

# Verhandlungen der Ornithologischen Gesellschaft in Bayern

Band 24 – Heft 2/3 (Dezember 1986)

---

*Verh. orn. Ges. Bayern 24, 1986: 155–207*

Aus dem Institut für Vogelkunde der Bayer. Landesanstalt für Bodenkultur und Pflanzenbau

## **Struktur und Dynamik binnenländischer Rastbestände von Schwimmvögeln in Mitteleuropa**

Von **Einhard Bezzel**

### **1. Einleitung**

Seit 1948 werden in der Bundesrepublik Deutschland synchrone Wasservogelzählungen durchgeführt (REQUATE 1954). Sie sind u. a. zur Bewertung von Feuchtgebieten internationaler Bedeutung (zuletzt HAARMANN 1984) herangezogen worden. Für mehrere Länder bzw. längere Zeitabschnitte Mitteleuropas liegen Materialzusammenfassungen vor (Bundesrepublik REQUATE 1954, EBER & NIEMEYER 1982; Österreich z. B. AUBRECHT & BOCK 1985; Schweiz z. B. SCHIFFERLI 1983; DDR z. B. RUTSCHKE 1978; ČSSR z. B. FIALA 1982). Eine große Zahl von Veröffentlichungen stellt lokale oder regionale Ergebnisse zusammen. Auch langfristige Auswertungen (z. B. Orn. Arb. Gem. Münster 1980, Orn. Arb. Gem. Bodensee 1983) konzentrieren sich aber in erster Linie auf die Beschreibung und Analyse gebietsspezifischer Faktorenkomplexe (UTSCHICK 1981); viele Publikationen sind Dokumentationen und/oder kurzfristige Zusammenfassungen. Datensätze der Wasservogelzählungen wurden mittlerweile auch zu einer Reihe weiterführender ökologischer Analysen der Rastplatznutzung verwendet (z. B. BEZZEL 1975, 1976, BEZZEL & REICHHOLF 1974; KNOFLACHER & MÜLLER 1984; REICHHOLF 1973a, REICHHOLF & REICHHOLF-RIEHM 1982; SUTER 1982 a+b; UTSCHICK 1976, 1981; ZUUR u. a. 1983 usw.). Regelmäßigkeiten lassen sich erkennen, doch das bunte Mosaik verschiedener und voneinander mehr oder minder isolierter Binnengewässer als in sich geschlossene Systeme, auf das sich das Zuggeschehen herabprojiziert, macht es schwer, überregionale und allgemeine Merkmale der Struktur und Dynamik von Schwimmvogelbeständen zu beschreiben. Hierzu sind nicht nur großräumige Vergleiche, sondern auch langfristige Auswertungen erforderlich.

Nach WIENS (1984) sollen langfristige Ansätze die Periodenlänge der normalen Dynamik des untersuchten Systems erfassen, hier also mindestens eine volle Turnover-Periode einer Generation. Allometriegleichungen, wie z. B. von CALDER (1984), ergeben für Schwimmvögel von etwa 0,7–1 kg Körpergewicht dafür einen Ansatz von etwa 8–10 Jahren.

18jährige Winterzählungen von südbayerischen Gewässern, die nachfolgender Auswertung zugrunde liegen, erfüllen also gerade erst das Kriterium langfristiger Untersuchungen, wie sie zur Abschätzung allgemeiner Merkmale der Struktur und Dynamik von Rastpopulationen wünschenswert sind. Im Mittelpunkt stehen hier Darstellung der Dynamik der Artenzahl, der Artbestände (Abundanzen), der Dominanzverteilungen und intra- bzw. interspezifischer Vergleiche auf verschiedenen Typen stehender Binnengewässer in enger geographischer Nachbarschaft. Einige allgemeine Regeln lassen sich daraus ableiten, die als Hypothesen der Prüfung durch weitere Auswertung angeboten werden und damit vielleicht den sehr arbeitsaufwendigen, unter großem Einsatz durchgeführten Schwimmvogelzählungen weiteren Anreiz geben.

## 2. Material und Methode

### 2.1 Untersuchungsgebiet

Aus dem bei BEZZEL & ENGLER (1985 a) kurz dargestellten Raum zwischen Alpenland und Donau mit zahlreichen Naturseen, Stauseen und Flußabschnitten, sind 7 Zählstellen zu 5 Einheiten zusammengefaßt worden, nämlich je 2 Stauseen an der unteren und mittleren Isar, Altheim/Niederaichbach und Eching/Moosburg (Gebietsbeschreibung TRELLINGER & LUCE 1976), das Ismaninger Teichgebiet bei München (Details u. a. von KROSIGK 1985) und die beiden Naturseen Ammersee (Gebietsbeschreibung STREHLOW 1982, HAARMANN 1984) und Kochelsee (vgl. BEZZEL & LECHNER 1978). Die 5 Gebiete liegen in einem Rechteck von etwa 110×90 km; die größte Entfernung zwischen zwei Gewässern beträgt 135 km Luftlinie, die kürzesten Abstände zwischen jeweils 2 Gewässern messen etwa 6, 16, 20 und 23 km Luftlinie. Ismaninger Teichgebiet und Ammersee sind international bedeutende Feuchtgebiete (HAARMANN 1984). Die Wasserqualität wird als mesotroph bis eutroph eingestuft (weitere Angaben BEZZEL & ENGLER 1985d; vgl. auch Tab. 2).

### 2.2 Zählungen

Ausgewertet sind etwa in der Mitte der Monate September bis April durchgeführte Zählungen der Jahre 1966/67 bis 1983/84, also 8 Winterhalbjahre mit je 8 Zählungen an 7 Zählstellen. Einige wenige der insgesamt 1 008 Zählungen waren nicht vollständig; insgesamt werden dadurch die Ergebnisse aber nicht beeinflusst.

Erfaßt wurden alle Schwimmvögel, also See- und Lappentaucher, Kormoran, Schwäne, Enten und Säger, Bläßhuhn. Über die Entenbestände liegen aus 2 der Zählstellen bereits Zählungen seit etwa 1950 vor, die hier aber nicht mit in die Auswertung eingingen. Das Ismaninger Teichgebiet ist über 50 Jahre lang eines der am besten kontrollierten Binnengewässer Europas.

### 2.3 Auswertungen

Mehrere der von VERNER (1984) aufgelisteten methodischen Fehler bei Vogelzählungen betreffen auch die Schwimmvogelzählungen. Dem haben sich u. a. Skalierung der Einheiten auf der

Raum- und Zeitachse und Fragestellungen anzupassen. Die Schwimmvogelzählungen im monatlichen Raster können daher auf viele präzise gestellte Fragen nur ungenaue oder keine Auskunft geben. Insbesondere muß auf die Diskussion kleinerer Unterschiede verzichtet werden (weiteres s. Diskussion 1).

Als Wintersummen werden die Summen der Individuen (oder der Biomasse) einer Art (oder aller Arten) eines Winterhalbjahres bezeichnet, also aus 8 Monatszählungen.

Saisonmaxima sind die Höchstwerte unter jeweils 8 Zählungen eines Winterhalbjahres.

Den Biomasseeinheiten liegen die von UTSCHICK (1981) zusammengestellten Gewichtswerte zugrunde. Die Zuordnung der einzelnen Arten zu trophischen Ebenen ist wegen der Weite des Nahrungsspektrums (vgl. z. B. SUTER 1982 b; ZUUR u. a. 1983) mitunter nur ganz grob möglich. Die Auswahl wird hier entsprechend UTSCHICK (1981) vorgenommen.

Dominanzindex:  $Do = (y_1 + y_2) \cdot y_1^{-1} (y_1 = \text{Bestand der häufigsten, zweithäufigsten Art; } y_2 = \text{Bestand aller Arten})$

Als verteilungsfreies Korrelationsmaß wurde der Rangkorrelationskoeffizient nach Spearman verwendet; Signifikanzgrenze  $P = 0,05$  (in Zeichnungen und Tabellen gilt  $P < 0,005 = **$ ;  $0,005 < P < 0,01 = *$ ;  $0,01 < P < 0,05$  ohne Stern). Andere statistische Tests sind jeweils angegeben.

An den Zählungen waren Mitarbeiter des Instituts E. BEZZEL, J. FÜNFSÜCK, F. LECHNER, H. RANFTL und H. SCHÖPF beteiligt, ferner die Herren E. v. KROSIGK, J. STREHLOW, K. TRELINGER und Mitarbeiter. Für umfassende Mitarbeit bei der Auswertung des Zahlenmaterials danke ich Frau Ute ENGLER.

### 3. Ergebnisse

#### 3.1 Gesamtbestand der Zählstellen und seine Dynamik

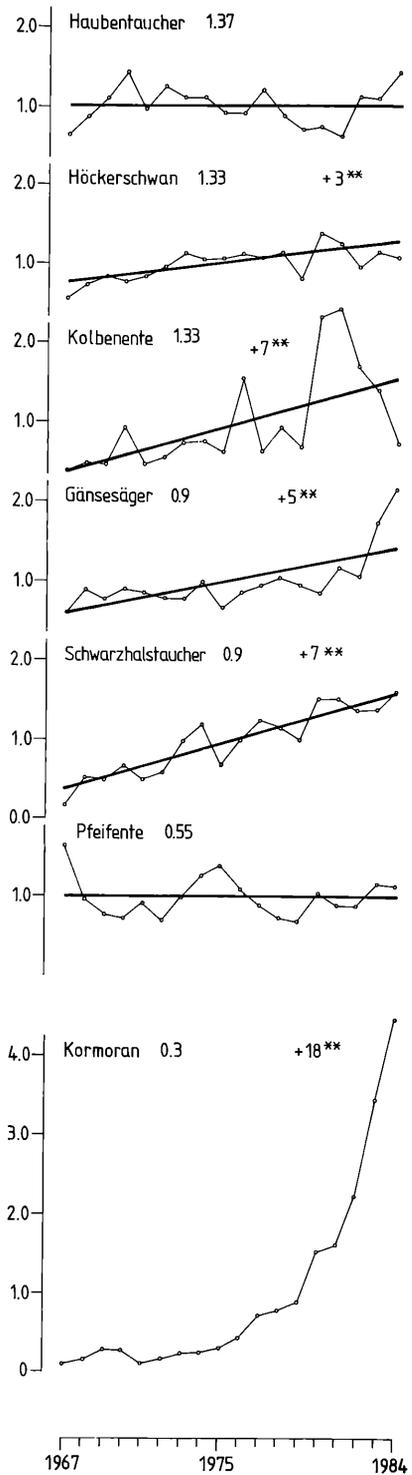
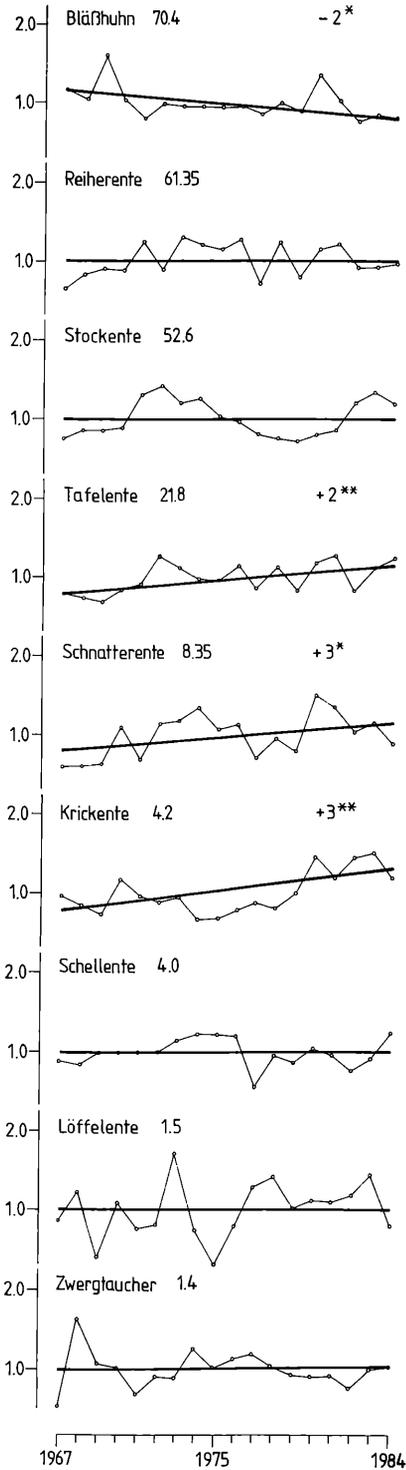
##### 3.1.1 Artenzusammensetzung und Abundanzen

Pro Winter mit 8 Zählungen ergab sich eine mittlere Wintersumme von 234 100 Individuen (188 400–269 000) und damit eine mittlere Monatssumme von 29 260 (Variationsbreite des Mittelwertes pro Saison 23 550–33 625). Das Monatsmaximum erreichte 59 750 Individuen (Nov. 1970).

Insgesamt wurden 33 Arten nachgewiesen und damit alle, die im Winterhalbjahr in Mitteleuropa mehr oder minder regelmäßig zu erwarten sind (vgl. Tab. 15). Doch waren nicht alle Arten jeden Winter anwesend, und zwar (Zahl der Winter mit Nachweis) Zwergschwan (2), Singschwan (11), Trauerente (12), Ohrentaucher (12), Eisente (14), Mittelsäger (14), Sterntaucher (15), Bergente (16), Brandente (16), Moorente (16), Prachtaucher (17). Keine dieser Arten erreichte mittlere Wintersummen  $\geq 100$  Individuen, nur die Bergente in 3 Wintern.

Lediglich die Wintersummen von je 7 Arten überschritten 1 % der Biomasse bzw. Individuenmenge und jene von je 17 erreichten mind. 0,1 % (Tab. 1). In einzelnen Monaten lag jedoch von dieser letzteren Gruppe der Anteil  $\geq 1\%$ . Regelmäßig erscheinende Arten von  $\geq 0,01\%$  Anteil der Biomasse bzw. Individuenmenge der Wintersummen waren Knäkente, Samtente, Zwergsäger und Rothalstaucher.

Die Wintersumme aller Arten auf allen 5 Zählstellen blieb in 18 Jahren mit sehr geringen Schwankungen konstant (Varianz  $s^2 = 2340$ ; Variationskoeffizient bei Annahme von Normalverteilung  $V = \pm 10\%$ ; Verhältnis Maximum: Minimum = 1,42).



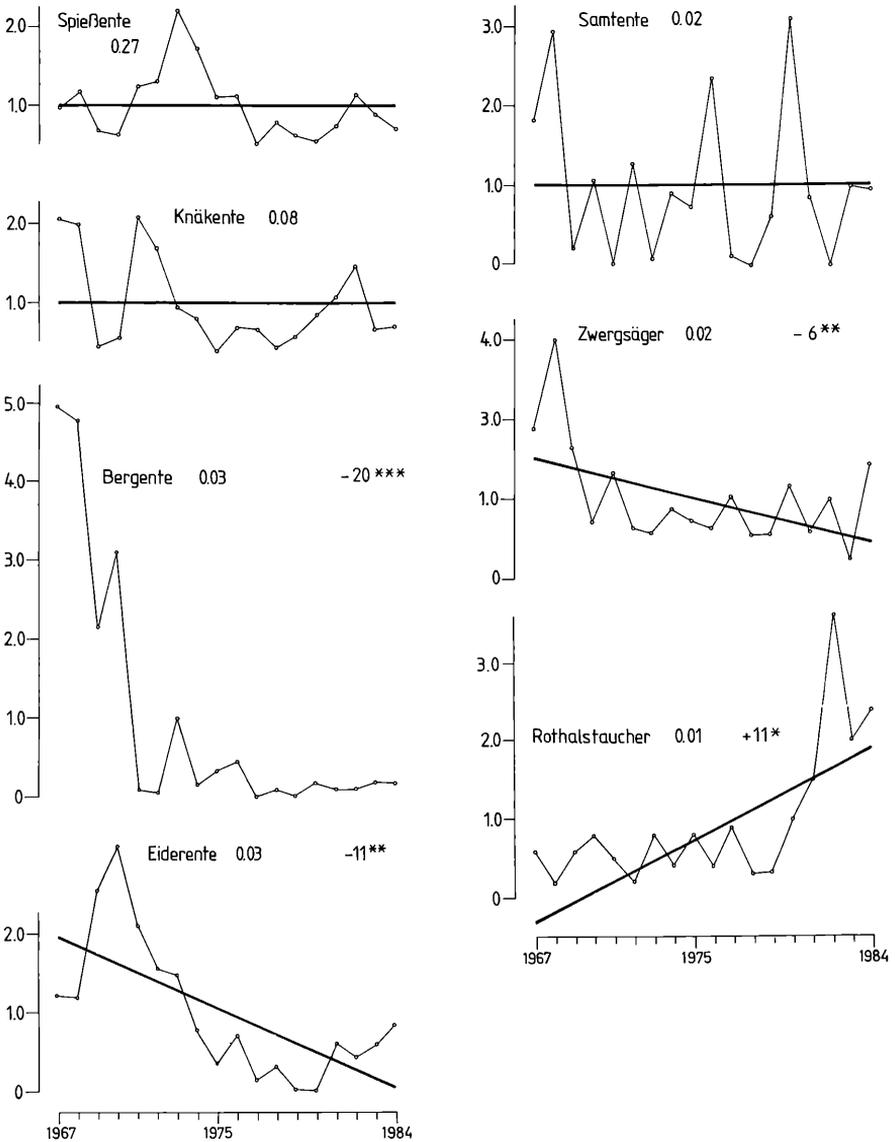


Abb. 1:

Wintersummen (Sept.–April) 1966/67 bis 1983/84 an allen 5 Zählstellen; Mittelwert = 1; Zahl hinter Artname = Mittelwert in Tausendern;  $\pm$  = Ab- bzw. Zunahme jährlich in % des Mittelwertes. – Winter totals (Sept.–April) from 1966/67 to 1983/84 in the five areas investigated. Average = 1; figure behind species' name = average in thousands;  $\pm$  = in- resp. decrease/year in % of the average.

### 3.1.2 Einzelarten

#### 3.1.2.1 Wintersummen

In der Wintersumme der einzelnen Arten ließen sich dagegen systematische Änderungen und z. T. erhebliche Fluktuationen feststellen.

Tab. 1: Relative Anteile der Arten  $\geq 0,1\%$  an der mittleren Wintersumme der Zählstellen. –  
*Percentages of species  $\geq 0,1\%$  per winter (individuals resp. biomass).*

	Individuen		Biomasse
Bläßhuhn	30,1	Bläßhuhn	32,3
Reiherente	26,7	Stockente	24,2
Stockente	22,5	Reiherente	18,6
Tafelente	9,3	Tafelente	9,0
Schnatterente	3,5	Höckerschwan	7,3
Krickente	1,8	Schnatterente	2,9
Schellente	1,7	Schellente	1,7
Löffelente	0,6	Kolbenente	0,7
Zwergtaucher	0,6	Gänsesäger	0,7
Haubentaucher	0,6	Haubentaucher	0,6
Höckerschwan	0,6	Krickente	0,6
Kolbenente	0,6	Löffelente	0,4
Gänsesäger	0,4	Kormoran	0,3
Schwarzhalstaucher	0,4	Schwarzhalstaucher	0,2
Pfeifente	0,2	Pfeifente	0,2
Kormoran	0,1	Spießente	0,1
Spießente	0,1	Zwergtaucher	0,1

In der nach abnehmender Wintersumme (Individuenmenge) angeordneten Artenübersicht in Abb. 1 verlaufen Zu- bzw. Abnahme bis einschließlich Schwarzhalstaucher mehr oder minder deutlich linear. Die Größenordnungen der Bestandsänderungen in 18 Jahren lagen bei häufigen Arten unter 50 % des Wertes von 1966/67, nämlich Bläßhuhn –30 %, Tafelente und Schnatterente je +43 %. Mit abnehmender Häufigkeit werden die linearen Änderungen größer, bei Krickente und Höckerschwan je +65 %, bei Gänsesäger +144 %, bei Kolbenente und Schwarzhalstaucher je +320 % (Abb. 1, 2). Als einzige Art hat der Kormoran exponentiell zugenommen. Bestandsänderung bei Bergente, Eiderente, Zwergsäger und Rothalstaucher waren zwar statistisch nachweisbar, kamen aber im wesentlichen dadurch zustande, daß jeweils eine kurze Periode lang der Bestand erheblich über dem Durchschnitt lag, der Bestand jedoch keine exponentielle oder lineare Zunahme über den gesamten Zeitraum aufwies (Abb. 1). Auch bei der Spießente lagen die Dinge ähnlich, doch zufällig die Jahre mit Gipfelwerten nicht am Anfang oder Ende der hier ausgewerteten Zählperiode, so daß kein Trend nachweisbar war.

Ähnliche Veränderungen im Vergleich zur Bestandsgröße zeigt die Varianz der Indexwerte bei Arten ohne statistisch signifikanten Trend (Abb. 1, 2). Bei Reiher-, Stock- und Schnatterente liegt der Wert zwischen 0,03 und 0,05; Pfeifente, Zwergtaucher und Haubentaucher weisen je 0,06 auf. Wesentlich höher liegen z. B. Spießente mit 0,20, Knäkente mit 0,33 und schließlich Samtente mit 0,96.

Grundsätzlich lassen sich unterschiedliche Formen von Fluktuationen unterscheiden, nämlich einmal deutliche Schwankungen von Jahr zu Jahr (z. B. zeitweise bei Reiher- und Tafelente) bzw. einzelne stark abweichende Jahre sowie andererseits mehrjährige Abweichungen vom Mittelwert bzw. Trends, die z. T. auch statistisch gesichert sind (vgl. BEZZEL & ENGLER 1985 a). Bei der Stockente deuten sich sogar periodische Schwankungen in einem ungefähren 5-Jahres-Rhythmus ab, doch ist selbstver-

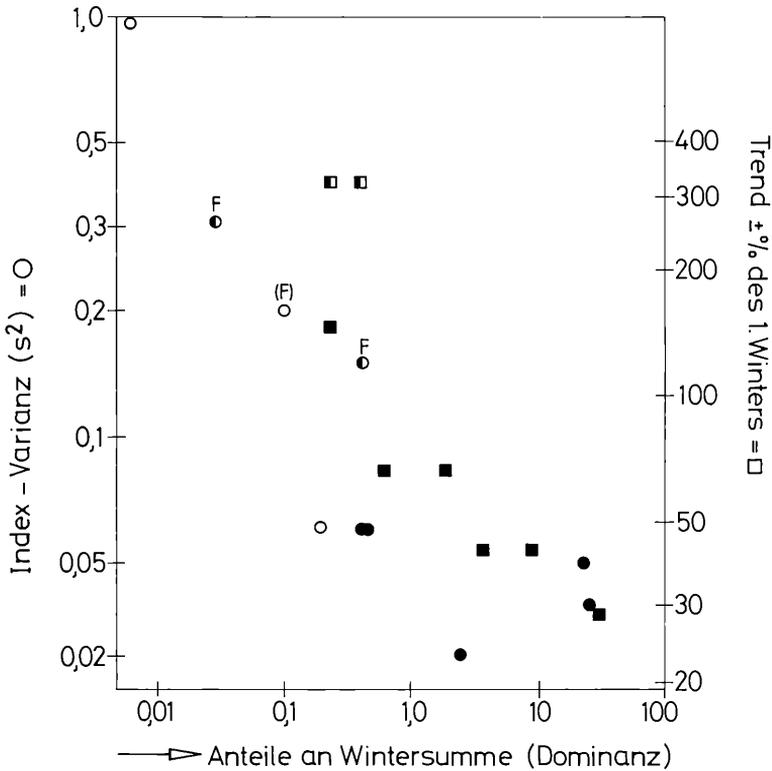


Abb. 2:

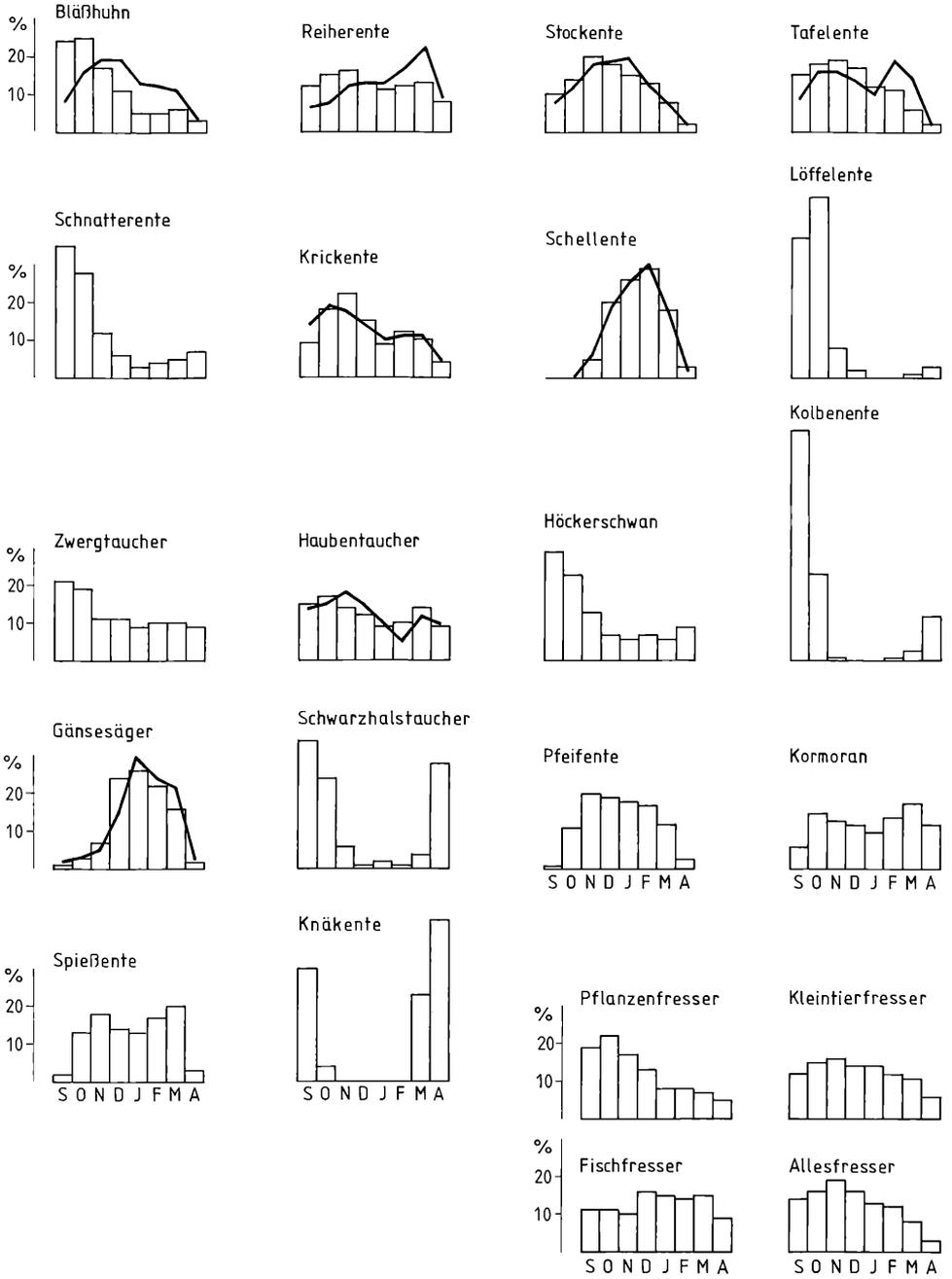
Index-Varianz ( $s^2$ ) und Trendstärke (= Veränderung des Bestandes des 1. Jahres in %) im Vergleich zum Biomasseanteil an der Wintersumme (Arten der Abb. 1 ohne Kormoran, Bergente, Eiderente, Zwergsäger, Rothalstaucher). Signaturen ausgefüllt = Durchzügler und Wintergäste; Signaturen halb voll = Durchzügler, keine ausgesprochenen Wintergäste; Signaturen leer = Gäste außerhalb der Schwerpunkte von Durchzug und Überwinterung (vgl. Tab. 15). F = ganz oder z. T. Fernzieher. – *Index-Variance ( $s^2$ ) and trend of increase resp. decrease in comparison to percentage of biomass (winter totals of Fig. 1). Signature black = migrants and winterbirds; signature half black = migrants normally not wintering in great numbers; signature white = species outside mass flyways and main wintering grounds; (cf. Table 15); F = long distance migrants.*

ständig die Zeit zu kurz, um eine solche Periodik nachzuweisen. Parallelen solcher Fluktuationen trat in einzelnen Fällen auf.

### 3.1.2.1 Saisonale Verteilungsmuster

Wie zu erwarten zeigten die einzelnen Arten auch bereits in einer groben Darstellung sehr unterschiedliche saisonale Verteilungsmuster, die zwar nur bedingt den Zugablauf widerspiegeln, doch verschiedene phänologische Typen zu unterscheiden gestatten (Abb. 3). Ausgesprochene Wintergäste (Schellente, Gänsesäger) stehen z. B. ausgeprägten Durchzüglern (Löffelente, Kolbenente, Knäkente, Schwarzhalstaucher und eingeschränkt Schnatterente) gegenüber. Unter den in (fast) allen Monaten häufigen Arten gab es nur relativ wenige mit zumindest angedeuteter bimodaler Verteilung

(z. B. Haubentaucher, Reiherente, Kormoran, Spießente). Häufig war dagegen eine rechtsschiefe Verteilung über die 8 Monate (z. B. Bläßhuhn, Tafelente, Stockente, Krickente, Zwergtaucher, Höckerschwan, Pfeifente). Auch bei einigen Durchzüglern war der Herbstgipfel deutlich höher (Schnatterente, Löffelente, Kolbenente).



Im Vergleich mit den Verteilungsmustern, die sich aus vielen südbayerischen Zählungen außerhalb der Untersuchungsgewässer ergeben, stimmten die Grundmuster nur bei den ausgesprochenen Wintergästen und der Krickente überein. In allen anderen Fällen zeigte sich ein relativ geringerer Herbstanteil außerhalb der Zählstellen, der nur beim Haubentaucher nicht zu einer Veränderung des Verteilungstyps führte. Bei der Stockente entstand ein Mittwintertyp und auch beim Bläßhuhn wurde die Rechtsschiefe stark gemildert. Eine ausgesprochene bimodale Verteilung lag bei Tafel- und Reiherente vor. Beim Höckerschwan entsteht die stark rechtsschiefe Verteilung an den Zählstellen durch Abwandern vieler Vögel an nahe gelegene Futterstellen ab Spätherbst (vgl. BEZZEL & ENGLER 1985 d). Ganz ähnlich kann auch bei der Stockente durch Abwandern an Futterstellen die Verschiebung des Gipfels nach rechts erklärt werden, eingeschränkt auch beim Bläßhuhn.

Unter den hier grob ausgeschiedenen Ernährungstypen nahm die Rechtsschiefe der Biomasseverteilung von Pflanzenfressern über Alles- und Kleintierfresser zu den Fischfressern ab. Letztere waren durch Verteilungstypen wie Haubentaucher und Kormoran einerseits, Gänsesäger andererseits vertreten (andere Tauchvögel spielten nur eine geringe Rolle in der Biomassedichte) und zeigten eine sehr gleichmäßige Verteilung mit höheren Werten in den eigentlichen Wintermonaten.

## 3.2 Einzelgewässer im Vergleich

### 3.2.1 Artenzusammensetzung und Abundanzen

Ungeachtet ihrer unterschiedlichen Uferindizes (Tab. 2, 4. Zeile) wiesen die beiden Naturseen mit je 205 kg Biomasse/1 000 m Uferlänge gleiche mittlere Dichten auf; die beiden Stauseenkomplexe mit wenig höheren Indizes lagen knapp darüber. Ismaning hatte jedoch rund die dreifache Dichte. Dieser hohe Wert erklärt sich wohl einmal mit der durchwegs geringen Wassertiefe und der hohen Nährstoffbefruchtung. Außerdem machten sich hier auch die Hochsommerkonzentrationen (z. T. Mauerzug) bemerkbar, die im Mittel >2 400 kg Biomasse/1 000 m Uferlänge betragen. An Kochel- und Ammersee wirkten sich dagegen hochsommerliche Störungen aus, so daß sich dort im August und September noch keine großen Wasservogelansammlungen bilden konnten. Allerdings lag auch der Wert für Ismaning etwas niedriger als in Tab. 2 angegeben, da zu Beginn und am Ende der Zählaison die Fischteiche zumindest teilweise bespannt waren. Die notwendigen Korrekturen sind nachträglich kaum möglich. Man kann jedoch immer noch davon ausgehen, daß die mittlere Dichte für den Speichersee allein mindestens das Doppelte des Höchstwertes der anderen Zählstellen betrug. Wegen der

---

Abb. 3:

Saisonale Muster der Individuenverteilung der wichtigsten Schwimmvögel und der Biomasseverteilung von 4 Ernährungstypen. Anteile der Monatsmittel an der Quersumme. Kurven: Verteilung der Monatsmittel (Individuen) an ca. 85 Gewässern Südbayerns außerhalb der Zählstellen (vgl. BEZZEL 1983, BEZZEL & ENGLER 1985 a). – *Seasonal patterns of individuals in the commoner waterfowl species and of biomass in four types of food preference (cf. Abb. 7). Percentages of monthly averages. Curves in some histograms: patterns of ca. 85 wetlands in southern Bavaria outside the wetlands investigated in this study (after BEZZEL 1983, BEZZEL & ENGLER 1985 a).*

Tab. 2: Einige Parameter der untersuchten Gewässer und ihrer Schwimmvogelbestände (A = Ammersee, K = Kochelsee; I = Ismaning; EM = Eching/Moosburg; AN = Altheim/Niederaichbach). Biomassedichte =  $\text{kg } 1000 \text{ m Uferlänge}^{-1} \text{ Zählung}^{-1}$  (September–April)  $\bar{x}$  1966/67–1983/84; Arten in % der Biomasse. – *Some parameters of the wetlands investigated (names see above) and their waterfowl; Ufer = shoreline; Fläche = area; biomass =  $\text{kg} \cdot 1000 \text{ m shoreline}^{-1} \cdot \text{count}^{-1}$ ,  $\bar{x}$  1966/67–1983/84. Artenzahl = number of species (in % of biomass).*

Gewässer (wetland)	A	K	I	EM	AN
Uferlänge (1000 m)	42,0	14,2	15	10,5	12,5
Fläche (km <sup>2</sup> )	47,6	5,95	6,0	2,98	2,76
Ufer/Fläche	0,88	2,39	2,5*)	3,52	4,52
Ind./Winter	63 780	23 550	91 940	21 675	22 930
Biomassedichte	205	205	690*)	235	265
Artenzahl	32	30	31	31	31
Arten $\geq 1\%$	7	8	7	9	8
Arten $\geq 0,1\%$	13	12	12	14	11

\*) Korrekturen s. Text

z. T. hohen und vor allem unterschiedlichen Dynamik an den hier zu vergleichenden Zählstellen (s. unten) können Mittelwerte ohnehin nur grobe Anhaltspunkte geben.

Die Dichte (Biomasse in  $\text{kg } 1000 \text{ m Uferlänge}^{-1}$ ) ist für die Gründelenten und Höckerschwan mit dem Uferindex (Ufer/Fläche) hochsignifikant positiv korreliert ( $r_s = 0,98$ ;  $P < 0,001$ ); für das Bläßhuhn ergibt sich eine schwach gesicherte negative Korrelation ( $r_s = -0,80$ ;  $P < 0,05$ ), für Tauchenten keine.

An allen Zählstellen wurden die größten Dichten jeweils von den selben Arten erreicht; Stock-, Reiher-, Tafel-, Schellente, Bläßhuhn und Höckerschwan machten jeweils mind. 1 % der Biomasse/Monat aus. Die Dominanzen der häufigsten Arten waren

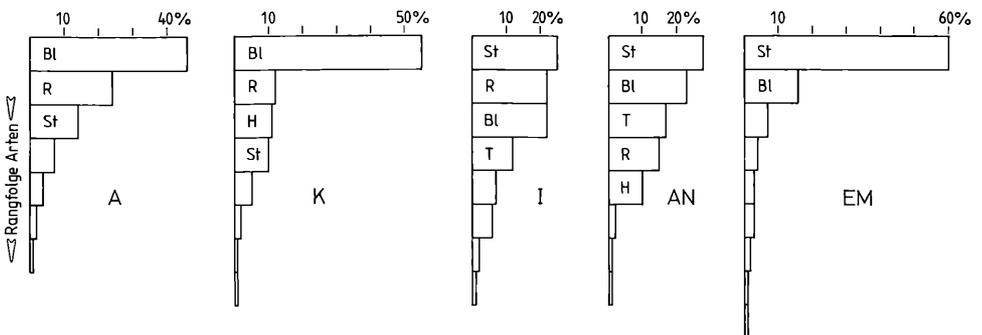


Abb. 4:

Dominanzen (Biomasse) der Arten  $\geq 1\%$  an den 5 Zählstellen; Mittelwerte 1966/67–1983/84. Bl = Bläßhuhn; H = Höckerschwan; R = Reiherente; St = Stockente; T = Tafelente. Abkürzungen der Gewässer s. Tab. 2. – *Rank order (biomass) of the species with  $\geq 1\%$ . 5 areas; averages of 1966/67–1983/84. Bl = Coot; H = Mute Swan; R = Tufted Duck; St = Mallard; T = Pochard. Abbreviations of areas see table 2.*

jedoch unterschiedlich, auch ihre Rangfolgen. Man könnte die beiden Naturseen als ausgesprochene Bläßhuhnseen bezeichnen, wohingegen auf den Stauseekomplexen überall die Stockente an erster Stelle stand, allerdings in Ismaning und Eching/Moosburg dicht gefolgt von Reiherente/Bläßhuhn bzw. Reiherente (Abb. 4). Auf den beiden Naturseen stand sie erst an dritter bzw. vierter Stelle. Folgende Arten erreichten im Mittel noch mind. 1 % der Biomasse pro Monat: Schnatterente 3×, Krickente, Gänse-säger, Haubentaucher je 2×, Kolbenente 1×. Die Hauptmasse war also auf wenige Arten konzentriert. Da jedoch viele Arten in nennenswerter Anzahl die in Frage kommenden Zählgewässer nur für kurze Zeit nutzten, ergaben sich starke jahreszeitliche Verschiebungen (vgl. Abb. 3). Einzelne Arten, die in diesen Mittelwerten der Wintersummen nur mit geringen Anteilen vertreten waren, konnten vorübergehend einen sehr hohen Anteil der anwesenden Schwimmvögel auf sich vereinigen.

### 3.2.2 Abundanz, Artenzahl, Dominanz

Die Wintersummen der 5 Zählstellen schwankten nicht nur deutlich stärker als die Gesamtsumme, sondern zeigten auch unterschiedliche Trends (Abb. 5). Nur Ismaning wies konstante Wintersummen auf, allerdings mit einer vierfachen Varianz im Vergleich zu den Gesamtsummen und einem Variationskoeffizienten in doppelter Höhe von  $\pm 20\%$ . Zwei Seen zeigten lineare Zunahmen, beim Kochelsee um 1 175 und bei Moosburg/Eching, um 580 Individuen pro Jahr (= pro Zähltag eine Zunahme im Mittel von ca. 150 bzw. 200). Gemäß der Regressionsgeraden hatte an diesen beiden Seen in 18 Jahren die Wintersumme um den Faktor 3 zugenommen. Die Abnahme am Ammersee und an den Stauseen Altheim/Niederaichbach betrug pro Gewässer etwa 2 550 bzw. 620 Individuen/Jahr, also etwa 320 bzw. 80 pro Zähltag. Je eine der gesicherten Zu-/Abnahmen betraf also einen Stauseekomplex bzw. einen Natursee.

Schwankungen der Wintersummen an den einzelnen Gewässern waren z. T. bemerkenswert und machten mitunter in aufeinanderfolgenden Jahren bereits den größten Teil der Gesamtamplitude von 18 Jahren aus. Wie bei Einzelarten (s. unten) lassen sich jährliche Fluktuationen (z. B. Ammersee) und mehrjährige Trends erkennen, die im einzelnen über 5–7 Jahre zu sichern sind. Sie deuten gewisse Parallelen an, z. B. Abnahme in Ismaning 1971/72–1978/79 und ebenso Altheim/Niederaichbach 1972/73–1978/79. Auch einzelne Jahre zeigten weitgehende Übereinstimmung. So wiesen z. B. die beiden ersten Zähljahre an 4 der 5 Zählstellen unterdurchschnittliche Wintersummen auf. Doch solche über kurze Zeiten zu erkennende Parallelen dürfen, wie ein Blick auf die Gesamtentwicklung zeigt, für die Ermittlung allgemeiner Bestandstrends nicht überbewertet werden. So ließ sich von den 10 möglichen Paarungen der Wintersummen der 5 Zählstellen keine positiven Korrelationen sichern; eine negative Korrelation bestand zwischen den Wintersummen von Eching/Moosburg und Ammersee ( $r_s = 0,63$ ;  $P < 0,005$ ) und eine schwach gesicherte zwischen Kochelsee und Altheim/Niederaichbach ( $r_s = 0,44$ ;  $P < 0,05$ ).

Die mittlere Artenzahl pro Zählstelle zeigte wie zu erwarten größere Unterschiede als die Zahl der insgesamt in 18 Jahren festgestellten Arten (vgl. Tab. 2 und 3). Der Kochelsee war die artenärmste Zählstelle, bezogen auf die Fläche der Ammersee; die Stauseen wiesen flächenbezogen deutlich höhere mittlere Artenzahlen auf. Die absolut höchste jährliche Artenzahl am Ammersee dürfte sich durch die große Fläche und die viel ausgeprägtere Tiefenzonierung erklären. Trotz der Unterschiede im Arten-

Tab. 2: Einige Parameter der untersuchten Gewässer und ihrer Schwimmvogelbestände (A = Ammersee, K = Kochelsee; I = Ismaning; EM = Eching/Moosburg; AN = Altheim/Niederaichbach). Biomassendichte = kg 1000 m Uferlänge<sup>-1</sup> Zählung<sup>-1</sup> (September-April)  $\bar{x}$  1966/67–1983/84; Arten in % der Biomasse. – *Some parameters of the wetlands investigated (names see above) and their waterfowl; Ufer = shoreline; Fläche = area; biomass = kg · 1000 m shoreline<sup>-1</sup> · count<sup>-1</sup>,  $\bar{x}$  1966/67–1983/84. Artenzahl = number of species (in % of biomass).*

Gewässer (wetland)	A	K	I	EM	AN
Uferlänge (1000 m)	42,0	14,2	15	10,5	12,5
Fläche (km <sup>2</sup> )	47,6	5,95	6,0	2,98	2,76
Ufer/Fläche	0,88	2,39	2,5*)	3,52	4,52
Ind./Winter	63 780	23 550	91 940	21 675	22 930
Biomassendichte	205	205	690*)	235	265
Artenzahl	32	30	31	31	31
Arten $\geq 1\%$	7	8	7	9	8
Arten $\geq 0,1\%$	13	12	12	14	11

\*) Korrekturen s. Text

z. T. hohen und vor allem unterschiedlichen Dynamik an den hier zu vergleichenden Zählstellen (s. unten) können Mittelwerte ohnehin nur grobe Anhaltspunkte geben.

Die Dichte (Biomasse in kg 1000 m Uferlänge<sup>-1</sup>) ist für die Gründelenten und Höckerschwan mit dem Uferindex (Ufer/Fläche) hochsignifikant positiv korreliert ( $r_s = 0,98$ ;  $P < 0,001$ ); für das Bläßhuhn ergibt sich eine schwach gesicherte negative Korrelation ( $r_s = -0,80$ ;  $P < 0,05$ ), für Tauchenten keine.

An allen Zählstellen wurden die größten Dichten jeweils von den selben Arten erreicht; Stock-, Reiher-, Tafel-, Schellente, Bläßhuhn und Höckerschwan machten jeweils mind. 1 % der Biomasse/Monat aus. Die Dominanzen der häufigsten Arten waren

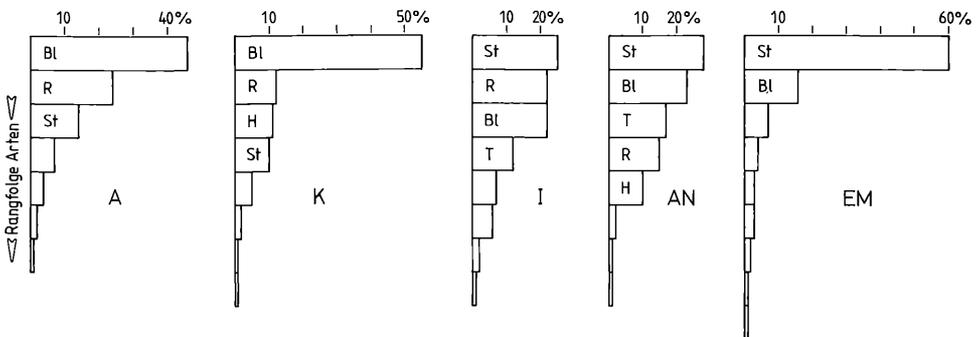


Abb. 4:

Dominanzen (Biomasse) der Arten  $\geq 1\%$  an den 5 Zählstellen; Mittelwerte 1966/67–1983/84. Bl = Bläßhuhn; H = Höckerschwan; R = Reiherente; St = Stockente; T = Tafelente. Abkürzungen der Gewässer s. Tab. 2. – *Rank order (biomass) of the species with  $\geq 1\%$ . 5 areas; averages of 1966/67–1983/84. Bl = Coot; H = Mute Swan; R = Tufted Duck; St = Mallard; T = Pochard. Abbreviations of areas see table 2.*

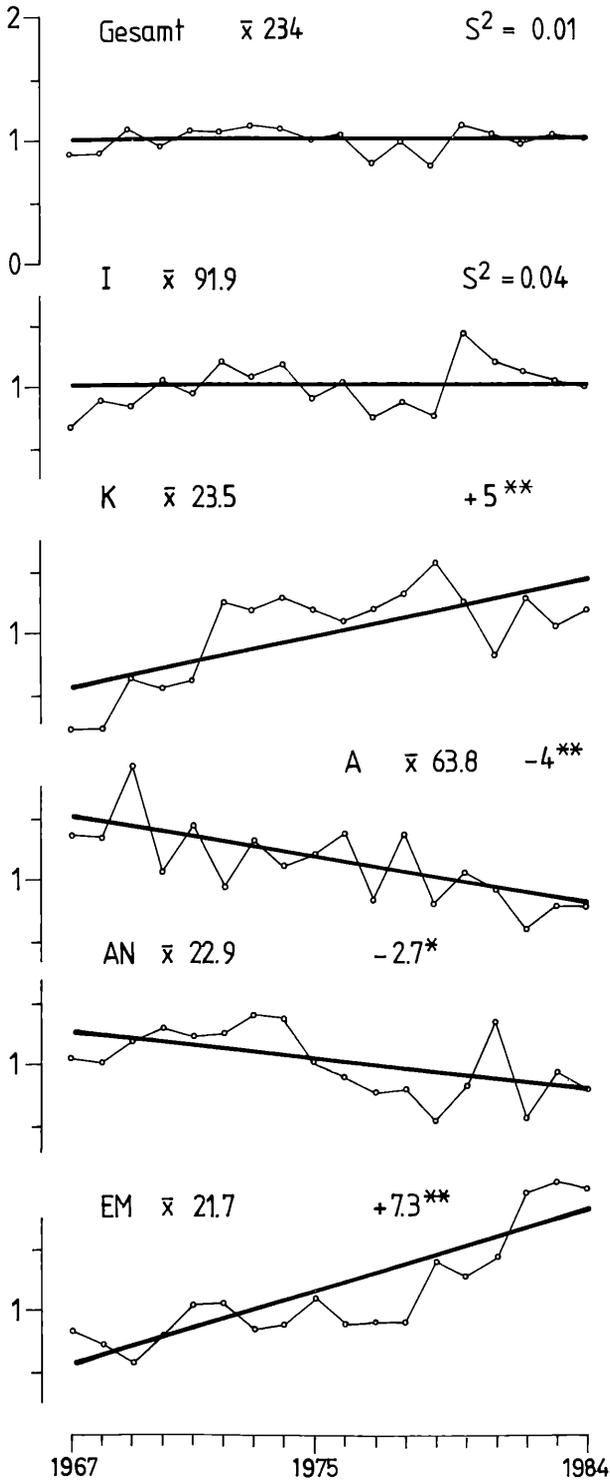
jedoch unterschiedlich, auch ihre Rangfolgen. Man könnte die beiden Naturseen als ausgesprochene Bläßhuhnseen bezeichnen, wohingegen auf den Stauseekomplexen überall die Stockente an erster Stelle stand, allerdings in Ismaning und Eching/Moosburg dicht gefolgt von Reiherente/Bläßhuhn bzw. Reiherente (Abb. 4). Auf den beiden Naturseen stand sie erst an dritter bzw. vierter Stelle. Folgende Arten erreichten im Mittel noch mind. 1% der Biomasse pro Monat: Schnatterente 3×, Krickente, Gänse-säger, Haubentaucher je 2×, Kolbenente 1×. Die Hauptmasse war also auf wenige Arten konzentriert. Da jedoch viele Arten in nennenswerter Anzahl die in Frage kommenden Zählgewässer nur für kurze Zeit nutzten, ergaben sich starke jahreszeitliche Verschiebungen (vgl. Abb. 3). Einzelne Arten, die in diesen Mittelwerten der Wintersummen nur mit geringen Anteilen vertreten waren, konnten vorübergehend einen sehr hohen Anteil der anwesenden Schwimmvögel auf sich vereinigen.

### 3.2.2 Abundanz, Artenzahl, Dominanz

Die Wintersummen der 5 Zählstellen schwankten nicht nur deutlich stärker als die Gesamtsumme, sondern zeigten auch unterschiedliche Trends (Abb. 5). Nur Ismaning wies konstante Wintersummen auf, allerdings mit einer vierfachen Varianz im Vergleich zu den Gesamtsummen und einem Variationskoeffizienten in doppelter Höhe von  $\pm 20\%$ . Zwei Seen zeigten lineare Zunahmen, beim Kochelsee um 1175 und bei Moosburg/Eching, um 580 Individuen pro Jahr (= pro Zähltag eine Zunahme im Mittel von ca. 150 bzw. 200). Gemäß der Regressionsgeraden hatte an diesen beiden Seen in 18 Jahren die Wintersumme um den Faktor 3 zugenommen. Die Abnahme am Ammersee und an den Stauseen Altheim/Niederaichbach betrug pro Gewässer etwa 2550 bzw. 620 Individuen/Jahr, also etwa 320 bzw. 80 pro Zähltag. Je eine der gesicherten Zu-/Abnahmen betraf also einen Stauseekomplex bzw. einen Natursee.

Schwankungen der Wintersummen an den einzelnen Gewässern waren z. T. bemerkenswert und machten mitunter in aufeinanderfolgenden Jahren bereits den größten Teil der Gesamtamplitude von 18 Jahren aus. Wie bei Einzelarten (s. unten) lassen sich jährliche Fluktuationen (z. B. Ammersee) und mehrjährige Trends erkennen, die im einzelnen über 5–7 Jahre zu sichern sind. Sie deuten gewisse Parallelen an, z. B. Abnahme in Ismaning 1971/72–1978/79 und ebenso Altheim/Niederaichbach 1972/73–1978/79. Auch, einzelne Jahre zeigten weitgehende Übereinstimmung. So wiesen z. B. die beiden ersten Zähljahre an 4 der 5 Zählstellen unterdurchschnittliche Wintersummen auf. Doch solche über kurze Zeiten zu erkennende Parallelen dürfen, wie ein Blick auf die Gesamtentwicklung zeigt, für die Ermittlung allgemeiner Bestandstrends nicht überbewertet werden. So ließ sich von den 10 möglichen Paarungen der Wintersummen der 5 Zählstellen keine positiven Korrelationen sichern; eine negative Korrelation bestand zwischen den Wintersummen von Eching/Moosburg und Ammersee ( $r_s = 0,63$ ;  $P < 0,005$ ) und eine schwach gesicherte zwischen Kochelsee und Altheim/Niederaichbach ( $r_s = 0,44$ ;  $P < 0,05$ ).

Die mittlere Artenzahl pro Zählstelle zeigte wie zu erwarten größere Unterschiede als die Zahl der insgesamt in 18 Jahren festgestellten Arten (vgl. Tab. 2 und 3). Der Kochelsee war die artenärmste Zählstelle, bezogen auf die Fläche der Ammersee; die Stauseen wiesen flächenbezogen deutlich höhere mittlere Artenzahlen auf. Die absolut höchste jährliche Artenzahl am Ammersee dürfte sich durch die große Fläche und die viel ausgeprägtere Tiefenzonierung erklären. Trotz der Unterschiede im Arten-



Tab. 3: Artenzahl (a) und Dominanzindex (b) 1966/67 bis 1983/84; Wintersummen.  $r_s$  = Rangkorrelationskoeffizient nach Spearman. Abkürzung für Gewässer s. Tab. – *Number of species (a) and index of dominance (b) 1966/67 to 1983/84; winter totals. Abbreviations see Table 2.*

Gewässer (wetland)	$\bar{x}$	Varianz	Variations- breite (range)	Trend/Winter	
A	25,8	4,84	22–30		
K	17,4		13–22	+0,33	+0,61**
I	22,4	3,43	19–26		
EM	22,9		21–27	+0,21	+0,46
AN	20,0		15–24	–0,31	–0,57*

---

b	A	0,74		0,62–0,83	–0,01	–0,67**
	K	0,73		0,59–0,85	–0,006	–0,40
	I	0,55	0,001	0,50–0,63		
	EM	0,72		0,61–0,82	+0,005	+0,46
	AN	0,58	0,002	0,51–0,65		

reichtum pro Saison bestand auf allen Zählstellen die Wahrscheinlichkeit, langfristig alle regelmäßig zu erwartenden Arten nachzuweisen (vgl. 1.2).

Die mittlere Artendichte pro Saison hat auf dem Kochelsee zu-, auf Altheim/Niederachbach abgenommen, je um etwa eine Art in drei Jahren. Eine Zunahme von einer Art in 5 Jahren in Eching/Moosburg ist nur schwach zu sichern. Die beiden erstgenannten Werte bedeuten immerhin eine Zu- bzw. Abnahme um 6 Arten in 18 Jahren. Dieser beachtliche Beitrag geht jedoch ausschließlich auf das Konto von Arten, deren Dominanz auch in günstigen Jahren in der Regel unter 1%, meist sogar unter 0,1% liegt (Biomasse wie Individuenzahl). Sie spielen also für die Nutzung der Rastplätze nur eine untergeordnete Rolle.

Der Dominanzindex als einfaches Maß der Verteilung der Individuen über die Arten deutet Unterschiede in der Diversität an, die bereits in früheren Auswertungen erkannt wurden (z. B. BEZZEL & REICHOLF 1974, BEZZEL 1975). Die beiden Zählstellen mit den niedrigsten Mittelwerten (vgl. auch Abb. 4) wiesen sehr konstante Verhältnisse mit geringer Varianz auf. Die auffallend gleich liegenden höheren Mittelwerte der drei anderen Gewässer lassen  $\pm$  gut statistisch gesichert systematische Änderungen erkennen. Das würde andeuten, daß ein hohes Maß an Gleichverteilung bei insgesamt gleicher Zahl häufiger Arten relativ stabile Verhältnisse anzeigt (vgl. BEZZEL & REICHOLF 1974, BEZZEL 1976, UTSCHICK 1981).

Abb. 5:

Wintersummen aller Arten.  $\bar{x} = 1$  (bzw. Anzahl in Tausendern);  $\pm$  Veränderung pro Jahr in % des Mittelwertes 1966/67–1983/84. Abkürzungen der Gewässer s. Tab. 2. – *Annual totals, all species combined.  $\bar{x} = 1$  (resp. number of individuals in thousands);  $\pm$  change/year in % of the average 1966/67–1983/84. Abbreviations of areas see table 2.*

### 3.2.3 Korrelationen

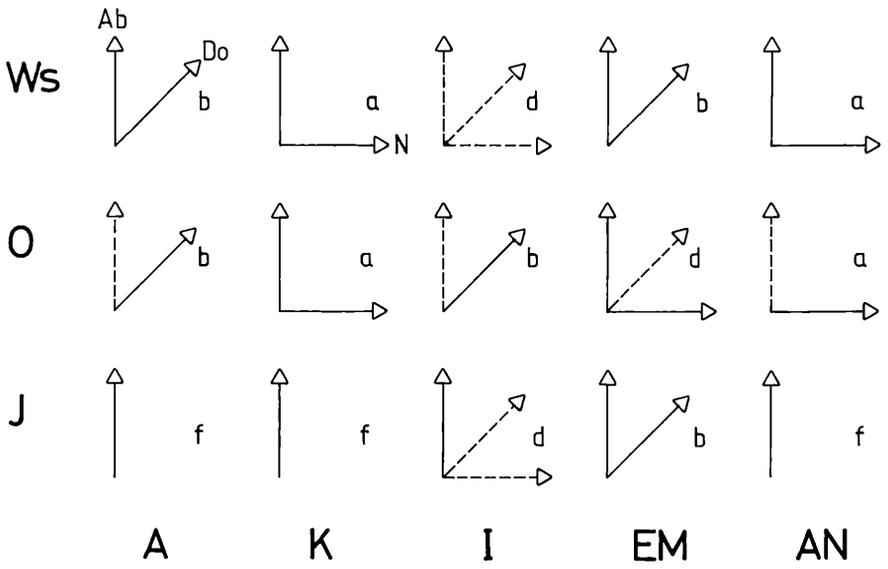
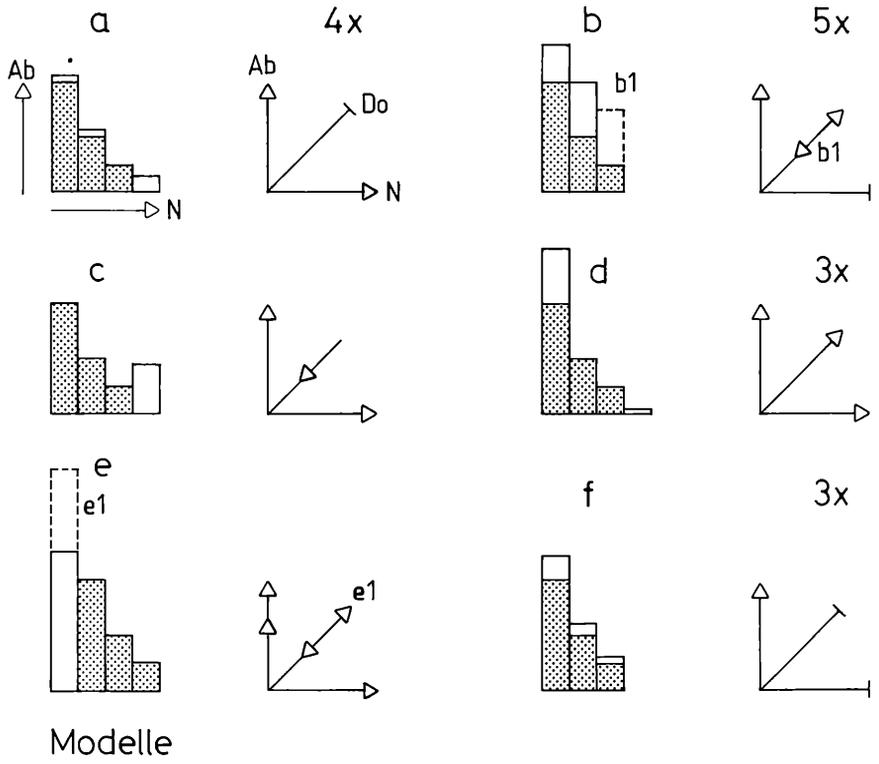
Systematische Änderungen der Artenzahlen, Abundanzen und Dominanzindizes der Wintersummen entsprachen den Ergebnissen von Oktober- und Januarzählungen insofern, als innerhalb einer Zählstelle keine gegenläufigen Korrelationen mit der Zeitachse auftraten (Tab. 4). Die absoluten Werte der Korrelationskoeffizienten entsprachen im Oktober (Januar) 6(7)mal den Wintersummen; 6(2)mal lagen sie höher, 4(5)mal niedriger. Die Verhältnisse werden noch deutlicher, wenn Korrelationen der Variablen untereinander verglichen werden (Tab. 5). Für die Wintersummen ergaben sich 7, für die Oktoberzählungen 6 und für die Januarzählungen nur 3 statistisch gesicherte Korrelationen. Dominanzindex und Artenzahl waren schwach negativ korreliert. Das Hinzukommen bzw. Ausbleiben einzelner Arten betraf also in der Regel nur solche mit geringer Abundanz, die für die Verteilung der Individuen über die Arten und damit für die Evenness (und auch Diversität) kaum Bedeutung haben. Dies entspricht auch den aus Bestandsveränderungen der einzelnen Arten abzuleitenden Folgerungen (Abb. 1).

Tab. 4: Systematische Veränderungen 1966/67 bis 1983/84 von Artenzahl (N), Abundanz (Ab) und Dominanzindex (Do) der Wintersummen (Ws), Oktober- (O) und Januarzählungen (J). Rangkorrelations-Koeffizient nach Spearman. – *De- and increase of species number (N), abundance (Ab), and index of dominance (Do) of the winter totals (Ws), October (O), and January (J) counts. Abbreviations of areas see Table 2.*

Gebiete		A	K	I	EM	AN
N	Ws		+0,61**		+0,46	-0,57*
	O	+0,57*	+0,62**	+0,59	+0,67**	-0,55
	J				+0,53	-0,45
Ab	Ws	-0,71**	+0,58*		+0,83**	-0,54
	O		+0,70**		+0,67**	
	J	-0,63*	+0,53	+0,60**	+0,65**	-0,40
Do	Ws	-0,67**	-0,40		+0,46	
	O	-0,57*	-0,70**	-0,62**		
	J		-0,68**		+0,48	

Abb. 6:

Änderungen von Dominanzindex (Do) und Artenzahl (N), wenn Gesamtabundanz (Ab) zunimmt. Oben: Modelle bei einer ursprünglichen Artenzahl von 3 in vorgegebener Abundanz (gerastert); neu hinzukommende Arten bzw. Individuen weiß. Links daneben theoretische Veränderungen des Dominanzindex bzw. der Artenzahl. Zahlen = Anzahl der unten nachgewiesenen Fälle. – Unten: Nachgewiesene Korrelation zwischen Gesamtabundanz (Ab), Dominanzindex (Do) bzw. Artenzahl (N) gemäß Tab. 5 mit Angabe der entsprechenden Modelle. Ausgezogen = systematische Änderung, gestrichelt = Schwankungen (vgl. Tab. 4). Ws = Wintersumme; O = Oktoberzahlen; J = Januarzahlen. Zeitraum 18 Jahre. Abkürzung der Gewässer s. Tab. 2. – *Above: Models of changes of index of dominance (Do) and species number (N) when total abundance (Ab) increases. Dark = set of 3 species with constant abundance; white = additional species resp. individuals. – Below: Significant correlations between total abundance (Ab), index of dominance (Do), and species number (N) according to Table 5 and type of model. Full line = de- resp. increase within 18 years; dashed line = fluctuations (see Table 4). Ws = winter total (8 counts); O = October counts; J = January counts. Abbreviations of areas (= Gewässer) see Table 2.*



Gewässer

Tab. 5: Rangkorrelationskoeffizienten nach Spearman für Dominanzindex (Do), Abundanz (Ab) und Artenzahl (N). Abkürzung wie Tab. 4. – *Coefficients of correlation (Spearman). Index of dominance (Do), total abundance (Ab), species number (N). Abbreviations see Table 4.*

		A	K	I	EM	AN
Do/Ab	Ws	+0,69**		+0,48	+0,59*	
	O	+0,63**	(-0,29)	+0,63**	+0,52	
	J		(-0,35)	+0,61**	+0,88*	
Ab/N	Ws		+0,57*	+0,51		+0,41
	O		+0,76**		+0,56	+0,42
	J			+0,56*		
Do/N	Ws					-0,40
	O		(-0,34)			
	J					

Dominanzindex und Abundanz waren dagegen manchmal sehr hoch korreliert. Dies deutet an, daß Änderungen der Gesamtabundanzen vornehmlich auf Kosten der Arten mit hohen Dominanzen gehen. Die Kombinationen der Korrelationen aus Tab. 5 läßt verschiedene Modelle der Veränderungen von Artengruppierungen bei Schwimmvögeln an Rastgewässern zu (Abb. 6). Dabei können sowohl systematische Änderungen als auch Fluktuationen eine Rolle spielen (Abb. 6 unten). Andererseits ergeben wegen starker jährlicher Fluktuationen auch gleichsinnige systematische Änderungen mitunter keine statistisch gesicherten Korrelationen, wie z. B. die Zunahme von Dominanzindex und Artenzahl bei Eching/Moosburg oder die Abnahme von Abundanz und Artenzahl bei Altheim/Niederaichbach (Tab. 4, 5).

Offenbar sind die Witterungseinflüsse im Januar über die Vereisung eine der Hauptursachen dafür, daß in diesem Monat im Gegensatz zu den anderen Werten dreimal eine systematische Abundanzveränderung nicht mit Änderungen der Dominanz bzw. Artenzahl statistisch signifikant korreliert werden konnten. Dies legt nahe, daß durch ungünstige/günstige Januarbedingungen zumindest die dominanten Arten alle gleichmäßig betroffen wurden (Abb. 6 f). Außerdem ist zu erwarten, daß ungeachtet der inter- und intraspezifischen Unterschiede im Zugverhalten im Januar die Wanderneigung bei allen Arten/Populationen niedrig ist und damit Unterschiede weniger ins Gewicht fallen als in anderen Monaten. Die verschiedenen Arten reagieren einheitlicher.

Fälle, in denen eine hinzukommende bzw. verschwindende Art hohe Dominanzen aufweist und damit die Gesamtabundanz bzw. den Dominanzindex beeinflusst (Abb. 6 e bzw. e<sub>1</sub>), ließen sich nicht nachweisen. Dies entspricht wiederum den Befunden von 1.2 in Verbindung mit Tab. 15. Negative Korrelationen zwischen einzelnen Arten hoher Dominanz, die einzelne der stark vereinfachten Modelle der Abb. 6 komplizierter gestalten würden, spielten eine untergeordnete Rolle (s. unten).

### 3.2.4 Trophische Positionen

Unter den in „Methode“ gemachten Vorbehalten über die Zuordnung der einzelnen Arten zu trophischen Ebenen zeigten die beiden Naturseen sehr ähnliche mittlere Verteilungen der Biomasse auf die hier ausgeschiedenen Positionen (Abb. 7). Dies war

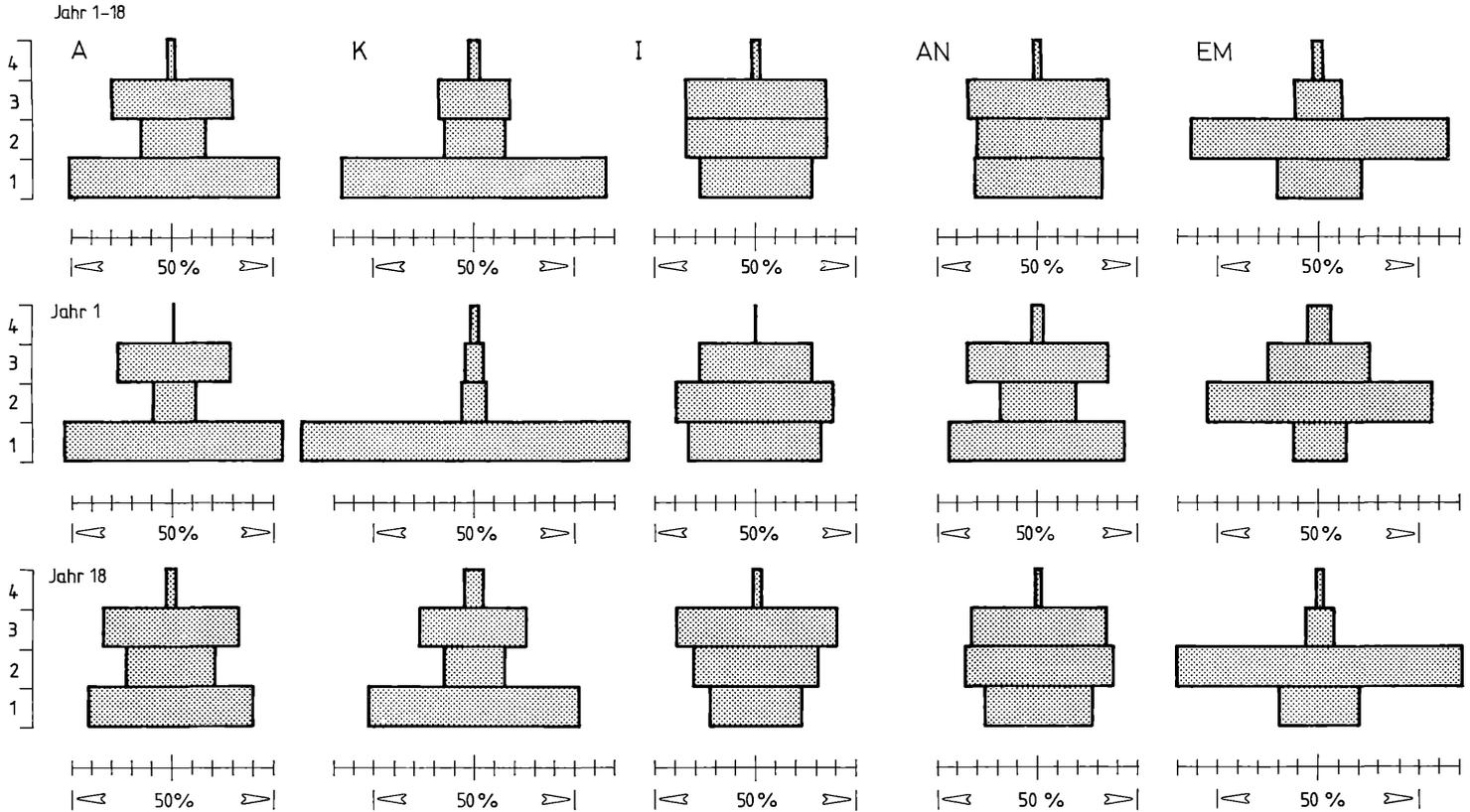


Abb. 7:

Biomasseanteile trophischer Positionen (Wintersummen). 1 = Pflanzenfresser; 2 = Allesfresser; 3 = Kleintierfresser; 4 = Fischfresser. Oben: Mittelwerte 1966/67–1983/84; unten: 1. Winter (1966/67) bzw. 18. Winter 1983/84, errechnet nach der aus Tab. 6 gebildeten Regressionsgeraden für jede Position. – Percentages of biomass (totals per season). 1 = herbivores; 2 = omnivores; 3 = carnivores (invertebrates); 4 = piscivores. Above average 1966/67–1983/84; below calculated values for 1966/67 (first winter) and 1983/84 (18<sup>th</sup> winter) according to table 6. Abbreviations of areas see table 2.

Tab. 6: Systematische Änderungen der Biomasse von Pflanzenfressern (1), Allesfressern (2), Kleintierfressern (3) und Fischfressern (4) 1966/67 bis 1983/84 an den 5 Zählstellen (Abkürzungen s. Tab. 2). Zahlen = Jährliche Änderungen in % des Mittelwertes 1966/67 bis 1983/84. – *Changes of biomass from 1966/67 to 1983/84 on the 5 areas investigated (abbreviations see table 2). 1 = herbivores; 2 = omnivores; 3 = carnivores (invertebrates); 4 = piscivores. ± = changes per year in % of the average 1966/67–1983/84.*

	Gesamtbiomasse	1	2	3	4
A	–3,8**	–5,6**	±	–2,7*	±
K	+4,7*	±	+7,5**	+9,2**	+ 7,4**
I	±	±	±	+3,5**	+10,9**
EM	+6,4**	+8,0**	+7,0**	±	±
AN	±	±	–6,2**	–2,6*	±

nach den auffallenden Ähnlichkeiten der Biomasseverteilung auf die häufigsten Arten (Abb. 4) auch nicht anders zu erwarten. Der hohe Biomasseanteil der Pflanzenfresser am Kochelsee deutet auf eine sehr starke pflanzliche Produktion während des Sommerhalbjahres hin, die wiederum auf den hohen Eutrophierungsgrad dieses Gewässers zurückzuführen ist. Der Erwartung entspricht ferner bei allen 5 Zählstellen der geringe Biomasseanteil der Fischfresser. Bei den 3 Stauseen deuten sich gegenüber den Naturseen Verschiebungen des Schwerpunktes der Biomasse nach oben an, wobei Ismaning und Niederaichbach/Altheim wiederum fast identische Verhältnisse zeigten. Der hohe Anteil der Allesfresser in Moosburg/Eching, auf große Anteile von Gründelenten zurückzuführen, erklärt sich z. T. wohl aus den starken täglichen Wasserstandsschwankungen im Eching Stausee, der vor allem Gründelenten als Nutzer der Schlammfauna und Ufervegetation sehr entgegenkommt (vgl. TRELLINGER & LUCE 1976).

Systematische Veränderungen der Biomasse einzelner Ernährungstypen lagen in der Größenordnung von etwa 3–10% des langjährigen Mittels pro Jahr (Tab. 6). Im einzelnen ergaben sich für die Zählstellen aber ganz verschiedene Kombinationen: Die Abnahme der Gesamtmasse auf dem Ammersee beruht in erster Linie auf dem Rückgang der Pflanzenfresser und nur zu geringem Teil auf dem der Kleintierfresser. Kochelsee und Eching/Moosburg mit annähernd gleicher Zunahme der Gesamtbiomasse, gemessen am langjährigen Mittel, unterschieden sich grundlegend in der Verteilung der Zuwachsraten auf die einzelnen ausgeschiedenen Trophie-Ebenen. Am Kochelsee nahmen Allesfresser, Kleintierfresser und Fischfresser erheblich zu und damit die insgesamt (noch) mit relativ geringem Anteil vertretenen Ernährungstypen. Bei Eching/Moosburg jedoch zeigten nur Pflanzenfresser und Allesfresser mindestens signifikante Vermehrung. Man könnte an dem sich in Tab. 6 abzeichnenden Veränderungstendenzen der einzelnen Ernährungstypen den vorsichtigen Schluß ziehen, daß bei ungestörter weiteren Entwicklung Ammersee, Kochelsee sowie Eching/Moosburg einer Verteilung zustreben, die etwa dem durch Ismaning bzw. Altheim/Niederaichbach repräsentierten Typ entspricht. Doch waren auch dort mehr oder minder geringe Veränderungen auf einzelnen Positionen festzustellen, die allerdings noch nicht auf die Veränderungen der Gesamtbiomasse statistisch signifikant durchgeschlagen sind.

Faßt man die statistisch gesicherten systematischen Veränderungen über den gesamten Zeitraum für die einzelnen trophischen Positionen zusammen (Abb. 7), so er-

geben sich für vier der Seen Verringerungen des Biomasseanteils der Pflanzenfresser, darunter für drei nicht unerhebliche Erhöhungen des Anteils der überwiegend carnivoren Arten. Aus der Reihe fiel Eching/Moosburg mit einer auffälligen Abnahme der überwiegend carnivor lebenden Arten zugunsten der Allesfresser und stark abgeschwächt der Pflanzenfresser.

Tab. 7: Varianzen bzw. signifikante systematische Änderungen der Wintersummen von Arten, die  $\geq 1\%$  der Biomasse an einer Zählstelle ausmachen. Mittelwert 1966/67–1983/84 = 1; Änderungen in % dieses Mittels/Jahr. – *Variance (= standard deviation<sup>2</sup>) resp. significant changes in winter totals of species representing  $\geq 1\%$  biomass per area ( $n = 5$ ). Average 1966/67–1983/84 = 1; changes in % of this average/year.*

	Varianzen	$\pm$
Stockente	0,09; 0,10	–6; +6; + 7
Reiherente	0,09; 0,16	+3; +6; + 8
Tafelente	0,12; 0,18	–3; +4; +11
Schellente	0,11	–8; –3; + 5; +5
Höckerschwan	0,08; 0,28	+4; +5; + 7
Bläßhuhn	0,15; 0,21; 0,34	–7; +8
Krickente		+8; +8
Schnatterente	0,09; 0,15	+8
Kolbenente		+7
Gänsesäger	0,16	+9
Haubentaucher	0,13; 0,25	

### 3.2.5 Einzelne Arten

Von 40 Wintersummen der Arten, die im Mittel mindestens 1% der Biomasse der Schwimmvögel eines Zählgewässers ausmachten, ließ sich innerhalb des Signifikanzniveaus  $\pm 0,05$  17mal keine Veränderung über die 18 Winter nachweisen, 15mal Abnahme und 18mal Zunahme (Tab. 7). Die Varianzen waren in Einzelfällen unterschiedlich; sie ließen sich innerhalb der hier gewählten Dominanzklassen nicht mit der Dominanz korrelieren (vgl. dagegen Abb. 2), wenn auch Arten mit geringen Dominanzen zu höheren Varianzen neigten (z. B. Haubentaucher, Gänsesäger, Tafelente in Tab. 7). Ob einzelne Arten langfristig zu besonders hohen Schwankungen neigen, muß an größerem Material geprüft werden. Vor allem das Bläßhuhn fiel mit hohen Varianzen auf und dies trotz seiner hohen Dominanzen (vgl. auch Abb. 15).

Einheitlicher bezogen auf das langjährige Mittel waren die jährlichen Beträge langfristiger systematischer Änderungen über die Arten. Sie lagen fast alle zwischen 3 und 8% (Tab. 7). Dies bedeutet pro Jahrzehnt eine mittlere Zunahme der Wintersummen um den Faktor 2 bis 3. Die Werte lagen also höher als für Gesamtsummen der Arten über alle 5 Zählstellen (vgl. 1.2.1).

Schwankungen um den Mittelwert bzw. die Regressionsgerade ließen sich auch bei Einzelgewässern nicht nur als jährliche Fluktuationen, sondern bei Annahme linearer Bestandsveränderungen auch als mehrjährige Abweichungen nachweisen (Abb. 8). Kurzfristig verliefen Veränderungen der Wintersummen exponentiell. Jedenfalls waren sie z. T. so hoch, daß sich auch schon im kurzen Zeitraum von 5 Jahren Ab- und Zu-

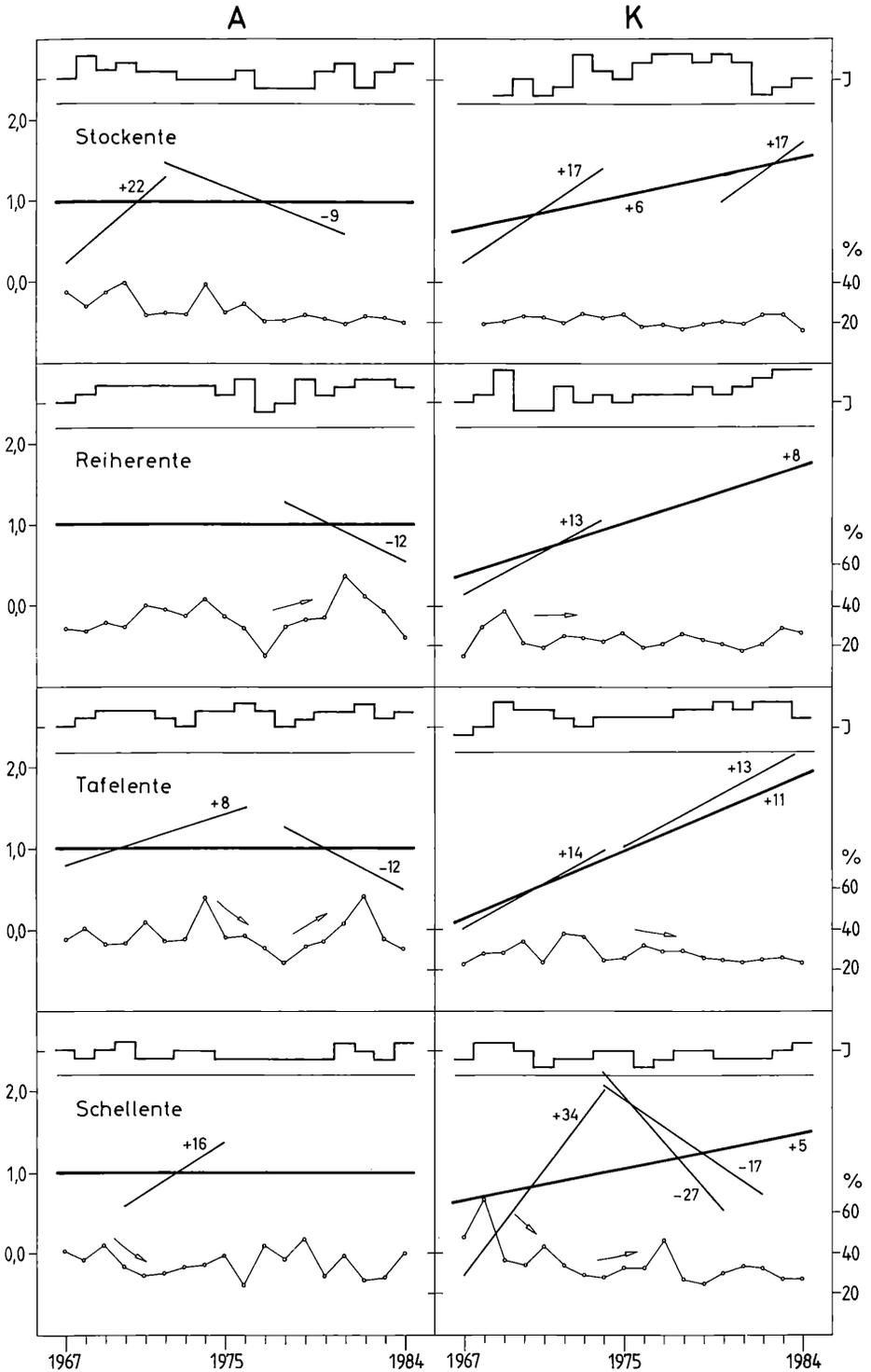
nahmen statistisch sichern ließen (vgl. Abb. 8). Von den 6 Arten, die auf allen 5 Zählstellen mindestens 1 % Biomasse im Mittel erreichten (Stockente, Reiherente, Tafelente, Schellente, Höckerschwan, Bläßhuhn), waren bereits in den ersten 6 Jahren ebenso viele systematische Bestandsänderungen nachzuweisen wie nach 13 bis 18 Jahren (Abb. 8; für Bläßhuhn und Höckerschwan s. BEZZEL & ENGLER 1985 d). Von den 19 statistisch zu sichernden Bestandsveränderungen innerhalb der ersten 6 Jahre entsprachen aber nur 8 in ihrem Verlauf dem nach 18 Jahren nachzuweisenden Trend; 4 waren sogar gegensinnig gerichtet. In der zweiten 6-Jahresperiode (7–12 Jahre) waren 24 systematische Änderungen der Wintersummen nachzuweisen, davon entsprachen aber nur 10 dem Verlauf der Regressionsgeraden nach 18 Jahren, 3 deuteten sogar noch gegensätzlichen Trend an. Die Wintersummen selbst häufiger Arten schwankten also auch im mehrjährigen Rhythmus sehr erheblich. Kurzfristig zu ermittelnde Änderungen ließen daher nicht in allen Fällen gesicherte Schlüsse auf längerfristige Trends zu.

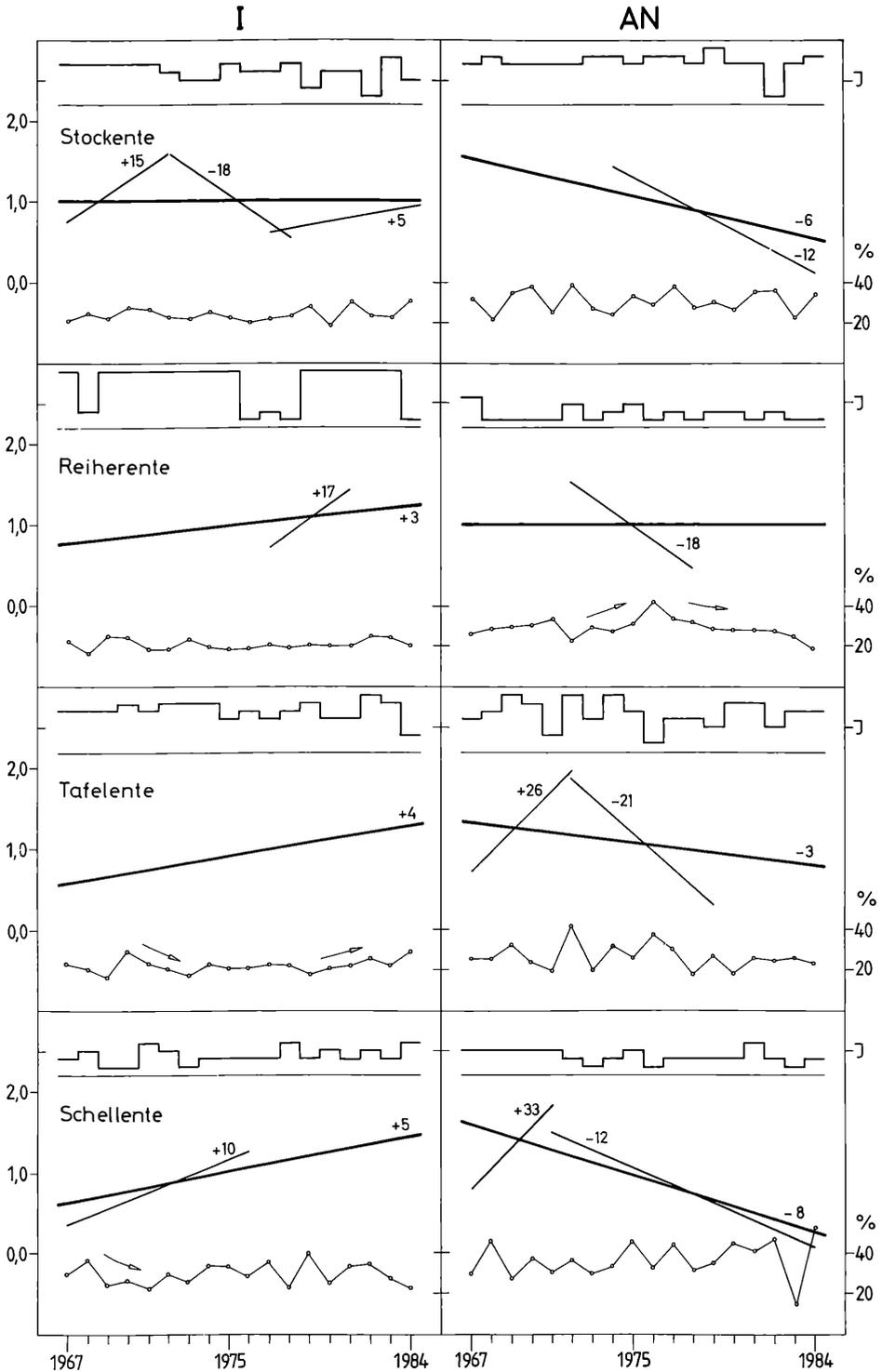
Die relativen Saisonmaxima (= Anteil des Saisonmaximums an der Wintersumme in Prozent) blieben von  $\pm$  großen Schwankungen abgesehen langfristig gleich. Trends über die 18 Jahre ließen sich nicht sichern (Abb. 8). Langfristige Änderungen der Dichte an den einzelnen Rastgewässern waren also bei den häufigen Arten (Biomasseanteil =  $\geq 1\%$ ) offenbar nicht mit einer grundlegenden Änderung der Häufigkeitsverteilung über die Zähltage verbunden. Die jahreszeitliche Lage des Saisonmaximums schwankte bei den einzelnen Arten unterschiedlich lebhaft; einheitliche Tendenzen ließen sich nicht erkennen. Insgesamt war bei den vermutlich aus größeren Entfernungen einwandernden Arten eine konstantere Lage des Saisonmaximums und damit auch der saisonalen Bestandsschwankungen zu erkennen als bei Arten, in denen Teile des Winterbestandes auch aus der näheren Umgebung stammen (vgl. Tab. 15).

Kurzfristige stärkere Bestandsänderungen waren im Unterschied zu langfristigen Tendenzen jedoch häufig mit einer Änderung der relativen Saisonmaxima verbunden. In den in Abb. 8 und bei BEZZEL & ENGLER (1985 d) dargestellten Fällen ließ sich immerhin 12mal eine signifikante Zunahme des relativen Saisonmaximums in Verbindung mit einer  $\pm$  gleichzeitig erfolgenden kurzfristigen Abnahme der Wintersummen bringen. Umgekehrt war 6mal eine Abnahme des relativen Saisonmaximums parallel einer kurzfristigen Zunahme der Wintersummen erkennbar.

Abb. 8:

Bestandsänderungen (Wintersummen) 4 häufiger Entenarten auf 4 Zählstellen (Abkürzungen s. Tab. 2). Gerade = statistisch signifikante ( $P < 0,05$ ) Regressionsgerade; Zahlen =  $\pm$  % des Mittels 1963/64–1983/84 pro Jahr. Kurve unten: Relatives Saisonmaximum (Pfeile deuten signifikante Ab- bzw. Zunahme an). Oben: Lage des jeweiligen Saisonmaximums im Winterhalbjahr (J = Januar; Oberrand = August; untere horizontale Linie = April). – *Changes of winter totals in 4 common ducks at 4 wetlands (abbreviations see Table 2). Straight lines = significant regression lines; figures =  $\pm$  % of the average 1963/64–1983/84 per winter. Curve below: Maximum per winter in % of winter total, arrows indicate significant de- resp. increase. Above: Month, in which the maximum per season was counted (J = January, border above = August; horizontal line below = April).*





### 3.2.6 Korrelation von Artenbeständen

#### 3.2.6.1 Intraspezifische Korrelationen der Wintersummen zwischen verschiedenen Zählstellen

Wählt man alle Arten mit einem Biomasseanteil des Gesamtbestandes von mindestens 0,1 % pro Winter aus, sind nach Tab. 1 zwischen je zwei Zählstellen 17 Arten miteinander zu vergleichen. Gesicherte Korrelationen von je 6 Paaren ergaben Kochelsee und Ammersee (also die beiden Naturseen), Ammersee und Eching/Moosburg sowie Kochelsee und Altheim/Niederaichbach. 5 Korrelationen ließen sich zwischen Kochelsee und Eching/Moosburg sichern. Zwischen Ammersee und Ismaning gab es nur 2 Korrelationen, zwischen den beiden Stauseekomplexen Eching/Moosburg bzw. Altheim/Niederaichbach gar nur eine. Die Entfernungen der Zählstellen zueinander spielten also keine Rolle, ebensowenig der Seentyp. Von 68 pro Zählstelle zu prüfenden Korrelationen (mit 4 Zählstellen und je 17 Arten) waren für den Ammersee 18, für den Kochelsee 21, für Ismaning 13, für Eching/Moosburg und Altheim/Niederaichbach je 15 Korrelationen zu sichern. Von den insgesamt 170 Paarungen zwischen den Zählstellen konnten 41 statistisch gesichert werden (= 24 %); 26 (= 15 %) waren positiv und 15 (= 9 %) negativ (vgl. auch Tab. 8).

Tab. 8: Signifikante intraspezifische Korrelationen der Wintersummen zwischen den 5 Zählstellen (pro Art 10 Paarungen möglich). Angegeben sind Korrelationskoeffizienten bzw. Zahl der Korrelationen mit Mittelwert in (). – *Significant intraspecific correlations of winter totals between single wetlands (10 correlations per species possible). Coefficients of correlation resp. number of correlations with averages in ().*

	+	–	Σ
Bläßhuhn	–	0,48	1
Stockente	2 (0,49)	0,56	3
Reiherente	2 (0,47)	0,57	3
Tafelente	0,67	–	1
Höckerschwan	0,61	0,52	2
Schnatterente	3 (0,66)	2 (0,61)	5
Schellente	0,52	3 (0,60)	4
Kolbenente	–	–	–
Gänsesäger	0,45	0,41	2
Haubentaucher	3 (0,62)	–	3
Krickente	3 (0,54)	–	3
Löffelente	0,46	–	1
Kormoran	5 (0,63)	–	5
Schwarzhalstaucher	2 (0,70)	–	2
Pfeifente	–	2 (0,47)	2
Spießente	0,44	0,43	2
Zwergtaucher	–	2 (0,68)	2

Wie schon aus dem unterschiedlichen Verlauf der Bestandstrends bei einzelnen Arten auf den verschiedenen Zählstellen zu erwarten (z. B. Abb. 8), traten intraspezifische Korrelationen zwischen Zählstellen mit unterschiedlichen Vorzeichen auf. Für jede Art der Tab. 8 sind 10 Paarungen möglich; nur jeweils 0–5mal war eine Korrela-

tion statistisch zu sichern, bei 7 von 17 Arten sowohl positive wie negative. Mit je 5 Korrelationen stehen Kormoran und Schnatterente an der Spitze, wobei nur der Kormoran übereinstimmend positive Korrelationen aufweist. Dies hängt mit einer überregionalen Zunahmetendenz des Bestandes zusammen, die für Südbayern bereits kurz analysiert wurde (BEZZEL & ENGLER 1985 b). Meist sind die Korrelationskoeffizienten relativ niedrig. Statistisch hochsignifikant mit Werten von je über 0,85 ist eine positive Korrelation der Wintersumme des Kormorans zwischen Ammersee und Ismaning, des Schwarzhalstauchers zwischen Ismaning und Kochelsee; ein Koeffizient  $r_s = -0,93$  ergibt sich für die Wintersumme des Zwergtauchers zwischen Eching/Moosburg und Altheim/Niederaichbach.

Zum Vergleich der Herbst- und Winterbestände wurden die Oktober- bzw. Januarwerte der 5 Zählstellen miteinander verglichen. Unter den Arten, die jeweils im Oktober und im Januar  $\geq 1\%$  der Biomasse ausmachten, ergaben sich insgesamt 27 Paare, von denen 9 positiv korreliert waren. Allerdings liegen die Korrelationskoeffizienten nur zwischen +0,45 und +0,70. Je zweimal war der Oktoberbestand von Stockente, Tafelente, Bläßhuhn und Höckerschwan und einmal der Reiherente mit dem Januarwert positiv korreliert. Von Herbstbeständen kann man also nur in wenigen Fällen bedingt auf die Höhe des Mittwinterbestandes schließen.

### 3.2.6.2 Interspezifische Korrelationen an einer Zählstelle

Tab. 9: Signifikante intraspezifische Korrelationen zwischen den 5 Zählstellen (A) bzw. interspezifische Korrelationen an einer Zählstelle (B). Nur Wintersummen der Arten  $\geq 1\%$  Biomasse pro Gewässer berücksichtigt;  $r_s$  = Rangkorrelationskoeffizient nach Spearman. – *Significant intraspecific correlations between the five wetlands (A) resp. interspecific correlations at one wetland (B). Only winter totals of species  $\geq 1\%$  biomass per area considered.*

	A	B
Zahl möglicher Korrelationspaare	65	141
positive Korrelationen ( $P \leq 0,05$ )	8 (= 12 %)	76 (= 54 %)
negative Korrelationen ( $P \leq 0,05$ )	7 (= 10 %)	5 (= 3,5 %)
keine Signifikanz	50 (= 77 %)	60 (= 42 %)
Mittelwert $r_s$	0,54	0,62

Die Bestände einer Art an verschiedenen Zählstellen waren viel weniger gut miteinander korreliert als die zwischen den Arten auf einem Gewässer (Tab. 9). Während sich bei ersteren positive und negative Korrelationen unter den hier ausgewählten Arten ( $\geq 1\%$  Biomasse pro Gewässer) die Waage hielten, überwogen zwischen den Arten einer Zählstelle positive Korrelationen ganz entscheidend (vgl. auch Abb. 9). Unter den 5 Zählstellen ist diese Tendenz zumindest bei 4 augenfällig. Beim Ammersee war die relative Zahl der statistisch gesicherten Korrelationen deutlich geringer als bei den anderen Zählstellen, ebenso der Wert des mittleren Korrelationskoeffizienten. Vielleicht ist dies mit der im Vergleich zum nächstgrößeren Zählgewässer achtmal so großen Fläche und der wesentlich ausgeprägteren Tiefenzonierung zu erklären. Die rastenden und überwinterten Schwimmvogelscharen waren möglicherweise stärker voneinander getrennt und kamen weniger miteinander in Berührung. Die meisten interspezifischen Korrelationen ließen sich am Kochelsee nachweisen, während Isma-

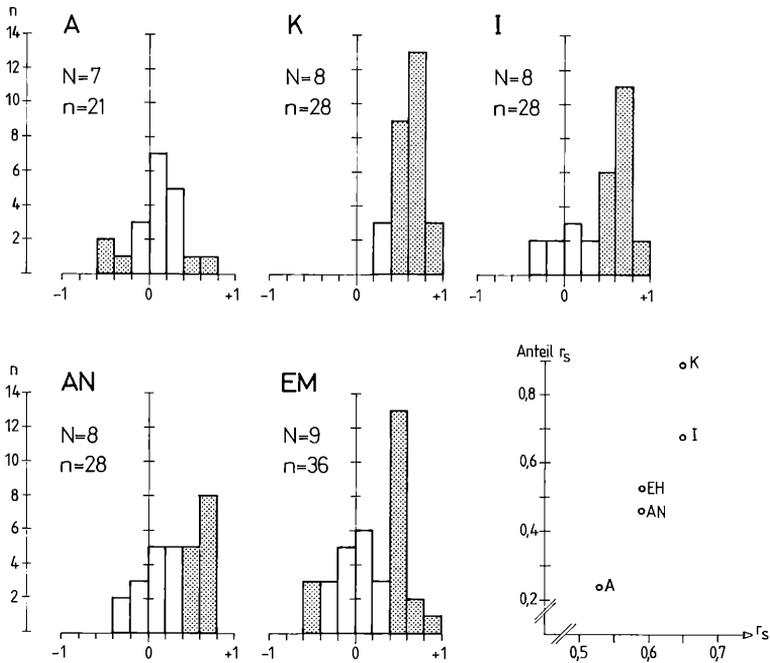


Abb. 9:

Interspezifische Korrelation an den 5 Zählstellen (Abszisse = Korrelationskoeffizienten  $r_s$ ; gestert =  $P < 0,05$ ).  $N$  = Zahl der Arten,  $n$  = Anzahl der möglichen Paare (nur Arten mit  $\geq 1\%$  Biomasse berücksichtigt). Rechts unten: Anteil der signifikanten Korrelation/ $\bar{x}$  der Koeffizienten pro Zählstelle. – *Interspecific correlations in 5 areas investigated (abscissa = coefficient of correlation  $r_s$ ; hatched =  $P < 0,05$ ).  $N$  = number of significant correlations,  $n$  = number of possible correlations (only species  $\geq 0,1\%$  biomass considered). Right below: percentage of significant correlations/ $\bar{x}$  of the coefficients per area.*

Tab. 10: Interspezifische Korrelationen der Wintersummen: Artenpaare mit besonders zahlreichen/hohen statistischen signifikanten Korrelationen. – *Interspecific correlations of winter totals within one area: Pairs of species showing a high degree of statistically significant correlation.*

	mögliche Korr.	$r_s$ (Mittel)	+	-
Tafelente/Reiherente	5	0,69	5	
Reiherente/Höckerschwan	5	0,64	5	
Tafelente/Schellente	5	0,62	4	
Höckerschwan/Bläßhuhn	5	0,62	4	
Tafelente/Höckerschwan	5	0,52	3	1
Reiherente/Bläßhuhn	5	0,51	4	
Schnatterente/Höckerschwan	3	0,62		
Schnatterente/Bläßhuhn	3	0,74	3	
Schnatterente/Schellente	3	0,48	2	1

ning und die beiden Stauseekomplexe Eching/Moosburg sowie Altheim/Niederaichbach mittlere Werte aufwiesen. Der Mittelwert der absoluten Korrelationskoeffizienten ohne Vorzeichen betrug in Ismaning und Kochel je 0,65, an den beiden Stauseekomplexen Eching/Moosburg bzw. Altheim/Niederaichbach je 0,58 und am Ammersee 0,53 (Abb. 9).

Interspezifische Korrelationen an einem Gewässer waren nicht nur zahlreicher, sondern tendierten auch zu höheren Koeffizienten (Tab. 8, 10).

Die Wintersummen der einzelnen Arten waren unterschiedlich häufig und hoch mit anderen korreliert. Besonders hohe und häufige Beziehungen ergaben sich u. a. zwischen und unter Beteiligung von Tauchenten (Tab. 10, 11, Abb. 10). Von den Arten mit

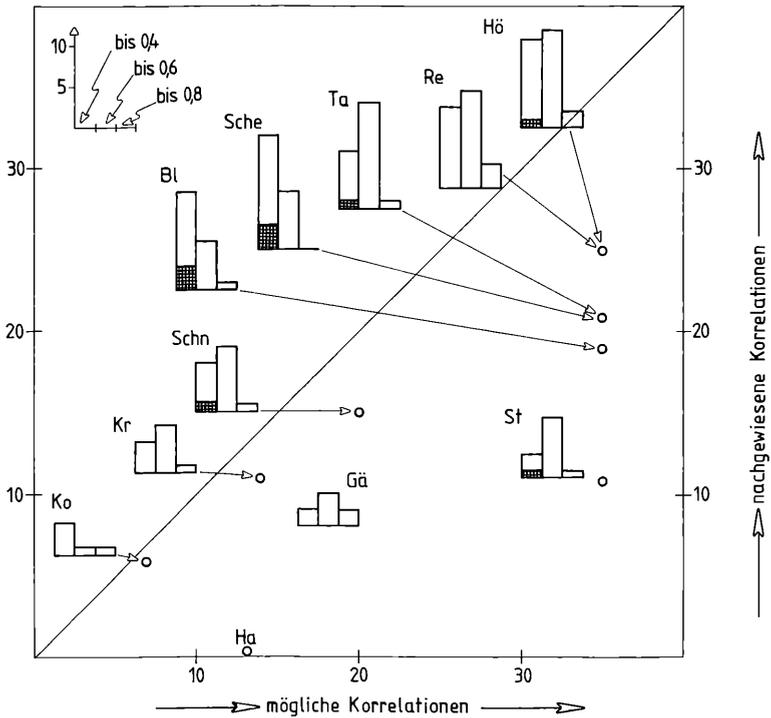


Abb. 10:

Interspezifische Korrelation (Arten  $\geq 1$  % der Biomasse/Gewässer): Zahl der Möglichkeiten und tatsächliche nachgewiesene ( $P \leq 0,05$ ) Korrelationen pro Art sowie Werte und Verteilung der Koeffizienten (kleine Histogramme, Maßstab links oben). Gerastert = negative Korrelation. Diagonale: nachgewiesene Korrelationen = mögliche Korrelationen. – Interspecific correlations (species  $\geq 1$  % biomass considered): number of possible and of significant ( $P \leq 0,05$ ) correlations per species and distribution of coefficients per species (small histograms). Hatched = negative correlations. Diagonal line: significant = possible correlations.

Abkürzungen (abbreviations): Bl = Bläßhuhn (*Fulica atra*); Gä = Gänsesäger (*Mergus merganser*); Ha = Haubentaucher (*Podiceps cristatus*); Hö = Höckerschwan (*Cygnus olor*); Ko = Kolbenente (*Netta rufina*); Kr = Krickente (*Anas crecca*); Re = Reiherente (*Aythya fuligula*); Sche = Schellente (*Bucephala clangula*); Schn = Schnatterente (*Anas strepera*); St = Stockente (*Anas platyrhynchos*); Ta = Tafelente (*Aythya ferina*).

Tab. 11: Höchste Werte ( $>0,80$ ) interspezifischer Korrelationen an einzelnen Gewässern (vgl. Tab. 10). – *Highest coefficients of interspecific correlation (see table 10).*

Artenpaar	
Höckerschwan/Kolbenente	0,91
Tafelente/Krickente	0,87
Reiherente/Tafelente	0,87
Stockente/Gänsesäger	0,87
Bläßhuhn/Schnatterente	0,85
Reiherente/Gänsesäger	0,81

hoher Dominanz (Abb. 10) waren Reiherente und Höckerschwan am häufigsten mit Beständen anderer Arten korreliert, Stockenten am wenigsten. Relativ hohe Korrelationsanteile ergaben sich auch in den Paarungen, an denen Schnatterente, Krickente und Kolbenente beteiligt sind. Wintersummen des Haubentauchers waren mit keiner anderen Art korreliert. Wie auch aus Abb. 9 ersichtlich, waren negative Korrelationen nicht nur deutlich in der Minderzahl, sondern auch am wenigsten signifikant. Auffallend waren z. B. die engen positiven Korrelationen zwischen den nah verwandten Arten Reiher- und Tafelente (Tab. 10, 11, Abb. 11). Der geringe Anteil der negativen Korrelationen in den Wintersummen könnte auch damit zu erklären sein, daß unterschiedliche saisonale Verteilungsmuster hohe Bestände nicht aufeinandertreffen lassen. Ein Vergleich der Ergebnisse der Wintersummen mit den Oktober- bzw. Januarwerten, also jeweils gleichzeitig anwesenden Beständen, ergibt jedoch, daß der Anteil signifikanter Korrelationen in den beiden Monaten eher niedriger lag als zwischen den Wintersummen und vor allem der Anteil negativer Korrelationen keinesfalls größer war, im Januar sogar besonders gering (Tab. 12). Einzelne Artenpaare neigten jedoch im Januar zu zahlreicheren Korrelationen als im Oktober (Tab. 13).

Mittelwerte der Korrelationen zwischen Arten unterschiedlicher und gleicher Technik des Nahrungserwerbs (Gilden) deuten grundsätzlich für Arten gleicher Gilden höhere Werte an als zwischen Angehörigen verschiedener und für Wintersummen allgemein höhere als für Monatswerte (Abb. 11). Relativ gering waren Bläßhühner mit Tauchenten und z. T. mit Gründelenten korreliert, ebenso Gründelenten untereinander.

Tab. 12: Signifikante interspezifische Korrelation der Wintersummen, Oktober- und Januarbestände innerhalb einer Zählstelle (nur Arten  $\geq 1\%$  Biomasse pro Zählstelle/Monat bzw. Winter berücksichtigt).  $r_s$  = Rangkorrelationskoeffizient nach Spearman. – *Significant interspecific correlations of winter totals, October- resp. January-censuses within one area (only species  $\geq 1\%$  biomass per area considered).  $r_s$  = coefficient of correlation.*

	Wintersummen	Oktober	Januar
Mögliche Korrelation	141	90	133
$P \leq 0,05$	81 (= 57 %)	35 (= 39 %)	62 (= 47 %)
davon +	76 (= 95 %)	33 (= 94 %)	60 (= 97 %)
davon –	5 (= 6 %)	2 (= 6 %)	2 (= 3 %)
Mittelwert $r_s$	0,62	0,56	0,58

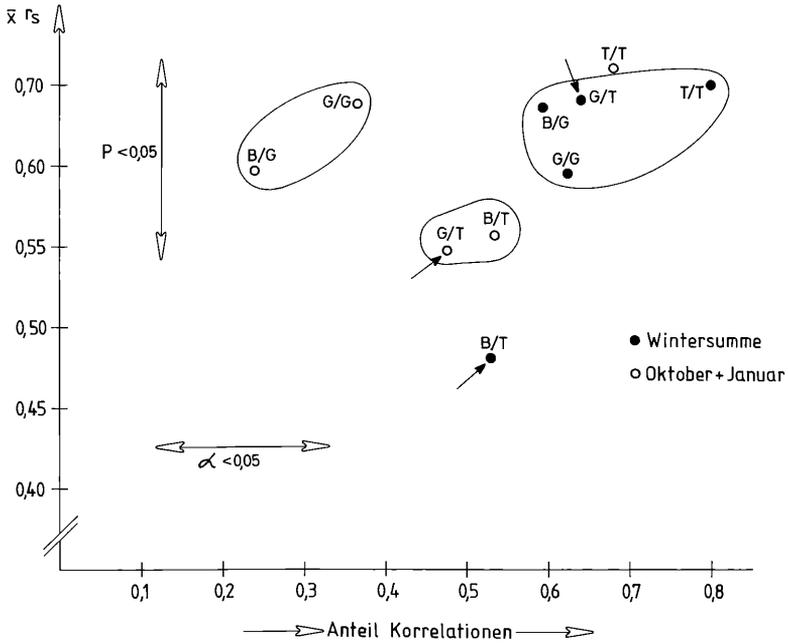


Abb. 11:

Korrelationen zwischen unterschiedlichen Typen des Nahrungserwerbs. G = Gründelenten/Höckerschwan; B = Bläßhuhn; T = Tauchenten. Umkreis = keine statistisch signifikanten Unterschiede. Signifikante Unterschiede mit  $\chi^2$ -Test und U-Test Wilcoxon durch Doppelpfeil angedeutet. Schwarze Pfeile = einzelne negative Korrelationen enthalten. – *Correlations between groups of different feeding habits. G = dabbling ducks and Mute Swan; B = Coot; T = diving ducks. Encircled = no statistically significant difference. Black arrows = some negative correlations involved.*

Tab. 13: Interspezifische Korrelationen: Artenpaare mit besonders zahlreichen/hohen statistisch signifikanten Korrelationen im Oktober bzw. Januar (vgl. Tab. 10). – *Interspecific correlations within one area: Pairs of species showing a high degree of statistically significant correlation.*

Oktober	mögliche Korr.	$r_s$ (Mittel)	+	-
Reiherente/Tafelente	5	0,69	3	
Reiherente/Höckerschwan	5	0,66	3	
Tafelente/Höckerschwan	5	0,62	3	
Reiherente/Bläßhuhn	5	0,58	3	
<b>Januar</b>				
Reiherente/Tafelente	5	0,68	5	
Stockente/Schellente	5	0,64	4	
Reiherente/Bläßhuhn	5	0,60	4	
Tafelente/Bläßhuhn	5	0,53	4	
Tafelente/Schellente	5	0,68	3	

Auch die saisonalen Verteilungsmuster korrelierten überwiegend positiv, wie ein Vergleich der beiden Naturseen mit der jeweils größten und geringsten Zahl interspezifischer Korrelationen (vgl. Abb. 9) über die Zählperioden 1973/74 bis 1975/76 zeigt (Tab. 14). Die negativen Korrelationen betrafen am Ammersee Schellente/Höckerschwan ( $r_s = -0,66$ ) und Gänsesäger/Höckerschwan ( $r_s = -0,68$ ), also je eine Paarung zwischen einem ausgesprochenen Wintergast und einem Winterflüchter (vgl. BEZZEL & ENGLER 1985). Am Kochelsee korrelierten jeweils negativ Schellente/Bläßhuhn, Schellente/Höckerschwan, Gänsesäger/Höckerschwan und Gänsesäger/Bläßhuhn, also Paarungen mit unterschiedlichen saisonalen Verteilungsmustern ähnlich wie am Ammersee. Sehr hoch positiv korreliert waren am Ammersee Reiherente/Tafelente ( $r_s = 0,91$ ), Reiherente/Bläßhuhn ( $r_s = 0,89$ ), Schellente/Gänsesäger ( $r_s = 0,84$ ), Tafelente/Bläßhuhn ( $r_s = 0,81$ ), am Kochelsee Schellente/Gänsesäger ( $r_s = 0,84$ ). Auch hier lagen also die Werte für die Artenpaarung Tafelente/Reiherente an der Spitze.

Tab. 14: Interspezifische Korrelationen über alle Monate (jeweils September–April) 1973/74 bis 1975/76 (= 24 Paare) an Ammersee und Kochelsee. – *Interspecific correlations between September–April of the seasons 1973/74–1975/76 (= 24 pairs of monthly counts) at two areas.*

	Ammersee	Kochelsee
Mögliche Korr.	66	45
davon $P < 0,025$	23 (= 35 %)	21 (= 47 %)
davon +	21	17
Mittelwert $r_s$	0,63	0,58
davon –	2	4
Mittelwert $r_s$	0,67	0,46

## 4. Diskussion

### 4.1 Mängel des Materials

Abgesehen von den „unangenehmen Eigenschaften“ der Zählungen im monatlichen Zeitraster für die Statistik (NIEMEYER 1975) ist für die Interpretation der Ergebnisse eine Reihe von Mängeln zu beachten, die vor allem bei der Diskussion ökologischer und populationsbiologischer Fragen mitunter enge Grenzen setzt (vgl. auch UTSCHICK 1981).

Zählungen erfassen anwesende Individuen, ohne zu unterscheiden, ob sie das untersuchte Gewässer nur als Ruheplatz oder auch zur Nahrungssuche nutzen. Bei großen Rastgewässern gibt ferner die Tagessumme ohne Berücksichtigung der Verteilung der Artbestände über unterschiedliche Gewässerabschnitte in der Regel wenig Aufschluß über die Struktur der Schwimmvogelgesellschaft. Monatlicher Zeitraster oder gar nur eine oder zwei Zählungen pro Halbjahr geben vor allem bei Arten oder in Zeiten mit lebhafter Zugsbewegung häufig nur mit geringer Zuverlässigkeit die Bestandsverhältnisse wieder. Ebenso wichtig wie der Bestand an einzelnen Zähltagen ist für die Beurteilung der Kapazität auch die Rastdauer. Die Wintersummen von mehreren Zählungen können als grobes Maß dafür gelten. Eine große Beeinträchtigung von Zählungen

an bestimmten Stichtagen bedeuten heute an vielen Binnengewässern die unmittelbar vom Menschen ausgehenden Störungen (auch vor und nach den Zähltagen!) durch Badende, Wassersportler, Angler, Jäger, Camping, Spaziergänger, Bootsverkehr usw., die Schwimmvogelbestände ganz entscheidend beeinflussen können (z. B. REICHHOLF 1973 a, PUTZER 1983, GALLHOFF u. a. 1984).

Für die Beantwortung vieler in der Auswertung monatlicher Zählungen angeschnittener Fragen sind also weitere Untersuchungsprogramme notwendig.

## 4.2 Artenzahl und Dominanzmuster

### 4.2.1 Voraussetzungen für geographische Unterschiede

Mehr oder minder stabile Artengesellschaften mit einer begrenzten Möglichkeit an Strukturmustern, die sich auch in verschiedenen Gebieten unter ähnlichen Bedingungen konvergent entwickeln, werden zunächst grundlegend vom Artenbestand bestimmt, der zur Verfügung steht. Das Verhalten der Populationen einerseits und die zur Verfügung stehenden Ressourcen andererseits stecken den Rahmen ab, innerhalb dessen sich dann verschiedene Regeln der Gruppierung von Arten an einem Ort auswirken können. Hieraus entwickeln sich die unter den lokalen Bedingungen möglichen Verteilungen der Individuen über die einzelnen Arten und vielleicht auch über längere Zeit stabile Gesellschaften (Zusammenfassung z. B. WIENS 1983).

Für Mitteleuropa sind etwa 33 Arten zu erwarten (Tab. 15). Die Wahrscheinlichkeit, ob und mit welcher Regelmäßigkeit bzw. relativer Häufigkeit (Dominanz) die einzelnen Arten die Zusammensetzung der Rastpopulationen einer Region bestimmen, hängt von der Lage des Brutareals, aber auch entscheidend vom Migrationsverhalten ab. Fernzieher mit Winterquartieren außerhalb Mitteleuropas sind z. B. in Wintersummen nur zu bestimmten Zeiten vertreten und daher insgesamt mit niedriger Dominanz zu erwarten. Für Arten mit Brutareal außerhalb Mitteleuropas bestimmen Zugrichtung und -entfernung die Wintersumme entscheidend. Unter diesen Voraussetzungen legt das regionale Habitat- und Ressourcenangebot Abundanz bzw. Dominanz der Arten im Detail fest. Zur groben Klassifizierung der Vielfalt an Habitaten ist vor allem die Tiefenzonierung der Gewässer einer Region wichtig.

In Tab. 15 sind grob drei Schwerpunkte der Überwinterung von Schwimmvögeln in Mitteleuropa ausgeschieden. Alle Arten des Pools können in jedem Gebiet auftreten, freilich einige nicht regelmäßig oder nur in kleiner Anzahl. Nach den Vorgaben der Tab. 15 sind nur etwa 3–4 Arten in allen Regionen regelmäßig in hohen oder zumindest höheren Dominanzen zu erwarten. Für die Nordseeküste lassen sich in Spalte 2 der Tabelle 19 Arten mit + bewerten, aber nur für 12 sind die ökologischen Voraussetzungen besonders günstig (Spalte 3). Für die Ostsee betragen die entsprechenden Summen für die beste Bewertung 20 bzw. 24, für das Alpenvorland 10 und 21 Arten. An der Nordseeküste wird die Artenzahl als vorrangig durch das regionale Habitat- und Ressourcenangebot bestimmt, im Alpenvorland jedoch in erster Linie durch die Lage zu den Hauptzugräumen. Viele Arten, deren Migrationsverhalten hier lediglich mit (+) bewertet wurde, würden also auf den Gewässern des Alpenvorlandes wohl geeignete Habitate finden. Die Bildung von Rasttraditionen und mehrjährigen „Einflugwellen“ seltener Arten, vor allem von Meeresenten und Tauchern, belegen dies eindrucksvoll (z. B. Rothalstaucher, BEZZEL 1985; Eiderente, LEUZINGER & SCHUSTER 1973; Kolbenente,



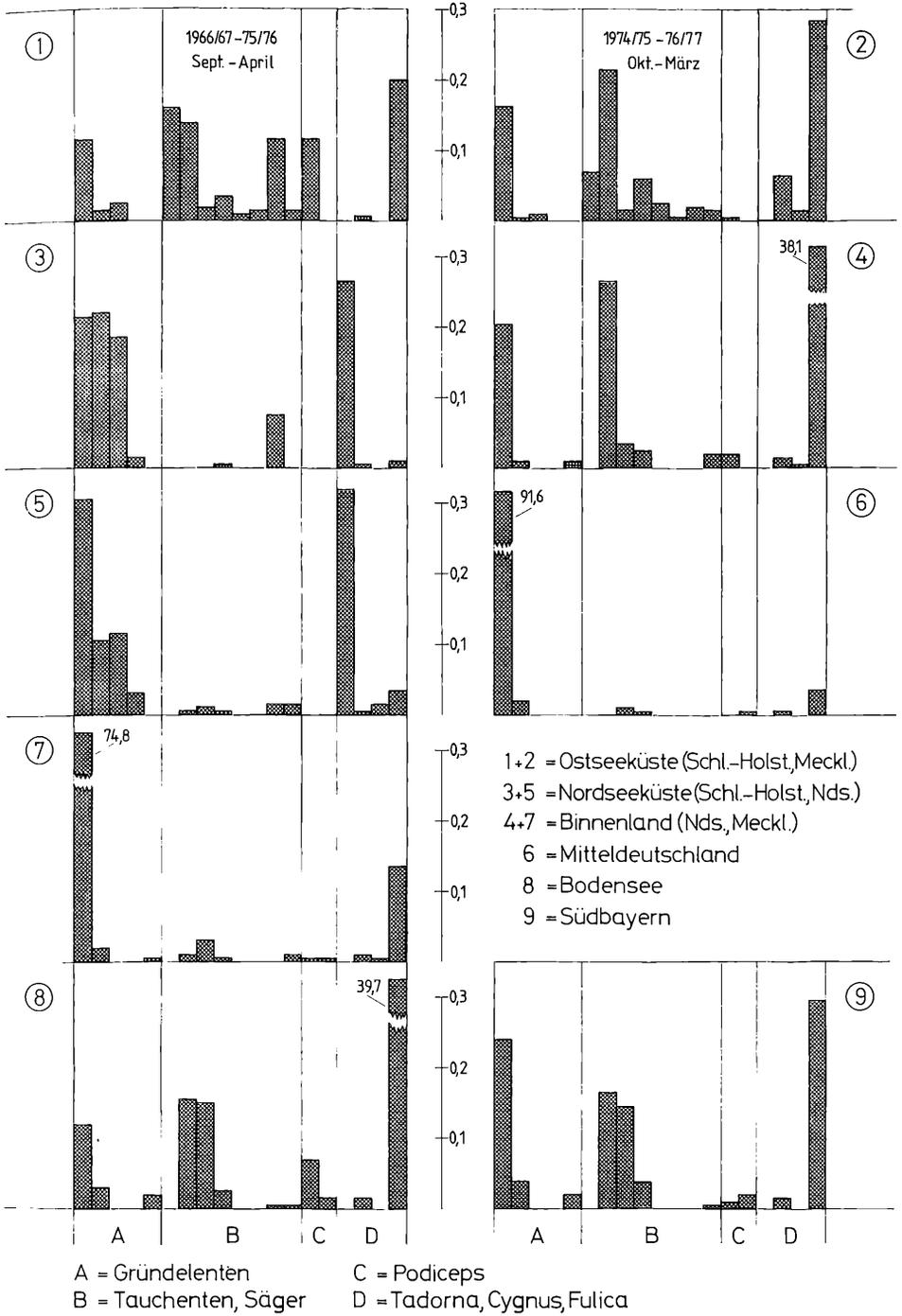
SZIJJ 1975, Orn. Arb. Gem. Bodensee 1983; vgl. auch Abb. 1). Auch überregionale Bestandsvermehrungen einer Art können bei unlimitiertem Ressourcenangebot zunächst zu unbegrenzter lokaler Zunahme führen (Kolbenente, Kormoran; Abb. 1 sowie BEZ-ZEL & ENGLER 1985 b). Günstige Lage zum Zugraum vieler Arten und reiche ökologische Gliederung sind die Ursache des großen Artenreichtums der Ostseeküste und ihres Hinterlandes, in dem allerdings Flachwasserformen hinter tauchenden etwas zurücktreten.

Die Auswertung mehrjähriger Schwimmvogelzählungen in Abb. 12 entsprechen den aus Tab. 15 zu ziehenden Erwartungen sehr gut. Die beiden unterschiedlichen Materialgruppen von der Ostseeküste zeigen insgesamt hohen Artenreichtum mit starkem Anteil tauchender Formen, die Stichproben von der Nordseeküste hohe Anteile von Gründelenten einschließlich Brandente. Mit Gewässern reich versehene Binnenlandregionen (in Abb. 12 Bodensee, Südbayern, aber auch die glaziale Mecklenburgische Seenplatte) weisen hohe Dominanzen der Stockente und einiger Tauchenten (Reiher-, Tafel-, Schellente) sowie des Bläßhuhns auf, wiederum entsprechend den aus Tab. 15 zu entnehmenden Erwartungen.

Die Unterschiede zwischen dem mecklenburgischen Binnenland und der Ostseeküste müssen im wesentlichen auf Unterschiede im Habitat- und Ressourcenangebot zurückzuführen sein, da die unterschiedliche Lage zu den Zugmassierungen an Meeresküsten kaum derartige Differenzen erklärt. Die Ähnlichkeit der Dominanzstrukturen zwischen Mecklenburgischer Seenplatte und der Seenplatte des Alpenvorlandes mit flachgründigen Stauseen ist andererseits trotz unterschiedlicher Lage zu den Zugräumen vieler Arten ebenfalls im wesentlichen auf das ähnliche regionale Rastplatzangebot zurückzuführen. Geographische Unterschiede zu den Zugräumen einiger Arten (vgl. Tab. 15) müßten sonst größere Unterschiede ergeben. Kleinere Differenzen (z. B. Sing- und Zwergschwan in Mecklenburg; möglicherweise auch hoher Tafelentenanteil in Südbayern) gehen sicher z. T. auf das Konto unterschiedlicher Zugwege. Die Zählergebnisse von Niedersachsen Südost (Gebiet Nr. 6 bei EBER & NIEMEYER 1982) mit einem relativ armen Spektrum dominanter Arten ist offensichtlich auf wenig diverses Habitatangebot zurückzuführen; entsprechende Verhältnisse in Mitteldeutschland gehen auf das Konto der Armut an großen Binnengewässern (Abb. 12). Für das mitteleuropäische Binnenland sind also im Mittel längerfristiger Zählungen Stockente, Tafelente, Reiherente, Bläßhuhn an der Spitze der Dominanzskala zu erwarten sowie eine größere Zahl von Arten entsprechend dem jeweiligen Habitatangebot mit mittleren Dominanzen, je nach Tiefenzonierung und Uferstruktur z. B. Krickente, Schnatterente, Schellente, Gänsesäger, Hauben- und Zwergtaucher. Ausgesprochene

Abb. 12:

Artenspektren und Dominanzmuster der Schwimmvögel in einigen Regionen Mitteleuropas (Material nach EBER & NIEMEYER 1982, RUTSCHKE 1978 und Vorgänger). 1 = Schleswig-Holstein, Ostküste; 2 = Bezirk Rostock; 3 = Schleswig-Holstein, Westküste; 4 = Bez. Neubrandenburg und Schwerin; 5 = Niedersachsen-Nordwest; 6 = Thüringen u. Bez. Karl-Marx-Stadt; 7 = Niedersachsen-Südost; 8 = Bodensee; 9 = Südbayern. Reihenfolge der Arten von links: A = Stock-, Krick-, Pfeif-, Spießente, übrige Gründelenten; B = Berg-, Reiher-, Tafel-, Schell-, Eis-, Trauer-, Eiderente, Säger; C = Haubentaucher, andere *Podiceps*-Arten; D = Brandente, Höckerschwan, Sing- u. Zwergschwan, Bläßhuhn. – *Relative numbers of waterfowl in different areas of Central Europe.*



Zugvögel, wie Löffel- oder Knäkente, können im Herbst und Frühjahr kurzfristig in die mittleren Dominanzränge aufsteigen. Die außerbrutzeitliche Verteilung des Hökerschwans wird entscheidend von Futterstellen beeinflusst. Darauf könnten auch die sehr hohen Dominanzen der Stockente in Regionen mit überwiegenden Kleingewässern zurückzuführen sein.

#### 4.2.2 Biogeographische Grenze in Mitteleuropa?

Die Abundanzwerte für die einzelnen Arten werden dagegen im wesentlichen durch „gebietsspezifische Faktoren“ (vgl. UTSCHICK 1983) bestimmt (s. unten) und daher die absoluten Mengen der in einer Region rastenden Schwimmvögel natürlich vom Angebot an Gewässern. ATKINSON-WILLES (1976) hat nach Januarzählungen Hauptüberwinterungsgebiete der Westpaläarktis bestimmt und in Mitteleuropa eine „somewhat nebulous line“ zwischen den Winterzentren der Ebenen und der Küstensäume im Norden und den oberen Flußstrecken von Rhein und Donau mit den Gewässern des Alpenvorlandes im Süden gezogen. Den südlichen Gebietsteil schlug er dem Schwarzmeer-/Mittelmeerraum zu, den nördlichen dem nordwesteuropäischen Überwinterungszentrum. Für die Abtrennung einzelner Kerngebiete des westpaläarktischen Überwinterungsraumes ist eine solche Linie durch eine relativ gewässerarme Mittelgebirgsregion aus praktischen Gründen sicher opportun. Jedoch wird damit gleichzeitig trotz der hohen Wahrscheinlichkeit, daß Brutvögel verschiedener Teile eines Artareals in einem Kerngebiet überwintern und andererseits Brutvögel einer Population sich auf verschiedene Regionen des Winterareals verteilen, unterstellt, es handele sich um Rastgebiete distinkter Populationen. ATKINSON-WILLES (1976) hat dieses Zugverständnis an eine praktische Vereinfachung, die vor allem dem internationalen Wasservogelschutz eine Bewertungsgrundlage an die Hand gibt (zur Kritik vgl. BEZZEL & ENGLER 1985 d) noch sehr vorsichtig begründet. Mittlerweile spricht man jedoch schon von relativ gut abgegrenzten „biogeographischen Regionen“ (z. B. SCOTT 1980).

Zumindest für Mitteleuropa ist dies nach den in Tab. 15 und Abb. 12 ausgeschiedenen Gebieten, die zwei westpaläarktischen Überwinterungsregionen angehören, generell nicht zu erkennen. Die Auswertung von Januarzahlen allein ist sicher auch kein adäquates Mittel, „biogeographische Grenzen“ zu bestimmen. Nur ein Teil der Arten (z. B. Sing- und Zwergschwan, Brandente, Pfeifente, Kolbenente, Meerestauchenten, Mittelsäger) unterstützen eine solche „biogeographische“ Trennlinie durch Mitteleuropa. Allerdings müßte dann die Trennlinie schon unmittelbar hinter der Küste durch Nordost- und Nordwestdeutschland laufen. Auch in den Niederlanden lassen Mittwinterzählungen starke Unterschiede zwischen Küstenstrichen und Binnengewässern erkennen (z. B. VAN DEN BERGH 1985). Ob allerdings eine solche Trennlinie unmittelbar hinter der Küste als „biogeographische“ Grenze gesehen werden kann, mag dahingestellt bleiben. Zwischen den binnenländischen Gebieten der mitteleuropäischen Anteile an den beiden Regionen von ATKINSON-WILLES sind jedenfalls, wie gezeigt, keine markanten geographischen Unterschiede festzustellen.

Für die etwa 12 Arten, die nach Tab. 15 sowohl im Süden als auch im Norden Mitteleuropas mit höheren Dominanzen regelmäßig zu erwarten sind, müßte die Existenz einer quer durch Mitteleuropa in Ost-West-Richtung verlaufende Zugscheide durch Ringfundauswertung geklärt werden. Bisherige Ergebnisse (z. B. Stockente, Krickente in WÜST 1981; Reiherente, SIEGNER im Druck) sprechen nicht für eine Zugscheide

zwischen den beiden Räumen etwa auf der Höhe des deutschen Mittelgebirges. Sicher lassen sich Schwerpunkte abgrenzen, doch solange die Herkunft von Mauservögeln, Durchzüglern und Überwinterern an den verschiedenen Rastgebieten Mitteleuropas nicht geklärt ist, sollte man für Schwimmvögel oder Enten mit der Betonung genereller biogeographischer Unterschiede keine schematischen Einteilungen fördern, die sich dann als unzumutbar erweisen.

Für den Naturschutz genügt es, von Schwerpunkträumen zu sprechen und die Bewertung einzelner Gebiete darauf abzustellen. Weitergehende Überlegungen sind aber sicher notwendig. So müßte z. B. für die einzelnen Arten nach Ringfunden und Zählungen Durchzugs- und Überwinterungsräume getrennt bestimmt werden. Möglicherweise ergeben die in Mitteleuropa zu erwartenden rund 30 Durchzügler und Wintergäste eine solche Grenze. Wahrscheinlicher ist aber, daß für einzelne Artengruppen verschiedene Grenzen anzusetzen sind, die mehr oder minder klare Trennung von Populationen erlauben.

Die Ermittlung von geographischen Regionen für einzelne Arten dürfte auch dem Artenschutz eine bessere Grundlage bieten. Die Bewertung einzelner Rastgebiete aus

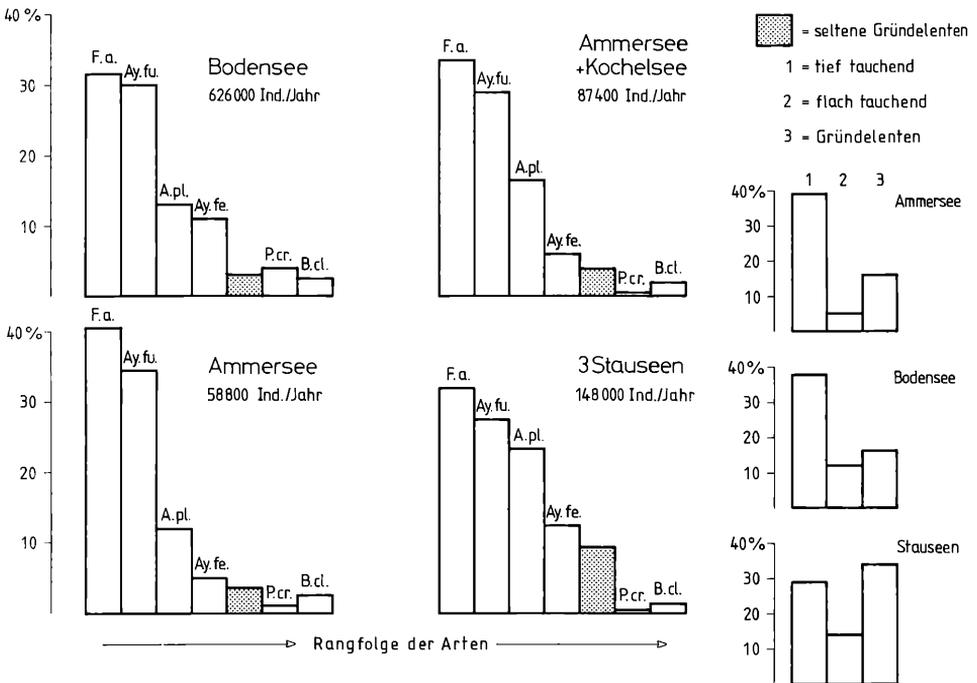


Abb. 13:

Dominanzmuster von Schwimmvögeln auf Gewässern unterschiedlicher Tiefenzonierung; Wintersummen 1979/80–1981/82. Seltene Gründelenten = alle Arten außer Stockente. In den 3 Histogrammen rechts Bläßhuhn nicht berücksichtigt. – Abkürzungen: F. a. = *Fulica atra*; Ay. fu. = *Aythya fuligula*; A. pl. = *Anas platyrhynchos*; Ay. fe. = *Aythya ferina*; P. cr. = *Podiceps cristatus*; B. cl. = *Bucephala clangula*. – *Dominance patterns of waterfowl assemblages at some wetland in southern Central Europe. 1 = good divers; 2 = moderate divers; 3 = dabbling ducks (Coot not included).*

internationaler Sicht (vgl. SCOTT 1980) könnte sich neuen Grenzen sicher rasch anpassen, auch wenn sie von Art zu Art verschieden liegen. Im übrigen ist ohnehin fraglich, ob man einzelne für sich abgegrenzte Rastplätze nach Zahlenkriterien in der bisherigen Form sinnvoll bewerten kann (vgl. BEZZEL & ENGLER 1985 d).

4.2.3 Regionale und lokale Dominanzmuster

Artenzahl und Dominanzverteilung der Individuen im Untersuchungsgebiet (Tab. 1; Ergebnisse 1.1) entsprechen den Erwartungen (Tab. 15, Abb. 12). Für 7 Arten ist anzunehmen, daß zumindest im Herbst und Frühjahr auch Vögel der regionalen Populationen an den Rastbeständen beteiligt sind. Gemeinsamkeit in Artenzahl und Dominanzmuster zwischen größeren Gewässereinheiten innerhalb eines geographischen Raumes sind auch bereits nach wenigen Wintern zu erkennen (Abb. 13).

1979/80 waren, ebenso wie am Bodensee, an den hier verglichenen Natur- und Stauseen die 4 dominanten Arten Bläßhuhn, Reiherente, Stockente, Tafelente. Unter-

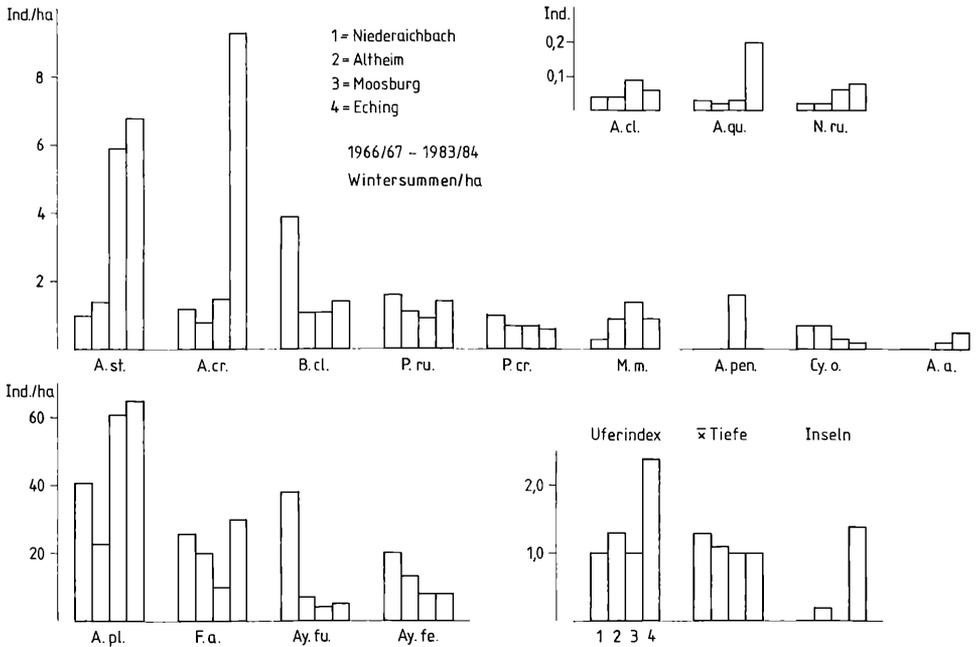


Abb. 14:

Wintersummen pro ha Wasserfläche 1966/67-1983/84 an 4 Stauseen der Isar. Uferindex = 1000 m Ufer/km Stauseelänge,  $\bar{x}$  Tiefe = mittlere ökologische Tiefenzonierung nach UTSCHICK 1981; Inseln = Länge der Inselufer. Jeweils kleinster Wert = 1. - Winter totals per ha water surface 1966/67-1983/84 on four river reservoirs. Uferindex = 1000 m banks/km length of reservoir;  $\bar{x}$  Tiefe = average depth; Inseln = length of waterline around islands (each lowest value = 1).

A. = *Anas*; Ay = *Aythya*; a = *acuta*, cl. = *clypeata*; cr. = *crecca*; fe. = *ferina*; fu. = *fuligula*; pe. = *penelope*; pl. = *platyrhynchos*; qu. = *querquedula*; str. = *strepera*; Cy. o. = *Cygnus olor*; F a. = *Fulica atra*; M. m. = *Mergus merganser*; N. ruf. = *Netta rufina*; P. cr. = *Podiceps cristatus*; P. r. = *Podiceps ruficollis*.

schiede in den Positionen bei Dominanzwerten zwischen 1–5% erklären sich z. T. zwanglos aus der Tiefenzonierung und Uferausbildung, ebenso die Verteilung von tief- bzw. flachtauchenden Arten bzw. Gründelenten (Abb. 13 rechts). Im Unterschied zum Ammersee stehen z. B. am Bodensee große Flachwasserbuchten zur Verfügung (z. B. ZUUR u. a. 1983). Flachgründige Stauseen neigen zu größerem Gründelentenanteil, besonders wenn sie einen hohen Uferindex aufweisen (vgl. Ergebnisse 2.1). So verschiebt auch der teilweise relativ flache eutrophe Kochelsee mit viel höherem Uferindex (Tab. 2) in der Addition mit dem Ammersee bereits die Werte etwas zugunsten der Gründelenten (Abb. 13).

Korrelationen zwischen Rastbeständen einzelner Arten und Rastplatzparametern (z. B. UTSCHICK 1976, 1981; AUBRECHT & WINKLER 1984) ergeben vielfältige Beziehungen, die auf Abhängigkeiten der Strukturmuster lokaler Schwimmvogelgesellschaften von Umweltfaktoren schließen lassen. So fand UTSCHICK (l. c.) an südbayerischen Stauseen eine negative Korrelation zwischen Dichte der Pflanzenfresser und Größe bzw. Strukturarmut von Stauseen, zwischen Dichte der Allesfresser und Stauseetiefe; Kleintierfresser (vor allem Tauchenten) traten an strukturarmen Stauseen vermehrt auf. Dem entsprechen die Ergebnisse in Abb. 14 bezogen auf einzelne Arten: Auf dem flachgründigsten und uferreichsten Stausee Eching sind im allgemeinen die höchsten Dichten der Gründelenten anzutreffen. Der Trend wird auch noch bei einigen selteneren Arten erkennbar, vor allem bei der Krickente, die extrem abhängig von Flachwasserzonen ist (vgl. z. B. REICHHOLF 1974). Die vielseitigere Stockente (u. a. auch Nahrungssuche an Land) zeigt größere Unabhängigkeit von Stauseeparametern, ähnlich auch das Bläßhuhn. Der Trend wird jedoch unterbrochen bei der Pfeifente durch Traditionsbildung (vgl. TRELINGER & LUCE 1976), also einer Art, die erwartungsgemäß (Tab. 15) nur in kleinen Zahlen einfliegt und in ihrem Bestand sicher nicht durch zur Verfügung stehende bzw. erreichbare Ressourcen limitiert wird. Umgekehrt sind die Dichten der Tauchenten verteilt, wobei z. B. die tiefer tauchende Reiherente (und Schellente) auf dem tiefsten Stausee mit niedrigstem Uferindex relativ viel höhere Dichten erreicht als die flacher tauchende Tafelente. Beim Höckerschwan bestimmen Fütterungen mehr oder minder stark die Verteilung.

Die für die Nutzung der Gewässer wichtigen Biomassedominanzen ergeben geringfügige Unterschiede, bei der aber eigentlich nur die Stellung des Höckerschwans merklich beeinflußt wird (Tab. 1, Abb. 4).

Trotz systematischer Änderungen und/oder bemerkenswerter Fluktuation der Dominanzwerte bzw. Strukturen im einzelnen (Abb. 15) als Antwort auf Schwankungen im Angebot bzw. in der Erreichbarkeit von Ressourcen am Rastplatz sowie auf gebietsfremden Faktoren (vgl. UTSCHICK 1981) bleiben langfristig die lokalen Dominanzmuster erstaunlich stabil. Aus Abb. 6 ist zusammenfassend zu erkennen, daß Änderungen des Dominanzindex und damit der Diversität sowie der jährlichen Artenzahl in erster Linie auf das Konto der Arten mit niedrigen Dominanzen gehen bzw. keine der häufigen Arten ausfällt bzw. durch eine vorher seltene ersetzt wird. Dem entspricht, daß Bestandsänderungen (Trends und Fluktuationen) bei häufigen Arten sich im engeren Rahmen bewegen als bei seltenen (s. unten), und auch die hohe Zahl positiver interspezifischer Korrelation (Ergebnisse 2.6.2). Lokale Dominanzmuster bestätigen diese Ergebnisse (Abb. 15): Austausch zwischen Rangplätzen in einzelnen Jahren entsprechen der Dominanzstruktur, so daß in der Regel nur Arten der vordersten bzw. mittleren Ränge jeweils untereinander Plätze tauschen. Je steiler die Abstufung ist, desto weni-

ger leicht werden Platzziffern getauscht bzw. je näher die Dominanzwerte beieinander liegen, desto häufiger treten Platzwechsel ein.

### 4.3 Abundanzdynamik

Die Dynamik der Abundanzen einzelner Arten zeigt im Rahmen erstaunlich ähnlicher und durch gebietsspezifische Faktoren nur wenig modifizierter Artenspektren und Dominanzverteilungen oft so starke Unterschiede, daß sich Ergebnisse an verschiedenen Rastgewässern nicht miteinander korrelieren lassen (vgl. Ergebnisse 1.2.1; 2.4; 2.5), selbst größere Einheiten nicht, wie z. B. die Wintersummen aller 5 Zählstellen mit jenen des Bodensees. Ähnliches gilt auch für Bestände einzelner Arten.

Vergleiche der Wintersummen von 15 Arten des Untersuchungsgebietes mit denjenigen des Bodensees (Orn. Arb. Gem. Bodensee 1983) über 16 bzw. 17 Winter ergaben für 11 keine gesicherten Korrelationen. Positiv waren zu sichern Korrelationen zwischen den Wintersummen der Stockente ( $r_s = 0,61$ ;  $P < 0,01$ ), der Tafelente ( $r_s = 0,48$ ;  $P < 0,05$ ) und des Kormorans ( $r_s = 0,93$ ;  $P < 0,001$ ); eine negative Korrelation ergab sich für die Eiderente ( $r_s = -0,85$ ;  $P < 0,001$ ). Eiderenten wurden im Untersuchungsgebiet allerdings nur am Ammersee in nennenswerter Zahl registriert. Die gegenläufigen Winteraufenthalte dieser Art an Boden- und Ammersee sind sicher mit unterschiedlicher Entwicklung der Rasttraditionen zu erklären. Gemeinsam ist beiden Gebieten das zumindest vorübergehende verstärkte Vorkommen (auch anderer Meeresenten) im Vergleich zu früheren Jahrzehnten. Für Kormoran ist eine großräumige Bestandsänderung nachzuweisen (BEZZEL & ENGLER 1985 b). Abgesehen von diesen beiden Sonderfällen bleibt die Ausbeute an Korrelationen zwischen beiden Gebieten so gering, daß auch die beiden positiven Fälle (bei der Tafelente ohnehin sehr schwach zu sichern) kaum ins Gewicht fallen und eine weitgehende unabhängige Entwicklung der Wintersummen an diesen großen Rastzentren andeuten.

Auch die Trends der Januarzahlen der Schweiz entsprechen nicht den Wintersummen unseres Gebiets; hier haben Reiher-, Tafel- und Schellente stark zugenommen, die Stockente nahm von 1967 bis 1971 zu und fluktuierte 1971/81 um einen Mittelwert ohne erkennbaren Trend (SCHIFFERLI 1983).

Alle nach Lage der Brutgebiete und Überwinterungsräume zu erwartenden Arten erscheinen im Untersuchungsgebiet nicht nur regelmäßig, sondern im allgemeinen auch mit hohen Dominanzen. Geringe Dominanzen in Wintersummen erklären sich zwanglos bei Fernziehern oder solchen Arten, die nur kurze Zeit das Gebiet als Durchzügler oder Wintergäste berühren. Für die Regelmäßigkeit des Auftretens und die Dominanzverteilung im Groben ist daher weniger die ökologische Situation in dem hier untersuchten Rastraum maßgebend als vielmehr seine geographische Lage.

Die Wintersummen der dominanten Arten zeigen mit niedriger Varianz oder bescheidenem Umfang systematischer Änderungen vergleichsweise geringe Dynamik

Abb. 15:

Dynamik 1966/67–1983/84 der Dominanzmuster an 3 Zählstellen (Abkürzungen s. Tab. 2). Breite senkrechte Balken = Standardabweichung; dünne Senkrechte = Variationsbreite. Abkürzungen der Artnamen s. Abb. 13, 14. Prozentsätze: Biomasseanteil der 4 häufigsten Arten. Oben: Verteilung der Platzziffern. – *Dynamics 1966/67–1983/84 of dominance patterns in 3 wetlands (abbreviations see table 2). Black vertical columns = standard deviation; vertical lines = range. Platzziffer = rank number in different winters. % = relative biomass of the four commonest species. Top: Rank positions in different years.*



(Abb. 1, 2). Die gefundenen Werte bedeuten z. B. für das Bläßhuhn eine Abnahme pro Jahrzehnt um 18 %, eine Zunahme für Tafel- und Schnatterente von etwa 25 %, für Höckerschwan und Krickente von 38 %. Beim Höckerschwan wird das Bild natürlich auch durch die besonderen Bedingungen einer halbwildten bzw. vom Menschen geförderten regionalen Population stark beeinflusst (UTSCHICK 1975, RANFTL & UTSCHICK 1983, BEZZEL & ENGLER 1985 d mit weiterer Literatur). Beim Gänsesäger war eine Zunahme von ca. 85% pro Jahrzehnt festzustellen, wobei nicht auszuschließen ist, daß daran die Zunahme der regionalen Brutpopulation beteiligt ist. Sonderfälle sind Kolbenente und Schwarzhalstaucher. Ihre Zunahme pro Jahrzehnt mit 190 % steht im Zusammenhang mit Mauertraditionen bzw. Frühsommerwanderern in Ismaning (z. B. SZIJ 1975, WÜST 1981, v. KROSIGK 1985) und beim Schwarzhalstaucher auch neuerdings am Kochelsee, die sich auf die Zähltermine im September auswirken. Für den Kormoran ist exponentielle Zunahme im Augenblick an vielen Rastgebieten nachzuweisen als Ausdruck einer überregionalen Bestandszunahme (z. B. BEZZEL & ENGLER 1985 b). Er ist die einzige Art, bei der die hier gefundenen Verhältnisse einer allgemeinen überregionalen Tendenz entsprechen und sich daher viele regionale Zählreihen hochsignifikant korrelieren lassen.

Auch die Varianz nimmt mit sinkender Dominanz zu (Abb. 2). Dies ist keineswegs allein größeren Zählfehlern und/oder größerer Variabilität kleiner Zahlen bzw. Stichprobenumfänge zuzuschreiben. Sehr hohe Varianzen haben z. B. Fernzieher, die also nur im Herbst oder Frühjahr auf dem Durchzug registriert werden (z. B. Knäkente, bedingt Spieß- und Löffelente). Die Schwankungen können bereits dadurch zustande kommen, daß der Zähltermin in einzelnen Jahren unterschiedliche Phasen des Zugablaufes erfaßt. Hohe Varianzen sind auch für alle Arten am Rande ihres Durchzugs- und Überwinterungsareals typisch (vgl. Tab. 15) und mit generell stärkeren Fluktuationen in solchen Randbereichen zu erklären. Dies gilt auch für die am unteren Ende der Dominanzrangfolge beobachteten nichtlinearen Zunahmen. Mit Ausnahme der Samtente dauerten Auslenkungen der Wintersummen meist mehrere Jahre (Beispiele Abb. 1). Diese mehrjährigen Auslenkungen bestätigen auch wiederum, daß hohe Fluktuationen seltener Arten nicht einfach durch Zählfehler und hohe Variationsbreite kleiner Zahlen erklärt werden.

Solche über mehrere Jahre hinweg zu beobachtende überdurchschnittliche Wintersummen können u. a. aus folgenden Gründen zustande kommen: Zufällige Ereignisse (z. B. Witterung) verschlagen kleine Gruppen von Einzelvögeln auf Rastplätze am Rand oder außerhalb des normalen Artareals. Daraus können sich vorübergehende oder länger anhaltende Rasttraditionen entwickeln, weil entweder immer dieselben Individuen das „zufällig“ entdeckte Rastgebiet wieder aufsuchen oder solche traditionellen Zuzügler weitere Artgenossen mitreißen. Für Rastplatztradition in kleinen Populationen im Randbereich oder außerhalb des normalen Artareals gibt es viele Beispiele und auch Bestätigung durch Ringfunde (z. B. LEUZINGER & SCHUSTER 1973, Orn. Arb. Gem. Bodensee 1983, BEZZEL 1985).

Noch ein anderer Aspekt ist bei der Dynamik von Wintersummen zu beachten. Unter der Annahme, daß häufige Arten einen großen Teil der Ressourcen eines Rastgewässers für sich beanspruchen, vielleicht sogar bis nahe der Grenzkapazität nutzen (s. unten), sollten größere Fluktuationen nur bei entsprechenden Auslenkungen des Ressourcenangebots möglich und größere Bestandsänderungen entweder mit Bestandsrückgängen konkurrierender Arten oder mit langfristigen Änderungen des Ressourcenange-

bots bzw. seiner Erreichbarkeit korrelierbar sein. Seltene Arten mit sehr kleinen Biomasseanteilen haben dagegen weit größeren Spielraum. Auf großen Rastgewässern dürfte mögliche Konkurrenz durch dominante Arten kaum eine Rolle spielen. Daraus ist zu schließen, daß Bestandsänderungen bei seltenen Arten weniger von den ökologischen Verhältnissen des Rastplatzes bestimmt werden als bei Arten, die durch Tab. 15 zusammengestellte Vorbedingungen an der Spitze der Dominanzreihenfolge zu erwarten sind. Dagegen lassen sich Auslenkungen bei manchen seltenen Arten mitunter sehr gut mit Veränderungen im Zugverhalten, Witterungsereignissen oder auch mit der Bestandsdynamik von Brutpopulationen in Verbindung bringen, wie z. B. bei der Eiderente. Ökologische Veränderungen am Rastplatz können einmal eingeleitete Entwicklungen fördern und möglicherweise auch die dauernde Eingliederung einer bisher selten und unregelmäßig erschienenen Art in die örtliche Schwimmvogelgesellschaft garantieren (z. B. Eiderente Bodensee; Kormoran, Kolbenente Süddeutschland).

Kurzfristige Auslenkungen sind sowohl bei Einzelarten als auch bei Summen über alle Arten eines Gebietes höher als langfristige. Möglicherweise lassen sich solche kurzfristigen Trends allgemein häufiger positiv zwischen Einzelgewässern korrelieren, da sie auf kurzfristige Änderungen im Durchzugs- und Wintergebiet (z. B. Witterungsverhältnisse, die sich auf Wasserstand oder Vereisung, aber auch z. B. auf herbstliche Störungen auswirken) oder aber auch auf überregionale (z. B. durch Witterung bedingte) Änderungen des Bruterfolgs (Diskussion z. B. REICHHOLF 1983) zurückzuführen sind.

Aus Abb. 8 bzw. Ergebnisse 2.5 läßt sich ableiten, daß relative Saisonmaxima langfristig auch bei Bestandsänderungen gleich bleiben, jedoch bei kurzzeitigen Auslenkungen mitunter gegenläufige Bewegung zeigen. Dies deutet an, daß kurzfristige Veränderungen von Wintersummen offenbar stärker durch die Verweildauer der rastenden Populationen bestimmt werden als durch die maximal mögliche Individuenzahl.

Dabei sind zwei Möglichkeiten denkbar. Die nach wie vor in gleicher Höhe einwandernden Rastpopulationen müssen das inzwischen ungünstiger gewordene Gebiet rascher wieder verlassen, so daß an den übrigen Zähltagen nur kleinere Bestände erfaßt werden, das  $\pm$  kurzfristige Maximum gleichzeitig anwesender Individuen sich also erst nach und nach an die veränderten Verhältnisse anpaßt. Denkbar ist aber auch, daß die Qualität des Rastplatzes zu Zeiten des Maximums nach wie vor gut ist, doch saisonale Veränderungen eintreten, die einen Teil der Rastpopulation zur Abwanderung zwingen. Dieser Fall ist vor allem z. B. bei Arten mit Herbstmaxima und nachfolgenden kalten Wintern denkbar. Allerdings erklären sich damit nicht systematische Änderung des relativen Saisonmaximums über mehrere Jahre, sofern nicht zufällig mehrere kalte Winter aufeinander folgen. Umgekehrt ist die Abnahme des relativen Saisonmaximums mit Zunahme der Wintersummen damit zu erklären, daß bei Verbesserung der Rastsituation zunächst nicht mehr Vögel gleichzeitig einwandern, sondern die Benutzer des Rastplatzes länger verweilen und sie somit an weiteren Zähltagen noch erfaßt werden. Wichtig ist auch Ausmaß und Verteilung menschlicher Störungen. Im Unterschied dazu scheinen langfristige Änderungen der Wintersummen bei einzelnen Arten sowohl die maximale Anzahl gleichzeitig anwesender Individuen als auch deren Verweildauer zu betreffen.

#### 4.4 Saisonale Muster

UTSCHICK (1981) hat neun Grundmuster der saisonalen Verteilung von Artbeständen nach Abhängigkeit von gebietsspezifischen (besonders Angebot und Erreichbarkeit der Nahrung) und gebietsfremden Faktoren (Klima, Zugverhalten) unterschieden. Die Übergänge sind fließend. Arten mit hohem Grad der Abhängigkeit von gebietsspezifischen Faktoren können innerhalb einer Region unterschiedliche Typen des saisonalen Musters zeigen (z. B. Bläßhuhn, BEZZEL 1970; Haubentaucher, BEZZEL 1983), während saisonale Verteilung in Abhängigkeit vom Zugverhalten regional wesentlich einheitlichere Muster produziert (z. B. Gänsesäger, Schellente, Knäkente usw. in Abb. 2), in denen sich aber dann geographische Unterschiede ausdrücken (vgl. UTSCHICK 1981). Bei der Interpretation von Einzelmustern an mitteleuropäischen Binnengewässern darf heute jedoch unter den gebietsspezifischen Faktoren das Ausmaß der Störung nicht übersehen werden. Die Einordnung der Verteilungsmuster von Abb. 2 nach den Typen UTSCHICKS ergibt:

1. Enge Beziehung zum Nahrungsangebot: A (Wintergast) Bläßhuhn, mit Einschränkung auch Tafelente und Stockente; B (teilweise Zugvogel) Krickente; C (überwiegend Zugvogel) Schnatterente, Höckerschwan (hier wird das Muster bestimmt durch Abwanderung zu Futterstellen).

2. Mäßig enge Beziehung zum Nahrungsangebot: D (Wintergast) Pfeifente, mit Einschränkungen Zwergtaucher; E (teilweise Zugvogel) Haubentaucher, Kormoran, Reiherente (?); F (überwiegend Zugvogel) Schwarzhalstaucher.

3. Geringe Beziehung zum Nahrungsangebot: G (Wintergast) Gänsesäger, Schellente; E (teilweise Zugvogel) Spießente; J (überwiegend Zugvogel) Löffelente, Knäkente, Kolbenente.

Die Zugehörigkeit der Arten im Untersuchungsgebiet zu den Grundmustern entspricht im wesentlichen den Angaben UTSCHICKS; Art und Stärke des Einflusses gebietsspezifischer Faktoren wären allerdings im einzelnen zu prüfen; „konvergente“ Muster, denen unterschiedliche Faktorenkombinationen zugrunde liegen, sind zu erwarten.

An den 5 Zählstellen liegen bei einigen häufigen Arten die Herbstanteile höher als im übrigen Südbayern, deuten also stärkere Beziehung zum Nahrungsangebot an. Dies dürfte aber wohl in erster Linie eine Auswirkung der unmittelbaren menschlichen Störung sein, die im Hochsommer ein Maximum erreicht und zunehmend stärker in den Herbst hineinreicht (Diskussion BEZZEL & ENGLER 1985 d). Der Anteil störungsfreier oder -armer Flächen ist an den 5 Zählstellen durch die der Öffentlichkeit nicht zugänglichen bzw. für sie nicht attraktiven Stauseen überdurchschnittlich hoch. Störungsfreiheit hat u. a. zu den auffälligen hoch- und spätsommerlichen Mauserzug- und Rasttraditionen im Ismaninger Teichgebiet geführt (v. KROSIGK 1985 und Vorgänger) mit außerordentlich hohen Schwimmvogeldichten, die sich noch auf die September- und Oktoberwerte auswirken. Auch für die beiden anderen Stauseekomplexe sind die Septemberwerte bei einer Reihe von Arten höher als auf den dem Freizeitbetrieb erschlossenen Naturseen (für Bläßhuhn und Höckerschwan s. BEZZEL & ENGLER 1985 a). Von den frühherbstlichen Rastmöglichkeiten werden z. B. die Verteilungen von Bläßhuhn, Reiher-, Tafel-, Schnatter-, Löffel- und Kolbenente sowie Schwarzhalstaucher beeinflusst. Auch beim Zwergtaucher liegen die relativen Septemberanteile auf den

Stauseen viel höher als auf Naturseen oder kleineren Gewässern. Bezeichnenderweise ist die Krickente als Durchzügler mit einem späten Herbstgipfel davon weniger betroffen. Im südbayerischen Material außerhalb der Zählstellen sind auch viele kleinere Gewässer enthalten, die im September/Okttober als Folge der Störungen kaum größere Rastbestände aufnehmen können.

Die hohen Konzentrationen am Anfang der Saison bewirken jedoch, daß der Abbau der sommerlichen Jahresproduktion der Gewässer eher begonnen wird und daher schon früh eine Schmälerung des Nahrungsangebotes eintreten kann (vgl. auch ZUUR u. a. 1983). Rechtsschiefe Verteilung ist daher für Pflanzenfresser und Gründelenten zu erwarten (Abb. 3; ferner REICHHOLF 1973 a+b, 1974, 1976; BEZZEL & ENGLER 1985 c). Durch Störung bedingte spätere Nutzung der Gewässer könnte dazu führen, daß die Biomasse erreichbarer Nahrung länger vorhält. So könnte auch für Alles- und Kleintierfresser (Abb. 3) die Nahrung durch sehr starke herbstliche Nutzung im Spätwinter und Frühjahr knapp geworden sein, so daß auf den Zählstellen z. T. im Unterschied zu anderen Gewässern Südbayerns im Frühjahr keine längere Verweildauer möglich ist (z. B. für Tafel- und Reiherente). Für Fischfresser und tiefer tauchende Kleintierfresser (z. B. Schellente) scheint im Gegensatz dazu das Nahrungsangebot kein limitierender Faktor zu sein, so daß auch im Mitt- und Spätwinter hohe Zahlen erwartet werden können (vgl. auch UTSCHICK 1981, SUTER 1982 b).

#### 4. Wechselwirkung zwischen den Arten

Artengesellschaften waren relativ stabil, neue Arten drangen nicht in die vorderen Dominanzränge ein. Ein sehr begrenztes Set von Mustern in Abhängigkeit von örtlichen Gegebenheiten läßt sich ebenfalls im Sinne hoher Stabilität interpretieren (z. B. 6, 13, 15), da es auch langfristig keine wesentlichen Änderungen aufwies. Kommt Konkurrenz zwischen den beteiligten Arten hier eine entscheidende Bedeutung zu, die als auslesende Kraft bestimmt, welche Arten stabile Koexistenz mit anderen eingehen können?

Zählungen im monatlichen Raster über große Rastplatzeinheiten können zu dieser Frage bestenfalls nur einige Rahmenbedingungen abstecken helfen. Sie geben in der Regel keinen Aufschluß darüber, wie einzelne Rastplätze von den verschiedenen Arten genutzt werden. Sie zeigen aber, daß eine sehr wesentliche Voraussetzung für Stabilität bzw. begrenzte Variabilität der Strukturmuster das relativ enge Filter der biogeographischen und der durch das Migrationsverhalten bestimmten „Vorgaben“ (Diskussion 2 und 4) ist. Wie auch immer dadurch die Auswahl aus dem zur Verfügung stehenden Artenpool (Tab. 15) bestimmt sein mag: Mit Sicherheit ist zu erwarten, daß nicht alle Arten die Kapazität der zur Verfügung stehenden Ressourcen ausschöpfen, also die Gesellschaften keineswegs auf allen Posten „saturiert“ sind. Mangels Masse werden einige Arten diese wichtigen Vorbedingungen für kompetitive Wechselwirkungen (z. B. WIENS 1983) nicht erfüllen.

Dies gilt z. B. vor allem für die durch geographische Voraussetzungen sehr seltenen Arten, aber wohl auch für einige traditionelle Wintergäste, wie Schellente oder Gänse-säger (UTSCHICK 1981, SUTER 1982 b; aber auch ALLOUCHE & TAMISIER 1984).

Dafür, daß einige Arten „ökologische Nischen“ im Ökosystem der Binnengewässer des bayerischen Alpenvorlandes nicht ausschöpfen, gibt es mehrere Hinweise:

1. Manche Arten am unteren Ende der Dominanz bzw. Abundanzrangfolge zeigen im langfristigen Vergleich starke Auslenkungen und ungebremste Entwicklungen über mehrere Jahre (Abb. 1), ohne daß dafür einschneidende ökologische Veränderungen am Ort verantwortlich gemacht werden können oder andere Arten verdrängt würden. Solche Bestandsänderungen sind daher im Gegensatz zu den häufigen Arten mitunter auch überregional korreliert (z. B. Eiderente, Diskussion 4.3; Kormoran BEZZEL & ENGLER 1985 b).

2. Die Bildung von Rastplatztraditionen als Lernprozeß setzt nicht limitierte Ressourcen voraus (Diskussion 2 und 3; UTSCHICK 1981, BEZZEL 1985).

3. An manchen Binnengewässern sind über Jahrzehnte zunehmende Bestände einzelner Arten oder ganzer Gilden festzustellen, ohne daß entsprechende ökologische Änderungen am Ort eingetreten wären. Druck von außen, Traditionsbildung, Zunahme in der Brutpopulation des Einzugsbereiches (z. B. REICHHOLF 1983, NILSON 1983 usw.) usw. können die Ursachen dafür sein. Die Entwicklung der Winterbestände im Ismaninger Teichgebiet zeigt seit 1955 eine lineare Zunahme (BEZZEL 1975), die sich z. T. bis 1984/85 fortgesetzt hat. So stieg die mittlere Summe von Dezember bis Februar bei Tafel-, Reiher- und Schellente über 30 Jahre lang linear um 194 Individuen/Jahr an ( $r_s = 0,89$ ;  $P < 0,001$ ; BEZZEL unveröff.). Eine Bremsung dieses Anstieges ist noch nicht zu erkennen.

Das Beispiel Ismaning zeigt auch, daß zu einzelnen Jahreszeiten die Kapazität eines Gebietes unterschiedlich hoch genutzt werden (BEZZEL 1975) und Ressourcenlimitierung dadurch auch einen starken Effekt auf lokale Verteilungsmuster ausüben kann. Konkurrenz mag daran nicht unbeteiligt sein (Diskussion 4.4; BEZZEL & ENGLER 1985 mit weiterer Diskussion).

Am ehesten scheinen Arten mit hoher Abundanz die Kapazität für sie geeigneter Habitate aufzufüllen sowie Arten, für die Begrenzung der Ressourcen bzw. begrenzte Erreichbarkeit von vornherein nur geringe Abundanzen zuzulassen. Das gilt generell für Pflanzenfresser im Seichtwasser, deren Nahrungsangebot im Laufe des Winterhalbjahres sehr stark zurückgeht, aber auch für nicht oder nur flachtauchende Kleintierfresser mit ähnlicher Situation (z. B. REICHHOLF 1974, SUTER 1982 b, ZUUR u. a. 1983, BEZZEL & ENGLER 1985 d). Außerhalb besonders flachgründiger und strömungsfreier Stauseen oder künstlicher Teichgebiete (die aber im Winter oft zufrieren bzw. abgelassen werden) stehen im Binnenland Flachwasserzonen und Uferschlick nur in sehr kleinem Ausmaß zur Verfügung, im Gegensatz z. B. zu Flachküsten, an denen das Angebot solcher Nahrungsräume für entsprechende Strategien der Nutzung mitunter nicht limitiert ist (z. B. Abb. 12; ferner THOMAS 1982, ALLOUCHE & TAMISIER 1984, PIROT u. a. 1984). Uferlänge und Ausbildungsgrad des Flachwasserbereichs bestimmen im Binnenland daher vor allem die Abundanz der Gründelenten (z. B. Abb. 12, 13, 14; Ergebnisse 2.1).

So könnten z. B. folgende Arten durch Begrenzung der Ressourcen bzw. deren Erreichbarkeit und deshalb durch Konkurrenz beeinflußt werden: Krickente (z. B. REICHHOLF 1974, vgl. Abb. 14!), Löffelente, Schnatterente, Höckerschwan (REICHHOLF 1973 b, 1976; BEZZEL & ENGLER 1985 a), Kolbenente, aber auch Tafelente und Bläßhuhn. Spießente und Pfeifente scheinen durch die geographischen Vorbedingungen in ihrem Bestand im süddeutschen Binnenland so begrenzt, daß sie in das System der Flachwassernutzer wohl kaum eingreifen können. Die Stockente dürfte durch eine Vielzahl po-

tentieller Nahrungsquellen, unter anderem auch Nahrungsaufnahme an Land, nur bedingt davon abhängig sein.

Die große Reichweite der spezifischen Nahrungsspektren führt zu starker Überlappung, so daß Bestimmung von Niscentrennung und Grenzkapazitäten für einzelne Arten bzw. Gilden im allgemeinen schwierig ist (z. B. EADIE u. a. 1972, THOMAS 1982, ZUUR u. a. 1983, ALLOUCHE & TAMISIER 1984). Konkurrenz als Strukturprinzip ist daher schwer nachzuweisen (Diskussion z. B. NUDDS 1983, PÖYSÄ 1984b). Bei Gründelenten und Bläähühnern fand PÖYSÄ (1983) auf finnischen eutrophierten Seen geringe Nischenbreite entlang der Dimension Nahrungshabitat, bei Tauchenten und Lappentauchern dagegen eine geringere Breite im Bereich der Dimension Methodik des Nahrungserwerbs, ohne diese Einpassungen überzeugend auf Konkurrenz zurückführen zu können. Damit übereinstimmend ermöglicht offenbar bei Tauchenten unterschiedliche Tauchtiefe (und Strömung der Gewässer, z. B. SUTER 1982b) eine Koexistenz (z. B. SZIJJ 1965, NILSON 1972 usw.), natürlich auch Beutegröße, Art der Nahrungsbehandlung usw. (vgl. SUTER 1982b, zur Frage der interspezifischen Konkurrenz in Abhängigkeit von intraspezifischer Abundanz bei Tauchenten vgl. AMAT 1984). Für Tieftaucher, insbesondere Fischfresser, scheinen an großen Binnengewässern Süddeutschlands Nahrungsmenge und -erreichbarkeit kein limitierender Faktor zu sein (z. B. für Schellente, Gänsesäger, Kormoran, Haubentaucher). Fischfresser werden auch durch eine gewisse Eutrophierung gefördert (zusammenfassend UTSCHICK 1981).

Die überwiegend positiven Korrelationen zwischen den Arten eines Rastplatzes (Tab. 9, Abb. 9) deuten auf geringe aktuelle Wirkung der Konkurrenz. Kompensatorische Bestandsbewegungen jedenfalls ließen sich in der Wintergesellschaft kaum nachweisen (ähnlich für Brutgesellschaften z. B. PÖYSÄ 1984a); auch unterschiedliche saisonale Verbreitungsmuster sind interspezifisch überwiegend positiv korreliert (Ergebnisse 2.6.2). Doch geben die Zählungen über Feineinstellungen der Wechselwirkung zwischen Arten kaum Aufschluß; die hohen positiven Korrelationen zwischen Tauchenten, insbesondere Reiherente und Tafelente, entsprechen einer relativ engen Nischenbreite entlang der Dimension Methodik des Nahrungserwerbs (Tauchtiefe; vgl. z. B. NILSON 1972, THOMAS 1982 und vor allem PÖYSÄ 1983, AMAT 1984).

Ob jedoch die hohe Zahl positiver Korrelationen generell gegen aktuelle Konkurrenz spricht, muß offen bleiben. Vor allem der Einfluß direkter menschlicher Störung wirkt sich heute über alle Arten gleichsinnig aus und bestimmt unter Umständen entscheidend Struktur der Gesellschaften, Fluktuation der Bestände und auch Aktivität einzelner Arten (z. B. PEDROLI 1982, GALHOFF u. a. 1984). Wasserstandsänderung und vor allem im Winter Vereisung wirken sich ebenfalls häufig gleichsinnig auf verschiedene Gilden aus, wenn auch zwischen Flachwassernutzern und Tauchern oft erhebliche Unterschiede bestehen. Letztere sind in winterkalten Binnengebieten von Vereisungen im allgemeinen weniger stark betroffen und stellen daher auch die Masse der Wintergäste (z. B. Schellente, Gänsesäger, Reiherente); Stockente und Bläähühner überwinden normale natürliche Engpässe im Mittwinter z. B. durch Vielseitigkeit. Die Verhältnisse an einem einzigen Rastplatz werden aber entscheidend auch durch „Konkurrenz“ anderer Rastplätze bestimmt (z. B. Eisflucht über kurze Strecken an offene Flußläufe, VIDAL 1983). Solche Vorgänge spielen ohne Zweifel in den zahlreichen positiven Korrelationen der Artbestände eines Rastplatzes eine wichtige Rolle.

Zumindest lassen die Zählungen erkennen, daß zwischenartliche Konkurrenz in Übereinstimmung mit anderen Befunden (z. B. PÖYSÄ 1983, 1984a+b; BRANDL &

SCHMIDTKE 1984) ganz augenscheinlich eine geringe Rolle in der Strukturierung der untersuchten binnenländischen Rastgemeinschaften im Winterhalbjahr spielt und dafür mehr gruppenspezifische Anpassungen unterschiedlicher Nutzung des Musters an regionalen Rastplätzen bestimmen, wobei der Artenpool durch gebietsfremde Vorgaben im wesentlichen festgelegt ist. Letzteres steht möglicherweise im Gegensatz zu Küstenhabitaten in Nord- und Nordwesteuropa, die sich dadurch aber auch vielleicht von küstennahen Rastplätzen des Mittelmeer- und Schwarzmeerraumes unterscheiden. Hierhin gelangen ebenfalls nur relativ wenige Arten aus den nördlichen Brutgebieten.

#### 4.6 Allgemeine Charakteristik und Ansätze zur Schutzstrategie

Einzelne binnenländische Rastplätze stellen häufig Individualitäten dar, die unterschiedliche ökologische Voraussetzungen, aber auch unterschiedliche langfristige Entwicklungen aufweisen, so daß Bestände der einzelnen Arten oft auch zwischen benachbarten Rastplätzen in ähnlicher Situation nicht korreliert sind. Für den Naturschutz ergibt sich daraus zwingend die Konzeption des Netzes von Rastgebieten oder noch besser von regionalen Rasträumen, um Rastpopulationen aller für einen geographischen Raum typischen Arten auch langfristig zu sichern. Einzelne isolierte Rastplätze, auch solche, die möglicherweise den Kriterien internationaler Bedeutung (vgl. SCOTT 1980) erfüllen, können dieses Ziel sicher nur mit Einschränkungen erreichen, zumal direkte menschliche Störungen zunehmende Bedeutung gewinnen. Lokale Ausweichräume sind daher notwendig, die mitunter nur für kurze Zeit in Engpaßsituationen aushelfen müssen (BEZZEL & ENGLER 1985 d). Sicherung von großen reich strukturierten Rastgebieten (vor allem durch Ruhezeiten!) kann Rastmöglichkeiten für alle wichtigen Gilden bzw. Arten der Schwimmvögel verbessern. Die internationale Bedeutung von binnenländischen Rastgebieten sollte sich daher nicht nur an Maximalzahlen einzelner Arten orientieren, sondern auch daran, ob das lokale Artenspektrum den für eine Region zur Verfügung stehenden Artenpool auch angemessen widerspiegelt.

Die geringen Korrelationen von Artbeständen zwischen Rastplätzen eines geographischen Raumes gestatten auch nur sehr bedingt, von Verhältnissen einzelner Rastgewässer auf überregionale Entwicklungen zu schließen (Monitorprogramme). In einem reich strukturierten binnenländischen Rastraum lassen sich jedoch gleichwohl langfristig Struktur und Dynamik der Wintersummen von Schwimmvogelbeständen nach Dominanzen und/oder Regelmäßigkeit des Auftretens (Präsenz) der beteiligten Arten grob vergleichend charakterisieren.

An der Spitze der Dominanzskala stehen wenige überall anzutreffende Arten, deren Häufigkeit sich durch die geographische Situation erklärt. Für das Alpenvorland und wohl auch für die meisten Binnenlandgebiete Mitteleuropas sind dies z. B. Zwerg- und Haubentaucher, Stock-, Krick-, Reiher-, Tafel- und Schellente, Höckerschwan und Bläßhuhn. Zwergtaucher erreichen auf großen Gewässern meist nur geringe Dominanzen; ihnen stehen viele Kleingewässer als Rastplätze zur Verfügung. Höcker Schwäne haben in der Regel geringe Individuen-, doch dafür hohe Biomassedominanzen (Tab. 1). Kurzfristige Auslenkungen dürfen grundsätzlich nicht verallgemeinert und überbewertet werden.

Tab. 16: Wirkung gebietsfremder (a) und gebietsspezifischer (b) Faktoren auf Zusammensetzung und Dynamik von Schwimmvogel-Rastbeständen. 0 = sehr gering; 1 = gering; 2 = groß; 3 = sehr groß; I = großes/reich strukturiertes Gewässer; II = kleines/wenig strukturiertes Gewässer. – *Influence of variables not related to single wetlands (a) resp. related to single wetlands (b) on composition and dynamics of local waterfowl communities. 0 = very low; 1 = low; 2 = high; 3 = very high. I = Large resp. high structured wetland; II = smaller wetlands resp. low diversity in habitats.*

	I		II	
	a	b	a	b
<u>Zusammensetzung</u>				
Artenzahl	3	0	2	2
Dominanzklasse	3	1	2	2
Dominanzrangfolge	2	2	1	3
Gesamtabundanz	1	3	1	3
<u>Dynamik</u>				
Häufige Arten:				
Artenzahl	3	0	2	2
Dominanz	2	2	1	3
Abundanz	1	3	1	3
Seltene Arten:				
Artenzahl	3	1	1	3
Dominanz	2	3	1	3
Abundanz	2	2	1	3
Sehr seltene Arten:				
Artenzahl	3	0	3	1
Dominanz	3	0	3	1
Abundanz	3	0	3	0

Seltene Arten, die einen nicht unwesentlichen Bestandteil der ökologischen Wertanalyse eines Gewässers ausmachen (vgl. z. B. UTSCHICK 1981), sind verschieden zu beurteilen. Arten mit mittleren und geringen Dominanzen oder saisonal eng begrenzten Vorkommen (Durchzügler) erscheinen regelmäßig, da das Rastgebiet noch im Brut-, Überwinterungs- oder Durchzugsgebiet liegt. Niedrige Abundanzen sind oft auf geringe Siedlungsdichte im Brutgebiet bzw. kleine Brutbestände zurückzuführen. Mitunter führen Traditionen zu sehr ungleichen Verteilungen in einem größeren Gebiet. Für das mitteleuropäische Binnenland kommt eine größere Anzahl von Arten hierfür in Frage, z. B. Schnatter-, Löffel-, Knäk- und Kolbenente, Gänsesäger, Kormoran, Schwarzhalstaucher und bedingt auch Pfeif- und Spieberte. Ihre Abundanzdynamik hat im allgemeinen größere Amplituden als die der häufigen Arten. Auf solche Arten gehen im wesentlichen lokale Unterschiede im Artenreichtum bzw. in der Diversität zurück (z. B. BEZZEL & REICHHOLF 1974, BEZZEL 1976, UTSCHICK 1981).

Sehr seltene, meist nur einzelne oder in kleinen Trupps mehr oder minder regelmäßig bis unregelmäßig auftretende Arten suchen Rastplätze auf, die in der Regel außerhalb der Kerngebiete von Zug und Überwinterung liegen. Ihr Auftreten läßt sich mit gebietsspezifischen Faktoren oft kaum ausreichend erklären. Traditionsbildung kann jedoch zu kleinen Konzentrationen über längere Zeit führen. Hierzu zählen für das

mitteleuropäische Binnenland z. B. Bergente, Eis-, Samt-, Trauer- und Eiderente, Mittel- und Zwergsäger, Pracht- und Sterntaucher, Rothals- und Ohrentaucher sowie einige unregelmäßig erscheinende Arten.

Diese Ergebnisse lassen sich ganz allgemein als unterschiedliche Schwerpunktlage im Wechselspiel zwischen gebietspezifischen und gebietsfremden Faktoren interpretieren (Tab. 16). Langfristig bestimmen an großen und reich strukturierten Binnengewässern gebietsfremde Faktoren stärker das Bild im Vergleich zu kleinen und/oder wenig reich strukturierten (z. B. schwache Tiefenzonierung). Für seltene Arten scheinen gebietspezifische Faktoren eine etwas größere Rolle als für häufige zu spielen, besonders bei Arten mit Ansprüchen, die an Binnengewässern normalerweise nur im limitierten Umfang befriedigt werden können (z. B. Nahrungssuche im Seichtwasser). Für sehr seltene Arten sind dagegen in erster Linie gebietsfremde Faktoren maßgebend. Grundsätzlich folgt daraus, daß an großen und zumindest vorübergehend ungestörten Binnengewässern mit reicher Struktur Artenzahl und grobe Häufigkeitsverteilung der Arten in relativ engem Rahmen vorgegeben ist, die Ermittlung gebietspezifischer Faktoren und ihrer Wirkung auf die Abundanz einzelner Arten sich an der Feineinstellung der Häufigkeitsverteilung orientieren muß. In großen Binnengewässern wird man dabei die Verteilung der einzelnen Arten auf der zur Verfügung stehenden Wasserfläche zu beachten haben, also kleinere Zählabschnitte wählen und miteinander vergleichen müssen.

### Zusammenfassung

Schwimmvogelzählungen (8 pro Winterhalbjahr) an 5 südbayerischen Gewässerkomplexen (mittlere Monatssumme ca. 29 000 Individuen) von 1966/67 bis 1983/84 (= 18 Winter) ergaben: Winterbestände häufiger Arten zeigten geringere Dynamik als die seltener (Abb. 1, 2; Tab. 7). Die saisonale Verteilung (Abb. 3) war über Fischfresser, Kleintierfresser, Allesfresser, Pflanzenfresser zunehmend rechtsschief (Herbstmaximum); Durchzügler mit bimodaler Verteilung und ausgesprochene Wintergäste ließen sich unterscheiden. An allen 5 Zählstellen erreichten jeweils dieselben Arten hohe Dominanzen (Abb. 4, 13); Gesamtabundanzen über alle Arten und Abundanzen einzelner Arten waren dagegen gebietspezifisch sehr unterschiedlich (z. B. Gründelenten mit Uferlänge positiv korreliert). Abundanz, Dominanzindex (= Anteil häufigster Arten an Gesamtsumme) und Artenzahl zeigten gewässerspezifisch unterschiedliche Dynamik. Die Amplituden kurzfristiger Auslenkungen (5–8 Jahre) der Abundanz waren oft beträchtlich größer als das Ausmaß längerfristiger Änderungen und lagen z. T. auch gegenläufig zu langfristigen Trends (Abb. 8). Änderungen der mittleren Artenzahl pro Gewässer  $\times$  Saison gingen auf Kosten von Arten mit niedrigen bis sehr niedrigen Dominanzen. Die Dynamik der Oktober- und Januarbestände unterschied sich nicht wesentlich von jener der Wintersummen (= 8 Werte pro Saison). Intraspezifische Wintersummenkorrelationen zwischen Gewässern waren gering; interspezifische an einem Rastgebiet jedoch höher und überwiegend positiv (Tab. 8, 9; Abb. 9). Herbst- und Winterbestand an einem Gewässer waren kaum korreliert. Besonders eng positiv waren Bestände von Tauchenten korreliert.

Die Ergebnisse lassen u. a. folgende Schlüsse zu: Aus dem in Mitteleuropa zu erwartenden Artenbestand werden im Alpenvorland im Unterschied zur Küste im wesentlichen durch gebietsfremde Faktoren (z. B. Lage zu den Schwerpunkten der außerbrutzeitlichen Verbreitung) ein regionales Artenspektrum (Tab. 15) und grobe Dominanzkategorien ausgefiltert. Bläßhuhn, Stockente, Reiherente und Tafelente sowie etwa 6 weitere Arten führen die Dominanzreihenfolge an. Ob durch Mitteldeutschland tatsächlich eine „biogeographische Grenze“ zwischen unterschied-

lichen Zug- und Rasträumen verläuft (ATKINSON-WILLES 1976, SCOTT 1980) ist zumindest fraglich. Regionale und lokale Dominanzmuster sind über längere Zeit stabil. Dafür sind großenteils gebietsfremde Faktoren verantwortlich (Tab. 16). Konkurrenz scheint dagegen von geringerer Bedeutung zu sein, da viele Arten wahrscheinlich die zur Verfügung stehenden Kapazitäten mangels Masse nicht bis nahe der Grenze nutzen. Auf großen reich strukturierten Rastgewässern sind alle Arten des Pools zu erwarten. Trotz relativ stabiler Dominanzmuster kann die lokale Abundanzdynamik unter dem Einfluß gebietsspezifischer Faktoren beachtlich sein. Zählungen an einzelnen Gewässern haben daher nur sehr begrenzten Monitorwert für größere Regionen. Langfristig sind „individuelle“ Entwicklungen von Rastbeständen einzelner Arten auf den Gewässern einer geographischen Region zu erwarten. Vorübergehende, mitunter stärker korrelierte Auslenkungen in den Artbeständen lagen in keinem Fall über den zu erwartenden Generationenturnover von maximal 8–10 Jahren. Nur Auswertungen von über 10 Jahren können als „langfristig“ gelten.

### Summary

Migrating and wintering waterfowl in Central Europe: Patterns and dynamics of species assemblages.

Counts of waterfowl (8 per season) on 5 wetlands in southern Bavaria (monthly average ca. 29 000 individuals) between 1966/67 and 1983/84 showed: The amplitude of fluctuations in commoner species was lower than in rare species (Figure 1,2; Table 7). The seasonal patterns (Figure 3) of herbivores were more left sided steep (maximum in autumn) than those of omnivores, carnivores (invertebrates) and piscivores; some migrants with bimodal pattern could be distinguished from winter visitors. On all 5 wetlands the same species were dominant (Figure 4, 13). Abundance of all species together as well as abundance of single species, however, showed remarkable differences between the areas investigated. The biomass of dabbling ducks was positively correlated with the relative length of banks. The dynamics of abundance, index of dominance, and number of species per season were not correlated between single wetlands. Short term deviations (6–10 years) of abundance were often greater than long term trends; sometimes they showed even opposite trends in comparison to long term developments. Changes in numbers of species per season were entirely due to presence or absence of species with low dominance values. The fluctuations of counts from October and January did not differ from those of winter totals (= 8 counts per season). The winter totals of species on single wetlands were very weakly correlated; higher and mostly positive correlations could be found between different species within one wetland (Table 8, 9; Figure 9). Autumn and winter figures were not correlated. The highest positive correlations could be found in diving ducks.

The results suggest: The species found on wetlands in southern Central Europe are mainly selected by geographical factors not related to regional habitat types and resources. In contrary to the coastal areas at the Baltic Sea and the North Sea the main flyways of only some ten species cross southern Bavaria. Coot, Mallard, Tufted Duck and Pochard lead the rankorder of dominance followed by ca. 6 regularly migrating resp. wintering species. If there is really a Zugscheide running through Central Europe and dividing different biogeographical populations (cf. ATKINSON-WILLES 1976, SCOTT 1980) remains at least doubtful. Regional and local patterns of dominance are relatively stable mostly due to factors not related to local environmental circumstances (Table 16). As many species probably exploit resources far below carrying capacity interspecific competition seems to be weak. On large wetlands with diverse habitats resp. resources all species of the pool, even irregular visitors, can be expected within some years. In spite of stable patterns of dominance, patterns of abundance show remarkable local differences and fluctuations due to environmental factors which lead to individual developments of waterfowl populations on single wetlands. "Long term studies" in waterfowl should last 8–10 years at a minimum.

## Anhang

## Namensverzeichnis der im Text erwähnten Schwimmvögel

Bergente, <i>Aythya marila</i>	Prachtttaucher, <i>Gavia arctica</i>
Bläßhuhn, <i>Fulica atra</i>	Reiherente, <i>Aythya fuligula</i>
Brandente, <i>Tadorna tadorna</i>	Rothalstaucher, <i>Podiceps grisegena</i>
Eiderente, <i>Somateria mollissima</i>	Samtente, <i>Melanitta fusca</i>
Eisente, <i>Clangula hyemalis</i>	Schellente, <i>Bucephala clangula</i>
Gänsesäger, <i>Mergus merganser</i>	Schnatterente, <i>Anas strepera</i>
Haubentaucher, <i>Podiceps cristatus</i>	Schwarzhalstaucher, <i>Podiceps nigricollis</i>
Höckerschwan, <i>Cygnus olor</i>	Singschwan, <i>Cygnus cygnus</i>
Knäckente, <i>Anas querquedula</i>	Spießente, <i>Anas acuta</i>
Kolbenente, <i>Netta rufina</i>	Sterntaucher, <i>Gavia stellata</i>
Kormoran, <i>Phalacrocorax carbo</i>	Stockente, <i>Anas platyrhynchos</i>
Krickente, <i>Anas crecca</i>	Tafelente, <i>Aythya ferina</i>
Löffelente, <i>Anas clypeata</i>	Trauerente, <i>Melanitta nigra</i>
Mittelsäger, <i>Mergus serrator</i>	Zwergsäger, <i>Mergus albellus</i>
Moorente, <i>Aythya nyroca</i>	Zwergschwan, <i>Cygnus columbianus (bewickii)</i>
Ohrentaucher, <i>Podiceps auritus</i>	Zwergtaucher, <i>Podiceps (Tachybaptus) ruficollis</i>
Pfeifente, <i>Anas penelope</i>	

## Literatur

- ALLOUCHE, L., & A. TAMISIER (1984): Feeding convergence of Gadwall, Coot and other herbivorous waterfowl species wintering in the Camargue: a preliminary approach. *Wildfowl* 35: 135–142.
- AMAT, J. A. (1984): Interacciones entre los patos buceadores en una laguna meridional Española. *Doñana Acta Vert.* 11: 105–123.
- ATKINSON-WILLES, G. L. (1976): The numerical distribution of ducks, swans and coots as a guide in assessing the importance of wetlands in midwinter. *Proc. Int. Conf. Cons. Waterfowl Heiligenhafen 1974*: 199–288.
- AUBRECHT, G., & H. WINKLER (1984): Zusammenhänge zwischen überwinterten Wasservögeln und der Beschaffenheit der Uferzonen des Attersees. *Egretta* 27: 23–30.
- — & F. BÖCK (1985): Österreichische Gewässer als Winterrastplätze für Wasservögel. *Wien, Bundesmin. f. Umweltschutz*.
- BERGH, L. M. J. VAN DEN (1985): Watervogeltellingen in januari 1983. *Limosa* 58: 23–26.
- BEZZEL, E. (1970): Durchzug und Überwinterung des Bleßhuhns (*Fulica atra*) in Bayern. *Anz. orn. Ges. Bayern* 9: 202–207.
- — (1972): Ergebnisse der Schwimmvogelzählungen in Bayern von 1966/67 bis 1971/72. *Anz. orn. Ges. Bayern* 11: 221–247.
- — (1975): Wasservogelzählungen als Möglichkeit zur Ermittlung von Besiedlungstempo, Grenzkapazität und Belastbarkeit von Binnengewässern. *Vogelwelt* 96: 81–101.
- — (1976): On the evaluation of Waterfowl biotopes. *Proc. Int. Conf. Cons. Waterfowl Heiligenhafen 1974*: 294–299.
- — (1983): Rastbestände des Haubentauchers (*Podiceps cristatus*) und des Gänsesägers (*Mergus merganser*) in Südbayern. *Ber. Bayer. Akad. Naturschutz (ANL)* 7: 84–95.
- — (1985): Eine Rastplatztradition des Rothalstauchers (*Podiceps grisegena*) in Südbayern. *Vogelwelt* 106: 202–211.
- — & U. ENGLER (1984): Rastbestände des Bläßhuhns (*Fulica atra*) in Südbayern. *Garmischer vogelkd. Ber.* 13: 1–16.

- — & U. ENGLER (1985 a): Rastbestände von Schwimmvögeln in Südbayern (Enten, Blässhuhn). Anz. orn. Ges. Bayern 24: 39–58.
- — & U. ENGLER (1985 b): Schwimmvogelzählungen in Südbayern: November 1983, Januar 1984. Garmischer vogelkdl. Ber. 14: 13–19.
- — & U. ENGLER (1985 c): Zunahme rastender Kormorane (*Phalacrocorax carbo*) in Südbayern. Garmischer vogelkdl. Ber. 14: 30–42.
- — & U. ENGLER (1985 d): International bedeutende Feuchtgebiete: Problematik quantitativer Bewertungskriterien am Beispiel Südbayerns. Natur und Landschaft 60: 479–485.
- — & F. LECHNER (1978): Die Vögel des Werdenfelser Landes. Greven, Kilda-Verlag.
- — & J. REICHHOLF (1974): Die Diversität als Kriterium zur Bewertung der Reichhaltigkeit von Wasservogellebensräumen. J. Orn. 115: 50–61.
- BRANDL, R., & K. SCHMIDTKE (1983): Invasion by the tufted duck *Aythya fuligula* into a pond area: implications of diffuse competition. Oecologia 59: 397–401.
- CALDER, W. A. (1984): How long is a Long-term Study? Auk 101: 893–894.
- CRAMP, ST., & K. E. L. SIMMONS (1977): Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa. Vol. I. Oxford.
- EADII, J. M., T. D. NADDS & C. D. ANKNEY (1979): Quantifying interspecific variation in foraging behaviour of syntopic *Anas* (Anatidae). Can. J. Zool. 57: 412–415.
- EBER, G., & H. NIEMEYER (1982): Dokumentation der Schwimmvogelzählung in der Bundesrepublik Deutschland. Stufe 1. Bonn, Bundesmin. ELF.
- FIALA, V. (1982): Die Bestände der Wasservögel in der CSR. Acta Sci. Nat. Acad. Sci. Bohemoslov. Brno 16: 3–49.
- GALHOFF, H., M. SELL & M. ABS (1984): Aktivitätsrhythmus, Verteilungsmuster und Ausweichflüge von Tafelenten *Aythya ferina* L. in einem nordwestdeutschen Überwinterungsquartier (Ruhrstausee Kemnade). Anz. orn. Ges. Bayern 23: 133–147.
- HAARMANN, K. (1984): Feuchtgebiete internationaler Bedeutung und Europareservate in der Bundesrepublik Deutschland. Otterndorf, Niederelbe-Verlag.
- HURTER, H. (1979): Nahrungsökologie des Blässhuhns *Fulica atra* an den Überwinterungsgewässern im nördlichen Alpenvorland. Orn. Beob. 76: 257–288.
- KNOFLACHER, K. M. & G. MILLER (1984): Beiträge zur Ökologie der überwinternden Wasservögel am Mondsee. Teil II. Jb. Oö. Mus.-Ver. 129: 287–316.
- KROSIGK, E. v. (1983): Europa-Reservat Ismaninger Teichgebiet. 34. Bericht: 1980–1982. Anz. orn. Ges. Bayern 22: 1–36.
- — (1985): Europa-Reservat Ismaninger Teichgebiet. 35. Bericht: 1983–1984. Anz. orn. Ges. Bayern 24, 1985: 1–38.
- LEUZINGER, H., & S. SCHUSTER (1973): Der starke Einflug von Eiderenten (*Somateria mollissima*) im Herbst 1971 nach Süddeutschland und in die Schweiz. Orn. Beob. 76: 189–202.
- MOOG, O., & G. MÜLLER (1979): Zur Nahrung und Verteilung des Blässhuhns (*Fulica atra*) am Mondsee. Egretta 22: 1–3.
- MÜLLER, G., & H. M. KNOFLACHER (1981): Beiträge zur Ökologie der überwinternden Wasservögel am Mondsee. Jb. Oö. Mus.-Ver. 126: 305–345.
- NEBELSIEK, U., & J. STREHLOW (1978): Die Vogelwelt des Ammerseegebietes. Bayer. Landesamt Umweltschutz 91 S.
- NIEMEYER, H. (1975): Parameter zur Kennzeichnung von Wasservogelbeständen im Winterhalbjahr, dargestellt am Beispiel der internationalen Entenvogelzählung von 1951–1961. J. Orn. 116: 154–167.
- NILSSON, L. (1972): Habitat selection, food choice, and feeding habits of diving ducks in coastal waters of South Sweden during the non-breeding season. Orn. Scand. 3: 55–78.
- — (1983): September and January counts as a measure of changes in south Swedish Mallard populations. Wildfowl 34: 89–98.

- NUDDS, T. D. (1983): Variation in richness, and diversity in diving and dabbling duck guilds in prairie pothole habitats. *Can. J. Zool.* 61: 1547–1550.
- Orn. Arb. Gem. Bodensee (1983): Die Vögel des Bodenseegebietes. Konstanz.
- PEDROLL, J.-C. (1982): Activity and time budget of Tufted Ducks on Swiss Lakes during winter. *Wildfowl* 33: 105–112.
- PIROT, J. Y., D. CHESSEL & A. TAMISIER (1984): Exploitation Alimentaire des zones Humides de Camargue par Cinc Espèces de Canards de Surface en Hivernage et en Transit: Modelisation Spatio-Temporelle. *Rev. Ecol. (Terre Vie)* 39: 167–192.
- PÖYSÄ, H. (1983): Resource utilization pattern and guild structure in a waterfowl community. *Oikos* 40: 295–307.
- — (1984 a): Temporal and spatial dynamics of waterfowl populations in a wetland area – a community ecological approach. *Ornis Fennica* 61: 99–108.
- — (1984 b): Species assembly in the dabbling duck (*Anas* spp.) guild in Finland. *Ann. Zool. Fennici* 21: 451–464.
- PUTZER, D. (1983): Segelsport vertreibt Wasservogel von Brut-, Rast- und Futterplätzen. *Mitt. LÖLF* 8: 29–34.
- RANFTL, H., & H. UTSCHICK (1983): Der Höckerschwan (*Cygnus olor*) in Bayern. *Vogelwelt* 104: 121–135.
- REICHHOLF, J. (1973 a): Begründung einer ökologischen Strategie der Jagd auf Enten. *Anz. orn. Ges. Bayern* 12: 237–247.
- — (1973 b): Die Bestandentwicklung des Höckerschwans (*Cygnus olor*) und seine Einordnung in das Ökosystem der Innstauseen. *Anz. orn. Ges. Bayern* 12: 15–46.
- — (1974): Der Einfluß des Nahrungsangebots auf das Zugmuster der Krickente *Anas crecca*. *Egretta* 17: 4–14.
- — (1976): Daten zur Nahrungskonkurrenz zwischen Höckerschwan *Cygnus olor* und Bläuhuhn *Fulica atra* außerhalb der Brutzeit. *Anz. orn. Ges. Bayern* 15: 93–94.
- — (1979): Die Schellente *Bucephala clangula* als Wintergast in Südbayern, speziell am unteren Inn. *Anz. orn. Ges. Bayern* 18: 37–48.
- — (1983): Zusammensetzung und Dynamik der Enten-Brutbestände im Ismaninger Teichgebiet und an den Stauseen am unteren Inn. *Anz. orn. Ges. Bayern* 22: 95–102.
- — & H. REICHHOLF-RIEHM (1982): Die Stauseen am unteren Inn – Ergebnisse einer Ökosystemstudie. *Berichte d. Akad. f. Naturschutz u. Landschaftspflege* 6: 47–89.
- REQUATE, H. (1954): Die Entenvogelzählung in Deutschland (1948 bis April 1953). *Biol. Abh.* 10, 40 S.
- RUTSCHKE, E. (1978): Ergebnisse der Wasservogelzählungen in der Saison 1976/1977. *Mitt. Ber. Zentrale Wasservogelforschung DDR* 10: 5–24.
- SCHIFFERLI, L. (1983): Distribution and numbers of ducks wintering on Swiss waters, 1967–81, and possible factors affecting them. 1<sup>st</sup> Western Hemisphere Waterfowl and Waterbird Symposium, Ottawa: 140–144.
- SCOTT, D. A. (1980): A Preliminary Inventory of Wetlands of International Importance for Waterfowl in West Europe and Northwest Africa. *IWRB Spec. Publ.* 2, Slimbridge.
- STREHLOW, J. (1982): Die Vogelwelt des Ammerseegebietes. 2. Ergänzungsbericht 1976–1980. *Anz. orn. Ges. Bayern* 21, 1982: 43–86.
- SUTER, W. (1982 a): Die Bedeutung vom Untersee-Ende/Hochrhein (Bodensee) als wichtiges Überwinterungsgewässer für Tauchenten (*Aythya*, *Bucephala*) und Bläuhuhn (*Fulica atra*). *Orn. Beob.* 79: 73–96.
- — (1982 b): Vergleichende Nahrungsökologie von überwinternden Tauchenten (*Bucephala*, *Aythya*) und Bläuhuhn (*Fulica atra*) am Untersee-Ende/Hochrhein (Bodensee). *Orn. Beob.* 79: 225–254.
- SZIJJ, J. (1975): Probleme des Anatidenzuges, dargestellt an den Verlagerungen des europäischen Kolbenentenbestandes. *Ardeola* 21: 153–171.

- THOMAS, G. J. (1982): Autumn and winter feeding ecology of waterfowl at the Ouse Washes, England. *J. Zool. London* 197: 131–172.
- TRELLINGER, K., & J. LUCE (1976): Die Vogelwelt der Stauseen der mittleren Isar zwischen Landshut und Moosburg. *Ber. Naturw. Ver. Landshut* 26: 52–114.
- UTSCHICK, H. (1976): Die Wasservögel als Indikatoren für den ökologischen Zustand von Seen. *Verh. orn. Ges. Bayern* 22: 395–438.
- — (1979): Der Bestandstrend des Höckerschwans (*Cygnus olor*) in Südbayern in Abhängigkeit von der Stichprobengröße. *J. Orn.* 119: 191–196.
- — (1981): Wasservögel als Indikatoren für die ökologische Stabilität südbayerischer Stauseen. *Verh. orn. Ges. Bayern* 23: 273–345.
- VERNER, J. (1985): Assessment of counting techniques. In: R. F. JOHNSTON: *Current Ornithology* Vol. 2: 247–302.
- VIDAL, A. (1983): 10 Jahre Schwimmvogelzählung auf der ostbayerischen Donau 1974–1983. *Jber. Orn. Arb. Gem. Ostbayern* 10: 115–130.
- WIENS, J. A. (1983): Avian community ecology: an iconoclastic view. In: A. H. BRUSH & G. A. CLARK: *Perspectives in Ornithology*: 355–403. Cambridge, London. Cambridge Univ. Press.
- — (1984): Editorial. The place of long-term studies in ornithology. *Auk* 101: 202–203.
- WÜST, W. (1981): *Avifauna Bavariae*. Band 1. München.
- ZUUR, B., W. SUTER & A. KRÄMER (1983): Zur Nahrungsökologie auf dem Ermatinger Becken (Bodensee) überwinternder Wasservögel. *Orn. Beob.* 80: 247–262.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Einhard Bezzel

Institut für Vogelkunde

Gsteigstr. 43, 8100 Garmisch-Partenkirchen

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Ornithologischen Gesellschaft in Bayern](#)

Jahr/Year: 1986

Band/Volume: [24\\_2-3\\_1984](#)

Autor(en)/Author(s): Bezzel Einhard

Artikel/Article: [Struktur und Dynamik binnenländischer Rastbestände von Schwimmvögeln in Mitteleuropa 155-207](#)