

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

Nestlingsnahrung und Jungenentwicklung der Wasseramsel *Cinclus cinclus* in Abhängigkeit vom Nahrungsangebot im Saanenland (Berner Oberland)¹

Christine Breitenmoser-Würsten

Nestling diet and nestling development of Dippers *Cinclus cinclus* in relation to the food supply in the Saanenland (Swiss Northern Alps). – Within the framework of a study on the ecology of Dippers, the nestling diet and nestling development were studied and set into relation with environmental factors. In all 5 investigated broods, the 3 most important taxa made up more than 70 % of the nestling diet. Among them were mayflies and caseless caddisflies. The composition and size of the diet changed with the age of the nestlings. The most important taxa in the nestling diet were those with the highest energy content. Dippers foraged selectively for most of the significant taxa as well as for the size of the prey items. The nestling development was not influenced by season or brood size. However, the quantity and quality of the food supply had an impact on the growth of the nestlings. High densities of mayfly larvae > 5 mm furthered the nestling development, as well as did high densities of the taxa that were relevant for the nestling diet and high values for biomass. Beside the quantity and the quality of the food supply, the availability of food was critical for the nestling development. Rising water level in the rivers due to snow melting or heavy rain increased the turbidity and the water flow. This made hunting for Dippers more difficult and less successful. The number of days with the river being deeper than 80 cm had a negative significant influence on the nestling development. Food availability was also influenced by human impact. River regulation construction should be avoided during the breeding season of Dippers.

Key words: *Cinclus cinclus*, nestling diet, dietary selection, diet quality, food availability, nestling development.

Dr. Christine Breitenmoser-Würsten, Villettengässli 4, CH-3074 Muri b. Bern

Die Wasseramsel ist an rasch fließende, saubere und reich strukturierte Fließgewässer gebunden, die zur Forellenregion gehören (Glutz von Blotzheim & Bauer 1985, Roché & Frochot 1993). Sie ist die einzige Singvogelart, die sich diesen Lebensraum erschlossen hat und sich das ganze Jahr von Insekten ernährt, die sie vor allem im Tauchen aus dem Wasser holt. Jost (1975) führte in Osthessen die erste umfassende Nahrungsanalyse von Wasseramseln durch. Er verglich die Nahrung der Adulten und der Nestlinge mit dem Nahrungsangebot. Spitznagel (1985) untersuchte die Zusammensetzung der Adultnahrung im Jahresverlauf im Gebiet der Dreisam im Südschwarzwald. Fast gleichzeitig begannen die Nahrungsstudien in Wales, Lancashire und Irland von S. J. Orme-

rod und Mitarbeitern. Sie untersuchten vor allem den Einfluss von als Folge sauren Regens und Koniferenaufforstungen auftretenden tiefen pH-Werten auf Verbreitung (Ormerod et al. 1986b), Siedlungsdichte (Ormerod et al. 1985), Brutbiologie (Tyler & Ormerod 1985) und Nahrung von Adulten und Nestlingen (u.a. Ormerod & Tyler 1991a). All diese Untersuchungen stammen aus Mittelgebirgslagen aus Höhen unter 1000 m ü.M. Angaben aus den Alpen fehlen bisher.

Die Entwicklung nestjunger Wasseramseln ist nicht sehr gut bekannt. Ormerod et al. (1986a) haben zwar Junge bei Nestkontrollen gewogen, aber keine Bruten systematisch verfolgt. Das Alter bestimmten sie nach Entwicklungsstand der Nestlinge mit einer Genauigkeit von 2–3 Tagen. Es war ihnen daher nicht möglich, Wachstumsparameter nach Ricklefs (1968) zu schätzen. Ormerod et al. (1991) ha-

¹ Gedruckt mit Unterstützung durch die Basler Stiftung für biologische Forschung.

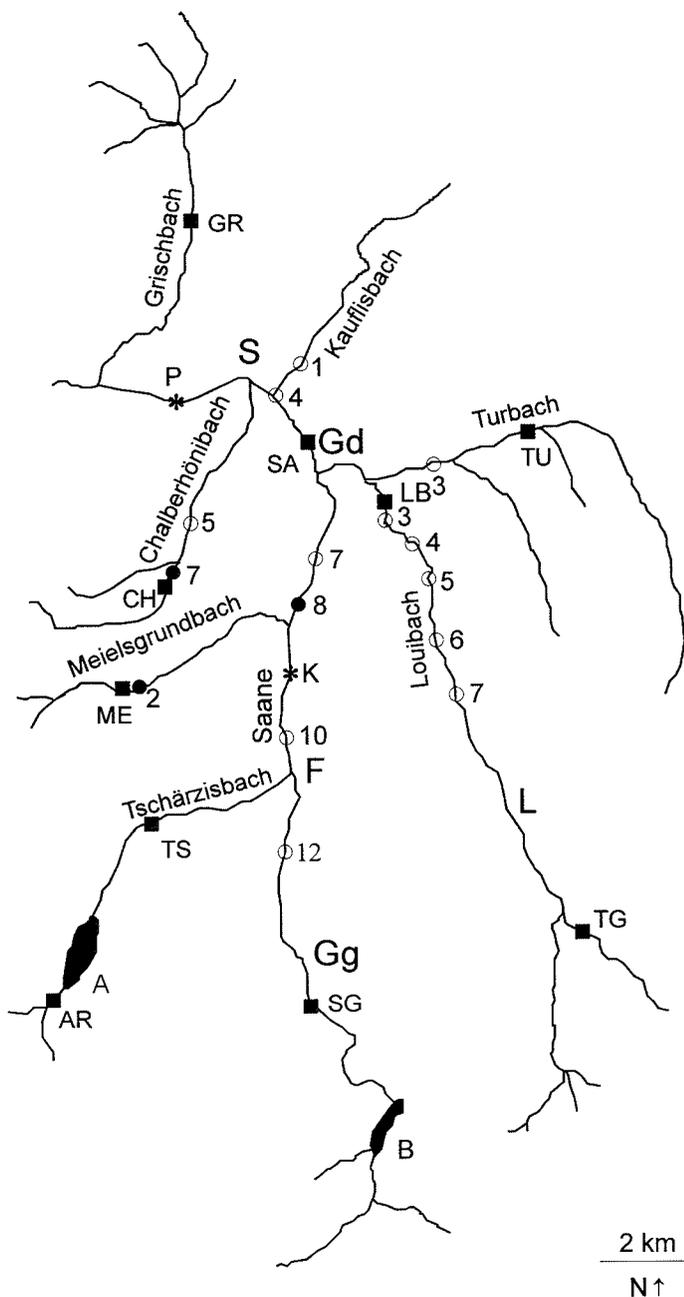


Abb. 1. Lage der untersuchten Wasseramselbruten im Saanenland 1984–1988. Die Numerierung der Reviere entspricht Breitenmoser-Würsten (1988). Kreise = Datenaufnahmen zur Nestlingsentwicklung, Punkte = zusätzlich Untersuchungen zur Nestlingsnahrung, Quadrate = Benthosprobestellen (Bezeichnungen wie in Breitenmoser-Würsten 1994). Sterne: P = Pegelmessstation, K = Klimastation. Ortschaften: F = Feutursoey, Gd = Gstaad, Gg = Gsteig, L = Laenen, S = Saanen. Stauseen: A = Arnensee, B = Lac de Sénin. – Location of investigated broods. Circles = development of nestlings, dots = development of nestling diet.

ben Junge aus 40 Nestern zweimal zwischen dem 6. und 13. Nestlingstag gewogen und daraus die tägliche Gewichtszunahme während

der linearen Wachstumsphase bestimmt. Der Einfluss von Nestlingsnahrung oder Nahrungsangebot auf die Jungenentwicklung wurde bis-

her nur im Gebiet der Dreisam im Südschwarzwald untersucht (Jenner 1991) und im Zusammenhang mit versauerten Bächen auf den Britischen Inseln diskutiert (Ormerod & Tyler 1987, Tyler & Ormerod 1994).

Ziel der vorliegenden Arbeit war daher (1) die Erfassung der Nestlingsnahrung in einem alpinen Untersuchungsgebiet, das in der Höhenlage an bisherige anschliesst, (2) der Vergleich von Nestlingsnahrung und Nahrungsangebot, (3) die Klärung der Abhängigkeit der Nestlingsentwicklung von verfütterter Nahrung und Nahrungsangebot, und (4) das Aufdecken der Grenzen für eine erfolgreiche Reproduktion an der vertikalen Verbreitungsgrenze.

1. Untersuchungsgebiet, Material und Methoden

1.1. Untersuchungsgebiet

Die vorliegenden Untersuchungen wurden im Einzugsgebiet der Saane im Kanton Bern durchgeführt (Abb. 1). In der Region hat es um die 120 km Bachläufe, die zum Teil stark verbaut sind. Kalkhaltige Sedimente prägen den geologischen Untergrund. Die Kalk- und Dolomitgesteine der helvetischen und ultrahelvetischen Decken bilden im Süden des Gebiets markante Bergformen (Kalkalpen). Im nördli-

chen Teil dominieren die sandigen Schiefer der Flyschzone. Die Wasserundurchlässigkeit des Gesteins führt hier zu Hangerosionen (Badoux & Lombard 1962). Eine detaillierte Beschreibung des Untersuchungsgebiets und seines Klimas findet sich in Breitenmoser-Würsten & Marti (1987) sowie Breitenmoser-Würsten (1988 und 1994).

Das Talsystem des Saanenlandes setzt sich aus den beiden langgestreckten flachen Haupttälern der Saane und des Louibachs, sowie den steileren Nebentälern zusammen (Abb. 1). Die westlichen Zuflüsse der Saane (Tschärzis, Meielsgrundbach, Chalberhönbach) fließen im oberen Teil durch einen breiten Taltrug und fallen dann durch steile Schluchten im Flysch ins Haupttal hinunter.

Das Klima im Saanenland hat atlantischen Charakter und ist gekennzeichnet von grossen Schwankungen von Jahr zu Jahr (Tab. 1). Der Hauptbach – die Saane – besitzt ein von Höhenlage und Klimatyp geprägtes pluvio-nivales Abflussregime (Breitenmoser-Würsten 1994). Tiefstwerte finden sich in den Wintermonaten Dezember bis Februar, da der Niederschlag in dieser Zeit als Schnee liegen bleibt. Das Maximum fällt wegen der späten Schneeschmelze und häufig ergiebiger Niederschläge in die Monate Mai/Juni (Tab. 1). Das Abflussgeschehen im Louibach ist mit jenem in der Saane vergleichbar (Mauerhofer 1980).

Tab. 1. Klimadaten der Wetterstation Grund bei Gstaad (1085 m ü.M.) für die vier Untersuchungsjahre. – *Climatic factors of the study area.*

		1984	1986	1987	1988
<i>Temperatur (°C)</i>	April	2,5	2,7	4,2	5,0
	Mai	6,4	11,1	6,5	10,7
	Juni	11,4	12,1	10,8	11,8
	Juli	14,0	13,9	14,6	14,5
	Anzahl Apriltage mit <0 °C	27	17	16	13
<i>Niederschlag (mm)</i>	Jahressumme	1259	1563	1291	1494
	April	21	116	119	56
	Mai	107	135	127	113
	Juni	101	108	200	90
	Juli	96	122	198	107
<i>Schnee</i>	geschlossene Schneedecke (Tage)	147	159	148	121
	Ende (Datum)	22.4.	20.4.	19.4.	13.4.
	letzter Schneefall (Datum)	3.6.	4.6.	22.5.	1.4.

1.2. Material und Methoden

1.2.1. Nahrungsangebot

Zur quantitativen Erfassung der Benthosfauna kam der «squarefoot-bottomsampler» nach Surber (1936) zum Einsatz. Für eine ausführliche Methodenbeschreibung und Weiterbehandlung der Proben s. Breitenmoser-Würsten (1994). In Saane und Turbach habe ich während 16 Monaten von April 1983 bis Juli 1984 je 6 Proben und in einzelnen Wasseramselrevieren 1984, 1986 und 1988 je 4 Proben entnommen.

Das gesammelte Material diente der Bestimmung von Besiedlungsdichte (Individuen/m²), Grösse der Benthostiere (Körperlänge Kopf-Abdomen ohne Cerci in mm) und Biomasse (mg Trockengewicht/m²).

1.2.2. Nestlingsnahrung

Die Erfassung der Nestlingsnahrung erfolgte mittels Halsringen (Kluijver 1933), welche aus schwarz eingefärbter Hanfschnur und Fahrrad-Ventilschläuchlein hergestellt wurden. Diese Methode ist bei Wasseramseln vom 3. bis 11. Nestlingstag anwendbar, da die Jungen später zu aktiv sind und das sich entwickelnde Halsgefieder das Anlegen der Halsringe stark erschwert. Pro Brut und Tag habe ich nur eine Serie von 30–60 min durchgeführt, während der ich die Fütterungsaktivität der Eltern stets beobachtet habe. Nesthäkchen erhielten keine Halsringe.

Die Proben wurden in 70%-Alkohol aufbewahrt, die Tiere später so genau wie möglich bestimmt, meist bis auf die Ebene von Familie oder Gattung, und vermessen. Zum Vergleich der verschiedenen Bruten und zum Vergleich von Nahrungsangebot und Nestlingsnahrung wurden die Beutetiere in folgende systematische Einheiten unterteilt: Trichoptera (Köcherfliegen), Ephemeroptera (Eintagsfliegen), Plecoptera (Steinfliegen), Diptera (Zweiflügler) und Übrige (Käfer, Bachflohkrebe, Spinnentiere u. a. m.).

Die Analyse von Kontingenztafeln geschah mittels G-Test (log-likelihood ratio; Zar 1984).

1.2.3. Vergleich von Angebot und Nutzung

Zum Vergleich von Nahrungsangebot und Nutzung wurden nur die im Wasser lebenden Entwicklungsstadien der ans Nest gebrachten Beutetiere berücksichtigt. Auf der Ebene der 5 Nahrungskategorien geschah der Vergleich nach der Methode von Byers et al. (1984). Für die wichtigsten Gattungen und Familien wurde der Nahrungswahlindex nach Ivlev (1961; in Krebs 1989) berechnet:

$$D_i = (n_i - a_i) / (n_i + a_i)$$

wobei n_i der Anteil der Art i an der Nestlingsnahrung und a_i der Anteil dieser Art am Nahrungsangebot bedeutet. D_i nimmt Werte von -1 (Meidung) bis $+1$ (Präferenz) an.

1.2.4. Nestlingsentwicklung

Zur individuellen Unterscheidung der Nestlinge markierte ich in deren ersten Lebenstagen die Krallen mit einem wasserfesten Filzstift. Die Beringung (Alu-Ring, farbige Kunststoffringe) erfolgte im Alter von 9–12 Tagen. Nach dem 12. Lebenstag suchte ich das Nest nur noch in Ausnahmesituationen auf, da ältere Nestlinge bei sich nähernder Gefahr ins Wasser springen. Die tägliche Wägung und das Messen der Handschwinge 9 der Nestlinge erfolgte zwecks Reduktion der Variabilität möglichst stets zur gleichen Tageszeit (abends von 18–20 Uhr; Burger 1988). Wegen Hochwassers waren einige Nester an einzelnen Tagen nicht zugänglich. Die fehlenden Werte wurden interpoliert. Zusätzlich zu den erhobenen Nestlingsmassen stehen Daten zu Gewicht und Flügellänge von je 5 adulten ♀ und ♂ aus dem Untersuchungsgebiet und HS-9-Längen von 15 Bälgen (Naturhistorisches Museum Bern) für die Auswertungen zur Verfügung.

Die Kurve der Gewichtsentwicklung von Nestlingen ist bei Singvögeln sigmoid und wird für die meisten Arten durch eine logistische Gleichung gut beschrieben (Ricklefs 1968):

$$y = a / (1 + b \cdot e^{-kT})$$

wobei y das Körpergewicht, a das asymptotische Gewicht (Adultgewicht), b eine Integrationskonstante, die verschiedene Tiere auf eine gemeinsame Zeitachse bringt, k die Wachs-

tumskonstante und T das Alter des Nestlings bedeuten. Die Parameter dieser Gleichung wurden mittels eines iterativen Prozesses der kleinsten Quadrate geschätzt. Die maximale Wachstumsrate G_{\max} , welche am Wendepunkt $W = a/2$ der symmetrischen Kurve vorkommt, berechnet sich nach Differenzierung der logistischen Gleichung als

$$G_{\max} = k \cdot a/4$$

k ist indirekt proportional zur Zeit, die ein Nestling benötigt, den Asymptotenwert zu erreichen, und hat somit die Einheit 1/Zeit. Als weiteres Vergleichsmass wurde das Zeitintervall für das Wachstum von 10 bis 90 % des Asymptotengewichts berechnet (t_{10-90}).

Zum Vergleich von zwei Brutten wurden die Parameter für jeden Nestling einzeln geschätzt. Für den Vergleich der Entwicklung von Nestlingen entlang verschiedener Bäche, aus verschiedenen Jahren oder aus verschiedenen grossen Brutten wurde pro Brut eine Gesamtschätzung durchgeführt, weil die Werte der einzelnen Nestlinge nicht unabhängig waren.

Für alle statistischen Berechnungen benutzte ich das Programm SYSTAT (Wilkinson 1990).

2. Ergebnisse

2.1. Nestlingsnahrung

2.1.1. Taxonomische Zusammensetzung

1984 und 1986 konnte bei 3 Erst- und 2 Zweitbruten aus 3 Revieren die Nestlingsnahrung untersucht werden (Tab. 2). In den 93 entnommenen Proben dominierten die Insekten

(99,5 %; Tab. 3, S. 300). Fast die Hälfte der 571 Beutetiere (48,6 %) waren Eintagsfliegen. Am zweithäufigsten verfütterten die Wasseramseln ihren Jungen Köcherfliegen (24,0 %), gefolgt von Zweiflüglern (18,6 %) und Steinfliegen (7,7 %). Die Verteilung der Beutetiere auf die 5 Nahrungskategorien war für die 5 Brutten verschieden (log-likelihood ratio $G = 207,5$, $FG = 12$, $p < 0,001$). Vergleicht man die Zusammensetzung der Nestlingsnahrung der Brutten einzeln miteinander, so unterscheiden sich alle voneinander (alle $G > 15$, $FG = 3$, $p < 0,01$) mit Ausnahme der Brutten A und E ($G = 5,9$, $FG = 3$, $p = 0,118$).

Bei allen 5 Nestern machten die 3 zahlenmässig wichtigsten taxonomischen Einheiten zusammen über 70 % der Nestlingsnahrung aus (Tab. 3). Die Eintagsfliegen der Gattung *Baetis* gehörten bei allen 5 Brutten dazu. Bei je 3 Brutten waren die Eintagsfliegen *Rhithrogena* (A, B, E) sowie die köcherlosen Köcherfliegen *Rhyacophila* dabei (A, C, E) und bei je einer Brut die Steinfliegen *Protonemura* (D) sowie die Zweiflügler Blepharoceridae (D) und Nematocera (B).

Von den 571 verfütterten Beutetieren waren 360 Larven (63,0 %), 17 Nymphen (3,0 %), 189 geflügelte Stadien (33,1 %, Subimagines und Imagines) und 5 Andere (0,9 %, Puppen oder Nicht-Insekten). Die Anteile dieser Entwicklungsstadien waren für die 5 untersuchten Brutten verschieden ($G = 171,4$, $FG = 12$, $p < 0,001$; Tab. 3). Die Nestlingsnahrung der Zweitbrut B 1984 und der späten Erstbrut D 1986 zeichnete sich gegenüber den anderen Brutten durch einen höheren Anteil an geflügel-

Tab. 2. Angaben zu den für die Nestlingsnahrung untersuchten Brutten im Saanenland. – *Details about the investigated broods.*

Bezeichnung der Brutten	A	B	C	D	E
Bach	Saane	Saane	Chalberhönbach	Meielsgrundb.	Saane
Jahr	1984	1984	1984	1986	1986
Revier	S8	S8	C5	M2	S8
Brut	1. Brut	2. Brut	1. Brut	1. Brut	2. Brut
Höhe (m ü.M.)	1080	1080	1340	1320	1080
Probenahme (Datum)	5.–12. Mai	1.–8. Juli	17.–20. Mai	27.–30. Juni	23.–27. Juni
Alter der Nestlinge (Tage)	3–10	4–11	7–10	7–10	6–10
Anzahl Nestlinge	4	3	5	4	4

Tab. 3. Nestlingsnahrung der Wasseramsel im Saanenland. Die Beutetiere sind nach Insektenordnungen aufgelistet. Bezeichnung der Bruten A–E wie in Tab. 2. – *Nestling diet from neck collar samples.*

			A	B	C	D	E	Total
Trichoptera	Köcherfliegen	P	2					2
	<i>Rhyacophila</i> spp.	L	42	37	19	4	8	110
	Limnephilidae	L	1	4				5
	<i>Allogamus auricollis</i>	L		6	3	4	1	14
	<i>Drusus</i> spp.	L			5	1		6
Ephemeroptera	Eintagsfliegen	S		2				2
		I	1	10				11
	Heptageniidae							
	<i>Rhithrogena</i> spp.	L	19	52	1		7	79
		N		1				1
		S		20				20
		I		21				21
	<i>Ecdyonurus</i> spp.	L	1	4	2		2	9
		N	2				1	3
Baetidae	Glashafte							
	<i>Baetis</i> spp.	L	49	12	6	15	13	95
		N	4	5	1		1	11
		S		14				14
		I	1	8	3			12
Plecoptera	Steinfliegen	I				1		1
	<i>Amphinemura</i> sp.	N					1	1
		I				1		1
	<i>Leuctra</i> sp.	L		1				1
	<i>Protonemura</i> sp.	L	1		1	1	1	4
		I		1	1	21		23
	<i>Isoperla</i> sp.	L	2	1	1	1	1	6
		I				1		1
	<i>Perlodes</i> sp.	L			1			1
		I				3		3
	<i>Dictyogenus</i>	I				2		2
Diptera	Zweiflügler							
	Nematocera							
	Mücken	L		1				1
		I	4	65				69
	Blepharocera	L		1		27		28
	<i>Atherix</i>	L				2		2
	<i>Antocha</i>	L	1					1
	Tipulidae	L			2			2
	Brachycera	I		3				3
Übrige								
	Coleoptera							
	Käfer	L	1					1
		I	1	1				2
	<i>Gammarus</i>			1				1
	Arachnida			2				2
Total			130	274	47	84	36	571
	Anzahl Proben		33	31	10	10	9	93
	Tiere/Probe		3,9	8,8	4,7	8,4	4,0	6,1
Entwicklungsstadium (%)								
	Larven		89,2	42,3	87,2	65,5	88,9	
	Nymphen		4,6	2,2	2,1		11,1	
	Geflügelte Stadien (Imagines und Subimagines)		4,6	54,4	10,6	34,5		
	Andere		1,6	1,1				

Tab. 4. Zusammensetzung der Nestlingsnahrung nach Alter der Nestlinge (Anzahl Individuen pro Nahrungskategorie). E = Ephemeroptera (Eintagsfliegen), T = Trichoptera (Köcherfliegen), P = Plecoptera (Steinfliegen), D = Diptera (Zweiflügler). Unter Ü = Übrige sind alle anderen Tiere zusammengefasst. – *Nestling diet in relation to the age of the nestlings.*

Alter	E	T	P	D	Ü	Total
3	26					26
4	43	1		1		45
5	29	1	2	6		38
6	18	12	1			31
7	42	13	19	33	1	108
8	78	39	8	60	4	189
9	31	33		3		67
10	8	29	14	3	1	55
11	3	9				12
3–5	98	2	2	7		109
6–11	180	135	42	99	6	462
Total	278	137	44	106	6	571

ten Stadien aus ($G = 137,7$, $FG = 1$, $p < 0,001$). Im ersten Fall waren es vor allem Zweiflügler (Nematocera) und Eintagsfliegen (*Rhithrogena*, *Baetis*), im zweiten Steinfliegen (*Protonemura*, Tab. 3).

In Gebirgslagen können sich Zweitbruten aus dem Haupttal mit Erstbruten aus den höher gelegenen Seitentälern zeitlich überschneiden (Tab. 2; Breitenmoser-Würsten 1988). Für den Vergleich der Nestlingsnahrung von Erst- und Zweitbruten wurden daher nur die beiden Bruten A und B aus dem gleichen Revier von 1984 herangezogen. Der Anteil der Eintagsfliegen unterschied sich nicht, hingegen wurden an die Zweitbrut weniger Köcherfliegen ($G = 6,0$, $FG = 1$, $p < 0,05$) und mehr Zweiflügler ($G = 18,2$, $FG = 1$, $p < 0,001$) gefüttert. Steinfliegen und Beutetiere der Kategorie «Übrige» waren in beiden Fällen kaum von Bedeutung. Während die Nestlinge der Erstbrut bei den Eintagsfliegen fast ausschliesslich Larven und Nymphen (97,4 %) erhielten, waren es bei der Zweitbrut gleich viele geflügelte Entwicklungsstadien (Subimagines und Imagines, 51,3 %) wie ungeflügelte (Larven und Nymphen, 49,7 %) ($G = 60,1$, $FG = 1$, $p < 0,001$).

Die Nestlingsnahrung der ersten Tage unterschied sich deutlich vom Futter älterer Jungvö-

gel ($G = 107,2$, $FG = 4$, $p < 0,001$). 3–5 Tage alte Nestlinge bekamen fast ausschliesslich Eintagsfliegenlarven (89,9 %, Tab. 4). Diese sind weichhäutig und enthalten nur wenige unverdauliche, sklerotisierte Teile. Bei 4 von 5 Bruten waren die Larven der Gattungen *Baetis* und *Rhithrogena* von grosser Bedeutung (Tab. 3). Im Revier D fehlten die *Rhithrogena*-Larven. An ihrer Stelle brachten die Wasseramseln die ebenfalls weichhäutigen Larven der Zweiflügler-Familie Blepharoceridae ans Nest. Ab dem 6. Nestlingstag erweiterte sich das Nahrungsspektrum. Neben den Eintagsfliegenlarven kamen als nächst wichtige Beutetiere die köcherlosen Köcherfliegenlarven der Gattung *Rhyacophila*, Steinfliegen der Gattung *Protonemura* und Zweiflügler (Nematocera) hinzu.

2.1.2. Grösse

Die Nestlinge erhielten 2–28 mm lange Beutetiere verfüttert. Die Grössenverteilung der Nestlingsnahrung ist schwach bimodal (Abb. 2). Die erste Spitze liegt bei 6–7 mm, die zweite bei 20–24 mm (s. unten). Nur 36 (6,3 %) der messbaren Beutetiere waren < 5 mm. Die Anzahl Tiere in einer Futterportion ist

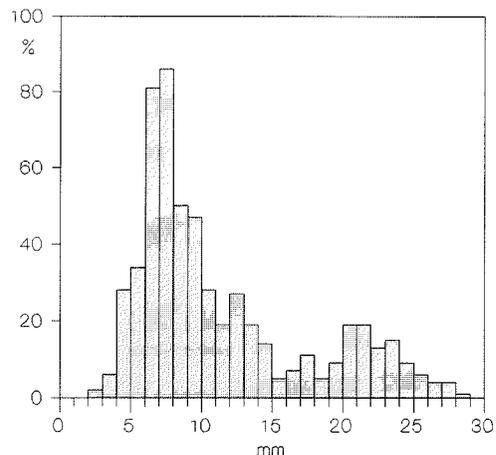


Abb. 2. Grössenverteilung der Nestlingsnahrung aus den Halsringproben. – *Frequency distribution by size (length) of the nestling diet (571 prey items).*

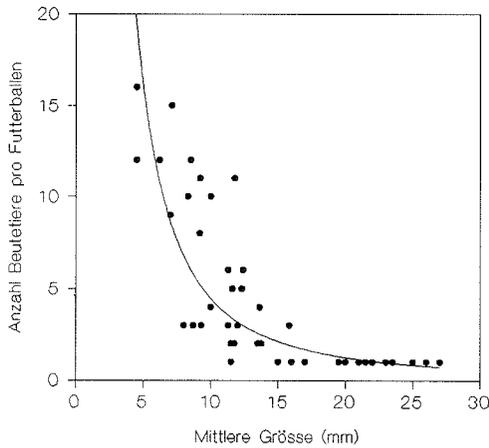


Abb. 3. Anzahl Tiere pro Futterportion in Abhängigkeit von ihrer Grösse. Dargestellt sind die Werte für 45 Futterportionen, bei denen die dazugehörige Anzahl Tiere eindeutig festgestellt werden konnte. – Number of prey items per feeding portion in relation to their size. $n = 45$.

von der Grösse der Beutetiere abhängig. Der Zusammenhang ist von der Form $y = a + b/x$ ($y = \text{Anzahl Tiere/Futterportion}$, $x = \text{mittlere Grösse der Tiere}$; $a = -2,777$, $b = 84,325$, $r^2 =$

Tab. 5. Vergleich der Grösse der Nestlingsnahrung verschiedener Bruten (Mann-Whitney U-Test). *** $p < 0,001$; ** $0,001 \leq p < 0,01$; – die Werte unterscheiden sich nicht signifikant ($p > 0,05$); = die Werte sind identisch. Bezeichnung der Bruten A–E wie in Tab. 2. – Comparison of the size of the nestling diet between the five investigated broods.

Brut	A	B	C	D	E
A	=	***	**	***	–
B		=	***	–	–
C			=	***	**
D				=	–
E					=

0,844, $p < 0,001$). Grössere Tiere wurden einzeln verfüttert, kleinere bis zu 16 zusammen zu einem Futterballen eingespeichelt (Abb. 3).

Die an die Nestlinge der 5 untersuchten Bruten verfütterte Nahrung war unterschiedlich gross (Kruskal-Wallis $H = 35,7$, $p < 0,001$, $FG = 4$; Tab. 5). Die Zweitbrut von 1984 (B) erhielt einen höheren Anteil an kleinen Beutetieren als die Erstbrut (A). So waren im Mai nur 13 % der Tiere ≤ 6 mm, im Juni/Juli hingegen 26 % ($G = 4,31$, $FG = 1$, $p < 0,05$). Der Grossteil dieser kleinen Tiere waren adulte Zwei-

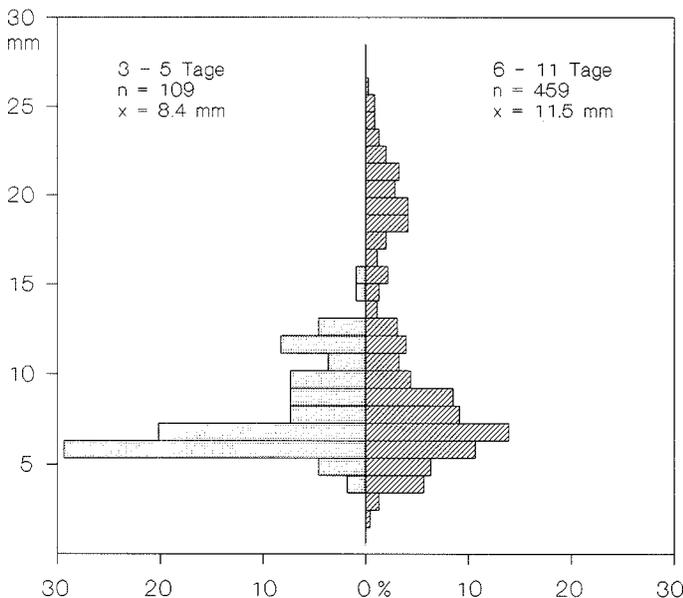


Abb. 4. Grössenverteilung der Nestlingsnahrung aus den Halsringproben in Abhängigkeit vom Alter der Nestlinge. $x = \text{Mittelwert}$. – Frequency distribution of the nestling diet by size (length) in relation to the age of the nestlings. $x = \text{mean value}$.

flügler (Nematocera, Tab. 3). Die aus dem Wasser stammende Nahrung war bei dieser Brut grösser als die in der Luft erbeuteten adulten Insekten ($M_{165} = 11,7$ mm gegenüber $M_{106} = 7,9$ mm; Student-t = 6,881, $p < 0,001$). Die Nestlinge der Brut C erhielten die grössten Beutetiere. Hier machten 17–27 mm lange köcherlose Köcherfliegenlarven der Gattung *Rhyacophila* 40 % der Nahrung aus.

Die Grösse der verfütterten Beutetiere änderte im Verlauf der Nestlingsentwicklung. Mit der Umstellung auf eine diversifizierte Nahrung ab dem 6. Nestlingstag erhielten die Jungen auch grössere Tiere (Abb. 4; Student-t = -7,732, $p < 0,001$). Zu den meist 5–15 mm grossen Eintagsfliegen kamen hauptsächlich die bis zu 28 mm langen Köcherfliegen hinzu, sowie grössere Steinfliegen der Gattungen *Perlodes*, *Dictyogenus* und *Isoperla*. Diese Taxa bildeten den schwachen zweiten Gipfel der bimodalen Verteilung der Körpergrösse (Abb. 2).

2.1.3. Biomasse und Energiegehalt

Bei den 3 Brutten A, B und E des Saane-Reviere machten Köcher- und Eintagsfliegen über 95 % der ans Nest gebrachten Biomasse aus (Tab. 6). In den beiden höher gelegenen Revieren lieferten diese beiden Taxa im Fall von C 79 % und bei D nur 19 %. Im Meielsgrund (D)

Tab. 6. Relativer Biomassenanteil (%) der Insektenordnungen an der Nestlingsnahrung der 5 untersuchten Brutten A–E (vgl. Tab. 2). Abkürzung der Nahrungskategorien wie in Tab. 4. – *Contribution of the different taxa (proportion of biomass) to the nestling diet.*

Brut	E	T	P	D	Ü
A	30,8	68,4	0,6	0,2	
B	48,6	49,5	0,6	1,2	0,1
C	8,8	70,2	9,7	11,1	0,2
D	5,6	13,3	61,8	19,3	
E	35,7	61,7	2,6		

hatten die Steinfliegen mit 62 % den grössten Anteil an der Biomasse. Es handelte sich dabei vor allem um adulte Tiere (Tab. 3). Bei den Eintagsfliegen war der prozentuale Anteil der Biomasse kleiner als der zahlenmässige (Wilcoxon-Sign-Test, $p < 0,05$). In dieser Nahrungskategorie dominierten kleinere Individuen, vor allem *Baetis*-Larven, die eine geringe Biomasse aufweisen. Für die anderen Gruppen wichen die Werte nicht signifikant von der Geraden $y = x$ ab.

Die den Nestlingen verfütterten köcherlosen Köcherfliegenlarven *Rhyacophila* hatten im Mittel die grösste Biomasse und den grössten Energiegehalt (Tab. 7). Tiere der Eintagsfliegenfamilie Heptageniidae (*Rhithrogena* und

Tab. 7. Durchschnittliche Länge, Biomasse (mg Trockengewicht) und Energiegehalt der wichtigsten Taxa der Nestlingsnahrung. Die Werte für die Biomasse stammen aus Breitenmoser-Würsten (1994), die Energiewerte aus Caspers (1975) sowie Cummins & Wuycheck (1971). n = Anzahl Tiere in der Nestlingsnahrung, E = Energiegehalt, TG = Trockengewicht, I = berechnete Anzahl Individuen pro Nahrungsportion. ¹*Rhithrogena*, *Ecdyonurus*; ²*Allogamus*, *Drusus*. – *Mean length, biomass and energy content of the most important taxa of the nestling diet.*

	n	Länge (mm)	Biomasse (mg TG)	E (J/mg)	E/Tier (J)	pro Ballen	
						I	E
<i>Rhyacophila</i>	110	21,0	13,5	24,6	331,6	1,1	376,8
Heptageniidae ¹	132	9,5	4,4	23,4	103,0	5,0	507,0
<i>Isoperla</i>	7	10,4	4,2	21,1	88,8	4,2	369,7
Limnephilidae ²	25	12,2	3,8	22,1	83,7	3,1	260,0
<i>Baetis</i>	132	7,5	1,7	25,3	43,1	7,6	329,5
<i>Blepharocera</i>	28	7,2	1,8	17,9	32,2	8,2	264,6
<i>Protonemura</i>	27	7,2	1,1	22,2	24,3	8,2	199,3
Nematocera	70	5,6	0,5	17,9	8,4	13,1	109,3

Tab. 8. Energieaufnahme von Wasseramselnestlingen in Abhängigkeit vom Alter. Die Fütterungsfrequenzen stammen aus Breitenmoser-Würsten (1997). – *Energy intake of nestlings in relation to their age.*

Alter	Fütterungen pro Tag			Trockengewicht (mg)		Energie (kJ)	
	x	s	n	pro Fütterung	pro Tag	pro Fütterung	pro Tag
6–7	61,9 ± 13,8		(22)	15,0 (16)	928,5	0,37	22,7
8–11	79,6 ± 24,0		(44)	21,1 (20)	1679,6	0,46	36,9

Ecdyonurus) und der Steinfliegengattung *Iso-perla* enthielten nur rund ein Drittel an Biomasse und Energie, noch weniger die Köcherfliegen der Familie Limnephilidae und die Eintagsfliegen *Baetis*. Diese Taxa machten zusammen 74 % der Nestlingsnahrung aus. Die Individuen der 3 anzahlmässig noch wichtigen Taxa Blepharoceridae (Zweiflügler), *Protone-mura* (Steinfliegen) und Nematocera (Zweiflügler) haben im Mittel geringere Energiewerte. Betrachtet man aber die Biomasse/Futterportion, ergibt sich eine andere Reihenfolge: Falls pro Fütterung nur Tiere der gleichen taxonomischen Einheit ans Nest gebracht werden, dann liefern die Eintagsfliegen der Familie Heptageniidae pro Futterballen am meisten Energie (Tab. 7). Die *Rhyacophila*-Larven werden fast nur einzeln verfüttert (Abb. 3). Der Energiegehalt dieser Köcherfliegen steht mit 376,8 J/Futterballen an zweiter Stelle. Es folgen die Steinfliegen *Iso-perla* und die Eintagsfliegen *Baetis*.

Es bestand kein Zusammenhang zwischen dem Gewicht einer Futterportion und dem Alter der Nestlinge ($r^2 = 0,077$, $p = 0,101$, $n = 36$) oder der Jahreszeit ($r^2 = 0,075$, $p = 0,080$, $n = 42$). Es gab jedoch einen Unterschied im Gewicht der Futterballen für die Altersgruppe 6–7 Tage und solchen für ältere Nestlinge (15,0 mg gegenüber 21,1 mg Trockengewicht; Mann-Whitney $U = 88$, $p = 0,022$; Tab. 8). Der Energiegehalt unterschied sich nicht signifikant für die beiden Gruppen ($U = 106$, $p = 0,086$). Nach dem 11. Nestlingstag haben Gewicht und Energiegehalt einer Futterportion wohl kaum mehr zugenommen. Von diesen Zahlen (Tab. 8) ausgehend erhielt eine junge Wasseramsel während ihrer Nestlingszeit im Schnitt 31,7 g Trockengewicht an Beutetieren,

was 264 g Frischgewicht und 686 kJ entspricht. Mit dieser Futtermenge steigerte sie ihr Gewicht von 4 auf 52 g.

2.2. Nestlingsnahrung im Vergleich zum Nahrungsangebot

Eine detaillierte Beschreibung der Benthosfauna der untersuchten Gewässer findet sich in Breitenmoser-Würsten (1994) und Breitenmoser-Würsten & Sartori (1995). In der vorliegenden Arbeit werden nur die für den Vergleich von Nahrungsangebot und -nutzung während der Brutzeit relevanten Daten herangezogen. Der Vergleich beschränkt sich auf im Wasser lebenden Entwicklungsstadien, da das Angebot in der Luft und in der ufernahen Vegetation nicht erhoben wurde.

Bei den Bruten A, D und E bevorzugten die Wasseramseln Eintagsfliegen für die Ernährung ihrer Nestlinge (Abb. 5; Anhang 1, S. 330), bei den anderen beiden nutzten sie diese Nahrungskategorie dem Angebot entsprechend. Köcherfliegen wurden ebenfalls bei 3 Bruten (A, B, und C) bevorzugt, während in den anderen beiden keine Auswahl stattfand. Die Wasseramseln mieden Steinfliegen und Zweiflügler fast überall. Einzig 1986 fütterten die beiden untersuchten Paare Steinfliegen entsprechend dem Angebot. Der grosse Anteil an Zweiflüglern in der Benthosfauna ist fast ausschliesslich auf die für die Wasseramsel zu kleinen Chironomidae-Larven zurückzuführen. Nur im höher gelegenen Revier D sind auch Simuliidae- und Blepharoceridae-Larven von Bedeutung (Tab. 9).

Als einzige Familie hatten die köcherlosen Köcherfliegenlarven Rhyacophilidae in allen 5 Bruten hohe positive Werte für den Nah-

Tab. 9. Nestlingsnahrung (NN) der fünf untersuchten Bruten A–E (vgl. Tab. 2) und Nahrungsangebot (NA) in den entsprechenden Revieren. Die Angaben zum Nahrungsangebot stammen aus Breitenmoser-Würsten (1994). Bei der Nestlingsnahrung sind nur die aquatischen Stadien berücksichtigt (vgl. Tab. 3). – *Nestling diet compared to the food supply. For the nestling diet only aquatic instars are included in the comparison.*

	A		B		C		D		E					
	NN %	NA %												
Trichoptera	2	1,6												
<i>Rhyacophila</i> spp.	42	33,9	37	1,1	37	22,4	93	2,8	19	45,2	11	1,1	8	0,8
<i>Allogamus auricollis</i>			1	+	6	3,6	37	1,1	3	7,1	161	16,6	4	7,3
<i>Drusus</i> spp.			4	0,1			4	0,1	5	11,9	48	5,0	1	1,8
Limnephilidae	1	0,8	4	2,4					1		1	0,1		
Ephemeroptera														
<i>Rhytrogena</i> spp.	19	15,3	483	13,9	73	44,2	1036	30,8	1	2,4	88	9,1	7	19,4
<i>Ecchyonurus</i> spp.	3	2,4	10	0,3	4	2,4	15	0,5	2	4,8	16	1,7	3	8,3
<i>Baetis</i> spp.	53	42,7	123	3,5	31	18,8	1050	31,2	7	16,7	47	4,9	15	27,3
Plecoptera			3	+			26	0,8						
<i>Amphinemura</i> sp.			1	+										
<i>Nemoura</i> sp.			9	0,3			15	0,5			64	6,6		
<i>Protonemura</i> sp.	1	0,8	38	1,1			214	6,4	1	2,4	16	1,7	1	1,8
<i>Leuctra</i> sp.			566	16,3	1	0,6	114	3,4			268	27,7		
<i>Isoperla</i> sp.	2	1,6	9	0,3	1	0,6			1	2,4	13	1,3	1	1,8
Perlodidae									1	2,4	30	3,1		
Perlidae											1	0,1		
<i>Chloroperla</i> sp.														
Diptera														
Limoniidae	1	0,8	13	0,4	1	0,6	1	+						
Tipulidae														
Blepharoceridae									2	4,8				
Psychodidae														
Simuliidae			37	1,1			18	0,5			10	1,0	27	49,1
Chironomidae			2103	60,6			629	18,7			8	0,8		
Stratiomyidae											134	13,9		
Empididae											1	0,1		
Athericidae											5	0,5	2	3,6
Übrige											8	0,8		
Coleoptera	1	+			1	0,6	1	+						
Oligochaeta	7	0,2					20	0,6						
Nematoda							13	0,4						
Hydrachnellae	13	0,4					29	0,9						
Tricladidae	1	+												
Andere					1	0,6	2	+						
Total	124	3469	165		42	967	55	7018	36	3681				

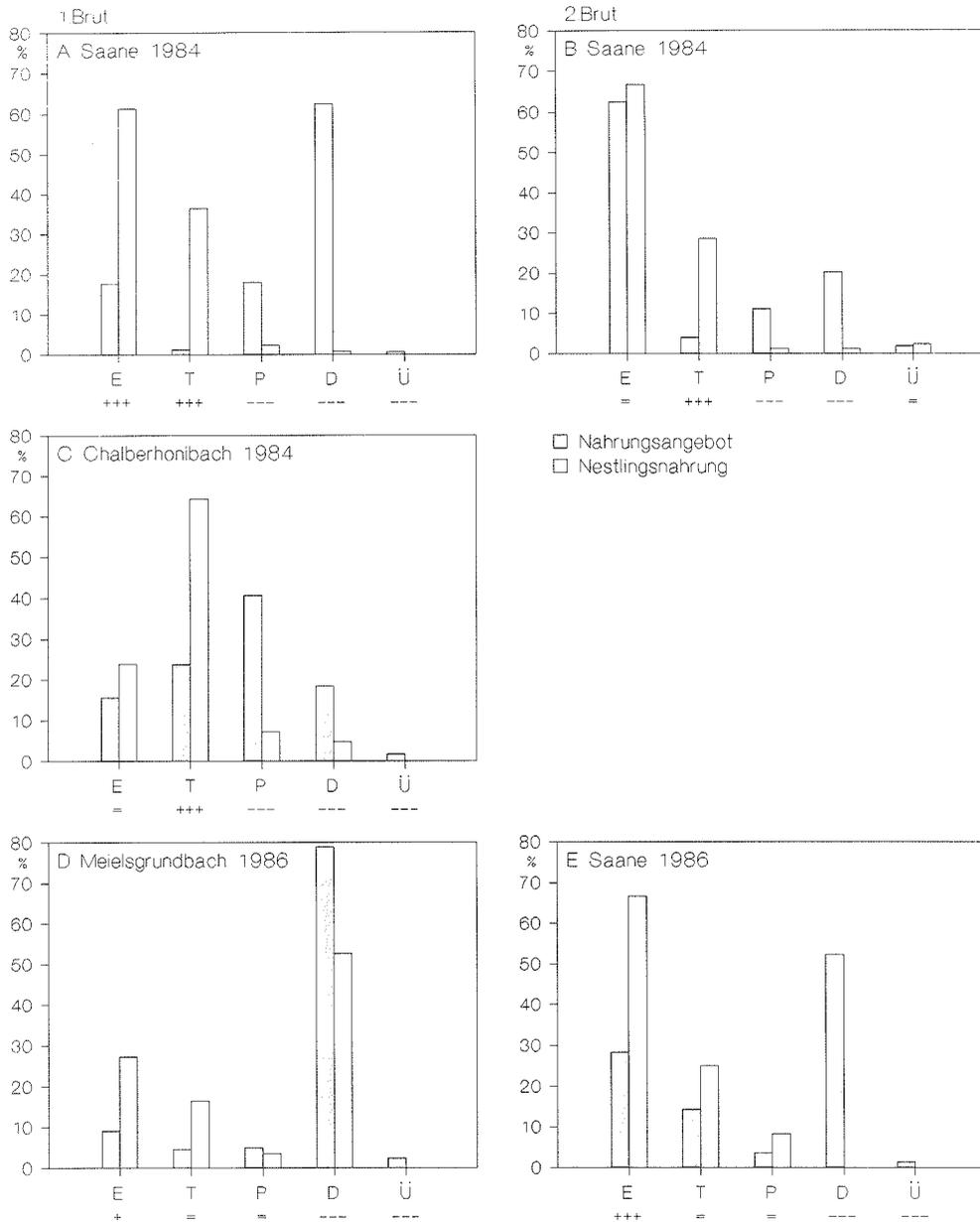


Abb. 5. Vergleich der taxonomischen Zusammensetzung von Nestlingsnahrung und Nahrungsangebot zur Zeit der Nestlingsaufzucht bei den 5 untersuchten Bruten. Taxonomische Einheiten: E = Ephemeroptera (Eintagsfliegen), T = Trichoptera (Köcherfliegen), P = Plecoptera (Steinfliegen), D = Diptera (Zweiflügler), Ü = Übrige (vgl. Tab. 3). +, ++, +++ bedeuten signifikante Bevorzugung der taxonomischen Einheit für die Nestlingsnahrung gegenüber dem Angebot, = eine Nutzung entsprechend dem Angebot und -, —, — eine signifikante Meidung. + oder - stehen für einen p-Wert von $0,01 \leq p < 0,05$, ++ oder — für $0,001 \leq p < 0,01$ und +++ oder — für $p < 0,001$ (Anhang 1). — *Comparison of nestling diet and food supply.*

Tab. 10. Nahrungswahl (Ivlev-Index) für die Nestlingsnahrung der fünf untersuchten Bruten. Positive Zahlen bedeuten Bevorzugung, negative Meidung der betreffenden Nahrungskategorie und Werte nahe Null eine Nutzung entsprechend dem Angebot. Bezeichnung der Bruten wie in Tab. 2. – *Dietary preference for nestlings (Ivlev electivity index).*

	A	B	C	D	E
<i>Trichoptera (Köcherfliegen)</i>					
Rhyacophilidae	0,937	0,778	0,952	0,921	0,881
Limnephilidae	0,778	0,667	-0,066	0,358	-0,643
<i>Ephemeroptera (Eintagsfliegen)</i>					
Heptageniidae	0,110	0,196	-0,200	-1	0,485
Baetidae	0,848	-0,248	0,546	0,560	0,353
<i>Plecoptera (Steinfliegen)</i>					
Nemouridae/Leuctridae	-0,914	-0,890	-0,875	-0,294	0,333
Perlidae/Perlodidae	0,684	0,905	0,032	0,565	0,966
<i>Diptera (Zweiflügler)</i>					
Limoniidae/Tipulidae	0,333	-1	0,627	-1	-1
Blepharoceridae	-1	0,333	-1	0,903	-1
Simuliidae/Chironomidae	-1	-1	-1	-1	-1
Athericidae			-1	0,440	

Tab. 11. Vergleich der Grösse (mm) von Nestlingsnahrung und Nahrungsangebot in den 5 untersuchten Revieren. Berücksichtigt sind die am häufigsten auftretenden taxonomischen Einheiten (Eintagsfliegen *Baetis* und *Rhithrogena*, Köcherfliegen *Rhyacophila*, Zweiflügler Blepharoceridae) sowie die gesamte aus dem Wasser stammende Nestlingsnahrung, bzw. das gesamte Nahrungsangebot. Bezeichnung der Bruten wie in Tab. 2. x = Mittelwert, s = Standardabweichung, n = Stichprobenumfang. * Mann-Whitney U-Test. – *The size (length) of the nestling diet compared with the size of the food supply.*

Taxonomische Einheit	Brut	Nestlingsnahrung			Nahrungsangebot			t-Test p
		x	s	n	x	s	n	
<i>Baetis</i> spp.	A	7,3	1,1	53	5,3	2,3	67	<0,001
	B	8,6	1,4	31	3,6	1,9	573	<0,001
	C	8,4	1,3	7	6,5	2,0	47	*0,014
	D	7,1	1,1	15	3,6	2,2	260	<0,001
	E	6,8	1,4	14	2,8	1,6	319	<0,001
<i>Rhithrogena</i> spp.	A	10,2	2,4	19	7,7	3,0	269	<0,001
	B	8,8	2,8	74	7,0	2,7	565	<0,001
	E	7,1	2,5	7	6,8	1,9	165	*>0,050
<i>Rhyacophila</i> spp.	A	20,3	3,6	42	14,8	5,5	20	<0,001
	B	21,7	4,2	37	14,7	7,6	51	<0,001
	C	21,9	2,9	19	7,3	2,1	4	*0,006
	D	18,0	0,8	4	8,5	1,3	4	*0,020
	E	22,0	1,5	8	14,9	6,2	24	<0,001
Blepharoceridae	D	7,4	0,9	27	5,4	1,6	92	<0,001
Total	A	12,5	6,3	124	6,6	2,7	1878	<0,001
	B	11,7	5,6	165	5,6	3,7	1718	<0,001
	C	16,3	6,5	42	6,4	3,2	391	<0,001
	D	8,7	3,4	55	5,3	2,1	3669	<0,001
	E	11,1	6,5	36	5,7	4,1	1708	<0,001

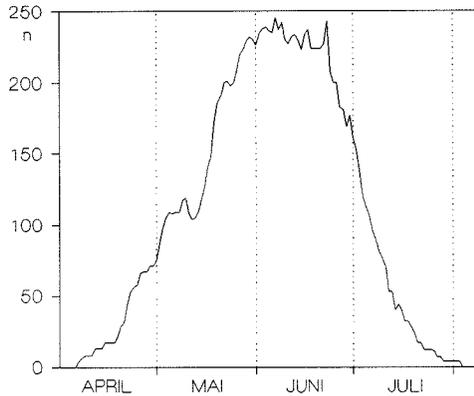


Abb. 6. Anzahl im Untersuchungsgebiet vorhandener Nestlinge im Verlauf der Brutsaison. Dargestellt ist die Summe über die 6 Untersuchungsjahre 1983–1988 (166 Bruten). – *Number of nestlings in the study area (total of the years 1983–1988, 166 broods).*

rungswahl-Index (Tab. 10, S. 307). Die Gruppe der grösseren Steinfliegen (Perlidae, Perlodi-

dae) wurde ebenfalls bevorzugt. Diese waren aber weder im Angebot noch in der Nestlingsnahrung häufig (Tab. 8). Die Werte für die anderen Familien oder Gruppen unterscheiden sich von Revier zu Revier. Bei den Eintagsfliegen wurden die *Baetis*-Larven in 4 Revieren bevorzugt. In der Zweitbrut von 1984 (B) brachten die Adultvögel im Vergleich zum Angebot verhältnismässig wenige dieser Larven ans Nest. In der Zusammensetzung der Nestlingsnahrung war ihr Anteil aber nicht geringer als in den anderen Revieren. *Rhithrogena*-Arten (Heptageniidae) werden mit zunehmender Meereshöhe seltener (Breitenmoser-Würsten & Sartori 1995). Bei den Bruten an der Saane (A, B, E) spielten sie überall eine wichtige Rolle. In den beiden höher gelegenen Revieren war das Angebot viel spärlicher, entsprechend selten tauchten diese Larven in der Nestlingsnahrung auf. Die Index-Werte für die Heptageniidae fallen daher bei C und D negativ aus. Im Revier D wurden sie, wie schon erwähnt, durch die Zweiflügler der Familie Blepharoceridae ersetzt.

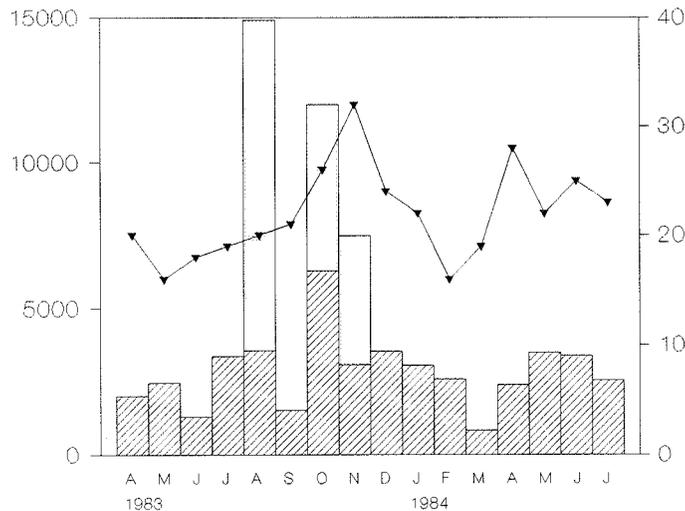


Abb. 7. Besiedlungsdichte der Benthosfauna (Ind./m²; Säulen, linke Ordinate) und Anzahl taxonomische Einheiten (Kurve, rechte Ordinate) im Jahresverlauf von April 1983 bis Juli 1984 in der Saane (aus Breitenmoser-Würsten 1994). Der mit Punktstraster belegte Teil der Säulen zeigt für den Monat August eine Massenvermehrung von Chironomidae, im Oktober und November das Auftreten neuer Generationen bei den Limnephilidae. – *Seasonal variation of the density of the benthic fauna (bars, left ordinate) and the number of taxa (line, right ordinate). In August, the upper part of the bar shows a mass development of Chironomidae, in October and November new generations of Limnephilidae.*

Die verfütterten Larven waren bei allen 5 Bruten grösser als das Angebot im entsprechenden Revier (Tab. 11, S. 307). Während bei den ans Nest gebrachten Beutetieren im Mittel nur 2,8 % (0–8,4 %) ≤ 5 mm lang waren, machte diese Grössenkategorie im Nahrungsangebot 49,8 % (30,5–59,7 %) aus. Die Bevorzugung von grösseren Larven wird auch bei Betrachtung der einzelnen taxonomischen Einheiten deutlich. Bei den am häufigsten verfütterten Benthostieren war der Unterschied nur in einem Fall nicht signifikant (Brut E, *Rhithrogena*).

Die klare Selektion von bestimmten Familien oder Gattungen und die Bevorzugung von grösseren Larven lässt vermuten, dass die Brutsaison u.a. wegen des sich in diesen Monaten rasch ändernden Nahrungsangebots zeitlich eng beschränkt ist. Tatsächlich erreichte die Zahl der im Untersuchungsgebiet vorhandenen Nestlinge Ende Mai/Juni den Höchststand und fiel Ende Juni bis Mitte Juli rasch auf ein tieferes Niveau (Abb. 6). Der Anstieg im Frühjahr war wegen des von Jahr zu Jahr unterschiedlichen Brutzeitbeginns (Legebeginn 15.3.–14.4.) und der höhenbedingten

Verzögerung (19,1 Tage pro 100 m; Breitenmoser-Würsten 1988) flacher. Während der 6 Untersuchungsjahre 1983–1988 wurden 13 834 Nestlingstage registriert. 70 % davon fielen in die Zeit vom 10.5. bis 25.6. Der früheste Nestling schlüpfte 1985 am 5. April, der späteste verliess 1984 am 4. August das Nest.

Die Dichte der Benthosfauna in der Saane war im Jahresverlauf grossen Schwankungen unterworfen (Abb. 7). Sie erreichte Spitzenwerte im Spätsommer und Herbst. Der Einbruch im September wurde durch ein Hochwasser verursacht, jener im März durch das fast vollständige Trockenfallen der Probestelle. Für die Spitze im August war ein Massenauf-treten von Chironomidae verantwortlich; im Oktober und November führte die neue Generation von Limnephilidae zu einer hohen Dichte (Punktraster in Abb. 7). Die Abundanz erreichte während der Brutzeit nicht höhere Werte als im Herbst und Winter (Mann-Whitney $U = 28$, $p = 0,711$). Am meisten taxonomische Einheiten fanden sich im November und April. Im November traten neue Generationen vieler Arten auf, und im April brachte der steigende

Tab. 12. Dichte (Individuen/m²) der wichtigsten Eintagsfliegenlarven im Jahresverlauf in der Saane von April 1983 bis Juli 1984. Fett gedruckt = Hauptemergenz, kursiv gedruckt = Auftreten von neuen Generationen. – Annual variation of the density of the most important mayfly species (larvae). fat = main emergence, italic = new generations.

Monat	<i>Baetis</i>		<i>Rhithrogena</i>			
	<i>alpinus</i>	<i>melanonyx</i>	<i>alpestris</i>	<i>degrangei</i>	<i>hybrida</i>	<i>semicolorata</i>
April 1983	127		153	91	91	
Mai	365		381	108	174	153
Juni	210	<i>41</i>	312	32	24	104
Juli	195	660	136			196
August	<i>1352</i>	376		<i>31</i>		63
September	159	53		20	237	20
Oktober	<i>29</i>	541		225		92
November	85			17	11	62
Dezember	254			80	272	48
Januar 1984	174			79	173	134
Februar	67		<i>143</i>	85	93	41
März			12		3	3
April	223		142	112	154	120
Mai	115		163	85	57	127
Juni	715	<i>331</i>	335	15	60	485
Juli	89	620	22			49

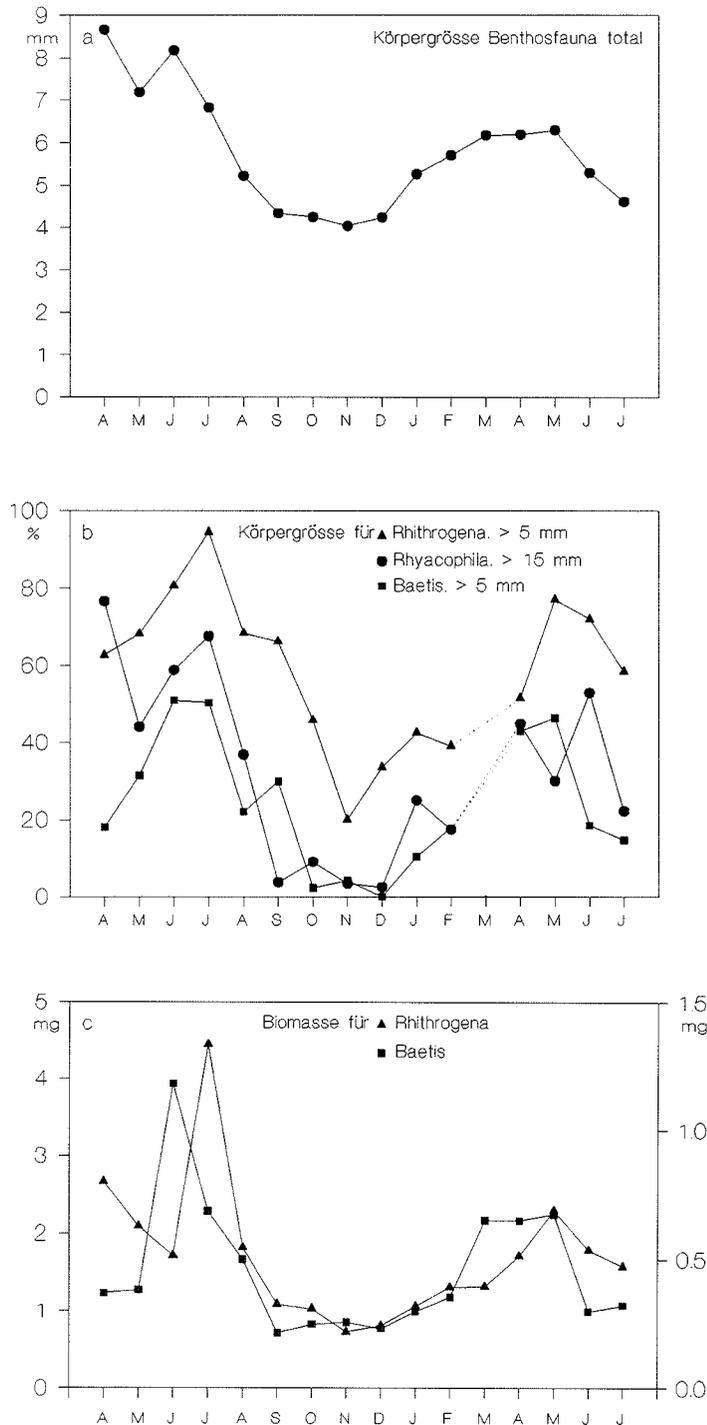


Abb. 8. Körpergröße und Biomasse der Benthosfauna in der Saane im Jahresverlauf von April 1983 bis Juli 1984. a) Mittlere Körpergröße der Benthosfauna in der Saane (aus Breitenmoser-Würsten 1994); b) prozentualer Anteil der für die Nestlingsnahrung relevante Größe aufweisenden Benthostiere der Gattungen *Rhyacophila* (Köcherfliegen), *Rhithrogena* und *Baetis* (Eintagsfliegen). Im März 1984 war die Probestelle beinahe ausgetrocknet, und es waren kaum noch Benthostiere vorhanden (Breitenmoser-Würsten 1994); c) mittlere Biomasse von Larven der Gattungen *Rhithrogena* (linke Ordinate) und *Baetis* (rechte Ordinate) im Jahresverlauf. – Seasonal variation of body size (a and b) and biomass (c) of the benthic fauna of the Saane river.

Wasserabfluss die Tiere wieder zurück an die vorher ausgetrocknete Probestelle.

Die Körpergrösse sowohl der Benthosfauna insgesamt als auch der wichtigsten Beutetiergattungen (*Rhyacophila*, *Rhithrogena* und *Baetis*) zeigte 1983/84 in der Saane ein deutliches saisonales Muster (Abb. 8a, b): maximale Werte in den Frühlings- und Sommermonaten und minimale Werte im Herbst und Winter. Für die drei Gattungen ist nicht die absolute Grösse dargestellt, sondern der relative Anteil der für die Nestlingsnahrung die Mindestgrösse aufweisenden Larven. Für die Köcherfliegenlarven *Rhyacophila* liegt diese Schwelle bei 15, für die beiden Eintagsfliegen-gattungen bei 5 mm. Der steile Abfall von Juni/Juli zu August 1983 und von Mai zu Juni/Juli 1984 deuten auf eine Nahrungsverknappung am Ende der Brutzeit hin. Dass das Nahrungsangebot auch ein limitierender Faktor für die Brutzeit ist, wird besonders deutlich beim Vergleich der Grösse der Benthostiere von Mai und Juli 1984: Im Mai hatten 69,5 % der Larven in der Saane die für die Nestlingsnahrung relevante Grösse (> 5 mm), im Juli waren es nur noch 32,2 %.

Da eng mit der Grösse gekoppelt, zeigte auch die Biomasse der Benthostiere ein deutliches jahreszeitliches Muster. Sie erreichte während der Brutzeit (April–August) höhere Werte als im Herbst und Winter (September–März; 4,0 g Trockengewicht/m² gegenüber 1,7 g TG/m², n = 16, Mann-Whitney U = 57, p = 0,007). Begegneten die Wasseramseln in der Saane während der Brutperioden 1983 und 1984 Beutetieren, die eine mittlere Biomasse von 1,5 mg Trockengewicht hatten, waren es in den Herbst- und Wintermonaten nur 0,5 mg (U = 57, p = 0,009). Dies galt auch für die für die frisch geschlüpften Nestlinge entscheidenden Eintagsfliegenlarven von *Rhithrogena* und *Baetis* (Abb. 8c). Das durchschnittliche Individualgewicht der beiden Gattungen war 1983 im Juni/Juli und 1984 im April/Mai am grössten. Mit Ausnahme von *B. alpinus* sind alle Arten der beiden Gattungen univoltin (eine Generation/Jahr; Breitenmoser-Würsten & Sartori 1995). Reife Larven waren 1983/84 von April bis Oktober vorhanden, das Schwergewicht lag jedoch in den Monaten April bis Juli (Tab. 12, S. 309). Von den häufigsten Arten

hatte nur *B. melanonyx* die Hauptemergenz von August bis Oktober. *Rh. degrangei* und *Rh. hybrida* fehlten im Juli bereits vollständig. Die Zeit der Nestlingsentwicklung fällt also in eine Periode, wo am meisten grosse, reife Eintagsfliegenlarven vorhanden sind.

2.3. Nestlingsentwicklung

Von 1984 bis 1988 konnten neben vielen Einzelwägungen 35 Bruten aus 16 Revieren vom Schlüpfen der Jungen bis zum 10.–12. Lebenstag täglich in den Abendstunden gewogen werden (Tab. 13, S. 312; Abb. 1).

Wasseramselnestlinge wogen an ihrem ersten Lebenstag 2,9–5,0 g ($M_{102} = 4,0$ g). Die Gewichtsentwicklung verlief zwischen dem 4. und 14. Lebenstag exponentiell und erreichte um den 15. Lebenstag das Ausfliegegewicht (Abb. 9, S. 313). Die Gewichtszunahme folgt der Gleichung $y = -0,351 + 1,283x - 0,082x^2$ ($r^2 = 0,962$, $p < 0,001$) und war in den Tagen 7–9 am grössten. Um den 14. Tag hatten die jungen Wasseramseln bereits etwa 90 % des Adultgewichts ($M_5 = 52,9 \pm 2,3$ g für ♀ und $M_5 = 62,1 \pm 3,8$ g für ♂) erreicht. Ein Nestling wog kurz vor dem Verlassen des Nests am 22. Tag 52,5 g. In Thüringen betrug das Ausfliegegewicht von 9 Nestlingen 51,5 g (45,4–58,4 g; Görner 1981). Beim Verlassen des Nests ist die Gewichtsentwicklung noch nicht abgeschlossen. Mehrjährige Wasseramseln waren in bisherigen Untersuchungen 0,7–1,5 g schwerer als einjährige Vögel (u.a. Rockenbauch 1985, Schmid & Spitznagel 1985).

Als Mass für die Gefiederentwicklung diente das Wachstum der 9. Handschwinge (HS 9). Am 5. Nestlingstag mass HS 9 bei 54 % der Nestlinge $\leq 0,5$ mm. Diese Jungvögel hatten ein mittleres Gewicht von 16,9 \pm 2,0 g (11 bis 22 g, n = 61). Nestlinge, bei denen HS 9 noch nicht messbar war, wogen im Mittel 1,4 g weniger ($15,5 \pm 2,3$ g, 10,3 bis 20,5 g, n = 52; Student-t = -3,225, p = 0,002). Die Länge von HS 9 nahm anschliessend täglich um durchschnittlich 3,0 mm zu. Die exponentielle Wachstumsphase ist bis zum 15. Tag noch nicht abgeschlossen (Abb. 9), so dass hier keine Wachstumskurve beschrieben werden kann. Der Zusammenhang von Schwinglänge und

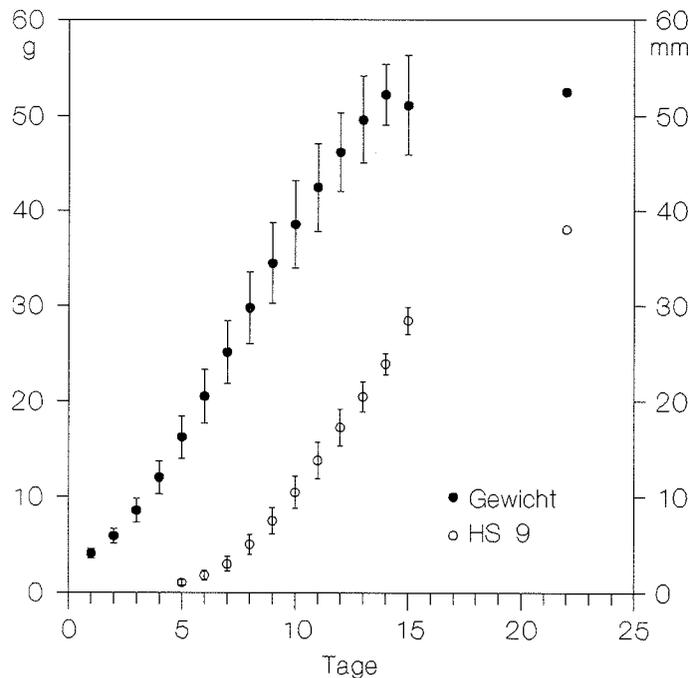
Tab. 13. Wachstumsparameter von 35 untersuchten Wasserramselbruten im Saanenland 1984–1988. E = Anzahl Eier, B = Brutgrösse; 1, 2 und e = Erst-, Zweit- und Ersatzbrut; S = Schlüpfstag (= Tag 1). k = Wachstumskonstante, G_{\max} = maximale Wachstumsrate, T_{10-90} = Zeitintervall für das Wachstum von 10 auf 90 % des Asymptotengewichts, G_8 und G_{10} = mittleres Gewicht am 8. und 10. Nestlingstag. Für die Abkürzung der Bäche und Lage der Reviere siehe Abb. 1. – *Parameters of nestling development. S = hatching date, k = growth rate, G_{\max} = maximum growth rate, T_{10-90} = time needed to grow from 10 to 90 % of the adult weight, G_8 and G_{10} = weight on day 8 and 10, respectively.*

Jahr	Bach	Revier	E/B	Brut	S	k	G_{\max}	T_{10-90}	G_8	G_{10}
1984	Chalberhönibach	C5	5/5	1	11.5.	0,281	4,04	15,63	22,00	30,88
	Louibach	L3	5/5	1	6.5.	0,352	5,06	12,48	30,40	39,80
	Louibach	L3	4/4	2	27.6.	0,383	5,51	11,47	33,25	41,75
	Louibach	L4	4/3	1	9.5.	0,374	5,38	11,74	34,00	41,67
	Louibach	L4	4/4	2	1.7.	0,344	4,95	12,77	30,50	38,50
	Saane	S4	5/4	1	3.5.	0,373	5,36	11,78	31,50	43,00
	Saane	S4	4/4	2	25.6.	0,344	4,95	12,77	29,13	38,25
	Saane	S7	4/4	e	24.5.	0,311	4,47	14,12	25,88	34,37
	Saane	S8	5/4	1	3.5.	0,334	4,80	13,15	27,88	37,63
1985	Saane	S8	4/3	2	24.6.	0,353	5,07	12,44	32,00	38,50
	Saane	S7	5/5	1	21.4.	0,386	5,55	11,38	–	42,37
1986	Saane	S4	5/4	1	11.5.	0,332	4,77	13,23	–	37,50
	Meielsgrundbach	M2	5/4	1	21.6.	0,322	4,63	13,64	26,63	35,25
	Saane	S8	5/3	1	4.5.	0,325	4,67	13,51	–	–
	Saane	S8	5/4	2	20.6.	0,388	5,58	11,32	34,00	43,87
	Saane	S7	5/5	e	19.5.	0,337	4,84	13,03	–	–
	Turbach	T5	5/5	1	14.5.	0,320	4,60	13,73	–	37,67
	Turbach	T5	6/5	e	22.6.	0,330	4,74	13,31	28,50	35,75
1987	Chalberhönibach	C7	5/5	1	18.5.	0,350	5,03	12,55	29,80	39,90
	Louibach	L5	5/5	1	13.5.	0,368	5,29	11,94	32,20	–
	Louibach	L6	6/5	1	29.5.	0,356	5,12	12,34	31,00	–
	Louibach	L7	5/5	1	16.5.	0,337	4,84	13,03	29,00	38,00
	Saane	S8	5/3	1	28.5.	0,402	5,78	10,93	35,33	48,25
	Saane	S7	5/5	1	26.5.	0,338	4,86	12,99	28,30	37,90
	Saane	S10	6/6	1	27.5.	0,343	4,93	12,81	30,08	37,17
	Saane	S12	4/4	1	23.5.	0,354	5,09	12,41	30,25	40,50
1988	Chalberhönibach	C5	5/4	1	15.5.	0,394	5,64	11,15	34,50	45,13
	Chalberhönibach	C7	5/2	1	1.5.	0,365	5,25	12,03	32,75	40,25
	Kaufflisbach	K1	5/4	1	21.5.	0,368	5,29	11,94	31,75	41,25
	Meielsgrundbach	M2	5/5	1	9.6.	0,350	5,03	12,55	29,60	–
	Saane	S8	5/5	1	23.4.	0,295	4,24	14,89	24,20	32,50
	Saane	S7	5/5	1	26.4.	0,300	4,31	14,64	24,20	31,90
	Saane	S10	6/6	1	22.5.	0,341	4,90	12,88	29,25	38,33
	Saane	S12	5/5	1	20.5.	0,360	5,18	12,20	31,50	40,80
	Turbach	T3	5/5	1	19.5.	0,339	4,87	12,96	30,94	36,13

Gewicht ist im Verlauf der Nestlingsentwicklung nicht wie bei Adultvögeln linear (Glutz von Blotzheim & Bauer 1985, Ormerod et al. 1986a), sondern von der Form $y = a \cdot x^b$ ($y =$ HS 9, $x =$ Gewicht, $a = 0,001$, $b = 2,564$, $r^2 = 0,889$, $p < 0,001$). Das Adultgewicht wird rascher erreicht als die endgültige Federlänge.

In 27 der 35 gewogenen Bruten schlüpfte der jüngste Nestling mit einer Verzögerung von 1 Tag. Die Nesthähchen entwickelten sich im folgenden weniger gut als ihre Nestgeschwister (Tab. 14, S. 314). Vier der untersuchten Bruten erlitten Teilverluste, bei denen in allen Fällen das Nesthähchen betroffen war.

Abb. 9. Gewichtsentwicklung (linke Ordinate) und Wachstum von HS 9 (rechte Ordinate) bei nestjungen Wasseramseln. Pro Tag sind Mittelwert und Standardabweichung angegeben. Die Messung am 22. Tag stammt von einem Einzelvogel. Tag 1 = Schlüpf-tag. – *Weight development (left ordinate) and feather growth of primary 9 (right ordinate) of nestling Dipers.*



Alle diese 4 Nester enthielten 5 Junge (C5 1984, L6 1987, T3 und K1 1988; Tab. 13).

Die Brutgrösse hatte keinen Einfluss auf die Wachstumskonstante k (Kruskal-Wallis $H = 3,917$, $p = 0,417$, $FG = 4$; Tab. 14). Die Variabilität bei Bruten mit gleicher Nestlingszahl war gross (Tab. 13). Die meteorologischen Bedingungen und die Wasserführung der Bäche waren von Jahr zu Jahr und im Verlauf der Brutsaison grossen Schwankungen unterworfen (Tab. 1, Abb. 10, S. 316/317). Beides kann die Nestlingsentwicklung nachhaltig beeinflussen (vgl. Kap. 2.4). So ist es nicht erstaunlich, dass Bruten mit gleicher Jungenzahl innerhalb eines Jahres z.T. sehr unterschiedliche k -Werte aufwiesen (Tab. 15, S. 315). Die Bedingungen änderten sich offenbar auch entlang der Saane von Revier zu Revier. In 3 von 4 Jahren waren die Wachstumskonstanten der untersuchten Bruten verschieden. Die Reviere am Louibach waren untereinander bezüglich Bachstruktur (Verhältnisse bei Hochwasser) und Nahrungsbedingungen vermutlich ähnlicher. Mindestens waren keine Unterschiede zwischen den Bru-

ten festzustellen. In den beiden Revieren S7 und S8 konnte die Gewichtszunahme der Jungen in 5 bzw. 4 Jahren gemessen werden. Die Bruten haben sich sehr unterschiedlich entwickelt (Tab. 13, Tab. 15), aber auch hier hatte die Brutgrösse keinen Einfluss (S8 Kruskal-Wallis $H = 2,143$, $p = 0,343$, $FG = 2$; S7 Mann Whitney $U = 1$, $p = 0,480$).

In 21 der 35 untersuchten Nester entsprach die Brutgrösse der Gelegegrösse, während die andern 1–2 taube Eier enthielten. In einem Nest (Revier C7, 1988; Tab. 13) lebten nach wenigen Tagen nur noch 2 von ursprünglich 5 Jungen. In Nestern mit einer gegenüber der Gelegegrösse reduzierten Nestlingszahl nahmen die Jungen rascher an Gewicht zu als in den Bruten mit 100 % Schlüpfertfolg (Tab. 14).

Die Jahreszeit hatte auf die Wachstumskonstante k keinen Einfluss ($r^2 = 0,162$, $p = 0,352$, $n = 35$). Später geborene Junge unterschieden sich im Alter von 10 Tagen nicht von früher geschlüpften Nestlingen ($r^2 = 0,099$, $p = 0,604$, $n = 30$; Tab. 13).

Tab. 14. Wachstumskonstante k , maximale Wachstumsrate G_{\max} , Zeitintervall T_{10-90} für das Wachstum von 10 auf 90 % des Asymptotengewichts und Brutgröße B von 35 nach verschiedenen Kriterien ausgewerteten Wasserramselbruten im Saanenland 1984–1988. x = Mittelwert, s = Standardabweichung, n = Anzahl berücksichtigter Bruten, bzw. Nestlinge. Mit dem gleichen Grossbuchstaben gekennzeichnete k -Werte unterscheiden sich signifikant (Mann-Whitney U-Test, alle $p \leq 0,05$). ^a von ursprünglich 5 Nestlingen starben 3. – *Parameters of nestling development in relation to brood size, brood type, river, year, order of hatching and relationship clutch size/brood size. Values with the same letter differ significantly.*

	n	k		G_{\max}		T_{10-90}		B		
		x	s	x	s	x	s	x	s	
<i>Brutgrösse</i>										
(5)2 ^a	1	0,365	5,247			12,03				
3	4	0,364	0,033	5,23	0,47	12,13	1,10			
4	12	0,354	0,027	5,66	0,09	12,48	0,96			
5	16	0,337	0,028	4,85	0,40	13,10	1,13			
6	2	0,342	0,001	4,96	0,02	12,84	0,05			
<i>Bruttyp</i>										
1. Brut	27	0,347	0,029	4,98	0,41	12,76	1,10	4,48	0,94	
2. Brut	5	0,362A	0,021	5,21	0,31	12,14	0,71	3,80	0,45	
Ersatzbrut	2	0,326A	0,013	4,69	0,19	13,49	0,57	4,67	0,58	
<i>Bach</i>										
Saane	18	0,345	0,029	4,96	0,42	12,80	1,08	4,39	0,92	
Louibach	7	0,359B	0,017	5,16	0,24	12,25	0,55	4,43	0,79	
Chalberhönb.	4	0,348	0,048	4,99	0,69	12,84	1,95	4,00	1,41	
Turbach	3	0,330B	0,010	4,74	0,14	13,33	0,39	5,00	0,00	
Meielsgrundb.	2	0,336	0,020	4,83	0,28	13,09	0,77	4,50	0,71	
Kauflisbach	1	0,368		5,29		11,94		4,00		
<i>Jahr</i>										
1984	10	0,345	0,031	4,96	0,44	12,83	1,25	4,00	0,67	
1985	2	0,359	0,038	5,16	0,55	12,30	1,31	4,50	0,71	
1986	6	0,337	0,026	4,84	0,37	13,09	0,90	4,33	0,86	
1987	8	0,356	0,021	5,12	0,31	12,37	0,69	4,75	0,89	
1988	9	0,346	0,032	4,97	0,46	12,80	1,24	4,56	1,13	
<i>Nesthäkchen</i>										
NH	27	0,328D	0,036	4,71	0,52	13,58	1,59			
Geschwister	80	0,345D	0,031	4,96	0,45	12,85	1,21			
<i>Eier/Nestlinge</i>										
= 1	21	0,340E	0,027	4,88	0,38	13,01	1,07	4,86	0,57	
> 1	14	0,358E	0,027	5,15	0,38	12,32	0,91	3,71	0,83	

2.4. Die Nestlingsentwicklung in Abhängigkeit vom Nahrungsangebot

Die qualitative Zusammensetzung und entsprechend der Energiegehalt der Nestlingsnahrung beeinflussten die Jungentwicklung. Die untersuchten Bruten D und E entlang von Saane (Revier S8) und Meielsgrundbach (Revier M2) wurden im Juni 1986 gleichzeitig grossgezogen und enthielten beide 4 Junge (Tab. 13).

Sowohl das Nahrungsangebot (taxonomische Zusammensetzung) als auch die Nahrungsnutzung war in den beiden Revieren unterschiedlich (Tab. 9). Die Dichte der Benthostiere und die Biomasse erreichten bei M2 höhere Werte als bei S8. Betrachten wir aber nur das Angebot an Biomasse der für die Nestlingsnahrung der Wasserramsel relevanten Benthostiere, so waren bei S8 2,6 g Trockengewicht/m² vorhanden, bei M2 jedoch nur 1,6 g/m². Die

Jungen im Revier M2 erhielten zudem anstelle der energiereicheren Eintagsfliegen vor allem energetisch weniger günstige Zweiflügler (Blepharoceridae, Athericidae; Tab. 3, Tab. 7). Die Jungen im Revier S8 entwickelten sich den besseren Bedingungen entsprechend rascher als jene im Revier M2 (Mann-Whitney $U = 0$, $p = 0,020$; Tab. 13). Am 11. Tag waren sie im Mittel bereits 9,3 g schwerer (48,3 g gegenüber 39 g).

Der Anteil Eintagsfliegen an der Nestlingsnahrung beeinflusste das Wachstum der Jungen in den fünf untersuchten Bruten A–E positiv. Je höher dieser Anteil war, desto grössere k -Werte stellten sich ein (Spearman $r_s = 1,00$, $p < 0,01$). Entsprechend entscheidend war das Angebot an dieser Insektenordnung. Je grösser die Gesamtdichte der Eintagsfliegenlarven (E_1) als auch die Dichte von >5 mm langen Eintagsfliegenlarven (E_5) war, desto rascher verlief das Wachstum der Jungen ($r_s = 0,68$, bzw. $r_s = 0,63$, beide $p < 0,025$, $n = 11$; Tab. 16). Die Gesamtabundanz der Benthostiere (T_1) hatte keinen Einfluss auf die Entwicklung der Was-

Tab. 15. Vergleich der Entwicklung von Wasserramselnestlingen (Wachstumskonstante k) unter verschiedenen Kriterien. n = Anzahl berücksichtigter Bruten (≥ 3), H = Kruskal-Wallis Testgrösse, p = Irrtumswahrscheinlichkeit. n.s. = nicht signifikant verschieden. – *Comparison of nestling development in relation to brood size, year and territory.*

Kriterien	Jahr	n	H	p	
<i>gleiche Brutgrösse im gleichen Jahr</i>					
Brutgrösse	4	1984	6	11,843	0,037
	5	1986	3	0,781	n.s.
	5	1987	5	5,445	n.s.
	5	1988	5	17,214	0,002
<i>Bruten am gleichen Bach im gleichen Jahr</i>					
Revier Saane	1984	5	7,569	n.s.	
	1986	3	7,503	0,023	
	1987	4	8,490	0,037	
	1988	4	14,229	0,003	
Revier Louibach	1984	4	5,344	n.s.	
	1987	3	2,540	n.s.	
<i>alle Bruten eines Reviers (verschiedene Jahre)</i>					
Revier	S7	5	16,068	0,003	
Revier	S8	6	16,995	0,005	

Tab. 16. Nahrungsangebot und Nestlingsentwicklung von Wasserramseln im Saanenland 1984–1988. Für das Nahrungsangebot ist die Besiedlungsdichte der Benthostiere insgesamt (T_1), die für die Nestlingsnahrung relevante Dichte (NNR_1), die Dichte der Eintagsfliegenlarven (E_1), das Angebot an >5 mm langen Eintagsfliegenlarven (E_5), die gesamte Biomasse (T_B), die für die Nestlingsnahrung relevante Biomasse (NNR_B) und das Biomassenangebot der Eintagsfliegen (E_B) angegeben. Für die Nestlingsentwicklung stehen die Wachstumskonstante k und das Gewicht am 8. Nestlingstag (G_8). ^aDie Nestlinge dieser Brut waren am 12. Tag alle tot. – *Food supply (density and biomass) and nestling development. T = total, NNR = relevant for the nestling diet, E = mayflies; Indices I = Individuals, 5 = > 5 mm long, B = Biomass.*

Revier	Brut	Jahr	Nahrungsangebot						Nestlinge		
			Dichte (I/m^2)				Biomasse (g TG/ m^2)		k	G_8	
			T_1	NNR_1	E_1	E_5	T_B	NNR_B			E_B
S8	A	1984	3469	675	616	424	2,54	1,48	1,24	0,334	27,88
S8	B	1984	3362	2569	2101	953	3,16	2,99	2,22	0,353	38,50
C5	C	1984	967	400	151	74	1,09	0,75	0,16	0,281	22,00
M2	D	1986	7018	1188	639	133	3,56	1,62	0,16	0,322	26,63
S8	E	1986	3681	1609	1040	321	3,23	2,57	0,60	0,388	34,00
S8		1988	3186	732	573	370	3,05	1,43	0,81	0,295	24,20
S7		1988	3186	732	573	370	3,05	1,43	0,81	0,300	24,20
C5		1988	2691	1445	934	460	4,62	3,01	0,72	0,394	34,50
T3		1988	6294	5684	5202	1236	3,92	3,13	2,83	0,339	30,94
L5		1988	793	722	650	273	0,73	0,68	0,66	0,171	12,88 ^a
M2		1988	6546	4614	3489	428	3,31	2,52	1,08	0,350	29,60

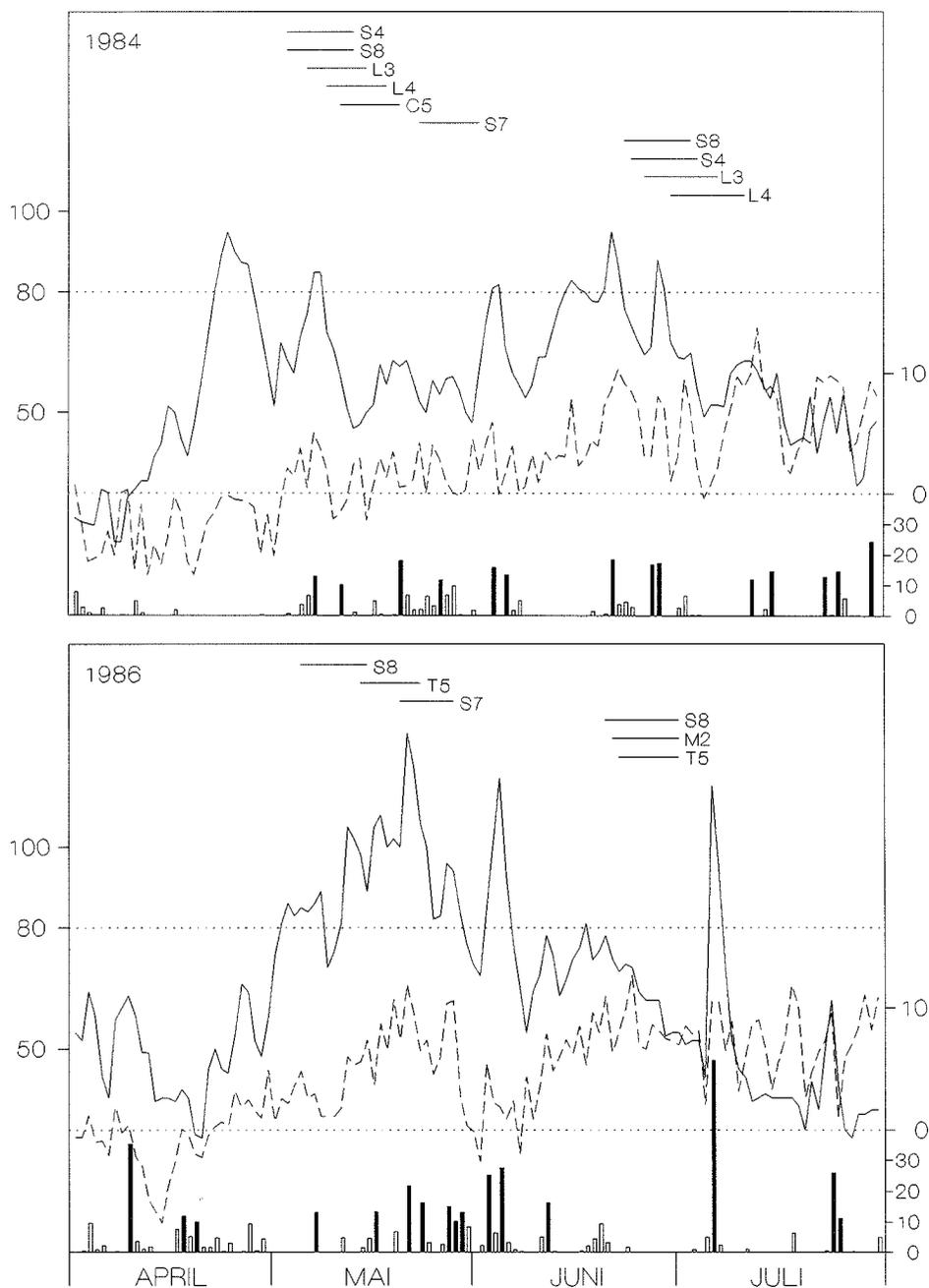
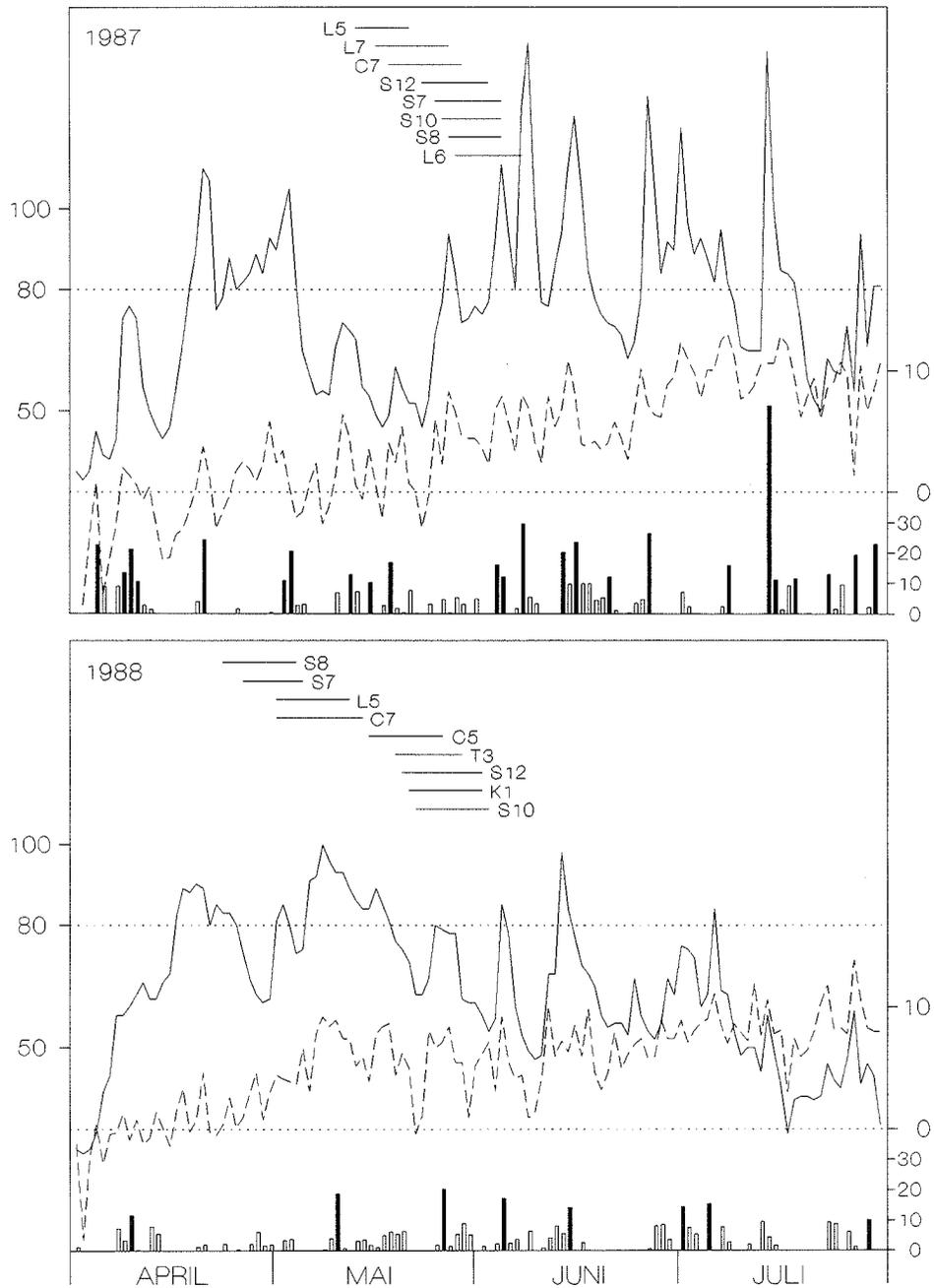


Abb. 10. Wasserstand, Lufttemperatur und Niederschläge im Verlauf der Brutsaison der Jahre 1984 und 1986–1988. Ausgezogene Linie = Pegel der Saane bei Saanen (cm; linke Ordinate), gestrichelte Linie = Verlauf der Lufttemperatur (°C, Tagesminimum; rechte obere Ordinate) und Säulen = Niederschläge (mm; hell: < 10 mm/Tag; dunkel: ≥ 10 mm/Tag; rechte untere Ordinate). Mit horizontalen Strichen sind die Bruten gekenn-



zeichnet, bei denen die Nestlinge gewogen wurden. Länge des Strichs = Dauer der Messungen in Tagen. Für die Lage der Reviere vgl. Abb. 1. – Water level of the Saane river (cm, left ordinate), air temperature ($^{\circ}\text{C}$, daily minimum, right upper ordinate) and rainfall (mm, right lower ordinate; open bars: < 10 mm/day; black bars: ≥ 10 mm/day). Horizontal lines indicate the time span when nestlings were weighed.

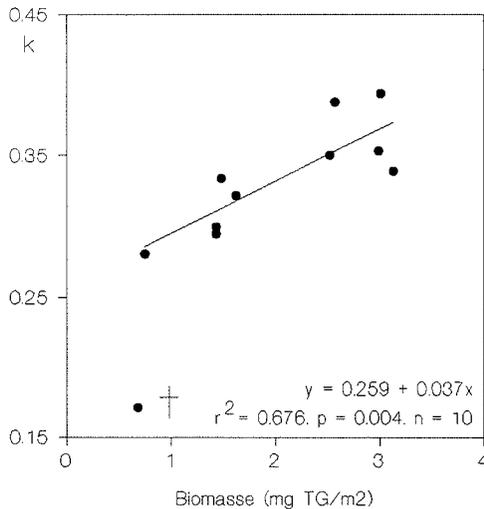


Abb. 11. Nestlingsentwicklung (Wachstumskonstante k) in Abhängigkeit vom Nahrungsangebot (Biomasse, mg Trockengewicht/m²). Für das Angebot wurde nur die für die Nestlingsnahrung relevante Biomasse berücksichtigt (NNR_B , vgl. Tab. 16). Der Punkt mit dem Kreuz steht für eine Brut im Revier L5 1987, wo alle Jungen verhungert sind. Dieser Wert wurde von der Berechnung der Regressionsgleichung ausgeschlossen. – *Nestling development in relation to the food supply. Only the biomass relevant for the nestling diet (NNR_B in Tab. 16) was considered. The dot with the cross was excluded for the calculation of the regression equation, as the nestlings all died.*

seramselungen ($r_s = 0,30$, $p > 0,05$), wohl aber die Dichte der für die Nestlingsnahrung entscheidenden taxonomischen Einheiten (NNR_T ; $r_s = 0,71$, $p < 0,01$). Beim Biomasse-Angebot waren sowohl der Gesamtwert (T_B) als auch die für die Nestlingsnahrung relevante Quantität (NNR_B) von Bedeutung (für T_B : $r_s = 0,78$, $p < 0,005$, für NNR_B siehe Abb. 11).

Neben dem quantitativen und qualitativen Angebot ist die Erreichbarkeit der Nahrung entscheidend für die Aufzucht der Jungen. Die Brutperiode fällt in die Zeit von Schneeschmelze und häufig ergiebigen Regenfällen (Breitenmoser-Würsten 1994). Die Bäche weisen in dieser Phase hohe Wasserstandsschwankungen auf in Abhängigkeit von Niederschlag und Temperatur (Abb. 10). Durch das Ansteigen der Bäche fließt das Wasser schneller und

wird trüb. Zudem verschwinden die in der Bachmitte von der Wasseramsel häufig aufgesuchte Jagdwarzen. Solch erschwerte Bedingungen beeinträchtigten das Wachstum der Nestlinge entlang der Saane in den Jahren 1984–1988 (Abb. 12). Entscheidend war nicht der absolute Pegelwert, sondern die Anzahl Tage mit Wasserstand > 80 cm. Wie wichtig der Wasserstand für die Entwicklung der Jungen ist, zeigt eine multivariate Analyse, mit welcher der Einfluss von Umweltfaktoren auf das Wachstum der Nestlinge geprüft wurde. In die Analyse mit einbezogen werden konnten Niederschlag, Temperatur (Tagesminimum), Jahreszeit, mittlerer Wasserstand und die Anzahl Tage mit Wassertiefe > 80 cm. Nach Rückwärtselimination stellte sich nur die Anzahl Tage mit Wassertiefe > 80 cm als signifikant heraus ($F = 6,597$, $p = 0,022$).

Die Erreichbarkeit der Nahrung und damit die Entwicklung der Wasseramseljungten kann auch durch anthropogene Störungen der Bäche und damit der Benthosfauna beeinträchtigt

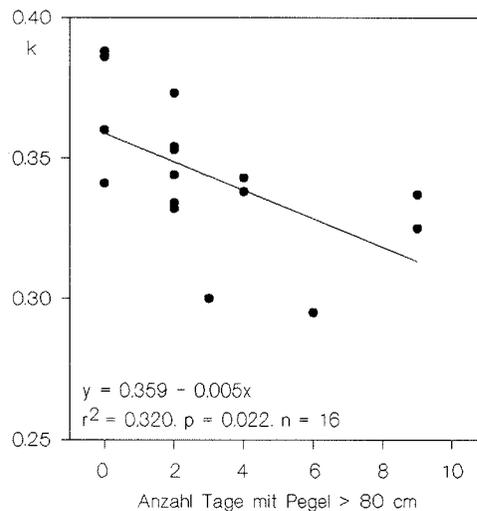
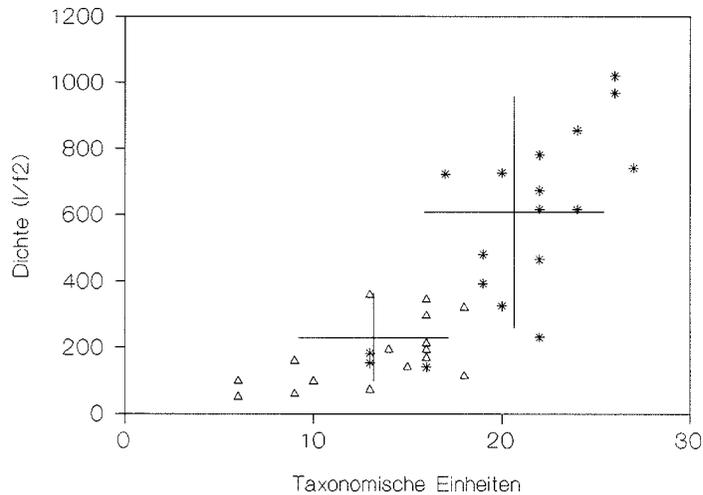


Abb. 12. Nestlingsentwicklung (Wachstumskonstante k) in Abhängigkeit vom Wasserstand. Für den Pegel wurden die Anzahl Tage mit Bachtiefe > 80 cm berücksichtigt. Dargestellt sind nur Werte aus Revieren entlang der Saane. – *Nestling development in relation to the number of days where the river was deeper than 80 cm. Only broods along the Saane river were considered.*

Abb. 13. Dichte (Individuen/Quadratfuß = 0,093 m²) und Anzahl Taxa der Benthosfauna in von Wasseramseln besiedelten (Sterne) und in von ihr nicht besetzten Fließgewässerabschnitten (Dreiecke). Dargestellt sind Mittelwert und Standardabweichung für die beiden Gruppen. – *Density (Ind./ft²) and number of taxa along river sections that were occupied by Dippers (stars) and along parts that were not occupied (triangles).*



werden. 1984 haben Holzarbeiter im Revier C5 (Abb. 1) während der Nestlingszeit Baumstämme durch den Bach hindurch abtransportiert. Die Bachdurchquerung fand am oberen Rand des untersuchten Reviers und 100 m oberhalb des Neststandortes statt. Die permanente Störung des Bachbettes auf einer Länge von rund 50 m hat zu vermehrten Geröllverschiebungen und dadurch zum Aufwirbeln und Verdriften der Benthostiere geführt. Wegen des verminderten Nahrungsangebotes und der erschwerten Erreichbarkeit nahmen die Nestlinge nur langsam an Gewicht zu (Tab. 16). Das Nesthäkchen blieb in seiner Entwicklung zurück und fehlte am 11. Tag. 1988 wurde im gleichen Revier eine Brut unter ungestörten Bedingungen grossgezogen. Die Nestlinge waren am 8. Tag im Mittel um 12,5 g schwerer als 1984 (Tab. 16).

1988 wurden in einem Zufluss des Louibachs oberhalb Lauenen während der Brutzeit der Wasseramsel Bachverbauungen durchgeführt. Wegen des schiefrigen Untergrundes hatten die Arbeiten im Bachbett eine erhöhte Geschiebeführung und eine starke dunkle Trübung des Louibachs auf der ganzen Länge zur Folge. Das Nahrungsangebot war entsprechend verarmt (siehe Kap. 2.5.). Dies hatte den Totalausfall aller Bruten entlang dieses Baches zur Folge. Im Revier L5 zum Beispiel lag das

Nesthäkchen am 10. Tag tot im Nest, die anderen Jungen starben am 11. und 12. Tag. Der Louibach führte an 10 dieser 12 Tage Hochwasser (Abb. 10), was den Jagderfolg der Eltern zusätzlich verminderte. Bei weiteren Brutpaaren kam es gar nie zur Eiablage, oder die Gelege wurden aufgegeben. Die Reviere waren dann nach kurzer Zeit verwaist. 1984 und 1987 hingegen entwickelten sich die Jungen entlang des Louibachs normal (Tab. 13).

Die beiden Beispiele aus den Revieren C5 und L5 zeigen, dass Verbauungsarbeiten an Fließgewässern und Beeinträchtigungen des Bachbettes während der Brutzeit der Wasseramsel vermieden werden sollten.

2.5. Wo liegt die Grenze für eine erfolgreiche Reproduktion?

Zwei Situationen zeigen die minimalen Anforderungen bezüglich des Nahrungsangebotes für eine erfolgreiche Jungenaufzucht: einerseits der Vergleich von Gewässerstrecken, die von der Wasseramsel besiedelt waren, mit Bachstrecken, wo sie fehlte, und andererseits die Betrachtung von Revieren, wo die Nestlinge nicht überlebten oder wo die Eltern Probleme hatten, eine Brut aufzuziehen.

Für den ersten Fall werden die Benthosuntersuchungen an 10 gleichzeitig bearbeiteten

Tab. 17. Angaben zur Benthosfauna an 10 Probestellen im Juni/Juli 1988. 6 Stationen befanden sich an Bachstrecken, wo die Wasseramsel 1988 erfolgreich brütete und 4 an Gewässerabschnitten, die entweder von der Wasseramsel nicht besiedelt waren oder wo die Brut verloren ging. Für die Lage der Probestellen vgl. Abb. 1. – *Density, length and biomass of benthic invertebrates at 10 sampling stations. 6 stations were successfully occupied by Dippers, 4 were not occupied.*

Probestelle	Dichte (Ind./m ²)	Körperlänge (mm)	Biomasse (g TG/m ²)
<i>erfolgreich besiedelt</i>			
SA	1900	7,52 ± 4,19	3,99
TU	6294	4,68 ± 1,94	3,92
CH	9504	5,26 ± 2,12	6,90
ME	6546	4,42 ± 1,82	3,31
TG	5131	7,09 ± 2,18	6,37
AR	4929	5,96 ± 3,58	5,88
<i>nicht erfolgreich besiedelt</i>			
LB	793	5,60 ± 2,31	0,73
TS	2737	3,26 ± 2,04	1,07
SG	1372	5,25 ± 2,56	1,09
GR	2732	3,77 ± 1,66	0,73

Stationen (6 von der Wasseramsel besiedelt, 4 nicht oder nicht erfolgreich besiedelt) vom Sommer 1988 herangezogen (Breitenmoser-Würsten 1994). Die beiden Gruppen unterschieden sich deutlich. Von Wasseramseln besiedelte Bachstrecken wiesen eine höhere taxonomische Diversität des Benthos auf (Abb. 13, S. 319). An den besetzten Gewässerabschnitten konnten in den Einzelproben im Mittel 20,8 taxonomische Einheiten gefunden werden, an den nicht erfolgreich besiedelten nur 13,2 (Mann-Whitney $U = 261,5$, $p < 0,001$). Zudem waren die Werte für Dichte ($U = 22$, $p = 0,03$), mittlere Körperlänge der Benthostiere (Student- $t = 23,8$, $p < 0,001$) und Biomasse an den von Wasseramseln bewohnten Bachabschnitten höher ($U = 24$, $p = 0,01$; Tab. 17).

Bei der Biomasse besteht zwischen den beiden Gruppen ein so grosser Unterschied (Tab. 17), dass aus diesen Daten keine minimale Anforderung für eine erfolgreiche Jungenaufzucht formuliert werden kann. Betrachten wir aber Abb. 11 unter diesem Aspekt, so zeigt sich, dass mindestens 2,5 g TG/m² zur Verfügung stehen müssen. Die beiden Bruten

mit tieferen Werten (C5 1984 und L5 1988) waren entweder überhaupt nicht oder nur teilweise erfolgreich. Bei Berücksichtigung nur der für die Nestlingsnahrung relevanten Biomasse liegt der Grenzwert bei ungefähr 1 g TG/m² (Abb. 11, Tab. 16).

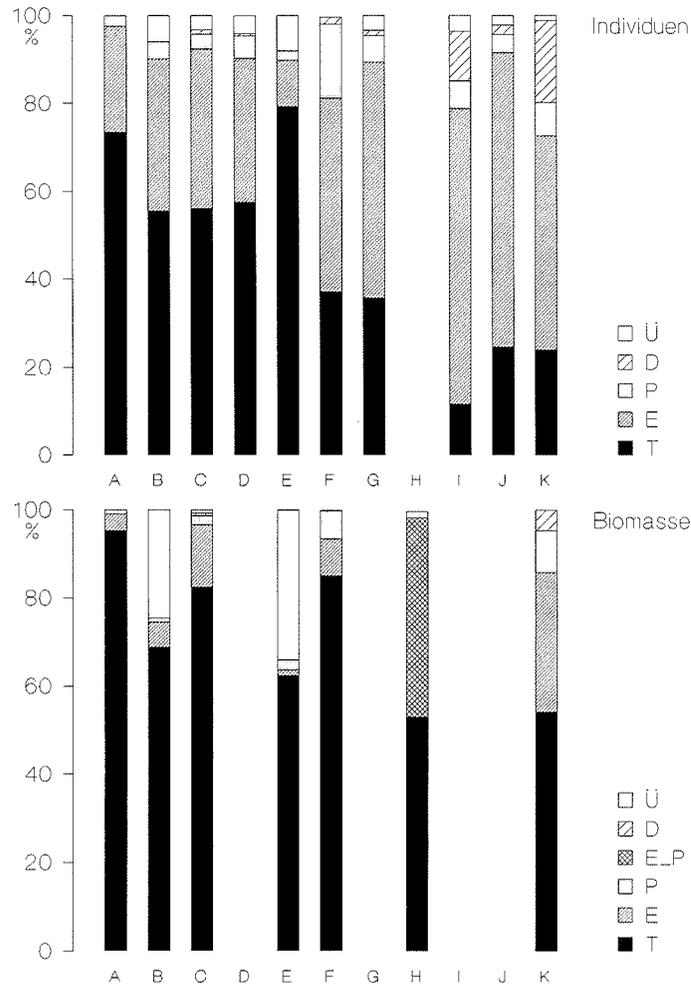
3. Diskussion

3.1. Die Zusammensetzung der Nestlingsnahrung

Untersuchungen zur Nestlingsnahrung von Wasseramseln wurden auf den Britischen Inseln (Shaw 1979a, Ormerod 1985a, 1985b, Ormerod & Perry 1985, Ormerod et al. 1985, Ormerod & Tyler 1991a), in Norwegen (Ormerod et al. 1987), in Osthessen (Fulda/Rhön, Jost 1975) und in Nordwürttemberg und Südbaden (Spitznagel 1997) in Deutschland sowie in der Schweiz in der Nähe von Zürich (Hilty 1993) durchgeführt. Entsprechende Daten aus dem Alpenraum fehlten bisher.

Die auf Kotanalysen basierenden Untersuchungen von den Britischen Inseln, aus Norwegen und Deutschland (A–G in Abb. 14) wiesen einen höheren Anteil an Köcherfliegen auf als die mit Halsringproben erhobenen Daten aus Deutschland und der Schweiz (I–K in Abb. 14; Mann-Whitney $U = 18$, $p = 0,017$, $n = 10$), bei denen die weichhäutigeren Eintagsfliegen wichtiger waren ($U = 1$, $p = 0,030$, $n = 10$). Bei der Betrachtung der Biomassenanteile der Insektenordnungen an der Nestlingsnahrung zeigt sich eine gute Übereinstimmung der beiden Halsringprobenuntersuchungen H (England) und K (Saanenland). Bei beiden machten die Köcherfliegen weniger ($U = 10$, $p = 0,05$) und die Eintagsfliegen zusammen mit den Steinfliegen mehr als bei den übrigen Gebieten ($U = 0$, $p = 0,05$). Auffällig ist der grosse Anteil der Kategorie «Übrige» bei B und E. In beiden Fällen handelte es sich vor allem um Fische. Dieser Anteil ist aber sicher überschätzt. Aus der Anwesenheit von Fischknochen im Kot wurde auf die Aufnahme eines ganzen Fisches geschlossen (Ormerod 1985a, Ormerod et al. 1985). Fische dürften aber jeweils auf mehrere Nestlinge verteilt (Breitenmoser-Würsten 1997) und die unverdaulichen

Abb. 14. Taxonomische Zusammensetzung der Nestlingsnahrung in verschiedenen Untersuchungsgebieten Europas nach Untersuchungen von Kotballen (A-G) und aufgrund von Halsringproben (H-K). A Nordwest Irland (Ormerod & Perry 1985), B Wales (Ormerod et al. 1985), C Mid-Wales (Ormerod 1985b), D Upland Wales (5–10 Tage alte Nestlinge entlang nicht versauerter Gewässer; Ormerod & Tyler 1991a), E Lancashire (Ormerod 1985a), F Südwest Norwegen (Ormerod et al. 1987), G Nordwürttemberg und Südbaden, Deutschland (Spitznagel 1997), H England (Shaw 1979a), I Ostthessen, Deutschland (Jost 1975), J Sihl, Schweiz (Hilty 1993) und K vorliegende Untersuchung aus dem Saanenland. Für H fehlen Angaben zur zahlenmässigen Zusammensetzung der Nestlingsnahrung, für D, G, I und J Daten über die Biomasse. T = Trichoptera (Köcherfliegen), E = Ephemeroptera (Eintagsfliegen), P = Plecoptera (Steinfliegen), E_P = Summe von Ephemeroptera und Plecoptera, D = Diptera (Zweiflügler), Ü = Übrige (vgl. Tab. 3). – *Nestling diet in different parts of Europe, obtained by faecal analysis (A–G) or neck collars (H–K).*



Überreste nicht in einem einzigen Kotballen ausgeschieden werden.

Wenig sklerotisierte Beutetiere dürften im Kot untervertreten sein. Obwohl Ormerod & Tyler (1991b) bei Nahrungsuntersuchungen an Bergstelzen in Wales eine gute Übereinstimmung zwischen den Resultaten von Halsringproben und Kotanalyse gefunden haben, stellt sich hier die Frage nach dem Einfluss der Methode zur Nahrungsanalyse bei der Wasseramsel. Jost (1975) hat aus seinen Untersuchungen geschlossen, dass Kotuntersuchungen nur einen geringen Einblick in das Nahrungsspek-

trum von Wasseramseln gewähren. Eine Untersuchung, bei der beide Methoden vergleichend getestet wurden, fehlt bisher.

Im Vergleich zum Angebot wurden die Köcherfliegen Rhyacophilidae mit Ausnahme von Ostthessen (Jost 1975) überall bevorzugt (Tab. 18, S. 322). Die ebenfalls köcherlosen Hydropsychidae erreichten nur in Wales (Ormerod 1985b) positive Werte und an der Sihl (Hilty 1993) eine Nutzung entsprechend dem Angebot. Im Saanenland konnten sie im Angebot nur in einzelnen Exemplaren und in der Nestlingsnahrung nicht nachgewiesen werden

Tab. 18. Nahrungswahlindex nach Ivlev (1961, in Krebs 1989) für die häufigsten Taxa der Nestlingsnahrung der Wasseramsel in verschiedenen Untersuchungsgebieten. * = häufigstes Taxon in der Nestlingsnahrung der entsprechenden Insektenordnung. ^aOrmerod (1985a; für Nestlinge ≥ 7 Tage alt), ^bOrmerod (1985b; Werte aus Graphik entnommen), ^cJost (1975), ^dHilty (1993). Wo keine Zahlen stehen, sind keine Angaben zum entsprechenden Taxon vorhanden. – *Dietary preference (Ivlev electivity index) for the most important taxa of the nestling diet in different parts of Europe.*

	Lancashire ^a	Wales ^b	Osthessen ^c	Sihl ^d	Saaneland
<i>Trichoptera (Köcherfliegen)</i>					
Rhyacophilidae	0,775	0,760	-0,093	0,052	0,912*
Hydropsychidae	-0,418	0,740*	-0,414	0,000*	
Limnephilidae	0,964*		0,968*	0,949	0,026
Glossomatidae	0,815	0,110	-0,707		
<i>Ephemeroptera (Eintagsfliegen)</i>					
Baetidae	-0,655	0,010	0,909*	-0,678*	0,365*
Heptageniidae	-0,255*	-0,080*	0,719	0,778	0,398
<i>Plecoptera (Steinfliegen)</i>					
Nemouridae/Leuctridae	-1	-0,440*	0,107*	-0,387	-0,725
Perlidae/Perlodidae	-0,145*	0,170	0,600	0,765*	0,545*
Chloroperlidae			0,333		-1
<i>Diptera (Zweiflügler)</i>					
Simuliidae/Chironomidae	-0,900	-1		-0,943	0,000
Blepharoceridae	-0,900	-0,864	-1	-1	-1
			-0,385		0,714

(Breitenmoser-Würsten 1994). Die Rhyacophilidae waren nur in der vorliegenden Untersuchung die am häufigsten verfütterten Köcherfliegen. Dies ist um so bemerkenswerter, als es sich dabei um räuberisch lebende Larven handelt, die nie grosse Dichten erreichen (4–40 Individuen/m² in Wales und 11–93 Ind./m² im Saaneland). Die übrigen Köcherfliegen haben eine wesentlich höhere Abundanz: Hydropsychidae und Glossomatidae 620–768 Ind./m² in Wales und die Limnephilidae während der Brutzeit im Saaneland bis zu 1010 Ind./m² (Breitenmoser-Würsten 1994). Der hohe Energiegehalt und die Grösse der Rhyacophilidae lässt Larven dieser Familie auch bei geringer Dichte zu einer profitablen Beute werden. Zudem ist die Bearbeitungszeit dieser köcherlosen Köcherfliegenlarven im Vergleich zu jener der beköchernten Larven, die erst von ihrem Gehäuse befreit werden müssen (Jost 1972), vernachlässigbar.

Limnephilidae wurden in Lancashire (Ormerod 1985a), in Osthessen (Jost 1975) und an der Sihl (Hilty 1993) stark und im Saaneland schwach bevorzugt. In Wales konnten diese Köcherfliegen nur in der Nestlingsnahrung,

nicht aber im Angebot nachgewiesen werden (Ormerod 1985b). Limnephilidae treten häufig stark geklumpt im strömungsgeschützten Totwasser oder in Flachwasserzonen des Uferbereichs auf. Solche Mikrohabitate sind für das Sammeln der Makroinvertebraten mit den herkömmlichen Methoden (kick sampling, Anwendung eines Surber samplers, Drehen von Steinen nach Schröder 1932) schlecht geeignet und dadurch in den Erhebungen zur Benthofauna vermutlich häufig untervertreten. Dies könnte das Fehlen oder die schwache Vertretung von Limnephilidae im Nahrungsangebot und damit auch die starke Vorliebe für diese Larven in den drei Untersuchungsgebieten erklären.

Köcherfliegenlarven haben im Saaneland nicht die überragende Bedeutung für die Nestlingsnahrung, die Ormerod (1985a) in Lancashire und Ormerod & Tyler (1987) in Wales festgestellt haben. Wohl standen die Larven der Rhyacophilidae zahlenmässig nach den Vertretern der Eintagsfliegengattungen *Baetis* und *Rhithrogena* an dritter Stelle (Tab. 3), aber die Limnephilidae wurden nur vereinzelt an die Nestlinge verfütterte. Adulte Wasseramseln

hingegen profitierten ihrerseits z.T. von der geklumpton Verteilung der Limnephilidae-Larven für die Deckung des eigenen Nahrungsbedarfs, wozu sie gezielt andere Bachabschnitte aufsuchten als wenn sie für ihre Nestlinge jagten (Breitenmoser-Würsten, unpubl.).

Das Bild bei den Eintagsfliegen ist sehr uneinheitlich, wobei bei diesen überwiegend weichhäutigen Larven die bereits erwähnten methodischen Probleme ein gewisse Rolle spielen dürften. Die Baetidae wurden nur in Osthessen (Jost 1975) und im Saanenland bevorzugt verfüttert, wo sie auch die häufigsten Eintagsfliegen in der Jungennahrung waren. Die Heptageniidae (*Rhithrogena* und *Ecdyonurus*) erreichten in Osthessen, an der Sihl und im Saanenland positive Werte bei der Selektion. Die Detailauswertung nach Bruten hat für das Saanenland gezeigt, dass diese Familie in einem untersuchten Revier ebenfalls häufiger als dem Angebot entsprechend verfüttert wurden (Bruten A, B und E im Revier S8; Tab. 10). Die Verhältnisse können von Revier zu Revier und je nach Jahreszeit sehr unterschiedlich sein, so dass summarische Darstellungen die Auswahl oder Meidung von bestimmten Beutetieren verwischen können.

Bei den Steinfliegen gab es vor allem eine Bevorzugung der grösseren Vertreter (Perlidae/Perlodidae, Tab. 18). Viele Arten haben zweijährige Entwicklungszyklen und gehören zu den grössten Benthostieren. Die kleineren Steinfliegenlarven (Nemouridae/Leuctridae) wurden meist gemieden. Obwohl sie z.T. beachtliche Dichten erreichen (Breitenmoser-Würsten 1994, Ormerod 1985b), sind sie wegen ihrer geringen Biomasse wenig ergiebige Beutetiere. In Wales mieden die Wasseramseln die Steinfliegenlarven entlang pH-neutraler Gewässer. An Bächen mit tiefen pH-Werten spielten jedoch Steinfliegen eine wichtige Rolle für die Ernährung der Nestlinge und der Adulten, da Larven der empfindlicheren Eintagsfliegen und Köcherfliegen viel seltener waren (Tyler & Ormerod 1994). Im Saanenland spielten die Steinfliegen nur im Revier Meielsgrund eine wichtige Rolle, wo das Angebot an Eintagsfliegen, vor allem an Heptageniidae-Larven, sehr gering war. Die Wasseramseln fütterten ihren Nestlingen hauptsächlich adul-

te Steinfliegen, die sie von der Ufervegetation abpiketen. Wie in Wales, spielten die Steinfliegen im Meielsgrund die Rolle von Ersatznahrung.

Zweiflüglerlarven wurden nur selten ans Nest gebracht. Die im Angebot häufigsten Familien Chironomidae (Zuckmücken) und Simuliidae (Kriebelmücken) blieben durchwegs unbeachtet (Tab. 18). Die Wasseramseln bevorzugten einzig Larven der Familie Blepharoceridae im Saanenland, wo sie in höheren Lagen die nur in sehr geringer Dichte auftretenden Heptageniidae in der Nestlingsnahrung ersetzten, obwohl sie wie alle Zweiflügler energetisch weniger günstig sind als Larven der anderen Insektenordnungen.

Die Veränderung der Nestlingsnahrung mit zunehmendem Alter der Jungen ist in allen bisher untersuchten Gebieten ähnlich. In den ersten Tagen erhielten Wasseramselnestlinge fast ausschliesslich Eintagsfliegenlarven. Ab dem 4.–6. Nestlingstag wurde die Nahrung vielseitiger (Jost 1975, Ormerod 1985b, Ormerod et al. 1987, Ormerod & Tyler 1991a, Spitznagel 1997). Unterschiede bestehen bei den Anteilen der verschiedenen Insektenordnungen an der Nahrung älterer Nestlinge. In Wales dominierten Köcherfliegen die bei über 5–7 Tage alten Jungen ans Nest gebrachten Beutetiere (>50–70 %; Ormerod 1985b, Ormerod & Tyler 1991a). In Osthessen, Norwegen, Nordwürttemberg und Südbaden sowie im Saanenland spielten die Eintagsfliegen auch bei älteren Nestlingen noch eine bedeutende Rolle (39–50 %; Jost 1975, Ormerod et al. 1987, Spitznagel 1997). Nur in Osthessen und im Saanenland trugen Zweiflügler zur Diversifizierung der Nahrung über 6 Tage alter Jungen bei (21–22 %; Jost 1975). In beiden Gebieten überwogen bei dieser Insektenordnung die Imagines. Im Saanenland wurden diese fast ausschliesslich der untersuchten Zweitbrut verfüttert. Zweiflüglerimagines müssen für Wasseramseln leicht zu erbeuten sein, da sie entweder in grossen Schwärmen auftreten oder von der Vegetation abgepickt werden können. Sie stellen gegen Ende der Brutsaison bei knapper werdenden Nahrungsressourcen in den Bächen eine Ausweichnahrung dar.

In den meisten der erwähnten Untersuchun-

gen fehlen Angaben über den Anteil der adulten Insekten an der Nestlingsnahrung. Ormerod & Tyler (1991a) sprechen nur über adulte Zweiflügler. Shaw (1979a) fand bei den Köcherfliegen 29 % Imagines und bei den Eintags- und Steinfliegen zusammen 20 %. Für ihn war der hohe Anteil von insgesamt 50,5 % Imagines unerwartet. Jost (1975) fand bei den Köcherfliegen 3,8 % adulte Tiere in der Nestlingsnahrung, bei den Eintagsfliegen waren rund die Hälfte Imagines, bei den Steinfliegen sogar zwei Drittel, und bei den Zweiflüglern dominierten die Adulten gar mit 89,1 %. Im Mittel stammten 49,9 % der Beutetiere nicht aus dem Wasser. Im Saanenland waren die Anteile der adulten Tiere bei den 4 erwähnten Insektenordnungen geringer bis vergleichbar: keine Imagines bei den Köcherfliegen, 28,8 % geflügelte Individuen bei den Eintagsfliegen, 70,5 % bei den Steinfliegen und 67,9 % bei den Zweiflüglern (Tab. 3). In allen 3 Untersuchungen machten also adulte Insekten ein Drittel bis die Hälfte der an die Nestlinge verfütterten Beutetiere aus. Der geringere Wert für das Saa-

nenland dürfte einerseits mit den höhenabhängig späteren Flugzeiten der meisten Insekten zusammenhängen und andererseits mit der Tatsache, dass nur eine Zweitbrut untersucht wurde; diese erhielt mehr Imagines als die Erstbrut. Spitznagel (1997) fand weniger als 1 % Imagines bei seinen Untersuchungen in Nordwürttemberg und Südbaden. Leider fehlen Angaben darüber, wann die Kotballen gesammelt wurden. Jost (1975) macht auch keine vollständigen Angaben über den Zeitpunkt der Probenahmen mittels Halsringen. Die zeitlichen Angaben zu 6 von 14 untersuchten Revieren weisen aber darauf hin, dass mindestens 3 Zweitbruten untersucht wurden.

3.2. Die Brutzeit bezüglich des Nahrungsangebots im Jahresverlauf

In allen bisherigen Untersuchungen zur Nestlingsnahrung machten Köcherfliegen und Eintagsfliegen zusammen über 70 % der an die Jungen verfütterten Beutetiere aus (Abb. 14). Auch die Adultvögel ernährten sich auf den

Tab. 19. Zusammensetzung (Prozentwerte) der Nahrung adulter Wasserramseln in verschiedenen Untersuchungsgebieten während verschiedener Jahreszeiten. T = Trichoptera (Köcherfliegen), E = Ephemeroptera (Eintagsfliegen), P = Plecoptera (Steinfliegen), D = Diptera (Zweiflügler), Ü = Übrige, n = Anzahl gefundener Beutetiere. ^apH neutrale Bäche, 27,4 % Fisch; ^b33,6 % Simuliidae; ^c1,1 % *Gammarus* sp.; ^dLolo Creek; ^eRattlesnake Creek. – *Seasonal variation of the diet of adult Dippers in different parts of Europe and North America.*

Gebiet	Methode	Autor(en)	T	E	P	D	Ü	n
<i>Brutzeit</i>								
Lancashire GB	Kot	Ormerod 1985a	9,2	77,0	3,3	?	10,5	393
Wales GB	Kot	Ormerod 1985b	25,3	56,7	7,5	2,8	7,7	
Wales GB	Kot	Ormerod et al. 1985	21,6	59,4	11,0	?	8,0	814
Wales GB	Kot	Ormerod & Tyler 1991	51,4	17,1	1,7	0,8	^a 29,0	1127
NW Irland	Kot	Ormerod & Perry 1985	24,1	61,1	8,6	5,2	1,0	510
NW Irland	Kot	Agnew & Perry 1993	33,3	35,6	11,1	15,6	4,4	225
Norwegen	Kot	Ormerod et al. 1986	27,6	40,7	20,5	9,5	1,7	652
Schwarzwald D	Speiballen	Spitznagel 1985	44,0	27,6	3,7	12,2	12,5	
Alberta, Kanada	Magen	Ealey 1977	22,5	66,3	5,8	1,4	4,0	276
<i>Mauser</i>								
Wales GB	Kot	Smith & Ormerod 1986	12,9	49,5	1,0	35,7	0,9	736
Schwarzwald D	Speiballen	Spitznagel 1985	37,7	2,8	4,2	50,3	5,0	
<i>Winter</i>								
Wales GB	Kot	Ormerod & Tyler 1986	23,3	18,0	11,3	^b 34,4	12,7	4850
Schwarzwald D	Speiballen	Spitznagel 1985	23,3	1,2	3,1	20,8	^c 51,6	
Montana, USA	Magen	Mitchell 1968	^d 76,8	13,5	9,1	0,3	0,3	1008
		^e 23,6	51,7	1,2	23,3	0,2	606	

Britischen Inseln, in Norwegen und im Schwarzwald während der Brutzeit vor allem von Larven und Imagines der beiden Insektenordnungen (68,3–88,8 %; Tab. 19). Ealey (1977) untersuchte die Nahrung nordamerikanischer Wasseramseln *Cinclus mexicanus* im südlichen Alberta mittels Magenanalysen und fand für die Brutzeit eine vergleichbare Zusammensetzung (Tab. 19). Während der Mauser spielten Zweiflügler eine bedeutende Rolle. Sowohl in Wales (Smith & Ormerod 1986) als auch im Schwarzwald (Spitznagel 1985) handelte es sich dabei um Simuliidae (Kriebelmücken). Im Winter machten die Gammariden (Flohkrebse) im Schwarzwald rund die Hälfte der Nahrungstiere aus, und in Wales waren Simuliidenlarven die häufigste Beute der Wasseramsel. Beide Taxa haben deutlich geringere Energiewerte als Larven der Insektenordnungen Köcher-, Eintags- und Steinfliegen (16,3 kJ/g Trockengewicht für Gammariden, 18,9 kJ/g für Simuliiden gegenüber 22,1–25,3 kJ/g für die Larven der 3 erwähnten Insektenordnungen; Cummins & Wuycheck 1971, Caspers 1975). Mitchell (1968) führte Nahrungsanalysen im Winter mittels Magenuntersuchungen bei *C. mexicanus* an zwei Bächen in Montana durch. Sie fand an den beiden Gewässern eine sehr unterschiedliche Nahrungszusammensetzung (Tab. 19). Am Lolo Creek dominierten die Köcherfliegen mit 76,8 %, und am Rattlesnake Creek machten die Eintagsfliegen etwa die Hälfte und Köcherfliegen und Zweiflügler je knapp ein Viertel der Nahrungstiere aus. Sie erklärt diesen Unterschied mit dem stark abweichenden Nahrungsangebot. Die qualitativen Angaben von Jost (1975) für Osthessen stimmen mit diesen Befunden weitgehend überein. Der jahreszeitliche Wechsel in der Nahrungszusammensetzung der Adulten spiegelt die Veränderungen im Nahrungsangebot wider. Die Brutperiode fällt also in eine Zeit, in der die energetisch bedeutenden Insektenordnungen Eintagsfliegen und Köcherfliegen reichlich vorhanden sind.

3.3. Nahrungsverknappung und ihre Folgen

Für das Saanenland zeigte sich Ende der Brut-saison eine Nahrungsverknappung (Abb. 12;

Breitenmoser-Würsten 1994). Das Angebot an den für Wasseramseln profitablen Beutetieren nahm ab Juni rasch ab und erreichte in den Monaten September bis Dezember ein Minimum. Anschliessend stiegen die Werte wieder an und erzielten während der Brutzeit Höchstwerte. Die Zeit des Nahrungspessimums ist im Gebirge gleichzeitig auch die Phase, wo die Wasseramseln am weitesten umherziehen und antagonistisches Verhalten beobachtet werden kann. Bereits Naumann (1823) hatte darauf hingewiesen, dass die Vögel in diesen Monaten zur Deckung ihres Energiebedarfs gezwungen sind, grössere Strecken zurückzulegen und lokal ihre Nahrungsgründe gegen Artgenossen verteidigen. Der Grossteil der Population im Saanenland kann nicht in den Brutrevieren überwintern, da die Seitenbäche zum grössten Teil zufrieren. Die Wasseramseln sind hauptsächlich entlang der Saane und des Louibachs anzutreffen. Bei besonders kalter Witterung frieren aber auch diese beiden Bäche über weite Strecken zu, und das ohnehin knappe Nahrungsangebot wird für die Vögel unzugänglich. Im Januar 1985 sank die Temperatur nachts während 2 Wochen stets bis unter -20°C (Extremwert $-29,2^{\circ}\text{C}$). Als Folge davon war der Brutbestand im Frühjahr trotz eines sehr guten Fortpflanzungserfolgs im Vorjahr unerwartet tief (Breitenmoser-Würsten & Marti 1987). Die Temperatur im Winter ist ein wichtiger bestandslimitierender Faktor. Die Wasseramseln besetzten die ersten Reviere entlang der Saane (Haupttal, Abb. 1) ab Mitte Februar (Breitenmoser-Würsten & Marti 1987), zu einem Zeitpunkt also, wo die Vögel bereits bessere Nahrungsbedingungen vorfanden (Abb. 12).

Die im Winter knappen Nahrungsressourcen, das immer wieder streckenweise Zufrieren der Bäche und die daraus resultierenden häufigen Ortswechsel könnten das Fehlen von gemeinsamen Schlafplätzen im Untersuchungsgebiet erklären. Gruppenschlafplätze wurden vor allem ausserhalb der Brutzeit und bisher nur in Mittelgebirgslagen mit einer Besetzung von bis zu 4–11 Tieren beobachtet (u.a. Ristow 1968, Hewson 1969, Kohl & Kohl 1979, Shaw 1979b, Kaiser 1988, Ormerod & Tyler 1990). Wagner (1984) fand in seinem zwischen 500 und 1100 m ü.M. liegenden Untersuchungsge-

biet in Kärnten ebenfalls keine von mehreren Tieren gemeinsam genutzten Schlafplätze.

Die bei Wasseramseln häufig beobachtete Vertikalwanderung gegen Ende der Brutsaison könnte eine Möglichkeit sein, der Nahrungsverknappung auszuweichen. Tatsächlich war das Nahrungsangebot in höheren Lagen im Juni/Juli besser als im Haupttal (Breitenmoser-Würsten 1994). Eine Wanderung bachaufwärts wurde im Saanenland nicht nur bei Jungvögeln beobachtet, die das elterliche Revier verlassen mussten, sondern auch bei Brutvögeln. Ein mehrjähriges Männchen besetzte 1987 und 1988 nach Ausfall der Erstbrut an der Saane ein 600 m höher gelegenes Revier und zog dort erfolgreich eine Brut gross (Breitenmoser-Würsten 1997).

3.4. Der Einfluss von Nestlingsnahrung und Nahrungsangebot auf die Nestlingsentwicklung

Die postnatale Entwicklung von Vögeln kann durch unterschiedliche Qualität und Quantität der Nahrung, ihre zeitliche Verfügbarkeit und die Umgebungstemperatur beeinflusst werden (Ricklefs 1983, O'Connor 1984). Ausser durch diese externen Faktoren kann die Wachstumsrate auch durch Brutgrösse, Eigrösse, Schlüpfreihenfolge, Alter und Erfahrung der Eltern sowie unterschiedliche Qualität der Brutfürsorge beeinträchtigt werden.

Die Beziehung zwischen Nahrungsangebot, Qualität der verfütterten Nahrung und Nestlingsentwicklung wurde bisher nur bei wenigen Arten systematisch untersucht. Meistens standen bei Arbeiten zur Jungenentwicklung Faktoren wie Brutgrösse, Schlüpfdatum und Witterungsbedingungen im Vordergrund (u.a. Hussell 1972, Askenmo 1973, Dyrz 1974). Über den Einfluss der Nahrung konnten oft nur Vermutungen geäussert werden (u.a. Hussell 1972). Untersucht wurde der Zusammenhang von Nestlingsentwicklung und Nahrung bei Mehlschwalben durch Bryant (1975, 1978) und Johnston (1993). Bryant (1978) fand, dass während der frühen Phase der Entwicklung die Jahreszeit eine wichtige Rolle spielte – spät geschlüpfte Junge waren leichter – und später hatte das Nahrungsangebot einen positiven Einfluss auf das Gewicht der Nestlinge. Johnston

(1993) konnte zeigen, dass die Qualität der Nestlingsnahrung die Gewichtsentwicklung beeinflusste. Er reduzierte die Qualität, indem er den Nestlingen Fett verfütterte, wodurch sie von ihren Eltern weniger Insekten erhielten. Diese Jungen wuchsen langsamer und waren beim Ausfliegen leichter als die Kontrollgruppe, obwohl sie gleichviel Energie aufgenommen hatten. Sie erhielten aber durch die einseitigere Ernährung weniger Aufbaustoffe. Bei Bienenfressern entwickelten sich Junge mit einer gemischten Nahrung aus Fliegen und Bienen in einem Experiment besser, als wenn sie nur Bienen oder nur Fliegen erhielten (Krebs & Avery 1984). Stare auf Schiermonnikoog, Niederlande, fütterten ihren Jungen stets auch Eulenraupen der Gattung *Cerapteryx*, obwohl die Schnaken-Larven der Gattung *Tipula* energetisch viel profitabler waren (Tinbergen 1981). Erhielten die Nestlinge nur *Tipula*-Larven, wurde ihr Kot wässrig und das Nest dadurch stark verschmutzt. Die durchnässten Nestlinge unterkühlten leicht und kamen z.T. um. Die Bedeutung der Nährstoffzusammensetzung der Nestlingsnahrung für die Jungenentwicklung in all diesen Arbeiten weist auf die Ursachen hin, warum Vogelextern meistens nicht reine Energiemaximierer sind. Nur wenige Untersuchungen fanden bisher keinen Einfluss der Nahrungsqualität auf die Jungenentwicklung. U.a. hing bei Wasserpiepern in den schweizerischen Zentralalpen der Bruterfolg oder die Grösse der Nestlinge nicht von der Qualität der Nahrung ab (Brodmann et al. 1997). Die Autoren schlossen aus ihrer Arbeit, dass die Erreichbarkeit der Nahrung wichtiger ist als deren Qualität.

Einzig Jenner (1991) hat bisher den Einfluss des Nahrungsangebots auf die Nestlingsentwicklung bei Wasseramseln untersucht. Die Unterschiede im Wachstum der Jungen, die sich auf ein unterschiedliches Nahrungsangebot zurückführen liessen, waren jedoch gering. Nur die Abundanz der Eintagsfliegenlarven hatte einen signifikant positiven Einfluss auf die Wachstumskonstante. Bei der vorliegenden Untersuchung zeigte sich, dass die qualitative Zusammensetzung der Nestlingsnahrung die Entwicklung der Wasseramseljungen stark beeinflusste. Je höher der Anteil der Ein-

tagsfliegen an der Nahrung war, desto rascher wuchsen die Nestlinge im Saanenland. Nicht die Gesamtabundanz des Angebots war ausschlaggebend, sondern die Dichte der für die Nestlingsnahrung entscheidenden taxonomischen Einheiten. Wasseramseln können also trotz eines relativ breiten Nahrungsspektrums nicht beliebig auf Ersatznahrung ausweichen ohne Folgen für die Entwicklung ihrer Jungen. In Wales fütterten Wasseramseln ihre Jungen an pH-neutralen Bächen, die ein gutes Nahrungsangebot hatten, häufiger, und die Jungen waren schwerer als an Fliessgewässern mit tiefen pH-Werten, wo Eintagsfliegen und Köcherfliegen seltener waren (Ormerod & Tyler 1987). Nahrungswahlversuche in Gefangenschaft im Alpenzoo Innsbruck zeigten, dass die Wasseramsel bei gutem Nahrungsangebot bestimmte Beutetiere auswählte (Eintagsfliegen) und eine deutliche Präferenz für grosse, wenig sklerotisierte Tiere hatte (Stabinger & Thaler 1995). Diese erarbeitete sie sich unter optimalen Bedingungen (kein Hungerstress) auch bei schlechter Erreichbarkeit (Versuchsgefäss voll Wasser, Nahrung durch Plättchen zugedeckt). Waren die Verhältnisse nicht optimal, zog sie leichter zu erreichende Beutetiere vor. Im Freiland entspricht dies dem Fressen von Ersatznahrung (z.B. Flohkrebse *Gammarus*, Zweiflügler *Simulium* und Blepharocera). Diese Anpassungsfähigkeit ermöglicht ihr in Zeiten der Nahrungsknappheit (z.B. bei Hochwasser während der Brutzeit) auf Notnahrung umzusteigen, was das Überleben der Adultvögel sichern kann, auf die Entwicklung der Jungen aber einen negativen Einfluss hat.

Die Zusammensetzung der Nestlingsnahrung in den ersten Tagen scheint sehr entscheidend zu sein. Häuften sich in dieser Phase im Saanenland die Tage, wo die Bäche Hochwasser führten, war die Verfügbarkeit von bevorzugter Nahrung reduziert und ihre Erbeutung erschwert. In den heute meist stark verbauten und kanalisierten Bergbächen steigt das Wasser nach Niederschlägen und bei Schneeschmelze sehr rasch an. Wasseramseln haben an solchen Gewässern nur dann eine Chance, ihre Brut erfolgreich aufzuziehen, wenn sie Ausweichmöglichkeiten in ihrem Revier haben (Breitenmoser-Würsten 1997). Im Gegensatz

zur Saane, wo 10 von 12 Revieren solche Möglichkeiten hatten, fehlten am Louibach Ersatznahrungsgründe gänzlich. Als Folge davon kam z.B. an diesem Bach 1988 keine einzige Brut hoch (Breitenmoser-Würsten, unpubl.).

Dank. Ein ganz herzlicher Dank geht an alle, die zur vorliegenden Arbeit beigetragen haben: Prof. U. Glutz von Blotzheim für die Betreuung und Unterstützung, L. Lienhard für die Hilfe beim Aufhängen der Nistkästen, Dr. C. Marti für die Unterstützung bei der Feldarbeit, insbesondere beim Erschliessen von nicht leicht zugänglichen Nestern, meinen Eltern für die zur Verfügung gestellte Infrastruktur, Dr. C. Rohner für die Hilfe bei den statistischen Auswertungen, Urs für die vielseitige Hilfe im Feld, seine unzähligen, mutigen Tauchgänge beim Suchen von hinter Wasserfällen verborgenen Nestern, sowie ihm und unserem Sohn Kaspar für die Geduld in der Endphase des Schreibens. Dr. C. Marti und den beiden Reviewern danke ich herzlich für die sorgfältige Bearbeitung des Manuskripts, der Basler Stiftung für biologische Forschung für einen grosszügigen Druckkostenbeitrag.

Zusammenfassung

Im Rahmen von Untersuchungen zur Nestlingsnahrung und Jungenentwicklung bei Wasseramseln im Saanenland (Berner Oberland, Schweizer Nordalpen) zeigte sich, wo diese Art bei der Jungenaufzucht an Grenzen stösst.

In der Nestlingsnahrung der Wasseramsel im Saanenland dominierten Insekten (99,5 %). Von 571 an 5 Bruten verfütterten Beutetieren waren 48,6 % Eintagsfliegen, 24,0 % Köcherfliegen, 18,6 % Zweiflügler und 7,7 % Steinfliegen. Die drei häufigsten taxonomischen Einheiten machten bei allen Nestern zusammen über 70 % der Nestlingsnahrung aus. Dazu gehörten u.a. die Eintagsfliegen der Gattungen *Baetis* und *Rhithrogena* sowie die Köcherfliegen der Gattung *Rhyacophila*. Bei der höchstgelegenen Brut traten an Stelle von *Rhithrogena* Larven der Zweiflüglerfamilie Blepharoceridae und adulte Steinfliegen der Gattung *Protonemura*. 63,0 % der Beutetiere waren Larven, 3,0 % Nymphen und 33,1 % geflügelte Stadien (Subimago und Imago). Die Nestlingsnahrung (Zusammensetzung, Grösse) veränderte sich im Verlauf der Jungenentwicklung. 3–5 Tage alte Nestlinge erhielten fast ausschliesslich weichhäutige Eintagsfliegenlarven (89,9 %), ältere Junge hingegen ein deutlich breiteres Spektrum.

Die verfütterten Beutetiere waren 2–28 mm lang. Nur 6,3 % der Tiere waren kleiner als 5 mm. Die Grössenverteilung ist bimodal mit einem Gipfel bei 6–7 mm (vor allem Eintagsfliegen) und einem zweiten schwachen Gipfel bei 20–24 mm (vor allem Köcherfliegen). Mit zunehmendem Alter wurden die verfütterten Beutetiere grösser. 3–5 Tage alte Nestlinge erhielten 5–15 mm lange Tiere, ab dem 6. Tag

wurden bis 28 mm lange Larven verfüttert. Grössere Tiere wurden vor allem einzeln, kleinere bis zu 16 zusammen eingespeichelt ans Nest gebracht.

Die häufig verfütterten *Rhyacophila*- und Heptageniidae-Larven hatten die grösste Biomasse und den grössten Energiegehalt. Ebenfalls hohe Werte wiesen *Isoperla*, Limnephilidae und *Baetis* auf. Diese 5 Taxa machten zusammen 74 % der Nestlingsnahrung aus.

Gegenüber dem Angebot bevorzugten die Wasseramseln *Rhyacophila*-Larven für die Jungenaufzucht bei allen 5 untersuchten Bruten. *Baetis* und Heptageniidae hatten in 4 bzw. 3 Nestern positive Nahrungswahl-Indices. Kleine Plecoptera blieben mehrheitlich unbeachtet, grosse Larven dieser Ordnung wurden im Vergleich zum Angebot stark genutzt. Die verfütterten Beutetiere waren bei allen Bruten grösser als im Angebot des entsprechenden Rivers. Dies traf auch für die einzelnen taxonomischen Einheiten zu.

Am Ende der Brutsaison trat für die Wasseramseln eine Nahrungsverknappung ein. Das saisonale Muster der Länge der Benthostiere zeigte eine deutliche Abnahme der Körpergrösse von Mai bis Juli. Während im Mai 69,5 % der Larven die für die Nestlingsnahrung relevante Grösse (>5 mm) aufwiesen, waren es im Juli nur noch 32,2 %. Dasselbe gilt auch für die Grösse der wichtigsten Gattungen und deren Biomasse. Das Angebot an reifen, grossen Eintagsfliegenlarven war von April bis Juli am grössten. Es herrschte also ein Nahrungsoptimum. Für die Monate September bis Dezember zeigten die untersuchten Parameter hingegen einen Einbruch. Die Wasseramseln sind in dieser Phase des Nahrungsspezzimums zu grösseren Dislokationen gezwungen.

Wasseramselnestlinge wogen an ihrem ersten Lebenstag im Mittel 4,0 g. Das Wachstum verlief vom 4. bis 14. Tag exponentiell und verlangsamte sich dann. Brutgrösse und Jahreszeit hatten keinen Einfluss auf die Gewichtsentwicklung. Die qualitative Zusammensetzung und der Energiegehalt der Nestlingsnahrung beeinflussten das Wachstum der Nestlinge. Ein hoher Anteil Eintagsfliegen im Angebot und entsprechend in der Nestlingsnahrung förderten die Gewichtszunahme. Ebenfalls bedeutend waren die Dichte der für die Nestlingsnahrung entscheidenden Taxa und das Biomassenangebot. Wasseramseln können also nicht beliebig auf Ersatznahrung ausweichen. Neben der Quantität ist aber auch die Erreichbarkeit der Nahrung von grosser Bedeutung. Hoher Wasserstand (rasch fliessendes Wasser, starke Trübung) hemmte die Jungenentwicklung. Verbauungsarbeiten an Fließgewässern und Störungen des Bachbetts können die Fortpflanzung der Wasseramsel beeinträchtigen.

Literatur

AGNEW, P. & K. W. PERRY (1993): The diet of breeding Dippers in north-west Ireland during the period of incubation. *Irish Birds* 5: 49–54.

- ASKENMO, C. (1973): Nestling weight and its relation to season and brood-size in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* (Pallas). *Ornis Scand.* 4: 25–31.
- BADOUX, H. & A. LOMBARD (1962): Geologischer Atlas der Schweiz. Notice explicative, Feuille Lenk. Bern.
- BREITENMOSER-WÜRSTEN, CH. (1988): Zur Brutbiologie der Wasseramsel (*Cinclus cinclus*) im Saanenland (Berner Oberland, Schweizer Nordalpen). *Ökol. Vögel* 10: 119–150. – (1994): Untersuchungen zur Fließgewässerfauna im System der Saane (Berner Oberland, Schweizer Nordalpen) als Grundlage für die Nahrungsökologie der Wasseramsel (*Cinclus cinclus*). *Mitt. Schweiz. ent. Ges.* 67: 77–135. – (1997): Zur Ökologie der an Fließgewässer gebundenen Wasseramsel und Bergstelze im Saanenland (Schweizer Nordalpen). I: Untersuchungen zur Fließgewässerfauna im System der Saane. II: Zur Nahrungsökologie und Jungentwicklung der Wasseramsel (*Cinclus cinclus*). III: Die Einnischung der beiden den gleichen Lebensraum bewohnenden Vogelarten Wasseramsel (*Cinclus cinclus*) und Bergstelze (*Motacilla cinerea*). *Diss. Univ. Bern.* 289 S.
- BREITENMOSER-WÜRSTEN, CH. & C. MARTI (1987): Verbreitung und Siedlungsdichte von Wasseramsel *Cinclus cinclus* und Bergstelze *Motacilla cinerea* im Saanenland (Berner Oberland). *Orn. Beob.* 84: 151–172.
- BREITENMOSER-WÜRSTEN, CH. & M. SARTORI (1995): Distribution, diversity, life cycle and growth of a mayfly community in a prealpine stream system (Insecta; Ephemeroptera). *Hydrobiologia* 308: 85–101.
- BRODMANN, P. A., H.-U. REYER, K. BOLLMANN, A. R. SCHLÄPFER & C. RAUTER (1997): The importance of food quantity and quality for reproductive performance in alpine water pipits (*Anthus spinoletta*). *Oecologia* 109: 200–208.
- BRYANT, D. M. (1975): Breeding biology of House Martins *Delichon urbica* in relation to aerial insect abundance. *Ibis* 117: 180–216. – (1978): Environmental influences on growth and survival of nestling House Martins *Delichon urbica*. *Ibis* 120: 241–283.
- BURGER, J. (1988): Measurement of growth rates: the effect of sampling time on weight in a seabird. *Growth, Development & Aging* 52: 109–112.
- BYERS, C. R., R. K. STEINHORST & P. R. KRAUSMAN (1984): Clarification of a technique for analysis of utilization-availability data. *J. Wildl. Manage.* 48: 1050–1059.
- CASPERS, N. (1975): Kalorische Werte der dominierenden Invertebraten zweier Waldbäche des Naturparks Kottenforst-Ville. *Arch. Hydrobiol.* 75: 484–489.
- CUMMINS, K. W. & J. C. WUYCHECK (1971): Caloric equivalents for investigations in ecological energetics. *Mitt. internat. Verein. Limnol.* 18: 1–158.
- DYRCZ, A. (1974): Factors affecting the growth rate of nestling Great Reed Warblers and Reed Warblers at Milicz, Poland. *Ibis* 116: 330–339.

- EALEY, D. M. (1977): Aspects of the ecology and behaviour of a breeding population of Dippers (*Cinclus mexicanus*: Passeriformes) in southern Alberta. M.S. thesis, University of Alberta, Edmonton.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N. & K. M. BAUER (1985): Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Bd. 10. Wiesbaden (*Cinclus S.* 957–1020).
- GÖRNER, M. (1981): Zum Geschlechtsdimorphismus der Wasseramsel. Mitt. Zool. Mus. Berlin 57, Suppl., (Ann. Orn. 5): 63–70.
- HEWSON, R. (1969): Roosts and roosting habits of the Dipper. Bird Study 16: 89–100.
- HILTY, D. (1993): Bestandesaufnahme, Brutbiologie und Nestlingsnahrungsanalyse bei der Wasseramsel (*Cinclus cinclus*). Diplomarb. Univ. Zürich.
- HUSSELL, D. J. T. (1972): Factors affecting clutch size in arctic passerines. Ecol. Monogr. 42: 317–364.
- JENNER, S. (1991): Die Juvenilentwicklung der Wasseramsel (*Cinclus c. aquaticus*). Eine Freilandstudie. Diplomarbeit, Zool. Inst. Univ. Freiburg i. Br. 111 S.
- JOST, O. (1972): Erwerb und Behandlung der Köcherfliegenlarven durch die Wasseramsel *Cinclus cinclus*. Luscinia 41: 298–301. – (1975): Zur Ökologie der Wasseramsel (*Cinclus cinclus*) mit besonderer Berücksichtigung ihrer Ernährung. Bonn. Zool. Monogr., Nr. 6, 183 S.
- JOHNSTON, R. D. (1993): Effects of diet quality on the nestling growth of a wild insectivorous passerine, the house martin *Delichon urbica*. Funct. Ecol. 7: 255–266.
- KAISER, A. (1988): Zur Populationsdynamik der Wasseramsel (*Cinclus cinclus*) in Rheinhessen und angrenzenden Gebieten. Egretta 31: 18–37.
- KLUIJVER, H. N. (1933): Bijdrage tot de biologie en de ecologie van den Spreeuw (*Sturnus vulgaris* L.) gedurende zijn voortplantingsijd. Versl. Meded. Plantenziektenk. Dienst, Wageningen 69: 1–145.
- KOHL, S. & A. KOHL (1979): Das Zurruhegehen der Wasseramsel (*Cinclus cinclus* L.) im Winter. Studii si Comunicari (Sibiu) 23: 327–337.
- KREBS, C. J. (1989): Ecological methodology. New York.
- KREBS, J. R. & M. I. AVERY (1984): Chick growth and prey quality in the European Bee-eater (*Merops apiaster*). Oecologia (Berlin) 64: 363–368.
- MAUERHOFER, D. (1980): Hydrologische Untersuchungen im Saanenland (vom Ursprung der Saane bis zum Dorf Saanen). Dissertation Univ. Bern.
- MITCHELL, P. A. (1968): The food of the Dipper (*Cinclus mexicanus* Swainson) on two western Montana streams. M.A. thesis, University of Montana, Missoula.
- NAUMANN, J. A. (1823): Naturgeschichte der Vögel Deutschlands. 3. Teil. Leipzig.
- O'CONNOR, R. J. (1984): The growth and development of birds. Chichester.
- ORMEROD, S. J. (1985a): Optimal foraging by breeding Dippers on a Lancashire hill-stream. Naturalist 110: 99–103. – (1985b): The diet of breeding Dippers *Cinclus cinclus* and their nestlings in the catchment of the River Wye, mid-Wales: a preliminary study by faecal analysis. Ibis 127: 316–331.
- ORMEROD, S. J. & K. W. PERRY (1985): The diet of breeding Dippers and their nestlings in north-west Ireland. Irish Birds 3: 90–95.
- ORMEROD, S. J. & S. J. TYLER (1986): The diet of Dippers *Cinclus cinclus* wintering in the catchment of the River Wye, Wales. Bird Study 33: 36–45. – (1987): Dippers (*Cinclus cinclus*) and Grey Wagtails (*Motacilla cinerea*) as indicators of stream acidity in upland Wales. ICBP Tech. Publ. No. 6: 191–208. – (1990): Population characteristics of Dipper *Cinclus cinclus* roosts in mid and south Wales. Bird Study 37: 165–170. – (1991a): Exploitation of prey by a river bird, the dipper *Cinclus cinclus* (L.), along acidic and circumneutral streams in upland Wales. Freshw. Biol. 25: 105–116. – (1991b): The influence of stream acidification and riparian land use on the feeding ecology of Grey Wagtails *Motacilla cinerea* in Wales. Ibis 133: 53–61.
- ORMEROD, S. J., S. EFTELAND & L. E. GABRIELSEN (1987): The diet of breeding dippers *Cinclus cinclus* and their nestlings in southwestern Norway. Holarctic Ecol. 10: 201–205.
- ORMEROD, S. J., S. J. TYLER & J. M. S. LEWIS (1985): Is the breeding distribution of Dippers influenced by stream acidity? Bird Study 32: 32–39. – (1986a): Biometrics, growth and sex ratios amongst Welsh Dippers *Cinclus cinclus*. Ring. Migr. 7: 61–70.
- ORMEROD, S. J., N. ALLINSON, D. HUDSON & S. J. TYLER (1986b): The distribution of breeding Dippers (*Cinclus cinclus* (L.): Aves) in relation to stream acidity in upland Wales. Freshwater Biology 16: 501–507.
- ORMEROD, S. J. & J. O'HALLORAN, S. D. GRIBBIN & S. J. TYLER (1991): The ecology of dippers *Cinclus cinclus* (L) in relation to stream acidity in upland Wales: breeding performance, calcium physiology and nestling growth. J. Anim. Ecol. 28: 419–433.
- RICKLEFS, R. E. (1968): Patterns of growth in birds. Ibis 110: 419–451. – (1983): Avian postnatal development. In: D. S. FARNER & J. R. KING (eds.): Avian Biology 7: 1–83. New York.
- RISTOW, D. (1968): Die Wasseramsel (*Cinclus cinclus aquaticus*) im Kesselinger Bachsystem. Charadrius 4: 167–181.
- ROCHÉ, J. & B. FROCHOT (1993): Ornithological contribution to river zonation. Acta Oecologica 14: 415–434.
- ROCKENBAUCH, D. (1985): Geschlechts- und Altersbestimmung bei der Wasseramsel (*Cinclus c. aquaticus*). Ökol. Vögel 7: 363–377.
- SCHMID, W. & A. SPITZNAGEL (1985): Der sexuelle Grössendimorphismus süddeutscher Wasseramseln (*Cinclus c. aquaticus*): Biometrie, Funktion und mögliche Ursachen. Ökol. Vögel. 7: 379–408.
- SCHRÄDER, T. (1932): Über die Möglichkeit einer quantitativen Untersuchung der Boden- und Ufer-tierwelt fließender Gewässer. Z. Fischerei 30: 105–127.

- SHAW, G. (1979a): Prey selection by breeding Dippers. *Bird Study* 26: 66–67. – (1979b): Functions of Dipper roosts. *Bird Study* 26: 171–178.
- SMITH, R. P. & S. J. ORMEROD (1986): The diet of moulting Dippers *Cinclus cinclus* in the catchment of the Welsh River Wye. *Bird Study* 33: 138–139.
- SPITZNAGEL, A. (1985): Jahreszeitliche Veränderungen im Nahrungsangebot und in der Nahrungswahl der Wasseramsel (*Cinclus c. aquaticus*). *Ökol. Vögel* 7: 239–325.
- SPITZNAGEL, A. (1997): Altersabhängige Unterschiede in der Nestlingsnahrung der Wasseramsel (*Cinclus cinclus*). *Ökol. Vögel*, im Druck.
- STABINGER, S. & E. THALER (1995): Experimente zur Nahrungsstrategie der Wasseramsel (*Cinclus cinclus*). *Acta ornithoecol.* 3: 185–198.
- SURBER, E. E. (1936): Rainbow trout and bottom fauna production in one mile of stream. *Trans. Amer. Fish. Soc.* 66: 193–202.
- TINBERGEN, J. M. (1981): Foraging decisions in Starlings (*Sturnus vulgaris*). *Ardea* 69: 1–67.
- TYLER, S. J. & S. J. ORMEROD (1985): Aspects of the breeding biology of Dippers *Cinclus cinclus* in the southern catchment of the River Wye, Wales. *Bird Study* 33: 164–169. – (1994): The Dippers. London.
- WAGNER, S. (1984): Zur Verbreitung und Brutbiologie der Wasseramsel (*Cinclus cinclus*) in Kärnten. *Egretta* 27: 1–18.
- WILKINSON, L. (1990): SYSTAT – the system for statistics. Evanston.
- ZAR, J. H. (1984): Biostatistical analysis. Englewood Cliffs.

Manuskript eingegangen 30. Juni 1997

Bereinigte Fassung angenommen 21. Oktober 1997

Anhang 1. Nutzung der 5 Nahrungskategorien E = Ephemeroptera, T = Trichoptera, P = Plecoptera, D = Diptera und Ü = Übrige (vgl. Tab. 2) im Vergleich zum Angebot in den Fließgewässern. Bei der Nestlingsnahrung sind nur die im Wasser lebenden Entwicklungsstadien berücksichtigt. Bezeichnung der Bruten A–E wie in Tab. 2. nNN = Anzahl Individuen der betreffenden Kategorie in der Nestlingsnahrung; nNA = Anzahl Individuen/m² im Nahrungsangebot. pNN = Relativer Anteil in der Nestlingsnahrung, pNA = Prozentualer Anteil im Nahrungsangebot. Unter Auswahl bedeutet = Nutzung entsprechend dem Angebot, also keine Auswahl. Für jede Brut wurde zuerst ein X²-Test durchgeführt (Byers et al. 1984).

Brut	N.kat.	nNA	nNN	pNA	pNN	Bonferroni Intervall	p	Auswahl
A	$\chi^2 = 812,9, FG = 3, p < 0,001$							
	E	616	76	0,178	0,613	$0,450 \leq pNN \leq 0,776$	<0,001	Präferenz
	T	42	45	0,012	0,363	$0,202 \leq pNN \leq 0,565$	<0,001	Präferenz
	P	625	3	0,180	0,024	$0 \leq pNN \leq 0,075$	<0,001	Meidung
	D	2164	1	0,624	0,008	$0 \leq pNN \leq 0,038$	<0,001	Meidung
	Ü	22	0	0,006	0			Meidung
B	$\chi^2 = 223,9, FG = 4, p < 0,001$							
	E	2101	110	0,625	0,667	$0,572 \leq pNN \leq 0,762$	>0,050	=
	T	135	47	0,040	0,285	$0,154 \leq pNN \leq 0,416$	<0,001	Präferenz
	P	377	2	0,112	0,012	$0 \leq pNN \leq 0,044$	<0,001	Meidung
	D	684	2	0,203	0,012	$0 \leq pNN \leq 0,044$	<0,001	Meidung
	Ü	65	4	0,019	0,024	$0 \leq pNN \leq 0,068$	>0,050	=
C	$\chi^2 = 44,2, FG = 3, p < 0,001$							
	E	151	10	0,156	0,238	$0,068 \leq pNN \leq 0,408$	>0,050	=
	T	229	27	0,237	0,643	$0,368 \leq pNN \leq 0,918$	<0,001	Präferenz
	P	393	3	0,406	0,071	$0 \leq pNN \leq 0,218$	<0,001	Meidung
	D	178	2	0,184	0,048	$0,015 \leq pNN \leq 0,081$	<0,001	Meidung
	Ü	16	0	0,017	0			Meidung
D	$\chi^2 = 41,2, FG = 3, p < 0,001$							
	E	639	15	0,091	0,273	$0,118 \leq pNN \leq 0,428$	<0,050	Präferenz
	T	324	9	0,046	0,164	$0,035 \leq pNN \leq 0,293$	>0,050	=
	P	345	2	0,049	0,036	$0 \leq pNN \leq 0,101$	>0,050	=
	D	5536	29	0,789	0,527	$0,277 \leq pNN \leq 0,777$	<0,001	Meidung
	Ü	174	0	0,025	0			Meidung
E	$\chi^2 = 36,3, FG = 2, p < 0,001$							
	E	1040	24	0,283	0,667	$0,375 \leq pNN \leq 0,959$	<0,001	Präferenz
	T	527	9	0,143	0,250	$0,064 \leq pNN \leq 0,436$	>0,050	=
	P	133	3	0,036	0,083	$0 \leq pNN \leq 0,202$	>0,050	=
	D	1928	0	0,524	0			Meidung
	Ü	53	0	0,014	0			Meidung