

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

## Wasseramselmännchen *Cinclus cinclus* verfüttert Fische an seine Nestlinge: ein Beispiel für optimale Nahrungsnutzung?

Christine Breitenmoser-Würsten

**Male Dipper *Cinclus cinclus* feeds fishes to its nestlings: an example for optimal foraging?** – In summer 1987, a male Dipper could be observed while catching fish in an artificial lake to feed its nestlings. Local anglers had released small trouts *Salmo trutta* earlier in the year. They had reached 4–6 cm length by the breeding season of the Dipper. One year later, the fish were too large and no longer available to the birds. This situation allowed to study the influence of this clustered (in space and time) food supply on feeding frequency and territory use by comparing the two years. With a mixed diet of fish and benthic invertebrates the nestlings received 15.5 kJ/hour in 1987. The fish in the nestling diet not only increased the amount of energy brought to the nest, but the parents needed only half as many feedings to bring the amount of energy to the nest as when only feeding invertebrates. In 1987, the male mainly foraged in the lake and the river just above the lake. In 1988, it used the territory in dependence on the age of the nestlings and the contribution of the female to the feeding of the nestlings. The findings of the study are compared with predictions of optimal foraging models.

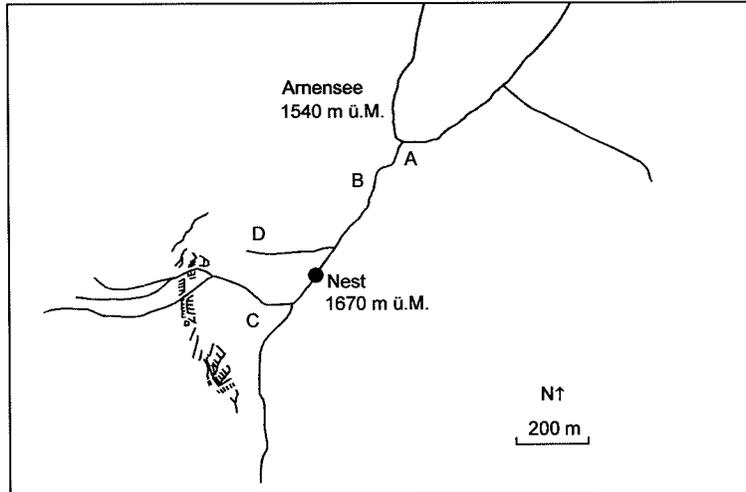
Key words: *Cinclus cinclus*, nestling diet, fish, optimal foraging.

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

Der Einfluss von Wasseramseln auf Fischbestände hat die Gemüter von Fischern, Jägern und Ornithologen schon immer erregt. Brehm (1855) empfahl die Verwendung von Teller-eisen, Leimruten und Schlingen zum Fang von Wasseramseln. Von Tschudi (1868) schreibt in seinem Werk «Das Thierleben der Alpenwelt», die Wasseramsel sei weniger gefährlich als man oft glaube. Er habe aus allen Jahreszeiten Mägen untersucht und nie Laich oder Fische gefunden. Um die Jahrhundertwende wehrten sich einige Ornithologen für diese die Bäche der Forellenregion bewohnende Singvogelart. Reuter (1899) rief die Jäger auf, die Wasseramsel doch zu verschonen und betonte, dass der Schaden für die Fischerei nicht so gross sei, wie behauptet würde. Vollnhöfer (1906) führte eine erste umfangreiche Analyse von Magen-inhalten bei Wasseramseln durch. Er fand lediglich in 41 (8,5 %) von 482 Mägen Überreste von Fischen. Daut (1908) verurteilte die Verfolgung «dieses hübschen Wintersängers» durch Fischfanatiker. Sein Artikel war eine Reaktion auf eine Veröffentlichung in der Öster-

reichischen Fischereizeitung (Nr. 15, 1908), wo einem Leserbriefschreiber geraten wurde, junge Wasseramseln mit Strychnin oder giftigen Steinbeerenfrüchten zu füttern. Obwohl die Wasseramsel nach Art. 17 des Bundesgesetzes über Jagd und Vogelschutz vom 24. Juni 1904 in der Schweiz geschützt war, erhielten Jäger im Kanton Appenzell AR immer noch eine Abschussprämie von Fr. 1.–. Hess (1914) rief die kantonalen Behörden auf, das kantonale Gesetz mit dem Bundesgesetz in Einklang zu bringen und riet zu einer ruhigen, sachlichen Diskussion des Problems.

In jüngerer Zeit verlagerte sich das Interesse an der Wasseramsel weg von der Diskussion über die Fischereischädlichkeit und hin zu Untersuchungen über die Nahrungsökologie. Alle zeigen, dass Fische für die Ernährung der Wasseramsel eine untergeordnete Rolle spielen (Glutz von Blotzheim & Bauer 1985, S. 1017, Creutz 1986) und während der Aufzuchtzeit der Jungen kaum erbeutet werden. Im Schwarzwald und auf der Schwäbischen Alb fand König (1963) keine Überreste von Fi-



**Abb. 1.** Das Wasseramselrevier am Arnensee. (A) See, (B) Hauptbach zwischen See und Nest, (C) Haupt- und Nebenbach oberhalb des Nests und (D) ein stets über Land angeflogener kleiner Seitenbach. – *Dipper territory at the lake of Arnen.* (A) lake, (B) main river between lake and nest site, (C) main river and tributary above the nest site and (D) small tributary that was always reached over land.

schen in der Nestlingsnahrung. Hilty (1993) stellte unter 487 Beutetieren, die er den Nestlingen entnahm, ebenfalls keine Fische fest. Jost (1975a) fand in Osthessen nur gerade 0,1 % Fischanteil in der Nahrung der Jungen. In seinen Fütterungsversuchen mit Käfigvögeln schluckten die Wasseramseln Forellen bis zu einer Länge von 2 cm. Größere Tiere wurden zwar erbeutet, aber nicht verschluckt. In England machten während der Brutzeit Fische bei adulten Tieren 0–1,7 % und bei Nestlingen 0–4,3 % der Beutetiere aus (Shaw 1979, Ormerod 1985a, Ormerod 1985b, Ormerod et al. 1985, Ormerod & Tyler 1991). Bei den Adulten enthielten 14 % der Kote Fischüberreste, bei den Nestlingen 13 % (Ormerod & Boilstone 1985). Im Südschwarzwald fand Spitznagel (1985) in Speiballenuntersuchungen keine Überreste von Fischen während der Brutzeit. Koch (1995) beobachtete im Sihltal während 1270 Beobachtungsstunden nur 3-mal den Fang von Fischen während der Nestlingszeit. In Norwegen blieb es bei einer Einzelbeobachtung im Juni (Stenberg 1978).

Im Rahmen ökologischer Untersuchungen an Bergstelze *Motacilla cinerea* (Marti & Breitenmoser-Würsten 1990, 1991) und Wasseramsel im Saanenland untersuchte ich 1984–1986 bei Wasseramseln die Nestlingsnahrung mit

tels Halsringproben. Unter 571 Beutetieren fand ich keine Fische (Breitenmoser-Würsten 1997a). 1987 beobachtete ich jedoch ein Wasseramselmännchen bei der Erbeutung von Fischen als Nahrung für seine Nestlinge. Der lokale Fischereiverein hatte in diesem Frühjahr kleine Forellen *Salmo trutta* in einem Stausee im Untersuchungsgebiet ausgesetzt. Ein solches Angebot war 1988 nicht mehr vorhanden. Die vorliegende Arbeit vergleicht die beiden Jahre, um den Einfluss eines unterschiedlichen Nahrungsangebots auf Reviernutzung und Fütterungsfrequenz aufzuzeigen.

## 1. Untersuchungsgebiet und Methoden

### 1.1. Das Revier

Das untersuchte Wasseramselrevier befand sich im SW des Saanenlandes (westliches Berner Oberland, Schweizer Nordalpen) oberhalb des Arnensees, einem Stausee (Abb. 1). Für die Zeit von 1983–1988 war dies das höchstgelegene Revier im Gebiet. Das Nest befand sich auf 1670 m ü.M. hinter einem kleinen Wasserfall. Eine detaillierte Beschreibung des Untersuchungsgebietes findet sich in Breitenmoser-Würsten & Marti (1987 mit Reliefkarte) sowie Breitenmoser-Würsten (1988, 1994).

Das Revier umfasste 1250 m Fließgewässer und etwa 300 m Uferlinie des Stausees. Der Neststandort befand sich 450 m vom See entfernt, war 130 m höher gelegen als der Seespiegel (1540 m ü.M.) und 125 m über der Waldgrenze. Das Gebiet oberhalb des Nests war sehr offen und an den Ufern des Bachs waren nur noch einige Erlen- und Weidenbüsche vorhanden (Abb. 2). Der Bach zwischen See und Nest wies ein mittleres Gefälle von 29 % auf, oberhalb des Nests war er grösstenteils flacher (10–13 %; Abb. 2).

Das Revier war in beiden Jahren vom selben, im Februar 1984 an der Saane gefangenen und seither farbberingten ♂ besetzt. Das Nest enthielt in beiden Jahren 4 Eier. 1987 flogen 3, 1988 4 Junge aus. Die Aufzucht der Nestlinge erfolgte zur gleichen Jahreszeit (Tab. 1).

## 1.2. Das Nahrungsangebot

1987 setzten die Sportfischer im von ihnen intensiv genutzten Stausee erstmals nicht nur fangreife Forellen, sondern auch Jungfische aus. Mitte März geschlüpfte Forellen erreichen im Juni/Juli eine Länge von 4–6 cm; ein Jahr später sind die Fische während der Brutzeit der Wasseramsel etwa 17 cm lang (Peter 1987); sie kommen dann als Nahrung für sie nicht mehr in Frage.

1988 erfasste ich das Nahrungsangebot im Bach oberhalb des Neststandortes. Oberhalb des Arnensees konnten 19 taxonomische Einheiten identifiziert werden. Die Besiedlungsdichte der Benthosfauna erreichte Anfang Juli 1988 4929 Individuen/m<sup>2</sup>. 9,8 % der Larven waren Köcherfliegen (Trichoptera), 33,8 % Eintagsfliegen (Ephemeroptera), 7,9 % Stein-



**Abb. 2.** Der obere Teil des Wasseramselreviers am Arnensee. Der Neststandort befindet sich am unteren rechten Bildrand (Pfeil). Zu sehen sind der grösste Teil des Revierabschnitts (C) und die obere Hälfte des Seitenbachs (D), dessen Ende mit einem Pfeil markiert ist (Bildmitte). – *Upper part of the Dipper territory at the lake of Arnen. The nest site is at the lower right edge (arrow). The picture shows the main part of section (C) and the upper part of the small tributary (D). Its end is marked with an arrow (in the centre of the picture).*



**Abb. 3.** Das obere See-Ende mit Einfluss des Hauptbachs. In diesem Teil des Sees erbeutete das Wasseramsel-♂ die meisten Fische. – *The upper part of the lake with the main river. In this part of the lake the male Dipper was foraging for small trouts.*

fliegen (Plecoptera), 48,2 % Zweiflügler (Diptera) und nur 0,2 % waren nicht Insekten (Plattwürmer). 47 % der Larven hatten die für die Ernährung von Wasseramselnestlingen relevante Grösse von >5 mm (Breitenmoser-Würsten 1997a). Das Angebot an Biomasse betrug 5,9 g Trockengewicht/m<sup>2</sup>. Den grössten Anteil daran hatten die Eintagsfliegen (48,5 %), gefolgt von den Zweiflüglern (32,5 %), den Köcherfliegen (18,6 %) und den Steinfliegen (7,1 %; Breitenmoser-Würsten 1994, Breitenmoser-Würsten & Sartori 1995).

### 1.3. Material und Methoden

1987 beobachtete ich die Wasseramseln bei der Nahrungssuche am See mit Hilfe von Feldstecher und Fernrohr. Dabei hielt ich an drei Beobachtungstagen folgende Parameter mit einem Diktiergerät fest: (1) Anzahl für die Erbeutung eines Fisches notwendigen Tauchgänge, (2) die für die Erbeutung und (3) die für die Bearbeitung eines Fisches benötigte Zeit. Die Intervalle wurden später mit einer Stoppuhr und dem Diktiergerät ermittelt. Am 9. Juli 1987 konnte ich dank der Mithilfe von zwei Beobachtern die Flugzeit vom See zum Nest, die Fütterungsfrequenz und die Beteiligung der Geschlechter an den Fütterungen ermitteln.

1988 setzte ich zum Messen der Fütterungsfrequenz am Nest eine Videokamera ein. Mit zwei Beobachtern gelang es, auch die Beteiligung der Geschlechter an der Aufzucht der Jungen und die Reviernutzung von ♂ und ♀ zu erfassen.

Die Fischgewichte berechnete ich nach Peter (1987) mit Hilfe der Längen-Gewichts-Kurve aus der Wachstumsperiode Mai–November:

$$W = 8,7 \cdot 10^{-6} \cdot L^{3,0284}$$

wobei W = Gewicht (g) und L = Länge (mm) der Fische bedeutet.

Da Fütterungsintervalle nicht normal verteilt sind (Breitenmoser-Würsten 1997b), habe ich zur Ermittlung der Fütterungspausen die Intervalle einer Stamm- und Blatt-Analyse unterzogen (Wilkinson 1990). Als Fütterungspausen sind die extrem grossen Werte (sogenannte outside values) definiert, die ausserhalb der grössten normalen Beobachtungen liegen, also ausserhalb des Intervalls  $\{q_{75} + 1,5 \cdot (q_{75} - q_{25})\}$ , wobei  $q_{75}$  = oberes Quartil und  $q_{25}$  = unteres Quartil bedeutet.  $q_{50}$  ist der Median.

1987 betrug die Beobachtungsdauer insgesamt 25 h (an 6 Tagen) und 1988 21 h 45 min (an 4 Tagen; Tab. 1).

## 2. Ergebnisse

### 2.1. Fischfang 1987

Das ♂ erbeutete 1987 während der Beobachtungszeit 77 Fische, wovon es 13 selber frass (17 %; Tab. 2). 71 Fische fing es am oberen See-Ende (Abb. 3), wo sich die Jungfische in Schwärmen in der Strömung des einflussenden Baches aufhielten. Die anderen 6 Fische erbeutete es in einer kleinen Bucht am rechten Seeufer an der Mündung eines kleineren Seitenbachs (Abb. 1). Am See-Eingang benutzte es für die Bearbeitung der Fische stets denselben aus dem Wasser ragenden Stein.

Im Lauf der Zeit verbesserte das ♂ seine Fangquote. Benötigte es am 2. Juli 1987 im Mittel noch 3,1 Tauchgänge für den Fang eines Fisches, waren es am 9. Juli nur noch 1,9 (Mann-Whitney U = 143,5, p = 0,028). Die Nahrungserwerbs- und Behandlungszeit veränderten sich dabei aber nicht bedeutend. Pro Stunde erbeutete das ♂ 2,5 (30. 6.) bis 3,6 Fische (9. 7.). Das Intervall zwischen zwei Fütterungen mit Fischen streute bei tendenzieller Abnahme an allen Tagen stark (Abb. 4).

### 2.2. Reviernutzung

Während aller Beobachtungsperioden nutzten ♂ und ♀ unterschiedliche Teile des Reviers ( $\chi^2$ -Test, alle p < 0,01, Abb. 5). 1987 nutzte das ♂ am 9. Juli ausser dem See, den es zum Fischfang aufsuchte (für 16 von 22 Nahrungs-

**Tab. 1.** Zeitraum und Dauer der Überwachung des Wasseramselpaares am Arnensee und Alter der Nestlinge. – *Survey period for the pair of Dippers at the lake of Arnen and age of their nestlings.*

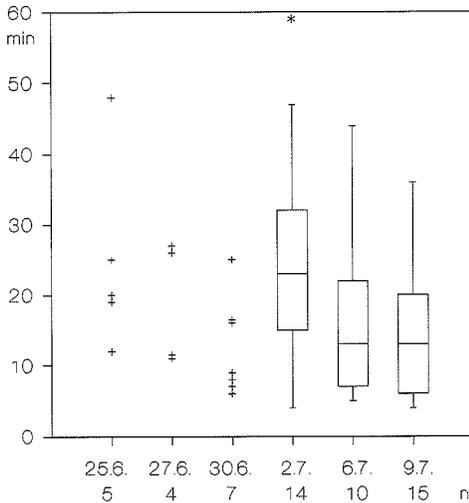
Jahr	Datum	Überwachung			Alter der Nestlinge (d)
		von	bis	Dauer	
1987	25. 6.	0725	1025	3 h 00 min	6
	27. 6.	0800	1015	2 h 15 min	8
	30. 6.	1300	1525	2 h 25 min	11
		1715	2000	2 h 45 min	
	2. 7.	0726	1315	5 h 49 min	13
	6. 7.	0715	1050	3 h 35 min	17
	9. 7.	0650	1200	5 h 10 min	20
1988	22. 6.	1025	1540	5 h 15 min	5
	23. 6.	0710	1245	5 h 35 min	6
	27. 6.	0700	1230	5 h 30 min	10
	29. 6.	0850	1415	5 h 25 min	12

erwerbsflügen), den Hauptbach unterhalb des Neststandortes (Abb. 5). Das ♀ hingegen suchte fast ausschliesslich (für 18 von 20 Fütterungen) oberhalb des Nests Nahrung. Vom 25. bis 30. Juni war das ♀ stets auf dem Nest, wenn das ♂ einen Fisch brachte. Es verliess auch sonst das Nest kaum. Vermutlich zerteilte es die Fische für die Nestlinge, da es unvorstellbar ist, dass die kleinen Nestlinge die ganzen Fische verschluckten. Das ♂ fütterte sicher auch ab und zu das am Nest verweilende ♀.

1988 änderte das ♂ die Reviernutzung im Lauf der Nestlingsentwicklung und je nach Be-

**Tab. 2.** Erbeutung von Fischen durch das Wasseramsel-♂ am Arnensee 1987. Mittlere Anzahl benötigter Tauchgänge bis zum Fangenerfolg ( $\pm$  Standardabweichung, n = Stichprobengrösse), Zeitdauer des Nahrungserwerbs pro Fisch und Behandlungszeit des Fisches (sec). – *Catching of fish by a male Dipper at the Lake of Arnen in 1987. The major part of the caught fish were brought to the nest, but the male also ate some itself. Mean number of dives until a successful catch ( $\pm$  standard deviation, n = sample size), foraging time and searching time (duration and sample size) are presented.*

Datum	Beobachtungsdauer	Anzahl Fische		Tauchgänge		Nahrungserwerb		Behandlungsdauer	
		Nestlingsnahrung	Verzehr durch ♂	Anzahl	n	Dauer (sec)	n	(sec)	n
25. 6.	3 h 00 min	5	3						
27. 6.	2 h 15 min	6	0						
30. 6.	5 h 10 min	11	2						
2. 7.	5 h 49 min	15	3	3,1 $\pm$ 1,5	13	30 $\pm$ 19	13	32 $\pm$ 9	14
6. 7.	3 h 35 min	11	0	2,5 $\pm$ 1,9	8	23 $\pm$ 22	8	33 $\pm$ 29	11
9. 7.	5 h 10 min	16	5	1,9 $\pm$ 1,1	15	24 $\pm$ 15	13	40 $\pm$ 32	14



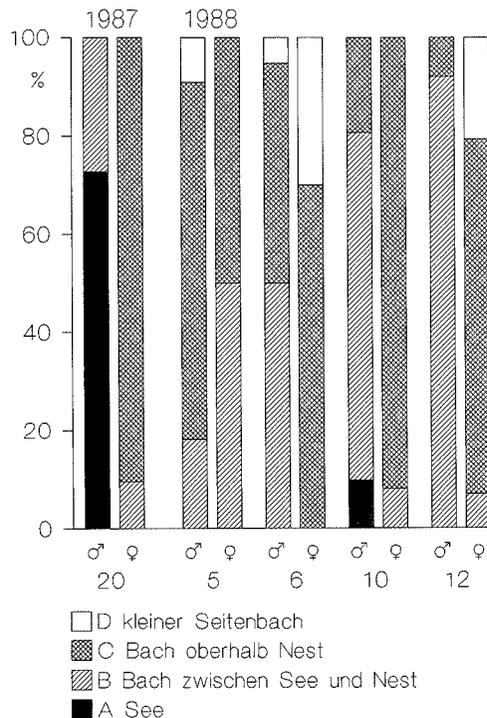
**Abb. 4.** Intervall zwischen zwei Fütterungen mit Fischen 1987 im Arnensee-Revier. Für die ersten drei Beobachtungstage sind wegen der kleinen Stichprobengrösse die Einzelwerte aufgetragen, für die zweiten drei Tage Median, unteres und oberes Quartil (Kasten) sowie kleinste und grösste normale Beobachtung (Linie) und Extremwerte (Stern). – *Interval between feedings with fish in 1987. For the first three days of observation the single values are shown because of the small sample size. For the other days, median, lower and upper quartile (box), smallest and biggest normal observation (line) and far outside values (stars) are indicated.*

teilung des ♀ an der Fütterung der Jungen (Abb. 5). Am 6. Nestlingstag (Alter der Nestlinge 5 Tage) verbrachte das ♀ nur 13,8 % der Zeit ausserhalb des Nestes. Es fütterte die Jungen zweimal, wozu es je einmal oberhalb und unterhalb des Neststandortes Nahrung holte. Das ♂ suchte das Futter hauptsächlich oberhalb des Nests (Revierabschnitt C, 16 von 22 Fütterungen). Während 3 von 4 Fütterungspausen (vgl. Kap. 2.3) hielt es sich unterhalb des Nests (Abschnitt B) auf. Am 7. Nestlingstag verbrachte das ♀ bereits 36,1 % der Zeit ausserhalb des Nestes und übernahm 21 % der Fütterungen. Es holte das Futter dazu ausschliesslich in den Revierabschnitten C und D. Das ♂ steigerte den Anteil der Nahrungsflüge in den Hauptbach unterhalb des Neststandortes auf 50 %. Am 11. Nestlingstag huderte das ♀ nicht mehr, 61,7 % der Fütterungen stammten

von ihm. Nur 4 der 50 Nahrungsflüge führten in den Hauptbach unterhalb des Neststandortes. 3 davon standen im Zusammenhang mit einer Fütterungspause. Das ♂ holte für 25 seiner 31 Fütterungen die Nahrung aus den Revierabschnitten A und B. Am 13. Nestlingstag führte das ♂ 63,3 % der Fütterungen durch, vor allem mit Futter aus dem Hauptbach (Revierabschnitt B). Das ♀ flog für 27 der 29 Nahrungsflüge in die Revierabschnitte C und D.

### 2.3. Fütterungsfrequenz

Die an 12 Bruten automatisch registrierte Fütterungsfrequenz zeigte eine kontinuierliche Zunahme der Anzahl Fütterungen pro Nestling



**Abb. 5.** Reviernutzung durch Wasseramsel-♂ und -♀ 1987 und 1988 am Arnensee. Die Ziffern geben das Alter der Nestlinge am jeweiligen Beobachtungstag an. – *Territory use by the ♂ and ♀ Dipper at the lake of Arnen. Abbreviation of the different parts of the territory as in Fig. 1. The numbers indicate the age of the nestlings.*

**Tab. 3.** Fütterungsfrequenz und -intervall für die Nestlinge am Arnensee 1987 und 1988. Alle Zeitangaben in Minuten. Bei den Fütterungsintervallen sind der Median und das untere bzw. obere Quartil angegeben. Am 22.6.1988 hat das ♀ die meiste Zeit auf dem Nest verbracht und sich unwesentlich an der Fütterung der Jungen beteiligt. F/h = Fütterungen pro Stunde; F/Nh = Fütterungen pro Nestling und Stunde. Für die Fütterungspausen und die Fütterungsperioden sind jeweils Median und Stichprobenumfang angegeben. Bei den Fütterungspausen steht zusätzlich der Prozentsatz der fütterungsfreien Zeit. – *Feeding frequency, feeding intervals and breaks (all in minutes) for the nestlings at the lake of Arnen in 1987 and 1988. For the feeding intervals the median and the lower and upper quartile are presented. On 22 June 1988, the ♀ spent most of the time on the nest and did contribute very little to the feeding of the nestlings. F/h = number of feedings per nestling, F/Nh = Number of feedings per nestling and hour. For the feeding breaks and feeding periods, median and sample size are presented. For the feeding breaks, additionally the percentage of time with no feedings is given.*

	9. 7. 87	22. 6. 88	23. 6. 88	27. 6. 88	29. 6. 88
Alter der Nestling (d)	20	5	6	10	12
<i>Fütterungsfrequenz</i>					
Anzahl Fütterungen	20	2	10	50	28
Anzahl Fütterungen	21	22	38	31	49
Total	41	24	48	81	77
F/h	7,9	4,6	8,6	14,7	14,2
F/Nh	2,6	1,2	2,2	3,7	3,6
<i>Fütterungsintervalle</i>					
Intervalle	12,0		33,5	4,0	6,0
unteres; oberes Quartil	5,5; 19,5		20,0; 38,0	2,0; 7,0	3,5; 13,5
Intervalle	8,0	10,0	6,5	6,5	4,0
unteres; oberes Quartil	5,5; 16,0	7,0; 15,5	4,0; 11,0	5,0; 11,0	3,0; 6,0
Intervalle Nestlinge	6,0	9,0	5,0	3,0	3,0
unteres; oberes Quartil	3,5; 8,5	7,0; 16,0	3,0; 9,0	1,0; 5,0	2,0; 5,0
<i>Fütterungspausen</i>					
Dauer (n)	22,5 (4)			22,0 (6)	34,0 (5)
Dauer (n)	29,0 (5)	35,0 (4)	20,0 (5)	25,5 (4)	23,0 (5)
Dauer (n) Nestlinge	22,0 (4)	31,2 (4)	22,1 (4)	14,4 (7)	10,6 (9)
% Zeit	29,4	46,3	26,7	34,4	31,4
<i>Fütterungsperioden</i>					
Dauer (n)	45,0 (4)	39,5 (4)	53,5 (4)	28,0 (7)	22,0 (9)
Fütterungen/Periode	9,0	6,0	13,0	14,0	9,0

und Stunde bis zum Alter der Nestlinge von 10–12 Tagen. Anschliessend blieb sie konstant bis zum Tag vor dem Ausfliegen (22–23 Tage). Die Fütterungsaktivität hatte eine deutliche Spitze in den ersten zwei Fütterungsstunden (ab Mitte Mai stets vor 07.00 Uhr). Während des Rests des Tages blieb sie recht ausgeglichen und wurde nur von Ereignissen wie starkes Hochwasser beeinflusst (Breitenmoser-Würsten 1997b).

1988 nahm die Fütterungsfrequenz am Arnensee von 4,6 pro Stunde am 6. Nestlingstag (22. 6.) auf 14,7 am 11. Nestlingstag (27. 6.) zu (Tab. 3). Die Fütterungsfrequenz am 27. und 29. Juni unterschied sich nicht mehr. Jeder

Nestling erhielt an den beiden Tagen pro Stunde 3,7 bzw. 3,6 Futterportionen. Die Beteiligung der Geschlechter war jedoch kompensatorisch (Abb. 6;  $\chi^2 = 10,02$ ,  $p < 0,01$ ). 1987 war die Frequenz tiefer. Die Eltern fütterten die 20 Tage alten Nestlinge 7,9-mal pro Stunde und pro Nestling und Stunde 2,6-mal.

1987 waren die Mediane der Intervalle zwischen zwei Fütterungen für beide Geschlechter und für die Nestlinge doppelt so lang wie für die 10- und 12-tägigen Jungen von 1988 (Tab. 3; Kruskal-Wallis-Test, alle  $p < 0,01$ ).

Die Anzahl Fütterungspausen für die Nestlinge nahm 1988 im Verlauf der Jungenentwicklung zu (Abb. 6). Die einzelnen Pausen

wurden dagegen kürzer (Kruskall-Wallis  $H = 16,320$ ,  $p = 0,001$ ). Am 6. Nestlingstag machten die Pausen knapp die Hälfte der Beobachtungszeit aus, später noch etwa ein Drittel.

Entsprechend den Pausen haben sich auch die Fütterungsphasen 1988 im Verlauf der Nestlingsentwicklung verändert (Abb. 6, Tab. 3): Die Anzahl hat zu- und die Dauer abgenommen. Die Anzahl Fütterungen pro Phase war am 11. Nestlingstag am höchsten. Am 9. Juli 1987 brachten die Eltern pro Fütterungsintervall gleich häufig Nahrung ans Nest wie am 13. Nestlingstag 1988. Die Dauer einer solchen Phase war jedoch doppelt so lang (Tab. 3) und die Anzahl nur halb so gross, was eine geringere Fütterungsfrequenz zur Folge hatte.

Die Werte aus dem Revier Arnen sind in beiden Jahren deutlich tiefer als die Resultate aus den automatischen Fütterungsfrequenzmessungen (Breitenmoser-Würsten 1997b) (Tab. 4). Die Nestlinge entwickelten sich aber trotz der geringeren Fütterungsrate gut. Für beide Jahre befinden sich die Gewichte im Bereich aller übrigen Bruten der entsprechenden Brutgrösse.

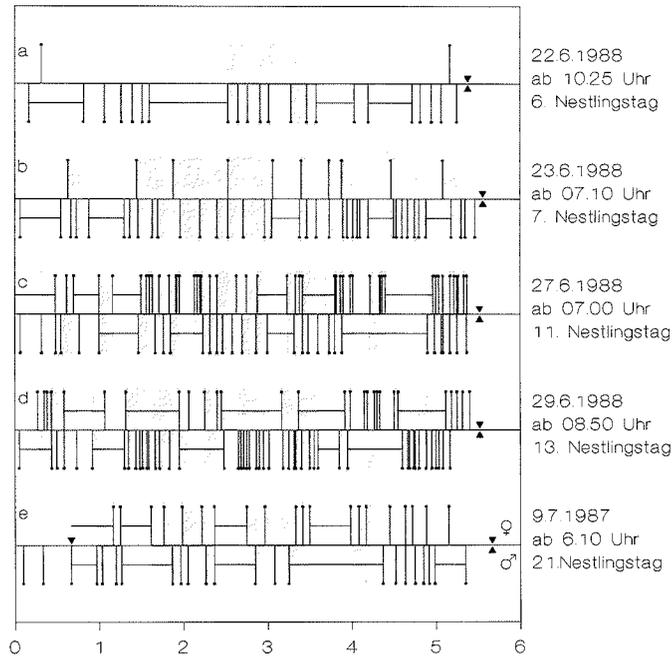
#### 2.4. Energetische Betrachtung

Bei der Untersuchung der Nestlingsnahrung mittels Halsringproben im Saanenland brach-

ten die Eltern pro Fütterung im Mittel 6,1 Beutetiere ans Nest (Breitenmoser-Würsten 1997a). Für ältere Junge betrug die Länge dieser Beutetiere im Mittel 11,5 mm. Eine solche Futterportion hatte eine Biomasse von 210,1 mg Frischgewicht (Wasseranteil 84 %; Cummins & Wuycheck 1971 und eigene Messungen). Die Schätzung der Grösse der Fische von 4 cm geschah im Vergleich zur Schnabellänge der Wasseramsel ( $M_{30} = 16$  mm, Glutz von Blotzheim & Bauer 1985, S. 966). Die Biomasse eines solchen Fisches beträgt nach Peter (1987) 618 mg Frischgewicht (Wasseranteil 78 %; Documenta Geigy 1960, Meyer 1973). Die mit einem Fisch ans Nest gebrachte Biomasse ist damit 2,9-mal grösser als bei der Fütterung mit Benthostieren. Der Energiegehalt einer Futterportion Benthostiere betrug 0,7 kJ, jene einer Fischportion 3,9 kJ (Energiewerte aus Cummins & Wuycheck 1971). Die Wasseramseln fütterten somit ihren Jungen am 9. Juli 1987 bei einer Mischnahrung von Fischen (73,6 % Biomassenanteil) und Benthostieren (26,4 %) 15,5 kJ/h und 1988 mit ausschliesslich Benthostieren am 11. und 13. Nestlingstag nur 10,5 kJ/h. Die höhere Energiezufuhr von 1987 erreichten die Eltern mit einer 1,8–1,9-mal geringeren Fütterungsfrequenz (7,9 gegenüber 14,2 bzw. 14,7 Fütterungen/h; Tab. 3).

**Tab. 4.** Fütterungsfrequenz und Nestlingsentwicklung im Revier Arnen im Vergleich zu den Zahlen der automatisch registrierten Bruten (Breitenmoser-Würsten 1997b) und dem Wachstum aller übrigen gewogenen Bruten der entsprechenden Brutgrösse (Breitenmoser-Würsten 1997a). F/Nh = Fütterungen pro Nestling und Stunde. Für die Nestlingsentwicklung sind Mittelwert und Standardabweichung angegeben. – *Feeding frequency and development of the nestlings at the lake of Arnen in comparison with figures from automatically registered feeding frequency and nestling growth (mean  $\pm$  standard deviation) of broods with the same number of nestlings from elsewhere in the study area. F/Nh = feedings per nestling and hour.*

Jahr	1987			1988
	Datum	27.6.	30.6.	9.7.
Alter der Nestlinge (Tage)	8	11	20	10
Anzahl Nestlinge	3	3	3	4
Fütterungsfrequenz F/Nh				
Revier Arnen			2,6	3,7
Automat. Registrierung			3,6–6,8	3,8–6,9
Nestlingsentwicklung				
Gewicht Revier Arnen	33,7 $\pm$ 4,6	43,3 $\pm$ 2,5		38,3 $\pm$ 2,4
Gewicht übrige Bruten	33,1 $\pm$ 3,4	44,0 $\pm$ 3,5		39,3 $\pm$ 4,2
HS-9 Revier Arnen	6,0 $\pm$ 1,0	14,2 $\pm$ 1,0		10,8 $\pm$ 0,6
HS-9 übrige Bruten	5,7 $\pm$ 0,4	13,7 $\pm$ 1,7		10,8 $\pm$ 1,5



**Abb. 6.** Fütterungsfrequenz, -pausen und -phasen des Wasserramselpaars am Arnensee 1987 (e) und 1988 (a–d). Die Nadeln stehen für die einzelnen Fütterungen des ♀ (oberhalb der Linie) und des ♂ (unterhalb der Linie). Die Pfeile markieren Beobachtungsbeginn – falls nicht identisch mit dem linken Abbildungsrand – und Beobachtungsende. Auf der x-Achse sind die Beobachtungsstunden aufgetragen. Die gerasterten Blöcke bezeichnen Fütterungsphasen für die Nestlinge. Dazwischen liegen die Fütterungspausen. Die Fütterungspausen für die Eltern sind mit horizontalen Linien auf halber Nadelhöhe markiert. Der Beobachtungstag von 1987 steht zu unterst, damit (d) und (e) direkt vergleichbar sind. – *Feeding frequency, feeding breaks and periods of feeding activities of the Dippers at the lake of Arnen in 1987 (e) and 1988 (a–d). The spikes represent feedings by the ♀ (above the line) and the ♂ (below the line) Dipper. The arrows mark the beginning (if not identical with the left margin) and the end of the observation period (x-axis: hours of observation). The shaded blocks indicate the feeding periods for the nestlings. In between are feeding breaks. The feeding breaks for the parents are marked by a horizontal line halfway up the spikes.*

### 3. Diskussion

#### 3.1. Fisch als Nahrung für die Wasserramsel

Bisherige Untersuchungen zur Bedeutung von Fischen als Nahrung für die Wasserramsel zeigten, dass vor allem im Herbst und Winter Fische erbeutet werden (Glutz von Blotzheim & Bauer 1985, S. 1017; Spitznagel 1992). So glückten Richter (1955) in 3 Jahren 24 Beobachtungen von fischenden Wasserramseln vor allem in den frühen Morgenstunden der kalten Jahreszeit. Jost (1975b) fand an den Bächen von Rhön und Vogelsberg in Osthessen in 25 von 458 Speiballen Fischreste, 16 davon in den

Monaten Oktober – Januar. Spitznagel (1985) ermittelte im Südschwarzwald nach Speiballenuntersuchungen 68 Fischfänge, wovon 61 in den Monaten September bis Januar erfolgten. Im gleichen Gebiet wurde bei 108 ganzjährig durchgeführten Beobachtungsexkursionen 55-mal der Verzehr von Fischen nachgewiesen; davon lagen 49 Beobachtungen in den Monaten Oktober bis Februar (Spitznagel 1992). Koch (1995) beobachtete im Sihlital 51 von 54 Fängen in den Monaten September bis November. Auch in Norwegen erfolgten die meisten Beobachtungen vom Erbeuten von Fischen im Herbst und Winter (Stenberg 1978). Wasser-

amseln scheinen Fische vor allem in der kalten Jahreszeit als Gelegenheitsnahrung zu fangen, da in diesen Monaten ein Nahrungsengpass herrscht, weil viele Insektenarten erst in kleinen Larvenstadien vorhanden sind (Jost 1975a, Spitznagel 1985 und 1992, Breitenmoser-Würsten 1994), und weil andererseits die Fische bei Kälte besonders leicht zu erbeuten sind (Glutz von Blotzheim 1985, S.1017). Während im Sihltal ♂ häufiger als ♀ und Adulte häufiger als Jungvögel Fische fingen (Koch 1995), beobachtete Spitznagel (1992) im Südschwarzwald vor allem ♀ und Jungtiere beim Erbeuten der Fische. Seine Befunde stimmen mit den Resultaten der Fütterungsexperimente von Jost (1975a) in Gefangenschaft überein. In diesen Experimenten frassen Jungvögel eher Fische als Adulte (in 11 von 18 Versuchen gegenüber 2 von 17) und ♀ eher als ♂ (in 7 von 20 Versuchen gegenüber 6 von 15). Es gibt aber auch Gefangenschaftsexperimente, bei denen Fische nicht genommen worden sind (Herrmann 1893). Die Beobachtungen im Revier Arnen heben sich in jeder Hinsicht von den bisherigen Befunden ab: Ausschliesslich das ♂ fischte hauptsächlich für seine Jungen in einer Jahreszeit mit einem optimalen Angebot an im Wasser lebenden Insektenlarven.

### 3.2. Fische – eine optimale Beute für die Wasseramsel während der Jungenaufzucht?

Nach den Optimalitätsmodellen versuchen Tiere, Nahrung mit maximaler Effizienz zu gewinnen. Dabei spielen Faktoren wie Nährwert, Suchzeit und Bearbeitungsdauer der Beute eine wichtige Rolle (u.a. Übersicht in Pyke et al. 1977, Krebs & McCleery 1984, Krebs et al. 1983). Der Nettoenergiegewinn wird durch eine lange Suchzeit oder Bearbeitungsdauer reduziert. Die Wasseramsel ist während der Brutzeit ein typisches Beispiel einer Art, die an einem Ort Nahrung sucht und sie an einen zentralen Platz – das Nest – zurückfliegt (central place foraging). Sie bringt dabei normalerweise mehrere Beutetiere ans Nest (multiple-prey loader; Krebs et al. 1983). Das Optimalitätsmodell sagt voraus, dass die Eltern umso mehr Nahrung ans Nest bringen, je weiter entfernt sie Nahrung suchen. Es lohnt sich für sie nur

weit weg zu fliegen, wenn dort ergiebige Nahrungsgründe vorhanden sind.

Die kleinen Fische im Arnensee waren für die Wasseramseln verhältnismässig grosse Beutetiere mit einem hohen Energiegehalt. Die Suchzeit war minimal, da die Fische stets in grosser Zahl am gleichen Ort vorhanden waren. Die benötigte Zeit für die Erbeutung eines Fisches hing in erster Linie von der Erfahrung des ♂ ab, da der Zeitaufwand für den Fischfang in wenigen Tagen reduziert wurde. Die mittlere Behandlungszeit der Fische war mit 35,2 sec (n = 39) jedoch bedeutend im Vergleich zu jener von aus dem Wasser stammenden Insektenlarven ( $9,3 \pm 4,1$  sec, n = 30 Beutetiere, meist Köcherfliegenlarven). Spitznagel (1992) stellte interessanterweise wesentlich höhere Behandlungszeiten fest: im Südschwarzwald brauchten die Wasseramseln für das Bearbeiten eines Fisches im Mittel 54,8 sec (n = 27), was darauf hindeuten könnte, dass das im Mittel ♂ am Arnensee durch das häufige Erbeuten von Fischen die Behandlungszeit senken konnte. Trotz des erhöhten Aufwandes für die Behandlung und der beachtlichen Flugstrecke blieben die Fische wegen des hohen Energiegehalts und der kurzen Suchzeit für die Wasseramsel eine profitable Beute in einer Zeit hohen Energiebedarfs. Die Nestlinge erhielten aber an allen Tagen auch Insektenlarven. Am 9. Juli 1987 machten diese z.B. 26,4 % (Biomassenanteil) der Nahrung aus. Das einfache Energiemaximierungsmodell trifft also für Wasseramseln nicht zu. Die Qualität der Nahrung für die Jungen spielt neben der Quantität eine sehr wichtige Rolle. Einseitige Ernährung hat einen negativen Einfluss auf die Entwicklung der Nestlinge. Tinbergen (1981) fand bei Staren auf Schiermonnikoog/Niederlande, dass die Jungen bei ausschliesslicher Fütterung mit Tipulidenlarven wässrigen Kot ausschieden, der das Nest stark verschmutzte und die Federn der Jungen verklebte. Dies führte zu einer Unterkühlung der Nestlinge und teilweise zu deren Tod. Schneefinken im Gebiet Eigergletscher fütterten ihren Jungen neben den energiereichen, im Überfluss an den Schneeändern vorhandenen Tipulidenlarven stets auch Lepidopterenraupen (Heiniger 1988). Effizienz bei der Nahrungsgewinnung

kann auch bedeuten, eine maximale Aufnahme für spezifische Nährstoffe zu erreichen, was mit einer Mischdiät möglich wird (Stephens & Krebs 1986).

Fische gehören nicht zur Vorzugsnahrung von Wasseramseln. Das Angebot ist zu gering, wenig vorhersagbar und kann nur ganz lokal und zeitlich eng beschränkt interessant sein wie im Fall des Reviers Arnen, wo plötzlich Fische in für die Wasseramsel erbeutbarer Grösse vorhanden waren. Das Wasseramsel-♂ hatte in kurzer Zeit einen Beutewechsel vorgenommen (switching nach Murdoch & Oaten 1975). Es hatte wohl alle seine bisherigen Bruten an der Saane mit Insektenlarven aus dem Wasser grossgezogen (Breitenmoser-Würsten 1997a). Der Wechsel ins Revier Arnen liess es häufiger als bisher auf Fische idealer Grösse treffen. Die Effizienz beim Fangen dieses Beutetyps konnte es offenbar durch Lernen steigern (Tab. 3). Im Gegensatz zur Hypothese von Murdoch & Oaten (1975), nach der der Beutewechsel als Folge der relativen Beutedichte ausgedrückt wird, dürfte er sich in diesem Fall auf die absolute Dichte oder Begegnungsrate beziehen, wie es Hughes (1979) für optimale Nahrungsmodelle vorgeschlagen hatte. Der Wechsel war aber nicht vollständig. Die Bedeutung der Nährstoffzusammensetzung der Beutetypen müsste in künftigen Modellen zur optimalen Nutzung mehr Platz einnehmen.

**Dank.** Ganz herzlich danken möchte ich allen, die zum Gelingen der vorliegenden Arbeit beigetragen haben: Prof. Glutz von Blotzheim begleitete die Arbeit mit viel Interesse und bot vielseitigste Unterstützung. F. Bernhart, M. Jakob, Dr. A. Kappeler und Urs halfen bei den Direktbeobachtungen. Urs ermöglichte mit seinen mutigen Tauchgängen das Vermessen der Jungen und sorgte für die nötige Unterstützung am Schreibtisch. Den beiden Reviewern danke ich für ihre wertvollen Anregungen.

### Zusammenfassung

Im Rahmen ökologischer Untersuchungen an Wasseramseln im Saanenland konnte im Sommer 1987 ein ♂ bei der Erbeutung von Fischen für die Jungenaufzucht beobachtet werden. Im Arnensee, einem Stausee, setzte der lokale Fischereiverein im Früh-

jahr kleine Forellen aus, die zur Brutzeit eine Länge von 4–6 cm erreicht hatten. 1988 massen diese bereits etwa 17 cm und kamen als Nahrung für die Wasseramsel nicht mehr in Frage. Die vorliegende Arbeit untersucht den Einfluss dieses zeitlich beschränkt und lokal geklumpt auftretenden Nahrungsangebots auf die Fütterungsfrequenz und die Reviernutzung des Wasseramselpaares durch den Vergleich der beiden Jahre. 1987 erbeutete das ♂ 2,5–3,6 Fischchen/Stunde, wovon es 13 % selber frass. Die Wasseramseln fütterten ihren Jungen 1987 bei einer Mischnahrung von 73,6 % Fischen (Biomassenanteil) und 26,4 % Benthostieren 15,5 kJ/h, 1988 bei nur Insektenlarven aus dem Wasser lediglich 10,5 kJ/h. Die Wahl von Fischen als Aufzuchtfutter führte nicht nur zu erhöhter Energiezufuhr, sondern erlaubte, die Fütterungsfrequenz auf die Hälfte zu reduzieren. 1987 nutzte das ♂ neben dem See vor allem den Hauptbach zwischen See und Nest zur Nahrungssuche. Hier erbeutete es Benthostiere und leistete damit seinen Beitrag an die Mischkost. 1988 schränkte es die Reviernutzung im Verlauf der Nestlingsentwicklung und in Abhängigkeit von der Beteiligung des ♀ an den Fütterungen der Jungen ein. Nutzte es zu Beginn das ganze Revier, holte es später das Futter wiederum vor allem aus dem Hauptbach zwischen See und Nest. Die Nutzung der Fische als Nahrung für die Nestlinge stimmt nur teilweise mit den Vorhersagen der Modelle zur optimalen Nutzung überein, da diese der Qualität der Nahrung zu wenig Gewicht beimessen.

### Literatur

- BREHM, C. L. (1855): Der vollständige Vogelfang. Weimar.
- BREITENMOSER-WÜRSTEN, CH. (1988): Zur Brutbiologie der Wasseramsel (*Cinclus cinclus*) im Saanenland (Berner Oberland, Schweizer Nordalpen). Ökol. Vögel 10: 119–150. – (1994): Die Fließgewässerfauna im System der Saane (Berner Oberland, Schweizer Nordalpen) als Grundlage der Nahrungsökologie der Wasseramsel (*Cinclus cinclus*). Mitt. Schweiz. entomol. Ges. 67: 77–135. – (1997a): Nestlingsnahrung und Jungenentwicklung der Wasseramsel *Cinclus cinclus* in Abhängigkeit vom Nahrungsangebot im Saanenland (Berner Oberland, Schweizer Nordalpen). Ornithol. Beob. 94: 295–330. – (1997b): Zur Ökologie der an Fließgewässer gebundenen Wasseramsel und Bergstelze im Saanenland (Schweizer Nordalpen). Diss. Univ. Bern, 287 S.
- BREITENMOSER-WÜRSTEN, CH. & C. MARTI (1987): Verbreitung und Siedlungsdichte von Wasseramsel *Cinclus cinclus* und Bergstelze *Motacilla cinerea* im Saanenland (Berner Oberland). Ornithol. 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.
- CREUTZ, G. (1986): Die Wasseramsel. Wittenberg Lutherstadt.
- CUMMINS, K. W. & J. C. WUYCHECK (1971): Caloric equivalents for investigations in ecological energetics. *Mitt. Int. Ver. Limnol.* 18: 1–158.
- DAUT, C. (1908): Ist die Wasseramsel wirklich ein arger Fischfeind? *Ornithol. Beob.* 6: 61–62.
- Documenta Geigy Wissenschaftliche Tabellen (1960): Chemische Zusammensetzung der Nahrungsmittel Wurstwaren – Fisch. S. 482.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N. & K. M. BAUER (1985): Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Bd. 10: Passeriformes (1. Teil), Motacillidae – Prunellidae. Wiesbaden. (*C. cinclus* S. 957 – 1020).
- HEINIGER, PH. H. (1988): Anpassungsstrategien des Schneefinken (*Montifringilla nivalis*) an die extremen Umweltbedingungen des Hochgebirges. Diss. Phil.-nat Fakultät Univ. Bern. Typoskript.
- HERRMANN, A. (1893): Mein Wasserschmätzer. *Ornithol. Monatsschr.* 18: 34–39.
- HESS, A. (1914): Schutz der Wasseramsel. *Ornithol. Beob.* 11: 211–212.
- HILTY, D. (1993): Bestandsaufnahme, Brutbiologie und Nestlingsnahrungsanalyse bei der Wasseramsel (*Cinclus cinclus*). Diplomarbeit Univ. Zürich.
- HUGHES, R. N. (1979): Optimal diets under the energy maximization premise: the effects of recognition time and learning. *Amer. Nat.* 113: 209–221.
- JOST, O. (1975a): Zur Ökologie der Wasseramsel (*Cinclus cinclus*) mit besonderer Berücksichtigung ihrer Ernährung. *Bonn. Zool. Monogr.*, Nr. 6, 183 S.
- JOST, O. (1975b): Fisch-Otolithen in Speiballen der Wasseramsel. *Natur und Museum* 105: 283–285.
- KOCH, B. (1995): Fische in der Nahrung von Wasseramseln *Cinclus cinclus*. *Acta ornithoecol.* 3: 155–158.
- KÖNIG, C. (1963): Ist die Wasseramsel (*Cinclus cinclus* L.) fischereischädlich? Veröff. Landesst. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. 31: 165–168.
- KREBS, J. R., D. W. STEPHENS & W. J. SUTHERLAND (1983): Perspectives in optimal foraging. In: A. I. BRUSH & G. A. CLARK Jr. (eds): *Perspectives in ornithology*. Cambridge.
- KREBS, J. R. & R. H. MCCLEERY (1984): Optimization in behavioural ecology. In: J. R. KREBS & N. B. DAVIES (eds): *Behavioural Ecology – an evolutionary approach*. Oxford.
- MARTI, C. & CH. BREITENMOSER-WÜRSTEN (1990): Brutbiologie der Bergstelze *Motacilla cinerea* im Saanenland im Vergleich zu jener der Wasseramsel *Cinclus cinclus*. *Ornithol. Beob.* 87: 13–29. – (1991): Nestlingsnahrung und Fütterungsfrequenz der Bergstelze *Motacilla cinerea* im Saanenland. *Ornithol. Beob.* 88: 265–285.
- MEYER, V. (1973): *Fische und Fischerzeugnisse*. Berlin.
- MURDOCH, W. W. & A. OATEN (1975): Predation and population stability. *Adv. Evol. Res.* 9: 1–130.
- 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. & M. A. BOILSTONE (1985): Dippers feeding on fish. *Brit. Birds* 78: 241–242.
- 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.
- ORMEROD, S. J. & S. J. TYLER (1991): Exploitation of prey by a river bird, the Dipper *Cinclus cinclus* (L.), along acidic and circumneutral streams in upland Wales. *Freshwater Biology* 25: 105–116.
- PETER, A. (1987): Untersuchungen über die Populationsdynamik der Bachforelle (*Salmo trutta fario*) im System der Wigger, mit besonderer Berücksichtigung der Besatzproblematik. Diss. ETH Nr. 8307, Zürich.
- PYKE, G. H., H. R. PULLIAM & E. L. CHARNOV (1977): Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *Quart. Rev. Biol.* 52: 137–154.
- REUTER, U. (1899): Die Wasseramsel oder der Wasserstar. *Gef. Welt* 29: 231–232.
- RICHTER, H. (1955): Zur Ernährung der Wasseramsel (*Cinclus c. aquaticus*). *Beitr. Vogelk.* 4: 139–142.
- SHAW, T. (1979): Prey selection by breeding Dippers. *Bird Study* 26: 66–67.
- SPITZNAGEL, A. (1985): Jahreszeitliche Veränderungen im Nahrungsangebot und in der Nahrungswahl der Wasseramsel (*Cinclus cinclus aquaticus*). *Ökol. Vögel* 7: 239–325. – (1992): Dippers and fishes. *Cinclus Scandinavicus* 5: 24–30.
- STENBERG, I. (1978): Notater om næringsvalg og sosial atferd hos fossekall, *Cinclus cinclus*. *Vår Fuglefauna* 1: 7–10.
- STEPHENS, D. W. & J. R. KREBS (1986): *Foraging theory*. Princeton.
- TINBERGEN, J. M. (1981): Foraging decisions in Starlings (*Sturnus vulgaris*). *Ardea* 69: 1–67.
- TSCHUDI, F. VON (1868): *Das Thierleben der Alpenwelt*. Leipzig.
- VOLLNHOFFER, P. (1906): Über die fischwirtschaftliche Bedeutung der Wasseramsel. *Erdészeti Kisérletek* 8: 1–81 (ungarisch).
- WILKINSON, L. (1990): *SYSTAT: The System for Statistics*. Evanston.

Manuskript eingegangen 6. April 1999

Bereinigte Fassung angenommen 23. August 1999