014). Oft zeigen seine Brutplätze unvorhersehbare ökologische Bedingungen. Da die meisten seiner Brutgewässer sehr flach sind, ist er häufiger als der

Haubentaucher durch sinkende Wasserstände gezwungen, den Brutplatz zu verlassen. Durch seine Nahrungswahl, hauptsächlich Insekten und deren Larven, Mollusken, Crustaceen, Larven von Amphibien und kleine Fische (Cramp et al. 1977), leidet er wie Rothals-, Schwarzhals- und Ohrentaucher unter der Zunahme von großen Fischen (vgl. Vlug 2011).

Es ist zu erwarten, dass der Zwergtaucher durch die unvorhersehbaren ökologischen Bedingungen seiner Brutgewässer ausgeprägte, opportunistische Verhaltensweisen entwickelt hat. Und tatsächlich, schon die Tatsachen, dass er alle Gewässertypen bewohnt, sofern Röhricht und Nahrung vorhanden sind (Koop & Berndt 2002), und er ein großes Verbreitungsareal in der Welt besiedelt (siehe 3.1), zeigen, dass er in seinem Verhalten sehr flexibel ist. Dies legen auch viele andere Eigenschaften nahe. So können Bestandsrückgänge bis 70 % nach Kälteintern innerhalb von drei bis vier Jahren ausgeglichen werden (Koop & Berndt 2002, Berndt 2016). Auch seine Nistplatzwahl ist flexibel. Wenn er auch gerne versteckt in der Vegetation brütet, gibt es völlig freie Nester auf der Wasseroberfläche sowie mit geringer Deckung zwischen lockerem Gras und Beständen der Seekanne *Nymphoides peltata* sowie zwischen Wasserknöterich *Polygonum amphibium*, Hornblatt *Ceratophyllum demersum* und Schilfstoppeln sowie in Algenwattenfeldern (Bandorf 1970, Dittberner 1996, Berndt 2016). Der Zwergtaucher zeigt demnach teilweise ein weiteres Spektrum von Verhaltensweisen als die anderen Lappentaucher, was in der Gesamtheit ein opportunistisches Verhalten in hoher Ausprägung offenbart.

Ob der Zwergtaucher in demselben Ausmaß ein Opportunist ist wie der Haubentaucher, lässt sich nicht entscheiden. Denn er verhält sich auf eine völlig andere Art und Weise als der Haubentaucher flexibel. Wie schon erwähnt sind Zwergtaucher typische r-Strategen und haben z. B. große Volllegegrößen und zeitigen häufig Mehrfachbruten. Das herausragende Merkmal von Brutbeständen und Brutplätzen des Zwergtauchers ist deren Unstetigkeit. Er besiedelt spontan neu entstandene Gewässer in z. T. beachtlicher Zahl, und die Neuanlage von Flachgewässern hat entscheidende Bedeutung für Bestandszunahmen. Andererseits werden viele Kleinbrutplätze nach einigen Jahren ohne erkennbare Ursache zunächst einmal verlassen (Berndt 2016). Teilweise könnten dabei die Zunahme der Zahl an großen Fischen und die Abnahme der Nahrung eine Rolle spielen. Möglicherweise siedeln Zwergtaucher sogar in der Brutsaison von einem Gewässer zu einem anderen

um, weil z. B. die Wasserstände der Herkunftsgewässer sich im Laufe des Sommers verschlechtern, oder um Zweitbruten an den neuen Gewässern durchzuführen. Schlüssig scheint, dass durch die unvorhersehbaren ökologischen Bedingungen der Brutgewässer dieses Wanderleben bei Zwergtauchern zwingend und ausgeprägter ist als bei Haubentauchern. Ein nomadisches Verhalten ist auch von Schwarzhals- und Haarschopftaucher bekannt. Diese Arten sind aber beschränkter in ihrer Habitat- und Nahrungswahl als Zwergtaucher. Weitere Untersuchungen, insbesondere beim Haarschopftaucher, sind jedoch unerlässlich.

Danksagung

Besonderen Dank schulden wir Roland Felten (Luxemburg), S. Hinrichs, André Konter (Echternach, Luxemburg), Harm Niesen (Bergen, Niederlande), Natalia Paklina (Enkhuizen, Niederlande) und Henning Thiesen, die ihre Fotos zur Verfügung gestellt haben. Vielen Dank schulden wir auch Bernd Koop, Janusz Kloskowski (Lublin, Polen), André Konter und Paul Axelsson (Ystad, Schweden) für kritische Diskussionen und Anregungen. Nina Vivanco (Edinburgh, Schottland) war so freundlich, die englische Zusammenfassung kritisch durchzusehen. Wir danken dem Schriftleiter des Corax, Dr. Wolfgang Scharenberg, für sein freundliches Entgegenkommen hinsichtlich der umfangreichen englischen Zusammenfassung und der englischsprachigen Fachwörter.

9 Summary: What makes the Great Crested Grebe *Podiceps cristatus* so successful? Breeding and feeding strategies of a widely distributed, opportunistic bird

This paper is a survey of the recent knowledge on the behavioural ecology, habitat choice, feeding ecology and breeding-strategies of the Great Crested Grebe *Podiceps cristatus*. It is based on the work of many authors, e.g. Leys & De Wilde 1968, Leys et al. 1969, Melde 1973, Berndt 1974, Simmons 1974, Spletzer 1974, Cramp et al. 1977, Zang 1977, Asbirk & Dybbro 1978, Vlug 1979a, 1979b, Blinov et al. 1981, Fuchs 1982, Fjeldså 1983a, Vlug 1983, Kraak 1984a, 1984b, Van der Poel 1984, Büttiker 1985, Koshelev & Chernichko 1985, Van der Poel 1985, Goc 1986, Mayr 1986a, 1986b, Moskal & Marszałek 1986, Fjeldså 1988, Piersma et al. 1988, Renevey 1988, Ulfvens

1988, Renevey 1989a, 1989b, 1989c, Ulfvens 1989, Uleners & Dhondt 1991, Henriksen 1992, Adriaensen et al. 1993, Henriksen 1993, Van Eerden et al. 1993, Wiersma et al. 1995, Piersma et al. 1997, Simmons 1997, Abramowitz & Johansen 2001, Fjeldså 2004, Konter & Konter 2004, Vlug 2005, Kjeldsen 2008, Konter 2008a, Neubauer 2008, Abt & Konter 2009, Berndt 2010, 2011, Konter 2011, Vlug 2012.

The breeding and feeding habitat of the Great Crested Grebe is characterized by ecological instability, e.g. by wave action, changing clarity of the water, changing water levels, fluctuating availability of nesting cover and suitable nest-sites, varying quantities of prey fish, and competition for food with predatory fish such as Zander *Stizostedion lucioperca* and European Perch *Perca fluviatilis*. The species is a generalist and shows a large flexibility in its adaptations to these unstable and varying conditions, more than the other species of grebes Podicipedidae, which are, as a rule, to larger extent specialists. There is perhaps one exception: it is possible that the flexible adaptations of Little Grebes *Tachybaptus ruficollis* (and *T. novaehollandiae*) are comparable in their intensity to those of the Great Crested Grebe.

Among the 22 species of grebes the Great Crested Grebe has the largest breeding distribution in the world (158,000,000 km², BirdLife International 2017), nesting in four of the five world climatic zones (main climates of Köppen-Geiger, cited in Kottek et al. 2006): the species lives in equatorial (a scattered occurrence), arid, warm temperate and boreal climates, and is only absent in the polar climates. It nests preferably in large, eutrophic, open lakes with limited floating growth, sparse or no dense submerged vegetation, reed-fringed banks and bays and many fish, e.g. Lake Schwerin, Mecklenburg-West Pomerania (maximum 2,020 breeding pairs), Lough Neagh, Northern Ireland (c. 2,000 bp), Lake Mälaren near Stockholm, Sweden (1,630 bp), Lake Neuchâtel, Switzerland (c. 1,600 bp) and Lake IJssel, The Netherlands (c. 1,500 bp). However, the Great Crested Grebe colonizes many habitat types and inhabits the broadest spectrum of breeding waters among the Palaearctic grebes: water bodies in lowland plains and mountains (e.g. up to 4,590 m above sea level in Tibet), large and small lakes (from 0.5 ha to 31,500 km²), oligotrophic and hypertrophic water bodies, freshwater, brackish and saltwater lakes, lagoons, bays of the sea and exposed archipelagos (e.g. c. 3,500 breeding pairs in the skerries near Stockholm, Sweden), rivers, city parks, canals in towns, fish ponds, flooded gravel

pits, reservoirs, etc., and of the larger species it has the greatest numbers of individuals in the world (920,000–1,400,000, BirdLife International 2013).

More than its relatives, the Great Crested Grebe in the (western) Palaearctic increased in numbers in the 20th century, e.g. in The Netherlands (1932 c. 300, 1998–2000 13,000–16,000 breeding pairs), North Rhine-Westphalia (mid-1960s 170–240, 2005–2009 2,000–3,000 bp) and Finland (1950s c. 5,000, 2006–2010 25,000–35,000 bp). This increase was especially an opportunistic reaction to the eutrophication and hypertrophication of water bodies and the following growth of its main food (fish, especially of the carp family Cyprinidae). Is it only by luck (abundant food) that the Great Crested Grebes prosper? Most other species of grebes are much less piscivorous and suffer from an increasing eutrophication since it reduces their food, especially aquatic macroinvertebrates. Is the Great Crested Grebe merely a specialist profiting from favourable circumstances? The answer must be no: many Great Crested Grebes also live in oligotrophic, mesotrophic and dystrophic water bodies. It appears, that Western- *Aechmophorus occidentalis* and Clark's Grebes *A. clarkii*, two North-American fish-eating specialists, do not profit from the growing eutrophication in their homeland. In any case, these two species do not show the increase in numbers, which is so characteristic of Great Crested Grebes.

The Great Crested Grebe reacts less specialistically than (most) other species of grebes. It is justified to call its behaviour generalistic, i.e. the species has a broad pattern of resource usage. It is, for example, less a fish-eating specialist than the *Aechmophorus*-species and locally its food can mainly consist of invertebrates. It is also flexible in its feeding techniques: usually, the birds are daytime feeders, but in certain circumstances they forage during the twilight periods (at dusk and dawn) or at night; normally, they first spot the prey by peering from a surface position or they swim about under the water surface looking for prey beneath or before them, but they may also approach their prey from below, spotting the fish against the light; typically, they catch the fish high in the water column, but they sometimes dive to c. 40 m depth; as a rule, the birds hunt alone, but they forage occasionally in flocks; usually, they feed on the breeding water, but in certain circumstances they undertake food-flights from the breeding lake to a larger water body.

In contrast to other grebes the species sometimes nest in large numbers in or near human settlements,

for example in city parks and in canals in towns (e.g. 1983 c. 175 breeding pairs in Amsterdam) and in yacht-harbours (e.g. up to 125 breeding pairs in a colony next to a landing stage in a harbour in Enkhuizen, The Netherlands). This confirms that the Great Crested Grebe is a generalist: generalist species with a large geographical distribution usually thrive in anthropogenic environments better than specialists.

Great Crested Grebes usually build their floating nests in the reed marsh (especially Common Reed *Phragmites australis*) bordering their breeding waters, or in offshore reed beds. They use also many other species of plants such as Lesser Bulrush *Typha angustifolia* and Common Club-rush *Schoenoplectus lacustris*. However, a number of water bodies have little or no vegetation cover, so that the birds must be flexible in their choice of nest sites. Many Great Crested Grebes place their nests on quite open sites on floating waterweeds, in narrow ribbons of shoreline vegetation, among branches of trees overhanging the water, on dead tree stumps, and sometimes ashore, i.e. on dry land. At the sea coast, especially in the naked skerries in archipelagos in the Baltic Sea where aquatic vegetation is lacking, they may build their nests on or among emerging rocks, stones or boulders.

The species often breeds near or in colonies of small larids, especially small gulls such as Black-headed Gulls *Larus ridibundus*, and marsh terns such as Black Terns *Chlidonias niger*. Larids not only provide an early warning system, but they also actively pursue predators and drive them away. Great Crested Grebes in mixed colonies synchronize their breeding activities with those of gulls and terns.

The breeding season in the Great Crested Grebe is very protracted, more than the other Palaearctic Podicipedidae, reflecting early breeding in locally wintering birds, late breeding in migrants, and high incidence of re-nesting and (locally) multiple brooding. In some countries in Western Europe, such as The Netherlands and England, the breeding season can cover all months of the year.

The nesting dispersion behaviour of Great Crested Grebes is very flexible, more than in other Palaearctic grebes. Normally, the birds are highly territorial and defend large territories against conspecifics as well as other species of grebes and waterbirds. Surprisingly, this fiercely aggressive territorial species is able to breed in high densities or *semi*-colonies, i.e. nesting aggregations in which individuals are independently attracted by a particular environmental feature. It should be

stressed, that the Great Crested Grebe never forms a true colony, this in contrast to *true* colonial species such as Black-necked Grebes, in which the nest site selection is highly social. In a number of large lakes, semi-colony formation of Great Crested Grebes may be explained by a shortage of nesting sites in relation to the extensive feeding areas. Here the birds are frequently forced to nest in semi-colonies. In such lakes the grebes often have to breed in inferior habitat and frequently lose their clutch or young. However, some semi-colonies of Great Crested Grebes are located in breeding waters with alternative nest-sites, and there the birds occupy relatively rare, high-quality habitat. Many of the semi-colonies are small, but sometimes large ones are found, e.g. near Villeneuve-Les Granges in Lake Geneva, Switzerland (300–500 breeding pairs), and near the Mirnser Klif, Lake IJssel, The Netherlands (c. 500 bp). The nest density can be high: the average nearest neighbour distance in a semi-colony in Enkhuizen, The Netherlands, was 2.19 m, with a minimum distance of c. 0.2 m, i.e. the rims of the nests almost touched one another ($n=112$ nests).

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). The species belongs, among the grebes Podicipedidae, to the K-strategists. However, Great Crested Grebes show high flexibility in their breeding-strategies. The birds breeding in large lakes and those which undertake food-flights to these lakes or the sea, are adapted to forage in wetlands with extensive stretches of open water and live in relatively stable and predictable survival habitats during the entire year. The prospects for breeding are not predictable, especially because huge numbers of nests and clutches are, time after time, destroyed by high waves. The Great Crested Grebes in large lakes demonstrate a more pronounced K-breeding strategy than their conspecifics in smaller water-bodies, i.e. they show a rather small annual reproductive potential and contribute to the future gene pool by a long life with many breeding seasons. Great Crested Grebes breeding in small water bodies, i.e. a relatively unstable habitat, belong to a lesser extent to the K-strategists, and show some characteristics of r-strategists (higher reproductive potential, frequently multiple broods). It seems that the distance between

breeding and wintering grounds also influences the breeding-strategy: locally wintering birds in The Netherlands tend to invest significantly more in breeding (early breeding, multiple broods, higher annual reproductive potential and lesser adult survival rate) than Dutch grebes wintering in Switzerland (arriving later on the breeding grounds, lower annual reproductive potential and higher adult survival rate).

Other species of grebes show many flexible and opportunistic behaviours which we also find in the Great Crested Grebe, such as a rapid occupation of newly formed wetlands, variable incubation times, changing clutch-sizes, asynchronous hatching and its effects (desertion of the nest before all the eggs have hatched, sibling competition), brood-division, fluctuations of the period in which the young become independent, nesting in semi-colonies and undertaking food-flights. However, many of those adaptations are found more frequently and often more pronounced and noticeable in the Great Crested Grebe. This is possibly caused by the fact that the species is the largest of the Podicipedidae in its distribution area and possesses superiority in strength so that it can outcompete the other species and has a wide choice of adaptive strategies, habitats and other resources. The other species of grebes in its distribution area are:

1. The Red-necked Grebe *Podiceps grisegena* is more limited in its habitat and food selection than the Great Crested Grebe. However, in parts of its distribution area, where Great Crested Grebes are lacking (northern Finland, northern Russia, eastern Siberia and North America), it shows adaptations which match the Great Crested Grebe in some anatomical details. These adaptations allow the Red-necked Grebe to occupy more or less the niche of the Great Crested Grebe. The geographical variation of the Red-necked Grebe might be interpreted as a character release in response to allopatry of Great Crested Grebes, or as character displacement in response to sympatry of Great Crested Grebes (see Fjeldså 1983a).
2. The Horned (Slavonian) Grebe *Podiceps auritus* has, compared with the Great Crested Grebe, a relatively narrow spectrum of habitat utilization. Interspecific aggression between Horned and Great Crested Grebes is rather rarely observed. It is possible that the Horned Grebe is sometimes driven away by the Great Crested Grebe. However, there are many records of Red-necked Grebes entering the territory of Horned Grebes, and attacking them with the result that the Horned Grebe in many districts is restricted to rather poor habitats.
3. The Black-necked Grebe *Podiceps nigricollis* is the most numerous of all grebes in the world. By far the largest populations are found in North America. These numbers are perhaps not comparable to those of Great Crested Grebes: Black-necked Grebes are much smaller birds than Great Crested Grebes and, in general, smaller animals have higher population numbers. Although the Black-necked Grebe is a successful species and shows flexible behaviour, it is not as opportunistic as the Great Crested Grebe, since it has a very specific habitat choice. Breeding Black-necked Grebes rely to a great extent on isolated or newly formed wetlands without fish, or with small fish populations, and with large quantities of invertebrates. Outside the breeding season the species depends strongly on stable salt-lakes without fish and with high densities of brine shrimps *Artemia*, brine (alkali) flies *Ephydra* or other macro zooplankton. The large numbers of the Black-necked Grebe are due to their specializing in a life on those lakes. Because of the strong dependence on this habitat, the species may be vulnerable. In contrast to the Great Crested Grebe, the Black-necked Grebe is not a real generalist, but much more a specialist profiting from favourable circumstances.
4. The Little Grebe *Tachybaptus ruficollis* has an overlapping breeding distribution with the Great Crested Grebe in the Palaearctic and Africa. The Australasian Little Grebe *T. novaehollandiae*, a close relative of *T. ruficollis*, occupies areas in Australia and New Zealand, where *Podiceps cristatus australis* also lives. To understand behaviour, feeding and habitat selection in the Little Grebe, we have to consider its size and shape. The birds are not only much smaller in size than Great Crested Grebes but have also another shape: not long, slender and streamlined as the Great Crested Grebe, but rather broad, short and plump. Their body is adapted to the active pursuit of rather agile prey. The Little Grebe is not able to dive as deep as the larger grebes, so that large areas along the sea coasts and open areas in large lakes are unsuitable for its feeding. High waves in marine and other large water-bodies impede the capture of prey. As a result, outside the breeding season Little Grebes have much less habitat at their disposal than Great Crested Grebes. In the Palaearctic, the species may suffer high mortality by the ice covering of the freshwater

wintering areas during severe winter weather since migrating to the sea is not a good solution.

The small sized birds easily fall victim to predators and suffer from competition with the larger grebes. They tend to stay within one dive's distance from cover of some kind (at the edges of submerged vegetation or reed marsh, among floating vegetation carpets, or near dead trunks in the water), where they can hide if there is imminent danger. They are shy and skulking and are often able to disappear completely in the reed-marsh of their breeding ponds, especially in the presence of other species of grebes.

As the Little Grebe nests in unstable habitats, it has developed a large number of opportunistic behaviours. By its flexible behaviour, the species is able to nest in all types of water bodies with emergent vegetation and food, and to occupy a large breeding distribution area in the world (134,000,000 km², Bird-Life International 2017). It is difficult to assess if the Little Grebe is as opportunistic in its behaviour as the Great Crested Grebe as the former is a typical r-strategist and has, for example, larger clutches than the Great Crested Grebe and produces multiple broods more often. More than the Great Crested Grebe, the Little Grebe leads a nomadic life and rapidly colonizes newly formed wetlands; it seems that even in the breeding season larger number of birds may move from one wetland to another.

5. The Hoary-headed Grebe *Poliiocephalus poliocephalus* in Australia lives in areas which are also inhabited by Great Crested Grebes, but the two species nest in very different habitats. *Podiceps cristatus australis* prefers large, deep and open freshwater lakes, but the typical breeding habitat of the Hoary-headed Grebe is semi-permanent inland swamps, and the species is well adapted to the rather unpredictable conditions of Australian wetlands. Because of its nomadic behaviour it can take advantage of large concentrations of tiny invertebrates that sometimes abound in temporary inland waters, and in sewage ponds. In contrast to the Great Crested Grebe, the Hoary-headed Grebe only thrives in particular feeding and habitat circumstances.

Not really fitting with the view of the authors is the fact that outside its Palaearctic distribution range, the Great Crested Grebe is less successful. The birds in Africa, Australia and New Zealand have a rather scattered occurrence, and they are absent from many apparently suitable habitats. As the most related species of Great

Crested Grebes, notably the Red-necked and Horned Grebes, have a circumpolar distribution, it is likely that the Great Crested Grebe was Holarctic in origin and spread to Africa, Australia and New Zealand. It might be postulated that the species has not yet had the opportunity to develop adaptations to the new environment.

Dramatic declines by anthropogenic factors are reported from Kenya, Uganda (probably by the introductions of *Tilapia* and the increased use of monofilament fishing nets) and in New Zealand since the arrival of Europeans (probably by loss of habitat, increased disturbance from water-based recreation, introduction of trout *Salmo*, weasels Mustelidae, cats and rats). Such problems are also reported from the Palaearctic, but only have local significance. They have a large negative impact on populations in Africa, Australia and New Zealand, perhaps as the birds have not yet found adequate mechanisms to cope with these dangers.

10 Literatur

- ABRAMOWITZ, I. & B. JOHANSEN 2001. *Sammenhænge mellem udviklingen i bestanden af Toppet Lappedykker og vandkvaliteten i Arreso 1988–2000*. Dansk Ornitologisk Forenings Tidsskrift 95: 149–152.
- ABT, K. & A. KONTER 2009. *Survival rates of adult European grebes (Podicipedidae)*. Ardea 97: 313–321.
- ADRIAENSEN, F., P. ULENAERS & A. A. DHONDT 1993. *Ringing recoveries and the increase in numbers of European Great Crested Grebes Podiceps cristatus*. Ardea 81: 59–70.
- AHLÉN, I. 1966. *Studies on the distribution and ecology of the Little Grebe, Podiceps ruficollis (PALL.), in Sweden*. Vår Fågelvärld, Suppl. 4: 1–45.
- ALERSTAM, T. & G. HÖGSTEDT 1982. *Bird migration and reproduction in relation to habitats for survival and breeding*. Ornis Scandinavica 13: 25–37.
- ANSELIN, A. 2004. *Fuut (Podiceps cristatus)*. In: G. VERMEERSCH, A. ANSELIN, K. DEVOS, M. HERREMANS, J. STEVENS, J. GABRIËLS & B. VAN DER KRIEKEN: Atlas van de Vlaamse broedvogels 2000–2002: 90–91. Mededelingen van het Instituut voor Natuurbewoud 23, Brussel.
- ANTCZAK, J. & W. GÓRSKI 2007. *Perkoz dwuczuby Podiceps cristatus*. In: A. SIKORA, Z. ROHDE, M. GROMADZKI, G. NEUBAUER & P. CHYLARECKI: Atlas rozmieszczenia ptaków lęgowych Polski 1985–2004: 102–103, 544. Bogucki Wydawnictwo Naukowe, Poznań.
- ASBIRK, S. & T. DYBBRO 1978. *Bestandsstørrelse og habitatvalg hos Toppet Lappedykker Podiceps cristatus i Danmark 1975*. Dansk Ornitologisk Forenings Tidsskrift 72: 1–13.

- AUDUBON, J. J. 1844. *The birds of America, from drawings made in the United States and their territories*, Band 7. Audubon, New York.
- BAIRD, S. F., T. M. BREWER & R. RIDGWAY 1884. *The water birds of North America*, Band 2. Memoirs of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College, Band 13. Little, Brown & Company, Boston.
- BALMER, D. E., S. GILLINGS, B. J. CAFFREY, R. L. SWANN, I. S. DOWNIE & R. J. FULLER 2013. *Bird Atlas 2007–II: The breeding and wintering birds of Britain and Ireland*. BTO Books (British Trust for Ornithology), Thetford.
- BANDORF, H. 1970. *Der Zwergtaucher Tachybaptus ruficollis (Pallas)*. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt.
- BANDORF, H. 1982. *Podiceps cristatus (L., 1758) Haubentaucher*. In: W. WÜST: Avifauna Bavariae–Die Vogelwelt Bayerns im Wandel der Zeit, Band 1, Gaviiformes Seetaucher bis Charadriiformes Wat-, Möwen- und Alkenvögel: 79–97. Ornithologische Gesellschaft in Bayern, München.
- BANNERMAN, D. A. 1953. *The birds of West and Equatorial Africa*, Band 1. Oliver & Boyd, Edinburgh.
- BAUER, H. G., E. BEZZEL & W. FIEDLER 2005. *Das Kompendium der Vögel Mitteleuropas – Alles über Biologie, Gefährdung und Schutz (2. Auflage)*, Band 1 – Nonpasseriformes – Nichtsperlingsvögel. Aula-Verlag, Wiebelsheim.
- BAUER, K. M. & U. N. GLUTZ VON BLOTZHEIM 1966. *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*, Band 1. Akademische Verlagsgesellschaft, Frankfurt am Main.
- BENNETT, P. M. & I. P. F. OWENS 2002. *Evolutionary ecology of birds – Life histories, mating systems and extinction*. Oxford University Press, Oxford, New York.
- BERNDT, R. K. 1974. *Haubentaucher Podiceps cristatus*. In: R. K. BERNDT & D. DRENCKHAHN (Bearbeiter): Vogelwelt Schleswig-Holsteins, Band 1, Seetaucher bis Flamingo: 68–88. Ornithologische Arbeitsgemeinschaft für Schleswig-Holstein und Hamburg, Kiel.
- BERNDT, R. K. 1993. *Wasservögel und ihre Lebensräume*. In: R. K. BERNDT & G. BUSCHE (Bearbeiter): Vogelwelt Schleswig-Holsteins, Band 4, Entenvögel II: 129–173. Wachholtz Verlag, Neumünster.
- BERNDT, R. K. 1996. *Starke Zunahme des Haubentauchers (Podiceps cristatus) als Wintergast in Schleswig-Holstein*. Corax 16: 406–407.
- BERNDT, R. K. 2002. *Haubentaucher Podiceps cristatus*. In: R. K. BERNDT, B. KOOP & B. STRUWE-JUHL (Bearbeiter): Vogelwelt Schleswig-Holsteins, Band 5, Brutvogelatlas: 58–59. Wachholtz Verlag, Neumünster.
- BERNDT, R. K. 2010. *Zweitbruten sowie eine Drittbrut des Haubentauchers (Podiceps cristatus) in Schleswig-Holstein*. Corax 21: 311–317.
- BERNDT, R. K. 2011. *Mit welchem Alter werden junge Haubentaucher (Podiceps cristatus) flügge?* Corax 21: 392–394.
- BERNDT, R. K. 2016. *Erfassung des Zwergtauchers Tachybaptus ruficollis per Klangattrappe in Schleswig-Holstein von 1979 bis 2014 – Methoden, Brutbestände, Schwankungen, Brutphänologie*. Vogelwelt 136: 1–29.
- BERNDT, R. K., H. A. BRUNS & B. KOOP 2001. *Ornithologischer Jahresbericht für Schleswig-Holstein 1998*. Corax 18: 241–297.
- BERNDT, R. K. & G. BUSCHE 1983. *Ornithologischer Jahresbericht für Schleswig-Holstein 1981*. Corax 9: 253–287.
- BERNDT, R. K. & G. BUSCHE 1993. *Ornithologischer Jahresbericht für Schleswig-Holstein 1991*. Corax 15: 118–146.
- BERNDT, R. K. & S. LUNK 2005. *Haubentaucher Podiceps cristatus*. In: R. K. BERNDT, K. HEIN, B. KOOP & S. LUNK: Die Vögel der Insel Fehmarn: 68–69. Husum Druck- und Verlagsgesellschaft, Husum.
- BERNDT, R. K. & B. STRUWE-JUHL 2004. *Warum geht der Brutbestand des Drosselrohrsängers (Acrocephalus arundinaceus) in Schleswig-Holstein zurück?* Corax 19: 281–301.
- BEZZEL, E. & R. PRINZINGER 1990. *Ornithologie*. Eugen Ulmer, Stuttgart.
- BIJLSMA, R. G., F. HUSTINGS & C. J. CAMPHUYSEN 2001. *Algemene en schaarse vogels van Nederland, Avifauna van Nederland*, Band 2. GMB Uitgeverij, Haarlem & KNNV Uitgeverij, Utrecht.
- BIRDLIFE INTERNATIONAL 2004. *Birds in Europe: population estimates, trends and conservation status*. BirdLife Conservation Series No. 12. BirdLife International, Cambridge, UK.
- BIRDLIFE INTERNATIONAL 2013. *IUCN Red List for birds*. Downloaded von <http://www.birdlife.org> am 10.09.2013 und am 17.11.2013.
- BIRDLIFE INTERNATIONAL 2014. *IUCN Red List for birds*. Downloaded von <http://www.birdlife.org> am 07.02.2014, am 12.07.2014 und am 10.09.2014.
- BIRDLIFE INTERNATIONAL 2015. *European Red List of Birds*. Office for Official Publications of the European Communities, Luxembourg.
- BIRDLIFE INTERNATIONAL 2016. *IUCN Red List for birds*. Downloaded von <http://www.birdlife.org> am 22.10.2016.
- BIRDLIFE INTERNATIONAL 2017. *IUCN Red List for birds*. Downloaded von <http://www.birdlife.org> am 16.10.2017.
- BIRDLIFE INTERNATIONAL/EUROPEAN BIRD CENSUS COUNCIL 2000. *European bird populations: estimates and trends*. BirdLife Conservation Series, Band 10. BirdLife International, Cambridge, UK.
- 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 Menzelinskoe, 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.
- BOELE, A., J. VAN BRUGGEN, F. HUSTINGS, K. KOFFIJBERG, J. W. VERGEER & T. VAN DER MEIJ 2015. *Broedvogels in Nederland in 2013*. Sovon-rapport 2015/04. Sovon Vogelonderzoek Nederland, Nijmegen.
- BONIER, F., P. R. MARTIN & J. C. WINGFIELD 2007. Urban birds have broader environmental tolerance. *Biology Letters* 3: 670–673.
- BRICHETTI, P. & N. GRATINI 2007. Distribuzione e consistenza delle popolazioni di Svasso Maggiore, *Podiceps cristatus*, nidificanti in Italia nel periodo 1979–2006. *Rivista Italiana di Ornitologia* 76: 107–114.
- BROWN, A. & P. GRICE 2005. *Birds in England*. Poyser, London.
- BROWN, L. H., E. K. URBAN & K. NEWMAN 1982. *The birds of Africa, Band I*. Academic Press, London.
- BRUA, R. B. 1996. Impact of embryonic vocalizations on the incubation behaviour of Eared Grebes. *Behaviour* 133: 145–160.
- BRUA, R. B., G. L. NÜECHTERLEIN & D. BUITRON 1996. Vocal response of Eared Grebe embryos to egg cooling and egg turning. *Auk* 113: 525–533.
- BRUNS, H. A. & R. K. BERNDT 1999. *Ornithologischer Jahresbericht für Schleswig-Holstein 1997*. *Corax* 17: 279–319.
- BRUNS, H. A., R. K. BERNDT & B. KOOP 2002. *Ornithologischer Jahresbericht für Schleswig-Holstein 1999*. *Corax* 18: 349–394.
- BRZEZIŃSKI, M., P. CHIBOWSKI, J. GORNIA, G. GÓRECKI & A. ZALEWSKI (2018). Spatio-temporal variation in nesting success of colonial waterbirds under the impact of a non-native invasive predator. *Oecologia*, published online 13 October 2018. <https://doi.org/10.1007/s00442-018-4270-8>
- BUSCHE, G. & R. K. BERNDT 1982. *Ornithologischer Jahresbericht für Schleswig-Holstein 1980*. *Corax* 9: 9–37.
- BUSCHE, G. & R. K. BERNDT 1984. *Ornithologischer Jahresbericht für Schleswig-Holstein 1982*. *Corax* 10: 249–284.
- BUSCHE, G. & R. K. BERNDT 1990. *Ornithologischer Jahresbericht für Schleswig-Holstein 1988*. *Corax* 13: 347–386.
- BUSKE, C. 1991. Der Rückgang der Schilfröhrichte am Großen Plöner See. *Jahrbuch für Heimatkunde im Kreis Plön* 21: 76–93.
- BUSKE, C. 1999. Schilfröhrichte am Großen Plöner See. Vergleich der Bestände aus den Jahren 1989 und 1999. *Jahrbuch für Heimatkunde im Kreis Plön* 29: 202–210.
- BÜTTIKER, E. 1985. Die Nahrung der Haubentaucher *Podiceps cristatus* am Untersee (Bodensee) im Jahresverlauf. *Der Ornithologische Beobachter* 82: 73–83.
- BÜTTNER, U. & H. ZIMMERMANN 1979. Haubentaucher *Podiceps cristatus* (L., 1758). In: G. KLAFFS & J. STÜBS (Hrsg.): *Die Vogelwelt Mecklenburgs*: 85–86. Gustav Fischer Verlag, Jena.
- CAMPBELL, B. & E. LACK 1985. *A dictionary of birds*. Poyser, Calton, Staffordshire.
- CHANCE, G. R. 2002. Double broods and sibling helpers in the Australasian Crested Grebe (*Podiceps cristatus australis*). *Notornis* 49: 123–124.
- CHERJET, S., F. SAMRAOUI, A. H. ALFARHAN & B. SAMRAOUI 2015. Factors affecting nesting success in the Great-crested Grebe *Podiceps cristatus* at Lake Tonga, north-east Algeria. *Ostrich* 2015: 1–7.
- CHRISTIE, D. A. 1976. *Breeding season summary*. *British Birds* 69: 43–44.
- CLUTTON-BROCK, T. H. 1991. *The evolution of parental care*. Princeton University Press, Princeton.
- COMMÉCY, X. 1995. Grèbe huppé *Podiceps cristatus*. In: D. YEATMAN-BERTHELOT & G. JARRY (Hrsg.): *Nouvel atlas des oiseaux nicheurs de France 1985–1989*: 64–65. Société Ornithologique de France, Paris.
- CONRADY, P. & G. HOHLT 1967. *Zur Kenntnis der Vogelwelt Nordgriechenlands II*. *Anzeiger der Ornithologischen Gesellschaft in Bayern* 8: 45–51.
- COUES, E. 1872. *Key to North American birds*. Naturalists' Agency, Salem.
- CRAMP, S., K. E. L. SIMMONS, I. J. FERGUSON-LEES, R. GILLMOR, P. A. D. HOLLAM, 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, Band I*. 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, PA.
- DE JUANA, E. & E. GARCIA 2015. *The birds of the Iberian Peninsula*. Helm, London.
- DIETRICH, F. 1928. *Hamburgs Vogelwelt*. Otto Meißners Verlag, Hamburg.
- DIETZEN, C. 2015. Haubentaucher *Podiceps cristatus* (Linnaeus, 1758). In: C. DIETZEN, T. DOLICH, T. GRUNWALD, P. KELLER, A. KUNZ, M. NIEHUIS, M. SCHÄE, M. SCHMOLZ & M. WAGNER: *Die Vogelwelt von Rheinland-Pfalz, Band 2, Entenvögel bis Storchenvögel (Anseriformes-Ciconiiformes)*: 349–62. *Fauna und Flora in Rheinland-Pfalz, Beiheft* 47, Landau.
- DITTBERNER, H. & W. DITTBERNER 1970. *Zur Brutvogelwelt des Naturschutzgebietes Felchower See (Uckermark)*. *Der Falke* 17: 299–309.
- DITTBERNER, W. 1996. *Die Vogelwelt der Uckermark mit Schorfheide und unterem Odertal*. Hoyer, Galenbeck.
- DODDS, W. K., W. W. BOUSKA, J. L. EITZMANN, T. J. PILGER, K. L. PITTS, A. J. RILEY, J. T. SCHLOESSER & D. J. THORNBROUGH 2009. *Eutrophication of U.S. freshwaters: Analysis*



- of potential economic damages. *Environmental Science & Technology* 43: 12–19.
- DUBOIS, P.J., P. LE MARÉCHAL, G. OLIOSO & P. YÉSOU 2008. *Nouvel inventaire des oiseaux de France*. Delachaux & Niestlé, Paris.
- DYBBRO, T. 1976. *De danske ynglefugles udbredelse—Resultaterne af Atlas-projektet, kortlægningen af Danmarks ynglefugle 1971–74*. Dansk Ornithologisk Forening, København.
- DYRCZ, A. 1991. *Perkoz Dwuczuby Podiceps cristatus (L., 1758)*. In: DYRCZ, A., W. GRABIŃSKI, T. STAWARCZYK & J. WITKOWSKI: Ptaki Śląska—Monografia faunistyczna: 44–45. Uniwersytet Wrocławski, Wrocław.
- ENS, B.J. & M. KERSTEN 2005. *The social prisoner – Career planning amongst Oystercatchers*. In: R. DRENT, J. TINBERGEN, J. BAKKER & T. PIERSMA (Hrsg.): Seeking Nature's Limits: 220–225. Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging KNNV, Utrecht.
- FELTEN, R. 2013. *Außergewöhnlicher Fang für einen Haubentaucher Podiceps cristatus*. *Regulus Wissenschaftliche Berichte* 28: 80–82.
- FERGUSON, R.S. 1981. *Territorial attachment and mate fidelity by Horned Grebes*. *The Wilson Bulletin* 93: 560–561.
- FIALA, V. 1974. *Populationsdynamik und Brutbiologie der Lapentaucher Podicipedidae im Teichgebiet von Náměšť n. Osl./ČSSR*. *Anzeiger der Ornithologischen Gesellschaft in Bayern* 13: 198–218.
- FIALA, V. 1976. *Beitrag zur Brutbiologie des Schwarzhalstau- chers (Podiceps nigricollis)*. *Zoologické Listy* 25: 157–173.
- FJELDSÅ, 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.
- FJELDSÅ, J. 1977. *Guide to the young of European precocial birds*. Skarv Nature Publications, Tisvildeleje.
- FJELDSÅ, J. 1981a. *Podiceps taczanowskii (Aves, Podicipedidae), the endemic grebe of Lake Junín, Peru. A review*. *Steenstrupia* 7: 237–259.
- FJELDSÅ, J. 1981b. *Comparative ecology of Peruvian grebes – A study of the mechanism of evolution of ecological isolation*. *Videnskabelige Meddelelser fra Dansk Naturhistorisk Forening* 144: 125–249.
- FJELDSÅ, J. 1982a. *The adaptive significance of local variations in the bill and jaw anatomy of North European Red-necked Grebes Podiceps grisegena*. *Ornis Fennica* 59: 84–98.
- FJELDSÅ, J. 1982b. *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.
- FJELDSÅ, J. 1983a. *Ecological character displacement and character release in grebes Podicipedidae*. *Ibis* 125: 463–481.
- FJELDSÅ, J. 1983b. *Social behaviour and displays of the Hoary-headed Grebe Poliocephalus poliocephalus*. *Emu* 83: 129–140.
- FJELDSÅ, J. 1986. *Feeding ecology and possible life history tactics of the Hooded Grebe Podiceps gallardoi*. *Ardea* 74: 40–85.
- FJELDSÅ, J. 1988. *Comparative ecology of the Australasian grebes (Aves: Podicipedidae)*. No. 54, Royal Australasian Ornithologists Union, Moonee Ponds, Victoria.
- FJELDSÅ, J. 2004. *The grebes Podicipedidae*. Oxford University Press, Oxford.
- FJELDSÅ, J. & E. LAMMI 1997. *Great Crested Grebe Podiceps cristatus*. In: W.J.M. HAGEMEIJER & M.J. BLAIR (Hrsg.): The EBCC atlas of European breeding birds—Their distribution and abundance: 8–9. Poyser, London.
- FORRESTER, R.W. & I.J. ANDREWS (Hrsg.) 2007. *The birds of Scotland, Band 1*. The Scottish Ornithologists' Club, Aberlady.
- FORSYTH, D.J., P.A. MARTIN, K.D. DESMET, & M.E. RISKE 1994. *Organochlorine contaminants and eggshell thinning in grebes from Prairie Canada*. *Environmental Pollution* 85: 51–58.
- FRANSSON, T., T. KOLEHMAINEN, C. KROON, L. JANSSON & T. WENNINGER 2010. *EURING list of longevity records for European birds*. <http://www.euring.org/data-and-codes/longevity-list>.
- FUCHS, E. 1978. *Zum Bruterfolg des Haubentauchers Podiceps cristatus auf dem Sempacher See*. *Der Ornithologische Beobachter* 75: 33–37.
- FUCHS, E. 1982. *Bestand, Zugverhalten, Bruterfolg und Mortalität des Haubentauchers Podiceps cristatus auf dem Sempachersee*. *Der Ornithologische Beobachter* 79: 255–264.
- GEDeon, K., C. GRÜNEBERG, A. MITSCHKE, C. SUDFELDT, W. EIKHORST, S. FISCHER, M. FLADE, S. FRICK, I. GEIERSBERGER, B. KOOP, M. KRAMER, T. KRÜGER, N. ROTH, T. RYSLAVY, S. STÜBING, S.R. SUDMANN, R. STEFFENS, F. VÖKLER & K. WITT 2014. *Atlas Deutscher Brutvogelarten. Atlas of German breeding birds*. Stiftung Vogelmonitoring Deutschland und Dachverband Deutscher Avifaunisten, Münster.
- GEIGER, W. 1957. *Die Nahrung der Haubentaucher (Podiceps cristatus) des Bielersees*. *Der Ornithologische Beobachter* 54: 97–133.
- GÉROUDET, P. 1987. *Les oiseaux du Lac Léman*. Delachaux & Niestlé, Neuchâtel.
- 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.

- GÉROUDET, P. 1992. *Chronique ornithologique romande: le printemps et la nidification en 1991*. Nos Oiseaux 41: 375–391.
- GIERTH, D. 1986. *Haubentaucher Podiceps cristatus (L., 1758)*. In: KNORRE, D. VON, G. GRÜN, R. GÜNTER & K. SCHMIDT (Hrsg.): *Die Vogelwelt Thüringens*: 86–88. Gustav Fischer Verlag, Jena.
- GILL, F.B. 2007. *Ornithology*. W.H. Freeman and Company, New York.
- GILLIÉRON, G. 1991. *Les oiseaux nicheurs de la région des Grangenttes de Noville (canton de Vaud)*. Nos Oiseaux 41: 165–182.
- GIPSON, P. & R. ORTON 1992. *First-brood juvenile Great Crested Grebe „helping“ second-brood chicks*. British Birds 85: 376–377.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. 1989. *Populationsökologie des Haubentauchers Podiceps cristatus am Neuenburger See*. Der Ornithologische Beobachter 86: 94–95.
- GOC, M. 1986. *Colonial versus territorial breeding of the Great Crested Grebe Podiceps cristatus on Lake Družno*. Acta Ornithologica 22: 95–145.
- GÖNNER, C. 1999. *Haubentaucher–Podiceps cristatus*. In: G. HEINE, H. JACOBY, H. LEUZINGER & H. STARK: *Die Vögel des Bodenseegebietes*. Ornithologische Jahreshefte für Baden-Württemberg 14/15: 190–194.
- GORDIENKO, N.S. & V.I. ZOLOTAREVA 1977. *Pitanie poganok Naurzumskich ozer*. Materialy Sed'moj Vsecojuznoj orn. konferencii, Band 1: 230–231. Kiev.
- GRELL, M.B. 1998. *Fuglenes Danmark – De danske fugles udbredelse, tæthed, bestandsforhold og udviklingstendenser 1971–1996 baseret på resultaterne af Dansk Ornitologisk Forenings landsdækkende kortlægning i 1993–1996*. Gads Forlag, København.
- GRÜNEBERG, C. & S.R. SUDMANN 2013. *Die Brutvögel Nordrhein-Westfalens*. NWO & LANUV (Hrsg.), LWL-Museum für Naturkunde, Münster.
- HAAFKE, J. 1983. *Die Bestandsentwicklung des Haubentauchers (Podiceps cristatus) an einem neubesiedelten Gewässer*. Charadrius 19: 205–219.
- HANZÁK, J. 1952. *The Great Crested Grebe, Podiceps c. cristatus (L.), its ecology and economic significance*. Acta Musei Nationalis Pragae, Band 8B, Zoologia Band 1. Nákladem Národního Musea v Praze, Praha.
- HARRISON, P. 1988. *Seabirds*. Helm, London.
- HARRISON, T.H. & P.A.D. HOLLON 1932. *The Great Crested Grebe Enquiry, 1931*. British Birds 26: 62–92, 102–131, 142–155, 174–195.
- HECKENROTH, H. & V. LASKE 1997. *Atlas der Brutvögel Niedersachsens 1981–1995*. Naturschutz und Landschaftspflege in Niedersachsen 37: 69. Niedersächsisches Landesamt für Ökologie, Hannover.
- HEINROTH, O. 1922. *Die Beziehungen zwischen Vogelgewicht, Eigewicht, Gelegegewicht und Brutdauer*. Journal für Ornithologie 70: 172–285.
- HEINROTH, O. & M. HEINROTH 1928. *Die Vögel Mitteleuropas, Band 3*. Bermühler Verlag, Berlin-Lichterfelde.
- HENRIKSEN, K. 1992. *Nesting ecology and production of young in the Great Crested Grebe Podiceps cristatus in a hypertrophic Danish lake*. Dansk Ornitologisk Forenings Tidsskrift 86: 163–168.
- HENRIKSEN, K. 1993. *Costs and benefits to Great Crested Grebes Podiceps cristatus nesting in association with Black-headed Gulls Larus ridibundus*. Dansk Ornitologisk Forenings Tidsskrift 87: 243–246.
- HESSISCHE GESELLSCHAFT FÜR ORNITHOLOGIE UND NATURSCHUTZ (Hrsg.) 2010. *Vögel in Hessen. Die Brutvögel Hessens in Raum und Zeit. Brutvogelatlas*. HGON, Echzell.
- HEYNE, K.-H. 1975. *Brutökologische Notizen von einer neuangesiedelten Population des Haubentauchers (Podiceps cristatus) in einem atypischen Biotop*. Ornithologische Mitteilungen 27: 128–133.
- HOFER, J. 1963. *Außerordentliche Tauchtiefe eines Haubentauchers*. Der Ornithologische Beobachter 60: 69.
- HOFER, J. 1969. *Zur Tauchtiefe des Haubentauchers Podiceps cristatus*. Der Ornithologische Beobachter 66: 1–6.
- HOFER, J. & E. SUTTER 1965. *Zum Eintritt der Geschlechtsreife beim Haubentaucher*. Der Ornithologische Beobachter 62: 121–122.
- HOLLOWAY, S. 1996. *The historical atlas of breeding birds in Britain and Ireland 1875–1900*. Poyser, London.
- HOLSTEN, B., W. SCHOENBERG & K. JENSEN 2011. *Schutz und Entwicklung aquatischer Schilfröhrichte*. Landesamt für Landwirtschaft, Umwelt und ländliche Räume Schleswig-Holstein, Flintbek.
- HÖLZINGER, J., H.G. BAUER, M. BOSCHERT & H. STARK 2011. *Podiceps cristatus (Linnaeus, 1758)*. In: J. HÖLZINGER & H.G. BAUER (Bearbeiter): *Die Vögel Baden-Württembergs, Band 2.0–Nicht-Singvögel 1.1, Rheidae (Nandus)–Phoenicopteridae (Flamingos)*: 61–80. Ulmer Verlag, Stuttgart.
- HUGHES, S.W.M. 1992. *Breeding productivity of Little Grebe*. British Birds 85: 555–556.
- HUGHES, S.W.M. & P. BACON 1977. *Early nesting by Great Crested Grebes*. British Birds 70: 398–399.
- HUGHES, S.W.M. & P. BACON 1980. *Great Crested Grebes breeding on rivers*. British Birds 73: 349.
- HUGHES, S.W.M., P. BACON & J. J. M. FLEGG 1979. *The 1975 census of the Great Crested Grebe in Britain*. Bird Study 26: 213–226.
- HUXLEY, J.S. 1914. *The courtship-habits of the Great Crested Grebe (Podiceps cristatus); with an addition to the theory*



- of sexual selection. Proceedings of the Zoological Society of London 35: 491–562.
- HUXLEY, J.S. 1924. *Some further notes on the courtship behaviour of the Great Crested Grebe*. British Birds 18: 129–134.
- JACOB, J.-P. 2010. *Grèbe huppé Podiceps cristatus*. In: J.-P. JACOB, C. DEHEM, A. BURNEL, J.-L. DAMBIERMONT, M. FASOL, T. KINET, D. VAN DER ELST, J.-Y. PAQUET: Atlas des oiseaux nicheurs de Wallonie 2001–2007, Série “Faune–Flore–Habitats” 5: 152–153. Aves et Région wallonne, Gembloux.
- JACOBY, H. 1970. *Haubentaucher Podiceps cristatus*. In: H. JACOBY, G. KNÖTZSCH & S. SCHUSTER: Die Vögel des Bodenseegebietes: 49–51. Der Ornithologische Beobachter, Beiheft zu Band 67.
- JACOBY, H. 1983. *Haubentaucher Podiceps cristatus*. In: S. SCHUSTER, V. BLUM, H. JACOBY, G. KNÖTZSCH, H. LEUZINGER, M. SCHNEIDER, E. SEITZ & P. WILLI: Die Vögel des Bodenseegebietes: 58–61. Ornithologische Arbeitsgemeinschaft 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. 2001. *The abundance of the Eared (Black-necked) Grebe as a recent phenomenon*. Waterbirds 24: 245–249.
- JENSEN, L. A. & R. J. SNOYINK 2005. *The distribution and numbers of Australasian Crested Grebe (Kāmana) in New Zealand, January 2004*. Notornis 52: 34–42.
- JEROMIN, K., B. KOOP, R. K. BERNDT & M. KÜHN 2014. *Ornithologischer Jahresbericht für Schleswig-Holstein 2006–2008*. Corax 22: 337–477.
- KÄLLANDER, H. 2008. *Flock-fishing in the Great Crested Grebe Podiceps cristatus*. Ardea 96: 125–128.
- KÄLLANDER, H. 2011. *Fishing flocks of Great Crested Grebes Podiceps cristatus consist of breeding birds*. Ardea 99: 232–234.
- KEGEL, B. 2014. *Tiere in der Stadt – eine Naturgeschichte*. DuMont Buchverlag, Köln.
- KELLER, V. 1992. *Die Bedeutung des Nestbauerhaltens während der Brutphase bei Haubentauchern Podiceps cristatus*. Der Ornithologische Beobachter 89: 171–176.
- KELLER, V. & P. KORNER-NIEVERGELT 2019. *Effect of trophic status of a deep-water lake on breeding Great Crested Grebes Podiceps cristatus during a phase of recovery from eutrophication: a long-term study*. Bird Study 66: 1–10.
- KELLER, V. & B. RENEVEY 1998. *Haubentaucher/Grèbe huppé Podiceps cristatus*. In: H. SCHMID, R. LUDER, B. NAEF-DAENZER, R. GRAF & N. ZBINDEN: Schweizer Brutvogelatlas. Verbreitung der Brutvögel in der Schweiz und im Fürstentum Liechtenstein 1993–1996. Schweizerische Vogelwarte, Sempach.
- KÉRAUTRET, L. 1976. *Notes sur la reproduction du Grèbe huppé Podiceps cristatus dans le nord de la France*. Alauda 44: 181–186.
- KJELDSEN, J.P. 2008. *Ynglefugle i Vejlerne efter inddæmningen, med særlig vægt på feltstationsårene 1978–2003*. Dansk Ornithologisk Forenings Tidsskrift 102: 1–238.
- 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.
- KLINNER-HÖTKER, B. & W. PETERSEN-ANDRESEN 2012. *Ornithologisches Gutachten Nordstrander Bucht/Beltringerhar-der Koog – Jahresbericht 2012*. Unveröff. Bericht im Auftrag des Staatlichen Umweltamtes, Schleswig.
- KLOSKOWSKI, J. 2001a. *Temporal patterns of parental resource distribution in the Red-necked Grebe: equalizing the share of the survivors*. Behaviour 138: 1355–1370.
- KLOSKOWSKI, J. 2001b. *Double-brooding in Red-necked Grebes*. Waterbirds 24: 121–124.
- KLOSKOWSKI, J. 2003. *Brood reduction in the Red-necked Grebe Podiceps grisegena*. Ibis 145: 233–243.
- KLOSKOWSKI, J. 2011. *Consequences of the size structure of fish populations for their effects on a generalist avian predator*. Oecologia 166: 517–530.
- KLOSKOWSKI, J. 2012. *Fish stocking creates an ecological trap for an avian predator via effects on prey availability*. Oikos 121: 1567–1576.
- KLOSKOWSKI, J. & A. TREMBACZOWSKI 2015. *Fish reduce habitat coupling by a waterbird: evidence from combined stable isotope and conventional dietary approaches*. Aquatic Ecology, veröffentlicht online am 20. Januar 2015.
- KNAUS, P., S. ANTONIAZZA, S. WECHSLER, J. GUÉLAT, M. KÉRY, N. STREBEL & T. SATTLER (2018). *Schweizer Brutvogelatlas 2013–2016 – Verbreitung und Bestandsentwicklung der Vögel in der Schweiz und im Fürstentum Liechtenstein*. Schweizerische Vogelwarte, Sempach.
- KNOPFEL, W. 1956. *Die Vögel der Schweiz*, Katalog der Schweiz, Vögel von STUDER und FATIO, Schlusslieferung (19). Bearbeitet im Auftrage des eidgenössischen Departements des Innern (Inspektion für Forstwesen, Jagd und Fischerei).
- KONTER, A. 2007. *Response of Great Crested Grebes Podiceps cristatus to storm damage of nests*. Waterbirds 30: 140–143.
- KONTER, A. 2008a. *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. 2008b. *40 years of moulting concentrations of Great Crested Grebes Podiceps cristatus at the Dutch IJsselmeer*. Regulus Wissenschaftliche Berichte 23: 42–51.
- KONTER, A. 2011. *Seasonal patterns of aggressiveness in colonial Great Crested Grebes Podiceps cristatus*. Ardea 99: 85–92.
- KONTER, A. 2012. *Hoher Bruterfolg des Haubentauchers Podiceps cristatus in Steinheim-Zweitbrut mit Schwierigkeiten*. Regulus Wissenschaftliche Berichte 27: 73–81.

- KONTER, A. 2013. Ein schwieriges Brutjahr 2012 für die Zwergtaucher *Tachybaptus ruficollis* auf der Sauer. *Regulus Wissenschaftliche Berichte* 28: 17–30.
- KONTER, M. & A. KONTER 2004. Altersberechnungen an Ringfunden von Haubentauchern und Rückschlüsse auf die Reproduktion der Art. *Regulus Wissenschaftliche Berichte* 20: 19–29.
- KOOIJMANS, J.L. 2007. *Fuut*. In: E. DE BRUIN, J.L. KOOIJMANS & G. TIMMERMANS (Hrsg.): *Vogelen in Amsterdam*: 15. Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging KNNV, afdeling Amsterdam, Amsterdam.
- KOOP, B. 1996. 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. 2002. Schwarzhalstaucher *Podiceps nigricollis*. In: R.K. BERNDT, B. KOOP & B. STRUWE-JUHL (Bearbeiter): *Vogelwelt Schleswig-Holsteins*, Band 5, Brutvogelatlas: 64–65. Wachholtz Verlag, Neumünster.
- KOOP, B. & R. K. BERNDT 2002. Zwergtaucher *Tachybaptus ruficollis*. In: R.K. BERNDT, B. KOOP & B. STRUWE-JUHL (Bearbeiter): *Vogelwelt Schleswig-Holsteins*, Band 5, Brutvogelatlas: 56–57. Wachholtz Verlag, Neumünster.
- KOOP, B. & R.K. BERNDT 2014. *Vogelwelt Schleswig-Holsteins, Band 7, Zweiter Brutvogelatlas – Auswertung der Brutbestandsaufnahmen im Rahmen des bundesweiten Projektes ADEBAR von 2005–2009*. Wachholtz Verlag, Neumünster.
- KORTEGAARD, L. 1973. *Toppet Lappedykker Podiceps cristatus bringer føde til unger i Vejlerne fra Limfjorden*. *Dansk Ornithologisk Forenings Tidsskrift* 67: 68.
- 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*: 62–72. Nauka, Moskva (= Moskau) (russisch).
- KOTTEK, M., J. GRIESER, C. BECK, B. RUDOLF & F. RUBEL 2006. *World map of the Köppen-Geiger climate classification updated*. *Meteorologische Zeitschrift* 15: 259–263.
- KRAAK, E.M. 1984a. *Reproductie-capaciteit van de Fuut, Podiceps cristatus, in de grote stad*. *Het Vogeljaar* 32: 57–61.
- KRAAK, E.M. 1984b. *Vroege geslachtsrijpheid bij Fuut Podiceps cristatus*. *Limosa* 57: 64–65.
- KRAUS, M. & W. KRAUSS 2013. *Die Lappentaucher (Podicipedidae) im „Fränkischen Weihergebiet“: Status, Phänologie, Bestandstrends und Bemerkungen zur Brutbiologie*. *Ornithologischer Anzeiger* 52: 28–42.
- KROHN, H. 1925. *Die Vogelwelt Schleswig-Holsteins und ihre Erforschung im Verlauf von fünf Jahrhunderten von 1483 bis zur Gegenwart*. Im Sonnenschein-Verlag, Hamburg.
- KROYMANN, B. & L. KROYMANN 2003. *Winterbruten und eine Drittbrut des Haubentauchers (Podiceps cristatus) am Mittleren Neckar*. *Ornithologische Jahreshefte für Baden-Württemberg* 19: 547–550.
- KRÜGER, T., J. LUDWIG, S. PFÜTZKE & H. ZANG 2014. *Atlas der Brutvögel in Niedersachsen und Bremen 2005–2008*. Heft 48, Naturschutz und Landschaftspflege in Niedersachsen, Hannover.
- KRÜGER, T. & M. NIPKOW 2015. *Rote Liste der in Niedersachsen und Bremen gefährdeten Brutvögel – 8. Fassung, Stand 2015*. Informationsdienst Naturschutz Niedersachsen, 35. Jahrgang, Hannover.
- KUNZ, W. 1963. *Weitere Zweitbrutnachweise beim Haubentaucher (Podiceps c. cristatus) in Deutschland*. *Beiträge zur Naturkunde Niedersachsens* 16: 75–78.
- KUROČKIN, E.N. 1985. *Ordnung Podicipediformes, Lappentaucher*. In: V.D. IL'ICEV & V.E. FLINT (Hrsg.): *Handbuch der Vögel der Sowjetunion*, Band 1: 238–285. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt.
- LAMMI, E. 1983. *Silkkiuikku Podiceps cristatus*. In: K. HYYTIÄ, E. KELLOMÄKI & J. KOISTINEN: *Suomen lintuAtlas*: 18–19. Lintutieto Oy, Helsinki.
- LAMMI, E. & R.A. VÄISÄNEN 1998. *Silkkiuikku Podiceps cristatus*. In: R.A. VÄISÄNEN, E. LAMMI & P. KOSKIMIES: *Muuttuva pesimällinnusto*: 50–51. Otava, Helsinki.
- LEIBL, F. & E. BEZZEL 2005. *Haubentaucher Podiceps cristatus*. In: BEZZEL, E., I. GEIERSBERGER, G. VON LOSSOW & R. PFEIFER: *Brutvögel in Bayern – Verbreitung 1996 bis 1999*: 128–129. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- LEYS, H.N. 1986. *Inventarisatie van de Fuut in 1983*. *Het Vogeljaar* 34: 49–61.
- LEYS, H.N. & J.J.F.E. DE WILDE 1968. *Nestplaatskeuze en nestmateriaal bij Futen*. *De Levende Natuur* 71: 265–272.
- 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 Houtribsluizen*. *De Levende Natuur* 72: 11–18.
- LITZBARSKI, B. & H. LITZBARSKI 1983. *Haubentaucher Podiceps cristatus*. In: E. RUTSCHKE (Hrsg.): *Die Vogelwelt Brandenburgs*: 98–99. Gustav Fischer Verlag, Jena.
- 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*, Band 1, Ostrich to ducks: 174–196. Lynx, Barcelona.
- MACLEAN, G.L. 1985. *Roberts' birds of Southern Africa*. John Voelcker Bird Book Fund, Cape Town.
- MADSEN, F.J. 1957. *On the food habits of some fish-eating birds in Denmark – divers, grebes, mergansers, and auks*. *Danish Review of Game Biology* 3: 19–83.



- MAKATSCH, W. 1974. *Die Eier der Vögel Europas – Eine Darstellung der Brutbiologie aller in Europa brütenden Vogelarten, Band 1*. Neumann Verlag, Radebeul.
- MCALLISTER, N.M. 1958. *Courtship, hostile behavior, nest-establishment and egg laying in the Eared Grebe (Podiceps caspicus)*. Auk 75: 290–311.
- MARKUZE, V.K. (1965). *K ekologiji poganok v svjazi s rybovodstvom v del'te Volgi*. Ornitologija 7: 244–257.
- MARXMEIER, U. & H. DÜTTMANN 2002. *Röhrichtsterben beeinflusst Brutverhalten des Haubentauchers (Podiceps cristatus) am Dümmer (Niedersachsen, Deutschland)*. Journal für Ornithologie 143: 15–32.
- MAUMARY, L., L. VALLOTTON & P. KNAUS 2007. *Die Vögel der Schweiz*. Schweizerische Vogelwarte, Sempach & Nos Oiseaux, Montmolin.
- MAYR, C. 1986a. *Außergewöhnliche Beobachtungen bei der Nahrungsaufnahme junger Haubentaucher (Podiceps cristatus)*. Charadrius 22: 35–36.
- MAYR, C. 1986b. *Häufigkeit, Voraussetzungen und Ursachen von Mehrfachbruten des Haubentauchers (Podiceps cristatus)*. Charadrius 22: 55–68.
- MCCARTAN, L. & K.E.L. SIMMONS 1956. *Territory in the Great Crested Grebe Podiceps cristatus re-examined*. Ibis 98: 370–378.
- MCPARLAND, C.E., C.A. PASZKOWSKI & J.L. NEWBREY 2010. *Trophic relationships of breeding Red-necked Grebes (Podiceps grisegena) on wetlands with and without fish in the Aspen Parkland*. Canadian Journal of Zoology 88: 186–194.
- MELDE, M. 1973. *Der Haubentaucher Podiceps cristatus*. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt.
- MELTOFTE, H. & J. FJELDSÅ 1989. *Fuglene i Danmark, Band 1*. Gyldendal, København.
- MERIKALLIO, E. 1958. *Finnish Birds—their distribution and numbers*. Fauna Fennica, Band 5. Societas pro Fauna et Flora Fennica, Helsinki.
- MEYER, R. 1992. *Die Dynamik von Haubentaucherkolonien am Gothensee auf Usedom*. Der Falke 39: 60–65.
- MICHEL, H. 1986. *Haubentaucher (Podiceps cristatus) – Jungvogel beteiligt sich an der Aufzucht der Geschwister aus Zweitbrut*. Charadrius 22: 117.
- MLÍKOVSKÝ, J. 2009. *Waterbirds of Lake Baikal, eastern Siberia, Russia*. Forktail 25: 13–70.
- MOSKAL, J. & J. MARZĄŁEK 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.
- MOSS, D. 1993. *Great Crested Grebe Podiceps cristatus*. In: D. W. GIBBONS, J.B. REID & R.A. CHAPMAN: *The new atlas of breeding birds in Britain and Ireland 1988–1991*: 26–27. Poyser, London.
- MOSS, D. & G.M. MOSS 1993. *Breeding biology of the Little Grebe Tachybaptus ruficollis in Britain and Ireland*. Bird Study 40: 107–114.
- MÜLLER, A., A. LANGE & F. PILSTL 1989. *Der Starnberger See als Rast- und Überwinterungsgewässer für See- und Lappentaucher (Teil I)*. Anzeiger der Ornithologischen Gesellschaft in Bayern 28: 85–115.
- MÜLLER, A., F. PILSTL & A. LANGE 1990. *Der Starnberger See als Rast- und Überwinterungsgewässer für See- und Lappentaucher (Teil II)*. Anzeiger der Ornithologischen Gesellschaft in Bayern 29: 97–138.
- MÜLSTEGEN, J.-H. 1995. *Haubentaucher (Podiceps cristatus) – Bruten an Fließgewässern im südwestlichen Niedersachsen*. Vogelkundliche Berichte aus Niedersachsen 27: 1–6.
- NAUMANN, J.F. 1838. *Naturgeschichte der Vögel Deutschlands, Band 9*. Ernst Fleischer, Leipzig.
- NEUBAUER, W. 2008. *Beobachtungen in einer Brutkolonie des Haubentauchers Podiceps cristatus am Krakower Obersee*. Ornithologischer Rundbrief für Mecklenburg-Vorpommern 46: 113–127.
- NEWTON, I. 1991. *Concluding remarks*. In: C.M. PERRINS, J.-D. LEBRETON & G.J.M. HIRONS (Hrsg.): *Bird population studies*: 637–654. Oxford University Press, Oxford, New York.
- NEWTON, I. 1998. *Population limitations in birds*. Academic Press, San Diego, London.
- NEWTON, I. 2013. *Bird populations*. Collins, London.
- NOBLE, D.G., M.J. RAVEN & S.R. BAILLIE 2001. *The Breeding Bird Survey 2000*. BTO Research Report 265. British Trust for Ornithology, Thetford.
- NORDRHEIN-WESTFÄLISCHE ORNITHOLOGENGESellschaft 2002. *Die Vögel Westfalens – Ein Atlas der Brutvögel von 1989 bis 1994*. Beiträge zur Avifauna Nordrhein-Westfalens, Band 37. Nordrhein-Westfälische Ornithologengesellschaft (NWO), Bonn.
- NUECHTERLEIN, G.L. 1975. *Nesting ecology of Western Grebes on the Delta Marsh, Manitoba*. Master of Science thesis, Colorado State University, Fort Collins, Colorado.
- NUECHTERLEIN, G.L. 1981. *Asynchronous hatching and sibling competition in Western Grebes*. Canadian Journal of 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.
- O'CONNOR, R.J. 1984. *The growth and development of birds*. John Wiley & Sons, Chichester.
- O'DONNELL, C. & J. FJELDSÅ 1997. *Grebes – Status survey and conservation action plan*. IUCN/SSC Grebe Specialist

- Group. IUCN The World Conservation Union, Gland, Schweiz.
- OHANJANIAN, I. A. 1986. *Effects of a man-made dyke on the reproductive behavior and nesting success of Red-necked Grebes*. Master of Science Thesis, Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia.
- OHANJANIAN, I. A. 1989. *Food flights of Red-necked Grebes during the breeding season*. Journal of Field Ornithology 60: 143–153.
- ONNO, S. 1960. *Zur Ökologie der Lappentaucher (Podiceps cristatus, griseigena und auritus) in Estland*. In: J. BERLIOZ (Hrsg.): Proceedings XII International Ornithological Congress, Band 2: 577–582. Tilgmann Kirjapaino, Helsinki.
- ONNO, S. 1966. *Zur vergleichenden Ökologie der paläarktischen Taucherarten*. Falke 13: 220–226.
- OSTENDORP, W. 1990. *Die Ursachen des Röhrichtrückgangs am Bodensee-Untersee*. Carolinea 48: 85–102.
- OSTENDORP, W. 1999. *Central European perspectives in lake shore rehabilitation*. In: W. STREEVER (Hrsg.): An international perspective on wetland rehabilitation: 69–80. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- OTTOSON, U., R. OTTVALL, J. ELMBERG, M. GREEN, R. GUSTAFSSON, F. HAAS, N. HOLMQVIST, Å. LINDSTRÖM, L. NILSSON, M. SVENSSON, S. SVENSSON & M. TJERNBERG 2012. *Fåglarna i Sverige-antal och förekomst*. Sveriges Ornitologiska Förening (SOF), Halmstad.
- PASZKOWSKI, C. A., B. A. GINGRAS, K. WILCOX, P. H. KLATT & W. M. TONN 2004. *Trophic relations of the Red-necked Grebe on lakes in the western boreal forest: a stable-isotope analysis*. Condor 106: 638–651.
- PERRY, K. W. 2000. *The ecology and conservation of Great Crested Grebes Podiceps cristatus at Lough Neagh, Northern Ireland*. Thesis, University of Ulster, Ulster.
- PERRY, K. W., M. ANTONIAZZA & K. R. DAY 1998. *Abundance and habitat use by breeding Great Crested Grebes Podiceps cristatus at Lough Neagh (Northern Ireland) and Lake Neuchâtel (Switzerland)*. Irish Birds 6: 269–276.
- PIERSMA, T. 1987. *Ruiende Futen willen rust*. Vogels 7 (Nr. 41): 194–196.
- PIERSMA, T. 1988. *Body size, nutrient reserves and diet of Red-necked and Slavonian Grebes Podiceps griseigena and P. auritus on Lake IJsselmeer, The Netherlands*. Bird Study 35: 13–24.
- PIERSMA, T., R. LINDEBOOM & M. R. VAN EERDEN 1988. *Foraging rhythm of Great Crested Grebes Podiceps cristatus adjusted to diel variations in the vertical distribution of their prey Osmerus eperlanus in a shallow eutrophic lake in the Netherlands*. Oecologia 76: 481–486.
- PIERSMA, T., J. J. VLUG & J. H. P. WESTHOF 1986. *Twintig jaar ruiende Futen Podiceps cristatus bij de Mokkebank, 1966–1985*. Vanellus 39: 27–37.
- PIERSMA, T., P. WIERSMA & M. R. VAN EERDEN 1997. *Seasonal changes in the diet of Great Crested Grebes Podiceps cristatus indicate the constraints on prey choice by solitary pursuit-diving fish eaters*. In: M. R. VAN EERDEN: Patchwork-patch use, habitat exploitation and carrying capacity for water birds in Dutch freshwater wetlands. Van Zee tot Land 65, Chapter 17: 351–376. Directoraat-Generaal Rijkswaterstaat, Lelystad.
- PREST, I. & D. J. JEFFERIES 1969. *Winter numbers, breeding success, and organochlorine residues in the Great Crested Grebe in Britain*. Bird Study 16: 168–185.
- PREST, I. & D. H. MILLS 1966. *A census of the Great Crested Grebe in Britain 1965*. Bird Study 13: 163–203.
- RANFTL, H. 1980. *Der Haubentaucher (Podiceps cristatus) in Bayern*. Schriftenreihe Naturschutz und Landschaftspflege 12: 159–170.
- REICHHOLF, J. 1988. *Leben und Überleben in der Natur – Ökologische Zusammenhänge*. Mosaik Verlag, München.
- RENEVEY, B. 1987. *Effectifs et évolution de la population niche-use de Grèbes huppés, Podiceps cristatus, sur la rive sud-est du Lac de Neuchâtel*. Nos Oiseaux 39: 113–128.
- RENEVEY, B. 1988. *Écologie de la reproduction du Grèbe huppé, Podiceps cristatus, sur la rive sud-est du Lac de Neuchâtel: Ire partie: la nidification*. Alauda 56: 330–349.
- RENEVEY, B. 1989a. *Écologie de l'alimentation du Grèbe huppé, Podiceps cristatus, pendant la période de reproduction sur le Lac de Neuchâtel*. Nos Oiseaux 40: 141–152.
- RENEVEY, B. 1989b. *Budget d'activité et rayon d'action des Grèbes huppés, Podiceps cristatus, pendant la période de reproduction sur le Lac de Neuchâtel*. Nos Oiseaux 40: 193–202.
- RENEVEY, B. 1989c. *Écologie de la reproduction du Grèbe huppé, Podiceps cristatus, sur la rive sud-est du Lac de Neuchâtel: 2e partie: l'élevage des jeunes*. Alauda 57: 92–107.
- RÖDL, T., B.-U. RUDOLPH, I. GEIERSBERGER, K. WEIXLER & A. GÖRGEN 2012. *Atlas der Brutvögel in Bayern – Verbreitung 2005 bis 2009*. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- ROGERS, D. I. 1990. *Great Crested Grebe Podiceps cristatus*. In: S. MARCHANT & P. J. HIGGINS: Handbook of Australian, New Zealand & Antarctic birds, Band 1A, Ratites to Petrels: 115–124. Oxford University Press, Melbourne.
- ROLLS, J. C. 1977. *Great Crested Grebes retaining nuptial plumes throughout the year*. British Birds 70: 75.
- ROLLS, J. C. 2004a. *Great Crested Grebe rearing three broods in a year*. British Birds 97: 626.
- ROLLS, J. C. 2004b. *Great Crested Grebe attacking Smew*. British Birds 97: 626.
- ROWE, L., D. LUDWIG & D. SCHLUTER 1994. *Time, condition, and the seasonal decline of avian clutch size*. The American Naturalist 143: 698–722.

- RUF, J. 2005. *Eine Schachtelbrut des Haubentauchers (Podiceps cristatus) im Waltershoferener See*. Naturschutz am südlichen Oberrhein, Beiheft 1, 2005: 12.
- RYSLAVY, T. 2001. *Haubentaucher Podiceps cristatus*. In: ARBEITSGEMEINSCHAFT BERLIN-BRANDENBURGISCHER ORNITHOLOGEN (ABBO): Die Vogelwelt von Brandenburg und Berlin: 43–46. Natur & Text, Rangsdorf.
- RYSLAVY, T., H. HAUPT & R. BESCHOW 2011. *Die Brutvögel in Brandenburg und Berlin – Ergebnisse der ADEBAR-Kartierung 2005–2009*. Otis 19, Sonderheft: 1–448.
- 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.
- SALONEN, V. & A. PENTTINEN 1988. *Factors affecting nest predation in the Great Crested Grebe: field observations, experiments and their statistical analysis*. Ornis Fennica 65: 13–20.
- SCHIERMANN, G. 1927. *Untersuchungen an Nestern des Haubentauchers, Podiceps cristatus*. Journal für Ornithologie 75: 619–638.
- SCHIFFERLI, A. 1967. *Aus dem Leben des Haubentauchers*. Bericht 1967 der Schweizerischen Vogel Sempach: 2–16.
- SCHMID, H., M. BURKHARDT, V. KELLER, P. KNAUS, B. VOLET & N. ZBINDEN 2001. *Die Entwicklung der Vogelwelt in der Schweiz*. Avifauna Report Sempach 1, Annex. Schweizerische Vogelwarte, Sempach.
- SCHMIDTKE, K., R. PFEIFER, J. STADLER & R. BRANDL 2001. *Bestandsschwankungen beim Zwergtaucher Tachybaptus ruficollis: Zunahme, Abnahme oder Zyklus?* Ornithologischer Anzeiger 40: 47–56.
- SCHMIEDER, K., M. DIENST & W. OSTENDORP 2002. *Auswirkungen des Extremhochwassers 1999 auf die Flächendynamik und Bestandsstruktur der Uferrohrlichte des Bodensees*. Limnologica 32: 131–146.
- SCHOENBERG, W., B. HOLSTEN & K. JENSEN 2008. *Renaturierung degradiert Uferabschnitte an Seen der Holsteinischen Schweiz*. Landesamt für Natur und Umwelt des Landes Schleswig-Holstein, Gewässer.
- SCHÜCKING, A. 1974. *Zur Ansiedlung und Brutbiologie des Haubentauchers (Podiceps cristatus) auf dem Hengstey- und Harkortsee*. Natur und Heimat 34: 105–112.
- SCHÜCKING, A. 1976. *Bemerkenswerter Bruterfolg des Haubentauchers (Podiceps cristatus) mit „künstlichen Nisthilfen“*. Die Vogelwelt 97: 21–25.
- SCOTT, G. 2010. *Essential Ornithology*. Oxford University Press, Oxford.
- SIMMONS, K. E. L. 1955. *Studies on Great Crested Grebes*. The Avicultural Magazine 61: 3–13, 93–102, 131–146, 181–201, 235–253, 294–316.
- 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. 1975a. *Helminth-eating in grebes*. Wildfowl 26: 58–63.
- SIMMONS, K. E. L. 1975b. *Further studies on Great Crested Grebes*. 1. Courtship. Bristol Ornithology 8: 89–107.
- SIMMONS, K. E. L. 1977a. Annotations to: ROLLS, J. C. 1977. *Great Crested Grebes retaining nuptial plumes throughout the year*. British Birds 70: 75–76.
- SIMMONS, K. E. L. 1977b. *Further studies on Great Crested Grebes*. 2. Maintenance activities and routine. Bristol Ornithology 10: 175–196.
- SIMMONS, K. E. L. 1989. *The Great Crested Grebe*. Shire Natural History, Aylesbury.
- SIMMONS, K. E. L. 1997. *Brood-division, parental favouritism and parental desertion in the Great Crested Grebe; case-histories, assessment and review*. Bristol Ornithology 24: 3–61.
- SIMMONS, R. E. 2015. *Great Crested Grebe Podiceps cristatus*. In: R. E. SIMMONS, C. J. BROWN & J. KEMPER: Birds to watch in Namibia: red, rare and endemic species: 145–146. Ministry of Environment and Tourism & Namibia Nature Foundation, Windhoek.
- SNOW, D. W. & C. M. PERRINS (Hrsg.) 1998. *The birds of the Western Palearctic – Concise edition*. Oxford University Press, Oxford.
- SONNTAG, N. 2009. *Investigating a seabird hotspot: factors influencing the distribution of birds in the southern Baltic Sea*. Dissertation Universität Kiel.
- SOVON 1987. *Atlas van de Nederlandse vogels*. SOVON, Arnhem.
- SPLETZER, F. 1974. *Zur Vergleichenden Ökologie der Lappentaucher – Podicipedidae. Zwischenartliche Konkurrenz und Habitatwahl*. In: R. K. BERNDT & D. DRENCKHAHN (Bearbeiter): Vogelwelt Schleswig-Holsteins, Band 1, Seetaucher bis Flamingo: 38–61. Ornithologische Arbeitsgemeinschaft für Schleswig-Holstein und Hamburg, Kiel.
- STANEVIČIUS, V. 1994. *Abundance and distribution of the Great Crested Grebe nesting on eutrophic lakes of South Lithuania*. Acta Ornithologica Lituanica 9–10: 118–126.
- STANEVIČIUS, V. 2001. *Impact of air temperature and breeding habitat quality on the beginning of the breeding season in Great Crested Grebe (Podiceps cristatus)*. Acta Zoologica Lituanica 11: 183–192.
- STANEVIČIUS, V. 2002. *Nest-site selection by Coot and Great Crested Grebe in relation to structure of halophytes*. Acta Zoologica Lituanica 12: 265–274.

- STANEVIČIUS, V. & S. ŠVAŽAS 2005. *Colonial and associated with Coot (Fulica atra) nesting in Great Crested Grebe (Podiceps cristatus): Comparison of three lakes*. Acta Zoologica Lituanica 15: 324–329.
- 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, PA.
- STEFFENS, R., W. NACHTIGALL, S. RAU, H. TRAPP & J. ULBRICHT 2013. *Brutvögel in Sachsen*. Sächsisches Landesamt für Umwelt, Landwirtschaft und Geologie, Dresden.
- STENZEL, T. 1997. *Haubentaucher (Podiceps cristatus)*. In: R. GNIELKA & J. ZAUMSEIL (Hrsg.): Atlas der Brutvögel Sachsen-Anhalts – Kartierung des Südtails von 1990 bis 1995: 35. Ornithologenverband Sachsen-Anhalt e.V., Halle, Saale.
- STOKER, G. 2018. *Great Crested Grebe catching hirundines*. British Birds 111: 402.
- 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. The Academy of Natural Sciences, Philadelphia & The American Ornithologists' Union, Washington, DC.
- STOUT, B.E. 1995. *Fall migration of Red-necked Grebes in the Great Lakes Region*. Dissertation, North Dakota State University of Agriculture and Applied Science, Fargo, North Dakota.
- STOUT, B.E. & G.L. NUECHTERLEIN 1999. *Red-necked Grebe Podiceps grisegena*. In: A. POOLE & F. GILL (Hrsg.): The birds of North America, No. 465. The Birds of North America Inc., Philadelphia, Pennsylvania.
- STÜBING, S. 2005. *Winterbrut des Haubentauchers Podiceps cristatus in Hessen*. Vogel und Umwelt 16: 43–44.
- SUETENS, W. 1960. *De Kuiffuut, Podiceps cristatus (L.), in België*. De Giervalk 50: 231–264.
- SWAINSON, W. & J. RICHARDSON 1831. *Fauna Boreali-Americana; or the zoology of the northern parts of British America, Band. 2 – The birds*. Murray, London.
- TEIXEIRA, R.M. 1979. *Atlas van de Nederlandse broedvogels*. De Lange van Leer, Deventer.
- TEN KATE, C.G.B. 1936. *De vogels van het Zuiderzeegebied*. In: H.C. REDEKE (Hrsg.): Flora en fauna der Zuiderzeemonografie van een brakwatergebied, Bijlage: 1–82. De Boer Jr., Den Helder.
- TERRES, J.K. 1980. *The Audubon Society encyclopedia of North American birds*. Alfred A. Knopf, New York.
- THIJSSSE, J.P. 1932. *Vogels tellen*. De Levende Natuur 37: 156.
- THÖNEN, W. 1969. *Nasse Asphaltflächen als "Fallen" für ziehende Haubentaucher*. Der Ornithologische Beobachter 66: 227–228.
- TISCHLER, F. 1941. *Die Vögel Ostpreußens und seiner Nachbargebiete, Band 2, Schreitvögel bis Hühnervögel*. Ost-Europa-Verlag, Königsberg.
- TOFT, C.A., D.L. TRAUGER & H.W. MURDY 1984. *Seasonal decline in brood sizes of sympatric waterfowl (Anas and Aythya, Anatidae) and a proposed evolutionary explanation*. Journal of Animal Ecology 53: 75–92.
- TOMIAŁOJĆ, L. & T. STAWARCZYK 2003. *Awifauna Polski – Rozmieszczenie, liczebność i zmiany, Band 1*. Pro Natura, Wrocław.
- TRIVERS, R.L. 1974. *Parent-offspring conflict*. American Zoologist 14: 249–264.
- TUCHSCHERER, K., P. HUMMITZSCH, H. FRITSCHKE & D. SAEMANN 1998. *Haubentaucher Podiceps cristatus (L., 1758)*. In: R. STEFFENS, D. SAEMANN & K. GRÖSSLER (Hrsg.): Die Vogelwelt Sachsens: 129–130. Gustav Fischer Verlag, Jena.
- TYDEMAN, C.F. 1977. *Early nesting by Great Crested Grebes*. British Birds 70: 74.
- ULENAERS, P. & A.A. DHONDT 1991. *Phenology, habitat choice and reproduction of the Great Crested Grebe Podiceps cristatus L., on a fish-farm*. Ardea 79: 395–407.
- ULENAERS, P. & A.A. DHONDT 1994. *Great Crested Grebe Podiceps cristatus chick mortality in relation to parental fishing*. Bird Study 41: 211–220.
- 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.
- ULFVENS, J. 1989. *Offshore breeding in the Great Crested Grebe Podiceps cristatus: two offshore areas examined in relation to an inshore area in western Finland*. Ornis Fennica 66: 112–116.
- VALKAMA, J., V. VEPSÄLÄINEN & A. LEHIKONEN 2011. *The third Finnish breeding bird atlas*. Finnish Museum of Natural History and Ministry of Environment. <http://atlas3.lintu-atlas.fi/english>.
- 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?* Het Vogeljaar 33: 97–106.
- VAN DER POEL, A.M. & O. OTTEMA 1983. *Een futenpaar met drie broedsels in Leiden*. Het Vogeljaar 31: 300.
- VAN EERDEN, M.R., T. PIERSMA & R. LINDEBOOM 1993. *Competitive food exploitation of Smelt Osmerus eperlanus by Great Crested Grebes Podiceps cristatus and Perch Perca fluviatilis at Lake IJsselmeer, the Netherlands*. Oecologia 93: 463–474.
- VELDKAMP, R. 2002. *Fuut Podiceps cristatus*. In: SOVON Vogelonderzoek Nederland: Atlas van de Nederlandse Broedvogels 1998–2000, Nederlandse Fauna, Band 5: 62–63.

- Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis, KNNV Uitgeverij & European Invertebrate Survey-Nederland, Leiden.
- VINICOMBE, K. E. 1976. *Feeding association between gulls and Great Crested Grebes*. British Birds 69: 506.
- VINICOMBE, K.E. 1982. *Breeding and population fluctuations of the Little Grebe*. British Birds 75: 204–218.
- VLUG, J. J. 1976a. *Het IJsselmeer als rui- en broedgebied van de Fuut (Podiceps cristatus)*. Watervogels 1: 15–22.
- VLUG, J. J. 1976b. *Zomerconcentraties van de Fuut (Podiceps cristatus)*. Natura 73: 121–132.
- VLUG, J. J. 1979a. *Reproductie van de Fuut (Podiceps cristatus)*. Watervogels 4: 22–35.
- VLUG, J. J. 1979b. *De Fuut (Podiceps cristatus) op grote meren*. Natura 76: 288–295.
- VLUG, J. J. 1983. *De Fuut (Podiceps cristatus)*. Wetenschappelijke mededeling No. 160. Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging 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 Bestandsentwicklung 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. *Red-necked Grebe Podiceps grisegena*. BWP Update 4 (The Journal of the Birds of the Western Palearctic): 139–179.
- 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. 2011. *Die Beziehungen zwischen Rothalstauchern Podiceps grisegena, Fischen, Wirbellosen und Amphibien*. Corax 21: 375–391.
- VLUG, J. J. 2012. *Kolonialität und Territorialität bei Lappentauchern Podicipedidae*. Corax 22: 81–96.
- VLUG, J. J. 2015. *The Great Crested Grebe Podiceps cristatus in North America*. Regulus Wissenschaftliche Berichte 30: 74–78.
- VLUG, J. J. 2018. *Roodhalsfuut Podiceps grisegena & Fuut Podiceps cristatus*. In: SOVON VOGELONDERZOEK NEDERLAND: Vogelatlas van Nederland: 160–163. Kosmos, Utrecht.
- VOGELZANG, F. 2002. *Fuut (Podiceps cristatus)*. In: LANDELJKE WERKGROEP VOGELTREKTELEN (LWVT) & SOVON VOGELONDERZOEK NEDERLAND (Hrsg.): Vogeltek over Nederland: 54–55. Schuyt & Co, Haarlem.
- VÖKLER, F. 2014. *Zweiter Brutvogelatlas des Landes Mecklenburg-Vorpommern*. Kiebu-Druck, Greifswald.
- VOOUS, K.H. 1960. *Atlas of European birds*. Nelson, London.
- VOSSMEYER, A. 2009. *Artenschutzprojekt Trauerseeschwalbe Chlidonias niger – Zahlreiche Haubentaucher Podiceps cristatus nisten sich in der einzigen Brutkolonie in NRW ein*. Charadrius 45: 57–61.
- WANGRIN, G. 1941. *Haubentaucher nistet auf nacktem Boden*. Beiträge zur Fortpflanzungsbiologie der Vögel 17: 175.
- WARNCKE, K. 1961. *Haubentaucherkolonie im Salzwasser*. Die Vogelwelt 82: 59.
- WASSINK, A. & G. J. OREEL 2007. *The birds of Kazakhstan*. Wassink, De Cocksdorp, Texel.
- WASSMANN, R. 1999. *Ornithologisches Taschenlexikon*. Aula Verlag, Wiesbaden.
- WIERSMA, P., T. PIERSMA & M.R. VAN EERDEN 1995. *Food intake of Great Crested Grebes Podiceps cristatus wintering on cold water as function of various cost factors*. Ardea 83: 339–350.
- WINFIELD, I. J., D. K. WINFIELD & C. M. TOBIN 1992. *Interactions between the Roach, Rutilus rutilus, and waterfowl populations of Lough Neagh, Northern Ireland*. Environmental Biology of Fishes 33: 207–214.
- WINK, M., C. DIETZEN & B. GIESSING 2005. *Die Vögel des Rheinlandes (Nordrhein) – Ein Atlas zur Brut- und Wintervogelverbreitung 1990 bis 2000*. Beiträge zur Avifauna Nordrhein-Westfalens, Band 36. Nordrhein-Westfälische Ornithologengesellschaft (NWO), Bonn.
- WITT, K. & H. SCHRÖDER 1978. *Erfolgreiche Winterbrut des Haubentauchers (Podiceps cristatus) in Berlin*. Die Vogelwelt 99: 232–233.
- 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.
- WÜBBENHORST, J. 2017. *Vorkommen und Verbreitung von Haubentaucher Podiceps cristatus, Rothalstaucher Podiceps grisegena und Schwarzhalstaucher Podiceps nigricollis in Niedersachsen – Ergebnisse der landesweiten Brutbestandsaufnahme 2014*. Vogelkundliche Berichte aus Niedersachsen 45: 121–159.
- YARRELL, W. 1884–1885. *A history of British birds (4. Auflage), Band 4*. Van Voorst, London.

- ZANG, H. 1976. Bestandsaufnahme des Haubentauchers (*Podiceps cristatus*) in Niedersachsen und Bremen 1974. Vogelkundliche Berichte aus Niedersachsen 8: 1–8.
- ZANG, H. 1977. Zur Frage der Häufigkeit von Zweitbruten beim Haubentaucher (*Podiceps cristatus*). Journal für Ornithologie 118: 261–267.
- ZANG, H. 1978. Haubentaucher *Podiceps cristatus*. In: F. GOETHE, H. HECKENROTH & H. SCHUMANN: Die Vögel Niedersachsens und des Landes Bremen: 31–34. Naturschutz und Landschaftspflege in Niedersachsen, Hannover.
- ZAYNAGUTDINOVA, E. & Y. MIKHAILOV 2019. Great Crested Grebe (*Podiceps cristatus*) synchronizes the beginning of incubation with a protecting species. Biological Communications 64: 11–19.
- ZIMMERMAN, D. A., D. A. TURNER & D. J. PEARSON 1996. *Birds of Kenya and northern Tanzania*. Helm Identification Guides. Christopher Helm, London.
- ZIMMERMANN, H. 1987. Haubentaucher *Podiceps cristatus* (L., 1758). In: G. KLAFS & J. STÜBS (Hrsg.): Die Vogelwelt Mecklenburgs: 84–86. Gustav Fischer Verlag, Jena.
- ZIMMERMANN, H. 2004. Ergebnisse einer Brutbestandserfassung des Haubentauchers im Jahr 2001 in Mecklenburg-Vorpommern. Ornithologischer Rundbrief für Mecklenburg-Vorpommern 45: 45–49.
- ZIMMERMANN, H. 2006. Haubentaucher *Podiceps cristatus*. In: W. EICHSTÄDT, W. SCHELLER, D. SELLIN, W. STARKE & K.-D. STEGEMANN: Atlas der Brutvögel in Mecklenburg-Vorpommern: 104–105. Steffen Verlag, Friedland.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Corax](#)

Jahr/Year: 2019-2020

Band/Volume: [24](#)

Autor(en)/Author(s): Vlug Jan Johan (Han), Berndt Rolf K.

Artikel/Article: [Was macht Haubentaucher Podiceps cristatus so erfolgreich ? Brut- und Nahrungsstrategien eines weit verbreiteten Opportunisten 1-74](#)