

ÖKO-ETHOLOGISCHE UNTERSUCHUNG
DER NAHRUNGSSUCHE VON UFERSCHNEPFEN (*Limosa limosa* L.)
IM SEEWINKEL (BURGENLAND, NEUSIEDLERSEE-GEBIET)

DISSERTATION
ZUR ERLANGUNG DES DOKTORGRADES AN DER
FORMAL- UND NATURWISSENSCHAFTLICHEN FAKULTÄT
DER UNIVERSITÄT WIEN

EINGEREICHT VON GEORG RAUER

WIEN 1986

INHALT	Seite
Danksagung	
Einleitung	1
Material und Methode	6
Untersuchungsgebiet	11
Ergebnisse	
a) Truppgröße und Sichern	15
b) Truppgröße und Interaktionen	17
c) Rand-Mitte-Vergleiche	18
d) Nahrungssuche bei Wind	18
e) Beutespektrum, -dichte und -verteilung	21
f) Nahrungssuch-Techniken	22
g) Einfluß der Erfolge auf Schritte und Wendungen	27
h) Verteilung des Sicherns in der Zeit	35
i) Truppgröße und Aktivität im Tagesverlauf	35
k) Verteilung	43
Diskussion	50
Zusammenfassung	65
Summary	68
Literatur	70
Anhang	76

DANKSAGUNG

Allen voran möchte ich mich bei Herrn Univ.-Doz. Dr. H. WINKLER bedanken, der nicht nur die Arbeit zu diesem Thema anregte, sondern auch in vielfältiger Weise unterstützte, sei es durch das Zur-Verfügung-Stellen des "Piepserls" oder durch die Ausarbeitung spezieller Computer-Programme oder besonders durch Ratschläge und Kritik, die mich vor allzu großen Irrläufen bewahrten.

Meinen Freunden Dr. G. DICK und B. KOHLER, mit denen ich die Freude hatte, das Zimmer auf der Biologischen Station zu teilen, danke ich für ihre Aufmunterungen und die kritischen Diskussionen, die mich immer wieder auf Schwachstellen und Ungenauigkeiten in meinen Überlegungen aufmerksam werden ließen.

Herrn wirkkl. Hofrat Dr. F. SAUERZOPF, Leiter der Biologischen Station Neusiedlersee in Illmitz, danke ich für die Möglichkeit, auf der Station wohnen und dort auch die Bodenproben im Labor bearbeiten zu können.

Dank schulde ich auch der Naturschutzabteilung der Burgenländischen Landesregierung für die Erteilung einer Ausnahmegenehmigung zum Betreten der Vollnaturschutzgebiete und der Bezirkshauptmannschaft Neusiedl für die Genehmigung zum Befahren der mit Fahrverbot versehenen Wege.

Herrn M. HARENGERD danke ich für seine wertvollen Ratschläge zum Fang von Uferschnepfen und besonders für seine tatkräftige Hilfe bei einer nächtlichen Fangaktion während eines Urlaubsaufenthaltes im Seewinkel. Ebenso sei allen Freunden, die bei Fangversuchen mitgeholfen haben, gedankt.

Meinem Bruder Dipl.-Ing. C. RAUER danke ich für den Bau eines Prototyps von dem Interface, das das Überspielen der auf den

Kassetten gespeicherten Piepstöne in den Computer ermöglichte.

Schließlich möchte ich nicht vergessen, meinen Eltern für die Möglichkeit, dieses Studium absolvieren zu können und das Interesse und Verständnis, das sie meiner Arbeit entgegenbrachten, meinen Dank auszusprechen.

EINLEITUNG

Vögel suchen häufig in Schwärmen nach Nahrung. Die Nahrungssuche in Gemeinschaft mit Artgenossen (bzw. mit anderen Arten) kann einem Vogel eine Reihe von Vorteilen bringen. So kann ein Individuum in einem Schwarm seinen Sicheraufwand reduzieren und somit Zeit für andere Aktivitäten einsparen. Die Wachsamkeit des gesamten Trupps ist aber erhöht, wodurch die Annäherung eines Feindes früher erkannt werden kann (ABRAMSON 1979, BERTRAM 1980, CARACO 1979 a und b, KENWARD 1978, POWELL 1974). Ausgehend von theoretischen Überlegungen weisen HAMILTON (1971) und VINE(1971) darauf hin, daß nicht unbedingt alle Individuen gleichermaßen von der Sicherheit eines Schwarmes profitieren müssen. Zumindest bei Angriffen von Bodenräubern dürften Vögel am Rande des Schwarmes gefährdeter sein als in der Mitte. Bei Gänsen und Staren konnten Unterschiede in der Wachsamkeit von Rand- und Zentrumsvögeln nachgewiesen werden (INGLIS & LAZARUS 1981, JENNINGS & EVANS 1980). Gelingt es aber einem Räuber einen Trupp zu überraschen, so ist es wahrscheinlich, daß es ihm bei der Verfolgung einer großen Anzahl in unvorhersagbare Richtungen fliehender Beuteobjekte schwerfällt, sich auf eines zu konzentrieren; Nachweise des Konfusionseffektes gibt es aber kaum (NEILL & CULLEN 1974). Bei großer Schwarmdichte besteht für den Räuber außerdem die Gefahr, sich bei einer Kollision mit fliehenden Beutetieren zu verletzen (TINBERGEN 1951). Nicht zu unterschätzen ist auch der rein statistische Effekt, daß mit zunehmender Truppgröße die Wahrscheinlichkeit, bei einem Angriff das Opfer zu sein, rasch abnimmt - vorausgesetzt, der Räuber kann pro Angriff nur eine Beute schlagen; der eigene Gefahrenbereich wird

durch die Nähe zu anderen potentiellen Opfern verringert (HAMILTON 1971).

Wenn Nahrungsplätze, die für viele Individuen kurzzeitig Nahrung bieten, weit verstreut in unvorhersagbarer Weise auftreten, kann das Schwarmverhalten das Auffinden guter Plätze erleichtern. Saatkrähen können zum Beispiel Schwarmgröße und -dichte als Indikatoren für die Regenwurmdichte einer Wiese nutzen (WAITE 1981). WARD & ZAHAVI (1973) haben in diesem Zusammenhang auf die Bedeutung von gemeinsamen Schlafplätzen und Brutkolonien hingewiesen und diese als regelrechte Informationszentren gedeutet. DE GROOT (1980) gelang es in Experimenten mit Blutschnabelwebern (*Quelea quelea*) nachzuweisen, daß unwissende Vögel von Artgenossen lernen können, wo Nahrung bzw. Wasser zu finden ist, ohne sie beim Fressen oder Trinken beobachten zu können. Über den Mechanismus konnten bisher nur Spekulationen angestellt werden; eine Möglichkeit wäre die, daß beim morgendlichen Abflug vom Schlafplatz unsichere Vögel einfach den gezielt abfliegenden Vögeln folgen (WARD & ZAHAVI 1973). Innerhalb eines Nahrung suchenden Schwarmes ist eine Informationsweitergabe durch Imitation möglich. Kohlmeisen können durch Beobachten erfolgreicher "Schwarmkameraden" lernen, ihre Suche auf eine bestimmte Art von Verstecken zu konzentrieren (KREBS et. al. 1972). Rangtiefe oder junge und unerfahrene Ringeltauben richten sich in ihrer Nahrungswahl nach den alten bzw. gut genährten Schwarmmitgliedern (MURTON 1971).

Das Leben in Gruppen hat natürlich auch nachteilige Auswirkungen, wie z.B. erhöhte Aggressivität, erhöhte Wahrscheinlichkeit falscher Arlarme, Anlocken von Räubern durch größere Auffällig-

keit, Störung und somit verminderte Erreichbarkeit der Beute, gegenseitige Behinderung bei der optimalen Gestaltung des Suchweges, Übertragung von Krankheiten und Parasiten (BARNARD 1980, CARACO 1979a, CROOK 1960, FEARE & INGLIS 1979, GOSS-CUSTARD 1970 und 1976, HILLGARTH & KEAR 1981, HOOGLAND 1979, PAGE & WHITACRE 1975). Ob die Nahrungssuche im Schwarm einem Vogel mehr Vorteile als Nachteile bringt, wird von einer Reihe von Faktoren bestimmt; die wichtigsten sind Art und Verteilung der Nahrung, Nahrungssuchtechnik, Stärke des Feinddrucks und sozialer Status. Aufgrund der Komplexität der Zusammenhänge konnten aber erst in Ausnahmefällen Modelle entwickelt werden, die auch eine Voraussage von optimaler Truppgrößen zuließen (CARACO 1979a).

Bei öko-ethologischen Studien über die Nahrungssuche von Vögeln stehen häufig Fragestellungen wie optimale Nahrungswahl, optimale Verweildauer bzw. Aufgabezeiten usw. im Mittelpunkt (PYKE et.al. 1977). Suchwege wurden im Gegensatz zu Untersuchungen an Insektenlarven und -parasiten selten genauer analysiert. Man kann davon ausgehen, daß eine rein zufällige Suche äußerst ineffizient wäre, und es ist unwahrscheinlich, daß Tiere auf diese Art ihre Nahrung suchen (KREBS 1981). Ist die Erneuerungsrate der Beute nicht außergewöhnlich hoch, sollte es ein Räuber jedenfalls vermeiden, seinen eigenen Suchweg zu kreuzen. Amseln, die auf einer großen Wiese nach Regenwürmern suchen, machen z.B. ihre Wendungen nach den kurzen Hüpfstrecken abwechselnd nach rechts oder nach links (SMITH 1974a). Sind die Beutetiere geklumpert verteilt, ist es für einen Räuber günstig, in der Nähe der Stelle, an der er soeben erfolgreich war, die Suche zu intensivieren. In Freilandexperimenten mit Rabenkrähen, die nach mit Tarnfarbe bemalter

Hühnereiern suchten, waren Eier, die in der Nähe anderer Eier lagen, stärker gefährdet als verstreut ausgelegte, da die Krähen die Umgebung eines gefundenen Eis genauer absuchten (TINBERGEN et. al. 1967). Diese sogenannte gebietsbeschränkte Suche kann im allgemeinen auf drei Arten erreicht werden, Kombinationen sind natürlich möglich: der Räuber kann seinen Suchweg verbreitern oder die Häufigkeit von Wendungen erhöhen oder seine Geschwindigkeit verringern (CURIO 1976). Bei einer Reihe räuberischer Insektenlarven konnte gezeigt werden, daß nach einem Zusammentreffen mit einer Beute der Suchweg stärker gewunden wird und die Zahl der seitlichen Suchbewegungen zunimmt (BANKS 1957, BANSCH 1964, CHANDLER 1969). Bei Amseln wird der Suchpfad nach einem Erfolg dadurch stärker gekrümmt, daß die Wendungen hauptsächlich in eine Richtung erfolgen (SMITH 1974b), und PIENKOWSKY (1983a) konnte zeigen, daß Sandregenpfeifer und Kiebitzregenpfeifer nach einem Erfolg eine kürzere Distanz bis zur nächsten Warteposition zurücklegen als nach einem erfolglosen Ausschauhalten nach Beute. Ist die Erneuerungsrate der Beutepopulation bekannt, können Suchwege auch in Hinblick auf optimale Wiederkehrzeiten untersucht werden (CODY 1971). Die Schwierigkeit bei der Bestimmung optimaler Suchwege liegt vor allem darin, daß einfache Modelle aufgrund der allzu simplen Grundannahmen der Realität kaum entsprechen, komplizierte Modelle aber mathematisch schwer zu handhaben und außerdem mit einem ungeheuren Rechenaufwand verbunden sind.

Einen Schwerpunkt der vorliegenden Arbeit über die Uferschnepfe stellt deren ausgeprägtes Schwarmverhalten bei der Nahrungssuche dar. So wird z.B. der Einfluß unterschiedlicher Schwarmgrößen auf das Sichertverhalten und aggressive Auseinandersetzungen behandelt,

zwei Faktoren, die das Zeitbudget maßgeblich bestimmen. Auch die Problematik des Einflusses der Position im Schwarm soll angeschnitten werden. Weitere Vor- und Nachteile bzw. Ursachen des Schwarmverhaltens werden vor allem theoretisch behandelt.

Der zweite Schwerpunkt liegt auf der Suchstrategie von Eintieren bei der Nahrungssuche. Uferschnepfen, die im Sommer in den Lacken der Nahrungssuche nachgehen, eignen sich besonders für die Untersuchung dieser Art von Fragestellung, da die Nahrungssuche in einem gut überschaubaren Habitat erfolgt und ein Vogel auch lange kontinuierlich beobachtet werden kann. Zielvorstellung dieser Beobachtungen war vor allem das Erkennen von Suchstrategien so wie auch deren Beziehung zu verschiedenen Beutearten bzw. Unterschieden in der Beuteverteilung.

Zusätzlich werden Ergebnisse vorgestellt, die aus den Daten nebenbei hervorgingen, wie z.B. ein grobes Aktivitätsbudget oder die Unterschiede in der Intensität der Nutzung verschiedener Lacken und die daraus resultierenden Unterschiede in deren Bedeutung für Uferschnepfen, was einen Beitrag zur Bewertung einzelner Gebiete im Zusammenhang mit gerade im Seewinkel so akuten Naturschutzproblemen leisten könnte.

MATERIAL und METHODE

Der Großteil der Daten, die dieser Arbeit zugrunde liegen, wurde in den Jahren 1981 - 1983 jeweils von Ende Mai bis Anfang September gesammelt, im Sommer 1984 wurden noch einige ergänzende Beobachtungen durchgeführt. Bei jedem Besuch einer Lacke wurden die Truppgröße(n) und das Verhältnis Nahrung suchender zu ruhenden und sich putzenden Uferschnepfen notiert; im Verlauf längerer Beobachtungen an einer Lacke wurde dieser Vorgang alle 20 - 30 Minuten wiederholt. Die Abgrenzung eines Schwarmes war nur in wenigen Fällen nicht eindeutig, als Richtwert für die oberste Grenze des kleinsten Abstandes zwischen zwei benachbarten Individuen eines Trupps wurden 150m genommen. Ein genaueres Abschätzen der Distanzen zwischen zwei benachbarten Schwarmmitgliedern zur Bestimmung der Schwarmdichte erwies sich aber aufgrund der Strukturlosigkeit der Wasserfläche, des flachen Beobachtungswinkels und der zumeist relativ großen Beobachtungsentfernung als unmöglich. Die Beobachtungen erfolgten mit einem Fernglas (10x40) und einem Fernrohr (30x75) aus einer Entfernung von 50-500m.

Beim Protokollieren der Nahrungssuche der Uferschnepfen kamen zwei Methoden zur Anwendung:

1) "Minutenprotokolle": Zur Bestimmung einer mittleren Erfolgs-, Sicher- und Interaktionsrate eines Trupps wurden möglichst zufällig ausgewählte Individuen je eine Minute lang beobachtet und die Anzahl der Erfolge, Sicherereignisse und Interaktionen (aggressive Auseinandersetzungen) festgehalten. Aus zumeist 30 Einzelwerten ($n = 20-45$, in Ausnahmefällen auch darunter) wurde die jeweilige Rate (das arithmetische Mittel) errechnet. Erfolge sind

an der ruckartigen Kopfbewegung zum Hinaufbefördern der Beute und aus größerer Nähe auch an den Schluckbewegungen deutlich zu erkennen. Unterschiede in der Intensität der Sicherbewegungen und Interaktionen wurden bei der Berechnung der Raten nicht berücksichtigt. Werte von infolge einer Störung stark beunruhigten Tieren - in diesem Fall war zumeist der ganze Schwarm davon betroffen - wurden aber in die Mittelwertsbestimmung nicht einbezogen, um zu gewährleisten, daß die Raten relativ ungestörten Verhältnissen entsprechen und somit vergleichbar sind. Insgesamt 55 Trupps wurden auf diese Weise protokolliert.

II) "Piepserlprotokolle": Eine genauere Erfassung des Nahrungssuchverhaltens eines Einzeltieres, besonders in Hinblick auf die Dauer der einzelnen Verhaltenselemente und deren zeitliche Organisation, ermöglichte die zweite Methode. Das spezielle Protokolliergerät, eine Abwandlung der von WAITE (1971) und DAWKINS (1971) beschriebenen Apparaturen, besteht aus einem 7 Tongeneratoren umfassenden Sendegerät, das über eine handliche Tastatur zu bedienen ist und mit einem Kassettenrekorder verbunden wird (Abb. 1). Die Dauer und die zeitliche Abfolge von 7 verschiedenen Verhaltenselementen (bei Kombination von Tasten auch noch mehr) konnten gleichzeitig protokolliert werden. Für dieses Gerät hat sich in unserer Arbeitsgruppe der Name "Piepserl" eingebürgert (vgl. DICK 1985) und diese Bezeichnung soll auch in dieser Arbeit beibehalten werden. Die auf den Kassetten gespeicherten "akustischen Protokolle" wurden über ein eigens dafür konstruiertes Interface in einen Computer (PDP11) überspielt, auf Disketten abgespeichert und konnten mit weiteren Programmen oder an Hand eines Ausdrucks (Abb. 2) ausgewertet werden. Folgende Verhaltenselemente wurden protokolliert: Stochern, Erfolge, Vorwärtsschritte, Platzschritte (das sind Schritte, die

keine Vorwärtsbewegung des Tieres zur Folge haben, es stochert also an der selben Stelle weiter), Sichern, Putzen und Interaktionen; es wurde auch der Versuch unternommen, Wendungen zu erfassen (Drehungen um mehr als 45° links und rechts von der Gehrichtung). aber bei der raschen Abfolge der Ereignisse war es oft nicht möglich zu entscheiden, ob eine Richtungsänderung als solche zu werten ist oder nicht. Insgesamt wurden zwar über 60 Stunden auf diese Art protokolliert, doch konnten bei der weiteren Bearbeitung schließlich nur 38 Protokolle (Dauer eines Protokolls 10-30 min.) von relativ ungestört und durchgehend Nahrung suchenden Uferschnepfen berücksichtigt werden.

Die Windstärke wurde mit einem Anemometer (Fa. DEUTA) gemessen. das Gerät stand mir aber erst ab Juli 1983 zur Verfügung. Die Stärke der Ausrichtung der Vögel gegen den Wind wurde erfaßt, indem bestimmt wurde, wie sich die Tiere auf die 4 Richtungen prozentuell verteilen: mit dem Wind (I), gegen den Wind (III) und quer zum Wind (2 Möglichkeiten; II, IV). Bei Windstille wurden die 4 Richtungen mit zum Beobachter (I), weg vom Beobachter (III) und mit der linken (II) oder rechten (IV) Seite zum Beobachter festgesetzt. Wenn möglich wurden mehrere Messungen durchgeführt und die Werte gemittelt.

Ursprünglich sollten die Bodenproben dazu dienen, die Art der Verteilung der Beuteobjekte zu erfassen. Besonders infolge der großen Zähigkeit des Schlammes erwies sich aber die Auswertung als äußerst mühselig und zeitaufwendig, wodurch es nicht möglich war, eine für eine einwandfreie statistische Absicherung ausreichende Anzahl von Proben auszuwerten. Die Unzufriedenheit mit dieser

Situation bewirkte auch, daß eine Vielzahl von Methoden probeweise zum Einsatz kam, wobei natürlich jeder Zeitgewinn nur mit einem Verlust an Genauigkeit zu erkaufen war. Als Probenentnahmegesetz wurden sowohl ein kleiner Plastik-Corer (19 cm²) als auch ein ungefähr 1m langes Stahlrohr (300 cm²) - der Schlamm wurde mit einem kleinen Becher herausgeschöpft - verwendet. In beiden Fällen betrug die Probentiefe ungefähr 10 cm. Geschlämmt wurde mit einem Plastiknetz mit 500 μ Maschenweite, versuchsweise auch mit 215 μ und 1000 μ , und außerdem wurden die Proben entweder in fixiertem oder unfixiertem Zustand im Labor oder überhaupt gleich in der Lacke geschlämmt. Diese methodische Inkonsequenz förderte nicht gerade die Vergleichbarkeit der Daten, trotzdem konnte zumindest ein Überblick über das Beuteangebot gewonnen und grobe Schätzungen der jeweiligen Beutedichte durchgeführt werden.

Dreimal wurde der Versuch unternommen, Uferschnepfen mit Japannetzen zu fangen, um an Hand von Magenspülungen die Vermutungen über die Art der aufgenommenen Beuteobjekte zu bestätigen. Keiner der Versuche war erfolgreich. Die Ursachen dafür sind vielfältiger Natur, z.B. steiler Landeanflug, Ausweichmanöver auch noch in der Dämmerung, Fehlen traditioneller Schlafplätze, sollen aber hier nicht weiter erörtert werden; die Chance eines glücklichen Fanges stand jedenfalls in keinem Verhältnis zum Aufwand.

UNTERSUCHUNGSGEBIET

Der Seewinkel stellt einen Ausläufer der kleinen ungarischen Tiefebene dar und erstreckt sich bei einer Fläche von ca. 450 km² vom Ostufer des Neusiedlersees bis zur ungarischen Grenze. Die ehemals ausgedehnten Wiesengebiete (Pußta) wurden in den letzten Jahrzehnten größtenteils in Ackerland und Weingärten umgewandelt, das im Süden gelegene Niedermoorgebiet, der Hansag, weitgehend trockengelegt. Charakteristisch für den Seewinkel sind die sodahaltigen Salzböden (Solontschak und Solonetz) und die zahlreichen Salzlacken, deren Entstehung bis heute nicht restlos geklärt ist. Für den hohen Salzgehalt sind entlang von Bruchlinien aufsteigende Mineralwässer und das stark kontinental geprägte Klima mit trockenen, heißen Sommern und kalten, niederschlagsarmen Wintern (600mm Jahresniederschlag und 10°C Jahresmittel) verantwortlich. Die Lacken sind flache, meist weniger als 50cm tiefe, wenige ha bis selten über 1km² große Seen, die in ihrer chemischen Zusammensetzung und in der Gesamtsalzkonzentration große Unterschiede aufweisen, wobei Natriumkarbonat in den meisten Lacken vorherrscht. Salzgehalt, Alkalinität und Trübe haben einen maßgeblichen Einfluß auf die Artenzusammensetzung der Organismenwelt der Lacken, hochkonzentrierte, trübe Lacken (die sogenannten weißen Lacken) können nur von wenigen Spezialisten besiedelt werden. Der Wasserstand ist in Abhängigkeit von Niederschlägen, Temperatur und Grundwasserverhältnissen starken Schwankungen unterworfen, die meisten Lacken trocknen im Verlaufe des Sommers aus (Abb. 3).

Der Seewinkel ist einer der wenigen Plätze Europas, an denen sich im Frühsommer große Ansammlungen von Uferschnepfen bilden.

Wahrscheinlich handelt es sich dabei um Brutvögel, die hier vor dem Abflug ins Winterquartier zumindest einen Teil der Schwinge mausern; die Herkunft der Vögel ist jedoch nicht bekannt (GLUTZ et.al. 1977). Die ersten "Mauservögel" treffen Ende Mai ein. Höchstwerte werden im Juni und Juli erreicht, Ende August/Anfang September nehmen die Zahlen dann sehr rasch ab (WINKLER & HERZIGSTRASCHIL 1981 und Abb. 4). Der Frühjahrsdurchzug ist bei weitem weniger auffällig; der Brutbestand der letzten Jahre belief sich auf ungefähr 50 Paare (DVORAK & GRÜLL 1984). Die "Mauservögel" sind vor allem an den Lacken zu finden, zu einem geringen Teil auch auf frisch abgebrannten Äckern oder Ende Mai/Anfang Juni an noch feuchten Stellen in den Wiesen. Frühjahrsdurchzügler (und Brutvögel) suchen dagegen ihre Nahrung zumeist in überschwemmten Wiesen, da in den meisten Jahren der hohe Wasserstand eine Nutzung der Lacken verhindert. Die vorliegende Untersuchung beschränkt sich auf die Nahrungssuche der "Mauservögel" in den Lacken.

Im Anhang findet der Leser eine Liste der Lacken mit den in den Abbildungen verwendeten Lackennummern und den bei den Protokollzeichnungen benutzten Abkürzungen.

PEGEL/FUCHSLOCHLACKE

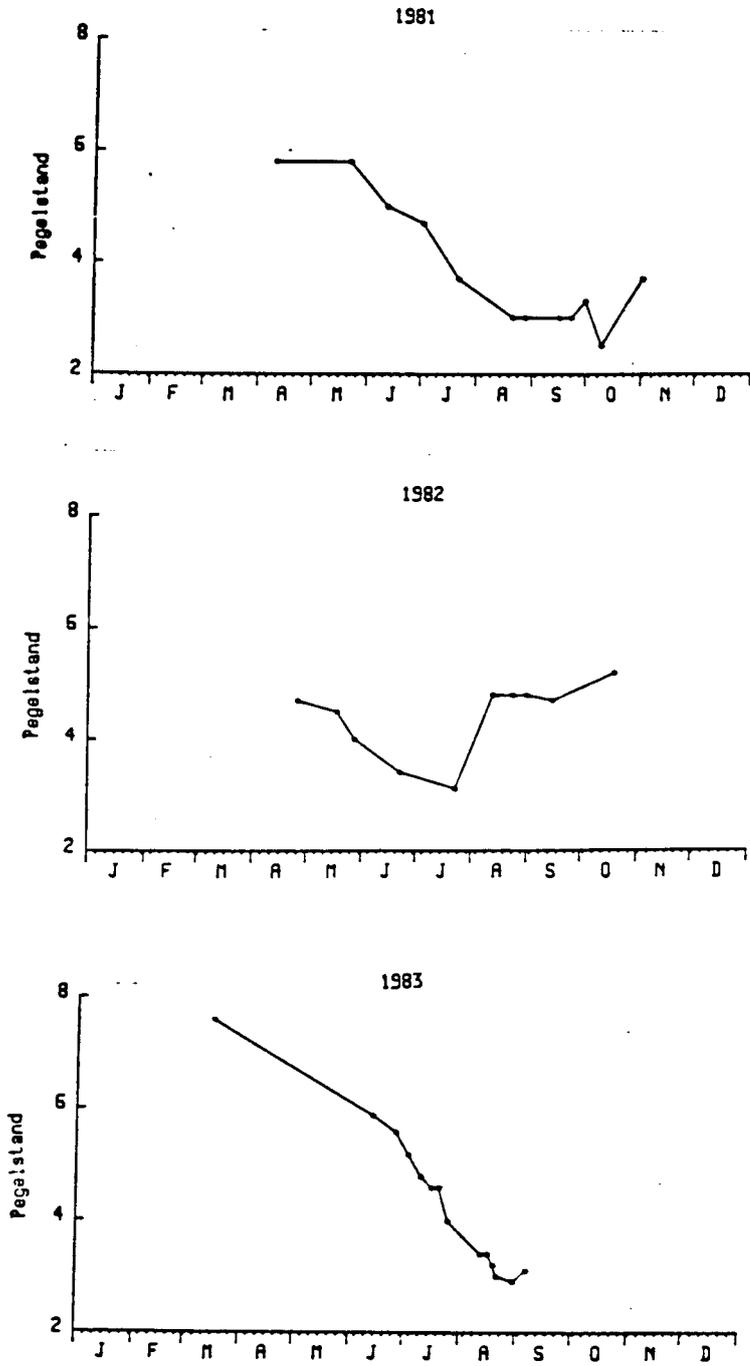


Abb. 3: Pegelstände an der Fuchslochlacke. Der Pegel ist nicht auf ein bestimmtes Niveau eingemessen und zeigt somit nur relative Wasserstandsänderungen. Bei Werten knapp über 2 ist die Lacke ausgetrocknet.

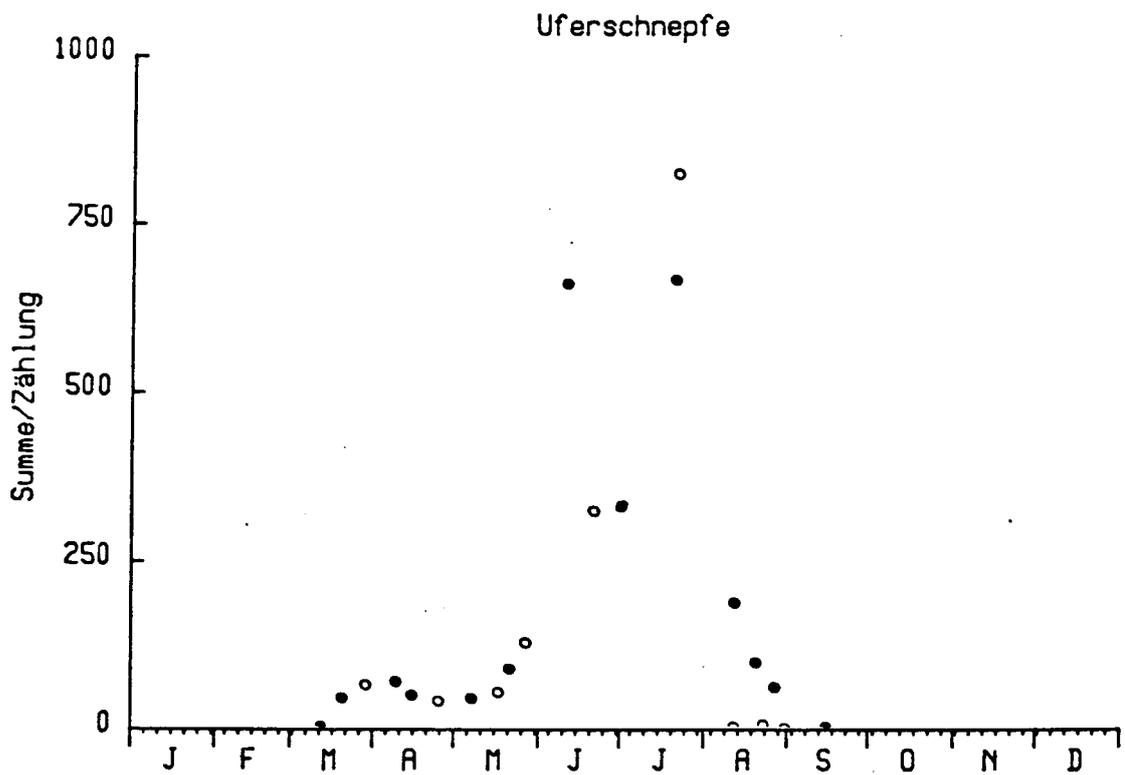


Abb. 4: Bestände der Uferschnepfe an den Lacken und in ausgewählten Wiesengebieten des Seewinkels. Volle Kreise: 1981, offene Kreise: 1982 (nach Zählungen von H. WINKLER, G. DICK, R. PARZ-GOLLNER, G. RAUER).

ERGEBNISSE

a) Trupppgröße und Sichern

In Abb. 5,a-c wird der Zusammenhang zwischen Trupppgröße und Sichern dargestellt. Nur im Bereich kleinster Trupppgrößen (bis ungefähr 15 Individuen) ist ein Einfluß auf die Sicherrate bzw. die Gesamtdauer des Sichern (in % der jeweiligen Protokolldauer) festzustellen, in größeren Trupps wird der Sichertaufwand durch die Trupppgröße nicht beeinflusst.

Die Dauer der einzelnen Sicherereignisse ist dagegen von der Trupppgröße unabhängig, die Korrelation zwischen der Trupppgröße und der durchschnittlichen Dauer der Sicherereignisse (Medianwerte) von 30 Piepserlprotokollen war mit einem $r = -0,2153$ nicht signifikant.

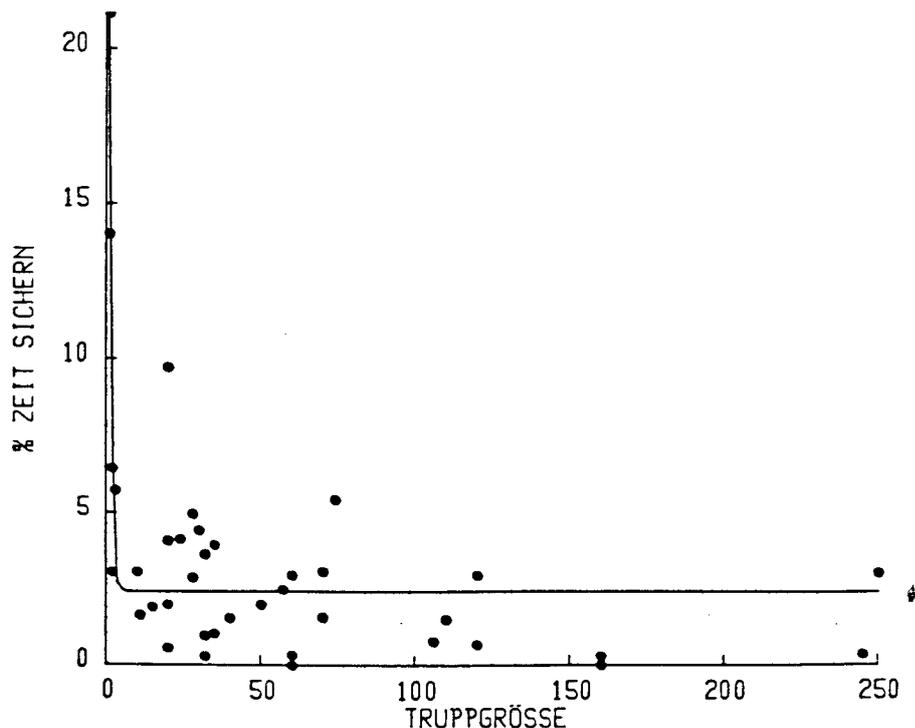


Abb. 5a: Gesamtdauer des Sicherns (in % der Dauer eines Protokolls) einzelner Individuen in Abhängigkeit von der Trupppgröße (Piepserlprotokolle).
($y = 2,418 + 79,962e^{-1,666x}$; $R^2 = 0,722$)

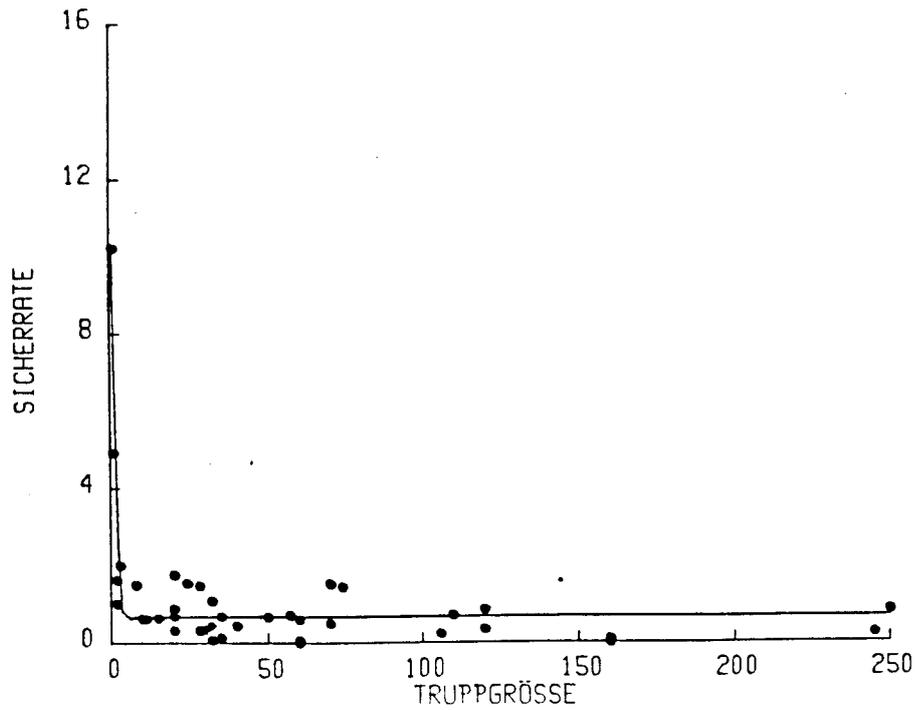


Abb. 5b: Sicherraten (Anzahl Sichern/Minute) einzelner Individuen in Abhängigkeit von der Truppgröße (Piepserlprotokolle).
($y = 0,685 + 60,516e^{-2,175x}$; $R^2=0,790$)

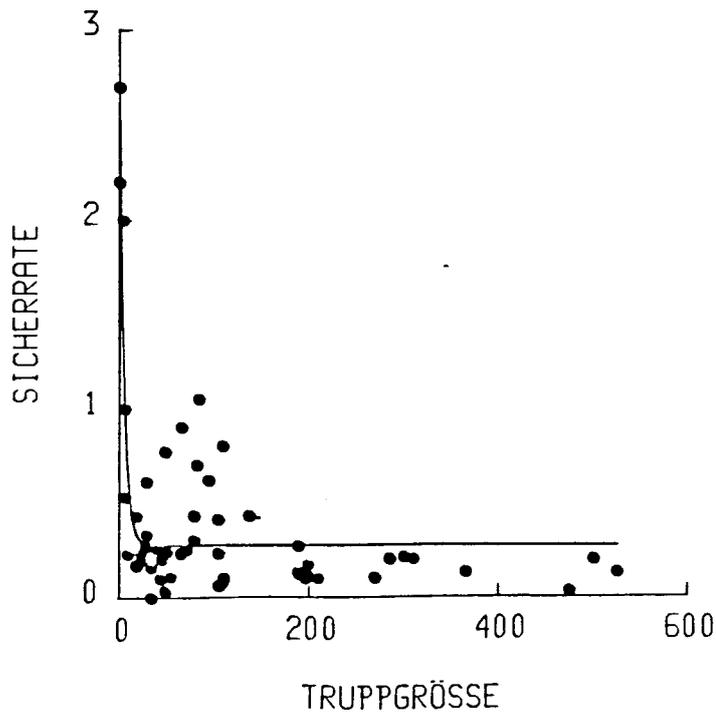


Abb. 5c: Sicherraten von Schwärmen (Anzahl Sichern/Minute) in Abhängigkeit von der Truppgröße (Minutenprotokolle)
($y = 0,272 + 2,753e^{-0,201x}$; $R^2 = 0,752$)

b) Truppgröße und Interaktionen

Aggressive Auseinandersetzungen während der Nahrungssuche sind selten und dauern im allgemeinen nur wenige Sekunden. Die mittlere Interaktionsrate, berechnet als arithmetisches Mittel der Interaktionsraten aller Minutenprotokolle, beläuft sich auf 0,0847 Interaktionen/Minute (s.d. = 0,104; n = 55). Ein vergleichbar niedriger Wert für die mittlere Interaktionsrate konnte auch aus den Piepserlprotokollen gewonnen werden, 0,0432 IA/min, indem die Summe der Interaktionen aller Protokolle von Trupps von mehr als 5 Individuen durch die Gesamtdauer dieser Protokolle dividiert wurde.

Ein Einfluß der Truppgröße auf die Interaktionsrate konnte nicht nachgewiesen werden (Abb. 6).

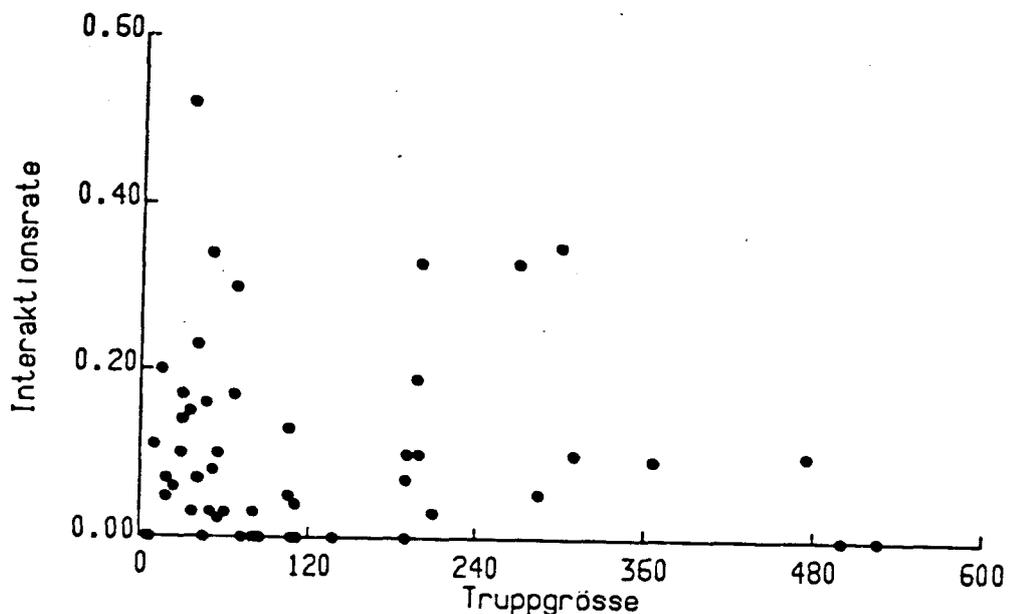


Abb. 6: Interaktionsrate in Abhängigkeit von der Truppgröße (Minutenprotokolle). Rangkorrelation nach SPEARMAN: $r = -0,0763$; $t = -0,057$; N.S.; N = 55.

c) Rand - Mitte - Vergleiche

In den meisten Fällen war es nicht möglich, die Form eines Schwarmes zu bestimmen oder einzelne Vögel einer Rand- bzw. zentralen Zone zuzuordnen. Am Kirchsee konnten aber von einer etwas erhöhten Beobachtungsposition aus bei großen Truppgrößen Rand- und Zentrumsvögel unterschieden werden. Die Ergebnisse sind in Tab. 1 zusammengefaßt.

Tab. 1: Unterschiede in der Erfolgsrate (ER, Anzahl E/min) und der Sicherrate (SiR, Anz. Si/min) zwischen Rand- und Zentralbereich eines Schwarmes (Minutenprotokolle; TG: Truppgröße; M: Schwarmmitte, R: Schwarmrand)

Datum	TG		ER	SiR	N
15.07.82	300	M:	4,62	0,14	29
		R:	4,85	0,29	28
	190	M:	4,42	0,16	19
		R:	4,55	0,10	20
16.07.82	280	M:	4,13	0,24	29
		R:	4,31	0,17	29

Entgegen den Erwartungen waren die Erfolgsraten der Randvögel größer, doch sind die Unterschiede alle sehr klein und von einer statistischen Absicherung weit entfernt (KRUSKAL-WALLIS-Test: $H = 3,2829$; $FG = 5$; N.S.). Bei den Sicherraten waren die Voraussetzungen für einen U-Test oder KRUSKAL-WALLIS-Test nicht gegeben, aber auch hier sind die Unterschiede gering und weisen außerdem keinen einheitlichen Trend auf.

d) Nahrungssuche bei Wind

Wind hat deutliche Auswirkungen auf das Verhalten der Uferschnepfen. Ab einer Windstärke von ungefähr 4m/s richten sich die Schnepfen vermehrt gegen den Wind aus (Abb. 7) und bei starken

Wind (7-8m/s) bereitet es ihnen deutlich Schwierigkeiten, quer zum Wind zu laufen. Ebenso müssen Windböen häufig mit einigen Schritten ausgeglichen werden. Aus den Minutenprotokollen von der Freiflecklacke von 1983 (13.07. - 14.08., 10 Protokolle) ließ eine einfache Korrelation auf einen Zusammenhang zwischen Windstärke und Erfolgsrate schließen, aber eine multiple Regressionsanalyse (abhängige Variable: Erfolgsrate, unabhängige Variablen: Windstärke und Datum) zeigte, daß nicht der Wind, sondern die Zeit der bestimmende Faktor war (86,39 % der Quadratsumme erklärt, $R^2 = 0,847$) und die Hinzunahme der Variablen Windstärke die Korrelation nicht verbesserte (87,30 % der Quadratsumme erklärt, $R^2 = 0,837$). Veränderungen mit der Zeit im Nahrungsangebot haben offenbar einen viel stärkeren Einfluß auf die Erfolgsrate als der Wind. Bei einem Vergleich von Erfolgsraten, die innerhalb weniger Tage an einer Lacke bei unterschiedlichen Windstärken erhoben wurden, kann man davon ausgehen, daß in dieser kurzen Zeitspanne das Nahrungsangebot keinen großen Veränderungen unterworfen war. Aber auch in diesem Fall konnte kein Einfluß des Windes nachgewiesen werden (Tab. 2).

Tab. 2: Truppgröße (TG), Windstärke (WiSt, in m/s) und Erfolgsrate (ER, Anzahl E/min) von "Minutenprotokollen", die innerhalb weniger Tage an zwei Lacken gemessen wurden (HuN: Huldnlacke/Nordteil, KS: Kirchsee)

Lacke	Datum	TG	WiSt	ER	N
HuN	12.06.84	110	0-1	27,88	25
	15.06.84	110	5-6	29,81	31
	16.06.84	85	4-5	28,85	20
KS	16.07.84	520	6-7	4,47	30
	19.07.84	480	0-1	4,40	30

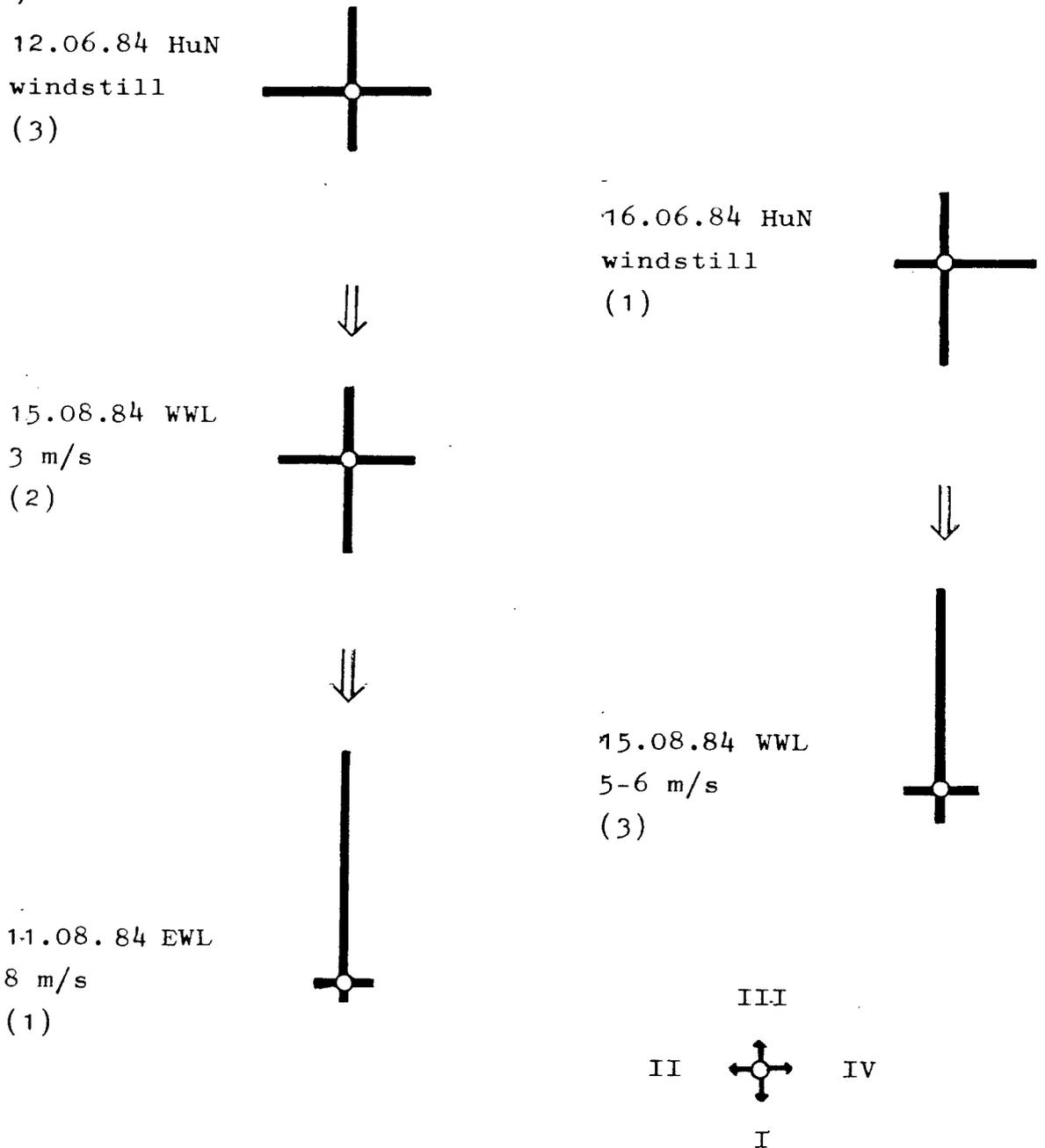


Abb. 7: Ausrichten gegen den Wind bei unterschiedlichen Windverhältnissen. Die Länge der Balken entspricht der in % ausgedrückten Anzahl der Individuen einer Richtungsklasse (I-IV); in Klammer jeweils die Anzahl der Messungen; die Pfeile geben die Windrichtung an. Erklärung der Symbole I-IV siehe Seite 5

e) Beutespektrum, dichte und -verteilung

Das Beutespektrum konnte zwar weder durch Magenanalysen oder Magenspülungen bestimmt werden, noch war es möglich, während der Beobachtung die Art der Beute zu erkennen oder zu unterscheiden (Ausnahme: Getreidekörner bei der Nahrungssuche auf abgeernteten und abgebrannten Äckern), doch ein Vergleich der Unterschiede im Nahrungsangebot (Art und Dichte der Beuteorganismen) der Lacken mit den jeweils beobachteten Nahrungssuch-Techniken und Erfolgsraten ermöglichte dennoch Rückschlüsse auf die Art der aufgenommenen Nahrung. Nachfolgend sind die (vermutlichen) Beuteobjekte, die häufig in großer Zahl in Bodenproben gefunden wurden, aufgelistet - geordnet nach ihrer wahrscheinlichen Bedeutung:

- Stammknollen von *Potamogeton pectinatus* (im weiteren Text auch "Bohnen" genannt): 4-12mm groß, bis zu einer Tiefe von gut 10cm im Schlamm zu finden, wobei große "Bohnen" zumeist tiefer liegen als kleine.
- Chironomidenlarven (und -puppen): Länge meist 5-10mm, Larven kleiner als 5mm wurden nur bei dem seltenen Gebrauch des 215 μ Netzes erfaßt, spielen aber als Nahrung wahrscheinlich keine große Rolle; in einigen Lacken (Wörthenlacken und Lange Lacke) erreichen Chironomidenlarven auch Größen bis zu 16mm.
- Ceratopogonidenlarven (und -puppen): 5-8mm groß
- Tubificiden: bis 20mm; nur im Nordteil der Huldenlacke in nennenswerter Anzahl.
- Hydrophilidenlarven: *Berosus* sp., ungefähr 8mm groß

Chironomidenlarven, Ceratopogonidenlarven und Tubificiden sind vorwiegend in der wenigen Zentimeter dicken und sehr weichen obersten Schlammschicht des Lackenbodens zu finden, die Hydrophilidenlarven leben dagegen auf der Schlammoberfläche. Es ist

auch durchaus möglich, daß Uferschnepfen Samen aufnehmen, (z.B. von *Potamogeton pectinatus*); wieweit große Larven wie z.B. Libellen- und Dytiscidenlarven eine Rolle spielen, konnte nicht geklärt werden.

Trotz der relativ geringen Anzahl möglicher Beuteobjekte kommt es zu großen Unterschieden in der Angebotssituation, da die Häufigkeiten der verschiedenen Beutearten sowie deren Größen zwischen und auch innerhalb einer Lacke variieren und außerdem zeitlichen Veränderungen (z.B. durch Schlüpftermine bei Zuckmücken und Gnitzen) unterworfen ist. Zur Blütezeit des Laichkrautes kann man auch die fleckenartige Verteilung des *Potamogeton*-bestandes einiger Lacken (Fuchslochlacke, Illm. Zicksee, Huldenlacke/Nord) deutlich sehen. Eine Zusammenstellung der Beutearten der wichtigsten Lacken mit Angaben zur Variationsbreite ihrer Dichte wird in Tabelle 3 vorgestellt. Es ist zu berücksichtigen, daß die Berechnungen der jeweiligen Dichte auf nur wenigen Werten beruhen (3-20 Proben mit dem kleinen Corer oder 1-10 Proben mit dem Stahlrohr pro Benthosuntersuchung) und daher nur als grobe Richtwerte zu verstehen sind. Die Überprüfung der Verteilung der Beute (Tab. 4) erfolgte nach der Formel $s^2(n-1)/\bar{x} = X^2$ (ELLIOT 1977).

f) Nahrungssuch-Techniken

Grob charakterisiert, picken, stochern und sondieren Uferschnepfen bei der Nahrungssuche. Eine genauere Beschreibung des Suchvorganges bereitet aber aufgrund der Variabilität und Komplexität des Vorganges einige Schwierigkeiten. Tabelle 5 ist der Versuch einer Zusammenstellung von Parametern, die eine Schnepfe

Tab. 3: Nahrungsangebot einiger ausgewählter Lacken. Dichteangaben in Anzahl/dm².

N: Anzahl der Benthosuntersuchungen an einer Lacke.

Lacke	"Bohnen"	Chironomi- denlarven (5mm)	Ceratopogo- nidenlarven (5mm)	Hydrophili- denlarven	Oligo- chaeten (5mm)	N
Albersee	0-9,8	(11,3)	(3,1)	∅	∅	2(1)
Illm. Zicksee	0,5-13,1	4,0-116,5	0-1,2	0-0,6	∅	4
Kirchsee	1,5-9,2	1,0-15,0	∅	∅	∅	5
Ob. Schrändlsee	8,0-9,5	0-1	∅	∅	∅	2
Unterstinkeř	3,5-18,0	0-5	∅	∅	∅	8
Freiflecklacke	3,5-16,3	∅	∅	∅	∅	4
Huldenlacke/Nord	0-3,2	16,3-128,8	0-5,3	0-0,5	0-45,0	8
Wörtenlacke (nord- westlich)	∅	a) 9,5-20,0 b) 1,5-5,0	∅	∅	0-3,0	5

a) 5-10mm b) 10mm

Tab. 4: Benthosuntersuchungen, die zur Überprüfung der Verteilung von Beuteorganismen herangezogen wurden. N: Anzahl der Proben, \bar{x} : Mittelwert, s^2 : Varianz; C: Probenentnahme mit dem kleinen Corer bzw. R: mit dem Stahlrohr; weitere Erläuterungen im Text, die Abkürzungen der Lackennamen werden im Anhang erklärt.

			\bar{x}	s^2	N	χ^2		
"Bohnen"	21.08.81	Ust/C	2,15	3,39	20	30,023	N.S.	
	27.08.81	Ust/C	0,70	0,45	10	5,857	N.S.	
	04.09.81	Ust/C	1,22	1,44	9	9,455	N.S.	
	13.09.81	Ust/C	2,25	2,74	10	10,944	N.S.	
	16.09.81	Ust/C	1,70	1,57	10	8,294	N.S.	
	26.06.82	Ust/C	1,22	1,44	9	9,455	N.S.	
	02.06.83	Ust/R	37,20	803,28	10	194,344	p < 0,001	(geklumpte
Chironomi-	10.07.81	IZS/C	3,27	10,35	15	44,367	p < 0,001	Verteilung)
denlarven	05.09.81	WWL/C	3,80	4,18	10	9,895	N.S.	
	03.06.82	AS/C	2,25	2,79	8	8,666	N.S.	
	05.06.82	FL-A/C	1,60	0,71	10	4,000	N.S.	
	17.08.83	WWL/C	1,00	1,00	11	10,000	N.S.	
Ceratopogo-	03.06.82	AS/C	0,63	0,27	8	3,000	N.S.	
nidenlarven	05.06.82	FL-A/C	7,10	6,76	10	8,577	N.S.	

bei der Nahrungssuche variieren bzw. in unterschiedlichen Kombinationen einsetzen kann.

Das Stochern ist eine rasche Auf- und Abbewegung des Schnabels, wobei dieser entweder immer tiefer in den Schlamm gedrückt wird (Bohren) oder in der Horizontalen an der Schlammoberfläche (d.h. in der obersten, ungefähr 3cm dicken sehr weichen Schicht) weiterbewegt wird. Aus kurzer Entfernung kann man deutlich erkennen, daß beim oberflächlichen Stochern der Schnabel etwas offengehalten wird, bei tieferem Bohren wird er dann wahrscheinlich geschlossen. Besonders beim "variablen Stochern" wird die eigentliche Stocher-

Tab.5: Parameter zur Beschreibung der Nahrungssuch-Techniken von Uferschnepfen.

Schritte: Vorwärtsschritte (bewirken eine deutliche Vorwärtsbewegung des Vogels)
Platzschritte (das Tier stochert an mehr oder weniger derselben Stelle weiter)

Richtungsänderungen: Wendungen (Rotation um die Beine)
Drehungen (Rotation um den Schnabel)

Stochern:

Dauer: Picken

kurzes Stochern

gleichmäßigs Stochern

"variables Stochern"

Tiefe: Wasser(oberfläche)

Schlammoberfläche

Bohren (1/2 Schnabel)

Tiefbohrungen (ganzer Schnabel)

Orientierung: taktil - optisch

Schnabelhaltung: senkrecht - schräg

Ortswechsel: größere Ortsveränderungen (einige Meter), bei denen nur ab und zu probeweise gepickt wird

bewegung kurz unterbrochen, der Schnabel aber dabei kaum angehoben und nahezu an derselben Stelle oder knapp daneben wieder angesetzt. Bei "Tiefbohrungen" stochert der Vogel an derselben

Stelle immer wieder tief in den Schlamm, wobei er dazwischen - den Schnabel in der Senkrechten gehalten - deutlich Schwung holt, sich beim Stochern häufig um den Schnabel dreht und zusätzlich auch noch hebelnde Bewegungen ausführt. Möglicherweise kann eine tief- liegende "Bohne" beim Bohren zwar ertastet, aufgrund der Zähigkeit des Schlammes aber nicht einfach herausgezogen werden, sodaß der Schlamm erst etwas gelockert werden muß. "Tiefbohrungen" führen jedenfalls immer zu einem oder mehreren Erfolgen.

5 Techniken der Nahrungssuche (I-V) konnten unterschieden werden. Sie sollen im folgenden kurz charakterisiert werden:

- I) variables Stochern (viel Bohren und häufig Tiefbohrungen). viele Platzschritte, häufig Wendungen und Drehungen, Ortswechsel; im allgemeinen niedrige Erfolgsraten (um 5 E/min). eher lange Behandlungszeiten; wahrscheinliche Beutearten: "Bohnen" (+ Chironomidenlarven?);
- II) gleichmäßiges Stochern, geringe Stochertiefe, Schnabel senkrecht gehalten, langsames und gleichmäßiges Gehen, keine Drehungen und kaum Wendungen; hohe Erfolgsraten (mehr als 10 E/min) bei kurzen Behandlungszeiten; Beute: Chironomiden- und Ceratopogonidenlarven, (Tubificiden);
- III) gleichmäßiges Stochern bei geringer Stochertiefe, rasches, gleichmäßiges Gehen mit mehr Wendungen; sehr niedrige Erfolgsraten; Beute: Hydrophilidenlarven? große Invertebraten? (Libellenlarven?);
- IV) vereinzeltes Picken auf die Wasseroberfläche, deutliche optische Orientierung (Fixieren der Beute), gleichmäßiges Gehen (vor Erfolg auch kurzes Laufen), häufig Wendungen; Beute: auf der Wasseroberfläche treibende kleine "Bohnen" und Fluginsekten, (Corixiden?);

V) immer wieder kurz Stochern, optische Orientierung, Schnabel senkrecht gehalten (auch beim Fixieren der Stelle, an der kurz gestochert wird), gleichmäßiges Gehen, Wendungen; Beute: ?.

T-I ist die bei weitem häufigste Technik gefolgt von T-II, mit T-III und T-IV suchten Uferschnepfen eher selten und T-V konnte überhaupt nur wenige Male beobachtet werden. Die Kategorie T-I entspricht nicht einer klar umrissenen Technik, sie ist viel mehr eine Zusammenfassung mehrerer, von einander schwer abgrenzbarer Nahrungssuch-Methoden ist mit fließendem Übergang zu T-II. Genauere und systematischere Beobachtungen (am besten Filmanalysen) sind zur Auftrennung dieses "Kontinuums" notwendig.

g) Einfluß der Erfolge auf Schritte und Wendungen

Mit Hilfe der Berechnung von Kreuzkorrelationen wurde der Einfluß der Erfolge auf zwei Elemente des Suchverhaltens, nämlich Schritte und Wendungen, untersucht. In Abb. 8 sind alle Kreuzkorrelationen zwischen Erfolgen und nachfolgenden Schritten, getrennt nach Vorwärts- und Platzschritten, dargestellt.

Die Protokolle wurden nach der Art der Nahrungssuch-Technik geordnet. Am Beginn stehen Diagramme von typischen T-I Protokollen (13.08.83 FFL 1 - 21.08.83 KS 1), ans Ende wurden "reine" T-II Protokolle gereiht (16.08.83 WWL 1 und 2), dazwischen liegen Protokolle von "Übergangsformen". Das letzte Diagramm stammt von dem einzigen T-III Protokoll (Piepserlprotokolle). Der Technikwechsel läßt sich auch an der Änderung der mittleren Behandlungszeiten (Änderung des Beutespektrums) verfolgen.

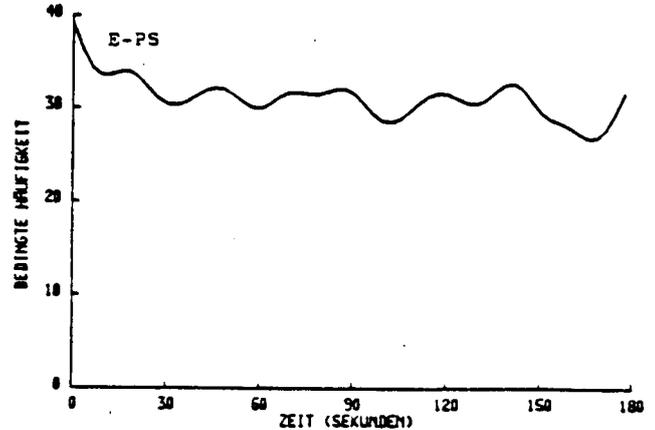
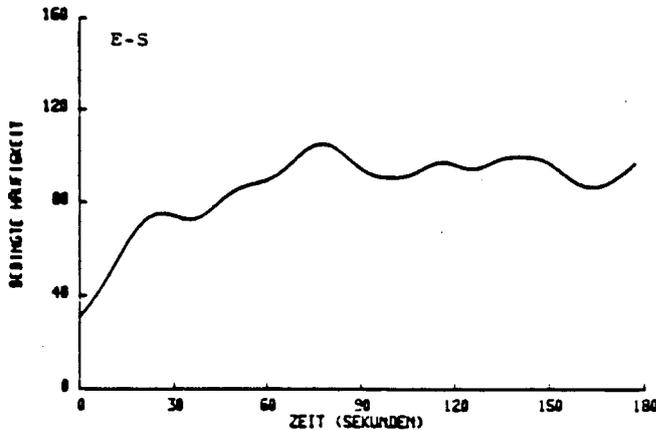
Bei den T-I Protokollen ist meist eine deutliche Verminderung der Auftrittswahrscheinlichkeit von Vorwärtsschritten nach einem Erfolg zu beobachten und in vielen Fällen auch eine erhöhte Auf-

13.08.83 FFL 1

a) $\chi^2 = 245.271$ $P < 0.001$
 b) $\chi^2 = 123.493$ $P < 0.001$

ER: 4.10 Bhz: 1.07
 SR: 19.04 PSR: 5.55

a) $\chi^2 = 51.198$ N.S.
 b) $\chi^2 = 5.447$ N.S.



14.08.83 FFL 3

a) $\chi^2 = 132.470$ $P < 0.001$
 b) $\chi^2 = 10.285$ $P < 0.05$

ER: 2.56 Bhz: 1.31
 SR: 6.44 PSR: 6.26

a) $\chi^2 = 52.216$ N.S.
 b) $\chi^2 = 14.787$ $P < 0.01$

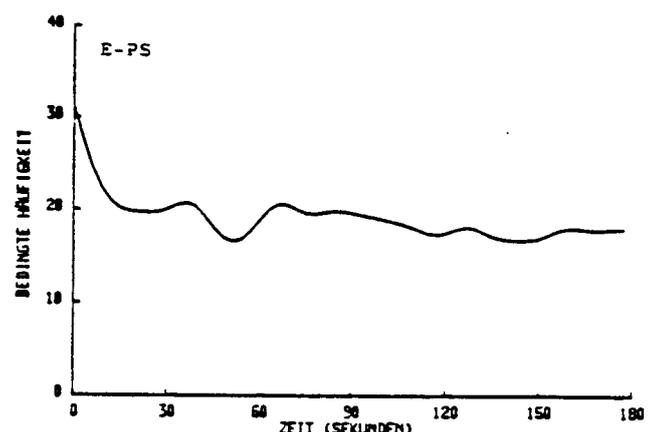
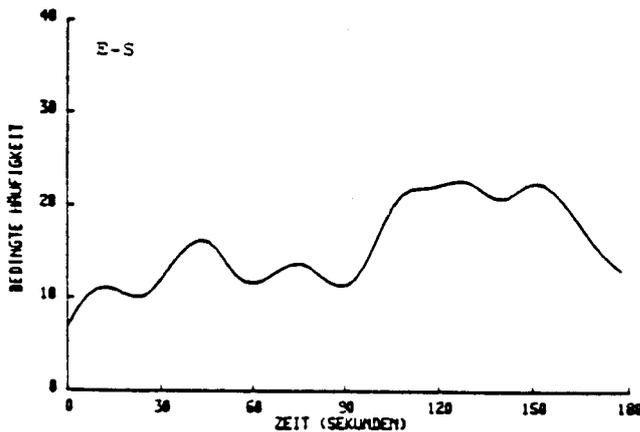


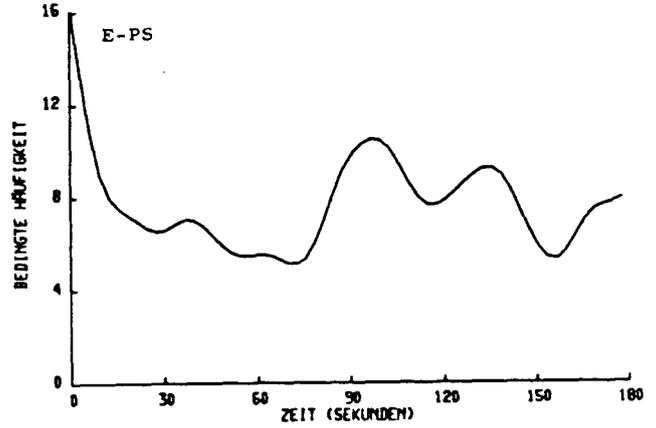
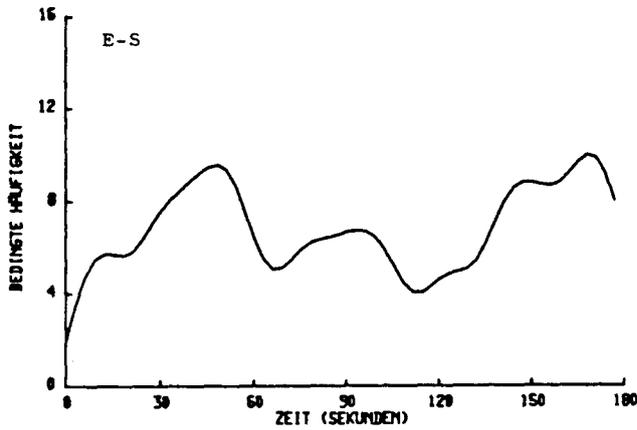
Abb. 8: Kreuzkorrelationen zwischen Erfolgen und nachfolgenden Schritten, getrennt nach Vorwärts- und Platzschritten (in 3 Fällen war diese Unterscheidung nicht möglich - Sges); SR: Vorwärtsschrittrate, PSR: Platzschrittrate, ER: Erfolgsrate, Bhz: Behandlungszeit. Vor dem Glättungsverfahren war die Zeitachse in 60 3sec Abschnitte gegliedert: mit einem χ^2 -Test (a) wurde geprüft, ob signifikante Unterschiede von gemeinsamen Mittelwert vorliegen (FG = 59); mit einem weiteren χ^2 -Wert wurde getestet, ob die ersten 5 Werte (das entspricht den ersten 5 Werten nach einem Erfolg) vom Mittelwert aller 60 Werte abweichen. Die Kreuzkorrelationen stammen von jeweils einem Protokoll von mindestens 15 Minuten.

14.08.83 FFL 2

a) $\chi^2 = 87.029$ $P < 0.05$
b) $\chi^2 = 6.347$ N.S.

ER: 1.37 BhZ: 2.35
SR: 10.10 PSR: 8.28

a) $\chi^2 = 87.469$ $P < 0.05$
b) $\chi^2 = 13.861$ $P < 0.01$

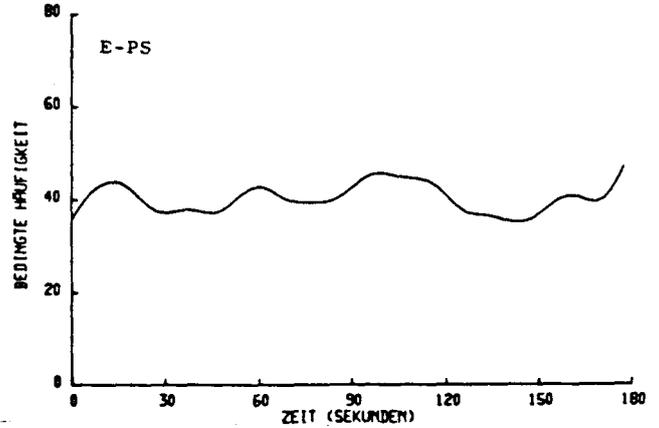
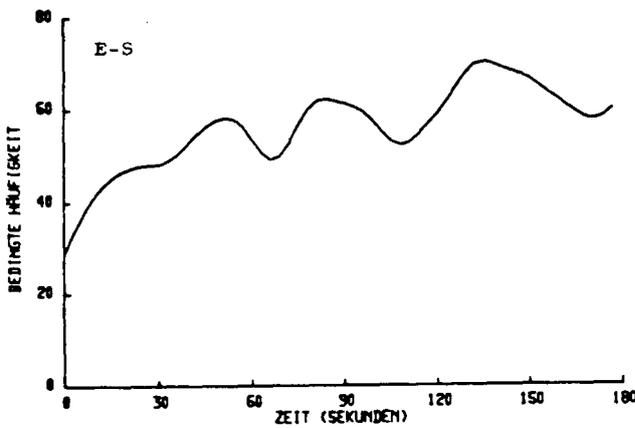


11.07.83 S-N 1

a) $\chi^2 = 140.381$ $P < 0.001$
b) $\chi^2 = 28.387$ $P < 0.001$

ER: 4.14 BhZ: 1.04
SR: 9.67 PSR: 7.27

a) $\chi^2 = 85.149$ $P < 0.05$
b) $\chi^2 = 7.598$ N.S.



12.07.83 KS 1

a) $\chi^2 = 154.159$ $P < 0.001$
b) $\chi^2 = 26.579$ $P < 0.001$

ER: 6.27 BhZ: 1.00
SR: 12.77 PSR: 2.55

a) $\chi^2 = 109.087$ $P < 0.001$
b) $\chi^2 = 16.073$ $P < 0.005$

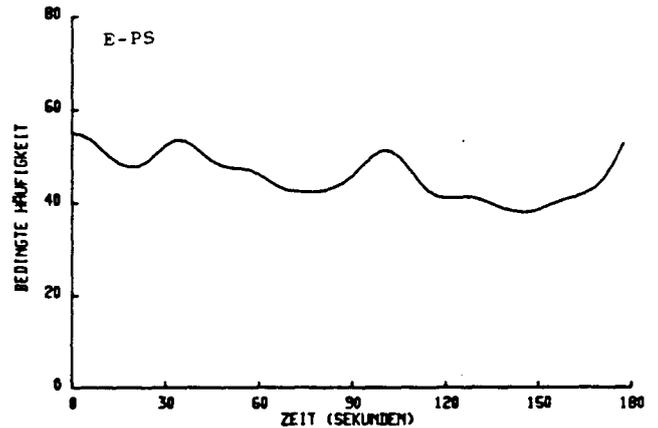
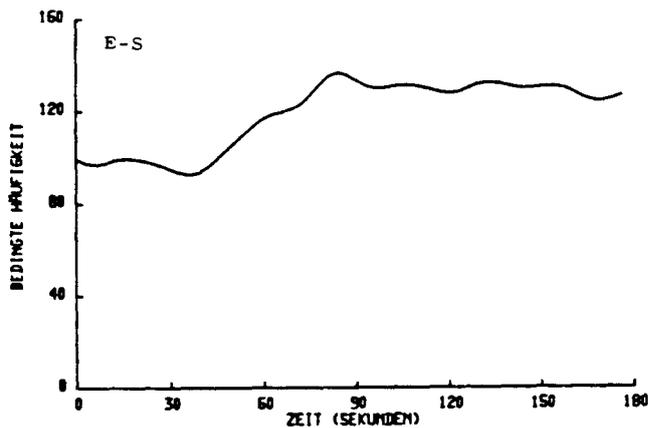


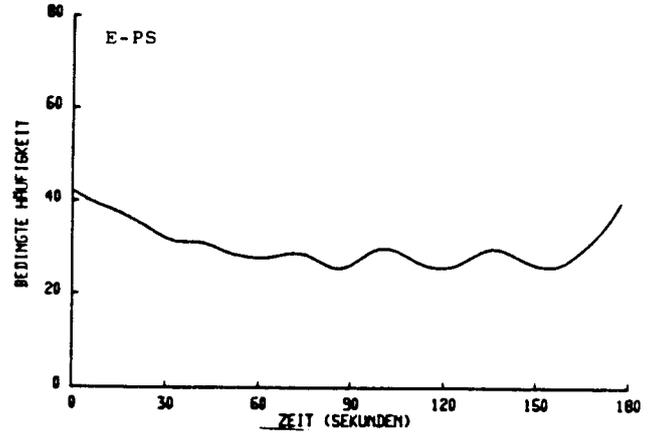
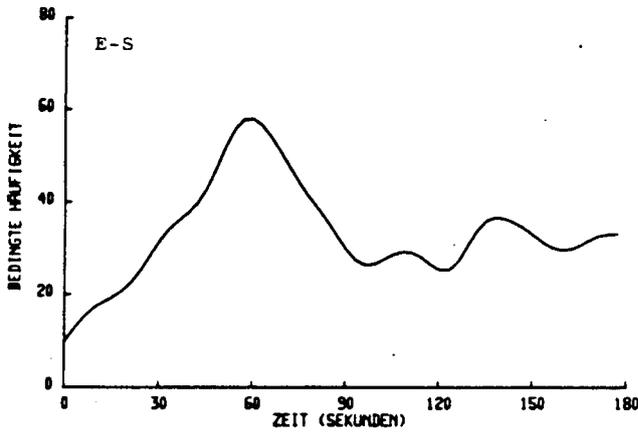
Abb. 8: Fortsetzung

21.08.83 KS 1

a) $\chi^2 = 304.082$ $P < 0.001$
b) $\chi^2 = 53.636$ $P < 0.001$

ER: 2.78 BhZ: 1.40
SR: 19.09 PSR: 6.89

a) $\chi^2 = 82.022$ $P < 0.05$
b) $\chi^2 = 17.095$ $P < 0.005$

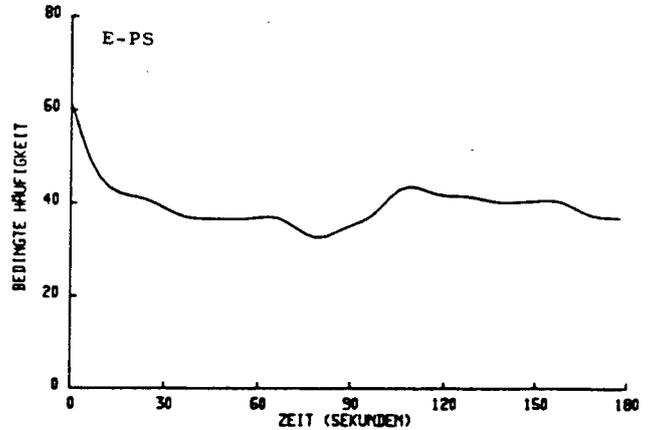
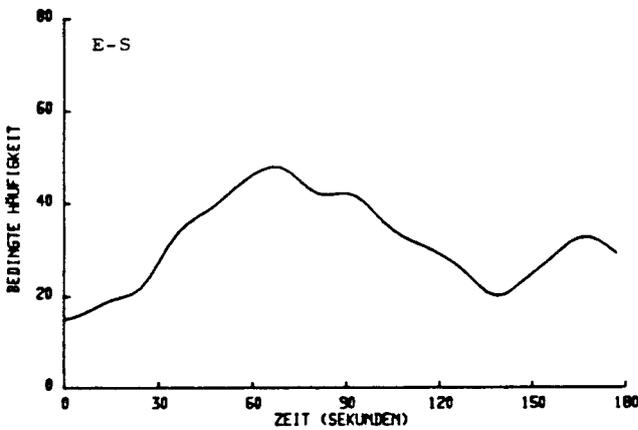


22.07.83 HÖL 1

a) $\chi^2 = 212.134$ $P < 0.001$
b) $\chi^2 = 38.404$ $P < 0.001$

ER: 6.47 BhZ: 0.81
SR: 5.90 PSR: 7.19

a) $\chi^2 = 50.716$ N.S.
b) $\chi^2 = 14.482$ $P < 0.01$



27.07.83 HÖL 1

a) $\chi^2 = 91.437$ $P < 0.01$
b) $\chi^2 = 11.605$ $P < 0.05$

ER: 4.05 BhZ: 0.97
SR: 13.82 PSR: 6.94

a) $\chi^2 = 66.430$ N.S.
b) $\chi^2 = 10.548$ $P < 0.05$

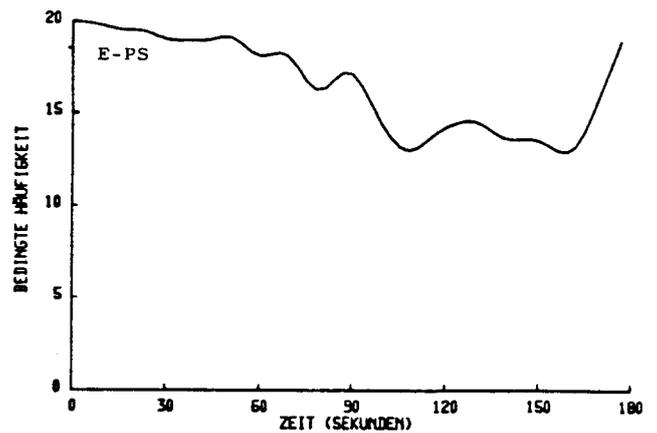
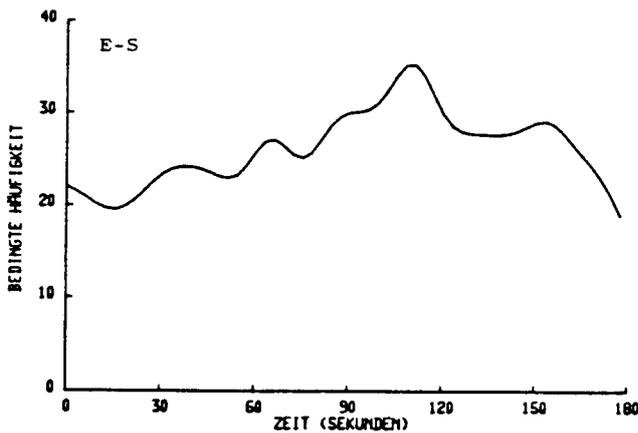


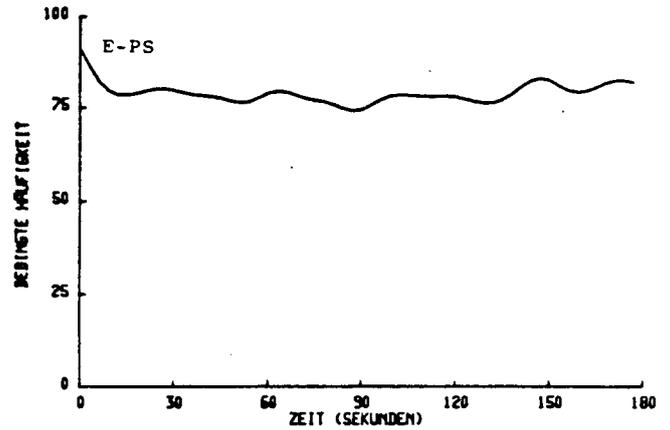
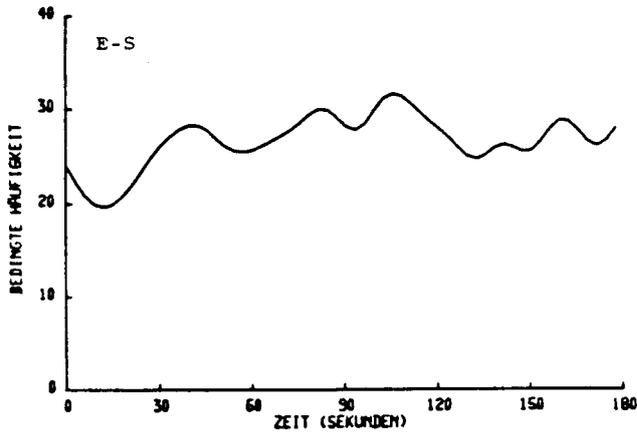
Abb. 8: Fortsetzung

30.05.83 Ust 1

a) $\chi^2 = 74.632$ N.S.
b) $\chi^2 = 14.419$ $P < 0.01$

ER: 7.60 BhZ: 0.89
SR: 4.22 PSR: 12.11

a) $\chi^2 = 77.966$ N.S.
b) $\chi^2 = 4.807$ N.S.

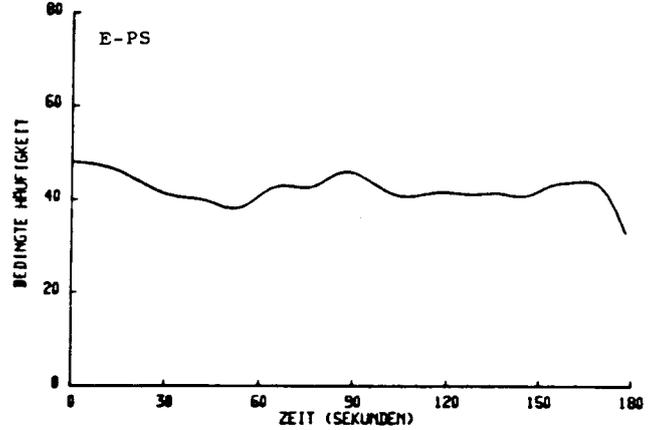
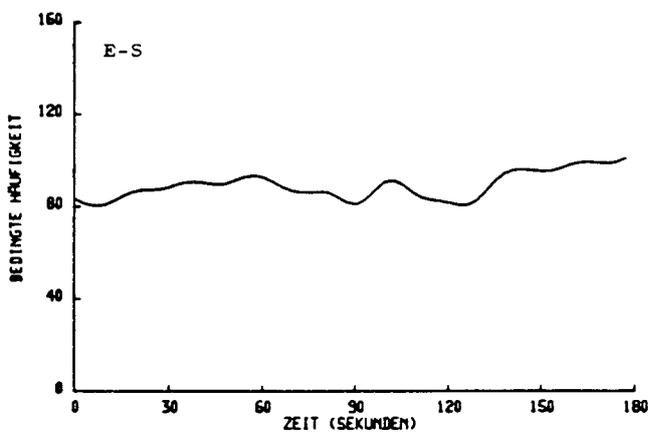


30.05.83 Ust 2

a) $\chi^2 = 121.558$ $P < 0.001$
b) $\chi^2 = 7.720$ N.S.

ER: 5.00 BhZ: 0.90
SR: 14.03 PSR: 6.27

a) $\chi^2 = 46.224$ N.S.
b) $\chi^2 = 3.103$ N.S.



23.05.83 FL 1

a) $\chi^2 = 110.164$ $P < 0.001$
b) $\chi^2 = 14.829$ $P < 0.01$

ER: 7.28 BhZ: 0.76
SR: 6.81 PSR: 15.64

a) $\chi^2 = 92.994$ $P < 0.005$
b) $\chi^2 = 29.975$ $P < 0.001$

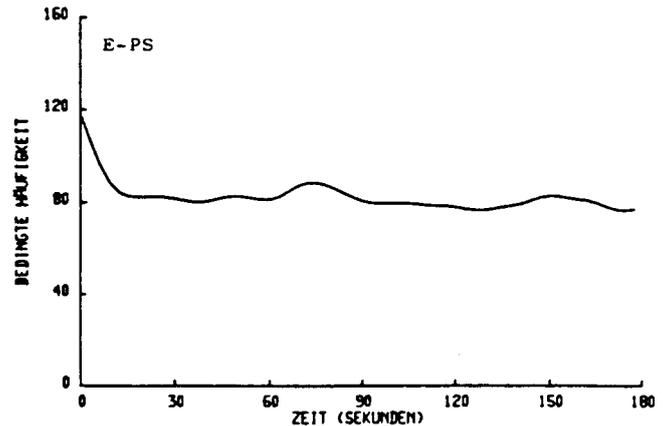
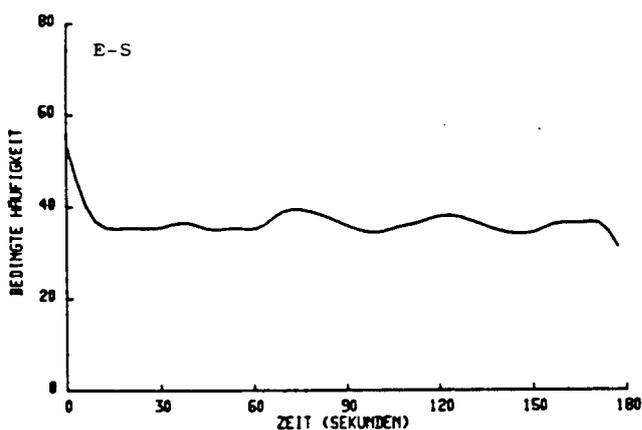


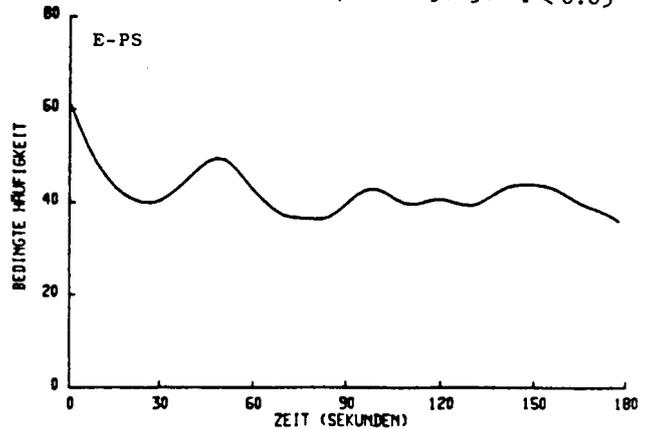
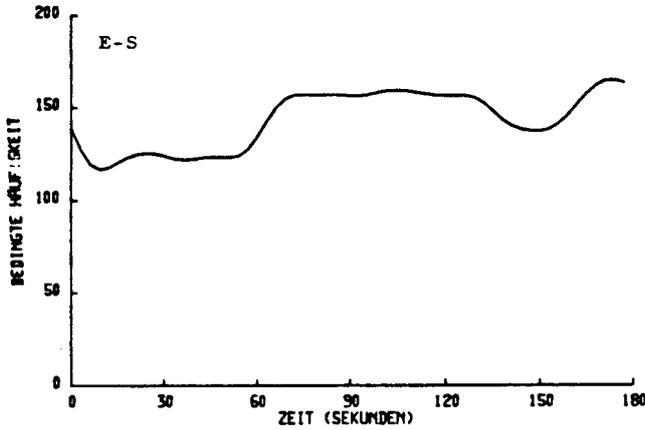
Abb. 8: Fortsetzung

24.08.83 FL 1

a) $X^2 = 190.915$ $P < 0.001$
b) $X^2 = 37.781$ $P < 0.001$

ER: 5.44 BhZ: 0.77
SR: 26.15 PSR: 7.03

a) $X^2 = 96.292$ $P < 0.005$
b) $X^2 = 13.031$ $P < 0.05$

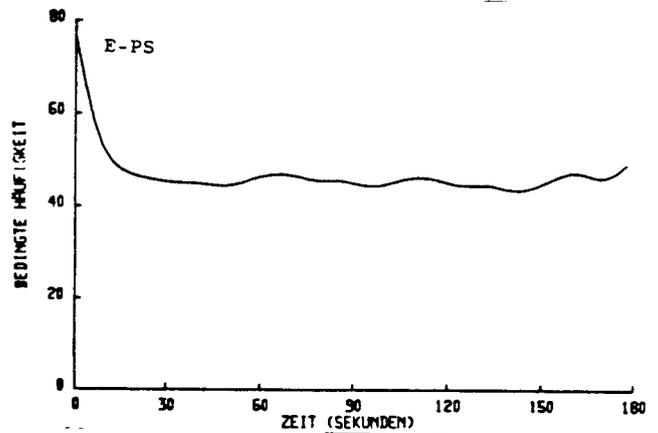
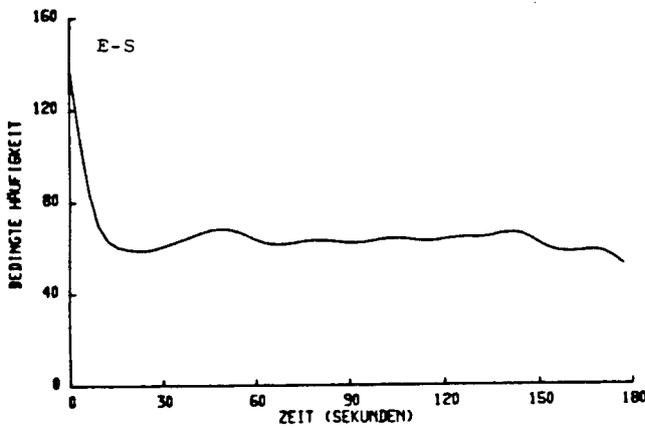


03.06.83 IZS 2

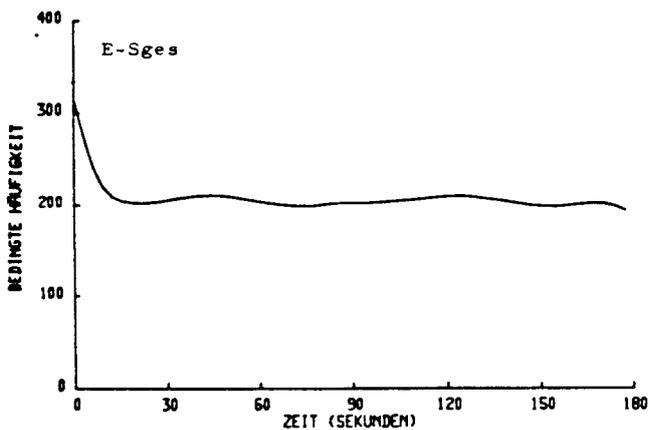
a) $X^2 = 137.615$ $P < 0.001$
b) $X^2 = 88.029$ $P < 0.001$

ER: 4.13 BhZ: 0.76
SR: 17.05 PSR: 11.77

a) $X^2 = 67.659$ N.S.
b) $X^2 = 22.515$ $P < 0.001$



16.08.83 WWL 1

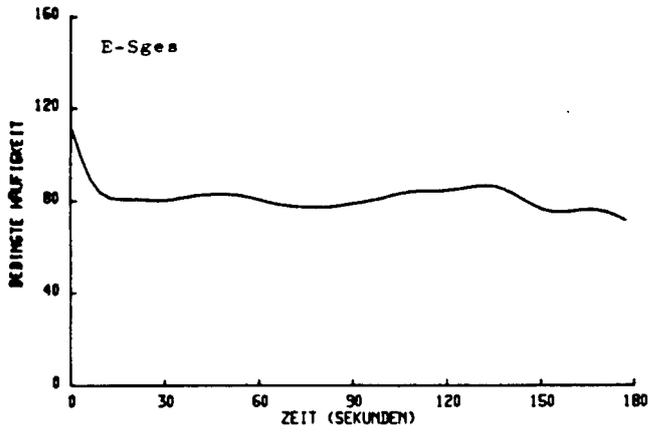


ER: 17.94
BhZ: 0.61
SgesR: 16.13

a) $X^2 = 72.303$ N.S.
b) $X^2 = 54.897$ $P < 0.001$

Abb. 8: Fortsetzung

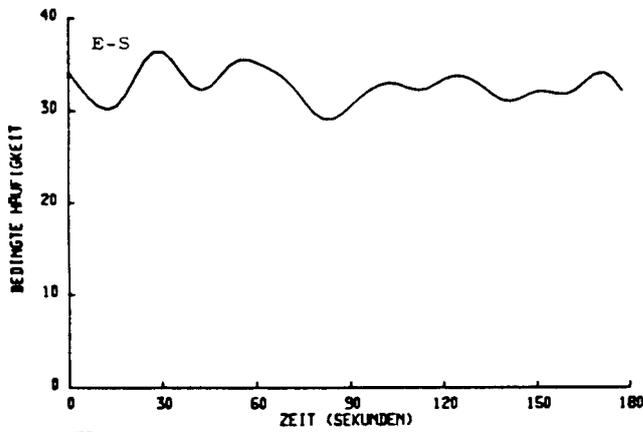
16.08.83 WWL 2



ER: 14.94
BhZ: 0.68
SgesR: 18.21

a) $\chi^2 = 37.009$ N.S.
b) $\chi^2 = 14.198$ $P < 0.01$

22.07.83 HÖL 2



ER: 2.04
BhZ: 0.81
SR: 20.14

a) $\chi^2 = 50.716$ N.S.
b) $\chi^2 = 3.290$ N.S.

Abb. 8: Fortsetzung

trittswahrscheinlichkeit von Platzschritten. Die Diagramme der T-II Protokolle, bei denen keine Unterscheidung in Vorwärts- und Platzschritte möglich war, lassen keinen Einfluß von Erfolgen auf die Auftrittswahrscheinlichkeit nachfolgender Schritte erkennen - bis auf den "Peak" unmittelbar nach dem Erfolg. Die "Übergangsprotokolle" entsprechen wieder ihrer Zwischenstellung.

Von nur insgesamt 5 Protokollen (alle T-I) konnten Kreuzkorrelationen zwischen Erfolgen und nachfolgenden Wendungen berechnet werden. In keinem Fall war eine Beeinflussung der Häufigkeit von Wendungen zu erkennen, was aber wahrscheinlich auf die Schwierigkeiten beim Protokollieren von Wendungen zurückzuführen ist.

Tab. 6: Verteilung der Erfolge (in der Zeit): Ergebnisse der Prüfung auf Zufälligkeit mit zwei Methoden (1 und 2, Beschreibung siehe Text) an den selben Protokollen wie in Abb.8 (Piepserlprotokolle). N.S. = keine signifikante Abweichung von einer zufälligen Verteilung, rglm. = regelmäßige Verteilung.

Protokoll	1)	2)
13.08.83 FFL 1	N.S.	N.S.
14.08.83 FFL 3	N.S.	N.S.
14.08.83 FFL 2	N.S.	-
11.07.83 S-N 1	N.S.	N.S.
12.07.83 KS 1	N.S.	p<0,001
21.08.83 KS 1	N.S.	p<0,001
22.07.83 HöL 1	N.S.	N.S.
27.07.83 HöL 1	N.S.	N.S.
30.05.83 Ust 1	rglm. p<0,01	p<0,005
30.05.83 Ust 2	N.S.	N.S.
23.05.83 FL 1	rglm. p<0,005	p<0,005
03.06.83 IZS 2	rglm. p<0,01	p<0,001
16.08.83 WWL 1	rglm. p<0,025	p<0,001
06.08.83 WWL 2	rglm. p<0,01	p<0,001

Auch die Unterschiede in der zeitlichen Verteilung der Erfolge passen recht gut zu der Unterscheidung von zwei Techniken (T-I, T-II) und einer Reihe von Übergangsformen (Tab. 6). Die Verteilung wurde auf zweierlei Arten getestet:

- 1) wurde das Protokoll in 20sec.-Einheiten untergliedert und eine entsprechende Erfolgsrate bestimmt (Anzahl Erfolge/20sec). Die Prüfung der Verteilung auf Regelmäßigkeit, Geklumptheit oder Zufälligkeit erfolgte nach der Formel $s^2(n-1)/x = X^2$.
- 2) wurde die Häufigkeitsverteilung der Intervalle zwischen zwei Erfolgen mit einer negativen Exponentialverteilung (entspricht einer zufälligen Verteilung) verglichen (X^2 -Test); eine Abweichung ist meist schwer zu interpretieren.

h) Verteilung des Sicherns in der Zeit

Die Piepserlprotokolle erlaubten auch eine Untersuchung der Häufigkeitsverteilung der Intervalle zwischen aufeinanderfolgenden Sicherereignissen (Abb. 9a-c). Die Kurven weisen keine signifikante Abweichung von einer entsprechenden negativen Exponentialverteilung auf, die Uferschnepfen sicherten also in zufälligen Abständen. Dagegen zeigen Kreuzkorrelationen zwischen Erfolgen und nachfolgenden Sicherereignissen, daß Uferschnepfen dazu tendieren, gleich im Anschluß an einen Erfolg zu sichern (Abb. 10). Dieses Ergebnis steht nur scheinbar im Gegensatz zu dem oberen (zufällige Verteilung des Sicherns), da Erfolge in Relation zum Sichern viel häufiger und außerdem oft selbst zufällig verteilt sind (siehe Tab. 6).

i) Truppgröße und Aktivität im Tagesverlauf

In Abb. 11 wird die Häufigkeitsverteilung von Truppgrößen, eingeteilt in Truppgrößenklassen, für die Jahre 1982 und 1983 dargestellt.

Die Änderung der mittleren Truppgröße im Tagesverlauf zeigt Abb. 12. Ein Zusammenhang zwischen Tageszeit und Truppgröße

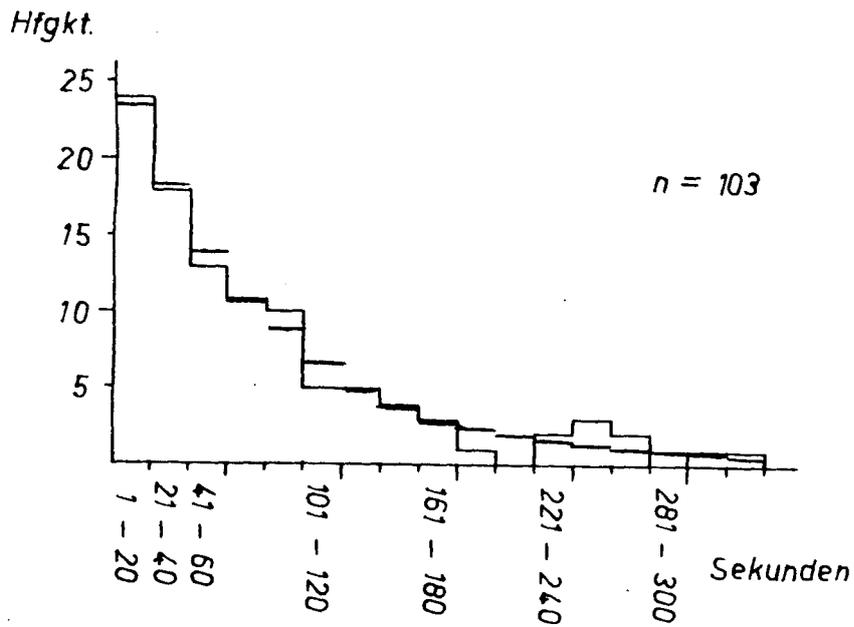


Abb. 9a: Häufigkeitsverteilung der Intervalle zwischen auf einander folgenden Sicherereignissen. 9 Protokolle mit ähnlichen Sicherraten (0,60 - 0,72 Sicherereignisse/Minute) wurden zusammengefaßt. Die Abweichungen von der entsprechenden negativen Exponentialverteilung (in der Abbildung durch horizontale Striche markiert) wurden mit einem χ^2 -Test überprüft: $\chi^2 = 2,6447$, $FG=8$, N.S.. Hfgkt.: Häufigkeit, n: Anzahl der Sicherintervalle.

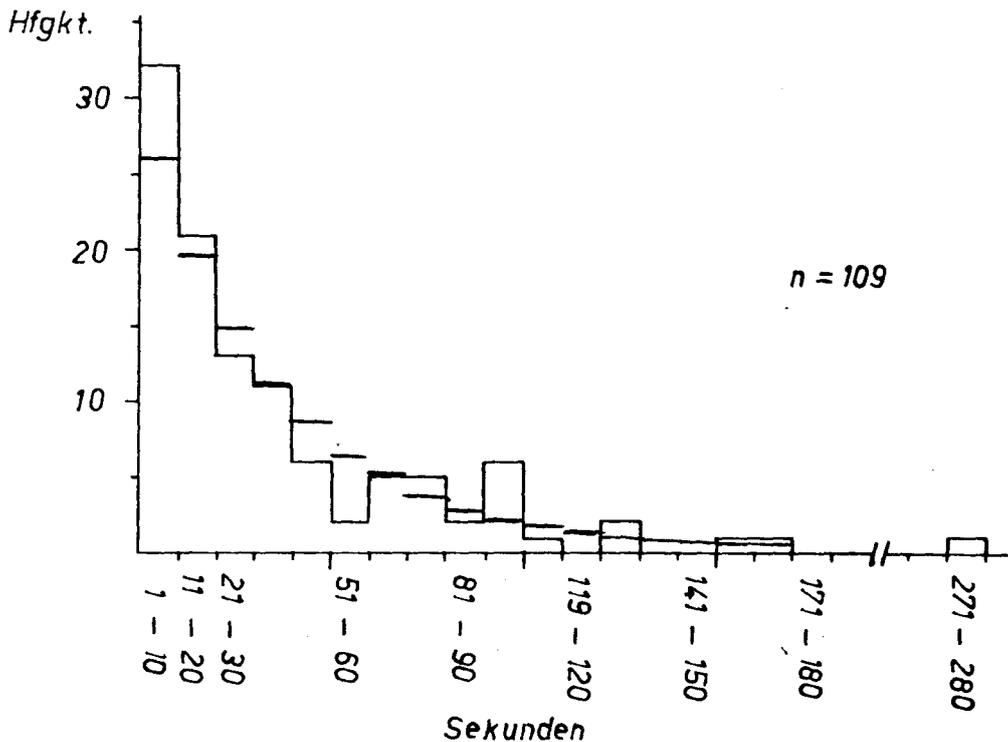


Abb. 9b: Häufigkeitsverteilung von Sicherintervallen. 4 Protokolle mit ähnlichen Sicherraten (1,44 - 1,52 Sicherereignisse/Minute) wurden zusammengefaßt. $\chi^2 = 6,9452$, $FG=8$, N.S.

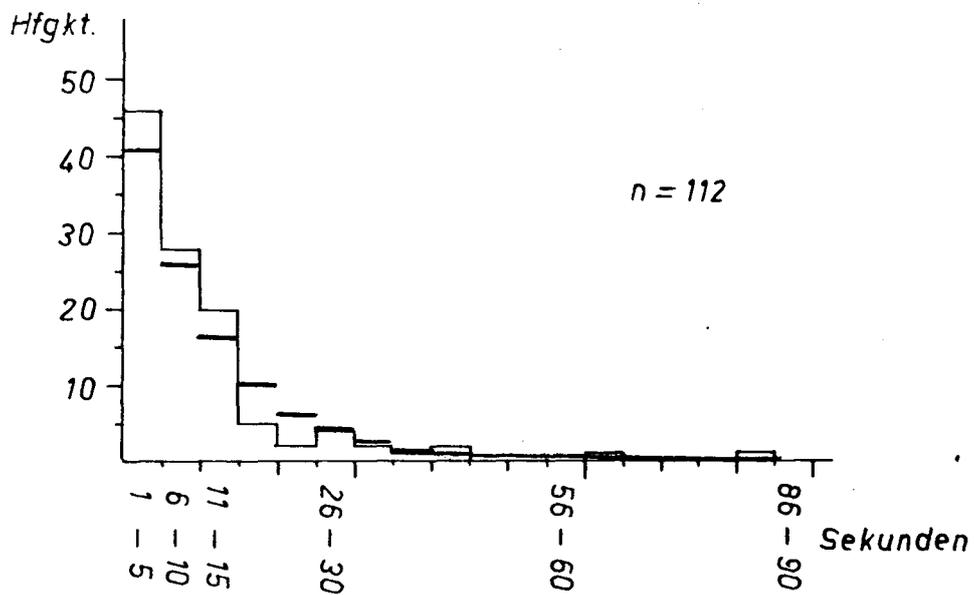
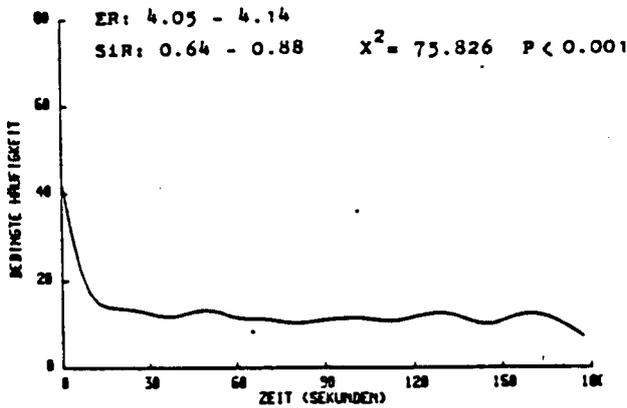
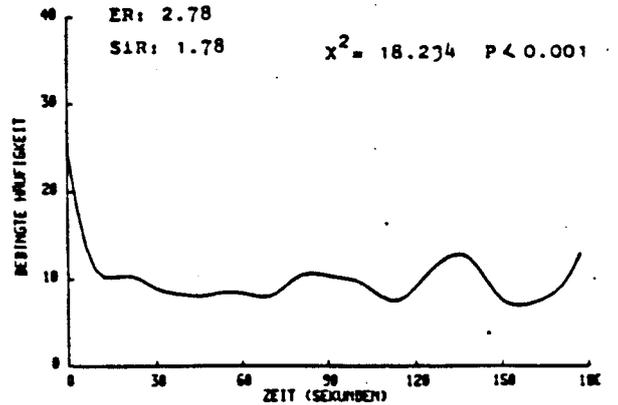


Abb. 9c: Häufigkeitsverteilung von Sicherintervallen von einem Protokoll mit hoher Sicherrate (4,90 Sicherereignisse/Minute); weitere Erläuterungen siehe Abb. 9a. $X^2 = 6,3314$, $FG=5$, N.S.

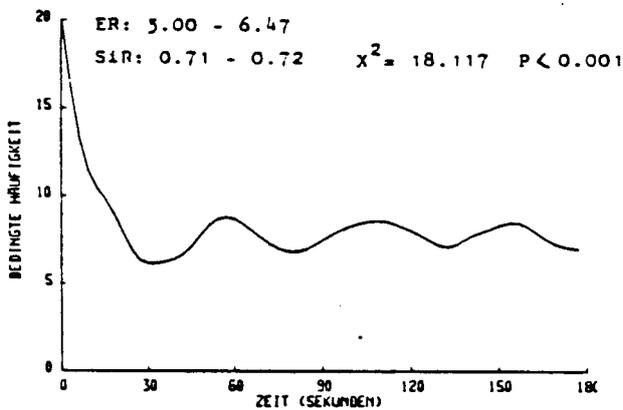
13.08.83 FFL 1 - 11.07.83 S-N 1
- 27.07.83 HÖL 1



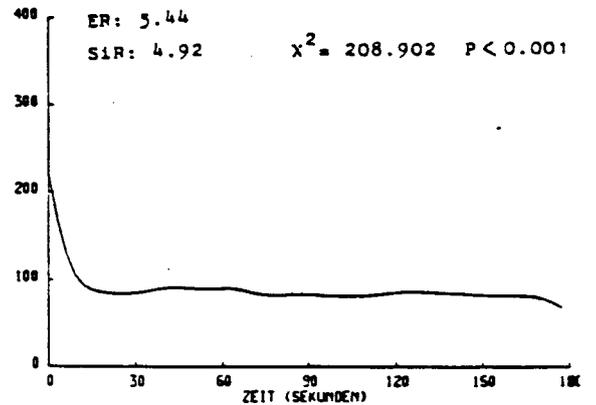
21.08.83 KS 1



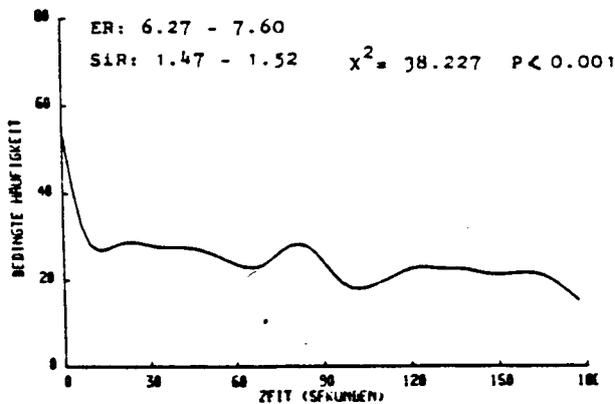
30.05.83 Ust 2 - 22.07.83 HÖL 1



24.08.83 FL 1



30.05.83 Ust 1 - 12.07.83 KS 1



16.08.83 WWL 1

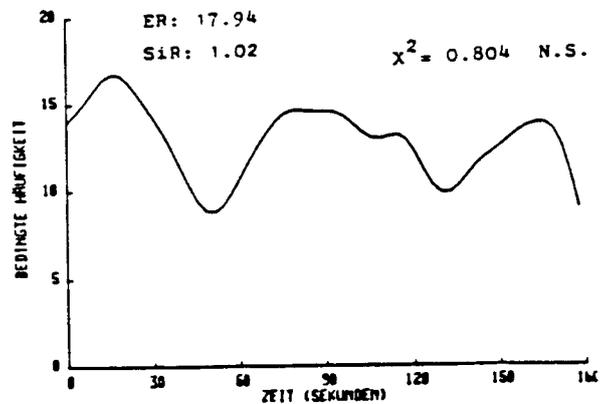


Abb. 10: Kreuzkorrelationen zwischen Erfolgen und nachfolgendem Sichern. In einigen Fällen wurden 2 bzw. 3 ähnliche Protokolle zusammengefaßt. ER: Erfolgsrate, SiR: Sichertate. Vor der Glättung war die Zeitachse in 60 3sec Abschnitte unterteilt; die ersten 3 Werte wurden mit einem X^2 -Test auf Signifikanz der Abweichung vom Mittelwert aller 60 Werte überprüft (FG=2).

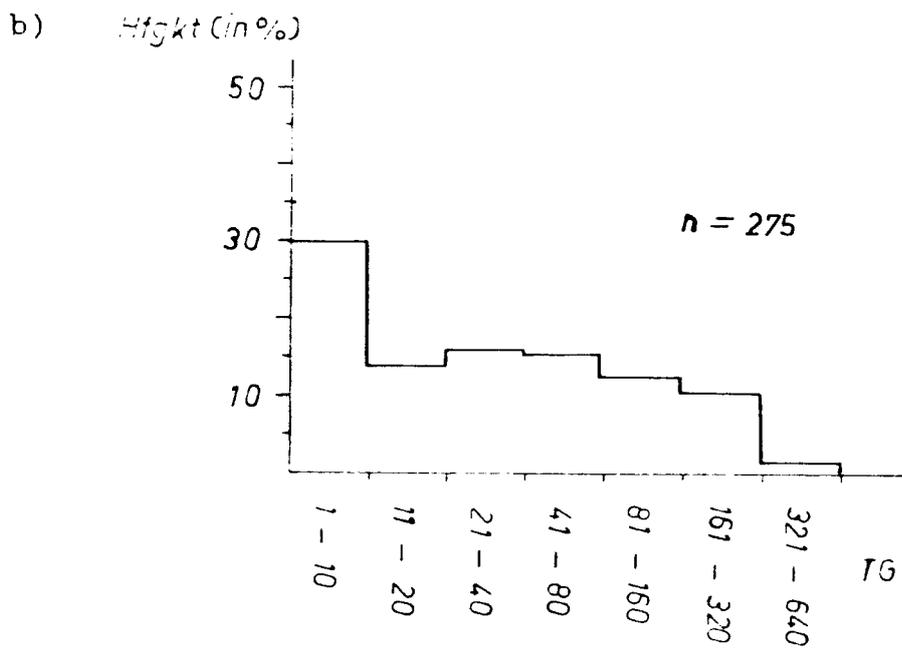
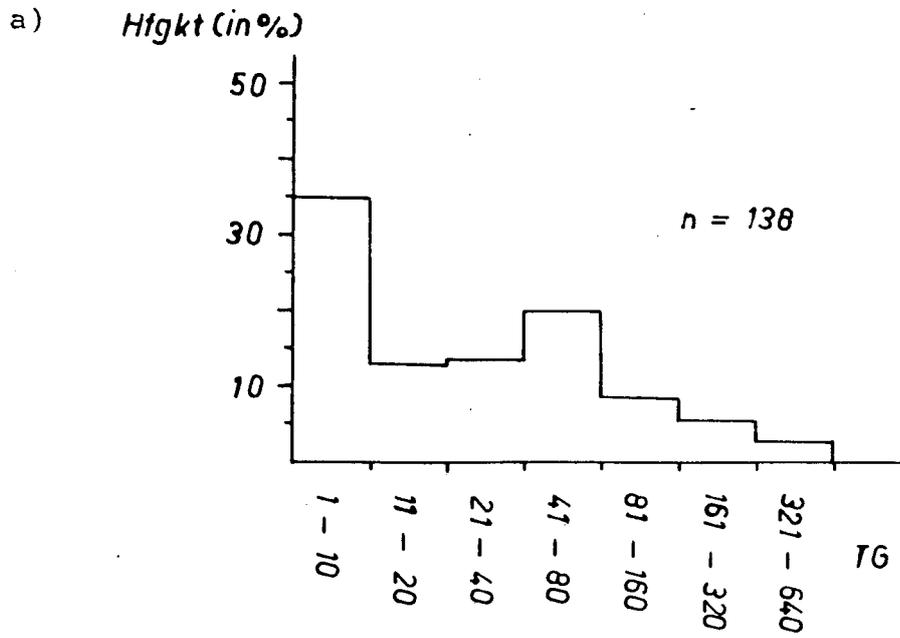


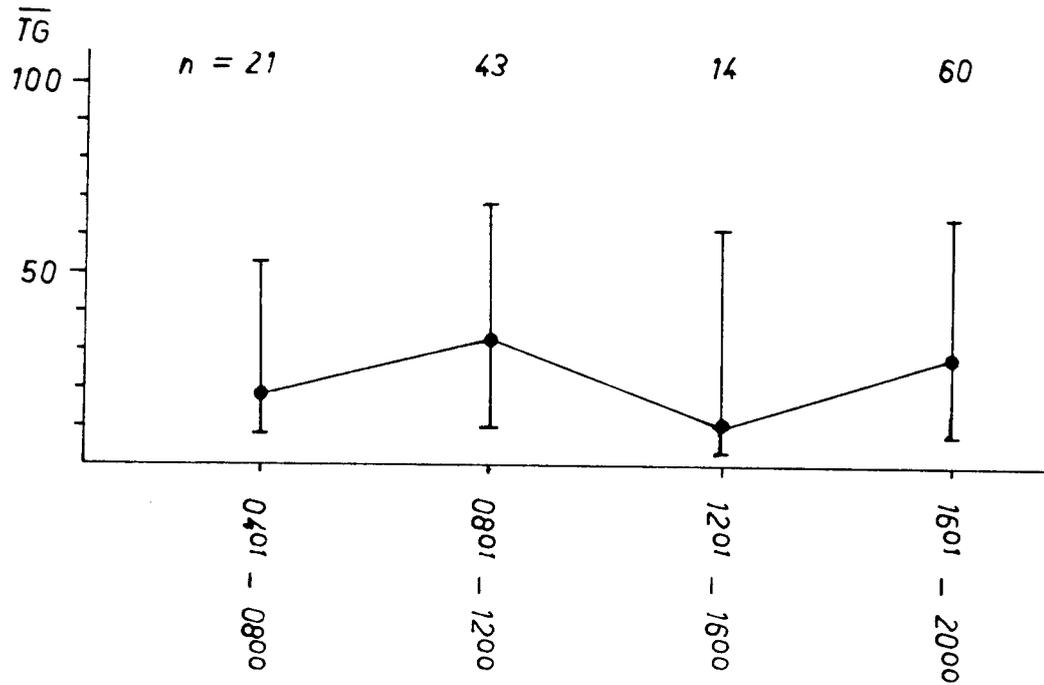
Abb. 11: Häufigkeitsverteilung der Truppgrößenklassen für die Jahre 1982 (a) und 1983 (b).

konnte nicht nachgewiesen werden, alle Unterschiede zwischen den mittleren Truppgrößen der einzelnen Tagesabschnitte (Medianwerte) waren nicht signifikant (KRUSKAL-WALLIS-Test; 1982: $H = 2,5546$, $FG = 3$, N.S., 1983: $H = 6,3875$, $FG = 7$, N.S.).

Der Aktivitätsverlauf konnte nur grob charakterisiert werden, zur Erstellung eines regelrechten Aktivitätsbudgets waren die Daten über die Anzahl Nahrung suchender bzw. ruhender oder sich putzender Vögel - die ja sozusagen nur als Nebenprodukt dieser Arbeit anfielen - nicht geeignet. Die Veränderung der Nahrungsuch-Aktivität im Tagesverlauf (ausgedrückt als Anteil der in einem von 4 Tagesabschnitten bei der Nahrungssuche angetroffenen Uferschnepfen an der Gesamtheit der in diesem Abschnitt erfaßten Uferschnepfen, in %) wird für die Jahre 1982 und 1983 in Abb. 13 dargestellt. Beide Kurven weisen eine Zunahme der Nahrungssuche in den Abendstunden auf, die Kurve von 1982 auch einen Rückgang in den Mittagsstunden. Die langjährige Beobachtung hat die Vermutung bestärkt, daß die Schnepfen besonders an heißen Tagen um die Mittagszeit ruhen - eine "gefühlstatistische" Behauptung, die noch durch Daten belegt werden müßte. Das Fehlen des Rückganges um die Mittagszeit bei der Kurve von 1983 könnte dadurch zustande gekommen sein, daß während der extremen Hitzeperiode dieses Jahres nicht nur die Uferschnepfen um die Mittagszeit zur Inaktivität neigten, sondern auch der Beobachter, sodaß von heißen Tagen kaum Daten vorliegen.

Die Frage, ob Uferschnepfen auch in der Nacht aktiv sind, wurde nicht weiter untersucht. Nur zweimal wurden einige Lacken um Mitternacht bei Vollmond kontrolliert, wobei ruhende wie auch Nahrung suchende Uferschnepfen beobachtet werden konnten. Die in der Abenddämmerung beobachteten Trupps zeigten jedenfalls nie eine Re-

a)



b)

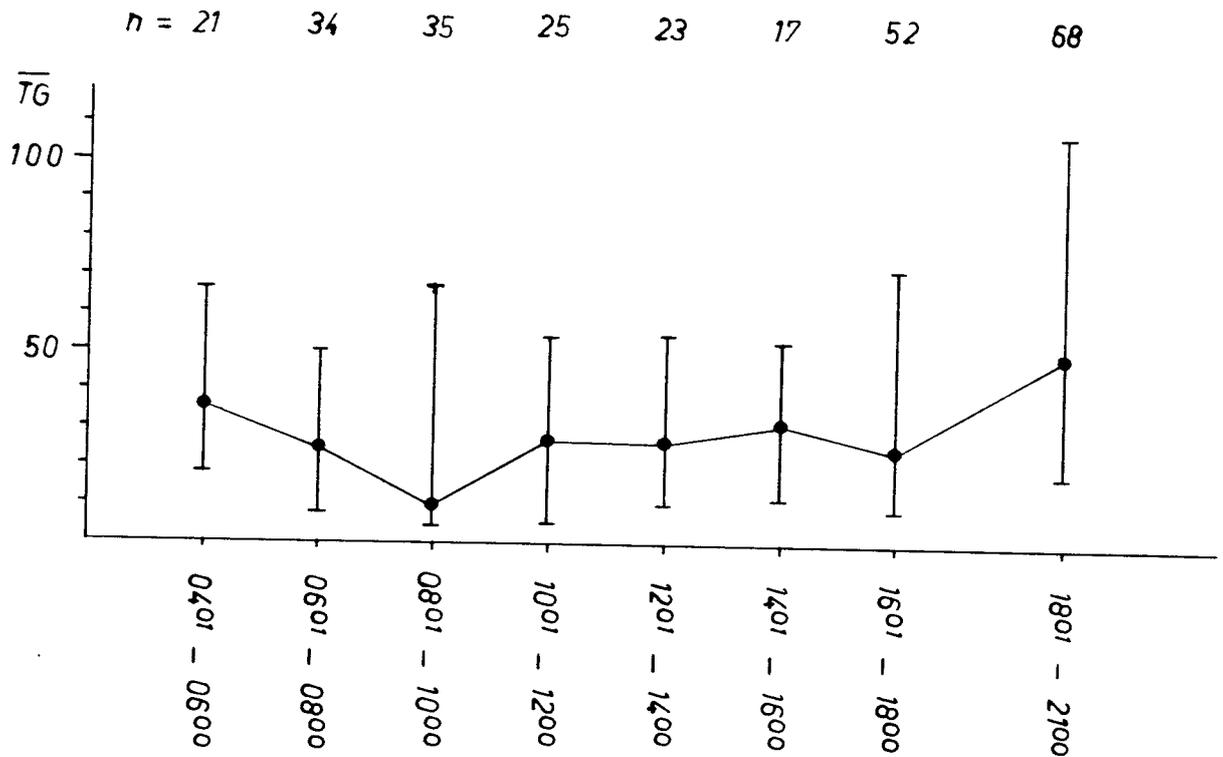


Abb. 12: Mittlere Trupppgröße im Tagesverlauf (Medianwerte und die beiden Quartilen; jeweils n Werte wurden pro Tagesabschnitt gemittelt) in den Jahren 1982 (a) und 1983 (b); statistische Absicherung der Unterschiede siehe Text.

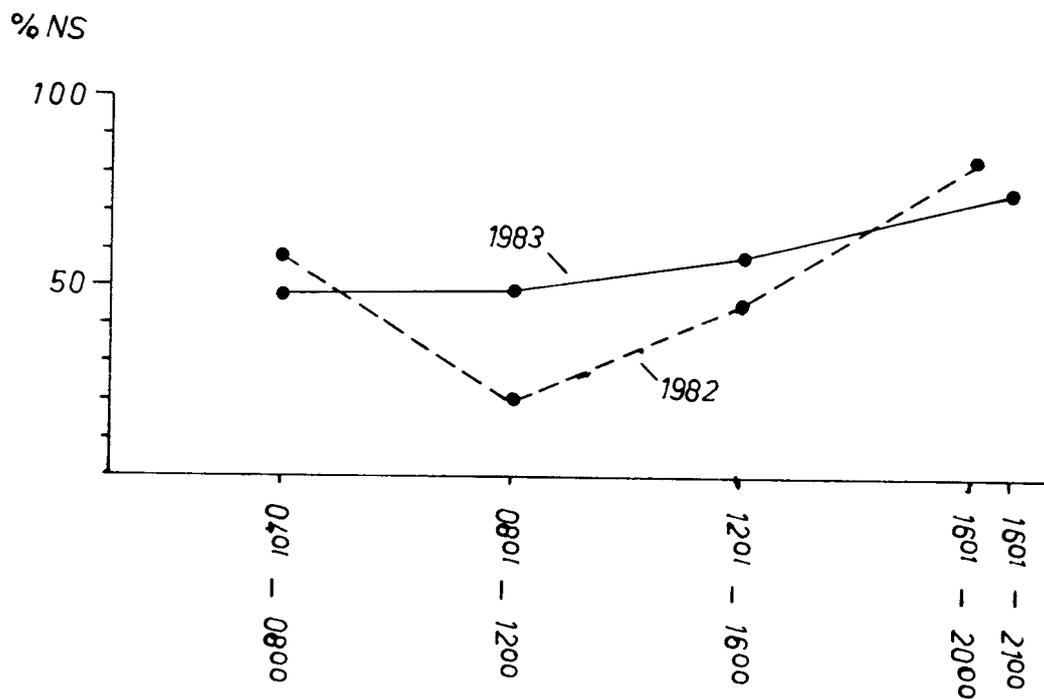


Abb.13: Nahrungssuch-Aktivität im Tagesverlauf (prozentueller Anteil der Nahrung suchenden an der Gesamtheit der in einem der 4 Tagesabschnitte angetroffenen Uferschnepfen).

duktion der Nahrungssuch-Aktivität mit fortschreitendem Dunkelwerden.

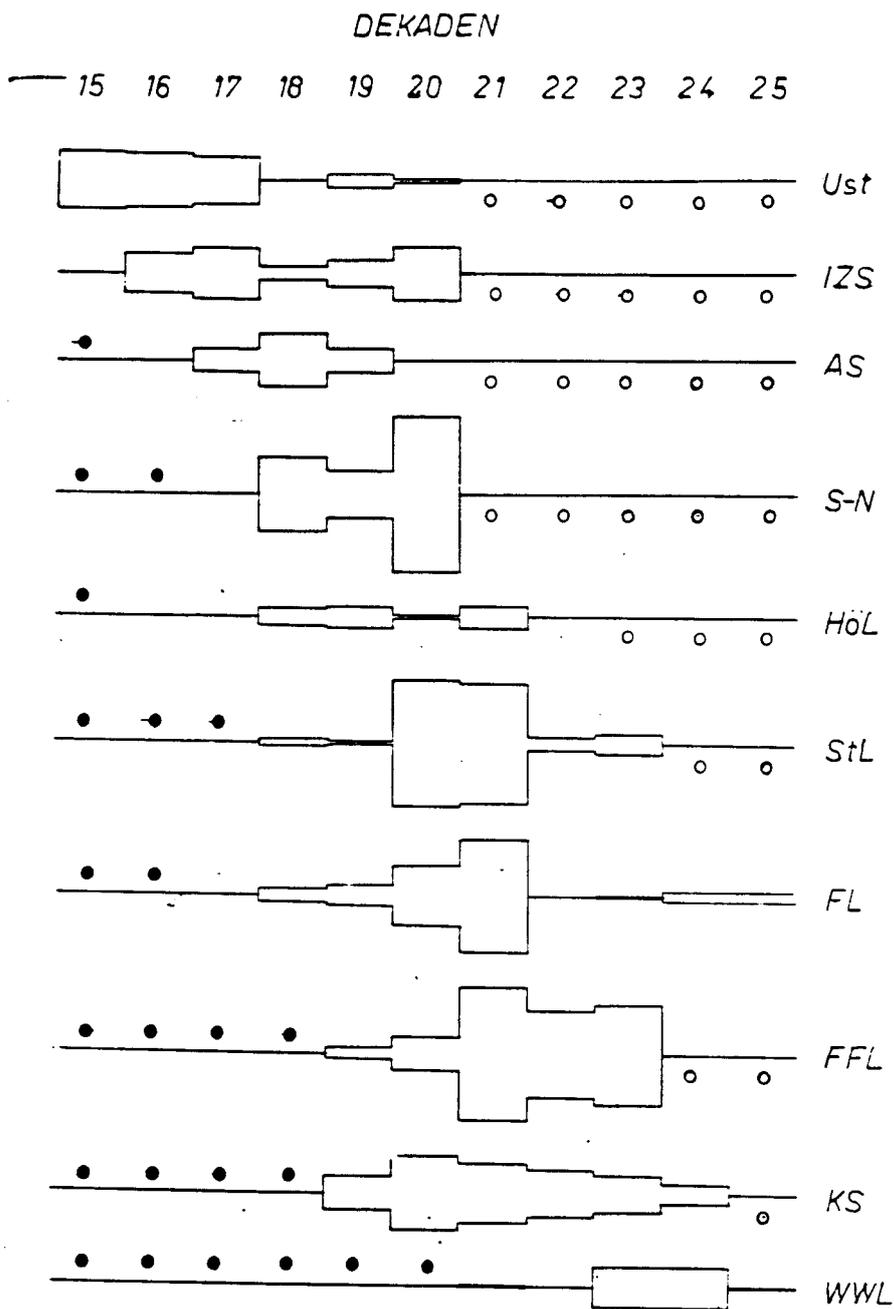
In Tabelle 7 soll noch gezeigt werden, daß zwischen Truppgröße und Aktivität kein Zusammenhang besteht. Die Werte von 1983 sind auffallend einheitlich, und wenn auch die Werte von 1982 relativ stark schwanken, so ist jedenfalls keinerlei Trend zu erkennen.

Tab. 7: Truppgröße und Nahrungssuche: Summe der Nahrung suchenden Tiere in % aller beobachteten Individuen (% NS), aufgeschlüsselt nach Truppgrößeklassen.

Truppgröße	% NS	
	1982	1983
1 - 10	69	66
11 - 20	61	65
21 - 40	70	60
41 - 80	45	65
81 - 160	52	64
161 - 320	68	66
321 - 640	55	58

k) Verteilung

Die aktuelle Verteilung der Uferschnepfen auf die verschiedenen Lacken wird von einer Reihe von Faktoren bestimmt. Die wichtigsten sind Nahrungsangebot, Wassertiefe (Erreichbarkeit der Nahrung) und Störungshäufigkeit. Weiters spielen auch noch Windverhältnisse und die Art der jeweils vorherrschenden Aktivität (Nahrungssuche oder Ruhen) eine Rolle, diese Faktoren haben aber eher Einfluß auf die Verteilung innerhalb einer Lacke. Ebenso hatte es den Anschein, daß Uferschnepfen stark veralgte Lackenbereiche meiden würden, die Behinderung durch Algen konnte aber nicht direkt beobachtet werden. (Im Nordteil der Huldenlacke wurden im Juni 1982 2 Grünschenkel beobachtet, die durch die Algenwatten deutlich irritiert waren, da die Algen beim Gehen offensichtlich hinderlich waren.)



Legende:

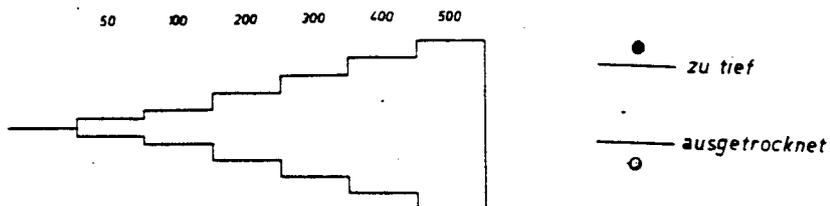


Abb. 14: Änderung der Dekadenhöchstwerte (höchste Anzahl innerhalb einer Dekade angetroffener Uferschnepfen) der wichtigsten Lacken im Verlauf des Sommers 1983 in Abhängigkeit von den Wasserstandsverhältnissen; Abkürzungen der Lackennamen siehe Anhang.

1983 war der Einfluß der Wassertiefe auf die Lackennutzung durch die speziellen Wasserstandsverhältnisse (einem sehr nassen Frühjahr folgte ein extrem heißer Sommer) besonders deutlich zu sehen (Abb. 14). Ende Mai/Anfang Juni wiesen nur wenige Lacken eine günstige Wassertiefe auf; infolge des schnellen Absinkens des Wasserstandes wuchs zunächst die Anzahl der nutzbaren Lacken rasch an, um ebenso rasch mit dem Trockenfallen wieder abzunehmen. Ob eine Lacke für Uferschnepfen zu tief war, wurde selten durch direktes Messen der Wassertiefe bestimmt, sondern hauptsächlich anhand mehr qualitativer Parameter geschätzt (z.B. welche anderen Arten an der Lacke angetroffen wurden, Nahrungssuchverhalten der Enten und Blässhühner, Pegelstände). Daß eine Lacke zumeist auch genutzt wurde, sobald dies die Wassertiefe erlaubte, war schon allein daran zu erkennen, daß den Schnepfen, die das erste Mal in diesem Jahr an einer Lacke bei der Nahrungssuche beobachtet werden konnten, das Wasser durchwegs bis zum Bauch reichte.

Im August 1982 ließen dagegen ausgiebige Regenfälle das Wasser in den Lacken so stark ansteigen, daß eine weitere Nutzung verhindert wurde. In den Lackenbereichen, die vor den Unwettern noch mit Wasser bedeckt waren, wurde das Wasser zu tief und die ehemals trockenen Lackenbereiche boten bei einer zwar günstigen Wassertiefe keine Nahrung. Im Frühjahr 1984 waren dagegen ungewöhnlich niedrige Wasserstandsverhältnisse zu verzeichnen, sodaß selbst Frühjahrsdurchzügler und Brutvögel in den Lacken Nahrung suchen konnten.

In Abb. 15a-c soll noch der Versuch unternommen werden, die Bedeutung verschiedener Lacken für die Uferschnepfen darzustellen (als Grundlageninformation für Naturschutzfragen). Da die Daten eigentlich nicht zu diesem Zweck erhoben worden sind, besteht

natürlich die Gefahr, die Bedeutung der häufig besuchten Lacken zu überschätzen und die der selten besuchten zu unterschätzen. Um diesen Fehler möglichst gering zu halten, wurde bei der Auswertung der Daten für die Karte von 1983 folgendermaßen vorgegangen: Die Dekadenhöchstwerte der 15. bis zur 25. Dekade (das entspricht dem Zeitraum vom 21. Mai bis zum 7. September) der auf einer Lacke beobachteten Uferschnepfen wurde für jede Lacke getrennt summiert und diese Summenwerte wurden als %-Werte der Gesamtsumme (Summe der Dekadenhöchstwerte aller Lacken) ausgedrückt. Aus den Jahren 1982 und 1981 standen weniger Daten zur Verfügung, daher mußten 2 bzw. 3 Dekaden zusammengefaßt werden (1982: 4 2-Dekaden-Einheiten, 21. Mai bis 8. August; 1981: 4 3-Dekaden-Einheiten, 21. Mai bis 17. September). Mit dieser Methode konnten fehlende Daten natürlich nicht ersetzt werden (Dekaden"höchst"werte sind manchmal die einzigen Werte einer Dekade und manche Lacken wurden längere Zeit gar nicht besucht), die Karten vermitteln aber in anschaulicher Weise einen Überblick über die Intensität der Nutzung der wichtigsten Lacken.

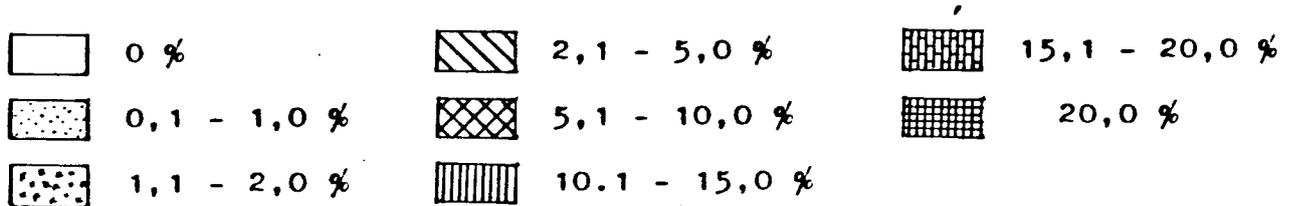
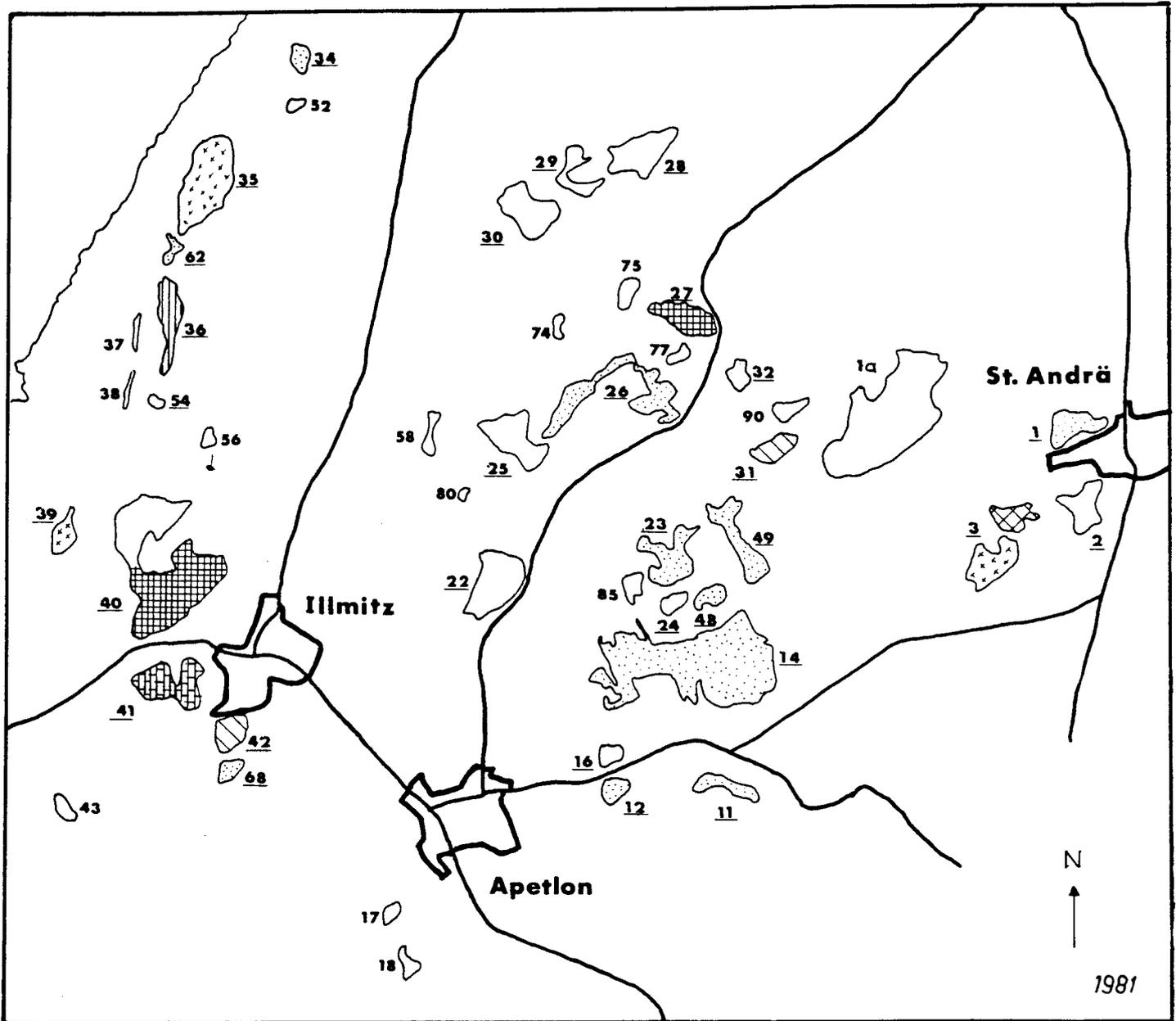


Abb. 15a: Unterschiede in der Nutzung der Lacken durch Uferschnepfen. Nur unterstrichene Lacken wurden berücksichtigt, die anderen wurden zu unregelmäßig besucht. Berechnung der Prozentwerte siehe Text. Nummerierung der Lacken nach LÖFFLER (1982) (siehe Anhang).

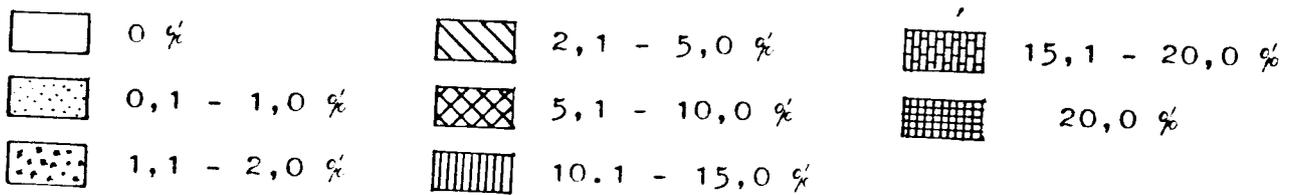
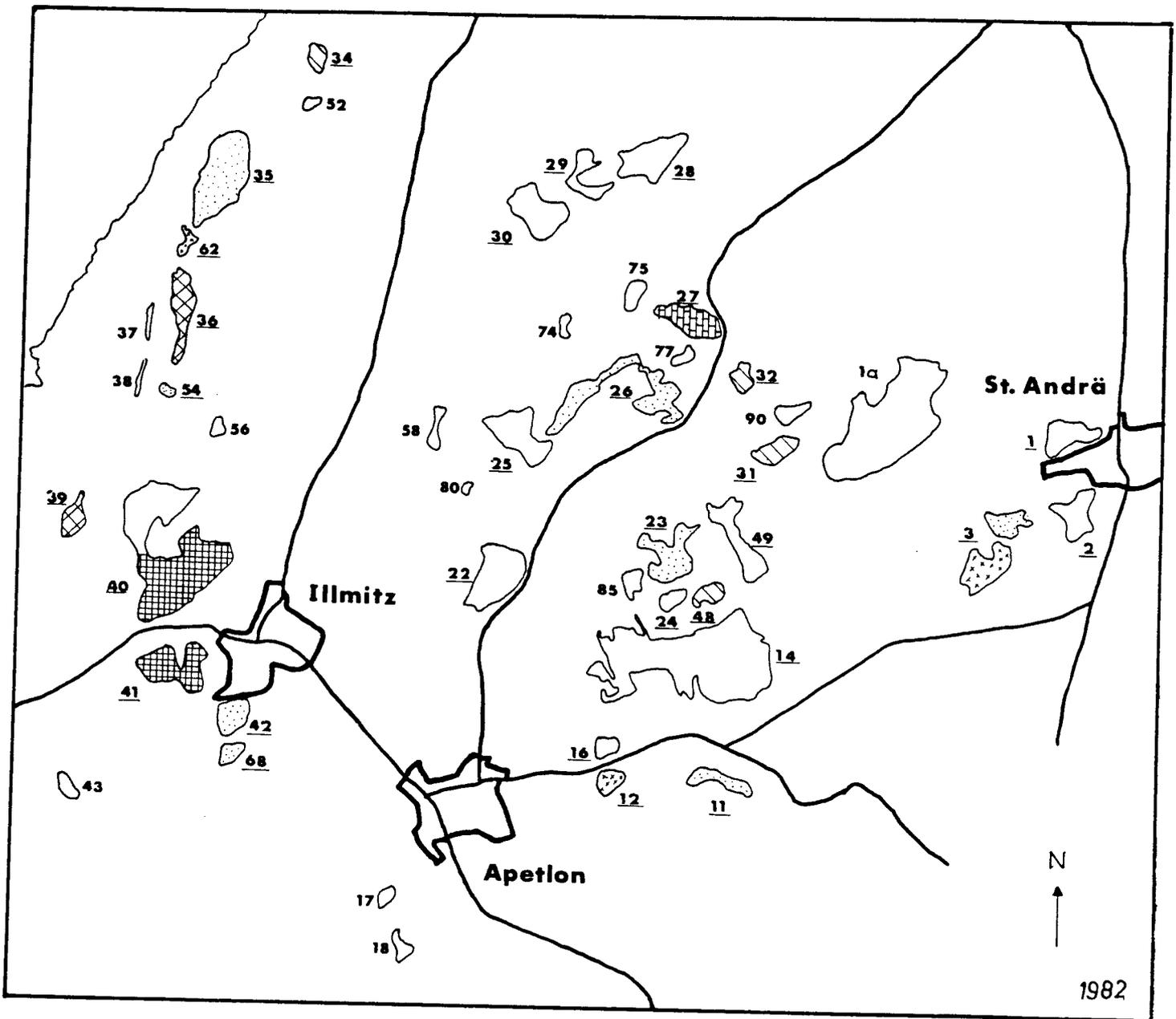


Abb. 15b: (siehe Abb. 15a)

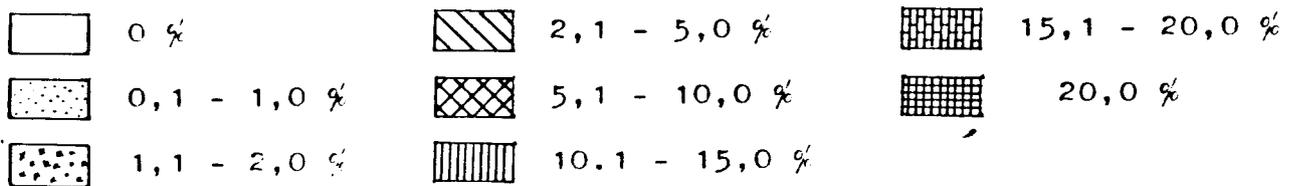
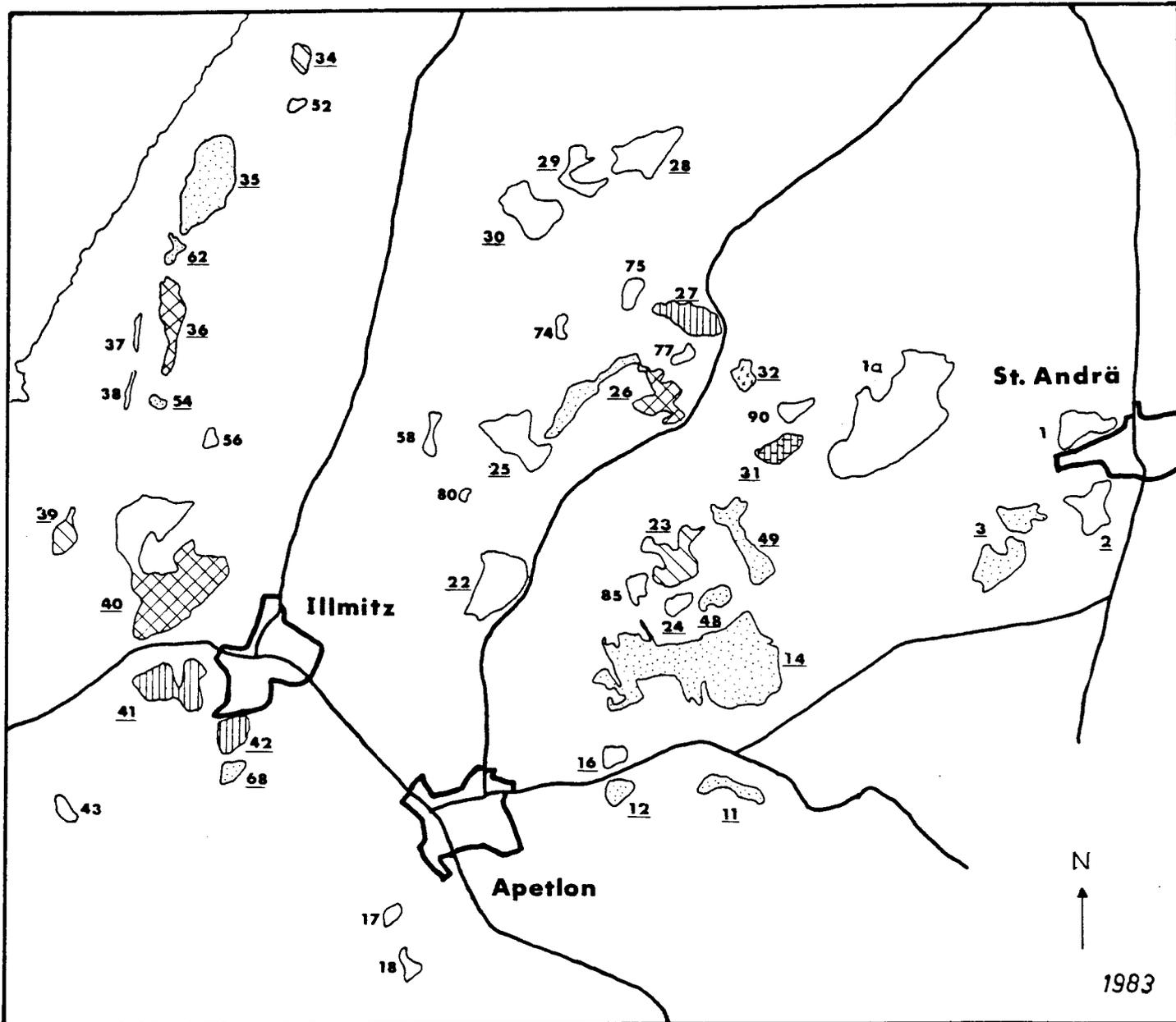


Abb. 15c: (siehe Abb. 15a)

DISKUSSION

Das Ergebnis, daß nur in kleinen Schwärmen die Truppgröße einen Einfluß auf den Sichertaufwand hat, ist für diesen Zusammenhang typisch (vgl. z.B. ABRAMSON 1979, DICK 1985, ELGAR & CATTERALL 1981). Es gibt mehrere Ansätze, diese Form des Zusammenhanges zu erklären. Aus dem Modell von PULLIAM (1973) geht deutlich hervor, daß für ein Mitglied eines Schwarmes die Wahrscheinlichkeit, einen angreifenden Feind bei seinem letzten Sprint noch rechtzeitig zu bemerken, mit dem Größerwerden sehr kleiner Truppgrößen rasch zunimmt und bald Werte knapp unter 100% erreicht. Das bedeutet, daß gerade Mitglieder kleiner Trupps beim Hinzukommen weiterer Individuen die Möglichkeit haben, Sicherzeit einzusparen und für andere Tätigkeiten zu verwenden - bei gleichbleibend geringen Chancen, von einem Räuber überrascht zu werden. Es ist auch unwahrscheinlich, daß ein in einem Schwarm Nahrung suchender Vogel sich bei der Entscheidung, wieviel er sichern soll, an der abstrakten und für ihn kaum erfaßbaren gesamten Truppgröße orientiert, sondern eher an der Anzahl, Position und Entfernung der ihn umgebenden (für ihn sichtbaren) Schwarmmitglieder (ELGAR et.al. 1984, METCALFE 1984). INGLIS & LAZARUS (1981) konzentrierten sich bei der Untersuchung von Ringelgänsen auf die Unterschiede im Verhalten von Randvögeln und zentralen Vögeln und konnten zeigen, daß allein die erhöhte Wachsamkeit der Vögel am Rande eines Schwarmes für den Zusammenhang zwischen Sichern und Truppgröße verantwortlich sein könnte (der Anteil der Randvögel nimmt mit zunehmender Truppgröße ab, und zwar bei kleinen Trupps stärker als bei großen). Bei den Uferschnepfen konnten dagegen diese Rand/Mitte-Unterschiede nicht gefunden werden, wenn auch zu wenig Daten

vorliegen, um diese Möglichkeit mit Sicherheit ausschließen zu können.

Eine interessante Überlegung in diesem Zusammenhang sei noch kurz erwähnt. In großen Schwärmen würde die Möglichkeit bestehen, daß einzelne Vögel auf das Sichern vollständig verzichten. Sie würden von dem Zeitgewinn profitieren, die Wachsamkeit des gesamten Trupps wäre aber nicht beeinträchtigt (KREBS & DAVIES 1981). Bei den Uferschnepfen gibt es keine Hinweise auf solche "systematischen Betrüger", wenn auch bei den im allgemeinen niedrigen Sicherraten die Intervalle zwischen dem Sichern manchmal sehr lang sein können. Es ist auch zu bedenken, daß bei dem niedrigen Sicheraufwand in großen Trupps der Zeitgewinn durch das Einstellen des Sicherns sehr gering ist und andererseits keiner der präsumptiven Schmarotzer sicher sein kann, daß seine "Kollegen" auch wirklich sichern. Genauere Untersuchungen an einzelnen farbmarkierten Individuen eines Schwarmes wären da bestimmt sehr aufschlußreich.

Aggressivität hat in Uferschnepfenschwärmen nur eine geringe Bedeutung. Ähnlich niedrige Interaktionsraten fanden auch WISHART & SEARLY (1980) bei der Amerikanischen Pfuhschnepfe (*Limosa fedoa*) und GOSS-CUSTARD (1970) bei Uferschnepfen und anderen Watvogelarten. Trotzdem einige Überlegungen zur Funktion aggressiver Auseinandersetzungen - mehrere sind denkbar: Beuteabjagen, Aufrechterhalten einer Individualdistanz, um eine ungestörte Suche zu ermöglichen (optimaler Suchweg), kurzzeitige Verteidigung einer Stelle, an der der Vogel gerade fündig geworden ist und noch weitere Erfolge erwartet, oder die Vertreibung eines anderen von einer so günstigen Stelle. Ein Angriff ist für eine Uferschnepfe

nur dann sinnvoll, wenn zu erwarten ist, daß die Kosten kleiner sind als der Gewinn. Beutestehlen, wie es z.B. beim Austernfischer häufig beobachtet werden kann, kommt bei Uferschnepfen nicht nur deshalb nicht vor, weil die Beuteobjekte so klein sind, daß es sich nicht lohnt, sondern hauptsächlich weil bei den geringen Behandlungszeiten jeder Angriff zu spät erfolgen würde. Dagegen konnte öfters beobachtet werden, daß ein für längere Zeit erfolgloses Tier einen erfolgreichen Nachbarn angriff und vertrieb. Bezeichnenderweise waren die Angegriffenen meistens gerade bei einer "Tiefbohrung", bei der ja häufig mehrere Beuteobjekte an einer Stelle gefunden werden. Auch die offensichtliche Verteidigung einer Stelle gegenüber zu nahe kommende Nachbarn konnte beobachtet werden. In vielen Fällen war der Zweck der Angriffe aber unklar oder es konnte nicht darauf geachtet werden.

Die Dichte von Watvogelschwärmen wird von der Technik, mit der die Vögel gerade Nahrung suchen, stark beeinflusst (GOSS-CUSTARD 1970). Besteht für die Vögel die Gefahr, sich gegenseitig zu behindern, sei es direkt oder indirekt, z.B. über die Verminderung der Erreichbarkeit der Beute, halten sie einen größeren Abstand zueinander ein. In dieser Arbeit wurden zwar keine Schwärmdichten bestimmt, es wurde aber auch so deutlich, daß Uferschnepfen, die mit den Techniken T-I und T-II Nahrung suchen, dichte Schwärme bilden können, bei der Nahrungssuche mit den restlichen Techniken dagegen immer relativ große Abstände zum Nachbarn einhalten. Schon GOSS-CUSTARD (1970) betonte, daß es bei der niedrigen Interaktionsrate unwahrscheinlich ist, daß die Individualdistanzen durch aggressives Verhalten aufrechterhalten werden. Alternative Erklärungsmodelle, wie eine gegenseitige Vermeidungstendenz, sind aber schwer nachprüfbar.

Wenn die Vergrößerung eines Schwarmes weder einen Zeitgewinn durch weniger Sichern (außer bei sehr kleinen Truppgrößen) noch einen Zeitverluste durch erhöhte Aggressivität zur Folge hat, dann ist auch zu erwarten, daß die Erfolgsrate von der Truppgröße nicht beeinflußt wird. Versuchsweise durchgeführte Korrelationsberechnungen zwischen Truppgröße und Erfolgsrate deuten zwar in diese Richtung, doch ist die Bewertung dieser Ergebnisse problematisch. Berechnet man nämlich diese Korrelationen mit Daten von mehreren Lacken aus einem längeren Zeitraum, ist die Ungewißheit über die Unterschiede und die zeitliche Veränderung des Nahrungsangebots, das nicht jedesmal mit erfaßt werden konnte, zu groß, und berechnet man die Korrelationen mit Daten von einer Lacke aus einem möglichst kurzen Zeitraum, dann ist der Stichprobenumfang viel zu klein, um gesicherte Aussagen machen zu können. (Ähnlich gelagert sind die Probleme bei der Berechnung von Korrelationen zwischen Sichertaten und Erfolgswerten, wobei noch dazu kommt, daß nur wenig Daten von sehr kleinen Trupps (1-15 Individuen), in denen die Sichertaten am stärksten variieren, vorliegen.)

Durch die in den vorhergehenden Absätzen angeführten Befunde entsteht der Eindruck, daß das Schwarmverhalten im Zusammenhang mit der Nahrungssuche für Uferschnepfen keine Bedeutung hätte (die meisten Vögel wurden ja in Trupps von mehr als 15 Individuen beobachtet). Es ist aber unwahrscheinlich, daß Schwärme allein durch die Ansammlung an Plätzen mit günstigem Nahrungsangebot entstehen, denn innerhalb einer Lacke werden ja deutlich abgrenzbare Trupps gebildet. Das Nahrungsangebot ist aber sicher der bestimmende Faktor für die Truppgröße. Im folgenden sollen einige Möglich-

keiten aufgezeigt werden, wie sich das Gruppenleben (neben dem in Freiland schwer nachprüfbareren Schutz vor Räubern) dennoch vorteilhaft auf die Nahrungssuche auswirken könnte.

Eine hungrige Uferschnepfe hat eine Reihe von Entscheidungen zu treffen (womit dem Vogel natürlich nicht ein bewußtes Abwägen von Vor- und Nachteilen unterstellt werden soll):

- wo soll sie Nahrung suchen (welche Lacke, welcher Lackenbereich)
- was soll sie suchen (Beuteart, Beutegröße)
- wie soll sie suchen (Nahrungssuch-Technik)
- soll sie allein oder mit Artgenossen oder auch mit anderen Arten der Nahrungssuche nachgehen

Außere und innere Faktoren beeinflussen diese Entscheidung.

Außere Faktoren sind z.B.

- das Nahrungsangebot (von Lacken mit günstiger Wassertiefe)
- die unterschiedliche Häufigkeit von Störungen an verschiedenen Lacken
- die Windverhältnisse (bei starkem Wind werden geschützte Lackenbereiche bevorzugt und können Nahrungssuch-Techniken mit optischer Orientierung nicht angewendet werden)

und inneren Faktoren sind unter anderem

- Ortskenntnis oder Vertrautheit mit dem Gebiet
- Erfahrung
- Konstitution
- Hunger
- Zugstimmung (hat möglicherweise einen Einfluß auf die Tendenz, die Nähe von Artgenossen zu suchen)

zu verstehen.

Bei dem "Was & Wie" dürfte es sich um relativ kurzfristige Ent-

scheidungen (mit kleinem "Erinnerungsfenster") handeln. Der Vogel entscheidet sich also erst auf der Lacke, was er fressen soll und nicht vorher, um dann zu einer bestimmten Lacke zu fliegen, und auch während der Nahrungssuche wird das Suchverhalten flexibel an das unmittelbar erlebte Angebot angepaßt. So können die Uferschnepfen z.B. die Suchtechnik von einem Moment auf den anderen ändern. Es ist auch fraglich, wieweit "Mauservögel", die im Prinzip Durchzügler sind (über die Aufenthaltsdauer von Einzeltieren ist leider nichts bekannt), die nötige Ortskenntnis erwerben können, um Lacken mit entsprechend großer Dichte einer bestimmten Beuteart gezielt aufsuchen zu können. In Hinblick auf die Befunde an Ringeltauben (MURTON 1971) muß auch bei den Uferschnepfen mit der Möglichkeit gerechnet werden, daß einzelne Individuen, z.F. Neuankömmlinge an einer Lacke, sich durch Beobachten von Schwarmmitgliedern Informationen über günstige Beutearten und Suchtechniken verschaffen könnten; konkrete Hinweise gibt es dafür aber keine. Auffallend ist, daß nicht unbedingt alle Individuen eines Schwarmes die selbe Nahrungssuch-Technik verwenden müssen.

Uferschnepfen, die sich entscheiden müssen, wo sie landen sollen, bevorzugen möglicherweise jene Lacken, auf denen sich schon eine große Anzahl von Artgenossen befindet, da diese Lacken meist auch ein günstiges Nahrungsangebot aufweisen. Eine entsprechende Tendenz konnte z.B. bei Saatkrähen oder beim Amerikanischen Graureiher (*Ardea herodias*) nachgewiesen werden (WAITE 1981, KREBS 1974). Bei den Uferschnepfen ist eine Überprüfung dieser Annahme nur schwer möglich, da sie im allgemeinen sehr hoch fliegen und daher die weiterfliegenden Individuen vom Beobachter leicht übersehen werden können. Die Attraktivität von Artgenossen läßt sich aber schon daran erkennen, daß Uferschnepfen immer in

der Nähe von Artgenossen landen, sofern sich schon ein Schwarm auf der Lacke befindet.

Für einen Vogel, der schon auf einer Lacke der Nahrungssuche nachgeht, muß die Frage nach dem "Wo" anders gestellt werden, nämlich bleiben oder abfliegen? Diese Entscheidung zeichnet sich durch eine längere Bemessungsgrundlage aus (großes "Erinnerungsfenster") - jedenfalls konnten Individuen beobachtet werden, die einige Minuten lang ohne Erfolg weitersuchten ohne aufzugeben, oder andere, die in dieser Situation zwar größere Ortswechsel durchführten oder eine kurze Putzphase einschalteten, nicht aber die Lacke verließen. An einem theoretischen Beispiel eines wenig erfolgreichen Tieres (niedrige Erfolgsrate, kleine Beutegrößen usw.) soll gezeigt werden, wie neben den maßgeblichen inneren Faktoren auch das Verhalten der anderen Schwarmmitglieder als Entscheidungshilfe dienen könnte. Für ein Verbleiben auf der Lacke trotz niedriger Erfolgsrate sprechen:

- große Truppgröße
- andere Truppmitglieder sind erfolgreicher (die Angriffe auf erfolgreiche Nachbarn weisen darauf hin, daß deren Erfolge registriert werden)
- Zustrom weiterer Artgenossen (das kann bedeuten, daß andere Lacken auch nicht besser sind oder daß die Vögel von dort vertrieben worden sind)
- Unkenntnis besserer Lacken (z.B. Neuankömmling)
- frühere positive Erfahrungen an dieser Lacke
- hoher Sättigungsgrad

Im Gegensatz dazu wird eine Abflugtendenz verstärkt durch:

- kleine Truppgröße
- die anderen Truppmitglieder finden auch nicht mehr

- auch andere Truppmitglieder zeigen Abflugbereitschaft bzw. kleinen Gruppen fliegen schon ab
- Kenntnis besserer Plätze
- großer Hunger (daher risikofreudiger)

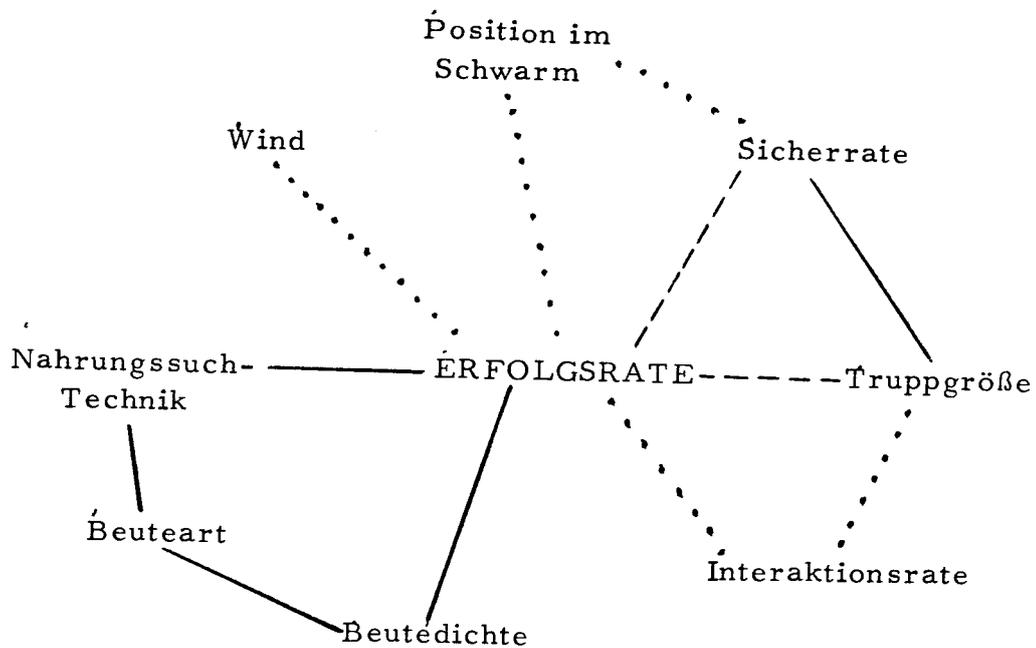
Weitere Untersuchungen sind sicher notwendig, um diese theoretischen Überlegungen zu überprüfen.

Bei einer Reihe von Arten konnte eine Beeinträchtigung der Nahrungssuche durch starken Wind nachgewiesen werden (PIENKOWSKI 1983 a,b; STEINER 1984; TAYLOR 1983; WISHART & SEALY 1980). Abgesehen von den energetischen Konsequenzen kann Wind auf mehrere Arten die Effizienz der Nahrungssuche vermindern: Störung des Bewegungsablaufes bei der Suche (Ausrichten gegen den Wind, Schwierigkeiten, eine bestimmte Körperposition zu halten), Wellenbewegung (kann das Erkennen der Beute beeinträchtigen), Austrocknen der obersten Schlammschicht (Erreichbarkeit der Beute wird herabgesetzt) (EVANS 1976). Bei der taktil in von Wasser bedecktem Schlamm suchenden Uferschnepfe (die selten verwendeten Methoden mit optischer Orientierung konnten nur bei Windstille beobachtet werden) ist kein Einfluß auf das Erkennen oder die Erreichbarkeit der Beute zu erwarten. Das sich Ausrichten gegen den Wind könnte aber eine Uferschnepfe dadurch behindern, daß sie den Suchweg nicht mehr frei wählen kann. Die bisherigen Befunde lassen keinen Einfluß des Windes auf den Erfolg erkennen und können als ein Hinweis dafür gewertet werden, daß die freie Richtungswahl bei der Suchweggestaltung keine allzu große Bedeutung für eine Uferschnepfe hat.

Bei Lachmöven, die in Anfütterungsexperimenten sehr dichte Schwärme bildeten, wirkte sich die einheitliche Marschrichtung

aller Schwarmmitglieder bei starkem Wind dadurch negativ aus, daß die hinteren Individuen nur nach einer von ihren "Vordermännern" schon dezimierten Anzahl an Futterstückchen picken konnten (STEINER 1985). In Uferschnepfenschwärmen sind die Individualdistanzen aber viel größer, sodaß dieser Effekt nicht auftreten kann.

In dem nachfolgenden Schema werden noch einmal zusammenfassend die Beziehungen der Erfolgsrate zu einer Reihe von Parametern und der Parameter untereinander dargestellt. Durchgezogenen Linien bedeuten, daß ein Zusammenhang festgestellt werden konnte, gepunktete Linien, daß dies nicht der Fall war und strichlierte Linien sollen andeuten, daß der zu erwartende Zusammenhang anhand der Daten nicht überprüft werden konnte, da es nicht möglich war, den Einfluß des Nahrungsangebotes entsprechend zu berücksichtigen.



Anzumerken ist auch noch, daß das Fehlen des Einflusses des Windes nicht für alle Techniken gelten muß und daß der Einfluß der Position im Schwarm nur an einem sehr kleinen Datenmaterial untersucht wurde. Die Beziehungen können also durchaus komplizierter sein, als sie in dem Schema etwas vereinfacht dargestellt werden.

Die Schwierigkeit bei der Untersuchung des Suchverhaltens eines Tieres besteht zu einem großen Teil darin, den Suchweg mit Hilfe nur weniger Parameter in ausreichender Genauigkeit abzubilden. Das Suchverhalten von Uferschnepfen erwies sich als so variabel, daß es einerseits Schwierigkeiten bereitete, einfache Parameter abzugrenzen (Schritte mußten z.B. in Platz- und Vorwärtsschritte unterteilt werden) und andererseits auch unmöglich war, alle Parameter gleichzeitig zu protokollieren - weniger weil am "Piepserl" zu wenig Tasten zur Verfügung standen, sondern hauptsächlich weil das Konzentrationsvermögen und die Reaktionsfähigkeit des Beobachters überfordert wurde. Außerdem kommt es bei der Uferschnepfe eigentlich auf den "Suchweg des Schnabels" an, also darauf "wann, wo, wie lange und wie tief" gestochert wird. Die horizontale Bewegung des stochernden Schnabels kann aber nur indirekt über Parameter wie Schritte und Wendungen erfaßt werden, da die Wasserfläche auch bei geringer Beobachtungsentfernung keinerlei Anhaltspunkte zum Verfolgen der Ortsveränderungen liefert.

Die aus der Abb. 8 ersichtliche Tendenz zur Reduktion der Häufigkeit von Vorwärtsschritten und Erhöhung der Häufigkeit von Platzschritten nach einem Erfolg bei Uferschnepfen, die mit der Technik T-I wahrscheinlich nach "Bohnen" suchten, kann als eine Form von gebietsbeschränkter Suche gedeutet werden. Eine entsprechende Tendenz zur Erhöhung der Häufigkeit von Wendungen nach

einem Erfolg konnte zwar nicht nachgewiesen werden, aber auf die Schwierigkeiten bei der Erfassung von Wendungen wurde schon weiter oben hingewiesen. Gebietsbeschränkte Suche ist bei einer geklump-ten Beuteverteilung eine günstige Suchstrategie. Daß bei der Untersuchung der Beuteverteilung der Seewinkellacken nur zweimal eine signifikante Abweichung von einer zufälligen Verteilung festgestellt werden konnte, liegt wahrscheinlich an der jeweils geringen Probenanzahl, die aufgrund der Schwierigkeiten bei der Auswertung nicht vergrößert werden konnte. Außerdem sind die Dichteunterschiede bei den "Bohnen" möglicherweise nicht so kleinräumig, so daß sie nur zum Tragen kommen, wenn ein größeres Probenentnahmegerät verwendet und eine größere Fläche beprobt wird (02.06.83 Ust/R in Tab. 4). Andererseits wäre es auch möglich, daß der Effekt der Unterdrückung der Vorwärtsschritte nach Erfolgen allein auf das Vorkommen von "Tiefbohrungen" zurückzuführen ist, die ja gerade bei der T-I Technik häufig vorkommen. Streng genommen kann man "Tiefbohrungen" nicht als gebietsbeschränkte Suche bezeichnen, denn erstens scheinen die Schnepfen bis zu einem gewissen Grad zu wissen, wieviel da zu holen ist ("Tiefbohrungen" führen mit fast hundertprozentiger Wahrscheinlichkeit zu einem oder mehreren (-6) Erfolgen und werden häufig gleich oder kurz nach dem letzten Erfolg abgebrochen) und zweitens dient das heftige Stochern vielleicht weniger der Suche als dem Freilegen der Beute. Die vorliegenden Daten zum Suchverhalten machen es zwar wahrscheinlich, daß Uferchnepfen zumindest bei der Suche nach "Bohnen" eine Form von gebietsbeschränkter Suche durchführen, aber nur mit einer exakteren Erfassung des Suchverhaltens (Wendungen, "Tiefbohrungen") und der Beuteverteilung (größere Probenanzahl) kann diese Frage endgültig geklärt werden.

Der "Peak" unmittelbar nach dem Erfolg in den T-II Diagrammen (im weiteren Sinn) würde bedeuten, daß gleich nach einem Erfolg öfter ein Schritt gemacht wird als nach der mittleren Erfolgsrate zu erwarten wäre. Bei einer gleichmäßigen Verteilung der Beute wäre das eine gute Strategie, es konnte jedoch kein Hinweis auf diese Art der Verteilung festgestellt werden. Wahrscheinlich ist der "Peak" aber ein Artefakt. Es ist einem Beobachter nämlich nicht möglich, bei dem raschen Ablauf der Ereignisse zwei Verhaltenselemente wirklich unabhängig zu protokollieren. Macht die Uferschnepfe einen Schritt während eines Erfolges (oder knapp vorher), unterdrückt die Konzentration auf das Drücken der Erfolg-Taste das Drücken der Schritt-Taste (Erfolge sind wichtiger als Schritte); der Schritt wird aber gesehen und so wird das Drücken der entsprechenden Taste nach Beendigung des Erfolges nachgeholt. Das zeigt, daß bei einem komplizierten und raschen Vorgang wie die Nahrungssuche der Uferschnepfe, der einem protokollierenden Beobachter in kurzer Zeit eine Menge von Entscheidungen abverlangt, auch die "Piepserl"-Methode bald an eine Grenze stößt.

Eine Nahrung suchende Uferschnepfe befindet sich in einem Motivationskonflikt zwischen Sichern und Suchen. Sichern kostet Zeit und unterbricht den Suchvorgang, wodurch die Erfolgsrate vermindert wird. Aber auch beim Schlucken der Beute muß der Suchvorgang unterbrochen und der Kopf gehoben werden. Daher scheint es für eine Uferschnepfe von Vorteil zu sein, unmittelbar nach einem Erfolg zu sichern und nicht zwischendurch. Durch diese zeitliche Organisation von Erfolgen und Sicherereignissen wird der negative Einfluß des Sicherns auf die Erfolgsrate minimiert. Der Übergang zum Sichern gerade nach einem Erfolg erinnert an den ursprünglich

von D. McFARLAND definierten Enthemmungsmechanismus (z.B. HINDE 1982, McCLEERY 1983). Von einer Enthemmung des Sicherns durch Erfolge kann jedenfalls dann gesprochen werden, wenn man annimmt, daß allen mit der Nahrungssuche in Zusammenhang stehenden Verhaltensweisen eine gemeinsame Motivation zugrunde liegt, die bei einem Erfolg etwas absinkt, sodaß das Sichern enthemmt werden kann, sofern die Sicher-Motivation groß genug ist (es wird ja nicht nach jedem Erfolg gesichert). Schreibt man jedoch der Beutebehandlung und dem Schlucken eigene Motivationen zu, kann das Konzept der Enthemmung zur Erklärung dieses Phänomens nicht mehr herangezogen werden. Es kommt also in diesem Fall eine Problematik aller Motivationsanalysen zum Tragen, nämlich daß deren Ergebnis davon abhängt, ob Motivation recht umfangreichen Gruppen von Aktivitäten oder spezifischen Verhaltensweisen zugeordnet werden.

Ungestörte Uferschnepfen sichern in zufälligen Abständen. Die Art der Verteilung der Sicherintervalle ist besonders im Zusammenhang mit Modellen des Sicherverhaltens von Bedeutung. In dem einfachen Modell von PULLIAM (1973) wird unter anderem vorausgesetzt, daß die Häufigkeitsverteilung der Sicherintervalle einer negativen Exponentialverteilung entspricht. Zufälliges Sichern hätte auch den Vorteil, daß ein heranschleichender Räuber keinerlei Voraussicht darüber gewinnen könnte, wann sein Opfer das nächste Mal sichern wird (BERTRAM 1980). ELGAR & CATTERALL (1981) überprüften das Modell von PULLIAM an Haussperlingen und konnten die Annahme einer zufälligen Verteilung der Sicherintervalle in den meisten Fällen bestätigen. ELCAVAGE & CARACO (1983) betonen, daß die Übereinstimmung mit einer negativen Exponentialverteilung verbessert wird, wenn man ein Mindest-Sicherintervall berücksich-

tigt. Bei der Uferschnepfe war das nicht notwendig, weil das Mindest-Sicherintervall (2 sec.) im Verhältnis zu den bei den Häufigkeitsverteilungen verwendeten Größenklassen sehr klein war. Bei Blaumeisen wurden dagegen signifikante Abweichungen von der Exponentialverteilung festgestellt (LENDREM 1983) und auch Strauße dürften entgegen den ersten Annahmen von BERTRAM (1980) doch nicht zufällig sichern (HART & LENDREM 1984). HART & LENDREM entwickelten auch ein Modell, in dem jede Art von Häufigkeitsverteilung von Sicherintervallen berücksichtigt werden kann. Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit zum Sicherverhalten der Uferschnepfen bestätigen dagegen die Ansicht von ELCAVAGE & CARACO (1983), daß bei der Konstruktion von Modellen zum Sicherverhalten einfache Annahme wie eine Verteilung der Sicherintervalle entsprechend einer negativen Exponentialverteilung nicht unbedingt aufgegeben werden müssen.

Abschließend einige Bemerkungen zur Schlafplatzproblematik. Sind Schlafplätze und Freßplätze getrennt, kommt es häufig zur Bildung großer Schlafplatzgemeinschaften (GLUTZ et. al. 1977). FESTETICS & LEISLER (1970) berichten von Schlafplatzflügen zur Zeit der Mauserkonzentrationen. Die Frage, ob es im Sommer im Seewinkel Uferschnepfenschlafplätze gibt, ist letztlich eine Definitionsfrage. Das typische Bild vom abendlichen Sammeln zum Putzen und Schlafen und dem morgendlichen Ausschwärmen zur Nahrungssuche trifft sicher nicht zu. Andererseits können besonders günstige Uferbereiche mancher Lacken, an denen häufig schlafende Trupps zu beobachten sind, als Schlafplätze bezeichnet werden. Es kann auch zu einem kurzzeitigen Ausbilden von Schlafplatztraditionen kommen, z.B. waren im Sommer 1983 im Nordteil der Fuchs-

lochlacke, einer für Nahrung suchende Uferschnepfen wenig attraktiven Lacke, einige Wochen lang besonders zur Mittagszeit regelmäßig rastende Trupps bis zu 400 Individuen anzutreffen. In diesem Zusammenhang kann es auch in bescheidenem Ausmaß zu typischen Schlafplatzflügen kommen (im genannten Beispiel meist von der Freiflecklacke).

Wenn es auch nicht durch Daten belegt werden konnte, so hatte es doch den Anschein, daß die Uferschnepfen sich in den Abendstunden zu größeren Trupps sammelten (möglicherweise hält der Trend in Abb. 12b weiter an). Es wäre durchaus denkbar, daß Uferschnepfen in der Nacht aus einem größeren Sicherheitsbedürfnis heraus durchschnittlich größere Trupps bilden als tagsüber.

ZUSAMMENFASSUNG

Uferschnepfen wurden im Seewinkel (Neusiedlersee-Gebiet) zur Zeit der sommerlichen Mauserkonzentrationen (Ende Mai - Anfang September) bei der Nahrungssuche in den Lacken beobachtet. Mit zwei unterschiedlichen Protokollierungsmethoden wurden einerseits mittlere Erfolgs-, Sicher- und Interaktionsraten ganzer Trupps erfaßt und andererseits Erfolge, Sichern, Interaktionen und das Suchverhalten (Stochern, Schritte und Wendungen) von Einzeltieren festgehalten.

Im Bereich kleiner Truppgrößen bis ca. 15 Individuen nimmt der Sichertaufwand von Einzeltieren (Häufigkeit bzw. Gesamtdauer des Sicherns) mit zunehmender Truppgröße ab. Bei größeren Trupps besteht kein Zusammenhang zwischen Sichern und Anzahl der Truppmitglieder (Abb. 5a-c).

Aggressive Auseinandersetzungen während der Nahrungssuche sind äußerst selten, die mittlere Interaktionsrate liegt unter 0,1 IA/min. Die Häufigkeit von Interaktionen ist von der Truppgröße unabhängig (Abb. 6).

Zwischen Individuen von der Mitte und vom Rand eines Schwarmes konnten weder in der Erfolgsrate noch in der Sichertate Unterschiede nachgewiesen werden (Tab. 1).

Bei starkem Wind richteten sich Uferschnepfen gegen den Wind aus (Abb. 7). Trotz dieser offensichtlichen Beeinträchtigung der Suchweggestaltung konnte bei taktilen Nahrungssuch-Methoden keine Verminderung der Erfolgsrate festgestellt werden (Tab. 2). Nahrungssuch-Techniken mit optischer Orientierung wurden bei Wind niemals beobachtet.

Das Nahrungsangebot der Lacken besteht vor allem aus Stamm-

knollen von *Potamogeton pectinatus* ("Bohnen"), Chironomiden- und Ceratopogonidenlarven. Infolge des großen Arbeitsaufwandes bei der Bearbeitung der Bodenproben konnte nur ein grober Überblick über das Angebot wichtiger Lacken (Beutearten und deren Dichte) gewonnen werden (Tab. 3). Die kleinräumige Verteilung wurde dagegen nur sehr mangelhaft erfaßt (Tab. 4), sodaß Zusammenhänge zwischen Art der Beuteverteilung und Nahrungssuchtechnik nicht deutlich wurden.

5 Techniken der Nahrungssuche konnten unterschieden werden, wobei 3 davon nur selten zu beobachten waren. Die Techniken werden mit ausgewählten Parametern (Tab. 5) beschrieben, sowie auch die jeweils mutmaßlich aufgenommenen Beuteobjekte angeführt werden.

Bei der häufigsten Technik, mit der wahrscheinlich nach "Bohnen" gesucht wird, konnte mit Hilfe von Kreuzkorrelationen gezeigt werden, daß Uferschnepfen nach Erfolgen weniger Vorwärtsschritte und mehr Platzschritte machen (Abb. 8). Dieses Verhalten kann als eine Art gebietsbeschränkter Suche gedeutet werden. Bei der zweithäufigsten Technik (Beute: Chironomiden- und Ceratopogonidenlarven) konnte diese Tendenz nicht nachgewiesen werden. Kreuzkorrelationen zwischen Erfolgen und Wendungen führten zu keinem Ergebnis, wahrscheinlich weil die Wendungen nicht genau genug protokolliert werden konnten.

Die Häufigkeitsverteilung der Sicherintervalle entspricht einer negativen Exponentialverteilung, das Sichern erfolgt also in zufälligen Abständen (Abb. 9a-c). Zugleich tendieren Uferschnepfen aber dazu, unmittelbar nach einem Erfolg zu sichern (Abb. 10). Dies dürfte von Vorteil sein, da beim Schlucken der Suchvorgang ebenfalls unterbrochen werden muß. (Zwischen zufälligem Sichern und dem Sichern nach Erfolgen besteht scheinbar ein Widerspruch. Erfolge sind aber viel häufiger als Sichern.)

Zwischen Truppgröße und Tageszeit besteht kein Zusammenhang (Abb. 12). Die Nahrungssuch-Aktivität nimmt am Abend deutlich zu. Die Daten von 1982 lassen auch um die Mittagszeit einen Rückgang erkennen (Abb. 13). Der Anteil Nahrung suchender Individuen eines Trupps ist von der Truppgröße unabhängig (Tab. 7). Von den Faktoren, die die Verteilung der Uferschnepfen auf die Lacken bestimmen, wird vor allem auf den Einfluß der Wasserstandsveränderungen eingegangen (Abb. 14). Unterschiede in der Intensität der Nutzung verschiedener Lacken werden dargestellt (Abb. 15a-c).

SUMMARY

Black-tailed Godwits foraging in shallow lakes in the Seewinkel (Burgenland, Austria) were observed in the four summer seasons of 1981 - 1984. Two methods of observation were used: on the one hand about 30 randomly selected birds of a flock were observed for one minute respectively to determine the mean feeding-, scanning- and interaction-rate of a whole flock and on the other hand vigilance behaviour, aggressive interactions and foraging behaviour (probing, captures of prey, paces and turns) of single birds were recorded for up to half an hour.

In small flocks of up to 15 birds vigilance is negatively correlated with flock size. The scanning behaviour of members of bigger flocks is not influenced by flock size.

Aggressive interactions between members of a foraging flock are very rare (less than 0.1 interactions/minute and individual) and the frequency of interactions is independent of group size.

There is no difference in foraging success and vigilance behaviour between members of a flock in central or marginal position.

During windy weather godwits align themselves against the wind. Although the search path cannot be chosen freely as a consequence of this behaviour, godwits using tactile foraging methods suffer no reduction in their prey capture rate. Foraging methods relying on visual search could not be observed on windy days.

Mud samples were investigated to obtain a general view of the prey situation. The main prey organisms are stem tubers of *Potamogeton pectinatus* and larvae of Chironomidae and Ceratopogonidae. Lack of time to treat enough mud samples per benthos investigation impaired the determination of the micro-distribution of the prey.

It was therefore impossible to show exactly the intrerrelation between the distribution of prey organisms and foraging technique.

5 different foraging methods can be discerned, but three of them are rarely seen in the Seewinkel. Cross-correlations show that birds foraging with the most common technique (presumably feeding on stem tubers) perform less paces straight forward after the capture of a prey than during normal probing. This behaviour can be interpreted as a sort of area-restricted search. This tendency could not be proved for birds using the other common technique (probable prey: larvae of Chironomidae and Ceratopogonidae). Due to difficulties in recording the turns, cross-correlations between the capture of a prey and following turns were not conclusive.

The frequency distribution of interscan intervals closely approximate a negative exponential distribution, thus godwits scan randomly. At the same time they show the tendency to scan immediately after the swallowing of a prey item. The advantage of this behaviour lies probably in the fact, that both scans and prey captures interrupt the search. (There is an apparent discrepancy between these two statements, but scans are rare in relation to prey-captures)

Besides some data concerning the variation of the mean flock size during the day, the daily activity budget and the distribution of the Black-tailed Godwits over the different lakes in the area are presented.

LITERATUR

- ABRAMSON, M. (1979): Vigilance as a factor influencing flock formation among curlews *Numenius arquata*. *Ibis* 121, 213-216
- BARNARD, C.J. (1980): Factors affecting the flock size mean and variance in a winter population of house sparrows (*Passer domesticus* L.). *Behaviour* 74, 114-127
- BERTRAM, B.C.R. (1980): Vigilance and group size in ostriches. *Anim. Behav.* 28, 278-286
- CARACO, T. (1979a): Time budgeting and group size: a theory. *Ecology* 60, 611-617
- CARACO, T. (1979b): Time budgeting and group size: a test of theory. *Ecology* 60, 618-627
- CODY, M.L. (1971): Finch flocks in the Mohave desert. *Theor. Popul. Biol.* 2, 142-158
- CROOK, J.H. (1960): Studies on the social behaviour of *Quelea q. quelea* (Linn.) in French West Africa. *Behaviour* 16, 1-55
- CURIO, E. (1976): *The Ethology of Predation*. Springer, Berlin, Heidelberg, New York.
- DAWKINS, R. (1971): A cheap method of recording behavioural events for direct computer-access. *Behaviour* 40, 162-173
- DICK, G.M. (1985): Öko-ethologische Untersuchungen des Nahrungserwerbs der Graugans (*Anser anser*) im Seewinkel (Neusiedlersee-Gebiet). *Phil. Diss. Univ. Wien*.
- DVORAK, M. & A. GRÜLL (1984): Brutbestände gefährdeter oder ökologisch wichtiger Vogelarten im Neusiedlerseegebiet. *Bericht des Biologischen Forschungsinstituts für Burgenland Nr. 50*.
- ELCAVAGE, P. & T. CARACO (1983): Vigilance behaviour in house sparrow flocks. *Anim. Behav.* 31, 303-304

- ELGAR, M.A. & C.P. CATTERALL (1981): Flocking and predator surveillance in house sparrows: test of an hypotheses. Anim. Behav. 29, 868-872
- ELGAR, M.A., P.J. BURREN & M. POSEN (1984): Vigilance and perception of flock size in foraging house sparrows (*Passer domesticus* L.). Behaviour 90, 215-223
- EVANS, P.R. (1976) Energy balance and optimal foraging strategies in shorebirds: some implications for their distributions and movements in the non-breeding season. Ardea 64, 117-134
- FEARE C.E. & I.R. INGLIS (1979): The effect of reduction in feeding space on the behaviour of captive srtarlings (*Sturnus vulgaris*). Ornis Scand. 10, 42-47
- FESTETICS, A. & B. LEISLER (1970): Ökologische Probleme der Vögel des Neusiedlersee-Gebietes, besonders des World-Wildlife-Fund-Reservates Seewinkel, Teil III-IV. Wiss. Arb. Burgenland 44. 301-386
- GLUTZ von BLOTZHEIM, U., K. BAUER & E. BEZZEL (1977): Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Bd. 7. Akad. Verlagsges., Frankfurt/Main
- GOSS-CUSTARD, J.D. (1970): Feeding dispersion of some overwintering wading birds. In: J.H. CROOK (Hrsg.): Social behaviour in birds and mammals, pp. 3-35. Academic Press, London
- GOSS-CUSTARD, J.D. (1976): Variation in the dispersion of redshank *Tringa totanus* on their winter feeding grounds. Ibis 118, 257-262
- GROOT, P. DE (1980): Information transfer in a socially roosting weaver bird (*Quelea quelea*; Ploceinae): an experimental study. Anim. Behav. 28, 1249-1254
- HAMILTON, W.D. (1971): Geometry for the selfish herd. J. theor. Biol. 31, 295-311

- HART, A. & D.W. LENDREM (1984): Vigilance and scanning patterns in birds. *Anim. Behav.* 32, 1216-1224
- HILGARTH, N. & J. KEAR (1981): Diseases of perching ducks in captivity. *Wildfowl* 32, 156-163
- HINDE, R.A. (1982): *Ethology*. Fontana Paperbacks
- HOOGLAND, J.L. (1979): Aggression, ectoparasitism and other possible costs of the prairie dog (*Sciuridae: Cynomys spp.*) coloniality. *Behaviour* 69, 1-35
- INGLIS, I.R. & 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
- KENWARD, R.E. (1978): Hawks and doves: factors affecting success and selection in goshawk attacks on wood-pigeons. *J. Anim. Ecol.* 47, 449-460
- 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
- KREBS, J.R. (1981): Optimale Nahrungsnutzung: Entscheidungsregeln für Räuber. In: J.R. KREBS & N.B. DAVIES (Hrsg.): *Öko-Ethologie*, pp. 30-61. Parey, Berlin & Hamburg
- KREBS, J.R. & N.B. DAVIES (1981): *An Introduction to Behavioural Ecology*. Blackwell Scientific Publications, London
- KREBS, J.R., M.H. MacROBERTS & J.H. CULLEN (1972): Flocking and feeding in the great tit *Parus major* - an experimental study. *Ibis* 114, 507-530
- LENDREM, D.W. (1983): Predation risk and vigilance in the blue tit (*Parus caeruleus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 14, 9-13

- METCALFE, N.B. (1984): The effects of habitat on the vigilance of shorebirds: is visibility important? *Anim. Behav.* 32, 981-985
- MURTON, R.K. (1971): The significance of a specific search image in the feeding behaviour of the wood-pigeon. *Behaviour* 40, 10-42
- 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
- PAGE, G. & D.F. WHITACRE (1975): Raptor predation on wintering shorebirds. *Condor* 77, 73-83
- PIENKOWSKY, M.W. (1983a): Changes in the foraging pattern of plovers in relation to environmental factors. *Anim. Behav.* 31, 244-264
- PIENKOWSKY, M.W. (1983b): The effects of environmental conditions on feeding rates and prey selection of shore plovers. *Ornis Scand.* 14, 227-238
- 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
- PULLIAM, H.R. (1973): On the advantages of flocking. *J. theor. Biol.* 38, 419-422
- PYKE, G.H., H.R. PULLIAM & E.L. CHARNOV (1977): Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *Quart. Rev. Biol.* 52, 137-154
- SMITH, J.N.M. (1974a): The food searching behaviour of two european thrushes: I. Description and analysis of search paths. *Behaviour* 48, 276-302

- SMITH, J.N.M. (1974b): The food searching behaviour of two european thrushes: II. The adaptiveness of the search patterns. Behaviour 49, 1-61
- STEINER, E (1984): Der Einfluß von Umgebungsfaktoren auf die Nahrungssuche im Wiener Stadtgebiet überwinternder Lachmöwen (Larus ridibundus). Phil. Diss. Univ. Wien
- TAYLOR, I.R. (1983): Effect of wind on the foraging behaviour of common and sandwich tern. Ornis Scand. 14, 90-96
- TINBERGEN, N. (1972): Instinktlehre. Vergleichende Erforschung angeborenen Verhaltens. 5. Auflage. Parey, Berlin & Hamburg
- TINBERGEN, N., M. IMPEKOVEN & D. FRANCK (1967): An experiment on spacing out as defence against predators. Behaviour 28, 307-321
- 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
- 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-centers" for food-finding. Ibis 115, 517-534
- WHITE, R.E.C. (1971): WRATS: a computer compatible system for automatically recording and transcribing behavioural data. Behaviour 40, 135-161
- WINKLER, H. & B. HERZIG-STRASCHIL (1981): Die Phänologie der Limikolen im Seewinkel (Burgenland) in den Jahren 1963 bis 1972. Egretta 24/2, 47-69

WISHART, R.A. & S.G. SEALY (1980): Late summer time budget and feeding behaviour of marbled godwits *Limosa fedoa* in southern Manitoba, Canada. *Can. J. Zool.* 58, 1277-1282

ANHANG

Liste der Lacken mit den in den Abbildungen verwendeten Lackernummern (nach LÖFFLER 1982) und den in den Protokollbezeichnungen benutzten Abkürzungen. (Die Liste ist nicht vollständig, da in dieser Arbeit viele der kleinen Lacken nicht berücksichtigt wurden.)

1	Gansellacke	
1a	Zicksee	
2	Baderlacke	
3	Huldenlacke	<Nordteil: HuN>
11	Götschlacke	
12	Moschadolacke	
16	Martinhoflacke	
17/18	Weißer See	
22	Darscho	
23	Wörtenlacke (nordwestlich)	<WWL>
24	westliche Hutweidenlacke	
25	Obere Halbjochlacke	
26	Fuchslochlacke	<Südspitze: FL-A>
27	Stundlacke	
28	Birnbaumlacke	
29	Lacke südwestlich Birnbaumlacke	
30	Ochsenbrunnlacke	
31	Freiflecklacke	<FFL>
32	Kühbrunnlacke	
34	Obere Höllacke	<HöL>
35	Oberstinker	
36	Unterstinker	<Ust>
37	Silbersee (nördlich)	
38	Silbersee (südlich)	
39	Albersee	
40	Illmitzer Zicksee	<IZS>
41	Kirchsee	<KS>
42	Oberer Schrändlsee	<S-N>
43	Herrnsee	
48	östliche Hutweidenlacke	
49	Wörtenlacke (östlich)	
52	Untere Höllacke	
54	Lacke südlich Unterstinker	
56	Runde Lacke	
58	Haidlacke	
62	Mittelstinker	
68	Untere Schrändlsee	
74	Neubruchlacke	
85	Wörtenlacke (südwestlich)	
90	Auerlacke	