Ökol. Vögel (Ecol. Birds) 20, 1998: 275-291

Altersabhängige Unterschiede in der Nestlingsnahrung der Wasseramsel (*Cinclus cinclus*)

August Spitznagel

Age-dependent differences in the diet composition of Dipper (*Cinclus cinclus*) nestlings. – Faecal samples of Dipper nestlings from 29 different breeding sites in Baden-Württemberg were analyzed. The material was collected in the catchment area of the Tauber (triassic limestone), in the middle (triassic sandstone) and the southern Black Forest (palaeozoic gneiss). River width at sampling sites ranged from 2 to over 20 m, altitude between 200 m to nearly 750 m asl. A total of 1252 prey animals was found in 87 faecal pellets. Nestling age was divided into three-day-intervals and results of diet analyses are presented for six age classes (1-3d, 4-6d, 7-9d, 10-12d, 13-15d, >15d) respectively. In the first two age classes small and softbodied prey animals dominate. These are mainly mayfly larvae, especially of the genus *Baetis*. With increasing age of the nestlings the size of fed prey animals increases significantly. Also percentages of energy-rich caddis larvae from genera *Hydropsyche*, *Rhyacophila* and family Limnephilidae increases. Other prey groups like Plecoptera, Diptera or Gastropoda and especially unprofitable prey are of minor importance only. Niche breadth along dimensions of taxonomic and size composition in the nestlings' diet is higher resp. better balanced in four of six age classes compared to breeding season prey selection of immature and old Dippers of both sexes. Lower values of food niche breadth in the first two age classes may reflect both the need for an age-specific nutrition (small size, soft prey) and impaired feeding effort by the female still brooding the featherless young. The slight decrease of food niche breadth in oldest nestlings is considered to result from reduced adult feeding effort thus furthering finally the fledging process. Results regarding size and taxonomic composition of nestlings' food are largely concordant with comparable studies from the Harcynian mountains, the Swiss Alps, Wales, England, Scotland, Ireland and Norway. Deteriorating effects of acidification apparently are not of importance in Dipper habitats of Baden-Württemberg so far studied. It is concluded that the most obvious changes in the nestlings' diet can be explained better by adaptive prey selection of the parent birds than by chance effects.

Keywords: Age dependency of diet composition, *Cinclus cinclus*, Dipper, faecal analysis, nestlings' food, niche breadth.

August S p i t z n a g e l , Schwarzwaldstr. 200, D-79117 Freiburg

1. Einleitung

Während der Zeitspanne zwischen dem Schlüpfen aus dem Ei bis zum Verlassen des Nests sind Nestlinge auf die Nahrungsversorgung durch die Elternvögel angewiesen. Die Nestlingszeit fällt gewöhnlich mit dem zeitlichen Maximum des von der jeweiligen Vogelart bevorzugten Nahrungsangebots zusammen (PERRINS 1970). Dies gilt auch für die Wasseramsel (JOST 1975, SPITZNAGEL 1985, JENNER 1991, TYLER & ORMEROD 1994, BREITENMOSER-WÜRSTEN 1997). Während der rund dreiwöchigen Nestlingszeit nimmt die Körpermasse nestjunger Wasseramseln etwa um das Fünfzehn- bis Zwanzigfache zu (JENNER 1991, O'HALLORAN et al. 1992, TYLER & ORMEROD 1994, BREITENMOSER-WÜRSTEN 1997, SPITZNAGEL, unpubl. Daten), parallel dazu auch der Nahrungsbedarf. In diesem Zeitraum muß die Leistungsfähigkeit des Verdauungsapparates der Nestlinge offenbar erst entwickelt werden (vgl. KARASOV 1990). Der Verzehr des Nestlingskots durch die Altvögel läßt darauf schließen, daß insbesondere in den ersten Lebenstagen noch keine effiziente Ausnutzung der an die Nestlinge verfütterten Beutetiere stattfindet. Aus theoretischen Gründen sollte sich die Nahrungszusammensetzung von Nestlingen und Altvögeln unterscheiden; dies wird in einer weiteren Studie belegt (vgl. SPITZNAGEL 1998).

Die Nahrung von Wasseramsel-Nestlingen ist in Baden-Württemberg bisher noch nicht systematisch untersucht worden. In der Bundesrepublik liegen, abgesehen von Zufallsbeobachtungen, systematische Untersuchungen bisher von JOST (1975) aus der Rhön vor. Andere Untersuchungen wurden überwiegend von ORMEROD auf den Britischen Inseln und mit Kollegen in Irland und Norwegen durchgeführt (vgl. Zusammenfassung in TYLER & ORMEROD 1994). Eine neue Studie stammt aus den Schweizer Alpen (BREITENMOSER-WÜRSTEN 1997). In zwei früheren Arbeiten hatte ich in größerem Umfang Speiballen der Wasseramsel analysiert (SPITZNAGEL 1983, 1985), aber die Nahrung von Wasseramsel-Nestlingen nur in einem sehr kurzen Abschnitt gestreift. Hier werden nun erstmals repräsentative Ergebnisse von fast 30 verschiedenen Bruten der Wasseramsel aus Baden-Württemberg vorgestellt.

2. Methoden

Bei Untersuchungen zur Brutbiologie der Wasseramsel wurden in den Jahren 1987 - 1989 etwa 300 Bruten der Wasseramsel im Einzugsgebiet der Tauber (Nordwürttemberg), im Mittleren sowie im Südschwarzwald (Südbaden) untersucht. Der bei der Nestkontrolle und bei der Beringung der Nestlinge abgegebene Kot wurde gesammelt und in Alkohol konserviert. Zur Analyse des Kots wurden einzelne Proben in Petrischalen mit heißer, verdünnter NaOH-Lösung übergossen. Nach 24stündigem Aufweichen wurde die Flüssigkeit dekantiert und die Beutetierreste in 70%igen Alkohol überführt. Unter dem Binokular wurden noch zusammenhängende Kot-

partikel vorsichtig zerteilt. Gerade im Kot von Nestlingen können mitunter noch ganze Beutetiere auftauchen, von denen nur die Weichteile verdaut sind. Die bestimmbaren Reste wurden aussortiert und mit Polyvinyl-Lactophenol auf Objektträgern eingebettet. In den meisten Fällen handelt es sich bei den bestimmbaren Resten der Beutetiere um Mundwerkzeuge (und gelegentlich auch um andere sklerotinisierte Reste, z.B. Beinglieder, Krallen, Nachzieher bei Trichopterenlarven, Puppenkokons, Atemfächer von Simuliiden, Atemorgane der Blepharoceriden, Otolithen und Wirbel von Fischen, Elytren von Käfern, Kalkschalen von Gastropoden, u.a.).
Anhand einer Vergleichssammlung mit diesen Resten von determinierten Benthosinvertebraten bekannter Größe (vgl. SPITZNAGEL 1985) konnten die Beutetierfragmente im Kot nach taxonomischer Zugehörigkeit und Größe des verfütterten Beutetiers bestimmt werden. Eine Bestimmung bis zum Familienniveau war in den meisten Fällen, oft auch bis zum Gattungsniveau, seltener bis zum Artniveau möglich. Zum Heraussuchen der oft nur winzigen Beutetierfragmente aus dem Kot und zu ihrer Bestimmung wurde ein Askania-Binokular mit 10 - 50x Vergrößerung und eine 150-Watt-Kaltlichtleuchte verwendet. Bestimmungsliteratur für die verschiedenen Tiergruppen, die in der Nahrung auftauchen, wird in SPITZNAGEL (1985) aufgeführt.

3. Herkunft des untersuchten Nestlingskots

An 29 Brutplätzen wurden 87 Kotproben von Wasseramsel-Nestlingen gesammelt und für die nachfolgenden Untersuchungen analysiert. Das Spektrum der Gewässerbreite an den Sammelorten reicht von 2 bis über 20 m, die Meereshöhe von 200 bis knapp 750 m NN. Die im Einzugsgebiet der Tauber gelegenen Sammelorte liegen im Muschelkalk, die des mittleren Schwarzwalds überwiegend im Buntsandstein und die des Südschwarzwalds im Gneis.

Taubergebiet (8 Sammelorte).
Vorbach, Oberstetten, Haagen, Laudenbach
Tauber, Igersheim
Erlenbach, Igersheim
Wachbach, Wachbach
Brehmbach, Gissigheim, Königheim

Mittlerer Schwarzwald (8 Sammelorte)
Bleichbach, Rollberg, Forsthaus
Schutter, Fixenhof, Dörlinsbach, Seelbach
Biederbach, Burgersberg
Breienbach, Elzach

Keppenbach, Freiamt

Südschwarzwald (13 Sammelorte)
Eschbach , Freiburg-Ebnet, Wittental
Wagensteigbach, Wagensteig, Buchenbach
Spirzenbach, Fondswald
Rotbach, Ravennaschlucht, Hirschsprung
Brugga, Hintertal, Stübledobel, Weilersbach, Geroldstal
Reichenbach, Freiburg-Kappel
Osterbach, Angelsbachweg

Dank

Die langjährigen Feldarbeiten wurden 1988 und 1989 durch ein Graduierten-Stipendium des Landes Baden-Württemberg finanziell gefördert. Die Durchführung der Kotanalysen wurde von der Landesanstalt für Umweltschutz in Baden-Württemberg nach Vermittlung von Dr. J. Hölzinger finanziell unterstützt.

4. Ergebnisse

Die Ergebnisse der Kotuntersuchungen von Wasseramsel-Nestlingen werden für Altersklassen von jeweils drei Lebenstagen dargestellt: 1-3tägig, 4-6tägig, 7-9tägig, 10-12tägig, 13-15tägig und >15tägig. Die letzte Altersklasse umfaßt eine Zeitspanne von 6 bis 9 Lebenstagen. Nach dem 14. Lebenstag neigen Nestlinge der Wasseramsel dazu, bei Störungen aus dem Nest zu springen. Direkte Kontrollen des Nests können daher ab diesem Alter bis zum regulären Ausfliegen (zwischen dem 21.-24. Lebenstag) nicht mehr durchgeführt werden. In vielen Fällen findet man aber Nestlingskot unter dem Nest oder nach dem Ausfliegen auch im Nest.
In Tabelle 1 sind die Ergebnisse der Kotanalysen für die 6 Altersklassen bezüglich der Anzahlen von Beutetieren pro Kotprobe zusammengefaßt. Insgesamt wurden 1252 Beutetiere in 87 Kotproben nachgewiesen. Die durchschnittliche Anzahl von Beutetieren pro Kotballen steigt mit zunehmendem Alter zunächst etwas an und sinkt gegen Ende der Nestlingszeit wieder etwas ab. Diese Veränderungen sind sowohl auf die zunehmend häufigere Verfütterung von größeren Beutetieren mit steigendem Nestlingsalter als auch auf den höheren Nahrungsbedarf älterer Nestlinge zurückzuführen.

4.1 Die Größe der verfütterten Beutetiere in Abhängigkeit vom Nestlingsalter

Die frisch geschlüpften (1-3tägigen) Nestlinge erhalten einen deutlich höheren Anteil von Beutetieren in der Längenklasse 1-5 mm als alle älteren Altersklassen (vgl. Abb. 1). Dies ist bei der geringen Körpergröße und Rachenöffnung zweifellos adaptiv. Der Anteil dieser kleinen Beutetiere nimmt mit dem Alter der Nestlinge nahezu kontinuierlich ab. Die Häufigkeit von Beutetieren in der Längenklasse 6-10 mm ist in den beiden ersten Altersklassen mit rund 50 bzw. 60 % sehr hoch, ab dem 7. Lebenstag nimmt auch ihr Anteil allmählich etwas ab, allerdings nicht kontinuierlich. Beutetiere mit einer Länge zwischen 11 bis 15 mm sind in den beiden ersten Altersklassen mit um die 20 % ähnlich häufig, in allen späteren Altersklassen beträgt ihre Häufigkeit zwischen 30 und 40 %. Recht deutlich wird noch einmal der zunehmende Anteil der beiden größten Beutelängenklassen (16-20 mm und >20 mm) mit dem Alter der Nestlinge (vgl. Abb. 1). Die Berechnung der Nischenbreite (nach COLWELL & FUTUYAMA 1971) bezüglich der Größenverteilung von Nahrungstieren ergibt für Altersklassen 3 bis 6 der Nestlinge höhere bzw. ausgewogenere Werte als für immature und adulte

Tab. 1. Probenumfang, Mittelwert und Standardabweichung, Extremwerte und Gesamtzahlen von Beutetieren in Kotproben von sechs Altersklassen bei Nestlingen der Wasseramsel.
Tab. 1. Sample sizes, arithmetic means, standard deviations, range and total numbers of prey animals in faecal samples of six age classes of Dipper nestlings.

	Anzahl Kotproben	Mittelwert Beutetiere	Standard-abweichung	Minimum Beutetiere	Maximum Beutetiere	Gesamtzahl Beutetiere
1-3tägig	16	12,1	6,3	2	25	194
4-6tägig	16	17,1	9,9	6	39	273
7-9tägig	15	17,5	9,9	4	29	263
10-12tägig	15	13,7	9,5	4	37	206
13-15tägig	15	12,8	5,2	5	25	192
>15tägig	10	12,4	5,9	5	25	124

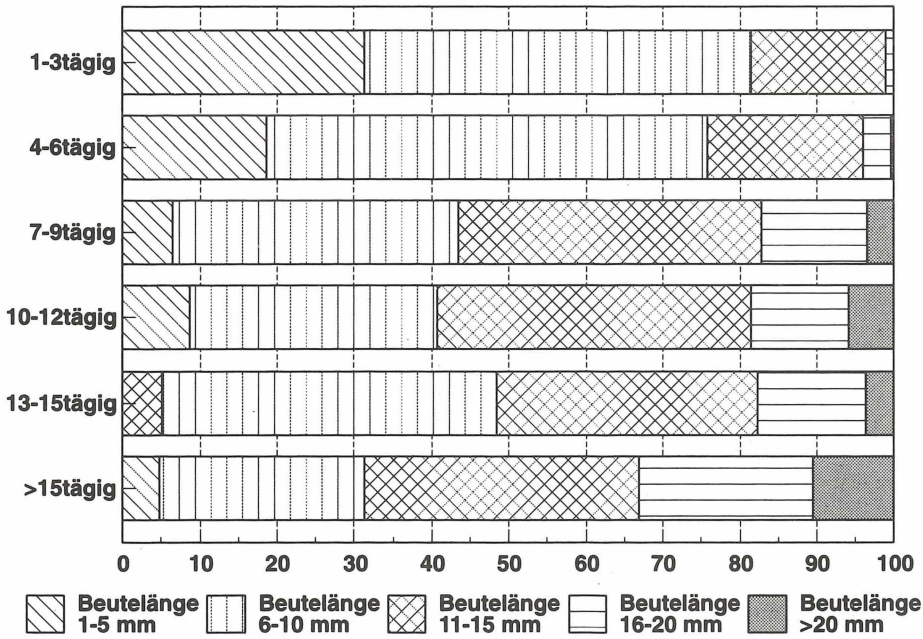

Abb. 1. Prozentualer Anteil von fünf Größenklassen von Beutetieren in der Nahrung von sechs Alterklassen von Wasseramsel-Nestlingen.
Fig. 1. Percentage of five size classes of prey animals in six age classes of Dipper nestlings.

Wasseramseln beiden Geschlechts (Daten aus den Monaten April bis Juni). Nur die beiden jüngsten Altersklassen der Nestlinge erreichen hier erwartungsgemäß geringere Werte (vgl. Abb. 5). Dies kommt aber offensichtlich durch selektives Sammeln und Verfüttern sehr kleiner Beutetiere durch die Altvögel zustande.

4.2 Die wichtigsten Beutetiergruppen in der Nahrung von Wasseramsel-Nestlingen

Die Wasseramseln verfüttern fast ausschließlich Larven von Benthosinvertebraten an ihre Nestlinge. Imagines machen insgesamt weniger als 1 % aller Beutetiere aus. Ganz junge Nestlinge werden zu rund drei Vierteln mit kleinen und weichhäutigen Larven von Eintagsfliegen (*Ephemeroptera*) gefüttert (vgl. Abb. 2). Der Anteil der Eintagsfliegenlarven nimmt zwar mit zunehmendem Alter (diskontinuierlich) ab, beträgt aber immer über 30 %. Dagegen ist bei den Steinfliegenlarven (*Plecoptera*) keine kon-

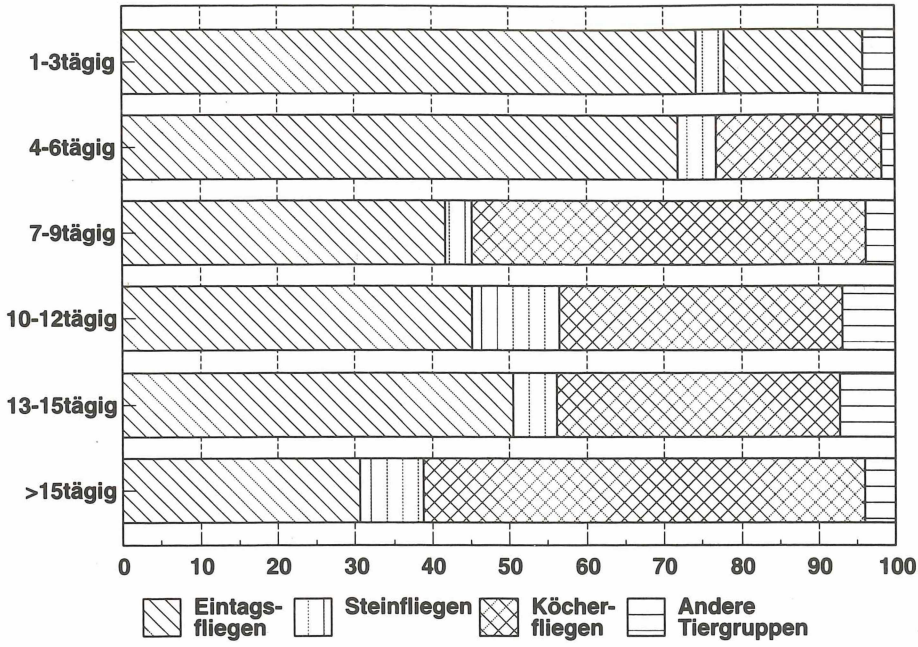

Abb. 2: Prozentualer Anteil von Eintagsfliegen, Steinfliegen, Köcherfliegen und anderen Tiergruppen in der Nahrung von sechs Altersklassen von Wasseramsel-Nestlingen.
Fig. 2. Percentage of mayflies, stoneflies, caddisflies and other prey taxa in the food of six age classes of Dipper nestlings.

tinuierliche Veränderung der Verfütterungshäufigkeit im Verlauf der Nestlingszeit zu erkennen. Auch insgesamt bleiben die Steinfliegenlarven deutlich hinter der Bedeutung der Eintagsfliegenlarven zurück. Ihre größte Häufigkeit wurde bei 10-12tägigen Nestlingen mit 11,2 % aller verfütterten Beutetiere festgestellt.
In dem Maße wie die Eintagsfliegenlarven in der Nahrung abnehmen, werden mehr Köcherfliegenlarven verfüttert. Diese stellen auch die Mehrzahl der mittelgroßen (11-20 mm) und fast alle der großen (>20 mm) Beutetiere. Im Volumen der Gesamtnahrung nehmen sie ganz eindeutig den ersten Rang ein. Andere Beutetiere als die genannten Artengruppen spielen in der Nestlingsnahrung nur eine untergeordnete Rolle. Die Zusammensetzung dieser sehr heterogenen "Restgruppe" ist aus Tabelle 2 zu ersehen. Hier werden in der ersten Spalte ("andere Beutetiere") die Prozentanteile angegeben, die jeweils insgesamt in den einzelnen Altersklassen vorgefunden wurden. Gehäuseschnecken (vor allem *Ancylus fluviatilis*) werden fast während der gesamten Nestlingszeit verfüttert und sind für das Knochenwachstum der Nestlinge wohl un-

Tab. 2. Selten oder unregelmäßig vorkommende Beutetiergruppen in der Nahrung von Wasseramsel-Nestlingen.
Tab. 2. Prey animal taxa occurring rarely or not regularly in the food of Dipper nestlings.

	andere Beutetiere (%)	Gastropoda	Oligochaeta	Simuliidae	Blepharoceridae	Tipulidae	Acarina	Coleoptera	Myriapoda	Lepidoptera Raupen	Neuropera Imagines
1-3tägig	4,1	0,5	0,5	0,5	0,0	0,0	2,6	0,0	0,0	0	0,0
4-6tägig	1,8	0,4	0,0	0,0	0,0	0,0	1,1	0,7	0,0	0	0,0
7-9tägig	3,8	1,1	1,1	0,0	0,0	0,4	0,4	0,8	0,0	0	0,0
10-12tägig	6,8	2,4	1,0	0,0	0,0	1,5	1,0	0,5	0,5	0	0,0
13-15tägig	7,8	1,6	0,5	1,0	0,5	2,6	0,5	0,0	0,0	1	0,0
>15tägig	4,0	0,0	0,0	0,8	0,0	0,8	0,0	1,6	0,0	0	0,8

entbehrlich. Der größte Anteil der Schnecken an allen verfütterten Beutetieren wurde bei den 10-12tägigen Nestlingen mit 2,4 Individuenprozenten gefunden. Überraschend war der Nachweis von "Regenwürmern" (*Oligochaeta*) im Nestlingskot fast aller Altersklassen. Die Würmer werden offensichtlich nur schlecht oder nicht verdaut, da jeweils gut erhaltene Exemplare im Kot gefunden wurden. Bisher konnten Oligochaetenreste in Speiballen-Untersuchungen noch nicht gefunden werden. JOST (1975) wies jedoch an gekäfigten Wasseramseln den Verzehr von angebotenen Oligochaeten nach. Während Kriebelmückenlarven (*Simuliidae*) in der Nahrung flügger Wasseramseln mitunter einen sehr hohen Anteil (meist bei juvenilen Weibchen) einnehmen können, spielen sie in der Nestlingsnahrung eine völlig untergeordnete Rolle. Nachweise gelangen nur in den beiden Altersklassen 13-15tägig und >15tägig mit 1,0 bzw. 0,8 % Individuenprozenten aller Beutetiere. Auch Lidmückenlarven (*Blepharoceridae*) wurden nur sehr selten an Nestlinge verfüttert (0,5 % bei 13-15tägigen). Die weichhäutigen und oft recht großen Tipulidenlarven kommen dagegen regelmäßiger vor und wurden ab dem 7. Nestlingstag gefunden. Milben wurden fast während der gesamten Nestlingszeit in geringer Zahl im Kot nachgewiesen. Ob sie aber tatsächlich von den Altvögeln verfüttert wurden, muß in diesem Fall fraglich

bleiben. Wahrscheinlicher ist es, daß die Nestlinge die relativ häufig in Wasseramselnestern parasitierenden Vogelmilben *Ornithonyssus* selbst aufpicken, sobald sie ihre Augen geöffnet haben. Käfer (in der Regel sind es Vertreter der wasserlebenden *Elminthidae*, seltener *Hydrophilidae*) tauchen ziemlich regelmäßig, aber in geringer Häufigkeit in der Nestlingsnahrung auf. Dagegen handelt es sich bei den *Myriapoda* (1 Nachweis), den Schmetterlingsraupen (2 Nachweise) und den Neuropteren-Imagines um selten oder zufällig erbeutete und verfütterte Tiere, die nicht zum regelmäßigen Beutespektrum der Nestlinge zu zählen sind.

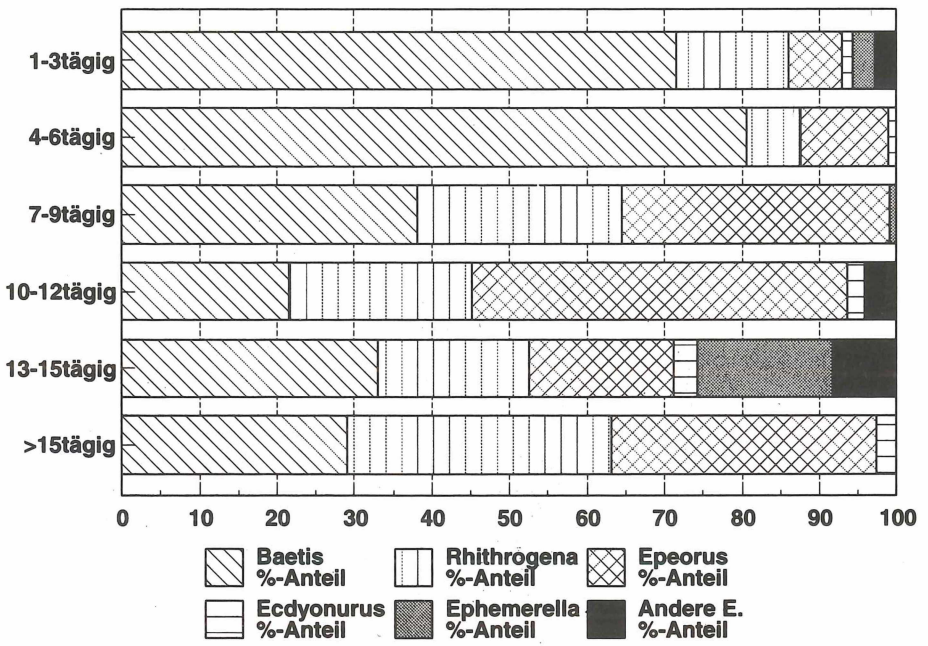

Abb. 3. Prozentualer Anteil von verschiedenen Eintagsfliegen-Gattungen in der Nahrung von sechs Altersklassen von Wasseramsel-Nestlingen.
Fig. 3. Percentage of different mayfly genera in the food of six age classes of Dipper nestlings.

Die Berechnung der Nischenbreite bezüglich der taxonomischen Zusammensetzung von Nahrungstieren ergibt für die Altersklassen 3 bis 6 der Nestlinge deutlich höhere Werte als für immature und alte Wasseramseln beiden Geschlechts während der Brutzeit (Abb. 5). Dies bedeutet, daß die Nestlingsnahrung mit Ausnahme der beiden ersten Altersklassen diverser und besser ausgewogen ist als die Nahrung von Altvögeln und besonders von selbstständigen Immaturen. Die beiden ersten Altersklassen der Nestlinge erhalten eine auffällig selektionierte Auswahl weichhäutiger, skleritarmer und kleiner Beutetiere.

4.2.1 Häufigkeit und Bedeutung verschiedener Eintagsfliegen-Gattungen

Larven der Gattung *Baetis* sind die mit Abstand am häufigsten an Nestlinge verfütterten Beutetiere (Abb. 3). Besonders bei den ganz jungen Nestlingen spielen sie eine herausragende Rolle: Bei den 1-3tägigen Nestlingen waren 71,5 %, bei den 4-6tägigen Nestlingen sogar 80,6 % aller Ephemeropteren Angehörige der Gattung *Baetis*. Dies unterstreicht die Bedeutung von kleinen und weichhäutigen Nahrungstieren für die Ernährung sehr junger Nestlinge. Ab dem 7. Lebenstag gehen die Anteile von *Baetis* deutlich zurück; Larven dieser Gattung werden aber bis zum Ende der Nestlingszeit mit Anteilen von über 20 bis knapp 40 % verfüttert. Vermutlich dürfte die euryöke *Baetis rhodani*, die in fast allen Fließgewässertypen mit sehr hohen Dichten vorkommt (vgl. JOST 1975, SPITZNAGEL 1982, 1983, 1985), auch in der Nahrung der Wasseramsel die dominierende *Baetis*-Art sein.
Die Gattung *Rhithrogena* wurde an die beiden ersten Altersklassen der Nestlinge seltener verfüttert als an Nestlinge ab dem 7. Lebenstag. Am häufigsten waren Larven dieser Gattung mit 34,2 % bei den >15tägigen Nestlingen. In den meisten Fällen dürfte es sich dabei um die Sammelart *Rhithrogena semicolorata* gehandelt haben, die ähnlich wie die *Baetis*-Larven auf Oberflächen mäßig stark überströmter Steine lebt.
Larven von *Epeorus sylvicola* finden sich im Kot der beiden ersten Altersklassen seltener als in den vier folgenden. Am häufigsten war die Art mit 48,4 % in der Nahrung der 10-12tägigen Nestlinge.
Die Gattung *Ecdyonurus* spielt erstaunlicherweise nur eine geringe Rolle. Am "häufigsten" wurden Larven dieser Gattung im Kot von 13-15tägigen Nestlingen mit 3,1 % gefunden. Ganz überwiegend dürfte es sich hier um Vertreter der Artengruppe *Ecdyonurus venosus* handeln.
Die Gattung *Ephemerella* erscheint nicht regelmäßig in der Nestlingsnahrung, sie wurde nur in drei der sechs unterschiedenen Altersklassen nachgewiesen. Am häufigsten war sie mit 17,5 % bei den 13-15tägigen Nestlingen. Die mit Abstand häufigste Art dieser Gattung ist *Ephemerella ignita*, die mit der Erwärmung von Gewässern zwischen Mai und September eine meist explosionsartige Vermehrung zeigt.
Unter der Bezeichnung "Andere Ephemeropteren" verbergen sich in erster Linie Vertreter der Gattungen *Habrophlebia* und *Habroleptoides*. Auch diese Larven wurden nur in drei von sechs Altersklassen der Nestlinge nachgewiesen. überwiegend dürfte es sich hier um die Arten *Habrophlebia fusca* und *Habroleptoides modesta* handeln.

4.2.2 Häufigkeit und Bedeutung verschiedener Köcherfliegen-Gattungen und Familien

Unter den Trichopteren (vgl. Abb. 4) erscheinen Larven der Gattung *Hydropsyche* am häufigsten in der Nestlingsnahrung. Die relativen Häufigkeiten in den sechs Altersklassen der Nestlinge schwanken zwischen 24,6 % und 45,7 % aller verfütterten Köcherfliegenlarven bzw. puppen. Adulte Trichopteren tauchen mit weniger als 1 % in der

Nestlingsnahrung auf. Eindeutig bestimmbar waren die Arten *H. instabilis* und *H. pellucidula.*

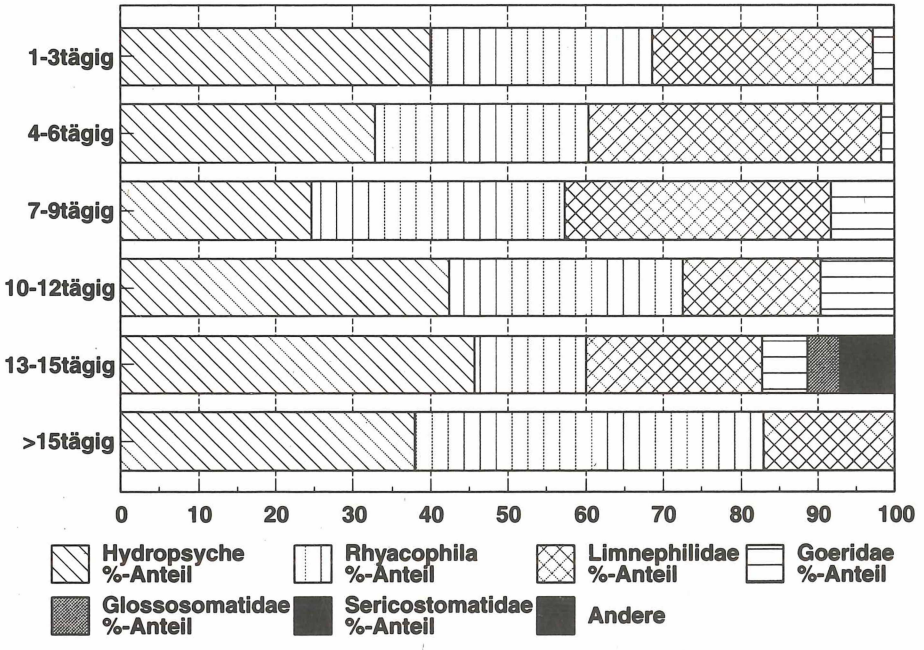

Abb. 4. Prozentualer Anteil von verschiedenen Köcherfliegen-Gattungen und Familien in der Nahrung von sechs Altersklassen von Wasseramsel-Nestlingen.
Fig. 4. Percentage of different caddisfly genera and families in the food of six age classes of Dipper nestlings.

Die Gattung *Rhyacophila* erreicht relative Häufigkeiten zwischen 14,3 % und 45,1 % aller verfütterten Trichopteren in den einzelnen Altersklassen der Nestlinge. Bis zum Artniveau bestimmbar waren die Arten *R. dorsalis* und *R. nubila.*
Die dritte Trichopterengruppe, die regelmäßig und in großer Zahl in der Nahrung von Wasseramselnestlingen aller Altersklassen nachgewiesen wurde, ist die sehr artenreiche Familie der *Limnephilidae.* Die relativen Häufigkeiten schwankten zwischen 16,9 % und 37,9 % aller Trichopteren in den einzelnen Altersklassen. Unter anderem wurden die Gattungen *Halesus*, *Potamophylax* und *Allogamus* wiederholt in der Nestlingsnahrung gefunden. Wider Erwarten nahm die relative Häufigkeit der *Limnephilidae* mit zunehmendem Nestlingsalter in der Nahrung nicht zu. Ausgewachsene Larven der Limnephilidae sind mit die größten und energiereichsten Nahrungstiere der Wasseramsel (außer den Fischen).

Larven aus der Familie der *Goeridae* und hier besonders der Gattung *Silo* wurden in fünf der sechs Altersklassen der Nestlinge als Nahrungstiere nachgewiesen. Ihre größte Häufigkeit wurde bei den 10-12tägigen Nestlingen mit 9,6 % aller verfütterten Trichopteren erreicht.
Larven der gehäusetragenden und meist kleinen *Glossosomatidae* wurden nur in der Altersklasse der 13-15tägigen Nestlinge als Nahrungstiere gefunden. In der gleichen Altersklasse wurden Larven der Gattung *Sericostoma* und *Odontocerum* bestimmt. Insgesamt wurde in dieser Altersklasse der Nestlinge die größte Vielfalt von Trichopteren und auch von Ephemeropteren nachgewiesen.
Rund zwei Drittel aller an die Nestlinge verfütterten Köcherfliegenlarven gehören köcherlosen Gattungen an und können daher ohne zeitraubende Vorbehandlung verfüttert werden.

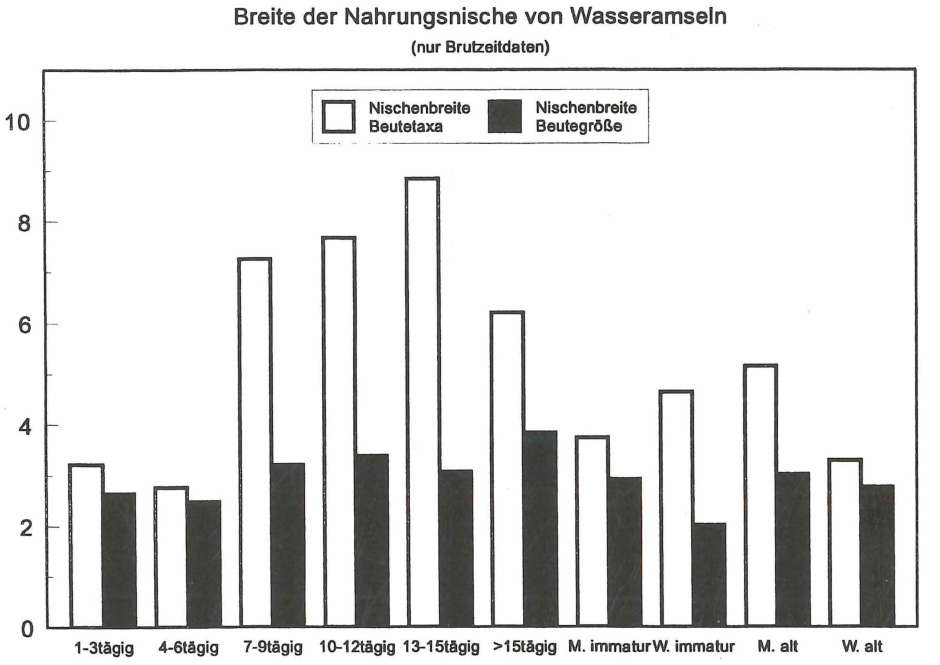

Abb. 5. Nahrungsnischenbreite bezüglich der taxonomischen Zusammensetzung und der Größenverteilung von Beutetieren in der Nestlingsnahrung (sechs Altersklassen) und der Nahrung selbstständiger Wasseramsel während der Brutzeit in Abhängigkeit von Alter und Geschlecht.
Fig. 5. Food niche breadth regarding taxonomic and prey size composition in nestlings' food (six age classes) and food of independent Dippers in the breeding season according to age and sex (M = males, W = females).

5. Diskussion

Der Befund, daß an die Nestlinge in den ersten Lebenstagen überwiegend kleine bis sehr kleine und weichhäutige Nahrungstiere verfüttert werden, ist nur auf den ersten Blick trivial. Zwar herrschen in dieser Jahreszeit kleine Larven in den Benthosgesellschaften vor (JENNER 1991), aber die Altvögel selbst ernähren sich bevorzugt von größeren Beutetieren (vgl. SPITZNAGEL 1985, 1998). Offensichtlich erbeuten die Altvögel selektiv dieses zunächst artenarme, aber nahezu skleritfreie Futter. Nur 12 % der an die Nestlinge verfütterten Beutetiere müssen vor dem Verzehr erst "behandelt" werden - dabei handelt es sich um köchertragende Larven v.a. der *Limnephilidae* und *Sericostomatidae*. Außerdem ist das Weibchen in den ersten Lebenstagen noch häufig mit dem Hudern der unbefiederten Nestlinge beschäftigt, so daß dem Männchen gerade in dieser Zeit eine größere Rolle bei der Fütterung zukommt (vgl. DICK & SACKL 1988). Die adulten Männchen zeigen in der Brutzeit aber eine größere Nischenbreite als die ganz jungen Nestlinge, sowohl in der taxonomischen als auch in der Größenzusammensetzung ihrer Nahrung (Abb. 5). Ab etwa dem 6. Lebenstag sind die Nestlinge soweit mit Flaumfedern bedeckt (JENNER 1991) und damit zur eigenen Thermoregulation befähigt, daß das Hudern der Weibchen stark reduziert werden kann. Der sprunghafte Anstieg in der Größe der (taxonomischen) Nahrungsnischenbreite ab dem 7. Lebenstag der Nestlinge kann plausibel nur mit einem verstärkten Einsatz der Weibchen bei der Jungenfütterung erklärt werden (vgl. TYLER & ORMEROD 1994, Abb. 20). Interessanterweise liegt der Wert der taxonomischen Nahrungsnischenbreite der adulten Weibchen in der Brutzeit unter dem von mittelalten und alten Nestlingen, von Immaturen und von alten Männchen (Abb. 5), während über das ganze Jahr betrachtet die alten Weibchen die höchsten Werte erreichen (SPITZNAGEL 1998). Die Unterschiede in der Nahrungsnischenbreite zwischen adulten Männchen und Weibchen während der Brutzeit (Abb. 5) bzw. ganzjährig (SPITZNAGEL 1998) könnten zusätzlich dadurch zustande kommen, daß sich die Weibchen ihrer Elternschaft sicher sind, während dies für die Männchen nicht der Fall sein muß. Folglich sollten die Männchen weniger in die Jungenaufzucht investieren und sich auch beim Nahrungserwerb "egoistischer" verhalten. Darüber hinaus kann das altruistische Verhalten der Weibchen auch mit negativen Folgen verbunden sein, wie ihr deutlicher Gewichtsverlust bis zum Ende der Brutzeit und eine dann verstärkte Mortalität anzeigen (GALBRAITH & BROADLEY 1980; ORMEROD et al. 1986; O'HALLORAN et al. 1992; MARZOLIN, i.Dr.; SPITZNAGEL, unpubl. Daten).

Die signifikante Zunahme der mittleren Beutetiergröße mit zunehmendem Nestlingsalter erklärt den steigenden Nahrungsbedarf der größer werdenden Nestlinge. Auch die taxonomische Zusammensetzung wird mit dem Nestlingsalter diverser und ausgewogener. Skleritreiche und unprofitable Beutetiere werden kaum an die Nestlinge verfüttert. Allerdings nimmt in der letzten Altersklasse sowohl die taxonomische Nischenbreite (Abb. 5) wie die mittlere Anzahl von Beutetieren pro Kotprobe ab

(Tab. 1). Von der Wasseramsel sind leichte Gewichtsverluste kurz vor dem Ausfliegen genauso bekannt (O'HALLORAN et al. 1992) wie von vielen anderen Singvögeln. Diese Befunde sprechen dafür, daß die Altvögel ihre Fütterungshäufigkeit und die Futterqualität kurz vor dem Ausfliegen der Nestlinge reduzieren, vermutlich um deren Bereitschaft, das Nest zu verlassen, zu erhöhen. Mehrfach konnte ich futtertragende Altvögel unmittelbar vor dem Ausfliegen lockend unter dem Nest beobachten.

Die Ergebnisse aus der Analyse des Nestlingskots von Wasseramseln decken sich gut mit entsprechenden Befunden aus anderen Gebieten. So stellte ORMEROD (1985) in Wales ebenfalls fest, daß Eintagsfliegenlarven der Gattung *Baetis* und Köcherfliegenlarven der Gattung *Hydropsyche* die häufigsten Nahrungstiere sind. Bei den von ihm untersuchten Vögeln waren aber in den ersten Lebenstagen mehr *Ecdyonurus*-Larven verfüttert worden. Dagegen war der Anteil von *Rhyacophila*- und *Limnephilidae*-Larven in seiner Studie deutlich geringer. Allerdings hatte er von sehr jungen Nestlingen kaum Kotproben untersucht; sein Gesamtmaterial umfaßte insgesamt 50 einzelne Kotproben, aus denen er 581 Beutetiere bestimmte. Somit ist auch seine mittlere Beutetierzahl pro Kotballen deutlich geringer als in der vorliegenden Untersuchung. Untersuchungen in Irland (ORMEROD & PERRY 1985) zeigten wiederum eine starke Tendenz der adulten Wasseramseln, vor allem *Baetidae* und *Hydropsychidae* an ihre Nestlinge zu verfüttern. Die *Limnephilidae* waren in dieser Studie die dritthäufigste Beutetiergruppe. Wiederum ähnliche Verhältnisse fanden ORMEROD et al. (1987) in Norwegen: die *Baetidae* waren mit Abstand die am häufigsten verfütterten Beutetiere, gefolgt von *Rhaycophilidae*, *Hydropsychidae* und *Limnephilidae*. Der Anteil der *Baetidae* nahm mit zunehmendem Alter der Nestlinge ab, der von *Rhyacophila*, *Hydropsyche* und *Limnephilidae* nahm zu.

JOST (1975) untersuchte die Nestlingsnahrung der Wasseramsel in der hessischen Rhön nicht durch Kotanalysen, sondern mit Hilfe von Halsringen. Der Anteil von Eintagsfliegenlarven betrug bei ganz jungen Nestlingen (1-2tägig) etwa 93 %, bei 3-6tägigen noch rund 85 %. Der Anteil von *Baetis* betrug während der 13 untersuchten Lebenstage an verschiedenen Probestellen maximal 44 %, der von *Rhithrogena* 25 %, der von *Epeorus* 8,8 %, der von *Ephemerella* 5,8 % und der von *Ecdyonurus* maximal 3,9 %. Völlig übereinstimmend mit den vorliegenden Ergebnissen aus Baden-Württemberg nahm die Häufigkeit der verfütterten Eintagsfliegenlarven an mehreren Untersuchungsstellen von *Baetis* über *Rhithrogena* zu *Epeorus* ab. In den ersten beiden Lebenstagen der Nestlinge fand JOST überhaupt keine Trichopteren in deren Nahrung, im Alter von 7-13 Tagen nur 25,3 %. An manchen Probestellen stellten Vertreter der *Rhyacophilidae* bis zu 81,8 % aller verfütterten Trichopterenlarven, *Limnephilidae* bis zu 82,9 %, *Hydropsychidae* dagegen nur maximal 25 %.

Auch in den Schweizer Alpen dominieren in den ersten Nestlingstagen kleine Larven von Eintagsfliegen, v.a. der Gattung *Baetis*. Hier stellte BREITENMOSER-WÜRSTEN (1997) durch Halsringuntersuchungen fest, daß besonders das Angebot von Eintagsfliegenlarven, gefolgt vom Angebot von Köcherfliegenlarven das Wachstum der Nestlinge

entscheidend beeinflußt. Dagegen spielen andere Beutetiergruppen eine untergeordnete Rolle. Damit werden entsprechende Befunde von JENNER (1991) bestätigt.
Allen Untersuchungen ist gemeinsam, daß in den ersten Lebenstagen kleine und weichhäutige Nahrungstiere dominieren. Dies sind immer *Baetis*-Larven, in geringerem Umfang andere Eintagsfliegenlarven. Mit zunehmendem Alter steigt der Anteil größerer Beutetiere, insbesondere der von Köcherfliegenlarven. Unter diesen spielen Vertreter der *Hydropsychidae*, *Rhyacophilidae* und *Limnephilidae* in allen bisher untersuchten Gebieten die dominierende Rolle.
Aus versauerten Gewässern ist bekannt, daß die Dichte von Eintagsfliegen und Köcherfliegen wie auch von Wasserschnecken deutlich zurückgeht. Wasseramseln in versauerten Gewässern haben einen reduzierten Bruterfolg oder wandern im Extremfall ganz ab. Nestlinge in versauerten Gewässern erhalten nur noch sehr geringe Anteile von Eintagsfliegen und oft reduzierte Anteile von Köcherfliegen. Dagegen steigt der Anteil von Steinfliegenlarven drastisch an (vgl. TYLER & ORMEROD 1994). Die hohen Werte der Eintagsfliegen- und Köcherfliegenlarven sowie die geringen Werte der Steinfliegenlarven lassen den Schluß zu, daß Versauerungserscheinungen in Gewässern der drei von mir untersuchten Gebiete noch keine bemerkbare Rolle spielen. In Baden-Württemberg leiden insbesondere Steh- und Fließgewässer im Buntsandstein-Nordschwarzwald unter zum Teil drastischer Versauerung. In den dort stark versauerten Gewässern reproduzieren sich Fische und Amphibien nur noch sehr eingeschränkt oder überhaupt nicht mehr (LFU 1989, 1990/91, 1992, 1995. Untersuchungen über die Nahrung und die Brutbiologie von Wasseramseln liegen aus dem Nordschwarzwald aber nicht vor.

6. Zusammenfassung

Nestlingskot der Wasseramsel von 29 verschiedenen Brutplätzen in Baden-Württemberg wurde analysiert. Die Proben stammen aus dem Taubergebiet (Muschelkalk), dem Mittleren (Buntsandstein) und Südschwarzwald (Gneis). Die Gewässerbreite hatte an den untersuchten Brutplätzen eine Spannweite zwischen 2 bis über 20 m, die Höhenlage erstreckte sich zwischen 200 und 750 Höhenmetern. In 87 untersuchten Kotproben wurden insgesamt 1252 Beutetiere nachgewiesen. Das Alter der Nestlinge wurde in 3-Tages-Intervalle eingeteilt und das Nahrungsspektrum für sechs dieser Altersklassen dargestellt. Bei sehr jungen Wasseramseln der Altersklassen 1 und 2 dominieren kleine und weichhäutige Nahrungstiere. Dies sind insbesondere Eintagsfliegenlarven, vor allem der Gattung *Baetis*. Mit zunehmendem Alter der Nestlinge nimmt die Größe der verfütterten Beutetiere signifikant zu. Ebenfalls eine Zunahme erfährt der Anteil von energiereichen Köcherfliegenlarven der Gattungen *Hydropsyche* und *Rhyacophila* sowie der Familie der *Limnephilidae*. Andere Beutetiergruppen wie *Plecoptera*, *Diptera*, *Gastropoda* und besonders energiearme Nahrungstiere spielen nur

eine untergeordnete Rolle. Die Nischenbreite der Nestlingsnahrung ist sowohl bezüglich der Beutegröße als auch der taxonomischen Vielfalt bei den vier letzten Altersklassen der Nestlinge größer als bei alten und immaturen Wasseramseln während der Brutzeit. Die geringeren Werte der Nahrungs-Nischenbreite in den beiden ersten Altersklassen dürften sowohl den Bedarf für eine altersspezifische Ernährung (kleine, weichhäutige Beutetiere) widerspiegeln wie auch den eingeschränkten Aufwand für nahrungssuchende Weibchen, die zu diesem Zeitpunkt die noch unbefiederten Nestlinge hudern müssen. Die leichte Abnahme der Nahrungs-Nischenbreite bei den ältesten Nestlingen resultiert offenbar aus einer reduzierten Fütterungsleistung durch die Altvögel und dient letztlich dem Ausfliegeprozeß.
Die Ergebnisse über Beutetiergröße und taxonomische Zusammensetzung der Nestlingsnahrung decken sich weitgehend mit denen aus vergleichbaren Studien im Harz, den Schweizer Alpen, aus Wales, England, Schottland, Irland und Norwegen. Versauerungserscheinungen spielen in den untersuchten Wasseramsel-Habitaten Baden-Württembergs offensichtlich keine erhebliche Rolle. Es wird gefolgert, daß die auffälligsten Veränderungen in der Nahrung von Wasseramsel-Nestlingen besser durch eine adaptive Beutewahl der Elternvögel erklärt werden können als durch Zufallseffekte.

Literatur

BREITENMOSER-WÜRSTEN, C. (1997): Nestlingsnahrung und Jungenentwicklung der Wasseramsel *Cinclus cinclus* in Abhängigkeit vom Nahrungsangebot im Saanenland (Berner Oberland). Orn. Beob. 94: 295-330.
COLWELL, R.K. & D.J. FUTUYAMA (1971): On the measurement of niche breadth and overlap. Ecology 52: 567-576.
DICK, G. & P. SACKL (1988): Elterlicher Aufwand am Beispiel einer Wasseramselbrut (*Cinclus cinclus*). Egretta 31: 70-77.
GALBRAITH, H. & B. BROADLEY (1980): Biometrics and sexing of the British race of the Dipper. Ring. & Migr. 3: 62-64. – GALBRAITH, H. & S.J. TYLER (1982): Movements and mortality of the Dipper as shown by ringing recoveries. Ring. & Migr. 4: 9-14.
JENNER, S. (1991): Die Juvenilentwicklung der Wasseramsel (*Cinclus c. aquaticus*). Diplomarbeit, Zool. Inst., Univ. Freiburg/Brsg. – JOST, O. (1975): Zur Ökologie der Wasseramsel (*Cinclus cinclus*) mit besonderer Berücksichtigung ihrer Ernährung. Bonn. Zool. Monogr. 6: 1-183.
KARASOV, W.H. (1990): Digestion in birds: chemical and physiological determinants and ecological implications. pp. 391-415, in: MORRISON, M.L., C.J. RALPH, J. VERNER & J.R. JEHL (Eds.): Avian foraging: theory, methodology and applications. Studies in Avian Biology 13. Cooper Orn. Soc.
LFU (1989): Ökologisches Wirkungskataster Baden-Württemberg. Jahresbericht 1989. Landesanstalt für Umweltschutz, Karlsruhe. – LFU (1990/91): Ökologisches Wirkungskataster Baden-Württemberg. Jahresbericht 1990/91. Landesanstalt für Umweltschutz, Karlsruhe. – LFU (1992): Ökologisches Wirkungskataster Baden-Württemberg. Sonderbericht 3. Die Fischfauna der Bäche des Nordschwarzwalds. Landesanstalt für Umweltschutz, Karlsruhe. – LFU (1995):

Signale aus der Natur. 10 Jahre ökologisches Wirkungskataster Baden-Württemberg. Landesanstalt für Umweltschutz, Karlsruhe.
MARZOLIN, G. (i.Dr.): Extrinsic and intrinsic factors acting on the population dynamics of the Dipper *Cinclus cinclus* in North-Eastern France. Ibis.
O'HALLORAN, J., P. SMIDDY & B. O'MAHONY (1992): Biometrics, growth and sex ratios amongst Irish Dippers *Cinclus cinclus hibernicus*. Ringing & Migr. 13: 152-161. – ORMEROD, S.J. (1985): The diet of breeding Dippers *Cinclus cinclus* and their nestlings in the catchment of the River Wye, mid-Wales: a preliminary study by faecal analysis. Ibis 127: 316-331. – ORMEROD, S.J. & K.W. PERRY (1985): The diet of breeding Dippers and their nestlings in north-west Ireland. Irish Birds 3: 90-95. – ORMEROD, S.J., S.J. TYLER & J.M.S. LEWIS (1986): Biometrics, growth and sex ratios amongst Welsh Dippers *Cinclus cinclus*. Ring. & Migr. 7: 61-70. – ORMEROD, S.J., S.V. EFTELAND & L.E. GABRIELSEN (1987): The diet of breeding Dippers *Cinclus c. cinclus* and their nestlings in south western Norway. Holarctic Ecology 10: 201-205.
PERRINS, C.M. (1970): The timing of birds' breeding seasons. Ibis 112: 242-255.
SPITZNAGEL, A. (1982): Faunistische und ökologische Untersuchungen über die Makro-Invertebratenfauna der Tauber und ihrer Nebenbäche. Teil I: Eintagsfliegen (*Ephemeroptera*). Faun. flor. Mitt. Taubergrund 2: 7-23. – SPITZNAGEL, A. (1983): Kurzer Beitrag zur Winternahrung der Wasseramsel *Cinclus c. aquaticus*. Nach einer Analyse von Speiballen aus dem Taubergebiet). Faun. flor. Mitt. Taubergrund 3: 55-60. – SPITZNAGEL, A. (1985): Jahreszeitliche Veränderungen im Nahrungsangebot und in der Nahrungswahl der Wasseramsel (*Cinclus c. aquaticus*). Ökol. Vögel 7: 239-325. – SPITZNAGEL, A. (1998): Der Einfluß von Alter und Geschlecht auf die Nahrungswahl von Wasseramseln (*Cinclus cinclus*). Ökol. Vögel 20.
TYLER , S.J. & S.J. ORMEROD (1994): The Dippers. Poyser, London.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Ökologie der Vögel. Verhalten Konstitution Umwelt

Jahr/Year: 1998

Band/Volume: 20

Autor(en)/Author(s): Spitznagel August

Artikel/Article: Altersabhängige Unterschiede in der Nestlingsnahrung der Wasseramsel (Cinclus cinclus) 275-291