ÖKO-ETHOLOGISCHE UNTERSUCHUNG DES NAHRUNGS-ERWERBS DER GRAUGANS (ANSER ANSER) IM SEEWINKEL (NEUSIEDLERSEEGEBIET)

Dissertation zur Erlangung
des akademischen Grades
des Doktors der Philosophie
an der Universität Wien,
eingereicht von

GERALD-MICHAEL DICK

Wien, im September 1985

Inhaltsverzeichnis

	Danksagung	1
1.	Einleitung	2
2.	Material und Methode	8
3.	Untersuchungsgebiet	13
4.	Ergebnisse	17
	4a. Die Habitate und ihre Wahl	17
	4b. Habitat und Truppgröße	29
	4c. Nahrungserwerb und Gruppe	34
	4d. Wachsamkeitsverhalten und Gruppe	47
	4e. Feindeinwirkung und Gruppenleben	65
	4f. Aggression und Gruppe	69
	4g. Bewertung der Gänse-Habitate	72
5.	Diskussion	76
6a.	Zusammenfassung	88
6b.	Summary	91
7.	Literatur	94
	Curriculum vitae	109

D a n k s a g u n g

Für die außergewöhnliche wissenschaftliche Betreuung, sowie für die Erstellung der Computerprogramme zur Auswertung der Daten schulde ich Herrn Doż.Dr.H.Winkler Dank. Herrn Prof.-Dr.K.Lorenz danke ich für die Vermittlung mit seiner Forschungsstelle in Grünau im Almtal und Fräulein A.Schlager für den fruchtbaren, freundschaftlichen Gedankenaustausch. Für den theoretischen Hintergrund der Arbeit halfen mir zahlreiche Diskussionen mit meinem Freund J.Rauer, Herrn Dr.J.Rooth, Frau Doz.Dr.I.Würdinger und Herrn Prof.Dr.V.C.Wynne-Edwards. Für die Hilfestellung bei botanischen Problemen danke ich Frau Dr.B.Peer.

Der Aufenthalt im Seewinkel war nur durch die bereitwillige Unterstützung durch die Biologische Station Neusiedlersee in Illmitz (Dr.F.Sauerzopf und Dr.A.Grüll) möglich. Die Gänsedarstellungen verdanke ich meinem Freund H.P.Kollar und die Bereitstellung des Fuchses meinem Freund P.Sackl.

1. Einleitung

Die Beziehung zwischen Mensch und Gans läßt sich bis in die Zeit der Römer zurückverfolgen, die diesem Tier wohl weniger rein wissenschaftliches, sondern vorwiegend kulinarisches Interesse entgegenbrachten. Aber auch für die Funktion des Wachehaltens war die Gans durch ihr lautes Geschnatter hervorragend geeignet. Als Stammform all dieser domestizierten Gänse gilt die Graugans (Anser anser), die systematisch zur Ordnung der Anseriformes, zur Familie der Anatidae und hierin zum Tribus Anserini gehört (Johnsgard 1961, 1978), und in zwei Rassen gegliedert wird (Bauer & Glutz 1968): Die westliche, gelbschnäbelige Rasse Anser anser anser (Linné 1758) ist die Nominatform und brütet in Skandinawien, dem Baltikum, den Wattenmeergebieten der Nordsee und Schottland sowie Island; Die östliche, rosaschnäbelige Rasse Anser anser rubrirostris (Swinhoe 1871) erreicht vom Osten her auf der Linie zwischen Südmähren (CSSR) und Neusiedlersee ihre westliche Verbreitungsgrenze. Die Details dieser Rassengliederung sind jedoch nicht geklärt und so soll nur allgemein auf das große Verbreitungsareal der Graugans von Schottland und Island im Nordwesten über Skandinawien, Mittel- und Osteuropa bis nach Asien und Westsibirien hingewiesen werden (Ogilvie 1978, Hudec & Rooth 1970, Owen 1980), wobei in Norwegen sogar der Polarkreis überschritten (bis 71°N) wird.

In Österreich konzentriert sich das natürliche Vorkommen, nebst Einzelnachweisen aus dem nördlichen Waldviertel und

den Marchauen (Ornithologischer Informationsdienst 1985), auf das Neusiedlersee-Gebiet im Burgenland. Die Neusiedlersee - Population überwintert in Tunesien und Algerien (Timmermann, Mörzer-Bruyns & Philippona 1976, Triebl 1984), es sind aber auch Zusammenhänge mit nordischen Mauserplätzen (Böck 1979, Essen & Beinert 1982) und eine nachbrutzeitliche Verlagerung des österreichischen Graugansbestandes nach Südmähren in der CSSR (Dick, Hudec & Machácek 1984) durch Ringfunde und Beobachtungen belegt.

Was die Themenstellung dieser Untersuchung betrifft, so muß zunächst auf das bereits Jahrzehnte währende Forschungsinteresse von Konrad Lorenz und seinen Schülern hervorgehoben werden. Durch ihre Arbeiten ist das Verhaltensinventar der Graugans sehr gut bekannt. In den Anfängen war es vor allem das Phänomen der Prägung, namentlich die Prägung der Nachfolgereaktion, das den Schwerpunkt der Forschungen bildete. Das Vorkommen dieses Prägungsvorganges hat bereits Heinroth (1911) erkannt und beschrieben, eine detaillierte Analyse befindet sich bei Lorenz (1935). In der Folge interessierten besonders die angeborenen Verhaltensweisen beziehungsweise Instinkthandlungen, die Lorenz & Tinbergen (1939) in ihrer Studie über die Eirollbewegung der Graugans untersuchten. Der Zweikomponenten-Aufbau dieser Instinkthandlung, bestehend aus einem steuernden und einem starren, angeborenen Teil verhalf der Graugans abermals zu einer über ihre systematischen Grenzen hinwegreichenden Bedeutung für die damals junge Forschungsrichtung der Ethologie. Abgesehen von diesen in jedem ethologischen Lehrbuch

nachlesbaren, grundlegenden Erkenntnissen, wurde nachfolgend das Sozialverhalten dieser Art bearbeitet. Anhand des Triumphgeschreis hat Fischer (1965) vor allem die Paarbildung und den Familienzusammenhalt untersucht. Andere Arbeiten aus der Lorenz-Schule befassen sich mit der Brutbiologie (Kalas 1979), mit der Rangordnung in der Geschwisterschar (Kalas 1977) und mit den Rangordnungsbeziehungen von Gänsefamilien (Schlager 1981). Aus den vorhin dargestellten Fragestellungen geht hervor, daß der Beobachter den zu beobachtenden Objekten sehr nahe sein muß, beziehungsweise die Tiere vor ihm keine Scheu zeigen dürfen und die sozialen bzw. verwandtschaftlichen Beziehungen bekannt sein müssen. All dies ist nur mit Gänsen möglich, die auf den Menschen geprägt sind und daher den Beobachter sehr nahe an sich heranlassen.
Im Gegensatz zu dieser unnatürlichen Situation, in der die Tiere auch auf das Futter des Menschen angewiesen sind (Lorenz 1978a), steht der natürliche Lebensraum, in dem wiederum nur andere Fragen zu klären möglich sind.

Die Forderung nach dem Aufsuchen der Umwelten der Tiere hat schon Uexküll (1909, 1937) aufgestellt. Die ersten Verknüpfungen zwischen artspezifischen Verhaltensweisen und den Eigentümlichkeiten der Natur hat Koenig (1952) in seiner umfassenden Freilandarbeit vom Neusiedlersee dargetan. Daß der natürliche Lebensraum nicht nur großen Einfluß auf Verhaltensweisen und deren Entwicklung (Wickler 1959, 1961), sondern auch über den Umweg der natürlichen Selektion im Darwin'schen Sinne (Darwin 1859)

direkt in die Evolution eingreift (Mayr 1959, Riedl 1976) ist eine Tatsache, die in der klassischen Ethologie eine entscheidende Wende vom Schwerpunkt der Instinktforschung hin zur ökologisch orientierten Verhaltensforschung bewirkte.
Diese Verhaltensökologie beschäftigt sich nicht ausschließlich mit kausalen Verhaltensanalysen, die für sich alleine meist unverständlich bleiben müssen, sondern liefert hierzu Beiträge durch ihre hauptsächlich funktionell orientierten Fragestellungen (z.B. Vogel et al.1973). Im Anschluß an die Überlebensfrage galt es zunächst Modelle und Theorien zu entwickeln, die das Zusammenspiel der täglichen Bedürfnisse eines Tieres, wie Fressen, Feindabwehr, Putzen oder Sozialkontakt mit der Umweltsituation erklärlich machten. Ohne also über empirische Daten zu verfügen, wurden die Randbedingungen für diverse Annahmen einfach definiert. Dies führte zwangsläufig zu einer starken Vereinfachung der Tatsachen, hatte aber den großen Vorteil einer mathematischen Behandlung zugänglich zu sein. Die dem wirtschaftlichen Denken entlehnte Kosten-Nutzen - Analyse führt zu optimalen Verhaltensvoraussagen, die dann empirisch überprüft werden müssen. Unter den ökologischen Optimierungstheorien (Cody 1974) sind besonders die "optimal foraging"- Modelle zu nennen (MacArthur & Pianka 1966, Emlen 1966, Schoener 1969, 1971, 1979, Pulliam 1974, Charnov 1976a, Krebs 1977, Maynard Smith 1978). All diese Ansätze nehmen an, daß das Individuum die Nahrungsaufnahme beziehungsweise den Energiegewinn maximiert, daß die Beuteverteilung gleichmäßig ist und daß zum Beispiel ein bestimmter Beutetyp, wenn ange-

troffen, entweder immer oder nie angenommen wird. Diese kleine Auswahl etwas problematischer Annahmen weist auf die Verzerrung der natürlichen Gegebenheiten hin, abgesehen davon, daß es ja nicht nur eine Lösung zu einem Problem geben mag und die Definition des Optimalen bei unbekannten Randfaktoren unmöglich ist. Im Anschluß an die errichteten Theoriengebäude liegen nun empirische Untersuchungen zu bestimmten Problemkreisen vor (vgl. Pyke et al.1977): Bei der Wahl der Beutetiere erwies sich ihre Größe und damit in Zusammenhang der Nettoenergiegewinn, ihre Dichte, sowie die Zeit, die aufgewendet werden muß um das Beutetier überhaupt zu finden (search time) und zu bearbeiten (handling time) als entscheidend (Werner & Hall 1974, Charnov 1976a, Krebs et al.1977, Goss-Custard 1977, Elner & Hughes 1978, Krebs 1980). Dabei decken sich aber nicht immer die Optimalitätsvoraussagen durch die Theorie mit den praktisch gefundenen Werten (z.B. Emlen & Emlen 1975). Weiters konnte bei der Ausnutzung von geklumpter Nahrung (in "patches") gezeigt werden, daß beim Absinken der Freßrate unter einen bestimmten Wert dieser Platz verlassen wird (Krebs et al.1974, Charnov 1976b). Daraus ergibt sich ein weiterer theoretischer Ansatzpunkt, nämlich wie kann das Tier die Anwesenheit auf den einzelnen "patches" zeitlich optimal einteilen und nutzen beziehungsweise wovon oder von welcher Nahrungssuchstrategie ist das Auffinden und Verweilen abhängig (Krebs & Cowie 1976, Partridge 1976, Oaten 1977, Heller 1980). Das anfängliche Überbetonen der Theorie wird also jetzt immer mehr durch Freilandstudien aus dem Funktionskreis der Nahrungssuche auszugleichen versucht

(z.B. Harper 1982, Bryant & Turner 1982, Blois & Cloarec 1983, Pienkowski 1983, Moreno 1984). Eine umfassendere Darstellung der hier angerissenen Probleme befindet sich bei: Barash 1977, Krebs & Davies 1978, 1981, 1984, Barnard 1983.

Die Notwendigkeit von Freilandstudien, die mehr Details über die Umweltabhängigkeit von Verhaltensweisen zu Tage fördern, liegt also auf der Hand. Ebenso aber ist aus der Sicht eines sachlich-begründeten Naturschutzes jedes Datenmaterial, das Auskunft über die Einflußnahme der heute fast überall durch den Menschen veränderten ökologischen Faktoren gibt, äußerst begrüßenswert. Da das Verhalten der Graugans, wie eingangs erwähnt, sehr gut bekannt ist und diese Gänseart fast ganzjährig im Neusiedlersee-Gebiet anzutreffen ist, liegt eine öko-ethologische Untersuchung in diesem durch zahlreiche Eingriffe veränderten Lebensraum (Löffler 1982) sehr nahe. Hinzu kommt noch, daß, abgesehen von reinen phänologischen Daten des Grauganszuges (Hudec 1984), bis dato keine qualitativ-quantitativ orientierte Freiland - Verhaltensstudie existiert.

Ziel der vorliegenden Arbeit ist es also, neben der grundsätzlichen Frage nach der Verhaltensorganisation bei der Graugans im Freiland und der damit verbundenen provokanten Frage nach dem Warum der Sozialität, auch der spezifisch auf den Seewinkel gemünzten Frage nach der saisonalen Verteilung, Truppgrößenänderung und Naturschutzproblematik nachzugehen.

2. Material und Methode

a) Material

Das zur Verfügung stehende Material basiert auf Feldbeobachtungen, das heißt auf einem Wahrnehmungsinhalt der direkt und ausschließlich in freier Wildbahn gewonnen wurde (vgl. Lorenz 1959). Das Beobachtungsmaterial wurde an insgesamt 231 Beobachtungstagen im Seewinkel gesammelt. Der Beobachtungszeitraum erstreckt sich vom Jahre 1981, als hauptsächlich die für die Gänse geeigneten beziehungsweise bevorzugten Gebiete erkundet wurden, bis 1983. Einzelne ergänzende Verhaltensbeobachtungen stammen vom Frühjahr 1985. Die bei einigen Aufenthalten in Südmähren (CSSR) gesammelten Daten sind andererorts veröffentlicht (Dick et al.1984, Dick & Hudec in Vorb.). Vergleichsdaten von Freßraten aus dem Überwinterungsgebiet der Graugänse in Tunesien (Morgan & Boy 1982, Morgan 1982) von der Djoumine Marsch am Lac Ichkeul werden berücksichtigt, andere Daten nicht. Auch die im Vergleich zu Kurzschnabelgänsen (Anser brachyrhynchus) erhobenen Daten in Schottland, vornehmlich beim Loch Leven (Newton & Campbell 1969, 1970, 1973) sollen an anderer Stelle publiziert werden (Dick in Vorb.).

b) Methode

Zur Auffindung der Gänse im Untersuchungsgebiet wurde ein Feldstecher (10 x 40) verwendet, ebenso für die Feststellung der Truppgrößen, soweit überblickbar. Bei größeren oder weiterentfernten Gruppen, die nicht leicht einzusehen sind, wurde ein Spektiv (30 x 75) zu Hilfe genommen. Gleichfalls mit

dem auf einem Stativ befestigten Fernrohr wurden alle Verhaltensbeobachtungen durchgeführt. Die Beobachtungsplätze wurden teils mit einem Motorfahrrad, teils zu Fuß aufgesucht.

Das grundsätzliche Problem, die im Freiland gewonnene Information aufzubewahren, und sie von einer umfangreichen Auswertung nicht auszuschließen, ist bis jetzt sehr unbefriedigend gelöst worden. Die bis heute üblichen Datensammelgeräte, wie Miniscripts oder "event - recorders" (Lehner 1979) sind sehr unhandlich und schwer, das heißt für den Freilandeinsatz ungeeignet. Abgesehen von der Handlichkeit sollte das Gerät widerstandsfähig und die gewonnenen Daten möglichst einer Datenanalyse einer Rechenanlage zugänglich sein. Die ersten Schritte in diese Richtung haben Dawkins (1971) und White (1971) getan und auch das hier verwendete Gerät entspricht diesen Grundideen. Abbildung 1 zeigt die Anordnung der verschiedenen Einheiten.

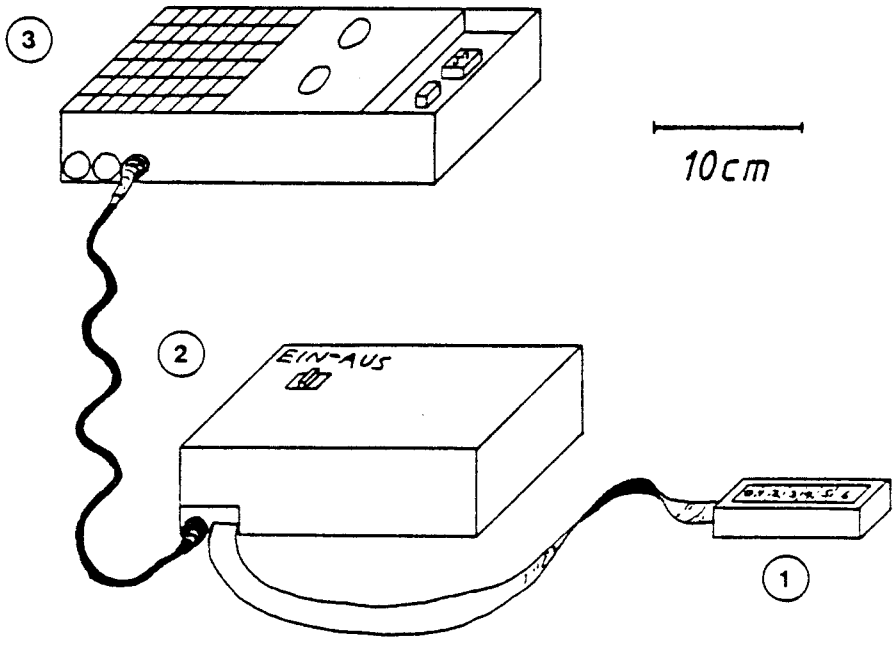

Abb.1 Protokollgerätschaft: 1...Tastatur, 2...Piepserl, 3...Kasettenrecorder.

Durch Drücken einer Taste, die dann eine Verhaltensweise codiert, wird im Protokollgerät (in der Folge "Piepserl") über einen Tongenerator ein Ton erzeugt, der über ein Verbindungskabel auf der Tonbandkasette aufgezeichnet wird. Die Dauer des später abspielbaren Tons steht dann für die Dauer eines bestimmten Verhaltens. Das Wechselspiel der insgesamt sieben zur Verfügung stehenden Töne kann über ein "interface" dem Computer verständlich gemacht werden. Mit Hilfe eines speziellen Computerprogrammes wird beim Ausdruck des Protokolls (Abb.2) dann alle 0,2 Sekunden das protokollierte Verhalten, jetzt codiert durch einen Buchstaben, dargestellt.

```
--------------BBBBBBBB-----------BBBBBB-------------------------------------------------------------
----------------------------------------CCCCCCC-----------------------------------------------------
----------------------------------------------------------------------------------------------------
EEEEEEEEEEEEEEE-------EEEEEEEEEEE-------------------------------------------------------------------
-----------------------------------------------FFFFFFFFFFFFFFFFFFFFFFFFFFFFFFFFFFFFFFFFFFFFFFFFFFFFF
----------------------------------------------------------------------------------------------------
```

Abb.2 Protokollausschnitt von 20s Dauer, hier steht B für Aufschauen, C für Normalhaltung, E für Freßdauer und F für Sichern.

Infolge anfänglicher technischer Schwierigkeiten ist die Aufnahmequalität der Tonbänder nicht gleich gut und diese sind somit nicht alle für weitere Comuteranalysen brauchbar. Aus diesem Grunde wurden die Protokollbögen dann auch per Hand ausgewertet. Insgesamt stehen aus dem Jahr 1982 19 Stunden 44 Minuten 36,5 Sekunden und aus dem Jahr 1983 13 Stunden 33 Minuten, die auf diese Art protokolliert wurden, zur Verfügung. Protokolliert wurden jeweils Individuen während des Nahrungser-

werbes, nicht aber auf Lacken. Das bedeutet, daß die Beobachtungstätigkeit abgebrochen wurde, wenn sich die Gans niederlegte oder stehend einschlief. Da sich im Untersuchungsgebiet verschiedene Störeinflüsse, wie Tourismus, Landwirtschaft und Jagd, um die wichtigsten zu nennen, während des Protokollierens bemerkbar machen, war es meist nicht möglich lange durchgehende Beobachtungen an Individuen anzustellen. Als Kompromiß wurde eine Beobachtungsdauer von 10 Minuten angestrebt, das längste Protokoll dauert 20 Minuten, Protokolle unter 5 Minuten Dauer wurden bei der Auswertung ausgeschlossen.

Die Ganzheitsbeobachtung von Gänsegruppen (1981, 1982), bei der in Minutenabständen eine halbe Stunde lang die Anzahl sichernder Gänse notiert wurde, ist 1983 durch die bei Altmann (1974) beschriebene "instantaneous sampling" oder "scan sampling" - Methode ersetzt worden. Die Forderung nach schnell erkennbaren Verhaltenskategorien ist bei der noch zu beschreibenden "Sicher" - Stellung gegeben und die scan-Zeit, während der der Gänsetrupp mit einem Fernrohr nach sichernden Individuen durchmustert wird, beträgt eine halbe Minute und die interscan-Zeit eine Minute. Wenn es die Umstände erlaubten, wurde mindestens eine Viertelstunde lang beobachtet. Ebensolang, wenn möglich, wurden Individuen in Trupps beobachtet und die für das Sichern aufgewendete Zeit mit einer auf Zehntelsekunden genauen Stoppuhr erfaßt. Bei den halb- bzw. einminütigen Beobachtungsabständen wurde ein Tongeber verwendet, die Viertelstunde wurde durch einen handelsüblichen Küchenwecker akustisch angezeigt.

Freßraten, als Anzahl der Pickbewegungen (=engl.: pecks)

pro Zeiteinheit definiert, wurden einerseits aus den Computerbögen gewonnen, wobei die letzte Abrupfbewegung an der Minutengrenze nicht mit dazu gezählt wird, andererseits wurde die Zeit gestoppt, die benötigt wird um 20 Pickbewegungen durchzuführen. Bei beiden Methoden wurden andere Verhaltensweisen, die den kontinuierlichen Freßvorgang unterbrechen, mit in die Zeitnehmung einbezogen. Diese Freßrate soll, im Gegensatz zur Rate des ununterbrochenen Fressens, als ökologische Freßrate definiert sein.

Bei allen Beobachtungen, bei denen Individuen beobachtet wurden, ist nach dem "focal animal sampling" (Altmann 1974) vorgegangen worden, jedoch ist das Beobachtungstier nicht durch Zufallslisten, sondern aufgrund der guten Beobachtungsmöglichkeit bestimmt worden. Ist eine ganze Gruppe beobachtet worden, was vielleicht im Sinne Altmanns (1974) als "sub-group" zu verstehen wäre, so ist die Einheit der Gruppe als zusammenhängender Komplex zu verstehen, der in Grenzfällen durch eine gedachte ca.50 Meter lange Linie von den nächsten Individuen getrennt ist.

Als Trupp oder Gruppe sind im Sinne Bertrams (1978) zwei Individuen oder mehr zu verstehen, wobei pulli, solange deutlich als solche zu erkennen, nicht dazugezählt werden. Allgemein wurde bei den statistischen Auswertungstechniken nach den üblichen Verfahren vorgegangen, die bei Berthold, Bezzel & Thielke 1974; Kreyszig 1975; Clauß & Ebner 1977; Bortz 1979 und Sachs 1984 zu finden sind. Bei anderen Methoden oder speziellen Verfahren befinden sich Erklärungen an geeigneter Stelle.

3. Untersuchungsgebiet

Der ca. 80km von Wien entfernte (Wien - Illmitz: 72km) Seewinkel wird im Norden von der Parndorfer Platte, die wegen des kalkfreien Tschernosem - Bodens in Felder verwandelt wurde, im Westen vom Neusiedlersee und im Süden und Osten von der Staatsgrenze gegen Ungarn begrenzt. Das Gebiet ist ca. 450km^2 groß und zur näheren geographischen Beschreibung seien die Koordinaten des auf 117m Seehöhe gelegenen Ortes Illmitz (Abb.3) angeführt: 47° 46'N, 16° 48'E. Das gesamte Areal ist als westliche Bucht der kleinen ungarischen Tiefebene anzusehen und zeichnet sich durch verschiedenste Elemente, die hier mosaikartig zusammentreffen, aus. Das stark kontinental getönte Steppenklima ist durch niedrige jährliche Niederschlagswerte (knapp unter 600mm), Windhäufigkeit, sowie trockene, heiße Sommer und sehr kalte, schneearme Winter charakterisiert. Mit den verschiedenen hier nebeneinander vorkommenden Bodentypen, wie die bereits erwähnten Feuchtschwarzerden (Tschernoseme), wie der soda- und glaubersalzhältige Solontschak, der durch seine Salzausblühungen auffällt und der Solonetz, der im Sommer Trockenrisse zeigt, ist eine weitere Besonderheit erwähnt. Damit in Zusammenhang stehen die seinerzeit zahlreichen Salzlacken und Halophytenstandorte des Gebietes (Wendelberger 1950, 1959, Stocker 1960, Weisser 1970). Geologisch ist die Herkunft des Salzes nicht restlos geklärt, doch wird es mit dem ehemals hier befindlichen Meer in Beziehung gebracht. Nach dem Rückzug des Tethys - Urmeeres begann vor ca. 10 Millionen Jahren

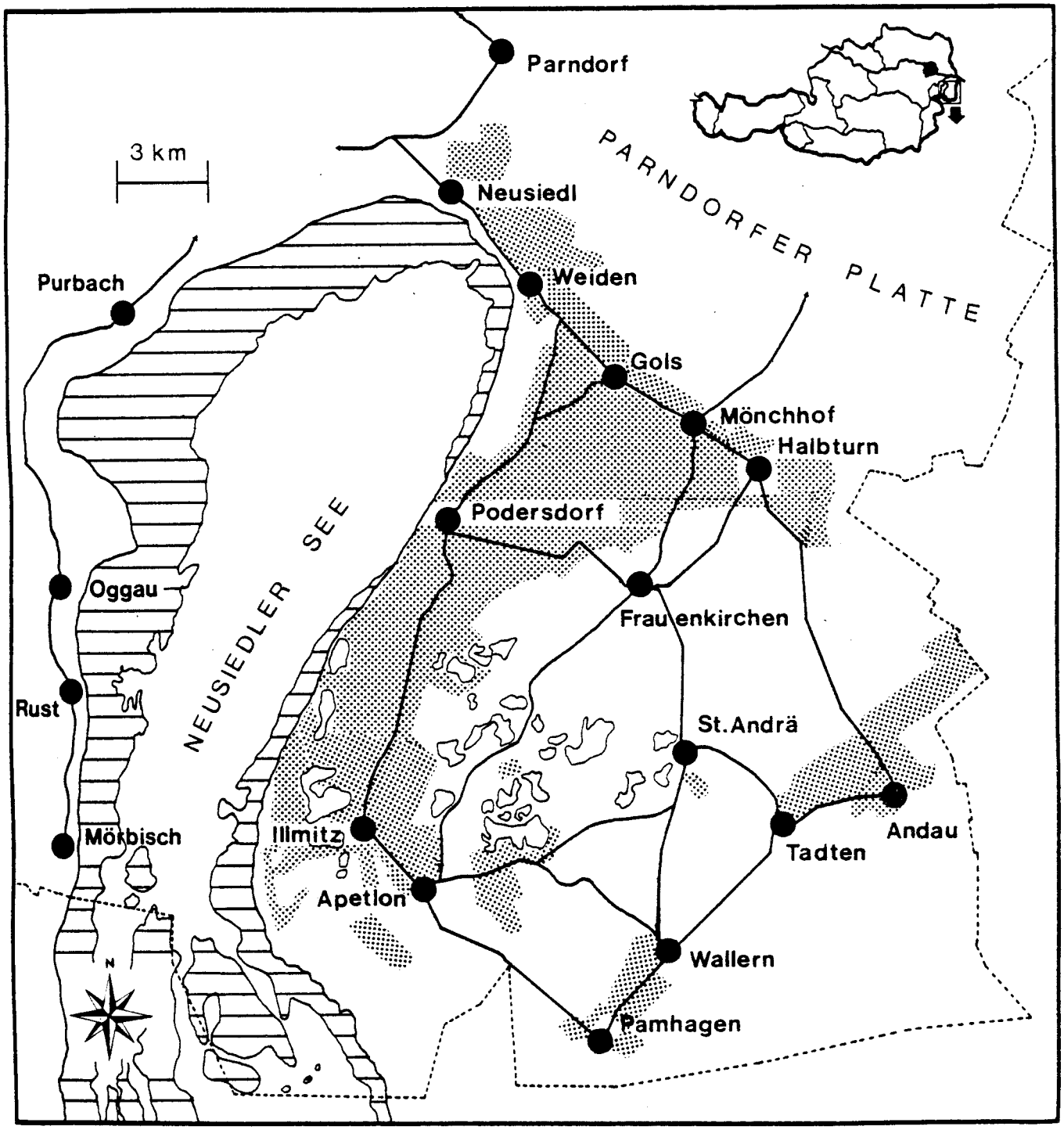

Abb.3 Lageskizze des Seewinkels. Dargestellt sind alle Seewinkel-Gemeinden mit den sie verbindenden Straßen, sowie die größten Lacken. Schraffiert: Schilfgürtel, gepunktet: Weinanbaugebiete des Seewinkels, strichliert: Staatsgrenze.

die erste Absenkung des Gebietes, die Auswirkungen auf die heutige Situation, neben späteren tektonischen Ereignissen, haben dürfte. Das Seebecken entstand durch eine im Pleistozän, also erdgeschichtlich gesehen sehr junge Einsenkung. Die Vielzahl von Sodalacken ist eine europäische Einmaligkeit, die Seinesgleichen erst wieder in Zentralungarn, Asien und Ostafrika findet. Ein weiteres, auch bereits schwindendes Charakteristikum dieser Landschaft ist die den ehemaligen Eichenmischwald verdrängende Pußta. Die durch Menschenhand geschaffene Weidelandschaft war auch für Gänse ein bedeutendes Nahrungspotential (Festetics 1969). Nicht nur für die jetzt ca. 300 Brutpaare umfassende Neusiedlersee Graugans-Population, sondern auch für gut 20.000 am Durchzug rastende Saatgänse (Anser fabalis) und ca. 6000 Bläßgänse (Anser albifrons) und ebensoviele Graugansdurchzügler. Die Bedeutung dieser Hutweiden ist aber in Folge einer landwirtschaftlichen revolutionären Umwandlung ziemlich verloren gegangen. Die Hutweiden mußten vor allem dem Interesse des Weinbaues weichen, welcher sich besonders nach den beiden Weltkriegen ausweitete (s.Abb.3). Für die Gänse wichtige Gebiete bleiben der Schilfgürtel und das Gebiet der Langen Lacke mit der einzigen verbliebenen Hutweide (Dick & Rauer 1982).

Die ersten ornithologischen Beobachtungen reichen ins vorige Jahrhundert zurück (Jukovits 1857, 1864/65; Fischer 1882). Später wird das Brüten der Graugans erwähnt (Breuer 1934, Steinfatt 1936, Goethe 1941, Zimmermann 1944) und neben anderen ornithologischen Erlebnissen spricht Seitz (1942) von einem

Rückgang der Graugans als Brutvogel. Vorwiegend ornithologische Artenzusammenstellungen befinden sich bei Bauer, Freundl & Lugitsch (1955); Festetics & Leisler (1968a), wohingegen ökologische Probleme und umfassendere Darstellungen des Gebietes bei Koenig (1939, 1949, 1952, 1961, 1964); Festetics & Leisler (1968b); Leisler (1969, 1979) und Löffler (1982) zu finden sind.

Der von den Gänsen tatsächlich genutzte Ausschnitt des Seewinkels, sowie eine detaillierte Darstellung der Standorte befindet sich im Ergebnisteil unter 4a.

4. Ergebnisse

a) Die Habitate und ihre Wahl

Obwohl die Begriffe Habitat und Biotop sehr unterschiedlich verwendet werden und zum Beispiel Hudec (1973) vom "Nahrungsbiotop der Graugans" spricht, ist hier als Biotop im Sinne Tischlers (1979) der großräumige Landschaftstyp gemeint. Der unmittelbare Umweltbereich, in dem die Gänse anzutreffen sind, ist als Habitat oder Standort zu verstehen (Odum 1973).

Nach der Ankunft der Gänse aus dem Winterquartier im zeitigen Frühjahr (Februar bis März) werden besonders die Wintersaatfelder von den Durchzüglern genutzt (Abb.4). Die bereits die Brutplätze besetzenden Paare der Neusiedlersee - Population konzentrieren sich einesteils bereits im Schilfgürtel des Sees, und andersteils an den verschilften Lacken (z.B. Illmitzer Zicksee), wo vornehmlich die jungen Triebe des Schilfrohrs (Phragmites communis) und die Rhizome von Bolboschoenus maritimus, der Meersimse, gefressen werden (Abb.4). Während der Brutsaison und bis zum Flüggewerden der pulli ist der Schilfgürtel und das Seevorgelände, sowie die Lackenränder von großer Bedeutung. Andere Standorte werden zu diesem Zeitpunkt vorwiegend von umherstreifenden Nichtbrütertrupps genutzt (vor allem Getreidesaatfelder). Nach der Mauserzeit, die Ende Mai beginnt, gewinnen im Juni andere Standorte an Bedeutung. Die abgeernteten Getreidefelder (= Stoppelfelder), die heute viel zu früh bereits wieder umgeackert werden, spielen neben der an Bedeutung gewinnenden Hutweide im Lange Lacke - Bereich eine sehr große Rolle.

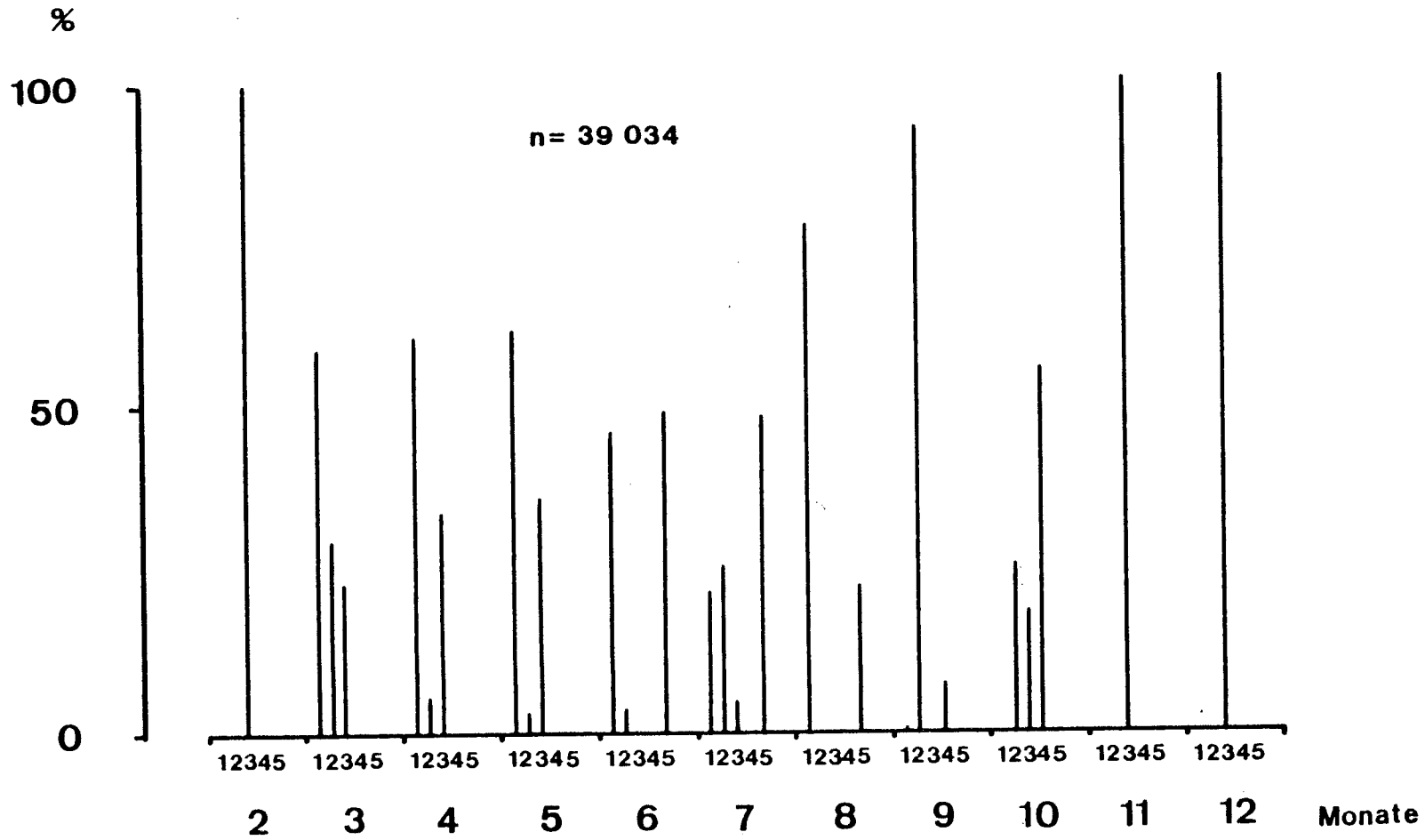

Abb.4 Habitatnutzung. Nutzung der Nahrungsflächen 1981/82/83 im saisonalen Verlauf.
1...Seggenwiesen vor Schilfgürtel; 2...Hutweide; 3...Saatfelder;
4...Kukuruzfelder; 5...Getreidestoppelfelder.

Die Hutweide ist aber zu diesem Zeitpunkt, Juli bis Anfang August, mehr Sammelpunkt der sich hier konzentrierenden Neusiedlersee Gänse als Nahrungsraum. Ab August bis Mitte September sind die Graugänse bis auf wenige in Südmähren (Dick et al.1984). In der Herbstperiode, wenn auch bereits durchziehende Gänse im Seewinkel weilen, also ab Ende September, werden vor allem drei Standorte bevorzugt aufgesucht: die Hutweide, die abgeernteten Kukuruzfelder (Zea mays), wobei aber auch an den Feldrändern aktiv die Fruchtstände heruntergebrochen werden, und die Getreidesaatfelder. Letztere sind dann Hauptnahrungsplatz während der Wintermonate. An den Lacken werden im Herbst wieder vermehrt die Rhizome von Bolboschoenus maritimus gefressen und je nach Angebot werden auch Rapsfelder (Brassica napus), allerdings maximal bis zu einer Vegetationshöhe, die den Gänsebauch berührt, und Zuckerrüben (Beta vulgaris) genutzt (vgl. Bauernfeind 1979).

Was die Flora des Seewinkels betrifft, so existiert leider kein flächendeckender Vegetationsatlas, was, bedingt auch durch die klein- und kleinsträumigen Vegetationsassoziationen, die eindeutige Zuordnung der Standorte zu bestimmten Pflanzengesellschaften nicht ermöglicht. Es soll aber trotzdem versucht werden die für die Gänse bedeutendsten Standorte kurz zu charakterisieren.

Der Bereich der Zitzmannsdorfer Wiesen (1981 & 1982 jeweils 3 Paare mit Gösseln), wo nördlich von Podersdorf erstmals wieder an den See das Phragmitetum und landeinwärts das Schoenetum nigricantis schließt, zeichnet sich nach dem Seedamm durch

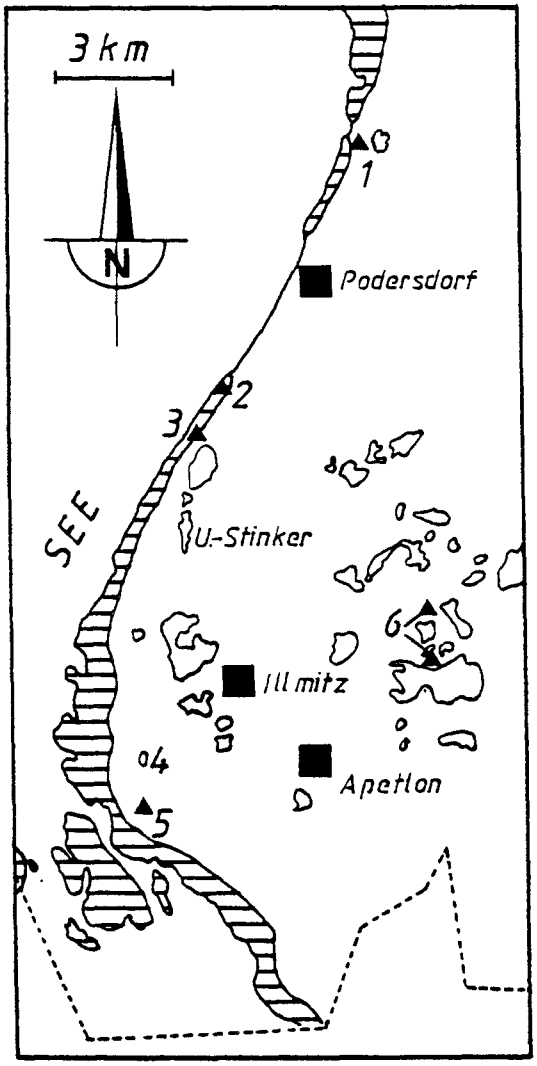

Abb.5 Lageskizze wichtiger Gänsehabitate.
1..Zitzmannsdorfer Wiesen mit Viehhüter-Lacke
2..Pferdekoppel, Seggenwiese
3..Hölle, Seggenwiese
4..Herrnsee
5..Sandeck
6 Nord..Hutweide / Bereich Wörtenlacken
6 Süd ..Hutweide / Bereich Lange Lacke und Hutweidenlacken
Schraffiert: Schilfgürtel mit Verlandungsbereich;
Strichliert: Staatsgrenze

Trockenrasen pannonischer Prägung mit dem Vorkommen von Stipa pennata (Federgras), Jurinea mollis (Weiche Bisamdistel), Thymus pannonicus (Steppenthymian), Equisetum ramosissimum (Ästiger Schachtelhalm) aus. Von den Gänsen allerdings besonders bevorzugt wird der Bereich der verschilften Viehhüter-Lacke mit den sie umgebenden Mähwiesen (Arrhenatheretum und Brometum erecti) an trockeneren Stellen (Abb.5).

Das als "Seggenwiese" bezeichnete Seevorgelände ist bei der

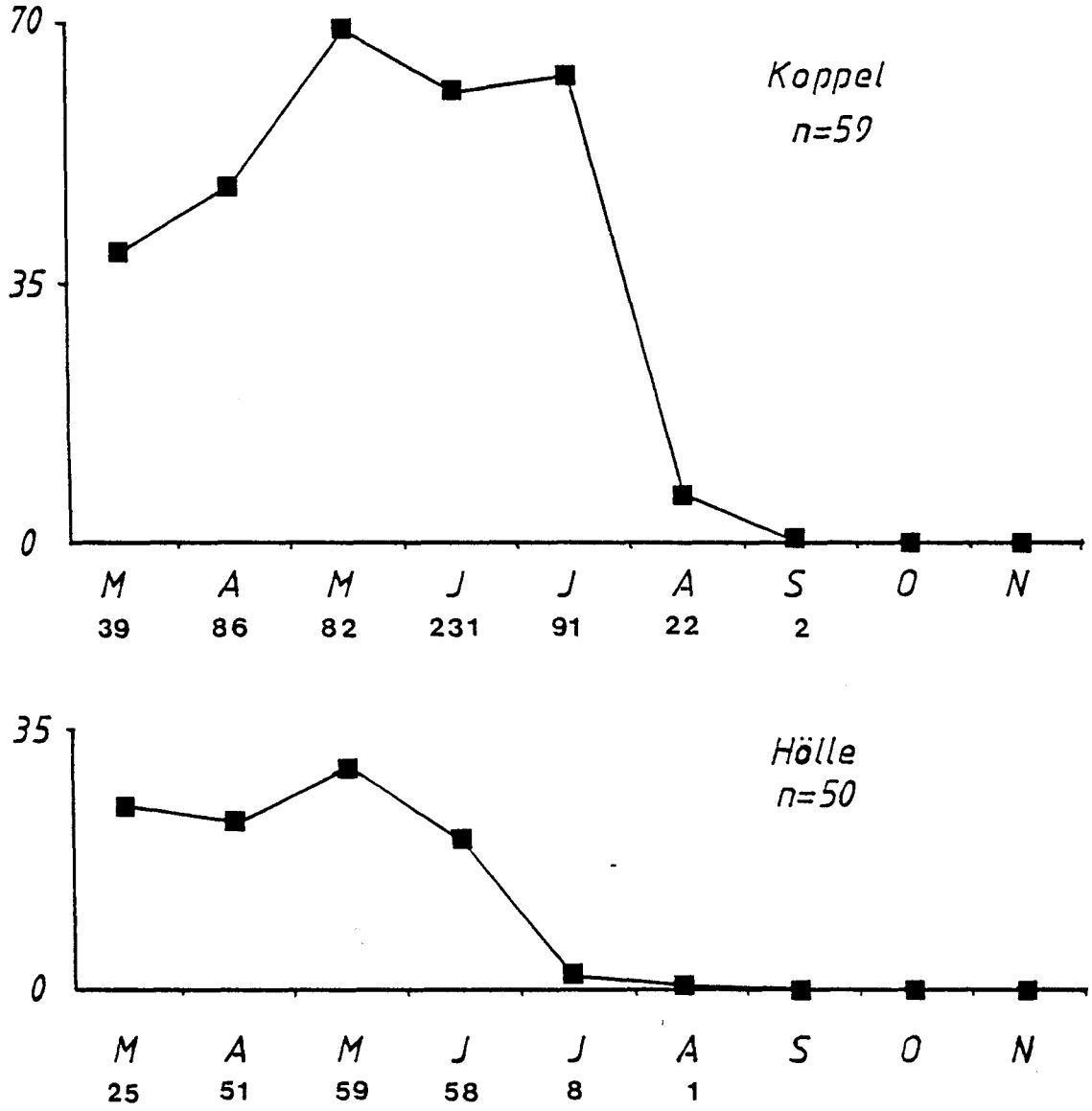

Abb.6 Gemittelte Gänseanzahlen pro Monat. Die Zahlen unter den Monaten geben die Maximalwerte an.

Pferdekoppel südlich von Podersdorf durch die Beweidung stark verändert, vor allem was die Vegetationshöhe betrifft. Diese überragt nur selten 50cm und ist somit niedriger, als der im Süden anschließende Teil jenseits des Zaunes. Dies wirkt sich ganz offensichtlich positiv für die Gänse aus, da hier etwa 40 Brutpaare ständig weiden. Hier halten sich die Gänse nach dem Flüggewerden beziehungsweise nach der Mauser auch

am längsten von allen am Ostufer des Sees auf. Dies hängt aber zum Teil auch mit dem Ausstreuen von Getreidekörnern durch Jäger zusammen. Der Maximalwert von 231 Individuen (Abb.6) im Juni ist einesteils auf Zuzug von anderen Standorten, andersteils durch die zum Teil sehr großen Jungvögel zu erklären.
Weiter im Süden befindet sich das nächste von Gänsen während der Brutsaison stärker besiedelte Gebiet im Bereich der "Hölle" (Pkt.3 in Abb.5). Das Phragmitetum und das Scirpetum maritimi (Wendelberger 1950), das durch die Meersimse Bolboschoenus maritimus (=Scirpus maritimus) charakterisiert ist, mißt hier ca. 250 Meter Breite. Nach diesem, meist überschwemmten Streifen schließt die Verlandungszone mit der Salzwiesengesellschaft Juncetum gerardi (Wendelberger 1950) mit ihren Charakterarten Juncus gerardi (Salz-Binse), Scorzonera parviflora (Kleinblütige Schwarzwurzel) und Triglochin maritimum (Strand-Dreizack) und Carex distans (Entferntährige Segge) an. An den Übergängen zu den Salzstellen des Solontschak, der hier starke Salzausblühungen zeigt, ist die Salzkresse (Lepidium crassifolium) zu finden. Ende April blüht hier auch die Zwerg-Schwertlilie (Iris pumila). An den erhöhten, humusreicheren Stellen befindet sich das Festucetum pseudovinae. Diese Gräser, aber auch zum Beispiel Dactylis glomerata (Knäuelgras) oder Phleum pratense (Timotheegras) werden von den Gänsen gefressen. Südlich davon befindet sich noch eine Konzentration von Gänsen im Seevorgelände auf der Höhe des Unterstinkers (s.Abb.5).
Das Gebiet westlich des Herrnsees besteht zum einen aus Getreidefeldern, die als aufgegangene Saat genutzt werden, zum anderen

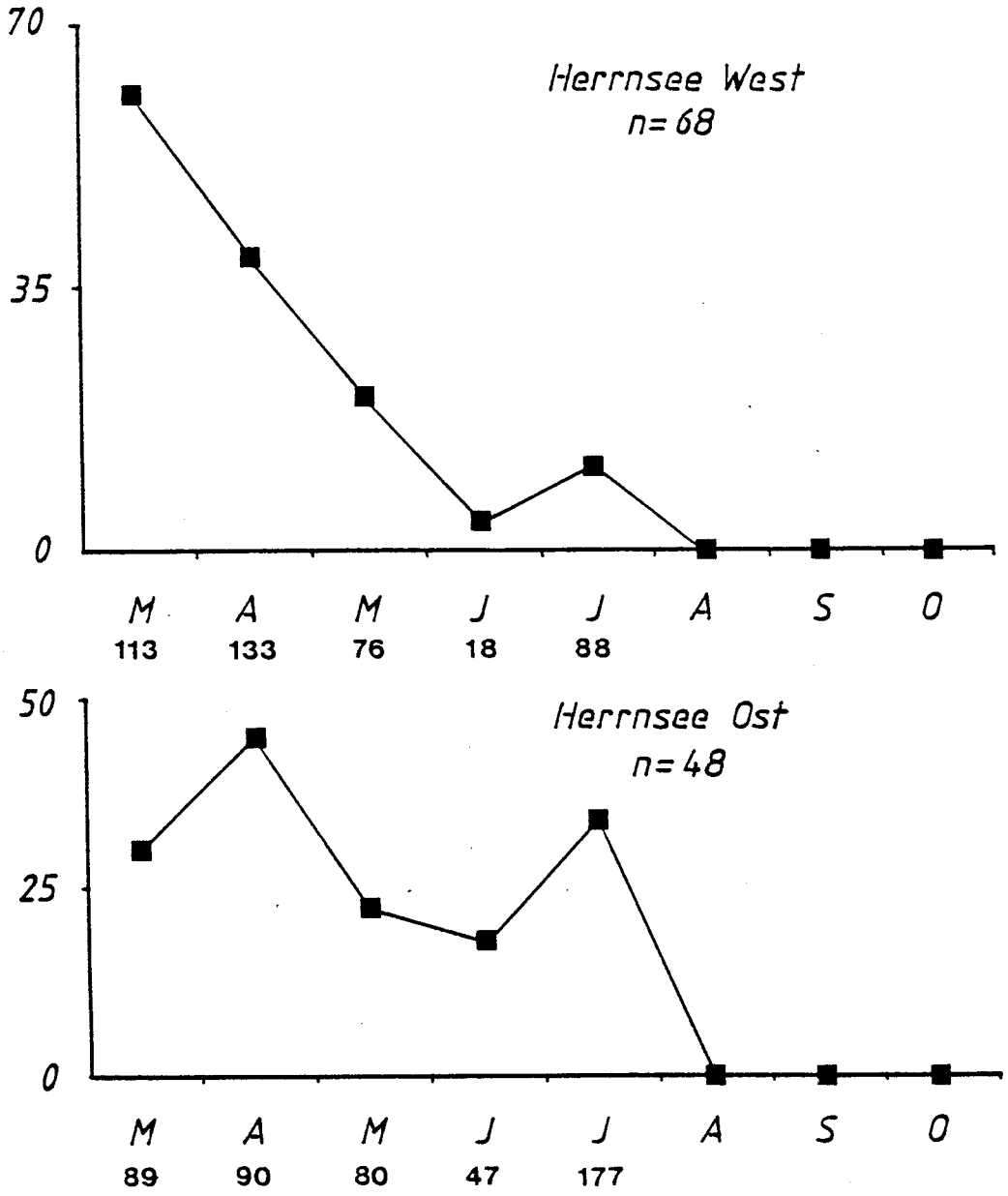

Abb.7 Anzahl der Gänse. Erklärung wie bei Abb.6.

aus Wiesen mit Pastinaca sativa (Gemeiner Pastinak), Linaria vulgaris (Gemeines Leinkraut), Lathyrus sp. (Erbse), Silene nutans (Nickendes Leimkraut), Trifolium pratense (Rot-Klee), um nur die auffälligsten Pflanzen zu nennen. Dieser westliche Bereich verliert aber ab März mit fortschreitender Jahreszeit wegen der zunehmenden Vegetationshöhe der Felder und Wiesen an Bedeutung und erreicht erst nach der Mauser und der Mahd

Ende Juni wieder einen kleinen Höhepunkt (Abb.7). Vor allem im Juni scheinen die östlich des Herrnsees gelegenen Salzwiesen attraktiver zu sein. Östlich des Herrnsees schließt an den Phragmites Bestand eine halophile Naßwiese mit Festuca arundinacea (Rohr-Schwingel), Agrostis alba (Weißes Straußgras), Scorzonera parviflora (Kleinblütige Schwarzwurzel), Triglochin maritimum (Strand-Dreizack), Juncus gerardi (Salz-Binse), Aster tripolium ssp. pannonicus (Salzaster). Die trockeneren Bereiche werden als Mähwiesen (Arrhenathereten) genutzt. Dieses Gebiet um den Herrnsee wird vor allem im März und April sowohl von Nichtbrütern, als auch von Paaren während (bevor die Gössel zu sehen sind herrscht reger Flugverkehr zwischen Schilfgürtel des Sees und den Wiesen und Saatfeldern des Herrnsee-Gebietes) und nach der Brutzeit genutzt. Nach dem Flüggewerden können

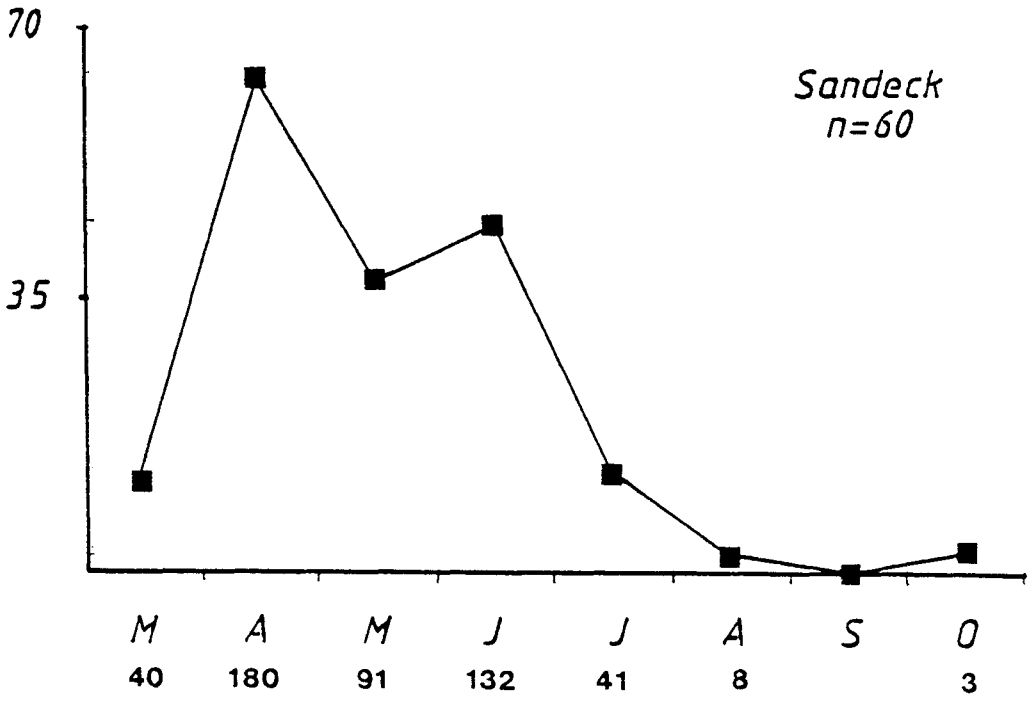

Abb.8 Anzahl der Gänse. Erklärung wie bei Abb.6.

auch vereinzelt große Gruppen (z.B. im Juli 177 Ex.) auftreten, im allgemeinen werden die Wiesen aber im Sommer wegen ihrer Wuchshöhe (über 1m) uninteressant.

Dasselbe gilt für das Sandeck (Pkt.5 in Abb.5), das landseitig nach der halophilen Naßwiese einen genutzten Trockenrasen aufweist. Bestandteile sind hier Astragalus onobrychis (Fahnen-Tragant), A.austriacus (Österreichischer Tragant) und A.sulcatus (Gefurchter Tragant), Salvia nemorosa (Steppen-Salbei), Dactylis glomerata (Knäuelgras), Achillea collina (Hügel-Schafgarbe), Asparagus officinalis (Spargel), Coronilla varia (Bunte Kronwicke) und Artemisia campestris (Feld-Beifuß). Der leichte Anstieg der Zahlen im Juni geht auf die nach der Mahd vermehrt gesichteten Gänse zurück, die die überganshohe Vegetation vorher größtenteils mieden. Auch dieser Standort, wie alle Seevorgelände - Seggenwiesen, wird nach der Brut und Mauser bedeutungslos (Abb.8).

Die Hutweide bei der Langen Lacke ist im eigentlichen Sinne keine Hutweide mehr. Früher wurden hier täglich Kühe, Pferde, Schweine und Schafe ausgetrieben, jetzt beschränkt sich die Weidetätigkeit auf eine dauernd anwesende knappe 100 Stück umfassende Viehherde. Die Folge davon ist, daß der typische Bestandteil der Pußta, nämlich das Festucetum pseudovinae großteils degradiert ist und typische Weidezeiger, wie Ononis spinosa (Hauhechel) aufweist; ferner finden sich Medicago falcata (Sichel-Luzerne), Lotus corniculatus (Gemeiner Hornklee), Achillea pannonica (Ungarische Schafgarbe), A.collina (Hügel-Schafgarbe), Carduus nutans (Nickende Distel), Galium verum (Echtes Labkraut), Salvia nemorosa (Steppen-Salbei) und

Filipendula vulgaris (Mädesüß). Für die Gänse am interessantesten ist der Abschnitt bei der Langen Lacke und den beiden nördlich davon gelegenen Hutweidenlacken (Pkt.6 Süd in Abb.5), wo an feuchten Stellen wiederum das Juncetum gerardi und auch Aster tripolium pannonicus zu finden ist. Dieser Bereich spielt für den Nahrungserwerb vor allem im März und dann wieder im September und Oktober eine große Rolle (Abb.4). Die degradierten Trockenrasenteile zum Beispiel mit Dactylis glomerata oder Bothriochloa ischaemum (Gemeines Bartgras), einem typischen Trockenrasen-Steppengras, sind hier für die Gänse uninteressant. Neben den relativ nahen ungarischen Gebieten, führt Prokosch (1981) für die Wattenmeerstandorte Nordfrieslands zum Teil dieselben Nahrungspflanzen für die Ringelgans (Branta bernicla) an: Puccinellia maritima, Plantago maritima, Triglochin maritimum, Juncus gerardi, Sueda maritima, Aster tripolium, Salicornia sp.. Da im Seewinkel die ursprünglichen Salzstandorte immer weniger werden, und die Hutweide mangels Beweidung (Festetics 1969) uninteressanter wird, sind die Gänse gezwungen andere Standorte aufzusuchen. Der Hutweide mit den eingeschlossenen Lacken (Wörtenlacken, Hutweidenlacken, Lange Lacke) kommt vor allem Ruhe-, Sammel- und Schlafplatzfunktion zu. Letztere im zeitigen Frühjahr und ab Ende Juni/Anfang Juli, wenn sich der gesamte Bestand hier konzentriert und dann im Herbst ab Ende September. Von hier aus werden die nahe gelegenen Felder aufgesucht (meist nicht mehr als 8km im Umkreis). Für diese bei der Langen Lacke genutzten Saatfelder gibt Abbildung 9 zahlenmäßig Auskunft. Während

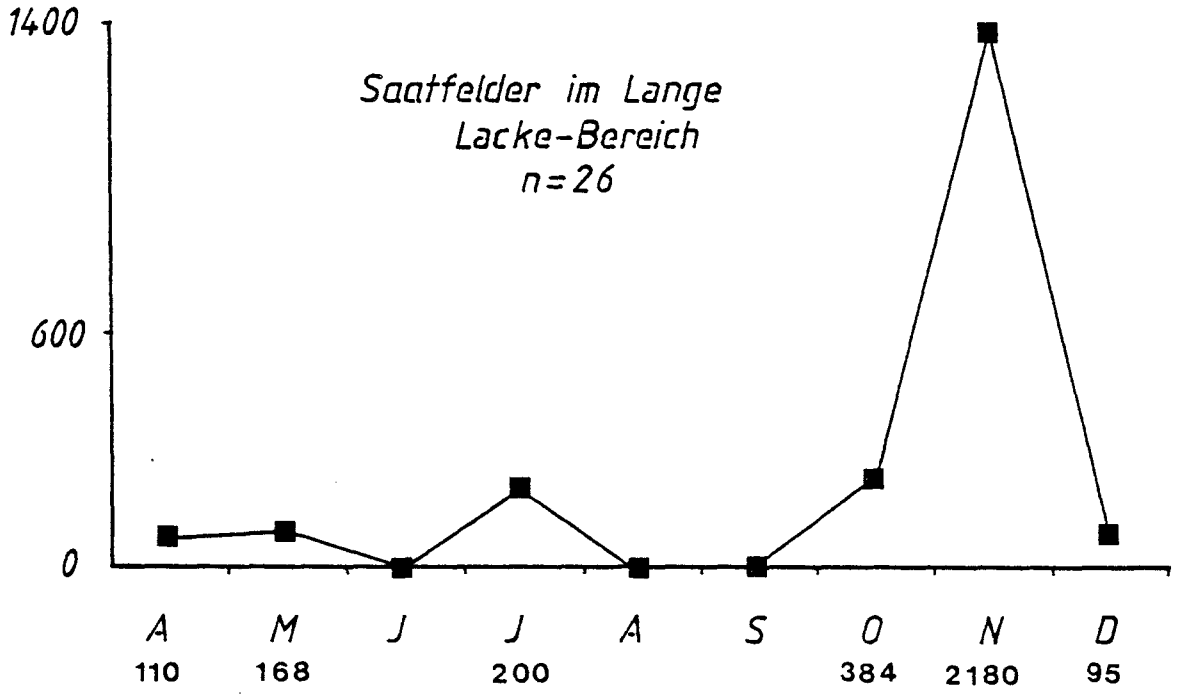

Abb.9 Anzahl der Gänse. Erklärung wie bei Abb.6.

der Brutzeit und der Zeit des Jungenführens werden zum Teil die Lackengebiete mit ihren Nahrung spendenden Rändern aufgesucht, zum Teil die erreichbaren Saatfelder. Ansonsten sind die Tiere zu dieser Zeit und nach Abschluß möglicher Wanderungen an einzelne Lacken wenig flexibel, was sich auch in der starken Nutzung der Seggenwiese ausdrückt (Abb.4). Sobald die Standortsbindung (durch Beobachtung von mit Halsmanschetten markierten Gänsen belegt) durch das Flüggesein der pulli nachläßt, werden ab Juni auch vorwiegend andere Standorte zum Nahrungserwerb aufgesucht. So zum Beispiel die für nur kurze Zeit zur Verfügung stehenden Stoppelfelder, die sehr rasch nach der Ernte wieder eingeackert oder gar verbrannt werden. Der hohe prozentuelle

Anteil der Seggenwiese an der August Nutzung geht darauf zurück, daß die wenigen anwesenden Gänse sich vornehmlich hier aufhielten (max. 22 Ex.). Inwieweit nun die Truppgrößen der Gänse mit den unterschiedlichen Standorten zusammenhängen, soll der folgende Abschnitt behandeln.

4b) Habitat und Truppgröße

Wie in den meisten Bereichen ökologischer Fragestellungen ist es auch bei der Frage nach den Ursachen für unterschiedliche Gruppengrößen bei Tieren selten ein einzelner Faktor, der hier restlos Aufschluß geben könnte. Abgesehen von endogenen Mechanismen ist wiederholt auf die Bedeutung von der Art der Nahrung und auf ihre Verteilung hingewiesen worden. Für den Rotschenkel (Tringa totanus) hat Goss-Custard (1976) eine nahrungsbedingte Gruppengrößenänderung und Änderung in der Individualdistanz nachgewiesen. Obwohl bei den sozial sehr hoch organisierten und Pflanzen fressenden Gänsen die Zusammenhänge nicht so direkt zu erwarten sind, haben doch verschiedene Vegetationstypen, saisonal gesehen, Einfluß auf die Gruppengrößen und die Zusammensetzung der Trupps (vgl. Summers 1985). Dabei dürfen diese Änderungen aber nicht als direkte von den Nahrungsflächen verursachte Folgeerscheinungen angesehen werden. Vielmehr sind die unterschiedlichen Truppgrößen auf verschiedenen Standorten als Wechselbeziehung zwischen Standortsangebot und für die Gans mögliche Nachfrage im Verlauf eines Jahres zu sehen. In diesem Sinne soll, nach der Habitatnutzung auf die Größe der Gänsegruppen im Seewinkel eingegangen werden. Vergleicht man die Häufigkeiten der verschiedenen Truppgrößenkategorien, so fällt auf, daß die Kategorie 2-5 am stärksten in den Beobachtungen vertreten ist (Abb.10). Dies hängt damit zusammen, daß die Gänse eine relativ lange Zeitspanne hindurch paarweise bzw. direkt als beobachtbare

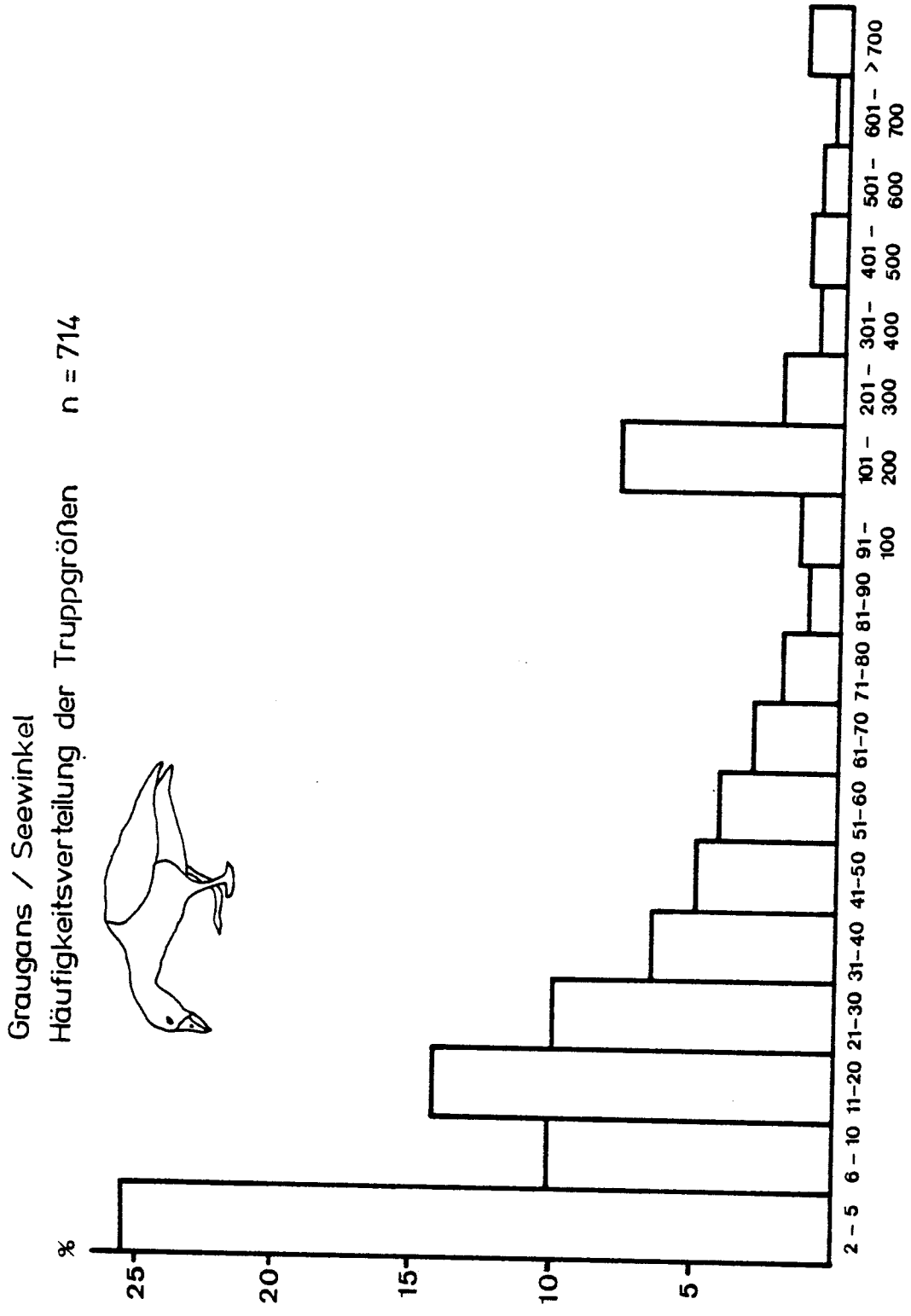

Abb.10 Prozentuelle Anteile der Truppgrößenkategorien an den Beobachtungen, inklusive der für die Verhaltensprotokolle verwendeten.

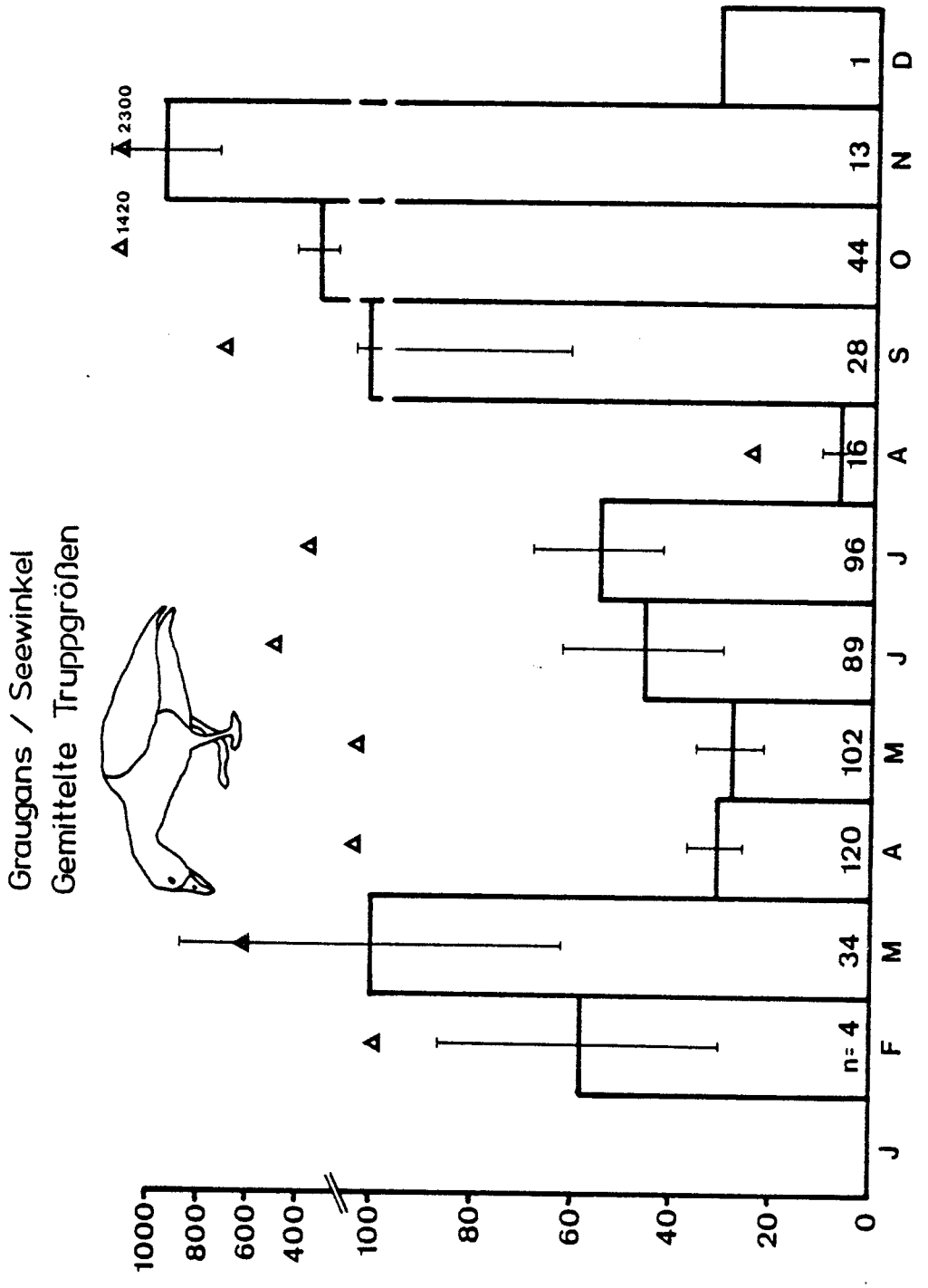

Abb.11 Für die Mittelwerte sind die 95%-igen Konfidenzgrenzen, berechnet nach der Methode für Mittelwerte von Normalverteilungen bei bekannter Varianz (Kreyszig 1975), als vertikale Balken eingetragen. Die Dreiecke symbolisieren die Maximalwerte.

Familiengruppen auftreten. Die Nichtbrütertrupps, die maximal um 200 Ex. beinhalten, sowie die nach der Brutsaison sich sammelnden Gänse sind für die hohen Prozentwerte der Kategorien unter 100 und 100 bis 200 Ex. verantwortlich. Die großen Trupps, die im Verlaufe eines ganzen Jahres gesehen, relativ selten sind, treten nur zur Durchzugszeit im Frühjahr (Februar, März) und im Herbst (Ende September bis November) auf (Abb.11). Das leichte Absinken der Zahlen Ende Mai hängt mit der schlechteren Beobachtbarkeit, bedingt durch die Mauser, zusammen. Ab Juni bis Juli steigen die Werte infolge der Bildung größerer Gruppen zur Zeit des Sammelns im Lange Lacke - Bereich an. Im Anschluß an diese Phase der größeren Trupps verlassen die Gänse das Seewinkel - Gebiet und es bleiben nur wenige und kleine Trupps im August da. Hier ist die Truppgröße unbedingt in Zusammenhang mit dem Zusammenschluß vor dem Wegzug zu sehen.

Für die durchziehenden größeren Gänsetrupps spielen die Saatfelder eine große Rolle, die nach deren Abzug an Bedeutung zu Gunsten der den Brutgebieten nahe liegenden Standorte verlieren (z.B. Seggenwiesen des Seevorgeländes und die hier nicht dargestellten Lackenränder). Die Saatfelder werden dann in der Hauptsache von den umherstreifenden Nichtbrütern in Gruppen bis zu ca. 200 Ex. genutzt. Auch auf der Standortsdarstellung fällt das Abfallen der Truppgrößen Ende Mai bis Anfang Juni (Dekade 15 bis 17 in Abb.12) und im August (Dekade 22 bis 25) auf. Letzteres hängt sicher, neben anderen Ursachen, mit dem Jagdbeginn am 1. August zusammen. Ende Juni finden sich große Trupps

auf den jetzt zur Verfügung stehenden Stoppelfeldern, die auch von den nunmehr flüggen Gänsen genutzt werden können. Ab September sind die landwirtschaftlichen Flächen, neben der Lange Lacke Hutweide, Hauptanziehungspunkt für große Gänsegruppen (z.B. ein Kukuruzfeld und Saatfeld mit je 2000 Ex., s.Abb.12). Bei diesen Gruppengrößen spielt natürlich der jahreszeitliche Aspekt zusammen mit dem Standort eine große Rolle, so werden zum Beispiel nie 2000 Gänse umfassende Trupps auf den Seggenwiesen des Seevorgeländes anzutreffen sein. Auf die verschiedenen Aspekte der Gruppenbildung und vor allem die möglichen Vorteile soll in der Folge eingegangen werden.

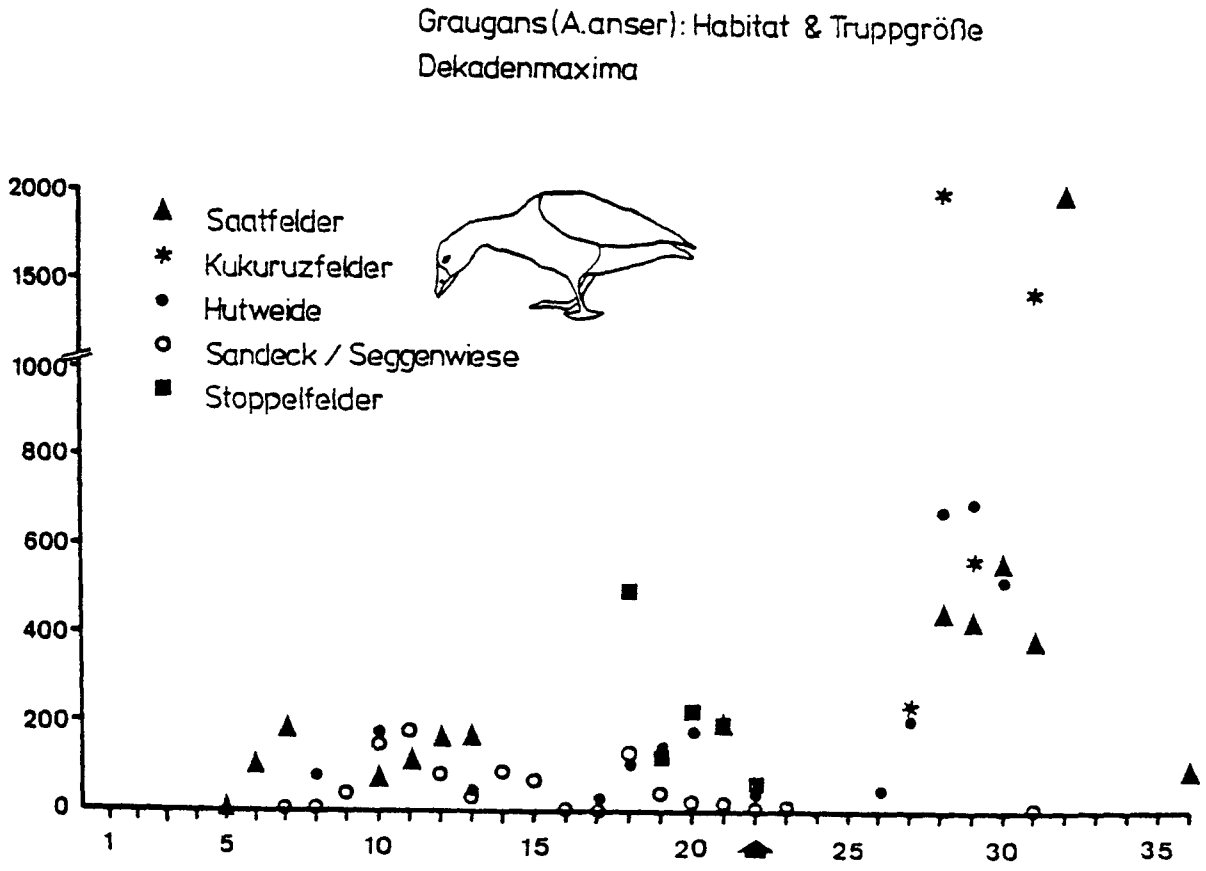

Abb.12 Bei den Dekadenwerten sind die 0-Werte nicht dargestellt. Der Pfeil zeigt die Dekade, in der der 1. August liegt (Jagdbeginn) an.

4c) Nahrungserwerb und Gruppe

Abgesehen von durch äußere Umstände hervorgerufene Tieraggregationen, wie sie bei Wirbellosen zum Beispiel als Austrocknungsschutz (Allee 1926, Wagner 1954) oder bei Huftieren an den Wasserstellen Afrikas zu finden sind, wird die Gruppenbildung vornehmlich bei Wirbeltieren mit der Nahrungsauffindung und Feindabwehr bzw. -vermeidung in Verbindung gebracht. Die Vogelansammlungen, von denen aus Nahrungsressourcen erschlossen werden, sind in einer Hypothese als "information centres" bezeichnet worden (Ward & Zahavi 1973). Die gefundene Futterquelle wird dann durch mehrere Individuen genutzt, wobei sich die Gruppengröße und die Nahrungsaufnahme per Individuum erhöht (Krebs 1974). Die Anziehung dieses umgrenzten Nahrungsbereiches wurde von Thorpe (1963) als "local enhancement" bezeichnet. Dies bedeutet, daß die Aufmerksamkeit eines Tieres oder einer Gruppe durch die Anwesenheit von Artgenossen und ihr Verhalten auf einen kleinen Umweltbereich gerichtet wird. Bei Saatkrähen (Corvus frugilegus) konnte Waite (1981) zeigen, daß Flecken mit größerer Beutedichte durch größere Schwärme mit höherer Freßrate genutzt werden.

Bei den vegetarischen Gänsen ist es schwierig die Nutzung eines geklumpten Nahrungsangebotes anzunehmen bzw. zu beweisen und es ist auch meist im Feld nicht möglich genau zu sehen welches Gras gefressen wird (außer auf homogenen Feldern). Der Nahrungsplatz zieht aber genauso mit den daraufbefindlichen Artgenossen wieder Artgenossen an. Wie anhand von Versuchen

mit Gänsemodellen gezeigt wurde, ist hierbei der Anteil von in Freßstellung (Abb.18) befindlichen Gänsen für die Landeattraktivität ausschlaggebend (Drent & Swierstra 1977, Inglis & Isaacson 1978). Diese an Ringelgänsen (Branta bernicla) und Nonnengänsen (Branta leucopsis) gefundenen Ergebnisse können, was die Anziehung von Artgenossen betrifft, aus dem Seewinkel bestätigt werden. Warum allerdings bestimmte Felder immer wieder aufgesucht werden, andere nicht, und was die Gruppe wirklich für Vorteile bringt, ist damit keineswegs gesagt. Abgesehen davon, daß man einem sozial so hoch organisiertem Tier, wie der Gans, eine gegenseitige Attraktion prinzipiell nicht absprechen kann, soll zunächst eine mögliche Beeinflussung

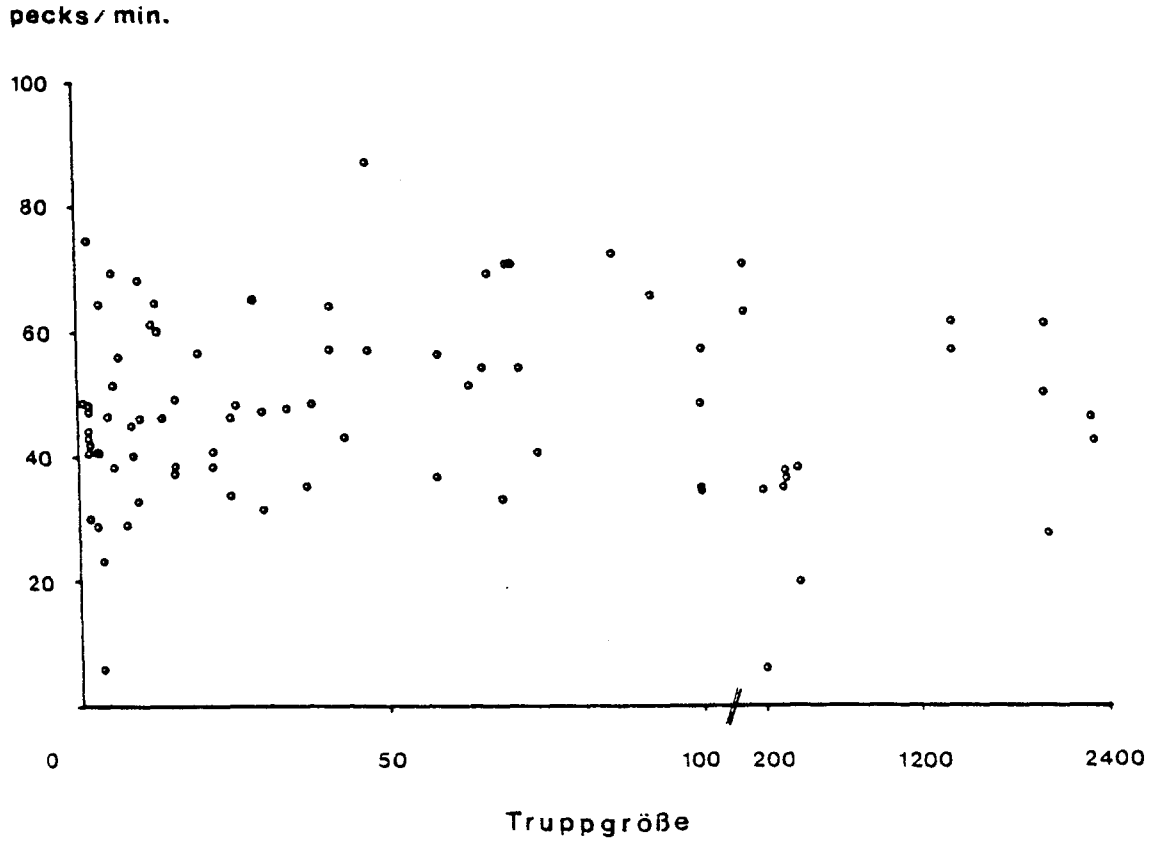

Abb.13 Freßrate und Truppgröße (n= 80).

der Freßrate durch die Gruppe, wie es ja für andere Tiere bereits nachgewiesen ist, untersucht werden. Der für jeden Trupp errechnete Freßraten-Mittelwert ist in Abbildung 13 dargestellt. Daraus ist ersichtlich, daß zwischen Truppgröße und Freßrate kein Zusammenhang besteht ($r = -0{,}05$; $p > 5\%$). Das heißt, daß in einer größeren Gruppe nicht mit einer höheren Rate gefressen wird, wie es Murton et al.(1971) für die Körner fressenden Ringeltauben (Columba palumbus) gefunden hat. Dieser Unterschied dürfte zweierlei Ursachen haben: Erstens ist das Organisationsniveau ein ganz anderes und zweitens ist auch die punktuell auftretende Körnernahrung im Vergleich mit dem Abweiden der Gänse etwas ganz anderes. Der erste Punkt wird zum Beispiel durch die Aussage illustriert, daß die Tauben infolge von Stimmungsübertragung Pickbewegungen machen ("social facilitation"), die sich dann an die Körnerdichte anpassen (Murton 1971). Da also bei den Gänsen der Trupp diesen Einfluß nicht ausübt, ist aber dennoch ein Unterschied bei der Freßrate in der Entwicklungsphase zu erwarten. Hierfür wurde ein Vergleich der Freßraten der pulli ($n = 64$) und der adulten ($n = 182$) am Standort Pferdekoppel/Seggenwiese (Abb.5, Pkt.2) herangezogen. Der errechnete Mittelwert ergibt für die Gössel $53{,}75 \pm 3{,}87$ (95%-ige Konfidenzgrenze) und für die adulten Gänse $41{,}29 \pm 3{,}56$ Pickbewegungen pro Minute (Abb.14). Der augenscheinliche Unterschied hängt mit dem verstärkten Nährstoffbedarf der kleinen, heranwachsenden Gänse zusammen. Daß dies auch mit der Freßdauer der erwachsenen Gänse zusammenhängt, wird noch zu zeigen sein. Dieser gefundene

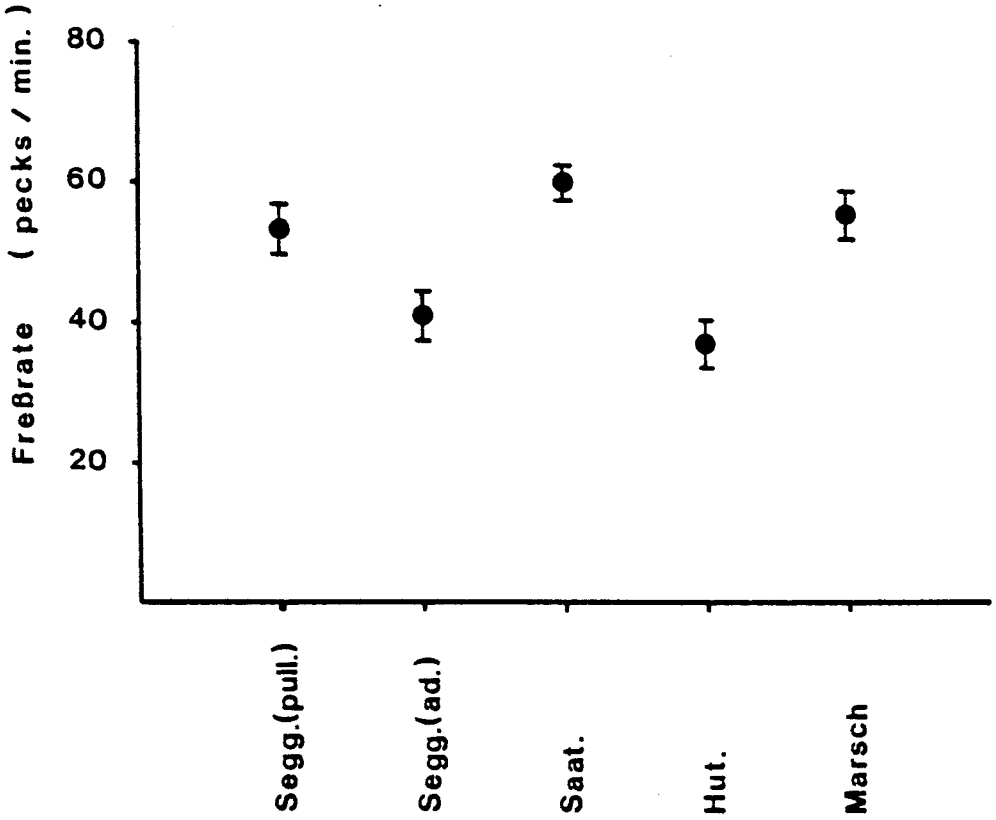

Abb.14 Freßrate und Standort. Für folgende Standorte sind die Mittelwerte mit 95%-igen Konfidenzintervallen dargestellt: Segg.(pull.): Seggenwiese vor Schilfgürtel, Werte der pulli (n= 64); Segg.(ad.): Seggenwiese vor Schilfgürtel, Werte der adulten (n= 182); Saat.: Saatfelder (n= 248); Hut.: Hutweide bei Lange Lacke (n= 100); Marsch: Djoumine Marsch beim Lac Ichkeul (n= 104).

Unterschied wurde mittels t-Test nach Student auf seine statistische Signifikanz überprüft. Dabei wurde für den einseitigen Test ein hochsignifikanter Unterschied festgestellt ($p < 0{,}0005$; DF= 244). Abgesehen von dieser aus der Jugendentwicklung her verständlichen Tatsache, erhebt sich die Frage, ob unterschiedliche Standorte auch die Freßrate beeinflussen, was in Hinblick auf die unterschiedliche Vegetation mit verschiedener Abrupffähigkeit, möglich wäre. Für die wichtigsten Habitate

sind die Werte in Abbildung 14 eingetragen. An der Spitze liegt hier die Kategorie Saatfeld, gefolgt von dem Vergleichswert aus Tunesien, der gewissermaßen als "natürliche Vergleichsbasis" dienen soll. In dieser Reihung folgen die Gössel und dann die adulten Gänse des Seevorgeländes. Mit einer mittleren Freßrate von 37,1 Pickbewegungen/min. fällt die Hutweide deutlich zurück. Die Tatsache, daß die tunesische Marsch (Marais du Djoumine) stark von Rindern beweidet wird, teilweise allerdings zu intensiv, die Vegetation also kurz gehalten wird, unterstreicht wiederum die Bedeutung der Beweidung im Hinblick auf die Hutweide. Trotz vieler anderer Unterschiede (z.B. Zeitpunkt und Klima bei der Gänsenutzung, Wasserstand) drängt sich aber ein Vergleich mit dem früher als Hutweide wirklich in Funktion gewesenem Gebiet auf. Der hohe Wert der Saatfelder ist nicht nur mit dem Nährstoffgehalt junger Triebe, sondern auch mit der in Reih und Glied stehenden und dadurch leicht beäsbaren Pflanzen in Beziehung zu bringen. Vergleicht man nun die Güte der einzelnen Habitate im Sinne einer Freßratenmaximierung, so weist die Marsch im Vergleich zu allen anderen Standorten, mit Ausnahme der Saatfelder, einen signifikanten Unterschied auf. Auch durch die statistische Überprüfung, deren Werte in Tabelle 1 dargestellt sind, wird die oben angeführte Reihung der Standorte belegt. Nur zwischen dem Seevorgelände (ad.) und der Hutweide konnte kein signifikanter Unterschied gefunden werden. Der Grund hierfür wird noch bei der Analyse der Freßdauern und des Aufmerksamkeitsverhaltens bei Paaren beleuchtet werden.

Segg.(ad.) - Marsch	p < 0,0005 *** DF= 284
Segg.(ad.) - Hutweide	n.s.
Segg.(ad.) - Saatfeld	p < 0,0005 *** DF= 428
Saatfeld - Hutweide	p < 0,0005 *** DF= 346
Saatfeld - Marsch	p < 0,025 * DF= 350
Hutweide - Marsch	p < 0,0005 *** DF= 202

Tab.1 Vergleich der Freßratenmittelwerte unterschiedlicher Habitate mittels einseitigem t-Test. DF..Freiheitsgrade, * signifikant, *** hoch signifikant.

Zusätzlich zur Vegetationsstruktur der unterschiedlichen Habitate werden von den Gänsen auch Standorte mit unterschiedlicher Vegetationshöhe genutzt. Daß Gänse allgemein hohe Vegetation bei der Nahrungsaufnahme meiden, ist nicht richtig, es wurde ja bereits auf das Herunterbrechen von Kukuruzkolben hingewiesen und die Gänse dringen sogar vom Rand her in diese Kulturen ein, was einen sehr befremdenden Anblick bietet. Der Freßakt, beziehungsweise die erforderliche Bearbeitungszeit für die Kolben laßt keine klar abgesetzten Pickbewegungen erkennen und ist somit für Vergleichszwecke nicht brauchbar. Für die anderen Standorte wurde die Wuchshöhe in Relation zu den Gänsen in drei leicht unterscheidbare Kategorien eingeteilt: 1. fußhohe Vegetation, sie verdeckt den Gänsefuß maximal bis zum Intertarsalgelenk; 2. brusthohe Vegetation, sie verdeckt maximal den Gänsebauch unterhalb des Halsansatzes; 3. überganshohe Vegetation, sie ragt über den Gänsekopf hinaus, welches die

schwierige Beobachtbarkeit dieser Kategorie verdeutlicht und das relativ kleine n erklärt. Für die Kategorie fußhohe Vegetation wurden die Saatfelder in Abbildung 15 auch extra dargestellt, da sie im Vergleich mit anderer fußhoher Vegetation signifikant höhere Freßraten aufweisen (Tab.2), das heißt die Zeit, die für 20 Pickbewegungen benötigt wird, kürzer ist. Am eindrucksvollsten ist das Absinken der Freßrate mit zunehmender Vegetationshöhe, hier repräsentiert durch brust- und überganshohe Vegetation ($r= 0,9994$; $p < 0,05$ für die Daten 1+2,3,4). Die Freßraten der beiden letztgenannten Kategorien unterscheiden sich auch signifikant von den anderen, miteinander selbst verglichen allerdings nicht (Tab.2).

Mit dieser eklatanten Freßratenabnahme verlieren Standorte mit zu hohem Bewuchs an Attraktivität. Die logische Folge ist ein Verlassen des Habitats, wenn dies aus bestimmten Gründen (z.B. wenn die Gössel noch nicht flügge sind) nicht möglich ist, so sind Verhaltensweisen zu beobachten, die das Unbehagen der Tiere belegen. Eine außerhalb der Verhaltensfolge, für die sie ursprünglich entwickelt wurde, auftretende Verhaltensweise, die bei Konfliktsituationen plötzlich in Erscheinung tritt, wird Übersprungshandlung oder Übersprungsbewegung ("sparking-over activity" oder "displacement activity" nach Tinbergen & van Iersel 1947) genannt. Das beobachtete Verhalten stammt, wie auch typisch für den in Rede stehenden Effekt, aus dem Funktionskreis des Komfortverhaltens und wirkte äußerst hektisch, ja pathologisch wie Lorenz (1978b) schreibt. Letzterer erwähnt den noch zu beschreibenden Vorgang

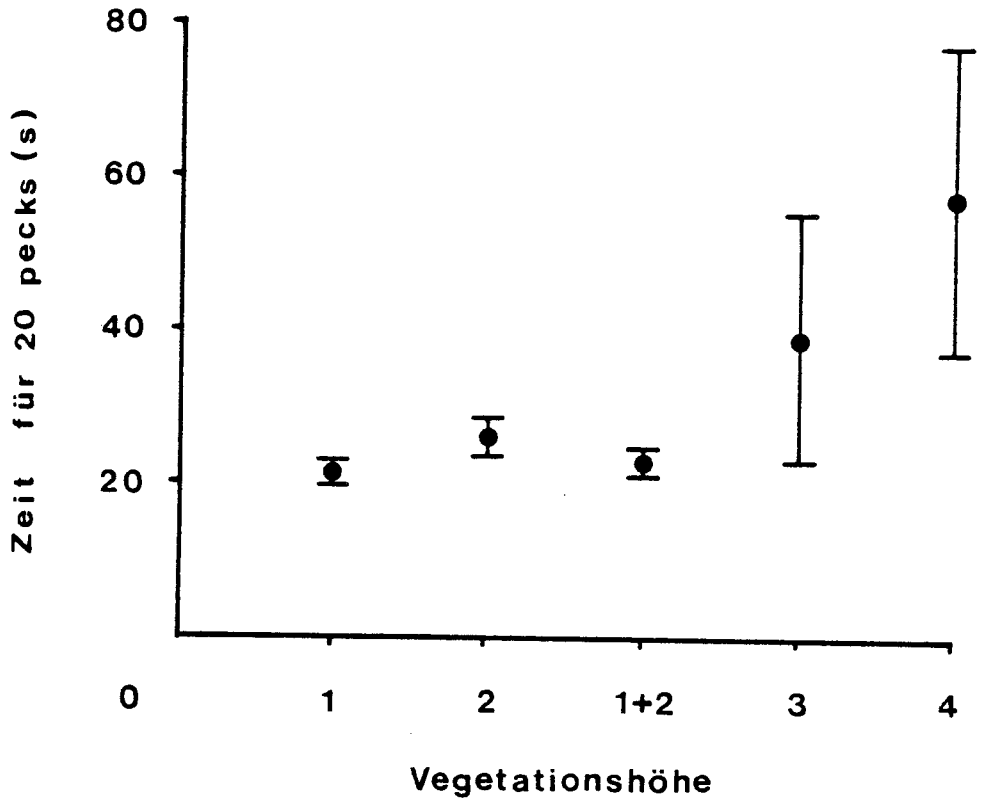

Abb.15 Freßrate und Vegetationshöhe. Für folgende Kategorien der Vegetationshöhe sind die Mittelwerte mit 95%-igen Konfidenzintervallen dargestellt:
1...Saatfelder (n= 137); 2...fußhohe Vegetation ohne Saatfelder (n= 95); 1+2...Saatfelder und andere fußhohe Vegetation (n= 232); 3...brusthohe Vegetation (n= 42); 4...überganshohe Vegetation (n= 31).

Saatfelder - andere fußhohe Veg.	$p < 0{,}005$ ** DF= 230
Saatfelder & and.fußh.Veg. - brusth.	$p < 0{,}0005$ *** DF= 272
Saatfelder & and.fußh.Veg. - übergh.	$p < 0{,}0005$ *** DF= 261
brusthohe Veg. - überganshohe Veg.	n.s.

Tab.2 Vergleich der Freßratenmittelwerte (als Zeit für 20 Pickbewegungen) bezüglich Vegetationshöhe mittels eins. t-Test, ** sehr signifikant, *** hoch signifikant.

in diesem Zusammenhang nur für die Kurzschnabelgans (Anser brachyrhynchus) und McKinney (1965) als möglichen ritualisierten Bestandteil des Balzverhaltens bei der Andengans (Chloephaga melanoptera). Da auch in der Studie von Kalas (1977) unter Übersprungsbewegungen die beobachtete Verhaltensweise nicht aufscheint, soll sie hier beschrieben werden. In überganshoher Vegetation konnte bei einem adulten Tier, das mit Partner und vier juvenilen Gänsen am Lackenrand des Illmitzer Zicksees äste, ein plötzliches "Kopf auf den Rücken werfen" beobachtet werden. Dabei wurde der Kopf äußerst rasch ein bis zweimal am Rücken hin und her gewendet, was normalerweise der Verteilung des Bürzeldrüsensekretes dient. Es handelt sich hier offenbar um einen Konflikt zwischen Fressen, Sichern und Flüchten. Zu diesen äußerst intensiven und ruckartigen Halsbewegungen kommt noch das aus ähnlichen Konfliktsituationen bekannte "Kopfschütteln" dazu. Bei dieser beobachteten Familie traten bei einem Individuum in 8 Minuten und 36 Sekunden 20 mal "Kopf auf den Rücken werfen" und 29 mal "Kopfschütteln" auf. Die hohe Vegetation verhinderte eine längere Beobachtung, aber die angeführten Zahlen verdeutlichen die Unsicherheit der beobachteten Gans. Bei der Hölle (Abb.5, Pkt.3) konnte in gleich hohem Bewuchs eine gemittelte Anzahl für "Kopfschütteln" von 12 mal pro Minute (n= 10) mit einem Maximalwert von 20/min. gefunden werden. Das Verweilen auf diesen Plätzen ist nur mit dem noch schlechten Fliegen-Können (am 9. und 17. Juni) und dem nährstoffreichen Nahrungsangebot durch die reifen Gräser erklärlich.

Dieser starke Konflikt und die Abnahme der Freßrate mit steigender Wuchshöhe machen ein Fehlen der Gänse, vor allem Ende Juni/Juli, wenn alle Gänse fliegen können, auf diesen hochbewachsenen Standorten verständlich.

Da die Truppgröße nicht direkt Einfluß auf die Freßrate hat, so wäre doch eine unterschiedliche Freßdauer für verschiedene Gruppengrößen, ähnlich wie bei den Finken Costa Ricas (Rubenstein et al.1977) denkbar. Zu diesem Behufe wurden die protokollierten Freßdauern in 10 Sekunden umfassende Kategorien eingeteilt und deren Anteil an verschiedenen Truppgrößen in Abbildung 16 dargestellt. Daraus ist ersichtlich, daß die kurzen Freßdauern in allen Trupps überwiegen, und daß keine Freßdauer bei bestimmten Trupps überwiegt. Beim Vergleich der Freßdauern <50 Sekunden und >50 Sekunden im Vierfelder χ^2-Test, ergibt sich ein signifikanter Unterschied zwischen den Gruppen >2 mit pulli und den Gruppen >100 Ex.($\chi^2= 5,09$; $p= 0,02$; $n= 1405$). Beim Vergleich der Kategorien 3-100 Ex. ohne pulli und >100 Ex. ($\chi^2= 0,16$; $p > 0,05$; $n= 2677$) und der Paare mit der Kategorie > 2 mit pulli ($\chi^2= 0,10$; $p > 0,05$; $n= 1165$) konnte kein Unterschied gefunden werden. Auch die Untersuchung des generellen Zusammenhangs von Truppgröße und Freßdauer ergibt nur eine schwache Korrelation ($r= 0,187$; $p < 0,001$). Das Vorhandensein von Gösseln allerdings hat einen entscheidenden Einfluß auf die Freßdauer der adulten Gänse (Paare versus 3-100 Ex. ohne pulli, bezüglich Freßdauern <50s. und > 50s.: $\chi^2 = 9,04$; $p= 0,0027$; $n= 2437$). Dies kann auch für die Tiere auf der Pferdekoppel gezeigt werden. Vergleicht man die Freßdauer-Mittel-

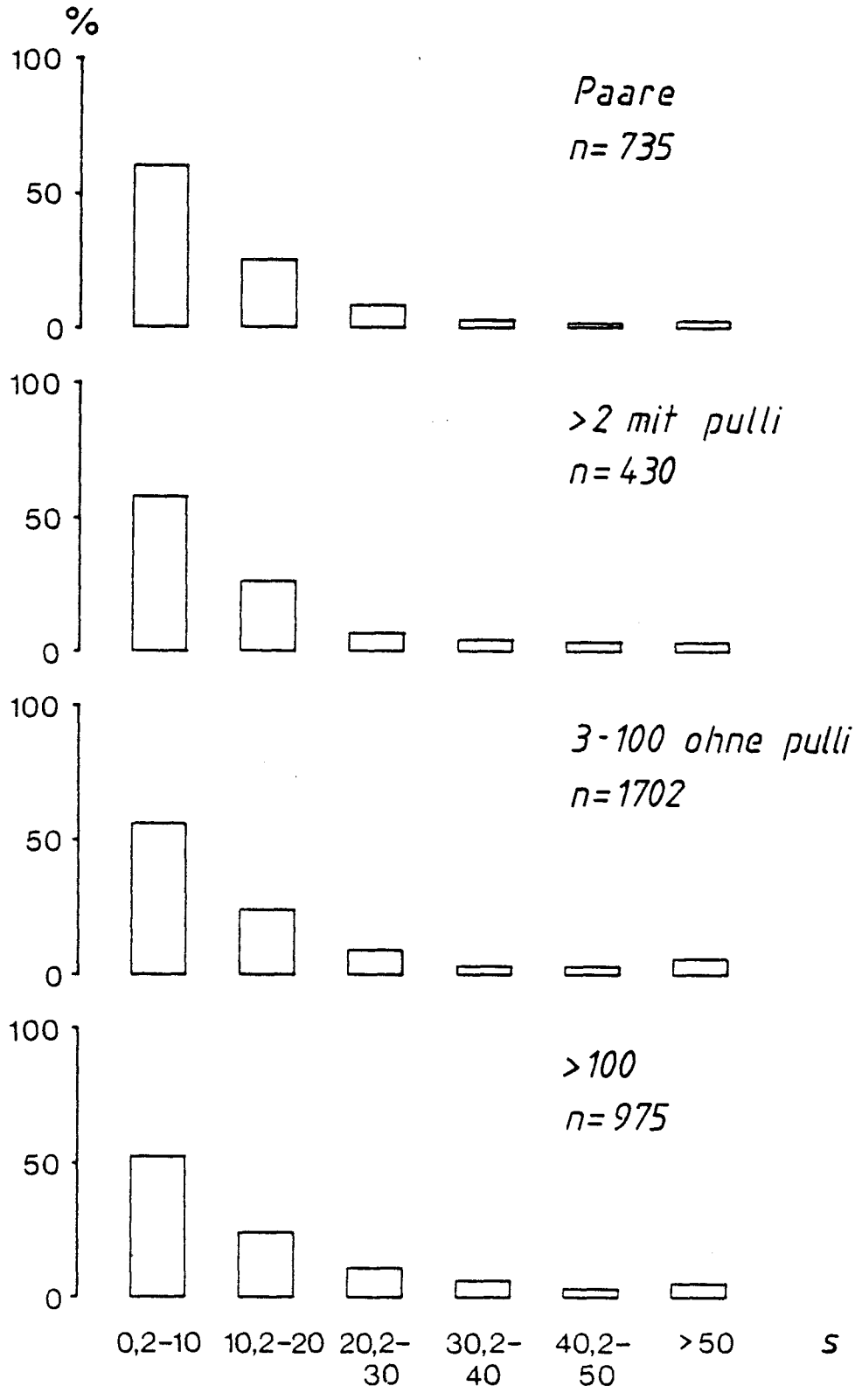

Abb.16 Prozentueller Anteil der Freßdauern an den Beobachtungen in der jeweiligen Truppgrößenkategorie.

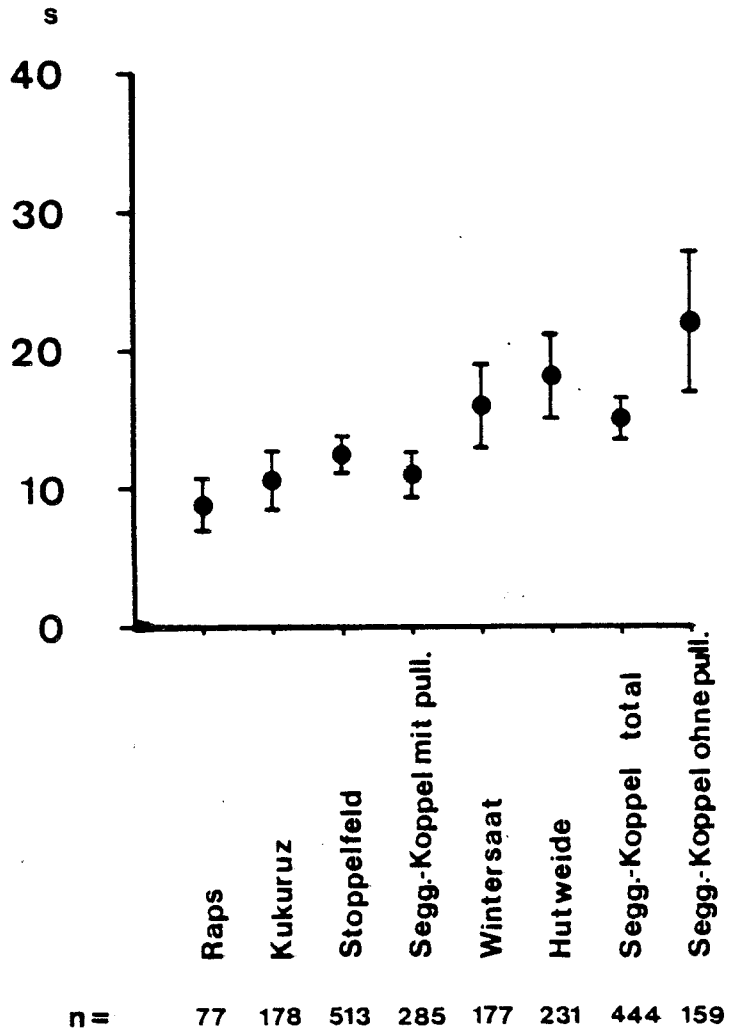

Abb.17 Mittlere Freßdauer mit 95%-igem Konfidenzintervall.

Stoppelfeld - Kukuruz	n.s.
Hutweide - Wintersaat	n.s.
Raps - Kukuruz	n.s.
Koppel tot. - Stoppelfeld	p < 0,025 * DF= 955
Kukuruz - Wintersaat	p < 0,005 ** DF= 353
Stoppelfeld - Hutweide	p < 0,0005 *** DF= 742

Tab.3 Vergleich der gemittelten Freßdauern mittels einseitigem t-Test.

werte adulter Tiere bei An- und Abwesenheit der pulli, so ergibt dies einen hochsignifikanten Unterschied (t-Test, eins. $p < 0,0005$ ***; DF= 442). Dies bedeutet, daß sich die mittlere Freßdauer einer Gans bei Anwesenheit der pulli um die Hälfte reduziert. Daß dies vorwiegend mit dem Wachsamkeitsverhalten der Gänse zusammenhängt, wird in dem entsprechenden Kapitel (4d) zu zeigen sein. Daß die verschiedenen Standorte auch auf die Freßdauer Einfluß nehmen, verdeutlicht Abbildung 17, und in Tabelle 3 werden exemplarisch einige Standorte miteinander verglichen. Diese Dauern sind eng mit der Freßrate verknüpft, und so erhebt sich natürlich die Frage, ob etwa kürzere Freßdauern durch eine höhere Rate kompensiert werden können und also die in Abbildung 17 dargestellten Werte, abgesehen von der Freßlänge, auch Rückschluß auf die Nahrungsaufnahme zulassen. Hierfür wurde für jede Freßdauer eine hypothetische Freßrate (Pickbewegungen pro Minute) hochgerechnet und überprüft, ob ein Zusammenhang zwischen Freßfrequenz und Freßdauer besteht. Dies wurde für einige Standorte getestet, ergab aber nirgends eine Korrelation ($r= 0,039$; $p > 0,05$; $n= 168$). Mit anderen Worten, kurze Freßdauern werden nicht mit hohen Freßfrequenzen ausgeglichen. Zur Bewertung der Standorte ist aber die effektive Nahrungsaufnahme, gemessen in Form der einzelnen Abbisse, vorzuziehen, während die Freßdauern als Maß für das nicht unterbrochene Fressen dienen sollen. Inwieweit die für das Fressen aufgewendete Zeit von anderen Faktoren abhängt, soll das nächste Kapitel mitbehandeln.

4d) Wachsamkeitsverhalten und Gruppe

Die biologische Fitness, das heißt der relative Fortpflanzungserfolg eines Individuums, gemessen an dem Fortpflanzungserfolg anderer Individuen, hängt natürlich vom Verhalten ab. In diesem Zusammenhang spielen nicht nur Nahrungserwerb und Fortpflanzung, sondern auch die Feindvermeidung eine sehr wichtige Rolle. Mit diesem letzten Funktionskreis ist neben der Ressourcenauffindung und der intraspezifischen Kommunikation das Aufmerksamkeitsverhalten in Verbindung zu bringen (Dimond & Lazarus 1974). Mit dem Aufteilen der Sicher-Last auf mehrere Gruppenmitglieder kann somit Zeit, zum Beispiel für das Fressen, eingespart werden (Murton et al.1971, Lazarus 1972).

Bei den Gänsen sind die verschiedenen Aufmerksamkeitshaltungen gut an der Kopf- und Halsstellung zu unterscheiden (Abb.18). Die Benennung wurde nach Fischer (1965) vorgenommen, wobei

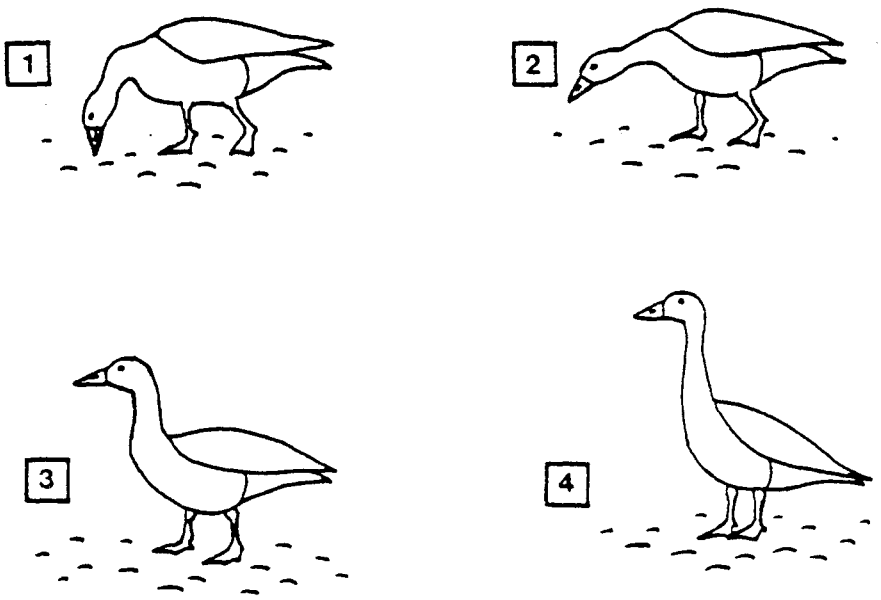

Abb.18 Schematisierte Gänsedarstellungen. 1: Fressen; 2: Aufschauen; 3: Normalhaltung; 4: Sichern.

auch der Terminus Normalhaltung, um keinen neuen Begriff einzuführen, beibehalten wurde, obwohl es sich hierbei auch um ein aufmerksames Ausschauhalten handelt. Über das Sichern bei Grauganspaaren gibt es nur ungenaue Angaben. Heinroth (1941) schreibt zwar über seine zahmen Gänse und erwähnt den Wachtdienst des Ganters, sagt aber ferner: "Freiheitsbeobachtungen über die Sicherungs- und Ablösungsverhältnisse der draußen so überaus scheuen Großvögel lassen sich nicht machen." Später befindet sich in der Graugansliteratur nur noch ein Hinweis und zwar, daß "der Ganter häufiger sichert, während die Gans der Nahrung zustrebt" (Fischer 1967). Dem Ganter wird ja die Verteidigungsfunktion zuerkannt, die mit zunehmendem Alter der Gössel abnimmt (Lorenz 1950), dasselbe erwähnt Heinroth (1941) von seinen Gänsen für die Wachsamkeit. Die Gans übernimmt im Rahmen der Arbeitsteilung sozusagen die Kinderobhut, da im Normalfall auch die Gössel bezüglich der Nachfolgereaktion auf die Gans geprägt sind. Normalfall bedeutet hier als Gössel von der Gans ausgebrütet worden zu sein, da sie sonst auch dem Ganter nachlaufen würden (Schlager mdl.). Im Freiland ist es relativ schwierig an individuell nicht zu unterscheidenden Gänsen den zu erwartenden Unterschied zu bestätigen. Bei zehn Paaren ist es aber gelungen jeweils beide Partner nacheinander zu protokollieren. Die Häufigkeitsanteile an Sichern und Fressen sind in Abbildung 19 dargestellt. Darin fällt auf, daß tatsächlich einer der Partner mehr sichert, als der andere. Dieser Unterschied ist auch statistisch hoch signifikant (Mann-Whitney U-Test, eins. $n_1 = 10$; $n_2 = 10$;

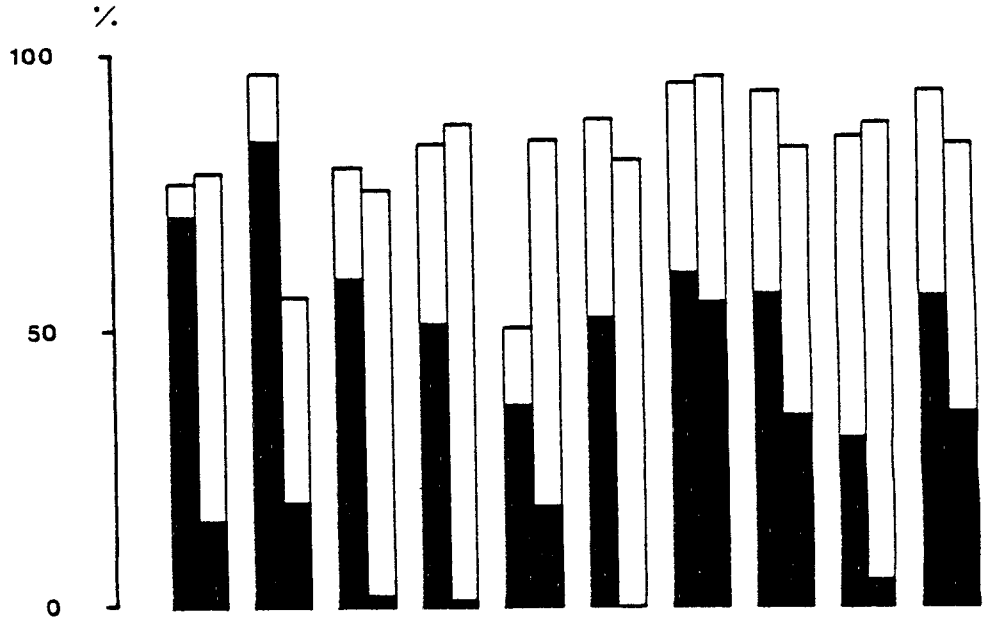

Abb.19 Häufigkeitsverteilung von Sichern (schwarze Säulen) und Fressen (weiße Säulen) bei Paaren, jeweils bezogen auf ein Beobachtungsprotokoll eines Individuums. Als erste Säule ist immer das ♂ dargestellt.

$p < 0{,}001$***) und daraus wird geschlossen, daß der mehr sichernde Partner das ♂ ist. Einen ebensolchen Unterschied zwischen ♂ und ♀ hat Bertram (1980) für Sträuße (Struthio camelus) gefunden. Dementsprechend ergibt sich für die ♀ ein Mehraufwand für Fressen. Für dieselben Protokolle wurde nun überprüft, ob die einzelnen Freßdauern (="feeding bouts"), das heißt die ununterbrochenen Freßphasen bei den ♀ länger sind, als bei den ♂. Für die als ♂ und ♀ definierten Tiere konnte für die ermittelten Freßdauer-Mittelwerte (♂: 6,7s; ♀: 15,2s) ein hochsignifikanter Unterschied festgestellt werden (eins. t-Test: $p < 0{,}0005$***, DF= 410). Die einzelnen Freßphasen sind also beim ♂ kürzer, als beim ♀. Da dies aber noch nicht

zwingend etwas über die effektive Nahrungsaufnahme aussagt, sollen mit den 1985 gesammelten Daten (Zeit für 10 Abbisse) ♂ und- ♀ miteinander verglichen werden. Die Zeitnehmung wurde bei einer beginnenden Sicher-Phase abgebrochen, es ist also Aufschauen und Normalhaltung inkludiert. Dabei stellte sich heraus, daß die ♂ signifikant länger für 10 Pickbewegungen benötigen, als die ♀ (eins. t-Test: $p < 0,025$*, DF= 79). Die ♂ kompensieren also, im Gegensatz zu Ergebnissen von Kurzschnabelgänsen (Anser brachyrhynchus) (Lazarus & Inglis 1978), ihre kürzeren Freßdauern nicht mit höheren Freßraten. Da es keinen geschlechtsspezifischen Unterschied im Anteil von Aufschauen und Normalhaltung an der Beobachtungszeit gibt (Mann-Whitney U-Test, n.s.), muß das weniger Fressen des Ganters direkt mit dem Sichern in Zusammenhang stehen. In Anlehnung an die Sicher - Organisationsmodellvorstellungen von McVean & Haddlesey (1980) kann für die Graugans ein Zusammenhang zwischen Zeit für Sichern und der mittleren Freßdauer in Abbildung 20a gezeigt werden ($r= -0,75$; $p < 0,001$). Der Ganter nimmt zu dieser Zeit weniger Nahrung zu sich, als das ♀, das vielleicht gerade nach der Brutzeit auch einen größeren Energiebedarf hat. Was die Organisation des Sicherns betrifft, so nimmt nicht nur die Freßdauer mit Zunahme an für Sichern aufgewendeter Zeit ab, sondern es nimmt vor allem beim Ganter auch die Sicherdauer stark zu (Abb.20b). Unter gänzlich ungestörten Bedingungen konnte Fox & Stroud (1981) dies mit mehr Daten für die Grönland-Bläßgans (Anser albifrons flavirostris) zeigen, aber auch die Graugans Daten entsprechen diesem Schema und deuten auf eine straffere

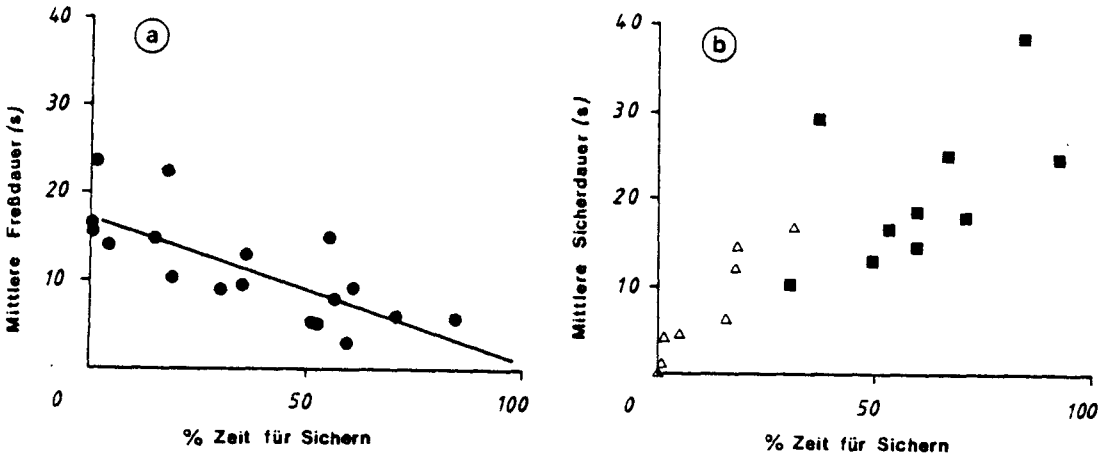

Abb.20 a): Zusammenhang zwischen für Sichern aufgewendeter Zeit und Freßdauer, y= 17,4 - 0,16x (n= 18);
b): Beziehung zwischen für Sichern aufgewendeter Zeit und Sicherdauer, Dreiecke ♀, Vierecke ♂, r= 0,84 ($p < 0,001$).

Verhaltensorganisation beim Ganter zu dieser Zeit hin.

Mit dem Älterwerden der Gössel verändert sich das Verhalten des Ganters entscheidend (Lorenz 1950) und sowohl das Wiedererlangen der Flugfähigkeit der Adulttiere nach der Mauser, als auch das Flüggewerden der Gössel ist eine einschneidende Verhaltenswende im Jahresablauf der Graugänse. In der Folge scharen sie sich in größeren Gruppen zusammen, wo auch ein deutliches Absinken des Sicher-Aufwandes zu bemerken ist. Auf diesen Umstand, nämlich die Sicherersparnis in größeren Gruppen, ist bei einigen Tieren in letzter Zeit hingewiesen worden (z.B. Murton et al.1971, Powell 1974, Lazarus 1978, Abramson 1979, Hoogland 1979a, Bertram 1980, Inglis & Lazarus 1981, Underwood 1982, Elgar et al.1984, Alados 1985). Die Sicher-Pose der großen Graugans ermöglicht normalerweise

einen guten Überblick in den meist flachen Gebieten. Im Gegensatz zu den kleinen Limikolen (Metcalfe 1984), hat sie selten mit der Überschaubarkeit zu kämpfen. Eine Ausnahme bildet hier die bereits erwähnte Konfliktsituation in hoher Vegetation und die Sichtbehinderung durch angehäuftes Stroh nach der Ernte. Auf einem solchen Stoppelfeld ging eine Gans eines 21 Individuen umfassenden Trupps während einer Beobachtungszeit von 20 Minuten 5 mal auf einen etwa ganshohen Strohwall nur um zu sichern und ging nachher wieder der Nahrungsaufnahme nach. Das Sichern von erhabenen Stellen aus ist auch von anderen Tierarten bekannt geworden, so zum Beispiel vom Afrikanischen Erdmännchen (Suricata suricatta) (Moran 1984).

Mit der unter Material und Methode beschriebenen Ganzheitsbeobachtungsmethode wurden Gruppen nach dem Anteil sichernder Individuen untersucht. Dies ergab, daß in größeren Gruppen weniger Individuen sichern, das heißt nach Störungseinflüssen jeglicher Art Ausschau halten. Für diese Methode stehen aus den Jahren 1981 und 1982 insgesamt 303 Beobachtungen zur Verfügung. Von diesen wurde für jede Truppgröße (n= 18) der Median (berechnet ohne 0-Werte) bestimmt und die Datenpunkte in Abbildung 21 eingetragen. Die Kurve entspricht der besten Anpassung an die Punkte der Gleichung

$$y = a + b\, e^{-cx}$$

(vgl. Inglis & Lazarus 1981) (gilt auch für die Abbildung 22 bis 24 und 26). 1983 wurde die Beobachtungsmethode durch das "scanning" ersetzt und versucht auch mehr Daten von den selteneren großen Trupps zu bekommen. Für dieses Jahr sind

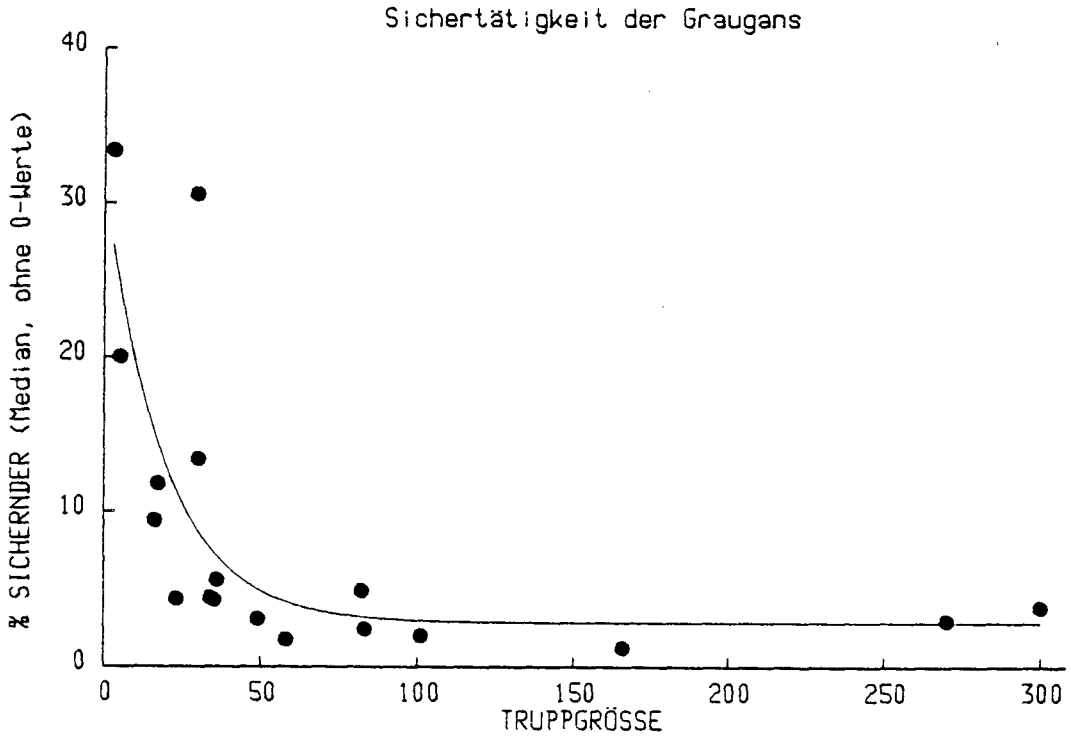

Abb.21 Truppgröße (x) und Anzahl sichernder Individuen, n= 18; $y= 2{,}790 + 28{,}614\ e^{-0.0527x}$, $r= 0{,}75$ ($p < 0{,}001$).

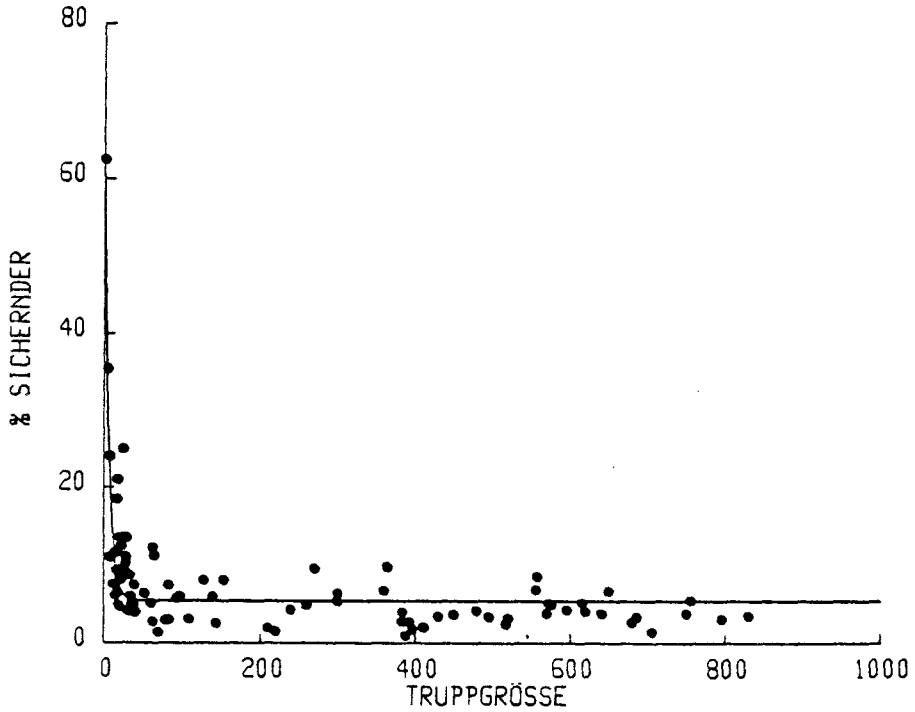

Abb.22 n= 92, $y= 5{,}476 + 76{,}919\ e^{-0.166x}$, $r= 0{,}87$ ($p < 0{,}001$), zwei Werte über 2000 sind nicht dargestellt.

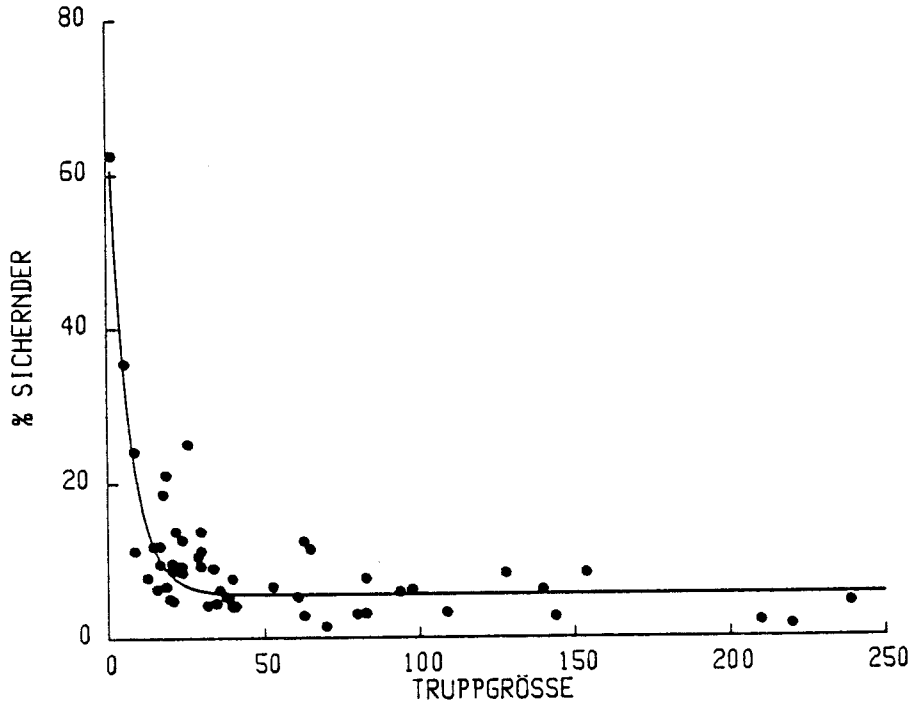

Abb.23 Ausschnitt aus Abb.22, Kurvenberechnung nach allen Daten.

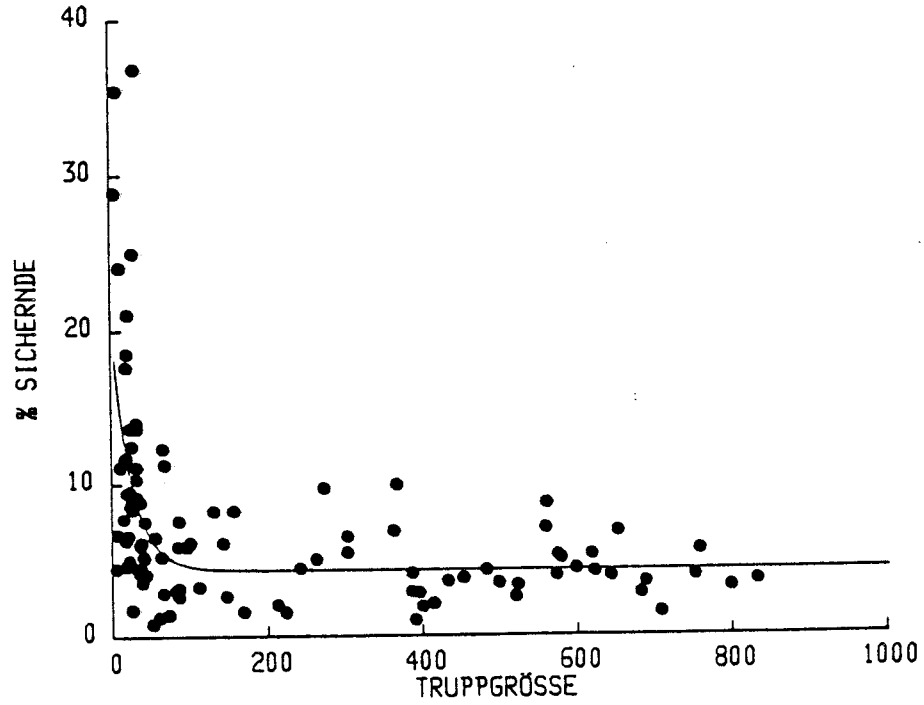

Abb.24 n= 107, $y= 6{,}986 + 1708{,}917\ e^{-1.714x}$, r= 0,66 ($p < 0{,}001$), die Datenpunkte sind Mittelwerte, Erklärung im Text.

691 scans aus 92 Trupps (ohne 0-Werte) verfügbar. Abbildung 22, sowie der dargestellte Ausschnitt in Abbildung 23 erhärten die Ergebnisse der Jahre 1981/82 und verdeutlichen noch dazu, daß im kleineren Truppbereich die Anzahl sichernder Individuen (errechnet aus Mittelwerten ohne 0-Werte) stärker variiert, als bei größeren Trupps. Faßt man die mit unterschiedlicher Methode gewonnenen Ergebnisse zusammen (Mittelwerte pro Trupp), so ändert sich die Aussage nicht im geringsten, jedoch ist der nach oben hin begrenzende Effekt der Truppgröße, die Anzahl sichernder Individuen betreffend, noch deutlicher (Abb.24). Diese nach oben hin begrenzende Wirkung der Gruppengröße ist mit dem Ausspruch "mehr Augen sehen mehr" in Zusammenhang zu sehen. Dies gilt natürlich nicht nur für die Sicher-Stellung, und so sind große Gruppen mit allen Individuen in der Sicher--Position nur bei offensichtlicher Störung und dann meist kurz vor dem Abflug, zu beobachten. Im Bereich der Truppgrößen zwischen 100 und 50 beginnt der Anteil an sichernden Individuen stärker zu variieren, das heißt es gibt Gruppen oder besser Beobachtungsintervalle, wo keine, wenige und eben prozentuell mehr Individuen sichern, als in größeren Gruppen. Das bedeutet, daß das Umfeld großer Gruppen mit weniger "Sicher - Individuen" kontrolliert wird und kleine Gruppen mangels der mit Augen ausgerüsteten Nachbarn prozentuell mehr Späher benötigen. Daran schließt die Frage, ob ein Zusammenhang zwischen der Anzahl sichernder und der Anzahl fressender Individuen besteht. Dies wäre besonders bei einem extrem einfachen Modell, das nur zwischen Sichern und Fressen unterscheidet, zu erwarten.

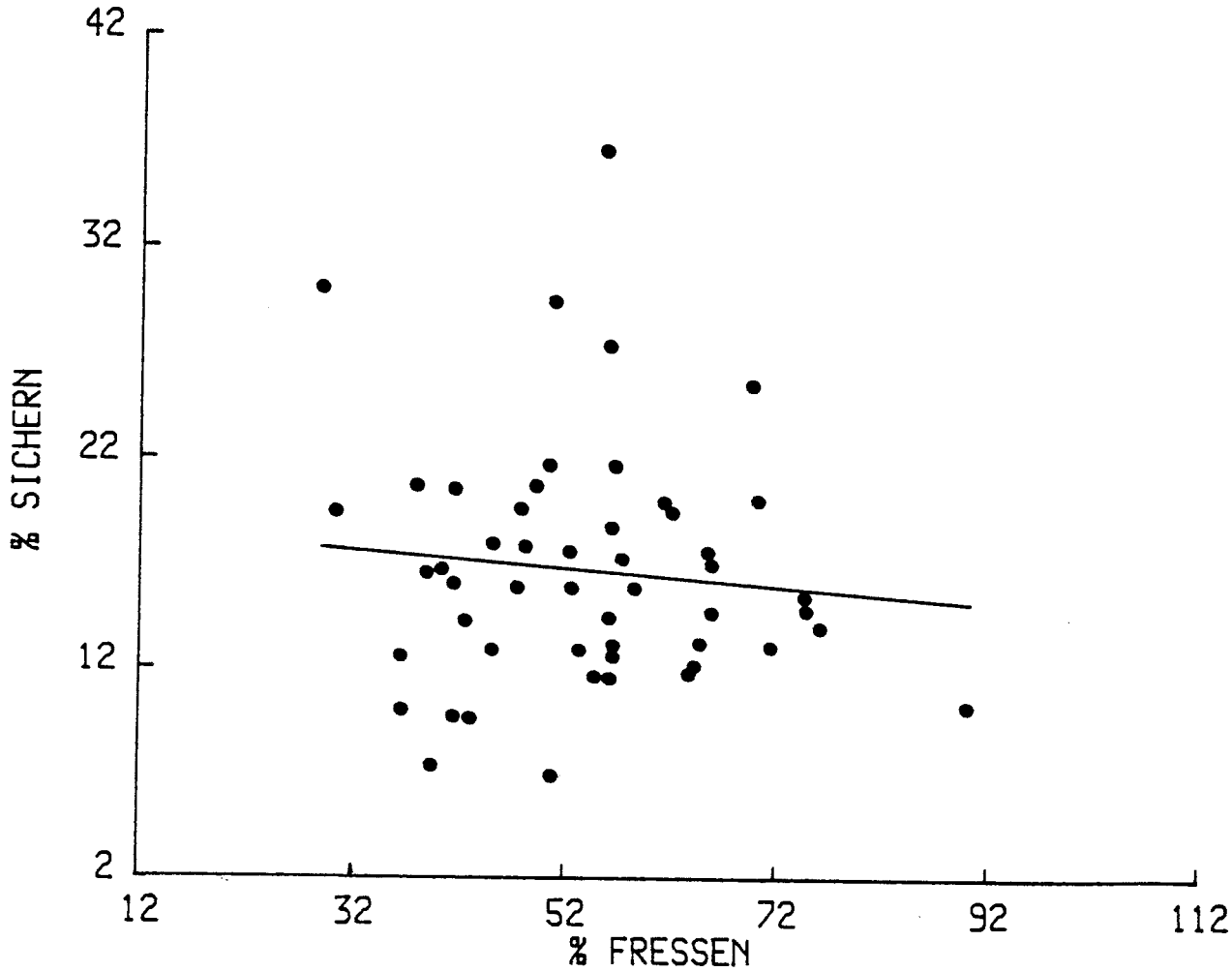

Abb.25 Beziehung zwischen dem Anteil fressender und sichernder Gänse. y= 18,96 - 0,41x; r= -0,09 (p > 5%).

Trägt man die Anzahl fressender und sichernder Gänse gegeneinander auf (Abb.25), so zeigt sich aber, daß hier kein Zusammenhang besteht (r= -0,09; p > 5%). Dies ist insbesonders dadurch zu erklären, daß während der beobachteten Momentaufnahme die nicht sichernden Gänse nicht unbedingt fressen müssen, sondern zum Beispiel sich in der nicht berücksichtigten Schlafstellung befinden oder Komfortverhalten zeigen. Zu diesem

Zwecke sollen die Beobachtungen an Gänseindividuen herangezogen werden und den Vorteil bestimmter Truppgrößen für die einzelne Gans beleuchten.

Betrachtet man den Zeitaufwand für Sichern einer Gans in verschieden großen Trupps, so stellt sich heraus, daß Individuen in größeren Trupps weniger Zeit für Sichern aufwenden müssen, als solche in kleineren Trupps (Abb.26). Ebenso wie bei der Anzahl Sichernder pro Trupp variiert auch hier die aufgewendete Zeit in kleinen Gruppen viel stärker. Liegt der Zeitaufwand für Sichern im kleinen Truppbereich zwischen 0 und fast 100%, so übersteigt er ab dem Truppgrößenbereich von 50 - 100 nicht die 31,4% -Marke. Dies legt den Schluß nahe, daß auch beim Sicheraufwand einzelner Gänse die Truppgröße nach oben hin begrenzend wirkt, und also die hohen Werte in kleinen Gruppen von Gänsen in größeren Gruppen (ab 50 - 100 Ex.) nicht erreicht werden. Besonders bei diesem Zusammenhang fällt der bisher nicht beachtete starke Einfluß der Truppgröße auf die Varianz des Sicheraufwandes auf. Von einer hypothetischen, Gruppengrößen frei wählenden Graugans ausgehend, bietet also der Trupp ab dem Bereich von 50 - 100 Exemplaren nicht nur eine Einsparung von Sicherverhalten, sondern vor allem eine Verkleinerung der Varianz. Es erhebt sich nun die Frage, wie sich diese Ersparnis auf die Verhaltensorganisation der einzelnen Gans auswirkt. Abbildung 27 zeigt, daß bei geringerem Sicheraufwand die Zeit, die für das Fressen verwendet wird, ansteigt. Dies bedeutet natürlich für das Individuum, daß es mehr Zeit zur Energiebedarfsdeckung zur Verfügung hat. Es ist aber nicht

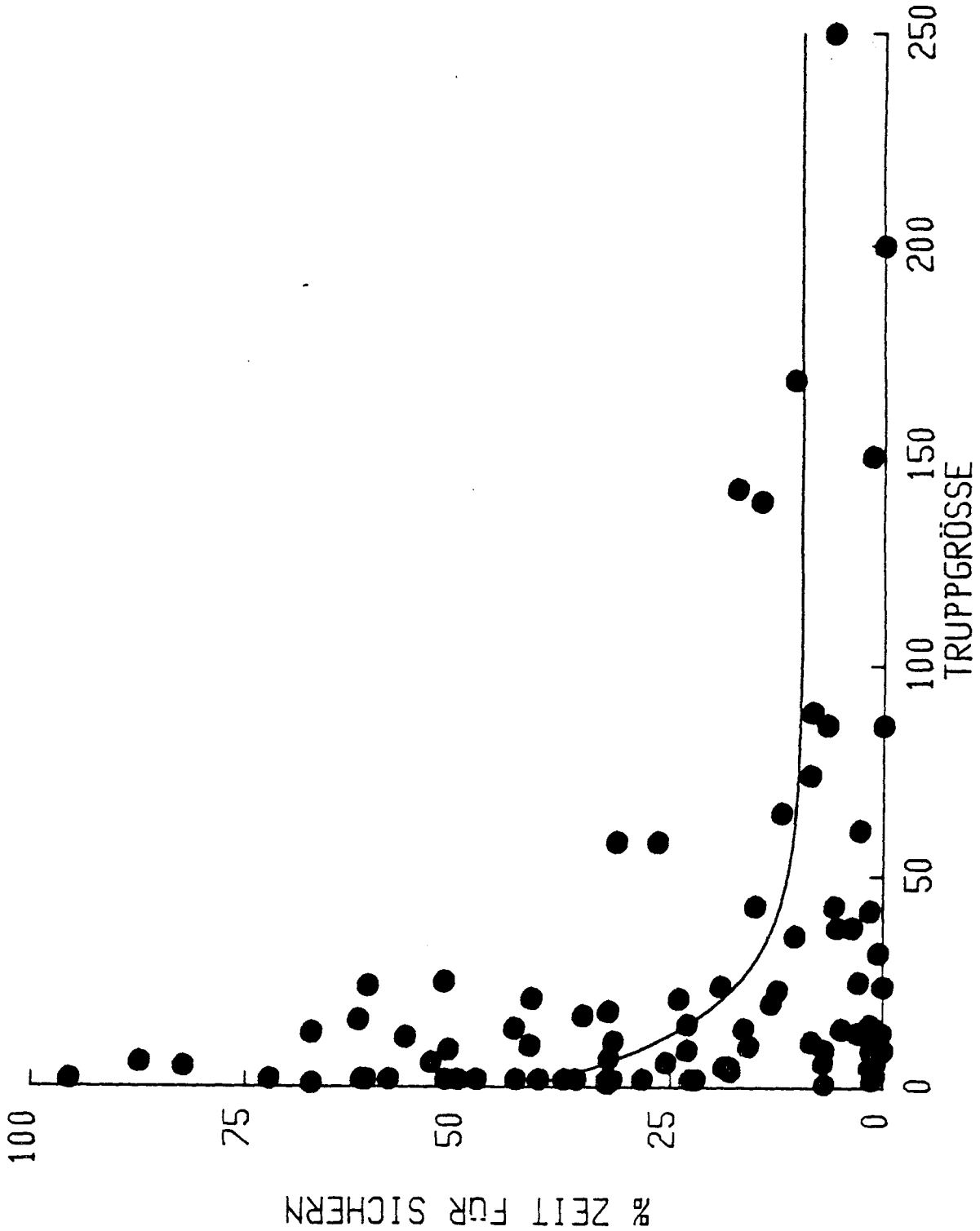

Abb.26 Beziehung zwischen Truppgröße und Sicheraufwand von Individuen. n= 86; y= 9,596 + 32,541 $e^{-0.060x}$, r= 0,45 ($p < 0,001$).

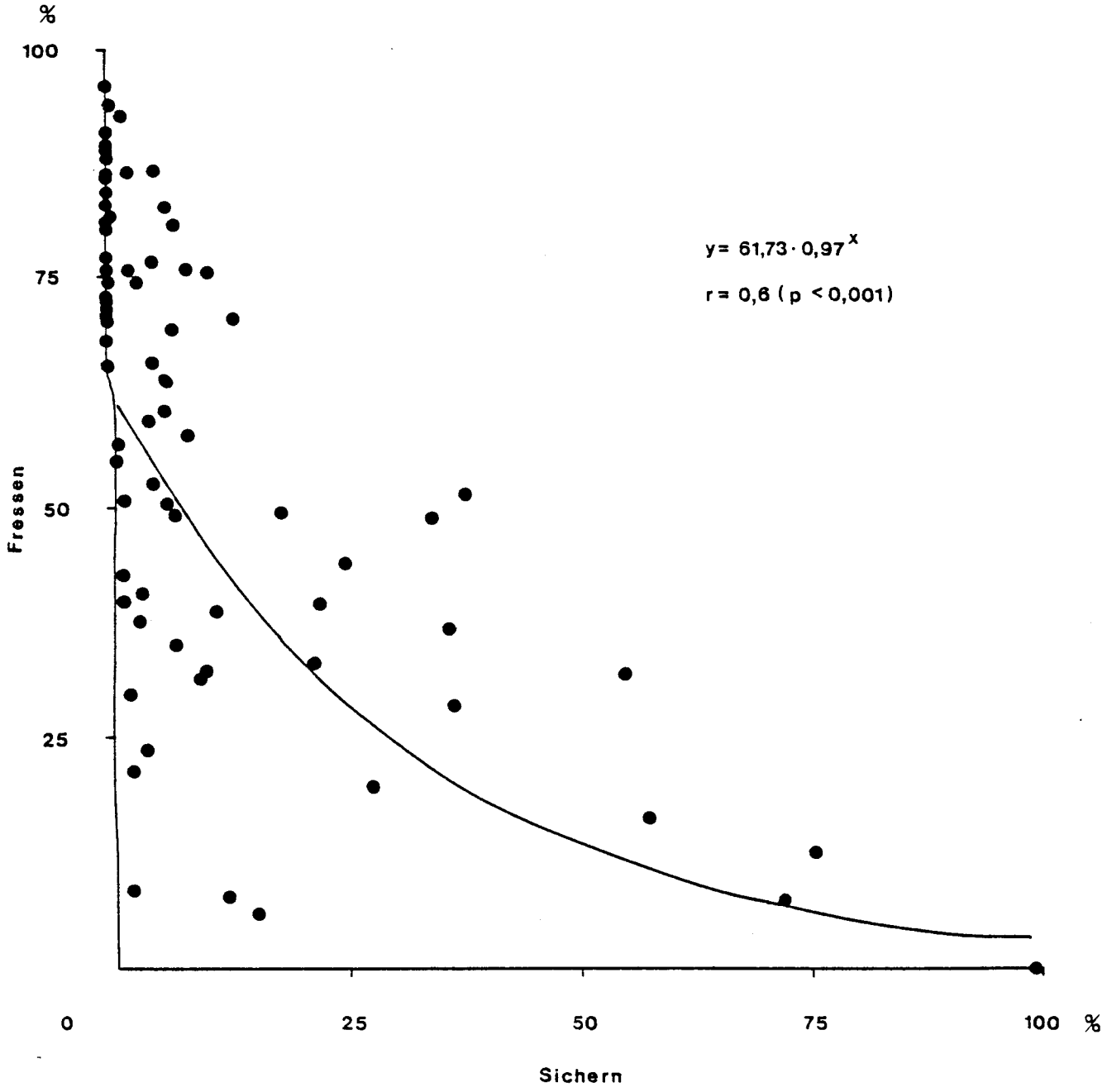

Abb.27 Beziehung zwischen für Sichern und für Fressen aufgewendete Zeit von Individuen, n= 76.

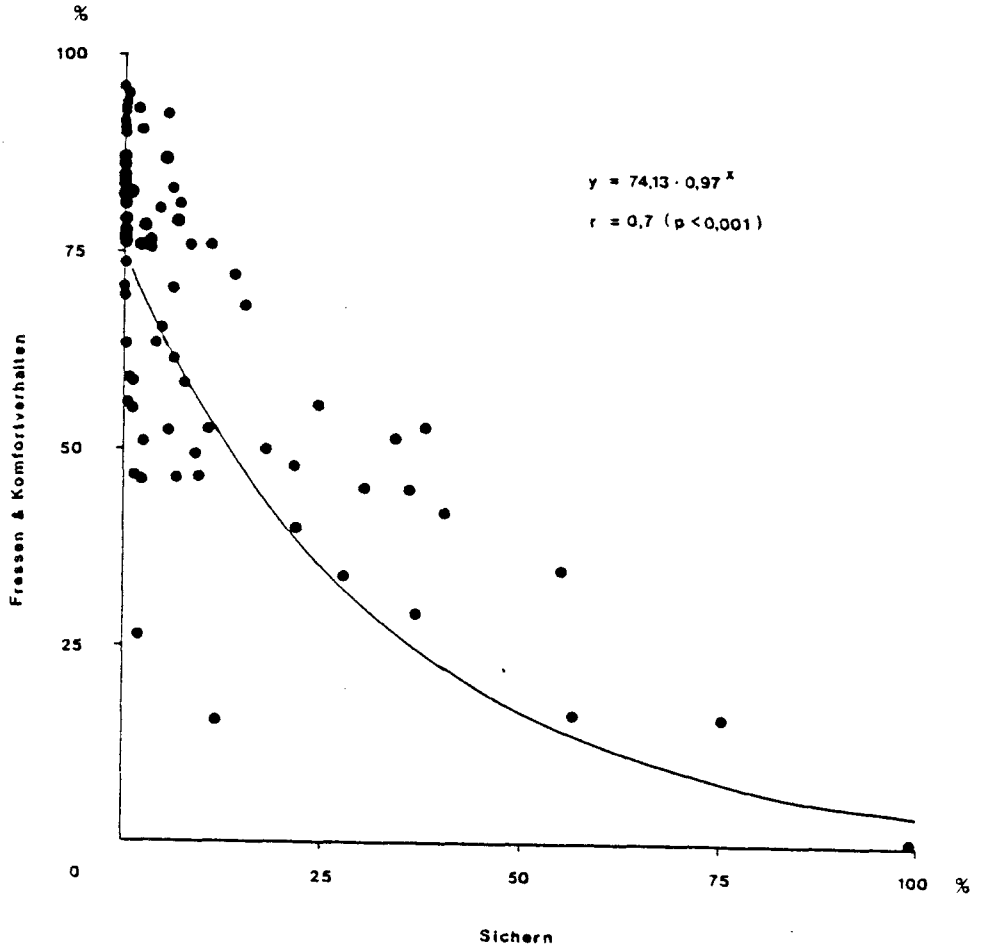

Abb.28 Beziehung zwischen für Sichern aufgewendete Zeit und der für Fressen und Komfortverhalten von Individuen, n= 76.

nur das Fressen, sondern auch das Komfortverhalten, dem sich bei Einsparung an Sichern vermehrt gewidmet werden kann. Nimmt man nun das Komfortverhalten und Fressen zusammen, so verstärkt sich die Beziehung mit deren Zunahme und der Abnahme des Sicheraufwandes (Abb.28). Dieser prinzipielle Zusammenhang zwischen Komfortverhalten bzw. Fressen und Sichern, laßt sich auch in Hinblick auf die Truppgröße bestätigen. Es ist ja in großen Trupps mit weniger Sicheraufwand pro Individuum auch ein vermehrtes Auftreten von Komfortverhalten zu erwarten. Dafür wurden 76 Trupps in zwei Kategorien geteilt,

und zwar in Trupps unter 100 Exemplaren und Trupps über und gleich 100 Exemplaren. Bei den hierin beobachteten Individuen wurde der Zeitaufwand für Komfortverhalten in Prozent der Beobachtungszeit ausgedrückt. Zur Homogenisierung der Fehlervarianzen wurde folgende Datentransformation durchgeführt: Die Werte wurden durch 100 dividiert und nach

$$x' = 2 \arcsin \sqrt{x}$$

transformiert. Aus den so erhaltenen x'-Werten wurde der mittlere Aufwand für Komfortverhalten in Trupps < 100 ($\bar{x}$= 21,6) und ≥ 100 ($\bar{x}$= 35,05) errechnet. Individuen der größeren Truppgrößenkategorie verbringen einen signifikant höheren zeitlichen Anteil mit Komfortverhalten, als solche der kleineren Kategorie (eins. t-Test: $p < 0{,}005^{**}$, DF= 74). Dies unterstreicht abermals den enormen Vorteil in einem größeren Trupp zu sein. Die unausweichliche Frage ab wann ein Trupp "größer" und also besser ist, zielt auf die Frage nach der optimalen Truppgröße ab (vgl. Bertram 1978, Krebs & Davies 1981). Dies soll ausführlich in der Diskussion behandelt werden, doch geht aus dem vorher Gesagten hervor, daß ab Gruppen, die 50 - 100 Individuen umfassen, der Einzelne Vorteile bezüglich Fressen und Sichern genießt. Zusätzlich läßt sich zeigen, daß ein geringerer Zeitaufwand für Normalhaltung mit mehr Fressen einhergeht (Abb.29). Wie aber für die in Abbildung 29 dargestellten Daten gezeigt werden kann, ersetzt die Normalhaltung nicht die des Sicherns. Zwischen der für Sichern und Normalhaltung aufgewendeten Zeit besteht keine Beziehung ($y = 14{,}49 + 0{,}016x$; $r = 0{,}025$; $p > 5\%$). Auch beim Zusammenhang von Truppgröße

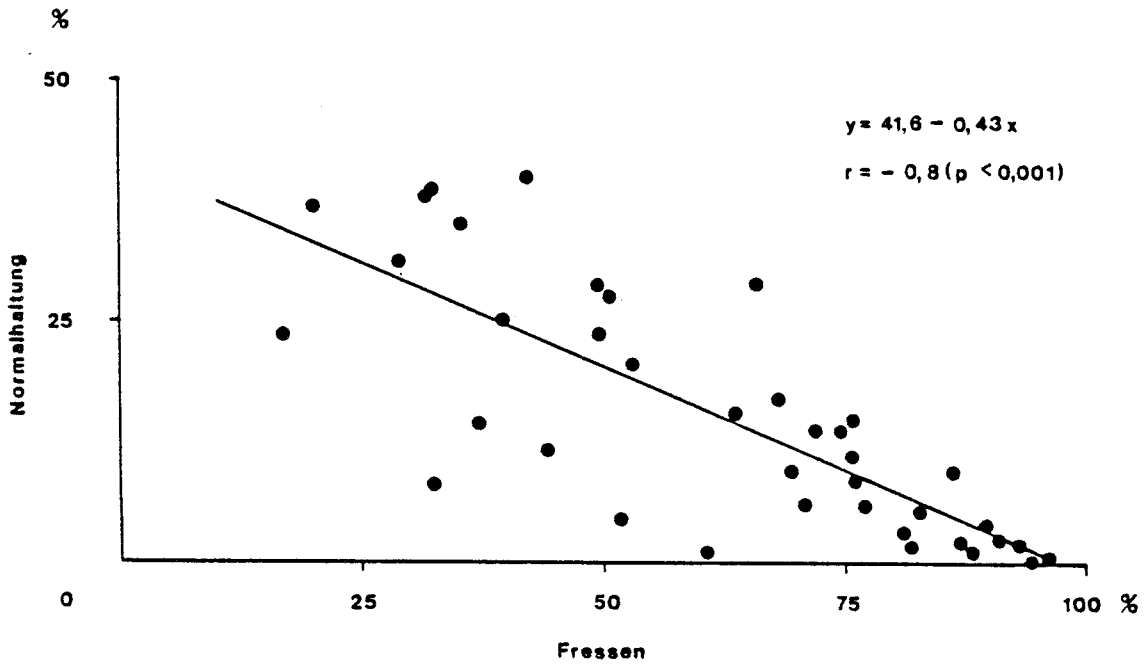

Abb.29 Beziehung zwischen Fressen und Normalhaltung. Protokollierte Individuen in Trupps < 100; n= 39.

und Zeit für Normalhaltung (in %) für alle Truppgrößen (Daten der Trupps < 100 & ≧ 100) laßt sich keine Korrelation feststellen ($y= 15{,}36 + 0{,}00068x$; $r= 0{,}027$; $p > 5\%$). Das heißt, daß die Sicher-Stellung nicht durch die Normalhaltung substituiert wird und der Zeitaufwand der letzteren wachsamen Körperstellung nicht mit der Gruppengröße zusammenhängt. Generell aber wird die Zeit, in der nicht die Normalhaltung eingenommen wird, durch mehr Fressen genutzt.

Was nun die Organisation des Aufschauens (Abb.18) betrifft, so ist für diese häufigste wachsame Verhaltensweise entweder eine routinemäßige Regelmäßigkeit oder eine für einen möglichen Angreifer unvorhersagbare Zufälligkeit zu erwarten. Mit Hilfe

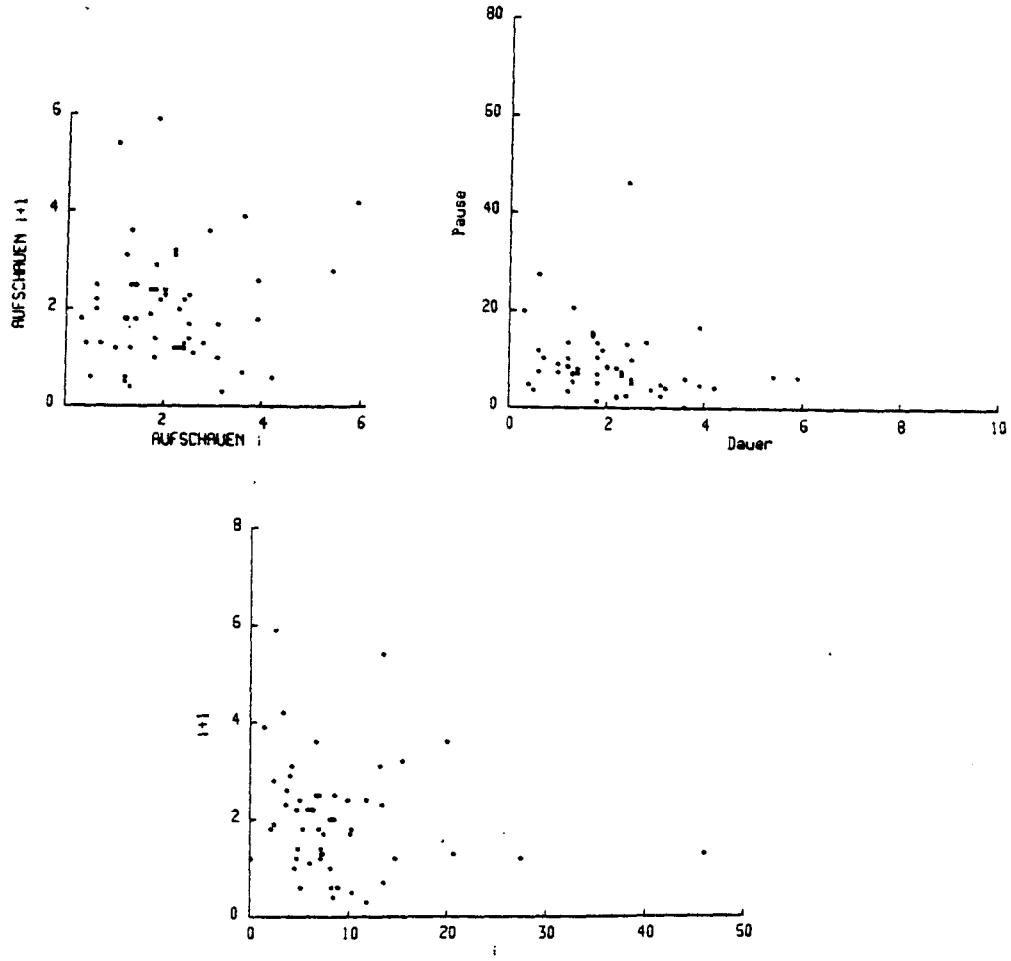

Abb.30 a-c Intervallkorrelationen von Aufschaudauern und vorangehenden bzw. nachfolgenden Pausen, Erläuterungen im Text.

eines Intervallkorrelations-Programmes wurden folgende Zusammenhänge überprüft: Aufschaudauer mit darauffolgender Aufschaudauer (Abb.30a); Aufschaudauer mit nachfolgender Pause (Abb.30b); vorangehende Pause mit nachfolgendem Aufschauereignis (Abb.30c). Ebenso wie die Ereignisdauer - Dauer Analyse (n= 54; r= 0,1067; p > 5%) zeigen auch die anderen Kombinationen keine Korrelation. Die Aufschauereignisse sind zufällig und im Sinne einer Feind-

bzw. Störungsentdeckung vom Feind bzw. der Störungsquelle nicht vorhersagbar.

Der jahreszeitliche Aspekt unterschiedlicher Standorte beeinflußt das Aufschauen, wie an Hand der Habitate Pferdekoppel und der Stoppelfelder ersichtlich ist. Alleine die Berechnung der mittleren Aufschaudauer pro 20 sec. weist auf einen deutlichen Unterschied hin: Koppel 0,94s und bei den Stoppelfeldern 1,88s. Dieser Unterschied wird durch die Varianzanalyse (Tab.4) bestätigt ($F= 5,42$; $n_1= 1,0$; $n_2= 19,04$; $p= 2,94\%$). Die Ursache für diesen Unterschied kann durch zweierlei Einflüsse begründet sein. Zum einen in der Nahrung, zum anderen in den Störungseinflüssen. Bei der Nahrung könnte ein vermehrtes Aufschauen dem Auffinden der Getreidekörner dienen, es könnte aber auch als Reaktion auf vermehrte landwirtschaftliche und jagdliche (Jagdbeginn am 1.8.) Tätigkeit verstanden werden.

Variabilitäts-ursache	DF	Summe der Abweichungsquad.	Varianz	F- Wert
zwischen den Standorten	1	158,88	158,88	5,42; $n_1= 1$; $n_2= 19,04$ $p= 2,94\%$
zwischen den Protokollen	20	534,52	26,73	4,55; $n_1= 20$; $n_2= 731$ $p < 0,001\%$
innerhalb der Protokolle	731	4293,63	5,87	
TOTAL	752	4987,04	6,63	

Tab.4 Hierarchische 2-Weg Klassifikation (Varianzanalyse). Aufschauen: Dauern / 20 sec.

4e) Feindeinwirkung und Gruppenleben

Im Zusammenhang mit Räuber - Beute Beziehungen ist das Schwarmverhalten sehr auffällig und es stellt sich die Frage welche Vorteile das Gruppenleben bezüglich der Feindeinwirkung hat. In Experimenten mit Webervögeln (Lazarus 1979) und Tauben (Siegfried & Underhill 1975) konnte einerseits mit einem zahmen Habicht (Accipiter gentilis) und andererseits mit einem Falkenmodell die "early warning function" von Gruppen nachgewiesen werden. Das heißt, daß ein herannahender Feind früher von Gruppen, als von Einzeltieren entdeckt wird. Die Chance des Angreifers trotzdem Beute zu machen ist auch bei Gruppierungen und hier wiederum bei größeren Gruppen geringer, als bei kleinen und bei Einzeltieren (Eibl-Eibesfeldt 1962, Neill & Cullen 1974, Seghers 1974). Die größere Auffälligkeit von Gruppen wird durch den Konfusionseffekt (= confusion effect) kompensiert, das bedeutet, daß es für einen Angreifer schwieriger ist, sich auf ein Individuum unter mehreren zu konzentrieren. Der Nachteil von Einzeltieren bzw. kleinen Gruppen ist für Daphnien (Milinski 1977), Fische (Major 1978) und Vögel (Page & Whitacre 1975, Kenward 1978) demonstriert worden. Zusätzlich zur Feindentdeckung bietet die Gruppe den Vorteil, daß die Chance für den Einzelnen, erwischt zu werden, dank des Verdünnungseffektes (= dilution effect), geringer ist (z.B. Duncan & Vigne 1979).

Gänse reagieren auf Greifvögel - Flugbilder ähnlich wie Elenanti-

lopen (Taurotragus oryx), Zebras (Equus burchelli) (Kruuk 1972) und Moschusochsen (Ovibus moschatus) (Mech 1970) bei Annäherung eines Feindes. Die Elterntiere stehen rings um die Jungen und verteidigen diese, im Falle der Gänse mit ausgebreiteten Flügeln (Lorenz 1950, 1978a). Aus freier Wildbahn berichtet Berg (1943) über wilde Verfolgungsjagden von Seeadlern (Haliaetus albicilla) und Graugänsen. Neben diesem erwähnt Schröder (1974) zusätzlich den Habicht (Accipiter gentilis) und den Wanderfalken (Falco peregrinus) mit Feindbedeutung. Abgesehen von diesen Flugfeinden hat, neben dem Menschen, eigentlich nur der Fuchs (Vulpes vulpes) Bedeutung (Schröder 1974, Dement'ev et al.1967). Auch für die Grönland-Bläßgans (Anser albifrons flavirostris) führt Fowles (1981) nur den Polarfuchs (Alopex lagopus) als ernsthaften natürlichen Feind an.

Im Untersuchungsgebiet, wo der Seeadler bestenfalls am Durchzug auftritt, konnte eine solche Begegnung nie beobachtet werden. Lediglich auf dem Stausee Nové Mlýny (Südmähren, CSSR) konnte ein panikartiges Auffliegen von ca. 1000 Graugänsen bei der Annäherung eines Fischadlers (Pandion haliaetus) gesehen werden. Das heißt, daß abgesehen vom Menschen, im Seewinkel nur der Fuchs als Feind in Frage kommt. Ist dies tatsächlich der Fall, so müßten die Gänse beim Anblick eines Fuchses Fluchtreaktion zeigen. Am 2. und 3. Mai 1983 wurde deshalb den Gänsen ein lebender Fuchs dargeboten. Die Gänse des Seevorgeländes befanden sich in 43 Meter Entfernung, wobei ein Partner

(♂?) eines Paares mit 7 pulli beim Heranschleichen des Fuchses in höherer Vegetation zuerst zu sichern begann, unmittelbar gefolgt vom anderen Partner. Es verging knapp eine halbe Sekunde bis beim Anblick des Fuchses beide Gänse und die Gössel sehr rasch ins Schilf liefen. Dieses wurde insgesamt vier mal wiederholt, wobei immer nach Sichtkontakt zwischen Fuchs und Gänsen, diese flüchteten. Das Herannahen an die Gänse erfolgte mit einem Auto in den frühen Morgenstunden auf einer tagsüber mäßig befahrenen Straße. Nach dem Halten wurde ca. 5 Minuten gewartet und dann der an einer Leine befindliche Fuchs durch das Autofenster in Richtung Gänse ausgesetzt. Die einzelnen Vorgänge wurden mit einer 16mm Filmkamera gefilmt. Als Vergleich zu den Jungeführenden Gänsen sollte ein Nichtbrütertrupp mit ca. 190 Ex. auf einem Wintersaatfeld nördlich der Langen Lacke dienen. Hier betrug die Entfernung zwischen Fuchs und der ersten Gans 100 Meter. Der Fuchs wurde insgesamt 10 Minuten dargeboten und es konnte keine Reaktion der Gänse festgestellt werden (Maximalzahl sichernder Gänse: 3 Ex.). Dies hängt sicherlich mit dem Sattheitsgrad des Fuchses zusammen, weswegen er nicht sehr an den Gänsen interessiert war (vgl. Markgren 1963a, Philippona 1972). Der von Markgren (1963b) genannte Sicherheitsabstand der Gänse von 10 Metern trifft zumindest nicht für die Familien mit Gösseln zu. Daß diese trotz des nicht hungrigen Fuchses eilends flüchteten, spricht für die Bedeutung des Fuchses als Feind, zumindest während der Brut- und Nachbrutzeit. Das Nichtbeachten des

Fuchses durch den Nichtbrütertrupp kann mit der Truppgröße und der weiteren Entfernung des Fuchses einerseits und dem Interessiertheitsgrad des Fuchses andererseits in Beziehung gebracht werden. Außerdem ist hier die jederzeitige Fluchtmöglichkeit durch Wegfliegen im Gegensatz zu den Elterntieren mit zu berücksichtigen.

4f) Aggression und Gruppe

Die Graugans hat als ein Hauptobjekt der Lorenz'schen Studien wesentlich zur Formulierung seiner Aggressionstheorie beigetragen. Ein wichtiger Punkt dabei ist, daß beim Aufstau aktionsspezifischer Energie ohne Meldungseingang durch die Sinnesorgane, auch wenn für eine aggressive Handlung kein offensichtlicher Grund vorhanden ist, diese entweder im Leerlauf oder aber an irgendeiner Gans abreagiert wird (Lorenz 1963). Auch im Seewinkel ist dieses spontane Auftreten von Drohen, das im Stehen der Tiere nicht von der sozial bindenden Körperstellung des Schnatterns zu unterscheiden ist, oft begleitet von einem raschen Hinlaufen zu einer anderen Gans. Diese andere Gans ist oft nicht in unmittelbarer Nähe, sondern, wie ich vor allem im Seevorgelände beobachten konnte, auch bis zu 6 Meter (rückgerechnet an Hand von Gänselängen) von der Drohenden entfernt. Abgesehen von diesem inneren Antrieb stellt sich die Frage, inwiefern Aggressionsverhalten und Individualdistanzen von ökologischen Bedingungen abhängen (Brown & Orians 1970). Mit Experimenten an Finken (Carpodacus mexicanus) ist gezeigt worden, daß mit geringerem Raumangebot die Anzahl aggressiver Auseinandersetzungen steigt. Die Abnahme des zur Verfügung stehenden Raumes pro Individuum bewirkt also eine Zunahme von agonistischem Verhalten. Zusätzlich hat Thompson (1960) unter Freilandbedingungen weniger Auseinandersetzungen, als in Gefangenschaft festgestellt. Auch bei den Graugänsen ist in den Protokollen das Drohen als ein seltenes Ereignis zu

bezeichnen. Trotzdem soll aber in Hinblick auf unterschiedliche Truppgrößen das Aggressionsverhalten kurz behandelt werden. Für Präriehunde (Cynomys ssp.) hat Hoogland (1979b) ein Anwachsen der Auseinandersetzungen bei größeren Siedlungen gezeigt. Ebensolches konnte Barash (1973) für Murmeltiere (Marmota flaviventris) und Caraco (1979) für Juncos (Junco phaeonotus) nachweisen. Dieses vermehrte Auftreten von Aggression muß aber nicht nur mit der Dichte und der Gruppengröße, sondern vielmehr auch mit funktionell - ökologischen Tatsachen in Zusammenhang stehen. Beim Vergleich der relativen Häufigkeiten von Drohereignissen an Minutenbeobachtungen bei Gänsen, stellt sich heraus, daß sowohl Individuen von Paaren ($z= 3,22$; $p < 0,001$***; eins., $n= 800,2$), als auch solche in 3-100 Individuen umfassende Gruppen ohne pulli ($z= 2,47$; $p < 0,01$**; eins., $n= 1168$) signifikant weniger drohen, als Gänse in Gruppen > 100. Zwischen Gänsen in Gruppen von 3-100 und solchen in Paaren konnte kein Unterschied festgestellt werden ($z= 1,40$; $p= 0,08$; n.s., $n= 1140,8$). Das auf Minuten umgerechnete Drohen und die 5%-igen Konfidenzgrenzen sind in Tabelle 5 dargestellt. Die Abgrenzung der Konfidenzbereiche bestätigt die oben gefundenen Unterschiede. Daraus ist ersichtlich, daß das Verweilen in einer größeren Gruppe durchaus mit Kosten verbunden ist. Die verstärkte Aggression hängt zum Teil mit der leider nicht meßbaren kleineren Individualdistanz und zum Teil mit dem Nahrungserwerb zusammen. So wurde in den meisten Fällen an der Stelle weitergefressen, wo sich die angegriffene Gans befunden hat. Besonders auf den abgeernteten Kukuruzfeldern,

aber auch auf den Stoppelfeldern kommt die starke Nahrungskonkurrenz um die Körner dazu. Ein weiteres Indiz dafür sind die seltener zu beobachtenden aggressiven Handlungen gegen die auf den Stoppelfeldern anwesenden Stockenten (Anas platyrhynchos). Einen Zusammenhang zwischen Angriffen und dem Einnehmen des Nahrungsplatzes bzw. des Nahrungsgegenstandes ist für Austernfischer (Haematopus ostralegus) gezeigt worden (Vines 1980).

Truppgröße	Gesamtbeobachtungsdauer	Anzahl der Drohereignisse	Drohen/min.	5%-ige Konfidenzintervalle
Paare	6,4 Std.	11	0,028	0,014-0,05
3-100 ohne pulli	12,6 Std.	34	0,045	0,03 -0,06
> 100	6,9 Std.	33	0,079	0,05 -0,11

Tab.5 Drohereignisse in Beziehung zur Truppgröße.

4g) Bewertung der Gänse - Habitate

Die sich rein vegetarisch ernährenden Gänse sind sehr schlechte Futterverwerter. Auch können sie Cellulose nicht verdauen (Mattocks 1971) und müssen deshalb relativ mehr Zeit der Nahrungsaufnahme widmen, als zum Beispiel reine Körnerfresser (Owen 1980). Da sie aber zudem noch selektiv Pflanzen in bezug auf Nährstoffgehalt und Abrupffähigkeit aufnehmen (Owen 1972a, 1978/79; Würdinger 1980), sind ausgedehnte und ungestörte Weideplätze von enormer Bedeutung. Auf die Wichtigkeit der Nahrungsplätze und die Ufernähe von Gewässern, besonders während der Gössel - Zeit haben Rutschke & Frädrich (1975) hingewiesen. Was die Störungsanfälligkeit betrifft, so zeigt die Graugans im Laufe des Jahres einen großen Toleranzunterschied. Verursachen während der Gössel - Zeit Autos und Radfahrer, die sich auf der 100-200 Meter vom Schilf entfernten Straße bewegen (vgl. Meltofte 1982), keine Aufregung, so flüchten sie bei deren Verlassen der Straße oder im Herbst bereits bei eben dieser Entfernung. Als Extrem sei hier die frühmorgendliche Annäherung von Gänsen des Seevorgeländes bis ca. 10 Meter an den Beobachter erwähnt. Der Schilfgürtel ist während der Brutzeit (Koenig 1952) und danach als Zufluchtstätte vor Störungen bedeutend. Für die Ernährung kommt ihm nur kurzfristig im zeitigen Frühjahr Bedeutung zu. Dann bildet das Seevorgelände die Nahrungsgrundlage, wobei die Bevorzugung der von Pferden beweideten Koppel im Vergleich zum südlich daran anschließenden höher bewachsenen Teil, auffällt. Der

Schilf- und Seggenwiesenbereich ist neben den Lacken also als Brut- und Aufzuchtsraum von großer Bedeutung. Im Zusammenhang mit der schwerpunktmäßigen touristischen Nutzung dieses Teilgebietes sollen kurz die Störeinflüsse in der Reihenfolge abnehmender Bedeutung behandelt werden:

1. Jagd
2. Tourismus
3. Landwirtschaftliche Tätigkeit
4. Starenbekämpfung
5. Andere Einflußgrößen

Die zahlreichen Störungen durch die Jagd (Gänsejagdbeginn: 1.August) konzentrieren sich besonders im Herbst um das Naturschutzgebiet Lange Lacke, und auf die sie umgebenden Felder. Auf den großen Einfluß der Bejagung, besonders in unmittelbarer Nähe des so wichtigen Ruhe- und Schlafplatzes, ist wiederholt hingewiesen worden (Leisler 1969, Owen 1972b). Der unkontrollierte, das heißt nicht gelenkte Tourismus bewirkt vor allem während der Frühjahrs- und Sommermonate ein Stören der Tiere auf den Nahrungsgründen. Ebenso werden Gänse meist absichtlich von Feldern, aber auch von bereits abgeernteten Stoppelfeldern von Bauern vertrieben. Damit in Verbindung steht die Starenbekämpfung (Sturnus vulgaris), die im Seewinkel nicht nur mit Starenkanonen ab Ende Juli, sondern auch mit tiefffliegenden Sportflugzeugen betrieben wird. Es gibt also eine Fülle von menschlichen Störeinflüssen, die es auch oft erschweren, die gewünschte Protokollänge zu erreichen. So mußten alleine von 377 Piepserl-Protokollen 11,7% der Sequenzen wegen Abflug

oder Flucht ins Schilf abgebrochen werden. Bei diesen ließen sich in 61,4% der Fälle die Ursachen eindeutig menschlichen Aktivitäten zuordnen. Zu diesen kommen noch andere Störungsursachen, wie zum Beispiel die Beobachtung einer streunenden Katze im Bereich der Hölle am 4.,5. und 8. Juni 1983 hinzu. Hier haben warnende Rotschenkel (Tringa totanus), Säbelschnäbler (Recurvirostra recurvirostra), Uferschnepfen (Limosa limosa) und Kiebitze (Vanellus vanellus) auch die Gänse zur Flucht veranlaßt.

Um die verschiedenen Standorte besser bewerten zu können, wurde der Habitatbewertungsindex, eine Verhältniszahl von Zeitanteil für Fressen und Zeitanteil für Aufmerksamkeitsverhalten insgesamt (Abb.18: 2,3,4) berechnet (Abb.31). Dabei stellt sich heraus, daß die Rapsfelder einen höheren Anteil an Aufmerksamkeitsverhalten aufweisen. Abgesehen davon wird der Raps nur als ganz kleine Pflanze gefressen, ist sie größer als die Gänsebeine behindert sie einerseits das Gehen der Gans und andererseits schmeckt der Raps dann bitter (Leisler 1969). Es werden aber Wassertropfen von den größeren Blättern aufgenommen. Etwa gleiche Werte weisen die Kukuruz- und Stoppelfelder mit jagdlichen und landwirtschaftlichen Störungen, sowie die Koppel in Anwesenheit der Gössel, auf. Wenn nicht Störungen die Tiere überhaupt vertreiben, so weisen Hölle, Hutweide und besonders der Nahrungsteppich der Wintersaat einen hohen Freßanteil auf. Abschließend fällt noch der Spitzenwert der Koppel bei Abwesenheit der Gössel, also durch vermehrtes Fressen, auf.

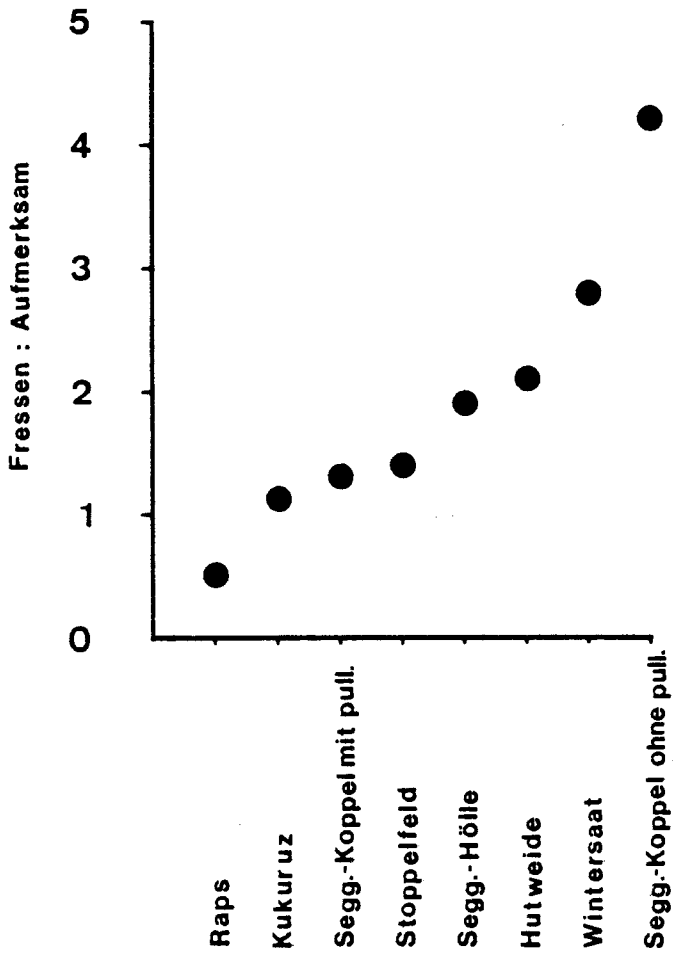

Abb.31 Habitatbewertungsindex. Die Verhältniszahl setzt den aus allen Protokollen pro Standort errechneten Mittelwert des prozentuellen Anteils an Fressen bzw. Aufmerksamkeitsverhalten in Beziehung; Gesamtbeobachtungszeit: 733 min. (66 Protokolle).

5. Diskussion

Zur Beantwortung der Frage "warum ist die Gans sozial?" soll durch die vorliegende Untersuchung ein Beitrag aus dem Freiland geliefert werden.

Bei der Begriffsbestimmung von Sozialverhalten spricht Immelmann (1982) von allen auf den Artgenossen gerichteten Verhaltensweisen und betont, daß der Begriff wertfrei und nicht positiv getönt verwendet wird. Im Gegensatz dazu, hat Koenig (1956) sogar eine hohe bzw. niedrige Bewertung, symbolisiert durch Plus- und Minus-Zeichen für verschiedene Dimensionen, also auch für die soziale Struktur, wegen der besseren Vergleichbarkeit verschiedener Tiere gefordert. Obwohl bei Sozialverhalten immer wieder von Motivation die Rede ist, läßt Tembrock (1982) echtes "Biosozialverhalten" erst dann gelten, wenn über die biologisch-funktionell notwendige Zeit (z.B. sexueller Partneranspruch) hinaus, aufgrund einer motivationsunabhängigen gegenseitigen Attraktion beisammen geblieben wird. Diese Definition soll offenbar die Annahme eines eigenen Bindungstriebes ausschließen. Für einen solchen hypothetischen Bindungstrieb (Immelmann 1982) oder "Herdentrieb" (Lorenz 1963) wird das Triumphgeschrei Der Graugans (Fischer 1965) als Beispiel angeführt, bei dem eine eigene Bindungsmotivation angenommen werden kann. Tatsache ist, daß die Graugansfamilien ein Jahr beisammen bleiben, bis die Elterntiere erneut zur Brut schreiten. Das Zusammenbleiben der Familien im ersten Jahr kann durch beringte Tiere im Freiland bestätigt werden. Daß das Sozialver-

halten einen Überlebenswert haben muß, hat schon Darling (1952) vermutet, und Alexander (1974) bringt es vornehmlich mit dem Auffinden bestimmter Plätze (Nahrungs- und Schlafplätze) und der Feindabwehr in Verbindung. Für diese und andere Vermutungen lassen sich aus dem Freiland einige Beweise für die Graugans anführen.

Beim Zusammensein in großen Gruppen sichern weniger Individuen, als in kleinen. Das heißt, daß es auch für die einzelne Gans von Vorteil ist, in einem größeren Trupp zu sein. Durch diese Einsparung an Sicher-Verhalten wird Zeit für das Fressen und das Komfortverhalten frei. Bei den in der letzten Zeit zusammengestellten Vorteilen von Gruppen (Eibl-Eibesfeldt 1980, Morse 1980, Perrins & Birkhead 1983, Campbell & Lack 1985) befindet sich meist auch das Sicher-Verhalten und die diesbezüglichen Vorteile der Gruppe konnten für verschiedenste Tiergruppen gefunden werden. Der auch bei Graugänsen gefundene Vorteil ist, neben dem Nahrungserwerb, ein weiteres Indiz für eine allgemeine Theorie, die Vorteile des Gruppenlebens betreffend. Der Vorteil beim Sichern (Caraco et al.1980) muß sich nicht zwingend auch auf den Bereich des Nahrungserwerbes auswirken (Hafner et al.1982, Thompson et al.1982), doch konnte bei Gänsen gezeigt werden, daß beim Auffinden der Nahrungsplätze (Drent & Swierstra 1977) bei wenig sichernden Trupps bevorzugt gelandet wird (Drent & van Eerden 1980). Das Landen von Gänsen im Seewinkel bei bereits anwesenden Freßtrupps ist auch auffallend, wobei oft benachbarte, für den menschlichen Betrachter gleichausschauende Felder nicht

angenommen werden. Neben anderen bekannten traditionellen Gewohnheiten, kann auch dies mit dem bei Klopfer (1973) genannten Vorteil des Sozialverhaltens, eben der Möglichkeit zur Traditionsbildung zusammenhängen. Ähnliche Beobachtungen machten Newton & Campbell (1973) an Gänsen in Schottland. Im Zusammenhang mit der gemeinsamen Nutzung bestimmter Nahrungsflächen ist bezüglich der ebenfalls gemeinsamen Rast- oder Schlafplätze die "information centre" Hypothese formuliert worden (Ward & Zahavi 1973), die sich bei Anatiden vorwiegend auf die sich vegetarisch ernährenden Gruppen anwenden läßt (Ydenberg & Prins 1984). Diese These wird durch die zu Hunderten in der Früh von der Langen Lacke zu den Nahrungsgründen fliegenden Gänsen unterstützt. Auch konnten beringte Gänse mehrere Tage hindurch auf demselben Feld beobachtet werden. Neben dem Einfluß des Sicherns auf das Fressen der Gänse, stellte sich die Anwesenheit von Gösseln als sehr entscheidend heraus. Hingegen konnte kein Einfluß der Truppgröße auf die Freßrate und nur eine schwache Beeinflussung der Freßdauer durch die Truppgröße gefunden werden.

Der bereits angeklungene Einfluß der Gössel auf den Nahrungserwerb der Elterntiere ist gewaltig. So konnte am selben Standort eine Verringerung der mittleren Freßdauer um die Hälfte bei Anwesenheit von Gösseln bei den adulten Gänsen festgestellt werden. Bei den ausgesprochenen schlecht nahrungsverwertenden Gänsen zeigt dies den enormen Aufwand, mit dem die Reproduktion für die Tiere verbunden ist. Besonders schlecht schneidet zu dieser Zeit der Ganter ab, dem die Sicher- und Verteidigungs-

funktion zufällt. Er sichert zu dieser Zeit bedeutend mehr, als die Gans, was wiederum dem von Klopfer (1973) angesprochenen Vorteil des Sozialverhaltens, nämlich der Arbeitsteilung, entspricht. Da der Ganter seine verkürzte Freßzeit nicht durch höhere Freßraten kompensiert, bleibt die Frage, wie er dieses Defizit ausgleichen kann. Als einzig mögliche Erklärung bleibt hier nur der Ausgleich in den nicht beobachteten Nachtstunden. Es wäre interessant, ob dieses Phänomen auch bei Gefangenschaftstieren ebenso auftritt, und ob eine nächtliche Kompensation stattfindet. Daß das ♀ mehr frißt, kann mit einem möglichen Aufholbedürfnis nach der Brutzeit in Zusammenhang stehen. Für diese Möglichkeit spricht auch das vermehrte Fressen der ♀ der Canadagans (Branta canadensis), allerdings vor der Brutzeit, wenn der Energiebedarf besonders groß ist (McLandress & Raveling 1981). Diese angeführten Kosten der Jungenaufzucht mögen neben dem beschränkten Nistplatzangebot, den nicht überall ausreichend vorhandenen Nahrungsgründen und der hier nicht untersuchten sozialen Stellung (Abb.32) des Einzelnen für das Brüten erst im vierten Kalenderjahr (Bauer & Glutz 1968) mitverantwortlich sein. Für die Bedeutung

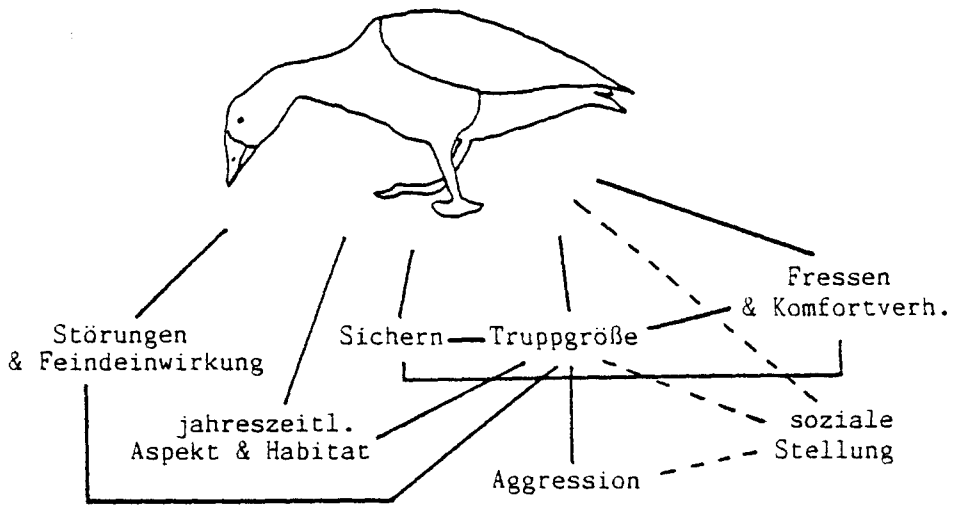

Abb.32 Auf das Individuum wirkende Einflüsse;
strichliert: nicht untersucht.

des Nistplatzangebots und der Nahrungsgründe spricht, daß die Graugans am Westufer des Neusiedlersees, bis auf einzelne Ausnahmen, nicht brütet. Dafür muß das Fehlen von geeigneten Wiesen vor dem Schilf und vielleicht auch der sehr breite Schilfgürtel verantwortlich gemacht werden. Nach dem Verlassen des Familienverbandes im zweiten Jahr (wann die Trennung genau erfolgt, ist im Freiland nicht klar) schließt die Verlobungszeit an, in der auch erst der Platz in der Rangordnung der Gänseschar festgelegt wird. Theoretisch könnte das Paar dann im dritten Kalenderjahr brüten. Daß dies in der Praxis scheinbar selten der Fall ist, belegt zusätzlich die Beobachtung eines im Seewinkel als pullus beringten, nunmehr verpaarten, Ganters eben in diesem dritten Jahr aus Dänemark, wo sich auch andere Nichtbrüter aufhalten. Die Entscheidung noch nicht zu brüten, kann mehrere Ursachen haben. Allen voran ist für die Freilandsituation keineswegs klar, ob tatsächlich im zweiten Kalenderjahr die Mehrzahl der Gänse schon verlobt ist. Das Nahrungs- und Nistplatzangebot kann zu gering sein, als daß sich ein junges Paar gegen ältere fix verpaarte und ranghöhere Gänse behaupten könnte. Dies muß aber experimentell an freifliegenden Gänsen zu klären sein, denn sowohl Nistplätze als auch Nahrung können künstlich bereitgestellt werden. Ist das Angebot der Hauptfaktor, so muß die Anzahl der Brutpaare enorm gesteigert werden können. Wahrscheinlich ist dieser Faktor zusammen mit der sozialen Stellung ausschlaggebend. Denn, ist der Paarzusammenhalt bereits stark genug, sodaß der Ganter, dadurch gestärkt, andere Gänse erfolgreich vertreiben

beziehungsweise angreifen könnte, so würde sich dieses Paar sicherlich schon im dritten Jahr behaupten können und die beschriebenen Nachteile der Jungenaufzucht verkraften können. Dies scheint aber eben nicht der Fall zu sein, und es stellt sich als vorteilhafter heraus, die soziale Position zu stärken, als vielleicht eine Brut oder gar den Partner zu verlieren. Zu diesem Problemkreis sind vor allem Ergebnisse zukünftiger Beringungen zu erwarten.

All die oben erwähnten Probleme aus dem Bereich des elterlichen Aufwandes ("parental investment") lassen Optimierungstheorien, die eine Maximierung des Netto-Energiegewinns postulieren (Krebs & Cowie 1976), außer acht. Neben theoretischen Überlegungen über das Gruppenleben (Treisman 1975, Thompson et al.1974), gibt es für die Optimalitätsvorstellungen bei der Nahrungssuche ("optimal foraging") einige experimentelle Beweise (Cowie 1977, Krebs et al.1977), aus der Feldforschung, wie Rubenstein (1978) kritisierte, aber nur wenig Anhaltspunkte (z.B. Goss-- Custard 1977, Pienkowski 1983). Grund hierfür ist die Unkenntnis der Rahmenbedingungen, die vielfach angenommen werden. In vielen Fällen haben die Tiere aber einfach nicht die Möglichkeit aus einem reichhaltigen Angebot die optimale Lösung auszuwählen. Nimmt man zum Beispiel Graugansfamilien mit Gösseln im Seevorgelände her, so nützen ihnen weder die höhere Freßraten ermöglichenden Wintersaatfelder im Lange Lacke - Bereich, noch die dort anwesenden Nichtbrütertrupps mit ihrer Sicherersparnis. Diese Gänse haben zu dieser Zeit nicht die Wahlmöglichkeit zwischen verschiedenen Truppgrößen. Interessant ist aber, daß sofort

nach dem Flüggewerden der Gössel auch andere Standorte aufgesucht und größere Trupps gebildet werden. Diese bieten dann den Vorteil der Sichereinsparung und des vermehrten Fressens bzw. Komfortverhaltens. Diese Gruppenbildung kann gleichsam als Ausgleich für die kostenintensive Gössel-Zeit angesehen werden. Bei der Frage nach der optimalen Gruppengröße (Bertram 1978, Sibly 1983) muß die Antwort für die Graugänse schuldig geblieben werden, zumal die Truppgröße bei einem Vegetarier und sozialem Tier nicht nur in bezug auf eine Ertragsmaximierung gesehen werden kann. Wie Habitatnutzung und Truppgrößenverteilung zeigen, ändert sich die Gruppengröße, bedingt offensichtlich durch verschiedene Faktoren im Verlaufe des Jahres. Vom Sichern allein ausgehend kann jede Truppgröße ab der Kategorie 50-100 Ex. als "optimal" bezeichnet werden. Ab diesem Bereich variiert der individuelle Aufwand und die Anzahl Sichernder nur mehr unentscheidend, während in kleineren Trupps alle Abstufungen vorkommen.

Bei der Frage nach den Truppgrößen ist es wichtig die saisonal begleitenden Faktoren zu berücksichtigen, da dies bei der Graugans alleine von der Nahrung her nicht zu beantworten ist. Die wichtigsten Gruppen sind die Paare bzw. die direkt als Familien beobachtbaren Einheiten, die für die Partnerfindung wichtigen Nichtbrütertrupps und die großen Gruppen im Bereich der Langen Lacke vor dem sommerlichen Zwischenzug und im Herbst. Für so große Zugvögel sind dabei die aerodynamischen und flugoptischen Vorteile (Lissaman & Shollenberger 1970, Berger 1972, Bakke 1980) des gemeinsamen Fliegens sicherlich

von enormer Bedeutung. Eine solche Strömungsbegünstigung wurde zunächst auch bei Fischschwärmen vermutet, bestätigte sich aber nicht (Partridge & Pitcher 1979). Diese jahreszeitlichen Zwänge beziehungsweise Bedürfnisse sind sicherlich für die Gruppengröße die ausschlaggebendsten, so ist der Lange Lacke - Bereich zur Zeit des Brütens gänsefrei, hingegen sammeln sich dort vor dem Zug die Gänse des Seevorgeländes zu Hunderten. Die verschiedenen Truppgrößen bringen wiederum bestimmte Vor- und Nachteile mit sich. Besonders bei der früheren Feindwahrnehmung durch Gruppenmitglieder wurden einige Modellvorstellungen entwickelt (Hamilton 1971, Vine 1971, Pulliam 1973), wobei für die Graugans neben dem Menschen nur der Fuchs als ernstzunehmender Feind in Frage kommt. Dies konnte besonders für die Familien mit Gösseln gezeigt werden. Das Desinteresse eines größeren Trupps dem Experimentierfuchs gegenüber kann sowohl mit der Truppgröße, als auch mit dem Interessiertheitsgrad des Tieres zusammenhängen. Durch die jederzeitige Fluchtmöglichkeit von großen Gruppen ohne Gösseln, müßten sie auch bei einem hungrigen Fuchs länger am Boden bleiben. Dies zu testen ist allerdings in dem touristisch genutzten Seewinkel recht riskant. Bei den großen Gruppen zur Zeit der menschlichen Feindeinwirkung (Jagd) kommt zusätzlich noch der Verdünnungseffekt dazu, also die Verminderung der Chance der einzelnen Gans, erwischt zu werden.

Neben den gefundenen Vorteilen des Soziallebens, konnten aber auch nachteilige Faktoren festgestellt werden. So treten aggressive Interaktionen in Trupps, die mehr als 100 Individuen

umfassen, häufiger auf, als in kleineren. Dies bedeutet, daß der Zeitgewinn für Fressen in großen Trupps mit höheren aggressiven Kosten verbunden ist (vgl. Caraco & Pulliam 1980, Feare & Inglis 1979, Feare 1984). Dieses vermehrte Auftreten von Auseinandersetzungen scheint, ganz im Gegensatz zur Zeit des paarweisen Beieinanderseins, vornehmlich vom Nahrungserwerb abhängig zu sein. In den größeren Trupps ist die Individualdistanz geringer und die Nahrungskonkurrenz zumindest bei den punktuellen Körnern der Kukuruz- und Stoppelfelder größer. Diese ökologisch bedingte Aggressionserhöhung ließe sich auch an freifliegend gehaltenen Gänsen experimentell überprüfen. Das Nahrungsangebot kann ja künstlich verändert werden und es ist daher mit der Verdichtung der Nahrungsteilchen bei gleicher Truppgröße ein Anwachsen der Auseinandersetzungen zu erwarten. Bleibt andererseits das Nahrungsangebot konstant und wird die Truppgröße variiert, so ist mit deren Abnahme auch eine Abnahme der Auseinandersetzungen zu erwarten. Zusätzlich würden hier die bekannten Rangordnungsbeziehungen noch Aufschluß geben können. Diese Unbekannte (Abb.32) in der Freilandforschung könnte die hier grundsätzlich aufgezeigten Gruppenphänomene noch näher für Individuen des Rangordnungsgefüges bestimmen. Inwieweit die Stellung in der Rangordnung das Sichern (Murton et al.1971), die Position in der Gruppe (Jennings & Evans 1980), beziehungsweise intra- oder interfamiliär Einfluß nimmt, muß offen bleiben. Was die Beziehung zwischen den Familien betrifft (Schlager 1981), so lassen sich sicher Gefangenschaftsergebnisse nicht direkt auf die Freilandsituation

übertragen. Die einzelne Graugansfamilie wäre wohl mit den Beziehungen zu hunderten anderen Familien überfordert. Dies ist auch Ansatzpunkt für zukünftige Freilandarbeit. Bleiben benachbarte Brutpaare auch später zusammen? beziehungsweise wie sind große Trupps familienmäßig untergliedert?

Als zweiter Nachteil des Gruppenlebens, beziehungsweise hoher Populationsdichte (Konzentration bei der Langen Lacke und der Brutvögel in bestimmten Bereichen des Schilfgürtels) gilt der erhöhte Parasitentransfer (Hoogland 1979b). Bei Beringungsaktionen im Seewinkel konnte ein sehr starker Befall der Tiere mit Federlingen (Mallophaga: Anaticola sp.) festgestellt werden. Bei Vergleichsfängen in Südmähren, wo die Population durch die zahlreichen Fischteiche viel verstreuter ist, fehlten Parasiten dieser Art völlig. Wie stark allerdings die Gänse durch diese Parasiten beeinträchtigt werden, das heißt was für einen Stellenwert dies in den Kosten für das Beisammensein einnimmt, ist nicht untersucht.

Für die Entstehungsmöglichkeit der Geselligkeit im Laufe der Evolution beziehungsweise über die Wirkungsweise der Selektion gibt es verschiedene Auffassungen. Im Konzept der Gruppenselektion (Wynne-Edwards 1962, 1964; Maynard Smith 1964, 1976a, 1982; Alexander & Borgia 1978) werden teilweise von - einander isolierte Gruppen vorausgesetzt, wobei bestimmte Gene die Gesamtfitness des Individuums zum Nutzen der Gruppe beschränken sollen. Diese heftig kritisierte These, aber auch die für die Gänse scheinbar näherliegende Vorstellung der Verwandtenselektion müssen nicht bemüht werden. Denn,

wenn es stimmt, daß das junge Grauganspaar erst dann zur Brut schreitet, wenn es sich des Erfolges sozusagen sicher ist, das heißt die Beziehung während der Verlobungszeit soweit gefestigt ist, daß ein Verlust möglichst ausgeschlossen werden kann, so ist dieses Vorgehen höchst eigennützig. Auch das unter Umständen aktive Vertreiben der noch nicht ganz einjährigen Gänse aus dem Familienverband, um wieder brüten zu können, entspricht der Hypothese der selbstsüchtigen Genverbreitung (Dawkins 1976). Auch kann das Ausnützen der Gruppenvorteile, wie auch bei den Gänsen, als egoistisches Verhalten von Individuen interpretiert werden (Hamilton 1971). Für die sich in der Evolution behauptenden Strategien muß vor allem die Modellvorstellung der evolutionsstabilen Strategien erwähnt werden (Maynard Smith 1974, 1976b,c; Maynard Smith & Price 1973). Eine solche Strategie gilt als stabil, wenn sie von den Mitgliedern einer Population angenommen, nicht verbessert und durch keine Mutante ersetzt werden kann. Wollte man dies auf die evolutive Entstehung des Sozialverhaltens anwenden, also auf die Entstehung des außergewöhnlichen Paarzusammenhaltes bei Gänsen als Wurzel für die Gänsegruppen, so könnte der Mechanismus der angenommenen "sozialen Strategie", im Falle der Gänse zum Beispiel das Triumphgeschrei, als ein solcher Mechanismus dieser Strategie in der Evolution verstanden werden.

Für die Gesamtbeurteilung der Gänsesituation im Freiland ist die zusätzliche Einflußnahme der Rangordnungsverhältnisse auf die gefundenen generellen Gruppenvorteile und -nachteile

von Bedeutung. Dazu wären Freilandexperimente mit Gänsen von bekanntem sozialen Gefüge oder Studien an einer farbberingten Population erforderlich. Zusätzlich könnte dadurch der evolutive Weg des Sozialverhaltens besser verstanden werden.

6a. Z u s a m m e n f a s s u n g

(1) Die Habitatwahl im Verlaufe eines Jahres wird für folgende Standorte in Abbildung 4 dargestellt: Seggenwiesen vor Schilfgürtel, Hutweide, Saatfelder, Kukuruzfelder und Getreidestoppelfelder. Bei dem Letztgenannten fällt ein für die Gänse zu frühes Umackern bzw. Abbrennen auf.

(2) Die wichtigsten Gänsehabitate des Seewinkels werden charakterisiert: Zitzmannsdorfer Wiesen, Seevorgelände (besonders die Pferdekoppel bei Podersdorf und die Hölle), Herrnsee - Gebiet, Sandeck und Hutweide.

(3) Unter Hinweis auf die saisonale Bedeutung von Habitaten und deren Einfluß auf die Truppgröße werden die Häufigkeiten bestimmter Truppgrößenkategorien bzw. die mittlere Truppgröße pro Monat dargestellt (Abb.6-11).

(4) Die Freßrate wurde in bezug auf Truppgröße und Standort untersucht. Bei den Standorten weisen die Saatfelder und die tunesische Djoumine Marsch die höchsten Werte auf. Bezüglich der Truppgröße wurde kein Zusammenhang gefunden. Unterschiedliche Freßraten ergaben die Werte der pulli und der adulten, sowie die Werte aus unterschiedlicher Vegetationshöhe. In über die Gans hinausreichender Vegetation ist das Fressen nährstoffreicher Ähren von starken, für die Graugans erstmals beschriebenen, Übersprungsbewegungen begleitet.

(5) Der Einfluß der Standorte auf die Freßdauern wird dargestellt. Bei Paaren mit pulli sind die Freßdauern signifikant kürzer, als bei solchen ohne pulli. Die Freßdauern der Kategorie

0,2-10 sec. überwiegen bei allen Truppgrößen. Kurze Freßdauern werden nicht durch eine hohe Freßrate kompensiert.

(6) Beim Wachsamkeitsverhalten konnte keine Beziehung zwischen der Sicher-Haltung und der Normalhaltung gefunden werden. Dies unterstreicht die Bedeutung der Sicher-Stellung für diesen Funktionskreis. Bei den Paaren wird der Sicherunterschied zwischen ♂ und ♀ dargestellt. Das ♀ frißt zu dieser Zeit mehr, wohingegen das ♂ mehr sichert. Mit abnehmendem Sicheraufwand geht eine Zunahme an Freßdauer einher. Der Vorteil größerer Trupps wird durch den geringeren Sicheraufwand der Individuen belegt und auch die Abnahme sichernder Individuen mit zunehmender Truppgröße gezeigt. Die Varianz-vermindernde Wirkung von Trupps über 50-100 Individuen wird diskutiert. Das weniger Sichern ist mit mehr Zeit für Fressen und Komfortverhalten verbunden. In Trupps $\geq$ 100 wurde signifikant mehr Zeit für Komfortverhalten im Vergleich zu Trupps $<$ 100 aufgewendet. Beim Aufschauen konnte kein Zusammenhang zwischen der folgenden Dauer, der nachfolgenden Pause oder der vorangegangenen Pause gefunden werden. Im Sinne eines von einem Feind unvorhersehbaren Ereignisses, tritt es zufällig auf.

(7) Mit einem lebenden Fuchs konnte in einem Freiland Experiment zumindest für Paare mit Jungen dessen Bedeutung als natürlicher Feind nachgewiesen werden. Die unterschiedliche Reaktion eines ca. 190 Ex. umfassenden Trupps wird diskutiert.

(8) Aggressive Interaktionen konnten bei Trupps $>$ 100 häufiger beobachtet werden, als bei kleineren. Die Einflüsse der Standorte, sowie die durch mehr Tiere erhöhte Nahrungskon-

kurrenz, werden als ökologische Gründe gemeinsam mit der Lorenz'schen Aggressionstheorie erörtert.

(9) Neben der Habitatnutzung wird der Habitatbewertungsindex (Abb.31) zur Bewertung der Gänsehabitate herangezogen. Fünf Störgrößen werden als Hauptstöreinflüsse auf den Nahrungserwerb der Graugans genannt.

(10) Die Evolution des Gruppenlebens wird mit den Vorteilen und den wirkenden Selektionsdrucken diskutiert. Neben den bekannten Vorteilen von Gruppen, werden für die Graugans besonders die Partnerfindung, das Nahrungsplatz-Finden ("patches"), der Zug, die Bedeutung des Ruhe- und Schlafplatzes Lange Lacke und die saisonalen Einflüsse diskutiert.

6b. S u m m a r y

(1) The habitat selection in the course of the year is shown for the following localities(Fig.4): meadows in front of the reed-belt, cow pasture, cornfields, maize fields and stubble fields. The stubble fields are ploughed up or burnt too early for the geese.

(2) The most important geese habitats are characterized: Zitzmannsdorfer meadows, meadows in front of the reed-belt (especially the part used as paddock near Podersdorf and the Hölle area), Herrnsee area, Sandeck and the cow pasture.

(3) The frequencies of certain skein size categories and mean skein size per month is shown in the Figs.6-11, taking the seasonal influences of habitats on flock size into account.

(4) The feeding rate has been investigated with regard to flock size and habitat. The cornfields and the Djoumine Marsh in Tunisia showed the highest values. No relationship with flock size is found. Differences were found in the gosling's and adult's feeding rate and in different vegetation hights. A so far not described displacement activity, shown when feeding on high nutritive grass heads, which are higher than a goose's head, is mentioned.

(5) The influence of habitats on feeding durations is shown. Pairs with young had significantly shorter feeding bouts than pairs without young. The feeding bout category 0,2-10 sec. dominates in all flock sizes. High feeding rates

do not compensate short feeding bouts.

(6) As far as the vigilant behaviour is concerned, no relation of the alert posture (extreme head up) with the "normal-posture" (head up) was found. This underlines the importance of the alert posture. The difference in the vigilant behaviour within pairs is shown. The female eats more while the gander dedicates more time to alertness. As less time is dedicated to vigilance the feeding duration increases. The advantage of increasing flock size is shown by less individuals being in the alert posture and by individuals spending less time in the alert posture per unit time. The variance lowering function of skeins consisting of more than 50-100 individuals is discussed. A relationship of spending less time in the alert posture with spending more time eating and in comfort movements is found. Individuals in flocks $\geq$100 expended more time for comfort movements than individuals in flocks $<$ 100. For the look up duration no relationship with the following duration, the following or the previous pause was determined. It is a random for predators unpredictable event.

(7) A field experiment with a fox (Vulpes vulpes) was carried out. The importance of the fox as a natural predator is shown for pairs having young. The different reaction of a flock consisting of 190 individuals is discussed.

(8) Agonistic interactions were observed more frequently in skeins $>$ 100 than in smaller ones. The influence of habitats and the increased food competition are discussed as ecological

reasons together with Lorenz' aggression theory.

(9) Apart from the habitat selection, a habitat index (Fig.31) is used for judgement. Five major disruptive factors are responsible for feeding interruptions.

(10) The advantages of gregariousness are discussed together with the acting selective forces. Apart from known and found group advantages especially the following are stressed for the Greylag Goose: search for mates, finding of food patches, migration, the importance of the Lange Lacke roost and seasonal influences.

7. L i t e r a t u r

ABRAMSON, M.(1979): Vigilance as a factor influencing flock formation among Curlews Numenius arquata. Ibis 121: 213-216.

ALADOS, C.L.(1985): An analysis of vigilance in the Spanish Ibex (Capra pyrenaica). Z.Tierpsychol. 68: 58-64.

ALEXANDER, R.D.(1974): The evolution of social behavior. Ann.Rev.Ecol.Syst. 5: 325-383.

DERS. & G.BORGIA(1978): Group selection, altruism, and the levels of organization of life. Ann.Rev.Ecol.Syst. 9: 449-474.

ALLEE, W.C.(1926): Studies in animal aggregations: Causes and effects of bunching in land isopods. J.Exp.Zool. 45: 255-277.

ALTMANN, J.(1974): Observational study of behavior: Sampling methods. Behaviour 49: 227-267.

BAKKE, T.A.(1980): Gragas og formasjonsflukt (Greylag Geese and flight formation). Fauna(Oslo) 33: 147-152.

BARASH, D.P.(1973): Social variety of the Yellow Bellied Marmot, Marmota flaviventris. Anim.Behav. 21: 579-584.

DERS.(1977): Sociobiology and behavior. Elsevier North-Holland. New York.

BARNARD, C.J.(1983): Animal behaviour. Ecology and Evolution. Croom Helm. London & Canberra.

BAUER, K.,FREUNDL,H. & R.LUGITSCH(1955): Weitere Beiträge zur Kenntnis der Vogelwelt des Neusiedlersee-Gebietes. Wiss.Arb.Bgld. 7: 1-123.

DERS. & U.GLUTZ v. BLOTZHEIM(1968): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bd.2, Akademische Verlagsgesellschaft. Frankfurt/Main.

BAUERNFEIND, E.(1979): Nahrungsökologie und Bestand der Graugans (Anser a.rubrirostris) im österr. Neusiedlerseegebiet. Diss.Univ.Wien.

BERG, B.(1943): Die Liebesgeschichte einer Wildgans. Dietrich Reimer/Andrews & Steiner. Berlin.

BERGER, M.(1972): Formationsflug ohne Phasenbeziehung der Flügelschläge. J.Orn. 113: 161-169.

BERTHOLD, P.,BEZZEL, E. & G.THIELKE(1974): Praktische Vogelkunde. Kilda. Greven.

BERTRAM, B.C.R.(1978): Living in groups: predators and prey. In: J.R.Krebs & N.B.Davies(eds): Behavioural Ecology: An evolutionary approach, 64-96. Blackwell. Oxford.

DERS.(1980): Vigilance and group size in ostriches. Anim.Behav. 28: 278-286.

BLOIS, C. & A.CLOAREC(1983): Density-dependent prey selection in the water stick insect, Ranatra linearis(Heteroptera). J.Anim.Ecol. 52: 849-866.

BÖCK, F.(1979): Birds of Neusiedlersee. In: Löffler, H.: Neusiedlersee - The limnology of a shallow lake in Central Europe, 439-474. Dr.Junk. The Hague.

BORTZ, J.(1979): Lehrbuch der Statistik. Springer. Berlin, Heidelberg, New York.

BREUER, G.(1934): Vogelbeobachtungen am Fertö-See 1934. Aquila 7: 52-56.

BROWN, J.L. & G.H.ORIANS(1970): Spacing patterns in mobile animals. Ann.Rev.Ecol.Syst. 1: 239-262.

BRYANT, D.M. & A.K.TURNER(1982): Central place foraging by swallows(Hirundinidae): The question of load size. Anim.Behav. 30: 845-856.

CAMPBELL, B. & E.LACK(1985): A dictionary of birds. Poyser. Calton.

CARACO, T.(1979): Time budgeting and group size: a test of theory. Ecology 60(3): 618-627.

DERS.,MARTINDALE, S. & H.R.PULLIAM(1980): Avian flocking in the presence of a predator. Nature(Lond.) 285: 400-401.

DERS. & R.PULLIAM(1980): Time budgets and flocking dynamics. Proc.XVII.Int.Ornith.Congr. Berlin: 807-812.

CHARNOV, E.L.(1976a): Optimal foraging: Attack strategy of a mantid. Am.Nat. 110: 141-151.

DERS.(1976b): Optimal foraging: The marginal value theorem. Theor.Popul.Biol. 9: 129-136.

CLAUß, G. & H.EBNER(1977): Grundlagen der Statistik. Harri Deutsch. Thun & Frankfurt am Main.

CODY, M.L.(1974): Optimization in ecology. Science 183: 1156-1164.

COWIE, R.J.(1977): Optimal foraging in Great Tits(Parus major). Nature(Lond.) 268: 137-139.

DARLING, F.F.(1952): Social behavior and survival. Auk 69: 183-191.

DARWIN, C.(1859): On the origin of species by means of natural selection. London.

DAWKINS, R.(1971): A cheap method of recording behavioural events, for direct computer-access. Behaviour 40: 162-173.

DERS.(1976): The selfish gene. Oxford Univ.Press.

DEMENT'EV, G.P., GLADKOV, N.A., ISAKOV, Y.A., KARTASHEV, N.N., KIRIKOV, S.V., MIKHEEV, A.V. & E.S.PTUSHENKO(1967): Birds of the Soviet Union. Vol.IV., translated from Russian: Israel Programm for Scienrific Translations.

DICK, G. & J.RAUER(1982): Viehaustrieb in Apetlon, Burgenland. Quellenarchivfilm Nr.A1074, IWF. Göttingen.

DERS.,HUDEC, K. & P.MACHACEK(1984): Sommerlicher Zwischenzug der Graugänse(Anser anser) des Neusiedlersee-Gebietes nach Südmähren. Die Vogelwarte 32: 251-259.

DIMOND, S. & J.LAZARUS(1974): The problem of vigilance in animal life. Brain Behav.Evol. 9: 60-79.

DRENT, R. & P.SWIERSTRA(1977): Goose flocks and food finding: field experiments with Barnacle Geese in winter. Wildfowl 28: 15-20.

DERS. & M.van EERDEN(1980): Goose flocks and food exploitation: How to have your cake and eat it. Proc.XVII.Int.-Ornith.Congr.Berlin: 800-806.

DUNCAN, P. & N.VIGNE(1979): The effect of group size in horses on the rate of attacks by blood-sucking flies. Anim.Behav. 27: 623-625.

EIBL-EIBESFELDT, I.(1962): Freiwasserbeobachtungen zur Deutung des Schwarmverhaltens verschiedener Fische. Z.Tierpsychol. 19: 165-182.

DERS.(1980): Grundriß der vergleichenden Verhaltensforschung. 6.Aufl. Piper. München.

ELGAR, M.A.,BURREN, P.J. & M.POSEN(1984): Vigilance and perception of flock size in foraging House Sparrows(Passer domesticus L.). Behaviour 90: 215-223.

ELNER, R.W. & R.N.HUGHES(1978): Energy maximisation in the diet of the Shore Crab, Carcinus maenas(L.). J.Anim.Ecol. 47: 103-116.

EMLEN, J.M.(1966): The role of time and energy in food preference. Am.Nat. 100: 611-617.

DERS. & M.G.R.EMLEN(1975): Optimal choice in diet: test of a hypothesis. Am.Nat. 109: 427-435.

ESSEN, v.L. & R.BEINERT(1982): Moulting A.anser along the Gotland coast. Aquila 89: 27-37.

FEARE, C.J.(1984): The Starling. Oxford Univ.Press.

DERS. & I.R.INGLIS(1979): The effects of reduction of feeding space on the behaviour of captive Starlings Sturnus vulgaris. Orn.Scand. 10: 42-47.

FESTETICS, A.(1970): Einfluß der Beweidung auf Lebensraum und Tierwelt am Neusiedler See. Zool.Anz. 184: 1-17.

DERS. & B.LEISLER(1968a): Ökologische Probleme der Vögel des Neusiedler-See - Gebietes, besonders des WWF-Reservates Seewinkel. Wiss.Arb.Bgld. 40: 83-130.

DERS. & B.LEISLER(1968b): Ecology of waterfowl in the region of lake Neusiedl, Austria particularly in the WWF Seewinkel reserve. Wildfowl 19: 83-95.

FISCHER, H.(1965): Das Triumphgeschrei der Graugans(A.anser). Z.Tierpsychol. 22: 247-304.

DERS.(1967): Soziales Verhalten der Graugans - Fortpflanzung. Aufgenommen 1956-1967, Film Nr.D976, IWF. Göttingen.

FISCHER, L.(1882): Beobachtungen am Neusiedler See. Mitt.Ornith.Ver.Wien 6: 153-155.

FOWLES, A.P.(1981): Predators and predation. In: Fox, A.D. & D.A.Stroud(eds.): Report of the 1979 Greenland White-fronted Goose study expedition to Eqalungniut Nunat, West Greenland. Aberystwyth.

FOX, A.D. & J.Madsen(1981): Pre-nesting feeding behaviour of the Greenland White-fronted Goose. In: Fox, A.D. & D.A.Stroud-(eds.): Report of the 1979 Greenland White-fronted Goose study expedition to Eqalungniut Nunat, West Greenland. Aberystwyth.

GOETHE, F.(1941): Beobachtungen am Neusiedler See und in dem Gebiet der Salzlacken. J.Orn. 89: 268-281.

GOSS-CUSTARD, J.D.(1976): Variation in the dispersion of redshank(Tringa totanus) on their wintering feeding grounds. Ibis 118: 257-263.

DERS.(1977): Optimal foraging and the size selection of worms by redshank Tringa totanus. Anim.Behav. 25: 10-29.

HAFNER, H., BOY, V. & G.GORY(1982): Feeding methods, flock size and feeding success in the Little Egret Egretta garzetta and the Squacco Heron Ardeola ralloides in the Camargue, southern France. Ardea 70: 45-54.

HAMILTON, W.D.(1971): Geometry for the selfish herd. J.theor.Biol. 31: 295-311.

HARPER, D.G.C.(1982): Competetive foraging in Mallards: "ideal free" ducks. Anim.Behav. 30: 575-584.

HEINROTH, O.(1911): Beiträge zur Biologie, namentlich Ethologie und Psychologie der Anatiden. Verh.V.Int.Orn.Kongr.-Berlin: 589-702.

DERS.(1941): Aufopferung und Eigennutz im Tierreich. Kosmos. Stuttgart.

HELLER, R.(1980): On optimal diet in a patchy environment. Theor.Pop.Biol. 17: 201-214.

HOOGLAND, J.L.(1979a): The effect of colony size on individual alertness of Prairie Dogs(Sciuridae: Cynomys spp.). Anim.Behav. 27: 394-407.

DERS.(1979b): Aggression, ectoparasitism, and other possible costs of Prairie Dog(Sciuridae, Cynomys spp.) coloniality. Behaviour 69: 1-35.

HUDEC, K.(1973): Die Nahrung der Graugans, Anser anser, in Südmähren. Zool.Listy 22(1): 41-58.

DERS.(1984): Migrational movements of the Greylag Goose Anser anser in Europe: a synopsis. Acta Sc.Nat.Brno 18(1): 33-55.

DERS. & J.ROOTH(1970): Die Graugans. NBB 429, Ziemsen. Wittenberg-Lutherstadt.

IMMELMANN, K.(1982): Wörterbuch der Verhaltensforschung. Parey. Berlin-Hamburg.

INGLIS, I.R. & A.J.ISAACSON(1978): The responses of dark-bellied Brent Geese to models of geese in various postures. Anim.Behav. 26: 953-958.

DERS. & J.LAZARUS(1981): Vigilance and flock size in Brent Geese: The edge effect. Z.Tierpsychol. 57: 193-200.

JENNINGS, T. & S.M.EVANS(1980): Influence of position in the flock and flock size on vigilance in the Starling, Sturnus vulgaris. Anim.Behav. 28: 634-635.

JOHNSGARD, P.A.(1961): The taxonomy of the Anatidae - a behavioural analysis. Ibis 103a: 71-85.

DERS.(1978): Ducks, Geese and Swans of the world. Nebraska.

JUKOVITS, A.(1857): Verzeichnis der am Neusiedler See häufiger vorkommenden Vogelarten. Verh.Ver.Naturk.Preßburg 2: 5-32.

DERS.(1864/65): Verzeichnis der am Neusiedler See häufiger vorkommenden Vogelarten. Verh.Ver.Naturk.Preßburg 8: 49-54.

KALAS, S.(1977): Ontogenie und Funktion der Rangordnung innerhalb einer Geschwisterschar von Graugänsen (A.anser L.). Z.Tierpsychol. 45: 174-198.

DERS.(1979): Zur Brutbiologie der Graugans(A.anser L.) unter besonderer Berücksichtigung des Verhaltens. Zool.Anz.Jena 203: 193-219.

KENWARD, R.E.(1978): Hawks and doves: factors affecting success and selection in goshawk attacks on wood pigeons. J.Anim.Ecol. 47: 449-460.

KLOPFER, P.H.(1973): Behavioral aspects in ecology.Prentice-Hall.

KOENIG, O.(1939): Wunderland der wilden Vögel. Wien.

DERS.(1949): Weg ins Schilf. Ullstein. Wien.

DERS.(1952): Ökologie und Verhalten der Vögel des Neusiedlersee-Schilfgürtels. J.Orn. 93: 207-289.

DERS.(1956): Vergleichende Entwicklungspsychologie im Dienste der ornithologischen Systematik. J.Orn. 97: 451-453.

DERS.(1961): Das Buch vom Neusiedlersee. Wollzeilenverlag. Wien.

DERS.(1964): Führer rund um den Neusiedler See. Jugend & Volk. Wien-München.

KREBS, J.R.(1974): Colonial nesting and social feeding as strategies for exploiting food resources in the Great Blue Heron(Ardea herodias). Behaviour 51: 99-134.

DERS.(1977): Optimal foraging: theory and experiment. Nature(Lond.) 268: 582-583.

DERS.(1980): Optimal foraging, predation risk and territory defence. Ardea 68: 83-90.

DERS.,RYAN, J. & E.L.CHARNOV(1974): Hunting by expectation or optimal foraging? A study of patch use by chickadees. Anim.Behav. 22: 953-964.

DERS. & R.J.COWIE(1976): Foraging strategies in birds. Ardea 64: 98-115.

DERS.,ERICHSEN, J.T.,WEBBER, M.I. & E.L.CHARNOV(1977): Optimal prey selection in the Great Tit(Parus major). Anim.Behav. 25: 30-38.

DERS. & N.B.DAVIES(1978): Behavioural Ecology - An evolutionary approach. Blackwell. Oxford.

DERS. & N.B.DAVIES(1981): An introduction to Behavioural Ecology. Blackwell. Oxford.

DERS. & N.B.DAVIES(1984): Behavioural Ecology - An evolutionary approach. 2nd edition, Blackwell. Oxford.

KREYSZIG, E.(1975): Statistische Methoden und ihre Anwendungen. Vandenhoek & Ruprecht. Göttingen.

KRUUK,H.(1972): The Spotted Hyena: a study of predation and social behavior. Univ.Chicago Press.

LAZARUS, J.(1972): Natural selection and the functions of flocking in birds: a reply to Murton. Ibis 114: 556-558.

DERS.(1978): Vigilance, flock size and domain of danger size in the Whitefronted Goose. Wildfowl 29: 135-145.

DERS.(1979): The early warning function of flocking in birds: an experimental study with captive Quelea. Anim.Behav. 27: 855-865.

LEHNER, P.N.(1979): Handbook of ethological methods. Garland STPM Press. New York & London.

LEISLER, B.(1969): Beiträge zur Kenntnis der Ökologie der Anatiden des Seewinkels (Burgenland), Teil I: Gänse. Egretta 1/2: 1-52.

DERS.(1979): Neusiedler See. Kilda. Greven.

LISSAMAN, R.B.S. & C.A.SHOLLENBERGER(1970): Formation flight of birds. Science 168: 1003-1005.

LÖFFLER, H.(1982): Der Seewinkel - die fast verlorene Landschaft. NÖ Pressehaus. St.Pölten-Wien.

LORENZ, K.(1935): Der Kumpan in der Umwelt des Vogels. J.Orn. 83: 137-213, 289-413.

DERS.(1950): Ethologie der Graugans; aufgenommen 1935-37. FilmNr. C560. IWF. Göttingen.

DERS.(1959): Gestaltwahrnehmung als Quelle wissenschaftlicher Erkenntnis. Zeitschr.exp.angew.Psychol. 4: 118-165.

DERS.(1963): Das sogenannte Böse. Zur Naturgeschichte der Aggression. Borotha-Schoeler. Wien.

DERS.(1978a): L'anné de l'oie cendreé. Editions Stock. Paris.

DERS.(1978b): Vergleichende Verhaltensforschung, Grundlagen der Ethologie. Springer. Wien, New York.

DERS. & N.TINBERGEN(1939): Taxis und Instinkthandlung in der Eirollbewegung der Graugans. Z.Tierpsychol. 2: 1-29.

MACARTHUR, R.H. & E.R.PIANKA(1966): On optimal use of patchy environment. Am.Nat. 100: 603-609.

MAJOR, P.F.(1978): Predator-prey interactions in two schooling fishes, Caranx ignobilis and Stolephorus purpureus. Anim.Behav. 26: 760-777.

MARKGREN, G.(1963a): Studies on wild geese in southernmost Sweden. Part I: Migrating and wintering geese in southern Sweden. Acta Vertebr. 2: 299-418.

DERS.(1963b): Studies on wild geese in southernmost Sweden. Part II: Ecology and behaviour studies. Acta Vertebr. 2: 419-533.

MATTOCKS, J.G.(1971): Goose feeding and cellulose digestion. Wildfowl 22: 107-113.

MAYNARD SMITH, J.(1964): Group selection and kin selection. Nature(Lond.) 201: 1145-1147.

DERS.(1974): The theory of games and the evolution of animal conflicts. J.theor.Biol. 47: 209-221.

DERS.(1976a): Group selection. Qu.Rev.Biol. 51: 277-283.

DERS.(1976b): Evolution and theory of games. Amer.Sci. 64: 41-45.

DERS.(1976c): A comment on the red queen. Am.Nat. 110: 325-330.

DERS.(1978): Optimization theory in evolution. Ann.Rev.Ecol.Syst. 9: 31-56.

DERS.(1982): The evolution of social behaviour - a classification of models. In: King's College Sociobiology Group(eds.): Current problems in Sociobiology. Cambridge Univ.Press.

DERS. & G.R.PRICE(1973): The logic of animal conflicts. Nature(Lond.) 246: 15-18.

MAYR, E.(1959): Symposium on adaptive evolution in birds. J.Orn. 100: 116.

McKINNEY, F.(1965): The comfort movements of Anatidae. Behaviour 25: 120-211.

McLANDRESS, M.R. & D.G.RAVELING(1981): Hyperphagia and social behavior of Canada Geese prior to spring migration. Wils.Bull. 93(3): 310-324.

McVEAN, A. & P.HADDLESEY(1980): Vigilance schedules among House Sparrows Passer domesticus. Ibis 122: 533-536.

MECH, L.D.(1970): The Wolf, the ecology and behavior of an endangered species. Natural History Press. New York.

MELTOFTE, H.(1982): Jagtlige forstyrrelser af svomme- og vadefugle. Dansk Orn.Foren.Tidsskr. 76: 21-35.

METCALFE, N.B.(1984): The effects of habitat on the vigilance of shorebirds: is visibility important? Anim.Behav. 32: 981-985.

MILINSKI, M.(1977): Do all members of a swarm suffer the same predation? Z.Tierpsychol. 45: 373-388.

MORAN, G.(1984): Vigilance behaviour and alarm calls in a captive group of Meerkats, Suricata suricatta. Z.Tierpsychol. 65: 228-240.

MORENO, J.(1984): Search strategies of wheatears(Oenanthe oenanthe) and stonechats(Saxicola torquata): adaptive variation in perch height, search time, sally distance and inter-perch move length. J.Anim.Ecol. 53: 147-159.

MORGAN, N.C.(1982): An ecological survey of standing waters in North West Africa: II.Site descriptions for Tunisia and Algeria. Biol.Conserv. 24: 83-113.

DERS. & V.BOY(1982): An ecological survey of standing waters in North West Africa: I.Rapid survey and classification. Biol.Conserv. 24: 5-44.

MORSE, D.H.(1980): Behavioral mechanisms in ecology. Harvard Univ.Press.

MURTON, R.K.(1971): The significance of a specific search image in the feeding behaviour of the woodpigeon. Behaviour 40: 10-42.

DERS.,ISAACSON, A.J. & N.J.WESTWOOD(1971): The significance of gregarious feeding behaviour and adrenal stress in a population of wood-pigeons, Columba palumbus. J.Zool.Lond. 165: 53-84.

NEILL, S.R.ST.J. & J.M.CULLEN(1974): Experiments on whether schooling by their prey affects the hunting behaviour of cephalopods and fish predators. J.Zool.Lond. 172: 549-569.

NEWTON, I. & C.R.G.CAMPBELL(1969): Geese at Loch Leven. Wildfowl 20: 155.

DERS. & C.R.G.CAMPBELL(1970): Goose studies at Loch Leven, 1967-68. Scott.Birds 6: 5-18.

DERS. & C.R.G.CAMPBELL(1973): Feeding of geese on farmland in east central Scotland. J.Appl.Ecol. 10: 781-801.

OATEN, A.(1977): Optimal foraging in patches: A case for stochasticity. Theor.Popul.Biol. 12: 263-285.

ODUM, E.P.(1973): Fundamentals of ecology, 3rd edition. Saunders. Philadelphia.

OGILVIE, M.(1978): Wild Geese. Poyser. Berkhamsted.

ORNITHOLOGISCHER INFORMATIONSDIENST(1985): Ergebnisse der Brutvogelkartierung 1981-1984. ÖGV. Wien.

OWEN, M.(1972a): Some factors affecting food intake and selection in White-fronted Geese. J.Anim.Ecol. 41: 79-92.

DERS.(1972b): Movements and feeding ecology of White-fronted Geese at the New Grounds, Slimbridge. J.Appl.Ecol. 9: 385-398.

DERS.(1978/79): Food selection in geese. Verh.orn.Ges.Bayern 23: 169-176.

DERS.(1980): Wild Geese of the world. Batsford. London.

PAGE, G. & D.F.WHITACRE(1975): Raptor predation on wintering shorebirds. Condor 77: 73-83.

PARTRIDGE, B.L. & T.J.PITCHER(1979): Evidence against a hydrodynamic function for fish schools. Nature(Lond.) 279: 418-419.

PARTRIDGE, L.(1976): Individual differences in feeding efficiencies and feeding preferences of captive Great Tits. Anim.Behav. 24: 230-240.

PERRINS, C.M. & T.R.BIRKHEAD(1983): Avian ecology. Blackie. Glasgow & London.

PHILIPPONA, J.(1972): Die Blessgans. Die Neue Brehm-Bücherei, Ziemsen. Wittenberg-Lutherstadt.

PIENKOWSKI, M.W.(1983): Changes in the foraging pattern of plovers in relation to environmental factors. Anim.Behav. 31: 244-264.

POWELL, G.V.N.(1974): Experimental analysis of the social value of flocking by Starlings(Sturnus vulgaris) in relation to predation and foraging. Anim.Behav. 22: 501-505.

PROKOSCH, P.(1981): Bestand, Jahresrhythmus und traditionelle Nahrungsplatzbindung der Ringelgans(Branta bernicla) im nordfriesischen Wattenmeer. Dipl.Arb.Univ.Kiel.

PULLIAM, H.R.(1973): On the advantages of flocking. J.theor.Biol. 38: 419-422.

DERS.(1974): On the theory of optimal diets. Am.Nat. 108: 59-74.

PYKE, G.H.,PULLIAM, H.R. & E.L.CHARNOV(1977): Optimal foraging: A selective review of theory and tests. Qu.Rev.Biol. 52/2: 137-154.

RIEDL, R.(1976): Die Strategie der Genesis. Piper. München, Zürich.

RUBENSTEIN, D.I.(1978): On predation, competition, and the advantages of group living. In: Bateson, P.P.G. & P.H.Klopfer(eds.): Perspectives in ethology. Plenum Press. New York & London.

DERS.,BARNETT, R.J.,RIDGELY, R.S. & P.H.KLOPFER(1977): Adaptive advantages of mixed-species feeding flocks among seed-eating finches in Costa Rica. Ibis 119: 10-21.

RUTSCHKE, E. & J.FRÄDRICH(1975): Bemerkungen zu den Ansprüchen der Graugans(Anser anser L.) an ihr Brutgebiet. Beitr.Jagd-& Wildforsch. IX: 466-480.

SACHS, L.(1984): Angewandte Statistik. Springer. Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo.

SCHLAGER, A.(1981): Rangordnung zwischen Graugansfamilien(A.anser L.) vom Zeitpunkt des Schlüpfens bis zum Flüggewerden der Jungen. Laborprojekt Univ.Salzburg.

SCHOENER, T.W.(1969): Models of optimal size for solitary predators. Am.Nat. 103: 277-313.

DERS.(1971): Theory of feeding strategies. Ann.Rev.Ecol.Syst. 2: 369-404.

DERS.(1979): Generality of size - distance relation in models of optimal foraging. Am.Nat. 114: 902-914.

SCHRÖDER, H.(1974): Reaktionen von Wildgänsen auf tierische Feinde und auf vom Menschen verursachte Störungen. Falke 21(6): 188-195.

SEGHERS, B.H.(1974): Schooling behavior in the Guppy(Poecilia reticulata): an evolutionary response to predation. Evolution 28: 486-489.

SEITZ, A.(1942): Die Brutvögel des "Seewinkels". Niederdonau-/Natur & Kultur 12. Wien-Leipzig.

SIBLY, R.M.(1983): Optimal group size is unstable. Anim.Behav. 31: 947-948.

SIEGFRIED, W.R. & L.G.UNDERHILL(1975): Flocking as an anti-predator strategy in doves. Anim.Behav. 23: 504-508.

STEINFATT, O.(1936): Vogelkundliche Wanderungen am Neusiedler See. Beitr.Fortpfl.Biol.Vögel 12: 190-194, 225-232.

STOCKER, O.(1960): Einige Bemerkungen über die Salzstandorte östl. des Neusiedler Sees. Verh.Zool.Bot.Ges. 100: 106-111.

SUMMERS, R.W.(1985): The size and composition of Sheld-Geese populations and their food consumption on different vegetation types in the Falkland islands. J.Appl.Ecol. 22: 1-17.

TEMBROCK, G.(1982): Spezielle Verhaltensbiologie der Tiere. Bd.1, Gustav Fischer. Jena.

THOMPSON, C.F.,LANYON, S.M. & K.M.THOMPSON(1982): The influence of foraging benefits on association of Cattle Egrets-(Bubulcus ibis) with cattle. Oecologia(Berl.) 52: 167-170.

THOMPSON, W.A.,VERTINSKY, I. & J.R.KREBS(1974): The survival value of flocking in birds: a simulation model. J.Anim.Ecol. 43: 785-820.

THOMPSON, W.L.(1960): Agonistic behavior in the House Finch, Part II: Factors in aggressiveness and sociality. Condor 62: 378-402.

THORPE, W.H.(1963): Learning and instinct in animals. 2nd edition, Methuen. London.

TIMMERMAN, A.,MÖRZER BRUYNS, M.F. & J.PHILIPPONA(1976): Survey of the winter distribution of palaearctic geese in Europe, Western Asia and North Africa. Limosa 49: 230-292.

TINBERGEN, N. & J.J.A.van IERSEL(1947): "Displacement reactions" in the Threespined Stickleback. Behaviour 1: 56-63.

TISCHLER, W.(1979): Einführung in die Ökologie. 2.Aufl., Gustav Fischer. Stuttgart & New York.

TREISMAN, M.(1975): Predation and the evolution of gregariousness. I. Models for concealment and evasion. Anim.Behav. 23: 779-800.

TRIEBL, R.(1984): Die Graugans Anser anser im Neusiedler See - Gebiet, Österreich. Acta Sc.Nat.Brno 18: 25-30.

UEXKÜLL, J.(1909): Umwelt und Innenwelt der Tiere. Berlin.

DERS.(1937): Umweltforschung. Z.Tierpsychol. 1/1: 33f.

UNDERWOOD, R.(1982): Vigilance behaviour in grazing African Antilopes. Behaviour 79: 81-107.

VINE, I.(1971): Risk of visual detection and pursuit by a predator and the selective advantage of flocking behaviour. J.theor.Biol. 30: 405-422.

VINES, G.(1980): Spatial consequences of aggressive behaviour in flocks of Oystercatchers, Haematopus ostralegus L.. Anim.Behav. 28: 1175-1183.

VOGEL, S.,ELLINGTON, C.P. & D.L.KILGORE(1973): Wind-induced ventilation of the burrows of the Prairie Dog Cynomys ludovicianus. J.Comp.Physiol. 85: 1-14.

WAGNER, H.O.(1954): Massenansammlungen von Weberknechten. Z.Tierpsychol. 11: 348-352.

WAITE, R.K.(1981): Local enhancement for food finding by rooks(Corvus frugilegus) foraging on grassland. Z.Tierpsychol. 57: 15-36.

WARD, P. & A. ZAHAVI(1973): The importance of certain assemblages of birds as "information centres" for food finding. Ibis 115: 517-534.

WEISSER, P.(1970): Die Vegetationsverhältnisse des Neusiedlersees. Wiss.Arb.Bgld. 45: 1-83.

WENDELBERGER, G.(1950): Die Vegetation auf den Salzböden des Neusiedlersees. Österr.Akad.Wiss.Math.-Natwiss.Kl. 108/5.

DERS.(1959): Die Vegetation des Neusiedler-See-Gebietes. Sitz.-Ber.Österr.Akad.Wiss.Math.Naturwiss.Kl.Abt.1 168: 305-314.

WERNER, E.E. & D.J.HALL(1974): Optimal foraging and size selection of prey by the Bluegill Sunfish(Lepomis mochrochirus). Ecology 55: 1042-1052.

WHITE, R.E.C.(1971): Wrats: a computer compatible system for automatically recording and transcribing behavioural data. Behaviour 40: 135-161.

WICKLER, W.(1959): Die ökologische Anpassung als ethologisches Problem. Die Naturwiss. 46(17): 505-509.

DERS.(1961): Ökologie und Stammesgeschichte von Verhaltensweisen. Fortschr.Zool. 13: 303-365.

WÜRDINGER, I.(1980): Die Streifengans(Anser indicus, vorm. Eulabeia indica) - Beschreibung und Analyse des Verhaltens. Habil.Schrift, Hochsch.Hildesheim. 1-120.

WYNNE-EDWARDS, V.C.(1962): Animal dispersion in relation to social behaviour. Oliver & Boyd. Edinburgh.

DERS.(1964): Reply to: Group selection and kin selection by J.Maynard Smith, Nature(Lond.) 201: 1147.

DERS.(1978): Intrinsic population control: an introduction. In: Ebling, F.J. & D.M.Stoddart(eds.): Population control by social behaviour. Proc.Symp.Inst.Biol.London.

YDENBERG, R.C. & H.H.T.PRINS(1984): Why do birds roost comunally? In: Evans, P.R.,Goss-Custard, J.D. & W.G.Hale(eds.): Coastal waders and wildfowl in winter. 123-139, Cambridge Univ.Press.

ZIMMERMANN, R.(1944): Beiträge zur Kenntnis der Vogelwelt des Neusiedler See - Gebietes. Ann.Nathist.Mus.Wien 54.