© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

Vogelwarte 52, 2014: 179 – 190
© DO-G, IfV, MPG 2014

Die Mauser der Wasseramsel *Cinclus cinclus* und der Bezug zu Geschlecht, Alter und Bruttermin

Johann Hegelbach

Hegelbach J 2014: Moult in the White-throated Dipper *Cinclus cinclus* - The role of sex, age and breeding date. Vogelwarte 52: 179-190.

Ongoing studies in the region of Zurich, Switzerland, on the Dipper date back to 1987. The Dipper population (about 25 breeding pairs) is located on two streams flowing into Lake Zurich. All the birds are individually marked. Over the years moult records on 247 individuals trapped once or repeatedly per season were collected, however, due to re-trapping of individuals total number of records amounted to 358. Exact age of 238 individuals was known. Moult process was outlined on the basis of all primaries and the outer six secondaries as well as in tail feathers (rectrices). All birds recorded belong to the local population, thus data on individuals and their breeding specifics had been collected over the years and could thus be analysed as to their influence on the moult process.

Among passerines flight feather moult in Dippers is exceptional. Feather replacement occurs in accelerated and sporadic waves. This particular trait however does not shorten the overall time required for a moult: the waves occur in sequences and between these periods moult is slowed down. Moult in the secondaries, which, in general, is not initiated until the primaries have obtained their second wave, follows the same pattern. For the Dipper, moult starts on 23 June and ends on 15 September on average; 95% of all initiations lie between 1 June and 15 July. Moult lasts 80 to 88 days (84 days on average) and is thus within the range known for other similar songbird species. No support was found of the hypothesis that given its aquatic lifestyle at least two thirds of the wing feathers have to be intact. Observations on behaviour show that during moult the Dipper forages on the bankside or in shallow water. Analyses of stomach content have confirmed this behaviour. During the stage in which a massive loss of feathers occurs real diving is very rare and the Dipper becomes quite sedentary and even cryptic with otherwise little activity evident. Its wave-like moult seems to be a compromise between a short moulting period within which flight and diving capability is limited.

On the whole, male Dippers start to moult 5.2 days earlier than females. A comparison of age classes shows that 89 of second-year birds initiate moult 5.6 days prior to the 149 older-than-second-year birds. The earlier moult in second-year birds can be explained by the fact that they have retained their plumage for a longer time (hatching date to average moult date in their second year versus average moult date to average moult date in older-than-second-year birds). Among the older-than-second-year birds the median starting date remains stable. A striking difference becomes evident when comparing 176 early breeders (brood or young reaching independence prior to 22 June) with 71 late breeders (breeding activites after 22 June): the advance group begins moulting 12.5 days earlier than those birds with prolonged breeding acitvities. Within the delayed group males moult 6.1 days earlier than females. In conclusion, moult is dependent on sex, breeding date and breeding activity as well as age.

✉ JH: Institut für Evolutionsforschung, Universität Zürich-Irchel, Winterthurerstr. 190, CH-8057 Zürich, Schweiz.
E-Mail: johann.hegelbach@ieu.uzh.ch

1. Einleitung

Die Feder ist fraglos das bezeichnende und exklusive Merkmal der Vögel. Bei strenger Auslegung sind das spektakuläre Flugvermögen, die Dimensionen der Migration, die spezielle Fortpflanzungsbiologie und die aufwendige Physiologie sekundäre Eigenschaften, die sich ohne die Evolution der Feder nicht oder ganz anders entwickelt hätten. Trotz dieser Wichtigkeit werden Themen rund um die Feder heute eher stiefmütterlich behandelt. Dies betrifft auch den bei den meisten Vögeln jährlich ablaufenden Prozess des Federersatzes, der Mauser. Nach deren scheinbar erschöpfenden, aber auf die Phänologie beschränkten Behandlung in den ersten Dritteln des letzten Jahrhunderts (Stresemann & Stresemann 1966) wird heute seltener in diesem Bereich gearbeitet (Jenni & Winkler 1994). Weiter führende Komplexe, wie beispielsweise die physiologische Steuerung oder die Auslöser der Mauser sind nicht umfassend bekannt (Payne 1972; Dawson 2004). Dabei ist die Belastung für den Organismus ebenso bedeutend wie ein Brutzyklus oder sogar die ganze Brutsaison, insbesonders für das Weibchen als Eier produzierenden und meist auch brütenden Elternteil. Bei der Mauser kommt erschwerend hinzu, dass sie in den meisten Fällen alternativlos im Zeitfenster zwischen Brutzeit und Herbst absolviert werden muss. Der (normale) Singvogel wird somit gleich

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

nach dem kräftezehrenden Brutgeschäft ohne Erholungsphase mit einer weiteren Belastung konfrontiert. Dabei kann die Mauser zu einem bedrohlichen Engpass werden: In einer Zwangslage (ökologischer oder physiologischer Natur), unter lebensbedrohenden Umständen, kann die Mauser nicht unmittelbar abgebrochen und aufgeschoben werden; zumindest die laufende Wachstumsphase muss durchstanden und zu Ende geführt werden. Dies ganz im Gegensatz zum Brutgeschäft: Ein Brutzyklus kann notfalls, bei unabwendbarer Gefährdung, immer aufgegeben werden, um wenigstens das eigene Leben zu retten. Das Brutgeschäft ist in diesem Sinn ein teilweise reversibler, die Mauser ein irreversibler Prozess.

Bei der Wasseramsel beschränkt sich die bekannte Literatur auf den phänologischen Ablauf der Mauser (Galbraith et al. 1981), und der wichtige Kontext zur vorangegangenen Brutsaison, zum Geschlecht und zur demographischen Situation des mausernden Vogels ist auch bei dieser Art nur ungenügend bekannt. Dabei bietet sich die Wasseramsel für eine diesbezügliche Untersuchung geradezu an: Die Art ist in unseren Breiten standorttreu, ihr Vorkommen ist nicht gefährdet und sie reagiert auch bei mehrfachem Wiederfang nicht mit Abwanderung. Darüber hinaus verspricht ihre aquatische Lebensweise aufschlussreiche Anpassungen auch in diesem Bereich. Aufgrund dieser Voraussetzungen stellt sich ein Katalog von Fragen: Innerhalb welcher zeitlichen Limiten verläuft die Mauser der Wasseramsel? Gibt es diesbezüglich Unterschiede zwischen den Geschlechtern? Hängt das Datum des Mauserbeginns vom Brutzyklus ab? Gibt es Unterschiede zwischen den Brutpartnern? Mausern die Weibchen nach beendeter Brut später als ihre männlichen Partner? Ist die zeitliche Festlegung der Mauser bei den erstmals mausernden Vorjährigen verschieden von jener der Mehrjährigen? Gibt es diesbezüglich Unterschiede mit zunehmendem Alter? Diesen Fragen wird in diesem Beitrag nachgegangen. Dazu steht eine angemessene Zahl an Mauserdaten, kombiniert mit langfristig bekannten Populationsverhältnissen zur Verfügung.

2. Untersuchungsgebiet, Material und Methoden

2.1 Untersuchungsgebiet

Diese Arbeit ist Teil einer langfristigen Populationsstudie an der Wasseramsel rund um das untere Becken des Zürichsees im nördlichen Teil der Schweiz (Hegelbach 2004). Aus logistischen Gründen und um ortsabhängige Unterschiede ausschließen zu können, konzentrierte ich die Mauserfänge auf zwei Bäche am rechten Seeufer: Der Wehrenbach hat eine Länge von 5 km und mündet 3 km südöstlich des Zentrums der Stadt Zürich in den See, der Küsnachter Bach ist 8 km lang und mündet 5 km weiter südöstlich in den See. Beide Fließgewässer sind ganzjährig dicht mit residenten Wasseramseln besiedelt. In den 27 Jahren seit 1987 brüteten am kürzeren Wehrenbach 4 bis 9 Brutpaare, am längeren Küsnachter Bach 8 bis 20 Brutpaare.

2.2 Material

In den Jahren 1987 bis 2013 fing ich vom jeweils 15. Mai bis zum 15. Oktober insgesamt 586 bereits farbig beringte, adulte Wasseramseln und kontrollierte ihren Gefiederzustand. Von diesen Fängen zeigten 225 keine aktive Mauser und sie wurden lediglich zur Einengung der Mauserzeit (Mauser noch nicht begonnen, resp. bereits abgeschlossen) herangezogen. Zwei Vögel mit unerklärlichen Mauserbildern und einer mit abnormal später Mauser wurden von der Auswertung ausgeschlossen. Die übrigen 358 Protokolle lieferten 247 Individuen mit aktiver Mauser (Tab. 1). Für die Alters- und Jahrgangs-Analysen wurden neun nicht zuverlässig bestimmte Fänglinge des ersten Jahres 1987 weggelassen, und die Daten beschränken sich bei den entsprechenden Auswertungen auf 238 Individuen (Tab. 2).

2.3 Methoden

Als Protokoll übernahm ich die Mauserkarte und das anerkannte Scoring-System von Ginn & Melville (1983). Grundlage war jeweils der rechte Flügel des inspizierten Vogels, der linke diente als Kontrolle oder zur Verifizierung bei Unsicherheiten. Notiert wurde der Wachstumsstand der Hand- und Armschwingen (in der Folge als H und A bezeichnet) und der Schwanzfedern (S) nach dem 6-stufigen Code (0 = alte oder fehlende Feder, 1 - 4 = Wachstumsstadien, 5 = neue, voll ausgewachsene Feder). Bei dieser Auswertung berücksichtigte ich nur die Federn der Hand (Pri-

Tab. 1: Anzahl der Fänge und Mehrfachfänge von aktiv mausernden Wasseramseln von 1987 bis 2013. In Klammern die Anzahl der beteiligten Individuen; insgesamt wurden 358 Protokolle von 247 Individuen ausgewertet. – *Number of captures and recaptures of moulting Dippers from 1987 to 2013. Number of individuals involved in parentheses; a total of 358 records based on 247 individuals was analysed.*

	Anzahl der Mauserfänge im gleichen Jahr *Number of records in the same year*				Summe *Total*
	1	2	3	4	
Anzahl Weibchen - *Number of females*	75 (75)	66 (33)	15 (5)	8 (2)	164 (115)
Anzahl Männchen - *Number of males*	81 (81)	84 (42)	21 (7)	8 (2)	194 (132)
Summe beider Geschlechter - *Sum of both sexes*	156 (156)	150 (75)	36 (12)	16 (4)	358 (247)

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

Tab. 2: Anzahl untersuchter Individuen pro Altersklasse. Von insgesamt 247 Individuen wurden die neun nicht altersbestimmten des ersten Jahres 1987 weggelassen. – *Number of individuals per age class. Nine individuals out of 247 dating back to 1987 were excluded because age was unknown.*

Alter der Individuen in Jahren *Age of individuals in years*	1	2	3	4	5	6	7	8	Summe *Total*
Anzahl Weibchen - *Number of females*	38	26	18	20	5	3	0	0	110
Anzahl Männchen - *Number of males*	51	33	16	13	6	7	1	1	128
Summe der Individuen pro Alterklasse *Total number of individuals per age class*	89	59	34	33	11	10	1	1	238

Tab. 3: Mauserwerte (Wachstumsstadien 1 bis 4) und die ihnen zugeordnete zeitliche Länge für die Federn des Großgefieders, erstellt mit Hilfe der 52 Protokolle von Drei- und Vierfach-Fängen und angepasst an eine realistische Wachstumskurve nach Winkler et al. (1988). – *Moult scores (growth stages 1 to 4) with flight and tail feather scores assigned to scoring system according to feather length. Based on 52 records on retrappings (three to four times) and adapted to a realistic growth curve according to Winkler at al. (1988).*

	Mauserwert - *Score*				Gesamtdauer *Total duration*
	1	2	3	4	
Federtyp - *Feather type*	Dauer in Tagen - *Duration in days*				
H 1-9 - *Primaries 1-9*	2,5	4,5	8	12	27
H 10 - *Primary 10*	2	3,5	6	9,5	21
A 1-6 - *Secondaries 1-6*	2,5	4	7,5	11	25
S 1-6 - *Rectrices 1-6*	2,5	4	7,5	11	25

maries; H 1 bis 10), des äußeren Arms (Secondaries; A 1 bis 6) und des Schwanzes (Rectrices; S 1 bis 6). Weitere Notizen zum Status der Alula, der Deckfedern, des Körpergefieders und der Schirmfedern (A 7 bis 9) wurden nur zu Kontrollzwecken beigezogen. Die Mauser des Körpergefieders beginnt mit jener der Handschwingen und dauert etwa gleich lang wie jene des Großgefieders. Dieser Umstand half, Vögel mit regulärer Mauser von jenen mit einer außerterminlichen zu unterscheiden. Als weitere Voraussetzung musste ein identischer Mauserzustand an beiden Flügeln vorliegen. Als Ausnahme ließ ich gelten, wenn eine einzelne Feder außerhalb des hier beschriebenen Musters nachwuchs, und sie damit widerspruchsfrei der Ersatz einer außerterminlich verloren gegangenen Feder war. Insgesamt waren diese Abnormitäten selten: Bei den 358 Protokollen trafen sie bei drei Handschwingen, 28 Armschwingen und 15 Schwanzfedern zu.

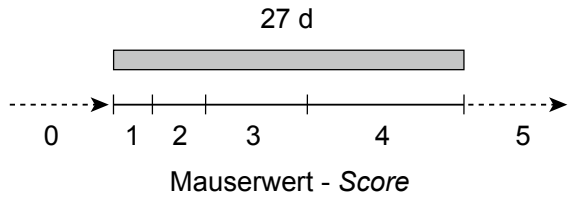

Abb. 1: Schema des Wachstums einer Handschwinge (H 1 bis 9). Die Balkenlänge steht für die zeitliche Länge des Federwachstums. Eine alte oder bereits fehlende Feder erhält den Mauserwert 0, eine neue 5. Die Wachstumsstadien werden mit 1 (noch nicht aus der Federscheide getretene Feder) bezeichnet; 2, 3 und 4 stehen für das erste, zweite und dritte Drittel der Federlänge. Infolge des asymptotischen Wachstums haben die Mauserwerte eine zeitlich ansteigende Gültigkeit (vgl. Tab. 3). – *Schematic growth sequence of a flight feather (H 1 to 9). The bar illustrates overall growth duration in days of the feather in question. The scoring system (0 to 5) describes the current state or length of the feather and reflects the asymptotic growth process. (0 = old feather; 1 = missing feather or new feather in sheath; 2, 3, 4 = within one, two or three thirds of complete length, 5 = fully developed feather; cf. Table 3).*

In einem ersten Schritt erstellte ich ein für alle Wasseramseln dieser Population gültiges Mauserschema. Zu diesem Zweck griff ich auf die 52 Protokolle von in der gleichen Mauserperiode drei- oder viermal gefangenen 16 Individuen zurück. Die Wachstumszeit einer Einzelfedern konnte ich empirisch einengen und festlegen: 27 Tage für die H 1 bis 9, 21 Tage für die H 10, 25 Tage für die S und ebenfalls für die A 1 bis 6. Mit Hilfe der von Winkler et al. (1988) ermittelten Feder-Wachstumskurve setzte ich die Mauserwerte (Scores) der Protokolle in die dafür beanspruchten Tage um (Tab. 3, Abb. 1). Mit diesen Angaben erstellte ich nach der „best-fit-Methode" eine Vorstufe des Mauserschemas (Abb. 2). In einem zweiten Schritt legte ich auch die 306 Mauserprotokolle aller ein- und zweimal gefangenen Vögel über dieses Schema. Dabei bildete die H-Mauser die primäre Entscheidungsgrundlage, gefolgt von der A- und dann der S-Mauser. Bei diesem Vorgehen umgrenzte ich die kleinstmögliche Variabilität des zeitlichen Ablaufs der Mauser (horizontale Linien an den grauen Rechtecken), woraus das definitive und generell gültige

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

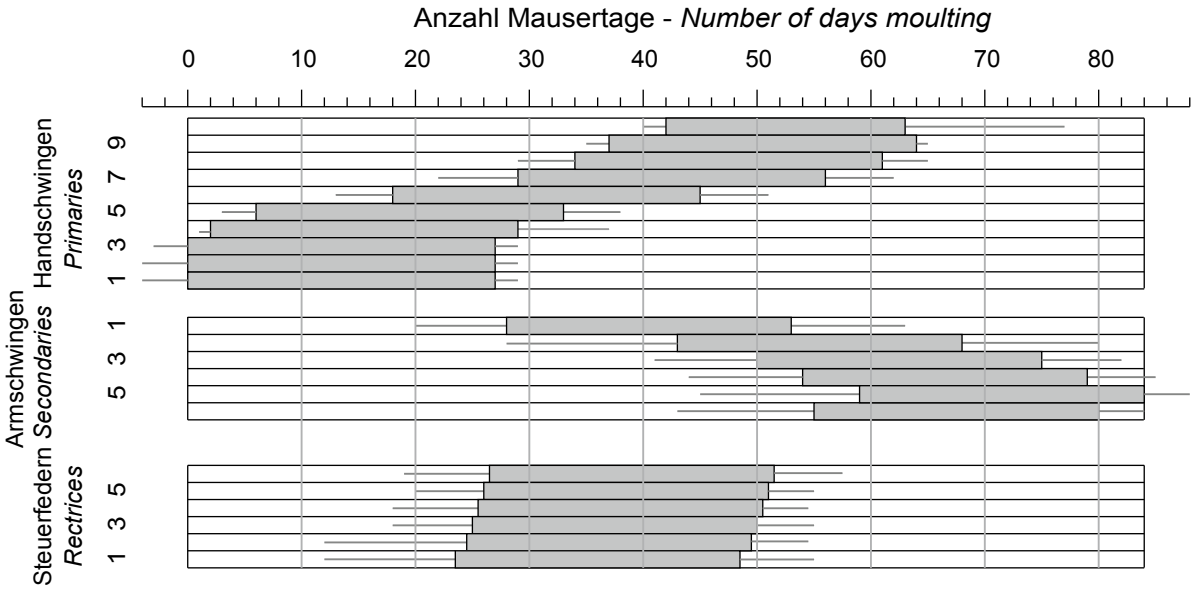

Abb. 2: Mauserschema der Wasseramsel, erstellt aufgrund von 52 Mehrfachfängen. Die Wachstumsphase jeder Feder ist als grauer Balken dargestellt, und die über die Balken reichenden Mittellinien umgrenzen die Variabilität dieses Wachstums. Die Mauser beginnt beim Arm-/Handgelenk zentrifugal (aszendent) mit den Handschwingen und setzt sich nach etwa 30 Tagen zentripedal (descendent) bei den Armschwingen fort. Die inneren Handschwingen (H 1 bis 5) mausern simultan, teilweise auch die äußeren (H 7 bis 10), dann auch die inneren Armschwingen (A 2 bis 6). Die Steuerfedern mausern mit einer schwach zentrifugalen Tendenz ebenfalls simultan. – *Sequence of flight feather moult in Cinclus cinclus, based on 52 captures of 17 individuals and generalized by use of all 358 moult cards (gray bar for growth duration of a feather; maximal variation indicated by small lines). Moult starts at the wrist ankle in a descendent way for the primaries, followed 30 days afterwards by a ascendent moult of the secondaries. Primaries 1 to 5 moult simultanousely (as a wave); partly do so 7 to 10, too. Secondary 1 moults before the outer primaries are fully grown. Afterwards, secondaries 2 to 6 moult more or less simultaneously as a third wave. Tail feathers moult more or less simultaneously at the end of the first primaries wave.*

Mauserschema entstand (Abb. 2). Mit diesem Mauserschema als Grundlage konnte ich in einem dritten Schritt für alle 247 Wasseramseln den Tag des individuellen Mauserbeginns festlegen.

Von allen diesen Wasseramseln sind nebst dem Mauserbeginn auch die brutbiologischen Aktivitäten bekannt und ich konnte die Vögel in Früh- oder Spätbrüter aufteilen. Als Grenze zwischen diesen beiden Gruppen legte ich den 22. Juni fest, das Datum des Selbstständigwerdens der spätesten Erstbrut. Dabei gilt die Annahme, dass die Jungvögel im Alter von 30 Tagen von den Elternvögeln unabhängig sind (Tyler & Ormerod 1994; eigene Beob.). Durch dieses Vorgehen werden sämtliche Erstbruten, sowie einige Ersatzbruten und frühe Zweitbruten zu den Frühbrütern gezählt, während die Spätbrüter vor allem die Zweitbruten sowie einige sehr späte Ersatzbruten umfassen. Schließlich galten 176 als Frühbrüter (eingeschlossen 41 Fälle mit Brutverlust vor dem 22. Juni oder ohne Brutversuch), die übrigen 71 als Spätbrüter (63 Zweit- und 8 Ersatzbruten). Bei der Altersbezeichnung der Vögel halte ich mich an die auf das Geburtsjahr bezogenen Begriffe und unterscheide zwischen diesjährig, vorjährig und mehrjährig.

2.4 Statistik

Mit einem Welch-Test wurde die Beziehung des Datums des Mauserbeginns zum Geschlecht, mit einem t-Test jenes zu den Altersklassen überprüft (Kesel et al. 1999). Der nichtparametrische Rangsummen-Test nach Wilcoxon diente der Kontrolle des Mauserbeginns der Früh- zu den Spätbrütern und auch jener der Zeitspanne vom Schlüpfen der späten Bruten zum Mauserbeginn der beiden Geschlechter. Alle Tests erfolgten zweiseitig. Die Berechnungen wurden mit Jahrestagnummern durchgeführt (1. Januar = Tag 1). Das Datum des Medians ist nur dort vermerkt, wo es mehr als einen Tag vom Datum des Mittelwertes abweicht.

3. Resultate

3.1 Dauer der Mauser

Das Wachstum der Einzelfedern verläuft nicht linear: Der Längenzuwachs pro Tag ist am Anfang (nach dem Ausbrechen aus der Federscheide) groß, verringert sich dann aber kontinuierlich zum Endzustand. Dieser Wachstumsablauf gilt ähnlich für den gesamten Mauserprozess: Er verläuft nicht linear, denn vor allem H 1 bis 9 und A 1 wachsen schneller als H 10 und A 2 bis 6 (immer unter Berücksichtigung der verschiedenen Federlängen). Die komplette Mauser des Großgefieders vom Ausfall der ersten Handschwingen bis zum letzten Scheidenabstoßen der inneren Armschwingen

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

dauert 80 bis 88 Tage, im Mittel 84 Tage (Abb. 2). Die Kleingefiedermauser wird innerhalb dieser Zeit abgewickelt und beendet.

3.2 Phänologie der Mauser

Die Mauser beginnt mit dem praktisch simultanen Abwurf der inneren vier (mindestens drei, maximal fünf) Handschwingen (Abb. 2, 3, 4). Nach dem Ende dieses ersten Schubes folgt nach außen an der Hand ein weniger deutlicher zweiter Schub (Abb. 2, 5). Während dieser Phase beginnt die beinahe simultan verlaufende Mauser des Schwanzes. Am Schluss werden die Armschwingen in einer variablen, meist von außen nach innen verlaufenden Abfolge ersetzt. Dabei wird die erste Armschwinge A 1 deutlich vorgezogen, erst danach folgen in einem dritten Schub A 2 bis 6 (Abb. 2, 6). Die Mauser endet fast immer mit dem Erreichen der vollen Länge der A 5. Die Abweichungen von der bei Singvögeln üblichen sukzessiven Abfolge kommen bei den Arm- häufig, bei den Handschwingen nie vor. Die Schirmfedern A 7 bis 9 mausern immer vor dem letzten Schub, allerdings in sehr heterogener Abfolge.

3.3 Mauserdatum

Das Datum des Einsetzens der Mauser variiert individuell stark (Abb. 7). Die früheste Mauser begann am 22. Mai 1990 (Tag 143), die späteste am 30. Juli 1992 (Tag 212). 95 % der untersuchten Wasseramseln begannen ihre Mauser in den 1 1/2 Monaten zwischen dem 1. Juni und 15. Juli und beendeten sie zwischen dem 24. August und 7. Oktober. Im Mittel erstreckt sich die

Abb. 3: Linke Flügelunterseite eines Männchens am 12. Mausertag beim ersten Mauserschub (Handschwingen H 1 bis 4 halbe Länge, H 5 fehlt, ab H 6 stehen die alten Federn; 13. Juni 2000). - *Left underwing of a male 12 days after moult started (H 1 to 4 moult simultaneously, H 5 has dropped, from H 6 on old primaries remaining; 13 June 2000).*

Abb. 4: Linke Flügeloberseite eines Weibchens am 18. Mausertag am Ende des ersten Mauserschubes (Handschwingen H 1 bis 4 im letzten Drittel, H 5 halbe Länge, ab H 6 stehen noch die alten Federn, Armschwingen A 1 bis 6 alt; 26. Juli 1990). - *Left upperwing of a female 18 days after moult started, completing its first moult wave (H 1 to 4 in the last third stage, H 5 half grown, from H 6 to 10 old feathers and all secondaries remaining; 26 July 1990).*

Abb. 5: Linke Flügelunterseite eines Weibchens am 45. Mausertag mit ausgeprägtem zweiten Schub (Handschwingen 1 bis 5 beendet, H 6 noch in Scheide, H 7 im letzten Drittel, H 8 im zweiten, H 9 im ersten Drittel, H 10 eben aus Scheide getreten; 24. August 1999).- *Left underwing of a female 45 days after moult started and showing a distinct second wave (H 1 to 5 fully grown, H 6 nearly fully grown, H 7, 8 and 9 in their last, second or first third stage, H 10 just emerging from sheath; 24 August 1999).*

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

Abb. 6: Linke Flügelunterseite eines Weibchens mit deutlichem dritten Mauserschub am 65. Mausertag (Armschwinge A 1 ist ausgewachsen, A 2 bis 6 alle im mittleren Drittel; 26. August 1994). – *Left underwing of a female 65 days after moult started and showing an obvious third moult wave (secondary 1 fully grown, secondaries 2 to 6 half grown; 26 August 1994).*

Mauser vom 23. Juni zum 15. September (Tag 175 bis 259). Den ersten komplett vermauserten Vogel fing ich am 23. August 1990 (Tag 236).

3.4 Mauserbeginn und Geschlecht

Die Männchen mausern im Durchschnitt 5,7 Tage früher als die Weibchen (Welch-Test, t = 3,38; df = 225,9; p < 0,001). Die Männchen-Mauser begann am 20. Juni (n = 132), jene der Weibchen am 25. Juni (n = 115; Abb. 8).

3.5 Mauserbeginn der Vorjährigen gegenüber den Mehrjährigen

Unabhängig vom Geschlecht mausern die Vorjährigen (n = 89) signifikant früher als die Mehrjährigen (n = 149; t-Test, F = 1,136; t = 3,632; p < 0,001; Abb. 9). Im Mittel beginnen die vorjährigen Wasseramseln am 19. Juni (Median 17. Juni), alle älteren erst am 24. Juni mit der Mauser. Innerhalb der Mehrjährigen bleibt der Mauserbeginn recht stabil und pendelt um dieses Datum (Abb. 10). In der Gruppe der 89 Vorjährigen waren 65 im Untersuchungsgebiet geboren worden; ihr durchschnittliches Schlüpfdatum war der 16. April (Tag 107,3), ihr durchschnittlicher Mauserbeginn der 18. Juni (Tag 170,3) des Folgejahres. Unter der Annahme, dass die Abrasion des neuen oder des nachwachsenden Gefieders vergleichbar schnell nach dem Wachstumsbeginn einsetzt, ist die Trag- und Abnützungsdauer bei den Vorjährigen im Durchschnitt um 63 Tage länger als bei den Mehrjährigen (365 plus 63 Tage gegenüber 365 Tagen).

3.6 Mauserbeginn, Geschlecht und Alter

Sondert man die Einjährigen und die Mehrjährigen auch nach dem Geschlecht, so zeigen diese vier Gruppen folgenden Trend: Den frühesten Mauserbeginn zeigen die vorjährigen Männchen am 16. Juni (Mittel Tag 168,3), danach die vorjährigen Weibchen am 22. Juni (173,8), gefolgt von den mehrjährigen Männchen am 22. Juni (174,4) und den mehrjährigen Weibchen am 26. Juni (178,3).

3.7 Mauserbeginn der Brutpaare

Von 40 Brutpaaren sind aus dem gleichen Jahr sowohl vom Männchen als auch vom Weibchen ein Mauserprotokoll vorhanden. Auch innerhalb der Paare, bei identischer Brutsituation, mausern die Männchen im Durchschnitt 5,1 Tage vor ihren Weibchen, allerdings mit großer individueller Variabilität (25 Tage früher bis 12 Tage später).

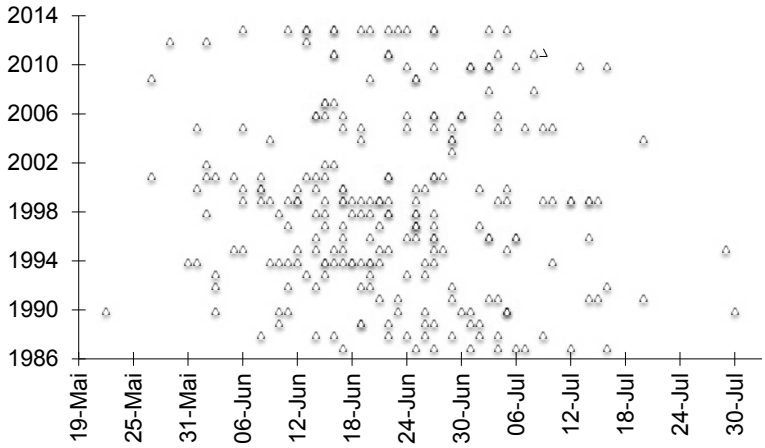

Abb. 7: Individueller Mauserbeginn der Wasseramsel in den Jahren 1987 bis 2013, errechnet aufgrund der Protokolle von 247 Individuen. 95 % der Mauserbeginne liegen zwischen dem 1. Juni und 15. Juli, der Mittelwert am 23. Juni. – *Indivual start of moult based on records of 247 Dippers in the years 1987 to 2013. 95% of initiation is between 1 June and 15 July, average starting date is on 23 June.*

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

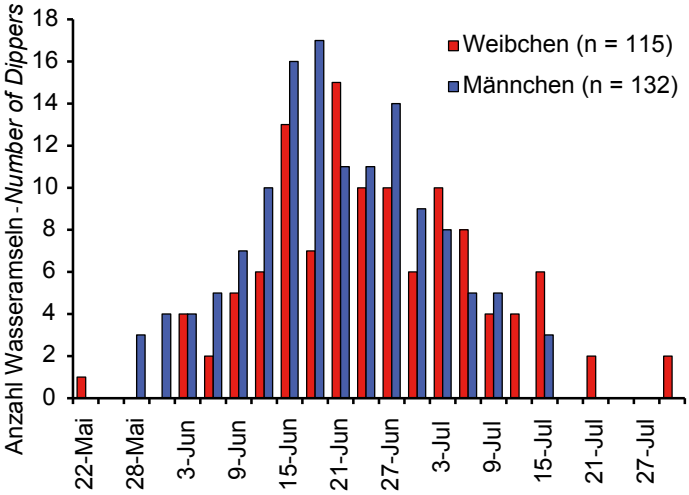

Abb. 8: Individueller Mauserbeginn im Bezug zum Geschlecht in den Jahren 1987 bis 2013. – *Individual start of moult and sex of Dippers from 1987 to 2013. Male start their moult at 20. June, whereas females do so at 25. June.*

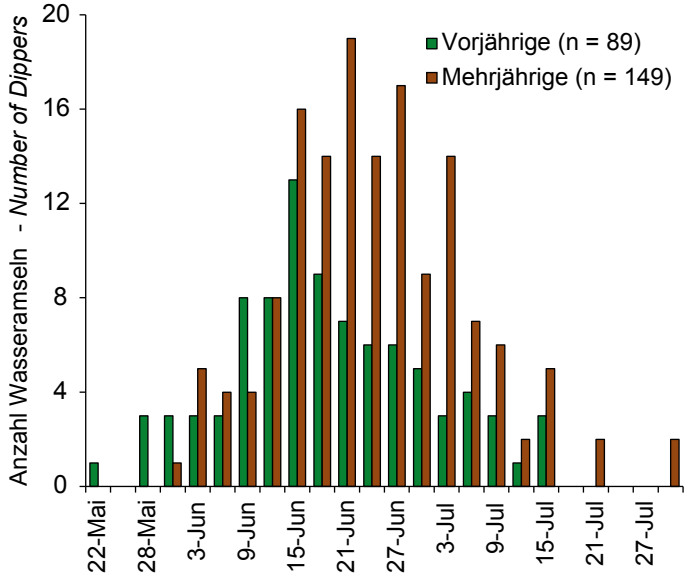

Abb. 9: Datum des Mauserbeginns der vorjährigen gegenüber den mehrjährigen Wasseramseln. In 3-Tages-Klassen, ohne neun nicht altersbestimmte des Jahres 1987 (Vorjährige im Mittel am 19. Juni, Median 17. Juni; Mehrjährige am 24. Juni). – *Moult starting date of second-year Dippers in relation to older-than-second-year ones. In 3-day classes, excluding 9 individuals of unknown age from 1987 (average starting date for second-year birds is 19 June, median 17 June; average date for older-than-second-year individuals is 24 June).*

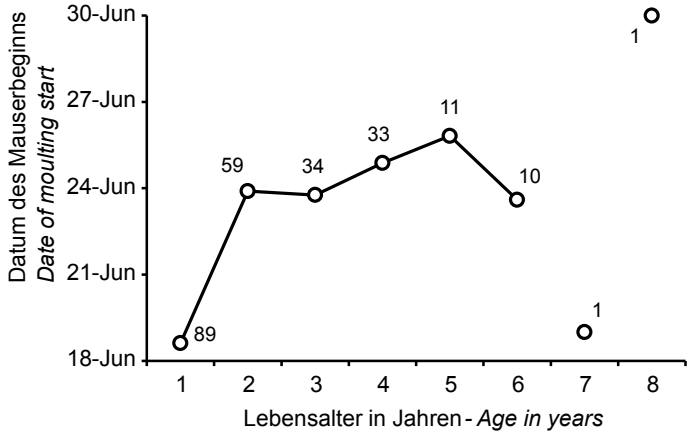

Abb. 10: Datum des Mauserbeginns und Alter der Wasseramseln. Durchschnittswerte aus 238 Protokollen, erhalten von 124 teils in mehreren Jahren gefangenen Individuen. Zahlen geben Individuen pro Jahresklasse an. Für das seltene Lebensalter 7 und 8 Jahre existiert nur je ein Mauserprotokoll. – *Moult starting date and age of Dippers. Mean values are based on 238 records, collected on 124 individuals captured or recaptured in the course of several years. Numbers reflect individuals per year class. Moult records include only two examples of the rare instance of Dippers reaching seven and eight years of age.*

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

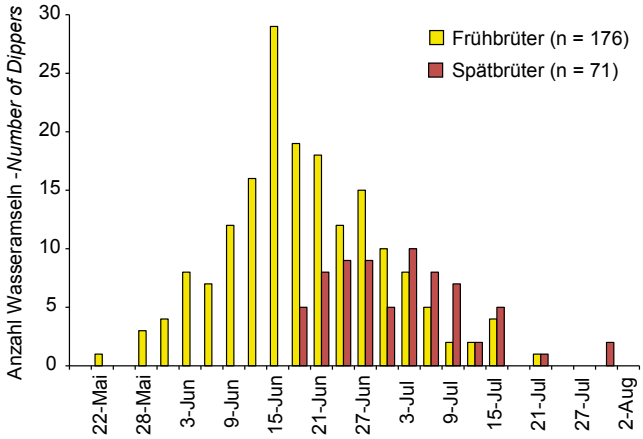

Abb. 11: Mauserbeginn der Frühbrüter gegenüber den Spätbrütern in 3-Tages-Klassen. – *Moult starting date of early breeders in relation to late breeders in 3-day-classes.*

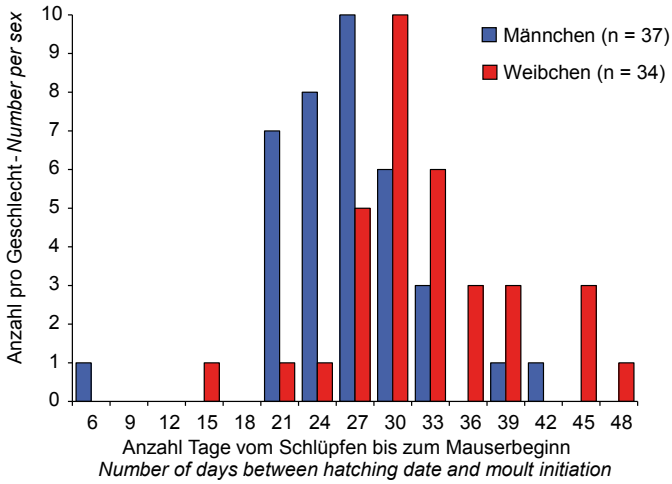

Abb. 12: Zeitspanne vom Schlüpfen der Brut bis zum Mauserbeginn bei den Spätbrütern in 3-Tages-Klassen. – *Time span between date of hatching and moult initiation in 3-days-classes (late breeders only).*

3.8 Mauserbeginn und Bruttermin

Die Frühbrüter beginnen ihre Mauser im Mittel am 19. Juni (Tag 170,9; Median 17. Juni), die Spätbrüter signifikant später am 1. Juli (Tag 183,4; Wilcoxon-Test, W = 2337,5; $p < 0{,}001$; Abb. 11). Auch innerhalb der 71 Spätbrütenden besteht ein Trend zur früheren Mauser der Männchen verglichen mit den Weibchen (26,1 gegenüber 32,2 Tagen nach dem Schlupf der Brut; Abb. 12). Die Dauer der Mauser der Spätbrüter hält sich an jene des allgemeinen Musters (Abb. 2): Von 27 mehrfach gefangenen Spätbrütern zeigten vier eine Tendenz zu einer schnellern Mauser (80 bis 82 Tage), 5 eine zu einer langsamern Mauser (86 bis 88 Tage) und bei 18 war keine Abweichung von 84 (83 bis 85) Tagen erkennbar.

4. Diskussion

4.1 Mauserverlauf

Die aquatische Lebensweise war sicher der Grund für die spezielle Beachtung, die der Wasseramsel und ihrer Mauser vor einem halben Jahrhundert widerfuhr (Richter 1954; Balat 1960). Man erwartete auffällige Anpassungen, welche es zuließen, von einem „Sonderfall Cinclus“ zu sprechen (Stresemann & Stresemann 1966). Diese Erwartungen erfüllten sich nur zum Teil, und zudem beruhten die damaligen Ansichten auf einer unzuverlässigen Basis. Richter (1954) hatte die schubweise Mauser nicht bemerkt und schrieb:„beginnt mit dem Ausfall der innersten Handschwingen und schreitet gleichmäßig nach außen fort“. Balat (1960) seinerseits erkannte zwar die Mauserschübe am Handflügel, aber er hatte fatalerweise die A 1 als H 1 bestimmt. Er hatte beobachtet, dass die Wasseramseln während der Mauser nur schlecht fliegen können, sich gerne verstecken und dann auch besonders schwierig zu fangen sind. Er fomulierte die These, dass die Wasseramsel eine Art Simultanmauser durchführe, was einer Anpassung ans Wasserleben entspräche, wie es von den Entenartigen (Anseriformes) und Rallen (Rallidae) bekannt sei. An dieser Ansicht fanden auch Stresemann & Stresemann (1966) Gefallen und zogen die Schlüsse: Die Erneuerung der Flügelschwingen „verläuft stürmisch“ oder „so schnell, dass der Vogel vorübergehend weder fliegen noch tauchen kann und sich verborgen hält.“ Erst Galbraith et al. (1981) berichtigten diese Einschätzung und hielten fest, dass die Wasseramsel immer flugfähig sei, während der Mauser aber zurückgezogen leben würde. Auch bei der Wasseramsel hält sich die Abfolge des Federersatzes bei den Handschwingen vollkommen, bei den Armschwingen weniger streng an das bekannte Singvogelschema. Eindeutig verschieden vom allgemein gültigen Singvogel-Schema ist hingegen die Chronologie: H 1 bis 4/6 mausern beinahe zeitgleich, teilweise (individuell unterschiedlich) auch H 7 bis 10, danach auch die A 2 bis 6. Diese drei Schübe führen aber nicht zwingend zu einer schnelleren Gesamtmauser. Zum einen erfolgt der dritte Schub (jener der Armschwingen) erst nach der Handschwingen-Mauser, zum andern führen die Verlangsamungen zwischen den Schüben dazu, dass die Gesamt-Mauserdauer in den normalen Rahmen fällt. Allerdings ist eine solche Staffelung von keinem anderen Singvogel bekannt, und es ist naheliegend, diese Abnormität als Anpassung an die aquatische Lebensweise zu interpretieren. Grundsätzlich sind zwei nicht vollkommen

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

trennbare Thesen zur Adaption des Mauserablaufs der Wasseramsel ersichtlich: Die eine legt Wert auf die Geschwindigkeit und Dauer der Mauser (Stresemann & Stresemann 1966), die andere gewichtet die Funktionsfähigkeit des Flügels als Flug- und Tauchorgan stärker (Galbraith et al. 1981).

4.2 Methoden, Wachstumsgeschwindigkeit und Mauserdauer

In den letzten Jahren wurden verschiedene Methoden entwickelt, um Beginn und Dauer der Mauser berechnen und standardisiert vergleichen zu können (Underhill & Zucchini 1988; Bensch & Grahn 1993; Rothery & Newton 2002; Erni et al. 2013). Bei diskontinuierlichem Ablauf der Mauser stoßen diese Methoden aber an ihre Grenzen und können nicht ohne weiteres angewandt werden. Darunter fallen viele Wasservogelarten wegen ihrer simultanen Mauser, aber auch die Wasseramsel. In diesen Fällen ist die empirische Erfassung angebracht, und bei genügender Datenmenge liefert sie zuverlässige und genaue Resultate. Trotz der methodischen Fortschritte führen zwischenartliche Vergleiche zur Mauserdauer nach wie vor nicht zu befriedigenden Ergebnissen. Die Gründe dafür sind mannigfaltig: Bereits die Grundkomponente, die Wachstumsgeschwindigkeit der Einzelfeder, ist sehr verschieden und kann bei den Handschwingen von kleinen Sperlingsvögeln zwischen 2,1 bis 5,0 mm pro Tag variieren (Beispiele siehe Jenni & Winkler 1994). Darüber hinaus scheint bei vielen Arten der gesamte Mauserablauf und auch die Mauserstrategie in hohem Masse anpassungsfähig und nicht streng festgelegt zu sein (Vorverlegung, Beschleunigung, Mauserunterbruch, Verschiebung ins Überwinterungsgebiet; u.a. Hall & Fransson 2001; Newton 2009). Bei ziehenden Arten kommen enorme Unterschiede entlang der Breitengrade ihres Brutgebietes hinzu (Jenni & Winkler 1994). Schließlich erstaunt es nicht, dass die Beziehung zwischen der Größe eines Vogels und seiner Mauserdauer nicht mehr als eine grobe Richtlinie ist. Für die Handschwingenmauser der kleinen residenten Singvögel geben Jenni & Winkler (1994) 60 bis 85 Tage, für Kurzstreckenzieher 45 bis 60 Tage an. Für die Gesamtmauser bei Standvögeln und Kurzstreckenziehern können der Star Sturnus vulgaris (70 bis 100 Tage; Jenni & Winkler 1994; Dawson 2004), die Amsel *Turdus merula* (80 bis 90 Tage; Cooper & Underhill 1991), der Kleiber Sitta europaea (88 Tage; Matthysen 1986) oder der Haussperling Passer domesticus (72 Tage; Alonso 1984) angeführt werden. Die Wasseramsel benötigt für den Ersatz der Handschwingen zwar nur 64 Tage, danach aber 20 weitere Tage für die Armschwingen. Bei den meisten Singvögeln ist eine solche Überlappungs-Phase gar nicht vorhanden, und die Armschwingen-Mauser ist komplett in jene der Handschwingen integriert. Im Vergleich fällt die Wasseramsel mit der Angabe von rund 80 Tagen durch Galbraith et al. (1981) oder mit den hier nachgewiesenen 84 Tagen keinesfalls aus dem Rahmen. In der untersuchten Population gilt diese Dauer auch für die Spätbrüter. Als Standvögel sind die Wasseramseln bezüglich der terminlichen Einpassung ihrer Mauser in einer komfortablen Lage: Einerseits ist das Brutgeschäft jahreszeitlich früh beendet, andererseits gibt es keine Einengung durch einen sich nähernden Wegzug. Die Wasseramsel steht diesbezüglich im Gegensatz zu vielen anderen Singvogelarten, die nach später Brut ihre Mauserzeit verkürzen müssen (u.a. Klappergrasmücke Sylvia curruca; Hall & Fransson 2000, Star; Dawson 2004). Von vielen Arten ist bekannt, dass sie spezielle Mauserstrategien einsetzen, um die knappe Spanne von der Brutzeit bis zum Wegzug effizient zu nutzen (u.a. Reduktion der Mauserdauer, Überlappung von Brut und Mauser, Einschalten einer Mauserpause; Beispiele in Jenni & Winkler 1994). Allerdings gibt es anscheinend auch in die umgekehrte Richtung eine Lösung: Steinschmätzer Oenanthe oenanthe verlängern nach späten Bruten ihre Mauserzeit erheblich (Buchmann et al. 2009).

4.3 Mauser und Funktionsfähigkeit des Flügels

Außer der ungeprüften Annahme, dass für die Futtersuche unter der Wasseroberfläche immer mindestens zwei von drei Flügelteilen brauchbar und belastbar sein müssten, bietet sich für die schubweise Mauser der Wasseramsel keine einfache Erklärung an. Die Frage nach dem Grund für diese Anpassung bleibt offen: Der Nachweis, dass die Wasseramsel mit einem völlig normalen Mauserablauf mehr behindert wäre bei ihren Tauchgängen als bei ihrer schubweisen Mauser müsste mit hydrodynamischen Versuchen oder Modellen belegt werden. Ansatzweise haben sich Hedenström & Sunada (1999) diesem Problem angenommen (Verwirbelungswiderstand und induzierter Widerstand an der Mauserlücke), ohne zu konkreten Resultaten zu kommen. An sich geht es um die Frage, ob eine über kürzere Zeit vorhandene große Lücke gesamthaft mehr (aero- oder hydrodynamischen) Strömungs-Widerstand erzeugt als mehrere kleine Lücken über längere Zeit. Dieser Nachweis wird allerdings obsolet, da echte Tauchgänge für die Wasseramsel nicht überlebens-notwendig sind, und sich während der Mauerzeit das Suchgebiet auf die Uferstreifen, die obersten Zentimeter der Fließgewässer und seichte Bachabschnitte beschränkt: Nach Brown & Bryant (1996) tauchen mausernde Wasseramseln in weniger als 1 % ihrer täglichen Aktivzeit, wogegen die Futtersuche am Flussufer um ein Mehrfaches wichtiger ist. Auch die Verhaltensaufnahmen von Tyler & Ormerod (1994) zeigen deutlich, dass sich das Nahrungssuchverhalten im Jahresverlauf „substantiell verändert“ und Tauchgänge in den Monaten Mai bis Oktober, d.h. während der Mauserzeit, selten sind. Auch nach Keicher (2010) ist zur Mauserzeit die Suche nach Wirbellosen von der Erdoberfläche die weitaus am meisten angewandte Strategie, und richtiges Tauchen konnte ausschließlich im Winter und Frühling beobachtet werden. Im Weiteren belegen

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

Kotanalysen, dass im Spätsommer die nur knapp unter der Wasseroberfläche lebenden Larven der Kriebelmücken (Simuliidae; Spitznagel 1985) bevorzugt erbeutet werden. Alle diese Angaben weisen darauf hin, dass die Wasseramsel zur Mauserzeit ohne echte Tauchgänge zu ihrer Beute kommt. Der Grund für die temporäre Vermeidung von Tauchgängen kann am zeitgleichen Überfluss an Beutetieren außerhalb des tieferen Wassers liegen (Jost 1975; Keicher 2010). Unter Umständen wird der intensive Wasserkontakt auch vermieden, weil durch die gleichzeitig ablaufende Körpermauser der Schutz vor Abkühlung reduziert ist.

Mit Behinderungen durch die Mauser sind alle Vögel konfrontiert; es ist dies eine Konzession an den Erwerb des Federkleides. Vor allem während der engeren Mauser, d.h. in den ersten rund 40 Tagen, sind die Wasseramseln extrem standorttreu, und der Aufenthaltsbereich eines Individuums kann sich auf eine Bach- oder Flussstrecke von weniger als 50 Meter beschränken, welche in dieser gesamten Zeit nicht verlassen wird. Diese beinahe sedentäre Lebensweise, mitverursacht von einer partiellen Flugunfähigkeit, kann sich die Wasseramsel aufgrund der speziellen Nahrungssituation leisten: Ihr Nahrungssuchgebiet regeneriert sich ununterbrochen (Strömung, mobile und angeschwemmte Larven) und sie ist nicht gezwungen nach noch nicht explorierten Nahrungsgründen zu suchen. Diese Situation steht in starkem Kontrast zu jener der Körnerfresser, noch mehr der Insektenableser und vor allem jener der Fluginsektenjäger. Allerdings ist selbst bei diesen Arten im nördlichen Verbreitunsgebiet eine Tendenz zur „Flug-Vermeidung" beschrieben worden (Haukioja 1971). Prinzipiell tendieren alle Vögel nach einer möglichst schnellen Mauser, aber sie stoßen nebst den physiologischen vor allem an ökologische Grenzen. Insgesamt ist die schubweise und nach einer ersten Schnellphase langsamer werdende Mauser der Wasseramsel anscheinend eher eine Konzession an die Physiologie (Grenzen der Wachstumsgeschwindigkeit) als eine physikalisch bedingte Anpassung ans Wasserleben.

4.4 Mauserbeginn und Geschlecht

Das Mauser-Zeitfenster (nach der Brutsaison, vor den kälteren Monaten) gilt für die meisten Singvögel unserer Breiten und die Wasseramsel macht dabei keine Ausnahme. Bei den resident lebenden mitteleuropäischen Populationen kommt hinzu, dass die terminliche Einpassung der Mauser nicht unter dem Einfluss von irgendwelchen Zugstrategien steht. Umso direkter ist der Mauserbeginn bei der Wasseramsel stark vom Bruttermin und Ablauf der Bruten abhängig. Die Mauser sollte jahreszeitlich möglichst früh (nach der letzten Brutmöglichkeit oder nach Abschluss der Jungenfürsorge) eingeleitet werden. Daraus folgt zwangsläufig, dass jene Vögel, die nicht mehr mit Bruten beschäftigt sind, früher mausern als die spät brütenden, unabhängig von ihrem Geschlecht. Die zeitliche Verzögerung zwischen diesen beiden Gruppen beträgt bei den hier untersuchten Wasseramseln rund zwei Wochen. Betrachtet man nun die spät brütenden gesondert und im Zusammenhang mit ihrer Brut, so spielt das Geschlecht eine Rolle: Diese Weibchen mausern fast eine Woche später als die Männchen. Die Fristen (26,1 Tage für die Männchen, 32,2 Tage für die Weibchen) umgrenzen die Dauer bis zum Selbstständigwerden junger Wasseramseln recht gut: Die Nestlingszeit beträgt durchschnittlich 23 Tage, anschließend werden die Flügglinge noch 7 bis 12 Tage regelmäßig, aber immer seltener von den Altvögeln gefüttert (Tyler & Ormerod 1994; eigene Beob.). Die Beteiligung der Geschlechter an der Jungenfütterung verschiebt sich bereits bei den 12 bis 14 Tage alten Nestlingen von den Männchen zu den Weibchen, ist allerdings individuell sehr variabel (O'Halloran et al. 1990). Der spätere Mauserbeginn der Weibchen zeigt sich sowohl absolut wie auch im paar-internen Vergleich und ist mit der insgesamt stärkeren Beteiligung an der Jungenaufzucht erklärbar. Diese Aufgabenverteilung ist anscheinend bei Singvögeln häufig: Die im Gegensatz zum Männchen stärkere Bindung der Weibchen an die Brut besteht auch beim Trauerschnäpper Ficedula hypoleuca (Hemborg 1998), und folgerichtig können die Männchen den Mauserbeginn flexibler halten als die Weibchen. Andere Singvögel können diesen Konflikt nicht ohne Konsequenzen lösen: Bei den späten Bruten der Blaumeise Cyanistes caeruleus beteiligen sich bereits mausernde Männchen überhaupt nicht mehr an der Aufzucht, und ein Bruterfolg wird dadurch praktisch unmöglich (Svensson & Nilsson 1997).

4.5 Mauserbeginn der Vorjährigen gegenüber den Mehrjährigen

Unabhängig von ihrem Geschlecht oder dem Stand ihres Brutgeschäftes mausern die vorjährigen Wasseramseln früher als die mehrjährigen. Diese Tatsache lässt sich auf einfache Weise erklären: Zur Mauserzeit der Adulten haben die jungen, diesjährigen Wasseramseln ihr Großgefieder bereits ein bis drei Monate getragen. Bei den Vögeln der untersuchten Population betrug die Verlängerung der Tragdauer im Durchschnitt 63 Tage, und es ist naheliegend, dass im Folgejahr das Federkleid der Vorjährigen stärker abgenutzt ist und zeitlich vor jenem der älteren Vögel ersetzt wird. Der stärkere Abnutzungsgrad von Gefiederteilen ist bei vielen Singvögel während ihres ganzen ersten Lebensjahres zu sehen und wird als Entscheidungsgrundlage zur Altersbestimmung herangezogen (Winkler & Jenni 2007). Bei einigen Arten ist die Zuverlässigkeit dieser Methode sehr hoch, wie zum Beispiel beim Trauerschnäpper (Lundberg & Alatalo 2010).

4.6 Mauser und Brutaktivität

Zwischen den Früh- und den Spätbrütern besteht ein Unterschied von 12 Tagen beim Datum des Mauserbeginns. Diese Differenz kommt auf einfache Weise zu-

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

stande: Frühbrüter beginnen ihre Mauser (wohl) aufgrund von circannualen Auslösern. Die Spätbrüter stehen unter demselben Einfluss, sind aber gezwungen den Mauserbeginn zu verzögern, bis ihre Jungen selbstständig geworden sind. Die Intensität der Mauser (die starke Beeinträchtigung des Flugvermögens und der stoffwechselphysiologische Aufwand) machen eine Jungenfürsorge zur gleichen Zeit unmöglich. Diesbezüglich steht die Wasseramsel im Gegensatz zu vielen andern Singvögeln, die ihre Handschwingenmauser parallel zum Brutgeschäft durchführen können, wie es beispielsweise vom Kleiber Sitta europaea bekannt ist (Matthysen 1986). Andere, vor allem ziehende Arten wie der Fitislaubsänger Phylloscopus trochilus (Norman 1998) können die Handschwingenmauser zur Zeit der Nestlingsfütterung verlangsamen oder gar unterbrechen. Bei der Wasseramsel wirkt der Selektionsdruck in die entgegengesetzte Richtung; ihre Mauser sucht den schnellen Abschluss, ohne dabei die Flugfähigkeit komplett aufgeben zu müssen.

Dank. Diese Arbeit ist unter tatkräftiger Mithilfe beim Beobachten und Fangen durch Christine Schoop und Peter Becker, der auch die statistischen Tests überprüfte, entstanden. Raffael Winkler brachte sein Fachwissen bei der Korrektur der ersten Fassung ein und Ann Grösch übersetzte ins Englische. Ihnen allen gilt mein herzlicher Dank.

5. Zusammenfassung

Die Wasseramsel *Cinclus cinclus* wird seit 1987 an zwei Bächen am Zürichsee im schweizerischen Mittelland intensiv untersucht. In der Mauserzeit dieser Jahre summierten sich 358 Ein- und Mehrfachfänge, die auf 247 individuell beringte (davon 238 altersbestimmte) Adultvögel zurückgehen. Mit den dabei erstellten Mauserprotokollen wurde der Mauserablauf der Hand- und Armschwingen, sowie der Schwanzfedern nachgezeichnet. Da die Vögel zur lokalen Population gehören, waren auch ihre individuellen und brutspezifischen Daten bekannt und konnten zur Mauser in Beziehung gebracht werden.

Die schubweise Mauser der Wasseramsel ist innerhalb der Singvögel einzigartig. Durch diesen Wachstumsablauf wird der Zeitaufwand für die Großgefiedermauser allerdings kaum verkürzt: die Schübe folgen gestaffelt nacheinander, und es entsteht zwangsläufig eine Pause zwischen den Schüben. Zudem läuft der dritte Schub, jener der Armschwingen, zum großen Teil erst nach jenen der Handschwingen ab. Im Mittel beginnt die Mauser der Wasseramsel am 23. Juni (95 % aller Beginne zwischen dem 1. Juni bis 15. Juli) und endet am 15. September. Mit einer Dauer von 80 bis 88 (im Mittel 84) Tagen liegt sie eher unter jener von vergleichbaren Vogelarten. Die These, dass wegen der aquatischen Lebensweise immer mindestens zwei Drittel der Flügelfläche intakt sein müssten, lässt sich nicht erhärten. Verhaltensbeobachtungen zeigen, dass Wasseramseln zur Mauserzeit ihre Nahrung am Uferstreifen oder im seichten Wasser suchen. Auch Nahrungsanalysen bestätigen die Bevorzugung von knapp unter der Wasseroberfläche lebenden Larven während der Mauserzeit. Die Wasseramsel lebt in dieser Phase beinahe sedentär, sehr zurückgezogen und zeigt wenig Aktivität. Zumindest in der engeren Mauserzeit kommt sie anscheinend ohne wirkliche Tauchgänge aus. Die schubweise Mauser ist offensichtlich ein Kompromiss zum Erreichen eines möglichst kurzen Ablaufs unter Inkaufnahme eines reduzierten Flug- und Tauchvermögens. Die Männchen beginnen im Mittel 5,7 Tage früher mit der Mauser als die Weibchen. Bei einem Vergleich der Alterklassen beginnen die 89 Vorjährigen 5,6 Tage vor den 149 Mehrjährigen. Die frühere Mauser der Vorjährigen kann mit der längeren Tragdauer des Gefieders erklärt werden. Innerhalb der Mehrjährigen bleibt der durchschnittliche Mauserbeginn stabil. Einen bedeutenderen Unterschied zeigt der Vergleich der 176 Frühbrüter (keine Brut oder Brut vor dem 22. Juni selbstständig) gegenüber den 71 Spätbrütern (Brutaktivität nach dem 22. Juni): Die Frühbrüter beginnen 12,5 Tage vor den Spätbrütern mit der Mauser. Auch innerhalb der Gruppe der Spätbrüter mausern die Männchen 6,1 Tage vor den Weibchen.

Insgesamt ist das Datum des Mauserbeginns vom Geschlecht, vor allem im Zusammenhang mit der Brutaktivität und vom Alter abhängig.

6. Literatur

Alonso J 1984: Zur Mauser spanischer Weiden- und Haussperlinge *Passer hispaniolensis* und *domesticus.* J. Ornithol. 125: 209-223.

Balat F 1960: A study on moulting in the Dipper Cinclus cinclus. Zoolog. Listy IX, 257-264.

Bensch S & Grahn, M 1993: A new method for estimating individual speed of molt. Condor 95: 305-315.

Brown C R & Bryant D M 1996: Energy expenditure during molt in Dippers *Cinclus cinclus:* no evidence of elevated costs. Physiol. Zool. 69: 1036-1056.

Buchmann M, Helm B, Rothery P & Flinks H 2009: Auswirkungen von Spätbruten auf Mauser und Rückkehrrate bei einem Weitstreckenzieher, dem Steinschmätzer *Oenanthe oenanthe.* Vogelwarte 47: 125-133.

Cooper J & Underhill L 1991: Breeding, mass and primary moult of European Starlings *Sturnus vulgaris* at Dassen Island, SA. Ostrich 62: 1-7.

Dawson A 2004: The effects of delaying the start of moult on the duration of moult, primary feather growth rates and feather mass in Common Starlings Sturnus vulgaris. Ibis 146: 493–500.

Erni E, Bonnevie B, Oschadleus H-D, Altweg R & Underhill L 2013: Moult: An R package to analyze moult in birds. J. Stat. Softw. 52: 1-22.

Galbraith H, Mitchell A B & Shaw G 1981: The moult of the Dipper in central Scotland. Bird Study 28: 53-59.

Ginn H B & Melville D S 1983: Moult in birds. British Trust for Ornithology, Guide 19. Tring.

Hall S & Fransson T 2000: Lesser Whitethroats under time-constraint moult more rapidly and grow shorter wing feathers. J. Avian Biol. 31: 583-587.

Hall S & Fransson T 2001: Wing moult in relation to autumn migration in adult Common Whitethroats Sylvia communis. Ibis 143: 580-586.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

Haukioja E 1971: Flightlessness in some moulting passerines in Northern Europe. Ornis Fenn. 48: 101-116.

Hedenstöm A & Sunada S 1999: On the aerodynamics of moult gaps in birds. J. Exp. Biol. 202: 67-76.

Hegelbach J 2004: Zunahme des Brutbestandes der Wasseramsel am Küsnachter Bach von 1987 bis 2002. Ornithol. Beob. 101: 99-108.

Hemborg C 1998: Sexual differences in the control of post-nuptial moult in the Pied Flycatcher Ficedula hypoleuca. Anim. Behav. 56: 1221-1227.

Jenni L & Winkler R 1994: Moult and ageing of European passerines. Acad. Press, London.

Jost O 1975: Zur Ökologie der Wasseramsel. Bonner zoolog. Monogr. 6.

Keicher K 2010: Untersuchungen zur Methodik des Nahrungserwerbs bei der Wasseramsel am oberen Neckar (Württemberg). Ökol. Vögel 29: 229-246.

Kesel A, Junge M & Nachtigall W 1999: Statistik für Biowissenschaftler. Birkhäuser, Basel.

Lundberg A & Alatalo R 2010: The Pied Flycatcher. Poyser, London.

Matthysen E 1986: Postnuptial moult in a Belgian population of Nuthatches Sitta europaea. Bird Study 33, 206-213.

Newton I 2009: Moult and plumage. Ringing & Migration 24: 220-226.

Norman S 1998: Post-nuptial moult in the Willow Warbler *Phylloscopus trochilus* in relation to breeding. Bird Study 45: 226-231.

O'Halloran J, Gribbin S, Tyler S & Ormerod S 1990: The ecology of dippers in relation to stream acidity in upland Wales: time-activity budgets and energy expenditure. Oecologia 85: 271-280.

Payne R B 1972: Mechanisms and control of molt. Avian Biology 2: 103-155.

Richter H 1954: Zur Mauser der Wasseramsel. Beitr. Vogelk. 3: 251-258.

Rothery P & Newton I 2002: A simple method for estimating timing and duration of avian primary moult using field data. Ibis 144, 526-528.

Spitznagel A 1985: Jahreszeitliche Veränderungen im Nahrungsangebot und in der Nahrungswahl der Wasseramsel. Ökol. Vögel 7: 239-325.

Stresemann E & Stresemann V 1966: Die Mauser der Vögel. J. Ornithol. 107, Sonderheft.

Svensson E & Nilsson J A 1997: The trade-off between molt and parental care: a sexual conflict in the blue tit? Behav. Ecol. 8: 92-98.

Tyler S & Ormerod S 1994: The Dippers. Poyser, London.

Underhill L & Zucchini W 1988: A model for avian primary moult. Ibis 130: 358-372.

Winkler R, Daunicht W & Underhill L 1988: Die Grossgefiedermauser von Alpendohle *Pyrrhocorax graculus* und Alpenkrähe *Pyrrhocorax pyrrhocorax.* Ornithol. Beob. 85: 245-259.

Winkler R & Jenni L 2007: Alters- und Geschlechtsbestimmung europäischer Singvögel. Schweiz. Vogelwarte, Sempach.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Vogelwarte - Zeitschrift für Vogelkunde

Jahr/Year: 2014

Band/Volume: 52_2014

Autor(en)/Author(s): Hegelbach Johann

Artikel/Article: Die Mauser der Wasseramsel Cinclus cinclus und der Bezug zu Geschlecht, Alter und Bruttermin 179-190