

Anpassung an den Klimawandel? Schellenten *Bucephala clangula* verlängern ihre Brutzeit, nutzen Nistkästen doppelt und zeitigen erfolgreiche Nachgelege – Analyse der Daten eines norddeutschen Brutbestandes im Zeitraum 1978–2021

Ingo Ludwichowski

Ludwichowski, I. 2023. Anpassung an den Klimawandel? Schellenten *Bucephala clangula* verlängern ihre Brutzeit, nutzen Nistkästen doppelt und zeitigen erfolgreiche Nachgelege – Analyse der Daten eines norddeutschen Brutbestandes im Zeitraum 1978–2021. Corax 25: 345–363.

Seit 1971 wird das Brutverhalten der Schellente im östlichen Schleswig-Holstein intensiv erfasst. Im Zeitraum der letzten 44 Jahre brüteten zunehmend oft zwei Weibchen im selben Jahr aufeinander folgend im selben Nistkasten. Zudem bebrüteten einzelne Weibchen selbst nach Verlust ihres bebrüteten Erstgeleges erfolgreich Nachgelege. Dieses Verhalten ist für Schellenten bislang kaum genauer beschrieben worden. Einflussfaktoren auf und Ursachen für dieses Verhalten sind möglicherweise der klimatisch bedingt sich vergrößernde Brutzeitraum sowie ggf. eine steigende Brutdichte. Eigenschaften der betroffenen Weibchen sowie Auswirkungen auf die Fitness werden diskutiert und zukünftige Perspektiven dieses Verhaltens aufgezeigt. Zumindest in Norddeutschland scheinen Schellenten in Folge des Klimawandels in der Lage zu sein, in einer sich verlängernden Brutzeit durch eine bessere Nutzung ihres limitierten Nistplatzangebotes und durch Nachgelege eine höhere Reproduktionsrate zu erzielen.

Ingo Ludwichowski, Otto-Hahn-Straße 16, 24211 Preetz, Ingo@Ludwichowski.net

1 Einleitung

Die Schellente gehört zu den v. a. bezüglich ihrer Brutbiologie gut untersuchten Entenarten (u. a. Eriksson 1979, Dow & Fredga 1984, Milonoff et al. 2002). Zu ihrem Verhalten liegen auch aus dem Untersuchungsgebiet mehrere Studien vor (Bräger 1986, Ludwichowski 1996, 1997, 1998, Ludwichowski et al. 2002).

In den letzten 44 Jahren ergaben sich für manche Weibchen Hinweise auf Veränderungen der Brutortnutzung sowie der Zahl der Bruten: Zwar wurden mehrere Brutversuche eines Weibchens mit Nachgelegen schon vermutet (Bräger 1986, Zicus 1990) und für andere Entenarten auch belegt (Fredrickson & Hansen 1983, Kennamer & Hepp 1987). Für Schellenten sind jedoch bislang keine Nachweise dokumentiert. Während je Nistkasten und Jahr allgemein nur eine Brut üblich ist, werden manche nunmehr von zwei unterschiedlichen Weibchen hintereinander erfolgreich zur Brut aufgesucht.

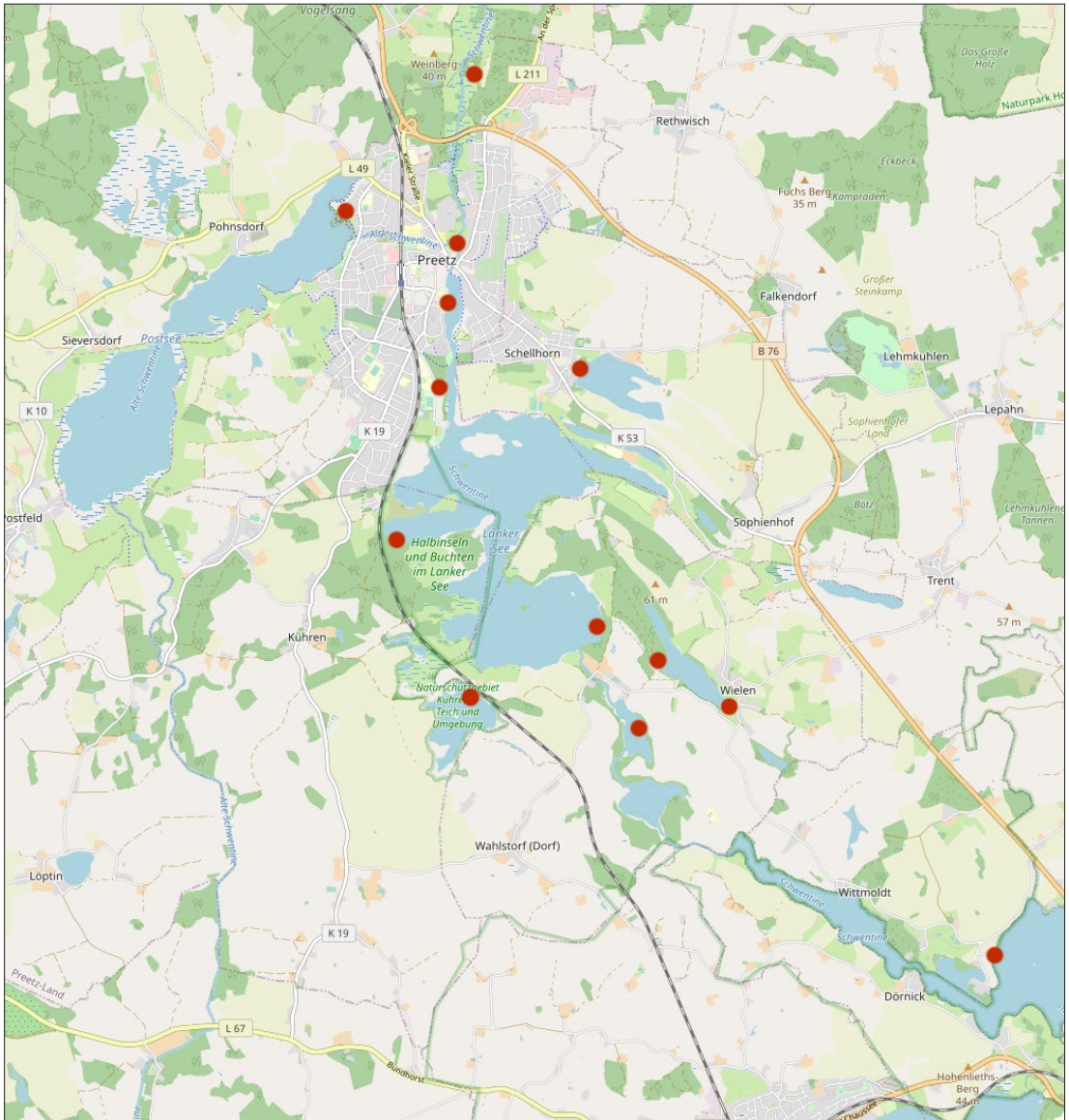
Dieses Verhalten wird im Folgenden dokumentiert und vor dem Hintergrund einer sich ausweitenden Brutzeit infolge des Klimawandels und eines begrenzten Angebots an Nistmöglichkeiten diskutiert. Fragestellungen sind: Welche Faktoren begünstigen, dass zwei Weibchen im selben Jahr aufeinander folgend denselben Nistkasten nutzen können und andererseits zunächst erfolglos bleibende Weibchen Nachgelege

zeitigen? Welche individuellen Merkmale kennzeichnen dieses Verhalten der Weibchen und wie beeinflussen sie deren Fitness?

2 Material und Methode

Das Untersuchungsgebiet (Karte 1, Fläche ca. 50 km²) liegt am nordwestlichen Rand der Ostholsteinischen Seenplatte etwa 15 km südöstlich der Stadt Kiel rund um die Kleinstadt Preetz (54.14 N, 10.17 E). Die zumeist flachen, stark eutrophierten Gewässer des Untersuchungsgebietes sind durch zwei Flüsse miteinander verbunden. Die Schellente besiedelt hier seit langem Gewässer, die stärker vom Menschen genutzt werden. Sie hat sich v. a. durch eine deutlich verringerte Fluchtdistanz u. a. dem verstärkten Freizeitdruck angepasst (Raudonikis 1998).

In den Jahren 1971 bis 2021 erfassten wir (Autor, diverse weitere Aktive) die in künstlichen Nisthöhlen gezeitigten Gelege der Schellente jedes Jahr vom Beginn der Brutaktivität bis zu deren Ende über in der Regel 14-tägige Kontrollen. Durch frühe sowie späte vollständige Kontrollen aller Nistkästen im Jahr konnte dabei zumeist sichergestellt werden, dass begonnene Gelege auch dann erfasst wurden, wenn sich – wie im vorliegenden Fall – ihr zeitliches Auftreten veränderte. Für die untersuchten Fragestellungen jahrweise auswertbare Daten liegen seit 1978 vor. Ab Ende Januar werden die Kästen zur Vorbereitung



Karte 1: Das Untersuchungsgebiet umfasst einen Ausschnitt aus der Ostholsteinischen Seenplatte in Schleswig-Holstein. Nistkästen befinden sich – über den Gesamtzeitraum in der Zahl und Verteilung schwankend – in und um die Kleinstadt Preetz hauptsächlich am Kirchsee, Postsee, Lanker See, Wielener See, Kührer See und an der Schwentine, die als Fluss die meisten Gewässer des Untersuchungsgebietes verbindet. // The study area includes a section of the East Holstein Lake District in Schleswig-Holstein. Nestboxes are located – fluctuating in number and distribution over the period as a whole – in and around the town of Preetz mainly at the Kirchsee, Postsee, Lanker See, Schaarsee, Wielener See, Kührer See and Schwentine, which as a river connects most of the water bodies in the study area. Quelle: OpenStreetMap.

der Brutzeit kontrolliert, ggf. repariert und dabei das eingestreute Nistmaterial ergänzt oder ausgetauscht. Wir erhoben für die Weibchen u. a. den Beginn der Eiablage und den Bruterfolg. Ein Gelege galt dann als

bebrütet, wenn in einem Kasten ein mit Federdaunen ausgestattetes Nest warme (d.h. zumeist bebrütete) Eier enthielt. Ein Vollgelege besteht im Folgenden – ggf. bedingt durch vorherige Prädation von Teilen des

Geleges – im Minimum aus zwei Eiern. Ein Gelege gilt als erfolgreich bebrütet, wenn mindestens ein Jungvogel schlüpft.

Die brütenden Weibchen wurden vorzugsweise nach mindestens 14 Tagen Bebrütung auf dem Gelege gefangen, um sie mit Metallringen der Vogelwarte Helgoland sowie Farbringen zu kennzeichnen (= ‚Erstbrüter‘) bzw. um bei in den Jahren davor gefangenen Weibchen ihre Ringnummern abzulesen (= ‚alte Weibchen‘). Weibchen werden nach frühestens zwei Jahren geschlechtsreif, wobei aber bis zu sechs Jahre vergehen können, bis sie erstmals brütend gefangen werden (Dow & Fredga 1984, Ludwichowski 1997). Nur für wenige brütend gefangenen Weibchen ist aber bislang anhand der vorher erfolgten Markierung als Jungvogel deren genaues Lebensalter bekannt. Erstbrüter haben im Folgenden daher immer ein Brutalter von einem Jahr (als Berechnungsgrundlage für das jeweilige Durchschnittsalter), unabhängig davon, dass sie zum Zeitpunkt des Fangs tatsächlich ein höheres Lebensalter haben könnten.

Seit 1988 erhöhten wir entsprechend des Anstiegs des Brutbestandes langsam die Zahl der den Enten jährlich zur Verfügung stehenden Nistkästen von 65 auf 101. Wir registrierten im Zeitraum 1978 bis 2021 insgesamt 2.239 begonnene Gelege. Auf 1.406 bebrüteten Gelegen wurden von uns 431 Weibchen teils über mehrere Jahre hinweg 1.218 mal (wieder-)gefangen.

In der Untersuchung wird bei der Mehrfachnutzung eines Nistkastens (MN) differenziert zwischen dem ersten (‚Erstbrut‘: MNE) und dem zweiten bebrüteten Gelege (‚Folgebrut‘: MNF, Abkürzungen s. Tab. 1). Unbebrütete Gelege bleiben unberücksichtigt, obwohl auch in diesem Fall der Nistkasten durch mehrere Weibchen zur Eiablage genutzt worden sein kann. Grundsätzlich wurden bei allen Kontrollen die Gelege entfernt, die als verlassen angesehen wurden, d. h. bei denen zwischen zwei Kontrollen keine Aktivitäten (Eiablage oder Bebrütung) mehr festzustellen waren.

Identifiziert über die Ringnummer ließen sich einige Weibchen in einer Brutsaison auf zwei verschiedenen Gelegen fangen und werden dann als doppelte Brut (DB) mit einem Erst- sowie einem Nachgelege erfasst.

Die Länge des Legezeitraums eines Jahres errechnet sich für den untersuchten Bestand aus der Differenz des ersten und letzten Beginns einer Eiablage (so auch Halupka & Halupka 2017). Einbezogen sind dabei auch erfolglose Brutversuche. Für einen Großteil der Gelege ließ sich der Beginn der Eiablage direkt aus den Kontrolldaten zurückrechnen. Dabei beträgt das Legeintervall zwischen zwei Eiern 1,5 Tage (u. a. Bernhardt 1940). Für wenige Gelege war nur der Schlupfzeitpunkt bekannt. Aus diesem errechnete sich nach Abzug der Bebrütungszeit von 30 Tagen (Bauer & Glutz 1969; davon abweichende Angaben u. a. bei Mallory & Weatherhead 1993) sowie der Gesamtzeit für die Eiablage – entsprechend der Zahl der Eier des Geleges – der Beginn der Eiablage. Die Daten zur Eiablage von (zumeist dann großen) Gelegen, bei denen rechnerisch zwischen den Kontrollen pro Tag mehr als ein Ei gelegt wird, sind wahrscheinlich durch intraspezifischen Brutparasitismus (Eriksson & Andersson 1982, Andersson & Eriksson 1982) beeinflusst und blieben daher unberücksichtigt. In die Auswertung aufgenommen wurde aber die maximale Zahl gelegter bzw. bebrüteter Eier sowie Jungvögel je gefangenem Weibchen und Gelege, unabhängig davon, ob alle Eier tatsächlich vom brütenden Weibchen stammen. Die Brutdichte ist in dieser Untersuchung der Prozentsatz der in jedem Jahr für die Eiablage genutzten Nistkästen. Ergänzende Hinweise zur Methode s. Ludwichowski et al. 2002.

Ermittelt wurde der Rang-Korrelationskoeffizient r nach Spearman. Zur Signifikanzermittlung von Mittelwert-Unterschieden der Daten wurden der Students-t-Test sowie zur Hypothesentestung von Variablen der χ^2 -Test eingesetzt, jeweils angepasst an die Testfragestellung. Es liegen die gängigen Signifikanzniveaus zugrunde: ‚signifikant*‘, wenn $p < 0,05$, hoch signifikant, wenn $p < 0,01^{**}$ oder nicht signifikant (n. s.).

Tab. 1: Abkürzungen und Beschreibung. // *Abbreviations.*

Abkürzung	Beschreibung
MN, MNE, MNF	Mehrfachnutzung eines Nistkastens (als Brutort) durch verschiedene ♀ (MN), mit Erst- (MNE) bzw. Folgebrut (MNF) - Multiple use of a nestbox (as breeding place) by different ♀ (MN), with first (MNE) or subsequent brood (MNF)
DB	Doppelbruten eines Weibchens, mit Erst- und Nachgelege - Double broods of a ♀ with first and second clutch

3 Ergebnisse

3.1 Mehrfachnutzung von Nistkästen im selben Jahr

Üblicherweise brütet jedes Jahr in einem Nistkasten nur ein Weibchen. In jüngerer Zeit brüteten jedoch gelegentlich im selben Jahr aufeinander folgend zwei Weibchen auf jeweils eigenen Gelegen in demselben Nistkasten („Mehrfachnutzung Nistkasten“: MN). Abbildung 1 gibt einen Überblick über die Zahl der MN sowie den Bruterfolg der Weibchen der ersten (Kastenerstbrut: MNE) sowie der darauffolgenden Brut (Kastenfolgebrut: MNF). Erstmals nachgewiesen wurde eine MN im Jahr 1988. Hier begann nach einer (erfolgreichen) MNE ein weiteres Weibchen im selben Nistkasten mit der Eiablage (MNF) und brütete ebenfalls erfolgreich. Schon 1986 waren zwei unberingte Weibchen jeweils im selben Nistkasten mit einer MNE und MNF präsent, wurden aber jeweils vor dem Fang frühzeitig von Mardern auf dem Gelege getötet und dort anschließend gefunden. Der Bebrütungsstatus dieser Gelegen blieb unbekannt. Die MN wurde bislang 21-mal mit 42 bebrüteten Gelegen erfasst. Zehn MN fallen in den Zeitraum

1988 bis 2001. Seit dem Jahr 2014 sind elf weitere MN mit einem deutlichen Anstieg bis ins Jahr 2021 hinzugekommen. Für die Zwischenzeit sind keine MN belegt. Im Jahr 2021 legten Weibchen 8,2 % der begonnen bzw. 16,7 % der bebrüteten und 19 % aller geschlüpften Gelegen in doppelt genutzte Nistkästen (n = 4; s. a. Abb. 1).

Nicht für jedes Gelege liegen alle der folgenden Daten vor (s. Tab. 2). Zwischen den mittleren Eiablagebeginnen (für MNE: $\bar{x}$ = 18. März $\pm$ 2,51 SE-Tage (n = 18), MNF: $\bar{x}$ = 5. Mai $\pm$ 2,21 SE-Tage (n = 16)) vergingen $\bar{x}$ = 51,4 $\pm$ 1,26 SE-Tage (n = 14). Zwischen dem Schlupf der MNE und dem folgenden Beginn der Eiablage der MNF lagen $\bar{x}$ = 7,1 $\pm$ 2,17 SE-Tage (n = 9). Von 1988 bis 2001 vergingen nur $\bar{x}$ = 1,7 $\pm$ 0,33 SE-Tage (n = 3; Spanne 1 bis 2 Tage). Für die Jahre ab 2017 vergrößerte sich der Abstand zwischen dem Schlupfdatum der MNE und der Eiablage der MNF auf $\bar{x}$ = 9,8 $\pm$ 2,63 SE-Tage (n = 6; Spanne 1 bis 16 Tage; t-Test t = 2,1248, SE = 3,812, P = 0,0712 n. s.).

Die Gelegen der MNE ($\bar{x}$ = 12,9 Eier $\pm$ 0,65 SE) waren deutlich größer als die der MNF ($\bar{x}$ = 10,6 Eier $\pm$ 0,70 SE, jeweils n = 20; t-Test t = 2,4078, SE = 0,955, P = 0,021*). MNF wiesen einen höheren Anteil kleiner Gelegen mit weniger als 10 Eiern auf, was den Unterschied der mittleren Gelegegröße zwischen MNE und

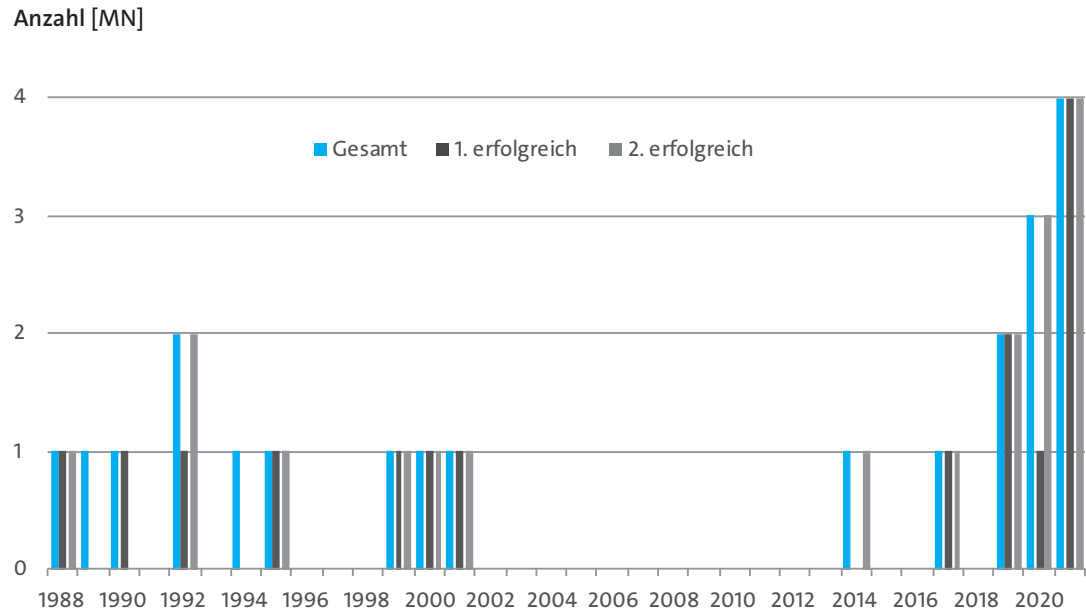


Abb. 1: Verteilung aller Mehrfachnutzungen von Nistkästen (MN) je Jahr sowie Erfolg der Erst- und Folgebruten. Im Jahr 1990 ist der Bruterfolg des Nachgeleges unbekannt. // Distribution of all MN per year (blue) as well as success of the first (dark) and subsequent (grey) broods. In 1990 breeding success of re-nesting clutch remains unknown.

Tab. 2: Daten von Doppelbrut-Gelegen (MNE & MNF). Zum Vergleich: alle Weibchen (Zeitraum 1971–2021). Signifikante Unterschiede zwischen MNE und MNF sind grau unterlegt. // *Data of double brood clutches (MNE & MNF). For comparison: all females (period 1971–2021). Significant differences between MNE and MNF are highlighted in grey.*

	MNE	MNF	Alle Weibchen // All females
Beginn der Eiablage <i>Start of egg-laying</i>	18. März (n = 18)	5. Mai (n = 16)	13. Apr. (n = 995)
Gelegegröße <i>Clutch size</i>	12,9 (n = 20)	10,6 (n = 20)	11,1 (n = 1.289)
Spanne Eizahl <i>Number of eggs (span)</i>	10–20 (n = 20)	6–18 (n = 20)	2–24 (n = 1.289)
Erfolg (geschl. Gelege) <i>Breeding success (clutch)</i>	71,4 % (n = 21)	90,0 % (n = 20)	86,7 % (n = 1.242)
Brutalter d. Weibchen <i>Female breeding age</i>	7,1 (n = 20)	3,25 (n = 20)	3,2 (n = 1.264)
Ortsstreue (Kasten) <i>Nestbox fidelity</i>	66,7 % (n = 8)	45,5 % (n = 5)	-
Ortswechsel (Kasten) <i>Nestbox change</i>	33,3 % (n = 4)	54,6 % (n = 6)	-

Tab. 3: Staffelung der MN eines Nistkastens individuell bekannter ♀ (n = 40 Fänge von 29 ♀; jeweils zuerst brütendes und folgendes ♀). Für zwei ♀ ist die Identität unbekannt. Zur besseren Nachverfolgung sind dieselben Individuen bzw. Nistkästen blau hinterlegt. // *Staggering of MN of individually known ♀ (n = 40 catches of 29 ♀; first breeding and following ♀), and nestboxes with MN. The identity of two ♀ remained unknown. For better tracking, same individuals and nestboxes are highlighted.*

Jahr <i>Year</i>	Erstes ♀ <i>First female</i>	Ortswahl <i>Choice of location</i>	Zweites ♀ <i>Second female</i>	Ortswahl <i>Choice of location</i>	Nistkasten <i>Nestbox</i>
1988	DEW 4083517	↑/o	DEW 4083584	o/↗	Wtf13
1989	DEW 4083575	↑/o	DEW 4083582	↘/o	Wsee16
1990	DEW 4083580	↘/↗	DEW 4083596	↘/↓	Wbg1
1992	DEW 4094770	↓/↑	DEW 4083553	↘/↗	Fusee4
1992	unbekannt // <i>unknown</i>		DEW 4083535	↘/↓	Fusee1
1995	DEW 4083577	↘/↗	DEW 4187093	o/↓	Ksee3
1994	DEW 4083594	↘/↗	DEW 4172813	↑/↗	Psee7
1999	DEW 4083594	↘/↓	DEW 4187112	↘/↗	Psee5
2000	DEW 4083594	↓/↑	DEW 4187209	↘/↗	Psee5
2001	DEW 4083594	↑/o	DEW 4059438	↘/o	Psee5
2014	DEW N033010	↓/↗	unbekannt // <i>unknown</i>		Psee7
2017	DEW N120149	↓/↑	DEW N110981	o	Psee52
2020	DEW N120149	↑/o	DEW 3145883	o	Psee52
2019	DEW 4170059	↓/↑	DEW N110993	o/↗	Hdp10
2020	DEW 4170059	↓/↑	DEW N115296	o/↓	Hdp10
2021	DEW 4170059	↑	DEW N115296	↑	Hdp10
2019	DEW N110951	↓/↑	DEW N110999	o/↓	Wbg11
2020	DEW N110951	↓/↑	DEW N110999	↓/↑	Wbg11
2021	DEW N110951	↑	DEW N110999	↑	Wbg11
2021	DEW N110953	↑	DEW 4238515	↘	Psee2
2021	DEW N110991	↑	DEW N110989	↘	Wtf12-20

↑/↓ früher/später ebenfalls im selben Nistkasten brütend, ↗/↘ Brutortwechsel: weg zu ... / hin von anderem Nistkasten, o Keine früheren/weiteren Nachweise // ↑/↓ sooner/later also breeding in the same nestbox, ↗/↘ Breeding site change: away to ... / towards another nestbox, o No previous/further evidence.

MNF wesentlich erklärt (Abb. 2). Bewertet man bei den MNF – fußend auf der Verteilung – eine reduzierte Gelegegröße von weniger als zehn Eiern als Hinweis auf ein Nachgelege, so beträgt deren Anteil rd. 35 %, entsprechend sieben MNF-Gelegen. Weibchen DEW 4083535 ist darin mit ihrem gesicherten Nachgelege von sechs Eiern vertreten, da es im selben Jahr 1992 bereits sein Erstgelege verloren hatte. Zwei weitere sichere Nachgelege aus Doppelbruten (DB) ohne MN sind ebenfalls deutlich kleiner als die entsprechenden Erstgelege (s. Tab. 5).

MNE und MNF waren mit 71,4 bzw. 90 % geschlüpfter Gelege ähnlich erfolgreich (χ^2 -Test = 2,2497, $P=0,1336$ n.s., $n=41$). In 70 % der Fälle ($n=20$) brachten beide Weibchen ihr Gelege im selben Kasten zum Schlupf. Nur im Jahr 1994 schlüpften sowohl MNE wie MNF nicht.

Seit 1988 wurden in 21 Fällen 13 verschiedene Nistkästen in einem Jahr zweimal zur Brut genutzt (s. ‚Nistkasten‘, Tab. 3). Seit dem Jahr 1999 bevorzugten Brut-Weibchen für die MN wenige Nistkästen, die nun in – bislang – bis zu drei aufeinander folgenden Jahren

entsprechend genutzt werden. Lässt man für das Jahr 2021 die Nistkästen außen vor, für die ein jahrübergreifender Nachweis noch nicht möglich ist, so werden alle Nistkästen mit MN auch in folgenden Jahren entsprechend genutzt.

In 20 Fällen gingen die MNE auf ‚alte‘ Weibchen zurück, die bereits in den Jahren zuvor gefangen und markiert worden waren. Die Identität und damit das Alter eines weiteren Weibchens blieb unbekannt. Erstbrüter waren so unter den MNE wahrscheinlich nicht vertreten. Die MNF betrafen in dreizehn Fällen ‚alte‘ Weibchen, in sieben Fällen Erstbrüter (Anteil: 35 %). Für ein Weibchen blieb das Alter unbekannt. Im Gesamtbestand beträgt der Erstbrüter-Anteil 36,1 % (Ludwichowski, unveröff. Daten). Kein Weibchen wechselte von einer MNE zu einer MNF oder umgekehrt. Nur in einem MN-Fall war das erste, den Kasten nutzende Weibchen jünger als das ihm folgende, in einem weiteren Fall beide Weibchen gleich alt. MNE-Weibchen waren $\bar{x}=7,1$ Jahren alt ($n=20$), Weibchen von MNF mit $\bar{x}=3,25$ Jahre ($n=20$) deutlich jünger (t -Test $t=3,3953$, $SE=1,08$, $P=0,0016^{**}$). Alle seit 1971

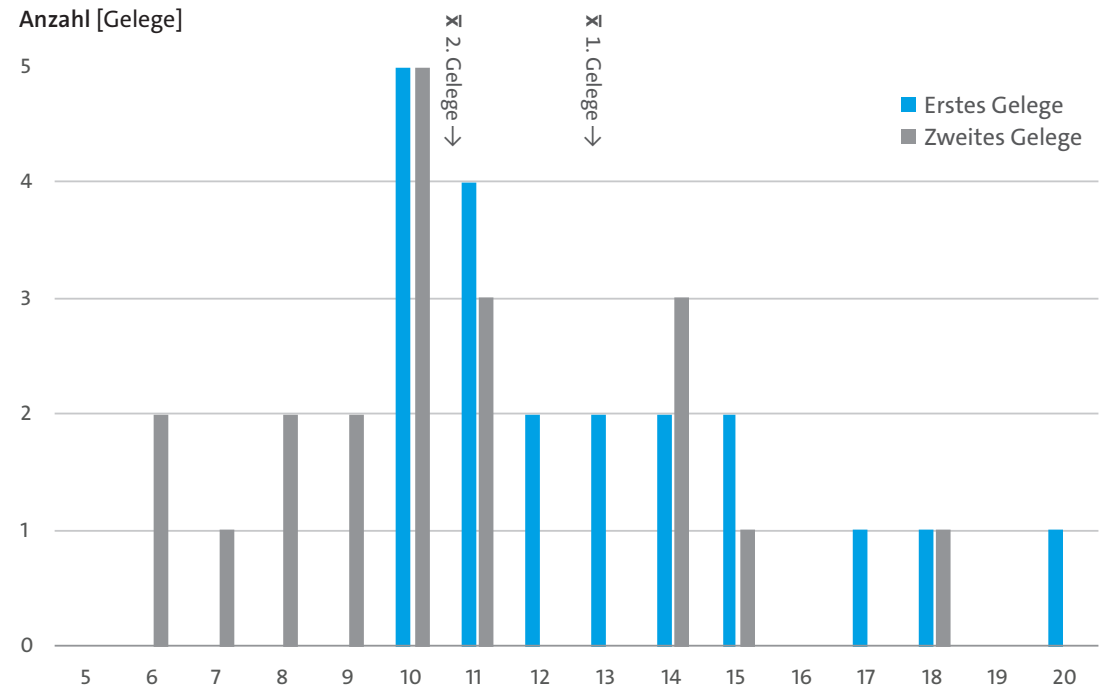


Abb 2: Verteilung der Zahl der Eier im selben Nistkasten in MNE (erstes Gelege) sowie MNF (zweites Gelege). // Distribution of the number of eggs in the same nestbox of MNE (first clutch, blue) and MNF (second clutch, grey).

Tab. 4: Nachweise einer weiteren Brut desselben ♀ in derselben Brutperiode nach Aufgabe des ersten Geleges (DB). Angegeben sind neben Ringnummer und Jahr das Datum der ersten und zweiten Eiablage mit der Tages-Differenz, der Bruterfolg des Zweitgeleges, die Entwicklung der Körpermasse zwischen Erst- und Zweitfang auf dem Gelege sowie eine Bewertung, zu welchem Zeitpunkt das Erstgelege aufgrund der Kontrolldaten wahrscheinlich aufgegeben wurde. // *Evidence of another brood of same ♀ in same breeding season after loosing first clutch (DB). In addition to ring number and year, date of first and second egg-laying and daily difference, breeding success of second clutch, development of body mass between the first and second catch as well as assessment of when the first clutch is likely to be abandoned based on the control data are given.*

Ringnummer Ringnumber	Jahr Year	1. Eiablage 1. Egg-laying	2. Eiablage (Δ) 2. Egg-laying (Δ)	2. Brut 2. Brood	Masse (g) Body-mass (g)	Bewertung Assessment
DEW 4026013	1979	7. Mai	26. Mai (19 Tg)	+	-	Fortsetzung n. Eiablage
DEW 4083535	1992	< 25. April	29. Mai (> 34 Tg)	+	693 / 628	ggf. Forts. n. Bebrütung
DEW N110966	2019	20. März	10. Mai (51 Tg)	+	580 / 550	Fortsetzung n. Bebrütung

Tab. 5: Brutalter und Reproduktionserfolg von DB. Die ersten Gelege sind überdurchschnittlich groß, die folgenden klein und ihr Schlupferfolg geringer. // *Breeding age and reproductive success of DB. First clutches are larger than average, the following ones are small, and their hatching success is less.*

Ringnummer Ringnumber	Jahr Year	Brutalter	Erstgelege 1. Clutch-size	Nachgelege 2. Clutch-size	Junge Young
DEW 4026013	1979	1	13	8	8
DEW 4083535	1992	8	16	6	3
DEW N110966	2019	3	17	6	5
$\bar{x}$		4,0	15,3	6,7	

gefangenen Weibchen hatten zum jeweiligen Fangzeitpunkt ein Brutalter von $\bar{x}$ = 3,2 Jahren (SE = 0,08; n = 1.264; ohne Erstbrüter $\bar{x}$ = 4,5 Brutjahre (SE = 0,10; n = 799); Ludwichowski, unveröff. Daten).

MNE-Weibchen erscheinen im stärkeren Maße brutorttreu: acht Weibchen (66,7 %), die in späteren Jahren erneut gefangen wurden, blieben demselben Kasten treu, vier wechselten den Nistkasten. Der letzte Wechsel trat im Jahr 2014 auf (s. ‚Ortswahl‘ in Tab. 3). Weibchen mit einer MNF blieben nur fünfmal (45,5 %) in den folgenden Jahren demselben Nistkasten treu, sechs wechselten. Der Unterschied ist jedoch bezüglich des Gesamtzeitraums statistisch nicht gesichert (χ^2 -Test = 1,0508, P = 0,3053 n.s., n = 23.). Bis 2017 war jedoch kein MNF-Weibchen schon im Vorjahr im selben Kasten gefangen worden. Die meisten Wechsel erfolgten bis ins Jahr 2014, danach ist für die MNE wie MNF jeweils nur ein Kastenwechsel belegt. Die Brutorttreue steigt dementsprechend seit 2014 tendenziell eher an (χ^2 -Test = 3,2336, P = 0,072 n.s., n = 24). In drei Fällen übernahm ein Weibchen mit MNF den Nistkasten in den folgenden Jahren vom MNE-Weibchen, das den Nistkasten wechselte. Erst seit dem Jahr 2019 bilden sich individuengleiche ‚Nutzungspartnerinnen‘ eines Nistkastens. Zwei zuvor nestjung markierte, brütende

Weibchen sind mit ihren Nutzungspartnerinnen zumindest nicht in ‚Mutter-Tochter‘-Linie verwandt.

3.2 Doppelbruten von Weibchen

Bei Schellenten sind im Untersuchungsgebiet Nachgelege nach Verlust des Erstgeleges in derselben Saison (Doppelbrut eines Weibchens: DB) bislang nur sehr selten nachgewiesen worden. Für das Jahr 1979 belegt Bräger (1986) bei Weibchen DEW 4026013 die DB erstmals. Nun sind für die Weibchen DEW 4083535 und DEW N110966 in den Jahren 1992 bzw. 2019 zwei weitere Nachbruten belegt (Tab. 4).

Die Erstgelege wurden in keinem Falle weiter bebrütet, was die Zuordnung dieser Gelege zu den auf ihnen gefangenen – und nicht zu anderen – Weibchen wahrscheinlich macht. Eine genaue Ursache für die Brutaufgaben ist nicht bekannt. Weibchen DEW 4083535 bzw. DEW N110966 bebrüteten große, möglicherweise parasitierte Gelege nicht weiter (Tab. 5). Das aufgebene Erstgelege von Weibchen DEW 4083535 enthielt zuletzt 20 Eier und wurde zwischen dem 5. Mai (Fang des Weibchens) und 15. Mai (Gelege kalt) verlassen. Für das Erstgelege ist der Beginn der Eiablage nur näherungsweise bekannt.

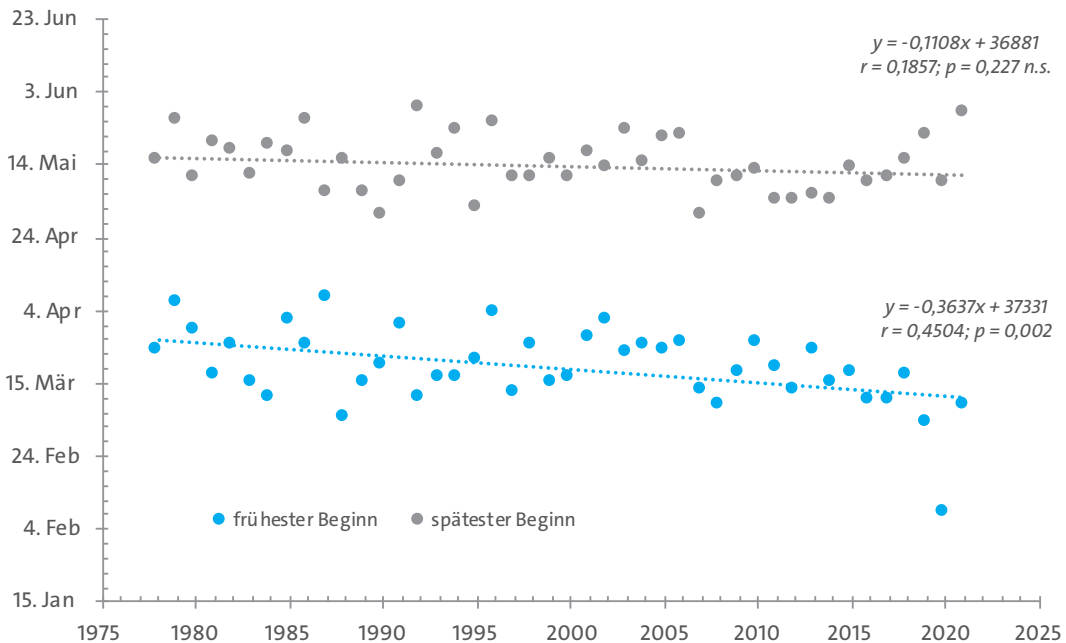


Abb. 3: Frühester (blau) und spätester (grau) Beginn der Eiablage im Zeitraum 1978–2021. Während sich die jährweise spätesten Eiablagen nicht verändern, verfrühen sich die ersten Gelege hoch signifikant: Die Brutzeit der Schellente verlängert sich. // Earliest (blue) and latest (grey) start of egg-laying 1978–2021. While annual late egg-laying date did not change, first clutches started significantly earlier: breeding season of goldeneye is expanding.

Weibchen N110966 begann zwischen dem 5. April (Erstgelege vollständig, aber kalt und unbebrütet) und dem 16. April (Weibchen fliegt vom bebrüteten Erstgelege ab) mit der Brut. Der Fang erfolgte am 19. April. Am 1. Mai war das Erstgelege kalt. Der Beginn der Eiablage ist hier kontrollbedingt auf den Tag genau bestimmt.

In allen Fällen wurden die Nachgelege erfolgreich bebrütet, enthielten weniger Eier als die Erstgelege (t-Test: $t=4,6697$, $SE=1,85$, $P=0,04^*$), hatten aber bzgl. der Zahl der geschlüpften Jungvögel einen größeren Erfolg (80,0% der Eier) als alle seit 1978 bebrüteten Gelege (65,1%; Ludwichowski, unveröff. Daten). Ein Jungvogel (DEW 3146539) aus dem späten Nachgelege von Weibchen DEW N110966 brütete selbst im Jahr 2022 erfolgreich: auch Nachgelege rekrutieren somit erfolgreich spätere Brut-Weibchen. Ein Weibchen war Erstbrüter (d.h. in den Vorjahren nicht brütend gefangen), die beiden anderen Weibchen waren hingegen bereits vorher gefangen worden. Das erstbrütende Weibchen DEW 4026013 wurde in den Folgejahren nicht mehr wiedergefangen. Die älteren Weibchen

brüteten längstens ein bzw. zwei Jahre später erneut, jedoch jeweils ohne Bruterfolg.

In zwei der drei Fälle wechselten die Weibchen für die Nachbrut nicht nur den Nistkasten mit dem aufgegebenen Gelege, sondern auch das Brutgebiet. DEW 4083535 wechselte als MNF zudem mit ihrem Nachgelege in einen Nistkasten, der zuvor schon durch ein brütendes Weibchen belegt war (MN, s. Tab. 3). Zwei Weibchen waren beim Fang auf dem Nachgelege teils deutlich leichter als auf dem Erstgelege. Bis 1983 blieb die Körpermasse von Weibchen unbestimmt.

2.3 Ausweitung der Gesamtbrutzeit

Seit 1978 verlängert sich im Brutbestand der Legezeitraum, also die Zahl der Tage zwischen der frühesten und spätesten Eiablage je Jahr (Abb. 3): Während aber der Zeitpunkt der spätesten Eiablagen nahezu unverändert blieb, verfrüht sich der Beginn der Eiablage im Gesamtzeitraum deutlich. Zwischen dem jährweise frühesten und spätesten Beginn der Eiablage vergingen $\bar{x}=55,8 \pm$

1,83 SE-Tage (n=44). Der früheste bzw. späteste Eiablagebeginn über die gesamten Untersuchungsjahre betrachtet umfasst mit den Monaten Februar bis Mai einen Legezeitraum von 108 Tagen. Die Gesamtbrutzeit (inkl. 30 Tagen Bebrütungszeit des Geleges zuzüglich rd. 10 Tagen für die Eiablagedauer später, meist kleiner Gelege) erstreckt sich damit über mehr als ein Drittel der Jahreslänge.

In Jahren mit MN war der Legezeitraum deutlich länger als ohne (Tab. 6). In den Jahren 2019 bis 2021 mit einem besonders langen Legezeitraum (79–91 Tage) ist auch die Zahl der MN besonders hoch. Für den Zeitabschnitt der Jahre 2002 bis 2013 mit einem kürzeren Legezeitraum liegen umgekehrt keine MN vor. Die frühesten und spätesten Eiablagen gehen aber nur teilweise und in zeitlich abnehmender Zahl auf die MN zurück: Während bei der MN im Zeitabschnitt 1988–2002 noch 7 von 16 dieser Weibchen auch die Extremwerte der Eiablagen bestimmen (43,8%; Zeitraum 15 Jahre), gilt dies seit 2014 nur noch für eines von 19 Weibchen (5,3%; 8 Jahre; χ^2 -Test=7,2965, P=0,007**, n=35). In keinem Fall gehen in einem Jahr sowohl frühester wie spätester Legetermin gleichzeitig auf diese Weibchen zurück: Die Ausweitung der Legezeit betrifft so nicht nur Weibchen mit MN, sondern schließt – in zunehmendem Maße – andere Weibchen ohne MN ein.

3.4 Belegungsrate der Nistkästen (Brutdichte)

Im Mittel des Zeitraums seit 1988 (n=34) waren $\bar{x}$ =68,1 ± 1,75% der Kästen besetzt. Seit 1988 trat in Jahren mit

höherer Brutdichte MN deutlich häufiger auf als in Jahren mit geringerer Belegungsrate (Tab. 7). Je höher die Brutdichte ist, desto größer ist auch die Anzahl der MN im Jahr (Abb. 4). Bis 1987 lag die mittlere Brutdichte noch bei $\bar{x}$ =53,8% belegte Nistkästen (n=15 Jahre; Ludwigowski, unveröff. Daten). Die Brutdichte steigt demnach an. Wegen des zu geringen Datenumfangs werden die DB nicht in Relation zur Brutdichte betrachtet.

4 Diskussion

Im Folgenden wird die im selben Jahr aufeinander folgende Nutzung eines Nistkastens durch zwei verschiedene Weibchen in Verbindung gebracht mit entsprechend relevanten Parametern des Nutzungsverhaltens sowie das Auftreten erfolgreicher Nachbruten eines Weibchens und deren Rahmenbedingungen diskutiert.

4.1 Dauer der Brutzeit

Bei vielen Vogelarten verfrüht sich im Zuge des Klimawandels die Eiablage (Übersicht bei Dunn 2004). Eisschmelze und Frühjahrstemperaturen beeinflussen auch das zeitliche Brutverhalten von Schellenten (Fredga & Dow 1983, Ludwigowski 1997, 1998, Paasivaara & Pöysä 2007, Clark et al. 2014, Avilova 2019), wobei sich Weibchen individuell variabel anpassen können (Messmer et al. 2021), ohne dass ein Einfluss auf ihre Fitness besteht (Oja & Pöysä 2007). Erst wenige Untersuchungen belegen für Schellenten im Zuge des Klimawandels dauerhaft anhaltende Veränderungen (Hällfors et al. 2020). Nur in einer Untersuchung wurden dabei auch

Tab. 6: Vergleich der Brutzeitlängen in Jahren mit bzw. ohne MN im Zeitraum 1988–2021 (zweiseitiger, ungepaarter t-Test). // Comparison of breeding season length in years with and without MN in the period from 1988 to 2021.

MN und Eiablage	... mit MN	... ohne MN	t-Test
n	14	20	df=32
$\bar{x}$ (Tage)	62,9	52,5	t = 2,6466; p = 0,006**
SE	4,13	1,59	3,9294

Tab. 7: Vergleich der Mittelwerte der Belegungsrate der Nistkästen (%) mit und ohne MN im Zeitraum 1988–2021 (zweiseitiger, ungepaarter t-Test). // Comparison of mean values of occupancy rates of nestboxes (%) with and without MN in the period from 1988 to 2021.

MN und Belegungsrate	... mit MN	... ohne MN	t-Test
n	14	20	df=32
$\bar{x}$	72,3 %	64,3 %	t = 2,6527, p = 0,012*
SE	2,71	1,67	3,016

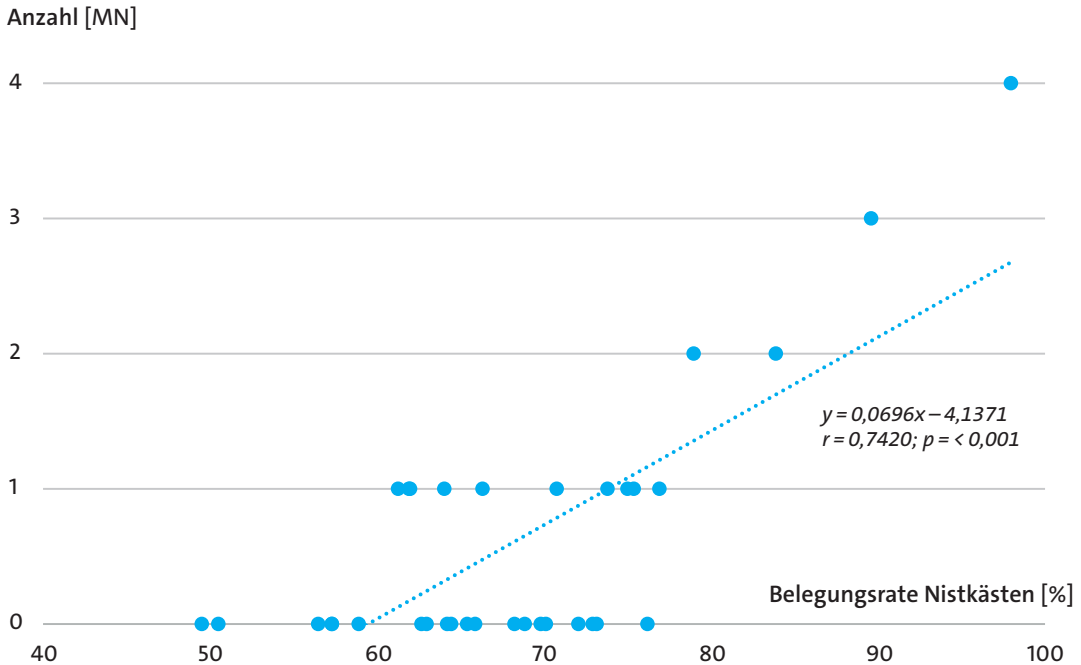


Abb. 4: Abhängigkeit der Mehrfachnutzung von Nistkästen (MN) von deren Belegungsrate (Bruttdichte). Je höher die Bruttdichte, desto öfter werden Kästen mehrfach genutzt. // Dependence of the multiple use of nestboxes (MN) on their occupancy rate (brood density). The higher the brood density, the more often boxes are used multiple times.

Merkmale wie die Flügelänge und die Körpermasse kombiniert mit brutbiologischen Parametern betrachtet (Ludwichowski 1997).

Seit 1978 verfrüht sich im Untersuchungsgebiet die erste Eiablage. Gleichzeitig werden aber die spätesten Gelege nicht im selben Maße früher begonnen, wodurch sich das Brutzeitfenster insbesondere in den letzten drei Jahren deutlich vergrößert. Früheste wie späteste Gelege werden erfolgreich bebrütet und stellen somit nicht nur ‚Ausreißer‘ dar, sondern sind ein charakteristisches Maß für die Brutzeitlänge von Vogelarten (u. a. Halupka & Halupka 2017). Der längste Legezeitraum innerhalb eines Jahres mit 91 Tagen fällt zusammen mit dem seit Beginn der Wetteraufzeichnungen in Deutschland zweitwärmsten Jahr 2020 (DWD 2020), und weist so zusätzlich auf den Einfluss des Klimas hin. Heute können Schellenten-Weibchen in mehr als einem Drittel des Jahres legen oder brüten.

Die Kenntnis darüber, wie sich die Dauer der Brutzeit im Zuge des Klimawandels bei Vögeln verändert, ist derzeit noch unvollständig. Nach Halupka & Halupka (2017) tritt eine Verlängerung vor allem bei Arten auf,

die mehrmals im Jahr brüten. Vor allem bei diesen besteht danach eine starke Abhängigkeit von der Klimaerwärmung. Die Brutzeit verlängert sich zudem bei Standvögeln und Kurzstreckenziehern stärker als bei Zugvögeln. In der Konsequenz sollen Mehrfachbrüter sowie Kurzstreckenzieher im Zuge des Klimawandels ihren Reproduktionserfolg vergrößern können. In Finnland verkürzten sich dem entsprechend nach Hällfors et al. (2020) sogar die Brutzeiten von Schell- und Eiderenten *Somateria mollissima*, die nur einmal im Jahr brüten, und ein ausgedehntes Wanderverhalten zeigen (u. a. Saurola 2013). Allerdings verlängerten nach Halupka & Halupka (2017) zumindest Stock- *Anas platyrhynchos*, Schnatter- *Mareca strepera* und Löffelenten *Spatula clypeata* ihre Brutzeit – entgegen dem Trend für einmal brütende Arten, und abweichend zu ihrem zumindest artweise stärkerem Wanderverhalten.

In Norddeutschland verlängert sich die Brutzeit von Schellenten, entgegen der verkürzten Brutzeit finnischer Weibchen. Da die Weibchen des Untersuchungsgebiets wohl überwiegend Standvögel bzw. Kurzstreckenzieher sind (Ludwichowski, unveröff., s. a. Bairlein

et al. 2014) und die Art im Untersuchungsgebiet zumindest tendenziell im Zuge des Klimawandels zur Doppelbrut fähig erscheint, wird das Erklärungsmuster von Halupka & Halupka (2017) bestätigt und im Vergleich zu skandinavischen Brutvögeln artspezifisch um eine geographische Komponente erweitert.

Die MN setzt ein vergrößertes Brutzeitfenster voraus. Dies gilt gleichfalls für die DB bei Aufgabe des Erstgeleges in der Zeit seiner Bebrütung (s. u.). In Skandinavien bestimmt das Nahrungsangebot sowie das Auftreten von Fischen als Nahrungskonkurrenten oder Räuber wesentlich den Erfolg von Enten-Brutbeständen, jedoch kaum deren brutbiologische Phänologie (u. a. Dessborn et al. 2009, Dessborn 2011, Väänänen et al. 2012). Für das Untersuchungsgebiet fehlen Untersuchungen, die ggf. auf klimatisch bedingte Veränderungen im Nahrungsangebot hinweisen könnten. Baronov et al. (2020) fanden in Niedersachsen einen sich um 15 Tage verlängernden und um 13 Tage verfrühenden Schlupf von Eintags-, Stein- und Köcherfliegen (*Ephemeroptera*, *Plecoptera*, *Trichoptera*), bei einer allerdings abnehmenden Abundanz. Stein- und Köcherfliegen können einen größeren Teil der Nahrung von Schellenten ausmachen (Bauer & Glutz von Blotzheim 1969). Für Schellenten steht die dort aufgezeigte Entwicklung der Nahrungssituation im Einklang mit einem sich vergrößernden Brutzeitfenster und den sich verändernden Brut- und Aufzuchtbedingungen der Weibchen bzw. ihrer Jungvögel.

Nach Visser et al. (1998) verfrühen sich bei manchen Arten dagegen Brutzeit und Verfügbarkeit von Nahrung für die Jungvögel nicht parallel („Mismatch-Hypothese“). Möglicherweise zeigt das vergrößerte Brutzeitfenster, dass für Schellenten in Norddeutschland die Mismatch-Hypothese unwahrscheinlich ist. Bei Entenvögeln finden sich für einen Mismatch bislang auch kaum Belege (u. a. Drever & Clark 2007, Dessborn et al. 2009, Guillemain et al. 2013). Die Hypothese gilt deshalb heute zumeist für arktische Regionen mit einem im Vergleich zur Situation in Mitteleuropa begrenzteren Nahrungsangebot, in denen kurzzeitige Höhepunkte im Nahrungsangebot wahrscheinlicher sind (u. a. Dunn & Møller 2019).

In Schweden begannen Schellenten in den Jahren 1971–1977 mit der Eiablage zwischen dem 15. April und 9. Mai (Eriksson 1979), und damit deutlich später als im Untersuchungsgebiet, wo zu diesem Zeitpunkt jahresweise schon die Hälfte der Weibchen Gelege begonnen haben und zum größeren Teil bereits brüten (im Zeitraum 1978–1984 ($\bar{x}$ = 21. April); Ludwichowski, unveröff.

Daten). Oja & Pöysä (2007) gehen für finnische Stock- und Schellenten davon aus, dass die temperaturabhängig schwankende, große jährliche Variationsbreite der Brutmerkmale beider Arten langfristige Trends kaum erkennbar machen könnte. Entsprechend stellten sie zumindest keine signifikante Verfrühung des Schlupfzeitpunkts fest. In Finnland wurden aber die Gewässer in 24 Jahren um rd. 14 Tage früher eisfrei (Clark et al. 2014). Hällfors et al. (2020) wiesen aktuell nun für Schell- wie Eiderenten in Finnland bis ins Jahr 2017 eine deutliche Verfrühung sowohl des Beginns wie des Endes der Brutzeit nach, wobei sich bei beiden Arten zudem die Dauer der Brutzeit durch ein proportional stärkeres Vorrücken der letzten Bruten verkürzte. Dieses enger werdende Zeitfenster grenzt für Schellenten im Norden Europas die Möglichkeit von MN und DB stärker ein und erklärt, weshalb sie dort offenbar bislang nicht beschrieben sind. Das vergrößerte Brutzeitfenster bietet norddeutschen Schellenten umgekehrt neue Möglichkeiten der Anpassung an den Klimawandel. Die vorliegende Untersuchung belegt damit, dass, wie für andere Vogelarten bereits gezeigt (u. a. Husby et al. 2010), auch Schellenten regional unterschiedlich auf den Klimawandel reagieren können.

Die einsetzende Schwingenmauser begrenzt einen späteren Eiablagebeginn und schränkt so die Dauer der Brutzeitverlängerung in diese Richtung ein. Die ersten alten Weibchen erreichen ihr Mausergebiet schon Mitte Juli bis Anfang August. Der Höhepunkt, an dem der größte Teil der Weibchen flugunfähig ist, liegt erst Ende des Monats (Jepsen 1973, Ludwichowski, unveröff. Daten). Eine Verspätung der Brutzeit würde das Zeitfenster bis zur Mauser stark eingrenzen. Verfrüht sich aber die Brutzeit, bleibt für die Weibchen umgekehrt mehr Zeit, ihr energetisches Defizit zwischen Brut- und Mauserzeit aufzufüllen. Weibchen sind zum Zeitpunkt des Schlupfes ihrer Jungvögel im Jahresverlauf am leichtesten, müssen daher bis zur Mauserzeit ihre Kondition deutlich verbessern (Ludwichowski, unveröff. Daten).

4.2 Konsekutive Doppelnutzung von Nistkästen zur Brut (MN)

Merkmale wie die Länge des Brutzeitfensters (s. o.), die Bestandsgröße, eine variierende Ausprägung der Brutorttreue, das unterschiedliche Brutalter der Weibchen, die Gelegegröße und der Bruterfolg können ggf. die Entwicklung der MN beeinflussen und sind teils ursächlich für sie verantwortlich.

Die Zahl der reproduzierenden Weibchen steigt im Untersuchungsgebiet trotz begrenzter Nistplatz-Resource durch deren doppelte Nutzung an. Sie nutzen damit die Neststandorte deutlich effektiver, was Auswirkungen auf die Größe des Brutbestandes und seines Reproduktionserfolgs haben kann, die wesentlich durch die Zahl der Nistmöglichkeiten bestimmt werden (Pöysä & Pöysä 2002).

Manche Weibchen weichen dadurch der Nistplatz-Konkurrenz anderer Weibchen aus. Wahrscheinlich ist, dass die MN in den letzten Jahren bereits durch zusätzliche Bruten substanziell zur regional höheren Brutdichte beigetragen hat, denn die Zahl der begonnenen Gelege nimmt im Untersuchungsgebiet weiter zu und hat mit 95 begonnen Gelegen in 97 Nistkästen im Jahr 2021 ein Allzeithoch erreicht (Ludwichowski, unveröff. Daten). Offenbleiben muss, ob ggf. durch eine zukünftige Erhöhung der Zahl der Nistmöglichkeiten die Doppelnutzung von Kästen wieder zurückgehen wird. Dagegen spricht die bei der MN deutliche Bevorzugung bereits zuvor genutzter Nistkästen.

Im Zeitraum 2005–2009 umfasste der Schellenten-Brutbestand in Schleswig-Holstein etwa 675 Paare (Koop & Berndt 2014), nach rd. 400 Paaren im Zeitraum 1985 bis 1994 (Berndt et al. 2002). Der gegenwärtigen Brutbestand von etwa 550–600 Paaren (Kieckbusch et al. 2021) zeigt im schleswig-holsteinischen Verbreitungsgebiet bei lokal in unterschiedlichem Maße zu- bzw. abnehmenden Trends allerdings eine Gesamtabnahme des Brutbestands von rd. 20 % (OAGSH-Archiv). Der Brutbestand in Europa dürfte weitgehend konstant sein, auch wenn für Skandinavien leichte Rückgänge beobachtet werden (Pöysä in Keller et al. 2020).

Im Untersuchungsgebiet konzentriert sich die MN auf wenige, bevorzugte Nistkästen. Die Vornutzung eines Nistkastens durch ein anderes Weibchen hält MNF-Weibchen also nicht davon ab, im selben Jahr denselben Nistkasten ebenfalls zu nutzen. Weibchen bevorzugen grundsätzlich Nistkästen, in denen erfolgreich gebrütet wurde (Eriksson 1979, Dow & Fredga 1983, Eadie & Gauthier 1985) und können anscheinend den vom Niststandort abhängigen, zukünftigen Bruterfolg abschätzen, etwa die Wahrscheinlichkeit der Prädation eines Geleges durch den Steinmarder *Martes foina* (Pöysä et al. 1997, Pöysä 1999, Pöysä & Paasivaara 2016). Für MNF-Weibchen besteht bei einer MN die Möglichkeit, schon im selben Jahr für die Auswahl des Nistkastens dessen Qualität heranzuziehen. Diese Information nutzt ihnen also kurzfristig und orientiert sich näher an

der aktuellen Situation – und ist nicht erst für die Entscheidung in der folgenden Brutsaison relevant.

Eine große Brutorttreue der Weibchen ist seit langem bekannt (u. a. Sirén 1957, Savard & Eadie 1989) und bestätigt sich in dieser Untersuchung erneut für einen großen Teil der MNE-Weibchen mit 67 % Brutorttreue. Bräger (1986) gibt diese für das Untersuchungsgebiet mit 63 % an. 73 % aller Weibchen wechselten niemals ihr engeres Brutgebiet (Ludwichowski et al. 2002). Zumindest in den ersten Untersuchungsjahren ist jedoch die Treue der MNF-Weibchen zum Nistkasten (mit nur rd. 46 %) überraschend gering. Da der Bruterfolg der MNF-Gelege hoch ist – und tendenziell sogar höher als der der MNE-Weibchen – spielt er für die Bindung an den gewählten Nistkasten bei einer MNF möglicherweise eine geringere Rolle. Nach einer erfolglosen Erstbrut (MNE) und einer erfolgreichen MNF hätten die Weibchen eigentlich den neuen MNF-Nistkasten zukünftig vorziehen sollen. Dass dem nicht so ist, weist – neben der geringeren Gelegegröße – ebenfalls darauf hin, dass die MNF zu einem größeren Teil Nachbruten von DB-Weibchen sind. Diese haben nur ‚umständehalber‘ außerhalb ihres sonst präferierten Brutortes ein zweites Mal gebrütet. Sie wechselten ggf. auch wegen der MNE-Weibchen, zu denen sie sonst im Folgejahr in Konkurrenz treten könnten, wieder zurück an ihren ursprünglich bevorzugten Brutort. Ein statistischer Zusammenhang des Ortswechsels mit dem Bruterfolg war im Untersuchungsgebiet auch nicht nachweisbar (Ludwichowski et al. 2002).

In den ersten Untersuchungsjahren existiert tendenziell nur ein sehr schmales Zeitfenster zwischen dem Schlupf der MNE und der Eiablage der MNF. Beide Weibchen haben zeitweise daher möglicherweise in ihrem nacheinander genutzten Kasten interagiert, was den Brutortwechsel von MNF-Weibchen befördert haben kann. Brütende Weibchen verteidigen ihr Gelege gegenüber anderen, Eier legenden Enten (Ahlund 2005). Da Weibchen tendenziell mit zunehmendem Alter früher brüten (Ludwichowski 1998), verstärkt ein schmales Zeitfenster die Konkurrenz der Weibchen untereinander.

Auffällig ist, dass sich in den letzten Jahren mehrjährige ‚Nutzungspartnerinnen‘ finden, also Weibchen, die aufeinander folgend zusammen denselben Kasten nutzen. Dieses Verhalten tritt jedoch erst auf, seitdem sich als Folge der verlängerten Brutzeit parallel der Zeitraum zwischen dem Schlupf des ersten Geleges und dem Beginn der zweiten Eiablage deutlich vergrößert. Für

die sich verstärkende Brutorttreue von ‚Nutzungspartnerinnen‘ wäre also – neben dem gemessenen hohen Bruterfolg – auch der größere zeitliche Abstand zwischen beiden Bruten ausschlaggebend. MNF-Weibchen nehmen die Konkurrenz um denselben Nistkasten deshalb vermutlich weniger wahr und bleiben brutorttreu. Ob mehr Toleranz durch eine mögliche Verwandtschaft beider Weibchen entsteht, ist bislang unbelegt. Weibchen und ihr Nachwuchs brüten später jedoch häufiger zusammen im selben Gebiet (Pöysä et al. 1997, Ruusila et al. 2000).

Schellenten-Männchen verteidigen Territorien auf ihren Brutgewässern (Savard 1984), verhindern aber nicht, dass die Weibchen bei einer entsprechend räumlich beengten Anordnung der Nistkästen oft koloniarig brüten können. Ihr Verhalten dürfte daher für die Brutplatzauswahl nicht ausschlaggebend sein.

4.3 Faktor: Alter der Weibchen und der Anteil von Erstbrütern

MNE-Weibchen sind ausschließlich alte Enten. Bemerkenswert ist deren gegenüber der Gesamtheit aller gefangenen Weibchen im Mittel sehr hohes Alter, was auch dann gilt, wenn bei MNF-Weibchen ebenfalls keine Erstbrüter enthalten sind. Diese sehr alten Weibchen sind vor allem für die Vorverlegung des Beginns der Eiablage verantwortlich und ermöglichen so erst die MN. Ältere Schellenten-Weibchen sind besonders produktiv (Ludwichowski 1989, Milonoff et al. 2002), wie für das Untersuchungsgebiet ihre im Mittel großen Gelege zumindest andeuten. Dem entgegen ist allerdings der Schlupferfolg der MNE – wohl wegen des sehr frühen Bruttermins – reduziert.

Spät brütende Weibchen sind in der Regel jünger als frühe (Dow & Fredga 1984, Ludwichowski 1998). So sind entsprechend auch MNF-Weibchen deutlich jünger als MNE-Weibchen. Wegen des späten Bruttermins sollten zudem MNF-Weibchen auch im Verhältnis zu brütenden Weibchen des gesamten Brutbestandes jünger sein. Dies trifft jedoch vor allem deshalb nicht zu, weil hier der spezifische Anteil später, älterer Weibchen bei MNF gegenüber der Grundgesamtheit aller Weibchen wiederum überdurchschnittlich hoch ist, was sich letztlich statistisch in einem ‚mittleren‘ Brutalter niederschlägt (s. Tab. 2). Dazu ‚passt‘, dass das alte Weibchen DEW 4083535 nach einer erfolglosen Erstbrut mit ihrem Nachgelege zu den späten Brutvögeln gehört. Auch diese alten Weibchen profitieren damit von frühen

MNE, deren Nistkästen sie später mit ihrem Nachgelege übernehmen können. Frühes Brüten sichert ihnen also die Möglichkeit, bei einem Verlust des Erstgeleges ggf. mit einem Nachgelege noch zum Erfolg zu kommen. Grundsätzlich ist davon auszugehen, dass ältere MNF-Weibchen zugleich DB-Weibchen sind, was sich nicht immer durch Fang bestätigen ließ, da die Aufgabe des Geleges schon während der Eiablage bzw. frühen Bebrütung des Geleges – und damit vor dem festgesetzten Fangtermin – erfolgte.

Ein vergrößertes Brutzeitfenster bietet die Möglichkeit, dass sich alte, früh brütende Weibchen und späte Erstbrüter fortschreitend zeitlich ‚entmischen‘ und so weniger oft um Nistplätze konkurrieren sollten (Pöysä et al. 1997). Die Beobachtungen legen tatsächlich nahe, dass alte MNE-Weibchen durch ihr frühes Brüten der Konkurrenz anderer Weibchen entgehen können. Es sind jedoch dann umgekehrt nicht Erstbrüter, die aufgrund ihres späteren Legebeginns die Kästen als MNF bevorzugt nutzen können. Ihr Anteil ist unter den MNF nicht, wie wegen des späten Brutzeitpunkts erwartbar, deutlich erhöht. Erstbrüter haben offensichtlich bei MNF verstärkt ältere Weibchen als Konkurrenten, die Nistkästen durch Nachgelege ebenfalls für sich beanspruchen.

4.4 Faktor: Größe des Geleges

MNE enthalten im Mittel mehr Eier als MNF. Aufgrund des höheren Alters der Weibchen, der fehlenden Erstbrüter und des frühen Brutzeitpunkts entspricht dies der Erwartung, da die Eizahl mit dem Alter der Weibchen ansteigt und Erstbrüter kleinere Gelege haben. Frühe Gelege sind allgemein größer (Dow & Fredga 1984, Ludwichowski 1998). Aber nicht nur die Gelegegröße, sondern auch ihre Verteilung differieren bei MNE und MNF erheblich (s. Abb. 2): MNF enthalten im Vergleich deutlich mehr kleinere Gelege. Für DEW 4083535, das sowohl DB wie MN zeigt, ist ein Zusammenhang zwischen Nachgelege und geringerer Eizahl erstmals belegt. Die beiden weiteren Weibchen mit DB haben ebenfalls ein kleines Nachgelege.

All dies weist ebenfalls – wie die Altersverteilung – auf einen größeren Anteil von Nachgelegen unter den MNF, fußend auf DB, hin. Sähe man alle Gelege mit einer Eizahl unter 10 als Nachgelege an, so zeigte ihr hoher Anteil, dass die entsprechenden Weibchen einen größeren Teil später Brutvögel ausmachten. Für die Schellente ist wie für die meisten Entenarten eine

erneute Brut nach Aufgabe des bebrüteten Erstgeleges kaum nachgewiesen. In welchem Ausmaß Nachgelege nach Verlust des Erstgeleges während der Eiablage auftreten, ist weitgehend unbelegt, wird aber zumindest als wahrscheinlich angenommen (Bauer & Glutz von Blotzheim 1969). In vielen Untersuchungen bleiben Nachgelege – im Gegensatz zum Brutparasitismus – als Einflussfaktor oft unberücksichtigt. So geht die im Mittel sinkende Gelegegröße bei älteren Weibchen möglicherweise eher auf deren höhere Zahl an Nachgelegen, denn auf andere Einflussfaktoren wie Seneszenz o. ä., zurück (Ludwichowski 1998, Milonoff et al. 2002). Möglicherweise passen MNF-Weibchen ihre Gelegegröße ggf. aber auch an ein nahes Brutzeitende an.

Vögel, die früher brüten, tendieren zu größeren Gelegen und mehr Jungvögeln (Lack 1968). In einem sich verändernden klimatischen Rahmen gilt dies allerdings weder durchgehend für alle Vogelarten, noch für unterschiedliche ökologische, geografische oder life-history-Bedingungen (Übersicht bei Dunn 2004, Dunn & Møller 2019). Eine Metastudie fand keinen Zusammenhang zwischen dem zeitlichen Fortschritt bei der Eiablage und Trends in der Populationsentwicklung (Dunn & Møller 2014). Teils werden zwar mehr Jungvögel flügge, doch hat dies kaum Auswirkungen auf die Bestandsgröße.

4.5 Doppelbruten (Nachgelege) desselben Weibchens (DB)

In drei Fällen zeitigten Schellenten des Untersuchungsgebiets nach Aufgabe des Erstgeleges im selben Jahr ein Nachgelege. Für Nachgelege dieser drei Weibchen spricht, dass die Erstgelege, auf denen die Weibchen gefangen wurden, in keinem Falle durch andere Weibchen weiter bebrütet, sondern in jedem Fall verlassen wurden. Wenn diese Weibchen dabei den Kasten inspiszierend und das Gelege parasitierend gefangen wurden, hätten sie im selben Jahr zunächst parasitiert und anschließend selbst gebrütet, und damit innerhalb einer Brutzeit ihre Brutstrategie geändert. Beobachtungen legen jedoch nahe, dass Weibchen ihr Parasitismus-Verhalten im selben Jahr beibehalten und in dieser Zeit keine Intention zur Brut, zumindest aber nicht zur Bebrütung des parasitierten Geleges, haben. Parasitierende Weibchen zeigen kaum eine Bindung an das Gelege. Parasitismus ist zudem kein Nebeneffekt von Nistplatzkonkurrenz (Pöysä 2003, Åhlund 2005). Ein Wechsel der Strategie zwischen verschiedenen

Brutjahren ist aber für andere Vogelarten belegt (Lyon & Eadie 2017).

4.5.1 Zu welchem Zeitpunkt erfolgt die Aufgabe des Erstgeleges?

Zu beurteilen bleibt, zu welchem Zeitpunkt die im Folgenden einzeln betrachteten Weibchen mit DB ihre Erstgelege zugunsten eines Nachgeleges aufgeben haben: schon in der Zeit der Eiablage, oder erst während der Bebrütung des Geleges? Ein wichtiges Kriterium für die Bewertung ist dafür der Zeitabstand zwischen beiden Eiablagen. Je größer dieser ist, desto wahrscheinlicher dürfte eine Bebrütung des Erstgeleges sein.

Der geringe zeitliche Abstand zwischen der ersten und zweiten Eiablage weist für Weibchen DEW 4026013 eher auf einen Gelegeverlust zum Zeitpunkt der Eiablage hin (so schon Bräger 1986). Zumindest dürfte das Erstgelege nicht sehr lange bebrütet worden sein. Der Zeitabstand kommt dem nahe, den auch Zicus (1990) für einen ähnlich bewerteten Fall angibt.

Weibchen DEW 4083535 sowie DEW N110966 gaben dagegen ihre Erstgelege wahrscheinlich erst in der Bebrütungsphase auf, und setzten nach Abbruch der Bebrütung die Eiablage in einem Nachgelege fort. Für Weibchen DEW 4083535 ist dies wegen der großen zeitlichen Differenz von 42 Tagen anzunehmen, auch wenn die Daten eine abschließende Einschätzung nicht sicher erlauben. Für eine Aufgabe noch in der Zeit der Eiablage spricht nur, dass das Weibchen beim Erstfang schwerer war, als dies im Mittel für brütende Weibchen gilt (s. u.).

Bei DEW N110966 begründet sich die Annahme, dass das Erstgelege erst während der Bebrütung verlassen wurde, aus der längsten nachgewiesenen Zeitspanne von 51 Tagen. Zudem wurde ein Weibchen zuvor schon auf dem bebrüteten Erstgelege beim Abflug aus dem Nistkasten beobachtet. Auch die geringe Körpermasse des Weibchens beim Fang spricht deutlich dafür. Damit dürfte dies bei Schellenten den ersten gesicherten Nachweis eines Nachgeleges, das einem bebrüteten Erstgelege folgt, darstellen.

4.5.2 Mögliche Ursachen der Brutaufgabe

Schellenten-Weibchen verlieren, wenn sie ihr Gelege bebrüten, deutlich an Körpermasse und sind im Jahreslauf zum Zeitpunkt des Schlupfes ihrer Jungvögel am leichtesten (Ludwichowski, unveröff., für *B. c. americana* siehe Mallory & Weatherhead 1993, Zicus & Riggs 1996). Sie nehmen erst während der Jungenaufzucht

wieder an Körpermasse zu (Zicus & Riggs 1996). Zwei Weibchen waren beim Fang auf dem Nachgelege deutlich leichter als auf dem Erstgelege. DEW N110966 bewegt sich konditionell während der Bebrütung des Nachgeleges im unteren Bereich der bislang für brütende Weibchen gewogenen Werte – wohl ein Hinweis auf seine erhebliche konditionelle Belastung. Eine schlechte Kondition kann bis zur Aufgabe des Geleges führen (Mallory & Weatherhead 1993). Diese mag auch Ursache für die reduzierte Eizahl der Nachgelege sein. Für eine tiefer gehende Analyse ist der Stichprobenumfang derzeit noch zu gering.

Beide Weibchen wurden auf großen, wahrscheinlich parasitierten Erstgelegen gefangen, deren Eizahl in einem Fall selbst nach dem Fang des Weibchens weiter anwuchs. Die genaue Ursache für die Brutaufgaben ist nicht eindeutig zu ermitteln. Allerdings verlassen manche Weibchen große Gelege als Reaktion auf den intraspezifischen Brutparasitismus auch in der Bebrütungsphase des Geleges (Eadie 1989), wobei sie allerdings in der Legephase auf früh zugelegte Eier mit einer Verringerung der Zahl eigener Eier reagieren können (Anderson & Eriksson 1982). Brutparasitismus kann Fitnessparameter wie die Gelegegröße und den Bruterfolg der Weibchen – u. a. in Abhängigkeit vom jeweiligen Brutzeitfenster und ihrem Brutalter – beeinträchtigen (Milonoff et al. 2002, Pöysä et al. 2014), was die Motivation für eine Aufgabe des Geleges erklärt.

Beide doppelt brütenden Weibchen waren mit drei und sieben Brutjahren bereits älter. Ihre weitere Lebensgeschichte ist dabei ein Indiz dafür, dass derzeit Weibchen mit DB in der Lage sind, trotz des im Brutjahr erhöhten konditionellen Aufwands weitere Gelege sowohl im selben wie in den Folgejahren zu haben. Ihre Gelege waren in späteren Jahren aber nicht erfolgreich, und die Weibchen verschwanden spätestens nach zwei weiteren Jahren aus dem Brutbestand. DEW 4026013 schritt als erstbrütendes, junges Weibchen mit DB in den Folgejahren gar nicht mehr zur Brut.

Mehrfache Bruten eines Weibchens im selben Jahr sind für viele Vogelarten typisch (Harrison 1987). Für Schellenten ist ein zweiter Brutversuch nach Verlust des Erstgeleges während der Eiablage bislang jedoch erst zweimal publiziert: Bräger (1986) weist für das Untersuchungsgebiet den ersten Nachweis aus, der in dieser Untersuchung einbezogen ist. Zicus (1990) beschreibt einen Fall, in dem ein Weibchen der amerikanischen Unterart *B. c. americana* nach Verlust des Geleges

während der Eiablage 19 Tage später ein neues Gelege begann und dieses zum Schlupf brachte.

4.5.3 Bedeutung von Nachgelegen

Nachgelege nach Verlust des Erstgeleges werden im Untersuchungsgebiet oft nicht differenziert erkannt und treten daher mutmaßlich häufiger auf. Der große Anteil kleiner Gelege sowie der hohe Anteil älterer Weibchen bestärkt für MNF diese Vermutung (s. o.). Sie bleiben im Untersuchungsgebiet aber weiterhin methodisch schwierig nachweisbar, da vermieden wird, ein Weibchen schon während der Eiablage zu fangen und zu identifizieren. In dieser Zeit ist die Aufgabe eines Geleges wahrscheinlicher, als wenn der Fang erst in der Bebrütungszeit des Gelenkes erfolgt. Mit einem späten Fang können untersuchungsbedingt induzierte Gelegeverluste weitgehend vermieden werden (Ludwichowski, unveröff.). Auch dies könnte ein Grund für den hohen Schlupferfolg im Untersuchungsgebiet sein (Bräger 1986, Ludwichowski 1998).

Nach Aufgabe eines Geleges erneut im selben Jahr zu brüten, kann den Reproduktionserfolg eines Weibchens – und damit seine Fitness – beeinflussen. Die Theorie sagt voraus, dass langlebige Individuen bei dem Versuch, den lebenslangen Fortpflanzungserfolg zu maximieren, kleinere Gelege produzieren und einen relativ geringeren jährlichen Fortpflanzungserfolg haben sollten als kurzlebige Individuen, da der lebenslange Fortpflanzungserfolg hauptsächlich durch eine hohe Überlebensrate von erwachsenen Tieren verbessert wird, was viele Fortpflanzungsversuche ermöglicht (Newton 1990). Für die DB bedeutet dies, dass Weibchen zusätzlich abschätzen müssen, ob sie durch ein Nachgelege langfristig erfolgreicher sind, als ggf. ein Jahr mit der Brut auszusetzen. Sie entscheiden zudem kurzfristig danach, wie ihre aktuelle Situation ist: haben sie noch eine genügend große Kondition, ist das Brutzeitfenster noch weit genug und stehen sichere Nistmöglichkeiten zur Verfügung?

Wohl entsprechend des höheren konditionellen Aufwands für die Bildung zweier Gelege sind diese Weibchen dabei leichter, bebrüten jedoch ihre Nachgelege erfolgreich. Diese sind aber deutlich kleiner und es schlüpfen weniger Jungvögel. Späte Jungvögel haben eine niedrigere Überlebensrate (Johnsgaard 1973) verbunden mit einem erhöhten Risiko der Prädation. Dies spricht zunächst gegen einen Fitness-Vorteil von DB. Geht man jedoch davon aus, dass diese Weibchen nicht mehr in der Lage gewesen wären, auch in den

Folgejahren erfolgreich zu brüten, so wäre für Nachgelege ein Vorteil gegeben. Für eine abschließende Beurteilung, ob Nachgelege auf Kosten des lebenszeitlichen Reproduktionserfolgs gehen, oder ob die wenigen, zusätzlich produzierten Jungvögel dazu geeignet sind, die Fitness ihrer Weibchen auch über die Lebenszeit zu erhöhen, ist derzeit der Datenumfang zu klein.

Bei Stockenten-Weibchen fällt die höchste Konzentration des die Eiablage beeinflussenden Luteinisierenden Hormons (LH) und des Testosterons in die Zeit der Eiablage. Während der Bebrütung des Geleges sinken die Konzentrationen schnell wieder ab (Donham 1979). Die Annahme, dass dadurch eine erneute Eiablage verhindert wird, dürfte zumindest bei Schellenten eher nicht zutreffen.

4.5.4 Bedeutung des Brutzeitfensters

In Moskau vergingen zwischen dem frühesten und spätesten Eiablagebeginn nur zwischen 21 und 55 Tage. Das Bruzeitfenster ist damit tendenziell kleiner als im Untersuchungsgebiet. Frühe und späte Termine korrelierten jahrweise (Avilova 2019). Über die Bedingungen für und die Häufigkeit von DB nach Aufgabe des Erstgeleges während der Bebrütung lässt sich im Untersuchungsgebiet noch kein Trend aufzeigen, auch wenn der erste bestätigte Fall im Jahr 2019 in ein sehr großes Brutzeitfenster fällt, und damit ein diesbezüglicher Zusammenhang nahe liegt. DB mag noch stärker als MN von der Größe des Brutzeitfensters abhängen. Dies erklärt ggf. ihr bislang seltenes Auftreten, auch wenn – wie oben ausgeführt – ein größerer Teil der DB in der Zeit der Eiablage beim Erstgelege unentdeckt und das Ausmaß schwer abschätzbar bleiben dürfte. Auch DB nach Aufgabe des Geleges in der Bebrütungsphase werden zukünftig möglicherweise häufiger auftreten und so vermehrt zu Nachgelegen führen. Neben dem direkten Nachweis durch zweifachen Fang des Weibchens in derselben Brutzeit gibt es eine Reihe weiterer Hinweise, die indirekt auf einen größeren Anteil von Nachbruten schließen lassen (s. o.).

Zur mutmaßlich geringeren Verbreitung von DB nach dem Verlust des Erstgeleges in der Bebrütungszeit mag auch beitragen, dass Weibchen längere Zeit für den Aufbau eigener Ressourcen für die erneute Eibildung benötigen. Zeit geht ggf. zuvor aber auch für das Suchen und Finden eines Männchens und die Auswahl eines neuen Nistplatzes verloren, wenn man davon ausgeht, dass die Weibchen nicht zur Speicherung von Spermien in der Lage sind (Birkhead 1992). Damit ist

das Zeitfenster oftmals sehr eng – zumeist wohl zu eng – bemessen, mit der Konsequenz, dass schon zeitlich bedingt keine weiteren Brutversuche unternommen werden können. Offen ist, ob Weibchen für eine neue Eiablage nach einer DB ihr Männchen wiederfinden, oder sich mit einem neuen Männchen paaren. Schellenten sind partnertreu (Ludwichowski 1996), so dass ersteres zu erwarten ist. Männchen verlassen die Gewässer jedoch schon in der Brutzeit. Ihr Abzug ins Mauseergebiet kann in Deutschland bereits vor dem 15. Mai einsetzen (Bernhardt 1940, Kraus & Krauss 1999), und damit zum Teil vor dem Zeitpunkt des Verlustes des Geleges. Erste Männchen erreichen das dänische Mauseergebiet schon im Juni; ab Mitte Juli beginnt dort die Schwinmauser (Jepsen 1973).

Für andere Entenarten sind DB bereits verstärkt nachgewiesen. Bei Brautenten *Aix sponsa* gehen im Süden der USA 3,8 % aller bzw. 9,6 % aller erfolgreich bebrüteten Gelege auf Zweitbruten desselben Weibchens zurück (Fredrickson & Hansen 1983, Kennamer & Hepp 1987). Arnold et al. (2010) zeigten für Stockenten, dass mehr als 57 % der zerstörten Nester von ihren Weibchen ersetzt werden, wobei früh im Jahr verlorene Nester häufiger Nachgelege nach sich zogen als späte. Erfolgreiche Nachbruten sind für diese Art selbst nach Verlust der ersten Jungvögel belegt (Staford 2001). Brautenten nutzten im Süden der USA im Mittel ein Brutzeitfenster von 157 Tagen (Kennamer & Hepp 1987). Erst- und Nachgelege begannen im Mittel am 14. Februar bzw. am 16. Mai. Damit dauert bei dieser Art die Brutzeit noch länger als bei Schellenten des Untersuchungsgebietes. Ob dies auch für Schellenten die zukünftige Entwicklungsrichtung aufzeigt, bleibt abzuwarten.

4.5.5 Resumee

Die Veränderungen im Brutverhalten stellen wahrscheinlich Anpassung an den Klimawandel dar. Die beschriebenen Verhaltensweisen eröffnen für die Schellente neue Optionen, sich diesem anzupassen. Dabei muss die Zukunft zeigen, ob sich die Trends fortsetzen und verfestigen, und wie sich das Verhalten langfristig auf den Bestand auswirkt (Guillemain et al. 2013), d. h. wie sich Überlebensrate und Fitness der an MN und DB angepassten Weibchen entwickeln, oder ob sich die zeitweise ggf. positive Entwicklung ins Negative kehrt (so Öst et al. 2021 für Eiderenten). Sollte der Klimawandel – wie vorhergesagt – weiter voranschreiten, erscheint es aber zunächst wahrscheinlich, dass eine

zunehmend größere Zahl der Weibchen die sich neu ergebenden Möglichkeiten auch nutzen wird.

Die Schellente scheint zumindest in Norddeutschland bislang besser als angenommen (Huntley et al. 2007), und wie auch für andere Entenarten vermutet (Arzel et al. 2014), mit den Herausforderungen des Klimawandels zurecht zu kommen. Eine detailliertere, statistische Analyse von Auswirkungen des Klimawandels auf weitere brutbiologische Aspekte aus dem Untersuchungsgebiet wird dazu gegebenenfalls ergänzende Hinweise liefern und ist für spätere Publikationen in Vorbereitung.

Die erfolgreiche Ausbreitungsgeschichte der Schellente von Osteuropa und Skandinavien nach Westeuropa belegt, dass sie in ihrem Verhalten ein großes Maß an Plastizität besitzt. Dies kann natürlich keinesfalls Anlass dafür sein, dem Klimawandel nicht entschlossen entgegenzutreten, da für die Mehrzahl der Tierarten und Lebensräume deutlich negative Auswirkungen zu erwarten sind (u. a. Mosbrugger et al. 2014, Fox et al. 2015).

5 Danksagung

Mein Dank gilt Dr. Stefan Bräger, Wiebke Bahruth und dem wechselnden Team der Vogelschutzgruppe der ev. Jugend Preetz für die tatkräftige Unterstützung in der Feldarbeit. Weiterführende Hinweise zu Manuskriptentwürfen gaben in dankenswerter Weise Dr. Stefan Bräger, Dr. Jutta Leyrer und Lisa Vergin. Die Nistkästen wurden zu einem Teil vom NABU Preetz-Probstei bereitgestellt, finanziert über die Umweltlotterie BINGO.

6 Summary: Adaptation to Climate Change? Common Goldeneyes *Bucephala clangula* extend their breeding season, using nestboxes twice and breed twice a year

The breeding behavior of goldeneyes in eastern Schleswig-Holstein has been recorded intensively since 1971. Since last 44 years this population showed that nestboxes were often used by two females within the same breeding season. In addition, individual females successfully incubated replacement clutches after losing their first clutch during incubation. This behavior has only rarely been described in detail for goldeneyes. Influencing factors and causes of this behavior are probably a continuous, climate-driven extension of the breeding season and possibly an increasing

breeding density. Qualities of the affected females as well as effects on fitness are discussed and future perspectives of this behavior are shown. At least in northern Germany Goldeneyes appear to be able to achieve a higher reproductive rate in a prolonged breeding season through better use of their limited nesting space and by renesting, and thus adapt to the consequences of climate change.

7 Literatur

- Åhlund, M. 2005. Behavioural tactics at nest visits differ between parasites and hosts in a broodparasitic duck. *Anim Behav* 70: 433–440.
- Andersson, M. & M. O. G. Eriksson 1982. Nest Parasitism in Goldeneyes *Bucephala clangula*: Some Evolutionary Aspects. *Am. Nat.* 120: 1–16.
- Arnold, T. W., J. H. Devries & D. W. Howerter 2010. Factors that affect renesting in Mallards (*Anas platyrhynchos*). *Auk* 127: 212–221.
- Arzel, C., L. Dessborn, H. Pöysä, J. Elmberg, P. Nummi & K. Sjöberg 2014. Early springs and breeding performance in two sympatric duck species with different migration strategies. *Ibis* 156: 288–298.
- Avilova, K. V. 2019. The Structure and Numbers Dynamics of the Urban Goldeneye (*Bucephala clangula*, Anseriformes, Anatidae) Population in Moscow. *Biology Bulletin* 46: 1084–1096.
- Bairlein, F., J. Dierschke, V. Dierschke, V. Salewski, O. Geiter, K. Hüppop, U. Köppen & W. Fiedler 2014. Atlas des Vogelzugs. Aula-Verlag, Wiebelsheim.
- Baranov, V., J. Jourdan, F. Pilotto, R. Wagner & P. Haase 2020. Complex and nonlinear climate-driven changes in freshwater insect communities over 42 years. *Conservation Biology* 34: 1241–1251.
- Bauer, K. M. & U. N. Glutz von Blotzheim 1969. Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bd. 3 (2). Akademische Verlagsgesellschaft, Frankfurt am Main.
- Berndt, R. K., B. Koop & B. Struwe-Juhl 2002. Brutvogelatlas. Vogelwelt Schleswig-Holsteins. Bd. 5. Wachholtz Verlag, Neumünster.
- Bernhardt, P. 1940. Beitrag zur Biologie der Schellente (*Bucephala clangula*). *Journ. Orn.* 88: 488–497.
- Birkhead, T. R. 1992. Numbers and Size of Sperm Storage Tubules and the Duration of Sperm Storage in Birds – a Comparative Study. *Biological Journal of the Linnean Society* 45: 363–372.
- Bräger, S. 1986. Breeding biology and population dynamics of a population of Goldeneye (*Bucephala clangula*) in northern Germany [in German]. *Die Vogelwelt* 107: 1–18.
- Clark, R. G., H. Pöysä, P. Runko & A. Paasivaara 2014. Spring phenology and timing of breeding in short-distance migrant birds: phenotypic responses and offspring recruitment patterns in common goldeneyes. *Journal of Avian Biology* 45: 457–465.

- Dessborn, L. 2011. The influence of food abundance patterns and predation on breeding ducks with a special emphasis on the interactions between ducklings and fish. Doctoral Thesis Swedish University of Agricultural Sciences. Umeå.
- Dessborn, L., J. Elmberg, P. Nummi, H. Pöysä & K. Sjöberg 2009. Hatching in dabbling ducks and emergence in chironomids: a case of predator-prey synchrony? *Hydrobiologia* 636: 319–329.
- Deutscher Wetterdienst DWD 2020. 2020 bestätigt als zweitwärmstes Jahr den fortschreitenden Klimawandel. Pressemitteilung vom 30. Dezember 2020: 1–7.
- Dow, H. & S. Fredga 1984. Factors Affecting Reproductive Output of the Goldeneye Duck *Bucephala clangula*. *Journ. Anim. Ecol.* 53: 679–692.
- Drever, M. C. & R. G. Clark 2007. Temperature, clutch initiation date and duck nest success: a test of the mismatch hypothesis. *Journal of Animal Ecology* 76: 139–148.
- Donham, R. S. 1979. Annual Cycle of Plasma Luteinizing Hormone and Sex Hormones in Male and Female Mallards (*Anas platyrhynchos*). *Biology of Reproduction* 21: 1273–1285.
- Dow, H. & S. Fredga 1984. Factors Affecting Reproductive Output of the Goldeneye Duck *Bucephala clangula*. *Journ. Anim. Ecol.* 53: 679–692.
- Dunn, P. O. 2004. Breeding Dates and Reproductive Performance. In: Møller, A. P., W. Fiedler & P. Berthold (Editors). *Birds and Climate Change*. Academic Press: 69–85.
- Dunn, P. O. & A. P. Møller 2014. Changes in breeding phenology and population size of birds. *Journal of Animal Ecology* 83: 729–739.
- Dunn, P. O. & A. P. Møller 2019. *Effects of climate change on Birds*. Second Edition. Oxford University Press.
- Eadie, J. 1989. Alternative reproductive tactics in a precocial bird: the ecology and evolution of brood parasitism in goldeneyes. Ph.D. thesis, University of British Columbia, Vancouver, Canada.
- Eadie, J. & G. Gauthier 1985. Prospecting for nest sites by cavity-nesting ducks of the genus *Bucephala*. *The Condor* 87: 528–534.
- Eriksson, M. O. G. 1979. Aspects of the breeding biology of the goldeneye *Bucephala clangula*. *Holarctic Ecology* 2: 186–194.
- Eriksson, M. O. G. & M. Andersson 1982. Nest parasitism and hatching success in a population of Goldeneyes *Bucephala clangula*. *Bird Study* 29: 49–54.
- Fox, A. D., J. E. Jönsson, T. Aarvak, T. Bregnballe, T. K. Christensen, K. K. Clausen, P. Clausen, L. Dalby, T. E. Holm, D. Pavón-Jordan, K. Laursen, A. Lehtikainen, S.-H. Lorentsen, A. P. Møller, M. Nordström, M. Öst, P. Söderquist & O. R. Therkildsen 2015. Current and Potential Threats to Nordic Duck Populations – A Horizon Scanning Exercise. *Annales Zoologici Fennici* 52: 193–220.
- Fredga, S. & H. Dow 1983. Annual variation in the reproductive performance of Goldeneyes. *WWT Publications* 34: 120–126.
- Fredrickson, L. H. & J. L. Hansen 1983. Second broods in wood ducks (*Aix sponsa*, Missouri). *Journal of Wildlife Management* 47: 320–326.
- Guillemain, M., H. Pöysä, A. D. Fox, C. Arzel, L. Dessborn, J. Ekroos, G. Gunnarson, T. E. Holm, T. K. Christensen, A. Lehtikainen, C. Mitchel, J. Rintala & A. P. Møller 2013. Effects of climate change on European ducks: what we know and what do we need to know? *Wildl. Biol.* 19: 404–419.
- Halupka, L. & K. Halupka 2017. The effect of climate change on the duration of avian breeding seasons: a meta-analyses. *Proc. R. Soc. B* 284: 20171710. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2017.1710>.
- Hällfors, M. H., L. H. Antão, M. Itter, A. Lehtikainen, T. Lindholm, T. Roslin & M. Saastamoinen 2020. Shifts in timing and duration of breeding for 73 boreal bird species over four decades. *PNAS* 117: 18557–18565.
- Harrison, C. 1987. *Bird Nests, Eggs and Nestlings*. Collins Field Guide.
- Huntley, B., R. E. Green, Y. C. Collingham & S. G. Willis 2007. *A Climatic Atlas of European Breeding Birds*. Lynx, Barcelona.
- Husby, A., D. H. Nussey, M. E. Visser, A. J. Wilson, B. C. Sheldon & L. E. B. Kruuk 2010. Contrasting patterns of phenotypic plasticity in reproductive traits in two great Tit (*Parus mayor*) populations. *Evolution* 64: 2221–2237.
- Jepsen, P. U. 1973. Studies of the Moulting Migration and Wing-feather Moulting of the Goldeneye (*Bucephala clangula*) in Denmark. *Danish Review of Game Biology* 8, Vol. 6.
- Johnsgaard, P. A. 1973. Proximate and ultimate determinants of clutch size in Anatidae. *Wildfowl* 24: 144–149.
- Keller, V., S. Herrando, P. Vorisek, M. Franch, M. Kipson, P. Milanesi, D. Marti, M. Anton, A. Klvanova, M. V. Kalyakin, H.-G. Bauer & R. P. B. Foppen 2020. *European Breeding Bird Atlas 2: Distribution, Abundance and Change*. European Bird Census Council & Lynx Edicions, Barcelona.
- Kenamer, R. A. & G. R. Hepp 1987. Frequency and Timing of Second Broods in Wood Ducks. *Wilson Bulletin* 99: 655–662.
- Kieckbusch, J., B. Hälterlein & B. Koop 2021. Die Brutvögel Schleswig-Holsteins – Rote Liste. Landesamt für Landwirtschaft, Umwelt und ländliche Räume des Landes Schleswig-Holstein. 230 S.
- Koop, B. & R. K. Berndt 2014. *Zweiter Brutvogelatlas. Vogelwelt Schleswig-Holsteins*. Bd. 7. Wachholtz, Neumünster. 504 S.
- Kraus, M. & W. Krauss 1999. Die Schellente *Bucephala clangula* in der Oberpfalz: Bestandsentwicklung und Bemerkungen zur Brutbiologie. *Ornith. Anz.* 38: 149–160.
- Lack, D. 1968. *Ecological Adaptions for Breeding in Birds*. Methuen, London.
- Ludwichowski, I. 1996. Erstverpaarung und Partnertreue von Männchen einer norddeutschen Population der Schellente *Bucephala clangula*. *Corax* 16: 388–392.
- Ludwichowski, I. 1997. Langfristige Trends bei Flügelgröße, Körpermasse und brutbiologischen Parametern erstbrütender Weibchen eines norddeutschen Bestands der Schellente (*Bucephala clangula*). *Die Vogelwarte* 39: 103–116.
- Ludwichowski, I. 1998. Einfluss des Alters auf brutbiologische Parameter bei norddeutschen Schellenten *Bucephala clangula*. *Orn. Beob.* 95: 1–10.

- Ludwichowski, I., R. Barker & S. Bräger 2002. Nesting area fidelity and survival of female Common Goldeneyes *Bucephala clangula*: are they density-dependent? *Ibis* 144: 452–460.
- Lyon, B.E. & J.M. Eadie 2017. Why Do Birds Lay Eggs in Conspecifics' Nests? In: *Avian Brood Parasitism*. Springer International: 105–123.
- Mallory, M.L. & P.J. Weatherhead 1993. Incubation Rhythms and Mass Loss of Common Goldeneyes. *The Condor* 95: 849–859.
- Messmer, D. J., R. T. Alisauskas, H. Pöysä, P. Runko & R. G. Clark 2021. Plasticity in timing of avian breeding in response to spring temperature differs between early and late nesting species. *Scientific Reports* 11. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-84160-6>.
- Milonoff, M., H. Pöysä & P. Runko 2002. Reproductive performance of Common Goldeneye *Bucephala clangula* females in relation to age and lifespan. *Ibis* 144: 585–592.
- Mosbrugger, V., G. Brasseur, M. Schaller & B. Stribrny (Hrsg.) 2014. Klimawandel und Biodiversität – Folgen für Deutschland. WBG, Darmstadt.
- Newton, I. 1989. *Lifetime Reproduction Success*. Academic Press.
- Öst, M., A. Lehtikoinen & K. Jaatinen 2021. Top-down effects override climate forcing on reproductive success in a declining sea duck. *Oikos* 2022. Issue 3. doi: 10.1111/oik.08762.
- Oja, H. & H. Pöysä 2007. Spring phenology, latitude, and the timing of breeding in two migratory ducks: implications of climate change impacts. *Ann. Zool. Fennici* 44: 475–485.
- Savard, J.-P. & J. Eadie 1989. Survival and breeding philopatry in Barrow's and Common Goldeneyes. *The Condor* 91: 198–203.
- Paasivaara, A. & H. Pöysä 2007. Survival of common goldeneye *Bucephala clangula* ducklings in relation to weather, timing of breeding, brood size, and female condition. *Journal of Avian Biology* 38: 144–152.
- Pöysä, H., P. Runko & V. Ruusila 1997. Natal philopatry and the local resource competition hypothesis: data from the Common Goldeneye. *Journal of Avian Biology* 28: 63–67.
- Pöysä, H., M. Milonoff & J. Virtanen 1997. Nest predation in hole-nesting birds in relation to habitat edge: an experiment. *Ecography* 20: 329–335.
- Pöysä, H. 1999. Conspecific nest parasitism is associated with inequality in nest predation risk in the common goldeneye (*Bucephala clangula*). *Behavioral Ecology* 10: 533–540.
- Pöysä, H. & S. Pöysä 2002. Nest-Site Limitation and Density Dependence of Reproductive Output in the Common Goldeneye *Bucephala clangula*: Implications for the Management of Cavity-Nesting Birds. *Journ. Appl. Ecol.* 39: 502–510.
- Pöysä, H. 2003. Low host recognition tendency revealed by experimentally induced parasitic egg laying in the common goldeneye (*Bucephala clangula*). *Can. J. Zool.* 81: 1561–1565.
- Pöysä, H., J. Eadie & B. Lyon 2014. Conspecific brood parasitism in waterfowl and cues parasites use. *Wildfowl Special Issue* No. 4: 192–219.
- Pöysä, H. & A. Paasivaara 2016. Nest predation risk, but not demography, drives dynamics of conspecific brood parasitism. *Behavioral Ecology* 27: 196–203.
- Raudonikis, L. 1998. Atypical Behaviour of Goldeneye (*Bucephala clangula*) during the Breeding Season in Water Bodies of Druskininkai Town. *Acta Zoologica Lituanica* 8: 166–167.
- Ruusila, V., H. Pöysä & P. Runko 2000. Characteristics of maternal family lineages in a Common Goldeneye *Bucephala clangula* breeding population. *Ornis Fennica* 77: 77–82.
- Saurola, P., J. Valkama & W. Velmala 2013. The Finnish Bird Ringing Atlas. Vol I. Finnish Museum of Natural History and Ministry of Environment, Helsinki.
- Savard, J.-P. L. 1984. Territorial Behaviour of Common Goldeneye, Barrow's Goldeneye and Bufflehead in Areas of Sympatry. *Ornis Scandinavica* 15: 211–216.
- Sirén, M. 1957. On site-faithfulness of Goldeneye. *Suomen Riista* 11: 130–133 (in Finnish).
- Stafford, J. 2001. Evidence for Double Brooding by a Mallard, *Anas platyrhynchos*, in Eastern South Dakota. *Canadian Field Naturalist* 115: 502–504.
- Väänänen, V.-M., P. Nummi, H. Pöysä, M. Rask & K. Nyberg 2012. Fish-duck interactions in boreal lakes in Finland as reflected by abundance correlations. *Hydrobiologia* 697: 85–93.
- Visser, M. E., A. J. van Noordwijk, J. M. Tinbergen & C. M. Lessells 1998. Warmer springs lead to mistimed reproduction in great tits (*Parus major*). *Proc. Roy. Soc. London* 265: 1867–1870.
- Zicus, M. C. & M. R. Riggs 1996. Change in Body Mass of Female Common Goldeneyes during Nesting and Brood Rearing. *Wilson Bull.* 108: 61–71.
- Zicus, M. C. 1990. Renesting by a Common Goldeneye. *Journal of Field Ornithology* 61: 245–248.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Corax](#)

Jahr/Year: 2022

Band/Volume: [25](#)

Autor(en)/Author(s): Ludwichowski Ingo

Artikel/Article: [Anpassung an den Klimawandel? Schellenten Bucephala clangula verlängern ihre Brutzeit, nutzen Nistkästen doppelt und zeitigen erfolgreiche Nachgelege – Analyse der Daten eines norddeutschen Brutbestandes im Zeitraum 1978–2021 345-363](#)