Die Beziehungen zwischen Rothalstauchern *Podiceps grisegena*, Fischen, Wirbellosen und Amphibien

Jan J. Vlug

VLUG, J. J. (2011): Die Beziehung zwischen Rothalstauchern *Podiceps grisegena*, Fischen, Wirbellosen und Amphibien. Corax 21: 375 – 391

Rothalstaucher ernähren sich im Brutgebiet meist von Wasserinsekten und deren Larven, Mollusken, Krebstieren und Amphibien. Diese sind auch bevorzugte Nahrung von Karpfen *Cyprinus carpio* und anderen Cypriniden und von häufigen Fischarten wie Flussbarsch *Perca fluviatilis*. Diese Fische können die Biomasse der Makroinvertebraten und Amphibien stark vermindern. Fische können auch die Unterwasservegetation vernichten und damit das Habitat der dort lebenden Makrozoa. Wenn Fische aus Gewässern mit bisher hohen Fischbeständen entfernt werden, nimmt die Zahl der Makroinvertebraten und Amphibien beträchtlich zu, und damit steigen auch die Zahl und Reproduktion des Rothalstauchers und vieler anderer Wasservögel. Es ist also für Rothalstaucher günstig ein Habitat mit wenig großen Fischen zu suchen.

Obwohl Rothalstaucher viele Amphibien fressen, sind sie und andere Wasservögel selten eine direkte Bedrohung für die Amphibienbestände. Immer sind die Fische wegen der hohen Besatzdichten die stärksten Konkurrenten. Die poikilothermen Fische verausgaben keinen hohen „Heizkosten-Anteil" an die aufgenommene Nahrung wie die Wasservögel, die ihre Körper auf gut 40° warm halten müssen. Auch brauchen sie nicht gegen den Auftrieb anzukämpfen, der die tauchenden Wasservögel nach oben drückt. Die Folge ist, dass ein Teich viel mehr Fische (und Fisch-Biomasse) beherbergen kann als Wasservögel.

Aber die Tatsache, dass in Mitteleuropa Rothalstaucher an Fischteichen brüten und manchmal auch an fischreichen Seen, zeigt, dass die Beziehung zwischen Rothalstauchern und Fischen nicht so einfach ist. Rothalstaucher können sogar von Fischen profitieren. Obwohl die Taucher im Brutgebiet sehr viele Wasserwirbellose und Amphibien fressen, zeigen Beobachtungen, dass Fischbrut, Stichlinge und andere kleinere Fische eine wichtige Nahrungsquelle bilden können. Auch die Strukturvielfalt vieler Teiche und Seen spielt eine Rolle. Der Rothalstaucher brütet in seichten Buchten, oft innerhalb breiter Röhrichtgürtel, teilweise mit Schwimmblattpflanzen und submerser Vegetation, wo die Zahl der großen Fische geringer ist als an offenen Stellen.

Nach dem Anstau werden neue Weiher von vielen Rothalstauchern und anderen Wasservögeln angenommen. Später sind große Bestandsrückgänge zu verzeichnen. Dabei können eingesetzte Fische zwar eine Rolle spielen, aber auch an fischlosen Weihern finden Bestandsrückgänge statt.

Es dient den Naturschutzzielen, keine Fische in vernässte Senken und in ehemalige Fischteiche einzusetzen. Falls möglich sollten diese Gewässer nach vier oder fünf Jahren ein Jahr trockengelegt werden, sodass sie sich nach erneutem Anstau wieder zu wertvollen Wasservogel-, Makroinvertebraten- und Amphibien-Lebensräumen entwickeln können.

Jan J. Vlug, Bergerweg 171, 1817 ML Alkmaar, Niederlande. E-mail: jjvlug-gris@hotmail.com

1. Einleitung

In den 1990er Jahren wurde vermutet, dass Karpfen *Cyprinus carpio* die Brutpaarzahl und den Reproduktionserfolg von Rothalstauchern *Podiceps grisegena* beeinträchtigen können. WAGNER (1997) forderte, in bisher fischlose Gewässern mit Brutvorkommen des Rothalstauchers keine Fische einzusetzen, damit das Gewässer nicht seine Eignung für Rothalstaucher verliert und die Art nicht ausstirbt.

Wenngleich Cypriniden (Karpfenfische) grundsätzlich eine negative Wirkung auf die Zahl und Reproduktion der Rothalstaucher und anderer Wasservögel ausüben können, veranlassen mich neue Befunde, die damaligen Schlussfolgerungen kritisch zu überprüfen. In dieser Arbeit werden die Beziehungen zwischen Rothalstauchern, Karpfen, Amphibien und Wirbellosen neu analysiert. Da die Entwicklung der Rothalstaucherbestände an neu angelegten Gewässern deutlich zeigt, wie kompliziert diese Beziehungen sein können, wird

der Ökologie dieses Gewässertyps besondere Aufmerksamkeit gewidmet.

In der Periode 1969-2010 wurden Ökologie, Bestandsentwicklung und Brutergebnisse des Rothalstauchers in Schleswig-Holstein von Berndt, Drenckhahn, Klose, Koop, Scholl, Spletzer, Struwe-Juhl, Vlug (1993, 2000, 2005, 2009) und anderen untersucht. Durch ihre Daten konnte diese Übersicht erzielt werden.

2. Schließt eine hohe Besatzdichte von Karpfenfischen tatsächlich eine Rothalstaucherbesiedlung aus?

Wagner (1990, 1997) untersuchte die Fauna zehn südschwedischer Gewässer, von denen fünf Brutgewässer des Rothalstauchers waren. Diese Rothalstauchergewässer waren reich an Makrozoa (größere Wirbellose und kleine Wirbeltiere) wie Schwimmkäfer Dytiscidae, Ruderwanzen Corixidae, große Egel Hirudinea und Teichmolche *Triturus vulgaris*; Fische aber fehlten - bis auf Zwergstichlinge *Pungitis pungitius*, die von Rothalstauchern gefressen werden. Die Biomasse (Trockenmasse) der Makrozoa an diesen Gewässern war 16mal größer als an den Gewässern ohne Rothalstaucher. Die letztgenannten Gewässer waren von vielen Fischen wie Karpfen, Karauschen *Carassius carassius*, Schleien *Tinca tinca*, andere Cypriniden und Flussbarschen *Perca fluviatilis* besetzt; während Schwimmkäfer, Egel, Teichmolche und Zwergstichlinge kaum festgestellt wurden. Wagner (1997) zog die Schlussfolgerung, dass infolge von Konkurrenz Rothalstaucher Gewässer meiden, die dicht mit Fischen besiedelt sind.

Zahlreiche Magenanalysen an Rothalstauchern im Brutgebiet stützen die These von Wagner (1990, 1997). Sie zeigen, dass Rothalstaucher sich dort meist von Wasserinsekten und deren Larven, Mollusken und Krebstieren ernähren (Vlug 1993). Diese sind auch bevorzugte Nahrung von Cypriniden wie Karpfen, Karausche, Plötze (Rotauge) *Rutilus rutilus*, Brachsen *Abramis brama* und Schleie, und von anderen häufigen Fischarten wie Flussbarsch (Wagner 1997). Was die Wirbellosenbeute angeht, gibt es also eine große Überschneidung zwischen Rothalstaucher- und Fischgemeinschaftsnischen. Marklund et al. (2002) stellten fest, dass sogar relativ geringe Fischdichten die Biomasse der Makroinvertebraten (größere Wirbellosen) reduzieren können, weil die Fische Wirbellose in großer Anzahl verzehren.

Vieles weist also daraufhin, dass es für Rothalstaucher günstig ist, ein Habitat mit wenigen großen Fischen zu suchen. Diese Beobachtungen gehen konform mit Daten zu anderen Wasservögeln. So zeigten Haas et al. (2007) und Köhler et al. (1997), dass die Biomassen der Makroinvertebraten und damit die Bestandsdichten der pflanzen-, fleisch- und allesfressenden Wasservögel an fischlosen Teichen viel höher waren als an Teichen mit Karpfen (Ismaninger Teichgebiet, Süd-Bayern).

An einem See in Nordirland, Lough Neagh, wurden um das Jahr 1973 Plötzen eingeführt. Die Zunahme dieser Fische in den 1970er Jahren wurde begleitet von einem Rückgang der Zahl der überwinternden Reiherenten *Aythya fuligula* und von einer Zunahme der überwinternden, Fisch fressenden Haubentaucher *Podiceps cristatus*. Eine Abnahme der Zahl der Plötzen Mitte der 1980er Jahre verursachte eine gegenläufige Entwicklung (mehr Reiherenten und weniger Haubentaucher) (Winfield et al. 1992).

Die Untersuchungen der Nahrungskonkurrenz von Schellenten *Bucephala clangula* und Fischen bilden ein weiteres Beispiel. Da die Nahrung dieser Vögel eine große Überlappung mit der von Plötzen und Barschen (Fluss- und Gelber Barsch *Perca flavescens*) zeigen, bevorzugen sie fischlose Gewässer vor fischreichen (Eadie & Keast 1982, Eriksson 1979).

Nicht nur Rothals- sondern auch andere Lappentaucher können mit Fischen konkurrieren. So stellte z.B. Andersson (1982) fest, dass Ohrentaucher *Podiceps auritus* (und Tafelenten *Aythya ferina*) erfolgreicher Küken aufzogen, nachdem die Hälfte der Fische aus ihrem Brutplatz, einem See mit sehr vielen Cypriniden, entfernt worden war. Die Abnahme der Ohrentaucher (54 % zwischen 1972 und 1996) in schwedischen, landwirtschaftlich genutzten Gebieten ist vermutlich hauptsächlich durch eine verstärkte Nahrungskonkurrenz mit Cypriniden verursacht, welche durch die fortschreitende Eutrophierung (Zunahme von Nährstoffen) viel häufiger geworden sind (Douhan 1998, Stedman 2000). Auch Aarvak & Øien (2009) entdeckten, dass an norwegischen Brutgewässern des Ohrentauchers oft keine großen Fische lebten. Brütende Schwarzhalstaucher *Podiceps nigricollis* bevorzugen ebenfalls Gewässer ohne (große) Fische, und in Nordamerika werden sie selten an Gewässern mit Fischen festgestellt (Cullen et al. 1999).

Fische, insbesondere Cypriniden, können auch auf indirekte Weise die Nahrungsverhältnisse der Wasservögel beeinträchtigen. Während der Nahrungssuche wühlen z.B. Karpfen und Brachsen den Boden um, wodurch viele Nährstoffe im Wasser gelöst werden, so dass bei hohem Fischbesatz die Entwicklung des Phytoplanktons (im Wasser schwebenden pflanzlichen Organismen) begünstigt und das Wasser trübe wird. Die submersen (unter Wasser lebenden) Makrophyten (größere Pflanzen) hingegen verschwinden durch Lichtmangel. Auch der Kot der Fische trägt zur Eutrophierung des Gewässers bei. Wasserflöhe können Wassertrübung durch ihre Filtriertätigkeit aufheben, doch sie werden von Cypriniden massenhaft erbeutet. Gerade der Große Wasserfloh *Daphnia magna*, der durch ständiges Abweiden der planktischen Algen einen hohen Anteil an der biologischen Selbstreinigung hat, leidet sehr unter dem Feinddruck räuberischer Fische (Vlug 1993).

Da einige Cypriniden, z.B. Rotfedern *Scardinius erythrophthalmus* und Plötzen, gern die Unterwasservegetation fressen, wird deren Vernichtung noch verstärkt. Dazu kommt, dass Fische weidenden (grasenden) Makroinvertebraten, wie z.B. Schnecken, nachstellen und damit das Wachstum der Aufwuchsalgen (Aufsitzerpflanzen, Epiphyten) fördern, wodurch die submersen Makrophyten zusätzlich durch Lichtmangel bedroht werden.

Der Rückgang der Unterwasservegetation hat Konsequenzen für die Wasservögel. Im Bereich von submersen Makrophyten lebt eine besonders vielfältige und zahlreiche Kleintierfauna, so dass das Nahrungsangebot für Rothalstaucher und andere Wasservögel an Gewässern mit einer üppigen submersen Flora groß ist (Blindow 1986, Scheffer & Cuppen 2005). Viele größere Wirbellose leben von der Unterwasservegetation, und andere ernähren sich von diesen Pflanzenfressern. Hinzu kommt, dass Tiere wie Käferlarven, Wasserwanzen und Kaulquappen wegen des Räuberdrucks durch große Fische auf pflanzenreiche Abschnitte eines Gewässers ausweichen. Kleinere Fischarten, wie Stichlinge und Schlammpeitzger *Misgurnus fossilis*, halten sich deswegen ebenfalls in der Unterwasservegetation auf (Van der Velde 1988).

Der vielseitige Einfluß der Fische auf ökologische Systeme wird auch deutlich, wenn man die Entwicklung der Wasservogelbestände an Fischteichen beobachtet, an denen auf weiteren Fischbesatz verzichtet wurde. Ein Beispiel sind die Lebrader Teiche/PLÖ. Diese sind seit Ende 1995 zu Naturschutzzwecken gepachtet, und seitdem werden keine Karpfen mehr ausgesetzt. Die Wasserflöhe, vor allem *Daphnia magna*, traten danach in höherer Dichte auf, sodass die Sichttiefe deutlich zunahm. Eine Massenentwicklung von fädigen Algen blieb dagegen weitgehend aus, wodurch die submerse Vegetation sich besser entwickeln konnte. Die ausgedehnten Unterwasserwiesen vor allem aus Teichfaden *Zannichellia* verursachte eine Zunahme der Bestände von Höckerschwan *Cygnus olor*, Schnatterente *Anas strepera* und weiteren Weidegängern. Die Bestandsdichten der Brut-, Mauser- und Rastbestände vieler Vogelarten an den Teichen sind nach Beendigung der Karpfenzucht deutlich höher geworden (Koop 1999).

Der Bestand der Zwergstichlinge an den Lebrader Teichen nahm seit dem Ende des Karpfenbesatzes ebenfalls deutlich zu und damit auch die Zahl einiger Wasservögel die Kleinfische verzehren. Zwergtaucher *Tachybaptus ruficollis* füttern ihre Küken häufig mit diesen kleinen Fischen, so dass das Stichlingsvorkommen vermutlich für einen guten Bruterfolg dieser Art wichtig ist.

Die Bestände der Rothalstaucher an den Lebrader Teichen wuchsen schon in den 1980er Jahren. Die Ursache ist unbekannt, vielleicht spielten geringer werdende Fischbesätze eine Rolle. Nachdem aber gar keine Karpfen mehr ausgesetzt wurden (ab Ende 1995) wuchsen die Bestände noch mehr. In der Periode 1969-1985 gab es 2-9, 1986-1995 16-39 und 1996-2010 23-56 Paare an den Teichen.

Der Kührener Teich/PLÖ ist ein weiteres wichtiges Brutgewässer für Rothalstaucher. Da seit Anfang 2009 keine Fische mehr in den Teich gesetzt werden, ist zu erwarten, dass Rothalstaucher und andere Wasservögel davon profitieren. Zuverlässige Aussagen sind jedoch erst nach einigen Jahren möglich. Immerhin nisteten 2009 34 Paare Rothalstaucher am Teich, eine Zahl, die vorher nur einmal erreicht wurde (1994), und 2010 wurden 15 Familien festgestellt (lediglich 1994 gab es bisher so viele Familien).

Ungeachtet des großen Einflusses der Witterung auf die Reproduktion nimmt höchstwahrscheinlich an schleswig-holsteinischen Teichen nach der Beendigung der Karpfenzucht auch die Jungenzahl des Rothalstauchers zu (Vlug 2005). An Fischteichen in Südost-Polen werden an Teichen mit Fischbrut und an denen ohne Fische ca. 2,5mal so viele Küken per Brut

flügge als an Teichen mit einjährigen Karpfen (Kloskowski 2005, 2009a).

Zusammenfassend kann man sagen, dass Cypriniden einen hohen Umsatz der Nährstoffe verursachen können, der zu vereinfachten Nahrungsketten führt, d.h. Nahrungsketten ohne Makrozoa. Wenn jedoch Fische aus Gewässern mit bisher hohen Fischbeständen entfernt werden, nimmt die Zahl der Makroinvertebraten beträchtlich zu und damit die Zahl und Reproduktion des Rothalstauchers und vieler anderer Wasservögel (Vlug 2000).

Hier muss jedoch betont werden, dass nicht nur die Tätigkeiten von Fischen, sondern auch viele andere Faktoren ein Gewässer und seine Lebewesen ändern können (Beklioğlu 2007, Blindow et al. 1993, Hargeby et al. 2007, Wallstein & Forsgren 1989). Flache, vegetationsreiche Klargewässer haben Perioden der Instabilität, in denen vermutlich sogar kleine, schwer ausfindig zu machende Störungen eine Verschiebung auslösen können, wodurch das Gewässer trübe und vegetationsarm wird. Anhäufung von Nährstoffen aus der Landwirtschaft kann die Ursache einer langfristigen Instabilität des Klarwasserstadiums sein. Unter diesen Umständen können die Vernichtung der unter Wasser lebenden Vegetation durch Eis, eine Zunahme der Karpfenfische oder Wasserstandserhöhungen das Gewässer trübe machen.

Durch Wasserstandserhöhungen nimmt die Kraft der Wellen zu. Das Flachgewässer wird trübe durch die zugenommene Menge an Schwebstoffen im Wasser. Die submerse Vegetation leidet durch den Lichtmangel. Auch wird das Wachstum der unter Wasser lebenden Vegetation und der Schwimmpflanzen direkt durch die Wasserbewegungen gehemmt. Nährstoffe werden nicht mehr von den Makrophyten aufgenommen und gespeichert und können jetzt durch das Phytoplankton genutzt werden. Die Zunahme des Phytoplanktons verstärkt die Trübung des Gewässers, so dass noch mehr submerse Vegetation abstirbt.

Cypriniden werden bei der Nahrungssuche weniger als ihre Konkurrenten durch das trübe Wasser gehindert, weil sie sich mit dem Tastsinn orientieren. Ihre Dichte nimmt zu, aber ihre Raubfeinde, die ihre Nahrung optisch suchen wie Hecht *Esox lucius* und Flussbarsch, werden seltener. Die Karpfenfische gedeihen also in trüben Flachgewässern. Sie können diesen Gewässerzustand stabilisieren, z.B. durch das Fressen der filtrierenden Wasserflöhe. Aber, wie gesagt, sind sie oft nur eine der vielen Ursachen der Gewässertrübung (Beklioğlu 2007, Blindow et al. 1993, Hargeby et al. 2007, Wallstein & Forsgren 1989).

3. Rothalstaucher an Gewässern mit großen Fischbeständen

Aus dem vorhergehenden Kapitel kann man nur die Schlussfolgerung ziehen, dass Cypriniden die Zahl der Brutpaare und die Reproduktion vieler Wasservögel beeinträchtigen können. Aber die Behauptung von Wagner (1997), dass Rothalstaucher Gewässer mit vielen Fischen meiden, stimmt so nicht. Schon die Tatsache, dass in Mitteleuropa Rothalstaucher vor allem an Fischteichen brüten, zeigt, dass die Beziehung zwischen Rothalstauchern und Karpfen nicht so einfach ist.

Rothalstaucher können nämlich sogar von Fischen profitieren, zwar nicht von alten, großen Individuen, wohl aber von der Fischbrut. Obwohl die Taucher im Brutgebiet sehr viele Wasserwirbellose fressen, zeigen Beobachtungen, dass Fischbrut, Stichlinge und andere kleinere Fische eine wichtige Nahrungsquelle bilden können. Manchmal werden auch ziemlich große Fische verzehrt, was aber relativ selten passiert. Einjährige Karpfen können am Anfang der Saison noch von adulten Rothalstauchern gefressen werden, aber später im Jahr sind auch diese Fische zu groß für sie (Kloskowski 2005). Größere Fische und andere schnelle, nektonische (aktiv im Wasser schwimmende) Tiere sind wegen ihrer Geschwindigkeit nur schwer von Rothalstauchern zu erbeuten (Vlug 1993). Kleine Fische hingegen schwimmen nicht so schnell und können daher einfacher von ihnen gefangen werden.

3.1 Rothalstaucher an natürlichen Gewässern

An vielen natürlichen, fischreichen Gewässern brüten Rothalstaucher. So ist der Selenter See/PLÖ (2.239 ha) nicht nur ein wichtiger Brutplatz für den auf Fische spezialisierten Haubentaucher, sondern auch Brutplatz des Rothalstauchers: 1996 wurden hier 21 und 2008 sogar ca. 30 Paare festgestellt.

Warum können Rothalstaucher sich so gut auf manchen fischreichen Seen behaupten? Vermutlich spielt die Strukturvielfalt dieser Seen eine Rolle. Die Art brütet hier fast immer in seichten Buchten in kleinen Wasserflächen innerhalb breiter Röhrichtgürtel, teilweise mit Schwimmblattpflanzen und submerser Vegetation, wo die Zahl der großen Fische geringer ist

als an offenen Stellen. Die submerse Vegetation an Seen wird selten von natürlichen, gemischten Fischbeständen reduziert, sodass Makroinvertebraten hier überleben können (MARKLUND et al. 2002). Es stimmt zwar, dass schon relativ geringe Bestandsdichten an Fischen vermutlich die Biomasse an Makroinvertebraten deutlich verringern können, aber Rothalstaucher profitieren an fischreichen Gewässern oft vom Angebot an Kleinfischen (MARKLUND et al. 2002).

Auch WAGNER erkannte später, dass es fischreiche Gewässer gibt, an denen viele Rothalstaucher brüten. Er untersuchte ein Gebiet in der Uferzone des flachen Tåkern Sees (46 km²) in Süd-Schweden (WAGNER & HANSSON 1998). Das Areal bestand aus einem Schilfgebiet mit einem Mosaik von kleineren Wasserlachen umgeben von Schilf *Phragmites australis* (Schilfhabitat), und aus einer angrenzenden Lagune (einer circa 4 ha großen offenen Fläche im Schilfgebiet). Die Rothalstaucher benutzten nur das Schilfhabitat als Brutplatz und nicht die Lagune, obwohl diese geeignet schien. Das Schilfhabitat wurde sehr wahrscheinlich bevorzugt, weil hier genügend Nahrung für die Küken vorhanden war: Die Zahl der Fische war hier nämlich sehr viel geringer als in der Lagune und die Biomasse (Trockengewicht) der Makroinvertebraten deswegen 5-10 Mal größer.

Wie schon erwähnt, profitieren Rothalstaucher an fischreichen Gewässern vom Fischreichtum, weil sie hier viel Fischbrut und kleine Fische fressen können. In diesem Zusammenhang sind die Arbeiten von PASZKOWSKI et al. (2004) und MCPARLAND et al. (2010) viel sagend. Sie untersuchten die brütenden Rothalstaucher in Feuchtgebieten mit und ohne Fische in Alberta, Kanada, und stellten fest, dass die Taucher in Gewässern mit Fischen höhere Trophieebenen (Ernährungsstufen) besetzten als in fischlosen Gewässern. In den erstgenannten Gewässern fraßen die Rothalstaucher eine Mischung aus Makroinvertebraten und meist kleinen Fischen: Bachstichling *Culaea inconstans* und Fettköpfige Elritze *Pimephales promelas*. An fischlosen Gewässern fingen sie nur Wirbellose.

Rothalstaucher, die an Strandseen in Dänemark und Schleswig-Holstein brüten [z.B. auf Alsen (dänisch: Als), Aarö (dänisch: Årø), Fehmarn oder in Hohenfelde/PLÖ], suchen oft ihre Nahrung auf der Ostsee und fangen dort viele Fische für ihre Küken, z.B. Butterfische *Pholis gunnellus* und Grundeln *Pomatoschistus* (NIELSEN & TOFFT 1987, VLUG 1993). Diese Fische halten sich oft auf dem Meeresboden auf, wo die Rothalstaucher sie wohl beim systematischen Absuchen des Bodens finden, genauso wie sie planmäßig Wasserinsektenlarven, Mollusken und Krebstiere auf Wasserpflanzen und am Teichboden suchen (VLUG 2009).

3.2. Rothalstaucher an Fischteichen

In Mitteleuropa brüten die meisten Rothalstaucher an Fischteichen ab einer Größe von 0,05 ha (VLUG 2002). Die Bewirtschaftung dieser Gewässer hat einen großen Einfluss auf die Bestandsdichten und Reproduktion der Wasservögel. Nicht nur das Ablassen, sondern auch der Fischbesatz wirkt sich auf den Bruterfolg der Rothalstaucher und anderer Vögel aus. Die Fische werden ihrem Alter entsprechend, also nach Größe und Nahrungsbedarf, auf die Teiche verteilt. Im Allgemeinen enthalten folglich die größten Teiche auch die größten Fische, und die kleinsten nur Fischbrut (BERNDT 1993). In den letztgenannten Teichen bilden die jungen Karpfen eine wichtige Nahrungsquelle für die jungen Rothalstaucher. Hier ist die Reproduktion der Taucher denn auch wesentlich höher als in Teichen mit älteren Karpfen (s. s. Kap. 2). Die Küken in den größeren Teichen können die größeren Karpfen nicht verschlingen und die Menge an Makrozoa ist dort gering. Paare, die an Teichen mit einjährigen Karpfen brüten, verlieren deswegen häufig ihre Küken durch Nahrungsmangel (Südost-Polen, KLOSKOWSKI 2005). Es ist sehr wohl möglich, dass Teiche mit einjährigen Karpfen eine ökologische Falle für die Taucher bilden: Frühe Brutpaare bevorzugen diese Teiche, offenbar getäuscht durch den Fischreichtum (KLOSKOWSKI 2005). Es könnte jedoch auch sein, dass diese adulten Vögel hier größere Überlebenschancen haben und eine K-Fortpflanzungsstrategie angenommen haben (vgl. VLUG 2005).

In einem Teichkomplex kann die Karpfenzucht vom Laichen bis zum Abwachsen marktreifer Tiere erfolgen. Da Karpfen jedoch in Schleswig-Holstein wegen der niedrigen Wassertemperaturen ziemlich schlecht laichen, setzen die meisten Betriebe ein- bis zweisömmrige Fische aus, die in speziellen Betrieben gezüchtet werden (BERNDT 1993). Dadurch gibt es in Schleswig-Holstein nur wenige Teiche mit Karpfenbrut.

Der mittlere Bruterfolg (Prozentsatz der Paare mit großen Jungen) des Rothalstauchers an schleswig-holsteinischen Fischteichen ist geringer als an Weihern (38 % gegenüber 53 %), vermutlich bedingt durch die Konkurrenz mit Karpfen. Jedoch sind die jährlichen Schwankungen des Bruterfolgs an schleswig-holstei-

nischen Gewässern sehr groß (14-68 %, n = 10.349 Paare im Zeitraum 1969-2002), und dies hat weniger mit dem Besatz großer Karpfen zu tun als viel mehr mit den Witterungsverhältnissen in der Brutzeit (Vlug 2005). Es gibt Jahre, in denen die Rothalstaucher auch an großen Fischteichen einen relativ guten Bruterfolg haben. So brachten 1973 alle 12 Brutpaare am Kührener Teich (40 ha) Junge hoch. An Neugewässern ohne Fischbesatz sind die Mittelwerte zwar höher, aber auch dort können Sturm oder Trockenheit die Reproduktion stark beeinträchtigen.

Die schleswig-holsteinischen Fischteiche sind also gar nicht so schlechte Brutplätze, wie man angesichts der Konkurrenz zwischen Rothalstauchern und Karpfen mutmaßen könnte: Erstens wird durch das übliche jährliche Ablassen der Teichboden belüftet, und es bildet sich weniger Faulschlamm, weil dieser durch Luftsauerstoff oxidiert wird (Reichholf 1988). Außerdem wird der Teich jedes Jahr mit neuem, relativ sauberem Wasser aufgestaut, wodurch sich die Verschmutzung in Grenzen hält. Die Unterwasservegetation kann sich dadurch häufig gut entwickeln. Zweitens weisen die Fischteiche in Schleswig-Holstein wie die natürlichen Seen eine große Strukturvielfalt auf, auch die größeren unter ihnen. Sie haben naturnahe Ufer und besitzen viele verkrautete Buchten, Flachwasser- und Verlandungszonen, in die große Karpfen kaum oder nicht gelangen können und in denen eine Vielfalt von Beutetieren für die Rothalstaucher gedeihen kann (Vlug 1993). So können massenweise Zwergstichlinge in Fischteichen auftreten. Bemerkenswert ist auch, dass die eingesetzten älteren Karpfen nicht selten in ziemlich großem Umfang im Teich ablaichen (Voigt 1995). Dieses Ablaichen hat zwar ökonomisch gesehen keine große Bedeutung, aber der Karpfen-Nachwuchs kann für Rothalstaucher als Nahrung eine wichtige Rolle spielen.

Fischteiche können floristisch reich sein. Sehr auffällig durch seine Blüten ist der Gemeine Wasserhahnenfuß Ranunculus aquatilis. Diese Pflanze entwickelt nicht selten ausgedehnte Teppiche, auch an großen Teichen wie z.B. Kührener, Großer Rixdorfer und Gödfeldteich. Sie entfalten sich zu einem Zeitpunkt, wenn die noch niedrigen Wassertemperaturen die Aktivität der erwachsenen Karpfen hemmen und die Entwicklung der Wasserflöhe für ein lang anhaltendes Klarwasserstadium sorgt. Andere submerse Arten die gut in Fischteichen gedeihen können, sind z.B. Zwerg-Laichkraut *Potamogeton panormitanus* (*P. pusillus*), Wasserpest *Elodea canadensis* und Gemeines Hornblatt *Ceratophyllum demersum* (Garniel 1993).

4. Brutbestände des Rothalstauchers an neuen Weihern in Schleswig-Holstein

Die Entwicklung der Rothalstaucherbestände an neu angelegten Gewässern zeigt deutlich, wie kompliziert die Beziehungen zwischen Tauchern und anderen Organismen sein können. In jüngster Zeit wurden in Schleswig-Holstein wiederholt im Zuge von Ausgleichsmaßnahmen oder auch als Naturschutzprojekte Weiher, d.h. nicht ablassbare flache Dauergewässer, neu geschaffen. Manchmal entstehen diese Gewässer auch unbeabsichtigt, z.B. als Folge einer verstopften Drainage. Im Anfang werden diese Gewässer, die meistens nur 0,5 bis 1 m und höchstens 2 m tief sind, von vielen Rothalstauchern und anderen Wasservögeln besiedelt.

Zwei Beispiele von neu angestauten Gewässern (ab 2003) sind der Große (Neue) Teich bei Bad Oldesloe/OD, entstanden im Zuge einer Ausgleichsmaßnahme an der A1 bei Rethwisch (2003 mit sieben, 2009 mit sechs Brutpaaren des Rothalstauchers) (Riesch, Grell pers. Mitt.), und der Pantener Moorweiher (Hellmoor)/RZ (8 ha), der für Naturschutzzwecke wiedervernässt worden ist (2008 mit vier Brutpaaren, Aldenhoff pers. Mitt.).

Manchmal beherbergen Neugewässer einen erheblichen Teil des Rothalstaucherbestandes des Landes. An vier Weihern wurden sogar Maxima von mehr als 30 Paaren festgestellt:

a. Die Spülfläche südlich des Flemhuder Sees/RD (13 ha). Sie war schon Anfang der 1960er Jahre vorhanden. Erst bestand sie (bei niedrigem Wasserstand) größtenteils aus einem dicht bewachsenem Sumpfgebiet (Schilf), ungeeignet als Brut- und Nahrungsgebiet für Rothalstaucher. Nur im Nordteil gab es eine offene Wasserfläche, an deren Rand im Zeitraum 1990-2000 3-6 Paare nisteten. 2001 wurde der Wasserstand um ca. 30 cm erhöht, und danach stieg die Zahl der Paare an. Das Maximum (32 Paare) wurde 2003 erreicht. Obwohl ab 2005 jährlich immer mehr Schilf abstarb und die Nistmöglichkeiten zurückgingen, blieb der Brutbestand bis 2009 hoch (26 Paare). Im Jahre 2010 jedoch wurden nur 15 Brutpaare festgestellt.

b. Dodauer See/OH. Dieser Weiher (17 ha) entstand 2002/2003 durch das Abstellen eines Pumpwerkes der Schwartau-Quelle. Es gab eine zweimalige Anhebung des Wasserstandes im Zuge

der Renaturierung. Ursprünglich war der See bewachsen mit emerser (über die Wasseroberfläche ragende) Vegetation, die aber ab 2006 verschwunden war. Im ersten Jahr (2003) nisteten hier 24 Rothalstaucher-Paare. Das Maximum, 35 Paare, wurde 2005 erreicht. Danach nahm die Revieranzahl rasch ab (2009 und 2010 11 Paare).

c. Struckteich bei Zarpen/OD (14 ha). Dieses Gewässer entstand 1997/1998 durch den Anstau einer Bachniederung. Vielleicht noch mehr als bei anderen Gewässern in Senken gab es am Struckteich in niederschlagsreichen Frühjahren starke, vorübergehende Wasseranstiege. Die üppige emerse Vegetation der ersten Jahre verringerte sich schnell und war etwa ab 2003/2004 gar nicht mehr vorhanden. Im Jahre 1998 wurden schon 25 Rothalstaucher-Paare am Struckteich beobachtet, und 2000 gab es hier die erstaunliche Zahl von 54 Paaren. Danach brachen die Bestände ein: 2001 brüteten 35, 2002 26 und 2003 7 Paare. In der Periode 2004 bis 2010 nisteten hier nur zwischen 0 und 3 Paaren.

Nicht nur die absolute Brutpaarzahl ist an Neugewässern oft hoch, sondern auch die Bestandsdichte. Die Überschwemmung südlich des Autobahndammes bei Achterwehr/RD (4 ha) zeigte mit einem Maximum von 21 Paaren (1995 und 2000) eine Dichte von 5,3 Paaren/ha. Am Weiher nördlich des Subkrogsees/OH (1,8 ha) brüteten 2006 8 Paare, was einer Brutdichte von 4,4 Paar/ha entspricht. Diese Zahlen sind zwar nicht so hoch wie an einigen Strandseen (bis zu 9,3 Paar/ha am 1,5 ha großen Hohenfelder Strandsee/PLÖ 2008), aber dort steht den Rothalstauchern nicht nur die Nahrung aus dem Brutgewässer sondern auch noch aus der Ostsee zur Verfügung (s. Kap. 3.1).

In vielen Fällen wird die Höchstzahl der Wasservögel in der dritten Brutsaison nach dem Anstau erreicht (Mittel-Schweden, Andersson 1985). Mit der Zeit verlieren viele Neugewässer an Attraktivität für Rothalstaucher. Es gab nicht nur Bestandsrückgänge am Dodauer See und am Struckteich (s. oben), sondern auch an den meisten anderen Weihern, z.B. am Dannauer Polder/OH (20 ha, 2000 angestaut, 2004 13 Paare, 2009 und 2010 keine) und am Klenzauer See/OH (8 ha, 1995/1996 angestaut, 1999 13 Paare, 2010 2). Auch die anderen Wasservogelbestände, z.B. die der Ohrentaucher und Gründelenten (Schwimmenten) Anatini nehmen nach einigen Jahren ab (vgl. Aarvak & Øien 2009, Andersson & Danell 1982).

Der 17 ha große Dodauer See bei Eutin/OH wurde 2002/2003 neu angestaut. Seine Entwicklung verlief ähnlich wie die des Struckteichs. Anfangs war der Weiher reichlich mit emerser Vegetation bewachsen, und dann gab es auch viele Rothalstaucher (2004: 44, 2005: 35 P.). Durch eine weitere Anhebung des Wasserstandes wurde die Vegetation vernichtet. Seitdem stagnieren die Wasservogelbestände auf niedrigem Niveau.

Foto: R. K. Berndt, 12.9.2003.

Die hier beschriebene Entwicklung zeigt sich auch an Fischteichen, die ein oder mehrere Jahre trockengelegt wurden. Am Lammershagener Teich V/PLÖ (5 ha) brüteten 1969-1979 0-5 Paare Rothalstaucher. In den Jahren 1980-1981 lag der Teich trocken. Danach wurden 13 Paare festgestellt, von denen 11 erfolgreich waren (1983).

Am Postfelder (Behnkenmühlener) Fischteich/PLÖ (7 ha) gab es 1969-2003 0-6 Brutpaare. Im Jahre 2004 wurde der Mönch (Vorrichtung zum Ablassen und Regulieren des Wassers) renoviert, und der Teich lag trocken. Während dieser Zeit expandierten Rohrkolben *Typha* und Schilf, sodass 2005 80 % der Teichoberfläche bewachsen war. In diesem Jahr konnten 5 Paare festgestellt werden, aber es ist zu vermuten, dass weitere durch die Vegetation nicht gesichtet wurden. 2006 gab es zwar noch immer viel Vegetation, aber erheblich weniger als im Vorjahr; 14 Paare wurden gesehen, von denen 9 erfolgreich waren.

4.1. Ursachen der Zunahme der Rothalstaucherbestände nach dem Anstau

Gleich nach dem Anstau werden die Weiher von Rothalstauchern und anderen Wasservögeln angenommen. Die reichliche Nahrung zieht sie an, denn viele Organismen besiedeln neu entstandene Gewässer sehr schnell. Mitverantwortlich dafür ist die Tatsache, dass diese Gewässer an Feuchtstellen entstehen, an denen schon viele kleine Wasserorganismen vor der Anlage lebten, z.B. Krebse. Sogar nach einem Austrocknen können ihre hartschaligen Eier jahrelang im Schlamm überdauern. Sobald die Umstände günstiger werden, entwickeln sie sich rapide. Aber es gibt weitere Mechanismen, durch die Neugewässer besiedelt werden.

Viele Wasserorganismen erreichen die neuen Weiher über das Zuflusswasser, durch die Luft oder auf dem Landweg. Wichtigste Ausgangsbasis für die Neubesiedlung sind die Gewässer der näheren und weiteren Umgebung. Von ihnen fliegen Wasserwanzen, Wasserkäfer und weitere Insekten zu. Daneben werden flugfähige Insekten ähnlich wie die verschiedensten Dauerstadien durch Luftströmungen passiv über zum Teil beträchtliche Entfernungen hinweg verbreitet. Aktiv über Land wandern vor allem Amphibien und Säuger ein.

Weitaus bedeutungsvoller als gewöhnlich dargestellt dürfte wohl die passive Verbreitung von Wasserorga-

Der 14 ha große Struckteich liegt in einem Bachtal bei Zarpen/OD. Im Mittelalter ein Fischteich des Klosters Reinbek wurde das Gewässer 1997/98 neu angestaut. Im Jahr 2000 gab es hier die unglaubliche Zahl von 54 P. Rothalstaucher. Die üppige, emerse Vegetation der ersten Jahre verringerte sich schnell durch Hochwasser und war etwa ab 2003/2004 nicht mehr vorhanden. Unter anderem dadurch blieben die Taucher aus. Es bleibt abzuwarten, wann der jetzt sehr schmale Vegetationsgürtel sowie die inselartigen Bestände des Wasserknöterichs wieder bessere Brutmöglichkeiten bieten.

Foto: G. Berndt, 08.07.2000.

nismen durch Tiere, hauptsächlich Wasserinsekten und Vögel, mit Abstrichen auch durch Amphibien, sein. Viele Wassermilbenarten parasitieren als Larven an fliegenden Insekten, Arrenurus-Arten z.B. vorwiegend an Libellen und Mücken, durch die sie von einem Gewässer zum anderen verschleppt werden. Wasserwanzen und Wasserkäfer verbreiten unter anderen Ephippien (Schutzhüllen der Dauereier von Wasserflöhen). An Enten, die aus einem mit Wasserpflanzen bedeckten Teich auffliegen, bleiben häufig einige der kleinen Wasserpflanzen und Schwimmfrüchte hängen. Die Vögel verschleppen so nicht nur Wasserpflanzen, sondern auch junge Schnecken (Kabisch & Hemmerling 1982). Nicht weniger bedeutsam ist die passive Verbreitung über den Verdauungstrakt. Dabei fällt die Gefahr der Austrocknung aus, und bei Laichkrautsamen wurde sogar eine keimfördernde Wirkung festgestellt (Kabisch & Hemmerling 1982).

Die Wasserorganismen finden nach der Flutung viel Nahrung, weil sich große Mengen an Landpflanzen zersetzen, hauptsächlich Gräser. Von diesem Detritus (tote organische Substanz) ernähren sich die Ruderwanzen Corixidae, typische Erstbesiedler, die Larven von Zuckmücken Chironomidae, Wasserasseln *Asellus aquaticus* und die Schlammschnecken Lymnaeidae, z.B. *Lymnaea* (*Radix*) *ovata*. Sie bilden in kurzer Zeit durch rasche Zuwanderung und Vermehrung individuenreiche Bestände. Die Larven der Chironomidae z.B. erreichen gewöhnlich eine Dichte von 5.000 bis 10.000 Individuen pro Quadratmeter (Andersson 1985). Freiwerdende Nährstoffe nutzen einzellige Planktonalgen, welche von Kleinkrebsen, z.B. Wasserflöhen, gefressen werden, von denen sich dann z.B. Zwergstichlinge ernähren. Auch viele Amphibien finden in neuen Feuchtgebieten gute Bedingungen (Heydemann 1995, Vlug 2000).

Die individuenreiche Limnofauna (Tierwelt des Süßwassers) ist eine reiche Nahrungsquelle für Rothalstaucher und viele andere Vögel. Auch Pflanzen fressende Arten können hier gut gedeihen, da sich in den Neugewässern oft eine reiche aquatische Vegetation entwickelt. Während Schwimmenten wie Schnatter-, Stock- *Anas platyrhynchos*, Krick- *Anas crecca*, Knäk- *Anas querquedula* und Löffelenten *Anas clypeata* Kleinkrebse aus dem Wasser herausseihen können und viel pflanzliche Nahrung zu sich nehmen, tauchen Reiher-, Tafel- und Schellenten nach Schlammschnecken und anderen Mollusken (Weichtiere), Ruderwanzen (Wasserzikaden), Mückenlarven, kleinen Krebstieren usw. (Heydemann 1995).

Die beiden Weiher nördlich und westlich des Subkrogsees bei Malente/OH sind Teil einer Renaturierung im Bereich der Malenter Au. Der 8 ha große westliche Weiher wurde 2004 angestaut, ist von steilen Hügeln umgeben und weist mehrere Inseln auf, die diversen Wasservogelarten sowie Kiebitzen und Lachmöwen als Brutplatz dienen. Der Bestand des Rothalstauchers betrug 2005 6 P. Mitunter sieht man im Sommer auch Schwarzhalstaucher, die jedoch bisher nicht zur Brut geschritten sind.
Foto: R. K. Berndt, 24.06.2005.

Ein anderer Faktor, der zu einer hohen Zahl von Rothalstauchern nach dem Anstau beiträgt, ist die massenhafte Entwicklung von emerser Vegetation. An einigen Weihern (z.B. am Struckteich, Dodauer- und Klenzauer See) gab es einige Jahre nach dem Aufstau viele schilfähnliche Sumpfgräser, insbesondere Rohrglanzgras *Typhoides* (*Phalaris*) *arundinacea* und Wasser-Schwaden *Glyceria aquatica/maxima*. Auch Rohrkolben und Schilf können sich nach dem Anstau gut entwickeln. Die Rothalstaucher suchen ihre Nahrung zwischen den Halmen dieser am Anfang massenhaft auftretenden Pflanzen und benutzen sie für die Verankerung ihrer Nester.

4.2. Ursachen der Abnahme der Bestände einige Jahre nach dem Anstau

Die großen Bestandsrückgänge der Wasservögel die später auftreten, sind nicht leicht zu erklären. Folgende Faktoren, in wechselnden Kombinationen, spielen vermutlich eine Rolle.

Manchmal ist das Sterben der emersen Vegetation mitverantwortlich für den Bestandsrückgang der Taucher. Rohrglanzgras ist zwar gut an zeitweilige Überflutung angepasst, verträgt dauerhafte Überstauung jedoch schlecht, was wohl erklärt, dass diese Art nach einigen Jahren dahingeht (Wendelberger 1986). Obwohl Wasser-Schwaden, Rohrkolben und Schilf auf dauernd überfluteten nassen Böden leben können (Krausch 1996), verschwinden auch sie oft nach einigen Jahren aus den neuen Weihern, insbesondere wenn die Wasserstände (zeitweilig) zu hoch werden. Da die Gewässer in Senken liegen, führen heftige Regenfälle zu starken Wasserstandsschwankungen, insbesondere wenn die Abflussmenge nicht angepasst werden kann. Durch eine Wasserstandserhöhung können übrigens nicht nur emerse, sondern auch untergetauchte Wasserpflanzen sich oft nicht behaupten (Wallsten & Forsgren 1989). Das massenhafte Sterben von Sumpfgräsern war sehr deutlich zu verfolgen am Struckteich, am Dodauer und Klenzauer See. Schilfsterben war sehr auffällig an der Spülfläche des Flemhuder Sees.

Durch den Rückgang der emersen Vegetation entwickeln sich viele Weiher zu fast vegetationslosen Gewässern, abwertend „Badewannen“ genannt. Hier müssen die Tauchernester u.a. in Baumstubben und auf Algenfelder gebaut werden, wo sie oft verloren gehen. Das Verschwinden der Sumpfvegetation kann jedoch nicht der einzige Faktor sein, der die Bestands-

Die 4 ha große Überschwemmung südlich des Autobahndamms bei Achterwehr/RD ist Teil einer ehemaligen Spülfläche und wurde 1986 durch den Bau des Autobahndamms unter Wasser gesetzt. In diesem seichten Gewässer brüten bis zu 21 P. Rothalstaucher (1995 und 2000). Zeitweise war es zudem eines der wichtigsten Brutgewässer für Zwergtaucher (1990 mind. 19 Reviere). Inzwischen ist die Vegetation stark zurückgegangen, nicht zuletzt durch den starken Fraß mausernder Graugänse.
Foto: R. K. Berndt, 29.07.1999.

rückgänge der Taucher erklärt. An Weihern, wo die emersen Vegetation nicht oder kaum verschwand (z.B. am Weiher nördlich des Subkrogsees und im Dannauer Polder), ließen die Taucher trotzdem das Gewässer im Stich. Es dürfte weitere Ursachen für das Verschwinden der Vögel geben die vermutlich alle, direkt oder indirekt, mit Nahrungsverknappung zu tun haben:

a. Ende der Zersetzung der alten Pflanzen. Die pflanzlichen Materialien aus der Periode vor dem Aufstau sind nach 3-7 Jahren zersetzt und die Biomasse der Detritusfresser wird dadurch wesentlich geringer (Andersson 1985: 64), damit verringert sich auch die Nahrungsmenge für Rothalstaucher.

b. Zunahme der räuberischen Tiere unter den Makroinvertebraten. Es gibt einige Hinweise, dass der Anteil der Räuber wie Egel und Käfer in der Wirbellosen-Gemeinschaft in Neugewässern zunächst gering ist, aber später wächst. Auch dadurch nimmt vermutlich die Zahl der Detritusfresser ab (Andersson 1985, Andersson & Danell 1982). Dies könnte vor allem eine Verringerung der Zahl der Schwimmenten erklären, da diese gerne Detritusfresser wie Wasserasseln und Zuckmücken fressen. Da Rothalstaucher und Tauchenten nicht nur Detritusfresser, sondern auch die Räuber unter den Wirbellosen verzehren, sind ihre Bestandsrückgänge nicht eindeutig mit der Abnahme der Detritusfresser zu erklären.

c. Verschwinden der submersen Vegetation. Im Laufe der Jahre nimmt der Anteil der schwer zersetzbaren Sumpfpflanzenstreu an der Gesamtsedimentation zu. Die Dichte des Sediments nimmt ab, und auch die Abbaurate der organischen Substanz verringert sich. Dies führt zu einer immer schlechteren Nährstoffverfügbarkeit für submerse Pflanzen, die dadurch mit zunehmendem Alter des Gewässers verschwinden (Garniel 1993). Die Situation wird noch verschlechtert, wenn dichte See- oder Teichrosen-Bestände den Gewässerboden beschatten. Die Weiher werden sehr nährstoffreich und trübe, bekommen eine tiefe Schlammschicht ohne submerse Vegetation wodurch die Zahl der Beutetiere für den Rothalstaucher abnimmt (Vlug 2000).

d. Konkurrenz des Rothalstauchers mit Karpfen und anderen Cypriniden. Fische können eine (zusätzliche) Rolle spielen beim Rückgang der Rothalstaucher an Neugewässern. An neuen Weihern leben anfänglich (kaum) große Cypriniden, aber später werden die Gewässer oft von vielen großen Fischen okkupiert, was bekanntlich (s. Kap. 2) negative Auswirkungen haben kann auf Rothalstaucher und andere Wasservögel.

Auffällig ist, dass gleichzeitig mit dem Rückgang der Rothalstaucher oft die Zahl der Fisch fressenden Haubentaucher zunimmt. So gab es 2003 am Dodauer See 24 Paare Rothalstaucher und keine Haubentauber. Im Jahre 2010 wurden 12 Paare Rothals- und 6 Paare Haubentaucher festgestellt. Kloskowski et al. (2010) stellten ebenfalls fest (in Südost-Polen), dass von den Lappentaucherarten nur die Haubentaucherbestände positiv mit der gesamten Fisch-Biomasse verknüpft waren.

Es muss jedoch betont werden, dass auch an neuen Weihern ohne Fischbesatz nach einigen Jahren ein Rückgang vieler Wirbellosen und Vögel zu verzeichnen ist (Andersson & Danell 1982).

Falls möglich sollten neue Weiher nach vier oder fünf Jahren ein Jahr trockengelegt werden, sodass sie sich nach erneutem Anstau wieder zu wertvollen Wasservogel-, Makroinvertebraten- und Amphibien-Lebensräumen entwickeln können.

5. Amphibien als Nahrung für Rothalstaucher

Wirbellose werden oft, Amphibien dagegen meist nur in kleiner Zahl in Rothalstauchermägen gefunden. Obwohl der Nahrungsanteil der Amphibien gebietsweise fluktuiert, ist er sicherlich höher als die Magenanalysen suggerieren. Vermutlich hinterlassen Lurche relativ schnell nach dem Verzehr keine Reste mehr im Verdauungstrakt.

Smogorzevskij (1959) fand bei 12 Vögeln aus der Ukraine 710 Nahrungstiere, darunter nur einen Lurch. Im Gegensatz dazu stehen die Untersuchungen von Markuze (1965). Er sezierte 73 Rothalstauchermägen aus den Fischwirtschaften des Wolgadeltas (aus dem Zeitraum Mai bis August) und fand regelmäßig kleine Seefrösche *Rana ridibunda* und deren Kaulquappen. Zwar war ihre Zahl nicht groß, aber ihr Nahrungsgewicht war essentiell.

Sichtbeobachtungen von Nahrung suchenden Rothalstauchern an vielen Gewässern zeigen, dass Lurche oft einen wichtigen Nahrungsbestandteil bilden. Schon

Temminck (1815) schrieb, dass der Rothalstaucher Amphibien frisst, und Naumann (1838) notierte: „Auch ganz kleine Frösche haben wir ihn fangen und verschlingen sehen". Wobus (1964) beobachtete ein Paar, das seine Jungen fast ausschließlich mit Kaulquappen fütterte.

Von vielen Teichen in Schleswig-Holstein gibt es Beobachtungen von Rothalstauchern, die Frösche und ihre Kaulquappen verzehren. Rothalstaucher werden oft an nicht zu kleinen Amphibienschutzteichen brütend angetroffen, wo sie viele Amphibien fangen (z.B. die Teiche bei Jägerberg-Tröndel/PLÖ und die Krötenteiche bei Raisdorf/PLÖ). Die alten Taucher fressen sowohl adulte Anuren (Froschlurche) und Wassermolche *Triturus* als auch deren Larven, aber die Küken bekommen vor allem die Larven.

Kloskowski (2009a) stellte durch Sichtbeobachtungen in Südost-Polen fest, dass in Teichen ohne Karpfen die Rothalstaucherküken hauptsächlich mit Amphibien gefüttert wurden. In den ersten vier Wochen nach dem Schlüpfen bestanden 72 – 85 % der Biomasse der Nahrung aus Lurchen, und 12 – 18 % aus aquatischen Wirbellosen. In Teichen mit Karpfenbrut waren Amphibien zwar nicht so wichtig wie in Teichen ohne Karpfen, bildeten aber immerhin noch 17 – 40 % der Nahrungsbiomasse der Rothalstaucherküken.

Da manche Populationen von Fröschen und Kröten salztolerant sind (vgl. z.B. Christman 1974), kommen sie auch an Strandseen in Schleswig-Holstein vor. So ist der Strandbereich an der Ostseeküste der Insel Fehmarn der Lebensraum von Kreuzkröte *Bufo calamita* und Wechselkröte *Bufo viridis* (Nöllert & Nöllert 1992). Da die Strandseen auf Fehmarn wenig Nahrung für die Rothalstaucher enthalten, könnte es sein, dass die Küken in ihren ersten Lebenstagen vor allem mit Amphibienlarven gefüttert werden. Am Hohenfelder Strandsee/PLÖ ist die große Zahl an Teichfröschen *Rana klepton esculenta* auffällig. Möglicherweise sind die Froschbestände mitverantwortlich für die dichte Taucherbesiedlung (Vlug 2009).

6. Amphibien als Nahrung für Fische

Durch Untersuchungen im Labor und Freiland, einschließlich Experimente mit Käfigen in Teichen und Sektionen von Magen-Darmtrakten, wissen wir, dass die Larven der Frösche sowie die der Rotbauchunke *Bombina bombina* von den meisten Fischen gefressen werden. Selbst die Larven der Krötenarten (vor allem Wechselkröte und Kreuzkröte), die durch ihre giftigen Hautdrüsensekrete vor Fraß relativ geschützt sind, werden von Fischen verzehrt (Gebhardt 1985). Die Erdkröte *Bufo bufo* ist die einzig bekannte Anurenart, die so unschmackhaft ist, dass die adulten Tiere und ihre Larven von den meisten Fischarten unbehelligt bleiben (Kloskowski 2009b). Ältere Exemplare von Fischen wie Karpfen, Plötzen (Rotaugen), Rotfedern, Schleien, Döbel *Leuciscus cephalus* und Regenbogenforellen *Oncorhynchus mykiss* können so viele Amphibienlarven verzehren, dass häufig die Bestände der Anuren und Wassermolche in hohem Maße geschädigt werden. Der Rückgang der Amphibienbestände in Gewässern nach einem Fischbesatz kann dann sehr groß sein (Clausnitzer 1983, Denoël et al. 2005, Filoda 1981, Gebhardt 1985: 37, Hehmann & Zucchi 1985, Kloskowski 2009b).

An sehr vegetationsreichen Gewässern mit einem natürlichen Fischbestand gedeihen Amphibien meistens gut, aber die mit großen, zur Mast bestimmten Karpfen besetzten Teiche sind in der Regel frei von Lurchlarven. Die in sehr großer Zahl eingesetzten Karpfen lassen keine Larven hochkommen bzw. schädigen die für die Amphibien essentiell notwendige Unterwasservegetation. Beobachtungen von großen Lurchbeständen in intensiv bewirtschafteten Fischteichen (ohne Strukturvielfalt) betreffen fast immer Vorstreckteiche (Teiche mit Fischbrut) und Jungfischteiche (Clausnitzer 1983).

Hier zeigt sich die besondere Habitatstrategie der verschiedenen Amphibienarten. Der Lebensraumtyp „überflutete Au im Frühjahr" (künstlich: Ablaichteich für Karpfen) ist der Amphibien-Optimallebensraum. Solche Gewässer starten im Frühjahr häufig mit großen Makrophytenbeständen und wenigen Fischen (und ebenfalls wenigen weiteren Amphibienfeinden, z.B. Larven der Großlibellen Anisoptera). Die Amphibien nutzen die kurze Frühjahrsperiode für eine optimale Entwicklung der Larven.

An Teichen, die nur Karpfenbrut enthalten (Vorstreckteiche, Jungfischteiche) in Südost-Polen sind die Bestandsdichten der Anurenlarven ungefähr so groß wie an Teichen ohne Karpfen, aber 8 bis 13mal größer als an Teichen mit einjährigen, und 34-170mal größer als an Teichen mit zweijährigen Karpfen. Nur bei den Bestandsdichten der Erdkrötenlarven an den verschiedenen Teichen gab es keine Unterschiede (Kloskowski 2009b).

Durch die große Strukturvielfalt der Fischteiche in Schleswig-Holstein (s. Kap. 3.2) kommen hier oft noch relativ große Amphibienbestände vor. Karpfen können nicht in die ausgedehnten und dichten Schilfbestände und die submerse Vegetation eindringen, und die Amphibien weichen auf diese Vegetation aus, um dort relativ sicher zu leben. Hier können z.B. die Kaulquappen von Rotbauchunke und Laubfrosch *Hyla arborea* gut gedeihen. Im freien Wasser solcher Teiche halten und entwickeln sich dagegen nur die Larven der Erdkröte. In dicht mit sub- und emerser Vegetation bewachsenen Teichen werden Kleine Wasser- *Rana lessonae*, Teich- *Rana klepton esculenta*, Gras- *Rana temporaria* und Moorfrösche *Rana arvalis* gefunden.

Ein Beispiel dafür ist der Kührener Teich/PLÖ, der ein wichtiges Refugium für Rotbauchunken ist. Da diese Tiere im Frühjahr an kleinen Tümpeln in Teichnähe leben und im Sommer in die vegetationsreichen Uferzonen des Hauptgewässers ziehen, haben sie sich bisher aktiv einer Nachstellung durch Karpfen entzogen. Da ab 2009 keine Fische mehr in den Teich gesetzt werden, wird sich dies sicherlich zusätzlich positiv auf die Lurchbestände auswirken.

Nicht nur die Habitatwahl der Amphibien innerhalb eines Gewässers, sondern auch ihre Gewässerwahl wird sehr wahrscheinlich teilweise durch Fische beeinflusst. Dass Teiche mit älteren Karpfen fast amphibienfrei sind, gründet nicht nur auf der Tatsache, dass die großen Fische Amphibien-Larven fressen, sondern auch darauf, dass viele Anuren (bis auf Erdkröten) aktiv Teiche mit größeren Fischen meiden. Vor allem Untersuchungen an Laubfröschen bestätigen dies (z.B. Binckley & Resetarits 2008, Resetarits et al. 2004). Dieses „Meiden von Fischgewässern" gilt übrigens nicht nur für Frösche, sondern auch für viele Schwimm- Dytiscidae und Wasserkäfer Hydrophilidae. Wie die erwachsenen Lurche sind die Imagines (geschlechtsreife Tiere) dieser Käfer nicht direkt durch Karpfen gefährdet, aber auch sie meiden häufig Gewässer, an denen zu viele Feinde für ihre Larven leben (Binckley & Resetarits 2005, 2008).

7. Der Einfluss von Fischen und Rothalstauchern auf Amphibien und Wirbellose

Es scheint, dass sogar relativ geringe Bestandsdichten von Fischen die Biomasse der Makroinvertebraten reduzieren können. Es passiert jedoch selten, dass eine gemischte Population von Wasservögeln dies bewirkt (Marklund et al. 2002). Nur Vögel, die massenhaft an einer Stelle vorkommen und sich auf eine bestimmte Beuteart spezialisiert haben, können dieselbe zahlenmäßig verringern. So ist es sehr wahrscheinlich, dass die Schwarzhalstaucher am Mono Lake, Kalifornien (bis zu einer Million Tiere!), die Bestände von Salinenkrebsen *Artemia monica* beeinträchtigen (Cooper et al. 1984).

Rothalstaucher und andere Wasservögel sind auch selten eine direkte Bedrohung für Amphibienbestände. Immer sind hier die Fische wegen der hohen Besatzdichten die stärksten Konkurrenten. Die poikilothermen (kaltblütigen, wechselwarmen) Fische verausgaben keinen hohen „Heizkosten-Anteil" an die aufgenommene Nahrung wie die Wasservögel, die ihre Körper auf gut 40°C warm halten müssen. Auch brauchen sie nicht gegen den Auftrieb anzukämpfen, der die tauchenden Wasservögel nach oben drückt. Die Wasservogel-Nahrungskette erfordert aus diesem Grund eine wenigstens zehnfach günstigere Basis als die Fisch-Nahrungskette (Reichholf 1988). Die Folge ist, dass ein Teich viel mehr Fische als Taucher beherbergen kann. So brüteten am gut besetzten Kührener Teich/PLÖ (40 ha) höchstens 34 Paare Rothalstaucher (Gewicht pro Brutvogel 700-900 Gramm, insgesamt etwa 55 Kilo); doch wurde ein Besatz mit durchschnittlich 5.000 zweijährigen Karpfen durchgeführt (Gewicht pro Karpfen 300-400 Gramm, insgesamt etwa 1.750 Kilo) (Cramp 1977, Voigt 1995). Diese Fische bilden also schon durch ihre Zahl und Biomasse eine viel größere Bedrohung für die Rotbauchunken als die Taucher.

In diesem Zusammenhang sind auch die Beobachtungen von Van Eerden et al. (1993) viel sagend. Sie stellten fest, dass Flussbarsche am IJsselmeer, Niederlande, in viel größerem Umfang die Zahl der Stinte *Osmerus eperlanus* reduzierten als die zahlreichen dort anwesenden Haubentaucher (bis zu 18.000 Vögel): 90% der verzehrten Stinte wurden von Barschen gefangen.

Das Einsetzen von Fischen, insbesondere von Cypriniden, in Amphibienschutzteiche dürfte katastrophale Folgen für die Amphibienbestände haben (s. Kap. 6). An größeren Teichen mit hoher Strukturvielfalt werden die negativen Effekte zwar gedämpft, aber auch hier ist es günstiger für Amphibien, Wasservögel und Makroinvertebraten wie Libellen und Käfer, wenn dort keine unnatürlich hohen Fischbestände leben. Es dient demnach den Naturschutzzielen, weitere Fischzuchtgewässer als „Fischteiche-ohne-Fische" aus der

Nutzung zu nehmen, z.B. durch die Stiftung Naturschutz, sowie weitere Senken wieder zu vernässen und dort keine Fische einzusetzen.

8. Danksagung

Besonderen Dank schulde ich Arne Drews der mir wertvolle Daten über Amphibien zur Verfügung stellte. Ich bedanke mich ebenfalls herzlich bei Rolf Berndt für seine Daten und die kritische Durchsicht des Manuskripts. Auch Bernd Koop war wieder so freundlich seine Daten zu schicken. Mein Dank gilt auch Roos Tuijnman (Alkmaar, NL) die die englische Zusammenfassung nachgesehen hat.

9. Summary: On the relationships between Red-necked Grebes *Podiceps grisegena*, fishes, invertebrates and amphibians

Numerous analyses of stomach contents of the nominate race of the Red-necked Grebe *Podiceps grisegena* in its breeding habitat show that it mostly feeds on aquatic insects and their larvae, molluscs and crustaceans. Amphibians and their larvae are only found in small quantities in their stomachs. However, field observations reveal that adult Red-necked Grebes frequently eat frogs, toads, newts and their larvae. The chicks are especially fed with the tadpoles and in a number of ponds these constitute the main diet of young Red-necked Grebes.

Carps *Cyprinus carpio*, other cyprinids and species of fish such as Perch *Perca fluviatilis* can impair the population density and breeding success of Red-necked Grebes and many other waterbirds. These fishes eat many macrozoans (larger invertebrates and small vertebrates such as tadpoles) and are serious food competitors; only the quantities of the larvae of the Common Toad *Bufo bufo* are not impaired by fish because they are unpalatable.

Even relatively low densities of fish seem to reduce the macroinvertebrate biomass. However, Red-necked Grebes and other waterbirds rarely seem to cause a general reduction of macroinvertebrate (and amphibian) densities. Fish and waterbirds are unequal competitors for the shared food source of macrozoans. The poikilothermic fish spend much less energy during foraging than the homeothermic waterbirds (they must maintain a body temperature of at least 40° C). In addition, fish have not to cope with buoyancy which pushes the waterbirds upwards. In consequence, the number and biomass of fish in a pond can be much higher than those of birds.

Many macrozoans live in the submerged vegetation and between the underwater parts of the emergent plants where they are protected against fish. Although the imagines of many species of diving beetles Dytiscidae, scavenger beetles Hydrophilidae and the adults of amphibians are not in danger by fish, they actively avoid waters with fish (with the exception of the Common Toad).

Fish not only compete with Red-necked Grebes and many other birds for food, they also can impede the growth of the submerged plants and so they indirectly reduce the number of food items for birds.

Field observations clearly show that the biomass of macrozoans and the number of Red-necked Grebes and other waterbirds are low in waters with large quantities of fish. They are higher when the fish density is small. Only piscivorous birds such as the Great Crested Grebe *Podiceps cristatus* profit by the introduction of fish.

The fact that breeding Red-necked Grebes are found primarily on fish-ponds in Central Europe seems to contradict the preceding text. Obviously, the relationship between Red-necked Grebes and fish is more complicated than a number of authors assume.

Although it is difficult for the Red-necked Grebe to catch fast moving, nektonic animals (such as larger fish), small fish and fry do not swim so quickly and are an important food supply for the grebes. Small fishponds are often stocked with fry of Carps which are frequently offered to the chicks of Red-necked Grebes. In these ponds the reproduction of the grebes is essentially higher than in ponds with larger Carps.

Red-necked Grebes, especially those undertaking food flights from the breeding place to the Baltic Sea, can eat large numbers of bottom living fishes such as Butterfish *Pholis gunnellus* and Goby *Pomatoschistus*. The birds possibly find this prey by systematically searching the bottom of the sea, exactly in the same way in which they systematically search for invertebrates at submerged plants and at the bottom of ponds.

The fishponds (and lakes) in which Red-necked Grebes breed have a multifarious structure with shallow inlets with small openings surrounded by reed and frequently

with submerged and floating vegetation. Here the number of large fish is smaller than at open water areas.

The development of population numbers of Red-necked Grebes in new man-made and new natural shallow waters clearly shows how complicated the relations are between grebes and other organisms. These new bodies of water are colonised quickly by large numbers of Red-necked Grebes (e.g. up to 54 pairs on a newly created pond of 14 ha, 35 pairs on a pond of 17 ha), with a maximum population density of 5.3 pairs/ha (21 pairs on a water body of 4 ha).

After raising the water level the terrestrial plants die off and form a rich litter which constitutes a substrate for detritus feeding macroinvertebrates, e.g. water boatmen Corixidae, larvae of plumed gnats Chironomidae, Water Slaters *Asellus aquaticus* and pond snails Lymnaeidae. Large numbers of small crustaceans such as water fleas Copepoda are also found in the new flooded waters. Ten-spined Sticklebacks *Pungitius pungitius* use these small copepods as food. Many amphibians occupy the new ponds. All these macrozoans are important food organisms for Red-necked Grebes and many species of ducks such as Tufted Duck *Aythya fuligula*, Pochard *Aythya ferina* and Goldeneye *Bucephala clangula*. During the first years aquatic birds have few competitors for this rich food source. Important is also that in the first years after flooding many marsh plants are abundant, e.g. Reed Canary-grass *Typhoides* (Phalaris) *arundinacea*, Water Meadow Grass/Reed Sweet Grass *Glyceria aquatica/maxima*, bulrush Typha and Common Reed *Phragmites australis*. They provide Red-necked Grebes with nesting places, and many macrozoans live between their underwater stems.

The Red-necked Grebe and other waterbird populations increase sharply after the flooding, but after a number of years a large decline occurs. The detritus-based biomass of macro-invertebrates is substantially reduced when the plant litter from the first period has broken down. There is also a gradual increase in the number of invertebrate predators and of large fish which compete with waterfowl for food. However, it must be stressed that also without fish the decline of Red-necked Grebes and other waterbirds takes place. A number of years after the flooding a thick layer of mud is often building up and turbidity increases. The result is that the submerged vegetation disappears. In many new ponds in Schleswig-Holstein the marsh vegetation also vanishes after a few years, especially when there are large fluctuations in the water level.

To maintain the abundance of waterbirds, macro-invertebrates and amphibians in shallow wetlands, it is advisable to drain them every four or five years and to flood them again one year later.

10. Literatur

Aarvak, T. & I. J. Øien 2009. Kunnskapsstatus og forslag til nasjonal handlingsplan for Horndykker. Norsk Ornitologisk Forening, Rapport 5-2009. NOF, Trondheim.

Andersson, Å. 1982. Competition between fishes and waterfowl. In: SCOTT, D.A. (Hrsg.): Managing wetlands and their birds. IWRB, Slimbridge.

Andersson, Å. 1985. Viltvattnen – de nya våtmarkerna. Vår Fågelvärld Suppl. 10: 53-64.

Andersson, Å. & K. Danell 1982. Response of freshwater macroinvertebrates to addition of terrestrial plant litter. Journal of Applied Ecology 19: 319-325.

Beklioğlu, M. 2007. Role of hydrology, nutrients and fish in interaction with global climate change in effecting ecology of shallow lakes in Turkey. International Congress on River Basin Management in Antalya, Turkey.

Berndt, R. K. 1993. Wasservögel und ihre Lebensräume. In: Berndt, R. K. & G. Busche (Bearbeiter): Vogelwelt Schleswig-Holsteins, Band 4. Wachholtz Verlag, Neumünster.

Binckley, C. A. & W. J. Resetarits Jr. 2005. Habitat selection determines abundance, richness and species composition of beetles in aquatic communities. Biology Letters 1: 370-374.

Binckley, C. A. & W. J. Resetarits Jr. 2008. Oviposition behavior partitions aquatic landscapes along predation and nutrient gradients. Behavioral Ecology, published online on February 7, 2008.

Blindow, I. 1986. Undervattensväxter viktiga i fågelsjöar. Fauna och Flora 81: 235-244.

Blindow, I., G. Andersson, A. Hargeby & S. Johansson 1993. Long-term pattern of alternative stable states in two shallow eutrophic lakes. Freshwater Biology 30: 159-167.

Christman, S. P. 1974. Geographic variation for salt water tolerance in the frog *Rana sphenocephala*. Copeia Vol. 1974, No. 3: 773-778.

Clausnitzer, H.-J. 1983. Zum gemeinsamen Vorkommen von Amphibien und Fischen. Salamandra 19: 158-162.

Cooper, S. D., D. W. Winkler & P. H. Lenz 1984. The effect of grebe predation on a Brine Shrimp population. Journal of Animal Ecology 53: 51-64.

Cramp, S. (ed.). 1977. Handbook of the birds of Europe, the

Middle East and North Africa. The birds of the Western Palearctic. Vol. 1. University Press, Oxford.

Cullen, S.A., J. R. Jehl Jr. & G. L. Nuechterlein 1999. Eared Grebe *Podiceps nigricollis*. In: Poole, A. & F. Gill (Hrsg.): The Birds of North America, Nr. 433. The Birds of North America, Inc., Philadelphia, PA.

Denoël, M., G. Džukić & M. Kalezić 2005. Effect of widespread fish introductions on paedomorphic newts in Europe. Conservation Biology 19: 162-170.

Douhan, B. 1998. Svarthakedoppingen – en fågel på tillbakagång i Sverige. Vår Fågelvärld 1/1998: 6-22.

Eadie, J. M. & A. Keast 1982. Do Goldeneye and perch compete for food? Oecologia 55: 225-230.

Eriksson, M. O. G. 1979. Competition between freshwater fish and Goldeneyes *Bucephala clangula* (L.) for common prey. Oecologia 41: 99-107.

Filoda, H. 1981. Das Vorkommen von Amphibien in Fischgewässern des östlichen Teils Lüchow-Dannenbergs. Beiträge zur Naturkunde Niedersachsens 34: 185-189.

Garniel, A. 1993. Die Vegetation der Karpfenteiche Schleswig-Holsteins. Mitteilungen der Arbeitsgemeinschaft Geobotanik in Schleswig-Holstein und Hamburg, Heft 45: 1-322.

Gebhardt, H. 1985. Fische und Amphibien. Tagungsbericht Naturschutz Baden-Württemberg 7: 34-40.

Haas, K., U. Köhler, S. Diehl, P. Köhler, S. Dietrich, S. Holler, A. Jaensch, M. Niedermaier & J. Vilsmeier 2007. Influence of fish on habitat choice of waterbirds: a whole system experiment. Ecology 88: 2915-2925.

Hargeby, A., I. Blindow & G. Andersson 2007. Long-term patterns of shifts between clear and turbid states in Lake Krankesjön and Lake Tåkern. Ecosystems 10: 28-35.

Hehmann, F. & H. Zucchi 1985. Fischteiche und Amphibien – eine Feldstudie. Natur und Landschaft 60: 402-408.

Heydemann, F. 1995. Das „Vernässungsprojekt Lilienthal" – ein neues Gewässer entsteht. Jahrbuch für Heimatkunde im Kreis Plön 25: 77-88.

Kabisch, K. & J. Hemmerling 1982. Tümpel, Teiche und Weiher. Landbuch-Verlag, Hannover.

Kloskowski, J. 2005. Poor choice of breeding habitat by Red-necked Grebes at fish ponds. Abstract of Symposium 7, EOU Conference Strasbourg, August 2005.

Kloskowski, J. 2009a. Juvenile bottlenecks in open systems: competition between a fish and an avian predator. Ms.

Kloskowski, J. 2009b. Size-structured effects of Common Carp on reproduction of pond-breeding amphibians. Hydrobiologia 635: 205-213.

Kloskowski, J., M. Nieoczym, M. Polok & P. Pitucha 2010. Habitat selection by breeding waterbirds at ponds with size-structured fish populations. Naturwissenschaften 97: 673-682.

Köhler, U., P. Köhler, E. von Krosigk & U. Firsching 1997. Einfluß der Karpfenbewirtschaftung auf die Kapazität des Ismaninger Teichgebiets für mausernde Wasservögel. Ornithologischer Anzeiger 36: 83-92.

Koop, B. 1999. Die Entwicklung der Vogelbestände der Lebrader Teiche seit 1996 – mit besonderer Berücksichtigung der Situation der Lappentaucher Podicipedidae. Marius-Böger-Stiftung, Plön.

Krausch, H.-D. 1996. Farbatlas Wasser- und Uferpflanzen. Verlag Ulmer, Stuttgart.

Marklund, O., H. Sandsten, L.-A. Hansson & I. Blindow 2002. Effects of waterfowl and fish on submerged vegetation and macroinvertebrates. Freshwater Biology 47: 2049-2059.

Markuze, V. K. 1965. (Zur Ökologie der Lappentaucher in Verbindung mit der Fischzucht im Wolgadelta) (russisch). Ornitologija 7: 244-257.

McParland, C. E., C. A. Paszkowski & J. L. Newbrey 2010. Trophic relationships of breeding Red-necked Grebes (*Podiceps grisegena*) on wetlands with and without fish in the Aspen Parkland. Canadian Journal of Zoology 88: 186-194.

Naumann, J. F. 1838. Naturgeschichte der Vögel Deutschlands. Band IX. Fleischer, Leipzig.

Nielsen, K. & J. Tofft 1987. Ynglebestanden af Gråstrubet Lappedykker Podiceps grisegena i Sønderjylland. Dansk Ornithologisk Forenings Tidsskrift 81: 169-170.

Nöllert, A. & C. Nöllert 1992. Die Amphibien Europas. Franckh-Kosmos Verlag, Stuttgart.

Paszkowski, C. A., B. A. Gingras, K. Wilcox, P. H. Klatt & W. M. Tonn 2004. Trophic relations of the Red-necked Grebe on lakes in the western boreal forest: a stable-isotope analysis. The Condor 106: 638-651.

Reichholf, J. 1988. Feuchtgebiete. Mosaik Verlag, München.

Resetarits, W. J. Jr, J. F. Rieger & C. A. Binckley. 2004. Threat of predation negates density effects in larval Gray Treefrogs. Oecologia 138: 532-538.

Scheffer, M. & J. Cuppen 2005. Vijver, Sloot en Plas. Tirion, Baarn.

Smogorzevskij, L. O. 1959. (Die Bedeutung der Lappentaucher für die Fischwirtschaften in der Ukraine) (ukrainisch). Kiivs'kii Univ. Shevchenka Trudi Zool. Muz. 6: 85-91.

Stedman, S. J. 2000. Horned Grebe *Podiceps auritus*. In: Poole, A. & F. Gill (Hrsg.): The Birds of North America, Nr. 505. The Birds of North America, Inc., Philadelphia, PA.

Temminck, C. J. 1815. Manuel d'Ornithologie ou Tableau Systèmatique des Oiseaux qui se trouvent en Europe. Sepp & Fils, Amsterdam; Dufour, Paris.

Van der Velde, G. 1988. Relaties tussen waterplanten en andere organismen. In: Bloemendaal, F. H. J. L. & J. G. M. Roelofs (Hrsg.): Waterplanten en waterkwaliteit. K.N.N.V., Utrecht.

VAN EERDEN, M. R., T. PIERSMA & R. LINDEBOOM 1993. Competitive food exploitation of Smelt *Osmerus eperlanus* by Great Crested Grebes *Podiceps cristatus* and Perch *Perca fluviatilis* at Lake IJsselmeer, the Netherlands. Oecologia 93: 463-474.

VLUG, J. J. 1993. Habitatwahl des Rothalstauchers (*Podiceps grisegena*) in Schleswig-Holstein, in Zusammenhang mit seiner Nahrungsökologie. Corax 15: 91-117.

VLUG, J. J. 2000. Zur Bestandsentwicklung und Ökologie des Rothalstauchers (*Podiceps grisegena*) in Schleswig-Holstein und Hamburg 1969-1998 – mit ergänzenden Bemerkungen zur früheren Situation und zu den Verhältnissen in den Nachbarländern. Corax 18: 160-179.

VLUG, J. J. 2002. Red-necked Grebe *Podiceps grisegena*. BWP Update 4: 139-179.

VLUG, J. J. 2005. Fortpflanzungsstrategie, Bruterfolg und Familiengröße des Rothalstauchers (*Podiceps grisegena*), insbesondere in Schleswig-Holstein und Hamburg 1969-2002 – im Vergleich zu Hauben- (*Podiceps cristatus*) und anderen Lappentauchern (Podicipedidae). Corax 20: 19-64.

VLUG, J. J. 2009. Brutbiologie in hohen Dichten: Der Rothalstaucher *Podiceps grisegena* am Hohenfelder Strandsee. Corax 21: 13-22.

VOIGT, M. 1995. Bewertung des gegenwärtigen Zustands des Kührener Teiches hinsichtlich der Ökologie sowie der fischereilichen Nutzung. Landesamt für Naturschutz und Landschaftspflege Schleswig-Holstein, Kiel.

WAGNER, B. M. A. 1990. Gråhakedoppingens häckningsbiotop – en limnologisk karakteristik. Lund.

WAGNER, B. M. A. 1997. Influence of fish on the breeding of the Red-necked Grebe *Podiceps grisegena* (BODDAERT, 1783). Hydrobiologia 344: 57-63.

WAGNER, B. M. A. & L.-A.HANSSON 1998. Food competition and niche separation between fish and the Red-necked Grebe *Podiceps grisegena* (BODDAERT, 1783). Hydrobiologia 368: 75-81.

WALLSTEN, M. & P.-O. FORSGREN 1989. The effects of increased water level on aquatic macrophytes. Journal of Aquatic Plant Management 27: 32-37.

WENDELBERGER, E. 1986. Pflanzen der Feuchtgebiete. BLV Verlagsgesellschaft, München.

WINFIELD, I. J., D. K. WINFIELD & C. M. TOBIN 1992. Interactions between the Roach, *Rutilus rutilus*, and waterfowl populations of Lough Neagh, Northern Ireland. Environmental Biology of Fishes 33: 207-214.

WOBUS, U. 1964. Der Rothalstaucher. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt.