

Aus dem Fachbereich Biologie der Universität Osnabrück

Synchrones Tauchen von Kragenenten (*Histrionicus histrionicus*) an der Küste des Ochotskischen Meeres (Ferner Osten Russlands)

Hans-Heiner Bergmann, Wiltraud Engländer & Heinz Düttmann

Diving synchrony of Pacific Harlequin ducks *Histrionicus histrionicus* at the Ochotskian sea coast, Russian Far East - Harlequin ducks were observed during the breeding and subsequent moulting period, 1995, at the Pacific coast of eastern Siberia, in Babushkina bay, in the Ochotskian Sea, 150 km east of Magadan. Group size during foraging ranged from 2 to more than 30 birds. Within groups the birds showed synchronous diving: Mostly all ducks disappeared from the surface at the same time interval of 10 seconds. When swimming in a line, diving started with the first bird in line, often a female, the others followed closely according to their position in the line. After surfacing, the birds gathered forming a line or an irregular formation before they synchronously dived again. Diving synchrony depended on bird distance to the nearest neighbour in sight. Diving synchrony was negatively correlated with group size. From both grouping behaviour and observations of predator avoidance, we conclude that synchronous diving in Pacific Harlequins is an adaptation to underwater predation pressure by seals.

Keywords: Harlequin duck, *Histrionicus histrionicus*, foraging, synchronous diving, seals, predation

Hans-Heiner B e r g m a n n , Landstr. 44, D-34454 Bad Arolsen,
bergmannhh@web.de

Wiltraud E n g l ä n d e r , Richard-Strauß-Str. 12, A-5020 Salzburg,
w.englaender@a1.net

Heinz D ü t t m a n n , Am Bleißmer 25, D-31683 Obernkirchen,
heinz.duettmann@freenet.de

1. Einleitung

Tauchenten wechseln während ihres Nahrungserwerbs zwischen zwei Medien hin und her: Um Nahrung zu gewinnen, halten sie sich meist unter Wasser auf; um zu atmen, ihr Gefieder zu pflegen und auszuruhen, den Platz zu wechseln und für sonstiges Verhalten schwimmen sie an der Oberfläche oder fliegen davon. Diese Lebensweise erzwingt eine Reihe von Anpassungen: Das Federkleid ist aufgrund seiner Struktur wasserabweisend (vgl. RIJKE 1969). Die caudal ansetzenden Beine erleichtern in Verbindung mit den Schwimmhäuten der Zehen den Vortrieb unter Wasser (LOVVORN & JONES 1991) und an der Wasseroberfläche. Die Ausstattung mit Rezeptoren an der Schnabelspitze ermöglicht eine effektive Nahrungssuche am Gewässergrund (KOOLOOS et al. 1989). Tauchenten sind als Gruppe Nahrungsgeneralisten, deren Angehörige unterschiedlichste Nahrungsqualitäten nutzen, von Unterwasserpflanzen über wassergebundene Insekten, Crustaceen, Mollusken bis hin zu Fischen und Fischlaich (MADSEN 1954, NILSSON 1969, DE LEEUW 1997).

Auch die zirkumpolar lückenhaft verbreitete Kragente nutzt ein variables Nahrungsspektrum (vgl. SAUR & HOLTMANN 2001, RODWAY 1998, FISCHER & GRIFFIN 2000, RODWAY & COOKE 2002). Kragenten sind Tauchenten, die sich die meiste Zeit des Jahres in Gruppen an der Meeresküste aufhalten (ANDREEV & KONDRATIEV 2001, GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER 1969, TURBAK 1997). Dabei stellt sich generell die Frage, welche Vorteile und Nachteile ihnen aus der Gruppenbildung entstehen. Auffällig ist besonders das gemeinsame Tauchen von Kragentengruppen während des Nahrungserwerbs an der Küste. In dieser Untersuchung analysieren wir dieses gemeinschaftliche Tauchen nach Beobachtungen während der Brut- und der Mauserzeit. Aus der Analyse und aus zusätzlichen Beobachtungen zur Feindsituation sollen Kriterien für das funktionelle Verständnis des Gruppentauchens gewonnen werden.

2. Was ist Tauchsynchronie?

Bei einem zeitlich zufällig verteilten Abtauchen der Individuen einer größeren Gruppe wären theoretisch immer gleich viele Vögel an der Wasseroberfläche anzutreffen, und dementsprechend wäre auch jederzeit eine statistisch konstante Zahl unter Wasser. Man würde nie den gesamten Trupp an der Oberfläche sehen. Das synchrone Tauchen einer Gruppe lässt sich so definieren, dass für eine bestimmte Zeit kein einziger Vogel an der Oberfläche schwimmend zu sehen ist und zu einem anderen Zeitpunkt alle Mitglieder einer Gruppe gleichzeitig sichtbar sind. Wenn man in gegebenen zeitlichen Abständen, das heißt mit einem durchlaufenden Zeittakt, jeweils die an der Oberfläche sichtbaren Vögel auszählt, erfasst man sowohl das Wegtauchen als auch das Auftauchen. Dies ermöglicht, Messgrößen für die Tauchsynchronie zu gewinnen: Den Zeitanteil (in Form des Prozentanteils von Zeittakten), in dem alle Individuen an der Wasseroberfläche

bzw. weggetaucht sind. Da jedoch am Ende einer Tauchserie oder auch zwischendurch alle Vögel ohnehin auf der Oberfläche sichtbar sind, wenn sie rasten und gemeinsam fortschwimmen, ist der Zustand „alle aufgetaucht“ nicht typisch für gemeinsames Tauchen. Wir betrachten also nur den Zeitanteil von „alle weggetaucht“ als Messgröße für die Tauchsynchronie einer Gruppe. Diese restriktive Definition darf aber nicht darüber hinweg täuschen, dass die Tauchsynchronie auch als relatives Phänomen auftritt: Es sind mehr oder weniger viele Enten auf der Wasseroberfläche sichtbar, und dies sogar häufig in einem sich periodisch wiederholenden Wechsel. In jedem Fall muss die Gruppengröße berücksichtigt werden.

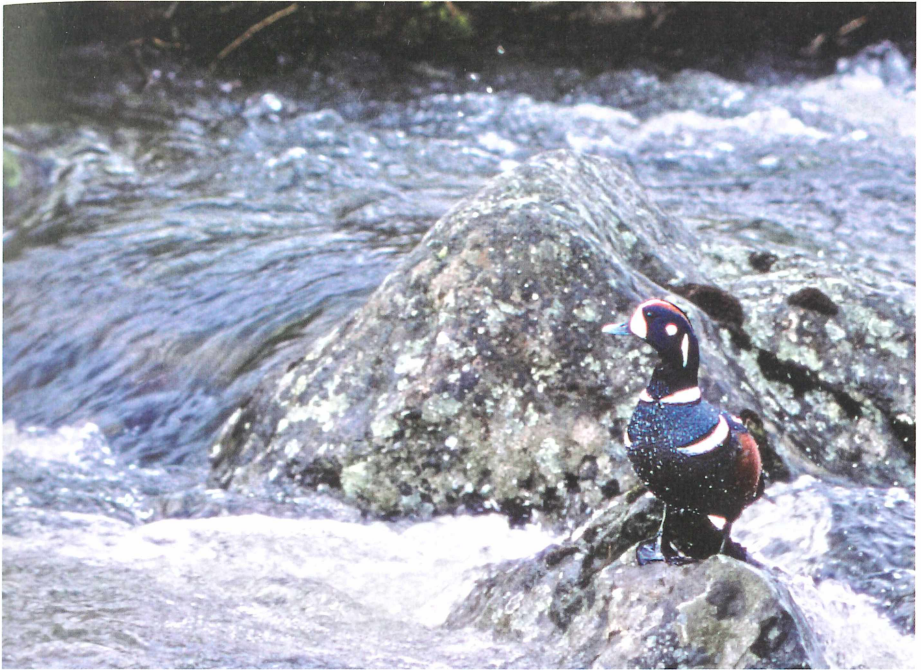


Abb. 1 Männliche Kragente im Prachtkleid im Malkatschan-Bach, an der Babushkinabucht, Ferner Osten Russlands. Aufn. Dr. W. GATTER, Juni 1995.

3. Zur Ökologie der pazifischen Kragente

Da über die Kragente im Fernen Osten der Alten Welt relativ wenig bekannt ist und unsere allgemeinen Beobachtungen nicht in leicht zugänglicher Form publiziert sind (ANDREEV & BERGMANN 2001), soll hier eine kurze Zusammenstellung von Ergebnissen

eingeschoben werden, die für das Verständnis der Ökologie dieser Population und des Tauchverhaltens von Bedeutung sind.

3.1 Kragenenten in ihren Lebensräumen

Die Kragenente lebt an der felsigen Küste des Ochotskischen Meeres im Fernen Osten Russlands die meiste Zeit des Jahres in Gruppen (TODD 1979, HOLTSMANN et al. 2001). Nur während der kurzen Brutzeit sondern sich die Paare ab, und die Weibchen suchen sich landeinwärts in Fluss- und Bachtälern einen Brutplatz. Auch nicht-brütende Paare und Einzelvögel wechseln zeitweise in den Süßwasserlebensraum. Hier treten innerartliche Aggression und Territorialität auf (TODD 1979). Die männlichen Partner begleiten die brütenden Partnerinnen flussaufwärts, was im Untersuchungsgebiet ab Mitte Juni bis Anfang Juli 1995 beobachtet wurde (Abb. 1), oder warten an der Küste auf die Weibchen. Nach dem 4. Juli wurden im Untersuchungsgebiet keine Männchen mehr an den Fließgewässern gesehen. Man kann sie danach schon sehr bald, noch im Prachtkleid, in reinen oder fast reinen Erpelgruppen an der Küste antreffen. Die Weibchen verbringen dann einen Teil ihrer Zeit noch am Fluss, kommen aber auch während der Brutpausen regelmäßig ans Meer herunter, um dort Gefiederpflege zu treiben und Nahrung zu suchen. Ein mit Sender markiertes Weibchen hielt sich bis zum 28. Juni täglich 214 bis 240 Minuten am Meer auf ($n = 4$), vom 30.6. bis 13.7. waren es kürzere Besuche von nur 13 bis 43 Minuten ($n = 10$). Ähnliche Daten liegen von anderen Brutweibchen vor. Für alle gilt: Sie verließen ihr Nest nur einmal innerhalb von 24 Stunden; dies geschah in 78 % der erfassten Fälle ($n = 27$) am Abend zwischen 19 und 22 Uhr Ortszeit.

Im Litoral bevorzugen die Vögel meist die Zone der auslaufenden Wellen mit raschen Wasserbewegungen. Bei einem größeren Abstand von der Strandlinie lassen sie sich von den Wellen tragen, sind sie näher am Strand, tauchen sie entweder durch die sich überschlagende Welle hindurch oder lassen sich von ihr zuerst tragen und springen darüber hinweg, kurz bevor sich der Wellenkamm überschlägt. Nur bei sehr starkem Wellengang meiden sie die Zone unmittelbar am Strand und versammeln sich weiter draußen auf dem offenen Wasser. Wenn sie von der Wasseroberfläche zur Nahrungssuche abtauchen, spreizen sie die Flügel ab, so dass der erhobene, ebenfalls leicht gespreizte Schwanz und die beiden Flügelspitzen als letztes zu sehen sind (Abb. 2). Ob sie sich unter Wasser flügeltauchend fortbewegen, war nicht zu erkennen.

Auch in Fluss und Bach halten sich die Vögel vorzugsweise in schnell bewegtem Wasser auf. Kotanalysen von Kragenenten im Süßwasserbiotop ergaben als Nahrung vor allem Larven von Trichopteren und Plecopteren (SAUR & HOLTSMANN 2001). An dem Flüsschen Srednaja, das benachbart zum Untersuchungsgebiet in die Babushkinabucht mündet, sind am Ende der Brutzeit am 10.8.1995 kleine Gruppen noch flugfähiger Individuen festgestellt worden, außerdem eine Ente mit Küken, die sich dort wahrscheinlich vom Laich der aufsteigenden Lachse ernährten.



Abb. 2 Drei Kragenenten an der Küste, zwei davon vor der Küstenlinie schwimmend, eine taucht weg. 28.7.1995, Babushkina-Bucht. Aufn. H.-H. BERGMANN

Die Erpel beginnen frühzeitig mit ihrer Brutmauser und legen ihr Schlichtkleid an, bevor sie das Großgefieder des Flügels austauschen. Auch während der Mauser halten sie – eventuell gemeinsam mit Weibchen und Jungvögeln – in Gruppen zusammen (Abb. 3). Da die Vögel hauptsächlich in unmittelbarer Nähe der Küstenlinie (geschätzt 5 bis 50 m entfernt) nach Nahrung tauchen, kann man sie vom Strand aus gut beobachten. Das Sublitoral enthält ausgedehnte Bestände von Braunalgen der Gattung *Laminaria*. Der Tidenhub variiert zwischen 0,9 und 4,1 m. Aus Kotproben wurden hier als Nahrung der Enten vorwiegend Amphipoden und andere kleine Krebstiere nachgewiesen, gelegentlich auch weitere Wirbellose und kleine Fische des Litorals oder des Küstenpelagials (SAUR & HOLTSMANN 2001).

3.2 Kragenenten als Tauchenten

Während sie im Flachwasser der Bäche und Flüsse vorwiegend gründelnd Nahrung suchen, müssen sie an der offenen Küste meist tauchen. Nur wenn sie sich von einem kurzfristig auftretenden Angebot von Makro-Plankton an der Wasseroberfläche ernähren können, gehen sie auch auf dem Meer zum Gründeln oder Seihen über. Für die



Abb. 3 Schar von knapp 30 männlichen Kragenenten im Prachtkleid. Auch in solchen Gruppen wird synchron getaucht, wobei sich nicht immer alle Individuen beteiligen (relative Synchronie). 22.6.1995, Babushkina-Bucht. Aufn. H.-H. BERGMANN



Abb. 4 Weibliche Kragenente mit Ring und Senderantenne, 28.7.1995, Manbytschan-Bach nahe Brutplatz. Aufn. H.-H. BERGMANN

Tauchgänge an der Küste ergab sich insgesamt eine mittlere Tauchdauer von 27,5 s ($n = 322$). In diesen Mittelwert sind Männchen ebenso wie brütende und nicht-brütende Weibchen eingeschlossen. Der kürzeste gemessene Tauchgang bei einem Weibchen dauerte 8 s, der längste bei einem Männchen 46 s. Die Werte für die einzelnen Klassen wurden auch getrennt ausgewertet: Für die Männchen ergab sich ein Durchschnittswert von $27,8 \pm 7,0$ s ($n = 111$), für die brütenden Weibchen ein Wert von $26,6 \pm 5,1$ s ($n = 117$) und für die nicht-brütenden Weibchen ein Durchschnitt von $28,2 \pm 6,4$ s ($n = 94$). Ungeachtet dieser Übereinstimmung in der Tauchdauer (MANN-WHITNEY U-Tests, n. s. für paarweise Vergleiche) verbrachten die Nahrung suchenden Brutweibchen 32,2 % der Zeit tauchend, die Männchen (18,4 %) und die Nichtbrüter unter den Weibchen (18,7 %) jedoch deutlich weniger. Der Unterschied zwischen den brütenden Weibchen und den beiden anderen Klassen (gepoolt) ist hoch signifikant (χ^2 -Test, $p < 0,001$). Daraus ergibt sich: Die Brutweibchen tauchten in der Zeit ihrer Anwesenheit auf dem Meer zwar gleich lang wie die anderen Vögel, aber mit kürzeren Pausen, das heißt häufiger.

4. Untersuchungsgebiet, Material und Methoden

4.1 Untersuchungsgebiet

Alle Untersuchungen zum Tauchverhalten fanden in der Zeit vom 15. Juni bis 15. August 1995 in der südostexponierten Babushkinabucht in der Mitte der Koni-Pyagin-Halbinsel im Ochotskischen Meer (Pazifik), etwa 150 km östlich der Hafenstadt Magadan statt. Die Beobachtungen konzentrierten sich auf den Bereich vor der Mündung des Flüsschens Manbytschan, wo sich die Vögel bevorzugt aufhielten. Weitere Beobachtungen fanden am Manbytschan selbst statt (siehe auch BERGMANN & ENGLÄNDER 2012).

4.2 Sender und Besenderung

Um die Raum-, Zeit- und Habitatnutzung der Vögel, besonders auch ihre Brutökologie und Tauchstrategie kennen zu lernen, haben wir einige Vögel besendert. 9 Vögel, die den Fluss Manbytschan in der Abenddämmerung oder nachts in niedriger Höhe aufwärts flogen, um dort ihre Brutplätze aufzusuchen, wurden mit Hilfe von Japannetzen über dem Wasser gefangen, danach beringt und mit terrestrischen Telemetrie-Sendern markiert, die auf die zentralen Schwanzfedern von dorsal aufgeklebt wurden (Abb. 4). Brütende Weibchen konnten beim Fang an ihrem ausgeprägten Brutfleck identifiziert werden. Weitere Details zur Besenderung siehe HOLTSMANN et al. (2001). Zusätzlich wurden auch zwei nicht-brütende Weibchen (ohne Brutfleck) sowie ein flussaufwärts fliegendes Männchen gefangen und besendert. Da alle am Manbytschan brütenden Weibchen ($n = 6$) gefangen und markiert wurden, konnten anschließend auch an der Küste in der Umgebung der Manbytschan-Mündung tauchende weibliche Enten jeweils als Brütererinnen oder Nichtbrüterinnen identifiziert werden.

4.3 Untersuchungen zum Tauchen und zur Datenbehandlung

Tauchzeiten wurden mit digitalen Stoppuhren gemessen und direkt notiert. Um die Synchronie des Tauchens zu erfassen, haben wir nach dem akustischen Takt eines digitalen Zeitgebers in bestimmten Zeitabständen notiert, wie viele Enten des beobachteten Trupps im Augenblick des Zeittakts an der Wasseroberfläche zu sehen waren (Zeittakt-Verfahren, instantaneous sampling, s. z. B. ALTMANN 1974, NAGUIB 2006). Dabei hat jeweils ein Beobachter die Zahl der sichtbaren Vögel erfasst, ein zweiter die Angaben des Beobachters protokolliert. Anfangs traten vor allem kleine Gruppen auf, die wir mit einem 5-Sekundentakt leicht erfassen konnten. Später waren größere Trupps beteiligt. Ab Anfang August 1995 haben wir daher alle Trupps mit einem 10-Sekundentakt protokolliert. In der Auswertung wurden die Protokolle mit 5- und mit 10-Sekundentakt zunächst getrennt gehandhabt, später gepoolt.

Um die Berechtigung dieses Verfahrens zu untersuchen, wurden die Synchroniewerte bei Gruppengrößen von 4 bis 12 Tieren verglichen, da diese Gruppengrößen in beiden Takteinheiten auftraten. Da die Daten nicht normal verteilt sind, wurde ein U-Test nach MANN-WHITNEY durchgeführt; die Prozentwerte wurden zuvor arc-sin-wurzeltransformiert. Im Ergebnis zeigte sich, dass es zwischen den beiden Taktgruppen keinen Unterschied gibt ($n = 16$ und 5 ; $U = 29,0$; $p = 0,398$). Um für die folgende Behandlung Normalverteilung zu erreichen, wurden die Individuenzahlen in den Trupps und die prozentualen Synchroniewerte logarithmisch transformiert. Ein durchgeführter SHAPIRO-WILK-Test ($W = 0,9412$, $n = 38$, $p < 0,05$) bestätigte die Normalverteilung. Insgesamt liegen der Auswertung 38 Protokolle zugrunde. Es handelt sich um 13 Protokolle im 5-s-Zeittakt mit jeweils mindestens 28 und maximal 186 Zeittakten sowie 25 Protokolle im 10-s-Takt mit je mindestens 24 und maximal 131 Zeittakten. Die erfassten Gruppengrößen schwankten über den gesamten Zeitraum zwischen 2 und 27. Teilweise veränderte sich die Gruppengröße in geringem Umfang während des Protokollierens, indem einige Individuen zur Gruppe hinzu stießen oder sie verließen. Die Synchroniewerte hängen nicht von der Beobachtungsdauer (Zahl der Takte) ab, wie eine Korrelationsrechnung nach PEARSON ergibt ($n = 38$; $r = 0,0208$, $p = 0,9014$). Die Protokolle im 5-s-Takt stammen aus der Zeit zwischen dem 25. Juni und dem 23. Juli 1995. Mit diesen Protokollen sind anfänglich 6 Zweiergruppen erfasst worden, darunter 4 Männchengruppen und 2 Paare. Später, in dem Zeitraum zwischen 4. und 16. August, tauchten solche Zweiergruppen nicht mehr auf. Die dann mit dem 10-s-Takt erfassten Gruppen ($n = 25$) schwankten in der Zahl ihrer Gruppenmitglieder zwischen 3 und 27, sie lagen im Durchschnitt bei einer Größe von 11,2 Individuen.

5. Ergebnisse

5.1 Synchrones Tauchen

Schon nach den ersten Beobachtungen ließ sich erkennen, dass die vor der Küste schwimmenden Kragenenten Gruppen bildeten, deren Mitglieder gemeinsam tauchten. Dieses Phänomen ist auch von HEATH et al. (2008) an neuweltlichen Vögeln festgestellt worden. Das Abtauchen der Individuen geschah im vorliegenden Fall in schneller Folge, wurde allerdings mit dem Zeitraster des 5- oder 10-Sekunden-Zeittakts in seiner Dynamik nur grob erfasst. Die Vögel tauchten zwar nacheinander weg, doch gab es dann, wenigstens bei den kleineren Trupps, einen Zeitraum, in dem alle Individuen unter Wasser waren, bis die ersten wieder auftauchten. Auch das Auftauchen geschah nacheinander, allerdings innerhalb begrenzter Zeit (Abb. 5, 6). Die Vögel tauchten nicht unabhängig voneinander ab. Das Wegtauchen eines Artgenossen in der Nähe löste das Tauchen eines anderen aus (s. u.).

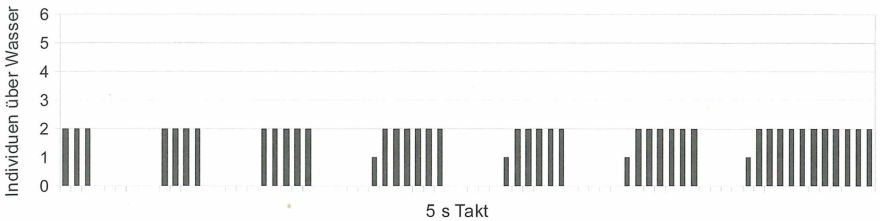


Abb. 5 Tauchverhalten zweier männlicher Kragenenten, Protokoll 6, 8.7.1995. Darstellung aus Formatgründen verkürzt.

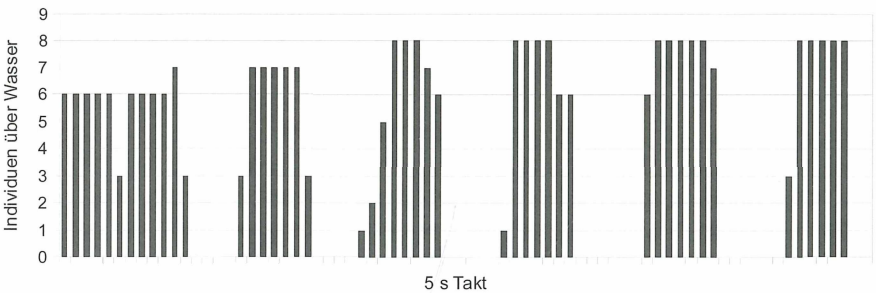


Abb. 6 Tauchverhalten von 6 männlichen Kragenenten, Protokoll 12, 20.7.1995. Nach Beginn des Protokolls kommen zwei weitere Männchen hinzu. Darstellung aus Formatgründen verkürzt.

5.2 Beziehung zur Gruppengröße

Wie Abb. 7 für alle 38 Protokolle zeigt, besteht eine negative Beziehung zwischen der Gruppengröße und dem Prozentanteil der Zeit, den die Gruppenmitglieder gleichzeitig unter Wasser verbringen (Korrelation nach PEARSON mit logarithmierten Werten, $n = 38$, $r = -0,6449$, $p < 0,001$). Die rechnerische Tauchsynchronie nimmt mit steigender Gruppengröße ab.

Handelt es sich um zwei Individuen – ganz gleich ob ein Paar, zwei Männchen oder zwei Weibchen – liegt der Prozentanteil der Synchronie durchweg in der Größenordnung von 40 %. Bei großen Gruppen sinkt er stark ab, bleibt aber meist größer als Null. Das heißt, auch bei größeren Gruppen bleibt die Tauchsynchronie erhalten, ist aber nicht so ausgeprägt (Abb. 7).

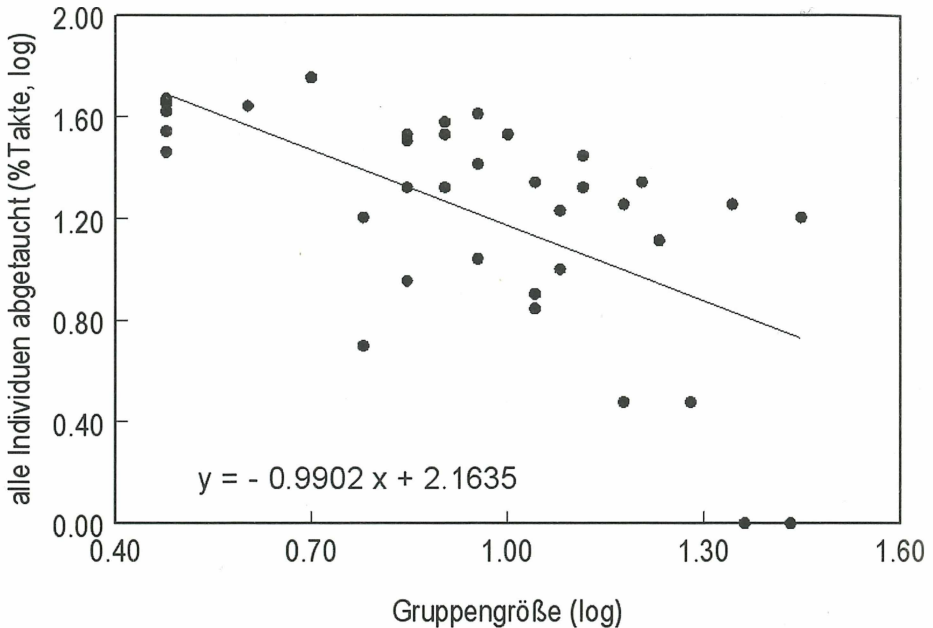


Abb. 7 Beziehung zwischen Gruppengröße und Tauchsynchronie (Prozentanteil der Takte „alle abgetaucht“). Beide Ordinatenwerte wurden logarithmiert, so dass eine lineare Korrelation errechnet werden konnte. Näheres siehe Text.

Die Abhängigkeit der gemessenen Tauchsynchronie von der Gruppengröße wurde noch mit einem zweiten Verfahren geprüft. Hierzu wurden die Daten in drei Gruppierungen unterteilt, und zwar in Kleingruppen (bis max. 5 Tiere), in eine mittlere Gruppengröße (6-10 Vögel) und in große Gruppen (>10 Vögel). Anschließend wurden die zugehörigen

Synchroniewerte dieser drei Gruppen mit einer KRUSKAL-WALLIS-ANOVA für nicht normal verteilte Daten gegeneinander getestet. Die Rohdaten der Synchroniewerte mussten dafür arc-sin-wurzeltransformiert werden. Das Ergebnis lautet: die drei Gruppen unterscheiden sich hochsignifikant ($H = 14.11$, $df = 2$; $p < 0.001$).

Wegen der restriktiven Auswertemethode erreichen die Daten für die Tauchsynchronie bei großen Trupps den Wert Null, das heißt, es sind ständig Individuen auf der Wasseroberfläche zu sehen. Das bedeutet aber nicht, dass die Tauchsynchronie als Phänomen nicht mehr wirksam wäre. Selbst wenn einige Individuen ständig an der Oberfläche sind, bleibt für das Gros das gemeinsame Tauchen erhalten.



Abb. 8 Schwimmende Gruppe von Kragententen in linearer Anordnung, vorn (links) ein ♀, danach 9 ♂ im Prachtkleid. 24.6.1995, Babushkina-Bucht. Aufn. H.-H. BERGMANN

5.3 Tauchen aus der schwimmenden Linie: serielles Abtauchen

Oftmals sieht man die Mitglieder einer Erpelgruppe beim Ortswechsel in Linie hintereinander schwimmen (Abb. 8). Beim Tauchen folgen sie aus dieser Formation heraus einer festen Regel: Der vorn schwimmende Vogel taucht zuerst ab, die anderen folgen in genauer Reihenfolge der Linie mit kurzen Intervallen. Der voran schwimmende scheint den folgenden zu hemmen, solange er über Wasser ist; sobald er abtaucht, ist der nächste frei zum Tauchen. In einigen Fällen haben wir gesehen, dass sich zu einer

Gruppe von Männchen ein Weibchen gesellte. Das Weibchen schwamm dann an der Spitze der Männchenreihe und tauchte zuerst ab. Nach dem verteilten Auftauchen organisierte sich die Gruppe wieder in einer Reihe, an deren Spitze das Weibchen schwamm.

Ein großer Trupp von ca. 50 Kragenenten am 8.7.1995 bewegte sich langsam als breit verteilter Verband vorwärts. Hier tauchten ebenfalls die in Bewegungsrichtung des Trupps vordersten Vögel zuerst ab, dann erfasste das Abtauchen die folgenden, pro Sekunde folgten etwa 10 Vögel nach. Innerhalb von 6 Sekunden war der ganze Trupp verschwunden. Was also in einer linearen Anordnung geht, funktioniert genauso in einem größeren, etwas weiter verteilten Trupp.

Bei zwei miteinander tauchenden Individuen, seien es zwei Männchen, zwei Weibchen oder ein Paar, organisiert sich das gemeinsame Tauchen leicht. Wenn die beiden Vögel auftauchen, sind sie meist 6 bis 8 Meter voneinander entfernt. Sie schwimmen dann aufeinander zu, oder einer schwimmt zu dem anderen Vogel hin, und danach tauchen sie rasch nacheinander wieder ab. Eine Distanz von mehr als 5 Metern (geschätzt) unterbricht das gemeinsame Tauchen meist. Das gilt auch für größere Trupps. In einem Fall bildete ein etwas abseits liegender Teiltrupp eine eigene Tauchsynchronie aus.

5.4 Beobachtungen über Feinde und Fluchtverhalten

Gemeinsames Tauchen könnte der Sicherung gegenüber Feinden dienen. Deswegen muss hier die Feindsituation an der Ochotskischen Meeresküste beschrieben werden. Direkte Angriffe von Fressfeinden auf die Enten haben wir über zwei Monate hin kaum gesehen. Im benachbarten Watt des Malkatschan-Mündungsgebiets haben wir jedoch bei anderer Gelegenheit (1997) beobachtet, wie ein Riesenseeadler *Haliaeetus pelagicus* im Stoßflug eine auf einem Stein im Wasser rastende Eisente *Clangula hyemalis* aufjagte und ergriff. Ansonsten haben sich die großen Adler auf Lachse im Flachwasser der Flüsse, des Watts und einer Lagune konzentriert. Neben ihnen kommt auch der kleinere Seeadler *H. albicilla* als Brutvogel und Beutegreifer vor (MOELLERS et al. 2001). Gerfalken, die ebenfalls als Feinde von Kragenenten gelten (TODD 1979), ließen sich den Sommer über im Untersuchungsgebiet kaum sehen, hell gefärbte Habichte tauchten gelegentlich, aber nur in terrestrischen Habitaten auf (ANDREEV & KONDRATIEV 2001). Am 22. 7. 1995 haben wir gesehen, wie eine adulte Sturmmöwe *Larus canus* aus dem Flug auf eine schwimmende Kragenente herunter stieß, die sich in einem tauchenden Trupp aufhielt. Die Ente tauchte sofort weg. Die Möwe stieß dann nochmals nach einer Ente, die für kurze Zeit tauchte. Wahrscheinlich handelte es sich hier um einen Fall von versuchtem Kleptoparasitismus.

Eine auf freiem Meer schwimmende Kragenente wurde jedoch unversehens von einem sich unsichtbar unter Wasser nähernden großen Feind gegriffen, sofort unter die Wasseroberfläche gezogen und wohl dort verschlungen. Wahrscheinlich handelte es sich hier um die als effektiver Beutegreifer bekannte Bartrobbe *Erignathus barbatus* (A.V. ANDREEV, pers. Mitt.), die im Gebiet nicht selten vorkommt. Daneben gibt es den

Seehund *Phoca vitulina* und andere Robbenarten. Wir haben sehr häufig Fluchtreaktionen von Kragenenten gegenüber solchen an der Wasseroberfläche auftauchenden Meeressäugern beobachtet. Ein Teil unserer Beobachtungsprotokolle wurde dadurch beendet, dass die Enten beim Auftauchen einer Robbe flüchteten. Daraus resultierten teils panische, oft landwärts gerichtete Fluchtflüge von Kragenentrupps. Dabei scheuten sich die Vögel auch nicht, nahe bei den am Strand sitzenden Beobachtern zu landen. Ein tauchender Trupp von 6 Weibchen hielt sich auffallend nahe am Strand auf und leistete sich nur kurze Tauchzeiten, als Robben in der Nähe waren. Als im August die Männchen als erste in die Großgefiedermauser gingen und ihre Flugfähigkeit verloren, veränderte sich ihr Fluchtverhalten folgendermaßen: Die Vögel wichen in Richtung Strand entweder durch schnelles Schwimmen aus oder indem sie über das Wasser liefen. In gleicher Weise reagierten sie auf ein Schlauchboot, das sich ihnen paddelnd parallel zur Küstenlinie näherte. Auf etwa 100 m Reaktionsdistanz liefen die Vögel in diesem Fall über die Wasseroberfläche davon, wobei sich die Distanzen untereinander etwas vergrößerten. Manchmal verteilten sich die flüchtenden Vögel auch radiär von ihrem Startpunkt aus. Der meiste Vortrieb wurde dabei mit den Füßen erzeugt, die wachsenden Flügel bei den Männchen waren flatternd beteiligt. Ein Wegtauchen wurde nicht beobachtet. Zwei noch flugfähige Weibchen hielten sich niedrig fliegend zum Trupp. Abschließend trennten sie sich von den mausernden männlichen Artgenossen und flogen frei über die offene See davon.

Am 11.8.1995 war zusätzlich ein Grau- oder Pilotwal *Globicephala melaena* in der Bucht anwesend, der immer wieder auftauchte. Auf größere Entfernung löste er bei einem Weibchentrupp keine Reaktion aus. Beim Näherkommen des Wals zeigten sie Aufmerken, flogen dann in Gruppen ab. Die Vögel wirkten allgemein zu dieser Zeit sehr nervös. Sie flogen auch an anderer Stelle in alle Richtungen davon, selbst wenn gar kein Wal aufgetaucht war. Wenn sich der Wal nahe bei ihnen zeigte, flogen alle Kragenenten sofort ab.

6. Diskussion

6.1 Physiologische Engpässe beim Tauchen

Unabhängig davon, ob zur Fortbewegung unter Wasser ausschließlich Beine und Füße oder (auch) die Flügel eingesetzt werden, sind die beim Nahrungstauchen zu beobachtenden Verhaltensabläufe bei vielen Tauchvögeln ähnlich: Es treten Sequenzen aus unterschiedlich vielen und langen Tauchgängen auf, die durch Zwischen- oder Ruhephasen an der Wasseroberfläche voneinander getrennt sind (vgl. YDENBERG & FORBES 1988, CROLL et al. 1992, HOUSTON & CARBONE 1992, CARBONE & HOUSTON 1996, CARBONE et al. 1996). Verständlich wird dieses Verhalten durch die dem Nahrungserwerb zugrunde liegende Energetik. Wie neuere Untersuchungen zeigen, stellt der Nahrungserwerb selbst für gut angepasste Tauchenten eine zeit- und energieaufwändige

Aktivität dar (WIERSMA et al. 1995, DE LEEUW 1996, DE LEEUW et al. 1999). Dies gilt besonders für Arten, die ganzjährig in Gebieten mit niedrigen Wassertemperaturen leben oder dort auch nur überwintern. Bei ihnen scheint das Energiebudget für den Nahrungserwerb in recht engen Grenzen kalkuliert zu sein (NEHLS 1995, DE LEEUW et al. 1999). Bedingt durch die Sauerstoffabhängigkeit des Nahrungstauchens ist der Aufenthalt am Gewässergrund meist kurz, da durch das Auf- und Abtauchen bereits viel Zeit und Energie verbraucht werden. Entsprechend kostenintensiv sind Tauchgänge in größere Wassertiefen, wie CARBONE et al. (1996) unter kontrollierten experimentellen Bedingungen am Beispiel von Reiher- (*Aythya fuligula*) und Tafelente (*Aythya ferina*) gezeigt haben. Die Wassertiefe ist dabei die entscheidende Einflussgröße für die Dauer eines Tauchgangs. Dies gilt auch für die Kragenente. So fand RODWAY (1998) bei Untersuchungen an verschiedenen Gewässern in Labrador deutlich kürzere Tauchzeiten bei geringerer Wassertiefe. Zusätzlich zu den hydrodynamischen Kosten schlagen bei Tauchgängen in kaltem Wasser die Wärmeverluste zu Buche. Nach PRINZINGER et al. (1991) schwankt bei vielen Vogelarten schon unter Normalbedingungen die Körpertemperatur im Laufe eines Tages um 1 bis 3 °C. Die Aufnahme kalter Nahrung kann zu einer aktuellen Absenkung der Körpertemperatur führen (WILSON & CULIK 1991). Untersuchungen an tauchenden Reiherenten haben gezeigt, dass die Körpertemperatur beim Nahrungstauchen in kaltem Wasser kontinuierlich abfällt, wobei Tauchdauer und Tauchtiefe die entscheidenden Faktoren sind. Die Wärmeverluste, die das Tauchen in kalter Umgebung und die Aufnahme kalter Nahrung mit sich bringen, werden in den Pausen zwischen den Tauchphasen kompensiert. Die thermoregulatorischen Kosten sind ausschlaggebend für den insgesamt hohen täglichen Energieverbrauch aller Tauchenten, die ihre Nahrung in kalter Umgebung suchen (vgl. DE LEEUW et al. 1999). Davon dürfte auch die pazifische Kragenente an der Ochotskischen Küste keine Ausnahme darstellen. Auf die Physiologie der Ventilation und des Kreislaufs (Bradykardie) wird hier nur verwiesen (siehe BEZZEL & PRINZINGER 1990).

6.2 Tauchsynchronie

6.2.1 Bemerkungen zum Messverfahren

Unter Tauchsynchronie verstehen wir nicht den Extremfall, dass alle Vögel einer Gruppe stets im gleichen Augenblick abtauchen und später im gleichen Augenblick auftauchen. Eine solche absolute Synchronie wäre mit einem großen Ausmaß sozialer Organisation in der Gruppe verbunden. Alle Vögel müssten sozusagen einem führenden Vogel folgen und wie auf ein gegebenes Signal zugleich abtauchen. Sie müssten dann in einem Akt ähnlicher Signalgebung vom Meeresgrund, wo sie Nahrung suchen, wieder auftauchen. Das wäre schon deswegen schwierig, weil die Sichtigkeit des Lebensraums unter Wasser wenig ausgeprägt sein dürfte, besonders wenn die Vögel in einen Wald von *Laminaria*-Braunalgen hineintauchen, sich um einen Felsen herum verteilen oder sich sehr nahe

an der Küstenlinie aufhalten, wo die auslaufenden Wellen mit schwimmendem Material und Luftblasen die Sicht behindern. In den untersuchten Fällen tauchten die Individuen nacheinander ab, doch meistens so, dass nach einer Zeit sämtliche Individuen eines Trupps unter Wasser waren, ehe die ersten wieder sichtbar wurden. Die Beobachtungen – besonders diejenigen am linienhaften Verband – sprechen dafür, dass jeder Vogel (außer dem ersten, der abtaucht) sich beim Wegtauchen an einem sichtbaren Artgenossen orientiert, der in seiner Nähe schwimmt, möglicherweise im Blickfeld vor ihm. Wir haben als strenges Kriterium für Synchronie den prozentualen Anteil der Zeittakte gewählt, in dem alle Individuen weggetaucht waren. Eine solche Synchronie ließe sich schon dann erreichen, wenn nur das Wegtauchen synchronisiert würde und das Auftauchen nach einer gegebenen Zeitdauer stattfinden würde. Wegen der relativ eng definierten Tauchzeiten (s. u.) ist bei den beobachteten pazifischen Kragententen hierfür die Vorbedingung gegeben. Eine statistische Betrachtung der Tauchsynchronie ist bereits oben vorgenommen worden (Kap. 2).

Das Zeittaktverfahren stellt in unserem Fall an den Beobachter die Anforderung, im Augenblick des Taktsignals so schnell wie möglich alle vorhandenen Enten auf der Wasseroberfläche zu erfassen. Die im Intervall zwischen zwei Takten auftauchenden Vögel werden erst beim nächsten Takt, nach 5 oder 10 Sekunden gezählt. Mehr als 30 Individuen im Trupp kann man mit diesem Verfahren nicht verfolgen. Auch die Dynamik des Trupps beim Weg- und beim Auftauchen kann so nicht dargestellt werden. Dazu wären Film- oder Videoaufnahmen mit feinteiliger Auswertung nötig. Der verwendete Zeittakt musste beim Übergang von der Brutzeit zur Mauserzeit Ende Juli an die Vergrößerung der Gruppen angepasst werden. Je größer eine Entengruppe ist, desto weniger Tauchsynchronie lässt sich mit dem gewählten Auswertungsverfahren feststellen. In sehr großen Gruppen sind fast zu keiner Zeit sämtliche Vögel gleichzeitig unter Wasser, obwohl es eine relative Tauchsynchronie noch in großer Deutlichkeit gibt. Wir vermuten, dass die Abnahme der Tauchsynchronie mit steigender Truppgröße primär eine Konsequenz der angewandten Methode und Definition ist. Funktionell könnte aber auch der Selektionsdruck zur Aufrechterhaltung der Synchronie bei steigender Truppgröße geringer werden.

6.2.2 Bedeutung des synchronen Tauchens

Der Zusammenschluss von Artgenossen zu Gruppen kann dem Individuum verschiedene Vorteile und Nachteile bringen (nach KREBS & DAVIES 1984, ALCOCK 1996). Die Vorteile liegen hauptsächlich in erhöhter Wachsamkeit und damit verbesserter Abwehr gegenüber Feinden. Unabhängig davon ergibt sich eine statistisch geringere Wahrscheinlichkeit des Individuums, erbeutet zu werden (Verdünnungseffekt). Eine gemeinsame Verteidigung von Ressourcen, eine verbesserte Erschließung von Nahrungsquellen (WARD & ZAHAVI 1973) sowie energetische Vorteile (Wärme, Fliegen, Schwimmen) kommen im vorliegenden Fall nicht in Frage und müssen hier nicht diskutiert werden. Mit dem Zusammenschluss sind als Nachteile eine größere Auffälligkeit gegenüber

Feinden verbunden, eine möglicherweise vermehrte Konkurrenz sowie stärkere Parasitierung oder Kannibalismus. Diese Faktoren müssen hier ebenfalls nicht diskutiert werden. Jedenfalls sollten die spezifischen Vorteile die Nachteile soweit überwiegen, dass auch das Synchrontauchen im Rahmen der Gruppenbildung gefördert oder erhalten wird.

Feindvermeidung und Nahrungserwerb in der Gruppe können auch gekoppelt sein. Haussperlinge suchen Nahrungsquellen, die von der schützenden Deckung entfernt sind, nur in der Gruppe auf (BARNARD 1980). Ein durch die Gruppe verbesserter Zugang zur Nahrung scheint jedoch bei den Kragenenten kaum gegeben zu sein. Wenn die Vögel einmal die geeigneten Stellen mit Nahrungsangebot an der Küste kennen gelernt haben, sind sie nicht auf das Vorbild von Artgenossen angewiesen. Im Fluss oder Bach treten sie einzeln oder in kleinen Gruppen auf, teils verteilen sie sich sogar territorial. Immerhin könnten die schwimmenden Enten an der Küste in der Gruppe eine erhöhte Aufmerksamkeit gegenüber fliegenden Feinden, vielleicht auch gegenüber auftauchenden Robben erreichen. Unter Wasser dürfte zusätzlich ein Verwirreffekt und Verdünnungseffekt gegenüber sich dort nähernden Feinden wirken. Dieser sollte bei einer größeren Gruppe effektiver sein. Bei tauchenden Paaren könnte jedoch schon das individuelle Risiko halbiert sein. Das Weibchen als zuerst tauchender Partner trägt unter Umständen den größeren Teil der Last.

Die Synchronie ist bei der kleinsten Gruppe von zwei Individuen im Mittel am besten ausgeprägt und entspricht dann in ihrem durchschnittlichen Zeitanteil den Tauchdauern der Vögel. Proximat gesehen ist hier die Synchronie auch am besten zu leisten. In ultimer Sicht sollte dies auch Vorteile haben. Wenn das gemeinsame Tauchen der Bewältigung des Feinddrucks unter Wasser dient (s.u.), sollte die Synchronie des Tauchens umso besser ausgeprägt sein, je kleiner die Gruppe ist. Einzelvögel haben wir selten tauchen sehen, doch liegen uns über Tauchzeiten und Auftauchzeiten von Individuen genügend Daten vor (HOLTMANN et al. 2001, Kap. 3.2).

Die Tatsache, dass zur Brutzeit in der Regel alle Individuen eines Trupps zeitweise gleichzeitig unter Wasser waren und es kaum je einen Vogel gab, der dabei an der Oberfläche blieb und als Wächter hätte fungieren können, spricht dagegen, dass das Synchrontauchen sich gegen fliegende oder terrestrische Feinde gerichtet hätte. Als klassisches Beispiel für eine terrestrische Wächterfunktion kann der Zwergmungo *Helogale undulata* gelten (RASA 1984).

Das Abtauchen geschieht nicht nur in zeitlicher, sondern auch in räumlicher Nähe der Individuen zueinander. Die Enten tauchen verteilt auf, schwimmen dann aufeinander zu und tauchen nahe beieinander ab. Das zeigt, dass sie anstreben, unter Wasser in massierter Form bzw. in der Nähe zueinander aufzutreten. Auf der Wasseroberfläche weichen sie den Unterwasserfeinden aus, indem sie davonfliegen, wenn sie nicht durch Vollmauser behindert sind, anderenfalls schnell schwimmend oder im raschen Lauf über die Wasseroberfläche flüchten. Sie zeigen dieses Fluchtverhalten auch gegenüber dem Pilotwal, obwohl dieser nicht als Beutegreifer für sie gefährlich werden dürfte,

weil er sich von Fischen und Tintenfischen ernährt (MACDONALD & BARRETT 1993). Da Wale nur selten in der Bucht auftauchten, bestand keine Möglichkeit für die Enten, sich an die Großsäuger zu adaptieren. Wahrscheinlich ist aber im Untersuchungsgebiet im Sommer der Feinddruck, der von anderen unter Wasser jagenden Feinden ausgeht, größer als derjenige, den fliegende Beutegreifer ausüben. Bodenlebende terrestrische Beutegreifer spielen am ehesten am Bach bzw. am Brutplatz eine Rolle. Untersuchungen aus anderen Teilen des circumpolaren Verbreitungsgebietes der Art zeigen immerhin, dass die Prädation zur Brutzeit einen entscheidenden Einfluss auf die Populationsstruktur der Kragenente hat, wobei die Überlebenswahrscheinlichkeit adulter Weibchen zu diesem Zeitpunkt deutlich niedriger ist als im übrigen Jahresverlauf (HEATH et al. 2006, IVERSON & ESLER 2007, BOND et al. 2009). Zu Prädationsverlusten in marinen Habitaten außerhalb der Brutzeit sind uns nur wenige Angaben bekannt. Dies gilt insbesondere für die Identifizierung der Beutegreifer. Von nordamerikanischen Küstengebieten ist bekannt, dass Meerestenten (einschließlich der Kragenente) sowohl von Greifvögeln als auch von Meeressäugern erbeutet werden (TALLMAN & SULLIVAN 2004, ANDERSON et al. 2012). In diesen Gebieten scheint auch das synchrone Nahrungstauchen bei verschiedenen Meerestenten verbreitet zu sein, wobei zumindest im Falle der Brillenente *Melanitta perspicillata* nicht Feinddruck, sondern Kleptoparasitismus durch Beringmöwen *Larus glaucescens* den Anlass für die Tauchsynchronie darstellt (SCHENKEVELD & YDENBERG 1985, HEATH et al. 2008).

Da wir ein Abtauchen gegenüber Luftfeinden nur selten gesehen haben, scheint uns nach allen Feststellungen zum Fluchtverhalten von pazifischen Kragenenten auf dem Wasser das synchrone Tauchen im Wesentlichen eine Strategie gegenüber tauchenden Feinden darzustellen. Wenn dem so ist, sollte die Synchronie des Tauchens umso ausgeprägter sein, je kleiner die Gruppe ist. In der Tat haben wir Einzelvögel nur selten tauchen gesehen und auch das von uns verwendete Verfahren zur Bestimmung der Tauchsynchronie kommt für Kleingruppen zu einem höheren Synchronisationsgrad (siehe aber Diskussionskapitel zur Methodik).

Es gab weitere tauchende Wasservögel an der Ochotskischen Meeresküste, die ebenfalls synchrones Tauchen zeigten. Dies waren Eisente *Clangula hyemalis*, Trauerente *Melanitta nigra* und Schellente *Bucephala clangula*, für die ein solches Verhalten auch aus der Literatur bekannt ist (BEZZEL 1985, BAUER & GLUTZ VON BLOTZHEIM 1969). Paartauchen mit führender Rolle des Weibchens findet man auch bei der Samtente *Melanitta fusca* (KOSKIMIES & ROUTAMO in BAUER & GLUTZ VON BLOTZHEIM 1969). Das serielle Abtauchen aus der schwimmenden Reihe wird auch für die Eisente beschrieben. GATTER (pers. Mitt.) beobachtete Gruppentauchen auch bei Scheckenten *Polysticta stelleri* vor der nordnorwegischen Küste. Gelegentlich kam es bei der Kragenente sogar zu gemeinsamem Tauchen mit Angehörigen anderer Arten von Tauchenten. Da diese eine abweichende Nahrungsökologie haben (BAUER et al. 2005), dürfte das gemeinsame Tauchen nicht durch eine bestimmte Art von Ernährung verursacht sein, sondern eher durch andere übergeordnete Faktoren. Allerdings muss nicht jedes synchrone Tauchen

von Wasservögeln auf einen bestehenden Feinddruck zurückgehen. Für Gruppen von Mittelsägern *Mergus serrator* beschreiben DES LAURIERS & BRATTSTROM (1965) gemeinsames und erfolgreiches tauchendes Jagen nach Fischen im Flachwasser. Gleiches gilt für Zwergsäger *Mergellus albellus*, die in Großgruppen Fischdichten zu nutzen wissen, die für einzeln jagende Individuen nicht in Frage kommen (PLATTEEUW et al. 1997). Da Fische in der Ernährung der Kragenenten eine nur geringe Rolle spielten, kann gemeinsames Jagen hier keine Bedeutung haben. Auf die bei Brillenenten zu beobachtende Tauchsynchronie in Anwesenheit von kleptoparasitischen Beringmöwen, die versuchen, den Enten die erbeuteten Miesmuscheln wegzunehmen, wurde bereits verwiesen (SCHENKEVELD & YDENBERG 1985). Die Enten verkürzen dabei ihren Unterwasseraufenthalt durch beschleunigtes Auftauchen, wobei sie auf Beute verzichten. Da bei den hier beobachteten Kragenenten Kleptoparasiten kaum auftauchten, kann dies keine Erklärung für das häufige synchrone Tauchen abgeben.

Soziale Feindvermeidungsstrategien sind bei Entenvögeln auch in anderen Lebensabschnitten zu finden. So ist für verschiedene Entenarten mit „Kindergartenbildung“ nachgewiesen, dass die Überlebenswahrscheinlichkeit der Küken mit der Gruppengröße zunimmt (MUNROE & BEDARD 1979, KEHOE 1989). Auch bei anderen Wasservögeln ist synchronisiertes Verhalten im Zusammenhang mit Feindvermeidung bekannt. Adeliepinguine *Pygoscelis adeliae* gehen von der Brutkolonie kommend immer truppweise zur Nahrungssuche ins Meer. Hier droht ihnen Gefahr durch den Seeleoparden *Hydrurga leptonyx*, eine räuberische Robbenart. Je größer die Pinguingruppe ist, desto geringer ist das Risiko für das Individuum, vom Seeleoparden erbeutet zu werden (CHAPPELL in ALCOCK 1996). Der Feinddruck scheint auch für die Synchronisation des Lummensprungs bei der Dickschnabellumme *Uria lomvia* verantwortlich zu sein (DAAN & TINBERGEN 1979). Als Feinde der noch nicht flugfähigen Küken treten bei Lummern verschiedene Arten von Großmöwen auf, vor allem Mantelmöwen *Larus marinus* (eig. Beob.).

Zusammenfassend lässt sich bei den in der Literatur beschriebenen Fällen für synchrones Tauchen bei Meerestenten feststellen, dass verschiedene Faktoren das Phänomen hervorbringen oder fördern können, dass es jedoch meist im Zusammenhang mit dem Nahrungserwerb auftritt. Unsere Beobachtungen legen nahe, dass es sich bei den pazifischen Kragenenten um eine Anpassung an Feinddruck durch Meeressäuger handelt.

6.3 Tauchverhalten brütender Weibchen

Gelegentlich sieht man einzelne Weibchen tauchen. Sofern es sich um Brutweibchen handelt, muss man dies als eine Notmaßnahme ansehen. Die brütenden Weibchen haben wenig Zeit, nach ihrem Partner zu suchen, wenn er nicht gleich zur Hand ist. Sie müssen dann auch das vergrößerte Risiko des Alleintauchens auf sich nehmen, um in der gegebenen Brutpause zu der benötigten Nahrung zu kommen. Die Zeitnot erklärt auch, dass Weibchen bei gleicher Tauchdauer kürzere Pausen machen. Einen vermehrten Energiebedarf, wie von RODWAY (1998) für die Vorbrutphase nachgewiesen, muss man

hier nicht mehr annehmen. Die Zahl der Männchen in den vor der Küste tauchenden Trupps war während der Brutzeit weit höher als die der Weibchen. Das Dominieren der Männchen ist auch von anderswo her aus dem Verbreitungsgebiet der Kragente bekannt (siehe oben).

Wenn brütende Weibchen nahezu doppelt so häufig tauchen wie Nichtbrüter, dann können sie sich an dem gemeinschaftlichen Tauchen in der Gruppe nicht korrekt beteiligen. Umso verständlicher ist es, wenn sie sich fern von der Gruppe im Fluss und im Bach unweit ihres Brutplatzes ernähren. Sie scheinen teilweise auch weitere Flugstrecken zurückzulegen (eig. Beob.), um ein günstiges Nahrungsangebot in kurzer Zeit nutzen zu können.

Am auffälligsten war die Rolle der Weibchen in den zur linearen Form gereihten Männchentrupps, bei denen die weiblichen Vögel die Spitzenposition einnahmen. Ihnen fiel die Aufgabe zu, als erste abzutauchen, sozusagen das Tauchen zu initiieren. Ihnen folgten die Männchen in der Schwimmreihenfolge. Möglicherweise erklärt sich die führende Rolle der Weibchen durch ihre erhöhte Tauchfrequenz. Die Männchen folgen ihnen mit Verzögerung. In diesem Zusammenhang wäre das Verhalten der Einzelvögel beim Nahrungstauchen von Interesse.

Wünschenswert wäre es ferner, in einer definierten Gruppe die Vögel beim Abtauchen wie beim Auftauchen individuell identifizieren zu können. Man könnte dann entscheiden, ob das Auftauchen allein nach Tauchzeit gesteuert oder ob es sozial beeinflusst wird. Am ehesten ginge das noch, wenn man ein einzelnes Weibchen in einer Männchengruppe beobachten könnte oder ein Männchen in einer Weibchengruppe. Unter diesem Gesichtspunkt sollten auch Paare, besonders mit einem Brutweibchen, genauer beobachtet werden.

7. Danksagung

Wir sind besonders unseren Freunden Prof. Dr. Alexander V. ANDREEV und seiner Frau Dr. KIRA REGEL (Magadan, Sankt Petersburg), ebenso wie Dr. Alexander V. KONDRATJEV und weiteren Kollegen für perfekte organisatorische und wissenschaftliche Unterstützung dankbar. Ebenso danken wir den beteiligten Studierenden der Universität Osnabrück, die es auf sich genommen haben, fernab von aller Zivilisation der wahren Natur zu begegnen und Kälte, Hitze, Sturm und Entbehrungen zu ertragen, um gemeinsame Forschung zu betreiben. Die Firmen TATONKA (Zelte), BAYER/Leverkusen (Mückenschutz, Medikamente), STIEHL (Motorsäge), YAMAHA (Bootsmotor) und andere haben uns mit Material, Gerät und günstigen Bezugsmöglichkeiten unterstützt. Der Deutsche Akademische Austauschdienst DAAD, die Universität Osnabrück und weitere Sponsoren haben zur Finanzierung der Reisekosten beigetragen.

8. Zusammenfassung

Sowohl zur Brutzeit als auch in der darauf folgenden Mauserphase hielten Kragenenten, die an der Küste Nahrung suchten, beim Tauchen in Gruppen zusammen. Das Wegtauchen erfolgte synchron, so dass zeitweise alle Vögel einer Gruppe gleichzeitig unter Wasser waren, zeitweise alle gleichzeitig an der Wasseroberfläche. Die Tauchsynchronie verlor sich bei größerer Distanz der Vögel untereinander. Darüber hinaus fanden sich Anhaltspunkte für eine Abnahme der Tauchsynchronie mit zunehmender Gruppengröße. Nach dem Auftauchen, das zu stärkerer Verteilung führte, schwammen die Vögel aufeinander zu. Bei Individuen, die beim Schwimmen eine lineare Formation bildeten, erfolgte das Wegtauchen in der Reihenfolge der Vögel von vorn nach hinten. Die Vögel zeigten auf dem Wasser häufige und intensive Fluchtreaktionen vor auftauchenden Robben. Es wird vermutet, dass das synchrone Tauchen der Anpassung an den Feinddruck unter Wasser dient und eine Verringerung des individuellen Risikos bewirkt.

9. Literatur

- ALCOCK, J. (1996): Das Verhalten der Tiere aus evolutionsbiologischer Sicht. Fischer, Stuttgart.
- ALTMANN, J. (1974): Observational study of behaviour: sampling methods. *Behaviour* 49: 227-267.
- ANDERSON, E.M., ESLER, D., BOYD, W.S., EVENSON, J.R., NYSEWANDER, D.R., WARD, D.H., DICKSON, R.D., UHER-KOCH, B.D., VANSTRATT, C.S. & J.W. HUPP (2012): Predation rates, timing, and predator composition for Scoters (*Melanitta* spp.) in marine habitats. *Can. J. Zool.* 90: 42-50.
- ANDREEV, A.V. & A.V. KONDRATIEV (2001): Birds of the Koni-Pyagyn and Malkachan areas. In: A.V. ANDREEV & H.-H. BERGMANN (eds.): Biodiversity and ecological status along the northern coast of the Sea of Ochotsk. Dalnauka, Wladiwostok: 87-122.
- BARNARD, C.J. (1980): Flock Organization and Feeding Budgets in a Field Population of House Sparrows (*Passer domesticus*). *Acta XVII Congr. Int. Ornithol. Moskau II*: 1117-1121.
- BAUER, K. & U.N. GLUTZ VON BLOTZHEIM (Hrsg., 1969): Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Bd. 3. Akademische Verlagsgesellschaft, Frankfurt/M.
- BERGMANN, H.-H. & W. ENGLÄNDER (2012): Wie eine Tauchente bergauf fliegt - Beobachtungen an Kragenenten *Histrionicus histrionicus* im fernöstlichen Brutgebiet. *Ornithol. Mitt.* 64: 67-70.
- BEZZEL, E. (1985): Kompendium der Vögel Mitteleuropas. Nonpasseriformes. Aula, Wiesbaden.
- BEZZEL, E. & R. PRINZINGER (1990): Ornithologie. Ulmer, Stuttgart, 2. Aufl.
- CARBONE, C. & A.J. HOUSTON (1996): The optimal allocation of time over the dive cycle: an approach based on aerobic and anaerobic respiration. *Anim. Behav.* 51: 1247-1255.
- CARBONE, C., DE LEEUW, J.J. & A.J. HOUSTON (1996): Adjustments in the diving time budgets of Tufted Duck and Pochard: is there evidence for a mix of metabolic pathways? *Anim. Behav.* 51: 1257-1268.
- CROLL, D.A., GASTON, A.J., BURGER, A.E. & D. KONNOFF (1992): Foraging behavior and physiological adaptation for diving in Thick-Billed Murres. *Ecology* 73: 344-356.
- DAAN, S. & J. TINBERGEN (1979): Young Guillemots (*Uria lomvia*) leaving their arctic breeding cliffs: a daily rhythm in numbers and risk. *Ardea* 67: 96-100.
- DE LEEUW, J.J. (1996): Diving costs as a component of daily energy budgets in aquatic birds and mammals: generalizing the inclusion of dive-recovery costs demonstrated in Tufted Ducks. *Can. J. Zool.* 74: 2131-2142. –

- DE LEEUW, J.J. (1997): Food intake rates and habitat segregation of Tufted Duck *Aythya fuligula* and Scaup *Aythya marila* exploiting Zebra mussels *Dreissena polymorpha*. *Ardea* 87: 15-31. – DE LEEUW, J.J. (1998): Body cooling and its energetic implications for feeding and diving of Tufted Ducks. *Physiol. Zoology* 71: 720-730. – DE LEEUW, J.J., VAN EERDEN, M.R. & G.H. VISSER (1999): Wintering Tufted Ducks *Aythya fuligula* diving for zebra mussels *Dreissena polymorpha* balance feeding costs within narrow margins of their energy budget. *J. Avian Biol.* 30: 182-192. – DES LAURIERS, J.R. & B.H. BRATTSTROM (1965): Cooperative feeding behaviour in Red-breasted Mergansers. *The Auk* 82: 639.
- FISCHER, J.B. & C.R. GRIFFIN (2000): Feeding behaviour and food habits of wintering Harlequin Ducks at Shemya Island, Alaska. *Wilson Bull.* 112: 318-325.
- HEATH, J.P., MONTEVECCHI, W.A. & G.J. ROBERTSON (2008): Allocating foraging effort across multiple time scales: Behavioral responses to environmental conditions by Harlequin Ducks wintering at Cape St. Mary's Newfoundland. *Waterbirds* 31: 71-80. – HEATH, J.P. ROBERTSON, G.J. & W.A. MONTEVECCHI (2006): Population structure of breeding Harlequin Ducks and the influence of predation risk. *Can. J. Zool.* 84: 855-864. – HOLTSMANN, B., W. ENGLÄNDER, A.V. KONDRATJEV, A.V. ANDREEV, H.-H. BERGMANN, S. FOCK, J. GÜNTHER, M. PERSIGHEL, CH. POTTHOF, B. SAUR & O. TRENTMANN (2001): On the ecology of Harlequin ducks (*Histrionicus histrionicus*) in the Siberian Far East during the summer period. In: A.V. ANDREEV & H.-H. BERGMANN (eds.): Biodiversity and ecological status along the northern coast of the Sea of Ochotsk. *Dalnauka, Wladiwostok*: 146-157. – HOUSTON, A.I. & C. CARBONE (1992): The optimal allocation of time during the dive cycle. *Behav. Ecol.* 3: 233-263.
- IVERSON, S.A. & D. ESLER (2007): Survival of female Harlequin Ducks during wing molt. *J. Wildlife Manage.* 71: 1220-1224.
- KEHOE, F.P. (1989): The adaptive significance of crèching behaviour in the white-winged scoter (*Melanitta fusca deglandi*). *Can. J. Zool.* 67: 406-411. – KOLOOS, J.G.M., KRAAIJEVELD, A.R., LANGENBACH, G.E.J. & G.A. ZWEERS (1989): Comparative mechanics of filter feeding in *Anas platyrhynchos*, *Anas clypeata* and *Aythya fuligula* (Aves: Anseriformes). *Zoomorphology* 108: 269-290. – KREBS, J.R. & N.B. DAVIES (1984): Einführung in die Verhaltensökologie. Thieme, Stuttgart.
- LOVVERN, J.R. & D.R. JONES (1991): Body mass, volume, and buoyancy of some aquatic birds, and their relation to locomotor strategies. *Can. J. Zool.* 69: 2888-2892.
- MACDONALD, D. & P. BARRETT (1993): Mammals of Britain and Europe. Harper Collins, London.
- MADSON, F.J. (1954): On the food habits of diving ducks in Denmark. *Dan. Rev. Game Biol.* 2: 157-266. – MOELLERS, F., B. SCHIRMBECK, B. RUPPRECHT & M. JOOST (2001): Aspects of behaviour and ecology in the breeding Steller's sea-eagle (*Haliaeetus pelagicus*) at Babushkina Bay, Sea of Ochotsk. In: A.V. ANDREEV & H.-H. BERGMANN (eds.): Biodiversity and ecological status along the northern coast of the Sea of Ochotsk. *Dalnauka, Wladiwostok*: 165-174. – MUNRO J. & J. BEDARD (1977): Gull predation and crèching behaviour in the common eider. *J. Anim. Ecol.* 46: 799-810.
- NAGUIB, M. (2006): Methoden der Verhaltensbiologie. Springer, Berlin. – NEHLS, G. (1995): Strategien der Ernährung und ihre Bedeutung für Energiehaushalt und Ökologie der Eiderente *Somateria mollissima*. Dissertation, Christian-Albrechts-Universität Kiel, Kiel. – NILSSON, I. (1969): Food consumption of diving ducks wintering at the coast of South Sweden in relation to food resources. *Oikos* 20: 128-135.
- PLATTEEUW, M., VAN EERDEN, M.R. & BEEKMAN, J.H. 1997. Social fishing in wintering smew *Mergus albellus* enhances prey attainability in turbid waters. In: VAN EERDEN, M.R., ed.:

- Patchwork. Patch use, habitat exploitation and carrying capacity for water birds in Dutch freshwater wetlands. Van Zee Tot Land, Vol. 65. Netherlands Ministry of Transport, Public Works and Water Management: 379–399. – PRINZINGER, R., A. PRESSMAR & E. SCHLEUCHER (1991): Body temperature in birds. *Comp. Biochem. Physiol. A* 99: 499–506.
- RASA, O.A.E. (1984): Die perfekte Familie – Leben und Sozialverhalten der afrikanischen Zwergmungos. Deutsche Verlags-Anstalt, Stuttgart. – RIJKE, A.M. (1969): Wettability and phylogenetic development of feather structure in water birds. *J. Exp. Biol.* 52, 469–479. – RODWAY, M.S. (1998): Activity patterns, diet, and feeding efficiency of Harlequin Ducks breeding in northern Labrador. *Can. J. Zool.* 76: 902–909. – RODWAY, M.S. & F. COOKE (2002): Use of fecal analysis to determine seasonal changes in the diet of Harlequin Ducks at a herring spawning site. *J. Field Ornithol.* 73: 363–371.
- SAUR, B. & B. HOLTSMANN (2001): Food and feeding habits of Harlequin ducks (*Histrionicus histrionicus*) in Babushkina bay, North-east Siberia. In: A.V. ANDREEV & H.-H. BERGMANN (eds.): Biodiversity and ecological status along the northern coast of the Sea of Ochotsk. Dalnauka, Wladiwostok: 158–164. – SCHENKEVELD, L.E. & R.C. YDENBERG (1985): Synchronous diving by surf scoter flocks. *Can. J. Zool.* 63: 2516–2519.
- TALLMAN, J. & C. SULLIVAN (2004): Harbor seal (*Phoca vitulina*) predation on a male Harlequin Duck (*Histrionicus histrionicus*). *Northwest. Nat.* 85: 31–32. – TODD, F.S. (1979): Waterfowl: Ducks, Geese & Swans of the World. Sea World, San Diego, California. – TURBAK, G. (1997): The Bizarre Life of the Harlequin Duck. <http://www.nwf.org/nwf/lib/nw/quinduck.htm>
- WIERSMA, P., PIERSMA, T. & M.R. VAN EERDEN (1995): Food intake of Great Crested Grebes *Podiceps cristatus* wintering on cold water as a function of various cost factors. *Ardea* 83: 339–350. – WILSON, R.P. & B.M. CULIK (1991): The cost of a hot meal: facultative specific dynamic action may ensure temperature homeostasis in post-ingestive endotherms. *Comp. Biochem. Physiol. A* 100: 151–154.
- YDENBERG, R.C. & L.S. FORBES (1988): Diving and foraging in the Western Grebe. *Ornis Scandinavica* 19: 129–133.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Ökologie der Vögel. Verhalten Konstitution Umwelt](#)

Jahr/Year: 2013/2014 (2017)

Band/Volume: [35-36](#)

Autor(en)/Author(s): Bergmann Hans-Heiner, Engländer Wiltraud,
Düttmann Heinz

Artikel/Article: [Synchrones Tauchen von Kragenenten \(*Histrionicus histrionicus*\) an der Küste des Ochotskischen Meeres \(Ferner Osten Russlands\) 251-272](#)