

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Bern
Arbeitsgruppe Ornitho-Ökologie (Prof. U. Glutz von Blotzheim)

Vergleichende Nahrungsökologie von überwinternden Tauchenten (*Bucephala*, *Aythya*) und Bläßhuhn (*Fulica atra*) am Untersee-Ende/Hochrhein (Bodensee)¹

Werner Suter

Die Gewässerkette am Nordalpenrand, vom Genfersee über den Bodensee bis zu den Innstauseen und der Donau, gehört zu den bedeutendsten winterlichen Wasservogelzentren Europas (Atkinson-Willes 1976, 1978). So gut wir über Bestandszahlen, Bestandsentwicklungen und Phänologie der hier rastenden und überwinternden Schwimmvögel dokumentiert sind, so sehr mangelt es, im Gegensatz etwa zum südskandinavischen Raum, an ökologischen Studien. Aufmerksamkeit fanden bisher nur einige Flußstauseen (Reichholz 1966, Willi 1970, Hölzinger 1977), kaum hingegen natürliche Gewässer (z.B. Szijj 1965). Zu erwähnen sind auch wenige Arbeiten an Einzelarten (z.B. Mazzucchi 1971, Leuzinger 1972, Hurter 1979). Selbst die radikalen Veränderungen, welche die Einschleppung und Massenvermehrung der Wandermuschel *Dreissena polymorpha* mit sich brachten, führten nur zu einer einzigen größeren Untersuchung (Pedroli 1981).

Am Untersee-Ende und anschließenden Hochrhein (Bodensee) überwintern seit jeher etwa 2000 Schellenten *Bucephala clangula* (Leuzinger 1972). Zu ihnen gesellten sich nach der massenhaften Besiedlung durch Wandermuscheln bis zu 45000 Reiherenten, Tafelenten und Bläßhühner (*Aythya fuligula*, *A. ferina*, *Fulica atra*). Solche Wasservogelkonzentrationen werden an

keinem anderen Binnengewässer Mitteleuropas erreicht. Das Gebiet bot sich deshalb für eine vergleichende Studie ökologischer Ansprüche dieser vier Arten an, zumal H. Leuzingers Untersuchung und langfristige Zählungen die Zeit vor der *Dreissena*-Invasion miteinschließen und damit die Möglichkeit bieten, nicht nur Aussagen zum status quo, sondern auch zu Entwicklungen bei sich verändernder Nahrungsgrundlage zu treffen.

Bestandsentwicklung, Nahrungsangebot und Nahrung der Tauchenten und Bläßhühner in diesem Gebiet bildeten bereits Gegenstand von zwei Arbeiten (Suter 1982a, b). In der vorliegenden Studie stehen Fragen zur Ernährungsstrategie und damit zusammenhängenden Anpassungen an die Umwelt im Vordergrund.

1. Untersuchungsgebiet und Methodik

Untersuchungsgebiet. Das Untersee-Ende und der anschließende Rheinabschnitt (bis Mitte Winter befliegen die Wasservögel etwa 7–8 km) ist ein in sich ziemlich geschlossenes Gebiet. Ausführliche Beschreibungen finden sich bei Leuzinger (1972) und Suter (1982b, inkl. methodischer Angaben zu Zählungen, Erhebung des Nahrungsangebots und der Nahrung), einen Überblick gibt auch Abb. 2. Die Nahrungsplätze liegen alle im Fließwasser mit einer mittleren Oberflächenströmung von 0,9 m/

¹Gedruckt mit Unterstützung der Ella & J. Paul Schnorf Stiftung, Zürich.

sec; die Wassertiefe ist mit Ausnahme weniger Stellen überall sehr gering (0–4 m).

Aktivitätsuntersuchungen. Aktivitätserhebungen der Schellente erfolgten mittels Sichtbeobachtung, stets in der gut überschaubaren oberen Hälfte des Flußabschnitts II. Während der Aufenthaltszeit am Tagesplatz wurde alle 12 min der Anteil tauchender sowie nicht tauchender Vögel (ruhend, balzend oder mit Körperpflege beschäftigt) bestimmt und die damit erhaltenen Prozentwerte der beiden Tätigkeiten auf den einzelnen Vogel bezogen. Nachtbeobachtungen an den *Aythya*-Arten führte ich teilweise mit einem NATO-Infrarot-Nachtsichtgerät aus. Aktivitätsbestimmungen ließen sich mittels radiomarkierter Individuen, welche in einer Reuse, hauptsächlich aber auf Kiesbänken mit einem Kanonennetz gefangen worden waren (5 Tafel-, 4 Reiher-, 1 Bergente *A. marila*, s. S. 233), bewerkstelligen. Die Sender wurden auf Plastik-Schnabelmarken befestigt. Die Aufzeichnungen erfolgten teilweise von Hand, zumeist aber automatisch auf einem Recorder. Leider schwankten sowohl die Frequenzen als auch die Pulsgeschwindigkeiten der einzelnen Sender derart stark, daß ein bedeutender Teil der automati-

schen Registrierungen sich als unbrauchbar erwies.

Zooexperiment. Der Zoologische Garten Zürich verfügt über eine Fischotteranlage mit einem etwa 0,8 m tiefen, ausbetonierten kleinen Teich, der gegen die Zuschauer hin durch eine Glaswand abgeschlossen ist und damit Einblicke ins Geschehen unter Wasser freigibt. Dort setzte ich für eine Woche je ein Schell-, Reiher- und Tafelenten-♂ ein. Am Grund gestaltete ich mit Steinen und Kies aus dem Rhein ein möglichst naturgetreues Substrat (ca. 0,35 m²), als Nahrung bot ich *Dreissena* und anstelle von *Hydropsyche* Mehlwürmer an, welche sehr beliebt waren. Das Tauchverhalten und besonders die Schnabelbewegungen bei der Nahrungsaufnahme wurden mit einer Video- und einer 16 mm-Filmkamera aufgezeichnet und mittels eines Analyseprojektors ausgewertet.

2. Nahrungsangebot und Nutzung

Zum *Nahrungsangebot* siehe Tab.1 (Zusammenfassung der ausführlichen Angaben in Suter 1982a, b). Die gewaltigen *Dreissena*-Bestände sind die höchsten bisher in

Tab. 1. Angebot (Frischgewicht in g/m²) und Nahrung von Schellente, Reiherente, Tafelente und Bläßhuhn, vereinfacht aus Suter 1982b. XXX = Hauptnahrung, XX = Ergänzung, X = nachgewiesen, aber bedeutungslos. – *Food supply (fresh weight in g/m²) and diet of Goldeneye, Tufted Duck, Pochard and Coot, from Suter 1982b (simplified).* XXX = main food component, XX = supplementary food, X = single records.

	g/m ²	<i>Bucephala clangula</i>	<i>Aythya fuligula</i>	<i>Aythya ferina</i>	<i>Fulica atra</i>
Tierisch/animal matter					
Turbellaria	0,8				
<i>Bithynia</i>	2,4	X	X		
<i>Dreissena</i>	4542	XX	XXX	XXX	XXX
Hirudinea	13,5	X			
Gammaridae	2,2	XX			
<i>Hydropsyche</i>	29,8	XXX	X	X	X
<i>Rhyacophila</i>	0,3	X			
übrige Arten	0,9	X	X		X
Pflanzlich/plant matter					
Samen/seeds		X		X	
Sproßteile/stems		X		X	XX
Algen				X	

Westeuropa beschrieben. Auch die Zahlen der köcherlosen Köcherfliegenlarve *Hydropsyche*, welche die übrige Benthofauna dominiert, sind vergleichsweise sehr groß.

2.1. Nahrung

2.1.1. Artenwahl

Siehe Tab.1 (ausführlichere Angaben in Suter 1982b). Reiherente, Tafelente und Bläßhuhn nutzen entsprechend dem Angebot fast ausschließlich Wandermuscheln, andere Invertebraten werden nur vereinzelt bei Gelegenheit erbeutet. Bläßhühner nehmen den ganzen Winter über als Zusatznahrung Vegetabilien auf (v. a. Kammlaichkraut *Potamogeton pectinatus* var. *helveticus*, ab Ende Januar an einigen Uferstellen auch Gras). 13 von 25 untersuchten Reiherenten und 10 von 20 Tafelenten hatten sogar ausschließlich *Dreissena* gefressen; die beiden Arten dürfen hier als monophag bezeichnet werden. Es ist bemerkenswert, daß Pflanzen, die anderswo in der Nahrung der Tafelente oft dominieren, hier überhaupt nicht genutzt werden (bestätigt durch Feldbeobachtungen). Die Schellente hingegen frißt selektiv die *Hydropsyche*-Larven, die als zweithäufigste Wirbellose aber nur noch 1% der Wandermuschel-Biomasse erreicht. Alle untersuchten Schellenten nahmen zwar auch *Dreissena* auf, doch traten diese (mit Ausnahme bei Einzelvögeln) in Zahl und Biomasse deutlich gegenüber den Köcherfliegen zurück. Das Spektrum erbeuteter kleiner Arten ist breiter als bei Reiher- und Tafelente, und es fällt auf, daß regelmäßig auch mobile Formen wie Bachflohkrebse (Gammaridae) gefangen werden.

2.1.2. Größe der Beutetiere

Da die *Dreissena*-Biomasse alljährlich zu 95%, an einzelnen Stellen gar zu über 99% von den Wasservögeln abgeweidet wird, findet offenbar, zumindest bei den hauptsächlichsten Konsumenten Reiherente, Tafel-

Tab.2. Mittlere Länge L (Medianwert, in mm), Variationsbreite R (mm) und Anzahl n_{Dr} gemessener Wandermuscheln aus den Oesophagi von Schellente, Reiherente und Tafelente, n_E = Anzahl Enten mit ganzen Muscheln. Vier der Vögel stammen vom Ermatinger Becken. – Mean length L (median, in mm), variation R (mm) and number n_{Dr} of measured Zebra Mussels from oesophagi of Goldeneye, Tufted Duck and Pochard, n_E = number of oesophagi containing unbroken mussels.

Art (n_E) Species	<i>Dreissena</i> L	R	n_{Dr}
<i>B. clangula</i> (7)	4,0	0,5–16	74
<i>A. fuligula</i> (5)	12,5	4 –28	33
<i>A. ferina</i> (9)	11,1	5 –23	48

ente und Bläßhuhn, keine Selektion bestimmter Größenklassen statt. Die mittleren Längen der Wandermuscheln aus den Oesophagi von Reiher- und Tafelente entsprechen etwa der natürlichen Größenverteilung (Tab.2); zwischen den beiden Arten besteht kein signifikanter Unterschied (Wilcoxon-Test für Paardifferenzen). Die Schellente hingegen bevorzugt kleine, nimmt aber bis 16 mm lange Muscheln auf (kleiner Stichprobenumfang). Bei den *Hydropsyche*-Larven liest sie dagegen die großen aus (Tab.3). Diese Beobachtung stimmt gut mit der geringeren Überlebensrate der Größenklasse 11+ überein (im Winterhalbjahr 15% gegenüber 23% bei den 7–10 mm langen, Suter 1982b).

Tab.3. Zahlen verschieden großer *Hydropsyche*-Larven aus den Oesophagi von 9 Schellenten und mittlere Erwartungswerte aus sämtlichen Probenahmen in der Nähe der Abschußstellen (χ^2 , $p < 0,001$). – Numbers of *Hydropsyche* larvae of different size found in the oesophagi of 9 Goldeneyes and expected numbers based on all values from the nearest sample stations.

<i>Hydropsyche</i>	beobachtet found	erwartet expected
1– 6 mm	20	?
7–10 mm	227	558
11+ mm	739	408

2.1.3. Nährwert

Es erscheint vorerst unverständlich, weshalb sich die Schellente nicht wie Reiherente, Tafelente und Bläßhuhn an das riesige Angebot von Wandermuscheln hält, sondern sich vorwiegend auf eine Beute konzentriert, deren Biomasse nur 1% der vorigen ausmacht. Auch im Vergleich zweier durchschnittlicher, aus den häufigsten Größenklassen des Angebots stammender Individuen (Tab.4), scheint die etwa 8mal schwerere *Dreissena* profitabler als *Hydropsyche* zu sein. Berücksichtigt man allerdings das Gewichtsverhältnis der Weichkörper, so beträgt es nur noch 4,5:1. Als Energielieferanten sind sie sogar beinahe gleichwertig (Tab.5): Eine 13 mm lange Wandermuschel bietet etwa 52 cal (218 J), eine 11+ mm lange *Hydropsyche*-Larve ca. 43 cal (180 J). Diese beiden Zahlen dürfen nur als Näherungswerte verstanden werden, weil ihrer Berechnung einige Unsicherheiten zugrunde liegen, denn die in Tab.5 verwendeten Literaturangaben weisen neben vielen Übereinstimmungen auch Abweichungen auf. So beruhen die

Tab.4. *Dreissena* und *Hydropsyche*: Vergleich der Maße und der Zusammensetzung von Individuen durchschnittlicher Größe. Quellen: Länge und Frischgewicht nach eigenen Untersuchungen, übrige Zahlen Mittelwerte, kombiniert nach Stańczykowska 1976, Stańczykowska & Ławacz 1976, Hölzinger 1977, Pedroli 1981 und eigenen Untersuchungen. – *Dreissena and Hydropsyche: comparison of weight and composition of average sized individuals.*

	<i>Dreissena</i>	<i>Hydropsyche</i>
Länge/length (mm)	13	11+
Frischgewicht/fresh weight (g)	0,250	0,031
Anteil am Frischgewicht (%) / percentage of fresh weight:		
Schale bzw. Thorax/shell or thorax		
	51,5	24
Weichkörper trocken/dry soft body		
	3,5	9
Wasser/water content		
	45	67
Weichkörper feucht/fresh soft body (g)		
	0,121	0,024

Differenzen beim *Dreissena*-Weichkörper auf verschiedenen Prozentwerten des Was-

Tab.5. Energiegehalt von *Dreissena* und *Hydropsyche*-Larven. Erklärungen im Text. Quellen: 1 = Pedroli 1981; 2 = Hölzinger 1977 und briefl.; 3 = nach Stańczykowska & Ławacz 1976; 4 = eigene Untersuchungen; 5 = Caspers 1975; 6 = Cummins & Wuycheck 1971. – *Energy content of Dreissena and of Hydropsyche larvae.*

	<i>Dreissena</i>		<i>Hydropsyche</i>		Quelle/source
	trocken dry	frisch fresh	trocken dry	frisch fresh	
cal/g Weichkörper/soft body	4990	305			1
	4919	610	3800	450	2
	4623–5063	334–365			3
verwendetes Mittel/mean		404			
cal/g ganzes Tier/whole ind.			5187		4
			5348		5
			5605		6
			5380	1775	
verwendetes Mittel/mean nutzbar/usable			ca. 1700		
cal/Ind. durchschnittl. Größe/ of average size		52 ^a		43 ^b	
kcal/kg Frischgewicht/ fresh weight		208		1387	
		168			1

^aWeichkörper 49 cal, zu 90% assimiliert, plus assimilierbaren Anteil organischer Substanz in der Schale (ca. 30%), 14 cal, minus gesamten Exkretionsverlust von 10%.

^bGanzes Tier 53 cal, zu 90% assimiliert, Exkretionsverlust 10%.

sergehaltes. Für den Anteil an assimilierbarer Energie und den Exkretionsverlust bei *Dreissena* wurden die Werte Bickels aus Pedroli (1981) übernommen. Auch Siegfried, Burger & Frost (1976) geben die Assimilation verdaubaren Invertebratenmaterials mit 90% an. Bei *Hydropsyche* darf davon ausgegangen werden, daß der größte Teil der Hartteile verdaut werden kann (sicher die Epidermis und die Endocuticula, vermutlich nicht die Exocuticula, Dr. R. Leuthold mdl.). Stellt man noch den höheren Energieaufwand, der im Muskelmagen zum Zerquetschen einer Wandermuschel aufgewendet werden muß, in Rechnung, so dürfte die gewonnene Energie beim Verzehr der beiden Arten etwa gleich groß sein.

2.1.4. Nahrung, Magengröße und Magensteine

Wie bei vielen Vogelarten, so besteht auch bei Wasservögeln ein Zusammenhang einerseits zwischen Konsistenz der Nahrung und der Menge im Magen befindlichen Grits (Magen- oder Mahlsteine) und andererseits zwischen der Adaptation des Vogels an bestimmte Nahrung und der Magengröße (z.B. Borkenhagen 1976). Hartschalige Beute (größere Mollusken, gewisse Samen etc.) verlangt zu ihrer Aufschließung eine größere Menge an Magensteinen als weiche Organismen (kleine Mollusken,

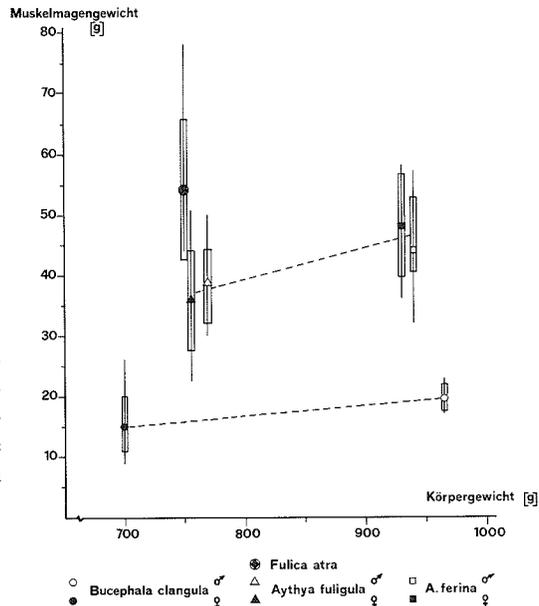


Abb. 1. Muskelmagengewicht (Mittelwert, Standardabweichung und Variationsbreite) und Körpergewicht bei Schellente (7 ♂, 17 ♀), Reiherente (10 ♂, 15 ♀), Tafelente (10 ♂, 9 ♀) und Bläßhuhn (10). – Gizzard weight (mean, standard deviation and variation) and body weight in Goldeneye (7 ♂, 17 ♀), Tufted Duck (10 ♂, 15 ♀), Pochard (10 ♂, 9 ♀) and Coot (10).

Insektenlarven mit wenig Chitin etc.) und eine stärkere Mahlleistung durch vergrößerte Ringmuskulatur; daneben sollte das Magenvolumen größer sein, da mehr un-

Tab. 6. Grit (mittleres Gewicht \bar{x} in g, Standardabweichung s und Variationsbreite R) aus den Mägen von Schellente, Reiherente, Tafelente und Bläßhuhn sowie Anteil des Muskelmagengewichts am Körpergewicht in %. ** bzw. * = Unterschiede gesichert mit $p < 0,001$ bzw. $p < 0,02$ (t-Test). – Grit (mean weight \bar{x} in g, standard deviation s and variation R) from the gizzards of Goldeneye, Tufted Duck, Pochard and Coot as well as percentage of gizzard weight in body weight. ** and * = differences significant.

Art (n) Species	$\bar{x} \pm s$	R	Anteil Magengewicht percentage of gizzard
<i>B. clangula</i> (24)	0,7 ± 0,7 **	0,1– 3,2	♂ 2,0 ♀ 2,2
<i>A. ferina</i> (20)	3,3 ± 1,3	0,9– 6,0	♂ 5,0 ♀ 5,2
<i>A. fuligula</i> (25)	3,5 ± 2,3 *	0,1– 9,9	♂ 5,0 ♀ 4,8
<i>F. atra</i> (10)	5,9 ± 2,9	3,2–10,8	7,2

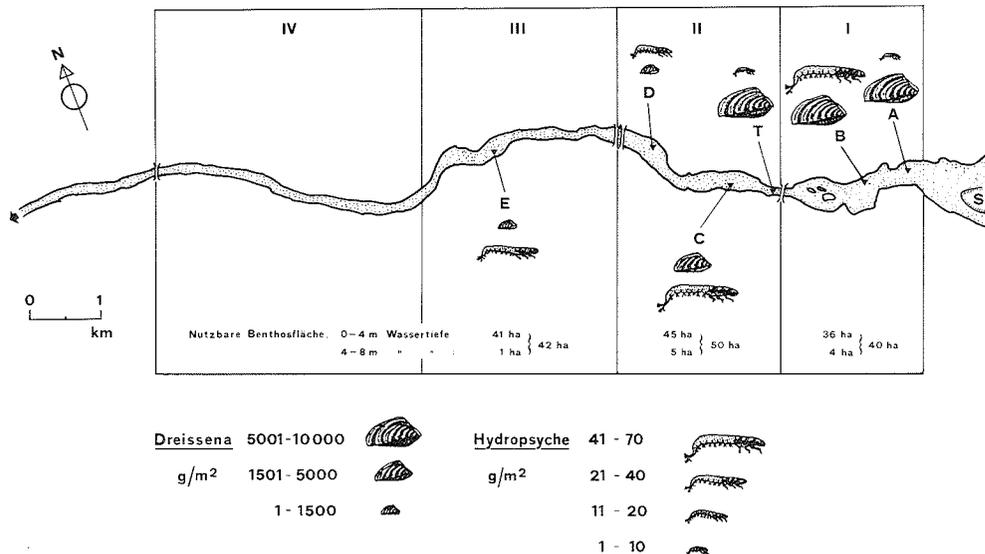


Abb. 2. Untersuchungsgebiet mit dem Schlafplatz S am Untersee-Ende und den Flußabschnitten I-IV, hauptsächliches Nahrungsangebot (*Dreissena* und *Hydropsyche*) an den Probestellen A-E und T (vgl. Suter 1982b). – Study area with roosting place S at the end of the Untersee and four river sections I-IV, main food supply (*Dreissena* and *Hydropsyche*) at sample stations A-E and T (see Suter 1982b).

verdauliches Material (Zellulose, Kalkschalen, Chitinpanzer) anfällt. Die Schellente besitzt mit 2% des Körpergewichts den relativ und absolut kleinsten Magen der vier verglichenen Arten (Abb. 1, Tab. 6); dieser ist zudem viel weicher. Bei Reiher- und Tafelente ist er mit 5% des Körpergewichts gleich groß und beim Bläßhuhn mit 7% am schwersten. Entsprechend verhält es sich mit den Magensteinen (Tab. 6): Die Schellente nimmt nur wenig auf, Reiher- und Tafelente sehr viel mehr, und das Bläßhuhn am meisten (für detailliertere Angaben zu ähnlichen Befunden s. Borkenhagen 1976).

2.2. Saisonale Verlagerungen der Freßplätze

Die Schellente besiedelt bei ihrer Ankunft im November sofort vorwiegend den Abschnitt II, große Scharen halten sich bis Mitte Winter immer an der *Hydropsyche*-reichen Stelle C, gegen Winterende vor allem bei D auf (Abb. 2, 3). Die Rheinstrecke

I suchen konstant etwa 15% des Bestands auf (Ausweichgebiet für größere Scharen bei Störungen durch Fischerboote vor allem im Abschnitt II, z. B. November-Dezember 1980). Bei anwachsenden Schellentenzahlen im Dezember-Januar wird auch der Abschnitt III stärker befliegen, IV hingegen nur selten von kleinen Scharen (vgl. dazu die eingehende Darstellung bei Leuzinger 1972). Im März konzentrieren sich die abnehmenden Schellentenbestände wieder mehr auf die seenahen Abschnitte. Über die Veränderungen in der Nahrungswahl einzelner Individuen geben nur die Beobachtungen eines aberrant gefärbten ♀ Hinweise (vgl. Suter 1982c), das offensichtlich im Laufe der Winter etwas weiter flußabwärts vorrückte: Es hielt sich im November-Dezember 1980 im Abschnitt II bei C auf, im Januar 1977 und 1981 im Abschnitt II unterhalb D und im März 1978 im Abschnitt III unterhalb E.

Das recht grobe saisonale Verteilungsmuster zeigt bereits, was mit den genaueren

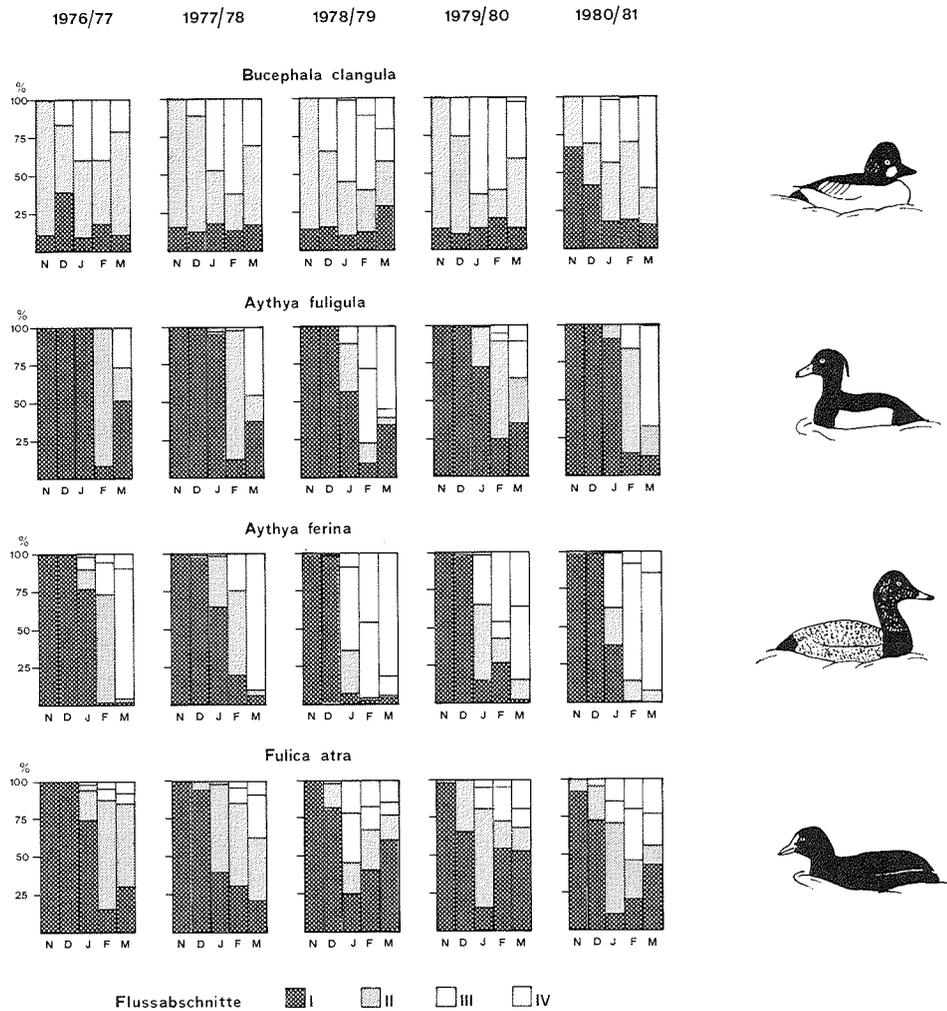


Abb. 3. Saisonale Verteilung von Schellente, Reiherente, Tafelente und Bläßhuhn auf die Flußabschnitte I–IV in %. – Seasonal distribution (in %) of Goldeneye, Tufted Duck, Pochard and Coot on river sections I–IV.

Liegeplatzkartierungen noch deutlicher wurde und sich in den Nahrungsanalysen bestätigen ließ: Die Nahrungsplatzwahl richtet sich primär nach dem Angebot reicher Köcherfliegenvorkommen und nicht nach den großen *Dreissena*-Bänken. Sehr verschieden davon präsentiert sich das saisonale Verteilungsmuster bei den Muschelkonsumenten Reiherente, Tafelente und Bläßhuhn. Im Spätherbst konzentrieren sie

sich ausschließlich auf die seenahe und wandermuschelreiche Strecke I. Bei zunehmender Erschöpfung der *Dreissena*-Bänke rücken sie flußabwärts vor, beweiden im Mittwinter die Abschnitte II und III und gegen das Frühjahr zu auch IV. Es ist beeindruckend, wie schlagartig solche Liegeplatzwechsel oft vonstatten gehen können (v.a. Reiherente). Die Verweildauer in einem Abschnitt ist eng mit dem *Dreissena*-

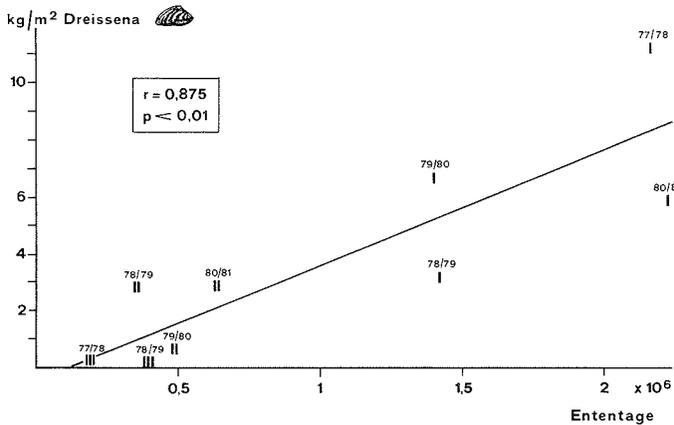


Abb. 4. Anzahl Entente (Reiherente, Tafelente und Bläßhuhn) in den Flußabschnitten I–III und mittlere *Dreissena*-Biomasse aus den Probestellen in den entsprechenden Abschnitten, vgl. Abb. 2 (ohne die 8,5 m tiefe Stelle T). – Number of duck days (Tufted Duck, Pochard and Coot) on river sections I–III and mean *Dreissena* biomass in the respective section, see fig. 2 (without the 8,5 m deep section T).

Angebot korreliert (Abb. 4). Sie ist in I mit großen Wandermuschelbeständen am längsten und verkürzt sich zunehmend weiter rheinabwärts. Die Bedeutung von I mag in Abb. 3 etwas überbewertet sein, da bei den

Zählungen unvermeidbar auch Vögel erfaßt wurden, die bereits am frühen Morgen von weiter rheinabwärts gelegenen Nahrungsplätzen an den Schlafplatz zurückgekehrt waren.

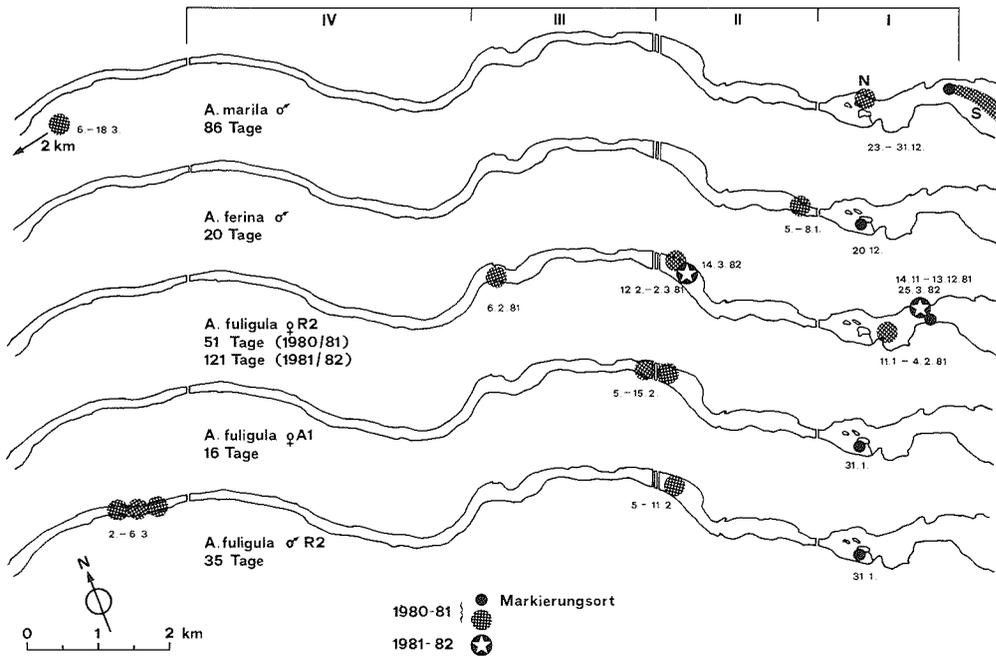


Abb. 5. Aufenthaltsorte und -dauer radiomarkierter Enten. S = Schlafplatz, N = Nahrungsplatz (nur bei Bergente im Dezember getrennt). Reiherente ♀ R2 ist auch ein Beispiel für Winterortstreue. – Location and duration of stays of radio-marked ducks. S = roosting place, N = feeding place (separated only in December in the Scaup), «Markierungsart» = marking place. Tufted Duck ♀ R2 is also an example for fidelity to wintering area.

Aber auch von Jahr zu Jahr wechselt die Verlagerungsgeschwindigkeit (Abb. 4): 1978/79 war sie, wohl wegen der geringen Muschelbestände der Strecke I, besonders hoch. Daneben gibt es interspezifische Unterschiede. Die Reiherente verweilt am längsten im seenahen Abschnitt I, rückt vergleichsweise langsam vor und ist noch im März imstande, in I an bisher ungenutzten, tieferen Stellen *Dreissena* zu erbeuten². Sie ist offenbar nicht nur zu größeren Tauchleistungen als Tafelente und Bläßhuhn befähigt (vgl. Willi 1970), sondern kann auch einzelne, übriggebliebene Wandermuscheln besser aufpicken. Die Tafelente verlagert als verhältnismäßig schlechter Taucher ihre Bestände am konsequentesten flußabwärts und erreicht zu Ende des Winters in größerer Zahl sogar westlich ans Untersuchungsgebiet anschließende Rhein-strecken. Das Bläßhuhn verläßt zwar den seenahen Abschnitt noch schneller, bleibt dann aber entsprechend länger im Teilstück II, und im Februar-März gewinnt bei stärkerer Verteilung des abnehmenden Bestandes die Strecke I, wohl wegen der teilweisen Nutzung vegetabilischer Nahrungsquellen, wieder an Bedeutung.

Mit Hilfe radiomarkierter Enten gelang es, die Verlagerungen rheinabwärts bei einzelnen Individuen zu verfolgen (Abb. 5). Tafelenten scheinen am Untersee-Ende wenig ortsgebunden zu sein. Von 5 radiomarkierten (2 ♂, 3 ♀) konnte nur ein ♂ für kurze Zeit nach einer zweiwöchigen Ab-senz nochmals im Gebiet nachgewiesen werden. Bereits am 12. 1. 1980 waren fünf Tafelenten mit farbigen Schnabelmarken ausgerüstet worden, von welchen sich nur ein ♂ wieder auffinden ließ: Es wurde am 13. 2. 1980 an einem Baggerweiher 9 km südlich des Rheins erlegt. Reiherenten sind viel ortsgebundener. Von vier (2 ♂, 2 ♀) mit Sendern versehenen wurde ein ♂ tot aufgefunden, die übrigen drei konnten bis zu 51

Tage lang verfolgt werden. Es ist auffällig, wie lange immer wieder einzelne Vögel an einem eng begrenzten Platz verharren. Ähnliches gilt für die kleinen Bergenten-trupps, die am Rhein überwintern. Die lange Pause, während welcher das radio-markierte ♂ nicht mehr beobachtet werden konnte, war wohl im Verlust des Senders (nicht aber der Schnabelmarke), der offenbar schon zum Jahresbeginn erfolgt sein mußte, begründet.

3. Aktivität

3.1. Tag- und Nachtaktivität

Unter Aktivität wird im folgenden Tauchaktivität verstanden. Ruhende und schlafende Vögel gelten als inaktiv, ebenfalls solche, die sich an von den Nahrungsgründen entfernten Schlafplätzen aufhalten, dort aber beispielsweise balzen. Zur Aktivitätszeit gehören hingegen die Tauchpausen, sofern der Vogel im strömenden Wasser am Tauchplatz bleibt.

3.1.1. Schellente

Die Schellente ist eine streng tagaktive Art, die während des ganzen Winters die Nächte auf einem am Untersee-Ende gelegenen, von den Tauchplätzen getrennten Schlafplatz verbringt (ausführliche Beschreibung bei Leuzinger 1972). Immerhin erscheinen Einzelvögel oder kleine Gruppen in der Morgendämmerung regelmäßig so früh an den Tauchplätzen oder verweilen am Abend derart lange, daß sie bei geringen Lichtwerten (<1 Lux) tauchen müssen.

3.1.2. Bläßhuhn

Auch Bläßhühner sind fast ausschließlich tagaktiv. Sie verbringen die Nächte an den Tauchplätzen unmittelbar benachbarten, möglichst strömungsfreien Orten. Am beliebtesten sind große Kiesinseln: Bläßhühner nächtigen dort vorzugsweise am oberen Rand im seichten Wasser stehend. Die Aktivität beginnt in der Morgendämmerung

² Am 8. 3. 1978 tauchte ein größerer Teil von ca. 700 Reiherenten über einem 6–10 m tiefen Kolk nach Wandermuscheln, als die umliegenden Flächen in 0–4 m Tiefe längst leergefressen waren.

(meistens bei Lichtwerten von >1 Lux), flacht sich über Mittag etwas ab und endet, nach einem zweiten, markanten Gipfel gegen Abend oft recht spät bei fortgeschrittener Dämmerung (<1 Lux). Einzig im Licht der Uferbeleuchtung bei Stein am Rhein tauchen dort nächtigende Bläßhühner vereinzelt auch nachts.

3.1.3. Reiher- und Tafelente

Reiher- und Tafelente sind im Untersuchungsgebiet sowohl tag- als auch nachtaktiv. Die sehr komplizierten und uneinheitlichen Verhältnisse sind in Abb. 6 vereinfacht dargestellt. Mit dem Vorrücken flußabwärts im Verlaufe des Winters geht ein Wechsel von Nachtaktivität zu Tagaktivität einher. Im November/Dezember, wenn der Abschnitt I beweidet wird, liegen beide Arten tagsüber größtenteils am Schlafplatz (Abb. 1). Ein kleiner Teil ($<10\%$) der Vögel sucht bereits zu dieser Zeit während des Tages die dem Schlafplatz benachbart gelegenen Tauchplätze am See-Ende auf. Die meisten schwimmen aber erst etwa 2 Stunden nach der Abenddämmerung geschlossen an die Tauchplätze und kehren vor der Morgendämmerung (selten auch erst danach) wieder zurück³. Wenn die Tafelenten um die Jahreswende zügig, die Reiherenten verzögert in den Abschnitt II und später nach III vorstoßen, wird der Schlafplatz am See-Ende von immer weniger Vögeln aufgesucht (abgesehen von den zahlreichen störungsbedingten Ausweichflügen bei starkem Bootsverkehr, Jagd usw.). Im Januar fliegt zwar ein größerer Teil der tagaktiven Reiherenten anfänglich noch mit den Schellenten in eindrucksvollen Schlafplatzflügen dorthin zum Übernachten.

Schließlich dienen auch den Reiherenten als Ruheplätze vermehrt Kiesinseln, seichte Buchten und ungestörte Uferstrecken in

³Zur selben Zeit (November bis Anfang Januar) wird der Schlafplatz auch von bis zu 5000 Tafelenten aufgesucht, die schon in der Abenddämmerung das Untersuchungsgebiet zur Nahrungssuche flußabwärts verlassen und am folgenden Vormittag zurückkehren.

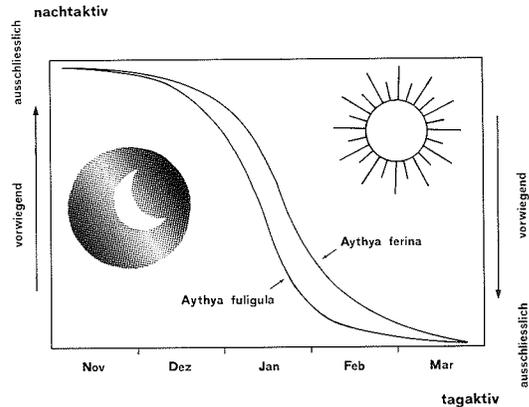


Abb. 6. Vereinfachte Darstellung des Wechsels von Nacht- zu Tagaktivität bei Reiher- und Tafelente. – Simplified diagram of the change from night to day activity in Tufted Duck and Pochard («vorwiegend» = chiefly, «ausschließlich» = totally).

der Nachbarschaft der Tauchplätze. Gleichzeitig wird immer häufiger tagsüber Nahrung gesucht. Gegen Ende des Winters nimmt die nächtliche Tauchaktivität stark ab, und im März trifft man in der Nacht kaum mehr tauchende Vögel an. Die Entwicklung verläuft bei beiden Arten etwa gleich, wenn auch die Reiherente im Mitwinter etwas stärker Tendenz zu Tagaktivität zeigt. Unabhängig von Datum und Art der Aktivität wird in der späten Abenddämmerung und in den ersten zwei Nachtstunden nie getaucht (vgl. Abb. 9); auch während der Morgendämmerung trifft man meist alle *Aythya*-Arten ruhend an.

3.2. Zeitbudgets

3.2.1. Schellente

a) Tagesaktivität (Abb. 7). Schellenten verweilen von Ende November bis Mitte Januar täglich etwa gleich lang (um 500 min) am Tagesplatz, dann nimmt die Aufenthaltszeit plötzlich bis auf 700 min/Tag um Anfang bis Mitte März zu. Während des ganzen Winters wird ein etwa gleich hoher Anteil (80–97%, im Mittel 88,6%) dieser Zeitdauer für Tauchaktivität aufgewendet.

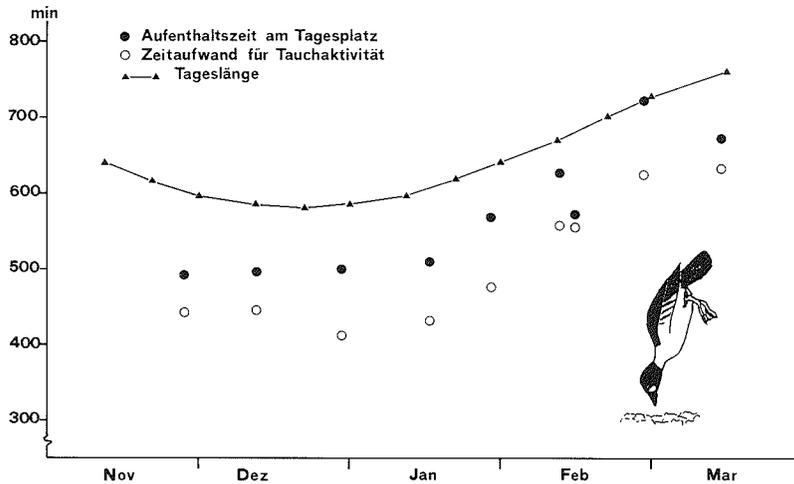


Abb. 7. Tägliche Aufenthaltsdauer (min) der Schellente am Tagesplatz und Dauer ihrer Tauchaktivität. Tageslänge: Beginn der Morgendämmerung bis Ende der Abenddämmerung. – Duration of daily stay on feeding grounds (dots, in min) and duration of diving activity (circles) in the Goldeneye. Day-length («Tageslänge»): from beginning of dawn to end of dusk.

Ihr absoluter Wert variiert im Spätwinter etwas weniger stark als die Aufenthaltszeit. Bevor der benötigte Sättigungsgrad erreicht ist, wirken sich die zu jener Zeit häufigen Störungen offenbar noch nicht aus. Sobald genügend Nahrung aufgenommen worden ist, können sie hingegen zu relativ frühem Schlafplatzflug führen; an ruhigen Tagen bleiben die Enten am Abend oft noch längere Zeit inaktiv am Tagesplatz. Vertreiben massive Störungen die Schell-

enten bereits vor der Sättigung von den Tagesplätzen, so tauchen sie im relativ breiten Trichter des Seeausflusses weiter. Auf diese Weise massieren sich dort manchmal bis zu 1000 Individuen.

Bei durchschnittlich zwei Tauchgängen/min zu je 20 sec (vgl. S.238) verbringen Schellenten etwa 59% der Zeit am Tagesplatz unter Wasser! Von Ende November bis Mitte Januar entspricht dieser Wert etwa 288 min, Ende Februar bis Mitte

Tab. 7. Zeitbudget der Schellente: mittlere Dauer der verschiedenen Aktivitäten in min. – Time budget of Goldeneye: mean duration of different activities in min.

	Ende Nov.– Mitte Jan.	Ende Jan.– Mitte Feb.	Ende Feb.– Mitte März
Tagesplatz/feeding grounds			
Tauchaktivität/diving activity	433	529	602
Tauchen/dives	288	353	401
Tauchpause (Schwimmen)/ dive pauses (swimming)	145	176	201
Ruhe, Komfort, Balz/resting, preening, display	45	58	89
Fliegen (Störungen)/flights (disturbances)	5	0	5
Schlafplatzflug/roosting flights	4	4	4
Schlafplatz/roost			
Schlaf, Komfort, Balz/sleeping, preening, display	953	849	740

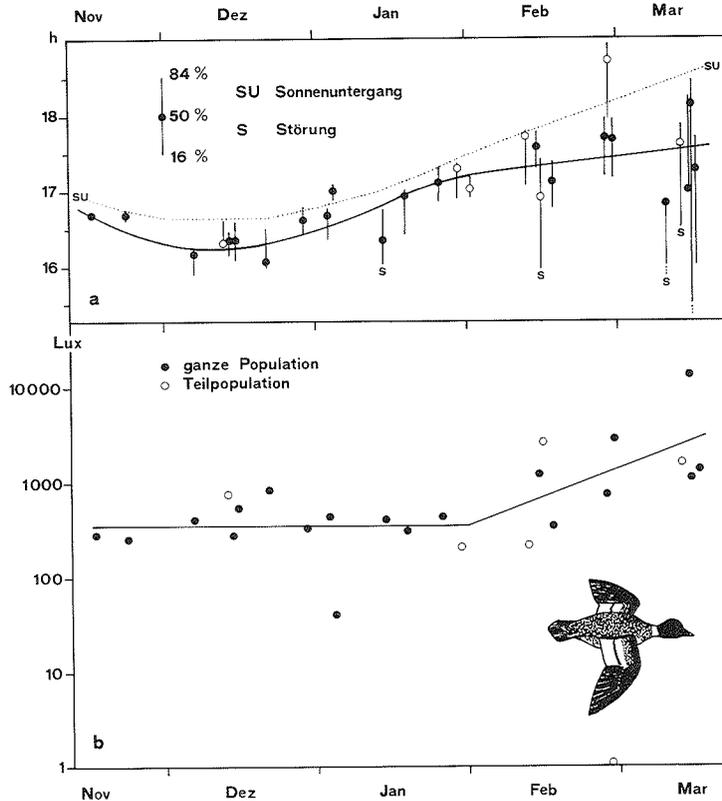


Abb. 8. Schlafplatzflug der Schellente: Zeitpunkt (a) und Helligkeitswert (b) bei welchem 50% der ganzen oder eines Teils der Population den Schlafplatz erreichen. Kurven von Hand eingepaßt. – *Roosting flight of Goldeneye: time (a) and light intensity (b) when 50% of the whole (dots) or of a part (circles) of the population reach the roost. Curves fitted by eye. SU = sunset, S = disturbance.*

März ca. 417 min (=7 Stunden). Im Spätwinter muß also etwa 45% mehr Zeit zum Tauchen aufgewendet werden als vor Mitte Januar. Gleichzeitig steigen die pro Tag unternommenen Tauchgänge von etwa 820–880 vor Jahresende auf ca. 1260 um Mitte März. Nur 11,4% der am Tagesplatz verbrachten Zeitdauer gilt der Ruhe, der Körperpflege und dem Balzen sowie einigen durch Störungen verursachten Flugmanövern (Tab.7). In der zweiten Winterhälfte nimmt die tägliche Tauchaktivität bis zu 85% der Helligkeit in Anspruch. Der Aufenthalt am Tagesplatz wird im Vergleich zur ersten Winterhälfte vorverlegt (zeitigerer morgendlicher Beginn der Tauchaktivität, in bezug zum Sonnenuntergang gegen den Frühling hin immer früherer abendlicher Schlafplatzflug).

b) Schlafplatzflug (Abb. 8). Von November bis Ende Januar verändert sich der Zeitpunkt des Schlafplatzflugs parallel zur Tageslänge, d. h. der Hauptteil der Schellenten erreicht den Schlafplatz bei einer konstanten Lichtstärke von etwa 350 Lux. Von Februarbeginn weg erscheinen die Vögel aber im Verhältnis zum Sonnenuntergang ständig früher, bei immer höheren Lichtwerten. Dank dem früheren morgendlichen Aktivitätsbeginn müssen die längeren Abende zur Sättigung nicht mehr voll ausgenützt werden. Darauf läßt auch die gleichzeitig wachsende Bereitschaft eines Teils der Vögel schließen, bei Störungen schon relativ früh am Nachmittag direkt zum Schlafplatz zu fliegen, ohne am Ausweichplatz im Trichter des Seeausflusses noch weiter Nahrung zu suchen.

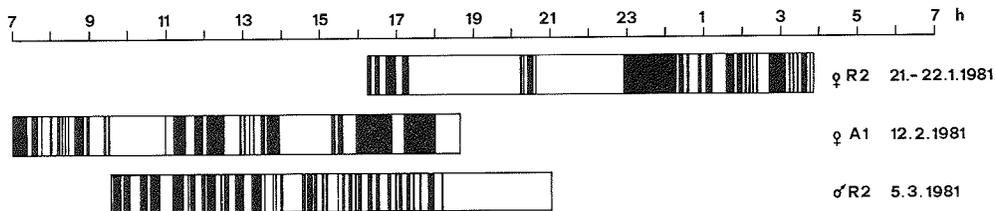


Abb. 9. Beispiele für die Aktivität dreier Reiherenten. Schwarz = Tauchphase, Weiß = Ruhephase (kann auch Tätigkeiten wie Körperpflege oder Balzbewegungen beinhalten). – *Examples of the activity of three Tufted Ducks. Black = diving phase, white = resting phase (may include activities like preening and display).*

3.2.2. *Aythya*-Arten

Es liegen radiotelemetrische Aufzeichnungen einer Bergente (δ), einer Tafelente (δ) und dreier Reiherenten (1 δ , 2 ♀) über 53,8 Stunden zwischen 30.12.1980 und 5.3.1981 vor. Abb. 9 zeigt je ein Beispiel der Tauchaktivität der Reiherenten. Die kurzen registrierten Sequenzen bei Berg- und Tafelente sind diesen ähnlich. Im Gegensatz zur unermüdlich tauchenden Schellente fällt der stete Wechsel zwischen Tauch- und Ruhephasen auf. Die Tauchfrequenz während der aktiven Phasen beträgt im Mittel etwa 82–85 Tauchgänge/h, kann aber kurzfristig auch auf die bei der Schellente üblichen Werte von 2 Tauchgängen/min (120/h) steigen. Die Tauch- und Ruhephasen sind häufig von ähnlicher Länge: auf kurze Ruhephasen folgen kurze Tauchperioden, auf lange Ruhezeiten eine größere Serie von Tauchsprüngen. Die längste Tauchperiode wurde bei einer Reiherente registriert, welche um Mitternacht während 80 min 169mal ohne längere

Pause tauchte (Abb. 9). Meistens folgen sich aber während einer Tauchperiode weniger Tauchgänge (ca. 4–15). Die Zahl der Tauchgänge/24 h nimmt wohl im Laufe des Winters beim Vorrücken in muschelärmere Flußabschnitte wie bei der Schellente zu, doch beträgt sie stets nur 40–50% der Tauchsprünge/Tag von *Bucephala* (Tab. 8).

4. Nahrungserwerb

4.1. Tauchen

Schellente: Da im Untersuchungsgebiet geringe Wassertiefen vorherrschen, bleiben die meisten Tauchzeiten recht kurz (Tab. 9). Sie stimmen mit entsprechenden Literaturangaben überein (Dewar 1924, Ingram & Salmon 1941, von Haartman 1945, Heintzelman 1963, Dow 1964, Meister & Prünke 1966, Hausser 1969, Nilsson 1969, 1972b, Trubel 1973, Moysich & Müller 1974). Die durchschnittlichen Tauchzeiten erhöhen sich mit zunehmender Tauchtiefe etwa linear, d.h. die Zeitdiffe-

Tab. 8. Anzahl Tauchgänge in 24 h, geschätzt anhand radiotelemetrischer Aufnahmen kürzerer Dauer. – *Number of dives in 24 h, estimated from shorter radio-telemetry records.*

	Datum/ date	tag-aktiv day	nacht-aktiv night	Anzahl Tauchgänge/ number of dives
<i>A. marila</i> δ	30.12.1980		X	350–450
<i>A. ferina</i> δ	7. 1.1981	(X)	X	450–550
<i>A. fuligula</i> ♀ R2	22. 1.1981	X	X	500–650
<i>A. fuligula</i> ♀ A1	12. 2.1981	X	(X)	500–600
<i>A. fuligula</i> δ	5. 3.1981	X		500–600

Tab.9. Mittlere Tauchzeiten (sec) der Schellente vom Rhein (n = Anzahl Messungen) und aus der Literatur (s.Text). – *Mean diving times (sec) of Goldeneyes on the river Rhine (n = number of measurements) and from literature.*

Wassertiefe (m) <i>Water depth</i>	Rhein	(n)	Literatur
0,4–0,9	15,2	(86)	14,2–18,8
1,0–1,5	19,2	(60)	15,8–27,0
1,6–3,0 (–3,5)	21,0	(60)	23,0–34,0
3,1–5,5	–		

renz wird vorwiegend für den größeren Weg benötigt; am Grunde bleibt den Schellenten immer etwa dieselbe Zeit zur Nahrungssuche. Da sie ähnlich schnell wie Reiherenten tauchen, brauchen sie für den Ab- und Auftauchvorgang zusammen nur etwa 3 sec/m (vgl. Dewar 1939, Willi 1970), womit ihnen zur Nahrungssuche am Grunde stets etwa 13,5–15,5 sec zur Verfügung stehen. Tauchzeiten von über 30 sec sind am Rhein nur an den wenigen über 4 m tiefen Stellen nötig; die längsten ermittelte ich bei einem ♂ mit 40,5 sec und Leuzinger (1972) mit 43 sec. Entsprechend der durchschnittlichen Tauchdauer von 20 sec und der Relation Tauchdauer: Tauchpause von etwa 2 (Mittelwert aus den erwähnten Publikationen 2,4) ergibt sich eine Frequenz von 2 Tauchgängen/min. Derselbe Wert wurde durch Zählen der Tauchgänge ermittelt (s.S.235; Pehrsson 1975: 245).

Aythya-Arten: Die mittlere Tauchdauer von Reiher-, Berg- und Tafelente (Tab.10) liegt stets unter 20 sec und damit tiefer als die in vielen anderen Gebieten üblichen Werte (z.B. Willi 1970). Die Relation

Tauchzeit: Tauchpause beträgt bei etwa 85 Tauchgängen pro Aktivitätsstunde 0,5–0,8, d.h. die Pausen sind im Gegensatz zur Schellente länger als die Tauchgänge. Die Unterschiede zwischen den drei Arten müssen wohl zum Teil auf verschiedene Tauchtiefen zurückgeführt werden, denn in den Werten sind längere Meßserien von Einzelvögeln enthalten.

Bläßhuhn: Obwohl dem Mittelwert seiner Tauchdauer nur wenige Messungen zugrunde liegen, steht die gegenüber den Enten an denselben Stellen viel kürzere Tauchzeit in Übereinstimmung mit anderen Befunden (in Glutz von Blotzheim, Bauer & Bezzel 5, 1973). Dadurch bleibt dem Bläßhuhn am Grund viel weniger Zeit. Sie reicht häufig gerade aus, hastig einzelne Muscheln oder Klümpchen aufzupicken; die längsten Suchschwimmstrecken über dem Flußgrund betragen am Rhein um 2 m. Schell- und Reiherenten hingegen legen mühelos 10 m zurück. Bereits Dewar (1924, 1939) beschrieb die kurzen Tauchzeiten des Bläßhuhns und das Fehlen von «bottom-time». Bei dichtem Wandermuschelangebot bringen Bläßhühner oft Klumpen von bis zu 15 Tieren hoch und verschlucken eine einzelne Muschel, wobei der restliche Klumpen ins Wasser fällt, aber sofort durch Kippen oder kurzes Eintauchen wieder beigebracht wird. Die übrigen Muscheln werden auf dieselbe Weise nach und nach gefressen. Reiher- und Tafelenten, besonders aber Schellenten, verschlucken *Dreissena* meist schon unter Wasser; einzelne Muscheln halten sie bisweilen noch nach dem Auftauchen im Schnabel, nie jedoch ganze Klumpen.

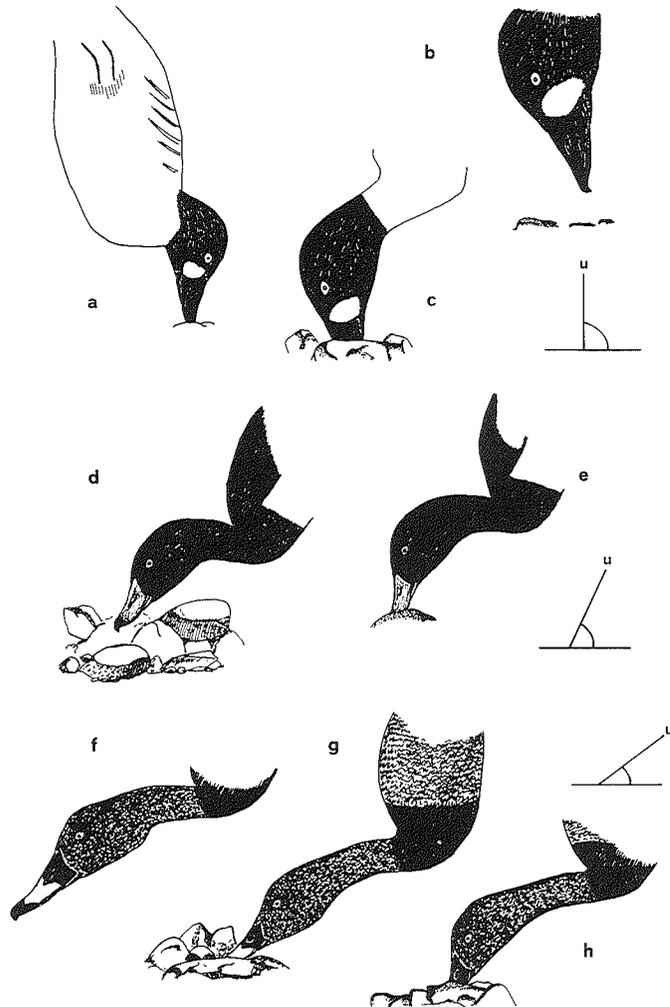
Tab.10. Tauchzeiten von Reiherente, Bergente, Tafelente und Bläßhuhn, s.Text. – *Diving times of Tufted Duck, Scaup, Pochard and Coot.*

	Mittelwert <i>mean</i>	Höchstwert <i>maximum</i>	(n)
<i>A. fuligula</i>	16,9	30	(385)
<i>A. marila</i>	19,0	35	(89)
<i>A. ferina</i>	14,4	22	(202)
<i>F. atra</i>	9,4	18	(28)

4.2. Zurechtkommen mit dem strömenden Wasser

Die mittlere Oberflächenströmung von 0,9 m/sec stellt an das Bläßhuhn Anforderungen, die es wohl nur dank des guten Nahrungsangebots erfüllen kann. Die mit Schwimmhäuten versehenen Zehen der Enten eignen sich weit besser zur Kompensation der Drift als die Schwimmlappen des Bläßhuhns. Schon während des Auftau-

Abb. 10. Körper- und Schnabelhaltung während der Nahrungssuche von Schellente (a–c), Reiherente (d, e) und Tafelente (f–h). Die Schnabelhaltung ist zudem schematisch dargestellt: u = Unterschnabel. Weitere Erklärungen im Text. – *Bearing of body and bill while searching food in Goldeneye (a–c), Tufted Duck (d, e) and Pochard (f–h).* Also schematic presentation of bill position: u = lower mandible.



chens, besonders aber während der Tauchpausen, wird es von der Strömung einige Meter flussabwärts verfrachtet. Die Enten hingegen tauchen auf, ohne abgetrieben zu werden. Schellenten vermögen sogar während 15 min und länger schwimmend die Strömung zu kompensieren und an derselben Stelle zu tauchen. Dennoch sind nicht nur beim Bläßhuhn, sondern auch bei den Tauchenten die steten kurzen, flussaufwärts führenden Flüge der abgetriebenen Vögel charakteristisch. Hauptsächlich Bläßhühner und Tafelenten benutzen zudem gerne

die strömungsfreie oder sich gar in Gegenrichtung bewegende ufernahe Wasserzone, um in Kolonnen an die Tauchplätze zurückzuschwimmen.

4.3. Schnabelmorphologie

Bei der Beurteilung von Nahrungsunterschieden zwischen den Tauchenten und allfälliger Adaptationen an bestimmte Nahrungstypen geben die Schnabelformen gute Hinweise (Abb. in Bauer und Glutz von Blotzheim 3, 1969: 146f., 353). Der

Schnabel der Schellente ist verglichen zu jenem der Reiher- und Tafelente relativ höher, kürzer und zugespitzt; bei der Reiherente ist er höher, kürzer und an der Spitze stärker verbreitert als bei der Tafelente. Die pinzettenförmige Ausgestaltung des Schellentenschnabels eignet sich gut zum Abpicken und Hervorklauben kleiner Organismen auf steinigem Substrat. Die flacheren und breiteren Schnäbel der *Aythya*-Arten erlauben hingegen nur das Ergreifen größerer Organismen von Steinen, gestatten hingegen seihende oder furchende Bewegungen im Schlammgrund. Goodman & Fisher (1962) weisen dem Schnabel der Schellente ebenfalls primär eine greifende, dem der *Aythya*-Arten hingegen eine seihende Funktion zu. Auch Pehrsson (1976) betont die pinzettenartige Ausbildung des Schellentenschnabels, die übrigens bereits von Millais (1913: 91), wenn auch nicht expressis verbis, beschrieben wurde.

4.4. Technik der Nahrungsaufnahme

Die verschiedenen Schnabelformen von *Bucephala* und *Aythya* bedingen differenzierte Techniken der Nahrungsaufnahme; auch die unterschiedlich ausgeprägte Beweglichkeit unter Wasser hängt damit zusammen. Die folgenden Beobachtungen stammen vom Zooexperiment, wo je eine Schell-, Reiher- und Tafelente (alle ♂) vom steinigen Grund (s. S. 226) Mehlwürmer aufzunehmen hatten. Es war zu prüfen, ob Reiher- und Tafelenten von hartem Substrat weniger gut als Schellenten einzelne kleine Organismen abzulesen vermögen, wie dies aufgrund ihres Schnabelbaus und der Nahrungswahl am Rhein zu vermuten war.

Die *Schellente* bewegt sich im stehenden Wasser (s. schon Millais 1913) über dem Substrat im Zickzack mit senkrechter Körperachse fort (Abb. 10a) und hält den Kopf so, daß der Unterschnabel ebenfalls in der Senkrechten steht (Abb. 10b, c); dabei führt sie sehr schnelle und zielgerichtete Pickbewegungen aus. Es gelang ihr, bei



Abb. 11. Tauchende Schellente im Versuchsbecken. – *Goldeneye diving in the experimental pool.*

dicht liegenden Mehlwürmern in 0,4 sec bis zu 4 Individuen aufzunehmen. Nie konnte beobachtet werden, daß die Schellente einen einmal erfaßten Mehlwurm wieder verlor.

Die *Reiherente* führt deutlich langsamere und ruhigere Bewegungen aus, wobei der Schnabel meist dicht über dem Grund geführt wird. Die Körperachse ist oft geneigt, vor allem aber werden Kopf und Schnabel nie wie bei der Schellente senkrecht gehalten (Abb. 10d, e). Die Reiherente steuert weniger gezielt einzelne Mehlwürmer an, sondern sucht mehr den Grund ab, indem sie oft auch mit schräg gehaltenem Schnabel in die Räume zwischen den Steinen fährt. Der ganze Bewegungsablauf erinnert bereits an das seihende Durchfurchen weichen Bodens. Einzelne Mehlwürmer können zwar aufgepickt werden, gehen aber oft wieder verloren.

Die *Tafelente* führt den Schnabel noch weniger steil als die Reiherente. Oft bewegt

sie ihn ganz dicht über den Grund und pickt dabei wenig gezielt nach einzelnen Organismen. Häufiger aber schiebt sie den Schnabel schaufelnd zwischen den Steinen hindurch, ohne einzelne Mehlwürmer anzusteuern, und verschiebt dabei auch die kleineren Steine (Abb. 10f–h). Diese Bewegung gleicht schon sehr stark dem seihenden Durchpflügen weichen Substrates, und es schien, daß dabei zumindest ein Teil der Mehlwürmer taktill erkannt wurde. Wann immer solche neben der mit Steinen belegten Fläche auf dem glatten Betonboden lagen, nahm die Tafelente diese im Gegensatz zu Schell- und Reiherente zuerst auf.

5. Energieverbrauch und Nahrungsbedarf

5.1. Energiebudgets

5.1.1. Schellente

Nur für die Schellente liegt ein genügend genaues Zeitbudget vor, welches den täglichen Energieverbrauch zu kalkulieren erlaubt. Als Berechnungsgrundlage dient der Ruheumsatz RU (Energieverbrauch während der Schlafzeit) in kcal/h, der sich nach Aschoff & Pohl (1970) für Nonpasseres aus der Formel $RU = 3,06 \cdot G^{0,734}$ ergibt, wobei

G = Körpergewicht in kg. Der Ruheumsatz beträgt damit bei Schellenten-♂⁴ 3,15 kcal/h (75,6 kcal/24h) und bei ♀ 2,36 kcal/h (56,6 kcal/24h). Der Energieverbrauch bei den verschiedenen Tätigkeiten kann als Multiplikation des RU mit einem bestimmten Faktor angegeben werden. Dieser Wert variiert meist bei derselben Tätigkeit zwischen Arten oder -gruppen stark. Für Entenvögel fehlen bisher Messungen einzelner Faktoren noch völlig. Verwendet wurden folgende Werte (Tätigkeiten entsprechend Tab. 7):

Tauchen 10 (Schätzung im Vergleich zu Fliegen). *Tauchpause* 6 (nach Prange & Schmidt-Nielsen 1970 und King 1974: 5,7 bei mit 0,7 m/sec Geschwindigkeit schwimmender *Anas platyrhynchos*; am Rhein müssen zur Kompensation der Strömung 0,9 m/sec aufgewendet werden). *Ruhen*, inkl. Komfort und Balz 1,7 (Mischwert nach Aschoff & Pohl 1970, Siegfried, Burger & van der Merwe 1976, Wooley & Owen 1978). *Fliegen* 15,2 (King 1974). *Schlafplatz-Aufenthalt* 1,3 (Mischwert, hauptsächlich RU, daneben aktives Ruhen, Komfort und Balz, Quellen s. oben).

Der Energieumsatz steigt bei Schellenten-♂ zwischen Anfang und Ende Winter

⁴ Körpergewichte s. Tab. 15.

Tab. 11. Energiebudget der Schellente: Energieverbrauch für verschiedene Tätigkeiten in kcal/24 h und Quotient von Gesamtumsatz: Ruheumsatz. – *Energy budget of Goldeneye: expenses at different activities in kcal/24 h and ratio of existence metabolic rate: resting metabolic rate. English translations for activity types see table 7.*

	Ende Nov.– Mitte Jan.		Ende Jan.– Mitte Feb.		Ende Feb.– Mitte März	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀
<i>Tagesplatz/feeding grounds</i>						
Tauchen	151,2	111,8	185,3	137,1	210,5	155,7
Tauchpause	45,7	33,8	55,4	41,0	63,3	46,8
Ruhen, Komfort, Balz	4,0	3,0	5,2	3,8	8,0	5,9
Fliegen (Störungen)	4,0	3,0	0	0	4,0	3,0
Schlafplatzflug	3,2	2,4	3,2	2,4	3,2	2,4
<i>Schlafplatz/roost</i>						
Schlaf, Komfort, Balz	65,0	48,1	57,9	42,9	50,4	37,4
Total	273,1	202,1	307,0	227,2	339,4	251,2
× Ruheumsatz/ratio		3,6		4,1		4,5

Tab. 12. Ungefährer Gesamtumsatz von Reiher- und Tafelente in kcal/24 h und Quotient Gesamtumsatz: Ruheumsatz. – *Approximate existence metabolic rate of Tufted Duck and Pochard in kcal/24 h and ratio of existence metabolic rate: resting metabolic rate.*

		Ende Nov.– Anfang Jan.	Mitte Jan.– Mitte Feb.	Ende Feb.– Mitte März
<i>A. fuligula</i>	♂ (800 g)	162	181	193
	♀ (770 g)	158	176	188
<i>A. ferina</i>	♂ (950 g)	184	205	219
	♀ (920 g)	180	201	215
× Ruheumsatz/ratio		2,6	2,9	3,1

von 273 auf 339 kcal (1143–1419 kJ) pro Tag, bei ♀ von 202 auf 251 kcal (846–1051 kJ), und wächst damit vom 3,6fachen auf das 4,5fache des Ruheumsatzes an (Tab. 11). Dabei werden zuerst 55,4% allein für das Tauchen aufgewendet (72,1% inkl. Tauchpausen); dieser Wert steigt schließlich bis zum Winterende auf 62,0% (80,7%). Eventuelle Unterschiede der Tauchintensität zwischen den Geschlechtern sind nicht erfaßt.

5.1.2. *Aythya*-Arten

Für Reiher- und Tafelente ließen sich keine Zeitbudgets aufstellen. Beim Vergleich mit der Schellente darf aber davon ausgegangen werden, daß der Unterschied hauptsächlich in der geringeren Anzahl Tauchgänge der *Dreissena*-Konsumenten besteht (ca. 45%, s.S.237). In der gewonnenen Ruhezeit muß im Magen zum Zerbrechen der Muschelschalen vermehrte Arbeit geleistet werden; für diese Zeit wurde statt wie bei der Schellente der Faktor 1,7 mal RU ein solcher von 2,5 angenommen. Die damit erhaltenen, relativ groben Werte sind in Tab. 12 aufgelistet. Sie stimmen recht gut mit den Angaben Pedrolis (1981) für die Reiherente überein, wenn er auch um etwa 8–25% höhere Zahlen angibt. Der Unterschied ist auf eine intensivere Tauchaktivität zurückzuführen, die infolge des geringeren Muschelangebots am Neuenburger See verständlich ist (vgl. Suter 1982b). Der tägliche Energieverbrauch (Gesamt- oder Existenzumsatz) von Reiher- und Tafelente

beläuft sich dank der geringeren Tauchaktivität nur auf etwa 70% (pro Gewichtseinheit) der Aufwendungen, welche die Schellente zu erbringen hat.

5.2. Täglicher Nahrungsverbrauch

5.2.1. Schellente

Eine *Hydropsyche*-Larve durchschnittlicher Größe liefert 43 cal nutzbarer Energie (Tab. 5). Bei Ernährung nur mit diesen Organismen, die vor 1968/69 beinahe ausschließliche Nahrungsbasis waren und auch heute wieder etwa 83% Anteil stellen, benötigt ein Schellenten-♂ pro Tag 6350–7890 Individuen, ein ♀ 4700–5840. Diese Menge entspricht 197–245 g bzw. 146–181 g Frischgewicht. In einem Tauchgang müssen also etwa 5–7 Larven erbeutet werden (Tab. 13), d. h. alle 2–3 sec wird am Grund eine aufgepickt. Da keine Unterschiede in der Tauchfrequenz zwischen ♂ und ♀ ersichtlich waren, scheint das ♂ unter Wasser etwas effizienter zu sein. Diese Zahlen werden durch folgende Beobachtung gestützt: Unter den erlegten Schellenten befanden sich 3 ♂, deren Oesophagi je 239, 275 und 292 *Hydropsyche*-Larven enthielten. Entsprechend der Durchlaufzeit solcher Organismen in der Speiseröhre (Grandy 1972) konnten diese höchstens während 20–30 min und damit in 40–60 Tauchgängen erbeutet worden sein, womit auf jeden mindestens 5–7 Larven entfielen.

Es ist auffallend, daß gegen das Winterende hin trotz stark abnehmender Köcher-

Tab. 13. Schellente: Tauchgänge und *Hydropsyche*. – Goldeneye: dives and *Hydropsyche*.

	Ende Nov.– Mitte Jan.		Ende Jan.– Mitte Feb.		Ende Feb.– Mitte März	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀
Benötigte <i>Hydropsyche</i> /needed Anzahl Tauchgänge/number of dives	6350	4700	7140	5280	7890	5840
Anzahl <i>Hydropsyche</i> pro Tauch- gang/number of <i>H.</i> per dive	7,3	5,4	6,7	5,0	6,6	4,9

fliegendichte und vermehrter Tauchaktivität pro Tauchgang theoretisch nur geringfügig weniger Larven erbeutet werden müssen. In der Rechnung wurde aber nicht berücksichtigt, daß (1.) der *Dreissena*-Anteil in der Nahrung, der im Mittel etwa 17% beträgt, saisonal möglicherweise schwankt, (2.) in der ersten Winterhälfte der Energiebedarf zum Aufbau einer Fettreserve wahrscheinlich deutlich über den Erhaltungsumsatz hinausgeht, (3.) demgegenüber zum Frühling hin der Umsatz aufgrund der höheren Temperaturen eher etwas geringer sein dürfte.

5.2.2. *Aythya*-Arten

Für Reiher- und Tafelente kann der tägliche Nahrungsverbrauch entsprechend ihrer Energiebudgets weniger genau angegeben werden. Bei Reiherenten beträgt der *Dreis-*

sen-Bedarf etwa 760–930 g/24h, was 3000–3700 mittelgroßen Muscheln entspricht, wovon pro Tauchgang etwa 6–8 erreicht werden müssen. Die tägliche *Dreissena*-Ration der Tafelente besteht aus ca. 875–1050 g bzw. 3500–4200 Individuen durchschnittlicher Größe. Die Werte für die Reiherente stimmen sehr gut mit den Angaben Pedrolis (1981) überein: Er fand etwa 1000 g Wandermuscheln pro Tag. Die Differenz zu den 760–930 g wird durch den etwas niedrigeren Kaloriengehalt von *Dreissena* in seiner Berechnung genau kompensiert.

5.3. Konsum im Winterhalbjahr

Tab. 14 vermittelt einen Überblick über die während des Winterhalbjahres im Untersuchungsgebiet konsumierte Biomasse. Die Schellenten fressen ca. 25 t *Hydropsyche*-

Tab. 14. Im Winterhalbjahr konsumierte Biomasse. Schellente: nur *Hydropsyche*; Reiherente, Tafelente und Bläßhuhn: nur *Dreissena* (der Tagesbedarf eines Bläßhuhns wurde dem einer etwa gleich schweren Reiherente gleichgesetzt). – Biomass consumed during winter. Goldeneye: *Hydropsyche* only; Tufted Duck, Pochard and Coot: *Dreissena* only (daily demand of the Coot assumed to be equal to that of Tufted Ducks of the same weight).

	Tage/days	mittlerer Tagesbedarf (kg)/ mean daily demand	konsumierte Biomasse (t)/ biomass consumed
<i>B. clangula</i>	152 000	0,170	25,84
<i>A. fuligula</i>	1 072 000	0,850	911
<i>A. ferina</i>	955 000	1,000	955
<i>F. atra</i>	791 000	0,850	672
<i>Dreissena</i> - Konsumenten/ consumers			
total	2 818 000		2538

Larven. Es ist anzunehmen, daß diese Menge noch nicht die 85% bzw. 77% des Winterverlustes bei den 11+ mm resp. 7–10 mm langen Larven ausmacht (Suter 1982b). Vielmehr müssen auch natürliche Mortalität und Prädation durch Fische (vgl. Eriksson 1979) in Betracht gezogen werden. Die ca. 2500 t Wandermuscheln, die von Reiherente, Tafelente und Bläßhuhn verzehrt werden, entsprechen hingegen beinahe dem gesamten Rückgang von 96% im Winterhalbjahr.

6. Diskussion

6.1. Auswirkungen von *Dreissena* auf die Wasservögel

Die Wandermuschel trat am Bodensee etwa ab 1966 in geringen Beständen, ab 1968/69 massenhaft auf. Die verbesserte Nahrungsgrundlage ließ die Herbstzahlen der meisten Tauchenten auf ein Mehrfaches anschwellen und gestattete nun auch durchgehendes Überwintern bei Reiherente, Tafelente und Bläßhuhn (Übersicht bei Suter 1982b). Bei der Schellente war mit einer Verdoppelung des Bestands der geringste Zuwachs zu verzeichnen. Am Rhein bei Stein überwinterten hingegen schon seit der Entdeckung dieses bedeutenden Vorkommens (um 1958, Leuzinger 1972) etwa 2000–2500 Exemplare; diese Zahlen nahmen auch nach der *Dreissena*-Invasion nicht zu. Als Nahrungsbasis diente schon damals die reiche *Hydropsyche*-Fauna.

Im Gegensatz dazu war es den *Aythya*-Arten und dem Bläßhuhn offensichtlich nicht möglich, diese kleinen Organismen zu nutzen. Die Bestände von Reiher- und Tafelente betragen höchstens einige Hundert, meist nur etwa 1–2% der heutigen Werte von 25 000–30 000; einzig das Bläßhuhn erreichte, vermutlich dank Pflanzennahrung, etwa 10–15% der späteren 8000–12 000 Vögel. Die totale Abhängigkeit dieser Arten am Rhein von *Dreissena* kommt in den Nahrungsanalysen und in den saisonalen Verlagerungen der Be-

stände innerhalb des Gebiets klar zum Ausdruck.

Für die Schellente war das Auftreten von *Dreissena* trotzdem nicht bedeutungslos. Es gibt gute Hinweise, daß sie als erste Art auf das Vorhandensein der neuen Molluske reagierte und sofort hauptsächlich *Dreissena* konsumierte (Leuzinger 1972). Offensichtlich kehrte *Bucephala* aber parallel zur massiven Zunahme der muschelfressenden *Aythya*-Arten und des Bläßhuhns schon bald wieder zur angestammten Nahrung zurück. Heute beträgt der Anteil von *Dreissena* im Mittwinter etwa 17%. Die Möglichkeit, neben den Köcherfliegen auch Wandermuscheln aufnehmen zu können, bringt der Schellente aber noch immer Vorteile. Vor 1968/69 erfolgten die Schlafplatzflüge gegen das Frühjahr hin trotz stark anwachsender Tageslänge immer später, da wohl wegen der abnehmenden *Hydropsyche*-Bestände überproportional mehr Tauchzeit bis zur Sättigung aufgewendet werden mußte (Leuzinger 1972). Dies ist heute nicht mehr der Fall und wohl darauf zurückzuführen, daß eventuelle Lücken im Bedarf mit den dank ihrer größeren Dichte pro Zeiteinheit schneller als Köcherfliegen erreichbaren Muscheln aufgefüllt werden (*Aythya*-Arten müssen bei reiner *Dreissena*-Nahrung etwa 55% weniger Tauchgänge ausführen). Wenn auch die Wandermuschel als Ergänzungsnahrung der Schellente heute zu einem größeren Spielraum in der Ausnützung der Tageslänge verhilft und Störungen tolerierbarer werden, ist doch nicht zu vergessen, daß die Tauchaktivität trotz des reichen und großflächig leicht erreichbaren Angebots noch immer bis zu 85% der Hellzeit pro Tag ausmachen kann (Abb. 7).

Verschiedene Autoren schildern saisonale Veränderungen des Zeitpunkts der Schellentens-Schlafplatzflüge relativ zu Sonnenuntergang oder Dämmerung, wobei die Vögel zum Frühjahr hin sowohl später (am Mississippi: Sayler & Afton 1981) als auch früher (in Schweden: Nilsson 1970, am St. Lorenzstrom: Reed 1971) am Schlafplatz erscheinen können. Vermutlich exi-

tiert auch in jenen Gebieten eine Beziehung zwischen Nahrungsangebot und Schlafplatzflug.

6.2. Nahrungsökologische Adaptationen

6.2.1. Magen und Nahrung

Der verhältnismäßig schwache Ausbildungsgrad der Ringmuskulatur am Muskelmagen der Schellente im Vergleich zu den *Aythya*-Arten und zum Bläßhuhn läßt darauf schließen, daß diese nicht nur am Rhein, sondern ganz allgemein weniger hartschalige Beute aufnimmt und z.B. Insektenlarven und Flohkrebse oder wenigstens kleinen Mollusken (kleinen Arten bzw. jungen Individuen größerer Spezies) den Vorzug gibt. Zahlreiche Nahrungsanalysen bestätigen diese Annahme. Im Süßwasser dominieren meist Insektenlarven, wobei Trichopteren (oft Hydropsychiden) und Chironomiden in der Regel an erster Stelle stehen; daneben werden stets Crustaceen (Amphipoden, vor allem Gammariden und gelegentlich Isopoden) und natürlich kleine Mollusken genannt, mancherorts tritt auch Pflanzennahrung (Samen) auf. In brackigen und marinen Habitaten entfallen Insektenlarven, dafür dominieren Crustaceen (Dekapoden, Isopoden und Amphipoden) und Mollusken, wobei fast stets darauf hingewiesen wird, daß es kleine Arten oder Individuen sind (Schnecken: oft *Littorina* und Hydrobiiden, Muscheln: hauptsächlich *Mytilus edulis* und *Cardium*), daneben treten in kleineren Anteilen Anneliden und lokal über *Ruppia*- oder *Zostera*-Feldern auch deren Samen. Regelmäßig, aber in geringer Zahl werden sogar Jungfische erbeutet. Die Nahrungswahl der nordamerikanischen Unterart *B. c. americana* zeigt keine wesentlichen Unterschiede (Cottam 1939, Isakow in Dementjew & Gladkow 1952, Madsen 1954, Olney & Mills 1963, Nilsson 1972a, b, Stott & Olson 1973, Thompson 1973, Jepsen 1976, Pehrsson 1976). Lokal können sich Schellenten dank ihrer Flexibilität auch andere günstige Nahrungsquellen erschließen,

wie z.B. vegetabilische Abfälle in Abwasserteileitungen an der Küste Schottlands (Pounder 1976a, b, Campbell & Milne 1977).

Für die Nahrungspräferenzen von Reiher- und Tafelente sei auf die Übersicht von Bauer & Glutz von Blotzheim (3, 1969) verwiesen. Mollusken spielen in der Ernährung der Reiherente eine große Rolle, während die Tafelente überwiegend Pflanzenfresser ist. Sowohl Mollusken als auch viele Vegetabilien setzen, da sie ganz bzw. in größeren Stücken verschlungen werden, zu ihrer mechanischen Aufschließung erhebliche Muskelkraft und damit einen gut ausgebildeten Ventrikulus (Muskelmagen) voraus. Die Beobachtung, daß Schellenten unterdurchschnittlich kleine *Dreissena* (weniger als 10 mm lang) auslesen, während Reiher- und Tafelenten entsprechend dem Angebot hauptsächlich größere fressen, stimmt mit den Befunden Madsens (1954) und Pehrssons (1976) überein. Auch Pedroli (1981) zeigte, daß Reiherenten am Neuenburger See hauptsächlich 10–20 mm lange Wandermuscheln fressen und sowohl kleinere als auch größere eher verschmähen.

Das Bläßhuhn besitzt als bis zu einem gewissen Grad omnivore, aber doch hauptsächlich vegetabilisch lebende Art (Glutz von Blotzheim, Bauer & Bezzel 5, 1973, Hurter 1979) einen noch stärker ausgebildeten Muskelmagen und bekundet deshalb wie die Tafelente keine Mühe, fast ausschließlich von den hartschaligen Wandermuscheln zu leben.

6.2.2. Schnabelform, Nahrungsaufnahme und Gewässerboden

Nicht nur die Ausbildung des Magens, sondern auch die Schnabelformologie und die Bewegungen unter Wasser sind auf die Nahrung abgestimmt. Der hohe und schmale, pinzettenartig funktionierende Schnabel der Schellente stellt ebenfalls eine Anpassung an das Ergreifen kleinerer Beutestücke dar, die auch aus Spalten oder unter Steinen hervorgeklaubt werden können.

Tatsächlich zeigen Schellenten sowohl im Brutgebiet als auch im Winterquartier eine ausgeprägte Vorliebe für kiesiges, steiniges oder felsiges Substrat (z.B. Dewar 1924, Nilsson 1972b, Stott & Olson 1973, Campbell & Milne 1977). Am Bodensee meiden sie auch außerhalb des Untersuchungsgebiets Buchten mit Schlammgrund und halten sich vorwiegend an die mesotrophen Uferabschnitte mit kiesigen oder steinigen Flachufeln. Am stark verschlammten Aarestau Klingnau tauchen Schellenten fast nur in der Flußrinne, die infolge der Wasserströmung kiesigen Grund aufweist (Willi 1970, eigene Beobachtungen). Einzig Reichholf (1979) erwähnt, daß am untern Inn größere Zahlen die Chironomiden- und Tubificidenfauna schlammiger Böden ausbeuteten, dann aber plötzlich doch die stärker durchströmten (und wohl schlammfreien) Zonen mit Gammariden und Köcherfliegenlarven vorzogen. Nach J. Fjeldså (in Jepsen 1976) sollen Spatelenten *Bucephala islandica* häufig Schlammböden durchsehen, und Jepsen (l.c.) vermutet, daß dies bei mausernden und dadurch in ihrer Bewegungsfreiheit eingeschränkten Schellenten auch vorkomme.

Für das effiziente Durchsehen schlammigen Bodens braucht es aber einen flacheren, breiteren Schnabel, wie ihn die *Aythya*-Arten besitzen. Sie sind damit in der Lage, auch kleine Organismen wie Chironomidenlarven und Tubificiden oder pflanzlichen Detritus in großer Menge herauszusieben (s. Willi 1970, Zuur in Vorb.). Auf steinigem Substrat hingegen, wo sie genötigt sind, die Organismen einzeln aufzupicken, gelingt ihnen das Ergreifen kleiner Beutestücke nur schlecht. Deshalb waren die *Aythya*-Arten im Gegensatz zur Schellente vor dem Eintreffen der Wandermuscheln nicht in der Lage, die reiche Wirbellosenfauna des Hochrheins zu nutzen. Das Zooexperiment zeigte, daß Reiher- und Tafelente auch steinigen Grund bereits mit einer dem Seihen angepaßten Körper- und Schnabelhaltung durchsuchen. Während Reiherenten noch leidlich gut nach einzelnen kleinen Brocken picken, ist bei der Ta-

felente die schaufelnde Bewegung deutlich ausgeprägt. Beide Arten bewegen sich unter Wasser gemächlicher als die Schellente, welche dank ihrer zum Erreichen der hohen Pickfrequenz nötigen Agilität viel mehr auch mobile Formen, z.B. Isopoden, Amphipoden oder gar Fische fangen kann.

6.3. Tauchverhalten und Aktivität

Schellente und Bläßhuhn ergreifen einzelne Nahrungsstücke pickend, nachdem sie diese optisch geortet haben. Es erstaunt deshalb nicht, daß sie beide ausschließlich und überall tagaktiv sind. Die von Reiher- und Tafelente praktizierte Art der Nahrungsaufnahme im Schlamm beruht auf taktilem Aufspüren; damit wird Nachtaktivität möglich. Es liegt deshalb nahe, einen Zusammenhang zwischen dem Wechsel von Nacht- und Tagaktivität der Reiher- und Tafelenten am Rhein, dem Nahrungsangebot und der Technik der Nahrungsaufnahme zu suchen.

Im Herbst und Frühwinter, wenn der seenächste Flußabschnitt beweidet wird, geschieht dies fast ausschließlich nachts. Die Wandermuscheln, die mit durchschnittlich 6–7 kg/m² Frischgewicht (Suter 1982b) dort bis zu 5 cm mächtige Schichten bilden, gestatten tatsächlich trotz des steinigen Substrats rein taktile Aufnahme mit schaufelnden Schnabelbewegungen. Weiter flußabwärts wird die *Dreissena*-Dichte immer geringer, und die Muscheln müssen zwischen dem Grobkies und den Steinen einzeln aufgepickt oder gar hervorgeklaubt werden. Jetzt führt optisches Orten zweifellos schneller zum Ziel als taktiles Durchsuchen des Grundes und verlangt deshalb Tagaktivität. In der Tat: Je weiter die *Aythya*-Arten rheinabwärts vorrücken und dabei stets geringere Wandermuschelbestände vorfinden, desto ausgeprägter tagaktiv werden sie.

Leider liegt noch immer nur eine kleine Zahl von Aktivitätsbeobachtungen europäischer Tauchenten vor. Pedrolí (1981) fand am Neuenburger See sich von Wandermuscheln ernährende Reiherenten

hauptsächlich nachtaktiv. *Dreissena* kommt dort mit 1–2 kg/m² Frischgewicht vor. Reiherenten sind demnach in der Lage, bei solchen Dichten die Muscheln noch taktil aufzufinden. Der Seeboden ist wohl etwas feiner strukturiert als der Grund des Hochrheins mit seinem Grobkies, den Steinen und Kalktuffbrocken, und gestattet der Oberfläche entlang suchende Schnabelführung besser. In Seen mit teilweise verschlammtem Boden leben Wandermuscheln zusammengeballt in Kolonien, sog. Drusen, auf den Steinen und brauchen damit auch nicht einzeln abgepickt zu werden (vgl. Burla & Lubini-Ferlin 1976). Am Aarestau Klingnau, wo schlammbewohnende Invertebraten und Detritus konsumiert werden, waren Tafelenten zum größeren Teil nacht-, Reiherenten aber tagaktiv (Willi 1970). An der Westküste Schwedens stellte Nilsson (1970) bei Berg-, Reiher- und Tafelente vorwiegend Nachtaktivität mit täglichen Schlafplatzflügen fest. Bei sinkender Temperatur tauchten die Vögel vermehrt auch tagsüber. Nilsson erwähnt aber ebenfalls, daß in der Ostsee die Reiherenten hauptsächlich tagaktiv waren. Aus Belgien stammen Beobachtungen, wonach Wandermuscheln fressende Reiherenten tag-, Tafelenten jedoch nachtaktiv waren (Draulans 1980). Die einzigen am Brutplatz durchgeführten Untersuchungen, beide aus der Tschechoslowakei, weisen für die Reiherente gleichfalls Tagaktivität, für die Tafelente hingegen regelmäßig über Tag und Nacht verteilte Aktivitätsphasen aus (Folk 1971, Klima 1966, vgl. auch Olney 1968). Die stärkere Neigung der Reiherente zur Tagaktivität, welche sich in diesen Untersuchungen abzeichnet, ließ sich auch am Rhein ansatzweise beobachten (Abb. 6) und paßt zur Feststellung, daß bei Reiherenten die Fähigkeit zum Picken besser als bei Tafelenten ausgebildet ist. Bei derartigen Untersuchungen sollte jedenfalls zukünftig der Beziehung zwischen Aktivität und Nahrung, Dichte und Substrat Aufmerksamkeit geschenkt werden.

Es kommen aber noch weitere Faktoren dazu, z.B. Art und Intensität eventueller

Störungen. Dort, wo die zur Nahrungsaufnahme benötigte Technik Nachtaktivität zuläßt, wäre auch Tagaktivität möglich, nicht aber umgekehrt, sofern nicht Störungen während des Tages die Nahrungssuche zu sehr behindern. Nachtaktivität wird von vielen Autoren als direkte Konsequenz menschlicher Einwirkungen, wie Bootsverkehr, Angeln und Jagd, aufgefaßt (z.B. Hochbaum 1955, Nilsson 1970, Thornburg 1973), während Tamisier (1970) sie aufgrund seiner Erfahrungen mit Schwimmenten als stammesgeschichtlich alte Adaptation an die Vermeidung von natürlichen Feinden (Greifvögel, Möwen) betrachtet. Am Rhein war im Laufe des Winters kein Nachlassen in der Störungsfrequenz festzustellen, welches statt der erwähnten Gründe die zunehmende Tagaktivität hätte bewirken können. Immerhin konnte man im Dezember an regnerischen und damit störungsfreien Tagen am Untersee-Ende jeweils eine deutlich höhere Tagaktivität beobachten als an schönen Tagen mit Bootsverkehr.

6.4. Anpassungen und Habitat

Das Körpergewicht ist ein Maß für die Kondition der Vögel und gibt Hinweise auf die Qualität ihres Überwinterungsgebiets. Die Schell-, Reiher- und Tafelenten am Rhein (Tab. 15) besitzen eine recht gute Kondition, denn ihre Gewichte liegen im Literaturvergleich (Bauer & Glutz von Blotzheim 3, 1969) in der oberen Hälfte des Spektrums. Die Reiher- und Tafelentengewichte sind vor allem höher als jene aus der Camargue und von weiteren Orten, wo pflanzliche Nahrung eine Rolle spielt, entsprechen aber ungefähr denjenigen muschelfressender Vögel aus Aserbeidschan. Am Zürichsee waren hingegen *Dreissena* fressende Reiherenten noch deutlich schwerer (Güntert 1978). Die Bläßhuhngewichte liegen etwa im Mittelfeld; auch sie kontrastieren zu fetten, von Wandermuscheln lebenden Individuen am Zürichsee (2 ♂ vom 5.2.1978 mit 1344 bzw. 1307 g, M. Güntert pers. Mitt.). Am Rhein verhin-

Tab. 15. Gewichte in g (Mittelwert $\bar{x} \pm$ Standardabweichung s , Variationsbreite R und Anzahl Messungen n) im Januar–Februar 1977–81 bei Stein am Rhein erlegter oder markierter Vögel. * = zwei Dichtemittel, da bei Bläßhühnern ♂ und ♀ nicht unterschieden wurden. – *Weights (mean $\bar{x} \pm$ standard deviation s , variation R , and number of measurements n) from January–February 1977–81 for birds killed or marked near Stein am Rhein (mainly section II). * = two mean values from each part of a bimodal curve as coots were not sexed.*

		$\bar{x} \pm s$ (g)	R (g)	(n)
<i>B. clangula</i>	♂ ad.	–	980–1110	(3)
	♂ juv.	–	670–1062	(2)
	♀	700 ± 52	635– 840	(15)
<i>A. fuligula</i>	♂	801 ± 154	595–1025	(11)
	♀	773 ± 78	625– 880	(22)
<i>A. ferina</i>	♂	952 ± 124	735–1095	(11)
	♀	924 ± 70	805–1029	(14)
<i>F. atra</i>		790/910*	540–1020	(200)

dert wohl die starke Strömung, an welche das Bläßhuhn mangelhaft angepaßt ist und dadurch beim Tauchen erhebliche Mehrarbeit zu leisten hat, derartige Gewichtszunahmen (s. Hurter 1979). Die geringeren Unterschiede in den Reiherentengewichten sind wohl ähnlich zu erklären. Russische Autoren (in Kuhk & Schüz 1959 bzw. Glutz von Blotzheim, Bauer & Bezzel 5, 1973) konstatierten ebenfalls markante Gewichtsunterschiede zwischen auf benachbarten Gewässern überwinterten Bläßhühnern.

Die *Aythya*-Arten und die Schellente bekunden mit der Strömungsgeschwindigkeit keine Mühe. Gerade Schellenten sind wohl besonders mit Fließwasser vertraut, denn aufgrund ihrer Adaptation an das Erbeuten kleiner Organismen von steinigem Grund besiedeln sie sowohl in Brutgebieten als auch im Winterquartier häufiger als andere Tauchenten Fließwasserhabitate. Beispiele für solche Überwinterungsgebiete sind unterer Inn (Reichholf 1979) und Donau bei Wien (Festetics & Leisler 1971). An der Aare zwischen Biel und Olten tauchen kleine Trupps regelmäßig an den Prallhängen der Flußbiegungen, während sich die übrigen Tauchentenarten an die Uferbereiche gerader Abschnitte halten (U. Glutz von Blotzheim pers. Mitt.); auch am Aarestau Klingnau suchen die dort nächtigenden Schellenten vor allem in der Rinne und im

fließenden Ober- und Unterwasser Nahrung (Willi 1970, eigene Beobachtungen). Ziegler (1972) fand am Weserstau Schlüsseeburg, daß Schellenten erhöhte Fließgeschwindigkeiten etwas besser tolerierten als Tafelenten. Entsprechendes gilt für *B. c. americana*, welche in bedeutenden Zahlen auf dem Mississippi River bei Minneapolis (Breckenridge 1953, Saylor & Afton 1981), auf dem St. Lorenzstrom (Reed & Bourget 1977) und St. John River, New Brunswick (Carter 1958, J. Baird pers. Mitt.) überwintert. Im subborealen Gebiet um Cochrane, Ontario, brütet sie als einzige Tauchentenart an seeartig verbreiteten Flüssen (eigene Beobachtungen), während *Aythya*-Arten (z. B. *A. collaris*) Stillwasser vorziehen.

Die Spezialisierung der Schellente auf kleine Beutegrößen zwingt sie zu rastloser Tauchaktivität und zur mehr als doppelten Zahl täglicher Tauchgänge im Vergleich zu Reiher- und Tafelente. Nilsson (1970) vermutete, Schellenten gerieten oft in Schwierigkeiten, genügend Nahrung zu finden. Pehrsson (1976) wies darauf hin, daß die scheinbar inaktiven Perioden der *Aythya*-Arten zwar viel länger seien, in jener Zeit aber vermehrte Energie im Magen zum Zerbrechen der hartschaligen Beute aufgewendet werden müsse. Am Rhein zeigen Reiher- und Tafelente einen steten Wechsel von etwa gleich langen Tauch- und Ru-

hephasen. Da Speiseröhre und Muskelmagen mit den Muscheln natürlich viel schneller als mit Trichopterenlarven gefüllt werden, müssen die Vögel offensichtlich ständig Pausen zum Zerbrechen der Mollusken einschalten, während derer im Muskelmagen vermehrte Arbeit geleistet wird. Der Energieaufwand der Schellente bleibt aber trotzdem deutlich höher. Mit dem vierfachen Wert des Ruheumsatzes leistet sie täglich allein zu ihrer Erhaltung etwa dieselbe Arbeit wie andere Vogelarten während der Jungenaufzucht oder ein Mensch bei Schwerarbeit (vgl. Drent & Daan 1980). Wenn sie auch schon vor dem Auftreten der Wandermuschel ihren täglichen Nahrungsbedarf decken konnte, so blieb ihr doch nur wenig Spielraum, und auch heute muß zur Zeit der kürzesten Tage fast die ganze für den Nahrungserwerb zur Verfügung stehende Zeit dafür verwendet werden. Offenbar konzentrieren sich Schellenten wegen der speziellen Ernährungsweise auf besonders günstige Überwinterungsplätze.

Die energieintensive Strategie verschafft der Schellente aber auch Vorteile, indem sie sich durch Nutzung eines eigenen Ausschnitts aus dem Nahrungsspektrum der Konkurrenz von Reiherente, Tafelente und Bläßhuhn zu entziehen vermag. Diese drei am Rhein am selben Ort und zur selben Zeit identische Nahrung fressenden Arten stehen unter starkem Konkurrenzdruck, da sie die erreichbaren Muschelbänke völlig kahl weiden und schon im Laufe des Winters gezwungen sind, den Bodensee frühzeitig zu verlassen (Suter 1982b). Die Schellente ist hingegen in der Lage, ohne Einschränkung zu überwintern, was im Falle der Bodenseepopulation besonders wichtig ist, da die Seen im nördlichen Alpenvorland die Südgrenze des Überwinterungsgebietes bilden und ähnlich günstige Bedingungen offenbar nur noch am Genfer See herrschen (vgl. Atkinson-Willes 1978). Das Untersee-Ende mit dem anschließenden Hochrhein kann seine Bedeutung als international wichtiges Schellenten-Überwinterungsgebiet aber nur behalten, wenn

die Störungen durch Bootsverkehr und Jagd, hauptsächlich im Januar-Februar, nicht mehr weiter zunehmen.

Danksagung. Ich durfte während dieser Arbeit von zahlreichen Personen, Institutionen und Behörden mannigfache Hilfe in Anspruch nehmen, für die ich mich sehr herzlich bedanken möchte. Herr Prof. Dr. U.N. Glutz von Blotzheim leitete die Arbeit und stand mir stets mit beherzigenswertem Rat zur Seite. Dank seiner Vermittlung ermöglichte der Canadian Wildlife Service einen Studienaufenthalt, wobei die Begegnungen mit Dr. F.G. Cooch, H.G. Lumsden sowie Dr. R.D. Saylor und Dr. B.D.J. Batt (beide Delta Waterfowl Research Station) besonders fruchtbar waren. Für die Tauchexperimente im Zoologischen Garten Zürich (Dr. P. Weilenmann, Dr. Ch. Schmidt) durfte ich die Fischotteranlage benützen, die Enten erhielt ich aus dem Tierpark Dählhölzli Bern (Dr. K. Robin), und die Aufnahmegehilfen von der Tiergartenbiologischen Abteilung der Universität Zürich (Dr. R. Keller). Bestimmungen des Energiegehalts der Köcherfliegenlarven wurden von der Eidg. Materialprüfungsanstalt EMPA (Hr. Keller) durchgeführt. Das Summary korrigierten Dr. R. Furrer und Dr. L. Schifferli. Durch einen Beitrag der Stiftung Ella & J. Paul Schnorf, Zürich, wurde die Drucklegung der Arbeit ermöglicht. Schließlich darf ich auch meiner Frau und meinen Eltern für ihre weitgehende Hilfe danken.

Zusammenfassung, Summary

1. Die Arbeit behandelt Ernährungsstrategie und damit zusammenhängende Anpassungen an die Umwelt von am Untersee-Ende (Bodensee) überwinternden Schell-, Tafel-, Reiherenten und Bläßhuhn (vgl. Suter 1982b).

2. *Nahrung.* Reiher- und Tafelente fressen ausschließlich Wandermuscheln *Dreissena*, das Bläßhuhn zusätzlich noch Vegetabilien. Die Schellente nutzt v. a. die verhältnismäßig reichen Vorkommen von Köcherfliegenlarven *Hydropsyche*, die aber nur 1% der Muschelbiomasse ausmachen; *Dreissena* ist stete Ergänzungsnahrung. Die Schellente liest im Gegensatz zu den anderen Arten kleine Muschelgrößen aus und nimmt weniger Grit auf; ihr Magen ist kleiner, da er eine schwächere Ringmuskelschicht besitzt. Eine mittelgroße Wandermuschel liefert etwa 52 cal, eine *Hydropsyche* 43 cal.

Schellenten konzentrieren sich den ganzen Winter über auf die *Hydropsyche*-reichsten Stellen. Die Muschelkonsumenten beweiden zunächst den seennächsten und *Dreissena*-reichsten Abschnitt; nach der Erschöpfung der Muschelbänke rücken sie schrittweise flussabwärts vor, wobei die Verlangsamungsgeschwindigkeit abgesehen von interspezifischen Unterschieden mit dem *Dreissena*-Angebot variiert. Radiomarkierte Reiherenten waren zudem viel ortstreuer als Tafelenten.

3. *Aktivität.* Die Schellente übernachtet stets auf dem See-Ende, das Bläßhuhn bei den Tauchplätzen; beide Arten sind streng tagaktiv. Reiherenten sind im Herbst und Frühwinter, wenn sie den seennächsten Abschnitt beweidet, hauptsächlich nachtaktiv. Je weiter sie rheinabwärts vorrücken, desto stärker tagaktiv werden sie. Gleichzeitig schlafen sie zunehmend in der Nähe der Tauchplätze statt auf dem See-Ende.

Zeitbudgets. Die tägliche Aufenthaltszeit der Schellenten am Tagesplatz steigt zwischen November und März von ca. 500 auf 700 min an. Im Mittel werden 89% dieser Zeitdauer für Tauchaktivität aufgewendet; damit verbringen Schellenten 59% der Dauer ihres Aufenthalts am Tagesplatz unter Wasser! In derselben Zeitspanne steigt die Zahl der täglichen Tauchgänge von 820–880 auf 1260. Die Schlafplatzflüge finden in der ersten Winterhälfte parallel zum Sonnenuntergang statt, im Februar-März verfrühen sie sich. Da aber in dieser Periode die Aufenthaltszeit am Tagesplatz etwas stärker als die Hellzeit ansteigt, muß der Aktivitätsbeginn am Morgen entsprechend vorverlegt werden. Gleichzeitig nimmt der Nahrungserwerb bis zu 85% der Hellzeit in Anspruch. Die Aktivitätsperioden der *Aythya*-Arten sind durch einen ständigen Wechsel zwischen etwa gleich langen Ruhe- und Tauchphasen gekennzeichnet; bei geringerer Tauchfrequenz und längeren Ruhepausen beträgt die tägliche Zahl der Tauchgänge nur 40–50% derjenigen von *Bucephala*.

4. *Nahrungserwerb.* Den Schellenten stehen, da die Tauchdauern mit zunehmender Tiefe linear ansteigen, am Grunde immer etwa 13,5–15,5 sec zur Verfügung. Dem Bläßhuhn bleibt hingegen wegen der kurzen Tauchdauern kaum Suchzeit; es muß hastig Einzelmuscheln oder Klumpen wegreißen. Seine Schwimmklappen eignen sich zudem weniger gut zur Kompensation der Wasserströmung als die Schwimmhäute der Enten. Der Schnabel der Schellente ist als pinzettenförmiges Instrument zum Abpicken kleiner Beutestücke von hartem Boden ausgebildet, während der flachere, an der Spitze verbreiterte Schnabel der *Aythya*-Arten mehr auf das Seihen ausgerichtet ist. Der unterschiedliche Schnabelgebrauch ließ sich bei Zoo-Beobachtungen bestätigen. *Bucephala* führt auf steinigem Grund mit senkrecht gehaltenem Schnabel sehr schnelle, zielgerichtete Pickbewegungen aus. Reiher- und Tafelente bewegen sich langsamer und schieben den Schnabel in schrägerer Haltung über das Substrat; dieser Bewegungsablauf erinnert besonders bei der Tafelente an das siehende Durchpflügen weichen Bodens.

5. *Energieverbrauch.* Der Existenzumsatz steigt bei Schellenten-♂ im Laufe des Winters von 273 auf 339 kcal/Tag, bei ♀ von 202 auf 251 kcal/Tag und beträgt damit das 3,6–4,5fache des Ruheumsatzes. Dies entspricht den Leistungen anderer Vogelarten während der Jungenaufzucht oder des Menschen bei Schwerarbeit. 55–62% der Energie werden allein für die Tauchgänge benötigt. Dank geringerer

Tauchaktivität haben Reiher- und Tafelente nur 70% des Energieaufwandes (pro Gewichtseinheit) der Schellente zu leisten.

Bei ausschließlicher *Hydropsyche*-Nahrung benötigt ein Schellenten-♂ 197–245 g Frischgewicht/Tag (6350–7890 Ind.), ein ♀ 146–181 g (4700–5840 Ind.). Pro Tauchgang müssen 5–7 Larven aufgepickt werden. Der *Dreissena*-Bedarf beläuft sich bei Reiherenten auf etwa 760–930 g/24 h (3000–3700 Ind.), bei Tafelenten auf 875–1050 g (3500–4200 Ind.). Damit müssen je Tauchgang 6–8 Muscheln aufgenommen werden. Im ganzen Winterhalbjahr verzehren die Molluskenkonsumenten etwa 2500 t *Dreissena*, die Schellenten ca. 25 t *Hydropsyche*-Larven.

6. *Diskussion.* Die Schellente vermag als einzige die reiche Fauna kleinerer Wirbelloser im Rhein zu nutzen und war deshalb bereits vor dem Massenauf-treten von *Dreissena* zahlreicher Wintergast, während die ehemals sehr kleinen Zahlen der übrigen Arten erst mit dem Muschelboom auf das 10–50fache zugenommen haben. *Bucephala* profitiert aber ebenfalls von *Dreissena*, indem ihr diese mit geringerem Aufwand als *Hydropsyche* erreichbare Nahrung als Ergänzung dient und so einen größeren Spielraum in der Ausnützung der Hellzeit verschafft.

Der mit wenig Muskeln versehene Magen der Schellente läßt darauf schließen, daß er auf die Verarbeitung kleiner, nicht zu hartschaliger Beute spezialisiert ist. Die kräftigen Mägen der Reiherente, die allgemein Mollusken bevorzugt, und der Pflanzenfresser Tafelente und Bläßhuhn sind dem Zerbrennen der *Dreissena*-Schalen gut gewachsen. Der Schellentenschnabel eignet sich besonders zum Abpicken kleiner Brocken von hartem Substrat. Schellenten bevorzugen solches in den meisten Winterquartieren und im Brutgebiet. Die *Aythya*-Arten können von hartem Grund nur größere Stücke, wie *Dreissena*, gut ablesen, sind aber befähigt, kleine Organismen aus weichem Boden herauszusieben. Dieses taktile Aufspüren läßt Nachtaktivität zu. Picken benötigt optisches Orten: Schellente und Bläßhuhn sind tagaktiv. Große Wandermuschelvorkommen können auf steinigem Grund noch taktill ausgebeutet werden, bei geringeren Dichten muß die einzelne Muschel zwischen den Steinen optisch gefunden werden. Reiher- und Tafelenten wechseln, wenn sie rheinabwärts in Zonen geringerer Wandermuscheldichte vorstoßen, von Nacht- auf Tagaktivität.

Die Kondition des Bläßhuhns am Rhein ist aufgrund der mangelhaften Anpassung an Fließwasser nur mäßig. Die Strategie der Schellente ist zwar sehr kostenintensiv, eröffnet ihr aber einen Anteil am Nahrungsspektrum, den sie allein nutzen kann. Reiherente, Tafelente und Bläßhuhn stehen, indem sie die erreichbaren Muschelbänke vollständig abweiden, unter starkem Konkurrenzdruck und sind gezwungen, den Bodensee im Winter frühzeitig zu verlassen. Die Schellente vermag hingegen uneingeschränkt zu überwintern, was im Falle des Bo-

densees, der sich am Südrand ihres Winterareals befindet, besonders wichtig ist. Um diese Bedeutung nicht zu verlieren, dürfen am Untersee-Ende/Hochrhein die Störungen durch Bootsverkehr und Jagd nicht weiter zunehmen.

Feeding ecology of diving ducks (Bucephala, Aythya) and Coots (Fulica atra) wintering on the upper Rhine near the Untersee (lake of Constance)

1. Since the late fifties some 2000 Goldeneyes *Bucephala clangula* winter regularly on the outlet of the Untersee and the adjoining 7 km stretch of the upper Rhine (western lake of Constance, German-Swiss border). The Goldeneyes were joined by up to 45000 Tufted Ducks *Aythya fuligula*, Pochards *A. ferina* and Coots in the late sixties, soon after the Zebra Mussel *Dreissena polymorpha* had colonised the lake and upper Rhine, building up mean densities of 4500 g/m² fresh weight. This paper deals with feeding strategies and adaptations of these species, with emphasis on the Goldeneye.

2. *Diet* (table 1). Tufted Duck and Pochard feed almost exclusively on *Dreissena* which is also the main food of the Coot; however, this species also utilizes water plants. Caddisfly larvae (*Hydropsyche*) constitute more than 80% of the Goldeneye's diet. Their densities average 30–40 g/m² fresh weight and are therefore relatively high, although they reach less than 1% of the mollusc biomass. *Dreissena* is an important supplementary food for Goldeneyes which feed on a broader spectrum of small invertebrate species than *Aythya* and *Fuligula*. By contrast, Goldeneyes select small sized *Dreissena*. A medium sized Zebra Mussel yields about 52 cal, a *Hydropsyche* larva 43 cal (table 5).

The Goldeneye has relatively the smallest and smoothest gizzard; much better developed circular muscles result in a heavier ventriculus in *Aythya* which is even bigger in the Coot (fig. 1, table 6). Accordingly, in the Coot and *Aythya* more grit was found in the gizzard. Food preferences lead to seasonal changes in the utilization of the different river sections (fig. 3, sections see fig. 5). Goldeneyes concentrate at places rich in *Hydropsyche* during the whole winter; the most distant sections from the roost are mainly visited in midwinter when the population size is at the maximum. Mussel consumers feed first on the section closest to the Untersee holding the highest *Dreissena* densities; after depletion, they advance downstream, section by section. The progress of this movement varies from year to year as a function of the *Dreissena* supply; there are also interspecific differences. Pochard and Coot which are less efficient divers, proceed faster than Tufted Duck. Correspondingly, radio-marked Tufted Ducks were more site tenacious than Pochards.

3. *Activity*. Goldeneyes always roost on the Untersee near the outlet. Coots roost close to the feeding places at undisturbed sites free from cur-

rent; both species are strictly day-active. Tufted Duck and Pochard are mainly night-active in autumn and early winter when feeding near the outlet. The more they proceed downstream, the more they become day-active; in March they stop diving for food during the night. At the same time, the roost on the Untersee is more and more abandoned in favour of convenient sites near the feeding places.

Time budgets. During the first half of the winter, Goldeneyes spend daily about 500 min on the feeding grounds; thereafter, this period increases to 700 min. 89% of this time is used for diving activity and thus 59% of the time on the feeding grounds is spent under water (fig. 7). The number of dives per day increases from 820–880 before mid-January to 1260 in March. During the first half of the winter, roosting flights are related to sunset, in February-March they take place relatively earlier (fig. 8). As the time spent on the feeding grounds in this period increases slightly faster than the day-length, beginning of the activity starts earlier in the morning. In February-March Goldeneyes need up to 85% of the day-time for diving. Activity periods of the *Aythya* species are characterized by an alternation of diving and resting phases of about equal duration (fig. 9). The diving frequency during diving phases is lower than in *Bucephala*; as the resting periods of Tufted Duck and Pochard are longer, the number of dives per 24 h is only 40–50% compared to Goldeneyes.

4. *Feeding techniques*. Diving times are similar to published data (tab. 9, 10). Goldeneyes have about 13,5–15,5 sec available for foraging on the bottom, irrespective of water depth, as the diving duration increases linearly with depth. The very brief dives of the Coot allow almost no searching but just snatching single mussels or lumps. The Coot's lobes are less adapted than the ducks' webs to compensate the current (mean 0,9 m/sec). The bill in the Goldeneye is a forceps-type instrument, well qualified to pick away small items from hard bottom. *Aythya* species have a much flatter bill with broadened tips for straining in soft bottom. The different use of the bill could be filmed in an experiment with captive birds. On hard bottom, Goldeneyes pick very fast and precisely, holding their bill in a vertical position. Tufted Duck and Pochard both act slower and move their bill over the substrate in an inclined position; this movement is similar to straining in soft bottom and is more prominent in the Pochard than in the Tufted Duck (fig. 10).

5. *Energy demands*. In the ♂ Goldeneye, existence metabolic rate increases from 273 to 339 kcal/day, in the ♀ from 202 to 251 kcal/day, which is 3,6–4,5 times higher than resting metabolic rate. This ratio is about the same as in other bird species when rearing young or in man when working very hard (e.g. wood-cutting). 55–62% of this energy are used just for diving. Respective values in Tufted Duck and Pochard see table 12. Because of their lower diving rate these species have to expend only 70% (per unit weight) compared to *Bucephala*.

Feeding exclusively on *Hydropsyche*, a ♂ Goldeneye needs 197–245 g/day fresh weight (6350–7890 ind.), a ♀ 146–181 g/day (4700–5840 ind.). Therefore, 5–7 larvae have to be ingested per dive. Tufted Ducks require about 760–930 g *Dreissena* fresh weight (3000–3700 ind.) per day; 6–8 mussels have to be found per dive. During the whole winter, mollusc consumers eat about 2500 t of *Dreissena*, Goldeneyes ca. 25 t of *Hydropsyche*.

6. *Discussion.* Goldeneyes are the only species capable of exploiting the rich fauna of small invertebrates in the upper Rhine and therefore they wintered already numerous before the mass invasion of *Dreissena*. The originally very small numbers of Tufted Ducks, Pochards and Coots increased 10- to 50-fold due to the mollusc boom. However, *Bucephala* has also gained from *Dreissena*, as this mussel can be taken with less effort than *Hydropsyche* and now serves as supplementary food, improving the food intake during the daylight hours. Roosting flights in late winter now occur earlier than before the mussels' appearance.

As the muscular system of the Goldeneye's gizzard is not very well developed, it seems to be specialized in processing small and soft-shelled prey, which is confirmed by the prey lists from the Rhine and from other studies. The gizzards of the Tufted Duck, which generally prefers molluscs, and of the plant-feeding Pochard and Coot can break the shells of *Dreissena*. The Goldeneye's bill is particularly adapted to pick off small items from hard substrate. Goldeneyes prefer it in most wintering areas and also on the breeding grounds. *Aythya* species are able to pick off bigger organisms only from hard bottom, but can strain small prey from soft substrate. This movement implies tactile tracing and may therefore be performed during the night, whereas the "pickers" Goldeneye and Coot are compulsory day-active feeders, locating their prey optically. High numbers of Zebra Mussels present on hard bottom can still be exploited by tactile search; at lower densities, the single mussels have to be found optically among stones. In fact, Tufted Ducks and Pochards change from night to day activity in the course of the winter, proceeding downstream to zones with progressively lower *Dreissena* densities.

In contrast to the diving ducks, the body condition of the Coot on the Rhine is only moderate. This may be due to its poor adaptation to running water. The strategy of the Goldeneye is very energy-consuming, but allows it to utilize a part of the food spectrum that cannot be used by the other species. Tufted Duck, Pochard and Coot are subjected to a high degree of competition, as they deplete the accessible mussel banks. They are therefore forced to leave lake of Constance early in the winter. The Goldeneye is able to stay over the whole winter, which is particularly important, because lake of Constance is situated on the southern border of its winter range. In order to keep this significance, disturbances like boating and shooting should not

increase at the end of the Untersee and on the adjoining Rhine, especially during January and February.

Literatur

- ASCHOFF, J. & H. POHL (1970): Der Ruheumsatz von Vögeln als Funktion der Tageszeit und der Körpergröße. *J. Orn.* 111: 38–47.
- ATKINSON-WILLES, G.L. (1976): The numerical distribution of ducks, swans and coots as a guide in assessing the importance of wetlands in mid-winter. *Proc. Int. conf. on the conservation of wetlands and waterfowl, Heiligenhafen 1974*: 199–254. – (1978): The numbers and distribution of sea ducks in north west Europe, January 1967–1973. *Proc. Symposium on Sea Ducks, 1975, Stockholm*: 28–67.
- BAUER, K.M. & U.N. GLUTZ VON BLOTZHEIM (1969): *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*, Bd. 3. Frankfurt a/M.
- BORKENHAGEN, P. (1976): Vergleichende Untersuchungen am Verdauungssystem europäischer Entenvögel (Anatidae). *Beitr. Vogelkde* 22: 301–366.
- BURLA, H. & V. LUBINI-FERLIN (1976): Bestandesdichte und Verbreitungsmuster von Wandermuscheln im Zürichsee. *Vjschr. Naturf. Ges. Zürich* 121: 187–199.
- CAMPBELL, L.H. & H. MILNE (1977): Goldeneye feeding close to sewer outfalls in winter. *Wildfowl* 28: 81–85.
- CARTER, B.C. (1958): The American Goldeneye in Central New Brunswick. *Wildl. Mgmt. Bull. Ser.* 2 (9).
- CASPERS, N. (1975): Kalorische Werte der dominierenden Invertebraten zweier Waldbäche des Naturparkes Kottenforst-Ville. *Arch. Hydrobiol.* 75: 484–489.
- COTTAM, C. (1939): Food habits of North American diving ducks. *Tech. Bull. U. S. Dep. Agric.* 643.
- CUMMINS, K.W. & J.C. WUYCHECK (1971): Caloric equivalents for investigations in ecological energetics. *Mitt. Internat. Verein. Limnol.* 18: 1–158.
- DEMENTJEW, G.P. & N.A. GLADKOW (1952): *Birds of the Soviet Union*, vol. 4. Jerusalem 1967.
- DEWAR, J.M. (1924): *The bird as a diver*. London.
- (1939): Timing the under-water activities of diving birds. *Brit. Birds* 33: 58–61.
- DOW, D.D. (1964): Diving times of wintering water birds. *Auk* 81: 556–558.
- DRAULANS, D. (1980): Reduktie van kompetitie tussen tafeleend (*Aythya f. ferina* L.) en kuifeend (*Aythya f. fuligula* L.). *Wielewaal* 46: 317–323.
- DRENT, R.H. & S. DAAN (1980): The prudent parent: Energetic adjustments in avian breeding. *Ardea* 68: 225–252.
- ERIKSSON, M.O.G. (1979): Competition between freshwater fish and Goldeneyes *Bucephala clangula*.

- gula* (L.) for common prey. *Oecologia* 41: 99–107.
- FESTETICS, A. & B. LEISLER (1971): Oekologie der Schwimmvögel der Donau, besonders in Niederösterreich. *Arch. Hydrobiol., Suppl.* 36: 306–351.
- FOLK, Č. (1971): A study on diurnal activity rhythm and feeding habits of *Aythya fuligula*. *Acta Sc. Nat. Brno* 5: 1–39.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U.N., K.M. BAUER & E. BEZZEL (1973): Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Bd. 5. Frankfurt a/M.
- GOODMAN, D.C. & H.I. FISHER (1962): Functional anatomy of the feeding apparatus in waterfowl. *Aves: Anatidae*. Carbondale.
- GRANDY, J.W. (1972): Digestion and passage of blue mussels eaten by Black Ducks. *Auk* 89: 189–190.
- GÜNTERT, M. (1978): Wintergewicht und Körpermaße von Reiherenten. *Orn. Beob.* 75: 97–98.
- HAARTMAN, L.v. (1945): Zur Biologie der Wasser- und Ufervögel im Schärenmeer Südwestfinlands. *Acta Zool. Fenn.* 44: 1–120.
- HAUSSER, J. (1969): Les oiseaux malacophages du Léman et *Dreissena polymorpha*. Unveröff. Diplomarbeit, Université de Genève.
- HEINTZELMAN, D.S. (1963): Diving times of a Common Goldeneye. *Wilson Bull.* 75: 91.
- HOCHBAUM, H.A. (1955): Travels and traditions of waterfowl. Minneapolis.
- HÖLZINGER, J. (1977): Der Einfluß von Sulfidstoff-Abwässern und Schwermetallen auf das Ökosystem des Oepfinger Donaustausees. *J. Orn.* 118: 329–415.
- HURTER, H. (1979): Nahrungsökologie des Bläßhuhns *Fulica atra* an den Überwinterungsgewässern im nördlichen Alpenvorland. *Orn. Beob.* 76: 257–288.
- INGRAM, G.C.S. & H.M. SALMON (1941): The diving habits of ducks and grebes. *Brit. Birds* 35: 22–26.
- JEPSEN, P.U. (1976): Feeding ecology of Goldeneye (*Bucephala clangula*) during the wing-feather moult in Denmark. *Dan. Rev. Game Biol.* 10 (4).
- KING, J.R. (1974): Seasonal allocation of time and energy resources in birds. In: Paynter, R.A. (ed.): *Avian energetics*. Publ. Nuttall Orn. Club 15: 4–70.
- KLÍMA, M. (1966): A study on diurnal activity rhythm in the European Pochard, *Aythya ferina* (L.), in nature. *Zool. Listy* 15: 317–332.
- KUHK, R. & E. SCHÜZ (1959): Zur Biologie des Bläßhuhns (*Fulica atra*) im Winterquartier. *Vogelwarte* 20: 144–158.
- LEUZINGER, H. (1972): Zur Ökologie der Schellente *Bucephala clangula* am wichtigsten Überwinterungsplatz des nördlichen Alpenvorlandes. *Orn. Beob.* 69: 207–235.
- MADSEN, F.J. (1954): On the food habits of the diving ducks in Denmark. *Dan. Rev. Game Biol.* 2: 157–266.
- MAZZUCCHI, L. (1971): Beitrag zur Nahrungsökologie in der Umgebung von Bern überwinternder Krickenten *Anas crecca* L. *Orn. Beob.* 68: 161–178.
- MESTER, H. & W. PRÜNTE (1966): Beobachtungen über die Tauchdauer der Schellente. *Anthus* 3: 46–49.
- MILLAIS, J.G. (1913): The natural history of the British diving ducks, vol. 2. London.
- MOYSICH, F. & H. MÜLLER (1974): Zum Tauchverhalten des Zwergsägers (*Mergus albellus*). *Alcedo* 1: 73–82.
- NILSSON, L. (1969): Knipans *Bucephala clangula* beteende under vinterhalvåret. *Vår Fågelvärld* 28: 199–210. – (1970): Foodseeking activity of south Swedish diving ducks in the non-breeding season. *Oikos* 21: 145–154. – (1972a): Local distribution, food choice and food consumption of diving ducks on a South Swedish lake. *Oikos* 23: 82–91. – (1972b): Habitat selection, food choice and feeding habits of diving ducks in coastal waters of South Sweden during the non-breeding season. *Ornis scand.* 3: 55–78.
- OLNEY, P.J.S. (1968): The food and feeding-habits of the Pochard, *Aythya ferina*. *Biol. Cons.* 1: 71–76.
- OLNEY, P.J.S. & D.H. MILLS (1963): The food and feeding habits of Goldeneye *Bucephala clangula* in Great Britain. *Ibis* 105: 293–300.
- PEDROLI, J.C. (1981): Les relations entre la moule zébrée *Dreissena polymorpha* (Pallas) et les oiseaux aquatiques. Thèse, Université de Neuchâtel.
- PEHRSSON, O. (1975): Regional, seasonal, and annual fluctuations of the Goldeneye *Bucephala clangula* (L.), on the Swedish west coast. *Viltrevy* 9: 241–302. – (1976): Food and feeding grounds of the Goldeneye *Bucephala clangula* (L.) on the Swedish west coast. *Ornis scand.* 7: 91–112.
- POUNDER, B. (1976a): Waterfowl at effluent discharges in Scottish coastal waters. *Scot. Birds* 9: 5–36. – (1976b): Wintering flocks of Goldeneyes at sewage outfalls in the Tay estuary. *Bird Study* 23: 121–131.
- PRANGE, H.D. & K. SCHMIDT-NIELSEN (1970): The metabolic cost of swimming in ducks. *J. Exp. Biol.* 53: 763–777.
- REED, A. (1971): Pre-dusk rafting flights of wintering Goldeneyes and other diving ducks in the Province of Québec. *Wildfowl* 22: 61–62.
- REED, A. & A. BOURGET (1977): Distribution and abundance of waterfowl wintering in southern Québec. *Can. Field-Naturalist* 91: 1–7.
- REICHHOLF, J. (1966): Untersuchung zur Ökologie der Wasservögel der Stauseen am unteren Inn. *Anz. orn. Ges. Bayern* 7: 536–604. – (1979): Die Schellente *Bucephala clangula* als Wintergast in Südbayern, speziell am unteren Inn. *Anz. orn. Ges. Bayern* 18: 37–48.
- SAYLER, R.D. & A. AFTON (1981): Ecological aspects of Common Goldeneyes *Bucephala clangula* wintering on the upper Mississippi River.

- Ornis scand. 12: 99–108.
- SIEGFRIED, W.R., A.E.BURGER & P.G.H.FROST (1976): Energy requirements for breeding in the Maccoa Duck. *Ardea* 64: 171–191.
- SIEGFRIED, W.R., A.E.BURGER & F.J.VAN DER MERWE (1976): Activity budgets of male Maccoa Ducks. *Zoologica Africana* 11: 111–125.
- STAŃCZYKOWSKA, A. (1976): Biomass and production of *Dreissena polymorpha* (Pall.) in some Masurian lakes. *Ekol. pol.* 24: 103–112.
- STAŃCZYKOWSKA, A. & W.ŁAWACZ (1976): Caloric value of *Dreissena polymorpha* (Pall.) dry body weight in some Mazurian lakes. *Pol. Arch. Hydrobiol.* 23: 271–275.
- STOTT, R.S. & D.P.OLSON (1973): Food-habitat relationship of sea ducks on the New Hampshire coastline. *Ecology* 54: 996–1007.
- SUTER, W. (1982a): Der Einfluß von Wasservögeln auf Populationen der Wandermuschel (*Dreissena polymorpha* Pall.) am Untersee/Hochrhein (Bodensee). *Schweiz. Z. Hydrol.* 44: 149–161. – (1982b): Die Bedeutung von Untersee-Ende/Hochrhein (Bodensee) als wichtiges Überwinterungsgewässer für Tauchenten (*Aythya, Bucephala*) und Bläßhuhn (*Fulica atra*). *Orn. Beob.* 79: 73–96. – (1982c): Wahrscheinliche Winterortstreue einer aberrant gefärbten Schellente *Bucephala clangula*. *Orn. Beob.* 79: 129–130.
- SZIJJ, J. (1965): Oekologische Untersuchungen an Entenvögeln (Anatidae) des Ermatinger Beckens (Bodensee). *Vogelwarte* 23: 24–71.
- TAMISIER, A. (1970): Signification du grégairisme diurne et d'alimentation nocturne des Sarcelles d'hiver *Anas crecca crecca* L. *Terre et Vie* 24: 511–562.
- THOMPSON, D. (1973): Feeding ecology of diving ducks on Keokuk pool, Mississippi river. *J. Wildl. Mgmt.* 37: 367–381.
- THORNBURG, D.D. (1973): Diving duck movements on Keokuk pool, Mississippi river. *J. Wildl. Mgmt.* 37: 382–389.
- TRUBEL, W. (1973): Untersuchungen über den Aktivitätsrhythmus und das Tauchverhalten von Schellente (*Bucephala clangula*) und Bleßhuhn (*Fulica atra*) im Winterquartier. Unveröff. Staatsexamensarbeit, Pädagog. Hochschule Dortmund.
- WILLI, P. (1970): Zugverhalten, Aktivität, Nahrung und Nahrungserwerb auf dem Klingnauer Stausee häufig auftretender Anatiden, insbesondere von Krickente, Tafelente und Reiherente. *Orn. Beob.* 67: 141–217.
- WOOLEY, J.B. & R.B.OWEN (1978): Energy costs of activity and daily energy expenditure in the Black Duck. *J. Wildl. Mgmt.* 42: 739–745.
- ZIEGLER, G. (1972): Das Auftreten von Tauchenten und Sägem an der Staustufe Schlüsselburg in Abhängigkeit der Durchflußgeschwindigkeit der Weser. *Abh. Landesmus. Naturkde. Münster* 34: 71–78.
- ZUUR, B.: Nahrungsökologie im Ermatinger Becken (Bodensee) überwinternder Wasservögel. *Orn. Beob.* 80, in Vorb.

Dr. W. Suter, Seefeldstraße 247, 8008 Zürich

Schriftenschau

KAHL, M.P. (1981): **Welt der Störche**. Übersetzt und bearbeitet von E.SCHÜZ. Parey, Hamburg u. Berlin, 96 S., 70 Schwarzweißfotos, DM 38.–. – Der schmale, gleichwohl recht kostspielige Band enthält eine bemerkenswert vielseitige Sammlung hervorragender Aufnahmen (zumeist vom Verf.), wobei alle 17 Arten der Familie vertreten sind, überdies als verwandte Formen der Schuhschnabel und der Hammerkopf. Den Bildteil begleiten knappe Angaben über die einzelnen Arten und einige Kapitel zur Biologie der Störche (Nahrung und Nahrungserwerb, Balz und Brut, Ortswechsel und Zug, Störche und Mensch), die den Leser mit dem Leben so eigenartiger Gestalten wie der Waldstörche (Nimmersatte), Klaffschnäbel, Großstörche und Marabus vertraut machen. Diese Ausführungen werden in glücklicher Weise ergänzt durch ein ganz dem Weißstorch gewidmetes Kapitel, das Prof.

E.Schüz beigeleitet hat; es bietet eine treffliche Übersicht über neuere Ergebnisse namentlich zu ökologischen Fragen. Ein Anhang, der in die Klassifikation der Schreitvögel und Störche einführt, beschließt diese anregend geschriebene «vergleichende Storchkunde», in der die Erfahrungen zweier führender Storchforscher zum Ausdruck kommen. Am Rande sei noch vermerkt, daß der S.19 abgebildete Buntstorch versehentlich als Milchstorch bezeichnet ist. E.S.

FERNEX, M. (1981): **Les rapaces diurnes au pied du Jura sundgovien**. *Nos Ois.* 36: 25–32. – Es werden Beobachtungen von 13 Greifvogelarten des Verf. und von P.Gradoz der letzten 25 Jahre auf einer Fläche von 15 km² am Jurafuß des Sundgau zusammengestellt. Die meisten Arten haben zugenommen, wahrscheinlich wegen des seit 1972 eingeführten Schutzes. Seit 1978 scheint der Turmfalke abzunehmen. Es folgen einige Beobachtungen von Interaktionen zwischen Baumfalke und Rotmilan. L.Jenni