

Aus der Schweizerischen Vogelwarte Sempach

Herkunft und Zugverhalten von in der Schweiz überwinternden Reiherenten *Aythya fuligula*: eine Ringfundanalyse

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

Breeding range and migration pattern of Tufted Ducks *Aythya fuligula* wintering in Switzerland: an analysis of ringing recovery data. – We present the analysis of all recoveries of ringed Tufted Ducks collected at the Swiss Ornithological Institute up to 2004: 4637 recoveries of birds ringed in Switzerland, and 186 recoveries in Switzerland of birds ringed abroad. The large data set allowed for a detailed analysis of the migration pattern of Tufted Ducks wintering in Switzerland. We addressed the following questions: (1) Where are the Tufted Ducks wintering in Switzerland during the rest of the year? (2) Are there differences in migration pattern between the sexes and age classes? (3) Do different populations of Tufted Ducks winter in Switzerland? (4) Are there long-term changes in the migration pattern? The Tufted Ducks wintering in Switzerland breed in two distinct areas: central Europe and European Russia/western Siberia. Breeding birds from the eastern European population in between seem to winter preferably in the Baltic Sea area and in Great Britain. Very few birds were recorded in Switzerland as well as in Britain, suggesting that Tufted Ducks consistently winter either in central Europe (area north of the Alps) or in Northern Europe/Britain. Males scatter more during winter than females. Also, on average, males start spring migration in late winter somewhat earlier than females. Between August and October, the ducks return to their wintering grounds. Since the 1970's (i.e., since ringing took place on a regular basis), the date at which 50 % of the recoveries are situated north of 50 °N (which splits Central Europe and the North Sea/Baltic Sea area) is reached about 50 days earlier. Furthermore, this 50 % criterion correlates with the mean temperature in March of lowland Switzerland, suggesting a shift in the wintering grounds depending on the harshness of winter.

Key words: migration, spatio-temporal analysis, ringing recoveries, flyways, *Aythya fuligula*.

Josef Hofer, Seehäusern, CH–6208 Oberkirch; Fränzi und Pius Korner-Nievergelt, oikostat – Biostatistische Analysen und Beratung, Ausserdorf, CH–6218 Ettiswil, e-mail fraenzi.korner@oikostat.ch; Matthias Kestenholz und Lukas Jenni, Schweizerische Vogelwarte, CH–6204 Sempach

Das Brutgebiet der Reiherente *Aythya fuligula* erstreckt sich über weite Teile von Mitteleuropa und über Skandinavien bis nach Ostsibirien, wobei das westliche Nordeuropa und Mitteleuropa erst in den letzten 150 Jahren besiedelt wurden (Bauer & Glutz von Blotzheim 1969, Cramp 1977, Hagemeijer & Blair 1997). 1958 brütete die Reiherente erstmals in der Schweiz, und bis heute ist der Brutbestand auf 100–200 Paare an rund 50 verschiedenen Orten angestiegen (Birrer 1991, Volet & Burkhardt 2004). Die meisten Reiherenten sind Zugvögel und überwintern im Wesentlichen in einem Gürtel von Europa über den Nahen Osten und Nordindien bis Japan (Cramp 1977, Blüms & Baumanis 1990). Die wichtigsten europäischen Überwinterungsgebiete liegen im westlichen Teil der Ostsee, in den Niederlanden und im nörd-

lichen Alpenvorland (Scott & Rose 1996). Die mitteleuropäischen und britischen Brutvögel sind Stand- und Teilzieher (Ogilvie 1987, Scott & Rose 1996). Mit den Zuzüglern überwintern in der Schweiz 150 000 bis 200 000 Reiherenten, wobei sich drei Viertel auf Bodensee, Neuenburgersee und Genfersee konzentrieren (Schmid et al. 2001). Der Schweizer Winterbestand entspricht über 10 % des europäischen Brutbestandes, womit die Schweiz eine internationale Verantwortung für diese Vogelart trägt (Keller & Bollmann 2001).

Blüms & Baumanis (1990) unterscheiden neben der schlecht definierten Ostsibirisch-Japanischen drei geographische Populationen, deren Brutgebiete sich teilweise überlappen und sich von Sibirien bis Nordwesteuropa erstrecken. Die Populationen unterscheiden sich pri-

mär in mehr oder weniger getrennten Überwinterungsgebieten: Die sibirischen Vögel ziehen nach Südasien, die zentralsibirischen überwintern im Bereich Kaspisches Meer und Nil, die Brutvögel Westsibiriens und des europäischen Russlands überwintern in Europa. Letztere Population wird von Scott & Rose (1996) in zwei Gruppen unterteilt: Überwinterer im Mittelmeerbereich und Alpenvorland einerseits, und Überwinterer von der Ostsee bis Irland andererseits. Abgesehen von den britischen und isländischen Brutvögeln überlappen sich die Brutgebiete dieser beiden Gruppen stark.

Die wenigen Ringfundanalysen von zur Brutzeit beringten Reiherenten zeigen folgendes Zugmuster: Isländische und schottische Brutvögel überwintern primär in Irland und England, und die englischen Brutvögel ziehen nur in besonders kalten Wintern in grösseren Zahlen nach Frankreich und Spanien (Hearn 2002). Zur Brutzeit im Südwesten Finnlands beringte Reiherenten wurden im Bereich Dänemark–Schottland–Portugal–Schweiz im Winterhalbjahr wiedergefunden ($n = 14$, Bauer & Glutz von Blotzheim 1969). In Tschechien beringte Jungvögel wurden in einem folgenden Winter in Bayern, in der Nordschweiz, in Nordfrankreich und in England gefunden ($n = 5$, Hudec 1968).

Häufiger wurden Reiherenten im Überwinterungsgebiet beringt. Im Winter in Grossbritannien beringte Reiherenten fanden sich zur Brutzeit primär in den Regionen um die Ostsee und von da weiter bis ins nördliche Uralgebiet und an den Fluss Ob (Hearn 2002); vereinzelte Gäste stammen aus Osteuropa (südlich bis Tschechien) und Westfrankreich. In den Niederlanden, in Dänemark und Norddeutschland beringte Wintergäste verteilten sich im Sommer über das gleiche Kerngebiet wie die britischen Wintergäste (Erz 1965, Bauer & Glutz von Blotzheim 1969). In Südfrankreich beringte Wintergäste befanden sich zur Brutzeit in einem Gebiet von Südfinnland bis ebenfalls an den Ob (Bauer & Glutz von Blotzheim 1969).

Im Winter in Grossbritannien beringte Reiherenten werden im gleichen oder in folgenden Wintern in den meisten Fällen wieder aus dem Gebiet Grossbritannien–Niederlande–Dänemark gemeldet. Diese Beobachtung stützt die

Unterteilung der europäischen Wintergäste in eine nördliche (Grossbritannien–Ostsee) und südliche (Mittelmeer–Alpenvorland) Winterpopulation, wie in Scott & Rose (1996) vorgeschlagen.

Das Zugverhalten der europäischen Reiherenten ist in groben Zügen durch Beringungs- und Beobachtungsdaten bekannt. Das umfangreiche britische Datenmaterial erlaubt Detailauswertungen für die in NW-Europa überwinternden Enten, während für die Überwinterer des Alpenvorlands bisher deutlich weniger publizierte Daten vorhanden sind. In dieser Arbeit präsentieren wir eine Auswertung der in der Schweiz beringten Reiherenten. Es sind dies primär Wintergäste, welche in grosser Zahl vor allem am Sempachersee und zum kleineren Teil am Genfersee (zwei Mittellandseen im nördlichen Alpenvorland) beringt wurden. Folgende Fragen bezüglich der in der Schweiz überwinternden Reiherenten werden in dieser Arbeit behandelt: (1) Wo halten sich die Reiherenten, die die Schweiz als Wintergäste aufsuchen, im Jahresverlauf auf? (2) Gibt es bezüglich des Aufenthalts pro Jahreszeit Unterschiede zwischen den Geschlechtern und zwischen Altersklassen? (3) Lassen sich innerhalb der in der Schweiz überwinternden oder durchziehenden Reiherenten verschiedene Populationen ausmachen? (4) Gibt es Langzeit-Veränderungen des Zugverhaltens?

1. Material und Methoden

1.1. Beringung von Reiherenten in der Schweiz

Es gibt in Mitteleuropa nur ganz wenige Entenreusen, mit denen Tauchenten ausserhalb der Brutzeit effizient gefangen werden können, so am Hemmelmarker See in Schleswig-Holstein (Schafstall 1980), an den Ismaninger Speicherseen in Bayern (Köhler 1986) und am Sempachersee. Hier fängt und beringt JH seit 1955 Wasservögel in seiner selbst konstruierten Reuse. Diese Einrichtung hat er über die Jahre zu einer sehr effizienten Fanganlage entwickelt. Die Reuse steht im seichten Uferbereich des Sees und ist aus labyrinthartig montierten Eisengittern aufgebaut (Abb. 1). Diese müssen nach Schnee- und Eisdruck immer wieder repa-



Abb. 1. Die Wasservogelreuse von JH am Nordwestufer des Sempachersees mit einem Höckerschwan *Cygnus olor*, drei Kormoranen *Phalacrocorax carbo* und einer Reiherente *Aythya fuligula*. Aufnahme M. Kestenholz, 25. Februar 1991. – *The waterbird trap of JH at the northwestern shore of Lake Sempach with one Mute Swan *Cygnus olor*, three Great Cormorants *Phalacrocorax carbo* and one Tufted Duck *Aythya fuligula*.*

riert oder gar ersetzt werden. Maiskörner und Fischereiabfälle locken die Wasservögel in die Reuse. Näheres zu Konstruktion und Betrieb der Reuse s. auch Hofer & Marti (1988).

Abgesehen von ganz wenigen kurzzeitigen Unterbrechungen ist die Reuse ganzjährig offen. JH achtet sehr darauf, dass seine berufsbedingten und privaten Abwesenheiten nicht in das Winterhalbjahr fallen. Der dadurch garantierte permanente Betrieb der Reuse über Jahrzehnte erlaubt es, langfristige Veränderungen im Zugverhalten zu studieren. Von 1955 bis und mit 2004 beringte JH insgesamt 67309 Wasservögel, darunter 26405 Reiherenten. Die Entnahme aus der Reuse, Bestimmung, Beringung und Freilassung eines Wasservogels beanspruchen etwa 10 min. Der Gesamtaufwand von JH für die Markierung aller Wasservögel betrug daher gut 10000 Arbeitsstunden, die reine Präsenzzeit nicht eingerechnet.

Am Genfersee werden die Reiherenten von Georges Gilliéron gefangen. An der (bis 1999) gut beleuchteten Uferpromenade des Marktplatzes von Vevey begibt er sich im Winter nachts mit Fischerstiefeln ins seichte Wasser zwischen die Höckerschwäne und versucht, die von altem Brot angelockten Reiherenten mit einem 3 m langen Kescher zu fangen. Die meisten der so gefangenen Reiherenten sind ♂, denn die ♀ sind in der Dunkelheit kaum auszumachen (G. Gilliéron mdl.).

Die meisten der in dieser Arbeit ausgewerteten Reiherenten wurden am Sempachersee beringt. Wegen des ungünstigen Nahrungsangebots (bis 2003 fehlte die Wandermuschel *Dreissena polymorpha*) ziehen viele Reiherenten bereits nach 1–2 Tagen an andere Gewässer (Kestenholz 1995, 1999). Nur während der Laichzeit der Felchen *Coregonus* sp. im Dezember ist die Aufenthaltsdauer mit durch-

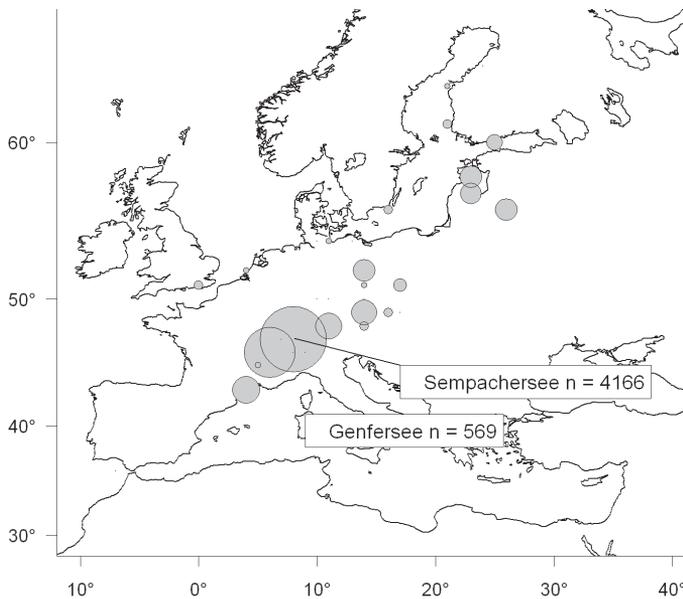


Abb. 2. Beringungsorte der in unserem Datensatz enthaltenen Reiherenten-Ringfunde. Die Grösse der Kreise entspricht der Anzahl in logarithmischer Skala (kleinster Punkt = 1, grösster Punkt = 4166). – Ringing sites of the Tufted Ducks that were later recovered and analysed in this study. The size of the circles corresponds to the number of ringed Tufted Ducks (log scale; smallest = 1 duck ringed, largest = 4166).

schnittlich 15 Tagen höher. Jeden Winter werden auf dem Sempachersee bis zu 10-mal mehr Reiherenten beringt als sich maximal gleichzeitig auf dem See aufhalten. Dies zeigt, dass die Reiherenten den Sempachersee als Trittbrett benutzen, um zwischen verschiedenen Winterquartieren zu wechseln (Kestenholz 1995, 1999). Die Ringfunde von am Sempachersee beringten Reiherenten dürfen daher als repräsentative Stichprobe für die Gewässer am nördlichen Alpenrand gelten. Geographisch liegt der Sempachersee nicht weit von Boden-, Neuenburger- und Genfersee entfernt, die alle ein sehr gutes Nahrungsangebot für Reiherenten aufweisen und Überwinterungsgewässer von internationaler Bedeutung sind.

In der Schweiz wurden bis Ende 2003 total 27181 Reiherenten beringt (Wiprächtiger et al. 2004). Der nationalen Beringungszentrale der Schweizerischen Vogelwarte Sempach lagen im August 2004 4923 Meldungen von beringten Reiherenten vor (nur Meldungen mit bekanntem Funddatum und Fundumstand berücksichtigt). Die Meldungen stammen, abgesehen von einem Fund im Jahr 1929, aus der Zeitspanne von 1953 bis 2004.

186 Ringfunde stammen von Vögeln, die ausserhalb der Schweiz beringt und in der Schweiz gefunden wurden, 4737 Ringfunde betreffen in der Schweiz beringte Reiherenten. Von diesen wurden 85 % am Sempachersee beringt (JH), 11 % am Genfersee (Georges Gilliéron) und 4 % im übrigen schweizerischen Mittelland (Abb. 2).

1.2. Statistik

Die Auswertungen wurden mit dem Statistikpaket R 1.9 (R Development Core Team 2004) durchgeführt.

Mittlere geographische Koordinaten (Mittelpunkt) wurden nach der Formel in Perdeck (1977) berechnet. Für die Distanzen zwischen zwei Orten wurde die Funktion für die Loxodrome aus Imboden & Imboden (1972) verwendet.

Um die Aufenthaltsorte im Winter zwischen ♂ und ♀ zu vergleichen, wurde mit einer Randomisierung (R = 4999) getestet, ob die Distanz zwischen den Medianen bzw. Mittelwerten der Aufenthaltsorte der beiden Geschlechter von Null verschieden ist. Die geographische

Streuung wurde ebenfalls mit einem Randomisierungstest verglichen. Als Teststatistik wurde das Verhältnis der Varianzen der Distanzen jedes Fundortes zum Mittelpunkt genommen. Für diese drei Tests wurden jeweils nur die Erstfunde jedes Individuums verwendet.

Um Zugbewegungen entlang der Hauptzugrichtung beschreiben zu können, definierten wir diese als erste Hauptkomponente aus den Längen- und Breitengraden der Ringfundorte mit mindestens 5 km Distanz zum Beringungsort. Wie erwartet zeigt die Hauptkomponente von SW nach NE (73,5 °). Um den «mittleren» Zugweg aufzuzeichnen, wurde je die Beziehung zwischen Längen- und Breitengraden der Fundorte und der Jahreszeit aufgetragen und eine geglättete Kurve hineingelegt. Wenn man diese Kurven für die Längen und Breiten der Fundorte in einer geographischen Karte gegeneinander aufträgt, erhält man einen «mittleren», geglätteten Zugweg.

Den Effekt von Geschlecht auf Zugphänologie und -weg untersuchten wir mit einer binären logistischen Regression. Wir stellten folgendes Modell auf, wie es für Daten mit circulären Variablen (bei uns das Datum) vorgeschlagen wurde (Fisher 1993):

$$\text{Geschlecht} \sim \text{HZR} + \sin(t) + \cos(t) + \text{HZR} \times \sin(t) + \text{HZR} \times \cos(t)$$

wobei HZR die Hauptzugrichtung und t das Funddatum (ohne Jahr, umgerechnet in Grad: 365 Tage = 360 °) ist.

Von besonderem Interesse ist die Interaktion Ort × Zeit, im Modell ausgedrückt durch die beiden Terme $\text{HZR} \times \sin(t)$ und $\text{HZR} \times \cos(t)$. Ist diese Interaktion signifikant, dann bedeutet dies, dass sich der Aufenthaltsort pro Datum zwischen den Geschlechtern unterscheidet. Die Signifikanz der Interaktion Ort × Zeit wurde mit einer Devianzanalyse berechnet, bei der das obige Modell mittels χ^2 -Test mit dem Modell ohne $\text{HZR} \times \sin(t)$ und $\text{HZR} \times \cos(t)$ verglichen wurde.

Langzeit-Veränderungen im Zugverhalten wurden mit linearen Regressionen analysiert.

2. Ergebnisse

2.1. Jahreszeitliche Verteilung von Fund und Beringung

Die 4737 der schweizerischen Ringfundzentrale vorliegenden Ringfundmeldungen von in der Schweiz beringten Reiherenten stammen von 3385 Individuen. In der Schweiz wurden die Reiherenten hauptsächlich im Winter (Monate November – März) beringt (Tab. 1). Die ausserhalb der Schweiz beringten Enten wurden mehrheitlich zur Brutzeit beringt und im Winterhalbjahr in der Schweiz kontrolliert oder gefunden (Tab. 1).

Von den 4923 Fundmeldungen stammen 2545 vom Beringungsort oder von einem Ort weniger als 5 km davon entfernt (meist durch den Beringer selbst kontrolliert), während 2378 Reiherenten in mindestens 5 km Entfernung vom Beringungsort gefunden wurden.

2.2. Fundumstände

Ringfunddaten hängen von Wiederfund- und Meldewahrscheinlichkeit ab; diese sind über das gesamte Verbreitungsgebiet, über die Jahreszeit und über die Jahre unterschiedlich (Per-

Tab. 1. Verteilung der Beringungs- bzw. Fundmonate aller Reiherentenringfunde. – *Number of ringed and recovered Tufted Ducks per month for recoveries of birds ringed in Switzerland and abroad.*

	in der Schweiz beringt		im Ausland beringt	
	Beringung	Fund	Beringung	Fund
Januar	1342	804	5	52
Februar	1181	945	13	27
März	928	617	13	20
April	128	292	12	3
Mai	10	578	7	1
Juni	0	81	46	1
Juli	0	36	64	1
August	3	224	18	1
September	6	288	4	1
Oktober	34	223	1	6
November	453	228	0	22
Dezember	652	421	3	51
Total	4737	4737	186	186

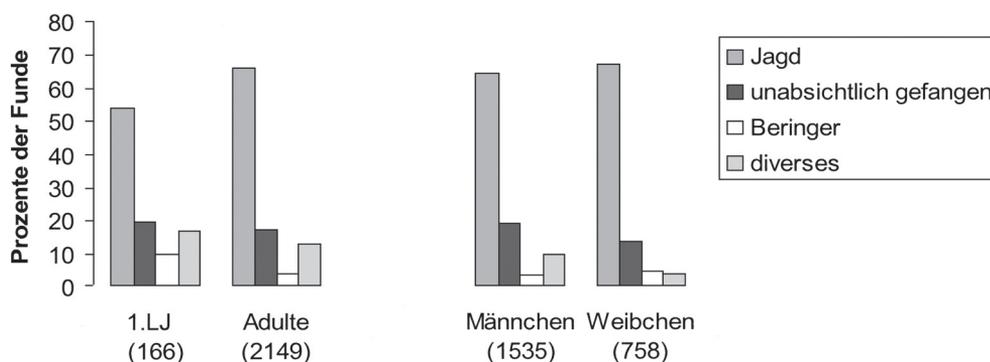


Abb. 3. Fundumstände der Reiherenten-Funde in mehr als 5 km Distanz zum Beringungsort in Prozenten pro Altersklasse und Geschlecht. In der Kategorie «unabsichtlich gefangen» ist der Hauptanteil in Fischnetzen gefangen worden. Das Total in jeder Alters- und Geschlechtsklasse ist in Klammern angegeben. 1. LJ = Ente im ersten Lebensjahr, Adulte = mindestens 1 Jahr alt. – *Causes of recovery of Tufted Duck recovery records (> 5 km) in percent per age and sex class. Causes are (from top to bottom) hunting, caught accidentally (thereof, most caught in fishing nets), ringing, and others. The total of ducks per age and sex class is given in brackets. 1. LJ = first year duck, adult = at least one year old.*

deck 1977, Nichols & Kaiser 1999). Die Intensität der Jagd hat diesbezüglich einen starken Einfluss. Von den 2378 Ringfunden in mehr als 5 km Entfernung vom Beringungsort gehen

1540 auf die Jagd zurück, 838 Enten wurden mehr oder weniger zufällig gefunden. Von letzteren wurde ein grosser Anteil unabsichtlich in Fischnetzen gefangen (Abb. 3).

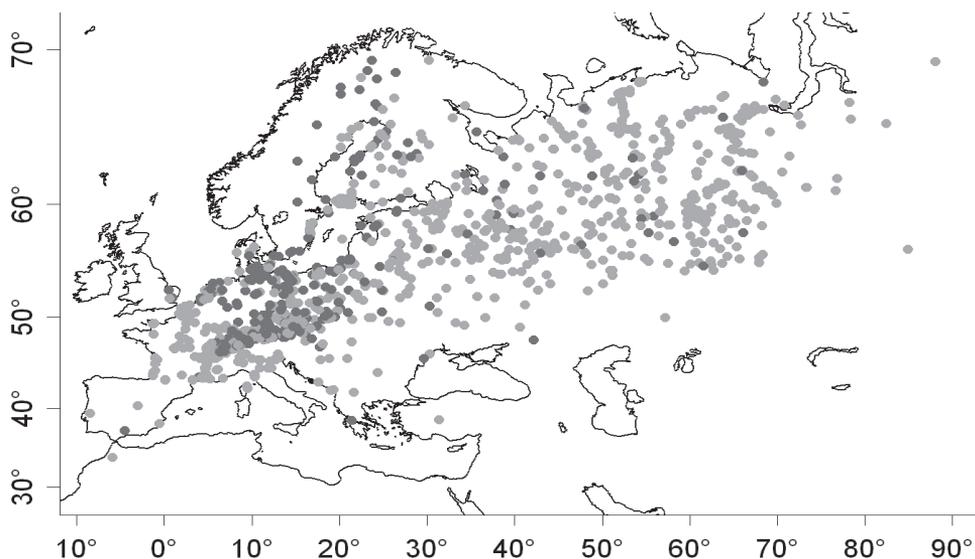


Abb. 4. Geographische Verteilung der Fundorte der erlegten (graue Punkte) und nicht gejagten (schwarze Punkte) Reiherenten. – *Distribution of recovery sites of shot (grey dots) and otherwise recovered (black dots) Tufted Ducks.*

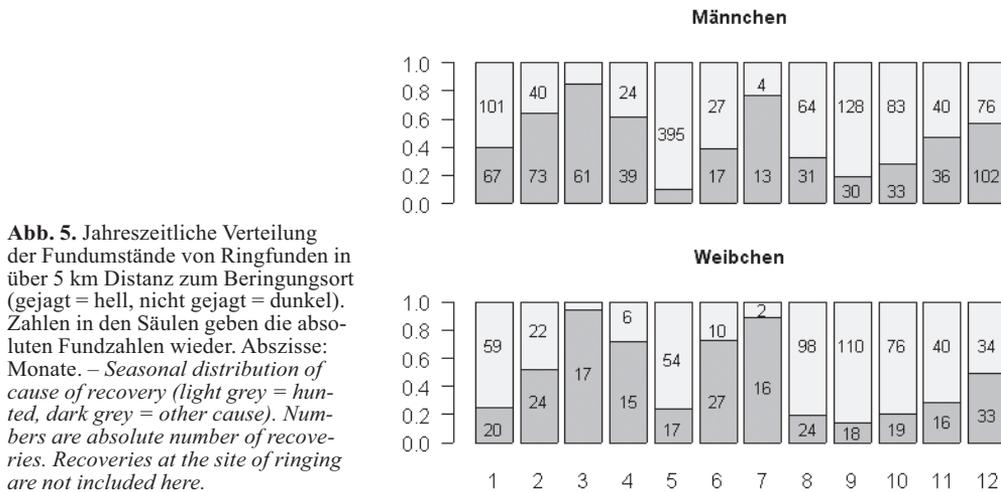


Abb. 5. Jahreszeitliche Verteilung der Fundumstände von Ringfunden in über 5 km Distanz zum Beringungsort (gejagt = hell, nicht gejagt = dunkel). Zahlen in den Säulen geben die absoluten Fundzahlen wieder. Abszisse: Monate. – *Seasonal distribution of cause of recovery (light grey = hunted, dark grey = other cause). Numbers are absolute number of recoveries. Recoveries at the site of ringing are not included here.*

Zwischen erlegten und nicht erlegten Reiherenten unterschied sich das Geschlechterverhältnis nicht ($\chi^2 = 2,00$, $df = 1$, $p = 0,16$). Hingegen war der Anteil erlegter Reiherenten unter den Adulten (mindestens ein Jahr alt) höher als unter den maximal ein Jahr alten Jungen ($\chi^2 = 10,21$, $df = 1$, $p = 0,001$). Unter den nicht erlegten Reiherenten (unabsichtlich gefangen, Kontrolle durch Beringer und diverser) unterschieden

sich sowohl die Altersklassen ($\chi^2 = 17,87$, $df = 3$, $p < 0,001$) als auch die Geschlechter ($\chi^2 = 14,90$, $df = 3$, $p = 0,002$) in der Verteilung der Fundumstände. Insbesondere wurde bei den ♂ ein grösserer Anteil unabsichtlich gefangen als bei den ♀.

In der geographischen Verteilung waren deutliche Unterschiede zwischen erlegten und nicht erlegten Reiherenten vorhanden (Abb. 4).

Tab. 2. Distanz- und Geschwindigkeitsrekorde mit Distanz zwischen Beringungs- und Fundort. – *Recoveries with the greatest distances between place of ringing and place of recovery and with the greatest travel speed.*

Ringnr.	Beringung	Fund	Distanz/Geschwindigkeit
Z 55116	19.3.1987 als nicht diesj. ♀ in Oberkirch (LU)	3.12.1988 in Senegal getötet. Ungewöhnlich weit im Süden liegender Überwinterungsort	4116 km
Z 31061	14.12.1978 als diesj. ♀ in Oberkirch (LU)	17.5.1980 in Ytyk-Kel', Yakutien, Russland (62 °N / 133 °E), erlegt	8101 km
Z 34265	31.1.1980 als vorj. ♀ in Oberkirch (LU)	29.8.1982 auf der Taymyr-Halbinsel, Russland (72 °N / 104 °E), erlegt	5795 km
Z 57368	22.3.1988 als nicht vorj. ♂ in Oberkirch (LU)	9.5.1988 in der Provinz Tomsk, Russland (56 °N / 84 °E), erlegt	5365 km
Z 68508	20.11.1993 als diesj. ♀ in Oberkirch (LU)	22.11.1993 in Béziers, Frankreich (43 °N / 3 °E), erlegt Hohe Reisegeschwindigkeit	284 km/Tag 569 km in 2 Tagen
Z 57482	20.4.1988 als adultes ♂ in Oberkirch (LU)	7.5.1988 in Novolyalinsky, Russland (59 °N / 60 °E), erlegt Hohe Reisegeschwindigkeit	212 km/Tag 3698 km in 17 Tagen



Abb. 6. Verteilung der Reiherentenfundorte in Europa. Kartengrundlage: Vegetationskarte von Imhof & Spiess (1981). T = Tundra, Ta = Taiga (vorwiegend Nadelwald), MW = Mischwald, S = Steppe, Grasland; Kreise = Fundorte zur Brutzeit (15. Mai – 15. Juli), Vierecke = Funde ausserhalb der Brutzeit. – *Distribution of Tufted Duck recoveries on the vegetation map (Imhof & Spiess 1981). T = tundra, Ta = taiga (primarily coniferous forests), MW = mixed forests, S = savanna, steppe. Circles = recovery records during the breeding season (i.e., 15 May – 15 July), squares = recoveries outside the breeding season.*

Die nicht auf Jagd zurückgehenden Wiederfunde konzentrierten sich mehr oder weniger auf Mitteleuropa und Skandinavien, während sich die Meldungen von Jägern auf ein weites Gebiet von Frankreich über Nordosteuropa bis Russland erstreckten. Sie häuften sich in Ländern mit besonders intensiver Bejagung von Wasservögeln (z.B. Frankreich, Russland; Tamisier 1985).

Die jahreszeitliche Verteilung der Fundumstände zeigt deutlich die Jagdzeiten für Enten (Abb. 5). In den meisten europäischen Ländern dürfen Enten zwischen August und Februar erlegt werden (Wahl 2002). In Russland gibt es eine Frühlings- und eine Herbstjagd auf Enten. Die Zeiten variieren von Region zu Region

und können sogar wetterabhängig von Jahr zu Jahr verschieden sein. Meist beginnt die Frühlingsjagd um den 20. April und endet am 9. Mai. Die Herbstjagd dauert von Mitte August bis in den Oktober (N. Iovchenko, pers. Mitt.). In Frankreich, Belgien und den Niederlanden wurde zumindest bis 1985 die Jagd bereits im Juli eröffnet (Tamisier 1985).

2.3. Geographische Verteilung der Fundorte

Die Funde verteilen sich auf das zentrale und östliche Europa, Schweden, Finnland, das europäische Russland und Westsibirien (Abb. 6). Hohe Konzentrationen finden sich entlang der russischen Flüsse Dwina, Petschora und Ob so-

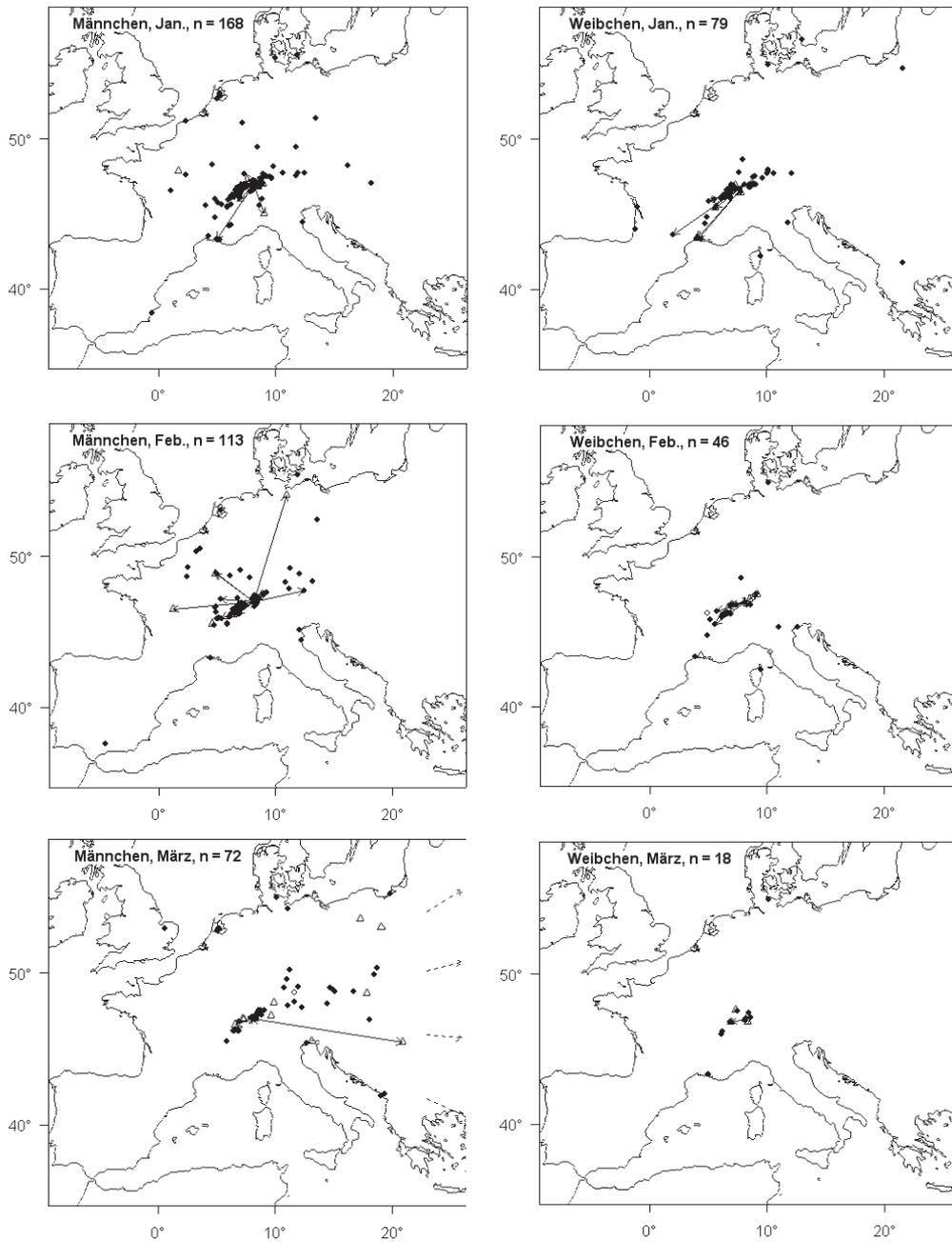
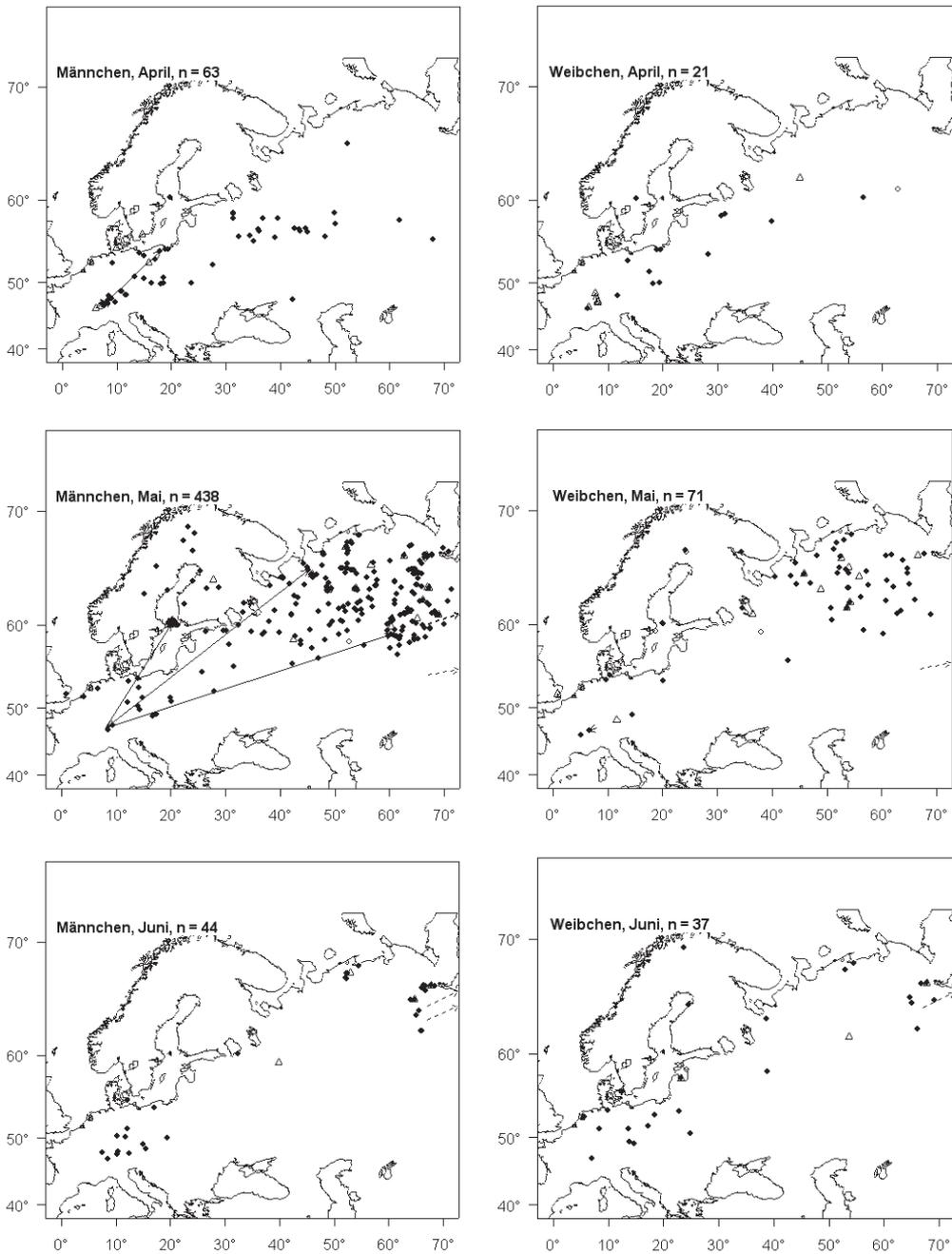
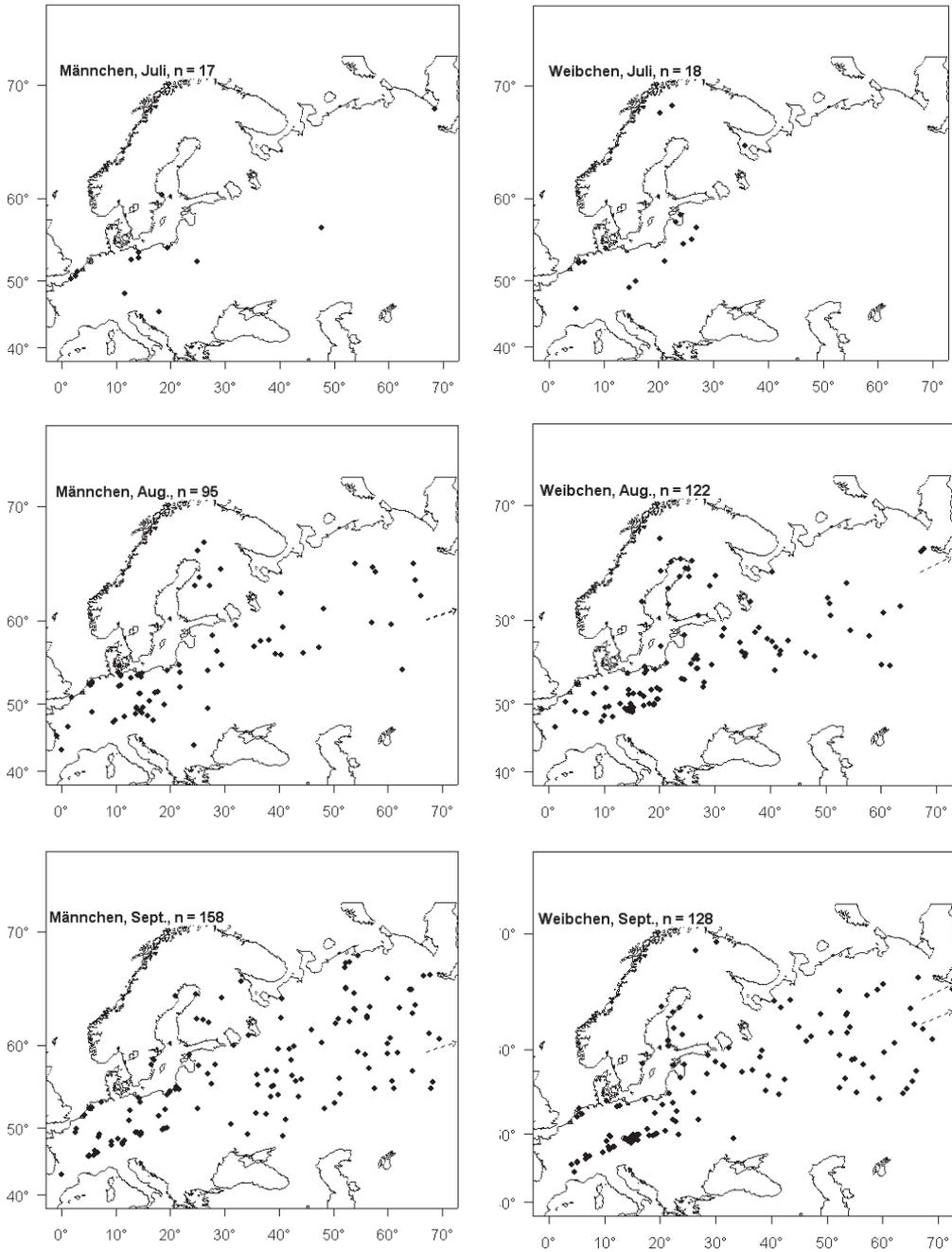


Abb. 7. Ringfunde (> 5 km) getrennt nach Monaten und Geschlechtern: Falls zwischen Beringung und Fundort weniger als 2 Monate liegen, sind Beringungs- und Fundort mit einem Pfeil verbunden. Alle Reiherenten wurden in der Schweiz (vorwiegend im Winterhalbjahr) beringt oder gefunden. Punkte = Fundorte von



Adulten (> 1 Jahr alt), Dreiecke = Fundorte von Individuen im ersten Lebensjahr, Kreise = Alter unbestimmt.
 – Ringing recoveries (> 5 km) for different months and both sexes (Männchen = males, Weibchen = females):
 Movements within the preceding two months are indicated by arrows. All Tufted Ducks were either ringed or



recovered in Switzerland (mainly during winter). Dots = recovery sites of adults (> 1 year old), triangles = juveniles (< 1 year old), circles = age unknown.

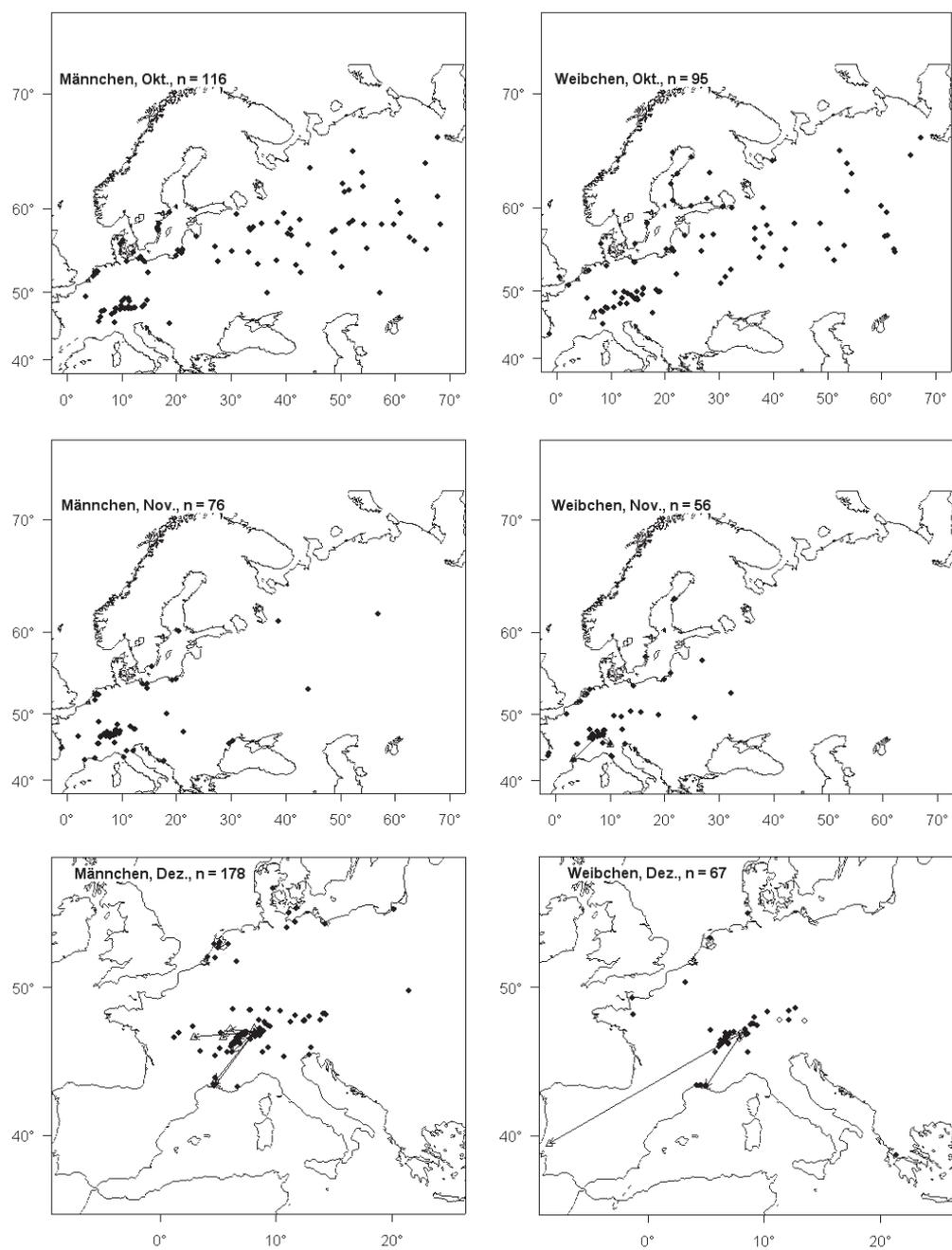


Abb. 7. (Schluss).

wie an kleineren Gewässern östlich und westlich des Urals. Ein Fund stammt aus Ostsibirien (Yakutien), zwei kommen aus Nordostsibirien (Tab. 2). Der südlichste Fund stammt aus Senegal (Tab. 2). Lediglich vier Ringfundmeldungen kommen aus Grossbritannien (1-mal März, 2-mal Mai, 1-mal Oktober).

Praktisch alle nördlichen Funde zur Brutzeit liegen in der Taiga (Abb. 6). Diejenigen, welche in der Tundra liegen, befinden sich alle an Flussläufen nahe der Grenze zur Taiga, wo vermutlich noch einige Büsche oder Bäume vorkommen.

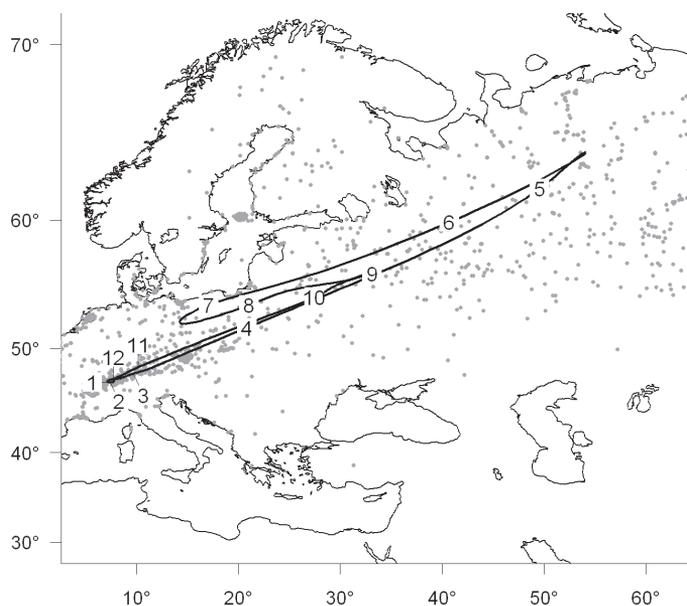
2.4. Jahreszeitliche Verschiebung der Aufenthaltsorte pro Alters- und Geschlechtsklasse

In den Monaten Dezember und Januar unterschieden sich sowohl der Median wie auch der Mittelwert der Aufenthaltsorte zwischen ♂ und ♀ (Distanz zwischen den Medianen = 69 km, Randomisierungstest: $p = 0,04$; Distanz zwischen den Mittelwerten = 103 km, $p < 0,001$; Abb. 7). Die ♂ überwinterten im Durchschnitt etwas weiter nordöstlich als die ♀. Zudem war die Streuung der Aufenthaltsorte (Varianz der Distanzen zum Mittelwert) bei den ♂ 3,9-mal

höher als bei den ♀ (Randomisierungstest, $p = 0,026$). Das heisst, die ♂ verteilten sich über ein grösseres Gebiet als die ♀.

Im März existieren von den ♂ bereits einzelne Funde aus dem Nordosten, während alle Funde von ♀ aus dem Überwinterungsgebiet stammen. Allerdings ist sowohl bei den ♂ als auch bei den ♀ im März der Frühjahreszug im Gang. Im März wurden 60 % der im selben Winter in der Schweiz beringten Reiherenten nördlich ihres Beringungsortes gefunden. Im April sind es bereits über 90 %. Ab April wurden sowohl ♂ als auch ♀ im NE gefunden. Im Mai und Juni befanden sich die meisten bereits im Brutgebiet, das sich von Mitteleuropa über Osteuropa nach Russland erstreckt. Während des Sommers, vor allem im Juni, liessen sich zwei Schwerpunktgebiete erkennen, das eine in Mitteleuropa (Deutschland, Niederlande, Belgien, Tschechien) und das andere in Russland (europäisches Russland und Westsibirien). Allerdings existieren nur wenige Ringfunde aus den Monaten Juni und Juli. Ab August waren die Fundorte wieder über ganz Europa inklusive Nordosteuropa verteilt. Ab November waren mit Ausnahme einzelner Nachzügler alle Reiherenten in den Überwinterungsorten

Abb. 8a. Geglätteter Zugweg der Reiherente, unter Einbeziehung aller Individuen. Für die Glättung wurden nur Ringfunde in über 5 km Distanz zum Beringungsort benutzt. Graue Punkte = Fundorte, Linien = geglätteter Zugweg, Zahlen = Monate. – *Smoothed migration route of Tufted Ducks wintering in Switzerland; all individuals. The smoother was calculated using only ducks recovered more than 5 km from the ringing site. Grey dots = recovery sites, lines = smoothed migration routes, numbers = months.*



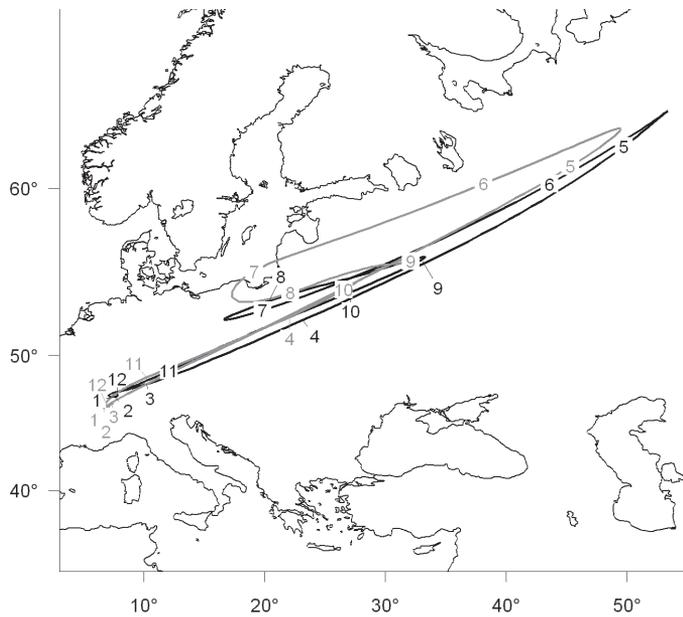


Abb. 8b. Geglätteter Zugweg der Reiherente, getrennt für ♂ (schwarz) und ♀ (grau). Für die Glättung wurden nur Ringfunde in über 5 km Distanz zum Beringungsort benutzt. Linien = geglätteter Zugweg, Zahlen = Monate.
 – *Smoothed migration route of Tufted Ducks wintering in Switzerland, separate routes for males (black) and females (grey). The smoother was calculated using only ducks recovered more than 5 km from the ringing site. Lines = smoothed migration routes, numbers = months.*

eingetroffen. Während des Winters fanden Bewegungen sowohl in südwestlicher wie auch in westlicher und nordwestlicher Richtung statt.

In Abb. 8 ist die Hauptzugrichtung von SW nach NE ersichtlich. Auffällig sind der schnellere Ablauf des Frühlingszuges und eine rück-

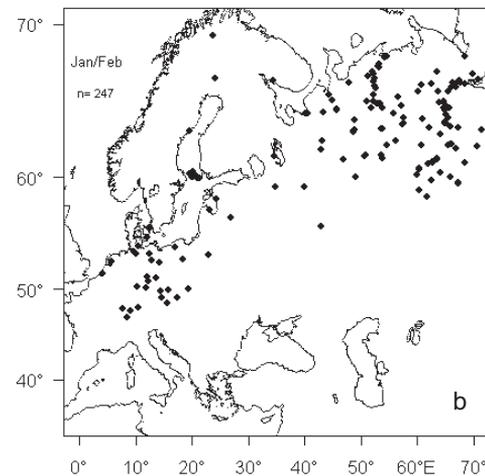
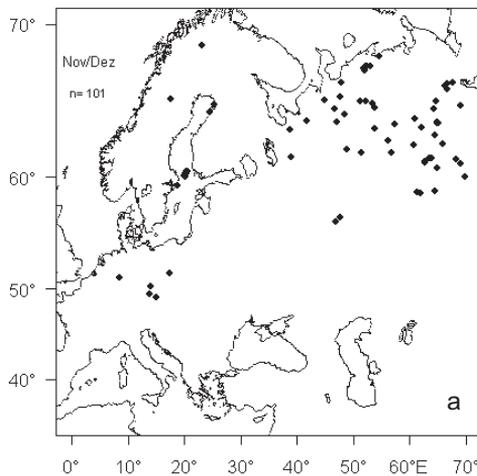
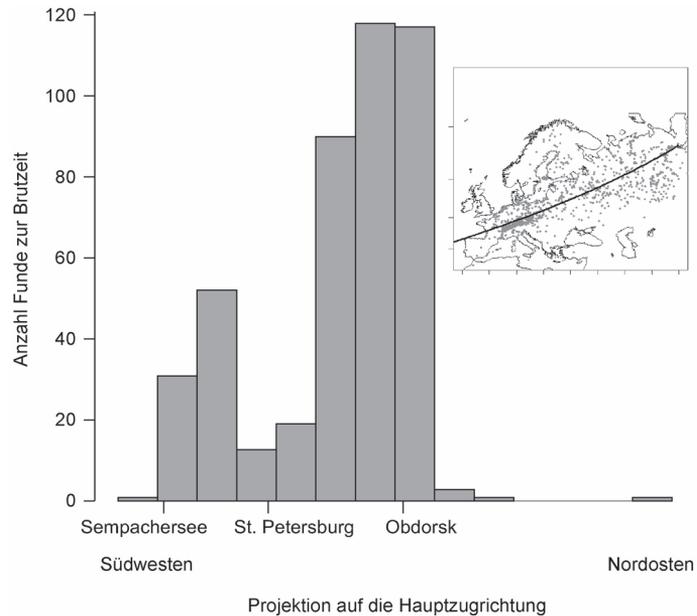


Abb. 9. Verteilung der Fundorte von Reiherenten zur Brutzeit (15. Mai – 15. Juli), die in der Schweiz im November oder Dezember (a) respektive Januar oder Februar (b) beringt wurden. – *Distribution of recovery records of Tufted Ducks during the breeding season (15 May – 15 July). (a) Ducks ringed in Switzerland in November and December; (b) Ducks ringed in Switzerland in January and February.*

Abb. 10. Verteilung der Projektionen der Fundorte zur Brutzeit (15. Mai – 15. Juli) auf die Hauptzugrichtung. Die Karte zeigt den Verlauf der Hauptzugrichtung. Graue Punkte = alle Ringfunde (> 5 km), die zur Berechnung der Hauptzugrichtung beigetragen haben, also auch Funde ausserhalb der Brutzeit. Obdorsk liegt am Fluss Ob am Nordostende des Uralgebirges. – *Distribution of recovery records during the breeding season (15th May – 15th July), projected on the principal migration direction. The inserted map shows the principal direction of migration. Grey dots = all recovery records (> 5 km) that were used to calculate the principal direction, i.e. including recoveries outside the breeding season. Obdorsk lays on the Ob river northeast of the northern limits of the Ural mountains.*



wärts gerichtete Schlaufe in den Monaten Juli bis September, die allerdings vermutlich methodische Gründe hat (s. Kap. 3.4).

Die Ringfunde der 166 im ersten Lebensjahr gefundenen Reiherenten gleichen in Phänologie und Fundorten den Ringfunden adulter Reiherenten (Abb. 7). Angesichts der geringen Datenmenge muss hier auf einen Test verzichtet werden.

Zugwege und die Phänologie unterschieden sich signifikant zwischen ♂ und ♀ (Devianzanalyse $\chi^2 = 31,8$, FG = 2, $p < 0,001$). Die Unterschiede lagen einerseits im früheren Wegzug der ♂ gegenüber der ♀ (Abb. 7, März, April). Andererseits lag der mittlere Aufenthaltsort der ♀ meist südwestlicher als derjenige der ♂ (Abb. 8b).

2.5. Überwintern in der Schweiz verschiedene Populationen?

Die Fundorte zur Brutzeit (15. Mai bis 15. Juli) von im Winter in der Schweiz beringten Reiherenten verteilten sich auf zwei recht deutlich getrennte Regionen: Mitteleuropa einerseits und europäisches Russland bis Westsibirien an-

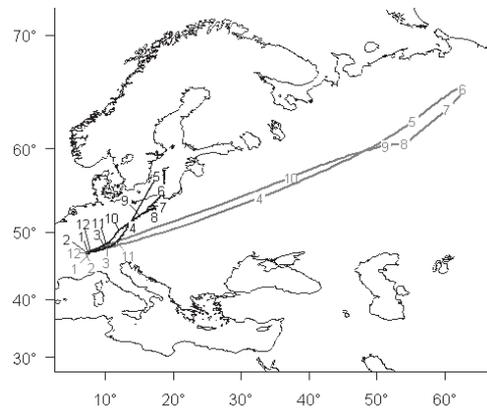


Abb. 11. Geglättete mittlere Zugwege der zwei hypothetischen Populationen, die in der Schweiz überwintern oder durchziehen. Von Dezember bis März sind die mittleren Zugwege identisch, da Enten der beiden Populationen im Winterquartier aufgrund ihrer Projektion des Fundortes auf die Hauptzugrichtung nicht unterschieden werden können. – *Smoothed mean migration routes of the two hypothesized populations wintering in Switzerland or migrating through Switzerland. From December until March, the routes of the two populations cannot be differentiated with our data.*

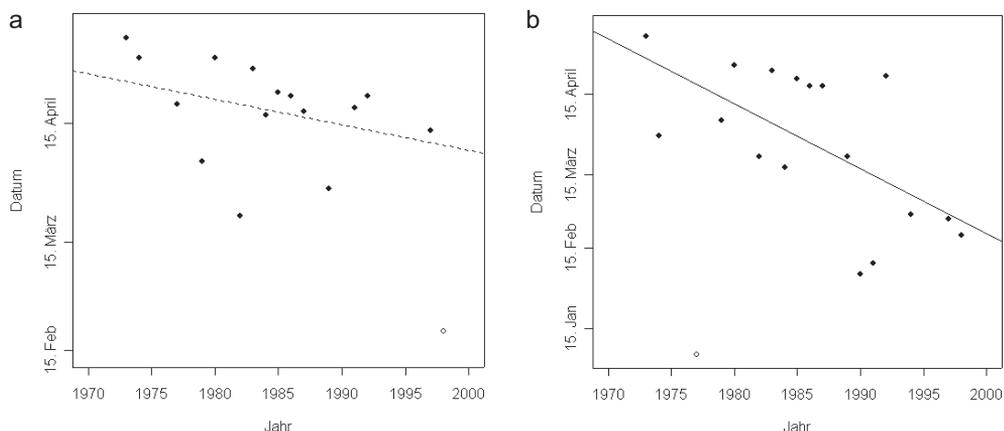


Abb. 12. (a) Datum, an dem zum ersten Mal 50 % der Reiherenten östlich des 25. Längengrades gefunden wurden gegen die Jahre (lineare Regression $R^2 = 0,12$, $p = 0,19$); (b) Datum, an dem zum ersten Mal 50 % der Reiherenten nördlich des 50. Breitengrades gefunden wurden gegen die Jahre ($R^2 = 0,40$, $p = 0,007$); (c) Datum, an dem zum ersten Mal 50 % der Reiherenten östlich des 25. Längengrades gefunden wurden gegen die mittlere Märztemperatur im Schweizer Mittelland (Messstation Zürich, Meteo Schweiz; $R^2 = 0,025$, $p = 0,55$); (d) Datum, an dem zum ersten Mal 50 % der Reiherenten nördlich des 50. Breitengrades gefunden wurden, in Abhängigkeit der mittleren Märztemperatur im Schweizer Mittelland (Meteo Schweiz, $R^2 = 0,36$, $p = 0,008$). Linie = lineare Regression, durchbrochene Linie = nicht signifikante lineare Regression, offene Kreise = Ausreisser, die von der Regression ausgeschlossen wurden, da ihre Cook's Distanz über 1 lag. – (a) «Departure date» (i.e., mean date of a 30 day interval) for each year on which, for the first time of the year, more

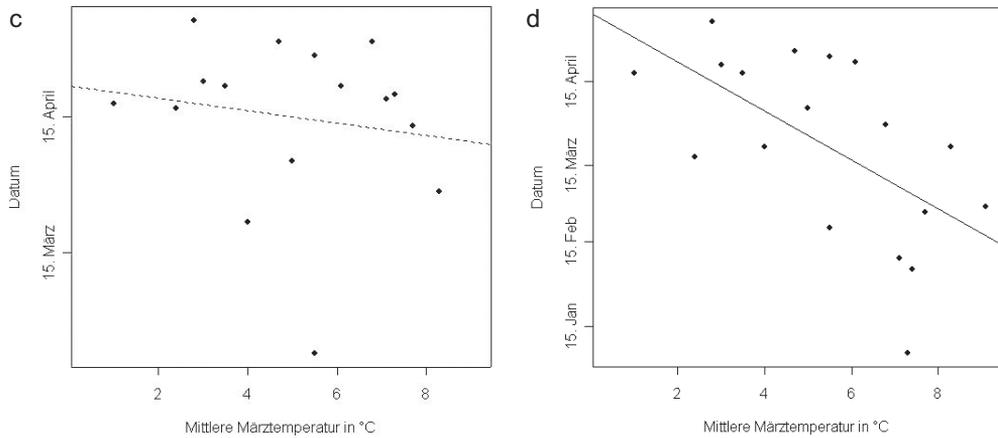
derseits (Abb. 9). Im November und Dezember (Abb. 9a) war der Anteil russischer Brutvögel unter den Schweizer Wintergästen zudem höher als im Januar und Februar (Abb. 9b; $\chi^2 = 4,1$, $FG = 1$, $p = 0,043$). Diese Beobachtungen deuten darauf hin, dass in der Schweiz zwei verschiedene Brutpopulationen überwintern und dass sich diese Populationen zu unterschiedlichen Zeitabschnitten in der Schweiz aufhalten.

Die Projektion der Funde zur Brutzeit (15. Mai bis 15. Juli) auf die Hauptzugachse ergibt eine zweigipflige Verteilung, die auf zwei Brutschwerpunktgebiete entlang der Hauptzugrichtung hindeutet (Abb. 10). Aufgrund des Minimums zwischen den beiden Gipfeln in der Verteilung lassen sich die zwei Populationen unterscheiden. Dieses Minimum ist in den Monaten April bis Juni gut, von Juli bis Oktober einigermassen und in den Monaten November bis März nicht sichtbar. Für die Sommermonate (April – Oktober) lassen sich für beide Popula-

tionen getrennte geglättete, gemittelte Zugwege berechnen (Abb. 11).

2.6. Langzeit-Veränderungen des Zugverhaltens

Das Überwinterungs- und Zugverhalten hat sich in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts verändert. Die in der Schweiz beringten Reiherenten überschritten den 25. Längengrad (dieser teilt das Brut- vom Wintergebiet der nordosteuropäischen Population) in den Neunzigerjahren tendenziell früher (rund 10 Tage) als noch in den Siebzigerjahren (Abb. 12a). Als «Wegzugdatum» wurde jener Tag definiert, in dessen 30-Tagesintervall (± 15 Tage) zum ersten Mal im Jahr 50 % der Funde östlich des 25. Längengrades lagen. Untersucht man dieses Kriterium bezüglich des 50. Breitengrades (dieser teilt die zwei europäischen Winterpopulationen, die englisch-nordeuropäische und jene im Alpenvorland-Südeuropa), so hat sich das «Wegzugdatum» in den letzten 30 Jahren



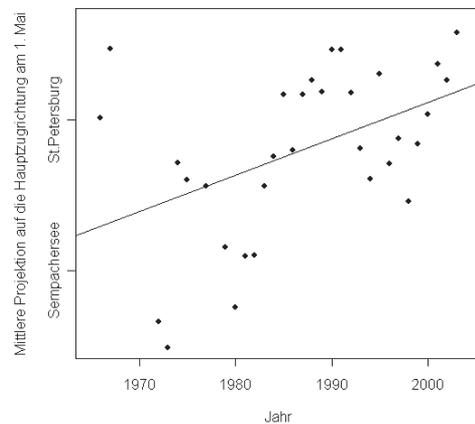
than 50 % of the Tufted Duck recoveries came from east of 25 °E (which separates the northeastern breeding population from the wintering grounds; line = linear regression, $R^2 = 0.12$, $p = 0.19$); (b) «Departure date» for each year on which, for the first time of the year, more than 50 % of the Tufted Duck recoveries came from north of the 50 °N (which separates the wintering grounds of central Europe and of the Baltic Sea area; line = linear regression, $R^2 = 0.40$, $p = 0.007$); (c) «Departure date» (with regard to the 25 °E, as in (a) on the mean March temperature in the Swiss lowlands (station in Zurich, Meteo Switzerland; $R^2 = 0.025$, $p = 0.55$); (d) «Departure date» (with regard to the latitude of 50 °N, as in (b) on the mean March temperature in the Swiss lowlands (Meteo Switzerland, $R^2 = 0.36$, $p = 0.008$). Line = linear regression, broken line = non-significant linear regression, open circles = outliers (Cook's distance > 1) that were omitted from the regression analyses.

um 50 Tage nach vorne verschoben (Abb. 12b). Ein Zusammenhang zwischen der mittleren Märztemperatur in Zürich (Meteo Schweiz) und dem «Wegzugdatum» aus dem europäischen Wintergebiet nach Nordosten war nicht signifikant (Abb. 12c), während die Märztemperatur einen deutlichen Einfluss auf die Nord-Südverschiebung zeigte (Abb. 12d).

Die mittleren Aufenthaltsorte in der letzten April- und ersten Maidekade haben sich nach Nordosten verschoben (Abb. 13). In der geographischen Verteilung der Fundorte sowohl

zur Brutzeit als auch im Hochwinter (Dezember, Januar) haben wir keine Veränderung über die Jahre gefunden.

Abb. 13. Mittlere Projektion auf die Hauptzugachse der Fundorte der zwischen dem 20. April und 10. Mai gefundenen Reiherenten (20-Tagesmittel am 1. Mai) über die Jahre. Linie = lineare Regression ($R^2 = 0.21$, $p = 0.009$). – Mean position on the main migration axis of recovery records between 20 April and 10 May (i.e., 20 day interval around 1 May) across the years. Line = linear regression ($R^2 = 0.21$, $p = 0.009$).



3. Diskussion

3.1. Fundumstände

Ogilvie (1987) erhielt für die Fundumstände der Ringfunde von Reiherenten in Grossbritannien ähnliche Resultate wie wir: Anteil erlegter Vögel unter den ♂ 81,9 % (diese Studie: 64,6 %, ohne Kontrollfänge), unter den ♀ 89,3 % (67,5 %), Anteil verunglückter Vögel (meist in Fischnetz ertrunken) bei ♂ 17,4 % (19,3 %), bei ♀ 9,1 % (13,6 %). Da das Geschlechterverhältnis an den Orten der Ringfunde nicht bekannt ist, können die Unterschiede zwischen den Geschlechtern nicht sicher interpretiert werden. Ogilvie (1987) spekulierte, dass die ♀ stärker bejagt werden als die ♂ und dass bei den verunglückten Vögeln kein Geschlechtsunterschied zu erwarten sei. Allerdings ist bekannt, dass die ♂ während der Nahrungsaufnahme tiefer tauchen (Bauer & Glutz von Blotzheim 1969), worauf auch die Daten vom Sempachersee hin-

weisen (Hofer 1968); deshalb könnten sie eher in Fischnetze geraten. Diese alternative Erklärung erscheint uns ebenso plausibel.

3.2. Geographische Verteilung der Fundorte

Blüms & Baumanis (1990) beschrieben vier Grosspopulationen von Reiherenten, die sich in voneinander getrennten Wintergebieten unterscheiden, wogegen sich ihre Sommergebiete mehr oder weniger überlappen: Eine Europäische, eine Westsibirisch-Ägyptische, eine Sibirisch-Hindustanische und eine Ostsibirisch-Japanische Population. Unsere Reiherenten gehören der Europäischen Population an, wobei sich deren Brutgebiet knapp mit jenem von in Indien überwinternden Reiherenten überlappt (Abb. 14; McClure 1974). Hingegen existiert in unseren Daten kein Ringfund aus Indien. Anders als bei der Tafelente (Hofer et al. in Vorb.) gibt es bei der Reiherente praktisch keine Fun-

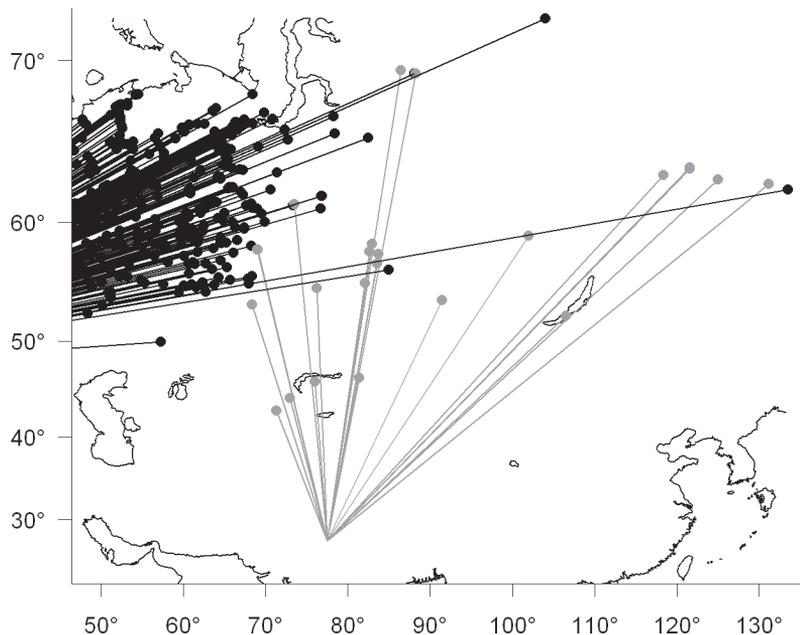


Abb. 14. Überschneidung der Brutgebiete von in Indien und von in Europa überwinternden Reiherenten. Schwarz = Ringfunde von in der Schweiz überwinternden Reiherenten (diese Studie), grau = Funde von im Winter in Bharatpur (Indien) beringten Reiherenten (Daten aus McClure 1974). – *Overlap of the breeding grounds of Tufted Ducks wintering in Europe and India. Black = recoveries of ducks wintering in Switzerland (this study), grey = recoveries of ducks ringed in Bharatpur, India (McClure 1974).*

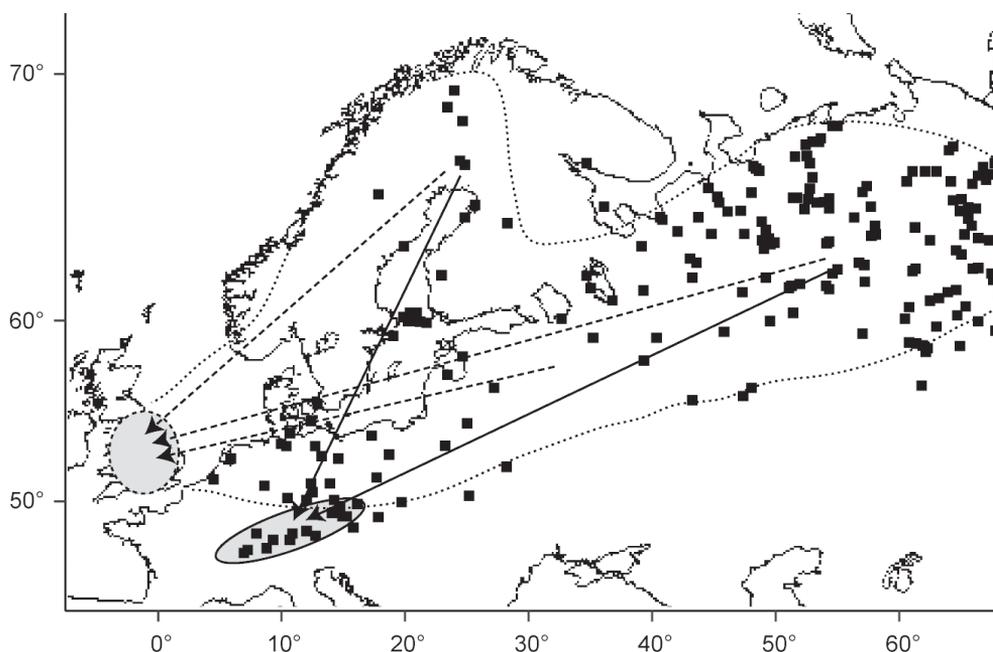


Abb. 15. Verteilung der Fundorte zur Brutzeit (15. Mai – 15. Juli) von in der Schweiz überwinternden Reiherenten (schwarze Quadrate = Brutzeitfunde, grau durchgezogen umrandet = Wintergebiet) mit den Herbstzugrichtungen für die zwei hypothetischen Populationen (durchgezogene Pfeile). Das Brutgebiet der auf Grossbritannien überwinternden Reiherenten ist durch die punktierte Linie umrissen (grau gestrichelt umrandet = Wintergebiet). Gestrichelte Pfeile: Vermutete Herbstzugrichtungen der britischen Winterpopulation (die Daten für die britische Winterpopulation sind Hearn, 2002, entnommen). – *Recovery records during the breeding season (15 May – 15 July) of Tufted Ducks wintering in Switzerland (black squares); wintering ground is depicted as a grey ellipse with solid border. Few recoveries were recorded from north-eastern Europe, while ducks wintering in Great Britain (grey ellipse with dashed border) were recorded from the entire area outlined by the dotted line. The arrows show the suggested main directions of migration of ducks wintering in central Europe (solid arrows) and Britain (dashed arrows), respectively.*

de von in der Schweiz überwinternden Individuen im SW-asiatischen Raum, obwohl grosse Massen von Reiherenten am Kaspischen Meer (Rustamov 1994, Gilissen et al. 2002) und am Schwarzen Meer (Gilissen et al. 2002) überwintern. Dies deutet darauf hin, dass dasselbe Individuum immer im gleichen Grossraum überwintert, wobei offen ist, inwiefern genetische Unterschiede zwischen den Grosspopulationen dies beeinflussen.

Unsere Analysen zeigen weiter, dass es innerhalb der europäisch-westsibirischen Reiherenten unterschiedliche (Sub-)Populationen zu geben scheint, welche eigene Zugwege einhalten. So existieren praktisch keine Winterfunde

von in der Schweiz überwinternden Reiherenten aus Grossbritannien, obwohl sich die Brutgebiete dieser beiden Winterpopulationen (Grossbritannien und nördliches Alpenvorland) zu grossen Teilen decken (Scott & Rose 1996, Hearn 2002).

3.3. Jahreszeitliche Verschiebung der Aufenthaltsorte, Geschlechtsunterschiede

Der jahreszeitliche Verlauf der Aufenthaltsorte der in der Schweiz während des Winters beringten Reiherenten kann wie folgt umschrieben werden: Im Winter finden Verschiebungen hauptsächlich entlang des Alpenvorlandes statt.

Im März befinden sich die Enten auf dem Zug Richtung Nordosten. Während der Brutzeit sind zwei Schwerpunktgebiete zu erkennen (Mitteleuropa und europäisches Russland bis Westsibirien). Der Frühlingszug läuft schneller ab als der Herbstzug. Wir fanden folgende Geschlechtsunterschiede: Im Winter halten sich die ♀ südlicher auf als die ♂, und die Winteraufenthaltsorte der ♂ streuen stärker als jene der ♀. Im Frühling ziehen die ♂ früher aus der Schweiz weg als die ♀.

Ein konzentrierter Frühlingszug, wie er aus unseren Daten ersichtlich wird (Abb. 7), ist für zahlreiche Arten bekannt (Berthold 2000). Am Ismaninger Teichgebiet sind die höchsten Reiherentenansammlungen im Frühjahr zu beobachten (Bezzel 1959), was ebenfalls durch einen konzentrierten Frühlingszug erklärt werden kann. Dieser kommt vermutlich nicht durch grössere Reisegeschwindigkeiten einzelner Individuen zustande, sondern dadurch, dass die Enten im Frühling relativ synchron ziehen. Individuelle Reisegeschwindigkeiten können nämlich auch auf dem Herbstzug hoch sein (Tab. 2). Die maximale Reisegeschwindigkeit unserer Reiherenten wurde auf dem Herbstzug gemessen (284 km pro Tag).

Der südlichere Aufenthaltsort der ♀ im Winter wird durch Winterzählungen ebenfalls bestätigt. In Nordeuropa überwintern mehr ♂ als ♀ (Owen & Dix 1986, Ogilvie 1987), in der Camargue mehr ♀ als ♂ (A. Caizergues, pers. Mitt.). Eine mögliche Erklärung dafür ist, dass ♀ weniger tief tauchen und daher bei ufernaher Vereisung schneller wegziehen müssen (Bauer & Glutz von Blotzheim 1969). Bei der Tafelente ist das Geschlechterverhältnis im Winter in Grossbritannien noch stärker zu Gunsten des ♂ verschoben als bei der Reiherente (Owen & Dix 1986). Da der ♂-Anteil auf guten Nahrungsgewässern in Grossbritannien höher war als auf schlechten, vermuteten Owen & Dix (1986), dass die ♂ während des Winters die ♀ von guten Gewässern verdrängen und diese zwingen, weiter in den Süden zu ziehen.

Die stärkere Streuung der Winterfundorte bei den ♂ deutet darauf hin, dass sie während des Winters stärker umherziehen als die ♀ (Abb. 7, Jan.).

Dass die ♂ früher als die ♀ ins Brutgebiet

ziehen, ist unerwartet, obwohl auch schon Bezzel (1959) in Bayern einen früheren ♂-Zug beobachtete, denn bei Tauchenten sind die ♀ brutortstreu und die ♂ folgen ihnen. Die Reiherente verpaart sich gegen Ende des Winters und auf dem Frühlingszug. Im April sind fast alle ♀ verpaart (Bezzel 1959). Die früh ziehenden ♂ könnten unverpaarte ♂ sein, die sich mit einer frühen Ankunft im Brutgebiet gute Brutplätze zu sichern versuchen.

3.4. Populationen und Zugschlaufe

Die in der Schweiz überwinternden Reiherenten scheinen aus zwei mehr oder weniger disjunkten Brutgebieten zu stammen (Abb. 7, Juni, Abb. 10): erstens europäisches Russland und Westsibirien und zweitens Mitteleuropa (Dänemark, Deutschland, Niederlande, Belgien). Die beiden Gruppen treffen zeitlich etwas verschoben bei uns ein (Abb. 9).

Andererseits könnte das Fehlen von Brutzeitbeobachtungen von in der Schweiz überwinternden Reiherenten in Nordosteuropa (Polen, Weissrussland, Finnland) auch ein Artefakt sein, falls dort im Sommer nicht gejagt wird. Interessanterweise ist eine solche Lücke aber in den britischen Ringfunddaten der Reiherente nicht sichtbar (Hearn 2002): Die in Grossbritannien überwinternden Reiherenten stammen aus einem geschlossenen Gebiet von der Nordsee bis Westsibirien, inklusive Teile Skandinaviens. Dies zeigt, dass die russischen Brutvögel Richtung Südwesten ziehen und sowohl in Grossbritannien wie auch in der Schweiz überwintern. Die Brutvögel aus Nordosteuropa andererseits scheinen eine mehr westliche Zugrichtung zu haben, überwintern im Ostseeraum und, als Zugverlängerung in gleicher Richtung, in Grossbritannien (Abb. 15). Die mitteleuropäische Brutpopulation scheint wieder eher im nördlichen Alpenvorland zu überwintern. Dieses Resultat widerspricht teilweise den von Scott & Rose (1996) vorgeschlagenen Flugwegen. Nach diesen Autoren überwintern Reiherenten aus Skandinavien und dem europäischen Russland in Grossbritannien, während die Wintergäste im nördlichen Alpenvorland aus Osteuropa und dem europäischen Russland bis Westsibirien stammen. Unsere Arbeit zeigt,

dass praktisch keine osteuropäischen Reiherenten in der Schweiz überwinteren, dafür aber einige aus Mitteleuropa und Skandinavien. Dass Reiherenten aus dem europäischen Russland und Westsibirien sowohl in Grossbritannien als auch im nördlichen Alpenvorland überwinteren, beschreiben auch Scott & Rose (1996).

In den Monaten Juli bis September macht der mittlere Zugweg eine Schlaufe nach Südwesten und wieder zurück in den Nordosten (Abb. 8). Auch bei den englischen Ringfunden beschreibt der mittlere Zugweg in diesen Monaten eine solche Schlaufe (Ogilvie 1987). Aufgrund der Jahreszeit könnte man einen Mauserzug vermuten. Es ist auch belegt, dass in den Mausergewässern an der Ostsee, im Ismaninger Teichgebiet bei München und am IJsselmeer vor allem männliche Reiherenten zur Mauserzeit ab Anfang Juli aus dem Norden und Osten zuziehen (van der Wal & Zomerdijk 1979, Bezzel & Hashmi 1989, Koop 1998). Allerdings sind auch aus Russland Mauserquartiere bekannt (Dement'ev & Gladkov 1967, Bauer & Glutz von Blotzheim 1969, Scott & Rose 1996), und ein Grossteil der Reiherenten soll im Brutgebiet mausern (Salomonsen 1968). Wahrscheinlicher ist, dass die Südwestverschiebung des mittleren Fundortes im Juli durch den frühen Jagdbeginn (Juli) in Frankreich kombiniert mit der geringen Stichprobenzahl in diesem Monat verursacht wird und deshalb methodisch bedingt ist (Ogilvie 1987). Ab Mitte August beginnt in vielen Ländern Osteuropas und in Russland die Herbstjagd. Dies könnte den mittleren Fundort im August und September wieder in den Nordosten ziehen.

Wird angenommen, dass die frühe Jagd in Frankreich unsere Daten beeinflusst und dass zwei verschiedene Brutpopulationen in der Schweiz überwinteren, dann würden die mittleren Zugwege für die zwei Gruppen wie in Abb. 11 aussehen.

3.5. Langzeit-Veränderungen des Zugverhaltens

Das Datum des Wegzuges aus der Schweiz im Frühling hat sich in der zweiten Hälfte des zwanzigsten Jahrhunderts tendenziell um 10 Tage nach vorne verschoben. Von einigen Zugvogelarten ist bekannt, dass sie ihren Frühjah-

reszug in den letzten Jahrzehnten nach vorne verschoben haben, was vermutlich mit der Klimaveränderung zu tun hat (Cotton 2003). Die in Deutschland überwinternden Schnatterenten *Anas strepera* ziehen heute rund eine Woche früher nach Norden als vor etwa 30 Jahren (Wahl 2002). Die Ankunftszeit einiger Singvogelarten in Grossbritannien hat sich im Verlaufe dieser Zeit ebenfalls um 8 Tage nach vorne verschoben (Cotton 2003).

Es ist jedoch noch unklar, welche Faktoren für die Vorverschiebung des Frühlingszuges verantwortlich sind. Hüppop & Hüppop (2002) fanden einen starken Zusammenhang der Zugphänologie mit dem Nordatlantischen Oszillationsindex (Index für den Luftdruck über dem Nordatlantik, der stark mit der Härte des Winters in Europa zusammenhängt). Einen Zusammenhang zwischen der Temperatur im Schweizer Mittelland und dem Eintreffen in den nordöstlichen Brutgebieten konnten wir in dieser Arbeit nicht feststellen (Abb. 12c). Hingegen fanden wir einen starken Zusammenhang zwischen der Verteilung der Fundorte auf der Nord-Süd-Achse und der Temperatur im Schweizer Mittelland (Abb. 12d). In kalten Wintern verschieben sich die Reiherenten vermehrt aus dem nördlichen ins südliche Mitteleuropa und umgekehrt. Dementsprechend sind die Winterzählungen im nördlichen Mitteleuropa negativ mit den Zählungen im südlichen Mitteleuropa korreliert (Ridgill & Fox 1990). Auch am Kaspischen Meer sind bei der Reiherente starke Nord-Süd-Verschiebungen in Abhängigkeit von der Temperatur beobachtet worden (Rustamov 1994).

Dass sich heute fast 2 Monate früher zum ersten Mal im Jahr 50 % der Reiherenten nördlich des 50. Breitengrades befinden als vor 30 Jahren, hängt vermutlich mit den seit den Siebzigerjahren wärmer gewordenen Wintern zusammen.

In der vorliegenden Arbeit wurden der Zug der Reiherente im Jahresverlauf detailliert beschrieben; es wurden zwei unterschiedliche Herkunftsgebiete der schweizerischen Wintergäste nachgewiesen und langfristige Veränderungen im Zugverhalten festgestellt. Das in fast fünfzigjähriger Beringungsarbeit entstandene Datenmaterial erlaubt aber noch

eine Fülle weiterer Auswertungen, etwa zu den Überlebensraten oder zum gemeinsamen Zug von Reiherentengruppen (Hofer et al. in Vorb.), einem ähnlichen Phänomen, wie es schon bei der Auswertung der Beringungs- und Funddaten von am Sempachersee gefangenen Gänse- sägern gefunden wurde (Hofer & Marti 1988).

Dank. Wir danken Elisabeth Wiprächtiger für die Aufarbeitung der Ringfundmeldungen. Wolfgang Fiedler, Max-Planck-Institut für Ornithologie in Radolfzell, gebührt ein herzliches Dankeschön für die Hilfe bei der Auswertung. Den Beringerinnen und Beringern von Reiherenten sei für ihre wertvolle Arbeit gedankt. Für hilfreiche Kommentare zum Manuskript danken wir Verena Keller, für die Übersetzung der Zusammenfassung ins Französische Anatole Gerber. Für grosszügige finanzielle Unterstützung der statistischen Auswertungen sind wir der Fondation Segré zu grossem Dank verpflichtet.

Zusammenfassung, Résumé

Bis 2004 wurden 4737 in der Schweiz beringte Reiherenten wiedergefunden, 186 Enten wurden im Ausland beringt und in der Schweiz wiedergefunden. Dieses umfangreiche Zahlenmaterial erlaubt eine detaillierte Aufschlüsselung des Zugverhaltens der Reiherenten, welche in der Schweiz primär als Wintergast auftreten. In dieser Arbeit wurde folgenden Fragen nachgegangen: (1) Wo halten sich die in der Schweiz überwinternden Reiherenten im Jahresverlauf auf? (2) Gibt es bezüglich des Aufenthaltsorts pro Jahreszeit Unterschiede zwischen den Geschlechtern und Altersklassen? (3) Lassen sich innerhalb der Schweiz verschiedene Populationen ausmachen? (4) Gibt es Langzeit-Veränderungen des Zugverhaltens?

Die in der Schweiz überwinternden Reiherenten brüten in zwei mehr oder weniger getrennten Brutgebieten: Mitteleuropa einerseits und europäisches Russland bis Westsibirien andererseits. Brutvögel aus Nordosteuropa (Polen, Baltikum, Weissrussland, Finnland) scheinen bevorzugt im Ostseeraum und in Grossbritannien zu überwintern.

Es wurden praktisch keine Wiederfunde von Schweizer Wintergästen aus Grossbritannien bekannt, obwohl viele Reiherenten in England überwintern und dort auch intensiv beringt wird. Dies lässt vermuten, dass individuelle Reiherenten im Winter konstant entweder Richtung Südwesten ins nördliche Alpenvorland oder aber Richtung Westen nach Grossbritannien ausweichen.

Die Aufenthaltsorte der ♂ streuen im Winter mehr als jene der ♀. Der Frühjahrszug wird von den ♂ eingeleitet und ist im März im Gang. Zwischen August und Oktober kehren die Reiherenten wieder ins Überwinterungsgebiet zurück.

Regelmässige Rückmeldungen von Reiherenten liegen ab den Siebzigerjahren vor. Verglichen mit diesem Zeitraum ziehen die Reiherenten heute um rund 50 Tage früher in die Nord-Mitteleuropäischen Überwinterungs- und Brutgebiete. Diese Tendenz korreliert mit den wärmer werdenden Wintern und lässt einen Einfluss der Klimaerwärmung auf das Zugverhalten der Reiherenten vermuten.

Origine et migration des Fuligules morillons *Aythya fuligula* hivernant en Suisse: une analyse des reprises de bagues

Jusqu'en 2004, 4737 Fuligules morillons bagués en Suisse ont été contrôlés et 186 individus bagués à l'étranger ont été repris en Suisse. Cet important matériel permet de décrire en détail le comportement migratoire des Fuligules morillons, qui apparaissent en Suisse avant tout comme hôtes d'hiver. Les questions suivantes ont été abordées au cours de ce travail: (1) Quelle est la répartition saisonnière des Fuligules morillons hivernant en Suisse? (2) Y a-t-il des différences de sexe ou de classes d'âge en ce qui concerne les sites utilisés au fil des saisons? (3) Les oiseaux présents en Suisse proviennent-ils de plusieurs populations? (4) Peut-on déceler un changement à long terme du comportement migratoire?

Les Fuligules morillons hivernant en Suisse nichent dans deux régions plus ou moins distinctes: l'Europe centrale d'une part et la Russie européenne jusqu'en Sibérie occidentale d'autre part. Les oiseaux nicheurs du nord-est de l'Europe (Pologne, pays baltes, Biélorussie, Finlande) semblent hiverner de préférence dans la Baltique et en Grande-Bretagne.

Il n'existe pratiquement pas de reprises en Grande-Bretagne d'hivernants suisses, même si de nombreux Fuligules morillons hivernent en Angleterre et que l'activité de baguage y est intensive. On peut donc supposer qu'en automne, les Fuligules morillons se dirigent de manière individuelle et constante, soit vers le sud-ouest en direction du nord des Alpes, soit vers l'ouest en direction de la Grande-Bretagne.

Les sites utilisés par les mâles en hiver sont plus dispersés que ceux fréquentés par les femelles. La migration printanière, qui se déroule en mars, est initiée par les mâles. Les Fuligules morillons reviennent entre août et octobre dans la zone d'hivernage.

Les reprises de Fuligules morillons bagués sont régulières depuis les années 1970. Ces trois dernières décennies, la migration printanière est devenue plus hâtive d'environ 50 jours. Cette tendance est en corrélation avec la douceur croissante des hivers et laisse supposer une influence du réchauffement climatique sur le comportement migratoire du Fuligule morillon.

Literatur

- BAUER, K. M. & U. N. GLUTZ VON BLOTZHEIM (1969): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Band 3, Anseriformes (2. Teil). Akademische Verlagsgesellschaft, Frankfurt am Main.
- BERTHOLD, P. (2000): Vogelzug, eine aktuelle Gesamtübersicht. Wissenschaftliche Buchgesellschaft, Darmstadt.
- BEZZEL, E. (1959): Beiträge zur Biologie der Gesslechter bei Entenvögeln. Anz. Ornithol. Ges. Bayern 5: 269–355.
- BEZZEL, E. & D. HASHMI (1989): Dynamik binnländischer Rastbestände von Schwimmvögeln: Indextrends von Stockente, Reiherente und Blässhuhn (*Anas platyrhynchos*, *Aythya fuligula*, *Fulica atra*) in Südbayern. J. Ornithol. 130: 35–48.
- BIRRRER, S. (1991): Besiedlung der Schweiz durch die Reiherente *Aythya fuligula* bis 1990. Ornithol. Beob. 88: 321–335.
- BLÜMS, P. & J. BAUMANIS (1990): Migration and geographical distribution of Pochard and Tufted Duck populations in the USSR. S. 49–57 in: J. VÍKSNE & I. VILKS (Hrsg.): Baltic Birds 5, Ecology, migration and protection of Baltic birds, Vol. 1. Zinatne Publisher, Riga.
- COTTON, P. A. (2003): Avian migration phenology and global climate change. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 100: 12219–12222.
- CRAMP, S. (1977): Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. The birds of the Western Palearctic. Oxford University Press, Oxford.
- DEMENT'EV, G. P. & N. A. GLADKOV (1967): Birds of the Soviet Union. Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem.
- ERZ, W. (1965): Ringfunde von Reiherente (*Aythya fuligula*) und Schellente (*Bucephala clangula*). Auspicium 2: 166–169.
- FISHER, N. I. (1993): Statistical analysis of circular data. Cambridge University Press, Cambridge.
- GILISSEN, N., L. HAANSTRA, S. DELANY, G. BOERE & W. HAGEMEIJER (2002): Numbers and distribution of wintering waterbirds in the Western Palearctic and Southwest Asia in 1997, 1998 and 1999. Results from the International Waterbird Census. Wetlands International Global Series 11, Wageningen.
- HAGEMEIJER, W. J. M. & M. J. BLAIR (1997): The EBCC atlas of European breeding birds: their distribution and abundance. Poyser, London.
- HEARN, R. (2002): Tufted Duck *Aythya fuligula*. S. 208–211 in: C. V. WERNHAM, M. P. TOMS, J. H. MARCHANT, J. A. CLARK, G. M. SRIWARDENA & S. R. BAILLIE (Hrsg.): The migration atlas: movements of the birds of Britain and Ireland. Poyser, London.
- HOFER, J. (1968): Tauchtiefen einiger Wasservögel. Ornithol. Beob. 65: 124–128.
- HOFER, J. & C. MARTI (1988): Beringungsdaten zur Überwinterung des Gänsejägers *Mergus merganser* am Sempachersee: Herkunft, Zugverhalten und Gewicht. Ornithol. Beob. 85: 97–122.
- HUDEK, K. (1968): Migration of the Czechoslovak populations of the diving ducks (gen. *Aythya*, *Netta*, and *Bucephala*). Zool. Listy 17: 49–62.
- HÜPPOP, O. & K. HÜPPOP (2002): North Atlantic Oscillation and timing of spring migration in birds. Proc. R. Soc. London B 270: 233–240.
- IMBODEN, C. & D. IMBODEN (1972): Formel für Orthodrome und Loxodrome bei der Berechnung von Richtung und Distanz zwischen Beringungs- und Wiederfundort. Vogelwarte 26: 336–346.
- IMHOF, E. & E. SPIESS (1981): Schweizer Weltatlas. Lehrmittelverlag des Kantons Zürich, Zürich.
- KELLER, V. & K. BOLLMANN (2001): Für welche Vogelarten trägt die Schweiz eine besondere Verantwortung? Ornithol. Beob. 98: 323–340.
- KESTENHOLZ, M. (1995): Movements and roosting behaviour of diving ducks (*Aythya fuligula* and *A. ferina*) wintering in Switzerland. Diss. Univ. Basel, Basel. – (1999). Zug und Rastverhalten überwinternder Tauchenten *Aythya fuligula* und *A. ferina* in der Schweiz. Ornithol. Beob. 96: 298–300.
- KÖHLER, P. (1986): Die Entenfanganlage am Ismaninger Speichersee. Anz. Ornithol. Ges. Bayern 25: 1–10.
- KOOP, B. (1998): Die Bedeutung der Binnengewässer Schleswig-Holsteins als Mauserquartiere für Wasservögel – die Ergebnisse einer landesweiten Erfassung 1996. Corax 17: 97–104.
- MCCLURE, H. E. (1974): Migration and survival of the birds of Asia. U.S. Army Component, SEATO Medical Research Laboratory, Bangkok.
- NICHOLS, J. D. & A. KAISER (1999): Quantitative studies of bird movement: a methodological review. Bird Study 46 (suppl.): 289–298.
- OGILVIE, M. A. (1987): Movements of Tufted Duck ringed in Britain: a preliminary assessment. Wildfowl 38: 28–36.
- OWEN, M. & M. DIX (1986): Sex ratios in some common British wintering ducks. Wildfowl 37: 104–112.
- PERDECK, A. C. (1977): The analysis of ringing data: pitfalls and prospects. Vogelwarte 29 (Sonderheft): 33–44.
- R Development Core Team (2004): R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org>. Stand 31. Okt. 2004.
- RIDGILL, S. C. & A. D. FOX (1990): Cold weather movements of waterfowl in Western Europe. IWRB Special Publication 13: 1–89.
- RUSTAMOV, E. A. (1994): The wintering waterfowl of Turkmenistan. Wildfowl 45: 242–247.
- SALOMONSEN, F. (1968): The moult migration. Wildfowl 19: 5–24.
- SCHAFSTALL, H.-W. (1980): Vogelberingung am Hemmelmarker See. Jahrb. Heimatgemeinschaft Eckernförde 38: 230–239.
- SCHMID, H., M. BURKHARDT, V. KELLER, P. KNAUS, B. VOLET & N. ZBINDEN (2001): Die Entwicklung der Vogelwelt in der Schweiz. Avifauna Report

- Sempach I, Annex.
- SCOTT, D. A. & P. M. ROSE (1996): Atlas of Anatidae Populations in Africa and Western Eurasia. Wetlands International Publication, Oxford.
- TAMISIER, A. (1985): Hunting as a key environmental parameter for the Western Palearctic duck population. *Wildfowl* 36: 95–103.
- VOLET, B. & M. BURKHARDT (2004): Übersicht über das Brutgeschehen und andere ornithologische Ereignisse 2003 in der Schweiz. *Ornithol. Beob.* 101: 281–294.
- WAHL, J. (2002): Biogeografische Populationen bei rastenden und überwinternden Wasservögeln in Deutschland. Institut für Landschaftsökologie. Westfälische Wilhelms-Universität Münster, Münster.
- WAL, R. J. VAN DER & P. J. ZOMERDIJK (1979): The moulting of Tufted Duck and Pochard on the IJsselmeer in relation to moult concentrations in Europe. *Wildfowl* 30: 99–108.
- WIPRÄCHTIGER, E., G. HÄFLIGER & M. KESTENHOLZ (2004): Numbers of birds ringed and recovered by the Sempach ringing centre in 2003. Schweizerische Vogelwarte, Sempach.

Manuskript eingegangen 18. Mai 2005
Bereinigte Fassung angenommen 29. Juni 2005