

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Zürich,
Abteilung Ethologie und Wildforschung

Nahrungssuchverhalten von vier Limikolenarten: Fortbewegungsmuster, Sucherfolg und Raumnutzung

Martin Weggler

Auf Rastplätzen und im Überwinterungsquartier suchen viele Limikolen (Charadrii) ihre Nahrung in Flachwasserzonen. Die Einnischung der verschiedenen Arten innerhalb dieser Flachwasserzonen hängt eng mit morphologischen Merkmalen, beispielsweise der Beine oder des Schnabels, zusammen (Burton 1974, Lifjeld 1984). Die meisten Strandläufer und Schnepfen spüren ihre Beute taktile mit dem Schnabel auf. Dabei bestreichen sie nur einen schmalen Bereich entlang ihres Suchwegs. Die so abgesuchte Schlickfläche ist pro Zeiteinheit meistens viel kleiner als die Fläche, die Wasserläufer und Regenpfeifer nutzen, die in stehender Haltung grössere Schlickflächen überblicken und optisch nach Beutetieren Ausschau halten (Pienkowski 1983). Ein wichtiger Aspekt dieser beiden Nahrungssuchstrategien ist die Art und Weise, wie der Suchweg gelegt wird. Denn vom Fortbewegungsmuster hängt generell ab, mit welcher Wahrscheinlichkeit ein Räuber seiner Beute begegnet (Bell 1991).

Im Herbst lassen sich am Klingnauer Stausee häufig Bruchwasserläufer *Tringa glareola*, Kampfläufer *Philomachus pugnax*, Bekassinen *Gallinago gallinago* und Kiebitze *Vanellus vanellus* beobachten, die gemeinsam auf denselben Schlickflächen Nahrung suchen. Das sehr einseitige Nahrungsangebot besteht aus Zuckmückenlarven (Chironomidae) und Schlammrohrwürmern (Tubificidae) – Sedimentbewohner, die eine kleinräumig geklumpfte Verteilung aufweisen (Willi 1970, Arter & Lubini-Ferlin 1989). Durch einen Vergleich des Nahrungssuchverhaltens sollten folgende vier

Fragen beantwortet werden: (1) Wie unterscheidet sich das Fortbewegungsmuster und der Pickerfolg von nahrungssuchenden Bruchwasserläufern, Kampfläufern, Bekassinen und Kiebitzen? (2) Ändern die Arten ihr Fortbewegungsmuster in Abhängigkeit vom Pickerfolg in dem Sinne, dass sie die Nahrungssuche an besonders günstigen Stellen konzentrieren? (3) Welches sind die wichtigen Standortfaktoren, die den Nahrungssucherfolg beeinflussen? (4) Nutzen Limikolen schwerpunktmässig Flächen, auf denen sie einen vergleichsweise hohen Nahrungssucherfolg haben?

Die Feldstudie wurde im Rahmen einer Diplomarbeit an der Abteilung Ethologie und Wildforschung an der Universität Zürich ausgeführt.

Dank: PD Dr. Bernhard Nievergelt liess mir bei der Auswahl und Bearbeitung meines Themas grosse Freiheit. Er begleitete die Arbeit aktiv und brachte viele Ideen ein. Dr. Hubert Arter, Karin Rosatzin-Köhlmeier und Dr. Verena Lubini halfen mir, die Feldarbeit vorzubereiten. Dr. Dennis Turner und Hansruedi Blum (UNI-TV) investierten für die Bereitstellung der technischen Hilfsmittel viel Zeit. Kurt Bollmann, Alex Schläpfer und Michael Widmer steuerten zahlreiche Anregungen zum Manuskript bei. Prof. Dr. Andrew Barbour beriet mich in statistischen Fragen. Meine Eltern unterstützten mich grosszügig. Ihnen allen möchte ich an dieser Stelle herzlich danken.

1. Untersuchungsgebiet und Methodik

1.1. Untersuchungsgebiet

Die Beobachtungen erfolgten zwischen dem 1. Juli und dem 30. November 1987 am

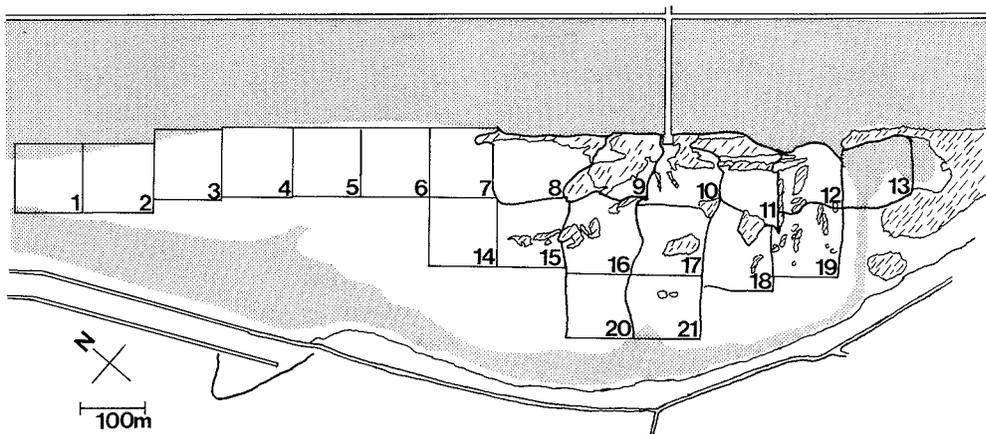


Abb. 1. Untersuchungsgebiet innerhalb des Klingnauer Stausees und Abgrenzung der Flächen 1–21 (je ca. 1 ha gross). Der Hauptlauf der Aare befindet sich im NE des Untersuchungsgebiets. Zonen mit Wassertiefen von mehr als 40 cm bei Niedrigwasser sind dunkel gerastert, Inseln mit Vegetation gestrichelt. – *Study site within the Klingnauer Stausee. The study site was divided into 21 plots (approx. 1 ha each). The river Aare is located NE of the study site. Areas with a water depth of >40 cm at low water level are shaded. Small islands with vegetation are hatched.*

Aarestau Klingnau, Kanton Aargau (Arter & Lubini-Ferlin 1989). Im gestauten Flussbereich von etwa 2 km Länge und einer maximalen Breite von 450 m liegen Schlickflächen sowie vegetationsbedeckte Inseln und Halbinseln. Die von den Limikolen genutzten Flachwasserzonen umfassen rund 20 ha. Die täglichen Wasserstandsschwankungen, die keinem regelmässigen Regime unterliegen, betragen etwa 20 cm und bewirken ein wechselndes Angebot an Schlick. Ich unterteilte den Untersuchungsraum in insgesamt 21 quadratische Flächen von rund 1 ha Grösse. Bei einzelnen Grenzlinien wich ich von einer streng geometrischen Abgrenzung ab, um naturräumliche Einheiten (Schilfsäume, Wasserpiele) nicht zu zerschneiden (Abb. 1).

1.2. Nahrungssuchverhalten und Definition der verwendeten Verhaltenselemente

Am Klingnauer Stausee bewegten sich Bruchwasserläufer und Kampfläufer während der Nahrungssuche ständig fort und pickten ihre Beute im Laufen auf. Der Kiebitz hielt stillstehend nach Nahrung Ausschau (= Ansitz). Wenn er eine Beute ent-

deckt hatte, rannte er los (Schrittreihe), pickte die Beute auf und ging nach einer weiteren Schrittreihe in einen neuen Ansitz (Ansitz–Pickbewegung–Ansitz). Die Bekassine sondierte im Sediment nach Nahrung (Reihe von Sondierbewegungen) und bewegte sich dazwischen einzelne Schritte weiter. Beim Beutefang zog sie ihren Schnabel aus dem Sediment und schüttelte beim Herunterschlucken der Beute leicht den Kopf.

Für die vorliegende Untersuchung liess sich der Nahrungssuchablauf von Bruchwasserläufer, Kampfläufer, Kiebitz und Bekassine mit vier verschiedenen Verhaltenselementen hinreichend beschreiben: *Schritt* (während einer fortdauernden Laufbewegung oder zwischen zwei Ansitzen), *Ansitz*, *Pickbewegung* und *Sondierbewegung*.

1.3. Auswahl der Fokustiere und Protokollieren des Fortbewegungsablaufs bei der Nahrungssuche

Die nahrungssuchenden Limikolen beobachtete ich mit einem Fernrohr (15–50×) aus einer Beobachtungsdistanz von 80 bis 250 m, teils von einem Beobachtungsturm,

teils vom Ufer aus. Ich wählte auf den Schlickflächen zufällig ein Fokustier aus, das offensichtlich einer intensiven Nahrungssuche nachging. Zwischen Jung- und Altvögeln bzw. zwischen ♂ und ♀ beim Kampfläufer wurde nicht unterschieden. Ich verfolgte anschliessend den ausgewählten Vogel 2–4 min lang, um den genauen zeitlichen Ablauf der oben definierten Verhaltenselemente festzuhalten. Die Schritte des nahrungssuchenden Vogels wurden fortlaufend gezählt; zeigte der Vogel eine Pickbewegung oder Sondierbewegung oder verharrte er in einem Ansitz, wurde der jeweilige Schritt-Zählwert festgehalten. Pickbewegung, Sondierbewegung und Ansitz wurden unterschiedlich codiert. Zudem protokollierte ich mit verschiedenen Codes Verhalten wie Putzen, Aufschauen, Reaktion auf eine Störung etc., die zwischen der Nahrungssuche gezeigt wurden.

Als Protokolliergerät verwendete ich ein elektronisches Speichergerät der Marke Zirelco Datapad, mit dem sich alle Beobachtungen simultan registrieren liessen (Stammbach 1985). Gleichzeitig fügt dieses Gerät jeder Eingabe automatisch eine Laufzeit (auf 1/10 sec genau) bei.

Nach 2–4 min, oder wenn der Vogel sich in eine andere Fläche begab, wegflog, oder wenn sich der Wert einer unabhängigen Variablen (s. unten) veränderte, brach ich das Protokoll ab. Den Abstand zwischen Start- und Endpunkt des aufgezeichneten Suchwegs schätzte ich in Metern.

1.4. Methodentest

Weil elektronische Datenerfassungsgeräte für Verhaltensbeobachtungen im Feld noch weitgehend unerprobt sind, stellte sich die Frage, wie genau und brauchbar die Methode ist. Für einen Verlässlichkeitstest zeichnete ich die Nahrungssuche verschiedener Kiebitze mit einer Videokamera auf und spiegelte nachträglich eine Laufzeit (auf 1/100 sec genau) ins Bild ein. Ab Bildschirm protokollierte ich zunächst die gefilmten Nahrungssuchsequenzen analog der Feldaufnahme (Protokoll A), zwei Monate

später mass ich mit Hilfe der eingeblendeten Laufzeit die effektiven Abstände zwischen zwei Pickbewegungen und zählte die entsprechenden Schrittzahlen mit der Zeitlupe (Kontrolle K). Nach weiteren zwei Monaten führte ich an der gleichen Sequenz nochmals ein Protokoll analog der Feldaufnahme durch (Protokoll B).

Für jedes Protokoll errechnete ich die Zwischenpickzeiten in Zehntelssekunden und die Pickabstände in Schritten. Zwischen Protokoll A und der Kontrolle K gab es 15 nicht registrierte Ansitz-Stellungen oder Pickbewegungen (7%), zwischen A und B 11 (5%). Die Abweichungen bei den Zwischenpickzeiten und Pickabständen sind alle zufällig verteilt (Mann-Whitney-U-Test, n zwischen 223 und 241, $z_{A-K} = 0,4$ bzw. $z_{A-B} = 1,3$, $p > 0,1$). Es entstanden also keine systematischen Fehler. Allerdings wichen die erfassten Zahlen im Mittel 10% vom effektiven Wert ab.

1.5. Die als Vergleichsgrössen und abhängige Variablen verwendeten Messgrössen

Aus den aufgezeichneten Nahrungssuchprotokollen berechnete ich die in Tab. 1 aufgeführten Grössen, die ich als Vergleichsgrössen und abhängige Variablen verwendete. Die Schrittrate ist ein relatives Mass für die Fortbewegungsgeschwindigkeit. Multipliziert man die Schrittrate mit der Schrittlänge, ergibt sich daraus die zurückgelegte Wegstrecke/min. Als Schrittlänge definierte ich für jede Art die doppelte durchschnittliche Tarsuslänge (Cramp & Simmons 1983). Die Idee für diese Annäherung stammt aus Arbeiten am Rotschenkel (Goss-Custard 1970, 1977) und Kiebitzregenpfeifer (De Jong 1986).

Als Mass für die Geradlinigkeit verwendete ich den Quotienten zwischen dem Abstand von Start- und Endpunkt der Nahrungssuche (Endpunktabstand) und der Wegstrecke. Dieser Wert variiert zwischen 1 (vollständig geradliniger Suchweg) und 0 (Endpunkt am gleichen Ort wie Startpunkt).

Die Pickrate quantifiziert in Annäherung

Tab. 1. Definition von Vergleichsgrößen und abhängigen Variablen, die aus den aufgezeichneten Nahrungssuchabläufen ermittelt wurden. – *Definition of stepping rate, distance moved, distance between start and end of a recorded foraging sequence, straightness of search path, pecking and probing rate.*

Abhängige Variable	Messwert, Erläuterung
Schrittrate	Anzahl Schritte/min
Wegstrecke	Schrittrate multipliziert mit der Schrittlänge [m] ^{a,b}
Endpunktabstand	Im Feld geschätzter Abstand zwischen Start- und Endpunkt [m] ^b
Geradlinigkeit	Endpunktabstand/Wegstrecke; ergibt ein Mass für die Geradlinigkeit des Suchwegs
Pickrate	Anzahl Pickbewegungen/min
Sondiertrate	Anzahl Sondierbewegungen/min

^a Schrittlänge bei Bruchwasserläufer 76 mm, Kampfläufer 98 mm, Bekassine 66 mm und Kiebitz 98 mm (s. Text).

^b Standardisiert pro Beobachtungsminute

den Fresserfolg. Kontrollbeobachtungen aus einem Versteck wenige Meter von den nahrungssuchenden Limikolen entfernt haben ergeben, dass Bruchwasserläufer, Kampfläufer und Kiebitz praktisch bei jeder Pickbewegung ein Beuteobjekt fingen bzw. nach der Pickbewegung eine erkennbare Schluckbewegung ausführten. Bei der Bekassine waren die Schluckbewegungen deutlich zu erkennen (Wegler 1989).

Die Zeit, während der sich ein Tier putzte, zählte ich beim Berechnen der Schritt-, Pick- und Sondierraten ab. Bei der Verwendung von parametrischen Testverfahren wurden die Daten logarithmiert.

1.6. Standortfaktoren und andere Einflussgrößen

Unmittelbar nach Abschluss jeder Aufzeichnung notierte ich eine Reihe von Standortfaktoren, unter denen der Vogel seine Nahrungssuche ausführte. Es waren dies:

Nummer der Fläche.

Schlickzustand: überspült, seicht überspült, frisch-wässrig, frisch-feucht, alt-wässrig, alt-feucht und trocken.

Relative Wassertiefe: Vogel steht auf trockenem Schlick, auf feuchtem Schlick, Wasser überspült Fuss des Vogels, Wasser unter Intertarsalgelenk, Wasser über Intertarsalgelenk, Wasser am Bauchgefieder, Vogel schwimmt.

Sedimenttyp: toniges Sediment, sehr feiner Sand, mittelfeiner Sand, ziemlich grober Sand, organisch-torfiges Sediment, organisch-toniges Sediment.

Tubificidendichte: Anzahl Tiere in einem Sedimentkern von 5 cm Durchmesser und 7 cm Tiefe. Mittelwert aus je zwei Sedimentproben pro Fläche, die am 9. September 1987 entnommen wurden.

Chironomidendichte: analog Tubificidendichte.

Abstand zur nächsten Vegetation: in Vegetation, bis 1 m Abstand, bis 5 m Abstand, mehr als 5 m Abstand; gemessen am Beobachtungsendpunkt.

Anzahl andere Vögel im Umkreis von 5 m beim Beobachtungsendpunkt: Anzahl Individuen.

Bewölkung: Klassen 1/8–8/8, 9/8 = Regen.

Wind: Klassen (windstill, sehr schwacher Wind, mässiger Wind, starker Wind).

1.7. Extensive Erfassung des Verteilungsmusters und des täglichen Aktivitätsverlaufs

Einmal wöchentlich (insgesamt 22 Zähltag) erfasste ich während der Tageshelle alle 2 h die Verteilung der 4 untersuchten Limikolenarten in den 21 abgegrenzten Flächen. Für jeden gezählten Vogel hielt ich die Aktivität (ruhend oder nahrungssuchend) fest. Ferner registrierte ich an den Zähltagen

den genauen Verlauf der Wasserführung am Stausee und schätzte bei jedem Zähltermin die Ausdehnung (in Aren) des exponierten Schlicks auf den 21 Flächen.

2. Ergebnisse

2.1. Das Muster der Nahrungssuchabläufe

Bruchwasserläufer und Kampfläufer legten auf der Nahrungssuche pro Minute über 6m zurück. Bei der Bekassine und beim Kiebitz waren die Wegstrecken mit 1,5 bzw. 4,5m/min deutlich kürzer. Die Schritttrate der Bekassine streute am meisten, jene des Bruchwasserläufers am wenigsten (Abb. 2, Tab.2).

Die Pickraten der 4 Arten waren nicht proportional zur zurückgelegten Wegstrecke pro Minute. Bruchwasserläufer und Kampfläufer zeigten bei gleich langer Wegstrecke deutlich verschiedene Pickraten (52,7 bzw. 34,6). Bekassine und Kiebitz legten sehr unterschiedliche Wegstrecken zurück und erzielten etwa die gleiche Pickrate (22,3 und 21,3 Pickbewegungen/min). Die mittlere Sondiertrate der Bekassine betrug 101 Sondierungen/min.

Die Bekassine suchte auf dem geradlinigsten Weg nach Nahrung, während Bruchwasserläufer, Kampfläufer und Kiebitz sehr ähnliche Werte um 0,5 aufwiesen.

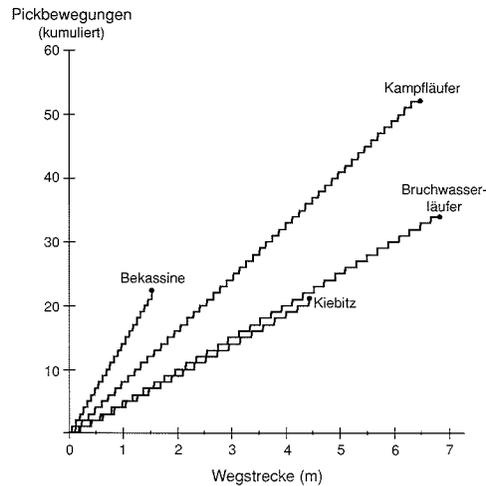


Abb. 2. Schematischer Verlauf der zurückgelegten Wegstrecke und der Summe der Pickbewegungen während einer Minute der Nahrungssuche bei Bruchwasserläufer, Kampfläufer, Bekassine und Kiebitz. – *Generalized foraging path (distance moved) and cumulative pecking movements during one minute of foraging.*

2.2. Veränderung des Fortbewegungsmusters in Abhängigkeit vom Nahrungssucherfolg

Wie flexibel zeigen sich die 4 Arten bei der Nahrungssuche? Ich ging davon aus, dass Änderungen in der Laufgeschwindigkeit, der Anzahl Richtungsänderungen oder Ansitze in Abhängigkeit vom Nahrungssucherfolg als Hinweis dafür gelten können, dass ein Tier die Taktik bei der Nahrungssuche dem aktuellen Nahrungsangebot an-

Tab. 2. Durchschnitt und Standardabweichung von Schritttrate, Wegstrecke, Endpunktabstand, Geradlinigkeit, Pickrate und Sondiertrate (zu den Definitionen s. Tab. 1). – *Means \pm standard deviations of six foraging parameters for Wood Sandpipers, Ruffs, Snipes and Lapwings (definitions see Table 1).*

Variable	Bruchwasserläufer n = 170	Kampfläufer n = 57	Bekassine n = 131	Kiebitz n = 481
Schritttrate	89,6 \pm 27,2	65,5 \pm 26,0	23,7 \pm 11,5	46,3 \pm 15,5
Wegstrecke (m)	6,8 \pm 2,1	6,4 \pm 2,6	1,5 \pm 0,8	4,5 \pm 1,5
Endpunktabstand (m)	3,0 \pm 2,5	3,2 \pm 3,2	1,1 \pm 1,1	2,1 \pm 1,6
Geradlinigkeit	0,45 \pm 0,36	0,53 \pm 0,50	0,66 \pm 0,43	0,48 \pm 0,31
Pickrate	34,6 \pm 11,6	52,7 \pm 18,1	22,4 \pm 9,2	21,3 \pm 7,6
Sondiertrate	–	–	101,1 \pm 29,3	–

Tab.3. Korrelationskoeffizienten (Spearman'sche Rangkorrelation r_s) der Pickrate mit den Grössen Schrittrate und Geradlinigkeit (* = $p < 0,05$, ** = $p < 0,01$, *** = $p < 0,001$). – Spearman's rank correlation coefficients between pecking rate and stepping rate and between pecking rate and straightness of search path.

	n	Pickrate zu	
		Schrittrate	Geradlinigkeit
Bruchwasserläufer	170	-0,05	+0,07
Kampfläufer	57	-0,10	+0,20
Bekassine	131	-0,36***	-0,01
Kiebitz	481	+0,40***	-0,09*

passt (Bell 1991). Das Mass an Flexibilität müsste sich somit in der Korrelation der Schrittrate und/oder Geradlinigkeit mit der Pickrate spiegeln.

Bruchwasserläufer, Kampfläufer: Beim Bruchwasserläufer und Kampfläufer war die Pickrate weder mit der Schrittrate noch mit der Geradlinigkeit signifikant verknüpft (Tab.3).

Bekassine: Die Bekassine bewegte sich bei steigender Pickrate langsamer fort. Dieser Zusammenhang folgt bei der Bekassine in gewissem Sinne aus dem Bewegungsablauf, denn Sondieren und Fortbewegung schliessen sich gegenseitig aus. Es zeigte sich indessen, dass die Fortbewegungsgeschwindigkeit bei der Nahrungssuche der Bekassine nicht so sehr von der Intensität des Sondierens abhing als vielmehr davon, wie erfolgreich die Sondierversuche endeten. Es bestand eine enge positive Beziehung zwischen der Anzahl erfolgloser Sondierreihen/min (Sondierreihe, die nicht mit einer Pickbewegung beendet wurde) und der abhängigen Grösse Schrittrate ($y = 3,37 + 1,31x$, $r^2 = 0,71$, $p < 0,001$, $n = 131$). Die Bekassine entfernte sich durch vermehrtes Laufen von Stellen, an denen sie erfolglos sondierte und verdichtete damit ihre Nahrungssuche an profitablen Plätzen.

Kiebitz: Ansitzjäger bewegen sich hauptsächlich dann, wenn sie Beute schlagen – ein positiver Zusammenhang zwischen

Pickrate und Schrittrate ist für sie kennzeichnend. Dies geht auch aus den vorliegenden Daten hervor (Tab.3). Allerdings kann ein Ansitzjäger entscheiden, (1) wie lange er ohne Erfolg in einem Ansitz ausharren will, (2) in welcher Entfernung er einen neuen Ansitz einnehmen soll, und (3) in welcher Richtung er weitergehen soll.

Das Verlassen eines Ansitzes ohne nachfolgende Pickbewegung beobachtete ich in 5,9% der Fälle, wobei der Kiebitz seinen nächsten Ansitz im Schnitt 3,0 Schritte (Median: 3 Schritte, $n = 952$) entfernt einnahm. Diese Distanz deckt sich mit dem Bereich, innerhalb dessen 98,7% der Beute gefangen wurde (Abb.3).

Erfolgte ein Beutefang, so lief der Kiebitz vom Ort der Pickbewegung im Mittel nur 0,7 Schritte (Median: 1 Schritt, $n = 15308$) bis zum nächsten Ansitz – deutlich weniger weit als nach einem aufgegebenen Ansitz (Mann-Whitney-U-Test: $z = 46,4$, $p < 0,001$). Die Distanz von zwei aufeinanderfolgenden Ansitzen mit dazwischen liegendem Beutefang lag im Mittel bei 2 Schritten (Median: 2 Schritte, $n = 15308$);

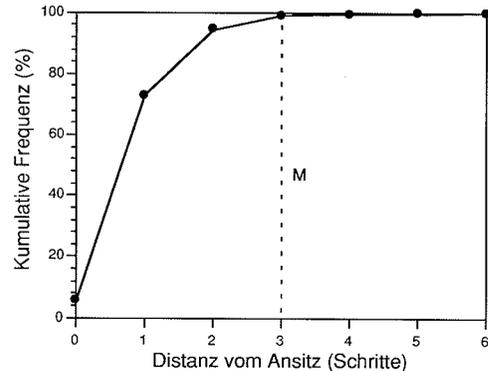
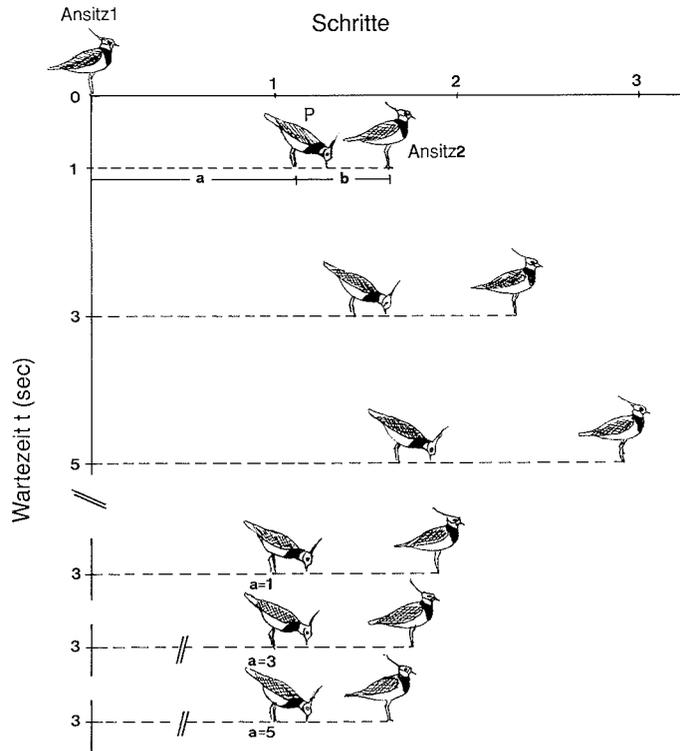


Abb.3. Kumulative Frequenz der Abstände (gemessen in Schritten) zwischen einem Ansitz und der Pickbewegung beim Kiebitz. Die gestrichelte Linie (M) gibt den Distanz-Median bei einem Wechsel des Ansitzes ohne dazwischen liegendem Beutefang an. – Cumulative percentage of prey taken by Lapwings with increasing distance (in steps) from scanning position. The dashed line labelled M marks the median distance moved to a new scanning position after leaving a position without pecking.

Abb. 4. Beziehungen zwischen der Strecke vom Ansitz 1 zur Pickbewegung P (a) und der Strecke von der Pickbewegung P zum darauf folgenden Ansitz 2 (b) von der Wartezeit im Ansitz 1 (t). Das Verhaltensmuster zeigt, dass der Kiebitz an günstigen Nahrungsstellen (kurze Wartezeiten) seine Wartestellungen enger aneinander reihete und damit die Nahrungssuche an diesen Stellen verdichtete. Weitere Erläuterungen s. Text. – Average distance moved from scanning position (Ansitz 1) to pecking (P) and to the subsequent scanning position (Ansitz 2) in relation to the time spent in the scanning position (Wartezeit t at Ansitz 1). The relationship shows that Lapwings tended to reduce the distance moved between scanning positions in areas where waiting time was short. For further explanations see text.



sie war deutlich kürzer als die Distanz zwischen zwei Ansitzen ohne Pickbewegung dazwischen (Mann-Whitney-U-Test, $z = 21,2, p < 0,001$).

Der Abstand zum nächsten Ansitz war beim Kiebitz zudem abhängig von der Wartezeit, bis eine Beute entdeckt wurde. Ich griff in den aufgezeichneten Verhaltensprotokollen Sequenzen Ansitz 1–Pickbewegung–Ansitz 2 heraus und prüfte sie darauf, ob die Wartezeit im Ansitz 1 (t) einen Einfluss auf die Wegstrecke zwischen Ansitz 1 und Pickbewegung (a) und Pickbewegung–Ansitz 2 (b) sowie auf die gesamte Wegstrecke zwischen den beiden Ansitzen (a + b) hatte. Da innerhalb einer Beobachtungssequenz die Ereignisse erst mit grösserem Abstand voneinander unabhängig gewesen sein dürften, wurde nur jede 10. Sequenz Ansitz 1–Pickbewegung–Ansitz 2 einer Beobachtung in die folgende Auswertung mit einbezogen.

Folgende Beziehungen konnten zwischen t, a und b ermittelt werden (n = 1485):

- (1) $a + b = 1,43 + 0,30t; r^2 = 0,1, p < 0,001$
- (2) $a = 1,10 + 0,12t; r^2 = 0,04, p < 0,001$
- (3) $b = 0,40 + 0,19t - 0,07a; r^2 = 0,06, p < 0,001$

Zwischen a und b konnte keine monofaktorielle Korrelation gefunden werden ($p > 0,1$).

Es ergibt sich somit folgender Befund: Je länger der Kiebitz erfolglos in einem Ansitz verharrte, desto weiter weg nahm er seinen nächsten Ansitz ein (Gleichung 1). Je kürzer die Wartezeit war, desto kürzer war im Mittel die Entfernung zum Ort der Pickbewegungen (Gleichung 2). Wenn der Kiebitz trotz relativ kurzer Wartezeit ein weit entfernt liegendes Beuteobjekt fing, bezog er in vergleichsweise kurzem Abstand wieder einen neuen Ansitz (Gleichung 3, Abb. 4).

Das flexible Verhaltensmuster in Bezug auf den Abstand der Ansitze zeigt, dass der

Kiebitz die Nahrungssuche an besonders günstigen Stellen verdichtete. Eine zweite Gesetzmässigkeit, womit dasselbe erreicht werden kann, ist die sinkende Geradlinigkeit des Suchwegs bei erhöhter Pickrate. Auch dieser Zusammenhang war beim Kiebitz schwach zu erkennen (Tab.3).

2.3. Einfluss verschiedener Standortfaktoren auf den Nahrungssucherfolg

Um den Einfluss verschiedener Standortfaktoren auf den Nahrungssucherfolg beurteilen zu können, wurde eine Streuungszerlegung (Varianzanalyse für unbalancierte Daten) mit der abhängigen Variablen Pickrate und 11 verschiedenen Standorts-, Wit-

Tab. 4. Der Einfluss von 11 unabhängigen Variablen auf die Pickrate bei Bruchwasserläufer, Kampfläufer, Bekassine und Kiebitz, berechnet mittels Varianzanalyse für unbalancierte Daten (SAS 1985, PROC GLM, S. 433 ff.). Angegeben ist die Summe der Abweichungsquadrate (SQ) des Modells sowie jene, die nicht durch das Modell erklärt werden (Error). Ferner sind das Bestimmtheitsmass r^2 , der F-Wert sowie die Signifikanz für das Gesamtmodell (p) aufgeführt. Für jede der 11 berücksichtigten unabhängigen Variablen ist angegeben, wieviel% der Gesamtvarianz mit der betreffenden Variablen erklärt werden (% SQ); ausserdem ist der Freiheitsgrad festgehalten. Dazu ist der Einfluss der drei wichtigsten Interdependenzen zwischen unabhängigen Variablen tabelliert. – *Analysis of variance with pecking rate as the dependent variable and 11 independent variables (PROC GLM, SAS 1985, pp 433 ff.). For each calculated model the sum of square in the model (SQ), the error SQ, r^2 and the F-value is given. The contribution (%) to the sum of squares in the model is labelled for each independent variable. In addition the most relevant interdependences are presented.*

	abhängige Variable: Pickrate							
	Bruchwasserläufer		Kampfläufer		Bekassine		Kiebitz	
n =	170		57		131		481	
SQ Modell	9884		16892		3202		8254	
SQ Error	12089		850		5943		13115	
r^2	0,45		0,95		0,35		0,39	
F-Wert	1,6		3,7		1,4		3,4	
p	< 0,05		< 0,05		n.s.		< 0,001	
unabhängige Variable	% SQ	FG	% SQ	FG	% SQ	FG	% SQ	FG
Schlickzustand	7,0	6	4,9	4	9,6	4	15,1	6
Relative Wassertiefe	6,5	5	21,3	5	2,6	3	5,4	5
Sedimenttyp	8,1	5	20,0	5	10,5	4	19,0	5
Tubificidendichte	9,6	1	1,8	1	0,5	1	0,1	1
Chironomidendichte	4,1	1	0,2	1	1,3	1	0,4	1
Abstand zur nächsten Vegetation	4,0	3	10,2	3	31,7	3	3,3	3
Anzahl andere Vögel im Umkreis von 5 m	0,5	1	3,0	1	0,0	1	0,1	1
Bewölkung	27,1	7	8,9	6	20,7	7	8,1	7
Wind	4,8	3	2,9	2	0,3	2	8,5	3
Tageszeit	4,4	1	0,3	1	3,2	1	0,0	1
Monat	0,1	1	0,3	1	3,1	1	8,6	1
Interdependenzen:								
Schlickzustand * Relative Wassertiefe	7,0	9	14,6	7	2,4	1	16,7	1
Tubificidendichte * Sedimenttyp	7,8	5	2,8	2	9,1	1	8,8	2
Chironomidendichte * Sedimenttyp	9,0	4	8,8	2	4,9	1	5,7	1

terungs- und Zeitfaktoren als unabhängige Variablen durchgeführt.

Die ermittelten Modelle sind beim Kiebitz signifikant, erreichen beim Bruchwasserläufer und Kampfläufer noch schwache Signifikanz und ergeben bei der Bekassine keine statistisch gesicherte Aussage (Tab. 4). Die signifikanten Varianzanalysen ordnen 39–95 % der Streuung in der Variablen Pickrate den erfassten unabhängigen Variablen zu (vgl. r^2 -Werte).

Gemäss der statistischen Auswertung übte beim Kiebitz der Schlickzustand und der Sedimenttyp einen vergleichsweise hohen Einfluss auf die Pickrate aus. Weil eine recht starke Interdependenz zwischen dem Schlickzustand und der relativen Wassertiefe bestand, muss auch die relative Wassertiefe als wichtige Einflussgrösse in Betracht gezogen werden. Das erfasste Nahrungsangebot (Chironomiden- und Tubificidendichte) war für die Erklärung der Unterschiede in der Pickrate unerheblich. Die Witterung (Bewölkung und Wind) spielte demgegenüber eine gewisse Rolle. Zudem gab es zwischen dem 1. Juli und dem 30. November Verschiebungen in der Pickrate, die offenbar jahreszeitlich bedingt waren (vgl. Variable Monat).

Beim Bruchwasserläufer wurde der Bewölkung ein hoher Erklärungswert zugewiesen. Daneben spielten auch die Faktoren Tubificidendichte, Sedimenttyp, Schlickzustand und relative Wassertiefe eine gewisse Rolle. Beim Kampfläufer trat der Sedimenttyp als wichtige Grösse hervor.

Bei dem nicht signifikanten Modell der Bekassine fällt im Unterschied zu den anderen Arten auf, dass offenbar der Abstand zur nächsten Vegetation bei der Nahrungssuche den Pickerfolg tendenziell beeinflusste.

2.4. Werden für die Nahrungssuche günstige Flächen schwerpunktmässig genutzt?

Flächen, auf denen die untersuchten Limikolenarten im Mittel hohe Nahrungssucherefolge erzielten, sind nicht häufiger be-

Tab. 5. Korrelation (Spearman'sche Rangkorrelation r_s) zwischen der Anzahl nahrungssuchender Limikolen (Zählsumme über 22 Zähltage) auf den 21 verschiedenen Flächen am Klingnauer Stausee und der mittleren Pickrate auf dieser Fläche bzw. dem Schlickangebot (Flächensumme über 22 Zähltage) (* = $p < 0,05$, ** = $p < 0,01$, *** = $p < 0,001$). – Spearman's rank correlation coefficients between the number of foraging birds in a plot (added total of counts over 22 days between 1. 7. and 30. 11. 1987) and the average pecking rate and between the number of foraging birds in a plot and the surface of exposed mudflats on a plot (added total of counts over 22 days).

	Anzahl nahrungssuchende Vögel	
	zu der mittleren Pickrate	zum Schlickangebot
Bruchwasserläufer	-0,43	+0,74***
Kampfläufer	-0,31	+0,76***
Bekassine	+0,28	+0,56*
Kiebitz	-0,34	+0,78***

sucht worden. Die Korrelationen zwischen der Anzahl nahrungssuchender Vögel und der mittleren Pickrate war in keinem Fall signifikant (Tab. 5). Beim Bruchwasserläufer, Kampfläufer und Kiebitz erkennt man sogar einen negativen Trend. Dies weist darauf hin, dass jene Nahrungsflächen am günstigsten waren, die selten genutzt worden sind oder genutzt werden konnten.

Die Wahl des Nahrungsplatzes hing eng mit dem Schlickangebot zusammen, welches seinerseits von der Wasserführung bestimmt wurde. Aufgrund der Zählungen an 22 Stichtagen zwischen Juli und November bestand eine enge Verknüpfung zwischen der Zählsumme der nahrungssuchenden Limikolen auf einer Fläche und dem gleichermassen aufsummierten Angebot an Schlick (Tab. 5).

Neben dem räumlichen Ausweichen reagierten Bekassine und Kiebitz bei steigendem Wasserstand zudem mit einer auffälligen Änderung ihrer Aktivität. Der Anteil nahrungssuchender Tiere ging bei diesen beiden Arten mit steigendem Wasserstand erheblich zurück. Anders verhielt es sich bei Bruchwasserläufer und Kampfläufer,

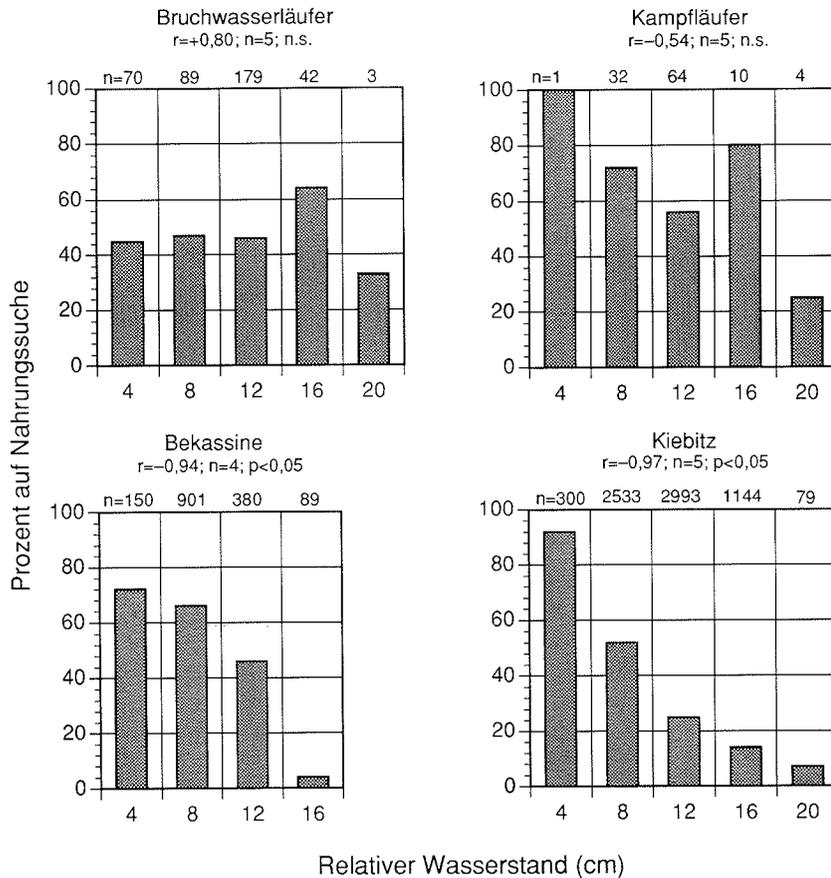


Abb. 5. Anteil (%) nahrungssuchender Vögel für die vier untersuchten Limikolenarten in Abhängigkeit vom relativen Wasserstand am See. Bekassine und Kiebitz stellten die Nahrungssuche mit steigendem Wasserstand zunehmend ein. Die Aktivität von Bruchwasserläufer und Kampfläufer war unabhängig vom Wasserstand (vgl. Korrelationskoeffizienten). – *Percentage of birds foraging in relation to water level in the study area. Snipes and Lapwings reduced foraging activity with raising water level, Wood Sandpipers and Ruffs did not.*

bei denen keine entsprechende Veränderung der Aktivität festgestellt wurde (Abb. 5).

3. Diskussion

3.1. Fortbewegungsmuster und Nahrungssucherfolg

Bruchwasserläufer und Kampfläufer lokalisierten und erbeuteten ihre Nahrung am Klingnauer Stausee während des Laufens (continuous-travel, Andersson 1981), der

Kiebitz entdeckte sie im Stillstehen (pause-travel) und fing sie in 98,7% der Fälle im Umkreis von 3 Schritten. Als Sondierer war auch die Bekassine gezwungen, stillstehend Beute zu orten und sich nur dazwischen zu verschieben. Anhand eines Modells zeigte Andersson (1981), dass die Vor- und Nachteile dieser beiden Nahrungssuchstrategien (continuous- vs. pause-travel) hauptsächlich davon abhängen, wieviel Energie die Fortbewegung kostet und wie effizient Beute ausgemacht wird.

Bruchwasserläufer und Kampfläufer legten unabhängig vom Nahrungssucherfolg weite Strecken zurück und zeigten an günstigen Plätzen keine Änderung der Geradlinigkeit. Bei sehr geringer Beutedichte wird diese Nahrungssuchstrategie wahrscheinlich zu aufwendig. Bei einem reichlichen Nahrungsangebot können Bruchwasserläufer und Kampfläufer hingegen im schnellem Durchgang relativ grossräumig Gebiete absuchen und die profitabelsten Beutestücke auswählen.

Mit dem intensiven Absuchen von vergleichsweise kleinräumigen Bereichen verfolgten Kiebitz und Bekassine eine grundlegend andere Strategie. Die Bekassine verschob sich um so weniger, je grösser der Sondiererfolg war. Der Kiebitz engte seine Nahrungssuche an besonders günstigen Stellen ein, indem er häufigere Richtungswechsel ausführte und die Ansitze näher aneinander reihte. Mit diesem Verhaltensmuster wird geklumpt verteilte Beute optimal abgeweidet (Bell 1991). Vergleichbare Verhalten mit entsprechender Wirkung konnten bei Vögeln bisher auch bei Sand- und Kiebitzregenpfeifer (*Charadrius hiaticula* und *Pluvialis squatarola*, Pienkowski 1983), der Singdrossel (*Turdus philomelos*) und Amsel (*T. merula*, Smith 1974a, b) sowie beim Steinschmätzer (*Oenanthe oenanthe*, Tye 1989) nachgewiesen werden.

Ein Ansitzjäger verfolgt dann die effizienteste Suchstrategie, wenn er einerseits seine Ansitze möglichst nahe aneinanderreicht (geringe Fortbewegungskosten), andererseits einen Ansitz einnimmt, der ausserhalb des Raums liegt, den er bereits beim letzten Ansitz abgesucht hat (Andersson 1981, Tye 1989). Genauso schienen sich die Kiebitze am Klingnauer Stausee zu verhalten. Nach einem aufgegebenem Ansitz ging der Kiebitz meistens drei Schritte bis zum nächsten. Der Abstand von 3 Schritten scheint die Grenze der Fläche zu markieren, die der Kiebitz aus einem Ansitz zu überblicken vermag. Dies geht daraus hervor, dass praktisch 100% der Beute innerhalb von 3 Schritten gefangen wurden.

Nach Metcalfe (1985) hängt die Grösse des überblickten Suchbereichs massgeblich von der Grösse und Auffälligkeit der Beute ab. Auch er beobachtete bei Kiebitzen, die sehr kleine Beute jagten, einen Suchbereich von 3 Schritten.

Die Frage nach der energetischen Bilanz der verschiedenen Nahrungssuchstrategien bleibt offen. Dazu müssten die Grösse und der Energiegehalt der aufgenommenen Beutestücke sowie der energetische Aufwand der Fortbewegung bekannt sein. Die Berechnung des Aufwands würde verlangen, dass man das individuelle Gewicht jedes Vogels kennen würde, und dass man den Energieaufwand der zum Teil disharmonischen Bewegungsabläufe (Stillstand–Laufen–Stillstand, Sondieren–Laufen–Sondieren) quantifizieren könnte.

3.2. Einfluss von Standortfaktoren auf den Nahrungssucherfolg

Die Faktoren, die die Nahrungsaufnahme der Limikolen limitieren, können in drei Gruppen eingeteilt werden: (1) Beutedichte, (2) Erreichbarkeit der Beute und (3) Einflüsse, die die Zeitdauer der Nahrungssuche einschränken (Übersicht in Evans 1976).

3.2.1. Beutedichte

Ein deutlicher Einfluss der Beutedichte auf den Nahrungssucherfolg konnte bei keiner der 4 untersuchten Arten nachgewiesen werden. Dies kann so interpretiert werden, dass die Dichte der Sedimentbewohner am Klingnauer Stausee wahrscheinlich so hoch ist, dass die Unterschiede überhaupt nicht mehr relevant sind. Die Verhaltensbeobachtungen am Kiebitz stützen eine solche Interpretation: Nur 5,9% aller Ansitze werden am Klingnauer Stausee erfolglos aufgegeben; in einem vergleichbaren Habitat in Schottland lag dieser Wert bei 33% (berechnet nach den Daten in Metcalfe 1985).

Es ist aber auch möglich, dass die beobachteten Limikolen bei grösserer Beute-

dichte lediglich selektiver fressen. Damit hätten sie den Nahrungssucherfolg trotz gleichbleibender Pickrate verbessert. Goss-Custard (1977) fand eine solche Beziehung beim Rotschenkel in einem vergleichbaren Habitat.

Eine schlüssige Interpretation des Resultats ist auch deshalb nicht möglich, weil die saisonalen Wechsel in der Beutedichte nicht erfasst wurden. Die Biomasse der Chironomiden und Tubificiden wandelte sich im Verlaufe des Herbsts bestimmt erheblich (Arter & Lubini-Ferlin 1989). Das massenweise Ausschlüpfen der Chironomiden im Juli/August führt zum Beispiel jedes Jahr zu einem plötzlichen Einbruch der verfügbaren Biomasse.

3.2.2. Erreichbarkeit der Beute

Die Erreichbarkeit der Beute war für den Pickerfolg der untersuchten Limikolen durchwegs wichtiger als die erfasste Beutedichte. Schlickzustand und relativer Wasserstand waren miteinander gekoppelt und spielten zusammen eine wichtige Rolle. Der relative Wasserstand bestimmte direkt, ob im Sediment lebende Beutetiere mit dem Schnabel erreicht wurden oder nicht. Bei lange nicht mehr überspültem oder eintrocknendem Schlick gruben sich die Sedimentbewohner wahrscheinlich ein, wodurch sie schlechter erreichbar waren. Verschiedene Witterungsparameter beeinflussten den Schlickzustand und damit indirekt die Erreichbarkeit der Beute. Vom Sedimenttyp hing vermutlich ab, wie auffällig Grabspuren sind, die den nahrungssuchenden Limikolen als Hinweis auf Beute dienen (Pienkowski 1983).

3.2.3. Einflüsse, die die Zeitdauer der Nahrungssuche einschränken

Bei der Nahrungssuche müssen alle Tiere auch um ihre Sicherheit besorgt sein: Das Risiko, einem Räuber zum Opfer zu fallen, wird durch Sichern reduziert. Dabei geht Zeit für die Nahrungssuche verloren. Das Sicherheitsbedürfnis der Limikolen hängt

im wesentlichen davon ab, in welcher Entfernung sichtbehindernde Habitatstrukturen stehen oder solche, in denen man Zuflucht sucht (Metcalf 1984a). Andererseits ist nachgewiesen, dass Limikolen weniger häufig sichern, wenn sie sich in der Nähe von anderen, gleichgrossen Vögeln aufhalten (Metcalf 1984b).

Durch die Faktoren «Abstand zur nächsten Vegetation» sowie «Anzahl andere Vögel im Umkreis von 5 m» wollte ich dem Zusammenhang zwischen Sicherheit und Nahrungssucherfolg nachgehen. Beim Kampfläufer zeigte sich ein gewisser Einfluss des Abstands zur nächsten Vegetation. Bei Bruchwasserläufer und Kiebitz spielte keiner der beiden Faktoren eine Rolle. Dank der guten Übersicht auf den genutzten Schlickflächen konnten Bruchwasserläufer und Kiebitz wahrscheinlich allfällige Feinde rechtzeitig ausmachen oder auf indirekte Hinweise (Alarmrufe oder auffliegende Vögel) reagieren.

Die Bekassine tauchte bei der Nahrungssuche regelmässig mit den Augen unter Wasser. Damit riskiert sie, nicht sofort auf eine Gefahr reagieren zu können. Während Bruchwasserläufer, Kampfläufer und Kiebitz bei Gefahr auffliegen, besteht die erste Fluchtreaktion der Bekassine meistens darin, in der nächsten Vegetation Deckung zu suchen. Aufgrund des Resultats der nicht signifikanten Varianzanalyse (Tab. 4) und Feldbeobachtungen vermute ich, dass Vegetationsstrukturen für das Sicherheitsgefühl der Bekassine sehr wichtig sind, was sich auf den Nahrungssucherfolg übertragen kann.

3.3. Übereinstimmung von Flächen mit hohem Nahrungssucherfolg und der Raumnutzung

Die Raumnutzung der vier untersuchten Arten am Klingnauer Stausee hing im wesentlichen mit der Wasserführung zusammen. Dabei konnte der Wasserstand so hoch steigen, dass die Nahrungssuche vollständig eingestellt wurde, weil keine geeigneten Flächen mehr zur Verfügung standen. Das Fehlen einer Übereinstimmung

zwischen den häufig genutzten Flächen und jenen Flächen, auf denen ein hoher Pickerfolg erzielt wurde, ist deshalb nicht weiter erstaunlich.

Der Klingnauer Stausee ist für rastplatzsuchende Limikolen in gewissem Sinne eine Falle. Ein grosses Schlickangebot kann sie unter Umständen zum Aufsuchen des Gebiets verlocken. Diese Bedingungen können sich aber bei steigendem Wasserstand rasch ändern und dann über längere Zeit (max. über 2 Tage) sehr ungünstig sein. Den Limikolen stehen keine Ausweichgebiete in der näheren Umgebung zur Verfügung. Die beiden Kurzstreckenzieher Kiebitz und Bekassine versuchten solche ungünstigen Verhältnisse am Stausee mit einer Ruhephase zu überbrücken; die beiden Langstreckenzieher Bruchwasserläufer und Kampfläufer taten dies hingegen nicht.

Es wäre zu untersuchen, wieviele der am Klingnauer Stausee für kurze Zeit rastenden Limikolen tatsächlich in der Lage sind, ein ausreichendes Fettdepot für den Weiterzug anzulegen. Solche Untersuchungen scheinen mir generell wichtig als Grundlage für den Schutz von Rastplätzen, die von den Zugvögeln nur sehr kurze Zeit genutzt werden. Denn erst wenn nachgewiesen ist, dass ein Grossteil der rastenden Zugvögel in einem Gebiet tatsächlich ihre Fettreserven «auftanken», kann man aufgrund von einfachen Zählungen der Zugvogelbestände auf die Schutzwürdigkeit solcher Gebiete schliessen. Solange entsprechende Nachweise fehlen, geht man das Risiko ein, auch «Zugvogel-Fallen» als schutzwürdig zu bezeichnen.

Zusammenfassung, Summary

Das Fortbewegungsmuster, die Suchwege und der Pickerfolg von nahrungssuchenden Bruchwasserläufern *Tringa glareola*, Kampfläufern *Philomachus pugnax*, Bekassin *Gallinago gallinago* und Kiebitzen *Vanellus vanellus* wurde in demselben Habitat am Klingnauer Stausee vergleichend untersucht. Bruchwasserläufer und Kampfläufer bewegten sich mit hoher Geschwindigkeit fort und behielten ihr

Fortbewegungsmuster bei wechselnder Pickrate bei. Bekassine und Kiebitz veränderten ihr Suchmuster in dem Sinne, dass sie an Stellen mit hoher Pickrate die Nahrungssuche konzentrierten. Die Bekassine erreichte dies damit, dass sie ihre Schritt- rate bei steigendem Sondiererfolg verringerte. Der Kiebitz ist ein typischer Ansitzjäger. Er reihte seine Ansitz-Stellungen bei hoher Pickrate enger aneinander und reduzierte die Geradlinigkeit des Suchwegs. Er fing 98,7% seiner Beute in einer Entfernung von 3 Schritten vom Ansitz. Wechselte er seinen Ansitz, ohne dazwischen eine Beute zu fangen, nahm er ebenfalls im Abstand von 3 Schritten seine neue Ansitz-Stellung ein. Der Kiebitz schien seine Ansitzstellungen möglichst nahe aneinanderzureihen (minimale Laufarbeit), aber vermied offenbar, dass sich zwei aufeinanderfolgende Suchbereiche überlappten.

Der Einfluss von elf verschiedenen Standort-, Witterungs- und Zeitfaktoren auf den Nahrungssucherfolg (Pickrate) wurde mittels Varianzanalyse geprüft. Die errechneten Modelle waren für Bruchwasserläufer, Kampfläufer und Kiebitz statistisch abgesichert und erklärten 39–95% der Varianz. Faktoren, die die Erreichbarkeit der Beute beeinflussten, spielten für die Erklärung der Unterschiede in der Pickrate die wichtigste Rolle. Demgegenüber schien die Beutedichte eher unwichtig zu sein.

Flächen, auf denen die Limikolen einen hohen Nahrungssucherfolg hatten, wurden nicht schwerpunktmässig genutzt. Der Wasserstand am See beeinflusste die Raumnutzung stark und bestimmte bei der Bekassine und beim Kiebitz zudem den Aktivitätsverlauf.

Foraging behaviour of four species of waders: patterns of locomotion, foraging success and spatial distribution

The patterns of locomotion, search path and foraging success of Wood Sandpipers *Tringa glareola*, Ruffs *Philomachus pugnax*, Snipes *Gallinago gallinago* and Lapwings *Vanellus vanellus* were investigated comparatively at the "Klingnauer Stausee", Switzerland. During migration the four wader species regularly use this reservoir as a resting site. They forage together in the same habitat.

Foraging Wood Sandpipers and Ruffs moved fast across the mudflats (continuous-travel); they both did not change their search paths in areas where foraging success was high. Snipes and Lapwings concentrated their search in areas where foraging success was high. Snipes reduced their stepping rate with increasing probing success. Lapwings, typical pause-travel predators, moved less far to new scanning positions and tended to reduce the straightness of their search path when foraging success was high. Lapwings caught 98.7% of their prey within a radius of 3 steps from their scanning position. When changing the scanning position without having caught a prey item, the median distance to the next

position also was 3 steps. Thus, Lapwings seemed to minimize distances between scanning positions but avoided an overlap of subsequent search grounds.

The effects of 11 environmental factors on the foraging success was tested with an analysis of variance for unbalanced data. The calculated models were significant for Wood Sandpiper, Ruff and Lapwing. Statistically the models explained 39–95% of variance in the depending variable pecking rate. The most important factors were those that regulate the availability of prey. Differences in prey density were less important.

There were no correlation between the number of foraging waders and the average foraging success in a plot. The spatial distribution was determined by regulation of the water level. Snipes and Lapwings both gave up foraging when waterlevel became too high. Wood Sandpipers and Ruffs, two long-distance migrants, showed no change in activity with increasing water level.

Literatur

- ANDERSSON, M. (1981): On optimal predator search. *Theor. Popul. Biol.* 19: 58–86.
- ARTER, H.E. & V.LUBINI-FERLIN (1989): Die biologische Bedeutung des Klingnauer Stausees – Physikalische und biologische Entwicklung, Bewertung und Pflegevorschläge. *Mitt. Aarg. Naturf. Ges.* 32: 5–128.
- BELL, W.J. (1991): Searching behaviour: the behavioural ecology of finding resources. Chapman & Hall, London.
- BURTON, P.J.K. (1974): Feeding and feeding apparatus in waders: a study of anatomy and adaptations in the Charadrii. British Museum, London.
- DE JONG, B. (1986): Zilverplever & Zeeduijzenpoot. Unpubl. Dipl.arb. Rijkswaterstaat Dienst Getijdewateren afdeling AOB, Middelburg.
- CRAMP, S. & K.E.L. SIMMONS (Hrsg.) (1983): The Birds of the Western Palearctic, Vol II. Oxford University Press, Oxford.
- EVANS, P.R. (1976): Energy balance and optimal foraging strategies in shorebirds: Some implications for their distributions and movements in the non-breeding season. *Ardea* 64: 117–139.
- Goss-CUSTARD, J.D. (1970): Feeding dispersion in some overwintering wading birds. In J.H. CROOK (Hrsg.): *Social Behaviour in Birds and Mammals*, S.3–35. Academic Press, London. – (1977): Optimal foraging and the size selection of worms by Redshank, *Tringa totanus*, in the field. *Anim. Behav.* 25: 10–29.
- LIFJELD, J.T. (1984): Prey selection in relation to body size and bill length of five species of waders feeding in the same habitat. *Ornis Scand.* 15: 217–226.
- METCALFE, N.B. (1984a): The effect of habitat on the vigilance of shorebirds: is visibility important? *Anim. Behav.* 32: 981–985. – (1984b): The effect of mixed-species flocking on the vigilance of shorebirds: who do they trust? *Anim. Behav.* 32: 986–993. – (1985): Prey detection by intertidally feeding Lapwing. *Z. Tierpsychol.* 67: 45–57.
- PIENKOWSKI, M.W. (1983): Changes in foraging pattern of plovers in relation to environmental factors. *Anim. Behav.* 31: 244–264.
- SAS Institute Inc. (1985): *SAS User's Guide: Statistics, Version 5 Edition*. SAS Institute Inc., Cary, NC.
- SMITH, J.N.M. (1974a): The food searching behaviour of two European thrushes. I: Description and analysis of search path. *Behaviour* 48: 276–302. – (1974b): The food searching behaviour of two European thrushes. II: The adaptiveness of the search patterns. *Behaviour* 49: 1–69.
- STAMMBACH, E. (1985): Anleitung zum Einlesen, Umcodieren, Ausdrucken und Verarbeiten von Daten ab Datenerfassungsgerät Zirelco Datapad ZE 661. Uni Zürich, Ethologie & Wildforschung. Vervielfältigter Bericht, 17 S.
- TYE, A. (1989): A model of search behaviour for the Northern Wheatear *Oenanthe oenanthe* (Aves, Turdidae) and other pause-travel predators. *Ethology* 83: 1–18.
- WEGGLER, M. (1989): Futtersuchverhalten und Verteilungsmuster von vier Watvogelarten am Rastplatz Klingnauer Stausee. Dipl.arb. Univ. Zürich.
- WILLI, P. (1970): Zugverhalten, Aktivität, Nahrung und Nahrungserwerb auf dem Klingnauerstausee häufig auftretender Anatiden, insbesondere Krickente, Tafelente und Reiherente. *Orn. Beob.* 67: 141–217.

Manuskript eingegangen 3. Februar 1992
Bereinigte Fassung 27. Februar 1992

Martin Weggler, Murwiesenstrasse 28,
CH-8057 Zürich