

# Einholen oder Überholen? Die Bedeutung von Zweitbruten für den Bruterfolg der Bleßralle (*Fulica atra*)

Von Jochen Bellebaum

Abstract: BELLEBAUM, J. (2000): The importance of second broods for the reproductive success in the Coot (*Fulica atra*). Vogelwarte 40: 198–205.

Seasonal occurrence and success of first and second broods were investigated in two Coot populations in Westphalia (North-West Germany) 1992–1995. In the seminatural Lippe valley second broods occurred only in one of three years. Among the population in the Ruhr valley, 10–33 % of the breeding pairs started a second brood, presumably due to high winter temperatures and productivity of the breeding habitat (sewage pond).

Mean breeding success (fledglings per territory and year) in the Ruhr valley was lowest in territories without double broods. In territories with double broods in two years, on average twice as many young fledged in the first brood as compared to territories without double broods. Also, most second broods were successful. In territories with only one double brood success was intermediate in the first and zero in the second brood.

In high quality territories pairs were able to maximize their reproductive output by a second brood after a high success in the first brood. These adults are thought to be of high individual quality. The result confirms the quality hypothesis. Double broods did not compensate for a low success of early first broods as expected under the date hypothesis.

Key words: European coot, *Fulica atra*, double broods, breeding success

Address: Prof.-Schulte-Str. 6, D-45657 Recklinghausen, Germany.

## 1. Einleitung

Bei Bleßralle ist eine Jahresbrut die Regel. Zumindest in Mitteleuropa ziehen aber einzelne Paare zwei Bruten auf (GLUTZ et al. 1973). Als Voraussetzung hierfür gilt ein früher Beginn der Erstbrut (BRINKHOF et al. 1997).

Der Bruterfolg hängt bei Bleßralle weitgehend von saisonalen Schwankungen im Nahrungsangebot (vornehmlich Insekten) ab (HORSFALL 1984, BRINKHOF 1997a). Dabei sind sowohl sehr frühe als auch sehr späte Bruten weniger erfolgreich als mäßig frühe (BRINKHOF et al. 1993). Unter diesen Bedingungen wäre zu erwarten, daß Paare mit frühem Brutbeginn einen geringen Erfolg der ersten Brut durch eine zweite Brut ausgleichen, um erfolgreichere Paare mit späterem Brutbeginn „einzuholen“ (Kalenderhypothese, VERBOVEN & VERHULST 1996).

Dagegen sagt die Qualitätshypothese voraus, daß frühe Bruten von einer hohen Revier- oder Altvogelqualität abhängig sind und einen mindestens ebenso hohen Erfolg erzielen wie spätere Bruten (VERBOVEN & VERHULST 1996). Die früh brütenden Paare können ihre Reproduktion in der Folge durch eine zweite Brut steigern. Da der Zeitpunkt der Eiablage bei der Bleßralle alters- und individuenabhängig ist (PERDECK & CAVÉ 1992), ist ein Einfluß der Revier- oder Altvogelqualität auf das Auftreten von Zweitbruten ebenfalls denkbar.

Zweitbruten kommen in den darauf untersuchten Populationen jedoch nur unregelmäßig vor (GLUTZ et al. 1973). In zwei Brutgebieten in Nordrhein-Westfalen wurde deshalb nach Voraussetzungen und Ergebnissen von Zweitbruten gesucht. Einzelne Fälle von Zweitbruten und späten Bruten waren zuvor aus der Region bekannt (STICHMANN in PEITZMEIER 1969).

## 2. Material und Methode

Die Beobachtungen fanden in den Jahren 1992–1995 im Ruhrtal bei Bochum (Ruhrgebiet) und 1992–1994 im Lippetal bei Haltern (Westmünsterland) statt.

Untersuchungsgebiet im Ruhrtal war der 7,8 ha große Oelbachklärteich 3 und der anschließende 600 m lange letzte Abschnitt des Oelbachs bis zur Einmündung in den Ruhrstausee Kemnade. Der Teich dient als

Nachklärteich einer Kläranlage und weist an den Ufern bis zu 10 m breite Flachwasserzonen auf, die zu Untersuchungsbeginn mit dichtem Röhricht aus Rohrkolben (*Typha latifolia*) bestanden waren (KÜPPER & ZEHNTER 1990). Bis 1995 lichteten sich diese Röhrichtgürtel und verschwanden an den schmaleren Stellen zuletzt völlig. Über eine Belüftungsstufe fließt das Wasser aus dem Teich in den vollständig ausgebauten und aufgestauten Oelbach (6 m breit, mittlere Wassertiefe 0,9 m), der durch sein geringes Gefälle eher als Stillgewässer zu betrachten ist. Die Wassertemperatur im Klärteich sinkt im Winter selten unter 9 °C (KÜPPER & ZEHNTER 1990). Der Klärteich friert daher nur selten bei anhaltendem Frost zu, der Oelbach blieb im gesamten Untersuchungszeitraum eisfrei.

Bevorzugte Neststandorte waren am Teich Rohrkolben (8 von 11 Revieren), am Bach überhängende Weidenbüsche (*Salix spec.*, 3 Reviere) und überwachsene Ufer (2 Reviere).

Im Lippetal (33 km NW) brüteten Bleßralen an zahlreichen Stillgewässern. Untersuchungsschwerpunkt war ein ca. 3 ha großes, relativ flaches Stillgewässer („Meinken“) mit Beständen von Schilf (*Phragmites australis*), Rohrkolben und Binsen (*Juncus spec.*) und Weidengebüsch als Nistplatzangebot. Weitere Paare brüteten in jährlich wechselnder Anzahl in Weidenbüschen im Überflutungsbereich der Lippe.

Während der Brutsaison wurde in jedem Jahr von Anfang April bis Mitte August in einer Begehung pro Pentade (Ruhtal) bzw. Dekade (Lippetal) die Anzahl der Bruten und das Brutgeschehen durch Beobachtung vom Ufer aus erfaßt. Sämtliche brutanzeigenden Verhaltensweisen (Balz, Nestbau, Brüten, Junggeführten) wurden notiert. Besonderes Augenmerk wurde jeweils auf eine möglichst vollständige Zählung der Jungvögel gelegt. Die Beobachtungen wurden solange fortgesetzt, bis keine nichtflüggen Jungvögel mehr vorhanden waren. Vom Schlupf bis zum Flüggerwerden der Jungvögel vergehen bei Bleßralen ca. 55 Tage (GLUTZ et al. 1973). Nach dem Flüggerwerden hielt sich ein Teil der Jungvögel außerhalb der Reviere auf, daher wurde als Bruterfolg die Anzahl der Jungvögel in der zehnten Lebenspentade (Mindestalter 46–50 Tage) gewertet. BRINKHOF et al. (1993) verwendeten ein vergleichbares Alter von 49 Tagen. Da die Altvögel nicht individuell markiert waren, wurden als Zweitbruten nur Fälle gewertet, in denen die Jungvögel der ersten Brut neben dem brütenden Weibchen bzw. den Jungen der zweiten Brut geduldet wurden. Flüge Bleßralen können noch über längere Zeit im Revier verbleiben (KORNOWSKI 1957, GLUTZ et al. 1973, eig. Beob.). Eine irrtümliche Erfassung von Ersatzbruten nach vollständigem Verlust der Erstbrut als Zweitbrut war damit ausgeschlossen.

Die Lage der einzelnen Reviere veränderte sich im Untersuchungszeitraum kaum. In einem Revier am Oelbach wurde ein überwintertes Paar beobachtet, das einen flüggen Jungvogel aus der zweiten Brut 1991 durchgehend bis Februar 1992 im Revier duldet (K. DÜNSCHEDE, unveröffentlichte Staatsexamensarbeit, Ruhr-Universität Bochum; eig. Beob.). Die mehrjährige Besetzung durch dieselben Individuen ist für andere Reviere nicht nachgewiesen, angesichts der hohen Lebenserwartung von Bleßralen aber denkbar (GLUTZ et al. 1973). Für den Vergleich der Brutergebnisse wurden daher für jedes Revier Mittelwerte aus allen Untersuchungsjahren gebildet, in denen im Revier Dunenjunge beobachtet wurden. Da sich die Verteilung von Mittelwerten im Vergleich zu den Ausgangsdaten einer Normalverteilung annähert (SACHS 1992), habe ich diese mit *t*-Test bzw. Varianzanalyse auf Unterschiede geprüft. Für alle anderen Werte wurden verteilungsfreie Verfahren verwendet (*U*-Test, Rangkorrelationskoeffizient  $\tau$  nach Kendall). Unterschiede im Anteil der Zweitbruten zwischen den Untersuchungsgebieten wurden mit dem *G*-Test geprüft (SACHS 1992).

Dank: Dr. H. HÖTKER danke ich für kritische Anmerkungen zum Manuskript.

### 3. Ergebnisse

Im Ruhtal brüteten jährlich 1–3 Brutpaare zweimal (Tab. 1).

Die Schlupftermine (und damit der Brutbeginn) streuten am Oelbach stärker als am Klärteich, wobei die Brutperiode am Oelbach deutlich früher begann und endete (Abb. 1). Das früheste bebrütete Gelege fand DÜNSCHEDE (l. c.) hier am 14. März 1992 in einem Revier, in dem 1991 und 1992 jeweils zweimal gebrütet wurde.

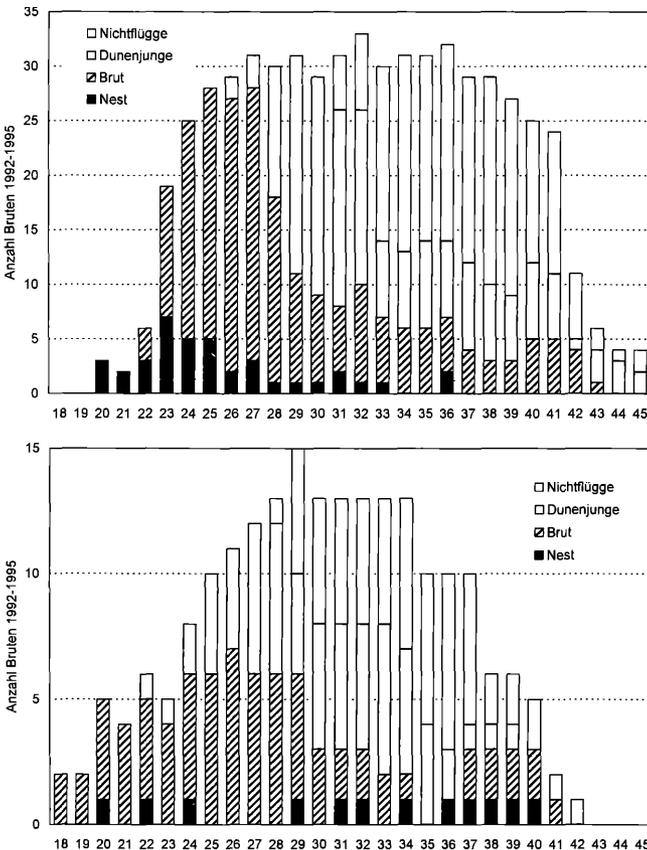
Die Schlupftermine der Erstbruten zweimal brütender Paare unterschieden sich jedoch nicht signifikant von den Schlupfterminen bei Paaren mit nur einer Jahresbrut (*U*-Test:  $Z = -0,079$ ,  $p = 0,94$ ; Abb. 2). Getestet wurden Schlupftermine bis zur 31. Pentade, da in der 32. die früheste Zweitbrut schlüpfte und alle späteren Erstbruten nicht mehr auf Erstgelege zurückgehen dürften. Die frühesten Schlupftermine für Einfachbruten in der 24. und 25. Pentade wurden allerdings in zwei benachbarten Revieren beobachtet, von denen in einem in zwei Jahren Zweitbruten stattfanden, was

Tab. 1: Bestandsentwicklung (Brutpaare) und Bruterfolg (flügge Junge/Pair; alle Bruten zusammengefaßt) in beiden Untersuchungsgebieten. In Klammern: Anzahl nachgewiesener Zweitbruten. Vierfeldertest auf unterschiedliche Anteile von Zweitbruten im Ruhrtal und Lippetal,  $df = 1$ . – Numbers of breeding pairs and breeding success (fledglings/pair) during the study. In brackets: number of recorded second broods. G is given for proportions of double broods in the Ruhr and Lippe valley, two-by-two tables,  $df = 1$ .

	Ruhrtal		Bruterfolg / breeding success	Lippe	Lippetal "Meinken"		Bruterfolg / breeding success	
	Oelbach	Klärteich						
1992	4 (2)	11 (1)	2,2	12	18	1,7	G = 5,24, p < 0,05	
1993	5 (1)	10 (2)	2,1	4 (1)	21 (2)	2,3	G = 0,26, n. s.	
1994	2 (1)	9 (2)	1,4	5	12	1,1	G = 4,47, p < 0,05	
1995	3	7 (1)	1,8					

auf einen revier- oder individuenabhängigen frühen Brutbeginn hinweist. Die Zweitbruten schlüpfen mindestens 35–46 Tage nach der ersten Brut im jeweiligen Revier (Zeitraum zwischen der Erstbeobachtung der ersten Brut und der letzten Kontrolle vor Schlupf der zweiten Brut).

Bei Erstbruten war ein früher Schlupftermin mit einer höheren Anzahl Dunenjunge ( $\tau = -0,42$ ,  $N = 17$ ,  $p = 0,028$ ) und einem höheren Bruterfolg ( $\tau = -0,44$ ,  $N = 16$ ,  $p = 0,029$ ) korreliert.



Reviere mit Zweitbruten wiesen bereits bei der Erstbrut eine größere Zahl von Dunenjungen auf als solche ohne Zweitbrut ( $t$ -Test,  $t = 2,87$ ,  $df = 14$ ,  $p = 0,012$ ) und mehr Junge erreichten die zehnte Lebenspentade ( $t$ -Test,  $t = 2,31$ ,  $df = 14$ ,  $p = 0,036$ ), das gleiche gilt für den Gesamtbruterfolg (Tab. 2).

Abb. 1: Jahreszeitliches Auftreten der Bleßrallenbruten im Ruhrtal im gesamten Untersuchungszeitraum nach Jahrespentaden (Summen 1992–1995). – Seasonal occurrence of nests, breeding adults, downy chicks and elder chicks in the two parts of the study area "Ruhr valley".  
a) Klärteich – Sewage pond  
b) Oelbach

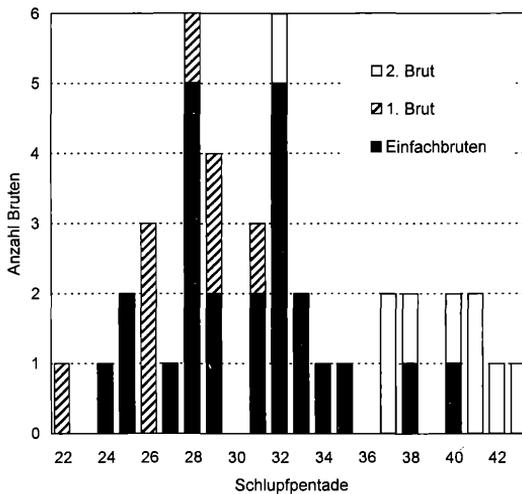


Abb. 2: Verteilung der Schlupfzeitpunkte im Ruhrtal im gesamten Untersuchungszeitraum nach Jahrespentaden (Summen 1992–1995). – Distribution of hatching dates (pentades) in the Ruhr valley.

Unterscheidet man zwischen Revieren ohne, mit einer und zwei Zweitbruten, so unterschieden sich die drei Gruppen in der Zahl der Dunenjungungen der Erstbrut (ANOVA  $F = 4,83$ ,  $df = 2$ ,  $p = 0,027$ ) und der Erstbruterfolge (Abb. 3; ANOVA  $F = 6,02$ ,  $df = 2$ ,  $p = 0,014$ ).

In den fünf Revieren mit nur einer Zweitbrut im Untersuchungszeitraum waren alle Zweitbruten erfolglos und der Gesamtbruterfolg daher mit dem Erstbruterfolg identisch (Abb. 3). Von fünf erfaßten Zweitbruten in den drei Revieren mit Zweitbruten in zwei Untersuchungsjahren waren dagegen vier erfolgreich mit je 1, 1, 2 und 3 flüggen Jungvögeln. In diesen Revieren waren damit zwei Drittel der Zweitbruten erfolgreich, der Gesamtbruterfolg lag im Mittel bei 3,5, 3,7 und 7 flüggen Jungvögeln pro Jahr aus Erst- und Zweitbruten.

Im Lippetal war der Anteil der Zweitbruten geringer als im Ruhrtal (Tab. 1). Nur 1993 fanden drei Zweitbruten an Stillgewässern statt (12 % der Brutpaare; Tab. 1).

Diese drei Reviere unterschieden sich von Revieren ohne Zweitbrut nur hinsichtlich der Gesamtzahl der Dunenjungungen in der Schlupfpentade ( $t$ -Test,  $t = 2,71$ ,  $df = 21$ ,  $p = 0,013$ ), nicht jedoch im Gesamtbruterfolg ( $t$ -Test,  $t = 1,68$ ,  $df = 21$ ,  $p = 0,11$ ). Zwei Zweitbruten waren erfolgreich mit

Tab. 2: Mittlere jährliche Jungvogelzahl pro Revier 1992–1995 im Ruhrtal (Erst- und Zweitbruten zusammengefaßt).  $t$ -Test,  $df = 14$ . – Mean numbers of chicks of different age per year and territory in the Ruhr valley 1992–1995.  $t$ -Test,  $df = 14$ .

Mindestalter (Tage) / minimum age of chicks (days)	8 Reviere ohne Zweitbrut / territories without double broods	8 Reviere mit Zweitbrut / territories with double broods	
1-5 – nach Schlupf / after hatching	3,6	6,9	$t = 4,81$ , $p < 0,001$
26-30 – selbständige Ernährung / independent	2,6	5,2	$t = 3,25$ , $p = 0,006$
46-50 – flügge / fledged	1,3	3,1	$t = 2,28$ , $p = 0,039$



(Beginn der Apfelblüte: 25. Pentade; PEITZMEIER 1969) einen vergleichbar frühen Schlupf nicht beobachten.

Die Mehrzahl der Zweitbruten im Ruhrtal war erfolglos. Dies weist darauf hin, daß der Rückgang der Jungvogelnahrung und infolgedessen ein Anstieg der Kükensterblichkeit im Lauf der Brutsaison (BRINKHOF 1997a, BRINKHOF & CAVÉ 1997) auch hier eintrat.

Bei der Bleßralle besetzen wie bei anderen langlebigen Vogelarten in der Regel ältere, konkurrenzstarke Vögel die besten Reviere, zugleich brüten diese Paare früher (PERDECK & CAVÉ 1992). Frühe Bruten enthalten zudem mehr Eier und Junge (HAVLÍN 1970, BRINKHOF et al. 1993). Der Einfluß von Revier- und Altvogelqualität auf den Bruterfolg ist bei dieser stark territorialen Art eng korreliert (BRINKHOF et al. 1997). Die Möglichkeit zur Überwinterung im Revier dürfte eine frühe Revierbesetzung zusätzlich erleichtern.

Revier- und Altvogelqualität ermöglichten demnach im Ruhrtal eine frühe Revierbesetzung und Eiablage und dadurch gleichzeitig einen höheren Erstbruterfolg und eine weitere Brut im selben Jahr. Der besonders frühe Brutbeginn kann als wichtige Voraussetzung für den Beginn einer erfolgreichen zweiten Brut gelten (s. u.). PERDECK & CAVÉ (1992) stellten fest, daß die individuelle Neigung zu früher Eiablage nicht erblich, sondern überwiegend von Umweltbedingungen beeinflußt ist.

Kurz nach dem Schlupf kann bei Bleßralen durch unterschiedliche Fütterungsraten durch die Eltern eine deutliche Brutreduktion stattfinden (HORSFALL 1984), so daß Jungvogelverluste überwiegend in den ersten vier Lebenstagen eintreten (GLUTZ et al. 1973, BRINKHOF et al. 1993). Zu dieser Zeit sollte auch die Entscheidung für eine zweite Brut fallen. Tatsächlich wurden die beobachteten Zweitbruten mehrere Tage nach dem Schlupf der Erstbrut begonnen, ein Verhalten, das auch von anderen Rallenarten bekannt ist (Tab. 3).

Nur in den Revieren mit zwei Zweitbruten im Untersuchungszeitraum konnte der Erfolg der Erstbrut weiter gesteigert werden. Dies gilt auch im Vergleich mit den durchschnittlichen Bruterfolgen anderer Populationen, die nach GLUTZ et al. (1973) selten mehr als 3,5 flügge bzw. halb-wüchsige Junge pro Paar betragen. In sieben von acht Revieren ohne Zweitbrut wurden im Mittel höchstens zwei Junge pro Jahr flügge. In den Revieren mit nur einer Zweitbrut war der Erstbruterfolg uneinheitlich (Abb. 3). Die drei Reviere mit zwei Zweitbruten hatten offenbar gegenüber den anderen Revieren Vorteile. Daß Zweitbruten mit hoher Eltern- oder Revierqualität verbunden sind, zeigen auch Untersuchungen des Kükenwachstums (BRINKHOF 1997b). Insgesamt stützen die Ergebnisse aus dem Ruhrtal die Qualitätshypothese, ohne daß eine Unterscheidung zwischen Eltern- und Revierqualität möglich ist.

Infolge der geringeren Erfolgsaussichten für späte Bruten und Zweitbruten (BRINKHOF 1997a, diese Untersuchung) und der geringeren Überlebensrate später geschlüpfter Jungvögel im ersten

Tab. 3: Dauer einer Brutsaison mit zwei Jahresbruten (Legebeginn bis Flüggewerden) in Tagen bei drei saisonal monogamen Rallenarten. – Duration of a breeding cycle with two broods per year from laying until fledging in days in three seasonally monogamous *Rallidae*.

	Bleßralle <i>Fulica atra</i>	Teichralle <i>Gallinula chloropus</i>	Tüpfelralle <i>Porzana porzana</i>
Eiablage und Brut / laying and incubation	31	29	31
Jungenaufzucht / chick rearing	55	35	35
Zeit zwischen Schlupf der Erst- und Zweitbrut / timespan between hatching of first and second brood	40 – 50 (eigene Daten)	43 – 60	45
Gesamtdauer / total duration	126 – 136	107 – 124	111
Quelle / source	GLUTZ et al. 1973	GLUTZ et al. 1973, GIBBONS 1987	SCHÄFFER 1999

Lebensjahr (BRINKHOF et al. 1997) sollten Bleßrallen vorzugsweise in die Pflege der ersten Brut investieren und Zweitbruten erst beginnen, wenn damit keine Beeinträchtigung des Erstbruterfolges und damit der eigenen Fitness verbunden ist. Ein entsprechendes Verhalten ist von Kohlmeisen (*Parus major*) bekannt (SCHMIDT & ZUB 1993). Der im Mittel etwas höhere Erstbruterfolg in Revieren mit einer (erfolglosen) Zweitbrut (Abb. 3) entspricht dieser Erwartung.

Insgesamt war der Bruterfolg in beiden Untersuchungsgebieten gering. Vermutlich hat sich zudem die Qualität einiger Reviere im Untersuchungszeitraum verschlechtert. Die Reproduktion der gesamten Population wurde durch die Zweitbruten nicht nachhaltig beeinflusst.

Warum profitieren nur so wenige Bleßrallen von Zweitbruten? Junge Bleßrallen benötigen bis zu drei Wochen mehr bis zum Flüggewerden als junge Teichrallen (*Gallinula chloropus*) und Tüpfelrallen (*Porzana porzana*), zwei verwandte Arten, die regelmäßig zwei Jahresbruten zeitigen (Tab. 3). Entsprechend mehr Zeit braucht ein Bleßrallenpaar für zwei Jahresbruten. Wegen der schlechteren Überlebenschancen spät geschlüpfter Jungvögel (BRINKHOF et al. 1997) lohnen sich Zweitbruten eher bei einem sehr frühen Beginn der ersten Brut.

SCHÄFFER (1999) erklärt die unterschiedlichen Fortpflanzungsstrategien von Tüpfelralle und Wachtelkönig (*Crex crex*) mit habitatspezifischen Unterschieden im Nahrungsangebot. Die Fortpflanzungsstrategien der in Tab. 3 verglichenen Arten sind dagegen sehr ähnlich: alle sind saisonal monogam, beide Eltern beteiligen sich an der Brutpflege, und die Jungvögel der Erstbrut verbleiben während der Aufzucht der Zweitbrut häufig im Revier und beteiligen sich an der Fütterung (GLUTZ et al. 1973, SCHÄFFER 1999). Das höhere elterliche Investment der Bleßralle in die erste Brut auf Kosten von Zweitbruten erscheint sinnvoll, wenn in den meisten Brutgebieten das Nahrungsangebot für Jungvögel saisonal begrenzt ist und damit sehr frühe und sehr späte Bruten benachteiligt sind (BRINKHOF 1997a). Die Fähigkeit zur Aufzucht von zwei Jahresbruten erlaubt es jedoch einigen, wahrscheinlich konkurrenzstarken Brutpaaren mit guten Revieren, auf günstige Nahrungsverhältnisse mit einer höheren Reproduktion zu reagieren.

## 5. Zusammenfassung

Jahreszeitliches Auftreten und Erfolg von Erst- und Zweitbruten bei Bleßrallen wurden 1992–1995 in zwei Gebieten in Westfalen untersucht. Im naturnäheren Untersuchungsgebiet Lippetal traten Zweitbruten nur in einem von drei Jahren auf, während in der im Ruhrtal untersuchten Population jährlich 1/10 bis 1/3 der Paare Zweitbruten zeitigten. Ausschlaggebend ist wahrscheinlich die hohe Wintertemperatur und Produktivität der Brutgewässer (Klärteiche), die einen frühen Brutbeginn ermöglichen.

Der mittlere Bruterfolg (flügge Junge pro Revier und Jahr) war im Ruhrtal am geringsten in Revieren ohne Zweitbrutnachweis. In Revieren mit Zweitbruten in zwei Jahren wurden in der ersten Brut doppelt so viel Junge flügge, zudem waren die meisten Zweitbruten erfolgreich. Reviere mit nur einer erfolglosen Zweitbrut hatten einen intermediären Erstbruterfolg.

In nahrungsreichen Revieren konnten Bleßrallen mit Zweitbruten nach hohem Erstbruterfolg die Reproduktion maximieren. Diese Reviere sind wahrscheinlich von konkurrenzstarken Altvögeln besetzt. Das Ergebnis stützt die Qualitätshypothese. Zweitbruten glichen nicht einen geringeren Erfolg früher Erstbruten aus (Kalenderhypothese).

## 6. Literatur

Brinkhof, M.W.G. (1997a): Seasonal variation in food supply and breeding success in European Coots *Fulica atra*. *Ardea* 85: 51–65. \* Brinkhof, M.W.G. (1997b): Seasonal decline in body size of Coot chicks. *J. Avian Biol.* 28: 117–131. \* Brinkhof, M.W.G., A.J. Cavé, F.J. Hage & S. Verhulst (1993): Timing of reproduction and fledging success in the coot *Fulica atra*: evidence for a causal relationship. *J. Anim. Ecol.* 62: 577–587. \* Brinkhof, M.W.G., & A.J. Cavé (1997): Food supply and seasonal variation in breeding success: an experiment in the European coot. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 264: 291–296. \* Brinkhof, M.W.G., A.J. Cavé & A.C. Perdeck (1997): The seasonal decline in the first-year survival of juvenile coots: an experimental approach. *J. Anim. Ecol.* 66: 73–82. \* Galhoff, H., M. Sell & M. Abs (1984): Aktivitätsrhythmus, Verteilungsmuster und Ausweichflüge von Tafelenten *Aythya ferina* L. in einem nordwest-

deutschen Überwinterungsquartier (Ruhrstausee Kernnade). Anz. Orn. Ges. Bayern 23: 133–147. \* Glutz von Blotzheim, U.N., K.M. Bauer & E. Bezzel (1973): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Band 5. Wiesbaden. \* Gibbons, D.W. (1987): Juvenile helping in the moorhen, *Gallinula chloropus*. Anim. Behav. 35: 170–181. \* Havlín, J. (1970): Breeding season and success in the Coot on the Námeštké rybníki ponds. Zool. listy 19: 35–53. \* Horsfall, J.A. (1984): Brood reduction and brood division in coots. Anim. Behav. 32: 216–225. \* Kornowski, G. (1957): Beiträge zur Ethologie des Bläbhuhns (*Fulica atra* L.). J. Ornithol. 98: 318–355. \* Küpper, G., & H.-C. Zehnter (1990): Sind Belüftungsstufen von Klärteichen für Reiherente (*Aythya fuligula*) und Zwergtaucher (*Tachybaptus ruficollis*) besonders attraktiv? Charadrius 26: 77–91. \* Peitzmeier, J. (1969): Avifauna von Westfalen. Abh. Landesmus. Naturkunde Münster 31: 1–480. \* Perdeck, A.C., & A.J. Cavé (1992): Laying date in the coot: effects of age and mate choice. J. Anim. Ecol. 61: 13–19. \* Sachs, L. (1992): Angewandte Statistik. 7. Aufl. Berlin. \* Schäffer, N. (1999): Habitatwahl und Partnerschaftssystem von Tüpfelralle *Porzana porzana* und Wachtelkönig *Crex crex*. Ökol. Vögel 21: 1–267. \* Schmidt, K.-H., & P. Zub (1993): Kohlmeise (*Parus major*). In: Glutz von Blotzheim, U.N. & K.M. Bauer (Hrsg.): Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Band 13, 678–808. Wiesbaden. \* Verboven, N., & S. Verhulst (1996): Seasonal variation in the incidence of double broods: the date hypothesis fits better than the quality hypothesis. J. Anim. Ecol. 65: 264–273.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Vogelwarte - Zeitschrift für Vogelkunde](#)

Jahr/Year: 1999/2000

Band/Volume: [40\\_1999](#)

Autor(en)/Author(s): Bellebaum Jochen

Artikel/Article: [Einholen oder Überholen? Die Bedeutung von Zweitbruten für den Bruterfolg der Bleßralle \(Fulica atra\) 198-205](#)