

Raum-zeitliches Verhalten von neun Stockenten *Anas platyrhynchos* im Winter

Pius Korner, Annette Sauter und Lukas Jenni



KORNER, P., A. SAUTER & L. JENNI (2015): Spatio-temporal behaviour of nine individual Mallards *Anas platyrhynchos* in winter. Ornithol. Beob. 112: 77–96.

Nine wintering Mallards were equipped with GPS tags with accelerometer. The location was registered every 30 min, and from the accelerometer data the duck was categorized as being active vs. inactive every two to five minutes. We observed large differences in the behaviour among individuals, e.g. in the local movements within the study perimeter of about 20×20 km. Two individuals were regular commuters. Other individuals showed a preference for some sites for short time periods before they switched to new sites. The use of apparently preferred sites for some days may reflect the depletion of a food source, e.g. on a field, by a flock of ducks. One duck was observed to steadily move up a small river between 4 and 17 h, possibly feeding. The activity level of the ducks, though showing a general daily pattern with peaks during twilight, varied greatly within and between individuals. These observations emphasise the well-known flexibility of this generalist species, and some observations may reflect the personality of the individuals. Finally, a pair was observed, tightly following each other except for a few periods of separation during the night. In one such event, the male moved around for several hours, with flights in different directions, apparently in search of the female, until the pair finally reunited.

Pius Korner und Lukas Jenni, Schweizerische Vogelwarte Sempach, Seerose 1, CH–6204 Sempach, E-Mail pius.korner@bluewin.ch; Annette Sauter, F. Hoffmann-La Roche Ltd., CH–4070 Basel

Individuen verhalten sich unterschiedlich. Diese Trivialität wurde von Verhaltensbiologen oft als störende Streuung empfunden, da sie das Erkennen von (beispielsweise arttypischen) Mustern erschwert. Die Variabilität im Verhalten zwischen Individuen ist nun aber selbst in den Fokus der Forschung gerückt. Wenn solche interindividuelle Varianz nicht durch unterschiedliche Umweltbedingungen, sondern durch Unterschiede zwischen den Individuen selbst hervorgerufen wird, ist das ein Hinweis auf die «Persönlichkeit» der Individuen (in der englischsprachigen Fachliteratur wird oft der Begriff «personality» verwendet). Als Beleg für Persönlichkeit wird zudem verlangt, dass

das Individuum auch in ganz unterschiedlichen Situationen ein festes Verhaltensmuster zeigt; man spricht dann von einem «behavioural syndrome» (z.B. ist ein Individuum sowohl besonders neugierig wie auch besonders mutig). Beispielsweise wird untersucht, wie sich Individuen gegenüber unbekannten Gegenständen verhalten (Neophilie versus Neophobie; Greenberg 2003, Brown et al. 2007, Liker & Bokony 2009), und wie sich das auf die Ausbreitung einer Art auswirken kann (Martin & Fitzgerald 2005). Zahlreiche Studien haben versucht, die evolutiven Ursachen und Konsequenzen für die Ausbildung solcher Persönlichkeiten zu ergründen (Dingemanse & Réale

2005, Dall et al. 2012, Wolf & Weissing 2012, Sih et al. 2013, Stamps & Groothuis 2013).

Nebst experimentellen Studien an in Gefangenschaft gehaltenen Tieren tragen auch Feldbeobachtungen zum Verständnis der Variabilität im Verhalten bei, sowohl auf der Stufe des Individuums als auch zwischen Individuen und zwischen Arten. Neue Möglichkeiten eröffnen sich insbesondere mit der Weiterentwicklung von Sendern und Loggern mit GPS-Positionierung und Bewegungsmessern, die mit hoher Frequenz den Aufenthaltsort des Tieres ermitteln und Rückschlüsse auf das momentane Verhalten erlauben (Shepard et al. 2008, Wilson et al. 2008, Nathan et al. 2012). Die Automatisierung des Beobachtens ermöglicht es, Individuen über längere Zeit und auch bei Dunkelheit zu verfolgen. Aufgrund des hohen technischen und finanziellen Aufwands bleibt es allerdings vorerst schwierig, mit diesen Techniken eine grosse Anzahl von Individuen zu verfolgen, um gut abgesicherte generelle Aussagen machen zu können – beispielsweise über das Ausmass von intraindividueller Konstanz und interindividueller Variabilität bestimmter Verhaltensweisen. Automatisiertes Beobachten von relativ wenigen Individuen gewährt aber gleichwohl Einblicke in das Verhalten wildlebender Tiere in bisher nicht erreichtem Detaillierungsgrad. Solche Studien erweitern unsere Kenntnisse zur Autökologie einzelner Tierarten und tragen zum Erkennen von allgemeinen Verhaltensmustern und Gesetzmässigkeiten bei.

In dieser Studie beschreiben wir Verhaltensweisen von neun Stockenten *Anas platyrhynchos*, welche mit GPS-Loggern mit Bewegungssensoren ausgerüstet wurden. Daten zur Raumnutzung und tageszeitlichen Aktivität der beobachteten Stockenten haben wir bereits publiziert (Sauter et al. 2012), wobei wir dort zusätzlich 24 manuell telemetrierte Stockenten berücksichtigt haben. Es zeigte sich, dass das Muster der tageszeitlichen Aktivität bei allen Individuen ähnlich war, mit Aktivitätsgipfeln während der Dämmerungszeiten, dass sich aber die Raumnutzung stark zwischen den Individuen unterschied. Nun beschreiben wir weitere, teilweise anekdotische Beobachtungen, welche wir in drei Verhaltenskategorien einteilen:

(1) «Konstante Verhalten» sind Verhaltensweisen, welche von mehr oder weniger allen Individuen (oder einer Individuenklasse wie ♂, ♀, Adultvögel usw.) gezeigt werden. Solche arttypischen Verhaltensweisen können ganzjährig vorkommen oder auf eine bestimmte Saison beschränkt sein. Sie beschreiben in ihrer Gesamtheit das arttypische Verhaltensrepertoire und sind entsprechend gut bekannt und ausführlich beschrieben (Bauer & Glutz von Blotzheim 1968). Wir beschränken uns auf die Beschreibung von bisher wenig oder ungenau bekannten Verhaltensweisen, die vor allem dank der Automatisierung der Beobachtungen möglich wurden. Ob diese Verhaltensweisen wirklich zum arttypischen Verhaltensrepertoire der Stockente gehörten, können wir aufgrund der kleinen Stichprobe meist lediglich vermuten.

(2) Verhalten, die bei manchen Individuen regelmässig vorkommen, bei anderen aber nicht oder in einer anderen Form, können als intraindividuelle Konstanz resp. interindividuelle Variation bezeichnet werden. Sie können ein Hinweis auf die Persönlichkeit der Stockenten sein.

(3) Schliesslich beobachtet man Verhalten, welche auch innerhalb des Individuums mehr oder weniger stark variabel sind (intraindividuelle Variabilität).

1. Material und Methoden

1.1. Studienggebiet und Wetter

Die Stockenten wurden am Sempachersee und in dessen Umgebung beobachtet (Abb. 1). Der Sempachersee (Kanton Luzern) liegt in den Hügeln des nördlichen Alpenvorlands in der Schweiz (47° 8' N / 8° 8' E) und ist rund 14 km² gross. Ein Teil der untersuchten Stockenten nutzte neben dem See auch die Niederungen im Nord-Nordwesten (Suhrental, die Suhre ist der Seeausfluss des Sempachersees) und Westen (Wauwiler Ebene), wo zahlreiche kleine Bäche und Gräben sowie vereinzelt kleine stehende Gewässer vorhanden sind. Das Studienggebiet ist eine intensiv genutzte Kulturlandschaft mit einem grösseren Siedlungsraum am Nordende des Sempachersees

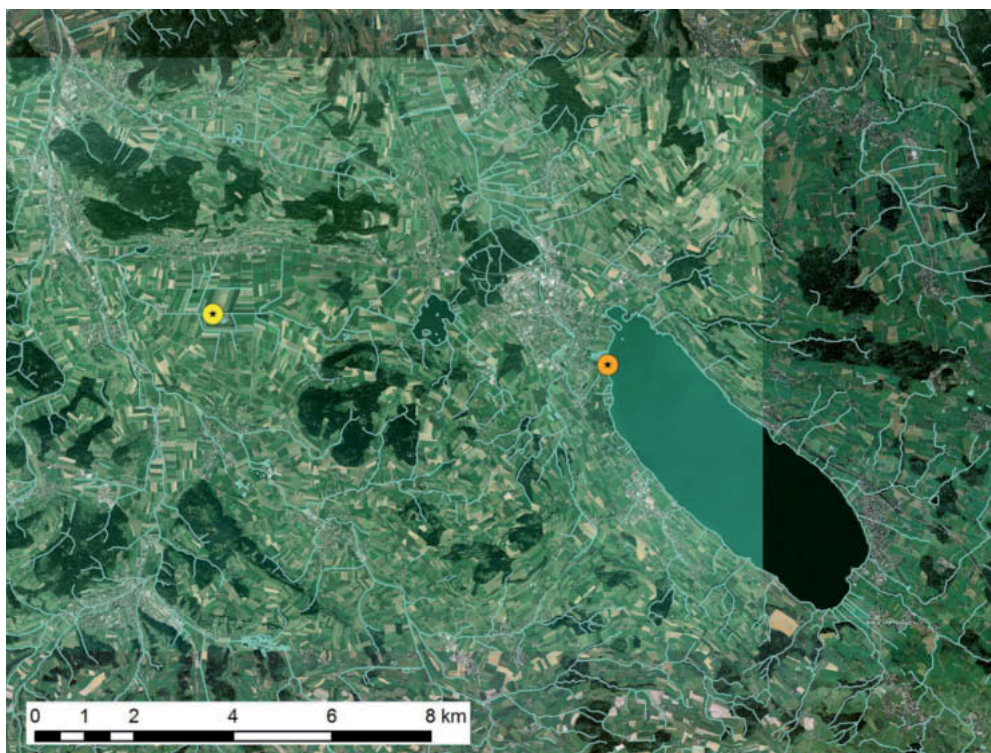


Abb. 1. Luftbild des Studiengebiets um den Sempachersee mit den Fallenstandorten Wauwilermoos (gelber Punkt) und Oberkirch am Sempachersee (oranger Punkt). Das Gewässernetz (mit Seeufern) ist hervorgehoben. Reproduziert mit Bewilligung von swisstopo (BA140434). – *Aerial photo of the study region in central Switzerland with the two catching locations, one in the Wauwilermoos (yellow dot) and one at the shore of Lake Sempach (orange dot). The stream network is highlighted.*

(15000 Einwohner, u.a. Sursee), weiteren kleineren Ortschaften, einem dichten Strassen- und Wegenetz, intensiver Landwirtschaft (Grasland, Mais, etwas Ackerbau) und vereinzelten Waldflächen. Die Studienfläche liegt auf rund 500 m ü.M., die umgebenden Hügel steigen bis rund 700 m.

Die Entenjagd spielt im Untersuchungsgebiet eine untergeordnete Rolle. Im ganzen Kanton Luzern werden jährlich während der Jagdzeit von September bis Januar etwa 400 Stockenten geschossen (Mittelwert und Spannweite für die Jahre 2004–2013: 365, 316–422; www.lawa.lu.ch). Zum Vergleich: Anlässlich der Wasservogelzählung an einem Wochenende Mitte Januar wurden im Untersuchungs-

perimeter rund 1000 Stockenten gezählt; kantonsweit waren es rund 3300 (Durchschnitt aus den Jahren 2007–2010, Daten der Schweizerischen Vogelwarte Sempach). Man kann annehmen, dass wesentlich mehr Stockenten (wohl ein Mehrfaches) im Verlauf des Winters in die Region zuziehen und nach unterschiedlich langem Aufenthalt weiterziehen, und dass somit deutlich weniger als 10 % der Stockenten geschossen werden. Den Störungseinfluss der Jagd auf das Verhalten im Untersuchungsgebiet können wir hingegen schwer abschätzen. Wir gehen aber doch davon aus, dass das raum-zeitliche Verhalten der Enten nicht in vergleichbarem Ausmass von der Jagd diktiert wurde, wie dies für Orte mit starkem Jagd-

druck vermutet wurde (Thornburg 1973, Paulus 1988, Madsen & Fox 1995, Guillemain et al. 2002).

Im Studiengebiet gibt es für die Stockente verschiedene anthropogene Nahrungsquellen, deren Ergiebigkeit wir aber nicht quantifizieren können. An einzelnen Stellen am Sempachersee werden Wasservögel durch Passanten regelmässig gefüttert. Abgeerntete Felder und Wiesland bieten ebenfalls Nahrung, zumindest solange keine geschlossene Schneedecke liegt.

Eine erste Stockente wurde Mitte Dezember 2008 bei relativ milden Temperaturen verfolgt (meteorologische Daten von Luzern, 13 km südlich des Sempachersees; Abb. 2 und 3). Alle anderen Vögel wurden ab Mitte Januar 2009 beobachtet, nach einer dreiwöchigen Periode mit Temperaturen fast permanent unter 0 °C (18 von 21 Tage zwischen 27. Dezember und 16. Januar waren sog. Eistage, das Januarmittel lag bei -2,4 °C; Januarmittel für die Jahre 1990–2009: 0,3 °C). Mitte Februar fielen die

Temperaturen nochmals deutlich (Februarmittel 2009: 0 °C, 1990–2009: 1,7 °C), und in der zweiten Februarhälfte lag Schnee. Gemäss unseren eigenen Beobachtungen bildete sich im Januar eine mehrere Dutzend Meter breite Eisschicht am Ufer des Sempachersees, und diverse kleine stehende Gewässer froren ganz zu, die Fliessgewässer blieben aber mehrheitlich offen. Über genauere Angaben zur Schneedecke und Eisbildung verfügen wir leider nicht (z.B. bezüglich der Verfügbarkeit von schneefreien Stellen in Feldern und der genauen zeitlichen Dynamik der Eisbildung).

1.2. Fang, Besenderung und Aktivitätsmessung

Total wurden zwei ♀ (im Weiteren mit w1 und w2 bezeichnet) und sieben ♂ (m1 bis m7) besendert. Sieben der neun Stockenten (alle ausser m4 und m5) wurden am Nordwestende des Sempachersees in einer grossen Vogelreue am Seeufer gefangen (12 m lang, 1,5 m hoch, betrieben seit 1950; detaillierte Beschreibung in Hofer et al. 2010). Zwei ♂ (m4 und m5) wurden im Wauwilermoos, 8 km westlich vom Sempachersee, in einer 1 m × 1,5 m × 0,5 m grossen Falle gefangen. Diese wurde am Ufer eines 4 m breiten Kanals platziert, mit Mais und Weizen als Lockmittel (Details in Sauter et al. 2012).

Die GPS-Logger (e-obs digital telemetry, Grünwald, Deutschland) wurden mit einem Gummiband auf dem Rücken der Enten fixiert (25'' Natural Tubular Teflon, Bally Ribbon Mills, Bally, USA; Fixierung gemäss Roshier et al. 2006, Sauter et al. 2012). Sender und Fixierung wogen zusammen 44 g, was maximal 4,4 % des Körpergewichts entsprach. Die GPS-Logger speicherten halbstündlich die geografische Position (mit einer Ungenauigkeit von meist unter 10 m, allerdings bei einzelnen Ausreissern von über 100 m; F. Kümmeth, e-obs, pers. Mitt.). Alle 2–5 min (je nach Individuum, vgl. Abb. 3) wurde die Bewegung registriert; bei m1 nur am Tag, bei allen anderen Tag und Nacht. Die registrierten Daten konnten mit einer Handantenne über eine Distanz von mehreren 100 m heruntergeladen werden, ohne die Ente zu stören. Die Datenerhebung wurde fortgeführt, bis ein Sender nicht mehr geortet

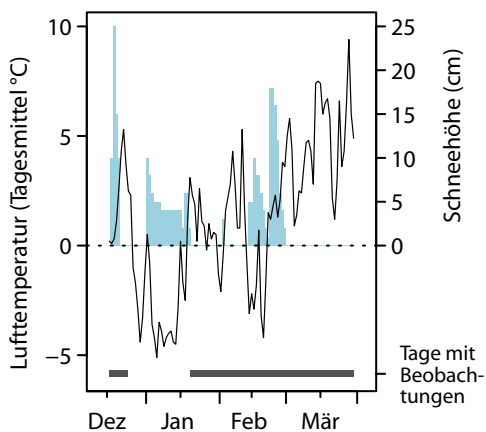


Abb. 2. Temperaturverlauf (Tagesmittel, Linie) und Schneedecke (Mächtigkeit in cm, blaue Säulen) in Luzern (13 km südlich vom Sempachersee) während der Untersuchungszeit im Winter 2008/09. Tage mit Ortungen von Stockenten sind durch die zwei schwarzen Balken gekennzeichnet. – Mean daily temperature (line, left scale) and daily snow depth (blue bars, right scale) in Lucerne, 13 km south of Lake Sempach, during the study period in winter 2008/09. Days with GPS-recordings of Mallards are indicated by the horizontal black bars.

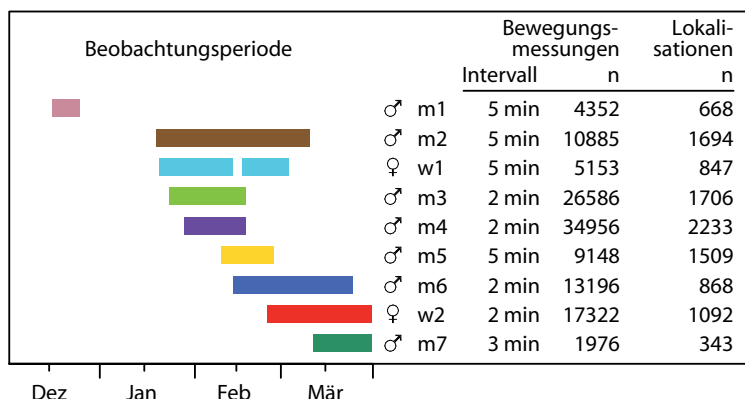


Abb. 3. Beobachtungsperioden der neun Stockenten zwischen Dezember 2008 und März 2009. Der Farbcode gilt auch für alle nachfolgenden Grafiken. Angegeben sind zudem das Geschlecht, die Bezeichnung des Individuums, Messintervall und Anzahl der Bewegungsmessungen sowie die Anzahl GPS-Messungen pro Individuum. – *Observation period of the nine Mallards between December 2008 and March 2009 (the colour code is also used in the other Figures), sex, individual ID, frequency and number of acceleration measures, and number of GPS localisations.*

werden konnte (mögliche Gründe: technischer Defekt, Senderverlust oder Abwanderung oder Tod der Ente), oder bis zum geplanten Studienende am 29. März 2009 (Abb. 3).

Zur Messung der Bewegung der Ente registrierte der Logger die Beschleunigung in die drei Achsenrichtungen X, Y und Z während 17 s und mit einer Frequenz von 10,5 Hz pro Achse (bei m1 während 7,3 s und mit 18,7 Hz). Aus dem Muster dieser Beschleunigungsmessungen konnten wir erstens erkennen, ob eine Ente gerade flog (sehr regelmässige Richtungsalternierung der Beschleunigung in der dorso-ventral-Achse); weitere Verhaltensweisen konnten unterschieden werden, werden hier aber nicht besprochen. Zweitens nutzten wir die Beschleunigungsmessungen, um die Ente als «inaktiv» oder «aktiv» zu klassieren. Dazu wurde für jede Messung (von 17 resp. 7,3 s) der Durchschnitt der Varianz der Beschleunigungswerte der drei Achsen berechnet. Diese Werte zeigten eine sehr deutlich zweipolige Verteilung; Messungen mit kleinen Werten waren charakterisiert durch höchstens minimale Ausschläge der Beschleunigungen und wurden von uns als «inaktiv», die übrigen Messwerte (mit moderaten bis sehr starken Ausschlägen) als «aktiv» klassiert. Total wurden so 59 % der

Messungen als «inaktiv» taxiert, 41 % als «aktiv» (Streuung der Individuen: 53–65 % «inaktiv»; 37 % «inaktiv» beim nur tagsüber gemessenen ♂ m1, weswegen dieser Wert nicht mit jenen der anderen Individuen vergleichbar ist). Jorde et al. (1984) beobachteten, dass Stockenten im Winter in der Nacht zu 40 % schliefen. Unsere Werte sind in einer vergleichbaren Grössenordnung, unsere Kategorie «inaktiv» entspricht also sehr wahrscheinlich einem Verhalten, welches auch bei Feldbeobachtungen mehrheitlich als «schlafen» oder «ruhen» bezeichnet würde.

1.3. Geografische Daten, Tageszeiten und Analyseverfahren

Die Lokalisationen wurden mit ArcMap 10 und mit R (Version 2.13.2, R Development Core Team 2011) visualisiert. Als Kartengrundlage verwendeten wir vor allem das Gewässernetz mit allen permanenten Fließgewässern von mindestens 100 m Länge (Vector25, Bundesamt für Landestopografie), die Primärflächen (v.a. stehende Gewässer, Siedlungsraum, Wald und Landwirtschaftsraum) und Orthofotos (Swissimage, Bundesamt für Landestopografie). Dämmerungs- und Tageszeiten stam-

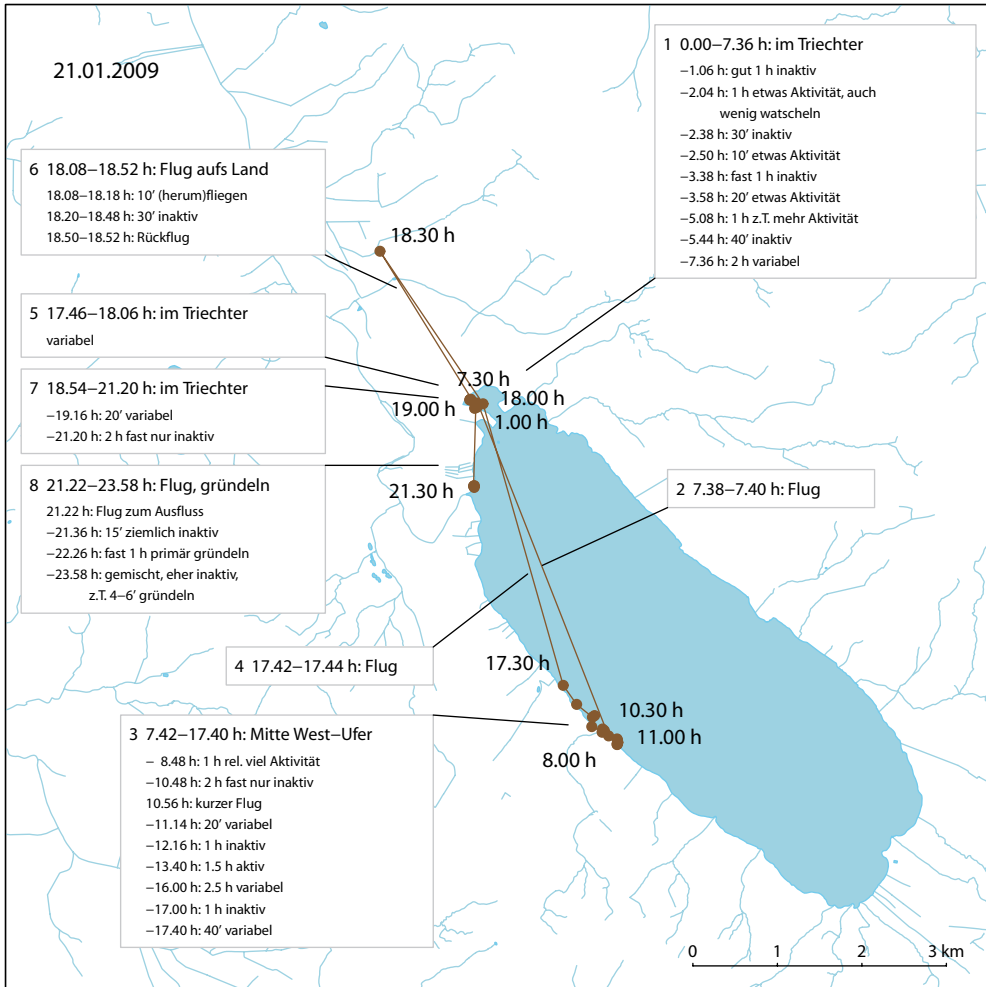


Abb. 4. Illustration der zeitlichen Auflösung der Beobachtungen. Die braunen Punkte zeigen die halbstündlichen Aufenthaltsorte des ♂ m2 am 21. Januar 2009 am Sempachersee. Bei ausgewählten Punkten ist die entsprechende Tageszeit angegeben. Die Kästchen, chronologisch nummeriert, beschreiben das Verhalten der Ente pro Örtlichkeit. Triechter = nördliches Seeende. Kartendaten: Bundesamt für Landestopografie. – *Illustration of the temporal resolution of the observations. Brown dots are positions of individual m2 on 21 January 2009 at Lake Sempach. Selected times are indicated next to the corresponding dot. Boxes describe the behaviour of the duck at this location. «im Triechter» = in the «Triechter», which is the northern end of the lake; «Flug» = flight; «Mitte West-Ufer» = middle of western lake shore; «Flug aufs Land» = flight to the hinterland; «gründeln» = dabbling.*

men von http://aa.usno.navy.mil/data/docs/RS_OneYear.php. Während der Studie lag die Sonnenaufgangszeit zwischen 6.27–8.27 h und die Sonnenuntergangszeit zwischen 16.34–

18.48 h. Die Morgen- wie auch die Abenddämmerung dauerte immer rund 1 h 45 min.

Die Verschiebungen jedes Vogels im Raum wurden genau durchgesehen und auf besondere

Verhaltensweisen geprüft. Dazu wurden auch die Beschleunigungsmessungen verwendet, um die Klassierung in aktiv und inaktiv vorzunehmen und Flüge zu erkennen. Der damit erreichte Detaillierungsgrad der Beschreibung des Verhaltens ist in Abb. 4 anhand eines ausgewählten Zeitabschnitts illustriert.

2. Ergebnisse

2.1. Konstante Verhalten

Wir beschreiben hier kurz die Bindung der Stockente an Gewässer und den Tagesverlauf des Aktivitätspegels. Beide Phänomene wurden von allen neun Enten gezeigt und können eindeutig als «konstante Verhalten» bezeichnet werden. Danach beschreiben wir die synchronen Verschiebungen eines Paares sowie perlenkettenartige Verschiebungen von Stockenten über eine längere Zeit entlang eines Bachlaufs. Ob solche Verhalten von allen Enten gezeigt werden, können wir aufgrund der kleinen Stichprobe nicht belegen. Eine solche interindividuelle Konstanz (z.B. die synchrone Raumnutzung des Paares) scheint aber gut möglich, weshalb die zwei Verhalten in diesem Kapitel vorgestellt werden.

2.1.1. Gewässernutzung und Tagesverlauf der Aktivität

Alle Vögel zeigten eine starke Bindung ans Wasser (See, kleinere oder grössere Fließgewässer); sie befanden sich zu 93 % der Zeit in maximal 20 m Distanz zu einem Gewässer. Die mittlere Tagesaktivität aller untersuchten Enten zeigte zwei Gipfel, je einen um Sonnenaufgang und -untergang, sowie generell stärkere Aktivität am Tag als in der Nacht (Abb. 5).

2.1.2. Verschiebungen eines Paares

Zufälligerweise waren zwei unserer Stockenten offenbar ein Paar: Ein ♀ wurde am 24. Februar 2009 besendert und unabhängig davon (aber aus derselben Falle in Oberkirch) ein ♂ am 11. März 2009. Beide wurden dann bis am 23. März 2009 verfolgt, aber erst bei der Analyse der Daten wurde ersichtlich, dass die zwei

Individuen zusammen unterwegs waren. Während der Beobachtungszeit verschoben sich das ♂ und das ♀ fast immer gemeinsam (Abb. 6). Die auffällige Verschiebung ans Ostufer des Sees fand in der Nacht statt: Zwischen 2.30 und 3.00 h (am 17. März 2009) flog das Paar gut 1,6 km über den See, zwischen 4.00 und 4.30 h flog es wieder zurück. Ein kurzer Ausflug in südwestlicher Richtung an einen Bach fand am 28. März 2009 um 5.50 h statt. Auch kleinräumig verschoben sich das ♂ und das ♀ oft gemeinsam (Abb. 6 rechts). Die GPS-Messungen weisen eine gewisse Ungenauigkeit auf, d.h. die zwei Tiere waren im Durchschnitt vermutlich noch näher beieinander als darge-

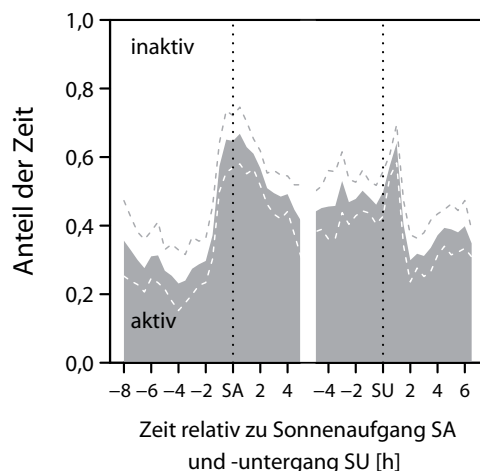


Abb. 5. Aktivität im Tagesverlauf. Die Lücke um die Mittagszeit ist aufgrund der unterschiedlichen Tageslänge 0–2 h breit. Gestrichelte Linien zeigen das 95-%-Kredibilitätsintervall (basierend auf einem gemischten Binomialmodell mit der halbstündlichen Zeit als festen Faktor, Individuum als Zufallsfaktor und 2000 Simulationen aus der posterior-Verteilung). Grafik nach Sauter et al. (2012). – *Activity during the day, relative to sunrise («SA») and sunset («SU»).* «Inaktiv» refers to ducks that showed almost no movement according to the accelerometer. The gap around midday is up to 2 h wide, depending on the date. y-value = proportion of time. Dotted lines are 95 % credible intervals based on a binomial mixed model with half hours as fixed factor, accounting for repeated measures per individual duck (random factor), and using 2000 simulations from the posterior distribution. Plot adapted from Sauter et al. (2012).

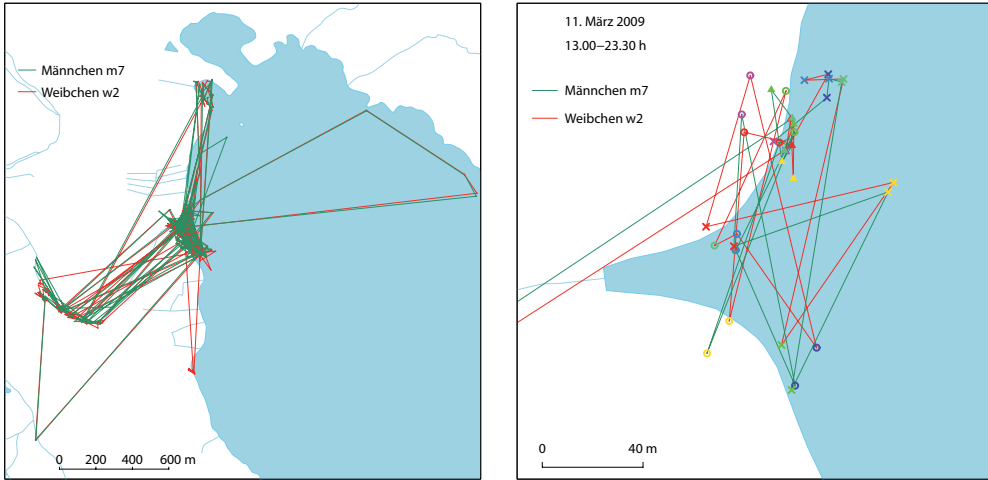


Abb. 6. Links: Verschiebungen eines mutmasslichen Paares im Bereich des nördlichen Sempachersees und entlang der Suhr (= Ausflussgewässer des Sempachersees) vom 11. bis 29. März 2009. Rechts: Detailansicht der Verschiebungen im Bereich des Seeausflusses am 11. März 2009; gleiche Zeitpunkte der Lokalisationen von ♂ und ♀ sind mit derselben Symbol-Farbe-Kombination markiert. Kartendaten: Bundesamt für Landestopografie. – Left: movements of ♂ m7 and ♀ w2, 11–29 March 2009. The two Mallards were captured independently of each other, but were obviously a pair. Right: detailed view of the movements on 11 March 2009 between 13.00 and 23.30 h; the combination of the symbol and the colour identifies localizations of the ♂ and ♀ at the same time.

stellt. Von den 839 gleichzeitigen Lokalisationen des ♂ und ♀ lagen 50 % weniger als 11 m auseinander, 92 % weniger als 100 m. Bemerkenswert sind auch die kurzzeitig getrennten Wege: Wir beobachteten vier Fälle, bei wel-

chen die zwei Enten mehr als 500 m auseinander waren. Die Trennungen dauerten zwischen 4,5 und 9,5 h und fanden immer in der Nacht statt (zwischen 17.30 und 5.00 h). In einem Fall flog das ♀ um 19 h knapp 1 km entlang

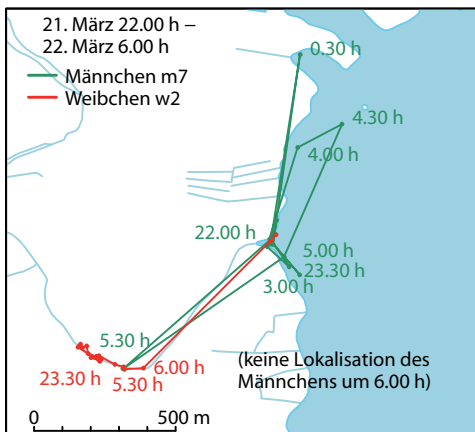


Abb. 7. Bewegungen des Paares (vgl. Abb. 6) in der Nacht vom 21. auf den 22. März 2009 (Details s. Text). Kartendaten: Bundesamt für Landestopografie. – Detailed movements of the pair also shown in Fig. 6 on 21–22 March 2009. The ♀ w2 had left the ♂ m7 around 19.00 h and moved to a stream. At 23.30, 0.30, and 4.00 h (possibly also at 3.00 and 5.00 h) the ♂ made trips to different sites at the lake, possibly in search of the ♀. But the ♂ rejoined the ♀ only at 5.30 h at the river, from where both had returned to the lake by 6.30 h (the localization of the ♂ at 6.00 h failed, and the short flights to the lake were also not registered in the accelerometer data).

des Seeufers südwärts und kehrte um 23.30 h zum ♂ zurück. Dreimal aber trafen sich die Enten nicht am Ort, wo sie sich getrennt hatten. Zweimal war das Paar gemeinsam an der Suhre, gut 800 m vom Seeausfluss entfernt; dann flog je einmal das ♂ und einmal das ♀ zuerst an den See zurück, der Partner folgte 5–7 h später. Schliesslich flog das ♀ in einem Fall um 19 h alleine an die Suhre. Ab 23.30 h unternahm das ♂ Flüge in verschiedene Richtungen, als ob es das ♀ suchen würde (um 23.30, 0.30 und 4.00 h, evtl. auch um 3.00 und 5.00 h; Abb. 7). Schliesslich traf das ♂ um 5.30 h an der Suhre auf das ♀, welches die Nacht hier verbracht hatte. Um 6 h befanden sich beide wieder beim Seeausfluss, wobei nicht belegt ist, ob sie gemeinsam dorthin geflogen waren, da die Verhaltensaufzeichnungen den kurzen Flug leider nicht registriert hatten.

2.1.3. Anhaltende, kontinuierliche Verschiebung bachaufwärts

Mehrmals registrierten wir Enten, die sich über längere Zeit kontinuierlich entlang eines Bachs gegen die Fliessrichtung verschoben. Das ♂ m2 wanderte am 14. Februar 2009 von 5 bis 17 h 850 m bachaufwärts (Abb. 8), unterbrochen von etwa fünf Ruhephasen von je 5–48 min Dauer. Ähnliches Verhalten zeigte derselbe Vogel tags darauf und am 22. Februar am selben Bach (je nachmittags und über rund

300 m Bachlänge). Bei zwei anderen Enten (w1 und m3) beobachteten wir je einmal eine ähnliche «Perlenkette» (beide Male vormittags und über rund 250 m Bachlänge).

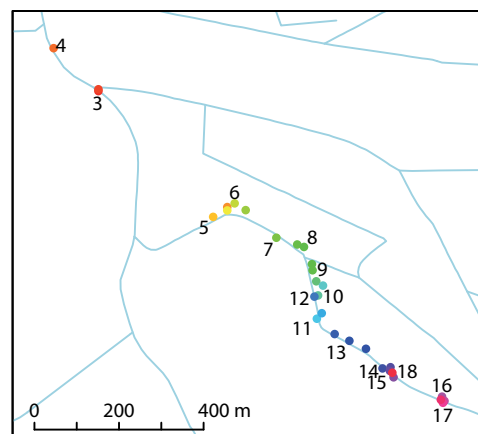
2.2. Interindividuelle Variabilität

Die Grösse des über die Beobachtungszeit genutzten Raums unterschied sich deutlich zwischen den Individuen. Ausgeprägte tägliche Pendelflüge zwischen zwei Aufenthaltsräumen wurden bei zwei Enten beobachtet, bei den anderen nicht oder nur angedeutet. Diese Verhaltensweisen unterschieden sich also zwischen Individuen.

2.2.1. Grösse des genutzten Raums

Manche Stockenten waren während unserer Beobachtungszeit sehr mobil und nutzten einen relativ grossen Raum, während sich andere immer in einem engen Gebiet aufhielten (Abb. 9). Die zwei kleinsten genutzten Flächen (95%-«Minimum-konvex-Polygon») umfassten je rund 70 ha (das Paar, vgl. Kap. 2.1.2), die grösste Fläche betrug 2400 ha. Unsere Daten lassen einen Effekt des Geschlechts und (weniger deutlich) des Verpaarungsstatus auf die Grösse des genutzten Raums (korrigiert auf die Dauer der Beobachtung) vermuten. Beide ♀ nutzten kleine Räume. m7 war das mutmassliche ♂ von w2 und bewegte sich entsprechend

Abb. 8. Kontinuierliche Verschiebung einer Stockente (m2) entlang eines Bachlaufs (gegen die Fliessrichtung; Chommlibach, 3 km NW des Sempachersees). Die Punkte sind die halbstündlichen Lokalisationen, der Farbverlauf zeigt die zeitliche Abfolge, die vollen Stunden sind angeschrieben. Der Bach ist knapp 2 m breit und bestockt (Hochhecke oder Waldrand). Kartendaten: Bundesamt für Landestopografie. – *Locations indicating the continuous movement of a Mallard (m2) upwards a little stream between 5 and 17 h (on 14 February 2009). The position of the duck was registered half-hourly, full hours are indicated. The stream is roughly 2 m wide.*



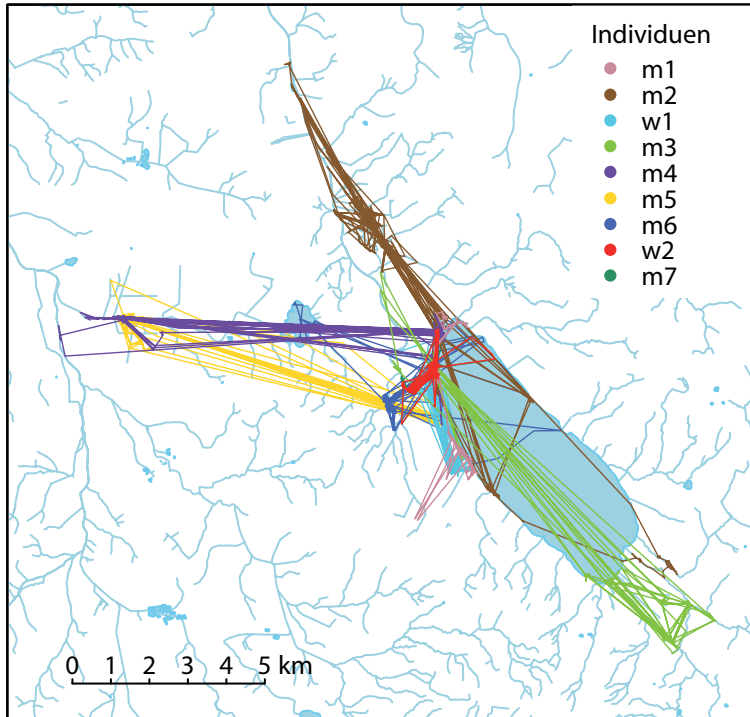


Abb. 9. Raumnutzung der neun Stockenten am Sempachersee und in dessen Umgebung (die Linie verbindet chronologisch alle Lokalisationen). Die Linien des Paares (m7 und w2) liegen übereinander (vgl. Abb. 6). Kartendaten: Bundesamt für Landestopografie. – *Home range of the nine Mallards in the region of Lake Sempach (lines connect successive localisations). The lines of the pair (m7 and w2) superpose, thus only one is clearly visible here (compare Fig. 6). The individuals m4 and m5 were daily commuters between Lake Sempach and an area about 8 km to the west (compare Fig. 10).*

ebenfalls nur über geringe Distanzen. Vom ♂ m6 kennen wir zwar den Verpaarungsstatus nicht, aufgrund der relativ späten Beobachtungszeit (bis in den März hinein) war es aber wohl auch verpaart; jedenfalls bewegte sich auch m6 nur relativ kleinräumig. Die Grösse des genutzten Raums von m1 bis m5 hing vor allem von der Dauer der Beobachtungszeit ab. Wir haben bei weiteren Enten einen Einfluss von Geschlecht und Saison auf die Grösse des genutzten Raums untersucht (Individuen, die manuell telemetriert worden waren und in Sauter et al. 2012 behandelt wurden; total 14 ♀ und 19 ♂). Auch in diesen Daten bewegten sich ♀ über weniger grosse Strecken (der maximale Abstand zwischen allen Lokalisationen wurde für 3-Tages-Perioden gemessen; die ♀ zeigten im Durchschnitt einen Abstand von 1,7 km, bei den ♂ waren es 4,0 km). Indizien für einen deutlichen Rückgang der Bewegungen der ♂ zum Zeitpunkt der Verpaarung waren in diesen Daten aber nicht auszumachen. Gesamthaft

zeigte sich die grösste Raumnutzung im März und bis Anfang April, allerdings mit grosser Streuung zwischen den Individuen.

2.2.2. Tägliche Pendelflüge

Zwei Enten flogen unabhängig voneinander meist täglich am Morgen vom Wauwilermoos (8 km westlich vom Sempachersee) an den Sempachersee und abends wieder zurück (m4 und m5 in Abb. 9; Abb. 10); jedes Individuen nutzte am See einen anderen Uferabschnitt von 700 resp. 350 m Länge. Das ♂ m4 zeigte dieses Muster an 17 von 18 Tagen; in einer Nacht blieb es am Sempachersee. Etwas variabler im Verhalten war ♂ m5, das 5 von 15 Beobachtungstagen ganz im Wauwilermoos verbrachte. Die Flüge vom Wauwilermoos an den See fanden während der späten Morgendämmerung oder um den Sonnenaufgang statt. Der Rückflug erfolgte sehr konstant kurz nach Sonnenuntergang (Abb. 10). Der allgemeine Aktivi-

tätspegel unterschied sich nicht sehr stark zwischen Tag und Nacht. Beide ♂ waren an beiden Orten zu etwa 40–50 % der Zeit aktiv. Sie waren im Wauwilermoos gefangen worden. Alle anderen Enten waren am Sempachersee beringt worden, und von diesen zeigten nur einzelne und höchstens über wenige Tage und über eine kürzere Distanzen Pendelflüge (vgl. Abb. 13 und 14).

2.3. Konstanz und Variabilität beim Individuum

Nebst den bisher beschriebenen, für alle oder für einen Teil der Enten (mutmasslich) konstanten Verhaltensweisen fällt in unseren Daten vor allem eine grosse Variabilität im raum-zeitlichen Verhalten auf. Allerdings kann auch in dieser Variabilität immer wieder eine vorübergehende Konstanz auftreten. So werden beispielsweise gewisse Örtlichkeiten für ein paar Tage regelmässig genutzt, bevor sich der Aufenthaltsschwerpunkt wieder zu verschieben beginnt. Auch das Aktivitätsmuster ist, abgesehen vom übergeordneten, relativ konstanten Tagesgang (s. Kap. 2.1.1) im Detail sehr variabel.

Wir beschreiben nun zuerst die Ruhe- und Aktivitätsphasen im Tagesverlauf. Danach beschreiben wir die Variabilität in der räumlichen Nutzung. Oftmals nutzten die Individuen für kurze Zeit temporär bevorzugte Aufenthaltsorte, im weiteren «Vorzugsstellen» genannt. Die Nutzung dieser Vorzugsstellen korrelierte meist kaum mit der Aktivität oder der Tageszeit. Klare Muster fehlten also weitgehend, und entsprechend illustrieren wir diese Verhaltensflexibilität mit den Daten ausgewählter Vögel (Kap. 2.3.2).

2.3.1. Ruhe- und Aktivitätsphasen im Tagesverlauf

Das beobachtete Muster der Aktivität im Tagesverlauf (Kap. 2.1.1) ist ein Mittelwert, welcher sich aus einem sehr variablen Verhalten herauskristallisiert hat. Im Muster der aktiven und inaktiven Perioden fällt eine grosse Variabilität sowohl innerhalb eines Individuums als auch zwischen Individuen auf. Im dargestellten Beispiel (Abb. 11) zeigt das ♂ m2 sowohl Nächte fast ununterbrochener Aktivität als

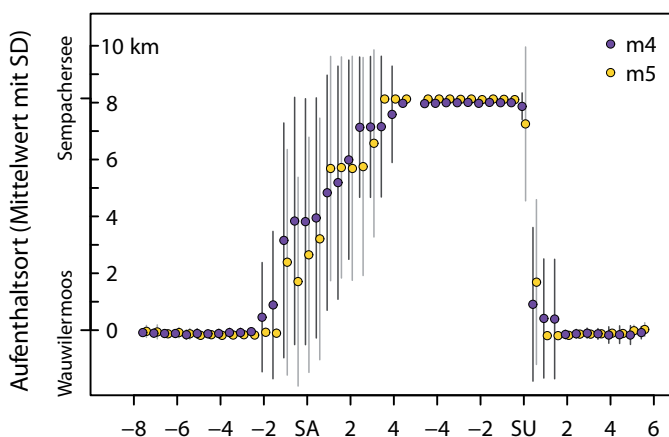


Abb. 10. Pendelflüge zweier Stockenten (m4 und m5) im Tagesverlauf (Stunde relativ zu Sonnenauf- und -untergang). Die y-Achse zeigt den mittleren Aufenthaltsort und die Standardabweichung beider Individuen (aufgetragen ist die x-Koordinate des Aufenthaltsorts, da die Enten ungefähr in West-Ost-Richtung pendelten). Die Mittelwerte basieren auf 17 (m4) resp. 10 Tagen (m5), an denen die Individuen zwischen den zwei Standorten wechselten. – *Daily commuting flights by two Mallard individuals (m4 and m5). Dots indicate mean half-hourly positions between the night site («Wauwilermoos», 8 km west of Lake Sempach) and the day site («Sempachersee»; on the y-axis) of each individual, segments are the standard deviation; x-axis: time relative to sunrise («SA») and sunset («SU»). Sample size: 17 days for m4 and 10 days for m5 (one and five days, respectively, were omitted during which the individual remained in the Wauwilermoos during daylight).*

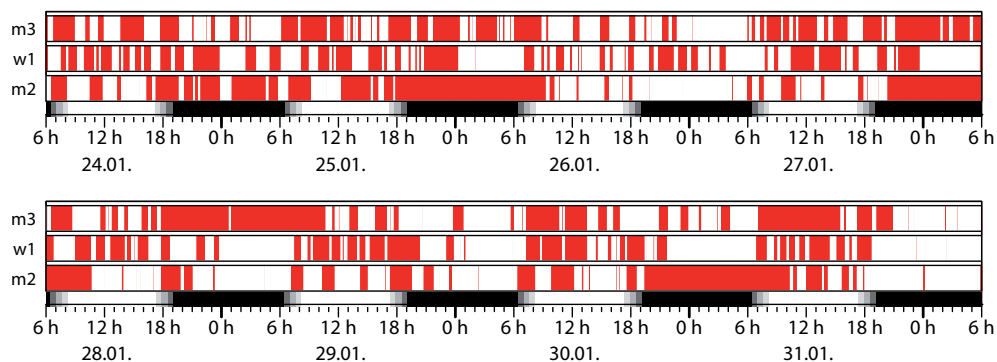


Abb. 11. Aktivitätsmuster von drei Stockenten über 8 Tage (24.–31. Januar 2009). Rot sind Zeiten mit mindestens etwas Aktivität gemäss dem Beschleunigungsmesser, weiss sind Zeiten mit praktisch keiner Aktivität. Im Balken direkt über der Zeitangabe sind Tag (weiss), Nacht (schwarz) und drei Dämmerungsphasen (Graustufen) markiert. – *Activity patterns of three individual Mallards during eight days (24–31 January 2009). Times with at least some activity according to the accelerometer are indicated in red, times without activity in white. Daylight, twilight and night are indicated in the bottom row (white, grey, and black, respectively).*

auch solche fast ganz ohne Aktivität. Die andern beiden Stockenten wechselten in den ersten der gezeigten Tage und Nächte sehr häufig zwischen aktiv und inaktiv, erst etwa ab dem 28. Januar werden mehr oder weniger deutlich abgegrenzte, längere Phasen von Aktivität und Inaktivität beobachtet. Zwischen den Vögeln ist kaum Synchronität auszumachen.

Die Darstellung der mittleren Aktivität pro Stockente und Halbtage lässt keine auffälligen

Muster erkennen (Abb. 12; ohne m1, da dessen Aktivität in der Nacht nicht registriert wurde). Während ein paar Tagen zeigen einzelne Enten zwar ein Alternieren von aktiven und weniger aktiven Halbtagen, solche Muster bestehen aber nie lange. Ähnlich verhält es sich mit der Synchronität zwischen den Vögeln, welche kurzzeitig angedeutet scheint, aber nicht als eigentliche Regel auffällt (wir vergleichen die beobachtete Übereinstimmung der Aktivitäts-

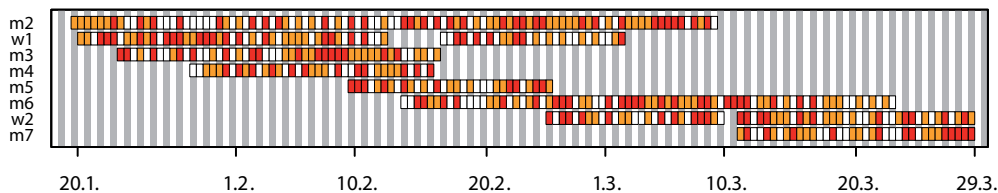


Abb. 12. Aktivitätsstufe von acht Stockenten über die ganze Besenderungszeit. Der Achsenstrich beim Datum markiert den Sonnenaufgang des entsprechenden Tages, die Nächte sind mit vertikalen grauen Balken markiert. Aktivitätswerte während der Dämmerung wurden ignoriert. Pro Individuum und Tageszeit (Tag oder Nacht) sind die 33 % inaktivsten Halbtage weiss, die 33 % aktivsten Halbtage rot und die intermediären Halbtage orange markiert. w2 und m7 waren ein Paar. Mindestens 50 Aktivitätsmessungen pro Halbtage und Individuum. – *Activity on three levels for eight Mallards over the entire study period (excluding the individual m1 followed during December 2008). The date ticks mark the sunrise of the corresponding day, the nights are marked as grey vertical bars. Twilight activity is ignored in this plot. For each individual and day period (daylight or night), the 33 % least active half-days are indicated in white, the 33 % most active half-days in red, and the intermediate half-days in orange. At times, alternating patterns can be seen, but this regularity usually does not last for more than a few days. Synchrony among individuals is not evident most of the time. w2 and m7 were a pair. At least 50 activity bouts measured per individual and half-day.*

stufen, d.h. der Farben in Abb. 12 mit der per Zufall zu erwartenden Übereinstimmung von 33 %: Alle paarweisen χ^2 -Tests sind nicht signifikant, ausser wie nachfolgend beschrieben). Beim Paar (w2 und m7) ist die Übereinstimmung der drei Aktivitätsstufen zwar höher als nach Zufall erwartet (58 %; $\chi^2 = 11,5$, FG = 4, $p = 0,02$), allerdings ist sie vergleichbar mit der Übereinstimmung vor allem des ♀ mit der dritten zu dieser Zeit noch georteten Ente (m6; Übereinstimmung dieses ♂ mit dem ♀ des Paares = 63 %; $\chi^2 = 11,3$, FG = 4, $p = 0,02$; mit dem ♂ des Paares = 42 %; $\chi^2 = 6,2$, FG = 4, $p = 0,19$).

2.3.2. Räumliches Verhalten über mehrere Tage

Zwei Stockenten pendelten täglich zwischen zwei Gebieten und hatten somit über längere Zeit konstante räumliche Verschiebungsmuster und Aufenthaltsorte (Kap. 2.2.2). Die anderen Enten zeigten zwar auch örtliche Vorzugsstellen, aber in der Nutzung dieser Orte zeigte sich kein regelmässiges Muster. Manche Vorzugsstellen wurden für eine gewisse Zeit stärker genutzt, dann wieder weniger oder wurden ganz aufgegeben, andere Stellen wurden mehr oder weniger regelmässig aufgesucht. Teilweise zeigte sich ein Muster ähnlich wie bei den pendelnden Individuen, wenn eine Ente nur zwei (oder wenig mehr) Vorzugsstellen am Tag resp. in der Nacht nutzte. Solche Muster erschienen aber nur vorübergehend, teilweise nur für zwei oder drei Tage, bevor wieder neue Stellen genutzt wurden.

Die Vielfalt der beobachteten Verschiebungen illustrieren wir mit den Daten von drei Stockenten. Im ersten Beispiel (Abb. 13) ist bis Ende Januar kaum ein Muster erkennbar, danach verbrachte die Ente mehrere Tage in einem zuvor nicht genutzten Gebiet (südlich des Sempachersees). Ab dem 6. Februar alternierte der Standort zwischen Tag und Nacht; die Standorte waren rund 2,3 km auseinander und verschoben sich nach drei Tagen leicht: Die Ente verbrachte den Tag am Sempachersee und die Nacht an einem kleinen Bach nördlich davon, analog wie die oben vorgestellten pendelnden Enten. Es folgte wieder eine Phase ohne auffälliges Muster, etwa ab dem 3. März

wurde wieder ein Pendelverhalten über 1,1 km beobachtet. Gesamthaft ist eine Häufung der Verschiebungen während der Dämmerungszeit erkennbar, allerdings mit vielen Ausnahmen.

Eine andere Ente nutzte einen kleineren Raum und zeigte dort ebenfalls für kurze Zeiträume Tag-Nacht-Muster in den Verschiebungen (Abb. 14). Die grün markierte Stelle wurde primär am Tag genutzt, anfänglich allerdings während des ganzen Tages, später dann nur noch für kurze Ausflüge von der blau markierten Stelle am See aus, wo die Ente auch die Nächte verbrachte. An der nördlicheren Stelle verbrachte die Ente die Nacht zwar ebenfalls eher am See und den Tag abseits des Sees, aber hier wurde nach ein paar Tagen die Tagesstelle zum meistbenutzten Ort; den See besuchte die Ente nur noch bei kurzen Ausflügen während der Nacht.

Der dritte hier vorgestellte Vogel zeichnet sich durch mehrfachen Wechsel zwischen den beiden Seeenden und allgemein sehr unstetes Verhalten aus (Abb. 15). Muster sind kaum erkennbar, trotzdem wurden gewisse Orte primär nachts (z.B. die nördliche rot markierte Stelle) oder tagsüber (z.B. die südliche blau markierte Stelle) genutzt. Die Ente suchte in den meisten Nächten eine andere Stelle auf als in der Vornacht.

3. Diskussion

Wir beobachteten eine grosse Variation in der Raumnutzung und der tageszeitlichen Aktivität bei Stockenten. Flexibilität zeigt die Stockente beispielsweise auch im Zugverhalten (Yamaguchi et al. 2008, Sauter et al. 2010, van Toor et al. 2013) oder im Nahrungserwerb (Bauer & Glutz von Blotzheim 1968). Diese generelle Flexibilität im Verhalten ist mutmasslich eine Voraussetzung für die erfolgreiche Besiedlung anthropogen stark genutzter Lebensräume, inklusive dem städtischen Raum (Kozulin 1995, Mason et al. 2006), wo die Stockente auch weiter nördlich überwintern kann als unter natürlichen Bedingungen (Pulliainen 1963, Raitasuo 1964). Grosse individuelle Variation in der Raumnutzung wurde allerdings auch bei der Krickente *Anas crecca* und der Spiess-

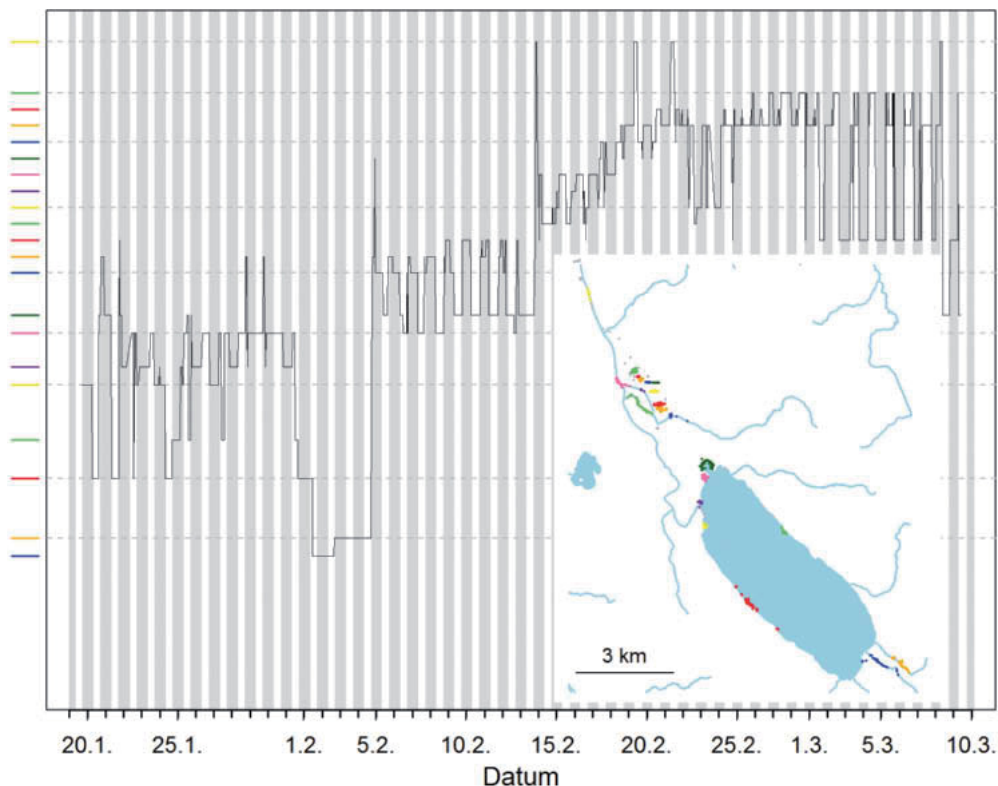


Abb. 13. Raumnutzung (y-Achse) über die Zeit (x-Achse) einer Stockente (m2). Sämtliche Orten sind in der Karte eingezeichnet. Räumliche Cluster sind verschieden eingefärbt, graue Punkte sind die übrigen Feststellungen. In der Grafik sind die Cluster auf der y-Achse etwa gemäss der Süd-Nord-Verteilung aufgetragen und mit der entsprechenden Farbe gekennzeichnet (der Mindestabstand auf der y-Achse zwischen zwei Clustern wurde etwas vergrössert, wenn ein grösserer geografischer Abstand zwischen den Clustern bestand). Die grauen vertikalen Balken markieren die Nächte. Die schwarze Linie zeigt den Aufenthaltsort der Ente über die Zeit. Kartendaten: Bundesamt für Landestopografie. – *Use of space over time by one ♂ Mallard (individual m2). All half-hourly localisations are indicated in the map with spatial clusters recognisable by the colours; grey dots are localisations not assignable to a cluster. The clusters are also indicated on the y-axis of the graph, roughly corresponding to their south-north distribution. Grey vertical bars are the nights. The black line indicates the duck's position over time. Clusters were used by the duck for some time, before the duck gradually shifted to other sites. Short intervals of a regular pattern are mixed with times of no regularity.*

ente *A. acuta* beobachtet (Bregnballe et al. 2009, Legagneux et al. 2009), also bei zwei Arten, die weniger flexibel erscheinen als die Stockente; jedenfalls nutzen sie den anthropogenen Lebensraum weniger ausgeprägt. Individuelle Variation in der Raumnutzung per se erscheint also nicht zwingendermassen mit grosser Anpassungsfähigkeit zu korrelieren, wichtiger ist möglicherweise Flexibilität bei

anderen Verhalten (z.B. Habitatnutzung und Nahrung).

Die auffällige Vielfalt im Verhalten der Stockenten könnte zum Teil ein Abbild der Persönlichkeit dieser Individuen sein. Einen Nachweis von Persönlichkeit stellen unsere Beobachtungsdaten aber nicht dar. Die Grösse des genutzten Raums hängt vom Geschlecht und sicherlich von vielen weiteren Parametern

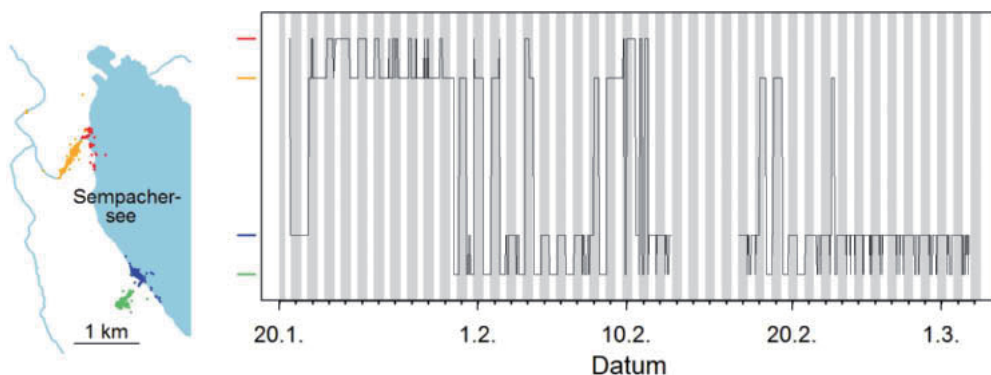


Abb. 14. Analoge Grafik zu Abb. 13 für eine andere Stockente (w1). Vier Vorzugsstellen wurden unterschieden. Kartendaten: Bundesamt für Landestopografie. – *Plot analogous to Fig. 13 but for another individual (w1). Four main locations were differentiated. Regular rhythms are apparent for a few days only before the pattern changed again. E.g. the site coloured green was first used throughout daylight, but later only during short visits from the blue coloured site, which was otherwise often used during the night.*

ab (s. unten); Persönlichkeit ist nur eine der möglichen Einflussgrößen. Analog ist nicht nachgewiesen, dass die pendelnden Enten vom Charakter her eher zu diesem Verhalten neigen als andere Individuen, denn dieses Verhalten könnte auch durch unterschiedliche Umweltbedingungen (Störungen, Nahrungsverfügbarkeit usw.) oder Interaktionen mit anderen Stockenten verursacht worden sein. Guillemain et

al. (2002) haben beispielsweise ebenfalls zwei unterschiedliche tägliche Bewegungsmuster bei Stockenten beobachtet: Die einen Enten blieben ganztags im untersuchten Schutzgebiet, während andere in der Nacht in kleinere Feuchtgebiete wechselten. Eine mögliche Interpretation ist, dass die im Schutzgebiet bleibenden Enten dominant waren und die anderen zur Nahrungsaufnahme an anderen Or-

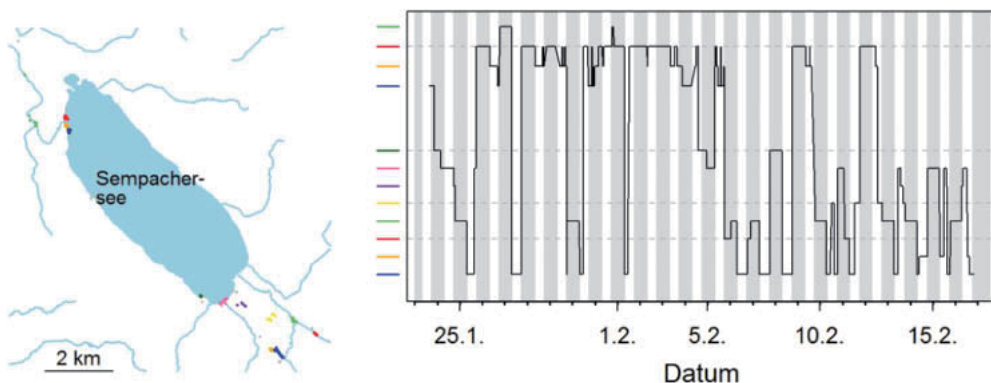


Abb. 15. Analoge Grafik zu Abb. 13 für eine andere Stockente (m3). Zwölf Vorzugsstellen wurden hier unterschieden. Kartendaten: Bundesamt für Landestopografie. – *Plot analogous to Fig. 13 but for another individual (m3). Twelve main locations were differentiated. This ♂ changed many times between the northern and southern end of the lake. Some sites were used mainly at night, others more during daylight.*

ten zwingen, wo sie auch der Jagd ausgesetzt waren. Dominanz könnte wiederum ein Charakteristikum der Persönlichkeit sein, oder aber durch Körpergrösse, Geschlecht oder Ortsansässigkeit (gegenüber Zuzüglern) determiniert sein. Auch wenn unsere Daten also kein eigentlicher Beweis für Persönlichkeit bei der Stockente sind, so sind einige Beobachtungen doch gut damit vereinbar. Interessant ist noch die Frage, ob bei einer sehr flexiblen Art wie der Stockente auch die Persönlichkeit und die Unterschiede zwischen den Persönlichkeiten stärker ausgeprägt sind als bei verwandten Arten, welche eine engere Bandbreite von Verhaltensweisen zeigen. Ein solcher Zusammenhang wäre aber wohl nur mit umfangreichen experimentellen Studien schlüssig zu zeigen.

Unsere Daten (inklusive jener von manuell telemetrierten Individuen) zeigen deutlich, dass sich ♀ weniger stark in der Region bewegen als ♂. Aufgrund der starken Bindung der Paare (Kap. 2.1.2) erwartet man einen Rückgang des genutzten Raums der ♂ mit der Verpaarung. In den Daten ist das nicht klar erkennbar. Allerdings kannten wir den Verpaarungsstatus nicht, und wegen der langen Zeit, über die sich Stockenten verpaaren können (Bauer & Glutz von Blotzheim 1968), ist das Datum selber nur ein sehr ungenaues Mass für den

Verpaarungsstatus. Zusammenfassend können wir feststellen, dass die Grösse des genutzten Raums stark zwischen den Individuen variiert und dass ein Teil der Variation sicherlich auf das Geschlecht zurückzuführen ist. Weitere mögliche Einflussgrössen sind u.a. der Verpaarungsstatus und die Verteilung von Störungen und von Nahrung in der Region sowie die Persönlichkeit.

Weidmann (1956) beobachtete bei halbzahmen Stockenten morgendliche und abendliche Flüge, also zu Zeiten, wenn auch wir mehr Flüge und allgemein mehr Aktivität festgestellt haben (s. auch Winner 1960, Rutschke 1990). Weidmann (1956) fand ähnlich wie wir abwechselnde Aktivitäts- und Ruhephasen, dies allerdings nur in der Nacht. Am Tag ruhten seine Enten bevorzugt zwischen 9 und 11 h (ebenso in Jorde et al. 1984) und nach dem nachmittäglichen Baden nach 14 h. Eine solche Häufung von Inaktivität zu bestimmten Tageszeiten fanden wir nicht. Vielmehr zeigten unsere Stockenten eine grosse Varianz in der Aktivität: Wir beobachteten sowohl Zeiten mit häufigen Wechseln zwischen Aktivität oder Ruhe als auch mehrstündige Phasen permanenter Aktivität oder Ruhe.

Die Möglichkeit der Stockente, ihre Aktivitäten über 24 h am Tag zu verteilen, er-

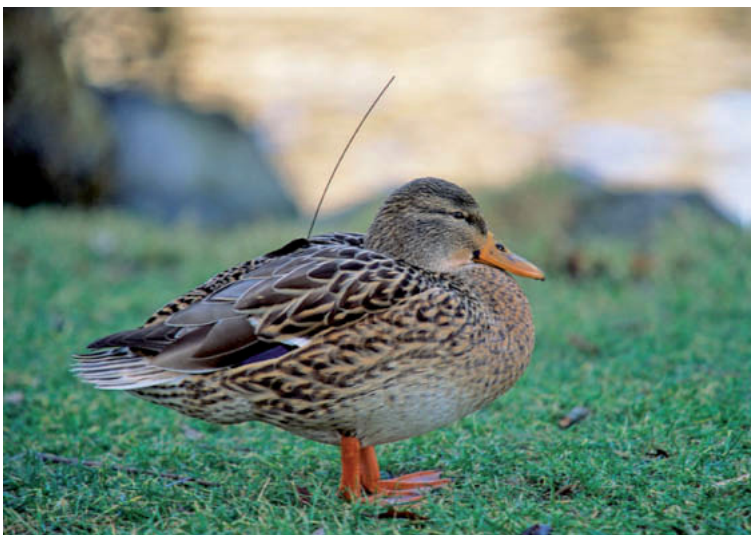


Abb. 16. Eine Stockente mit GPS-Logger und sichtbarer Antenne. Aufnahme E. Rey.
– Mallard with GPS tag and visible antenna.

scheint als ein ausserordentlicher Vorteil gegenüber der Mehrzahl der Vogelarten, die nur entweder tag- oder nachtaktiv sind und damit also sozusagen nur den halben Tag frei gestalten können (abgesehen von saisonaler Nachtaktivität von ansonsten tagaktiven Arten, v.a. Nachtzieher und Nachtsänger; Mukhin et al. 2009, La 2012). Permanent tag- und nachtaktive Vogelarten sind vor allem Vertreter der Gänsevögel (Anseriformes), zu denen auch die Stockente zählt, und der Watvögel (Charadriiformes; Martin 1990). Suter (1982) beobachtete, dass am Bodensee Tafelente *Aythya ferina* und Reiherente *A. fuligula* im Winter tag- und nachtaktiv waren, während die Schellente *Bucephala clangula* fast nur tagaktiv war. Allerdings zeigten Tafel- und Reiherente eine starke Saisonalität mit überwiegender Nachtaktivität im November, welche bis März allmählich in überwiegender Tagaktivität übergang – ein Muster, das unsere Daten für die Stockente nicht zeigen (Abb. 12).

Wichtig ist die tageszeitliche Flexibilität insbesondere für Arten, die an der Meeresküste im Bereich der Gezeiten Nahrung suchen, da die Verfügbarkeit von Nahrung (bei Ebbe) nicht mit den Tageszeiten synchronisiert ist. Nicht nur an der Küste, sondern auch im Binnenland ermöglicht die tageszeitliche Flexibilität, Feinden (inkl. Jagd) oder auch anderen Störungen wie beispielsweise menschlichen Freizeitaktivitäten auszuweichen (McNeil et al. 1992). So sind tageszeitliche Pendelflüge zwischen Nahrungs- und Ruhegebieten oft als Reaktion auf die Jagd beobachtet worden (Thornburg 1973, Kozulin 1995; s. aber auch Tamisier 1976, Paulus 1988). Die Jagd als Ursache für die Pendelflüge bei zweien unserer Stockenten erscheint uns aber eher wenig wahrscheinlich, da im Untersuchungsgebiet nicht viel gejagt wird. Mögliche andere Ursachen, warum sich diese zwei Enten nachts im Wauwilermoos, tags aber am Sempachersee aufhielten, sind Störungen durch Freizeitaktivitäten (Spaziergänger, Hundehalter usw. im Wauwilermoos), oder sie suchten an den zwei Orten unterschiedliche Nahrung oder soziale Interaktionen.

Ein Manko der von uns angewendeten Methode ist, dass wir keine Information über die sozialen Interaktionen der beobachteten Enten

haben. So kennen wir den Verpaarungsstatus unserer Enten nicht, ausser natürlich für das beobachtete Paar. Dieses hatte den kleinsten Aktionsradius aller neun Enten. Ob Enten mit besonders grossem Aktionsradius Singles auf der Suche nach einem Partner waren, wissen wir nicht; allerdings sind im Winter die meisten Stockenten bereits verpaart (Bezzel 1959). Wir wissen auch nicht, wie oft und wann eine Ente alleine oder in einer Gruppe unterwegs war. Da bekannt ist, dass Stockenten im Winter oft in Gruppen leben, widerspiegeln die räumlichen Verschiebungen wohl oftmals nicht die Entscheidung des Individuums, sondern der Gruppe. Zudem sind die Enten, die für die Besenderung gefangen werden konnten, insbesondere bezüglich der Persönlichkeit möglicherweise eine nicht repräsentative Stichprobe der in der Region anwesenden Stockenten, wenn gewisse Individuen besonders «mutig» sind und daher eher bereit sind, sich den Fallen zu nähern, während «scheuere» Vögel schlechter gefangen werden können. Gibt es einen solchen selektiven Fangeffekt, würde man allerdings in der gesamten Stockentenpopulation eine noch grössere Heterogenität im Verhalten erwarten als wir in unserer Stichprobe beobachtet haben.

Als Glücksfall kann man den Fang des Paares bezeichnen (Abb. 6), denn es gibt wohl keine vergleichbar detaillierte und permanente Beobachtung der Raumnutzung eines Stockentenpaares über mehrere Tage. Weidmann (1959) beobachtete an halbzahmen, aber frei fliegenden Stockenten, dass Paare viel öfter, länger und dichter beisammen sind als andere Mitglieder des Schwarms, und dass Baden und Schlafen besonders gut synchronisiert waren. Letzteres können wir mit unserer Methodik so nicht bestätigen. Wohl war die mittlere Aktivität der Partner pro Halbtage ähnlicher als per Zufall erwartet würde, die Ähnlichkeit war aber vergleichbar mit jener zu einer dritten Ente zur gleichen Zeit. Diese hielt sich oft in derselben Gegend wie das Paar auf, die drei Enten gehörten vermutlich zumindest zeitweise zur selben Gruppe. Die Synchronisation der Aktivitäten auf der groben Auflösung, die wir hier präsentieren (Halbtagesmittel), scheint also eher durch ein ähnliches Raum-Zeit-Ver-

halten zustande gekommen zu sein als durch die Paarbindung.

Weidmann (1959) schildert zwei Beobachtungen von Konrad Lorenz, wonach einmal das ♀, einmal das ♂ nach einer Trennung vom Partner diesen stundenlang am Ort suchte, an dem sie sich getrennt hatten. Schliesslich flog der suchende Vogel weg. Diese Schilderung passt sehr gut zu unserer Beobachtung des ♂, als es vermutlich sein ♀ suchte (Abb. 7). Heinroth (1911) beschreibt, dass verpaarte Stockenten den Partner optisch und, auf grössere Distanz, akustisch erkennen. Daraus kann man vermuten, dass sich getrennte Partner durch Rufen wiederfinden können, möglicherweise indem ein Partner im Flug rufend die Gegend absucht und, einmal in Rufnähe, Antwort vom Partner erhält.

Wir beobachteten, dass die Enten temporäre Vorzugsstellen nutzten. Nach ein paar Tagen wurden solche Stellen allmählich aufgegeben und allenfalls später wieder aufgesucht. Eine naheliegende Hypothese ist, dass an diesen Stellen das Nahrungsangebot allmählich zurückging. Dies ist besonders gut möglich für Felder mit Ernteresten, die von einem Stockentenschwarm entdeckt und dann für eine bestimmte Zeit genutzt werden, bis andere Standorte attraktiver werden. Eine alternative Erklärung ist, dass Prädatoren auf die regelmässig anwesenden Enten aufmerksam werden und die äsenden Enten vermehrt stören. Thomas (1981) beobachtete die Nutzung von Feldern durch Stockenten, Spiessenten und Pfeifenten *Anas penelope* im Winter und stellte fest, dass sie 69 % der Felder für maximal eine Woche nutzten, 25 % für eine bis vier Wochen und den Rest für bis zu sechs Wochen. Auch Bossenmair & Marshall (1958) beschreiben, wie Stock- und Spiessententrupps neue nahrungsreiche Felder entdecken und danach für eine gewisse Zeit immer wieder aufsuchen.

Dank. Die Feldstudie wurde im Zusammenhang mit Fragestellungen zur Vogelgrippe durch das Bundesamt für Veterinärwesen BVET, Bern, angeregt und finanziert. Wir bedanken uns bei Josef Hofer für den Fang der Enten am Sempachersee und bei unseren Feldhelfern Stefan Felder, Emmanuel Rey und Daniel Wili. David Rodrigues, Andreas Schmidt, Doris Matthes, Wolfgang Fiedler, Martin Gruebler, Beat

Naef-Daenzer, Vreni Mattmann und Dieter Peter haben uns bezüglich Fang, Handhabung und Besenderung der Stockenten beraten. Jérôme Guélat und Gabriele Hilke assistierten uns bei GIS-Fragen, und Valentin Amrhein, Benjamin Homberger, Verena Keller, Peter Knaus und Christian Marti gaben wertvolle Rückmeldungen zum Manuskript.

Zusammenfassung

Neun im Alpenvorland überwinternde Stockenten *Anas platyrhynchos* wurden mit GPS-Loggern mit Bewegungsmelder ausgerüstet. Halbstündlich wurde der Aufenthaltsort registriert, und aus den Daten des Bewegungsmelders konnte die Ente alle 2–5 min als aktiv oder inaktiv klassiert werden. Wir beobachteten grosse Unterschiede im Verhalten zwischen den Individuen, vor allem in der Raumnutzung innerhalb unseres Studiengebiets von etwa 20 × 20 km. Zwei Individuen pendelten regelmässig 8 km zwischen einer Tages- und einer Nachtstelle. Die meisten Individuen zeigten eine temporäre Präferenz für gewisse Stellen, bevor diese wieder aufgegeben und andere Stellen bevorzugt wurden. Möglicherweise widerspiegelt dies zum Teil die Erschöpfung einer Nahrungsquelle durch einen Entenschwarm, z.B. auf einem Feld. Eine Ente wurde beobachtet, als sie zwischen 4 und 17 h kontinuierlich einen kleinen Bach hochschwamm. Der Aktivitätslevel der Enten zeigte zwar einen ziemlich konstanten Tagesgang mit besonders viel Aktivität während der Dämmerungszeit, im Detail variierte die Aktivität aber stark, sowohl innerhalb wie auch zwischen den Individuen. Unsere Beobachtungen verdeutlichen die grosse Flexibilität der Stockente, und gewisse Beobachtungen sind möglicherweise Ausdruck der verschiedenen Persönlichkeiten der Enten. Schliesslich beobachteten wir ein Paar; die zwei Enten blieben meist nahe beieinander mit Ausnahme von wenigen Trennungen während der Nacht. In einem Fall flog das ♂ in verschiedene Richtungen und suchte anscheinend das ♀ während mehrerer Stunden, bevor die zwei Enten wieder vereint waren.

Literatur

- BAUER, K. M. & U. N. GLUTZ VON BLOTZHEIM (1968): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bd. 2, Anseriformes (1. Teil). Akademische Verlagsgesellschaft, Frankfurt a.M. (Stockente: S. 373–448)
- BEZZEL, E. (1959): Beiträge zur Biologie der Geschlechter bei Entenvögeln. Anz. Ornithol. Ges. Bayern 5: 269–355.
- BOSENMAIR, E. F. & W. H. MARSHALL (1958): Field-feeding by waterfowl in southwestern Manitoba. Wildl. Monogr. 1: 1–32.
- BREGNBALLE, T., U. D. ANDERSON, P. CLAUSEN, P. A. KJAER & A. D. FOX (2009): Habitat use and home range size of autumn staging radio-marked Teal *Anas crecca* at Ulvshale-Nyord, Denmark. Wild-

- fowl, Special Issue 2: 100–114.
- BROWN, C., F. BURGESS & V. A. BRAITHWAITE (2007): Heritable and experiential effects of boldness in a tropical poeciliid. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 62: 237–243.
- DALL, S. R. X., A. M. BELL, D. I. BOLNICK & W. RATNIEKS (2012): An evolutionary ecology of individual differences. *Ecol. Lett.* 15: 1189–1198.
- DINGEMANSE, N. J. & D. RÉALE (2005): Natural selection and animal personality. *Behaviour* 142: 1159–1184.
- GREENBERG, R. (2003): The role of neophobia and neophilia in the development of innovative behaviour of birds. S. 175–196 in: S. N. READER & K. N. LALAND (eds): *Animal innovation*. Oxford University Press, New York.
- GUILLEMMAIN, M., H. FRITZ & P. DUNCAN (2002): The importance of protected areas as nocturnal feeding grounds for dabbling ducks wintering in western France. *Biol. Conserv.* 103: 183–198.
- HEINROTH, O. (1911): Beiträge zur Biologie, namentlich Ethologie und Psychologie der Anatiden. *Verh. 5. internat. ornithol. Kongr. Berlin, 1910*: 589–702.
- HOFER, J., P. KORNER-NIEVERGELT & F. KORNER-NIEVERGELT (2010): Auftreten und Herkunft der Wasservögel am Sempachersee. *Ornithol. Beob., Beiheft* 11.
- JORDE, D. G., G. L. KRAPU, R. D. CRAWFORD & M. A. HAY (1984): Effects of weather on habitat selection and behavior of mallards wintering in Nebraska. *Condor* 86: 258–265.
- KOZULIN, A. (1995): Ecology of Mallards *Anas platyrhynchos* wintering in low temperatures conditions in Belarus. *Acta Ornithol.* 30: 125–134.
- LA, V. T. (2012): Diurnal and nocturnal birds vocalize at night: A review. *Condor* 114: 245–257.
- LEGAGNEUX, P., C. BLAIZE, F. LATRAUBE, J. GAUTIER & V. BRETAGNOLLE (2009): Variation in home-range size and movements of wintering dabbling ducks. *J. Ornithol.* 150: 183–193.
- LIKER, A. & V. BOKONY (2009): Larger groups are more successful in innovative problem solving in house sparrows. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 106: 7893–7898.
- MADSEN, J. & A. D. FOX (1995): Impacts of hunting disturbance on waterbirds – a review. *Wildl. Biol.* 1: 193–207.
- MARTIN, G. R. (1990): *Birds by night*. Poyser, London.
- MARTIN, L. B. & L. FITZGERALD (2005): A taste for novelty in invading house sparrows *Passer domesticus*. *Behav. Ecol.* 16: 702–707.
- MASON, C. F., T. A. HOFMANN & S. M. MACDONALD (2006): The winter bird community of river corridors in eastern England in relation to habitat variables. *Ornis Fenn.* 83: 73–85.
- MCNEIL, R., P. DRAPEAU & J. D. GROSS-CUSTARD (1992): The occurrence and adaptive significance of nocturnal habits in waterfowl. *Biol. Rev.* 67: 381–419.
- MUKHIN, A., V. GRINKEVICH & B. HELM (2009): Under the cover of darkness: nocturnal life of diurnal birds. *J. Biol. Rhythms* 24: 225–231.
- NATHAN, R., O. SPIEGEL, S. FORTMANN-ROE, R. HAREL, M. WIKELSKI & W. M. GETZ (2012): Using tri-axial acceleration data to identify behavioral modes of free-ranging animals: general concepts and tools illustrated for griffon vultures. *J. Exp. Biol.* 215: 986–996.
- PAULUS, S. L. (1988): Time-activity budgets of non-breeding Anatidae: a review. S. 135–152 in: L. WENNERBERG (ed.): *Waterfowl in winter*. University of Minnesota, Minneapolis.
- PULLIAINEN, E. (1963): On the history, ecology and ethology of the Mallards (*Anas platyrhynchos* L.) overwintering in Finland. *Ornis Fenn.* 2: 45–65.
- R Development Core Team (2011): R: A language and environment for statistical computing. www.R-project.org. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- RAITASUO, K. (1964): Social behaviour of the mallard, *Anas platyrhynchos*, in the course of the annual cycle. *Pap. Game Res.* 24: 1–72.
- ROSHIER, D. A., N. I. KLOMP & M. ASMUS (2006): Movements of a nomadic waterfowl, Grey Teal, *Anas gracilis*, across inland Australia – results from satellite telemetry spanning fifteen months. *Ardea* 94: 460–475.
- RUTSCHKE, E. (1990): *Die Wildenten Europas*. Aula, Wiesbaden.
- SAUTER, A., P. KORNER, W. FIEDLER & L. JENNI (2012): Individual behavioural variability of an ecological generalist: activity patterns and local movements of Mallards *Anas platyrhynchos* in winter. *J. Ornithol.* 153: 713–726.
- SAUTER, A., F. KORNER-NIEVERGELT & L. JENNI (2010): Evidence of climate change effects on within-winter movements of European Mallards *Anas platyrhynchos*. *Ibis* 152: 600–609.
- SHEPARD, E. L., R. P. WILSON, F. QUINTANA, A. GOMEZ LAICH, N. LIEBSCH, D. A. ALBAREDA, L. G. HALSEY, A. GLEISS, D. T. MORGAN, A. E. MYERS, C. NEWMAN & D. W. MACDONALD (2008): Identification of animal movement patterns using tri-axial accelerometry. *Endangered Spec. Res.* 10: 47–60.
- SIH, A., A. BELL & J. C. JOHNSON (2013): Behavioural syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends Ecol. Evol.* 19: 372–378.
- STAMPS, J. & T. G. G. GROOTHUIS (2013): The development of animal personality: relevance, concepts and perspectives. *Biol. Rev.* 85: 301–325.
- SUTER, W. (1982): Vergleichende Nahrungsökologie von überwinternden Tauchenten (*Bucephala, Aythya*) und Blässhuhn (*Fulica atra*) am Untersee-Ende/Hochrhein (Bodensee). *Ornithol. Beob.* 79: 225–254.
- TAMISIER, A. (1976): Diurnal activities of Green-winged Teal and Pintail wintering in Louisiana. *Wildfowl* 27: 19–32.
- THOMAS, G. J. (1981): Field feeding by dabbling ducks around the Ouse Washes, England. *Wildfowl* 32: 69–78.

- THORNBURG, D. D. (1973): Diving duck movements on Keokuk Pool, Mississippi river. *J. Wildl. Manage.* 37: 382–389.
- VAN TOOR, M. L., A. HEDENSTRÖM, J. WALDENSTRÖM, W. FIEDLER, R. A. HOLLAND, K. THORUP & M. WIKELSKI (2013): Flexibility of continental navigation and migration in European Mallards. *PLoS ONE* 8: e72629, DOI: 10.1371/journal.pone.0072629.
- WEIDMANN, U. (1956): Verhaltensstudien an der Stockente (*Anas platyrhynchos* L.). I. Das Aktionssystem. *Z. Tierpsychol.* 13: 208–271.
- WILSON, R. P., E. L. SHEPARD & N. LIEBSCH (2008): Prying into the intimate details of animal lives: use of a daily diary on animals. *Endangered Spec. Res.* 4: 123–137.
- WINNER, R. W. (1960): Fall and winter movements of Black and Mallard Ducks. *J. Wildl. Manage.* 24: 332–335.
- WOLF, M. & F. J. WEISSING (2012): Animal personalities: consequences for ecology and evolution. *Trends Ecol. Evol.* 27: 452–461.
- YAMAGUCHI, N., E. HIRAOKA, M. FUJITA, N. HIJIKATA, M. UETA, K. TAKAGI, S. KONNO, M. OKUYAMA, Y. WATANABE, Y. OSA, E. MORISHITA, K. TOKITA, K. UMADA, G. FUJITA & H. HIGUCHI (2008): Spring migration routes of Mallards (*Anas platyrhynchos*) that winter in Japan, determined from satellite telemetry. *Zool. Sci.* 25: 875–881.

Manuskript eingegangen 27. März 2014

Bereinigte Fassung angenommen 30. April 2015