Anz. orn. Ges. Bayern 12, 1973: 15—46

Die Bestandsentwicklung des Höckerschwans (*Cygnus olor*) und seine Einordnung in das Ökosystem der Innstauseen

Von **Josef Reichholf*)**

1. Das „Schwanenproblem"

In letzter Zeit hat sich, bedingt durch die weitere Zunahme des Höckerschwans auf unseren Gewässern (BEZZEL 1972, HÖLZINGER & SCHILHANSL 1968, KRAUS & GAUCKLER 1968, MAYER 1969, u. a.), die Diskussion um das „Schwanenproblem" erneut verstärkt. Die Meinungen sind selbst in Kreisen von Vogelschützern nach wie vor geteilt, ob in die Bestandsentwicklung eingegriffen werden soll. Bejagung erscheint als günstigste Lösung; aber gerade aus Jägerkreisen kommt noch keine große Bereitschaft, eine derart „undankbare" Aufgabe zu übernehmen. Nachdem sich bisher keinerlei nachweisbare Schäden für die Fischerei ergeben haben (BERGLUND, CURRY-LINDAHL, LUTHER, OLSSON, RHODE & SELLERBERG 1963), wird von den Befürwortern einer Regelung hauptsächlich mit der Verdrängung anderer Wasservogelarten und der Störung des „Biologischen Gleichgewichtes" argumentiert. Die ornithologische Literatur enthält eine Reihe von Beurteilungen der Schwanenbestandsentwicklung, die nicht durch ausreichend quantitative Untersuchungen belegt sind (z. B. der Einfluß auf die submerse Flora bei HILPRECHT 1970, oder die Beurteilung der Bestandsentwicklung der Nichtbrüter bei MAYER 1969 und bei REICHHOLF 1966). Den meisten Bearbeitern standen nicht genügend lange und systematisch ausgeführte Untersuchungsserien zur Verfügung. Die grundlegende Studie von BERGLUND et al. l. c. konnte zwar eine Reihe von Problemen klären, aber die synökologischen Beziehungen kamen zu kurz, da im wesentlichen Küstengewässer, aber keine abgeschlossenen Binnengewässer untersucht worden sind. Dementsprechend ergab die Bilanzrechnung von BERGLUND et al. l. c. auch einen viel zu geringen Einfluß auf die Nahrungsbasis (Wasserpflanzen), um stärkere Effekte auf das Ökosystem wahrscheinlich zu machen.

Eine Untersuchung möglicher nahrungsökologischer Konkurrenzbeziehungen erübrigte sich daher. Gerade die Verdrängung anderer Wasservögel wird dem Höckerschwan aber im Binnenland immer wieder angelastet. Es ist daher beabsichtigt, mit der Analyse der Bestandsentwicklung am „Unteren Inn" diese synökologischen Bezie-

*) Mit Unterstützung der DEUTSCHEN FORSCHUNGSGEMEINSCHAFT

 © Ornithologische Gesellschaft Bayern

hungen quantitativ herauszuarbeiten, soweit dies gegenwärtig möglich ist. Die Innstauseen tragen z. Z. immerhin rund 1/5 des gesamten bayerischen Bestandes (HÖLZINGER 1973; RANFTL 1972 und REICHHOLF 1969), und mit knapp 500 Ex. weisen sie auch die größten bayerischen Herbstkonzentrationen auf, die jenen im südschwedischen Küstenbereich (BERGLUND et al. l. c.) durchaus gleichkommen. Das Ökosystem der Innstauseen unterscheidet sich vom schwedischen Untersuchungsgebiet jedoch in ökologisch-struktureller Hinsicht sehr stark. Während im schwedischen Küstenbereich die submerse Flora kaum beeinflußt wird, weiden die Schwäne und die anderen Wasservögel die Wasserpflanzenbestände am „Unteren Inn" alljährlich nahezu vollständig ab. Die Nahrungsbasis wird also so stark genutzt, daß sich nahrungsökologische Konkurrenz — falls vorhanden — zeigen müßte. Künstliche Stauseen und eutrophierende Naturseen tragen im Voralpenbereich einen wesentlichen Teil des gesamten Schwanenbestandes. Das Untersuchungsgebiet „Unterer Inn" dürfte daher repräsentativ genug sein, um allgemeinere Schlußfolgerungen zur Ökologie und zum Management der Bestandsentwicklung des Höckerschwans zuzulassen.

2. Untersuchungsgebiet, Material und Methode

Das Untersuchungsgebiet umfaßt den Bereich des Inntales zwischen der Alz- bzw. Salzachmündung im Westen und der Rottmündung im Osten; also die Bereiche der Staustufen Stammham, Simbach-Braunau (Salzachmündung), Ering-Frauenstein, Egglfing-Obernberg und Neuhaus-Schärding. Die geographische Lage in Südostbayern ist bei REICHHOLF (1966) dargestellt. Mit den Altwässern und Teichen des Vorlandes ergibt sich eine Fläche von rund 70 km², wovon die Wasserflächen etwa die Hälfte einnehmen.

Das der Auswertung zugrunde liegende Material wurde vom Verfasser seit 1960 systematisch gesammelt. Es ist von Zählungen der Mitarbeiter der „Arbeitsgruppe Unterer Inn"*) ergänzt. Einen besonders wesentlichen Beitrag leistete G. ERLINGER durch seine laufenden Kontrollen im Naturschutzgebiet „Hagenauer Bucht" auf der österreichischen Seite des Staugebietes Ering-Frauenstein.

Der methodische Weg der Auswertung ist in seinen Grundzügen durch die Analyse des Durchzuges der Bekassine am „Unteren Inn" (REICHHOLF 1972) vorgezeichnet. Die hierzu notwendigen hydrologischen Daten stellte wiederum dankenswerterweise die INNWERK AG, Töging, zur Verfügung.

Die nahrungsökologischen Untersuchungen ermöglichte ein Forschungsstipendium der DEUTSCHEN FORSCHUNGSGEMEINSCHAFT. Einen Teil dieses Forschungsprojektes stellt die vorliegende Auswertung dar. Sie soll daneben

*) K. und M. JANICH, L. PAMMER, K. POINTNER, H. UTSCHICK und W. WINDSPERGER

auch die praktische Bedeutung der quantitativen Erfassung funktionaler Beziehungen in aquatischen Ökosystemen für das Umweltmanagement aufzeigen.

E. BEZZEL, H. RIEHM und M. WINKLER ist für Hinweise und Kritik zu danken.

3. Die Bestandsentwicklung des Höckerschwans am „Unteren Inn"

3.1. Brutbestand

3.1.1. am Egglfinger Stausee seit der Besiedelung 1957

Nach der Überwindung der „Verzögerungsphase" (lag-phase) schnellte der Brutbestand schon 1961 zu einem Maximum von 14 revierbesitzenden Paaren hinauf, pendelte sich in den folgenden Jahren jedoch bei etwas niedrigerer Brutdichte ein, bis mit der Gründung der Kolonie im Sommer 1972 der Bestand das bisherige Maximum mit 7 revierbesitzenden und 9 koloniebrütenden Paaren erreichte. Tab. 1 zeigt die Entwicklung und die Lage von Hochwasserjahren. Bezogen auf erfolgreiche Brutpaare ergab sich also keine weitere Bestandszunahme. Das Staugebiet ist „gesättigt" Der geringe Bruterfolg der Kolonie (vgl. 3.1.4.) läßt sich zwar noch nicht mit Sicherheit deuten, aber eine weitere Zunahme der Bestandsdichte ist auch mit der Koloniebildung nicht zu erwarten, sofern die ökologischen Bedingungen sich nicht entscheidend verändern.

Tab. 1: Höckerschwan-Brutbestand am Egglfinger Stausee.
Breeding pairs of the Mute Swan at the Egglfing Reservoir.
(H = Hochwasser; high water levels)

Jahr/years	1957	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72
Paare/pairs	1	1	1	2	14	11	10	12	7	4	6	7	10	?	9	16
erfolgreiche Paare	?	1	1	2	11	6—7	8	10	5	4	4	6	7		3	7
successful pairs									H	H	H			H		

3.1.2. im Gesamtgebiet seit 1969

Während am Egglfinger Stausee der Bestand seit der raschen Besiedelung Anfang der 60er Jahre als stabilisiert, d. h. mit den Biotopverhältnissen schwankend, aber nicht mehr von der Ausbreitungsdynamik der Population abhängig, zu betrachten ist, nimmt der Gesamtbestand der „Teilpopulation" der Innstauseen immer noch (kräftig) zu. Von ca. 5 Paaren 1959 stieg der Bestand auf 30 Bp. 1969, auf 39 Bp. 1971 und schließlich auf 49 Bp. 1972 an. Die Entwicklung insgesamt erfolgte wie auch am Egglfinger Stausee nicht kontinuierlich, sondern vielmehr geradezu „eruptiv" Die beiden entscheidenden Zunahmephasen waren die Hauptbesiedelungswelle zu Beginn der 60er Jahre und die Gründung zweier Brutkolonien von zuzammen 14 Paaren (knapp 1/3 des Gesamtbestandes!) im Jahre 1972.

 © Ornithologische Gesellschaft Bayern

Der Brutbestand verhält sich zum Gesamtbestand auch am „Unteren Inn" wie 1 10 (vgl. SZIJJ 1963). Die Dichte ist mit 1,4 Paaren pro km² aber noch bedeutend geringer als in Dänemark, wo 1966 2,7 Bp/km² ermittelt worden sind (BLOCH 1970). SZIJJ l. c. errechnet 1 Bp auf 2,7 km Uferstrecke am Untersee (Bodensee). Die andersartige Struktur der Ufer bei künstlichen Stauseen läßt eine derartige Berechnung nicht ohne weiteres zu. Einige vergleichbare Teilstrecken würden einen Durchschnittswert von etwa 1 Paar auf 2 km Uferlänge ergeben, doch sind lokale Häufungen mit 3—4 Bp/km ebenfalls vorhanden. Bei der vergleichsweise sehr starken Verlandungsdynamik der Innstauseen halten die Einzelreviere ohnehin meist wenige Jahre oder nur eine Saison.

3.1.3. Brutkolonien

Die Gründung der beiden Kolonien (9 und 5 Paare) auf Inseln in den Stauräumen Egglfing-Obernberg und Ering-Frauenstein erfolgte zu einem Zeitpunkt, an dem die Stauseen mit Schwanrevieren soweit gesättigt waren, daß die erneute Zunahme brutfähiger Paare keinen freien, den Biotopansprüchen der Art entsprechenden Raum mehr fand. Unter dem Druck der nachdrängenden jungen Paare brachen die Territorien zweier „etablierter" Schwanenpaare zusammen. Unter anhaltenden Kämpfen gelang es z. B. an der Insel bei km 37,5 im Egglfinger Stausee erst am 30. April, also zu einer Zeit, zu der die übrigen Reviere schon besetzt waren und die Nester meist sogar bebrütete Gelege enthielten, einer Gruppe von insgesamt 104 Höckerschwänen, das ortsansässige Paar zur Aufgabe des Territoriums zu zwingen. Die ersten 3 bis 4 Paare bauten dann an der Spitze der Insel Nester, die nur zwischen 4 und 10 Metern voneinander entfernt waren (vgl. BLOCH 1970). Am gleichen Tag wurde ein ♀ auf dem Weg zum Nest von mindestens 3 ♂ vergewaltigt.

Diese Situation legt den Schluß nahe, daß die Kapazität der Stauseen mit etwa 40 Paaren erreicht war. In den vorausgegangenen Jahren wanderte tatsächlich ein Teil der brutfähigen Paare auf die Teiche und Altwässer der Auwaldzone und ins Vorland der Stauseen ab. Wie groß dieser jährliche Abgang gewesen ist, läßt sich anhand der Nachwuchsquoten abschätzen (vgl. Anhang). Sicher sind auch weiter entfernt liegende Gebiete auf diese Weise von den Innstauseen aus besiedelt worden.

3.1.4. Abhängigkeit des Bruterfolges von der Siedlungsdichte?

Von den 14 koloniebrütenden Paaren waren nur vier erfolgreich. Sie brachten zusammen 11 Junge hoch; also 2,7 Junge/Paar. Bezogen auf alle brütenden Paare betrug der Bruterfolg aber nur 0,8 Junge/Koloniepaar. Dagegen erbrüteten die revierbesitzenden Paare im Durchschnitt 3,9 Junge; ein Wert, der aber dennoch deutlich unter

der ursprünglichen Nachwuchsrate der ersten Jahre von 4,8 Jungen pro erfolgreich brütendem Paar (1961—65) liegt. Während dieser Wert mit dem der Wildschwäne ziemlich gut übereinstimmt (v. SANDEN 1939; KUHK 1939), entspricht der heutige Wert der Nachwuchsrate den dichten Populationen der Voralpenseen, z. B. dem Traunsee (MAYER 1969) oder dem Bodensee (SZIJJ 1963), aber auch dem Ulmer Raum (HÖLZINGER 1968); also den Verhältnissen in halbwilden Populationen. Die weitere Abnahme des Bruterfolges unter der Situation extremer Siedlungsdichte in den Brutkolonien würde daher einer dichteabhängigen Eigenregulation der Nachwuchsrate der Population gleichkommen. Inwieweit der geringe Erfolg der Kolonien aber auf die Tatsache, daß es sich um Erstbrüter gehandelt haben dürfte, zurückzuführen ist, muß die weitere Entwicklung der Schwanenkolonien am Inn zeigen. Interessanterweise ging fast gleichzeitig, im Niedrigwasserjahr 1971, eine Teilpopulation am Bodensee zum Koloniebrüten über (v. WICHT 1972). Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß die Schwäne ihre Siedlungsdichte durchaus den ökologischen Gegebenheiten anpassen und zu einer Eigenregulation der Populationsdynamik befähigt sein dürften.

3.2. Nichtbrüter

3.2.1. Entwicklung der Herbstmaxima seit 1960

Abb. 1 zeigt die Entwicklung der Herbstbestände am „Unteren Inn" seit 1960. Die Einbrüche 1965 und 1970 lassen sich durch hochwasserbedingte Nahrungsverknappung erklären, da diese Jahre während der Sommermonate herausragende Hochwasserspitzen (fast 4000 m³/sec am 11. 6. 65 und 4350 m³/sec am 11. 8. 70) brachten, die 1965 zur völligen Zerstörung der submersen Flora in der „Hagenauer Bucht" und 1970 zu einer teilweisen Schädigung führten. Mit 910 m³/sec Jahresdurchschnitt war 1965 das wasserreichste Jahr seit Bestehen der Innstauseen. Das wasserärmste Jahr war 1971 mit einem Jahresdurchschnitt von 500 m³/sec und einem Tageshöchstwert von nur 1619 m³/sec am 20. Juni.

Abb. 1 erweckt den Eindruck einer immer noch anhaltenden Zunahme der Herbstbestände von durchschnittlich 363 Ex. der Periode von 1961—64 auf 393 Ex. für 1969—72. In der mittleren 4-Jahres-Periode fällt der Wert dagegen auf 340 zurück. Tab. 2 stellt die durchschnittliche jährliche Wasserführungsquote (WQ) den Änderungen der Höckerschwan-Herbstbestände gegenüber. Teilt man diese Wasserführungsquoten in die drei Kategorien „Hoch-, Mittel- und Niedrigwasserjahr" (vgl. REICHHOLF 1972), so errechnet sich ein durchschnittlicher Herbstbestand für diese Einteilung von 325 Ex. für Hochwasserjahre, von 348 Ex. für Mittel- und 408 Ex. für Niedrigwasserjahre. Die erste Periode (61—64) enthält 2 Mittel- und 2 Niedrig-, die zweite Periode (65—68) 3 Hoch- und 1 Mittel-, die dritte

 © Ornithologische Gesellschaft Bayern

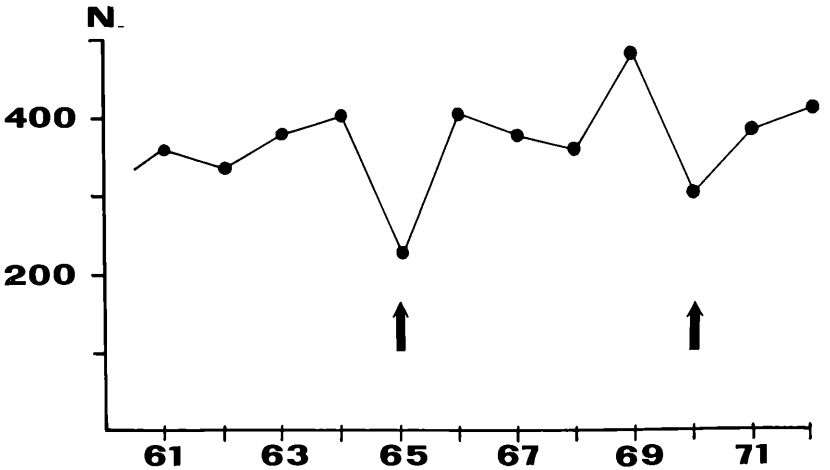


Abb. 1:
Höckerschwan — Herbstmaxima am „Unteren Inn". — Maximal numbers of Mute Swans in autumn at the lower River Inn. (→ = Hochwasser / high water levels)

Periode (69—72) 1 Hoch- und 3 Niedrigwasserjahre. Diese Zusammensetzung ermöglicht die Berechnung von durchschnittlichen Erwartungswerten für jede einzelne Periode, die den Befunden gegenübergestellt werden können (Tab. 3). Die gute Übereinstimmung von Befund und Erwartung (p = 0,6) zeigt, daß eine absolute Zunahme der herbstlichen Schwankonzentration am „Unteren Inn" nicht vorhanden ist, sondern vielmehr die relative Zunahme in der letzten Vierjahresperiode auf besonders günstige Umweltverhältnisse (Nahrungsangebot) zurückzuführen ist. Es ist also auch die Kapazität der Innstauseen für die Nichtbrüter bereits erschöpft. Die Schwanbestände fluktuieren mit der jahrweise unterschiedlichen Lage der Grenze, die das Ökosystem setzt. Das bedeutet umgekehrt, daß der Höckerschwan im Ökosystem integriert sein muß, da trotz

Tab. 2: Jahresdurchschnitt der Wasserführungsquote (WQ), gemessen am Kraftwerk Ering-Frauenstein, und die Fluktuationen der Herbstmaxima des Höckerschwans

Annual average of discharge (WQ) at the hydro-electric plant of Ering-Frauenstein and the fluctuating autumn numbers of the Mute Swan

Jahr/year	1961	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72
WQ m^3/sec	640	670	570	590	910	890	830	680	510	860	500	520
Cygnus olor	352	332	371	396	224	400	376	359	479	301	381	411

Tab. 3: Beobachtete und erwartete Höckerschwanzahlen in den drei Vierjahresperioden unterschiedlicher Wasserführung

Observed and expected numbers of Mute Swans in the three 4 - year - periods with different discharges

(H = Hochwasser/high water levels; M = Mittelwasser/median water level; N = Niedrigwasser/low water level)

Periode/period	1961—64	1965—68	1969—72
bestehend aus consisting of	2 M + 2 N	3 H + 1 M	1 H + 3 N
⌀ Schwäne beobachtet observed Swans	363	340	393
Erwartungswert Expectation	378	331	387

anhaltender Jungenproduktion die Kapazitätsgrenze nicht überschritten wird. Diese These ist durch die speziellen Untersuchungen zur Nahrungsökologie zu beweisen. Die Entwicklung der letzten Jahre läßt keine weiter ansteigende Belastung des Ökosystems mehr erwarten. Abb. 2 zeigt, daß die Bestandsschwankungen normale Fluktuationen der maximalen Kapazitäten K anzeigen, die im stabilisierten Niveau der sigmoiden Kurve einer Populationsentwicklung, aber nicht mehr im exponentiellen Teil ablaufen (vgl. ODUM 1959). Auch die Schwankungen des Vermehrungskoeffizienten werden immer kleiner (Abb. 3), vgl. SCHWERTFEGER (1968). Die Populationsdynamik bewegt sich gegenwärtig auf der Ebene der flächenhaften Ausdehnung über die Gewässer des Alpenvorlandes. Die Art befindet sich

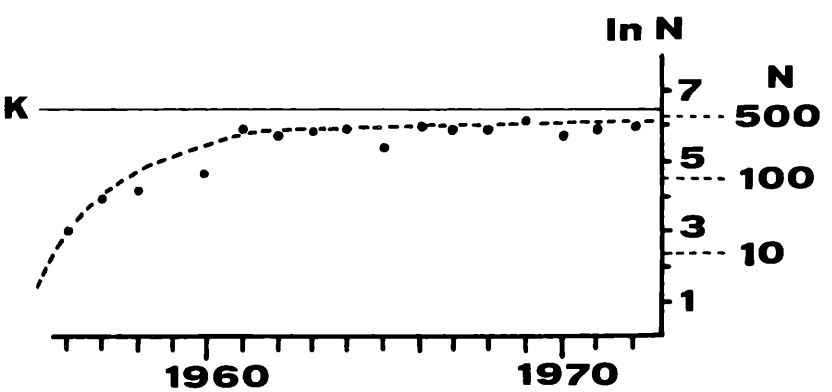


Abb. 2:

Halblogarithmischer Verlauf der Bestandsentwicklung. — Log-normal increase of the Mute Swan population (N = Herbstbestand / autumn numbers; K = Grenzkapazität / carrying capacity)

 © Ornithologische Gesellschaft Bayern, download unter www.orn-ges-bayern.de

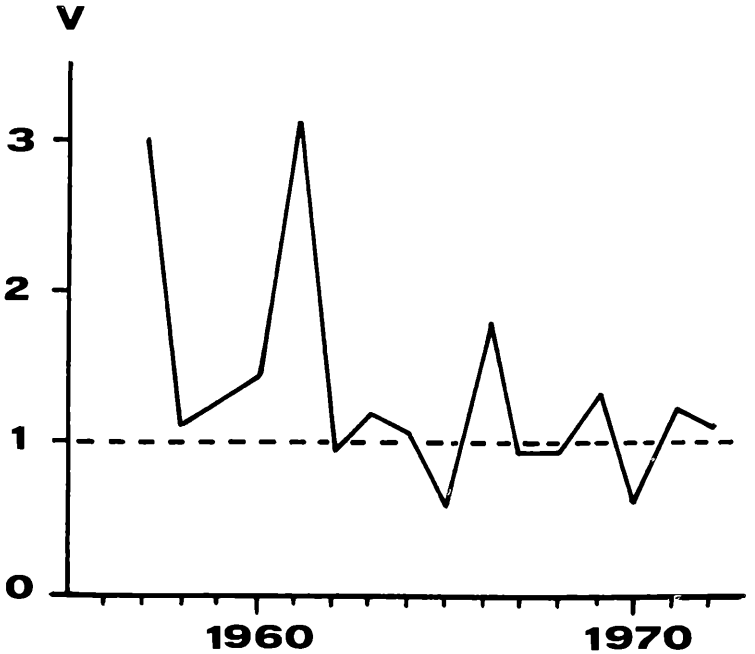


Abb. 3:
Schwankungen des Vermehrungskoeffizienten (V) in der Bestandsentwicklung. — Variations of the „increase-factor" in the development of the Mute Swan population. ($V = N_2/N_1$)

in einer Ausbreitungsphase ohne Bestandszunahme im bereits besiedelten Gebiet am „Unteren Inn" Diese Feststellung stellt eine der wesentlichen Grundlagen für die Beurteilung der Einflüsse des Höckerschwans auf seinen Lebensraum und auf die Arten seiner Biocönose dar.

3.2.2. Monatliche Bestandsschwankungen seit 1968

Die im Herbst 1968 aufgenommenen systematischen Wasservogelzählungen am „Unteren Inn" ermöglichen inzwischen eine Darstellung der Bestandsfluktuationen beim Höckerschwan innerhalb der letzten Vierjahresperiode. Die monatlichen Schwankungen zeigen ein Muster (Abb. 4), das im wesentlichen von den dauernd anwesenden Brutvögeln, ihrer Nachwuchsproduktion in der Brutzeit und den zu- und abwandernden Nichtbrütern bestimmt wird. Im Grundmuster sind das Frühjahrsminimum zu Beginn der Brutzeit (die Schwäne verteilen sich über die Gewässer oder verlassen das Gebiet ganz), der

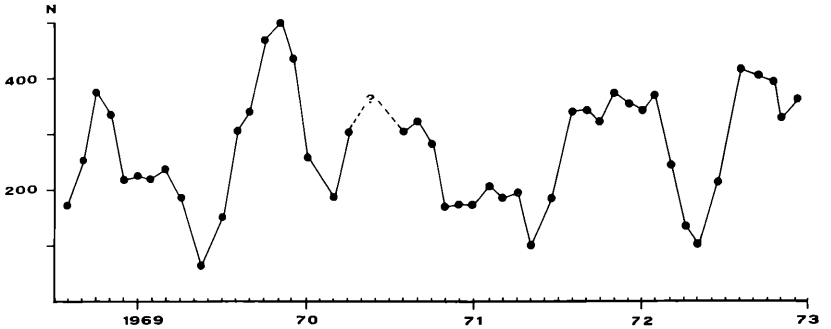


Abb. 4:
Monatliche Bestandsschwankungen seit August 1968 am „Unteren Inn" — Monthly fluctuations since August 1968 at the Lower River Inn.

Anstieg im Sommer (durch die Jungenproduktion), ein weiterer Anstieg zum herbstlichen Gipfel (durch Hinzukommen von Nichtbrütern) und der Abfall auf das Winterplateau zu erkennen. Die Lage der herbstlichen Gipfel ist aber recht unterschiedlich und — wie in Abschnitt 5 näher ausgeführt wird — von den nahrungsökologischen Bedingungen abhängig. Mit knapp 500 Ex. war im November 1969 der bisherige Höchstwert erreicht worden. Diese Zahl dürfte hart an der oberen Kapazitätsgrenze (K) liegen, die von der gegenwärtigen Umweltsituation gesetzt wird (vgl. Anhang).

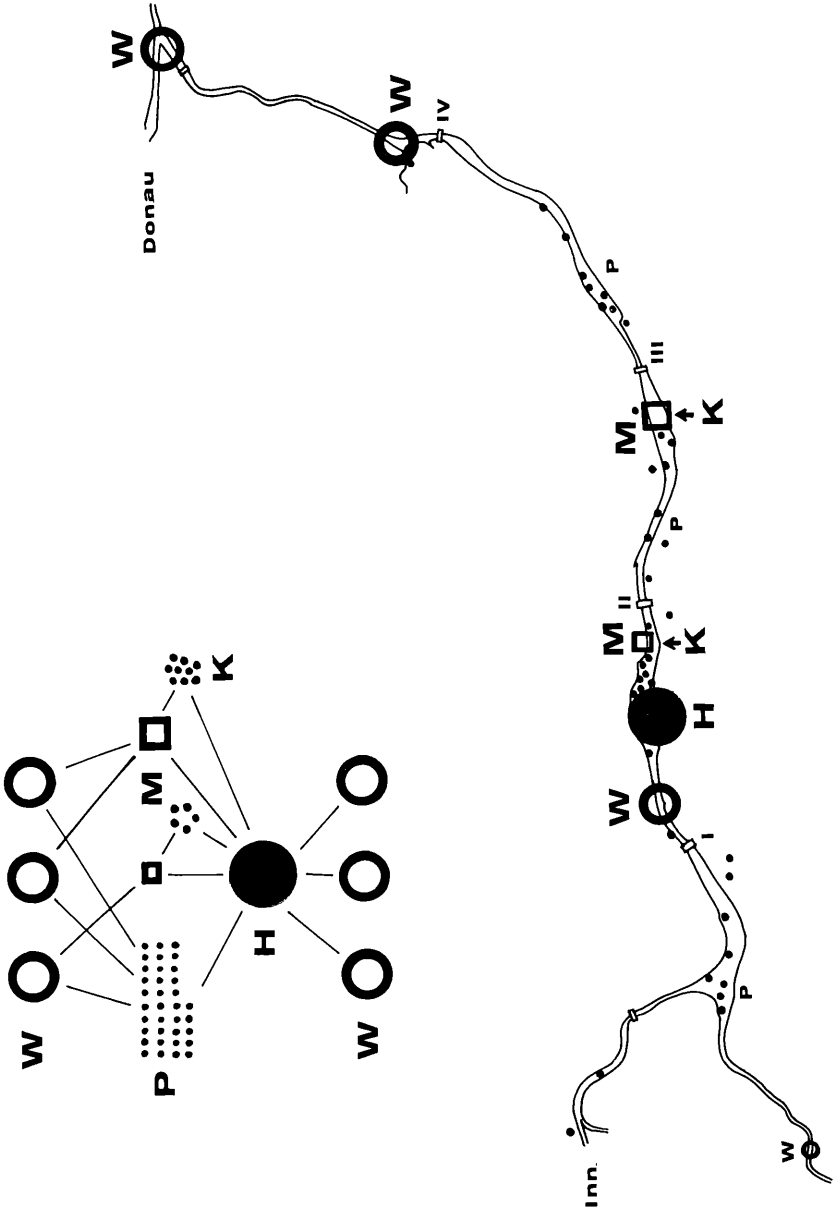
4. Phänologie

4.1. Jahreszeitliche Aspekte der Verteilung der Schwäne

Der Jahreslauf der Verteilungsänderungen im Schwanenbestand über die verschiedenen „Subregionen" der Stauseen gibt erste Hinweise zum Verständnis der ökologischen Einnischung der Art in die Biocönosen. Das primäre Ziel der ökologischen Untersuchung ist die Feststellung der Ursachen von Verteilung und Häufigkeit der Organismen (Andrewartha & Birch 1954). In der Jahresphänologie des Höckerschwans am „Unteren Inn" lassen sich vier Aspekte deutlich unterscheiden:

Der Brutzeitaspekt mit stärkster Verteilung der Individuen über das Gesamtgebiet; der Mauseraspekt mit lokaler Ansammlung der früh mausernden Nichtbrüter an bestimmten Stellen; der Herbstaspekt mit Konzentration des größten Teiles der Gesamtpopulation auf der wasserpflanzenreichen „Hagenauer Bucht"; und schließlich der Winteraspekt mit Aufteilung des Bestandes in drei etwa gleich große

© Ornithologische Gesellschaft Bayern



Gruppen von je 150 Ex., die zu den Futterstellen an den Innbrücken von Simbach-Braunau und Neuhaus-Schärding sowie in Passau ziehen. Kleinere Ansammlungen an zeitweisen Futterstellen finden sich in manchen Wintern in Burghausen und bei Obernberg.

Diese phänologischen Verschiebungen sind in Abb. 5 zusammengefaßt. Sie können als Grundmuster des biotopbezogenen Verhaltens der Population am „Unteren Inn" gelten. Im wesentlichen dürften diese jahreszeitlichen Populationsbewegungen den Befunden von CHURCH (1957), GILLHAM (1957) und SZIJJ (1963) für das Verhalten englischer Populationen bzw. der Bodenseeschwäne entsprechen. Den Mauserzug hebt besonders MATHIASSON (1963) für südschwedische Gewässer hervor.

4.2. Wohin wandern die überzähligen Schwäne ab?

Bei einer Jungenproduktion von gegenwärtig rund 160 Ex./Jahr sollte der Schwanbestand am „Unteren Inn" laufend stark anwachsen. Dies ist keineswegs der Fall. Die Bestandsentwicklung trägt vielmehr alle Kennzeichen einer „Sättigung" des Gebietes (Abb. 2). Es müssen daher Jahr für Jahr Schwäne abwandern (vgl. Anhang), da die Sterblichkeit der Adulten zu gering ist, um den Zustand des Gleichgewichtes allein über ein Ausbalanzieren von Geburten (Natalität)- und Sterberate (Mortalität) zu ermöglichen. Ein erster Versuch, junge und immature Schwäne zu beringen, erbrachte einige Hinweise. Von 12 beringten Ex. sind bislang 7 wieder gemeldet worden, aber nur 2 davon waren im Gebiet tot gefunden worden. Ein Fängling im 3. Jahr wurde im März des 5. Jahres aus der Gegend von Bad Aibling (ca. 120 km WSW) zurückgemeldet. Dieser Schwan hatte also mit dem Einsetzen der Geschlechtsreife das Gebiet verlassen. Bei der guten Ablesbarkeit der Schwanenringe sollte diese Möglichkeit der Kontrolle der Populationsdynamik verstärkt genutzt werden. Lokale Eingriffe in den Höckerschwanbestand ließen sich dann besser auf ihre eventuelle überregionale Auswirkung abschätzen.

Abb. 5:

Jahreszeitlicher Verteilungsrhythmus der Höckerschwäne im Untersuchungsgebiet. — Seasonal distribution of Mute Swans in the control area. (W = Überwinterungsplätze / Feeding places in winter; P = Verteilung der Paare / Distribution of breeding pairs; K = Brutkolonien / Swanneries; M = Mauserplätze / Moulting places ; H = herbstlicher Sammelplatz / Aggregation place in autumn; I = Stausee Salzachmündung; II = Stausee Ering-Frauenstein; III = Stausee Egglfing-Obernberg; IV = Stausee Neuhaus-Schärding / I-IV are the regions of the four reservoirs)

 © Ornithologische Gesellschaft Bayern

5. Ökologische Analyse

5.1. Die Abhängigkeit des jahreszeitlichen Verteilungsmusters vom Nahrungsangebot

Die vier jahreszeitlichen Aspekte lassen sich unmittelbar dem Nahrungsangebot zuordnen. Während der Winter normalerweise in der Wildschwanpopulation den regelnden Minimalfaktor darstellt, verliert sich diese Wirkung in den halbwilden Populationen. Die Schwäne sammeln sich mit Einsetzen der Vereisung an den Futterstellen in den Städten und verbleiben dort bis in den März hinein. Hierauf folgt der Einzug in die Brutreviere, deren Lage ebenfalls vom Nahrungsangebot bestimmt wird (zumindest am „Unteren Inn"). Ihre Größe beträgt minimal 1 ha. Doch diese kleinsten Reviere befinden sich meist außerhalb der Stauseen auf jenen Altwässern der Innauen, die auch im Winterhalbjahr eine Produktion von submerser Flora (meist *Callitriche palustris* L.) aufzuweisen haben. Zusammen mit den Begleitarten des Myriophyllo-Nupharetums (aber ohne die Gelbe Teichrose) erreichen diese Altwässer eine enorme Primärproduktion von 2—3 kg/m², die den Jahresbedarf eines Schwanenpaares mit 6 Jungen um mindestens das Zehnfache übersteigt.

An den Stauseen selbst ist dagegen im April noch keine Entwicklung höherer Wasserpflanzen zu beobachten. Aber bis die Jungen im Mai/Juni geschlüpft sind, setzt auch dort die Vegetationsentwicklung ein. Die Reviere sichern dabei ein Vielfaches der tatsächlich benötigten Nahrungsmenge, so daß eine rasche Zunahme der Wasserpflanzenbiomasse im Laufe des Sommers zu beobachten ist.

Nach dem Tiefstand der Konzentration der Individuen während der Reviergründung („spacing") setzt im Mai ein erster Zusammenschluß der verbliebenen Nichtbrüter an den Mauserplätzen ein. Diese Plätze befinden sich auf den am wenigsten gestörten Inseln im Egglfinger bzw. Eringer Stausee (Abb. 5). Interessanterweise waren sie die Ausgangspunkte der Koloniegründungen 1972.

Die mausernden Schwäne ernähren sich vorwiegend von Bodenalgen, die im Frühjahr eine Massenentwicklung durchmachen. Daneben spielen die jungen Sprosse der Ufervegetation ab Mai eine wichtige Rolle. Die Flachwasserzonen um die Ruheinseln haben sich im Laufe des Winterhalbjahres mit einer fast geschlossenen Schicht von Grün-, Kiesel- und Blaualgen *(Ulothrix, Oscillatoria* u. a.) überzogen. Mit zunehmender Erwärmung des Wassers heben sie sich aufgrund der Sauerstoffproduktion bei der Verstärkung der Assimilation im noch klaren Wasser der Frühjahrsperiode in Form von „Plaggen" ab und driften mit der Strömung flußabwärts (Heynig 1968). Diese Algennahrung ist den Zwischengipfeln zwischen Winter- (W) und Herbstaspekt (H) in Abb. 6 zuzuordnen. Auf die Bedeutung

von Algennahrung hat auch Olsson (in Berglund et al. 1963) hingewiesen. Die Armleuchteralgen (*Chara* spec.) stellen gewissermaßen die „Verbindung" zu den höheren Wasserpflanzen dar. Der Bewuchs von Bodenlagen ist daher nur als das Extrem der pflanzlichen Ernährungsweise anzusehen. Vielleicht spielt auch organischer Detritus im Bodenschlamm der Stauseen eine nicht unbedeutende Rolle, doch sind hierzu noch keine quantitativen Unterlagen vorhanden.

Mit fortschreitender Jahreszeit, in Niedrigwasserjahren schon im Juni/Juli, beginnt der Einzug in die „Hagenauer Bucht" Diese flache Seitenbucht ist der Hauptkonzentrationspunkt der spätsommerlichen und herbstlichen Schwanenschwärme. Auf knapp 70 ha entfalten sich geschlossene Wiesen von Wasserpflanzen, bestehend aus Armleuchteralgen (*Chara* spec.), Laichkräutern (*Potamogeton pectinatus, P. perfoliatus* und *P. crispus*), Tausendblatt (*Myriophyllum spicatum*) und Wasserpest (*Elodea canadensis*). Eine Reihe weiterer Arten kommt in kleineren Beständen vor, die aber quantitativ für die Ernährung der Wasservögel ohne Bedeutung sind.

Im August 1971 und 1972 konnte eine durchschnittliche Biomasseproduktion („standing crop") von knapp 1 kg bzw. 1,25 kg/m² ermittelt werden. Dieses gewaltige Nahrungsangebot von 600—800 Tonnen Frischgewicht zieht nicht nur durchschnittlich 85 % aller Schwäne des Gebietes im August/September hier zusammen, sondern auch Tausende anderer Wasservögel, die zusammen mit den Schwänen die Bestände bis zum Beginn der Vereisung praktisch voll-

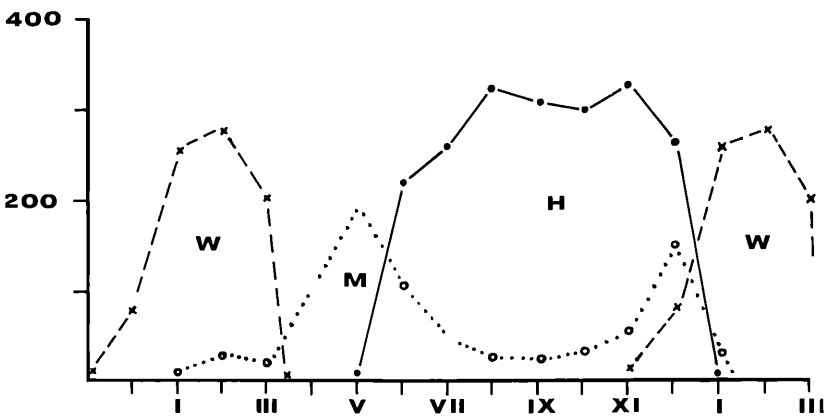


Abb. 6:
Die Einordnung der jahreszeitlichen Aspekte in quantitativer Form. — The timing of the seasonal movements. (W = Winteraspekt / winter; M = Mauseraspekt / moult; H = Herbstaspekt / autumn; Y-Achse = Anzahlen / Y-axis = numbers)

 © Ornithologische Gesellschaft Bayern

ständig abweiden. Der Nutzungsgrad betrug 1971/72 etwa 90 %. Die restlichen 10 % fielen als Detritus an.

Sind die Wasserpflanzen in der für die Schwäne erreichbaren Tiefzone (bis maximal 1,5 m) schon vor dem Einsetzen der Vereisung abgeweidet, so verlassen die Schwäne die Bucht und nutzen erneut die Bodenalgen der Flachwasserzonen in den Hauptstaubecken. Mit der Beendigung der sommerlichen Trübung des Wassers durch die hohe Schwebstoffracht (Reichholf 1966) setzt im Spätherbst die Algenentwicklung wieder ein. Die Vereisung der nur langsam strömenden Flachwassergebiete schließt auch diese Nahrungsquelle und veranlaßt die Verlagerung der Schwäne an die Futterstellen. Der Jahreszyklus ist geschlossen. Die jährliche Gesamtbilanz enthält demzufolge zwei charakteristische Punkte, die die wesentlichen Parameter der Populationsdynamik beinhalten: das herbstliche Maximum und das Frühjahrsminimum.

Die Änderung der Oktoberzahlen hat Bezzel (1972) für ganz Bayern untersucht und eine gesicherte Zunahme festgestellt. Ob dieser Befund wirklich einen Anstieg der Bestandsgröße anzeigt, kann die relativ kurze Untersuchungsperiode von 6 Jahren noch nicht genügend belegen. Die Periode begann mit dem Minimum, das auf die Hochwasserperiode 1965/66 folgte, und endete mit den extrem günstigen Jahren 1971/72. Der teilweise Rückgang im Hochwasserjahr 1970 ist am „Unteren Inn" gleichermaßen ausgeprägt, wie auch die Gipfel 1969 und 1971. In logarithmische Größenänderungen umgesetzt (Abb. 2), die bei populationsdynamischen Prozessen geeignetere Werte ergeben, da normalerweise Tierpopulationen zu logarithmischem Wachstum befähigt sind, würden auch die bayerischen Schwankungen die Feststellung einer „starken Zunahme" nicht mehr rechtfertigen. Daß die Populationsentwicklung tatsächlich schon wesentlich abgeschwächt verläuft, zeigt eine überschlagsmäßige Berechnung des Herbstbestandes von 1971, der dem Brutbestand von 1969 zufolge zu erwarten gewesen wäre. Für dieses Jahr ist ein Bestand von rund 200 Brutpaaren anzunehmen. Bei einer Jungenproduktion von 4 Ex./Bp. läßt sich eine Bestandssteigerung von ca. 400 Ex./Jahr bei etwa 50 % Mortalität bis zum Selbständigwerden kalkulieren. Berücksichtigt man die weitere Mortalität und die Sterbequote der Adulten (Ogilvie 1967; Perrins & Reynolds 1967), so sollte der Bestand von 1971 ungefähr 7—800 Ex. größer sein, je nachdem, wie viele neue Brutpaare aus den nachrückenden Jahrgängen hinzugekommen sind. Tatsächlich liegt der Wert von 1971 aber unter dem von 1969. Es müssen daher auch im bayerischen Gesamtbestand bereits kräftig gegensteuernde Faktoren wirksam werden, die eine entsprechende Zunahme auf den von der Wasservogelzählung erfaßten Gewässern nicht mehr zulassen. Diese Faktoren können erhöhte Sterblichkeit einerseits und Abwanderung andererseits sein. Als

direkte Parameter in der Populationsgleichung (vgl. Anhang) sind sie aber im Ökosystem von Faktorenkomplexen beeinflußt, die sich aus Nahrungsangebot, zwischen- und innerartlicher Konkurrenz und dem Druck von Feinden, Krankheiten und Parasiten zusammensetzen. Einige dieser Faktoren ließen sich am „Unteren Inn" quantitativ bestimmen.

5.2. Nahrungsangebot und Entwicklung der Herbstmaxima

Die Wasserpflanzenwiesen der „Hagenauer Bucht" stellen die entscheidende Nahrungsbasis für die herbstlichen Spitzenkonzentrationen (max. 371 Ex. in einem Schwarm) von Höckerschwänen am „Unteren Inn" dar. Es ist daher zu erwarten, daß Schwankungen im Nahrungsangebot die Herbstbestände beeinflussen. Tatsächlich sind die Schwankungen der Werte von Abb. 1 hierauf zurückzuführen. Die Wasserpflanzenbestände haben sich seit dem Hochwasser im August 1959 (4885 m^3/sec am 14. 8.) bis 1964 ungestört entwickeln können. In dieser Periode wurde keine Wasserführung von mehr als 3000 m^3/sec erreicht, denn die 3017 m^3/sec vom 18. 11. 1964 (als Spitzenwert des Jahres 1964) liegen außerhalb der Vegetationsperiode. Dann kam das Hochwasserjahr 1965, das die Abdämmung der Mattigmündung durchbrach und die ganze Bucht erfaßte. Mit knapp

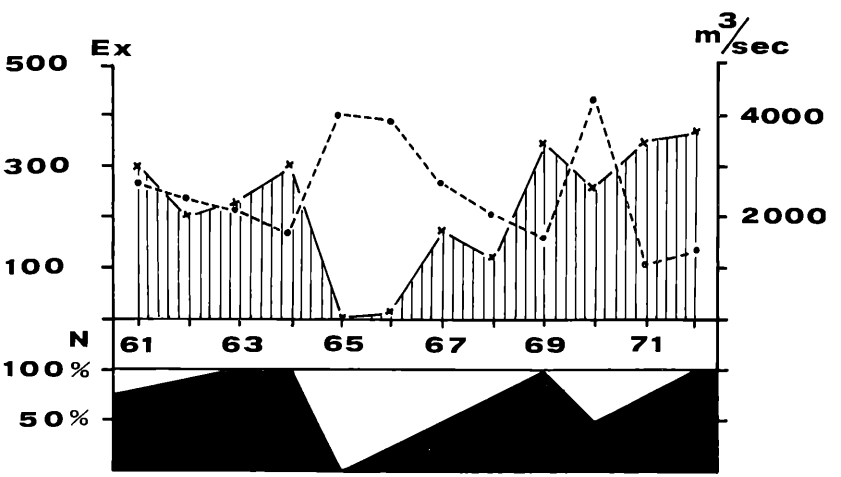


Abb. 7:

Die Veränderungen der Herbstbestände des Höckerschwans in der „Hagenauer Bucht" in Abhängigkeit von Nahrungsangebot (N) und Hochwasserführung (Tageshöchstwerte). — Fluctuations of autumn numbers of the Mute Swan in the „Bay of Hagenau" dependent from food supply (N) and in inverse connection with high water levels (daily maximal values).

 © Ornithologische Gesellschaft Bayern

4000 m³/sec wurde am 11. 6., also mitten in der Hauptvegetationsperiode, die gesamte submerse Flora der „Hagenauer Bucht" zerstört. Erst im Herbst 1966 konnte G. Erlinger wieder 12 Schwäne beobachten, aber die submerse Flora hatte sich noch nicht erholt, weil ein erneutes Hochwasser von knapp 4000 m³/sec am 24. 7. in die Bucht drückte. Doch die Periode von 1967 bis 1969 ermöglichte wieder eine starke Wasserpflanzenentwicklung, der die Bestandszunahme bei den Schwänen (in negativer Korrelation mit der Wassermenge, parallel lief (Abb. 7). Das Hochwasser von 1970 (4350 m³/sec am 11. 8.) beeinflußte zwar noch deutlich die Produktivität des unteren Teiles der Bucht, der zum Hauptstrom hin geöffnet ist, aber die gute Absicherung der Leitdämme im oberen Teil schützte doch vor einer totalen Zerstörung der submersen Flora. Demzufolge war die Produktivität 1971 — ein Trockenjahr mit außergewöhnlich schönem Sommer — erneut recht hoch und ermöglichte die Nahrungsversorgung der Wasservögel bis in die ersten Januartage von 1972 hinein.

Da abgesehen von den drastischen Änderungen, wie der Zerstörung der Flora beim Hochwasser 1965, exakte Untersuchungen der Wasserpflanzenproduktion erst für die Jahre 1971 und 1972 vorliegen, kann über den tatsächlichen Grad der Abhängigkeit von der pflanzlichen Primärproduktion noch kein quantitativer Wert angegeben werden. Die qualitative Abhängigkeit ist aber auch durch die Schwankungen der Bläßhühner bestätigt.

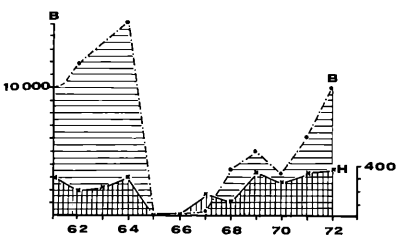
Die Bläßhühner sammeln sich in gleicher Weise wie die Schwäne bei entsprechender Wasserpflanzenproduktion in der Bucht, die als Naturschutzgebiet völlige Jagdruhe genießt. Störende Einflüsse auf die Veränderungen der Bläßhuhn-Bestandszahlen durch Bejagung fallen daher in gleicher Weise wie beim Schwan aus. Beide Arten können nun entweder voneinander unabhängig die Nahrungsbasis nutzen, oder aber in irgend einer Form von Konkurrenz sich bei der Nutzung der Wasserpflanzen gegenseitig beeinflussen. Falls bei beiden Arten eine direkte Abhängigkeit vom Nahrungsangebot bestehen sollte, müßten die Zahlen einigermaßen synchron miteinander schwanken. Abb. 8 zeigt diese Schwankungen, die die Abhängigkeit beider Arten von der submersen Flora deutlich demonstrieren. Da aber die relative Ab- bzw. Zunahme beim Bläßhuhn stärker ist als beim Höckerschwan, dürfte ein balanziertes System von zwischenartlicher Konkurrenz vorliegen. Die Schwäne sind bei niedrigem Wasserpflanzenangebot im Vorteil, da sie den absoluten Engpaß Winter an den Futterstellen überwinden können, im Sommer und Herbst aber auch Ufervegetation abzuweiden vermögen. Bei großer Wasserpflanzenproduktion verschiebt sich das Kräfteverhältnis zugunsten der Bläßhühner, die durch ihr sehr viel rascheres Zunehmen die Flachwasserzonen so stark beweiden, daß sie die Schwäne zum verfrühten Abzug und zum Ausweichen auf die Algen-Ersatznah-

rung im Spätherbst zwingen können. Hier wäre eventuell ein Fall direkter Konkurrenz mit einer anderen Wasservogelart vorhanden, den es zu prüfen gilt.

5.3. Nahrungsökologische Konkurrenz

5.3.1. Das Schwan-Bläßhuhn-System

Die Nahrungsbasis in der „Hagenauer Bucht" war durch das Hochwasser 1965 für Schwäne und Bläßhühner vernichtet worden. Die Entwicklung, die zum Wiederaufbau dieses nahrungsökologischen Systems und seiner teilweisen Schädigung 1970 geführt hat, kann daher wertvolle Hinweise auf die Konkurrenzfähigkeit beider Arten unter natürlichen Bedingungen (Jagdruhe, kein Bootsbetrieb im eigentlichen Schutzgebiet) geben. In der Periode der Neubesiedelung 1966—67 überwog die Schwan-Biomasse die der Bläßhühner beträchtlich (rund 5:1). Danach schlug das Verhältnis aber rasch zugunsten der Bläßhühner um, die 1972 ihre Biomasse auf mehr als das Zweieinhalbfache der Schwanbiomasse zu steigern vermochten. Zwar ist eine Veränderung der artlichen Zusammensetzung der submersen Flora mit zunehmender Wassertiefe zu beobachten, aber beide Arten fressen im Laufe des Herbstes praktisch alle Wasserpflanzen soweit sie für sie erreichbar sind. Den Beobachtungen 1971/72 zufolge dürfte sowohl von Schwänen als auch von Bläßhühnern das Durchwachsene Laichkraut *Potamogeton perfoliatus* zunächst bevorzugt sein, aber



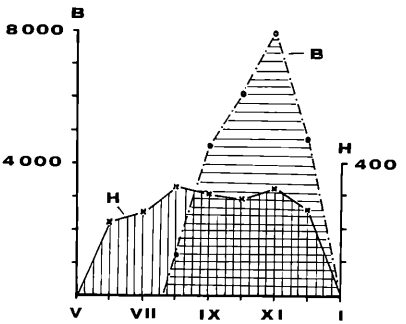


Abb. 8:

Herbstbestände von Höckerschwan (H) und Bläßhuhn (B) in der „Hagenauer Bucht". — Autumn numbers of Mute Swans (H) and Coots (B) on the „Bay of Hagenau".

Abb. 9:

Monatsdurchschnittswerte von Höckerschwan (H) und Bläßhuhn (B) auf der „Hagenauer Bucht" 1971/72. Eine teilweise zeitliche Trennung beider Arten ist zu erkennen. — Monthly average numbers of Mute Swans (H) and Coots (B) on the „Bay of Hagenau" 1971/72. A partial seasonal separation of both species is recognicable.

 © Ornithologische Gesellschaft Bayern

sobald die Laichkrautbestände genügend stark abgeweidet sind, werden auch die Characeen systematisch befressen. Die Wasservögel verschieben sich dabei vom flacheren Westteil der Bucht immer mehr in den tieferen Ostteil. Die Schwäne kommen dann an die Grenze ihrer Reichweite, so daß die tiefsten Zonen nur noch von den Bläßhühnern befressen werden können. Die morphologischen Anpassungen bedingen so eine partielle Nischentrennung, die zusätzlich von einer zeitlichen Verschiebung der Phasen während der Herbstperiode verstärkt wird. Die Schwäne sind ja bereits seit dem Verlassen der Mauserplätze im Juni oder Juli in die Bucht gezogen, zu einer Zeit also, wo praktisch nur der kleine Brutbestand an Bläßhühnern vorhanden ist. Erst mit durchschnittlich zwei Monaten Verspätung setzt der Zustrom der Bläßhühner ein, der normalerweise Ende Oktober oder im November das Maximum erreicht. Abb. 9 zeigt diese Phasenverschiebung; Abb. 10 die örtliche Trennung der Nahrungsgründe aufgrund der Wassertiefenverhältnisse. Da die herbstlichen Schwanmaxima dazu tendierten, erst im Oktober oder November zu kulminieren (ERLINGER 1965), dürfte die Vorverschiebung des Gipfels in den vergangenen drei Jahren (70—72) in den August bzw. September auf Verschärfung der nahrungsökologischen Konkurrenz durch die Bläßhuhnmassen beruhen, die die flacheren Teile der Bucht immer rascher

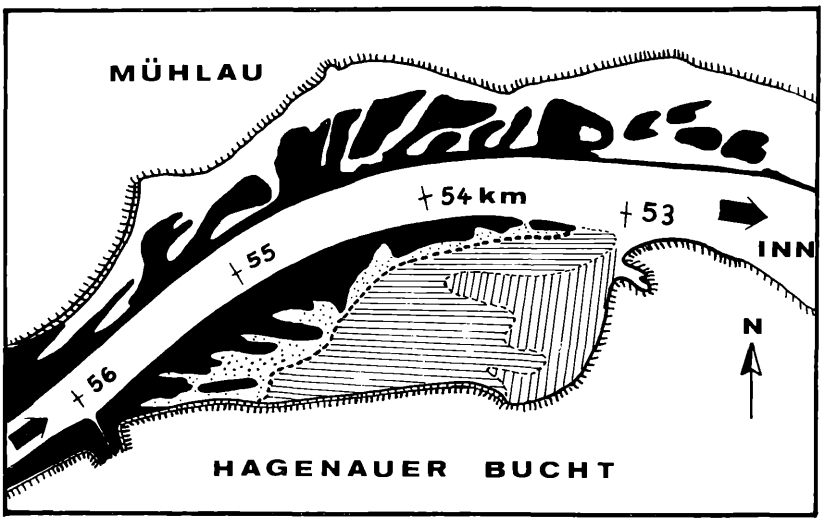


Abb. 10:
Die Tiefenzonen in der „Hagenauer Bucht" — Zones of different water depths in the „Bay of Hagenau". (Punktiert / dotted = 0,0—0,5 m; waagerecht schraffiert / horizontal lines = 0,5—1,0 m; senkrecht schrafiert / vertical lines = 1,0—2,0 m; schwarz / black = Inseln / islands)

abweiden. Das bedeutet aber, daß die Bläßhühner in der Lage sind, dem Anwachsen der Höckerschwanzahlen Grenzen zu setzen. Die Bestände steigen dementsprechend nur noch mit der absoluten Zunahme der pflanzlichen Biomasse stark abgebremst an (5. 2.). Die Partner im Ökosystem r e g e l n die Bestände des Höckerschwans.

5.3.2. Das Bläßhuhn-Schnatterenten-System

Aus ökologischen Gründen ist die Konkurrenz Höckerschwan — Bläßhuhn ein entscheidender Faktor für die Stabilität der Biocönose der „Hagenauer Bucht" Aus praktisch naturschützerischem Blickwinkel betrachtet, könnte der Vorwurf, die Schwäne verdrängen andere Wasservögel, aber auch auf das Bläßhuhn ausgedehnt werden, mit der Begründung, daß eben Schwäne und Bläßhühner zusammen als Kulturfolger den selteneren und bedrohten Wasservogelarten übermäßige Konkurrenz machen. Wir haben daher die Entwicklung zweier überwiegend wasserpflanzenfressender Entenarten, der Schnatter- *Anas strepera* und der Kolbenente *Netta rufina* untersucht. Besonders bedeutsam ist das Schnatterenten-Bläßhuhn-System. Die Schnatterente nimmt seit den Hochwasserjahren 1965/66 im Gebiet — wie auch im ganzen Alpenvorland — sehr stark zu. Die Entwicklung zeigt Abb. 11. Hierbei sind die Werte für die „Hagenauer Bucht" von der Entwicklung im übrigen Gebiet des „Unteren

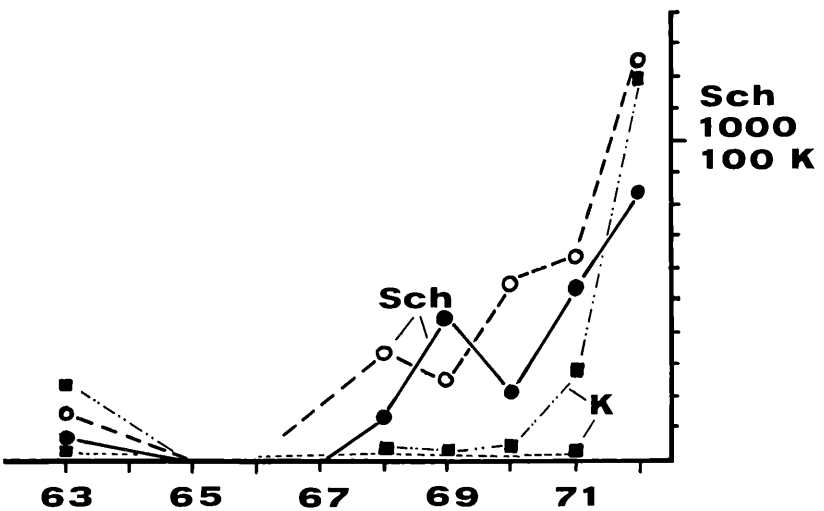


Abb. 11:

Bestandszunahme von Schnatterente (Sch) und Kolbenente (K) am „Unteren Inn (— —) und in der „Hagenauer Bucht" (•——•/ — · · —). — Increase of Gadwall (Sch) and Red-crested Pochard (K) on the Lower River Inn (— —) and on the „Bay of Hagenau" (•——•/ — . . —).

 © Ornithologische Gesellschaft Bayern

Inn" getrennt dargestellt. Bei gleichartigem Anstieg enthält die Kurve der „Hagenauer Bucht" einen charakteristischen Knick, der in der Bestandsentwicklung im übrigen Gebiet nicht auftritt. Die Analyse der prozentualen Änderung der Schnatterenten-Herbstmaxima seit 1968 ergibt eine außerordentlich genaue Übereinstimmung mit dem Verlauf beim Bläßhuhn (Abb. 12). Obwohl sich beide Arten im Ort der Nahrungssuche, der spezifischen Nische, sehr stark unterscheiden — die Schnatterenten weiden in den flachsten Zonen der Bucht in Tiefenbereichen von 0—30 cm — ist diese starke Abhängigkeit gegeben. Dies dürfte sich mit dem Nahrungsschmarotzen der Schnatterenten bei den Bläßhühnern erklären; also einer Vergrößerung des potentiell nutzbaren Nahrungsgebotes durch die Tauchtätigkeit der Bläßhühner. Eine Fluktuation in Abhängigkeit vom möglichen Konkurrenten Höckerschwan ist dagegen sicher nicht ge-

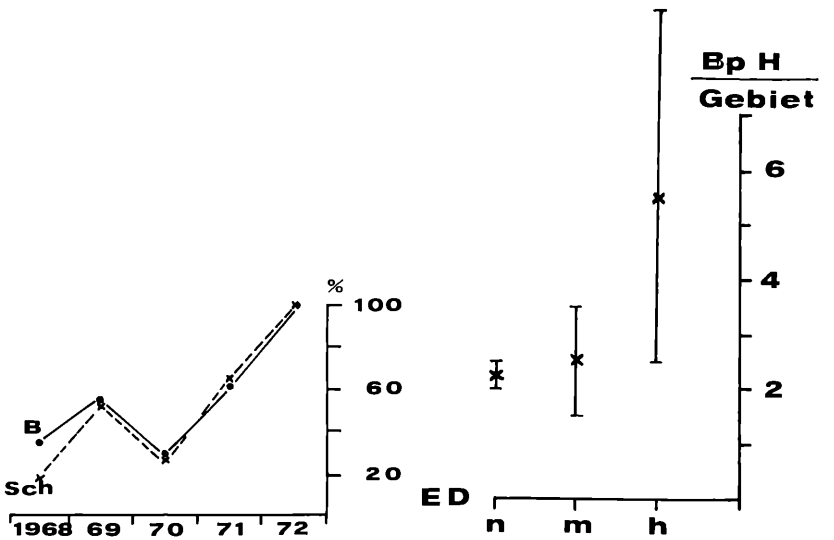


Abb. 12:

Gleichartige prozentuale Bestandsveränderungen bei Schnatterente (Sch) und Bläßhuhn (B) in der „Hagenauer Bucht". — Concurrent per cent changes in the numbers of Gadwall (Sch) and Coot (B) on the „Bay of Hagenau".

Abb. 13:

Das Verhältnis von Höckerschwan- und Entenbrutbestandsdichte am „Unteren Inn" 1971/72. — Relations of breeding density of Mute Swans (H) and ducks (ED) at the Lower River Inn. (n = niedrig / low density; m = mittlere / median; h = hohe Entenbrutdichte / high density of breeding ducks).

geben, da der Anstieg der Schnatterenten-Herbstmaxima in der „Hagenauer Bucht" auf das 20fache von 1962 bis 1972 doppelt so stark ist, wie im übrigen Gebiet (Verzehnfachung).

5.3.3. Einfluß auf andere Wasservogelarten

Als nächstmögliche Art käme die Kolbenente in Frage. Diese Art verzehrt hauptsächlich Armleuchteralgen. Die „Hagenauer Bucht" ist der derzeit einzig attraktive Platz für die Kolbenente am „Unteren Inn" Die Kurve in Abb. 11 steigt auch mit der Wiedererholung der Wasserpflanzenbestände sehr stark an. 1972 konnte rund die 5fache Menge an Kolbenenten gezählt werden, wenn man den Wert von 1963 als Basis benutzt. Wiederum scheint der Anstieg von den Schwänen unabhängig zu sein, aber auch von den Bläßhühnern. Allerdings sind die Absolutwerte (120 Ex.) noch zu gering, um stärkere Einflüsse durch Konkurrenz wahrscheinlich zu machen.

Gleiches gilt für Spieß-, Löffel- und Knäkente, deren Bestandsschwankungen keinerlei Anhaltspunkte für eine negative Beeinflussung durch die Schwäne abgeben. Ihre ökologische Einnischung ins Ökosystem „Unterer Inn" wird in einem anderen Zusammenhang dargestellt werden.

Schließlich könnte die Beweidung der Algen auf dem Bodenschlamm der Hauptstaubecken sich auf Tauchenten auswirken. Dies ist jedoch unter den augenblicklichen Umständen mit Sicherheit nicht der Fall, da von dem gesamten Nahrungsangebot der mittleren und tieferen Zonen der Stauseen (>0,5 m Tiefe) in den letzten beiden Jahren nur rund 10 % der vorhandenen Biomasse von Tauchenten und Schwänen zusammen genutzt worden sind. Ein Großteil der abdriftenden Algenplaggen geht durch die Abströmung dem Ökosystem der Stauseen verloren.

5.4. Einfluß auf die Entenbrutbestände

Dem Höckerschwan wird immer wieder angelastet, er würde den Brutbestand anderer Wasservogelarten negativ beeinflussen. Direkte Angriffe des Schwanenpaares im Brutrevier auf Entenweibchen mit Jungen sind beobachtet worden. Berndt (1968) und Wüst (1972) berichten davon. Wir untersuchten daher, welche Beziehung zwischen der Siedlungsdichte der Schwäne und der Entenbrutbestandsdichte besteht. 7 Teilgebiete der Stauseen mit unterschiedlicher Brutdichte der Enten konnten verglichen werden (Abb. 13). Es zeigte sich, daß der Schwanenbrutbestand mit zunehmender Brutdichte der Enten ebenfalls ansteigt. Eine stärkere Schädigung der Brutbestände durch die Schwäne ist demzufolge nicht wahrscheinlich; auch nicht an kleinen Gewässern mit nur einem Schwanenpaar. So brüteten in den drei größeren Altwässern der Irchinger Au am Egglfinger Stausee seit 1961 alljährlich 1—2 Höckerschwanpaare, aber der Entenbrut-

 © Ornithologische Gesellschaft Bayern

bestand ging erst mit zunehmender Störung durch die Angler zurück (REICHHOLF 1970). Auf die Anwesenheit von Anglern reagieren die Schwäne nicht, wohl aber die Enten. Die Verdrängung der Enten wird dann den Schwänen angelastet (oder den ebenfalls unempfindlichen Bläßhühnern). Die besonderen Verhältnisse, die sich für Kleingewässer ergeben, müßten aber noch genauer untersucht werden.

5.5. Ökologisches „Gewicht" des Höckerschwans in der Biocönose

Die in den vorhergehenden Abschnitten untersuchten Beziehungen erhalten eine stärkere Bedeutung, wenn man die Biomasse zur Bewertung des „ökologischen Gewichtes" heranzieht. Das Gewichtsverhältnis Bläßhuhn Höckerschwan dürfte sich im Mittel auf 1 10 belaufen. Diesem Verhältnis ist in den entsprechenden graphischen Darstellungen Rechnung getragen, da sich die Y-Achsen für beide Arten wie 1 10 verhalten. Schnatterente, Bläßhuhn und Kolbenente sind einigermaßen gut vergleichbar, so daß auf kompliziertere Berechnungen der Biomasse-Relationen verzichtet werden kann, da möglicherweise unterschiedliche Raten von Nahrungsverbrauch und Effizienz bei diesen Arten nicht genau genug bekannt sind.

Für die Berechnung des „ökologischen Gewichtes" des Höckerschwans lassen sich nun folgende quantitativen Werte nach unseren Untersuchungen von 1971 und 1972 in der „Hagenauer Bucht" abschätzen: Tab. 4 (vgl. dazu LONGCORE & CORNWELL 1964; WILLI 1970).

Diesem Verbrauch von 475 500 kg Wasserpflanzen (Frischgewicht) im Herbst 1971 und von 588 500 kg in der gleichen Periode von 1972 steht eine Produktion (= standing crop von Anfang August) von 600 000 kg (1971) und 781 250 kg (1972) gegenüber. Bei einem durchschnittlichen Tagesverbrauch von 0,5 kg (Bläßhuhn) bzw. 3 kg (Höckerschwan) an Wasserpflanzen (Frischgewicht) bedeutet dies eine Nutzung der Gesamtbiomasse von 79 % bzw 75 % durch Bläßhuhn und Höckerschwan zusammen. Der Rest verteilt sich auf die übrigen Arten (Schnatter-, Stock-, Kolben-, Spieß- und Löffelente), deren artspezifische „Gründeltiefen" auch etwa flächenmäßig diesem Anteil in der Bucht entsprechen. Auf den Höckerschwan entfällt die Teilnutzung der mittleren Tiefen mit 23 % Anteil 1971 und 18 % Anteil 1972. Die Schwäne dürften also durchschnittlich nur etwa 20 % der Wasserpflanzenbiomasse in der „Hagenauer Bucht" verwerten — als Ergebnis der nahrungsökologischen Konkurrenzsituation in diesem mit Arten gut „gefüllten" Ökosystem.

Entsprechende Berechnungen für Brutpaare in Kleingewässern (Altwässer der Innauen) ergeben bei erfolgreicher Aufzucht von 6 Jungen und der minimalen Reviergröße von 1 ha Wasserfläche einen Nutzungsgrad von rund 10 %. Ähnlich wie an den Stauseen ist demzufolge der quantitative Einfluß des Höckerschwans durchaus ohne Gefährdung für die Biocönosen.

Tab. 4: Berechnung des Wasserpflanzenverbrauchs von Höckerschwan und Bläßhuhn in der „Hagenauer Bucht" für 1971 und 1972.

Calculation of the consumption of aquatic plants by the Mute Swan and the Coot in the „Bay of Hagenau" in 1971 and 1972.

Monat month	Schwäne Swans	kg/Naßgewicht kg/wet weight	Bläßhühner Coots	kg/Naßgewicht kg/wet weight
VIII	287/371	26691/34503	1076/1542	16678/23901
IX	280/328	25200/29520	3713/5659	55695/84885
X	270/334	25110/31062	5713/8538	88551/132339
XI	343/227	30870/20430	6072/10112	91080/151680
XII	330/192	30690/17856	5479/4025	84924/62372
Summe Jahr		138561/133371 kg 1971/1972		336928/455177 kg 1971/1972

„Standing crop" August 1971 — ca. 600.000 kg (= knapp 1 kg/m²)
Verbrauch August-Dezember 71 — ca. 475.500 kg (= 79 % Nutzung)
„Standing crop" August 1972 — ca. 781.250 kg (= 1,25 kg/m²)
Verbrauch August-Dezember 72 — ca. 588.500 kg (= 75 % Nutzung)

Durchschnittlicher Anteil der Schwäne: 20 %
Durchschnittlicher Anteil der Bläßhühner: 55 %
Durchschnittlicher Anteil der Enten: 15 %

Berechnungsgrundlage:
Durchschnittlicher Tagesverbrauch an Wasserpflanzen-Naßgewicht
Bläßhuhn — 0,5 kg
Höckerschwan — 3 kg — vgl. Willi (1970) und Longcore & Cornwell (1964).

5.6. Beeinträchtigen die Wasservögel die Entwicklung der Wasserpflanzenbestände?

Aus diesen synökologischen Zusammenhängen und der Beobachtung, daß die Wasservögel die „Hagenauer Bucht" im Laufe des Herbstes praktisch quantitativ abweiden, erhebt sich die Frage, inwieweit dieser hohe Nutzungsgrad für die Bestandsentwicklung der submersen Flora selbst eine Schädigung darstellen könnte. Denn für den Fall, daß eine derartige Schädigung nachweisbar wäre, würde natürlich eine Reduzierung der Höckerschwan- und Bläßhuhnmassen zugunsten der selteneren Arten geboten erscheinen. Eine derartige Schädigung tritt jedoch nach unseren Befunden am „Unteren Inn" nicht auf. Die Produktivität scheint fast ausschließlich von der hydrologischen Situation abhängig zu sein, aber kaum von der Freßtätigkeit der Wasservögel. Diese sorgen vielmehr für eine Verteilung der Samen und Winterknospen, die während des Abweidens im Herbst gleichsam „ausgesät" werden. In der flachen Bucht würde im Winter ohnehin der allergrößte Teil der Flora absterben, so daß die Verwertung durch die Wasservögel den Stoffkreislauf nur günstig beeinflussen dürfte. Denn die absterbenden Pflanzenmassen würden

 © Ornithologische Gesellschaft Bayern

wohl mit Sicherheit zur Bildung von Faulschlamm führen, da sich die Bucht entsprechend der Abwasserbelastung des Inn im Zustand eines eutrophen Flachsees befindet. Die Überproduktion im Sommer wird durch die Wasservögel zum Großteil abgefangen, die Reduzenten im Stoffkreislauf werden entlastet und ein Teil der Remineralisierung wird ebenfalls bereits im Systemteil der Wasservögel vollzogen. Das Ergebnis ist ein unverändert üppiges Pflanzenwachstum im nächsten Jahr, das den Kreislauf schließt. Sonnenenergie und Nährstoffzufuhr vom Inn halten dieses hochproduktive Ökosystem in Gang, das zwischen Hochsommer und Winter insgesamt bis zu 15 000 kg Wasservogelbiomasse auf knapp 70 ha ernähren kann, also über 200 kg/ha. Höckerschwan und Bläßhuhn können daher als voll integrierte Bestandteile des Ökosystems gleichermaßen wie die anderen Wasservogelarten gewertet werden (Abb. 14).

Dieses Sich-Ausbalanzieren der Wasservogelarten in der Lebensgemeinschaft ist in ähnlicher Weise auch bei den übrigen Arten des Gebietes festzustellen, z. B. bei der ökologischen Einnischung des Bisam *Ondatra zibethica,* der infolge der Nahrungskonkurrenz mit den Wasservögeln teilweise auf Muschelnahrung ausweicht (Reichholf 1973 a), oder aber auch bei Insektenarten, deren Populationsdynamik ebenfalls von dieser „Grundgröße" gesteuert wird. Als Beispiel kann die Einnischung des Wasserschmetterlings *Acentropus niveus* Oliv. dienen, dessen Raupen an den Trieben von *Potamogeton crispus* und *perfoliatus* fressen. Die rasche Abweidung gerade dieser

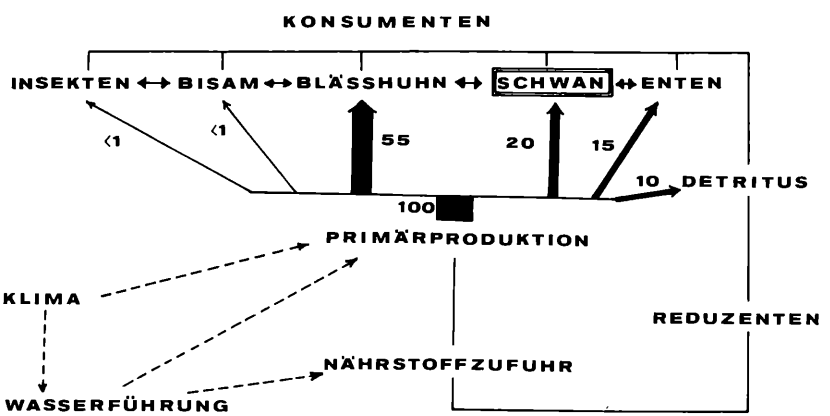


Abb. 14:
Der Höckerschwan im Ökosystem der „Hagenauer Bucht". — The Mute Swan in the ecosystem of the „Bay of Hagenau". (Die Zahlen geben den prozentualen Nutzungsgrad der Primärproduktion / Numbers give the per cent utilisation of the primary production).

bevorzugten Arten in den zentralen Teilen der Bucht hat bisher Massenentwicklungen von *Acentropus niveus* verhindert (REICHHOLF 1973 b).

Die Wasservögel repräsentieren zwar nur einen Teil im Gefüge des Ökosystems, aber einen sehr wesentlichen, von dessen Dynamik zahlreiche „Untersysteme" abhängen.

6. Diskussion

6.1. Die Einpassung des Höckerschwans in das Ökosystem

Mit der Ausbreitung des Höckerschwans auf unseren Gewässern fügte sich ein nach außen besonders auffallendes Glied in die Lebensgemeinschaften von Flüssen, Stauseen, Seen und Teichen. Seine Bedeutung, vor allem im Hinblick auf negative Veränderungen, ist zumeist gewaltig überschätzt worden. Die einigermaßen intakten Gewässerökosysteme haben genügend Eigenstabilität, um den Höckerschwan im Sinne eines dynamischen Gleichgewichtes voll integrieren zu können. Die tatsächlichen Auswirkungen auf das Gesamtsystem zeigen sich nicht in einfachen Ursache-Wirkungs-Beziehungen, sondern in graduellen Verschiebungen im komplexen Netz der Wechselbeziehungen aller Bestandteile der Biocönose. Die sukzessive Analyse dieser vielfältigen Beziehungsmöglichkeiten gestaltet sich in der Praxis als außerordentlich schwierig, da stets die Reaktion des Gesamtsystems in das Verhalten des scheinbar isoliert betrachteten Anteils eingeht. Pauschalurteile über Nutzen oder Schaden sind daher von der Natur der Sache her betrachtet nicht nur nicht möglich, sondern in hohem Maße als tendenziös zu beurteilen.

Die in dieser Untersuchung gewonnenen Ergebnisse sind zwar für die Stauseen am „Unteren Inn" erarbeitet, aber die Art ihrer Aussagen macht eine Übertragung auf die Verhältnisse in anderen Gebieten und unter anderen ökologischen Bedingungen möglich, sofern die Systemhaftigkeit ihrer wechselseitigen Beeinflussungen beachtet wird. Da ein wesentlicher Teil der Einzelvektoren soweit quantifiziert werden konnte, daß die Veränderungen der entscheidenden Größen im Ökosystem berechenbar sind, erscheint es durchaus möglich, Prognosen für zukünftige Entwicklungstrends mit Hilfe von Computermodellen zu entwerfen.

Bezogen auf den „Unteren Inn" oder vielleicht sogar auf die gesamte Höckerschwanpopulation des Voralpenraumes läßt sich mit entsprechender Vorsicht der Schluß ziehen, daß der Schwan bereits so ausreichend in den Ökosystemen der Gewässer integriert ist, daß er augenblicklich dem Zustand des Gleichgewichtes zustrebt, das Teilpopulationen mit großer Wahrscheinlichkeit schon erreicht haben. Das würde der heutigen Situation in England entsprechen (OGILVIE 1967; PERRINS & REYNOLDS 1967). Vom Menschen geschützt konnte sich

 © Ornithologische Gesellschaft Bayern

der Höckerschwan so weit vermehren, daß er an die natürlichen Grenzen der Kapazität seiner Umwelt gelangt ist. Aber entgegen den Befürchtungen schießen auch die Schwanpopulationen nicht über das Ziel hinaus, sondern regeln ihre Dichte vor Erreichen der kritischen Grenze. Solange diese Selbstregulation funktioniert, sind Schädigungen des Ökosystems nicht zu befürchten.

Eine zu intensive Winterfütterung, die auch den kranken und schwachen Schwänen echte Überlebenschancen bietet, ist daher ein weitaus gefährlicherer Eingriff in die natürliche Selbstregulation, als lokale Bekämpfungsmaßnahmen, die unter sachkundiger Aufsicht durchgeführt werden. Ebenso kritisch sind Neuansiedlungen durch Aussetzungen zu beurteilen, wenn die Voraussetzungen für eine allmähliche Einordnung in die Lebensgemeinschaften nicht genügend geprüft sind.

6.2. Sind bestandsregelnde Eingriffe seitens des Menschen erforderlich?

Entgegen früherer Annahmen, als die Populationen noch in der Phase des exponentiellen Wachstums begriffen waren, erscheint ein Eingriff nach erfolgter Integration der Art in die Biocönosen n i c h t mehr notwendig, ja unter Umständen sogar gefährlich. Lokale Klagen über angebliche Schäden sollten sorgfältig geprüft werden, bevor man zu Maßnahmen greift, die möglicherweise für das Ökosystem einen größeren Störfaktor darstellen, als die Ursache des Eingriffs, der Höckerschwan. Grundsätzlich sollte jeder Versuch einer „Regelung" unterbleiben, bevor seine Auswirkungen auf alle Glieder im System nicht genügend bekannt sind. Integrierte Bestandteile von Ökosystemen sind durch rückgekoppelte Beziehungen so eng mit dem ganzen System verknüpft, daß eine isolierte Betrachtung einfach unmöglich ist.

Beim „Schwanenproblem" bestehen erhebliche Zweifel, ob „Schäden" bisher objektiv genug nachgewiesen sind, daß sie Eingriffe notwendig erscheinen lassen.

Zusammenfassung

Die starke Zunahme des Höckerschwans in Bayern und in den angrenzenden Gebieten gab Anlaß zu der Vermutung, daß andere Wasservögel verdrängt und das biologische Gleichgewicht nachteilig beeinflußt werden könnten. Nachdem die ebenfalls vermutete Fischereischädlichkeit schon von anderen Untersuchungen überzeugend widerlegt worden war, sollten in der Studie der Höckerschwan-Population an den Stauseen am Unteren Inn die synökologischen Beziehungen einer quantitativen Analyse unterzogen werden. Das Untersuchungsgebiet in Südostbayern an der Grenze zu Oberösterreich kann als repräsentativ gelten, da sich dort gegenwärtig rund 1/5 des gesamten bayerischen Schwanenbestandes befindet. Der Brut-

bestand beläuft sich auf 50 Paare, und die Herbstbestände erreichen maximal knapp 500 Ex. 1972 gründeten 9 bzw. 5 Paare die ersten bayerischen Brutkolonien.

Während geeignete Gewässer noch neu besiedelt werden, ist der Brutbestand an den Stauseen selbst schon gesättigt. Zur Brut schreiten nur noch 20 % des Gesamtbestandes. Der Bruterfolg hat bei den erfolgreich brütenden Paaren von 4,8 Jungen/Paar im ersten Jahrzehnt der Besiedelung auf 3,9 J/P für die revierbesitzenden und auf 2,7 J/P für die koloniebrütenden Paare im zweiten Jahrzehnt abgenommen. Die durchschnittliche jährliche Nachwuchsrate übersteigt aber immer noch die Sterberate, so daß 50 brutfähige Schwäne jährlich abwandern. Dementsprechend sind die Herbstmaxima nur noch geringfügig angewachsen. Die mittlere jährliche Zuwachsrate für die Periode von 1961 bis 1972 betrug nur noch 0,06 für den Gesamtbestand. Brutbestand und Herbstbestand können daher für den Unteren Inn als stabilisiert angesehen werden. Stärkere Schwankungen sind auf Hochwässer zurückzuführen, die die Nahrungsbasis beeinträchtigen oder zerstören können.

Zur quantitativen Prüfung der Einordnung der Art in das Ökosystem wurden die Hauptaspekte der phänologischen Verteilung analysiert. Im Brutzeitaspekt sind die Individuen der Population am stärksten verteilt. Sie üben daher relativ den geringsten Druck auf die Nahrungsbasis aus, der für die minimale Reviergröße von 1 ha zu 10 % der Primärproduktion bestimmt werden konnte.

Im Mauseraspekt vereinigt sich der Populationsteil der Nichtbrüter an einigen Punkten. Bodenalgen der Flachwasserzonen stellen die Hauptnahrungsbasis für diese Phase dar. Der Nutzungsgrad der Bodenalgen von allen Wasservögeln gemeinsam erreicht aber kaum 10 %. Dagegen entfalten die herbstlichen Konzentrationen von Schwänen und Wasservögeln auf den wasserpflanzenreichen Seitenbuchten mit bis 90 % Nutzungsgrad starke Wirkungen auf die submerse Flora. Die Schwäne sind daran durchschnittlich mit 20 % beteiligt. Effekte nahrungsökologischer Konkurrenz sollten also im Herbstaspekt am stärksten zur Wirkung kommen, denn der natürliche Engpaß des Winters wird durch die menschliche Fütterung überbrückt.

Die Schwankungen der herbstlichen Maxima der letzten 12 Jahre zeigen tatsächlich eine starke Abhängigkeit von der Wasserführung und damit von der Entwicklung der submersen Flora. Die Zunahme der Schwäne ist aber der Vergrößerung des Nahrungsangebotes nicht direkt proportional, sondern zusätzlich von der Zunahme der Bläßhühner abhängig. Nahrungsangebot und Konkurrenzdruck bestimmen zusammen die Größe der herbstlichen Höckerschwankonzentration.

Dagegen sind die Schwankungen der Schwanzahlen ohne erkennbaren Einfluß auf die Bestandsentwicklung der anderen wasserpflanzenfressenden Schwimmvogelarten. Schnatter- und Kolbenente haben in der Niedrigwasserperiode von 1968 bis 1972 sogar am Konzentrationspunkt der Schwäne stärker zugenommen, als in den übrigen Gebieten am Unteren Inn. Auch auf die Entenbrutbestände war kein nachteiliger Einfluß in Abhängigkeit von der Höckerschwan-Siedlungsdichte feststellbar. Bestandsrückgänge an Kleingewässern konnten auf die Zunahme der Störungsintensität durch Angler zurückgeführt werden. Die Nahrungsbasis wird weder vom Höcker-

 © Ornithologische Gesellschaft Bayern

schwan, noch von den Wasservögeln insgesamt negativ beeinflußt. Die Arten sind im Ökosystem der Stauseen voll integriert. Ihre Bestandsschwankungen sind Ausdruck der sich ändernden Biotopkapazität, die von den systemunabhängigen Faktoren Wasserführung und Klima gesteuert wird.

Lenkungsmaßnahmen zur Bestandsentwicklung des Höckerschwans sind daher am Unteren Inn und wahrscheinlich auch für ganz Bayern nicht erforderlich.

Summary

The development of the Mute Swan Population and its Integration into the Ecosystem of the Reservoirs on the River Inn

The considerable increase of the Mute Swan population in Bavaria and in the adjacent areas gave rise to the idea that other waterfowl might be displaced and the balance of nature could be influenced negatively. Since the also suspected damages to fisheries had been disproved convincingly by other research work, the relations of community ecology were to be analysed in the study of the Mute Swan population of the reservoirs on the Lower River Inn. The south-east Bavarian study area near the border to Upper Austria seems to be representative because at the present time $^1/_5$ th of the whole Bavarian stock of Mute Swans is in this area. Breeding stocks amount to some 50 pairs and the autumn numbers rise to peak values near 500 individuals. 9 resp. 5 pairs founded the first Bavarian Swanneries in 1972.

While appropiate wetlands are still being newly colonized the breeding population of the reservoirs is already saturated. Breeding occurs only in 20 % of the total population. Breeding success of the successsful breeding pairs decreased from 4,8 juv/pair in the first decade of the colonization to 3,9 juv/pair for territorial and to 2,7 juv/pair for pairs nesting in colonies in the second decade. The average rate of increase per year still surpasses mortality and for this reason 50 mature Swans are forced to emigrate each year. Accordingly there was only a slight increase in the autumnal peak numbers. The average rate of increase per year amounted only to a value of 0.06 during the period from 1961 to 1972. Breeding stocks and autumn numbers may be regarded to be in equilibrium. Intense fluctuations of numbers are dependent on high water levels which can shorten or damage the food supply.

For the quantitative evaluation of the adjustment of this species to its ecosystem the main aspects of the phenological distribution were analyzed. In the breeding period the spacing of the individuals is greatest. For this reason their pressure on the food resources is lowest, which by a minimal territory of 1 hectar is a 10 % utilisation of the primary production.

The moulting period concentrates the non-breeding part of the population at certain places. Algae of the mud flats in the regions of shallow water are the main food supply in this phase. The degree of utilisation of these algae amounts to hardly 10 % for all waterfowl together. On the contrary the greatest effects on the submersed flora are caused by the concentrations of Swans and waterfowl in autumn, when up to 90 % of

the standing crop in the bays with abundant plants is consumed. The Swans participate in this consumption by some 20 %. Effects of food competition therefore should attain the highest effectiveness during the autumn concentrations, for the natural limits of the winter are bridged by human feeding activity.

The fluctuations of the maximal numbers in autumn during the last 12 years indeed show a strong correlation with the magnitude of water discharge which strongly influences the development of the submersed flora. The increase of the Swan numbers does not follow exactly the increase of the food supply, but it is also influenced by the increase of the numbers of Coot. Food supply and pressure of competition together determine the magnitude of the concentrations of Mute Swans in autumn.

On the other hand the fluctuations of the Swan numbers exhibit no recognizable influence on the changes of other waterfowl species which likewise feed on submersed plants. Numbers of Gadwall and Red-crested Pochard even increased at a higher rate in the area of Swan concentrations within the period of low water levels from 1968—1972, than in the other regions of the Lower River Inn. Also no disadvantageous influence on the breeding stocks of ducks in connection with the breeding density of Mute Swans could be ascertained. Decrease of the breeding stocks of ducks in small sized ponds was caused by the increasing disturbancies by anglers.

There is no negative influence on food supply neither by the Mute Swan, nor by the stocks of waterfowl as a whole. The species are completely integrated into the ecosystem of the reservoirs. Their fluctuating numbers are the expression of the changing carrying capacity of the habitat, which is regulated by the system-independent factors water discharge and climate.

As a result there is no necessity for regulating the Mute Swan population dynamics on the Lower River Inn and this probably also applies to the whole region of Bavaria.

Literatur

Andrewartha, H. G., & L. C. Birch (1954): The distribution and abundance of animals. Chicago und London.

Bauer, W., & U. Glutz von Blotzheim (1968): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bd. 2. Frankfurt am Main.

Berglund, B. E., Curry-Lindahl, K., Luther, H., Olsson, V., Rhode, W. & G. Sellerberg (1963): Ecological studies on the Mute Swan *(Cygnus olor)* in Southeastern Sweden. Acta Vertebratica 2: 165—288.

Berndt, R. (1968): Der Höckerschwan als Gelegeplünderer und Jungvogelräuber. Int. Rat f. Vogelschutz, Dtsch. Sektion, Ber. Nr. 8: 51—52.

Bezzel, E. (1972): Ergebnisse der Schwimmvogelzählungen in Bayern von 1966/67 bis 1971/72. Anz. orn. Ges. Bayern 11: 221—247.

Bloch, D. (1970): Knopsvanen *(Cygnus olor)* som kolonifugl i Danmark. Dansk Orn. Foren. Tidsskr. 64: 152—162.

— — (1971): Ynglebestanden af Knopsvane *(Cygnus olor)* i Danmark i 1966. Danske Vildtundersøgelser Hefte 16: 1—47.

 © Ornithologische Gesellschaft Bayern

CHURCH, H. F. (1956): The Mute Swan populations of the eastern borders. Bird Study 3: 212—217.

ERLINGER, G. (1965): Die Vogelwelt des Stauseegebietes Braunau-Hagenau. Jb. oberösterr. Musealverein 110: 422—445.

HARRISON, J. G., & M. A. OGILVIE (1967): Immigrant Mute Swans in south-east England. The Wildfowl Trust, Eighteenth Annual Report 1965—66: 85—87.

GILLHAM, M. E. (1956): Feeding habits and seasonal movements of Mute Swans on two south Devon Estuaries. Bird Study 3: 205—212.

HEYNIG, H. (1968): Das neuerrichtete Helme-Staubecken bei Kelbra (Kyffhäuser) im ersten Jahr seines Anstaues. Limnologica 6: 117—133.

HILPRECHT, A. (1970): Höckerschwan, Singschwan, Zwergschwan. Neue Brehm-Bücherei Bd. 177. Wittenberg.

HÖLZINGER, J. (1973): Brutverbreitung, Brut- und Sommerbestand des Höckerschwans *(Cygnus olor)* 1969 in Süddeutschland. Anz. orn. Ges. Bayern 12: 10—14.

— — & K. SCHILHANSL (1968): Zur Bestandsentwicklung des Höckerschwans *(Cygnus olor)* im Ulmer Raum. Ber. naturw. Ver. Schwaben 72: 37—42.

KRAUS, M., & A. GAUCKLER (1969): Zur Ausbreitung des Höckerschwans *(Cygnus olor)* in Nordbayern. Anz. orn. Ges. Bayern 8: 452—462.

KUHK, R. (1939): Die Vögel Mecklenburgs. Güstrow.

LONGCORE, J. R., & G. W. CORNWELL (1964): The consumption of natural foods by captive Canvasbacks and Lesser Scaups. J. Wildl. Mgmt. 28: 527—531.

MATHIASSON, S. (1963): Untersuchungen über jährliche Fluktuationen nichtbrütender Höckerschwäne *Cygnus olor* (GM) in Schonen, Südschweden, Lunds Univ. Årsskrift N. F. Avd. 2. Bd. 58, Nr. 13: 1—19.

MAYER, G. (1969): Der Höckerschwan *(Cygnus olor)* in Oberösterreich. monticola 2: 13—32.

ODUM, E. P. (1959): Fundamentals of Ecology. Philadelphia und London.

OGILVIE, M. A. (1967): Population changes and mortality of the Mute Swan in Britain. The Wildfowl Trust, Eighteenth Annual Report 1965—66: 64—73.

PERRINS, C. M., & C. M. REYNOLDS (1967): A preliminary study of the Mute Swan, *Cygnus olor.* The Wildfowl Trust, Eighteenth Annual Report 1965—66: 74—84.

RANFTL, H. (1972): Höckerschwan. Artbearbeitung zur Avifauna Bayerns. Manuskript, unpubl.

REICHHOLF, J. (1965): Bestandsentwicklung und Biologie des Höckerschwans *(Cygnus olor)* am Unteren Inn. Unveröffentlichtes Gutachten.

— — (1966): Untersuchungen zur Ökologie der Wasservögel der Stauseen am Unteren Inn. Anz. orn. Ges. Bayern 7: 536—604.

— — (1969): Der Anteil der Stauseen am „Unteren Inn" am Bestand der Entenvögel Bayerns in der Zählperiode 1968/69. Mitt. zool. Ges. Braunau 1: 74—75.

— — (1970): Der Einfluß von Störungen durch Angler auf den Entenbrutbestand auf den Altwässern am Unteren Inn. Vogelwelt 91: 68—72.

— — (1972): Der Durchzug der Bekassine *(Gallinago gallinago)* an den Stauseen am Unteren Inn. Anz. orn. Ges. Bayern 11: 139—163.

— — (1973 a): Zur Nahrungsökologie des Bisams *(Ondatra zibethica, Rodentia, Microtinae)* am Unteren Inn. Faun. ökol. Mitt. (Im Druck)

— — (1973 b): Zur Verbreitung und Ökologie des Wasserschmetterlings *Acentropus niveus* Olivier *(Lepidoptera, Pyralidae)* in Bayern. Nachr. bayer. Entomologen. (Im Druck).

SANDEN, W. v. (1939): Der Bestand der Höckerschwäne Ostpreußens 1936/38 und ihr Leben auf dem Nordenburger See. Schr. phys. ökon. Ges. Königsberg 71.

SCHWERDTFEGER, F. (1968): Demökologie. Hamburg und Berlin.

SZIJJ, J. (1963): Bestand des Höckerschwans *(Cygnus olor)* am Bodensee. Vogelwarte 22: 80—84.

WICHT, U. v. (1972): Erstmals kolonieartiges Brüten des Höckerschwans *(Cygnus olor)* am Bodensee. Anz. orn. Ges. Bayern 11: 164—167.

WILLIAMSON, M. (1972): The analysis of biological populations. London.

WILLI, P. (1970): Zugverhalten, Aktivität, Nahrung und Nahrungserwerb auf dem Klingenauer Stausee häufig auftretender Anatiden, insbesondere von Krickente, Tafelente und Reiherente. Orn. Beob. 67: 141—217.

WÜST, W. (1972): Europareservat Ismaninger Teichgebiet. 30. Bericht 1969—1971. Anz. orn. Ges. Bayern 11: 288—313.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Josef Reichholf, 8399 Aigen am Inn, 69³/₅.

ANHANG

Zur Populationsdynamik

Entsprechend der allgemeinen Populationsgleichung $N_t = N_0 + B - D + I - E$ (1) ist die Größe der Population nach einer Zeitspanne t entstanden aus einem Wechselspiel von Geburten B, Sterbefällen D, Einwanderungen I und Auswanderungen E, die in ihrer relativen Stärke von der Größe des Ausgangsbestandes N_0 abhängig sind. Die Serie von $N_{(t)}$ ergibt die Kurve der Bestandsentwicklung, die bei Tierpopulationen normalerweise einen sigmoiden Verlauf nimmt; d. h. auf eine Phase der Verzögerung (lag-phase) folgt ein nahezu exponentielles Wachstum (log-phase), das aber durch die begrenzte Umweltkapazität K mit zunehmender Bestandsgröße immer stärker abgebremst wird, bis es sich schließlich in der Gleichgewichts- oder Stabilisierungsphase dem Grenzwert K nähert. Die Bestandsentwicklung des Höckerschwans am Unteren Inn entspricht im großen und ganzen dieser „logistischen Wachstumskurve" Abweichende Formen tierischer Populationsdynamik und die Grundlagen zur logistischen Gleichung stellen die Lehrbücher der Populationsökologie ausführlich dar (z. B. ODUM 1959; SCHWERDTFEGER 1968; WILLIAMSON 1972; u. a.). Auf eine nähere Erörterung kann hier verzichtet werden.

© Ornithologische Gesellschaft Bayern, download unter www.biologiezentrum.at

Die logistische Gleichung hat die Grundform

$$\frac{dN}{dt} = r\,N\,\frac{K - N}{K} = r\,N - \frac{r}{K}\,N^2 \qquad (2)$$

dN/dt ist der Differentialquotient der Änderung der Populationsgrößen N in Abhängigkeit von der Änderungsrate r und der Biotopkapazität K. Zur unmittelbaren Berechnung von N_t nach einer bestimmten Zeit t empfiehlt sich die Form (3) der logistischen Gleichung:

$$N_t = \frac{K}{1 + e^{z - r\,t}} \qquad (3)$$

wobei e die Basis des natürlichen Logarithmus und z eine von N_0 abhängige Konstante darstellen.

Diese Gleichung erlaubt die Bestimmung der Grundgrößen, die für die Beurteilung der Bestandsentwicklung einer Art von Bedeutung sind: die „Tragkraft" K (carrying capacity) des Lebensraumes und die Zeitspanne t, die bei gegebener Vermehrungsrate r benötigt wird, um die Population von der Ausgangsgröße N_0 ($\neq 0$) zum Zeitpunkt t_0 auf einen Wert nahe der Gleichgewichtsdichte K zu bringen. Bei der durchschnittlichen Zuwachsrate $\bar{r}$ für die Periode von 1956 (= 20 Schwäne) bis 1972 ergibt K einen Wert von 480 Schwänen; ein Befund, der mit den Erwartungen, die sich an die ökologische Untersuchung der Nahrungsversorgung knüpfen, recht gut übereinstimmt. Die Zeitspanne t, die im Falle einer Übereinstimmung mit dem „logistischen Wachstum" der sigmoiden Kurven zu erwarten wäre, errechnet sich für ein N_t = 400 Schwäne zu 6—7 Jahren bei einem r = 0,73 für die ersten 7 Jahre der Bestandsentwicklung. Daß die Zahl von 400 Ex. erst nach 8 Jahren erreicht worden ist, dürfte der bremsenden Wirkung einer etwas niedrigeren Kapazität K zuzuschreiben sein. Es läßt sich daraus aber folgern, daß der Höckerschwan in der Lage ist, seine Bestände innerhalb von 2 Jahrzehnten so aufzubauen, daß sich ihre Dichte praktisch selbst regelt, d. h. mit der Kapazität des Lebensraumes schwankt. Die Populationsdynamik ist somit dichteabhängig geworden. Da entsprechend der hohen Jungenzahl die Nachwuchsproduktion der Population am Unteren Inn gegenwärtig 50—60 flügge Junge/Jahr beträgt, muß eine entsprechende Abwanderung fortpflanzungsfähiger Schwäne das dynamische Gleichgewicht einstellen. Trotz starker jährlicher Schwankungen um durchschnittlich (±) 80 Ex. hat der Gesamtbestand seit 1961 nur um 77 Ex. zugenommen. Die Sterberate allein reicht noch nicht aus, um die Überproduktion an Nachwuchs auszugleichen. Sicher hält die intensive Winterfütterung die Überlebenschancen aller Altersklassen, insbesondere aber der Jungschwäne über dem natürlichen Niveau, so daß sich Geburten- und Sterberate noch nicht die Waage halten können. Der Mensch greift infolgedessen an der falschen Stelle der Bestandsentwicklung ein, wenn er versucht durch Anstechen der Eier die Nachwuchsrate zu drücken, anstatt die natürliche Sterberate zuzulassen. Die englische Population hat sich offenbar schon gut stabilisiert, denn die Untersuchungen von Ogilvie (1967) ergaben keine weitere Bestandszunahme. Der gleiche Prozeß ist auch für die bayerische Population zu erwarten, da die große Teilpopulation am Unteren Inn deutliche Tendenzen in diese Richtung erkennen läßt.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Ornithologischer Anzeiger

Jahr/Year: 1973

Band/Volume: 12_1

Autor(en)/Author(s): Reichholf Josef

Artikel/Article: Die Bestandsentwicklung des Höckersdiwans (Cygnus olor) und seine Einordnung in das Ökosystem der Innstauseen 15-46