Aspekte der Nahrungsökologie ziehender Limikolen an der südlichen Ostseeküste

J. Kube

KUBE, J. (1994): Aspekte der Nahrungsökologie ziehender Limikolen an der südlichen Ostseeküste. Corax 15, Sonderheft 2: 57-72

Mit Hilfe einer Kombination von Daten aus benthosökologischen Untersuchungen in Windwatten an der südlichen Ostseeküste und verhaltensbiologischen Beobachtungen aus denselben Gebieten aus den Jahren 1989-1991 werden nahrungsökologische Aspekte des Limikolenzuges im Ostseeraum beschrieben. Im Vergleich zu Gezeitenwatten an der Nordatlantikküste steht den Vögeln an der Ostseeküste ein geringeres Artenspektrum zur Verfügung. Die verbliebenen Beuteorganismen sind außerdem kleiner. Große Limikolenarten sind nicht in der Lage, ihren Nahrungsbedarf zu decken. Sie überfliegen deshalb das Ostseegebiet und ziehen nonstop aus dem Brutgebiet ins Wattenmeer. Für kleine Arten ist die Verfügbarkeit ihrer Nahrung oft unvorhersagbar, da der Wasserstand im Windwatt stochastisch schwankt. Sie benötigen in unmittelbarer Nachbarschaft des Hauptrastplatzes weitere Gebiete mit verschiedenen Rasthabitaten (Rastplatzmosaik). Intraspezifische Konkurrenz scheint bei optisch nach Beute suchenden Arten bedeutsamer zu sein als bei taktil nach Beute suchenden Arten. Interspezifische Konkurrenz konnte an der südlichen Ostseeküste bisher nicht nachgewiesen werden.

Jan Kube, Thomas-Müntzer-Platz 64, 18057 Rostock

1. Einleitung

Viele Watvogelarten unterbrechen an der Ostseeküste kurzzeitig ihren Zug von den borealen und arktischen Brutplätzen in ihre westeuropäischen und afrikanischen Winterquartiere. Während sie an der Küste Südschwedens ihre Nahrung vor allem an steinigen Stränden mit angespültem Seegras und Miesmuschelkolonien suchen, bieten sich ihnen an der abwechslungsreicher strukturierten West- und Südküste der Ostsee verschiedene Rasthabitate. Hierzu zählen Sandstrände mit einem schmalen Spülsaum, steinige Strandabschnitte mit Strandanwurf, Strandseen, Salzwiesen, Windwatten und einige anthropogen entstandene Lebensräume wie Spülfelder und Fischteiche.

Die weitaus meisten der an der Küste entlang ziehenden Arten rasten bevorzugt in Windwatten (KUBE & STRUWE 1994). Diese Flachwasserbereiche entstehen im Bereich von Haken und Nehrungen durch küstenparallelen Sedimenttransport. Entlang der deutschen Ostseeküste finden wir sie an der Schlei-Mündung (140 ha), am Ausgang der Kieler Förde (ca. 50 ha), bei den Inseln Fehmarn (100-200 ha) und Poel (ca. 50 ha), am Ausgang der Darß-Zingster Boddenkette (15.000-20.000 ha) und im Greifswalder Bodden (ca. 500 ha).

Durch Küstenbebauung, die landwirtschaftliche Intensivierung von Salzwiesen und Massentourismus verringerten sich die für ziehende Limikolen an unserer Küste zur Rast nutzbaren Flächen in den letzten drei Jahrzehnten drastisch. Die meisten Windwatten blieben bisher von diesen Einflüssen verschont, denn schon frühzeitig erkannte man ihren Wert für gefährdete Pflanzen- und Tierarten. Fast alle der aufgezählten Watten sind bereits vor mehreren Jahrzehnten als Schutzgebiete ausgewiesen worden (z.B. ERFURT & DIERSCHKE 1992, GRAUMANN et al. 1980). Küstenschutzmaßnahmen, Wasserstraßenausbau und der zunehmende Tourismus im Umfeld dieser Gebiete sowie die stetige Verschlechterung des ökologischen Zustandes der Ostsee wirken sich aber auch auf die Entwicklung der Schutzgebiete aus. Um die verbliebenen Rastflächen in ihrer Funktion für Zugvögel zu erhalten, werden nahrungsökologische Studien an Küstenvögeln deshalb zwingend notwendig.

An den Gezeitenküsten des Nordatlantiks sind nahrungsökologische Untersuchungen an Limikolen bereits seit dem Ende der 60er Jahre ein fester Bestandteil der ornithologischen Forschung. Sie etablierten sich infolge eines Interessenkonflikts zwischen Naturschutz und kommerzieller Fischerei, da sowohl Limikolen als auch Fischer z.T. dieselben Arten der Boden-

fauna nutzen (Miesmuscheln, *Mytilus edulis*, Herzmuscheln, *Cerastoderma edule*). An der Ostseeküste haben ornithologische Beobachtungen an Limikolen und Untersuchungen der Benthosfauna ebenfalls eine lange Tradition, doch gab es bisher nur wenige Versuche, beide miteinander zu kombinieren (z.B. NORLIN 1965, BENGTSON & SVENSSON 1968). Das kommerzielle Interesse an ornithologischer und benthosökologischer Forschung beschränkte sich in der Ostsee stets auf sublitorale Bereiche. So finden sich in der Literatur nur wenige Benthosstudien aus dem Eulitoral (z.B. MUUS 1967, KOSLER 1968, 1969). Am besten ist wohl das Windwatt der Insel Langenwerder in der Wismar-Bucht untersucht (z.B. SAMMOUR 1989, PROBST 1992). Vor einigen Jahren begann man auch im NSG "Oehe-Schleimünde" und im Nationalpark Vorpommersche Boddenlandschaft, die Wattfauna und ihre Nutzung durch Vogelarten zu studieren (ERFURT & DIERSCHKE 1992, DIERSCHKE & KLÜMANN 1988, KUBE 1992). Die vorliegende Arbeit soll erste Ergebnisse aus diesen Untersuchungen zusammenfassen, um Anregungen für künftige detailliertere Studien zu liefern.

2. Methode

Grundlage für die folgende Beschreibung der Benthosfauna in Rastgebieten an der südlichen Ostseeküste sind mehrere bislang unveröffentlichte Diplom- und Doktorarbeiten der Universität Rostock (u.a. KUBE 1992, SAMMOUR 1989, PROBST 1992). Bei den Untersuchungen im Windwatt der Insel Langenwerder (Wismar Bucht) entnahm man monatlich an drei Stationen je drei Proben mit einem Ekman-Bodengreifer (225 cm^2, 5 cm Tiefe) und spülte sie anschließend durch ein Sieb mit 0,5 mm Maschenweite. Im Labor wurde dann aus den mit 4%igem, Borax-gepuffertem Formalin fixierten Proben die vom Sieb zurückgehaltene Fauna aussortiert. Die gefundenen Tiere wurden bestimmt, gezählt und gewogen (Feuchtmasse, Trockenmasse nach 24 h Trocknung bei 60° C, aschefreie Trockenmasse nach 6 h Glühen bei 550° C).

Am Bock (Nationalpark Vorpommersche Boddenlandschaft) kam bei den monatlichen Probennahmen an bis zu zehn Stationen ein Kastengreifer (100 cm^2, 20 cm Tiefe) zum Einsatz. Die jeweils entnommenen drei Parallelproben wurden ebenfalls mit einem Sieb von 0,5 mm Maschenweite gesiebt und anschließend wie die Proben von der Insel Langenwerder weiter bearbeitet. Für manche Arten haben wir auch das Reproduktionsgeschehen und die Populationsdynamik untersucht.

Die ornithologischen Beobachtungen stammen ebenfalls aus diesen beiden Gebieten, überwiegend aus den Jahren 1989-1991. Oft handelte es sich dabei um zufällige Beobachtungen oder kurzzeitige Studien, die keine statistisch absicherbare Auswertung erlauben. Auch einige Erfahrungen aus Rastgebieten an der Küste des Schwarzen Meeres flossen mit ein. Weitere Anregungen erhielt ich aus der Zusammenarbeit mit Ornithologen der Fangstation Langenwerder, der Beobachtungsgemeinschaft "Bock", der Biologischen Station Rieselfelder Münster und der Wader Study Group.

3. Das Nahrungsangebot – das Problem der großen Arten

Die Ostsee ist ein typisches Brackwassermeer, dessen Salzgehalt von West nach Ost abnimmt, da die von Flüssen zugeführte Niederschlagsmenge die Verdunstungsrate übersteigt. Für die Verbreitung mariner Organismen ist der Salzgehalt der entscheidende abiotische Faktor. Seine Schwankungen sind für die Tiere mit osmoregulatorischem Streß verbunden. An der hier behandelten südlichen Ostseeküste variiert die Salinität zwischen 5 und 15‰. Sie liegt damit nahe dem sogenannten Horohalinikum (KINNE 1971), welches mit einer extrem geringen faunistischen Diversität, einer Größenreduktion bei Osmokonformern (Tiere, deren Ionenkonzentration in der Körperflüssigkeit der des umgebenden Mediums folgt), der Änderung morphologischer Merkmale, einer zeitlichen Verlagerung des Reproduktionszyklus und Biotopverschiebungen einzelner Arten verbunden sein kann (REMANE 1940, ARNDT 1989).

Für Watvögel ist die Reduktion der Zahl potentieller Beutearten entscheidend (Tab. 1). Gegenüber der Nordseeküste reduziert sie sich von ca. 20 auf letztlich ca. 5, da bei einer Salinität unter 10‰ auch die brackwassertoleranten Muschelarten aus dem Eulitoral verschwinden (Brackwassersubmergenz).

Auf Grund der Verlagerung der Reproduktion der verbliebenen Beutearten vom zeitigen Frühjahr in die Sommermonate steht den Vögeln im Herbst mitunter ein etwas höheres Nahrungsangebot zur Verfügung als im Frühjahr (Reduktion durch Prädation, Eisgang im Winter und lange

Tab. 1: Wichtige Beutearten von Limikolen in Ästuaren der Nordseeküste und ihr Vorkommen und ihre Bedeutung als Watvogelnahrung an der südlichen Ostseeküste (++ hohe Bedeutung, + weniger wichtig, Δ wird nicht gefressen)

Tab. 1: The main prey species for waders in estuaries at the North Sea and their importance as prey items at the southern Baltic (++ important, + unimportant, Δ not used)

Nordsee-Ästuare Salzgehalt 32‰ (verändert nach PRATER 1981)	**Insel Langenwerder Salzgehalt 10‰ (nach SAMMOUR 1989, PROBST 1992)**	**Windwatt des Bocks Salzgehalt 8‰ (nach KOSLER 1969, KUBE 1992)**
Meeresborstenwürmer *(Polychaeta)*		
++ *Nereis spp.*	++ *Nereis diversicolor*	++ *Nereis diversicolor*
+ *Nephtys hombergii*		
+ *Scoloplos armiger*	Δ *Scoloplos armiger*	
+ *Heteromastus filiformis*	Δ *Heteromastus filiformis*	
+ *Notomastus latericeus*		
++ *Arenicola marina*	+ *Arenicola marina*	
+ *Lanice conchilega*		
+ *Pelescolex benedeni*	Δ *Oligochaeta*	+ *Oligochaeta*
Schnecken *(Gastropoda)*		
++ *Hydrobia ulvae*	++ *Hydrobia spp.*	++ *Hydrobia ventrosa*
+ *Littorina spp.*	Δ *Littorina spp.*	
Muscheln (Bivalvia)		
++ *Mytilus edulis*	++ *Mytilus edulis (angespült)*	++ *Mytilis edulis (angespült)*
++ *Cerastoderma spp.*	Δ *Cerastoderma spp.*	Δ *Cerastoderma lamarcki*
++ *Macoma balthica*	+ *Macoma balthica*	+ *Macoma balthica*
++ *Scrobicularia plana*		
+ *Mya arenaria*	+ *Mya arenaria*	Δ *Mya arenaria*
Krebse *(Crustacea)*		
++ *Corophium spp.*	+ *Corophium volutator*	++ *Corophium volutator*
Gammarus spp.	+ *Gammarus spp. (angespült)*	+ *Gammarus spp. (angespült)*
Orchestia gammarellus	+ *Orchestia spp.*	
+ *Crangon crangon*	+ *Crangon crangon*	Δ *Crangon crangon*
+ *Neomysis integer*	Δ *Neomysis integer*	+ *Neomysis integer*
++ *Carcinus maenas*	Δ *Carcinus maenas*	Δ *Carcinus maenas*

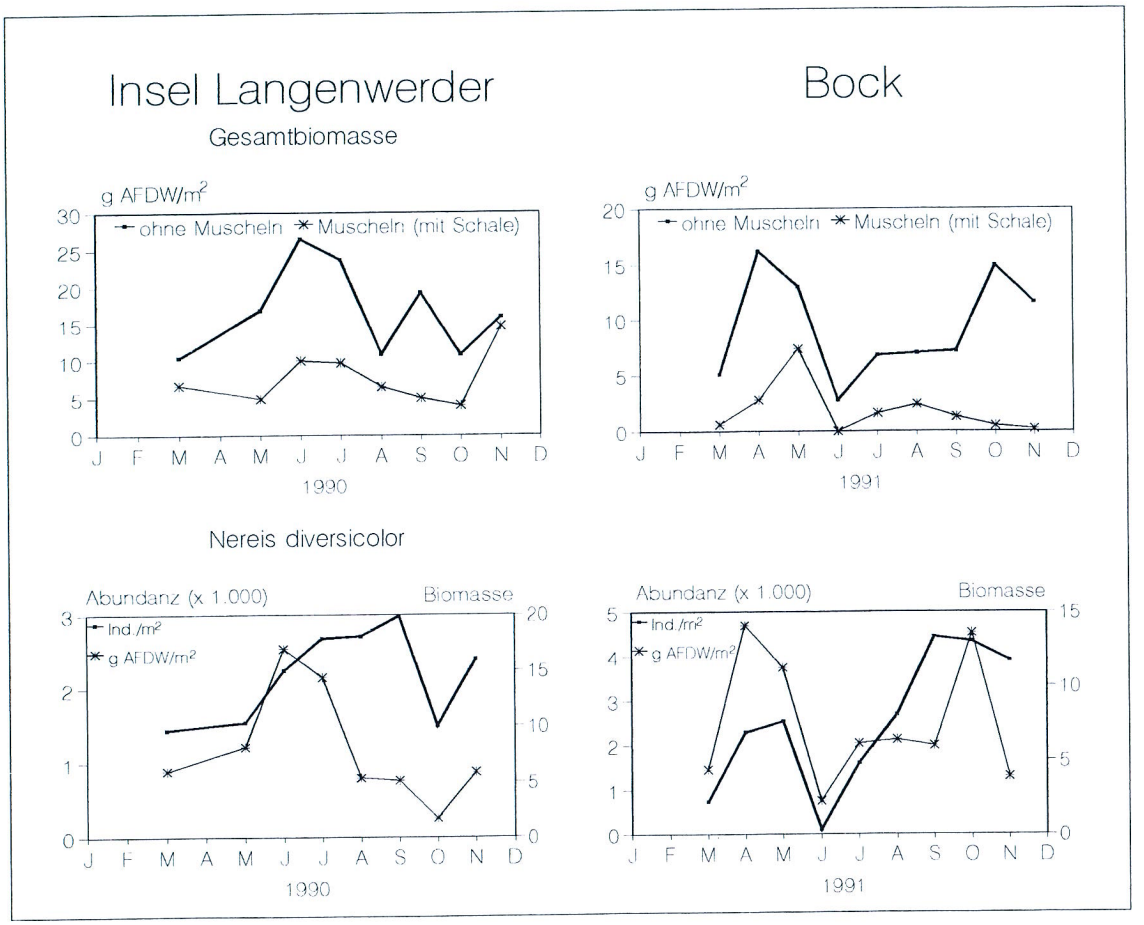


Abb. 1: oben: Die Biomasse des Makrozoobenthos in Windwatten an der südlichen Ostseeküste (AFDW – aschefreie Trockenmasse) unten: Abundanz und Biomasse von *Nereis diversicolor*, der Hauptbeuteart von Limikolen in den selben Untersuchungsgebieten (Daten aus KUBE 1992, PROBST 1992)

Fig. 1: upper: The biomass of the macrozoobenthos in wind flats at the southern Baltic
lower: The biomass and abundance of Nereis diversicolor, the main prey species for waders at the same sites

Trockenperioden im April bei vorherrschenden südlichen Winden). Da die Dynamik von Benthosgemeinschaften im Windwatt aber ganzjährig durch abiotische Faktoren stark beeinflußt wird, kann es große Unterschiede zwischen einzelnen Jahren geben. In den Windwatten der Insel Langenwerder und des Bocks liegt die Benthosbiomasse im Frühjahr bei 10-20 g aschefreier Trockenmasse, "AFDW" (ash free dry weigth)/m² und im Herbst bei 10-35 g AFDW/m² (KUBE 1992, PROBST 1992, Beispiele in Abb. 1). Sie ist somit trotz der geringeren Artenzahl quantitativ mit der westeuropäischer Ästuare vergleichbar (WOLFF 1991).

Die Größenreduktion der Muscheln (REMANE 1940) ist von untergeordneter Bedeutung, denn sie wird erst in einem Größenbereich wirksam, der von Limikolen kaum genutzt werden kann (ZWARTS & WANINK 1984, ZWARTS & BLOMERT 1992).

Einer Größenreduktion unterliegen aber auch die verbliebenen Krebse (Crustaceen) und Meeresborstenwürmer (Polychaeten), obwohl sie den Ionenhaushalt ihrer Körperflüssigkeiten regulieren können (Osmoregulierer). Sie werden im Windwatt mit deutlich ungünstigeren abiotischen und trophischen Bedingungen konfrontiert

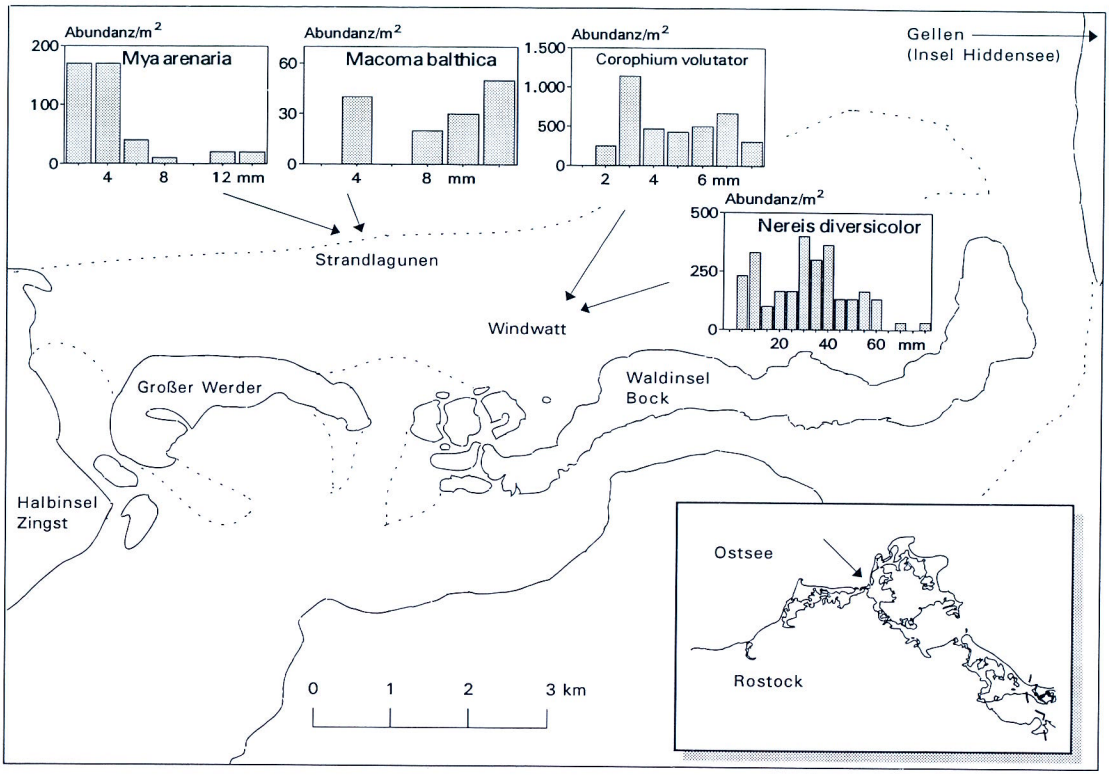


Abb. 2: Längenhäufigkeitsverteilung der Hauptbeutearten von Limikolen im August 1991 im Windwatt des Bocks (Daten aus KUBE 1992)

Fig. 2: Size frequency distribution of the main prey species for waders in the wind flat of Bock Island in August 1991

als im permanent wasserbedeckten Sublitoral (KUBE 1992). In Abb. 2 sind typische Längen-Häufigkeitsverteilungen wichtiger Beutearten aus dem Windwatt des Bocks während der Herbstzugzeit des Jahres 1991 dargestellt (die Wattschnecke *Hydrobia ventrosa* ist in der Abb. 2 nicht enthalten; 60 % der Tiere dieser Art waren < 2 mm, alle anderen blieben < 3 mm).

Aus Untersuchungen in westeuropäischen Überwinterungsgebieten ist die minimale Beutegröße bekannt, die dort von Limikolenarten genutzt werden kann. Aus den Beispielen in Tab. 2 wird ersichtlich, daß im Windwatt des Bocks, dem wichtigsten Rastgebiet für Limikolen an der südlichen Ostseeküste, entsprechende Nahrung kaum zur Verfügung steht. Dies bedeutet, daß die Watvögel auf den Meeresringelwurm *Nereis diversicolor* als einzige akzeptable Beute zurückgreifen, oder aber kleinere Beuteorganismen als in Westeuropa aufnehmen müssen. Beides ist der Fall.

Bei fast allen typischen Küstenlimikolen konnte ich beobachten, daß *Nereis diversicolor* die Hauptbeute an der südlichen Ostseeküste ist. Es gibt aber auch Arten, die zumindest zeitweise Wattschnecken, *Hydrobia spp.*, Schlickkrebschen, *Corophium volutator* oder noch kleinere Beute wie Würmer, *Oligochaeta* und Fliegen, *Diptera* bevorzugen (z.B. Knutt, Rotschenkel, Sandregenpfeifer).

Aus den Magenanalysen von NORLIN (1965) geht hervor, daß in seinem Untersuchungsgebiet an der schwedischen Ostküste, in dem marine Wirbellose bereits fehlen, Limikolen fast ausschließlich Käferlarven der Gattung *Haliplus* fraßen. Ähnliches ist von anderen weiter östlich gelegenen Rastgebieten bekannt, wo Oligochaeten und Larven von Schwimmkäfern (*Hydrophilidae)* oder Zuckmücken (*Chironomidae*) die einzigen verfügbaren Beuteorganismen sind (J. GROMADZKA, pers. Mitt.).

Tab. 2: Von Limikolen als Beute akzeptierte Mindestgröße von marinen Wirbellosen an Küsten des Nordatlantiks (nur die wichtigsten Beutearten aus dem Windwatt des Bocks wurden berücksichtigt)

Tab. 2: The minimum prey size accepted by waders at resting sites along the coast of the northern Atlantic (only the main prey species in the wind flat of Bock Island are listed)

Beute	Limikolenart	Mindestgröße	Quelle
Meeresringelwurm *(Nereis diversicolor)*	Alpenstrandläufer	1 cm / 2 cm	WORRALL (1984) / ZWARTS et al. (1990)
	Kiebitzregenpfeifer	4 cm	WORRALL (1984)
	Säbelschnäbler	1 cm	KUBE & GRAUMANN (1994)
	Pfuhlschnepfe	7 cm	ZWARTS et al. (1990)
	Rotschenkel	4 cm	GOSS-CUSTARD (1977)
	Großer Brachvogel	7 cm	ZWARTS & ESSELINK (1989)
Wattschnecke *(Hydrobia ulvae)*	Alpenstrandläufer	2 mm	WORRALL (1984)
	Rotschenkel	3 mm	SPEAKMAN (1987)
	Knutt	2 mm	ZWARTS & BLOMERT (1992)
Baltische Plattmuschel *(Macoma balthica)*	Alpenstrandläufer	4 mm	WORRALL (1984)
	Knutt	9 mm	ZWARTS & BLOMERT (1992)
Sandklaffmuschel *(Mya arenaria)*	Knutt	7 mm	ZWARTS & BLOMERT (1992)
	Austernfischer	15 mm	ZWARTS & WANINK (1984)
	Großer Brachvogel	15 mm	ZWARTS & WANINK (1984)
Schlickkrebschen *(Corophium volutator)*	kleine Strandläufer	4 mm / 3 mm	PEER et al. (1986) / GRATTO et al. (1984)
	Rotschenkel	5 mm	GOSS-CUSTARD (1969)
	Pfuhlschnepfe	8 mm	ZWARTS et al. (1990)

Dieser Befund ähnelt den Verhältnissen in den Überwinterungsgebieten in Westafrika (ZWARTS et al. 1990). An der Banc d'Arguin nehmen Limikolen ebenfalls sehr kleine Beuteorganismen auf. Im dortigen warmen Klima mit durchschnittlichen Wintertemperaturen von 18° C beträgt der tägliche Energiebedarf der Limikolen das 2,3fache des Grundumsatzes, "BMR" (Basal Metabolic Rate, KLAASEN et al. 1990). In den wesentlich kälteren Überwinterungsgebieten Westeuropas beträgt der tägliche Energiebedarf dagegen das 3-5fache der BMR (PIENKOWSKI et al. 1984, DRENT & PIERSMA 1990).

Die Hauptzugzeit für Limikolen an der Ostseeküste sind die Monate Juli, August, September mit Temperaturen, die durchschnittlich nur um ca. 5° C unter denen an der westafrikanischen Küste liegen. Vermutlich ist deshalb der Energiebedarf zur Zugzeit geringer als in den westeuropäischen Überwinterungsgebieten. Dies könnte erklären, weshalb Limikolen an der Ostseeküste mit dem vorhandenen Nahrungsangebot ihren täglichen Energiebedarf decken und sogar Fettdepots anlegen können.

Es sind jedoch nicht alle Limikolen in der Lage, sich von kleinen Tieren zu ernähren. Arten mit einem Körpergewicht von mehr als 200 g benötigen Beuteorganismen mit einem Mindestgewicht von 10 mg AFDW (ZWARTS 1978, ZWARTS et al. 1990). Diese stehen ihnen an der südlichen Ost-

seeküste nicht in ausreichender Zahl zur Verfügung. Hiervon betroffen sind Austernfischer, Großer Brachvogel, Regenbrachvogel und Pfuhlschnepfe. Sie müssen entweder das Ostseegebiet nonstop überfliegen oder auf alternative Rasthabitate ausweichen. Beides läßt sich im Untersuchungsgebiet beobachten: Während Regenbrachvögel und adulte Pfuhlschnepfen kaum bei uns rasten, sind Austernfischer und Große Brachvögel zumindest zeitweise in der Lage, ihren Nahrungsbedarf anderweitig zu decken.

Hundert oder mehr Austernfischer rasten auf dem Frühjahrszug in den Windwatten der Insel Langenwerder und des Bocks (KUBE & STRUWE 1994). Zu dieser Zeit des Jahres wird das im Winter im Sublitoral abgestorbene Seegras (*Zostera marina*) an den Strand gespült. An diesem siedeln zahlreiche Miesmuscheln (*Mytilus edulis*), die von den Austernfischern gefressen werden.

Ein ähnliches Phänomen läßt sich Ende März an der Küste des Donau-Deltas (Rumänien) beobachten. 5.000-6.000 Austernfischer, fast die gesamte Population des Mittelmeerzugweges, ernähren sich dort dann von angespülten, im Winter abgestorbenen Muscheln (Mittelmeer-Miesmuschel, *Mytilus galloprovincialis,* Sandklaffmuschel, *Mya arenaria*). Im Herbst lassen sich weder an der südlichen Ostseeküste noch im Donau-Delta große Ansammlungen von Austernfischern beobachten, da die entsprechende Nahrung fehlt (GRAUMANN et al. 1980, BRENNING im Druck, KUBE et al. im Druck).

Große Brachvögel zeigen im Verlaufe des Herbstzuges unterschiedliches Rastverhalten. Ende Juni, während des Frühsommerzuges, rasten keine Brachvögel an der südlichen Ostseeküste. Nahrungsökologische Faktoren könnten dabei eine Rolle spielen. Am Frühsommerzug sind wahrscheinlich überwiegend Weibchen beteiligt (KUBE & STRUWE 1994). Weibliche Große Brachvögel fressen *Nereis diversicolor* erst ab einer Größe von 7 cm (ZWARTS & ESSELINK 1989). Derart große Tiere kommen in Windwatten jedoch kaum vor (SAMMOUR 1989, KUBE 1992). Außerdem stehen im Sommer nur wenige abgeerntete Felder zur Nahrungssuche zur Verfügung.

Die im August durchziehenden Altvögel (überwiegend Männchen?) und die ihnen folgenden Jungvögel decken einen Teil ihres Nahrungsbedarfes im Watt mit großen Exemplaren von *Nereis diversicolor*. Der Hauptteil ihrer Nahrung besteht jedoch aus Regenwürmern (*Lumbricidae*), die sie auf abgeernteten Äckern und Weiden im küstennahen Binnenland finden. Windwatten werden überwiegend als Schlafplatz genutzt.

Ein ähnliches Verhalten beschreibt TOWNSHEND (1981) aus dem Überwinterungsgebiet in Großbritannien. Brachvögel können dort an kalten Tagen ihren Nahrungsbedarf im Watt nicht decken und fressen deshalb während der Hochwasserzeit zusätzlich auf umliegenden Feldern. Allerdings beobachtete THIEME (1986) auch während der Zugzeit Brachvögel, die zur Nahrungssuche von der Wattenmeerküste ins Binnenland flogen.

4. Die Nahrungsverfügbarkeit – das Problem der kleinen Arten

Wie im vorhergehenden Abschnitt gezeigt, sind kleine und mittelgroße Limikolen durchaus in der Lage, in Rastgebieten an der südlichen Ostseeküste ihren täglichen Energiebedarf zu decken und zusätzlich neue Fettreserven für den weiteren Zug aufzubauen (BRENNING 1987, KRÄGENOW 1980). Doch kann man auch bei einigen dieser Arten die Tendenz beobachten, mit zunehmendem Alter die Ostsee als Rastgebiet zu meiden und mehr oder weniger nonstop ins Wattenmeer zu fliegen (KUBE & STRUWE 1994).

Die Ursache für dieses Verhalten liegt wahrscheinlich in der unvorhersagbaren Nahrungsverfügbarkeit im Windwatt begründet.

Im Gegensatz zum Gezeitenwatt mit regelmäßig aufeinanderfolgenden Hoch- und Niedrigwasserphasen wechseln diese in Wattgebieten der Ostsee zufällig (stochastisch). Wie der Name es schon sagt, sind die Wasserstandsschwankungen im Windwatt von der vorherrschenden Windrichtung und -stärke abhängig. Die Dauer von Trockenperioden ist von Gebiet zu Gebiet sehr verschieden. Unter anderem hängt sie von der Lage des jeweiligen Gebietes gegenüber NN ab (Beispiel in Abb. 3).

Bei starkem Hochwasser können Limikolen im Windwatt keine Nahrung suchen. Bei länger anhaltendem Trockenfallen der Wattflächen finden sie keine, da sich die Benthosorganismen tief in das Sediment zurückziehen und keinerlei Aktivität mehr zeigen.

Bisher ist nur wenig über den Aktivitätsrhythmus der Hauptbeuteart *Nereis diversicolor* im Windwatt bekannt. Haben die Tiere bei permanenter Wasserbedeckung einen diurnalen Aktivitätsrhythmus oder ist dieser einem endogen deter-

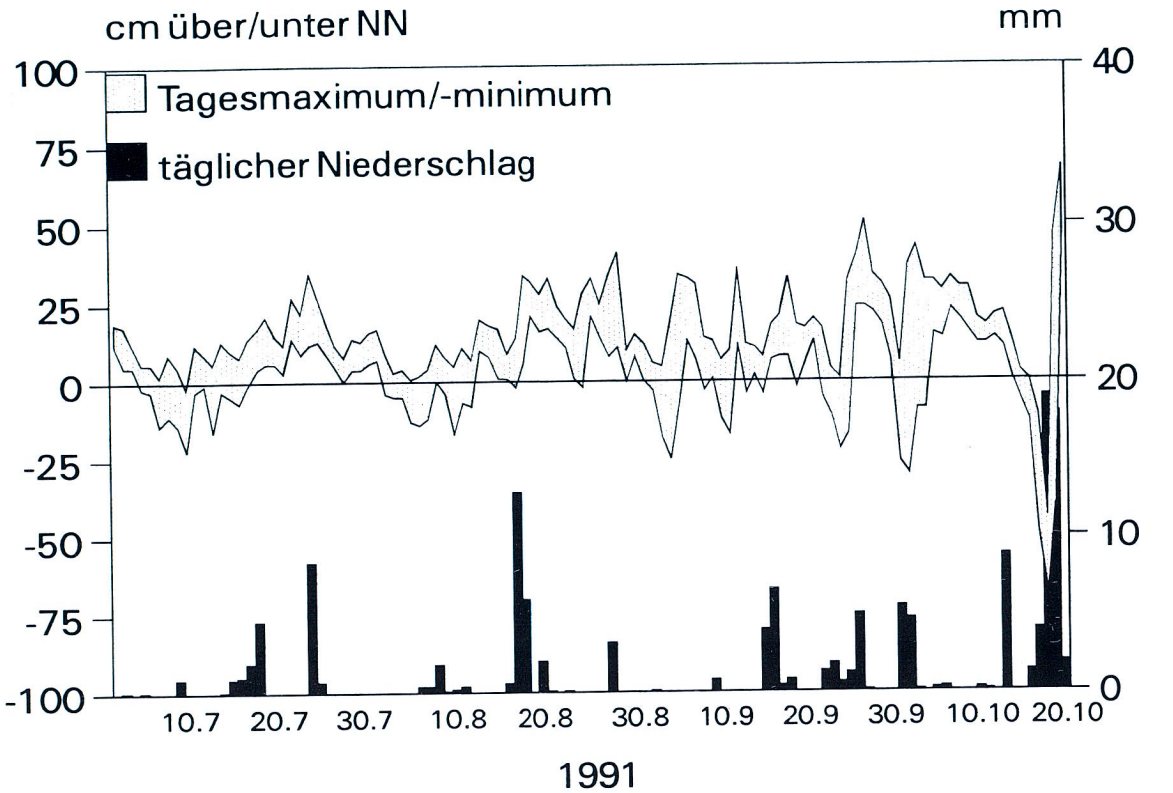


Abb. 3: Wasserstandsschwankungen und tägliche Niederschlagsmengen im Windwatt des Bocks zur Herbstzugzeit 1991 (Daten des marinen Observatoriums Zingst, Univ. Leipzig)

Fig. 3: Water level changes and daily rainfall in the wind flat of Bock Island during the autumn migration period of waders in 1991

minierten Gezeitenrhythmus angepaßt (ESSELINK & ZWARTS 1989)? Welche Nahrungsstrategie (Suspensionsfresser/Filtrierer) wird wann bevorzugt (GOERKE 1971)? Wie lange fressen die Würmer nach dem Trockenfallen des Watts an der Oberfläche?

Beobachtet man nahrungssuchende Limikolen im Windwatt, so fällt auf, daß die taktil nach Beute suchenden Spezies entweder im Grenzbereich zwischen flach überstautem und eben trockengefallenem Watt fressen oder dem auflaufenden Hochwasser folgen (siehe auch Abb. 7). Optisch nach Nahrung suchende Limikolenarten bevorzugen bereits trockengefallene Wattflächen. Die entsprechend günstigen Nahrungsflächen wechseln ständig mit dem Wasserstand. Demzufolge sind die Vögel gezwungen, rasch auf Änderungen im Nahrungsangebot oder in der Nahrungsverfügbarkeit zu reagieren (KUBE & GRAUMANN 1994). Abb. 4 zeigt, welche Beuteorganismen Alpenstrandläufern bei verschiedenen Wasserständen in unterschiedlichen Habitaten der Insel Langenwerder zur Verfügung stehen.

Wechseln die Vögel das Nahrungshabitat, ändert sich auch die dem Rastbestand gebotene Nahrungsmenge. Bei bestimmten Wasserständen kann daher ein Teil der Vögel gezwungen werden, das Rastgebiet zu verlassen und auf weitere benachbarte, weniger nahrungsreiche Flächen auszuweichen. Später, bei erneut günstigen Wasserständen kehren sie zurück (Abb. 5). Deshalb ist an der südlichen Ostseeküste ein dichtes Netz verschiedener, benachbarter Rastplätze und -habitate ("Rastplatzmosaik") stets die entscheidende Voraussetzung für eine größere Rastgemeinschaft (siehe Abb. 6 dieser Arbeit und Abb. 1 und 2 in MELTOFTE 1981). Auch die für die Ost-

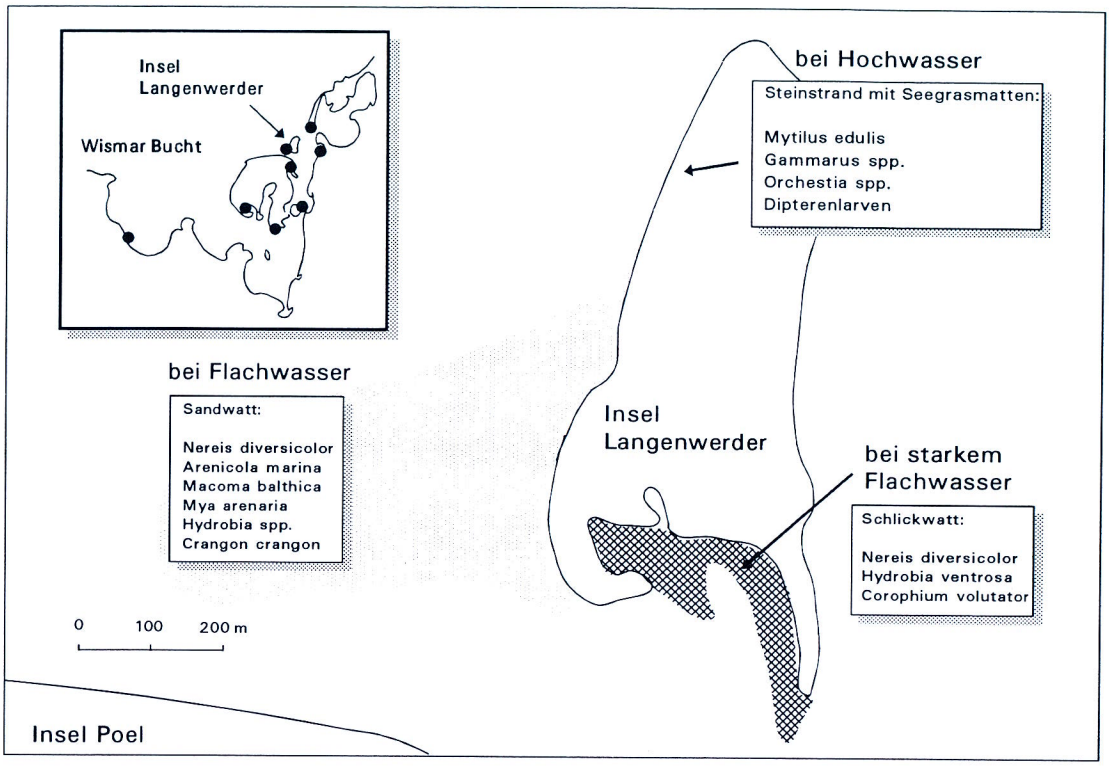


Abb. 4: Beutearten des Alpenstrandläufers in verschiedenen Resthabitaten des NSG „Insel Langenwerder" und das Rastplatzmosaik in der Wismar Bucht

Fig. 4: Invertebrate food of Dunlins in different feeding habitats of Langenwerder Island and the feeding site mosaic of the Wismar Bight

see ungewöhnlich großen Limikolenansammlungen im Nationalpark Vorpommersche Boddenlandschaft resultieren aus einem Rastplatzmosaik. Hier bieten drei große, in unterschiedlicher Tiefe liegende Windwatten den rastenden Limikolen bei jedem Wasserstand ausreichend große Wattflächen mit verfügbarer Nahrung (Bock: 10 cm über NN, Gellen/Vierendehlgrund: etwa bei NN, Bessin: etwas unter NN, Abb. 6).

5. Intra- und interspezifische Konkurrenz: Haben Rastgebiete an der Ostseeküste eine Kapazitätsgrenze ?

Im Zusammenhang mit der Problematik von Rastplatzmosaiks stellt sich zwangsläufig die Frage, welche Faktoren in Rastgebieten an der südlichen Ostseeküste die Anzahl der gleichzeitig nach Nahrung suchenden Limikolen bestimmen. Gemessen an der bei Flachwasser zur Verfügung stehenden Rastfläche sind die Limikolendichten in Windwatten durchaus mit denen westeuropäischer Überwinterungsgebiete vergleichbar (WOLFF 1991). Auf der Insel Langenwerder liegen sie bei 5-10 Vögeln/ha zur Zugzeit und 2 Vögeln/ha in milden Wintern. Am Bock werden im Herbst durchschnittliche Abundanzen von 3-6 Vögeln/ha (maximal 20 Vögel/ha) erreicht.

Die Regulation der Dichte nahrungssuchender Vögel ist von der jeweiligen Suchstrategie und dem verfügbaren Nahrungsangebot abhängig. Sie kann aber auch interspezifisch erfolgen (GOSS-CUSTARD 1980).

Für interspezifische Konkurrenz habe ich in Windwatten jedoch bislang keine Anzeichen feststellen können. Bei der dichten zeitlichen Überlagerung des Zuggeschehens der meisten Arten im Spätsommer (Abb. 7) und der geringen Nahrungsvielfalt ist diese aber zu erwarten (ZWARTS 1978, 1981). Für Strandläufer zeigen meine Beobachtungen vom Bock eine klare

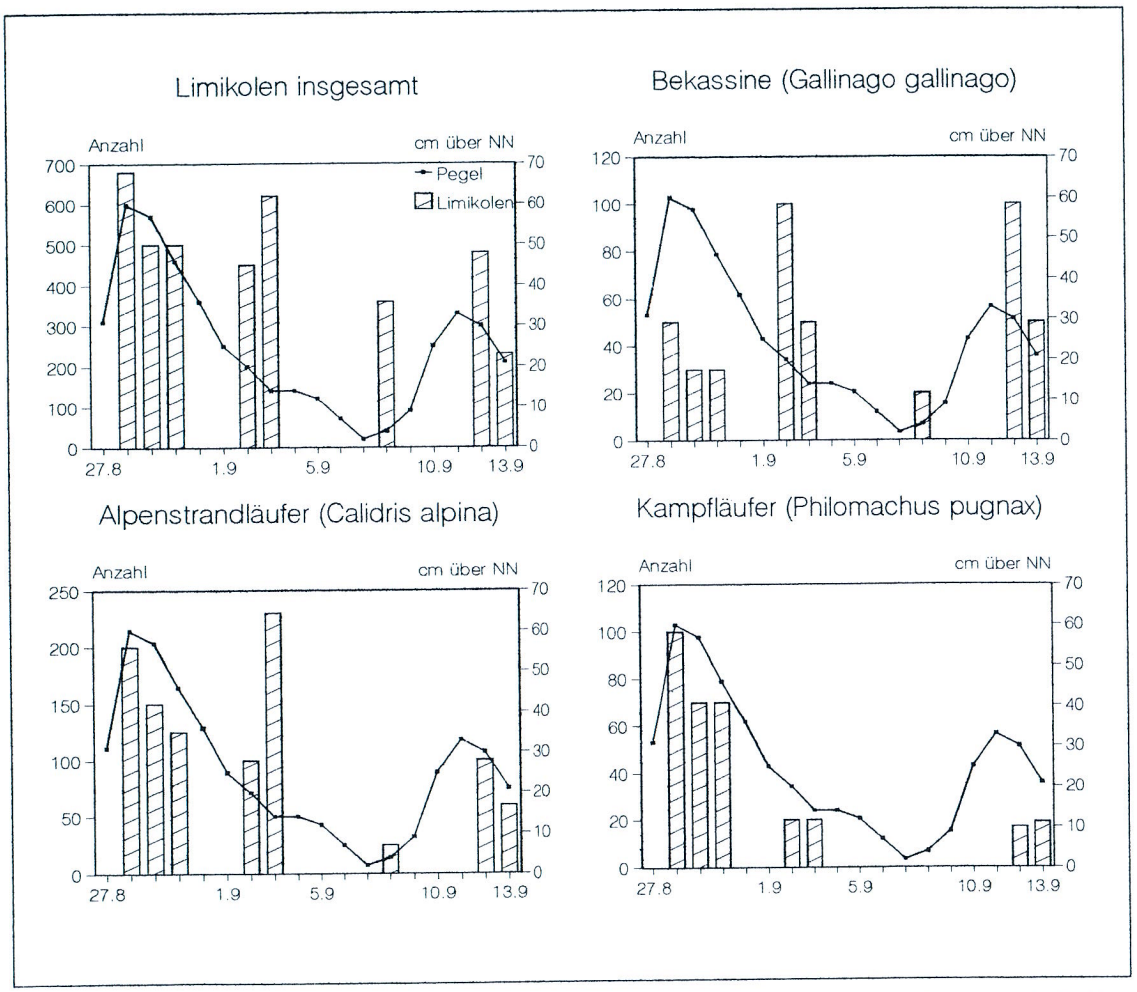


Abb. 5: Veränderungen im Limikolenrastbestand im Sommer 1989 auf der Insel Kirr im Nationalpark Vorpommersche Boddenlandschaft (Salzwiesenhabitat) in Abhängigkeit von Wasserstandsschwankungen (es wurde an acht Tagen des abgebildeten Untersuchungszeitraumes gezählt)

Fig. 5: Changes in the number of resting waders depending on water level changes at Kirr Island in the National Park Vorpommersche Boddenlandschaft (salt marsh habitat) in summer 1991

Trennung in der Habitatnutzung zwischen den Arten. Sanderlinge fressen tote Wirbellose im Spülsaum des Strandwalls, Knutts ernähren sich überwiegend von Miesmuscheln im angespülten Seegras, Zwergstrandläufer suchen im angespülten Seegras nach Spinnen und Insekten. Lediglich Alpen- und Sichelstrandläufer bevorzugen die gleiche Beute (Abb. 8). Sie fressen allerdings verschiedene Größenklassen von *Nereis diversicolor* (Abb. 9). Die anderen, sich von *Nereis diversicolor* ernährenden Arten wie Großer Brachvogel, Säbelschnäbler und Kiebitzregenpfeifer suchen jeweils bei unterschiedlichen Wasserständen im Watt nach Nahrung (z.B. KUBE & GRAUMANN 1994). Allerdings wird durch die Ausbeutung derselben Nahrungsressource die Abundanz von *Nereis diversicolor* meßbar verändert (KUBE 1992).

Bedeutsamer für Rastgebiete an der südlichen Ostseeküste scheint mir die Suche nach Hinweisen für intraspezifische Konkurrenz zu sein. Die auffällige zeitliche Trennung von Alt- und Jungvogelzug wird häufig in diesem Zusammen-

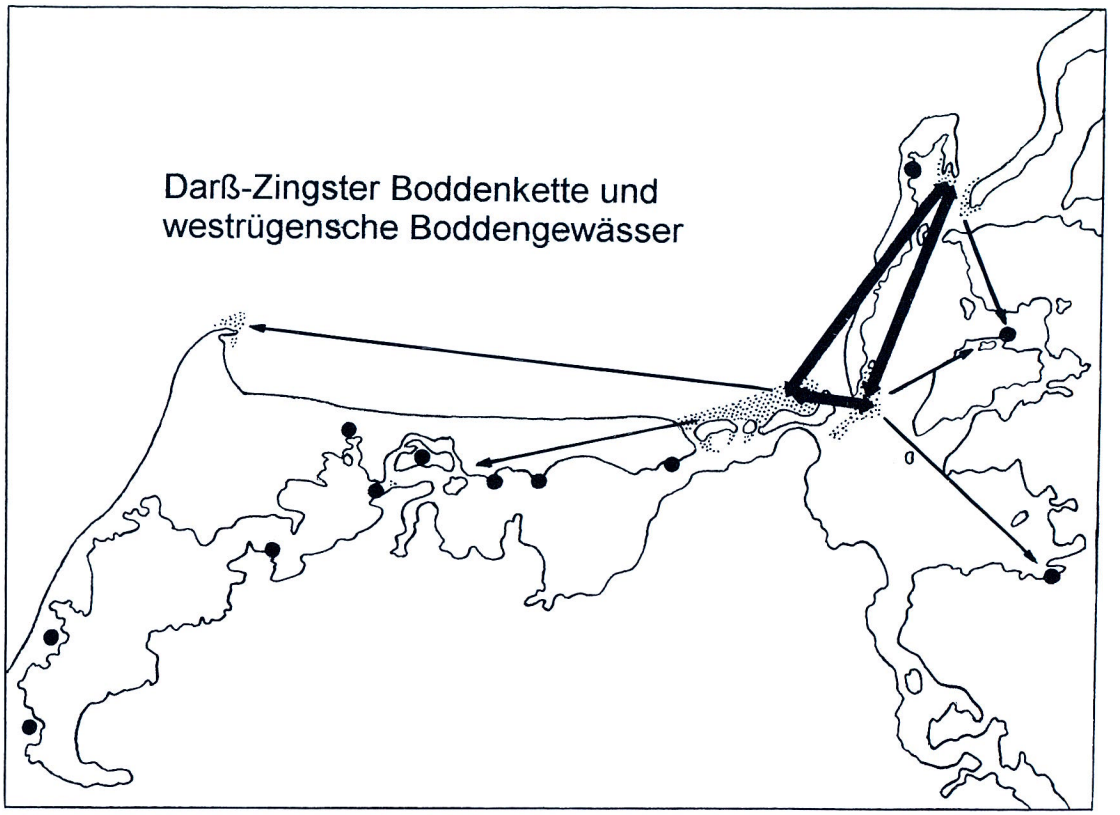


Abb. 6: Das Rastplatzmosaik im Nationalpark Vorpommersche Boddenlandschaft
Fig. 6: The feeding site mosaic of the National Park Vorpommersche Boddenlandschaft

hang interpretiert (z.B. OAG Münster 1988). Bisher wurden jedoch nur wenige Konkurrenzphänomene zwischen Alt- und Jungvögeln aus Zugrastgebieten beschrieben (z.B. VAN DER HAVE et al. 1984).

Im August 1991 fiel mir im Windwatt des Bocks eine altersabhängige Verteilung von Kiebitzregenpfeifern auf. Während Altvögel einzeln auf den trockengefallenen Sandflächen im Zentralteil des Watts nach Nahrung suchten, rasteten Jungvögel in kleinen Trupps überwiegend im Bereich flach überstauter schlickiger Uferpartien der Werderinseln und der Waldinsel Bock (Abb. 10). TOWNSHEND et al. (1984) führen mehrere Faktoren an, die in dem von ihnen untersuchten Überwinterungsgebiet territoriales Verhalten nahrungssuchender Kiebietzregenpfeifer auslösen können. Von diesen wirken auch einige im Windwatt am Bock:

- Die höher gelegenen Sandflächen fallen eher trocken als schlickige Bereiche. *Nereis diversicolor* muß dort deshalb auf der Sedimentoberfläche nach Nahrung suchen, während er in den tiefer gelegenen schlickigen Buchten filtrieren kann, solange Wasser über dem Watt steht. Im Sandwatt ist er somit in größerer Zahl für die optisch nach Beute suchenden Kiebitzregenpfeifer verfügbar.

- Die Verfügbarkeit von *Nereis diversicolor* sinkt auf den Sandflächen bei Austrocknung der Sedimentoberfläche durch Wind. Die intraspezifische Konkurrenz ist hoch.

- Auf den trockengefallenen Sandflächen werden die Kiebitzregenpfeifer nicht durch taktil nach Beute suchenden Arten gestört, die vor allem in den schlickigen Buchten den gleichen Wurm fressen.

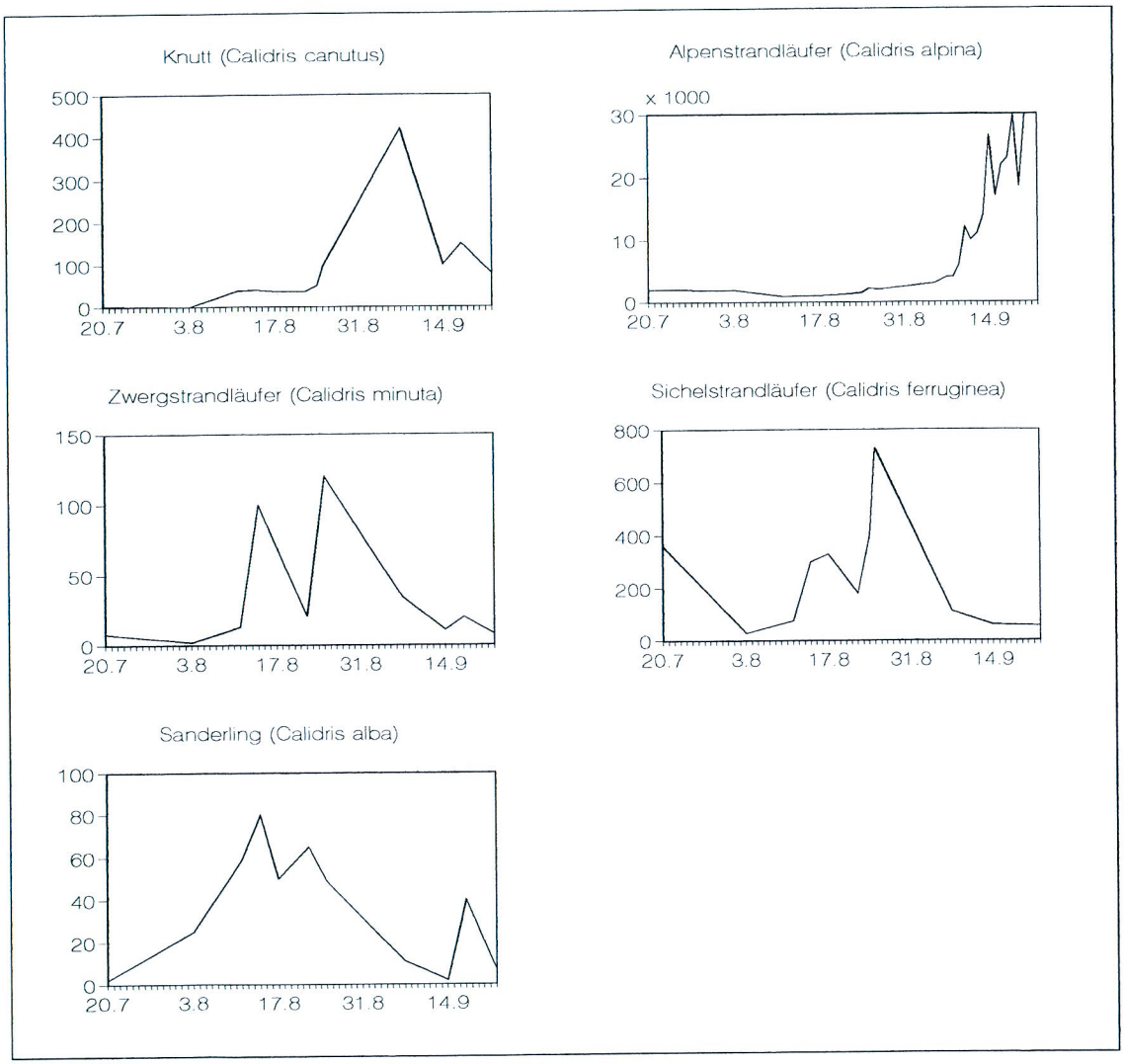


Abb. 7: Phänologie des Herbstzuges von Strandläuferarten im Windwatt des Bocks 1991

Fig. 7: The phenology of autumn migration of Calidris-species in the wind flat of Bock Island in 1991

6. Schlußfolgerungen für künftige Studien

Für künftige Untersuchungen scheint mir die Suche nach Regulationsmechanismen von Watvogeldichten in Windwatten besonders wichtig zu sein. Die südliche Ostseeküste wird vor allem von Jungvögeln als Rastgebiet genutzt (KUBE & STRUWE 1994). Die Zahl der in einer Saison durchziehenden Jungvögel hängt vom jeweiligen Bruterfolg ab. Für populationsökologische Studien leitet sich daraus die Frage ab, ob die Zahl der in einem großen Gebiet gleichzeitig rastenden Jungvögel durch den Bruterfolg oder die Kapazität des Nahrungsangebots bestimmt wird. Dabei scheint es zwischen den Arten Unterschiede in Abhängigkeit von ihrer Ernährungsstrategie zu geben. Z.B. schwanken die jährlichen Jungvogelmaxima des taktil nach Beute suchenden Alpenstrandläufers im Windwatt des Bocks zwischen 5.000 und 30.000, während die des Kiebitzregenpfeifers, der sich auf Grund seiner optischen Suchstrategie oft territorial verhält, nur zwischen 1.000 und 1.700 variieren (GRAUMANN et al. 1980, KLAFS & STÜBS 1987, KUBE & STRUWE 1994).

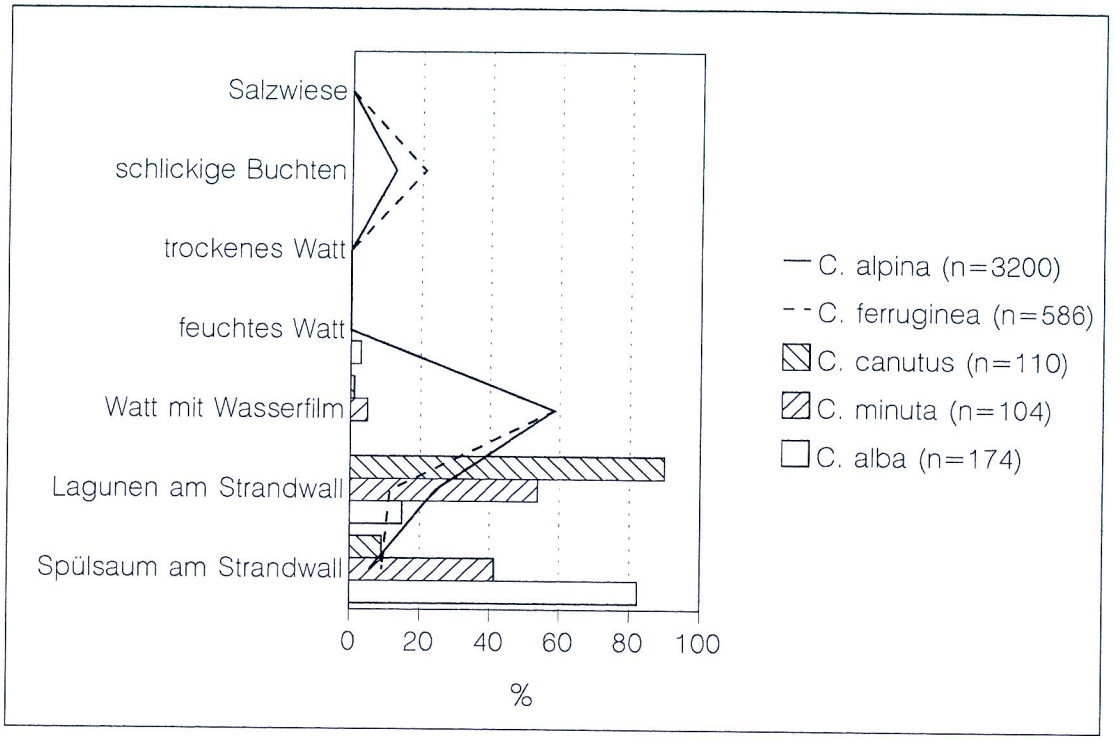
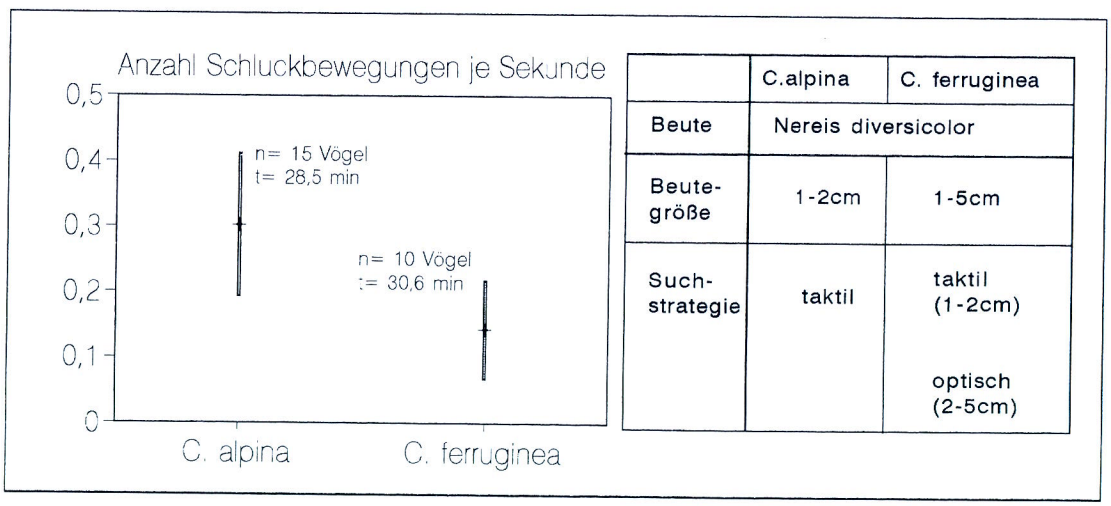


Abb. 8: Prozentuale Verteilung des Rastbestandes von Strandläuferarten auf verschiedene Rasthabitate im Windwatt des Bocks im August 1991

Fig. 8: Habitat frequency distribution of sandpipers in the wind flat of Bock Island in August 1991



	C.alpina	C. ferruginea
Beute	Nereis diversicolor	
Beute-größe	1-2cm	1-5cm
Such-strategie	taktil	taktil (1-2cm)
		optisch (2-5cm)

Abb. 9: Strategie der Nahrungssuche von Alpen- und Sichelstrandläufern im Windwatt des Bocks im August 1991. Beuteart und -größe wurden durch Beobachtung bestimmt.

Fig. 9: Feeding strategy of Dunlins and Curlew Sandpipers in the wind flat of Bock Island in August 1991. Prey species and size are determined by observation.

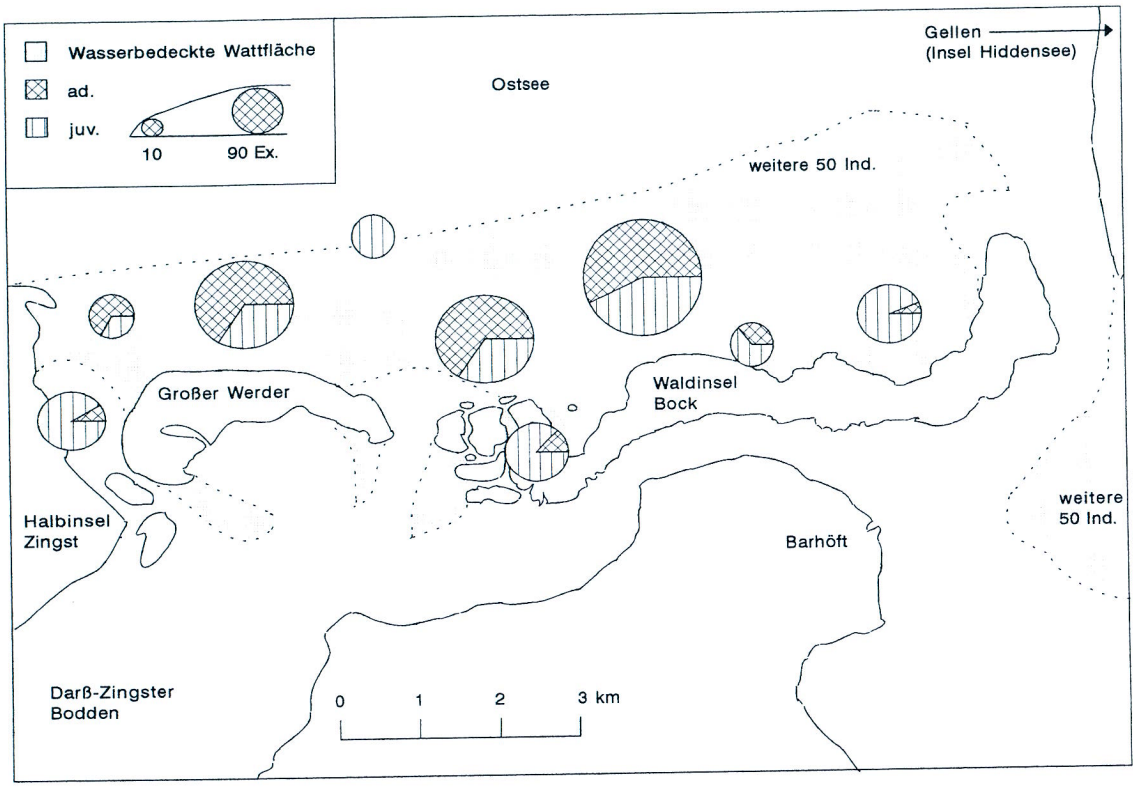


Abb. 10: Verteilungsmuster adulter und juveniler Kiebitzregenpfeifer im Windwatt des Bocks am 14. September 1991

Fig. 10: Age-related distribution of Grey Plovers in the wind flat of Bock Island on the 14th of September 1991

Ebenso interessant ist wohl die Ermittlung von Energiebilanzen von Limikolen, die auf dem Zug an der südlichen Ostseeküste rasten. Die Beantwortung dieser Frage könnte erklären, warum die meisten Altvögel die Ostsee als Rastgebiet meiden und versuchen, vom Brutgebiet direkt bis zum Wattenmeer zu ziehen (EVANS 1976). Hierzu sind vor allem Beobachtungen zu Nahrungsaufnahmeraten und zum Zeitbudget in Abhängigkeit von Wasserstandsschwankungen notwendig. Auch über die Nahrungssuche bei Nacht ist bisher nichts bekannt.

7. Summary: Aspects of feeding ecology of migrating waders along the coast of the southern Baltic

Aspects of wader feeding ecology in the Southern Baltic are described by combining data from studies of the benthic communities in two wind flats and observations of bird behaviour in the same areas in 1989-1991. The number of potential prey species is much smaller in the Southern Baltic than in tidal flats of the North Atlantic. The size of the available prey is smaller too. For larger wader species it is often impossible to find acceptable food. They mainly migrate directly from the breeding grounds to the Wadden Sea. Food availability is unpredictable for small waders because of the stochastic water level changes in wind flats. Therefore they need further feeding grounds with different feeding habitats close to the main feeding area (feeding site mosaic). Intraspecific interference seems to be of greater importance among waders with an optical searchingtechnique than for waders searching by touch. Incidents of interspecific interference have not yet been found in the Southern Baltic.

8. Schrifttum

ARNDT, E.A. (1989): Ecological, physiological and historical aspects of brackish water fauna distribution. In: RYLAND, J.S. & P.A. TAYLER (Hrsg.): Reproduction, genetics and distributions of marine organisms. 23rd European Mar. Biol. Symposium, Olsen & Olsen, Fredensborg: 327-338.

BENGTSON, S.A. & B. SVENSSON (1968): Feeding habits of Calidris alpina L. and C. minuta Leisl. (Aves) in relation to the distribution of marine shore invertebrates. Oikos 19: 152-157.

BRENNING, U. (1987): Der herbstliche Durchzug des Alpenstrandläufers (Calidris alpina) im Naturschutzgebiet Langenwerder (Wismar-Bucht/Poel). Ber. Vogelwarte Hiddensee H. 8: 4-19.

BRENNING, U. (im Druck): Das NSG Langenwerder und seine Vogelwelt, Teil II. Arch. Freunde Naturg. Mecklb..

DIERSCHKE, V. & H. KLÜHMANN (1988): Zur Nahrung nestjunger Küstenseeschwalben (Sterna paradisaea) im Naturschutzgebiet Oehe-Schleimünde. Seevögel 9: 26-27.

DRENT, R. & T. PIERSMA (1990): An exploration of the energetics of leap-frog migration in arctic breeding waders. In: GWINNER, E. (Hrsg.): Bird migration: physiology and ecophysiology. Springer Verlag, Berlin-Heidelberg: 399-412.

ERFURT, H.-J. & V. DIERSCHKE (1992): Oehe-Schleimünde - Naturschutzgebiet an der Ostseeküste Schleswig-Holsteins. Seevögel 13, Sonderheft 1.

ESSELINK, P. & L. ZWARTS (1989): Seasonal trend in burrow depth and tidal variation in feeding activity of Nereis diversicolor. Mar. Ecol. Prog. Ser. 56: 243-254.

EVANS, P.R. (1976): Energy balance and optimal foraging strategies in shorebirds: some implications for their distributions and movements in the non-breeding season. Ardea 64: 117-139.

GRAUMANN, G., D. JÄKEL, S. MÜLLER, & H. ZÖLLICK (1980): Die Vögel des NSG Bock und Hohe Düne von Pramort. Natur und Naturschutz in Mecklenburg 16: 1-104.

GOERKE, H. (1971): Die Ernährungsweise der Nereis-Arten (Polychaeta, Nereidae) der deutschen Küsten. Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh. 13: 1-50.

GOSS-CUSTARD, J. D. (1969): The winter feeding ecology of the Redshank, Tringa totanus. Ibis 111: 338-356.

GOSS-CUSTARD, J.D. (1977): The energetics of prey selection by redshank, Tringa totanus (L.), in relation to prey density. J. Anim. Ecol. 46: 1-19.

GOSS-CUSTARD, J.D. (1980): Competition for food and interference among waders. Ardea 68: 31-52.

GRATTO, G.W., M.L.H. THOMAS, & C.L. THOMAS (1984): Some aspects of the foraging ecology of migrant juvenile sandpipers in the outer Bay of Fundy. Can. J. Zool. 62: 1889-1892.

KINNE, O. (1971): 4. Salinity, 4.3. Animals, 4.3.1. Invertebrates. In: KINNE, O. (Hrsg.): Marine ecology 1,2: 683-1244.

KLAASEN, M., M. KERSTEN, & B.J. ENS (1990): Energetic requirement for maintenance and premigratory body mass of waders wintering in Africa. Ardea 78: 209-220.

KLAFS, G. & J. STÜBS (1987): Die Vogelwelt Mecklenburgs. 3. neubearb. Aufl., Gustav-Fischer-Verlag, Jena.

KOSLER, A. (1968): Distributional patterns of eulitoral fauna near the isle of Hiddensee (Baltic Sea, Rugia). Mar. Biol. 1: 266-268.

KOSLER, A. (1969): Zur Makrofauna des Eulitorals bei Hiddensee. Beitr. Meereskd. 24/25: 56-80.

KRÄGENOW, P. (1980): Ergebnisse der zentralen Limikolenfangaktion der DDR. Potsdamer Forsch., naturwiss. Reihe H.22.

KUBE, J. (1992): Das Makrozoobenthos des Windwatts am Bock - Szenario des Jahres 1991. Diplomarbeit Univ. Rostock.

KUBE, J. & G. GRAUMANN (1994): Der Mauserzug des Säbelschnäblers (Recurvirostra avosetta) im Ostseeraum. Corax 15, Sonderheft 2: 93-101.

KUBE, J., A.I. KORZYUKOV, D.N. NANKINOV, OAG Münster & P. WEBER (im Druck): The northern and western Black Sea region - the "Wadden Sea" of the Mediterranean Flyway for wader populations. In: HÖTKER, H., N.C. DAVIDSON, J. GROMADZKA, & P. TOMKOVICH (Hrsg.): European and Asian wader flyways: recent research and conservation. Wader Study Group Bull. 69, Suppl.

KUBE, J. & B. STRUWE (1994): Die Ergebnisse der Limikolenzählungen an der südwestlichen Ostseeküste 1991. Corax 15, Sonderheft 2: 4-56.

MELTOFTE, H. (1981): Danske Rastepladser for Vadefugle, Vadefugletællinger i Danmark 1974-1981. Miljøministeriet, Fredningsstyrelsen.

MUUS, B. (1967): The fauna of Danish estuaries and lagoons. Distribution and ecology of dominating species in the shallow reaches of the mesohaline zone. Medd. Danm. Fisk. og Havunders. 5: 1-316.

NORLIN, A. (1965): Zur Nahrungswahl von Limikolen in Schweden. (Beobachtungsstation Ledskär). Vogelwarte 23: 97-101.

OAG Münster (1988): Zielsetzungen und erste Ergebnisse der Internationalen Limikolenzählungen: Wegzug von Limikolen durch das Binnenland. Vogelwelt 109: 3-25.

PEER, D.L., L.E. LINKLETTER, & P.W. HICKLIN (1986): Life history and reproductive biology of Corophium volutator (Crustacea: Amphipoda) and the influence of shorebird predation on population structure in Chignecto Bay, Bay of Fundy, Canada. Neth. J. Sea Res. 20: 359-373.

PIENKOWSKI, M.W., P.N. FERNS, N.C. DAVIDSON, & D.H. WORRALL (1984): Balancing the budget: measuring the energy intake and requirements of shorebirds in the field. In: EVANS, P.R., J.D. GOSS-CUSTARD & W.G. HALE (Hrsg.): Coastal waders and wildfowl in winter. Cambridge University Press, Cambridge: 29-56.

PRATER A.J. (1981): Estuary birds of Britain and Ireland. T. & A.D. POYSER, Calton.

PROBST, S. (1992): Struktur und Dynamik benthischer Lebensgemeinschaften im lotischen und lenitischen Windwatt der Insel Langenwerder (westliche Ostsee). Staatsexamensarbeit Univ. Rostock.

REMANE, A. (1940): Einführung in die zoologische Ökologie der Nord- und Ostsee. Tierwelt der Nord- und Ostsee, 1a: 1-238.

SAMMOUR, M. (1989): Zur Struktur und Ökologie des Makrozoobenthos in Flachwassergebieten der Seevogelschutzinsel Langenwerder (Wismarer Bucht, westliche Ostsee). Diss. Univ. Rostock.

SPEAKMAN, J.R. (1987): Apparent absorption efficiencies for Redshank (Tringa totanus L.) and Oystercatcher (Haematopus ostralegus L.). Implications for the predictions of optimal foraging models. Am. Nat. 130: 677-691.

THIEME, E. (1986): Beobachtungen zum Tagesrhythmus und zum Nahrungsverhalten des Großen Brachvogels (Numenius arquata) in Eiderstedt und Nordfriesland. Corax 11: 237-239.

TOWNSHEND, D.J. (1981): The importance of field feeding to the survival of wintering male and female Curlews Numenius arquata on the Tees estuary. In: JONES, N.V. & W.J. WOLFF (Hrsg.): Feeding and survival strategies of estuarine organisms. Plenum Press, New York: 261-273.

TOWNSHEND, D.J., P.J. DUGAN & M.W. PIENKOWSKI (1984): The unsociable plover - use of intertidal areas by Grey Plovers. In: EVANS, P.R., J.D. GOSS-CUSTARD & W.G. HALE (Hrsg.): Coastal waders and wildfowl in winter. Cambridge University Press, Cambridge: 140-159.

VAN DER HAVE, T.M., E. NIEBOER & G.C. BOERE (1984): Age-related distribution of Dunlin in the Dutch Wadden sea. In: EVANS, P.R., J.D. GOSS-CUSTARD & W.G. HALE (Hrsg.): Coastal waders and wildfowl in winter. Cambridge University Press, Cambridge: 160-176.

WOLFF, W.J. (1991): The interaction of benthic macrofauna and birds in tidal flat estuaries: a comparison of the Banc d'Arguin, Mauritania and some estuaries in the Netherlands. In: ELLIOT, M. & J.P. DUCROTOY (Hrsg.): Proc. ECSA 19th Symposium; Estuaries and coasts: Spatial and temporal intercomparisons. International Symposium Ser., OLSEN & OLSEN, Viborg: 299-306.

WORRALL, D.H. (1984): Diet of the Dunlin Calidris alpina in the Severn Estuary. Bird Study 31: 203-212.
ZWARTS, L. (1978): Intra- and interspecific competition for space in estuarine bird species in a one-prey situation. Proc. XVII Intern. Ornith. Congr. (Berlin): 1045-1050.
ZWARTS, L. (1981): Habitat selection and competition in wading birds. In: SMIT, C.J. & W.J. WOLFF (Hrsg.): Birds of the Wadden Sea. Rotterdam: 271-279.
ZWARTS, L. & A.-M. BLOMERT (1992): Why knot Calidris canutus take medium sized Macoma balthica when six prey species are available. Mar. Ecol. Prog. Ser. 83: 113-128.
ZWARTS, L., A.-M. BLOMERT, B.J. ENS, R. HUPKES & T.M. VAN SPANJE (1990): Why do waders reach high feeding densities on the intertidal flats of the Banc d'Arguin, Mauritania? Ardea 78: 39-52.
ZWARTS, L. & P. ESSELINK (1989): Versatility of male Curlews (Numenius arquata) preying upon Nereis diversicolor: deploying contrasting capture modes dependent on prey availability. Mar. Ecol. Prog. Ser. 56: 255-269.
ZWARTS, L. & J. WANINK (1984): How Oystercatchers and Curlews successively deplete clams. In: EVANS, P.R., J.D. GOSS-CUSTARD & W.G. HALE (Hrsg.): Coastal waders and wildfowl in winter. Cambridge University Press, Cambridge: 69-83.