

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Bern
Ethologische Station Hasli

Die Bedeutung des Nestbaurhaltens während der Brutphase bei Haubentauchern *Podiceps cristatus*

Verena Keller

Die meisten Vogelarten hören kurz vor oder kurz nach der Eiablage auf, am Nest zu bauen oder zeigen nur noch selten Nestbaurhalten (Collias & Collias 1984). Haubentaucher *Podiceps cristatus* tragen jedoch während der ganzen Bebrütungszeit Nestmaterial herbei und bauen es ins Nest ein (Hanzák 1952, Melde 1973). Sie bauen Schwimmnester, indem sie an der Wasseroberfläche Nestmaterial anhäufen, wobei die Nester meist nur seitlich an Schilfhalmern oder an den ins Wasser hängenden Zweigen von Weiden verankert werden. Solche Schwimmnester sind typisch für die meisten Lappentaucher (Cramp & Simmons 1977, Collias & Collias 1984). Wo geeignete Ufervegetation für die Verankerung fehlt, finden sich auch Nester, die an seichten Stellen auf dem Grund aufliegen (Ulfvens 1988a). Obwohl die Schwimmnester der Haubentaucher Schwankungen des Wasserstandes bis zu einem gewissen Grad mitmachen können (Hudec 1979, Ulfvens 1988b), besteht die Gefahr, dass sie überschwemmt oder durch Wellenschlag beschädigt werden. Ulfvens (1988b) zeigte, dass in einem Gebiet in Finnland, in dem Haubentauchernester grossen Wasserstandsschwankungen und starkem Wellengang ausgesetzt waren, grosse Nester weniger häufig zerstört wurden als kleine. Auch in weniger exponierten Habitaten haben Nester die Tendenz, während der Brutzeit langsam im Wasser zu versinken, da das Nestmaterial, das zu einem grossen Teil aus halbvermodertem Pflanzenmaterial besteht, sich im Laufe der Zeit langsam zersetzt. Das kontinuierliche Hinzufügen von

Nestmaterial hat deshalb wohl eine wichtige Funktion für die Aufrechterhaltung eines guten Nestzustands. Dies könnte in Gebieten mit einer starken Belastung durch Freizeitaktivitäten von Bedeutung sein, da verschiedene Untersuchungen zeigten, dass starkem Freizeitbetrieb ausgesetzte Haubentaucher die Häufigkeit ihres Nestbaurhaltens reduzierten (Kappeler & Lehner 1983, Keller 1988, Rawlyer & Roth 1991). In der vorliegenden Arbeit wurde untersucht, wie sich ein Wegfall des Nestbaurhaltens auf das Nest auswirkt und welche Beziehung zwischen Nestzustand und Brut-erfolg besteht.

Dank. Ich danke Paul Ingold für seine Beratung, Stefan Hofer für die Mitarbeit im Feld und Les Underhill für die Hilfe bei der statistischen Auswertung. Mein Dank geht ebenfalls an das Bernische Naturschutzinspektorat und die Stiftung Neues Schloss Gerzensee AG für die Erlaubnis für die Feldarbeit.

1. Untersuchungsgebiete und Methode

Die Untersuchung wurde am Gerzensee, am Grossen Moossee und am Burgäschi-see, drei eutrophen Kleinseen (23–31 ha) in den Kantonen Bern und Solothurn, durchgeführt. Während der drei Untersuchungs-jahre 1984–1986 schwankten die Brutpopu-lationen an den drei Seen zwischen je 12 und 15 Paaren. Haubentauchernester wur-den meist im Röhricht (hauptsächlich in Schilfbeständen *Phragmites australis*, am Moossee oft auch in Rohrkolben *Typha an-*

gustifolia und in Weiden *Salix* sp. gebaut. Mit 93% war der Anteil der Röhrichtnester am Gerzensee am höchsten, gefolgt vom Moossee mit 70% und dem Burgäschisee mit 30%. Umgekehrt war der Anteil an Nestern in Weiden am Burgäschisee am höchsten (58%), während er am Moossee 28% und am Gerzensee lediglich 4% betrug.

Die Häufigkeit des Nestbauverhaltens wurde 1984 und 1985 in insgesamt 110h Direktbeobachtung ermittelt (4 Nester am Gerzensee, 6 am Moossee und 9 am Burgäschisee). Der Nestzustand während der Brutphase wurde 1984 durch regelmässige Messungen (4–7mal pro Nest) von 11 Nestern am Gerzensee überwacht. Mit Hilfe einer einfachen Messeinrichtung, die über das Nest gelegt werden konnte, massen wir die Höhe des Nestrandes über dem Wasserspiegel, die Tiefe der Nestmulde sowie den Aussendurchmesser (an der Wasseroberfläche). Die Brutzeit wurde in drei Phasen eingeteilt (I: 1.–9. Bruttag, II: 10.–19. Bruttag, III: 20. Bruttag bis Verlassen des Nestes, in der Regel zwischen dem 28. und dem 32. Tag). Für jedes Nest wurden die Mittelwerte der Messungen für die drei Phasen bestimmt und mit Hilfe des Wilcoxon-Vorzeichen-Rangsummentests auf Unterschiede geprüft.

Da alle Paare regelmässig neues Material zum Nest hinzufügten, war es nicht möglich zu prüfen, wie ein Wegfall des Nestbauverhaltens während des Brütens den Zustand des Nestes beeinflussen würde. Eine Situation ohne Nestbau entsteht jedoch, sobald die Haubentaucher das Nest nach dem Schlüpfen des letzten Jungen verlassen haben. An 12 Nestern am Gerzensee wurden 1984 vor und je einmal während der Periode 0–2 und 3–6 Tage nach dem Verlassen des Nestes die Nesthöhe, die Muldentiefe und der Aussendurchmesser gemessen. Die Werte vor und nach Verlassen des Nestes wurden mit dem Wilcoxon-Vorzeichen-Rangsummentest auf signifikante Veränderungen geprüft.

Während der Zeit der Nestmessungen blieb der Wasserstand praktisch konstant,

es regnete sehr wenig, und es gab keine Stürme, so dass keine extremen Wettereinflüsse vorhanden waren. Es wurden nur Nester berücksichtigt, die nicht von Blässhühnern überbaut oder als Putzplätze benützt wurden.

Am Gerzensee, Moossee und Burgäschisee wurden 1983–1986 insgesamt 123 Nester vermessen. Alle Messungen erfolgten, als das Gelege vollständig war. Da kein signifikanter Unterschied zwischen den Nestern der drei Seen einerseits und den drei Jahren andererseits festgestellt wurde, wurden die Messungen aller Seen und Jahre zusammengefasst. Die Wahrscheinlichkeit, dass ein Nest erfolgreich war, wurde mit Hilfe eines «generalized linear model» mit einer Binomialverteilung und logistischen Funktion (McCullagh & Nelder 1989) modelliert. Nesthöhe, Muldentiefe und Durchmesser (sowie ihre Quadrate, um die Möglichkeit einer quadratischen Beziehung einzubeziehen) wurden als Variablen eingesetzt.

2. Ergebnisse

2.1. Häufigkeit des Nestbauverhaltens

Bei Haubentauchern bauen beide Partner am Nest und wechseln sich beim Brüten ab. Der nichtbrütende Partner trägt regelmässig Nestmaterial herbei und deponiert es am Nestrand. Der brütende Partner nimmt es dort auf und verteilt es im Sitzen um seinen Körper. Am Gerzensee trugen die Haubentaucher im Mittel (\pm Standardabweichung) $7,2 \pm 4,24$ mal pro h ($n = 4$ Paare) Nestmaterial herbei, am Moossee $3,0 \pm 2,78$ mal pro h ($n = 6$) und am Burgäschisee $7,3 \pm 5,27$ mal pro h ($n = 9$). Zwischen den Paaren an den drei Seen bestand kein signifikanter Unterschied.

Am häufigsten trugen die Haubentaucher halbverrottetes Pflanzenmaterial vom Seegrund herbei (in 54% von 199 Beobachtungen am Gerzensee, 56% von 209 am Moossee und 34% von 446 am Burgäschisee). See- und Teichrosenblätter sowie sub-

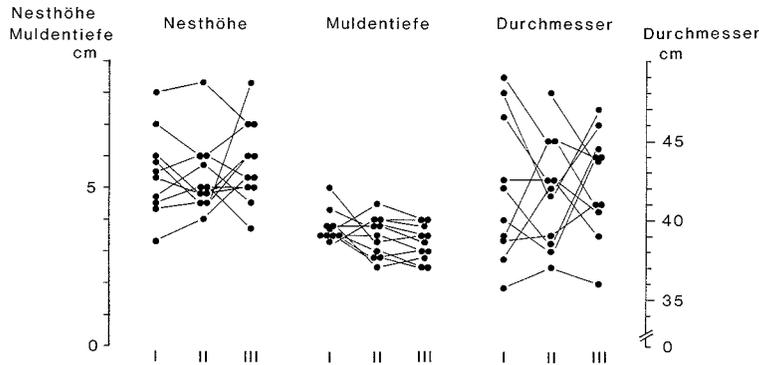


Abb. 1. Nesthöhe, -muldentiefe und -durchmesser in verschiedenen Brutphasen: I: 1.–10. Bruttag, II: 11.–20. Bruttag, III: 21. Bruttag bis Verlassen des Nestes. – Nest height, depth and diameter in the course of incubation: I: day 1–10; II: day 11–20; III: day 21 until departure from the nest.

merse Pflanzen wurden am Burgäschisee regelmässig verwendet (in 21% respektive 13% der Beobachtungen); am Gerzensee und Moossee waren sie hingegen selten. Schilf- oder Rohrkolbenstengel wurden am Gerzensee in 10% der Beobachtungen, an den andern Seen in je 4% herbeigetragen. Das übrige Nestmaterial bestand aus Blättern, kleinen Zweigen und nicht identifizierbaren, meist kleinen Pflanzenbestandteilen.

2.2. Zustand des Nestes im Verlauf der Brutzeit

Die mehrmals gemessenen Nester am Gerzensee wiesen eine Höhe von 3,3–8,3 cm über dem Wasserspiegel auf (Abb. 1). Sie waren 3,5–5,0 cm tief und hatten einen Durchmesser von 35–49 cm. Die Nestmasse schwankten zwar bei einigen Nestern im Verlauf der Brutzeit, doch liess sich bei keinem Mass eine generelle Zu- oder Abnahme feststellen. In Phase I wiesen die Nester eine mittlere Höhe (\pm Standardabweichung) von $5,4 \pm 1,37$ cm auf, in Phase II von $5,3 \pm 1,17$ cm und in Phase III von $5,7 \pm 1,31$ cm. Die entsprechenden Werte für den Durchmesser betragen $42 \pm 4,59$ cm, $42 \pm 3,41$ cm und $42 \pm 3,25$ cm. Einzig die Tiefe der Nestmulde schien im Verlauf der Brutzeit etwas abzunehmen; die Unterschiede zwischen den drei Brutphasen (Mit-

telwerte $3,8 \pm 0,51$, $3,5 \pm 0,63$ und $3,3 \pm 0,55$) sind jedoch statistisch nicht signifikant.

2.3. Zustand des Nestes nach Wegfall des Nestbauverhaltens

Nach Verlassen des Nestes und dem damit verbundenen Wegfall des Nestbauverhaltens nahmen Nesthöhe, Muldentiefe und Durchmesser sehr rasch ab (Abb. 2). Die Nesthöhe war 0–2 Tage nach Nestverlassen im Mittel (\pm Standardabweichung) um $1,1 \pm 1,16$ cm (18%) geringer als bei der letzten Messung vor Nestverlassen, 3–6 Tage nach Nestverlassen hatte sie um $2,2 \pm 1,16$ cm (37%) abgenommen. Die mittlere Abnahme der Tiefe der Nestmulde betrug 0–2 Tage nach Nestverlassen $0,9 \pm 1,04$ cm (30%), nach 3–6 Tagen $1,4 \pm 0,78$ cm (47%). Der Durchmesser nahm um $3,4 \pm 0,82$ cm (8%) bzw. $5,4 \pm 1,45$ cm (13%) ab. Alle Unterschiede sind statistisch signifikant ($p < 0,05$).

2.4. Beziehung zwischen dem Zustand des Nestes und dem Nisterfolg

Die Nester wiesen folgende Masse auf (Mittelwert, Standardabweichung und Bereich, $n = 123$): Höhe $6,03 \pm 2,12$ (1,5–14,0), Muldentiefe $3,36 \pm 0,85$ (1,0–6,0),

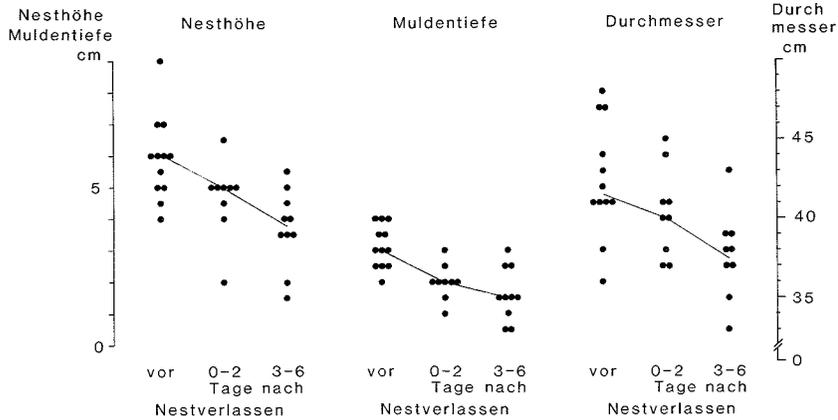


Abb. 2. Nesthöhe, -muldentiefe und -durchmesser vor und nach Verlassen des Nestes. Die Linie verbindet die Mediane. A: Letzte Messung vor Nestverlassen; B: 0–2 Tage nach Nestverlassen; C: 3–6 Tage nach Nestverlassen. – Nest height, depth and diameter before and after departure from the nest. The line links the medians. A: before departure; B: 0–2 days after departure; C: 3–6 days after departure.

Durchmesser $42,7 \pm 6,02$ (32,0–66,0) cm. Insgesamt waren 64 Nester erfolgreich. In 59 Nestern traten Verluste auf; in den meisten Fällen handelte es sich um vollständige Gelegeverluste.

Die Analyse mit dem «generalized linear model» zeigte, dass die Tiefe der Nestmulde keinen signifikanten Beitrag zur Voraussage des Nesterfolgs liefert. Das am besten passende Modell ist ($p = \text{Wahrscheinlichkeit eines Nesterfolgs}$): $\log(p/1-p) = -1,78 + 1,254 (\text{Höhe}) - 0,0741 (\text{Höhe}^2) - 0,0628 (\text{Durchmesser})$. Das Modell entspricht den Daten relativ gut (Abweichung («residual deviance») 157,3, Freiheitsgrade: 119, $p >$

0,025). Der Einbezug weiterer Variablen verbesserte das Modell nicht wesentlich.

Das Modell ergibt, dass eine Nesthöhe von 8,5 cm optimal ist (Tab. 1). Für Nester mit gleichem Durchmesser nimmt die Wahrscheinlichkeit eines Nesterfolgs sowohl für grössere als auch für geringere Höhen ab. Gleichzeitig zeigt das Modell, dass die Erfolgswahrscheinlichkeit mit zunehmendem Durchmesser abnimmt: für Nester mit einer optimalen Höhe von 8,5 cm ist die Erfolgswahrscheinlichkeit für den kleinsten gemessenen Durchmesser am höchsten (82,0%) und nimmt für den grössten Durchmesser auf 35,0% ab (Tab. 1).

Tab. 1. Wahrscheinlichkeit (in %) des Nesterfolgs für Haubentauchernester mit unterschiedlicher Höhe und Durchmesser, berechnet nach dem «generalized linear model». – Probabilities (in %) of nest success for Great Crested Grebe nests with varying height and diameter as predicted by the generalized linear model.

Höhe (cm)	Wahrscheinlichkeit in % bei Durchmesser		
	32 cm (Minimum)	43 cm (Mittelwert)	66 cm (Maximum)
1,5 (Minimum)	11,2	5,9	1,5
5	65,2	48,4	18,1
8,5 (Optimum)	82,0	69,5	35,0
11	73,9	58,6	25,0
14 (Maximum)	31,9	19,0	5,3

3. Diskussion

Die Nestmasse an den drei untersuchten Seen waren sehr ähnlich wie die von Melde (1973) und Hudec (1979) angegebenen Werte. Die von Ulfvens (1988a) gemessenen Nester an Seen und in einem Archipel an der Meeresküste in Finnland waren im Durchschnitt höher, doch lagen sehr viele seiner Nester auf dem Seegrund auf, während es sich in unserer Studie ausschliesslich um Schwimmnester handelte. Das Hinzufügen von Nestmaterial führte zu keinen Veränderungen in der Grösse des Nestes über der Wasserlinie, was darauf hinweist, dass das Nestbauverhalten lediglich die Verschlechterung des Nestzustands, insbesondere das allmähliche Versinken im Wasser, kompensiert. Im Laufe der Brutperiode wächst der unter Wasser liegende Teil des Nests an (Ulfvens 1988a; eigene Beobachtungen). Im Unterschied zu unseren Resultaten fand Ulfvens auch eine Zunahme des Nestdurchmessers und der Höhe über der Wasserlinie, wobei die Höhe nur geringfügig anstieg. Auch dies könnte durch den hohen Anteil am Grund aufliegender Nester bedingt sein.

Die Analyse der Beziehung zwischen Nestmassen und Nesterfolg ergab, dass Nester mit einer mittleren Höhe über dem Wasserspiegel und einem kleinen Durchmesser eine hohe Erfolgswahrscheinlichkeit hatten. Der Grund, weshalb Nester mit einem grossen Durchmesser weniger erfolgreich waren, könnte darin liegen, dass solche Nester meist weniger kompakt gebaut waren und deshalb durch Wellenschlag leichter beschädigt wurden. Sowohl niedrige als auch sehr hohe Nester wiesen erhöhte Verluste auf. Es ist anzunehmen, dass niedrige Nester leichter überschwemmt werden. Bei sehr hohen Nestern dürften andere Faktoren wichtig sein. Oft wurde beobachtet, dass Haubentaucher bei hohen Nestern Schwierigkeiten hatten, auf das Nest aufzusteigen; hohe Nester waren oft auch stärker an Zweigen verankert, was bei Wasserstandsschwankungen dazu füh-

ren konnte, dass sie in eine Schräglage gerieten, da sie seitlich hängen blieben.

Nachdem die Haubentaucher das Nest verlassen hatten und kein neues Material hinzugefügt wurde, verschlechterte sich der Zustand des Nests sehr rasch, obwohl die Belastung durch den brütenden Vogel und sein Auf- und Absteigen wegfiel. Insbesondere die Höhe nahm bald auf ein Mass ab, bei dem in besetzten Nestern die Gefahr von Eiverlusten ansteigen würde. Das ständige Hinzufügen von Nestmaterial scheint deshalb ein essentielles Verhalten zu sein, um unter den spezifischen Bedingungen des Brütens im Wasser Gelegeverluste zu vermeiden.

Dies könnte für Haubentaucher auf Seen mit starker Freizeitbelastung von Bedeutung sein. Verschiedene Autoren stellten eine Reduktion des Nestbauverhaltens in Zeiten mit Freizeitbetrieb fest (Kappeler & Lehner 1983, Keller 1988, Rawlyer & Roth 1991). Fjeldså (1973) beobachtete beim Ohrentaucher *Podiceps auritus* allerdings, dass sich Störungen ausgesetzte Brutvögel häufiger mit dem Nest beschäftigten, doch handelte es sich dabei vor allem um das Umlegen von Nestmaterial, wobei dem Nest kein neues Material beigelegt wird. In den zitierten schweizerischen Untersuchungen am Haubentaucher wurde vor allem festgestellt, dass seltener Nestmaterial herbeigetragen wurde. Dies hängt damit zusammen, dass sich der nicht brütende Partner bei Freizeitbetrieb weniger oft in Nestnähe aufhielt (Kappeler & Lehner 1983, Keller 1988).

Die Masse der Nester in den drei Untersuchungsgebieten unterschieden sich trotz der unterschiedlichen Belastung durch Freizeitbetrieb nicht. Verschiedene Autoren berichten, dass Haubentaucher bei starkem Wellenschlag oder einem Anstieg des Wasserspiegels den Nestbau intensivierten (Schifferli 1969, Cramp & Simmons 1977, Ulfvens 1988a). Das Fehlen von Unterschieden zwischen den Nestern an den drei Seen deutet darauf hin, dass durch eine ähnliche Intensivierung des Nestbaus in ruhigen Zeiten eine gewisse Kompensation

erreicht wurde. Vermutlich kann sich eine Reduktion des Nestbauverhaltens deshalb nur in extrem durch Freizeitbetrieb belasteten Gebieten auf den Zustand des Nestes auswirken.

Zusammenfassung, Summary

Haubentaucher *Podiceps cristatus* fügen während der ganzen Brutphase Nestmaterial zum Nest hinzu. Dieses Verhalten trägt dazu bei, das Nest bis zum Schlüpfen der Jungen in gutem Zustand zu erhalten. Die Höhe des Nests über dem Wasserspiegel, die Tiefe der Nestmulde sowie der Aussendurchmesser blieben während der ganzen Bebrütungszeit unverändert, nahmen aber sehr schnell ab, wenn kein neues Material hinzugefügt wurde. Insbesondere die Nesthöhe nahm schnell auf Werte ab, bei denen in besetzten Nestern mit erhöhten Verlusten zu rechnen wäre. Dies zeigt, dass das Nestbauverhalten während der Brutphase zur Vermeidung von Eiverlusten einen wichtigen Beitrag leistet.

The importance of nest building during incubation in Great Crested Grebes *Podiceps cristatus*

Great Crested Grebes continue to add nest material throughout incubation. This behaviour keeps the nest in good condition until the grebes leave the nest after hatching of the last young. Nest height, depth of the cup and diameter remained constant throughout incubation, but decreased rapidly when no new material was added. Nest height in particular decreased rapidly to measures which in occupied nests would lead to an increase in nest failures. Thus, circumstantial evidence showed that continuous nest building during incubation is important to prevent egg losses.

Literatur

- COLLIAS, N. E. & E. C. COLLIAS (1984): Nest building and bird behavior. Princeton.
- CRAMP, S. & K. E. L. SIMMONS (1977): Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa: the birds of the western palearctic. Vol. 1: Ostrich-Ducks. Oxford.
- FJELDSÅ, J. (1973): Territory and the regulation of population density and recruitment in the horned grebe *Podiceps auritus arcticus* Boje, 1822. Vidensk. Medd. Dansk naturh. Foren. 136: 117-189.
- HANZÁK, J. (1952): The Great Crested Grebe, *Podiceps c. cristatus* (L.), its ecology and economic significance. Acta Musei Nationalis Pragae VIII. B, 1-37.
- HUDEČ, K. (1979): Der Einfluss der Schwankungen des Wasserspiegels auf die Nester der Wasservögel. Folia Zool. 28: 269-282.
- KAPPELER, S. & B. LEHNER (1983): Zum Einfluss des Tourismus auf das Fortpflanzungsgeschehen der Haubentaucher auf dem Grossen Moossee (Kt. Bern). Unveröff. Liz.arb. Univ. Bern.
- KELLER, V. (1988): Zur Frage der Anpassung brütender Haubentaucher (*Podiceps cristatus*) an Bedingungen ihres vom Menschen als Erholungsgebiet genutzten Bruthabitats. Diss. Univ. Bern.
- MCCULLAGH, P. & J. A. NELDER (1989): Generalized linear models. 2nd Ed., Chapman and Hall, London.
- MELDE, M. (1973). Der Haubentaucher (*Podiceps cristatus*). Neue Brehm-Bücherei 461. Wittenberg Lutherstadt.
- RAWYLER, A. & M. ROTH (1991): Verhalten und Bruterfolg des Haubentauchers (*Podiceps cristatus*) unter dem Einfluss des Freizeitbetriebs im Lebensraum Grosse. Unveröff. Liz.arb. Univ. Bern.
- SCHIFFERLI, A. (1967). Aus dem Leben des Haubentauchers. Bericht 1967 der Schweiz. Vogelwarte Sempach.
- ULFVENS, J. (1988a): Comparative breeding ecology of the Horned Grebe *Podiceps auritus* and the Great Crested Grebe *Podiceps cristatus*: archipelago versus lake habitats. Acta zool. Fenn. 183: 1-75. - (1988b): Nest characteristics and nest survival in the horned grebe *Podiceps auritus* and the great crested grebe *Podiceps cristatus* in a Finnish archipelago. Ann. zool. Fenn. 25: 293-298.

Manuskript eingegangen 26. Juni 1992
Bereinigte Fassung 27. Juli 1992

Dr. Verena Keller, Schweizerische Vogelwarte,
CH-6204 Sempach