

BESTAND, JAHRESRHYTHMUS UND NÄHRUNGSÖKOLOGIE DER EIDERENTE, SOMATERIA MOLLISSIMA, L. 1758, IM SCHLESWIG-HOLSTEINISCHEN WATTENMEER

von G. NEHLS

Einleitung

Über die Bestände und die Lebensweise der Eiderente im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer war bis vor einigen Jahren wenig bekannt. Ihr Vorkommen auf dem freien Wasser erschwerte Zählungen und andere Untersuchungen beträchtlich. Die starke Zunahme der Eiderentenbestände an der deutschen Nordseeküste führte aus zwei Gründen zu einem wachsenden Interesse an dieser Art, das schließlich zu der vorliegenden Untersuchung führte. Auf der einen Seite stand die Verantwortung für den Schutz dieser international bedeutenden Vorkommen in den sich bildenden Wattenmeernationalparks in Schleswig-Holstein und Niedersachsen. Auf der anderen Seite schien es, angesichts steigender Eiderentenzahlen, zu Problemen mit der Muschelfischerei zu kommen, die um ihre Erträge fürchtete. 1986 wurde daher in beiden Nationalparks mit Untersuchungen über den Bestand und die Verbreitung der Eiderente begonnen. Die ersten Ergebnisse zeigten, daß durch die Zunahme der Eiderente bestehende Verbreitungslücken im Wattenmeer geschlossen wurden und die Bestände ein Niveau erreicht hatten, das dem der Wattengebiete von Dänemark und der Niederlande entsprach (NEHLS et al. 1988; SWENNEN et al. 1989). Mit den ersten Ergebnissen trat eine Fülle neuer Fragen zur Ökologie der Eiderente im Wattenmeer auf. Im Vordergrund stehen dabei Fragen zur Nahrungswahl und den Wechselwirkungen zwischen Enten- und Muschelbeständen.

Angesichts der Massen an Vögeln, die in Wattengebieten leben, haben sich viele Untersuchungen mit den Wechselwirkungen zwischen Benthos und Vögeln und der Frage einer Limitierung der Vogelbestände durch das Nahrungsangebot beschäftigt (z. B. BAIRD et al. 1985, EVANS & DUGAN 1984; GOSS-CUSTARD 1980 und 1985). Das Nahrungsangebot in Wattengebieten ist jedoch hinsichtlich der Struktur und der Biomasse saisonal und von Jahr zu Jahr sehr variabel (BEUKEMA 1979 und 1983). Vögel sind mobil und können rasch von einem Nahrungsgebiet zum nächsten ziehen. Zur Beantwortung der Frage nach der Limitierung ihrer Bestände wären daher großflächige und sehr aufwendige Untersuchungen unter Einbeziehung des Nahrungsangebots notwendig.

Das Nahrungsangebot auf den Watten ist jedoch nicht gleichmäßig attraktiv und zugänglich für Vögel, da es sehr unterschiedlich strukturiert ist. Benthosorganismen sind oft zu klein oder zu groß für eine bestimmte Vogelart oder entziehen sich durch tiefes Eingraben in das Sediment ihren Freßfeinden. Kennt man also die genauen Ansprüche einer Art an ihr Nahrungsangebot und weiß, welchen Teil sie nutzen kann, läßt sich zumindest abschätzen, ob ein bestimmtes Gebiet für sie geeignet ist und welche Konsequenzen mögliche Veränderungen im Nahrungsangebot auf Bestandshöhe und -verlauf haben könnten. Dieser Ansatz soll in der vorliegenden Arbeit verfolgt werden.

Danksagung

Die vorliegende Veröffentlichung entstand auf der Grundlage einer Diplomarbeit am Institut für Haustierkunde der Universität Kiel. Herrn Prof. Dr. W. SCHULTZ möchte ich an dieser Stelle für die Überlassung des Themas und die Betreuung der Arbeit danken. Mit Stefan BRÄGER, Jan MEISSNER und Martin THIEL konnte ich seit 1985 – damals noch auf der Ostsee – bei Untersuchungen an Meerestenten zusammenarbeiten. Ohne ihr Interesse am Fortgang der Arbeit wäre die vorliegende Untersuchung nicht möglich gewesen. Bei den Flugzeugzählungen unterstützten uns außerdem Veit HENNIG, Norbert KEMPF und Christiane KETZENBERG. Mit G. HEITMEIER, H. NEUMANN und E. WIESE standen uns erfahrene Piloten für die Zählungen zur Verfügung. Christiane KETZENBERG stellte außerdem ihr Material über die Mellumer Eiderenten zur Verfügung. Maarten RUTH überließ mir umfangreiches Material über die Muschelbestände des Schleswig-Holsteinischen Wattenmeeres. Yvonne FRITZSCHE-NEHLS fertigte einige Abbildungen an. Stefan BRÄGER, Hermann HÖTKER, Anne SEGEBADE, Martin THIEL und Fridtjof ZIESEMER gaben zahlreiche Hinweise zur Verbesserung des Manuskripts.

Allen Beteiligten danke ich sehr herzlich für die Unterstützung.

Die Untersuchungen wurden durch das Landesamt für den Nationalpark Schleswig-Holsteinisches Wattenmeer unterstützt, das auch die Zählflüge finanzierte. Hier möchte ich vor allem H. BRUNCKHORST, D. FLEET und H. HOFFMANN danken.

1. Material und Methode

1.1 Zählungen

Die Untersuchungen wurden im Nationalpark Schleswig-Holsteinisches Wattenmeer durchgeführt. Die Grenzen des Untersuchungsgebietes und die im folgenden Text verwendeten Ortsnamen sind in Abb. 1 dargestellt. Zur Erfassung der Anzahl der Eiderenten und ihrer räumlichen Verteilung im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer wurden die Bestände bei Zählungen mit dem Flugzeug kartiert. Die Zählungen wurden meist mit einer zweimotorigen Cessna 336 durchgeführt, einem Hochdecker mit guten Flugeigenschaften, der auch in anderen Ländern zu diesem Zweck verwendet wird. In den Sommermonaten erfolgten die Zählungen teilweise in Zusammenarbeit mit den Seehundszählungen der Forschungsstelle Wildbiologie, bei denen eine einmotorige Cessna 172 verwendet wurde. Die Flüge wurden bei Niedrigwasser, an der Elbemündung beginnend, von Süden nach Norden durchgeführt. Dabei wurden alle Prielsysteme abgeflogen, um eine möglichst vollständige Erfassung des gesamten Schleswig-Holsteinischen Wattenmeeres zu erhalten (s. a. NEHLS et al. 1988). Nördlich des Hindenburgdammes wurde ein kleiner Teil des dänischen Wattenmeeres mit erfaßt. Die Flughöhe bei den Erfassungen betrug 150 m, die Fluggeschwindigkeit ca. 180 km/h, jede Zählung dauerte 4–5 Stunden. Bei den Zählungen wurden folgende Mindestanforderungen an die Wetterbedingungen gestellt: Sichtweite mindestens 5 km, nicht mehr als 5 Windstärken und kein Regen.



Abb. 1: Das Untersuchungsgebiet. Angegeben ist die Küsten- und Niedrigwasserlinie.

Fig. 1: The Study area. Coast- and low-water line are shown.

An den Zählungen waren im Normalfall drei Beobachter beteiligt. Es wurde Wert darauf gelegt, daß stets die selben Personen die Zählungen durchführten, um ein Höchstmaß an Kontinuität und Erfahrung für die Zähler zu erreichen. Seit Beginn der Zählungen 1986 waren daher nur 4 Personen (Stefan BRÄGER, Jan MEISSNER, Martin THIEL und der Verf.) verantwortlich an den Zählungen beteiligt.

Bei den Flügen trug jeder Beobachter alle Daten direkt in eine Karte ein, die nach der Zählung ausgewertet und zusammengefaßt wurden. Von großen Eiderentenschwärmen wurden – soweit möglich – Fotos gemacht und später ausgezählt, die meisten Daten beruhen jedoch auf Schätzungen. Die Flugroute wurde durch den rechts neben dem Piloten sitzenden Beobachter nach den momentanen Erfordernissen bestimmt. Die einzelnen Schwärme wurden dabei nach Möglichkeit so angefliegen, daß sie vollständig auf einer Seite des Flugzeuges lagen und die Beobachter das Licht im Rücken hatten. Große Schwärme wurden oft ein zweites Mal angefliegen.

1.2 Zur Genauigkeit von Flugzeugzählungen

Flugzeugzählungen bieten die Möglichkeit, große und unwegsame Gebiete in kurzer Zeit und mit einem vertretbaren Aufwand zu erfassen. Bei vielen Arten, vor allem den Meerestenten, sind sie oft die einzige Möglichkeit für eine flächenhafte Erfassung der Bestände, wenn nicht auf die wesentlich aufwendigeren Schiffszählungen zurückgegriffen werden soll. Angesichts der sehr kurzen Zeit, die dem Beobachter bei Fluggeschwindigkeiten von 150–200 km/h zum Auffinden und Schätzen von Vogelansammlungen in teilweise unübersichtlichem Gelände bleibt, ist die Frage nach der Genauigkeit der Zählungen von grundsätzlicher Bedeutung. Bei Flugzeugzählungen sind zwei methodische Ansätze zu unterscheiden:

1. *Transektzählungen*, bei denen nach einem standardisierten Verfahren (konstante Flughöhe, Flugrichtung und Geschwindigkeit, Vögel werden nur in einem definierten Bereich gezählt) Transekte in dem zu untersuchenden Gebiet abgefliegen werden, die Bestände werden also stichprobenartig ermittelt und auf die Gesamtfläche hochgerechnet. Die Methode ermöglicht eine detaillierte und statistisch verwertbare Abschätzung der verschiedenen Fehlerquellen und der Genauigkeit der Schätzungen (BRIGGS et al. 1985; CONROY et al. 1988; HAAPANEN & NILSSON 1979). Die Anwendbarkeit dieser Methode erstreckt sich vor allem auf große Gebiete und möglichst homogen verteilte Bestände. Für kleinräumige Untersuchungen und in großen Schwärmen konzentrierte Arten ist die Methode ungeeignet.

2. *Flächendeckende Zählungen*, bei denen versucht wird, den Gesamtbestand einer oder mehrerer Arten in einem Gebiet vollständig zu erfassen. Diese bei der vorliegenden Untersuchung angewandte Methode ist nur bedingt standardisierbar, da sie ständig den jeweiligen Bedingungen angepaßt werden muß. Während der Beobachter bei Transektzählungen die Vögel stets aus der gleichen Perspektive und unter gleichen Lichtverhältnissen (da konstante Flugrichtung) sieht und nur einen schmalen Streifen von 150 bis 200 Meter Breite zählen muß, werden bei flächendeckenden Zählungen Vögel bei wechselnden Lichtbedingungen und Entfernungen erfaßt. Die Eingrenzung der Genauigkeit der Schätzungen und möglicher Fehlerquellen sind nur näherungsweise möglich. Zwei Probleme stehen im Vordergrund: Die Genauigkeit der Schätzungen und die Vollständigkeit der Erfassungen. Die Ge-

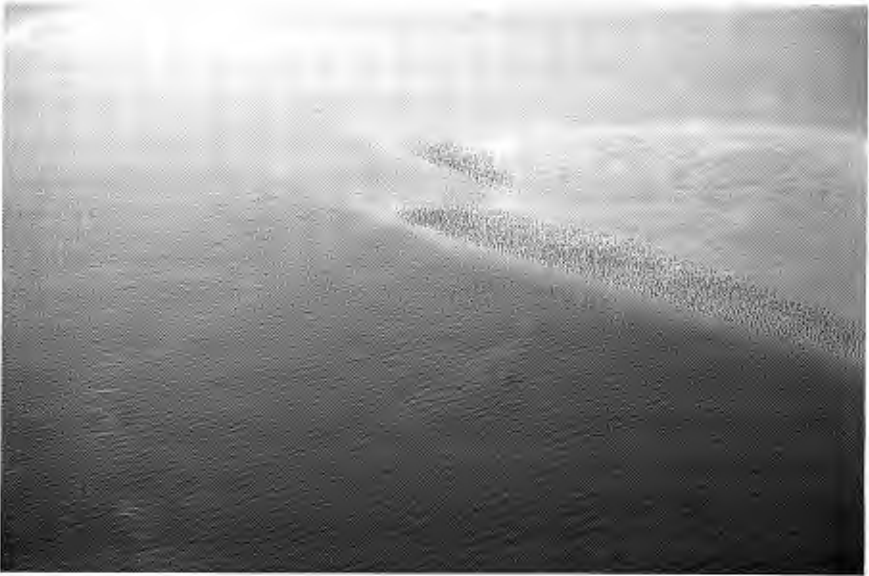


Abb. 2: Während der Mauser geben die Erpel im braunen Schlichtkleid nur auf den Sandbänken rastend einen guten Kontrast – verstreut auf dem Wasser schwimmend sind die Schwärme schwer zu überblicken. Langeness, 21.8.89.

Fig. 2: During moult the drakes in their brown eclipse plumage are easy to spot on the sandbanks – but hard to survey when dispersed on the water.

Genauigkeit der Schätzungen läßt sich durch Fotografieren der Schwärme und Auszählen der Bilder kontrollieren und verbessern. Zu Beginn der dieser Arbeit zugrunde liegenden Untersuchungen wurden die Zähler daher intensiv mit Hilfe der auf den Flügen gemachten Bilder trainiert. Diese und später wiederholte Kontrollen ergaben für den Fall, daß die Schätzungen von dem ausgezählten Ergebnis abwichen, meist eine Unterschätzung der anwesenden Bestände. Die Angabe eines Korrekturfaktors ist nicht möglich, da die Höhe etwaiger Schätzfehler nicht allein von der Größe und der Zusammensetzung der Schwärme, sondern auch von den jeweiligen Erfassungsbedingungen abhängt. Bei der Auswertung der Luftbilder ist zu beachten, daß sie nur bei sehr guten Beobachtungsbedingungen gemacht werden können, so daß Kontrollmöglichkeiten oft nicht gegeben sind. Die Exaktheit der Erfassung wird zusätzlich durch saisonale Unterschiede in der Gefiederfärbung und den wechselnden Lokalitäten beeinflusst. So sind Trupps auf dem Wasser rastender Enten zur Mauser nur sehr schwer zu überblicken, welches im Winter, wenn die Erpel einen guten Kontrast geben, sehr einfach ist (siehe auch Abb. 2 und 3). Schätz-Genauigkeiten von durchschnittlich 95 %, wie in anderen Gebieten unter anderen Umständen möglich (z. B. FOLLESTAD et al. 1988), sind im Wattenmeer daher nicht durchgehend erreichbar.

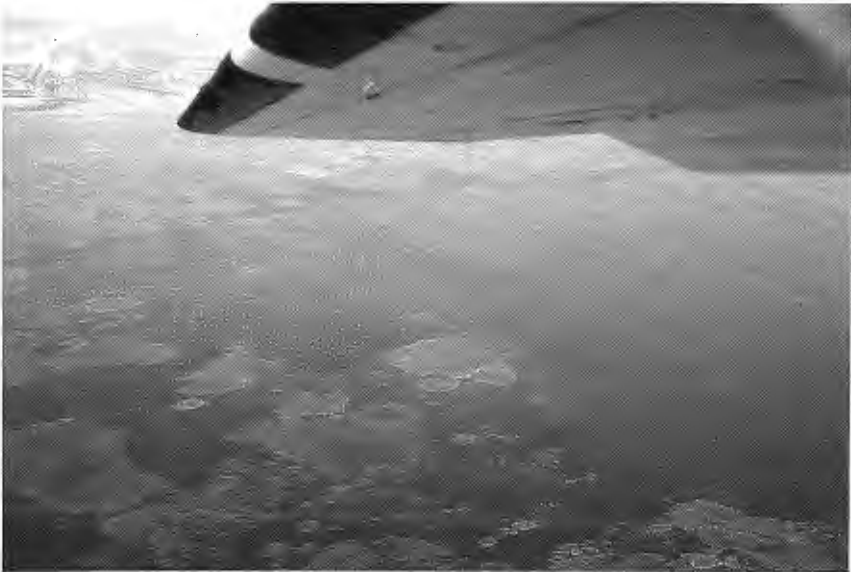


Abb. 3: Im Winter sind die Eiderentenschwärme dagegen durch die weißen Männchen oft schon aus größerer Entfernung zu sehen. Die Weibchen sind jedoch nur aus der Nähe zu erkennen. Borkum, 10.3.87.

Fig. 3: In winter eider flocks are easy to see by the white males, whereas females are only identified from close distance.

Schwieriger abzuschätzen in ihrer Bedeutung für die Zählergebnisse ist die Vollständigkeit der Erfassung, da sich kaum Kontrollmöglichkeiten bieten. Vor allem in Mauergebieten, in denen Teile der Bestände verstreut auf dem Wasser rasten, ist eine vollständige Zählung sehr schwierig.

Vergleiche der Flugzeugzählung mit Ergebnissen von Bodenzählungen in klar abgegrenzten Gebieten, die vom Boden vollständig überblickt werden konnten, erbrachten sehr unterschiedliche Ergebnisse (Tab. 1). Teilweise zeigen sich gravierende Unterschätzungen durch die Flugzeugzählungen, nur selten erbrachten sie höhere Zahlen.

Der Vergleich zeigt, daß bei den Flugzeugzählungen oft mit einer deutlichen Unterschätzung der tatsächlich anwesenden Bestände zu rechnen ist. Flugzeugzählungen sind jedoch die einzige Möglichkeit zur Erfassung der Eiderentenbestände im Wattenmeer. Bodenzählungen sind nur in kleinen Gebieten effektiver. Die Internationalen Wasservogelzählungen erfassen im Wattenmeer nur 10–30 % der vom Flugzeug gezählten Mengen. Die Methode der Flugzeugzählungen läßt sich in Grenzen optimieren, indem sie soweit wie möglich vereinheitlicht wird. Die einzelnen Ergebnisse werden dadurch miteinander vergleichbar. Dazu bringt die Kartierung der Entenbestände neben der Gesamtzahl eine Fülle weiterer Informationen

Tab. 1: Vergleichende Darstellung der Ergebnisse von Boden- und Flugzeugzählungen in ausgewählten Gebieten.**Table 1: Comparison of ground-based and aerial counts in selected areas.**

Ort locality	Datum date	Boden ground	Flugzeug aerial	%
		(Anzahl Eiderenten) (number of eiders)		
Habel	24. 7. 1988	2100	1850	88
	18. 8. 1988	5200	200	4
	2. 10. 1988	100	120	120
Südfall	3./2. 10. 1988	5000	4000	80
	9./7. 7. 1989	7000	4000	57
	5./9. 8. 1989	6000	6000	100
	23./21. 8. 1989	7000	7200	103
Gröde	9./7. 7. 1989	1200	600	50
	20./21. 8. 1989	2500	1200	48

über die Lage der Rastgebiete und regionale Bestandsentwicklungen, so daß trotz bestehender Ungenauigkeiten mit den Flugzeugzählungen ein gutes Bild über das Vorkommen der Eiderente im Wattenmeer gewonnen werden kann.

1.3 Nahrungsuntersuchungen

Zur Ermittlung der Nahrungsbestandteile wurde der Kot der Eiderenten an den Rastplätzen im Wattenmeer untersucht. Die unverdaulichen Bestandteile (Schalenstücke von Mollusken, Scheren von Strandkrabben) erlauben eine leichte Bestimmung der einzelnen Nahrungstierarten. Mageninhaltsuntersuchungen an geschossenen Eiderenten zeigten, daß diese im Wattenmeer keine nennenswerten Mengen an Nahrungstieren fressen, die keine unverdaulichen Bestandteile zurücklassen (z. B. Seestern) (SWENNEN 1976; LAURSEN, pers. Mitt.). In der weit überwiegenderen Anzahl der Kothaufen war nur je eine Art vertreten. Es wurde daher vor Ort die Zahl der Kothaufen, in denen jede Art vorkam, ermittelt. Diese Methode erlaubt einen sehr großen Stichprobenumfang, ohne daß dabei Tiere gefangen oder geschossen werden müssen. Ein Teil der Kothaufen wurde für genauere Untersuchungen gesammelt und in einem feinen Sieb gewaschen. Es ergaben sich keine Abweichungen gegenüber den im Feld gewonnenen Ergebnissen. Insgesamt wurden an 29 Rastplätzen im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer Untersuchungen durchgeführt. Die Verweildauer der Nahrung im Verdauungstrakt der Eiderente beträgt nur etwa eine Stunde (SWENNEN 1976), so daß eine Zuordnung der Ergebnisse zu den jeweiligen Rastplätzen möglich ist.

Die Größe der gefressenen Muscheln wurde anhand der Schloßreste, deren Breite vermessen wurde, bestimmt, welches auch in anderen Gebieten erfolgreich durch-

geführt wurde (LAURSEN, pers. Mitt.; PEHRSSON, pers. Mitt.; RAFFAELLI et al., im Druck).

Der Aktivitätsrhythmus und die Nahrungsaufnahme wurden nach verschiedenen Methoden untersucht. Zur Bestimmung des Aktivitätsrhythmus und der pro Tide für die Nahrungssuche aufgewendeten Zeit wurde ein einmal ausgewählter Trupp Eiderenten über einen langen Zeitraum hinweg, möglichst über eine ganze Tide, beobachtet und in Zeitabständen der Anteil nahrungssuchender Tiere geschätzt („Scansampling“, ALTMANN 1974). Die Nahrungsaufnahme wurde an einzelnen Eiderenten bestimmt, die 5–10 Minuten mit dem Spektiv verfolgt wurden. Bei laufender Uhr wurde dabei jede mit der Nahrungsaufnahme verbundene Aktivität registriert, z. B. die Anzahl erfolgreicher und erfolgloser Tauchgänge und die Zahl aufgenommener Muscheln („Focal Sampling“, ALTMANN 1974). Erfolgreiche und erfolglose Tauchgänge lassen sich dann unterscheiden, wenn Eiderenten so große Muscheln fressen, daß sie nicht unter Wasser abgeschluckt, sondern mit an die Oberfläche genommen werden. Bei den in Klumpen versponnenen Miesmuscheln ist dies die Regel, bei anderen Arten kann die Unterscheidung schwierig oder unmöglich werden. Eine Kontrollmöglichkeit bietet sich jedoch durch die Bestimmung der Längen der gefressenen Muscheln, die zeigen, ob an einem Ort kleine oder große Muscheln aufgenommen werden. Die Dauer einzelner Aktivitäten, z. B. die Länge der Tauchgänge oder der Handhabungszeit von Muscheln, wurden gesondert mit einer Stoppuhr gemessen. Bei der Messung des Aktivitätsrhythmus erwies es sich als ein Problem, daß Eiderenten mit jeder Tide oft kilometerweit verdriften, so daß einzelne Schwärme nur an wenigen Plätzen über einen gesamten Tidenzyklus verfolgt werden konnten. Dies ist jedoch notwendig, da die für die Nahrungssuche aufgewendete Zeit sehr ungleichmäßig über eine Tide verteilt ist. Häufig kommt es vor, daß im Laufe der Tide mehrere Schwärme ineinanderschwimmen, so daß es notwendig ist, die Messungen in Gebieten vorzunehmen, in denen der gesamte anwesende Bestand überblickt werden kann.

2. Allgemeines zum Vorkommen der Eiderente

Die Eiderente ist die größte Meeresente. Sie ist ein Brutvogel arktischer und borealer Küsten mit lückenhafter zirkumpolarer Verbreitung. Die nördlichsten Brutgebiete liegen bei 80°N auf Spitzbergen und Franz-Josef-Land. Das Hauptverbreitungsgebiet erstreckt sich im Süden bis etwa 55°N, einzelne Vorkommen erreichen 45°N (z. B. Bretagne) (BAUER & GLUTZ 1969).

Innerhalb Europas lassen sich die Populationen von England und Irland, der Färöer, Islands, von Norwegen und dem Weißen Meer und der Ostsee trennen, die untereinander nur wenig Austausch haben. Der Wattenmeerbestand ist der Ostseepopulation zuzurechnen. Die Brutvögel der Ostsee nutzen das Wattenmeer als Mauser- und Überwinterungsquartier (PALUDAN 1962; SWENNEN 1976). Die Brutvögel des Wattenmeeres, die vermutlich ursprünglich der Ostseepopulation entstammen, treten zahlenmäßig weit hinter den Gastvögeln zurück. Der Brutbestand des Wattenmeeres liegt heute bei 7–8000 Paaren (SWENNEN et al. 1989), von denen 1100 Paare in Schleswig-Holstein brüten (KEMPF et al. 1989). In der Ostsee brütet der weitaus überwiegende Anteil in den schwedischen und finnischen Schärengebieten. In Estland und Dänemark brüten nur wenige Prozente der auf 2 Millionen Exemplare geschätzten Population (LAURSEN 1989).

Der Zug aus den Brutgebieten der Ostsee in das Wattenmeer setzt Ende Mai ein. Die Männchen sammeln sich nach dem Brutbeginn der Weibchen zunächst in der Nähe der Brutplätze; in der dritten Maidekade setzt dann der Zug in die Mausergebiete der dänischen Ostsee und des Wattenmeeres ein (ALMKVIST et al. 1974). Etwa $\frac{2}{3}$ der Vögel, die sich zeitweise im Wattenmeer aufhalten, ziehen durch die Eckernförder Bucht und überqueren Schleswig-Holstein an dieser Stelle. Das Wattenmeer wird nördlich von Husum und im Bereich der Eidermündung erreicht. Der Zug der Erpel erstreckt sich von Ende Mai bis zum Mauserbeginn Mitte Juli. Ab Ende Juli folgen die Weibchen und Jungvögel (BERNDT, pers. Mitt.; JOENSEN 1973; SCHMIDT 1983). Die Mauser der Erpel dauert etwa vom 10. 7. bis zum 20. 8. Die Weibchen mausern im August und September, einzelne bis Anfang Oktober (JOENSEN 1973). Ab September erscheinen weitere Vögel im Wattenmeer, die in der Ostsee gemausert haben. Eigene Beobachtungen ergaben, daß bereits im Herbst Eiderenten das Wattenmeer in Richtung Ostsee verlassen, während noch Zustrom aus der Gegenrichtung erfolgt. Der Wegzug aus den nordischen Brutgebieten erstreckt sich bis in den November hinein (RODEBRAND 1972). Unbekannt ist bisher, in welchem Maße die im Wattenmeer mausernden Eiderenten mit den Überwinterern identisch sind.

Der Heimzug in die Brutgebiete wird im Wattenmeer bereits Ende Januar deutlich, die meisten Eiderenten verlassen das Wattenmeer jedoch erst im Februar und März (CAMPHUYSEN & van DIJK 1983). Vor der schwedischen Küste setzt der Heimzug mit deutlicher Verzögerung Ende März/Anfang April ein (ALERSTAM et al. 1974; RODEBRAND 1972). Es ist daher anzunehmen, daß die das Wattenmeer früh verlassenden Eiderenten auf dem Heimzug noch längere Zeit in anderen Gebieten Zwischenrastplätze besetzen, ehe sie in die Brutgebiete ziehen.

3. Das Untersuchungsgebiet

Watten sind Flachküsten, an denen Teile des Meeresbodens in regelmäßigen Abständen durch den Einfluß der Gezeiten trockenfallen. Das sich von Esbjerg (Dänemark) im Norden bis Den Helder (Niederlande) im Westen erstreckende Wattenmeer gehört mit 7000 km² Ausdehnung zu den größten Wattengebieten der Erde. Etwa die Hälfte dieser Fläche fällt zweimal täglich trocken; die freifallenden Watten erreichen eine maximale Breite von etwa 30 km. Mit einer durchschnittlichen Salinität von 3 ‰ überwiegt der marine Charakter dieses Gebietes deutlich (Mittlere Nordsee 3,5 ‰). Vor allem im Bereich der Elbemündung macht sich jedoch der Eintrag von Süßwasser bemerkbar. Der Tidenhub nimmt von den äußeren Bereichen im Westen und Norden von etwa 1,5 m zu den zentralen Bereichen auf etwa 3,5 m zu (POSTMA & DIJKEMA 1983).

Das Wattenmeer gehört – entgegen vielfach geäußerten Auffassungen – zu den Ökosystemen mit einer für marine Systeme relativ niedrigen Produktion (van den HOEK et al. 1983). Für die Primärproduktion wurden im Niederländischen Wattenmeer Werte von ca. 100 g C m⁻² y⁻¹ (= Gramm Kohlenstoff/Quadratmeter/Jahr) gemessen (CADEE & HEGEMANN 1974), welches zumindest in der Größenordnung auf die anderen Teile des Wattenmeeres übertragen werden kann. Zusätzlich erfolgt ein Import an organischer Substanz (Detritus) von 250 g C m⁻² y⁻¹. Die Sekundärproduktion mit etwa 11 g C m⁻² y⁻¹ liegt demgegenüber relativ niedrig, der größte Teil verfügbarer organischer Substanz wird von Meio- und

Mikrofauna, sowie Bakterien konsumiert („Small food web“, KUIPERS et al. 1981). Untersuchungen von REISE (1979) in der Nordstrander Bucht ergaben mit dem Niederländischen Wattenmeer vergleichbare Werte.

Die Benthosgemeinschaften des Wattenmeeres werden von Mollusken und Polychaeten dominiert. Vier Arten, die Miesmuschel, *Mytilus edulis*, die Herzmuschel, *Cerastoderma edule*, die Sandklaffmuschel, *Mya arenaria* und der Wattwurm, *Arenicola marina*, vereinigen dabei 75 % der Biomasse auf sich (BEUKEMA 1983). Die Benthosgemeinschaften sind relativ artenarm. Miesmuschelbänke stellen die produktivste Lebensgemeinschaft im Wattenmeer dar, die Biomassewerte bis zu 1300 g AFTG (Aschefreies Trockengewicht, entspricht trockener organischer Substanz) m^{-2} erreichen können (ASMUS 1987). Herzmuschelbestände erreichen bis zu 350 g AFTG m^{-2} , bei einer insgesamt wesentlich größeren Flächenausdehnung (RUTH pers. Mitt.). Im Sublitoral des Niederländischen Wattenmeeres werden mit dem Eulitoral vergleichbare Biomassewerte erreicht, die Miesmuschel dominiert dort in einem Anteil von 66 % der Biomasse, die Herzmuschel erreicht nur geringe Werte (DEKKER 1989). Die Werte sind vermutlich nicht auf das Schleswig-Holsteinische Wattenmeer übertragbar, da sich das Sublitoral hier weitgehend auf die Wattströme beschränkt, während im niederländischen Teil ausgedehnte sublitorale Platen vorkommen.

Produktion und Biomasse des Makrozoobenthos werden sehr stark durch abiotische Faktoren gesteuert. Frühere Arbeiten gingen daher zunächst davon aus, daß die Produktion der makrobenthischen Gemeinschaften des Wattenmeeres durch abiotische Faktoren und nicht durch Nahrung limitiert wird (BEUKEMA 1976; DANKERS et al. 1983a). In späteren Untersuchungen wurde die Nahrung jedoch als wichtigster Faktor hervorgehoben (DANKERS 1986; KUIPERS et al. 1981; de WILDE & BEUKEMA 1984). Der Anstieg der Primärproduktion (CADEE 1986), wie auch der Biomasse des Makrozoobenthos (BEUKEMA & CADEE 1986), werden heute auf den verstärkten Nährstoffeintrag in das Wattenmeer über die Flüsse und die Nordsee zurückgeführt.

Das Wattenmeer ist von existentieller Bedeutung für etwa 50 Vogelarten, die es als Brut- oder Rastgebiet nutzen. Bis zu 3 Millionen Vögel können auf dem Zug gleichzeitig im Wattenmeer Station machen. Die Zahl der insgesamt das Wattenmeer nutzenden Vögel wird auf das Zwei- bis Dreifache dieses Wertes geschätzt. Die Brutgebiete der durch das Wattenmeer ziehenden Vögel erstrecken sich bis nach Ellesmere/Kanada im Westen und bis zur Taymir-Halbinsel/Sibirien im Osten. Das Wattenmeer erfüllt für mehrere Arten eine unersetzbare Funktion als Trittstein zwischen den arktischen Brutgebieten und den bis Südafrika reichenden Überwinterungsgebieten (SMIT & WOLFF 1983). Die besondere Bedeutung des Wattenmeeres als Nahrungsgebiet für Zugvögel ergibt sich nicht durch eine besonders hohe Produktion, sondern durch die gute Erreichbarkeit der Benthosgemeinschaften auf den zweimal täglich trockenfallenden Wattflächen.

Besondere Bedeutung hat das Wattenmeer als „Kinderstube“ für mehrere Nordseefischarten, deren Jugendstadien hier heranwachsen (DANKERS et al. 1983b).

Das Schleswig-Holsteinische Wattenmeer umfaßt eine Fläche von insgesamt 2500 km^2 . Der Anteil des Eulitorals ist mit durchschnittlich 68 % relativ hoch (PETERSEN 1978). Das Sublitoral erstreckt sich überwiegend auf die Wattströme,

größere permanente Wasserflächen im inneren Teil des Wattenmeeres befinden sich nur östlich der Insel Sylt. Die durch die Halbinsel Eiderstedt getrennten Wattengebiete Nordfrieslands und Dithmarschens unterscheiden sich wesentlich in ihren morphologischen und hydrologischen Gegebenheiten. Das Dithmarscher Watt ist geprägt durch seine sehr exponierte Lage ohne eine Kette schützender Inseln oder Außensände, den Einstrom zweier Flüsse und die hohen Tidenamplituden. Trischen ist die einzige bewachsene Insel dieses Gebietes. Die Elbe bewirkt eine deutliche Herabsetzung des Salzgehalts (POSTMA & DIJKEMA 1983). Das Nordfriesische Wattenmeer ist durch 8 Halligen, 5 Inseln und drei große, von einer normalen Tide nicht überflutete Außensände stark gegliedert und weist viele geschützt liegende Bereiche auf. Es wird durch keinen größeren Fluß erreicht. Die Tidenamplituden sind im nördlichen Teil relativ niedrig.

Ergebnisse

4. Vorkommen der Eiderente im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer

4.1 Bestand und Jahresrhythmus

Das Vorkommen der Eiderente im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer wird durch hohe Bestände im Sommer und Herbst sowie durch relativ niedrige Bestände im Winter gekennzeichnet. Der nordfriesische Teil weist im allgemeinen deutlich höhere Bestände auf als der Dithmarscher Teil (Tab. 2), da der Bereich der Elbemündung südlich Trischens kaum von Eiderenten genutzt wird (s. a. NEHLS et al. 1988). Die Bestandsentwicklung im Jahresverlauf verdeutlicht Abb. 4. In der Zeiteinteilung wurde im Mai begonnen, da das „Eiderentenjahr“ im Wattenmeer –

Tab. 2: Ergebnisse der 1989/90 im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer durchgeführten Flugzeugzählungen.

Table 2: Results of aerial surveys carried out 1989/90 in the Wadden Sea of Schleswig-Holstein.

Datum date	gesamt total	Nordfriesland	%	Dithmarschen	%
14./15. 5. 1989	14.940	12.780	86	2.160	14
25./26. 6. 1989	79.175	56.465	71	22.710	29
7./8. 7. 1989	110.142	80.842	73	29.300	27
22./23. 7. 1989	118.884	79.459	67	39.425	33
7./9. 8. 1989	139.426	106.426	76	33.000	24
21. 8. 1989	157.020	115.429	74	41.591	26
8. 9. 1989	134.200	99.720	74	34.480	26
22. 10. 1989	178.464	124.755	70	53.709	30
6. 12. 1989	140.676	97.291	69	43.385	31
1. 2. 1990	90.817	44.972	50	45.845	50
19. 3. 1990	14.605	9.520	65	5.085	35

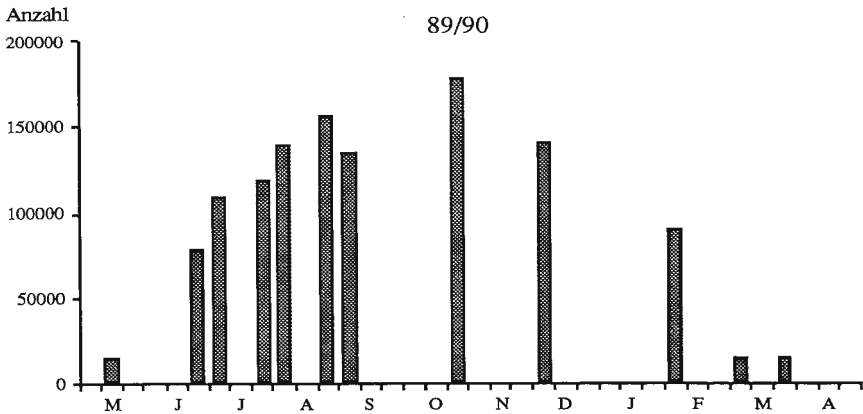


Abb. 4: Phänologie der Eiderente im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer 1989/90.

Fig. 4: Phenology of eiders in the Wadden Sea of Schleswig-Holstein 1989/90.

wenn man die Brutvögel unberücksichtigt läßt – mit dem Mauserzug der Erpel beginnt und im Frühjahr mit dem Heimzug in die Brutgebiete endet.

Im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer steigen die Bestände Ende Juni sehr stark an und erreichen im Juli und August ein erstes Maximum. Im September kommt es mit der Auflösung der großen Mauseransammlungen zu einem leichten Rückgang. Der Herbstzug führt im Oktober zum Jahreshöchststand, im Verlauf des Winters ist eine kontinuierliche Abnahme zu verzeichnen. Der im Februar einsetzende Heimzug (CAMPHUYSEN & van DIJK 1983) führt zu einer raschen Abnahme und niedrigen März-Beständen. Der Bestandsverlauf wird begleitet von regelmäßigen Verlagerungen der Hauptaufenthaltsgebiete, die zu regional sehr unterschiedlichen Anwesenheitsmustern führen.

4.1.1 Übersommerer

Die niedrigsten Bestände des Jahres werden im Mai mit 10–20.000 Eiderenten erreicht. Nichtbrüter aus der Ostsee und Brutvögel des Wattenmeeres sind auch zu dieser Zeit nicht zu trennen, da sich die Übersommerer oft nahe der Brutkolonien aufhalten (HOGERHEIDE & HOGERHEIDE 1958) und diese zahlenmäßig mitunter weit übertreffen. Möglicherweise rekrutiert sich ein Teil der Brutvögel des Wattenmeeres aus diesen Beständen. Das Vorkommen im Mai ist insgesamt stark verstreut und verteilt sich gleichmäßiger als zu anderen Zeiten über das Wattenmeer.

4.1.2 Mauserbestände

Zur Mauserzeit der Erpel im Juli und August wird mit 120.000 bis 160.000 Exemplaren ein erstes Bestandsmaximum im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer erreicht. Die Eiderenten konzentrieren sich zur Mauser in besonders landfernen

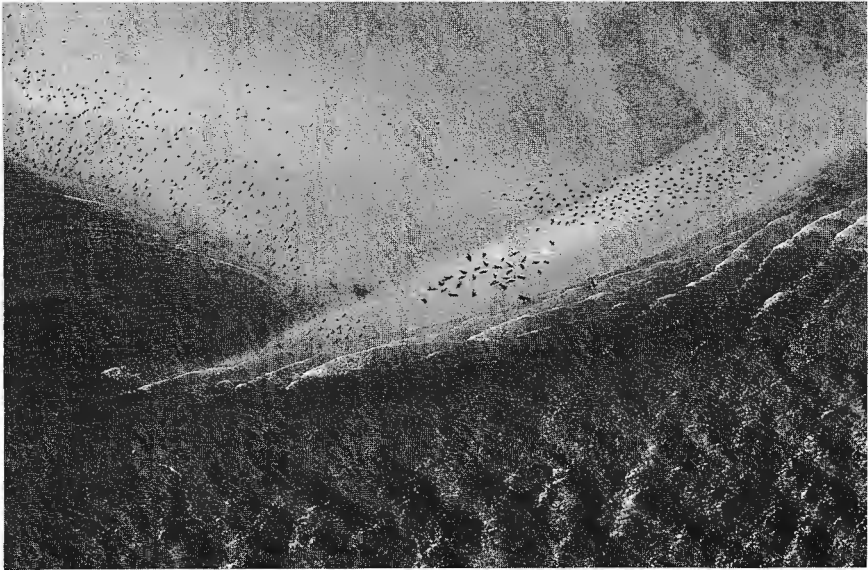


Abb. 5: Eiderenten und Seehunde rasten bei Niedrigwasser auf hohen Sandbänken. Föhr, 16.7.1987.

Fig. 5: Eiders and seals on the low-tide roost.

und unzugänglichen Gebieten. Die wichtigsten Mauserplätze in Dithmarschen liegen bei Trischen und im Wesselburener Loch, in Nordfriesland vor allem im Bereich der Außensände und östlich von Sylt. Große Ansammlungen werden regelmäßig auch am Heversteert/Südfall und auf der Südseite der Norderaue bei Lange Ness festgestellt. Die meisten Mauserplätze werden so gewählt, daß die Eiderenten bei Niedrigwasser auf trockenfallenden Sandbänken rasten können. Nur in wenigen Bereichen, etwa westlich der Außensände, verbringen Eiderenten auch die gesamte Niedrigwasserphase auf dem Wasser. Typisch für diese Zeit sind Bilder wie Abb. 5, daß Eiderenten neben Seehunden auf den Sandbänken rasten, wobei zu diesem deutlicher Abstand gewahrt wird. Von Seehunden ist bekannt, daß sie gelegentlich Wasservögel ergreifen (PIEROTTI 1988); aus dem Wattenmeer liegen jedoch keine entsprechenden Beobachtungen vor.

Die großen Schwärme bestehen im Juli und August meist zu über 90 % aus adulten Männchen. Weibchen und Vorjährige treten verstreut in kleineren Trupps im Wattenmeer auf. Angaben über den Bestand mausernder Weibchen lassen sich für das Schleswig-Holsteinische Wattenmeer bislang nicht machen, er dürfte jedoch deutlich niedriger als der Männchenbestand liegen. Die allgemein niedrigen Zählergebnisse aus anderen Teilen des Verbreitungsgebietes (s. JOENSEN 1973) deuten darauf hin, daß ein erheblicher Teil der Weibchen in der Nähe der Brutgebiete mausert. Zugbeobachtungen im Kalmarsund (Südschweden), nach denen der weit-

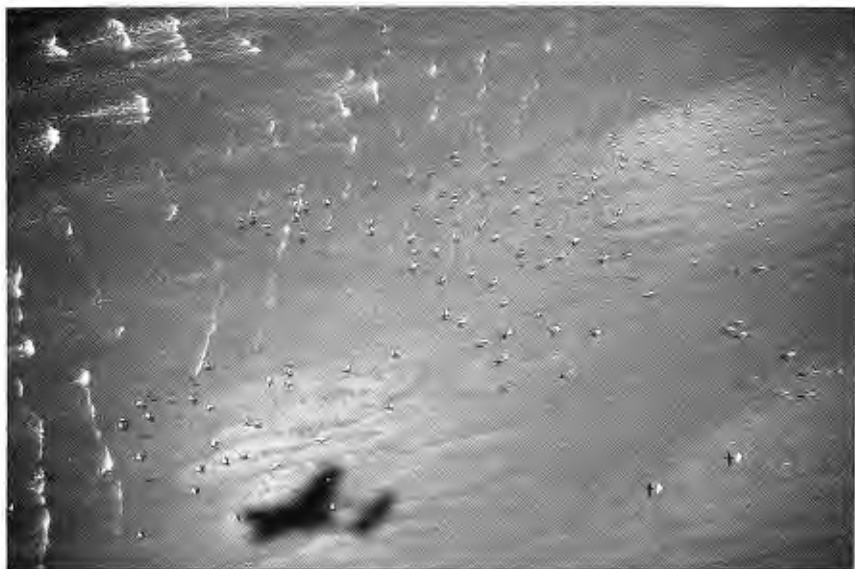


Abb. 6: Die Erpel sind Ende August wieder flugfähig. List, 14. September 1987.
Fig. 6: In late August the drakes are able to fly again.

aus größte Teil der Eiderenten erst im Oktober nach der Mauser wegzieht, bestätigen dies (RODEBRAND 1972).

Die Verbreitung der Mauserbestände im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer wird wesentlich vom Auftreten von Störungen beeinflusst. Während der Mauser, in der die Vögel 3–4 Wochen lang flugunfähig sind, erhöht sich die Fluchtdistanz gegenüber Annäherung durch Fußgänger im Watt von 100–300 m auf 500–1000 m (eig. Beob.). In allen Teilen des Verbreitungsgebietes der Eiderente konzentrieren sich die Mauserbestände daher fern von besiedelten Gebieten und regelmäßig befahrenen Gewässern (CAMPBELL & MILNE 1983; FOLLESTAD et al. 1987; JOENSEN 1973; THIEL et al., im Druck). Im Wattenmeer ist insbesondere der Wassersport als eine bedeutende Störquelle für Wasservögel, aber auch für Seehunde u. a. einzustufen (DRESCHER 1979; JOHN 1983; DIETRICH & KOEPFF 1986; THIEL et al., im Druck; WEIDEL 1986). Vergleiche von Schiffszählungen mit der Verbreitung mausernder Enten ergaben sowohl für das Schleswig-Holsteinische wie auch für das Niedersächsische Wattenmeer, daß alle regelmäßig befahrenen Prielsysteme nicht als Mauserplätze von Eiderenten genutzt werden (THIEL et al., im Druck; NEHLS 1989a). In vielen Prielsystemen gibt es bei Niedrigwasser, angesichts der hohen Fluchtdistanz und der oft geringen Breite dieser Gewässer, keine Ausweichmöglichkeiten vor Booten. Vor allem im Niedersächsischen Wattenmeer treten dadurch im Sommer große Verbreitungslücken auf. Da viele der im Sommer von Eiderenten nicht genutzten Gebiete zu anderen Zeiten hohe Bestände

beherbergen, ist davon auszugehen, daß das Vorkommen von Störungen der wesentliche, die Verbreitung beeinflussende Faktor ist.

Das Schleswig-Holsteinische Wattenmeer ist das bedeutendste Mausergebiet für die Ostseepopulation der Eiderente. Im Niedersächsischen Wattenmeer mausern 80.000 bis 110.000 Eiderenten (NEHLS 1989), in den anderen Teilen des Wattenmeeres sind die Mauserbestände wesentlich niedriger (SWENNEN et al. 1989). In der gesamten dänischen Ostsee wurden Anfang der 80er Jahre bis zu 160.000 mausernde Eiderenten gezählt (FRANZMANN 1983), in den letzten Jahren war eine leichte Abnahme zu verzeichnen (LAURSEN et al. 1989a und b).

4.1.3 Winterbestände

Mit der Auflösung der Mauserbestände im September kommt es zunächst zu einem Bestandsrückgang und einer Verlagerung der Rastgebiete. Erste Abwanderungen von den Mauserplätzen werden bereits Ende August spürbar, an einigen Plätzen können jedoch noch bis Anfang Oktober unveränderte Bestände angetroffen werden. Mit auflebendem Herbstzug erreichen weitere Eiderenten das Wattenmeer, welches nachfolgend zu einem deutlichen Bestandsanstieg mit bis zu 180.000 Exemplaren (26. 9. 1990 sogar 215.000) führt. Bei den Neuankömmlingen handelt es sich um Altvögel, die in der Ostsee gemausert haben, und Jungvögel. Der Zug führt jedoch nur kurzzeitig zu solch hohen Beständen, ab November nehmen die Zahlen kontinuierlich bis zum Frühjahr ab. Die Eiderenten ziehen dann in andere Überwinterungsgebiete weiter. Im Niederländischen und Dänischen Wattenmeer steigen die Bestände parallel dazu an, das Bestandsmaximum wird dort im Januar erreicht (SWENNEN et al. 1989). Gleichzeitig verlassen Eiderenten das Wattenmeer und ziehen in die Ostsee zurück.

Die räumliche Verteilung der Bestände unterscheidet sich im Oktober grundlegend von der Situation im Sommer. Die Mauserplätze sind zu dieser Zeit fast vollständig geräumt. Die Bestandsabnahme im Laufe des Winters ist von weiteren Bestandsverlagerungen begleitet. Teilweise kommt es dann wieder zu hohen Beständen in den als Mausergebiet genutzten Bereichen, wie im Wesselburener Loch. Im Januar-Februar 1989 erfolgte eine entsprechende Entwicklung im Bereich der Außensände. Der Heimzug führt im Gegensatz zum Herbstzug nicht zu höheren Zahlen, obwohl die Überwinterer aus den Niederlanden und Niedersachsen durch das Schleswig-Holsteinische Wattenmeer ziehen und die Brutgebiete teilweise erst zwei Monate später erreichen.

Das Geschlechterverhältnis der im Wattenmeer anwesenden Eiderenten verschiebt sich im Laufe des Herbstzuges (Abb. 7). Bis in den Oktober hinein können noch Schwärme, in denen ein Geschlecht weit überwiegt, vorkommen. Schwärme mit sehr hohen Männchenanteilen treten zu dieser Zeit auch außerhalb der Mausergebiete, in den künftigen Überwinterungsgebieten, auf. Dies deutet darauf hin, daß Mauser- und Winterbestände zumindest teilweise aus denselben Vögeln bestehen und ein vollständiger Austausch unwahrscheinlich ist. Im November ist die Durchmischung weitgehend abgeschlossen. Ein leichter Männchen-Überschuß ist typisch für die gesamte baltische Population der Eiderente (s. SWENNEN et al. 1979).

Überlandzug vom Wattenmeer in die Ostsee noch während des Wegzugs wurde bisher noch nicht beschrieben. Im Herbst 1989 gelangen dazu einige Zufallsbeobach-

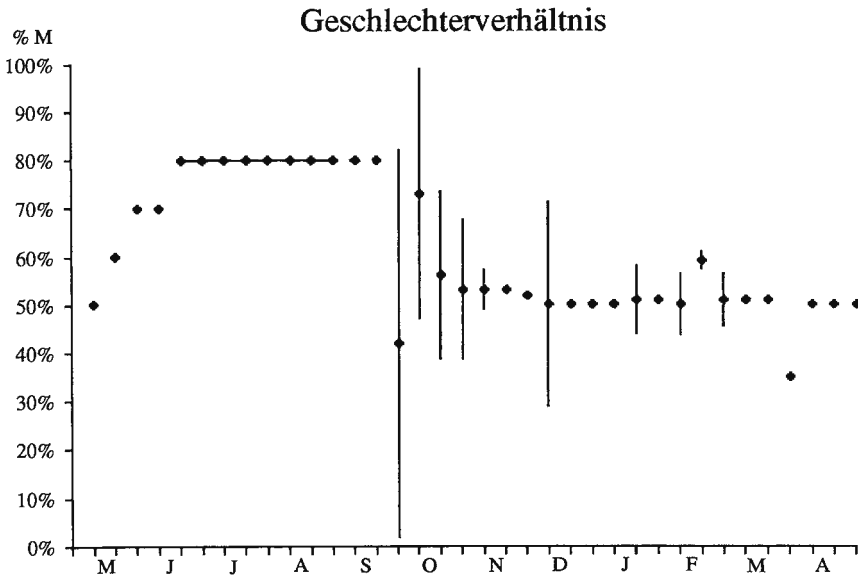


Abb. 7: Geschlechterverhältnis der Eiderente im Jahresverlauf. Angegeben ist der Anteil adulter Männchen am Gesamtbestand in Prozent. Nur die Werte, bei denen eine Standardabweichung als senkrechter Balken angetragen ist, beruhen auf Auszählungen von Luftbildern. Die Angabe des Männchenanteiles zur Mauser (Juli-August, waagerechter Balken) beruht auf einer Schätzung nach Bodenzählungen.

Fig. 7: Sex-ratio of eiders in the course of the year. The figure shows the proportion of adult males on the total population in percent. Only those values where a standard deviation is given are based on counts of slides made during the flights. The proportion of adult males during moult (July-August, horizontal line) was estimated based on ground counts.

tungen, die erstmals belegen, daß ein derartiger Zug in Gegenrichtung tatsächlich stattfindet, ohne daß jedoch Angaben über die Menge möglich sind:

25. 11. 89 40 Ex. fliegen nördlich der Hamburger Hallig auf und ziehen nach einigen Kreisen hoch über dem Sönke-Nissen Koog nach ENE. Weitere Trupps kreisen vor der Nordstrander Bucht, ziehen aber bei aufkommendem Schneefall nicht ab. 26. 11. 89 ibid. 25 + 50 + 30 Ex. ziehen hoch nach E; 21. 12. 89 12 Ex. ziehen über Schobüll nach E; 23. 12. 89 ibid. 12 Ex. ziehen nach E.

1990 gelangen weitere Beobachtungen, die bestätigten, daß es sich dabei um ein regelmäßiges Vorkommnis handelt.

Eine Auswertung der aus dem gesamten Wattenmeer bis 1987 vorliegenden Zählungen (SWENNEN et al. 1989) ergab gleichhohe Mauser- und Winterbestände

von je 250.000 Exemplaren. Bei einem Männchen-Anteil von etwa 80 % im Juli und August und nur etwa 54 % im Winter müssen erhebliche Mengen (mehrere zehntausend) an Erpeln das Wattenmeer im Herbst verlassen. Es ist dabei ohne weiteres denkbar, daß ein Überlandzug in dieser Größenordnung bislang nur übersehen wurde, da Eiderenten über Land sehr hoch fliegen. In Südschweden wurde so beispielsweise erst durch Radarbeobachtungen belegt, daß mehrere hunderttausend Eiderenten auf dem Heimzug im April Schonen überqueren (ALERSTAM et al. 1974). Die Beobachtungen weisen darauf hin, daß zumindest im Herbst ein Austausch zwischen Ostsee und Wattenmeer stattfindet, was bedeuten würde, daß die Bestände in der Lage sind, sich rasch veränderten Bedingungen auf der einen oder anderen Seite anzupassen.

4.2 Räumliche Nutzung des Wattenmeeres

Neben Veränderungen im Gesamtbestand treten im Jahresverlauf beträchtliche räumliche Verlagerungen der Eiderenten-Bestände im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer auf. Die Mausergebiete lassen sich dabei gut von den im Winterhalbjahr genutzten Gebieten trennen. Abb. 8 zeigt die unterschiedliche räumliche Verteilung der Mauser- und Überwinterungsgebiete. Dargestellt sind die Gebiete, die 1989/90 mehr als 5000 Eiderenten beherbergten. Es zeigen sich nur geringe Überlappungen. Der Wechsel zwischen den Mauser- und Überwinterungsgebieten stellt ein typisches, sich alljährlich wiederholendes Verhaltensmuster dar, das auch in den anderen Teilen des Wattenmeeres beobachtet wurde (NEHLS 1989a; SWENNEN 1976). Seit Beginn der Zählungen hat sich die Lage dieser Gebiete nur unwesentlich verschoben, die Zahlen in den einzelnen Gebieten schwanken jedoch recht stark. Dennoch ist eine Charakterisierung anhand morphologischer und hydrologischer Daten, die eine Unterscheidung der zu den unterschiedlichen Phasen genutzten Gebiete erlauben würde, nicht möglich. Die „Wiederbesiedlung“ einiger Mauserplätze im Winter deutet zudem darauf hin, daß es keine grundsätzlichen Unterschiede in der Struktur dieser Gebiete gibt. Das Vorkommen von Störungen, das die Verbreitung der Bestände im Sommer wesentlich beeinflusst, ist bisher der einzige erkennliche Faktor, der meßbare Qualitätsunterschiede zwischen einzelnen Teilgebieten des Wattenmeeres bewirkt (THIEL et al., im Druck). Die in den Vorjahren festgestellte Tendenz, daß Eiderenten im Verlauf des Winters zunehmend sublitorale Gebiete aufsuchen, wurde im Untersuchungszeitraum 1989/90 nicht deutlich. In den Wintern (Januar bis März) 1988 und 1989 hielten sich große Teile der Bestände auf der Süderaue östlich Hooges (bis zu 20.000 Exemplare), westlich Nordstrandischmoors (bis zu 13.000 Exemplare), nördlich des Hindenburgdamms (bis zu 33.000 Exemplare), sowie am Tertius-Sand (bis zu 17.000 Exemplare) und anderen Gebieten mit permanenter Wasserbedeckung auf. 1990 befanden sich im gleichen Zeitraum alle größeren Ansammlungen auf trockenfallenden Rastplätzen.

Zur Überprüfung der Frage, ob die saisonal verschiedenen Verbreitungsmuster zu unterschiedlichen Intensitäten in der Nutzung dieser Gebiete durch die Eiderente führen, wurde für 10 Teilgebiete die Zahl der Vogeltage/km² (als Maß für die Intensität der Nutzung) berechnet und der Phänologie dieser Gebiete gegenübergestellt (Abb. 9). Die einzelnen Gebiete stellen weitgehend morphologische Einheiten dar und werden durch große Wattströme oder hohe Wattwasserscheiden

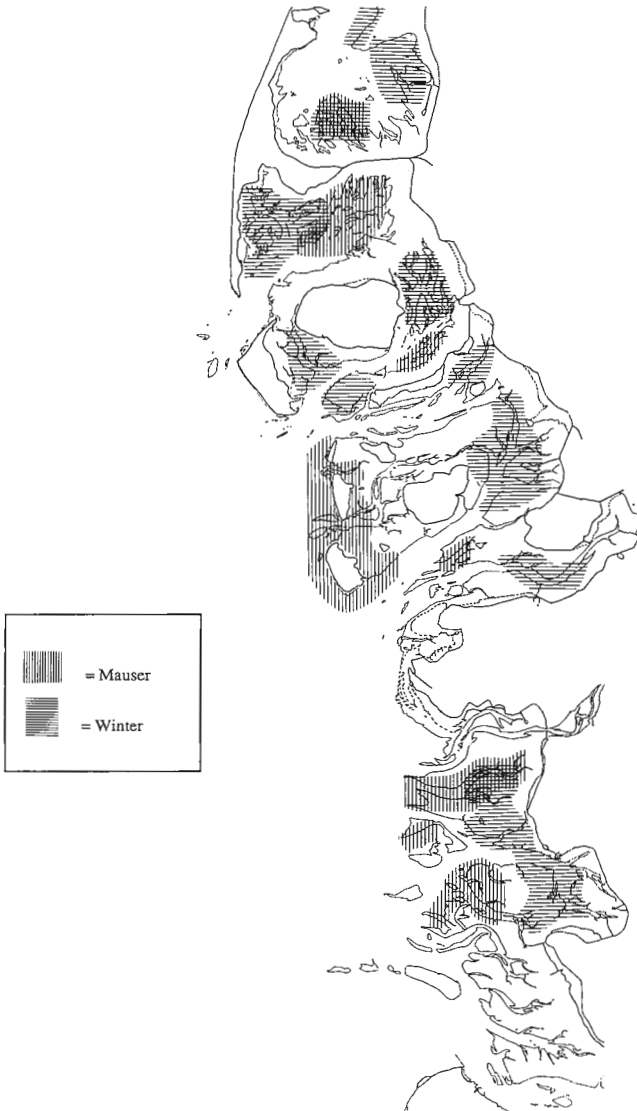


Abb. 8: Räumliche Verteilung der Eiderentenbestände zur Mauserzeit (Juli-August) und im Winter. Schraffiert sind nur Gebiete, die mehr als 5000 Eiderenten beherbergen.

Fig. 8: Spatial distribution of eiders during moult (July-August) and winter. Hatched are areas that contain more than 5,000 eiders.

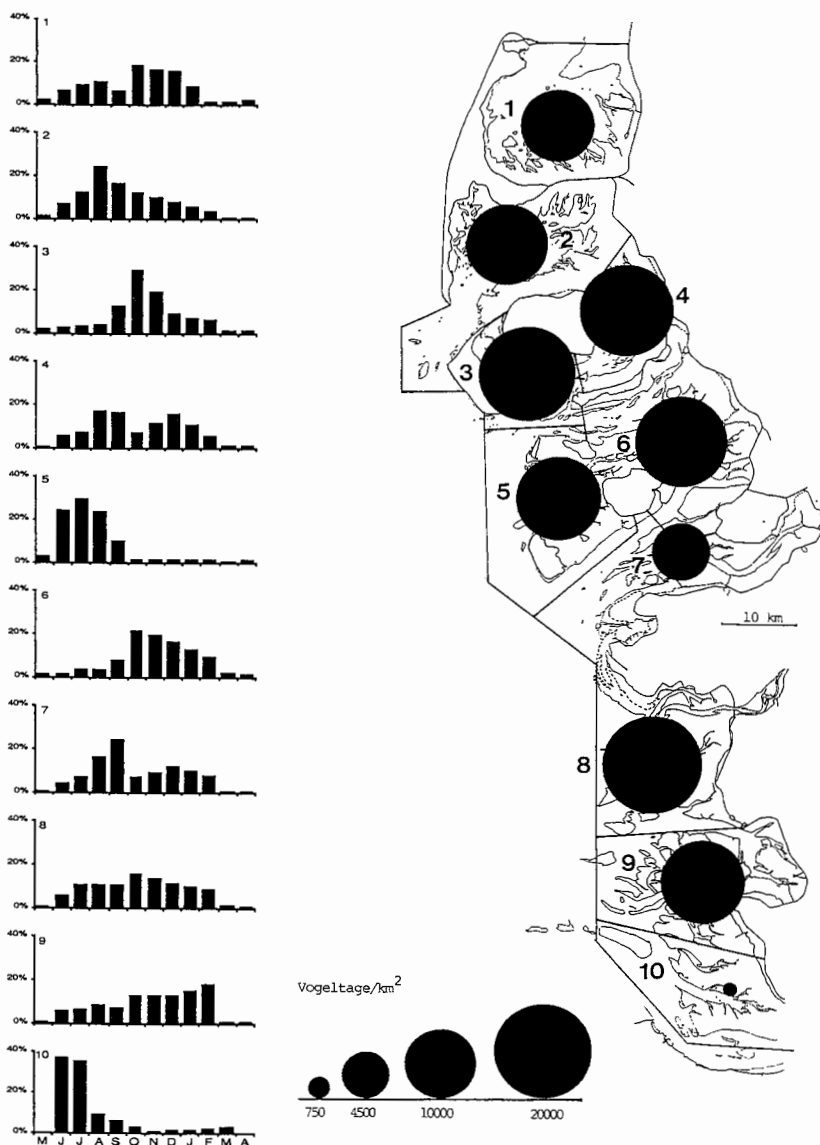


Abb. 9: Regionale Bestandsentwicklungen und Vogeltage/km² für 10 Teilgebiete des Schleswig-Holsteinischen Wattenmeeres, nach Zählungen 1989/90.

Fig. 9: Regional phenology and bird days km²·year⁻¹ given for 10 compartments of the Wadden Sea of Schleswig-Holstein.

Tab. 3: Mittlere Bestände der Eiderente und Konsumtion in 10 Teilgebieten des Schleswig-Holsteinischen Wattenmeeres. Zur Abgrenzung der Gebiete siehe Abb.14. Die Konsumtion wurde anhand des von SWENNEN (1976) angegebenen Tagesbedarfs einer Eiderente von 138 g AFTG errechnet.

Table 3: Average number of Eider and consumption in 10 compartments of the Wadden Sea of Schleswig-Holstein. For borders of the areas see fig. 14. The consumption was calculated on the base of an eider's daily demand of 138 g ADW as given by SWENNEN (1976).

Gebiet locality	Fläche area (km ²)	Ø Bestand Ø number	Vogeltage km ⁻² y ⁻¹ bird days km ⁻² y ⁻¹	Konsumtion consumption
			(g AFTG m ⁻² y ⁻¹)	
1	305	9.531	11.406	1,5
2	325	12.624	14.178	1,9
3	145	7.852	19.766	2,7
4	135	7.039	19.033	2,6
5	190	8.025	15.416	2,1
6	323	16.558	18.711	2,6
7	265	5.233	7.208	1
8	300	18.179	22.118	3,1
9	290	12.151	15.291	1,9
10	280	249	324	0,04
Σ	2.558	97.441	Ø 13.903	Ø 1,9

voneinander getrennt. Die Anzahl der Vogeltage eines Gebietes wird errechnet, indem für alle Zählungen des Jahres die Mittelwerte zweier benachbarter Zählungen mit der Zahl der dazwischenliegenden Tage multipliziert und die Produkte addiert werden:

$N = (n_1/2 + n_2/2) T_1 + (n_2/2 + n_3/2) T_2 \dots$, wobei N die Zahl der Vogeltage, n die Anzahl der Vögel zu einer Zählung und T die Zahl der zwischen zwei Zählungen liegenden Tage ist. Die Methode ermöglicht den direkten Vergleich verschiedener großer Gebiete mit unterschiedlichen Anwesenheitsmustern. Die Zahl der Vogeltage/km² liegt zwischen 324 und 22.000 (Tab. 3), die Werte für die bedeutenden Gebiete liegen jedoch auffallend eng beieinander, obwohl diese Gebiete teilweise zu sehr unterschiedlichen Zeiten genutzt werden. Insgesamt ergibt sich somit eine Tendenz für eine gleichmäßige Verteilung der Nutzung.

Die in Tabelle 3 angegebene Konsumtion ist ein wichtiges Maß für die Ausnutzung bestimmter Gebiete durch Eiderenten. Die Menge der jährlich benötigten Nahrung gibt am genauesten Auskunft über die Bedeutung der Eiderente im Ökosystem Wattenmeer und erlaubt einen besseren Vergleich mit anderen Gebieten und anderen Arten. Die Konsumtion berechnet sich aus dem täglichen Nahrungsbedarf, multipliziert mit der Zahl der Vogeltage. Den täglichen Nahrungsbedarf einer

Eiderente gibt SWENNEN (1976) mit 138 g AFTG oder 3000 kJ an. DRENCK-HAHN (in BUSCHE 1980) und SMIT (1983) verwenden entsprechende Werte, die auf der Basis der Formel für den Grundumsatz von LASIEWSKI & DAWSON (1967) ermittelt wurden, für die Berechnung der Gesamtkonsumtion für Vögel im Wattenmeer. Auch wenn die damit errechneten Werte große Unsicherheiten bergen, da sie von einem im Jahresverlauf konstanten Nahrungsbedarf ausgehen, sind durch die einheitliche Grundlage Vergleichsmöglichkeiten gegeben. Die Konsumtion durch die Eiderente im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer belief sich 1989/90 demnach auf $1,9 \text{ g AFTG m}^{-2}\text{y}^{-1}$ (Tab. 3). Das entspricht etwa 5–7 % der durchschnittlichen Biomasse des Makrozoobenthos. Geht man von einer Konsumtion durch andere karnivore Vögel von jährlich $2,5 \text{ g AFTG m}^{-2}$ aus (DRENCK-HAHN, in BUSCHE 1980) ergibt sich ein Gesamtwert von $4,4 \text{ g AFTG m}^{-2}$, an dem die Eiderente einen Anteil von 42 % hat. Da andere bedeutende Arten des Wattenmeeres, wie Brandenten (RÜGER et al. 1986) oder Möwen (VAUK & PRÜTER 1987), ebenfalls zugenommen haben, wird der Gesamtwert noch über dem angegebenen Ergebnis liegen. Für das Niederländische Wattenmeer errechnet SMIT (1983) eine Gesamtkonsumtion karnivorer Vögel von jährlich $4,1 \text{ g AFTG m}^{-2}$, an der die Eiderente einen Anteil von 28 % hat. Da im Niederländischen Wattenmeer im Gegensatz zu Schleswig-Holstein bislang keine Zunahme der Eiderente festgestellt werden konnte (SWENNEN et al. 1989), ist davon auszugehen, daß dies weitgehend auch der jetzigen Situation entspricht.

Die Auswertung der bis 1987 vorliegenden Zählungen aus dem gesamten Wattenmeer ergab, daß alle Teilgebiete etwa gleichmäßig genutzt werden, obwohl sie teilweise unterschiedliche Funktionen im Jahresrhythmus der Eiderente haben. Die nördlichen und westlichen Teile des Wattenmeeres (Dänemark und Niederlande) waren demzufolge reine Überwinterungsgebiete, während in den zentralen Bereichen reine Mauseergebiete zu finden waren. Die Intensität der Nutzung lag in allen Bereichen bei etwa $10.000 \text{ Vogeltagen km}^{-2}\text{y}^{-1}$. (SWENNEN et al. 1989).

4.3 Bestandsentwicklung

Der Brutbestand der Ostsee nimmt seit langem als Folge des Anstiegs der Salinität und der Eutrophierung der Ostsee zu (s. NEHLS et al. 1988, STJERNBERG 1983). Der Gesamtbestand wird derzeit auf etwa 750.000 Brutpaare geschätzt (LAURSEN 1989). Im Wattenmeer wurde in den letzten Jahren ein drastischer Anstieg der Mauserbestände festgestellt (NEHLS 1989, NEHLS et al. 1988), der möglicherweise schon in den siebziger Jahren einsetzte. Die Untersuchungen seit 1987 zeigen einen positiven Bestandstrend für die Winterbestände im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer, die momentane Entwicklung des Mauserbestandes ist unklar. Der mittlere Jahresbestand hat in den vergangenen drei Jahren um nahezu 60 % von 62.000 auf 97.000 Eiderenten zugenommen (vgl. NEHLS 1989b). Regional verlief die Entwicklung unterschiedlich, teilweise waren sogar Abnahmen zu verzeichnen. Auffallend war 1989/90 besonders das Fehlen größerer Ansammlungen auf der Süderau bei Hooge. Niedrigere Zahlen als in den Vorjahren wurden auch am Tertius-Sand, am Schweinsrücken und im Bereich nördlich des Hindenburgdammes ermittelt. Erstmals traten dagegen im Bereich der Meldorfer Bucht, in der Hever südlich Nordstrands und im Bereich der Hamburger Hallig hohe Bestände auf.

Betrachtet man die Bestandsentwicklung für die zehn, in Abb. 9 angegebenen Teilgebiete, so ist eine Abnahme gegenüber 1987 (NEHLS 1989b) nur für das Gebiet nördlich des Hindenburgdammes (- 20 %) feststellbar. Südlich des Hindenburgdammes (Gebiet 2) blieben die Bestände gleich, in allen anderen Gebieten kam es zu deutlichen Zunahmen (Gebiet 10, Elbemündung, ist weiterhin unbedeutend). Besonders starke Zunahmen erfolgten südlich Eiderstedts (Gebiet 8: + 100 %, Gebiet 9: + 450 %).

Die Frage, inwieweit die Bestandszunahme im Wattenmeer durch ein verbessertes Nahrungsangebot als Folge der Eutrophierung (BEUKEMA & CADEE 1986) bedingt oder beeinflusst wird, konnte bislang noch nicht eindeutig beantwortet werden und wird später diskutiert.

5. Nahrungsökologie

Seit der ersten Untersuchung von EVANS (1909) hat sich eine Vielzahl von Publikationen mit der Nahrung und dem Nahrungserwerb der Eiderente beschäftigt. Die Zusammensetzung der Nahrung und die Art des Nahrungserwerbs sind regional und teilweise auch saisonal sehr variabel. Die Nahrung besteht meist aus Mollusken, manchenorts aber auch zu hohen Anteilen aus Crustaceen, Echinodermen, Polychaeten oder Fischlaich. Die Miesmuschel bildet in vielen Gebieten die wichtigste Nahrungsgrundlage. Eiderenten können die Nahrung im Flachwasser gründelnd oder tauchend bis 30 m (BRUN, 1971), möglicherweise sogar bis 50 m (GJOSAETER & SAETRE 1974) Wassertiefe aufnehmen.

5.1 Das Nahrungsangebot im Wattenmeer

Das Makrobenthos des Wattenmeeres wird von 4 Arten dominiert, die 75 % der Biomasse auf sich vereinigen (siehe Kap. 3). Für die Eiderente sind davon nur die Herz- und Miesmuschel erreichbar. Die Populationen von Herz- und Miesmuschel sind hinsichtlich Biomasse und Größenzusammensetzung saisonalen, vor allem aber jährlichen Veränderungen unterworfen. Wichtigster Steuerungsmechanismus ist die Härte der Winter. Bei längerer Eisbedeckung der Watten sterben Herz- und Miesmuschelbestände großflächig ab. In extremen Eiswintern können die Bestände im Wattenmeer fast vollständig vernichtet werden, wobei die Verluste der Miesmuschel, aufgrund ihrer Vorkommen im Sublitoral, insgesamt geringer sind (BEUKEMA 1979; DÖRJES 1980). Nach starken Verlusten in Eiswintern folgt meist ein starker Brutfall und die nachfolgende Generation kann die Bestände über mehrere Jahre bis zum nächsten Eiswinter dominieren. Bei hohen Muschelbeständen erfolgt kaum Brutfall (REISE 1985; VERWEY 1983).

Das Nahrungsangebot im Untersuchungszeitraum ist geprägt durch den Eiswinter 1986/87 mit wochenlangender Eisbedeckung im Wattenmeer und nachfolgend drei sehr milden Wintern ohne Eisbildung. Im Sommer 1987 erfolgte ein sehr starker Brutfall beider Arten, der die Bestände derzeit noch dominiert.

Die Herzmuscheln erreichten im Winter 1989/90 noch Dichten bis zu 3000 Ex./m², wobei die durchschnittliche Größe von etwa 2 cm anzeigt, daß die ungewöhnlich hohe Dichte zu reduziertem Wachstum geführt hat. Unter günstigeren Bedingungen können in drei Jahren 3,5 cm Länge erreicht werden. Herzmuscheln sind im Eulitoral des Schleswig-Holsteinischen Wattenmeeres flächendeckend verbreitet, es

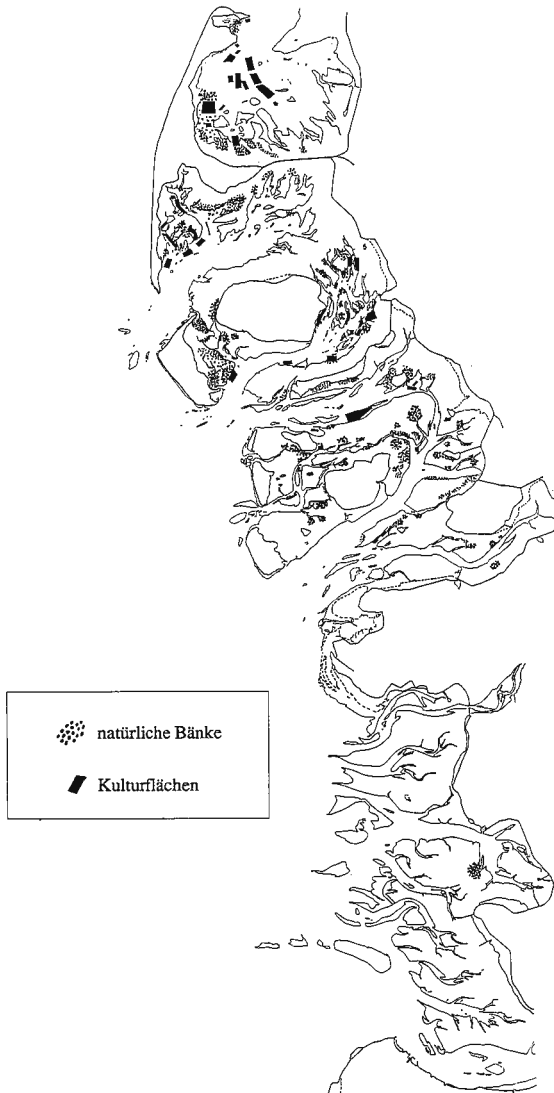


Abb.10: Verbreitung der Miesmuschel im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer. Kartierung der eulitoralen Bänke vom 21.8.89, ergänzt am 22.10. und 6.12. (G. NEHLS & M. THIEL)

Fig.10: Distribution of mussels in the Wadden Sea of Schleswig-Holstein. Mapping of eulitoral musselbeds occurred on 21.8.89, with additions of 22.10. and 6.12. (G. NEHLS & M. THIEL).

bestehen jedoch erhebliche regionale Unterschiede in der Dichte und der Biomasse. Im Mündungsbereich der Elbe südlich Trischens und im Sublitoral erreicht die Herzmuschel nur sehr geringe Bestände (RUTH, pers. Mitt.).

Die Miesmuschel ist im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer nicht gleichmäßig vertreten. Die eulitoralen Bänke wurden bei Flügen im Sommer und im Herbst 1989 kartiert (Abb. 10). Die Kartierung ist relativ ungenau, da Ausdehnung und Struktur der Bänke nur begrenzt berücksichtigt werden können, großräumige Verbreitungsmuster sind jedoch gut zu erkennen. Schon auf den ersten Blick wird das Ungleichgewicht in der Verteilung zwischen dem Dithmarscher und dem Nordfriesischen Wattenmeer deutlich. Während im Dithmarscher Teil nur vor der Meldorfer Bucht eine Miesmuschelbank existiert, wurden nördlich Eiderstedts etwa 100 Bänke gefunden, die sich relativ gleichmäßig über das nordfriesische Gebiet verteilen. Die Ursache für die geringen Bestände in Dithmarschen dürfte in erster Linie in der exponierten Lage dieses Gebietes begründet sein, das durch keine vorgelagerte Inselkette geschützt und durch hohen Tidenhub gekennzeichnet ist. Relativ starke Strömungen und der ungebremste Einfluß des Wellenganges bei Stürmen dürften hier eine dauerhafte Ansiedlung von Miesmuschelbänken deutlich erschweren. Die Strömungen beeinflussen die Verbreitung beider Arten im Wattenmeer wesentlich (VERWEY 1952), wobei Herzmuscheln aufgrund ihrer Lebensweise im Sediment weniger anfällig gegen Verdriftungen sind. Der Einfluß von Stürmen ist eine bedeutende Verlustursache für Miesmuschelbänke. In den Niederlanden gilt das „Sturmrisiko“ daher als ein wichtiges Kriterium bei der Anlage von Muschelkulturen (DANKERS et al. 1989).

Miesmuschelkulturen werden dementsprechend nur in Nordfriesland angelegt. Derzeit werden alle mit Schiffen erreichbaren Miesmuschelbänke befishet (ANDRESEN 1989). Bei der Kulturfischerei werden Jungmuscheln von natürlichen Bänken aufgefishet, auf geschützte Flächen im Sublitoral verbracht und mit Erreichen einer Länge von etwa 5 cm geerntet (DANKERS et al. 1989). In den letzten fünf Jahren wurden durchschnittlich 22.000 t in Nordfriesland geerntet. Der Einfluß der Fischerei auf die Miesmuschelbestände im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer läßt sich derzeit noch nicht quantifizieren. Schon bei oberflächlicher Betrachtung (siehe Abb. 11) wird jedoch deutlich, daß die Fischerei drastisch in die natürliche Struktur dieser Gemeinschaft eingreift und befishete Muschelbänke nur noch eingeschränkt als Nahrungsgebiet für Vögel dienen können. Die Fischerei auf Herzmuscheln spielte im Untersuchungszeitraum keine Rolle.

5.2 Die Nahrung der Eiderente

Die Zusammensetzung der Nahrung der Eiderente wurde an 29 Rastplätzen im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer mittels Kotuntersuchungen bestimmt (Abb. 13). Unter Berücksichtigung der Größe der einzelnen Rastplätze ergibt sich für die Herzmuschel, *Cerastoderma edule*, ein Anteil von etwa 75 %, die Miesmuschel, *Mytilus edulis*, bildet fast den gesamten Rest der Nahrung. *Macoma balthica* wurde nur im Bereich der Außensände als bedeutender Bestandteil in der Nahrung angetroffen. Die Strandkrabbe, *Carcinus maenas*, wurde nur am Buttersand nördlich des Hindenburgdammes in nennenswerter Anzahl (maximal 15 % bei einer Kontrolle) gefunden.

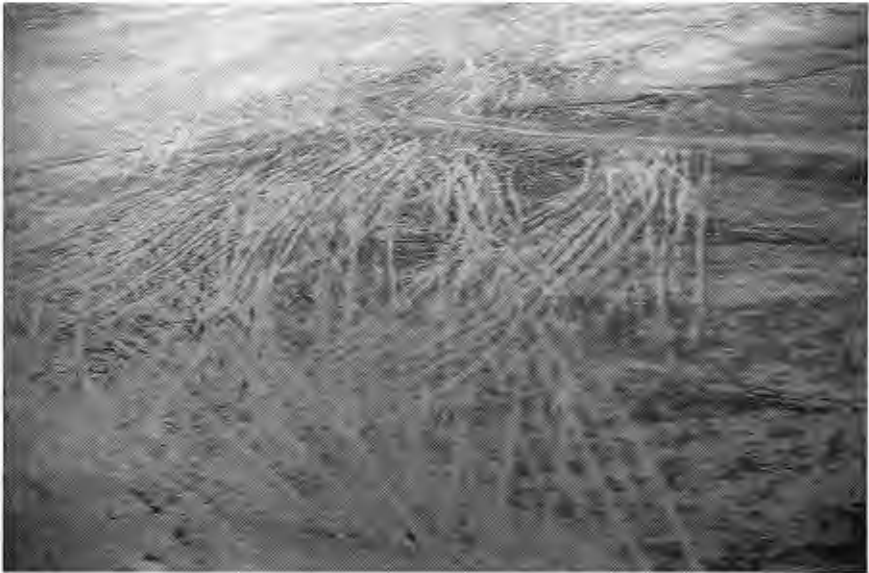


Abb. 11: Abgefischte Miesmuschelbank bei Gröde, 23.7.89. Die Dredge-Spuren sind ca. 1,2 m breit.

Fig. 11: Harvested mussel bed. The traces of the mussel dredges are about 1.2 m wide.

Die Zusammensetzung der Nahrung variiert zwischen den einzelnen Gebieten. Herz- oder Miesmuschel können – je nach Gebiet – die alleinige Nahrung bilden, oder zusammen aufgenommen werden. Bemerkenswert ist das Ergebnis vom Süderoogsand, wo *Macoma balthica* an einem Platz als alleinige Nahrung auftrat. Ein Vergleich mit der Verbreitung der Miesmuschel (Abb. 10) gibt nur teilweise Auskunft über mögliche Ursachen lokaler Unterschiede. Für das Dithmarscher Wattenmeer und den Bereich der Außensände ist das Ergebnis leicht verständlich, da hier keine Miesmuscheln vorkommen. Herzmuscheln können jedoch auch in Gebieten mit hohen Miesmuschelbeständen (z. B. Amrum, Südfall) dominieren, oder in anderen Gebieten ganz wegfallen, so daß keine klare Bevorzugung einer Art erkennbar wird. Bemerkenswerterweise läßt sich auch kein Einfluß auf die Höhe der Eiderentenbestände feststellen. In Gebieten, in denen Herz- und Miesmuschel zusammen die Nahrungsgrundlage für die Eiderente bilden, sind die Entenbestände nicht höher als in reinen Herzmuschelgebieten (vgl. Abb. 8 und 9).

In Gebieten, in denen Herz- und Miesmuschel gemeinsam die Nahrung der Eiderente bilden, treten tageweise Unterschiede in der Zusammensetzung der Nahrung auf. So lag der Anteil der Herzmuschel westlich von Südfall im Sommer 1989 bei vier Kontrollen zwischen 57 % und 99 %, am Steenack bei fünf Kontrollen zwi-

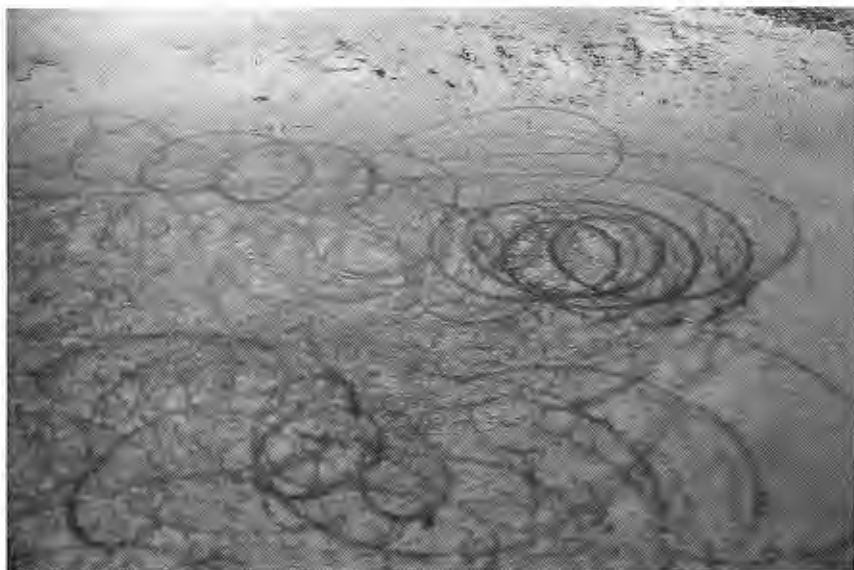


Abb. 12: Miesmuschelkultur bei Mellum, 8.7.87. Die dunklen Kreise sind von Fischern ausgebrachte Miesmuscheln.

Fig. 12: Mussel culture in the Wadden Sea near Mellum, 8.7.87. The dark circles are mussels brought out by fishermen.

schen 47 % und 83 %. An der Ostkante von Mellum fand KETZENBERG (pers. Mitt.) bei zehn Kontrollen im Sommer 1989 einen Miesmuschelanteil zwischen 9,7 % und 98 % (Mittelwert = 63 %, $n = 7289$), ohne daß ein signifikanter Trend erkennbar wäre. Die Ursachen für diese drastischen Schwankungen sind nicht bekannt. Da Veränderungen im Nahrungsangebot in so kurzen Zeitabständen keine Rolle spielen können, sind wetterbedingte Einflüsse auf Wasserstände, Strömung und Wellengang, welche die Erreichbarkeit der verschiedenen Nahrungsgebiete im Umkreis der Rastplätze beeinflussen, als wahrscheinlichste Ursache anzusehen (siehe auch Diskussion).

Die Nahrung der Eiderente verändert sich im Jahresverlauf nicht systematisch. Möglicherweise hat die Miesmuschel im allgemeinen im Winter eine etwas höhere Bedeutung, da sich Eiderenten in manchen Wintern mehr über sublitoralen Bereichen aufhalten. Für den Jahresverlauf 1989/90 ist dies jedoch nicht erkennbar. Saisonale Änderungen in der Zusammensetzung der Nahrung, wie eine Umstellung auf Polychaeten, Crustaceen oder Fischlaich, wie aus anderen Gebieten beschrieben (CANTIN et al. 1974; PETERSEN 1981; PETHON 1967), sind im Wattenmeer, aufgrund der vergleichsweise artenarmen Struktur des Nahrungsangebots, ohnehin kaum möglich.

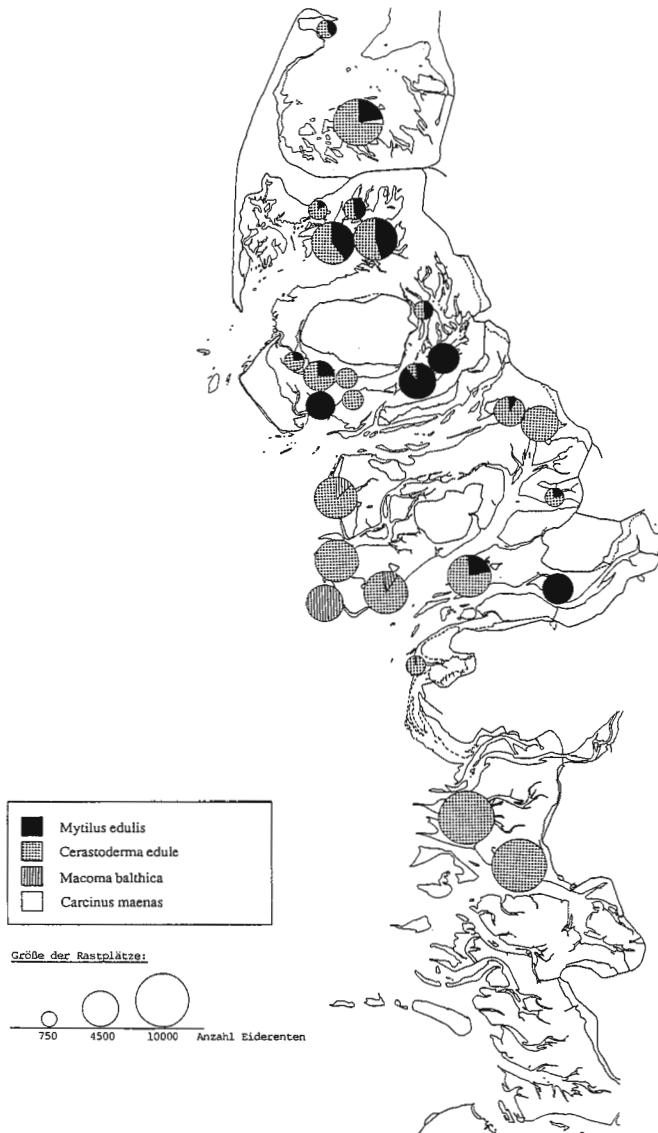


Abb. 13: Zusammensetzung der Nahrung der Eiderente im Schleswig-Holsteinschen Wattenmeer. Nach Kotuntersuchungen auf den Rastplätzen.

Fig. 13: Composition of eider food in the Wadden Sea of Schleswig-Holstein. Based on dropping analyses on the roosts.

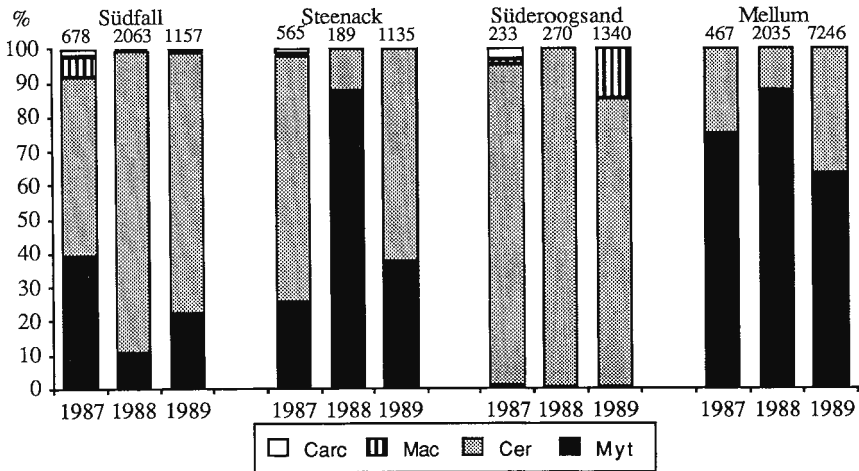


Abb. 14: Zusammensetzung der Nahrung der Eiderente an vier Mauserplätzen von 1987 bis 1989. Die Zahlen auf den Säulen geben den Stichprobenumfang an (Anzahl untersuchter Kothaufen). Legende: Carc = *Carcinus maenas*, Mac = *Macoma balthica*, Cer = *Cerastoderma edule*, Myt = *Mytilus edulis*. (Mellum-Daten von KETZENBERG [pers. Mitt.], Steenack-Daten überwiegend von THIEL [pers. Mitt.]).

Fig. 14: Composition of eider food on four moult sites. The numbers on the bars indicate the sample size (number of droppings investigated). Legend: Carc = *Carcinus maenas*, Mac = *Macoma balthica*, Cer = *Cerastoderma edule*, Myt = *Mytilus edulis* (Data from Mellum by KETZENBERG [pers. comm.], Data from Steenack mainly by THIEL [pers. comm.]).

Vergleicht man die Ergebnisse der Jahre 1987–89 aus den angeführten Gebieten (Abb. 14), werden wiederum Schwankungen deutlich, ohne daß ein Trend erkennbar wird. Der Anteil von *Mytilus* ist auch 1987 nach dem Eiswinter nicht durchgehend höher, obwohl sie in drei der angegebenen Gebiete im Sublitoral vorkommt, wo die Winterverluste nicht so stark sein sollten wie bei *Cerastoderma* im Eulitoral.

Die Zusammensetzung der Nahrung in Schleswig-Holstein unterscheidet sich von der in den anderen Teilen des Wattenmeeres. Im niederländischen Teil bilden *Mytilus* und *Cerastoderma* je etwa 40 % der Nahrung, *Carcinus* ist mit 6 % vertreten (SWENNEN 1976). Magenuntersuchungen an erlegten Eiderenten aus vier Gebieten des dänischen Teiles deuten auf einen höheren Anteil von *Mytilus* als in Schleswig-Holstein hin. Andere Arten haben dort lokal bemerkenswert hohe Anteile an der Nahrung: so war *Carcinus* in bis zu 40 %, *Macoma* in bis zu 20 %, die Strandschnecke, *Littorina littorea*, in bis zu 20 %, und die Amerikanische Schwertmuschel, *Ensis directus*, in bis zu 20 % der Mägen vorhanden (LAURSEN, pers. Mitt.). Jungvögel ernährten sich dabei zu einem höheren Anteil von *Carcinus*

und *Ensis* als Altvögel. Deutliche Unterschiede in der Ernährung juveniler und adulter Eiderenten, teilweise sogar Unterschiede zwischen den Geschlechtern, ergaben auch Untersuchungen in der Ostsee (MEISSNER & BRÄGER 1990). Die leicht unterschiedliche Verbreitung juveniler und adulter Eiderenten deutet darauf hin, daß ähnliche Verhältnisse auch im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer bestehen.

Die Unterschiede zwischen den einzelnen Teilen des Wattenmeeres ergeben sich in erster Linie durch die jeweiligen morphologischen und hydrologischen Strukturen, die Verbreitung und Biomasse der Mollusken beeinflussen. Vor allem der Vergleich zwischen Nordfriesland und Dithmarschen verdeutlicht diesen Einfluß. In den Niederlanden nimmt das Sublitoral 50 % der Gesamtfläche ein, in Schleswig-Holstein nur 32 % (DIJKEMA 1983). Dadurch ergibt sich eine Verschiebung zugunsten der Miesmuschel, die im niederländischen Sublitoral dominiert, während die Herzmuschel dort nur geringe Bestände erreicht (DEKKER 1989). Der Vergleich zeigt, daß die Bedeutung der Miesmuschel in den äußeren Gebieten des Wattenmeeres (Niederlande und Dänemark) größer ist als in den zentralen Bereichen.

5.3 Größenselektierung

Eiderenten fressen Muscheln in einem weiten Größenspektrum. Die maximale Länge gefressener Miesmuscheln gibt MADSEN (1954) mit 8 cm an. KIRCHHOFF (1979) fand in dem Magen einer Eiderente eine Sandklaffmuschel von ebenfalls 8 cm Länge. Die untere Grenze läßt sich nicht genau angeben, da beispielsweise kleine Miesmuscheln nicht einzeln aufgenommen werden müssen. Es werden jedoch häufig Nahrungstiere, die kleiner als 5 mm sind, aufgenommen, wie Magenuntersuchungen zeigten (z. B. KIRCHHOFF 1979). Von allen im Wattenmeer vorkommenden Muschelfressern hat die Eiderente damit das weiteste Spektrum und kann praktisch alle Altersklassen nutzen.

Die Größe der von Eiderenten gefressenen Muscheln wurde anhand der im Kot gefundenen Schalenfragmente bestimmt. Bei Miesmuscheln wurde die maximale Dicke des Umbos und bei der Herzmuschel die maximale Weite des vorderen Scharniers der rechten Schalenklappe als Referenzmaß verwendet, um die ursprüngliche Gesamtlänge zu bestimmen. Beide Maße sind sehr eng mit der Gesamtlänge korreliert (Abb. 15). Die Korrelation ist durch die Populationsstruktur der Muscheln 1989, in der ältere Muscheln (> 3 Jahre) weitgehend fehlen (siehe Kap. 5.1), begünstigt. Bei älteren Miesmuscheln endet das Längenwachstum nach Erreichen einer populationstypischen Endgröße, während sich das Dickenwachstum der Schalenklappen fortsetzt (SAMTLEBEN 1977). Bei Muschelbeständen mit einem hohen Anteil alter Muscheln wäre es daher notwendig, für jedes Teilgebiet eine spezifische Eichgerade zu erstellen.

5.3.1 Herzmuschel

Die Längen der 1989 von Eiderenten gefressenen Herzmuscheln liegen zwischen 6 und 34 mm. Die mittleren Längen und Längenhäufigkeitsverteilungen unterscheiden sich regional recht deutlich (Tab. 4, Abb. 16). Verbreitet sind einfache Verteilungen mit Medianen etwas über 20 mm. Eine bimodale Verteilung, die entsteht,

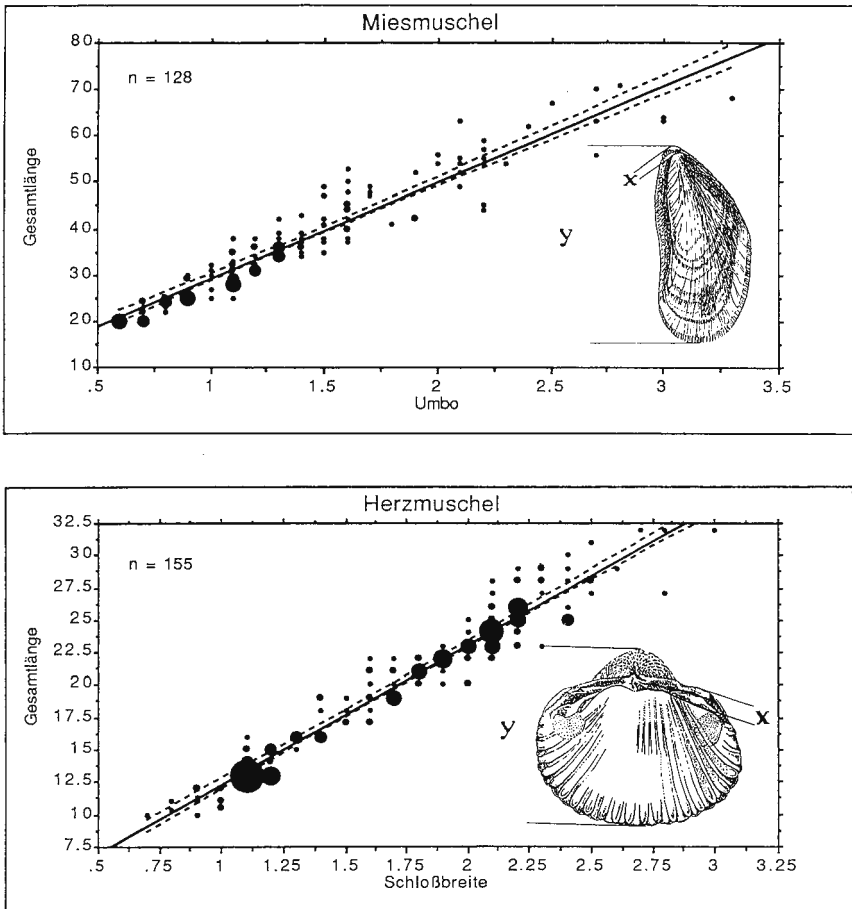


Abb.15: Regression von Schloßbreite und Gesamtlänge bei Herz- und Miesmuschel. a) Miesmuschel. $y = 20,822 x + 8,363$; $r = 0,949$. Es wurden Miesmuscheln von drei Bänken bei Nordstrand vermessen. b) Herzmuschel. $y = 10,783 x + 1,543$; $r = 0,967$. Es wurden Herzmuscheln aus dem Büsumer und dem Nordstrander Watt vermessen. Angaben auf den Achsen in Millimeter.

Fig.15: Regression of sledge width and total length of cockles and mussels. a) mussels. $y = 20.822 x + 8.363$; $r = 0.949$. Mussels of three different beds at Nordstrand were measured. b) cockles. $y = 10.783 x + 1.543$; $r = 0.967$. Cockles from Büsum and Nordstrand were measured. Scale on the axes are millimeters.

Tab. 4: Längen der von Eiderenten in verschiedenen Gebieten des Schleswig-Holsteinischen Wattenmeeres gefressenen Herzmuscheln (berechnet nach im Kot gefundenen Schalenfragmenten). Ein Stern zeigt an, daß ein Ergebnis signifikant von dem vorhergehenden desselben Ortes verschieden ist (Kolmogoroff-Smirnoff Test, $P < 0,05$).

Table 4: Sizes of cockles taken by eiders in different places of the Wadden Sea of Schleswig-Holstein (determined by means of shell fragments found in the droppings). A star indicates that a result shows a significant difference to the preceding result from the same place (Kolmogoroff-Smirnoff test, < 0.05).

Ort	Datum	Median (mm)	Range (mm)	n
Südfall	9. 7. 1989	21,5	13–27	78
	23. 8. 1989	* 24	16–30	85
	5. 10. 1989	23	14–28	126
Steenack	11. 7. 1989	23	13–27	82
	5. 10. 1989	* 25	18–33	
Buttersand	10. 8. 1989	—	6–34	125
Ossengoot	23. 11. 1989	25	14–33	122
Büsum	23. 11. 1989	24	16–28	73
Süderoogsand	21. 7. 1989	22	16–27	98
Blauortsand	19. 7. 1989	19	12–25	89

wenn zwei Altersklassen (hier 87er und 88er) nebeneinander gefressen werden, wurde nur an einem Platz festgestellt. Eine kurze Untersuchung der Herzmuschelbestände in dem Gebiet, wo die Eiderenten gefressen hatten (Trampelkuhlen waren vorhanden) ergab, daß beide Altersklassen direkt nebeneinander vorkamen, also nicht an verschiedenen Plätzen aufgenommen wurden. Wurden in Zeitabständen mehrere Proben an den Rastplätzen genommen, so ließ sich eine Zunahme der Größe der gefressenen Muscheln feststellen, die vermutlich dem zwischenzeitlichen Wachstum der Muscheln entspricht. Eine Bevorzugung bestimmter Größen läßt sich so nicht erkennen. Der Anstieg der mittleren Längen gefressener Muscheln mit der Zeit und der in Abb. 16 dargestellte Vergleich zweier Gebiete weisen auf eine enge Orientierung am jeweiligen Nahrungsangebot und unselektives Nahrungsverhalten hin.

Die Ergebnisse der Nahrungsuntersuchungen an Eiderenten konnten in einigen Bereichen mit Untersuchungen an den Muschelbeständen des Schleswig-Holsteinischen Wattenmeeres (RUTH, pers. Mitt.) verglichen werden. Abb. 17 stellt die Längenhäufigkeitsverteilungen gefressener Herzmuscheln von zwei westlich von Büsum gelegenen Rastplätzen vier exemplarischen Längenhäufigkeitsverteilungen der Herzmuschelbestände aus diesem Gebiet gegenüber. Westlich von Büsum hiel-

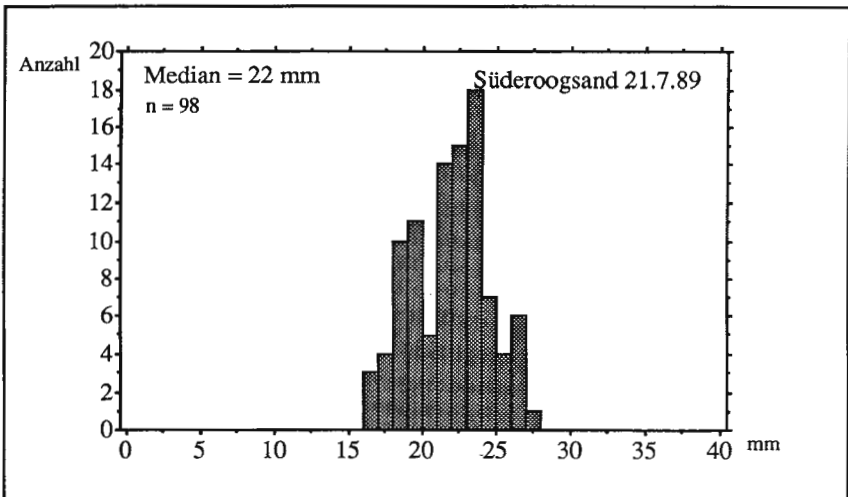
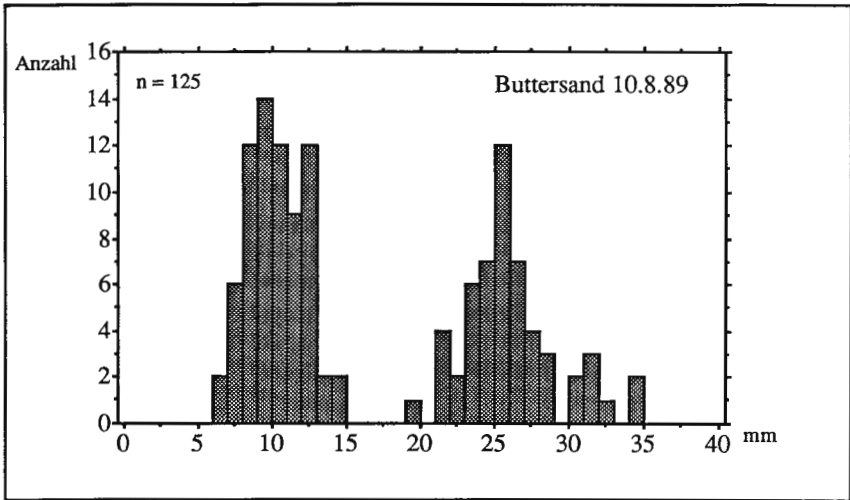


Abb. 16: Längenhäufigkeitsverteilungen von Eiderenten gefressener Herzmuscheln von zwei Rastplätzen aus dem Nordfriesischen Wattenmeer.

Fig. 16: Length-frequency distribution of cockles taken by eiders on two sites in the Northfrisian Wadden Sea.

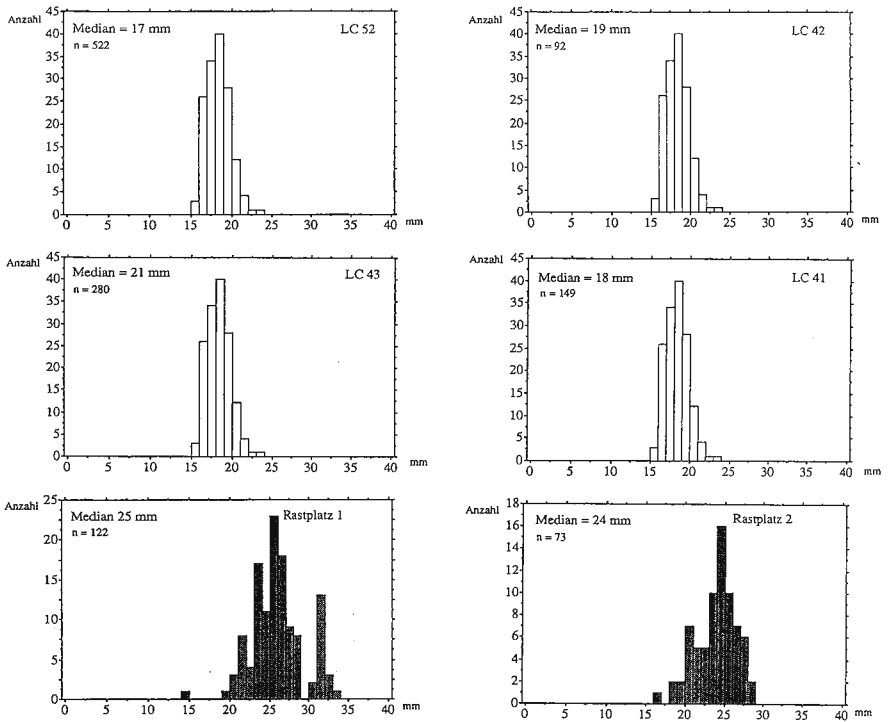


Abb. 17: Größenselektion von Eiderenten bei Herzmuscheln. Vergleich der Längenhäufigkeitsverteilungen der Herzmuschelbestände aus dem Watt westlich von Büsum (weiß, Angaben von M. RUTH, Probennahme am 21.11.89) mit den von Eiderenten in diesem Gebiet gefressenen Herzmuscheln (gerastert, Probennahme am 23.11.89).

Fig. 17: Size-selection of cockle feeding eiders. Comparison of length-frequency distributions of cockle stocks on the mudflats west of Büsum (white, data given by M. RUTH, sampling on 21.11.89) and that of cockles taken by eiders in the same area (hatched, sampling on 23.11.89).

ten sich zu dieser Zeit (November 1989) etwa 20.000 Eiderenten auf, die sich ausschließlich von Herzmuscheln ernährten. Der Herzmuschelbestand in diesem Gebiet war ungewöhnlich hoch (bis 3000 Ex./m²) (RUTH, pers. Mitt.). Die Längen der von Eiderenten aufgenommenen Herzmuscheln stimmen dabei nicht mit den bei der Kartierung gewonnenen Ergebnissen überein. Die Längen der gefressenen Herzmuscheln liegen im Mittel fünf Millimeter über dem gefundenen Angebot. Auffällig ist insbesondere, daß Eiderenten erhebliche Mengen von mehr als 25 mm langen Herzmuscheln gefressen haben, die in den Proben aus dem Büsumer Watt nicht vorkommen und auch im weiteren Umkreis bei den Untersuchungen nicht

gefunden wurden. Es ist daher anzunehmen, daß die Eiderenten auf Flächen gefressen haben, die bei der Probennahme nicht erfaßt wurden. In einigen Bereichen des Büsumer Watts müßten daher Bestände mit relativ großen Muscheln vorhanden sein. Dies ist auch bei einem recht einheitlichen Bestand möglich, wenn etwa in Teilbereichen bessere Wachstumsbedingungen durch niedrigere Dichten und längere Überflutungsdauer vorhanden sind. Die unterschiedlichen Längenhäufigkeitsverteilungen der von den Eiderenten an den beiden Rastplätzen (Entfernung ca. 1,5 km) gefressenen Herzmuscheln weisen dagegen wiederum auf eine wenig selektive Nutzung des jeweiligen Nahrungsangebots hin.

Die Ergebnisse von Büsum zeigen somit, daß hier eine Größenselektierung bei Herzmuscheln stattfindet, die in diesem Fall auf möglichst große Muscheln ausgerichtet ist. Auch die Ergebnisse von den anderen Plätzen, bei denen mehrfach Längen über 30 mm (Tab. 4) auftauchen, deuten dies an. Die Selektierung erfolgt jedoch offensichtlich über die Wahl der Nahrungsgebiete, in denen dann das gesamte Spektrum gleichmäßig genutzt wird, d. h. Eiderenten suchen die Gebiete mit dem für sie relativ attraktivsten Nahrungsangebot auf, das dort gleichmäßig genutzt wird.

5.3.2 Miesmuschel

Miesmuscheln wurden von Eiderenten 1989 über ein sehr weites Größenspektrum gefressen. Die Extremwerte liegen bei 19 und 65 mm (Tab. 5), bei wiederum ausgeprägten regionalen Unterschieden. Wie bei der Herzmuschel wird eine Größenzunahme mit der Zeit deutlich.

An zwei Plätzen im Nordfriesischen Wattenmeer konnten direkte Vergleiche zwischen dem Nahrungsangebot und der Nutzung desselben durch die Eiderente gewonnen werden. Südwestlich Nordstrands konnten am 11. September 1989 an einem Rastplatz mit 3000 Eiderenten, die zuvor auf einer isolierten Miesmuschelbank gefressen hatten, Kotproben gesammelt werden. Die Ergebnisse daraus werden in Abb. 18 der Längenhäufigkeitsverteilung der Muschelbank gegenübergestellt. Zwischen den beiden Verteilungen ist kein signifikanter Unterschied feststellbar (Kolmogoroff-Smirnoff-Test, $p > 0,05$). Angesichts des sehr einheitlich strukturierten Nahrungsangebots, das kaum eine Auswahl zuläßt, überrascht das Ergebnis nicht.

Eine andere Situation stellt sich nördlich von Langeness dar, wo im Bereich von vier Miesmuschelkulturen im August 1989 10.000–12.000 Eiderenten mauserten. In der Umgebung der Kulturen befanden sich keine weiteren Miesmuschelvorkommen (RUTH, pers. Mitt.), so daß davon ausgegangen werden kann, daß die Eiderenten tatsächlich in diesem Gebiet gefressen haben. Da die Eiderenten in dieser Zeit flugunfähig waren, kann eine Nahrungssuche auf entfernteren Muschelbänken ausgeschlossen werden. Die von den Eiderenten gefressenen Muscheln weisen im Mittel kürzere Längen als drei der umliegenden Kulturen auf, fügen sich jedoch in die Verteilung der vierten (Kultur 21) ein (Abb. 19). Die unterschiedlichen Längenhäufigkeitsverteilungen, vor allem aber die weite Spanne der von den Eiderenten aufgenommenen Muscheln (32 mm gegenüber 20 mm auf den Kulturen 19, 24 und 30), weisen darauf hin, daß die Eiderenten wahrscheinlich überwiegend auf der Kultur 21 gefressen haben, dort jedoch nicht alle vorhandenen Größen.

Tab. 5: Längen der von Eiderenten in verschiedenen Gebieten des Schleswig-Holsteinischen Wattenmeeres gefressenen Miesmuscheln (berechnet nach im Kot gefundenen Schalenfragmenten). Ein Stern zeigt an, daß ein Ergebnis signifikant von dem vorhergehenden desselben Ortes verschieden ist (Kolmogoroff-Smirnoff Test, $p < 0,05$).

Table 5: Sizes of mussels taken by eiders in different places of the Wadden Sea of Schleswig-Holstein (determined by means of shell fragments found in the droppings). A star indicates that a result shows a significant difference to the preceding result from the same place (Kolmogoroff-Smirnoff test, $p < 0.05$).

Ort	Datum	Median (mm)	Range (mm)	n
Südfall	9. 7. 1989	31	21–46	131
	23. 8. 1989	* 42	31–52	61
	5. 10. 1989	42	25–52	65
Steenack	11. 7. 1989	33	25–48	98
	5. 10. 1989	* 38	27–56	67
Königshafen	14. 8. 1989	38	19–54	77
	15. 10. 1989	* 44	23–65	153
Buttersand	10. 8. 1989	42	27–60	69
Langeness 1	11. 8. 1989	35	21–48	125
Langeness 2	29. 7. 1989	38	21–52	96
Nordstrand	11. 9. 1989	42	32–54	141

Für die Miesmuschel deutet sich somit eine der Herzmuschel entsprechende Situation an: Eine Größenselektion findet überwiegend über die Wahl der Nahrungsgebiete statt, in denen dann vergleichsweise unselektiv gefressen wird. Im Falle eines weiten Größenspektrums im Nahrungsangebot (wie hier auf der Kultur 21), scheinen die Eiderenten jedoch auch vor Ort zu selektieren. Es werden Miesmuscheln von 30 mm bis 40 mm Länge bevorzugt. Eiderenten fressen in diesem Fall also im mittleren bis unteren Bereich des Größenspektrums des Nahrungsangebots.

5.4 Aktivität und Verhalten bei der Nahrungssuche

Eiderenten suchen im Wattenmeer mit drei verschiedenen Techniken nach Nahrung: tauchend, gründelnd und mit Anlegen von Trampelkuhlen.

Eiderenten tauchen bei aufgelaufenem Wasser auf den Wattflächen oder bei Niedrigwasser in Prielen und verbliebenen Wasserflächen. An Orten, an denen *Mytilus* oder *Cerastoderma* gefressen wurde, konnte stets beobachtet werden, daß diese erst an der Oberfläche verschluckt werden, bei *Macoma* wurde dies dagegen nie beobachtet. Der Unterschied dürfte in den unterschiedlichen Längen der aufgenommenen Muscheln begründet sein. Beim Tauchen nach Miesmuscheln wiesen

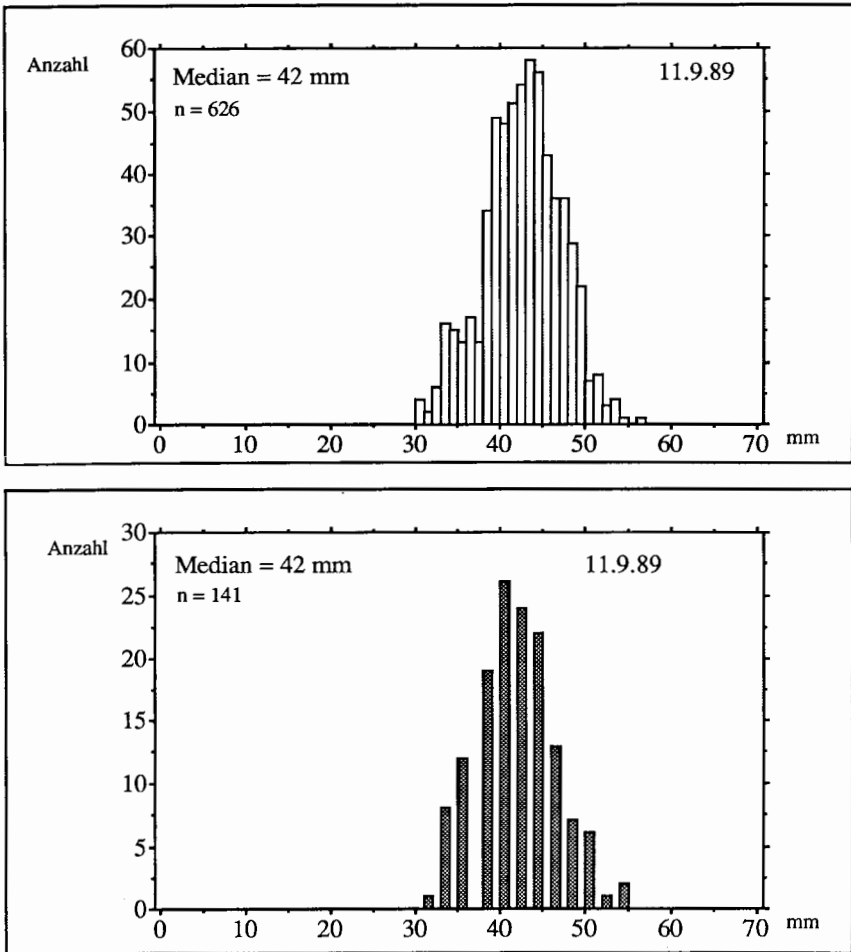


Abb. 18: Größenselektion von Eiderenten bei Miesmuscheln. Vergleichende Darstellung der Längenhäufigkeitsverteilungen einer Miesmuschelbank südwestlich Nordstrand (weiß) und den von Eiderenten auf dieser Bank gefressenen Miesmuscheln (gerastert). Probennahme am 11.9.89. Zwischen beiden Verteilungen besteht kein signifikanter Unterschied (Kolmogoroff-Smirnoff Test, $p > 0,05$).

Fig. 18: Size-selection of mussel feeding eiders. Comparison of the length-frequency distribution of mussels on a mussel bed near Nordstrand (white) and the mussels taken by eiders (hatched) on that place. Samples taken on 11.9.89. There is no significant difference between the two distributions (Kolmogoroff-Smirnoff test $p > 0.05$).

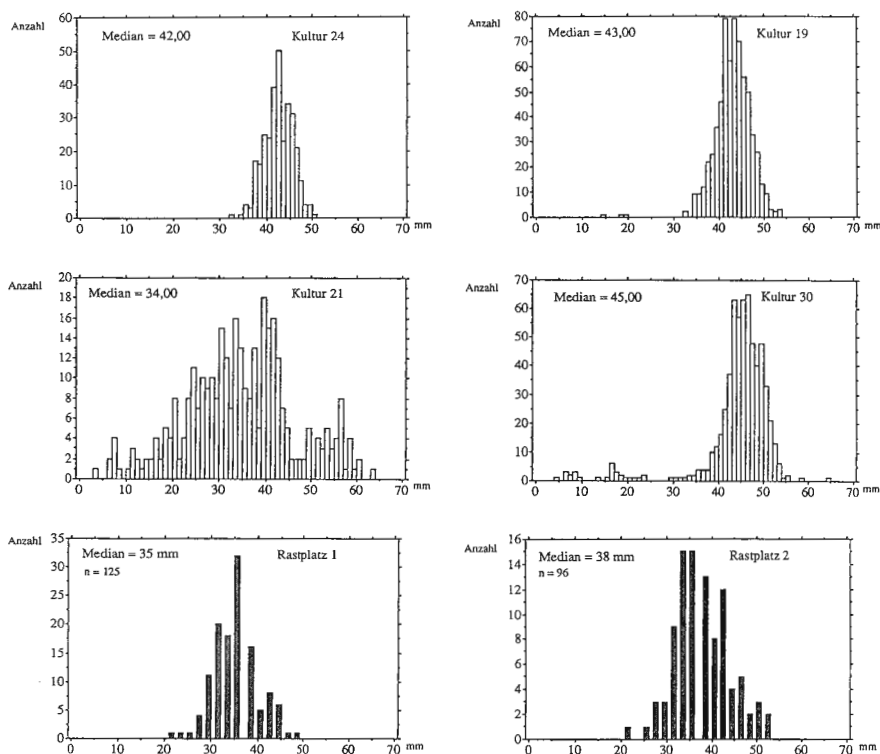


Abb.19: Größenselektion von Eiderenten bei Miesmuscheln. Vergleich der Längenhäufigkeitsverteilungen von vier Miesmuschelkulturen in der Norderaue (weiß, Angaben von M. RUTH, Probennahme am 1./2. 9. 89) und den von Eiderenten in diesem Gebiet gefressenen Miesmuscheln (schraffiert, Probennahme Rastplatz 1 am 11.8.89, Rastplatz 2 am 29. 7. 89).

Fig. 19: Size-selection of mussel feeding eiders. Comparison of the length-frequency distribution found on four culture lots in the Norderaue (white, data given by M. RUTH, sampling on 1./2. 9. 89) and those of mussels taken by eiders in that area (hatched, sampling on roost 1 on 11. 8. 89 and on roost 2 on 29. 7. 89).

signifikant kürzere Tauchgänge erfolgreicher Versuche im Gegensatz zu erfolglosen Tauchgängen ($14,4 \pm 6,2$ sec, $n = 58$ gegenüber $21,9 \pm 6,8$ sec, $n = 19$, t-test, $p < 0,05$), darauf hin, daß ein Tauchgang nur solange dauert, bis es gelingt, eine Miesmuschel abzulösen oder ein Büschel mit nach oben zu nehmen. Für die Herzmuschel war ein derartiger Unterschied nicht erkennbar, es liegen jedoch nur wenige Daten vor.

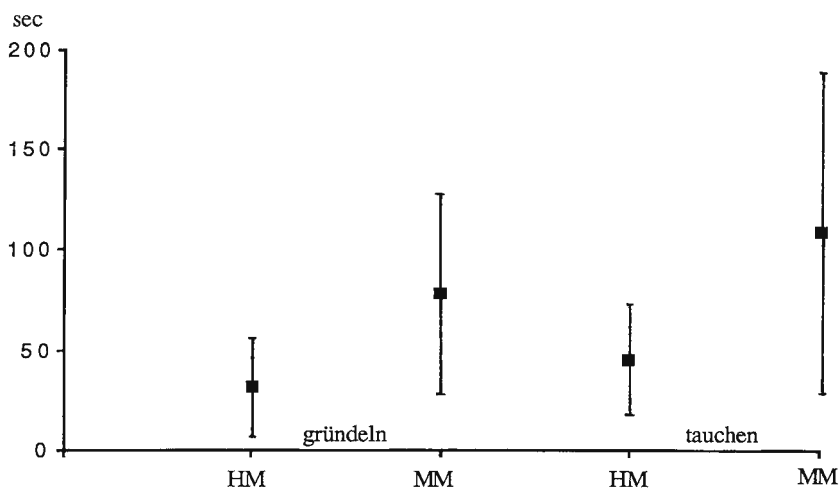


Abb. 20: Effektivität der Nahrungssuche der Eiderente in Abhängigkeit von der Muschelart (HM = Herzmuschel, MM = Miesmuschel) und der angewendeten Technik. Angegeben ist die Zeit, die benötigt wird, um eine Muschel zu finden und zu fressen (Mittelwert und Standardabweichung).

Fig. 20: Foraging efficiency of eiders in relation to food species (HM = cockle, MM = mussel) and employed technique (head-dipping and diving). The time required to find and swallow a cockle or mussel is given (mean and standard deviation).

Eiderenten gründeln typischerweise bei auf- und ablaufenden Wasser, wenn die Platen flach überflutet sind. Der Kopf wird dabei etwa 12 mal pro Minute für 2–3 Sekunden unter Wasser gehalten. Die Eiderenten folgen beim Gründeln der Tidenbewegung und legen so große Strecken über dem Watt zurück. Ein Schwarm Eiderenten kann auf diese Weise in ein bis zwei Stunden über mehrere Quadratkilometer verteilt Nahrung suchen.

Trampelkuhlen werden ebenfalls im Flachwasser angelegt. Eiderenten treten dabei minutenlang in aufrechter Haltung auf der Stelle und spülen so *Cerastoderma* oder *Macoma* aus dem Wattboden frei, die am Grund der so entstehenden Vertiefung aufgenommen werden. Zurück bleiben 20–30 cm tiefe Trampelkuhlen von etwa 50 cm Durchmesser (siehe auch Abb. 21 und 22). Unklar ist, unter welchen Bedingungen Eiderenten gründeln oder Trampelkuhlen anlegen. Möglicherweise ist beim Gründeln eine höhere Muscheldichte erforderlich und das Trampeln wird – als gründlichere Methode – bei geringen Dichten verwendet. Dafür spricht, daß nach dem Eiswinter 1987 im Sommer viele Flächen mit Trampelkuhlen übersät waren, während in den folgenden Jahren nur wenige auffielen. Denkbar ist jedoch auch, daß unterschiedliche Sedimentstrukturen die Anwendung der einen oder anderen Technik erfolgreicher machen. Die Nahrungssuche der Eiderente ist nicht kontinuierlich, sondern durch kurze Freßphasen, die im Wattenmeer 5–15 Minuten dauern, gekennzeichnet.

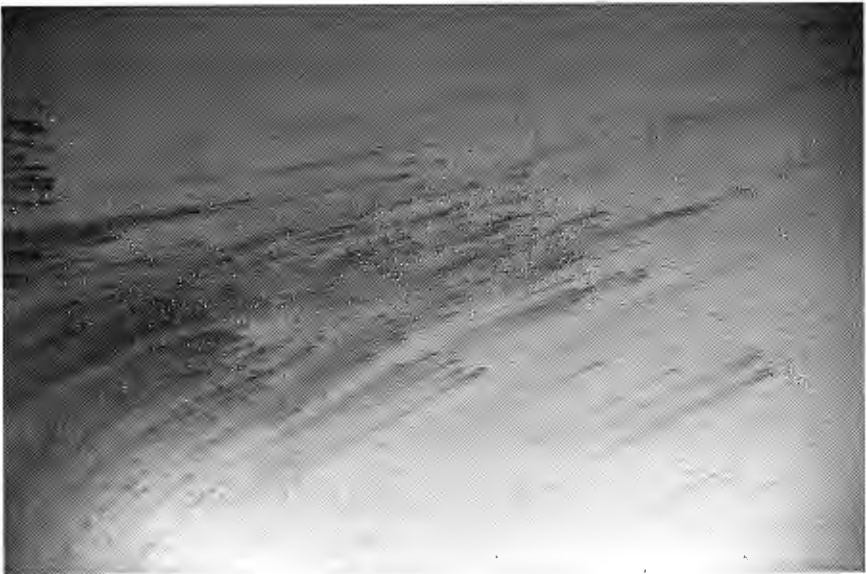


Abb. 21: Im Flachwasser spülen Eiderenten Muscheln aus dem Wattboden frei. Die Strömung treibt hinter jeder Ente eine Schlammfahne davon. Norderney, 10.3.87.

Fig. 21: In shallow water eiders wash molluscs out of the sediment by trampling. The current drives the mud away.

Die Effektivität der Nahrungssuche und die Aufnahmerate sind abhängig von der Wahl der Muschelart und der angewendeten Technik. Abb. 20 stellt die an fünf verschiedenen Orten gewonnenen Ergebnisse gegenüber. Der Erfolg der Nahrungssuche ist von vielen Faktoren abhängig, und die dargestellten Ergebnisse ausgewählter Standorte können nur einen kleinen Ausschnitt der realen Situation wiedergeben. Es wird dementsprechend eine hohe Variabilität deutlich; der Vorzug des Gründelns gegenüber dem Tauchen deutet sich jedoch für beide Muschelarten an. Dies gilt insbesondere, wenn der höhere Energieaufwand für das Tauchen berücksichtigt wird.

Je nach ausgewählter Art setzt sich die Zeit, die benötigt wird, um eine Muschel aufzunehmen, unterschiedlich zusammen. Für die im Königshafen aufgenommenen Herzmuscheln benötigten Eiderenten eine durchschnittliche Handhabungszeit von 2,8 Sekunden ($\pm 1,6$, $n = 28$), für Miesmuscheln 16 Sekunden ($\pm 12,1$, $n = 36$). Bei Miesmuscheln besteht die Hauptarbeit meist darin, eine Muschel aus einem mit Byssusfäden versponnenen Klumpen abzulösen. In einigen Fällen waren Eiderenten damit über eine Minute lang beschäftigt oder gaben sogar auf.

Die zeitliche Verteilung der Aktivitäten im Wattenmeer wird primär durch den Rhythmus der Tiden bestimmt. Bei Niedrigwasser rasten die Eiderenten gewöhn-



Abb. 22: Intensiv von den Eiderenten genutzte Flächen sind dann übersät mit den zurückbleibenden Trampelkuhlen. Südfall, 8.7. 87.

Fig. 22: Areas intensively used by eiders are then spotted by the remaining small craters.

lich auf trockengefallenen Sänden oder ruhigen Wasserflächen. Die Nahrungssuche erstreckt sich überwiegend auf die Perioden auf- und ablaufenden Wassers, mit zwischenzeitlichen Ruheperioden um Hochwasser. Dort wo im Sublitoral Miesmuschelbänke vorkommen, erstreckt sich die Nahrungssuche teilweise nur auf die Niedrigwasserperiode. Soweit geeignete Rastplätze auf hohen Sänden oder den Kanten der Inseln vorhanden sind, wird auch die Hochwasserperiode an Land rastend verbracht.

Beobachtungen zu Sonnenauf- und -untergang ließen keinen Einfluß der Tageszeit auf das Verhalten der Eiderenten erkennen. Auch in sublitoralen Gebieten (z. B. westl. Süderoogsand) war der Zeitpunkt der Nahrungssuche eindeutig von den Tiden bestimmt. Eiderenten werden in der Literatur demgegenüber auch in tidenbeeinflussten Gebieten meist als überwiegend tagaktiv eingestuft, auch wenn die Tiden den Aktivitätsrhythmus manchenorts beeinflussen (CAMPBELL 1978; NILSSON 1974; PETHON 1967; PLAYER 1971; POUNDER 1971). Eine überwiegende Nachtaktivität wurde von JOENSEN (1973) zwar für die Zeit der Mauser vermutet, aber nicht durch Untersuchungen belegt. Für das Wattenmeer ist jedoch naheliegend, daß die Tiden als wichtigster Faktor den Zeitpunkt der Nahrungssuche bestimmen, da viele Nahrungsgebiete bei Niedrigwasser nicht erreichbar sind.

Erhebliche saisonale Unterschiede bestehen in der für die Nahrungssuche aufgewendeten Zeit. Während der Mauser sind Eiderenten die weit überwiegende Zeit des Tages inaktiv, welches auch aus anderen Gebieten berichtet wird (CAMPBELL & MILNE 1983). Die Nahrungsgebiete werden teilweise passiv aufgesucht, indem sich die Vögel mit den Strömungen verdriften lassen und diese so mit geringem Energieaufwand erreichen. Die Nahrungssuche erstreckt sich über einen kurzen Zeitraum, in welchem die Eiderenten gründeln. Tauchen trat im Sommer 1989 als Technik zur Nahrungssuche in den Hintergrund.

Abb. 23 gibt ein typisches Beispiel für das Verhalten mausernder Eiderenten im Wattenmeer. Die Enten rasteten zu Beginn der Beobachtungen auf der Prielkante der Norderpiep oder im Wasser. Der Niedrigwasserrastplatz ist 4–5 Stunden, bis zum Auflaufen der Flut, besetzt. Die Eiderenten driften über die Watten, wo sie nach Herzmuscheln gründeln. Die ersten Enten erreichen nach 1½ Stunden Blauortsand und gehen dort an Land, müssen den Rastplatz mit steigendem Wasser jedoch noch mehrmals verlagern. Nach Hochwasser „verschlafen“ mitunter einige hundert Eiderenten das ablaufende Wasser und laufen dann – da flugunfähig – zu Fuß bis an die Wasserlinie (mitunter 1–2 km). Die Eiderenten verwenden auffallend wenig Zeit für die Nahrungssuche. Nur während der Driftperioden ist eine leicht erhöhte Aktivität festzustellen. Es waren bei Blauortsand aber nicht mehr als 10 % der anwesenden Enten gleichzeitig mit der Nahrungssuche beschäftigt. Die Aktivitäten innerhalb der Schwärme sind wenig synchronisiert. Sobald der Wasserstand eine Höhe erreicht hat, die das Gründeln unmöglich macht, geht die Aktivität spürbar zurück, jedoch suchen während der gesamten Hochwasserperiode stets Eiderenten tauchend nach Nahrung. Geht man von durchschnittlich 5 % Aktivität (Nahrungssuche) während der etwa 7–8 stündigen Periode, die sich die Eiderenten nicht am Niedrigwasserrastplatz aufhalten, aus, dann verbringen die Vögel pro Tide nur ½ Stunde mit der Nahrungssuche, also 1 Stunde pro Tag. Beobachtungen an anderen Plätzen im Wattenmeer während der Mauser bestätigen dieses Bild; es verschieben sich nur die Zeiten, da die Eiderenten sich den jeweiligen örtlichen Bedingungen anpassen. Bei Nordstrandischmoor rasteten sie 5 Stunden um Hochwasser auf der Halligkante; die Nahrungssuche erstreckt sich auf die 1–2stündige Driftperiode und sporadisch auf die Niedrigwasserzeit. Nördlich von Gröde suchen Eiderenten während 3–4 Stunden um Niedrigwasser auf Miesmuschelbänken nach Nahrung (gründeln), um anschließend 8–9 Stunden im Lahnungsfeld vor der Hallig zu rasten. Nur am Süderoogsand wurde bei einem Schwarm nach *Macoma* tauchender Eiderenten ein etwas höherer Zeitanteil für die Nahrungssuche verwendet. Über 4–5 Stunden um Niedrigwasser tauchten hier gleichzeitig 20–30 % der 3000 anwesenden Eiderenten. Bei höheren Wasserständen rasteten auch sie auf dem Wasser oder auf dem Sand. Auf drei Rastplätzen an der Hochwasserlinie wurde kein Kot gefunden, welches bestätigt, daß während der Hochwasserperiode nicht gefressen wurde. Auf Rastplätzen an der Niedrigwasserlinie, wo sich bis zu 10 % der Enten aufhielten, lag dagegen reichlich Kot.

Die Situation im Winter stellt sich gänzlich anders dar. In zwei Teilgebieten des Königshafens verbrachten Eiderenten etwa 30–50 % des Tages, also 8–12 Stunden mit der Nahrungssuche (Abb. 24). Die höchste Aktivität trat weiterhin während der Phase auf, in der im Flachwasser gegründelt werden konnte. Mehrfach konnte beobachtet werden, daß die Nahrungssuche, wenn steigende Wasserstände das

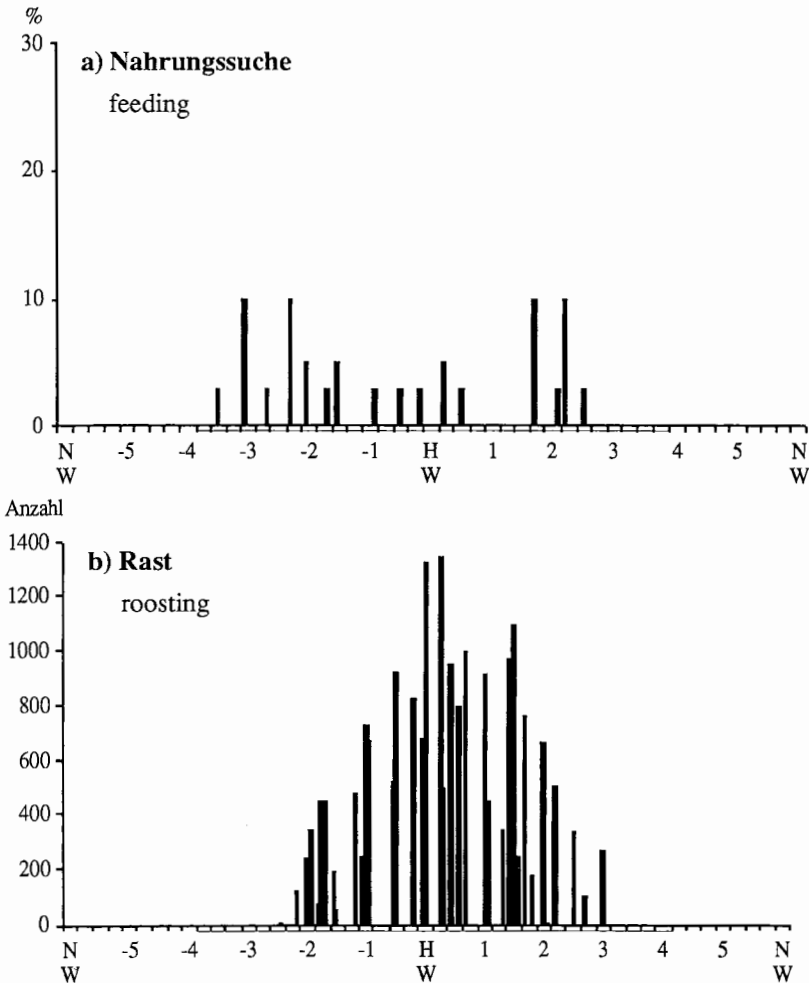


Abb. 23: Aktivitätsmuster mausernder Eiderenten bei Blauortsand. a) Anteil nahrungssuchender Eiderenten. b) Anzahl Eiderenten auf dem Hochwasser-rastplatz Blauortsand. Beobachtungen vom 5. 7., 19. 7. und 13. 8. 1989. Auf der x-Achse ist die Zeit zwischen Hochwasser (HW) und Niedrigwasser (NW) in Stunden angegeben. Die durchgezogene Linie kennzeichnet die Beobachtungszeit.

Fig. 23: Activity pattern of moulting eiders at Blauortsand. a) Proportion of feeding eiders. b) Number of eiders on the high-tide roost on Blauortsand. Observations on 5. 7., 19. 7. and 13. 8. 89. On the x-axis time from high-tide (HW) to low-tide (NW) is given in hours.

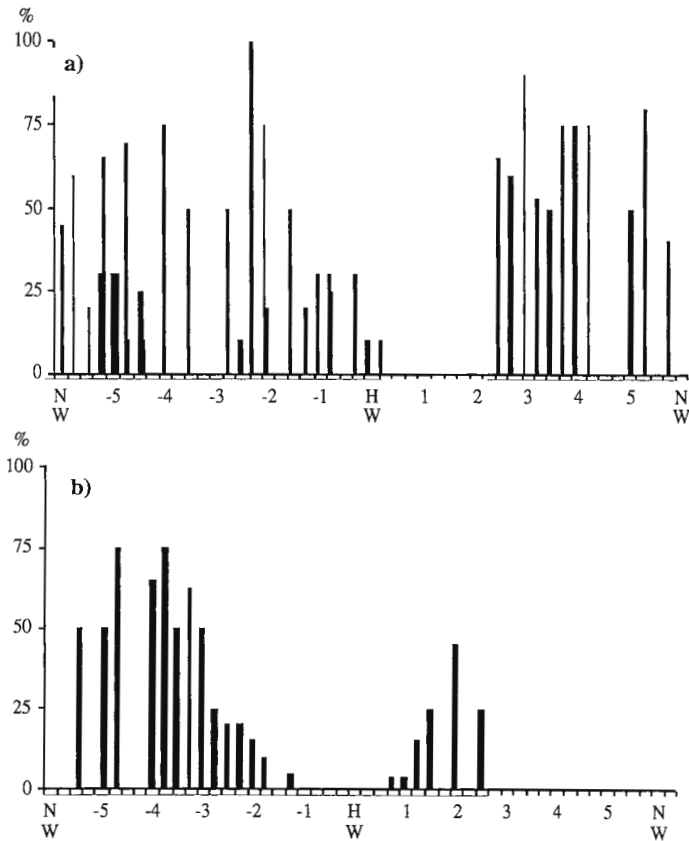


Abb. 24: Aktivitätsmuster der Eiderente in zwei Teilgebieten des Königshafens, Sylt, im Winter. Angegeben ist der Anteil nahrungssuchender Eiderenten. a) Östlich von Uthörn. Beobachtungen vom 14./15. 10., 4./5. 11. und 10. 12. 1989 mit 200–400 Eiderenten, die Miesmuscheln fraßen. b) Nördlich von Uthörn. Beobachtungen vom 12. 12. und 13. 12. 1989 mit 800 cockle feeding eiders. Auf der x-Achse ist die Zeit zwischen Hochwasser (HW) und Niedrigwasser (NW) in Stunden angegeben. Die durchgezogene Linie kennzeichnet die Beobachtungszeit. (Die y-Achse hat einen anderen Maßstab als in Abb. 23 a!)

Fig. 24: Activity pattern of eiders in two subareas of the Königshafen, Sylt, in winter. The proportion of feeding eiders are given a) east of Uthörn. Observations on 14./15. 10., 4./5. 11. and 10. 12. 1989 of about 200–400 mussel feeding eiders. b) North of Uthörn. Observations on 12. 12. and 13. 12. 1989 of 800 cockle feeding eiders. On the x-axis time from high-tide (HW) to low-tide (NW) is given in hours. The solid line indicates observation time. (The scale of the y-axis differs from Fig. 23 a!)

Gründeln unmöglich machten, zunächst eingestellt und erst nach ½ Stunde fortgesetzt wurde. Teilweise wechselten Eiderenten fliegend von einem Nahrungsgebiet zum anderen, wenn beispielsweise eine Muschelbank trockenfiel.

Ab Oktober wird die Balz die zweitwichtigste Aktivität der Eiderente. Vor der Hamburger Hallig verbrachten Eidererpel an drei Beobachtungstagen im Oktober und November 1989 etwa 20 % der Helligkeitsperiode mit der Balz.

Die einzelnen Schwärme verhalten sich oft auch innerhalb eines Gebietes unterschiedlich. Im Königshafen verhielten sich etwa 10 % der anwesenden Eiderenten gegenläufig zu dem in Abb. 24 dargestellten Aktivitätsrhythmus und rasteten bereits bei auflaufendem Wasser auf Uthörn. Die Nahrungssuche erstreckte sich bei diesen Vögeln auf die Niedrigwasserphase, in der sie auf tiefliegenden Miesmuschelbänken gründelten.

6. Diskussion

Seit der grundlegenden Arbeit von LACK (1954) wird die Nahrung als wichtigster Faktor für die Regulierung der Bestände freilebender Tiere angesehen. Die Regulierung bezieht sich zunächst auf die Limitierung von Populationen durch begrenzte Nahrungsressourcen in ihren Jahres-Lebensräumen. Die Limitierung einer Gesamtpopulation erfolgt nicht immer kontinuierlich, sondern oft an saisonal – teilweise nicht alljährlich auftretenden – oder räumlich – auf Teile des Jahres-Lebensraumes (z. B. Brut-, Mauser- oder Überwinterungsgebiete) – begrenzten Engpässen im Nahrungsangebot (NEWTON 1980). Die Regulierung der Bestände bezieht sich auch auf die räumliche Dichteregulierung in dem Sinne, daß Gebiete mit hohem Nahrungsangebot höhere Bestände beherbergen als Gebiete mit einem niedrigen Nahrungsangebot (LACK 1954). Ausgangspunkt für diese Aussage waren u. a. die Beobachtungen von JESPERSEN (1924), der eine positive Beziehung zwischen der Dichte des Zooplanktons und dem Vorkommen von Seevögeln auf dem Atlantik feststellte. Die Dichteregulierung in Teilen des Verbreitungsgebietes einer Art spiegelt dabei nicht allein statische Unterschiede in der Qualität der aufgesuchten Habitate wider, sondern folgt auch (durch Bestandsverlagerungen) Schwankungen des Nahrungsangebotes. Diese können saisonal oder aber durch die Ausbeutung des Nahrungsangebotes bedingt sein. Bestandsverlagerungen als Folge der Ausnutzung des Nahrungsangebotes setzen dabei keinesfalls die Erschöpfung desselben voraus. Es genügt, wenn sich die geringere Dichte des Nahrungsangebotes auf die Geschwindigkeit der Nahrungsaufnahme und damit auf das Zeitbudget des Vogels auswirkt. Theoretische Überlegungen, die nachfolgend vielfach im Experiment und bei Freilanduntersuchungen bestätigt wurden, besagen, daß ein Prädator ein Nahrungsgebiet (patch) wechseln soll, wenn die Aufnahmerate in dem patch auf die durchschnittliche Aufnahmerate im übrigen Habitat abfällt (CHARNOV 1976).

Zur Limitierung der Ostseepopulation der Eiderente, zu der die Bestände des Wattenmeeres gehören (siehe Kap. 2), lassen sich mit den vorliegenden Ergebnissen keine Aussagen treffen. Die Untersuchungen im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer beschränken sich dafür auf einen zu kurzen Zeitraum und einen zu kleinen Teil der Gesamtpopulation (< 10 %). Bei der Betrachtung der Beziehungen zwischen dem Nahrungsangebot im Wattenmeer und den Beständen und der Verbreitung der Eiderente in diesem Gebiet ist es jedoch notwendig, die Entwicklung des Gesamtbestandes mit in die Überlegungen einzubeziehen.

Zwei Fragen stehen somit im Vordergrund:

A. Ist die Zunahme der Eiderentenbestände im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer primär auf Veränderungen in der Ostsee oder auf Veränderungen im Wattenmeer zurückzuführen?

B. In welchem Maße sind saisonale Bestandsverlagerungen im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer auf die Ausnutzung des Nahrungsangebotes durch die Eiderente und auf saisonale Änderungen des Nahrungsbedarfs zurückzuführen?

zu A.:

Das Vorkommen der Eiderente im Wattenmeer ist gekennzeichnet durch die randliche Lage zum Hauptverbreitungsgebiet der Ostseepopulation. Die Untersuchungen im Wattenmeer deuten auf einen starken Austausch der Bestände nicht nur zu den Hauptzugzeiten hin. Für eine Zunahme der Bestände im Wattenmeer sind somit mehrere Ursachen denkbar:

1. Die Zunahme der Ostseepopulation führt zu allgemein höheren Beständen in allen Bereichen des Verbreitungsgebietes.
2. Verschlechterungen in den Mauser- und Überwinterungsgebieten der dänischen Ostsee führen zu Bestandsverlagerungen in das Wattenmeer.
3. Die Eutrophierung der Nordsee führt zu einem besseren Nahrungsangebot und damit höheren Beständen im Wattenmeer.
4. Als Folge dreier milder Winter ergibt sich kurzfristig ein überdurchschnittliches Nahrungsangebot, das zu hohen Konzentrationen in Teilen des Wattenmeeres führt.

Die Höhe der Bestände in einem Teilgebiet ergibt sich aus der relativen Attraktivität im Vergleich zu anderen Gebieten, die in allen Gebieten unabhängig voneinander steigen oder sinken kann.

Angesichts der Zunahme des Nahrungsangebots in allen Teilen des Verbreitungsgebietes der Ostseepopulation der Eiderente (siehe Kap. 4.3) ist es nicht sicher zu sagen, ob der Anstieg der Gesamtpopulation primär in den Brutgebieten oder in den Überwinterungsgebieten verursacht wird. Für eine Regulierung der Population in den Brutgebieten gibt es jedoch einige Anhaltspunkte. Im finnischen Schärengbiet von Söderskär hat sich der Brutbeginn in 30 Jahren um 14 Tage vorverlegt, und parallel zum Bestandsanstieg erhöhte sich dort die durchschnittliche Gelegegröße (HARIO & SELIN 1986). Dies ist als klarer Hinweis darauf zu werten, daß die Zunahme durch verbesserte Bedingungen in den Brutgebieten und nicht durch eine höhere Überlebensrate in den Überwinterungsgebieten verursacht wird. Es ist jedoch unklar, inwieweit dieses Ergebnis auf alle Teile der Population übertragbar ist, zumal sich theoretisch beide Effekte ergänzen können. Die sehr kurze Zeit, die Eiderenten in den Brutgebieten verbringen (die Erpel nur wenige Wochen) und der relativ hohe Anteil Nichtbrüter bei insgesamt niedriger Nachkommens-Produktion (0,9–2,2 flügge Junge/Paar, BERGMANN 1939; HILDÉN 1964; PAAVO-LAINEN 1957) spricht jedoch grundsätzlich für eine Limitierung durch die Kapazität der Brutgebiete (ALERSTAM & HÖGSTEDT 1982; s. a. COULSON 1987).

Es ist daher als wahrscheinlich anzusehen, daß auch bei gleichbleibenden Nahrungsbedingungen in den Überwinterungsgebieten der Eiderente eine Zunahme der Gesamtpopulation auftreten würde. Die regional unterschiedliche Entwicklung im Wattenmeer, die besonders in den drei vergangenen Jahren deutlich wurde, zeigt jedoch, daß diese Entwicklung auch durch Veränderungen im Wattenmeer gelenkt wird. Die enorme Bestandszunahme im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer in den letzten drei Wintern geht weit über den beobachteten Anstieg der Gesamtpopulation von 10 % pro Jahr (FRANZMANN 1989; LAURSEN 1989) hinaus und ist ein klarer Beleg für Bestandsverlagerungen. Der hohe Anteil adulter Männchen an den schleswig-holsteinischen Beständen, der mit anderen Gebieten übereinstimmt, zeigt dabei, daß es nicht zu einem reinen Zustrom von Jungvögeln gekommen ist. Ob es sich dabei um eine Verlagerung innerhalb des Wattenmeeres oder einen Zustrom aus der Ostsee, bzw. ein längeres Verweilen im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer handelt, kann nicht beurteilt werden.

Auch die langfristige Entwicklung der Eiderentenbestände im Wattenmeer verläuft regional unterschiedlich. Die Diskussion möglicher qualitativer Unterschiede der verschiedenen Teile des Wattenmeeres und der Einfluß langfristiger Veränderungen der Benthosgemeinschaften soll jedoch später geführt werden, da hierzu auch die Aspekte der Dichteregulierung berücksichtigt werden sollen.

zu B:

Regional und saisonal variierende Verbreitungsmuster können sowohl durch Veränderungen im Nahrungsangebot als auch im Nahrungsbedarf des Konsumenten verursacht werden. Zum Verständnis dieser Verlagerungen ist daher eine genaue Kenntnis der Ansprüche an das Nahrungsangebot (Selektivität) und möglicher Veränderungen des Nahrungsbedarfs wichtig.

1. Nahrungswahl

Die Ergebnisse der Untersuchungen über die Selektierung bestimmter Muschelgrößen durch Eiderenten im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer unterscheiden sich teilweise deutlich von den in der Literatur angegebenen Werten. Im schottischen Ythan-Ästuar lag die durchschnittliche Länge gefressener Miesmuscheln bei 18 mm (MILNE & DUNNET 1972), im Firth of Forth fraßen Eiderenten vor allem Miesmuscheln < 30 mm, obwohl 65 % des Nahrungsangebots größer als 40 mm war (PLAYER 1971). In der Kieler Bucht wurden vor allem Miesmuscheln zwischen 20 und 30 mm und Herzmuscheln zwischen 10 und 20 mm aufgenommen (KIRCHHOFF 1979). Im Niederländischen Wattenmeer fraßen Eiderenten im Mittel Herzmuscheln, die kleiner als das durchschnittliche Angebot waren (SWENNEN 1976). In der dänischen Ostsee wurden dagegen vor allem Miesmuscheln zwischen 30 und 40 mm Länge gefressen, über die Größe der dort vorkommenden Muscheln ist jedoch nichts bekannt (MADSEN 1954). Untersuchungen im dänischen Wattenmeer erbrachten den schleswig-holsteinischen Werten entsprechende Ergebnisse (LAURSEN, pers. Mitt.). Bis auf die zwei letztgenannten Arbeiten wird also allgemein eine Selektion relativ kleiner Muscheln angegeben. Die eigenen Untersuchungen ergaben dagegen, daß teilweise gar keine Selektion stattfindet und, daß wenn selektiert wird, bei Herzmuscheln relativ große und bei Miesmuscheln relativ kleine bevorzugt werden.

Der Nährwert von Muscheln steigt exponentiell mit ihrer Länge an. Eine Eiderente kann ihren täglichen Nahrungsbedarf von 138 g AFTG (SWENNEN 1976) mit 63 Miesmuscheln von 70 mm Länge, mit 540 Miesmuscheln von 35 mm Länge oder aber mit 26.000 Miesmuscheln von 10 mm Länge decken (berechnet nach Daten von M. RUTH). MADSEN (1954) fand in Mägen von Eiderenten bis zu 1600 Muscheln < 20 mm, welches zeigt, daß auch eine Ernährung mit recht kleinen Muscheln möglich ist. Aus der angegebenen Längen-Gewichtsbeziehung ist jedoch nicht zu folgern, daß die Ernährung mit möglichst großen Muscheln, also bis zu der Größe, die ein Tier schlucken kann, die optimale Art der Ernährung ist. Die relative Profitabilität eines Nahrungsobjektes (hier: Muschel) bestimmter Größe wird allgemein als Energiegewinn pro Handhabungszeit (J/sec) bestimmt (z. B. DRAULANS 1982; SUTHERLAND & ENS 1987). Nach allgemein anerkannten Optimalitätsmodellen sollten Tiere die Größe auswählen, die den höchsten Energiegewinn pro Handhabungszeit liefert (z. B. KREBS & DAVIES 1984). Die optimale Größe eines Nahrungsobjektes ist dabei auch wesentlich von der angewandten Technik des nahrungsuchenden Tieres abhängig. So selektieren Austernfischer, je nachdem ob sie die Technik „Hämmern“ oder „Stechen“ anwenden, unterschiedlich große Miesmuscheln (SUTHERLAND & ENS 1987).

Die Nahrungsaufnahme der Eiderente läßt sich gut mit der der Reiherente, *Aythya fuligula*, vergleichen, mit der DRAULANS (1982 und 1984) ausführliche Experimente zur Größenselektion durchgeführt hat. Reiherenten, die mit losen Wandermuscheln, *Dreissena polymorpha*, unterschiedlicher Größen gefüttert wurden, erzielten die höchsten Energiegewinne pro Handhabungszeit bei 15–20 mm langen Muscheln. Kleinere Muscheln waren aufgrund des geringen Nährwertes, größere aufgrund der exponentiell zur Länge zunehmenden Handhabungszeit weniger profitabel. Für die wesentlich größere Eiderente (Gewicht etwa 2200 g, gegenüber etwa 700 g für die Reiherente) kann davon ausgehend eine optimale Muschelgröße von etwa 30–40 mm vermutet werden, was erklären würde, warum bei Herzmuscheln eine Selektion relativ großer und bei Miesmuscheln eine Selektion relativ kleiner Exemplare stattfindet. DRAULANS' Reiherenten fraßen im Experiment jedoch deutlich kleinere Muscheln, als nach den Profitabilitätsberechnungen zu erwarten war. Er erklärt dies damit, daß bei großen Muscheln die Gefahr von Zeitverlusten durch irrtümliche Aufnahme zu großer Muscheln gegeben ist. SWENNEN (1976) führt die Bevorzugung kleiner Herzmuscheln auf die geringere Verletzungsgefahr des Magen-Darm-Trakts zurück, nachdem er mehrere tote Eiderenten mit inneren Verletzungen durch Schalenbruchstücke gefunden hatte. Die Selektivität eines Tieres wird neben der Profitabilität der verschiedenen Größen von weiteren Faktoren, wie der Dichte und der Struktur des Nahrungsangebots, sowie von Zeit und Aufwand beeinflusst, die benötigt werden, ein bestimmtes Nahrungsobjekt zu finden. Daher werden nicht allein die theoretisch optimalen Größen gefressen. Bei der Betrachtung der Selektivität im Freiland sind diese Faktoren daher mit zu berücksichtigen. Insbesondere ist die Zeit zum Auffinden der Nahrung in die Profitabilitätsberechnung mit einzubeziehen (KREBS & DAVIES 1984). Betrachtet man die Daten aus dem Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer und addiert Handhabungszeit und Suchzeit als die Zeit zur Aufnahme einer Muschel zusammen (Abb. 20), so ergibt sich bei der Herzmuschel ein Anteil von durchschnittlich 5–8 %, für die Miesmuschel dagegen von 15–20 % Handhabungszeit an der Gesamtzeit. Daraus

läßt sich erklären, warum bei der Herzmuschel auch ein sehr breites Nahrungsangebot innerhalb eines aufgesuchten Nahrungsgebietes gleichmäßig genutzt wird, während bei der Miesmuschel stärker die bevorzugten Größen ausgewählt werden. Bei der Herzmuschel bringt es für die Eiderente keinen Vorteil, einmal gefundene Muscheln von geringerer Profitabilität liegenzulassen, da sie bereits 95 % der Arbeit getan hat und auch eine große Herzmuschel keinen bedeutenden Zeitverlust verursacht. Bei der Miesmuschel ist die Situation anders. Auf einer Miesmuschelbank bezieht sich die Suchzeit weitgehend auf das Suchen einer geeigneten Muschel, und die Aufnahme einer „falschen“ Muschel wirkt sich bei Handhabungszeiten von teilweise über einer Minute wesentlich gravierender auf das Zeitbudget der Ente aus. Bei der Miesmuschel kommt als Hindernis für die Nahrungsaufnahme hinzu, daß sich die Muscheln mit ihren Bysussfäden zu dichten Klumpen verspinnen, aus denen die Eiderenten einzelne Muscheln ablösen müssen. Die Handhabungszeit hängt hier also nicht allein von der Größe der jeweiligen Muschel ab.

Die Ergebnisse zeigen, daß die Selektierung bestimmter Größen wesentlich über die Wahl des Nahrungsgebietes erfolgt, in dem die vorhandenen Größen relativ gleichmäßig genutzt werden. Dies belegt eine effektive Strategie, die Suchzeit nach bevorzugten Größen zu reduzieren und so die Nahrungsaufnahme zu optimieren. Fütterungsexperimente an Austernfischern, welchen ein, den natürlichen Bedingungen entsprechendes Nahrungsangebot aus einer Altersklasse Herzmuscheln angeboten wurde, erbrachten gleichlautende Ergebnisse (LEOPOLD et al. 1989). Innerhalb eines patches Herzmuscheln ließ sich die Nahrungsaufnahme nicht durch die Selektion möglichst profitabler Größen optimieren, da die verlängerte Suchzeit im schlechten Verhältnis zum gesteigerten Energiegewinn stand.

Bezieht man den notwendigen Aufwand der Nahrungssuche mit in die Überlegungen ein, so werden weitere Schwierigkeiten bei der Auswahl der „idealen“ Muschel deutlich. Im Wattenmeer sind Nahrungssuche im Flachwasser (gründeln, Trampelkühlen) und im Tiefwasser (tauchen) zu unterscheiden. Gründeln ist mit geringem Aufwand und höherem Erfolg (Aufnahme/Zeit) dem Tauchen vorzuziehen. Die sich ändernden Wasserstände erlauben das Gründeln jedoch nur etwa eine Stunde pro Tidephase, wobei die Eiderenten – dem Wasserstand folgend – oft Kilometer zurücklegen müssen, also nicht an einem Ort mit einem relativ günstigen Nahrungsangebot verweilen können. Beim Tauchen gilt dies in ähnlicher Weise, da es energetisch sehr aufwendig ist, gegen Strömungen die Position über einer Muschelbank zu halten. Je nach Lage der Nahrungsgebiete ist nur eine eng begrenzte Zeit vorhanden, in der eine Eiderente ohne zusätzlichen Aufwand eine bestimmte Stelle nutzen kann.

Die Lage der Nahrungsgebiete zu den Rastplätzen, aber auch die Lage verschiedener Nahrungsgebiete zueinander, die im Laufe einer Tide aufgesucht werden, beeinflusst den für die Nahrungssuche notwendigen Aufwand wesentlich. Nahrungsgebiete, die mit der Strömung gewissermaßen „kostenlos“ erreicht werden können, sind zweifellos attraktiver als andere – wenn die anderen Faktoren konstant sind –, die aktiv schwimmend oder fliegend erreicht werden müssen. Austernfischer vermeiden dementsprechend weite Nahrungsflüge und suchen bevorzugt in der Nähe ihrer Rastplätze nach Nahrung (ZWARTS 1983). Die Rast auf trockenfallenden

Sandbänken ist wichtig, weil die auf dem Wasser treibenden Enten die Position gegen Verdriftungen durch Strömungen und Wind aktiv korrigieren müssen.

Werden diese und einige andere Faktoren berücksichtigt, die sich fördernd oder hindernd auf die Geschwindigkeit oder den Aufwand der Nahrungssuche der Eiderente auswirken können, so lassen sich eine Reihe von Kriterien angeben, die die Qualität von Muschelbeständen bestimmen:

- Dichte der Muschelbestände
- Größe der Muscheln
- Struktur, relativer Anteil der bevorzugten Größe, Anteil von Totschill
- Wassertiefe, Überflutungsdauer, Dauer des günstigsten Wasserstandes
- Stärke der Vertrossung (Miesmuschel)
- Sedimentstruktur (Herzmuschel)
- Lage der Nahrungsgebiete zu den Rastplätzen.

Möglicherweise bestehen außerdem wichtige Unterschiede zwischen den Muschelarten (Schalendicke, unterschiedliche saisonale Gewichtsveränderungen u. a.), die hier nicht berücksichtigt werden können. Der Einfluß von Störungen wurde hier nicht aufgelistet, da er nicht nur einzelne Nahrungsgebiete betrifft. Er kann jedoch alle anderen Kriterien überlagern (s. THIEL et al., im Druck).

Die Wahl der profitabelsten Muschelgröße wird also durch zahlreiche weitere Entscheidungen, bei sich ständig ändernden Bedingungen, überlagert. Einige der angegebenen Faktoren beeinflussen sich zudem noch gegenseitig. So ist die Größe von Herzmuscheln (BEUKEMA & CADEE 1986; RUTH, pers. Mitt.) und ihr relativer Fleischgehalt (SUTHERLAND 1982a) zumindest in einigen Gebieten negativ mit der Dichte der Population korreliert. Die günstigsten Nahrungsgebiete muschelfressender Vögel können dann in Bereichen mittlerer Dichten und Größen liegen (SUTHERLAND 1982b).

Die oben dargestellten Ansprüche der Eiderente an ihre Nahrungsgebiete sind ein Hinweis darauf, daß die saisonalen Bestandsverlagerungen (Abb. 8 und 9) auf die Ausnutzung des Nahrungsangebotes durch die Eiderente zurückzuführen sind. Auch wenn die Zehrung der Eiderente im Vergleich zur Produktion von Herz- und Miesmuschel relativ gering ist, kann sie durchaus eine Ausnutzung der bevorzugten Flächen und Größen verursachen und so die relative Attraktivität der aufgesuchten Gebiete verringern. Da kein deutlicher Zusammenhang der Verbreitung der Eiderente mit regionalen Unterschieden im Nahrungsangebot (Abb. 10) oder der Zusammensetzung der Eiderentennahrung (Abb. 13) offensichtlich ist, kann gefolgert werden, daß die Wahl der Aufenthaltsgebiete der Eiderente im Wattenmeer wesentlich von den oben diskutierten lokalen Faktoren beeinflusst wird.

2. Nahrungsbedarf

Der Nahrungsbedarf und die Zeit, die benötigt wird, ihn zu decken, sind mitentscheidend für Nahrungs- und Habitatwahl der Eiderente im Wattenmeer. Sie bestimmen beispielsweise, ob die Eiderente mit einer Stunde Gründeln auskommt, oder ob sie zusätzlich tauchen muß. Die Beobachtungen zum Aktivitätsrhythmus belegen eine wesentlich höhere Nahrungsaufnahme im Winter als während der

Mauser im Sommer. Der enorme Unterschied in der für die Nahrungssuche verwendeten Zeit (ca. 1 Stunde pro Tag während der Mauser, 8–12 Stunden im Winter) überrascht, denn die Mauser bedeutet einen zusätzlichen Energiebedarf für den Vogel (PAYNE 1972). Der Energiegewinn ist jedoch nicht proportional zu der Zeit, die für die Nahrungssuche verwendet wird, da die Aufnahmezeit nicht konstant bleibt. Je mehr Zeit eine Eiderente mit der Nahrungssuche verbringt, desto höher wird der Anteil, den sie auf suboptimalen Flächen verbringt, da die Tiden für eine ständige Veränderung der Lage und der äußeren Bedingungen sorgen. Es kann daher nicht von einer Reduzierung der Nahrungsaufnahme um 80–90 % während der Mauser ausgegangen werden.

Die niedrige Nahrungsaufnahme trotz des zusätzlichen Energiebedarfs läßt sich durch zwei mögliche Strategien erklären:

1. Eiderenten verbrauchen zur Mauser körpereigene Reserven.
2. Eiderenten reduzieren während der Mauser alle energieaufwendigen Aktivitäten und verringern so den Nahrungsbedarf.

Beide Möglichkeiten schließen sich nicht gegenseitig aus, da der Nahrungsbedarf auch bei weitgehender Reduzierung der Aktivitäten noch höher als die Nahrungsaufnahme sein kann.

Die Bedeutung körpereigener Reserven für die Mauser des Großgefieders bei Anatiden wurde, ausgehend von Untersuchungen an Schnee- und Ringelgänsen, *Chen caerulescens* und *Branta bernicla*, (ANKNEY 1979 und 1984) und Stockenten, *Anas platyrhynchos*, (PEHRSSON 1987; YOUNG & BOAG 1982) als gering eingestuft. Für den das Großgefieder ebenfalls synchron mausernden Haubentaucher, *Podiceps cristatus*, kam PIERSMA (1988) zu der gleichen Aussage. Es wird ausgeschlossen, daß körpereigene Reserven für die Federproduktion verwendet werden. Niedrige Körpergewichte und reduzierte Flugmuskulatur während der Mauser werden bei diesen Arten rein funktionell erklärt. Die einzelnen Arten verfolgen jedoch unterschiedliche Strategien bei der Mauser. Stockenten zeigen im Gegensatz zu den Gänsen direkt vor der Mauser eine deutliche Gewichtszunahme um 10–20 %. Während der Phase der Flugunfähigkeit reduzieren sie die Nahrungsaufnahme und zehren kurzzeitig von den Reserven (PEHRSSON 1987; YOUNG & BOAG 1982). Haubentaucher verringern die Nahrungsaufnahme für kurze Zeit um bis zu 80 %, ohne daß jedoch eine vorherige Gewichtszunahme erfolgt (PIERSMA 1988). Die Verringerung von Aktivitäten während der Mauser ist eine verbreitete Verhaltensweise bei Vögeln. Sie dient, neben dem Ausgleich zusätzlichen Energiebedarfs durch die Erneuerung des Gefieders, möglicherweise dem Schutz der nachwachsenden Federn (KING 1980). Darauf weist auch die nur kurze Verringerung der Nahrungsaufnahme beim Haubentaucher, wenn die Federn die halbe Länge erreicht haben, hin (PIERSMA 1988). Für Stockenten mag der Vorteil darin bestehen, daß sie die Zeit der Flugunfähigkeit in Gebieten mit niedrigem Nahrungsangebot, aber besserem Schutz vor Feinden, verbringen können (PEHRSSON 1987). Die für diese Arten vorgebrachten Argumente sind teilweise auf die Eiderente übertragbar. Die Erpel erreichen das Höchstgewicht im Winter und nehmen dann kontinuierlich bis zur Mauser ab (MILNE 1976) – eine den Gänsen und dem Haubentaucher entsprechende Gewichtsentwicklung. Es liegen jedoch keine Hinweise vor,

daß die Mausegebiete der Eiderente ein niedrigeres Nahrungsangebot als andere Flächen im Wattenmeer bieten. Auch eine Verletzungsgefahr für die nachwachsenden Federn, wie für den Haubentaucher angenommen, ist beim Gründeln nicht gegeben. Für die Eiderente ist somit keine Notwendigkeit für eine Fastenperiode während der Mauser ersichtlich.

Die Möglichkeit, die Mauser überwiegend mit körpereigenen Reserven durchzuführen, dürfte für Eiderenten kaum gegeben sein, wenn man bedenkt, daß die Erpel im Juni zunächst das Kleingefieder mausern und ins Schlichtkleid wechseln, im Juli und August das Großgefieder mausern, um im September wieder ins Prachtkleid zu wechseln, also etwa 3 ½ Monate in der Mauser sind. Der Wechsel des Kleingefieders ist möglicherweise sogar aufwendiger, da das Kleingefieder mengenmäßig das Großgefieder übertrifft (YOUNG & BOAG 1982). Die Mauser des Kleingefieders beeinträchtigt außerdem die Isolierfähigkeit des Gefieders und erhöht so die Kosten für Thermoregulation (KING 1980).

Während der Mauser im Sommer können Eiderenten vor allem auf zwei Weisen den täglichen Energieverbrauch verringern:

1. Durch Reduzierung der Aktivitäten und Maximierung der Rastzeiten. Außer Rasten und Nahrungssuche wurden während dieser Zeit praktisch keine weiteren Aktivitäten festgestellt, während im Winter Balz (ab Oktober), Flugaktivität u. a. hinzukommen. Die Reduzierung der Nahrungsaufnahme bedeutet ebenfalls eine deutliche Einsparung. Eine Reduzierung der Aktivitäten und eine Erhöhung der Rastzeiten, als Folge erhöhten Energiebedarfs, wurde bei *Anas rubripes* im Winter beobachtet (BRODSKY & WEATHERHEAD 1984 und 1985).

2. Durch geringeren Aufwand für die Thermoregulation, aufgrund höherer Luft- und Wassertemperaturen. Auch hier wirkt sich die Reduzierung der Nahrungsaufnahme positiv aus. Eiderenten nehmen täglich eine etwa ihrem Körpergewicht entsprechende Menge Muscheln zu sich, um ihren (rechnerischen) Energiebedarf (etwa 3000 kJ, SWENNEN 1976) zu decken. Die Nahrung hat im ungünstigsten Fall eine Temperatur von 0°C und entzieht der Eiderente Wärme. Zusätzlich trinken Eiderenten nach jeder aufgenommenen Muschel Seewasser (eig. Beob.). Geht man von etwa 2 Litern aufgenommenen Wassers aus, so verbraucht die Eiderente bei 0°C Wassertemperatur 327 kJ, also etwa 10% des Tagesbedarfs allein für die Erwärmung der Nahrung auf Körpertemperatur. Hinzu kommt, daß der relative Fleischgehalt von Herz- und Miesmuschel im Winter um bis zu 50% absinken kann (DARE & EDWARDS 1975; HANCOCK & FRANKLIN 1972), wodurch Eiderenten nicht nur die doppelte Anzahl von Muscheln aufnehmen müssen, um ihren täglichen Bedarf zu decken, sondern auch zusätzlich Nahrung benötigen, um den erhöhten Aufwand bei der Nahrungssuche (Aktivität und Thermoregulation) zu kompensieren.

Je höher der Nahrungsbedarf ist, desto mehr Zeit benötigen Eiderenten für die Nahrungssuche, wodurch der Anteil, den sie auf ungünstige Flächen und zu ungünstigen Zeiten (tauchen) fressen müssen, steigt und die Relation von Aufwand zu Erfolg (Energiegewinn/Energieausgaben) ungünstiger wird.

Es kann daher als weitgehend sicher angenommen werden, daß der im Winter höhere Zeitaufwand für die Nahrungssuche auf die ungünstigeren äußeren Bedin-

gungen zurückzuführen ist, während in den Sommermonaten die günstigeren äußeren Bedingungen und das ökonomische Verhalten der Eiderenten dafür sorgen, daß der Nahrungsbedarf trotz Mauser relativ niedrig liegt. Die Beobachtung, daß nicht-mausernde Weibchen in den Trupps mausernder Männchen keinen erkennbar abweichenden Aktivitätsrhythmus zeigten, ist ein weiterer Hinweis darauf, daß die niedrige Aktivität im Sommer saisonal und nicht durch den physiologischen Zustand des Vogels bedingt ist. Für eine genauere Klärung dieser Frage wären jedoch detaillierte Untersuchungen vor und nach der Mauser, vor allem die Erstellung individueller Zeit-Energiebudgets notwendig.

Anhand der für die Nahrungssuche verwendeten Zeit läßt sich nicht sagen, daß in den Mausergebieten niedrigere Anforderungen an das Nahrungsangebot gestellt werden. Zur Minimierung des Aufwands für die Nahrungssuche ist ein hohes Nahrungsangebot und eine gute Erreichbarkeit zweifellos günstig. Zu unterschiedlichen Habitatansprüchen im Winter kommt es möglicherweise dann, wenn das Nahrungsangebot im Eulitoral, das in vielen Gebieten bei Niedrigwasser 4–5 Stunden pro Tide für Eiderenten nicht erreichbar ist, nicht ausreicht, um den Tagesbedarf während der Hochwasserperioden zu decken. In diesem Fall muß die Nahrungssuche bei Niedrigwasser im Sublitoral fortgesetzt werden. In den inneren Teilen des Wattenmeeres beschränkt sich das für die Eiderente attraktive Nahrungsangebot des Sublitorals auf die Miesmuschel, die in manchen Bereichen, wie fast dem gesamten Dithmarscher Wattenmeer, fehlt. Der Befund, daß die Bestände der Eiderente im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer von Januar bis März in den Jahren 1987 und 1988 wesentlich auf die sublitoralen Gebiete Nordfrieslands beschränkt waren, ist ein wichtiger Hinweis auf die Bedeutung der sublitoralen Gebiete im Winter. Hohe Winterbestände in Gebieten ohne Möglichkeiten zur Nahrungssuche im Sublitoral sind möglicherweise nur in Jahren mit einem besonders hohen Nahrungsangebot (wie derzeit gegeben) möglich. Bei großräumiger Betrachtung könnte dies erklären, warum Eiderenten bei der Besiedlung des Wattenmeeres zunächst die nördlichen und westlichen Bereiche bevorzugten. Vor allem das Niederländische Wattenmeer, das bereits in den sechziger Jahren Winterbestände um 150.000 Exemplare beherbergte (SWENNEN 1976), mit einem hohen Nahrungsangebot im Sublitoral, das 50 % der Fläche einnimmt, ist aus dieser Sicht besser als Überwinterungsgebiet geeignet als etwa das Dithmarscher Wattenmeer.

Die Ausführungen zur Nahrungswahl und zu den saisonalen Veränderungen des Nahrungsbedarfs verdeutlichen die Zwänge, die das Leben einer Eiderente im Wattenmeer bestimmen. Wirkt die Eiderente zunächst als der „ideale Wattenmeervogel“, der als einziger alle Bereiche des Eu- und Sublitorals und alle Größen der beiden dominierenden Benthosarten nutzen kann, werden bei genauerer Betrachtung eine Vielzahl von Faktoren sichtbar, die diesen Eindruck relativieren. Aus der Summe dieser Faktoren ergeben sich hohe Ansprüche an das Habitat der Eiderente. Abschließend stellt sich somit die Frage, wo liegen die Grenzen der Bestandsentwicklung der Eiderente im Wattenmeer?

Die Auswertung der bis 1987 aus dem gesamten Wattenmeer vorliegenden Zählungen ergab für alle Teile Werte um 10.000 Vogelstage/km² (SWENNEN et al. 1989), welches auf eine mögliche Bestandsobergrenze hinweist. Die Vermutung wurde dadurch gestützt, daß die Bestände in Gebieten, in denen dieser Wert bereits frü-

her erreicht wurde (Niederlande und Dänemark), nicht mehr anstiegen. Die derzeit wesentlich höheren Werte aus dem Schleswig-Holsteinischen Teil widersprechen dem nicht grundsätzlich, da sie zumindest teilweise auf die Entwicklung des Nahrungsangebots in den vergangenen drei Jahren zurückzuführen sind. Die regelmäßigen Bestandsverlagerungen innerhalb des Schleswig-Holsteinischen Wattenmeeres, bei etwa gleicher Intensität der Nutzung (ausgedrückt als Vogeltage pro Fläche), weisen auch hier auf eine einheitliche Obergrenze hin. Aus den Ausführungen zum Nahrungsbedarf der Eiderente wurde jedoch deutlich, daß ein Vogeltag zur Mauser nicht mit einem Vogeltag im Winter gleichzusetzen ist, da er nicht die gleiche Zehrung bedeutet. Außerdem ist zu berücksichtigen, daß die Zehrung der Enten im Sommer durch die Produktion der Mollusken zumindest teilweise kompensiert werden kann, was im Winter nicht der Fall ist. Es ergeben sich daher saisonale Unterschiede in der Zehrung durch die Enten und in der Wirkung der Zehrung auf die Muschelbestände, die eine einheitliche Obergrenze in Frage stellen.

Bei der Betrachtung der Bestandsentwicklung im Wattenmeer wurde ferner deutlich, daß die Bestände in vielen Bereichen nicht angestiegen sind, obwohl sich das Nahrungsangebot durch die Eutrophierung in den vergangenen Jahren deutlich vergrößert hat (BEUKEMA & CADEE 1986). Die Zehrung der Eiderente im Wattenmeer liegt mit etwa 5–7 % der Produktion des Makrozoobenthos und damit etwa 12–15 % der Produktion von Herz- und Miesmuschel (nach BEUKEMA & CADEE 1986) zudem deutlich niedriger als in anderen Gebieten. Im schottischen Ythan-Ästuar entnehmen Eiderenten etwa 40 % der jährlichen *Mytilus*-Produktion (BAIRD & MILNE 1981). Einzelne Miesmuschelbänke können hier im Laufe eines Winters um 80 % in ihrem Bestand reduziert werden (RAFFAELLI et al., im Druck). Im kanadischen St. Lawrence-Ästuar verzehren Eiderenten während des Sommers 10–30 % des Bestandes ihrer Hauptbeute, einer *Littorina*-Art (CANTIN et al. 1974).

Die Muschelbestände des Wattenmeeres sind besonders durch die hohen Fluktuationen gekennzeichnet, die durch Eiswinter ausgelöst werden. Dadurch ergeben sich große Unterschiede in der Biomasse und der Struktur der Muschelbestände zwischen den Jahren. Nach einem Eiswinter müssen Eiderenten bis Mitte August, wenn der neue Jahrgang eine nutzbare Größe erreicht hat, von dem leben, was die Vereisung überlebt hat (oft wenige Prozente des vorhergehenden Bestandes [BEUKEMA 1979; DÖRJES 1980]). Im Wattenmeer erfolgten bislang keine Bestandsrückgänge bei der Eiderente nach Eiswintern, wie sie aus anderen Gebieten beschrieben wurden (PEHRSSON 1978). In Anbetracht des regelmäßigen Auftretens von Eiswintern im Wattenmeer ist es denkbar, daß sich die Höhe der Eiderentenbestände an den Minimalbeständen der Muscheln orientiert. Die Zehrung liegt deshalb im Vergleich zum mittleren Nahrungsangebot relativ niedrig. Sie dürfte nur in Jahren mit niedrigen Muschelbeständen Werte wie in den anderen Gebieten erreichen. Im Ythan-Ästuar treten demgegenüber nur geringe Schwankungen in der Biomasse und der Struktur der Miesmuschelbestände auf (MILNE & DUNNET 1972). Die Eiderenten haben dort also ein „verlässlicheres“ Nahrungsangebot, auf das sich die Bestände einstellen können.

Die Eutrophierung des Wattenmeeres hat vermutlich bisher nur geringen Einfluß auf die Eiderentenbestände gehabt, da das Nahrungsangebot dadurch nicht kon-

stant erhöht wurde und weiterhin den starken Schwankungen der Eiswinter unterworfen ist. Eine nähere Untersuchung der Beziehung zwischen Muschel- und Eiderentenbeständen wäre zu einer genaueren Klärung dieser Frage jedoch wünschenswert.

7. Schlußbetrachtung

Die vorliegende Untersuchung soll einen Einblick in die Beziehungen zwischen den Beständen der Eiderente und den benthischen Gemeinschaften geben. Gemessen an ihrer Konsumtion ist die Eiderente der bedeutendste karnivore Vogel im Ökosystem Wattenmeer. Angesichts der hohen, von den abiotischen Faktoren verursachten Bestandsschwankungen der Muschelbestände im Wattenmeer, wird ihr quantitativer Einfluß auf diese jedoch relativiert.

Auch wenn der Einfluß der Eiderenten auf die Muschelbestände im Vergleich zu anderen Faktoren gering sein dürfte, ist eine genaue Kenntnis davon zum Verständnis ihrer Bedeutung im Ökosystem Wattenmeer wichtig: Durch die Bevorzugung bestimmter Flächen bei der Nahrungssuche und die Auswahl bestimmter Muschelgrößen kann es lokal zu einer effektiven Ausbeutung des Nahrungsangebots kommen. Diese Veränderungen in der Struktur des Nahrungsangebots können Auswirkungen auf die Verbreitung der Eiderente und möglicherweise anderer Vogelarten im Wattenmeer haben.

Die relativ artenarmen Benthosgemeinschaften des Wattenmeeres werden von einer großen Zahl karnivorer Vogelarten genutzt. Die bedeutenden Benthosarten sind daher Nahrungsgrundlage für jeweils mehrere Vogelarten. ZWARTS (1978) fand in einem niederländischen Wattengebiet 13 Vogelarten, die dort – teilweise in direkter Konkurrenz zueinander – von *Nereis diversicolor* lebten. Abb. 25 stellt die entsprechende Situation für die Herzmuschel dar. Junge Herzmuscheln bilden für viele Arten eine wichtige Nahrung, während alte Herzmuscheln, mit 3–4 cm Länge, im Wattenmeer nur von Austernfischer und Eiderente gefressen werden. Die Eiderente nutzt von allen Arten das weiteste Spektrum, auch wenn sie große Herzmuscheln bevorzugt. Eine direkte Konkurrenz wäre vor allem zwischen dem Austernfischer und der Eiderente zu erwarten. Der Austernfischer ist nach der Eiderente der zweitwichtigste Prädator unter den Vögeln im Wattenmeer (SMIT & WOLFF 1983) und hat ähnliche Ansprüche an das Nahrungsangebot wie sie. Eine direkte Konkurrenz zur Eiderente wird in gewissem Umfang dadurch vermieden, daß Austernfischer möglichst nahe an ihren Rastplätzen nach Nahrung suchen (ZWARTS 1983) und ein Gebiet umso länger nutzen können, je länger es trockenfällt. Eiderenten erreichen ihre Nahrungsgebiete dagegen vom Wasser aus und profitieren von langen Überflutungszeiten. In vielen Gebieten treten jedoch Überschneidungen in den genutzten Flächen auf (eig. Beob.).

Eine Konkurrenzsituation kann aber auch dann auftreten, wenn zwei Arten unterschiedliche Größen einer Nahrungsart bevorzugen. Eine Art, die kleine Muscheln nimmt, verringert so das zukünftige Nahrungsangebot für die Arten, die größere Muscheln fressen. Im Wattenmeer konnte dieser Effekt bei Silbermöwe und Austernfischer an Miesmuscheln (ZWARTS & DRENT 1981) und Austernfischer und Brachvogel an Sandklaffmuscheln (ZWARTS & WANINK 1984) festgestellt werden.

8. Zusammenfassung

1. In der Zeit vom 14. 5. 1989 bis zum 17. 3. 1990 wurden im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer 11 Flugzeugzählungen zur Erfassung der Eiderentenbestände durchgeführt. Die Zählungen ergaben einen durchschnittlichen Bestand von 97.000 Exemplaren. Der Höchstbestand wurde im Oktober mit 180.000 Exemplaren, der niedrigste Bestand im Mai mit 15.000 Exemplaren gezählt. Im Juli und August mausern bis zu 160.000 Eiderenten, überwiegend adulte Männchen (mindestens 80%), im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer, das damit das bedeutendste zusammenhängende Mausergebiet der Ostseepopulation der Eiderente ist.

2. Im Jahresverlauf treten deutliche Verlagerungen der Bestände auf, die es erlauben, Mauser- und Überwinterungsgebiete voneinander zu trennen. Eine eindeutige Charakterisierung dieser Gebiete anhand morphologischer oder hydrologischer Daten ist jedoch nicht möglich. Eiderenten scheinen aber im Winter vermehrt die sublitoralen Gebiete des Wattenmeeres zu nutzen.

3. Die jährliche Konsumtion der Eiderente im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer errechnet sich auf $1,9 \text{ g AFTG m}^{-2}$, was etwa 5–7% der jährlichen Produktion des Makrozoobenthos entspricht. Im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer entfallen damit 42% der Konsumtion karnivorer Vögel auf die Eiderente.

4. Die Eiderente nimmt im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer seit langem zu. In den vergangenen 20 Jahren hat sich der Mauserbestand verdreifacht; für den Winterbestand ist erst in den letzten Jahren eine Zunahme erkennbar geworden. Als Hauptursache wird die langfristige Zunahme der Ostseepopulation der Eiderente angesehen, zu der die Bestände des Wattenmeeres gehören. Seit 1987 hat der Bestand im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer um 56% zugenommen, was vor allem im Dithmarscher Wattenmeer zu ungewöhnlich hohen Winterbeständen führte. Die Zunahme der vergangenen drei Jahre ist vermutlich auch eine Folge des nach drei milden Wintern sehr hohen Muschelbestandes im Wattenmeer.

5. Die Nahrung der Eiderente wurde mittels Kotuntersuchungen bestimmt. Die Herzmuschel, *Cerastoderma edule*, ist mit etwa 75% die wichtigste Nahrungsart für die Eiderente. Die Miesmuschel, *Mytilus edulis*, macht fast den gesamten Rest der Nahrung aus. Die Strandkrabbe, *Carcinus maenas*, und *Macoma balthica* sind nur lokal von Bedeutung.

6. Die Längen der von Eiderenten gefressenen Muscheln wurden anhand der im Kot gefundenen Schloßteile der Muscheln bestimmt. Die Eiderenten fressen Herz- und Miesmuscheln über ein weites Spektrum. Die Extremwerte für die Herzmuschel lagen 1989 bei 6 und 34 mm, für die Miesmuschel bei 19 und 65 mm. Es wird eine Bevorzugung von 30–40 mm langen Muscheln angenommen, was bei Herzmuscheln eine Selektierung relativ großer und bei Miesmuscheln eine Selektierung mittlerer bis relativ kleiner Exemplare zur Folge hat. Die Auswahl der bevorzugten Längen erfolgt vor allem über die Wahl der Nahrungsgebiete, in denen dann weitgehend unselektiv gefressen wird.

7. Die Aktivität der Eiderenten im Wattenmeer ist zeitlich eng mit den Tiden korreliert, da die Nahrungsgebiete im Eulitoral nur bei Hochwasser zugänglich sind. Mit auflaufendem Wasser lassen sich die Eiderenten auf die Wattflächen verdriften und suchen dort nach Nahrung. Bei der Nahrungssuche werden drei Techniken

angewendet: Tauchen, Gründeln und Anlegen von Trampelkuhlen. Das Gründeln wird von den Eiderenten als Technik zur Nahrungssuche bevorzugt, was sich in erhöhten Aktivitäten bei günstigen Wasserständen, vor allem während auf- und ablaufendem Wasser, bemerkbar macht.

8. Während der Mauser im Juli und August sind die Eiderenten überwiegend inaktiv und suchen nur etwa eine Stunde pro Tag nach Nahrung. Im Winter nimmt die Nahrungssuche dagegen 8–12 Stunden in Anspruch. Die Unterschiede ergeben sich vermutlich durch die günstigeren äußeren Bedingungen im Sommer, sowie durch die Einschränkung der Aktivitäten und die Ausdehnung der Rastzeiten. Im Winter kann allein der Energieaufwand, der benötigt wird, um die Nahrung auf Körpertemperatur zu erwärmen, bis zu 10 % des Gesamtenergiebedarfs betragen.

9. Die Nahrungs- und Habitatwahl werden im Hinblick auf die Ansprüche der Eiderente an das Nahrungsangebot und die saisonalen Veränderungen im Nahrungsbedarf diskutiert. Es wird verdeutlicht, daß neben der Dichte der Muschelbestände und der Größe der Muscheln eine Reihe weiterer Faktoren die Nahrungswahl beeinflussen. In Anbetracht des erhöhten Nahrungsbedarfs der Eiderente im Winter wird angenommen, daß den sublitoralen Gebieten des Wattenmeeres zu dieser Zeit eine höhere Bedeutung zukommt, da sie für die Eiderente auch bei Niedrigwasser erreichbar sind und so eine längere Nahrungssuche ermöglichen.

9. Summary: Numbers, annual cycle and feeding ecology of the Common Eider, *Somateria mollissima* L. 1758, in the Wadden Sea of Schleswig-Holstein

1. From 14. 5. 89 to 17. 3. 1990 11 aerial surveys were conducted in the Wadden Sea of Schleswig-Holstein to map numbers and distribution of eiders. The counts showed an average number of eiders of 97,000 individuals. Highest numbers were reached during autumn migration in October when 180,000 eiders were counted. Lowest numbers occurred in May totalling only 15,000 eiders. In July and August about 160,000 eiders, mainly adult males (at least 80 %) moult in the Wadden Sea of Schleswig-Holstein, which is therefore the biggest moult site for Baltic Eiders.

2. There are substantial changes in the spatial distribution over the year that allow to separate areas used for moult, during migration or winter, although no obvious differences in the morphology or hydrology of these areas could be found. However, during winter eiders seem to concentrate more over the sublitoral parts of the Wadden Sea.

3. The annual consumption of eiders in the Wadden Sea of Schleswig-Holstein was calculated to be 1.9 g AFDW m⁻², which represents about 5–7 % of average annual production of macrobenthic invertebrates. Eiders take about 42 % of all consumption by carnivorous birds.

4. There is a longterm increase in eider numbers in the Wadden Sea of Schleswig-Holstein. During the last 20 years the number of moulters has tripled, whereas for wintering numbers only in the last years an increase became apparent. The increase refers mainly to the longlasting increase of the Baltic breeding population. Since 1987 the number of eiders in the Wadden Sea of Schleswig-Holstein increased by 56 %, leading to unusual high wintering numbers especially in the southern part. The increase of the last three years might be partly caused by high food stocks following a period of three very mild winters.

5. The food of the eider was investigated by analysis of the droppings on the low-tide roosts. Cockles, *Cerastoderma edule*, are the most important food items and form about 75 % of the eider food. Mussels, *Mytilus edulis*, form nearly the whole rest of it. Shorecrabs, *Carcinus maenas*, and Baltic tellins, *Macoma balthica*, are only of local importance.
6. The sizes of cockles and mussels taken by eiders were determined by measurements of shell fragments (sloshes) found in the droppings. Eiders took these bivalves over a wide range. The sizes for cockles found in 1989 ranged from 6 to 34 mm, for mussels from 19 to 65 mm. A preference of 30 to 40 mm sized bivalves is assumed, which would mean a selection for large sized cockles and a selection for medium to small sized mussels. The selection of the preferred size classes takes mainly place by selection of the feeding areas, which are then used rather unselective.
7. The activities of eiders are highly correlated with the tides, as the feeding areas in the eulitoral zone are only accessible during high tide. Eiders drift with rising tide over the mudflats where they search for food, employing three different techniques: diving, headdipping and trampling. Headdipping occurred to be the preferred method for feeding, resulting in high activity during times of suitable water level, mainly during rising or ebbing tide.
8. During moult in July and August eiders are largely inactive and spend only about one hour per day feeding. In winter feeding requires 8 to 12 hours per day. The differences probably represent differences in the energy demand of the eider due to changes in the climatical conditions from summer to winter and to energy-saving behaviour during summer. In winter the energy required only to warm the food up to body temperature may reach 10 % of the daily budget.
9. Food and habitat choice are discussed in relation to bivalve stocks and seasonal changes in the food demand of the eiders. It is pointed out that apart from density and size of the bivalves several other factors influence food choice. Regarding the high food demand of eiders in winter it is assumed that sublittoral areas are most important during that time as they allow also during low tide access to the feeding grounds and therefore extended feeding time.

10. Schrifttum

- ALERSTAM, T., C. A. BAUER & G. ROOS (1974): Spring migration of Eiders, *Somateria mollissima*, in southern Scandinavia. *Ibis* 116: 194–210.
- ALERSTAM, T. & G. HÖGSTEDT (1982): Bird migration and reproduction in relation to habitats for survival and breeding. *Ornis Scand.* 13: 25–37.
- ALMKVIST, B., A. ANDERSSON, A. JÖGI, M. K. PIRKOLA, M. SOIKKELI & J. VIRTANEN (1974): The number of adult Eiders in the Baltic Sea. *Wildfowl* 25: 89–94.
- ALTMANN, J. (1974): Observational study of behaviour: sampling methods. *Behaviour* 49: 227–267.
- ANDRESEN, H. (1989): Fischerei im Nationalpark. Mskr., Landesamt für den Nationalpark Schleswig-Holsteinisches Wattenmeer, Tönning.
- ANKNEY, C. D. (1979): Does the wing moult cause nutritional stress in Lesser Snow Geese? *Auk* 96: 68–72.

- Ders. (1984): Nutrient reserve dynamics of breeding and molting brant. *Auk* 101: 361–370.
- ASMUS, H. (1987): Secondary production of an intertidal mussel bed community related to its storage and turnover compartments. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 39: 251–266.
- BAIRD, D., P. R. EVANS, H. MILNE & M. W. PIENKOWSKI (1985): Utilization by shorebirds of benthic invertebrate production in intertidal areas. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 23: 573–597.
- BAIRD, D. & H. MILNE (1981): Energy flow in the Ythan estuary, Aberdeenshire, Scotland. *Estuar. Coastl. Shelf Sci.* 13: 455–472.
- BAUER, K. M. & U. N. GLUTZ VON BLOTZHEIM (1969): *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*, Band 3. Anseriformes (2. Teil). Frankfurt.
- BERGMANN, G. (1939): Untersuchungen über die Nistvogelfauna in einem Schärengebiet westlich von Helsingfors. *Acta Zool. Fenn.* 23: 1–134.
- BEUKEMA, J. J. (1976): Biomass and species richness of the macrobenthic animals living on tidal flats of the Dutch Wadden Sea. *Neth. J. Sea Res.* 10: 236–261.
- Ders. (1979): Biomass and species richness of the macrobenthic animals living on a tidal flat area in the Dutch Wadden Sea: Effects of a severe winter. *Neth. J. Sea Res.* 13: 203–223.
- Ders. (1983): Quantitative data on the Benthos of the Wadden Sea Proper. In: WOLFF, W. J. (Ed.): *Ecology of the Wadden Sea*. Rotterdam.
- Ders. & G. C. CADEE (1986): Zoobenthos responses to eutrophication in the Dutch Wadden Sea. *Ophelia* 26: 55–64.
- BRIGGS, K. T., W. B. TYLER & D. B. LEWIS (1985): Aerial surveys for seabirds: methodological experiments. *J. Wildl. Manage.* 49: 412–417.
- BRODSKY, L. M. & P. J. WEATHERHEAD (1984): Behavioural thermoregulation in wintering black ducks: roosting and resting. *Can. J. Zool.* 62: 1223–1226.
- Dies. (1985): Variability in behavioural response of wintering black ducks to increased energy demands. *Can. J. Zool.* 63: 1657–1662.
- BRUN, E. (1971): Predation of *Chlamys islandica* by Eiders. *Astarte* 4: 23–29.
- BUSCHE, G. (1980): Vogelbestände des Wattenmeeres von Schleswig-Holstein. Greven.
- CADEE, G. C. (1986): Increased Phytoplankton Primary Production in the Marsdiep area (Western Dutch Wadden Sea). *Neth. J. Sea Res.* 20: 285–290.
- Ders. & J. HEGEMANN (1974): Primary production of phytoplankton in the Dutch Wadden Sea. *Neth. J. Sea Res.* 8: 240–259.
- CAMPBELL, L. H. (1978): Diurnal and tidal behaviour of Eiders wintering at Leith. *Wildfowl* 29: 174–152.
- Ders. & H. MILNE (1983): Moulting eiders in eastern Scotland. *Wildfowl* 34: 105–107.
- CAMPHUYSEN, K. C. J. & J. VAN DIJK (1983): Zee- end kustvogels langs de Nederlandse kust, 1974–79. *Limosa* 56: 83–230.
- CANTIN, M., J. BEDARD & H. MILNE (1974): The food and feeding of common eiders in the St. Lawrence estuary in summer. *Can. J. Zool.* 52: 319–334.
- CHARNOV, E. L. (1976): Optimal foraging. The marginal value theorem. *Theor. Popul. Biol.* 9: 129–136.
- CONROY, M. J., J. R. GOLDSBERRY, J. E. HINES & P. B. STOTTS (1988):

- Evaluation of aerial transect surveys for wintering American Black Ducks. *J. Wildl. Manage.* 52: 694–703.
- COULSON, J. C. (1984): The population dynamics of the Eider Duck *Somateria mollissima* and evidence of extensive nonbreeding by adult ducks. *Ibis* 126: 525–543.
- DANKERS, N. (1986): Onderzoek naar de rol van de mossel en de mosselcultuur in de Waddenzee – Tussentijds Rapport. RIN-Rapport 86/14. Texel.
- Ders., H. KÜHL & W. J. WOLFF (1983): Invertebrates of the Wadden Sea. In: W. J. WOLFF (Ed.): *Ecology of the Wadden Sea*. Rotterdam.
- Ders., W. J. WOLFF & J. J. ZIJLSTRA (1983): Fishes and fisheries of the Wadden Sea. In: W. J. WOLFF (Ed.): *Ecology of the Wadden Sea*. Rotterdam.
- Ders., K. KOELEMAIJ & J. ZEGERS (1989): De rol van de mossel en de mosselcultuur in het ecosysteem van de Waddenzee. RIN-Rapport 89/9. Texel.
- DARE, P. J. & D. B. EDWARDS (1975): Seasonal changes in flesh weight and biochemical composition of mussels (*Mytilus edulis* L.) in the Conway Estuary, North Wales. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 18: 89–97.
- DEKKER, R. (1989): The macrozoobenthos of the subtidal western Dutch Wadden Sea. I. Biomass and species richness. *Neth. J. Sea. Res.* 23: 57–68.
- DIETRICH, K. & C. KOEPFF (1986): Wassersport im Wattenmeer als Störfaktor für brütende und rastende Vögel. *Natur u. Landschaft* 61: 220–225.
- DIJKEMA, K. S. (1983): Large-Scale Geomorphologic Pattern of the Wadden Sea Area. In: W. J. WOLFF (Ed.): *Ecology of the Wadden Sea*. Rotterdam.
- DÖRJES, J. (1980): Auswirkungen des kalten Winters 1978/79 auf das marine Makrobenthos. *Natur und Museum* 110: 109–115.
- DRAULANS, D. (1982): Foraging and size selection of mussels by the Tufted Duck, *Aythya fuligula*. *J. Anim. Ecol.* 51: 943–956.
- Ders. (1984): Sub-optimal mussel selection by Tufted Ducks *Aythya fuligula*: test of a hypothesis. *Anim. Behav.* 32: 1192–1196.
- DRESCHER, H. E. (1979): Biologie, Ökologie und Schutz der Seehunde im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer. *Beitr. z. Wildbiologie* 1. Meldorf.
- EVANS, P. R. & P. J. DUGAN (1984): Coastal birds: numbers in relation to food resources. In: EVANS, P. R., J. D. GOSS-CUSTARD & W. G. HALE (Ed.): *Coastal waders and wildfowl in winter*. Cambridge University Press. Cambridge.
- EVANS, W. (1909): The food of the Common Eider. *Brit. Birds* 3: 165–167.
- FOLLESTAD, A., B. H. LARSEN & T. NYGARD (1987): Mytende aerfugl i Midt-Norge. *Vår Fuglefauna* 10: 211–214.
- FOLLESTAD, A., B. H. LARSEN, T. NYGARD & N. RÖV (1988): Estimating numbers of moulting eiders *Somateria mollissima* with different flock size and flock structure. *Fauna norv. Ser. C, Cinclus* 11: 97–99.
- FRANZMANN, N. E. (1983): Rapport over flyoptaellinger af faeldende ederfugle i august 1983. *Vildtbiologisk Station Kalø, Rønde*.
- Ders. (1989): Status of the Danish breeding population of the Eider *Somateria mollissima*, 1980–83, with notes on the general population trends in northern Europe. *Dansk Orn. Foren. Tidsskr.* 83: 62–67.
- GJOSAETER, J. & R. SAETRE (1974): Predation of eggs of Capelin (*Mallotus villosus*) by diving ducks. *Astarte* 7: 83–89.
- GOSS-CUSTARD, J. D. (1980): Competition for food and interference among waders. *Ardea* 68: 31–52.

- Ders. (1985): Foraging behaviour of wading birds and the carrying capacity of estuaries. In: SIBLY, R. M. & R. H. SMITH (Ed.): Behavioural Ecology. Blackwell, Oxford.
- HAAPANEN, A. & L. NILSSON (1979): Breeding waterfowl populations in northern Fennoscandia. *Ornis Scand.* 10: 145–219.
- HANCOCK, D. A. & A. FRANKLIN (1972): Seasonal changes in the condition of the edible cockle (*Cardium edule*). *J. Appl. Ecol.* 9: 567–579.
- HARIO, M. & K. SELIN (1986): (A 30 year change in the breeding time of the common eider in the Gulf of Finland). *Suomen Riista* 33: 19–25. (Finnisch mit englischer Zusammenfassung).
- HILDÉN, O. (1964): Ecology of duck populations in the island group of Valassaret, Gulf of Bothnia. *Ann. Zool. Fennici* 1: 153–277.
- HOEK, C. van den, W. ADMIRAAL, F. COLIJN & V. N. de JONGE (1983): The role of algae and seagrasses in the Ecosystem Wadden Sea. In: W. J. WOLFF (Ed.): Ecology of the Wadden Sea. Rotterdam.
- HOOGERHEIDE, J. & C. HOOGERHEIDE (1958): Het aantal Eidereenden (*Somateria mollissima*) bij Vlieland. *Limosa* 31: 151–155.
- JESPERSEN, P. (1924): On the frequency of birds over the high Atlantic Ocean. *Nature* 114: 281–283.
- JOENSEN, A. H. (1973): Moults migration and wing-feather moult of seaducks in Denmark. *Dan. Rev. Game Biol.* 8: 1–42.
- Ders. (1974): Waterfowl populations in Denmark 1965–73. *Dan. Rev. Game Biol.* 9.
- JOHN, W. (1983): Jahreszyklische Variationen im räumlichen Verteilungsmuster des niedersächsischen Seehund-Bestandes und ihre Steuerungsmechanismen. Dritter Periodischer Bericht an die Kommission der Europäischen Gemeinschaft. Göttingen.
- KEMPF, N., D. M. FLEET, H. U. RÖSNER & P. PROKOSCH (1989): Brut- und Rastvogelzählungen im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer. Herausgegeben vom Landesamt für den Nationalpark Schleswig-Holsteinisches Wattenmeer. Tönning.
- KIRCHHOFF, K. (1979): Nahrungsökologische Untersuchungen an benthosfressenden Enten in der Hohwachter Bucht. Diplomarbeit. Kiel.
- KREBS, J. R. & N. B. DAVIES (1984): Einführung in die Verhaltensökologie. Thieme. Stuttgart.
- KUIPERS, B. R., P. A. W. de WILDE & F. CREUTZBERG (1981): Energy flow in a tidal flat ecosystem. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 5: 215–221.
- LACK, D. (1954): The natural regulation of animal numbers. Clarendon Press, Oxford.
- LASIEWSKI, R. C. & W. R. DAWSON (1967): A re-examination of the relation between standard metabolic rate and body weight in birds. *Condor* 69: 13–23.
- LAURSEN, K. (1989): Estimates of Sea Duck Winter Populations of the Western Palaearctic. *Dan. Rev. Game Biol.* 13.
- Ders., S. PIHL, M. HANSEN & J. FRIKKE (1989): Countrywide aerial survey of waterfowl, August 1988. Rapport fra Vildtbiologisk Station. Kalö, Rönö.
- Ders., S. PIHL, M. HANSEN & J. FRIKKE (1989): Countrywide aerial survey of waterfowl, August 1989. Rapport fra Vildtbiologisk Station. Kalö, Rönö.

- LEOPOLD, M. F., C. SWENNEN & L. L. M. de BRUIJN (1989): Experiments on selection of feeding site and food size in Oystercatchers, *Haematopus ostralegus*, of different social status. *Neth. J. Sea Res.* 23: 333–346.
- MADSEN, F. J. (1954): On the food habits of the diving ducks in Denmark. *Dan. Rev. Game Biol.* 2: 157–226.
- MEISSNER, J. & S. BRÄGER (1990): The feeding ecology of wintering eiders (*Somateria mollissima*) and Common Scoters (*Melanitta nigra*) at the coast of the Baltic Sea of Schleswig-Holstein. *F. R. G. Wader Study Group Bulletin* 58: 10–12.
- MILNE, H. (1976): Body weight and carcass composition of the Common Eider. *Wildfowl* 27: 115–122.
- Ders. & G. M. DUNNET (1972): Standing crop, productivity, and trophic relations of the fauna of the Ythan estuary, Aberdeenshire. In: BARNES, R. S. K. & J. GREEN (Eds.). *The Estuarine Environment*. Appl. Sci. Publ. Ltd., London.
- NEHLS, G. (1989a): Eiderenten im Nationalpark Niedersächsisches Wattenmeer. Gutachten im Auftrag des Niedersächsischen Landesverwaltungsamtes.
- Ders. (1989b): Occurrence and food consumption of the Common Eider, *Somateria mollissima*, in the Wadden Sea of Schleswig-Holstein. *Helg. Meeresunters.* 43: 385–393.
- Ders., S. BRÄGER, J. MEISSNER & M. THIEL (1988): Zum Bestand der Eiderente (*Somateria mollissima*) an der deutschen Nordseeküste. *Corax* 13: 41–58.
- NEWTON, I. (1980): The role of food in limiting bird numbers. *Ardea* 68: 11–30.
- NILSSON, L. (1970): Food seeking activity of south Swedish diving ducks in the nonbreeding season. *Oikos* 21: 145–154.
- PAAVOLAINEN, E. P. (1957): Die Vogelfauna des äußeren Schärenhofes im östlichen Teil des Finnischen Meerbusens, 1 u. 2. *Ann. Zool. Soc. Zool. „Vanamo“* 18 (5): 1–51, 18 (6): 1–31.
- PALUDAN, K. (1962): Ederfugle i danske farvande. *Danske Vildtundersøgelser* 10.
- PAYNE, R. B. (1972): Mechanisms and control of molt. In: FARNER, D. S. & J. R. KING (Eds.): *Avian Biology*, Vol. 2. New York.
- PEHRSSON, O. (1978): A ten-year fluctuation pattern of the common eider (*Somateria mollissima*) on the Swedish west coast as a result of food availability. In: ANDERSSON, A. & S. FREDGA: *Proceedings from the Symposium on Sea Ducks*, June 16–17, 1975, Stockholm, Sweden. Slimbridge.
- Ders. (1987): Effects of body condition on molting in Mallards. *Condor* 89: 329–339.
- PETERSEN, M. R. (1981): Population, feeding ecology and moult of Steller's Eider. *Condor* 83: 256–262.
- PETERSEN, M. (1978): Islands along the Eastern North Sea Coast. *Die Küste* 32: 94–109.
- PETHON, P. (1967): Food and feeding habits of the Common Eider *Somateria mollissima*. *Nytt. Mag. Zool.* 15: 97–111.
- PIEROTTI, R. (1988): Associations between Marine Birds and Mammals in the Northwest Atlantic Ocean. In: J. BURGER (Ed.): *Seabirds & other Marine Vertebrates. Competition, Predation and other Interactions*. Plenum Press. New York.
- PIERSMA, T. (1988): Breast muscle atrophy and constraints on foraging during the flightless period of wing moulting Great Crested Grebes. *Ardea* 76: 96–106.
- PLAYER, P. V. (1971): Food and feeding habits of the common eider at Seafield, Edinburgh, in winter. *Wildfowl* 22: 100–106.

- POSTMA, H. & K. S. DIJKEMA (1983): Hydrography of the Wadden Sea: Movements and properties of water and particulate matter. In: W. J. WOLFF (Ed.): Ecology of the Wadden Sea. Rotterdam.
- POUNDER, B. (1971): Wintering eiders in the Tay estuary. *Scott. Birds* 6: 407–419.
- RAFFAELLI, D., C. FALCY & C. GALBRAITH (im Druck): Eider predation and the dynamics of mussel bed communities. 24th EMBS, Oban.
- REISE, K. (1979): Gutachten zur Bodenfauna im Gebiet der Nordstrander Bucht. Unveröffentlichtes Gutachten.
- Ders. (1985): Tidal flat ecology. Springer Verlag, Heidelberg.
- RODEBRAND, S. (1972): The migration through Kalmar Sound in 1962 and 1963. *Vår Fågelvärld* 31: 247–251.
- RÜGER, A., C. PRENTICE & M. OWEN (1986): Results of the IWRB International Waterfowl Census 1967–1983. IWRB Special Publication No. 6. Slimbridge.
- SAMTLEBEN, C. (1977): Klappenwachstum und Entwicklung von Größenverteilungen in Populationen von *Mytilus edulis* L. *Meyniana* 29: 51–69.
- SCHMIDT, G. A. J. (1983): The moult migration of the common eider *Somateria mollissima* across Schleswig-Holstein towards the North-Sea. *Ornis Fenn. Suppl.* 3: 48–50.
- SMIT, C. J. (1983): Production of biomass by invertebrates and consumption by birds in the Dutch Wadden Sea area. In: W. J. WOLFF (Ed.): Ecology of the Wadden Sea. Rotterdam.
- Ders. & W. J. WOLFF (1983): Birds of the Wadden Sea. In: W. J. WOLFF (Ed.): Ecology of the Wadden Sea. Rotterdam.
- STJERNBERG, T. (1982): The size of the breeding eider population of the Baltic in the early 1980s. *Ornis Fenn.* 59: 135–140.
- SUTHERLAND, W. J. (1982a): Spatial variation in the predation of Cockles by Oystercatchers at Traeth Melynog, Anglesey. I. The cockle population. *J. Anim. Ecol.* 51: 481–489.
- Ders. (1982b): Spatial variation in the predation of Cockles by Oystercatchers at Traeth Melynog, Anglesey. II. The pattern of mortality. *J. Anim. Ecol.* 51: 491–500.
- Ders. & B. J. ENS (1987): The criteria determining the selection of Mussels *Mytilus edulis* by Oystercatchers *Haematopus ostralegus*. *Behaviour* 103: 187–202.
- SWENNEN, C. (1976): Populatie-Struktur en Voedsel van de Eiderend *Somateria mollissima* moll. in de Nederlandse Waddenzee. *Ardea* 64: 311–371.
- Ders. (1983): Eider. In: WOLFF, W. J. (Ed.): Ecology of the Wadden Sea. Rotterdam.
- Ders., P. DUIVEN & L. A. F. REYRINK (1979): Notes on the sex ratio in the Common Eider *Somateria mollissima*. *Ardea* 67: 54–61.
- Ders., G. NEHLS & K. LAURSEN (1989): Numbers and distribution of Eiders *Somateria mollissima* in the Wadden Sea. *Neth. J. Sea Res.* 24: 83–92.
- THIEL, M., G. NEHLS, S. BRÄGER & J. MEISSNER (im Druck): The impact of boating on the distribution of seals and moulting ducks in the Wadden Sea of Schleswig-Holstein. *Neth. J. Sea Res.*
- VAUK, G. & J. PRÜTER (1987): Möwen. Niederelbe Verlag. Otterndorf.
- VERWEY, J. (1952): On the ecology and distribution of Cockle and Mussel in the

- Dutch Wadden Sea, their role in sedimentation and the source of their food supply. Arch. Neerl. Zool. 10: 171–239.
- Ders. (1983): The Cockle *Cerastoderma edule*. In: W. J. WOLFF (Ed.): Ecology of the Wadden Sea.
- WEIDEL, H. (1986): Nutzung des Lebensraumes Nordfriesisches Wattenmeer durch den Seehund (*Phoca vitulina*). Diplomarbeit. Hamburg.
- WILDE, P. A. W. de & J. J. BEUKEMA (1984): The role of zoobenthos in the consumption of organic matter in the Dutch Wadden Sea. Neth. Inst. Sea Res. Publ. Ser. 10: 145–158.
- YOUNG, D. A. & D. A. BOAG (1982): Changes in the physical condition of male mallards (*Anas platyrhynchos*) during moult. Can. J. Zool. 60: 3220–3226.
- ZWARTS, L. (1978): Intra- and interspecific competition for space in estuarine bird species in a one prey situation. Proc. 17th Int. Orn. Congr. (Berlin): 1045–1050.
- Ders. (1983): Habitat selection and competition in wading birds. In: W. J. WOLFF (Ed.): Ecology of the Wadden Sea. Rotterdam.
- Ders. & R. H. DRENT (1981): Prey depletion and the regulation of predator density: Oystercatchers, *Haematopus ostralegus*, feeding on Mussels *Mytilus edulis*. In: JONES, N. V. & W. J. WOLFF (Ed.): Feeding and survival strategies of estuarine organisms. Plenum Press, New York.
- Ders. & J. WANINK (1984): How Oystercatchers and Curlews successively deplete clams. In: EVANS, P. R., J. D. GOSS-CUSTARD & W. G. HALE. (Ed.): Coastal waders and wildfowl in winter. Cambridge University Press, Cambridge.

Georg NEHLS
Institut für Haustierkunde
der Universität Kiel
Am Botanischen Garten 9
2300 Kiel

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Corax](#)

Jahr/Year: 1990-92

Band/Volume: [14](#)

Autor(en)/Author(s): Nehls Georg

Artikel/Article: [Bestand, Jahresrhythmus und Nahrungsökologie der Eiderente, *Somateria mollissima*, L. 1758, im schleswig-holsteinischen Wattenmeer 146-209](#)