Strategien des Nahrungserwerbs bei der Wasseramsel (*Cinclus c. aquaticus*): eine Einführung

Von August Spitznagel

1. Einleitung

Wasseramseln werden beim Nahrungserwerb – wie alle frei beweglichen Tierarten – ständig vor Entscheidungen gestellt. Die große Zahl der insgesamt möglichen Entscheidungen läßt sich vier verschiedenen Kategorien zuordnen, die jeweils durch eine der folgenden Fragen umrissen werden können (Pyke, Pulliam & Charnov, 1977):

1. Wo sollen Wasseramseln nach Nahrung suchen?
2. Wie sollen sie nach Nahrung suchen?
3. Was sollen sie aus dem Nahrungsangebot auswählen?
4. Wann und wie lange sollen sie nach Nahrung suchen?

Unter den möglichen Entscheidungen bezüglich der vier Kategorien der 1. Mikrohabitatwahl, der 2. Nahrungserwerbsmethode, der 3. Beutewahl und der 4. Zeitnutzung gibt es jeweils eine oder einige wenige, die alternativen Entscheidungen vorgezogen werden.

Dies kann durch alle Artgenossen oder nur einzelne Individuen, zeitlebens oder nur während bestimmter Zeitabschnitte geschehen. Eine derart bevorzugte Verhaltensweise bezeichnet man als Strategie. Treten gleichzeitig mehrere Strategien auf, spricht man von einem Strategieset (Parker, 1984).

Die Theorie des optimalen Nahrungserwerbes (optimal foraging theory) geht von der Annahme aus, daß jedes Tier beim Nahrungserwerb möglichst optimale Entscheidungen treffen sollte, um die eigene Fitneß zu erhöhen (Pyke, Pulliam & Charnov, 1977; Kamil & Sargent, 1981; Krebs & Davies, 1978, 1984; Stephens & Krebs, 1986).

Verhaltensweisen beim Nahrungserwerb sollten adaptiv sein, das heißt unter den gerade herrschenden Umweltbedingungen den größten Energiegewinn bei gleichzeitig möglichst geringem Energieaufwand liefern. Dieser Nettoenergiegewinn ist somit das Resultat des Nahrungserwerbsverhaltens, das von einzelnen Individuen unterschiedlich effizient ausgeübt wird. Die Fitneß (bzw. Teilaspekte der Fitneß) ist meßbar, z. B. durch den quantitativen Vergleich ihres erfolgreichen Zeitaufwandes für den Nahrungserwerb, für die Revierverteidigung, die Balz, die Gefiederpflege und – vor allem – hinsichtlich ihres Fortpflanzungserfolges. Genau genommen be-

zeichnet die „Darwin'sche Fitneß“ den durchschnittlichen Beitrag eines Phänotyps zur Brutpopulation, relativ zum Beitrag anderer Phänotypen (Endler, 1986).

Die Auseinandersetzung der Individuen verschiedener Arten mit ihrer Umwelt, den Verlauf und das Ergebnis dieser Beziehungen beschreibt Hutchinson (1965) in einem Buch mit dem plakativen Titel „The ecological theatre and the evolutionary play“. In der Terminologie der modernen Ökologie würde man den für eine einzelne Art relevanten Ausschnitt aus dem „ökologischen Theater“ als Habitat und die langfristige Summe der wechselseitigen Beziehungen mit ihrer belebten und unbelebten Umwelt – das evolutionäre Spiel – als ökologische Nische bezeichnen. Als Spielgeld wird Energie eingesetzt, der größtmögliche Einsatz ist das Leben der unterschiedlich lange und erfolgreich am Spiel beteiligten Individuen. Der Spielgewinn am Ende jeder Runde ist der Fortpflanzungserfolg.

In dieser Arbeit wird versucht, Freilandergebnisse und relevante Theorie zum Nahrungserwerbsverhalten der Wasseramsel hinsichtlich der vier oben beschriebenen Kategorien gegenüberzustellen. Zum gegenwärtigen Zeitpunkt ist es noch nicht möglich, Beziehungen zwischen der Fitneß einzelner Individuen beim Nahrungserwerb und ihrem Fortpflanzungserfolg aufzuzeigen.

Ob die im Schwarzwald gewonnenen Daten repräsentativ für alle Rassen der über große Teile der Paläarktis verbreiteten Wasseramsel sind (vgl. Harrison, 1982), bleibt vorläufig offen. Es wäre wünschenswert, wenn die Arbeit zu vergleichenden Untersuchungen an anderen Populationen der Wasseramsel anregen könnte. Derzeit liegt bereits eine exzellente Studie aus Schottland vor, die wichtige Informationen über die Energetik des Jahreszyklus von Wasseramseln vermittelt (Bryant & Tatner, 1988). Die nachfolgend aufgeführten Daten sollen weniger als „letztes Wort“, sondern eher als Einführung in die Verhaltensökologie der Wasseramsel beim Nahrungserwerb betrachtet werden.

2. Material und Methoden

Die Untersuchungen wurden im Süd- und Mittleren Schwarzwald durchgeführt. Der größte Teil der Daten stammt von der Dreisam und zwei Nebenbächen östlich von Freiburg. (Eine detaillierte Beschreibung dieses Gebietes wurde in Spitznagel, 1985, veröffentlicht.)

Das Verhalten individuell markierter Wasseramseln wurde im Gelände möglichst lange beobachtet und detailliert auf Band protokolliert. (Zur Methode dieses „focal animal sampling“ siehe Altmann, 1974.) Nach der Transkription der Tonbandprotokolle wurde die Dauer einzelner Verhaltenselemente oder -abläufe (Ereignisse, Serien, Phasen) mit einer Stoppuhr gemessen. Daten zur Nahrungserwerbsmethode und zur Zeitznutzung gehen ausschließlich auf Freilandbeobachtungen zurück. Aus einem größeren Material wurden bisher 6955 Minuten ausgewertet. Daten zur Mikrohabitatwahl wurden außer durch direkte Beobachtung zusätzlich über den indirekten Nachweis der verschiedenen Mikrohabitate besiedelnden ökologischen Gilden in der Wasseramselnahrung zusammengestellt. Daten zur Beutewahl sind einer früheren Arbeit (Spitznagel, 1985) entnommen.

3. Ergebnisse

3.1. Die Mikrohabitate

Wasseramseln suchen ihre Nahrung ganzjährig zum größten Teil unter Wasser. Ihre Beutetiere sind jedoch weder zufällig noch gleichmäßig über den Gewässerboden verteilt, sondern zeigen bestimmte Präferenzen für einzelne Mikrohabitate (Dudgeon, 1982; Egglisshaw, 1969; Percival & Whitehead, 1929; Rabeni & Minshall, 1977; Spitznagel, 1985; Ulfstrand, 1967).

Da die Beobachtung freilebender Wasseramseln unter Wasser selten möglich ist, beschränke ich mich auf die Unterscheidung von drei aquatischen Mikrohabitatstypen:

1. das Epilithal, das heißt die Oberseiten wasserüberfluteter Steine (deren Größenspektrum von Felsblöcken bis zu Kies reichen kann);
2. das Hypolithal, das heißt die Unterseite von Steinen (Größenspektrum wie bei 1.);
3. das Totwasser, das heißt Steinseiten und Oberflächen kleinerer Steine im Strömungsschatten von großen Steinen und Blöcken. Charakteristisch für die Totwasserräume ist die stark turbulente Strömung (vgl. Hynes, 1970; Schwoerbel, 1977).

Durch Freilandbeobachtungen ist vor allem die Wahl des Epilithals feststellbar; die Nutzung von Hypolithal und Totwasser kann deduktiv über die Mikrohabitatpräferenzen der verzehrten Beutetiere belegt werden.

Wesentlich seltener als die aquatischen Mikrohabitate werden die Gewässerufer zur Nahrungssuche aufgesucht. Hier lassen sich zwei verschiedene Habitatstypen unterscheiden:

4. das vegetationsfreie Litoral, das heißt das sandige, kiesige oder steinige Ufer im erodierenden Überschwemmungsbereich (inklusive der aus dem Wasser ragenden Steine);
5. das mit Moosen, Gräsern, Staudenfluren und Saumgehölzen bewachsene Litoral.

Als 6. Mikrohabitat wird schließlich noch der Luftraum über dem Gewässer und Ufersaum genutzt.

3.1.1. Die Mikrohabitatwahl der Wasseramsel

Die Wasseramsel erbeutet annähernd 95 Prozent ihrer Nahrung unter Wasser. Tabelle 1 gibt die Jahresmittelwerte der zur Nahrungssuche genutzten Mikrohabitate an.

Auffallend ist dabei die überragend große Bedeutung des Totwasserraumes mit 81,4 Prozent. Bemerkenswert ist auch die geringe Bedeutung des Luftraumes, der nur zu 0,4 Prozent genutzt wird. Obwohl an warmen Abenden von Frühjahr bis Herbst dichte Schwärme von Wasserinsekten über den Bächen fliegen, zieht die Wasseramsel deren aquatische Stadien vor, da sie generell energetisch hochwertiger sind. Bei der Nahrungssuche nutzt die Wasseramsel zu etwa 60 Prozent tiefes

Tab. 1: Jahresmittelwerte der Mikrohabitatnutzung. – Annual means of microhabitat utilization by Dippers.

Epilithal	11,1%
Hypolithal	1,3%
Totwasser	81,4%
Vegetationsfreies Litoral	4,7%
Bewachsenes Litoral	1,1%
Luftraum	0,4%

(das heißt tiefer als die Körperhöhe) und zu etwa 40 Prozent seichtes Wasser (vgl. Kapitel 3.2.). In Abhängigkeit von Alter und Geschlecht der Wasseramsel sowie von Wasserstand und Jahreszeit gibt es zum Teil auffällige Unterschiede in der Mikrohabitatwahl.

3.1.2. Strategien der Mikrohabitatwahl

Gerade flügge Wasseramseln halten sich den größten Teil des Tages frei am Ufer oder in Deckung auf, wo sie zwei bis drei Wochen lang, mit nachlassender Intensität, von den Altvögeln gefüttert werden.

Zwischen längeren Fütterungspausen laufen, hüpfen, waten, schwimmen oder fliegen die Jungvögel kurze Strecken am Ufer entlang und nehmen dabei auffallende Objekte von Substratoberflächen auf. Die Nutzung der drei nicht aquatischen Mikrohabitate geht zu 62 Prozent auf Jungvögel zurück. Unter den Altvögeln nutzen die ♀ die nicht aquatischen Mikrohabitate mit 68 Prozent deutlich stärker als die ♂. Die Nutzung des Luftraumes wurde nur von Juli bis September beobachtet. Sie wurde zu 76 Prozent von Jungvögeln ausgeübt, unter ihnen waren 82 Prozent juvenile ♀. Die Nutzungsintensität der drei aquatischen Mikrohabitate in verschiedenen Jahreszeiten zeigt Tabelle 2.

Tab. 2: Nutzung von drei subaquatischen Mikrohabitaten (nach Nahrungsanalysen; aus Spitznagel, 1985). – Seasonal utilization of three subaquatic microhabitats by Dippers (from food analysis; by Spitznagel, 1985).

	März bis Mai	Juni bis August	September bis November	Dezember bis Februar
Epilithal	9,3%	33,9%	18,8%	4,2%
Hypolithal	14,0%	3,9%	0,6%	0,5%
Totwasser	76,7%	62,2%	80,6%	95,3%
n = Beutetiere	100,0% 257	100,0% 2199	100,0% 1815	100,0% 7968

Das Epilithal wird vor allem im Sommer und Herbst genutzt, wenn Simuliiden- und Blepharoceridenlarven und -puppen dichte Populationen auf flach überströmten Steinen ausbilden. Das Hypolithal wird nur im Frühjahr in nennenswertem Umfang genutzt. In diesem Zeitraum erreichen vagile Weidegänger (vor allem Ephemeropterenlarven der Familie *Heptageniidae*) profitable Körpergrößen. Die Substratoberflächen im stark turbulenten und sauerstoffreichen Totwasserraum beherbergen die größten Dichten von Nahrungstieren. Die ausgeprägte Präferenz für das Totwasser von Dezember bis Februar mit 95 Prozent kommt dadurch zustande, daß Epi- und Hypolithal schwächer und vor allem von kleinen, wenig profitablen Beutetieren besiedelt sind (Spitznagel, 1985).

Das Totwasser ist jedoch zu allen Jahreszeiten der bevorzugt genutzte Mikrohabitat, wenn auch vom Frühjahr bis zum Herbst die anderen Mikrohabitate stärker mitgenutzt werden. Dies bedeutet, daß die Wasseramseln bei wachsender Profitabilität der leichter erreichbaren Mikrohabitate von einer einzelnen Strategie zur Anwendung eines Strategiesets umschalten.

3.2. Methoden des Nahrungserwerbes

Bei der Nutzung der einzelnen Mikrohabitate wenden Wasseramseln unterschiedliche Methoden des Nahrungserwerbes an:

1. Die ursprünglichste Methode ist das Aufpicken von Substratoberflächen wie von Steinen, Kies, Sand, von Pflanzen (Blätter, Stengel, Äste) oder von der Wasseroberfläche (vom Ufer oder von Steinen aus).

Das Aufpicken kann im Stehen, beim Umherlaufen am Ufer oder beim Schwimmen ausgeübt werden. Das Aufpicken von Substratoberflächen ist die typische Nahrungserwerbsmethode von flüggen Wasseramseln. Eine besondere Abwandlung des Pickens ist das Blatt- und Steinwenden. (Die Wasseramsel reagiert bei der Nahrungssuche an Land und im Wasser auf optische Reize. Beutetiere werden nach der optischen Wahrnehmung mit einer der jeweiligen Situation adäquaten Methode erbeutet.) Beim Blatt- oder Steinwenden geht dem Entdecken der verborgenen Beute ein Aufdecken voraus. Das Blatt- und Steinwenden wird vor allem von Jungvögeln ausgeübt, schwerpunktmäßig nach dem Laubfall im Oktober ($n = 21$) und November ($n = 164$). Das Blattwenden tritt wesentlich häufiger auf als das Steinwenden (vgl. Murr, 1950) und wird nahezu ausschließlich mit einer raschen, drehenden Schnabelbewegung ausgeübt. Ein einziges Mal beobachtete ich das für Drosseln typische Blattwenden durch Scharren mit einem Bein.

2. Eine in der Ontogenese der Habitatwahl und Nahrungserwerbsmethoden später auftretende Strategie ist das Wasserlügen, das konvergent von verschiedenen Gruppen von Wasservögeln entwickelt wurde (Schmidt, 1964; Sudhaus, 1973). Im Gegensatz zu den meisten anderen Wasservögeln wendet die Wasseramsel das Wasserlügen nicht nur zum Auffinden, sondern auch zum Erbeuten von Nahrung an. Dabei strecken die Tiere ihren Kopf – meist gegen die Strömung – unters Wasser und picken dort nach Nahrung. Damit wurde im Grund der ursprüngliche Modus der Nahrungsaufnahme – das Aufpicken von Substratoberflächen – vom terrestrischen Bereich ins Wasser verlagert. Das Wasserlügen ist die typische Ernährungsstrategie im seichten Wasser.

Bei näherer Betrachtung fallen drei Modifikationen auf: das Wasserlügen im Stehen, im Gehen und im Schwimmen.

3. Die am stärksten abgeleitete und häufigste Nahrungserwerbsmethode ist das Tauchen. Obwohl sich gerade flügge Wasseramseln bei Gefahr viel häufiger durch Tauchen als durch Fliegen in Sicherheit bringen, spielt das Tauchen beim Nahrungserwerb in den ersten Lebenswochen nach dem Verlassen des Nestes eine ganz untergeordnete Rolle. Die Jungvögel tauchen viel eher zufällig unter, nachdem sie auf überspülten Steinen das Gleichgewicht verloren haben.

Während das Wasserlügen auf den seichten Uferbereich und niedrig überspülte Steine beschränkt ist, nutzen Wasseramseln beim Tauchen den ganzen Gewässerquerschnitt. Auch beim Tauchen lassen sich drei Modifikationen unterscheiden:

a) Das Sprungtauchen wird am häufigsten angewandt. Dabei springt der Vogel von einem Stein im Gewässer oder einer Sitzwarte am Ufer ins Wasser und kehrt nach einem oder mehreren Tauchgängen dorthin zurück.

b) Das Schwimmtauchen und das

c) Flugtauchen werden vor allem bei Hochwasser angewandt. Da die Vögel durch das reißende Wasser in kurzer Zeit über größere Strecken abwärts getrieben werden, machen sie (analog zu den Imagines von Wasserinsekten, welche die Driftverluste der Larven ausgleichen) einen längeren Kompensationsflug stromaufwärts und stürzen sich aus vollem Flug ins Wasser. Nun kehren sie nicht bei jedem Beutefang auf eine Sitzwarte zurück, sondern verzehren alle kleineren Beutetiere im Schwimmen und tauchen danach wieder unter. Nur größere Beutetiere, die vor dem Verzehr erst behandelt werden müssen (gehäusetragende Trichopterenlarven und Fische), werden aus dem Wasser ans Ufer gebracht und dort verzehrt.

4. Die Luftjagd auf Imagines spielt eine ganz untergeordnete Rolle und wird vor allem von Jungvögeln im Spätsommer und Herbst angewandt. Dabei werden bevorzugt große Imagines von Trichopteren erbeutet, die erst in der fortgeschrittenen Abenddämmerung aktiv werden. Wasseramseln sind mit ihrer ganzen Morphologie (relativ großes Körpergewicht, kurze und breite Flügel, kurzer Schwanz; vgl. Schmid & Spitznagel, 1985) nicht für die Flugjagd präadaptiert.

3.2.1. Wahl der Nahrungserwerbsmethoden

Die Wasseramsel kann über längere Zeit entweder die gleiche Methode beim Nahrungserwerb anwenden oder verschiedene Methoden aufeinander folgen lassen. Für die Angaben in Tabelle 3 habe ich diskrete Serien („bouts“) der verschiedenen Nahrungserwerbsmethoden ausgezählt.

Eine Serie aus aufeinander folgenden Einzelhandlungen wurde dann als abgeschlossen gewertet, wenn eine eindeutige Verhaltensänderung erfolgte (z. B. Übergang vom Wasserlügen zum Tauchen) oder wenn ein Beutetier gefangen wurde (auch wenn unmittelbar nach dem Verzehr die Nahrungssuche fortgeführt wurde).

3.2.2. Strategien bei der Wahl von Nahrungserwerbsmethoden

Die dominierende Nahrungserwerbsmethode der Wasseramsel ist das Tauchen. Die relative Häufigkeit ist im Jahresverlauf jedoch starken Veränderungen unterworfen

Tab. 3: Häufigkeit der verschiedenen Methoden des Nahrungserwerbes (Daten aus allen Monaten; ausgewertete Beobachtungszeit: 6955 Minuten). – Frequency of different foraging methods (data from 12 months, based on observations over 6955 minutes).

	Anzahl von Serien (No. of bouts)	%
Tauchen Diving	3676	56,4
Wasserlügen Wade-prying	2442	37,4
Laubwenden (+ Steine) Turning leaves (+ stones)	213	3,3
Picken von Steinen Gleaning stones	74	1,2
Picken von Pflanzen Gleaning plants	71	1,1
Picken von Wasseroberfläche Gleaning water surface	12	0,2
Luftjagd Fly catching	29	0,4

und schwankt dabei ungefähr umgekehrt proportional zur Häufigkeit des Wasserlügens (siehe Tabelle 4). Alle anderen Nahrungserwerbmethoden sind insgesamt nur von untergeordneter Bedeutung. Sie werden weitgehend von Jungvögeln ausgeübt, solange sie das Tauchen noch nicht effizient beherrschen.

Die deutliche Zunahme des Wasserlügens in der warmen Jahreszeit ist in erster Linie auf das Heranwachsen profitabler Beutetiere im Epilithal sowie im flachen Hypolithal und Totwasser zurückzuführen. Außerdem ist das Wasserlügen die bevorzugte Nahrungssuchstrategie junger Wasseramseln nach dem Selbständigwerden bis zu einem Alter von drei bis vier Monaten.

Schließlich beeinflußt auch der Wasserstand das Verhältnis von Tauchen : Wasserlügen. Mit steigendem Wasserstand nimmt der Anteil des Tauchens deutlich zu. Entsprechende Ergebnisse erzielten auch Bryant & Tatner (1988), wenn auch deren Daten von schottischen Wasseramseln einen insgesamt deutlich niedrigeren Anteil des Tauchens (von durchschnittlich 42 Prozent) ausweisen.

Von entscheidender Bedeutung ist aber ganzjährig die Verfügbarkeit leichter zu erbeutender, profitabler Nahrung, weitgehend unbeeinflußt vom Wasserstand.

Unter den Altvögeln ist der Anteil des Tauchens – im Verhältnis zu allen anderen Nahrungserwerbmethoden – bei den ♂ größer als bei den ♀. (Nach einer vorläufigen Auswertung beträgt der Anteil des Tauchens am gesamten Nahrungserwerb bei ♂ etwa 54 Prozent, bei ♀ 44 Prozent.) Die Strategie bei der Nahrungssuche läßt sich allgemein wie folgt umreißen: Wasseramseln wählen immer die Nahrungs-

Tab. 4: Jahreszeitliche Veränderungen der Nahrungserwerbsmethoden. – Seasonal variations in foraging methods.

Monat	Tauchen (Serien/bouts)		Wasserlugen (Serien/bouts)		Terrest. Nahrungserwerb (Serien/bouts)	
	n	%	n	%	n	%
Januar	734	87,3	105	12,5	2	0,2
Februar	416	85,8	69	14,2	–	–
März	350	81,4	76	17,7	4	0,9
April	106	35,9	176	59,7	13	4,4
Mai	274	64,9	121	28,7	27	6,4
Juni	35	5,5	591	92,0	16	2,5
Juli	41	9,1	319	70,9	90	20,0
August	171	30,3	363	64,2	31	5,5
September	225	47,7	212	44,9	35	7,4
Oktober	567	84,2	82	12,2	24	3,6
November	251	45,0	143	25,6	164	29,4
Dezember	503	72,0	185	26,4	11	1,6
Gesamt	3676	56,4	2442	37,4	402	6,2

erwerbsmethode, welche unter momentanen Umweltbedingungen den größten Nettoenergiegewinn erbringt. Bryant & Tatner (1988) ermittelten für das Tauchen einen rund fünfmal größeren Energieverbrauch als für andere Nahrungserwerbsmethoden (von Flugjagd abgesehen). Da nun aber in den für die Energieversorgung kritischen, kurzen Wintermonaten das Tauchen die bevorzugte Nahrungserwerbsstrategie ist, muß der Energiegewinn den Verbrauch deutlich übersteigen. Dies wird durch Benthos- und Nahrungsuntersuchungen bestätigt (Spitznagel, 1985).

3.3. Die Beutewahl

Dieser Aspekt soll nur kurz behandelt werden, da die jahreszeitlichen Veränderungen im Nahrungsangebot und in der Nahrungswahl der Wasseramsel in einer früheren Arbeit ausführlich behandelt wurden (Spitznagel, 1985).

Eine Einteilung der Makroinvertebraten in sechs ökologische Gilden ergab folgende Ergebnisse:

1. *Vagile Weidegänger* (vor allem Eintagsfliegenlarven der Familie *Heptageniidae*) werden wegen zu geringer Größe von August bis Januar verschmäht, zwischen Februar und Juli häufiger erbeutet, erreichen aber nur im Mai und Juni eine wichtige Rolle in der Wasseramselnahrung. Sie werden bevorzugt an junge Nestlinge verfüttert (Jost, 1975; Ormerod, 1985). *Vagile Weidegänger* halten sich tagsüber im Hypolithal auf.

2. *Die sessilen Weidegänger* (vor allem *Glossosomatidae*, *Blepharoceridae*, *Gastropoda*) werden von September bis Juni verschmäht. Im Juli und August wer-

den die Larven und Puppen der Blepharoceriden mit großer Präferenz erbeutet. Sie halten sich im Epilithal im Bereich stärkster Strömung auf.

3. Die Zerkleinerer (vor allem *Limnephilidae*, *Gammaridae*) leben vorwiegend im Totwasser bzw. im strömungsgeschützten Uferbereich. Sie werden fast das ganze Jahr über mit zum Teil sehr hoher Präferenz erbeutet, da sie sehr profitable Körpergrößen erreichen können.

4. Die vagilen Detritivoren (vor allem *Baetidae*, *EphemereIIDae*, *Nemouridae*) leben im weniger turbulenten Totwasser, im oberen Interstitial und im Uferbereich. Sie werden nur von März bis Juni überdurchschnittlich häufig erbeutet, von Juli bis Februar wegen zu geringer Körpergröße aber eindeutig verschmäht.

5. Die sessilen Filtrierer (*Simuliidae*) leben auf stark überströmten Steinoberflächen, bilden mehrere Generationen pro Jahr aus und erreichen zum Teil sehr große Populationsdichten. Sie werden jedoch nur dann mit höherer Präferenz gefressen, wenn profitablere Beutetiere nicht zur Verfügung stehen.

6. Die überdurchschnittlich großen Räuber (*Perlidae*, große *Hydropsychidae* und *Rhyacophilidae*) werden das ganze Jahr über mit hoher bis sehr hoher Präferenz gefressen. Sie leben vorwiegend auf Steinoberseiten im Totwasser.

Wasseramseln zeigten ganzjährig eine exponentiell zunehmende Präferenz für größer werdende Beutetiere. Unter günstigen Ernährungsbedingungen werden energiereiche, skleritarme, große und nicht zu schneller Flucht befähigte Beutetiere bevorzugt aufgenommen. Unter ungünstigen Ernährungsbedingungen werden weniger profitable Beutetiere verzehrt, das sind im Winter vor allem Gammariden und im Sommer Simuliiden. Beide Gruppen werden wegen ihres hohen Skleritanteils sonst verschmäht.

Einzelne Wasseramseln ernähren sich unter günstigen Bedingungen kurzfristig als Spezialisten, langfristig als Generalisten.

Die starke Präferenz für große und energiereiche Beutetiere steht im Einklang mit dem Profitabilitätskonzept von Royama (1970).

3.4. Die Zeitnutzung der Wasseramsel

Unter Berücksichtigung wechselnder Tageslängen und der Notwendigkeit, anderen Aktivitäten wie Territorialität, Balz, Jungenaufzucht, Gefiederpflege und Ruhephasen ebenfalls optimal nachzugehen, kann die Wasseramsel in einer variablen Umwelt ihren Energiebedarf nicht nach einem starren Schema befriedigen (vgl. Tabelle 5).

3.4.1. Strategien der Zeitnutzung beim Nahrungserwerb

Die Nahrungssuche beansprucht einen ganz wesentlichen Teil der täglichen Aktivität, aber ihr Anteil an der Gesamtaktivität variiert im Jahresverlauf stark. Die bis jetzt ausgewerteten Daten sind offensichtlich noch nicht ausreichend, um ein hinreichend genaues Bild vom tageszeitlichen Aktivitätsmuster im Jahresverlauf zu geben. Es ist in der warmen Jahreszeit deutlicher zweigipflig als in den kalten Wintermonaten, in denen fast ganztäglich nach Nahrung gesucht wird und sich das Akti-

Tab. 5: Jahresmittelwerte des Zeitbudgets der Wasserramsel. – Annual means of Dippers' time budget.

Nahrungserwerb Foraging	46,2%
Ruhe Resting	34,9%
Gefiederpflege Preening	11,2%
Balz- und Territorialverhalten Courtship and territorial behaviour	4,6%
Nestbau Nest building	0,3%
Bettelwarten (Juv.) Beg-waiting of juv.	2,8%

vitätsmaximum auf den Nachmittag verschiebt. Tabelle 6 zeigt die Monatsmittelwerte der für den Nahrungserwerb aufgewandten Zeit als Prozentanteil an der Gesamtaktivität. Zum Vergleich sind die entsprechenden Daten von Bryant & Tatner (1988) aus Schottland mit angegeben.

Der Aufwand für den Nahrungserwerb nimmt bei Wasserramseln im Schwarzwald von Januar bis März mit der rapiden Verbesserung des Nahrungsangebotes (vgl. Spitznagel, 1985) auf die Hälfte ab, steigt während der Aufzucht der Erstbrut

Tab. 6: Durchschnittliche Dauer einer einzelnen Nahrungserwerbsphase (in min) und Prozentanteil des Nahrungserwerbes an der Gesamtaktivität. – Mean duration of a singular foraging phase and percentage of foraging from overall activity.

Monat	Ø-Dauer einer Nahrungserwerbsphase	Prozentanteil des Nahrungserwerbes an Gesamtaktivität	Vergleichswerte nach Bryant & Tatner (1988)
Januar	4,6 min	67,5	67
Februar	3,2 min	41,9	46
März	4,9 min	31,9	40
April	4,1 min	46,3	43
Mai	9,1 min	37,5	52
Juni	8,8 min	43,7	42
Juli	5,9 min	41,6	42
August	8,6 min	52,3	58
September	10,6 min	41,4	57
Oktober	5,8 min	57,1	51
November	8,2 min	47,5	72
Dezember	7,3 min	58,1	63

im April an, sinkt mit der Eiablage für die Zweitbrut im Mai wieder ab, um während der Aufzucht der Zweitbrut im Juni nochmals anzusteigen.

Bei schottischen Wasseramseln, die vorwiegend nur eine Brut aufziehen und etwas später mit der Eiablage beginnen (Hewson, 1960; Shaw, 1978), steigt mit dem Schlüpfen der ersten Gelege im April die Nahrungserwerbsaktivität leicht an, um ein Maximum im Mai zu erreichen.

Die Mauser sorgt für einen erneuten Anstieg im August. Mit der abnehmenden Tageslänge wird ab Oktober wieder zunehmend mehr Zeit für den Nahrungserwerb aufgewandt, bis das Wintermaximum erreicht ist.

In der durchschnittlichen Dauer einer Nahrungssuchphase ist im Jahresverlauf keine Gesetzmäßigkeit zu erkennen. Untersucht man jedoch die Dauer der einzelnen Nahrungssuchphasen, getrennt nach Geschlecht und Alter der Vögel, ergeben sich einige interessante Zusammenhänge. Die Phasen sind bei ♂ durchschnittlich kürzer als bei ♀ (Vorzeichentest, $p < 0,05$; $n = 11$) und bei Altvögeln kürzer als bei Jungvögeln (Vorzeichentest, $p < 0,05$; $n = 11$). Daraus läßt sich der Schluß ziehen, daß die ♂ beim Nahrungserwerb die Strategie des Zeitminimierens und die ♀ und vor allem die Jungvögel die der Energiemaximierung verfolgen (Schoener, 1971).

4. Diskussion

Als einziger Singvogel, der seine Nahrung fast ausschließlich unter Wasser erbeutet, zeigt die Wasseramsel interessante ethologische und ökologische Anpassungen an ihren Lebensraum. Junge Wasseramseln rekapitulieren in ihrer Individualentwicklung offensichtlich den phylogenetischen Übergang des Nahrungserwerbs vom Land ins Wasser (vgl. Sudhaus, 1973, 1974). Während sie nach dem Ausfliegen fast ausschließlich im terrestrischen Uferbereich nach Nahrung suchen und dabei häufig (wie Drosselartige) Laub wenden, erschließen sie sich tieferes Wasser erst nach einer Lernphase, während der sie vorwiegend das Picken von Substratoberflächen vom Land ins seichte Wasser verlagern. Adulte Wasseramseln nutzen beim Nahrungserwerb überwiegend den Totwasserraum, den sie sich fast ausschließlich durch Tauchen erschließen. Obwohl der Energieverbrauch beim Tauchen rund fünfmal so groß ist wie bei anderen Nahrungserwerbsmethoden (Bryant & Tatner, 1988), wird diese Strategie bevorzugt von Altvögeln angewandt, da sich die energiereichsten Beutetiere vorwiegend im Totwasser aufhalten.

Das Wasserlügen als zweithäufigste Nahrungserwerbsmethode wird von ♀ häufiger als von ♂ und von Jungvögeln häufiger als von Altvögeln ausgeübt. Wasserlügen tritt bei Altvögeln vor allem dann auf, wenn profitable Beutetiere im Frühjahr im Epithalal heranwachsen und dann mit vergleichsweise geringem Energieaufwand erbeutet werden können. ♀ besitzen einen relativ längeren Lauf als die ♂, was ihnen vermutlich etwas bessere Laufeigenschaften verleiht. Außerdem nutzen sich bei den ♀ die Krallen stärker ab als bei den ♂, was ebenfalls durch das häufigere Wasserlügen verständlich wird. Mit ihrem höheren Körpergewicht sind die ♂ besser an das Tauchen angepaßt (vgl. Schmid & Spitznagel, 1985).

Der tägliche Zeitaufwand für den Nahrungserwerb ist im Winter doppelt so hoch wie zu Beginn der Brutzeit. Zukünftige Untersuchungen zur Fitneß einzelner Individuen (Endler, 1986) müssen in erster Linie in diesem Zeitraum durchgeführt werden.

So ist von zahlreichen Arten bekannt, daß eine Verbesserung des Nahrungsangebotes einen früheren Beginn der Brutzeit und damit auch eine Zweitbrut ermöglicht (Davies & Lundberg, 1985; Perrins, 1970). Da sich die Beutetiere der Wasseramseln in Abhängigkeit von der Wassertemperatur entwickeln, ergibt sich mit zunehmender Meereshöhe eine Verzögerung des Brutbeginnes (Schmid, 1985; Zang, 1981; eigene Daten aus dem Schwarzwald, unpubl.).

Die einzelnen Nahrungserwerbsphasen sind bei ♂ kürzer als bei ♀, bei Altvögeln kürzer als bei Jungtieren. Zusammen mit anderen geschlechts- und altersspezifischen Unterschieden in Morphologie, Ökologie und Verhalten, läßt sich daraus der Schluß ziehen, daß die ♂ ihre Fitneß erhöhen, indem sie den Zeitaufwand für den Nahrungserwerb minimieren, während ♀ und vor allem Jungvögel in der für den Nahrungserwerb zur Verfügung stehenden Zeit versuchen, ihren Energiegewinn zu maximieren (vgl. Schoener, 1971).

5. Zusammenfassung

Die Verhaltensökologie nahrungssuchender Wasseramseln wurde hinsichtlich ihrer 1. Mikrohabitatwahl, 2. Nahrungserwerbsmethode, 3. Beutewahl und 4. Zeitznutzung im Jahresverlauf untersucht.

Von sechs verschiedenen Mikrohabitaten wurde das Totwasser mit 81 Prozent am häufigsten genutzt. Die bevorzugten Nahrungserwerbsmethoden waren das Tauchen (56,4 Prozent) und das Wasserlügen (37,4 Prozent). Junge Wasseramseln rekapitulieren in der Ontogenese ihrer Nahrungssuchmethoden und Habitatwahl den phylogenetischen Übergang vom Land ins Wasser. Aquatische Stadien der *Hydropsychidae*, *Limnephilidae*, *Rhyacophilidae* und *Perlidae* wurden ganzjährig bevorzugt. Die am häufigsten erbeuteten ökologischen Gilden waren Zerkleinerer und Räuber. Die Präferenz nahm für größer werdende Beutetiere exponentiell zu. Der Zeitaufwand für den Nahrungserwerb ist im Winter am höchsten und schwankt im Jahresverlauf um etwa 100 Prozent. Die durchschnittliche Länge einer Nahrungserwerbsphase ist bei ♂ am kürzesten, bei ♀ intermediär und bei selbständigen Jungvögeln am größten. Die ♂ erhöhen ihre Fitneß durch die Strategie des Zeitminimierens, die ♀ und vor allem die Jungvögel durch die des Energiemaximierens.

Summary

Foraging strategies of the Dipper (*Cinclus c. aquaticus*): an introduction

The behavioural ecology of foraging Dippers was studied during the course of the year regarding 1. patch choice, 2. foraging methods, 3. prey choice and 4. time use. Out of six different patches the use of dead water peaked with 81%. Terrestrial patches were visited to only 6,2%. Diving was the preferred foraging method (56,4%), followed by wade-prying (37,4%). Young Dippers recapitulate during their ontogeny of foraging methods and patch choice the phylogenetic transition from terrestrial to aquatic microhabitats. Aquatic stages of *Hydropsychidae*, *Limnephilidae*, *Rhyacophilidae* and *Perlidae* were preferred throughout the year. Ecological guilds most heavily preyed upon were shredders and predators. Prefer-

ence for increasing prey size grew exponentially. Time spent foraging is highest during winter and changes over as much as 100% throughout the year. Mean duration of foraging phases is shortest in adult ♂, medium in adult ♀ and longest in juveniles. ♂ maximize their fitness as time-minimizers, ♀ and especially juveniles as energy-maximizers.

6. Literatur

- Altmann, J. (1974): Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour* 49, 227–265.
- Bryant, D. M. & P. Tatner (1988): Energetics of the annual cycle of Dippers, *Cinclus cinclus*. *Ibis* 130, 17–38.
- Davies, N. B. & A. Lundberg (1985): The influence of food on time budgets and timing of breeding of the Dunnock, *Prunella modularis*. *Ibis* 127, 100–110.
- Dudgeon, D. (1982): Aspects of the microdistribution of insect macrozoobenthos in a forest stream in Hongkong. *Arch. Hydrobiol./Suppl.* 64(2), 221–239.
- Egglishaw, H. J. (1969): The distribution of benthic invertebrates on substrata in fast-flowing streams. *J. Anim. Ecol.* 38, 19–33.
- Endler, J. A. (1986): *Natural Selection in the Wild*. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.
- Harrison, C. (1982): *An atlas of the birds of the Western Palaearctic*. Collins, London.
- Hewson, R. (1967): Territory, behaviour and breeding of the Dipper in Banffshire. *Brit. Birds* 60, 244–252.
- Hutchinson, G. E. (1965): *The ecological theatre and the evolutionary play*. Yale Univ. Press, New Haven.
- Hynes, H. B. N. (1970): *The ecology of running waters*. Liverpool.
- Jost, O. (1975): Zur Ökologie der Wasseramsel (*Cinclus cinclus*) mit besonderer Berücksichtigung ihrer Ernährung. *Bonn. Zool. Monogr.* 6, 1–183.
- Kamil, A. C. & T. C. Sargent (1981): *Foraging behavior. Ecological, ethological and psychological approaches*. Garland Press, New York.
- Krebs, J. R. & N. B. Davies (1978): *Behavioural Ecology. An evolutionary approach*. Blackwell, London.
- (1984): *Behavioural Ecology. An evolutionary approach*. 2nd Ed. Blackwell, London.
- Murr, F. (1950): Wasseramsel, *Cinclus cinclus*, wälzt Steine an Land. *Orn. Ber.* 3, 128.
- Ormerod, S. J. (1985): The diet of breeding Dippers (*Cinclus cinclus*) and their nestlings in the catchment of the River Wye, mid-Wales: a preliminary study by faecal analysis. *Ibis* 127, 316–331.
- Parker, G. A. (1984): Evolutionary Stable Strategies. In: Krebs, J. R. & N. B. Davies (Eds.): *Behavioural Ecology*. Blackwell, London, 2nd Ed., 30–61.
- Percival, E. & H. Whitehead (1929): A quantitative Study of the fauna of some types of stream bed. *J. Ecol.* 17, 282–314.
- Perrins, C. M. (1970): The timing of bird's breeding seasons. *Ibis* 112, 242–255.
- Pyke, H., H. R. Pulliam & E. L. Charnov (1977): Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *Quart. Rev. Biol.* 52, 137–154.
- Rabeni, C. F. & G. W. Minshall (1977): Factors affecting microdistribution of stream benthic insects. *Oikos* 29, 33–43.
- Royama, T. (1970): Factors governing the hunting behaviour and selection of food by Great Tits (*Parus major*). *J. Anim. Ecol.* 39, 619–668.
- Schmid, W. (1985): Daten zur Brutbiologie der Wasseramsel (*Cinclus c. aquaticus*) im Bachsystem der Lauter und Lindach im Landkreis Esslingen, Nordwürttemberg. *Ökol. Vögel* 7, 225–238.

- Schmid, W. & A. Spitznagel (1985): Der sexuelle Größendimorphismus süddeutscher Wasseramseln: Biometrie, Funktion und mögliche Ursachen. *Ökol. Vögel* 7, 379–408.
- Schmidt, G. (1964): Wasserlugen bei Tauchvögeln. *J. Orn.* 105, 350–352.
- Schoener, T. W. (1971): Theory of feeding strategies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11, 369–404.
- Schwoerbel, J. (1977): Einführung in die Limnologie. 3. Aufl., UTB 31, G. Fischer, Stuttgart.
- Shaw, G. (1978): The breeding biology of the Dipper. *Bird Study* 25, 149–160.
- Spitznagel, A. (1985): Jahreszeitliche Veränderungen im Nahrungsangebot und in der Nahrungswahl der Wasseramsel (*Cinclus c. aquaticus*). *Ökol. Vögel* 7, 239–325.
- Stephens, D. W. & J. R. Krebs (1986): *Foraging Theory*. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.
- Sudhaus, W. (1973): Zur Verhaltensökologie der Wasseramsel. *Orn. Mitt.* 24, 231–236.
- (1974): Rekapitulationen in der Ethoökologie der Wasseramsel (*Cinclus cinclus*). *Beitr. Vogelk.* 20, 461–466.
- Ulfstrand, S. (1967): Microdistribution of benthic species (Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera, Diptera: *Simuliidae*) in Lapland streams. *Oikos* 18, 295–310.
- Zang, H. (1981): Zur Brutbiologie und Höhenverbreitung der Wasseramsel (*Cinclus c. aquaticus*) im Harz. *J. Orn.* 122, 153–162.

Anschrift des Verfassers:
August Spitznagel,
Institut für Biologie I (Zoologie),
Albertstraße 21 a,
D-7800 Freiburg

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Egretta](#)

Jahr/Year: 1988

Band/Volume: [31_1_2](#)

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

Artikel/Article: [Strategien des Nahrungserwerbs bei der Wasserramsel \(*Cinclus c. aquaticus*\): eine Einführung. 42-55](#)