

Schilfbestände als Habitatsinseln von Vögeln¹

Heinrich Schiess, Universität Zürich

1 Einleitung

Seit einigen Jahren lenken Ökologen ihre Aufmerksamkeit vermehrt auf die biogeographischen Fragestellungen nach Zeit und Raum und nach deren Einfluss auf Flora und Fauna. Massgebliche Impulse gingen dabei von amerikanischen Autoren aus, welche die Grösse von Inseln und den Grad ihrer Isoliertheit als bestimmende Faktoren für die Anzahl vorkommender Arten erkannten. Nach R. H. MacArthur und E. O. Wilson (1963, 1967) gibt es für jede Insel, entsprechend ihrer Fläche und ihrer geographischen Lage, einen Gleichgewichtszustand, in dem sich Aussterbe- und Einwanderungsrate von Tierpopulationen die Waage halten. In diesem Gleichgewichtszustand pendelt die Artenzahl um ein konstantes Niveau. Je kleiner eine Insel ist, und je weiter entfernt sie von einer Quelle potentieller Kolonisation liegt, desto geringer ist einerseits die Wahrscheinlichkeit, dass sie gefunden und besiedelt wird; andererseits erreichen etablierte Populationen auf kleinen Inseln nur bescheidene Individuenstärken, so dass sie in vermehrtem Masse gefährdet sind, bei zufälligen Bestandesschwankungen auszusterben. Die Anzahl vorkommender Arten sinkt deshalb mit zunehmender Isolation und abnehmender Fläche.

Die Inseltheorie ist seitdem Gegenstand und Ausgangspunkt zahlreicher Untersuchungen geworden. Ihre Voraussagen wurden an Pflanzen und vielen Tiergruppen geprüft und weiterentwickelt. In einigen Arbeiten wurden gleichartige, aber voneinander isolierte Habitate auf dem Festland als Insel-Analoga aufgefasst. Die neuen Erkenntnisse wurden auch für die Planung von Reservaten eingesetzt.

Mit der hier auszugsweise vorgestellten Arbeit verfolgte ich das Ziel, die Faktoren zu beschreiben und zu erfassen, die für das Vorkommen der Brutvögel in den Schilfbeständen von Zürich- und Obersee eine Rolle spielen. Schilfbestände sind gefährdete Lebensräume, die infolge mannigfachster Ursachen immer seltener werden. Zudem sind sie von Natur aus verhältnismässig homogen und wenig variabel. Schilfröhricht stellt einen einfachen Modellfall für bedrohte natürliche und naturnahe Biotoptypen unserer Landschaft dar. Sie sind alle mehr oder weniger inselartig verteilt, und dies in ständig zunehmendem Mass. Inseltheoretische Überlegungen müssen daher auch im schweizerischen Naturschutz vermehrt berücksichtigt werden, wenn es um Bewertung und Planung potentieller Schutzgebiete geht. Neben den traditionellen Standortfaktoren war deshalb auch der Einfluss des Isolationsgrades auf die Schilfvögel zu prüfen.

Die Fragestellungen für meine Arbeit lauteten:

1. Welche ökologischen Parameter sind für die Reichhaltigkeit der Vogelwelt eines Schilfbestandes massgebend, und welche für das Vorkommen und die Häufigkeit der einzelnen Arten?
2. In welcher Weise und wie stark hängen die Vögel insbesondere von der Fläche der Schilfbestände ab?
3. Ist in diesem extremen Beispiel – hochmobile Vögel in einander nahe gelegenen Habitatsinseln – der Isolationsgrad der Schilfbestände wirklich ohne Bedeutung?

Die Untersuchung versprach überdies eine umfassende Kartierung und eine gründliche ornithologische Bearbeitung aller Röhrichtflächen der Region.

¹ Auszug aus einer Diplomarbeit (1979) am Zoologischen Institut (Ethologie und Wildforschung) der Universität Zürich; publiziert in: Eidg. Anst. forstl. Versuchswes., Ber. Nr. 321, 1989.

2 Inventarisierung der Schilfbestände

Es wurde versucht, möglichst alle im Untersuchungsgebiet liegenden Schilfflächen zu erfassen. Auf zwei Flügen (am 30. September und am 2. Oktober 1975) mit einem Sportflugzeug wurde fast das ganze Seeufer fotografiert. Im Herbst sind ökologisch unterschiedliche Zonen (Bild 1) innerhalb der homogen scheinenden Schilfbestände auch phänologisch erkennbar (G. Lang, 1969), allerdings je nach Witterungsverlauf etwas früher oder später im Jahr. Die Flughöhe über Grund betrug zwischen 400 und 500 m, so dass sich mit dem verwendeten Objektiv von 55 mm Brennweite ein Abbildungsmaßstab auf dem Film zwischen 1:7000 und 1:10 000 ergab. Um Form, Grösse und Struktur der Röhrichte genauer zu erfassen, ergänzte ich die Schrägaufnahmen durch Kartierungen und Photographien vom Ufer oder vom Boot aus. Im Seeuferbereich finden sich an manchen Orten Schilfbestände (SB), die keinen Wasseranstoss besitzen. Aufgrund dieses Kriteriums und der damit verbundenen ökologischen Verschiedenheit wurden sie von der engeren Untersuchung ausgeschlossen. Ihre Brutvögel wurden dagegen meist gleichwohl erfasst. Ebenso wurde mit schilfreicheren Riedflächen verfahren, die sich vor allem durch Dichte und Höhe der Schilfhalmel klar von den vorgelagerten Formationen (Schilftypen 1–3) unterscheiden.

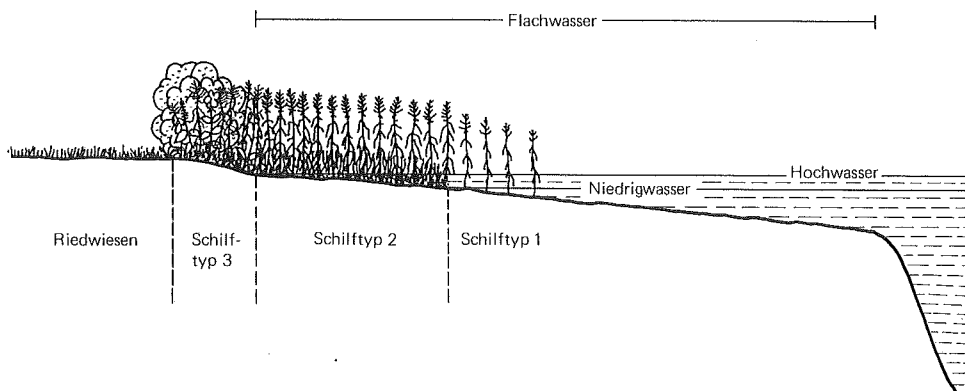


Bild 1 Vereinfachtes Profil eines naturnahen, schilfbestandenen Seeuferabschnitts. Charakterisierung der drei Schilftypen: 1 = ständig überschwemmt, Halme oft locker stehend; 2 = zeitweise überschwemmt, Grund oft schlammig, oft Dickicht alter Halme; 3 = nie überschwemmt, Vegetation vielfältiger.

Die Gesamtfläche der Schilfbestände an Zürich- und Obersee beträgt 27,4 Hektaren. Mit dem gewählten Minimalabstand von 20 m zwischen zwei als distinkt angesehenen Beständen verteilt sich diese Fläche auf 212 einzelne Objekte. Die kleinen Schilfbestände und jene mit vorwiegendem Schilftyp 1 sind in der Mehrzahl. Die Schilfbestände nehmen 23,92 km Uferlinie ein, was 25,4 Prozent der gesamten Uferlänge des Sees entspricht. Ein durchschnittlicher Schilfbestand misst 0,13 Hektaren und entlang der Uferlinie 113 m. Daraus ergibt sich bei einer mittleren Breite von 11,4 m ein mittleres Längen-/Breiten-Verhältnis von 10 : 1. Als Uferlinie wählte ich die in den amtlichen Übersichtsplänen angegebene Grenze der Uferparzellen, die mit Abweichungen von meist wenigen Metern der Wassergrenze bei mittlerem Hochwasserstand entspricht.

3 Brutvogelbestände

Im ganzen Untersuchungsgebiet wurden 1976 1816 Paare von in den Schilfbeständen brütenden Vogelarten festgestellt, die Stockente ausgenommen. Tabelle 1 vermittelt die Zahlen für die ein-

zelen Arten, Angaben über sichere Brutnachweise sowie Schätzungen für die ausserhalb der Schilfbestände brütenden und die nichtbrütenden Tiere. Diese Schätzungen sind bei einigen Arten (vor allem Stockente und Höckerschwan) sicher grob und liegen wahrscheinlich zu tief.

Tabelle 1 Die Schilfvögel des Zürich- und Obersees (1976). Kolonne 1 enthält die Anzahl Paare in den näher untersuchten Schilfbeständen, Kolonne 2 die Anzahl der Nestfunde oder Beobachtungen von Familien mit frisch geschlüpften Jungen (beim Haubentaucher nur Nester mit Eiern oder frisch geschlüpften Jungen, bei der Rohrammer auch futtertragende und verleitende Altvögel), Kolonne 3 den Prozentsatz von 2 an 1, Kolonne 4 die geschätzte Anzahl Paare, die ausserhalb der Schilfbestände brüteten, Kolonne 5 die Summe von 1 (bzw. 2: Stockente) und 4, und Kolonne 6 die geschätzte Anzahl nichtbrütender Individuen.

*: zahlreiche Aufenthalter aus den zwei Brutkolonien Chrattenholz/Lidwil und Grynau an verschiedenen Orten; °: die Stockente wurde für die engere Analyse nicht berücksichtigt.

Art	1	2	3	4	5	6
Haubentaucher	507	276	54%	10	517	430
Zwergtaucher	10	6	60%	0	10	?
Graureiher	1	1		*	1	*
Zwergdommel	1	1		0	1	0
Höckerschwan	24	24	100	35	59	70
Stockente°	?	105	?	100	200	1400
Wasserralle	9	3	33%	0	9	?
Teichhuhn	31	23	74%	0	31	5
Blässhuhn	504	484	96%	30	534	400
Rohrschwirl	3	0		0	3	?
Sumpfrohrsänger	99	1	1%	92	191	?
Teichrohrsänger	408	170	42%	15	423	?
Drosselrohrsänger	50	38	76%	0	50	?
Rohrammer	154	34	22%	43	197	?
total	1816	1166	64%			

4 Beziehungen der Standortparameter untereinander

Das Beziehungsgefüge, das nur die unabhängigen Variablen untereinander verbindet, vermittelt einen informativen Einblick in die ökologischen Wirkungssysteme innerhalb und ausserhalb der Schilfbestände. Eine aus graphischen Gründen stark vereinfachte Darstellung gibt Bild 2 wieder. Statistisch gesehen ist die Schilffläche der zentrale Parameter. Mit ihr stehen am meisten andere Faktoren in unmittelbarer Verbindung. Der kausale Angelpunkt des ganzen Netzes muss jedoch in der rechten oberen Ecke des Schemas gesucht werden. Hier finden sich einige sehr grundlegende Korrelationen, etwa jene zwischen der Schilffläche im 1-km-Radius und der topographisch bedeutungsvollen Flachwasserbreite, und jene zwischen der Schilffläche im 1-km-Radius und der Zivilisationsdichte. Diese Beziehungen weisen deutlich darauf hin, dass bei geeigneter lokaler Topographie gleich mehrere und grössere Schilfbestände gehäuft auftreten, und darauf, dass für die Existenz von Schilfbeständen positive oder negative Faktoren jeweils nicht unabhängig voneinander auftreten. Vielmehr sind günstige Gegebenheiten und abträgliche Einflüsse, auch solche von seiten des Menschen, «geklumpt» verteilt. Als Mittlerin zwischen diesen fundamentalen Zusammenhängen und der Schilffläche – und damit vielen weiteren sekundären Parametern – fungiert die Distanz zum nächsten grossen Schilfbestand.

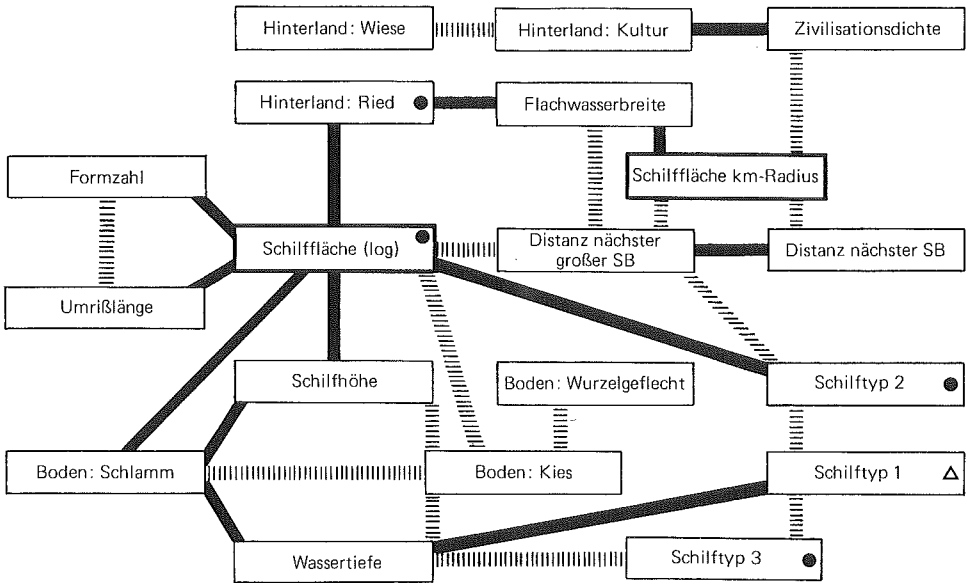


Bild 2 Beziehungsgefüge der unabhängigen Variablen untereinander. Die Darstellung ist aus graphischen Gründen vereinfacht und auf Korrelationen beschränkt, deren Koeffizient r mehr als $\mp 0,3$ beträgt. Dies entspricht einem F-Wert von etwa 20,0. Solide Balken bezeichnen positive, gestrichelte negative Korrelationen. Schwarze Punkte bedeuten eine positive Korrelation mit der Habitatdiversität, das leere Dreieck eine negative.

Der Einfluss einer flachen topographischen Situation erstreckt sich auch auf das Hinterland der Schilfbestände, wo sie die Zivilisation fernhält und die Anwesenheit von Riedland begünstigt. Der gleichzeitigen Wirkung der Topographie auf Schilffläche ($r = 0,2558$) und «Hinterland:Ried» verdanken diese beiden Parameter wohl einen Teil ihrer positiven Beziehung. Es sind aber auch direkte Mechanismen denkbar, etwa die gegenseitige Abschirmung gegenüber Einflüssen vom Land beziehungsweise vom Wasser her. Eine weitere bemerkenswerte Korrelation ist jene zwischen Schilffläche und Formzahl. Sie besagt, dass grosse Schilfbestände langgestreckt sind, was nicht unbedingt zu erwarten war. Dieser Befund hebt deutlich die lineare Natur der Schilfröhrichte hervor.

Ein anderer Komplex von Parametern ist jener, der die Bodenbeschaffenheit und die allgemeine Produktivität des Standortes betrifft. Kiesige Partien tragen kleinere Schilfbestände mit niedrigeren Halmen, die weniger weit vom Ufer weg ins Wasser vordringen. Gegenspieler von Kies ist Schlamm, der mit Schilffläche, Schilfhöhe und Wassertiefe positiv korreliert ist. Allerdings ist hier schwer entscheidbar, welcher Faktor die Ursache des andern ist. Ein eutropher, schlammiger Standort fördert nicht nur das Schilfwachstum, sondern umgekehrt unterstützt die Strömungsarmut im Innern eines grossen Schilfbestandes auch die Anhäufung von organischem Material. Demgegenüber kann jedoch ein Schilfbestand in einer übermässig eutrophierten Bucht unter den vielfältigen Erscheinungen des «Schilfsterbens», wie Faulschlammabildung und Sauerstoffmangel, Sklerenchymschwäche, Algenkrägen usw. leiden. Dies ist z.B. im östlichen Teil von SB 190 (Rapperswil) der Fall, wo Schilftyp 1 bereits vor mindestens 20 Jahren verschwunden ist.

Die Habitatdiversität innerhalb der Schilfbestände ist hoch mit der Schilffläche korreliert ($r = 0,6837$). Dies beruht wohl hauptsächlich auf dem Verhalten des verhältnismässig seltenen Schilftyps 2, der seinerseits stark von der Schilffläche abhängt (Bild 2). Dagegen herrscht Schilftyp 1 in

kleinen Schilfbeständen häufig allein, so dass sich mit der Habitatdiversität eine negative Korrelation einstellt.

5 Beobachtungen zu Einzelarten

Zwergtaucher und Zwergdommel

Die Verbreitung des Zwergtauchers lässt eine Häufung von Brutpaaren in Deltas erkennen, die sich in den erfassten Standortparametern nur unvollständig ausdrückt. Nach K. M. Bauer und U. N. Glutz (1966) bevorzugt der Zwergtaucher «kleinere verlandende Teiche und Weiher und entsprechende Uferzonen grösserer Gewässer». Diesen Ansprüchen kommen die typischerweise kleinräumig und reich strukturierten Deltas offenbar besonders entgegen. Bezeichnenderweise lagen die nachgewiesenen Nistterritorien, mit einzelnen Ausnahmen, in beinahe abgeschnittenen Buchten oder hinter vorgelagerten Nehrungen. Zudem scheint ein starker Zusammenhang mit dem Futterangebot zu bestehen. Der Zwergtaucher frisst «grösstenteils Insekten und deren Larven (besonders zur Brutzeit)» (K. M. Bauer und U. N. Glutz, 1966). Die erwähnten Deltabereiche erwiesen sich in einer Nebenuntersuchung (vgl. H. Schiess, 1979) als die mit Abstand an Libellenarten reichsten Uferabschnitte des Sees: An der Linthkanal-Mündung (SB 139–149) wurden 16 Arten festgestellt, im Lachener Horn (SB 114 und 115) 13 Arten, in den übrigen Schilfbeständen hingegen stets weniger als 10 und meist sogar nur 1 bis 2.

Solche strukturreichen Schilfbestände scheint auch die Zwergdommel vorzuziehen. Das einzige festgestellte Paar im Lachener Horn stützt diese Annahme, die im übrigen aus den Literaturangaben abgeleitet werden kann. Wahrscheinlich spielen jedoch für diese Art neben dem Nahrungsangebot vor allem in das Röhricht eingesprengte oder daran angrenzende Weidenbüsche eine wichtige Rolle.

Sumpfrohrsänger und Rohrammer

Die Territorien von Sumpfrohrsänger und Rohrammer sind in den Schilfbeständen nicht homogen über die ganze Fläche verteilt, auch wenn bedeutende Anteile der nicht überschwemmten Schilftypen vorhanden sind. Vielmehr drängen die Reviere sich im trockensten Teil des Röhrichts zusammen und reihen sich entlang der landwärtigen Schilfgrenze in mehr oder weniger regelmässigen Abständen auf. Beide Arten zählen nicht zu den eigentlichen Schilfröhrichtspezialisten, sind aber im Untersuchungsgebiet – und besonders im Bereich der ausgedehnten, gut gepflegten, hochstauden- und gebüscharmen Riedwiesen – weitgehend auf die engste Nachbarschaft der Schilfbestände als Brutplatz angewiesen. Der Übergang zwischen Schilf und Ried bietet optimal erhöhte Singwarten und erfüllt damit eine wichtige Bedingung, welche die Rohrammer an ihr Territorium stellt. Der Sumpfrohrsänger besiedelt innerhalb der Schilfbestände vor allem Stellen mit Büschen, Brennesselfluren oder Rohrglanzgras-Bestände.

Teich- und Drosselrohrsänger

Aus der Revierkartierung ergaben sich deutliche Hinweise auf eine territoriale Konkurrenz zwischen Teich- und Drosselrohrsänger. Zwar besteht eine im allgemeinen deutliche ökologische Sonderung der beiden Arten, indem der Drosselrohrsänger ausschliesslich in der äussersten Zone über tiefem Wasser baut, der Teichrohrsänger jedoch die Übergangszone zwischen Schilftyp 1 und Schilftyp 3 bevorzugt. Im SB 118, einem der charakteristischen Drosselrohrsänger-Habitate, bleibt die Paarzahl des Teichrohrsängers hinter dem Erwartungswert aus den Regressionen zurück: erwartet werden 13, festgestellt wurden lediglich 7 Paare. Nach Pater J. Heim (mündliche Mitteilung) ist das Verhältnis der beiden Arten dort regelmässig etwa 1:2 zu Gunsten des Drosselrohrsängers, von dem 12 Paare registriert wurden. Das Verteilungsmuster der Territorien im SB 62 (Steinfabrik Pfäffikon) legt folgende Deutung nahe: Wo der Schilfstreifen eine bestimmte Breite (ungefähr 15 m) unterschreitet, verdrängt der Drosselrohrsänger den Teichrohrsänger auch

aus den landwärtigen Bestandteilen. Dieses Beispiel darf als Hinweis dafür gewertet werden, dass interspezifischer Wettbewerb im Gesamtbild der auf eine Art wirkenden ökologischen Faktoren unter Umständen von spürbarem Einfluss sein kann (vgl. J. M. Diamond, 1975). In diesem Zusammenhang ist auch die Beobachtung bemerkenswert, dass sich Blässhuhn und Haubentaucher in den minimalen und an Nistmaterial auffallend armen Schilfbeständen des untersten Seeteils gegenseitig regelmässige Baustoffe von angefangenen Nestern stehlen.

6 Zusammenfassung

Im Sommer 1976 wurden mit Hilfe von Revierkartierungen und Nestersuche die in den 212 vorher inventarisierten Schilfbeständen von Zürich- und Obersee brütenden Vögel erfasst. Im ganzen wurden 1816 Paare von 13 Arten ausgewertet. Es sind dies, in der Reihenfolge abnehmender Häufigkeit: Haubentaucher, Blässhuhn, Teichrohrsänger, Rohrammer, Sumpfrohrsänger, Drosselrohrsänger, Teichhuhn, Höckerschwan, Zwergtaucher, Wasserralle, Rohrschwirl, Graureiher und Zwergdommel.

Die im Vergleich mit der sie umgebenden Landschaft homogenen und scharf abgegrenzten Schilfröhrichte wurden als Biotopinselfen aufgefasst. Die Anzahl Arten, Diversität, Paarwertsumme (ein einfacher Index, der die regional seltenen Vogelarten stark bewertet) und die Anzahl Paare der Vögel in den Schilfinselfen wurden mit schrittweisen multiplen Regressionen auf die Einflüsse von 24 Standortparametern, darunter Schilffläche und Isolationsgrad des Schilfbestandes, geprüft.

Die Schilffläche erwies sich als die stärkste, einzelne unabhängige Variable. Die meisten Paarzahlen, die Gesamtpaarzahl und die Paarwertsumme sind mit ihrem Absolutwert eng korreliert, die Artenzahl weist die stärkste Korrelation mit der Wurzelfunktion der Fläche auf und die Diversität mit ihrem Logarithmus. Die Steigung der doppeltlogarithmischen Artenzahl/Areal-Korrelation beträgt 0,380, abzüglich der Einflüsse anderer unabhängiger Faktoren 0,274.

Dagegen spielt die Isolation eine untergeordnete Rolle; ausser der Schilffläche zeigen noch fünf weitere Standortfaktoren mehr signifikante Korrelationen zu den abhängigen Variablen als eines der drei Isolationsmasse. Artenzahl und Diversität stehen in negativer Beziehung mit der «Distanz zum nächsten grossen Schilfbestand». Die Vogelpopulationen der Schilfinselfen können aufgrund der räumlichen Dimensionen und ihrer eigenen Mobilität nicht im gleichen Mass voneinander getrennt sein, wie die Faunen der tropischen Archipele, deren Studium die Entwicklung der Inseltheorie förderte. Sechs verschiedene Hypothesen werden genannt, die eine Erklärung zu den beobachteten Isolationseffekten liefern könnten. Ihre analytische Prüfung wird durch die komplexen Interkorrelationen erschwert, die insbesondere Schilffläche und Isolation mit den übrigen ökologischen Faktoren verbinden.

Acht der erfassten ökologischen Parameter (ausser Fläche und Isolation) leisten signifikante Beiträge zur Erklärung der abhängigen Variablen; die wichtigsten sind die röhrichtinterne Habitatdiversität, die Anwesenheit von Riedwiesen im Hinterland der Schilfbestände, die Bodenbedeckung durch Schilftorf, die Länglichkeit der Bestände und die Breite der Flachwasserzone (alle positiv korreliert).

Aufgrund der genauen Flächenangaben für die Schilfbestände kann für jede der häufigeren Vogelarten das Minimumareal (Tab. 2) angegeben werden. Ebenso lässt sich der Anteil der von einer Art besiedelten Schilfbestände in Abhängigkeit von deren Fläche ermitteln (sogenannte Inzidenzkurven, J. M. Diamond, 1975), und es lässt sich eine Fläche (F_{50}) abschätzen, bei der 50 Prozent der Schilfbestände von der fraglichen Vogelart besiedelt sind.

Drei Gruppen von wertvollen Schilfbeständen können unterschieden werden. Sie zeigen jeweils charakteristische Züge und beherbergen bis zu einem gewissen Grade auch eigene typische Vogelfaunen. Aufgrund der Untersuchungsergebnisse lassen sich Empfehlungen für den Naturschutz am Zürich- und Obersee formulieren.

Tabelle 2 Minimumareal und Halbwertfläche (F_{50}) in m^2 für die Vögel in den Schilfbeständen des Zürichsees. Klammern bedeuten, dass entweder die Angabe ungenau ist (Blässhuhn) oder dass die Art zu selten ist für eine gesicherte Aussage.

	Minimum- areal	Halbwerts- fläche F_{50}
Wasservögel		
Blässhuhn	(10)	(20)
Haubentaucher	40	500
Teichhuhn	650	3 000
Höckerschwan	71	20 000
Zwergtaucher	2 690	(10 000)
Wasserralle	3 500	(10 000)
Singvögel		
Teichrohrsänger	70	350
Rohrammer	50	1 300
Sumpfrohrsänger	200	2 000
Drosselrohrsänger	170	4 500

7 Literatur

- Bauer, K.M., Glutz von Blotzheim, U.N., 1966: Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bd. 1, Akademische Verlagsgemeinschaft, Wiesbaden.
- Diamond, J.M., 1975a: Assembly of species communities. In: Cody, M.L., Diamond, J.M., (eds): Ecology and evolution of communities, S. 342–444, Harvard Univ. Press, Cambridge.
- Lang, G., 1969: Die Ufervegetation des Bodensees im farbigen Luftbild. Landesk. Luftbildauswertung im mitteleuropäischen Raum 8 : 1–74.
- MacArthur, R.H., Wilson, E.O., 1963: An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution* 17 : 388–403.
- MacArthur, R.H., Wilson, E.O., 1967: The theory of island biogeography. 203 S., Princeton Univ. Press, Princeton N.J.
- Schiess, H., 1979: Gedanken zum Naturschutz an Zürich- und Obersee. In: 52. Jber., 1978, Verband zum Schutze des Landschaftsbildes am Zürichsee, S. 11–37.