

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Bern
Arbeitsgruppe Ornitho-Ökologie (Prof. U. Glutz von Blotzheim)

Nahrungsökologie des Bläßhuhns *Fulica atra* an den Überwinterungsgewässern im nördlichen Alpenvorland¹

von HANSUELI HURTER

1. Einleitung

In den letzten elf Jahren verteilten sich die in der Schweiz überwinternden Bläßhühner folgendermaßen: 68,9 % überwinternten auf natürlichen Seen, 12,4 % auf Flußabschitten in oder bei Städten, 14,0 % an freien Flußläufen und 4,7 % auf Stauseen (Tab. 1). In den Jahren 1968 bis 1973 stieg die Gesamtzahl der Bläßhühner in allen vier Biotopen von etwa 79 000 auf 98 000 an und sank dann bis 1978 wiederum auf 85 000 ab. Die Zunahme betrifft vor allem die Populationen auf Flüssen (freie Flußläufe und Flußabschnitte bei Städten). Während die Gesamtzahl der Populationen auf natürlichen Seen ungefähr gleich blieb, war sie auf Stauseen rückläufig. Nahrungsökologische Studien am Sempachersee (Hurter 1972) haben gezeigt, daß sich das Bläßhuhn hier im Winterhalbjahr zur Hauptsache von Gras und Grünalgen ernährt. Planmäßige Untersuchungen über die Winternahrung des Bläßhuhns beschränken sich im übrigen weitgehend auf das Kaspische Meer und Masuren (zusammenfassende Übersicht bei Kuhk & Schüz 1959 sowie Glutz, Bauer & Bezzel 1973). Über die Sommernahrung sind wir im allgemeinen besser orientiert (Collinge 1936, Blums 1973). Die Zahlen und Resultate der vorliegenden Arbeit wurden in den Winterhalbjahren 1974/75 bis 1977/78 gesammelt. Ich habe zunächst untersucht, wie weit sich die Befunde vom Sempachersee auf die anderen spezifischen Winterbiotope des Bläßhuhns übertragen lassen oder ob die Ernährungsweise von Gewässer zu Gewässer variiert, wobei ich eventuellen saisonalen Veränderungen in der Nahrungszusammensetzung besonderes Augenmerk schenkte. Die Befunde führten dann zur Frage, wie weit die Wahl bestimmter Nahrungspflanzen durch deren Nährstoffgehalt, Bruttoenergie und Verdaulichkeit beeinflusst wird. Ferner habe ich das Energiebedürfnis des Bläßhuhns (Erhaltungsbedarf) bei verschiedenen Formen des Nahrungserwerbs untersucht. Die Ergebnisse dieser Untersuchungen ermöglichten schließlich Aussagen über den Einfluß des Bläßhuhns auf die Primärproduktion.

All jenen, die mir bei meiner Arbeit in irgendeiner Weise behilflich waren, möchte ich auch an dieser Stelle nochmals danken. Ganz besonderen Dank schulde ich Herrn Prof. Dr. U. N. Glutz von Blotzheim, der mir jederzeit mit wertvollen Anregungen und Literaturhinweisen zur Seite stand und die Leitung der Arbeit innehatte. Großen Dank schulde ich Herrn Prof. Dr. A. Schürch am Institut für Tierernährung ETHZ dafür, daß er mir Laboratorium und Versuchsmaterial zur Verfügung stellte. Herrn A. Schwab danke ich für das Überlassen von Zahlenmaterial und die wertvolle Mithilfe bei Beobachtungen am Wichelsee, meinem Schwiegervater für die Betreuung der Bläßhühner während der Käfighaltung. Den Jagdverwaltungen der Kantone Aargau, Zürich und Obwalden danke ich

¹ Gedruckt mit Unterstützung der Ornithologischen Gesellschaft Luzern.

für die Erteilung von Abschlußbewilligungen und den Wildhütern J. Walde, J. Dubs und H. Ottiger für das Sammeln der Bläßhühner. Großzügig zeigte sich die Ornithologische Gesellschaft Luzern mit ihrem Druckkostenbeitrag. Ferner verdanke ich der Schweiz. Vogelwarte Sempach wertvolles Zahlenmaterial über Wasservogelzählungen.

2. Material und Methode

2.1. Untersuchung der Nahrungszusammensetzung

In allen untersuchten Winterbiotopen erlegten die Wildhüter der betreffenden Reviere monatlich 5 Bläßhühner. Hierbei handelte es sich um gezielte Abschüsse. Die Mägen wurden unverzüglich in 3%igem Formalin konserviert. Zur Untersuchung der Mageninhalte wurde die Nahrung in Leitungswasser aufgeschwemmt. In den meisten Fällen ließen sich die pflanzlichen und tierischen Nahrungskomponenten nur unter dem Mikroskop identifizieren, Pflanzen z. T. nur aufgrund ihrer Zellformen. 20 abpipettierte Proben ermöglichten die Berechnung eines mittleren Bedeckungsgrades für jede Nahrungspflanze. Eine Quantifizierung in ml wurde dadurch möglich, daß der mittlere Bedeckungsgrad als Prozentzahl zur Gesamtnahrung in Beziehung gesetzt wurde. Die Ergebnisse der Magenanalysen überprüfte ich durch Feldbeobachtungen, bei denen ich die Nahrungspflanzen und Liegeplätze der Bläßhühner monatlich kartierte. Drei bis vier Kontrollgänge pro Monat ermöglichten schließlich für alle vier Winterbiotope zuverlässige Aussagen bezüglich Nahrungswahl des Bläßhuhns.

2.2. Nährstoffanalysen

Zur Bestimmung des Nährstoffgehaltes der wichtigsten Nahrungspflanzen sammelte ich die folgenden Proben an den jeweiligen Freßplätzen ein: Traubentrespe *Bromus racemosus*, Schilfblätter *Phragmites communis*, Ähriges Tausendblatt *Myriophyllum spicatum*, Flutender Hahnenfuß *Ranunculus fluitans*, Wasserpest *Elodea canadensis*, Kammförmiges Laichkraut *Potamogeton pectinatus* und Durchwachsenes Laichkraut *Potamogeton perfoliatus*. Nicht aus den eigentlichen Untersuchungsgebieten stammen folgende Pflanzen: Seebirse *Scirpus lacustris*, Astalge *Cladophora glomerata*, sprießende Schilfrübe und Schilfrhizome. Die Proben wurden während 24 h bei 60 °C luftgetrocknet. Zur Ermittlung des Wassergehalts in der lufttrockenen Substanz wurde der Gewichtsverlust bestimmt, den das Material beim Trocknen bis zur Gewichtskonstanz bei 105 °C erleidet. Die chemischen Analysen führte ich zum Teil selber durch. Einen Teil der Proben analysierte die Eidgenössische Forschungsanstalt für viehwirtschaftliche Produktion Grangeneuve, Posieux. Die Bestimmung der Rohnährstoffe verlief nach dem Weende-Analysenverfahren. Der Stickstoffgehalt wurde nach der Kjeldahl-Methode ermittelt und durch Multiplikation mit dem Faktor 6,25 der Rohproteingehalt berechnet. Die Rohfette wurden mit Petroläther extrahiert und nach Destillation gewogen. Die Rohfaser gewann ich durch aufeinanderfolgendes Kochen der Probe in 1,25%iger Schwefelsäure und 1,25%iger Kalilauge, die Rohasche durch Verglühen der lufttrockenen Substanz bei 650 °C. Die Ermittlung des Magnesium- und Kalziumgehaltes der Rohasche erfolgte nach dem Prinzip der Atomabsorption, jene des Phosphorgehaltes mit Hilfe einer Molybdat-Vanadat-Analysenlösung photometrisch. Weitere Einzelheiten über die grundsätzlich gleiche Methodik s. Pauli (1978). Die Bruttoenergie der

TABELLE 1. Verteilung der Bläßhühner auf die vier Winterbiotope in der Schweiz in den Jahren 1968–1978. Als Grundlage dienten die Zahlen der Wasservogelzählungen, welche die Schweizerische Vogelwarte jeweils Mitte Januar durchführt. Bei der Zählung wurde das deutsche und österreichische Ufer nicht berücksichtigt. – *Distribution of the Coots at four wintering sites in Switzerland from 1968 to 1978. Based on the annual mid-January census of waterfowl organized by the Schweizerische Vogelwarte. The German and Austrian shore of Lake Constanze not considered in census.*

	Seen		Stauseen		Flüsse		Flußabschnitte bei Städten		Total
	absolut	%	absolut	%	absolut	%	absolut	%	
1968	54 840	68,7	8 162	10,2	9 190	11,5	7 578	9,6	79 770
1969	57 617	68,2	5 925	7,0	10 422	12,3	10 572	12,5	84 536
1970	59 870	72,8	3 339	4,1	9 272	11,3	9 704	11,8	82 185
1971	60 807	75,9	3 379	4,2	8 128	10,1	7 840	9,8	80 154
1972	62 370	70,1	3 174	3,6	11 306	12,7	12 145	13,6	88 995
1973	58 964	59,7	3 283	3,3	22 569	22,9	13 938	14,1	98 754
1974	52 747	63,5	3 579	4,3	16 420	19,8	10 260	12,4	83 006
1975	56 077	73,5	2 302	3,0	10 586	13,9	7 328	9,6	76 293
1976	56 704	67,0	4 258	5,0	9 270	10,9	14 481	17,1	84 713
1977	50 617	65,8	2 765	3,6	12 432	16,1	11 189	14,5	77 003
1978	62 563	72,8	2 750	3,2	10 944	12,7	9 665	11,3	85 922
Mittelwerte	57 561	68,9	3 901	4,7	11 867	14,0	10 427	12,4	83 757

Nahrungspflanzen wurde im Kalorimeter bestimmt (die Bruttoenergie ist die Energiemenge, die bei vollständiger Verbrennung frei wird).

2.3. Bestimmung der Verdaulichkeit

Das Verdaulichkeitsexperiment untersucht, wieviel von der aufgenommenen Nahrung im Kot wieder ausgeschieden wird. Daraus läßt sich die Verdaulichkeit der Nahrung bzw. einzelner Nährstoffe berechnen. Für die Bestimmung der Verdaulichkeit waren Käfigversuche an Wildfängen unumgänglich. Die Gefangenhaltung dauerte jeweils 2 Wochen. Ich verwendete einen Plastic-Käfig (Grundfläche 83 : 92 cm) mit einem Gitterboden (Maschenweite 22 : 26 mm), durch den der Kot auf ein darunter liegendes Sammelblech fiel. Jede Pflanze wurde, wenn frisch und allein dargeboten, ungerne oder überhaupt nicht gefressen. Deshalb war ich gezwungen, die Verdaulichkeit über den klassischen Differenzversuch (beschrieben in Kirchgeßner 1975) zu bestimmen: Jeder Probe wurde außer einem Grundfutter noch Cellit als unverdaulicher Indikator beigegeben. Die einzelnen Pflanzen sammelte ich jeweils in dem Monat ein, in welchem sie normalerweise vom Bläßhuhn besonders gern gefressen werden (Astalge August, Schilfblätter und Tausendblatt September, Wasserpest Oktober, Kammförmiges Laichkraut November, Flutender Hahnenfuß Dezember, Traubentrespe Januar und Schilftriebe April). Die getrockneten Pflanzen wurden gemahlen und mit dem Grundfutter gemischt. Als Grundfutter verwendete ich ein Gemisch, bestehend aus Mais, Weizen, Hafer, Gras- und Luzernenheumehl sowie Fischmehlen verschiedener Zusammensetzung (Futtergemisch der NAFAG). Bei der Wahl des Grundfutters ist darauf zu achten, daß die Vögel das Gemisch gerne fressen und ihre Gewichtskonstanz gewährleistet ist. Gewichtsverluste bis zu 100 g in den ersten vier Tagen waren nicht zu verhindern. Sie waren im allgemeinen auf die Umstellung der Bläßhühner auf das Käfigleben und auf vermehrte

Wasserausscheidung zurückzuführen. Vom fünften Gefangenschaftstag an blieben die Körpergewichte im allgemeinen konstant. Um den Anteil der Testpflanzen möglichst groß zu halten, wählte ich eine Futterzusammensetzung, bestehend aus 45 % Grundfutter, 50 % Testpflanzen, 5 % Cellit. Zur Berechnung der effektiven Verdaulichkeit einer Testpflanze mußte die Verdaulichkeit des Grundfutters von jener des Futtergemisches subtrahiert werden. Reibsand stand den gefangenen Bläßhühnern zur Verfügung.

Die Angewöhnung an die Gefangenschaft ging nicht reibungslos vonstatten. In den ersten vier Tagen kam es zu periodischen Ausbruchversuchen. Dabei zogen sich die Bläßhühner häufig Verletzungen im Bereich der Blässe zu, obwohl die Käfigwände aus einem eher weichen Plasticmaterial bestanden. Vom fünften Tag an wiederholten sich die Ausbruchversuche seltener, jedoch in regelmäßigen Abständen von sechs bis sieben Stunden. Eine erste Phase der Unruhe beobachtete ich frühmorgens zwischen 1 und 2 Uhr. Die zweite Unruhephase lag zwischen 5 und 6 Uhr, die dritte zwischen 13 und 14 Uhr und die vierte beim Einnachten zwischen 19 und 20 Uhr. Während dieser Unruhephasen bewegten sich die Bläßhühner von einer Gitterwand zur andern und suchten erregt nach einer Durchschlupfmöglichkeit. So war für eine natürliche Bewegung gesorgt. Zur Aufnahme der eher trockenen Nahrung benötigten die Bläßhühner viel Wasser. Das Anbringen des Frischwassergefäßes, möglichst weit vom Futternapf entfernt, sorgte für zusätzliche Bewegung, was sich positiv auf Nahrungsaufnahme und Verdaulichkeit auswirkte. Die Zeit zwischen den einzelnen Unruhephasen verbrachten die Bläßhühner mit Schlafen – mitten im Käfig auf einem Bein stehend.

2.4. Stoffwechselversuche

Für die Stoffwechselversuche verwendete ich Wildfänge von der Reuß bei Luzern. Während des Versuches befanden sich die Tiere in einer Stoffwechselküvette (40 : 20 cm) aus Plastic. Die Messungen wurden bei 10 °C Umgebungstemperatur durchgeführt. Eine Messung dauerte 24 Stunden. Der Meßluftdurchfluß betrug im Durchschnitt 90 l/h. Sauerstoff-Verbrauch bzw. Kohlendioxid-Produktion wurden nach dem offenen Prinzip ermittelt. Ein Servomex-Gasanalyser (Meßgenauigkeit 0,005 %) bestimmte die Gaszusammensetzung der Abluft aus der Stoffwechselküvette. Die Bläßhühner konnten vor den Versuchen Nahrung und Wasser aufnehmen. Die Anpassung an die Versuchsbedingungen erfolgte sehr schnell; im allgemeinen verhielten sich die Tiere während des Versuchs sehr ruhig.

3. Nahrungswahl des Bläßhuhns in vier spezifischen Winterbiotopen

3.1. Klingnauer Stausee

Die Anzahl der Bläßhühner, welche auf dem Klingnauer Stausee überwintern, war seit 1967 stark rückläufig (Tab. 2). Sie stabilisierte sich in den Jahren 1975–78 bei rund $\frac{1}{7}$ des Bestandes von 1967. Der Bläßhuhnbestand ist wintersüber aber keineswegs konstant. Abb. 1a zeigt für die Winter 1974/75 und 1977/78 ein deutliches Ansteigen bis zum Monat März und anschließend ein rasches Absinken durch den im April stattfindenden Heimzug bis auf den Brut- bzw. Frühsommerbestand von durchschnittlich 70 Exemplaren. Die monatlichen Zählungen in beiden Winterhalbjahren zeigen, daß der Rhythmus im Zu- und Weg-

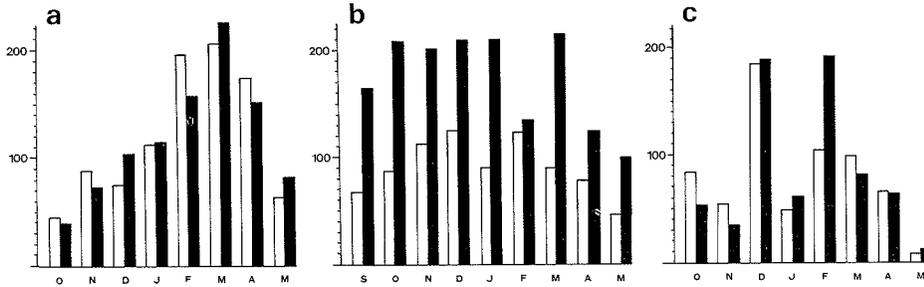


ABB. 1 a-c. Häufigkeit des Blässhuhns am Klingnauer Stausee (a), am Wichelsee (b) und am Rheinabschnitt bei Rietheim (c). Die hellen Säulen beziehen sich auf das Winterhalbjahr 1974/75, die schwarzen auf das Winterhalbjahr 1977/78. Gezählt wurde jeweils in der Mitte des Monats. - Numbers of Coots on Klingnau reservoir (a), on the Wichelsee (b) and on the river Rhine near Rietheim (c). Open columns refer to the winter of 1974/75, solid columns to the winter of 1977/78. Censuses were made in the middle of each month.

zug von Jahr zu Jahr einigermaßen gleichförmig verläuft und das monatliche Zahlenverhältnis ungefähr gleich bleibt.

Abb. 2a vermittelt einen Überblick über die Blässhuhnnahrung am Klingnauer Stausee im Winterhalbjahr 1974/75. Die Werte basieren auf Analysen von insgesamt 32 Blässhuhnmägen. Die Nahrung besteht während des ganzen Winterhalbjahres fast ausschließlich aus pflanzlichen Stoffen. Spuren tierischer Nahrung ließen sich nur in einem Magen nachweisen (17.4.1975). Die pflanzliche Nahrung setzt sich zum großen Teil aus Detritus, Gras und Algen der Gattungen *Ulothrix*, *Rhizoclonium* und *Spirogyra* zusammen. Außerdem fressen die Blässhühner auch Blaualgen (17.4.1975), die sie allerdings nie einzeln, sondern immer mit Grünalgen zusammen dem Gewässergrund entnehmen. Von den untersuchten Blässhuhnmägen enthielten vier (15.11.1974 und 6.1.1975) Kieselalgen der Gattung *Navicula*². In zwei Mägen fand ich feinste Wuzelhaare von Schilfrhizomen (19.2. und 7.3.1975). Die Rhizome von Schilfpflanzen ragen an gewissen Uferpartien aus dem lockeren Boden hervor. Die feinen Wurzelhaare werden wahrscheinlich mit den sie überziehenden Grünalgen aufgenommen. Im Oktober besteht die Nahrung zur Hauptsache aus pflanzlichem Detritus (36 %) und Grünalgen (31 %); die restlichen 33 % entfallen auf Tausendblatt (8 %) und Gras (25 %). Die Grasnahrung bleibt auch im November mengenmäßig gleich (19 %), doch geht der Anteil des pflanzlichen Detritus um die Hälfte zurück (19 %). Im Dezember besteht die Nahrung ausschließlich aus Gras (78 %) und angeschwemmtem Detritus (21 %). Der Grasanteil geht dann im Januar zugunsten des Detritus stark zurück; beide Komponenten dominieren aber immer noch über Algen (15 %), Sämereien (2 %) und Kieselalgen (5 %). Ge-

²Die Kieselalgengattung, die im Bodenschlamm der Süßgewässer lebt (Streble 1976), wird vom Blässhuhn zusammen mit dem pflanzlichen Detritus gefressen. Ihr Erscheinen in der Blässhuhnnahrung hängt vermutlich mit der Periodizität im Gewässer zusammen. Kieselalgen können sich bei geringer Wasserführung sehr schnell vermehren (Prof. E. A. Thomas mdl.). In der ersten Novemberhälfte 1975 lag die mittlere tägliche Abflußmenge der Aare mit 293 m³/sec weit unter dem langjährigen Monatsmittel (1935 bis 1975 438 m³/sec) bzw. unter dem Mittel des Novembers 1975 (425 m³/sec; nach Angaben des KW Klingnau).

TABELLE 2. Häufigkeit des Bläßhuhns am Klingnauer Stausee, Wichelsee und auf der Limmat bei Zürich in den Jahren 1967-1978 (Mittwinterzahlen, nach Ergebnissen der von der Schweizerischen Vogelwarte organisierten Wasservogelzählungen. - = nicht gezählt). - *Abundance of the Coot on the Klingnau Reservoir, the Wichelsee and the river Limmat near Zürich from 1967 to 1978 (data are based on the annual mid-winter census of the waterfowl organized by the Schweizerische Vogelwarte. - = not counted).*

	Klingnauer Stausee	Wichelsee	Limmat bei Zürich
1967	775	170	2360
1968	765	113	2180
1969	454	112	2521
1970	277	70	1571
1971	150	90	2334
1972	141	76	3120
1973	128	77	3190
1974	197	137	829
1975	114	90	1137
1976	-	236	1980
1977	105	-	2992
1978	117	210	2188

nerell kann folgendes festgehalten werden: In den kältesten Monaten, d. h. dann, wenn die Bläßhühner möglichst energiereiche Nahrung benötigen, steigt der Anteil von Gras und Detritus mengenmäßig stark an (die Summe beider Anteile beträgt im Dezember 100 %, im Januar 78 % und im Februar 82 %). Diese beiden Nahrungskomponenten sind für die Existenz des Bläßhuhns am Klingnauer Stausee von größter Wichtigkeit. In den wärmeren Monaten des Winterhalbjahres fressen die Bläßhühner vermehrt Grünalgen und Tausendblatt (siehe Oktober) bzw. sprießende Schilftriebe (siehe April).

3.2. Wichelsee

Der Wichelsee - zwischen Sarner- und Alpnachersee gelegen - ist ein 1,5 km langer flacher Stau der Sarneraa. Seine obere Hälfte ist 160-200 m, seine untere Hälfte rund 30 m breit. Mehr als die Hälfte des Stausees ist nicht tiefer als 2 m (Schwab 1970). Als Folge des überreichen Angebots an Unterwasserpflanzen stieg die Zahl der Bläßhühner nach erfolgtem Aufstau im Jahre 1957 stark an. Am 14.1.1962 wurden hier über 3500 Exemplare gezählt. In den folgenden Jahren sank die Zahl auf die heutigen Bestände zurück. In den vergangenen elf Jahren wurden um die Jahreswende auf diesem Flußstau jeweils zwischen 70 und 236 Bläßhühner gezählt (Tab. 2). 1977/78 überwinterten auf dem Wichelsee rund 100 Bläßhühner mehr als 1974/75 (Abb. 1b). In beiden Wintern war die Zahl der Bläßhühner nicht konstant. Die relativ starken Schwankungen können damit erklärt werden, daß der Wichelsee kein eigenständiges Überwinterungsgewässer bildet. Es besteht ein reger Individuenaustausch zwischen Wichelsee und Sarnersee³ und ein schwächerer zwischen Wichelsee und Alpnachersee sowie Reuß bei Luzern⁴. Der Wichelsee eignet sich als Überwinterungsbiotop

³ Im Februar 1978 wurden auch am Sarnersee wesentlich mehr Bläßhühner gezählt als in andern Jahren (A. Schwab mdl.).

⁴ Der Austausch zwischen dem Fütterungsplatz bei Luzern und dem Wichelsee kann durch drei Ringfunde (A. Schwab) belegt werden: Die drei Bläßhühner wurden am 24.1.1969 bzw. 13./20.12.1970 in Luzern beringt. Das erste wurde als Skelett am

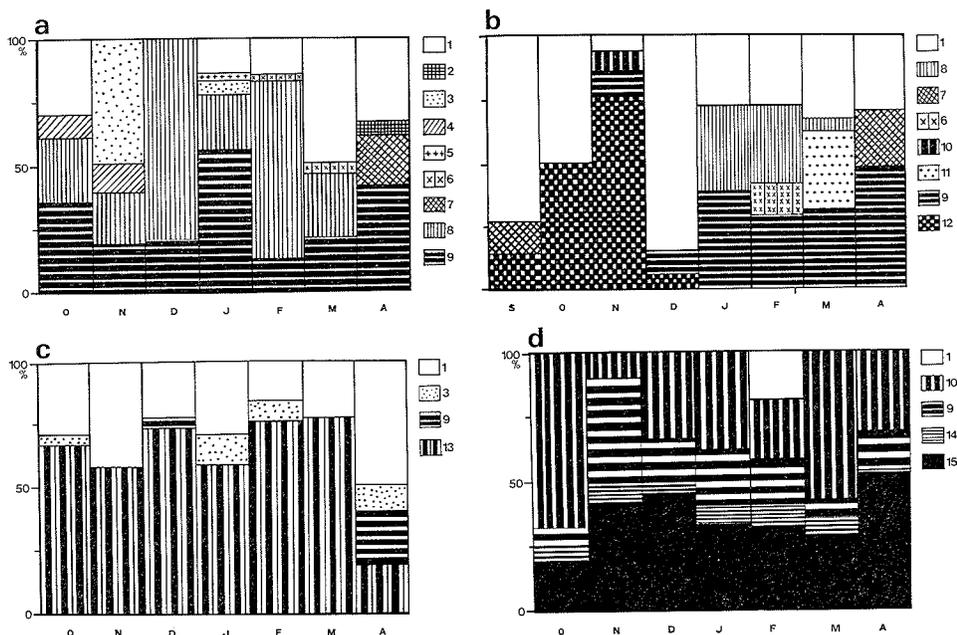


ABB. 2 a-d. Zusammensetzung der Blässhuhnnahrung am Klingnauer Stausee (a), Winter 1974/75; am Wichelsee (b), Winter 1974/75; am Rhein bei Rietheim (c), Winter 1974/75, und auf der Limmat bei Zürich (d), Winter 1977/78 (nach Magenanalysen). - Composition of the diet of Coots on Klingnau Reservoir (a), winter 1974/75; on the Wichelsee (b), winter 1974/75; on the river Rhine near Rietheim (c), winter 1974/75, and on the River Limmat near Zürich (d), winter 1977/78 (results based on analyses of stomach contents). - 1 = Grünalgen/Chlorophyceae, 2 = Blaualgen/Cyanophyceae, 3 = Diatomeen/diatoms, 4 = Myriophyllum, 5 = Sämereien/seeds, 6 = Phragmites communis Rhizome/rhizomes, 7 = Phragmites communis Blätter und Triebe/leaves and shoots, 8 = Gramineen/grasses, 9 = Elodea canadensis, 11 = Fontinalis antipyretica, 12 = Potamogeton pectinatus, 13 = Ranunculus fluitans, 14 = coliforme Bakterien/bacteria, 15 = Dreissena polymorpha.

aus folgenden Gründen recht gut: In jenen Gebieten, welche durch den Aufstau überschwemmt wurden, siedelte sich das kammförmige Laichkraut *Potamogeton pectinatus* an. Zudem liegen am oberen Ende des Stausees deckungsreiche Schilfbestände, und an das Westufer grenzt ausgedehntes Wiesland, welches für Wasservögel leicht zugänglich ist. Die Kartierung der Liegeplätze und bestandesbildenden Wasserpflanzen vom 19.8.1975 (Abb. 3) zeigt, daß sich die Blässhühner im Spätsommer hauptsächlich im Bereich der Schilfblätter und des kammförmigen Laichkrautes aufhalten. Währenddem sie anfangs das Laichkraut in der Seemitte ohne große Anstrengungen an der Wasseroberfläche fressen können, werden sie später gezwungen, immer tiefer ins Wasser einzutauchen. In der zweiten Oktoberhälfte verlegen die Blässhühner dann ihre Liegeplätze allmählich gegen den Westrand des Gewässers, um nun diese Laichkrautbestände

8.3.1974 in Alpnach gefunden, das zweite am 15.4.1975 am Wichelsee erlegt, und das dritte Blässhuhn fand der Wildhüter am 27.3.1977 in krankem Zustand bei Sarnen.

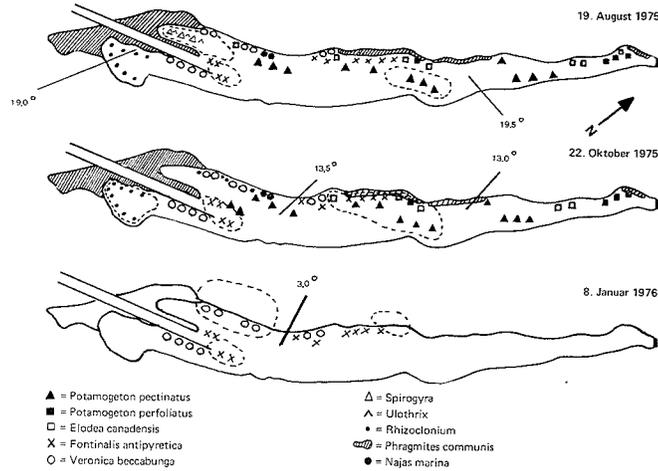


ABB. 3. Verbreitung der bestandesbildenden Wasserpflanzen am Wichelsee. Die Nahrungsplätze der Bläßhühner sind durch unterbrochene Linien dargestellt. Die eingezeichneten Wassertemperaturen beziehen sich auf die Oberfläche. — *Distribution of aquatic plants in the Wichelsee. Feeding sites of the Coots are represented by broken lines. The different temperatures of the water refer to measurements at the surface.*

zu nutzen. Zudem wenden sie sich auch den *Spirogyra*-Beständen bei der Mündung der Sarneraa zu. Da in der zweiten Hälfte des Dezembers die Nahrungsreserven im Wichelsee erschöpft sind, betreten die Bläßhühner das an den See grenzende Wiesland. Das ganze Winterhalbjahr über kann man zudem bei der Sarneraa-Mündung Bläßhuhngruppen von 5–25 Exemplaren beobachten, welche angeschwemmten Detritus fressen. Das Treibgut genügt ihnen aber auf die Dauer nicht. In unregelmäßigen Abständen kehren sie auf die Wiesen zurück, um auf Grasnahrung zu wechseln.

Über die Zusammensetzung der Nahrung orientiert Abb. 2b. Die Nahrung ist während des ganzen Winterhalbjahres vegetabilisch. Im September und Oktober ist der Anteil an Grün- und Jochalgen auffallend groß (70 bzw. 50%). Die restlichen Anteile entfallen im September je zur Hälfte (15%) auf Schilfblätter und Kammförmiges Laichkraut. Im Oktober steigt der Anteil des Laichkrautes auf 50%, und im November dominiert es in der Bläßhuhnnahrung mit 76%, wobei die restlichen 24% auf Detritus (10%), Wasserpest (8%) und Grünalgen (6%) entfallen. Bedingt durch das Abweiden der Laichkrautbestände und deren Absterben ist ihr Anteil an der Gesamtnahrung gegen den Dezember hin zugunsten der Grünalgen stark rückläufig. Ein Teil wird durch Detritus kompensiert, welcher von Dezember bis Januar von 8 auf 39% ansteigt, im Februar und März dann leicht zurückgeht und im April nochmals auf 48% ansteigt. Mit 33% stellt die Grasnahrung im Januar einen beträchtlichen Anteil. Der Grasanteil bleibt im Februar ungefähr gleich (30%) und sinkt im März stark ab (4%). Im April wird das Gras schließlich ganz durch junge Schilftriebe ersetzt. Ich fand in einem Magen (15.1.1975) Spuren der Blaualge *Phormidium retzii*. Die Blaualgenfäden stecken häufig in den Schraubenalgenwatten, mit denen sie auch aufgenommen werden. Tierische Nahrung ließ sich

während des ganzen Winterhalbjahres 1974/75 nur in Spuren nachweisen (z. B. am 24.11.1974 ein Bein einer Insektenlarve).

3.3. Rheinabschnitt bei Rietheim

Im «Grien», nördlich Rietheim, hat der Rhein durch Schotterdeponie ausgedehnte Kiesbänke aufgetürmt, die bei normaler Wasserführung bis knapp unter die Wasseroberfläche ragen. Auf diesen Kiesbänken – aber auch im Stromarm zwischen der bereits bestehenden Insel und dem Festland – wuchert der Flutende Hahnenfuß *Ranunculus fluitans*. Die Ausdehnung dieser Wasserpflanzenart geht aus dem Kartenausschnitt (Abb. 4) hervor. Jahr für Jahr überwintern hier mehr oder weniger große Blässhuhnscharen, die offenbar von dieser krautigen Wasserpflanze angelockt werden. Das Häufigkeitsdiagramm der Jahre 1974/75 und 1977/78 (Abb. 1c) zeigt die saisonal starken Schwankungen des winterlichen Blässhuhnbestandes. In beiden Winterhalbjahren konnte man von November bis Dezember eine starke Zunahme feststellen. Das auffallende Januarloch beider Jahre ist dadurch zu erklären, daß ein reger Austausch zwischen dem «Grien» und Freßplätzen weiter stromabwärts im Gebiet des Zusammenflusses von Aare und Rhein besteht. Kein Austausch konnte hingegen mit dem benachbarten Klingnauer Stausee festgestellt werden, da hier die Blässhuhnzahlen im Januar nicht wesentlich über jenen des Dezembers lagen (vgl. Abb. 1a).

Der Rheinabschnitt beim «Grien» ist ein typischer Fließwasser-Winterbiotop des Blässhuhns. Bei der Nahrungssuche zeigen hier die Blässhühner das bekannte «Fließbandverhalten» (vgl. Festetics & Leisler 1971): Sie treiben auf dem rasch fließenden Wasser und holen die Nahrungsbissen durch Eintauchen an die Oberfläche. Die Zerkleinerung der Nahrung nehmen sie stets über Wasser vor. So treiben sie allmählich gegen die Stromschnelle beim Rheinknie nördlich Pt. 334 zwischen Rietheim und Koblenz. Unmittelbar davor erheben sie sich vom Wasser und fliegen rheinaufwärts bis zum oberen Ende der Hahnenfußbestände, wo sie sich erneut aufs Wasser setzen. Diese Pendelbewegung wiederholen sie tage- und wochenlang.

Um näheres über die Zusammensetzung der Nahrung zu erfahren, erlegten wir hier von Oktober 1974 bis April 1975 insgesamt 25 Blässhühner. Die Nahrung besteht fast ausschließlich aus pflanzlichen Stoffen (Abb. 2c). Sehr stark vertreten ist der Flutende Hahnenfuß; sein Anteil an der Gesamtnahrung schwankt zwischen 55 und 75 %. Durch das Beweiden werden die Hahnenfuß-

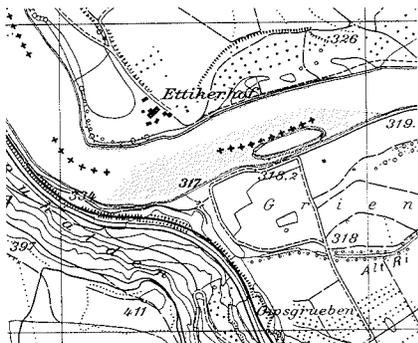


ABB. 4. Ausdehnung der *Ranunculus fluitans*-Bestände (punktiert) am Rhein bei Rietheim, Maßstab 1 : 25 000 (mit Bewilligung der Eidg. Landestopographie aus der Landeskarte 1 : 25 000, Blatt 1050 Zurzach, reproduzierter Kartenausschnitt). – The river Rhine near Rietheim, scale 1 : 25 000. From the Swiss Topographical Map. Dots show expansion of *Ranunculus fluitans*.

bestände besonders im März stark reduziert. Die Bläßhühner müssen deshalb im April zum Teil auf pflanzlichen Detritus wechseln. Zu 15 bis 50 % ernähren sie sich von Grünalgen (*Rhizoclonium*, *Cladophora*, *Oedogonium*, *Ulothrix* sp.). Die in den Mägen nachgewiesenen Kieselalgen gehören zum großen Teil der Gattung *Navicula* an; ihr Anteil schwankt zwischen 3 und 15 %. Die tierische Nahrung ließ sich auch an diesem Gewässer nur in Spuren nachweisen (30.10.1974).

3.4. Limmat bei Zürich

Zur Ermittlung der Nahrungszusammensetzung der Bläßhuhnscharen, welche jährlich auf der Limmat bei Zürich überwintern (Tab. 2), erlegten wir entlang der Uferlinie Bauschänzli-Rudolf-Brun-Brücke insgesamt 37 Bläßhühner. Es fällt auf, daß die Wandermuschel *Dreissena polymorpha* einen breiten Raum einnimmt (Abb. 2d). Von Oktober bis Dezember steigt der Wandermuschelanteil von 20 auf 47 % und sinkt dann von Januar bis März auf 28 %, um im April nochmals auf rund 50 % anzusteigen. Die bedeutendste Komponente in der pflanzlichen Nahrung ist die Wasserpest *Elodea canadensis*. Ihr Anteil steigt von 10 % im November auf 64 % im März. Vier Mägen (20.2.1978) waren zu 20 % mit fädigen Grünalgen der Gattungen *Rhizoclonium*, *Cladophora* und *Oedogonium* angefüllt; insgesamt spielen diese Algen aber eine unbedeutende Rolle. Der Anteil des pflanzlichen Detritus (eingeschlossen Brotreste und Abfälle aus dem menschlichen Haushalt) schwankt zwischen 6 % (Oktober, März) und 40 % (November). Auffallend hoch ist außerdem die Menge coliformer Keime (3–6 %). Diese Keime werden rein passiv aufgenommen. Die mengenmäßigen Schwankungen in den Bläßhuhnmägen richten sich vermutlich nach den Konzentrationschwankungen im Limmatwasser.

4. Nährwert der wichtigsten Nahrungspflanzen

Magenuntersuchungen und Freilandbeobachtungen haben gezeigt, daß sich das Bläßhuhn je nach Biotop und Jahreszeit ganz bestimmten Pflanzen zuwendet. Es galt nun zu klären, ob eventuelle jahreszeitliche Schwankungen in der Nährstoffzusammensetzung die Wahl bestimmen können. Um genaue Angaben zu erhalten, sammelte ich an drei Stichtagen (18.6., 30.9. und 12.11.1975) sechs vom Bläßhuhn genutzte Pflanzenarten und bestimmte deren Nährstoffgehalt (Abb. 5). Es handelte sich hierbei um folgende Proben: Schilfblätter *Phragmites communis*, Seebirse *Scirpus lacustris*, Traubentrespe *Bromus racemosus*, Ähriges Tausendblatt *Myriophyllum spicatum*, Flutender Hahnenfuß *Ranunculus fluitans* und Wasserpest *Elodea canadensis*. Die Nährstoffbestimmung an der Traubentrespe nahm ich deshalb vor, weil diese Grasart feuchter bis nasser Standorte (Klapp 1965) am Klingnauer Stausee in größeren Mengen gefressen wird. Obwohl die Seebirse in den vier untersuchten Biotopen fehlt, schloß ich sie trotzdem in die Gruppe der zu untersuchenden Pflanzen ein, wird sie doch beispielsweise am Sempachersee (Hurter 1972) und auf anderen Gewässern vom Bläßhuhn gefressen (Glutz, Bauer & Bezzel 1973). Für Astalge *Cladophora glomerata*, Kammförmiges Laichkraut *Potamogeton pectinatus* und Durchwachsendes Laichkraut *Potamogeton perfoliatus* wählte ich zwei Stichtage (18.6. und 30.9.1975). Schilftriebe und -rhizome sammelte ich am 20.4.1977 ein.

Rohprotein. – Die Rohproteinwerte streuen zwischen 13,0 und 30,7 % (Trok-

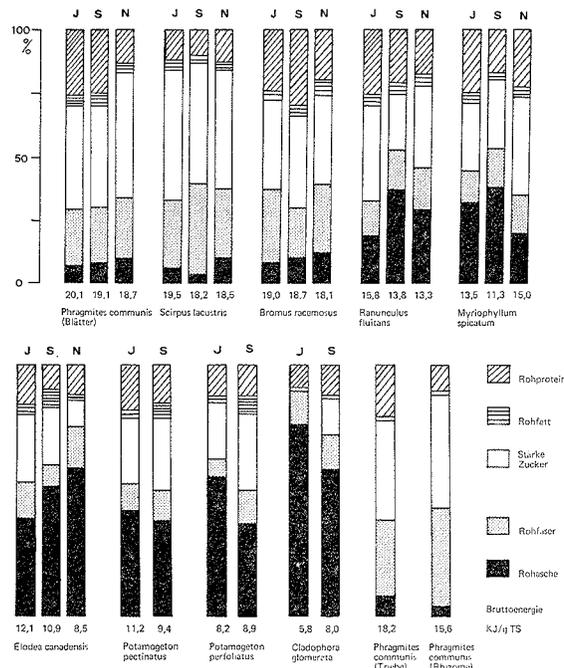


ABB. 5. Zusammensetzung der Nährstoffe in neun vom Bläßhuhn genutzten Pflanzenarten zu verschiedenen Zeiten des Jahres (J = Juni, S = September, N = November). Schilftriebe und -rhizome wurden am 20.4.1977 eingesammelt. – Nutrient content of nine plant species consumed by Coots in June (J), September (S) and November (N). Samples of shoots and rhizomes of reed collected on 20.4.1977.

kenssubstanz TS). Durchschnittswerte zwischen 20,0 und 30,0 % weisen Schilfblätter und -triebe, Traubentrespe, Flutender Hahnenfuß und Tausendblatt auf. Die Rohproteinwerte aller anderen Pflanzenarten und Pflanzenteile liegen unter 20 %. In allen Nahrungspflanzen (mit Ausnahme von Seebirse, Astalge und Durchwachsenem Laichkraut) ist der Rohproteingehalt im November niedriger als im Juni. Im September gehört das Schilf und im November die Traubentrespe zu den bedeutendsten Proteinlieferanten. Aus der Beobachtung, daß die beiden Nahrungspflanzen in den betreffenden Monaten besonders gern gefressen werden, schließe ich, daß der Rohproteingehalt einer Nahrungspflanze Auswirkungen auf die Nahrungsselektion haben kann.

Rohfett. – Der Rohfettgehalt schwankt zwischen 1,2 und 7,2 % (TS). Positiv stechen im September Wasserpest (7,2 %), Durchwachsenes Laichkraut (7,0 %) und Kammförmiges Laichkraut (6,2 %) hervor. Alle anderen Nahrungspflanzen weisen tiefere Rohfettgehalte auf, die aber untereinander etwa vergleichbar sind. Das Rohfett enthält neben den Triglyceriden noch eine Reihe weiterer Verbindungen, welche in Petroläther löslich sind, wie z. B. Wachse, Carotinoide, Chlorophylle, ätherische Öle, über deren Verwertung durch das Bläßhuhn aber nichts bekannt ist. Das Körperfett wird aus Kohlenhydraten synthetisiert, so daß für das Bläßhuhn lediglich die essentiellen Fettsäuren von Bedeutung sind und der Rohfettgehalt bei der Nahrungsselektion kaum eine Rolle spielen dürfte.

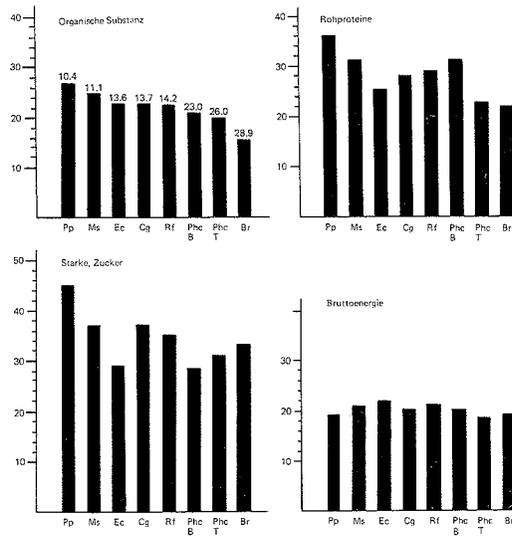


ABB. 6. Verdaulichkeit der vom Bläßhuhn genutzten Nahrungspflanzen. Die Zahlen oberhalb der Säulen zur Verdaulichkeit der organischen Substanz geben den Rohfasergehalt der betreffenden Nahrungspflanze an. Die Zuckerverdaulichkeit bezieht sich auf Glucose, Fructose und Saccharose. – *Digestibility of plants consumed by Coots. Numbers above columns showing digestibility of organic matter refer to crude fibre content of plant material. Digestibility of sugar refers to glucose, fructose and sucrose.* – Pp = *Potamogeton pectinatus*, Ms = *Myriophyllum spicatum*, Ec = *Elodea canadensis*, Cg = *Cladophora glomerata*, Rf = *Ranunculus fluitans*, PhcB = *Phragmites communis*, Blätter/leaves, PhcT = *Phragmites communis*, Triebe/shoots, Br = *Bromus racemosus*.

Kohlenhydrate (leicht hydrolysierbare; vor allem Zucker und Stärke). – Die Analysen dieser Nährstoffgruppe ergaben beachtliche artspezifische Schwankungen. Hohe Werte zwischen 34,4 und 48,8 % fand ich bei Schilf (Blätter, Triebe und Rhizome), Seebinsse und Traubentrespe, extrem tiefe bei der Astalge. Alle anderen Nahrungspflanzen enthalten mittlere Mengen an Kohlenhydraten. Eine Zunahme von Juni bis November kann bei den Schilfblättern und beim Ährigen Tausendblatt festgestellt werden. Bei der Seebinsse und der Traubentrespe bleibt der Kohlenhydratgehalt in der erwähnten Zeitspanne ungefähr gleich und bei der Wasserpest nimmt er kontinuierlich ab. Der Kohlenhydratgehalt scheint ebenfalls einen Einfluß auf die Nahrungsselektion zu haben.

Bruttoenergie. – Mit einem durchschnittlichen Bruttoenergiegehalt von 19,35 kJ/g (TS) für Schilfblätter und 18,29 kJ/g (TS) für Schilftriebe hat die Schilfpflanze hinsichtlich Energiegehalt eine zentrale Stellung. In die Gruppe der energiereichen Nahrungspflanzen gehören ebenfalls Seebinsse und Traubentrespe. Mit 18,12 kJ/g (TS) stellt die Traubentrespe im November eine bedeutende Energiereserve dar. In die Gruppe mit mittleren Bruttoenergiemengen gehören Flutender Hahnenfuß, Ähriges Tausendblatt, Wasserpest und die beiden Laichkrautarten. Die Astalge beinhaltet auffallend wenig Bruttoenergie. In Schilf, Seebinsse, Traubentrespe und Wasserpest konnte im Laufe der Vegetationsperiode ein kontinuierlicher Rückgang der Bruttoenergie festgestellt werden. Die selektive

Ernährung des Bläßhuhns kann aber bestimmt nicht auf die relativ geringe Abnahme zurückgeführt werden. Hingegen können die artspezifischen Unterschiede Auswirkungen auf die Nahrungsselektion haben.

5. Verdaulichkeit und umsetzbare Energie

Die unterschiedlichen Nährstoff- und Bruttoenergiegehalte ermöglichen nur Aussagen über den potentiellen Nährwert einer Nahrungspflanze, nicht aber über deren wirkliche Qualität. Im Verdauungsversuch wird festgestellt, wie der Verdauungstrakt des Bläßhuhns die wichtigsten Nahrungspflanzen verarbeitet.

Verdaulichkeit der organischen Substanz. – Die organische Substanz einer Pflanze beinhaltet die Gesamtheit aller Rohproteine (Reinproteine und Amide), Rohfette und Kohlenhydrate (Stärke, Zucker, Rohfaser etc.). Bei den vorliegenden Verdaulichkeiten handelt es sich durchwegs um Mittelwerte aus drei Einzelexperimenten. Die in Abb. 6 erfaßten Pflanzenarten sind nach ihrem Rohfasergehalt geordnet. Die Graphik zeigt, daß mit zunehmendem Rohfasergehalt die Verdaulichkeit der organischen Substanz abnimmt (Signifikanz nach dem Spearman'schen Rangkorrelationskoeffizienten $p < 0,05$). Bei hohem Rohfaseranteil können die Zellwände von den Verdauungssäften nur noch schlecht aufgelöst werden. Die vorliegenden Verdaulichkeitswerte streuen zwischen 16,0 und 26,9 %. Eine relativ gute Verdaulichkeit weisen das Kammförmige Laichkraut (26,9 %), das Ährige Tausendblatt (25,0 %) und die Wasserpest (23,0 %) auf. Bei den aufgezählten Pflanzenarten handelt es sich um submerse Wasserpflanzen. Die Schilfriebe werden etwas schlechter verdaut als die Schilfblätter (20,2 bzw. 21,0 %), da ihr Rohfasergehalt höher ist. Den geringsten Verdaulichkeitswert fand ich bei der Traubenrespe (16,0 %) vor. Der Verdaulichkeits-Unterschied der organischen Substanz zwischen dem Kammförmigen Laichkraut und der Traubenrespe ist so groß, daß Auswirkungen in Form selektiven Nahrungserwerbs vermutet werden können; bei den anderen Arten kann man keine Selektion aufgrund ihrer Verdaulichkeit erwarten.

Rohproteine. – Die Rohproteinverdaulichkeit schwankt zwischen 21,9 und 36,1 %. Eine positive Korrelation mit dem Rohfasergehalt ist signifikant (Spearman, $p < 0,05$). Eine sehr gute Verdaulichkeit weist das Kammförmige Laichkraut auf (36,1 %). Die Werte der übrigen submersen Wasserpflanzenarten liegen tiefer, aber im allgemeinen nahe beieinander. Bemerkenswert ist die starke Verbesserung, die während des Wachstums der Schilfpflanze eintritt: Während in den Schilfrrieben die Rohproteine zu nur 22,4 % verdaut werden, verwertet das Bläßhuhn diese in den Schilfblättern zu 30,8 %. Bei der Verdaulichkeit der Rohproteine stechen Kammförmiges Laichkraut und Schilfblätter positiv und Schilfriebe sowie Traubentrespe negativ heraus.

Leicht hydrolysierbare Kohlenhydrate (Zucker, Stärke). – Die Werte für die Verdaulichkeit der leicht hydrolysierbaren Kohlenhydrate schwanken zwischen 28,5 und 45,6 % (Spearman, $p < 0,05$). Auch hier zeigt das Kammförmige Laichkraut eine relativ gute Verdaulichkeit (45,6 %). In Schilfrrieben und -blättern dagegen werden sie schlechter verdaut (31,0 bzw. 28,5 %). Daraus können wir ableiten, daß sich die Verdaulichkeit mit zunehmendem Alter der Schilfpflanze leicht verschlechtert. Eine schlechte Kohlenhydratverdaulichkeit läßt sich ebenfalls für die Wasserpest nachweisen (29,8 %). Die Werte aller übrigen Pflanzen streuen zwischen 32,8 und 36,9 %. Es fällt wiederum das

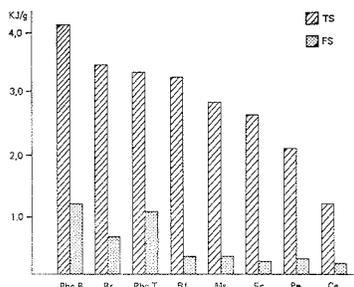


ABB. 7. Gehalt an umsetzbarer Energie der vom Bläßhuhn genutzten Nahrungspflanzen. Die Werte beziehen sich auf 1 g Trockensubstanz (TS) bzw. Frischsubstanz (FS). Abkürzungen siehe Abbildungstext 6. – Content of metabolizable energy of plants consumed by Coots. Values expressed per g dry matter (TS) or fresh matter (FS). Abbreviations as the text to ABB. 6.

Kammförmige Laichkraut positiv auf, während alle übrigen Pflanzen unter sich etwa vergleichbar sind⁵.

Rohfaser. – Bei allen durchgeführten Verdauungsversuchen war die Rohfaserbilanz 0 oder negativ. Daraus schließe ich, daß das Bläßhuhn die Rohfaser ebenso wenig verwerten kann wie das Haushuhn (Jeroch 1972).

Umsetzbare Energie. – Die Verdaulichkeit der Bruttoenergie streut zwischen 18 und 22 %. Hinsichtlich Aufnahme der Bruttoenergie bestehen zwischen den einzelnen Pflanzenarten also keine nennenswerten Unterschiede. Dies mag damit zusammenhängen, daß die Rohfaser, deren Anteil von Art zu Art stark variiert, praktisch nicht zur Verdauung gelangt. Zudem sind in den verschiedenen Pflanzenarten die einzelnen Nährstoffkomponenten in unterschiedlichen Mengen vertreten.

Ein wechselnder Anteil der aufgenommenen Nahrung wird jeweils mit dem Kot ausgeschieden. Damit wird auch ein Teil der Bruttoenergie wieder ausgeschieden. Zieht man diese im Kot ausgeschiedene Energie von der Bruttoenergie ab, so erhält man die verdauliche Energie der Nahrung. Ein Teil dieser Energie geht dem Organismus mit dem Harn verloren. Nach Abzug dieses Verlustes ermitteln wir die umsetzbare Energie (Kirchgeßner 1975). Aufgrund der gemeinsamen Ausscheidung von Kot und Harn über die Kloake ist bei Vögeln die experimentelle Bestimmung der umsetzbaren Energie einfacher als die der verdaulichen Energie (Jeroch 1972). Da Schilfblätter von den untersuchten Nahrungspflanzen des Bläßhuhns am meisten Bruttoenergie besitzen, enthalten sie auch den höchsten Wert an umsetzbarer Energie (4,12 kJ/g TS, vgl. Abb. 7). Somit wird verständlich, warum das Bläßhuhn – wo immer möglich und zum Teil bis weit in den September hinein – Schilfblätter frißt. Ebenfalls hohe Werte zeigen Schilftriebe (3,34 kJ/g), Flutender Hahnenfuß (3,30 kJ/g) und Traubentrespe (3,48 kJ/g). Es handelt sich hierbei um Pflanzen, die das Bläßhuhn im allgemeinen sehr gerne frißt.

Als Ergebnisse der Versuche halten wir zusammenfassend fest:

1. Da der Gehalt an umsetzbarer Energie in Schilfblättern und -trieben sehr hoch ist, ist die Schilfpflanze als Nahrung besonders beliebt.

⁵ Die Rohfettverdaulichkeit zeigt ein heterogenes Bild und scheint in keinem Zusammenhang zum Rohfasergehalt zu stehen. Hohe Rohfettverdaulichkeit erreicht das Kammförmige Laichkraut, besonders niedrige Werte Wasserpest und Aсталge. Mittelwerte nach absteigender Rohfettverdaulichkeit: *Potamogeton pectinatus* 44,8 %, *Phragmites communis* (Triebe) 36,5 %, *Ranunculus fluitans* 36,0 %, *Phragmites communis* (Blätter) 28,7 %, *Bromus racemosus* 27,1 %, *Myriophyllum picatum* 25,9 %, *Elodea canadensis* 15,0 %, *Cladophora glomerata* 12,9 %.

TABELLE 3. Vergleich der vier häufigsten Grasarten am Wichelsee und Klingnauer Stausee in ihren Nährstoffgehalten. Angaben in % der Frischsubstanz; der Wassergehalt liegt zwischen 76,3 und 82,4 %. - *A comparison of the nutrient content of the four most common grasses found beside the Wichelsee and Klingnau Reservoir. Results expressed in % of fresh matter. The water content of the grasses ranged from 76,3 to 82,4 %.* - Rp = Rohprotein/*crude protein*, Rfa = Rohfaser/*crude fiber*, Rfe = Rohfett/*crude fat*, Ra = Rohasche/*crude ash*, LhKh = leicht hydrolysierbare Kohlenhydrate/*easily hydrolysable carbohydrates*.

Grasart	Rp	Rfa	Rfe	Ra	LhKh
Wiesenrispengras <i>Poa pratensis</i> ¹	4,2	6,0	1,0	2,6	9,9
Wiesenschwingel <i>Festuca pratensis</i> ¹	3,4	5,3	0,8	2,3	11,4
Englisches Raygras <i>Lolium perenne</i> ¹	2,0	6,6	0,6	1,6	10,7
Traubentrespe <i>Bromus racemosus</i>	4,2	5,1	0,9	1,4	6,0

¹ nach Becker (1969).

2. Der Flutende Hahnenfuß wird entsprechend seinem Gehalt an umsetzbarer Energie ebenfalls gut verdaut. Somit stellen die ausgedehnten Bestände im Rhein und in anderen Fließgewässern für den Winter eine wichtige Nahrungsgrundlage dar.

3. Bedingt durch den hohen Gehalt an umsetzbarer Energie ist die Traubentrespe für das Bläßhuhn eine wichtige Nahrungsreserve für die kalten Wintermonate. Die Wiesen am Klingnauer Stausee und Wichelsee bestehen vor allem aus Traubentrespe *Bromus racemosus*, Wiesenrispengras *Poa pratensis*, Wiesenschwingel *Festuca pratensis* und Englischem Raygras *Lolium perenne*. Alle vier Grasarten sind in ihrem Nährstoffgehalt miteinander vergleichbar mit Ausnahme der leicht hydrolysierbaren Kohlenhydrate, die bei der Traubentrespe um 3 bis 5 % tiefer liegen (Tab. 3). Aufgrund des übereinstimmenden Rohfasergehaltes wäre auch eine ähnliche Verdaulichkeit zu erwarten.

4. Das Kammförmige Laichkraut weist eine eher mäßige Energieverdaulichkeit auf (2,13 kJ/g). Am Wichelsee wird es dank seiner Häufigkeit und leichten Erreichbarkeit trotzdem gefressen. Zudem ist bei dieser Pflanzenart die Verdaulichkeit der organischen Substanz, der Rohproteine, leicht hydrolysierbaren Kohlenhydrate und Rohfette sehr gut.

5. Die umsetzbare Energie in der Astalge *Cladophora glomerata* ist sehr gering (1,19 kJ/g); sie ist für das Bläßhuhn als Energiequelle uninteressant.

6. Ruheumsatz und Erhaltungsbedarf bei Aktivität

Zur Berechnung des Nahrungsbedarfs dient der Ruheumsatz als Grundlage. Ich habe ihn über den Sauerstoffverbrauch bestimmt. Die RQ-Werte⁶ der durchgeführten Respirationsexperimente lagen alle zwischen 0,71 und 0,74. Diese Werte zeigen, daß vorwiegend Fette veratmet wurden. Durch Multiplikation des Sauerstoffverbrauchs mit dem kalorischen Äquivalent von 19,66 kJ/g für Fett läßt sich der Ruheumsatz bestimmen (Abb. 8). Ich habe die Experimente zur Bestimmung des Ruheumsatzes in der Zeit vom 3. März bis 4. April 1978 durchgeführt und dabei keine Unterschiede zwischen den beiden Geschlechtern festgestellt.

⁶ Unter dem Respiratorischen Quotienten (RQ) versteht man das Volumenverhältnis von ausgeatmetem Kohlendioxyd zu eingeatmetem Sauerstoff.

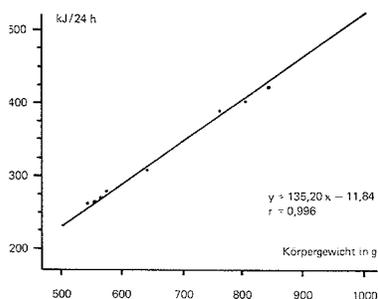


ABB. 8. Abhängigkeit des Ruheumsatzes vom Körpergewicht beim Bläshuhn. — *Relationship between resting metabolic rate and body weight of the Coot.*

Wenn wir nun untersuchen wollen, wie weit die verschiedenen Nahrungspflanzen den täglichen Nahrungsbedarf des Bläshuhns zu decken vermögen, müssen wir zunächst den Erhaltungsbedarf bei Aktivität errechnen. Dies geschah in den verschiedenen Winterbiotopen durch Aktivitätsmessungen an Tagen, an welchen sich die Bläshühner zur Hauptsache von nur einer Pflanzenart ernährten (z. B. Gras, Schilftrieben, Kammförmigem Laichkraut). Aufgrund der Pick- bzw. Tauchfrequenzen und der Größe der Nahrungsbissen errechnete ich die von einem Bläshuhn gefressene Tagesmenge. Das Gewicht der Nahrungsbissen ermittelte ich folgendermaßen: Ein Bläshuhn wurde beim Fressen einer ganz bestimmten Pflanzenart während einer gewissen Zeit beobachtet und dann erlegt. Durch Öffnen des Ösophagus konnte der letzte Bissen herausgeholt und anschließend gewogen werden. Die Anwendung dieser Methode war möglich, da die Nahrung während weniger Sekunden im Ösophagus verbleibt, bevor sie im muskulösen Magen zerkleinert wird. Durch Multiplikation der gefressenen Tagesmenge mit der umsetzbaren Energie der betreffenden Nahrungspflanze konnte die pro Tag aufgenommene Energiemenge bestimmt werden. Das Aktogramm (Abb. 9a) zeigt, daß das Bläshuhn seinen Nahrungsbedarf beim Fressen der sehr viel umsetzbare Energie enthaltenden Schilftriebe decken kann, wenn es pro Stunde durchschnittlich 12 min (= 20 %) dem Nahrungserwerb widmet. Wesentlich zeitaufwendiger ist die Ernährung mit Gras (Abb. 9b), da die Trau-

TABELLE 4. Tagesenergiebedarf des Bläshuhns in Abhängigkeit von Nahrung und Nahrungserwerb. — *Daily energy requirement of the Coot in relation to the type of diet and form of foraging.*

	<i>Bromus racemosus</i>	<i>Phragmites communis</i> (Triebe)	<i>Potamogeton pectinatus</i>	<i>Ranunculus fluitans</i>
Datum	19.2.1978	6.4.1978	24.11.1977	13.1.1978
Dauer der Beobachtung (min)	600	720	600	540
Dauer der Nahrungssuche (min)	315	158	497	496
Tauchsprünge / min (n = 50)	—	—	3,0	3,2
gefressene Triebe / h	—	18	—	—
Pickfrequenz / min (n = 50)	83,9	—	—	—
Nahrungsmenge (g) pro Tauchsprung bzw. Pick	0,042	3,4	2,0	2,3
Nahrung total (g)	1110,0	734,4	2982,0	3650,5
umsetzbare Energie kJ/g (Frischsubstanz)	0,575	0,962	0,238	0,274
Tagesenergiebedarf kJ/24 h	639,5	706,4	710,6	1003,2

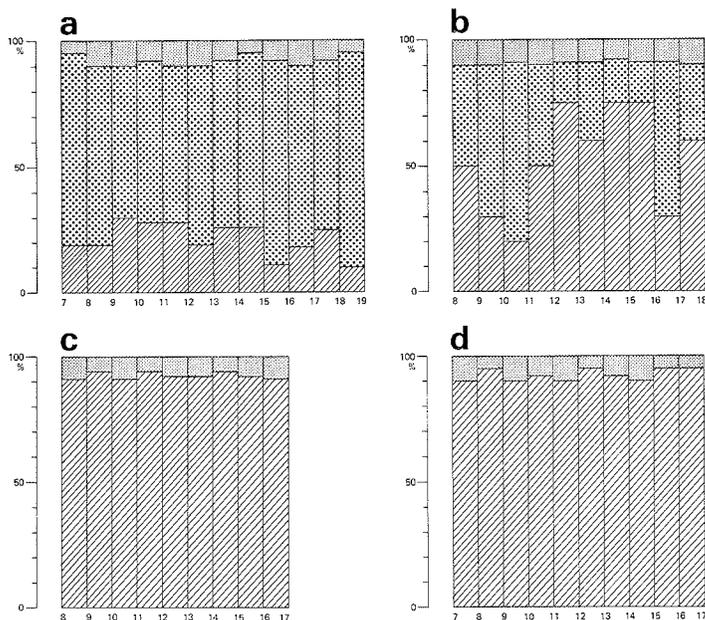


ABB. 9 a–d. Tagesaktivität des Bläßhuhns (a) auf dem Klingnauer Stausee 6.4.1978, Nahrung Schilftriebe; (b) am Wichelsee 18.3.1978, Nahrung Gras; (c) am Rhein bei Rietheim 13.1.1978, Nahrung *Ranunculus fluitans*; (d) am Wichelsee 4.11.1977, Nahrung *Potamogeton pectinatus*. Abszisse = Tageszeit; Ordinate = Prozentwerte; feiner Punktraster = Gefiederpflege; grober Punktraster = Ruhe; Schraffur = Nahrungssuche. – Daily activity of Coots (a) on Klingnau Reservoir 6.4.1978, diet: reed shoots; (b) on the Wichelsee 18.3.1978, diet: grass; (c) on the river Rhine near Rietheim 13.1.1978, diet: *Ranunculus fluitans*; (d) on the Wichelsee 4.11.1977, diet: *Potamogeton pectinatus*. Abscissa = time; ordinate = percentage; small spots = preening; large spots = resting; hatched = foraging.

bentrespe weniger umsetzbare Energie enthält als Schilftriebe (dies gilt auch für alle andern vom Bläßhuhn genutzten Grasarten). Deshalb muß das Bläßhuhn pro Stunde durchschnittlich 30 min (= 50 %) für die Nahrungsbeschaffung verwenden. Wenn sich das Bläßhuhn von Flutendem Hahnenfuß ernährt (Abb. 9c), muß es pro Stunde während durchschnittlich 54 min (= 90 %) Nahrung aufnehmen. Gleichviel Zeit erfordert die Nahrungsbeschaffung bei ausschließlicher Ernährung von Kammförmigem Laichkraut (Abb. 9d). Das Bläßhuhn muß für den Erwerb gleicher Mengen an umsetzbarer Energie pro Tag etwa 1 Stunde mehr aufwenden, da diese Nahrungspflanze nur 0,24 kJ/g (FS) enthält (gegenüber dem Flutendem Hahnenfuß mit 0,27 kJ/g FS).

Die Ergebnisse schwanken je nach Art des Nahrungserwerbs. Der Tagesenergiebedarf ist um so höher, je mühsamer die Beschaffung der Nahrung ist (Tab. 4). Ein 700 g schweres Bläßhuhn benötigt in Gefangenschaft während 24 h 476 kJ⁷, beim Weiden an Land 639 kJ, beim Nahrungserwerb grüdelnd und schwimmend auf einem stehenden Gewässer 710 kJ und tauchend auf einem

⁷ 1 kJ = 0,239 Kcal.

TABELLE 5. Tagesbedarf eines 700 g schweren Bläßhuhns, wenn es sich von einer einzigen Pflanze ernähren würde. Angaben in g Frischsubstanz. – *Daily fresh matter requirement (g) of a 700 g Coot if supplied by a single plant species.*

Pflanzenart	in Ruhe	bei Aktivität
	Ruheumsatz 347 kJ/24 h	Erhaltungsbedarf 694 kJ/24 h
<i>Phragmites communis</i> (Blätter)	275	550
<i>Phragmites communis</i> (Triebe)	360	720
<i>Bromus racemosus</i>	603	1206
<i>Ranunculus fluitans</i>	1262	2525
<i>Potamogeton pectinatus</i>	1456	2912
<i>Myriophyllum spicatum</i>	1666	3333
<i>Elodea canadensis</i>	2163	4326
<i>Cladophora glomerata</i>	4707	9415

fließenden Gewässer etwa 1003 kJ. Die Nahrungsbeschaffung auf einem Fließgewässer ist besonders energieaufwendig, weil das Bläßhuhn ununterbrochen gegen die Wasserströmung anzukämpfen hat.

Schon bei der Annahme, daß das Bläßhuhn seinen Nahrungsbedarf ausschließlich schwimmend zu decken vermag (Erhaltungsbedarf 694 kJ/24 h) zeigt sich, daß je nach Pflanzenart entsprechend deren umsetzbarer Energie sehr unterschiedliche Tagesmengen aufgenommen werden müssen (Tab. 5). Ernährt es sich ausschließlich von Schilftrieben, so hat es davon pro Tag eine Menge zu fressen, die ungefähr seinem eigenen Körpergewicht entspricht. Es müßte das 3,6fache seines Körpergewichtes bei Ernährung mit Flutendem Hahnenfuß bzw. das 4,1fache bei Ernährung mit Kammförmigem Laichkraut aufnehmen. Dabei stellt sich die Frage nach der Rentabilität. Das Kammförmige Laichkraut dürfte vermutlich dicht bei der Rentabilitätsgrenze liegen. Da es am Wichelsee im Oktober und November als wichtigste Ersatznahrung auftritt, muß es in der Lage sein, den täglichen Energiebedarf des Bläßhuhns zu decken. Aufgrund des geringen Gehalts an umsetzbarer Energie liegt das Ahrige Tausendblatt jenseits der Rentabilitätsgrenze. Die Ernährung mit nur dieser Pflanzenart würde eine viel zu große Tagesmenge erfordern. Ebenso scheint eine Antwort auf die Frage gegeben zu sein, weshalb die Wasserpest in der Gesamtnahrung nicht besser vertreten ist, obwohl das Bläßhuhn beispielsweise am Wichelsee ausgedehnte, leicht zugängliche Bestände vorfindet. Würde es sich nur mit Wasserpest ernähren, so wäre eine Tagesmenge notwendig, die seinem 6,1fachen Körpergewicht entspricht. Absolut unrentabel ist die Ernährung mit der Astalge (und somit mit Grünalgen ganz allgemein): Die Tagesration müßte dem 13,4fachen Körpergewicht entsprechen. Solche Mengen würden nicht nur das Fassungsvermögen des Magen-Darmtraktes übersteigen, sondern wären binnen 24 h gar nicht beizubringen.

7. Diskussion

7.1. Verdaulichkeit

Vergleichen wir das Bläßhuhn mit dem Birkhuhn, so stellen wir fest, daß die Nahrung bei entsprechendem Rohfasergehalt ähnlich verdaut wird. Das Bläßhuhn verdaut die organische Substanz in den Schilftrieben (Rohfasergehalt 26 %) zu 22 %, das Birkhuhn die Nadeln von *Picea abies* (Rohfasergehalt 28,6 %) zu

19,4 % (Zbinden 1979). Es fällt auf, daß das Birkhuhn die leicht hydrolysierbaren Kohlenhydrate bedeutend besser, das Rohprotein aber schlechter verwertet als das Bläßhuhn⁸. Ein Vergleich hinsichtlich Umsetzbarkeit der Energie ist insofern schwer zu ziehen, als die Nahrung des Birkhuhns reicher an Bruttoenergie ist als jene des Bläßhuhns. Dennoch dürfen wir annehmen, daß aufgrund einer einzigen Vergleichsmöglichkeit die Umsetzbarkeit der Energie bei gleichem Bruttoenergie- und Rohfasergehalt ungefähr gleich ist. Die UE in Nadeln von *Picea abies* (Bruttoenergie 21,13 kJ/g) erreicht beim Birkhuhn einen Wert von 3,77 kJ/g, jene in *Bromus racemosus* (Bruttoenergie 19,0 kJ/g, Rohfasergehalt 28,9 %) beim Bläßhuhn einen Wert von 3,48 kJ/g. Eine bessere Verdaulichkeit fanden Pulliainen et al. (1968) beim Moorschneehuhn: Dieses Rauhfußhuhn verdaut die organische Substanz in den Heidelbeertrieben (Rohfasergehalt 27,0 bis 30,8 %) zu 31,1 %. Wenn wir unsere Ergebnisse aus den Verdauungsversuchen jenen von Haustieren gegenüberstellen, so wird die schlechte Verwertung der Nährstoffe beim Bläßhuhn besonders deutlich. Fütterungsexperimente beim Haushuhn mit Luzernengrünmehl (Rohfasergehalt 27,5 %) lieferten eine Verdaulichkeit von 34 % für die organische Substanz (Jeroch 1972). Wiederkäuer (z. B. Rinder) verdauen die organische Substanz im Futter, welches einen Rohfasergehalt von 25,2 % aufweist, zu 71,1 % (vgl. Schiemann 1971).

Es erstaunt deshalb nicht, daß das Bläßhuhn – bedingt durch die schlechte Verdaulichkeit der organischen Substanz – außerordentlich viel Zeit in die Nahrungssuche investieren muß. Da die zur Deckung des Erhaltungsbedarfs erforderlichen Tagesmengen z. T. sehr hoch sind (vgl. Kap. 6), ist das Bläßhuhn in der zweiten Hälfte des Winters nicht in der Lage, diese beizubringen. Die Folge ist eine Gewichtsabnahme bedingt durch den Abbau von Körperfett. Eine Abnahme der mittleren Körpergewichte stellte ich bei den Bläßhuhnpopulationen am Rhein, Wichelsee und auf der Limmat bei Zürich besonders im Februar und März fest (Abb. 10). Zu dieser Zeit sind die *Ranunculus fluitans*-Bestände im Rhein stark abgeweidet, und die Bläßhühner können ihre Nahrung nur noch durch energieaufwendiges, tiefes Eintauchen beschaffen. Am Wichelsee ernähren sie sich im Februar und März zum großen Teil von Nahrung, die schlecht verdaut wird (Algen, Gras, pflanzlicher Detritus). Durch die Verknappung der *Dreissena*-Nahrung in der Limmat bei Zürich (in Zürich überwinterten in den vergangenen zehn Jahren zwischen 1000 und 3000 Bläßhühner) sind die Bläß-

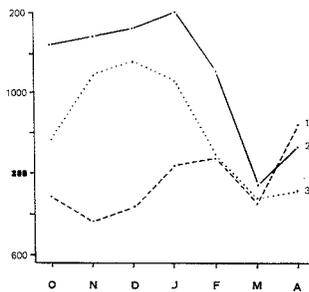


ABB. 10. Veränderung der mittleren Körpergewichte erlegter Bläßhühner in den Winterbiotopen. Ordinate Körpergewicht (g), Abszisse Jahreszeit (Monate), 1 = Rhein bei Rietheim, 2 = Limmat bei Zürich, 3 = Wichelsee. – Variability of the average weights of shot Coots in the winter habitats. Ordinate = weights (g), abscissa = season (months), 1 = Rhine near Rietheim, 2 = Limmat near Zürich, 3 = Wichelsee.

⁸ Zbinden (1979) hat darauf hingewiesen, dass die effektive Proteinverwertbarkeit aufgrund der errechneten Zahlen wegen der in den verschiedenen Birkhuhn-Versuchen unterschiedlichen Blinddarmkormenge nicht beurteilbar ist.

TABELLE 6. Haupt-, Ersatz- und Zusatznahrung des Bläßhuhns in den vier untersuchten Winterbiotopen. – *Main food, substitute food and complementary food of the Coot in four wintering sites.*

	Wichelsee	Klingnauer Stausee	Rhein b/Rietheim	Limmat b/Zürich
Hauptnahrung	<i>Phragmites communis</i>	<i>Phragmites communis</i>		<i>Dreissena polymorpha</i>
wichtigste Ersatznahrung	<i>Potamogeton pectinatus</i>	Gras	<i>Ranunculus fluitans</i>	pflanzlicher Detritus
weitere Ersatznahrung	pflanzlicher Detritus (Nov-Apr) Gras (Jan-März)	pflanzlicher Detritus	pflanzlicher Detritus	
Zusatznahrung regelmäßig	Grünalgen Jochalgen		Grünalgen	<i>Elodea canadensis</i>
Zusatznahrung temporär	<i>Elodea canadensis</i>	Grünalgen <i>Myriophyllum</i>		Grünalgen

hühner gezwungen, zum Teil auf Wasserpest und pflanzlichen Detritus auszuweichen. Die Nahrungszusammensetzung aus mehrheitlich pflanzlichen Stoffen enthält weniger umsetzbare Energie als *Dreissena*. Zudem ist die erforderliche Tagesmenge für Wasserpest enorm hoch. Wenn hingegen genügend und leicht zugängliche Nahrung (pflanzliche und tierische) zur Verfügung steht – wie dies in allen drei Winterbiotopen in der ersten Hälfte des Winters der Fall ist – kann das Bläßhuhn damit Fettreserven aufbauen. Die Zunahme der mittleren Körpergewichte dauert am Rhein bei Rietheim von November bis Februar, auf der Limmat bei Zürich und am Wichelsee von Oktober bis Januar bzw. Dezember.

7.2. Zur Selektion pflanzlicher und tierischer Nahrung

Je nach Energiegehalt kann die Nahrung in Haupt-, Ersatz- und Zusatznahrung eingeteilt werden (Tab. 6). Die Hauptnahrung liefert im allgemeinen (pro Zeiteinheit) am meisten umsetzbare Energie (UE). Die aus einer oder mehreren Komponenten bestehende Ersatznahrung vermag den Energiebedarf des Konsumenten ganz oder weitgehend zu befriedigen, ist aber aus irgendeinem Grund weniger beliebt als die Hauptnahrung und wird deshalb erst in größerer Menge aufgenommen, wenn das Hauptnahrungsangebot unter eine bestimmte Rentabilitätsschwelle sinkt. Die Zusatznahrung ist energetisch meist uninteressant, kann den Konsumenten gegebenenfalls aber mit Mengen- und Spurenelementen versorgen. Eine saisonale Variation der pflanzlichen und tierischen Nahrung läßt sich nur dort nachweisen, wo starke Schwankungen im Angebot auftreten. In der Limmat bei Zürich tritt im Nahrungsangebot während des ganzen Winterhalbjahres die Wandermuschel auf. Sie bildet für das Bläßhuhn entsprechend ihrer Bruttoenergie (2,55 kJ/g Frischsubstanz, Hölzinger 1977) von Oktober bis April die Hauptnahrung (da vorläufig über die umsetzbare Energie der *Dreissena*-Nahrung noch nichts bekannt ist, verwende ich als Vergleichseinheit die Bruttoenergie). Entsprechend dem Gehalt an UE bildet der Flutende Hahnenfuß am Rhein die wichtigste Ersatznahrung. Während des ganzen Winters drängt sich hier ein Wechseln auf eine andere Nahrungspflanze nicht auf. Am Klingnauer Stausee bildet Schilf von April bis September die Hauptnahrung. Von Oktober

TABELLE 7. Mengenelemente in den wichtigsten Nahrungspflanzen des Bläßhuhns, Angaben in % der Trockensubstanz. – *Proportion of magnesium, calcium and phosphorus in the most important feeding plants of the Coot (values in % of dry matter).*

	30.9.1975			12.11.1975		
	Mg	Ca	P	Mg	Ca	P
<i>Myriophyllum spicatum</i>	1,02	4,95	0,77	0,66	1,92	0,30
<i>Ranunculus fluitans</i>	1,45	2,14	0,64	0,99	3,83	0,44
<i>Phragmites communis</i>	0,32	0,10	0,05	0,23	1,06	0,39
<i>Scirpus lacustris</i>	0,13	0,10	0,06	0,19	1,44	0,48
<i>Bromus racemosus</i>	0,47	0,54	0,21	0,25	1,09	0,56
<i>Elodea canadensis</i>	1,41	22,25	0,38	0,62	17,53	0,17
<i>Cladophora glomerata</i>	0,96	3,18	0,04			
<i>Potamogeton pectinatus</i>	0,46	10,95	0,32			
<i>Potamogeton perfoliatus</i>	1,38	16,84	0,17			

bis März ernährt sich das Bläßhuhn zur Hauptsache von Gras und pflanzlichem Detritus. Beide Nahrungskomponenten spielen in diesem Winterbiotop die Rolle der Ersatznahrung. Eine starke Variation läßt sich am Wichelsee beobachten. Im September bilden Schilfblätter ihrer hohen Werte an UE wegen die Hauptnahrung. Im Oktober sucht das Bläßhuhn das Kammförmige Laichkraut als wichtigste Ersatznahrung, weil in diesem Monat energiereichere Nahrung fehlt. Von Januar bis März spielt Gras als weitere Ersatznahrung eine wichtige Rolle. Damit die Bläßhühner zur Grasnahrung gelangen können, müssen sie das Wasser verlassen, was sie der stärkeren Feindbedrohung wegen erst tun, wenn sie sonst nicht mehr genügend Nahrung finden.

Der pflanzliche Detritus in der Aare bei Klingnau enthält eine durchschnittliche Bruttoenergie von 17,57 kJ/g TS (eigene Untersuchungen), Schwoerbel (1974) nennt Bruttoenergiewerte von 18,82 kJ/g TS. Dazu kommt eine sparsame Art des Nahrungserwerbs «schwimmend», so daß pflanzlicher Detritus energetisch sehr positiv zu beurteilen ist. Aus diesem Grunde bildet er in allen vier Winterbiotopen die Ersatznahrung.

In Zürich und zum Teil auch am Wichelsee übernimmt die Wasserpest mit einem Gehalt von durchschnittlich 10,55 kJ/g TS (Bruttoenergie) die Funktion der temporären Zusatznahrung. Vor allem im Winter ist die Wasserpest relativ nährstoffarm (Tab. 7). Auffällig ist aber der sehr hohe Calciumgehalt, der für die temporäre Nutzung ausschlaggebend sein könnte. Zur Zusatznahrung sind ferner Grün-, Blau- und Kieselalgen zu zählen. Aufwuchsdiatomeen gehören mit 13,45 kJ/g TS (Schwoerbel 1974) im Grunde genommen zu den energiereichen Nahrungskomponenten. Wegen ihres Kieselsäurepanzers, der die Verdauungssäfte an ihrer Tätigkeit hindert, dürfte die Verdaulichkeit aber schlecht sein.

Das Bläßhuhn kann also ganz offensichtlich zwischen energetisch «interessanten» und «uninteressanten» Nahrungspflanzen unterscheiden. Daß Nahrungserwerb und Mageninhalte nicht nur das Nahrungsangebot widerspiegeln, zeigen folgende Beobachtungen vom Wichelsee: Das Kammförmige Laichkraut läßt sich in den Mägen so lange nachweisen, als es auf dem Seegrund gedeiht und gefressen werden kann. Vom Schilf ernähren sich die Bläßhühner bis Ende September. Im Oktober wenden sie sich von dieser Nahrungspflanze ab, da die Schilfblätter mit dem Alter zäh werden. Während des ganzen Jahres steht

TABELLE 8. Aminosäurezusammensetzung des Proteins von Nahrungspflanzen des Bläßhuhns. Angaben in g Aminosäure pro 100 g Rohprotein. – *Amino acid composition of the protein in feeding plants of the Coot. Results in g amino acid per 100 g crude protein.* Pp = *Potamogeton pectinatus*, Rf = *Ranunculus fluitans*, PhcT = *Phragmites communis* Triebe/shoots, PhcB = *Phragmites communis* Blätter/leaves, Lp = *Lolium perenne*, Gr = Durchschnittswerte verschiedener Grasarten/average of different grasses (Werte für *Phragmites* nach Mason 1975, für *Lolium* nach Nehring 1970 und für verschiedene Grasarten nach Altschul 1958).

	Pp	Rf	PhcT	PhcB	Lp	Gr
Rohprotein in % der TS	18,7	26,6	20,9	27,0	21,0	19,4
Lysin	5,0	4,8	6,1	3,8	5,4	7,2
Histidin	1,7	1,6	1,5	1,2	1,9	3,1
Arginin	5,7	3,9	3,4	1,8	5,0	6,7
Threonin	5,0	4,3	4,8	2,8	4,4	6,7
Valin	8,6	7,8	5,6	3,3	5,4	10,3
Methionin	1,6	1,4	–	–	1,7	2,1
Isoleucin	4,4	3,6	3,5	2,2	4,6	9,3
Leucin	7,8	6,9	6,4	4,3	7,6	13,4
Tyrosin	3,0	3,1	3,1	1,2	2,2	–
Phenylalanin	6,2	4,8	0,6	0,2	4,8	8,8
Tryptophan	–	–	–	–	1,5	2,1
Cystin	1,7	1,4	–	–	1,3	–

Grasnahrung zur Verfügung. Die Bläßhühner profitieren davon aber nur von Januar bis März. Das Fieber-Quellmoos *Fontinalis antipyretica* wird nur im März und die Bachbunge *Veronica beccabunga* überhaupt nicht gefressen. In der unteren Hälfte des Wichelsees gedeiht das durchwachsene Laichkraut (vgl. Abb. 3). Obwohl diese Wasserpflanze hier leicht zugänglich und z. B. aus der UdSSR als Bläßhuhnnahrung bekannt ist (Popow 1938), wird sie am Wichelsee nicht gefressen. Die Bläßhühner halten sich eher selten in der unteren Seehälfte auf, was auf die stärkere Strömung des Wassers und/oder die periphere Lage des Laichkrautbestandes zurückzuführen sein mag.

7.3. Aminosäuregehalt der Nahrungspflanzen

Die mit der Nahrung aufgenommenen Proteine müssen vor allem den Bedarf an essentiellen Aminosäuren (AS) sicherstellen. Es stellt sich deshalb die Frage, ob die pflanzliche Haupt- und Ersatznahrung einen ausreichenden AS-Gehalt aufweisen. Zur Beurteilung der pflanzlichen Proteine müssen wir zu unseren Ergebnissen (Tab. 8) jene aus Fütterungsexperimenten beim Haushuhn beziehen. Im Vergleich zum AS-Bedarf von Legehennen (vgl. Bedarf von Legehennen nach Bolton & Blair 1974 in Pauli 1978) enthält *Lolium perenne* von allen essentiellen und halbessentiellen AS genügende Mengen. Bei *Potamogeton pectinatus* und *Ranunculus fluitans* fehlt die AS Tryptophan. Obwohl wir über die Verdaulichkeit der einzelnen AS nichts wissen, dürfen wir doch annehmen, daß das Bläßhuhn den eigenen AS-Bedarf mit den drei Nahrungspflanzen zu decken vermag. Kleiner ist das AS-Spektrum in Schilftrieben und -blättern. Die beiden schwefelhaltigen AS Methionin und Cystin sowie Tryptophan fehlen ganz, und Phenylalanin und Tyrosin zusammen sind in ungenügender Menge vertreten. In den Schilfblättern ist außerdem der Gehalt an Lysin, Arginin und Isoleucin zu niedrig. Alle übrigen AS sind in ausreichender Menge vertreten.

TABELLE 9. Ergebnisse der Untersuchungen von Schlammproben (je 10,8 dm² Schlammfläche) am Klingnauer Stausee (siehe Abb. 11). – *Analysis of the mud from Klingnau Reservoir. Each sample collected from a mud area of 10,8 dm² (further details in figure 11).*

Datum	Probe	Anzahl und Art der Tierformen
31.10.1975	1	36 <i>Chironomus</i> -Larven, 10 <i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>
31.10.1975	2	2 <i>Chironomus</i> -Larven, 3 <i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>
31.10.1975	3	30 <i>Chironomus</i> -Larven
31.10.1975	4	3 <i>Chironomus</i> -Larven, 1 <i>Helobdella stagnalis</i> 1 <i>Unio pictorum</i> (leere Schale)
31.10.1975	5	57 <i>Chironomus</i> -Larven, 1 <i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>
28.12.1975	1	keine makroskopischen Organismen gefunden
28.12.1975	2	3 <i>Chironomus</i> -Larven
28.12.1975	3	1 <i>Chironomus</i> -Larve, 1 <i>Sialis</i> -Larve, 1 <i>Lumbriculus</i> 1 <i>Anodonta cygnea</i> (leere Schale)
28.12.1975	4	5 <i>Chironomus</i> -Larven, 1 <i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>
28.12.1975	5	16 <i>Chironomus</i> -Larven, 1 <i>Lumbriculus</i>

Solange sich das Bläßhuhn im Spätsommer von Schilfblättern ernährt, müssen ihm die fehlenden essentiellen AS durch Ersatz- und Zusatznahrung zugeführt werden.

7.4. Tierische Nahrung

In den drei Winterbiotopen Wichelsee, Klingnauer Stausee und Rheinabschnitt bei Rietheim ernährt sich das Bläßhuhn praktisch ausschließlich von pflanzlichen Stoffen. Die tierische Nahrung ist verschwindend klein. Diese Ergebnisse decken sich weitgehend mit den Befunden vom Sempachersee (Hurter 1972). Vergleicht man die Ergebnisse von Schlammprobenuntersuchungen⁹ am Klingnauer Stausee der beiden Winter 1975/76 (Abb. 11 und Tab. 9) und 1967/68 (Willi 1970) miteinander, so stellt man einen starken Rückgang sowohl der Artenzahl als auch der Abundanz fest. Willi fand beispielsweise auf einem dm² Schlammfläche 125 Zuckmückenlarven *Chironomus plumosus*; meine Untersuchungen ergaben noch eine Dichte von 0–5,7/dm². Die Gattung *Tubifex* sp. als Leitorganismen der Wassergüteklasse IV (= außergewöhnlich stark verschmutzt) fand Willi noch in einer Dichte von 1000–2000 Exemplaren pro dm². In meinen Schlammproben fehlte diese Tiergattung völlig. Die Wasserqualität des Klingnauer Stausees hat sich im Laufe der letzten Jahre wesentlich verbessert. Dadurch hat sich die Wirbellosenfauna und somit die Nahrungsgrund-

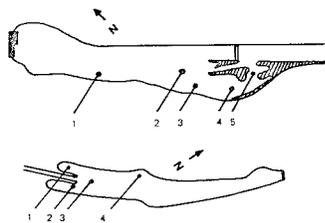


ABB. 11. Probeentnahmestellen am Klingnauer Stausee (oben) und am Wichelsee (unten). Wassertiefen für den Klingnauer Stausee (cm): 1 = 40, 2 = 50, 3 = 100, 4 = 50, 5 = 20 und für den Wichelsee: 1 = 40, 2 = 30, 3 = 60, 4 = 50. – *Sample sites on Klingnau Reservoir (above) and on the Wichelsee (below). The depth of the water for Klingnau Reservoir (cm): 1 = 40, 2 = 50, 3 = 100, 4 = 50, 5 = 20 and for the Wichelsee: 1 = 40, 2 = 30, 3 = 60, 4 = 50.*

⁹ An jeder der 4 bzw. 5 Probeentnahmestellen wurden 3 Schlammbaggerschaufeln von je 3,3 l gefüllt. Beim Füllen bestrichen sie eine Fläche von je 360 cm². Die Schlammproben wurden auf einem Blech ausgebreitet und auf Wirbellose untersucht.

TABELLE 10. Ergebnisse der Untersuchungen von Schlammproben (je 10,8 dm² Schlammfläche) am Wichelsee (siehe Abb. 11). – *Analysis of mud from the Wichelsee (further details in figure 11).*

Datum	Probe	Anzahl und Art der Tierformen	
23.10.1975	1	1 <i>Anodonta cygnea</i>	
23.10.1975	2	1 <i>Tubifex tubifex</i>	
23.10.1975	3	7 <i>Chironomus</i> -Larven,	1 <i>Sialis</i> -Larve
23.10.1975	4	11 <i>Chironomus</i> -Larven,	1 <i>Lumbriculus variegatus</i> , 3 <i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>
8. 1.1976	1	3 <i>Tubifex tubifex</i>	
8. 1.1976	2	1 <i>Tubifex tubifex</i> ,	5 <i>Chironomus</i> -Larven, 1 <i>Unio pictorum</i>
8. 1.1976	3	5 <i>Chironomus</i> -Larven	
8. 1.1976	4	14 <i>Potamanthus</i> -Larven, 23 <i>Chironomus</i> -Larven,	3 <i>Ephemera</i> -Larven 1 <i>Tubifex tubifex</i> 1 <i>Lumbriculus variegatus</i>

lage für verschiedene Tauch- und Gründelenten stark verändert. Für das Fehlen der Chironomiden im Magen der Bläßhühner sind die geringe Dichte im Nahrungsangebot und die Tatsache, daß sich das Bläßhuhn auf der Nahrungssuche rein optisch orientiert, maßgebend. Die Chironomiden, welche sich im Grundschlamm versteckt halten, können vom Bläßhuhn nicht gesehen werden. Der starke Rückgang des Bläßhuhns am Klingnauer Stausee in den letzten Jahrzehnten ist aber nicht nur auf die quantitative Abnahme der Wirbellosenfauna zurückzuführen. Vielmehr hat die rückläufige Entwicklung der submersen Wasserpflanzen hauptsächlich im oberen Teil des Stausees zur Abnahme der Bläßhuhnbestände beigetragen (Willi 1973). Am 13.3.1939 wurden auf dem ganzen Stausee 1800 und im Dezember 1940 noch 1200 Exemplare gezählt. Diese Zahlen wurden in den folgenden Jahrzehnten nie mehr erreicht, weil die zunehmende Verlandung einen Großteil dieser Wasserpflanzen zuschüttete und deren Nährstoffe dem Seeboden allmählich entzogen wurden. Der Wichelsee läßt sich aufgrund des Vorkommens von *Tubifex tubifex* in die Wassergüteklasse IV einteilen (Abb. 11 und Tab. 10). Die Dichte der Tubificiden beträgt 0,1–0,3 / dm², jene der Chironomiden 0,7–2,3 / dm². Auch an diesem Gewässer ist die Dichte der Wirbellosenfauna sehr gering; deshalb fehlt tierische Nahrung in den Bläßhuhnmägen weitgehend.

7.5. Die Rolle des Bläßhuhns in der Konsumentenkette – Folgerungen für eine Jagdstrategie

7.5.1. Positiver Einfluß auf ein Gewässer

Es geht hier um die Frage nach dem Einfluß des Bläßhuhns auf die Primärproduktion. Im Untersuchungsgebiet «Grien» bei Rietheim läßt sich für den Flutenden Hahnenfuß auf einer Fläche von rund 74 600 m² eine jährliche Primärproduktion von 125 000 kg berechnen (Stand September 1977). Aufgrund des Erhaltungsbedarfs auf einem Fließgewässer bei schwimmendem und tauchendem Nahrungserwerb (1003 kJ/24 h) sowie des Gehaltes an umsetzbarer Energie für *Ranunculus fluitans* (0,27 kJ/g FS) läßt sich für ein Bläßhuhn eine Tagesmenge von 3,6 kg berechnen. Von Oktober 1977 bis März 1978 ergibt sich entsprechend der Bläßhuhnpopulation (Oktober 54, November 36, Dezember 190, Januar 62, Februar 192, März 82 Ex.) eine Gesamtmenge von 66 000 kg.

TABELLE 11. Berechnung des Verbrauchs an pflanzlichem Detritus durch das Bläßhuhn am Klingnauer Stausee, Winter 1977/78. – *Consumption of vegetable detritus by Coots on the Klingnau Reservoir, winter 1977/78.*

Monat	Anzahl Bläßhühner	prozentualer An- teil an der Gesamtnahrung (vgl. Abb. 2)	gefressene Menge (in kg Frisch- substanz)
Oktober	39	37	740
November	74	20	736
Dezember	105	22	1184
Januar	117	57	3428
Februar	158	13	952
März	228	22	2576
Summe			9616

Die Bläßhühner sind also in der Lage, 53 % der Primärproduktion zu beseitigen. Das auf den Menschen toxisch wirkende Protoanemonin, welches im Flutenden Hahnenfuß nachgewiesen wurde (vgl. Thomas 1975), scheint auf die Bläßhühner keinen sichtbaren Einfluß zu haben, da dieser Giftstoff im sauren Milieu des Bläßhuhnmagens chemisch verändert wird. Der Flutende Hahnenfuß stirbt im Winter nicht ab, sondern kann sich unter bestimmten Verhältnissen sogar weiterentwickeln. Zur Elimination dieser unerwünschten Wucherpflanze leistet das Bläßhuhn einen beachtlichen Beitrag. Entlang des Rheins – zumindest dort, wo der Flutende Hahnenfuß massenhaft vorkommt – sollten die Jagd auf das Bläßhuhn ganzjährig eingestellt und Störungen auf ein Minimum reduziert werden.

Da der pflanzliche Detritus in den Winterbiotopen eine wichtige Nahrungskomponente ist, sei an dieser Stelle auf die Beseitigung des Detritus durch das Bläßhuhn am unteren Aarelauf hingewiesen. Der Erhaltungsbedarf des Bläßhuhns bei schwimmendem Nahrungserwerb beträgt rund 710 kJ/24 h. Bei einem Gehalt an umsetzbarer Energie für pflanzlichen Detritus von 0,41 kJ/g (FS) läßt sich unter Berücksichtigung des Detritusanteils an der Gesamtnahrung von Oktober bis März eine Gesamtmenge von 9600 kg berechnen (Tab. 11). Damit leistet das Bläßhuhn auch hier einen nicht zu unterschätzenden Beitrag zur Gewässerreinigung. Am Wichelsee ernährt es sich im Oktober und November zur Hauptsache vom Kammförmigen Laichkraut. Ende September 1977 stand auf einer Gesamtfläche von 64 000 m² eine Primärproduktion von 64 900 kg zur Verfügung. In den beiden Monaten fraßen die 200 bzw. 209 Bläßhühner davon rund 36 000 kg (= 55 %). Meines Wissens ist über die Wachstumsbedingungen des Kammförmigen Laichkrautes nichts bekannt. Vermutlich spielt aber dabei die starke Gewässereutrophierung eine Rolle. Im November beginnen sich die Laichkrautbüschel vom Seegrund zu lösen und treiben allmählich seeabwärts. Da sie vom Rechen des Druckstollens am unteren Seeende aufgefangen werden, müssen sie periodisch entfernt werden. Das Bläßhuhn und andere Wasservögel (z. B. Stock- und Tafelente) tragen jedes Jahr zu einer starken Dezimierung der submersen Wasserpflanzenbestände bei.

7.5.2. Negativer Einfluß auf die Schilfpflanze

Im Februar und März 1975 fand ich in den Mägen von zwei am Klingnauer Stausee erlegten Bläßhühnern Fasern von Schilfrhizomen (vgl. Hurter 1972). Es

stellt sich nun die Frage, ob das Bläßhuhn die feinen Haare der Schilfrhizome gezielt frißt oder ob es sie nur dann abreißt, wenn es nach den Aufwuchsalgen taucht, welche die Rhizome überziehen. Das Entfernen der feinen Rhizomhaare kann die Schilfpflanzen gefährden. Um die Frage der Beliebtheit zu klären, versuchte ich, gefangene Bläßhühner mit frischen Schilfrhizomen zu füttern. Die Bläßhühner fraßen nichts. Ohne Erfolg waren auch Fütterungsversuche, bei denen ich getrocknete und gemahlene Schilfrhizome zu 40 % dem sonst beliebten Grundfutter beimengte (vgl. 2.3.). Mit einem Bruttoenergiegehalt von 15,68 kJ/g (TS) gehören die Schilfrhizome zu den mittleren Energieträgern innerhalb des Gesamtkonsums des Bläßhuhns. Verglichen mit allen vom Bläßhuhn konsumierten Nahrungspflanzen enthalten die Schilfrhizome am meisten Rohfaser (29,8 % bezogen auf die TS). Abgesehen davon, daß sie schlecht verdaut würden, sind sie vermutlich nicht nur zäh, sondern enthalten überdies einen unbeliebten Geschmacksstoff, was vom Versuchsablauf mit Grundfutter abgeleitet werden kann. Aufgrund der geringen Beliebtheit dürfen wir folgern, daß Schilfrhizome eher «zufällig» gefressen werden.

Wesentlich besser schmecken den Bläßhühnern die sprossenden Schilfrtriebe, die sehr viel UE liefern. Deutlich wird dies beim beobachteten Bläßhuhnmännchen am Klingnauer Stausee (vgl. Tab. 4), welches an einem Tag 216 Schilfrtriebe verschlang, die umgerechnet einem Gesamtgewicht von 734 g entsprechen. Bei seiner regelmäßigen Rückkehr zum Freßplatz verschlang es je 7 Schilfrtriebe à 3,4 g. Für die Verdauung dieser Schilfportionen benötigte es rund 25 Minuten. L. Schifferli (1978) schätzt, daß die Bläßhühner am Ostufer des Sempachersees im April auf einer Schilffläche von 5 m² in drei Tagen ungefähr 4,9 % der sprossenden Schilfrtriebe wegfressen. Eine starke Beeinträchtigung der jungen Schilfpflanzen durch das Bläßhuhn ist ebenfalls vom neu erstellten Reußstau bei Unterlunkhofen bekannt, wo die Bläßhühner durch das Fressen von Trieben das Aufkommen von Schilfpflanzen zum großen Teil verhindern (A. Grünig mdl.). Schließlich sei noch auf neuere Untersuchungen im Naturschutzgebiet Gwattlischenmoos am Thunersee hingewiesen, welche den negativen Einfluß des Bläßhuhns auf Schilfrtriebe ebenfalls unterstreichen (Stüssi 1978).

In den von mir untersuchten Winterbiotopen waren die Schilfschäden unbedeutend, da sich der Schilffraß weitgehend auf die Monate April und September beschränkte. Aufgrund von Verdaulichkeit, Erhaltungsbedarf und Tagesmenge würde ein Bläßhuhnpaar in den Monaten Mai bis August 132 kg Schilfblätter fressen, vorausgesetzt, daß es sich nur von diesen ernährt. Sollte sich ein Bläßhuhnpaar im Monat April ausschließlich von jungen Schilfrtrieben ernähren (womit der Bedarf an essentiellen Aminosäuren allerdings nicht gedeckt wäre), so müßte es etwa 43 kg oder 6350 Triebe fressen. Bei der Berechnung der tragbaren Dichte von Brutpaaren muß die Breite des Schilfsaumes mitberücksichtigt werden. Bei einer mittleren Schilfdichte von 53 Trieben/m² wäre in einem 10 m breiten Schilfsaum ein Abstand der Brutpaare von 180–200 m tragbar (diese Schilfdichte entspricht der obern Hälfte des Sempachersees, vgl. Hurter 1972). Hier würde ein Brutpaar im Monat April den achten Teil der Schilfrtriebe wegfressen. Der Schilfbestand hätte die Möglichkeit, diese Verluste wiederum auszugleichen. Bei einem Brutpaarabstand von 90–100 m würde bereits ein Viertel der Schilfrtriebe abgefressen und es wäre fraglich, ob der Schilfsaum diese Verluste verkraften könnte (= kritischer Grenzwert). Bei

TABELLE 12. Stickstoffausscheidung im Bläßhuhnkot. – Nitrogen content of excrements in relation to diet.

Art der Nahrungspflanze	g N in 100 g Nahrung (FS)	g N in 100 g Kot (FS)	effektive N-Belastung in g/24 h
<i>Myriophyllum spicatum</i>	0,25	0,17	5,66
<i>Potamogeton pectinatus</i>	0,34	0,18	5,24
<i>Ranunculus fluitans</i>	0,36	0,15	3,79
<i>Elodea canadensis</i>	0,16	0,07	3,02
<i>Cladophora glomerata</i>	0,11	0,03	2,83
<i>Phragmites communis</i> (Triebe)	0,90	0,37	2,66
<i>Bromus racemosus</i>	0,63	0,21	2,53
<i>Phragmites communis</i> (Blätter)	1,22	0,33	1,81

einem 5 m breiten Schilfsaum beträgt demnach die zulässige Brutpaardichte 380–400 m (kritischer Grenzwert 180–200 m).

Schilf scheint eine hochwertige Nahrungspflanze zu sein; eine beliebtere Pflanze läßt sich nicht anbieten. Eine Abwendung vom Schilf ist nur bei einer Massentwicklung von *Dreissena* zu erwarten. Bei den von der Schweiz. Vogelwarte geplanten Brutbestandeserhebungen wäre deshalb durch eine geschickte Auswahl von Testgewässern vor allem auf den Einfluß der Schilfsaumbreite auf Brutpaardichte und Neststandorte zu achten; Paralleluntersuchungen an Gewässern mit und ohne *Dreissena* wären besonders erwünscht. An unserem Institut soll durch Beobachtungen während der Brutperiode geprüft werden, wie weit sich meine Berechnungen des Nahrungsbedarfs mit den wirklichen Verhältnissen decken. Ich möchte aber mit aller Deutlichkeit darauf hinweisen, daß die Schilfschäden nicht isoliert betrachtet werden dürfen. Den negativen Einflüssen durch das Bläßhuhn steht – wie unter 7.5.1. und 7.5.3. beschrieben – eine Reihe positiver gegenüber, wenn sie sich auch jahreszeitlich verschieden auswirken. Grünig (1975) weist in seinen Untersuchungen über den Schilfrückgang am Bodensee darauf hin, daß der Einfluß von Bläßhuhn und Schwan auf das Schilfsterben viel kleiner ist als die Beeinflussung durch die Veränderung der chemischen Zusammensetzung des Bodenseewassers. Für die Jahre 1926–1974 hat Grünig eine positive Korrelation zwischen Schilfrückgang und Stickstoff- bzw. Phosphorbelastung des Seewassers nachgewiesen.

7.5.3. Stickstoffausscheidung

Wasservögel können durch ihre Ausscheidungen ein Gewässer mehr oder weniger stark belasten, da sie N-haltige Moleküle in beträchtlichen Mengen ausscheiden. Diese Ausscheidungen bestehen zum größten Teil aus Ammoniak (NH_3), das durch die bakterielle Zersetzung der Proteine anfällt. Bakterien der Gattungen *Nitrosomonas* und *Nitrobacter* oxydieren das anfallende Ammoniak über Nitrit zu Nitrat (Nultsch 1977). Meine Untersuchungen bezüglich Ausscheidung des organisch gebundenen Stickstoffs basieren auf der Bestimmung des Gesamtstickstoffs in der Bläßhuhnnahrung und im Kot. Tab. 12 zeigt, daß die Stickstoffausscheidung von Pflanze zu Pflanze stark variiert. Am stärksten wird ein Gewässer bei ausschließlicher Ernährung von *Myriophyllum spicatum* belastet, gefolgt von *Potamogeton pectinatus*, *Ranunculus fluitans* und *Elodea canadensis*.

Am Rheinabschnitt bei Riethem halten sich an einem Tag durchschnittlich 98 Bläßhühner auf. Diese scheiden zusammen im ganzen Winterhalbjahr (Oktober bis März) ca. 100 kg Stickstoff aus. Die effektiv anfallende Stickstoffmenge liegt aber weit über diesem Wert, da sich am selben Rheinabschnitt noch durchschnittlich 70 Gründelenten und 20 Schwäne aufhalten, die sich größtenteils von derselben Wasserpflanze ernähren. Der Einfluß des Stickstoffs und anderer Faktoren auf das Wachstum von *Ranunculus fluitans* wird zurzeit untersucht (Diss. Hydrobiol.-Limnol. Station der Universität Zürich). Die Stickstoffausscheidung bei ausschließlicher Ernährung von Schilfblättern ist entsprechend der guten Verdaulichkeit des Rohproteins und der kleinen Tagesration relativ gering. Der Kot aus Schilfblättern belastet demnach ein Gewässer nur halb so stark wie Kot aus *Ranunculus fluitans*.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Nahrungsökologische Studien am Sempachersee (Hurter 1972) haben gezeigt, daß sich das Bläßhuhn hier im Winterhalbjahr zur Hauptsache von Gras und Grünalgen ernährt. Planmäßige Untersuchungen über die Winternahrung des Bläßhuhns beschränken sich im übrigen weitgehend auf das Kaspische Meer und Masuren (zusammenfassende Übersicht bei Kuhk & Schüz 1959 sowie Glutz, Bauer & Bezzel 1973). In der vorliegenden Studie geht es darum, anhand von vier charakteristischen Überwinterungsgewässern im nördlichen Alpenvorland eine umfassende Übersicht über die Winternahrung dieser Wasservogelart zu gewinnen, eventuelle Präferenzen zu erkennen und zu erklären. Das Zahlenmaterial wurde in den Winterhalbjahren 1974/75 bis 1977/78 gesammelt. Die Befunde führten dann zur Frage nach dem Erhaltungsbedarf in Abhängigkeit von der Art der Nahrungssuche. Die Ergebnisse dieser Untersuchungen ermöglichten erste Aussagen über den Einfluß des Bläßhuhns auf die Primärproduktion.

2. Am Klingnauer Stausee (Kanton Aargau) bildet das Schilf *Phragmites communis* von April bis September die Hauptnahrung. Von Oktober bis März ernährt sich das Bläßhuhn hauptsächlich von Gras und pflanzlichem Detritus. An Zusatznahrung findet es hier Grünalgen und Tausendblatt *Myriophyllum spicatum*. Schilf bildet auch am Wichelsee (Kanton Obwalden) die Hauptnahrung. Als Ersatznahrung stehen dem Bläßhuhn Kammförmiges Laichkraut *Potamogeton pectinatus* und pflanzlicher Detritus, als Zusatznahrung Grün- und Jochalgen sowie Wasserpest *Elodea canadensis* zur Verfügung. Der hohe Calciumgehalt der Wasserpest könnte für deren temporäre Nutzung durch das Bläßhuhn ausschlaggebend sein. Am Rheinabschnitt bei Riethem (Kanton Aargau) dominiert in der Nahrung der Flutende Hahnenfuß *Ranunculus fluitans*. Er bildet hier entsprechend seinem Gehalt an umsetzbarer Energie neben pflanzlichem Detritus die wichtigste Winternahrung. Auf der Limmat bei Zürich ist die Wandermuschel *Dreissena polymorpha* als Hauptnahrung von Bedeutung. Pflanzlicher Detritus übernimmt auch hier die Funktion der Ersatznahrung. Die Zusatznahrung setzt sich weitgehend aus *Elodea canadensis* und Grünalgen zusammen.

3. Die vom Bläßhuhn bevorzugte pflanzliche Nahrung ist reich an Rohprotein und leicht hydrolisierbaren Kohlenhydraten (Zucker, Stärke). Die sehr beliebten Blätter von *Phragmites communis* weisen noch im September einen Rohproteingehalt von 26 % und einen Gehalt an Zucker und Stärke von 41 % auf.

4. Die Verdaulichkeit der organischen Substanz schwankt bei den Nahrungspflanzen zwischen 16,0 und 26,9 %. Zwischen der Verdaulichkeit der organischen Substanz und dem Rohfasergehalt besteht eine negative Korrelation. Die Rohproteine werden bei *Potamogeton pectinatus* sehr gut, bei der Traubentrespe *Bromus racemosus* dagegen schlecht verdaut. Bei der Verdaulichkeit der leicht hydrolysierbaren Kohlenhydrate und des Rohfettes sticht ebenfalls *Potamogeton pectinatus* deutlich hervor.

5. Die Nahrungspflanzen des Bläßhuhns enthalten unterschiedliche Mengen an umsetzbarer Energie (UE). Hohe Werte zwischen 3,31 und 4,18 kJ/g (TS) enthalten Blätter und Triebe von *Phragmites communis*, *Bromus racemosus* und *Ranunculus fluitans*. Diese Nahrungspflanzen werden sehr gern gefressen. Aus den Ergebnissen

schließe ich, daß die UE einer Nahrungspflanze für die Nahrungsselektion ausschlaggebend ist.

6. Der Erhaltungsbedarf des Bläßhuhns entspricht je nach Aktivität einem Mehrfachen des Ruheumsatzes. So erfordert das Fressen von Gras auf einer Wiese den 1,8fachen, das Tauchen nach *Potamogeton pectinatus* in einem stehenden Gewässer (Wichelsee) den 2fachen und das Tauchen nach *Ranunculus fluitans* in einem Fließgewässer (Rhein) den 2,9fachen Ruheumsatz. Der Erhaltungsbedarf eines 700 g schweren Bläßhuhns beträgt auf einem stehenden Gewässer 694 kJ/24 h (bei gründelndem und tauchendem Nahrungserwerb). Ernährt es sich dabei ausschließlich von Schilfblättern und -trieben, so hat es davon pro Tag eine Menge zu fressen, die seinem 0,8fachen bzw. seinem eigenen Körpergewicht entspricht. Es müßte das 3,6fache seines Körpergewichtes bei Ernährung von *Ranunculus fluitans* bzw. das 4,1fache bei Ernährung von *Potamogeton pectinatus* aufnehmen. Absolut unrentabel wäre ausschließliche Ernährung von der Axtalge (*Cladophora glomerata*), denn die Tagesration müßte dem 13,4fachen Körpergewicht entsprechen. Neben der UE als primäres Selektionskriterium spielt die «Ernterentabilität» einer Nahrungspflanze eine entscheidende Rolle.

Solange genügend und leicht zugängliche Nahrung zur Verfügung steht, kann das Bläßhuhn in den Winterbiotopen (Rhein, Limmat, Wichelsee) Körperfett aufbauen. Die Fettsynthese äußert sich in der Zunahme der mittleren Körpergewichte. Da die erforderlichen Nahrungsmengen zum Teil sehr hoch sind, ist das Bläßhuhn bei Nahrungsverknappung in der zweiten Hälfte des Winters nicht mehr in der Lage, diese beizubringen. Die Folge davon ist ein Rückgang des mittleren Körpergewichtes.

7. Das Bläßhuhn kann positiv auf ein Gewässer einwirken, indem es dieses von wuchernden Wasserpflanzen und Detritus teilweise befreit. *Ranunculus fluitans* im Rhein eignet sich als Winternahrung sehr gut, da er alle essentiellen und halbessentiellen Aminosäuren in genügenden Mengen enthält. Die Bläßhühner fressen am Rheinabschnitt bei Rietheim während des Winterhalbjahres 53 % der Primärproduktion. Am Wichelsee findet das Bläßhuhn in *Potamogeton pectinatus* ebenfalls alle notwendigen Aminosäuren. Im Oktober und November frißt es etwa 55 % der Primärproduktion. Am unteren Aarelauf bei Klingnau beseitigen 100 Bläßhühner im Winterhalbjahr rund 9600 kg des angeschwemmten pflanzlichen Detritus.

Der negative Einfluß des Bläßhuhns auf *Phragmites communis* ist auf die Tatsache zurückzuführen, daß die Blätter und Triebe dieser Nahrungspflanze hohe Werte an umsetzbarer Energie aufweisen. Eine beliebtere Pflanze läßt sich dem Bläßhuhn nicht anbieten, obwohl der Bedarf an essentiellen Aminosäuren z. T. über Ersatz- und Zusatznahrung gedeckt werden muß. Ein Brutpaar kann pro Tag bis 1400 g Schilftriebe bzw. 1100 g Schilfblätter fressen. In einem 10 m breiten Schilfsaum darf ein Abstand der Brutpaare von 180–200 m als tragbar betrachtet werden; ein Abstand von 90–100 m führt dagegen zu einer Übernutzung und Schädigung des Schilfbestandes. Diese Abstände lassen sich aufgrund von Verdaulichkeit, Erhaltungsbedarf und Tagesmenge berechnen. In künftigen Untersuchungen sollte während der Brutperiode geprüft werden, wie weit sich meine Berechnungen über den Schilfbedarf eines Brutpaars mit den wirklichen Verhältnissen decken.

Die Menge der Stickstoffausscheidungen des Bläßhuhns in Form von Urin und Kot richtet sich nach der Nahrungspflanze und deren Verdaulichkeit. Am stärksten wird ein Gewässer bei ausschließlicher Ernährung von *Myriophyllum spicatum* belastet, gefolgt von *Potamogeton pectinatus*, *Ranunculus fluitans* und *Elodea canadensis*; am geringsten ist die Stickstoffbelastung bei Ernährung von *Phragmites communis*.

SUMMARY

Feeding ecology of the Coot Fulica atra wintering in Switzerland

1. Selection of food by the Coot at four typical winter habitats

Research on the feeding ecology on Lake Sempach in Switzerland has shown that Coots feed mainly on grass and *Ulothrix* sp. during the winter months (Hurter 1972). Otherwise there is little detailed information on the winter food of this species (see reviews by Kuhk & Schüz 1959 and Glutz, Bauer & Bezzel 1973). The aim of this study was to investigate the winter food of the Coot at four characteristic Swiss winter

habitats north of the Alps. Furthermore, it was hoped to identify and to explain food preferences. Methods: At all the winter habitats gamekeepers shot monthly five Coots (selective shooting). The stomachs were immediately placed in 3% formalin and the vegetable and animal components of the contents were later on identified microscopically and quantified. The results of the stomach analysis were verified by field observations.

Results: At Klingnau Reservoir (Abb. 2a) the Coots mainly fed on *Phragmites communis* in September and April (young shoots). Substitute food in winter was grass and vegetable detritus, complemented by *Ulothrix* sp., *Rhizoclonium* sp. and *Spirogyra* sp. At the Wichelsee (Abb. 2b) in September the Coots mainly fed on leaves of *Phragmites communis*. Substitute food was *Potamogeton pectinatus*, vegetable detritus and grass, complemented by *Rhizoclonium* sp., *Spirogyra* sp. and *Elodea canadensis*. On the river Rhine near Riethem *Ranunculus fluitans* and vegetable detritus prevailed as substitute food during the winter (Abb. 2c). Complementary foods were *Rhizoclonium* sp., *Cladophora* sp. and *Ulothrix* sp. On the river Limmat near Zürich (Abb. 2d) the main food was the mussel *Dreissena polymorpha*. As a substitute the Coots consumed vegetable detritus, complemented by *Elodea canadensis*, *Rhizoclonium* sp., *Cladophora* sp. and *Oedogonium* sp. Except for the *Dreissena* mussels in the Zürich area animal food (worms, insects) was insignificant in all the winter habitats.

2. The nutritive value of the principal feeding plants (Abb. 5)

I have investigated to what extent the Coot's choice of a particular plant depends on the nutritive value and on the gross energy content of the plant. Methods: Samples of plants were collected at the feeding places of the Coots, dried for 24 hours at 60 °C and milled. The samples were analysed using Weende procedures.

Results: The Coot's favourite vegetable food is rich in crude protein and soluble carbohydrates (e.g. the leaves of *Phragmites communis* contain 25% crude protein and 41% soluble carbohydrates even in September). In alle vegetable food (with the exception of *Scirpus lacustris*, *Potamogeton pectinatus* and *Cladophora glomerata*) the crude protein percentages are lower in November than in June, and in all cases (with the exception of *Bromus racemosus*) the crude fiber percentages are higher in November than in June. In *Phragmites communis* and *Myriophyllum spicatum* the percentages of soluble carbohydrates increase from June to November. In *Scirpus lacustris* and *Bromus racemosus* it remains stable during this period, whereas it decreases continuously in *Elodea canadensis*. The percentages of soluble carbohydrates seem to have an influence on the selection of food. Moreover, the Coot selects according to the percentage of gross energy content. Leaves and shoots of *Phragmites communis* and *Bromus racemosus*, which contain a high amount of gross energy, are preferred.

3. Digestibility

Methods: The digestibility of the most important feeding plants was determined in caged Coots. As the birds did not accept dried ground plants, I had to add an acceptable reference food. Since the digestibility of the reference food was known, the actual digestibility of the plant could be calculated. Celite was added to every sample as an indigestible indicator.

Results: The digestibility of the organic matter (OM, all feeding, plants included) ranged from 16,0 to 26,9% (Abb. 6). There was a negative correlation between the digestibility of OM and the percentage of crude fiber. The crude protein of *Potamogeton pectinatus* was well digested, that of *Bromus racemosus* was poorly digested. The soluble carbohydrates of *Potamogeton pectinatus* were well utilised. The vegetable food of the Coot contains varying quantities of metabolizable energy (Abb. 7). High values, between 3,13 and 4,18 kJ/g dry matter, were measured for the leaves and shoots of *Phragmites communis*, *Bromus racemosus* and *Ranunculus fluitans*. These plants are preferred in the typical winter habitats. *Cladophora glomerata* had the lowest content of metabolisable energy. There was a positive correlation between the percentage of metabolisable energy and the Coot's preference for a particular plant species.

4. Food and maintenance requirements

Methods: The resting metabolic rate was determined using open circuit respiration calorimetry (Abb. 8). The calculation of the maintenance requirements including activity, was made by measuring the food intake of the active Coot at the feeding sites.

For this purpose I chose days on which the Coots fed mainly on one particular plant. (e.g. grass, *Phragmites communis*, *Potamogeton pectinatus*). Using the pecking and diving frequency and the size of the bits of food swallowed (samples taken from the oesophagus), I was able to calculate the daily food intake. The daily intake multiplied by the metabolisable energy of the respective plant provided the daily energy consumption. It was thus possible to calculate the maintenance requirements.

Results (table 4): The maintenance requirements of the Coot feeding on grass was 1.8 times the resting metabolic rate. When diving for *Potamogeton pectinatus* in still water (Wichelsee), it corresponded to twice the resting metabolic rate, and when diving for *Ranunculus fluitans* in moving waters (Rhine) to 2.9 times the resting metabolic rate. In order to acquire the necessary energy the Coot selects a food with a high content of metabolisable energy.

5. Discussion

Coots convert their food at a similar rate of efficiency as the Black Grouse. They utilise 22% of the OM in shoots of *Phragmites communis* (crude fiber percentage 26%). The Black Grouse utilises 19.4% of the OM in needles of *Picea abies* (crude fiber percentage 28.6%; Zbinden 1979). A comparison with domestic birds demonstrates the digestive inefficiency of the Coot and the Black Grouse: The chicken utilises 34% of the OM in food with a crude fiber percentage of 27.5% (Jeroch 1972). Animal food is absent in the stomach of the Coot at Klingnau Reservoir, the Wichelsee and the river Rhine near Rietheim because such foods do not occur in large quantities at these feeding sites.

If the Coot finds enough vegetable animal food it may build up fat reserves in all the three winter habitats (Rhine, Limmat, Wichelsee), as suggested by an increase in the mean weight (Abb. 10). However, food requirements are at times very high. In the second half of the winter food intake is probably insufficient, as weight losses are found in all the three wintering habitats, particularly in February and March.

The Coot has a positive effect on waters by clearing them of rapidly growing water plants. On the river Rhine near Rietheim, *Ranunculus fluitans* is a most suitable food as it contains all the essential amino acids (table 8) in adequate quantities. On this section of the Rhine the Coots consumed 53% of the primary production of this weedy water plant during the winter 1977/78. At the Wichelsee, *Potamogeton pectinatus* serves at times as substitute food. This plant also contains adequate quantities of all the essential amino acids. The Coots on Klingnau Reservoir consumed 9.6 t of the vegetable detritus from October to March (table 11).

The high preference of the Coot for *Phragmites communis*, which has a high content of metabolisable energy in the leaves and shoots, explains the Coots negative effect on this plant. *Phragmites communis* is, in fact, the favourite food of the Coot. One breeding pair may eat 1400 g of shoots or 1100 g of leaves per day. A distance of 180–200 m from one breeding pair to the next in a reedbed with a depth of 10 m would be acceptable. A distance of 90–10 m, however is too small and results in destruction of the reedbed.

The Coot may also have a negative effect on waters because of the nitrogen in its excrements. A high percentage of organically bound nitrogen was found in waters where Coots feed primarily on *Myriophyllum spicatum*, *Potamogeton pectinatus*, *Ranunculus fluitans* and *Elodea canadensis* (table 12). The excretion of nitrogen is relatively low when Coots feed on leaves of *Phragmites communis*.

LITERATUR

- ALTSCHUL, A. M. (1958): Processed plant protein foodstuffs. New York.
 ASCHOFF, J. & H. POHL (1970): Der Ruheumsatz von Vögeln als Funktion der Tageszeit und der Körpergröße. J.Orn. 111: 38–47.
 BECKER, M. (1969): Handbuch der Futtermittel, Bd. 1. Hamburg u. Berlin.
 BLUMS, P. N. (1973): The Coot (*Fulica atra* L.) in Latvia. Inst. Biol. «Zinatne», Riga (russ. mit engl. Zuf.).
 COLLINGE, W. E. (1936): The food and feeding-habits of the Coot. Ibis 6: 35–39.
 FESTETICS, A. & B. LEISLER (1971): Ökologie der Schwimmvögel der Donau, besonders in Niederösterreich. Arch. Hydrobiol. 36: 306–351.

- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N., K. M. BAUER & E. BEZZEL (1973): Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Bd.5. Frankfurt/M.
- GRÜNIG, A. (1975): Lochbildung im Röhricht. Unveröff. Diplomarbeit Geobot. Inst. ETH Zürich.
- HÖLZINGER, J. (1972): *Leptomitus lacteus* als Nahrung des Bläßhuhns am Oepfinger Donau-Stausee. Anz.Orn.Ges. Bayern 11: 168–175. – (1977): Der Einfluß von Sulfidzellsstoff-Abwässern und Schwermetallen auf das Ökosystem des Oepfinger Donau-Stausees. J.Orn. 118: 329–415.
- HURTER, H. U. (1972): Nahrung und Ernährungsweise des Bläßhuhns *Fulica atra* am Sempachersee. Orn.Beob. 69: 125–149.
- JEROCH, H. (1972): Geflügelernährung. Jena.
- KIRCHGESSNER, M. (1975): Tierernährung. Frankfurt.
- KLAPP, E. (1965): Taschenbuch der Gräser. Berlin u. Hamburg, 9. Aufl.
- KUHK, R. & E. SCHÜZ (1959): Zur Biologie des Bläßhuhns *Fulica atra* im Winterquartier. Vogelwarte 20: 144–158.
- MASON, C. F. & R. J. BRYANT (1975): Production, nutrient content and decomposition of *Phragmites communis* and *Typha angustifolia*. J. Ecol. 63: 71–95.
- NEHRING, K. (1970): Futtermitteltabellenwerk. Berlin.
- NULTSCH, W. (1977): Allgemeine Botanik. Stuttgart, 6. Aufl.
- PAULI, H. R. (1978): Zur Bedeutung von Nährstoffgehalt und Verdaulichkeit der wichtigsten Nahrungspflanzen des Birkhuhns in den Schweizer Alpen. Orn.Beob. 75: 57–84.
- POPOW, W. A. (1938): Zur Ökologie des Bläßhuhns. Beitr.Naturf.Ges. Univ. Kasan 5: 95–122.
- PRINZINGER, R. (1976): Temperatur- und Stoffwechselregulation der Dohle, Rabenkrähe und Elster. Anz.Orn.Ges. Bayern 15: 1–47.
- PULLIAINEN, E., L. PALOHEIMO & SYRJÄLÄ (1968): Digestibility of blueberry stems (*Vaccinium myrtillus*) and cowberries (*Vaccinium vitis-idaea*) in the willow grouse. Ann.Acad.Sci.Fenn. (A IV), 126: 1–15.
- SCHIEMANN, R. (1971): Energetische Futterbewertung und Energienormen. Berlin.
- SCHIFFERLI, L. (1978): Halmknospen vom Schilf als Nahrung des Bläßhuhns am Sempachersee. Orn.Beob. 75: 42–44.
- SCHWAB, A. (1970): Der Wichelsee und seine Umgebung. In L. LIENERT: Naturschutz in Obwalden. Sarnen.
- SCHWOERBEL, J. (1974): Einführung in die Limnologie. Stuttgart.
- STREBLE, H., D. KRAUTER (1976): Das Leben im Wassertropfen. Kosmos-Naturführer, Stuttgart, 3. Aufl.
- STÜSSI, B. (1978): Einfluß des Bläßhuhns (*Fulica atra*) auf die Entwicklung des Schilfbestandes im Naturschutzgebiet Gwattlischenmoos. Unveröff. Lizentiatsarbeit Etholog. Stat. Univ. Bern.
- THOMAS, E. A. (1975a): Zur Kenntnis der Toxizität des Flutenden Hahnenfußes (*R. fluitans*). Vjschr.Naturf.Ges.Zürich. – (1975b): Gewässerfeindliche Wirkungen von Phosphaten in Flüssen und Bächen. Schweiz.Z. Hydrologie 37: 273–288. – (1975c): Kampf dem zunehmenden Wasserpflanzenbewuchs in unseren Gewässern. Krautwucherungen als schwerwiegendes Gewässerschutzproblem in Fließgewässern. Wasser- und Energiewirtschaft Nr. 1/2, 8 S., Baden (Schweiz).
- WILLI, P. (1970): Zugverhalten, Aktivität, Nahrung- und Nahrungserwerb auf dem Klingnauer Stausee häufig auftretender Anatiden, insbesondere von Krickente, Tafelente und Reiherente. Orn. Beob. 67: 141–217. – (1973): Phänologie der selteneren Wasservögel auf dem Klingnauer Stausee. Orn.Beob. 70: 27–48.
- ZBINDEN, N. (1979): Zur Verdaulichkeit und umsetzbaren Energie von Tetraoniden-Winternahrung und zum Erhaltungsbedarf des Birkhuhns (*Tetrao tetrix*) in Gefangenschaft mit Hinweisen für Verdauungsversuche. Vogelwelt (im Druck).