

Aus der Schweizerischen Vogelwarte Sempach

Bewegungsmuster von Reiherenten *Aythya fuligula* und Tafelenten *A. ferina* im Winter

Josef Hofer, Fränzi Korner-Nievergelt, Matthias Kestenholz, Verena Keller und Lukas Jenni



HOFFER, J., F. KORNER-NIEVERGELT, M. KESTENHOLZ, V. KELLER & L. JENNI (2010): Within-winter movements of Tufted Duck *Aythya fuligula* and Common Pochard *A. ferina*. Ornithol. Beob. 107: 191–202.

Movements of Tufted Ducks *Aythya fuligula* and Common Pochards *A. ferina* within the winter season were analysed with regard to distance, differences in movement patterns between species, sex, age classes, and temperature. We analysed re-encounters of birds ringed and/or re-encountered in Switzerland of which at least two re-encounters (a ringing and recapture/resighting or recovery, or a recapture/resighting and recapture/resighting or recovery) from within the same winter season (December–February) existed. The data consisted of a total of 94 individual Tufted Ducks and 75 Pochards of which 11 and 4 were colour-marked in addition to the normal metal ring.

Pochards covered longer distances than Tufted Ducks. In Pochard, a higher proportion of juvenile males moved more than 50 km than of adult males. For Tufted Duck males the opposite was found. The directions of within-winter movements of Tufted Ducks were more concentrated (towards SW) in females than in males, whereas Pochards showed no such difference between the sexes. Temperature did not influence directions and distances moved.

The within-winter moving activity of both species was generally high, also during mild winters. This indicates that within-winter movements in our data might have been triggered by food depletion or low food availability at Lake Sempach, where most of the individuals were ringed, rather than by cold temperatures. The movement patterns were not identical for all age classes and sexes, which reflects sex- and age-specific wintering strategies.

Josef Hofer, Seehäusern, CH–6208 Oberkirch; Fränzi Korner-Nievergelt, Schweizerische Vogelwarte, CH–6204 Sempach, und oikostat GmbH, Ausserdorf 43, CH–6218 Ettiswil, E-Mail fraenzi.korner@vogelwarte.ch; Matthias Kestenholz, Verena Keller und Lukas Jenni, Schweizerische Vogelwarte, CH–6204 Sempach

Viele Vogelarten ziehen im Herbst in mildere Klimazonen, um der nahrungsarmen Winterzeit auszuweichen. Je länger diese Migration ist, desto kostspieliger ist sie. Daher sollten Vogelarten einen Überwinterungsort wählen, der möglichst nahe am Brutplatz liegt und geeignete ökologische Bedingungen bietet. Diese

können sich jedoch während des Winters verschlechtern, so dass die Vögel gezwungen sind, spontan bessere Orte aufzusuchen. Bei den in der Westpaläarktis überwinternden Wasservögeln können solche Ortswechsel durch Weterschwankungen, die zum Zufrieren von Seen führen, Nahrungsrückgang oder Veränderung

der Nahrungsqualität ausgelöst werden (Impekoven 1965, Ogilvie 1982, Galoff et al. 1984, Owen & Dix 1986, Ridgill & Fox 1990, Rustamov 1994, de Leeuw 1997).

Wenn sich die Anzahl Wasservögel an einem Gewässer innerhalb von kurzer Zeit stark verändert, sind offensichtlich einige Individuen weg- oder hinzugezogen. Doch auch wenn die Zahlen pro Gewässer recht stabil sind, können Wechsel zwischen den Gewässern nicht ausgeschlossen werden. Um solche Bewegungen festzustellen, müssen individuell markierte Vögel beobachtet werden, was auch ein Erkennen von alters- und geschlechtsspezifischem Verhalten erlaubt und ebenfalls einen Hinweis auf die von den Vögeln zurückgelegten Distanzen geben kann.

Für die Tafelente *Aythya ferina* und die Reiherente *A. fuligula* sind die Schweizer Gewässer international bedeutende Überwinterungsgebiete (Keller & Bollmann 2001). Beide Arten sind als Wintergäste weit verbreitet, konzentrieren sich aber auf die grossen Seen. Die Bestände auf verschiedenen Gewässern der Schweiz können im Verlauf des Winters stark schwanken.

Die winterlichen Bestandsmaxima verschieben sich entlang eines NE–SW-Gradienten vom Bodensee im November bis Südfrankreich im Februar (Kestenholz 1995). Dies wurde als Reaktion auf eine Abnahme des Nahrungsangebotes interpretiert (Suter 1982, Hamilton et al. 1994). Auch Kälteeinbrüche können zu Ortswechselln führen (Ridgill & Fox 1990). Am Kaspischen Meer überwinternd Wasservögel in milden Wintern am nördlichen Ufer und verschieben sich im Verlauf von kalten Wintern weiter nach Süden (Rustamov 1994).

Doch nicht immer führen die winterlichen Verschiebungen in mildere Regionen. Im schweizerischen Mittelland wurde mit Radargeräten beobachtet, dass die Vorzugsrichtungen von nächtlich ziehenden Tauchenten innerhalb eines Winters mehrfach wechseln können, unter anderem in Abhängigkeit von der Grosswetterlage (Kestenholz 1995). Ferner harrten 1986 bei einem Kälteeinbruch im Spätwinter Tafel- und Reiherenten in ihren Überwinterungsgebieten am Bodensee (Schweiz) und am IJsselmeer (Niederlande) aus und verhungerten,

statt rechtzeitig wegzuziehen (Suter & van Eerden 1992).

In dieser Arbeit untersuchen wir Ortswechsel von Reiher- und Tafelenten innerhalb der Wintersaison sowie den Wettereinfluss auf dieses Wanderverhalten. Wir analysieren dazu Wiederfunddaten von in der Schweiz im Winter berichtigten Reiher- und Tafelenten. Im Besonderen stellen wir uns folgende Fragen: (1) Wie weit und wohin fliegen in der Schweiz überwinternde Reiher- und Tafelenten innerhalb eines Winters? (2) Gibt es Unterschiede in den Bewegungsmustern zwischen den beiden Arten sowie zwischen den Geschlechtern und Altersklassen? (3) Sind diese Bewegungen von der Temperatur abhängig?

1. Material und Methoden

1.1. Arten und Untersuchungsgebiet

Das Hauptbrutgebiet der in der Schweiz überwinternden Reiherenten liegt in Westsibirien, während der Hauptteil der in der Schweiz überwinternden Tafelenten weiter südlich in der Steppe Kasachstans brütet (Hofer et al. 2005, 2006). In Mitteleuropa überlappen die Brutgebiete von Reiher- und Tafelente mit den Überwinterungsgebieten, doch sind die mitteleuropäischen Brutbestände klein, und hiesige Brutvögel fallen unter den überwinternden Vögeln kaum ins Gewicht. Im Verlauf des Oktobers und Novembers kommen Reiher- und Tafelenten in Mittel- und Westeuropa an. In der Schweiz werden die höchsten Zahlen der Tafelenten im November beobachtet, während Reiherenten ihren Höchstbestand im Dezember erreichen (Schmid et al. 2001). Beide Arten sind in der Schweiz sowohl Wintergast wie auch Durchzügler. Der Anteil Durchzügler ist bei der Tafelente höher als bei der Reiherente (Hofer et al. 2005, 2006, Keller 2005).

Bei beiden Arten beginnt der Heimzug im Februar und dauert bis Mitte Mai (Bauer & Glutz von Blotzheim 1969). Ringfundauswertungen weisen darauf hin, dass ♀ später abziehen als ♂ (Hofer et al. 2005, 2006).

Beide Arten tauchen, um Nahrung zu erwerben. Die Reiherente (Durchschnittsgewicht der ♂: 770–890 g, ♀: 740–800 g; Cramp & Sim-

mons 1977, Kestenholz 1994) ist nur wenig kleiner als die Tafelente. Sie taucht bis in eine Tiefe von 14 m (Hofer 1968, Bauer & Glutz von Blotzheim 1969) und bevorzugt tierische Nahrung (v.a. Wandermuscheln *Dreissena polymorpha*). Die Tafelente (♂: 870–1020 g, ♀: 830–1000 g; Kestenholz 1994) dagegen sucht nach tierischer und pflanzlicher Nahrung (Wandermuscheln und Wasserpflanzen) bis zu einer maximalen Tiefe von 4,5 m (Bauer & Glutz von Blotzheim 1969).

Über 90 % der hier untersuchten Enten sind entweder am Sempachersee beringt oder dort kontrolliert worden, obwohl die Januarbestände am Sempachersee bei beiden Arten nur etwa 0,3 % des schweizerischen Bestands ausmachen (Keller & Burkhardt 2009). Die Übervertretung von am Sempachersee beringten Individuen in unseren Daten ist der jahrzehntelangen Beringungsarbeit von JH zuzuschreiben (Hofer et al. 2010). Seine intensive Fang- und Markierungstätigkeit ermöglichte die Analyse von Ortswechselln innerhalb des Winters aufgrund von Ringfunddaten.

1.2. Wiederfunddaten

Für unsere Analyse standen uns Daten von Vögeln zur Verfügung, die in den Jahren 1929–2004 in der Schweiz beringt und/oder wiedergefunden, wiedergefangen und/oder wiederbeobachtet wurden. Als Überbegriff über Beringung, Wiederfund (toter Vögel), Wiederfang und Wiederbeobachtung verwenden wir den Begriff «Meldung». Alle Daten stammen aus der Ringfunddatenbank der Schweizerischen Vogelwarte Sempach.

Von den untersuchten Individuen wurde jedes wenigstens einmal in der Schweiz gemeldet. Wir berücksichtigten alle Vögel mit mindestens zwei Meldungen aus derselben Wintersaison. Diese wurde auf die Monate Dezember bis Februar festgelegt, um Individuen während des Herbst- und Frühlingszugs möglichst auszuschliessen. Wir verwendeten ausschliesslich Meldungen von Vögeln, die sich wenigstens 1 km zwischen der ersten und zweiten Meldung des Winters verschoben haben, um Wiederfänge am Beringungsort auszuschliessen. Unsere Selektion ergab insgesamt

Tab. 1. Anzahl verfügbarer Ringfunddaten von Reiher- und Tafelente für die Analysen der Winterortswechsel pro Art, Geschlecht und Altersklasse. Miteinbezogen wurden nur Ortswechsel (Dezember–Februar) von Vögeln mit wenigstens einer Meldung aus der Schweiz und mit einer Mindestdistanz von 1 km zwischen der ersten und zweiten Meldung. In Klammern ist die Anzahl Individuen angegeben. Die Anzahl Meldungen ist höher als die Summe der einzelnen Reiherenten, da zwei Individuen dreimal in einem Winter gemeldet wurden. Diese drei Meldungen wurden hier als zwei unabhängige Ortswechsel behandelt. – *Number of within-winter re-encounters of Tufted Duck and Common Pochard per species, sex and age class. Only those re-encounters were included that were made within the period December–February of the same winter season, had a minimal distance of 1 km from the place of ringing, and of which either the place of ringing or the place of re-encounter was in Switzerland. The number of individuals is given in brackets. The number or re-encounters was higher than the number of individuals in Tufted Ducks because two individuals were encountered three times during the same winter season.*

		Reiherente	Tafelente
Total		85 (83)	71 (71)
Geschlecht	♂	57 (56)	49 (49)
	♀	27 (26)	22 (22)
	unbekannt	1 (1)	0
Alter	juvenil	38 (37)	27 (27)
	adult	32 (31)	18 (18)
	unbekannt	15 (15)	26 (26)

85 Reiherenten-Bewegungen (83 Individuen) und 71 Tafelenten-Bewegungen (71 Individuen, Tab. 1). Diese Stichprobenzahl scheint klein. Dass pro Reiher- oder Tafelenten-Bewegung (ein Individuum, das im selben Winter 2-mal gemeldet wurde) im Durchschnitt zuerst 250–350 Individuen beringt werden müssen, zeigt jedoch die Exklusivität dieses Datensatzes. 90,6 % und 97,2 % der ersten Meldungen von Reiher- bzw. Tafelenten stammten vom Sempachersee, wo Wasservögel seit den Fünfzigerjahren intensiv beringt werden (Hofer et al. 2005, 2006, 2010). Von den übrigen Reiherenten wurden 6 am Genfersee, eine bei Luzern und eine am Doubs in der Nähe von Besançon (Frankreich) beringt. Eine Tafelente wurde am 12. Januar 1980 in Stein am Rhein (Kanton Schaffhausen) beringt und 32 Tage später in 9 km Entfernung in Uesslingen (Kanton Thur-

gau) erlegt. Eine andere Tafelente wurde am 18. Dezember 1996 in Belgien beringt und 44 Tage später in 432 km Distanz am Sempachersee bei JH gefangen.

Ebenfalls am Sempachersee wurden im Winter 1989/90 170 Reiherenten und 195 Tafelenten zusätzlich mit an den Schirmfedern befestigten Flügelmarken aus Plastik (4 × 8 cm, Gewicht 0,3 g) gekennzeichnet, die eine optische Identifikation des Beringungsdatums (jedoch nicht des Individuums) erlaubten. Anfangs des Winters wurden die schweizerischen Ornithologen über den Informationsdienst der Vogelwarte informiert und aufgefordert, nach farbig markierten Enten Ausschau zu halten. 11 Reiherenten (6,5 %) und 4 Tafelenten (2 %) wurden im selben Winter innerhalb der Schweiz wiederbeobachtet. Durch die Farbmarkierung und den Aufruf zur Meldung farbig beringter Enten erhöhte sich für diese Enten die Wahrscheinlichkeit vor allem in der Schweiz stark, gemeldet zu werden, womit kurze Verschiebungsdistanzen bei diesen Individuen übervertreten sein dürften. Deshalb wurden diese 11 bzw. 4 Individuen nicht für die Analy-

sen der Richtungen und Distanzen verwendet. Ihre Fundorte werden hier lediglich zu Illustrationszwecken präsentiert.

Als juvenil bezeichnen wir Enten im 1. Winter, adulte sind mindestens im 2. Winter.

1.3. Datenanalyse

Für die Analyse von Unterschieden im Anteil ortswechselnder Individuen zwischen Arten, Geschlechtern und Altersklassen teilten wir die Ortswechsel in zwei Gruppen ein: 1–50 km bzw. > 50 km. Bewegungen unter 50 km sind vermutlich durch kurzfristige Verschiebungen verursacht worden, z.B. um windgeschützte Orte innerhalb desselben Gewässers aufzusuchen. Dagegen bedeuten Bewegungen über 50 km in den meisten Fällen den Wechsel des Sees. Der Schwellenwert von 50 km ist aber willkürlich gewählt, da Daten zu kurzfristigen Ortswechseln für beide Arten fehlen. Der Anteil ortswechselnder Individuen wurde mit einer logistische Regression mit der binären abhängigen Variablen Distanz (1–50 km vs. > 50 km) und Art, Geschlecht und Altersklasse

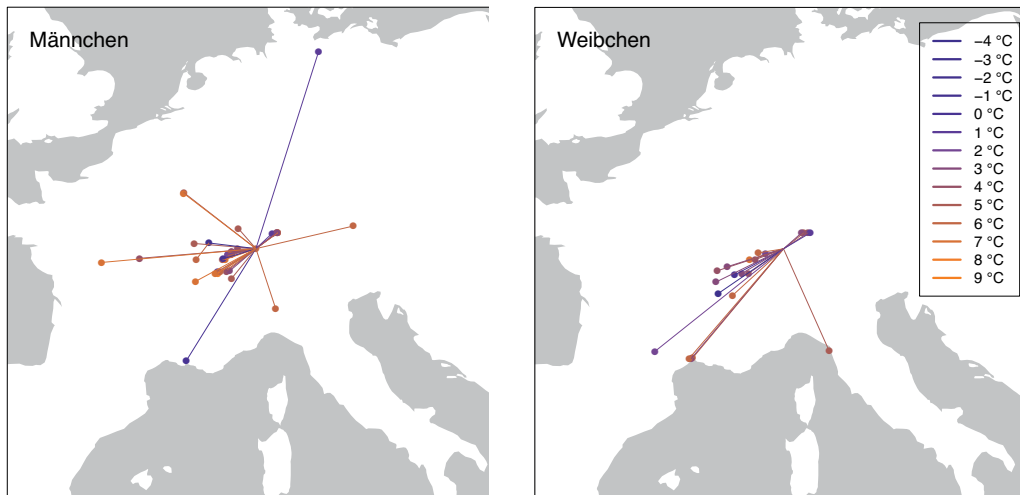


Abb. 1. Bewegungen (> 50 km) von Reiherenten innerhalb desselben Winters (Dezember–Februar). Links: ♂ (n = 39); rechts: ♀ (n = 21). Der Punkt gibt den Ort der zweiten Meldung an. Die Farbe entspricht der Temperatur. – *Movements of Tufted Ducks (> 50 km) within the same winter (December–February). Left: ♂ (n = 39); right: ♀ (n = 21). Dots give the location of re-encounter (second encounter during one winter). Colours indicate temperature.*

mit allen möglichen Interaktionen als erklärenden Variablen analysiert. Mit der Likelihood ratio wurde getestet, ob die einzelnen Variablen einen Einfluss auf den Anteil der sich über 50 km verschiebenden Enten haben (z.B. Crawley 2002).

Unterschiede in den Bewegungsdistanzen zwischen Arten, Geschlechtern und Altersklassen wurden mit einer Varianzanalyse getestet. Die logarithmus-transformierte Distanz zwischen den beiden Meldungen diente als abhängige Variable. Art, Geschlecht und Altersklasse waren die erklärenden Variablen. Für diese Analyse wurden nur Distanzen über 50 km verwendet.

Richtungen der Ortswechsel analysierten wir mittels Kreisstatistik (Fisher 1993). Die Signifikanz der mittleren Richtung einer Gruppe testeten wir mit dem Rayleigh-Test (Fisher 1993). Richtungsunterschiede zwischen Gruppen überprüften wir mit einem Randomisierungstest. Dabei teilten wir die Winterbewegungen zufällig 4999-mal in zwei Gruppen auf und berechneten für jede zufällige Aufteilung die Winkeldifferenz zwischen den Durchschnitts-

richtungen. Die Verteilung der Winkeldifferenzen zwischen den Zufallsgruppen entspricht der Verteilung der Winkeldifferenz unter der Nullhypothese, dass kein Unterschied zwischen den Gruppen vorhanden ist. Der Vergleich dieser Verteilung mit der beobachteten Winkeldifferenz der durchschnittlichen Richtungen zwischen zwei Gruppen (Arten, Geschlechter, Altersklassen) lieferte die Wahrscheinlichkeit des beobachteten Richtungsunterschieds, falls kein Unterschied vorhanden wäre (p-Wert). Richtungen wurden nur für Bewegungen über 50 km mit einem maximalen Zeitabstand von einem Monat zwischen der ersten und der zweiten Meldung analysiert.

Um den Einfluss der Temperatur auf die Bewegungsmuster zu ermitteln, benutzten wir die Mittelwerte der Tagesmaxima der Tage zwischen erster und zweiter Meldung. Als Tagesmaximum wurde der Mittelwert von sechs Stationen im Schweizer Mittelland verwendet: Basel-Binningen, Bern-Zollikofen, Chur, Genf-Cointrin, Langnau im Emmental und Zürich-Fluntern (MeteoSchweiz briefl.). Mit einer Kovarianzanalyse wurde der Einfluss der

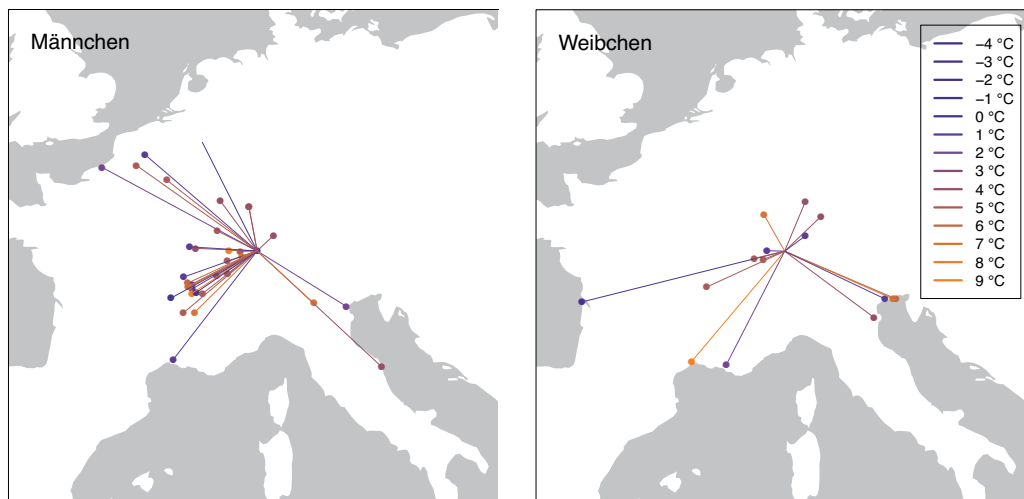


Abb. 2. Bewegungen (> 50 km) von Tafelenten innerhalb desselben Winters (Dezember–Februar). Links: ♂ (n = 34); rechts: ♀ (n = 15). Der Punkt gibt den Ort der zweiten Meldung an. Die Farbe entspricht der Temperatur. – *Movements of Common Pochards (> 50 km) within the same winter (December–February). Left: ♂ (n = 34); right: ♀ (n = 15). Dots give the location of re-encounter (second encounter during one winter). Colours indicate temperature.*

Temperatur auf die logarithmus-transformierte Distanz für die beiden Arten separat analysiert. Dabei wurden alle möglichen Interaktionen zwischen den Variablen Geschlecht, Alter und Temperatur getestet. Ferner verglichen wir Bewegungsrichtungen zwischen kalten Perioden (mittleres Tagesmaximum tiefer als der Median der mittleren Tagesmaxima) und warmen Perioden (mittleres Tagesmaximum höher als der Median der mittleren Tagesmaxima) mit einem Randomisierungstest.

Alle statistischen Berechnungen wurden mit der Statistik-Software R 2.7.2 (R Development Core Team 2008) durchgeführt.

2. Ergebnisse

2.1. Distanz und Richtung der Ortswechsel nach Art, Geschlecht und Alter

Die hier analysierten Ringfunddaten zeigen hauptsächlich, wohin Enten fliegen, nachdem sie am Sempachersee beringt worden sind. Die Hauptverschiebungsrichtung war WSW, wobei Richtungen und Distanzen stark streuten. Rei-

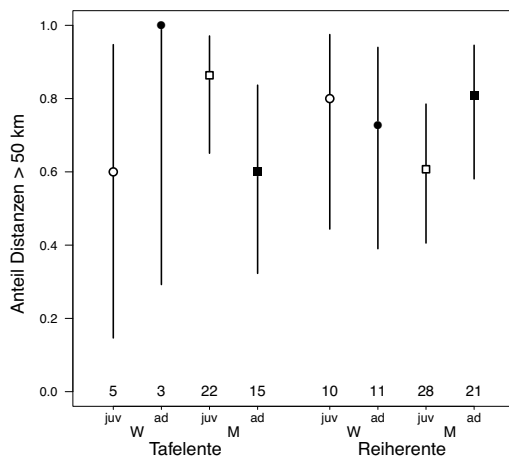


Abb. 3. Anteil von winterlichen Ortswechseln über mehr als 50 km pro Art, Geschlecht und Altersklasse. Dargestellt sind die Mittelwerte mit den 95%-Vertrauensintervallen, die Zahlen zeigen die Stichprobengrößen an. – *Proportion of within-winter movements over more than 50 km per species (left Common Pochard, right Tufted Duck), sex and age class. Segments give the 95 % confidence intervals. Numbers are sample sizes.*

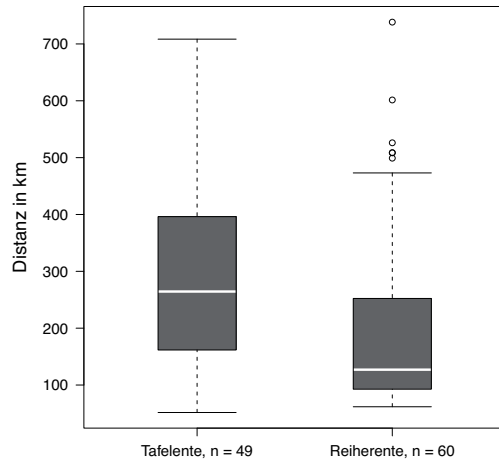


Abb. 4. Innerhalb desselben Winters zurückgelegte Distanzen bei Tafel- und Reiherenten. Distanzen unter 50 km wurden weggelassen. Horizontale weiße Linie = Median, graue Kästchen = 50 % der Daten, gestrichelte Linien = Datenumfang, Kreise = «Ausreisser». Tafelenten verschoben sich signifikant weiter als Reiherenten (Varianzanalyse, $F = 9,2$, $df = 1/107$, $p = 0,003$). – *Distances moved within the same winter of Common Pochard and Tufted Duck. Movements over distances shorter than 50 km were omitted. Horizontal white line = median, grey box = 50 % range of the data, broken line = range of the data, circles = «outliers». Distances moved by Pochards were significantly larger than the ones moved by Tufted Ducks (analysis of variance, $F = 9.2$, $df = 1/107$, $p = 0.003$).*

herenten-♂ wurden, nachdem sie am Sempachersee beringt worden waren, hauptsächlich am Neuenburgersee, Genfersee und im grenznahen Rhonetal gefunden, während bei den ♀ ein grösserer Anteil in Südfrankreich (4 von 21) und ein gleich hoher Anteil in der Gegend um die Dombes (Frankreich) gefunden wurden (Abb. 1). 12 von 34 Tafelenten-♂ wurden in der Gegend von Lyon (Rhoneal und Dombes) gefunden. Bei den ♀ ist keine solche Konzentration erkennbar (Abb. 2).

Juvenile Tafelenten-♂ legten längere Distanzen zurück als adulte ♂. Bei den Reiherenten war genau das Gegenteil der Fall (Test der Dreifachinteraktion Art × Geschlecht × Alter, $\chi^2 = 5,7$, $df = 1$, $p = 0,017$; Abb. 3). Wenn die ♀ aus der Analyse ausgeschlossen werden, ist die Interaktion Alter × Art immer noch signifikant ($p = 0,017$). Bei den ♀ sind die Stichpro-

bengrößen zu gering, um vernünftige Schlüsse ziehen zu können. Tafelenten legten längere Distanzen zurück als Reiherenten (Varianzanalyse, $F = 9,2$, $df = 1$, $p = 0,003$; Abb. 4).

Die Richtungen der Ortswechsel der Reiherenten-♂ streuten zwischen SW und NW, während die ♀ eindeutig die Richtung des Herbstzuges vorzogen, d.h. SW (Abb. 1). Im Unterschied zu Reiherenten wurden Tafelenten wiederholt an der Adriaküste Italiens gemeldet, SE von ihren Beringungsorten (Abb. 2).

Die durchschnittlichen Richtungen beider Arten und Gruppen lagen zwischen 220° (ungefähr SW) und 275° (ungefähr W, Tab. 2). Die Reiherente wies eine signifikant bevorzugte Richtung von 249° auf, bei der Tafelente waren es 256° (s. Tab. 2 für Teststatistiken). Die Richtungsbevorzugung unterschied sich nicht signifikant zwischen den beiden Arten (Randomisierungstest, $p = 0,55$). Reiherenten-♀ neigten dazu, südlichere Richtungen einzuschlagen als die ♂ ($p = 0,09$), wohingegen bei Tafelenten kein solcher Unterschied festgestellt werden konnte ($p = 0,54$). Bei Reiherenten gab es keinen signifikanten Unterschied in der Richtungsbevorzugung zwischen den Altersklassen ($p = 0,52$), während juvenile Tafelenten stärker Richtung Westen steuerten als adulte Tafelenten ($p = 0,043$).

2.2. Farblich markierte Individuen

Vier von 145 (2,8 %) Tafelenten und 11 von 147 (7,5 %) Reiherenten, die während des Winters (Dezember bis Februar) 1989/90 am Sem-pachersee farblich markiert wurden, konnten im selben Winter (zwischen Dezember und Februar) an anderen Orten in der Schweiz beobachtet werden (Abb. 5).

Alle Meldungen dieser Vögel erfolgten innerhalb von 30 Tagen nach der Beringung (Median = 8 Tage, 80 % zwischen 3 und 18 Tagen). Die Meldungen stammen von verschiedensten Gewässern der Alpennordseite. Die 4 Tafelenten wurden am Mauensee (Kanton Luzern), bei Emmenbrücke (Kanton Luzern), bei Olten (Kanton Solothurn) und Merenschwand (Kanton Aargau) gesichtet. Acht Reiherenten wurden innerhalb von 30 km von ihrem Beringungsort in allen vier Himmelsrichtungen wiederbeobachtet. Zwei Reiherenten wurden am Genfersee beobachtet, mehr als 100 km Richtung SW.

Die Verteilung der Meldungen von farblich markierten Individuen im Winter 1989/90 entspricht der langjährigen Verteilung der Ringfunde im Winter (Abb. 5).

Tab. 2. Mittlere Richtung von Ortswechseln innerhalb der Monate Dezember–Februar über mehr als 50 km innerhalb eines Monats bei verschiedenen Geschlechtern und Altersklassen von Reiherenten und Tafelenten. 0° = Norden. Der Rayleigh-Test ergibt die Signifikanz der mittleren Richtung, ein Wert unter 0,05 bedeutet, dass sich die Richtungen nicht zufällig verteilen. Bei den paarweisen Vergleichen werden nur p-Werte $< 0,1$ angegeben. – *Mean direction of within-winter movements (December–February) that took place over more than 50 km within one month for the different sexes and age classes in Tufted Duck and Common Pochard. 0° = North. The Rayleigh test gives the significance of the mean direction. Groups with a p value below 0.05 were significantly oriented into one direction. From the pair-wise comparisons only p values lower than 0.1 are given.*

Art	Klasse	n	mittlere Richtung	Standardabweichung	Rayleigh-Test
Reiherente	alle	42	249,1°	60,3°	$p < 0,001$
	♂	30	261,1°	73,9°	$p = 0,003$
	♀	12	235,6°	13,5°	$p < 0,001$
	juvenile	19	247,8°	40,3°	$p < 0,001$
	adulte	15	256,5°	66,6°	$p = 0,018$
			} $p = 0,09$		
Tafelente	alle	31	256,4°	61,5°	$p < 0,001$
	♂	21	260,0°	54,8°	$p < 0,001$
	♀	10	245,0°	75,2°	$p = 0,17$
	juvenile	16	270,2°	55,1°	$p = 0,001$
	adulte	7	213,9°	53,1°	$p = 0,046$
			} $p = 0,043$		

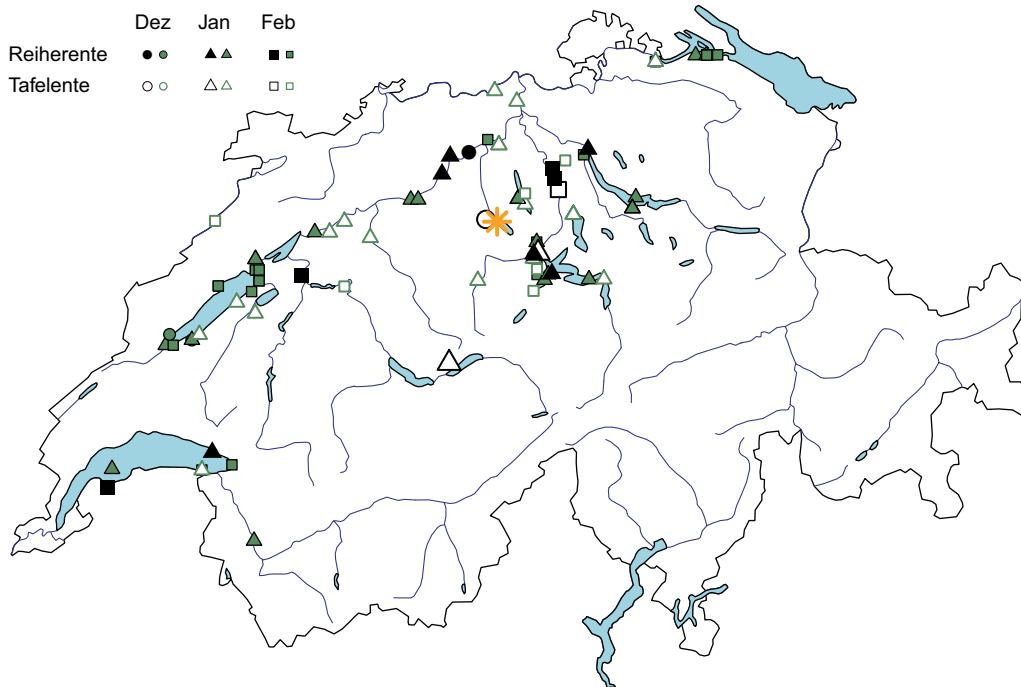


Abb. 5. Beobachtungen von im Winter 1989/90 auf dem Sempachersee (oranger Stern) farblich markierten Reiherenten (geschlossene schwarze Symbole) und Tafelenten (offene schwarze Symbole). Grüne Symbole geben die Ring-Wiederfundorte von am Sempachersee beringten Vögeln an. – *Observations of Tufted Ducks (filled black symbols) and Common Pochards (open black symbols) that were colour-marked during winter 1989/90 at Lake Sempach (orange star). Green symbols are ring re-encounters of birds ringed at Lake Sempach.*

2.3. Einfluss der Temperatur auf die Ortswechsel

Wir konnten keinen signifikanten Einfluss der Temperatur auf die zurückgelegte Distanz feststellen. Die Kovarianzanalyse ergab lediglich für die Tafelente eine knappe Tendenz für die Interaktion $\text{Alter} \times \text{Temperatur}$ ($F = 2,7$, $df = 1/67$, $p = 0,10$). Diese ist jedoch auf lediglich 4 juvenile Tafelenten zurückzuführen, die bei tiefen Temperaturen relativ weit gezogen sind (Abb. 6). Alle übrigen Interaktionen sowie alle Haupteffekte erhielten einen p -Wert von über 0,2.

Bei beiden Arten gab es zwischen strengen und milden Wintern keine Unterschiede in den Richtungen (Abb. 1 und 2; Randomisierungstest, Reiherenten-♂: $p = 0,77$; ♀: $p = 0,22$; Tafelenten-♂: $p = 0,86$, ♀: $p = 0,86$).

3. Diskussion

Verallgemeinerungen der hier präsentierten Resultate auf die gesamte Schweizer Winterpopulation sollten mit Vorsicht vorgenommen werden, da über 90 % der in dieser Studie analysierten Wiederfunddaten von am Sempachersee beringten Individuen stammten. Das Nahrungsangebot im Sempachersee wich während der Zeit dieser Untersuchung stark von jenem in anderen Überwinterungsgewässern ab. Hier fehlte die Wandermuschel bis 2000, und Makrophytenbestände gab es nur spärlich (Hofer et al. 2010). Somit war der Sempachersee vor der Einwanderung der Wandermuschel ein schlechtes (nahrungsarmes) Überwinterungsgebiet. Lediglich im Dezember zur Laichzeit der Felchen *Coregonus* sp. erhöhte sich das Nahrungsangebot kurzfristig. Reiher- und Tafelenten ernähr-

ten sich dann von Felchenlaich. Das geringe Nahrungsangebot am Sempachersee könnte zur Folge haben, dass die hier gefangenen und in dieser Arbeit untersuchten Enten häufiger und bereits nach einem kürzeren Aufenthalt andere Gewässer aufsuchen als Artgenossen, die sich auf einem nahrungsreichen See niederlassen.

3.1. Distanz und Richtung der Ortswechsel nach Art, Geschlecht und Alter

In unseren Ringfunddaten war der Anteil von Vögeln, die sich zwischen den Monaten Dezember und Februar um mindestens 50 km verschoben, hoch (rund 70 % bei beiden Arten). In den Niederlanden und Grossbritannien war dieser Anteil bei der Tafelente mit 41 bzw. 46 % niedriger (Abb. 2 in Keller et al. 2009). Eine Erklärung für diese hohe Bewegungsaktivität könnte das geringe Nahrungsangebot am Sempachersee gewesen sein (s. oben). Damit übereinstimmend wurde beobachtet, dass Reiher- und Tafelenten normalerweise nur ein paar Tage am Sempachersee rasteten (Kestenholz 1995, Korner-Nievergelt et al. 2009).

Der Anteil der Vögel, die sich um mindestens 50 km verschoben, unterschied sich nicht

zwischen den beiden Arten, was wohl ebenfalls auf das für beide Arten schlechte Nahrungsangebot am Sempachersee zurückzuführen ist. An einem See, wo sich beide Arten hauptsächlich von Wandermuscheln ernähren, erwarten wir, dass die Tafelente eher wegzieht als die Reiherente, da die Reiherente tiefer tauchen kann als die Tafelente (Willi 1970). Wenn das Nahrungsangebot in den leicht zu erreichenden Seebereichen aufgebraucht ist, könnte die Reiherente nach Nahrung in grösseren Tiefen tauchen, während die Tafelente gezwungen ist, abzuwandern (Suter & van Eerden 1992, Hamilton et al. 1994, Werner et al. 2005). Wenn wir nur jene Vögel betrachten, die sich mindestens 50 km verschoben haben, zeigten Tafelenten wie erwartet grössere Distanzen als Reiherenten. Vielleicht wird dieses Verhalten auch im kleineren Anteil wiederbeobachteter farbig markierter Tafelenten im Vergleich zu Reiherenten widerspiegelt. Ein grösserer Anteil der Tafelenten verschob sich möglicherweise in Gebiete, wo Ornithologen nicht über das Farbmarkierungsprogramm informiert worden waren. Die bei der Tafelente im Vergleich zur Reiherente längeren zurückgelegten Distanzen könnten auch durch die südlichere Verbreitung der Ta-

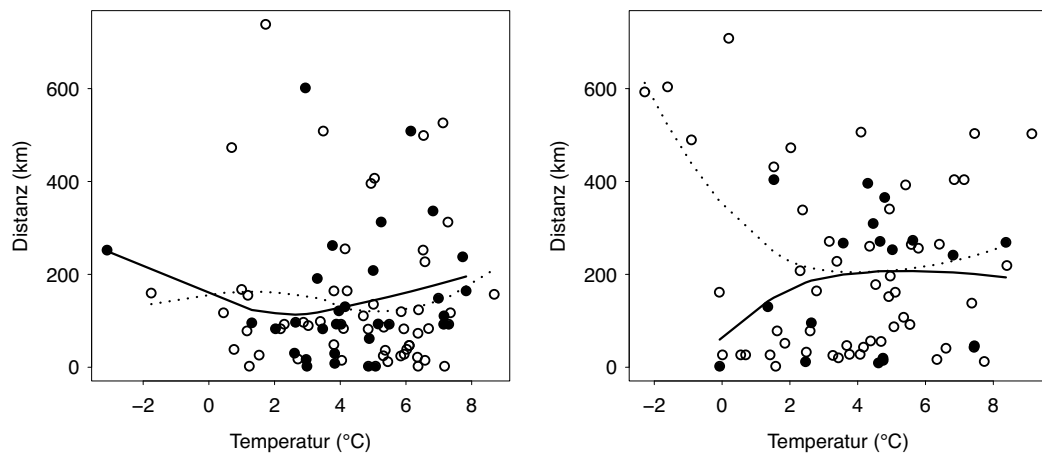


Abb. 6. Zurückgelegte Distanzen von Reiherenten (links) und Tafelenten (rechts) in Bezug auf die mittlere Maximaltemperatur pro Tag für die Zeit zwischen erster und zweiter Meldung. Kreise = Juvenile, Punkte = Adulte. Die gestrichelte Linie gibt den Glätter für Juvenile, die ausgezogene Linie jenen für Adulte an. – Distances moved of Tufted Ducks (left) and Common Pochards (right) with regard to the mean maximal daily temperature between the first and second encounter. Circles = juveniles, dots = adults. Broken line gives the smoother for juveniles, solid line for adults.

felente erklärt werden. Anders als für die Tafelente liegt der Sempachersee für die Reiherente schon relativ nahe an der südlichen Grenze des Überwinterungsgebiets, entsprechend wird diese Art von hier aus nur selten noch lange Flüge in Richtung SW unternehmen.

Es erstaunt, dass adulte Reiherenten-♂ häufiger über 50 km ziehen als juvenile ♂, während dies bei den Tafelenten-♂ umgekehrt ist (Abb. 3). Möglicherweise wandern Tafelenten im ersten Jahr während der Wintersaison auf der Suche nach guten Nahrungs- oder Überwinterungsgebieten weiter umher als adulte, die diese Gebiete schon kennen. Eine höhere Ortswechselrate bei juvenilen als bei adulten Vögeln fanden auch Hepp & Hines (1991) bei überwinternden Brautenten *Aix sponsa*. Bei der Reiherente ziehen möglicherweise die ♂ früher ins Brutgebiet, um die guten Brutplätze zu besetzen, wie das zum Beispiel bei der Schellente *Bucephala clangula* in Nordamerika festgestellt wurde (Sayler & Afton 1981). Wenn dies bei der Reiherente ebenfalls so wäre, würden wir erwarten, dass der Anteil der NE-Zieher in unseren Daten bei den adulten Reiherenten-♂ höher ist als bei den juvenilen und den ♀. Sechs von 17 mindestens 50 km weit gezogenen adulten und 3 von 17 juvenilen Reiherenten-♂ zogen nach NE. Die Reiherenten-♀ hatten einen ähnlich hohen Anteil NE-Zieher: 3 von 8 adulten und 1 von 8 juvenilen. Bei beiden Geschlechtern zog also unter den Adulten ein höherer Anteil Individuen innerhalb desselben Winters nach NE als unter den Juvenilen; allerdings reichen die Daten nicht aus, um diese Aussage statistisch abzusichern. Wir können deshalb nicht abschliessend entscheiden, ob früh ziehende adulte ♂ für den im Vergleich zu den Juvenilen höheren Anteil weit ziehender Individuen bei den Reiherenten-♂ verantwortlich sind. Eventuell könnten auch soziale Bindungen eine Rolle spielen. Es gibt nämlich Hinweise darauf, dass die Reiherente in (familiären?) Gruppen gemischten Alters überwintert (Hofer et al. 2009). Entsprechend würden wir bei dieser Art im Unterschied zur Tafelente keine Altersunterschiede im Wanderverhalten erwarten.

Von beiden Arten ist bekannt, dass die ♀ weiter südwestlich überwintern als die ♂ (Owen

& Dix 1986, Hofer et al. 2005). Dies könnte erklären, dass sich die Reiherenten-♀, nicht aber die ♂, konzentriert nach SW verschieben. Dennoch ist der Grund für diesen Geschlechtsunterschied noch nicht klar. Möglicherweise müssen sich die ♀ weiter nach S verschieben, wenn die seichten Teile der Seen gefrieren, da sie weniger tief tauchen als die ♂ (Bauer & Glutz von Blotzheim 1969). Andererseits dominieren die ♂ möglicherweise bei der Nahrungssuche über die ♀ und zwingen sie dazu, weiter nach Süden zu ziehen (Owen & Dix 1986).

3.2. Einfluss der Temperatur auf die Ortswechsel

Wir fanden keinen erheblichen Einfluss der Temperatur auf die Bewegungsaktivität und die Bewegungsrichtungen. Diese Beobachtung steht im Gegensatz zur allgemein verbreiteten Ansicht, dass winterliche Bewegungen primär Reaktionen auf Kälteperioden und auf das Zufrieren von Seen sind (Ogilvie 1982, Nilsson 1984, Ridgill & Fox 1990, Rustamov 1994). Jedoch können wir einen Einfluss der Temperatur auf die Bewegungsaktivität wegen der relativ geringen Stichprobengrösse nicht ausschliessen. Daten ähnlicher Stichprobengrössen von in den Niederlanden und in Grossbritannien beringten Tafelenten zeigten allerdings eine klare Zunahme der Distanzen bei abnehmenden Temperaturen (Keller et al. 2009). Daher können wir aus unseren Daten schliessen, dass bei in der Schweiz überwinternden Tafel- und Reiherenten nicht nur niedrige Temperaturen Ortswechsel über grössere Distanzen auslösen. Übereinstimmend damit wurden im schweizerischen Mittelland mittels Radar Bewegungen von Tauchenten während der Wintersaison unabhängig von der Temperatur häufig und regelmässig beobachtet (Kestenholz 1995). Die Zunahme winterlicher Bewegungsaktivitäten bei abnehmenden Temperaturen ist möglicherweise in Ländern nördlich der Schweiz ausgeprägter. In der Schweiz könnte eher ein Nahrungsrückgang als sinkende Temperaturen Bewegungen von Tauchenten über grössere Distanzen auslösen (Suter & van Eerden 1992, Hamilton et al. 1994, Werner et al. 2005).

Die Resultate zeigen, dass sich Tafel- und Reiherenten im Winter oft zwischen verschie-

denen Gewässern bewegen. Dass diese Verschiebungen für den menschlichen Beobachter oft unauffällig sind, ist darauf zurückzuführen, dass sie wohl grösstenteils nachts erfolgen (Kestenholz 1995). Für eine Strecke von 50 km benötigt eine Tauchente nicht einmal eine ganze Stunde (vgl. Bruderer & Boldt 2001). Ortswechsel zu besseren Nahrungsgründen bedeuten deshalb keine grossen Zeitverluste und könnten sich rasch lohnen.

Dank. Rosmarie Küchel danken wir herzlich für die Hilfe beim Verfassen des Manuskripts. Mit Irene Keller, Pius Korner und Annette Sauter führten wir inspirierende Diskussionen zum Thema Winterwanderungen bei Enten. Wir sind Werner Suter für wertvolle Kommentare zu einer früheren Version des Manuskripts dankbar. Zudem danken wir den freiwilligen Mitarbeiterinnen und Mitarbeitern der Schweizerischen Vogelwarte Sempach für die Meldung markierter Enten.

Zusammenfassung

Die relativ hohen Schwankungen in der Zahl von Reiherenten *Aythya fuligula* und Tafelenten *A. ferina* auf Schweizer Gewässern im Verlauf eines Winters weisen darauf hin, dass diese beiden Arten auch im Winter relativ häufig umherziehen. Wie häufig, wie weit und in welche Richtungen sich die beiden Entenarten während des Winters bewegen, ist jedoch noch weitgehend unbekannt. Deshalb analysierten wir in dieser Arbeit Ringfunde von im Winter in der Schweiz beringten Reiher- und Tafelenten sowie Meldungen von Beobachtungen farblich markierter Individuen dieser Arten. Insbesondere testeten wir, ob es Unterschiede in den winterlichen Bewegungsmustern zwischen den Arten, Geschlechtern und Altersklassen gibt und ob die Winterortswchsel von der Winterhärte abhängen.

Die Daten setzten sich aus insgesamt 94 beringten Reiherenten-Individuen und 75 Tafelenten-Individuen zusammen, die jeweils mindestens zweimal im selben Winter gemeldet worden sind. Davon wurden 11 Reiher- bzw. 4 Tafelenten farblich markiert. Tafelenten legten längere Distanzen zurück als Reiherenten. Der Anteil der Individuen, die sich über mehr als 50 km bewegten, war bei juvenilen Tafelenten-♂ grösser als bei den adulten ♂. Im Gegensatz dazu zogen adulte Reiherenten-♂ häufiger über mehr als 50 km als juvenile ♂. Die Richtungen der winterlichen Bewegungen der Reiherenten konzentrierten sich bei den ♀ mehr (gegen SW) als bei den ♂, während bei den Tafelenten kein solcher Unterschied zwischen den Geschlechtern festzustellen war. Die Temperatur hatte bei keiner Art einen signifikanten Einfluss auf die Distanzen oder die Richtungen.

Die Bewegungsaktivität ist bei beiden Arten auch in milden Wintern hoch. Dies deutet darauf hin, dass die Winterortswchsel eher durch den Rückgang oder das Fehlen eines ausreichenden Nahrungsangebots am Sempachersee als durch tiefe Temperaturen ausgelöst wurden.

Literatur

- BAUER, K. M. & U. N. GLUTZ VON BLOTZHEIM (1969): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bd. 3, Anseriformes (Teil 2). Akademische Verlagsgesellschaft, Frankfurt a.M.
- BRUDERER, B. & A. BOLDT (2001): Flight characteristics of birds: I. Radar measurements of speeds. *Ibis* 143: 178–204.
- CRAMP, S. & K. E. L. SIMMONS (1977): Handbook of the birds of Europe, the Middle East, and North Africa. The birds of the Western Palearctic. Vol. 1, Ostrich to Ducks. Oxford University Press, Oxford.
- CRAWLEY, M. J. (2002): Statistical computing. An introduction to data analysis using S-Plus. Wiley, West Sussex.
- DE LEEUW, J. J. (1997): Demanding divers. Ecological energetics of food exploitation by diving ducks. Diss. Rijksuniversiteit Groningen.
- FISHER, N. I. (1993): Statistical analysis of circular data. Cambridge University Press, Cambridge.
- GALOFF, H., M. SELL & M. ABS (1984): Aktivitätsrhythmus, Verteilungsmuster und Ausweichflüge von Tafelenten *Aythya ferina* L. in einem nordwestdeutschen Überwinterungsquartier (Ruhstausee Kemnade). *Anz. Ornithol. Ges. Bayern* 23: 133–147.
- HAMILTON, D. J., C. D. ANKNEY & R. C. BAILEY (1994): Predation of zebra mussels by diving ducks: an enclosure study. *Ecology* 75: 521–531.
- HEPP, G. R. & J. E. HINES (1991): Factors affecting winter distribution and migration distance of wood ducks from southern breeding populations. *Condor* 93: 884–891.
- HOFER, J. (1968): Tauchtiefen einiger Wasservögel. *Ornithol. Beob.* 65: 124–128.
- HOFER, J., F. KORNER-NIEVERGELT, P. KORNER-NIEVERGELT, M. KESTENHOLZ & L. JENNI (2005): Herkunft und Zugverhalten von in der Schweiz überwinternden Reiherenten *Aythya fuligula*: eine Ringfundanalyse. *Ornithol. Beob.* 102: 181–204.
- (2006): Herkunft und Zugverhalten von in der Schweiz überwinternden oder durchziehenden Tafelenten *Aythya ferina*. *Ornithol. Beob.* 103: 65–86.
- (2009): An indication of long-term group formation in Tufted ducks. *Ardea* 97: 349–355.
- HOFER, J., P. KORNER-NIEVERGELT & F. KORNER-NIEVERGELT (2010): Auftreten und Herkunft der Wasservögel am Sempachersee: Überblick über fast 70 000 Beringungen am Sempachersee und 6000 Rückmeldungen aus Eurasien und Afrika. *Ornithol. Beob. Beiheft* 11.
- IMPEKOVEN, M. Z. (1965): Verbreitung und Flucht-

- migration von Krickenten in den kalten Wintern 1956 und 1962/63: Eine vergleichende Analyse der Rückmeldungen in La Tour du Valant. Trans. Conf. Int. Union Game Biol. 6: 293–307.
- KELLER, I., F. KORNER-NIEVERGELT & L. JENNI (2009): Within-winter movements: A common phenomenon in the Common Pochard *Aythya ferina*. J. Ornithol. 150: 483–494.
- KELLER, V. (2005): Entwicklung der Wasservogelbestände in den Wasservogelreservaten von internationaler Bedeutung 1992/93–2002/03: Eine Bilanz. Schweizerische Vogelwarte, Sempach.
- KELLER, V. & K. BOLLMANN (2001): Für welche Vogelarten trägt die Schweiz eine besondere Verantwortung? Ornithol. Beob. 98: 323–340.
- KELLER, V. & M. BURKHARDT (2009): Monitoring Überwinternde Wasservögel: Ergebnisse der Wasservogelzählungen 2007/08. Schweizerische Vogelwarte, Sempach.
- KESTENHOLZ, M. (1994): Body mass dynamics of wintering Tufted duck *Aythya fuligula* and Pochard *A. ferina* in Switzerland. Wildfowl 45: 147–158.
- (1995): Movements and roosting behaviour of diving ducks (*Aythya fuligula* and *A. ferina*) wintering in Switzerland. Diss. Univ. Basel.
- KORNER-NIEVERGELT, F., J. HOFER, A. SAUTER & L. JENNI (2009): Measuring within-winter movement rates of Tufted Ducks *Aythya fuligula* and Common Pochards *A. ferina* based on ring re-encounter data. Wildfowl Special Issue 2: 24–41.
- NILSSON, L. (1984): The impact of hard winters on waterfowl populations of south Sweden. Wildfowl 35: 71–80.
- OGILVIE, M. A. (1982): Winter 1978/79 hard weather movements and mortality of ducks ringed in the United Kingdom. Proc. 2nd Techn. Meeting on Western Palearctic Migratory Bird Management, Paris 1979: 174–180, International Waterfowl Research Bureau (IWRB).
- OWEN, M. & M. DIX (1986): Sex ratios in some common British wintering ducks. Wildfowl 37: 104–112.
- R Development Core Team (2008): R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. www.r-project.org.
- RIDGILL, S. C. & A. D. FOX (1990): Cold weather movements of waterfowl in western Europe. IWRB Special Publication 13: 1–89.
- RUSTAMOV, E. A. (1994): The wintering waterfowl of Turkmenistan. Wildfowl 45: 242–247.
- SAYLER, R. D. & A. D. AFTON (1981): Ecological aspects of Common Goldeneyes *Bucephala clangula* wintering on the Upper Mississippi River. Ornithol. Beob. 12: 99–108.
- SCHMID, H., M. BURKHARDT, V. KELLER, P. KNAUS, B. VOLET & N. ZBINDEN (2001): Die Entwicklung der Vogelwelt in der Schweiz. Avifauna Report I, Annex. Schweizerische Vogelwarte, Sempach.
- SUTER, W. (1982): Die Bedeutung von Untersee-Ende/Hochrhein (Bodensee) als wichtiges Überwinterungsgewässer für Tauchenten (*Aythya*, *Bucephala*) und Blässhuhn (*Fulica atra*). Ornithol. Beob. 79: 73–96.
- SUTER, W. & M. R. VAN EERDEN (1992): Simultaneous mass starvation of wintering diving ducks in Switzerland and the Netherlands: A wrong decision in the right strategy? Ardea 80: 229–242.
- WERNER, S., M. MÖRTL, H.-G. BAUER & K.-O. ROTHHAUPT (2005): Strong impact of wintering waterbirds on zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) populations at Lake Constance, Germany. Freshwater Biol. 50: 1412–1426.
- WILLI, P. (1970): Zugverhalten, Aktivität, Nahrung und Nahrungserwerb auf dem Klingnauerstausee häufig auftretender Anatiden, insbesondere von Krickente, Tafelente und Reiherente. Ornithol. Beob. 67: 141–217.

Manuskript eingegangen 9. November 2009
Bereinigte Fassung angenommen 15. Juli 2010