

Untersuchungen zur Methodik des Nahrungserwerbs bei der Wasseramsel (*Cinclus cinclus aquaticus*) am oberen Neckar (Württemberg)

Karl Keicher

Investigations of the Feeding Method Used by the Dipper (*Cinclus cinclus aquaticus*) along the Upper Neckar. – From 1989 to 1992 a total of 1110 observations were systematically collected to clarify the prey-capture of the dipper at the upper Neckar river. Each year 2-3 pairs with young and immigrants to the Neckar were observed. For various reasons, it was not possible to monitor the side brooks, although these were definitely included in the birds' territories. The strategies for catching prey depend on various factors: seasonal fluctuations in the prey spectrum, what is available in microhabitats, influences of breeding period and pair formation, gender differences, water level and high water, profile, isolation, hormonal influences, encounters with predators, and hunting consecutively in different stretches of the river. The current significance of these factors is presented; regional differences have not yet been sufficiently elucidated. The hunting methods are presented in terms of their seasonal fluctuation. Wade-prying is most commonly all year long, whereas diving occurs only in midwinter and spring, with about equal frequency. Detection during flight and flying into the water occur only rarely and sporadically, even when prey is abundant. Hunting in flight is maxima in summer, when aerial insects are most numerous. "Hineinfliegen" reaches a peak in spring, whereas in summer, when molting coincides with maximum of profitable prey animals, picking the insects up off the ground culminates. Young birds preferred to catch prey by wade-prying and pick up them. The role of seasonal prey availability in this case is discussed. The maturation of various prey-capture strategies, reasons for seasonal differences in the capture methods, and the questions that remain open are discussed in detail. How the hunting methods develop in juveniles has not yet been explained. The sex-specific and age-dependent differences in insect capture, as far as is known, have been presented by SPITZNAGEL (1998).

Key words: Dipper (*Cinclus cinclus aquaticus*), upper Neckar, feeding method.

Karl K e i c h e r , Zähringer Str. 4, D-78727 Oberndorf-Aistaig, E.Mail:
karlkeicher@googlemail.com

1. Einleitung

Über das Beutespektrum der Wasseramsel ist schon Grundlegendes veröffentlicht worden (JOST 1975). Die saisonale Varianz des Beuteangebots und die daran angepassten Jagdstrategien der Wasseramsel standen schon im Mittelpunkt neuerer Untersuchungen aus dem westlichen Schwarzwald (SPITZNAGEL 1985, 1988; HÖLZINGER 1999). Anregungen hierfür kamen aus Großbritannien (BRYANT & TATNER 1988, SCHOENER 1971). Die Ergebnisse der Studien aus dem Schwarzwald sollten am oberen Neckar (Württemberg) überprüft werden. Die das unterschiedliche Verhalten der Wasseramseln steuernden Faktoren sind in ihrer Gesamtheit noch nicht ermittelt, ihre Gewichtung bei der Verhaltenssteuerung noch nicht ausreichend geklärt. Querbezüge zwischen den lenkenden Faktoren müssen weitgehend erst noch gefunden werden. Diese Arbeit will versuchen, einige Wissenslücken durch Untersuchungen am oberen Neckar (Württemberg) zu schließen. Die tageszeitliche Verteilung der Beutefang-Strategien und damit auch die Einflüsse der circadianen Aktivitätssteuerung bei der Wasseramsel (KEICHER 1983) sollen hier dargestellt werden. Ergebnisse zu diesen und ähnlichen Fragestellungen fehlen vor allem aus Nord- und Ostdeutschland und europäischen Nachbarländern. Diese Studie möchte Anregungen zu entsprechenden Untersuchungen auch im europäischen Ausland geben.

2. Material und Methoden

1989 bis 1992 wurden insgesamt 1100 Beobachtungen planmäßig gesammelt. Weitere verwertbare Feststellungen aus den Vorjahren sind mit einbezogen. Die Untersuchung wurde aus 2-3 Brutpaaren und den zugehörigen Jungvögeln am oberen Neckar im Bereich der Stadt Oberndorf a. N. und vor allem seines Stadtteils Aistaig durchgeführt. Gelegenheitsbeobachtungen von anderen Neckarabschnitten sind mit berücksichtigt. Von den Seitenbächen Lautenbach und Surrenbach wurden keine Daten gesammelt, weil die daran gelegenen Grundstücke nicht zugänglich sind und die Sicht durch die meist starke Verbuschung der Uferböschungen stark eingeschränkt ist. Wasseramseln konnten an diesen Bächen gelegentlich beobachtet, Zu- und Abflüge vom und zum Neckar häufig festgestellt werden, sodass die Revierkonstanz der Vögel als gesichert gelten kann. Zugewanderte Alt- und Jungvögel konnte ich vor und nach dem gruppenweisen Nächtigen beobachten und ihr Verhalten mit auswerten. Standorttreue und zugezogene Exemplare wurden aus verschiedenen Gründen nicht farbberingte. Männchen und Weibchen waren daher nur zu Zeiten mit engerem paarweisem Zusammenhalt, bei Balz und während den Brutzeiten an Körpergröße, individuell kennzeichnenden Färbungsmustern und unterschiedlichen Verhaltensweisen voneinander zu unterscheiden. Individuelle Besonderheiten konnten wegen fehlenden Markierungen nicht mit Bestimmtheit einzelnen Vögeln zugeordnet werden.

Aus Gründen der Vergleichbarkeit zwischen verschiedenen Formen des Nahrungserwerbs wurden der Auswertung nicht einzelne Vorgänge wie z. B. einzelne Tauchversuche zugrunde gelegt, sondern die Beobachtung Nahrung suchender Wasseramseln verwertet. Die während einer Beobachtung festzustellenden, verschiedenen Formen des Nahrungserwerbs wurden getrennt gezählt, ebenso die Beutefangversuche gleichzeitig aktiver Vögel und das Suchverhalten derselben Exemplare nach Beobachtungspausen. Angaben zur Zusammensetzung der Nahrung im Jahresverlauf sind anderen Arbeiten entnommen (u. a. JOST 1975, SPITZNAGEL 1985).

Detaillierte Angaben zur Struktur des Untersuchungsgebiets können früheren Arbeiten des Verfassers zur Aktivitätsrhythmik und winterlichen Siedlungsdichte der Wasseramsel (KEICHER 1983, 1995) entnommen werden. Ergänzungen sind aus den Skizzen, Abbildungen und dem Text dieser Arbeit ersichtlich.

Das Wasserwirtschaftsamt Rottweil unterrichtete mich brieflich über die langjährigen Schwankungen von Wasser- und Pegelstand des Neckars. Herr Pietsch, Lehrer am Gymnasium Oberndorf, führt seit über 10 Jahren regelmäßig mit Schülergruppen Untersuchungen zur Gewässergüte des Neckars durch. Bis auf kurze Flussabschnitte von jeweils ca. 200 m Länge, unterhalb von Kläranlagen-Ausflüssen und Staustufen, darf das Neckarwasser als mäßig verschmutzt (betamesosaprob) gelten (PIETSCH mdl.).

3. Ergebnisse

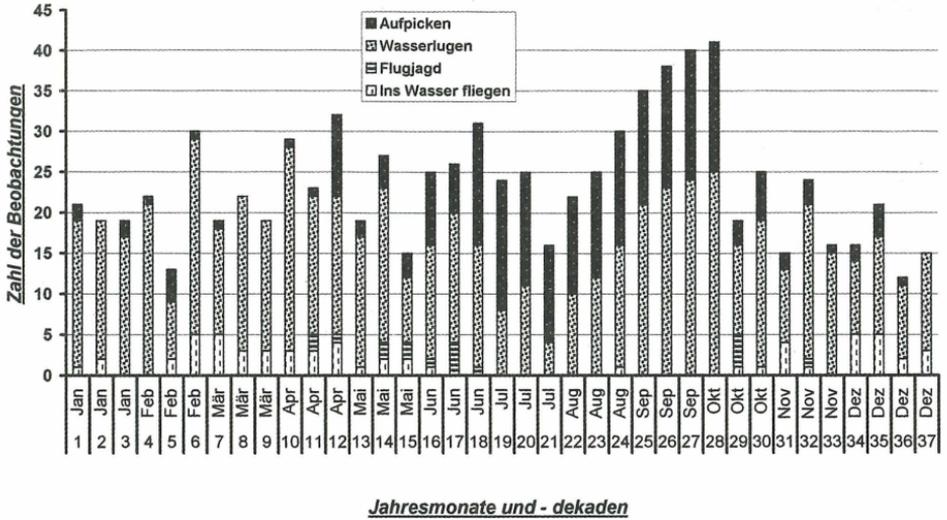
3.1 Zeitmuster der Ernährungsstrategien

(a) Vorbemerkungen:

Nach SCHOENER (1971) folgen Wasseramseln beim Nahrungserwerb zwei verschiedenen Strategien: Die Zeitminimierer, oft Männchen, jagen in möglichst kurzer Zeit wenige, nährstoffreiche und profitable Beutetiere, während die Energieminimierer, oft Weibchen, ohne Rücksicht auf die Profitabilität möglichst viele Beutetiere zu erjagen trachten. Die letztere Methode lässt sich vorwiegend im Winter, im Spätsommer und Herbst beobachten, wenn hinreichend große Beutetiere nur selten vorkommen und/oder schlecht erreichbar sind (SPITZNAGEL 1985). Die erste Strategie verfolgen Wasseramseln vor allem im Frühjahr und Frühsommer, wenn Beutetiere optimale Dichte und Größe erreichen und somit optimale Bruterfolge ermöglichen. (SPITZNAGEL a. a. O.)

Wenn Beutetiere an Dichte zunehmen und/oder hohen Kaloriengehalt aufweisen, ermöglichen sie Räubern eine optimale Energieausbeute. Dieses „Profitabilitätskonzept“ von ROYAMA (1970) widerspricht der „Suchbildtheorie“, wonach (kurzfristig wirksame) Suchbilder, vor allem bei kryptisch lebender Beute, zur Verbesserung des Jagderfolges aufgebaut werden können. Jahreszeitliche Fluktuationen im Beutespektrum und die wechselnde Bevorzugung bestimmter Mikrohabitate können im Jahresverlauf Verhaltensänderungen im Beuteerwerb hervorrufen (vgl. SPITZNAGEL 1985, 1988). Daneben spielen

Faktoren wie Gewässerprofil, -verbauung, -verschmutzung, Wasserstand, Aussen-temperaturen, Störungen, Mauser, körperliche Fitness u. a. m. eine wichtige Rolle. Bei der Darstellung der verschiedenen Strategien des Nahrungserwerbs muss festgestellt werden, dass Übergangsformen vorkommen, welche eine Sonderung voneinander nicht zulassen.



Jahresmonate und -dekaden

Abb. 1. Ernährungsstrategien der Wasseramsel (*Cinclus c. aquaticus*): Teil 2.

(b) Wasserlügen:

Diese Form des Nahrungserwerbs kommt ganzjährig am häufigsten vor. Nur im Hochwinter (P 67 – 73/1 – 5), im März (P 12 – 16) und vereinzelt Ende April bis Anfang Mai (P 20 – 26) ist es etwa gleich häufig wie das Tauchen. Sonst dominiert das Wasserlügen eindeutig (Abb. 1). Ab Mitte Juli bis Ende August (P 40 – 48) tritt es gegenüber dem Aufpicken von Nahrung zurück (Abb. 1). Bei geringen Wassertiefen, optimalen Lichtverhältnissen und geringem Energieaufwand können dabei alle Vertreter benthisch lebender Faunen-Gilden genutzt werden. Die meisten Beutetiere werden im Totwasser, also im Strömungsschatten und auf der Oberfläche von Steinen und Algenteppichen erbeutet, welche auf der Wasseroberfläche treiben. Überwiegend wird die auf dem Substrat lebende, limnische Epifauna genutzt. Steine werden beim Nahrungserwerb seltener gewendet als bisher angenommen (JOST 1975, SPITZNAGEL 1985). Die Wasseramseln jagen vor allem an Stellen mit erhöhten Fließgeschwindigkeiten, also vor allem hinter natürlich entstandenen Flußbarren, an Tuffbarrieren am Scheitelpunkt von Wasserfäl-

len, an den Rändern von Kiesbänken, in den Restwasserflächen trocken fallender Kiesbänke und an flach vom Wasser überströmten, größeren Gesteinsbrocken. Auch an größeren Gegenständen wie Balken und Brettern wird Wasserlugen beobachtet, wenn diese vom Hochwasser angeschwemmt, hängen geblieben und flach vom Wasser überflossen sind. An den geschilderten Stellen tritt starke Verwirbelung des Wassers und deshalb auch eine gute Sauerstoffaufnahme aus der Luft auf. Dies bietet für die Entwicklung von Wasserinsektenlarven günstige Voraussetzungen.

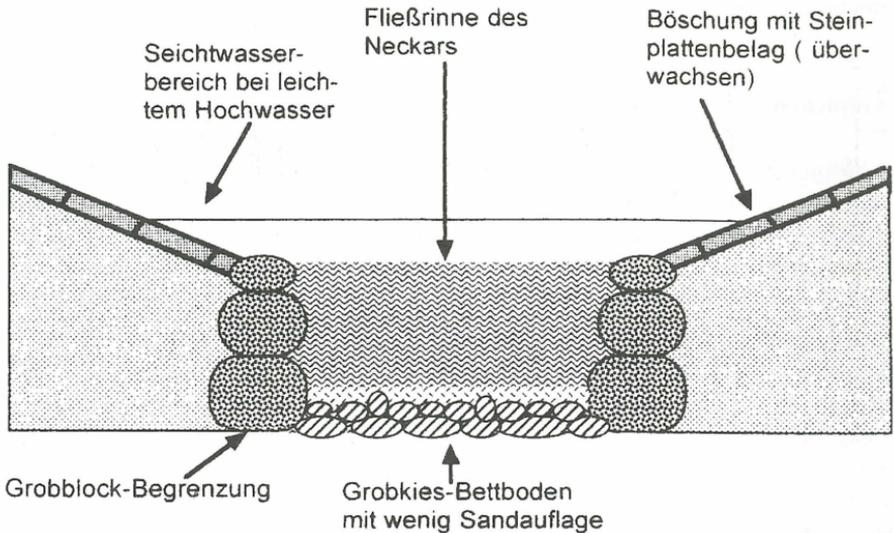


Abb. 2. Querprofil des Neckars.

Weniger häufig werden bei steigendem oder sinkendem Hochwasser seichte Wasserlachen dort genutzt, wo das Wasser zwischen den Uferblöcken der Flußverbauung d.h. entlang der Tiefwasserrinne nach außen drückt (vgl. Abb. 2). Die Vögel können dort vom Hochwasser angeschwemmte Beute und Beuteteile bei geringer Wasserströmung relativ leicht aufnehmen. Wasserlugen kann auch bei voller Sonneneinstrahlung beobachtet werden, da sich diese beim Nahrungserwerb im Wasser nicht negativ auf die Thermoregulation der Wasseramseln auswirken kann. Der ab Ende Juli stärker auftretende Algenbewuchs des Gewässerbodens könnte die Vögel beim Nahrungserwerb behindern und zum Teil erklären, dass ab dieser Zeit andere Ernährungsstrategien häufiger auftreten. Grundsätzlich können beim Wasserlugen sowohl die Energiemaximierer als auch die Zeitminimierer als Strategen erfolgreich sein, doch konnte bei dieser Untersu-

chung eine Scheidung der Strategen nach ihren Erfolgen zu verschiedenen Jahreszeiten nicht getroffen werden.

Wasserlugen ist neben dem Aufpicken von Nahrung bei Jungvögeln in den ersten Wochen nach dem Ausfliegen die fast ausschließlich genutzte Art des Nahrungserwerbs (vgl. SPITZNAGEL 1988). Nach Kotanalysen (SPITZNAGEL 1998) fressen Jungvögel dabei bevorzugt kleinere und mehr Beutetiere als adulte Vögel. Junge Weibchen ernähren sich am einseitigsten.

Das Beutespektrum adulter Weibchen ist ganzjährig breiter angelegt als das adulter Männchen, wobei sie mehr Eintagsfliegenlarven fressen als die Männchen.

(c) Aufpicken von Nahrung:

Das Aufpicken von Beute erreicht den Höhepunkt in den Jahrespentaden 36 bis 48, ab Ende Juli bis Ende August. Da Wasseramseln in diesem Zeitraum mausern, könnte dieses Verhalten mit einem eingeschränkten Flugvermögen zusammenhängen. Darauf weisen auch die zu dieser Zeit erheblich ausgedehnten Ruhezeiten (BRYANT & TATNER 1988). Die sommers besonders häufigen sessilen Weidegänger, vorwiegend Larven von Simuliiden und Blepharoceriden, werden dann genauso erbeutet wie die in diesem Zeitraum schlüpfenden Imagines von Ephemeroptera, Trichoptera und Plecoptera, welche sich niedrig unter der Wasseroberfläche befinden bzw. beim Rückgang von Hochwässern zurückgeblieben sind (vgl. SPITZNAGEL 1985).

Wasseramseln weiden gezielt Algentepiche ab, welche der Wasseroberfläche aufliegen, und picken Beute auf. Von Steinen aus picken sie zudem nach Insekten, welche im Wasser nahe der Oberfläche sitzen oder sich bewegen. Flach vom Wasser überströmte Steine werden genauso abgesucht wie Algenbeläge oder Pfützen auf Kiesbänken, welche bei zurückgehendem Hochwasser leicht erreichbar werden. Den Sommer ausgenommen, kommt Aufpicken von Nahrung nur selten, wenn auch ganzjährig, vor.

(d) Flugjagd:

Im Unterschied zu gleichzeitig anwesenden Gebirgs- und Bachstelzen erbeuten Wasseramseln trotz reichem Angebot nur sporadisch und relativ selten fliegende Insekten im Fluge. Die Stelzen werden weder vertrieben noch angebettelt. Wenig ausgeprägte Schwerpunkte dieser Jagdstrategie lassen sich Ende Juni bis Mitte Juli (Jahrespentaden 36 – 40) und im August (Pentaden 43 - 48) erkennen. Zu dieser Zeit sind Fluginsekten besonders häufig, werden aber dennoch wohl deshalb verschmäht, weil die im Wasser lebenden Entwicklungsstadien von Insekten einen höheren Energiegehalt aufweisen als Fluginsekten (SPITZNAGEL 1988). Auch dürften zumindest einige Vögel im Flugvermögen durch die Mauser behindert sein. Dazuhin sind Wasseramseln morphologisch für die

Flugjagd wenig geeignet, weil ihr kurzer Schwanz, das hohe Körpergewicht und die kurzen und breiten Flügel einen hohen Energieaufwand für die Flugjagd erfordern. Im Gegensatz zu SPITZNAGEL (1988/1998) konnten Jungvögel nicht bei der Flugjagd beobachtet werden.

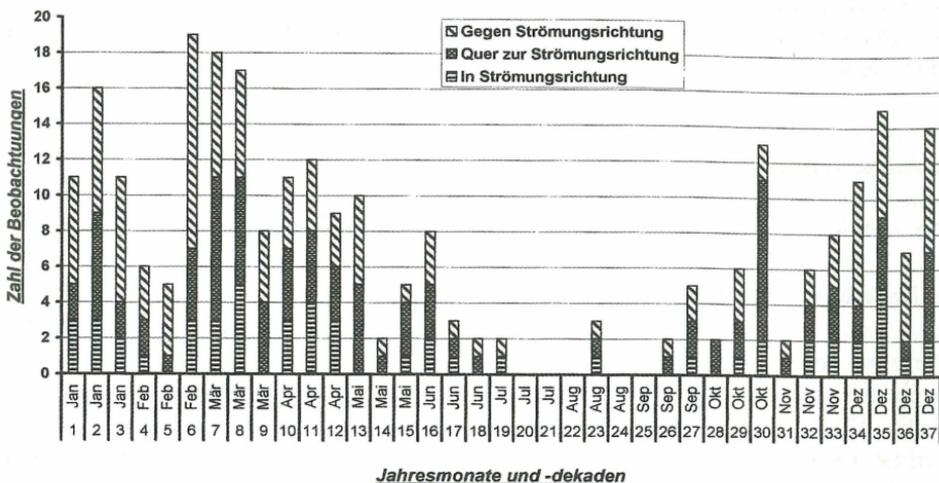


Abb. 3. Ernährungsstrategien der Wasserramsel (*Cinclus c. aquaticus*): Tauchen.

(e) Tauchen:

Obwohl das Profil des Flussbetts ganzjährig und, mit Ausnahmen bei stärkeren Hochwässern, bei jedem Wasserstand erfolgreiche Jagd zuliebe, ist das Tauchen weniger häufig festgestellt worden als Wasserlugen. Dies rührt zum Teil daher, dass Tauchen einen etwa fünfmal höheren Energieaufwand erfordert (BRYANT & TATNER 1988). Bei Weibchen, die nur kurze Bebrütungspausen haben, könnte sich Tauchen fatal auswirken. Sie verhalten sich daher zu dieser Zeit und beim Füttern der Jungen fast ausschließlich als Energiemaximierer (SCHOENER 1971). Männchen können sich dagegen unter geringerem Zeitdruck Tauchen eher leisten und dann erfolgreicher sein als die Weibchen, weil sie mit ihrem höheren Körpergewicht Beute bei dieser Strategie eher erreichen und den hohen Energieaufwand durch den höheren Energiegewinn beim Verzehren der Beute mehr als wettmachen können. (vgl. SPITZNAGEL 1985). Männchen zeigen sich im Frühjahr eher als die Weibchen als Zeitminimierer, ziehen aber insgesamt andere Ernährungsstrategien dem Tauchen vor. In den Wintermonaten Dezember, Januar und März und September bis Dezember (Abb. 3; Dekaden 1-16; 27-37) kommt Tauchen am häufigsten

vor und dem Wasserlügen quantitativ am ehesten gleich. Verschiedene Autoren stellen die besondere Häufung des Tauchens im Winter fest (BRYANT & TATNER 1988, SPITZNAGEL 1985). In meinem Beobachtungsgebiet herrscht es jedoch nicht vor. Die Häufung des Tauchens im Winter lässt sich daraus erklären, dass profitable Beute winters in Oberflächennähe nicht vorkommt. Der dann notwendige, hohe Energieverbrauch kann zusammen mit Umweltstress, der durch Hochwässer, niedrige Außentemperaturen und Kurztage bedingt sein kann, zu Revierverlusten, Gewichtsabnahmen und erhöhter Mortalität führen (BRYANT & TATNER 1988). Die Häufigkeit des Tauchens kann winters auch dann absinken, wenn nach längeren Trocken- und Frostperioden der Wasserstand fällt (BRYANT & TATNER a. a. O.). Tauchen kann in Fließrichtung des Wassers oder quer oder gegen die Strömung erfolgen. Quer und gegen die Strömung wird in etwa gleich häufig getaucht, in Fließrichtung seltener. Der Taucherfolg dürfte von der Art des Eintauchens deshalb nicht abhängen, weil der Vogel sich unter Wasser leicht drehen kann.

(f) Ins Wasser fliegen:

Diese Art des Nahrungserwerbs kann man als Sonderform des Tauchens ansehen. Sie ist nur etwa Februar bis Ende April und im Dezember nennenswert häufig (D. 6 - 12 und D. 34 - 37). Im Jahresverlauf kann diese Strategie sonst nur selten und sporadisch beobachtet werden. Wasseramseln wenden diese Methode dort an, wo bei weniger tiefen Stellen des Flussbetts Sitzsteine als Ausgangspunkte für das Tauchen fehlen. Bei leichtem Hochwasser lässt sich eine gewisse Häufung beobachten (BRYANT & TATNER 1988, SPITZNAGEL 1988). Dabei zeigen sich aber stark individuelle Neigungen derart, dass manche Exemplare bei Hochwasser diesen Beuteerwerb anwenden, andere jedoch nicht. Da Hochwässer überwiegend im Winterhalbjahr auftreten, lässt sich zu dieser Zeit auch ein gewisser Schwerpunkt dieser Jagdstrategie erkennen.

3.2 Abhängigkeiten des Beutefangverhaltens

(a) Die Rolle der circadianen Aktivitätsrhythmik:

Die Aschoffschen Regeln zur Steuerung der circadianen Aktivitätsrhythmik bei Vögeln konnten in Feldbeobachtungen an der Wasseramsel weitgehend bestätigt werden (KEICHER 1983). Danach dürfte erwartet werden, dass Wasseramseln morgens den Nahrungserwerb bei geringeren Lichtstärken beginnen als sie ihn abends beenden. Bei den morgens geringeren Lichtstärken können sie zunächst nur mit Wasserlügen, Aufpicken von Nahrung, Flugjagd und Tauchen im Flachwasser erfolgreich sein. Abends erscheint dann Tauchen bei dann höheren Lichtstärken erfolgversprechender. Die abends breiteren Streubereiche bei den Enden des Nahrungserwerbs lassen größere Verschiedenheiten der Individuen bei den Methoden des Nahrungserwerbs zu als morgens, wenn die Streubreiten enger liegen.

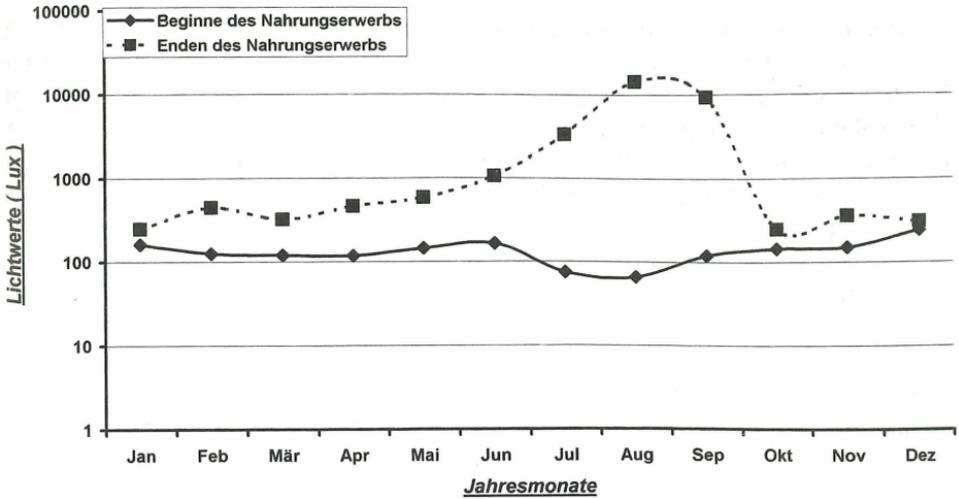


Abb. 4. Durchschnittliche Beginne und Enden des Nahrungserwerbs bei der Wasseramsel (*Cinclus c. aquaticus*) in logarithmischer Darstellung.

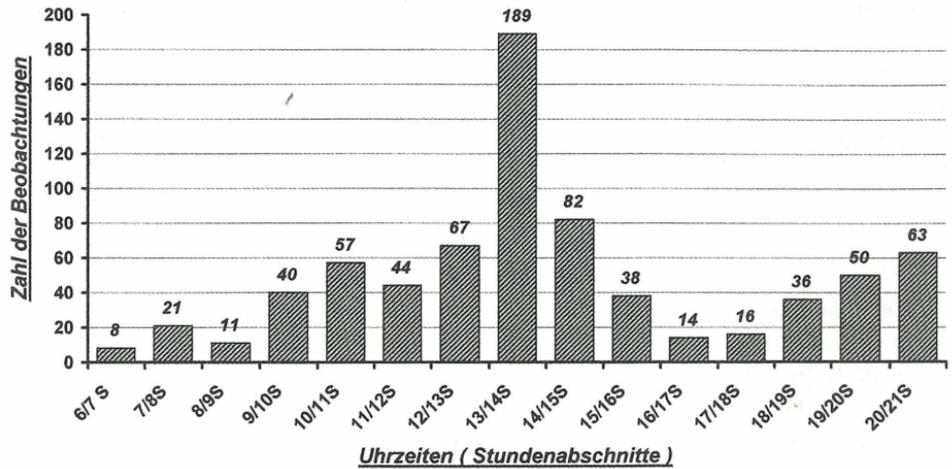


Abb. 5. Fehlbeobachtungen Futter suchender Wasseramseln (*Cinclus c. aquaticus*).

Jagdbeginne und -enden erfolgen zur Jahresmitte hin bei kontinuierlich anwachsenden, höheren Beleuchtungsstärken. Die Enden des Nahrungserwerbs liegen bei höheren Lichtstärken als die Beginne morgens. Wasseramseln beginnen im Juni am spätesten mit dem Nahrungserwerb und beenden ihn im August am frühesten. Die Außensteuerung der Aktivitätsrhythmik durch die zunehmend länger werdenden Tage gelingt in den Sommermonaten offenbar nur unvollkommen (vgl. Abb. 4). Zur Jahresmitte hin werden durch höhere Helligkeiten bei Beginn und Ende des Jagens nahezu alle Arten des Beutefangs möglich, was zuvor und danach nicht möglich ist. Dennoch werden nicht alle Strategieformen gleich häufig angewandt.

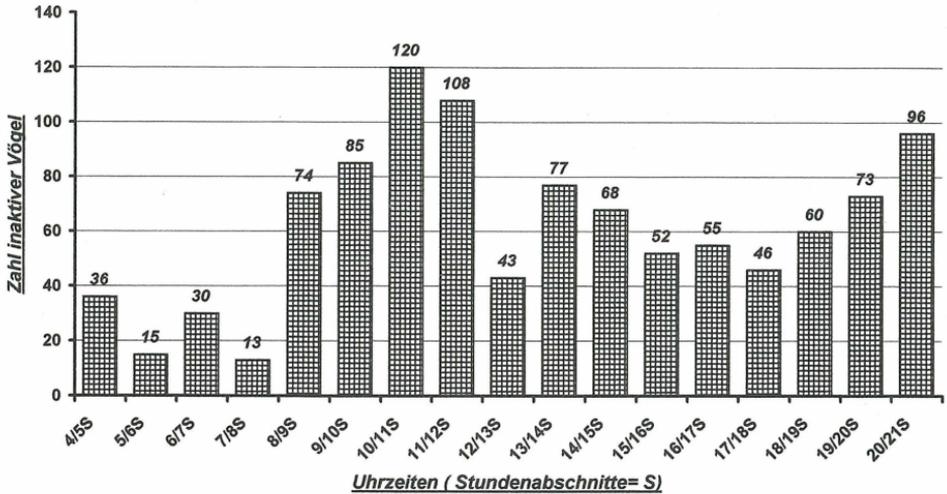


Abb. 6. Bei der Futtersuche inaktive Wasseramseln (*Cinclus c. aquaticus*).

Bei optimalem Nahrungsangebot und nach beendeter Brutperiode können es sich Wasseramseln leisten, Ruhepausen von mehr als 45 Minuten Dauer einzulegen, über die Mittagsstunden nahezu nicht zu jagen und dann die üblichen Schlafplätze oder beschattete Stellen aufzusuchen. Dies lässt sich vor allem im Juli bis September beobachten (Abb. 5 und 6). Die morgens rasch ansteigende Aktivität, die langen Zeiten von Inaktivität in den Mittagsstunden mit vielen Fehlbeobachtungen und der nachmittägliche Höhepunkt der Aktivität lassen den Schluss auf einen zweigipfeligen Aktivitätsverlauf in den Sommermonaten zu, der auch winters, wenn auch weniger ausgeprägt, festzustellen ist (Abb. 5 und 6; SPITZNAGEL 1988; DE PRATO 1981). Winters rücken die beiden Aktivitätsmaxima näher zusammen, in den Mittagsstunden wird wegen der Kurztage mehr gejagt, die Aktivitätsgipfel sind weniger gegeneinander abgehoben.

(b) Einflüsse von Hochwässern:

Eine ausreichende Ernährung wird bei Hochwasser für Wasseramseln schwierig, weil stärkere Strömung, höhere Wassertiefe und Wassertrübung verhindern, dass der Gewässerboden erreicht und Beutetiere wahrgenommen werden können. Ein Teil der möglichen Jagdbeute wird zudem weggeschwemmt. Angesichts dieser Herausforderungen haben die Wasseramseln folgende Verhaltensweisen beim Beuteerwerb entwickelt:

- Oft wird auf Seitenbäche ausgewichen, weil dort Strömung, Wassertiefe und -trübung geringer als am Neckar sind.
- Selten ($n = 9$) wird der Spülsaum des Neckarhochwassers auf evtl. dort angeschwemmte Nahrungsbrocken und Benthoslebewesen abgesehen.
- In einem Fall suchte ein Vogel Nahrung auf den Schwaden des Rohrglanzgrases, welche auf der Wasseroberfläche schwammen.
- Wasseramseln können auch zwischen Grasbüscheln und Falllaub an Stellen der Uferböschung nach Nahrung suchen, die kurz zuvor noch vom Wasser bedeckt waren ($n = 2$).
- Abseits der Gewässer werden Steine und Blätter gewendet. Auch senkrechte Mauern und Dachtraufe können abgesehen werden (GEBHARDT 1950, BERGERHAUSEN & GERKOWSKI 1978, SPITZNAGEL 1988). Eigene Feststellungen dazu liegen nicht vor.
- Zweimal konnte beobachtet werden, dass das Wasser eines Seitenbachs an der Mündung in den Neckar rückgestaut wurde und ein Strudel entstand. Von diesem ließ sich je eine Wasseramsel in Richtung Gewässergrund nach unten ziehen. Ein Jagderfolg ließ sich dabei nicht feststellen.
- Wahrscheinlich schränken Wasseramseln Aktivität und Nahrungserwerb bei Hochwässern ein, um nutzlosen Energieverbrauch möglichst einzuschränken. Zeiten mit Hochwasser dürften folgerichtig Fastenzeit bedeuten.
- In Fischzuchtbecken mit niedrigem Wasserstand wurde beobachtet, dass sich je eine Wasseramsel nach Art des Eisvogels senkrecht ins Wasser stürzte. Der Erfolg dieser seltenen Jagdstrategie ($n = 2$) war nicht ablesbar.
- Bei leichtem Hochwasser wenden die Vögel vermehrt die Methode an, ins Wasser einzufiegen (vgl. u. a. SPITZNAGEL 1988). Verschiedene Individuen zeigen diesen Beuteerwerb ungleich häufig.

Die Erfolgsquoten bei den geschilderten Ernährungsmethoden bei Hochwasser und die Zusammensetzung des Nahrungsspektrums konnten in keinem Fall ermittelt werden.

(c) Versauerung und Verschmutzung der Fließgewässer:

Vor allem durch Schadstoffeinträge aus der Luft können Fließgewässer stark versauern. Der sinkende pH – Wert wirkte sich in Großbritannien in einer Abnahme von Arten- und

Individuenzahl der meisten Benthos-Invertebraten aus. Die Wasseramseln legten an versauerten Fließgewässern weniger Eier, begannen später zu brüten, und ihre Jungen wuchsen langsamer als bei Artgenossen an Gewässern mit neutralen oder alkalischen pH-Werten (ORMEROD & TYLER 1987). KAISER (1988) berichtet von Rheinhessen, dass Wasseramseln die wenigen überlebenden Arten besonders intensiv nutzten und/oder in die wenig versauerten oder verschmutzten Mündungsbereiche von Seitenbächen auswichen. HORVATH (1988) spricht von Ungarn von einer Artenverarmung bei den Beutetieren der Wasseramseln wegen der Gewässerverschmutzung. Die beschriebene Nahrungsverknappung für die Wasseramseln müsste sich auch in einer Verminderung der angewendeten Beutefang- Strategien äußern, da nur noch wenige widerstandsfähige Arten mit speziellen Verhaltensweisen zur Verfügung stehen.

Im Untersuchungsgebiet stellt die Gewässerversauerung kein nennenswertes Problem dar. nach den Ergebnissen von fünfjährigen Gewässeruntersuchungen am Neckar durch eine Schülerarbeitsgruppe des Gymnasiums Oberndorf lagen die Messergebnisse in der Regel zwischen pH 8 und 9, selten unterhalb 8, durchschnittlich bei 8,5. Die Schadstoffeinträge aus der Luft sind zu einem Gutteil durch den Muschelkalk-Gesteinsuntergrund abgepuffert worden. (W. PIETSCH mdl.)

Die Gewässerverschmutzung wirkte sich nur außerhalb des Untersuchungsgebiets spürbar aus. Bis etwa 200 m unterhalb des Ausflusses der Kläranlage Aistaig (Gemeinde Oberndorf) waren wegen des Kläranlagen-Restschmutzes bis zur Flussmitte nahezu sämtliche Benthoslebewesen abgestorben (W. PIETSCH mdl.). Die unweit brütenden Wasseramseln wurden aber regelmäßig bei der Nahrungssuche am rechten Neckarufer, am nicht verschmutzten Teil des Flussbetts, beobachtet.

(d) Einflüsse der Gewässerverbauung:

Paar 2 (Lautenbach – Paar) verfügt als Revierbestandteil über den ca. 1,2 km langen Lautenbach, der weitgehend unverbaute Ufer und keine Verdolungen aufweist. Der Surrenbach als Seitenbach von Paar 1 (Surrenbach – Paar) ist demgegenüber im Unterlauf bis fast zur Mündung auf ca. 400 m Länge völlig verdolt worden. Dieser Bachabschnitt wurde erst vor kurzem teilweise auf 100 m Länge wieder geöffnet. Paar 2 ist nun ganzjährig weit weniger häufig am Neckar selbst anzutreffen, weil der Nebenbach ein größeres Nahrungsreservoir aufweist, mehr Deckung und Beschattung und somit mehr Schutz gegen Störungen bietet. Paar 1 muss dagegen einen Teil des Dorfes überfliegen, um zum kurzen, nutzbaren Oberlauf zu gelangen. Es ist unklar, ob es deshalb gegenüber Hochwässern anfälliger ist als Paar 2. Aus Gründen des Hochwasserschutzes für die Talau des Neckars ist der Fluss im Bereich der Stadt Oberndorf und seines Stadtteils Aistaig seit Jahrzehnten kanalisiert. Aus dem Querprofil (Abb. 2) ist ersichtlich, dass die Fließrinne ganzjährig Tiefwasser aufweist. Wegen der erheblichen Wassertiefe und Strömungsgeschwindigkeit ist Beute für die Wasseramseln schlecht erreichbar. Nur in

bestimmten Teilbereichen ist der Nahrungserwerb erfolgversprechend, nämlich dort, wo durch Hochwasser der Gewässergrund aufgeschüttet wurde. Die Vögel suchen gezielt diese Stellen auf: Seichtstellen der Fließrinne, Ränder von Kiesbänken und Seitenarme und Pfützen innerhalb davon. Als Formen des Nahrungserwerbs kommen dort in erster Linie Wasserlugen, Aufpicken und Flugjagd in Frage. Auch Platten und Gesteinsblöcke, welche den Rand der Tiefwasserrinne markieren und befestigen, werden dann genutzt, wenn sie seicht vom Wasser überflutet werden. Dort kommt fast nur Aufpicken vor. Bei steigendem oder fallendem Wasserspiegel überspült das Wasser die seitlichen Blöcke und bildet jenseits davon mehr oder weniger ausgedehnte Wasserlachen, die in erster Linie Wasserlugen, Aufpicken und Flugjagd ermöglichen. Die Böschungen aus Steinplatten kommen nur für eine (seltene) Nutzung bei und nach Überspülung durch Hochwasser in Frage.

(e) Nahrungserwerb und Sonneneinstrahlung:

An heißen Tagen meiden Wasseramseln direkte Insolation, weil sie bei längerer Sonneneinstrahlung wegen des dunklen Gefieders Schwierigkeiten mit der Thermoregulation bekämen (vgl. SPITZNAGEL 1988). Bei Inaktivität und Nahrungserwerb suchen sie überwiegend beschattete Plätze, z. B. unter Büschen, auf. Auch Schlafplätze können dann für längere Zeit in Frage kommen. Während der Mittagsstunden sind Wasseramseln sommers weitgehend inaktiv, können aber zu allen Tageszeiten Pausen von mehr als 45 Minuten Dauer einlegen. Der Schwerpunkt des Ruhens ist deutlich zum Nachmittag hin verschoben (Abb. 6). Winters wird im Allgemeinen regelmäßig bei voller Sonneneinstrahlung gejagt, weil dann bei schräger Sonneneinstrahlung und niedrigen Aussentemperaturen kaum nennenswerte Insolationswärme auftritt. Fehlbeobachtungen und Feststellungen inaktiver Vögel im Sommer- und Winterhalbjahr (Abb. 4 und 5) belegen die Unterschiede in Aktivitätsmuster und Ruheverhalten.

(f) Sukzessives Bejagen von Gewässerabschnitten:

Wasseramseln pflegen über zwei bis drei Wochen hinweg immer jeweils denselben Gewässerabschnitt zu bejagen und wechseln anschließend zu einem anderen Flussabschnitt oder zu einem Seitenbach für einen ähnlich langen Zeitabschnitt. Weiträumige Revierüberlappungen kommen dabei nicht selten vor und werden von den jeweiligen Revierinhabern toleriert. Offenbar stellt die benthische Fauna quantitativ keinen ernstlichen, bestandslimitierenden Faktor dar. In der Zeit, zu der ein bestimmter Gewässerabschnitt nicht genutzt wird, kann sich die dortige Insektenfauna erholen und zu einer für die Wasseramsel profitablen Größe heranwachsen. Einige Zeit vor der Eiablage bei Erst- und Zweitbrut wird der dem Nest unmittelbar benachbarte Flussabschnitt nicht bejagt,

wohl deshalb, weil die dort lebende Insektenfauna für die Brutzeit geschont werden soll, wenn dieser Gewässerabschnitt bevorzugt genutzt wird. Möglicherweise stellen die untersuchten Reviere Sonderfälle deshalb vor, weil die Nester der Brutpaare an Seitenbächen jeweils kurz vor deren Einmündung in den Neckar liegen. Von anderen Paaren dürften die Seitenbäche mehr als die Flussabschnitte genutzt werden, und die Bruten wären weniger durch Hochwässer bedroht. Die Zusammensetzung des Nahrungsspektrums und die daraus resultierenden Beutefang- Strategien wären bei vermehrter Einbeziehung der Seitenbäche u. U. anders als bei vorwiegender Jagd am Neckar.

(g) Verhalten bei Feindbegegnungen:

Bisher gelangen Beobachtungen von Reaktionen auf Wanderratten und Sperber. Wenn Wanderratten ($n = 10$) in wenigen Metern Entfernung von den besetzten Wasseramsel - Sitzplätzen schwammen oder umherliefen, stellten die Vögel ihre Nahrungssuche völlig ein. An zwei verschiedenen Stellen konnten zwei Sperber, jeweils Männchen, beim Queren des Neckarbetts beobachtet werden. Obwohl die Greifvögel relativ langsam und niedrig die eine Böschung abwärts flogen, den Fluss querten und dann über die andere Böschung im Siedlungs- und Hausgartengelände verschwanden, also keine sehr akute Bedrohung darstellten, verharrten die Wasseramseln starr während der Flussquerung des Sperbers und bis zu 15 Minuten danach auf ihren Sitzsteinen und zeigten keinerlei Anstalten, nach Nahrung zu suchen. In keinem Fall tauchten oder flogen die Vögel ab. Da die Sperberbeobachtungen alle aus der Abenddämmerung stammen, konnte aber von vornherein keine starke Neigung zur Beutejagd zu diesen Zeitpunkten erwartet werden. Zu einem evtl. unterschiedlichen Verhalten von Jungvögeln und Geschlechtern kann ich keine Angaben machen.

(h) Einflüsse von Bebrütungszeit und Jungenaufzucht:

Weibchen brüten im Allgemeinen allein. In den kurzen Bebrütungspausen müssen sie schnell Nahrung für den Eigenbedarf erwerben. Sie folgen dabei dem Prinzip der Energiemaximierung (SCHOENER 1971), indem sie überwiegend Nahrung durch Aufpicken, Wasserlügen und Tauchen an seichten Stellen gewinnen. Sie jagen dann im Flussbett und in Nestnähe, häufig an Stellen, wo durch natürliche Querbarren das Flußwasser nach dem Aufstau stärkeres Gefälle, daher größeren Sauerstoffgehalt und entsprechend reichhaltiges Insektenleben erhält. Die Oberläufe der Seitenbäche werden zu dieser Zeit seltener aufgesucht. Während der Jungenaufzucht sind beide Eltern beim Füttern aktiv, wobei bei den beobachteten Paaren stets das Weibchen ein Übergewicht hatte (KEICHER unveröff.). Weibchen jagten dann mehr in Nestnähe als Männchen. Ob dies Unterschiede im Jagdverhalten oder der Nahrungszusammensetzung bedingte, blieb unklar.

(i) Einflüsse des Geschlechts und der Paarbindung:

Männchen sind durchschnittlich größer und schwerer als Weibchen (SCHMID & SPITZNAGEL 1985, ROCKENBAUCH 1985). In Abwandlung der Bergmannschen Regel verlieren Weibchen wegen des ungünstigeren Verhältnisses des Gewichts zur Körperoberfläche mehr Energie als Männchen. Die Weibchen gleichen das aus, indem sie häufiger und länger Nahrung suchen als Männchen, morgens früher damit beginnen und abends später endigen. Dass Männchen wegen ihres größeren Gewichts eher für das Tauchen geeignet sind und dies häufiger zeigen als Weibchen, konnte ich nicht bestätigen (vgl. aber SPITZNAGEL 1988, 1998). Da die Brutpartner nicht farbberingt waren, konnten sie aber in vielen Fällen nicht mit hinreichender Genauigkeit voneinander unterschieden werden.

Während des Zeitabschnitts mit stärkerem Paarzusammenhalt, also von November bis Juli, befinden sich die Partner auch bei der Nahrungssuche nahe beieinander. Auffallend häufig sicherte dabei der eine, während der andere Beute jagte. Dies könnte zum Schutz vor Feinden dienen (vgl. SPITZNAGEL 1998).

(j) Verhalten von Jungvögeln:

Ausgeflogene und voll flugfähige Jungvögel konnten bei der Nahrungssuche ausschließlich am Epilitoral und unbewachsenen Litoral beobachtet werden. SPITZNAGEL (1988) beobachtete sie geradezu typisch häufig im bewachsenen Litoral und bei der Flugjagd. Zumindest kurz nach dem Flüggewerden dürften die Jungen aber kaum das für die Flugjagd erforderliche Flugvermögen besitzen. Meine eigenen Feststellungen bezüglich der Flugjagd betreffen nur adulte Individuen.

An Methoden des Nahrungserwerbs konnte ich bei Jungvögeln nur Wasserlugen und Aufpicken von Nahrung feststellen. Ab wann Jungvögel erfolgreich tauchen können, konnte nicht ermittelt werden (vgl. SPITZNAGEL 1998).

4. Diskussion

SPITZNAGEL (1985, 1988, 1998) diskutiert, ob Wasseramseln mit Hilfe von Suchbildern kryptisch lebende Beute auffinden können. In diesem Zusammenhang ist bisher meines Wissens bisher nicht bekannt, ob und inwieweit sich das Sehvermögen der Wasseramseln von dem des Menschen unterscheidet. Falls deutliche Differenzen festzustellen sind, könnten die Beutetiere für die Vögel nicht so stark kryptisch erscheinen wie angenommen. Die Suchbildtheorie wäre dann nicht zwingend notwendig.

Im Funktionskreis Fortpflanzung ergeben sich Vorteile für Paare in geringen Höhen über dem Meeresspiegel, weil dort die Beute zahlreicher ist und früher profitabel wird. Daher

kann die Erstbrut früher begonnen werden und Zweitbruten und höhere Jungenzahlen pro Jahr werden vermehrt möglich (DA PRATO & LANGSLOW 1976, BRYANT & TATNER 1988, ZANG 1981). Angesichts geringer Gefällsunterschiede im Untersuchungsgebiet waren entsprechende Untersuchungen nicht erfolversprechend und unterblieben deshalb. Beobachtungen in Flusssystemen mit hohen Gefällsunterschieden auf kurzen Laufstrecken könnten hilfreich sein, um evtl. Änderungen in den Jahreszyklen der Beutetiere auf die Meereshöhe zurückzuführen und entsprechende Anpassungen der Wasseramseln in ihren Jagdstrategien ermitteln zu können.

Außer Arbeiten vom Schwarzwald (SPITZNAGEL 1988, 1998) und der hier vorgelegten Studie vom oberen Neckar existieren meines Wissens aus Süddeutschland und den Nachbarländern sowie aus anderen Teilen Deutschlands keine weiteren Untersuchungen zum Thema dieser Arbeit. Diese wären aber wichtig, um mögliche regionale Unterschiede und Übereinstimmungen in der saisonalen Beutezusammensetzung und den daran angepassten Fangstrategien der Wasseramseln feststellen zu können. Momentan lassen sich Aussagen zu lokalen Besonderheiten und regionale Unterschiede und Übereinstimmungen noch nicht treffen. Der Stellenwert der Faktoren, welche die Jagdstrategien der Wasseramsel bestimmen, lässt sich gegenwärtig auch nicht in Ansätzen abschätzen. BRYANT & TATNER (1988) nehmen für ihren Untersuchungsraum an, dass der Energieverbrauch (und damit auch die Strategien, Anm. des Verfassers) in erster Linie durch das Ausmaß der Aktivität, die Umgebungstemperaturen und die Körpermaße bestimmt wird, indirekt auch durch die Wassertiefe und das Futterangebot. Auch mögliche Wechselwirkungen zwischen den Faktoren sind nicht geklärt. Es darf jedoch angenommen werden, dass bei diesen Fragestellungen regional unterschiedliche Ergebnisse zu erwarten sind, wenn Dichte, Zusammensetzung, Qualität und Verteilung der Beutetiere in saisonal verschiedener Weise variieren.

Während die jahreszeitlichen Wechsel der Jagdmethoden wenigstens regional grob erkannt worden sind, ist über tageszeitliche Strategiemuster kaum etwas bekannt. Die bisherigen eigenen Ermittlungen (KEICHER in Vorber.) lassen wegen noch fehlender Daten, vor allem vom Vormittag, noch keine gesicherten Aussagen zu.

Bezüglich des Verhaltens von Jungvögeln sind noch viele Fragen offen. Das Zugverhalten ist z.B. noch nicht hinreichend geklärt. Auch über die Zeitpunkte, zu denen bestimmte Formen des Beutefangens heranreifen, ist kaum etwas bekannt, ebensowenig darüber, welche Teile der Strategien angeboren sind und welche erlernt werden müssen. Die Besetzung bestimmter Habitate beim Sesshaftwerden der Jungvögel könnte auch Aufschluss über die dann schon beherrschten Jagdformen geben. Zur Klärung könnten intensive Planstudien mit farbberingten Jungvögeln beitragen (vgl. SCHMID 1985).

5. Zusammenfassung

Von 1989 bis 1992 wurden insgesamt 1110 Daten zur Klärung des Beutefangverhaltens der Wasseramsel am oberen Neckar (Württemberg) planmäßig gesammelt. Die Untersuchungen erfolgten an 2-3 Paaren mit Jungen und Zuwanderern am Neckar. An den Seitenbächen waren aus verschiedenen Gründen keine Beobachtungen möglich, obwohl diese fest zu den Revieren der Vögel gehörten.

Die Strategien des Beuteerwerbs hängen von verschiedenen Faktoren ab: Saisonale Fluktuationen im Beutespektrum, Angebote in Mikrohabitaten, Einflüsse von Brutzeit und Paarbindung, Geschlechtsunterschiede, Wasserstand und Hochwässer, Gewässerprofil und -verbauungen, circadiane Aktivitätsrhythmik, Wechsel der Tageslängen, Sonneneinstrahlung, Hormoneinflüsse, Feindbegegnungen, sukzessives Bejagen von Gewässerabschnitten. Diese Faktoren sind in ihrer jeweiligen Bedeutung dargestellt. Regionale Unterschiede sind bislang unbefriedigend geklärt.

Die Jagdmethoden werden in ihrer jahreszeitlichen Fluktuation dargestellt. Wasserlugen kommt ganzjährig am häufigsten vor. Tauchen ist nur im Hochwinter und im Frühjahr etwa gleich häufig. Flugjagd und Einfliegen ins Wasser werden trotz reichhaltigem Beuteangebot nur sporadisch und selten festgestellt. Die Flugjagd hat einen Höhepunkt im Sommer, wenn Luftinsekten am zahlreichsten sind. Das Hineinfliegen erreicht ein Hoch im Frühjahr, während sommers, bedingt durch die Mauser und das Maximum an profitablen Beutetieren, das Aufpicken von Insekten kulminiert.

Jungvögel bevorzugten Wasserlugen und Aufpicken als Beuteerwerb. Die Rolle von saisonalen Beuteangeboten dabei wird diskutiert. Das Heranreifen verschiedener Beutefangstrategien ist durch die Kotanalysen von SPITZNAGEL (1998) erst zu klären begonnen worden. Mögliche Gründe für die jahreszeitlichen Unterschiede der Beutefangmethoden und die dabei offen gebliebenen Fragen sind ausführlich diskutiert.

Wie die Jagdmethoden heranreifen, konnte nicht geklärt werden. Die geschlechtsspezifischen und altersabhängigen Unterschiede im Erbeuten von Insekten sind bei SPITZNAGEL (1998), soweit bekannt, dargestellt.

6. Literatur

- BERGERHAUSEN, W. & A. GERKOWSKI (1978): Zählungen der Wasseramsel (*Cinclus cinclus*) und Hilfsmaßnahmen im Naturpark Nordeifel. Charadrius 14: 44-47. – BRYANT, D. M. & P. TATNER (1988): Energetics of the annual cycle of Dippers (*Cinclus cinclus*). Ibis 130: 17- 38.
- DE PRATO, S. (1981): The effect of spates on the breeding behaviour of dippers. Bird Study 28: 60-62.
- GEBHARDT, L. (1950): Die Wasseramsel (*Cinclus c. meridionalis*) Brutvogel an der Isar bei München. Vogelwelt 71: 189-191.
- HEWSON, R. (1960): Territory behaviour and breeding of the Dipper in Banffshire. Brit. Birds 60: 244-252. – HÖLZINGER, J. (1999): Die Vögel Baden-Württembergs. Bd. 3.1: Singvögel 1. Stuttgart

- (Ulmer). – HORVATH, R. (1988): Angaben über die Wasseramsel (*Cinclus cinclus*) in Ungarn. *Egretta* 31: 12-17.
- JOST, O. (1975): Zur Ökologie der Wasseramsel (*Cinclus cinclus*) mit besonderer Berücksichtigung ihrer Ernährung. *Bonn. Zool. Monogr.* 6: 1-183.
- KAISER, A. (1988): Zur Populationsdynamik der Wasseramsel (*Cinclus cinclus*) in Rheinhessen und angrenzenden Gebieten. *Egretta* 31: 18-37. – KEICHER, K. (1983): Untersuchungen zur Aktivitätsrhythmik und zum Schlafplatzverhalten der Wasseramsel (*Cinclus aquaticus*) am oberen Neckar (Württemberg). *Ökol. Vögel* 5 : 203- 216. – KEICHER, K. (1995): Erhebungen zur winterlichen Siedlungsdichte der Wasseramsel (*Cinclus c. aquaticus*) am oberen Neckar (Württemberg) *Orn. Jh. Bad. – Württ.* 11 : 193-203.
- ORMEROD, S.J. & S.J. TYLER (1987): Dippers (*Cinclus cinclus*) and Grey Wagtails (*Motacilla cinerea*) as indicators of stream acidity in Upland Wales *JCBP Techn. Publ. No. 6* : 191- 208.
- ROCKENBAUCH, D. (1985): Geschlechts- und Altersbestimmung bei der Wasseramsel (*Cinclus cinclus aquaticus*). *Ökol. Vögel* 7: 363- 377.
- SCHMID, W. (1985): Analyse der Ortsbewegung von nestjung beringten Wasseramseln (*Cinclus c. aquaticus*) im ersten Lebensjahr. *Ökol. Vögel* 7: 359-362. – SCHMID, W. & A. SPITZNAGEL (1985): Der sexuelle Größendimorphismus süddeutscher Wasseramseln (*Cinclus c. aquaticus*): Biometrie, Funktion und mögliche Ursachen. *Ökol. Vögel* 7: 379-408. – SCHOENER, Th. W. (1971): Theory of Feeding Strategies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*: 369-404. – 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: 239-326. – SPITZNAGEL, A. (1988): Strategien des Nahrungserwerbs bei der Wasseramsel (*Cinclus c. aquaticus*): eine Einführung. *Egretta* 31: 42-55. – SPITZNAGEL, A. (1998): Der Einfluss von Alter und Geschlecht auf die Nahrungswahl von Wasseramseln (*Cinclus cinclus*). *Ökol. Vögel* 20: 293-320.
- ZANG, H. (1981): Zur Brutbiologie und Höhenverbreitung der Wasseramsel (*Cinclus c. aquaticus*) im Harz. *J. Orn.* 122: 153-162.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Ökologie der Vögel. Verhalten Konstitution Umwelt](#)

Jahr/Year: 2007-2010

Band/Volume: [29](#)

Autor(en)/Author(s): Keicher Karl

Artikel/Article: [Untersuchungen zur Methodik des Nahrungserwerbs bei der Wasserramsel \(*Cinclus cinclus aquaticus*\) am oberen Neckar \(Württemberg\) 229-246](#)