

DISSERTATION

**Telemetrische Untersuchungen zur
Verbreitung, zum Tauchverhalten
und zur Tauchphysiologie von
Seehunden, *Phoca vitulina vitulina*,
des Schleswig-Holsteinischen
Wattenmeeres**

**Telemetrische Untersuchungen zur Verbreitung,
zum Tauchverhalten und zur Tauchphysiologie
von Seehunden (*Phoca vitulina vitulina*)
des Schleswig-Holsteinischen Wattenmeeres**

Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Christian-Albrechts-Universität
zu Kiel

vorgelegt von

THOMAS ORTHMANN

Kiel 2000

Inhaltsverzeichnis

1. Einleitung	1
2. Material & Methoden	5
2.1 Freilanduntersuchungen.....	5
2.1.1 Untersuchungsgebiet	5
2.1.2 Seehundpopulation.....	6
2.1.3 Seehundfang	7
2.1.4 Messgeräte & Ortungssystem.....	12
2.1.4.1 Fahrtenschreiber	12
2.1.4.2 Satellitensystem & Sender	14
2.1.4.2.1 System ARGOS.....	16
2.1.4.2.2 Genauigkeit der Positionsbestimmungen.....	16
2.1.4.2.3 Service ARGOS.....	18
2.1.4.3 Gehäuse & Auftriebskörper.....	19
2.1.5 Applikation der Messeinheiten.....	22
2.1.6 Kalibrierung der Mess- und Sendeeinheiten.....	24
2.1.7 Datenauswertung	25
2.2 Strömungsmessungen am Seehundmodell	26
2.2.1 Strömungsmodell	26
2.2.2 Geräte-Dummies.....	28
2.2.3 Strömungsmessung.....	31
2.2.4 Allgemeine hydrodynamische Kenngrößen.....	32
2.3 Statistik	33
3. Ergebnisse	34
3.1 Strömungsmessungen.....	34
3.1.1 Ermittelte Modelleigenschaften	34
3.1.2 Widerstandsbeiwerte	36
3.2 Satellitentelemetrie	44
3.2.1 Positionsgenauigkeit	44
3.2.2 Verteilungsmuster.....	45
3.2.3 Wiederfundrate der Messeinheiten.....	47

3.3	Fahrtenschreiber-Ergebnisse	48
3.3.1	Haulout-Verhalten.....	49
3.3.1.1	Haulout-Zeiten	49
3.3.1.2	Haulout & Umwelteinflüsse.....	51
3.3.1.3	Haulout-Orte.....	54
3.3.2	Tauchverhalten.....	56
3.3.2.1	Diurnaler Rhythmus	56
3.3.2.2	Beutezüge	57
3.3.2.3	Tauchgangklassifizierung.....	58
3.3.2.4	Tauchlage.....	62
3.3.2.4.1	Rückenlageereignisse während der Beutezüge	62
3.3.2.4.2	Rückenlageereignisse ausserhalb der Beutezüge	66
3.3.2.5	Absolute Schwimmgeschwindigkeit.....	66
3.3.2.6	Umgebungstemperatur.....	67
3.3.3	Tauchphysiologie	73
3.3.3.1	Tauchdauer.....	73
3.3.3.2	Tauchtiefe	77
3.3.3.3	Bodenzeiten	81
3.3.3.4	Oberflächenzeiten.....	82
3.3.3.5	Vertikale Ab- und Auftauchgeschwindigkeiten.....	84
3.3.3.6	Tageszeitliche Tauchfrequenz	87
4.	Diskussion	89
4.1	Der Lebensraum Schleswig-Holsteinisches Wattenmeer.....	89
4.2	Aktivitätsmessungen auf See	90
4.2.1	Methodendiskussion	90
4.2.1.1	Satellitensender	91
4.2.1.2	Fahrtenschreiber	93
4.2.1.3	Auslösemechanismus	98
4.2.2	Tauchverhalten.....	99
4.2.2.1	Tauchgangklassifizierung.....	99
4.2.2.1.1	Benthische/pelagische Tauchgänge.....	99
4.2.2.1.2	U-, V- und W-Tauchgänge	101
4.2.3	Tauchphysiologie	113
4.2.3.1	Physiologische Adaptionen.....	113
4.2.3.1.1	Tauchantwort.....	113

4.2.3.1.2 Umgebungsdruck	115
4.2.3.1.3 Orientierung	116
4.2.3.2 Tauchdauer	117
4.2.3.3 “Marginal Value Theorem”	120
4.2.3.4 Oberflächenzeiten	123
4.2.3.5 Aerobe Tauchgrenze (ATG)	125
4.2.3.6 Stoffwechseleinflüsse auf das Tauchverhalten	129
4.2.3.7 Tauchtiefe	130
4.2.3.8 Schwimmgeschwindigkeit	133
4.2.3.9 Adaptive Tauchgangerwartung	137
4.2.3.10 Tauchlage	138
4.2.4 Verhaltens- und Ernährungsökologie	141
4.2.4.1 Beutezüge	141
4.2.4.2 Jagdverhalten	144
4.2.4.2.1 Jagddistanzen	144
4.2.4.2.2 Jagdverhalten & Beuteverfügbarkeit	148
4.2.4.2.3 Dynamik des Lebensraumes Wattenmeer	155
4.2.5 Saisonales Tauchverhalten	156
4.2.5.1 Herbst/Winter	156
4.2.5.2 Frühjahr/Sommer	158
4.2.6 Haulout	160
4.2.6.1 Haulout-Plätze	160
4.2.6.2 Haulout-Verhalten	162
4.2.6.3 Meteorologische und ozeanographische Einflüsse	163
4.2.6.4 Gezeiteneinfluss auf das Hauloutverhalten	166
4.2.6.5 Haulout-Verhalten & Bestandserfassung	170
4.3 Strömungsmessungen	171
4.3.1 Hydrodynamik des Robbenkörpers	172
4.3.1.1 Grundlagen	172
4.3.1.2 Absoluter Strömungswiderstand	175
4.3.1.3 Widerstandskräfte „in vivo“	176
4.3.2. Strömungseinfluss der Messgeräte auf das Modell	178
4.3.2.1 Messeinheit g (m)	179
4.3.2.2 Messeinheit MK6	180
4.3.2.3 Messeinheit MK7-s	181
4.3.2.4 Messeinheit c(m)	181
4.3.2.5 Messeinheiten a(m) & b(m)	182
4.3.2.6 Einfluss der Senderantenne	182

4.3.3	Strömungseinfluss des Befestigungspunktes.....	183
4.3.4	Energetische Konsequenzen der Ausrüstung.....	184
4.3.5	Schlussfolgerungen zur Strömungsmessung.....	187
4.4	Interaktionen Seehund/Mensch.....	188
4.4.1	Interaktionen Tourismus/Seehund.....	188
4.4.2	Interaktionen Fischerei/Seehund.....	189
4.4.2.1	Plattfischbox.....	192
4.4.3	Seehundmanagement im Wattenmeer.....	195
5.	Zusammenfassung.....	197
6.	Literaturverzeichnis.....	200

ANHANG A: Wattenmeerkarte

1. Einleitung

Der Seehund, *Phoca vitulina* L., ist die am weitesten verbreitete Robbenart in den kaltgemäßigten Gewässern des Nord-Atlantiks und Nordpazifiks. Im Rahmen ihrer geographischen Verbreitung nutzt sie eine Vielzahl unterschiedlichster mariner Lebensräume. Durch die Geburt, die notwendigen Ruhephasen und den jährlichen Fellwechsel unterliegen diese Meeressäuger immer noch einer unauflösbaren Bindung mit dem Land. Dort bilden sie auf küstennahen Sandbänken, Inseln, Stränden, Ufern oder auch in ästuarinen Regionen Kolonien, deren Größe von wenigen Individuen bis zu Tausenden von Tieren variieren kann. Die Seehunde liegen dabei auf den unterschiedlichsten Substratformen wie Fels, Sand, Schlick, Salzwiesen oder auch Eis. In Verbindung mit der ihnen eigenen verhaltensbiologischen und ernährungs-ökologischen Flexibilität (Marion & Sylvestre, 1993; Reeves et al. 1992; Riedmann et al. 1990) zählen Seehunde zu den Generalisten unter den Robben. Die regionale Auftrennung der Art *Phoca vitulina* in vier anerkannte Unterarten (*P. vitulina vitulina*, *P. vitulina richardsi*, *P. vitulina concolor*, *P. vitulina stejnegeri*) sowie zwei weitere, ehemals diskutierte Unterarten (*P. vitulina mellonae*, *P. vitulina kurilensis*) spiegelt diese inter- und intraspezifische Vielfalt in Morphologie, Ethologie und Physiologie wider.

In der Nordsee findet der Seehund seine Verbreitung entlang der Küstenregionen aller Anrainerstaaten wie Norwegen, Dänemark, Deutschland, Holland, England und Schottland (Bjorge et al. 1995; Drescher, 1979; Riedmann, 1990, Thompson, 1989). Der Teillebensraum Wattenmeer stellt für die deutschen Seehunde ein in seiner Art und Größe weltweit einmaliges Habitat dar. Neben den Kegelrobben (*Halichoerus grypus*) und Schweinswalen (*Phocoena phocoena*) sind die Seehunde die einzigen Vertreter aus der Gruppe der Meeressäuger, die diese bis zu 40km breite Übergangszone zwischen Nordsee und Marschenküste zahlenmäßig dominieren. Weit über 6000 Individuen (Abt et al. 1999) nutzen allein das schleswig-holsteinische Wattenmeer als zentralen Lebens- und Ruheort, in dem wesentliche Lebensabläufe (Geburt, Jungenaufzucht, Fellwechsel, Reproduktion) im Jahreszyklus der Seehunde stattfinden. Zudem ist das Wattenmeer die viel beschriebene Kinderstube zahlreicher Organismenarten, die zum Teil eine wesentliche Nahrungsgrundlage für die ansässigen Robben darstellen. Seine hohe Produktivität und Größe bilden die Grundlage für das Nachwachsen der Fischbestände der Nordsee und machen diese Region u. a. zur Drehscheibe des weltumspannenden Vogelzuges (Heydemann, 1998).

Trotz der direkten Nähe der Seehunde zum Menschen, der das Schleswig-Holsteinische Wattenmeer intensiv als Lebens- und Wirtschaftsraum nutzt (Scherer, 1998; Vogel, 1994, 1995), war bis vor wenigen Jahren nur sehr wenig über die Biologie und das Verhalten der dort lebenden Tiere bekannt. Robben waren grundsätzlich lange Zeit nur Landbeobachtungen, Gefangenschaftsuntersuchungen oder experimentellen Studien zugänglich. Aussagen zu ihrer räumlichen Verbreitung, ihren bevorzugten Jagdgebieten, den Ernährungsgewohnheiten, oder sogar zum direkten Tauchverhalten und zur Tauchphysiologie freilebender Tiere waren nicht möglich. Die Ursache dafür bildeten fehlende Methoden, um die Lebensvorgänge unter Wasser und auf offener See verfolgen zu können.

Erst in den 60er Jahren brach mit der Entwicklung der sogenannten Tauchtiefenrekorder (Kooyman, 1965) eine neue Ära in der Meeressäugerforschung an: der Einsatz von Messinstrumenten auf dem lebenden Tier. Die in den letzten knapp 25 Jahren dann stark forcierte Weiterentwicklung verschiedener telemetrischer Geräte (VHF-Sender, Satellitensender, Fahrtenschreiber etc.) hat vor allem den Meeressäugern ein leistungsfähiges Werkzeug zur Erforschung von Walen, Delphinen und Robben in die Hand gegeben. Insbesondere Fahrtenschreiber liefern dabei durch eine mittlerweile umfangreiche Sensorausstattung (z. B. Druck, Licht, Temperatur, Lage, Geschwindigkeit etc.) komplexe Datensätze, die zu einem grundsätzlich neuen Verständnis der aquatischen Aktivität tauchender Säuger führen. Der Einsatz von Radio- und Satellitensendern erbringt darüber hinaus notwendige Informationen zur Wanderung und räumlichen Verbreitung dieser Tiere.

Ende der 80er Jahre wurden erstmals auch Seehunde des schleswig-holsteinischen Wattenmeeres mit Radiosendern telemetrisch untersucht und insbesondere Erkenntnisse zum Ruheverhalten der Tiere gewonnen (Schwarz, 1997). Die nur auf wenige Kilometer begrenzte Reichweite der Radiotelemetrie hatte jedoch zur Folge, dass keine weitergehenden Aussagen zur räumlichen Verbreitung der Seehunde außerhalb des Wattenmeeres getroffen werden konnten. Ebenso liefern radiotelemetrische Untersuchungen grundsätzlich keine Informationen zur Unterwasseraktivität der Tiere.

Die vorliegende Studie hatte deshalb zum primären Ziel, mit Hilfe von Satellitensendern und Fahrtenschreibern das Fenster zur aquatischen Aktivität der Seehunde des Wattenmeeres zu öffnen und Belege für ihre räumliche Verbreitung zu erbringen.

Für andere Regionen existieren bereits eine Reihe ähnlicher Fahrtenschreiber- und/oder Satellitenstudien an Seehunden, beispielsweise für die kalifornische Küste (Egushi, 1998; Orthmann, 1995; Stewart *et al.* 1989; Suryan & Harvey, 1998), den Prince William Sound in Alaska (Frost *et al.* 1995, 1998, 1999, 2000), den kanadischen Lorenzstrom (Lesage *et al.* 1999), Norwegen (Bjorge *et al.* 1995) oder Sable Island vor Nova Scotia (Coltman *et al.* 1997).

Die in der vorliegenden Arbeit gewonnenen Grundlageninformationen zum Tauchverhalten, der Verbreitung und den tauchphysiologischen Fähigkeiten der Wattenmeer-Seehunde sollten grundsätzlich zu den Untersuchungsergebnissen der genannten Studien in bezug gesetzt und regionale Besonderheiten identifiziert werden. Das Untersuchungsgebiet Wattenmeer und die angrenzende Nordsee weisen dabei als lokale Besonderheit eine deutliche topographische Limitierung der möglichen Tauchtiefen von durchschnittlich nur 20 – 40m und maximal etwa 60m auf. Die Studie sollte deshalb zeigen, ob die Tiere, die in bezug auf diese geringen Tiefen nur mäßige tauchphysiologische Belastung, für z. B. eine Ausdehnung einzelner Tauchgänge oder ganzer Beutezüge nutzen. Von Interesse waren dabei auch die grundsätzlichen physiologischen Leistungsgrenzen, die das Tauchverhalten determinieren.

Da nach bisherigen Erkenntnissen mit Beendigung des Fellwechsels ein primär auf den Nahrungserwerb ausgerichtetes Kapitel im Jahreslauf der Seehunde beginnt (Riedmann, 1990, Lesage *et al.* 1999, Thompson *et al.* 1989, 1990, 1991), lag ein weiterer Schwerpunkt der Studie auf der Ernährungsökologie und dem Jagdverhalten der Tiere. Dabei sollten sowohl einzelne Jagdstrategien (z. B. benthisch oder pelagisch) als auch die Orte der Nahrungssuche und der Nahrungsjagd identifiziert werden. Bisherige Studien für die Sommermonate weisen schließlich auf eine in diesem Zeitraum verstärkte Präsenz und Aktivität der Seehunde im Wattenmeer hin (u. a. Schwarz, 1997). Ein weiteres Ziel der vorliegenden Arbeit war deshalb, die Bedeutung dieser Region außerhalb der durch Fellwechsel, Jungenaufzucht oder Paarung geprägten Zeiten zu untersuchen.

In der Zusammenfassung der Ergebnisse der Freilanduntersuchungen spielte schließlich die Beantwortung angewandter und aktueller Fragestellungen eine große Rolle, wie z. B. der Frage nach anthropogenen Einflüssen auf die Population, den Wechselwirkungen zwischen Fischerei und Seehunden oder der Notwendigkeit von Maßnahmen des „Seehund-Managements“.

Die vorliegende Arbeit ist schließlich die erste telemetrische Untersuchung an Seehunden, die auch parallel durchgeführte Messungen zum möglichen Einfluss der eingesetzten Messinstrumente zum Inhalt hat. Durch Strömungsmessungen an einem Robbenmodell sollte experimentell überprüft werden, in welcher Weise die Gerätegrößen bzw. -formen sowie verschiedene Befestigungspunkte auf dem Robbenkörper die Strömungseigenschaften und damit das Verhalten der Seehunde beeinflussen können.

2. Material und Methoden

2.1 Freilanduntersuchungen

Die hier dargestellten telemetrischen Untersuchungen an Seehunden wurden in den Jahren 1997 – 1999 im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer durchgeführt. Bedingt durch die Vorgaben des Nationalparkgesetzes (saisonale Betretungs- und Befahrensverbote), des annualen Lebenszyklus der Seehunde, der Gezeiten sowie der saisonalen Witterungsbedingungen waren die jährlich „offenen Fenster“ zum Fang von Seehunden stark eingeschränkt. Sie umfassten in der Regel wenige Tage in den Monaten September bis November und wenige Tage in den Monaten März bis April. Das Aktivitätsmuster und das Tauchverhalten der Tiere wurden durch den Einsatz von mehrkanaligen Fahrtenschreibern sowie Satellitensendern erfasst. Parallel dazu wurden im Rahmen des fortlaufenden Seehundmonitorings medizinische Untersuchungen an allen gefangenen Tieren durchgeführt.

2.1.1 Das Untersuchungsgebiet „Nationalpark Schleswig-Holsteinisches Wattenmeer“

Das Schleswig-Holsteinische Wattenmeer erstreckt sich von der Elbmündung im Süden bis hin zum Tidestrombecken zwischen der Insel Sylt und der dänischen Insel Rømø im Norden (siehe Anhang A). Spricht man vom Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer, meint man in der Regel den durch die Nationalparkgrenzen eingefassten Lebensraum seewärts der Dithmarscher und Nordfriesländischen Küste (Kohlus & Küpper, 1998). Das Wattenmeer umfasst in hydrologisch-morphologischer Hinsicht die oberhalb des Mittleren Tidehochwassers (MThw) liegenden Gebiete des Supralitorals und die unterhalb des Mittleren Tideniedrigwassers (MTnw) liegenden Bereiche des Sublitorals sowie die Priele und Wattströme (wobei im Rahmen dieser Definition die im Wattenmeer liegenden Inseln und Halligen ausgeklammert werden). Zum eigentlichen Watt zählen schließlich die intertidalen Flächen, die unter mittleren Tideverhältnissen trocken fallen. Seewärtige Grenze des Wattenmeeres bilden die äußeren Inseln Sylt und Amrum, die Außensände Japsand, Norderoogsand, Süderoogsand sowie die Seegats. Aufgrund seiner besonderen Naturwerte wurde das Schleswig-Holsteinische Wattenmeer am 1. Oktober 1985 als Nationalpark ausgewiesen. Mit einer Gesamtfläche von 273.000 ha ist es der größte Nationalpark Mitteleuropas (Küpper, 1998).

Das Wattenmeer ist dabei nicht nur zeitweiliger oder dauernder Lebensraum zahlreicher Tier- und Pflanzenarten, sondern auch Lebens- und Wirtschaftsraum des Menschen (Janssen, 1998). Die Landflächen und Inseln sind seit Jahrhunderten besiedelt und werden landwirtschaftlich, fischereiwirtschaftlich und touristisch genutzt.

In topographischer, geologischer, physikalischer und chemischer Hinsicht ist das Ökosystem Wattenmeer nicht als einheitlicher Lebensraum zu verstehen. Es setzt sich - ebenso wie die einzelnen Biozöosen - aus Ökotonen verschiedener Großbiotoptypen zusammen (Heydemann, 1998). In wissenschaftlicher Hinsicht zeichnet sich der Nationalpark dadurch aus, dass seit 1988 im Rahmen des Verbundforschungsvorhabens „Ökosystemforschung im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer“ zahlreiche interdisziplinäre Untersuchungen in dieser Region stattgefunden haben.

2.1.2 Seehundpopulation

Der Seehundbestand im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer lag 1999 bei über 6.000 Tieren (Abt *et al.* 1999). Dabei handelt es sich jedoch eine Mindestzahl. Die aktuelle und tatsächliche Populationsgröße wird deutlich höher liegen, derzeit bei wahrscheinlich 8.000 oder mehr Tieren (Abt, persönl. Komm.). Die schleswig-holsteinische Population hat nach der Seehundstaupe-Epidemie von 1988/1989 und dem damit verbundenen Populationseinbruch auf unter 2.000 Tiere Gesamtbestand eine erstaunlich schnelle Erholung gezeigt. Der jährliche Bestandszuwachs betrug zwischen 10% und 14% (Abt, 1997, 1998; Tougaard, 1999) mit anhaltend hohen Zuwachsraten. Der Anteil der jährlich gezählten Jungtiere nahm - mit einigen Schwankungen - seit der Epidemie zu, bis auf zuletzt ca. 25% Jungtiere (Abt, persönl. Kommunikation).

Die Seehunde sind im gesamten Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer präsent (Drescher, 1979). Sie zeigen jedoch deutlich Liegeplatzpräferenzen, wobei sie die einzelnen Haulout-Plätze zum Teil saisonal oder ganzjährig nutzen (Schwarz, 1979). Zu einem der Hauptliegeplätze zählt die südlich von Pellworm im Norderheverstrom liegende Lorenzensplate (Schwarz, 1979), die auch Fangort für die Seehunde der vorliegenden Studie war. Je nach Jahreszeit und Witterungsbedingungen kann man dort Hunderte oder über Tausend Tiere antreffen.

Kurz vor dem Zeitpunkt des Seehundfangs im September 1999 wurden dort beispielsweise 935 Tiere gezählt (Abt, persönl. Kommunikation). Weitere bedeutsame Liegeplätze sind der westlich von Amrum liegende Jungnamensand sowie der Knobsand und das vor Dithmarschen liegende Wesselburener Loch (Drescher, 1979). Bei diesen Hauptliegeplätzen handelt es sich um Sandbänke mit allseitiger Zugangsmöglichkeit zum offenen Wasser. Diese und auch der Großteil der alternativen Haulout-Plätze sind stark gezeitenbeeinflusst und werden je nach Tidenhub meistens vollständig überschwemmt (Jensen, 1998).

2.1.3 Seehundfang

Der jährliche Zeitpunkt des Seehundfangs in den Jahren 1997 – 1999 wurde durch verschiedene Faktoren bestimmt. Die größte Einschränkung erfolgte durch den Lebenszyklus der Seehunde selbst. Aus verständlichen Gründen wurden sensible Lebensphasen wie Trächtigkeit, Geburtsphase, Jungenaufzucht und Fellwechsel für den Fang und die Ausrüstung der Tiere ausgeschlossen. Zusammen mit den durch das Nationalparkamt erteilten Vorgaben zur Befahrung der Schutzzonen und zum Fang der Tiere wurden daher in den Monaten Mai bis August keine Seehunde gefangen. Die Monate November bis Februar fielen aufgrund der ungünstigen klimatischen Bedingungen aus. Zum einen hält sich bei niedrigen Temperaturen und Niederschlägen eine für den Fang nur unzureichende Anzahl von Tieren auf den Sandbänken auf (eigene Beobachtungen), zum anderen sind ein erfolgreicher Fang und eine Ausrüstung der Tiere bei Windstärken oberhalb von 4-5 Beaufort und/oder Niederschlägen nicht möglich. Die starken Winde und damit vielleicht einhergehende starke Strömungen verhindern ein erfolgreiches Ausbringen des Netzes und behindern - ebenso wie mögliche Niederschläge - das Arbeiten auf der Sandbank.

In den verbleibenden Monaten September/Oktober und März/April bestimmen dann die Gezeiten und wiederum die klimatischen Gegebenheiten die Möglichkeit zum Fang der Seehunde. Allein gezeitenbedingt kommen im Schnitt nur vier bis fünf Tage pro Monat in Frage. Dabei handelt es sich um Tage, an denen der Gezeitenwechsel eine Ausrüstung um die frühen Mittagsstunden herum möglich macht.

1997 – 1999 wurden insgesamt 12 Fangversuche im Herbst und Frühjahr der entsprechenden Jahre gestartet. Es konnten jedoch nur bei vier Aktionen erfolgreich Seehunde gefangen werden. Der Grund dafür ist vor allem bei den oben angegebenen klimatischen Bedingungen zu suchen.

Oftmals waren die in bezug auf die Gezeiten möglichen Fangtage durch starke Winde (≥ 5 Beaufort), unruhige See oder sogar Regen geprägt. Eine Fangaktion im Oktober 1998 konnte trotz Dauerregen erfolgreich durchgeführt werden. Dies stellte jedoch eine Ausnahme dar, da die Feuchtigkeit das Durchtrocknen des Befestigungsklebers für die Instrumente auf über eine halbe Stunde pro Tier erhöhen kann.

Eine weitere methodische Schwierigkeit ergab sich aus der Art der eingesetzten (aber einzig verfügbaren) Schiffe. So war das für den Netzablauf verantwortliche Schlauchboot in einem Fall zu schwach motorisiert und wurde von der am anderen Ende des Netzes ziehenden Barkasse bei ungünstigen Strömungsbedingungen am Erreichen des Ufers gehindert. Zwischenzeitlich hatten die auf der Sandbank ruhenden Seehunde die Gelegenheit, ins Wasser zu flüchten.

Schließlich war das individuelle und je nach Umweltbedingungen sehr unterschiedliche Fluchtverhalten der Tiere ein maßgeblicher Faktor für den Erfolg oder Misserfolg der Fangaktionen. In einigen Fällen war die Sandbank bereits nach einer Annäherung auf ca. 250 Meter komplett abgeräumt. In anderen Fällen lagen noch Seehunde auf der Bank, während die Boote schon angelandet waren.

Die Anzahl der pro Fangaktion gefangenen Tiere variierte zwischen einem und über 20 Tieren. In letzterem Fall wurden dann augenscheinlich geschwächte oder verletzte Tiere sofort nach dem Fang wieder freigelassen. Hintergrund dafür ist der Umstand, dass während des relativ kurzen Zeitraums des Niedrigwassers nur max. 12 – 15 Seehunde ausgerüstet bzw. untersucht werden können. Letztendlich wurden insgesamt 19 Seehunde erfolgreich ausgerüstet (14 x TDR & Sender, 3 x Sender, 2x TDR). Ein Einzelsender und zwei Kombinationseinheiten konnten jedoch nicht mehr zurückerhalten werden. Genauere Informationen zu den mit TDRs ausgerüsteten Seehunden siehe Tabelle 1, S. 11.

Fang- und Ausrüstungsort war – wie schon erwähnt - in allen Fällen die im Norderheverstrom liegende Lorenzensplate (siehe Abb. 1, folgende Seite). Beteiligt waren neben Wissenschaftlern und Mitarbeitern des Instituts für Meereskunde (IfM) Wissenschaftler des Forschungs- und Technologiezentrums Westküste (FTZ), Ranger sowie weitere Mitarbeiter des Nationalparkamtes für das Schleswig-Holsteinische Wattenmeer, Mitarbeiter der Seehundstation Friedrichskoog und amtlich bestellte Seehundjäger des Kreises Nordfriesland. Durch die parallel zur Ausrüstung stattfindenden medizinischen Untersuchungen war bei allen Fängen mindestens ein(e) VeterinärmedizinerIn anwesend.

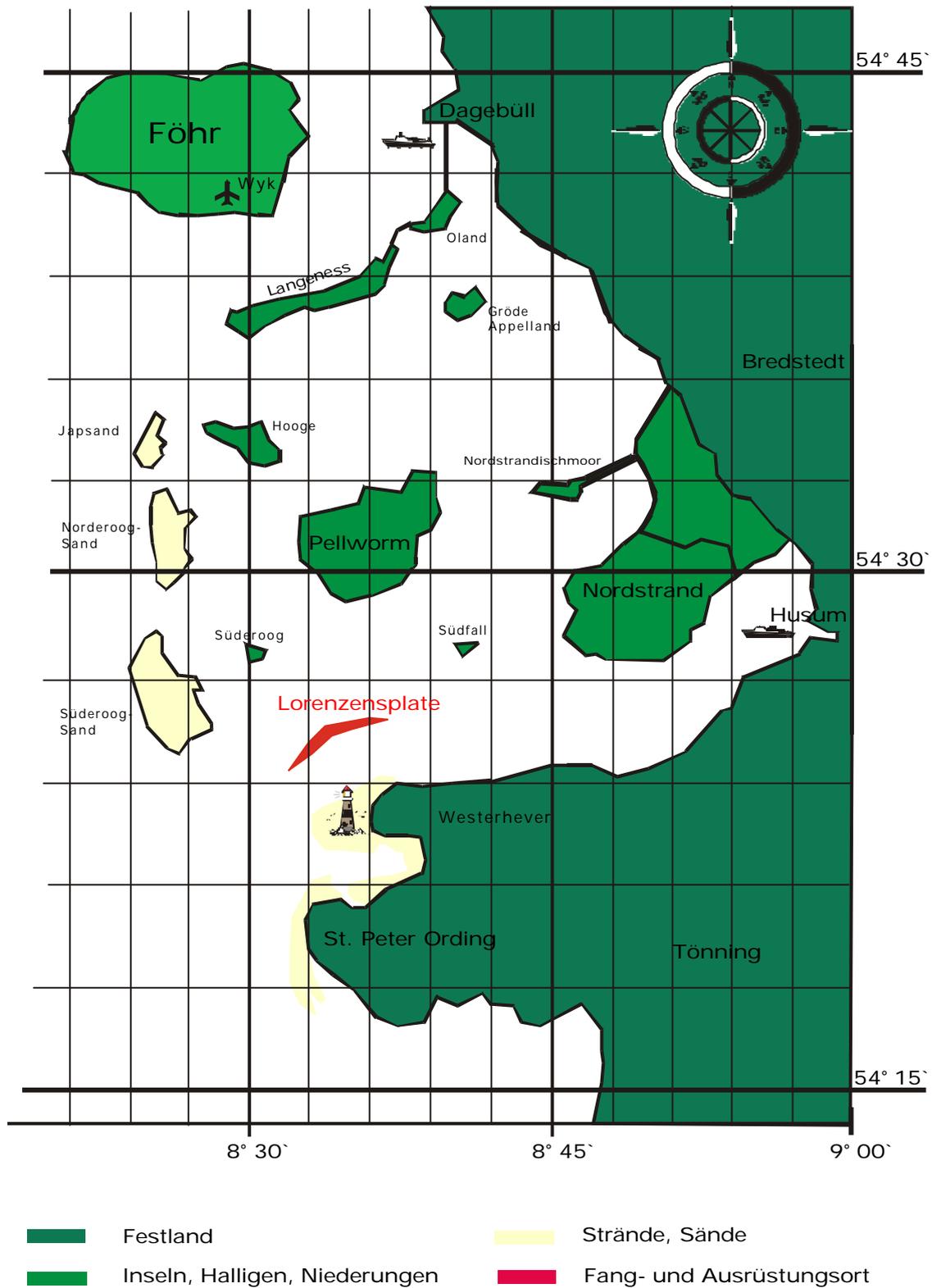


Abb.1: Schleswig-Holsteinisches Wattenmeer mit Ausrüstungsort der Seehunde (Lorenzensplate).

Der Fang erfolgte nach der Netzmethode von Jeffries *et al.* (1993) (siehe Abb. 2). Zum Einsatz kamen dabei verschiedene Schiffe der Küstenwache. Für den Mannschafts- und Ausrüstungstransport wurde zumeist ein Landungsboot gewählt, mit dessen Hilfe die Sandbank direkt angefahren werden konnte. Das Fangnetz war auf dem Heck einer Barkasse abgelegt und mit einer Zugleine an einem Schlauchboot befestigt. Es hatte eine Länge von ca. 120m und eine Höhe von ca. 8m. Die Maschengröße betrug 10x10cm. Die oben liegende Treibleine war mit kleinen Schwimmkörpern versehen und die Sinkleine mit Blei beschwert. Das Schlauchboot wurde während der Annäherung an die Sandbank auf der von den Seehunden abgewandten Seite der Barkasse vertäut.

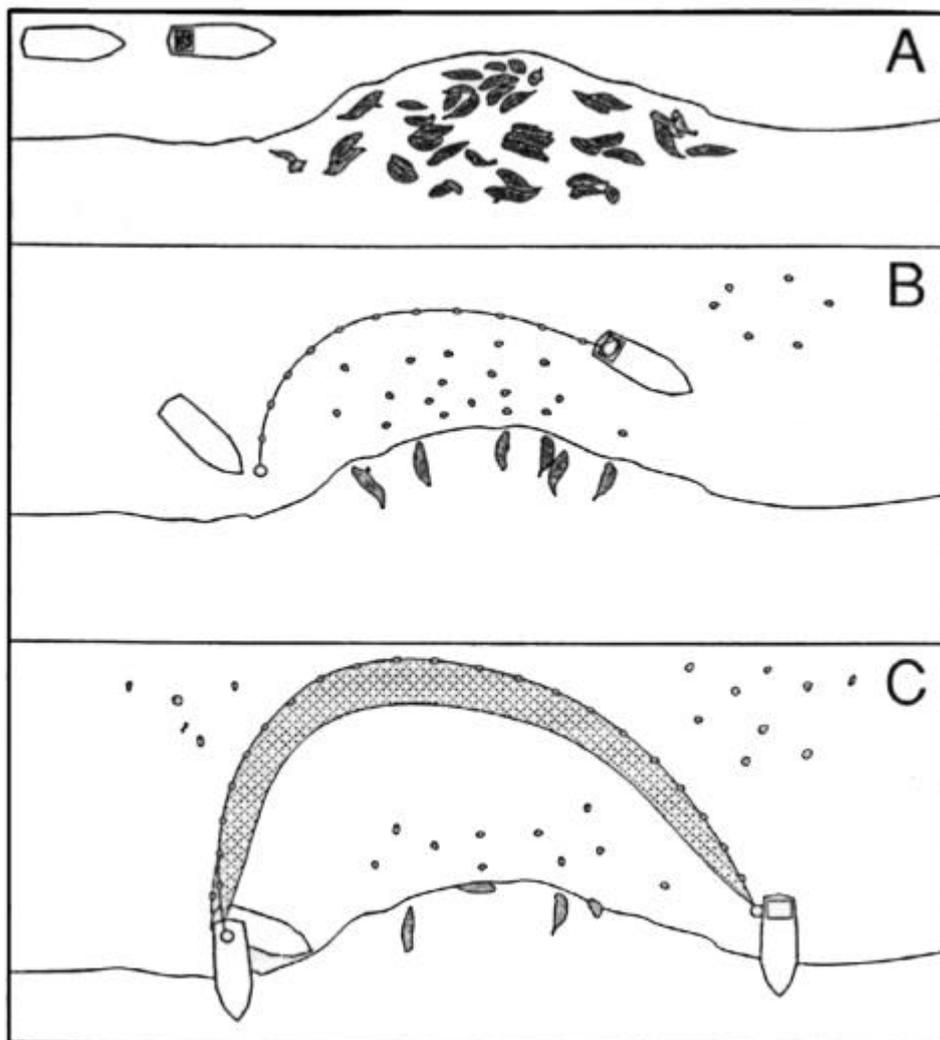


Abb.2: Netzfangmethode nach Jeffries *et al.*, 1993

Je nach Fluchtverhalten der Tiere wurde das Netz dann in einem Abstand von 25m – 50m zur Sandbank bogenförmig ausgezogen. Nach Anlanden von Schlauchboot und Barkasse wurde das Netz von Helfern eingebracht. Unterstützung erfolgte durch die auf dem Landungsboot verbliebenen Wissenschaftler.

Die im Netz gefangenen Seehunde wurden zur Beruhigung und besseren Handhabe in einzelne Ringnetze verpackt. Das verhinderte zudem eine Flucht der Tiere ins Wasser. Jede Robbe wurde vor der eigentlichen Ausrüstung medizinisch untersucht. Dazu gehörte das Wiegen, Vermessen, die Entnahme einer Blutprobe und das Setzen eines Transponders im Nackenbereich für eine mögliche spätere Identifikation.

Alle Seehunde wurden ständig mit Meerwasser gekühlt und standen während der maximal drei Stunden dauernden Aktionen unter fortlaufender Kontrolle. Tiere, die Verletzungen aufwiesen, einen labilen Gesamteindruck machten oder durch den Fang geschwächt bzw. gestresst schienen, wurden ohne Untersuchung und Ausrüstung unverzüglich freigelassen. Auf eine Betäubung der Seehunde wurde verzichtet, um eine ausreichende Kontrolle über die physiologischen Grundfunktionen zu behalten und die Gefahr einer bei Sedierung nicht erkennbaren Apnoea oder eines späteren Kollaps zu verringern (Gentry & Johnson, 1978; Hammond & Elsner, 1977).

Tabelle 1: Ausrüstungszeitraum und Merkmale der mit TDRs ausgerüsteten Seehunde

ID	Gewicht (kg)	Geschlecht	Alter	Länge (cm)	Ausrüstung	Aufzeichnungs- dauer TDR (d)
SL1	66	m	mj*	150	Sept.`97	2.5
SL2	49	m	mj	142	Sept.`97	5.5
SL3	56	m	mj	158	Okt.`98	11
SL4	47	w	mj	139	Okt.`98	4
SL5	63	m	mj	148	Okt.`98	12
SL6	52	m	mj	144	Okt.`98	20.5
SL7	66	m	mj	163	Okt.`98	13.5
SL8	48	m	mj	138	Sept.`99	19
SL9	45	m	mj	144	Sept.`99	10
SL10	65	m	mj	153	Sept.`99	23.5
SL11	55	m	mj	152	Sept.`99	3.5
SL12	40	w	vj**	132	Sept.`99	16
SL13	45	m	mj	145	Sept.`99	2
SL14	74	m	mj	150	Sept.`99	19.5

*mj = mehrjährig, **vj = vorjährig

2.1.4 Messgeräte & Ortungssystem

2.1.4.1 Fahrtenschreiber

Mit dem Begriff „Fahrtenschreiber“ werden in der Wildtier telemetrie grundsätzlich auf einem Tier befestigte Messinstrumente bezeichnet, die unterschiedlichste, das Tier und seine Umwelt betreffende Messparameter aufnehmen können. Das reicht von der Umgebungstemperatur über die Schwimmgeschwindigkeit bis hin zu EKG-Ableitungen oder Magentemperaturmessungen. Waren die ersten, im marinen Milieu eingesetzten Geräte zunächst noch reine Tiefenmesser (time-depth-recorder = TDR) (Kooyman, 1965), hat sich der Begriff TDR trotz späterer Integration weiterer Sensoren bis in die heutige Zeit erhalten (siehe Wildlife Computers, 2000). Er wird deshalb im Rahmen der Diskussion gleichbedeutend mit dem Begriff Fahrtenschreiber verwendet.



Abb. 3: Fahrtenschreiber „DK600“

Bei den in der vorliegenden Studie eingesetzten Fahrtenschreibern handelte es sich um 6-kanalige Datenlogger (Logger DK600, Driesen & Kern GmbH, 20576 Bad Bramstedt, Deutschland) mit den Abmessungen 18cm x 3.5cm x 2.5cm (Abb. 3). Die Stromversorgung erfolgte über eine Lithiumbatterie (3.6 Volt, 2750 mAh), die sich in einem verschraubbaren, bis 40bar druckfestem Titangehäuse befand. Die Hauptplatine des Fahrtenschreibers wurde in Kunstharz (Epoxy-Glosscoat, Voss-Chemie, Uetersen, Deutschland) vergossen. Eine Bohrung ermöglichte den Zugang zum Interface-Anschluss, über den die Messeinheit vor ihrem Einsatz mit Hilfe eines Laptops konfiguriert und gestartet werden konnte. Der Interface-Kontakt wurde anschließend mit einem druckfesten Schraubverschluss versehen, mit Silikonkautschuk versiegelt und mit Epoxy aufgefüllt.

Das spätere Auslesen der Daten erfolgte nach Öffnen der Bohrung über den gleichen Anschluss. Die sechs Datenkanäle des Loggers waren wie folgt belegt:

- Drucksensor zur Tauchtiefenmessung
- Differentialdrucksensor zur Geschwindigkeitsmessung
- Temperatursensor
- Lagesensor
- Kompasssensor 1
- Kompasssensor 2

Die beiden Drucksensoren sind als offene Systeme nicht vergossen worden. Die Messsysteme wurden vor jedem Einsatz mit einem Silikonfett bzw. Silikonöl befüllt, um einen direkten Kontakt der Druckmembranen mit dem Meerwasser zu verhindern. Beide Drucksensoren hatten eine Messgenauigkeit von 0,1% des Messbereiches, der bei dem Absolutdrucksensor (= Tiefenmesser) bis 20bar reichte und bei dem Differentialdrucksensor (= Geschwindigkeitsmesser) bis 500mbar.

Die Geschwindigkeitsmessung erfolgte durch eine Differentialdruckmessung nach dem Prinzip des Prandtl'schen Staurohres (ähnlich der Geschwindigkeitsmessung bei Flugzeugen). Zwei Metallröhrchen ragten dabei exponiert auf der Oberseite des Fahrtenschreibers hervor und wurden durch eine Metallkappe zu einem gemeinsamen System miteinander verbunden (siehe Abbildung 3, S. 12). An der vorderen Öffnung der Metallkappe wirkt bei Anströmung der Gesamtdruck P_o , da hier die Strömungsgeschwindigkeit durch das abgeschlossene Rohr auf Null herabgesetzt wird. An der oberen und den seitlichen Öffnungen wirkt dagegen der statische Druck P . Die Druckmembran des Sensors registriert daher die Differenz $P_o - P$, also den Staudruck $\frac{1}{2} \rho v^2$.

Der Lagesensor bestand aus einem senkrecht zur Horizontalachse des Fahrtenschreibers ausgerichteten Metallröhrchen, in dem eine kleine Metallkugel je nach Lage des Tieres über einen elektrischen Kontakt eine Ja/Nein-Antwort (Bauchlage/Rückenlage) lieferte.

Der Kompass bestand aus zwei ineinander befindlichen Kunststoffkugeln, von denen die kleinere innere mit einem Magneten versehen war und frei in einem Öl flotierte. An der äußeren Kugel wurde von zwei HALL-Sensoren die durch die Lageänderung der Magnete induzierte Spannungsänderung abgegriffen und als Information auf zwei Kanälen des Loggers abgegriffen.

Neben seiner eigentlichen Funktion als Schwimmrichtungssensor erbrachte der Kompass auch wertvolle Informationen als Aktivitätssensor. Jede Bewegung der Robbe führte automatisch zur Auslenkung der inneren Kompasskugel in eine bestimmte Richtung. Auf diese Weise konnten zum Beispiel Verhaltensweisen wie „an der Wasseroberfläche ruhend“ von „auf Land ruhend“ abgegrenzt werden.

Der Temperatursensor hatte einen Messbereich von -20°C bis $+50^{\circ}\text{C}$ und eine Messgenauigkeit von 0,1% des gesamten Messbereiches. Über ihn wurde die Umgebungstemperatur im Wasser und auf Land gemessen.

Die Fahrtenschreiber konnten vor jedem Einsatz softwareseitig unterschiedlich getaktet werden. In Abhängigkeit zur Zeit bis zum Ablösen der gesamten Messeinheit wurden entweder kürzere Taktraten (8 – 10sec.) oder längere Taktraten (11-15sec.) gewählt. Das bedeutet, dass ein Fahrtenschreiber auf allen sechs Kanälen im Abstand von zwischen 8 und 15 Sekunden eine Messung durchführt und die entsprechenden Daten abspeichert. Damit wurden bei voller Funktionsfähigkeit des Fahrtenschreibers pro Tag und Tier zwischen 5.760 und 10.800 Messdaten aufgenommen.

2.1.4.2 Satellitensystem & Sender

Zur Positionsbestimmung der Seehunde und für die Suche nach den von den Seehunden abgelösten Messeinheiten wurden Satellitensender der Marke Telonics-ST-10 (Abb. 4, Spezifikationen: Tabelle 2, beides S.15) eingesetzt. Sendergröße und -form wurden nach eigenen Vorgaben gestaltet und entsprechend von der Firma Sirtrack umgesetzt. Dabei wurde die Integrationsmöglichkeit des Senders in eine kombinierte Fahrtenschreiber-Sender-Einheit, Art, Lage und Ausrichtung der Antenne sowie die Position der Salzwasserschaltung, die zum Abschalten des Senders beim Abtauchen führt, berücksichtigt.

Entsprechend einer vom Service ARGOS herausgegebenen Tabelle zur Vorhersage der Überflugzeiten der NOAA-Satelliten über den Untersuchungsraum Südliche Nordsee wurde der Sendemodus der einzelnen Sender auf diese Region abgestimmt. Die Übertragung ist demnach zwischen 21.00 und 24.00 Uhr vollständig ausgesetzt worden, da in diesem Zeitraum keine erfolgreichen Positionsmeldungen möglich waren. Hintergrund dafür ist eine unzureichende Anzahl bzw. ein zu geringer Kontaktwinkel der überfliegenden Satelliten (siehe auch ARGOS System).

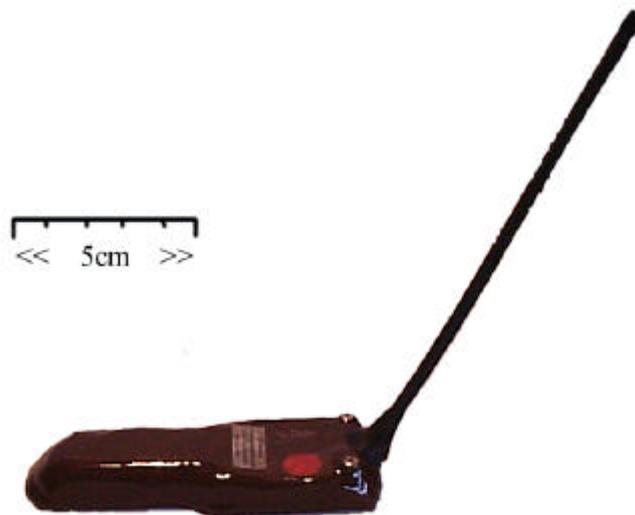


Abb. 4: Satellitensender Telonics ST-10,

Aufgrund des in jedem Sendern integrierten Salzwasserschalters wurden nur bei Exponierung der Sender über die Wasseroberfläche Signale gesendet. Dadurch konnte ein hoher Prozentsatz an Batterieleistung gespart und die Lebenszeit der Sender – insbesondere aufgrund der langen Aufenthalte der Seehunde unter Wasser - verdoppelt bis verdreifacht werden (auf theoretisch ca. drei Monate). Nach jedem Einsatz der Sender erfolgte ein Batteriewechsel durch die ARGOS-zertifizierte Firma Sirtrack, Neuseeland.

Tabelle 2: Konfiguration und technische Daten des Satellitensenders Telonics ST-10

Sendefrequenz: 401,650 MHz
Batterien: 2 AA-Lithium Zellen, 2000mA/h
Taktrate: 48 sec
Spannung: + 4.0 Vdc bis 7.2 Vdc
Ruhestrom: < 45 ua (Aktivmodus)
< 5 ua (Ruhemodus)
Ausgangsleistung: 420 mw*/280-300 mA bei 7.2 Vdc
335 mw*/265-280 mA bei 6.0 Vdc
160 mw*/230 mA bei 4.0 Vdc
*(50 Ω Ladewiderstand)
Abmessungen: 12cm x 4cm x 1,5cm
Antenne: 17cm Länge, in flexiblem Schrumpfschlauch, Neigung 45° anterior von der Spitze des Senders

2.1.4.2.1 System ARGOS

Das ARGOS-System ist ein internationales, satellitengestütztes Ortungs- und Datenübertragungssystem zum Monitoring und Schutz der Umwelt. Ausnahmslos alle satellitentelemetrischen Studien im Bereich der Wildtier telemetrie werden über ARGOS abgewickelt. Zentrales Segment des ARGOS-Systems sind drei Empfangssatelliten (Polar Orbiting Environmental Satellites, POES) der amerikanischen National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA). Mindestens zwei dieser Satelliten stehen zu jedem Zeitpunkt für die Datenaufnahme in Bereitschaft. Sie bewegen sich in 850 km Höhe auf einer zirkumpolaren Flugbahn um die Erde herum und erfassen dabei auf einer Kreisfläche von 5000 km Durchmesser jeden Sender. Ihre Umflugdauer beträgt ca. 102 Minuten. Ihre orbitale Umflugstrecke rotiert um die polare Achse der Erde mit genau der gleichen Rate, mit sich der Erde um die Sonne dreht. Die NOAA-Satelliten überfliegen damit jede einzelne Region der Erde zu den immer gleichen Tageszeiten. Damit ist eine exakte Abstimmung der Senderübertragungen auf die Überflugzeiten der Satelliten möglich. Die Größe des zeitlichen „Fensters“, innerhalb dessen die Übertragung von Daten an einen bestimmten Satelliten möglich ist, beträgt durchschnittlich 10 Minuten pro Überflug. Im Schnitt wird jede Region der Erde pro Tag 10 mal überflogen (ARGOS, 1996). Diese Angabe variiert je nach Region aber stark, da die Umlaufbahnen der Satelliten sich erst bei 82° nördlicher Breite zu überlappen beginnen. Damit variiert die Anzahl aller Satellitenüberflüge zwischen 28 Überflügen pro Tag an den Polen und 6 Überflügen pro Tag am Äquator. Für den Bereich südliche Nordsee liegt die Anzahl bei ca. 12 Überflügen pro Tag. Ein Satellit detektiert bei jedem Überflug das Pulssignal eines Senders (den sogenannten „Uplink“, mit einer jeweiligen Dauer von 360 – 920msec) auf der Frequenz 401,650 MHz. Die am ARGOS-System angeschlossenen Sender werden auch kurz als PTTs (Platform Transmitter Terminals) bezeichnet.

2.1.4.1.2 Genauigkeit der Positionsbestimmungen

Die geographische Position eines PTTs wird durch die gemessene Doppler Shift der transmittierten Signale ermittelt, während der Satellit sich dem Sender nähert und sich danach wieder von ihm entfernt. Eine Positionsbestimmung für ein PTT ist deshalb erst dann möglich, wenn zwei oder mehr Signale von einem Satelliten während seines Überfluges empfangen werden. Die Genauigkeit jeder Positionsbestimmung wird dabei durch verschiedene Faktoren bestimmt, unter anderem von der Anzahl der erfolgreich übertragenen Signale.

Service ARGOS gibt verschiedene Kategorien (LC = Location Class) der Ortungsqualität vor. Bei Ortungen mit der Kennung LC = 3 handelt es sich um die bestmöglichen Ortungen, wobei nach ARGOS-Angaben (1996) 68% aller Ortsbestimmungen dieser Kategorie weniger als 150 m von der tatsächlichen Position des Tieres entfernt liegen. Bei LC = 2 liegen nach ARGOS (1996) 68% aller Ortungen ≤ 350 m von der tatsächlichen Position des Tieres entfernt; bei LC = 1 liegen 68% der Ortsbestimmungen ≤ 1 km vom Tier entfernt. Für die Kategorien 0 und darunter (A, B, Z) werden vom Service ARGOS keine Angaben zur Genauigkeit gemacht. Die insgesamt vom Service ARGOS vorgegebenen Werte sind jedoch rein theoretische Werte. Bei verschiedenen Untersuchungen wurden wesentlich größere Ortungsfehler festgestellt (Burns & Castellini 1998; Goulet *et al.* 1999; Priede & French 1991; eigene Ergebnisse, siehe Seite 44).

Die tatsächliche Anzahl der täglichen Positionsbestimmungen und deren Qualität werden - wie schon erwähnt - durch die Anzahl erfolgreicher Übertragungen vom Sender zum Satelliten bestimmt. Wie viele erfolgreiche Übertragungen möglich sind, hängt wiederum von unterschiedlichen Faktoren ab. Neben dem Längen- und Breitengrad des Untersuchungsgebietes zählen dazu auch das Verhalten der einzelnen Tiere, die im Untersuchungszeitraum vorherrschenden klimatischen und ozeanographischen Bedingungen, die gewählte Übertragungsrate, die Anzahl der ein Gebiet gleichzeitig überfliegenden Satelliten (maximal zwei mit überlappendem Empfangsbereich) und schließlich die Sendeleistung der Geräte.

Der Längengrad ist, wie bereits angeführt, entscheidend, da die Anzahl der Satellitenüberflüge polwärts zunimmt (ARGOS 1988). Für den Breitengrad konnten u. a. Burns *et al.* (1998) einen Zusammenhang mit der Übertragungsqualität nachweisen.

Das Verhalten mariner Säuger ist ebenfalls entscheidend für den Erfolg von Positionsbestimmungen, da Positionssignale nur an der Wasseroberfläche bzw. von Land aus übertragen werden können. Entsprechend der Dauer seiner Landaufenthalte sowie seiner prozentualen Tauch- bzw. Oberflächenzeit auf See können je nach Individuum sehr unterschiedliche Übertragungsqualitäten gegeben sein. Für Seehunde ergibt sich beispielsweise auf See die Positionskategorie 0 am häufigsten, da die absolute Oberflächenzeit während der Aktivitätsphasen verhältnismäßig gering ist (Boyd & Arnborn 1991; Heide-Jorgensen *et al.* 1992; Stewart & DeLong 1995; Stewart 1997; Ergebnisse der vorliegenden Studie).

Beim ARGOS System sind mindestens vier aufeinanderfolgende und erfolgreiche Kontaktaufnahmen zwischen einem Sender und einem Satellit notwendig, um eine Positionskategorie von mindestens LC > 0 zu erreichen.

Das System wird dabei durch den Umstand limitiert, daß die von ARGOS vorgegebene, maximal erlaubte Übertragungsrate nur eine Übertragung alle 40 Sekunden beträgt. Damit muss eine Oberflächenpause auf See mindestens zwei Minuten betragen, bevor eine Positionsbestimmung der Ortungskategorie $LC > 0$ möglich ist. In der vorliegenden Studie wurde - als Mittel aus optimaler Übertragung und Energiesparmodus - eine Rate von einem Signal alle 48 Sekunden gewählt.

2.1.4.2.3 Service ARGOS

Neben den Hardware-Voraussetzungen durch das System ARGOS wird die Software-Komponente (Datenaufnahme, -bearbeitung und -weiterleitung) durch den Service ARGOS übernommen. Mit einer zeitlichen Verzögerung von 12 Stunden (Ortung durch den Satelliten bis zum Empfang der Daten) wurden die im Rahmen dieses Projektes erhaltenen Daten per E-mail übermittelt. Eine einzelne Ortung innerhalb der Datensätze hatte folgendes Format:

```
01779 12123 6 2 D 0 1997-10-30 06:38:44 54.634 7.826 0.000 401647926
1997-10-30 06:36:14 1 57323 57323
1997-10-30 06:36:57 1 57365 57365
1997-10-30 06:37:40 1 57407 57407
1997-10-30 06:40:32 1 57575 57575
1997-10-30 06:41:15 1 57617 57617
```

mit:

01779	Programmnummer
12123	PTT-Identifikationsnummer
6	Anzahl der Zeilen dieser Ortungsmeldung
2	Anzahl der PTT-Sensoren
D	Name des Satelliten (hier NOAA-D)
0	Positionskategorie (kann 3, 2, 1, 0, A, B und Z betragen)
1997-10-30	Tag der Ortung
06:38:44	Zeitpunkt der Ortung
Lat 54,634 N	Breitengrad in Grad und Tausendstel eines Grades
Lon 7,826 E	Längengrad in Grad und Tausendstel eines Grades
0.000	PTT-Höhe über Grund in km, (hier Meereshöhe)
401,647926	berechnete PTT-Sendefrequenz
1997-10-30	Tag der Positionsbestimmung

06:36:14	Uhrzeit der Positionsbestimmung
1	Anzahl der empfangenen identischen Ortungen
57323	Wert des Sensors 1*
57323	Wert des Sensors 2*

* Die Sender verschiedener Hersteller können Sensoren (für z: B. Druck, Temperatur) beinhalten, deren Werte hier angegeben werden. In der vorliegenden Studie waren diese Kanäle nicht belegt.

2.1.4.3 Gehäuse & Auftriebskörper

Neben dem Einsatz einzelner Sender und Fahrtenschreiber auf den Seehunden war vor allen Dingen die kombinierte Applikation von Sender *und* Datenlogger von Interesse. Zu diesem Zweck wurde das Modell einer gesamten Messeinheit mit integriertem Schwimmkörper gebaut, und danach im Tiefziehverfahren ein Kunststoffgehäuse (24cm x 6.5cm x 3.5cm Fronthöhe bzw. 6.5cm Heckhöhe, Abb. 5) dafür entwickelt (Modellbau Hinz, Kiel, Deutschland).

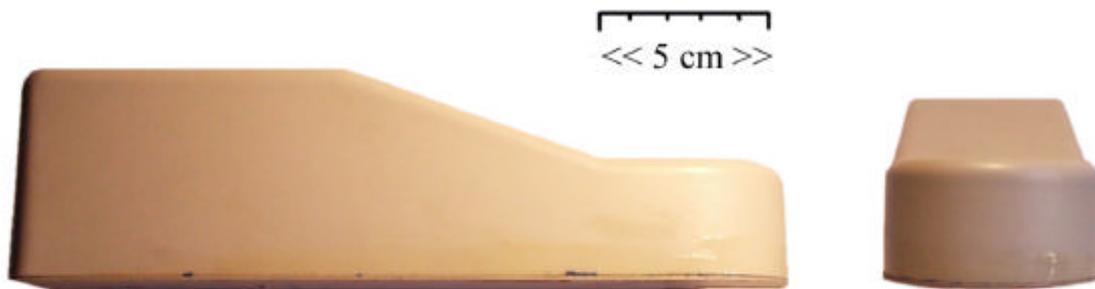


Abb. 5: Gehäuse für kombinierte Fahrtenschreiber- Satellitensender-Einheit

Das auch für die Einzelsender und Einzellogger verwendete Auftriebsmaterial bestand aus geschäumten Kunststoff, der bis in über 200m Wassertiefe absolut druckfest ist. Aus diesem Material wurden sowohl die Basen für die Einzelinstrumente (Abb. 6, S. 20) als auch die innenliegenden Schwimmkörper für die Kunststoffgehäuse gefertigt. Die Masse des Schwimmmaterials wurde so gewählt, dass die Geräte nach der Ablösung vom Tier deutlich exponiert an der Meeresoberfläche schwimmen konnten und auch nicht durch Sekundärmaterial (verfangene Pflanzen etc.) einen negativen Auftrieb erlangten.



Abb. 6: Auf der Basis befestigter Schwimmkörper (rot) für einen Satellitensender.

Basen und Gehäuse waren mit roter, fluoreszierender Signalfarbe (SPAR-VAR-Signalrot, Spray Color-GmbH, Merzenich, Deutschland) besprüht. Darüber wurde eine Schicht seewasserresistenten Klarlacks (SPAR-VAR-Kristallklar, Spray Color-GmbH, Merzenich, Deutschland) gelegt. Alle fertiggestellten Geräte trugen ein Identifikationslabel mit der Anschrift der Forschungsgruppe und dem Hinweis auf eine Belohnung bei Auffinden eines der Geräte.

Nachdem im ersten Untersuchungsjahr ein negativer Einfluss der Satellitensender auf die Fahrtenschreiber festgestellt wurde, mussten in Folge die Sender durch Alufolie gegen die Logger abgeschirmt werden.

Alle Messeinheiten – ob Einzelsender, Einzellogger oder Kombinationsgerät – wurden mit Hilfe einer Basis (Abb. 7, S. 21) auf dem Rücken der Seehunde befestigt. Ziel war die vollständige Ablösung der Mess- und Sendeeinheiten zu einem vorgegeben Zeitpunkt. Die Basis selbst bestand aus einem dünnen, perforierten Plastikgitter (Lüftungsgitter für Schränke mit den Maßen 3 x 18cm und 5 x 18cm, je nach Größe der Messeinheit). Die obere Seite des Gitters wurde mit einer dünnen Plastikplatte beklebt, so dass zwischen Platte und Gitter ein Hohlraum entstand. Dazwischen lag eine Schicht Netzgaze (20 x 30cm), die über die Grundfläche der Basis hinausragte. Auf beiden Seiten des Gitters wurden kleine Plastikröhrchen geklebt, die als Führungsschienen zwei am Messinstrument befestigte Metallbügel aufnahmen. Unbefestigt konnte die Messeinheit in dieser Schiene vor- und zurückfahren, war nach beiden Seiten hin aber stabilisiert.

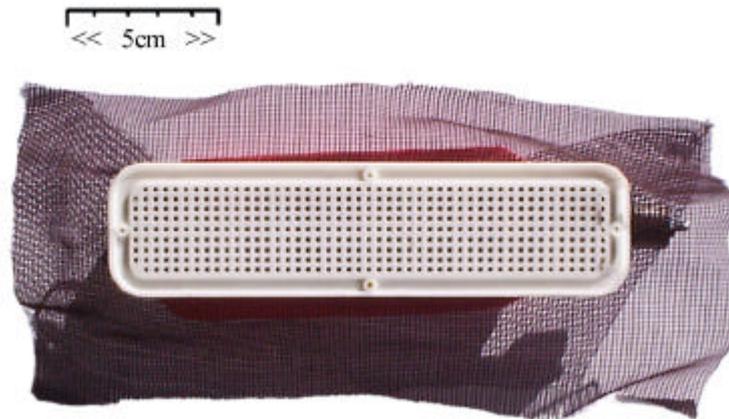


Abb. 7: Unterseite der Befestigungsbasis für die Messeinheiten

Als Frontbefestigung und gleichzeitig späterer Auslösemechanismus war am vorderen Ende des Schwimmkörpers eine Metallschraube befestigt. Diese wurde durch eine an der Basis befestigten Metall-Öse gezogen und durch einen Magnesiumkopf arretiert (Abb. 8).

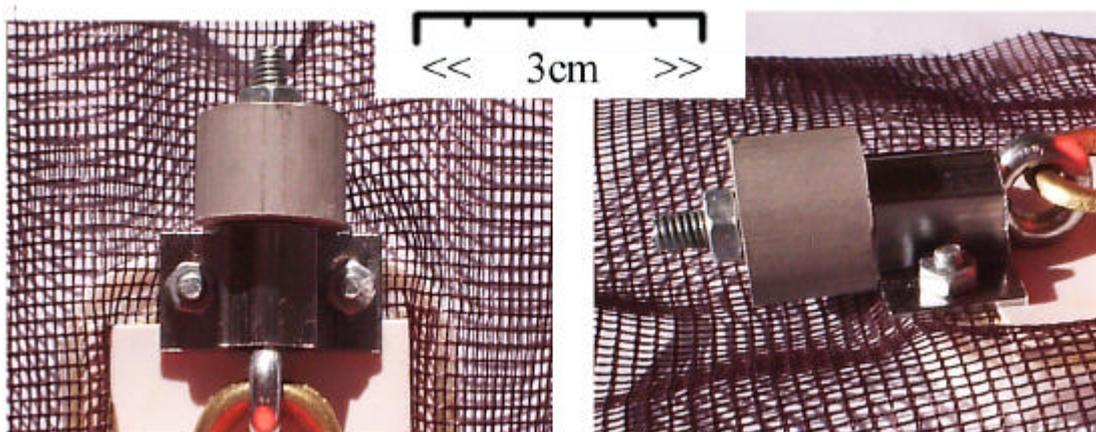


Abb. 8: Befestigungskopf der Messeinheiten

Damit waren die Instrumente auf der Basis auch in der Längsrichtung befestigt und konnten nur noch über die Führungsschiene nach hinten weggleiten, nachdem sich der Magnesiumkopf aufgelöst hatte.

Auf genau dieser Eigenschaft des hochreinen (99,9%igen) Magnesiums (Walter, Chemikalien- und Reagenzienbedarf, Kiel) beruhte der Auslösemechanismus. Hochreines Magnesium ist ein extrem weiches Metall, dass je nach Stärke und Dicke in Seewasser schon nach kurzer Zeit korrodiert.

Der ungefähre Zeitraum für die Ablösung sollte zwischen zwei und vier Wochen betragen (Zeitraum, innerhalb dessen die Speicherkapazität der Fahrtenschreiber entsprechend der gewählten Taktrate erschöpft war). Um die dafür notwendige Magnesiumdicke zu bestimmen, wurde eine Reihe von Labor- und Freilandtests durchgeführt. Zum einen wurde im Labor eine Serie von Magnesiumköpfen unterschiedlicher Dicke in einem Temperaturbereich von 10° - 15° C Grad in Nordseewasser gelagert. Ein Quirl sorgte für ständige Wasserbewegung und ein regelmäßiger Wasserwechsel verhinderte eine Sättigung des Seewassers mit Magnesium-Ionen. Parallel dazu wurden in der Nordsee bei Büsum und am Institutsanleger des IfM in Kiel Magnesiumstücke ins Meerwasser gehängt und der Korrosionsprozess protokolliert.

Ein im Jahr 1997 im Rahmen dieser Arbeit entwickelter und eingesetzter elektronischer Auslöser bewährte sich nicht und wurde durch die Magnesiumauslöser ersetzt. (Details siehe Diskussion zum Auslösemechanismus, S.98)

2.1.5 Applikation der Messeinheiten

Als einziger Systembestandteil wurden die flachen Instrumentenbasen (Höhe ca. 0.5cm) fest mit dem Robbenkörper verbunden (Methode siehe u. a. Fedak *et al.* 1982). Dazu wurde das Fell der Seehunde in der Mitte des Rückens (zwischen 50 – 60% der Körperlängsachse) zunächst mit Wasser gereinigt und danach mit Aceton fett- und wasserfrei gemacht. Auf den derart vorbereiteten Rückenbereich wurde wasserfester Zweikomponentenkleber (Devcon 3-Minute Epoxy, Devcon Corporation, Wood Dale, Illinois 60191, U.S.A.) aufgetragen und in den Fellabschnitt eingebracht. Die Dicke der Klebeschicht durfte dabei 1 cm nicht überschreiten, um keine Reizung der Haut durch die beim Anrühren entstehende thermische Reaktion zu verursachen (Harvey & Gazo & Bauman, persönl. Kommunikation). Eine zweite Lage Kleber war zwischenzeitlich auf die Unterseite der Basis in den Hohlraum eingebracht worden. Die so präparierte Einheit wurde dann auf die Klebestelle am Fell gedrückt und die überstehende Netzgaze der Basis mit dem Fell verklebt (siehe Abbildungen 9 – 11, S. 23 - 24).



Abb. 9: Satellitensender auf dem Rücken eines Seehundes



Abb. 10: Fahrtenschreiber auf dem Rücken eines Seehundes



Abb. 11: Kombinierte Fahrtenschreiber- Satellitensender-Einheit auf dem Rücken eines Seehundes

Die weitflächige Verklebung der Netzgaze verhindert das Auftreten zu großer Zugspannungen an einem Punkt der Befestigung, gewährleistet aber durch seine Plastizität gleichzeitig, dass der gesamte Abschnitt der Verklebung flexibel bleibt und sich den Bewegungen des Tieres anpassen kann. Das Durchtrocknen erfolgte unter optimalen Bedingungen (Sonnenschein, kein Regen, geringe Luftfeuchtigkeit) in ca. 10 Minuten.

2.1.6 Kalibrierung der Mess- und Sendeeinheiten

Die Fahrtenschreiber wurden vor und nach jedem Einsatz neu kalibriert. Die Druckkalibration des Tauchtiefensensors erfolgte im Drucktank des Instituts für Meereskunde. Die Fahrtenschreiber wurden dabei bis auf eine theoretische Wasser-tiefe von 200m abgedrückt.

Die Eichung der Geschwindigkeitssensoren aller Logger wurde im Strömungskanal an der Schiffsbauversuchsanstalt in Hamburg sowie im Strömungskanal des Forschungs- und Technologiezentrums Westküste (FTZ) in Büsum durchgeführt. In Hamburg waren die Logger auf einem speziell gefertigten Schlitten befestigt. In Büsum wurden die Fahrtenschreiber auf dem Rücken eines Schweinswalmodells befestigt und kalibriert.

Die Satellitensender wurden vor jedem Einsatz an drei festgelegten Punkten der Kieler Förde (Institut für Meereskunde, Laboe, Strande) auf die Genauigkeit der Positionsbestimmungen getestet. Die Überprüfung der Oszillatoreigenschaften der einzelnen Sender wurde zudem bei jedem Batteriewechsel werkseitig von der Firma Sirtrack (Neuseeland) durchgeführt und die PTTs damit erneut für das System ARGOS zertifiziert.

2.1.7 Datenauswertung

Nach Auslesen der Daten aus den Fahrtenschreibern wurden diese in ein Binärformat konvertiert und mit Hilfe des Programms „Split16“ in die einzelnen Kanäle unterteilt. Die weitere Bearbeitung erfolgte unter anderem durch das Analyseprogramm DKLOG200 (Jochem-Lage-Software), in dem eine Gesamtansicht aller Kanäle sowohl einen Überblick über die Gesamtaktivität als auch ein differenziertes Herausgreifen bestimmter Datenabschnitte ermöglichte.

Unter DKLOG200 erfolgte eine weitere Konvertierung in das ASCII-Format, wodurch die Daten für die Programme ANDIVE und EXCEL2000 importfähig gemacht wurden. Die Analysesoftware ANDIVE (Jensen Software Systems) wertet explizit die Tauchtiefenprofile aus, und ermittelt als Ausgabe für jeden einzelnen Tauchgang folgende Parameter:

- Startzeit des Tauchgangs
- gesamte Tauchdauer
- minimale Tauchtiefe (bezogen auf das Bodensegment des Profils)
- maximale Tauchtiefe
- Bodenzeit
- Abtauchzeit
- Auftauchzeit
- vertikale Abtauchgeschwindigkeit
- vertikale Auftauchgeschwindigkeit

Die vertikalen Abtauch- und Auftauchgeschwindigkeiten ergeben sich aus der Verrechnung der zeitlichen Differenz zwischen Abtauchzeit und Erreichen der maximalen Tauchtiefe gegen den Wert der maximalen Tauchtiefe. Mit diesen beiden Werten werden also keine absoluten Geschwindigkeiten beschrieben!

Die Oberflächenzeiten zwischen den Tauchgängen wurden nachträglich aus der Differenz zwischen der Gesamtdauer eines Tauchgangs und der Startzeit des jeweils folgenden Tauchgangs berechnet.

2.2 Strömungsmessungen am Seehundmodell

Um einen möglicherweise vorhandenen Einfluss der Messgeräte auf die freischwimmenden Seehunde abschätzen zu können, wurden Strömungsmessungen an einem Robbenmodell durchgeführt. Ziel war dabei nicht die Bestimmung absoluter, arttypischer Widerstandsbeiwerte der Tiere, sondern relativer Werte, deren Größe eine annähernde Abschätzung der zusätzlichen energetischen Kosten ermöglichen sollte, die durch die Geräte bedingt waren.

Darüber hinaus war von Interesse, welcher Befestigungsbereich am Robbenkörper den geringsten Strömungswiderstand und entsprechend den geringsten energetischen Einfluß verursacht. Dafür in Frage kommen grundsätzlich zwei Stellen, einmal der Kopf des Seehundes und zum anderen der Rückenbereich in der dorsalen Mittellinie leicht posterior der Schulterblätter. Bisher hatte noch keine andere Untersuchung an Seehunden diese Fragestellung zum Inhalt, da das vorrangige Interesse auf der optimalen Übertragung der Sendesignale und der Daten der Messgeräte lag. Strömungstechnische Aspekte standen durch diese Ergebnisorientierung in der Regel im Hintergrund.

2.2.1 Strömungsmodell

Das naturgetreue Abgussmodell eines tauchenden Seehundes (Abb. 12, S. 28) wurde nach einer Methode von Bannasch & Fiebig (1992) mit Unterstützung eben dieser Wissenschaftler am Naturkundemuseum der Humboldt-Universität zu Berlin angefertigt. Dafür wurde zunächst ein vollständig erhaltener Seehund am Forschungs- und Technologiezentrum Westküste der Universität Kiel tiefgefroren. Für die Präparation wurde ein subadultes Männchen ausgewählt, da dessen Größe (55kg) exemplarisch für die durchschnittliche Größe der tatsächlich ausgerüsteten Tiere stand und zudem im Gegensatz zu einem volladulten Tier noch klein genug war, um im Windkanal der Schiffsbauversuchsanstalt Hamburg eingesetzt zu werden. Ein größeres Modell hätte unweigerlich zu Randeffekten bei der Strömungsmessung geführt, welche die Messergebnisse nachteilig beeinflusst hätten.

Die als Dokumentarplastik bezeichnete und für die Präparation gewählte Abgussmethode wird routinemäßig in der musealen Praxis verwendet und erlaubt die originalgetreue Modellnachbildung eines Tierkörpers (Bannasch & Fiebig, 1992). Nach persönlichen Erfahrungen aus der Freiland- und Gefangenschaftsbeobachtung (Tierpark Neumünster; Seehundhaltung des Instituts für Meereskunde, Kiel) und dabei entstandenen Photo- und Videodokumentationen wurde der tiefgefrorene Robbenkörper in eine typische, gleitende Tauchhaltung gebracht. Ausrichtung und Korrekturen wurden durch partielles Erwärmen und anschließendes Gefrieren einzelner Körperpartien erreicht. Das Tier lag dabei in einem den gesamten Körper umgebenden Maschendrahtnetz, wodurch aufgetaute Körperabschnitte in vorbestimmter Form stabilisiert werden konnten. Um ein Verdrücken bzw. Durchhängen ganzer Körperregionen zu verhindern, wurde nach dem Aufbau der Rückenkontur die Oberseite durch Aufbringen einer Gipskappe fixiert. Nach dem Abbinden des Gipses wurde das Präparat umgedreht und die Bauchseite des Seehundes ausgerichtet. Anschließend wurde der Körper in der Gipskappe liegend bei -18° bis -20°C in der Tiefkühltruhe bis zum vollständigen Durchfrieren gelagert. Nach Abnahme der Gipskappe wurden nochmals durch partielles Erwärmen mit einer Warmluftdusche geringfügige Korrekturen der Oberfläche vorgenommen.

Als Abgussmasse wurde Silikonkautschuk (Breiner, 1958 & Ersfeld, 1967, beide zitiert in Bannasch & Fiebig, 1992) schichtweise auf das Substrat aufgetragen. Nachdem eine Körperhälfte mit Silikonkautschuk bedeckt und ausvulkanisiert war, wurde eine weitere Gipskappe zur Stabilisierung darüber gegossen. Nach Abbinden des Gipses erfolgte die Abformung der anderen Körperhälfte auf die gleiche Weise. Die dadurch entstandene Hohlform wurde mit glasfaserverstärktem Polyesterharz auslaminieren. Nach vollständigem Aushärten des Harzes wurde ein Führungsrohr zur Befestigung der Wägelhalterung als Längsachse in den Körper eingesetzt. Die Hälften wurden zusammengesetzt und die Gießfahnen verschliffen.

Die bei Robben vorhandene elastische Fell- und Blubberschicht sowie die Fellkontur können in einem Modell nicht nachempfunden werden. Dadurch können auch die bei elastischer Körperhülle vorhandenen Grenzsichtdämpfungseffekte und die Stabilisierung laminarer Strömung im Modellversuch nicht repliziert werden. Eine mögliche Bespannung des Robbenmodells mit einem Original-Seehundfell hätte an komplexeren Körperregionen wie der Schnauze und den Extremitäten einen größeren Strömungswiderstand generiert, als er durch die Felltextur kompensiert worden wäre. Es wurde deshalb auf eine weitere Bearbeitung und Texturierung des Modells verzichtet.

In der Werkstatt des Instituts für Meereskunde wurde das Modell abschließend auf die Anforderungen der Wägevorrichtung der Schiffsbauversuchsanstalt Hamburg vorbereitet. Dazu wurde eine senkrechte, den Robbenbauch von unten penetrierende Befestigungsstange mit dem längs in dem Modell verlaufenden Führungsrohr verbunden. Um den Widerstand der Befestigungsstange beim Versuch selbst nicht mitzumessen, wurde diese mit einem Rundprofil maskiert (siehe Abb. 12).

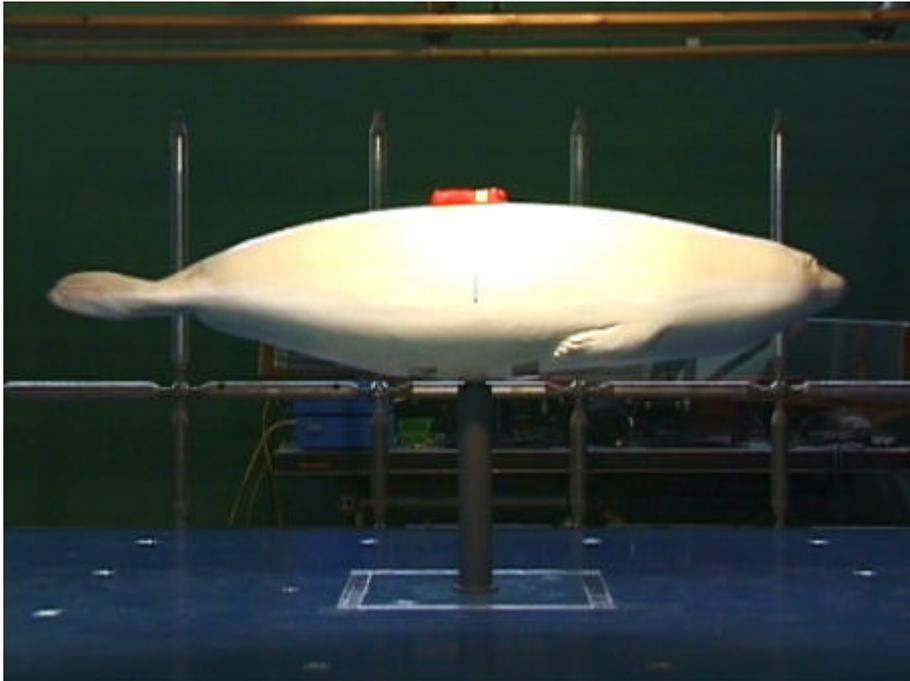


Abb. 12: Seehundmodell im Windkanal. Die Befestigungsstange des Modells ist durch ein Rundprofil maskiert. Die Wägevorrichtung befindet sich unterhalb der Messstrecke.

2.2.2 Geräte-Dummies

Als Geräte-Dummies wurden Ausgussmodelle von Satellitensendern und Fahrtenschreibern verwendet. Neben den tatsächlich bei den Freilandarbeiten eingesetzten Gerätetypen der Firma Telonics/Sirtrack und Driesen & Kern, erfolgten auch Messungen mit Gerätetypen anderer Hersteller. Mit ihrer Hilfe sollte überprüft werden, welche Geräteform am besten für den Einsatz auf Seehunden geeignet ist. Abbildungen 16 und 17 (S. 30) zeigen die eingesetzten Gerätetypen (Kombinationseinheit siehe Abb. 5, S.19), Abbildungen 13, 14, 15 (S. 29) die zusätzlich gewählten Gerätetypen. (Hinweis: Die Abbildungen haben eine unterschiedliche Skalierung!)

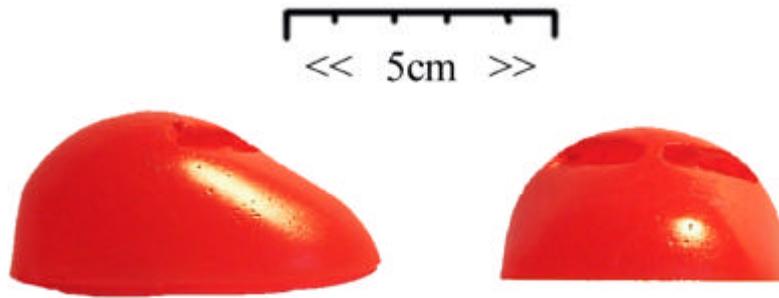


Abb. 13: Fahrtenschreiber MK-6 von Wildlife Computers, links: Seitenansicht; rechts: Frontansicht



Abb. 14: Fahrtenschreiber MK7-s von Wildlife Computers

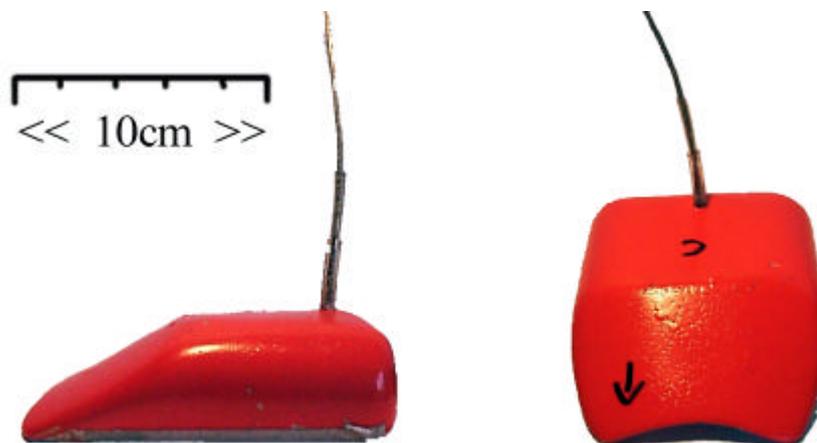


Abb. 15: „Schildkrötenlogger“

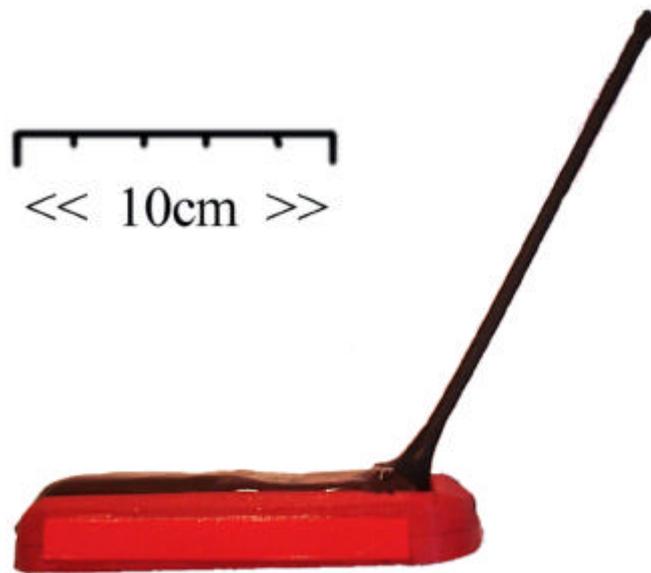


Abb. 16: Satellitensender Telonics ST-10 mit Schwimmbasis

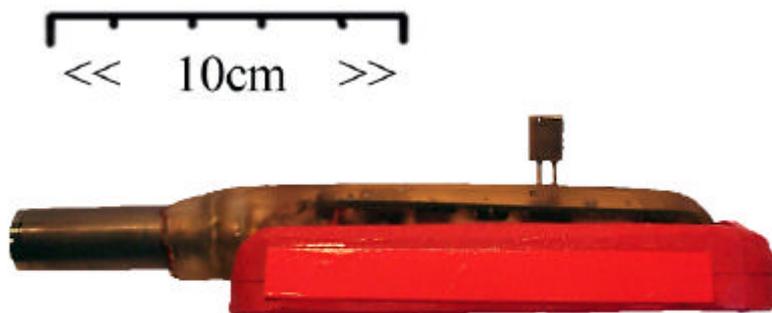


Abb. 17: Fahrtenschreiber DK600 mit Schwimmbasis

2.2.3 Strömungsmessung

Die Strömungsmessungen erfolgten nicht in einem Schwimm- sondern Windkanal (siehe Abb. 12, S. 28). Einerseits werden dadurch negative Randeﬀekte in dem relativ zur Größe des Robbenmodells schmalen Schwimmkanal vermieden. Andererseits können in einem Windkanal Relativmessungen mit einer höheren Genauigkeit durchgeführt werden als dies im Medium Wasser möglich ist (Schuckert, Schiffsbauversuchsanstalt Hamburg, persönl. Kommunikation). Die bei den Messungen im Windkanal erhaltenen Widerstandsbeiwerte wurden nachträglich für das Medium Wasser umgerechnet.

Der Robbenkörper wurde 1.5 m oberhalb der Wägeplattform über eine senkrechte Befestigungsstange arretiert und befand sich damit genau im Zentrum des Luftstromes (Abb. 12, S. 28). Die Gerätedummies wurden anschließend mit zweiseitigem Klebeband auf dem Modell befestigt und Randspalten zum Robbenkörper hin mit Modelliermasse abgedichtet. Jede Dummy-Konfiguration ist über einen (umgerechneten) Schwimmgeschwindigkeitsbereich von 0,5 m/s bis 3,0 m/s getestet worden. Höhere Geschwindigkeiten konnten nicht gemessen werden, da dies die Kapazität der Windanlage überschritten hätte. Da der Bereich 0,5 – 3,0 m/s nach bisheriger Kenntnis aber über 95% der für Seehunde verhaltensbiologisch relevanten Geschwindigkeiten abdeckt (genauere Details & Referenzen siehe Diskussion zur Schwimmgeschwindigkeit, S. 133), wurde eine Messung bei höheren Anströmgeschwindigkeiten für nicht notwendig erachtet.

Die Messungen erfolgten in Teilschritten von + 0,5 m/s Geschwindigkeitssteigerung pro fortlaufender Messung. Die Messungen wurden drei mal pro Testdummy und Geschwindigkeitsstufe wiederholt.

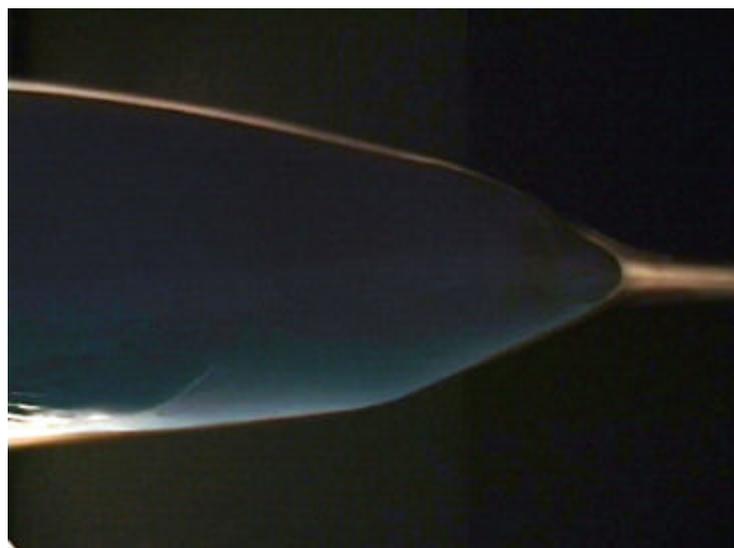


Abb. 18: Strömungsvisualisierung mit dem Rauchgenerator

Zur Visualisierung des Strömungsverhaltens am gesamten Robbenkörper bzw. an einzelnen Teilabschnitten wurde ein Rauchgenerator eingesetzt (Abb. 18, S. 31). Die Messungen wurden mit einer Stillphoto-Digitalkamera, einer Kleinbildkamera sowie einer digitalen Videokamera dokumentiert.

2.2.4 Allgemeine hydrodynamische Kenngrößen

Zur Ermittlung der durch die Messgeräte verursachten prozentualen Widerstandserhöhung auf den Modellkörper wurden die Widerstandsbeiwerte C_w (dimensionslos) für verschiedene verhaltensbiologisch relevante Schwimmgeschwindigkeiten ermittelt. Die Widerstandsbeiwerte ergeben sich rechnerisch aus:

$$C_w = \frac{W}{A \cdot \frac{\rho}{2} \cdot v^2} = \frac{W}{A \cdot q}$$

mit

W = Widerstand [N]; A = Stirnfläche des Modells [m^2]; ρ = Dichte des Mediums, [kg / m^3]; v = Strömungsgeschwindigkeit [m/sec]; $q = (\rho/2) v^2$ = Staudruck [N/m^2]

Für die Messungen am Robbenmodell wurde die Stirnfläche (größte Querschnittsfläche senkrecht zur Tierlängsachse) als Bezugsfläche gewählt, also der Stirnflächenwiderstand bestimmt. Eine weitere Möglichkeit wäre noch die Bestimmung der Oberflächenwiderstandsbeiwerte oder der Volumenwiderstandsbeiwerte gewesen. Aufgrund der besseren Vergleichbarkeit zu einer Vielzahl anderer Studien - in denen ebenfalls die Stirnfläche als Bezugsfläche gewählt wurde - wurde jedoch darauf verzichtet. Die Widerstandsbeiwerte sind abhängig von der Reynoldszahl $Re = v \cdot l \cdot \nu^{-1}$ (mit v = Strömungsgeschwindigkeit [m/sec]; l = Länge des Robbenmodells; ν = kinematische Viskosität des Mediums [m^2/sec], die dem Quotienten aus Viskosität und Dichte entspricht). Sie beschreiben die Widerstandskräfte, die ein Körper gegebener Form und Größe unter bestimmten Strömungsverhältnissen erfährt und bestimmen darüber hinaus die Kraft, die dieser Körper aufwenden muss, um den eigenen Strömungswiderstand zu überwinden. In den meisten Fällen sind die Widerstandsbeiwerte nicht konstant, sondern eine Funktion der Reynoldszahl. Die Ursache dafür liegt bei einer Vielzahl von möglichen Änderungen der Oberflächengrenzschicht über den gesamten Körper hinweg (siehe dazu auch Diskussion ab S. 172).

Die Position des Robbenmodells wurde während der gesamten Messungen nicht verändert. Nick-, Gier- und Rollwinkel blieben also konstant. Das Modell war schon nach wenigen Tests so gut im Strömungskanal ausgerichtet, dass die während der Messungen aufgetretenen Scherkräfte (Auf- und Abtrieb, Seitenkräfte) gering und für alle Geschwindigkeiten konstant geblieben sind. Es erfolgte damit keine messbare Auslenkung in die Y- und Z-Achsen. Dies bestätigte nicht nur die symmetrische Ausrichtung des Modells im Windkanal sondern auch seine – zunächst nicht ganz augenscheinliche - symmetrische Gesamtform.

2.3 Statistik

Die statistische Auswertung (Charakterisierung der Daten, Mittelwerte, Standardabweichungen, Datenvergleiche, Prüfung auf Normalverteilung etc.) erfolgte mit Hilfe der Programme EXCEL2000 und SYSTAT.

EXCEL2000 lieferte ebenfalls verschiedene Modelle zur Regressionsanalyse und generierte entsprechend die Regressionsgeraden und –kurven.

3. Ergebnisse

Zunächst werden die Ergebnisse der experimentell im Windkanal am Robbenmodell durchgeführten Strömungsuntersuchungen aufgeführt, die sich in die ermittelten Modelleigenschaften und Widerstandsbeiwertsmessungen gliedern.

Daran an schließen die satellitentelemetrischen Daten der Freilanduntersuchungen („Auf-See-Verbreitung“) inklusive einer Darstellung der zuvor durchgeführten Überprüfung der Ortungsgenauigkeit der Satelliten sowie der durch die Satellitensender maßgeblich bestimmten Wiederfundrate der Messeinheiten.

Im dritten Ergebnisteil folgen die von den Fahrtenschreibern erhaltenen Sensorinformationen, die maßgeblich Auskunft über das Ruhe- und Aktivitätsverhalten geben. Sie waren Grundlage für die gewonnenen Tauchprofile und errechneten Tauchparameter.

3.1 Strömungsmessungen

3.1.1 Ermittelte Modelleigenschaften

Die Visualisierung der Strömungsverhältnisse am Seehund-Modell mit Hilfe des Rauchgenerators zeigte bis zum Schwanzflossenbereich eine durchweg laminare Strömung (Abb. 19).

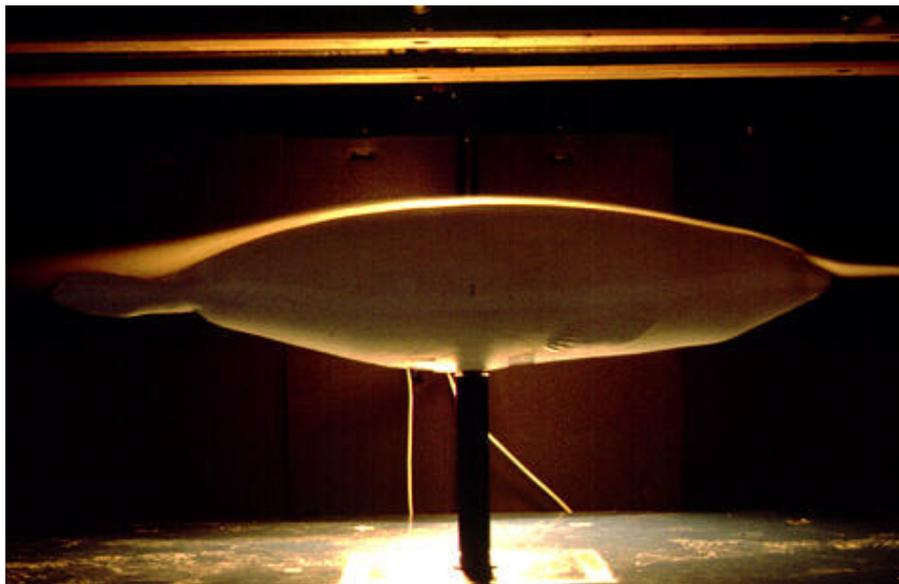


Abb. 19: Strömungsverlauf über dem Robbenmodell

An keiner Stelle des Körpers kam es zu einem Strömungsabriss oder der Generierung turbulenter Strömung. Erst im Bereich der Schwanzwurzel entwickelten sich turbulente Strömungen, die sich dann hinter den Schwanzflippeln verstärkten.

Das Strömungsmodell besaß eine „finess ratio“ von 4.5 (weitere Kenndaten siehe Abb. 19a). Diese dimensionslose Kenngröße bezeichnet das Verhältnis von Körperlänge zum maximalen Körperdurchmesser und beeinflusst maßgeblich die Strömungseigenschaften eines Körpers. Bei Seehunden liegt sie generell im Bereich des Optimums für stromlinienförmige Körper, zwischen 3.0 und 5.0 (Williams & Kooyman 1985).

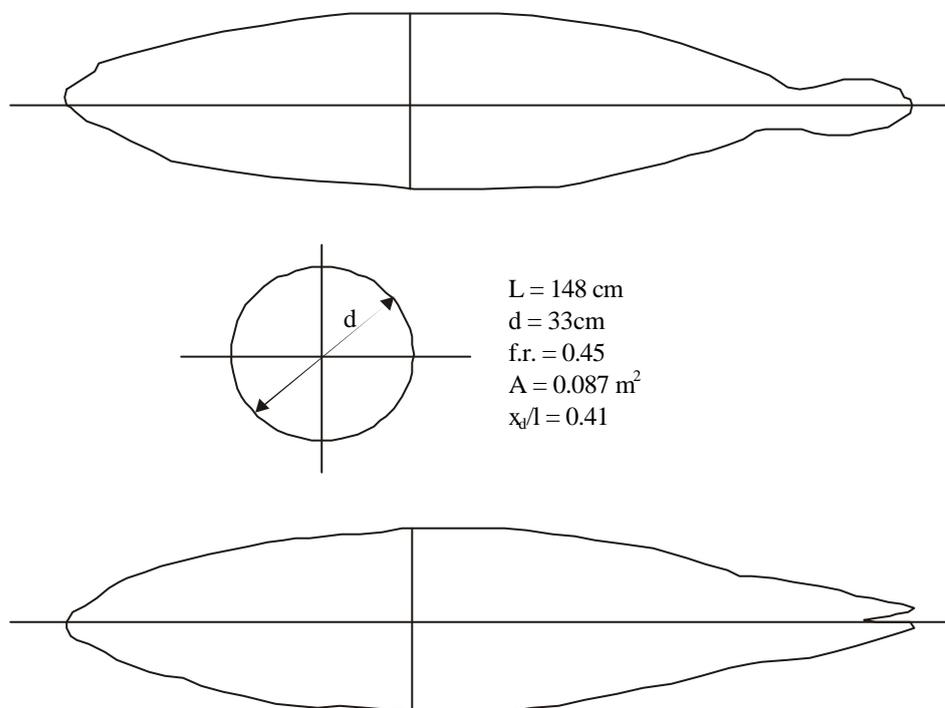


Abb 19a: Geometrische Kenndaten des Robbenmodells. (L = Körperlänge (cm); d = maximaler Durchmesser (cm); f.r. = finess ratio \rightarrow entspricht l/d ; A = Frontfläche (m^2); x_d/l = Position maximaler Dicke, mit x_d = Abzisse maximaler Dicke)

Eine weitere Kenngröße für die qualitative Beschreibung der Stromlinienform eines Körpers ist der Widerstandskoeffizient C_d . Für ein gegebenes Oberflächenprofil besagt ein geringer C_d -Wert, dass weniger Energie benötigt wird, um einen Körper in einem definierten Medium in Bewegung zu halten (Nachtigall 1980). Dies resultiert aus einer Widerstandsverringerung durch minimale bis fehlende Strömungsturbulenzen entlang des Körpers. Der auf die Stirn- bzw. Frontfläche bezogene Strömungswiderstand (C_{df}) des Robbenmodells lag bei 0,12 für $Re = 1.6 \times 10^6$.

Rechnet man den nicht gemessenen bzw. nicht messbaren Einfluss der Befestigungsstange des Modells sowie der fehlenden Felltextur theoretisch von diesem Wert ab, liegt man näherungsweise bei dem von Williams & Kooyman (1985) für einen lebenden Seehund ermittelten C_d -Wert von 0.09 für $Re = 1.6 \times 10^6$.

3.1.2 Widerstandsbeiwerte

Im Rahmen der Windkanalmessungen wurden zunächst die absoluten Stirnflächenwiderstände des Robbenmodells über den Schwimmgeschwindigkeitsbereich von 0,5 – 3,0 m/sec. ermittelt. Die Ergebnisse aller Dummy-Testreihen sind dann zusammen aufgetragen (Abb. 20) sowie die prozentualen Widerstandserhöhungen (Abb. 21 – 25, S. 38 - 41) bestimmt worden.

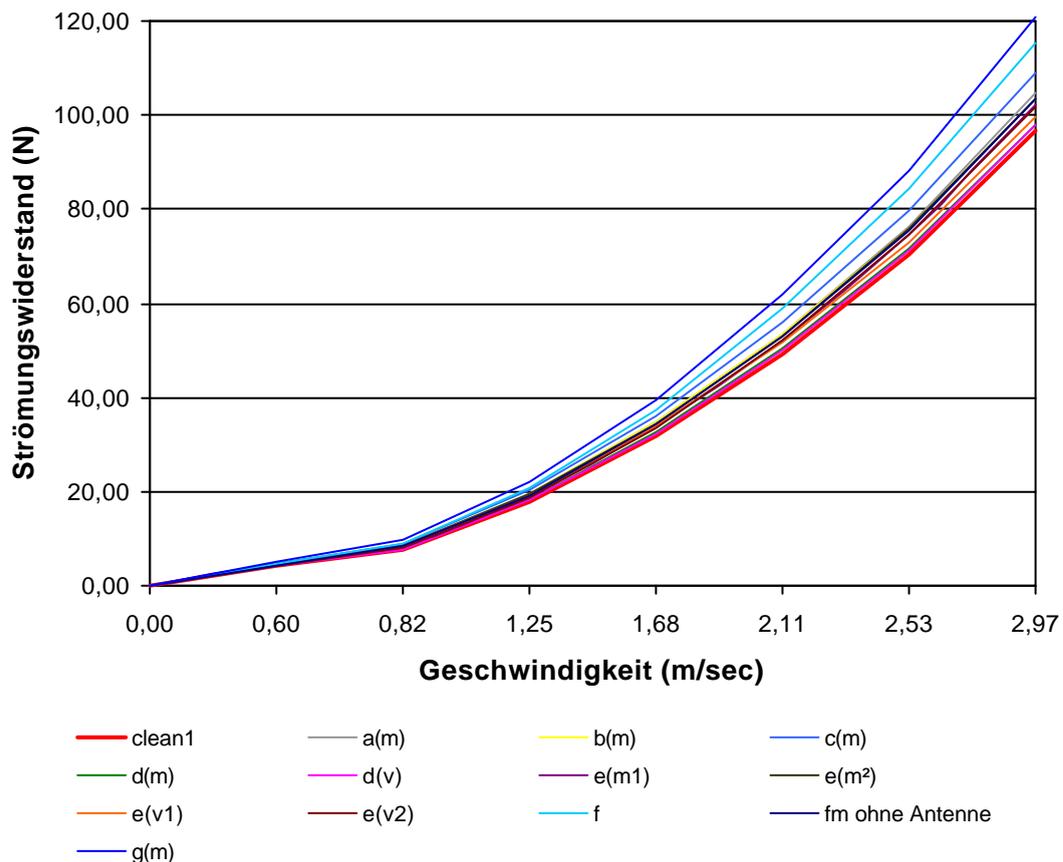


Abb. 20: Absolute Widerstandsbeiwerte für alle untersuchten Geräteformen. Die Grafik vermittelt nur einen Überblick über alle Testreihen. Die dichte Lage der Messwerte lässt eine Differenzierung der einzelnen Geräte nicht zu. Diese werden nachfolgend bei der Darstellung der prozentualen Widerstandserhöhung einzeln behandelt. [a = Fahrtenschreiber + Schwimmer; b = Satellitensender mit Schwimmer; c = Schildkrötenlogger; d = MK7-s; e₁ = Mk6 normale Ausrichtung; e₂ = Mk6 um 180° gedreht; f = Sender; g = Kombinationseinheit; Zusatz: (v) = Kopfposition; (m) = Rückenposition]

Der Anstieg des absoluten Strömungswiderstandes, den die untersuchten Messgeräte verursachen, nahm mit steigender Anströmgeschwindigkeit zu. Bis zu einer Geschwindigkeit von 0,82 m/s lag der Kurvenverlauf fast aller Messgeräte nur geringfügig über dem Verlauf des jeweiligen Bezugswertes (Abb. 20, S. 36). Bei ca. 1.3 m/s Strömungsgeschwindigkeit trennten sich die Kurven aller Messungen mit aufgebrauchten Dummies jedoch deutlich vom Bezugswert, also dem Seehundmodell ohne irgendein Gerät. Der Geschwindigkeitsbereich von 0.8 m/s bis 1.2 m/s umfasst den nach bisherigen Erkenntnissen (Fedak & Thompson 1993; Kooyman *et al.* 1982; Lesage *et al.* 1999; Ergebnisse der vorliegenden Studie) verhaltensbiologisch relevanten Geschwindigkeitsbereich für Seehunde auf See. Innerhalb dieses Geschwindigkeitsspektrums wird – vor allem im unteren Bereich (< 0.82 m/s) – eine vergleichsweise geringe Widerstandserhöhung durch die aufgebrauchten Geräte erzeugt. Sie liegt je nach Gerät zwischen 0.0% und 22.8%.

Abbildung 20 (S. 36) kann aufgrund des dichten Verlaufes des Testfeldes nicht alle 12 untersuchten Dummies im einzelnen ausreichend und differenziert darstellen, zeigt aber den allgemeinen Verlauf aller Messwerte mit steigender Strömungsgeschwindigkeit. Man muss jedoch beachten, dass es sich bei den in dieser Grafik aufgetragenen Messwerten immer noch um Absolutwerte handelt. Aussagekräftiger ist die Darstellung der prozentualen Widerstandserhöhung gegenüber dem Bezugswert, also dem reinen Modell (Abb.21, S. 38). Erst hier wird deutlich, um welchen prozentualen Betrag die einzelnen Messgeräte und Messanordnungen den Strömungswiderstand für eine gegebene Geschwindigkeit erhöhen. Über den gesamten gemessenen Geschwindigkeitsbereich liegt die Erhöhung der Widerstandswerte bei maximal 25.5% (gilt für die größte Messeinheit g(m) = Fahrtenschreiber & Sender und eine Geschwindigkeit von 3.0 m/s). Bei der für die Seehunde der vorliegenden Studie angesetzten durchschnittlichen Schwimmggeschwindigkeit von 0.81 m/s (siehe Diskussion ab S. 133) liegt die maximale Widerstandserhöhung bei 22.3 Prozent [Gerät g(m)]. Im besten Fall hat eine Messeinheit bis zu dieser Geschwindigkeit überhaupt keinen Einfluss auf den Strömungswiderstand [Gerät d(v) = Mk7-s].

Auffällig ist, dass bei fast allen Messeinheiten die prozentuale Widerstandserhöhung über den gesamten gemessenen Geschwindigkeitsbereich relativ konstant ist.

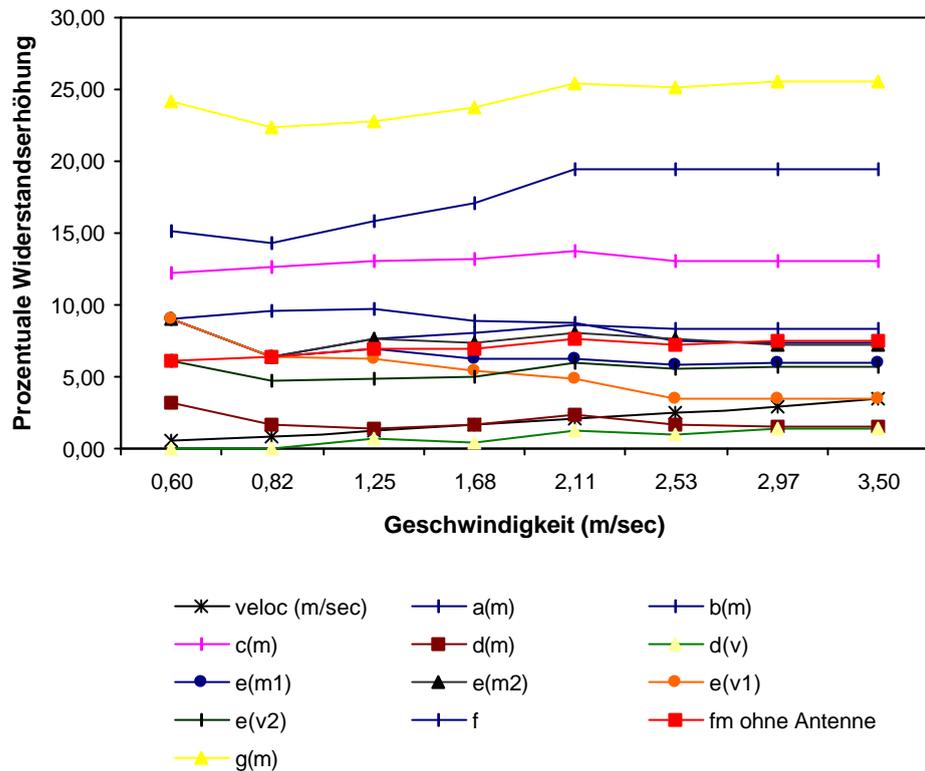


Abb. 21: Prozentuale Widerstandserhöhung aller Geräteformen gegenüber dem Bezugswert [a = Fahrtenschreiber + Schwimmer; b = Satellitensender mit Schwimmer; c = Schildkrötenlogger; d = MK7-s; e₁ = Mk6 normale Ausrichtung; e₂ = Mk6 um 180° gedreht; f = Sender; g = Kombinationseinheit; Zusatz: (v) = Kopfposition; (m) = Rückenposition]

Die kurvenlineare Steigerung des Widerstandbeiwertes C_w mit zunehmender Geschwindigkeit x wird für das Modell durch folgende Gleichung dargestellt:

$$C_w = 0.19582x^2 - 3.982x + 2.7524 \quad (r = 0.9998)$$

Die durchschnittliche kurvenlineare Steigerung des Widerstandbeiwertes für das mit Geräte-Dummies bestückte Modell beschreibt die Formel:

$$C_w = 2.2076x^2 - 4.4264x + 2.9782 \quad (r = 0.9868)$$

In der Auftragung der absoluten Widerstandsbeiwerte gegen die Strömungsgeschwindigkeit (Abb. 20, S. 36) scheint das größte Gerät g(m) (die Kombinationseinheit) nicht weit von der Gruppe des gesamten Testfeldes entfernt zu sein.

Erst die Betrachtung der anteiligen prozentualen Widerstandserhöhung macht deutlich, dass die kombinierte Messeinheit $g(m)$ sich von dem Gros der übrigen Geräte doch deutlich unterscheidet (Abb.21, S. 38). Aber auch hier variierte die prozentuale Widerstandserhöhung nur geringfügig.

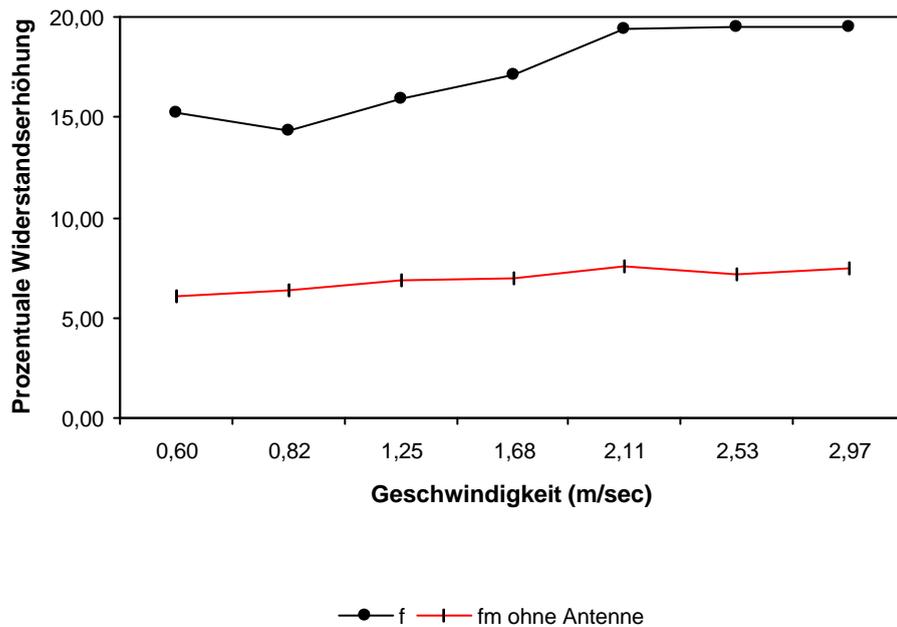


Abb. 22: Prozentuale Widerstandserhöhung für den Satellitensender mit und ohne Antenne

Separiert man - wie in Abbildung 22 dargestellt - die Messwerte des Satellitensenders (f) und trägt dazu parallel die eines Senderdummies ohne Antenne (f_m) auf, wird der Einfluss der Antenne auf den Strömungswiderstand deutlich. Ein Sender mit Antenne zeigt im Gegensatz zum Dummy ohne Antenne einen deutlicheren Anstieg in der prozentualen Widerstandserhöhung und liegt im Extremfall ($v = 2.53$ m/s) bis zu 12.3 Prozentpunkte oberhalb des „nackten“ Senders.

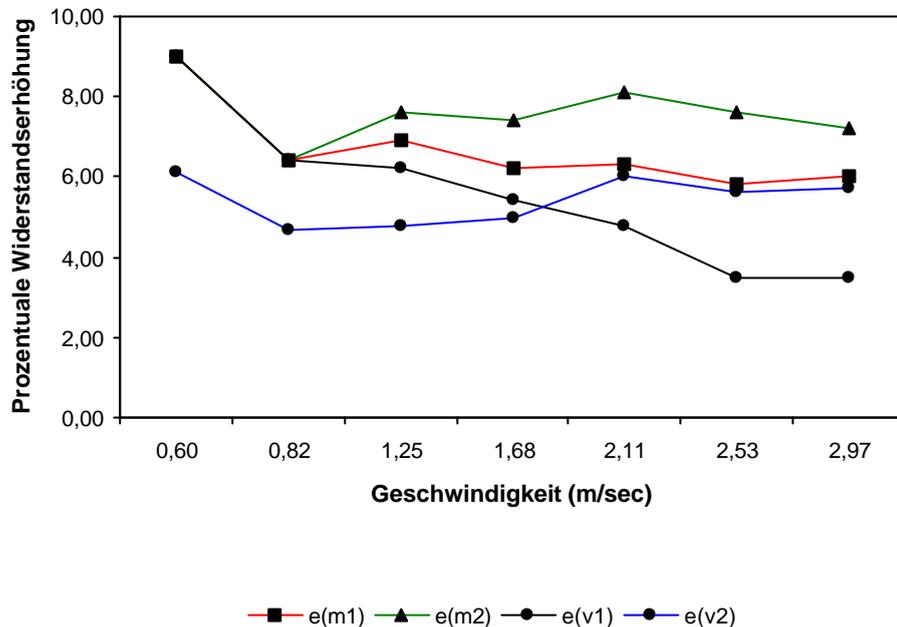


Abb. 23: Prozentuale Widerstandserhöhung für den Fahrtenschreiber MK6
 [e₁ = Mk6 normale Ausrichtung; e₂ = Mk6 um 180° gedreht; Zusatz: (v) = Kopfposition; (m) = Rückenposition]

Abbildung 23 zeigt die prozentuale Erhöhung des Strömungswiderstandes für einen der gängigsten und am weitesten verbreiteten Fahrtenschreiber: den MK6 von Wildlife Computers (Breite x Länge x Höhe = 5 cm x 7 cm x 3 cm). Seine prozentuale Erhöhung der Frontfläche des Gesamtmodells betrug 1.6%. Dieses Gerät wurde sowohl auf dem Rücken als auch auf dem Kopf des Modells gemessen, wobei neben der vom Hersteller angegebenen Ausrichtung auch die um 180° gedrehte Position untersucht wurde [e(m1) = mittige Position + normale Ausrichtung; e(m2) = mittige Position und gedrehte Ausrichtung; e(v1) = vordere Position + normale Ausrichtung; e(v2) = vordere Position + gedrehte Ausrichtung].

Die Ergebnisse der daraus resultierenden vier Messungen liegen relativ dicht beieinander. Betrachtet man jedoch den Umstand, dass es sich um ein und dasselbe Gerät nur mit unterschiedlicher Befestigungsposition und Ausrichtung handelt, fallen die Differenzen schon ins Gewicht. Die maximale Differenz betrug 3.7 Prozentpunkte. Erstaunlicherweise verursacht die Befestigung des Gerätes am Kopf in beiden Längsausrichtungen eine geringere prozentuale Widerstandserhöhung als die Befestigung auf dem Rücken.

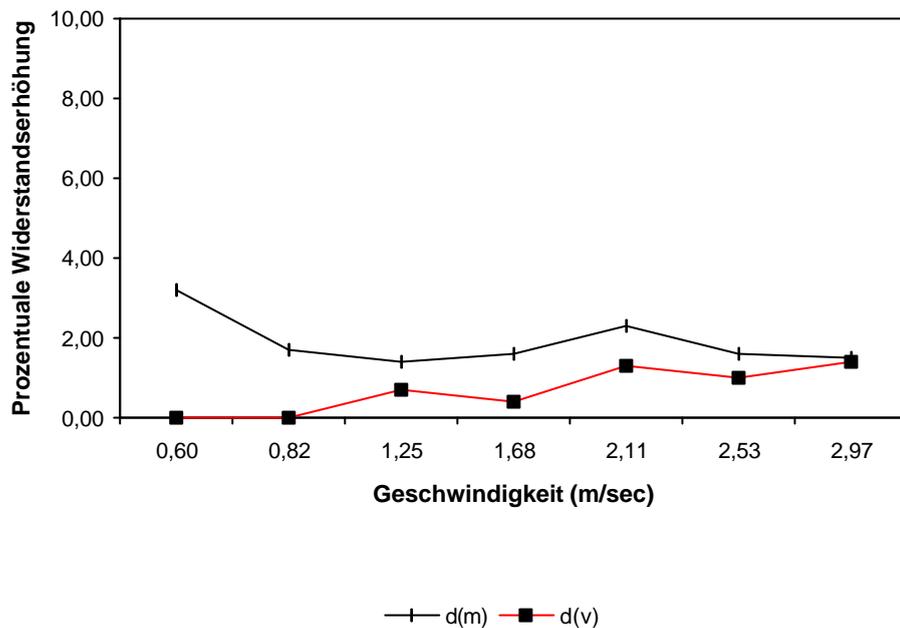


Abb. 24: Prozentuale Widerstandserhöhung für den Fahrtenschreiber MK7-s

D(m) und d(v) bezeichnen die Messungen für den kleinsten untersuchten Fahrtenschreiber, den MK7-s von Wildlife Computers (Breite x Länge x Höhe = 2,1 cm x 6,5 cm x 2 cm). Sein Einfluss auf den Strömungswiderstand ist sowohl auf dem Rücken [d(m)] als auch auf dem Kopf [d(v)] der geringste im gesamten Testfeld. Bis 0,86 m/s ist für die Kopfposition sogar überhaupt kein messbarer Einfluss vorhanden.

Mit zunehmender Geschwindigkeit steigt jedoch auch hier die prozentuale Widerstandserhöhung an, liegt dabei mit unter zwei Prozent aber weit unter den Werten der übrigen Geräte. Die prozentuale Frontfläche relativ zum Modell betrug auch nur 0,5%. Seinen geringen Strömungseinfluss zeigt der MK7-s auch bei der Visualisierung der Strömungsverhältnisse mit Hilfe des Rauchgenerators. Die Strömung wird durch das spitze vordere Ende des Gerätes geteilt, umfließt das Instrument und bleibt auch im weiteren Verlauf über dem Robbenkörper laminar (Abb. 25, S. 42). Vergleicht man den MK7-s mit einem weiteren relativ kleinen Gerät, dem MK6, zeigen sich deutliche Unterschiede. Trotz seiner halbrunden Gesamtform erzeugt der MK6 bei der vom Hersteller Wildlife Computers angegebenen Ausrichtung eine turbulente Strömung, die nach hinten über dem gesamten Robbenmodell-Körper erhalten bleibt (Abb. 26, S. 42).

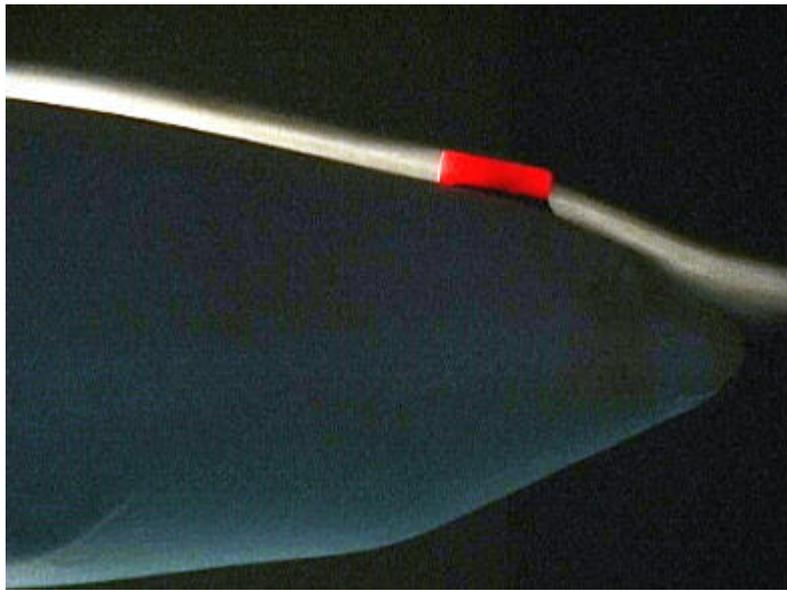


Abb. 25: Fahrtenschreiber MK7-s mit Strömungsvisualisierung durch den Rauchgenerator



Abb. 26: Fahrtenschreiber MK6 mit Strömungsvisualisierung durch den Rauchgenerator. Das Messgerät erzeugt eine sichtbare Strömungsstörung und Wirbelschlepe über dem Rücken des Modells

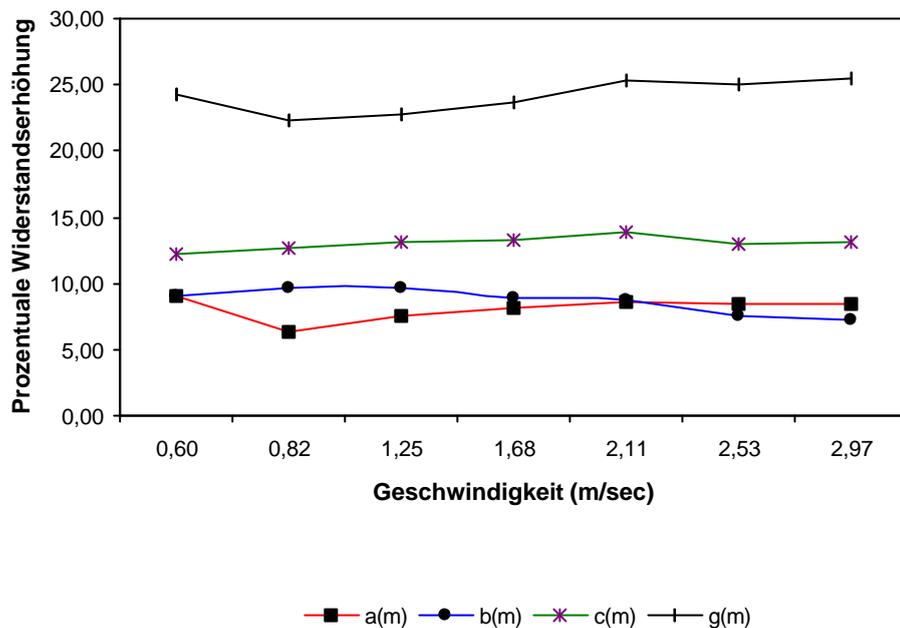


Abb. 27: Prozentuale Widerstandserhöhung für die Geräteformen a(m), b(m), c(m) und g(m)
 [a = Fahrtenschreiber + Schwimmer; b = Satellitensender mit Schwimmer; c = Schildkrötenlogger; g = Kombinationseinheit; Zusatz: (m) = Rückenposition]

Abbildung 27 fasst die Ergebnisse für die restlichen, in ihrer Größe und Form sehr unterschiedlichen Messeinheiten zusammen. Sie wurden aufgrund ihrer Größe ausschließlich auf der Rückenposition getestet. Wie zu erwarten, verursachte das größte Gerät g(m) (kombinierte Fahrtenschreiber-, Satelliteneinheit) mit einer prozentualen Frontfläche von 4.9% die stärkste prozentuale Widerstandserhöhung mit bis zu maximal 25.5%. Die Kurven a(m) und b(m) stellen die Ergebnisse für eine Schwimmbasis mit entweder einem Driesen & Kern-Fahrtenschreiber [a(m), relative Frontfläche 1.8%] oder einem Satellitensender [b(m), relative Frontfläche 1.5%] dar. Der Verlauf beider Kurven ist bis auf wenige Abweichungen relativ gleich.

Im Testfeld dieser vier Geräte ist die Einheit c(m) hervorzuheben (relative Frontfläche 3.1%). Es handelt sich dabei um einen schon auf Schildkröten eingesetzten Logger, der in seinem Volumen Seehund-Instrumente wie z. B. den Fahrtenschreiber mit Schwimmkörper a(m) übertrifft. Er ist in seiner Stromlinienform gerade im Vergleich zu a(m) und b(m) (Sender mit Schwimmkörper) strömungsdynamisch optimal gestaltet. Er liegt jedoch bis zu 6 Prozentpunkte oberhalb der Widerstandserhöhung der weniger optimal gestalteten Seehund-Einheiten, was den Einfluss des Volumens im Zusammenhang mit dem Volumenwiderstandsbeiwert C_{wv} deutlich werden lässt.

3.2 Satellitentelemetrie

Im Rahmen der vorliegenden Untersuchung wurden insgesamt 17 Seehunde mit Satellitensendern ausgerüstet. Drei Sender (davon zwei mit Fahrtenschreibern) konnten - wie schon erwähnt - nicht zurückerhalten werden, hatten aber zuvor Ortungsdaten geliefert.

Während des Untersuchungszeitraumes betrug die Anzahl der Satellitenüberflüge über der Region „Südliche Nordsee“ 8-11 Überflüge pro Tag (Satellite-Overpass-Prediction for NOAA-12 and NOAA-14, [12°-75° peak elevation] relative to [N 56°, E 7°], [N 56°, E 9°], [N 53°, E 7°], [N 53°, E 9°] ermittelt durch ARGOS Customer Service). Die Zahl ist zeitweise höher gewesen, jedoch befanden sich dann die Satelliten nicht in einer für einen Uplink notwendigen Winkelposition von mind. 11° über dem Horizont (der obere Grenzwert für die maximal erreichbare Winkelposition beträgt 75°). Je nach Aktivitätsmuster und äußeren Faktoren (Umweltbedingungen) wurden von ARGOS für die einzelnen Tiere bis zu maximal elf Positionsangaben pro Tag gemacht. Alle Satellitensender funktionierten ausnahmslos bei allen Ausrüstungen innerhalb des Untersuchungszeitraumes. Während dieser Zeit sind 1064 Positionsangaben eingegangen.

3.2.1 Positionsgenauigkeit

Die oben angegebenen 1064 Ortungen beinhalten sämtliche Qualitätskategorien hinsichtlich der Ortungsgenauigkeit. 42% der Positionsmeldungen mit LC = A oder schlechter sind aus der Analyse herausgenommen worden, da selbst ARGOS für diese Qualitätskategorien keine verlässlichen Fehler angibt. Weitere 31% der Ortungen mit LC = 0 – für die ARGOS ebenfalls keine Abweichung angibt – wurden nicht mit den Tauchgängen bzw. individuellem Tauchverhalten korreliert, da auch hier der Fehler ($\pm 10,1 - 27\text{km}$) für den Untersuchungsraum als zu groß bewertet wurde.

Insgesamt wurden 287 Positionsmeldungen (27%) mit $\text{LC} \geq 1$ als verlässlich angesehen und im Fall der Kombinationseinheiten direkt mit dem aufgezeichneten Tauchverhalten korreliert und ausgewertet. Für jeden Ortungstag ergab sich ein Mittelwert von 1.7 verlässlichen Ortungen pro mit Sender ausgerüstetem Seehund. Von diesen Positionsbestimmungen fielen 48% unter die Kategorie 1; 35% unter LC = 2 und 17% unter LC = 3.

Alle Ortungen der Positionskategorie 3 waren Ortungen von Seehunden auf ihren Ruheplätzen. LC = 3 wurde damit auf offener See in keinem Fall erreicht. 74% der LC-2-Ortungen und 59% der LC-1-Ortungen fielen auf die tidenbedingten Trockenzeiten der Sandbänke, deren ungefähre Position sie angaben. Die restlichen Ortungen beinhalten Positionsmeldungen, die unter Berücksichtigung der Abweichungsfehler entweder auf nicht durch das Hochwasser überfluteten Liegeplätzen, im Wasser nahe der Hauloutgründe bzw. im restlichen Wattenmeer oder auf offener See aufgenommen wurden.

Nur 6% der anerkannten Ortungen betrafen Seehunde auf offener See, die auf Beutezug waren. Dieser Anteil setzte sich zusammen aus 2% der Kategorie LC = 2 und 4% der Kategorie LC = 1. Damit fanden 94% der Ortsbestimmungen innerhalb des Wattenmeers bzw. nahe der seewärtigen Bereiche der Wattenmeerinseln und -sände statt. Die Positionsbestimmungen betrafen vornehmlich die Verhaltenssegmente „Haulout“, „An- bzw. Abreise zur bzw. von der offenen Nordsee“ und „Jagd- bzw. Schwimmmaktivität nahe der Hauloutgründe“.

Die Überprüfung der Genauigkeit der Ortungen mit Hilfe von genau festgelegten und bekannten Sendeorten (Institut für Meereskunde, Strande, Laboe) hat ergeben, dass die Fehlerangaben für die einzelnen Qualitätskategorien durch ARGOS zu klein sind. Die durchschnittliche Abweichung für LC = 0 betrug $\leq 13.3\text{km}$ ($\pm 5.5\text{km}$), für LC = 1: $\leq 1.8\text{km}$ ($\pm 830\text{m}$) (ARGOS-Angabe: $\leq 1\text{km}$), für LC = 2: $\leq 1.0\text{km}$ ($\pm 430\text{m}$) (ARGOS-Angabe: $\leq 350\text{m}$) und für LC = 3: $\leq 400\text{m}$ ($\pm 250\text{m}$) (ARGOS-Angabe: $\leq 150\text{m}$).

3.2.2 Verteilungsmuster

Die durch die satellitentelemetrische Überwachung der Seehunde ermittelte Verteilung der Tiere in der südlichen Nordsee beschränkt sich aufgrund der oben genannten Restriktionen vornehmlich auf das eigentliche Wattenmeer (Abb. 28, S. 46). Nahe ihrer Ruheplätze hielten sich die Seehunde öfter und für längere Zeit an der Wasseroberfläche auf. Entsprechend kam es in diesem Bereich zu weitaus mehr Ortungen mit besseren Ortungsqualitäten als auf offener See. Um so aussagekräftiger sind die satellitentelemetrischen Daten für die Ortstreue der Seehunde hinsichtlich ihrer Ruheplätze.

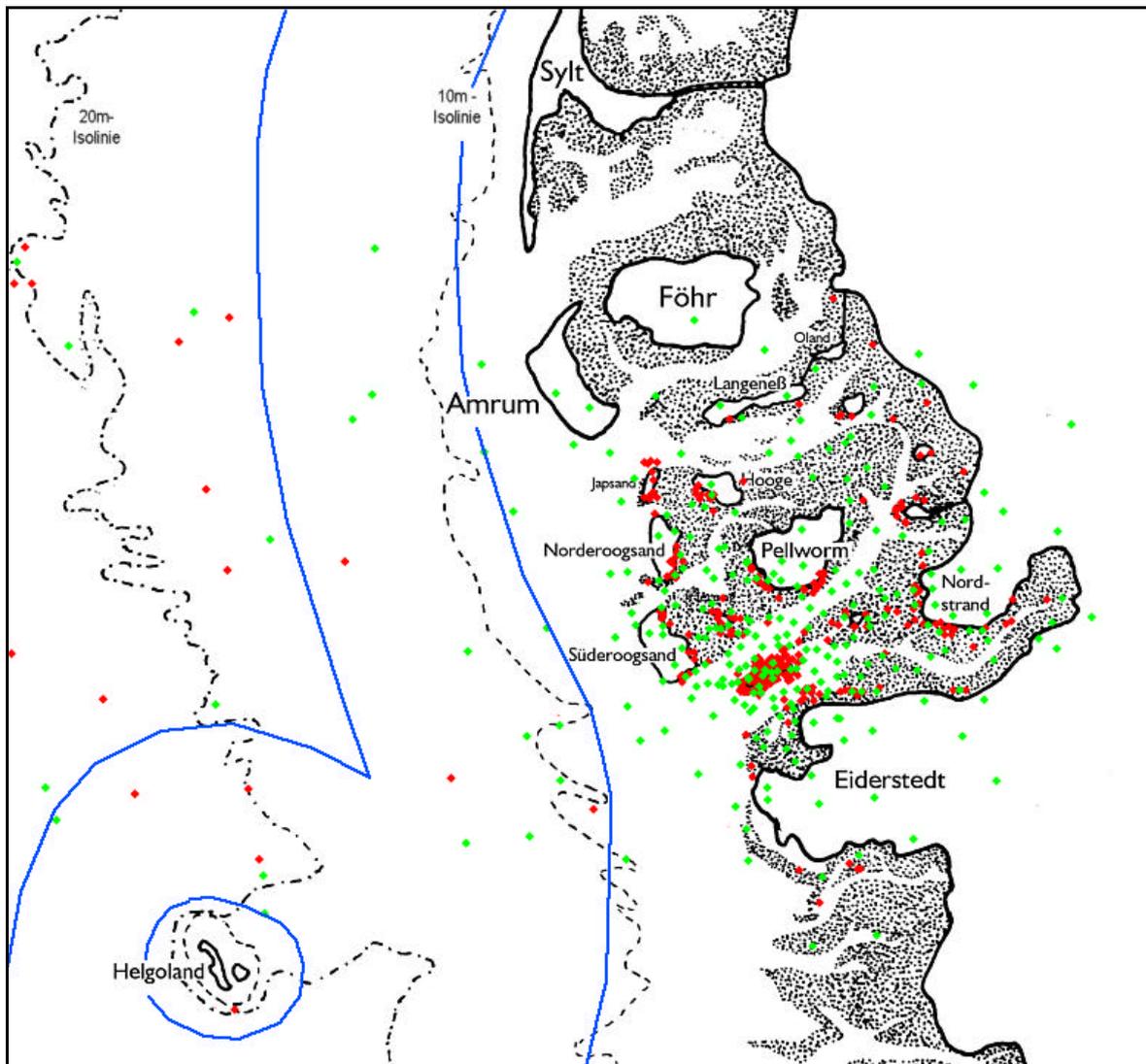


Abb. 28: Schleswig-Holsteinisches Wattenmeer mit Verteilung der Satellitenortungen für $LC \geq 1$ (rot) im Vergleich zu allen Positionsbestimmungen mit $LC = 0$ (grün). Plattfischbox ist blau umgrenzt.

Alle ausgerüsteten Tiere stammten von der Sandbank Lorenzensplate. Sie nutzten die Lorenzensplate während des gesamten Untersuchungszeitraumes als Hauptruheort. 38% aller als verlässlich gewerteten Positionsmeldungen stammten von der Lorenzensplate selbst bzw. ihrer näheren Umgebung. Als Alternativruheplätze nutzten die Tiere auch umliegende Sände, Strände und Halligen (Details siehe Abb. 31, S.54). Das hierbei genutzte Areal war jedoch deutlich begrenzt. Keines der telemetrierten Tiere wurde im Wattenmeer jemals nördlich von Langeness geortet. Die Halligen und Außensände Oland, Langeness, Japsand, Norderoogsand, Süderoogsand bis ungefähr Höhe St. Peter Ording bildeten die äußere Verteilungsgrenze der Seehunde der Lorenzensplate innerhalb des Wattenmeeres. Die dazwischen liegenden Tidenströme und Priele waren Transitbereiche zwischen Ruheplätzen und offener Nordsee.

Von den 16 erhaltenen Ortungen (mit $LC \geq 1$) auf See (jenseits der 10m-Tiefenlinie) lagen sieben innerhalb der Plattfischbox (siehe Abb. 28, S. 46) bei Meerestiefen zwischen 10 und 20m und neun Ortungen seewärts der Plattfischbox in Tiefen von mehr als 20m. Alle Positionen konnten mit Beutezügen der entsprechenden Seehunde korreliert werden und fielen auf längere Oberflächenpausen (4.5 – 38 Minuten) zwischen den Jagdtauchgängen.

Der nördlichste Satellitenfix lag auf Höhe der Südspitze von Sylt, ungefähr 60 km westlich von Hörnum ($54^{\circ} 45' N$, $7^{\circ} 40' E$). Die südlichste Positionsbestimmung erfolgte ca. 4 km südlich vor Helgoland ($54^{\circ} 6' N$, $7^{\circ} 51' E$) und die westlichste 25 km nordwestlich von Helgoland ($54^{\circ} 23' N$, $7^{\circ} 35' E$). Die größte erfasste Distanz zum Hauptruheplatz Lorenzensplate bildet somit die Strecke zum zugleich auch nördlichsten Punkt $54^{\circ} 45' N$, $7^{\circ} 40' E$, mit einer linearen Distanz von knapp 100 km.

Schließt man die Satellitenfixe mit $LC = 0$ in eine Gesamtbetrachtung mit ein, erhöht sich die Anteil aller betrachteten Fixe von 27% auf 58%. Abbildung 28 (S. 46) zeigt die Verteilung der Satellitenortungen mit $LC \geq 1$ im Vergleich zu allen Positionsbestimmungen mit $LC = 0$.

3.2.3 Wiederfundrate der Messeinheiten

Neben der Erfassung des Verteilungsmusters der Seehunde in ihrem Lebensraum trugen die Satellitensender auch dazu bei, die kombinierten Messeinheiten nach ihrer Ablösung vom Tier zu orten. Die Verlustrate betrug über den gesamten Untersuchungszeitraum von 3 Jahren etwa 15% (drei von neunzehn ausgebrachten Geräten gingen wie schon erwähnt verloren) und ist damit im Vergleich zu telemetrischen Untersuchungen an Seehunden anderer Regionen relativ gering (Verlusten in einigen Regionen und Untersuchungs Jahren bis zu 80%; Egushi 1998; Egushi, persönl. Kommunikation; Lesage *et al.* 1999).

Die Positionen fast aller Fahrtenschreiber konnten nach Abfallen vom Tier genau bestimmt werden. Mit dem Zeitpunkt der Ablösung erhöht sich die Anzahl der Uplinks deutlich und es gibt kaum noch längere Zeiten ohne Satelliten-Sender-Erkennung. Zudem lässt sich ein abgefallenes Gerät dadurch erkennen, dass seine Bewegung den regionalen Strömungsbedingungen folgt. Die fortlaufende, tagesaktuelle Überprüfung der Strömungsdaten der Bundesanstalt für Seeschifffahrt und Hydrographie (BSH) ließ so abgefallene Messeinheiten erkennen und relativ gute Vorhersagen zur möglichen Bewegungsrichtung der Sender treffen. Wurde ein Fahrtenschreiber „auf Land“ lokalisiert, erfolgte eine visuelle Suche vor Ort.

Das war jedoch nur in den wenigsten Fällen notwendig, da die meisten Geräte innerhalb der ersten 24 Stunden nach Anlandung von Touristen oder Einheimischen gefunden wurden. Zu den Strandungsorten der Messgeräte gehörte die Südspitze von Sylt, die Halligen Langeneß und Hooge, Nordstrand, Nordstrandischmoor, der Strand vor St. Peter-Ording, der Küstenabschnitt vor dem Leuchtturm bei Westerhever, die Nordküste von Eiderstedt, die Insel Amrum und schließlich die Insel Föhr.

Zwei Messgeräte konnten noch über mehrere Wochen nach ihrer Ablösung auf See verfolgt werden, doch verlor sich schließlich ihre Spur nach batteriebedingtem Ausfall der Satellitensender. Die letzte Position einer Einheit lag dabei in der zentralen Nordsee, westlich der Doggerbank, das zweite Gerät wurde zuletzt im Kattegat geortet.

3.3 Fahrtenschreiber-Ergebnisse

Von insgesamt 14 Seehunden konnten (entsprechend Tabelle 1, Material & Methoden, S. 11) fortlaufende Fahrtenschreiberaufzeichnungen erhalten werden, aus denen sich Aktivitätsmuster und Tauchverhalten ergaben. Dabei wurden 3900 Stunden Aktivitätsverhalten aufgezeichnet. In Abhängigkeit zur untersuchten Aktivität (Beutezüge, Transit, etc.) floss jeweils ein unterschiedlicher Prozentsatz dieser 3900 Stunden in die Auswertung mit ein. Die Gesamtzahl der aufgezeichneten Tauchgänge lag bei 58.140.

Im Rahmen der gesamten Untersuchungen wurden nur zwei weibliche Seehunde gefangen (SL-4 & SL-12). Da es sich bei einem dieser Tiere (SL-12) um den gleichzeitig jüngsten bzw. kleinsten der untersuchten Seehund handelt (Tabelle 1, S. 11) und für das ebenfalls kleine Weibchen SL-4 nur vier Tage Fahrtenschreiberaufzeichnungen vorlagen, wurde auf einen Vergleich des Tauchverhaltens zwischen den 12 Männchen und den zwei Weibchen verzichtet. Entsprechende Aussagen hätten keine hinreichende statistische Relevanz gehabt. Altersunterschiede wurden ebenfalls nicht berücksichtigt, da auf der Sandbank nur eine Einteilung in diesjährig, vorjährig oder mehrjährig möglich war und 13 mehrjährige Tiere nur einem vorjährigen Tier gegenüber standen (siehe Tabelle 1, S.11). Da auch vornehmlich das Gewicht bzw. die Körpermasse stoffwechsel- bzw. tauchphysiologische Vorgänge determinieren (Lavigne *et al.* 1985; Lydersen & Ryg, 1991; Schreer & Kovacs, 1997; Walker & Bowen, 1993), waren diese von größerer Bedeutung als mögliche Altersunterschiede.

3.3.1 Haulout-Verhalten

Wie schon oben dargestellt, geben die Satellitendaten Auskunft darüber, welche Regionen des Wattenmeeres von den Seehunden als Ruheorte genutzt wurden. Die Dauer der Ruhephasen aber konnte nur über die Daten der Fahrtenschreiber genau abgegrenzt werden. Die Aufzeichnungen der Tauch- und Kompasssensoren zeigen an, ob die Tiere im bzw. unter Wasser aktiv oder passiv gewesen sind, bzw. ob und wann sie Ruhezeiten auf Land eingelegt haben.

3.3.1.1 Haulout-Zeiten

Der gesamte Anteil der Ruhephasen innerhalb der 167 aufgezeichneten Seehundtage betrug im Durchschnitt 22.1% auf Land. 77.9% ihrer Zeit verbrachten die Tiere also im Wasser. Die einzelnen Tiere zeigten dabei jedoch große Unterschiede von je nach Individuum 11% Gesamtruhezeit bis hin zu 36% Gesamtruhezeit. Die durchschnittlichen Ruhezeiten bzw. Tauchunterbrechungen auf See – Zeiten ohne Tauch- und nur minimaler Kompassaktivität – lagen im Schnitt bei zwischen 10 und 60 Minuten. Die längste aufgezeichnete Ruhephase auf See fand während eines Beutezuges statt und betrug bei einem Seehund (SL-10) 93 Minuten.

Dem gegenüber steht ein Beutezug eines anderen Seehundes (SL-6) von 3 Tagen Länge und mit insgesamt nur drei Oberflächenpausen von unter 20 Minuten Dauer. Die Haulout-Phasen aller Seehunde fanden zu 63% in der Nacht und zu 37% am Tage statt. Doch ist dabei zu berücksichtigen, dass im Rahmen dieser Studie mit den Nachtstunden die im Herbst und Winter „dunklen Stunden“ zwischen 18.00 und 8.00 Uhr definiert worden sind. Damit waren die für alle untersuchten Seehunde zusammengefassten Haulout-Ereignisse im Schnitt relativ gleichmäßig über 24 Stunden verteilt.

Auch die Haulout-Phasen waren nicht ohne Unterbrechung. Zahlreiche Haulouts waren durch kurze Wasseraufenthalte in der Nähe der Sandbank gekennzeichnet. Während dieser Phasen verzeichneten die Drucksensoren aber kaum Wassertiefen von mehr als 2m Tiefe. Die Kompasssensoren zeichneten dagegen häufig eine deutliche Schwimmaktivität auf. Diese Haulout-Unterbrechungen hatten im Schnitt eine Länge von zwischen 10 und 60 Minuten und sind deutlich von einem Haulout-Abbruch zwecks Nahrungsjagd abgrenzbar.

In diesem Zusammenhang haben im Rahmen des Projektes angestellte sowie vorhergehende Untersuchungen gezeigt, dass die Seehunde der Region Schleswig-Holsteinisches Wattenmeer auf ihren Ruheplätzen auch anthropogenen Einflüssen besonders in Form von Schiffsverkehr ausgesetzt sind (Abt, persönl. Kommunikation; Vogel, 1994; Schwarz, 1997). Regelmäßige Fahrten von Touristenschiffen haben ebenso die Seehundbänke zum Ziel wie auch Exkursionen privater Schiffseigner. In Abhängigkeit von den Umweltbedingungen und der individuellen Wachsamkeit der Seehunde konnten Schiffsannäherungen schon auf große Distanz zur Räumung der Sandbank führen. Die Anfahrt der Sandbänke für die wissenschaftliche Untersuchung der Tiere belegte die Tatsache, dass die Fluchtdistanzen der Tiere stark variierten. Waren die ersten Tiere alarmiert, führte ihre Flucht innerhalb weniger Minuten zur vollständigen Räumung der jeweiligen Sandbank.

Die Seehunde zeigten daraufhin im Wasser Schwimm- und Tauchaktivität, blieben aber oberflächennah und orientierten sich visuell über die Vorgänge um bzw. auf ihren Ruheplätzen. Hatte die Vorbeifahrt eines Schiffes zum Verlassen der Sandbank geführt, fanden sich nach 30 - 60 Minuten wieder zahlreiche Seehunde auf ihren Ruheplätzen ein (eigene Beobachtungen). Selbst während der mehrstündigen Ausrüstungsaktionen haben sich - trotz Anwesenheit der Wissenschaftler - einzelne Tiere in einem Abstand von ca. 200m wieder auf der Sandbank eingefunden.

Für einen besseren quantitativen Vergleich zwischen Bewegungsaktivitäts- und Ruhephase wurde schließlich für jeden Seehund ein Wert bestimmt, der hier als Haulout-Index bezeichnet wird. Er ergibt sich aus:

$$\frac{t_{haul}}{t_{activ}} = H_i$$

mit t_{haul} = gesamte aufgezeichnete Hauloutzeit, t_{activ} = gesamte aufgezeichnete Aktivitätszeit (beinhaltet Tauch-, Schwimm- und Ruheaktivität) und H_i = Haulout-Index

Da die gesamte Haulout-Zeit immer unterhalb der Gesamtaktivitätszeit lag, gilt für jeden Seehund: $H_i < 1$. Für alle Seehunde mit einer Aufzeichnungsdauer von weniger als 10 Tagen wurde kein Haulout-Index erstellt, da Ruhe- und Aktivitätsphasen außerhalb der Aufzeichnungsperiode die Zeiten innerhalb dieser Phase noch hätten beeinflussen können. Das bedeutet, dass z. B. eine möglicherweise eingegangene „Ruheschuld“ aufgrund verstärkter Tauchaktivität eventuell erst nach dem Aufzeichnungsende bezahlt worden ist. Die gleiche Restriktion gilt im Grunde für alle Seehunde, doch dürften bei den längeren Aufzeichnungen (mehr als 10 Tage) Ruhephasen, die mit vorangegangener Tauchaktivität korrelieren, besser erfasst worden sein.

Aus diesem Grund wurden die Indizes der einzelnen Tiere auch nur für den gesamten Aufzeichnungszeitraum und nicht für einzelne Tage ermittelt. Die kleinskalige Variabilität im Ruheverhalten hätte eine nur geringe Vergleichbarkeit gebracht. Es verbleibt zwar immer noch eine bestimmte Ungenauigkeit, da die Aufzeichnungen nur einen Ausschnitt aus dem herbstlichen Aktivitätsverhalten zeigen, doch stellen die Haulout-Indizes schon eine hinreichende Vergleichsgrundlage für die Aktivitätsmuster der einzelnen Tiere dar.

Entsprechend lagen die Indizes für die neun Seehunde mit Aufzeichnungsdauern von mehr als zehn Tagen zwischen 0,15 und 0,47. Das bedeutet, dass die Haulout-Zeit in einem Fall ($H_i = 0,15$) nur etwa einem Siebtel der Gesamtaktivitätszeit entsprach und in einem anderen Fall ($H_i = 0,47$) fast der Hälfte der Gesamtaktivitätszeit.

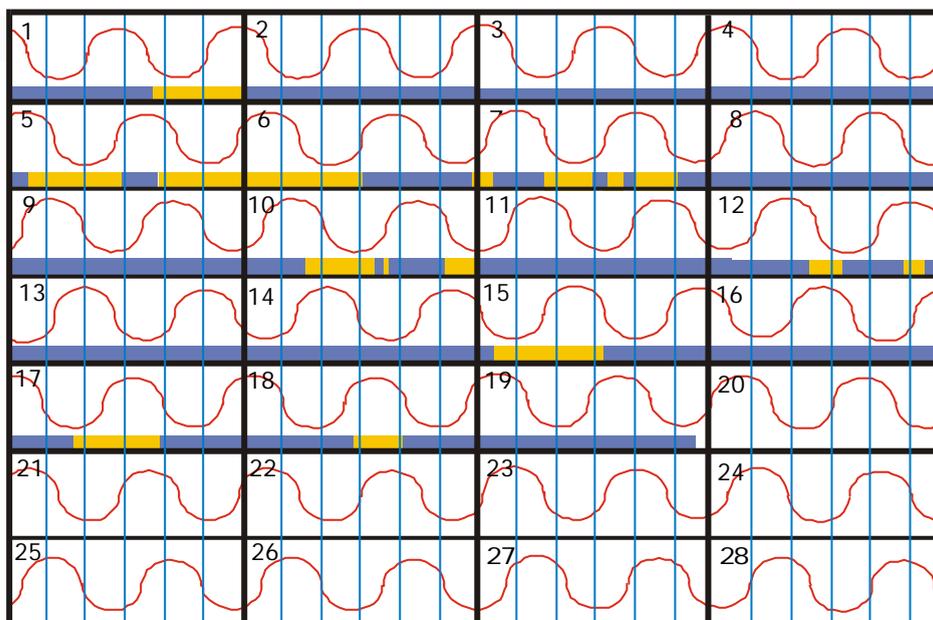
Der letzte Fall entspricht dabei dem jüngsten ausgerüsteten Seehund (40 kg, weiblich) und stellt einen Extremwert dar. Alle anderen Seehunde lagen nicht über $H_i = 0,35$. Es handelte sich dabei - bis auf das zweite gefangene Weibchen - durchweg um mehrjährige Männchen aus der Gewichtsgruppe von 45 kg – 74 kg. Innerhalb dieser Gruppe bestand keine signifikante Korrelation zwischen Gewicht und Haulout-Index ($r = 0,216$). So verzeichnete beispielsweise der Seehund SL-3 mit einem Gewicht von 56 kg einen H_i von 0,19 gegenüber SL-7 mit 66 kg und einem H_i von 0,35.

3.3.1.2 Haulout & Umwelteinflüsse

Beginn, Dauer und Ende der einzelnen Haulout-Phasen wurden auf ihre Korrelation mit verschiedenen Umweltfaktoren überprüft. Dazu zählten Tidenstand, Temperatur, Niederschlag, Windstärke und -richtung sowie Stärke und Richtung der Wasserströme. Die zugrunde liegenden Daten stammten von der Bundesanstalt für Seeschifffahrt und Hydrographie (BSH) und dem Deutschen Wetterdienst (DWD) und bezogen sich sowohl auf den Bereich Deutsche Bucht als auch speziell das Wattenmeer. Während Richtung und Stärke der Meeresströmungen eintägige Vorhersagen waren, entsprachen Temperatur und Windstärke den tagesaktuellen, tatsächlich gemessenen Werten. Die genauesten Werte wurden für die Temperatur ermittelt, da hier die integrierten Temperatursensoren der Fahrtenschreiber Messungen auf der Sandbank vornahmen. Dabei wurden nur die Temperaturwerte zum Abgleich der Messdaten des DWD herangezogen, die an Tagen ohne direkte Sonneneinstrahlung aufgenommen wurden. Keiner der meteorologischen Parameter korrelierte signifikant mit dem Haulout-Verhalten der Robben.

Die untersuchten Tiere nutzten ihre Haulout-Gründe unabhängig von Niederschlagstärke ($r^2 = 0.082$), Temperatur ($r^2 = 0.211$), Windstärke ($r^2 = 0.102$) oder Sonneneinstrahlung ($r^2 = 0.143$). Dabei waren die herbstlichen Wetterverhältnisse während aller Untersuchungsjahre sehr wechselhaft. Es kam zum Teil über mehrere aufeinanderfolgende Tage zu Winden mit Sturmstärke, Regen und Gewittern, gefolgt von windstillen, niederschlagsfreien Tagen mit bis zu 13 Stunden Sonnenscheindauer. Die aufgezeichneten Außentemperaturen schwankten zwischen 2°C und 33°C.

Auch die ozeanographischen Parameter wie groß- und kleinskalige Wasserströmungen und die Gezeiten hatten keinen messbaren Einfluss auf das Hauloutverhalten der untersuchten Seehunde (Beispiel siehe Abb. 29).



= Haulout
 = Wasseraufenthalt

= Ebbe & Flut

Abb. 29: Haulout-Aufzeichnung für SL-6 vom 1. bis 19. November. Jeder Tag des Monats ist in 4-Stundenabschnitte unterteilt.

Insbesondere nach der Rückkehr von ihren Beutezügen begannen zahlreiche Ruhephasen bei Fluthöchststand oder einsetzender Flut. Jedes Tier zeigte darüber hinaus Ruhephasen, die über mehrere Tidenwechsel andauerten. In einem Fall (SL-6) ruhte ein Tier über die Dauer zweier fast vollständiger Tidenwechsel (Abb. 29, S. 52), ohne zwischenzeitlich den Ruheplatz verlassen zu haben.

Neben den tideübergreifenden Ruhezeiten und Haulouts, die ausschließlich während des Wasserhöchststandes stattfanden, gab es auch Ruheereignisse, deren Anfang und Ende der Dauer eines Niedrigwassers entsprachen (knapp 23% aller Ruheereignisse). Eine Überprüfung der Satellitenortungen hinsichtlich einiger dieser Ruheereignisse ergab, dass die entsprechenden Seehunde vor Einsetzen der Flut noch auf den (bei Wasserhöchststand normalerweise überfluteten) Sandbänken (wie zum Beispiel der Lorenzensplate) lagen. Ob die entsprechenden Ruheplätze dann tatsächlich vollständig überflutet wurden, konnte nicht festgestellt werden. Es existierte jedoch in diesen Fällen eine zeitliche Übereinstimmung zwischen auflaufender Flut und dem Verlassen der Sandbänke durch die untersuchten Seehunde.

3.3.1.3 Haulout-Orte

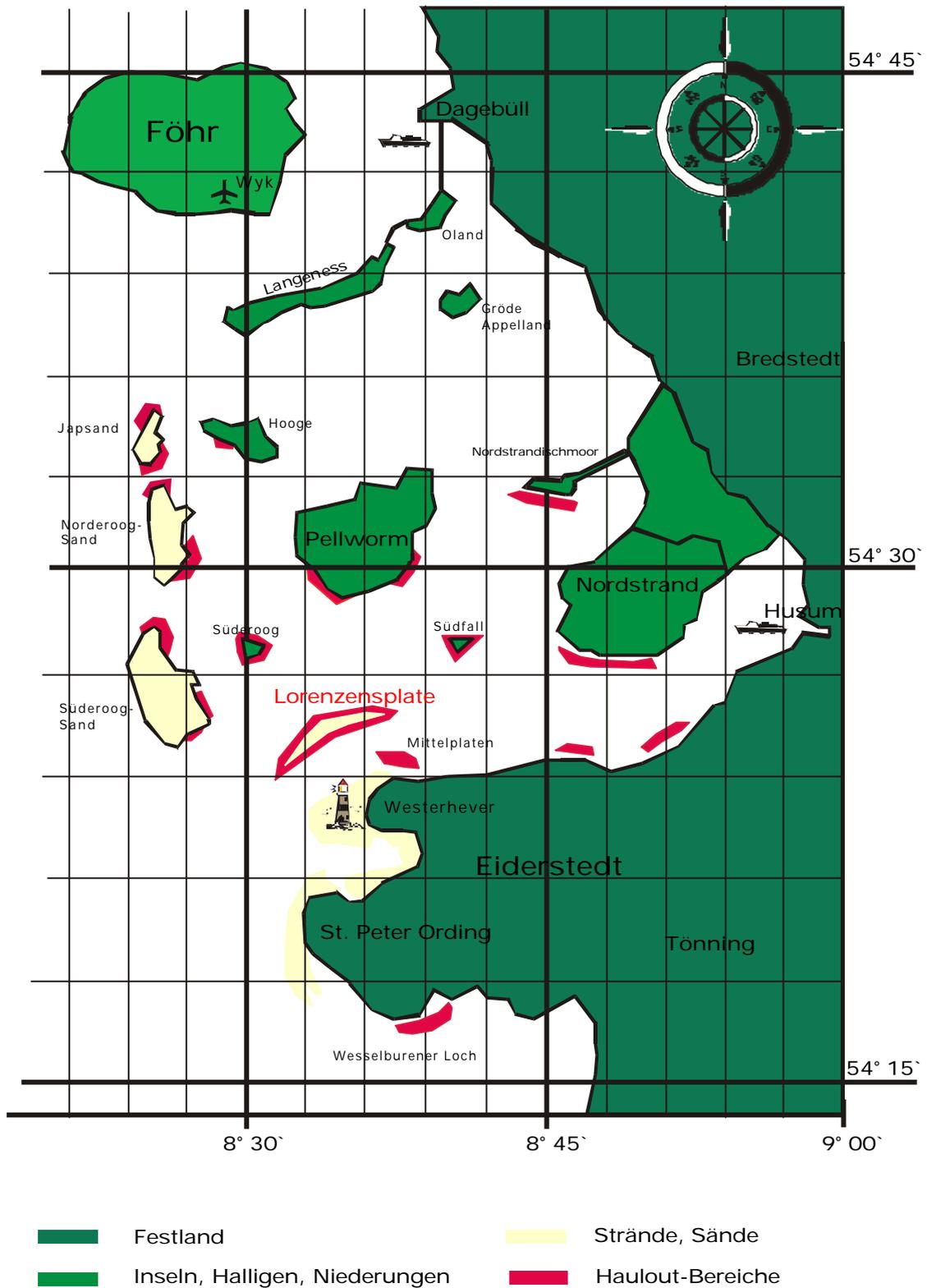


Abb. 30: Schleswig-Holsteinisches Wattenmeer mit markierten Hauloutplätzen (rot) der untersuchten Seehunde

Wie bereits erwähnt, war die Lorenzensplate im Norderheverstrom mit 38% aller verlässlichen Satellitenfixe regelmäßiger Hauptruheplatz der untersuchten Tiere. Darüber hinaus wurden auch die umliegenden Sände, Halligen und Inseln des südlichen Wattenmeers als Alternativruheplätze genutzt (Abb. 30, S. 54). Zu den Alternativruheplätzen zählen Südfall, einzelne Sandbänke nördlich von Eiderstedt (z.B. Mittelplatten), die Süd- und Westküste von Nordstrand, die Süd- und Westküste von Pellworm, die Nord- und Ostseite der Sände Süderoogsand, Norderoogsand und Japsand sowie auch die Hallig Hooge und vereinzelt Nordstrandischmoor, Langeneß sowie Sandbänke nördlich des Wesselburener Lochs.

Die seewärtigen Seiten der äußeren Wattenmeersände (Süderoog-, Norderoog- und Japsand) wurden ebenso wenig zum Haulout genutzt wie Bereiche nördlich von Langeneß und Oland bzw. südlich des Wesselburener Lochs. In einem Fall nutzte ein bis Helgoland geschwommener Seehund (SL-6) trotz der großen Distanz zum Hauptruheplatz Lorenzensplate nicht die Möglichkeit, auf der Düne Helgoland zu ruhen, sondern kehrte nach über zwei Tagen für seinen nächsten Landaufenthalt wieder zur Lorenzensplate zurück. Das Tier war bis zum Eintreffen vor Helgoland immerhin schon 1.5 Tage auf Beutezug.

Viele Ruheorte – insbesondere die Lorenzensplate und die kleineren Sandbänke bei Mittelplatten - sind in ihrer Verfügbarkeit deutlich gezeitenbeeinflusst. Sie zählen zu den Wattflächen, die regelmäßig und mehr oder minder vollständig vom auflaufenden Wasser überspült werden (Jensen, 1998; Winskowsky, 1998). Ebenso sind auch einzelne Bereiche der Strände, Halligen und Inseln von den Tiden beeinflusst (Jensen, 1998; Winskowsky, 1998), wobei es hier natürlich nicht zu einer vollständigen Überflutung kommt. Trotzdem finden die Seehunde auch bei Tidenhöchststand Ruhemöglichkeiten, die sie nutzen. Ein Abgleich der Fahrtenschreiber- und Satellitendaten mit dem regionalen Gezeitenkalender zeigt für alle Untersuchungsjahre, dass zahlreiche Ruheereignisse zum Zeitpunkt der Flut stattgefunden haben. In diesen Fällen waren die Ostseiten der Außensände, die Südseite der Insel Pellworm, die Süd-West-Seiten von Nordstrandischmoor und Nordstrand sowie die Hallig Hooge und Südfall identifizierte Ruheorte.

Die längste verzeichnete Ruhephase von Seehund SL-7 betrug 22 Stunden, war jedoch auch mit drei kurzen, halb- bis einstündigen Wasseraufenthalten verbunden (zwei zum Zeitpunkt der Ebbe, einer bei ablaufendem Wasser kurz nach Fluthöchststand).

3.3.2 Tauchverhalten

Mit „Aktivitätsphasen“ wurden im Rahmen der Tauchanalyse alle Zeiten definiert, die sich mindestens durch eine fortlaufende Kompassaktivität auf beiden Kompassensoren auszeichneten. Dieses Kriterium war hinreichend für die Definition „im Wasser befindlich“ bzw. „schwimmend“. Sich auf Land fortbewegende oder ruhende Tiere führen durch seitliches Rollen nur zur Auslenkung der Kompasskugel in eine Richtung. Auf dem zweiten Kompasskanal wurden dabei jedoch kaum Aktivitäten verzeichnet, da die Seehunde ihre Position in der horizontalen Längsachse auf Land nicht verändern konnten.

Die Sensorinformationen des Drucksensors führten dann zu einer weiteren Diskriminierung der Aktivitätsphasen in Tauchaktivität und Schwimmaktivität. Durch ihre Auflösung von 10 cm Wassersäule (0.01 bar) konnten die Tiefensensoren nicht nur Tauchgänge, sondern auch Schwimmphasen an der Oberfläche als solche kenntlich machen. Dadurch weist der Drucksensor auch bei im Wasser ruhenden Seehunden (ohne Erfassung einer Positionsänderung in der horizontalen Längsachse durch den Kompassensoren) den Aufenthalt im Wasser nach.

3.3.2.1 Diurnaler Rhythmus

Die untersuchten Seehunde des Schleswig-Holsteinischen Wattenmeeres zeigten keine erkennbare diurnale Aufteilung von Aktivität und Ruhe, wie sie z. B. bei Seehunden anderer Regionen in Abhängigkeit zur Beuteverfügbarkeit (deep-scattering-layer) oder im Rahmen der Feindvermeidung beobachtet werden konnten (Egushi, 1998; Orthmann, 1995; Oxman, 1996). Sie waren also weder überwiegend nacht- noch überwiegend tagaktiv (Beispiel siehe zeitliche Hauloutaufteilung für SL-6 Abb. 29, S. 52). Die tageszeitlichen Grenzen verschwimmen schon durch den Umstand, dass die meisten Beutezüge weit über 24 Stunden andauerten und in einem Fall 112 Stunden betragen.

Will man die schon angesprochenen 63% nächtlicher Haulout-Zeit in Zusammenhang mit einem möglichen diurnalen Rhythmus diskutieren, muss der Anteil der Haulout-Phasen von nur 22.1% an der Gesamtaktivität berücksichtigt werden. Zudem handelt es sich bei den in die Nacht fallenden Ruhestunden nicht um ausschließliche Nacht-Haulouts. Sie beginnen oftmals schon in den Nachmittagsstunden bzw. dauern von den späten Nacht- oder frühen Morgenstunden bis zum Mittag des kommenden Tages an.

3.3.2.2 Beutezüge

Die typischste und prozentual häufigste Aktivitätsform (neben der Tauchaktivität im Wattenmeer) war die der Beutezüge. Durchschnittlich 84% der Gesamtaktivität im Wasser war den Beutezügen gewidmet. Dieser Begriff umfasst langandauernde, zusammenhängende Tauchereignisse auf in der Regel größere Tiefen, die nicht durch Haulout-Ereignisse unterbrochen wurden. Sie umfassen damit das gesamte Tauchverhalten vom Verlassen einer Sandbank bis hin zur Rückkehr des Seehundes, also sowohl die Transitphasen als auch Beutesuche und Beutejagd. Tauchverhalten von weniger als sechs Stunden Länge wurde in diesem Zusammenhang jedoch nicht als Beutezug gewertet. Zwischen längeren Beutezügen (> 12h) fanden auch vereinzelt Beutezüge mit einer mittleren Dauer von 6 bis 10 Stunden statt. Kürzere Tauchausflüge von den Sandbänken (< 6 Stunden) konnten zwar auch Jagdtauchgänge beinhalten, fanden aber nur auf geringen Tiefen (bis max. 15m) und hauptsächlich in der Nähe der Haulout-Plätze statt.

Alle als solche definierten Beutezüge hatten eine Mindestlänge von einem Tag mit einem Maximum von in einem Fall 4.5 Tagen (Seehund SL-10). Die einzelnen Beutezüge aller Seehunde waren durch Haulout-Phasen deutlich voneinander getrennt. In jedem aufgezeichneten Beutezug wurden Tiefen von mindestens 20 Metern erreicht. Die Beutezüge wurden in der Regel nur von kurzen Oberflächenpausen (zwischen 10 und 90 Minuten) unterbrochen, wobei pro Beutezug maximal zwei bis fünf solcher Unterbrechungen auftraten. Die längste, nur von kurzen Atempausen (bis 4 min.) unterbrochene, Tauchsequenz betrug 18 Stunden (Seehund SL-10).

Hinsichtlich der auftretenden Tauchklassen (Klassifizierung siehe S. 58) wiesen die Beutezüge eine sehr ähnliche Struktur auf. Innerhalb der Beutezüge wurden ungefähr die mittleren 80% des aufgezeichneten Tauchverhaltens von benthos-assoziierten U-Tauchgängen dominiert. Bei allen Tieren traten zwischendurch auch oberflächennahe Phasen (bis max. 10m) mit V- oder W-Tauchgängen auf. Diese fanden in den wenigen Oberflächenpausen statt oder traten vereinzelt zwischen den U-Tauchgängen auf.

Beginn und Ende der Beutezüge waren – je nach Individuum - durch zwei verschiedene Muster charakterisiert. Im ersten Fall (bei vier Seehunden) begannen die Tiere kurz nach Verlassen der Sandbank schon mit U-förmigen Tauchgängen, die nur vereinzelt durch V- und W-Tauchgänge unterbrochen waren. Auf die gleiche Art und Weise kehrten die Tiere dann nach dem Beutezug wieder zur Sandbank zurück.

Im zweiten Fall (bei den restlichen zehn Seehunden) waren Anfang und Ende eines Beutezuges von zahlreichen V- und W-Tauchgängen geprägt, in denen nur phasenweise U-Tauchgänge eingebunden waren. Ein individueller Seehund zeigte entweder die eine oder die andere Form des Beutezugbeginns bzw. -ende, die er dann beutezugübergreifend beibehielt. In keinem Fall aber zeigte ein Seehund beide Tauchmuster innerhalb eines Beutezuges oder bei verschiedenen Beutezügen.

Die Art der Beutezüge lässt sich durch verschiedene Variablen beschreiben: (1) die Anzahl der Tauchgänge; (2) die Dauer einzelner Beutezüge; (3) die tageszeitliche Verteilung der Beutezüge. Innerhalb der einzelnen Beutezüge wurden zudem alle Einzeltauchgänge analysiert. Das gesamte Tauchverhalten lässt sich durch folgende Parameter charakterisieren: (1) die Tauchtiefe; (2) die Tauchzeit; (3) die Oberflächenzeit; (4) die Bodenzeit; (5) die vertikale Abtauchgeschwindigkeit und schließlich (6) die vertikale Auftauchgeschwindigkeit.

Die einzelnen Tauchgänge außerhalb der deutlich abgrenzbaren Beutezüge wurden ebenfalls analysiert. Dazu zählen alle Tauchgänge in der Nähe der Ruheplätze, in der übrigen Wattenmeerregion sowie alle weiteren Tauchgänge, die nicht nach der oben genannten Definition den Beutezügen zugeordnet wurden. Aus ihnen lassen sich zunächst im einzelnen kaum übertrag- und vergleichbare Ergebnisse hinsichtlich z. B. tauchphysiologischer Leistungen erzielen, da Robben in der Regel erst innerhalb ihrer Beutezüge (also im Rahmen ihres Ernährungsverhaltens) metabolische und physiologische Leistungsgrenzen erreichen bzw. ausnutzen (u. a. Castellini *et al.* 1992; Costa *et al.* 1988; Kooyman *et al.* 1981). Erst in der Gesamtheit aller Tauchgänge eines Seehundes gewinnen auch diese Daten bezogen auf die Gesamttauchleistung über einen langen Zeitraum und unter Einbeziehung der Ruhezeiten wieder an Aussagekraft.

3.3.2.3 Tauchgangklassifizierung

Die bereits angesprochenen grundlegenden U-, V- und W-Tauchgangsformen gehen in ihrer Differenzierung auf das Aussehen des jeweiligen Tauchprofils zurück. Abbildung 31 (folgende Seite) verdeutlicht anhand eines U-Tauchganges das Prinzip der Klassifizierung.

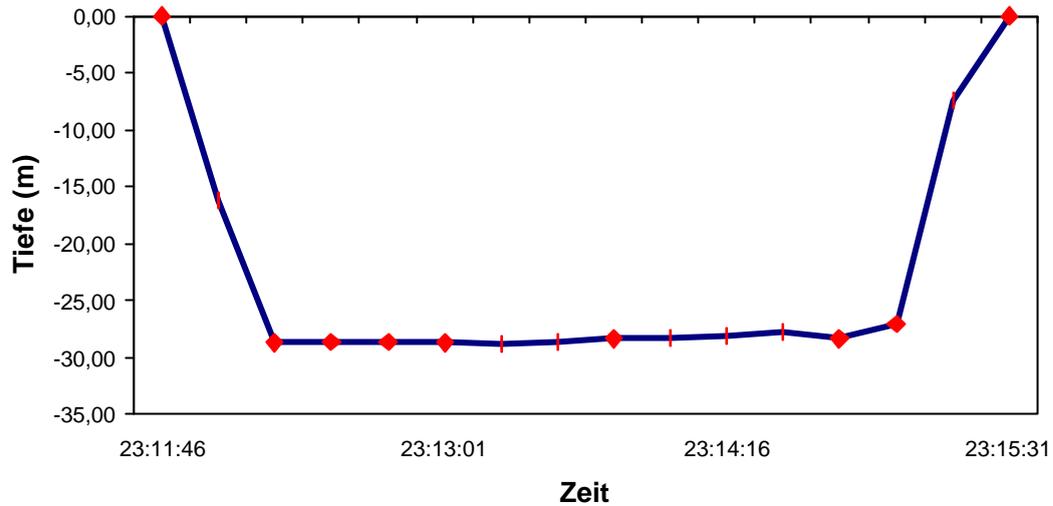


Abb. 31: Exemplarische Darstellung eines U-förmigen Tauchganges. Alle 12 Sekunden wurde ein Messwert (rote Karos) aufgezeichnet. In der Bodenphase des Tauchganges bewegt sich der Seehund relativ konstant auf einer Tiefe von knapp 30m.

(i) V-förmige Tauchgänge (Abb. 32) sind durch geradlinige Ab- und Aufstichphasen sowie einer Bodenzeit mit einer nicht längeren Dauer als der doppelten Taktrate charakterisiert (Beispiel: bei einer Taktrate von acht Sekunden hat die Bodenphase eines Tauchganges nur einen einzigen Messwert bzw. ist nur dann V-förmig, wenn die Bodenzeit unter 16 Sekunden liegt. „Bodenzeit“ und „Bodenphase“ bezeichnen in diesem Zusammenhang nicht den Aufenthalt am Meeresboden, sondern beziehen sich auf die Bodenphase des Tauchprofils).

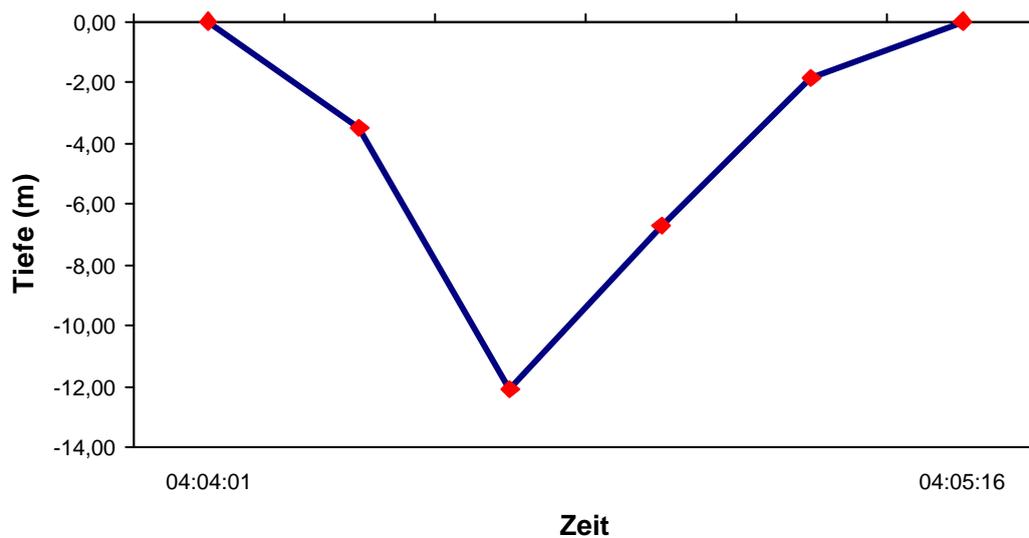


Abb. 32: Typischer V-Tauchgang mit geringer Maximaltiefe, ohne Bodenphase und von nur kurzer Dauer

V-förmige Tauchgänge sind typisch für das Tauchverhalten im Wattenmeer bzw. für den Transit zu bzw. von den Nahrungsgründen. Als pelagische Tauch- bzw. Jagdform haben sie innerhalb der eigentlichen Beutezüge nur eine untergeordnete Bedeutung. Durchschnittlich 82% aller Tauchgänge eines Beutezuges sind U-förmig. V-Tauchgänge werden nur in seltenen Fällen zwischen diesen Tieftauchgängen eingebunden bzw. fanden im Rahmen der Transits statt. Sie reichen auch nur in den wenigsten Fällen bis zur topographisch möglichen Maximaltiefe (zusammenfassende Statistik zu V-Tauchgängen siehe Tabelle 2, S.89).

(ii) Bei U-Tauchgängen (Abb. 31, S. 59) handelt es sich fast immer um Bodentauchgänge, das heißt, sie erreichen die jeweils topographisch mögliche Maximaltiefe (Begründung siehe weiter unten). U-Tauchgänge sind über alle Tiefenbereiche hinweg zu beobachten, von 5m Wassertiefe bis hin zur in einem Fall erreichten größten Tiefe von 36m. (Zusammenfassende Statistik zu U-Tauchgängen siehe Tabelle 2, S.88)

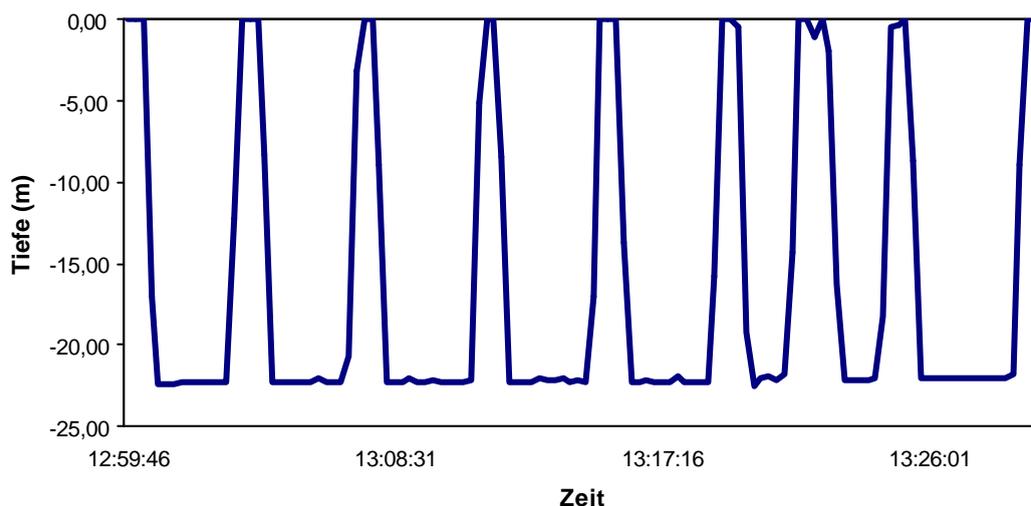


Abb. 33: Typische Tauchgangsequenz aus einem Beutezug mit repetitiven U-Tauchgängen.

U-Tauchgänge sind, wie schon erwähnt, am zahlreichsten innerhalb der Beutezüge zu finden. Die entsprechenden Tauchaufzeichnungen zeigen lang andauernde, repetitive Sequenzen von U-Tauchgängen (Abb. 33), die in ihren kennzeichnenden Parametern (Tauchdauer, vertikale Ab- und Auftauchgeschwindigkeit, Dauer der Bodenphase, Oberflächenzeit etc.) fast völlig identisch sind. Die Bodenphasen der einzelnen Tauchgänge zeigen in der Regel stetig fallende oder steigende bzw. fast identische Tiefenmesswerte (Abb. 34, S. 61).

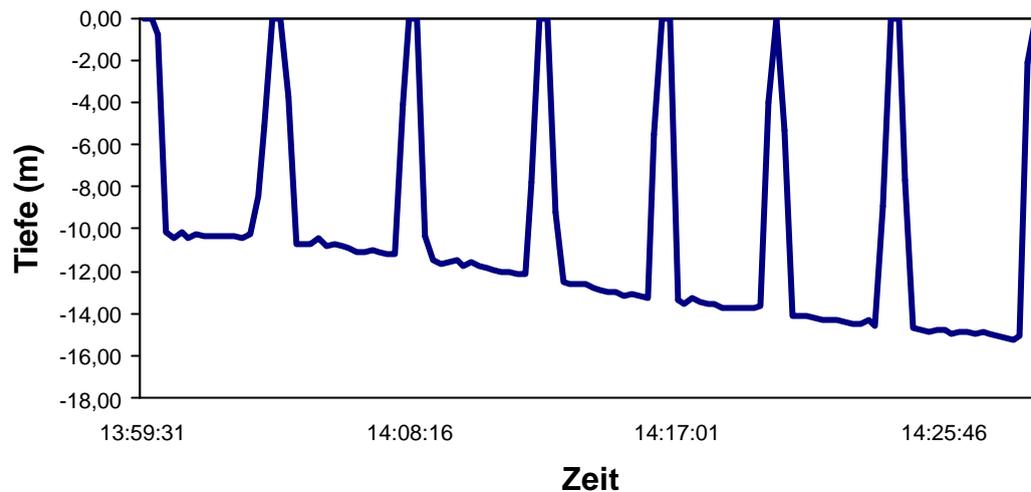


Abb. 34: U-Tauchgänge, die aufgrund der stetig fallenden Tiefenmesswerte der Einzeltauchgänge das Erreichen der Maximaltiefe anzeigen.

Vereinzelt sind U-Tauchgänge auch beim Transit zwischen den Ruheplätzen und Nahrungsgründen bzw. im Rahmen des Tauchverhaltens vor den Ruheplätzen zu beobachten. Es fehlen dann aber in der Regel die langandauernden, repetitiven bzw. stereotypen Sequenzen. Einige dieser U-Tauchgänge sind auch pelagischer Natur, was sich aus den erreichten Tiefen der umliegenden Tauchgänge erkennen lässt. Zudem sind diese U-Tauchgänge in eine wechselnde Abfolge aus V- und W-Tauchgängen eingebunden.

(iii) W-Tauchgänge sind als solche nur bildlich zu verstehen. Das Tauchprofil muss nicht zwingend eine W-Form aufweisen, ist aber durch starke Variationen in der Tauchtiefe des Bodensegmentes gekennzeichnet. (Abb. 35, S. 62). W-Tauchgänge unterschreiten nur in den seltensten Fällen einen mittleren Tauchtiefenbereich von 5 – 15 m. Sie sind charakteristisch für ungerichtetes Tauchverhalten in der eigentlichen Wattenmeerregion sowie für die frühe Transitphase der Anreise zu den Nahrungsgründen bzw. der späten Transitphase der Abreise von den Nahrungsgründen. Sie wechseln in lockerer Folge mit V-Tauchgängen und sind auch vereinzelt innerhalb der kurzen Unterbrechungen der Beutezüge zu finden. Im letzten Fall werden sie sehr oberflächennah durchgeführt (5 – 8m Tauchtiefe).

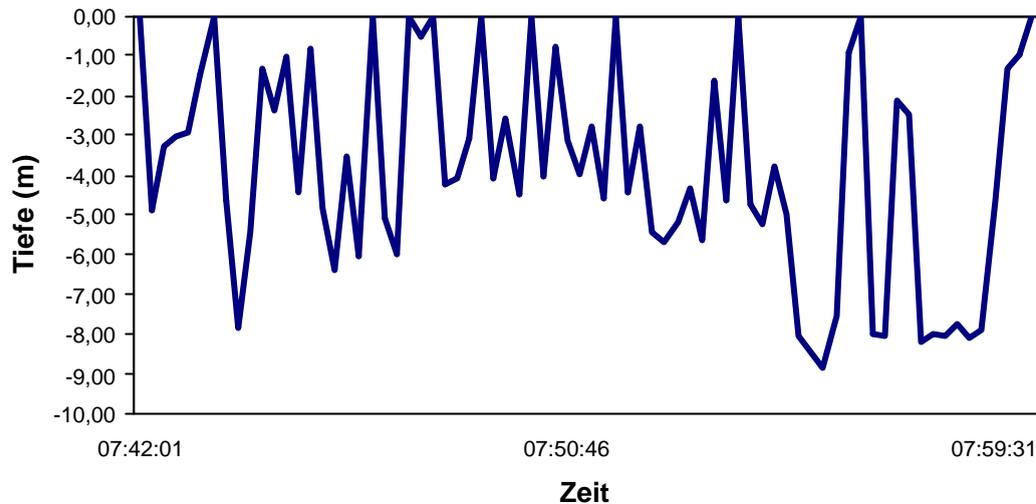


Abb. 35: W-Tauchgang-Sequenz

Nicht nur innerhalb der erreichten Tiefen eines W-Tauchganges ist eine starke Variabilität der Tiefenmesswerte zu beobachten. W-Tauchgänge zeigen auch in ihrer Abfolge keine stereotypen Muster, wie sie für die meisten U-Tauchgänge kennzeichnend sind.

3.3.2.4 Tauchlage

Die Lagesensoren aller Fahrtenschreiber arbeiteten ohne Ausfälle, so dass für jedes ausgerüstete Tier über die gesamten Tauchaufzeichnungen hinsichtlich ihrer Körperausrichtung zwischen Rücken- und Bauchlage unterschieden werden konnte.

3.3.2.4.1 Rückenlage-Ereignisse während der Beutezüge

Das Verhaltenselement des Rückentauchens ist bei freilebenden Seehunden vor allem während der Beutezüge nur sehr unregelmäßig und verhältnismäßig selten zu beobachten. Abbildung 35 zeigt einen Ausschnitt aus einem Beutezug von Seehund SL-7, der typisch und charakterisierend für das Tauchverhalten aller übrigen Tiere ist.

Wirkt der Anteil des Rückenschwimmens in der Grafik 35 zunächst bedeutend, zeigt sich in einer höheren zeitlichen Auflösung (Abb. 36, S.63), dass dies nur darstellungsbedingt ist. So weist der Seehund im vorliegenden Fall innerhalb von 54 Beutezugstunden nur 382 erfasste Rückenereignisse auf – also im Schnitt 7 Rückenereignisse pro Stunde, was auch dem Durchschnittswert für alle untersuchten Seehunde während der Beutezüge entspricht.

Die Rückenlage wird während dieser Beutezug-Tauchgänge in den meisten Fällen während der Ab- und Auftauchphase angezeigt und weniger häufig innerhalb des Bodensegmentes eines U-Tauchganges. Rückenlagen während der Ab- und Auftauchphasen dominieren mit 61% aller Rückenlage-Ereignisse innerhalb der Jagdtauchgänge. Rückenlage-Ereignisse in den Bodenphasen der U-Tauchgänge korrelierten in ihrer Anzahl nicht mit der Tauchtiefe der jeweiligen Tauchgänge, dass heißt, sie fanden auch auf Tiefen bis unter 30m statt.

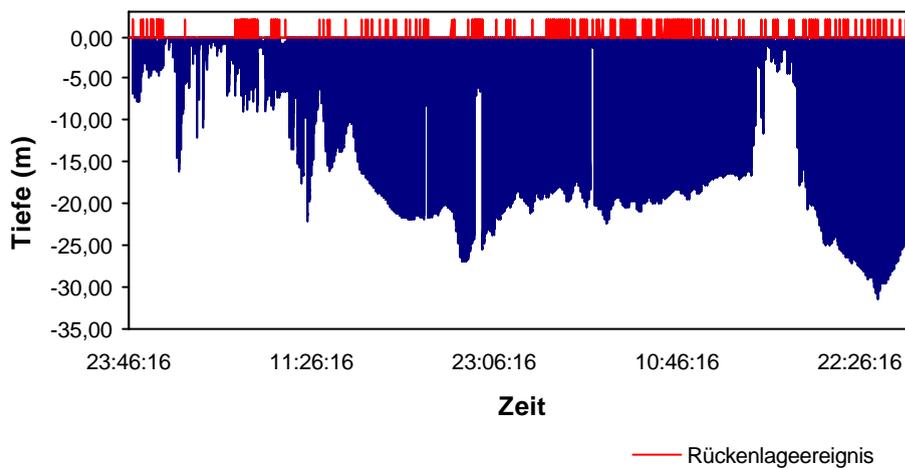


Abb. 36: 12-stündiger Ausschnitt aus einem Beutezug von Seehund SL-7 mit Anzeige der Rückenlageereignisse (rot)

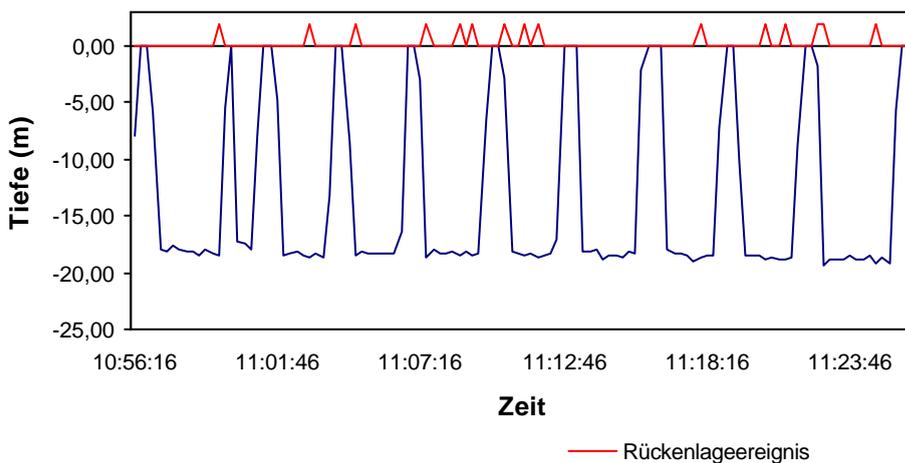


Abb. 37: Ausschnittvergrößerung aus Abb. 36 (SL-7)

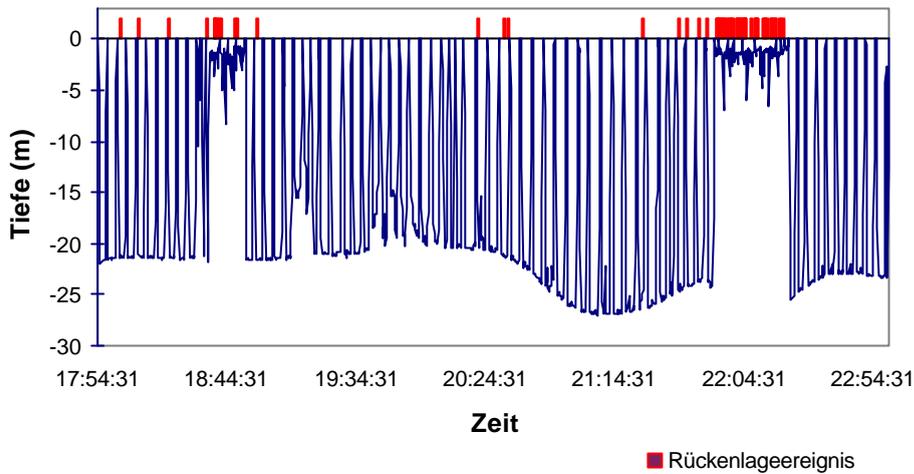


Abb. 38: Verstärkte Rückenlageereignisse in Oberflächennähe (SL-7)

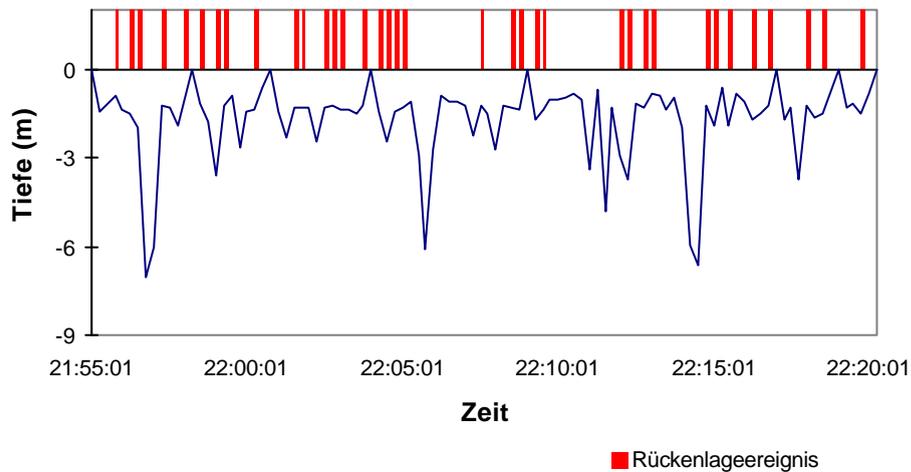


Abb. 39: Ausschnittvergrößerung aus Abb. 38 (SL-7)

Man findet innerhalb der Beutezüge auch über lange Strecken (bis zu 18 Stunden) U-Tauchgänge ohne eine einzige Rückentauchphase. Werden oberflächennahe Tauchunterbrechungen eingelegt, häufen sich die Rückenlagephasen bei allen Seehunden. Abbildungen 38 und 39 verdeutlichen diesen Umstand anhand des Seehundes SL-7. Innerhalb von ca. 25 Minuten kommt es 36 mal zur Drehung in die Rückenlage. Setzt man dies in Beziehung zu den schon oben genannten 382 absoluten Rückenereignissen innerhalb dieses Beutezuges, wird deutlich, welchen großen Anteil die oberflächennahen Tauchintervalle an den Rückenereignissen haben.

Bei SL-7 betrug in 11 Fällen der 36 Rückenlagen die Dauer der Rückenphase zwischen 16 und 30 Sekunden (Taktrate des Fahrtenschreibers 15 Sekunden). Bei zwei Rückenlage-Messwerten betrug die minimale Dauer der Rückenphase 16 Sekunden bzw. die maximale Dauer 30 Sekunden. Seehund SL-7 hat also in diesem Fall nicht nur eine kurze Drehung vollführt.

In diesem Zusammenhang ist festzustellen, dass viele kurzzeitige Rückenlagen, die durch eine einmalige Drehung oder Wendung des Tieres erfolgten, nicht erfasst werden konnten. Zwischen zwei Messungen bestanden je nach Taktrate bis zu 15 Sekunden Zeitdifferenz, innerhalb derer eine kurzzeitige Rückenlage nicht aufgezeichnet worden wäre. Für eine Erfassung hätte eine kurze Wendung direkt mit der Datenmessung zusammenfallen müssen. Diese methodische Restriktion hat jedoch keinen Einfluss auf die Ergebnisse zur Tauchlage, da ausschließlich von Interesse war, ob Rückentauchen als länger dauerndes Verhaltenselement eine verhaltensbiologische Relevanz hat.

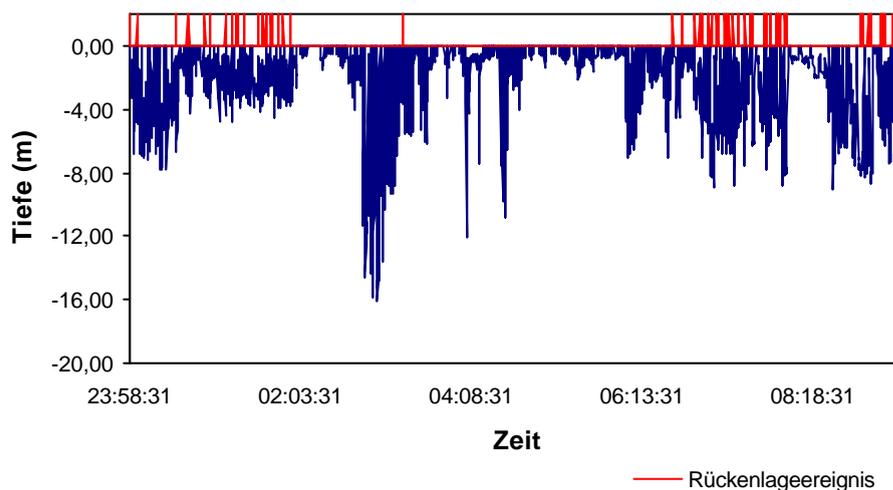


Abb. 40: Oberflächennahe Tauchaktivität mit Rückenlageereignissen (SL-7)

Abbildung 40 zeigt, dass oberflächennahe Tauchaktivität hinsichtlich des Tauchmusters (bis auf die unterschiedlichen Tiefen) sehr gleichförmig erscheinen kann, sich aber aufgrund des unterschiedlichen Anteils an Rückenlage-Ereignissen doch voneinander unterscheidet. Die alleinige Betrachtung des Tauchtiefenprofils in Abb. 40 lässt eine knapp 10-stündige Sequenz von V- und W-Tauchgängen erkennen, die auf Tiefen bis zu max. 16m reichen. Erst die Einbeziehung des Lagesensors weist darauf hin, dass der Tauchaktivität innerhalb des gesamten dargestellten Zeitraumes scheinbar kein uniformer Verhaltenshintergrund zugrunde liegt.

In der Tauchsequenz von SL-7 existieren mehrere Stunden ohne ein einziges Rückenlage-Ereignis, gefolgt von Phasen mit gehäuften Rückenlage-Ereignissen.

3.3.2.4.2 Rückenlage-Ereignisse außerhalb der Beutezüge

Ebenso wie es bei oberflächennaher Tauchaktivität innerhalb der Beutezüge auf offener See verstärkt zur Rückenlage kam, war diese bei allen untersuchten Seehunden auch relativ zahlreich in oberflächennahe Tauchgänge im Wattenmeer eingebunden. Im Schnitt kam es zu 25 Rückenereignissen pro Stunde, von denen durchschnittlich 15% länger als zwei Messabstände dauerten. Die längste registrierte Rückenphase (Seehund SL-9) hatte eine Dauer von mindestens 1 Minute 30 Sekunden. Die Rückenlage-Ereignisse waren bei allen untersuchten Seehunden grundsätzlich nicht auf bestimmte Tiefen beschränkt, sondern fanden sowohl an der Meeresoberfläche als auch bis zu 8m Wassertiefe statt.

3.3.2.5 Absolute Schwimmgeschwindigkeit

Obwohl alle Fahrtenschreiber mit Geschwindigkeitssensoren nach dem Prinzip des Prandtl'schen Staurohres ausgestattet waren, hat deren Einsatz zu keinem befriedigenden Ergebnis geführt. Die sehr kleinen Öffnungen (1mm) der die Staurohre verbindenden Metallkappe waren durch Kontakt mit dem Substrat binnen weniger Stunden verstopft. Dazu reichte in der Regel schon ein einzelnes Sandkorn. Wie in der Diskussion noch gezeigt wird, zeigen telemetrierte Robben normalerweise schon direkt nach der Ausrüstung arttypische Verhaltensmuster, so dass auch die wenigen ersten Stunden der Geschwindigkeitsaufzeichnungen einen brauchbaren Anhaltspunkt für die weiterhin erreichten Geschwindigkeiten darstellen.

In der Auswertung stellt sich der Ausfall des Geschwindigkeitssensors derart da, dass entweder nur der Messwert Null aufgenommen wurde oder die aufgezeichneten Drücke direkt mit der Tauchtiefe korrelierten. In letzterem Fall war nur der Zugang zu einem der Rohre verstopft, wodurch nicht der Differentialdruck, sondern der Absolutdruck gemessen wurde.

Es liegen jedoch für ein Tier (SL-11) unvollständige Aufzeichnungen der Schwimmgeschwindigkeit über die Dauer von knapp zwei Tagen vor. Die durchschnittliche Geschwindigkeit für alle Tauchgänge von SL-11 betrug demnach 0.81 m/s (SD = ± 0.22). Die maximal erreichte Geschwindigkeit lag bei 3.14 m/s. Mit Beginn des Beutezuges betrug die mittlere Abtauchgeschwindigkeit der U-Tauchgänge 0.94 m/s (SD = ± 0.18), die mittlere Auftauchgeschwindigkeit 0.99 m/s (SD = ± 0.18) und die Durchschnittsgeschwindigkeit der Bodenphase 0.98 m/s (SD = ± 0.2). Leider konnten die Schwimmgeschwindigkeiten durch einen Ausfall des Kompasses (Aufzeichnung nur auf einem Kompasskanal) nicht mit den Richtungsänderungen korreliert werden, so dass für die zwei Tage kein kleinskaliges Tracking durch Koppelnavigation (Wilson, 1991) möglich war.

3.3.2.6 Umgebungstemperatur

Die in den Fahrtenschreibern integrierten Temperatursensoren erfassten die Umgebungstemperatur sowohl im Wasser als auch auf Land. Die klimatischen Verhältnisse in den beiden Hauptuntersuchungsjahre 1998 und 1999 waren bezogen auf die Ausrüstungsmonate September bis November sehr unterschiedlich. Im Oktober/November 1998 betrug die von den Fahrtenschreibern gemessenen Umgebungstemperaturen auf den Ruheplätzen zwischen 2°C und 12°C. Die niedrigste innerhalb dieser Arbeit erfasste Temperatur von 2°C wurde vom Fahrtenschreiber des Seehundes SL-7 nach der ersten Stunde eines sechsstündigen Nachthaulouts im November aufgezeichnet.

Im September 1999 wurden dagegen auf Land Temperaturen von bis zu 33°C gemessen. Die niedrigste 1999 gemessene Außentemperatur betrug 13°C während der Nachtstunden. Dabei muss berücksichtigt werden, dass die gemessenen Temperaturen durch die ventrale und mittige Lage des Temperatursensors in den Fahrtenschreibern zwar nicht durch den Wind beeinflusst werden konnten, exponierte Sonneneinstrahlung jedoch zur Aufheizung der Gehäuse und Fahrtenschreiber führen konnte. Die unterschiedliche Ausrichtung der Robben auf den Sandbänken wird also durch Beschattung oder Sonnenbestrahlung die gemessenen Temperaturen in einem gewissen Umfang mitbestimmt haben.

Die Differenz zwischen den höchsten gemessenen Außentemperaturen zwischen den Jahren 1998/99 betrug somit 17°C und zwischen den niedrigsten gemessenen Außentemperaturen 11°C.

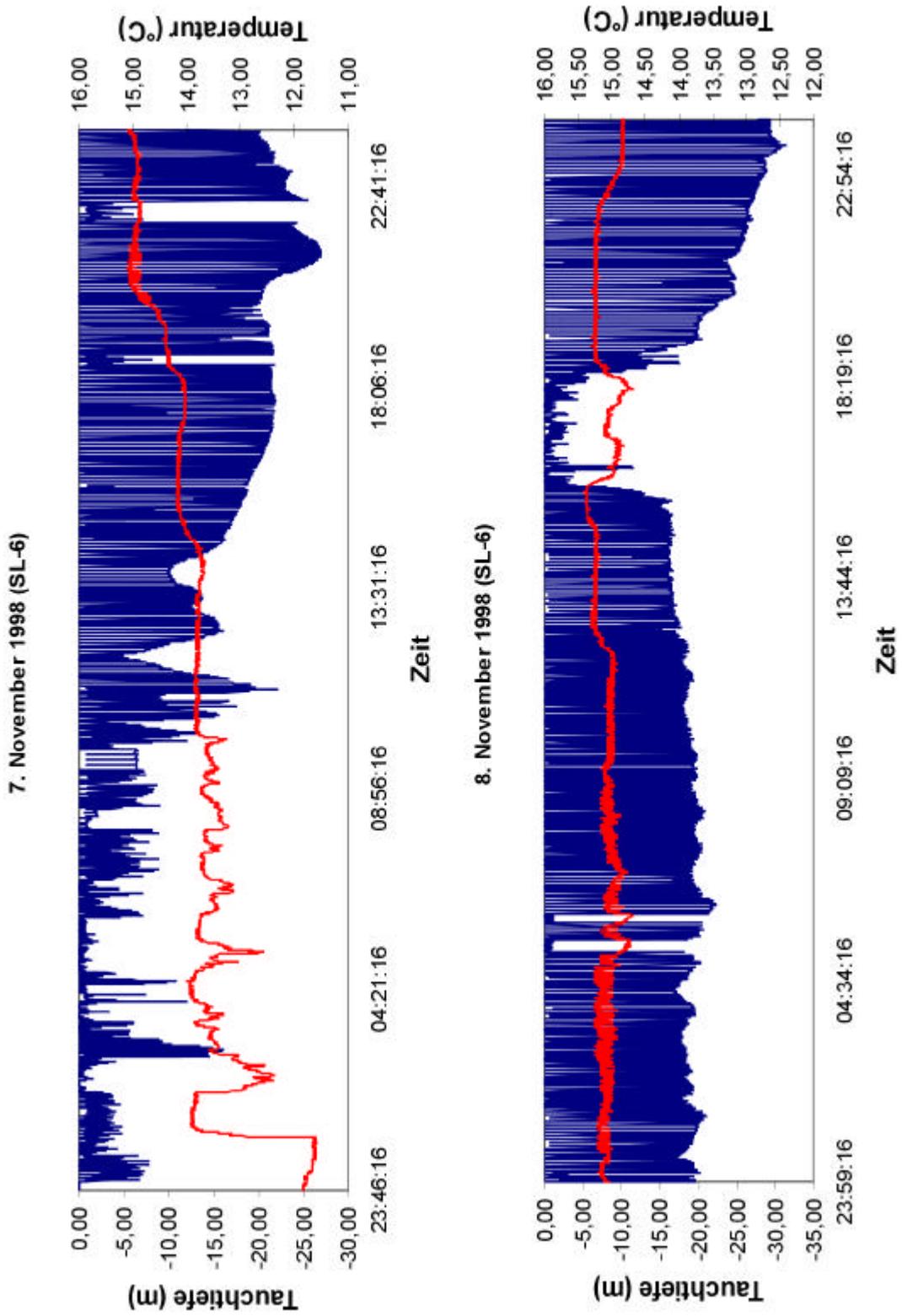


Abb. 41: Beutezug des Seehundes SL-6 mit Temperaturaufzeichnung

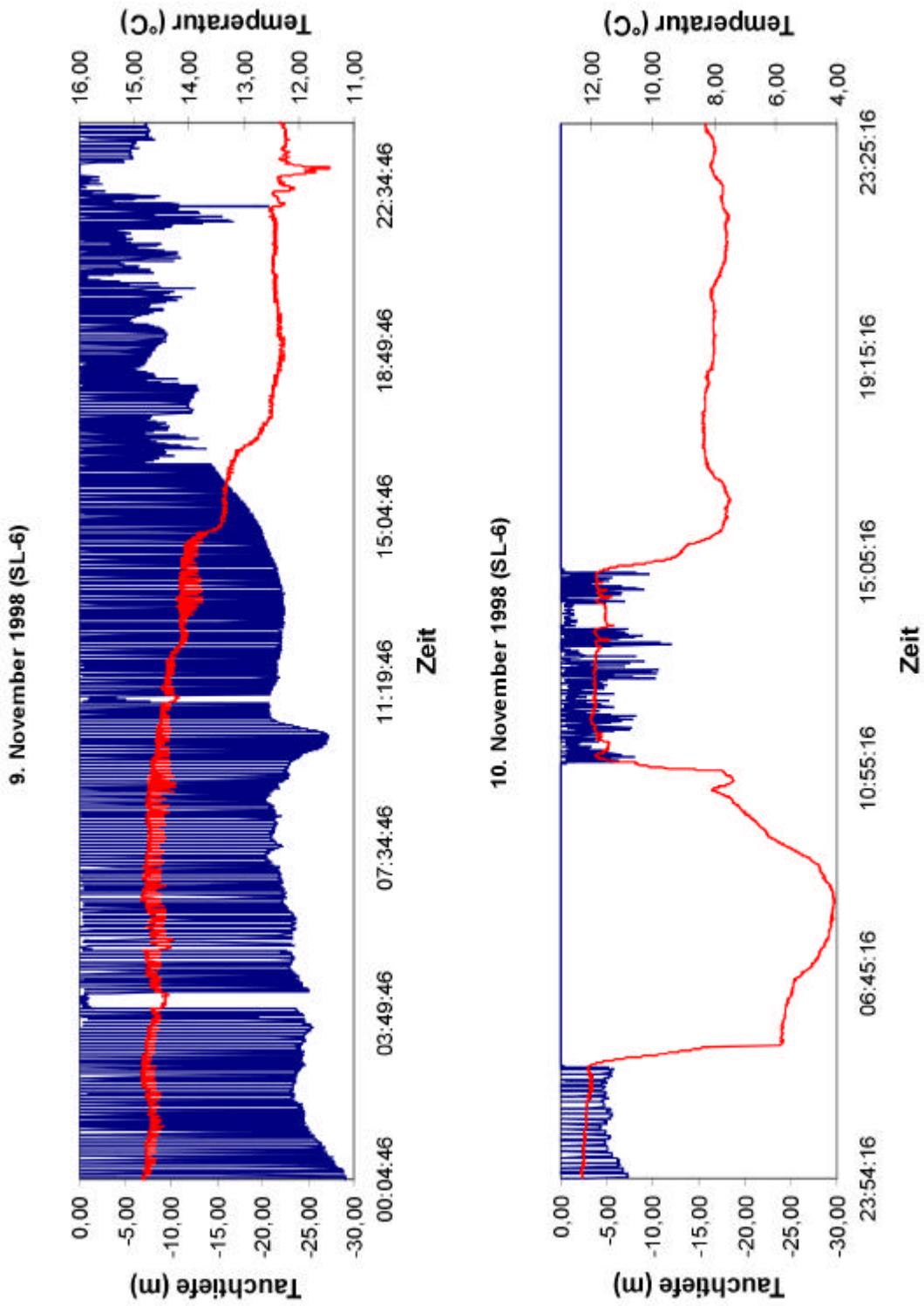


Abb. 42: Beutezug des Seehundes SL-6 mit Temperaturaufzeichnung

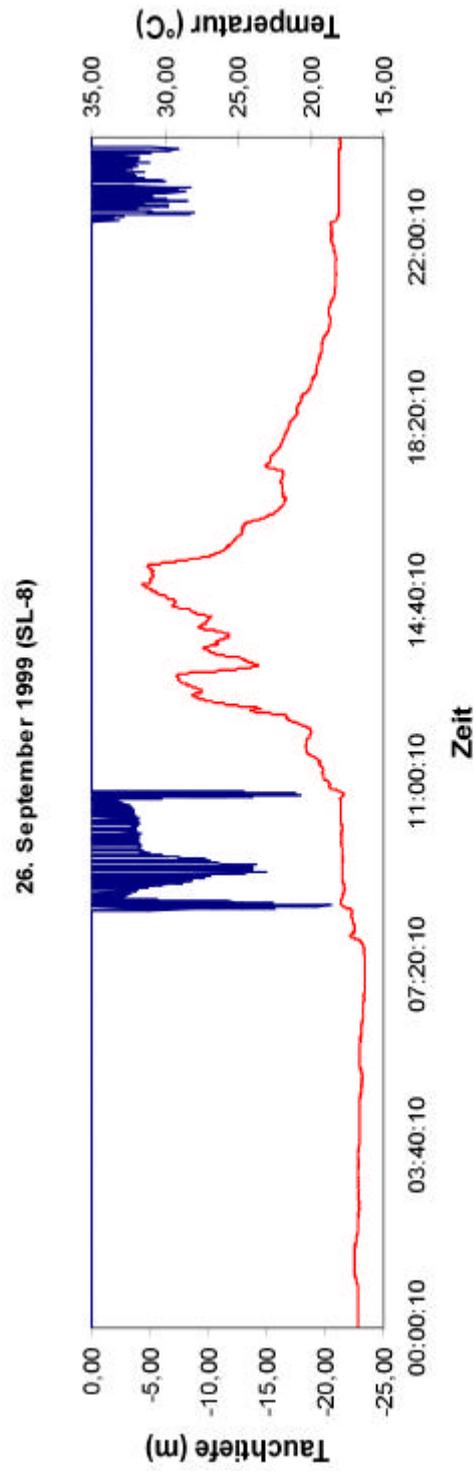


Abb. 43: Ausschnitt aus der Temperatureaufzeichnung des Seehundes SL-8 mit einem Temperaturpeak bei 31,5°C

Entsprechend der unterschiedlichen Außentemperaturen divergierten auch die gemessenen durchschnittlichen Wassertemperaturen zwischen den beiden Hauptuntersuchungsjahren. 1998 lagen diese bei allen untersuchten Tieren zwischen 11°C und 16°C (mittlere Meeresoberflächentemperaturen für das Untersuchungsgebiet nach BSH-Angaben: 11°C bis 12°C für Oktober, 8°C bis 10°C für November).

1999 umfassten die gemessenen Wassertemperaturen die Spanne von 18° - 20°C, (mittlere Meeresoberflächentemperaturen für das Untersuchungsgebiet nach BSH-Angaben: 17°C bis 20°C für September, 13°C bis 15°C für Oktober). Die maximale Differenz zwischen den höchsten gemessenen Wassertemperaturen zwischen den Jahren 1998/99 betrug also 3,5°C und zwischen den niedrigsten gemessenen Wassertemperaturen 5°C.

Legt man die Temperaturkurven der Fahrtenschreiberaufzeichnungen über die jeweiligen Tauchprofile (siehe Abb.41 – 43, S. 68 - 70), erkennt man deutlich ihre Abhängigkeit zum Aktivitätsverhalten der Seehunde. Bei oberflächennaher Tauchaktivität (bis ca. 10m) kommt es nahe der Ruheplätze vor allem in Abhängigkeit zu den Landaufenthalten zu starken Temperaturschwankungen. Befinden sich die Tiere auf ihren Beutezügen, ergibt sich ein für alle Temperaturaufzeichnungen identisches Muster. Mit steigender Entfernung zu den Ruheplätzen wird die Temperaturkurve in ihren Durchschnittswerten weitaus konsistenter als außerhalb der Beutezüge. Es kommt nicht mehr zu sprunghaften Änderungen der Temperatur über mehrere Grad. In 95% aller Beutezüge variierte die Temperatur um maximal 1,5°C. Aufgrund der hohen Auflösung und der Sensitivität der Temperatursensoren wurden bereits Temperaturunterschiede von bis zu 0,01°C erfasst. Dadurch ließen sich auch Temperaturdifferenzen innerhalb eines einzelnen Tauchganges erfassen. In der Gesamtdarstellung eines Beutezuges von SL-6 im November 1998 (siehe Abb. 41 & 42, S. 68 und S. 69) wird dies durch die unterschiedliche „Dicke“ der Temperaturkurve verdeutlicht. Der Beutezug hatte insgesamt eine Dauer von knapp über drei Tagen und verdeutlicht insbesondere am 08.11.98, dass der Temperaturunterschied zwischen Oberfläche und Maximaltiefe je nach betauchtem Wasserkörper variieren kann. In der Zeit von 18:30 Uhr bis etwa 22:45 Uhr liegt die Durchschnittstemperatur bei fast konstant 15,18°C (SD \pm 0,037) ohne deutliche Unterschiede zwischen Oberflächen- und Bodentemperatur. Dabei werden zunehmende Tiefen von 20 bis 30m betaucht. In der Zeit zwischen 01:00 Uhr und 05:00 Uhr liegt die Durchschnittstemperatur bei 15,03°C (SD \pm 0,103) und zeigt eine erkennbar höhere Varianz zwischen Oberflächen- und Bodentemperatur als in dem zu Beginn des Tages betauchten Wasserkörper. Diese Unterschiede in der Varianz der Temperatur innerhalb einzelner Tauchgänge sind über durchweg alle Beutezüge aller untersuchten Tiere zu beobachten gewesen.

Zu Beginn des in Abbildungen 41 und 42 (S. 68 und S. 69) dargestellten Beutezuges von SL-6 zeigen sich auch deutliche Temperaturschwankungen von zwischen 12°C und 15°C (Abb. 41, 24:00 bis ca. 10:30). Sie traten im anfänglichen Transitabschnitt des Beutezuges in Wassertiefen von bis zu 15 m auf, also in wattenmeernahen Regionen, die durch wechselnde und verschiedene Strömungen gekennzeichnet sind (Winskowsky, 1998).

Ein Ausschnitt für die Umgebungstemperaturmessung des Seehundes (SL-8) auf Land (Abb. 43, S. 70) zeigt am 26.09.1999 für die Zeit um 15:00 Uhr eine der höchsten gemessenen Temperaturen überhaupt. Sie betrug in diesem Fall 31,5°C und nahm zu den Abendstunden hin fast stetig ab. Obwohl der Seehund von 11:00 Uhr bis 22:00 Uhr nicht mehr ins Wasser zurückgekehrt ist, sind zwischen 12:30 Uhr und 15:00 Uhr starke Temperaturschwankungen von $\pm 8,5^\circ\text{C}$ zu erkennen. Zu dem erstaunlichen Umstand, dass Seehund SL-8 bei seiner kurzen Tauchexkursion zwischen etwa 08:00 Uhr und 11:00 Uhr schon direkt bei seinem ersten Tauchgang Tiefen von unter 20m erreicht hat (was so im Wattenmeer nicht möglich ist), muss an dieser Stelle erwähnt werden, dass von diesem Tier am Vortag eine Satellitenortung der Kategorie 1 in der Nähe von Helgoland erhalten wurde. Es erfolgte jedoch darüber hinaus für SL-8 keine weitere – eventuell sogar bessere – Ortung aus dieser Region. In Zusammenhang mit dem Tauchprofil und der Ortung vom Vortag ist es aber wahrscheinlich, dass SL-8 die in Abbildung 42 (S. 69) aufgezeichneten Haulouts auf Helgoland verbracht hat.

3.3.3 Tauchphysiologie

Aussagen zur tauchphysiologischen Leistungsfähigkeit der untersuchten Seehunde lassen sich aufgrund einer Vielzahl messbarer Größen treffen. Dazu gehören die Tauchdauer, die erreichten Tauchtiefen, die Bodenzeiten, die Oberflächendauer, die vertikalen Ab- und Auftauchgeschwindigkeiten sowie die Gesamtlänge einzelner Beutezüge in Zusammenhang mit den Ruhezeiten. Eine zusammengefasste Statistik der nachfolgend dargestellten Tauchparameter wird am Ende des Ergebnisteils in Tabelle 3 (S. 88) gegeben.

3.3.3.1 Tauchdauer

Trotz aller individuellen Variabilität bei den durchschnittlichen Tauchzeiten ist aus der Gesamtgrafik für alle 14 Tiere (Abb. 44) deutlich zu erkennen, dass die Tauchdauern von drei und vier Minuten einen überdurchschnittlich hohen Anteil an allen Tauchgängen haben. Über 60% aller Tauchgänge wiesen eine Dauer von drei Minuten und darüber auf. Extreme Tauchzeiten sind nur sehr selten beobachtet worden.

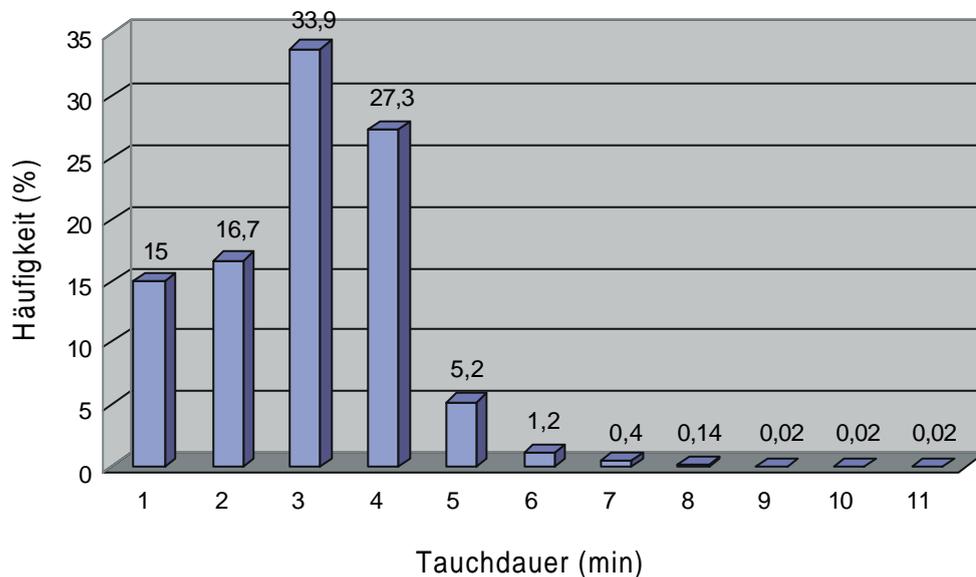


Abb. 44: Häufigkeitsverteilung der durchschnittlichen Tauchdauern für alle Seehunde (Maximalwert von 21.5 Minuten ist aus Übersichtsgründen nicht dargestellt)

Die maximale erreichte Tauchzeit betrug in einem Fall (SI-12) 21.5 Minuten mit einer erreichten Maximaltiefe von 26 Metern und ist aus Übersichtsgründen nicht in der Grafik dargestellt.

Tauchgänge mit einer durchschnittlichen Länge von drei Minuten und darüber wurden fast ausschließlich während der Beutezüge außerhalb des Wattenmeeres verzeichnet. Kürzere Tauchgänge fanden vornehmlich im Wattenmeer selbst, während des Transits zu und von den Nahrungsgründen und zu einem geringeren Anteil (unter 8%) innerhalb der Beutezüge statt.

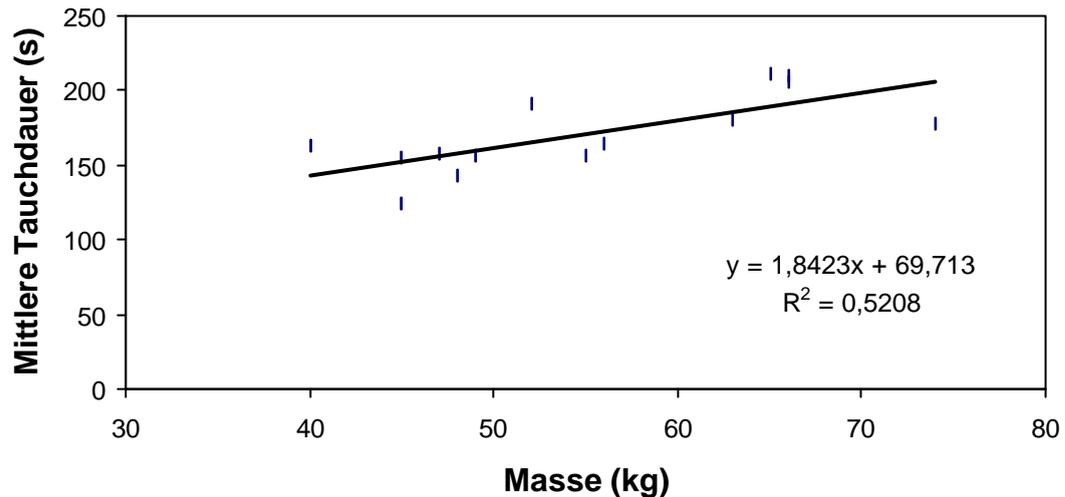


Abb. 45: Beziehung zwischen Masse der untersuchten Seehunde und ihren durchschnittlich erreichten Tauchdauern

Die durchschnittliche Tauchdauer korrelierte leicht mit der Größe der einzelnen Tiere (Abb. 45). Die größten Tiere ($\geq 65\text{kg}$) erreichten in etwa durchschnittliche Tauchzeiten von drei bis vier Minuten, mittlere Tiere ($50 - 65\text{kg}$) zwei bis zweieinhalb Minuten, kleinere Seehunde ($\leq 50\text{kg}$) ca. eineinhalb bis zwei Minuten. Es gibt jedoch auch Ausnahmen (siehe leichtestes Tier mit 40kg und schwerstes Tier mit 74kg). Zudem ist der prozentuale Anteil der einzelnen Tauchzeiten am Gesamttauchverhalten individuell sehr verschieden.

Die Abbildungen 46, 47 und 48 (S. 75 – 76) zeigen die prozentuale Tauchzeitenverteilung für drei ausgewählte Tiere. Während SL-5 einen eindeutigen Schwerpunkt bei einer Tauchzeit von drei Minuten hat, bestimmen bei SL-7 zwei Klassen die Tauchzeitenverteilung. Über 80 Prozent aller Tauchgänge dieses Tieres hatten eine Dauer von drei oder vier Minuten. Ein völlig anderes Bild zeigt dagegen Seehund SL-12. Tauchzeiten von einer bis zu vier Minuten werden zu fast gleichen Anteilen erreicht. Diese individuelle Verteilungsstruktur setzt sich für alle untersuchten Seehunde fort.

Es überwiegen dabei jedoch Tauchzeiten-Verteilungen der Art SL-7, bei der zwei Klassen (in der Regel drei und vier Minuten) einen deutlich überwiegenden Anteil an den erreichten Tauchzeiten haben. SL-12 stellt mit seiner über die ersten vier Klassen sehr gleichmäßigen Verteilung eine Ausnahme dar.

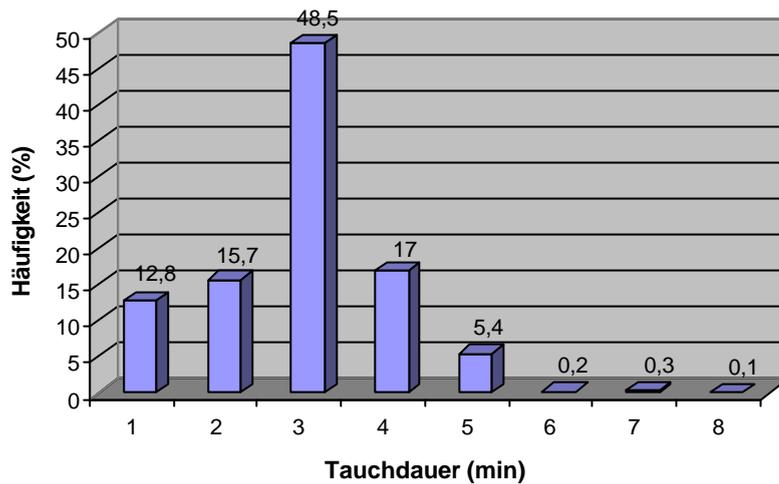


Abb. 46: Häufigkeitsverteilung der erzielten Tauchdauern für SL-5 Gewicht (63 kg)

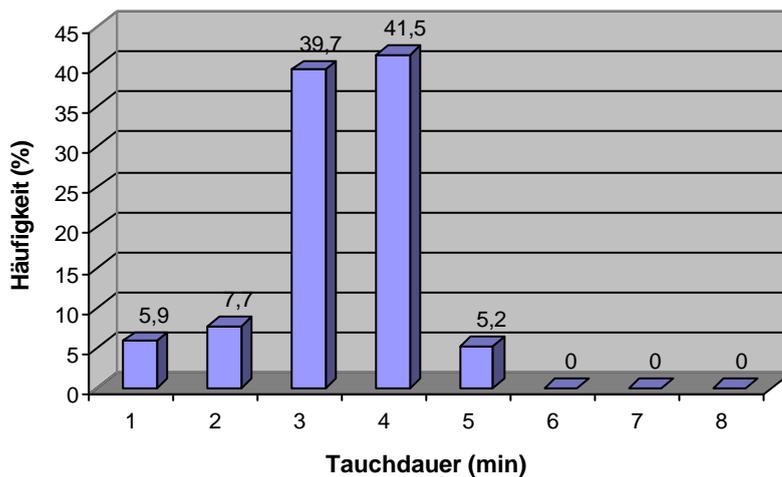


Abb. 47: Häufigkeitsverteilung der erzielten Tauchdauern für SL-7 (Gewicht: 66kg)

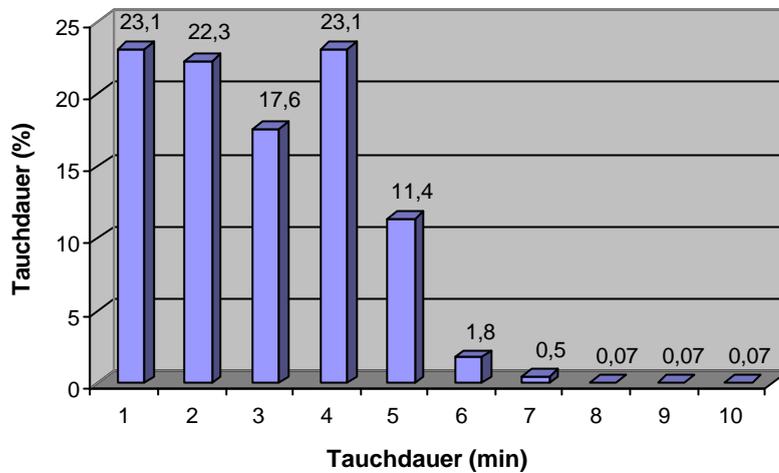


Abb. 48: Häufigkeitsverteilung der erzielten Tauchdauern für SL-12 (Gewicht: 40 kg)

Die für alle Tauchgänge eines Seehundes bestimmte Durchschnittstauchzeit variierte je nach Tier zwischen 2.5 Minuten und 3.6 Minuten. Die Tauchzeit war positiv mit der Tauchtiefe korreliert; mit $r = 0.48$ für $p < 0.05$ für alle Seehunde (Einzeltiere: $r =$ zwischen 0.44 und 0.69). Je tiefer die Seehunde tauchten, desto länger waren auch die Tauchzeiten. Die Korrelation war etwas ausgeprägter, wurden die Wattenmeer-Tauchgänge eliminiert und allein die Beutezug-Tauchgänge zur Analyse herangezogen ($r = 0.53$ für $p < 0.05$ und alle Seehunde), (um das reine Beutejagdverhalten zu analysieren, wurden alle flachen Tauchgänge (≤ 5 m Tauchtiefe) in diesem Fall aus der Auswertung herausgenommen). Das ungerichtete Tauchverhalten der Seehunde im Wattenmeer trägt grundsätzlich zu einer breiten Streuung der Messwerte bei den verschiedenen Tauchparametern bei.

Wie in der Diskussion noch genauer ausgeführt wird, meint „ungerichtetes Tauchverhalten“, dass hier – im Gegensatz zu den Beutezügen – das Tauchverhalten nicht primär auf ein ausschließliches Ziel ausgerichtet ist (wie zum Beispiel Nahrungssuche und Beutejagd). So wurde für die schon beschriebenen, kenn-zeichnenden Tauchparameter (Tauchdauer, Tauchtiefe, Oberflächenzeiten etc.) sowohl eine Gesamtbetrachtung als auch eine Betrachtung mit Beschränkung auf die Beutezüge durchgeführt. Dies liefert ein deutlich differenzierteres Bild der tauchphysiologischen Aktivitäten.

3.3.3.2 Tauchtiefe

Die Seehunde der südlichen Nordsee sind in ihren erreichbaren maximalen Tauchtiefen topographisch limitiert. Die innerhalb des nachgewiesenen Verteilungsgebietes (Radius von ca. 100km linearer Distanz zum Ruheplatz) maximal erreichbare Tauchtiefe liegt mit 58m südlich von Helgoland. Die tatsächlich erreichte maximale Tauchtiefe betrug 36m. Aus Gründen der Übersichtlichkeit ist dieser Einzelfall nicht mit in die Gesamtgrafik zur Tauchtiefe (Abb. 49) aufgenommen worden.

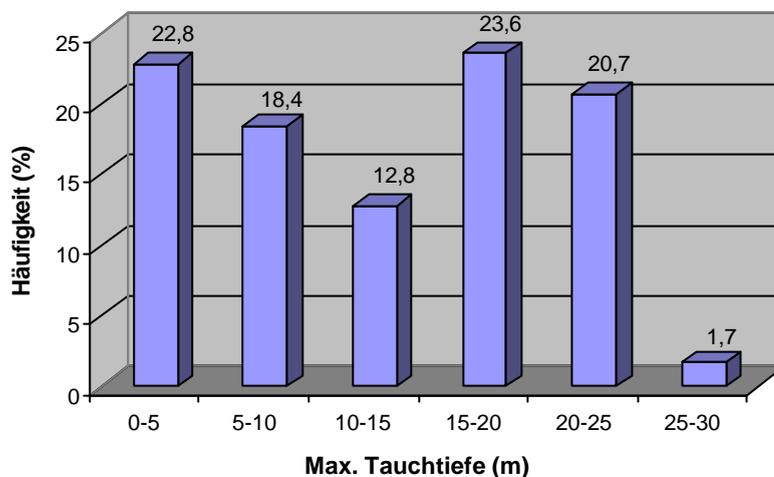


Abb. 49: Prozentuale Tauchtiefenverteilung für alle Seehunde

Abbildung 49 veranschaulicht die prozentuale Tauchtiefenverteilung für alle Seehunde. Demnach erreichten knapp 60% aller Tauchgänge Tiefen von 10m und mehr. Der relativ hohe Anteil von Tauchgängen mit einer geringeren Tiefe als 10m erklärt sich aus den zeitlich kürzeren und damit häufigeren Tauchgängen in der Wattenmeerregion in der Nähe der Ruheplätze. Die entsprechende räumliche Zuordnung dieser Tauchgänge erfolgte mit Hilfe der Satellitenortungen. Während bei den Beutezügen im Mittel zwischen 15 und 20 Tauchgänge pro Stunde stattfanden, stieg diese Zahl im Wattenmeer bis auf über 50 Tauchgänge pro Stunde an. Dieser Umstand berührt auch die Auswertung der anderen Parameter und führt an entsprechender Stelle dazu, dass die Beutezüge getrennt vom Gesamtauchverhalten betrachtet werden.

Eine weitere Ursache für den hohen Anteil der Flachtauchgänge in der Gesamtdarstellung liegt bei dem Einfluss der drei Seehunde SL2, SL-12 und SL-13, die alle einen überdurchschnittlich hohen Flachtauchanteil aufweisen. Bei diesen Individuen handelt es sich ausschließlich um kleine Tiere mit einem Körpergewicht von unter 50 kg. Ihre Flachtauchgänge fanden entsprechend der Satellitenortungen bzw. Fahrtenschreiberinformationen fast ausschließlich im Wattenmeer oder nur wenige Kilometer seewärts der Außensände statt.

Die Häufigkeitsverteilung der Tauchtiefen für einzelne Tiere (Abbildung 50 – 52) verdeutlicht die individuellen Unterschiede. Für eine bessere Vergleichsmöglichkeit wurden hierbei dieselben Tiere wie unter 3.3.3.1 ausgewählt.

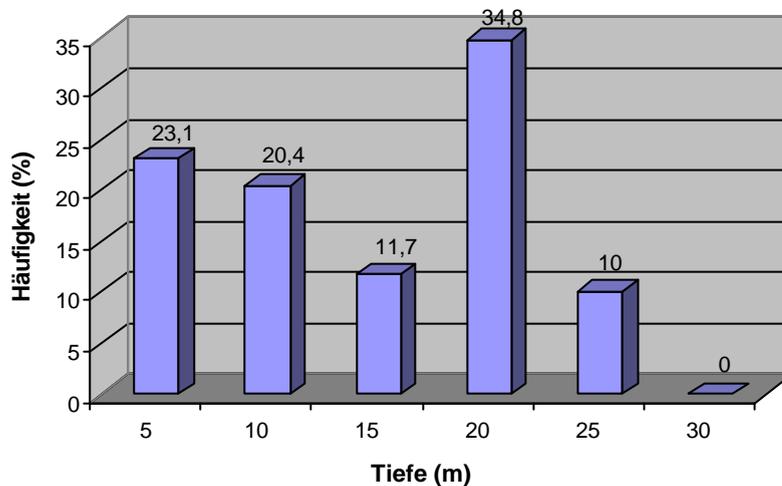


Abb. 50: Prozentuale Tauchtiefenverteilung für SL-5 (Gewicht: 63 kg)

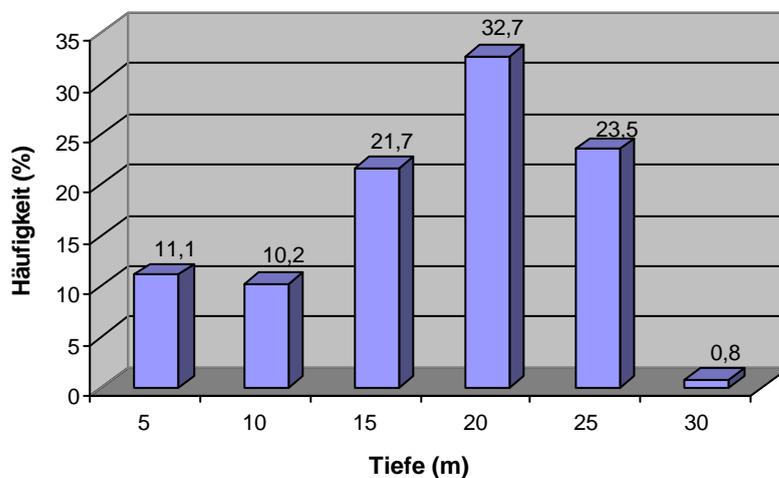


Abb. 51: Prozentuale Tauchtiefenverteilung für Seehund SL-7 (Gewicht: 66 kg)

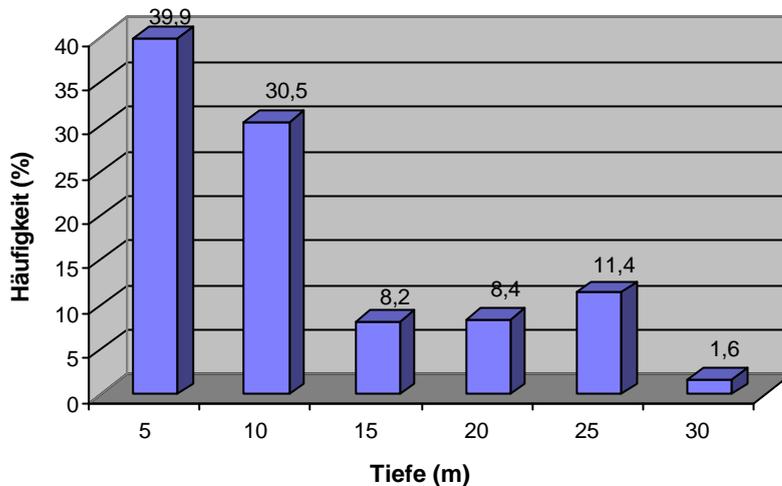


Abb. 52: Prozentuale Tauchtiefenverteilung für SL-12 (Gewicht: 40 kg)

Unter den oben aufgeführten Seehunden ist Seehund SL-12 (Abb. 52) eines der insgesamt drei Tiere, die einen hohen prozentualen Flachtauchanteil aufwiesen (über 70%). Nur knapp über 20% ihrer Tauchgänge erreichten Tauchtiefen (unter 20m), wie sie erst weiter außerhalb des Wattenmeeres erreicht werden. Kennzeichnend für die drei beschriebenen Seehunde war ihr höherer Anteil an Jagdtauchgängen im Wattenmeer selbst. Das heterogene Tauchverhalten aller Seehunde in der Wattenmeerregion erschwerte eine genaue Quantifizierung einzelner Tauchgänge, so auch im Fall der drei flach tauchenden Seehunde. Entsprechend konnten knapp 34% aller ihrer Wattenmeertauchgänge als Jagdaktivität gewertet werden. Die Wahrscheinlichkeit, dass weitere Tauchgänge der Beutesuche und des Beuteerwerbs im Wattenmeer nicht als solche erkannt wurden, ist relativ hoch. Das gilt jedoch auch für die anderen untersuchten Seehunde und im Vergleich zu ihnen zeigen die drei kleinen Seehunde einen signifikant höheren Anteil an Tauchgängen, die dem Nahrungserwerb zuzuordnen sind.

Das unter allen Seehunden am häufigsten vorkommende Verteilungsmuster für Tauchtiefen spiegelt die Grafik von Tier SL-7 wider (Abb. 51). Typisch ist ein relativ geringer Flachtauchanteil ($\leq 10\text{m}$) von weniger als 40%. Insgesamt 8 der 14 untersuchten Tiere zeigten eine vergleichbare Tauchtiefenverteilung.

Die Tauchtiefenverteilung von Seehund SL-7 entspricht auch der dafür charakteristischen Tauchzeitenverteilung (Abb. 47, S. 75). Bei einem hohen prozentualen Anteil an Tauchgängen unterhalb von 10m Wassertiefe (und damit auf Beutejagd) ist auch ein hoher Anteil an Tauchgängen mit Zeiten von drei Minuten und länger zu erwarten. Umgekehrt zeigt SL-12 viele flache Tauchgänge (Abb. 52, S. 79), was sich in dem hohen Anteil an kurzen Tauchzeiten niederschlägt (Abb. 48, S. 76).

Interessant bei der Betrachtung der Tauchtiefen ist auch ihre tageszeitliche Verteilung, also die Frage, ob die untersuchten Seehunde zu bestimmten Tageszeiten bestimmte Tiefen bevorzugt haben. Dazu wurde der Tag in sechs Vier-Stunden-Abschnitte unterteilt. Abbildungen 53 und 54 (diese und folgende Seite) zeigen ein und dieselbe 3D-Grafik, nur dass diese aus Gründen der Übersichtlichkeit einmal um 180° gedreht wurde (man beachte die entsprechende Änderung der X- und Z-Achse!). Die Darstellung umfasst alle untersuchten Seehunde. Für einige Tauchtiefenbereiche existiert keine signifikante Korrelation zur Tageszeit. So wurden Tauchtiefen bis 5 Meter über den ganzen Tag in fast gleichem Maße betaucht. Einzig die Tauchtiefe von 20 – 25m nahm zur Nacht hin ab, um nach dann Mitternacht wieder zuzunehmen. Die „fehlenden“ Tieftauchgänge um die 20 – 25m zur Nachtzeit gehen zugunsten der Tauchtiefen zwischen 5 und 15 Metern, während der prozentuale Tauchanteil an der Tauchtiefe zwischen 15 und 20m relativ konstant blieb.

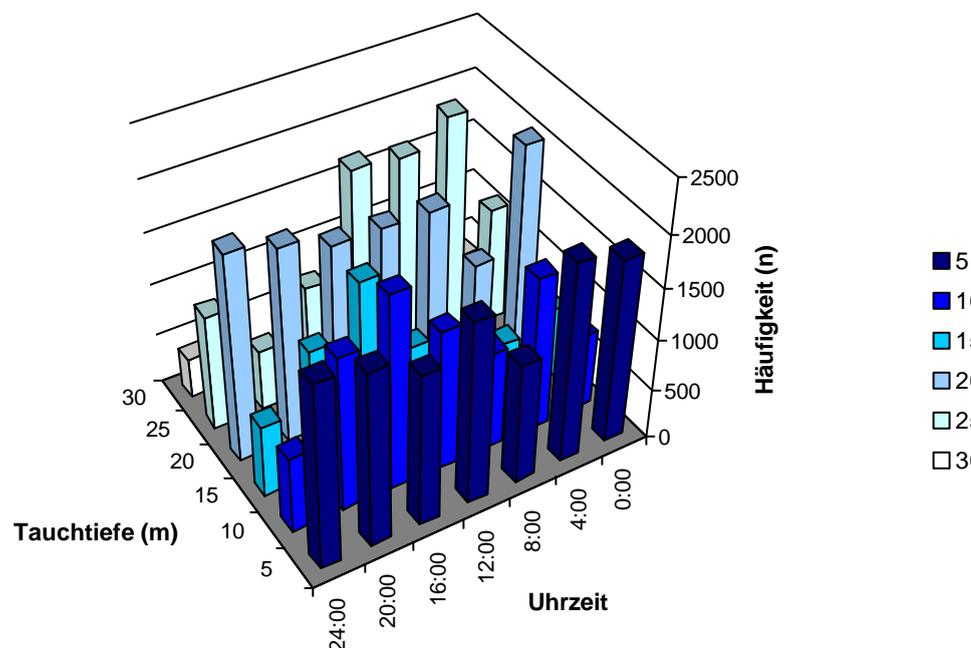


Abb. 53: Prozentuale Tauchtiefenverteilung für alle untersuchten Seehunde über den Tag. Einteilung in 4-Stunden-Abschnitte

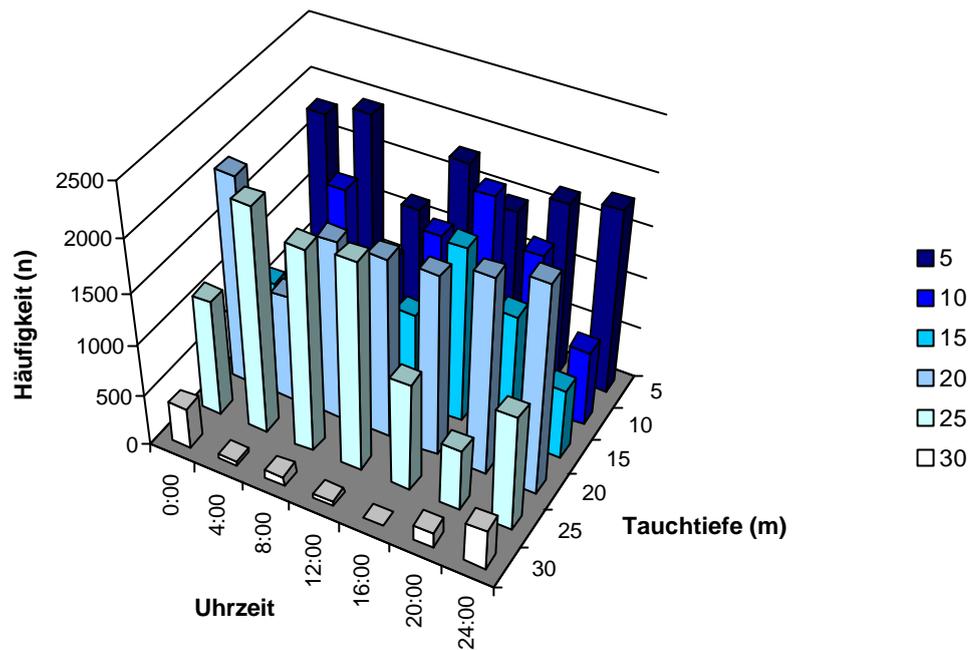


Abb. 54: Wie Abbildung 53, nur um 180° gedreht

Der Tauchbereich zwischen 5 und 15 m hatte bis auf die Stunden zwischen 16.00 und 20.00 Uhr den jeweils geringsten prozentualen Anteil am gesamten Tauchverhalten. Tauchtiefen von 20 - 25m zeigen einen Peak zwischen 05.00 – 08.30 Uhr. Mittlere Tauchtiefen von ca. 15m haben zwischen 00.00 – 15.00 Uhr ein Minimum. Ihr Anteil steigt aber in den Nachmittags- und frühen Abendstunden zwischen 15.00 – 19.00 Uhr an. Tauchtiefen bis 5m sind dagegen fast über den gesamten Tag gleichmäßig verteilt. Innerhalb der Beutezüge scheinen die Tauchmuster weder mit der betauchten Tiefe noch mit der betauchten Region zu korrelieren. Auf geringen Tiefen erreichte Tauchmuster wurden in entsprechendem Maße auch bei größeren Tiefen gezeigt.

3.3.3.3 Bodenzeiten

Die durchschnittliche Bodenzeit für alle Nicht-V-Tauchgänge betrug 1 Minute und 57 Sekunden ($SD = \pm 56$ s, $n = 34.000$). Die Varianzbreite lag dabei für die einzelnen Tiere zwischen 1 min. 43 s ($SD = \pm 38$ s) und 2 min. 08 s ($SD = \pm 1$ Min. 17 s). Die Bodenzeit ist positiv mit der gesamten Tauchdauer korreliert. Abbildung 55 (S. 82) zeigt diese lineare Abhängigkeit ($r = 0.8625$, $p < 0.05$, $n = 15.000$).

Nun wurde bereits dargestellt, dass auch die Tauchtiefe positiv mit der Tauchdauer korreliert ist. Es ergibt sich aber für die Tauchtiefe eine deutlich geringere Korrelation ($r = 0,21$, $p < 0,05$) mit der Bodenzeit als für die Tauchdauer. Für eine gegebene Tauchtiefe kann damit die Bodenzeit stark variieren. Für eine gegebene Gesamttauchdauer liegen die zugehörigen Bodenzeiten jedoch in einem engen Rahmen. Das ist kein Widerspruch, da die unterschiedlichen Dauern der Ab- und Auftauchphasen hier eine entscheidende Rolle spielen.

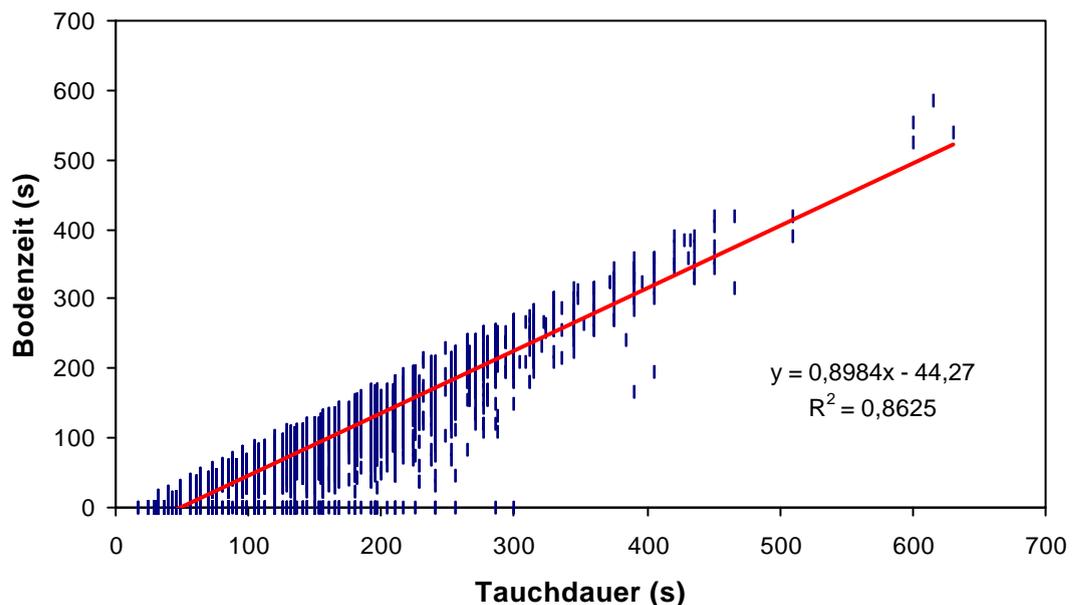


Abb. 55: Beziehung zwischen Dauer der Bodenphase und Tauchdauer

87% der Bodenphasen aller U-Tauchgänge wiesen schließlich eine Kompassaktivität auf beiden Kompasskanälen auf. Die restlichen 13% der U-Tauchgänge ohne oder mit zeitweise reduzierter Kompassaktivität waren innerhalb der Beutezüge verteilt und fanden in keinem Fall in repetitiven Sequenzen statt.

3.3.3.4 Oberflächenzeiten

Die für alle untersuchten Tiere durchschnittliche Oberflächenzeit zwischen den Tauchgängen betrug 25,8 Sekunden ($SD = \pm 22,4$) für alle Tauchgänge und 34,3 Sekunden ($SD = \pm 25$ s) für die Beutezug-Tauchgänge. Von diesen Mittelwerten ausgeschlossen wurden die längeren Oberflächenpausen von zwischen 3 und 90 Minuten, da sie keine regelmäßig erreichten Oberflächenzeiten sondern Ausnahmen darstellten.

Sie wurden nur bei insgesamt 3.9% aller überhaupt aufgezeichneten Tauchgänge eingelegt und entsprechend als Aktivitätsunterbrechungen bzw. Pausen gewertet. Die Tauchgänge vor und nach diesen Pausen unterscheiden sich dabei in keiner Weise von den übrigen Tauchgängen. Die nachfolgenden Tauchgänge knüpfen insbesondere während der Beutezüge wieder direkt an die Tauchlängen und Tauchtiefen des unterbrochenen Tauchverhaltens an. Abbildung 56 veranschaulicht die prozentuale Verteilung der Oberflächenzeiten für alle Tauchgänge.

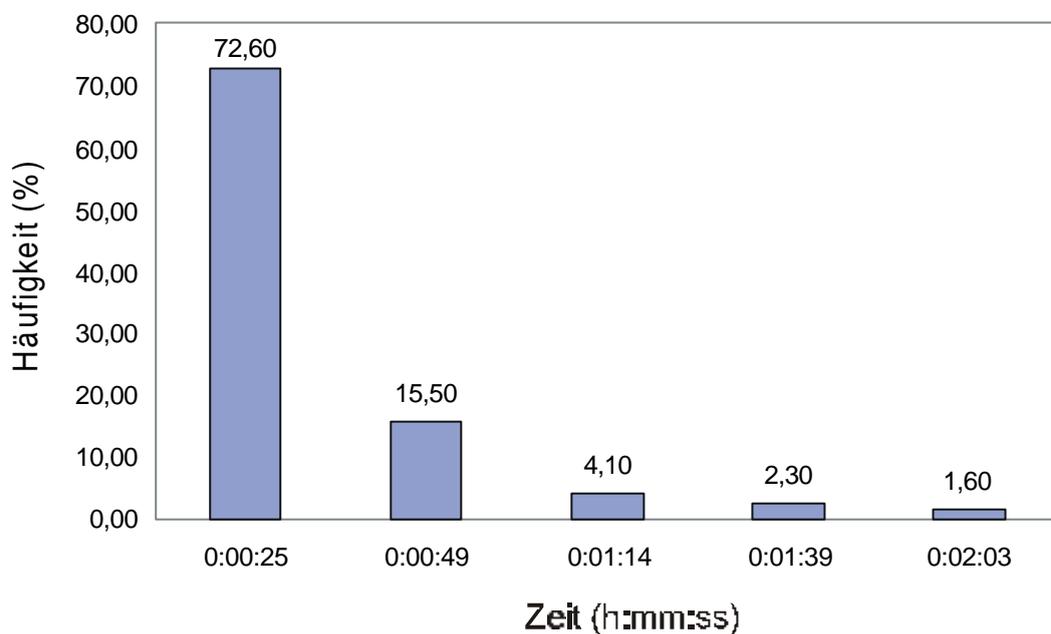


Abb. 56: Prozentuale Verteilung der erreichten Oberflächenzeiten ($n = 38.000$). Aufgrund der unterschiedlichen Taktung der einzelnen Fahrtenschreiber stellen die Oberflächenzeiten Durchschnittswerte dar.

Während der Beutezüge – also bei Phasen fortwährender Tauchaktivität – beträgt der Anteil der Oberflächenzeit an der Gesamtaktivität für alle Tiere zwischen 12% und 15%. Damit waren die untersuchten Seehunde während ihrer Nahrungssuche zu über 85% getaucht. Bei einem Beutezug von 3.5 Tagen Länge war SL-6 zum Beispiel nur insgesamt 11 Stunden an der Oberfläche. Die restliche Zeit verbrachte er unter Wasser. Schließt man die restliche Aktivitätszeit auf See mit ein (Transitphasen etc.), beläuft sich für alle 14 untersuchten Seehunde der durchschnittliche Anteil der Oberflächenphasen auf zwischen 25 und 34 Prozent.

Zur Bestimmung einer weiteren Kenngröße der tauchphysiologischen Leistungsfähigkeit der Seehunde – der sogenannten aeroben Tauchgrenze (ATG) - wurden die gleitenden Mittel über jeweils acht aufeinanderfolgende Tauchgänge und ihrer dazugehörigen Oberflächenzeiten ermittelt (Methode nach Horning, 1982).

Die erhaltene Grafik (Abb. 64, S. 127) gibt Auskunft darüber, ob die Seehunde während ihrer Tauchaktivität an die aerobe Tauchgrenze (ATG) gestoßen sind. Die ATG bezeichnet die Grenze, oberhalb derer die Tiere vom aeroben Stoffwechsel auf anaerobe Energiegewinnung umgeschaltet haben (eine ausführliche Besprechung der Grundlagen der ATG erfolgt im Rahmen der Diskussion ab S. 125).

3.3.3.5 Vertikale Ab- und Auftauchgeschwindigkeit

Durch die schon beschriebene eingeschränkte Funktion der Geschwindigkeitssensoren konnte nur für wenige Tauchgänge die absolute Geschwindigkeit gemessen werden. Bei der Analyse der Tauchgänge lassen sich aber für jeden Einzeltauchgang die sogenannte vertikale Abtauchgeschwindigkeit (Vertical Velocity Down, VVDn) und die vertikale Auftauchgeschwindigkeit (Vertical Velocity Up, VVUp) bestimmen. Sie beschreiben eine relative, vertikale Geschwindigkeitskomponente, sind also Ausdruck der Änderung der Tauchtiefe mit der Zeit und nicht einer absoluten Geschwindigkeit.

Ihre Werte liefern weitere Informationen zur Form der Tauchgänge und in der Interpretation Hinweise darauf, ob ein Seehund in Erwartung einer bestimmten Tauchgangtiefe sein Tauchverhalten auf diese Tiefe ausrichtet.

Zur begrifflichen Vereinfachung wird im weiteren „vertikale Abtauchgeschwindigkeit“ mit „Abtauchgeschwindigkeit“ und „vertikale Auftauchgeschwindigkeit“ mit „Auftauchgeschwindigkeit“ gleichgesetzt.

Die durchschnittliche Abtauchgeschwindigkeit für alle Seehunde lag bei 0.49m/s (SD = ± 0.29) und die durchschnittliche Auftauchgeschwindigkeit bei 0.46 m/s (SD = ± 0.27). Bei der Unterscheidung zwischen dem Tauchverhalten im Zusammenhang mit Nahrungssuche und der übrigen Tauchaktivität zeigen sich deutliche Unterschiede bezüglich dieser Kenngrößen. Analysiert man allein die Jagdzüge, betrug die durchschnittliche Abtauchgeschwindigkeit 0.6 m/s (SD = ± 0.2) und die durchschnittliche Auftauchgeschwindigkeit 0.58 m/s (SD = ± 0.2). Außerhalb der Beutezüge betrug die durchschnittliche Abtauchgeschwindigkeit 0.31 m/s (SD = 0.11) und die durchschnittliche Auftauchgeschwindigkeit 0.29 m/s (SD = 0.13).

Damit liegt während der Nahrungssuche - also während des Betauchens größerer Tiefen - die durchschnittliche Abtauchgeschwindigkeit um 94% über der durchschnittlichen Abtauchgeschwindigkeit der übrigen Tauchaktivität und die durchschnittliche Auftauchgeschwindigkeit um 100% über der durchschnittlichen Auftauchgeschwindigkeit der übrigen Tauchaktivität. Diese positive Korrelation der einzelnen Geschwindigkeitskomponenten mit der Tauchtiefe wird deutlicher, trägt man sie - wie in Abbildung 57 und Abbildung 58 (S. 86) - direkt gegen die Tauchtiefe auf. Man erkennt, dass sowohl die Ab- als auch die Auftauchgeschwindigkeit direkt mit der Tauchtiefe korrelieren. Die Korrelation ist stärker als aus den Grafiken zu entnehmen, da ein methodisches Artefakt die statistische Auswertung beeinflusst. Vom Nullpunkt der jeweiligen Grafik gehen deutlich erkennbare Achsen ab. Diese besondere Anordnung der Messwerte ergibt sich aufgrund der unterschiedlichen Taktraten der einzelnen Fahrtenschreiber in Zusammenhang mit der Messgröße der Ab- und Auftauchgeschwindigkeit von m/s. Liegt so der Pearson'sche Korrelationskoeffizient für die Abtauchgeschwindigkeiten aller Tiere bei $r = 0.76$ beträgt er bei den einzelnen Tieren zwischen $r = 0.93$ und $r = 0.97$. Gleiches gilt für die Auftauchgeschwindigkeit mit $r = 0.76$ für alle Tiere und zwischen $r = 0.92$ und $r = 0.97$ für die einzelnen Tiere (in den Abbildungen 57 & 58, S. 86 wurde mit R^2 das Bestimmtheitsmaß dargestellt).

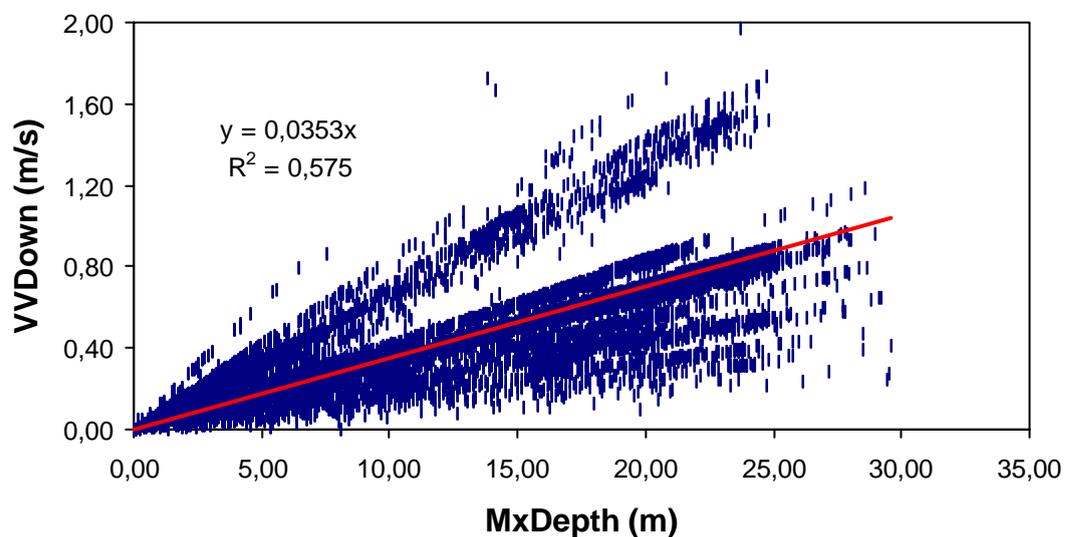


Abb. 56: Vertikale Abtauchgeschwindigkeit (VDown) gegen Tauchtiefe (m), ($n = 15.000$). Die rote Linie stellt die Regressionsgerade dar. Sie bezieht sich ebenso wie das Bestimmtheitsmaß R^2 auf die Daten aller untersuchten Seehunde. Erläuterungen zu den einzelnen Tieren siehe Text.

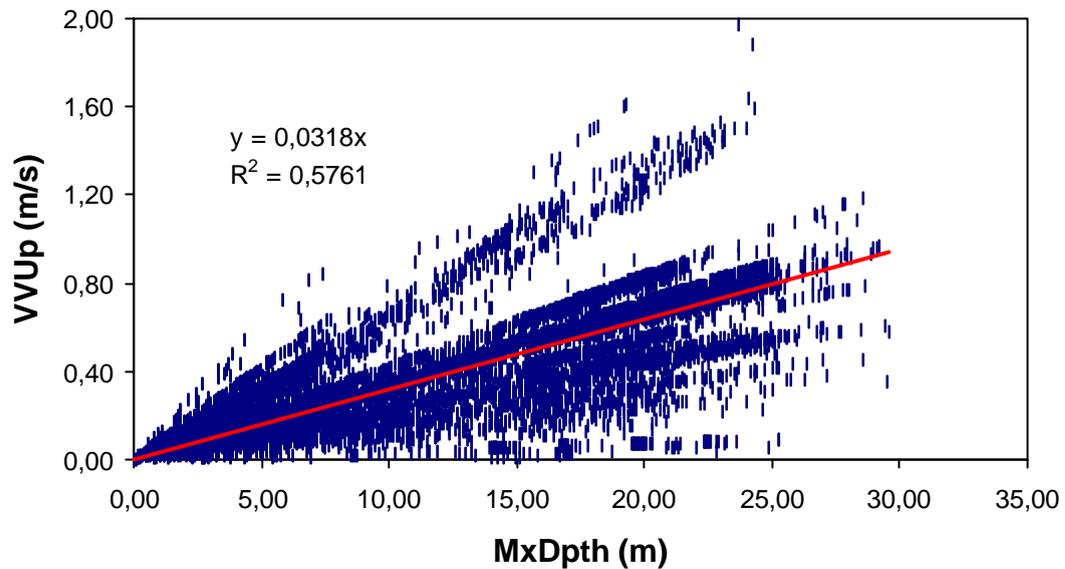


Abb. 57: Vertikale Auftauchgeschwindigkeit (VVUp) gegen Tauchtiefe (m), (n = 15.000). Die rote Linie stellt die Regressionsgerade dar. Sie bezieht sich ebenso wie das Bestimmtheitsmaß R^2 auf die Daten aller untersuchten Seehunde. Erläuterungen zu den einzelnen Tieren siehe Text.

Entsprechend dieser Abhängigkeit zwischen der Tauchtiefe und den beiden Geschwindigkeitskenngrößen, besteht auch eine lineare Abhängigkeit zwischen der vertikalen Ab- und der vertikalen Auftauchgeschwindigkeit (Abb.59).

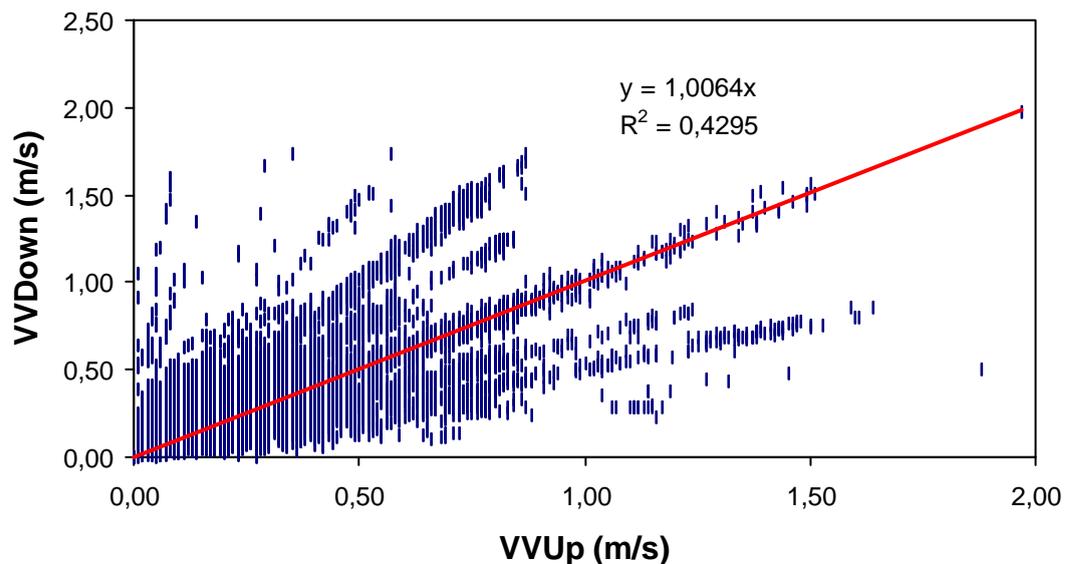


Abb. 59: Vertikale Abtauchgeschwindigkeit (VVdown) gegen vertikale Auftauchgeschwindigkeit (VVup), (n = 15.000).

Die Abtauchgeschwindigkeit von einem Tauchgang lässt sich auch direkt in Bezug zu der Auftauchgeschwindigkeit setzen. Dividiert man VVDn durch VVUp, gibt das Ergebnis Auskunft darüber, ob das Tauchprofil eines Tauchganges rechtsgeneigt oder aber linksgeneigt ist. Je nach Höhe der Ab- oder Auftauchgeschwindigkeit ist entweder der linke oder aber der rechte Schenkel des Tauchganges flacher.

Eine derartige Charakterisierung von Einzeltauchgängen durch die relativen Geschwindigkeitskomponenten wurde schon in früheren Studien sowohl bei Seehunden als auch bei anderen Robbenarten durchgeführt (Crocker *et al.* 1994; Egushi 1998; LeBoeuf *et al.* 1988, 1991; Lesage *et al.* 1999).

Für die Seehunde der vorliegenden Studie gilt, dass 23% aller Tauchgänge „linksgeneigt“ und 39,4% aller Tauchgänge „rechtsgeneigt“ sind. Bei 37,6% aller Tauchgänge entsprachen Auftauchgeschwindigkeit und Abtauchgeschwindigkeit einander.

3.3.3.6 Tageszeitliche Tauchfrequenz

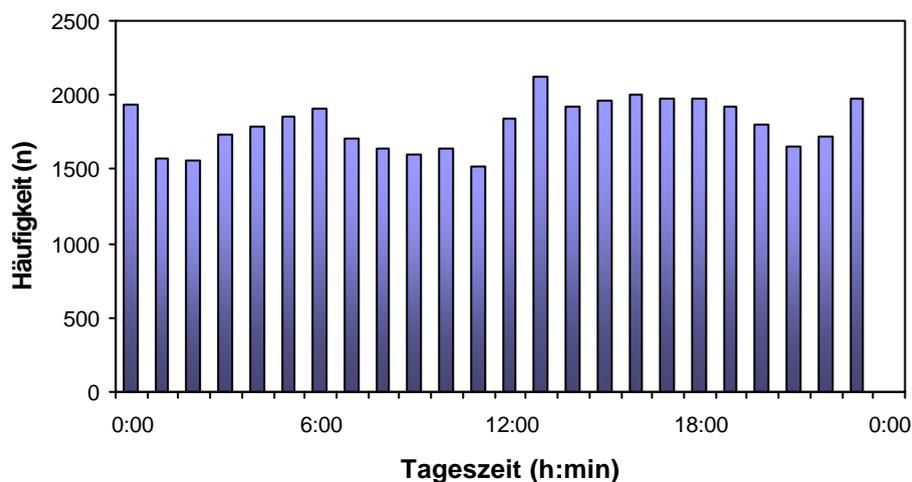


Abb. 60: Durchschnittliche Tauchfrequenz über den Tag (n = 43.000)

Die Tauchfrequenzverteilung über den Tag (Abb. 60) zeigt einen wellenförmigen Verlauf. In den frühen Nachtstunden zwischen 01:00 und 02:00 Uhr ist ebenso wie Richtung Mittagszeit ein Minimum bzw. ein Rückgang der Tauchfrequenz zu beobachten. Die meisten Tauchgänge fanden gegen 06:00 Uhr sowie 18:00 Uhr statt.

Tabelle 2: Zusammengefasste Statistiken der Tauchparameter für drei zentrale Tauchformen

Tauch- typ	mittlere \pm SD Tauchtiefe (m)	maximale Tauchtiefe(m)	mittlere \pm SD Tauchdauer (min)	maximale Tauchdauer (min)	mittlere \pm SD VVDn (m/s)	mittlere \pm SD VVUp (m/s)	n
U ¹	15,4 \pm 5,6	36,0	3,08 \pm 0,93	21	0,58 \pm 0,29	0,50 \pm 0,26	15.000
bout-U ²	18,0 \pm 5,5	36,0	3,57 \pm 0,82	21	0,60 \pm 0,20	0,58 \pm 0,2	12.000
V ³	5,8 \pm 4,9	23,8	1,01 \pm 0,63	5	0,21 \pm 0,15	0,19 \pm 0,14	3.000

¹ bezeichnet alle U-Tauchgänge ² bezeichnet alle U-Tauchgänge innerhalb der Beutezüge ³ bezeichnet alle V-Tauchgänge

Tabelle 3: Korrelationskoeffizienten verschiedener Tauchparameter für alle analysierten Tauchgänge (n = 52.000)

Korrelation zwischen	r*	Gleichung
Tauchdauer / max. Tiefe	0,48	$y = 4,5787x + 97,099$
Bodenzeit / Tauchdauer	0,93	$y = 0,8984x - 44,27$
VVDn / max. Tiefe	0,76 ⁽¹⁾	$y = 0,0353x$
VVUp / max. Tiefe	0,76 ⁽²⁾	$y = 0,0318x$
VVDn / VVUp	0,70 ⁽³⁾	$y = 0,7727x + 0,1396$

* alle Korrelationen signifikant für $p < 0.05$

⁽¹⁾ ⁽²⁾ ⁽³⁾ für die Korrelationskoeffizienten der relativen Geschwindigkeitskomponenten gilt, dass sie bei den Einzeltieren deutlich höher liegen (0,92 - 0,97), da die unterschiedlichen Taktraten der Fahrtenschreiber in Kombination mit der Einheit m/sec zu einem analytischen Artefakt führen (siehe auch Textabschnitt über vertikale Ab- und Auftauchgeschwindigkeit)

4. Diskussion

4.1 Der Lebensraum Schleswig-Holsteinisches Wattenmeer

Das Schleswig-Holsteinische Wattenmeer stellt für die Seehunde den primären und engeren Lebens- bzw. Rückzugsraum dar (Drescher, 1979). Hier finden sie ihre Ruheplätze, die sie regelmäßig aufsuchen. Wie die Ergebnisse zeigen, geht der mögliche und tatsächlich auch festgestellte Aktionsradius der Seehunde jedoch Richtung offene Nordsee weit über diesen Bereich hinaus. Eines der telemetrierten Tiere verließ beispielsweise den schleswig-holsteinischen Inselbereich und schwamm im Untersuchungszeitraum bis zur Insel Helgoland. Ein anderes Tier wurde 55km westlich von Sylt in knapp 100km linearer Distanz zur Lorenzensplate geortet. Trotzdem stellt der Wattenmeerraum das Kernaufenthaltsgebiet der Tiere dar. Hier befinden sich die verfügbaren Ruheflächen der ansässigen Population und während die zur Beutejagd angesteuerten Ziele von Seehunden individuell und saisonal variieren können (Frost *et al.* 1995; Sobolevskeij, 1996; Tollit & Thompson, 1996; van Parijs, 1997), kehren alle Seehunde regelmäßig zum Haulout zu ihrem angestammten Ruheplätzen zurück. Entsprechend der engen Verknüpfung bestimmter Lebensabschnitte mit den Ruheplätzen finden dort auch Fellwechsel, Jungenaufzucht (Stillzeit) und Fortpflanzung statt.

Die Bedeutung des Wattenmeeres als Ort der Beutejagd und Nahrungsaufnahme für Seehunde kann bei alleiniger Betrachtung der Artenvielfalt dieser Region schnell überschätzt werden. So ist das Arteninventar des Ökosystems Wattenmeer in seiner Vielfalt und Fülle einmalig. Dieser Lebensraum ist – zumindest saisonaler – Aufenthaltsort für ca. 2.500 marine Arten des Sub- und Eulitorals sowie für etwa 2.300 semiterrestrische Organismen-Arten des Supralitorals (Heydemann, 1998). In seiner Gesamtheit hat das Wattenmeer damit – auf nur 0,074% der Nordseefläche – eine etwa 25 – 30% höhere Artendichte als die angrenzende Nordsee (Heydemann, 1998). Gestützt werden Artenvielfalt und die je nach Art und Saison zum Teil hohen Abundanzwerte nicht allein durch die jährliche (nicht übermäßig hohe) Netto-Primärproduktion (durchschnittlich 310 g C/m², Vergleich Nordsee: durchschnittlich etwa 200g C/m²; Asmus *et al.* 1994; Hagmeier & Bauernfeind, 1990). Saisonale Zu- und Abwanderungen spielen eine große Rolle. So befinden sich die winterlichen Laichgebiete der Nordseescholle (*Pleuronectes platessa*) im Englischen Kanal, vor der holländische Küste und in der Deutschen Bucht. Die vielbeschriebene „Kinderstube Wattenmeer“ wird von den Larven dann erst Mitte März durch Verdriften mit der Strömung „bezogen“ (Breckling, 1998).

Aus ernährungsökologischer Sicht verwundert es somit, dass die untersuchten Seehunde das Wattenmeer im Untersuchungszeitraum nicht als hauptsächlichen Ort für die Nahrungssuche und Jagd genutzt haben. Da die Hintergründe für dieses Verhalten eng mit der ernährungsenergetischen Betrachtung des Tauch- und speziell Jagdverhaltens zusammenhängen, werden sie erst im Rahmen des Kapitels 4.2.4.2 ab S.144 ausführlicher behandelt.

Die besondere Komplexität des Ökosystems Wattenmeer drückt sich schließlich nicht nur in seiner Artenvielfalt aus. Kaum ein anderer Lebensraum ist durch eine ähnliche „Dynamik“ geprägt (Heydemann, 1998). Der Begriff der Dynamik meint dabei schnelle tägliche und jährliche Veränderungen der Kleinstandorte, zahlreiche groß- und kleinskalige Ortsveränderungen der Fauna (verbunden mit horizontalen und vertikalen Wanderungen) sowie große annuelle und zirkannuelle Schwankungen der Populationsdichte einzelner Arten. Dieser Umstand bedingt einen hohen natur-gegebenen Stress für alle dort lebenden Organismen. Zweimal täglich erfahren sie eine gezeitenbedingte Verringerung des Gesamtvolumens der Tidebecken von ca. 3.048 Mio. m³ Wasser (Spiegel, 1998). Viermal täglich kommt es dadurch zu einer Änderung der Strömungsrichtung im Sublitoral und Eulitoral. Da diese spezielle Situation im Wattenmeer sich prägend auf das Ernährungsverhalten auswirkt, wird auch auf diesen Punkt erst im Rahmen der ernährungsökologischen Betrachtungen im Kapitel 4.2.4 ab S. 141 genauer eingegangen.

4.2 Aktivitätsmessungen auf See

4.2.1 Methodendiskussion

Die innerhalb der vorliegenden Studie verwendeten Messgeräte wie Satellitensender und Fahrtenschreiber waren so konzipiert, dass sie mehrfach eingesetzt werden konnten. Entsprechend wurden ihre Spezifikationen im Laufe der Untersuchungsjahre nicht geändert. Die zuletzt 1999 eingesetzten Geräte waren zu diesem Zeitpunkt technisch auf dem gleichen Stand wie bei Untersuchungsbeginn. Damit ergibt sich im Rahmen der Methodendiskussion nicht nur die grundsätzliche Bewertung der eingesetzten Geräte, sondern auch die Betrachtung der technisch mittlerweile fortgeschrittenen und weiterentwickelten „neuen“ Sender sowie Fahrtenschreiber.

Da in dieser Arbeit auch explizite Untersuchungen zum Strömungseinfluss der Messgeräte durchgeführt wurden, wird die daraus resultierende Methodendiskussion aus Gründen der Übersicht und des inhaltlichen Zusammenhalts im Rahmen des Kapitels 4.3 „Strömungsmessungen“ (ab S. 171) gesondert behandelt (wodurch sich in einzelnen Punkten eine geringfügige Redundanz ergibt).

4.2.1.1 Satellitensender

Der Einsatz von Satellitensendern unter dem Satellitensystem ARGOS ist eine in der Meeresäugerforschung etablierte, aber auch mit starken Einschränkungen behaftete Untersuchungsmethode. Das ARGOS-System wird in Ermangelung einer Alternative mittlerweile von fast allen Wissenschaftlern genutzt, welche die Wanderbewegungen mariner Tiere sowie deren räumliche Verbreitung erforschen wollen. Die Liste der auf diese Weise untersuchten Tiergruppen ist lang und beinhaltet Robben (u.a. Bonadonna *et al.* 2000, Burns & Castellini, 1998; Costa *et al.* 1996; Fedak *et al.* 1993b; Folkow *et al.* 1995; 1996; Frost *et al.* 1995; Lowry *et al.* 1998; Stewart *et al.* 1989; 1995, 1997), Wale (u.a. Martin *et al.* 1992, 1993, 1994, 1998) marine Vögel (u.a. Culik & Luna-Jorquera, 1996, 1997; Davis *et al.* 1992, 1996; Falk & Moller, 1995, Guinet *et al.* 1995; Jouventin & Weimerskirch, 1990; Prince *et al.* 1992; Vaughan *et al.* 1992; Weimerskirch *et al.* 1993a, 1993b, 1994a, 1994b) und schließlich auch Meeresschildkröten (u.a. Gitschlag, 1996; Luschi, 1996; Stoneburner, 1982; Timko & Kolz, 1982).

Nur langsam entwickeln sich ernstzunehmende Konkurrenzmethoden, wie beispielsweise die Ortung über das Global Positioning System (GPS) (Anonymous, 1996; Cupal *et al.* 1992; Dana, 1996). Grund dafür ist die bisher in der Wildtier telemetrie kaum vertretbare Größe der verfügbaren GPS-Geräte. Dahinter steckt ein grundlegender Systemunterschied zwischen ARGOS und GPS. Während beim ARGOS-System auf dem Tier ein Sender aufgebracht wird und die Satelliten als Empfänger fungieren, sind beim GPS die auf dem Tier applizierten Geräte die Empfangseinheiten, welche die Sendesignale von mindestens vier Satelliten zur Positionsbestimmung verarbeiten. Zudem bleiben die Ortungssignale zunächst auf dem Tier gespeichert und müssen in Folge noch durch einen Satellitensender wieder übertragen werden. Das bedingte lange Zeit eine ungleich größere Geräteeinheit im Falle des GPS.

Die Einschränkungen bei ARGOS betreffen insbesondere die Genauigkeit der Ortungsangaben. Während das GPS (als differenzielles GPS) mit einer ständigen Genauigkeit von bis zu $\pm 10\text{m}$ arbeitet (Anonymous, 1996; Burns & Castellini, 1998), teilt ARGOS die Positionsdaten in Qualitätskategorien auf, die höchst unterschiedliche Abweichungen von der tatsächlichen Position beinhalten. Dieser Umstand hat eine hohe Relevanz für Tiere, die in einer bestimmten Region nur kleinskalige Bewegungen durchführen. Im Wattenmeer kann so je nach Ortungskategorie der Ortungsfehler die zwischen zwei Punkten tatsächlich zurückgelegte Wegstrecke bei weitem überschreiten. Vergleiche mit GPS-Ortungen haben gezeigt, dass je nach Region die tatsächlichen Positionsfehler für die einzelnen Ortungskategorien weitaus größer sind als die von ARGOS selbst angegebenen Fehler (Burns & Castellini, 1998). Die im Rahmen der vorliegenden Arbeit durchgeführte Überprüfung der Ortungsgenauigkeit für den norddeutschen Raum bestätigte die deutlich über den ARGOS-Angaben liegenden Ortungsabweichungen. Service ARGOS gibt – wie schon in Material und Methoden dargestellt - beispielsweise an, dass über 68% aller Positionen der Kategorie 1 eine Abweichung von $\pm 1.0\text{km}$ zur tatsächlichen Position haben. Bei den Untersuchungen von Burns & Castellini waren es jedoch im Mittel $\pm 5.0\text{ km}$, (innerhalb der vorliegenden Studie 1.8 km) und im Falle von Kategorie-0-Ortungen bei Burns & Castellini $\pm 11.4\text{ km}$ mit 68% innerhalb von 20.3 km (innerhalb der vorliegenden Studie $\pm 13.3\text{ km}$).

Diese Distanzfehler reichen bei den kleinskaligen Bewegungen der Wattenmeer-Seehunde aus, um beispielsweise die Unterscheidung zwischen einem möglichen Haulout und dem Aufenthalt in einer bestimmten Region zur Nahrungssuche fast unmöglich zu machen. Erst die ergänzenden Daten der Fahrtenschreiber geben dann Aufschluss über das tatsächliche Verhalten der Tiere. Satellitensender als alleinige Messinstrumente zur Verhaltenserfassung bei Seehunden sind aus diesem Grund nur als unzureichend einzustufen. Interpretationen sollten deshalb auch sehr vorsichtig angestellt werden, möchte man die Positionsdaten der Robben mit ozeanographischen oder anderen regionalspezifischen Daten korrelieren. Hier gehören zur Ergänzung immer auch die Ergebnisse weiterer Messungen durch zum Beispiel Fahrtenschreiber.

Die ausgesprochen geringe Anzahl von erfolgreichen „Auf-See-Ortungen“ (mit $\text{LC} \geq 1$) innerhalb dieser Studie reflektiert eine Besonderheit der Seehunde im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer. Ihre enge Bindung an die Ruheplätze im Wattenmeer erlaubt ihnen, jederzeit zum Ruhen dorthin zurückzukehren.

Entsprechend hat das Verhaltenselement „Ruhen“ auf See eine untergeordnete Bedeutung. Zeiten auf See sind nach den Fahrtenschreiberinformationen fast durchweg Zeiten der Aktivität, was sowohl Tauch- als auch Oberflächenaktivität beinhaltet. Die geringen Oberflächenzeiten zwischen den einzelnen Tauchgängen von durchschnittlich 34 Sekunden Dauer erlauben daher fast keine Ortung per Satellit. Die auch nur kurz gehaltenen Oberflächenpausen (bis zu max. 90 Minuten) finden zudem mit ihrem Anteil von nur 3.9% am gesamten Tauchverhalten zu selten statt, als dass ein verlässliches Tracking der Seehunde möglich wäre. Ähnliche Erfahrungen wurden bei der satellitentelemetrischen Untersuchung von Neuseeländischen Seelöwen (*Arctocephalus forsteri*) gemacht (Harcourt *et al.* 1995). Auch hier führten die kurzen Auftauchzeiten der Seelöwen zu nur unregelmäßigen und wenigen Auf-See-Ortungen.

Seehunde anderer Regionen weisen dagegen längere Oberflächenzeiten und -pausen auf (z. B. Frost *et al.* 1995; Lesage *et al.* 1999), was dann zu zahlreicheren Ortungen auf See führt. Hintergrund dafür könnte der Umstand sein, dass die schleswig-holsteinischen Seehunde in ihrem Lebensraum eine ständige Verfügbarkeit von möglichen Ruheplätzen erfahren und damit jederzeit ihre Beutezüge für längere Ruhepausen abrechnen können. In anderen Regionen ist dies nicht in gleichem Maße gegeben, so dass die dortigen Seehunde zusätzlich noch Ruhezeiten auf See einhalten.

Damit ist der Einsatz von Satellitensendern auf den schleswig-holsteinischen Tieren zwar hervorragend zur Identifikation der einzelnen Ruheplätze sowie der Bewegungen zwischen den Haulout-Plätzen geeignet, als Trackingmethode auf offener See jedoch unbrauchbar. In Folge muss bei zukünftigen Untersuchungen hinsichtlich der Ortsbestimmung über alternative Trackingmethoden nachgedacht werden, wie sie schon angesprochen wurden (GPS).

4.2.1.2 Fahrtenschreiber

Die Auswahl der für diese Robben-Studie verwendeten Fahrtenschreiber beruhte auf den positiven Ergebnissen vorangegangener Untersuchungen an Seehunden in Kalifornien (Orthmann, 1995) und den spezifischen Bedingungen im Untersuchungsgebiet Wattenmeer. Die zum einen artspezifische Ortstreue von Seehunden hinsichtlich präferierter Haulout-Plätze (Riedmann, 1990) sowie die durch die zahlreichen Inseln gegebenen Küstenabschnitte im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer haben die Wahl auf Fahrtenschreiber fallen lassen, die nach ihrem Einsatz abfallen und wiedergefunden werden müssen.

Bei Projektbeginn stand zunächst noch der Einsatz satellitengestützter Fahrtenschreiber (SL-TDRs = **S**atellite-**L**inked-**T**ime-**D**epth-**R**ecorders) zur Diskussion. Sie unterscheiden sich von den TDRs grundsätzlich dadurch, dass die aufgenommenen Tauchinformationen zusammen mit den Ortungsdaten an die ARGOS-Satelliten übertragen werden. Die zu erwartende hohe Wiederfundwahrscheinlichkeit und die lückenlose Datenaufnahme sprachen jedoch für den Einsatz satellitenunabhängiger TDRs. Der Verlust von „nur“ drei Messeinheiten während aller Untersuchungsjahre bestätigte im Nachhinein die Wahl dieser Methode.

Dem gegenüber steht bei den SL-TDRs als Vorteil die fehlende Notwendigkeit des Einbaus eines Ablösemechanismus und Schwimmkörpers. Aufgrund der langen möglichen Lebensdauer und der geringen Größe der SL-TDRs wird zumeist auch erst auf eine Ablösung mit dem Fellwechsel abgezielt. Der Nachteil wäre jedoch ihr Verlust nach einmaligem Einsatz sowie ein Datenverlust bei der Übertragung zum Satelliten gewesen, da pro Zeiteinheit nur eine relativ geringe Datenmenge der insgesamt vom Fahrtenschreiber aufgenommenen Messwerte an die Satelliten weitergegeben werden können.

Die spezifische Natur und Qualität der von den SL-TDRs übertragenen Datenblöcke variiert zwar je nach Typ und Hersteller des Gerätes, allen Geräten gleich war zum damaligen Zeitpunkt jedoch die mit deutlichen Datenverlusten verbundene Komprimierung der Daten, um einen Engpass in der Übertragungsrage zu kompensieren (Hill 1993a, Martin & Smith 1992, Martin *et al.* 1994, Merrick *et al.* 1994, Testa 1994, Frost *et al.* 1995). Dieser Engpass existiert aus drei Gründen: Service Argos beschränkt künstlich die pro Zeiteinheit übertragene Datenmenge, um die Satelliten nicht mit einem Überfluss an gleichzeitig übermittelten Daten zu belasten; die Übertragungszeit wird durch Überflugwinkel und -dauer der Empfangssatelliten limitiert und schließlich kann auch das Verhalten der Tiere selbst eine Übertragung verhindern, da die Antenne für eine vollständige Übertragung eine gewisse Mindestzeit (mind. 45 Sek.) über der Wasseroberfläche bleiben muss (Service Argos, 1998). Das ist bei kurzen Oberflächenzeiten nicht gewährleistet. Mittlerweile sind diesen Restriktionen bei der Weiterentwicklung der SL-TDRs Rechnung getragen worden. So existieren bereits satellitengestützte Fahrtenschreiber, die nicht mehr die Rohdaten an die Satelliten übertragen. Stattdessen erfolgt schon an Bord des Fahrtenschreibers eine Prozessierung und statistische Auswertung der Rohdaten, so dass bereits Ergebnisse mit einem dann viel geringeren Datenumfang weitergegeben werden können (Hill, 1993).

Die in Histogrammform übertragenen Daten der heutigen SL-TDRs stehen den Daten der TDRs in Aussagekraft und Qualität in keiner Weise mehr nach. Eine speziell auf den Vergleich dieser beiden Geräteformen ausgerichtete Untersuchung (Burns & Castellini, 1998) ergab, dass die in den Histogrammen zusammengefassten Tauchinformationen der SL-TDRs präzise das tatsächliche Tauchverhalten der Robben wiedergaben. In Bezug auf Aussagen und Erkenntnisse zum allgemeinen Tauchverhalten können beiden Geräteformen damit als gleichwertig eingestuft werden.

In Anbetracht dieser aktuellen, technischen Neuerung muss der Einsatz der bisher verwendeten TDRs im Wattenmeer neu überdacht werden. Lassen sich mit den SL-TDRs im Hinblick auf längere Applikationszeiten der Geräte bessere Gesamtergebnisse erzielen, weisen die „normalen TDRs“ ihnen gegenüber keine Vorteile mehr auf. Sie sind aufgrund des notwendigen Einbaus von Auftriebsmaterial sowie eines Auslösemechanismus und der daraus resultierenden Zunahme an Größe und Komplexität sogar als nachteilig einzustufen. Hinzu kommen neue Anforderungen, denen bei der Wahl der Messeinheiten Rechnung getragen werden muss. Die größte Anforderung ergibt sich dabei aus der bisher noch nicht untersuchten Jahreszeit: den Sommermonaten. Bedingt durch ein Fang- und Ausrüstungsverbot von Wattenmeer-Seehunden zwischen den Monaten Mai und August können die Tiere während dieser Zeit nicht besendert werden. Die aktuellen Fahrtenschreiber vermögen die damit noch bestehende Untersuchungslücke im Jahreslauf der Tiere zur Zeit noch nicht zu schließen. Zum einen reichen die Speicher- und Batteriekapazitäten der aktuellen TDRs nicht aus, um über einen derart langen Zeitraum Daten zum allgemeinen Tauchverhalten zu sammeln. Zum anderen existiert bisher kein Auslösemechanismus, der die Messeinheiten nach monatelangen Applikationszeiten wieder freigibt.

SL-TDRs benötigen - wie schon erwähnt - weder Auslösemechanismus noch Auftriebsmaterial. Sie werden direkt auf das Fell der Tiere geklebt und lösen sich erst wieder beim Fellwechsel von deren Rücken. Sie sind damit in ihrer geringen Größe strömungsdynamisch optimal einzustufen, und ihre Lebensdauer ist durch ein intelligentes „duty-cycling“ auf theoretisch ein komplettes Seehundjahr erweiterbar. Sie decken somit jeden gewünschten Zeitraum ab. Die von ihnen gespeicherten Informationen (ebenfalls Druck, Temperatur, Geschwindigkeit) können problemlos während der regelmäßigen Ruhezeiten der schleswig-holsteinischen Seehunde an Land zu den Satelliten übertragen werden.

In ihren Anschaffungskosten liegen sie mittlerweile auch auf gleicher Höhe oder sogar unterhalb der Preise für die kombinierten Einzelkomponenten (Fahrtenschreiber & Satellitensender), bei weitaus geringerem Gewicht, geringerer Größe und längerer Lebensdauer (siehe Wildlife Computers, 2000). Entsprechende Geräte werden bereits seit mehreren Jahren von z. B. den Firmen LOTEK ENGINEERING (Ontario, Canada), WILDLIFE COMPUTERS (Washington, U.S.A.) angeboten oder auch von der „Sea Mammal Research Unit“ an der University of St. Andrews in Eigenarbeit gebaut. Sie kamen bisher immer dann zum Einsatz, wenn das Verhalten der Tiere, ihre großräumigen Bewegungen, die langen Applikationszeiten oder aber die Abgeschiedenheit der Untersuchungsgebiete die Verwendung von TDRs unmöglich machte. So beispielsweise auf Südlichen Seelöwen (*Otaria flavescens*) vor den Falklandinseln (Thompson *et al.* 1998), auf Seehunden im Prince William Sound, Alaska (Frost *et al.* 1995, 1998, 1999; Lowry *et al.* 1998), auf Belugas (*Delphinapterus leucas*) vor Ost-Kanada (Martin *et al.* 1998), auf Weddell-Robben (*Leptonychotes weddellii*) im McMurdo Sound, Antarktis (Burns & Castellini, 1998) oder auf Humboldt-Pinguinen (*Spheniscus humboldti*) vor der chilenischen Küste (Culik *et al.* 2000). In der Weiterentwicklung der im Rahmen der vorliegenden Studie eingesetzten TDRs soll angestrebt werden, dass auch diese Fahrtenschreiber zukünftig längere Einsatzdauern bewältigen können.

Nicht alle Sensorinformationen der eingesetzten Driesen & Kern - Fahrtenschreiber konnten schließlich zur Auswertung herangezogen werden. Dazu zählten primär die Geschwindigkeitssensoren. Haben sie sich beim Einsatz auf Pinguinen bereits bewährt (Culik & Wilson, 1994; Wilson *et al.* 1993), ist ihre Verwendung bei Seehunden im Ergebnis als unzulänglich einzustufen. Durch die geringen Öffnungen der Staurohre kam es bei fast allen Fahrtenschreibern schon nach kurzer Zeit zu einer Verstopfung mit Substrat. Als vornehmlich benthisch ausgerichtete Jäger und bedingt durch die Liegezeiten auf Sand ist der Kontakt der Seehunde mit dem Substrat fast unvermeidlich. Hier würde schon ein Design des Schwimmsensors Abhilfe schaffen, wie es beispielsweise von der Firma Wildlife Computers eingesetzt wird. Dabei erfolgt die Geschwindigkeitsmessung nach dem Durchstromprinzip mit Hilfe eines kleinen Propellers. Können auch hierbei unter bestimmten Umständen Restriktionen auftreten, so hat sich diese Messmethode bereits in zahlreichen Untersuchungen an Robben bewährt (u. a. Lesage *et al.* 1999; Ponganis *et al.* 1990, 1992, 1993; Thompson *et al.* 1998).

Mit dem Ausfall der Sensorinformationen der Geschwindigkeitsmessung konnten auch die Informationen der internen Kompassse nicht mehr für eine Koppelnavigation („dead reckoning“ = vektorbasierte Rückrechnung der Schwimmstrecken, siehe u. a. Wilson & Wilson, 1988, 1991) herangezogen werden. Bei Kenntnis der genauen Schwimmgeschwindigkeit hätten ansonsten in Korrelation mit den Schwimmrichtungsänderungen kleinskalige Bewegungen genau ermittelt und graphisch in einer Wattenmeerkarte aufgetragen werden können. Innerhalb entsprechender Untersuchungen an Brillenpinguinen (*Spheniscus demersus*) konnte für die Pinguine eine einigermaßen konstante Tauchgeschwindigkeit von ca. 7.0 km/h angenommen werden. (Wilson & Wilson, 1988; Wilson *et al.* 1991).

Es wäre zwar möglich gewesen, eine theoretische Durchschnittsgeschwindigkeit für die Auswertung der Kompassdaten anzusetzen, doch hätte dies eine gerade angesprochene konstante Durchschnittsgeschwindigkeit vorausgesetzt (Wilson *et al.* 1991), die so von Seehunden nicht eingehalten wird (siehe u. a. Lesage *et al.* 1999; Thompson, 1993). Schon geringfügige Differenzen zur tatsächlichen Schwimmgeschwindigkeit hätten zu Kursabweichungen geführt, die in ihrer Summe ein unbrauchbares Bild der Wanderungsbewegungen der Seehunde erbracht hätten. Das gilt vor allem vor dem Hintergrund, dass die „Auf-See-Ortungen“ über Satellit quantitativ nicht für eine regelmäßige Korrektur der Kursabweichungen gereicht hätten. Auch bei den Pinguinstudien wurde eingeräumt, dass trotz relativ konstanter Tauchgeschwindigkeit ein gewisser Fehler durch nicht messbares Oberflächenschwimmen in die Analyse mit einfluss (Wilson & Wilson, 1988).

Trotzdem lieferten die Kompassse wichtige Informationen hinsichtlich einer Aktivitätsmessung bei den Seehunden. Oberflächenpausen ohne deutliche Tauchaktivität konnten beispielsweise anhand der Kompassdaten daraufhin überprüft werden, ob das einzelne Tier in diesen Momenten ruhte oder etwa eine kurze Schwimmphase eingelegt hat. Darüber hinaus belegten die Kompassinformationen auch mögliche inaktive Phasen während der Bodenzeiten der U-Tauchgänge und konnten so zwischen einer aktiven und „sit-and-wait“ - Jagdstrategie unterscheiden lassen. Die dahingehenden Ergebnisse werden im Kapitel „Jagdverhalten“ (S. 144) diskutiert.

4.2.1.3 Auslösemechanismus

Der zur Ablösung der Messeinheiten gewählte Mechanismus stellt eine simple aber effektive Möglichkeit zur Trennung eines Gerätes vom Tier dar. Der das Messgerät arretierende Magnesiumkopf löst sich mit 100%iger Sicherheit im Laufe der Zeit auf, wodurch die Messeinheiten garantiert freigegeben werden.

Eine Einschränkung stellt jedoch nur die relativ kurze maximale Einsatzdauer von bis zu vier Wochen dar. Eine zeitliche Ausweitung über diesen Punkt hinaus würde die Verwendung zu großer Magnesiumköpfe bedingen. Darüber hinaus ist schon bei der gewählten Dicke des Magnesiumkopfes (1.5 cm – 3 cm) der Ablösezeitpunkt nur relativ ungenau bestimmbar. Hier liegt der Fehler bei ein bis vier Tagen. (Bei der Verwendung kleinere Magnesiumköpfe für kurzfristige Einsätze – einige Stunden bis zu einem Tag – geht der Fehler bis auf unter ± 2 Stunden zurück, Culik persönl. Kommunikation). Zwar konnten vorangegangene Laborversuche ungefähre Richtwerte für die Dauer der Applikationsphasen liefern, doch ist die Situation im Freiland nicht mit den Laborbedingungen vergleichbar. In Abhängigkeit davon, wie oft ein Seehund im Wasser oder auf Land ist, löst sich das Magnesium in unterschiedlicher Zeit auf. Um dieses Problem zu umgehen, wurde innerhalb der vorliegenden Studie ein elektronischer Auslöser entwickelt, der timergesteuert für eine Ablösung sorgen sollte. Dabei bestand die Befestigung der Messeinheit in einem Draht, der sich bei Anlegen einer Spannung durch Stromfluss zwischen Draht und einem Titanring in wenigen Minuten auflöst.

Waren die Laborversuche zunächst erfolgreich, traten kurz vor Einsatz der elektronischen Auslöser herstellerbedingte Probleme mit der Timerschaltung auf. Um einen sicheren Rückergang der Geräte zu gewährleisten und die Robben nicht dem Risiko auszusetzen, dass die Geräte sich erst mit dem Fellwechsel ablösen, wurde auf einen Einsatz dieser Auslöser verzichtet und wieder auf die Magnesiumköpfe zurückgegriffen.

Auch im Rahmen anderer Untersuchungen an Seehunden wurde die Verwendung elektronischer Auslöser wieder verworfen (Egushi, 1998; Harvey, persönl. Kommunikation). Zu groß ist das Risiko, das mit einem weiteren, für den Untersuchungserfolg derart zentralen, elektronischen Bestandteil ein zusätzlicher Fehlerfaktor hinzugefügt wird. Entsprechend kam es auch bei der Untersuchung kanadischer Seehunde durch die Verwendung und Fehlfunktion elektronischer Auslöser zum Verlust mehrerer Fahrtenschreiber (Lesage *et al.* 1999). Hier kann wohl nur ein gezieltes Projekt mit umfangreichen Freilanduntersuchungen zur Entwicklung eines überzeugenden Auslösers führen.

4.2.2 Tauchverhalten

Das mit Hilfe der Fahrtenschreiber aufgezeichnete Tauchverhalten der Seehunde enthüllte schon auf den ersten Blick deutliche individuelle Unterschiede zwischen den einzelnen Tieren. Die Tauchprofile waren dabei in Hinsicht auf die Dauer einzelner Aktivitätsphasen und ihre Anlage (erreichte Tauchtiefen, Tauchdauern etc.) nicht nur zwischen einzelnen Tieren unterschiedlich ausgeprägt. Bei einigen – vornehmlich kleineren - Seehunden variierte auch das Tauchverhalten innerhalb ihrer eigenen Beutezüge. Bei größeren Tieren war dagegen eine deutliche Konsistenz des Tauchverhaltens zu beobachten. Zur Interpretation der Tauchprofile wurden diese im Rahmen einer Tauchgangklassifizierung in einzelne Profil- bzw. Tauchgangsabschnitte unterteilt und die betrachteten Tauchgänge bestimmten Verhaltenshintergründen zugeordnet.

4.2.2.1 Tauchgangklassifizierung

Die einzelnen Tauchgänge lassen sich je nach Profil bzw. Aussehen deutlich voneinander abgrenzen und anhand bestimmter Parameter einzelnen Tauchgangsklassen zuordnen. Im Kontext mit den vorhergehenden und nachfolgenden Tauchgängen lassen sich so unterschiedliche Verhaltenselemente identifizieren. Die Einteilung der Tauchaktivität nach charakteristischen Verhaltenselementen erfolgt bei Robben zunächst typischerweise in benthische und pelagische Tauchgänge. Dabei stehen die Profile einzelner Tauchgänge direkt in Zusammenhang mit der jeweiligen Form der Tauchaktivität.

4.2.2.1.1 Benthische / pelagische Tauchgänge

Eine erste wesentliche Einordnung von Tauchgängen ist ihre Unterscheidung in benthische oder pelagische Tauchgänge. Dieser Differenzierung kommt gerade in Verbindung mit den Verhaltenselementen Nahrungssuche und Beutejagd eine wesentliche Bedeutung zu. Zahlreiche grundlegende Studien (Campagna 1996; Costa 1996; Croxall 1985, Fedak 1985, 1986; Kooyman 1968, 1976, 1986a-d; LeBoeuf 1985, 1988, 1992, 1993; Lesage *et al.* 1999; Schreer, 1996) haben für verschiedene Robbenarten gezeigt, dass sich das Tauchverhalten aller Pinnipedia durch einige wenige Tauchgang-Typen (siehe Ergebnis 3.3.2.3, S. 58 und Diskussion ab S.101) klassifizieren und charakterisieren lässt.

U-förmige Tauchgänge lassen vielfach schon auf benthisches und V-förmige Tauchgänge auf pelagisches Tauchverhalten schließen. Mit der Kenntnis um die regionalen Tiefenverhältnisse kann so schon ein Großteil der Tauchgänge relativ verlässlich als benthische oder pelagische Tauchgänge eingestuft werden (Hammond *et al.* 1993).

Untersuchungen an Weddell-Robben (Bornemann, 1994; Plötz *et al.* 1991) unterstützen die beschriebene Interpretation der Tauchgänge besonders gut. Die prozentuale Tauchtiefenverteilung der Weddell-Robben wies aufgrund besonders bevorzugter Tauchtiefenbereiche eine deutliche Zweiteilung auf. Ein Schwerpunkt lag bei Tauchtiefen von 50-150 m und ein weiterer Schwerpunkt bei Tiefen von 400-450m. Aufgrund der topographischen Gegebenheiten konnte genau festgestellt werden, dass Tauchgänge des ersten Tiefenbereiches (50-150 m) pelagische und Tauchgänge des zweiten Tiefenbereiches (400-450 m) benthische Tauchgänge waren. Ihre Profilformen entsprachen in Abhängigkeit zum pelagischen oder benthischen Tauchverhalten der oben beschriebenen Unterscheidung zwischen U- und V-förmigen Tauchgängen.

Schon die Betrachtung eines einzelnen U-förmigen Tauchgangprofils lässt dessen Charakterisierung als benthischer oder pelagischer Tauchgang zu. Von wesentlicher Bedeutung bei der Einordnung ist dabei das Aussehen der Bodenphase des Tauchganges. Gleichbleibende Tiefenmesswerte innerhalb der Bodenphase reflektieren das Verharren oder die Fortbewegung auf einer fixen Tiefe. In der freien Wassersäule ist eine Robbe kaum in der Lage, eine bestimmte Tiefe mit maximalen Höhendifferenzen von ± 20 cm dauerhaft einzuhalten. Befindet sie sich dagegen direkt über dem Meeresboden, sind gleichbleibende Tiefenmesswerte geradezu ein Charakteristikum dieser Tauchposition (LeBoeuf *et al.* 1985, 1986, 1988).

Die Einordnung als benthischer Tauchgang lässt sich schließlich durch die Einbeziehung umliegender Tauchgänge noch weiter untermauern. Erreichen aufeinanderfolgende Tauchgänge die exakt gleiche Maximaltiefe (siehe Abb. 33, S. 60), ist der Seehund jedes Mal an seine topographische Grenze – eben den Meeresboden – gestoßen. In vielen Fällen lässt sich auch erkennen, dass das einzelne Tier am Meeresboden horizontale Distanzen zurücklegt. Bei entsprechender Änderung des Meeresbodenprofils zeigt sich dies innerhalb der Tauchprofile durch stetig fallende oder steigende Maximaltiefenwerte (Abb. 34, S.61). Dieses Tauchmuster ist ein Indiz dafür, dass das Tier den topographischen Verhältnissen folgt (Fedak *et al.* 1988; LeBoeuf *et al.* 1988).

Ergeben sich innerhalb der Bodensegmente einzelner aufeinanderfolgender Tauchgänge größere Variationen in den jeweils erreichten Maximaltiefen und bleiben die Tauchgänge dabei trotzdem innerhalb eines gewissen Tiefenbereiches, so lässt das Verhalten auf pelagische Nahrungssuche schließen (LeBoeuf *et al.* 1988). Dieser Fall war aber bei den Seehunden der vorliegenden Studie kaum zu beobachten.

Mit Hilfe der genannten Kriterien lassen sich schon die meisten der Tauchgänge in benthische und pelagische Tauchgänge unterteilen und vielfach auch mögliche Verhaltenshintergründe dafür finden. Letztendlich führt aber nur eine direkte Korrelation einzelner Tauchtiefendaten mit den dazugehörigen topographischen Tiefenwerten zu einem detaillierten Ergebnis für alle Tauchgänge. Dies war jedoch im Rahmen der vorliegenden Untersuchung aufgrund methodischer Restriktionen innerhalb der Satellitentelemetrie nicht möglich.

4.2.2.1.2 U-,V- und W-Tauchgänge

Die endgültige Einteilung von Tauchgangklassen nach typischen Tauchprofilformen erfolgte neben der Hilfe durch das Auswertungsprogramms „Andive“ rein visuell. Die Interpretation und verhaltensbiologische Einordnung eines einzelnen Tauchganges stand dabei in Abhängigkeit zu mehreren Parametern.

So ist es im Vorfeld der Untersuchung und der anschließenden Analyse wichtig zu wissen, dass die Taktrate der Fahrtenschreiber das Aussehen eines jeden einzelnen Tauchganges maßgeblich beeinflusst (Boyd, 1993; LeBoeuf, 1985; Pütz, 1993; Wilson *et al.* 1995). Je niedriger die Taktrate gewählt wird, um so mehr verschwinden die U-Tauchgänge und werden in der Auswertung zu V-Tauchgängen. Ein eigentlich U-förmiges Tauchprofil mit drei Bodenmesswerten würde bei Herausnahme jedes zweiten Messwertes (was einer Taktverringerung um 50% entspricht) ein V-Profil ergeben. Pütz (1993) konnte für Königspinguine (*Aptenodytes patagonicus*) zeigen, dass unter besonderen Umständen auch die umgekehrte Situation gilt. Wurde die Taktrate der Pinguinlogger bis auf 1 Sekunde Taktfrequenz erhöht, war keine Unterscheidung zwischen U-, V- und W-Tauchgängen mehr möglich. Wilson *et al.* (1995) zeigten anhand der Tauchdaten für Königspinguine, dass eine Erhöhung der Taktrate zu einer Unterschätzung der Anzahl der durchgeführten Tauchgänge und zu einer Überschätzung der mittleren Tauchdauer führen kann. Hintergrund dafür ist nach das kleinskalig sehr variable und pelagisch ausgerichtete Tauchverhalten der Pinguine (Pütz, 1993).

Unter diesen Umständen wäre eine Differenzierung einzelner Pinguin-Tauchgänge nach U-, V- und W-Tauchgängen bei geringeren Taktraten nur aufgrund der Messmethode entstanden und hätte folglich ein Artefakt dargestellt. Robben zeigen dagegen ein deutlich konstanteres Tauchverhalten mit relativ zu Pinguinen nur geringen kleinskaligen Variationen (u. a. Bjorge *et al.* 1995; Fedak *et al.* 1985; Frost *et al.* 2000; LeBoeuf *et al.* 1985, 1988; Lesage *et al.* 1999; Testa *et al.* 1989). Entsprechend sind die Taktfrequenzen, wie sie in der vorliegenden Studie gewählt wurden (8 – 15s), für die Kategorisierung des Tauchverhaltens von Robben ausreichend, insbesondere für die ausgeprägten Tauchgänge innerhalb ihrer Beutezüge (LeBoeuf, 1985, 1988).

Schließlich müssen die Tauchgänge bei der Klassifizierung immer auch im Kontext des auf einen größeren Zeitraum bezogenen Tauchverhaltens gesehen werden. Ein einzelner Tauchgang ist keine diskrete verhaltensbiologische Einheit, sondern eingefügt in komplexe, individuelle Verhaltensabläufe. Die qualitative Einordnung aller analysierten Tauchprofile war deshalb maßgeblich an die Einzelauswertung gebunden, die immer auch die umgebenden Tauchgänge für eine Beurteilung eines einzelnen Profils heranzog.

V-Tauchgänge

V-förmige Tauchgänge sind bisher bei verschiedenen Robbenarten entweder als Feindvermeidungs- (Hindell *et al.* 1991), Erkundungs- (Bengtson & Stewart, 1992; Hindell *et al.* 1991) oder Transit-Tauchgänge (LeBoeuf *et al.* 1992; Thompson *et al.* 1991) interpretiert worden. Für die in der vorliegenden Arbeit untersuchten Seehunde stellt diese Form des Tauchens keine Feindvermeidungsstrategie dar. Sie finden in ihrem Lebensraum Wattenmeer keine natürlichen Feinde, wie beispielsweise die Seehunde der kalifornischen Küste, denen der Weiße Hai (*Carcharodon carcharias*) gefährlich werden kann (Klimley, 1985; McCoster, 1985) oder Seehunde vor British Columbia, denen Orcas (*Orcinus Orca*) nachstellen (Watts, 1991). Schreer & Testa (1996) diskutieren für Weddell-Robben der antarktischen Gewässer jedoch eine andere Art von Vermeidung, die in etwas abgewandelter Form auch für die Seehunde der Nordsee gelten könnte. Grundsätzlich handelt es sich dabei um die Vermeidung von Störungseinflüssen. Demnach könnten Weddell-Robben V-förmig abtauchen, um den durch Eisbewegungen an der Oberfläche generierten Geräuschen zu entgehen und im Rahmen ihrer Navigation empfänglich für akustische Wegmarken zu sein (Details dazu siehe Schreer & Testa, 1996).

Seehunde des Wattenmeeres waren innerhalb der Untersuchung nicht mit Eis konfrontiert und können auch topographisch bedingt nicht ausreichend tief tauchen, um akustischen Einflüssen an der Oberfläche zu entgehen. Jedoch können V-Tauchgänge bei ihnen eine andere Form der Vermeidungsreaktion darstellen, und zwar auf anthropogene Einflüsse. So können Seehunde möglichem Schiffslärm weder an der Oberfläche noch unter Wasser entgehen, dafür kann die Anwesenheit bzw. die Annäherung eines Schiffes ein Abtauchen der Tiere auslösen (eigene Beobachtung; Drescher, 1979; Vogel, 1994). In diesem Fall ist dann keine ernährungsbiologische Motivation für den Tauchgang gegeben, was sich mit hoher Wahrscheinlichkeit in einem V-förmigen Profil widerspiegelt. Solche Ereignisse sind zwar als Erklärungsansatz denkbar - und in einem vergleichsweise dicht mit Schiffen befahrenen Gebiet auch wahrscheinlich -, können aber in dieser Arbeit nicht als Einzelelemente aus den umfangreichen Aufzeichnungen extrahiert und erkannt werden.

Lesage *et al.* (1999) kombinierten Fahrtenschreibereinsätze auf Seehunden des kanadischen Lorenzstromes mit VHF-Telemetrie und direkter Beobachtung der Tiere. Dabei konnten sie als Funktion der V-Tauchgänge sowohl Transit- als auch stationäre Erkundungstauchgänge nachweisen. V-Tauchgänge traten ebenso wie bei den Wattenmeer-Seehunden verstärkt nahe der Ruheplätze (in geringen Wassertiefen) oder unregelmäßig verteilt, innerhalb der Beutezüge auf. Die Verwendung von Magentemperatursensoren erlaubten Lesage *et al.* auch den Nachweis von Fressereignissen. Für die V-Tauchgänge konnten sie demnach ermitteln, dass weniger als 11% dieser Tauchform mit dem Ernährungsverhalten korreliert sind. Bei nur 299 Tauchgängen mit U- und V-Tauchform, die von Lesage *et al.* direkt mit dem Verhalten der Tiere verknüpft werden konnten, ist die Prozentangabe für die V-Tauchgänge vielleicht statistisch nicht repräsentativ, zeigt aber deutlich, dass V-Tauchgänge primär nicht eine typische Tauchform des Fressverhaltens sind.

Mit nur 18% Anteil der V-Tauchgänge innerhalb der Beutezüge bestätigen die Ergebnisse der vorliegenden Studie diese Einschätzung. Wie im Ergebnisteil schon angesprochen, täuscht der Anteil von V-Tauchgängen über ihre tatsächliche Bedeutung innerhalb der Beutezüge hinweg. V-Tauchgänge treten zumeist während der Transitphasen auf, die auch noch als Bestandteil der Beutezüge zählen. Mit ihrer geringen durchschnittlichen Dauer von 66 Sekunden scheinen die V-Tauchgänge dann auch bei vereinzelterem Auftreten innerhalb der Beutezüge nicht darauf ausgerichtet zu sein, Beute gezielt zu suchen und zu jagen (nähere Erläuterungen zur Tauchdauer in Zusammenhang mit der Ernährung werden im Kapitel „Jagdverhalten“ (S. 144) gegeben).

Eine besondere Form der V-Tauchgänge stellen die sogenannten linkslastigen bzw. rechtslastigen V-Tauchgänge dar. Bei diesen Tauchgängen ist ein Schenkel des Tauchprofils flacher als der andere. Tauchbiologisch bedeutet dies, dass ein Tier entweder mit einer relativ langsameren Geschwindigkeit oder in einem relativ flacheren Winkel ab- bzw. auftaucht. Innerhalb dieser Untersuchung waren 23% aller Tauchgänge linksgeneigt und 39,4% aller Tauchgänge rechtsgeneigt.

Die verhaltensbiologischen Hintergründe für diese Tauchformen können unterschiedlicher Art sein und sind im Einzelfall nur schwer zuzuordnen. Eindeutig interpretierbar sind zunächst links- bzw. rechtslastige Tauchgänge, welche die Benthosassoziation des Tiefenprofils widerspiegeln. In Kontext mit den sie umgebenden Tauchgängen lässt sich eindeutig erkennen, dass die Tiere in diesen Fällen mehr oder minder linear einem fallenden oder steigenden Bodenprofil folgen. Aufgrund der Tiefenänderung während der Bodenphase und einer möglichen Geschwindigkeitsanpassung des Seehundes an die differierenden An- und Abtauchstrecken weisen Ab- und Auftauchschenkel der Tauchprofile dann unterschiedliche Neigungen auf (siehe dazu auch „Adaptive Taucherwartung“, S. 137).

Asymmetrische Tauchgangprofile können auch verhaltensbiologische bzw. energetische Ursachen haben. Unterschiedliche Abtauch- bzw. Auftauchgeschwindigkeiten können beispielsweise auf passive Driftphasen zurückgehen, die ein tauchender Meeressäuger aus energetischen Gründen in sein Tauchverhalten einbaut. Williams *et al.* (2000) konnten für so unterschiedliche marine Säugerarten wie Weddell-Robben (*Leptonychotes weddellii*), Nördliche See-Elefanten (*Mirounga angustirostris*), Tümmler (*Tursiops truncatus*) und schließlich auch Blauwale (*Balaenoptera musculus*) zeigen, dass die Ab- und Auftauchphasen nicht grundsätzlich durch Fortbewegungsaktivität geprägt sind. Je nach ihrer spezifischen Dichte (in Abhängigkeit zur arttypischen Größe und zum individuellen Ernährungszustand) finden die einzelnen Arten auf einer bestimmten Tiefe ihren Kompensationspunkt, bei dem sie einen neutralen Auftrieb erfahren. Oberhalb dieses Punktes ist ihr Auftrieb positiv. Sie müssen beim Abtauchen dagegen anschwimmen bzw. können sich beim Auftauchen passiv an die Oberfläche treiben lassen. Unterhalb des Kompensationspunktes können sie durch den negativen Auftrieb in die Tiefe driften, müssen dafür aber beim Auftauchen gegen den Abtrieb anschwimmen. Der energetische Vorteil des Driftens läge in der Sauerstoffersparnis, die in einer längeren Dauer der Bodenphase und damit einem erhöhten Jagdeinsatz resultieren würde (Watts *et al.* 1998; Williams *et al.* 2000).

Videoaufzeichnungen haben in der oben genannten Untersuchung gezeigt, dass die einzelnen Tiere diese Möglichkeit tatsächlich nutzen und ihre Schwimmaktivität zeitweise völlig einstellen. Da der Kompensationspunkt für die tieftauchenden Arten wie Weddell-Robben und See-Elephanten (300 – 500m innerhalb der Untersuchung) schon bei 80m Tiefe lag, kam dem passiven Abdriften in die Tiefe eine höhere Bedeutung zu, als dem passiven Auftreiben. Die Dauer der passiven Driftphasen betrug bis zu 6 Minuten (Williams *et al.* 2000). Die dabei erreichten Geschwindigkeiten (im Schnitt 1.1 m/s) lagen leicht oberhalb der aktiven Auftauchgeschwindigkeit von 1.0 m/s, was sich in leicht rechtslastigen Tauchprofilformen äußert.

Dass der individuelle Auftrieb eines Tieres sich auch deutlicher in dessen Tauchprofilen niederschlagen kann, zeigten Webbs *et al.* (1998) durch Auftriebsexperimente an Nördlichen See-Elephanten vor Kalifornien. Sie wiesen für diese Robben eine negative Korrelation zwischen Auftrieb und Abtauchrate nach (je geringer der Auftrieb desto höher die Abtauchrate und umgekehrt). Zwischen Auftrieb und Auftauchrate bestand dagegen keine Korrelation.

Ihre Erklärung für dieses Phänomen lautet, dass die Robben einen geringeren Auftrieb zum Abdriften in die Tiefe nutzen (wobei die Abtauchgeschwindigkeit unabhängig vom individuellen Auftrieb bei allen untersuchten Tieren wahrscheinlich durch die Fortbewegungsaktivität erhöht wurde). Die relativ konstante und vom individuellen Auftrieb des einzelnen Tieres unabhängige Auftauchrate führen sie darauf zurück, dass die Geschwindigkeit der aktiven Fortbewegung den schwachen positiven Auftrieb vermutlich kompensiert. Damit führt der auftriebsbedingte Driftfaktor nicht mehr zu nachweisbaren Änderungen im Tauchtiefenprofil bzw. der vertikalen Auftauchgeschwindigkeit.

Für die Seehunde des Wattenmeeres bleiben diese Überlegungen solange spekulativ, bis Videoaufnahmen oder spezielle Messinstrumente (welche Körperbewegungen erfassen können) entsprechende Daten liefern. Aus dem hohen Anteil an linkslastigen (23% aller Tauchgänge) bzw. rechtslastigen (39,4% aller Tauchgänge) Tauchgängen ist jedoch ersichtlich, dass deutliche Unterschiede zwischen Ab- und Auftauchverhalten bestehen.

Die durchschnittlichen Ab- bzw. Auftauchgeschwindigkeiten innerhalb der Beutezüge geben dabei kaum Hinweise auf mögliche Driftsequenzen. Sie differieren nur um 0.02 m/s, wobei die leicht höhere Geschwindigkeit (0.6 m/s) beim Abtauchen erzielt wird. Scheinbar differieren im Fall der links- bzw. rechtslastigen Tauchgänge also die Ab- und Auftauchwinkel.

Mögliche Drifteinflüsse können jedoch auch – wie oben im Fall der Nördlichen See-Elefanten beschrieben – durch bestimmte Umstände maskiert und nicht genau erkannt werden. Williams *et al.* (2000) verzeichneten beispielsweise Tauchgänge mit Driftphasen, bei denen Ab- und Auftauchrate bzw. –schenkel identisch sind. Theoretisch sind Driftphasen trotz der nur geringen Tauchtiefen der Nordsee-Seehunde (bis 36 m) denkbar. Bisher existieren zwar keine Untersuchungen hinsichtlich des ungefähren Kompensationspunktes für Seehunde, doch hatte eine 390 kg schwere Weddell-Robbe schon bei 80 m ihre erste Abdriftphase (Williams *et al.* 2000). Die untersuchten Seehunde wogen zwischen 40 kg und 74 kg, so dass ihr Kompensationspunkt in der Wassersäule deutlich höher liegen dürfte.

LeBoeuf *et al.* (1992) konnten speziell für Transittauchgänge von See-Elefanten zeigen, dass Driftphasen insbesondere innerhalb serieller V-Tauchgänge eine energiesparende Funktion haben. Demnach können Robben bei leicht negativem Auftrieb in die Tiefe hinabgleiten und dabei 50% und mehr der horizontalen Schwimmdistanz (siehe dazu auch Abb. 61, S.107) mit geringerem Aufwand zurücklegen. Die Auftauchphase des einzelnen Tauchganges würde dann zwar kurzzeitig mehr Energie benötigen und die tatsächliche Wegstrecke würde sich erhöhen, jedoch ist die aktiv geschwommene Distanz viel kürzer als bei horizontalem Tauchen .

Der Vorteil für die Robben bei V-förmig angelegten Transitphasen wird neben möglicher Driftphasen innerhalb des Ab- und Auftauchens auf jeden Fall in der Möglichkeit bestehen, schon während des Transits die freie Wassersäule und den Meeresboden auf Nahrungsobjekte zu überprüfen. Wie viele andere Robbenarten, so zeigen auch Kegelrobben der Nordsee diese Form des Transit-Verhaltens (Thompson *et al.* 1991). Für sie konnte gezeigt werden, dass sich die totale Schwimmdistanz durch die V-Form der Tauchgänge um nur 3-6% erhöht. Selbst ohne die oben beschriebenen möglichen Driftphasen erfahren die Robben kaum einen tauchenergetischen Nachteil, jedoch – bei Antreffen von Beute - einen ernährungsenergetischen Vorteil. Bei Kenntnis der Abtauchzeit, Tauchtiefe und Schwimmgeschwindigkeit lässt sich auch für die Seehunde der vorliegenden Studie überprüfen, inwieweit ihre V-Tauchgänge in der Transitphase ähnlich optimal angelegt sind. Abbildung 61 (S. 107) zeigt schematisch die dieser Überlegung zugrunde liegenden Tauchparameter.

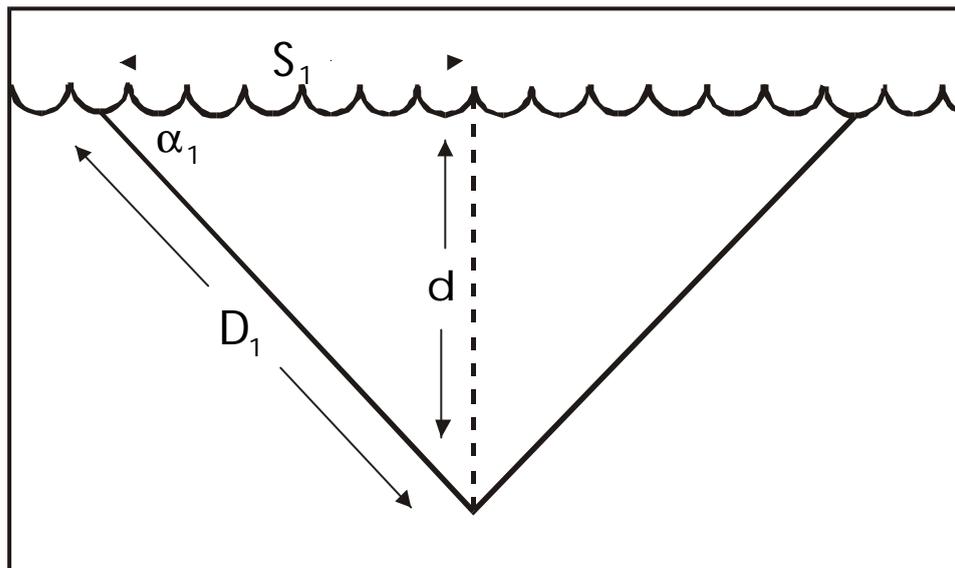


Abb. 61: Tauchprofil-Schema zur Berechnung der horizontalen Schwimmdistanz innerhalb eines V-Tauchganges. S_1 = horizontale Distanz, D_1 = Abtauchstrecke, d = Tiefe, α = Abtauchwinkel.

Die beim Abtauchen zurückgelegte Strecke D_1 ergibt sich aus:

$$\textcircled{1} \quad D_1 = T_{\downarrow} \times V$$

mit T_{\downarrow} = Abtauchdauer, V = Schwimmggeschwindigkeit

Mit D_1 berechnet sich der Abtauchwinkel (α_1) nach:

$$\textcircled{2} \quad \sin \alpha_1 = \text{Tiefe } d/D_1 \Rightarrow \alpha_1 = \arcsin d/D_1$$

Die zurückgelegte horizontale Distanz ergibt sich dann aus:

$$\textcircled{3} \quad S_1 = D_1 \times \cos \alpha_1 \quad \text{so daß} \quad S_1 = D_1 [\cos(\arcsin d / D_1)]$$

Aus 3000 ausgewählten V-Tauchgängen der Transitphasen wurde die durchschnittliche Abtauchdauer (s) und die durchschnittliche Tiefe ermittelt: \emptyset Abtauchdauer = 49.4 s; \emptyset Tauchtiefe = 15.6 m.

Die Geschwindigkeit wurde auf der Grundlage der eigenen Ergebnisse und vor allem der Studie von Lesage *et al.* (1999) mit 1 m/s angesetzt, was einem mittleren Bereich der durchschnittlichen Tauchgeschwindigkeit für Seehunde entspricht (siehe u. a. Lesage *et al.* 1999; Thompson *et al.* 1993 sowie auch Diskussion zur Schwimmggeschwindigkeit, S. 133). Dann ergibt sich:

$$D_1 = 49.4 \times 1 = 49.4 \text{ m}$$

$$\sin \alpha_1 = 15.6 \text{ m} / 49.4 = 0.316 \Rightarrow \alpha_1 = 18.41$$

$$S1 = 49.4 \text{ m} \times \cos 18.41 = 46.87 \text{ m}$$

Die Differenz zwischen der beim Abtauchen zurückgelegten Strecke von 49.4 m und der horizontalen Distanz beträgt 2.53 m. Damit ist die absolute Schwimmdistanz durch den V-Tauchgang um nur 5.1% gestiegen. Dieser Wert entspricht den oben dargestellten Ergebnissen von Thompson *et al.* (1991) und zeigt, dass auch die Seehunde der Nordsee die Transitphasen zu und von ihren primären Jagdgründen zur Überprüfung der Wegstrecke auf potentielle Beuteobjekte nutzen können, ohne einen signifikanten energetischen Mehraufwand erfahren zu müssen.

Ob die Seehunde während der Ab- bzw. Auftauchphasen der V-Tauchgänge tatsächlich auf Beute gestoßen sind, lässt sich nur schwer nachweisen. Leider existieren auch aus anderen Untersuchungen an Robben keine gesicherten Aufzeichnungen darüber, wie sich Beutezugriffe und Jagdattacken in der grafischen Darstellung ihrer Tauchprofile niederschlagen. Aus der Kenntnis der theoretischen Grundmuster der einzelnen Tauchgangklassen kann man jedoch ableiten, dass eine Unterbrechung eines Tauchganges durch Seehund-Beute-Interaktion sich deutlich in den einzelnen Tauchprofilen ausdrücken sollte. Es wären dann keine linearen Ab- bzw. Auftauchschenkel des Tauchprofils zu erwarten, wie sie bei fast allen V-Transit-Tauchgängen verzeichnet wurden. Vielmehr wäre eine kurze Stagnation auf einer bestimmten Tiefe während des Ab- bzw. Auftauchens registriert worden. Auch für andere Robbenarten wie z. B. Südliche See-Elefanten (*Mirounga leonina*) wird angenommen, dass die Auf- und Abtauchphasen während der Beutezüge keine Interaktion mit Beuteorganismen beinhalten (Boyd & Arnborn, 1991).

U-Tauchgänge

Die in ihrer Häufigkeit und seriellen Wiederholung dominierenden U-Tauchgänge stellen ein wichtiges Tauchmerkmal zahlreicher Robbenarten dar, wie z. B. bei Kegelrobben (*Halichoerus grypus*), Südlichen See-Elefanten (*Mirounga leonina*), Nördlichen See-Elefanten (*Mirounga angustirostris*) oder Walrossen (*Odobenus rosmarus*). Für alle diese Arten wird angenommen, dass sich hinter den U-Tauchgängen Jagdtauchgänge verbergen, innerhalb derer die Tiere eine Nahrungs-ressource auf einer relativ fixen Tiefe wiederholt ausbeuten (Boyd & Croxall, 1992; Burns & Castellini, 1998; LeBoeuf *et al.* 1985, 1992; Lesage *et al.* 1999; Schreer & Testa, 1996; Slip *et al.* 1994; Thompson, 1991). Die häufige Uniformität von Tiefenmesswerten über eine lange Serie von U-Tauchgängen (siehe Abb. 33, S. 60) bestätigt auch bei den Wattenmeer-Seehunden eine entsprechende Interpretation. Über 91% ihrer U-Tauchgänge weisen zudem ein Bodenprofil ohne große Variabilität der Tiefenwerte auf. Diese Konstanz und das exakte Einhalten der gleichen Tiefe auch bei nachfolgenden Tauchgängen implizieren, dass benthische Beutesuche und Beutejagd den primären Verhaltenshintergrund darstellen.

Dass U-Tauchgänge in der Regel auf die Nahrungssuche und Beutejagd ausgerichtet sind, lässt sich auch aus den erzielten Ab- und Auftauchgeschwindigkeiten der einzelnen Tauchgänge ableiten. U-Tauchgänge waren bei den Wattenmeer-Seehunden grundsätzlich durch höhere Ab- und Auftauchgeschwindigkeiten ($VVDn = 0.6 \text{ m/s} \pm 0.2$; $VVUp = 0.58 \text{ m/s} \pm 0.2$) gekennzeichnet als V-Tauchgänge ($VVDn = 0.21 \text{ m/s} \pm 0.15$; $VVUp = 0.19 \text{ m/s} \pm 0.14$). Wie noch im Rahmen des Kapitels „Jagdverhalten“ (S. 144) genauer ausgeführt wird, ist anzunehmen, dass die Seehunde aus Gründen der Ernährungseffizienz zügig zu einem Ort mit potentiell oder tatsächlichem Nahrungsvorkommen abtauchen und schnell wieder von dort zur Oberfläche zurückkehren, um die Zeit der Nahrungssuche und -aufnahme am Meeresboden zu maximieren. Diese Abhängigkeit konnte bereits für zahlreiche tauchende Säuger nachgewiesen werden, so z. B. für Weddell-Robben (Qvist *et al.* 1986, zitiert in LeBoeuf *et al.* 1988), Nördliche See-Elefanten, *Mirounga angustirostris*, (LeBoeuf *et al.* 1988, 1991), Buckelwale, *Megaptera novaengliae*, (Dolphin, 1988) und schließlich auch für Seehunde (Lesage *et al.* 1999).

Bei einigen Arten haben U-förmige Tauchgänge auch die Funktion des Ruhens unter Wasser (LeBoeuf *et al.* 1992). Das wird für die Seehunde des Wattenmeeres und der meisten anderen Regionen kaum gelten, da sie im Allgemeinen eine enge räumliche Bindung an ihre Ruheplätze haben (siehe auch Lesage *et al.* 1999; Thompson, 1993).

Das häufig in Gefangenschaftshaltungen zu beobachtende Element des senkrechten Absinkens auf Grund (um dann dort zu ruhen) wird in dieser Hinsicht für die freilebenden Wattenmeer-Seehunde ebenfalls keine verhaltensbiologische Relevanz haben.

Zwar ergäbe sich aus diesem Tauchverhalten ein U-Profil, doch wäre der Tauchgang innerhalb eines Beutezuges von den anderen Tauchgängen unterscheidbar, da die Bodenphase – und damit die Ruhezeit - über der durchschnittlichen Bodenzeit der Jagdtauchgänge liegen würde. Ein solches Verhalten ist weder im Rahmen der vorliegenden Studie vorgekommen noch jemals in einer der TDR-Studien an Seehunden beschrieben worden. Ein solches Ruheverhalten ist auch aufgrund der im Wattenmeer bzw. nahen Nordsee vorherrschenden, zum Teil starken Strömungen sehr unwahrscheinlich, da ein Seehund seine Position ständig korrigieren müsste, um nicht verdriftet zu werden. Die für die Rückkehr zur ursprünglichen Position aufzubringenden energetischen Kosten muss ein Seehund auch theoretisch nicht aufbringen, wenn gut erreichbare und regelmäßig aufgesuchte Ruheplätze vorhanden sind.

Aus den einzelnen U-Tauchtiefenprofilen allein ist zunächst nicht direkt zu erkennen, ob die Tiere während ihrer Beutesuche und Beutejagd eine „sit-and-wait“-Strategie verfolgen, also auf vorbeischwimmende Beute lauern, wie es z. B. für Kegelrobben hinsichtlich ihrer spezifischen Beuteorganismen beschrieben wird (Thompson *et al.* 1993), oder ob sie aktiv das Benthos auf Nahrung absuchen. Stetig fallende oder steigende Tauchtiefen der Bodensegmente eines oder mehrerer aufeinanderfolgender Tauchgänge weisen aber, wie schon erwähnt, darauf hin, dass sie aktiv auf Beutesuche sind. Bei der Besprechung der Beutezüge wird noch genauer erläutert, dass auch die sich bei den Jagdzügen ändernden Temperaturverhältnisse auf aktive Beutesuche und Beutejagd schließen lassen.

Aber auch so lassen die festgestellten Tauchzeiten eine passive Strategie als eher unwahrscheinlich erscheinen. „sit-and-wait“ würde den Seehunden aufgrund der Inaktivität und der damit verbundenen Sauerstoffersparnis einen tauchphysiologischen Vorteil verschaffen, der sich eigentlich in längeren Bodenzeiten bzw. einer längeren Gesamttauchzeit niederschlagen müsste. Die Durchschnittszeiten der nachweisbar aktiven U-Tauchgänge (3.08 min. \pm 0.93) geben aber Werte vor, die bei den übrigen U-Tauchgängen nur im Einzelfall deutlich überschritten wurden. Die Informationen der internen Kompassse liefern schließlich das letzte Indiz dafür, dass auch die Mehrzahl der anderen Jagdtauchgänge (87%) keine Inaktivität während der Bodenphase beinhalteten.

Zwar wurden im Einzelfall immer wieder Bodenphasen mit verringerter oder unterbrochener Kompassaktivität aufgezeichnet, doch hatte dieses Merkmal keine Konsistenz über mehrere Tauchgänge hinweg. Entsprechend scheint für die untersuchten Tiere „sit-and-wait“ keine erfolgreiche Strategie zur Beutejagd darzustellen.

Lesage *et al.* (1999) konnten anhand gemessener Schwimmgeschwindigkeiten für Seehunde des Lorenzstromes in Kanada nachweisen, dass „sit-and-wait“ bei diesen Tieren zwar ebenfalls als Verhaltenselement vorkam, aber auch hier keine beständige Strategie darstellte. Das ist in verhaltensbiologischer Hinsicht verständlich. Zielt die Jagdstrategie der Tiere auf demersale und fleckenhaft verteilte Fische ab, ist die Wahrscheinlichkeit, dass pro Zeiteinheit ausreichend viele Beuteorganismen eine an einem Ort lauernde Robbe passieren doch geringer, als wenn der Seehund aktiv eine größere Fläche absucht. Dies gilt erst recht für mehr oder minder immobile, benthische Organismen.

Erste Belege dafür lieferten Thompson *et al.* (1993) bei norwegischen Seehunden. Diese schwammen während der Nahrungssuche fortwährend mit ihrer MTC-Geschwindigkeit (MCT = **M**inimum **C**ost of **T**ransport). Diese Geschwindigkeit bezeichnet die für ein sich fortbewegendes Tier effizienteste Geschwindigkeit, bei der eine gegebene Strecke mit minimalem Energieaufwand zurückgelegt werden kann. Die Beute der norwegischen Seehunde bestand dabei zum größten Teil aus Plattfischen und anderen benthischen, vornehmlich sedentären Organismen, für die Thompson *et al.* als optimale und effizienteste Jagdstrategie die aktive Suche mit MCT-Geschwindigkeit nachweisen konnten. Erste Videoaufzeichnungen von nahrungssuchenden Mönchsrobben (Parrish *et al.* 2000) und Seehunden (unveröffentlicht, 13th Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals, Hawaii) bestätigen schließlich, dass die Beutesuche der meisten phociden Robben in der Regel tatsächlich ein aktiver Vorgang ist.

W-Tauchgänge

Eine dritte Form der Tauchgangklassen stellen die W-Tauchgänge dar. Sie beschreiben zunächst keine zwingende W-Form sondern bezeichnen vielmehr in ihrer Tauchtiefe und ihrem Tauchmuster sehr variable Tauchgänge. Bei den untersuchten Seehunden betragen die Tauchtiefen der W-Tauchgänge zwischen zwei und zehn Metern. Innerhalb eines Tauchgangs kam es dabei zum häufigen Wechsel der Tauchtiefe.

Grundsätzlich sind W-Tauchgänge Ausdruck eines relativ ungerichteten Tauchverhaltens. Sie treten bei sozialer Interaktion in gleichem Maße auf, wie bei kurzem Verlassen der Haulout-Plätze, als Unterbrechung von Beutezügen sowie bei pelagischer Jagdaktivität (Egushi *et al.*, 1998; LeBeouf *et al.*, 1991; Lesage *et al.* 1999, Thompson *et al.*, 1991). Im letzteren Fall sind die W-Tauchgänge häufig in eine unregelmäßige Folge von U- und V-Tauchgängen eingebunden. Die geringe und stetig wechselnde Tiefe der aufeinanderfolgenden Tauchgänge impliziert dabei, dass sie keine benthischen Tauchgänge sind, sondern in der freien Wassersäule stattfinden. Soziale Interaktion mit Artgenossen hat ebenso wie das störungsbedingte Verlassen einer Sandbank keine definierte Tauchtiefe zum Ziel, was sich ebenfalls in W-Profilen äußern kann.

Bezeichnend für die Seehunde des Wattenmeeres ist, dass im Rahmen ihrer Beutezüge nur sehr wenige Phasen derartiger Tauchaktivität existieren. Sie können dann entweder als Erholungs- bzw. Orientierungsphase gewertet werden, nachdem ein Seehund z. B. über mehrere Stunden über 80% seiner Zeit in größeren Tiefen verbracht hat. Für eine Erholungsfunktion könnte sprechen, dass die einzelnen Tauchgänge relativ oberflächennah stattfanden (bis ca. 8m) und auch nur sehr kurz gehalten waren (bis etwa 1 Minute). Der Seehund hätte dann nicht innerhalb der einzelnen Tauchgänge sondern während einer ganzen derart gestalteten Tauchphase die Möglichkeit der Regeneration gehabt.

In ihrer Form unstete W-Tauchgänge können aber auch auf eine zufällige Interaktion mit pelagischen Beuteorganismen zurückgehen. Insbesondere für die sich ausschließlich von Krill ernährende Krabbenfresserrobbe (*Lobodon carcinophagus*) spiegeln W-Bodenprofile ihrer Ernährungstauchgänge die pelagische Form von Jagdverhalten wider (Bengtson & Stewart, 1992). Niemals aber zeigten die Nordsee-Seehunde ausgeprägt pelagisches Jagdverhalten. Benthosassoziierte U-Tauchgänge stellten die primäre Jagdform dar, die beutezugübergreifend verfolgt wurde.

Dass W-Tauchgänge bezogen auf das Gesamtverhalten doch einen relativ hohen prozentualen Anteil (18%) in der Tauchklassenverteilung haben, ist auf das ungerichtete Tauchverhalten im Wattenmeer zurückzuführen. Das dortige Tauchverhalten weist fast ausschließlich V- und W-Tauchgänge auf, wobei die W-Tauchgänge mit 58% Anteil dominieren. Durch ihre sehr kurzen Tauchzeiten (30 Sekunden bis zu einer Minute) können z. B. in einer Stunde schon 60 und mehr Tauchgänge stattfinden, während im gleichen Zeitrahmen nur 15 – 20 U-Tauchgänge (mit einer durchschnittlichen Länge von 3 – 4 Minuten) möglich sind. Dieser Umstand erhöht den zahlenmäßigen Anteil an W-Tauchgängen an den Gesamttauchgängen, verzerrt aber ihre tatsächlich eher untergeordnete Bedeutung.

4.2.3 Tauchphysiologie

Sind die beschriebenen Grundmuster des Tauchverhaltens typischerweise auf alle Individuen der Art *Phoca vitulina* und sogar auf alle Vertreter der Pinnipedia übertragbar, gilt dies nicht für die kennzeichnenden tauchphysiologischen Parameter (Asaga *et al.* 1994; Bjorge *et al.*, 1995; Fedak *et al.* 1993; LeBoeuf *et al.* 1985; 1986; Lesage *et al.* 1999). Die schon dargestellten Kenngrößen wie Tauchdauer etc. sind Variablen, die sich aus der individuellen Konstitution des Tieres, seinen Jagdstrategien, seinen Beutepräferenzen, den regionalen Gegebenheiten sowie verschiedenen Umweltbedingungen ergeben. Seehunde unterscheiden sich von anderen Robbenarten durch eine stark ausgeprägte intraspezifische Vielfalt, was Morphologie, Physiologie und Verhalten betrifft (Reeves *et al.* 1992, Riedmann 1990). Damit sind Gesamtergebnisse immer auch im Kontext mit den Einzelergebnissen zu betrachten. Bisherige Untersuchungen an Seehunden (Craig & Pasche, 1980; Egushi, 1998; Fedak *et al.* 1985; Frost *et al.* 1995, 1995a; Härkönen 1987; Lesage *et al.* 1999; Norris, 1990; Oxman, 1996; Stewart *et al.* 1989) lieferten in der Regel nur eine zusammenfassende Darstellung der Ergebnisse. Für eine differenziertere Betrachtung und Diskussion werden im Folgenden aber auch die Ergebnisse einzelner Seehunde dargestellt und zum Gesamtergebnis in Bezug gesetzt.

4.2.3.1 Physiologische Adaptionen

4.2.3.1.1 Tauchantwort

Tauchende Robben verfügen über eine Vielzahl physiologischer und morphologischer Anpassungen hinsichtlich ihres Lebens im und unter Wasser. Das Abtauchen kann dabei zu einer dramatischen Reaktion des gesamten Stoffwechsels und Kreislaufes eines Tieres führen. Dazu gehört vor allem eine extreme Bradykardie sowie auch eine ausgeprägte periphere Vasokonstriktion (Butler & Jones, 1982; Butler, 1987; Elsner & Gooden, 1982, 1988; Scholander, 1940). Die Herzschlagrate kann im Rahmen der Bradykardie bis auf 6 – 8 Schläge pro Minute abfallen. Eine während der Tauchphasen derart ausgeprägte Bradykardie ist eine physiologische Anpassung, die auch Indikator für die anderen Bestandteile der als „Tauchantwort“ benannten Reaktion auf das Abtauchen sein kann, wie zum Beispiel eines grundsätzlich reduzierten Herzausstoßes (Ponganis *et al.* 1990), einem aufgrund der peripheren Vasokonstriktion reduzierten Blutfluss und einem möglichen Hypometabolismus (Hochachka, 1988).

Die periphere Vasokonstriktion selbst bezeichnet das Abschotten aller nicht überlebenswichtiger Organe von der direkten Blutversorgung bis auf das Herz und das Gehirn. Dieser Komplex physiologischer Adaptionen wird generell als „klassische Tauchantwort“ bezeichnet (u.a. Burggren, 1987; Butler, 1987). Im Rahmen der Diskussion der Stoffwechseleinflüsse auf das Tauchen (Abschnitt 4.2.3.6, S. 129) wird aber noch ausgeführt werden, dass die Tauchantwort aufgrund anderer Einflüsse nicht immer in voller Stärke zum Ausdruck kommt. In vollem Umfang wird sie zumeist als letztmögliche Schutzantwort auf Stress-Situationen oder Extremtauchgänge gegeben. Dazu gehört beispielsweise ein verhinderter Zugang zur Oberfläche, wie er bei unter Eis tauchenden Robben vorkommen kann (Kooyman & Campbell, 1973) oder aber auch Unterwasserkämpfe, Feindvermeidung bzw. Angstsituationen (Fedak *et al.* 1988). Einzelne Bestandteile der Tauchantwort werden auch adaptiv auf bestimmte Situationen hin geändert, haben also keinen sogenannten Festwert. So steht z. B. das Ausmaß der Bradykardie tauchender Kegelrobben in direkter Abhängigkeit zur Dauer einzelner Tauchgänge (Thompson & Fedak, 1992).

Als gegenläufige Antwort zur Bradykardie zeigen die Robben in ihren Oberflächenpausen dann eine kurzzeitige aber ausgeprägte Tachykardie, wodurch die Sauerstoffaufnahme erhöht und damit die Zeit an der Oberfläche verkürzt werden kann (Fedak *et al.* 1987). Gleichzeitig steigt auch die Ventilationsrate, also der Austausch von Kohlendioxid gegen Sauerstoff während der Oberflächenpausen (Craig & Pasche, 1980).

Eine der maßgeblichsten evolutionären Anpassungen an ein Leben unter Wasser ist das bei tauchenden Säugern stark erhöhte venöse Blutvolumen, das eine entsprechend höhere Sauerstoffspeicherkapazität bedingt (Elsner & Gooden, 1983).

Phocidae Robben verfügen schließlich - gerade im Vergleich zu den Otariiden - über eine grundsätzlich höhere Konzentration an Hämoglobin sowie eine höhere Konzentration an Myoglobin, was ihnen längere und tiefere Tauchgänge im aeroben Bereich ermöglicht (Kooyman, 1989; Reed *et al.* 1994; Snyder, 1983). Der Hämatokritwert (HTC) für Seehunde liegt beispielsweise mit 55 – 60% sehr hoch (zum Vergleich: Seelöwen-HTC = 48%, Grauwal-HTC = 40 – 45%, menschlicher HTC = 41 – 46%). Darüber hinaus haben die Vertreter der Phocidae einen grundsätzlich niedrigeren Tauchstoffwechsel, was teilweise auf die geringeren Tauchgeschwindigkeiten zurückzuführen ist und was ihre Tauchkapazität nochmals erhöht.

4.2.3.1.2 Umgebungsdruck

Ein Umweltfaktor, mit dem jedes tauchende Tier umgehen muss, ist der hydrostatische Druck des Wassers. Mit jeder Tiefenzunahme von 10 m steigt der Umgebungsdruck um 1 bar. Sind für phocide Robben schon Tauchtiefen von über 1600 m (Delong & Stewart, 1991) und für Seehunde von über 500 m (Egushi, 1998) nachgewiesen, sind die in der vorliegenden Arbeit untersuchten Seehunde relativ moderaten Tauchtiefen von bis zu 36m ausgesetzt gewesen. Damit lag der maximal erfahrene Druck bei etwa 4.6 bar. Trotzdem müssen die Seehunde gerade bezogen auf ihre langen Unterwasserzeiten spezielle Anpassungen an diesen Faktor zeigen. Mögliche Komplikationen hinsichtlich des Druckes bestehen vor allem in Form der Dekompressionskrankheit, einer Stickstoffnarkose und mechanischer Effekte des Drucks auf gasgefüllte Räume (u. a. Schreer & Kovacs, 1997).

Der Gefahr einer Dekompressionskrankheit entgehen viele tauchende Säuger, so auch die Seehunde, auf eine besondere Art. Sie atmen vor dem Abtauchen aus, wodurch sie die Menge des sich im Körper befindenden, freien Gasvolumens reduzieren. Ein verbleibender, minimaler Rest an Atemgasen wird durch Kompression des Brustraumes in respiratorisch nicht tätige Bereiche der Lunge gedrängt (Scholander, 1940). Partialgase wie zum Beispiel Stickstoff können sich dadurch unter Druck nicht mehr im Blut lösen und perlen entsprechend bei schnellem Aufstieg und damit verbundenen Druckabfall nicht mehr aus. Die Gefahr lebensbedrohlicher Embolien (Caisson- bzw. Dekompressionskrankheit) wird dadurch vermieden. Ebenso wird die N₂-Spannung im arteriellen Blut gering gehalten und das Risiko einer Stickstoffnarkose umgangen.

Der Thorax der Robben gibt darüber hinaus ebenso wie die Lunge bei steigendem Druck ungehindert nach (Kooyman, 1987, 1988). Das kann bei entsprechendem Druck bis zu einer vollständigen Atelektase führen. Bei experimentellen Untersuchungen an Weddell-Robben wurde ein vollständiger Lungenkollaps ab Tiefen von zwischen 160m und 170m festgestellt (Kooyman *et al.* 1970). Spätere „in vivo“ Untersuchungen ergaben für Weddell-Robben im Freiland jedoch schon Kollaps-Tiefen von 25 – 50m (Falke *et al.* 1985). Die dann für Seehunde und Seelöwen experimentell festgestellte 70%ige pulmonare Kompression bei 100m Tiefe (Kooyman & Siniff, 1982) könnte im Freiland auch schon früher erreicht werden. Entsprechend ist auch für die Wattenmeer-Seehunde ein vollständiger Kollaps während ihrer Tieftauchgänge (unter 20 m) denkbar.

Diese Atelektase verhindert wahrscheinlich die Gefahr, dem sogenannten Flachwasser-Blackout (Shallow Water Blackout = SWB) zu erliegen. Der SWB passiert zumeist im Fall einer Gehirn-Anoxie als Folge einer hohen Gasaustauschrate zwischen Lunge und Blut in der Tiefe (Kooyman, 1989). Mit zunehmender Tiefe führt der steigende Umgebungsdruck zu einem erhöhten Sauerstoff-Partialdruck in der Lunge. Wird dann nicht durch mechanische Kompression und physiologische Mechanismen die Gasaustauschrate zwischen Lunge und Blut reduziert, führt der hohe O_2 -Druck in der Lunge zu einer schnellen O_2 -Diffusion ins Blut und erhöht damit den arteriellen P_{O_2} . Der Lungen- P_{O_2} sinkt daraufhin in der Tiefe auf sehr niedrige Werte ab.

Kehrt das tauchende Tier dann in kurzer Zeit (2-3 Min.) wieder an die Oberfläche zurück, führt die schnelle Expansion der Lunge zu äußerst niedrigen P_{O_2} -Werten. Die Werte lägen tiefer als der P_{O_2} des zurückkehrenden venösen Blutes, und eine O_2 -Diffusion in Richtung Lunge wäre die Folge. Als Konsequenz läge auch der arterielle P_{O_2} unterhalb eines tolerierbaren Wertes und es käme zu einer vorübergehenden Anoxie. Ist jedoch innerhalb der Lunge kein bzw. nur ein äußerst geringes Gasvolumen vorhanden, kann der beschriebene Prozess in der dargestellten Form nicht ablaufen.

4.2.3.1.3 Orientierung

Hinsichtlich ihrer Tauchtiefen von bis zu 36m und vor allem der Jagdaktivität in der Nacht stellt sich für die untersuchten Seehunde des Wattenmeeres die Frage, auf welche Weise sie ihre Beute orten können. Bei mond heller Nacht und klarem Wasser kann ein Seehund noch in 360 m Tiefe ein bewegtes Objekt entdecken (Wartzok, zitiert in Schusterman, 1981). Was aber ist bei bedecktem Himmel (wie er im Zusammenhang mit Niederschlägen und Gewittern insbesondere im Untersuchungszeitraum 1998 auftrat) und möglicher Sedimenttrübung? Lange Zeit wurde für Robben der Sehsinn als primärer Orientierungs- und Beutedetektionssinn diskutiert (Kooyman, 1975; Renouf, 1989; Riedmann, 1990). Eine äußerst sensitive Retina ermöglicht es den phociden und otariiden Robben, dass sie selbst geringste Lichtstärken noch ausnutzen können. Ein wie bei Katzenartigen gut entwickeltes *tapetum lucidum* schickt das einfallende Licht ein zweites Mal durch die rezeptiven Elemente des Auges (Lavigne *et al.* 1977).

Der Umstand, dass aber auch völlig blinde Robben überlebensfähig sind (Harvey, persönl. Kommunikation; eigene Beobachtungen), weist auf einen zweiten gut funktionierenden Orientierungs- und Beuteortungssinn hin, der auch bei Ausfall des visuellen Sinnes (z. B. bei totaler Dunkelheit) funktioniert. Dabei handelt es sich um die Vibrissen der Robben, die als vibrotaktile Sensoren geringste Strömungen und Strömungsdifferenzen wahrnehmen können. Die weitreichendste Untersuchung der Leistungsfähigkeit dieses Sinnesorgans stammt von Dehnhardt *et al.* (1998). Sie konnten nachweisen, dass die Sinneshaare des Seehundes eine Art hydrodynamisches Rezeptionssystem darstellen, das in seiner Sensitivität auch auf die Frequenzen beutegenerierter Wasserbewegungen eingestellt ist. Im experimentellen Laborversuch war ein Seehund in der Lage, Strömungsgeschwindigkeiten von unter $245 \mu\text{m s}^{-1}$ wahrzunehmen, was einige Größenordnungen unterhalb der durch einen ca. 22cm großen Fisch generierten Wasserbewegungen lag.

Die Vibrissen geben dem Seehund darüber hinaus auch Auskunft über die Eigengeschwindigkeit sowie (bedingt durch spezifische Strömungsrichtungen und -änderungen) die Unterwassertopographie (Hyvarinen, 1987; Renouf, 1989; Sonafrank *et al.* 1982).

Entsprechend dieser beschriebenen Sinnesaustattung und -leistungen werden die Seehunde der Nordsee zu jeder Tageszeit und auf jeder Tauchtiefe über ein hohes Maß an Orientierungsfähigkeit verfügen.

4.2.3.2 Tauchdauer

Die durchschnittlichen Tauchzeiten der Seehunde waren insbesondere während ihrer Beutezüge relativ konstant und lagen, wie schon angesprochen, vornehmlich zwischen drei und vier Minuten (über 60% am Gesamttauchverhalten). Doch auch bei den geringeren Tauchdauern waren die Tauchgänge innerhalb der einzelnen Beutezüge über Stunden von konsistenter Länge. Zwischen aufeinanderfolgenden Tauchgängen bestand zumeist kaum eine Variabilität in ihrer zeitlichen Länge. Dieses Ergebnis lässt vermuten, dass nach Ergreifen eines Beuteobjektes der Tauchgang offensichtlich nicht abgebrochen, sondern die Beute noch unter Wasser verspeist wurde (siehe auch Parrish *et al.* 2000). Anderenfalls wäre eine deutlich höhere und sehr kleinskalige Variabilität der durchschnittlichen Tauchzeiten und des gesamten Tauchmusters zu erwarten gewesen (Bengtson & Stewart, 1992; Thompson *et al.* 1991; Tollit *et al.* 1997, 1998). Untersuchungen an Seehunden anderer Regionen bestätigen dieses Ergebnis (Egushi, 1998; Lesage, 1999; Orthmann, 1995).

Trotz der topographisch bedingten, geringen Tauchtiefen von im Schnitt 15 – 35m korrelierte die Tauchdauer positiv mit der Tauchtiefe, ein Umstand, der auch für kanadische Seehunde (Lésage *et al.* 1999) und andere flachtauchende Robbenarten wie z. B. antarktische Pelzrobber beschrieben wurde (Boyd *et al.* 1994). Wie später noch genauer erläutert wird, bestimmen unter anderem die Ab- und Auftauchphasen zu bzw. von den Beuteorten die Gesamtlänge eines Tauchganges. Legt man zugrunde, dass neben diesem Punkt auch physiologische Faktoren die beschriebene positive Korrelation bestimmen (Kooyman, 1968, 1969, 1986a,b,c,d,1983; Campagna *et al.* 1996; LeBoeuf *et al.* 1985, 1988), ergibt sich ein scheinbarer Widerspruch. Die Abhängigkeit zwischen Tauchtiefe und Tauchzeit könnte zunächst implizieren, dass die Jagdtauchgänge in ihrer Dauer auch physiologisch limitiert sind (siehe zu Details u. a. Boyd *et al.* 1994). Doch gibt es auf der Grundlage der Daten der vorliegenden Arbeit keinen Hinweis auf das Erreichen bzw. Überschreiten physischer bzw. tauchphysiologischer Grenzen (z. B. der Aeroben Tauchgrenze, ATG).

Im Rahmen dieser Studie war deshalb von besonderem Interesse, ob und in welcher Form gerade die topographische Limitierung in der Nordsee in Wechselwirkung zur Dauer der einzelnen Tauchgänge steht.

Untersuchungen an Robben anderer Regionen haben zunächst gezeigt, dass die Tauchdauer aufgrund der längeren Ab- und Auftauchphasen grundsätzlich mit der Tauchtiefe korreliert, und somit das Aufsuchen größere Tiefe zu längeren Tauchzeiten führt (Bengtson & Stewart, 1992; Gentry *et al.* 1986a; Boyd *et al.* 1997; Crocker *et al.* 1997; Hindell & Lea, 1998; Kooyman, 1981a; LeBoeuf *et al.* 1985, 1986; Lesage *et al.* 1999; Moss & Castellini, 1996; Thompson, 1993). Beuteobjekte in tieferen Wasserschichten oder auf tieferliegenden Meeresböden fordern damit die tauchphysiologische Kapazität der Robben in höherem Maße, als es bei flachtauchenden Robben der Fall ist. Robben im Flachwasserbereich könnten also den für die geringeren Ab- und Auftauchstrecken existierenden Zeitvorteil an anderer Stelle ihres Aktivitätsbudgets investieren.

Die Frage, ob die Wattenmeer-Seehunde ihre tauchphysiologische Kapazität vielleicht für längere Tauchzeiten bei den einzelnen Tauchgängen nutzen, muss jedoch erstaunlicherweise mit „Nein“ beantwortet werden.

Mit ihren durchschnittlichen Tauchzeiten von 2.4 bis 3.6 Minuten liegen die Seehunde des Wattenmeeres im Vergleich zu anderen Robben und auch Artgenossen vieler anderer Regionen (Bornemann, 1994; Egushi, 1998; Kooyman, 1975; 1981; LeBoeuf *et al.* 1988; Schreer & Testa, 1996) sogar im unteren Bereich der im Durchschnitt erreichten Tauchdauern.

Die hohen Tauchfrequenzen der schleswig-holsteinischen Seehunde vermitteln damit den Eindruck, als ob die Tiere hier zusätzliche und somit unnütze Kosten für das Auf- und Abtauchen aufbringen, anstatt mehr Zeit unter Wasser zur Beutejagd zu verwenden. Fedak *et al.* (1985, 1987) stellten für Seehunde der Orkney-Inseln fest, dass auch sie im Vergleich zu ihren theoretischen physiologischen Kapazitäten und insbesondere hinsichtlich ihrer aeroben Tauchgrenzen erstaunlich kurze Tauchgänge unternehmen (zwischen zwei und drei Minuten).

Die Antwort auf dieses scheinbare Paradoxon ist nicht in einer Ursache allein zu finden. Einen ersten, theoretischen Ansatz für eine Klärung liefert ein Verhaltensmodell für Robben, die in einer Umgebung mit fleckhaft verteiltem Beutevorkommen auf Nahrungssuche gehen (Thompson & Fedak, 2000). Demnach könnte einer der Gründe für das frühzeitige Verlassen eines potentiellen Nahrungspatches – also noch vor Erreichen der aeroben Tauchgrenze – in einer optimierten Ernährungseffizienz liegen. Dabei spielt die Fähigkeit des Seehundes, die Qualität und Ergiebigkeit der Nahrungsressource einzuschätzen, eine wichtige Rolle. Thompson & Fedak konnten in einer Simulation zeigen, dass der rechtzeitige Abbruch eines Tauchganges für das einzelne Tier jedes Mal dann einen energetischen Nettogewinn bedeutet, sollte sich der Nahrungspatch schon zu Beginn des Tauchganges als nicht sehr ergiebig erweisen. Je geringer dabei die betauchten Tiefen waren, desto kostengünstiger war nach Fedak & Thompson der frühzeitige Abbruch der Tauchgänge, da nicht so viel Energie in die Ab- und Auftauchphasen investiert wird wie bei Tieftauchgängen. Damit wird die Dauer einzelner Tauchgänge nicht nur allein durch den physiologischen Parameter „Sauerstoffverbrauch“ bestimmt, sondern auch durch energetische Kosten-Gewinn-Abwägungen.

In welchem Maße physiologische Kapazitäten und Grenzen wirksame und grundlegende Regelwerke des Tauchverhaltens sind, haben zahlreiche Studien belegt (u. a. Boyd *et al.* 1997; Castellini, 1991; Castellini *et al.* 1985, 1992; Fedak & Thompson, 1993; Fedak, 1986; Feren & Elsner, 1979; Hindell & Lea, 1998; Kooyman, 1981b; Moss & Castellini, 1996; Schreer & Kovacs, 1991; Thompson *et al.* 1993; Webb *et al.* 1998).

Bei der Beantwortung des oben genannten scheinbaren Paradoxons auf physiologischer Grundlage wird aber die alleinige Betrachtung einzelner Tauchparameter kaum zu aussagekräftigen Erkenntnissen führen. Von viel größerer Bedeutung ist die tauchphysiologische Gesamtleistung. Und hier heben sich die Wattenmeer-Seehunde deutlich durch ihre langen Beutezüge ab.

Der Punkt „Beutezuglänge“ wird im entsprechenden Kapitel (4.2.4.1, S. 141) noch ausführlicher behandelt werden. Zunächst soll die Frage geklärt werden, in welcher Hinsicht physiologische Parameter einen Einfluss auf die Tauchdauer der Wattenmeer-Seehunde haben und ob die Tiere ihr artspezifisches Tauchpotential scheinbar wirklich nicht ausnutzen.

4.2.3.3 „Marginal Value Theorem“

Der erste Ansatz zur Beantwortung dieser Frage ist theoretischer Art und stützt sich auf ein Verhaltensmodell zur Atmung tauchender Säuger (Kramer, 1988). Für ein grundlegendes Verständnis der Materie soll dieses Modell - wie schon in Orthmann, 1995 dargestellt - kurz erläutert werden.

Kramers Betrachtung gründet sich auf das sogenannte "Marginal value theorem" von Charnov (1976). Das Modell untersucht primär die Beziehung zwischen Tauchtiefe und Oberflächenzeit. Da Tauchtiefe und Oberflächenzeit aber wie bereits erläutert mit der Tauchdauer korreliert sind, resultiert aus dem Modell auch eine Erklärung für die absolute Tauchdauer einzelner Tauchgänge.

Nach Kramer gibt es zu jeder Tauchtiefe eine optimale Sauerstoffmenge, deren Größe unterhalb der maximal speicherbaren Sauerstoffmenge liegt. Würde ein Seehund so lange an der Oberfläche verweilen, bis die maximal speicherbare O_2 -Menge aufgenommen worden wäre, käme dies einer Zeitverschwendung gleich. Während nämlich die Sauerstoffspeicher aufgefüllt werden, erniedrigt sich das Partialdruckgefälle der Atemgase zwischen Lunge und Blut, und die O_2 -Aufnahmerate nimmt stetig ab (Abb. 62). Für einen verbleibenden nur sehr geringen zusätzlichen Sauerstoff-Gewinn müsste der Seehund unverhältnismäßig lange an der Oberfläche verweilen. Dabei hätte er für eine bestimmte Tiefe "nur" die sogenannte optimale O_2 -Menge benötigt, die er in kürzerer Zeit hätte aufnehmen können. Der optimale Sauerstoffspeicher ist also kleiner als der maximale Sauerstoffspeicher (Kramer 1988).

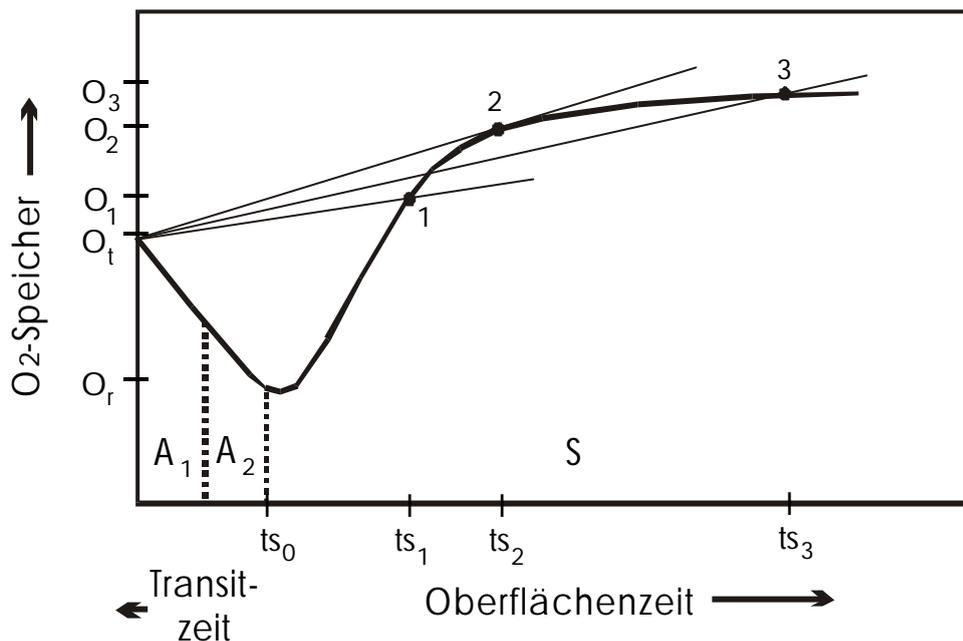


Abbildung 62: Grafisches Modell optimalen Tauchverhaltens (nach Kramer 1988).

Die Abszisse bezeichnet die Zeit, welche für die Sauerstoffaufnahme bzw. den Sauerstoffverbrauch verwendet wird. Darin enthalten sind die Oberflächenzeit (S), die nach Erreichen der Oberfläche am Punkt (ts_0) nach rechts zunimmt, und die Transitzeit, die sich aus Abtauch- (A_1) und Auftauchzeit (A_2) ergibt und links vom Punkt (ts_0) zunimmt.

Die Ordinate bezeichnet die Sauerstoffmenge, die mit der Zeit an der Oberfläche aufgenommen bzw. während des Transits verbraucht wird. O_r ist die Sauerstoffmenge, welche als "Reserve" am Ende eines Tauchganges zur Verfügung steht. O_t setzt sich aus O_r und dem während des Ab- und Auftauchens benötigten Sauerstoff zusammen. O_1 , O_2 und O_3 bezeichnen die Sauerstoffspeicher eines Tieres, das mit O_r an der Oberfläche ankommt und dort für die jeweiligen Zeiten ts_1 , ts_2 und ts_3 verweilt. Die Sauerstoffverbrauchsrate, die Auf- und Abtauchdauer sowie die Sauerstoffaufnahme an der Oberfläche werden als feste Größen betrachtet. Dagegen ist die Oberflächenzeit eine Variable, die der Kontrolle des Tieres unterliegt. Das Ziel ist nun, für jeden Tauchgang die Netto- O_2 -Aufnahme zu optimieren. Dadurch wird prozentual die Zeit maximiert, welche unter Wasser z.B. mit der Jagd verbracht werden kann.

(Nachfolgend ist mit dem Begriff Oberflächentrip die eigentliche Oberflächenzeit + der Transitzeit gemeint). Da die Differenz zwischen O_t und der Sauerstoffaufnahme an der Oberfläche (O_1 , O_2 oder O_3) die Netto- O_2 -Aufnahme eines Oberflächentrips repräsentiert, und die Dauer eines Trips gleich der Oberflächenzeit (ts_1 , ts_2 oder ts_3) plus der Transitzeit ist, zeigen die Steigungen der Geraden zwischen O_t und Punkten auf der Kurve den Netto- O_2 -Gewinn während eines Trips. Die maximale Rate wird bei der Tangente (Gerade 2) erreicht. Längere (Gerade 3) oder kürzere (Gerade 1) Oberflächenzeiten verringern die Netto-Rate.

Das Ziel eines Seehundes ist - entsprechend seiner energetischen Bedürfnisse - das Erreichen einer maximalen Aufenthaltsdauer unter Wasser (Begründung dafür siehe Kapitel „Verhaltens- und Ernährungsökologie“, S. 141). Dies erzielt er durch serielle, kürzere Tauchgänge mit dadurch kurz gehaltenen Oberflächenzeiten und eben nicht durch die Erhöhung der Tauchdauer einzelner Tauchgänge. Serielle Tauchgänge waren kennzeichnendes Merkmal aller untersuchten Beutezüge in der Nordsee.

Aufgrund der zwischen den einzelnen Tauchgängen eingelegten kurzen Oberflächenzeiten sind diese häufigen Tauchgänge ein Zeichen für aerobes Tauchverhalten (Feldkamp *et al.* 1989). Es wird vermutet, dass die Tiere dann nicht im Rahmen einzelner Tauchgänge sondern ganzer Beutezüge ihr tauchphysiologisches Potential ausschöpfen. Nach Kooyman (1985) reichen die Tauchzeiten serieller Tauchgänge sogar an die aerobe Tauchgrenze heran und sind durch diese limitiert.

Es ist schwer abzuschätzen, ob die Seehunde des Wattenmeeres ihre metabolischen Fähigkeiten auf See voll ausschöpfen. Das dem so sein könnte, wird durch eine interessante These von Costa *et al.* (1988) gestützt. Aus dem Umstand, dass weibliche Antarktische Pelzrobben, *Arctocephalus gazella*, auf Ruhezeiten an Land angewiesen sind (sie ruhen nur 5% ihrer Zeit auf See), schlossen sie, dass für diese Robben eine obere Grenze der metabolischen Leistungsfähigkeit existiert und sie - einmal auf See - am Rande des metabolischen Maximums operieren. Nördliche Pelzrobben, *Callorhinus ursinus*, sind dagegen durchschnittlich 17% ihrer Zeit auf See inaktiv, was ihren absoluten Zeitrahmen für die Jagd auf See und damit auch ihre verhaltensbiologische Flexibilität erhöht (Costa *et al.* 1988).

Überträgt man diese Überlegung auf die Art *Phoca vitulina*, die in den meisten Regionen ihres Vorkommens kaum Pausen während der Beutezüge einlegt, könnte dies ebenfalls auf eine obere metabolische Grenze hinweisen, die die Fähigkeit der Seehunde, ihren Jagdeinsatz zu steigern, beschränken könnte. Nach Verlassen der Ruheplätze hätten die Tiere somit keinen zeitlichen Puffer mehr, um ihr Aktivitätsbudget flexibel zu gestalten. Nach Betrachtung des Aktivitätsbudgets der Wattenmeer-Seehunde ist ihre Zeit auf See auch hier eine Zeit fast fortwährender Aktivität. Die bis zu vier Tage andauernden Beutezüge wiesen nur geringe Unterbrechungen auf (0.5 – 1.5 Stunden), die auch nur in Abständen von durchschnittlich sechs bis 14 Stunden eingelegt wurden. Über 89% dieser Jagdunterbrechungen beinhalteten zudem variable V- und W-Tauchgänge bis auf 10m Tiefe, waren damit also keine vollständigen Aktivitätsunterbrechungen. War die Gesamtaktivität von Seehunden - wie beispielsweise in der Monterey Bucht - diurnal deutlich aufgeteilt (reine Nachtaktivität), fanden in den Aktivitätsstunden von maximal 13 Stunden Dauer überhaupt keine Unterbrechungen bzw. Pausen statt (Eguchi, 1998; Orthmann, 1995; Oxman, 1996).

Scheinbar reizen die Seehunde entweder ihre metabolischen Fähigkeiten als artspezifische Veranlagung grundsätzlich aus und sind in Folge auf ihre Ruhezeiten an Land zwingend angewiesen, oder sie gehen auf See gerade mit dem „Wissen“ um die jederzeit verfügbaren Ruheplätze bis an ihre Leistungsgrenzen heran.

4.2.3.4 Oberflächenzeiten

Die durchschnittliche Oberflächenzeit zwischen den Tauchgängen der Beutezüge von 34,3 Sekunden entspricht fast genau den Ergebnissen früher VHF-Studien an Seehunden der Orkney-Inseln (Fedak *et al.* 1988). Dort wurden durchschnittliche Oberflächenzeiten von 36 Sekunden und durchschnittliche Tauchdauern von ca. 3 Minuten festgestellt, was sich erstaunlich mit den entsprechenden Tauchdaten der vorliegenden Arbeit deckt.

Mit Zunahme der Tauchtiefe nimmt bei den untersuchten Seehunden auch die minimale Oberflächenzeit zu. Das geschieht aufgrund der topographischen Limitierung nicht in dem Maße, wie es bei tiefer tauchenden Robben der Fall ist, doch ist diese Abhängigkeit auch bei geringen Tiefen deutlich ausgeprägt.

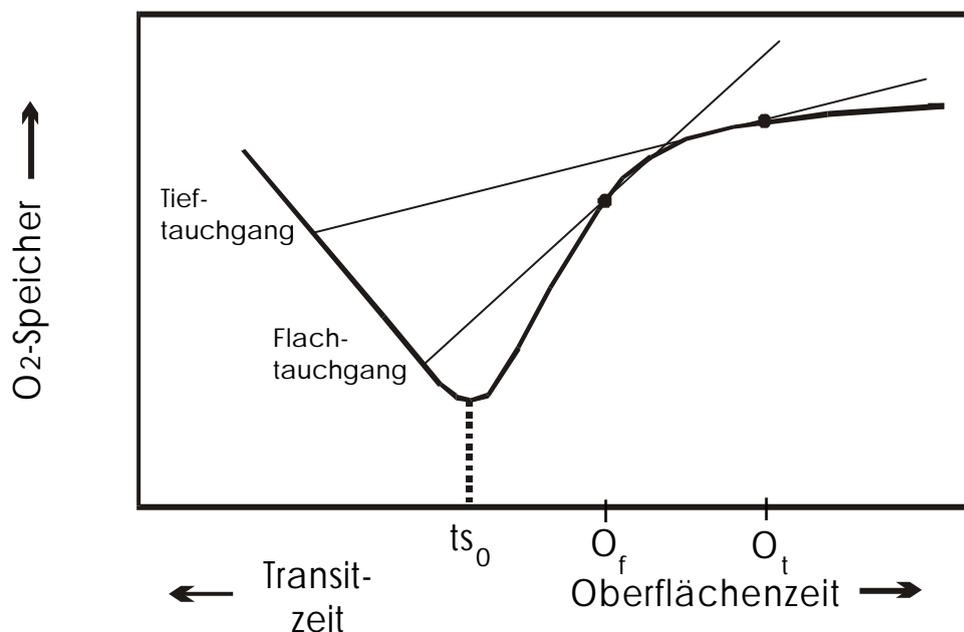


Abb. 63. Zusammenhang zwischen Tauchtiefe und optimaler Oberflächenzeit (nach Kramer).

In flachem Wasser werden die Sauerstoffspeicher durch das Ab- und Auftauchen nur geringfügig angegriffen. Die optimale Oberflächenzeit (O_f) ist relativ kurz. In tiefem Wasser bedingen aber längere Ab- und Auftauchzeiten einen höheren Zeit- und damit auch Sauerstoffeinsatz. Für diese Tauchgänge maximieren erst längere Oberflächenzeiten wieder die Netto-O₂-Aufnahme. Die optimale Oberflächenzeit (O_t) ist vergleichsweise lang.

Abbildung 63 veranschaulicht den Hintergrund für diese Abhängigkeit. Für jede Tauchtiefe existieren entsprechend der modellhaften Betrachtung mehr oder minder optimale Sauerstoffaufnahmemengen. Sie sind nach bestimmten optimalen Oberflächenzeiten erreicht. Damit bestimmen die Tauchtiefen - mit gegebenen Einschränkungen (siehe Kramer 1988) - die optimale Oberflächenzeit.

Da die Tauchtiefen wiederum in Abhängigkeit von der Beute bzw. dem Nahrungsangebot stehen, sind es dann die Beuteverhältnisse, welche einen Einfluss auf die Oberflächenzeiten haben.

Man sollte jedoch für die schleswig-holsteinischen Seehunde weniger die für sie unbedeutendere Tauchtiefe als die Tauchdauer als grundsätzliche Variable ansetzen, die bestimmte Oberflächenzeiten determiniert. Wir können also in der Betrachtung auch die Tauchtiefe durch die Tauchzeit ersetzen. Die maximale Tauchtiefe eines Seehundes hängt schließlich nur indirekt mit dem Sauerstoffhaushalt zusammen, da mit zunehmender Tiefe natürlich primär die Tauchzeit ansteigt, die dann, wie schon beschrieben, direkt mit den physiologischen Kapazitäten eines Tieres korreliert.

In der ausschließlichen Betrachtung der Abhängigkeit zwischen Tauchtiefe bzw. Tauchdauer und Oberflächenzeit zeigt sich letztendlich der Modell-Charakter der obigen Darstellung. Die Sauerstoffversorgung ist zwar einer der wesentlichsten, aber nicht der einzige Faktor, welcher Tauchverhalten limitiert. Bezogen auf die Gesamtaktivität werden dabei verhaltensbiologische und ernährungsenergetische Einflüsse außer Betracht gelassen.

Darüber hinaus wird mit einem solchen Modell ein Tauchgang direkt mit nur einem Oberflächenintervall in Verbindung gebracht. Wie schon in Orthmann (1995) gezeigt, kann aber keine Unterscheidung differenzieren, ob dieses Oberflächenintervall das Posttauchintervall des vorangegangenen oder aber das Prätauchintervall des folgenden Tauchganges ist. Das Oberflächenintervall wird wahrscheinlich eine Mischung aus beidem sein. Bei möglichem Überschreiten der Aeroben Tauchgrenze (siehe Seite 125) innerhalb eines Tauchganges wird in dem Oberflächenintervall - als Posttauchintervall - die Sauerstoffschuld abbezahlt. Im gleichen Intervall muss aber - als Prätauchintervall - schon wieder die Sauerstoffmenge für den folgenden, geplanten Tauchgang aufgenommen werden. Die Suche nach der Abhängigkeit des Tauchverhaltens von verschiedenen Faktoren kann also nur durch die integrative Betrachtung all dieser Faktoren erfolgen.

Ein letzter Faktor, der die Dauer von Oberflächenzeiten beeinflussen kann, ist der Verzehr von unter Wasser gefangener Beute. Hier gibt es allerdings nur für die wenigsten Robbenarten Hinweise darauf, dass sie die Beute mit an die Oberfläche bringen (Riedmann, 1990). Videoaufzeichnungen jagender Mönchsrobben (Parrish *et al.* 2000) und Seehunde (unveröffentlicht, 13th Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals, Hawaii) haben gezeigt, dass die Robben ihre Nahrung grundsätzlich an dem Ort verzehren, an dem sie diese auch gefangen haben.

Das gilt für kleine Beuteorganismen, die innerhalb einer Sekunde verschluckt werden, bis hin zu größeren Tieren, deren Verzehr bis zu 1.5 Minuten dauern kann. Nur in den wenigsten Fällen holten die Robben einzelne, große Beutetiere zum Verzehr an die Oberfläche. Die Uniformität der Oberflächenpausen und Tauchgänge in Zeit und Form weisen für die Wattenmeer-Seehunde darauf hin, dass das Handling ihrer Beute zumeist am Ort des Nahrungsvorkommens stattfindet. Ansonsten wären weitaus variabelere Tauchprofile und Tauch- bzw. Oberflächenzeiten zu erwarten gewesen.

Es ist schließlich bedeutsam, dass die Atempausen an der Oberfläche in der Regel - insbesondere aber innerhalb der Beutezüge - keine Phasen der aktiven Fortbewegung darstellten. Ein sich direkt aus den Tauchprofilen dieser Arbeit ergebendes Indiz dafür ist der häufig zu verzeichnende Anschluss der Tauchtiefe eines Tauchganges an die Tauchtiefe des vorangegangenen Tauchganges. Das einzelne Tier hat also scheinbar während der Oberflächenzeit keine weitere horizontale Distanz zurückgelegt, was auch verhaltensbiologisch Sinn macht, wenn Beutesuche und Beutejagd an den gerade verlassenen Ort wieder anknüpfen sollen. Darüber hinaus ist das Schwimmen an der Oberfläche energetisch auch sehr kostenintensiv, was im Zusammenhang mit der Strömungsdiskussion (S. 176) noch genauer ausgeführt wird.

Schließlich sprechen auch die kurzen Zeiten der Atempausen gegen eine Fortbewegung an der Meeresoberfläche. Schwimmgeschwindigkeitsmessungen an Südlichen See-Elephanten (*Mirounga leonina*) haben auch für diese phociden Robben gezeigt, dass sie während der Atempausen an der Wasseroberfläche keine horizontalen Distanzen zurücklegen (Hindell & Lea, 1997). Gleiches wurde für Kegelrobber (Thompson & Fedak, 1993) und schließlich auch norwegische Seehunde festgestellt (Bjorge *et al.* 1995).

4.2.3.5 Die Aerobe Tauchgrenze „ATG“

Wie bereits angesprochen, stellt die „Aerobe Tauchgrenze“ für jeden marinen Säuger einen wesentlichen tauchphysiologischen Parameter dar. Anhand der ATG kann auch für die untersuchten Seehunde des Wattenmeeres abgeschätzt werden, ob sie im Rahmen ihrer Tauchaktivität physiologische Leistungsgrenzen erreicht oder überschritten haben. Der physiologische Hintergrund ist, dass eine Robbe immer mit einem bestimmten Vorrat an in der Muskulatur gespeicherten Sauerstoff abtaucht, der ihr für eine begrenzte Zeit für die Fortbewegungsaktivität zur Verfügung steht.

Der Punkt, ab welchem dieser Sauerstoffvorrat erschöpft ist, wird als „Aerobe Tauchgrenze“ - kurz „ATG“ – bezeichnet (u. a. Kooyman *et al.* 1980). Oberhalb der ATG kann die Robbe ihre Aktivität unter Wasser nur noch durch anaerobe Energiegewinnung fortsetzen. Das dabei entstehende Stoffwechselprodukt Laktat muss bei einer der folgenden Oberflächenpausen wieder abgebaut werden.

Bei einer starken Überschreitung der ATG innerhalb einzelner, sehr langer Tauchgänge bzw. bei repetitiven Tauchsequenzen mit wiederholter Überschreitung der ATG kann der Laktatabbau an der Wasseroberfläche eine extrem lange Zeit beanspruchen. So benötigten Weddell-Robben nach einem 35-minütigen Tauchgang eine 10-minütige Erholungsphase, während 60-Minuten-Tauchgänge bis zu 2 Stunden der Regeneration zur Folge hatten (Kooyman *et al.* 1980).

Wann eine Robbe ihre ATG erreicht, ist nicht nur situationsbedingt, sondern auch art- und individuenabhängig, insbesondere deshalb, weil die ATG eine Funktion der Körpergröße ist (Kooyman *et al.* 1980, 1983). Theoretische Berechnungen der ATG wurden bereits Ende der Achtziger Jahre - also vor dem verbreiteten Einsatz von Fahrtenschreibern – angestellt. Die dabei ermittelten Tauchdauern, nach denen ein bestimmtes Individuum theoretisch die ATG erreicht haben sollte, reichten von 16-22 Minuten bei Weddell-Robben (Kooyman *et al.* 1983; Ponganis *et al.* 1993) bis hin zu 60-minütigen Tauchgängen bei Südlichen See-Elephanten, die noch als aerob eingestuft wurden (LeBoeuf *et al.* 1988).

Die oben erwähnten langen Regenerationsphasen nach Überschreiten der ATG werden von den Robben nicht zwingend innerhalb einer einzigen Oberflächenpause aufgebracht. Vielmehr können sie ihre eingegangene Sauerstoffschuld im Rahmen mehrerer längerer Oberflächenpausen wieder abzahlen, oder sie „verstecken“ sie innerhalb tauchphysiologisch kostengünstig angelegter, nachfolgender Tauchgänge (Castellini *et al.* 1988). Dabei werden die Oberflächenzeiten nicht signifikant verlängert, dafür jedoch die Tauchzeiten der nachfolgenden Tauchgänge verkürzt, was aber auch nicht in ausgeprägtem Maße erfolgen muss.

Aus diesem Umstand resultiert die analytische Schwierigkeit, Überschreitungen der ATG im Tauchverhalten der Robben genau zu erkennen. Die Korrelation einzelner Oberflächenpausen mit einzelnen Tauchgängen führt zu keinem Ergebnis. Erst die Betrachtung und Analyse mehrerer aufeinanderfolgender Tauchgänge in Kombination mit den dazugehörigen Oberflächenzeiten lässt das Erreichen oder das Überschreiten der ATG erkennen.

In der vorliegenden Studie wurde deshalb über alle Tauchprofile der Beutezüge das gleitende Mittel von immer acht aufeinanderfolgenden Tauchgängen und den dazugehörigen acht Post-Tauchintervallen bestimmt (Abb. 64; Methode nach Horning, 1992). Auf diese Weise lässt sich das verzögerte Begleichen einer zuvor eingegangenen Sauerstoffschuld erkennen.

Die Aerobe Tauchgrenze bei den Seehunden des Wattenmeeres

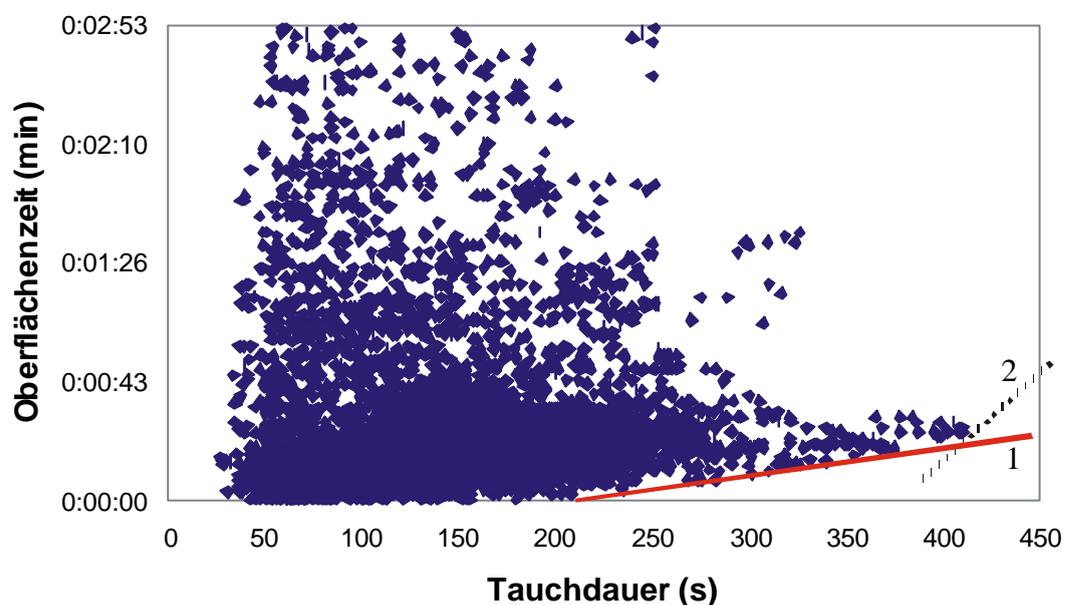


Abb.64 Oberflächenzeit gegen Tauchdauer. Gleitendes Mittel von acht Tauchgängen mit grafischer Darstellung der unteren Grenzen der Oberflächenzeiten

Abbildung 64 zeigt die Auftragung der Oberflächenzeit gegen die Tauchdauer als gleitendes Mittel, wie zuvor beschrieben. Die Grafik verdeutlicht, dass für jede Tauchdauer minimale Oberflächenzeiten bzw. Posttauchintervalle (PTIs) existieren, die vom Seehund nicht unterschritten werden können. Die eingezeichnete Linie 1 verdeutlicht diese untere Grenze. Nach oben (in Richtung Dauer der Oberflächenzeit) ist die Skala theoretisch offen, da der Seehund die Länge der Oberflächenpausen unabhängig von den Erfordernissen der O₂-Aufnahme willkürlich ausdehnen kann. Die Häufung der Datenpunkte oberhalb der Geraden 1 und der leichte Anstieg der Oberflächenzeiten mit zunehmender Tauchdauer zeigt jedoch an, dass die beiden Parameter in gewissem Rahmen positiv miteinander korrelieren. Es ist genau dieser leichte Anstieg der Geraden 1, der auf ein Nichterreichen der ATG hinweist.

Würde ab einem definierten Punkt X die ATG erreicht werden, sollte sich dies nach Boyd & Croxall, 1996 bei allen Robben grundsätzlich in einem deutlichen Anstieg der Oberflächenzeiten niederschlagen. Ab diesem Punkt X bekäme die Gerade 1 einen Knick und man könnte dort die theoretische untere Gerade 2 anlegen, die den unverhältnismäßig starken Anstieg der Oberflächenzeit reflektieren würde. Alle Datenpunkte lägen dann oberhalb der Geraden 2 und hätten eine stärkere Steigung als zuvor. Der Schnittpunkt X stellt in diesem theoretischen Fall die Tauchdauer dar, nach der die Seehunde ihre O₂-Vorräte im Muskel verbraucht hätten und ab welcher sie auf anaerobe Energiegewinnung umstellen.

Eine solche sprunghafte Änderung der Oberflächenzeiten ist in dem Datenmaterial für die Wattenmeer-Seehunde nicht zu beobachten. Demnach bewegen sie sich wohl grundsätzlich im Rahmen ihrer aeroben Kapazitäten. Es ist natürlich durchaus möglich, dass auch Wattenmeer-Seehunde ihre ATG von Fall zu Fall überschritten haben. Man betrachte nur das Tauchmaximum eines der untersuchten Seehunde von knapp 22 Minuten Tauchdauer. Entweder war dieser Tauchgang trotz seiner Länge noch aerob oder das Überschreiten der ATG hatte keine derart tauchenergetische Relevanz, dass es in der Analyse der nachfolgenden Tauchgänge messbar hervorgetreten ist.

Das somit vornehmlich aerobe Tauchverhalten der in dieser Studie untersuchten Robben entspricht der grundsätzlichen Auffassung, dass anaerobe Tauchgänge in der Natur nur sehr selten vorkommen (Kooyman *et al.* 1981). Studien an Seehunden (Scholander *et al.* 1942), Ringelrobben (Lydersen *et al.* 1992), kalifornischen Seelöwen (Feldkamp *et al.* 1983, 1989) und insbesondere Weddell-Robben (Castellini *et al.* 1988; Davis *et al.* 1983; Kooyman *et al.* 1980, 1983, Ponganis *et al.* 1993) haben gezeigt, dass bei nur ca. 3- 8 % aller Tauchgänge die ATG überschritten wurde. Das ist verständlich, da der anaerobe Stoffwechsel - wie schon oben beschrieben - weitaus weniger effizient ist als der aerobe Stoffwechsel (Kooyman *et al.* 1983b, Kooyman, 1986). Er verhindert eines der verhaltensbiologischen Hauptziele tauchender Säuger: die Maximierung der Zeit am Ort ihrer Nahrungsvorkommen.

4.2.3.6 Stoffwechseleinflüsse auf das Tauchverhalten

Auch wenn innerhalb der vorliegenden Studie keine Stoffwechseluntersuchungen durchgeführt wurden, liefert die theoretische Betrachtung spezieller Stoffwechsellaspekte mögliche Erklärungsansätze für einzelne der ermittelten tauchphysiologischen Parameter wie Tauchdauer oder Oberflächenzeiten.

Meeressäuger haben die Möglichkeit, ihren Stoffwechsel während des Tauchens herabzusetzen (Scholander 1940; Elsner & Gooden, 1983). Für Weddell-Robben konnte z. B. eine Stoffwechsellerniedrigung um bis zu 75% nachgewiesen werden (Qvist *et al.* 1986, Hochachka & Guppy, 1988). Hochachka und Guppy nahmen dabei an, dass durch die Reduktion im Blutfluss und die Beschränkung der Blutverteilung Organe wie Leber und Niere während des Tauchens in einen Stop-Modus gesetzt werden. Dadurch könnte die Erzeugung toxischer, anaerober Stoffwechselprodukte vermieden werden.

In diesem Punkt liegt vielleicht eine zusätzliche Erklärung für die vergleichsweise moderaten Tauchzeiten der Wattenmeer-Seehunde. Wenn bestimmte Organe wie Leber und Niere während der Tauchgänge funktionell „abgeschaltet“ würden, müssten sie zu einem späteren Zeitpunkt wieder „angeschaltet“ werden. Dafür kämen entweder Oberflächenpausen oder Ruhezeiten auf Land in Frage. Nun zeigen aber die Seehunde der vorliegenden Studie extrem kurze Oberflächenzeiten und ausgesprochen lange Beutezüge, bevor sie wieder zu ihren Ruheplätzen zurückkehren. Innerhalb der Beutezüge verfolgen, fangen und verdauen die Robben also ihre Nahrung. Dafür müssen nicht nur Organe wie Herz, Gehirn und Muskulatur funktionieren, sondern auch die der Verdauung und Exkretion. Es ist sehr unwahrscheinlich, dass die Seehunde entweder in den 20 – 40 Sekunden langen Oberflächenpausen diese Leistung vollbringen oder diese Funktionen auf spätere Haulout-Zeiten verschieben. Dafür ist die Verdauungsrate der Seehunde zu hoch. Sie beträgt Gefangenschaftsuntersuchungen nach im Schnitt zwischen zwei und sechs Stunden (Helm, 1984; Markussen, 1993). Das heißt, im Vergleich zu anderen Carnivoren verfügen die Seehunde über eine extrem schnelle Phase der Nahrungsprozessierung. Gelten für das Freiland ähnliche Verdauungsraten, würde die Nahrung auf See innerhalb kürzester Zeit gefressen, verdaut und ausgeschieden werden, womit die entsprechenden Stoffwechselvorgänge aktiviert sein müssen.

Damit ist denkbar, dass die Tiere nicht immer eine vollständige Tauchantwort im schon beschriebenen Sinne vollziehen, sondern während ihrer Jagdzüge auch stoffwechselphysiologische Leistungen im Rahmen der Verdauung oder Exkretion zulassen.

Das würde entsprechend zu einer Verkürzung der Tauchzeiten führen. Erkenntnisse zur Tauchphysiologie der Weddell-Robben stützen diese These. Demnach erhalten diese Robben – trotz der oben beschriebenen Stoffwechselferringerung – den renalen und hepatischen Blutfluss solange aufrecht, wie die Tauchgänge physiologisch unterhalb der Aeroben Tauchgrenze (ATG) liegen (Davis *et al.* 1983). Erst bei Überschreiten der ATG wird mit der Funktionsreduzierung von Leber und Niere eine totale Tauchantwort gegeben. Verhält es sich mit den Seehunden – deren Tauchgänge fast ausnahmslos unterhalb der ATG lagen (siehe oben) - ähnlich, sollten auch hier Leber und Niere während der Tauchgänge funktionieren.

In letzter Instanz kann die Frage nach dem Umfang der Stoffwechselftigkeit unter Wasser nicht beantwortet werden. Schließlich konnten Hindell *et al.* (1991) auch zeigen, dass es für Südliche See-Elefanten völlig ausreicht, wenn sie einmal pro Tag Organe wie Leber und Niere „anschalten“. Vielleicht können auch die Nordsee-Seehunde entweder während leicht verlängerter Oberflächenzeiten oder einiger weniger Erholungstauchgänge diese Stoffwechselfunktionen zulassen, ohne dass diese Tauchgänge sich besonders hervorheben und damit erkannt werden können. Ausschlaggebend ist auf jeden Fall, dass gerade bei langen Zeiten auf See die unterschiedlichen Stoffwechselfunktionen das Tauchverhalten – insbesondere die Tauchzeiten – entscheidend mitbestimmen können.

4.2.3.7 Tauchtiefe

Der Vergleich zwischen den von den TDRs aufgezeichneten Tauchtiefen und den topographisch erreichbaren Tiefen weist darauf hin, dass ein Großteil aller Tauchgänge auf die maximal erreichbare Tiefe gegangen ist. Dieses Ergebnis deckt sich mit Erkenntnissen zum Tauchverhalten norwegischer Seehunde, die im Rahmen ihrer Beutezüge ebenfalls regelmäßig bis zum Meeresboden abgetaucht sind (Bjørge *et al.* 1995).

Die tageszeitliche Tauchtiefenverteilung ergibt in der Gesamtgrafik (Abb. 53 + 54, S. 80/81) ein zunächst nicht so einfaches deutendes Bild des Tauchverhaltens der Wattenmeer-Seehunde. Bis auf die Zeit von 16.00 bis 20.00 Uhr, in der auf allen Tiefenbereichen bis 20 m fast gleich viele Tauchgänge stattgefunden haben, nahm die Häufigkeitsverteilung über die Tauchtiefenbereiche 0 – 5 m; 5 – 10 m und 10 – 15 m ab. Sie hatte im Tiefenbereich von 15 - 20 m ein Minimum und nahm dann wieder zu, mit entweder einem Peak beim 20 - 25 m oder 25 – 30 m Tiefenbereich.

Diese Tendenz ist – bis auf die angesprochene Ausnahme - einheitlich, wobei tageszeitliche Schwankungen in den einzelnen Tauchtiefenbereichen zu erkennen sind. Am konstantesten zeigen sich die Tauchtiefenbereiche von 0 – 5m (1500 – 2000 Tauchgänge pro betrachteten Zeitabschnitt, mit einem Minimum von 1100 Tauchgängen zwischen 08.00 und 12.00 Uhr) und von 20 – 25 m (1500 – 2000 Tauchgänge pro betrachteten Zeitabschnitt, mit einem Minimum von 1.000 Tauchgängen zwischen 04.00 und 08.00 Uhr). Die größten tageszeitlichen Schwankungen sind für den Tauchtiefenbereich von 25 – 30m festzustellen, mit einem Maximum von 2150 Tauchgängen zwischen 04:00 und 08:00 Uhr und einem Minimum von 580 Tauchgängen zwischen 20.00 und 24.00 Uhr.

Der vergleichsweise hohe Anteil an Tauchgängen bis zu 10m Tiefe (je nach Tageszeit zwischen 32% und 45%) ist, wie schon erwähnt, auf die kurzen und damit pro Zeiteinheit häufiger durchführbaren Tauchgänge im Wattenmeer zurückzuführen. Sie führen damit leicht zu einer qualitativen Fehlgewichtung ihrer Bedeutung innerhalb der tageszeitlichen Gesamtverteilung. Aufgrund der Zunahme der Tauchzeiten mit ansteigender Tauchtiefe können pro Zeiteinheit wenige Seehunde auf geringen Tauchtiefen genauso viele Tauchgänge durchführen, wie mehrere Seehunde im gleichen Zeitraum auf größeren Tauchtiefen.

Ein Beispiel: fünf im Tiefenbereich von 0 – 10 m tauchende Seehunde erzielen bei einer durchschnittlichen individuellen Tauchrate von 40 Tauchgängen pro Stunde eine Gesamtzahl von 200 Tauchgängen. Auf größeren Tiefen, die z. B. mit einer Tauchrate von 20 Tauchgängen pro Stunde betaucht werden, bedarf es dagegen zehn Seehunde, um die gleiche Gesamtzahl von Tauchgänge pro Stunde zu erreichen. Hinter der Darstellung der Tauchtiefenverteilung für alle Seehunde verbirgt sich somit auch die Aussage, dass pro Zeiteinheit im Schnitt mehr Seehunde größere Tiefenbereiche betauchen (und damit auf Beutejagd sind) als geringere Tiefenbereiche.

Schließlich geht die prozentuale Ab- bzw. Zunahme der Tauchgänge in einem bestimmten Tauchtiefenbereich nicht automatisch zu Gunsten bzw. Lasten der Tauchgangshäufigkeit in einem oder mehreren anderen Tauchtiefenbereichen. Darüber gibt die Grafik zur tageszeitlichen Verteilung aller erfassten Tauchgänge Auskunft (Abb. 60, S. 87). Im Extremfall besteht eine tageszeitliche Differenz von 32% zwischen den Anzahlen aller Tauchgänge pro Stunde (hier im Vergleich die Stunden von 11:00 – 12:00 und 13:00 – 14:00).

Damit geht beispielsweise die Abnahme der Tauchgangshäufigkeit von 0 – 10 m zwischen den Zeitabschnitten 04:00 – 08:00 Uhr (Abb. 59) und 08:00 – 12:00 Uhr (Abb. 60, S. 87) nicht allein auf eine Verschiebung in Richtung des Tauchtiefenbereiches 20 – 25 m zurück. Auch die Gesamtzahl aller Tauchgänge nimmt in diesem Zeitrahmen ab. In der Gesamtauftragung (Abbildungen 53 + 54, S. 80/81) besteht die größte Differenz zwischen den Zeitabschnitten 08:00 – 12:00 und 16:00 – 20:00. Im zweiten Zeitabschnitt finden 1.500 Tauchgänge mehr statt.

Als Konsequenz aus den vorhergehenden Betrachtungen muss die Analyse der tageszeitlichen Tauchtiefenverteilung sowohl die für die unterschiedlichen Tauchtiefen verschiedenen Tauchfrequenzen als auch die absolute Tauchhäufigkeitsverteilung berücksichtigen.

Der hohe Anteil an Tauchgängen über 15m Tauchtiefe (bis zu 60%) geht eindeutig auf die Beutezüge in der vorgelagerten Nordsee zurück. In der tageszeitlichen Verteilung der Tauchtiefen stehen sich somit die Beutezüge und die Wattenmeertauchgänge gegenüber. Die signifikant geringere Betauchung des intermediären Tauchtiefenbereich von 10-15m (7 – 20 %) betont diese Trennung noch, da es sich hier um Tauchtiefen handelt, wie sie primär im Transitbereich vorkommen. Setzt man Beutejagd als primäre Motivation für das Tauchen an, wird also auf Tiefen von 10 – 15m am wenigsten gejagt. Die fast gleichmäßige Verteilung der Tauchtiefen bis 20m zwischen 16.00 und 20.00 Uhr könnte dann einen Wechsel der Jagdtauchtiefen oder eine vielleicht zusätzliche Verstärkung des Transittauchens während dieses Zeitraumes widerspiegeln.

Während letzteres sehr spekulativ ist, könnte ein tageszeitlich bedingter Wechsel der Jagdtauchtiefen grundsätzlich mit einer tageszeitlich veränderten Verteilung der Beuteorganismen zusammenhängen. Das gilt auch für den nächtlichen Abfall bei der Tauchtiefe zwischen 20 und 25m. Eine fehlende optische Orientierungsmöglichkeit wird kein Grund für dieses Verhalten sein, da die Tiere gleichzeitig verstärkt die Tiefenbereiche von 15-20m und unter 30m betauchen, in denen zu diesen Zeiten keine besseren Lichtverhältnisse herrschen sollten (siehe ergänzend Kapitel „Orientierung“, S. 116).

Vorhergehende Untersuchungen haben zudem bestätigt, dass primär andere Faktoren die diurnalen Unterschiede im Tauchverhalten von Seehunden bestimmen. Dazu gehören die Beuteverfügbarkeit und Beuteverteilung (Egushi 1998; Orthmann, 1995; Thompson *et al.* 1991; Tollit *et al.* 1998) und zu entsprechenden Zeiten der Einfluss von Reproduktion, Fellwechsel und Jungenaufzucht (Coltman *et al.* 1997).

4.2.3.8 Schwimmgeschwindigkeit

Methodische Restriktionen (siehe Seite 66) führten dazu, dass nur im Falle eines Seehundes die absolute Schwimmgeschwindigkeit über einen längeren Zeitraum gemessen werden konnte. Die erzielten Ergebnisse decken sich aber in ihren Durchschnittswerten von 0.8 – 0.9 m/s mit den Ergebnissen einer erst kürzlich an Seehunden des Lorenzstromes (Kanada) durchgeführten Studie (Lésage *et al.* 1999). Die dort lebenden Tiere sind ebenso wie die Seehunde der südlichen Nordsee in ihren Tauchtiefen limitiert. Die maximal erreichte Tiefe lag bei ca. 20m. Dieser Umstand ist wichtig, da Seehunde anderer Regionen, die in ihrer Tauchtiefe nur physiologisch limitiert sind, unterschiedliche – und damit weniger vergleichbare – Tauchkenngrößen aufweisen (Egushi 1998; Orthmann 1995). So führen wie schon angesprochen größere Tauchtiefen beispielsweise zu höheren Ab- und Auftauchgeschwindigkeiten.

Eine bei anderen Pinnipedia-Arten wie der Antarktischen Pelzrobbe (Bonadonna *et al.* 1999), der Larga-Robbe, *Phoca largha*, (Lowry *et al.* 1998), der Weddell-Robbe (Castellini *et al.* 1992) oder auch Pinguinen (Davis *et al.* 1992; Wilson *et al.* 1989a, 1989b) alternativ verwendete Methode zur Geschwindigkeitsbestimmung war bei der Auswertung der Seehunddaten nicht durchführbar. Bei dieser Methode wird die durchschnittliche Reisegeschwindigkeit eines Tieres aus der zeitlichen und räumlichen Differenz zweier aufeinanderfolgender Satellitenfixe bestimmt. Dabei wird angenommen, dass die Tiere zwischen zwei Ortungen relativ lineare Strecken zurücklegen. Das kann für Robbenarten mit großem Aktionsradius näherungsweise angenommen werden, doch in einem kleinskaligen Lebensraum, wie ihn das Wattenmeer und die angrenzende Nordsee darstellt, lässt das räumlich sehr variable Verhalten der Seehunde eine solche Annahme nicht zu. Entsprechend konnte für die Seehunde der vorliegenden Studie mit Hilfe der Satellitendaten kein Rückschluss auf die durchschnittliche Schwimmgeschwindigkeit gezogen werden.

Die oben angesprochene, längere Geschwindigkeitsaufzeichnung für eines der innerhalb der vorliegenden Studie untersuchten Tiere ist aufgrund des individuell sehr unterschiedlichen Verhaltens bei Seehunden zunächst nicht ohne weiteres auf alle untersuchten Individuen übertragbar. Die für alle untersuchten Tier feststellbaren vertikalen Ab- und Auftauchgeschwindigkeiten stellen aber ein Geschwindigkeitsminimum dar, unter denen die absoluten Geschwindigkeiten nicht gelegen haben können. Der Grund ist, dass im Falle eines 90° Ab- bzw. Auftauchwinkels die vertikale Geschwindigkeit genau der absoluten Geschwindigkeit entspricht, wie es zum Beispiel bei Nördlichen Pelzrobben der Fall ist (Gentry *et al.* 1986b).

Bei Ab- bzw. Auftauchwinkeln unterhalb von 90° , wie sie u. a. für Kalifornische Seelöwen (*Zalophus californianus*) beschrieben wurden (Feldkamp, 1985), liegen die vertikalen Geschwindigkeitskomponenten niedriger als die Schwimmggeschwindigkeit. Leider hat die einzig bisher veröffentlichte Publikation, in der sowohl die vertikalen als auch die absoluten Geschwindigkeiten von Seehunden gemessen wurden (Lésage *et al.* 1999), diese beiden Komponenten nicht zueinander in Bezug gesetzt. Ansonsten hätte sich aufgrund der überaus guten Vergleichbarkeit der vorliegenden Arbeit mit Lesage *et al.* 1999 eine theoretische Berechnung der absoluten Schwimmggeschwindigkeit auf Grundlage der vertikalen Geschwindigkeitskomponenten durchführen lassen.

Untersuchungen aus den frühen Jahren der Robbenforschung nahmen zunächst weit überhöhte Werte für die durchschnittlichen und maximal erreichbaren Schwimmggeschwindigkeiten bei Vertretern der Phocidae und Otariidae an. Erst Studien ab der 80er Jahre konnten zeigen, dass insbesondere Seehunde keine Hochgeschwindigkeitsschwimmer sind (Williams & Kooyman 1985). Experimentell forcierte Geschwindigkeiten lagen beispielsweise bei maximal 4.9 m/s (Williams & Kooyman, 1985). Auch Fedak & Thompson (1993) erachteten Geschwindigkeiten von über 2.5 – 3.0 m/s bei Seehunden (zumindest im Rahmen normaler Verhaltensäußerungen) als zu hoch und unwahrscheinlich. Sie werden vielleicht im Einzelfall erreicht, stellen jedoch in energetischer Hinsicht keine optimalen Geschwindigkeiten dar (Williams, 1987).

Auch die Geschwindigkeitsaufzeichnungen dieser Studie (unter Einbeziehung der vertikalen Geschwindigkeitskomponenten) sowie der Untersuchungen von Lesage *et al.* (1999) konnten bei Seehunden keine Geschwindigkeiten oberhalb von 3.3 m/sec nachweisen. Die durchschnittlichen vertikalen Geschwindigkeiten der Wattenmeer-Seehunde der vorliegenden Untersuchung lagen im Gegenteil je nach Individuum deutlich tiefer, zwischen 0,49 m/s und 1.13 m/s. Eine denkbare Erklärung für diese moderaten Geschwindigkeiten ist die topographische Limitierung der Tauchtiefen. Die Tiere müssen in der Nordsee keine tiefen benthischen Nahrungsorte aufsuchen und könnten entsprechend langsam abtauchen. Doch selbst über diesen geringen Tauchtiefenbereich existiert eine positive Korrelation (je nach Individuum $r = 0.92$ bis 0.97) zwischen den vertikalen Geschwindigkeitskomponenten und der Tauchtiefe.

Diese Korrelation wurde bereits in früheren Robbenstudien beschrieben (siehe folgende Seite). Sie erstreckt sich jedoch nicht über den vollen Geschwindigkeitsrahmen, der den Tieren sowohl verhaltensbiologisch als auch physiologisch zur Verfügung steht (Werte bis zu 5.0 m/s und höher, [Riedmann, 1990]).

Der genutzte durchschnittliche Geschwindigkeitsrahmen bewegt sich – selbst bei tieftauchenden Robben - in der Regel nur zwischen 0.4 und 1.9 m/s (Egushi, 1998; LeBoeuf *et al.* 1992; Lesage *et al.* 1999; Orthmann, 1995). Tieftauchende Robben erreichen also bei ihren tiefsten Tauchgängen nicht automatisch ihre höchstmöglichen Geschwindigkeiten. Weddell-Robben des antarktischen Packeisgürtels tauchten beispielsweise auf Tiefen bis zu 400 Meter hinab, hatten aber nur durchschnittliche absolute Tauchgeschwindigkeiten von 0.9 m/s (Kooyman, 1967). Seehunde der Monterey Bucht in Kalifornien tauchten wie bereits beschrieben sogar bis knapp über 500 Meter Tiefe, zeigten aber durchschnittliche relative Abtauchgeschwindigkeiten von 0.71 – 0.89 m/s und lagen damit im Bereich der Abtauchgeschwindigkeiten der Nordsee-Seehunde (Egushi, 1996; Orthmann, 1995). Die positive Korrelation ihrer Tauchgeschwindigkeit erstreckte sich damit nur über eine größere Tiefe, lag aber hinsichtlich des ausgeschöpften Geschwindigkeitsrahmens nicht maßgeblich über den der flachtauchenden Wattenmeer-Seehunde. Auch dies ist ein Hinweis darauf, dass für die Robben grundsätzlich ein optimaler Geschwindigkeitsbereich existiert.

Eine weitere Ursache für die doch sehr moderaten Schwimmgeschwindigkeiten der schleswig-holsteinischen Seehunde liegt wohl energetisch begründet. Sowohl experimentelle als auch Freiland-Untersuchungen haben gezeigt, dass die Schwimmgeschwindigkeit direkt mit dem Sauerstoffverbrauch zusammenhängt (Butler, 1993; Castellini *et al.* 1992; Elsner, 1982; Hindell *et al.* 1998; Williams *et al.* 1991). Tauchende Säuger, die optimalerweise die Menge gespeicherten Sauerstoffs maximieren und den Sauerstoffverbrauch minimieren wollen, sollten deshalb Geschwindigkeiten einhalten, die über eine gegebene Tauchtiefe einen optimalen Sauerstoffverbrauch gewährleisten. Der beste Weg, dies zu erzielen, liegt beim Einhalten der schon im Zusammenhang mit der „sit-and-wait“-Strategie (S.111) angesprochenen theoretischen MCT-Geschwindigkeit (MCT = **Minimum Cost of Transport**), (Feldkamp, 1987; Thompson *et al.* 1993). Für im Vergleich zu den phociden Robben schneller schwimmende Seelöwen wurde experimentell eine MCT-Geschwindigkeit von ca. 1.8 m/s ermittelt (Feldkamp, 1987). Freilandergebnisse von Geschwindigkeitsmessungen belegen diesen Bereich moderater aber scheinbar optimaler Geschwindigkeiten. Für vier otariide Arten wurden Durchschnittsgeschwindigkeiten von 0.9 – 1.9 m/s gemessen (Ponganis, 1990). Südliche Seelöwen (*Otaria flavescens*), die vor der Küste Falklands Tagesstrecken von über 40km zurücklegten, zeigten auch nur eine Durchschnittsgeschwindigkeit von 1 m/s (Thompson *et al.* 1998).

Schließlich könnte auch die bei phociden Robben auf hohe Sauerstoffvorräte ausgelegte Physiologie eine geschwindigkeitslimitierende Wirkung haben. Der schon unter „Physiologische Anpassungen“ (S. 114) erwähnte hohe Hämatokritwert von Seehunden (55 – 60%) erhöht auch zwangsläufig die Blutviskosität (Hedrick & Duffield, 1986). Hedrick und Duffield (1991) nahmen deshalb an, dass Meeressäuger mit entsprechenden Anpassungen an maximale Sauerstoffvorräte eine dadurch erniedrigte Sauerstofftransportkapazität erfahren, was das Aufrechterhalten hoher Geschwindigkeiten limitiert.

Mit diesen Erkenntnissen zur Schwimgeschwindigkeit ist auch die Frage hinfällig, ob Seehunde das von Delphinen und Kleinwalen bekannte Verhalten des „porpoising“ als regelmäßiges Verhaltenselement in ihre Aktivität integriert haben. Seehunde beginnen experimentellen Untersuchungen zufolge frühestens ab 2.5 – 3 m/s mit dem „porpoising“ (Williams & Kooyman, 1985), wobei Au & Weihs (1980) sogar einen Wert von über 5 m/s annahmen. Gerade der letzte Wert konnte jedoch noch von keiner Fahrten-schreiberstudie bestätigt werden. Schließlich belegen die Ergebnisse der Wattenmeer-Seehunde, wie auch die anderer Untersuchungen, dass Robben eine andere Strategie beim Zurücklegen großer Distanzen entwickelt haben, als eben das „porpoising“ (Asaga *et al.* 1994; Crocker *et al.* 1994; LeBoeuf *et al.* 1991; Slip *et al.* 1994; Thompson *et al.* 1991). Demnach legten die untersuchten Seehunde (wie schon oben beschrieben) Transitstrecken tauchend zurück und nutzen die Tauchgänge im Rahmen ihres opportunistischen Jagdverhalten zur Überprüfung der lokalen Beutesituation.

Seehunde wählen auch hinsichtlich der negativen Oberflächeneffekte (z. B. Welleneinwirkung, siehe auch Feldkamp, 1987) wohl eher den Weg „unter Wasser“ als „über Wasser“, da Oberflächeneffekte schon unterhalb einer Tiefe von wenigen Körperdurchmessern keine Wirkung mehr zeigen (Feldkamp, 1987; Fish, 1993). Entsprechend beginnt die Tauchaktivität bei Seehunden des nordfriesischen Wattenmeeres schon mit Verlassen der Sandbank. Auch Kegelrobben der englischen Küste vermeiden die Widerstandseffekte an der Oberfläche durch Abtauchen während des Transits (Thompson *et al.* 1991).

4.2.3.9 Adaptive Tauchgangerwartung

Die deutlich positive Korrelation der vertikalen Abtauchgeschwindigkeit (VVDn) mit der Tauchtiefe (im Schnitt $r = 0.95$) ist mit Blick auf den eigentlich nur geringen, betauchten Tiefenbereich überraschend. Man findet diese Abhängigkeit zwar auch bei Robben anderer Regionen, doch erreichen diese im Rahmen ihrer Beutezüge auch regelmäßig Tauchtiefen von mehreren Hundert Metern. So z. B. See-Elefanten (Hindell *et al.* 1992; Hindell & Lea, 1997; LeBoeuf *et al.* 1988), Seehunde der kalifornischen Küste (Egushi, 1996; Orthmann, 1995). Eine vor diesem Hintergrund diskutierte These ist, dass die Tiere schon an der Oberfläche „wissen“, auf welche Tiefe sie abtauchen wollen.

Diese sehr antropomorphe Ausdrucksweise ist natürlich nicht im Sinne eines Bewusstseinsprozesses gemeint, sondern vielmehr als eine – hinsichtlich der bewussten oder unbewussten Steuerung noch nicht erklärable - auftretende Verhaltensanpassung vor Durchführung eines Tauchganges. Diese Form der adaptiven Erwartung eines Tauchganges geht bei einigen Robben sogar so weit, dass auch physiologische Stoffwechselforgänge, wie sie im Zusammenhang mit der Tauchantwort beschrieben worden sind, schon vor dem Tauchgang an Tauchtiefe und Tauchdauer angepasst werden. So „wissen“ Weddell-Robben der Antarktis scheinbar, wie der nächste Tauchgang in Länge und Tiefe angelegt sein wird. Sie richten ihren Tauchstoffwechsel daraufhin aus (Kooyman, 1985). Zu Beginn eines langen Tauchganges (> 20 Minuten) erfolgt mit dem Abtauchen eine maximale Vasokonstriktion und Bradykardie, die über den gesamten Tauchgang erhalten bleibt. Die Herzschlagfrequenz bleibt dabei direkt mit der Tauchdauer korreliert. Nach Kooyman spiegelt das frühe Einsetzen der Bradykardie die Erwartung der Tauchlänge in Abhängigkeit von der Tauchtiefe wider. Auch Thompson & Fedak (1993) werten die Herzschlaganpassung von Kegelrobben direkt mit Verlassen der Wasseroberfläche als antizipatorische Bradykardie.

Für die Seehunde des Wattenmeers implizieren diese Erkenntnisse, dass auch bei ihnen so etwas wie die Erwartung eines Tauchganges durchaus existieren kann. Nicht anders ist deren Abstimmung der Abtauchgeschwindigkeit auf die Tauchtiefe zu werten, zumal sie bereits für Seehunde mit Tauchtiefen von bis zu 500m über deren gesamtes Tiefenspektrum belegt wurde (Egushi, 1998; Orthmann, 1995). Die Abhängigkeit der vertikalen Geschwindigkeitskomponenten mit der Tauchtiefe wurde für Südlichen See-Elefanten (*Mirounga leonina*) ebenfalls so interpretiert, dass diese auf den kommenden Tauchgang in Erwartung einer bestimmten Tiefe ausgerichtet sind (Hindell *et al.* 1992).

Welcher Vorteil ergäbe sich nun für die Wattenmeer-Seehunde aus einer mit zunehmender Tauchtiefe ansteigenden Ab- bzw. Auftauchgeschwindigkeit? Die naheliegendste Erklärung liegt darin, dass sie Ab- und Auftauchphase gerade bei der Ausbeutung benthischer Nahrungsvorkommen so kurz wie möglich halten, um ihre Zeit am Meeresboden zu maximieren. Das hat auch bei vergleichsweise geringen Tauchtiefen von bis zu 30 Metern noch einen verhaltensbiologischen Vorteil. Würden die Tiere innerhalb ihrer Beutezüge mit den geringen, durchschnittlichen vertikalen Ab- bzw. Auftauchgeschwindigkeiten unterwegs sein, wie sie außerhalb der Beutezüge auftraten (durchschnittlich 0.31 m/s außerhalb und 0.59 m/s innerhalb der Beutezüge), ginge ihnen wertvolle Zeit am Ort ihres Nahrungsvorkommens verloren. Eine einfache Rechnung macht diese Überlegung für eines der Tiere deutlich:

Taucht Seehund SL-3 während eines Beutezuges mit einer für ihn im Wattenmeer ermittelten vertikalen Geschwindigkeit von 0.5 m/s ab, benötigt er bei 30 Meter Wassertiefe bis zum Erreichen des Meeresbodens 60 Sekunden. (Dies impliziert, dass das Tier im 90° -Winkel abtaucht. Für die Rechnung ist der Abtauchwinkel jedoch irrelevant. Man könnte auch statt von der Wassertiefe von der bis zum Boden zurückgelegten Schwimmstrecke sprechen, da es hierbei nur um die relativen Verhältnisse geht). Bei einer tatsächlich gemessenen durchschnittlichen Geschwindigkeit von 1.0 m/s hat der Seehund den Meeresboden aber bereits nach 30 Sekunden erreicht. Das bedeutet einen Zeitgewinn von 30 Sekunden, der sich bei gleicher Auftauchgeschwindigkeit noch verdoppelt. Also ergibt sich für einen einzigen Tauchgang eine Minute Differenz zwischen den beiden möglichen Tauchgeschwindigkeiten. Bei einer durchschnittlichen Tauchdauer von 3,5 Minuten macht das knapp 30% Zeitgewinn aus, die das Tier noch zur Beutesuche am Meeresgrund einsetzen kann. Für eine Tauchtiefe von 20m ergibt die gleiche Rechnung immerhin noch einen Zeitgewinn von etwa 20%.

4.2.3.10 Tauchlage

Die erstmalige Integration eines Tauchlagesensors in einen auf einer Robbe angebrachten Fahrtenschreiber hat wichtige, ergänzende Informationen zum Jagdverhalten von Seehunden geliefert. In Aquarien und Zoos gehaltene Seehunde zeigen oftmals einen hohen Anteil an Rückenschwimmen bzw. Rückentauchen (eigene Beobachtungen). Dieser Umstand war Anlass, die verhaltensbiologische Relevanz des Rückentauchens für freilebende Tiere im Rahmen dieser Arbeit zu untersuchen.

Bisher eingesetzte Fahrtenschreiber lieferten keine Informationen zur Körperlage eines tauchenden Meeressäugers. Die Tauchprofile allein geben keinen Aufschluss darüber, welche Haltung ein Tier innerhalb einzelner Segmente seines Tauchprofils einnimmt. Die Wahl eines Lagesensors, der nur zwischen Bauch- und Rückenlage unterscheidet, ist getroffen worden, da Robben im Rahmen ihres normalen Tauchverhaltens – insbesondere bei der Jagd - naturgemäß eine Vielzahl von Wendungen und Positionsänderungen durchführen. Es sollte innerhalb dieser Arbeit jedoch nur zwischen Bauch- und Rückenlage als dauerhafte Verhaltenskomponenten unterschieden werden. Ein Rückenereignis wurde dabei schon als solches registriert, wenn der Sensor eine Auslenkung von mehr als 110° aus der Drehachse des Robbenkörpers erfuhr.

Die Ergebnisse sind vor allem in bezug auf das Tauchverhalten während der Beutezüge eindeutig. Rückentauchen war kein wichtiges Element des Orientierungs- und Suchverhaltens der untersuchten Wattenmeer-Seehunde (durchschnittlich 7 Rückenlageereignisse pro Stunde Tauchaktivität während der Beutezüge). Rückentauchen war darüber hinaus grundsätzlich kein längerfristig auftretendes Verhaltenselement. Es war sporadisch eingebunden in vor allem oberflächennahes Tauchverhalten. Während der Beutezüge wurde sogar in einem Fall über die Zeit von 18 Stunden Tauchaktivität kein einziges Rückenereignis aufgezeichnet. Dagegen kam es im Wattenmeer zu Aktivitätszeiten, bei denen innerhalb einer Stunde bis zu 40 Rückenereignisse registriert wurden. Die Bedeutung des Rückentauchens ist zunächst nicht eindeutig einem bestimmten Ziel zuzuordnen. Es muss grundsätzlich berücksichtigt werden, dass die Seehunde sich in einem dreidimensionalen Raum bewegen, der ihnen ohne Schwierigkeiten jede Form der Körperhaltung ermöglicht.

Ein Teil des Rückentauchens wird also mit Sicherheit auf Drehungen im Rahmen von Schwimmrichtungsänderungen und auf Körperdrehungen beim Ab- bzw. Auftauchen zurückgehen. Ein weiterer Teil der vor allem in Ruheplatznähe registrierten Rückenereignisse dürfte durch ungerichtetes Tauchverhalten bedingt sein. Ebenso, wie für viele Delphine oder auch beispielsweise Seelöwen bestimmte Verhaltensmuster „ohne offensichtlichen Sinn“ ablaufen (Drehungen während der Sprünge, akrobatische Taucheinlagen etc.), zeigen auch Seehunde Formen von Tauchverhalten, die aus anthropogener Sicht als Neugier, Spieltrieb oder Übermut gewertet werden können (Fagen, 1981; Renouf & Lawson, 1986; Renouf, 1993; Riedmann 1990; Wilson, 1974). Des weiteren kann auch soziale Interaktion mit Artgenossen zu sehr variablen Tauchmustern führen.

Ist es somit gerade in Ruheplatznähe nicht einfach, mögliche Hintergründe für Rückenlageereignisse genau abzugrenzen, lässt der verschwindend geringe Anteil des Rückentauchens (durchschnittlich 7 Rückenlageereignisse pro Stunde Tauchaktivität) während der Jagdtauchzüge eindeutiger Schlüsse zu. Die wesentlichste Erkenntnis ist die, dass das Rückentauchen keinen Orientierungsvorteil hinsichtlich der Beutejagd zu haben scheint. Die exakt horizontale Ausrichtung auf dem Rücken schwimmender Robben in Gefangenschaft ließ vermuten, dass die Tiere vielleicht auf diese Weise im Freiland den Meeresgrund oder Wassermassen unterhalb ihrer Position besser auf Beute untersuchen könnten. Ihr Blickfeld würde aufgrund der relativ weit oberhalb der Schnauze liegenden Augen den gesamten Raum unter ihnen erfassen könnte, ganz im Gegensatz zu einer horizontal auf dem Bauch tauchenden Robbe. Dies würde natürlich nur für bestimmte und zeitlich kurz gehaltene Orientierungsphasen gelten, da eine Attacke auf benthische Beuteorganismen aus der Rückenlage heraus fast unmöglich ist.

Die Ergebnisse zeigen jedoch, dass die Seehunde fast ausschließlich in Bauchlage über den Meeresboden gleiten. Vereinzelt auftretende Rückenlage-Ereignisse während der Bodenphase eines Tauchganges sind nur von kurzer Dauer und könnten mit der direkten Verfolgung eines Beutetieres zusammenhängen. Das Verhaltenselement „Rückentauchen“ scheint somit sowohl grundsätzlich als auch speziell bei der Nahrungssuche und Jagd keinen verhaltensbiologischen Vorteil oder Nutzen zu haben. Rückentauchen scheint vielmehr normaler Bestandteil einzelner – vor allem kleinskaliger – Schwimm- und Wendemanöver zu sein.

Bisher erbrachten nur Videoaufnahmen tauchender Robben den einzig vorhandenen Nachweis zur Tauchlage von Robben. Sind diese methodisch bedingt auf wenige Stunden Tauchaufzeichnungen beschränkt, liefert die vorliegende Studie zum ersten Mal Erkenntnisse zur Tauchlage über ganze Beutezüge hinweg. Sie bestätigt dabei sowohl Videodokumentationen zum Jagdverhalten (Bowen, 2000; Parrish *et al.* 2000) als auch Untersuchungen zur Sinneswahrnehmung und Beutedetektion phocider Robben (Dehnhardt *et al.* 1998; Newby *et al.* 1980; Renouf, 1979, 1980).

So haben Videoaufzeichnungen von tauchenden Mönchsrobber (*Monachus schauinslandi*) gezeigt, dass sie bei ihrer benthisch und demersal ausgerichteten Nahrungssuche bäuchlings über den Meeresboden streichen, wobei ihre Vibrissen bei sandigem Substrat fast fortwährend den Boden berührten (Parrish *et al.* 2000). Bei Tauchgängen über felsigem Substrat betrug der Abstand zum Meeresboden dagegen einige Zentimeter. Gleiches wurde bei Videoaufzeichnungen des Tauchverhaltens von Seehunden auf Sable Island, Nova Scotia festgestellt (Bowen, 2000).

Bei Beutedetektion gingen die Mönchsrobber in eine fast senkrechte Haltung zum Meeresboden über, um den Nahrungspatch besser erkunden zu können. Potentielle Beuteorganismen wurden dann aktiv aus dem Substrat getrieben, indem die Robber ihre Schnauze bis zu 30cm tief ins Sediment gruben.

Dieses Verhalten könnte einen Großteil der Rückenlageereignisse der Wattenmeer-Seehunde erklären, während sie sich in der Bodenphase benthisch ausgerichteter Jagdtauchgänge befanden. Dabei wurde dann wahrscheinlich keine „echte“ Rückenlage erreicht, wohl aber eine Auslenkung des Robberkörpers aus der Längsachse von mehr als 110°. Dass auch Seehunde den Meeresboden mit ihren Vibrissen passiv auf Beuteorganismen untersuchen und ebenso wie die Mönchsrobber bei Beutekontakt in eine aktive Aufspür- und Verfolgungposition übergehen, haben die Ergebnisse der Videodokumentation von Bowen (2000) belegt. Diese Erkenntnisse aus den nur anekdotischen Videoaufzeichnungen an verschiedenen phociden Robberarten werden von den Ergebnissen der Tauchlagebestimmung innerhalb der vorliegenden Studie nicht nur gestützt sondern darüber hinaus für ganze Beutezüge bestätigt.

4.2.4 Verhaltens- und Ernährungsökologie

4.2.4.1 Beutezüge

Die Beutezüge der Seehunde des Wattenmeeres bestätigen in ihren Grundmustern ein arttypisches Jagdverhalten von *Phoca vitulina* (Frost *et al.* 2000; Riedmann, 1990; Thompson, 1989, 1993; Tollit *et al.* 1997, 1998). Das von Seehunden zur Jagd aufgesuchte Gebiet ist in der Regel sehr umfangreich und wird weiträumig betaut. Seehunde legen innerhalb ihrer Beutezüge grundsätzlich große Strecken zurück, wobei sie einzelne Tiefenbereiche und Meeresgebiete ständig auf Beutevorkommen überprüfen. Bei einem guten Nahrungsangebot werden Regionen schließlich wiederholt betaut.

Der bereits beschriebene Umstand, dass die schleswig-holsteinischen Seehunde schon direkt vor ihren Ruheplätzen im Wattenmeer auf Nahrung stoßen, hielt sie nicht davon ab, ihre eigentlichen Beutezüge außerhalb des Wattenmeeres zu unternehmen. Die erreichten Tiefen sowie die wenigen Satelliteninformationen auf See weisen eindeutig nach, dass die Tiere wie ihre Artgenossen anderer Regionen sehr weiträumig auf Nahrungssuche und Beutejagd gehen.

Die Erfassung der Wassertemperatur ist in diesem Zusammenhang ein wichtiges Indiz dafür, ob während der Beutezüge eine mehr oder minder gerichtete Fortbewegung der Tiere erfolgt. Die Ausbeutung spezifischer Orte höherer Nahrungsverfügbarkeit lässt - bei über zahlreichen Tauchgängen konstanten Maximaltiefen - nicht erkennen, ob die Tiere tatsächlich einen engen Bereich betaucht haben oder aber über eine lange Strecke nur die gleichen topographischen Tiefen vorfanden. Stetige Änderungen der Wassertemperatur innerhalb dieser Tauchsequenzen weisen aber darauf hin, dass in Folge nicht immer der gleiche Wasserkörper betaucht wurde und somit eine gerichtete Fortbewegung des Tieres erfolgte.

Im umgekehrten Fall konnte, wie in am 8. November beim Seehund SL-6 (Abb. 41, S. 68) von 18.30 Uhr bis 22.00 Uhr gezeigt, die aufgezeichnete Wassertemperatur über mehrere Stunden konstant bleiben, wobei dann die sich ändernden Maximaltiefen der Tauchgänge (im genannten Beispiel eine Zunahme der Tauchtiefe von 20m auf 30m) auf eine gerichtete Fortbewegung während der Beutejagd hinwiesen. Zieht man beide Indikatoren – Temperaturänderungen und Änderungen der erreichten Maximaltiefen – bei der Interpretation der Beutezüge heran, lässt sich für über 95% der Tauchzeit aller Jagdzüge feststellen, dass sie eine gerichtete Fortbewegung beinhalteten.

Dieser Punkt führt noch mal auf die unter „U-Tauchgänge“ im Kapitel 4.2.2.1.2 (S. 110) angesprochene „sit-and-wait“-Strategie zurück. „sit-and-wait“ macht ernährungsökologisch nur dann Sinn, wenn die Robben im Rahmen einer lokal ergiebigen Beutesituation vorbeischwimmenden Fischen auflauern. Sie sollten dann ihren Standort auch über mehrere Tauchgänge nicht deutlich verändern. Das genau haben jedoch alle untersuchten Seehunde fast fortlaufend getan. In welchem räumlichen und zeitlichen Maßstab, konnte zwar nicht detailliert für einzelne Tauchgänge nachgewiesen werden. Doch sprechen die nachgewiesenen Jagddistanzen (siehe Abschnitt 4.2.4.2.2, S. 114) dafür, dass die Gesamtaktivität der untersuchten Seehunde während der Beutezüge sehr weiträumig ausgelegt war. Auch aus diesem Kontext heraus scheint „sit-and-wait“ keine verfolgte Ernährungsstrategie zu sein.

Im Hinblick auf die spezifische Anlage der Beutezüge zeigt sich bei den deutschen Seehunden zunächst eine vergleichbare Situation wie bei den Seehunden der kalifornischen Monterey Bucht. Dort ruhen die Tiere in einem Flussmündungsbereich auf tidenbeeinflussten Haulout-Plätzen und ziehen aus dem Flussmündungsbereich hinaus in die Monterey Bucht zu ihren eigentlichen Jagdgründen (Egushi, 1997; Orthmann, 1995; Oxman, 1996).

Dabei gehen sie – ebenso wie die Nordsee-Seehunde - schon direkt nach Verlassen ihrer Bänke auf Nahrungssuche, was durch V-förmige Erkundungstauchgänge im Wechsel mit benthischen Jagdtauchgängen charakterisiert wird.

Bei den Robben vor Schleswig-Holstein sind die Grenzen zwischen den einzelnen Tauchkategorien und damit Verhaltensmustern jedoch fließender. Dies ist durch die relativ geringen Tiefen in der südlichen Nordsee bedingt, die in einigen Fällen eine Differenzierung erschweren. Vielfach werden schon direkt nach Verlassen der Sandbank in den Transitphasen U-Tauchgänge unternommen. Ein solches Tauchverhalten wird auch für weibliche Pelzrobben, *Callorhinus ursinus* beschrieben (Loughlin *et al.* 1987, zitiert in Goebel *et al.* 1991), die ebenfalls auf dem Weg zu ihren bevorzugten Nahrungsgebieten schon Nahrung suchten und Beute machten. Die Seehunde in der Monterey Bucht tauchen dagegen auf ihren eigentlichen Jagdzügen in Tiefen bis zu mehreren Hundert Metern ab, was sich deutlich gegen die Transittauchgänge von und zu ihren Ruheplätzen abgrenzen lässt (Egushi, 1998; Orthmann, 1995). Hier werden innerhalb der Transitphase keine U-Tauchgänge eingeschoben.

Betrachtet man die zeitliche Verteilung und Dauer der Beutezüge, zeigt sich allerdings ein wesentlicher Unterschied. Während man bei den kalifornischen Seehunden von einer geregelten Arbeitszeit sprechen kann - sie sind fast ausnahmslos nachtaktiv und ruhen tagsüber auf ihren Bänken -, haben die norddeutschen Tiere eher eine Form von Gleitzeit entwickelt. Es existiert kein tageszeitlicher Schwerpunkt für die Beutejagd. Die Beutezüge gehen sogar weit über einen Tag hinaus (bis zu 112 Stunden) und werden durch ebenso unregelmäßig eingelegte Ruhephasen unterschiedlicher Länge abgelöst. Dazu kommen noch Schwimm- bzw. Tauchphasen in der Region direkt um die Sände und Inseln herum. Dort fällt bei entsprechender Analyse eine Klassifizierung und Typisierung von Tauchgängen am schwersten.

Die Entscheidung, ob in diesem Bereich gejagt, geruht oder gereist wird, ist nur in den wenigsten Fällen mit Sicherheit zu treffen. Wurde bisher angenommen, dass die Seehunde auf ihren mehrere Tage dauernden Beutezügen nicht fortwährend aktiv sind (Thompson, 1993), belegen die Ergebnisse dieser Studie das Gegenteil. Viele der Beutezüge waren nur durch minimale Oberflächenpausen unterbrochen. Die Seehunde übertreffen dabei mit in einem Fall 18 Stunden ununterbrochener Tauchaktivität die Leistungsfähigkeit von Weddell-Robben, für die 11 Stunden ununterbrochene Tauchaktivität beschrieben wurden (Kooyman *et al.* 1980). Den Rekord hält jedoch ein Südlicher See-Elephant mit einer 40-tägigen Aktivitätsphase, innerhalb derer die Oberflächenpausen nie länger als 6 Minuten waren (Hindell *et al.* 1991).

Zu weiteren Einflüssen, die möglicherweise Dauer und Timing der Beutezüge bestimmen können (Gezeiten, meteorologische Einflüsse etc.), wird im Rahmen der Diskussion zum Haulout-Verhalten Stellung genommen (ab S. 160).

4.2.4.2 Jagdverhalten

In der Besprechung der verschiedenen Tauchparameter ist schon mehrfach angeklungen, dass das Ernährungsverhalten der Seehunde – also Beutesuche und Beutejagd – ihr Gesamtverhalten in entscheidender Weise prägt. Losgelöst von den diesen tauchphysiologischen Aspekten spielen jedoch auch grundsätzliche Überlegungen zur Beutejagd für die Seehunde eine entscheidende Rolle.

So ergibt sich für fast jedes Individuum in ernährungsökologischer Hinsicht grundsätzlich die Frage nach seinem „optimal foraging“, also dem unter den gegebenen regionalen, saisonalen und individuellen Umständen optimalen Jagdverhalten.

4.2.4.2.1 Jagddistanzen

Im Rahmen einer VHF-telemetrischen Studie an Seehunden des Schleswig-Holsteinischen Wattenmeeres (Schwarz, 1997) wurde angenommen, dass ein Großteil der Seehundpopulation im Herbst/Winter in der Nähe der Liegeplätze verweilt und Jagdausflüge in die Nordsee nur in dem Maße unternimmt, dass die Sandbänke schnell wieder erreicht werden können. Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit zeigen jedoch, dass es die Wattenmeer-Seehunde gerade im Herbst/Winter, nach einer sommerlichen Phase verringerter Jagdaktivität (Begründung dafür siehe Kapitel „Saisonales Tauchverhalten“, S. 156) hinaus auf die offene Nordsee zieht, wo sie in Entfernungen von bis zu 100 km auf Nahrungssuche gehen.

Dieses Ergebnis widerspricht damit der weit verbreiteten und regelmäßig zitierten Auffassung, dass Seehunde ihre Nahrungsgründe grundsätzlich in einem Bereich von 50 km um ihre Haulout-Plätze finden und bei einer größeren Distanz zum Nahrungsort den Haulout-Platz wechseln (Pierce *et al.* 1991; Stewart *et al.* 1989; Thompson & Miller, 1990; Thompson *et al.* 1991; Tollit *et al.* 1997; Orthmann, 1995; Oxman, 1995). Das mag für die jeweiligen Untersuchungen gelten, doch spricht das herbst-winterliche Jagdverhalten der Seehunde des Schleswig-Holsteinischen Wattenmeeres gegen eine grundsätzliche Übertragung dieser Ergebnisse auf alle Vertreter der Art *Phoca vitulina*.

Die Wattenmeer-Seehunde übertreffen die oben genannte Jagddistanz sogar bis um das Doppelte. Betrachtet man die innerhalb der Beutezüge häufig auftretenden Tauchtiefen von unter 15m, müssen die Seehunde schon aufgrund der topographischen Bedingungen mindestens 30km linearer Strecke zurücklegen, um von der Lorenzensplate aus zum ersten Mal auf diese Tauchtiefe gelangen zu können. Ein Großteil der erreichten Tauchtiefen (über 45%) liegt jedoch noch weit unter 15m (bis zu 36m), womit die Tiere die oben beschriebene Grenze von 50 km Jagdradius regelmäßig überschritten haben.

Die wenigen „Auf-See-Ortungen“ bestätigen dieses Ergebnis der Fahrtenschreiber für die Wattenmeer-Seehunde. Die durchschnittlichen Entfernungen zum Hauptruheort Lorenzensplate haben entsprechend der Tiefenaufzeichnungen der Fahrtenschreiber im Schnitt zwischen 25km und 60km gelegen und übertreffen damit die bisher für Seehunde nachgewiesenen durchschnittlichen Distanzen deutlich. Zwar zeigten auch Seehunde vor Inverness (Tollit *et al.* 1998) variable Distanzen von 10-73 km, doch lag der Schwerpunkt bei 10-20km. Der Umstand, dass in der vorliegenden Arbeit für Seehunde viel größere Strecken mit einer individuen- und beutezugübergreifenden Konsistenz aus den Tauchdaten abgeleitet und im Einzelfall durch Satellitendaten bestätigt werden konnten, ist bisher einmalig.

Auch Thompson *et al.* (1997, 1998) wiesen für Nordsee-Seehunde des schottischen Inverness Firth und Dornoch Firth sehr geringe Beutezug-Radien nach. Sie betrug im Schnitt 30km mit einem bevorzugten Jagdbereich von 10-20 km Distanz zu den Ruheorten. Seehunde der Monterey Bucht in Kalifornien wiesen sogar Beutezugdistanzen von unter 15 km auf (Egushi, 1998; Orthmann, 1995).

Im ersten Fall konnten Thompson *et al.* (1991) zeigen, dass in den Wintermonaten clupeide Fische von der zentralen Nordsee Richtung schottische Küste ziehen und sich dort in Gräben und Senken von mehr als 12m Tiefe aufhalten. Entsprechend fanden sie bei Nahrungsanalysen einen über 90%igen Anteil clupeider Fische an der gesamten Nahrung. Die von ihnen untersuchten Seehunde zeigten auch erst Jagdaktivität unterhalb von 10 Metern.

Jagdverhalten und Jagdort sind also offensichtlich eng auf regionale Gegebenheiten in Topographie und Geographie sowie saisonale Wechsel in Beuteverfügbarkeit und Beutequalität ausgerichtet. Vielleicht würden auch die Seehunde des Wattenmeeres geringere Beutezug-Distanzen zeigen, gäbe es schon auf geringeren Tiefen eine ausreichende Beuteverfügbarkeit. Alternativ könnte hinter der weiten Verteilung bei der Nahrungssuche der schleswig-holsteinischen Seehunde auch eine intraspezifische Konkurrenzvermeidung stehen.

Diese wird grundsätzlich für Tiere beschrieben, die in hoher Anzahl an einem Ort aggregieren (Hamilton *et al.* 1967 sowie Furness & Birkhead, 1998; zitiert in Thompson *et al.* 1998). Dabei müssen die untersuchten Seehunde der Lorenzensplate losgelöst von ihrem bevorzugten Hauloutplatz betrachtet werden. Immerhin gibt es noch weitere große Seehund-Ruhebänke im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer, deren Tiere ebenfalls die vorgelagerte Nordsee im Rahmen ihres winterlichen Ernährungsverhaltens nutzen können. Damit würden dann weit über 6.000 Seehunde (Abt, persönl. Kommunikation) um Nahrungsressourcen in einem gemeinsamen Gebiet konkurrieren. Eine entsprechend deutliche und weite Verteilung der einzelnen Individuen macht vor diesem Hintergrund durchaus Sinn. Würde nämlich diese Anzahl von Tieren in einem beschränkteren Raum seine Nahrung finden müssen (wie es für andere Seehund-Populationen beschrieben wird, z. B. Tollit *et al.* 1997), würde das Konkurrenzverhalten vielleicht einen limitierenden Einfluss auf die Populationsentwicklung zeigen.

In letzter Instanz kann für ein einzelnes Individuum nicht geklärt werden, warum es eine bestimmte Region zur Nahrungssuche aufsucht. Dahinter kann immer auch die individuelle Motivation durch einen einmal erfahrenen Jagderfolg stehen. Die individuelle Spezialisierung auf spezifische Beuteorganismen, Jagdstrategien oder Jagdgebiete wird für zahlreiche Meeressäuger beschrieben (siehe u. a. Antonelis *et al.* 1984; Boyd *et al.* 1994; Hoelzel *et al.* 1989; Ostefeld, 1982). Schließlich bestimmen auch grundlegende Strategien des „optimal foraging“ das Aktivitätsmuster, wie sie von Krebs (1978) ausführlich dargestellt werden. Wenn ein Tier sich in einem Gebiet mit fleckenhafter Beuteverteilung bewegt, existieren – unter Außerachtlassung persönlicher Erfahrungen und externer Stimuli – auch generelle Strategien, welche die Jagdeffizienz bzw. den Jagderfolg optimieren können. Die entsprechende modellhafte Betrachtung ist bei Krebs (1978) nachzulesen.

Es zeigt sich nun innerhalb der vorliegenden Untersuchung, dass Jagdverhalten und Jagddauer deutlich mit der individuellen Reisedistanz zusammenhängen, die ein Tier zu einem Nahrungsgebiet zurücklegt. Das kleinste Tier SL-12 (40kg) zeigte ein völlig anderes Jagdverhalten als die meisten der größeren untersuchten Seehunde. Die Jagddistanzen waren geringer und die Dauer einzelner Beutezüge kürzer, was theoretische Überlegungen zur Abhängigkeit von Jagddistanz und Jagddauer (Orians & Pearson, 1979; Stephen & Krebs, 1986) belegt. (Aufgrund des thematischen Umfangs der zum Teil theoretische Modelle beinhaltenden Überlegungen [z. B. „Theory of central place foraging“; Orians & Pearson, 1979] sei für Details auf die entsprechenden Publikationen verwiesen).

Die individuellen Unterschiede in Jagddistanz und auch Jagddauer sind für *Phoca vitulina* bereits mehrfach beschrieben worden (u. a. Egushi, 1998; Lesage *et al.* 1999; Orthmann, 1995; Thompson *et al.* 1991; Tollit *et al.* 1997). Insbesondere in der Abhängigkeit zur Körpergröße spiegeln die unterschiedlichen Jagddistanzen und Jagdzeiten die verschiedenen energetischen Bedürfnisse wieder, die sich aus unterschiedlichen Körpergrößen ergeben (Thompson *et al.* 1998).

Nur in einem Punkt widerspricht die vorliegende Studie einer in dieser Hinsicht theoretischen Überlegung, welche die äußeren Grenzen eines Jagdgebietes betrifft. Die Multiplikation der Jagddauer mit einer geschätzten Schwimmgeschwindigkeit wurde in einigen Studien an anderen Robbenarten zur Ermittlung der äußeren Grenzen eines Jagdgebietes herangezogen (z. B. Feldkamp *et al.*, 1989; Trillmich *et al.* 1986). Unabhängig von einer dabei oftmals zu hoch angesetzten Schwimmgeschwindigkeit, ergeben sich selbst bei Ansetzung moderater Geschwindigkeiten (nahe der MTC) zu große Jagdbereiche. Nimmt man für die in der vorliegenden Studie untersuchten Seehunde beispielsweise eine Geschwindigkeit von 1 m/s an, hätte eines der Tiere (mit 112 Stunden Beutezugdauer) einen theoretischen äußeren Radius von ca. 200 km Jagddistanz. Diese Rechnung vernachlässigt aber den Umstand, dass viele Robbenarten in der Regel gezielte Nahrungsgebiete ansteuern, die sie dann wiederholt betauen. Bei linearer Fortbewegung in Richtung äußerer Grenzen eines Jagdgebietes würde dafür keine Zeit mehr bleiben. Die Satellitenortungen auf See und die TDR-Aufzeichnungen (Stichwort: erreichte Tauchtiefen) weisen zudem nach, dass die tatsächlich zurückgelegten Strecken deutlich unterhalb theoretischer äußerer Grenzen liegen.

Auch die Abwesenheit von bestimmten Haulout-Gründen wurde schon als direktes Maß für Beutezugdauern und damit Jagdeinsatz („foraging effort“) herangezogen (Costa *et al.*, 1989; Gentry & Holt, 1986; Kooyman *et al.*, 1986). Dies führt ebenfalls zu einer Überschätzung des Jagdeinsatzes, wenn nämlich die Robben - wie im Wattenmeer - alternative Ruheplätze ansteuern können. Die vorliegenden Ergebnisse zeigen also deutlich, dass sowohl Ortungsdaten als auch Fahrtenschreiber-Informationen vorliegen müssen, um Jagdeinsatz und Jagddistanzen verlässlich bestimmen zu können.

4.2.4.2.2 Jagdverhalten & Beuteverfügbarkeit

Nach Tollit *et al.* (1997) ist die schon angesprochene Korrelation zwischen Geographie und Jagdverhalten durch die Verknüpfung bestimmter Beuteorganismen mit verschiedenen Habitatformen (geprägt durch unterschiedliche Substrate) gegeben und beeinflusst darüber das Ernährungsverhalten der Robben. So wurde die Nahrung von Seehunden, deren Lebensraum überwiegend von Sandböden geprägt war, durch Sandaale (*Ammodytes ssp.*) dominiert und die Nahrung von Seehunden in felsigen Gebieten vorwiegend durch Felsenfische, gadoide Fische, Flundern und Heringe (Payne & Selzer, 1989).

Der Verbreitungsraum der Seehunde der Lorenzensplate ist nun geprägt durch Sand- und (vor allem im Bereich des eigentlichen Wattenmeeres) Schlickböden (Kohlus & Küpper, 1998). Das bedingt zunächst keine zwingende Korrelation zwischen Substratform und einigen wenigen präferierten Beutearten, wie oben beschrieben. Gerade das Wattenmeer und die angrenzende Nordsee zeichnen sich in ihrer Verbindung durch eine große Vielfalt an potentiellen Beutearten für Seehunde aus. Als ausgeprägte Nahrungsopportunisten nutzen Seehunde dieses breite Spektrum an Beutearten auch grundsätzlich aus (Riedmann, 1990). Ihr Speiseplan besteht unter anderem aus Vertretern der Fischfamilien Clupeidae, Embiotocidae, Gadidae, Pleuronectidae, Bothidae, Scorpaenidae, Osmeridae, Salmonidae sowie Cephalopoden und schließlich Crustaceen (Imler & Sarber, 1947; Jones, 1981; Kenyon, 1965; Morejohn *et al.* 1978; Pitcher, 1980a; Scheffer & Sperry, 1931; Spalding, 1964; Wilke, 1974).

Die Auswahl und Bevorzugung einiger weniger Beutearten ist dann auf saisonale Peaks in der Beuteabundanz, unterschiedliche Energiegehalte, sowie individuelle Präferenzen zurückzuführen (Härkönen 1987, 1988; Härkönen & Heide-Jørgensen, 1991; Pierce *et al.* 1991; Stewart *et al.* 1989; Thompson & Miller, 1990; Thompson *et al.* 1991; Tollit *et al.* 1997; Orthmann, 1995; Oxman, 1995). Aus der gesamten Vielfalt der möglichen Beuteorganismen haben dann tatsächlich nur wenige Arten Anteil an der Hauptmasse aufgenommener Nahrung.

Seehunde des Moray Firth in Schottland bevorzugten zum Beispiel aus 40 vorhandenen Beutefischarten gerade einmal fünf Arten, die über 80 Prozent der gesamten Nahrungsmenge ausmachen (Tollit & Thompson, 1996; Tollit *et al.* 1997). Die Bedeutung dieser wenigen Schlüsselarten variierte jedoch sowohl saisonal (Pierce *et al.* 1991) als auch von Jahr zu Jahr (Tollit & Thompson, 1991), wobei die saisonalen Variationen auch mit dem wechselnden Energiegehalt der einzelnen Arten zusammenhängen dürften (Pierce *et al.* 1990).

Die jährlichen Unterschiede in der Nahrungsverfügbarkeit im Moray Firth wurden schließlich auf Fluktuationen in der lokalen Abundanz und Verteilung überwinternder Heringe und Sprotten (*Sprattus sprattus*) zurückgeführt (Thompson, 1996).

Die gleichen grundlegenden Faktoren dürften auch die Ernährungssituation der Seehunde im Wattenmeer bestimmen - hier jedoch mit einem Schwerpunkt auf andere, regional wichtige Schlüsselarten. Ein bei Untersuchungen an anderen Robbenarten einbezogener Faktor war mit Blick auf das Ernährungsverhalten auch die Abhängigkeit der Wassertemperatur zum Vorkommen spezifischer Beuteorganismen. Boyd & Arnborn (1991) konnten zum Beispiel für Südliche See-Elefanten (*Mirounga leonina*) eine deutliche Korrelation zwischen dem Tauchverhalten und der Wassertemperatur nachweisen. Ihre Erklärung dafür war, dass die Robben die unterschiedlich temperierten Wassermassen entweder als direkten Indikator für Beutevorkommen genutzt haben oder sich die Beuteorganismen einfach in Wassermassen spezifischer Temperatur aufhielten und akkumulierten und dann von den See-Elefanten ausgebeutet wurden.

Die Wahrscheinlichkeit, dass die Seehunde der norddeutschen Küste die Wassertemperatur in ähnlicher Weise als Indikator nutzen, ist sehr gering. Die am Wattenmeer angrenzende Nordsee ist zum Beispiel nicht tief genug, um eine konsistente Stratifizierung übereinanderliegender Wassermassen zu ermöglichen, wie es im Fall der See-Elefanten an der Antarktischen Polarfront der Fall ist. Dort erreichten die Tiere Tauchtiefen bis über 700m und es lag eine deutliche und beständige Schichtung der Wassermassen vor (Boyd & Arnborn, 1991).

Die Nordsee ist zudem geprägt durch Variationen des nordatlantischen Strömungssystems und seiner Wassermassen einschließlich des Europäischen Nordmeeres sowie saisonaler meteorologischer und klimatischer Schwankungen (Lenz, 1990). Die diese Arbeit begleitende Beobachtung der Strömungs- und Temperaturverhältnisse (auf der Grundlage tagesaktueller Daten der BSH) während der Telemetrierung der Tiere wies gerade zum Zeitpunkt der schweren Herbststürme eine sich fast täglich ändernde Situation der Wassermassenverteilung auf. Zudem weisen die klimatischen Verhältnisse zwischen den gleichen Monaten der Untersuchungsjahre krasse Unterschiede auf. In den Wassertemperaturen machten diese klimatischen Unterschiede Differenzen zwischen 3.5°C und 5°C aus. In der Summe also keine beständige Situation, die eine konsistente und „vorhersehbare“ Beuteverteilung ermöglichen würde, wie es oben für die See-Elefanten beschrieben wurde.

In der Interpretation der bevorzugten Nahrungsgründe der Wattenmeer-Seehunde sowie der Korrelation ihres Ernährungsverhaltens mit der lokalen Beutesituation wäre es natürlich von Vorteil, wenn auf Daten zur saisonalen Fischverteilung oder bestehende Untersuchungen zur Beutewahl der Seehunde zurückgegriffen werden könnte. Leider sind die verfügbaren Datenbestände zur Bestandssituation von Fischen der südlichen Nordsee bzw. des Wattenmeeres nicht ausreichend, um diese differenziert mit den Ergebnissen der vorliegenden Studie verknüpfen zu können. Entweder fehlen sie für einzelne Bereiche ganz, sind veraltet, betreffen andere jahreszeitliche Abschnitte oder beziehen sich auf einen zu großen Untersuchungsbereich, als dass auf ihrer Grundlage relevante Aussagen getroffen werden könnten.

Was verbleibt, sind die wenigen Mageninhaltsuntersuchungen an Seehunden des Wattenmeeres (Behrends, 1985; Krause, 1999). Die Ergebnisse dieser Form von Untersuchungen und die Ergebnisse telemetrischer Studien stimmen aufgrund methodischer Restriktionen jedoch selten überein.

So steht die starke Benthosorientierung der telemetrierten Seehunde innerhalb der vorliegenden Arbeit im Widerspruch zu den Ergebnissen einer Studie, die mit Hilfe von Mageninhaltsuntersuchungen versucht hat, saisonal präferierte Beuteorganismen von Seehunden im Wattenmeer zu erkennen (Krause, 1999). Dieser Untersuchung nach kommt es im Herbst zu einer deutlichen Abnahme von im Mageninhalt nachweisbaren Plattfischen wie Flunder und Scholle. Dagegen sind Schwarmfische wie Heringe und sonstige Fischarten wie Franzosendorsch - also nicht benthosassoziierte Arten - vermehrt zu finden.

Dies müsste sich im Tauchverhalten der Seehunde in pelagischer Jagdaktivität ausdrücken, die aber den vorliegenden Ergebnissen nach eine nur untergeordnete Rolle gespielt hat. Hintergrund für diese Diskrepanz zwischen nachweisbarem Mageninhalt und gewählter Ernährungsstrategie kann – wie schon für den Moray Firth beschrieben - zum einen eine sich über die Jahre ändernde Beuteverfügbarkeit im Untersuchungsgebiet sein. Andererseits stammen die Ergebnisse zum Tauchverhalten der Seehunde in der vorliegenden Arbeit aus drei aufeinanderfolgenden Jahren, die ebenfalls Grundlage für die Ergebnisse der Arbeit von Krause waren. Es muss also einen anderen Grund für diesen scheinbaren Widerspruch zwischen aufgezeichnetem Jagdverhalten und den identifizierten Beuteorganismen geben. Es ist anzunehmen, dass eine wesentliche Ursache in methodischen Restriktionen bei den Mageninhaltsuntersuchungen zu finden ist.

So wurde schon früh nachgewiesen (Harvey, 1989), dass - je nach Fischart - die Wiederfundrate von Beuteorganismen durch Verdauungsvorgänge bis auf 28 % der tatsächlich gefressenen Menge zurückgehen kann. Insgesamt sind nach kontrollierter Fütterung nur 58% aller Fischarten und 37% aller Cephalopodenarten bei anschließender Mageninhaltsanalyse über Otolithen oder Schnäbel nachzuweisen gewesen (Harvey, 1989). Insbesondere die weniger robusten Otolithen der gnadiden, scorpaeniden und pleuronectiden Fischen werden fast gänzlich aufgelöst, ganz im Gegensatz zu den Otolithen clupeider, osmerider und salmonider Fische. Einen entscheidenden Einfluss auf die Otolithen-Wiederfundrate einzelner Arten hat dabei auch der Umfang der in einer bestimmten Zeit aufgenommenen Nahrungsmenge (Marcus *et al.* 1998). Bei Fütterungsexperimenten an Seehunden wurden - ausgehend von einer als „normal“ definierten Nahrungsmenge - die Otolithen bei doppelter bzw. halber Nahrungsmenge bestimmt. Die Unterschiede waren drastisch. Bei halber Nahrungsmenge konnten beispielsweise nur noch 25% aller verfütterten Heringe über die Otolithen nachgewiesen werden. Die Varianz bezüglich der Ergebnisse verschiedener Untersuchungen (von 4% Wiederfundrate über 22% bis hin zu 32.5% Wiederfundrate verfütterter Heringe) zeigt die Unsicherheit dieser Methode (Harvey *et al.* 1989; Neilson, 1985; Tollit *et al.* 1997).

Die fehlende kritische Betrachtung solch wesentlicher Punkte und die fehlende Einbeziehung entsprechender Publikationen (Bigg & Perez, 1985a, 1985b; da Silva, 1985; Green, 1993; Harvey, 1989; Hyslop, 1980; Marcus *et al.* 1998; Martensson, 1994; Pierce *et al.* 1991; Pitcher, 1980; Treacy, 1981) in die Arbeit von Krause (1999), führt damit zu einer geringen Relevanz der Ergebnisse dieser Nahrungsanalyse.

Zudem sind in die Untersuchung der jahreszeitlichen Änderung der Nahrungszusammensetzung auch nur die Mageninhalte von 12 Tieren für den Zeitraum Herbst eingegangen. Hier wird erst eine höhere Zahl von Tieren deutlichere Ergebnisse liefern. Schließlich zeichnen sich Seehunde durch eine große individuelle Flexibilität in ihrer Ernährungsstrategie aus, was bei der, auch für telemetrische Studien typischerweise geringen Anzahl von untersuchten Tieren, zu sehr unterschiedlichen Ergebnissen führen kann.

Letztendlich kann auch die Mageninhaltsuntersuchung zuvor erkrankter und schließlich verendeter Tiere eine repräsentative Analyse erschweren. Es ist möglich, dass die Tiere vor ihrem Tod nicht mehr zu normalem Jagdverhalten in der Lage waren, und damit die Jagd und in Folge die Beutezusammensetzung stark von möglichen Erkrankungen beeinflusst wird.

Einzig die zweite vorhandene Studie zur Mageninhaltsanalyse von Seehunden des Schleswig-Holsteinischen Wattenmeeres (Behrends, 1985) kommt zu Ergebnissen, die sich tendenziell mit dem Ernährungsverhalten der in der vorliegenden Arbeit untersuchten Seehunde decken. Natürlich gelten auch hier die gleichen methodentypischen Restriktionen und vielleicht sind die Ergebnisse auch hier nur das Resultat einer Momentaufnahme. Doch liegen sie dichter an den aus der telemetrischen Arbeit gewonnenen Erkenntnissen als die von Krause (1999).

Der starken Ausrichtung des Jagdverhaltens auf den Meeresboden entsprechen die nachgewiesenen Beutearten. So wurden für Herbst und Winter Plattfische als Hauptnahrungsbestandteile identifiziert, wobei der Schwerpunkt deutlich auf Schollen (*Pleuronectes platessa*) lag. Setzt man dieses Ergebnis in Zusammenhang mit der jahreszeitlichen Verteilung von Schollen, ergibt sich für die Wattenmeer-Seehunde ein schlüssiges Bild ihres herbstlichen Ernährungsverhaltens. Während im Frühjahr und Sommer die Jungschollen flächendeckend verteilt sind, verlassen Ende des Sommers die schnellwüchsigsten Tiere bereits die Watten und ziehen in die Hauptwattströme und die vorgelagerte Nordsee (Breckling, 1998). Im Herbst hat dann schließlich die Mehrzahl der Tiere das Wattenmeer verlassen und verbringt die ersten Lebensjahre im seewärtigen Vorfeld des Wattenmeeres, also genau in dem Bereich, den die Seehunde zu diesem Zeitpunkt zur – vornehmlich benthisch ausgerichteten - Jagd nutzen.

Darüber hinaus konnte Behrends (1985) weitere bodenlebende Fische als Hauptnahrungsbestandteile identifizieren. Dazu zählen Grundeln (*Pomatoschistus spec.*), Flundern (*Platichthys flesus*) und auch Klieschen (*Limanda limanda*). Sandaale wurden zwar nicht entdeckt, sind aber in anderen Regionen als zum Teil wesentlichste Seehundsnahrung bekannt (Härkönen, 1988; Härkönen *et al.* 1991; Payne *et al.* 1989; Tollit *et al.* 1996, 1998; Thompson *et al.* 1991) und kommen zahlreich in der vorgelagerten Nordsee vor.

Die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung haben noch eine grundsätzliche Bedeutung für zukünftige Mageninhaltsuntersuchungen. Der Umstand, dass die größeren Seehunde in größerer Entfernung jagen und am längsten von ihren Haulout-Plätzen entfernt sind (siehe auch Thompson *et al.* 1998), lässt sie bei der Erfassung von auf den Seehundbänken gesammelten Kotproben unberücksichtigt. Wie schon dargelegt wurde, ist die Zeit der Nahrungsprozessierung bei Seehunden vergleichsweise kurz. Große Teile des Beutespektrums von auf See gefangenen und gefressenen Organismen können so anhand der auf den Ruheplätzen gesammelten Kotproben nicht erfasst werden.

Dass bei Seehunden sehr häufig eine Bevorzugung einzelner Beutearten stattfindet, haben Untersuchungen aus den unterschiedlichsten Regionen gezeigt (Egushi, 1998; Härkönen 1987, 1988; Härkönen & Heide-Jørgensen, 1991; Pierce *et al.* 1991; Stewart *et al.* 1989; Thompson & Miller, 1990; Thompson *et al.* 1991; Tollit *et al.* 1997, 1998; Orthmann, 1995; Oxman, 1995). Mit der Beuteart verbunden ist dann auch die Wahl einer bestimmten Jagdstrategie, die entweder als „pelagisch“ oder als „benthisch“ eingestuft werden kann. Zeigen einzelne Individuen auch zeitweise intermediäres Tauchverhalten, so ist doch immer eine individuell bevorzugte und dominierende Jagdstrategie erkennbar. Die Untersuchung, die diesen Umstand bisher am direktesten mit den gewählten Beutearten korrelieren konnte, stammt von Tollit *et al.* (1997). Einmal auf eine bestimmte Jagdstrategie – beispielsweise die pelagische - festgelegt, konnte gleichzeitig auch die Abundanz benthischer Beuteorganismen hoch sein, ohne dass einzelne Seehunde der schottischen Küste ihr Ernährungsverhalten änderten. Jedes Individuum zeigte eine u. a. beutezugübergreifende Konsistenz in seinen Jagdstrategien.

Das erklärt die bei den Wattenmeer-Seehunden zwar umgekehrten aber durchweg einheitlichen Jagdstrategien auf See, die fast ausnahmslos benthisch bzw. demersal ausgerichtet waren. Wirklich pelagische Jagdaktivität in der freien Wassersäule war innerhalb der Beutezüge der Wattenmeer-Seehunde fast nie zu finden. Es kam jedoch öfter zu Tauchgängen, die fast bis zur topographisch möglichen Maximaltiefe reichten, deren Bodensegment dann aber in einer Tiefe von ein bis fünf Meter über Grund variable Tauchtiefen aufwies. Dies impliziert möglicherweise das Antreffen von bodennah schwimmenden Schwarmfischen, die in Folge über mehrere Tauchgänge ausgebeutet werden. Schon nach kurzer Zeit (30 – 60 Minuten) erfolgte dann aber wieder ein Wechsel zur benthischen Tauchform.

Aus dem Umstand, dass Robben ihre einmal gewählte Jagdstrategie auch nicht durch die hohe Abundanz von Beutefischen beeinflussen lassen, denen strategisch anders nachgestellt werden müsste, schlossen Tollit *et al.* (1997), dass von der regionalen Abundanz einzelner Beutearten nicht direkt auf die von den Seehunden tatsächlich gefressenen Arten geschlossen werden kann. Zum gleichen Ergebnis kam Härkönen (1987) bei einer Untersuchung an Seehunden des Skagerrak. Während der Zungenbutt (*Glyptocephalus cynoglossus*) in Lebensraum der Seehunde die Plattfischart mit der höchsten Abundanz war, hatte er den geringsten Anteil an den tatsächlich von den Robben gefressenen Plattfischen.

Letztendlich sind unterschiedliche Jagdstrategien immer direkt mit der Energetik des Tieres gekoppelt bzw. können energetische Bedürfnisse oder Anforderungen umgekehrt auch das Jagdverhalten determinieren (Costa, 1988). So unternehmen weibliche Pelzrobben auf der Jagd nach Alaska-Seelachsen (*Theragra chalcogrammus*), Heringen (*Clupea harengus*) und Lodden (*Mallotus villosus*) nur halb so viele Tauchgänge wie auf der Jagd nach vertikal migrierenden Kopffüßern der Familie Gonatidae. Bei der ersten Tiergruppe handelt es sich um demersale Fische, denen die Robben auf Tiefen von durchschnittlich 185 Metern nachstellen, im zweiten Fall jagen die Pelzrobben in Tiefen von 50-60 Metern (Loughlin *et al.* 1987). Der tauchenergetische Aufwand und die absolut unter Wasser verbrachte Zeit zur Jagd können also je nach Beuteart sehr unterschiedlich sein.

Wenn schließlich – wie beim oben genannten Beispiel - eine Gruppe von Beutetieren nicht nur tauchenergetisch besser auszubeuten ist, sondern auch über einen viel höheren Energiegehalt als die eh schon aufwendiger auszubeutenden Beutetiere verfügt, bekommt die Bevorzugung einzelner Organismenarten einen verständlichen Hintergrund - ein weiterer Faktor, der es erschwert bzw. fast unmöglich macht, von der Präsenz und Abundanz bestimmter Beutearten auf die Bevorzugung durch höher-gestellte Räuber zu schließen. Erst Untersuchungen, die das Tauchverhalten in Relation zur regionalen Nahrungszusammensetzung und Nahrungsverfügbarkeit setzen (Boyd *et al.* 1994; Croxall *et al.* 1985), werden mehr Licht auf die Abhängigkeit der Ernährungsstrategien zur Beutesituation werfen können. Für die meisten Regionen sind diese Untersuchungen jedoch nur sehr schwer durchführbar.

So hat der amerikanische „National Research Council“ in einer umfangreichen Studie zum Rückgang verschiedener Robbenpopulationen (NRC, 1996) herausgestellt, dass die Bestimmung der durchschnittliche Abundanz von Beuteorganismen bei bisherigen Fischerei-Surveys in keiner Weise dem räumlichen Gebiet gerecht wird, in dem lokale Robbenpopulationen ihre Beutezüge unternehmen. Dies ist vor allem darauf zurückzuführen, dass diese Form der Untersuchungen in der Regel getrennt stattfinden. Nur ganz wenige Studien an Robben beinhalten parallel durchgeführte Fischerei-Surveys.

Den vielversprechendsten Ansatz zur Überwindung dieses Problems sowie der restriktiven und kontroversen Interpretation von Mageninhaltsuntersuchungen liefert eine Studie an Seehunden des Prince William Sound in Alaska (Iverson *et al.* 1997). Darin wurden Fettsäuren in Robben als „Marker“ für spezifische Beuteorganismen herangezogen, was eine sehr verlässliche und genaue Nachweismethode darstellt.

4.2.4.2.3 Dynamik des Lebensraumes Wattenmeer

Die strukturelle Organisation eines gesamten Lebensraumes beeinflusst immer das Gesamtverhalten und im Speziellen das Ernährungsverhalten der darin lebenden Organismen. Gegenüber Seehunden anderer Regionen sehen sich die Robben im Wattenmeer einer besonderen Situation ausgesetzt, die mit den spezifischen Milieufaktoren dieses Lebensraumes zusammenhängt. Wie schon zu Beginn der Diskussion erwähnt, ist das Wattenmeer durch eine besondere Dynamik gekennzeichnet, die eine zentrale Bedeutung für die gesamte Lebensweise der dort vorkommenden Organismen hat. Diese Dynamik wird durch mehrere Faktoren bestimmt:

- Schnelle tägliche und jährliche Veränderungen der Kleinstandorte
- Viele gleichzeitig stattfindende große und kleinräumige Ortsänderungen der Fauna, verbunden mit horizontalen und vertikalen Wanderungen
- Große Schwankungen der Populationsdichte einzelner Arten im selben Jahr und von Jahr zu Jahr

(nach Heydemann, 1998)

Für einen Seehund, zu dessen langfristigen Zielen auch die Balancierung seines energetischen Haushaltes gehört, bedeutet das, dass er in einem Lebensraum stetigen Wandels lebt. Trotz der flächendeckenden Dominanz einiger Beutearten ist die Wahrscheinlichkeit, bestimmte Beutevorkommen über längere Zeit relativ verlässlich antreffen und ausbeuten zu können, nicht in dem Maße gegeben, wie es in Lebensräumen mit konstanteren Milieubedingungen der Fall ist. Die Robben müssen also Strategien entwickeln, die das Risiko, mittel- und langfristig keine oder nur unzureichende Beute zu machen, minimiert.

Eine dieser Strategien wäre das Aufsuchen entfernterer Gebiete, die einen höheren Grad an Verlässlichkeit in Beuteverteilung und Beuteabundanz aufweisen. Die bereits besprochenen, langen Jagddistanzen und Beutezüge der untersuchten Wattenmeer-Seehunde sprechen dafür. Die für An- und Abreise aufzuwendenden energetischen Kosten wären der Einsatz, den die Seehunde zahlen müssten. Doch könnten diese Kosten durch einen höheren Beuteerfolg kompensiert werden. Anderenfalls würden die Tiere ein energetisches Defizit einfahren, das sie auf Dauer nicht tragen könnten. Fedak & McConnell (1993) haben diese Ernährungsstrategie bereits für Südliche See-Elefanten (*Mirounga leonina*) diskutiert, die sich noch viel weiter von ihren Haulout-Plätzen auf South Georgia entfernen (mehrere Hundert bis Tausend Kilometer), um verlässlichere Nahrungsgebiete aufzusuchen.

Unter bestimmten Umständen könnte es also auch für einen Seehund ökonomischer sein, auf der Reise in ein entfernteres Nahrungsgebiet Energie in tauchphysiologische Leistungen zu stecken, als in kurzer Distanz zu seinen Ruheplätzen ohne großen tauchphysiologischen Aufwand zu jagen. Für das einzelne Tier ist dies eine ernährungsökologische Abwägung, die vor allem an die regionalen Bedingungen in Beuteverteilung und Beuteabundanz gekoppelt ist.

4.2.5 Saisonales Tauchverhalten

4.2.5.1 Herbst/Winter

Die Tiere aller Untersuchungsjahre wurden entweder im September, Oktober oder Anfang November gefangen und ausgerüstet. Die vorliegende Untersuchung vermittelt damit scheinbar nur einen Einblick in das herbstliche Aktivitätsverhalten der Seehunde im Wattenmeer. Die im Jahresgang weitreichendste Aufzeichnung des Aktivitätsverhaltens dauerte jedoch in einem Fall bis zum 21. November. Sie liegt damit schon am Beginn der Winterzeit und leitet zu den folgenden Wintermonaten über.

Verschiedene saisonal ausgerichtete Untersuchungen an Seehunden haben gezeigt, dass sich das winterliche Aktivitätsverhalten nicht wesentlich vom herbstlichen Verhalten unterscheidet (Thompson *et al.* 1991; Sobolevskij, 1996). Im Rahmen der Untersuchung der winterlichen Jagdaktivität fassen sie zum Beispiel die Monate Oktober bis März zusammen. Nach Beendigung des Fellwechsels spätestens Ende September beginnt für die Seehunde demnach eine Phase, in der sie sich fast ausschließlich der Ernährung widmen. Diese Phase hält bis zum Frühjahr hin an. Währenddessen zeigen sie insbesondere im Hinblick auf ihren Jagdeinsatz („foraging effort“) ein relativ konsistentes Verhalten (Thompson *et al.* 1989, 1991). Es kann für die Seehunde des Wattenmeeres angenommen werden, dass auch ihr (im Rahmen der vorliegenden Studie aufgezeichnetes) Verhalten sich in den Monaten Dezember bis etwa März fortsetzen wird. Natürlich können monatlich differierende Beuteabundanzen und -verbreitungen einen wechselnden Einfluss auf die jeweiligen Jagdstrategien und mögliche Jagdorte von Robben haben (Thompson *et al.* 1991; Tollit *et al.* 1997, 1998). Doch wurde auch hier bereits ein konsistentes Verhalten überwinternder und zentraler Beutefische nachgewiesen, wodurch kaum Änderungen im Ernährungsverhaltens der Seehunde innerhalb der Monate Oktober bis März bedingt und zu verzeichnen waren (Iverson *et al.* 1997; Thompson *et al.* 1991).

Bis zur ersten wirklichen Untersuchung der Monate Dezember bis März bleiben eindeutige Schlüsse für die Seehunde des Wattenmeeres somit zunächst spekulativ. Doch sprechen fehlende herbst-/winterliche Einflüsse durch annuelle Lebensvorgänge (Fellwechsel, Jungenaufzucht etc.), ähnliche monatliche, klimatische Bedingungen (insbesondere während der gemäßigten Winter der Aufzeichnungsjahre) und die Notwendigkeit des Fettaufbaus für den Sommer (Drescher, 1979) dafür, dass keine drastischen Änderungen des Ernährungsverhaltens zu erwarten sind. Immerhin müssen die Seehunde gerade vor Beginn der Geburts- und Fortpflanzungsphase ausreichend Energien gesammelt haben, um diese Zeiten verringerter Beuteaufnahme (Anderson & Fedak, 1985; Boyd & Duck, 1991; Coltman *et al.* 1997) energetisch zu kompensieren. Die jahreszyklische Speckdickenverteilung der Seehunde im Wattenmeer belegt die Bedeutung der Monate September bis März für die Ernährung (Drescher, 1979). Entsprechend der stetigen Zunahme der Speckdicke innerhalb dieser Monate, erwiesen sich diese als wichtigste Fressphase im Jahreslauf. Die Tiere müssen sich Reserven für die energiezehrenden Sommermonate zulegen. Gerade in der zweiten Hälfte ihrer Fortpflanzungsphase können sie bis zu 0,8% ihres Körpergewichtes täglich verlieren (Walker & Bowen, 1993). Um diesen substanziellen Verlust nach Beendigung des Fellwechsels wieder einzufahren und ausreichende Vorräte für die nächste Sommerperiode halten zu können, ist ein unablässiger Jagdeinsatz bis in das Frühjahr hinein erforderlich. Auf der Grundlage dieser Erkenntnisse scheint es somit gerechtfertigt, in der vorliegenden Arbeit vom „herbst-winterlichen“ Ernährungsverhalten statt allein vom „herbstlichen“ Ernährungsverhalten zu sprechen.

4.2.5.2 Frühjahr/Sommer

Wie bereits erwähnt, sind das Verhalten und die Verbreitung der schleswig-holsteinischen Seehunde im Frühjahr und Sommer bisher noch nicht untersucht worden. Um darzustellen, warum die Ergebnisse der vorliegenden Studie sich nicht auf das ganze Seehundjahr übertragen lassen und inwieweit ein entsprechender Forschungsbedarf besteht, wird an dieser Stelle kurz auf diese Jahreszeiten eingegangen.

Es ist für die Art *Phoca vitulina* bereits grundsätzlich beschrieben (Riedmann, 1990; Thompson, 1989) und für die Wattenmeer-Seehunde ebenfalls zu erwarten, dass die Tiere während der Sommermonate ein deutlich anderes Tauch- und Haulout-Verhalten sowie Verteilungsmuster zeigen, als im Herbst/Winter. Die Saisonalität ergibt sich – wie bereits angedeutet - schon aus den zirkannualen Ereignissen im Lebenszyklus eines Seehundes. Dazu gehören Trächtigkeit, Geburt, Säugephase, Fellwechsel, und Paarung, die ausnahmslos von den Frühjahrs- bis hin zu den späten Sommermonaten stattfinden. Saisonübergreifende Studien an Seehunden zahlreicher anderer Regionen weisen die saisonalen Differenzen im Aktivitätsmuster bereits nach.

Demnach verbringen Seehunde des Moray Firth während der Wintermonate weitaus mehr Zeit auf See (50 – 95%) als während der Paarungs- und Fellwechselsaison (durchschnittlich 40%, Thompson *et al.* 1987, 1988). Auch die Dauer der einzelnen Beutezüge ist während der Paarungssaison kürzer (Lesage *et al.* 1999; Thompson *et al.*, 1989). Van Parijs *et al.* (1997) fanden zudem heraus, dass männliche Seehunde während der Paarungszeit kürzere Jagddistanzen und verkürzte Tauchgänge haben.

Coltman *et al.* (1997) belegten auch für Seehunde auf Sable Island, dass sie kurz vor der Paarungszeit ein gesteigertes Ernährungsverhalten zeigten, dann aber mit Beginn der Paarungszeit dicht bei den Haulout-Plätzen blieben und auf ein verstärkt opportunistisches Jagdverhalten umschwenkten. Tieftauchen (über 20m Tiefe) war kaum noch zu verzeichnen, und das gesamte Jagdverhalten zeigte ein deutlich diurnales Muster, wie es außerhalb der Paarungssaison nicht zu beobachten war. Die Beutejagd der männlichen Tiere wurde während dieser Periode fast eingestellt oder war zumindest stark reduziert und eng auf die Präsenz und das Verhalten der weiblichen Tiere abgestimmt. Die Nähe zu den Weibchen bedingte auch einen geringeren Jagdradius und kürzere Jagdzeiten. Gilt dies in ähnlicher Weise für die Seehunde des Wattenmeeres, müssten sie bei einem reduzierten Jagdbereich mit den Beuteorganismen vorlieb nehmen, die dort zu diesem Zeitpunkt existieren. Entsprechend wird ihr Tauchverhalten (Tauchdauer, Oberflächenzeiten, Jagdstrategien etc.) primär von der lokalen Beutesituation bestimmt werden.

Direkte soziale Interaktionen mit Weibchen und konkurrierenden Männchen spielen schließlich ebenfalls eine das Gesamtverhalten prägende Rolle (siehe auch Davis & Renouf, 1991; Jouventin & Cornet, 1980, Riedmann, 1990). Gerade in der Nähe der Hauloutgründe zeigen männliche Seehunde ein ausgeprägtes Balzverhalten und verteidigen sogar aquatische Territorien, die von den Weibchen passiert werden müssen (Sullivan, 1981; Bonness *et al.* 1993). Das hat natürlich auch Einfluss auf das Tauchverhalten konkurrierender Männchen, die auf dem Weg zum Ruheplatz in diese Territorien eindringen. Seehunde des Prince William Sound zeigten schließlich in Abhängigkeit zum Fellwechsel einen stetigen Abfall ihres „diving efforts“ in den Sommermonaten (Frost *et al.* 1999). Mit Beginn des Septembers – also nach Beendigung des Fellwechsel, der Still- sowie der Paarungszeit - stieg der „diving effort“ wieder deutlich an.

Mit Ausblick auf eine saisonale Komplettierung der Untersuchungen an Wattenmeer-Seehunden lassen die gerade genannten Studien zahlreiche neue Erkenntnisse für die Tiere dieses Lebensraumes erwarten. Würden die für die oben beschriebenen Regionen festgestellten Änderungen auch für die Wattenmeer-Seehunde gelten, käme es gerade für diese Seehunde zu einer interessanten Situation. Die schon diskutierte Konkurrenzvermeidung durch weiträumige Ausdehnung des Jagdgebietes wäre dann nicht mehr möglich. Die Frage lautet damit, wie verhält bzw. ernährt sich eine relativ große Population von Seehunden bei saisonal bedingter Beschränkung auf einen relativ kleinen Raum? Wie „antworten“ die Seehunde auf die schon besprochenen dynamischen Umstände im Lebensraum Wattenmeer, auf den sie dann möglicherweise in ihrer Nahrungssuche beschränkt sind. Werden im Gegensatz zu Seehunden anderer Regionen während der Paarungszeit weiterhin entferntere Nahrungsgebiete aufgesucht? Steht das Ernährungsverhalten zeitweilig vollständig hinter den anderen Lebensvorgängen wie Fellwechsel, Geburt, Jungenaufzucht und Reproduktion zurück? Die Ausweitung der Studien auf die Sommermonate wird also viele offene Fragen beantworten können.

4.2.6 Haulout

4.2.6.1 Haulout-Plätze

Der von allen untersuchten Seehunden bevorzugte Ruheplatz war die Lorenzensplate, auf der die Tiere auch gefangen wurden. Die Sandbank wird zwar entscheidend von den Gezeiten beeinflusst, doch vereint sie gegenüber den zahlreichen zusätzlich genutzten Alternativruheplätzen mehrere wesentliche Vorteile. So läuft sie oberhalb der Wasserlinie flach auf, fällt aber unter der Wasserlinie steil ab und ermöglicht damit einen leichten Zugang sowie ein schnelles Verlassen der Sandbank bei Störungen. Sie ist selbst für eine hohe Anzahl von Tieren (bis über Tausend) groß genug, um ausreichende Individualabstände zwischen den Seehunden zu gewährleisten. Die Tiere können sich zudem weit genug zur Sandbankmitte hin zurückziehen, um unbeeinflusst von Wellen und Gischt zu ruhen. Durch die Lage im Norderheverstrom erlauben alle Seiten der Sandbank letztendlich einen schnellen und direkten Zugang zu einem tieferen Wasserkanal, der direkt hinaus in die offene See führt. All diese Faktoren werden grundsätzlich als ideale Ruheplatzbedingungen für Seehunde beschrieben (siehe u. a. Drescher, 1979; Sullivan, 1980).

Die Alternativruheplätze der Seehunde im Wattenmeer können in der Regel nicht mit der Fülle dieser Faktoren aufwarten. Sie liegen entweder dichter an für Menschen zugänglichen Gebieten (Halligen, Inselstränden etc.) oder sind abseits der Hauptwattströme bzw. befinden sich in größerer Entfernung zur offenen See und sind oftmals nur von einer Seite für die Tiere zugänglich. Wie die Ergebnisse dieser Studie belegen, werden sie trotzdem genutzt. Dass trotz Bevorzugung der Hauptruheplätze auch weitere Sandbänke und Strände für die Seehunde geeignet sind und die Tiere sich auf Ruheplätzen im ganzen Wattenmeer verteilen, stellte bereits Drescher (1979) bei der Untersuchung der geographischen Verbreitung dieser Tiere fest.

Die besondere Bedeutung einiger dieser Alternativruheplätze liegt offensichtlich in ihrer Gezeitenunabhängigkeit. Selbst bei Tidenhöchststand erlauben sie den Seehunden eine Ruhemöglichkeit, die den Tieren auf der Lorenzensplate in mehr oder minder regelmäßigen Abständen verwehrt ist. So erklärt sich die Vielzahl von Haulouts während der Flutphasen. Es ist auch anzunehmen, dass die einzelnen Seehunde dort nicht alleine, sondern in zumindest kleinen Gruppen gelegen haben (siehe auch Drescher, 1979).

Einerseits wird es bei Tidenhöchststand immer mehrere Tiere geben, die von ihren Jagdausflügen zurückkehren und auf Ruheplatzsuche sind. Andererseits spielt die Anwesenheit von Artgenossen auch für die sozial wenig interaktiven Seehunde eine wichtige Rolle. So haben Untersuchungen an Vögeln und Säugern gezeigt, dass einzelne Individuen innerhalb einer Gruppe weniger Zeit für das „Sichern“ ihres Ruheplatzes verwenden als allein ruhende Tiere (Bertram & Wartzok, 1978). Da sich die Kosten für das „Sichern“ negativ auf die Energiebilanz auswirken, besteht entsprechend eine Tendenz zur Einhaltung einer Mindestgruppengröße (Bertram & Wartzok, 1978). Auch für Seehunde wurde bereits nachgewiesen, dass ihre individuelle Wach- und Beobachtungsrate ab- und die Dauer der Schlafphasen mit steigender Gruppengröße zunehmen (Krieger & Barrette, 1984; Terhune, 1985).

Die aus den Satellitenortungen und Fahrtenschreiberinformationen der vorliegenden Studie ermittelten Hauloutorte (Abb. 30, S. 54) zeigen, dass die Seehunde neben den mitten im Wattenmeer liegenden Halligen, Sänden und Stränden auch die nord-friesischen Außensände Japsand, Norderoogsand und Süderoogsand zum Ruhen nutzen. Die Tiere waren jedoch ausschließlich an den jeweiligen Nord- und Ostseiten zu orten, was die Lage und Funktion der Außensände verdeutlicht. Durch ihre vorgeschobene Lage fungieren sie als Wellenbrecher für die dahinterliegenden Watten, Halligen und Inseln (Hofstede, 1998). Ihre seewärtigen Seiten erfahren somit eine stärkere Exposition gegenüber Wellen und den von See kommenden Winden, was sie möglicherweise als Ruheplätze unattraktiv macht. Drescher bemerkte schon 1979, dass sich über die Hälfte der Liegeplätze im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer auf den östlichen und süd-östlichen Sandbankseiten befinden. Ob Brandungsschutz an der Liegeplatzseite ein maßgeblicher Faktor für die Seehunde ist, bleibt jedoch spekulativ. Immerhin liegen die zahlenmäßig von Robben stark genutzten Sände wie Knobsand und Jungnamensand noch exponierter als die großen Außensände. Hier spielt aber wohl der schnelle Zugang zu einem tieferen Prielsystem eine wichtige Rolle (Drescher, 1979).

Die Besonderheit aller Außensände liegt wohl darin, dass sie zu den wenigen von Menschen gänzlich unbeeinflussten Gebieten im Wattenmeer zählen (Hofstede, 1998). Bei einem Vergleich der drei großen Sände untereinander wies der Süderoogsand innerhalb der vorliegenden Arbeit die meisten Haulout-Ortungen auf, was vielleicht seine Nähe zur Lorenzensplate und damit eine mögliche Funktion als schnell erreichbarer Ausweichruheplatz reflektiert.

4.2.6.2 Haulout-Verhalten

Diurnale Muster oder Regelmäßigkeiten im Ruheverhalten einzelner Tiere waren nicht zu verzeichnen. Dafür war die Dauer der Ruhe- bzw. Tauchphasen sowohl individuell als auch individuenübergreifend zu heterogen angelegt. Fast jeder untersuchte Seehund zeigte Ruhephasen von einer bis zu mehreren Stunden (das Maximum lag bei 22h) und Tauchaktivität von wenigen Stunden bis zu mehreren Tagen. Dabei korrelierte die Dauer einer Haulout-Phase nicht mit der Dauer des vorangegangenen Beutezuges. Sie war in einigen Fällen nach langen Beutezügen sogar nur relativ kurz. Manchmal ruhten einzelne Tiere – unabhängig vom Tidenstand - nach einem ausgedehnten Jagdausflug nur zwei bis drei Stunden, bevor sie wieder ins Wasser zurückkehrten. Dann aber waren die folgenden Tauchphasen ebenfalls nur von kurzer Dauer und ein zweiter – zumeist längerer - Haulout stand kurz bevor. Von größerer Bedeutung sind scheinbar die Abstände zwischen zwei lang angelegten Beutezügen (> 24h). Sie betragen in jedem Fall mindestens acht Stunden.

Bei Untersuchung der Ruhe- und Aktivitätsphasen zeigte sich, dass 63% aller Ruhephasen in die Nacht fielen. Will man dieses Ergebnis in Zusammenhang mit einem möglichen diurnalen Rhythmus diskutieren, muss der prozentuale Anteil der Haulout-Aktivität von nur knapp über 22% am Gesamtverhalten berücksichtigt werden. Schließlich beginnen zahlreiche Haulouts auch schon in den hellen Nachmittagsstunden und reichen bis in die Nacht, bzw. dauern von den frühen Morgenstunden bis zur Mittagszeit hin an. Dies alles erschwert den Schluss, dass die Seehunde aufgrund der 63% nächtlichen Haulout-Aktivität beispielsweise das Tageslicht für die Beutejagd bevorzugen würden. Es existieren dahingehend große individuelle Unterschiede mit z. B. Seehunden, die nur zu 28% Haulout in den Nachtstunden aufwiesen. Zudem fand nachts auf den gleichen Tiefen die gleiche Form von Jagdaktivität statt, wie sie auch tagsüber aufgezeichnet wurde.

Um eventuelle Muster zu erkennen, sind die Seehunde auch gesondert voneinander betrachtet worden. Doch gerade dann ergibt sich in Abhängigkeit zur individuellen Jagdaktivität ein äußerst heterogenes Bild des Ruheverhaltens, ohne erkennbare Bevorzugung einzelner Tages- oder Nachtstunden. Schwarz (1979) diskutierte für den Sommer eine eindeutige Bevorzugung des Tages und für den Herbst/Winter eine Bevorzugung der Nacht für Haulout-Ereignisse. Diese diurnale Präferenz bestimmter Tageszeiten für die Haulout-Phasen, wie sie „in herausragender Bedeutung“ von Schwarz für die Wattenmeer-Seehunde beschrieben wurde, konnte somit in der vorliegenden Studie nicht nachvollzogen werden.

4.2.6.3 Meteorologische und klimatische Einflüsse auf das Haulout-Verhalten

Für die Seehunde des Wattenmeeres konnte im Untersuchungszeitraum keine direkte Korrelation zwischen meteorologischen bzw. klimatischen Einflussfaktoren und dem Haulout-Verhalten nachgewiesen werden. Dabei haben die Temperaturaufzeichnungen für die Zeiten auf Land für die einzelnen Tiere zum Teil extrem unterschiedliche Temperaturen nachgewiesen. Im November 1998 lag so die niedrigste gemessene Temperatur bei knapp über dem Gefrierpunkt ($+ 2^{\circ}\text{C}$). Der entsprechende Seehund (SL-7) kehrte in diesem Fall nachts um 01:30 Uhr von einem Beutezug (Wassertemperatur: 13.1°C) zurück und blieb für sechs Stunden auf Land (die Temperatur von 2°C wurde um 02:41 Uhr gemessen). Im entgegengesetzten Fall lag eine der gemessenen Höchsttemperaturen (maximal gemessene Temp.: 33°C) im September 1999 bei Seehund SL-8 bei $+ 31.5^{\circ}\text{C}$ (Abb. 42, S. 69). Diese Temperatur wurde während eines Haulouts am Nachmittag erreicht. SL-8 kehrte erst gegen 22.30 Uhr wieder ins Wasser zurück, als die Temperatur bereits auf 18°C zurückgegangen war (Wassertemperatur zu diesem Zeitpunkt: 18.2°C).

Die grundsätzliche Unabhängigkeit der Haulouts von der Temperatur steht zunächst im scheinbaren Widerspruch zu Ergebnissen aus Seehund-Studien anderer Regionen (Boulva & McLaren, 1979; Finley, 1979; Pauli & Terhune, 1987b; Schneider & Payne, 1983; Siniff *et al.* 1970). Bei genauerer Betrachtung der einzelnen Studien fällt jedoch auf, dass die Autoren – trotz des diskutierten Einflusses der klimatischen Faktoren – diesen kaum für einzelne Parameter präzisieren können. Sie räumen teilweise selbst ein, dass „grundsätzliche, diurnale Aktivitätsrhythmen“ (Pauli & Terhune, 1987a) oder einfach „individuelle Verhaltensunterschiede“ (Pauli & Terhune, 1987b) den Einfluss abiotischer Faktoren wohl überlagern.

Andere Untersuchungen stellen schließlich heraus, dass es in der Regel Extremwerte meteorologischer und klimatischer Umweltparameter sind, die erst einen messbaren Einfluss auf das Haulout-Verhalten ausüben. So wies Finley (1979) zwar für Ringelrobben (*Phoca hispida*) der Barrow Strait einen Einfluss starker Winde auf das Ruheverhalten nach, doch bezog sich dies nur auf einen verzögerten Beginn der Ruhephasen. Waren die Ringelrobben einmal auf ihrem Ruheplatz, hatte die Windstärke keinerlei Einfluss mehr auf die Dauer ihrer Haulout-Phasen. Weiterhin konnte Finley zeigen, dass Variationen in einem moderaten Windstärkebereich (die Publikation nennt hierfür keine Werte) sich überhaupt nicht auf das Ruheverhalten auswirkten, ebenso wenig, wie grundsätzlich Temperatur, Lichtintensität und Bewölkung.

Gleiches gilt für Weddell-Robben, auf deren Ruheverhalten die Lufttemperatur, die Windgeschwindigkeit und –richtung ebenfalls keinen Einfluss hatten (Siniff *et al.* 1970). Zudem verließen diese Robben ihre Ruheplätze auch bei besten Wetterbedingungen, um zu ihren Beutezügen aufzubrechen. Erst massive Wetterverschlechterungen führten zu messbaren Auswirkungen auf das Ruheverhalten.

In ihren ozeanographischen und meteorologischen Umweltbedingungen sind die Seehunde des Wattenmeeres schließlich am besten mit den Seehunden der nordwestlichen Nordsee zu vergleichen. Eine sechsjährige Studie im Moray Firth hat gezeigt, dass keine Beweise für einen konsistenten Effekt von Temperatur, Windgeschwindigkeit sowie windinduzierter Temperatur auf das Haulout-Verhalten existieren (Grellier *et al.* 1996). Eine schwach negative Korrelation zwischen der Anzahl ruhender Tiere und den Niederschlägen (auch in Zusammenhang mit der Bewölkung) konnte die Variabilität in der Seehundpräsenz auf den Ruheplätzen nicht erklären. Schließlich fanden auch Pauli & Terhune (1987b) für kanadische Seehunde der Bay of Fundy keinen meteorologischen Faktor, der einen dominanten Einfluss auf das Ruheverhalten gehabt hätte.

Diese Ergebnisse und die der vorliegenden Untersuchung widersprechen damit der schon angesprochenen Studie an Wattenmeer-Seehunden (Schwarz, 1997), in der für Temperatur und Niederschläge ein Einfluss auf das Haulout-Verhalten angenommen wird. Dieser fließt sogar in einen Korrekturfaktor für Seehundzählungen ein. Zwar bezog sich die Ermittlung des Korrekturfaktors auf Zählungen während der Sommermonate, doch konnten Godsell (1988) und Grellier *et al.* (1996) in zum Teil langjährigen Studien für zwei verschiedene, temperierte Regionen zeigen, dass die Temperatur auch im Sommer keinen signifikanten Einfluss auf das Haulout-Verhalten von Seehunden hatte. Innerhalb einer der differenziertesten Studien zum Hauloutverhalten (Watts, 1996) wird die Signifikanz sommerlicher, thermischer Einflüsse aufgrund der Kovarianz der Temperatur mit der Photoperiode auch überzeugend als mögliches Artefakt diskutiert. Watts führt aus, dass für das Ruheverhalten von Seehunden der Strait of Georgia (British Columbia) im Winter zunächst kein signifikanter Einfluss der Temperatur besteht. Im Sommer entsteht dann aber der Eindruck eines signifikanten Temperatureinflusses durch den festgestellten diurnalen Haulout-Zyklus, (die Tiere jagen hauptsächlich nachts und sind tagsüber auf den Ruheplätzen zu finden). Dahinter verbergen sich nach Watts als Einflussgrößen aber nicht die Temperatur und auch nicht eine diurnale Rhythmik als intrinsische Funktion der Zeit *per se*.

Vielmehr ist hier die Photoperiode der maßgebliche Faktor, die durch eine bessere Verfügbarkeit vertikal migrierender Beuteorganismen bei Nacht den Seehunden einen Vorteil mit diurnalem Schwerpunkt verschafft. Misst man dann parallel die Temperatur, erhält man zwangsläufig auch eine signifikante Korrelation des Haulout-Verhaltens mit diesem Faktor.

Nun könnte ein berechtigter Einwand lauten, dass die Wattenmeer-Seehunde entsprechend der Anlage ihrer Beutezüge keine offensichtlich erkennbare tages-zeitliche Abhängigkeit zu ihren Beuteorganismen aufweisen. In ihrem Verbreitungsraum existiert beispielsweise keine „Deep-scattering-layer“, also Organismenschicht, deren regelmäßiges nächtliches Auftreten ernährungsenergetische Vorteile verschaffen würde. Dann jedoch erschwert sich nach Watts die Korrelation mit einem spezifischen Umweltfaktor erst recht. So zeigen Seehunde mit vornehmlich benthischem Jagdverhalten (wie eben die Wattenmeer-Seehunde) keine tageszeitlichen Präferenzen hinsichtlich ihrer Haulouts sowie ihrer Beutezüge (Bjorge *et al.* 1991; Stewart *et al.* 1989). Zudem müssen zukünftige Studien im Wattenmeer auch mögliche Kovarianzen der Temperatur mit anderen Einflussfaktoren auf die diurnale Aktivität überprüfen. Watts ergänzt in seiner Arbeit, dass die Korrelation des sommerlichen Ruheverhaltens mit einzelnen Umweltfaktoren zusätzlich durch die Paarung und den Fellwechsel erschwert wird und schon in einer einzigen Region große saisonale Unterschiede auftreten können (Olesiuk *et al.* 1990).

Zahlreiche Studien gehen schließlich von falschen Voraussetzungen aus, wenn sie ihre regionalen Ergebnisse auf die gesamte Art *Phoca vitulina* übertragen oder Erkenntnisse anderer regionaler Untersuchungen als Grundlagen für eigene Schlüsse übernehmen. So ging Watts (1991) bei der Untersuchung thermischer Einflüsse auf das Haulout-Verhalten von kanadischen Seehunden noch davon aus, dass Seehunde grundsätzlich nachtaktive Tiere sind (wobei er sich auf Boulva & McLaren, 1979 sowie Thompson *et al.* 1989 bezieht). Er nimmt daraufhin an, dass die Tiere tagsüber wohl aus Gründen der Thermoregulation ins Wasser gehen - ein Schluss, der so natürlich in keiner Weise für die Seehunde der Nordsee und wahrscheinlich auch nicht für die Seehunde der meisten anderen Regionen gilt.

Derartige Untersuchungen, die eine zentrale Einflussgröße zum Inhalt haben, stoßen in der Interpretation ihrer Ergebnisse auch schnell an ihre Grenzen. So hielt Watts (1991) schließlich selber das Haulout-Verhalten auf verschiedenen Ruheplätzen für nicht miteinander vergleichbar, da an den jeweiligen Orten in der Regel unterschiedliche thermische Bedingungen herrschen.

Entsprechend folgerte er, dass noch andere Faktoren für die unterschiedlichen Ergebnisse im Haulout-Verhalten eine Rolle spielen müssen. Seine schließlich eingeschränkte Übertragung der Korrelation zwischen thermischen Einflüssen und Ruheverhalten auf die heißen Sommermonate impliziert dann auch hier wieder die Bedeutung von Extremwerten. Biologische Faktoren wie Fellwechsel, Brunftzeit, Geburt und Jungenaufzucht wurden dabei nicht mit einbezogen.

4.2.6.4 Gezeiteneinfluss auf das Hauloutverhalten

Immer wieder zur Diskussion steht der Einfluss der Gezeiten auf das Ruheverhalten von Seehunden. Die telemetrischen Untersuchungen an den Wattenmeer-Seehunden haben für den Herbst und Winter gezeigt, dass das Timing ihrer Haulouts weitestgehend unbeeinflusst von der Tide ist (Abb. 29, S. 52). Natürlich muss ein Tier seinen Platz auf einer tidenbeeinflussten Sandbank räumen, wenn die Flut diese überspült. Doch zeigt die vorliegende Arbeit, dass die Seehunde im Wattenmeer die Möglichkeit haben und auch nutzen, tidenunbeeinflusste Ruheplätze aufzusuchen. Die aufgezeichneten Haulout-Phasen während unterschiedlichster Wasserhöchststände belegen eine entsprechende Nutzung dieser Alternativruheplätze.

Betrachtet man die Aktivitätsaufzeichnungen der Seehunde, ist es auch verhaltensbiologisch schwer nachzuvollziehen, dass ein Tier das Ende eines drei- bis viertägigen Beutezuges mit der tidenbedingten Verfügbarkeit seines Hauptruheplatzes synchronisieren sollte. Kehrt es aus einem energetischen Ruhebedürfnis heraus ins Wattenmeer zurück, wird es wohl nicht erst auf das Einsetzen der Ebbe warten, um z. B. auf der Lorenzensplate ruhen zu können. Vielmehr wird es den nächsten verfügbaren Ruheplatz ansteuern.

Ein dahingehender Denkfehler ist die alleinige Betrachtung eines einzigen Haulout-Platzes bzw. einer beschränkten Haulout-Region, wie sie bei einer VHF-telemetrischen Untersuchung von Wattenmeer-Seehunden erfolgt ist (Schwarz, 1997). Schwarz nahm an, dass die telemetrierten Seehunde ausschließlich die – stark gezeitenbeeinflussten – Ruheplätze Lorenzensplate und Mittelplatten für ihre Haulouts genutzt haben. Zwangsläufig war für die betrachteten Tiere natürlich ein tidenabhängiger Aktivitätsrhythmus nachweisbar. Die Betrachtung eines Ruheplatzes allein vernachlässigt aber, dass die untersuchten Seehunde gleichzeitig auf nicht tidenbeeinflussten Stränden und Sänden ruhen können (was die vorliegenden Ergebnisse belegen).

Tidenabhängige Haulout-Muster, wie sie für andere Regionen beschrieben wurden (Pauli & Terhune, 1987a; Pitcher & McAllister, 1981; Schneider & Payne, 1983), sind somit im Prinzip nur das Resultat eines sich durch die Flut deutlich verringernenden Ruheraumpotentials (Sullivan, 1980; Thompson, 1993). So werden beispielsweise die meisten ästuarinen Hauloutgründe von stärkeren Tidenhuben beeinflusst als Ruheorte auf offener See oder an der offenen Küste, wodurch die hier verfügbaren Ruheplätze stärker überflutet werden und ein dominanterer Gezeiteneinfluss auf das Haulout-Verhalten zu verzeichnen ist als bei exponiert liegenderen Ruheplätzen (Allen *et al.* 1984; Thompson & Miller 1990). Von einer derartigen Situation ist die Wattenmeerregion jedoch weit entfernt.

Entsprechend ist auch die verallgemeinernde Aussage, dass Seehunde im Wattenmeer bevorzugt bei und um Niedrigwasser auf ihren Liegeplätzen ruhen (Schwarz, 1997), korrekturbedürftig. Die Beobachtung einer einzelnen Sandbank sagt wenig über das tatsächliche Ruheverhalten der telemetrierten Seehunden aus. Dabei ermittelte „Haulout-Frequenzen“ (nach Schwarz das „Verhältnis zwischen der Anzahl der Tiden, während der die Tiere zum Ruhen auf Land waren und der Gesamtzahl der beobachteten Tiden“) betreffen nicht das Haulout-Verhalten von Seehunden, sondern bezeichnen vielmehr die Haulout-Frequenz für die betrachtete Sandbank - also wie oft diese eine betrachtete Sandbank mit telemetrierten Seehunden besetzt war. Und das ist – wie schon erwähnt – im tidenbeeinflussten Fall vorhersehbar und zwangsläufig.

Die von Schwarz bestimmte mittlere Haulout-Dauer (durchschnittliche Zeitspanne, die ein Tier während einer Tide auf der Sandbank verbringt) beschreibt dann auch nicht die durchschnittliche Gesamthaulout-Zeit eines untersuchten Seehundes. Die vorliegende Arbeit hat gezeigt, dass die einzelnen Tiere in unterschiedlichem Maße wechselnde Ruheplätze aufsuchen, deren Wahl für einen Beobachter nicht vorhersehbar bzw. bestimmbar ist. Zudem ist die prozentuale Haulout-Zeit je nach Individuum sehr unterschiedlich (die individuellen Haulout-Zeiten betragen in der vorliegenden Arbeit zwischen 11% und 36% an der Gesamtaktivität), was bei einem Individuumumfang von 35 untersuchten Tieren (Schwarz, 1997) nur schwer repräsentative oder übertragbare Aussagen zulässt.

Schließlich ist auch die Aussage abzulehnen, dass die wechselnden Wasserstände eine Einflussgröße darstellen, die alle anderen Faktoren überlagert (Schwarz, 1997). Sie lässt einen für die Seehunde maßgeblichen Teil außer Betracht: die Biologie der Tiere, ihre energetischen Bedürfnisse und physiologischen Grenzen sowie saisonal sehr unterschiedliche Lebensäußerungen und -anforderungen (Nahrungssuche, Jungenaufzucht, Brunftzeit und Fellwechsel) (Watts, 1996). Diese Faktoren werden zwar von Schwarz angesprochen, fließen aber nicht in die Ermittlung des Korrekturfaktors mit ein.

Dass der Gezeiteneinfluss auf das Ruheverhalten vielleicht nur andere, nicht direkt messbare Einflussfaktoren maskiert, hat wiederum Watts (1996) an den Seehunden der Strait of Georgia zeigen können. Er verzeichnete für die Sommermonate eine signifikant negative Korrelation zwischen Tidenhöchststand und der Anzahl der ruhenden Tiere. Nach einbeziehender Betrachtung der Wintermonate, in denen keine entsprechende Korrelation bestand, der diurnale Rhythmus aber unverändert blieb, erwies sich der Gezeitenfaktor für den Sommer jedoch als mögliches Artefakt, das in Kovarianz zur diurnalen Aktivität der Tiere entstand.

Viele der bisher durchgeführten Haulout-Studien beschränken sich somit grundsätzlich zu stark auf die Betrachtung und Untersuchung abiotischer Faktoren, wie meteorologischer und ozeanographischer Einflüsse. Bei der Suche nach einer möglichen Korrelation eines dieser Faktoren mit dem Ruheverhalten werden dann zwar im Einzelfall bestimmte Abhängigkeiten beschrieben. Ihr begrenzter, regionaler Charakter sowie die häufige Einschränkung auf Extremwerte werden aber nur beiläufig erwähnt.

Erstaunlicherweise kommt im Hinblick auf das Ruheverhalten fast keine der Fahrtenschreiber- bzw. Satelliten-Studien (z. B. Egushi, 1998, Frost *et al.* 1998; 1999; Lésage, 1999; Grellier *et al.* 1996; Orthmann, 1995) zu Ergebnissen, wie sie speziell auf den Haulout ausgerichtete Untersuchungen präsentieren. Aktivitätsstudien mit Hilfe von Fahrtenschreibern setzen Ruhebedürfnis und Ruheverhalten zunächst in Relation zu biologischen Einflussfaktoren wie Jagdaktivität, Ernährungserfolg und -effizienz, Beutezugdauer, Jagdstrategie usw.. Dann erst werden abiotische Faktoren - wie z. B. Ruheplatzverfügbarkeit, ozeanographische oder klimatische Parameter - als ergänzende Einflussgrößen herangezogen. Diese stellen zwangsläufige Konditionen dar, mit denen das einzelne Tier natürlich umgehen muss.

Die ausgeprägte verhaltensbiologische Flexibilität der Art *Phoca vitulina* erlaubt es ihr, gerade *nicht* in einer verhängnisvollen und maßgeblichen Abhängigkeit zu einzelnen exogenen Einflussgrößen zu stehen. Keine andere Robbenart findet ihr Zuhause in derart unterschiedlichen Habitatformen oder zeigt aufgrund ihres ausgeprägten Nahrungsopportunismus eine derartige Vielfalt an Jagdformen und Aktivitätsmustern, wie der Seehund (Riedmann, 1990).

Berücksichtigt man dann noch den Umstand, dass die schleswig-holsteinischen Seehunde sich zwar in einem einzigartig strukturierten aber klimatisch absolut moderaten Lebensraum bewegen, muss der scheinbare Einfluss von z. B. Temperatur, Wind, Niederschlag oder Gezeiten auf die Robben sehr differenziert und kritisch betrachtet werden. Kein einzelner dieser Faktoren ist für sich in entscheidender Weise für das Haulout-Verhalten relevant (Schneider & Payne, 1983). In ihrer Gesamtheit sind sie wiederum nicht gegeneinander abgrenzbar. Zum einen ist dafür die klimatische Situation zu komplex und zum anderen fließen eben die bereits beschriebenen biologischen Faktoren bisher in keiner Weise in diese Betrachtungen mit ein.

Zu eindeutig sind auch die gegenteiligen Ergebnisse telemetrischer Studien und zu „schwammig“ die Ergebnisse speziell darauf abzielender Studien. Gut belegt scheinen bisher nur folgende Einflussgrößen zu sein:

- **Menschliche Störungen** (Pauli & Terhune, 1987b; Schneider & Payne, 1983; Yochem *et al.* 1987).
- **Gezeiten** (Pauli & Terhune, 1987a; Pitcher & McAllister, 1981; Schneider & Payne, 1983), unter der Voraussetzung (!), dass die Flut den verfügbaren Ruheraum maßgeblich einschränkt. Auch dann räumen verschiedene Autoren noch einen dem Gezeiteneinfluss übergeordneten Einfluss des diurnal oder individuell geprägten Aktivitätszyklus der Seehunde ein (Pauli & Terhune, 1987a; Watts, 1996).
- **Räubervermeidung** (LeBoeuf *et al.* 1982; Watts, 1991). Spielt sie auch keine Rolle für die Seehunde des Wattenmeeres, so ist die Räubervermeidung in vielen Regionen für diese Robbenart von nicht zu unterschätzender Bedeutung. So wird ein Seehund vor British Columbia mit einer Wahrscheinlichkeit von 50 – 80% von einem Orca getötet, bevor er sein fünftes Lebensjahr erreicht hat (Watts, 1991). Seehunde der Monterey Bucht bewegen sich während ihrer Beutezüge im südlichen Zipfel des sogenannten „Red Triangle“, einem Gebiet, dass ständig vom Weißen Hai frequentiert wird (Klimley, 1985; Lea & Miller, 1985). Ebenso wie andere Robbenarten fallen sie ihm dort auch regelmäßig zum Opfer (LeBoeuf *et al.* 1982; McCosker, 1985).
- **Diurnal wechselnde Beuteverfügbarkeit** (Egushi, 1998; Orthmann, 1995; Yochem *et al.* 1987). Tägliche Haulout-Muster können auch in direktem Zusammenhang zur Beute der Seehunde stehen. So wird der deutliche Tag/Nachtwechsel zwischen Ruhe und Aktivität von Seehunden der Monterey-Bucht vornehmlich durch die nächtliche Aufwärtsbewegung der Deep-Scattering-Layer und der damit assoziierten Beuteorganismen der Robben bedingt (Egushi, 1998; Orthmann, 1995; Oxman, 1996). Während die Seehunde somit fast den ganzen Tag auf oder vor ihren Ruheplätzen verweilen, unternehmen sie nachts ihre acht- bis zwölfstündigen Beutezüge.

- **Saisonal, regional und individuell unterschiedliche Jagstrategien**, (Coltman *et al.* 1997; D. Thompson *et al.* 1998; P.M. Thompson *et al.* 1991, 1998; Tollit *et al.* 1997, 1998). Wie schon erwähnt, weisen telemetrische Aktivitätsstudien auf den wichtigsten Faktor hinsichtlich einer Aktivitäts-Ruhe-Budgetierung hin. Mit dem primären Ziel der Aufrechterhaltung eines energetisch stabilen Zustandes wird die Aktivität mariner Säuger von der Beutesuche und -jagd bestimmt.

Entsprechend beeinflussen individuelle Ernährungsstrategien sowie zusätzlich saisonal und regional unterschiedliche Beutesituationen zunächst die Aktivität eines Tieres und dann in Folge auch sein Haulout-Verhalten. Das gilt auch für Seehunde einer einzelnen Region. Die Bevorzugung bestimmter Beutearten und Ernährungsgebiete beeinflusste beispielsweise nicht nur die unterschiedlichen Jagdstrategien schottischer Seehunde sondern auch deren Haulout-Verhalten (Thompson *et al.* 1996). Das wird gerade im Zusammenhang mit den weiten Reisestrecken und langen Beutezügen verständlich. Mehr oder minder regelmäßig eingehaltene Haulout-Zeiten sind unter diesen Umständen kaum zu erwarten, was durch die vorliegenden Ergebnisse auch für die Wattenmeer-Seehunde bestätigt wird. Auch scheinen schottische Seehunde im Winter in Ausrichtung auf eine gewählte Beuteart die Jagd bei Tageslicht zu bevorzugen, was zu einer Häufung der Ruhe-Ereignisse in den späten Nachmittagsstunden führte (Thompson *et al.* 1991).

4.2.6.5 Die Bedeutung des Haulout-Verhaltens für die Bestandserfassung

Der von Schwarz (1997) ermittelte Korrekturfaktor für Bestandsaufnahmen an Seehunden im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer muss vor dem Hintergrund der gerade besprochenen Einflussfaktoren auf das Ruheverhalten überarbeitet werden. Nach den Erkenntnissen der vorliegenden Studie werden in der entsprechenden Untersuchung der Einfluss der klimatischen und ozeanographischen Parameter auf das Haulout-Verhalten überschätzt und biologische Einflussgrößen nicht bei der Ermittlung des Korrekturfaktors berücksichtigt.

Weder Tide bzw. die allgemeine Verfügbarkeit der Liegeplätze noch Niederschläge, noch Temperatur, noch Tageszeit des Niedrigwassers hatten während des Untersuchungszeitraumes einen signifikanten Einfluss auf das Ruheverhalten. Genaue Daten für die Sommermonate stehen noch aus, zumal selbst in der Untersuchung von Schwarz für die Sommermonate das geringste Datenmaterial vorlag. Zahlreiche andere, schon zuvor angeführte Publikationen belegen schließlich, dass der Einfluss der abiotischen Faktoren auch im Sommer sehr kritisch zu betrachten ist.

Sie fließen jedoch allein in die Errechnung des Korrekturfaktors in der Arbeit von Schwarz ein. Erst weiterführende, telemetrische Untersuchungen über längere Zeiträume - und insbesondere über den Sommer hinweg - werden das Bild des Aktivitätsverhaltens schleswig-holsteinischer Seehunde komplettieren. Dies wird zum ersten Mal einen integrativen Ansatz für die Ermittlung eines Korrekturfaktors für diesen Zeitraum liefern können. Dann erst werden die verhaltensbiologischen Faktoren ausreichend untersucht und das tatsächliche Haulout-Verhalten bekannt sein.

4.3 Strömungsmessungen

Die vorliegende Arbeit ist die erste Studie, die den strömungsdynamischen Einfluss von Messgeräten und Sendeeinheiten auf Robbenkörper genauer untersucht hat. Bisher wurden vergleichbare Forschungsansätze nur bei Kleinwalen und Pinguinen sowie einigen Vogelarten durchgeführt (Bannasch *et al.* 1994; Culik *et al.* 1994; Hanson *et al.* 1998; Obrecht *et al.* 1988). Nur eine Studie untersuchte die verhaltensbiologische Auswirkung von Telemetrie-Einheiten auf Robben durch vergleichende Untersuchungen im Freiland (Walker & Boveng 1995). Der Hintergrund für die scheinbar kaum beachteten energetischen und tauchphysiologischen Konsequenzen bei Untersuchungen an Robben ist häufig methodisch bedingt. In den meisten Fällen sind die in diesem Bereich tätigen Forscher durch Mangel an technischen Möglichkeiten im eigenen Institut nicht an der Entwicklung - und damit auch der hydrodynamischen Optimierung - der Messgeräte beteiligt. Viele greifen auf die auf dem internationalen Markt verfügbaren, fertig konfektionierten Geräte zurück, die dann nur noch geringe Anpassungsmöglichkeiten hinsichtlich einer optimierten Formgebung erlauben. Aus diesem Grund wurden neben den eigenen Messgeräten auch zwei typische und häufig eingesetzte Vertreter dieser Geräte in die Strömungsmessungen der vorliegenden Arbeit mit aufgenommen.

Schließlich sind es nicht allein hydrodynamische Aspekte, die zum Beispiel die Ausrichtung und Position eines Senders oder Messgerätes auf dem Tierkörper bestimmen. Ergebnisorientierte Faktoren spielen eine große Rolle. Sender wurden über lange Zeit so exponiert wie möglich auf einem Tierkörper befestigt, um dadurch eine optimale Sendeleistung und Übertragung der Daten zu gewährleisten (u.a. Fedak *et al.* 1983; McConnell 1992; Stewart *et al.* 1989). In den meisten Fällen handelt es sich dabei aber

um Stellen – z.B. den Kopf einer Robbe –, an denen negative Strömungseffekte auftreten und an denen die Gefahr einer Verletzung des Tieres sehr hoch ist.

In der Konsequenz beinhalten einzelne Projekte nur selten die Überprüfung der hydrodynamischen Auswirkungen der Messeinheiten bzw. deren kritische Diskussion. In den meisten Publikationen liest sich die Behandlung des Themas „Energetische und verhaltensbiologische Konsequenzen der Ausrüstung mit Fahrtenschreibern oder Sendern“ in der Regel folgendermaßen: „Es konnten keine negativen Effekte durch die aufbrachten Sender und Messgeräte beobachtet werden“. Dass sich die Realität differenzierter darstellt, belegen die Ergebnisse dieser Studie.

4.3.1 Hydrodynamik des Robbenkörpers

4.3.1.1 Grundlagen

Der Körper einer Robbe ist zu jedem Zeitpunkt der Fortbewegung unter Wasser mehreren Widerstandskräften ausgesetzt. Zu diesen zählt zunächst der Reibungswiderstand. Aufgrund der Adhäsion von Wasserteilchen ist die relative Strömungsgeschwindigkeit auf der Körperoberfläche gleich Null. Durch viskose Kräfte entsteht jedoch ein Geschwindigkeitsgradient, bei dem mit zunehmender Entfernung vom Körper die Geschwindigkeit ab einem bestimmten Punkt der freien Strömungsgeschwindigkeit entspricht. In einem dünnen, als Oberflächengrenzschicht bezeichneten Bereich, wird die relative Strömungsgeschwindigkeit durch den Robbenkörper also gebremst, es entsteht ein Reibungswiderstand.

Neben dieser tangentialen Kraft erfährt die Robbe durch die Wasserverdrängung ebenfalls einen Strömungswiderstand. In Abhängigkeit von der Körperform, der Eigengeschwindigkeit und der verdrängten Wassermasse ändert sich die Strömungsgeschwindigkeit – und damit der entsprechende Druck – entlang des Körpers.

Der Druck C_p verringert sich zwischen einem Stagnationspunkt und dem Körperbereich maximaler Dicke (an dem auch die Strömungsgeschwindigkeit maximal ist) von $C_p = +1$ zu negativen Werten, um danach in Richtung Körperende wieder zuzunehmen (Bannasch, 1995). Die hinter dem Körper in der Wirbelschlepe zusammenlaufende Oberflächengrenzschicht bedingt nun ein Druckdefizit, in dem der statische Druck $C_p = 1$ noch nicht wieder hergestellt ist. Dieses Druckdefizit ist eine der Bewegung entgegengesetzte Kraft - sie bildet den Strömungswiderstand.

Die aquatische Aktivität der Pinnipedia wird generell durch einen hydrodynamisch günstig geformten Körper unterstützt, der sowohl den Einfluss des Wasserwiderstandes als auch die für die Fortbewegung notwendige Energie minimiert. Betrachtet man einen schwimmenden Seehund, kann man sich jedoch im Hinblick auf die Körperfülle einen weitaus stromlinienförmigeren Körper vorstellen. Die schon im Ergebnisteil erwähnte „finess ratio“ (FR) beträgt immerhin im Durchschnitt 4.5. Doch ist genau diese spezielle Formanpassung eines Seehundes bei überkritischer Strömung ($Re > R_{krit}$) hydromechanisch optimal (Nachtigall & Bilo, 1980). Bei rotations-symmetrischen Stromlinienkörpern nimmt der auf die Oberfläche bezogene Strömungswiderstand Cd_s mit höherer „finess ratio“ ab. Bei hohen Reynoldszahlen von $Re > 10^5$ erreicht ein dickeres Profil deshalb günstigere Minimalwerte von Cd_s . Robben schwimmen schließlich bei Geschwindigkeiten, bei denen der Strömungsfluss um ihren Körper durch relativ hohe Reynoldszahlen charakterisiert ist ($Re = 10^6$, Feldkamp, 1987). Entsprechend wird ihre Fortbewegung durch ihre spezifische „finess ratio“ begünstigt. Die FR der Seehunde liegt dabei im Bereich der FR von Thunfischen und Cetaceen, also Hochleistungsschwimmern (Hertel, 1966). Die FR des in dieser Untersuchung eingesetzten Strömungsmodells entspricht sogar exakt dem auch theoretischen Optimalwert von 4.5, bei dem für ein maximales Volumen ein minimaler Widerstand generiert wird (Webb 1975; Fish, 1998).

Auch liegt die Maximaldicke des Seehundkörpers bei etwa 40% - 50% der Körperlänge, wodurch am vorderen Teil des Rumpfes ein großer Bereich kontinuierlichen Druckabfalls gewährleistet ist. Über diesen wird in Folge die Einhaltung einer laminaren, eng anliegende Strömung begünstigt. Eine Abtrennung der Oberflächengrenzschicht bei einem Strömungskörper geschieht erst in Regionen posterior der Stelle maximaler Dicke (Fish, 1998). Dort wird ein entgegengesetzter Kräftegradient aufgebaut, innerhalb dessen die Strömung in der Grenzschicht ab einem bestimmten Punkt keinen ausreichenden Impuls mehr hat, um gegen die ansteigenden Kräfte vorzudringen – die Folge ist eine Separation der Strömung.

Jede frühzeitige Störung der Strömung, die eine Separation zur Folge hat, führt dann zu einer über den Körper ziehenden Wirbelschlepe mit deutlichem Energieverlust. So inserieren die pektoralen Flipper des Seehundes zwar relativ weit vorne am Körper, doch sind sie bei den Phocidae nicht für die Erzeugung des Vortriebs notwendig und liegen zumeist eng angelegt am Körper. Da sie vor der Stelle maximaler Dicke liegen, wird ihr Strömungseinfluss durch den dort abnehmenden Druckgradienten gering gehalten.

Robben können die Stelle maximaler Dicke auch variieren, indem sie ihren Kopf vor- oder zurückstrecken (King, 1983). Durch Streckung des Nackenbereiches während einer Schnellschwimmphase kann ein Tier so den Strömungsfluss im vorderen Bereich des Körpers beeinflussen und den Strömungswiderstand verringern, indem der Bereich laminarer Strömung verlängert wird. Eine solche Widerstandsverringering kann z. B. bei der Verfolgung schnell schwimmender Beuteobjekte von Vorteil sein.

Mehrere Untersuchungen haben nun gezeigt, dass bei der Mehrzahl der aktiv schwimmenden Tiere nicht die laminaren Strömungsverhältnisse auftreten, wie sie bei rigiden Modellen im Strömungsversuch zu beobachten sind (Fish, 1984; Purves *et al.* 1975; Williams & Kooyman, 1985). Obwohl die beim lebenden Tier auftretende turbulente Oberflächengrenzschicht einen höheren Reibungswiderstand D_F ($D_{\text{Dragfrictional}}$) als unter laminaren Bedingungen verursacht, wird der Gesamtwiderstand durch sie verringert. Dies hängt mit dem höheren Energiegehalt der turbulenten Oberflächengrenzschicht zusammen, der eine Ablösung der Grenzschicht vom Körper erschwert. Grundsätzlich gilt für den Gesamtwiderstand, dass er bei abgelöster Oberflächengrenzschicht immer höher als bei anliegender Oberflächengrenzschicht ist. Innerhalb der anliegenden Oberflächengrenzschicht gilt für den jeweiligen Widerstand $D_{\text{Strömungsform}}$:

$$D_{\text{laminar}} < D_{\text{teilweise laminar}} < D_{\text{turbulent}}$$

und bei abgelöster Oberflächengrenzschicht :

$$D_{\text{teilweise laminar}} < D_{\text{turbulent}} < D_{\text{laminar}}$$

(nach Webb, 1975)

Diese unterschiedliche Abhängigkeit des Widerstandes zu den einzelnen Strömungsformen kann bei der Interpretation der Ergebnisse verwirrend sein. So kann man zwar einen idealen Strömungskörper mit einer fast durchweg laminaren Strömung bauen und misst einen geringeren Strömungswiderstand als bei einem lebenden Tier. Doch ist dies z. B. für eine Robbe nicht in der Form übertragbar, dass sie optimalerweise einen laminaren Strömungsfluss über ihren Körper erzeugen sollte.

Eine laminare Strömung beinhaltet nämlich das Risiko eines erhöhten Widerstandes, da es hier leichter zu einer Separation der Oberflächengrenzschicht kommen kann. Eine turbulente Strömung kann dagegen aufgrund inerter Kräfte und einer dadurch höheren Stabilität weiter gegen einen entgegengesetzten Druckgradienten vordringen, ohne dass es zu einer Separation der Grenzschicht und damit zu einem erhöhten Widerstand kommt (Fish, 1999).

Bei Tauchversuchen von Seehunden durch biolumineszentes Plankton konnten Williams & Kooyman (1985) zeigen, an welchen Stellen des Körpers eines sich fortbewegenden Seehundes der laminare Fluss der Strömung gestört wird. Von anterior nach posterior ist die erste Stelle der Unterbrechung laminarer Strömung schon die Schnauze, bei der die Vibrissen eine turbulente Strömung verursachen. Die zweite Stelle wird durch die Schultern markiert und als letztes werden im Bereich der Schwanzflossen turbulente Strömungen generiert. Die von Williams & Kooyman gemessene Dicke der Oberflächengrenzschicht betrug maximal 5 cm. Berechnungen der Grenzschichtdicke entlang des Seehundkörpers – basierend auf einer flachen Platte unter turbulenten Bedingungen - hatten jedoch als Ergebnis eine um 65% niedrigere Dicke als in den Biolumineszenz-Versuchen (Vogel, 1981). Zudem geben die Biolumineszenz-Versuche die Verhältnisse einer sich aktiv fortbewegenden Robbe wieder. Durch den stetigen Druckabfall der Strömung bis zur Körperstelle maximaler Dicke kann bei einem gleitenden Seehund im vorderen Bereich des Rumpfes von einer laminaren Strömung ausgegangen werden (siehe dazu auch Diskussion zur „finess ratio“).

4.3.1.2 Absoluter Strömungswiderstand

Bei der Betrachtung des absoluten im Windkanal gemessenen Strömungswiderstandes des Robbenmodells fehlen dem Körper einige wesentliche Eigenschaften, die der lebenden Robbe eigen sind. Den größten Unterschied wird dabei wohl die „in vivo“ gegebene Anpassungsfähigkeit des Seehundes durch die Flexibilität seiner Körperhülle ausmachen. Der Blubber trägt dabei maßgeblich zur Strömungsoptimierung bei (Fish, 1993; Williams & Kooyman, 1985).

Das dem Modell fehlende Fell hat dagegen für den verhaltensbiologisch relevanten Schwimmgeschwindigkeitsbereich keinen positiven Einfluss auf das Strömungsverhalten einer tauchende Robbe. Man könnte annehmen, dass über die Induktion kleinster Turbulenzen durch eine spezifische Oberflächenstruktur (z. B. Fell, Haifischhaut etc.) der Strömungswiderstand verringert wird, indem die Ablösung der Oberflächengrenzschicht vom Körper sich verzögert.

Es konnte für Baikalrobben (*Phoca sibirica*) jedoch gezeigt werden, dass derartige Effekte erst oberhalb von Geschwindigkeiten zwischen 8 und 10 m/s entstehen (Romanenko *et al.*, zitiert in Fish, 1998).

4.3.1.3 Widerstandskräfte „in vivo“

Für die einzelne Robbe ist es ein wesentlicher Unterschied, ob sie taucht oder an der Oberfläche schwimmt bzw. sich langsam oder schnell fortbewegt. Bei einer Geschwindigkeitserhöhung von 0.9 auf 3.5 m/s erhöht sich zum Beispiel der Strömungswiderstand eines getauchten Seehundes um das Zwölfwache (Williams & Kooyman, 1985). Bei einer Gleitgeschwindigkeit von 2.0 m/s an der Oberfläche ist der Strömungswiderstand um den Faktor 2.5 höher als bei der gleichen Geschwindigkeit unter Wasser (Williams & Kooyman, 1985). Dieser Zusammenhang gilt prinzipiell für alle Geschwindigkeiten, nur mit unterschiedlichem Faktor.

Zusätzlich liegt der Strömungswiderstand einer sich aktiv fortbewegenden Robbe immer über dem einer gleitenden Robbe. Die thuniforme Oscillation eines Seehundkörpers erhöht den Widerstand im Vergleich zur rigiden Form des gleichen Körpers um den Faktor drei bis vier (Lighthill, 1971; Webb, 1971). Schon die Auslenkung einer pectoralen Flipper zur Korrektur der Schwimmlage bzw. Schwimmrichtung hat Auswirkungen auf den Strömungswiderstand, die in ihrer Größe der prozentualen Widerstandserhöhung durch z. B. Messgeräte gleichkommen. Bei Humboldt-Pinguinen (*Spheniscus humboldti*) erhöht sich der Strömungswiderstand durch Auslenkung der Flügel beispielsweise um 20-35% (Hui, 1983; Webb 1975b). Bei Kalifornischen Seelöwen (*Zalophus californianus*) macht der Anteil der Vorderflipperoberflächen über 16% an der Gesamtoberfläche eines Tieres aus (Feldkamp, 1987). Da die Ohrenrobben ihre Vorderflipper zur Vortriebserzeugung nutzen, haben sie verschiedene Mechanismen entwickelt, um den Einfluss der Flipper auf den Gesamt- C_{ds} (C_{ds} = auf die Körperoberfläche bezogener Strömungswiderstand) so gering wie möglich zu halten. Trotzdem trägt die Auslenkung der Vorderflipper (die in Größe und Volumen viele Messgeräte übertreffen) zu einer unverhältnismäßigen Widerstandserhöhung bei. So stellt der Körper eines Schweinswales (*Phocoena phocoena*) 87.6 % der Gesamtoberfläche des Tieres, erzeugt aber nur 64.3% des Gesamtwiderstandes (Yasui, 1980, zitiert in Fish, 1999). Die restlichen 35.7% Widerstand werden von den Extremitäten generiert, die nur 12.4% Anteil an der Gesamtoberfläche des Wales haben.

Obwohl nun eine phocide Robbe ihren Vortrieb mit Hilfe der Schwanzflossen erzeugt, kommt es bei ihr im Zusammenhang mit Wendemanövern und Positionskorrekturen – insbesondere im Rahmen der Beutesuche und Beuteverfolgung - regelmäßig zur Auslenkung der Vorderflipper, was ihren Strömungswiderstand in ähnlichem Maße wie oben beschrieben beeinflussen dürfte. Während der Ab- und Auftauchphasen kann sie dagegen durch Anlegen der Vorderflipper einen großen Anteil an Energie einsparen.

Schwimmexperimente an zwei Seehunden (Williams & Kooyman, 1985) haben schließlich gezeigt, dass die erzeugte Vortriebskraft eines Seehundes zwischen 107 N und 490 N und im Schnitt bei 390 N lag (die durchschnittliche Vortriebskraft eines menschlichen Schwimmers liegt bei ca. 157 N; gleiche Publikation). Das bedeutet, dass Robben über ein sehr breites Spektrum an Krafterzeugung verfügen, um die unter Wasser auftretenden Widerstandskräfte überwinden und unterschiedliche Geschwindigkeiten generieren zu können. Bei der höchsten experimentell gemessenen Geschwindigkeit von 4.9 m/s wurde ein Gleitwiderstand von 112 N bei durchschnittlich eingesetzten 390 N Vortriebskraft ermittelt. Nach Überwindung des Strömungswiderstandes konnte der Seehund also noch eine Kraft von etwa 278 N für den Vortrieb aufbringen.

Es lässt sich also bezüglich der Grundlagen hydrodynamischer Eigenschaften eines Seehundes zusammenfassen, dass aquatische Säuger generell schon morphologisch und umweltbedingt mit einer Vielzahl von Strömungseinflüssen konfrontiert werden, auf die sie in energetische Hinsicht optimal antworten müssen.

Ein in diesem Zusammenhang interessanter Aspekt für die Seehunde des Schleswig-Holsteinischen Wattenmeeres sind die regionalen Strömungsverhältnisse im Wattenmeer selbst. Da der Einfluss der zweimal täglich wechselnden Gezeiten von Süden nach Norden in seiner Stärke abnimmt, ist gerade die sehr weit südlich gelegene Lorenzensplate den stärksten Tideströmen überhaupt ausgesetzt. Im Mittellauf der Norderhever herrschen anhaltend hohe Stromgeschwindigkeiten von bis zu 1.4 m/s und mittlere Strömungsgeschwindigkeiten von 0.9 m/s (Winskowsky, 1998). Diese Geschwindigkeiten entsprechen exakt den Durchschnittsgeschwindigkeiten der Seehunde. Ein Seehund, der also bei auflaufender Flut den Ruheplatz Lorenzensplate Richtung offene See verlässt, muss über eine Strecke von etwa 10 km zum normalen Strömungswiderstand (den er bei $V_{\text{Wasser}} = 0.0$ m/s entsprechend seiner Eigengeschwindigkeit erfährt) auch den tidenbedingten Gegenstrom kompensieren, bevor er überhaupt eine positiv gerichtete Bewegung über Grund erfährt.

Gleiches gilt in umgekehrter Richtung, wenn das Tier bei ablaufendem Wasser zu seinem Ruheplatz zurückkehrt. Der energetische Aufwand ist dann bei $V_{\text{Wasser}} = 0.9 - 1.4$ m/s und einer entsprechenden arttypischen Schwimgeschwindigkeit theoretisch doppelt so hoch wie bei $V_{\text{Wasser}} = 0.0$ m/s. Ein naheliegender Gedanke ist deshalb, dass die Seehunde die Richtung der Tidenströme für ihren Transit zu den Nahrungsgründen nutzen, indem sie bei einsetzender Ebbe seewärts und bei einsetzender Flut Richtung Ruheplatz schwimmen. Die Ergebnisse widersprechen jedoch dieser Verhaltensmöglichkeit.

Das Verlassen bzw. Aufsuchen der Ruheplätze korreliert in keiner Weise mit der Richtung der Tidenströme. Im Gegenteil, es finden sogar etwas mehr Transits (+ 8%) bei Gegenstrom als bei Gleichstromrichtung statt. Wahrscheinlich hat die relativ kurze Strecke mit Gegenstrom keinen derart relevanten Einfluss auf die Gesamtenergetik eines anschließend über mehrere Tage aktiven Tieres, um Beginn und Ende der Beutezüge auf diesen Faktor auszurichten. Eine Vermeidung der tiefen Prielströme findet nicht statt. Dafür sprechen die häufig schon kurz nach Verlassen der Sandbänke erreichten Tiefen um die 8m, wenn die Seehunde zu einem Beutezug aufbrachen. Seehunde bevorzugen zudem grundsätzlich Ruheplätze, die ihnen einen direkten und schnellen Zugang zu tieferem und offenem Wasser ermöglichen (Sullivan, 1980). Da der gesamte Norderheverstrom (in dem sich die Lorenzensplate befindet) den breitesten Zugang zum größten Tidebecken des Schleswig-Holsteinischen Wattenmeeres darstellt (Spiegel, 1998), ist für die Seehunde eine Vermeidung der Tideströme auch kaum möglich.

4.3.2 Strömungseinfluss der Messgeräte auf das Modell

In Kenntnis der hydrodynamischen Grundlagen mariner Säuger lassen sich die Ergebnisse der Strömungsmessungen an dem ausgerüsteten Seehundmodell besser einordnen.

Die maximale durch eine Messeinheit bedingte prozentuale Widerstandserhöhung von 25% wurde erstaunlicherweise nicht bei der höchsten umgerechneten Schwimmggeschwindigkeit von 3.0 m/s verursacht, sondern bei 2.1 m/s (Abb. 21, S.38). Zwischen 2.1 m/s und 3.0 m/s besteht zudem eine nicht genau erklärbare Plateauphase, innerhalb derer die prozentuale Widerstandserhöhung nicht nur gleich bleibt, sondern für die meisten Geräte auch abnimmt. Dies ist entweder auf die besondere Strömungsdynamik des rigiden Modells vielleicht auch in Wechselwirkung mit den Messgeräten zurückzuführen oder aber es handelt sich tatsächlich „in vivo“ um einen „günstigen“ Geschwindigkeitsbereich bezogen auf den Einsatz von Messinstrumenten. Absolut steigt der Strömungswiderstand in dem Bereich von 2.1 m/s und 3.0 m/s sowohl für das „nackte“ Modell als auch für die ausgerüsteten Testversionen an.

4.3.2.1 Messeinheit „Fahrtenschreiber & Satellitensender“ G(m)

Dass die größte Messeinheit, bestehend aus Fahrtenschreiber, Satellitensender und Auftriebsmaterial, zur stärksten prozentualen Widerstandserhöhung beiträgt, war zu erwarten. Trotzdem ist es durch die spezifische Formgebung des Gehäuses gelungen, den negativen Strömungseinfluss des Gerätes über den (bereits im Kapitel „Schwimmgeschwindigkeit“ ab S. 133 beschriebenen) verhaltensbiologisch relevanten Geschwindigkeitsbereich eines Seehundes noch in einem moderaten Rahmen (max. 25% relative Widerstandserhöhung) zu halten.

Die Aufgabe hinsichtlich der Gehäuseform bestand zunächst darin, die methodischen Vorgaben durch die einzelnen Instrumente zu berücksichtigen. Sie lagen unter anderem darin, den Satellitensender mit ausreichender Distanz zum Fahrtenschreiber zu positionieren, um einen negativen Einfluss auf den Kompass und den Geschwindigkeitsmesser zu verhindern. Zudem sollte der Satellitensender leicht exponiert eine verlässliche Übertragung seiner Kenndaten an den Satelliten gewährleisten. Als Lösung wurde eine „Rucksack-Position“ gewählt, bei welcher der Sender etwas posterior über dem Fahrtenschreiber saß. Dadurch vergrößerte sich das Längenverhältnis der gesamten Einheit in die Richtung, dass das Gerät letztendlich eine günstige „finess-ratio“ von 4.0 besaß. Die gerundete Frontpartie des Gehäuses begünstigte in Kombination mit der zur Mitte hin ansteigenden Oberseite zudem eine eng anliegende und turbulenzfreie Strömung.

Für eine kleinere Einheit hätte der Endbereich des Gehäuses noch dahingehend optimiert werden können, dass dessen Form wieder auf den Robbenkörper zuläuft. Um aber einen Stromabriss zu verhindern, hätte die Oberseite des Gehäuses in einem sehr flachen Winkel relativ zur Strömung abfallen müssen. Das resultierende Gerät wäre zu lang geworden. Ein abgerundetes Ende hätte schließlich je nach Geschwindigkeit und Körperhaltung zu einem relativ unsteten Punkt des Strömungsabrisses mit möglicherweise auftretenden Vibrationen führen können und wurde deshalb vermieden (siehe auch Bannasch *et al.* 1994).

Das große Gesamtvolumen der Einheit war letztendlich durch die notwendige Integration einer ausreichenden Menge an Auftriebsmaterial bedingt. Ein bestimmter Grenzwert durfte nicht unterschritten werden, um den positiven Auftrieb nach Abfall des Gerätes vom Robbenkörper nicht zu gefährden. Schließlich war die Messeinheit so tariert, dass sie jederzeit aufrecht im Wasser schwamm und so eine Übertragung der Senderinformationen auch nach der Ablösung vom Tier möglich war. Die Frage, ob der Einsatz eines solchen Gerätes auch weiterhin für die Seehundforschung im Wattenmeer sinnvoll ist, wurde bereits in der Methodendiskussion (ab S. 93) erörtert.

4.3.2.2 Messeinheit „MK6“ [e(m1), e(m2), e(v1), e(v2)]

Der MK6 der Firma „Wildlife Computers“ (Washington, U.S.A) stellt einen der gängigsten Fahrtenschreiber dar, der nicht nur auf Robben sondern auch auf Pinguinen eingesetzt wurde. Für dieses Modell wurden bei den Strömungsmessungen vier Testreihen durchgeführt, da der MK6 an zwei Körperstellen (Kopf & Rücken) und mit jeweils zwei unterschiedlichen Ausrichtungen in der Längsachse (einmal um 180° gedreht) gemessen wurde. Letztere Testvarianten waren möglich, da der Geschwindigkeitssensor des MK6 sowohl bei Anströmung von vorne als auch bei Anströmung von hinten die Geschwindigkeit messen kann. Entsprechend wurde er schon bei Untersuchungen an Pinguinen (Luna-Jorcera & Culik, 1999) mit dem hinteren (aber stromlinienförmig günstigeren) Ende nach vorne ausgerichtet..

Unabhängig von Ausrichtung und Position des Gerätes liegen die prozentualen Widerstandserhöhungen für alle e(x)-Testreihen im Vergleich zum gesamten Testfeld relativ dicht beieinander (max. Differenz: 4 Prozentpunkte, Abb. 23, S.40). Wie zu erwarten, so liegen jedoch die Widerstände für die vom Hersteller angegebene Längsausrichtung (dickeres Ende nach vorne) bei hohen Geschwindigkeiten über der umgekehrten und formtechnisch günstigeren Ausrichtung. Dass diese geringen Differenzen für eine entsprechend ausgerüstete Robbe negative energetische Konsequenzen bedingen, ist eher unwahrscheinlich. Trotzdem zeigt sich hier an einem Gerät mit relativ geringer Stirnfläche, dass stromlinienförmige Optimierungen auch im kleinskaligen Bereich zu messbaren Widerstandsreduzierungen führen.

Auch wenn die prozentuale Widerstandserhöhung bei der Kopfbefestigung bei beiden Ausrichtungen unter der Rückenbefestigung liegt, muss berücksichtigt werden, dass hier an einer Stelle mit nur sehr dünner Hautschicht fast die gleichen resistiven Kräfte wie auf dem blubberuntersetzten Rücken wirken. Darüber hinaus kann der MK6 auf dem Kopf nicht breitflächig mit Netzgaze und Epoxy verklebt werden, um die dort auftretenden Zugkräfte abzufangen.

4.3.2.3 Messeinheit MK7-s [d(m), d(v)]

Auch der kleinste Fahrtenschreiber übt bei Geschwindigkeiten oberhalb von 0.8 m/s messbare Widerstandseffekte auf (Abb. 24, S. 41). Diese liegen jedoch im Schnitt bei unter 2%. Das für die Kopfposition unterhalb von 0.82 m/s keine messbare Widerstandserhöhung auftrat und diese generell unter der Rückenposition liegt, hängt wohl mit den spezifischen Strömungsverhältnissen am Kopf selbst zusammen. Von der Schnauze ab wird die Körperform im Kopfbereich relativ schnell dicker, wodurch ein auf den Kopf bezogen großer Bereich kontinuierlichen Druckabfalls erfolgt, der die Einhaltung einer laminaren Strömung begünstigt. Mit maximal knapp über 3% relativer Widerstandserhöhung stellt der MK7-s auch eine ideale Form für kleinere Mess- oder Sendeeinheiten dar. Die Strömungsvisualisierung (Abb. 25, S. 42) veranschaulicht den geringen Einfluss des MK7-s auf den Strömungsverlauf. Der zuvor besprochene und in seinen Widerstandswerten auch als günstig einzustufende MK6 stört dagegen den laminaren Strömungsfluss deutlich (Abb. 26, S. 42).

4.3.2.4 Messeinheit „Schildkrötenlogger“ c(m)

Dieser bereits auf Meeresschildkröten eingesetzte Fahrtenschreiber und Satellitensender stellt nach der Kombinationseinheit g(m) das zweitgrößte gemessene Gerät dar. Seine hydrodynamische Formgebung stört den laminaren Strömungsfluss über das Modell kaum. Die Turbulenzen hinter der Messeinheit sind weniger stark ausgeprägt als z. B. bei g(m). Der Vorteil dieser Einheit liegt in der im flachen Winkel zulaufenden Geräteform und geringen Gesamthöhe. Trotzdem erzeugt c(m) eine um bis zu 6 Prozentpunkte stärkere prozentuale Widerstandserhöhung als die weniger günstig geformten und in der vorliegenden Studie verwendeten Fahrtenschreiber und Satellitensender (Abb. 27, S. 43). Ursache hierfür ist das größere Gesamtvolumen, dass sich am besten in einem hier nicht durchgeführten (Begründung siehe Material & Methoden „Allgemeine hydrodynamische Kenngrößen“, S. 32) Vergleich der Volumenwiderstandsbeiwerte ausdrückt. Unabhängig von der Form spielt also neben der Stirnfläche und der Oberfläche auch das Gesamtvolumen eines Gerätes eine entscheidende Rolle hinsichtlich seiner Strömungseigenschaften.

4.3.2.5 Fahrtenschreiber a(m) und Satellitensender b(m) mit Schwimmer

Der Verlauf der prozentualen Widerstandserhöhung für diese beiden Gerätekombinationen ist relativ gleich (Abb. 27, S. 43). Beide Einheiten weisen eine ähnlich kleine Stirnfläche auf ($a[m] = 1.5\%$; $b[m] = 1.8\%$) und liegen in ihrer relativen Widerstandserhöhung bei durchschnittlich 8%. Die geringe Stirnfläche bedingt – wie unter „Energetische Konsequenzen der Ausrüstung“ (S. 184) noch genauer dargelegt wird – auch nur einen minimalen Einfluss der Instrumente auf das einzelne Individuum. Diese Einzelgeräte eignen sich damit bevorzugt für den Einsatz auf kleineren Seehunden (unter 50kg).

4.3.2.6 Einfluss der Antenne auf den Strömungswiderstand: Messgeräte f & f(m)

Zur Überprüfung des Einflusses der Senderantenne auf den Strömungswiderstand wurde bei einem Sender-Dummy (f) die Antenne entfernt. Dieser Sender wurde dann gegen einen Sender mit Antenne gemessen. Beide Geräte wurden ohne Schwimmkörper aufgeklebt, was zum einen eine übliche Form der Applikation darstellt und zum anderen eine genauere Differenzmessung zwischen diesen Einheiten ermöglichte.

Die gemessenen Unterschiede waren erheblich (Abb. 22, S. 39). Im Extremfall ($vel. = 2.53$ m/s) betrug der Unterschied in der relativen Widerstandserhöhung 12.3 Prozentpunkte. Die Strömungsvisualisierung mittels des Rauchgenerators zeigte eine entsprechend deutliche Wirbelschlepe entlang des gesamten Antennenverlaufes. Trotz des geringen Antennendurchmessers von nur 0.5 cm wird durch die Länge der Antenne (17 cm) die Strömung bis weit über den Körper der Robbe wesentlich gestört.

Damit ist der Antenne - eines ansonsten in seiner Form und Größe günstigen Satellitensenders - ein maßgeblicher Anteil an der Generierung eines zusätzlichen Strömungswiderstandes zuzusprechen. Die meisten Hersteller von Satellitensendern bieten zwar auch weniger rigide Antennen als die in der vorliegenden Studie verwendeten an, doch ragen diese dann nicht mehr verlässlich und exponiert aus dem Wasser hervor.

4.3.3 Strömungseinfluss des Befestigungspunktes

Bei den Freilanduntersuchungen wurden alle Messeinheiten ungeachtet ihrer Form und Größe in der dorsalen Mittellinie des Tierkörpers, posterior der Schultern befestigt, also fast an der Stelle maximalen Durchmessers.

Untersuchungen an Pinguinen (Bannasch *et al.* 1994; Wilson & Culik, 1993) haben gezeigt, dass Messgeräte optimalerweise weit hinter dieser Stelle maximalen Durchmessers angebracht werden sollten, da an der dicksten Stelle die Strömung am stärksten und damit die Widerstandseffekte am größten sind. Außerdem war die Oberflächengrenzschicht im Endbereich des Pinguinkörpers – wie auch bei Robben (Fish, 1998; Williams & Kooyman, 1985) – am dicksten und wahrscheinlich turbulent, was den Strömungswiderstand eines in der Grenzschicht applizierten Gerätes verringern kann.

Für phocide Robben gibt es jedoch morphologisch bedingt kaum Alternativen der Befestigungsposition. Der Bereich der dorsalen Mittellinie wird zwischen ca. 40% und 60% der Körperlänge am geringsten von der Fortbewegungsaktivität des Tieres beeinflusst. Zwischen Kopf und Schulter muss dagegen eine hohe Beweglichkeit gewährleistet bleiben, damit die Robbe sich durch Kopfwendungen orientieren kann. Die Bewegungen des Halsbereiches in der lateralen Ebene sowie der dorso-ventralen Richtung sind bei der Orientierung im dreidimensionalen Raum sehr ausgeprägt und gerade bei der Beutejagd von überlebensnotwendiger Wichtigkeit.

Der Kopf selbst ist aufgrund der hohen Verletzungsgefahr sowohl für die Anbringung großer als auch kleinerer Telemetrie-Einheiten nicht zu empfehlen. Hier ist die Haut des Seehundes zwischen Schädel und Fell nicht durch eine puffernde Blubberschicht geschützt. Darüber hinaus kann – wie bereits erwähnt - an dieser Stelle auch keine großflächige Verklebung der Gerätebasis mit Netzgaze und Epoxy erfolgen, um auftretende Zugspannungen abzufangen. Starke Strömungswiderstände haben so schon bei den frühen Untersuchungen dieser Art zu Hautläsionen und Verletzungen anderer Art geführt.

Es verbleibt der bei Pinguinen favorisierte hintere Bereich des Körpers (etwa letztes Drittel). Er empfiehlt sich bei Seehunden ebenfalls in keinem Fall zur Anbringung von Messgeräten. Phocide Robben generieren ausschließlich hier ihren Vortrieb durch undulierende Bewegungen der hinteren Extremitäten. Neben der massiven Behinderung, die ein Tier durch eine Messeinheit an dieser Stelle erfahren würde (siehe folgende Seite), käme auch wieder das Risiko einer Verletzung hinzu.

Mit jedem Schwanzschlag würden die Messgeräte in der lateralen Ebene beschleunigt werden, was einen zusätzlichen Kraftaufwand für den Seehund bedeutet. Die enormen und in ihrer Richtung schnell wechselnden Beschleunigungskräfte würden zudem massiv auf die Klebestelle zwischen Tier und Gerät einwirken, was unweigerlich Verletzungen zur Folge hätte. So liegt die laterale Beschleunigung der caudalen Flipper von Ringel- und Sattelrobben bei ihren typischen Schwimgeschwindigkeiten von 0.6 -1.4 m/s zwischen 0.49 und 0.94 m/s (Fish *et al.* 1988). Die durch ein Messinstrument induzierte Bremswirkung in der lateralen Auslenkung wäre dann um so größer, da die ursprünglichen Seitenflächen der Messeinheit nun die Stirnflächen in Bewegungsrichtung darstellen würden. In der Konsequenz nutzt die Mehrzahl der an phociden Robben forschenden Wissenschaftler die oben beschriebene Rückenstelle als Befestigungsort für Telemetrie-Einheiten (u. a. Boyd & Arbom, 1990; Castellini *et al.* 1991; Egushi, 1998; Fedak & McConnell 1993; Folkow & Schytte Blix, 1995; Frost *et al.* 1998, 1999; LeBoeuf *et al.* 1987, 1991; Lesage *et al.* 1999; Thompson *et al.* 1991).

Derart festgelegt, kann nur eine bewusste hydrodynamische Optimierung und überlegte Gestaltgebung den negativen Einfluss aufgebrachter Messeinheiten minimieren.

4.3.4 Energetische Konsequenzen der Ausrüstung

Was die Ausrüstung eines Seehundes für diesen in energetischer Hinsicht bedeutet, lässt sich vor dem Hintergrund dieser Studie nur theoretisch und näherungsweise bestimmen. Die Bedingungen für eine annähernde Bestimmung der energetischen Mehrkosten sind eine konstante Geschwindigkeit, geradliniges Schwimmen, ein neutraler Auftrieb und fehlender Strömungseinfluss durch Wasserbewegung. Dann ergibt sich die Vortriebskraft F_t eines Tieres durch:

$$F_t = \frac{1}{2} \rho v^2 C_D S_{front}$$

mit ρ = spezifische Dichte des umgebenden Mediums, v = Schwimgeschwindigkeit (m/s), C_D = Widerstandskoeffizient (dimensionslos), und S_{front} = Frontfläche des Tieres (cm²) (nach Watson & Granger, 1998).

Im Grunde ist diese Gleichung eine Form der Newton'schen Gleichung für ein Vortrieb-Widerstand-Gleichgewicht, wobei die rechte Seite den auf das Tier einwirkenden Strömungswiderstand beschreibt.

Eine durch den zusätzlichen Widerstand eines Messgerätes bedingte Verlangsamung der absoluten Geschwindigkeit kann nun aus der oben angegebenen Formel abgeleitet werden. Voraussetzung ist ein trotz Messeinheit gleichbleibender Vortrieb des Tieres. Dass heißt, das Tier versucht den zusätzlichen Widerstand nicht durch einen höheren Einsatz von Energie zu kompensieren. Dann ergibt sich die Geschwindigkeitsverringering aus:

$$\frac{n_{tag}}{n_{clean}} = \sqrt{\frac{C_{D,clean}}{C_{D,tag}}}$$

(nach Watson & Granger, 1998)

mit $C_{D,clean}$ = Widerstandskoeffizient des „nackten“ Modells und $C_{d,tag}$ = Widerstandskoeffizient des ausgerüsteten Modells (beide dimensionslos).

Die Gleichung setzt voraus, dass die prozentuale Geschwindigkeitsverringering für den Geschwindigkeitsbereich v_{tag} - v_{clean} unabhängig von der Reynoldszahl ist (Watson & Granger, 1998). Für eine Geschwindigkeit von 1.25 m/s und den entsprechenden Widerstandskoeffizienten der größten Messeinheit g(m) ergibt sich dann:

$$\frac{n_{tag}}{n_{clean}} = \sqrt{\frac{0.124}{0.153}} = 0.9$$

(nach Watson & Granger, 1998)

Die Geschwindigkeitsverringering durch die aufgebrauchte Einheit beträgt demnach 10%. Statt der ursprünglichen 1.25 m/s betrüge die verminderte Geschwindigkeit 1.125 m/s.

Nun ist dieser Ansatz eine rein theoretische Berechnung für einen gleitenden Körper unter genau definierten und konstanten Bedingungen. Es ist jedoch anzunehmen, dass freilebende Robben aufgrund ihrer verschiedenen Möglichkeiten zur Widerstandskompensation einen geringeren Einfluss durch die Messgeräte erfahren. Wie schon oben erwähnt, müssen sie unter normalen Umständen einer Vielzahl von verhaltens- und umweltbedingten Widerstandsänderungen Rechnung tragen. Dies gelingt ihnen zum Beispiel durch Änderung der Körperform – Streckung bzw. Stauchung des Nackens – (King, 1983), Änderung der Trimmung durch Verlagerung des Schwerpunktes (Fish, 1993) oder Anpassung der Schwimmggeschwindigkeit (Fish, 1993; Williams & Kooyman, 1985).

Schließlich geben die im Modellversuch erhaltenen Widerstandsbeiwerte nur näherungsweise die Widerstandsbeiwerte einer freischwimmenden Robbe wieder. Der absolute Widerstand liegt aufgrund der durch die Bewegung gegebenen, fortlaufenden Formänderung zum Beispiel höher (Fish, 1993; Williams & Kooyman, 1985). Die relative Widerstandserhöhung durch aufgebrauchte Geräte könnte dagegen – besonders für kleine Instrumente - im Freiland geringer ausfallen, da die Grenzschicht-Strömung bei einem freischwimmenden Tier turbulenter als bei einem rigiden Modell ausfällt (Williams & Kooyman, 1985). Innerhalb einer anliegenden, turbulenten Oberflächengrenzschicht sind die Effekte eines applizierten Gerätes dann geringer als in laminarer Strömung (Fish, 1993), da eine laminare Strömung viel anfälliger für eine Separation und damit Erhöhung des Widerstandes ist. Voraussetzung ist allerdings, dass das Gerät klein genug bzw. strömungsoptimiert ist, um nicht selbst eine Ablösung der turbulenten Grenzschicht zu erzeugen.

Die Art *Phoca vitulina* macht es durch die ihr eigene, ausgeprägte individuelle Variabilität im Verhalten auch nicht leicht, geräteinduzierte Verhaltensänderungen zu erkennen. Betrachtet man aber die arttypischen, immer wiederkehrenden Verhaltenselemente – das Auftreten einiger weniger diskreter Tauchgangstypen, verschiedene Tauchparameter -, zeigen alle Studien an Robben Grundmuster, auf deren Basis eine Vergleichbarkeit gegeben und Verhaltensunterschiede zu erkennen sind.

So sind die meisten der bisher durchgeführten Tauchuntersuchungen an Seehunden in ihren Ergebnissen auffallend ähnlich und Unterschiede in der Regel nur auf regionale Gegebenheiten oder individuelle Besonderheiten einzelner Tiere zurückzuführen (Egushi, 1998; Fedak, 1985; Frost, 1995a, 1995b; Lesage *et al.* 1999; Norris, 1990; Orthmann, 1995; Stewart, 1989). Die Tatsache, dass ähnlich große Seehunde der vorliegenden Studie unabhängig von individuellen Unterschieden fast identische durchschnittliche Tauchzeiten, Tauchtiefen und Beutezugängen erreichten, obwohl sie mit so unterschiedlich Messgeräten wie entweder der Fahrtenschreiber-Satelliten-Einheit oder nur einem Fahrtenschreiber ausgerüstet waren, spricht für – zumindest in gewissem Rahmen – nicht beeinflussbare Tauchparameter bzw. für eine mögliche kompensatorische Fähigkeit der Robben.

Für Robben existiert noch keine grundlegende Studie, die den Einfluss von Messgeräten durch Gegenüberstellung energetischer Versuche mit Freilandergebnissen genauer evaluiert. Jedoch ist für Afrikanische Pinguine (*Spheniscus demersus*) gezeigt worden, dass Messinstrumente mit einer maximalen Stirnfläche (Stirnfläche = größte Querschnittsfläche senkrecht zur Körperlängsachse) von 6.8% der Pinguinstirnfläche nicht zu einer Veränderung des Jagdverhaltens führen und den Tieren immer noch ein ausgeglichenes Energiebudget ermöglichen (Wilson *et al.* 1986).

Die größte relative Stirnfläche innerhalb der vorliegenden Studie hatte die kombinierte Sender-Fahrtenschreiber-Einheit g(m) mit 4.9%. Obwohl die Übertragbarkeit der Pinguinergebnisse auf die Seehunde nicht ohne weiteres möglich ist, lässt dieser Wert annehmen, dass die in ihrer Körperform anpassungsfähigeren und flexibleren Robben vielleicht ähnlich geringe – wenn nicht sogar noch geringere – verhaltensbiologische und energetische Konsequenzen durch die Messgeräte erfahren. Dies gilt mit Sicherheit für Fahrtenschreiber wie den MK7, der sowohl auf Pinguinen als auch auf Robben eingesetzt wird, und dessen prozentuales Größenverhältnis - sowohl für die Stirnfläche als auch das relative Volumen – für die großen Robben immer günstiger als für die kleinen Pinguine ausfällt.

4.3.5 Schlussfolgerungen zur Strömungsmessung

Die Genauigkeit der Widerstandsmessungen im Windkanal liegt wie bereits angesprochen über der von Experimenten im Wasserkanal. Auftretende Differenzen konnten auch bei niedrigen Anströmgeschwindigkeiten gemessen werden. Darüber hinaus entstehen im Windkanal keine negativen Randeffekte, wie sie durch große Modelle (z. B. das einer Robbe) gerade bei hohen Geschwindigkeiten im Wasserkanal generiert werden.

Trotzdem sind minimale Geschwindigkeiten auch im Windkanal ein kritischer Faktor, da besonders für kleine Geräte nur schwer bestimmt werden kann, ob nicht doch Widerstände erzeugt werden, die nur nicht mehr messbar sind. Sollte dies in der vorliegenden Studie (z. B. bei Messeinheit d_v für $v \leq 0.81$ m/s) der Fall gewesen sein, kann man davon ausgehen, dass auch der tatsächliche Einfluss auf eine lebende Robbe nur marginal ist. Die Ergebnisse für die größeren Messinstrumente haben jedoch gezeigt, dass ihr Einfluss auf den Strömungswiderstand auch bei geringen Anströmgeschwindigkeiten im Rahmen der von der Messeinrichtung erfassbaren Differenzen liegt. Ein weiterführender Schritt, um die Windkanal-Ergebnisse zu validieren, wäre die Durchführung von Gleitstudien an ausgerüsteten, lebenden Seehunden (siehe Williams, 1987).

Für die Ausrüstung freilebender Meeressäuger gilt, dass die applizierten Geräte in Form und Größe so optimal wie möglich auf die auf das Tier einwirkenden Kräfte abgestimmt werden sollten. Sind die negativen Einflüsse aus methodischen Gründen nicht durch Windkanaltests oder andere Strömungsmessungen genauer bestimmbar, sollten auf jeden Fall einfachste Grundlagen der Dynamik von Strömungskörpern berücksichtigt werden.

Dazu gehört die Minimierung der Gerätefrontfläche, eine über die gesamte Länge des Instrumentes zunehmende Gerätedicke (oder zumindest die Verlagerung der Stelle maximaler Dicke so weit wie möglich nach hinten) und natürlich als beste Voraussetzung die Verringerung der Gesamtgröße. Schließlich sollten, bei Verwendung von mehr als einem Messinstrument, die einzelnen Messgeräte in einem gemeinsamen Gehäuse zusammengefasst werden. Auch in aktuellen Studien (Lesage *et al.* 1999) werden immer noch mehrere Instrumente (Auslöser, Satellitensender, Fahrtenschreiber etc.), nebeneinander auf dem Rücken appliziert und nicht zu einer strömungsoptimierten Einheit kombiniert.

Robben, insbesondere Ohrenrobben, zeigen schließlich eine ausgeprägte Manövrierfähigkeit, die für sie vor allem während der Beutejagd und bei der Feindvermeidung überlebensnotwendig ist. Diese Manövrierfähigkeit gilt es so wenig wie möglich zu beeinflussen. In diesem Zusammenhang muss man sich auch der Kräfte bewusst sein, die – neben den Widerstandskräften – noch zusätzlich auf ein bewegtes Tier und entsprechend auch auf die Messinstrumente wirken. So können z. B. Ohrenrobben bei ihren schnellen Drehungen zentripetale Beschleunigungskräfte von über 5 g erreichen (Fish, 1997), was über der Beschleunigungskraft liegt, die auf die Besatzung startender Raumfahrzeuge einwirkt.

4.4 Interaktionen Seehund/Mensch

4.4.1 Interaktion Tourismus/Seehund

Das ökologisch hochwertige Naturraumpotential des Wattenmeeres bildet die Attraktivitätsgrundlage für einen seit der Nachkriegszeit stark ansteigenden Tourismus. Die Wasserfläche selbst dient als touristischer Freizeitraum für die Sportbootschiffahrt, für Ausflugsfahrten und für die Hobbyfischerei. Bootsfahrer und Surfer dringen dabei vermehrt in Schutzgebiete ein und unterschreiten die Fluchtdistanzen der vorhandenen Tiere wie Wasservögel und Seehunde. Das Nicht-Einhalten ausreichender Abstände bei Ausflugsfahrten zu den Seehundbänken provoziert Fluchtreaktionen bei den Robben und stört das Ruheverhalten der Tiere nachhaltig (Schwarz, 1997). Eigene Beobachtungen während der Ausrüstungsaktionen innerhalb der vorliegenden Arbeit haben gezeigt, dass Seehunde nach Verlassen der Sandbank durchaus schnell wieder auf diese zurückkehren können (schon nach 20 – 30 Minuten). Doch kann im Einzelfall schon eine vollständige Flucht aller Tiere einer Sandbank auch dazu führen, dass die Tiere während dieser Niedrigwasserphase nicht mehr auf die Sandbank zurückkehren (Vogel, 1994).

Hobbyfischer sind schließlich mittlerweile so gut ausgerüstet wie die kommerziellen kleinen Krabbenkutter und können auch die kleinsten Priele befischen. Bei günstigen Tiden sind Hobbyfischer fast täglich unterwegs, was nicht zu unterschätzende Konsequenzen für Meeresvögel und Meeressäuger hat (Todt, 1993). Die satelliten-telemetrischen Ortungen innerhalb dieser Studie haben nun bestätigt, dass die untersuchten Seehunde im Rahmen ihres Ruheverhaltens den gesamten Bereich zwischen der Küste und den seeseitigen Barriereinseln betauen. Damit befinden sich die Hobbyfischer auf jeden Fall im üblichen Verbreitungsraum der Robben.

Einzelne Sände und Strände - wie vor St. Peter Ording und Amrum - können auch schon seit langem aufgrund der intensiven touristischen Nutzung die natürliche Funktion als Seehundbank nicht mehr erfüllen. Dabei gehörten die Strände ehemals zu den ursprünglichen Liegeplatzhabitaten der Seehunde (Niemann, 1890, zitiert in Vogel, 1994).

4.4.2 Interaktionen Fischerei/Seehund

Wie bei vielen anderen Untersuchungen dieser Art, so ist es für unterschiedliche Institutionen und Interessensgruppen von großem Interesse, eine befriedigende Antwort auf die Frage nach den Wechselwirkungen zwischen Robben und Fischerei zu erhalten. Doch genauso wenig wie es bisherige Untersuchungen vermochten, diese Frage in letzter Instanz zu klären, vermag auch diese Studie eine detaillierte Antwort zu geben. Nur die integrative Einordnung der erzielten Ergebnisse und die allgemeine Betrachtung der Rolle der Pinnipedia in einem bestehenden Ökosystem erlauben realistische Schlüsse hinsichtlich möglicher Interaktionen.

Die grundsätzliche Rolle der Robben in ihrem Lebensraum scheint zunächst klar zu sein: sie sind Prädatoren und Konsumenten von Fischen und Invertebraten. Als Topprädatoren reihen sie sich damit in die Gruppe vieler anderer mariner Säuger ein (zahllose Delphinarten sowie fast alle weiteren Robbenarten), die ebenfalls am Ende des Nahrungsnetzes vor allem Fische konsumieren.

Neueste Untersuchungen belegen jedoch, dass der Einfluss von Meeressäugern auf den Fischereierfolg des Menschen generell überschätzt wird. Trites *et al.* (1997) konnten zum Beispiel für den gesamten Pazifikraum (in dem 60% der Weltpopulation der Seehunde lebt [Trites *et al.* 1997]) zeigen, dass gerade einmal 35% der von Meeressäugern genutzten Beutearten auch von kommerziellem Interesse sind. Viele der mesopelagischen Fische, die von Meeressäugern konsumiert werden, enthalten zum Beispiel hohe Konzentrationen an Wachsester (Alkoxydiglyceride), was sie für den menschlichen Verzehr ungeeignet macht (Gjosaeter & Kawaguchi, 1980).

Die wichtigsten Konsumenten von Fischen und damit die Hauptkonkurrenz für die Fischerei sind räuberische Fische und nicht die Meeressäuger. In einem Ökosystemmodell für den gesamten Nordpazifik konnte gezeigt werden, dass die Menge an von anderen Fischen konsumiertem Fisch deutlich höher lag, als die von Meeressäugern konsumierte Menge (Trites *et al.* 1997). Im Ostpazifik betrug diese Differenz sogar mehr als eine Größenordnung [nach Trites *et al.* (1997) umgerechnet und ausgedrückt in für den Populationserhalt benötigter Primärproduktion; Meeressäuger: knapp 2 ($\text{g C m}^{-2} \text{ Jahr}^{-1}$), Fische: ca. 22 ($\text{g C m}^{-2} \text{ Jahr}^{-1}$)]. Mit dem Pazifik gilt dies zudem für eine Meeresregion, in der weitaus mehr als nur zwei oder drei Meeressäugerarten einen Fraßdruck ausüben, wie es in der südlichen Nordsee der Fall ist.

Direkte Nachweise für den enormen Fraßdruck räuberischer Fische existieren auch für das Wattenmeer. Ein Beispiel ist die immer wieder auftretende Masseninvasionen von Wittlingen (*Merlangius merlangius*). Dieser Verwandte des Kabeljaus hat bereits mehrmals zu drastischen Einbrüchen der Anlandemengen verschiedenster Organismenarten (z. B. Grundeln, *Pomatoschistus sp.*) aus dem Wattenmeer geführt (Berghahn, 1998). Die bisher größten Einbußen musste dabei die Nordseegarnele (*Crangon crangon*) hinnehmen (Berghahn, 1998), die eine Schlüsselstellung im Nahrungsnetz des Wattenmeeres darstellt. Sie kommt aufgrund ihrer optimalen Anpassung an die Verhältnisse in diesem Gebiet milliardenfach vor und ist zudem wichtige Jungtierkost der von der Mutter entwöhnten Seehunde (Riedmann, 1990). Zuletzt sind im Jahr 1990 Millionen junger Wittlinge in das Wattenmeer eingedrungen und haben innerhalb weniger Wochen die Vorkommen an Nordseegarnelen und Grundeln (*Pomatoschistus sp.*, meist *minutus*) dramatisch dezimiert. Ähnliche Ereignisse gab es bereits 1959 (Wittling), 1970 (Kabeljau) und 1983 (Wittling und Kabeljau). Die biologischen Gründe für diese Masseninvasionen konnten bisher noch nicht geklärt werden. Für die Jungrobben und damit der Entwicklung des Seehundbestandes blieben sie aber ohne Folgen.

Ein im Rahmen einer Umfrage unter einigen Fischern erzieltetes Ergebnis (Krause 1999), wonach die Seehunde des Wattenmeeres in den letzten Jahren geringere Fluchtdistanzen und weniger Scheu vor Fischereifahrzeugen zeigten, wurde als Verhaltensänderung über die Zeit in Richtung stärkere Zutraulichkeit interpretiert. In diesem Zusammenhang ist anzunehmen, dass die Tiere in der Vergangenheit weniger negative Erfahrungen mit Booten gemacht haben und zum anderen die Motivation, Beute aus dem Netz der Fischereifahrzeuge oder des Discards zu erhalten, die Hemmschwelle der Tiere senkt.

Untersuchungen an Seelöwen der nordamerikanischen Pazifikküste und Kegelrobben der schottischen Atlantikküste (Anderson, 1978) haben belegt, dass die Robben selbst durch bewusst eingesetzte Abschreckungsmethoden, wie akustische Pinger oder Knallkörper, nicht davon abzuhalten waren, Fischereifahrzeugen dicht zu folgen oder wandernden Lachsen in Flußmündungsbereichen nachzustellen. Um so geringer dürfte die theoretische Hemmschwelle der Wattenmeer-Seehunde sein, dortigen Fischereifahrzeugen zu folgen, die keine direkte Bedrohung darstellen.

Es existiert jedoch bisher keine wissenschaftliche Untersuchung, die gezielt die Interaktion Seehunde/Fischerfahrzeuge zum Inhalt gehabt hätte. Bisherige Erkenntnisse aus der Seehundforschung (Monitoring, Telemetriestudien etc.) sprechen eher gegen mögliche Interaktionen. Es sind somit vornehmlich Einzelbeobachtungen, die immer wieder zu der Annahme führen, dass Seehunde wohl einen maßgeblich negativen Einfluss auf die Fischerei haben. Dabei werden jedoch sowohl die – in der Regel nur einzelne Tiere betreffende - anekdotischen Beobachtungen auf die Gesamtpopulation übertragen als auch deren grundsätzliche Ernährungsgewohnheiten außer Betracht gelassen.

Liegen auch keine quantitativen Ergebnisse hinsichtlich der von Wattenmeer-Seehunden aus Netzen „erräuberten“ Beuteorganismen vor, lassen die vorliegenden Ergebnisse zum Ernährungsverhalten einen wichtigen Schluss zu. So ist für den Herbst und Winter, in dem die Seehunde fast ihre gesamte Aktivität der Nahrungssuche und –aufnahme widmen, das Wattenmeer kein primärer Ernährungsort. Der Schwerpunkt aller bisher untersuchten Seehunde lag auf der angrenzenden Nordsee.

Schließlich findet die Fischerei mit kommerziell relevanten Anlandemengen auch nicht mehr im Wattenmeer selbst statt (Piet & Reijndorp, 1998). Dort existiert nur noch die Stellnetz- und Garnelenfischerei, wobei mittlerweile auch 50% der Garnelenfischerei nicht mehr im eigentlichen Wattenmeerbereich sondern in der angrenzenden Nordsee stattfindet (Vorberg, 1998).

Die Fischerei folgt damit einem Weg, den die Seehunde wohl schon weit vor ihr gegangen sind. Aufgrund der unter „Dynamik des Wattenmeeres“ beschriebenen Faktoren und der grundsätzlichen Aufrechterhaltung einer hohen Ernährungseffizienz werden Seehunde auch schon in früheren Zeiten und auch zu Zeiten geringer Populationsgrößen die angrenzende Nordsee als Nahrungsrevier beansprucht haben - unabhängig von jeder Form der Fischerei. Der vielbeschriebene Fokus dieser küstennah lebenden Meeressäuger auf die Fischerei und damit auf leichte Beute existiert scheinbar nur aus anthropogener Sicht, entspricht nach Kenntnis des Ernährungsverhaltens aber wohl nicht den tatsächlichen Lebensbedingungen und Lebensbedürfnissen der Seehunde.

4.4.2.1 Plattfischbox

Legt man - entsprechend der Satellitendaten- und Tauchtiefen-Informationen dieser Studie - die räumliche Verteilung der Seehunde zugrunde, so findet ein Großteil der Nahrungssuche innerhalb der sogenannten Plattfischbox statt. Die Plattfischbox bezeichnet eine Region ca. sechs Kilometer seewärts der äußeren Wattenmeerinseln und -sände. Im Norden, auf Höhe des Lister Tiefs beginnend, erstreckt sich die Plattfischbox entlang der gesamten deutsch-holländischen Küste bis hin zur holländischen Insel Texel. Sie fasst noch Helgoland mit ein und hat eine ungefähre Breite von ca. 16 km.

Die Plattfischbox bezeichnet konkret eine Fischereischutzzone für demersale Fischarten und wurde 1989 eingerichtet. Vom 1. April bis 30. September eines jeden Jahres ist hier der Fang von Fischen stark reglementiert. In dieser Zeit dürfen keine Fischkutter mit einer Länge von mehr als 8 Metern im Bereich der 12-Seemeilenzone mit Baumkurren auf Fischfang gehen. Innerhalb der Box darf darüber hinaus keine Baumkurrenfischerei mit Schiffen von mehr als 300 PS Motorleistung betrieben werden.

Diese zum Schutz demersaler Fischarten erlassenen Beschränkungen könnten im Hinblick auf die Nahrungsfische nun für Seehunde einen Attraktionsfaktor darstellen – die Plattfischbox quasi als „Snackbox“ für die Robben. Es ist jedoch aufgrund fehlender Daten und Untersuchungen nicht abzuschätzen, ob und inwieweit die Seehunde tatsächlich vom Schutz einiger ihrer Beutearten profitieren. Die Tauchdaten weisen nach, dass die Seehunde nicht ausschließlich die in der Plattfischbox erreichbaren Tauchtiefen von zwischen 20 und 25 Metern betauft haben. Vielmehr nutzten sie zur Jagd auch Tauchtiefen zwischen 10 und 20 Metern, die größtenteils noch vor der Plattfischbox liegen. Ihr Aktionsradius erlaubt ihnen schließlich auch ohne Mühe, in Gebieten weit außerhalb der Plattfischbox auf Nahrungssuche zu gehen, mit topographischen Tiefen, die 20 m deutlich übersteigen, (legt man den in der vorliegenden Arbeit nachgewiesenen maximalen Aktionsradius, von in einem Fall bis zu 100 km, können theoretisch Tiefen bis zu 60m betauft werden). Für die Organismen – ob Beutefische oder Seehunde – existieren schließlich keine kartographischen Grenzen. Die Übergänge in der räumlichen Verteilung sind für beide Tiergruppen fließend. Entsprechend macht eine Aussage hinsichtlich der Korrelation der Plattfisch-Schutzzone mit dem Tauchverhalten der Robben wenig Sinn. Dass sich die Seehunde dort zur Beutejagd aufhalten, ist ohne Zweifel. Satellitenortungen und die lückenlosen Tauchaufzeichnungen zahlreicher Beutezüge, die von den Ruheplätzen ausgehen und bis in Tiefen reichen, die erst jenseits der Plattfischbox erreicht werden, belegen dies. Welchen Einfluss sie möglicherweise durch ihren Fraßdruck auf die Fische in der Schutzzone haben, wird aber wohl nicht zu ermitteln sein.

So konnte selbst eine gezielte Studie zur Veränderung demersaler Fischvorkommen innerhalb der Plattfischbox keine Aussagen zur Wirkung der Schutzmaßnahmen hinsichtlich der Abundanz und Verteilung einzelner Fischarten machen (Piet & Rijnsdorp, 1998). Um so spekulativer wäre es, hier nach negativen Einflüssen durch Seehunde zu suchen.

Einen einzigen theoretischen Ansatzpunkt liefert der Vergleich demersaler Fischarten mit den für Wattenmeer-Seehunden nachgewiesenen Beutefischen (Tabelle 4). Demnach sind mit Wittling, Kabeljau und Scholle nur drei demersale Fischarten sowohl von kommerziellem Interesse als auch maßgeblicher Bestandteil der Seehundnahrung.

Tabelle 4: Einordnung demersaler Fischarten der Plattfischbox nach kommerziellem Interesse.

Kommerzielle Arten		Nicht-kommerzielle Arten	
<i>Dicentrarchus labrax</i>	Wolfsbarsch	<i>Agonus cataphractus</i> [°]	Steinpicker
<i>Gadus morhua</i> *	Kabeljau	<i>Anguila anguila</i> *	Aal
<i>Glyptocephalus cynoglossus</i>	Zungenbutt	<i>Arnoglossus laterna</i>	Lammzunge
<i>Melanogrammus aeglefinus</i> [°]	Schellfisch	<i>Aspitrigla cuculus</i>	Seekuckuck
<i>Merlangius merlangus</i> *	Wittling	<i>Buglossidium luteum</i>	Zwergzunge
<i>Merluccius merluccius</i>	Seehecht	<i>Callionymus spp.</i> [°]	Leierfisch
<i>Microstomus kitt</i> [°]	Limande	<i>Ciliata mustella</i>	Südliche Fünfbartelquappe
<i>Molva molva</i>	Leng	<i>Corphaenoides rupestris</i>	
<i>Mugilidae</i>		<i>Cyclopterus lumpus</i> [°]	Seehase
<i>Mullus surmuletus</i>	Streifenbarbe	<i>Eutrigla gurnardus</i> *	Grauer Knurrhahn
<i>Pleuronectes platessa</i> *	Scholle	<i>Gaidropsurus vulgaris</i>	Dreibärtelige Seequappe
<i>Scophthalmus maximus</i>		<i>Galeorhinus galeus</i>	Hundshai
<i>Scophthalmus rhombus</i>	Glattbutt	<i>Gasterosteus aculeatus</i>	Dreistacheliger Stichling
<i>Solea solea</i> [°]	Seezunge	<i>Gobiidae</i> [°]	Grundeln
		<i>Hippoglossoides plates</i> [°]	Doggerscharbe
		<i>Limanda limanda</i> *	Kliesche
		<i>Microchirus variegatus</i>	
		<i>Myoxocephalus scorpi</i> [°]	Seeskorpion
		<i>Phrynorhombus norv.</i> [°]	Norw. Zwergbutt
		<i>Platichthys flesus</i> *	Flunder
		<i>Raja brachyura</i>	Blonde
		<i>Raja clavata</i>	Nagelrochen
		<i>Rhinonemus cimbrius</i>	Vierbärtelige Seequappe
		<i>Scyliorhinus caniculus</i>	Kleingefleckter Katzenhai
		<i>Syngnathidae</i> [°]	Seenadeln
		<i>Trachinus vipera</i>	
Petermännchen		<i>Trigla lucerna</i>	Roter Knurrhahn
		<i>Trisopterus luscus</i> [°]	Franzosendorsch
		<i>Trisopterus minutus</i>	Zwergdorsch
		<i>Zoarces viviparus</i> [°]	Aalmutter

* in hohem Anteil als Nahrungsbestandteil von Seehunden nachgewiesen (Behrends, 1981, 1985)

[°] in geringem Anteil als Nahrungsbestandteil von Seehunden nachgewiesen (Behrends, 1981, 1985)

Tabelle nach Piet & Rijnsdorp (1998)

Ein weiterer Teil der Nahrung rekrutiert sich dann sowohl aus der Reihe nicht-kommerzieller, demersaler Fischarten sowie pelagischer Fischarten bzw. Invertebraten. Schließlich gibt es für das Schelfmeer Nordsee und insbesondere deren küstennahen Regionen noch einen letzten Faktor zu berücksichtigen. So stellt sich grundsätzlich die Frage nach der Eignung der dort gefangenen Fische für den menschlichen Verzehr.

Die an jedem toten Seehund nachweisbaren, zum Teil extrem hohen Schadstoffbelastungen reflektieren die Belastung der Beuteorganismen im küstennahen Bereich (Lozan, 1990). Gerade im Einzugsbereich der Zuflüsse und Ästuarie weisen die Fische eine Belastung weit oberhalb der zulässigen Werte auf. Die Schleppfahnen der Einträge ziehen sich entlang des schleswig-holsteinischen Wattenmeeres und beeinflussen auch die Wasserqualität des gesamten süd-östlichen Nordseerandes. Erst die Fänge von Kabeljau, Scholle und Seezunge Richtung zentrale Nordsee weisen wieder Größenordnungen unterhalb der zulässigen Grenzwerte auf (Lozan, 1990).

Trotz Dominanz einiger Beutearten werden die Seehunde also nur schwerlich in Konflikt mit der Fischerei geraten. Eher schon kommt eine umgekehrte Betrachtung – nämlich die der negativen Effekte der Fischerei auf die Meeressäuger - in Frage. So weist schon allein die Gammelfischerei, deren Produkte zumeist in Form von Tierfutter oder Fischöl weiterverarbeitet werden, hinsichtlich der dabei gefangenen Fischarten eine Überschneidung mit den Beuteorganismen der Robben auf. Neben Stintdorsch und Sprotte sind hier insbesondere die Sandaale zu nennen, die für Seehunde von Interesse sind. Betrachtet man, dass der Anteil der Gammelfischerei an den Gesamtfängen der Nordsee zwischen 1960 und 1994 von 24% auf 52% gestiegen ist (Lozan, 1990), stellt dies schon einen deutlichen Eingriff in das Beutespektrum der Seehunde dar.

4.4.3 Seehundmanagement im Wattenmeer

Gerade im Hinblick auf regelmäßige auftretende Ertrags-Einbrüche regionaler Fischereiwirtschaften wird immer wieder die Forderung nach „Management-Lösungen“ für Robbenpopulationen gestellt (Morris, 1996; Trites, 1997). Dabei werden insbesondere Seelöwen, Seehunde oder Kegelrobben von zumeist kommerziellen Interessensgruppen für den Rückgang lokaler Fischpopulationen verantwortlich gemacht (KOM, 1995; Morris, 1996; Trites *et al.* 1997).

Der betriebswirtschaftliche Begriff „Management“ impliziert dabei eine Komplexität der zugrundeliegenden Fragestellung, die in dieser Form nicht gegeben ist. So gründet sich die Forderung nach einem „Populationsmanagement“ für Robben ausschließlich auf der Frage nach möglichen Wechselwirkungen zwischen Fischerei und Robben. Eine vorschnelle Antwort darauf wird schon allein durch die Erwägung von Management-Maßnahmen gegeben: Robben üben einen negativen Einfluss auf die Fischerei aus. Somit bedeuten weniger Robben automatisch mehr Fisch.

In dieser Behauptung wird jedoch grundlegendes Basiswissen zur Struktur und Komplexität ökologischer Nahrungsgefüge außer Betracht gelassen. Fehlen bisher auch umfangreiche Untersuchungen zu möglichen Wechselwirkungen (z. B. Fischerei-Surveys mit zeitgleichen telemetrischen Verhaltensuntersuchungen und anschließenden Mageninhaltsanalysen), so dass keine verlässlichen Aussagen gemacht werden können, weist das Ernährungsverhalten der opportunistisch jagenden Robben schon auf eine naheliegende Antwort hin.

In ihrer artspezifischen und individuellen Flexibilität hinsichtlich möglicher Beuteorganismen und Jagdstrategien ist es mehr als unwahrscheinlich, dass eine lokale Population von Seehunden den Zusammenbruch der Population einer spezifischen Beuteart verursacht (siehe auch Härkönen & Heide-Jørgensen, 1991; Hammond & Fedak 1994; Trites, 1997). Vielfach wird der Einfluss von Seehunden auf bestimmte Arten auch überschätzt. So betrug der errechnete Konsum von Heringen, Sprotten und Kabeljau durch Seehunde des Skagerrak gerade mal 1% der gesamten Fischereierträge für diese Fischarten innerhalb dieser Region (Anon, 1990 a, b zitiert in Härkönen & Heide-Jørgensen, 1991).

Das komplexe Ökosystem Wattenmeer ist zudem weit entfernt von rein linearen Beziehungen zwischen den Organismen verschiedener trophischer Stufen (Heydemann, 1998). Die potentielle Wegnahme oder Dezimierung eines Räubers (zum Beispiel der Seehunde) würde insbesondere am Ende des trophischen Gefüges wahrscheinlich zu schnellem Ersatz führen (siehe auch Härkönen & Heide-Jørgensen, 1991). Andere Prädatoren (z. B. Fische, Seevögel, Schweinswale, Kegelrobben) könnten die entlasteten Beutearten dann selbst als bevorzugte Beute nutzen.

Somit ist eine immer wieder angesprochene „Management-Lösung“ mit dem Ziel des Abschusses von Seehunden im Wattenmeer (Seehund-Tagung, Husum, 1999) aus wissenschaftlicher Sicht als nicht gerechtfertigt einzustufen.

5. Zusammenfassung

Der Seehund *Phoca vitulina* ist die geographisch am weitesten verbreitete Robbenart aus der Familie der "Echten Robben". Man findet ihn in fast allen Regionen temperierter, subarktischer und arktischer Küsten des Nord-Pazifiks und des Nord-Atlantiks. Ziel der vorliegenden Arbeit war es, das Tauchverhalten und die Verbreitung der deutschen Seehunde im Lebensraum Wattenmeer und südöstliche Nordsee für den Zeitraum Herbst zu untersuchen sowie auf artspezifische, tauchphysiologische Kapazitäten und Leistungsgrenzen hin zu überprüfen..

Dazu wurden 14 Seehunde in den Monaten September und Oktober mit Satellitensendern und Fahrtenschreibern ausgerüstet sowie 3 Tiere nur mit Sendern und 2 Tiere nur mit Fahrtenschreibern. Ergänzend wurden mit Hilfe eines Seehundmodelles verschiedene Telemetriegeräte in einem Windkanal auf die durch sie induzierte Zunahme des Strömungswiderstandes untersucht. Dadurch sollten mögliche energetische bzw. verhaltensbiologische Folgen telemetrischer Studien an Robben erkannt und quantifiziert werden.

Die Seehunde der Deutschen Bucht unterscheiden sich in der Länge und Gestaltung ihrer Beutezüge deutlich von allen bisher beschriebenen Seehunden anderer Regionen. Beutezüge mit einer Dauer von zwischen 12 und 70 Stunden waren die Regel, mit einem Maximum von 112 Stunden. Die dabei zurückgelegten Wegstrecken reichten bis zu 100 km linearer Distanz zwischen Hauptruheplatz Lorenzensplate innerhalb des Wattenmeeres und dem Jagdort auf See. Die höchste innerhalb eines Tages zurückgelegte Wegstrecke eines Seehundes betrug 110 km. Die innerhalb fast aller Beutezüge erreichte Mindestdistanz zur Lorenzensplate betrug 32 km.

In einem Großteil ihres nachgewiesenen Verbreitungsgebiet ist die mögliche Tauchtiefe der Wattenmeer-Seehunde topographisch auf durchschnittlich max. 30 m limitiert. Die während der Beutesuche und -jagd aufgesuchten Tauchtiefen lagen vornehmlich zwischen 20 m und 30 m, wobei große individuelle Unterschiede zu beobachten waren. Eines der untersuchten Tiere zeigte beispielsweise ein ausgeprägteres Ernährungsverhalten in Wassertiefen zwischen 10 m und 20 m nahe der Ruheplätze im Wattenmeer sowie dicht bei den seewärtigen Sänden. Über 80% der Beutezugtauchgänge reichten bis zur topographisch möglichen Maximaltiefe, waren also benthisch ausgerichtet. Es handelte sich dabei fast ausschließlich um U-förmige Tauchgänge. Zu den weiteren für bereits alle untersuchten Robbenarten beschriebenen Tauchgangformen zählen die V-förmigen Tauchgänge mit ihrer primären Funktion als Erkundungs-, Orientierungs- und Transittauchgänge.

Die durchschnittlich erreichten Tauchdauern der einzelnen Tauchgänge variierten zwischen 2.5 und 3.6 Minuten. Bezogen auf die dazwischen eingehaltenen Atempausen von im Schnitt 34 Sekunden Länge und nur wenigen Tauchunterbrechungen von zwischen 30 und 90 Minuten ergab sich für alle untersuchten Seehunde während der Beutezüge eine gesamte Tauchzeit von mindestens 85%. Die Tiere scheinen jedoch dabei (auch unter Berücksichtigung der ausgeprägten Länge der Beutezüge) nicht an ihre tauchphysiologischen Leistungsgrenzen gestoßen zu sein. Die für alle marinen Säuger limitierende „Aerobe Tauchgrenze“ (ATG) wurde offensichtlich in keinem Fall erreicht bzw. überschritten.

Nach Beendigung der Beutezüge kehrten die untersuchten Seehunde regelmäßig zu ihren Ruheplätzen zurück. In 38% aller Fälle wurde dabei der Hauptruheplatz Lorenzensplate angesteuert. Alternativ wählten die Tiere auch Strände und Sände im weiteren Umkreis der Lorenzensplate (beispielsweise die Ost- und Nordostseiten der Außensände, Hallig Hooge, Südfall, Mittelplatten, Pellworm, Nordstrand und Nordstrandischmoor). Die Hauloutzeiten korrelierten im Untersuchungszeitraum weder mit den klimatischen Bedingungen wie Niederschlag, Windstärke oder Temperatur noch mit ozeanographischen Faktoren wie den Gezeiten. Die Länge der Ruhephasen betrug zwischen sechs und 22 Stunden, wobei es öfter zu kurzen Unterbrechungen (30 Min. bis eine Stunde) der Haulouts kam. Zwischen zwei längeren Beutezügen (> 24 h) Richtung offene Nordsee lagen immer mindestens acht Stunden Aufenthalt im Wattenmeer. Haulouts und Beutezüge unterlagen keinem offensichtlichen diurnalen Rhythmus, wie er für Seehunde vieler anderer Regionen beschrieben wird. Der Anteil der Haulouts an der Gesamtaktivität betrug auch nur 22%.

Die Konzentration der Jagdtauchgänge auf die vorgelagerte Nordsee impliziert im untersuchten Zeitraum für diese Region eine energetisch und/oder verhaltensbiologisch günstigere Ernährungssituation als im Wattenmeer selbst. Entweder sind auf der offenen See Beuteverteilungen und –abundanzen vorteilhafter oder vorhandene Beutevorkommen jagdstrategisch besser auszubeuten. Ernährungs-verhalten im Wattenmeer selbst spielt im Herbst und vermutlich auch dem folgenden Winter eine nur untergeordnete Rolle.

Die Strömungsuntersuchungen am Robbenmodell ergaben für die eingesetzten Messgeräte einen vertretbaren Einfluss hinsichtlich der durch sie bedingten Widerstandserhöhungen. Bei einer für die Seehunde der vorliegenden Studie angesetzten Durchschnittsgeschwindigkeit von 0.81 m/s lag die maximale Widerstandserhöhung für die größte Messeinheit bei 22.3 %. Im besten Fall hatte eines der untersuchten Geräte bis zu dieser Geschwindigkeit keinen messbaren Einfluss auf den Strömungswiderstand.

Mit Blick auf die - auf einen Seehund „in vivo“ einwirkenden - Strömungskräfte und –widerstände auf offener See sollte der Einsatz der Messinstrumente keinen Nachteil für das einzelne Tier bedeuten. In verhaltensbiologischer Hinsicht zeigten alle in dieser Arbeit untersuchten Tiere die typischen Tauchmuster und das typische Tauchverhalten aller bisher untersuchten Seehunde. In energetischer Hinsicht ist bei dem größten eingesetzten Messgerät eine geringfügige Erhöhung der Jagddauer denkbar, um die energetischen Kosten des Strömungs-widerstandes dieser Einheit zu kompensieren.

In ihrer Gesamtheit zeigt die vorliegende Untersuchung, dass die Wattenmeer-Seehunde ihrer artspezifischen Flexibilität in bezug auf Verhalten und physiologische Kapazitäten gerecht werden. Sie nutzen diese für einen nach den durch Jungenaufzucht, Paarung und Fellwechsel geprägten Sommermonaten gesteigerten Jagdeinsatz, der ihnen über den Herbst und Winter wieder ausreichende Energiereserven für das folgende Frühjahr zur Verfügung stellen soll.

6. Literaturverzeichnis

ABT K, BANDOMIR B, MARXEN S, SIEBERT U, and ADELUNG D, 1997. Robbenmonitoring und -forschung in Schleswig-Holstein. Forschungs- und Technologiezentrum Westküste (FTZ), Christian-Albrechts-Universität Kiel.

ABT K, BANDOMIR B, MARXEN S, SIEBERT U, and ADELUNG, D, 1998. Robbenmonitoring und -forschung in Schleswig-Holstein. Forschungs- und Technologiezentrum Westküste (FTZ), Christian-Albrechts-Universität Kiel.

ALLEN SG, AINLEY DG, PAGE GW, RIBIC CA, 1984. The effect of disturbance on harbour seal haul out patterns at Bolinas Lagoon, California. *Fish. Bull. U. S. Fish Wildl. Serv.* 82:493-500.

ALLEN SG, 1988. Movement and activity patterns of harbour seals at the Point Reyes Peninsula, California. *Dissertation*.

ALLEN SG, AINLEY DG, PAGE GW, RIBIC CA, 2000. The effect of disturbance on harbor seal haulout patterns at Bolinas Lagoon, California. *Fish. Bull. U. S. Fish Wildl. Serv.* 82:493-500.

ANDERSON SS, 1978. Day and night activity of grey seal bulls. *Mammal Rev.* 8:43-46.

ANDREWS RD, JONES DR, WILLIAMS JD, THORSON PH, OLIVER GW, COSTA DP, LEBOEUF BJ, 1997. Heart rates of Northern Elephant Seals diving at sea and resting on the beach. *Journal of Experimental Biology* 200:2083-2095.

ANONYMOUS, 1996. GPS Applications for Wildlife - a Review. *Telonic Quarterly* 9:1-12.

ANONYMOUS. ARGOS User`s manual. 1.0. 1996. ARGOS-CLS.

ANONYMOUS. Wildlife Computers Products. 2000. Wildlife Computers Inc.

ANTONELIS GA, FISCUS CH, DELONG RL, 1984. Spring and summer prey of California sea lions, *Zalophus californianus*, at San Miguel Island, California. *California Fish. Bull.* 82:67-76.

ASAGA T, NAITO Y, LEBOEUF BJ, SAKURAI H, 1994. Functional Analysis of Dive Types of Female Northern Elephant Seals. In: LeBoeuf BJ, Laws RM, eds. *Elephant Seals: Population, Ecology, Behavior and Physiology*. Berkeley: University of California Press, 310-327.

ASMUS R, GÄTJE C, DEJONGE VN, 1994. Mikrophytobenthos - empfindliche Oberflächenhaut im Wattboden. In: Lozan JL, Lenz W, Rachor E, Reise K, Westernhagen Hv, eds. *Warnsignale aus dem Wattenmeer*. Blackwell Fachwissen, 75-81.

AU D, WEIHS D, 1980. At high speeds dolphins save energy by leaping. *Nature* 284:548-550.

BANNASCH R, FIEBIG J, 1992. Herstellung von Pinguinmodellen für hydrodynamische Untersuchungen. *Der Präparator* 38:1-5.

BANNASCH R, 1993. Drag minimisation on bodies of revolution in nature and engineering. *Proceedings of International Airship Conference* 1:1-9.

BANNASCH R, WILSON RP, CULIK B, 1994. Hydrodynamic aspects of design and attachment of a back-mounted device in penguins. *J. exp. Biol.* 194:83-96.

- BANNASCH R, 1995. Hydrodynamics of a penguin - an experimental approach. In: Dann P, Norman I, Reilly P, eds. *The Penguins*. Surrey Beatty & Sons.
- BEHRENDTS G, 1981. Untersuchungen von Magen-Darm-Inhalten als Beitrag zur Nahrungsökologie des Seehundes (*Phoca vitulina*). *Diplomarbeit*.
- BEHRENDTS G, 1985. Zur Nahrungswahl von Seehunden (*Phoca vitulina L.*) im Wattenmeer Schleswig-Holsteins. *Haustierkunde*.
- BENGTSON JL, STEWART BS, 1992. Diving and haulout behaviour of crabeater seals in the Weddell Sea, Antarctica, during March 1986. *Polar Biology* 12:635-644.
- BERGHAHN R, 1998. Eine Masseninvasion von Wittlingen. In: *Umweltatlas Wattenmeer: Nordfriesisches und Dithmarscher Wattenmeer*. Landesamt für den Nationalpark Schleswig-Holsteinisches Wattenmeer, Bundesumweltamt, 114-114.
- BERTRAM KC, WARTZOK D, 1978. Living in groups: predators and prey. In: Krebs JR, Davies NB, eds. *Behavioural ecology: an evolutionary approach*. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 64-96.
- BIGG MA, FAWCETT I, 1985. Two biases in the diet determination of northern fur seals (*Callorhinus ursinus*). *Marine mammals and Fisheries* 284-291.
- BIGG MA, PEREZ MA, 1985. Modified volume: a frequency volume method to assess marine mammals food habits. In: Beddington JR, Beverton RJH, Lavigne DM, eds. *Marine mammal-fishery interactions*. London: George Allen and Unwin, 278-283.
- BJORGE A, THOMPSON D, HAMMOND D, FEDAK MA, BRYANT E, AAREFJORD H, ROEN R, OLSEN MA, 1995. Habitat use and diving behaviour of harbour seals in a coastal archipelago in Norway. In: Walloe I, Ulltang O, eds. *Whales, seals, fish and man*. Elsevier, 211-223.
- BONADONNA F, LEA M-A, GUINET CH, 2000. Foraging routes of Antarctic fur seals (*Arctocephalus gazella*) investigated by the concurrent use of satellite tracking and time-depth recorders. *Polar Biology* 23:149-159.
- BONESS DJ, BOWEN WD, FRANCIS JM, 1993. Implications of DNA fingerprinting for mating systems and reproductive strategies of pinnipeds. In: Boyd IL, ed. *Marine Mammals: Advances in Behavioural and Population Biology*. Oxford: Clarendon Press, 61-93.
- BORNEMANN, H. Untersuchungen zum Freßverhalten der Weddellrobbe (*Leptonychotes weddellii*) in der Antarktis. 1-82. 1994. Institut für Veterinär-Physiologie, Freie Universität Berlin. Thesis/Dissertation
- BOULVA J, MCLAREN IA, 1979. Biology of the harbor seal, *Phoca vitulina*, in Eastern Canada. *Fish. Res. Bd. Can. Bull.* 200:1-24.
- BOWEN, W. D. Marine mammal foraging ecology: measurement, scale and life history. 21-21. 2000. The Society for Marine Mammalogy. 13th Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals. Conference Proceeding
- BOYD IL, ARNBOM T, 1991. Diving behaviour in relation to water temperature in the southern elephant seal: foraging implications. *Polar Biology* 11:259-266.
- BOYD IL, CROXALL JP, 1992. Diving behaviour of lactating Antarctic fur seals. *Canadian Journal of Zoology* 70:919-928.

- BOYD IL, ARNOULD PY, BARTON T, CROXALL JP, 1994. Foraging behaviour of Antarctic fur seals during periods of contrasting prey abundance. *Journal of Animal Ecology* 63:703-713.
- BOYD IL, CROXALL JP, 1996. Dive duration in pinnipeds and seabirds. *Can. J. Zool.* 74:1696-1705.
- BOYD IL, REID K, BEVAN RM, 1997. Swimming speed and allocation of time during the diving cycle in Antarctic fur seals. *Anim. Behav.* 50:769-784.
- BRASSEUR S, CREUWELS J, VAN DE WERF B, REIJNDERS P, 1996. Deprivation indicates necessity for haul-out in harbor seals. *Mar. Mamm. Sci.* 12:619-623.
- BRECKLING P, 1998. Zur jahreszeitlichen Verteilung zentraler Fischarten im Wattenmeer. In: *Umweltatlas Wattenmeer: Nordfriesisches und Dithmarscher Wattenmeer*. Landesamt für den Nationalpark Schleswig-Holsteinisches Wattenmeer; Umweltbundesamt, 112-112.
- BURGGREN W, 1987. Cardiovascular responses to diving and their relation to lung and blood oxygen stores in vertebrates. *Can. J. Zool.* 66:20-28.
- BURNS JM, CASTELLINI MA, 1998. Dive data from satellite tags and time-depth recorders: A comparison in Weddell seal pups. *Mar. Mamm. Sci.* 14:750-764.
- BUTLER PJ, JONES DR, 1982. The comparative physiology of diving in vertebrates. *Adv. Comp. Physiol. Biochem.* 8:179-364.
- BUTLER PJ, 1987. The exercise response and the "classical" diving response during natural submersion in birds and mammals. *Can. J. Zool.* 66:29-39.
- BUTLER PJ, 1993. To what extent can heart rate be used as an indicator of metabolic rate in free-living marine mammals? In: Boyd IL, ed. *Marine Mammals: Advances in Behavioural and Population Ecology*. Oxford: Clarendon Press, 317-331.
- CAMPAGNA C, LEBOEUF BJ, BLACKWELL SB, CROCKER DE, QUINTANA F, 1996. Diving behaviour and foraging location of female southern elephant seals from Patagonia. *Journal of Zoology* in press.
- CASTELLINI JM, ZENTENO-SAVIN T, 1997. Heart rate scaling with body mass in pinnipeds. *Marine Mammal Science* 13:149-154.
- CASTELLINI MA, MURPHY BJ, FEDAK MA, RONALD K, GOFTON N, HOCHACHKA PW, 1985. Potentially conflicting demands of diving and exercise in seals. *J. Appl. Physiol.* 58:392-399.
- CASTELLINI MA, DAVIS RW, KOOYMAN GL, 1988. Blood chemistry regulation during repetitive diving in Weddell Seals. *Physiol. Zool.* 61(5):379-386.
- CASTELLINI MA, 1988. Visualizing metabolic transitions in aquatic mammals: does apnoea plus swimming equal "diving"? *Canadian Journal of Zoology* 66:40-44.
- CASTELLINI MA, 1991. The biology of diving: Behavioural, physiological and biochemical limits. In: Gilles R, ed. *Advances in Comparative and Environmental Physiology*. Berlin: Springer Verlag, 105-132.
- CASTELLINI MA, KOOYMAN GL, PONGANIS PJ, 1992. Metabolic rates of freely diving Weddell seals: Correlations with oxygen stores, swim velocity and diving duration. *J. exp. Biol.* 165:181-194.

- CHARNOV EL, 1976. Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theor. Popul. Biol.* 9:129-136.
- COLTMAN DW, BOWEN WD, BONESS DJ, IVERSON SJ, 1997. Balancing foraging and reproduction in the male harbour seal, an aquatically mating pinniped. *Anim. Behav.* 54:663-678.
- COSTA DP, 1988. Methods for studying energetics of free diving animals. *Can. J. Zool.* 66:45-52.
- COSTA DP, CROXALL JP, DUCK CD, 1989. Foraging energetics of Antarctic fur seals in relation to changes in prey availability. *Ecology* 70:595-606.
- COSTA DP, CROCKER DE, LEBOEUF BJ, WEBB P, 1996. Foraging behaviour of Northern Elephant Seals using time depths recorders coupled with Argos satellite locations. *Abstracts of the Fifth European Conference on Wildlife Telemetry*SX-4.
- CRAIG AB, PASCHE A, 1980. Respiratory physiology of the freely diving harbour seal (*Phoca vitulina*). *Physiol. Zool.* 53:419-432.
- CROCKER DE, LEBOEUF BJ, COSTA DP, 1997. Drift diving in female northern elephant seals, *Mirounga angustirostris*. *Can. J. Physiol.* 75:27-39.
- CROCKER D, LEBOEUF BJ, NAITO Y, ASAGA T, COSTA DP, 1994. Swim Speed and Dive Function in a Female Northern Elephant Seal. In: LeBoeuf BJ, Laws RM, eds. *Elephant Seals: Population, Ecology, Behavior and Physiology*. Berkeley: University of California Press, 328-339.
- CROXALL JP, EVERSON I, KOOYMAN GL, RICKETS C, 1985. Fur seal diving behavior in relation to vertical distribution of krill. *Journal of Animal Ecology* 54:1-8.
- CULIK BM, WILSON RP, BANNASCH R, 1994. Underwater swimming at low energetic cost by pygoscelid penguins. *J. exp. Biol.* 197:65-78.
- CULIK BM, BANNASCH RB, WILSON RP, 1994. External devices on penguins: how important is shape? *Marine Biology* 118:353-357.
- CULIK BM, LUNA-JORQUERA G, 1996. Foraging movements of Humboldt Penguins (*Spheniscus humboldtii*) in Northern Chile. *Abstracts of the Fifth European Conference on Wildlife Telemetry*SIX-3.
- CULIK BM, LUNA-JORQUERA G, 1997. Satellite tracking of Humboldt penguins (*Spheniscus humboldti*) in northern Chile. *Marine Biology* 128:547-556.
- CULIK BM, HENNICKE J, MARTIN T, 2000. Humboldt Penguin outmanoeuvring El Nino. *Journal of Experimental Biology* 203:2311-2322.
- CUPAL JJ, LACY LJ, LINDZEY FG, 1992. A GPS animal tracking system. *Biotelemetry XII*.
- DA SILVA J, NEILSON JD, 1985. Limitations of using otoliths recovered in scats to estimate prey consumption in seals. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 42:1439-1442.
- DA SILVA J, TERHUNE JM, 1988. Harbour Seal grouping as an anti-predator strategy. *Anim. Behav.* 36:1309-1316.
- DANA PH, 1996. An Overview of the Global Positioning System (GPS).
- DAVIES RW, WILLIAMS TM, KOOYMAN GL, 1984. Swimming metabolism of yearling and adult harbour seals, *Phoca vitulina*. *Physiol. Zool.* 58:199-203.

- DAVIES RW, CASTELLINI MA, WILLIAMS TM, KOOYMAN GL, 1991. Fuel homeostasis in the Harbour Seal during submerged swimming. *J. Comp. Physiol.*
- DAVIS LS, MILLER GD, 1992. Satellite tracking of Adélie penguins. *Polar Biology* 12:503-506.
- DAVIS LS, DEE BOERSMA P, COURT GS, 1996. Satellite telemetry of the winter migration of Adélie penguins (*Pygoscelis adeliae*). *Polar Biology* 16:221-225.
- DAVIS RW, CASTELLINI MA, KOOYMAN GL, MAUE R, 1983. Renal glomerular filtration rate and hepatic blood flow during voluntary diving in weddell seals. *American Physiological Society.*
- DEHNHARDT G, BLECKMANN H, MAUCK B, 1998. Seal whisker detect water movements. *Nature* 394:235-236.
- DELONG R, STEWART BS, 1991. Diving patterns of northern elephant seal bulls. *Mar. Mamm. Sci.* 7:369-384.
- DOLPHIN WF, 1988. Ventilation and dive patterns of humpback whales, *Megaptera novaengliae*, on their Alaskan feeding grounds. *Can. J. Zool.* 65:83-90.
- DRESCHER HE, 1979. Biologie, Ökologie und Schutz der Seehunde im schleswig-holsteinischen Wattenmeer. *Beiträge zur Wildbiologie* 4.
- EGUCHI, T. Morphology of the Pacific Harbor Seal (*Phoca vitulina Richardsi*) using Elkhorn Slough, California, and their Movements and Diving Behavior in the Monterey Bay Area. 1-104. 1998. Thesis/Dissertation
- ELSNER R, ASHWELL-ERICKSON S, 1982. Maximum oxygen consumption in exercising Harbour Seals. *Physiologist* 25:279.
- ELSNER, R. and GOODEN, B. Diving and asphyxia: a comparative study of animals and man. *Physiol.Soc.Monogr.* 40. 1983. Cambridge, Cambridge University Press. Report
- ELSNER R, 1988. Anaerobic contributions to metabolism in diving seals. *Canadian Journal of Zoology* 66:142-143.
- FAGEN R, 1981. *Animal Play Behaviour*. New York: Oxford University Press.
- FALK K, MOLLER S, 1995. Satellite tracking of high-arctic northern fulmars. *Polar Biology* 15:495-502.
- FEDAK MA, ANDERSON SS, CURRY MG, 1982. Attachment of a radio tag to the fur of seals. *Notes Mammal. Soc.* 49:298-300.
- FEDAK M., KANWISHER J, McCONNELL B, NICHOLAS K, PULLEN M, and THOMPSON PM. Diving behavior and circulatory responses of free living common seals using VHF and acoustic telemetry. *Proceedings of the sixth biennial conference on the biology of marine mammals* 6. 1985.
- FEDAK MA, 1986. Diving and exercise in seals: interactions of behaviour and physiology. *Prog. Underwat. Sci.* 2:155-169.
- FEDAK MA, PULLEN MR, KANWISHER JW, 1988. Circulatory response of seals to periodic breathing: heart rate and breathing during exercise and diving in the laboratory and open sea. *Can. J. Zool.* 66:53-60.

- FEDAK MA, MCCONNELL BJ, 1993. Observing Seals by Satellite - Open Ocean Behaviour of Southern Elephant Seals. *NERC news* April:26-28.
- FEDAK MA, THOMPSON D, 1993. Behavioural and physiological options in diving seals. In: Boyd IL, ed. *Marine Mammals: Advances in Behavioural and Population Ecology*. Oxford: Clarendon Press, 333-347.
- FELDKAMP, S. D., DELONG R.L., and ANTONELIS, GA. Diving behavior of California sea lions (*Zalophus californianus*). Proceedings of the fifth biennial conference on the biology of marine mammals 5. 1983.
- FELDKAMP SD, 1985. The effects of net entanglement on the drag and power output of a California sea lion, *Zalophus californianus*. *Fish. Bull.* 83:692-694.
- FELDKAMP SD, 1987. Swimming in the California sea lion: morphometrics, drag, and energetics. *J. exp. Biol.* 131:117-135.
- FELDKAMP SD, 1987. Foreflipper propulsion in the California sea lion, *Zalophus californianus*. *Journal of Zoology* 212:43-57.
- FELDKAMP SD, DELONG RL, ANTONELIS GA, 1989. Diving patterns of California sea lions, *Zalophus californianus*. *Can. J. Zool.* 67:872-883.
- FERREN H and ELSNER R, Diving physiology of the ringed seal: adaptations and implications. Proceedings of the twenty-ninth Alaska science conference 29. 1979.
- FINLEY KJ, 1979. Haul-out behaviour and densities of ringed seals (*Phoca hispida*) in the Barrow Strait area, N.W.T. *Canadian Journal of Zoology* 57:1985-1997.
- FISH FE, INNES S, RONALD K, 1988. Kinematics and estimated thrust production of swimming Harp and Ringed Seals. *J. exp. Biol.* 137:157-173.
- FISH FE, 1993. Influence of Hydrodynamic Design and Propulsive Mode on Mammalian Swimming Energetics. *Australian Journal of Zoology* 42:79-101.
- FISH FE, Biological designs for enhanced maneuverability: analysis of marine mammal performance. 1997. New England Center, univ. of NH. Tenth International Symposium on Unmanned Unethered Submersible Technology. Conference Proceeding
- FISH, FE, Imaginative solutions by marine organisms for drag reduction. 1998. Newport, RI. Proceedings of the International Symposium on Seawater Drag Reduction. Conference Proceeding
- FOLKOW LP, SCHYTTE BLIX A, 1995. Satellite tracking of harp and hooded seals. In: Priede IG, Swift SM, eds. *Wildlife Telemetry - Remote Monitoring and Tracking of Animals*. New York: Ellis Horwood, 214-218.
- FOLKOW LP, NORDOY ES, POTELOV VA, PRICHTCHEMIKHINE VF, BLIX AS, 1996. Satellite-linked of harp seals (*Phoca groenlandica*) in the White and Barents Sea. *Abstracts of the Fifth European Conference on Wildlife Telemetry*SX-3.
- FROST KJ, LOWRY LF, and VER HOEF J, Habitat use, behavior, and monitoring of harbor seals in Prince William Sound, Alaska. 94064, 1-88. 1995. Anchorage, Alaska, Alaska Department of Fish and Game. Report

- FROST KJ, LOWRY LF, and VER HOEF J, Monitoring Habitat Use and Trophic Interactions of Harbor Seals in Prince William Sound, Alaska. 97064, 18-39. 1998. Alaska Department of Fish and Game. Restoration Project 97064. Report
- FROST KJ, LOWRY LF, VER HOEF J, 1999. Monitoring the trend of harbor seals in prince William Sound, Alaska, after the Exxon Valdez oil spill. *Marine Mammal Science* 15:494-506.
- FROST KJ, LOWRY LF, and SIMPKINS MA, Effort, focus and preferred depth of diving for harbor seals in Prince William Sound, Alaska. 62-62. 2000. The Society for Marine Mammalogy. Proceedings of the 13th Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals. Conference Proceeding
- GENTRY RL, JOHNSON JH, 1978. Physical restraint for immobilizing fur seals. *J. Wildl. Mgmt.* 42:944-946.
- GENTRY RL, G.L.KOOYMAN, M.E.GOEBEL, 1986. Feeding and diving behavior of northern fur seals. In: R.L.Gentry, G.L.Kooyman, eds. *Fur seals: Maternal strategies on land and at sea*. Princeton: Princeton University Press, 61-78.
- GENTRY RL, KOOYMAN GL, 1986. *Fur seals: Maternal strategies on land and on sea*. Princeton, New York: Princeton University Press.
- GITSCHLAG GR, 1996. Migration and diving behaviour of Kemps ridley (Garman) sea turtles along the U.S. southeastern Atlantic coast. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 205:115-135.
- GIOSAETER J, and KAWAGUCHI K, A review of world resources of mesopelagic fishes. 193, 1-151. 1980. New York, FAO. Report
- GODSELL J, 1988. Herd formation and haul-out behavior in harbor seals (*Phoca vitulina*). *Journal of Zoology* 215:83-89.
- GOEBEL ME, BENGTON JL, DELONG RL, GENTRY RL, LOUGHLIN TR, 1991. Diving patterns and foraging locations of female northern fur seals. *Fishery Bulletin* 89:171-179.
- GOULET AM, HAMMILL MO, BARRETTE C, 1999. Quality of satellite telemetry locations of gray seals (*Halichoerus grypus*). *Marine Mammal Science* 15:589-594.
- GREEN K, BURTON HR, 1993. Comparison of the stomach contents of Southern Elephant Seals, *Mirounga leonina*, at Macquarie and Heard Islands. *Marine Mammal Science* 9:10-22.
- GRELLIER K, THOMPSON PM, CORPE H, 1996. The effect of weather conditions on Harbour Seal (*Phoca vitulina*) haul-out behaviour in the Moray Firth, N.E. Scotland. *Can. J. Zool.* 74:1806-1811.
- GUINET C, JOUVENTIN P, MALACAMP J, 1995. Satellite remote sensing in monitoring change of seabirds: use of Spot Image in king penguin population increase at Ile aux Couchons, Crozet Archipelago. *Polar Biology* 15:511-515.
- HAGMEIER E, BAUERNFEIND E, 1990. Phytoplankton. In: Lozan JL, Lenz W, Racher E, Waterman TH, Westernhagen Hv, eds. *Warnsignale aus der Nordsee*. Paul Parey, 102-111.
- HAMMOND D, ELSNER R, 1977. Anesthesia in phocid seals. *J. Zoo. Anim. Med.* 8:7-13.
- HAMMOND PS, MCCONNELL BJ, FEDAK MA, 1993. Grey seals off the east coast of Britain: distribution and movements at sea. In: Boyd IL, ed. *Marine mammals: Advances in Behavioural and Population Ecology*. Oxford: Clarendon Press, 211-223.

- HAMMOND PS, and FEDAK MA., Grey Seals in the North Sea and their interactions with fisheries. Report to the Ministry of Agriculture, Fisheries and Food . 1994
- HARCOURT RG, SCHULMAN AM, DAVIS LS, TRILLMICH F, 1995. Summer foraging by lactating female New Zealand fur seals (*Arctocephalus forsteri*) off Otago Peninsula, New Zealand. *Can. J. Zool.* 73:678-690.
- HARVEY JT, 1989. Assessment of errors associated with harbour seal (*Phoca vitulina*) faecal sampling. *J. Zool. Lond.* 219:101-111.
- HARVEY JT, TOROK ML, 1994. Movements, dive behaviours, and food habits of harbour seals (*Phoca vitulina richardsi*) in San Francisco Bay, California. *Report*.
- HARVEY JT, HELM RC, MOREJOHN GV, 1995. Food habits of harbour seals inhabiting Elkhorn Slough, California. *California Fish and Game* 81:1-9.
- HÄRKÖNEN T, HEIDE-JORGENSEN MP, 1991. The harbour seal, *Phoca vitulina*, as a predator in the Skagerrak. *Ophelia* 34(3):191-207.
- HÄRKÖNEN TJ, 1987. Seasonal and regional variations in the feeding habits of the harbour seal, *Phoca vitulina*, in the Skagerak and the Kattegat. *J. Zool. Lond.* 213:535-543.
- HÄRKÖNEN TJ, 1988. Food-habitat relationship of harbour seals and black cormorants in Skagerak and Kattegat. *J. Zool. Lond.* 214:673-681.
- HEIDE-JORGENSEN MP, STEWART BS, LEATHERWOOD S, 1992. Satellite tracking of ringed seals, *Phoca hispida*, off northwest Greenland. *Ecography* 15:56-61.
- HELM RC, 1984. Rate of digestion in three species of pinnipeds. *Can. J. Zool.* 62:1751-1756.
- HERTEL H, 2000. *Structure, Form, Movement*. New York: Reinholdt.
- HEYDEMANN B, 1998. Biologie des Wattenmeeres. In: *Umweltatlas Wattenmeer - Nordfriesisches und Dithmarscher Wattenmeer*. Stuttgart: Landesamt für den Nationalpark Schleswig-Holsteinisches Wattenmeer; Umweltbundesamt, 76-79.
- Hill, R. D. Micro-processor controlled satellite-linked time-depth recorder type 3 - standard histograms and status messages. 30, 1-52. 1993. Redmond, WA, Wildlife Computers. Report
- HINDELL MA, SLIP DJ, BURTON HR, 1991. The diving behaviour of adult male and female southern elephant seals, *Mirounga leonina* (Pinnipedia, Phocidae). *Australian Journal of Zoology* 39:595-616.
- HINDELL MA, SLIP DJ, BURTON HR, BRYDEN MM, 1992. Physiological implications of continuous, prolonged, and deep diving of the southern elephant seal (*Mirounga leonina*). *Canadian Journal of Zoology* 70:370-379.
- HINDELL MA, LEA MA, 1998. Heart Rate, Swimming Speed, and Estimated Oxygen Consumption of a Free-Ranging Southern Elephant Seal. *Physiological Zoology* 71:74-84.
- HOCHACHKA PW, 1988. Metabolic suppression and oxygen availability. *Canadian Journal of Zoology* 66:152-158.
- HOELZEL AR, DORSEY EM, STERN SJ, 1989. The foraging specialization of individual minke whales. *Anim. Behav.* 38:786-794.

- HOFSTEDÉ JLA, 1998. Die nordfriesischen Außensände. In: *Umweltatlas Wattenmeer, Band I, Nordfriesisches und Dithmarscher Wattenmeer*. Landesamt für den Nationalpark Schleswig-Holsteinisches Wattenmeer, Bundesumweltamt, 36-37.
- HORNING M, 1992. Die Ontogenese des Tauchverhaltens beim Galapagos Seebären, *Arctocephalus galapagoensis* (Heller 1904). *Dissertation*.
- HUI CA, 1988. Penguin swimming. II. Energetics and behaviour. *Physiol. Zool.* 61:344-350.
- HUI CA, 1988. Penguin swimming. I. Hydrodynamics. *Physiol. Zool.* 61:333-343.
- HYSLOP EJ, 1980. Stomach content analysis - a review of methods and their application. *J. Fish. Biol.* 17:411-429.
- HYVARINEN H, 1987. Diving in darkness: Whiskers as sense organs of the ringed seal (*Phoca hispida*). *Proceedings of the seventh biennial conference on the biology of marine mammals* 7.
- IMLER RH, H.R.SARBER, 1947. Harbour seals and sea lions in Alaska. *U. S. Fish and Wildlife Service, Spec. Science Rep.* 28 28.
- INNES HS, D.M.LAVIGNE, W.M.EARLE, K.M.KOVACS, 1985. Feeding rates of pinnipeds and other carnivora. *Proceedings of the sixth biennial conference on the biology of marine mammals* 6.
- INNES HS, D.M.LAVIGNE, W.M.EARLE, K.M.KOVACS, 1987. Feeding rates of seals and whales. *Journal of Animal Ecology* 56:115-130.
- IVERSON SJ, FROST KJ, LOWRY LF, 1997. Fatty acid signatures reveal fine scale structure of foraging distribution of harbor seals and their prey in Prince William Sound, Alaska. *Marine Ecology Progress Series* 151:255-271.
- JEFFRIES SJ, BROWN RF, HARVEY JT, 1993. Techniques for capturing, handling and marking harbour seals. *Aquatic mammals* 19(1):21-25.
- JENSEN F, 1998. Gezeitenbewegungen in der Nordsee und im Nordfriesischen Wattenmeer. In: *Umweltatlas Wattenmeer, Band I: Nordfriesisches und Dithmarscher Wattenmeer*. Nationalpark Schleswig-Holsteinisches Wattenmeer, Bundesumweltamt.
- JONES RE, 1981. Food habits of smaller marine mammals from northern California. *Proc. California Acad. Sci.* 42:409-433.
- JOUVENTIN P, A.CORNET, 1980. The sociobiology of pinnipeds. *Advances in the study of behaviour* 2:121-141.
- JOUVENTIN P, WEIMERSKIRCH H, 1990. Satellite tracking of Wandering albatrosses. *Nature* 343:746-748.
- KENYON KW, 1952. Diving depths of the Steller sea lion and Alaska fur seal. *Journal of Mammalogy* 33:245-246.
- KING JE, 1983. *Seals of the world*. New York: Comstock Publishing Associates, Cornell Univ. Press, 10-207.
- KLIMLEY AP, 1985. The aerial distribution and the autoecology of the white shark, *Carcharodon carcharias*, off the west coast of North America. In: Sibley G, ed. *Biology of the white shark*. Los Angeles: Southern California Academy of Science, 15-40.

- KOHLUS J, KÜPPER H, 1998. *Umweltatlas Wattenmeer: Nordfriesisches und Dithmarscher Wattenmeer*. Tönning: Nationalpark des Schleswig-Holsteinischen Wattenmeeres, Bundesumweltamt, 1-270.
- KOM (95) 0040 - C4-0256/95, 1996. Einschätzung der biologischen Folgen der Fischerei. *Mitteilung der Kommission der europäischen Gemeinschaften an den Rat des europäischen Parlamentes* 1:1-10.
- KOOYMAN GL, 1965. Techniques used in measuring diving capacities of Weddell seals (*Leptonychotes weddellii*). *Polar Record* 12:391-394.
- KOOYMAN GL, 1968. An analysis of some behavioural and physiological characteristics related to diving in the Weddell seal. *Antarct. Biol. Ser.* 11:227-261.
- KOOYMAN GL, 1968. An analysis of some behavioral and physiological characteristics related to diving in the Weddell seal (*Leptonychotes weddellii*). *Antarctic Research* 2:227-261.
- KOOYMAN GL, 1975. A comparison between day and night diving in the Weddell seal (*Leptonychotes weddellii*). *Journal of Mammology* 56:563-574.
- KOOYMAN GL, GENTRY RL, URQUHART DL, 1976. Northern fur seal diving behavior: a new approach to its study. *Science* 193(4251):411-412.
- KOOYMAN GL, WAHRENBROCK EA, CASTELLINI MA, DAVIS RW, SINNETT EE, 1980. Aerobic and anaerobic metabolism during voluntary diving in Weddell seals; evidence of preferred pathways from blood chemistry and behavior. *J. Comp. Physiol.* 138:335-346.
- KOOYMAN GL, 1981. Weddell Seal (*Leptonychotes weddellii*): Consummate diver. *Cambridge University Press*.
- KOOYMAN GL, CASTELLINI MA, DAVIS RW, 1981. Physiology of diving in marine mammals. *Ann. Rev. Physiol.* 43:343-356.
- KOOYMAN GL, 1982. How marine mammals dive. In: *A companion to animal physiology.*, 151-160.
- KOOYMAN GL, 1983. Aerobic diving limits of immature Weddell seals (*Leptonychotes weddellii*). *J. Comp. Physiol.* 151:171-174.
- KOOYMAN GL, 1985. Physiology without restraint in diving mammals. *Marine Mammal Science* 1(2):166-178.
- KOOYMAN GL, 1986. Free diving in vertebrates. *Comparative Physiology of Environmental Adaptions* 2:27-37.
- KOOYMAN GL, R.L.GENTRY, 1986. Diving behavior of South African fur seals. In: R.L.Gentry, G.L.Kooyman, eds. *Fur seals: Maternal strategies on land and at sea*. Princeton: Princeton University Press, 142-152.
- KOOYMAN GL, F.TRILLMICH, 1986. Diving behavior of Galapagos sea lions. In: G.L.Gentry, G.L.Kooyman, eds. *Fur seals: Maternal strategies on land and at sea*. Princeton: Princeton University Press, 209-219.
- KOOYMAN GL, F.TRILLMICH, 1986. Diving behavior of Galapagos fur seals. In: R.L.Gentry, G.L.Kooyman, eds. *Fur seals: Maternal strategies on land and at sea*. Princeton: Princeton University Press, 186-195.

- KOOYMAN GL, 1986. Diving behavior of Antarctic fur seals. In: R.L.Gentry, G.L.Kooyman, eds. *Fur seals: Maternal strategies on land and at sea*. Princeton: Princeton University Press, 115-125.
- KOOYMAN GL, 1987. Pressure and the diver. *Can. J. Zool.* 66:84-88.
- KRAMER DL, 1988. The behavioural ecology of air breathing by aquatic animals. *Can. J. Zool.* 66:89-94.
- KRAUSE J, Analyse der Nahrungsreste im Verdauungstrakt von *Phoca vitulina* in Relation zu den tatsächlich verfügbaren Nahrungsressourcen. 1999. Institut für Meereskunde an der Universität Kiel. Thesis/Dissertation
- KREBS JR, RYAN JC, CHARNOV EL, 1974. Hunting by expectation or optimal foraging? A study of patch use by chickadees. *Anim. Behav.* 22:953-964.
- KREBS JR, 1978. Optimal foraging: decision rules for predators. In: Krebs JR, Davies NB, eds. *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 23-63.
- KRIEBER M, BARRETTE C, 1984. Aggregation behaviour of harbour seals at Forillon National Park, Canada. *J. Anim. Ecol.* 53:913-928.
- LAVIGNE DM, C.D.BERNHOLZ, K.RONALD, 1977. Functional aspects of pinniped vision. In: R.J.Harrison, ed. *Functional Anatomy of Marine Mammals*. London: Academic Press, 135-173.
- LEA RN, D.J.MILLER, 1985. Shark attacks off the California and Oregon coasts: an update, 1980 - 1984. *Biology of the white shark. Memoirs of the Southern California Academy of Sciences, L. A.* 9:136-150.
- LEBOEUF BJ, COSTA DP, and HUNTLEY AC, Pattern and depth of dives in northern elephant seals. Proceedings of the sixth biennial conference on the biology of marine mammals 6. 1985.
- LEBOEUF BJ, D.P.COSTA, A.C.HUNTLEY, G.L.KOOYMAN, 1986. Pattern and depths of dives in northern elephant seals, *Mirounga angustirostris*. *Journal of Zoology* 208:1-7.
- LEBOEUF BJ, COSTA DP, HUNTLEY AC, FELDKAMP SD, 1988. Continuous, deep diving in female northern elephant seals, *Mirounga angustirostris*. *Canadian Journal of Zoology* 66:446-458.
- LEBOEUF BJ, NAITO Y, ASAGA T, CROCKER D, COSTA DP, 1992. Swim speed in a female northern elephant seal: metabolic and foraging implications. *Canadian Journal of Zoology* 70:786-795.
- LEBOEUF BJ, CROCKER DE, BLACKWELL SB, MORRIS PA, THORSON PH, 1993. Sex differences in diving and foraging behaviour of northern elephant seals. In: Boyd IL, ed. *Marine Mammals: Advances in Behavioural and Population Ecology*. Oxford: Clarendon Press, 149-177.
- LESAGE V, HAMMILL MO, KOVACS KM, 1995. Harbour seal (*Phoca vitulina*) and grey seal (*Halichoerus grypus*) abundance in the St. Lawrence Estuary. *Can. Manuscr. Rep. Fish. Aquat. Sci.* 2307:22.
- LESAGE V, HAMMILL MO, KOVACS KM, 1999. Functional classification of harbor seal (*Phoca vitulina*) dives using depth profiles, swimming velocity, and an index of foraging success. *Can. J. Zool.* 77:74-87.
- LIGHTHILL J, 1971. Large-amplitude elongated-body theory of fish locomotion. *Proc. R. Soc. Lond.* 179:125-138.

- LOUGHLIN TR, BENGTSON JL, MERRICK RL, 1987. Characteristics of feeding trips of female northern fur seals. *Canadian Journal of Zoology* 65:2079-2084.
- LOWRY LF, FROST KJ, DAVIS R, DEMASTER DP, SUYDAM RS, 1998. Movements and behavior of satellite-tagged spotted seals (*Phoca largha*) in the Bering and Chukchi Seas. *Polar Biology* 19:221-230.
- LOZAN JL, 1990. Fische: Zur Gefährdung der Fischfauna. In: Lozan JL, Lenz W, Rachor E, Waterman TH, Westernhagen Hv, eds. *Warnsignale aus der Nordsee*. Paul Parey Verlag, 230-246.
- LUNA-JORQUERA G, CULIK B, 1999. Diving behaviour of Humboldt Penguins (*Spheniscus humboldti*) in Northern Chile. *Marine Ornithology* 27:67-76.
- LUSCHI P, 1996. Satellite tracking of migrating sea turtles: advantages and constraints. *Abstracts of the Fifth European Conference on Wildlife Telemetry* SIV-6.
- LYDERSEN C, RYG MS, 1992. Oxygen stores and aerobic dive limit of ringed seals (*Phoca hispida*). *Canadian Journal of Zoology* 70:458-461.
- MARCUS J, BOWEN WD, EDDINGTON JD, 1998. Effects of meals size on otolith recovery from fecal samples of gray and harbour seal pups. *Mar. Mamm. Sci.* 14:789-802.
- MARKUSSEN NH, 1993. Transit time of digesta in captive harbour seals. *Canadian Journal of Zoology* 71:1071-1756.
- MARTENSSON P-E, NORDOY ES, BLIX AS, 1994. Digestibility of crustaceans and capelin in harp seals (*Phoca groenlandica*). *Marine Mammal Science* 10:325-331.
- MARTENSSON P-E, NORDOY ES, MESSELT EB, SCHYTTE BLIX A, 1998. Gut length, food transit time and diving habit in phocid seals. *Polar Biology* 20:213-217.
- MARTIN AR, SMITH TG, 1992. Deep diving in wild, free-ranging beluga whales, *Delphinapterus leucas*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 49:462-466.
- MARTIN AR, SMITH TG, COX PO, 1993. Studying the behaviour and movements of high Arctic belugas with satellite telemetry. In: Boyd IL, ed. *Marine Mammals: Advances in Behavioural and Population Ecology*. Oxford: Clarendon Press, 195-209.
- MARTIN AR, KINGSLEY MC, RAMSAY MA, 1994. Diving behaviour of Narwhales (*Monodon monoceros*) on their summer grounds. *Canadian Journal of Zoology* 72:118-125.
- MARTIN AR, SMITH TG, COX OP, 1998. Dive form and function in belugas *Delphinapterus leucas* of the eastern Canadian High Arctic. *Polar Biology* 20:218-228.
- MCCONNELL BJ, CHAMBERS C, FEDAK MA, 1992. Foraging ecology of Southern Elephant Seals in relation to the bathymetry and productivity of the Southern Ocean. *Antarctic Science* 4:393-398.
- MCCOSKER JE, 1985. White shark attack behavior: Observations of and speculations about predator and prey strategies. *Biology of the White shark. Memoirs of the South. Calif. Acad. Sc. , L. A.* 9:123-135.
- MERRICK RL, LOUGHLIN TR, ANTONELIS GA, HILL RD, 1994. Use of satellite-linked telemetry to study Steller sea lion and Northern fur seal foraging. *Polish Polar Research* 13:105-114.

- MOREJOHN GV, 1977. Feeding ecology of marine mammals in Monterey Bay. *Proceedings of the second biennial conference on the biology of marine mammals 2*.
- MORRIS DS, 1996. Seal Predation at Salmon Farms in Maine, an Overview of the Problem and Potential Solutions. *MTS Journal* 30:39-43.
- MOSS JM, CASTELLINI MA, 1996. Physiological and Behavioural Determinants of the Aerobic Dive Limit in Weddell Seals (*Leptonychotes weddellii*) Pups. *J. Comp. Physiol.* in press.
- NACHTIGALL W, BILO D, 1980. Strömungsanpassung des Pinguins beim Schwimmen unter Wasser. *J. Comp. Physiol.* 137:17-26.
- NEWBY TC, HART FM, ARNOLD RA, 1980. Weight and blindness of harbour seals. *Journal of Mammalogy* 59:155.
- NORRIS T. Harbour seal haul-out patterns in the Elkhorn Slough. Paper . 1990.
- NRC (National Research Council). The Bering Sea ecosystem. 1996. 1997. Washington, DC, National Academic Press. Report
- OBRECHT HH, PENNYCUICK CJ, FULLER MR, 1988. Wind tunnel experiments to assess the effect of back-mounted radio transmitters on bird body drag. *J. exp. Biol.* 135:265-273.
- OLESIUK PF, BIGG MA, 1990. Recent trends in the abundance of harbour seals, *Phoca vitulina*, in British Columbia. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 47:992-1003.
- ORIANI GH, PEARSON NE, 1979. On the theory of central place foraging. In: Horn DJ, Mitchell RD, Stairs GR, eds. *Analysis of ecological systems*. Columbus: Ohio State University Press, 154-177.
- ORTHMANN TH, 1995. Diving behaviour and activity patterns of harbour seals, *Phoca vitulina richardsi*, at Monterey Bay, California. M.S. Thesis 1-98.
- OSTEFELD RS, 1982. Foraging strategies and prey switching in the Californian sea otter. *Oecologia* 53:170-178.
- OXMAN DS, Seasonal abundance, movements, and food habits of harbor seals (*Phoca vitulina richardsi*) in Elkhorn Slough, California. 1-123. 1995. California State University, Moss Landing Marine Laboratories. Thesis/Dissertation
- PARRISH FA, CRAIG MP, RAGEN TJ, MARSHALL GJ, BUHLEIER BM, 2000. Identifying diurnal foraging habitat of endangered Hawaiian monk seals using a seal-mounted video camera. *Mar. Mamm. Sci.* 16:392-412.
- PAULI BD, TERHUNE JM, 1987. Meteorological influences on harbour seal haul-out. *Aquatic mammals* 13(3):114-118.
- PAULI BD, TERHUNE JM, 1987. Tidal and temporal interaction on harbour seal haul-out patterns. *Aquatic mammals* 13:93-95.
- PAYNE PM, SELZER LA, 1989. The distribution, abundance and selected prey of the harbour seal, *Phoca vitulina concolor*, in S. New England. *Marine Mammal Science* 5:173-192.
- PIERCE GJ, BOYLE PR, 1991. A review of methods for diet analysis of piscivorous marine mammals. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* 29:409-486.

- PIERCE GJ, MILLER D, THOMPSON PM, HISLOP JRG, 1991. Prey remains in grey seal (*Halichoerus grypus*) faeces from the Moray Firth, north east Scotland. *Journal of Zoology* 224:337-341.
- PIERCE GJ, BOYLE PR, DIACK JWS, 1991. Identification of fish otoliths and bones in digestive tracts of seals. *Journal of Zoology* 224:320-328.
- PIERCE GJ, BOYLE PR, WATT J, GRISLEY M, 1993. Recent advances in diet analyses of Marine Mammals. In: Boyd IL, ed. *Marine Mammals: Advances in Behavioural and Population Ecology*. Oxford: Clarendon Press, 241-261.
- PIET GJ, RIJNSDORP AD, 1998. Changes in the demersal fish assemblage in the south-eastern North Sea following the establishment of a protected area ("plaice box"). *ICES Journal of Marine Science* 55:420-429.
- PITCHER KW, 1980. Stomach contents and faeces as indicators of harbour seal, *Phoca vitulina*, foods in the Gulf of Alaska. *Alaska. Fish. Bull.* 78:797-798.
- PITCHER KW, MCALLISTER DC, 1981. Movements and haulout behaviour of radio-tagged harbour seals, *Phoca vitulina*. *Can. Fld. Nat.* 95:292-297.
- PITCHER KW, 1986. Variation in blubber thickness of harbour seals in southern Alaska. *J. Wildl. Management* 50:463-466.
- PLÖTZ J, WEIDEL H, BERSCH M, 1991. Winter aggregations of marine mammals and birds in the north-eastern Weddell Sea pack ice. *Polar Biology* 11:305-309.
- PONGANIS EP, KOOYMAN GL, ZORNOW MH, 1990. Cardiac output and stroke volume in swimming harbor seals. *J. Comp. Physiol.* 160B:473-482.
- PONGANIS PJ, PONGANIS EP, PONGANIS KV, KOOYMAN GL, GENTRY RL, TRILLMICH F, 1990. Swimming velocities in otariids. *Canadian Journal of Zoology* 68:2105-2112.
- PONGANIS PJ, GENTRY RL, PONGANIS EP, PONGANIS KV, 1992. Analysis of swim velocities during deep and shallow dives of two northern fur seals, *Callorhinus ursinus*. *Mar. Mamm. Sci.*
- PONGANIS PJ, KOOYMAN GL, CASTELLINI MA, PONGANIS KV, 1993. Muscle temperature and swim velocity profiles during diving in a Weddell seal (*Leptonychotes weddellii*). *J. exp. Biol.* 183:341-348.
- PONGANIS PJ, KOOYMAN GL, CASTELLINI MA, 1993. Determinants of the aerobic dive limit of weddell seals: analysis of diving metabolic rates, postdive end tidal PO₂s, and blood and muscle oxygen stores. *Physiological Zoology* 66(5):732-749.
- PRIEDE IG, FRENCH J, 1991. Tracking of marine animals by satellite. *International Journal of Remote Sensing* 12:667-680.
- PRINCE PA, WOOD AG, BARTON T, CROXALL JP, 1992. Satellite tracking of wandering albatrosses (*Diomedea exulans*) in the South Atlantic. *Antarctic Science* 4:31-36.
- PURSER J, 1995. What's coming to dinner? Predation on salmonid farms. *Austasia Aquaculture* 9:58-59.
- PURVES PE, DUDOCK VAN HEEL WH, JONK A, 1975. Locomotion in dolphins Part1: hydrodynamic experiments on a model of the Bottlenosed Dolphin, *Tursiops truncatus*. *Aquatic mammals* 3:5-31.

- PÜTZ K, Untersuchungen zur Ernährungsökologie von Kaiserpinguinen (*Aptenodytes fosteri*) und Königspinguinen (*Aptenodytes patagonicus*). Thesis/Dissertation . 1993.
- REED JZ, CHAMBERS C, FEDAK MA, BUTLER PJ, 1994. Gas exchange of captive freely diving grey seals (*Halichoerus grypus*). *Journal of Experimental Biology* 191:1-18.
- REEVES RR, STEWART BS, LEATHERWOOD S, 1992. *Seals and Sirenians*. San Francisco: Sierra Club Books.
- RENOUF D, 1979. Preliminary measurements of the sensitivity of the vibrissae of harbour seals (*Phoca vitulina*) to low frequency vibrations. *J. Zool. Lond.* 188:443-450.
- RENOUF D, 1980. Fishing in captive harbour seals (*Phoca vitulina concolor*): a possible role for vibrissae. *Netherlands Journal of Zoology* 30(3):504-509.
- RENOUF D, GABORKO L, GALWAY G, FINLAYSON R, 1981. The effect of disturbance on the daily movements of harbour and grey seals between the sea and their hauling grounds at Miquelon. *Appl. Anim. Ethol.* 7:292-297.
- RENOUF D, GABORKO L, 1982. Speed sensing in harbour seal. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* 62:227-228.
- RENOUF D, 1984. Seal echolocation? *Nature* 308:753.
- RENOUF D, LAWSON JW, 1986. Play in harbour seals (*Phoca vitulina*). *J. Zool. Lond.* 208:73-82.
- RENOUF D, 1989. Sinnesleistungen des Seehundes. *Spektrum der Wissenschaft* 6:98-103.
- RENOUF D, 1991. *The behavior of pinnipeds*. Cambridge: Chapman and Hall, 1-394.
- RENOUF D, 1993. Play in a captive breeding colony of harbour seals (*Phoca vitulina*) constrained by time or energy? *Journal of Zoology* 231:351-363.
- RIEDMAN M, 1990. *The Pinnipeds. Seals, Sea Lions, and Walruses*. Berkeley/Los Angeles: University of California Press.
- SCHEFFER TH, SPERRY CC, 1931. Food habitats of the pacific harbour seal (*Phoca vitulina richardsi*). *Journal of Mammology* 12:214-226.
- SCHERER B, 1998. Der Nationalpark Schleswig-Holsteinisches Wattenmeer. In: *Umweltatlas Wattenmeer, Band I: Nordfriesisches und Dithmarscher Wattenmeer*. Nationalpark Schleswig-Holsteinisches Wattenmeer, Bundesumweltamt, 12-13.
- SCHNEIDER DC, PAYNE PM, 1983. Factors affecting haul-out of harbour seals at a site in southeastern Massachusetts. *Journal of Mammology* 64:518-520.
- SCHOLANDER EB, IRVING L, GRINNELL SW, 1942. On the temperature and metabolism of the seal during diving. *J. cell. comp. Physiol.* 19:67-78.
- SCHREER JF, TESTA JW, 1996. Classification of Weddell Seal Diving Behaviour. *Marine Mammal Science* 12:227-250.
- SCHREER JF, KOVACS KM, 1997. Allometry of diving capacity in air-breathing vertebrates. *Can. J. Zool.* 75:339-358.

- SCHUSTERMAN RJ, 1981. Behavioral capabilities of seals and sea lions: a review of their hearing, visual, learning and diving skills. *The psychological report* 31:125-143.
- SCHWARZ J, 1992. Zum Status der Seehundpopulationen (*Phoca vitulina*) in der Nord- und Ostsee. *Artenschutzreport* 2.
- SCHWARZ J, NORGAARD N, RIES E, TRAUT I, 1993. Joint Conservation and Management Plan for the Wadden Sea Seal Population. *Haustierkunde*.
- SINIFF DB, CLINE DR, ERICKSON AW, 1970. Population densities of seals in the Weddell Sea. In: Holdgate MW, ed. *Antarctic ecology*. London: Academic Press, 376-394.
- SLIP DJ, 1995. The diet of southern elephant seals (*Mirounga leonina*) from Heard Island. *Can. J. Zool.* 73:1519-1528.
- SNYDER GK, 1983. Respiratory adaptations in diving mammals. *Respir. Physiol.* 54:269-294.
- SOBOLEVSKIJ EI, 1996. Distribution and seasonal feeding dynamics of the harbour seal, *Phoca largha*, in the Bering Sea. *Biol. Morya. Mar. Biol.* 22:221-226.
- SONAFRANK N, ELSNER R, WARTZOK D, 1983. Under-ice navigation by the spotted seal, *Phoca largha*. *Proceedings of the fifth biennial conference on the biology of marine mammals* 5.
- SPALDING DJ, 1964. Comparative feeding habits of the fur seal, sea lion and harbour seal on the British Columbia Coast. *Fish. res. Bd. Can.* 146.
- SPIEGEL F, 1998. Volumina der Tidebecken im nordfriesischen Wattenmeer. In: *Umweltatlas Wattenmeer, Band II, Nordfriesisches und Dithmarscher Wattenmeer*. Nationalpark Schleswig-Holsteinisches Wattenmeer, Bundesumweltamt, 46-47.
- STEPHENS DW, KREBS JR, 1986. *Foraging theory*. Guildford, U.K.: Princeton University Press.
- STEWART BE, PETROV EA, BARANOV EA, TIMONIN A, IVANOV M, 1996. Seasonal movements and dive patterns of juvenile Baikal seals, *Phoca sibirica*. *Mar. Mamm. Sci.* 12:528-542.
- STEWART BS, YOICHEM PK, 1983. Radiotelemetry studies of hauling patterns, movements, and site fidelity of harbour seals (*Phoca vitulina richardsi*) at San Nicholas and San Miguel Islands, California. *Hubbs-Sea World Research Inst. Tech. Rept.* 83-152:1-56.
- STEWART BS, LEATHERWOOD S, YOICHEM PK, 1989. Harbour seal tracking and telemetry by satellite. *Marine Mammal Science* 5(4):361-375.
- STEWART BS, DELONG RL, 1991. Diving patterns of northern elephant seal bulls. *Marine Mammal Science* 7:369-384.
- STEWART BS, DELONG RL, 1995. Double migrations of the northern elephant seal, *Mirounga angustirostris*. *Marine Mammal Science* 76:196-205.
- STEWART BS, 1997. Ontogeny of differential migration and sexual segregation in northern elephant seals. *Journal of Mammalogy* 78:1101-1116.
- STONEBURNER DL, 1982. Satellite telemetry of loggerhead sea turtle movement in the Georgia Bight. *Copeia* 400-408.
- SULLIVAN RM, 1980. Seasonal occurrence and haul-out use in pinnipeds along Humboldt County, California. *Journal of Mammalogy* 61(4):754-760.

- SULLIVAN RM, 1981. Aquatic display and interactions in Harbour seals, *Phoca vitulina*, with comments on mating systems. *Journal of Mammalogy* 62:825-831.
- SULLIVAN RM, 1982. Agonistic behaviour and dominance relationships in *Phoca vitulina richardsi*. *Journal of Mammalogy* 63:554-569.
- SURYAN RM, HARVEY JT, 1998. Tracking harbour seals (*Phoca vitulina richardsi*) to determine dive behaviour, foraging activity, and haul-out site use. *Mar. Mamm. Sci.* 14:361-371.
- TERHUNE JM, 1985. Scanning behavior of harbour seals on haul-out sites. *Journal of Mammalogy* 66:392-395.
- TESTA JW, 1994. Over-winter movements and diving behavior of female Weddell seals (*Leptonychotes weddellii*) in the southwestern Ross Sea, Antarctica. *Journal of Zoology* 72:1700-1710.
- THOMPSON D, HAMMOND PS, NICHOLAS KS, FEDAK MA, 1991. Movements, diving and foraging behaviour of grey seals (*Halichoerus grypus*). *Journal of Zoology* 224:223-232.
- THOMPSON D, HIBY AR, FEDAK MA, 1993. How fast should I swim? Behavioural implications of diving physiology. In: Boyd IL, ed. *Marine Mammals: Advances in Behavioural and Population Ecology*. Oxford: Clarendon Press, 349-367.
- THOMPSON D, FEDAK MA, 1993. Cardiac responses of grey seals during diving at sea. *J. exp. Biol.* 174:139-164.
- THOMPSON D, DUCK CD, MCCONNELL BJ, GARRETT J, 1998. Foraging behaviour and diet of lactating female southern sea lions (*Otaria flavescens*) in the Falkland Islands. *J. Zool. Lond.* 246:146.
- THOMPSON D, FEDAK MA, How long should a dive last? : A simple model of diving in a patchy environment. 184-184. 2000. The Society for Marine Mammalogy. Proceedings of the 13th Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals. 1999.
- THOMPSON PM, 1989. *The common seal*. Aylesbury: Shire Natural History.
- THOMPSON PM, FEDAK MA, MCCONNELL BJ, NICHOLAS KS, 1989. Seasonal and sex-related variation in the activity patterns of common seals (*Phoca vitulina*). *J. appl. Ecol.* 26:521-535.
- THOMPSON PM, 1989. Seasonal changes in the distribution and composition of common seal (*Phoca vitulina*) haul-out groups. *J. Zool. Lond.* 217:281-294.
- THOMPSON PM, MILLER D, 1990. Summer foraging activity and movements of radio-tagged common seals (*Phoca vitulina* L.) in the Moray Firth, Scotland. *J. appl. Ecol.* 27:492-501.
- THOMPSON PM, PIERCE GJ, HISLOP JRG, MILLER D, DIACK JWS, 1991. Winter foraging by common seals (*Phoca vitulina*) in relation to food availability in the inner Moray Firth, N.E. Scotland. *Journal of Animal Ecology* 60:283-294.
- THOMPSON PM, WOOD D, TOLLIT D, CORPE H, RACEY P, 1993. The behaviour and ecology of the common & grey seals in the Moray Firth. *Report to SOAFD*.
- THOMPSON PM, 1993. Harbour seal movement patterns. *Symp. Zool. Soc. Lond.* 66:225-239.

- THOMPSON PM, MILLER D, COOPER R, HAMMOND PS, 1994. Changes in the distribution and activity of female harbor seals during the breeding season: implications for their lactation strategy and mating patterns. *Journal of Animal Ecology* 63:24-30.
- THOMPSON PM, MACKAY A, TOLLIT D, ENDERBY S, HAMMOND PS, 1998. The influence of body size and sex on the characteristics of harbour seal foraging trips. *Can. J. Zool.* 76:1044-1053.
- TIMKO RE, KOLZ AL, 1982. Satellite sea turtle tracking. *U. S. Natl. Mar. Fish. Serv. Mar. Fish. Rev.* 44:19-24.
- TODT P, 1993. Hobbyfischerei im Wattenmeer. *Wattenmeer International* 11:20-21.
- TOLLIT D, THOMPSON PM, 1996. Seasonal and between year variation in the diet of harbour seals in the Moray Firth, NE Scotland. *Can. J. Zool.* 74:1110-1121.
- TOLLIT D, STEWART MJ, THOMPSON PM, SANTOS MB, HUGHES S, 1997. Species and size differences in the digestion of otoliths and beaks: Implications for estimates of pinniped diet composition. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 54:105-119.
- TOLLIT D, GREENSTREET SPR, THOMPSON PM, 1997. Prey selection by harbour seals, *Phoca vitulina*, in relation to variations in prey abundance. *Can. J. Zool.* 75:1508-1518.
- TOLLIT D, BLACK AD, THOMPSON PM, MACKAY A, CORPE H, WILSON B, VAN PARIJS SM, 1998. Variations in harbour seal, *Phoca vitulina*, diet and dive-depths in relation to foraging habitat. *J. Zool. Lond.* 244:209-222.
- TOUGAARD S, 1999. Common Seals in the Wadden Sea in 1998. *Wadden Sea Newsletter* 1:17-18.
- TREACY SD, CRAWFORD TW, 1981. Retrieval of otoliths and statoliths from gastrointestinal contents and scats of marine mammals. *J. Wildl. Mgmt.* 45:990-993.
- TRILLMICH F, 1986. *Fur Seals: Maternal strategies on land and at sea*. Princeton, New York: Princeton University Press.
- TRITES AW, CHRISTENSEN V, and PAULY D, Competition between Fisheries and Marine Mammals for Prey and Primary Production in the Pacific Ocean. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.* 22, 173-178. 1997.
- VAN PARIJS SM, THOMPSON PM, TOLLIT D, MACKAY A, 1997. Distribution and activity of male harbor seals during the mating season. *Anim. Behav.* 54:35-43.
- VAUGHAN MR, MOLZ EB, HOWEY P, 1992. Design and use of pulse-code and satellite transmitters to determine movement patterns of hawksbill sea turtles. *Biotelemetry XII*.
- VOGEL S, 1994. Ausmaß und Auswirkungen von Störungen auf Seehunde. In: Lenz W, ed. *Warnsignale aus dem Wattenmeer*. Berlin: Blackwell Wissenschaftsverlag, 303-308.
- VOGEL S, VON NORDHEIM H, 1995. Threats to marine mammals caused by shipping activities. *Seevögel* 16:82-86.
- VORBERGR, 2000. Fischerei im Wattenmeer. In: *Umweltatlas Wattenmeer, Band I: Nordfriesisches und Dithmarscher Wattenmeer*. Nationalpark Schleswig-Holsteinisches Wattenmeer, Bundesumweltamt, 166-167.

- WALKER BG, BOWEN WD, 1993. Changes in body mass and feeding behaviour in male harbour seals, *Phoca vitulina*, in relation to female reproductive status. *Journal of Zoology* 231:423-436.
- WALKER BG, BOWEN WD, 1993. Behavioural differences among adult male harbour seals during the breeding season may provide evidence of reproductive strategies. *Canadian Journal of Zoology* 71:1585-1591.
- WALKER BG, BOVENG PL, 1995. Effects of time-depth recorders on maternal foraging and attendance behaviour of Antarctic fur seals (*Arctocephalus gazella*). *Canadian Journal of Zoology* 73:1538-1544.
- WATSON KP, GRANGER RA, 1998. Hydrodynamic effects of a satellite transmitter on a juvenile green turtle (*Chelonia mydas*). *Journal of Experimental Biology* 201:2497-2505.
- WATTS P, 1991. Thermal constraints on hauling out by harbour seals, *Phoca vitulina*. *Can. J. Zool.* 70:553-560.
- WATTS P, 1996. The diel hauling-out cycle of harbor seals in an open marine environment: correlates and constraints. *J. Zool. Lond.* 240:175-200.
- WEBB PW, 1971. The swimming energetics of trout: Thrust and power output at cruising speeds. *J. exp. Biol.* 55:489-520.
- WEBB PW, 1975. Hydrodynamics and energetics of fish propulsion. *Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada* 190:1-158.
- WEBB P.M., ANDREWS RD, COSTA DP, LEBOEUF BJ, 1998. Heart Rate and Oxygen Consumption of Northern Elephant Seals during Diving in the Laboratory. *Physiological Zoology* 71:116-125.
- WEBB P.M., CROCKER DE, BLACKWELL SB, COSTA DP, LEBOEUF BJ, 1998. Effects of buoyancy on the diving behavior of Northern Elephant Seals. *Journal of Experimental Biology* 201:2349-2358.
- WEBB PW, 1984. Body form, locomotion, and foraging in aquatic vertebrates. *Am. Zool.* 24:107-120.
- WEIMERSKIRCH H, ROBERTSON G, 1993. Satellite tracking of lightmantled sooty albatrosses. *Polar Biology* 14:123-126.
- WEIMERSKIRCH H, SALAMOLARD M, SARRAZIN F, JOUVENTIN P, 1993. Foraging strategy of wandering albatrosses through the breeding season: a study using satellite telemetry. *Auk.* 110:325-342.
- WEIMERSKIRCH H, ROBERTSON G, 1994. Satellite tracking of light-mantled sooty albatrosses. *Polar Biology* 14:123-126.
- WEIMERSKIRCH H, DONCASTER CP, CUENOT-CHAILLET F, 1994. Pelagic seabirds and the marine environment: foraging patterns of wandering albatrosses in relation to prey availability and distribution. *Proc. R. Soc. Lond.* 255:91-97.
- WILKE F, 1957. Food of sea otters and harbour seals at Amchitka Island. *J. Wildl. Management.* 21:241-242.
- WILLIAMS TD, DAVIS RW, FULMAN LA, FRANCIS J, LEBOEUF BJ, HORNING M, CALAMBOKIDIS J, CROLL DA, 2000. Sink or Swim: Strategies for Cost-Efficient Diving by Marine Mammals. *Science* 288:133-136.
- WILLIAMS TM, KOOYMAN GL, 1985. Swimming performance and hydrodynamic characteristics of harbour seals, *Phoca vitulina*. *Physiol. Zool.* 58:576-589.

- WILLIAMS TM, 1987. Approaches for the study of exercise physiology and hydrodynamics in marine mammals. In: HUNTLEY AC, Costa DP, Worthy GAJ, Castellini MA, eds. *Approaches to marine mammal energetics*. Kansas: Allen Press, 127-145.
- WILLIAMS TM, KOOYMAN GL, CROLL DA, 1991. The effect of submergence on heart rate and oxygen consumption of swimming seals and sea lions. *J. Comp. Physiol.* 160:637-644.
- WILSON RP, WILSON MP, 1988. Dead-reckoning: a new technique for determining penguin movements at sea. *Meeresforschung* 32:155-158.
- WILSON RP, WILSON MPT, DUFFY DC, ARAYA B, KLAGES N, 1989. Diving behaviour and prey of the Humboldt Penguin (*Spheniscus humboldti*). *Journal für Ornithologie* 130:75-97.
- WILSON RP, NAGY KA, OBST BS, 1989. Foraging ranges of penguins. *Polar Record* 25:303-307.
- WILSON RP, CULIK B, SPAIRANI H, CORIA NR, ADELUNG D, 1991. Depth utilization by penguins and Gentoo penguin dive patterns. *J. Orn.* 132:47-60.
- WILSON RP, CULIK BM, ADELUNG D, SPAIRANI HJ, CORIA NR, 1991. Depth utilization by breeding Adelle penguins, *Pygoscelis adeliae*, at Esperanza Bay, Antarctica. *Marine Biology* 109:181-189.
- WILSON RP, WILSON MP, LINK R, MEMPEL H, ADAMS NJ, 1991. Determination of movements of african penguins *Spheniscus demersus* using a compass system: dead reckoning may be an alternative to telemetry. *J. exp. Biol.* 157:557-564.
- WILSON RP, PÜTZ K, BOST CA, CULIK B, BANNASCH R, and REINS T, Diel dive depth in relation to diel vertical migration of prey: whose dinner by candlelight? *Marine Ecology Progress Series* 94, 101-104. 1993.
- WILSON RP, CULIK BM, 1993. Packages on penguins and device-induced data. *Birds* 573-580.
- WILSON RP, PÜTZ K, MPT, BENOÎT J, LAGE J, 1995. Artifacts arising from sampling interval in dive depth studies of marine endotherms. *Polar Biology* 15:575-581.
- WILSON S, 1974. Juvenile play of the common seal *Phoca vitulina vitulina* with comparative notes on the grey seal *Halichoerus grypus*. *Behaviour* 48:37-60.
- WINSKOWSKY U, 1998. Strömungen im nordfriesischen Wattenmeer. In: *Umweltatlas Wattenmeer, Band I: Nordfriesisches und Dithmarscher Wattenmeer*. Nationalpark Schleswig-Holsteinisches Wattenmeer, Bundesumweltamt.

ANHANG A

Häufig in den Karten verwendete Farben, Linien, Signaturen und Schriften

- Geest und vorzeitlicher Untergrund
- Fluß- und Seemarschen, Niederungen, Siedland, allg. Landsignatur
- Salz- und Brackmarschen
- Dünen
- Sände und Strände
- Watten bis zur Springtideniederwasser-Linie
- Seewasser bis 5 m Tiefe zu Seekartennull (SKN)
- Seewasser bis 10 m Tiefe zu SKN und Binnengewässer
- Nordsee tiefer als 20 m zu SKN
- Autobahn
- Straße
- Eisenbahn
- Staatsgrenze
- Grenze des Nationalparks Schleswig-Holsteinisches Wattenmeer
- Umgrenzung der Zone I des Nationalparks
- Lagepunkte von Ortschaften
- groß
klein Kreise, Landschaften, Inseln und Halligen
- Ort Ortschaften mit zentraler Funktion
- Ort weitere Ortschaften
- Fluß Flüsse, Priestströme, Meerestelle

Die Elemente der Grundkarte sind bei einigen Themen zugunsten der Übersichtlichkeit reduziert worden. Die Bedeutung der topographischen Elemente wird durch die Farbintensität variabel dargestellt. Bei einigen Themen wird eine flächige Ortssignatur verwendet.

- Farbintensitäten am Beispiel der Signatur Watt
- Farbintensitäten am Beispiel Salzmarschen
- Flächige Ortssignatur



ANHANG A

Häufig in den Karten verwendete Farben, Linien, Signaturen und Schriften

- Geest und vorzeitlicher Untergrund
- Fluß- und Seemarschen, Niederungen, Siedland, allg. Landsignatur
- Salz- und Brackmarschen
- Dünen
- Sände und Strände
- Watten bis zur Springtideniederwasser-Linie
- Seewasser bis 5 m Tiefe zu Seekartennull (SKN)
- Seewasser bis 10 m Tiefe zu SKN und Binnengewässer
- Nordsee tiefer als 20 m zu SKN
- Autobahn
- Straße
- Eisenbahn
- Staatsgrenze
- Grenze des Nationalparks Schleswig-Holsteinisches Wattenmeer
- Umgrenzung der Zone I des Nationalparks
- Lagepunkte von Ortschaften
- groß
klein Kreise, Landschaften, Inseln und Halligen
- Ort Ortschaften mit zentraler Funktion
- Ort weitere Ortschaften
- Fluß Flüsse, Prieltströme, Meerestelle

Die Elemente der Grundkarte sind bei einigen Themen zugunsten der Übersichtlichkeit reduziert worden. Die Bedeutung der topographischen Elemente wird durch die Farbintensität variabel dargestellt. Bei einigen Themen wird eine flächige Ortssignatur verwendet.

- Farbintensitäten am Beispiel der Signatur Watt
- Farbintensitäten am Beispiel Salzmarschen
- Flächige Ortssignatur



Danksagung

Ich danke herzlichst meinem Doktorvater Herrn Prof. Dr. D. Adelung für die Betreuung der Arbeit und die jederzeit gewährte Unterstützung, insbesondere, da die Seehundtelemetrie einen ständigen finanziellen Aderlass für die Abteilung Meereszoologie bedeutete.

Mein besonderer Dank gilt der Studienstiftung des Deutschen Volkes, die nicht nur im Rahmen eines Promotionsstipendiums die persönliche Finanzierung übernahm, sondern mir darüber hinaus zeigte, was einen Studienstiftler ausmacht. Geistige Flexibilität, der Blick aus dem wissenschaftlichen Elfenbeinturm heraus, der Spaß am Neuen sowie Eigenständigkeit und persönliches Engagement wurden in zahlreichen Seminaren der Stiftung gefordert und gefördert. In diesem Zusammenhang geht auch ein herzliches Dankeschön an Prof. Dr. Otto Kraus vom Zoologischen Institut der Universität Hamburg, der als Gutachter der Studienstiftung der Überzeugung war, ein entsprechendes Potential in mir zu sehen.

Ein sowohl persönlicher als auch wissenschaftlicher Dank gilt vor allem Prof. Dr. Boris Culik, der in all den Jahren nicht nur als Kollege und Fachmann eine unschätzbare Hilfe war, sondern auch als Freund beständig dazu beigetragen hat, schlechtere Zeiten zu überstehen und gute Zeiten zu genießen. Sein breites Interesse und seine Vielseitigkeit haben immer wieder gezeigt, dass eine gute wissenschaftliche Arbeit weit über das eigene Fachgebiet hinaus geht.

Dann danke ich meinen Seehundkollegen Kai Abt und Ursula Siebert, die sich aus der deutschen Seehundtorte das Stück „Bestand & Populationsentwicklung“ sowie „Medizin“ herausgeschnitten haben. Ich habe im Rahmen meiner Arbeit oft daran geknabbert und wertvolle Hilfen daraus erhalten. Schließlich waren Kai und Ursula am maßgeblichsten an der Durchführung und dem Gelingen der Seehundfangaktionen beteiligt. Dafür einen besonderen Dank.

Mein herzlicher Dank geht auch an alle, die immer wieder zum Seehundfang und zur Ausrüstung der Seehunde zu überreden waren. Dazu zählt die Seehundstation Friedrichskoog mit ihren erfahrenen Leiterinnen Katrin Wollny und Tanja Rosenberger nebst Mitarbeitern, die Ranger und weiteren Mitarbeiter des Nationalparkamtes – insbesondere Thomas Borchard - , die Mitarbeiter, Studenten und Freiwilligen des Instituts für Meereskunde und des FTZ und schließlich die Vertreter der Seehundjägerschaft. Darüber hinaus danke ich auch den Mitarbeitern des ALW, besonders den Kapitänen der Langeneß, Saibling sowie der Barkasse für ihre tatkräftige Unterstützung und hervorragende Arbeit.

Ein großer Dank gebührt Dr. Rudi Bannasch von der Technischen Universität Berlin und J. Fiebig vom Naturkundemuseum der Humboldt-Universität zu Berlin für die Herstellung und Präparation des in dieser Arbeit eingesetzten Seehund-Modells. Zusätzlich vielen Dank an das Team der Schiffsbauversuchsanstalt in Hamburg, besonders Herrn Schuckert. Gleicher Dank gebührt den Mitarbeitern der Werkstatt des IfM, die auch in kürzester Zeit („Wann bräuchten sie es denn?“ – „Hmmm, gestern?“) Präzisionsarbeit leisteten.

Rückblickend geht nochmals ein Dankeschön über den großen Teich nach Kalifornien, U.S.A.. Hier haben Prof. James Harvey und mein amerikanischer Studienkollege Tomo Egushi an den Moss Landing Marine Labs den Grundstock für meine wissenschaftliche Arbeit an Meeressäugern gesetzt. In ihrer Forschungsgruppe habe ich im Rahmen meiner Diplomarbeit alle Grundlagen für die Seehundforschung gelernt.

In der Doktorarbeit diesmal „nur“ auf Platz 2 des Danksagung-Rankings landen meine Eltern. Wie viele promotionsgeschädigte Eltern haben sie sich wohl mehr als einmal gefragt, warum so was nur solange dauern muss. Nun, die Frage gebe ich direkt weiter an meine Robben, die sich im ersten Promotionsjahr bei den Fängen noch etwas verhalten gezeigt haben. Meinen Eltern auf jeden Fall einen großen Dank für ihr Verständnis, Ihre Unterstützung und ihren unerschütterlichen Glauben daran, dass aus dem Jungen vielleicht doch noch mal was wird.

In der Danksagung an letzter Stelle aber damit auf dem ersten Platz steht meine Frau Britta. Mein Dank ihr gegenüber ist unermesslich. Sie hätte es sich als Juristin wohl nie träumen lassen, irgendwann einmal in durchwachten Nächten an Fahrtenschreibern für Seehunde zu basteln. Sie hat seit Beginn der Promotion alle Höhen und Tiefen miterlebt, mehr als einmal mitgelitten und sich mehr als einmal gefreut, wenn wieder ein Fahrtenschreiber seinen Weg nach Kiel gefunden hatte. Sie war der gute Stern dieser Arbeit und hat mich bis zur letzten Korrektur und letzten Seite dieser Arbeit unterstützt. Ich hoffe, ihr schon bald wieder die Zeit und Aufmerksamkeit zurückgeben zu können, welche die Promotion ihr geraubt hat.