

Einfluss des Alters auf brutbiologische Parameter bei norddeutschen Schellenten *Bucephala clangula*

Ingo Ludwichowski

The influence of female age on breeding parameters in Common Goldeneyes *Bucephala clangula* in Northern Germany. – During a period of 25 years (1971–1995; Fig. 1) a population of Goldeneye ducks *Bucephala clangula* breeding in up to 85 nestboxes was studied in a part of the Ostholstein lake district in Northern Germany (54.14 N, 10.17 E). A total of 215 females was caught 534 times (Table 1). Data on clutch size (mean \pm S.E.) $M_{514} 11.1 \pm 0.17$ eggs; Table 2, 3; Fig. 2), and brood size ($M_{365} 9.5 \pm 0.18$ pulli; Fig. 2), breeding success (81 %; $n = 454$; Fig. 5), wing length ($M_{491} 209.7 \pm 0.22$ mm; Fig. 6), and start of egg laying ($M_{351} 18. \text{April} \pm 0.8$ days; Fig. 3) were analysed for age-specific differences. Females breeding for the first time produced smaller clutches, fewer young, bred later in the season, were less successful and had shorter wings than more experienced ones. There was some evidence for a decline in wing length, clutch size, breeding success and later laying dates among very old females (>6 years). Start of egg-laying of adult breeders was highly correlated with temperatures in January (Fig. 4) and February.

Key words: *Bucephala clangula*, age-specific differences, breeding parameters, wing length, Northern Germany.

Ingo Ludwichowski, Ahornweg 4a, D–24211 Preetz, Bundesrepublik Deutschland;
e-Mail Ludwichowski.Ingo@T-Online.de.

Morphologische und brutbiologische Parameter ändern sich auch bei Vögeln mit dem Alter (z.B. Krapu & Doty 1979; Dow & Fredga 1984). Körpermasse und Flügellänge können beispielsweise noch weit über den Zeitpunkt der Geschlechtsreife hinaus ansteigen. Die Fortpflanzungsfähigkeit der ♀ ändert sich gleichfalls mit zunehmender Bruterfahrung: Junge ♀ haben zumeist einen schlechteren Bruterfolg als alte (Curio 1983). Ursächlich verantwortlich sind möglicherweise eine starke Konkurrenz zwischen Erstbrütern und erfahrenen ♀ um Ressourcen oder die geringere Dominanz spät verpaarter Erstbrüter im Überwinterungsgebiet (Hepp 1984) sowie ein ungleich verteilter «lifetime reproduction success» als eine wichtige Komponente der Fitness (Newton 1989). Erstbrüter haben bei einem Zugang zu gleichartigen Ressourcen eine ähnliche Reproduktivität wie alte ♀ (Batt & Prince 1978).

Das Alter der ♀ spielte bei der Schellente bezüglich brutbiologischer Parameter in der Literatur eine untergeordnete Rolle (vgl. Dow

& Fredga 1984). Über Zusammenhänge mit der Körpergröße ist gar nichts bekannt. Die vorliegende Arbeit untersucht solche Beziehungen anhand von Daten einer seit 1971 laufenden Populationsstudie.

1. Untersuchungsgebiet, Material und Methode

Das Untersuchungsgebiet (Fläche etwa 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 und stark eutrophierten Gewässer des Untersuchungsgebietes sind durch zwei Flüsse miteinander verbunden (vgl. Bräger 1982, 1983, 1986 bzw. Ludwichowski 1989, 1997a).

Eingeschlossen in die Untersuchung (Gesamtzeitraum 1971 bis 1995) ist zudem ein zweites nahegelegenes Gebiet ähnlichen Charakters (Dobersdorfer See: 54.19 N, 10.18 E; 1982–1986).

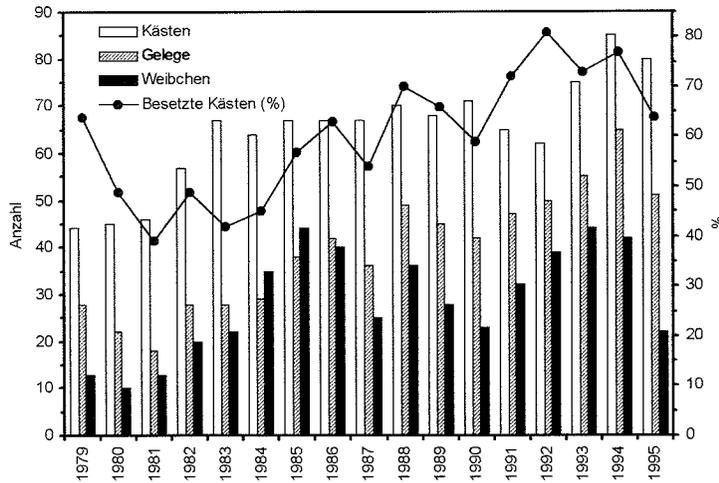


Abb. 1. Nistkästen, begonnene Gelege, Zahl kontrollierter ♀ und Belegungsrate der Nistkästen. – Nestboxes, occupation rate, total number of clutches and females caught.

Die angebrachten Nistkästen (Anzahl und Belegungsrate 1979–1995 vgl. Abb. 1) wurden vom Beginn der Brutaktivität Anfang März bis zu deren Ende Anfang Juli in etwa 14tägigem Abstand kontrolliert. Neben dem Autor beteiligten sich G. & R. Depner, K. Graeber (1971–1977) sowie S. Bräger (1978–1982), J. Schidlowski (1982–1986), J. Severing (1980–1995), M. Richter und N. Brenken (1994–1995) an der Datenerhebung. Der Beginn der Eiablage wurde aus der Zahl der Eier bei der ersten Kontrolle des Nistkastens, d.h. bei der ersten Feststellung eines Geleges, zurückgerechnet. Dabei wurde ein Legeintervall von 1,5 Tagen zwischen zwei Eiern angenommen. Ein Gelege galt als erfolgreich bebrütet, wenn mindestens ein Jungvögel schlüpfte; ein Vollgelege bestand im Minimum aus einem bebrüteten Ei. Die Auswertung enthält die maximale Zahl der bebrüteten Eier pro ♀ (= Grösse des Vollgeleges) und die der geschlüpften Jungvögel pro Gelege, unabhängig davon, ob alle Eier tatsächlich vom brütenden ♀ stammten. Intraspezifischer Brutparasitismus ist bei der

Schellente verbreitet (vgl. Eriksson & Andersson 1982; Andersson & Eriksson 1982).

In jedem Jahr wurden über 95 % der ♀ gefangen, die ihr Gelege mindestens zwei Wochen bebrüteten (534 Fänge von 215 ♀; Abb. 1; Tab. 1). In der Auswertung enthalten sind Brutdaten desselben ♀ aus verschiedenen Brutperioden (jedes ♀ im Mittel 2,5mal).

Die ♀ erhielten nach dem Fang Metallringe der Vogelwarte Helgoland sowie farbige Fussringe zur individuellen Identifizierung, möglich vor allem beim Putzen auf dem Wasser und bei der Rast auf Steinen im Uferbereich. Von einem erhöhten Standort oder aus der Nähe sind die Ringe auch durch das Wasser hindurch zu erkennen.

Vorjährige ♀, die nicht brüten, gelegentlich aber Nistkästen anfliegen und sich dann greifen lassen (Ludwichowski 1997b), sind an Hand von Gefiedermerkmalen vor allem des Flügels von älteren Enten zu unterscheiden (u.a. Madge & Burn 1988). Auch einige ♀ im Alterskleid brüten wahrscheinlich zunächst nicht. Die Vorbrutphase beträgt im Mittel 3,3

Tab. 1. Brutalter der gefangenen ♀ (Erster Fang im Nistkasten = Jahr 1). – Number of females per «breeding age» (first recorded breeding = year 1).

Alter	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	Σ
n	215	108	70	44	31	19	17	13	8	4	1	2	2	534

Tab. 2. Gelegegrösse und Brutalter der ♀. Gelege mit 3 Eiern kamen nicht vor. Da auch kleine Gelege Eier fremder ♀ enthalten können, wird auf eine Differenzierung von parasitierten und unparasitierten Gelegen verzichtet. – *Clutch size and breeding age of females.*

Brut- alter (Jahre)	Gelegegrösse																					
	2	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22		
1	1	2	7	22	27	27	17	14	16	13	15	6	8	9	12	1	3	1	2	0		
2	0	3	3	7	12	8	14	10	11	9	6	6	3	4	3	3	1	0	1	0		
3	0	0	0	3	7	6	5	8	9	9	1	6	4	3	2	2	2	1	0	1		
4	0	0	0	1	2	1	3	3	6	8	7	4	2	1	2	1	3	0	0	0		
5	0	0	2	2	1	2	1	3	2	1	3	3	2	6	1	0	1	0	0	0		
6	0	0	1	1	0	1	0	3	2	1	0	0	4	2	0	3	1	0	0	0		
7	0	0	1	0	0	1	1	2	3	3	0	0	1	0	4	0	0	0	0	0		
8	0	0	0	1	1	0	1	2	2	0	1	3	0	1	0	1	0	0	1	0		
>8	0	0	0	0	3	1	1	4	1	1	1	1	1	2	1	0	0	0	0	0		
Σ	1	5	14	36	53	48	42	48	52	45	34	29	25	28	25	11	11	2	4	1		

Jahre. Erstbrüter sind zwischen zwei und sechs Jahre alt (Ludwichowski 1997a, b). Das Lebensalter der meisten Fänglinge blieb jedoch unbekannt. Daher wird in dieser Untersuchung zur Auswertung nicht das Lebensalter, sondern das Brutalter der ♀ herangezogen. Erstbrüter haben damit immer ein Brutalter von einem Jahr. Das erreichte Mindestbrutalter der ♀ entspricht dann der Zahl der seit dem Erstfang als Brutvogel verstrichenen Brutperioden. Jahre ohne Brutnachweis werden mitgezählt: ein ♀ mit Fangjahr 1985, das erst 1987 erneut gefangen wurde, hatte also beim zweiten Fang ein Brutalter von drei Jahren. «Alte ♀» sind Enten mit Nachweisen aus mehr als einer Brutperiode.

Da nicht von jedem ♀ aus jedem Brutjahr alle untersuchten Parameter bekannt sind, schwankt der Stichprobenumfang; er ist je Merkmal gesondert angegeben (Altersverteilung der Fänglinge vgl. Tab. 1). Die Flügellänge (Handschwingenlänge bis zur Spitze der 2. Schwinge) wurde nach Kelm (1970) bei maximaler Streckung gemessen (Messgenauigkeit 1 mm, messende Personen: K.G., S.B. & I.L.). Berücksichtigt wurden nur ♀ mit unbeschädigten Schwingen. Fang und Kennzeichnung beeinflussen das Brutverhalten nicht erkennbar. Alte ♂ verlassen das ♀ während der Bebrütung und werden nicht gefangen.

Gegenwärtig umfasst der Schellenten-Brutbestand Schleswig-Holsteins etwa 450 Paare,

in einem Radius von 70 km um das Untersuchungsgebiet konzentriert (Knief et al. 1995). Der Bestand im Untersuchungsgebiet erhöhte sich dabei innerhalb der letzten 25 Jahre von 8 auf 51 begonnene Gelege pro Jahr.

Die Signifikanzschwelle der statistischen Tests (t-Test, Yates-korrigierter χ^2 -Test) bzw. der Korrelationskoeffizienten (r_s nach Spearman bzw. r nach Pearson) liegt bei $p < 0,05$. Alle Tests sind zweiseitig. Zur Kennzeichnung der Stichprobe sind das arithmetische Mittel und der Standardfehler (\pm S.E.), bei Prozentwerten der 95%-Vertrauensbereich angegeben (Fowler & Cohen 1986, Zar 1984).

2. Ergebnisse

2.1. Gelegegrösse

Bebrütete Gelege (= Vollgelege) enthielten im Mittel $M_{514} 11,1 \pm 0,17$ Eier. Das stärkste bebrütete Gelege enthielt 22 Eier, das kleinste nur zwei. Am verbreitetsten waren Gelege mit 7 und 11 Eiern (Tab. 2). Die mittlere Eizahl eines Geleges erhöhte sich signifikant von $M_{203} 10,3 \pm 0,27$ Eiern bei Erstbrütern auf $M_{311} 11,6 \pm 0,22$ Eier bei alten ♀ ($t = 3,59$; $p < 0,001$; Abb. 2). Die Gelegegrösse sehr alter ♀ (>8 Brutjahre; $M_{17} 11,3 \pm 0,81$) unterschied sich nicht signifikant von jener 6–8-jähriger ♀ ($M_{47} 12,7 \pm 0,57$; $t = 1,340$; n.s.). Erfolgreich bebrütete Gelege erstbrütender Schellenten waren

Tab. 3. Grösse von Gelegen mit bekanntem Brut-erfolg von ♀ in unterschiedlichem Brutalter. – *Clutch size and breeding success of females of different breeding age.*

Brut- alter (Jahre)	Brut- erfolg	Mittlere Eizahl	S.E.	n	Test
1	ja	9,95	0,32	135	t = 2,93
	nein	11,96	0,67	40	p < 0,01
2	ja	10,65	0,46	69	t = 0,74
	nein	9,95	0,57	19	n. s.
3–5	ja	11,96	0,32	110	t = 0,46
	nein	12,43	1,11	14	n. s.
> 5	ja	12,25	0,52	48	t = 0,16
	nein	12,45	1,40	11	n. s.
Σ	ja	11,02	0,20	362	t = 1,38
	nein	11,65	0,43	84	n. s.

signifikant kleiner als die nicht erfolgreicher (Tab. 3). Bei alten ♀ trat dieser Effekt nicht auf.

2.2. Jungenzahl

Im Mittel schlüpften aus einem erfolgreich bebrüteten Gelege $M_{365} 9,5 \pm 0,18$ Junge. Erstbrüter hatten eine signifikant geringere Zahl von Jungvögeln ($M_{136} 8,8 \pm 0,31$ Junge) als alte ♀ ($M_{229} 9,9 \pm 0,23$ Junge; $t = 2,918$; $p < 0,01$; Abb. 2). Betrachtet man alle Vollgelege unabhängig vom Alter des ♀, so wirkte sich

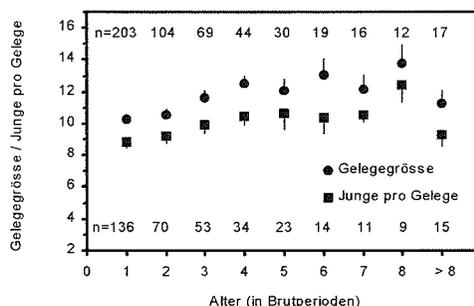


Abb. 2. Brutalter der ♀ und mittlere Gelegegrösse (\pm S.E.) bzw. Anzahl schlüpfender Junger pro Gelege. – *Mean clutch size (\pm S.E.) and number of hatching young of females of different breeding age.*

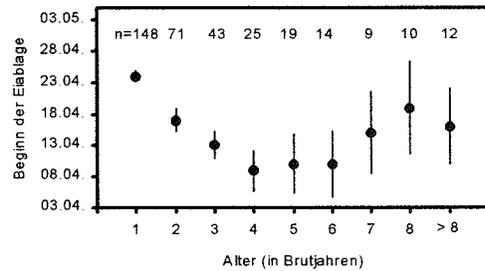


Abb. 3. Brutalter der ♀ und mittlerer Beginn der Eiablage (\pm S.E.). – *Mean (\pm S.E.) egg-laying dates in females of different breeding age.*

eine höhere Eizahl nicht negativ auf die entsprechende Schlupfrate aus ($y = 0,87x - 0,03$; $r = 0,98$; $n = 20$). Demzufolge veränderte sich auch die Schlupfhäufigkeit der Gelege nicht mit dem Alter der ♀, wenn mittlere altersspezifische Gelegegrösse und Schlupferfolg entsprechend gegenübergestellt wurden ($y = 0,88x - 0,33$; $r = 0,92$; $n = 9$).

2.3. Beginn der Eiablage

Der mittlere Legebeginn fiel auf den 18. April (S.E. = 0,8 Tage, $n = 351$), Extremdaten waren der 5. März und der 28. Mai (Spanne = 84 Tage). Das früheste Ei eines Erstbrüters lag dreimal am 31. März, das späteste erste Ei am 26. Mai im Nistkasten (Zeitraum: 56 Tage). Erstbrüter begannen mit der Eiablage im Mittel am 24. April (S.E. = 0,9 Tage, $n = 148$), alte ♀ durchschnittlich zehn Tage früher ($M_{203} 14. April \pm 1,2$ Tage; $t = 5,852$; $p < 0,001$). Mit zunehmendem Brutalter begannen die ♀ früher mit der Eiablage (Abb. 3), im 4. bis 6. Brutjahr etwa 14 Tage vor den Erstbrütern. Bei mehr als 6 Jahre alten ♀ ($n = 31$) verspätete sich der Termin der Eiablage gegenüber 4–6jährigen ♀ ($n = 58$) statistisch nicht ($t = 1,606$; n.s.). Die Daten zum Beginn der Eiablage waren bei Gleichheit von Median und Mittelwert annähernd normalverteilt (Kurtosis $-0,28 \pm 0,24$, Skewness $-0,05 \pm 0,12$).

Der Zeitpunkt der Eiablage (1978–1994) korrelierte bei Erstbrütern nur mit den Abweichungen vom Normalwert der mittleren April-

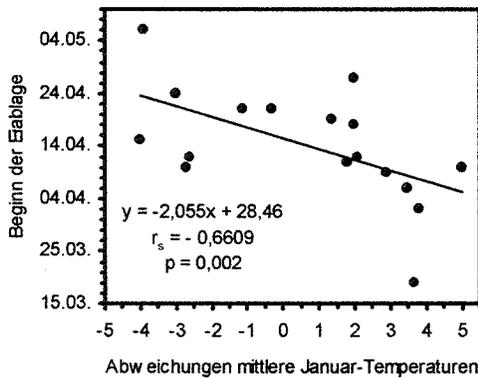


Abb. 4. Abweichungen der mittleren Januartemperaturen (in °C) und Beginn der Eiablage bei alten ♀ (> 1 Brutjahr) in den Jahren 1978–1994. Bei der Berechnung der Geradengleichungen ist der früheste mittlere Beginn der Eiablage (= 19. März) gleich eins gesetzt. – *Changes in mean January temperature and start of egg-laying in breeding females (breeding age > 1) 1978–1994; March 19th = 1.*

temperaturen der Wetterstation Kiel (Ludwichowski 1997a). Bei alten ♀ korrelierten Eiablage und mittlere Januarwerte ($p < 0,002$; $n = 17$; Abb. 4), geringfügig schwächer die mittleren Abweichungen der Februartemperaturen ($p < 0,005$), dagegen nicht die Monatsmittelwerte von März und April.

Früh begonnene Gelege von Erstbrütern und alten ♀ enthielten mehr Eier als späte; Erstbrüter bebrüteten früh begonnene Gelege signifikant erfolgreicher als spät begonnene (Tab. 4). Der Bruterfolg früh bzw. spät begonnener Gelege alter ♀ unterschied sich nicht signifikant.

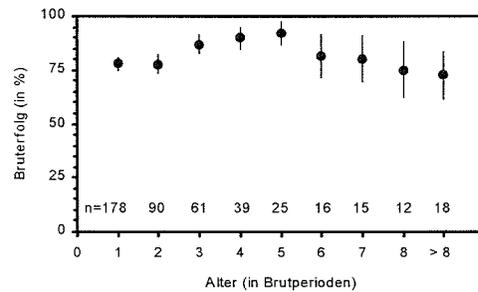


Abb. 5. Brutalter der ♀ und mittlerer Bruterfolg (mit 95%-Vertrauensbereich). – *Breeding age of females and mean breeding success (with 95 % confidence limits).*

2.4. Bruterfolg

Häufige Ursachen für das Ausbleiben des Bruterfolgs waren sowohl Brutaufgaben wie von Säugern (Marder *Martes* sp. und Eichhörnchen *Sciurus vulgaris*) ausgeraubte Gelege, belegt durch Frassspuren an in oder unter den Nisthöhlen gefundenen Eiern. Steinmarder *Martes martes* wurden gelegentlich schlafend in Nisthöhlen überrascht. Sie zogen hier in zwei Fällen auch erfolgreich Junge auf. Im Untersuchungszeitraum fielen mindestens 13 beringte und 6 unberingte ♀ Mardern zum Opfer. Einzelne ♀ wurden vermutlich vom Habicht *Accipiter gentilis* beim An- oder Abflug vor der Nisthöhle geschlagen. Trotzdem schlüpfte aus 81 % der bebrüteten Gelege aller ♀ mit bekanntem Bruterfolg mindestens ein Junges ($n = 454$). Erstbrüter bebrüteten 78 % der Gelege erfolgreich. ♀ waren im zweiten Brutjahr nicht

Tab. 4. Gelegegröße und Bruterfolg bei differierendem Beginn der Eiablage. – *Clutch size and breeding success for different dates of egg-laying.*

Alter	Beginn der Eiablage	Gelegegröße	S.E.	n	Test	Erfolg	n	Test
Erstbrüter	31.03. – 23.04.	11,11	0,42	66	$t = 3,237$	87,7 %	65	$\chi^2 = 3,924$
	24.04. – 26.05.	9,28	0,37	82	$p < 0,002$	72,5 %	69	$p < 0,05$
Alte ♀	05.03. – 13.04.	12,09	0,28	104	$t = 6,107$	88,1 %	101	$\chi^2 = 3,070$
	14.04. – 28.05.	9,41	0,33	98	$p < 0,001$	77,5 %	89	n.s.

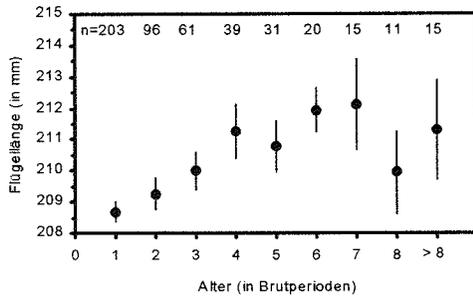


Abb. 6. Mittlere Flügelänge (\pm S.E.) von ♀ mit unterschiedlichem Brutalter. – Mean (\pm S.E.) length of wing of females of different breeding years.

erfolgreicher. Die 3–5-jährigen ♀ hatten den grössten Bruterfolg (Abb. 5). Der höhere Bruterfolg dieser ♀ gegenüber jüngeren Enten ist statistisch gesichert ($\chi^2 = 6,184$; $p < 0,05$), der Abfall des Bruterfolgs bei ♀ über 5 Brutjahren nicht ($\chi^2 = 2,506$; n.s.).

2.5. Flügelänge

Die mittlere Flügelänge gefangener Brut-♀ betrug $M_{491} 209,7 \pm 0,22$ mm. Mit dem Brutalter erhöhte sich die Flügelänge (Abb. 6; $r_{1-7} = 0,96$; $p < 0,0001$). Sehr alte ♀ (Alter > 7 Brutperioden; $n = 26$) hatten einen statistisch gleich langen Flügel wie 6–7-jährige ($n = 35$; t-Test; $t = 1,122$; n.s.).

3. Diskussion

3.1. Altersabhängigkeit der Merkmale

Masse und andere morphologische Parameter steigen bei Vögeln mit dem Alter sigmoidal an (vgl. Bezzel & Prinzinger 1990). Cooke et al. (1995) wiesen an Schneegänsen *Anser caerulescens* nach, dass diesbezügliche Untersuchungen an Altvögeln nicht Veränderungen in der Zusammensetzung der untersuchten Population wiedergeben, sondern Veränderungen bei Individuen aufzeigen.

Flüge Jungvögel verschiedener Entenarten sind wie nichtbrütende vorjährige ♀ der Schellente, gefangen im Mai und Juni beim Inspektionsflug in die Nisthöhlen (Ludwichowski

1997b), kleiner, kurzflügeliger und leichter als Altvögel (Owen & Cook 1977 für Stockente *Anas platyrhynchos*; Eadie et al. 1995 für *Bucephala clangula americana*).

Der Anstieg der Körpermasse mit zunehmendem Brutalter folgt keinem endogen gesteuerten Trend. Erhalten Stockenten Futter ad libitum, so sind Erstbrüter und alte ♀ gleich schwer (Batt & Prince 1978). Nach Pehrsson (1991) wirkt sich insbesondere die Futterqualität auf Ei- und Gelegegrösse aus. ♀ von *B. c. americana* legen mit zunehmendem Alter schwerere Eier (Mallory et al. 1994).

Das Brutalter der ♀ korrelierte mit Gelegegrösse, Zahl der Jungen, Beginn der Eiablage und Bruterfolg sowie der Körpergrösse, hier gemessen an der Flügelänge. Alter und Bruterfahrung beeinflussten Gelegegrösse und Legebeginn nicht nur bei der Schellente (z.B. auch Dow & Fredga 1984, Eadie et al. 1995), sondern auch bei Samtente *Melanitta fusca* (Koskimies 1957), Stockente (Krapu & Doty 1979), Spiessente *Anas acuta* (Duncan 1987) und Eiderente *Somateria mollissima* (Bailey & Milne 1982). Bei der Kleinen Bergente *Aythya affinis* stieg die Gelegegrösse ebenfalls mit dem Alter (Afton 1984).

Auch für den Zeitpunkt der Verpaarung (Ludwichowski 1989), die Brutmasse und Tendenz der ♀, in der Nähe des Brutgewässers zu überwintern (Ludwichowski unveröff.), ergaben sich bei Schellenten Verbindungen zum Alter des ♀. Die höchste Reproduktionsrate bzw. den Zeitpunkt der frühesten Eiablage erreichten die ♀ zwischen ihrem 4. und 8. Brutjahr, d.h. einschliesslich der Vorbrutphase etwa zwischen ihrem 7. und 11. Lebensjahr. In diesem Alter erreichten sie zudem tendenziell ihre maximale Flügelänge.

Die Ergebnisse zur Altersabhängigkeit der Brutmerkmale gleichen schwedischen (Dow & Fredga 1984) in der generellen Tendenz, unterscheiden sich aber in den Altersstufen, in denen die höchsten bzw. frühesten Werte gefunden wurden: Die Gelege sowie die Bruten sind in Schweden bei 3–5-jährigen ♀ am grössten, die früheste mittlere Eiablage fällt ebenfalls in diese Altersstufen. Dagegen sind die Preetzer ♀ beim Erreichen des Maximums tendenziell älter. Während schwedische Brutvögel zum

grossen Teil ziehen (Nilsson 1969, 1971), bleibt der schleswig-holsteinische Brutbestand mit zunehmendem Alter zumeist in der Nähe der Brutgewässer (Ludwichowski unveröff.). ♀ des Untersuchungsgebietes könnten also in dem Masse, in dem sie häufiger am Brutplatz überwintern, genetisch bedingt für den Rückflug aus dem Überwinterungsgebiet angelegtes Depotfett in das Brutgeschäft einbringen und damit schwerer werden, da der Zug als an den Reservens zehrendes Ereignis zunehmend wegfällt. In der Tat nehmen die ♀ mit zunehmendem Brutalter an Körpermasse zu (Ludwichowski unveröff.). Berthold & Terrill (1988) vermuten zumindest bei Passeres bei verändertem Zugverhalten Auswirkungen auf Brutbeginn, Gelegegrösse und Bruterfolg. Ein physiologisch-altersbedingter Rückgang der Reproduktivität verzögert sich daher bei alten Preetzer Schellenten möglicherweise aufgrund deren besserer Kondition.

Der Trend zur Zunahme kehrte sich möglicherweise bei sehr alten ♀ wieder um. Die tendenziell abnehmende mittlere Flügellänge, Gelegegrösse und Anzahl schlüpfender Junger sowie der sich wieder verspätende Beginn der Eiablage sehr alter ♀ etwa ab dem siebten bis achten Brutjahr deuten an, dass sehr alte ♀ physiologisch weniger leistungsfähig sind. Nachweise hierzu sind selten (Bezzel & Prinzing 1990; vgl. Bailey & Milne 1982 für die Eiderente). Erschwert wird der Nachweis durch einige alte ♀ mit hoher Reproduktivität. Schon Dow & Fredga (1984) betonten die hohe Variabilität bei gleichzeitiger individueller Konstanz von Reproduktionsparametern unter den ♀, wobei einzelne Individuen regelmässig grössere Gelege zeitigten und früher brüteten als der Durchschnitt. Dies sind vermutlich die ♀, die eine hohe individuelle Reproduktivität aufweisen, also mehr Junge produzieren als für den eigenen Ersatz notwendig, und die damit überproportional in der nächsten Generation vertreten sind (Newton 1989).

3.2. Alter und Reproduktivität der ♀

Vier Faktoren beeinflussen bei der Schellente Variationen der Gelegegrösse und des Beginns der Eiablage: Die vorherige Bruterfahrung

(Brutalter), der intraspezifische Brutparasitismus sowie die Brutortstreuung und eine starke individuelle Variation in der Merkmalsausprägung (vgl. Dow & Fredga 1984).

Gelege- bzw. Brutgrösse beeinflussen den Schlupf- und Aufzuchtserfolg wahrscheinlich nicht (vgl. Andersson & Eriksson 1982; Dow & Fredga 1984; Milonoff et al. 1995). Mit dem Alter verändert sich jedoch die für die Reproduktionsrate optimale Gelegegrösse des ♀ (Newton 1989). Die Gelegegrösse stellt somit einen Kompromiss dar zwischen der Möglichkeit der Produktion einer maximalen Anzahl von Jungen in einem Jahr und der Wahrscheinlichkeit, in späteren Jahren wieder erfolgreich brüten zu können (Reproduktionskosten).

Berechnet man die Reproduktionsrate der ♀ als Produkt aus Gelegegrösse und Bruterfolg, so stellen Schellenten im 4. Brutjahr die erfolgreichste Altersgruppe dar. Diese ♀ beginnen zudem sehr früh mit der Eiablage. Die niedrigste Reproduktionsrate weisen einjährige, spät legende ♀ auf. Unter diesen erreichen früh mit der Eiablage beginnende ♀ aufgrund ihres grossen Geleges noch die höchste Reproduktionsrate, obwohl in dieser Altersgruppe allgemein grosse Gelege eher aufgegeben werden als kleine. Zeitlich differenziert betrachtet, scheinen vor allem späte grosse Gelege zum schlechten Bruterfolg der Erstbrüter beizutragen. Auch bei der Kleinen Bergente war die Reproduktionsrate über dreijähriger ♀ am höchsten, Erstbrüter hatten dagegen die schlechtesten Werte (nach Daten aus Afton 1984). Sehr alte ♀ der Schellente (Brutalter > 8 Jahre) hatten trotz grosser Gelege wegen ihres geringen Bruterfolgs eine ähnlich schlechte Reproduktionsrate wie Erstbrüter. Eine abnehmende Reproduktionsrate im hohen Alter wiesen auch Ratcliffe et al. (1988) bei Langzeitstudien an Schneegänsen nach.

Frühe Gelege waren auch bei Schnatterenten *Anas strepera*, Reiherenten *Aythya fuligula*, Stockenten und Tafelenten *Aythya ferina* des Untersuchungsgebietes (Bräger & Ludwichowski 1995) grösser und wurden erfolgreicher bebrütet als späte («Kalendereffekt» nach Bezzel & Prinzing 1990). Parallel hierzu sind früh brütende ♀ dieser Arten sowie der Schellente schwerer (Ludwichowski unveröff.). Damit

liegt es nahe, dass der Kalendereffekt von der Kondition der ♀ zum Brutzeitpunkt mitverursacht wird.

Nicht untersuchen liess sich der Einfluss, den eventuell die unterschiedliche Qualität der ♂ auf den Zusammenhang zwischen Alter und Bruterfolg bei den ♀ hat. Möglicherweise verpaaren sich genetisch fitte ♂ eher mit älteren ♀ und tragen so massgeblich zum guten Bruterfolg der älteren ♀ bei. Beim Höckerschwan *Cygnus olor* scheint das Alter der ♂ den Bruterfolg entscheidend zu beeinflussen (Birkhead et al. 1983). Allgemein ist die intrasexuelle Variabilität bei ♂ grösser als bei ♀.

Die Gelegegrösse sank mit fortschreitender Brutsaison gleichermassen bei Erstbrütern wie alten ♀. Frühe Gelege werden zudem vermutlich stärker parasitiert als späte (Dow & Fredga 1984). Kleinere Gelege wie der schwindende Bruterfolg zum Ende der Brutsaison beruhen jedoch vermutlich vor allem auf Nachgelegen. Diese waren aber als solche schwer zu erkennen, da die ♀ im Untersuchungsgebiet erst spät auf dem bebrüteten Gelege gefangen wurden. Zumindest in zwei Fällen konnten aber Brutvögel des Untersuchungsgebietes nach Verlust bebrüteter Gelege unter Körpermasseverlust und Reduktion der Gelegegrösse in derselben Brutsaison erfolgreich neue Nistversuche starten (Ludwichowski unveröff.). Daher dürfte ein, wenn auch gegenwärtig kaum quantifizierbarer, Teil der ♀ bei Störungen während der Eiablage später an anderem Ort weiterlegen können.

Spät brütende ♀ haben – wohl teilweise als Folge zuvor vergeblicher Brutaktivität – zumeist eine schlechte Kondition. ♀ von Schellente sowie Tafelente, Reiherente, Schnatterente und Stockente werden im Verlaufe ihrer Lege- und Brutzeit leichter (Ludwichowski unveröff.). Nach Krapu (1981) nutzen etwa Stockenten beim Erstgelege Proteine aus der Nahrung für die Eibildung und körpereigene Fettreserven für den Energiestoffwechsel, während sie beim Nachgelege nach dessen Verbrauch vollständig auf das aktuelle Nahrungsangebot im Brutgebiet angewiesen sind. Ohne Fettreserven sind sie deutlich leichter.

3.3. Temperatur und Beginn der Eiablage

Die Eiablage der Erstbrüter und alter ♀ des Preetzer Brutbestandes korrelierte jeweils mit den Temperaturen verschiedener Zeiträume. Die Wintertemperaturen am Brutplatz (Monate Januar und Februar) beeinflussten als externe Faktoren möglicherweise die Eiablage alter ♀, die erst unmittelbar vor der Eiablage herrschenden Apriltemperaturen die der Erstbrüter (Ludwichowski 1997a). Jahreszeitlich frühe Temperaturschwankungen betreffen damit anscheinend eher alte als junge ♀, die in stärkerem Masse im Winter die Brutgewässer verlassen.

Prinzipiell vergleichbar waren die Verhältnisse bei schwedischen Schellenten. Eriksson (1980) und Fredga & Dow (1983) fanden gleichfalls eine hohe Einwirkung der Januar- und Februartemperaturen sowie der ersten zehn Apriltage auf den Beginn der Eiablage, ohne die beiden Zeiträume mit dem Alter der ♀ in Verbindung zu bringen. Lack (1966, 1968) vermutete einen Zusammenhang zwischen Eiablagebeginn und Abundanz des Futterangebotes am Brutplatz. Dieser war jedoch in einem schwedischen Schellentenbestand nicht darstellbar (Fredga & Dow 1983). Die Temperatur beeinflusste auch nicht die Gelegegrösse und den Bruterfolg. Dagegen wirkt möglicherweise der Verpaarungszeitpunkt auf den Beginn der Eiablage. Erstbrüter verpaaren sich später als alte ♀ (Schellente: Ludwichowski 1989; Eiderente: Spurr & Milne 1976; Schwimmenten: Heitmeyer 1995). Alte ♀ der Schellente sind vereinzelt schon ab November mit einem ♂ zusammen. Die Verpaarung alter ♀ verläuft unauffällig, was teilweise auf Partnertreue zurückzuführen ist (Blümel & Krause 1990; Ludwichowski 1996). Der «sichtbare» Teil der Frühjahrsbalz geht vermutlich vor allem auf junge ♀ zurück (Ludwichowski 1989). Verpaarte Vögel dominieren über unverpaarte, und ♀ profitieren vom Schutz der sie begleitenden ♂ (Hepp 1982), indem sie effektiver Nahrung aufnehmen können (Ashcroft 1976).

Dank. Die Erhebungen sind Teil der umweltpädagogischen Arbeit der Vogelschutzgruppe der evangelischen Jugend in Preetz. Allen Beteiligten sei an dieser Stelle für ihre Mitarbeit und das Überlassen des Datenmaterials gedankt, den Grundeigentümern auch für die Erlaubnis, ihre Ländereien zu betreten. S. Bräger, W. Suter und M. Kestenholz danke ich für wertvolle Hinweise zum Manuskript, V. Keller für Durchsicht und Korrektur der englischsprachigen Textteile.

Zusammenfassung

In einem 50 km² grossen Gebiet um die Kleinstadt Preetz (54.14 N, 10.17 E) wurden in den Jahren 1971 bis 1995 215 Schellenten einer Nistkastenpopulation 534mal gefangen. Dabei wurden die Parameter Beginn der Eiablage (M_{351} 18. April \pm 0,8 Tage), Gelegegrösse und Anzahl der geschlüpften Jungen (M_{514} 11,1 \pm 0,17 Eier bzw. M_{365} 9,5 \pm 0,18 Junge) sowie Bruterfolg bestimmt (Anzahl der Gelege mit wenigstens einem geschlüpften Jungvogel: 81 %; n = 454). Die mittlere Länge der Handschwinge als Mass für die Körpergrösse betrug M_{491} 209,7 \pm 0,22 mm. Die Werte der Parameter stiegen mit zunehmendem Alter zunächst an bzw. der Termin der Eiablage verfrühte sich. Einige Belege deuteten auf ein Absinken der Reproduktivität sehr alter ♀ hin (> 7–8 Brutjahre). Gegenüber Ergebnissen einer schwedischen Untersuchung erreichten die ♀ des Untersuchungsgebietes die Höchstwerte damit tendenziell später, was mit der geringeren Wanderbereitschaft alter ♀ begründet wird. Frühe Gelege wurden bei Erstbrütern und alten ♀ erfolgreicher bebrütet und enthielten mehr Eier als späte. Erstbrüter bebrüteten kleine Gelege erfolgreicher als grosse. Mit dem verzögerten Beginn der Eiablage entgingen die Gelege der Erstbrüter der Gefahr, parasitiert zu werden. Die mittleren Januar- und Februartemperaturen beeinflussten bei alten ♀ den Beginn der Eiablage. Die unterschiedliche Lage der für die Eiablage entscheidenden sensiblen Phase bei Erstbrütern (Ludwichowski 1997a) und alten ♀ wird mit deren unterschiedlichem Zugverhalten und der späten Verpaarung der Erstbrüter erklärt.

Literatur

- AFTON, A. D. (1984): Influence of age and time on reproduction performance of female Lesser Scaup. *Auk* 101: 255–265.
- ANDERSSON, A. & M. O. G. ERIKSSON (1982): Nest parasitism in Goldeneyes *Bucephala clangula*: Some evolutionary aspects. *Amer. Nat.* 120: 1–16.
- ASHCROFT, R. E. (1976): A function of the pairbond in the Common Eider. *Wildfowl* 27: 101–105.
- BAILEY, S. R. & H. MILNE (1982): The influence of female age on breeding in the Eider *Somateria mollissima*. *Bird Study* 29: 55–66.
- BATT, B. D. J. & H. H. PRINCE (1978): Some reproductive parameters of Mallards in relation to age, captivity and geographic origin. *J. Wildl. Manage.* 42: 834–842.
- BERTHOLD, P. & S. B. TERRILL (1988): Migratory behaviour and population growth of Blackcaps wintering in Britain and Ireland: some hypotheses. *Ring. & Migr.* 9: 153–159.
- BEZZEL, E. & R. PRINZINGER (1990): Ornithologie. Ulmer. Stuttgart.
- BIRKHEAD, M. E., P. J. BACON & P. WALTER (1983): Factors affecting the breeding success of the Mute Swan. *J. Anim. Ecol.* 52: 727–741.
- BLÜMEL, H. & R. KRAUSE (1990): Die Schellente. Neue Brehm-Bücherei, Bd. 605. Wittenberg Lutherstadt.
- BRÄGER, S. (1982): Verhaltensstudie an Schellenten-Weibchen (*Bucephala clangula*) während der Fortpflanzungsperiode unter Verwendung der Radiotelemetrie. Jahresarbeit im Fachbereich Biologie am Friedrich-Schiller-Gymnasium Preetz. – (1983): Zur Brutbiologie und zum Jungenführungsverhalten der Schellente (*Bucephala clangula*). *Corax* 9: 288–301. – (1986): Brutbiologie und Populationsdynamik einer Population der Schellente (*Bucephala clangula*) in Norddeutschland. *Vogelwelt* 107: 1–18.
- BRÄGER, S. & I. LUDWICHOWSKI (1995): Artensammensetzung, Gelegegrösse, Brutverlauf und Schlupferfolg brütender Enten (Anatidae) in einer ostholsteinischen Möwenkolonie. *Corax* 16: 9–16.
- COOKE, F., R. F. ROCKWELL & D. B. LANK (1995): *The Snow Geese of La Pérouse Bay*. Oxford University Press. Oxford, New York, Tokyo.
- CURIO, E. (1983): Why do young birds reproduce less well? *Ibis* 125: 400–404.
- DOW, H. & S. FREDGA (1984): Factors affecting reproductive output of the Goldeneye Duck. *J. Anim. Ecol.* 53: 679–692.
- DUNCAN, D. C. (1987): Nesting of Northern Pintails in Alberta: laying date, clutch size, and re-nesting. *Can. J. Zool.* 65: 234–246.
- EADIE, J. M., M. L. MALLORY & H. G. LUMSDEN (1995): Common Goldeneye (*Bucephala clangula*). In: A. POOLE & F. GILL (Hrsg.): *The Birds of North America*, No. 170. The Academy of Natural Sciences, Philadelphia, and The American Ornithologists' Union, Washington, D.C.
- ERIKSSON, M. O. G. (1980): Breeding biology of the Goldeneye *Bucephala clangula* (L.) in SW Sweden. Ph.D. Thesis, Dept. of Zoology, Univ. Göteborg.
- ERIKSSON, M. O. G. & M. ANDERSSON (1982): Nest parasitism and hatching success in a population of Goldeneye (*Bucephala clangula*). *Bird Study* 29: 49–54.
- FOWLER, J. & L. COHEN (1986): *Statistics for Ornithologists*. BTO Guide 22. Tring.
- FREDGA, S. & H. DOW (1983): Annual variation in the reproductive performance of Goldeneyes.

- Wildfowl 34: 120–126.
- HEITMEYER, M. E. (1995): Influences of age, body condition, and structural size on mate selection by dabbling ducks. *Can. J. Zool.* 73: 2251–2258.
- HEPP, G. R. (1982): Behavioral ecology of waterfowl (Anatini) wintering in coastal North Carolina. Ph.D. Diss. North Carolina State Univ., Raleigh. – (1984): Dominance in wintering Anatinae: potential effects on clutch size and time of nesting. *Wildfowl* 35: 132–134.
- KELM, H. (1970): Beitrag zur Methodik des Flügelmessens. *J. Ornithol.* 111: 482–494.
- KNIEF, W., R. K. BERNDT, T. GALL, B. HÄLTERLEIN, B. KOOP. & B. STRUWE-JUHL (1995): Die Brutvögel Schleswig-Holsteins – Rote Liste. Landesamt für Naturschutz und Landschaftspflege. Kiel.
- KOSKIMIES, J. (1957): Polymorphic variability in clutch size and laying date of the Velvet Scoter *Melanitta fusca*. *Ornis Fenn.* 34: 118–128.
- KRAPU, G. L. (1981): The role of nutrient reserves in Mallard reproduction. *Auk* 98: 29–38.
- KRAPU, G. L. & H. A. DOTY (1979): Age-related aspects of Mallard reproduction. *Wildfowl* 30: 35–39.
- LACK, D. (1966): Population studies of birds. Oxford University Press, London. – (1968): Ecological adaptations for breeding in birds. Methuen, London.
- LUDWICHOWSKI, I. (1989): Beobachtungen an künstlich erbrüteten und aufgezogenen Schellenten *Bucephala clangula* (Linné 1758). Diplomarbeit Univ. Kiel. – (1996): Erstverpaarung und Partner-treue von Männchen einer norddeutschen Population der Schellente (*Bucephala clangula*). *Corax* 16: 388–392. – (1997a): Langfristige Trends bei Flügelgröße, Körpermasse und brutbiologischen Parametern erstbrütender Weibchen eines norddeutschen Bestandes der Schellente (*Bucephala clangula*). *Vogelwarte* 39: 103–116. – (1997b): Zur Biologie nicht brütender Weibchen der Schellente (*Bucephala clangula*) eines norddeutschen Brutbestandes. *Vogelwelt* 118: 315–320.
- MADGE, S. & H. BURN (1988): Wildfowl: An identification guide to the ducks, geese and swans of the world. Helm, London.
- MALLORY, M. L., D. K. McNICOLS & P. J. WEATHERHEAD (1994): Habitat quality and reproductive effort of Common Goldeneyes nesting near Sudbury, Canada. *J. Wildl. Manage.* 58: 552–560.
- MILONOFF, M., H. PÖYSÄ & J. VIRTANEN (1995): Brood-size-dependent offspring mortality in Common Goldeneyes reconsidered: Fact or artifact? *Amer. Nat.* 146: 967–974.
- NEWTON, I. (1989): Lifetime reproduction in birds. Academic Press, London.
- NILSSON, L. (1969): The migration of the Goldeneye in north-west Europe. *Wildfowl* 20: 112–118. – (1971): Migration, nest-site tenacity and longevity of Swedish Goldeneyes. *Vår Fågelvärld* 30: 180–184.
- OWEN, M. & W. A. COOK (1977): Variations in body weight, wing length and condition of Mallard *Anas platyrhynchos platyrhynchos* and their relationship to environmental changes. *J. Zool.* 183: 377–395.
- PEHRSSON, O. (1991): Egg and clutch size in the mallard as related to food quality. *Can. J. Zool.* 69: 156–162.
- RATCLIFFE, L., R. F. ROCKWELL & F. COOKE (1988): Recruitment and maternal age in Lesser Snow Geese. *J. Anim. Ecol.* 57: 553–563.
- SPURR, E. & H. MILNE (1976): Adaptive significance of autumn pair formation in the Common Eider *Somateria mollissima* (L.). *Ornis Scand.* 7: 85–89.
- ZAR, J. H. (1984): Biostatistical Analysis. Prentice-Hall, New Jersey.

Manuskript eingegangen 2. Juni 1997

Revidierte Fassung angenommen 17. Oktober 1997