

Aus der Schweizerischen Vogelwarte Sempach

Überwinternde Wasservögel auf Schweizer Seen: Welche Gewässereigenschaften bestimmen Arten- und Individuenzahl?

Werner Suter

Der Eintrag von Phosphaten und anderen Nährstoffen hat den Charakter vieler europäischer Seen im 20. Jahrhundert nachhaltig verändert (Vollenweider 1968, Schmidt 1974). Dieser als kulturelle Eutrophierung bekannte Prozess hat auch in der Schweiz die Produktivität der meisten Seen auf allen trophischen Stufen drastisch erhöht (Lachavanne 1980). Davon haben fast alle überwinternden Wasservogelarten profitieren können (Suter & Schifferli 1988). Mit den Gewässeränderungen gehen nicht nur Änderungen in den Wasservogelzahlen, sondern auch in der Artenzusammensetzung einher. Deshalb hat man mehrfach versucht, Wasservögel als Bioindikatoren für den Gewässerzustand zu benutzen (Kalbe 1965, Utschick 1976, 1981, Reichholf 1976, 1982). In bestimmten Fällen, zum Beispiel bei der Versäuerung nordischer Brutgewässer, können Wasservogelbestände oder ihr Bruterfolg als Messwerte dienen (Eriksson 1987, McNicol et al. 1987). In der Regel sind aber die Beziehungen zwischen Gewässern und Wasservögeln zu komplex, als dass man die Vögel für direkte Aussagen über einzelne Komponenten im Ökosystem heranziehen könnte. Wasservögel widerspiegeln jedoch den trophischen Zustand und die Dynamik des Systems als Ganzes (Utschick 1976, Reichholf 1982, Rutschke 1987).

Doch auch beim Versuch, solche übergeordneten Zusammenhänge zu erfassen, reichen unsere Kenntnisse der ökologischen Ansprüche vieler Wasservogelarten oft nicht aus. Dies beruht weniger auf einem Mangel an speziellem autökologischem Wissen als auf der Schwierigkeit, diese

Kenntnisse, die unter bestimmten lokalen Bedingungen gewonnen wurden, auf grössere Räume oder Gewässersysteme zu übertragen. In solchen Fällen kann methodisch der umgekehrte Weg weiterhelfen, indem Wasservogelpopulationen mehrerer Gewässer mit einfachen ökologischen Kennwerten in Beziehung gesetzt werden (extensiver Ansatz in die Breite statt intensiver Ansatz in die Tiefe). Die meisten solcher Untersuchungen sind bisher im Brutgebiet durchgeführt worden und haben in der Regel Zusammenhänge zwischen der Häufigkeit von Wasservogelarten und Nährstoffgehalt, pH oder Leitfähigkeit des Wassers, der Reichhaltigkeit der Uferausbildung oder weiteren Gewässerparametern aufgedeckt (Nilsson 1978, 1985, Nilsson & Nilsson 1978, van Impe 1983, Desgranges & Darveau 1985, Fox et al. 1989).

In den Winterquartieren sind erst wenige solcher Analysen durchgeführt worden, obwohl mit den Ergebnissen der Internationalen Wasservogelzählungen in der Westpaläarktis ein riesiges Datenmaterial dazu einlädt. Möglichkeiten der Auswertung wurden am bayerischen Zählmaterial aufgezeigt (Bezzel 1975, 1986, Reichholf 1976, 1982, Utschick 1976, 1981). Tuite et al. (1984) prüften mittels multipler Regressionsanalyse die wichtigsten Ansprüche überwinternder Wasservögel auf Binnengewässern Grossbritanniens. Mit den Regressionsmodellen liessen sich Erwartungswerte für die Wasservögel auf den einzelnen Gewässern errechnen. Unter der Erwartung liegende Beobachtungswerte waren signifikant mit Art und Ausmass von Wassersportaktivitäten verknüpft.

In der vorliegenden Arbeit, die an die Darstellung der Bestandsentwicklungen der Wasservögel in der Schweiz anschliesst (Suter & Schifferli 1988), beschreibe ich einen ähnlichen Weg. Die winterlichen Ansprüche der häufigeren Wasservogelarten an verschiedene Gewässereigenschaften werden anhand der 20 grösseren Naturseen nördlich der Alpen quantitativ ermittelt. Aus den gewonnenen Daten formuliere ich Erwartungswerte für die Artbestände der einzelnen Seen und messe daran die beobachteten Zahlen. Die Abweichungen werden als Einflüsse von nicht oder nur indirekt in die Rechnung eingegangenen Parametern interpretiert, wobei die Beziehungen zu Gewässergüte und Nahrungsangebot besonderes Gewicht erhalten. Aus den Erklärungsversuchen ergeben sich Hypothesen, die als Ansatzpunkte für Felduntersuchungen dienen können.

Dank. Auch diese Arbeit beruht auf der immensen Arbeit, welche die vielen freiwilligen Wasservogelzähler seit 1966 jeden Winter leisten, oft unter misslichen Bedingungen. Ihnen allen gebührt ein grosses Dankeschön. Gewässerdaten erhielt ich von P. Liechti und P. Friedli (BUWAL), H. Bühner (EAWAG), R. König (Amt für Wasserwirtschaft) und R. Forster (Wasserversorgung Zürich). Die drei Erstgenannten sowie J. Bloesch und R. Müller (EAWAG) gaben auch die entscheidenden Hinweise für die Interpretation dieser Daten und ihre Verwendung. B. Naef-Daenzer half bei der statistischen Auswertung. L. Schifferli gab in Diskussionen stets wichtige Impulse für die Arbeit und kümmerte sich wie C. Marti intensiv um die Verbesserung von früheren Manuskriptfassungen.

1. Daten, Auswertung

1.1. Arten, Zählungen

Die behandelten Arten und ihre Gruppenzuteilung nach Art der Nahrungsaufnahme (Einteilung in *Schwimmenden*, *Tauchenten* und *Fischfresser*) sind mit Ausnahme der Seetaucher *Gavia* in Tab. 3 aufgelistet. Die Auswertung der Artenzahlen berücksichtigt alle 32 Arten; für die Zusammenhänge zwischen Individuenzahl und Gewässergrösse liess ich die nur lückenhaft erfassba-

ren Seetaucher (Schifferli 1980) weg. Die weitere Auswertung im Zusammenhang mit den Seeparametern beschränkt sich auf die 12 Arten, deren Januarmittel auf mindestens 10 der 20 Seen 5 Individuen erreicht (Tab. 1).

Für Individuenzahlen verwendete ich die arithmetischen Mittel der Januarzählungen 1976–87. Etwa zwei Drittel der Arten haben ihre Bestände zwischen 1967 und 1987 signifikant verändert (Suter & Schifferli 1988). Das Mittel der Periode ab 1976 entspricht jedoch in vielen Fällen der gegenwärtigen Situation. Niemeyer (1975) empfiehlt die Verwendung des geometrischen Mittels zur Dämpfung des Einflusses extremer Zählwerte bei Arten mit arithmetischem Mittel von <2000 Individuen. Da in der vorliegenden Auswertung nicht die Zahlen einzelner Zählstrecken, sondern ganzer Seen verwendet wurden, sind zufallsbedingte starke Schwankungen bereits reduziert. Die Artenzahlen bestehen bei den Auswertungen der Seeparameter hingegen aus dem arithmetischen Mittel der 5 jüngsten Januarzählungen vor 1988. Ob im Zeitraum 1967–1987 Veränderungen stattfanden, prüfte ich mit linearen Regressionen.

1.2. Gewässer

Die Auswertung umfasst vor allem die Zählraten der 20 Naturseen nördlich der Alpen mit einer Fläche von $\geq 1 \text{ km}^2$ (Tab. 2). Für Aussagen zu den Artenzahlen wurden auch 7 wichtige Flusstauseen einbezogen: Unterlunkhofen (Reuss), Wettlingen (Limmat), Wohlensee, Niederried, Holderbank und Klingnau (Aare), Verbois (Rhône; Karte in Suter & Schifferli 1988). Die 20 Seen beherbergen 65–96% des gesamtschweizerischen Winterbestands von 11 der 12 häufigsten Arten (Tab. 1). Nur bei der Krickente sind es lediglich 49%, da viele an Flüssen und auf Kleingewässern überwintern. Die Seen liegen mit Ausnahme des Ägerisees (724 m) auf einer Meereshöhe von 370–560 m, 15 von ihnen zwischen 370 und 470 m. Wegen der geringen

Tab. 1. Mittlere Januarbestände der 12 häufigsten Wasservogelarten auf den 20 Seen, 1976–1987. – *Mean January populations of the 12 most common waterfowl species on 20 lakes, 1976–1987.*

	Haubentaucher	Zwergtaucher	Kormoran	Gänsesäger	Höckerschwan	Schnatterente	Krickente	Stockente	Tafelente	Reihente	Schellente	Blässhuhn
Obersee	2610	180	356	406	492	346	944	10717	4795	14910	3023	12929
Untersee	1748	649	125	139	545	1033	914	5501	14016	28510	2170	21226
Walensee	34	20	6	14	26	5	0.1	54	155	253	45	671
Pläffikersee	30	2	4	34	8	1	10	327	18	44	2	164
Greifensee	485	11	89	52	5	0.5	33	894	35	58	8	448
Zürichsee	2488	167	749	310	234	27	47	2873	1718	4550	258	7569
Zugersee	1188	32	602	211	54	8	51	1212	415	2609	59	2164
Ägerisee	89	6	0	4	9	0.2	0.1	75	55	243	5	456
Lauerzersee	33	1.5	0	15	2	0	1.6	85	16	42	0.5	295
Vierwaldstättersee	1501	139	10	186	130	7	4	1695	1389	6450	108	5210
Sarnersee	13	10	0.3	0.2	14	0	0.2	56	25	86	5	459
Baldeggersee	79	1	15	1.3	0	0.4	51	257	12	28	2	188
Hallwilersee	236	2	3	16	10	0	0	429	13	21	0.8	261
Sempachersee	138	5	15	14	12	0.7	29	1594	77	162	17	430
Brienzersee	33	19	0	14	23	0	0.1	408	55	150	16	401
Thunersee	67	91	1.2	77	124	13	26	1607	391	1033	155	3527
Bielsee	944	73	45	187	61	6	26	603	2019	6079	277	2495
Murtensee	151	45	16	37	9	0	3	933	77	164	6	479
Neuenburgersee	2119	77	230	257	283	59	130	2537	4541	28118	371	9713
Genfersee	7980	995	518	931	1152	208	132	5818	16046	46754	3008	21342
Total Seen/lakes	21966	2525	2784	2905	3193	1714	2402	37675	45868	140264	9536	90427
Total Schweiz	22913	3731	2982	3691	4388	2230	4917	58090	67237	162227	9889	111230
Anteil Seen in %/ % on lakes	95	67	93	78	72	76	48	64	68	86	96	81

Unterschiede bezog ich die Meereshöhe nicht in die Auswertung ein.

Die Zählwerte beziehen sich auch bei den Seen mit ausländischen Flächenanteilen (Bodensee, Genfersee) auf die gesamte Fläche. Untersee und Obersee, die zusammen den Bodensee bilden, gelten wegen ihrer ökologischen Verschiedenheit als zwei Seen. Mit «Obersee» ist dieser Bodenseeteil gemeint. Der als Obersee bekannte Teil des Zürichsees wird in dieser Arbeit hingegen nicht gesondert geführt. Der Untersee schliesst in allen Fällen den Seerhein zwischen Konstanz und Gottlieben ein. Für die meisten Auswertungen ist die Rheinstrecke zwischen Untersee-Ende und Bibernmühle (SH) ebenfalls Teil des Untersees. Diese Abgrenzung deckt sich mit der Handhabung in den Publikationen der Ornitho-

logischen Arbeitsgemeinschaft Bodensee (Schuster 1975). Für die Untersuchung der Einflüsse von Gewässergrösse und -eigenschaften auf die Vogelbestände rechnete ich hingegen die beiden Zählstrecken am Fließwasser des Rheins nicht mit (1.19 und 1.20, in Schuster 1975: 147 als 5d und 5e bezeichnet).

Die *Flächenwerte* in Tab. 2 betreffen mittlere Wasserstände und schliessen die Inseln nicht ein (Bundesamt für Wasserwirtschaft 1983). Die Grössenverteilung der Naturseen ist asymmetrisch: 8 besitzen eine Fläche von <20 km², 6 sind 21–50 km², 2 51–100 km² und 4 >100 km² gross. Daten zu den *Flachwasserzonen* stammen vom Bundesamt für Umweltschutz, der Eidg. Anstalt für Abwasserreinigung, Wasserversorgung und Gewässerschutz (EAWAG)

und der Wasserversorgung Zürich. Für Thuner-, Murten-, Neuenburger- und Genfersee waren keine Werte erhältlich. Ich ermittelte sie mit einem Planimetriergerät auf der Landeskarte 1:25000 durch Ausmessen der Flächen zwischen den nächstgelegenen Höhenlinien. In diesen Fällen sowie bei den Daten von Bieler- und Brienzersee waren zudem Extrapolationen nötig, um die Flächenanteile von 0–5m und 0–10m Tiefe zu erhalten. Die Werte des Zürichsees, die sich auf Tiefen von 4,75 und 9,75m beziehen, blieben unverändert. *Uferlängen* mass ich auf der Landeskarte 1:25000 aus. Da durch Inseln, Dämme oder reich strukturierte Deltas gebildete Uferstrecken mitgezählt wurden, sind die Werte in der Regel etwas grösser als jene des Bundesamtes für Wasserwirtschaft. Die Unterteilung in Naturufer, verbaute und felsige Uferstrecken geschah ebenfalls nach der Landeskarte, wo naturbelassene Ufer blau, verbaute und felsige schwarz ausgezogen sind. Naturufer differenzierte ich weiter in verschiffte Ufer (Signatur für Schilf oder Riedfläche, mit oder ohne ausgezogene blaue Uferlinie) und übrige unverbaute Ufer (= natürliche Ufer). Diese Kategorie ist weniger eng gefasst als die übrigen und bietet beispielsweise an einem Steilufer eines oligotrophen Alpenrandsees andere ökologische Bedingungen als an einem Flachufer eines nährstoffbelasteten Mittelrandsees.

Die Angaben zur *Füllzeit*, der theoretischen Erneuerungszeit des gesamten Wasservolumens eines Sees, stammen zum grössten Teil aus den periodisch vom Bundesamt für Umwelt, Wald und Landschaft (BUWAL, früher BUS) publizierten Berichten zum Zustand der einzelnen Seen (P. Liechti u.a. in den BUS-Bulletins 1984–1988), teilweise auch vom Bundesamt für Wasserwirtschaft (R. König mdl.). Die Füllzeit ist ein Mass der Durchströmung und damit möglicherweise auch des Eintrags an Nahrung für Schwimmenten (Samen, pflanzlicher Detritus usw.). Die in der Auswertung der See-Eigenschaften nicht berücksichtigten Flusstaustrufen, deren

Füllzeit sehr kurz ist, haben im Vergleich zu Seen sehr viel höhere Dichtewerte von Schwimm- und einzelnen Tauchenten (Uttschick 1976, Schifferli 1983).

Quantitative Daten zum durch Wasservögel nutzbaren Nahrungsangebot wie Algen, höheren Wasserpflanzen, Phyto- und Zooplankton, benthische Wirbellose, insbesondere *Dreissena*, und Fische liegen höchstens vereinzelt vor (Wattenhofer 1984). Der *Trophiegrad* kann aber als Mass für die Primärproduktion dienen. Die Einteilung der Nährstoffbelastung in die 6 Trophiestufen von 1 = oligotroph (nährstoffarm) über 3 = mesotroph (mässig belastet) und 5 = eutroph (nährstoffreich) bis 6 = hypertroph (stark überdüngt) entspricht der gebräuchlichen Praxis und hat für die Zeit zwischen etwa 1975 und 1985 als Mittelwert für die Seen Gültigkeit. Je nach den Strömungsverhältnissen kann die Wasserqualität in einer Bucht oder einem ganzen Seeteil davon aber erheblich abweichen (P. Liechti und P. Friedli mdl.), ebenso die Gesamtbelastung in einzelnen Jahren (Lachavanne 1979a, Haudenschild 1987). Genauere Angaben, etwa die Angabe der Gesamtposphorbelastung zur Zeit der Frühjahrszirkulation, würden zu keiner für unsere Zwecke geeigneteren Charakterisierung führen. Chlorophyllmessungen zeigten, dass schon die Phytoplanktondichte nicht mit dem Phosphatgehalt des Wassers korreliert. Daneben gibt es auf den einzelnen Gewässern beträchtliche lokale, saisonale und jährliche Unterschiede, die unter anderem von Temperatur, Mineralgehalt und Windverhältnissen bestimmt werden (H. Bührer, P. Liechti, P. Friedli und P. Tschumi mdl., siehe auch Schröder & Schröder 1978, Tilzer & Beese 1988, Kummert & Stumm 1988).

Die Wandermuschel *Dreissena polymorpha* ist auf der Mehrzahl der Seen wohl die wichtigste Tauchentennahrung, doch fehlen quantitative Angaben über ihr Vorkommen weitgehend. Anhand der Daten von H. Turner (1984 und briefl.) ist die Einteilung in «alte Wandermuschelseen» (Besiedlung vor 1976: Kategorie 1) und solche

Tab. 2. Masse und Eigenschaften der 20 Seen (Erklärungen im Kap. 1.2). — Lake characteristics: surface area, maximum depth, percentage of shallow zones (0–5 m and 0–10 m), shore length, percentage of shore types (natural with reedbeds; natural, but without reeds; man-made; rocky), theoretical renewal time of the water body (years), trophic level (1: oligotrophic, 3: mesotrophic, 5: eutrophic, 6: hypertrophic), fish yield (Perch and Cyprinid fish without bream, = coarse fish yield; total yield), Dreissena category (1: colonization before 1977, 2: no Dreissena present or colonization after 1981).

See	Fläche (km ²)	Tiefe maxi- mal	Flachwasserzonen (%)		Ufer- länge (km)	Naturufer (%)		ver- baut (%)	Fels (%)	Füll- zeit (Jahre)	Tro- phie- grad	Fischertrag (kg/ha)		Dreissena
			bis 5 m	bis 10 m		ver- schilt	ohne Schilf					Weissfische total		
Obersee	476,6	252	9,7	13,7	187,7	11,8	65,5	22,6	0,0	4,30	4	15,1	33,3	1
Untersee	64,6	46	28,0	36,5	107,5	18,6	70,9	10,5	0,0	0,08	5	40,6	65,6	1
Walensee	24,1	150	1,9	3,7	34,5	0,0	89,9	4,3	5,8	1,25	2	4,1	18,7	2
Pfäffersee	3,3	35	10,6	16,9	8,6	75,6	23,3	1,2	0,0	2,10	5	?	?	2
Greifensee	8,6	34	8,3	22,9	16,0	31,3	68,8	0,0	0,0	1,12	6	?	?	2
Zürichsee	90,1	143	10,6	16,9	106,5	9,9	38,5	51,6	0,0	1,28	4	18,3	27,8	1
Zugersee	38,3	198	3,3	6,5	40,0	2,5	80,0	17,5	0,0	14,20	6	18,9	38,0	1
Ägerisee	7,2	83	4,5	8,6	15,5	0,0	96,8	3,2	0,0	6,8	3	4,0	11,2	1
Laurersee	3,1	14	24,8	69,1	11,5	39,1	56,5	0,0	4,3	?	5	?	?	1
Vierwaldstättersee	113,6	214	4,1	6,7	129,2	2,7	44,0	39,6	13,7	3,4	2	9,2	33,8	1
Sarnsee	7,5	52	7,4	14,0	13,5	7,4	63,0	29,6	0,0	0,78	2	12,7	30,7	2
Baldeggersee	5,3	66	6,2	13,7	12,0	0,0	100,0	0,0	0,0	5,60	6	10,6	14,6	2
Hallwilersee	10,3	47	7,1	13,8	18,0	13,9	86,1	0,0	0,0	3,80	6	3,3	15,5	1
Sempachersee	14,5	87	3,9	7,8	19,0	21,1	78,9	0,0	0,0	16,89	6	8,2	51,4	2
Brienzersee	29,8	261	4,3	5,2	31,1	0,0	69,5	27,3	3,2	3,26	1	0,0	11,7	2
Thunersee	48,8	217	4,5	6,0	44,9	3,3	54,6	40,1	2,0	1,90	3	0,1	21,4	2
Bielersee	39,8	74	21,6	27,8	46,5	6,9	52,3	40,9	0,0	0,16	4	19,4	31,2	1
Murtensee	23,0	46	17,0	24,5	20,7	25,1	65,2	9,7	0,0	1,25	6	15,7	18,0	1
Neuenburgersee	217,9	153	17,0	24,0	92,2	41,2	40,7	18,1	0,0	8,25	3	14,5	20,3	1
Genfersee	581,3	310	5,0	7,0	175,8	2,0	57,7	40,3	0,0	11,9	4	11,0	12,2	1

ohne Wandermuscheln oder mit Besiedlung erst nach 1980 möglich (Kategorie 2). Deshalb umfasst die Kategorie der «alten Wandermuschelseen» neben allen Gewässern mit heute noch hohen Wandermuscheldichten auch mehrere Seen, wo die Molluske zwar 1976 schon anwesend war, sich aber aus verschiedenen Gründen, wie ungünstiger Seebodenstruktur (Feinsand, Schlamm) oder Wasserqualität (fehlender Sauerstoff) nicht stark zu vermehren vermochte.

Der *Fischereiertrag* ist die einzige zur Verfügung stehende Angabe zum Fischbestand in einem See und damit für das Nahrungsangebot der Fischfresser. Die Zahlen werden vom BUWAL veröffentlicht; Ergänzungen für den Bodensee stammen von der Jagd- und Fischereiverwaltung des Kantons Thurgau (A. Krämer mdl.). Ich benutzte mittlere Hektarerträge der Schweizer (am Untersee auch der deutschen) Berufsfischer aus den Jahren 1975–1986. Die Daten von Zürich-, Walen- und Sarnersee enthalten in einzelnen Jahren auch die Erträge der Sportfischer. Die Gesamterträge bestehen an vielen Seen zur Hauptsache aus Edelfischen (Salmonidae, vor allem Felchen *Coregonus*), die in Wassertiefen gefangen werden, welche den fischfressenden Wasservögeln nicht zugänglich sind. Deshalb wurde als zweites Mass für den Fischreichtum eines Sees der Ertrag an Weissfischen (Cyprinidae, ohne Brachsen *Abramis brama*) sowie an Flussbarschen (Egli) *Perca fluviatilis* verwendet. Barsch und die häufigen Weissfischarten sind auch bevorzugte Beute zumindest der beiden grösseren Fischfresser Haubentaucher und Kormoran (Geiger 1957, Büttiker 1985, Imfeld et al. 1986, Suter 1989, 1990). Den Brachsenfang schloss ich aus, weil die Wasservögel von dieser hochrückigen Art höchstens Jungfische fressen können, während die Fischer vor allem grosse, mehrjährige Individuen erbeuten. Weissfische werden von den Berufsfischern noch immer mehr als Beifang denn gezielt gefangen, obwohl die Befischung von Weissfischen von der öffentlichen Hand subventioniert wird.

Der Weissfisch- und Barschertrag dürfte damit ein besseres Mass für die von den fischfressenden Wasservögeln nutzbare Fischbiomasse darstellen. Auch er ist aber keine zufällige Stichprobe aus der Fischpopulation, da Faktoren wie Fangvorschriften, Marktlage und Vermarktungsmöglichkeiten, Fangerfolg bei Edelfischen und anderes eine Rolle spielen (Roth 1969).

1.3. Auswertung

1.3.1. Individuenzahlen

In der vorliegenden Arbeit wird geprüft, welche Eigenschaften der Seen deren Artenzahl und Wasservogelbestand statistisch nachweisbar beeinflussen. Zunächst ist zu erwarten, dass die Grösse der Gewässer der wichtigste Faktor ist. Im ersten Schritt wurden deshalb bei jeder Art die Bestände der 20 Seen graphisch der Wasserfläche und der Uferlänge gegenübergestellt. Dabei zeigte sich, dass der Zusammenhang im Grössenbereich der Schweizer Seen als linear angenommen werden darf. Anhand von Wasserfläche und Uferlänge berechnete ich nun in einer multiplen Regression (rückwärts schrittweise, Signifikanzniveau 5% für die Prüfgrösse t) den für jedes Gewässer allein aus der Grössenbeziehung erwarteten Bestand jeder Wasservogelart.

Im 2. Schritt wurde der Einfluss weiterer Eigenschaften der Gewässer auf die Wasservogelbestände wiederum mittels multipler Regression geprüft. Als abhängige Variable verwendete ich die Differenz zwischen Erwartungswert und gezähltem Bestand (Residuen). Als unabhängige Variablen standen bei allen Artengruppen das Angebot an Flachwasserzonen bis 5m Tiefe, an natürlichen Uferstrecken (unverbaut, aber ohne felsige und verschliffte Uferstrecken) und an verschliffen Uferstrecken zur Verfügung. Um die unabhängigen Variablen in ein den Bestandszahlen vergleichbares Mass zu bringen, wurden sie ebenfalls als Abweichungen vom Erwartungswert ausgedrückt. Der Erwartungswert der Flachwasserzonen wurde anhand

ihrer linearen Abhängigkeit von der gesamten Wasserfläche berechnet, derjenige der natürlichen und der verschilften Ufer anhand der gesamten Uferlänge. Auf diese Weise konnten symmetrische, in einigen Fällen annähernd normale Verteilungen der unabhängigen Variablen erreicht werden, die keiner weiteren Transformation bedurften. Bei den Fischfressern kamen die Erträge der Berufsfischer (pro ha) als weitere Einflussgrösse hinzu. Weil Daten zum Berufsfischerertrag am Pfäffiker-, Greifen- und Ägerisee fehlen, konnten für die Fischfresser nur 17 Seen einbezogen werden, bei den Schwimm- und Tauchenten je 20.

Die verfügbaren Daten über die Nährstoffbelastung des Wassers und die Anwesenheit der Wandermuschel *Dreissena polymorpha* können nur in Grössenklassen quantifiziert werden. Ich gruppierte die Residuen der Wasservogelzahlen, die nach Berücksichtigung der Seegrösse und der Strukturparameter übrigblieben, nach den 2 Wandermuschelkategorien bzw. nach 3 Trophieklassen: Oligotrophe–mesotrophe (nährstoffarme bis mässig belastete), mesotrophe–eutrophe (mässig bis deutlich belastete) und hypertrophe (sehr stark belastete) Seen (Klassen 1–3, 4–5 und 6 in Tab. 1). Die Klassen wurden varianzanalytisch (Signifikanzniveau von 5% für F) auf Unterschiede geprüft (*Dreissena* nur bei den Tauchenten).

Um interspezifische Ähnlichkeiten in der Verteilung herauszufinden, korrelierte ich die Werte aller Arten paarweise miteinander. Auch hier kamen die Residuen aus den linearen Regressionen Bestand–Seegrösse zur Anwendung, wobei ich aus Gründen der Vergleichbarkeit für alle Arten die Wasserfläche wählte.

1.3.2. Erwartungswerte für Wasservogelzahlen auf den Seen

Die aus den Grössen- und Strukturbeziehungen gewonnenen linearen Gleichungen ermöglichten es, bei den 12 häufigeren Wasservogelarten Erwartungswerte für die 20 Seen zu errechnen. Diese ergaben sich

durch Summierung der einzelnen Gleichungen. Beispiel: Anzahl erwarteter Vögel nach der Seengrösse $y = ax + b$, nach dem Flachwasserangebot $y_1 = cx_1 + d$, Erwartungswert für den See $Y = ax + cx_1 + b + d$. Bei wenig häufigen Arten können auf einzelnen Seen negative Erwartungswerte entstehen, wenn der aus der Grössenbeziehung erwartete Wert y klein, y_1 aber beispielsweise wegen unterdurchschnittlichen Flachwasseranteils negativ ist. Die Abweichungen wurden in % des Erwartungswertes ausgedrückt und nochmals auf Unterschiede bezüglich der drei Trophieklassen (H-Test nach Kruskal und Wallis, mit anschliessenden Einzelvergleichen bei Signifikanz, s. Bortz et al. 1990: 230) und der Anwesenheit der Wandermuschel geprüft («Robust Rank-Order Test», Siegel & Castellan 1988).

1.3.3. Artenzahlen

Die Artenzahlen wurden wie die Bestandszahlen zuerst mit der Seegrösse in Beziehung gesetzt, wobei als Grössenmass lediglich die Wasserfläche diente. Der Zusammenhang ist im Gegensatz zu den Bestandszahlen nicht linear, sondern liess sich am besten mit Potenzkurven beschreiben. Auch hier dienten die Abweichungen von den durch die Kurve vorgegebenen Erwartungswerten, die Residuen, als abhängige Variable für die anschliessende Prüfung, welche Seestrukturen die Artenzahlen zusätzlich beeinflussen. Dabei wurden dieselben Verfahren und unabhängigen Variablen wie bei den Individuenzahlen verwendet.

2. Ergebnisse

2.1. Individuenzahlen

2.1.1. Seengrösse

In der Regel ist ein linearer Zusammenhang zwischen Wasservogelbestand und Fläche oder Uferlänge zu erwarten (Kap. 1.3.1.). Bei Berücksichtigung sehr grosser

Tab. 3. Zusammenhang zwischen Fläche und Uferlänge der 20 Seen und dem Wasservogelbestand (multiple Regression). Signifikanzen: +++ $p < 0,001$; ++ $p < 0,01$; +/- $p < 0,05$ (Zusammenhang positiv bzw. negativ). $r^2 \times 100$ = erklärte Streuung in %. – Multiple regression analysis of mean waterfowl numbers, January 1976–1987, depending on lake surface and shore length. The sign of the correlation, probability levels and the percentage of variance explained are given.

	Fläche surface area	Uferlänge shore length	$r^2 \times 100$
Fischfresser – Fish-eating species			
Haubentaucher <i>Podiceps cristatus</i>	+++		78
Rothalstaucher <i>P. grisegena</i>	+++		88
Ohrentaucher <i>P. auritus</i>	+++		67
Schwarzhalstaucher <i>P. nigricollis</i>	+++		54
Zwergtaucher <i>Tachybaptus ruficollis</i>	+++		65
Kormoran <i>Phalacrocorax carbo</i>		++	30
Zwergsäger <i>Mergus albellus</i>	+++		65
Mittelsäger <i>M. serrator</i>	+++		76
Gänsesäger <i>M. merganser</i>	+++		83
Schwäne und Gründelenten – Swans and dabbling ducks			
Singschwan <i>Cygnus cygnus</i>		++	32
Höckerschwan <i>C. olor</i>	+++		80
Brandgans <i>Tadorna tadorna</i>		+++	53
Pfeifente <i>Anas penelope</i>			0
Schnatterente <i>A. strepera</i>		+	21
Krickente <i>A. crecca</i>		++	36
Stockente <i>A. platyrhynchos</i>		+++	76
Spiessente <i>A. acuta</i>		+	16
Löffelente <i>A. clypeata</i>		+	20
Tauchenten und Blässhuhn – Diving ducks and Coot			
Kolbenente <i>Netta rufina</i>	+++		0
Tafelente <i>Aythya ferina</i>	+++		80
Moorente <i>A. nyroca</i>	+++		53
Reiherente <i>A. fuligula</i>	+++		77
Bergente <i>A. marila</i>	+++		47
Eiderente <i>Somateria mollissima</i>	+++		87
Eisente <i>Clangula hyemalis</i>	+++	–	90
Trauerente <i>Melanitta nigra</i>	+++		88
Samtente <i>M. fusca</i>	+++		78
Schellente <i>Bucephala clangula</i>	+++		93
Blässhuhn <i>Fulica atra</i>		+++	80

Gewässer sollte dagegen zwischen Individuenzahl und Fläche eine Potenzfunktion bestehen, da bei zunehmender Wasserfläche der Anteil uferferner, von den Vögeln nicht genutzter Freiwasserfläche (Pelagial) steigt. Wenn wie im Falle der Schweizer Gewässer lineare Abhängigkeiten formuliert werden können, ist zu erwarten, dass die Zahl der Fischfresser am engsten mit der Gewässerfläche korreliert, da sie ihre Nahrung eher ausserhalb der Uferzone (Litoral) finden. Der Bestand von Arten, die sich vor allem im Uferbereich ernähren,

wie beispielsweise Schwimmenten, sollte hingegen stärker von der Länge der Uferlinie abhängig sein (Bezzel 1986). Bei den Tauchenten dürfte eine Beziehung mit der Ausdehnung der Flachwasserzonen bestehen, welche bei nicht zu grossen Seen selber eine Funktion der Seenfläche ist.

Nur Pfeif- und Kolbenente weisen keine Korrelation zwischen Seengrösse und Individuenzahl auf (Tab. 3). Die beiden spezialisierten Pflanzenfresser konzentrieren sich zum grössten Teil auf den Untersee. Da Seefläche und Uferlänge stark, wenn auch

nicht linear autokorreliert sind, tragen einzig im Falle der Eisente beide Masse signifikant zur Erklärung der Individuenzahl bei. Bei den übrigen Arten ist es nur eine der Grössen, erwartungsgemäss die Wasserfläche bei den Fischfressern und Tauchenten und die Uferlänge bei den Schwimmern. Die Grössenabhängigkeit ist bei den meisten Schwimmern (Mittel der erklärten Streuung $37,1 \pm 27,4\%$) schwächer als bei den Fischfressern ($67,3 \pm 17,5\%$) und Tauchenten ($70,3 \pm 27,5\%$), bei denen die Seefläche die Bestände mehrerer Arten fast alleine bestimmt. Einzig bei Stockente und Höckerschwan, den beiden häufigen Generalisten in der Schwimmengruppe, ist der Zusammenhang ebenso eng wie bei den meisten Tauchenten.

2.1.2. Seenstruktur

Die häufigeren *Fischfresser* bevorzugten Seen mit hohem Weissfisch- und Barschertrag, aber geringer Ausdehnung sehr flacher Uferzonen (Tab.4; für Kormoran s. Diskussion). Die letztere Beziehung kommt teilweise aufgrund von Extremwerten zustande (Abb.1). Der negative Einfluss von hohem Anteil unverbauter Ufer ohne Schilf bei Haubentaucher und Gänseäger ist wohl eine indirekte Folge davon, dass diese Arten als Folge der beiden anderen Faktoren am Zürich-, Zuger- und Genfersee häufig sind, die alle einen hohen Anteil überbauter Uferstrecken aufweisen (Tab.2).

Schwimmer profitieren von hohem Anteil an naturbelassenem Ufer. Für Stockenten ist zusätzlich das Angebot an Schilfufer bedeutsam, für Schnatter- und Krickente hingegen die Ausdehnung der Flachwasserzonen. Im Gegensatz zur negativen Korrelation bei einigen Fischfressern tragen in diesem Fall fast alle Seen zur Beziehung bei (Abb.1). Sie ist aber bei der Krickente stärker ausgeprägt als bei der Schnatterente. Der Grad der Verschilfung allein ist offenbar weniger von Bedeutung, doch wird ein signifikant positiver Zusammenhang bei der Krickente nur durch einen

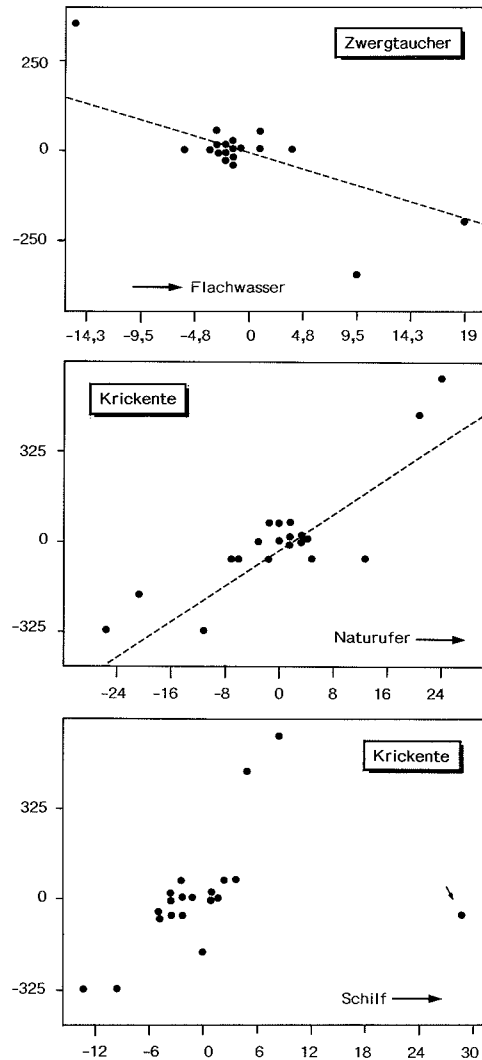


Abb. 1. (a) Zwergtaucherbestand und Ausdehnung der Flachwasserzonen bis 5m, (b) Kricketenbestand und Länge der natürlichen Ufer ohne Schilf sowie (c) Kricketenbestand und Länge der verschilften Ufer. Alle Variablen sind Abweichungen vom Erwartungswert (s. Text). – (a) Little Grebe numbers and the extension of shallow areas up to 5m, (b) Teal numbers and the length of natural shores without reeds, and (c) Teal numbers and the length of shores with reeds. All variables are expressed as deviations from the expected values.

Tab. 4. Zusammenhang zwischen Weissfischertrag und Strukturmerkmalen der 20 Seen und dem Wasservogelbestand (multiple Regression auf den Residuen aus der Grössenbeziehung, siehe Kap. 1.3.1). Statistische Angaben wie Tab. 3. – *Multiple regression analysis of waterfowl numbers (residuals from the lake size–bird number relationship, see tab. 3), depending on coarse fish yield and structural parameters (see tab. 2).*

	Fische <i>fish</i>	Flachwasser 5 m <i>shallow water 5 m</i>	Naturufer <i>natural shore</i>	Schilfufer <i>reedy shore</i>	$r^2 \times 100$
Haubentaucher	+++	---	--		63
Zwergtaucher	---				53
Kormoran					0
Gänsesäger	++	---	--		63
Höckerschwan					0
Schnatterente		+	++		39
Krickente		+++	+++		79
Stockente			+++	+	52
Tafelente					0
Reiherente					0
Schellente			+++		48
Blässhuhn					0

^aFür die heute ebenfalls existente Beziehung siehe Text

«Ausreisser», den Neuenburgersee, verhindert.

Wie der Höckerschwan werden auch die meisten *Tauchentenbestände* von den geprüften Merkmalen nicht nachweislich beeinflusst. Einzig bei der Schellente, wo bereits die engste Beziehung aller Arten mit der Wasseroberfläche besteht, hat der Anteil des unverschilften Naturufers einen positiven Einfluss und erklärt nochmals die Hälfte der restlichen Streuung.

Weitere mögliche Einflussgrössen, wie gesamter Fischertrag, Flachwasserzonen bis 10m Tiefe, Anzahl Fluss- und Bachmündungen oder die theoretische Aufenthaltszeit des Wassers in einem See (= Füllzeit), wurden ebenfalls geprüft. Es ergab sich entweder kein nachweisbarer Zusammenhang mit den Wasservogelzahlen, oder aber eine Korrelation mit anderen Parametern. Auch im anschliessenden Test, ob die Nährstoffbelastung der Seen und die Anwesenheit von *Dreissena* das Häufigkeitsmuster der 12 Arten aus Tab. 1 weiter erklärt, traten keine signifikanten Beziehungen auf, doch sind Tendenzen erkennbar. Bei je 9 Arten sind die Bestände auf meso- bis eutrophen Seen etwas zahlreicher, auf oligotrophen Seen hingegen etwas gerin-

ger, als nach Grösse und Eigenschaften zu erwarten ist. Die stark belasteten Seen liegen bei 6 Arten dazwischen und weichen 3mal negativ und 3mal positiv ab (weiteres zum Einfluss des Trophiegrades in den Abschnitten 2.1.4, 2.2.2 und 3.1.4). Auf langjährigen Wandermuschelseen überwintern tendenzmässig mehr Tafelenten, Reiherenten und Blässhühner, jedoch etwas weniger Schellenten als erwartet.

2.1.3. Ähnlichkeiten in der Verteilung: Vergleich von Artenpaaren

Zeigen einander ökologisch nahestehende Arten, besonders solche mit ähnlicher Nahrung und ähnlichem Nahrungserwerb, ein ähnliches Verteilungsmuster? Zur Prüfung wurden die Abweichungen von den Erwartungswerten aus den Seegrössenbeziehungen artenpaarweise mittels linearer Regression verglichen.

Die engen Beziehungen ($r \geq 0.7$, $p < 0.001$) unter den 12 häufigsten Arten sind alle positiv (Abb. 2). Bei den *Fischfressern* besitzen nur Haubentaucher und Gänsesäger ausgesprochen ähnliche Verteilungsmuster. Innerhalb der *gründelnden Pflanzenfresser* bilden Stock- und Krickente ein eng

korreliertes Artenpaar; die Schnatterente ist beiden weniger ähnlich verteilt. Keine grösseren Gemeinsamkeiten gibt es hingegen mit dem Höckerschwan. Innerhalb der *Tauchentengruppe* zeigen die beiden Pflanzenfresser Tafelente und Blässhuhn die ähnlichsten Verteilungen; zwischen Schell- und Reiher- oder Tafelente sind die Ähnlichkeiten dagegen gering. Weitere enge Korrelationen existieren zwischen den Gruppen. Der hohe Ähnlichkeitsgrad bei Zwergtaucher einerseits (mehr Insekten- als Fischfresser) und Höckerschwan sowie Tafelente andererseits ist wohl von wenigen überdurchschnittlichen Anteilen beeinflusst, weist aber doch auf eine im gesamten ähnliche Verteilung hin. Sie wird auch durch die grossen Gemeinsamkeiten von Höckerschwan und Tafelente bestätigt. Erwartungsgemäss betreffen einige Ähnlichkeiten von Schwimmern mit tauchenden Arten die teilweise herbivoren Tafelente und Blässhuhn. Die Übereinstimmungen mit der Schellente mögen zum Teil durch

die überragenden Zahlen am Untersee bedingt sein, wo jedoch die Liegeplätze der Schellente und von jenen der Schnatter- und Krickente ökologisch getrennt sind (Szijj 1965, Suter 1982a, b, Zuur et al. 1983). Andererseits sprechen aber sowohl Schellente wie auch die 3 Gründelenten auf Naturufer an (Tab. 4).

Insgesamt sind enge Übereinstimmungen innerhalb der 3 Gruppen, entsprechend der Zahl der Möglichkeiten, nicht viel häufiger als zwischen den Gruppen, zumindest zwischen Schwimm- und Tauchenten. Die Fischfresser weichen stärker ab. Damit lässt sich die eingangs gestellte Hypothese für die häufigeren Arten nicht bestätigen: Arten mit ähnlicher Nahrung und ähnlichem Nahrungserwerb können grossflächig verschiedene Verteilungsmuster aufweisen. Andererseits sprechen Vertreter verschiedener Gilden auf Strukturelemente gleichartig an, obwohl sie diese dann auf unterschiedliche Weise nutzen.

2.1.4. Wasservögel auf den Schweizer Seen: Erwartungen und Wirklichkeit

Negative Abweichungen von den Erwartungswerten überwiegen; bei mehreren Arten weisen 2/3–3/4 der Seen geringere Bestände auf als erwartet (Tab. 5, Abb. 3). Dies bedeutet, dass wenige Seen für grosse positive Abweichungen, viele Seen hingegen für kleinere Mankos verantwortlich sind. Bei den grossen Seen liegen Untersee, Zürichsee und Genfersee mit einer Mehrzahl der Arten aus allen drei Gruppen über den Erwartungen, Obersee und Vierwaldstättersee weitgehend oder gänzlich darunter. Auf dem Bielersee und Neuenburgersee sind Tauchenten und teilweise die Fischfresser häufiger als erwartet, während die Zahl der Schwimmern weit darunter liegt. Am Thunersee sind hingegen Schwimmern über Erwartungen gut vertreten. An den 12 übrigen kleineren Seen liegen (mit Ausnahme des Greifensees) höchstens einzelne Arten im positiven Bereich, die meisten hingegen im negativen. Seen mit über Erwartungen hohen Zahlen sind alle

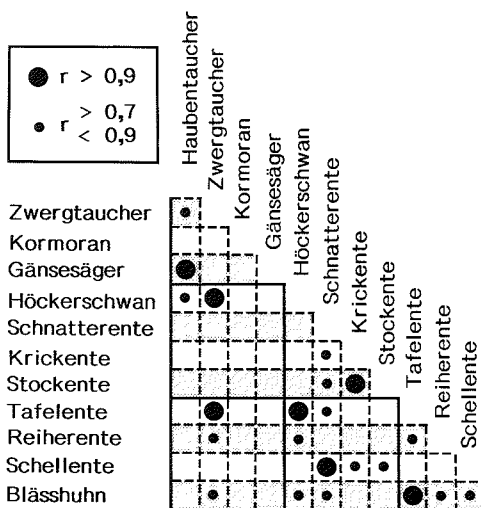


Abb. 2. Korrelationskoeffizienten ($r \geq 0.7$) aus dem Vergleich der Bestände von Artpaaren. Die Bestände werden als Abweichungen vom Erwartungswert ausgedrückt. – Correlation matrix for the populations of species pairs ($r \geq 0.7$). Populations are expressed as deviations from expected values (see text).

Tab. 5. Abweichungen vom erwarteten Januarmittel 1976–1987 auf den 20 Seen, ausgedrückt in % des Erwartungswertes (siehe Text). Zahlen stehen bei Erwartungswerten von ≥ 10 , + bei Erwartungswerten von < 10 , aber beobachteten Werten von ≥ 20 . – *Deviations from the expected mean waterfowl numbers, 1976–1987, for the 20 lakes, expressed as percentages of the expected values where these are ≥ 10 . + observed values of ≥ 20 , when expected values are < 10 .*

	Haubentaucher	Zwergtaucher	Kormoran	Gänsesäger	Höckerschwan	Schnatterente	Krickente	Stockente	Tafelente	Reiherente	Schellente	Blässhuhn
Obersee	–30	–60	–21	–15	–36	–48	–1	19	–51	–52	7	–24
Untersee	34	+	–60	–9	312	103	24	–21	191	84	–29	64
Walensee	+	–68	–93	+	–49	–96	–100	–97	–60	–85	–77	–68
Pfäffikersee	^a	–92	–83 ^b	^a	–57			+		–83		+
Greifensee	^a	–66	114	^a	–81		+	203	–46	–91		60
Zürichsee	6	74	191	10	50	+	+	46	–3	–24	828	–16
Zugersee	9	–61	510	69	–27	–92	–62	–27	–39	2	–75	–17
Ägerisee	+	–81	–100		–64	–100	–100	–81	53	–54		96
Lauerzersee		–91	–100 ^b		–89			+		–83		+
Vierwaldstättersee	–37	–26	–97	–37	–33			–37	–38	–14	–50	–54
Sarnersee	–98	–68	–100	–100	–44			+	–41	–84		1078
Baldeggersee	–58	–97	–53 ^b	–97	–100		+	48		–93		+
Hallwilersee	+	–94	–94	+	–67	–100	–100	–21	–87	–97		–45
Sempachersee	–24	–89	–70	–62	–67		+	182	–59	–84		–25
Brienzersee	+	–71	–100		–62	–100	–100	–47	–89	–93	–83	–77
Thunersee	–68	0	–99	41	38		+	78	–56	–68	40	14
Bielensee	–2	475	–61	61	–20	–91	–74	–37	182	128	525	–23
Murtensee	–78	64	–70	–57	–82	–100	–80	101	–79	–89	–56	–35
Neuenburgersee	39	21	3	19	–21	–70	–58	–25	2	96	–54	27
Genfersee	8	23	23	4	24	12	–49	–5	34	22	–4	35

^a Wegen des Fehlens von Daten zu Berufsfischererträgen keine Erwartungswerte kalkulierbar; die Bestände sind aber vergleichsweise hoch

^b Oft im Spätherbst hohe Kormoranzahlen anwesend

mässig (Thunersee, Neuenburgersee) bis stark nährstoffbelastet (Untersee). Nährstoffarme bis schwach belastete Seen haben unterdurchschnittliche Wasservogelzahlen, ebenso die extrem überdüngten Seen (Zuger-, Hallwiler-, Baldegger-, Sempacher- und Murtensee). Der Greifensee besitzt als einziger aus dieser Seengruppe eine etwa ausgeglichene Bilanz zu häufiger und zu seltener Arten. Signifikante Unterschiede in den Abweichungen vom Erwartungswert zwischen den 3 Trophieklassen und zwischen den *Dreissena*-Kategorien ergaben sich aber nur bei Tafel- und Reiherente.

Die grösseren *Fischfresser* (Haubentaucher, Kormoran, Gänsesäger) sind auf fast allen grösseren Seen, jedoch auch auf einigen kleineren, hypertrophen Seen mit

überdurchschnittlichen Zahlen vertreten. Die letztere Beziehung wird in Tab. 5 und Abb. 3 teilweise verwischt, da an drei Seen wegen der fehlenden Daten zum Fischertrag keine Erwartungswerte für Haubentaucher und Gänsesäger berechnet werden konnten und die jüngste Entwicklung beim Kormoran (s. Diskussion) nicht berücksichtigt ist. Die Abweichungen sind beim Haubentaucher auf den «alten» Wandermuschelseen signifikant höher als auf den «neuen» ($\bar{U} = 3,127$, $p < 0,05$ bei zweiseitiger Fragestellung), doch hängt diese Beziehung mit der Bevorzugung der grossen Seen und nicht mit *Dreissena* selber zusammen. Der Zwergtaucher verzeichnet nur am Zürichsee und auf den Westschweizer Seen positive Abweichungen.

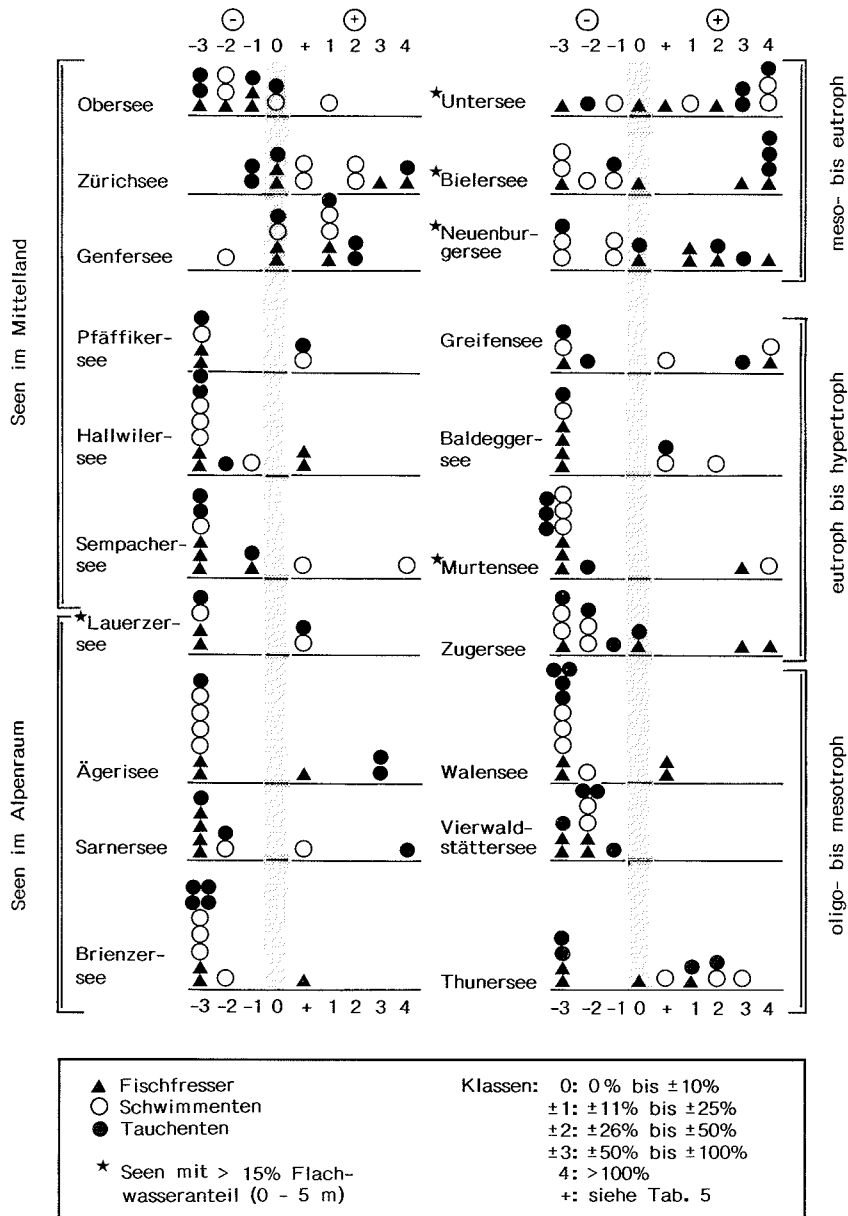


Abb. 3. Abweichungen von den Erwartungswerten der 12 häufigsten Wasservogelarten auf den 20 Seen. – Deviations of the 12 most common waterfowl species on 20 lakes from the expected numbers.

Schwimmenten: Der Untersee erweist sich für Schnatter- und Krickente als überaus günstiges Gewässer mit weit höheren

Beständen, als die Berechnungen vom Charakter des Sees her erwarten lassen. Dadurch ergeben sich an den meisten anderen

Seen Zahlen unter den Erwartungswerten, sogar an solchen mit ausgedehnten Flachwasserzonen und überdurchschnittlichem Angebot an schilfreichen Uferstrecken, wie etwa Bieler-, Murten- und Neuenburgersee. Die Stockente erreicht hingegen den hohen Erwartungswert am Untersee nicht, ist dafür aber an einigen grösseren Seen (Obersee, Zürich- und Thunersee) und an den meisten hypertrophen Seen des Mittelandes deutlich häufiger. Der Höcker- schwan ist ebenfalls am Untersee besonders zahlreich und verzeichnet wie die Stockente am Zürichsee, Thunersee und Genfersee über der Erwartung liegende Zahlen, an allen anderen Seen dagegen Defizite.

Innerhalb der *Tauchentengruppe* stimmen nur Tafel- und Reiherente einigermaßen überein. Höhere Zahlen als erwartet werden vor allem auf den grösseren Mittel- landseen erzielt. Die überdüngten Seen (Trophiestufe 6) haben im Vergleich zu den mässig belasteten bis eutrophen Seen (Stufen 4 und 5) signifikant weniger Reiherenten ($H = 6,559$, $p < 0,05$) und knapp signifikant weniger Tafelenten ($H = 5,815$, $p = 0,05$). Unterschiede zwischen diesen mittel- belasteten Seen und den weniger belasteten Seen (Stufen 1–3) liessen sich nicht nachweisen, wohl weil einige mesotrophe Seen (Stufe 3) bereits Tauchentenüberschüsse aufweisen. Auch bei der Schellente bestehen signifikante Verteilungsunterschiede zwischen den drei Kategorien ($H = 5,731$, $p < 0,05$), doch fallen im Einzelvergleich die hypertrophen Seen nur noch tendenziell ab. Tafel- und Reiherente sind zudem an den Seen, wo *Dreissena* vor 1976 eingewandert ist, signifikant häufiger als an den Seen ohne Wandermuscheln oder mit Einwanderung nach 1982 (Tafelente: $\bar{U} = 2,79$, $p < 0,025$, Reiherente: $\bar{U} = 3,53$, $p < 0,01$, je für einseitige Fragestellung). Für Schellente und Blässhuhn liessen sich keine solchen Unterschiede nachweisen, ebensowenig für die anderen häufigen Wasservögel mit Ausnahme des Haubentauchers. Die Schellente übertrifft ihre Erwartungswerte an einzelnen der grösseren Seen (Zürich-, Thuner- und Bielersee), während die gros-

sen Zahlen auf Obersee und Genfersee der Erwartung entsprechen. Die übrigen Seen weisen Defizite auf. Das Blässhuhn erreicht auf Untersee und den beiden grossen Westschweizer Seen mit Wandermuscheln höhere Werte als erwartet, nicht jedoch auf Ober- und Bielersee. Sehr weit über den Erwartungen liegen die Blässhuhnzahlen am Ägerisee und besonders am Sarnersee, wo fast alle anderen Artbestände kleiner sind als erwartet.

2.2. Artenzahlen

2.2.1. Seengrösse

Die Artenzahl steigt mit zunehmender Wasserfläche bis etwa 50 km² steil und dann flacher an (Abb. 4). Die Abweichungen der beobachteten Artenzahlen vom Erwartungswert sind bei den kleinen Seen teilweise beträchtlich, was mit der Vielfalt der Seentypen zusammenhängt. Im Mittel können bei allen Artengruppen pro Zählung schon auf 30–40 km² grossen Seen etwa die Hälfte der 32 regelmässig in der Schweiz auftretenden Arten erwartet werden, bei 100 km² grossen aber erst knapp 2/3. Bei den *Fischfressern* ist die Beziehung zwischen Seefläche und Artenzahl am engsten, denn sie nutzen die offene Wasserfläche am meisten. Selbst an den grösseren Seen wächst mit zunehmender Fläche die mittlere erwartete Artenzahl noch an, und auch am Genfersee können pro Zählung im Januar erst 11 der 12 regelmässig auftretenden Arten erwartet werden. Die Beziehung verläuft bei den *Tauchenten* etwas flacher. Das Maximum von 11 Tauchentenarten einschliesslich des Blässhuhns wird auch auf dem Genfersee (581 km², 9,6 Arten) noch nicht erreicht; andererseits beherbergen bereits die viel kleineren Zürichsee und Untersee mit 8,2 überdurchschnittlich viele Tauchentenarten. Die Vielfalt der *Schwimmenten*, die vor allem das Litoral nutzen, zeigt sich am wenigsten von der Seengrösse abhängig. Am Untersee sind im Mittel 8,8 der 9 erwarteten Arten anwesend, während die 3 grössten Seen 7,2–7,8

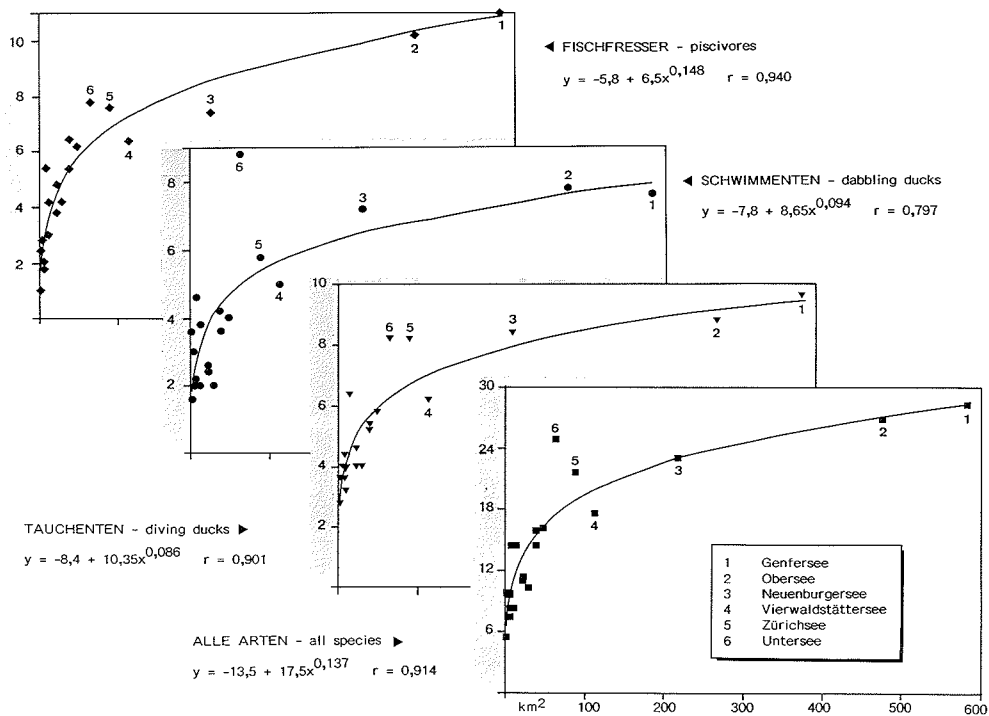


Abb.4. Artenzahlen (Mittelwerte von 5 Januarzählungen) und Seeflächen.– *Species numbers (mean of 5 January counts) and lake areas.*

Arten aufweisen. Zürich- und vor allem Untersee als meso- bis eutrophe Seen mit bedeutenden Flachwasseranteilen beherbergen bei allen Gruppen mehr Arten, als von ihrer Grösse her zu erwarten ist. Der steilufrige, oligo- bis mesotrophe Vierwaldstättersee hingegen ist vergleichsweise artenarm. Der Neuenburgersee weicht bei den Schwimmenten positiv, bei den Fischfressern negativ ab, während der Obersee bei den Tauchenten und der Genfersee bei den Schwimmenten ein gewisses «Manko» besitzt. Unter den kleineren Seen haben der Greifensee bei den Schwimmenten (4,6 Arten) und den Fischfressern (5,4 Arten) und der Sempachersee bei den Tauchenten (6,4 Arten) eine grössere Vielfalt als erwartet aufzuweisen. Die Flusstausstufen sind in Abb.4 nicht enthalten. Sie sind, bezogen auf ihre Grösse, sehr viel artenreicher als natürliche Seen (vgl. Schifferli 1983). Mit

15,4–16 Arten beherbergen die Staustufen Niederried, Verbois und Klingnau etwa gleich viele Arten wie Zuger- und Thunersee. Die Vielfalt ist vor allem bei den Schwimmenten ausgeprägt, wo mit 5,2–7,4 die Werte von Zürich- und Neuenburgersee erreicht oder übertroffen werden.

Die Beziehungen zwischen der Seefläche und den Artenzahlen sind Arten-Arealkurven, welche in der Regel mit asymptotischen Funktionen beschrieben werden (May 1975; siehe aber Usher 1985), denn die Zahl der Arten, die zur Besiedlung einer Fläche zur Verfügung steht, ist begrenzt. In unserem Falle mit vielen kleinen und wenigen grossen Seen würden solche Kurven den Daten aber nur ungenügend gerecht. Die verwendeten Potenzkurven beschreiben die Daten besser, obwohl sie die Voraussetzung der beschränkten Artenzahl nicht beachten. Sie streben keiner obe-

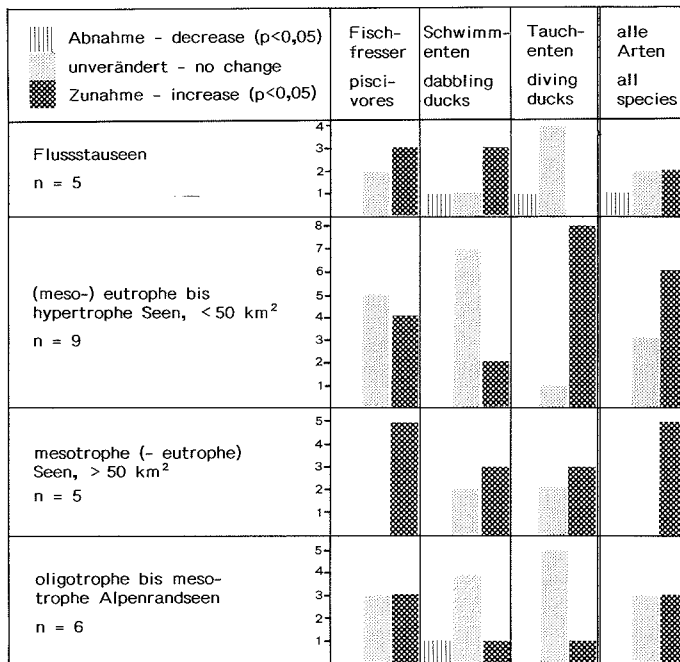


Abb. 5. Veränderung der Artenzahlen im Januar, 1967–1987 (lineare Regressionen). – Trends in species numbers in January, 1967–1987 (linear regressions).

ren Limite zu und können deshalb nicht für theoretische Aussagen zu sehr grossen Wasserflächen verwendet werden. Immerhin ergeben sie bis etwa 1500 km² grosse Seen Artenzahlen, die den in Mitteleuropa regelmässig auftretenden 33–34 Wasservogelarten (ohne Gänse) entsprechen. Bezzel (1986) verwendete statt der Januar-Artenzahl jene der Wintersumme (September–April) und erhielt damit für zwei bayerische Seen Werte, die um 60% und 100% höher liegen als unser Erwartungswert für die Januarzählung allein.

Die Artenvielfalt ist von 1967–1987 auf den meisten Gewässern grösser geworden (Abb. 5). Sie stieg auf 16 Gewässern signifikant an (7mal $p < 0,001$; 4mal $p < 0,01$) und nahm nur am Aarestau Holderbank ab ($p < 0,01$). Innerhalb der Arten- und Gewässergruppen gibt es aber Unterschiede. Auf den meisten Stautufen der Flüsse nahm die Artenvielfalt nicht zu; der Flachsee Unterlunkhofen, der erst 1973 aufgestaut wurde, und der Rhonestau Verbois mit dem Jagdverbot seit 1974 wurden nicht

in die Auswertung einbezogen. Auch auf den vergleichsweise wenig nährstoffbelasteten Alpenrandseen mit geringem Anteil an Flachwasserzonen überwiegen konstante Artenzahlen. Am stärksten wuchs die Vielfalt hingegen auf den 5 grossen und (wieder) mässig nährstoffbelasteten Mittellandseen. Bei den Fischfressern überwiegen die Zunahmen gegenüber unveränderten Zahlen vor allem auf den grossen Seen. Die Vielfalt der Schwimm-enten hat sich in der Mehrzahl nicht verändert, jene der Tauch-enten etwa bei der Hälfte aller Gewässer. An fast allen kleineren Mittellandseen ist die Zahl der Tauchentenarten hingegen gestiegen.

2.2.2. Seenstruktur

Wie die Artbestände wurden auch die Artenzahlen der Prüfung unterzogen, von welchen Strukturmerkmalen sie neben der Seegrösse beeinflusst werden. Bei den *Fischfressern* erklärt der Weissfisch- und Barschertrag 31% der verbliebenen Streu-

ung. Die Erhöhung des Ertrages um 20 kg/ha bewirkt die Anwesenheit einer zusätzlichen Art ($p < 0,05$). Die Zahl der *Schwimmentenarten* wird von hohem Angebot schilfbestandener Uferstrecken gefördert (erklärte Varianz 16%, $p < 0,05$). Für die *Tauchenten* sowie die *Summe aller Arten* können die Abweichungen von den grössenabhängigen Erwartungswerten nicht mit den gewählten Merkmalen erklärt werden. Auch die varianzanalytische Prüfung bezüglich Trophiestufen und die Verfügbarkeit von Wandermuscheln brachte keine signifikanten Unterschiede zutage, wohl aber dieselben Tendenzen wie bei den Individuenzahlen. Bei allen 4 Gruppen überwintern auf den oligo- bis mesotrophen Seen weniger Arten als erwartet. Auf den meso- bis eutrophen Seen sind es bei den Schwimm- und Tauchenten sowie allen Wasservögeln mehr Arten als erwartet, bei den Fischfressern hingegen auf den hypertrophen Seen.

3. Diskussion

3.1. See-Eigenschaften und Wasservögel

3.1.1. Fischfresser

Die Bestände der meisten fischfressenden Arten korrelieren wie die Artenzahlen eng mit der Seefläche und reagieren positiv auf hohe Weissfisch- und Barscherträge, negativ auf hohen Flachwasseranteil. Uferstrukturen sind für überwinternde Fischfresser bedeutungslos: Verschiedene Seen mit stark verbauten Ufern beherbergen hohe Haubentaucher- und Gänsesägerzahlen. Oligotrophe Seen mit geringen Weissfischerträgen haben unterdurchschnittliche Winterbestände an fischfressenden Arten, die meisten grossen, meso- bis eutrophen und ertragreichen Mittellandseen überdurchschnittliche. Die stark nährstoffbelasteten Seen mit mittelhohen bis recht hohen Weissfischerträgen weisen nur teilweise über Erwarten hohe Bestände auf, weichen im Mittel jedoch bezüglich der Artenzahl positiv ab.

Haubentaucher und *Gänsesäger* sind sich in ihrer Verteilung am ähnlichsten (Abb. 2, Tab. 5), wohl aufgrund grösserer Übereinstimmung in Nahrung und Nahrungserwerb. Die Nahrung des Haubentauchers umfasst nach Untersuchungen vom Bieler- und Untersee vor allem Weissfische und Barsche bis etwa 10 cm Länge (Geiger 1957, Büttiker 1985). Dieselbe Grössenklasse wird vom Gänsesäger im Brutgebiet bevorzugt (Bauer & Glutz von Blotzheim 1969, Cramp & Simmons 1977). An mitteleuropäischen Binnenseen wurde seine Nahrung bisher kaum untersucht. Zufällige eigene Sichtbeobachtungen, einzelne Magenuntersuchungen (Güntert 1986) und Befunde von südschwedischen Seen (Nilsson 1974) lassen jedoch darauf schliessen, dass auf den Schweizer Seen im Winter Weissfische ebenfalls eine wichtige Rolle spielen, wobei eventuell etwas grössere Individuen bevorzugt werden. Haubentaucher und Gänsesäger jagen höchstens in lockeren Gruppen, nicht aber wie der *Kormoran* in dichten Schwärmen mit bis zu 2000 Vögeln (Suter 1990). Der Kormoran konzentriert sich auf Seen mit grossen Weissfischschwärmen, die das Jagen im Verband ermöglichen, und benötigt zudem störungsfreie Baumgruppen als Schlafplatz (Suter 1989). Da sich die Kormorane bis zur Mitte der achtziger Jahre traditionell auf einigen grossen Seen konzentrierten, bewirkte die Verwendung zwölfjähriger Zählmittel, dass keine Zusammenhänge mit einzelnen Parametern gefunden wurden. Nach weiterer zahlenmässigen und räumlichen Expansion ergibt sich heute ebenfalls ein positiver Zusammenhang zwischen Kormorandichte und Weissfisch-/Barschertrag (Suter 1990).

Der *Zwergtaucher* weicht von den grösseren Fischfressern ab; seine grossflächige Verteilung gleicht mehr jener von Tafelente und Höckerschwan. Dies hängt wohl damit zusammen, dass die drei Arten am Zürichsee und den grösseren Westschweizer Seen häufiger sind, als von den Gewässereigenschaften her zu erwarten ist. Es sind dies vor allem mässig belastete Seen der Trophiestufen 3 und 4. Die nährstoff-

armen, aber auch die überdüngten Seen mit Ausnahme des Murtensees besitzen ein Defizit an Zwergtauchern. Der negative Einfluss von grossem Flachwasseranteil wird nur von wenigen Extremwerten bewirkt (Abb. 1). Der Zwergtaucher lebt zwar im Winter stärker von Fischen als im Sommer (Noll & Schmalz 1935), doch dürften Insektenlarven weiterhin eine wichtige Rolle spielen. Auf dem Rhein unterhalb Stein, dem bedeutendsten Überwinterungsplatz der Schweiz (Leuzinger 1966, Suter & Schifferli 1988), tauchen die Vögel in gemischten Gruppen mit Schellenten, die hier die reichen Vorkommen von Köcherfliegenlarven (*Hydropsyche*) ausbeuten (Leuzinger 1972, Suter 1982a, b). Möglicherweise ist das Insektenangebot auf den mässig eutrophierten Seen besser als auf den nährstoffarmen, wo zudem die Litoralzone sehr schmal ist. Die überdüngten Seen mit ihrem schlammigen und sauerstoffarmen Milieu am Seegrund dürften dem Zwergtaucher ebenfalls ein sehr geringes Angebot an nutzbaren Wirbellosen bereithalten.

3.1.2. Schwimmenten

Die Individuen- und Artenzahlen der Schwimmenten stehen mit der Gewässergrösse in weniger enger Beziehung als jene der Fischfresser und Tauchenten. Die Uferlängen sind zudem ein besseres Mass zur Voraussage der Individuenzahlen als die Flächen. Wichtig ist eine möglichst naturbelassene Uferstruktur und die Ausdehnung der Litoralzone. Mässig belastete bis eutrophe Seen beherbergen überdurchschnittlich viele Arten und Individuen, nährstoffarme Seen liegen durchgehend unter den Erwartungen. Überdüngung ist den Artenzahlen und in den meisten Fällen den Individuenzahlen ebenfalls nicht förderlich, da der Schilfgürtel leidet (Ellenberg 1978) und die Produktion submerser Makrophyten (Unterwasserpflanzen, wie Laichkräuter *Potamogeton* oder Armleuchteralgen *Characeae*) zurückgeht. Ausnahmen machen die planktonfressende Löffelente (Suter & Schifferli 1988) und die Stockente.

Die für Enten nutzbare Produktion submerser Gefässpflanzen erreicht ihr Maximum in den Trophiestufen 4 und 5 und ist in den hypertrophen, starkem Blau- und Grünalgenwachstum ausgesetzten Seen wieder viel niedriger (Schmidt 1974). Für die Stufen 4 und 5 ist das grosse Angebot an Fadenblättriger Laichkrautvegetation charakteristisch. Die weniger Biomasse liefernde Grossblättrige Laichkrautvegetation bevorzugt hingegen mehr meso- bis schwach eutrophe Verhältnisse (3 und 4), und die Armleuchteralgen gedeihen am besten in nährstoffarmem bis wenig belastetem Wasser (Lang 1973b, 1981, Lachavanne 1985). Auch Nilsson (1985) fand an den Brutgewässern, dass die Dichte der Enten mit dem Eutrophiegrad nur bis zu mittleren Belastungswerten anwuchs, bei stärkerer Belastung aber mit dem Rückgang der Makrophytenbestände wieder abnahm.

Die Zahl des Höckerschwans korreliert als einzige der Schwimmentengruppe besser mit der Seefläche als mit der Uferlänge; die Reststreuung lässt sich mit den gewählten Einflussgrössen nicht weiter erklären. Die Art stellt geringe Ansprüche an die Ausbildung der Litoralzone. Zudem steht ihr ein weites Repertoire an Methoden der Nahrungsaufnahme zur Verfügung (Gründeln, Weiden am Ufer, Fütterung durch den Menschen). Das Verbreitungsmuster des Höckerschwans gleicht am ehesten jenem der Tafelente, hat aber keine grössere Gemeinsamkeit mit jenem anderer Vertreter der Schwimmentengruppe. Die weit über den Erwartungen liegende Zahl am Untersee erklärt sich mit dem immensen Nahrungsangebot durch Laichkrautfelder und deren Winterknollen, Ansammlung von pflanzlichem Detritus und Darmtang *Enteromorpha* (Sziij 1965, Zuur et al. 1983, Schneider 1986). Die Überschüsse auf dem rundum stark bevölkerten Zürich-, Thuner- und Genfersee dürften hingegen darauf zurückzuführen sein, dass Höckerschwäne von Kleingewässern und Flüssen auf Seen mit grösseren Ortschaften wandern, wo sie reichlich gefüttert werden (Forster & Wagner 1973, Rutschke 1975, Bezzel & Engler

1985). Der im Winter von Höckerschwanen freie Baldeggersee ist der einzige See, wo praktisch keine Siedlungen ans Ufer reichen.

Die *Stockente* ist die Schwimmte mit der engsten Korrelation zwischen Januarbestand und Uferlänge. Dazu zeigt sie eine Bindung an natürliche Uferstrecken und profitiert auch noch schwach von verschifften Uferstrecken. Ihre gleichmässige Verbreitung hat lediglich grössere Gemeinsamkeit mit der Krickente. Ungleich den anderen Arten beherbergen 4 hypertrophe Seen (Greifen-, Baldegger-, Sempacher- und Murtensee) weit über Erwarten hohe Bestände. Diese Gewässer sind rundum von grossen Flächen offenen Kulturlandes und sanft geneigten, bewaldeten Hügelzügen umgeben, wo sich die Stockenten nachts ernähren (vgl. Bauer & Glutz von Blotzheim 1968, Willi 1970, Zuur et al. 1983). Die Seen dienen tagsüber als störungsfreie Ruhengewässer, haben als Nahrungslieferanten jedoch nur geringe Bedeutung. Die nährstoffarmen Seen sind zum grossen Teil von Bergzügen umgeben und beherbergen wohl deswegen unterdurchschnittliche Bestände. Eine Ausnahme stellt der Thunersee dar, an dessen Nordwestrand im Aaretal grosse Kulturlandzonen angrenzen. Möglicherweise tragen hier wie auch am Zürich- und Obersee noch halbzahme, von Menschen gefütterte Stockenten zur überdurchschnittlichen Grösse der Populationen bei.

Schnatter- und *Krickente* kommen zumindest in geringen Beständen auf der Mehrzahl der Seen vor, stellen aber so spezifische Ansprüche, dass die Seegrösse nur in geringem Umfang die einzelnen Bestandsgrössen erklärt. Trotz ähnlicher Reaktion auf die Litoralstruktur und je grossen Überschußen am Untersee decken sich die Verbreitungsmuster der beiden Arten nur teilweise. Die Krickente sucht einen Grossteil ihrer Nahrung im seichten Wasser oder auf Schlickbänken und frisst im Winterquartier neben Samen vor allem schlammbewohnende Wirbellose (Sziij 1965, Willi 1970, Mazzucchi 1971, Reichholf 1974, Tamisier 1974, Zwarts 1976, Zuur et al. 1983). Die

Schnatterentenzahlen sind mit dem Angebot an Flachwasser und natürlichem Ufer weniger eng korreliert. Diese Art ernährt sich besonders von grünen Pflanzenteilen, die sie schwimmend im Wasser aufnimmt oder Blässhühnern entreisst (Sziij 1965, Bauer & Glutz von Blotzheim 1968, Zuur et al. 1983, Allouche & Tamisier 1984, Amat & Soriguer 1984). Sie ist damit weniger an seichte Flachwasserzonen gebunden als die Krickente (White & James 1978, Heitmeyer & Vohs 1984) und erreicht im Gegensatz zu dieser auch am Genfersee über Erwarten hohe Werte. Insgesamt konzentriert sie sich aber wegen des riesigen Angebots an submersen Gefässpflanzen und Darmtang noch stärker als die Krickente auf den Untersee.

3.1.3. Tauchenten

Die Bestände der meisten Tauchentenarten sind wie die Artenzahlen einzig von der Seefläche abhängig. Korrelationen mit zusätzlichen Gewässerparametern sind nicht nachweisbar, wohl weil diese ein weniger direktes Mass für die verfügbare Nahrungsmenge darstellen als bei den Schwimmten und Fischfressern. Nicht signifikant, doch in der Tendenz ist der positive Einfluss des langjährigen Vorkommens von *Dreissena* sowie mässiger Eutrophierung erkennbar. Da die Tauchleistung der meisten Arten auf Tiefen von unter 10m begrenzt ist, hätte man auch bei Tauchenten und Blässhuhn einen Zusammenhang mit den Flachwasserzonen erwarten können. In einer ähnlichen, aber auf verschiedene Abschnitte eines einzigen Voralpensees Österreichs begrenzten Analyse ergaben sich klare Zusammenhänge zwischen Breite und Beschaffenheit der Uferzonen und der Zahl von Reiherenten und Blässhühnern (Aubrecht & Winkler 1984).

Tafel- und *Reiherente* sind am Untersee und an den Westschweizer Seen häufiger als nach den Gewässereigenschaften erwartet. Dies sind wandermuschelreiche, mässig belastete bis eutrophe grössere Seen. Hypertrophe Seen haben dagegen signifikant

weniger Reiher- und Tafelenten, ebenso Seen ohne Wandermuscheln oder mit erst jüngst erfolgter Einwanderung. Diese beiden Kategorien decken sich teilweise. Wenn man statt der Relativwerte der Abweichungen Absolutzahlen vergleicht, erkennt man gleichwohl Unterschiede zwischen Reiher- und Tafelente, die gut mit den Differenzen in Nahrung und Nahrungserwerb (Anteil von Pflanzen, Tauchleistungen) übereinstimmen. Das Verteilungsmuster der Tafelente ähnelt dann stärker dem des Blässhuhns oder auch des Höckerchwans. Diesen drei Arten ist eine unterschiedlich ausgeprägte Abhängigkeit von submersen Makrophyten gemeinsam. Reiherenten sind hingegen ausgesprochene *Dreissena*-Konsumenten. Ihre Zahlen dürften weitgehend die im Januar vorhandene Wandermuscheldichte bis etwa 10m Wassertiefe widerspiegeln (Pedroli 1981a, b, Suter 1982a–c).

Die Winterbestände der *Schellente* werden zu einem grossen Teil durch die Seefläche erklärt. Die Abweichungen von dieser Beziehung korrelieren positiv mit dem Anteil an schilffreiem, unverbautem Ufer. Dieser Zusammenhang fehlt bei Reiher- und Tafelente; er wird vielleicht teilweise durch die grössere Scheu der Schellente dem Menschen gegenüber bewirkt (Tuite et al. 1984). Die tagaktiven Schellenten benötigen zur Nahrungssuche ungestörte Uferzonen, wo sie Insektenlarven und kleine Mollusken von steinigem oder kiesigem Grund wegpicken (Suter 1982b). Die grösseren Wandermuscheln spielen eine geringere Rolle als bei anderen Tauchenten (in dieser Studie kein Unterschied zwischen «alten» und «neuen» *Dreissena*-Seen). Die hohen Zahlen auf den beiden grossen Seen halten sich im Rahmen der Erwartung (Unterseeewert ohne die grossen Bestände am anschliessenden Rhein); die vergleichsweise niedrigen Zahlen von 250–280 Individuen am Zürich- und Bielersee liegen dagegen weit über Erwartung. Mit dem ebenfalls überdurchschnittlichen Thunerseebestand zeichnet sich eine Bevorzugung meso- bis schwach eutropher Seen ab.

Die *Blässhuhnzahlen* werden wie bei den Schwimmern durch die Uferlänge besser vorausgesagt als durch die Seefläche. Die Gewässereigenschaften tragen nichts zur Erklärung der Abweichungen bei, da das Blässhuhn weit verbreitet ist und aufgrund seiner vielfältigen Ernährungsweise mit verschiedenen Uferstrukturen zurechtkommt (Glutz von Blotzheim et al. 1973, Hurter 1979, Suter 1982a, b, Zuur et al. 1983). Das mit der Tafelente gut übereinstimmende Verteilungsmuster ist wohl eine Folge der Gemeinsamkeiten in Nahrung und Nahrungserwerb: Beide bevorzugen grüne Pflanzenteile, können auch dichte Wandermuschelbänke nutzen und sind vergleichsweise schlechte Taucher. So dürften die über Erwartung hohen Bestände an Neuenburger- und Genfersee auf *Dreissena*, jene am Untersee auf Wasserpflanzen und *Dreissena* zurückzuführen sein. Oligotrophe, aber auch überdüngte Seen verzeichnen eher niedrige Zahlen. Am Sarnersee kommt das Blässhuhn als einzige Art und am Ägerisee zusammen mit der Tafelente in weit über Erwartung hohen Beständen vor. Möglicherweise finden sie an diesen beiden, bereits im Alpenbereich liegenden oligo- bis mesotrophen Seen gute Makrophytenbestände, wie das beispielsweise am kleinen, dem Sarnersee benachbarten Wichelsee oder am anschliessenden Delta der Sarner Aa in den Vierwaldstättersee der Fall ist (Hurter 1979, Lachavanne et al. 1985).

3.1.4. Nährstoffbelastung und Wasservögel

Dass zunehmende Eutrophierung der Seen zu grösseren Wasservogeldichten als auch höheren Artenzahlen führt, ist sowohl für Brutgewässer (Sillén & Solbreck 1977, Nilsson 1978, 1985, Nilsson & Nilsson 1978, van Impe 1983) als auch Durchzugs- und Überwinterungsgewässer (Utschick 1976, 1981) gezeigt worden. Besonders der Haubentaucherbestand korreliert oft gut mit der Nährstoffbelastung, wenn toxisch wirkende Verschmutzungsgrade ausgeschlossen werden. In der vorliegenden Untersuchung wurden

deshalb zunächst einige für die Wasservögel unmittelbarer wirksame Parameter geprüft und erst die Residuen aus den Seegrößen- und Strukturgleichungen auf Unterschiede zwischen Trophiestufen verglichen. Damit traten Differenzen nicht mehr signifikant, sondern lediglich in der Tendenz zutage. Andererseits hängen aber einzelne Strukturparameter, wie Schilfufer oder Weissfisch- und Barschertrag, bereits vom Trophiegrad ab. Der Einfluss der Produktivität der Gewässer auf die Wasservogeldichte wird also dennoch deutlich, besonders bei den Fischfressern. Diese erreichen oft sowohl die höchsten Dichten als auch überdurchschnittliche Artenzahlen auf den hypertrophen Seen, vor allem wenn die jüngste Entwicklung des Kormoranbestands sowie die Zahlen von Haubentaucher und Gänseäger auf Greifen- und Pfäfersee mit in Betracht gezogen werden. Schwimm- und Tauchenten sind hingegen in grösster Dichte und Vielfalt auf den meso- bis eutrophen Seen vorhanden. Die Tauchentenarmut hypertropher Seen im Vergleich zu den weniger stark belasteten Seen lässt sich mittels der Abweichungen von den Erwartungswerten für die einzelnen Seen nicht nur der Tendenz nach, sondern signifikant belegen.

3.2. Schweizer Seen: Erwartung und Wirklichkeit

Könnte man alle für die Wasservögel bedeutsamen Gewässerparameter in die Schätzung der Erwartungswerte einbringen, so sollten diese gut mit der Wirklichkeit übereinstimmen, solange die Annahme linearen Zusammenhangs zwischen Parametern und Wasservogelzahlen zulässig ist. Die zahlreichen Abweichungen vom Erwartungswert sind in vielen Fällen aber die Folge davon, dass wichtige Einflüsse nicht oder nur unzureichend erfasst werden konnten. Vor allem fehlen quantitative Daten zum nutzbaren Nahrungsangebot fast völlig. Wo mit dem Fischereiertrag ein solches, wenn auch indirektes und mit verschiedenen Mängeln behaftetes Mass zur Verfügung stand, zeigten sich sofort enge

Korrelationen mit den entsprechenden Wasservogelzahlen. Auch Zusammenhänge zwischen positiven Abweichungen bei den Erwartungen an die Tafel- und Reiherentenzahlen mit den beiden *Dreissena*-Kategorien liessen sich nachweisen. Das Nahrungsangebot gehört offenbar zu den wichtigsten Faktoren, die winterliche Wasservogelpopulationen bestimmen. Die gesamte Bioproduktion kann summarisch auch mit den Trophiestufen klassifiziert werden. Es existieren jedoch Zusammenhänge zwischen ihnen und den quantifizierten Uferstrukturen, die den Einfluss der Trophie teilweise verdecken. So sind nährstoffarme Seen auch solche mit steilen Uferbänken und geringem Flachwasseranteil. Soweit die Strukturmerkmale der Seen und ihrer Ufer als solche für Wasservögel wesentlich sind, dürften sie hingegen mit den verwendeten Massen in der Regel genügend erfasst sein. Beschränkte Aussagekraft besitzt der Parameter «natürliche Ufer», der ein breites Spektrum unverbauter, schilffreier Uferlinien abdeckt und bei einigen Arten an den steilufrigen Seen im Alpenbereich zu unerfüllten Erwartungen führen kann.

Schliesslich enthalten die Rechnungen auch keinen Wert für die je nach Gewässer unterschiedliche Intensität menschlicher Störungen (Wassersport, Jagd und Fischerei, Erholungsbetrieb am Ufer), welche den Wasservogelbestand beeinflussen können (Batten 1977, Tamisier 1980, Galhoff et al. 1984, Tuite et al. 1984, Bell & Austin 1985, Schneider 1986, 1987, Frenzel & Schneider 1987, Cryer et al. 1987, Meile 1991). Informationen über die grossflächige Störungsintensität an den einzelnen Seen fehlen weitgehend, so dass sich negative Abweichungen vom Erwartungswert auch nicht qualitativ durch Jagd oder andere Störeinflüsse erklären lassen.

3.2.1. Nährstoffarme bis leicht belastete Seen im Alpenbereich

In dieser Kategorie fasse ich Walen-, Ägeri-, Vierwaldstätter-, Sarner-, Briener- und

Thunersee zusammen. Ägeri- und Thunersee gelten bereits als mesotroph, die übrigen als oligotroph bis schwach mesotroph. Diese Gewässer werden insgesamt von weniger Arten und Individuen aufgesucht, als die Strukturen erwarten lassen. Dies dürfte zur Hauptsache auf der natürlicherweise geringen Nahrungsproduktion beruhen. In einigen Fällen haben wohl die als «natürliche Ufer» klassierten Steilufer mit beschränkten Möglichkeiten zur Nahrungssuche zu unrealistischen Erwartungswerten beigetragen. Immerhin sind aber an diesen Seen die Werte für den Flachwasseranteil gering. Ägeri- und Thunersee, die beide stärker mit Nährstoffen versorgt sind (Haudenschild 1987), beherbergen denn auch mehr Pflanzenfresser als erwartet. Der Thunersee besitzt zwei unter Schutz stehende schilfgesäumte Flachwasserzonen mit Wasservogelzahlen von nationaler Bedeutung (Leuzinger 1976) und das Delta eines Alpenflusses. Am Vierwaldstättersee, der 1974 von der Wandermuschel erreicht worden ist, sind die negativen Abweichungen bei den Tauchenten deutlich geringer als am Walen- und Brienersee.

3.2.2. Nährstoffreiche Seen im Alpenbereich

Zu dieser Gruppe gehört nur der Lauerzersee. Gemessen an seinem hohen Flachwasser- und Schilfanteil, dem Eutrophierungsgrad und der zwischen 1975 und 1978 erfolgten Einwanderung von *Dreissena* (H. Turner mdl.) weist der Lauerzersee sehr niedrige Wasservogelbestände auf. Er friert im Winter wegen seiner geringen Tiefe oft zu, doch wurden diese Jahre für die Untersuchung nicht berücksichtigt. Vermutlich gibt es weitere Faktoren, die das Nahrungsangebot begrenzen. Es müsste überprüft werden, ob die Sedimente die Verbreitung von *Dreissena* hemmen und nur eine geringe Produktion an schlammbewohnenden Wirbellosen und nutzbaren Makrophyten zulassen. Die Ausbildung des Schwimmblattgürtels am See ist andererseits von nationaler Bedeutung (Fuchs 1988).

3.2.3. Nährstoffreiche bis überdüngte, kleinere Mittellandseen

Diese Gruppe umfasst neben dem nährstoffreichen Pfäffikersee vor allem überdüngte Seen: Greifen-, Zuger-, Baldegger-, Hallwiler-, Sempacher- und Murtensee. Mit Ausnahme des Zugersees sind sie alle kleine Seen unter 25 km². Auf den meisten sind über Erwarten viele Fischfresser (Tab. 5, Fussnoten) und Stockenten vorhanden; auch die Löffelente besucht drei von ihnen in relativ grosser Zahl (Suter & Schifferli 1988). Die übrigen Schwimmenden und die Tauchenten sind hingegen fast durchwegs untervertreten. Die Gründe dürften wie beim Lauerzersee in einem mangelhaften Angebot an Zoobenthos und submersen Wasserpflanzen liegen (Perret 1973 für den Sempachersee). Dieser Mangel wäre aber in den meisten Fällen nicht auf die primäre Zusammensetzung des Sediments zurückzuführen, sondern eine Folge der Phosphatübersättigung, die zu Algenbildung und damit zu Sauerstoffmangel am Grund und Faulschlammansammlung führt. Die Unterwasservegetation ist an diesen Seen nur noch schwach entwickelt oder bis auf kleine Restbestände verschwunden, während sich Plankton und Weissfische stark vermehrt haben (Wildermuth 1977, Lachavanne 1979a, b, Burgermeister & Lachavanne 1980, 1984, Juge et al. 1985). Am Sempachersee sind die Tauchentenzahlen nur im Dezember kurzfristig höher, wenn mit dem Laich von künstlich erbrüteten Felchen *Coregonus* eine alternative Nahrungsquelle zur Verfügung steht (Kestenholz 1990). Am viel grösseren Zugersee erlaubt die Bodenstruktur im Litoral offenbar zumindest die Ansiedlung der Wandermuschel, so dass die Reiherentenzahl der Erwartung entspricht. Die schlechte Wasserqualität dieser Seen hängt nicht nur mit dem Nährstoffeintrag, sondern auch mit der sehr langen Füllzeit zusammen. Diese beruht darauf, dass die Zufluss- und Abflussmengen im Verhältnis zum Seevolumen sehr klein sind. Deshalb ist wohl auch die Einschwemmung von Samen, Detritus

und anderem von Wasservögeln nutzbarem Material gering, was sich vor allem auf Schwimmenten auswirkt.

3.2.4. Mittlere bis grosse, mässig belastete bis eutrophe Mittellandseen

In diese Gruppe gehören *Unter-* und *Obersee*, *Zürich-*, *Bieler-*, *Neuenburger-* und *Genfersee*. Der Neuenburgersee ist etwas geringer, der Untersee etwas stärker nährstoffbelastet als die übrigen 4 meso- bis eutrophen Seen. Die meisten der über den Erwartungswerten liegenden Wasservogelbestände überwintern auf diesen 6 Seen. Zwischen ihnen zeigen sich aber erhebliche Unterschiede.

Der Untersee liegt sowohl bezüglich Artenzahl als auch bei den meisten Artbeständen, vor allem den Pflanzenfressern, weit über den von den Strukturmerkmalen vorgegebenen Erwartungen. Diese sind wegen der langen Uferlinie sowie dem hohen Flachwasser- und Schilfanteil bereits hoch. Wesentlich ist die enorme Produktion von submersen Makrophyten und Darmtang sowie von schlammbewohnenden Wirbellosen in den grossen, sehr seichten Flachwasserzonen. Durch den schwankenden Wasserstand und die winterliche Trockenlegung werden weite Flächen zusätzlich von Sauerstoff versorgt, wo andernfalls bei reguliertem Pegel bereits faulschlammbildende (saprobie) Verhältnisse herrschen würden. Niedriger Wasserstand begünstigt zudem die Nahrungsaufnahme bei vielen Wasservögeln, besonders der Krickente (Schuster 1976a). Ausserdem schwimmen der Seerhein und die Radolfzeller Aach Detritus, Samen und andere Nahrung ein, die sich in den seichten Becken ablagern und bei niedrigem Wasserstand den Vögeln ebenfalls zur Verfügung stehen. Der Untersee gleicht mit seiner kurzen Füllzeit in mancher Hinsicht mehr den Flussstauseen, die für Wasservögel vergleichsweise produktiver als Seen sind. Tauchenten und Blässhühner profitieren im weiteren vom *Dreissena*-Angebot im See- und Hochrhein (Einzelheiten zur Limnologie bei Kiefer 1972,

zur Vegetation bei Lang 1973a, b und 1981 und zur Ökologie der Wasservögel bei Szijj 1965, Suter 1982a, b, Zuur et al. 1983, Schuster et al. 1983, Schneider 1986 und Meile 1991).

Am Obersee entsprechen die Wasservogelzahlen den ebenfalls hohen Erwartungen bei der Mehrzahl der Arten nicht ganz. Für die Defizite unter den Fischfressern fehlt eine überzeugende Begründung; möglicherweise spielt der plötzliche Rückgang des Rotauges *Rutilus rutilus* nach 1980 eine Rolle. Bei Pflanzenfressern wie Höckerschwan und Schnatterente ist vielleicht eine Sogwirkung des benachbarten Untersees spürbar. Die Zahlen der Wandermuschelfresser sind im Spätherbst zwar höher, doch zwingt das bis Mitte Januar bereits stark ausgebeutete Nahrungsangebot viele Vögel frühzeitig zum Abwandern (Suter 1982a).

Der Zürichsee zeichnet sich durch über Erwartungen hohe Fischfresser- sowie Schwimmentenbestände, aber niedere Tauchentenzahlen aus. Er bietet den Fischfressern durch die hohe Rotaugenpopulation offenbar ein besseres Nahrungsangebot als in den Berufsfischererträgen zum Ausdruck kommt (Suter 1990). Der hohe Anteil an verbaute Ufer führt bei den Pflanzenfressern zu tiefen Erwartungswerten, die aber von allen 4 Arten übertroffen werden. Andererseits sind die Tauchentenzahlen geringer als erwartet, obwohl der Zürichsee schon seit etwa 1964 von Wandermuscheln besiedelt ist. Die Muscheldichte scheint aber geringer zu sein als an anderen grösseren Seen. Der Seeboden der flachen östlichen Hälfte des Unteren Zürichsees besteht weitgehend aus Kalk, am Oberen Zürichsee sind die Sedimente sandig (Schanz 1979). Darauf kann sich die Wandermuschel schlecht halten. Aber auch in der unteren Seehälfte bieten nur die mehr oder weniger locker verteilt auf dem Schlammboden liegenden Steine, Bauschutt oder auch Teichmuscheln *Anodonta cygnea* Besiedlungsmöglichkeiten (Burla & Lubini-Ferlin 1976). Zudem führt vor allem im unteren Seeteil der auch im Winter zunehmende Wassersport zu Beunruhigungen

hauptsächlich von Tauchenten (eigene Beobachtungen), deren Auswirkungen auf den Bestand aber unbekannt sind. Nur die wenig von *Dreissena* abhängige Schellente erreicht über Erwarten hohe Bestände, die sich ebenfalls auf Uferstrecken ausserhalb des untersten Seeteils konzentrieren. Dafür übersteigt die mittlere Artenzahl gerade bei den Tauchenten die Erwartungen am stärksten. Dies kann wohl mit der regelmässigen Anwesenheit von Meerenten erklärt werden. Die Ursache dieser Vorkommen liegt aber im dunkeln, obwohl es mittlerweile bereits zur ersten Brut von Eiderenten gekommen ist (Anderegg 1989).

Bieler- und Neuenburgersee sind etwa derselben Nährstoffbelastung unterworfen. Die Sauerstoffverhältnisse sind aber am Neuenburgersee wegen der stärkeren Durchmischung im Tiefenwasser besser (Fahrni & Liechti 1984). Beide Seen haben über Erwarten gute Bestände an Fischfressern und an *Dreissena*-Konsumenten. Litoralzonen mit Kies- oder Geröllgrund und grosser Muschelpopulation erstrecken sich vor allem entlang der Nordufer und bedecken am Neuenburgersee gut 8 km² (Pedroli 1981a). Das *Dreissena*-Angebot dürfte damit im Vergleich zu den grösseren Seen der Nordostschweiz überdurchschnittlich sein. Beide Seen besitzen aber auch sehr ausgedehnte Flachwasserzonen mit schlickigem Substrat vor naturbelassenen Uferstrecken, der Neuenburgersee zudem einen weit überdurchschnittlichen Anteil an Schilfufer. Die daraus resultierenden hohen Erwartungswerte für Schwimmenten werden bei weitem nicht erreicht (Tab. 9). Jagdliche Störungen spielen am SW-Ufer des Neuenburgersees eine Rolle (Marti & Schifferli 1987), dürften aber dort wie an anderen Stellen des Neuenburger- und Bielersees die Spärlichkeit der Pflanzenfresser allein nicht erklären: Am Untersee sind die Schwimmentenzahlen trotz starker jagdlicher Belastung im Untersuchungszeitraum ungleich höher. Vermutlich spielt auch hier das Nahrungsangebot eine entscheidende Rolle. Dieses ist wohl in bezug auf Zoobenthos oder eingespülte Nahrungspartikel ge-

ringer, als man aufgrund der Ausbildung des Litorals annehmen könnte. Möglicherweise ist die Zusammensetzung des Sediments ungünstig, das gerade am flachen Südufer vor allem aus Sand besteht (B. Renevey briefl.). Die submerse Makrophytenvegetation ist zwar am Neuenburger- und Bielersee relativ dicht ausgebildet und entspricht auch in der Artenzusammensetzung (50,3% *Potamogeton pectinatus* am Bielersee) derjenigen anderer eutropher Seen (Lachavanne 1979a, Lachavanne & Perfetta 1985), doch sagt dies nichts über die im Winter noch vorhandene, nutzbare Biomasse aus. Bieler- und Neuenburgersee zeigen als regulierte Seen nur unbedeutende Wasserspiegelschwankungen, die im Winter nur an wenigen Stellen Schlickbänke freisetzen (Antoniazza 1979, B. Renevey briefl.). Auch der Eintrag von Detritus, Samen oder anderem nutzbarem Material ist wohl besonders am Neuenburgersee mit seinen kleinen Zuflüssen sehr verschieden von jenem am Untersee. Gewissheit können aber nur vergleichende Felduntersuchungen bringen. Wie beim Zürichsee laufen am Neuenburgersee die Abweichungen vom Erwartungswert bei Arten- und Individuenzahl nicht in allen Gruppen parallel. Fischfresser sind artenmässig unterrepräsentiert, bezüglich Individuenzahlen aber häufiger als erwartet, Schwimmenten hingegen trotz geringen Zahlen in grosser Vielfalt vorhanden.

Der Genfersee entspricht in Artenzahl und in vielen Fällen auch im Bestand den Erwartungen sehr gut, übertrifft sie aber im Durchschnitt leicht. Einzelne Fischfresser sind etwas häufiger, besonders kleine Arten (Schwarzhalstaucher: Suter & Schifferli 1988). Auch *Dreissena*-Konsumenten liegen wie bei Bieler- und Neuenburgersee über den Erwartungen. Der starke Verbauungsgrad der Ufer und die geringe Ausdehnung der Flachwasserzonen lassen nur niedrige Schwimmentenbestände erwarten. Die Krickente erreicht die theoretischen Werte nicht. Die Schnatterente übertrifft sie dagegen und bildet lokale Konzentrationen an einzelnen Uferstrecken (Géroudet

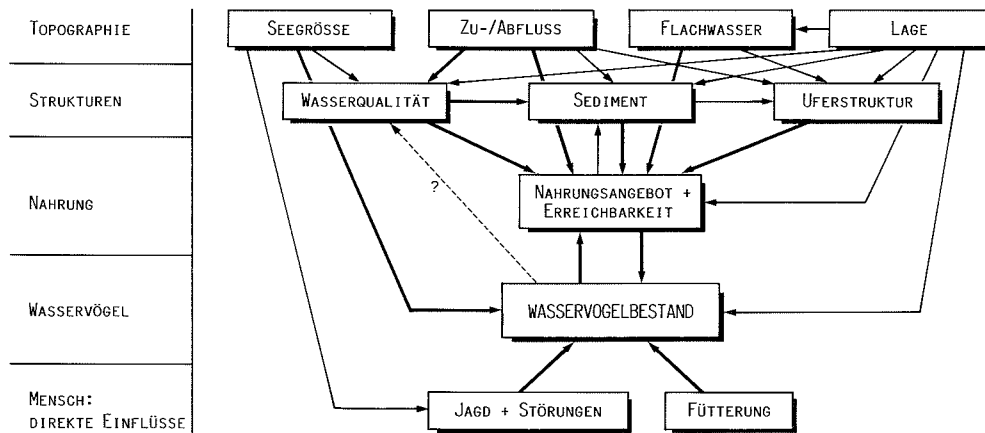


Abb. 6. Beziehungsgefüge von längerfristig wirksamen Einflüssen (ohne Wetter) auf die Bestände von Wasservögeln, die auf Seen überwintern (fett ausgezogene Linien sind im Text diskutiert). – *Factors influencing waterfowl populations wintering on lakes.*

1987), wohl als Reaktion auf die teilweise üppig ausgebildeten Makrophytenfelder (Lachavanne 1980, Wattenhofer 1984).

3.3. Ausblick

In dieser und in der vorangegangenen Arbeit (Suter & Schifferli 1988) wurde versucht, Bestandsentwicklung und Verbreitung der in der Schweiz überwinternden Wasservögel zu erklären und die Rolle der einzelnen Seen zu beurteilen. Das verfügbare Zählmaterial erstreckt sich zwar bei allen Gewässern fast lückenlos über 21 Jahre. Es besteht aber nur aus zwei Zählungen je Winter und umfasst ausser den Individuenzahlen keine weiteren Informationen. Damit erlaubt es weder Abklärungen lokaler Besonderheiten noch feine ökologische Differenzierungen. Es eignet sich jedoch zur robusten Prüfung der Verteilung der Wasservögel und ihrer Dynamik, und zum art- und gruppenweisen Vergleich unter ökologischen Gesichtspunkten. «Robust» steht auch für die Wahl der behandelten geographischen Einheiten (Schweiz, Region oder See) und der Parameter, deren Einflüsse auf die Wasservogelbestände geprüft wurden (Seegrösse, Uferstruktur,

mittlere Fischerträge etc.). Die Untersuchung ist damit nicht eine detaillierte Analyse der Niscentrennung, wie sie an einzelnen Gewässern oder einheitlichen Gewässertypen vorgenommen werden kann (z.B. White & James 1978, Toft et al. 1982, Pöysä 1984). Sie ist vielmehr ein Versuch, die Wirkung wichtiger Einflussgrössen auf den Wasservogelbestand eines Gewässers zu erfassen und die Abweichungen als Ergebnisse weiterer bedeutender, aber nicht quantitativ bekannter Faktoren zu interpretieren (Abb. 6).

Diese Interpretationen sind Hypothesen. Will man sie prüfen, ist das Sammeln spezifischer Daten und damit der Schritt in die Feldarbeit unvermeidlich. Die Arbeit schliesst mit einer Liste ungelöster Fragen, die Ansatzpunkte lohnender Feldarbeiten sein können.

(1) Welches sind die Ursachen der Abnahme des Zwergtauchers? Sind die Gründe nur in den Brutgebieten oder auch an den Überwinterungsgewässern zu suchen?

(2) Ist die eigenartige Winterverbreitung und Bestandsentwicklung des Schwarzhals- tauchers nahrungsökologisch zu begründen? Welche Rolle spielen Fische in der

Ernährung der kleinen Lappentaucher im Winterhalbjahr?

(3) Sind die unter den Erwartungswerten liegenden Schwimmentenpopulationen am Bieler- und Neuenburgersee einerseits und an den hypertrophen Seen andererseits auf geringes Nahrungsangebot zurückzuführen? Welche Rolle spielen Wasserqualität, Zu- und Abflüsse oder Art des Sediments? Wie erklären sich die krassen Unterschiede zum Untersee?

(4) Ist die Konzentration der Löffelenten auf einzelne hypertrophe Seen und einzelne Buchten am Bodensee auf Besonderheiten im Planktonangebot zurückzuführen, und welche Rolle spielt der Schutz vor Wind bei der seihenden Nahrungssuche?

(5) Führen die jüngsten Fortschritte in der Benthosbesiedlung einiger hypertropher Seen aufgrund der Seebelüftungsmassnahmen (Stössel 1989) zu höheren Tauchentenzahlen?

(6) Korrelieren die Tauchentenzahlen, insbesondere jene der Reiherente, direkt mit der Grösse der Wandermuschelpopulation im oberen Litoral? Können sie damit als Mass für gewässer- und jahrweise Unterschiede in der Muschelbiomasse dienen?

(7) Worauf sind die Rückgänge der Tauchenten an einigen früher bedeutenden Stauseen zurückzuführen? Gibt es eine Sogkraft der Wandermuschelgewässer und ungenutzte Kapazitäten der Stauseen? Wie unterscheiden sich Produktion und Nutzung benthischer Wirbelloser durch Tauchenten in Stauseen unterschiedlichen Alters, Wasserführung oder Verlandung (s. Uttschick 1981)?

(8) Wie wirkt sich der im Winter an vielen Seen zunehmende Wassersport auf die Wasservogelbestände aus?

Zusammenfassung, Summary

Die Arbeit prüft anhand multipler Regressionen und Varianzanalysen, wie weit verschiedene Gewässereigenschaften die Bestände und Artenzahlen der Wasservögel beeinflussen, die auf den 20 grössten Schweizer Seen nördlich der Alpen überwin-

tern. Die Individuenzahlen fast aller Arten sind linear von der Gewässergrösse abhängig. Fischfresser- und Tauchentenbestände korrelieren besser mit der Wasserfläche, Schwimmentenbestände enger mit der Uferlänge. Weiter sind die Bestände der häufigeren Fischfresser auf Seen mit hohem Weissfisch- und Barschertrag höher, während sich ausgedehnte Flachwasserzonen negativ auswirken. Die häufigeren Schwimmenten profitieren hingegen von hohem Anteil an Flachwasser sowie an unverbauten, aber nicht notwendigerweise schilfbestandenen Uferstrecken. Bei der Gruppe der häufigeren Tauchenten (inkl. Blässhuhn) wird nur die Schellente durch gutes Angebot an schilffreiem Naturufer zusätzlich gefördert. Nicht signifikant, aber der Tendenz nach erklären Belastungsgrad der Seen mit Nährstoffen und das Vorkommen von Wandermuscheln einen Teil der Reststreuung: Nährstoffarme (oligotrophe) Seen haben bei den meisten Arten geringere Bestände, mässig (mesotrophe) bis deutlich belastete (eutrophe) Seen hingegen höhere, während sich der höchste Verschmutzungsgrad (hypertrophe Seen) auf die Individuenzahlen der meisten Arten (mit Ausnahme grösserer Fischfresser) wiederum negativ auswirkt. Reiher- und Tafelente, nicht aber die Schellente, sind auf Seen mit langjähriger Anwesenheit der Wandermuschel etwas häufiger als auf Seen ohne Wandermuscheln oder mit kurz zurückliegender Einwanderung.

Anhand dieser Beziehungen werden Erwartungswerte für alle Seen errechnet und mit den beobachteten Zahlen verglichen. Wiederum ergeben sich in der Tendenz und bei Tauchenten signifikant dieselben Unterschiede zwischen den Seengruppen: Die Seen der höchsten Belastungsstufe verzeichnen im Gegensatz zu den mässig bis deutlich belasteten Seen Defizite an Tafel- und Reiherenten. Bei den übrigen Arten verweisen andere Einflussgrössen oder Interkorrelationen zwischen den Faktoren die Unterschiede teilweise.

Die Artenzahlen stehen mit der Seefläche in kurvilinärer Beziehung. Die Abweichungen können teilweise mit denselben Parametern wie bei den Individuenzahlen erklärt werden. Hohe Weissfisch- und Barscherträge fördern die Artenzahl der Fischfresser, ein hoher Anteil an Schilfufern jene der Schwimmenten. Nährstoffarmut, aber auch Überdüngung der Seen sind den Artenzahlen ebenfalls nicht förderlich (Ausnahme: Fischfresser auf hypertrophen Seen).

Das Nahrungsangebot ist offenbar der weitaus wichtigste Faktor, der die Zahl und Artenvielfalt überwinternder Wasservögel bestimmt. Weitere, wohl vor allem modifizierende Einflüsse wie Jagd und Störungen durch Wassersport, können mit dieser Methode der Analyse nicht erkannt werden. Der Untersee liegt sowohl bezüglich der Artenvielfalt als auch der Bestände bei den meisten Arten, vor allem aber den Schwimmenten weit über den Erwartungen. Diese sind aufgrund der Flachwasserzonen und Uferstrukturen bereits hoch. Die Gründe dürften bei der starken Durchströmung und den

weiten Wasserstandsschwankungen dieses unregulierten Sees liegen, die ein enormes Nahrungsangebot mit guten Nutzungsmöglichkeiten schaffen. Im regulierten Neuenburgersee halten sich die Schwimmentenbestände trotz gutem Angebot an (kaum trocken fallenden) Flachwasserzonen und Schilfufer dagegen deutlich unter den Erwartungen.

Wintering waterfowl on Swiss lakes: Predicting bird and species numbers from lake qualities

Waterfowl populations wintering on the 20 larger Swiss lowland lakes north of the Alps were tested for influences of several easily measurable lake parameters on bird and species numbers by means of multiple regressions and ANOVA. There is a linear relationship between lake size or shore length and bird numbers (mean 1976–1987) in almost all species. Numbers of piscivorous species and of diving ducks are predicted more accurately by lake surface area, in dabbling ducks by shore length. In the 12 most common species the remaining variation (residuals) was analysed further. Numbers of piscivorous birds are positively correlated with commercial yields of coarse fish (Cyprinids) and Perch *Perca fluviatilis* and negatively with the extent of shallow water. Shallow areas and natural but not necessarily reed-covered shorelines have a positive influence on dabbling duck numbers. The remaining variation in Goldeneye numbers (but not in other diving ducks or the Coot) is further explained by the extent of natural shoreline without reed. When testing the finally unexplained variation for effects of the trophic level of the lakes, or differences between lakes with and without Zebra Mussels *Dreissena polymorpha*, the results do not quite reach the significance level of 5%: Both oligotrophic and hypertrophic lakes (with excessively high nutrient loads) tend to have lower populations (the larger fish-eaters being an exception), while meso- to eutrophic lakes tend to have more birds than expected. Lakes where Zebra Mussels were already present before 1976 (biomasses are unknown) tend to have more Pochards, Tufted Ducks and Coots than lakes without Zebra Mussels or lakes that have been invaded most recently by this mollusc.

The populations of 12 species counted on 20 lakes were expressed as deviations from the values expected from the size and structure of these waters. These residuals were quantified as a percentage of the expected values. Using nonparametric statistics, the same differences were found between lake groups (trophic state and Zebra Mussel) for diving ducks (significant) and as trends for several other species.

The relationship between lake surface area and species numbers (mean January, 1983–1987) is best predicted by a power function. The variation may be explained partly by the same parameters as in the bird numbers. Yields of coarse fish and perch

correlate positively with piscivorous species numbers. High numbers of dabbling duck species are present on lakes with a high percentage of reed-covered shores. Oligotrophic and hypertrophic lakes tend to have fewer species than meso- to eutrophic lakes, the exception being again fish-eaters on hypertrophic lakes.

Food abundance and availability seem to be the most important, size-independent factor on which numbers and species richness of waterfowl wintering on lakes depend. Other qualities, like disturbance levels by hunting and recreation activities, may be modifying parameters but are unknown for most lakes and could also not be detected by this type of analysis. Lake Untersee has the highest positive deviations from expected values in species and bird numbers, particularly dabbling ducks, although expectations are already high due to the high percentage of shallow zones and reed-covered shores. The water level of lake Untersee is not controlled. Fluctuations as well as a high water exchange rate provide an abundant food supply which is easily accessible. Lake Neuchâtel, where the water level is controlled, has also large extents of reedy shores and shallow water zones, yet the numbers of dabbling ducks are far below expectation.

Literatur

- ALLOUCHE, L. & A. TAMISIER (1984): Feeding convergence of Gadwall, Coot and the other herbivorous waterfowl species wintering in the Camargue: a preliminary approach. *Wildfowl* 35: 135–142.
- AMAT, J. A. & R. C. SORIGUER (1984): Kleptoparasitism of Coots by Gadwalls. *Ornis Scand.* 15: 188–194.
- ANDEREGG, K. (1989): Erste Brut der Eiderente *Somateria mollissima* in der Schweiz. *Orn. Beob.* 86: 173–175.
- ANTONIAZZA, M. (1979): Les oiseaux nicheurs des marais non-boisés de la rive sud-est du lac de Neuchâtel. Travail de licence, Université de Neuchâtel.
- AUBRECHT, G. & H. WINKLER (1984): Zusammenhänge zwischen überwinternden Wasservögeln und der Beschaffenheit der Uferzone des Attersees. *Egretta* 27: 23–30.
- BATTEN, L. (1977): Sailing on reservoirs and its effects on waterbirds. *Biol. Conserv.* 11: 49–58.
- BAUER, K. M. & U. N. GLUTZ VON BLITZHEIM (1968, 1969): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bände 2–3. Frankfurt a. M.
- BELL, D. V. & L. W. AUSTIN (1985): The game-fishing season and its effects on overwintering wildfowl. *Biol. Conserv.* 33: 65–80.
- BEZZEL, E. (1975): Wasservogelzählungen als Möglichkeit zur Ermittlung von Besiedlungstempo, Grenzkapazität und Belastbarkeit von Binnengewässern. *Vogelwelt* 96: 81–101. – (1986): Struktur und Dynamik binnenländischer Rastbestände

- von Schwimmvögeln in Mitteleuropa. Verh. orn. Ges. Bayern 24: 155–207.
- BEZZEL, E. & U. ENGLER (1985): Dynamik binnländischer Rastbestände des Höckerschwan (*Cygnus olor*) und des Blässhuhns (*Fulica atra*). Vogelwelt 106: 161–184.
- BORTZ, J., G. A. LIENERT & K. BOEHNEKE (1990): Verteilungsfreie Methoden in der Biostatistik. Berlin.
- Bundesamt für Wasserwirtschaft (1983): Naturseen der Schweiz. Typoskript, 4 S.
- BURGERMEISTER, G. & J.-B. LACHAVANNE (1980): Les macrophytes du Pfäffikersee. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 90: 213–243. – (1984): Caractérisation de la végétation macrophytique d'un lac hautement eutrophe: le Greifensee (Suisse). Schweiz. Z. Hydrol. 46: 117–138.
- BURLA, H. & V. LUBINI-FERLIN (1976): Bestandesdichte und Verbreitungsmuster von Wandermuscheln im Zürichsee. Vjschr. Naturf. Ges. Zürich 121: 187–199.
- BÜTTIKER, E. (1985): Die Nahrung der Haubentaucher *Podiceps cristatus* am Untersee (Bodensee) im Jahresverlauf. Orn. Beob. 82: 73–83.
- CRAMP, S. & K. E. L. SIMMONS (1977): Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. Vol. 1. Oxford.
- CRYER, M., N. W. LINLEY, R. M. WARD, J. O. STRATFORD & P. F. RANDERSON (1987): Disturbance of overwintering wildfowl by anglers at two reservoir sites in South Wales. Bird Study 34: 191–199.
- DESGRANGES, J. L. & M. DARVEAU (1985): Effect of lake acidity and morphometry on the distribution of aquatic birds in southern Quebec. Holarctic Ecol. 8: 181–190.
- ELLENBERG, H. (1978): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht. 2. Aufl. Stuttgart.
- ERIKSSON, M. O. G. (1987): Some effects of freshwater acidification on birds in Sweden. ICBP Techn. Publ. 6: 183–190.
- FAHRNI, H.-P. & P. LIECHTI (1984): Der Neuenburgersee. BUS-Bulletin 2/84: 7–11.
- FORSTER, R. & G. WAGNER (1973): Der Höckerschwan *Cygnus olor* in der Nordostschweiz. Orn. Beob. 70: 67–80.
- FOX, A. D., N. JARRETT, H. GITAY & D. PAYNTER (1989): Late summer habitat selection by breeding waterfowl in northern Scotland. Wildfowl 40: 106–114.
- FRENZEL, P. & M. SCHNEIDER (1987): Ökologische Untersuchungen an überwinternden Wasservögeln im Ermatinger Becken (Bodensee): Die Auswirkungen von Jagd, Schifffahrt und Freizeitaktivitäten. Orn. Jh. Bad.-Württ. 3: 53–79.
- FUCHS, W. (1988): Lauerzersee. In: A. BOSSERT (Hrsg.), Die Reservate der Ala. Orn. Beob. Beiheft 7: 51–54.
- GALHOFF, H., M. SELL & H. ABS (1984): Aktivitätsrhythmus, Verteilungsmuster und Ausweichflüge von Tafelenten *Aythya ferina* L. in einem nordwestdeutschen Überwinterungsquartier (Ruhrtausee Kemnade). Anz. orn. Ges. Bayern 23: 133–147.
- GEIGER, W. (1957): Die Nahrung der Haubentaucher (*Podiceps cristatus*) des Bielersees. Orn. Beob. 54: 97–133.
- GÉROUDET, P. (1987): Les oiseaux du lac Léman. Neuchâtel & Paris.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N., K. M. BAUER & E. BEZZEL (1973): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bd. 5. Frankfurt a. M.
- GÜNTERT, M. (1986): Gänsesäger *Mergus merganser* erstickt an zu grosser Beute. Orn. Beob. 83: 136–137.
- HAUDENSCHILD, R. (1987): Gewässerbiologische Untersuchungen im Thunersee. Jahrb. Thuner- und Brienzersee 1987: 91–93.
- HURTER, H.-U. (1979): Nahrungsökologie des Blässhuhns *Fulica atra* an den Überwinterungsgewässern im nördlichen Alpenvorland. Orn. Beob. 76: 257–288.
- IMFELD, S., L. SCHIFFERLI, P. STAUB & A. ZIMMERMANN (1986): Der Kormoran – ein Wintergast aus dem Norden. Zuger Neujahrsblatt 1986: 76–86.
- VAN IMPE, J. (1983): De toename van de Tafelent (*Aythya ferina*), de Kuifeent (*Aythya fuligula*) en de Krakeent (*Anas strepera*) als een indikator van een gewijzigde waterkwaliteit in België. Gerfaat 73: 433–448.
- JUGE, R., B. LODS-CROZET, A. NOETZLIN, J. PERFETTA & J.-B. LACHAVANNE (1985): La végétation macrophytique d'un lac hautement eutrophe du Plateau suisse: le Baldegger See. Schweiz. Z. Hydrol. 47: 64–75.
- KALBE, L. (1965): Gewässertypen und ihre Besiedlung mit Entenvögeln. Falke 12: 10–16 und 42–44.
- KESTENHOLZ, M. (1990): Verteilungsmuster von Stock-, Reiher- und Tafelente, Gänsesäger und Blässhuhn im Winterhalbjahr am Sempachersee. Orn. Beob. 87: 131–145.
- KIEFER, F. (1972): Naturkunde des Bodensees. 2. Aufl. Sigmaringen.
- KUMMERT, R. & W. STUMM (1988): Gewässer als Ökosysteme. Zürich.
- LACHAVANNE, J.-B. (1979a): Les macrophytes du lac de Bienne. Schweiz. Z. Hydrol. 41: 346–373. – (1979b): Les macrophytes du lac de Morat. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 89: 114–132. – (1980): Les manifestations de l'eutrophisation des eaux dans un grand lac profond: le Léman (Suisse). Schweiz. Z. Hydrol. 42: 127–154. – (1985): The influence of accelerated eutrophication on the macrophytes of Swiss lakes: Abundance and distribution. Verh. Internat. Verein. Limnol. 22: 2950–2955.
- LACHAVANNE, J.-B., J.-M. JACQUET, R. JUGE & J. PERFETTA (1985): Zustand, Erhaltung und Schutz der Ufer des Vierwaldstättersees. Bundesamt für Forstwesen und Landschaftsschutz, Bundesamt für Umweltschutz, Aufsichtskom-

- mission Vierwaldstättersee und Universität Genf, 109 S. & 3 Kartenblätter.
- LACHAVANNE, J.-B. & J. PERRETTA (1985): Les macrophytes du lac de Zurich. Beitr. Geobot. Landesaufn. Schweiz 61.
- LANG, G. (1973a): Die Vegetation des westlichen Bodenseegebietes. Jena. – (1973b): Die Makrophytenvegetation in der Uferzone des Bodensees. Int. Gewässerschutzkomm. Bodensee Ber. 12. – (1981): Die submersen Makrophyten des Bodensees. 1978 im Vergleich mit 1967. Int. Gewässerschutzkomm. Bodensee Ber. 26.
- LEUZINGER, H. (1966): Einwirkungen des Polarwinters 1962/63 auf den Bestand des Zwergtauchers, *Podiceps ruficollis*, in der deutschen Schweiz und im Grenzgebiet am Untersee. Orn. Beob. 63: 2–18. – (1972): Zur Ökologie der Schellente *Bucephala clangula* am wichtigsten Überwinterungsplatz des nördlichen Alpenvorlandes. Orn. Beob. 69: 207–235. – (1976): Inventar der Schweizer Wasservogelgebiete von internationaler und nationaler Bedeutung. Orn. Beob. 73: 147–194.
- MARTI, C. (1987): Schweizer Wasservogelgebiete von internationaler Bedeutung. Kommentierte Gebietskarten zur 1. Revision des Inventars, 1987. Sempach.
- MARTI, C. & L. SCHIFFERLI (1987): Inventar der Schweizer Wasservogelgebiete von internationaler Bedeutung – Erste Revision 1986. Orn. Beob. 84: 11–47.
- MAY, R. M. (1975): Patterns of species abundance and diversity. In: M. L. CODY & J. M. DIAMOND: Ecology and evolution of communities, S. 81–120. Cambridge (Mass.) & London.
- MAZZUCCHI, L. (1971): Beitrag zur Nahrungsökologie in der Umgebung von Bern überwinternder Krickenten *Anas crecca* L. Orn. Beob. 68: 161–178.
- McNICOL, D. K., P. J. BLANCHER & B. E. BENDELL (1987): Waterfowl as indicators of wetland acidification in Ontario. International Council for Bird Preservation, ICBP Techn. Publ. 6: 149–166.
- MEILE, P. (1991): Die Bedeutung der «Gemeinschaftlichen Wasserjagd» für überwinternde Wasservögel am Ermatinger Becken. Orn. Beob. 88: 27–55.
- NIEMEYER, H. (1975): Parameter zur Kennzeichnung von Wasservogelbeständen im Winterhalbjahr, dargestellt am Beispiel der Internationalen Entenvogelzählung von 1951–1961. J. Orn. 116: 154–167.
- NILSSON, L. (1974): Näringsval hos rastande och övervintrande storskrake *Mergus merganser* i Skåne. Vår Fågelvärld 33: 293–294. – (1978): Breeding waterfowl in eutrophicated lakes in south Sweden. Wildfowl 29: 101–110. – (1985): Bestandsdichte und Vergesellschaftung brütender Wasservögel Südschwedens in Beziehung zur Produktivität der Seen. J. Orn. 126: 85–92.
- NILSSON, S. G. & I. N. NILSSON (1978): Breeding bird community densities and species richness in lakes. Oikos 31: 214–221.
- NOLL, H. & J. SCHMALZ (1935): Untersuchungen über die Nahrung des Zwergtauchers, *Podiceps ruficollis* (Pall.). Orn. Beob. 32: 102–105.
- PEDROLI, J.-C. (1981a): Les relations entre la Moule zébrée *Dreissena polymorpha* (Pallas) et les oiseaux aquatiques. Thèse, Université de Neuchâtel. – (1981b): Le régime alimentaire des oiseaux aquatiques hivernants se nourrissant de Moules zébrées. Nos Oiseaux 36: 143–150.
- PERRET, P. (1973): Untersuchungen über die Bodenfauna des Litorals im eutrophierenden Sempachersee. Schweiz. Z. Hydrol. 35: 69–113.
- PÖYSÄ, H. (1984): Temporal and spatial dynamics of waterfowl populations in a wetland area – a community ecological approach. Ornis Fenn. 61: 99–108.
- REICHHOLF, J. (1974): Der Einfluss des Nahrungsangebotes auf das Zugmuster der Krickente (*Anas crecca* L.). Egretta 17: 4–14. – (1976): Die Wasservogelfauna als Indikator für den Gewässerzustand. Daten und Dokumente zum Umweltschutz (Universität Hohenheim), Heft 19: 181–186. – (1982): Wasservögel als Indikatoren des Gewässerzustandes. Decheniana – Beihefte (Bonn) 26: 138–144.
- ROTH, H. (1969): Das Weissfischproblem in der Schweiz. Veröff. Eidg. Amt Gewässerschutz & Eidg. Fischereiinspektion 26.
- RUTSCHKE, E. (1975): Zur Überwinterung der Stockente und des Höckerschwans in Berlin und im Industriebezirk Halle. Falke 22: 41–46. – (1987): Waterfowl as bioindicators. ICBP Techn. Publ. 6: 167–172.
- SCHANZ, F. (1979): Blütenpflanzen und Algen der Seeufer. In: D. COIGNY (Hrsg.), Der Zürichsee und seine Nachbarseen, 87–112. Fribourg.
- SCHIFFERLI, L. (1980): Winterbestand und Verbreitung der Wasservögel in der Schweiz. I. Seetaucher, 1969/70 bis 1978/79. Orn. Beob. 77: 231–240. – (1983): Distribution and numbers of ducks wintering on Swiss waters, 1967–81, and possible factors affecting them. Proc. first western hemisphere waterfowl and waterbird symposium, Edmonton 1982.
- SCHMIDT, E. (1974): Ökosystem See. Heidelberg.
- SCHNEIDER, M. (1986): Auswirkungen eines Jagdschongebietes auf die Wasservögel im Ermatinger Becken (Bodensee). Orn. Jh. Bad.-Württ. 2: 1–46. – (1987): Wassersportler stören Wasservögel auch im Winter. Vogelwelt 108: 201–209.
- SCHRÖDER, R. & H. SCHRÖDER (1978): Ein Versuch zur Quantifizierung des Trophiegrades von Seen. Arch. Hydrobiol. 82: 240–262.
- SCHUSTER, S. (1975): Die monatlichen Wasservogelzählungen am Bodensee 1961/62 bis 1974/75. 1. Teil: Fischfresser. Orn. Beob. 72: 145–168. – (1976a): ... 2. Teil: Schwäne und Gründelenten. Orn. Beob. 73: 49–65.
- SCHUSTER, S., V. BLUM, H. JACOBY, G. KNÖTZSCH, H. LEUZINGER, M. SCHNEIDER, E. SEITZ & P. WIL-

- LI (1983): Die Vögel des Bodenseegebietes. Konstanz.
- SIEGEL, S. & N.J. CASTELLAN (1988): Nonparametric statistics for the behavioral sciences. New York.
- STÖSSEL, F. (1989): Fortschritte in der Benthosbesiedelung des Baldegger- und Hallwilersees zwischen 1985 und 1989. EAWAG Jber. 1989: 4-26-4-27.
- SUTER, W. (1982a): Die Bedeutung von Untersee-Ende/Hochrhein (Bodensee) als wichtiges Überwinterungsgewässer für Tauchenten (*Aythya*, *Bucephala*) und Blässhuhn (*Fulica atra*). Orn. Beob. 79: 73-96. – (1982b): Vergleichende Nahrungsökologie von überwinternden Tauchenten (*Bucephala*, *Aythya*) und Blässhuhn (*Fulica atra*) am Untersee-Ende/Hochrhein (Bodensee). Orn. Beob. 79: 225-254. – (1982c): Der Einfluss von Wasservögeln auf Populationen der Wandermuschel (*Dreissena polymorpha* Pall.) am Untersee/Hochrhein (Bodensee). Schweiz. Z. Hydrol. 44: 149-161. – (1989): Bestand und Verbreitung in der Schweiz überwinternder Kormorane *Phalacrocorax carbo*. Orn. Beob. 86: 25-52. – (1990): Feeding ecology of Cormorants wintering in inland Central Europe. Acta XX Congr. Int. Orn., Suppl. 512-513.
- SUTER, W. & L. SCHIFFERLI (1988): Überwinternde Wasservögel in der Schweiz und ihren Grenzgebieten: Bestandsentwicklungen 1967-1987 im internationalen Vergleich. Orn. Beob. 85: 261-298.
- SZILJ, J. (1965): Ökologische Untersuchungen an Entenvögeln (Anatidae) des Ermatinger Beckens (Bodensee). Vogelwarte 23: 24-71.
- TAMISIER, A. (1974): Étho-ecological studies of Teal wintering in the Camargue (Rhône Delta, France). Wildfowl 25: 123-133. – (1980): Cumul d'activités et saturation des milieux. Bull. Off. Natl. Chasse, no. spéc. sci. techn., nov. 1980: 235-241.
- TILZER, M.M. & B. BEESE (1988): The seasonal productivity cycle of phytoplankton and controlling factors in lake Constance. Schweiz. Z. Hydrol. 50: 1-39.
- TOFT, C. A., D. L. TRAUGER & H. W. MURDY (1982): Tests for species interactions: Breeding phenology and habitat use in subarctic ducks. Amer. Nat. 120: 586-613.
- TURNER, H. (1984): Die Wandermuschel *Dreissena polymorpha* in der Schweiz. Club Conchyliia (Darmstadt) Informationen 16: 40-46.
- USHER, M.B. (1985): An assessment of species-area relationships using ornithological data. In: B.J.T. MORGAN & P.M. NORTH (Hrsg.), Statistics in Ornithology, Lecture Notes in Statistics 29: 159-170, Berlin.
- UTSCHICK, H. (1976): Die Wasservögel als Indikatoren für den ökologischen Zustand von Seen. Verh. orn. Ges. Bayern 22: 395-438. – (1981): Wasservögel als Indikatoren für die ökologische Stabilität südbayerischer Stauseen. Verh. orn. Ges. Bayern 23: 273-345.
- VOLLENWEIDER, R. A. (1968): Scientific fundamentals of the eutrophication of lakes. OECD-Report, Paris.
- WATTENHOFER, R. (1984): Macrophytes. In: CIPPEL, Le Léman. Synthèse 1957-1982. Commission Internationale pour la protection des eaux du Léman contre la pollution, Lausanne, 337-353.
- WHITE, D.H. & D. JAMES (1978): Differential use of freshwater environments by wintering waterfowl of coastal Texas. Wilson Bull. 90: 99-111.
- WILDERMUTH, H. (1977): Der Pfäffikersee. Ein natur- und heimatkundlicher Führer. Wetzikon.
- 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.
- ZUUR, B., W. SUTER & A. KRÄMER (1983): Zur Nahrungsökologie auf dem Ermatinger Becken (Bodensee) überwinternder Wasservögel. Orn. Beob. 80: 247-262.
- ZWARTS, L. (1976): Density-related processes in feeding dispersion and feeding activity of Teal (*Anas crecca*). Ardea 64: 192-209.

Manuskript eingegangen 10. April 1991
Bereinigte Fassung 7. Mai 1991

Dr. W. Suter, Schweizerische Vogelwarte,
CH-6204 Sempach