

Zeitschrift: Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft in Bern
Herausgeber: Naturforschende Gesellschaft in Bern
Band: 56 (1999)

Artikel: Die Auswirkungen von Freizeitaktivitäten und Flugbetrieb auf Ethologie und Ökologie der Ringelgans im Wattenmeer
Autor: Stock, Martin
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-318617>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 02.05.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

MARTIN STOCK*

Die Auswirkungen von Freizeitaktivitäten und Flugbetrieb auf Ethologie und Ökologie der Ringelgans im Wattenmeer

Das Wattenmeer ist ein international bedeutsames Feuchtgebiet mit herausragender Bedeutung als Rast-, Nahrungs-, Mauser- und Brutgebiet für Wat- und Wasservögel des ostatlantischen Zugweges (EXO 1994, RÖSNER et al. 1995). Der Lebensraum dieser Vögel im Wattenmeer wird jedoch zunehmend von einer Vielzahl menschlicher Aktivitäten in Anspruch genommen (STOCK et al. 1994a, 1996). Welche Folgen dies für Vögel im Wattenmeer haben kann, ist Gegenstand dieser Arbeit.

Die Untersuchungen wurden exemplarisch an der Ringelgans *Branta bernicla bernicla* durchgeführt, die im Herbst und im Frühjahr auf dem Weg- und Heimzug mit der gesamten palaearktischen Population im Wattenmeer anzutreffen ist. Im Herbst kommen die Gänse aus den sibirischen Brutgebieten zurück und ernähren sich einige Wochen von den Seegraswiesen der eulitoralen Wattflächen, bevor sie in die Überwinterungsgebiete im südwestlichen Teil des Wattenmeeres sowie an die Küsten von England und Frankreich weiterziehen. Im Frühjahr nutzen diese Gänse die Salzwiesen des Wattenmeeres, um sich dort die notwendigen Körperreserven für den Heimzug anzufressen (BERGMANN et al. 1994).

Um die Beeinflussung der Vögel durch verschiedenartige und verschieden häufige Störreize zu beurteilen, wurden die Untersuchungen in unterschiedlich intensiv und häufig beeinflussten Gebieten und daher unter unterschiedlichen Belastungssituationen durchgeführt. Die Gebiete unterscheiden sich fast ausschliesslich im Ausmass anthropogener Aktivitäten. Dieser Ansatz entspricht daher weitgehend einem Experiment unter Naturbedingungen.

1. Grundsätzliches zum Vorgehen

Das umweltbezogene Verhalten von Individuen ist für den Beobachter die Schlüsselgrösse, um Reaktionen der Tiere auf Aussenreize zu erfassen. Wie gut den Individuen die Auseinandersetzung mit ihrer Umwelt gelingt, kann anhand von Fitnessparametern und am Fortpflanzungserfolg abgelesen werden.

* Adresse des Autors: Dr. MARTIN STOCK, Nationalparkamt Schleswig-Holsteinisches Wattenmeer, Schlossgarten 1, D-25832 Tönning

2. Vergleichende Ganztagesbeobachtungen an Ringelgänsen

Die Untersuchungen fanden 1990 bis 1992 im Nationalpark «Schleswig-Holsteinisches Wattenmeer» während des Frühjahrszuges der Ringelgänse, jeweils in der Zeit von Anfang März bis Ende Mai, auf einer Salzwiese in Westerhever und vor dem Norderheverkoog statt (vgl. STOCK et al. 1995). In beiden Gebieten wurde von je zwei Beobachtern ein Trupp Ringelgänse vom Einflug auf den Nahrungsgründen in der Morgendämmerung bis zum Abflug in der Abenddämmerung zu den Rastplätzen auf dem Watt beobachtet. In der Regel gelang es, einen Trupp über den ganzen Tag zu verfolgen. In Abständen von 5–15 Minuten wurde das Verhalten von 200–300 Individuen aus einem Gänsetrupp nach der Scan-Sampling-Methode von ALTMAN (1973) ermittelt. Wir haben 8 Verhaltensweisen unterschieden: Fressen, Laufen, Schwimmen, Rasten, Aufmerken, Aggression, Putzen und Trinken. Zusätzlich wurden alle Flugbewegungen zeitlich und räumlich festgehalten und deren Dauer gemessen. Während der Beobachtungen wurden jeder in Betracht kommende Störreiz (zur Begriffsproblematik siehe STOCK et al. 1994b) und die Reaktion der Gänse darauf erfasst. Drei Kategorien wurden unterschieden:

1. Die Gänse fliegen auf oder der überwiegende Teil des Trupps sichert auffällig; es ist keine eindeutige Ursache erkennbar. Diese Klasse kann sowohl spontane Ortswechsel als auch Flüge aufgrund von uns nicht erkannter Störreize beinhalten.
2. Die Gänse fliegen auf oder der überwiegende Teil des Trupps sichert auffällig; es ist eine eindeutige Ursache erkennbar. Wir sprechen von störreizbedingten Reaktionen.
3. Die Gänse zeigen keine Reaktion auf einen für den Beobachter wahrnehmbaren anthropogenen Reiz.

Diese Messungen erlauben uns, die Untersuchungsgebiete hinsichtlich der Häufigkeit des Auftretens von natürlichen und anthropogenen Einflüssen zu vergleichen und die Reaktion der Gänse auf die unterschiedliche anthropogene Beeinflussung der Untersuchungsgebiete zu beschreiben.

Die Habitats- und Vegetationsverhältnisse beider Gebiete entsprachen sich. Hinsichtlich der menschlichen Nutzungen – hauptsächlich durch Fremdenverkehr und Sportflugbetrieb – waren jedoch grosse Unterschiede vorhanden. Westerhever ist für den Fremdenverkehr erschlossen und mit seinem Leuchtturm und der vorgelagerten Sandbank ein beliebtes Ausflugsziel an der Westküste von Schleswig-Holstein. An manchen Tagen lockt das attraktive Gebiet bis zu 1000 Besucher an. Das mittlere Besucheraufkommen ist im März noch gering, steigt aber mit Beginn der Osterferien schnell an. Das Gros der Besucher hält sich in den Vormittags- und Nachmittagsstunden in der Salzwiese auf. Die Salzwiese vor dem Norderheverkoog liegt abseits touristischer Nutzung und ist nicht von Wegen durchzogen oder durch solche begrenzt.

3. Die sichtbaren Reaktionen der Gänse

Die Anzahl störreizbedingter Reaktionen der Gänse in Form von Aufmerken oder Auffliegen unterschied sich folglich deutlich: In Westerhever waren 0,7 Reaktionen pro Stunde zu verzeichnen, vor dem Norderheverkoog nur 0,3.

Flugverkehr spielte in beiden Gebieten eine bedeutende Rolle. In Westerhever wurden 37% aller registrierten Reaktionen durch Flugbetrieb verursacht. Im Norderheverkoog waren es 48%. Freizeitaktivitäten stellten die zweithäufigste Ursache der störreizbedingten Reaktionen dar. In Westerhever waren es 47%, im Norderheverkoog 19%. Unter den natürlichen Reizen waren Vögel (z.B. Möwen, Greifvögel, Graureiher) die häufigste Ursache für ein Aufmerken oder Auffliegen. Ihr Anteil schwankt zwischen 15% in Westerhever und 33% im Norderheverkoog.

Der Anteil auffliegender Gänse am Gesamttrupp war am geringsten, wenn die Reaktion von einem Kraftfahrzeug verursacht wurde (56%). Er war am grössten, wenn die Vögel infolge eines überfliegenden Hubschraubers aufflogen (84%).

Die Gänse flogen wegen Personen nur für eine relativ kurze Zeit auf (69 s), wegen Hubschraubern mit 116 s am längsten. Die Zeitspanne zwischen Landung und Wiederaufnahme der Nahrungssuche war am geringsten, wenn das Auffliegen von anderen Vögeln, und am grössten, wenn es von Hubschraubern verursacht wurde. Die Zeitspanne war um so grösser, je länger die Flugzeit war. Betrachtet man die gesamte Reaktionsdauer (Flugzeit und Zeit bis zur Nahrungsaufnahme) der Gänse bei unterschiedlichen Reizen, so wird die Wirkung der Hubschrauber besonders deutlich (Abb. 2).

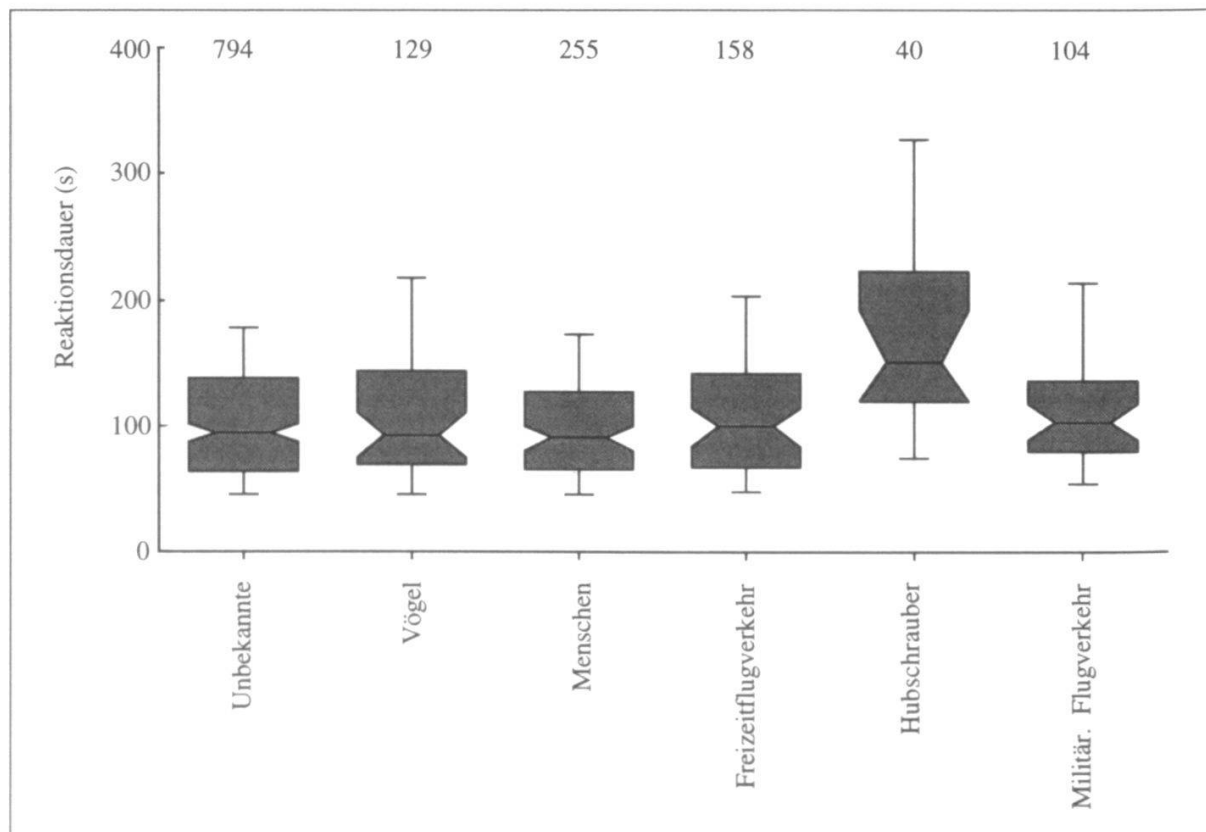


Abbildung 2: Reaktionsdauer von Ringelgänsen bei unterschiedlichen Störreizen. Die Ereignisse aus allen Untersuchungsgebieten und allen Jahren sind zusammengefasst worden. Die Zahlen über den Box-Plots geben die jeweilige Stichprobengrösse an.

4. Auswirkungen auf das Aktivitätsmuster

Ein Störreiz bewirkte nicht nur eine unmittelbar sichtbare Reaktion der Gänse in Form von Auffliegen, sondern auch eine längerdauernde Veränderung ihres Aktivitätsbudgets (Abb. 3). In den ersten 20 Minuten nach einem Störreiz war der Anteil der Nahrungsaufnahme am Gesamtbudget der Gänse im Vergleich zum Tagesmittel signifikant um 10% reduziert, während die Anteile der Verhaltensweisen Aufmerken, Lokomotion an Land und Ruhen signifikant erhöht waren. In der darauf folgenden Zeit nahm der Anteil der Nahrungsaufnahme stetig zu und näherte sich asymptotisch einem Grenzwert von etwa 85%.

Im von Menschen relativ gering beeinflussten Vorland vor dem Norderheverkoog zeigten die Gänse bezüglich Einflugzeitpunkt auf der Salzwiese, Nahrungsaufnahme, Rasten und Schwimmen ein gezeitenabhängiges Aktivitätsmuster. $50,8 \pm 12,7\%$ der Zeit wurden im Mittel für die Nahrungssuche aufgewendet. Nahrungssuche fand auf der Salzwiese und im Watt statt. Im stark von Menschen frequentierten Vorland vor Westerhever zeigten die Gänse ein Aktivitätsmuster, das vom Hell-Dunkel-Wechsel gesteuert war. $66,0 \pm 7,3\%$ der Zeit wurden im Mittel für die Nahrungsaufnahme aufgewendet. Diese fand fast ausschliesslich auf der Salzwiese statt.

Vergleicht man die Aktivitätsmuster der Gänse aus beiden Untersuchungsgebieten und sieht man das Verhalten der Gänse aus dem Norderheverkoog als ein weitgehend natürliches an, so ergibt sich folgendes Bild (Abb. 4). Im stark von Tourismus und Flugverkehr beeinflussten Vorland von Westerhever wurde deutlich mehr geflogen

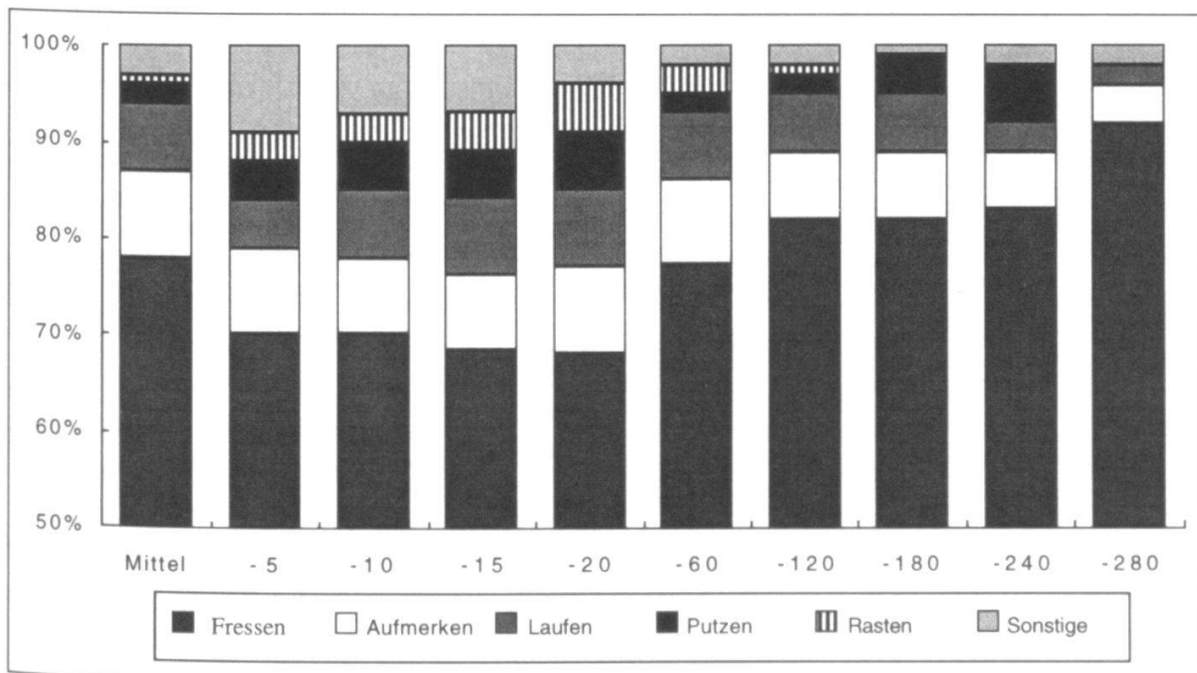


Abbildung 3: Zeitlicher Verlauf des Verhaltens von Ringelgänsen nach einem Störreiz. Die erste Säule stellt den Mittelwert aller Beobachtungsdaten dar. Die nachfolgenden Säulen zeigen die Anteile der einzelnen Verhaltensweisen im entsprechenden Zeitraum nach einem Störreiz (Minuten; -5 = bis 5 Minuten nach Reiz).

(46%) und gefressen (30%). Verhaltensweisen wie Interaktionen und Sichern traten ebenfalls vermehrt auf. Dieser Mehraufwand ging zu Lasten anderer Aktivitäten. Es wurde wesentlich weniger gerastet und sich geputzt. Die Lokomotion war während des Fressens eingeschränkt.

Die Ringelgänse verhielten sich in beiden Untersuchungsgebieten unterschiedlich und zeigten Differenzen im Zeit-Aktivitäts-Budget. Die Nahrungssuche nahm in beiden Gebieten den grössten Zeitanteil in Anspruch. In Westerhever nahm der prozentuale Anteil der Nahrungssuche am Gesamtbudget im Verlauf des Frühjahres vom März ($63,0 \pm 9,5\%$) bis zum Mai ($68,2 \pm 5,7\%$) nur unbedeutend zu. Vor dem Norderheverkoog hingegen war ein steiler Anstieg bezüglich der Zeitanteile der Nahrungssuche im Verlauf des Frühjahres zu verzeichnen. Im März betrug er $39,7 \pm 11,8\%$, im April $48,1 \pm 10,4\%$ und im Mai $64,6 \pm 3,7\%$.

Ungeachtet der unterschiedlichen Aktivitätsmuster und Zeit-Aktivitäts-Budgets der Gänse in den beiden Untersuchungsgebieten war die Massenzunahme, ermittelt anhand eines Konditionsindexes der Gänse, in beiden Gebieten vergleichbar. Dieser Index stieg bei den Gänsen in Westerhever im Mittel von 0,9 im März über 2,0 im April auf 3,0 im Mai an. Vor dem Norderheverkoog stieg er von 1,2 im März über 1,5 im April auf 3,1 im Mai an. Wir gehen davon aus, dass die Gänse mit gleichen Ausgangsbedingungen den Zug in die Brutgebiete angetreten haben. Auch der Fortpflanzungs-

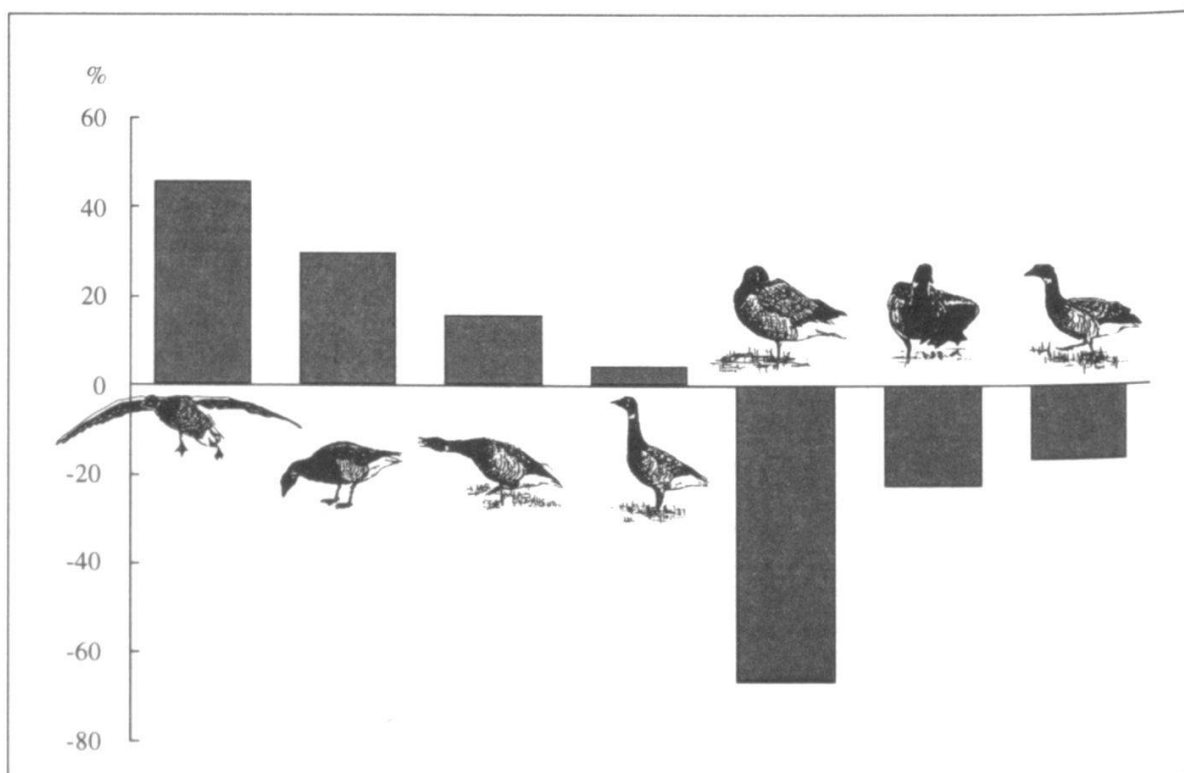


Abbildung 4: Vergleich der Aktivitätsanteile der Ringelgänse aus Westerhever und dem Norderheverkoog. Dargestellt sind die relativen Abweichungen der Verhaltensweisen Fliegen, Nahrungssuche, Interaktionen, Aufpassen, Rasten, Komfortverhalten und Lokomotion der Gänse aus dem Vorland in Westerhever zu denen aus dem Norderheverkoog.

erfolg der Gänse, gemessen am Jungvogelanteil im Herbst des gleichen Jahres, war für beide Gebiete vergleichbar. Er betrug bei den Gänsen auf der Salzwiese von Westerhever 33,0% und bei den Gänsen auf der Salzwiese vor dem Norderheverkoog 40%. Der Unterschied war nicht signifikant (Mann-Whitney-U-Test; $p = 0,29$).

5. Auswirkungen auf das Energiebudget

Die Untersuchungen an Ringelgänsen haben gezeigt, dass die Gänse auf Beeinträchtigungen durch Spaziergänger, Sportflugzeuge und andere Störreize überwiegend durch ein kurzfristiges Auffliegen reagierten, aber mit zunehmendem Besucheraufkommen in einem der untersuchten Gebiete mehr und mehr in ruhige Salzwiesenbereiche auswichen. Sie mieden das Untersuchungsgebiet aber nicht (STOCK et al. 1995). Sie reagierten mit räumlichen Verschiebungen und solchen im Aktivitätsbudget, zeigten im Gegensatz zu den Gänsen in dem wenig beeinflussten Vergleichsgebiet kein zeitenabhängiges Verhalten und nutzten einen grösseren Teil des Tages für die Nahrungsaufnahme (STOCK & HOFEDITZ 1996). Aufgrund der geschilderten Verhaltensänderungen ist zu vermuten, dass die Gänse die tägliche Energieaufnahme erhöhen und möglicherweise ihre Energieausgaben vermindern können. Da die Ringelgänse im Untersuchungsgebiet in Westerhever Zeitverluste bei der Nahrungsaufnahme unmittelbar nach dem Störreiz durch eine Erhöhung des Anteils der Nahrungsaufnahme am Gesamtbudget kompensieren, können sie möglicherweise die durch das Auffliegen gestiegenen Energieausgaben durch zusätzliche Nahrungsaufnahme und das Einsparen von Energie bei anderen Verhaltensweisen ausgleichen und einen ausreichenden Energieüberschuss für die Reservestoffanlagerung «erwirtschaften». Dies ist jedoch nur bis zu einer bestimmten Grenze möglich. Die Gänse sollten das Gebiet verlassen, wenn dieser Grenzwert überschritten ist.

Wir haben die Energiebudgets der Gänse anhand der Time-Energy-Budget-Methode (WEATHERS et al. 1984, GOLDSTEIN 1988), der Abschätzung der täglichen Energieaufnahme anhand der täglich produzierten Kotmenge und der Verdaulichkeit der Nahrung (z.B. EBBINGE et al. 1975) berechnet. Diese Methoden erlauben es, einzelne Komponenten des Energiebudgets zu identifizieren und die energetischen Konsequenzen möglicher Verhaltensunterschiede abzuschätzen. Die weitgehend zeitgleiche Datenerhebung in beiden Gebieten und die Verwendung gleicher Basisdaten ergibt für die Kalkulation der Energiebudgets eine hohe methodische Übereinstimmung und relative Genauigkeit. Der Vergleich der Energiebudgets setzt aber dennoch voraus, dass die Fehlergrösse der geschätzten und der gemessenen Variablen bei der Kalkulation des Budgets hinreichend genau definiert werden. Eine detaillierte Methodenbeschreibung und -kritik ist bei STOCK & HOFEDITZ (1997) zu finden.

Aus der Differenz zwischen der täglichen Aufnahme an umsetzbarer Energie (DME) und dem täglichen Energieaufwand (DEE) lässt sich eine Energiebilanz aufstellen. Aus dem budgetierten Energieüberschuss bzw. -defizit wurde die theoretisch mögliche tägliche Änderung der Körpermassen der Gänse berechnet.

In beiden Gebieten lag im März eine negative Bilanz vor. Die Gänse müssen in dieser Zeit von ihren Körperreserven zehren. Im April und Mai war die Bilanz in beiden Gebieten positiv. Vor dem Norderheverkoog standen den Gänsen im April 35 kJ und im Mai 26 kJ mehr Energie pro Tag zur Verfügung als den Gänsen in Westerhever. Die Unterschiede sind jedoch in keinem der drei Monate signifikant (Mann-Whitney-U-Test, $p > 0,05$). In Westerhever wird die Abnahme der Körpermasse der Gänse im März auf 48 Gramm und vor dem Norderheverkoog auf 58 Gramm geschätzt. Die kalkulierte Körpermasseänderung der Gänse bedeutet in der Summe über die Monate April und Mai eine Massezunahme von 357 Gramm in Westerhever und von 399 Gramm vor dem Norderheverkoog. Der Unterschied beträgt 42 Gramm. Vor dem Norderheverkoog können die Gänse in diesem Zeitraum 11,7% mehr Körperreserven anlagern.

Eine Verifizierung des kalkulierten Energieaufwandes wurde mit Hilfe der tatsächlich stattgefundenen Körpermasseänderung der Gänse vorgenommen. Aus der Differenz der umsetzbaren Energie (DME) und dem aus der Massenveränderung abgeleiteten Energieäquivalent für die Reservestoffanlagerung (34,1 kJ pro Gramm) wurde der tägliche Energieaufwand (DEE) ermittelt. Die DEE-Berechnungen anhand der tatsächlichen Körpermasseentwicklung der Ringelgänse liegen in beiden Monaten in beiden Gebieten geringfügig unter den Werten, die mittels Erhaltungsumsatz berechnet wurden. Die Abweichungen betragen in Westerhever 3,6 bis 4,8% und vor dem Norderheverkoog 0,4 bis 1,6%.

Die Störreizhäufigkeit hatte einen unmittelbaren Einfluss auf das Energiebudget. Die Energieausgaben der Gänse stiegen in beiden Gebieten signifikant mit zunehmender Reizhäufigkeit an. An den Tagen mit einer grossen Störreizhäufigkeit waren die Energieausgaben bei den Gänsen in Westerhever um 17,6% und bei den Gänsen vor dem Norderheverkoog um maximal 16,9% erhöht. Der Unterschied der Mittelwerte ist signifikant (Mann-Whitney-U-Test, $p < 0,05$). In Westerhever stieg auch die Aufnahme an umsetzbarer Energie mit steigender Störreizhäufigkeit geringfügig (max. 2,2%), aber signifikant an. Vor dem Norderheverkoog war die Aufnahme an umsetzbarer Energie mit steigender Reizhäufigkeit geringer. Der Unterschied zwischen den Tagen mit einer geringen Reizhäufigkeit und den Tagen mit einer grossen Reizhäufigkeit betrug maximal 11,0%. Infolgedessen war die Energiebilanz der Gänse in beiden Gebieten negativ mit der Reizhäufigkeit korreliert. Der Überschuss in der Energiebilanz der Gänse in Westerhever war an Tagen mit einer grossen Störreizhäufigkeit um 8,7% gegenüber den Tagen mit einer geringen Reizhäufigkeit verringert. Aufgrund fehlender kompensatorischer Nahrungsaufnahme war der Überschuss bei den Gänsen vor dem Norderheverkoog um maximal 27,5% vermindert. Details zu dieser Untersuchung sind bei STOCK & HOFEDITZ (1997) zu finden.

6. Grenzen der Kompensation

Die mögliche Energieaufnahme durch die Tiere, und damit die Möglichkeit der Kompensation, weist eine obere Grenze auf. Diese ist bei Gänsen von der zur Verfügung stehenden Zeit für die Nahrungsaufnahme, vom Nahrungsangebot und von der Verdauungskapazität abhängig (PROP & DEERENBERG 1991).

DRENT et al. (1978) haben die maximal mögliche Aufnahmerate von Ringelgänsen empirisch ermittelt und geben eine Aufnahmerate von 20,1 g Trockensubstanz/h an. In Westerhever nahmen die Gänse maximal 19,6 g TS/h auf. Vor dem Norderheverkoog waren es maximal 17,5 g TS/h. In Westerhever haben die Gänse die oben genannte Kapazitätsgrenze fast erreicht. Dies ist dadurch möglich, dass die Ringelgänse in Westerhever ihr zeitenabhängiges Verhalten aufgegeben haben und somit einen grösseren Teil des Tages für die Nahrungsaufnahme nutzen konnten. Die täglich aufgewendete Zeit für die Nahrungsaufnahme ist allerdings nur bedingt dehnbar. Es sei denn, die Gänse fressen auch nachts, was sie im Wattenmeer aber nicht tun, da das Risiko der Prädation in der Nacht vermutlich zu gross ist.

Die Gänse in Westerhever haben störreizbedingte Zeitverluste bei der Nahrungsaufnahme und erhöhte energetische Kosten durch Verhaltensänderung und eine erhöhte Nahrungsaufnahme pro Zeit kompensiert. Aufgrund physiologischer Zwänge sind sie jedoch in dem stark vom Menschen beeinflussten Gebiet an die Grenzen ihrer Kompensationsmöglichkeit gelangt. Die errechnete Reservestoffanlagerung und auch der Jungvogelanteil im nachfolgenden Herbst waren etwas, aber nicht signifikant, geringer als bei den Gänsen vor dem Norderheverkoog. Dies lässt vermuten, dass durch eine Erhöhung der anthropogenen Beeinflussung die Bedingungen sich so verschlechtern könnten, dass die Gänse das Gebiet verlassen.

Literatur

- ALTMANN, J. (1973): Observational study of behaviour: sampling methods. *Behaviour* 49: 227–267.
- BERGMANN, H.-H., STOCK, M. & TEN THOREN, B. (1994): Ringelgänse – arktische Gäste an unseren Küsten. Aula Verlag, Forum Ornithologie, 251 S.
- DRENT, R., EBBINGE, B. & WEIJAND, B. (1978): Balancing the energy budgets of arctic-breeding geese throughout the annual cycle: a progress report. *Verh. orn. Ges. Bayern* 23: 239–263.
- EBBINGE, B.S., CANTERS, K. & DRENT, R. (1975): Foraging routines and estimated daily food intake in Barnacle Geese wintering in the northern Netherlands *Branta leucopsis*. *Wildfowl* 26: 5–19.
- EXO, K.-M. (1994): Bedeutung des Wattenmeeres für Vögel. In: Lozán, J.L., Rachor, E., Reise, K., von Westernhagen, H. & Lenz, W. (Hrsg.): Warnsignale aus dem Wattenmeer. Blackwell, Berlin: 261–270.
- GOLDSTEIN, D.L. (1988): Estimates of daily energy expenditure in birds: the time-energy budget as an integrator of laboratory and field studies. *Amer. Zool.* 28: 829–844.
- PROP, J. & DEERENBERG, C. (1991): Spring staging in Brent Geese *Branta bernicla*: feeding constraints and the impact of diet on the accumulation of body reserves. *Oecologia* 87: 19–28.
- RÖSNER, H.-U., BLEW, J., FRIKKE, J., MELTOFTE, H. & SMIT, C.J. (1995): Anzahl und Verteilung von Wat- und Wasservögeln im Wattenmeer. *Natur & Landschaft* 70: 412–419.
- STOCK, M., BECKER, P.H. & EXO, M. (1994a): Anthropogene Aktivitäten im Wattenmeer – ein Problem für die Vogelwelt? In: Lozán, J.L., Rachor, E., Reise, K., von Westernhagen, H. & Lenz, W. (Hrsg.): Warnsignale aus dem Wattenmeer. Blackwell, Berlin: 285–295.
- STOCK, M., BERGMANN, H.-H., HELB, H.-W., KELLER, V., SCHNIDRIG-PETRIG, R. & ZEHNTER, H.-C. (1994b): Der Begriff Störung in naturschutzorientierter Forschung: ein Diskussionsbeitrag aus ornithologischer Sicht. *Z. Ökol. Naturschutz* 3: 25–33.
- STOCK, M., HOFEDITZ, F., MOCK, K. & POHL, B. (1995): Einflüsse von Flugbetrieb und Freizeitaktivitäten auf Verhalten und Raumnutzung von Ringelgänsen *Branta bernicla bernicla* im Wattenmeer. *Corax* 16: 63–83.

- STOCK, M. & HOFEDITZ, F. (1996): Zeit-Aktivitäts-Budgets von Ringelgänsen *Branta bernicla bernicla* in unterschiedlich stark von Menschen beeinflussten Salzwiesen des Wattenmeeres. *Vogelwarte* 38: 121–145.
- STOCK, M., SCHREY, E., KELLERMANN, A., GÄTJE, C., ESKILDSEN, K., FEIGE, M., FISCHER, G., HARTMANN, F., KNOKE, V., MÖLLER, A., RUTH, M., THIESSEN, A. & VORBERG, G. (1996): Ökosystemforschung Wattenmeer – Synthesebericht: Grundlagen für einen Nationalparkplan. Schriftenreihe des Nationalparks Schleswig-Holsteinisches Wattenmeer, H. 8: 784 S.
- STOCK, M. & HOFEDITZ, F. (1997): Grenzen der Kompensation: Energiebudgets von Ringelgänsen *Branta b. bernicla* – die Wirkung von Störreizen. *J. Orn.* 138: 387–411.
- WEATHERS, W.W., BUTTEMER, W.A., HAYWORTH, A.M. & NAGY, K.A. (1984): An evaluation of time-budget estimates of daily energy expenditure in birds. *Auk* 101: 459–472.