

**VARIABILITÄT IM JAGDVERHALTEN DES HUMBOLDTPINGUINS
(*SPHENISCUS HUMBOLDTI*) UNTER VERSCHIEDENEN
OZEANOGRAPHISCHEN BEDINGUNGEN**

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

Vorgelegt von

Janos Hennicke

Kiel 2001

Inhaltsangabe

Zusammenfassung	1
Summary	3
1 Einleitung	5
2 Material und Methoden	7
2.1 Untersuchungsgebiete	7
2.2 Der Humboldtpinguin	8
2.3 Fahrtenschreiber	11
2.4 Radiotelemetrie	18
2.5 Satellitentelemetrie	21
2.6 Magentemperaturlogger und Jagderfolg	22
2.7 Magenproben und Energiegehalt der Beute	25
2.8 Energetik	26
2.9 Kükenwachstum und Reproduktionserfolg	28
2.10 Ozeanographische Parameter	30
2.11 Datenanalyse	32
3 Ergebnisse	34
3.1 Vergleiche zwischen den Jahren	34
3.1.1 Pan de Azúcar – 1997/98 vs. 1998/99	34
3.1.2 Puñihuil - 1997/98 vs. 1998/99	38
3.2 Vergleiche zwischen den Kolonien	48
3.2.1 Brutsaison 1997/98 – Pan de Azúcar vs. Puñihuil	48
3.2.2 Brutperiode 1998/99 – Pan de Azúcar vs. Puñihuil	50
3.3 Ozeanographische Parameter	61
4 Diskussion	62
4.1 Einfluß der Untersuchungen und Effekte der Geräte	62
4.1.1 Einfluß der Untersuchungen auf Reproduktionserfolg	62
4.1.2 Einfluß der Geräte	62
4.2. Vergleiche zwischen El Niño und dem folgenden Jahr	63
4.2.1 Pan de Azúcar	64
4.2.2 Puñihuil	70
4.3 Vergleiche zwischen den Kolonien	72
4.3.1 Saison 1997/98	72
4.3.2 Saison 1998/99	76
4.4 Synopsis	86
5 Literatur	93
6 Danksagung	103

Zusammenfassung

Die vorliegende Arbeit befaßt sich mit der Anpassung von Verhalten an die ökologischen Bedingungen des Lebensraumes und ihren Auswirkungen auf die Fitness der Tiere. Beim Humboldtpinguin (*Spheniscus humboldti*) wurde die Anpassung des Jagdverhaltens an unterschiedliche ozeanographische Bedingungen und die Auswirkungen des jeweiligen Verhaltens auf die Reproduktion untersucht.

In zwei über 1500 km entfernten Kolonien dieser Art in Chile wurden während der Sommerbrutperioden 1997/98 und 1998/99 Daten über Jagdaufwand, Jagderfolg, und Reproduktion aufgenommen. Zur Bestimmung des Jagderfolges wurden mit Hilfe von Fahrtenschreibern, Radio- und Satellitentelemetrie Daten über insgesamt 13 Parameter des Jagdverhaltens erhoben, wie z.B. Tauchtiefe und -dauer, Taucheffizienz, Schwimgeschwindigkeit, Zeit auf See und Entfernung von der Brutinsel. Um den Jagderfolg zu ermitteln, wurden Magentemperaturlogger eingesetzt und Magenproben von den Pinguinen genommen. Damit wurden 11 Parameter des Jagderfolgs der Pinguine bestimmt, wie z.B. Beutemenge und Energiegehalt der Beute. Durch regelmäßige Kontrollen der Nester und periodisches Vermessen der Küken wurden Schlüpf-, Aufzucht- und Reproduktionserfolg der Humboldtpinguine ermittelt und Wachstumsraten der Küken berechnet.

Aus verschiedenen Quellen wurden Informationen über die Chlorophyll a Konzentration im Meer, die Meeresoberflächentemperatur und ihre Anomalie, Meerestemperatur und Fischenlandungen gesammelt und analysiert, wobei die Auswirkungen des schweren El Niños im Südsommer 1997/98 auf die ozeanographischen Bedingungen von besonderem Interesse waren.

In insgesamt 4 Zweiervergleichen, innerhalb der Kolonien zwischen den Jahren und innerhalb der Jahre zwischen den Kolonien, wurden anschließend die erhobenen Daten auf Unterschiede untersucht. Zwei Themenkomplexe wurden dabei betrachtet:

- welche Unterschiede gibt es in den Saison-Kolonie-Vergleichen und wie sind sie kausal zu erklären?

- welche Auswirkungen hat das jeweilige Verhalten auf die Reproduktion, und wie ist das Verhalten ultimativ zu erklären?

Folgende Ergebnisse konnten erzielt werden:

1. Der El Niño 1997/98 hatte sehr negative Auswirkungen auf die Humboldtpinguine in der Kolonie in Nordchile: Aufgrund der durch ihn verursachten Nahrungsknappheit mußten sich die Tiere auf der Suche nach Beute so lange auf See aufhalten, daß eine Kükenaufzucht unmöglich wurde. Infolgedessen lag der Reproduktionserfolg in dieser Sommerbrutperiode unter 0,33 flügger Küken pro Nest, dem Vergleichswert aus dem darauffolgenden Jahr. Viele Humboldtpinguine verließen die Brutinsel und schwammen überwiegend nach Süden, sehr wahrscheinlich um der Beute zu folgen, die vor den warmen Wassermassen El Niños dorthin auswich. Die maximale Distanz von der Brutinsel betrug fast 900 km. Um die großen Strecken zurückzulegen, erhöhten die Tiere den Anteil an Reisetauchgängen.

2. In der südlichen Kolonie hatte das Klimaphänomen nur geringe Auswirkungen auf die Pinguine. Die Vögel entfernten sich zwar durchschnittlich 2,6 km weiter von der Brutinsel als im Untersuchungszeitraum 1998/99 (5,8 km gegenüber 8,4 km), doch konnte dies nicht zweifelsfrei auf den El Niño zurückgeführt werden. Darüber hinaus hatte dieser Unterschied keine Auswirkungen auf den Reproduktionserfolg: Mit 0,75 flüggen Küken pro Nest wich er nicht signifikant von dem des darauffolgenden Jahres mit 0,82 ab. Die geringen Auswirkungen des El Niños wurden auf die geographische Distanz der Kolonie vom Zentrum des El Niños im äquatorialen Ostpazifik zurückgeführt.

3. Im Jahr nach El Niño war in der nördlichen Kolonie die Beutedichte geringer als in der südlichen Kolonie. In vertikalen Komponenten des Jagdverhaltens, wie z.B. Tauchtiefe oder Tauchdauer, konnten dennoch keine Unterschiede zwischen den Kolonien festgestellt werden. Die horizontalen Komponenten waren dagegen signifikant unterschiedlich: Im Norden war die Dauer der Beutezüge im Durchschnitt größer als im Süden (36,5 h gegenüber 19,0 h), und die Pinguine entfernten sich weiter von der Brutinsel (31,8 km gegenüber 9,7 km). Infolgedessen waren die energetischen Kosten pro Beutezug im Norden mehr als doppelt so hoch als im Süden (8093 kJ gegenüber 3935 kJ). Da pro Beutezug aber die gleiche Menge an Nahrung erbeutet wurde, war die energetische Nettobilanz der Beutezüge im Norden signifikant geringer (1,33 gegenüber 4,90). Aufgrund dessen und wegen der längeren Beutezüge wurden die Küken im Norden schlechter mit Nahrung versorgt, was sich in signifikant geringeren Wachstumsraten und dem geringeren Reproduktionserfolg im Norden (0,33 flügge Küken pro 0,82) niederschlug.

4. Anhand der durchgeführten Vergleiche konnte gezeigt werden, daß sich der Humboldtpinguin über die horizontalen Komponenten des Jagdverhaltens (in erster Linie die Beutezugdauer) an die Beuteverfügbarkeit anpaßt, nicht über die vertikalen, in deren Variabilität das Tier aufgrund seiner Physiologie und Morphologie eingeschränkt ist. Es wird hypothetisiert, daß in dem sehr variablen Lebensraum des Humboldtpinguins ein Selektionsdruck auf der Variabilität in den horizontalen Komponenten des Jagdverhaltens liegt.

5. Des weiteren wird hypothetisiert, daß der Humboldtpinguin als typischer K-Strategie in der Anpassung der Beutezugdauer an die jeweilige Beutesituation zwischen momentaner und zukünftiger Reproduktion ‚abwägen‘ muß. Während des El Niños fiel dieser Trade-Off in der nördlichen Kolonie zu Gunsten der zukünftigen Reproduktion aus, in der südlichen waren genügend Ressourcen vorhanden, um sowohl die momentane als auch die zukünftige Reproduktion zu gewährleisten. Die zunehmende Überfischung seiner Nahrungsgrundlage könnte den Humboldtpinguin in diesem Trade-Off immer öfter zu Gunsten der zukünftigen Reproduktion ‚entscheiden‘ lassen. Die zukünftige Reproduktion wäre allerdings eben wegen der Überfischung nicht gewährleistet, und so würde sich die Gefahr des Aussterbens für den bedrohten Humboldtpinguin vergrößern.

Summary

This study deals with the adjustment of behaviour to environmental conditions and the extent to which these adaptations affect an animal's fitness. The adjustments by Humboldt Penguins (*Spheniscus humboldti*) to different oceanographic conditions and consequences of the behaviour for reproduction were investigated.

Data was collected on foraging effort, foraging success, and reproductive success during the austral summer breeding seasons in 1997/98 and 1998/99 at two penguin breeding colonies in Chile, more than 1500 km apart. To determine foraging effort, time-depth-recorders and radio and satellite telemetry were used to acquire data on 13 foraging parameters, e.g. dive depth and duration, diving efficiency, swim speed, foraging trip duration, and distance to colony. Foraging success was investigated by using stomach-temperature-loggers and stomach flushing. 11 parameters such as prey load and prey energy density were examined. Total reproductive success and chick growth rates were determined by regular controls of nests and periodic measuring of chick growth parameters.

Data, from several sources, were collected and analyzed on chlorophyll a concentration, sea surface temperature and its anomalies, sea temperature, and fish landings of the Chilean fishing industry. Here, the effects of the strong El Niño during austral summer 1997/98 were given particular attention.

Using four comparisons: intra-colonial/inter-annual and intra-annual/inter-colonial, the collected data was examined for differences. Two main complexes of questions were addressed:

- what season-colony-variation is there, and how can it be explained proximately?
- how did the behaviour of the birds affect reproduction, and how can this behaviour be explained ultimately?

The results were the following:

1. The El Niño in 1997/98 had a strong negative impact on the Humboldt Penguins in the northern colony: due to the associated food shortage, the penguins had to expand their foraging ranges to an extent that reproduction proved impossible. The reproductive success during this austral summer breeding period was lower than the previous year's of 0,33 fledglings/nest. Many Humboldt Penguins left the island and travelled mainly southward, probably to follow their prey that escaped the warm waters of El Niño. The maximum distance to the colony was almost 900 km. To cover the long distances the birds increased the amount of travel dives.
2. In the southern colony, the El Niño affected the penguins little. The birds travelled on average 2,6 km farther from the colony in 1997/98 (5,8 km) compared to 1998/99 (8,4 km) although this difference could not be attributed unequivocally to El Niño. This increased distance had no effect on reproductive success, there being no significant difference between the 0,75 fledglings/nest of 1997/98 and 0,82 of 1998/99. The low impact of El Niño was

attributed to the geographical distance of the southern colony to the centre on the phenomenon in the equatorial eastern Pacific.

3. In the year after El Niño, prey density was lower in the northern colony than in the southern colony. No differences could be found between the colonies in the vertical components of the foraging behaviour, e.g. dive depth and dive duration. However, the horizontal components differed significantly: the average foraging trip duration was greater in the North (36,5 h vs. 19,0 h) as well as the average distance to the island (31,8 km vs. 9,7 km). As a result the energetic costs per foraging trip in the North were more than twice as high as in the South (8093 kJ vs. 3935 kJ). Since the amount of prey caught was similar in both colonies, the gross foraging efficiency per trip was less in the North (1,33 vs. 4,90). Due to this, and the longer foraging trips, the food provisioning of the chicks was lower in the northern colony which resulted in lower growth rates and a lower reproductive success (0,33 fledglings/nest vs. 0,82).

4. The results of the comparisons showed that Humboldt Penguin mainly adjust the horizontal components of their foraging behaviour, particularly foraging trip duration, according to prey availability. In the vertical components the bird is constrained by its physiology and morphology. It is hypothesised that the highly variable environment of the Humboldt Penguin puts a selection pressure on the variability of horizontal components of the foraging behaviour.

5. It is hypothesised that the Humboldt Penguin, a typical K-strategist, adjusts foraging trip duration according to prey availability, balancing proximate with lifetime reproductive success. In the northern colony during El Niño this trade-off was in favour of future reproduction while in the southern colony both recent and future reproduction were assured by high resource availability. Consistent opting for future reproductive success, which is likely to be promoted by overfishing, will increase the chances that this species will go extinct.

1 Einleitung

Die ökologischen Bedingungen des Lebensraumes bestimmen das Verhalten eines Tieres. Im Laufe der Evolution paßt sich ein Tier nicht nur in Morphologie oder Physiologie an die biotischen und abiotischen Bedingungen seines Lebensraumes an, auch seine Verhaltensweisen werden auf die Maximierung seiner Fitness selektiert (Tinbergen 1963). In einem Lebensraum, den eine hohe Variabilität kennzeichnet, sollte sich dementsprechend auch eine ausgeprägte Flexibilität im Verhalten entwickeln, die unter verschiedensten Bedingungen eine hohe Fitness gewährleistet (Moran 1992, Carroll und Corneli 1999). Wie für andere Verhaltensweisen gilt dies auch für das Jagdverhalten (Foster und Endler 1999).

Pinguine haben im Laufe der Evolution ihre Flugfähigkeit, eines der herausragendsten Merkmale von Vögeln, zugunsten einer optimalen Anpassung an das Jagen im Wasser aufgegeben (Williams 1995). Das Jagdverhalten von Pinguinen ist deshalb sehr gut dazu geeignet, die Adaptivität von Verhalten zu untersuchen.

Der Humboldtpinguin (*Spheniscus humboldti*) lebt in einem geographisch sehr unterschiedlichen und zeitlich sehr variablen Lebensraum. Sein Verbreitungsgebiet erstreckt sich entlang der Westküste des südamerikanischen Kontinents vom Norden Perus, 5° südlicher Breite, bis in das südliche Zentralchile, 42° südlicher Breite (Williams 1995). Entlang dieser über 4500 km langen Küstenlinie ist der Humboldtpinguin einer Vielzahl unterschiedlicher ökologischen Bedingungen ausgesetzt: Von trockener Küstenwüste und nährstoffreichem Auftriebsgebiet des Humboldtstroms im Norden bis zu üppigen temperaten Regenwäldern und auftriebsarmen Seegebieten im Süden. Alle 4 bis 12 Jahre (Quinn et al. 1978) kommt es im äquatorialen Westpazifik zum Klimaphänomen El Niño, das grundlegende klimatische und ozeanographische Veränderungen im Lebensraum des Humboldtpinguins zur Folge hat: Niederschläge verstärken sich, die Wassertemperatur steigt, und die Produktivität eines der nährstoffreichsten Auftriebsgebiete der Welt, das des Humboldtstroms, sinkt beträchtlich (Arntz und Fahrbach 1991). Um zu Überleben, muß sich der Humboldtpinguin an die hohe Variabilität seiner Umwelt anpassen. In dieser Studie sollen die Anpassungen im Jagdverhalten dieses Pinguins untersucht werden.

Im frühen Südsommer 1997/98 traf ein ungewöhnlich starker El Niño die Küste des südöstlichen Pazifiks. Er entwickelte sich zu einem der stärksten El Niños seit es systematische Aufzeichnungen über dieses Klimaphänomen gibt (Kerr 1999, McPhaden 1999a und b). Das ‚Klimaexperiment der Natur‘ (Arntz und Fahrbach 1991) bot die einzigartige Möglichkeit, freilebende Tiere in ihrer Anpassung an sehr unterschiedliche Bedingungen zu untersuchen. Diese Möglichkeit wurde darüber hinaus durch das sehr große Verbreitungsgebiet des Humboldtpinguins, das geographische Unterschiede in den ozeanographischen Bedingungen und in den Auswirkungen El Niños selbst hervorbringt, verbessert. Um das Jagdverhalten des Humboldtpinguins unter möglichst vielen verschiedenen Bedingungen zu untersuchen, wurde über zwei Jahre in zwei Brutkolonien dieses Tieres gearbeitet.

Dabei wurden Vergleiche zwischen Kolonien und Brutperioden durchgeführt, weil es trotz der heute sehr präzise zu ermittelnden ozeanographischen Parameter schwierig ist, aufgrund der

enormen Komplexität des marinen Nahrungsnetzes die Bedeutung dieser Parameter für die Tierwelt zu quantifizieren (vgl. Ryther 1969). Besonders gilt dies im Fall der marinen Topprädatoren, wie den Humboldtpinguinen, die am Ende dieses Nahrungsnetzes stehen. Vergleichende Studien bieten aber die Möglichkeit, über die relativen Unterschiede der Parameter Aussagen über den Zusammenhang von den erhobenen ozeanographischen Parametern und z.B. Verhaltensmerkmalen einer Tierart zu machen. Gleichzeitig stellen vergleichende Untersuchungen eine der wichtigsten Methoden dar, um die Evolution von Verhalten und den adaptiven Wert bestimmter Verhaltensweisen zu untersuchen (Tinbergen 1964).

Bei der Untersuchung der Anpassungen im Jagdverhalten des Humboldtpinguins an seine variable marine Umwelt sollten folgende Fragenkomplexe bearbeitet werden:

- welche Unterschiede sind im Jagdverhalten zwischen den jeweiligen Saison-Kolonie-Kombinationen zu beobachten, und wie sind diese Unterschiede proximat zu erklären. d.h. welche kausalen Zusammenhänge führten zu dem beobachteten Jagdverhalten der Humboldtpinguine im Hinblick auf die geographischen Unterschiede zwischen den Kolonien und auf die Auswirkungen El Niños auf die ozeanographischen Bedingungen.

- welche Auswirkungen hat das beobachtete Verhalten auf die Reproduktion, und wie ist das gezeigte Verhalten ultimat zu erklären, d.h. worin liegt der adaptive Wert der beobachteten Verhaltensweisen der Humboldtpinguine.

Darüber hinaus ist der Humboldtpinguin vom Aussterben bedroht. Die industrielle Fischerei stellt heutzutage einen der Hauptfaktoren für seine Gefährdung dar, weil sie die Beutevorkommen des Humboldtstroms überfischt und dem Humboldtpinguin die Ernährungsgrundlage entzieht (Ellis et al. 1998, Araya et al. 1999). El Niño ist wie erwähnt ein natürliches ‚Experiment‘, das eine starke Nahrungsverknappung für die auf die Produktivität des Humboldtstroms angewiesenen Tiere verursacht. Die Ergebnisse dieser Studie sollten letztendlich dazu beitragen, zu verstehen, was eine weitere Verknappung der Nahrung für den Humboldtpinguin durch die industrielle Fischerei für Folgen haben könnte.

2 Material und Methoden

2.1 Untersuchungsgebiete

Die vorliegende Untersuchung über die Ernährungsökologie und die Reproduktionsbiologie des Humboldtpinguins wurde 1997/98 und 1998/99 in den Sommerbrutperioden dieser Tierart in zwei Kolonien in Chile durchgeführt: Pan de Azúcar ($70^{\circ} 41' \text{ W}$, $26^{\circ} 09' \text{ S}$) und Puñihuil ($74^{\circ} 2' \text{ W}$, $41^{\circ} 55' \text{ S}$) (Abb. 1).

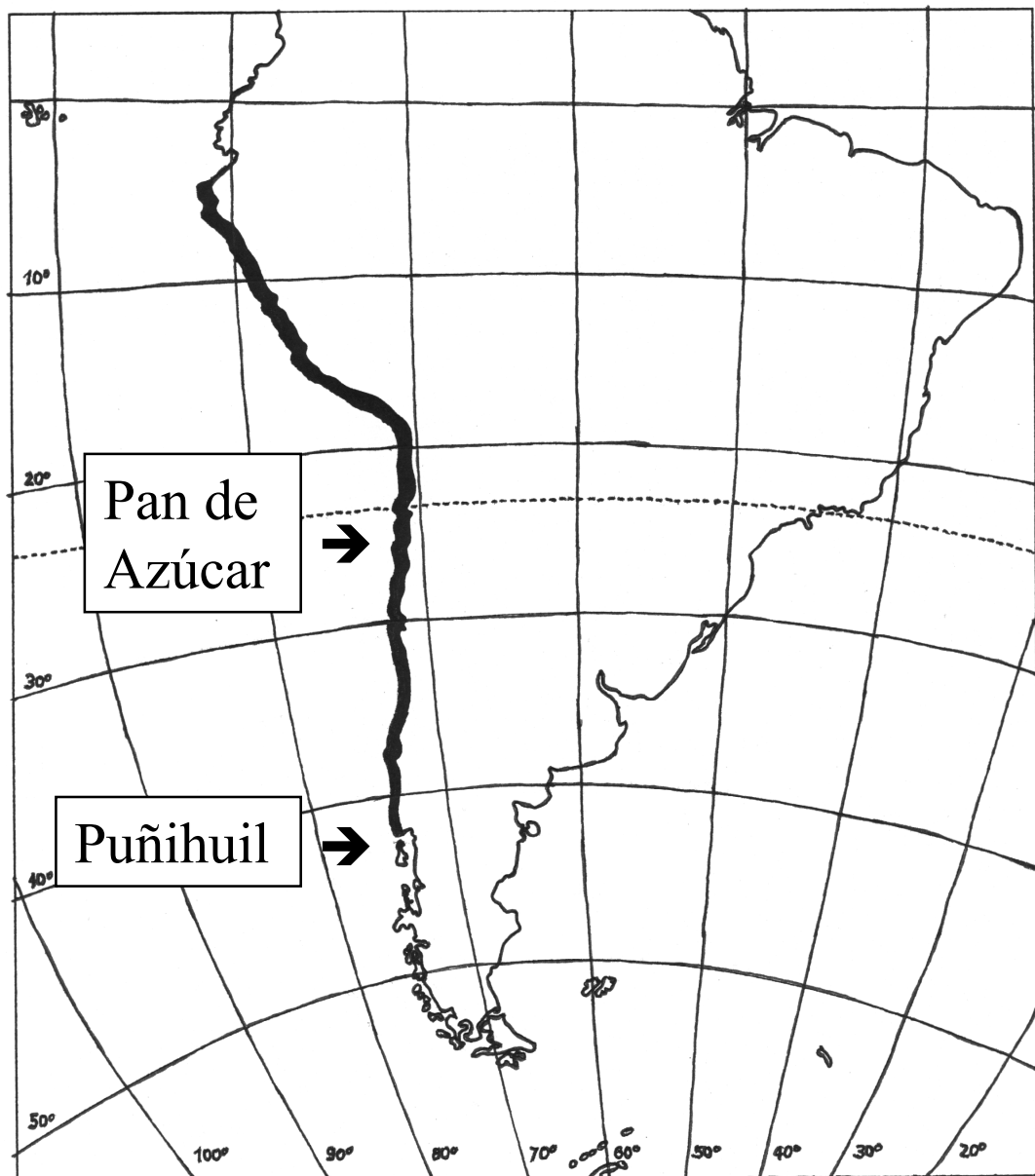


Abb. 1: Karte des Verbreitungsgebiets des Humboldtpinguins (nach Williams 1995).

Die Insel Pan de Azúcar ist Teil des gleichnamigen Nationalparks im Norden Chiles. Am Rande der Atacamawüste gelegen, ist das Klima hier warm und trocken. Die Vegetation ist spärlich und besteht hauptsächlich aus Kakteen und krautigen Pflanzen, die in erster Linie dank des Küstennebels „Camanchaca“ überleben. In El Niño Jahren kann es allerdings zu starken Regenfällen und infolgedessen zu kurzzeitigen Überflutungen kommen (Arntz und Fahrbach 1991). Die Insel ist etwa 1,2 km vom Festland entfernt und nur mit dem Boot zu erreichen. Sie hat eine Fläche von ungefähr 1,1 km². Schon nahe der Insel fällt die Meerestiefe auf mehrere hundert Meter ab (Times Atlas of the World 1994). Das Seegebiet Pan de Azúcars gehört zum Auftriebsgebiet des Humboldtstroms (Lalli und Parsons 1997). In den Untersuchungsaisons brüteten hier ca. 800 Humboldtpinguine. Damit zählt Pan de Azúcar zu den größten Brutkolonien dieser Tierart in Chile. Die Pinguine nisten dort unter großen Steinen und in Felshöhlen.

Etwa 1500 km weiter südlich, im zentralen Südchile, befindet sich die zweite Studienkolonie: Puñihuil. In dieser Region herrscht ein gemäßigtes Klima mit hohen Niederschlägen. Der Sommer ist kühl und relativ feucht. Die Vegetation ist üppig und vielfältig, mit Gebieten temperaten Regenwalds. Die Kolonie liegt in der Bucht von Mar Brava im Nordosten der Insel Chiloé und besteht aus 3 kleinen Inseln: Isla Huiguape, Isla Chica und Isla Grande. Diese sind zwischen 10, 250 bzw. 500 m vom Festland entfernt und haben eine Größe von 4,5, 1,5 bzw. 2,7 ha. Die Bucht von Mar Brava erreicht eine Wassertiefe von ca. 25 m, außerhalb der Bucht fällt die Wassertiefe jedoch schnell auf mehrere hundert Meter ab (persönliche Mitteilung der Taucher von Punihuil, Times Atlas of the World 1994). Im Gegensatz zu Pan de Azúcar liegt die Gegend von Puñihuil nicht mehr im Auftriebsgebiet des Humboldtstroms (Lalli und Parsons 1997). Puñihuil ist die am südlichsten gelegene bekannte Brutkolonie des Humboldtpinguins (Williams 1995). In den untersuchten Brutsaisons brüteten auf den Inseln ca. 150 Tiere dieser Spezies, hauptsächlich auf der Isla Grande und der Isla Chica, auf denen auch die Untersuchungen durchgeführt wurden. Die Pinguine nisten in selbstgegrabenen Erdhöhlen von bis über 3 m Tiefe. Neben dem Humboldtpinguin brüten hier auch ungefähr 550 Magellanpinguine und machen Puñihuil zur einzigen derzeit bekannten gemeinsamen Brutkolonie beider Arten.

2.2 Der Humboldtpinguin

Der Humboldtpinguin (*Spheniscus humboldti*, Abb. 2) gehört zur Gattung der Spheniscus-Pinguine, ebenso wie der Brillenpinguin (*S. demersus*), der Magellanpinguin (*S. magellanicus*) und der Galápagospinguin (*S. mendiculus*). Alle Arten leben in gemäßigten bis tropischen Gebieten der südlichen Hemisphäre und sind sich in ihrer Biologie ähnlich (Williams 1995).

Der Humboldtpinguin ist in seinem Bestand gefährdet und in den Artenschutzlisten von CITES, CMS und der IUCN aufgenommen. Seine Population wird heute auf ca. 30000-35000 Individuen geschätzt (Araya et al. 1999). Früher wurde das Tier als Beute zum Fisch- und Krebsfang verwendet, Guano, das Substrat in das er seine Nester grub, wurde intensiv abgebaut, seine Eier und sein Fleisch wurden von Menschen gegessen. All dies verursachte einen starken Populationsrückgang (Ellis et al. 1998, Araya et al. 1999). Diese Aktivitäten sind heute jedoch weitestgehend durch Gesetze unterbunden. In der heutigen Zeit stellt die artisanale und industrielle Fischerei die Hauptbedrohung des Humboldtpinguins dar (Ellis et al. 1998, Araya et al. 1999). In den Stellnetzen der Fischer verfangen sich die Vögel und

ertrinken (Simeone et al. 1999). Die industrielle Fischerei vor Peru und Chile überfischt die Beutebestände des Humboldtstroms und reduziert die dem Pinguin zur Verfügung stehende Nahrung.

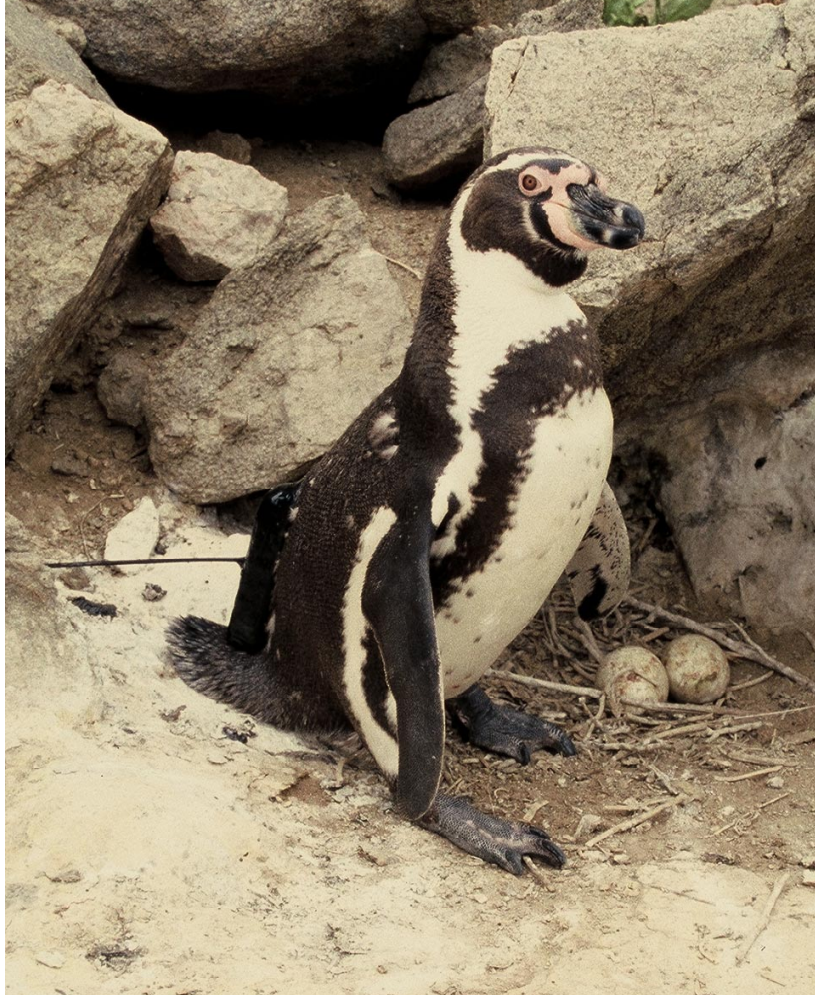


Abb. 2: Ein Humboldtpinguin in Pan de Azúcar ausgerüstet mit einem Satellitenfahrtschreiber.

Humboldtpinguine ernähren sich hauptsächlich von pelagischen Schwarmfischen wie Sardinen (*Sardinops sagax*) und Sardellen (*Engraulis ringens*), von Cephalopoden und teilweise auch von Crustaceen (Guerra 1992, Williams 1995, Wilson 1995a). Sie erjagen ihre Beute tauchend und fressen sie unter Wasser. Bei der Jagd orientieren sie sich optisch und sind somit stark auf die Tageslichtstunden angewiesen (Wilson 1995, Luna-Jorquera und Culik 1999).

Die Vögel legen bis zu 2 Mal im Jahr 2 Eier (Williams 1995, Zavalaga und Paredes 1997, Wallace et al. eingereicht). Mit zunehmender südlicher Breite werden die Brutperioden immer definierter und beginnen später. Erstrecken sich die Hauptbrutzeiten in Pan de Azúcar von August – Januar und von März – Juni, gehen sie ca. 800 km südlich in Algarrobo ($71^{\circ} 41' W$, $33^{\circ} 21' S$) von August – Januar und von April – Juni (Simeone et al. in Druck), und in

Puñihuil erstreckt sich die Hauptbrutperiode von November – Februar, während im Südherbst nur vereinzelt gebrütet wird. Diese Verschiebung der Brutzeit ermöglichte es, im gleichen Jahr die gleichen Brutperioden in den zwei Studienkolonien zu untersuchen.

Die Brut wird von beiden Adulttieren versorgt. Sie wechseln sich in mehr oder weniger regelmäßigen Abständen am Nest ab (Williams 1995). Die Küken werden nach ca. 12 Wochen flügge. In das Juvenilgefieder gemausert, verlassen sie das Nest und die Brutinsel. Anschließend, nach dem Ende der Sommerbrutperiode, mausern die Adulttiere.

Untersuchte Tiere

Alle Pinguine, Adulttiere und Küken, die Daten für die vorliegenden Untersuchungen lieferten, wurden zufällig ausgewählt. Bei Ankunft in einer Kolonie wurden zuerst alle aktiven Nester (mindestens 1 bebrütetes Ei), die gefunden werden konnten, nummeriert. Daraus wurden dann zufällig die Nester ausgewählt, deren Adulttiere mit Geräten ausgerüstet und deren Küken gewogen und vermessen werden sollten. Auch die Tiere, von denen Mageninhaltsproben genommen wurden, wurden zufällig auf ihrem Weg vom Strand zurück in die Kolonie ausgewählt. Alle Tiere, die mit Geräten ausgerüstet wurden, brüteten: Die Vögel, an denen Satellitengeräte (siehe unten) eingesetzt wurden, inkubierten, die Pinguine, die mit Fahrtenschreibern und Magentemperaturloggern (siehe unten) ausgerüstet wurden, hatten 1 oder 2 Küken im Alter von 2-5 Wochen. Zwischen Männchen und Weibchen wurde nicht extra unterschieden. Eine eindeutige, non-invasive Geschlechtsbestimmung ist bei den sexuell relativ monomorphen Vögeln schwierig und mit Stress für die Tiere verbunden (Luna-Jorquera 1996). Durch die zufällige Auswahl aller Tiere für alle Untersuchungen sollten keine geschlechtsspezifischen Unterschiede die Ergebnisse beeinflussen. Bisher ist unbekannt, ob solche Unterschiede bei dieser Tierart überhaupt bestehen.

Befestigung der Meßgeräte

Die Adulttiere, die mit Geräten ausgerüstet wurden, wurden in ihrem Nest nach der Methode von Luna-Jorquera et al. (1996) mit Ketavet (Parke-Davis, Berlin, Deutschland) sediert. Sie wurden dann vorsichtig aus dem Nest geholt, um die Geräte anzubringen. Alle äußerlich an die Tiere angebrachten Geräte wurden nach der Methode von Wilson et al. (1997) mit Tesa Gewebeband (Beiersdorf AG, Hamburg, Deutschland) in das Gefieder geklebt. Die Geräte blieben zwischen 2 und 10 Tagen auf den Tieren und wurden dann von den wiederum betäubten Pinguinen entfernt und die Daten ausgelesen. Da die eingesetzten Satellitensender (siehe unten) möglichst lange auf den Tieren verbleiben sollten, wurde zur Erhöhung des Haltes zusätzlich noch 2-Komponenten Epoxydharz (UHU GmbH, Brühl, Deutschland) verwendet. Bei den Fahrtenschreiber-Radiotelemetriesender-Einheiten (siehe unten) wurde teilweise zusätzlich noch Patex Kraftkleber (Henkel KGaA, Düsseldorf, Deutschland) verwendet, der nach dem Entfernen der Geräte wie das Tesa Gewebeband problemlos aus dem Gefieder entfernt werden konnte. Während die Tiere betäubt waren, wurden sie zudem mit einer Federwaage auf 10 g genau gewogen und teilweise mit Maßband und Schublehre vermessen. Nach ca. 20-25 min wurden die Pinguine wieder auf ihr Nest zurückgesetzt, teilweise noch betäubt bzw. gerade aufwachend.

Genehmigungen und Tierschutz

Für alle durchgeführten Untersuchungen lagen die entsprechenden Genehmigungen der zuständigen chilenischen Umweltschutzbehörde CONAF (III. und X. Region) und des Fischereiministeriums SERNAPesca vor. Beim Arbeiten in den Pinguinkolonien wurde versucht, die Störungen so gering wie möglich zu halten, und bei allen Methoden wurde darauf geachtet, die Belastung für die verwendeten Tiere so weit wie möglich zu minimieren.

Darüber hinaus wurde in Pan de Azúcar in der Sommerbrutperiode 1998/99 ein Experiment zur Untersuchung des Einflusses der Studie auf den Reproduktionserfolg der Humboldtpinguine durchgeführt (siehe Abschnitt 2.9).

2.3 Fahrtenschreiber

Geräte

Zur Untersuchung des Tauch- und Schwimmverhaltens wurden die Tauchtiefenrekorder, auch Fahrtenschreiber oder Logger genannt, Mk5 und Mk6 von Wildlife Computers (Redmond, WA 98052, USA) eingesetzt (Abb. 3). Diese Geräte verfügen über einen Datenspeicher von 512 kByte und werden vor ihrem Einsatz via Interface per Computer gestartet und danach ebenso wieder ausgelesen. In dieser Studie wurde der Druck-, der Temperatur- und der Geschwindigkeitssensor (nur Mk6) der Geräte genutzt, welche teilweise über den im Gerät integrierten Salzwasserschalter aktiviert bzw. inaktiviert (Datenaufnahme nur im Wasser) wurden.



Abb. 3: Fahrtenschreiber-Radiotelemetriesender-Kombination (Mk6). Aus dem Telemetriesender ragt die im Bild abgeschnittene Antenne hervor.

Die verwendeten Logger zeichnen die Tiefe in einer Genauigkeit von 0,3 m (Mk5) und 0,5 m (Mk6) auf. Die Wassertemperatur wurde auf 0,1 °C genau gemessen und die Schwimmgeschwindigkeit auf 0,1 m/s genau (Herstellerangaben Wildlife Computers).

Der Mk5 hat eine Masse von ca. 81 g. Dies entspricht ca. 2 % der Körpermasse eines Humboldtpinguins. Das Gerät hat die Abmessungen von 98 x 42 x 21 mm (LxBxH) und einen maximalen Querschnitt von 882 mm², was ca. 3,2 % des Querschnitts eines Humboldtpinguins ausmacht (ca. 27060 mm² beim ähnlich großen Eselspinguin; Oehme und Bannasch 1989).

Der Mk6 wiegt 115 g, was ca. 2,9 % des Pinguingewichts entspricht. Das Gerät hat die Abmessungen von 118 x 59 x 37 mm und einen maximalen Querschnitt von 1700 mm², was ca. 6,3 % des Querschnitts des Tieres ausmacht (Oehme und Bannasch 1989).

Aufgrund hydrodynamischer Überlegungen (Bannasch et al. 1994, Culik et al. 1994a und b, Bannasch 1995) wurden die Mk6 Fahrtenschreiber in den meisten Fällen mit dem Schwimmgeschwindigkeitssensor entgegen den Herstellerangaben um 180° von vorne nach hinten gedreht auf den Tieren befestigt (vgl. Luna-Jorquera 1996). In Puñihuil wurden 1998/99 sie jedoch ‚richtig‘ herum angebracht, was die Messungen der Schwimmgeschwindigkeit durch bessere Anströmung deutlich verbesserte. In beiden Ausrichtungen wurden die Geräte durch das Anbringen von kleinen ‚Nasen‘ aus Kunstharz strömungsgünstiger gestaltet, um den Wasserwiderstand zu senken (Bannasch et al. 1994, Culik et al. 1994a und b, Bannasch 1995).

Datenaufnahme

In der Saison 1997/98 wurden die Logger so programmiert, daß sie alle 5 Sekunden Tiefe und Geschwindigkeit (nur Mk6) aufzeichneten. Um die begrenzte Speicherkapazität des Loggers besser auszunutzen, wurde die Temperatur nur alle 5 bis 10 min aufgenommen. In der Saison 1998/99 wurden Tiefe und Geschwindigkeit alle 2 s, die Temperatur alle 4 min aufgenommen.

Die unterschiedlichen Aufnahmeintervalle in den zwei Brutperioden könnten beim Vergleich der Daten zu einer Beeinflußung der Ergebnisse führen. Je länger das Aufnahmeintervall, desto mehr Tiefe oder mehr Zeit unter Wasser können theoretisch unregistriert bleiben und so das Ergebnis verfälschen. Bei der Geschwindigkeitsmessung hatte dieses Problem in der vorliegenden Untersuchung keine Auswirkungen, da die Messung der Schwimmgeschwindigkeit keine Funktion über die Zeit ist und somit beim 2s-Intervall insgesamt nur mehr Datenpunkte erfaßt wurden als beim 5s-Intervall. Für die Tauchdauer und die Bodenphasendauer wurde das Problem im Analyseprogramm korrigiert. Hinsichtlich der Tauchtiefe betrifft das Problem Tauchgänge, bei denen schnelle, große Tiefenänderungen auftreten. Da diese Tauchgänge nur äußerst selten im Datensatz auftraten, wurde die Beeinflußung der Ergebnisse als vernachlässigbar gering angesehen.

Sensorkalibration

Drucksensor:

Zur Kalibration der Drucksensoren wurden die Geräte im Labor der Forschungsanstalt für Wasserschall und Geophysik der Bundeswehr in Kiel mit einer Druckwaage von 0 bis 70 m in Schritten von 0,1 bar abgedrückt. Aus der vom TDR gemessenen und der tatsächlichen, durch die Druckwaage erzeugten Tiefe wurden dann für jedes Gerät eine lineare Kalibrationsfunktion erstellt, wonach die aufgenommenen Daten korrigiert wurden.

Geschwindigkeitssensor:

Um die Schwimmggeschwindigkeit der Tiere festzustellen, wurden die Geschwindigkeitssensoren nach einer leicht abgewandelten Form der Methode von Blackwell et al. (1999) kalibriert. Diese Methode vergleicht die von Logger aufgezeichneten Geschwindigkeiten mit den gleichzeitig über den Drucksensor aufgenommenen Tiefenänderungen, die auch die Vertikalgeschwindigkeit beinhalten. Das ausgerüstete Tier sammelt also selbst die Daten, um den Geschwindigkeitssensor zu kalibrieren, den es trägt. Dadurch werden Fehler minimiert, die von Unterschieden z.B. in der Anbringungsposition oder der Größe oder Form des Tieres herrühren.

Abweichend von der von Blackwell et al. (1999) beschriebenen Methode, wurde lediglich auf eine Gauß'sche Glättung und auf eine Normierung der Daten verzichtet, da die Kalibrationsfunktion nicht durch ein spezielles Computerprogramm automatisch bestimmt wurde, sondern in einem herkömmlichen Tabellenkalkulationsprogramm über die absoluten Häufigkeiten der Datenpunkte. Dabei wurden für alle vom Fahrtenschreiber aufgezeichneten Geschwindigkeiten Regressionsgeraden für die Häufigkeiten 1-4 der maximalen Tiefenänderung erstellt und die Gerade mit dem höchsten Bestimmtheitsgrad für die Kalibration benutzt (Abb. 4). Für jedes Tier konnte so eine Kalibrationsfunktion für die vom Logger aufgezeichneten Geschwindigkeiten ermittelt werden. Damit wurde die Höchstgeschwindigkeit und mittlere Geschwindigkeit (Mittelwert oder Median aller Geschwindigkeitswerte bei normal verteilten bzw. nicht normal verteilten Daten) bestimmt.

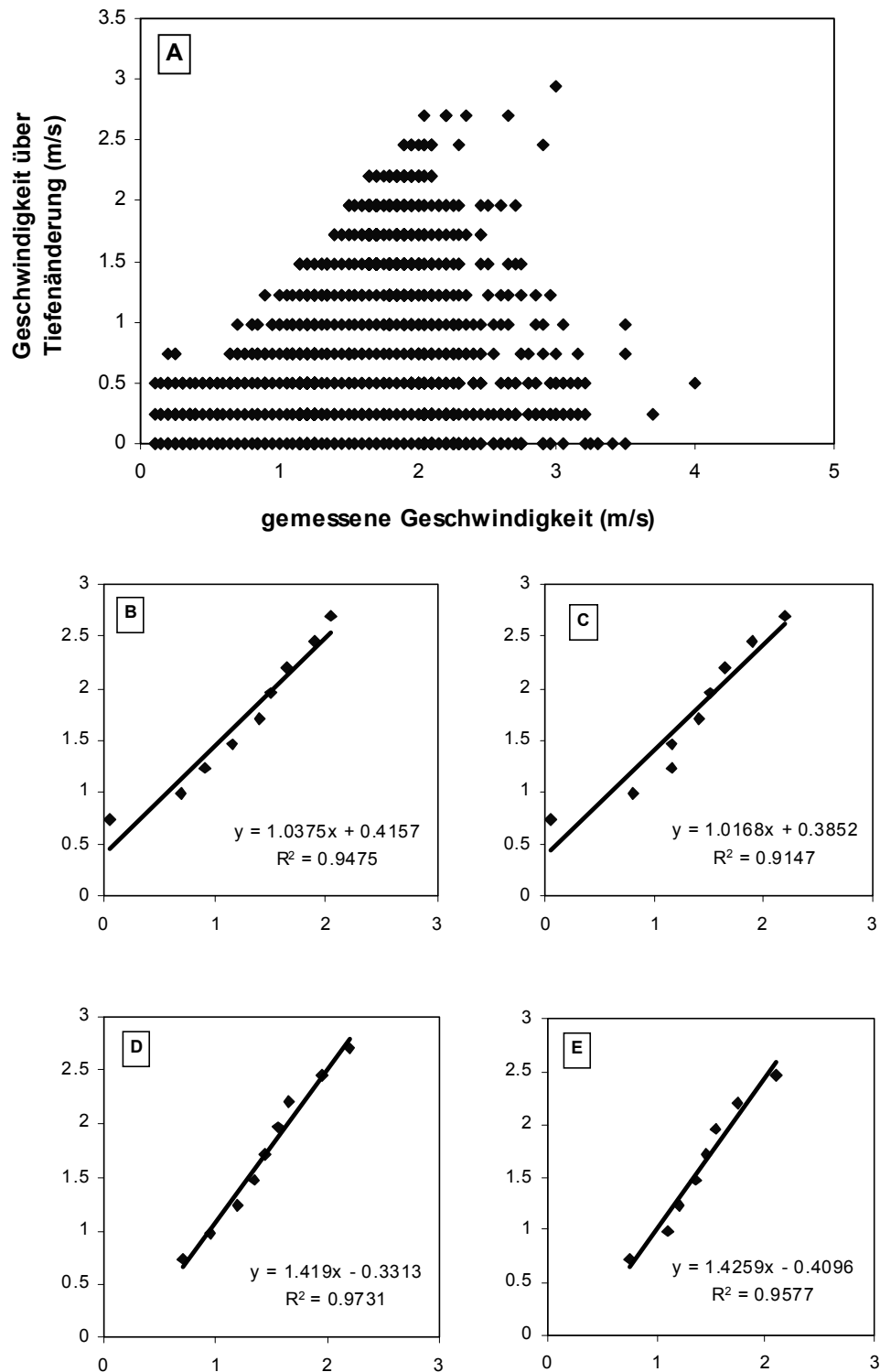


Abb. 4: Exemplarisches Beispiel der Kalibration des Geschwindigkeitssensor nach Blackwell et al. (1999): X-Y-Diagramm aller vom Logger gemessenen Geschwindigkeiten und der über Tiefenänderungen berechneten Geschwindigkeiten (A); die größten Wertepaare, die mindestens 1x (B), 2x (C), 3x (D) oder 4x (E) vorkommen, mit dazugehörigen Gleichungen und Bestimmtheitsgrad der Regressionsgeraden (beide Achsen wie A). In diesem Fall wurde die Regressionsgerade D für die Berechnung der Schwimmggeschwindigkeiten verwendet.

Für die Bestimmung der Tiefenänderung pro Zeit (Vertikalgeschwindigkeit) wurden nur Tauchtiefen von mehr als 1 m verwendet, um ein Rauschen in den Daten durch flache Reisetauchgänge mit ‚Porpoising‘ zu vermeiden, die eine präzise Tiefenbestimmung nicht zulassen.

Temperatursensor:

Die Temperatursensoren wurden im Wasserbad von 7–30 °C kalibriert. Über die vom Logger gemessene und die tatsächliche Temperatur wurde für jeden Logger eine lineare Kalibrationsfunktion erstellt und danach die erhobenen Daten korrigiert.

Aufgrund technischer und logistischer Probleme konnten die verwendeten Geräte teilweise erst nach ihrem Einsatz im Freiland kalibriert werden. Da einige Geräte bei der Freilandarbeit von den Tieren abfielen und verloren gingen oder sich ihre Batterie erschöpfte, konnten nicht alle Logger, von denen Datensätze ausgewertet wurden, kalibriert werden. Für diese Logger wurden die gemittelten Werte aller kalibrierten Geräte verwendet.

Auswertung der Tauchdaten

Die von den Fahrtenschreibern aufgenommenen Tiefendaten wurden mit dem Programm ANDIVE 8.0 (Jensen Software Systems, Laboe, Deutschland) ausgewertet. Damit wurde die maximale Tiefe eines Tauchgangs, seine Gesamtdauer und die Dauer seiner Bodenphase (siehe unten) bestimmt. Ausgewertet wurden nur Tiefenänderungen, die größer als das Meßintervall der Logger waren (0,3 m Mk5, 0,5 m Mk6, siehe oben), damit eine Verfälschung der Daten durch ein Gerät-bedingtes Rauschen in der Datenaufnahme ausgeschlossen werden konnte.

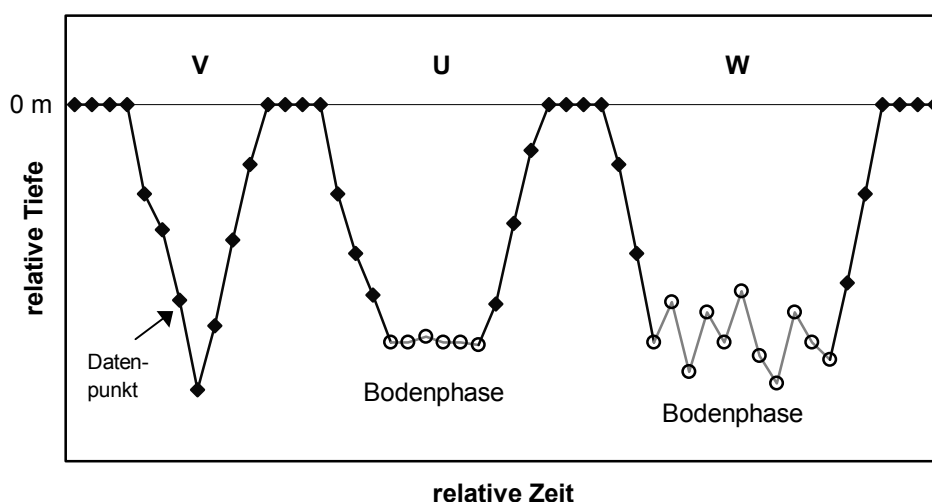


Abb. 5: Schematische Darstellung der verschiedenen Tauchprofile: V-, U-, und W-Tauchgänge. Bodenphase = horizontale Tauchphase des Tieres; die Tiefe entspricht dabei nicht notwendigerweise dem Meeresgrund.

Tauchgänge bis 3 m Tiefe wurden nach Luna-Jorquera und Culik (1999) und Radl und Culik (1999) als Reisetauchgänge gewertet. Tiefere Tauchgänge wurden nach Wilson (1995) in V-Tauchgänge und U- oder W-Tauchgänge eingeteilt (Abb. 5): Bei V-Tauchgängen taucht der Pinguin bis zu einer gewissen Tiefe und taucht dann sofort wieder auf. Bei U-Tauchgängen taucht das Tier bis zu einer gewissen Tiefe und bleibt dann für einige Zeit in dieser Tiefe bevor es wieder auftaucht. Bei einem W-Tauchgang bewegt sich das Tier während dieser sogenannten Bodenphase etwas in der Wassersäule auf und ab. Die Bodenphase bezeichnet die Phase des Tauchgangs, in der der Pinguin sich nur wenig vertikal in der Wassersäule bewegt, die Tiefe entspricht dabei nicht notwendiger Weise der Tiefe des Meeres (vgl. Abb. 5). V-Tauchgänge dienen dem Suchen der Beute, U- und W-Tauchgänge ihrem Erjagen (Wilson 1995). Im folgenden werden die U- und W-Tauchgänge Freßtauchgänge genannt, unabhängig davon, ob tatsächlich Beute gefressen wurde oder nicht, weil sie dem Erjagen der Beute dienen (Wilson 1995). Bei der Beschreibung des Tauchverhaltens beziehen sich die angegebenen Tauchparameter ausschließlich auf die Freßtauchgänge der Tiere. Wenn auch die für diese Studie weniger relevanten Reisetauchgänge genauer untersucht wurden, ist dies extra angegeben.

Als Maß für die physiologische Effizienz eines Tieres beim Tauchen setzen Ydenberg und Clark (1989) die Dauer der Bodenphase eines Tauchgangs ins Verhältnis zu der Gesamtdauer eines Tauchzyklus. Ein Tauchzyklus erstreckt sich vom Beginn des Tauchgangs bis zum Beginn des folgenden Tauchgangs, d.h. er beinhaltet die Dauer des Tauchgangs und die Dauer der dem Tauchgang folgenden Oberflächenphase, die das Tier benötigt, um sich vom vorangegangenen Tauchgang zu erholen und seine Sauerstoffspeicher wieder aufzufüllen. Da Pinguine auch während des Ab- und Auftauchens Beute erjagen und lokalisieren können, müssen auch diese Zeiten mit in die Berechnung der Taucheffizienz eingehen. Deshalb wurden in dieser Studie nicht nur die Dauer der Bodenphase sondern die Gesamttauchdauer ins Verhältnis zur Dauer des Tauchzyklus gesetzt, um die Taucheffizienz der Freß- und Reisetauchgänge zu berechnen. Von daher gilt im folgenden:

$$\text{Taucheffizienz} = \text{Dauer des Tauchgangs} / \text{Dauer des Tauchzyklus}$$

Da die Pinguine zwischen den Tauchgängen ausgedehnte Perioden an der Wasseroberfläche verbringen, teilweise bis zu mehrere Stunden, z.B. nachts, würde die Taucheffizienz des letzten Tauchgangs vor einer solchen Pause stark verfälscht werden. Sie würde nämlich viel zu gering ausfallen. Um diesen Fehler zu vermeiden, mußte ein Maß gefunden werden, bis wann eine Oberflächenphase der Regeneration dient bzw. ab wann sie nicht mehr in Bezug zum vorangegangenen Tauchgang zu sehen ist. Dazu wurden zuerst für jedes Tier eine Häufigkeitsverteilung aller Oberflächenphasen, für Freß- und Reisetauchgänge getrennt, erstellt (Abb. 6). Alle Verteilungen waren einander sehr ähnlich und relativ klar in zwei unterschiedliche Gruppen an Oberflächenzeiten einzuteilen: Sie bestanden aus vielen kurzen Oberflächenphasen und wenigen längeren Phasen, die sich über einen großen Intervallbereich erstreckten. Die Grenze dieser Zweiteilung konnte einfach visuell bestimmt werden (Abb.6). Diese Grenze wurde dann als Maß benutzt, ab wann eine Oberflächenphase nach einem Tauchgang nicht mehr der Regeneration vom vorangegangenen Tauchgang zuzuordnen war. Neben der Berechnung der Taucheffizienz wurde die so bestimmte Dauer der Tauchzyklen in den energetischen Berechnungen zum Ermitteln der Dauer der Jagd- und Reisezeit während eines Beutezuges (vgl. Abschnitt 2.8) verwendet.

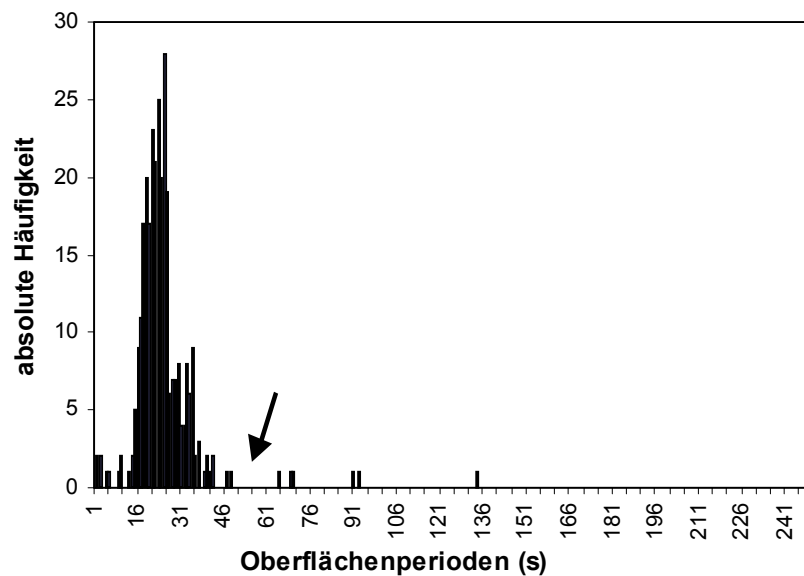


Abb. 6: Visuelle Bestimmung der Dauer der regenerativen Oberflächenzeiten nach einem Tauchgang. Der Pfeil kennzeichnet die Grenze zu nicht mehr zum Tauchzyklus gehörenden Oberflächenperioden (genaue Erläuterung siehe Text).

Als Beutezug gilt im Folgenden die Zeit auf See nach dem Verlassen des Nestes bis zur nächsten Rückkehr zum Nest. Es spielt dabei keine Rolle, ob das Tier dazwischen auf See übernachtet oder sich an Land aufhält.

Wie schon beschrieben, sind Humboldtpinguine wie alle Pinguinarten visuelle Jäger (Williams 1995). Da einige Tiere während eines Beutezuges auch über Nacht auf See bleiben und in den Stunden der Dunkelheit keine oder nur äußerst wenig Tauchaktivität stattfindet (Wilson 1995, Luna-Jorquera und Culik 1999), wurden die helligkeitsabhängigen Tauchparameter dafür korrigiert. Zu ihrer Berechnung wurden statt der gesamten Zeit auf See nur die Helligkeitsphasen (= korrigierte Zeit auf See, ZAS_{kor}) verwendet:

$$\text{ZAS}_{\text{kor}} = \text{Zeit auf See} - \text{Dunkelheitsphasen}$$

Die Dunkelheits- bzw. Helligkeitsperioden wurden aus den Sonnenaufgangs- und -untergangszeiten der jeweiligen Kolonie unter Berücksichtigung der Dämmerungsphasen berechnet. Die durchschnittlichen Dunkelheitsphasen betragen während des Untersuchungszeitraumes in Pan de Azúcar 8,9 h und in Puñihuil 7,6 h, die durchschnittlichen Helligkeitsperioden also 15,1 h bzw. 16,4 h. Die folgenden Parameter wurden dafür korrigiert und auf der Grundlage von ZAS_{kor} berechnet: Tauchaktivität (= Zeit unter Wasser pro Dauer Beutezug), Anzahl Tauchgänge pro Stunde Beutezug, erjagte Beute pro Stunde Beutezug.

2.4 Radiotelemetrie

Sender

Zur Bestimmung der Positionen der Tiere auf See, ihrer Entfernung von der Brutinsel und der zurückgelegten Distanz wurden ‘Minipeilsender’ (MiPs) der Fa Reimesch Kommunikationssysteme (Bergisch Gladbach, Deutschland) verwendet. Sie hatten eine Ausgangsleistung von ca. 10 mW, eine Pulslänge von 12 ms und eine Pulsrate von 0,7 Hz. Die MiPs waren mit zwei Antennen ausgerüstet: Einer Hauptantenne aus gedrehtem Niroschtahl von ca. 290 mm Länge und 2 mm Durchmesser, und einer Gegenpolantenne zur Leistungsverstärkung aus kunststoffummanteltem, elastischem Stahldraht von ca. 140 mm Länge und 0,75 mm Durchmesser. Die Hauptantenne ragte im Winkel von ungefähr 70° nach hinten oben vom Sender (und Tier) weg. Die Gegenpolantenne wurde unter die Fahrtenschreiber-Sender-Kombination gelegt, wenn das Gerät auf dem Pinguin angebracht wurde. Das Ende wurde abisoliert, um durch den Salzwasserkontakt die volle Leistungsverstärkung zu erreichen. Die Sendefrequenzen der Telemetriesender lagen zwischen 149,9 und 150,1 MHz.

Die Sender wurden von mir am Institut für Meereskunde mit Wechselbatteriefach (9V Lithium, Duracell, Lebensdauer ca. 30 Tage) versehen und in Epoxidharz eingegossen. Die fertigen MiPs wogen mit Batterie ca. 30 g und hatten die Abmessungen 21 x 41 x 20 mm (LxBxH). Die eingegossenen Sender wurden mit Patex 2-Komponentenkleber (Henkel KGaA, Düsseldorf, Deutschland) am hinteren Ende der oben beschriebenen Fahrtenschreiber angeklebt und die Geräte so zur Fahrtenschreiber-Telemetriesender-Kombination zusammengefügt (Abb. 3).

Neben den MiPs wurde in der Saison 1997/98 noch ein MOD 225 Radiotelemetriesender der Fa Telonics (Mesa, 85204 Arizona, USA) verwendet. Dieser hatte eine Antenne von 273 mm Länge, die Ausmaße 80 x 32 x 18 (LxBxH), wog 93 g und seine Sendefrequenz lag bei 149,9 MHz. Da er größer und schwerer als die MiPs war, wurde er nicht mit den TDRs kombiniert, sondern nur alleine eingesetzt.

Empfangsanlagen

Zum Empfang der Sendersignale wurden zwei identische Empfangsanlagen benutzt. Eine Anlage bestand aus einer gerichteten Empfangsantenne Ra-NS 5 aus je zwei 6-Elemente-Yagi-Antennen, die auf einem drehbaren, 3m hohen Masten montiert und mit einem ‘Null-Peak-Combiner’ verbunden waren (Telonics, Mesa, 85204 AZ, USA). Über einen ULNPA 150 Vorverstärker (Reimesch Kommunikationssysteme, Bergisch Gladbach, Deutschland) waren die beiden Yagi-Antennen an einen Yeasu FT – 290 R II Empfänger (Yaesu Musen Co. Ltd., Tokio, Japan) angeschlossen.

Die beiden Empfangsstationen wurden in den Untersuchungsgebieten an den höchsten Orten in der Umgebung der Pinguinkolonie aufgestellt. In Pan de Azúcar lagen beide Stationen auf Bergrücken: Die Station ‚Mirador‘ (70° 39′ W, 26° 07′ S) auf 350 m über NN, ca. 4 km nordöstlich der Kolonie, und die Station ‚Cerro Soldado‘ (70° 40′ W, 26° 10′ S) auf 230 m über NN, ca. 3 km südöstlich der Kolonie. Die zwei Stationen waren 6,4 km voneinander entfernt. In Puñihuil wurden die Antennen auf zwei Landzungen aufgebaut. Die Station

‚Guabun‘ (74° 03‘ W, 41° 50‘ S) auf 100 m über NN, ca. 9 km nördlich der Kolonie, und die Station ‚Puñihuil‘ auf 80 m über NN, ca. 2 km südlich der Kolonie. Die Stationen waren 12,1 km voneinander entfernt.

Peilungen

Mit den Empfangsantennen wurden die ausgerüsteten Tiere angepeilt und über eine Kompaßrose die Ausrichtung der Antenne in Grad bestimmt. An den beiden Empfangsstationen wurde die Uhrzeit und der Winkel jeder Peilung notiert. Gepeilt wurde an beiden Studienorten von ca. 1 h vor Sonnenaufgang bis ca. 1 h nach Sonnenuntergang, d.h. 06:00 - 23:00 Uhr (Ortssommerzeit) in Puñihuil, von 06:00 - 22:00 Uhr in Pan de Azúcar.

In der Saison 1997/98 (nur Puñihuil) wurde jedes auf See befindliche Tier zu jeder vollen Stunde gepeilt. Konnte ein Tier zur vollen Stunde nicht erfolgreich von beiden Antennen eingepeilt werden, wurde bis zur halben Stunde versucht, eine Ortung zu bekommen. Dann wurde wieder bis zur vollen Stunde gewartet. In der Saison 1998/99 (Puñihuil und Pan de Azúcar) wurden die Tiere alle 5 oder alle 10 Minuten eingepeilt. Da in Puñihuil in den beiden Brutzeiten 1997/98 und 1998/99 mit unterschiedlichem Zeitplan (jede Stunde – alle 5 oder 10 Minuten) gepeilt wurde, wurden die detaillierteren Datensätze der Saison 1998/99 ein zweites Mal nach der Methode der Saison 1997/98 analysiert, um so den Vergleich zwischen den Saisons zu ermöglichen.

An beiden Studienorten wurden auf den jeweiligen Inseln Peilsender fest installiert. Sie wurden alle 1–2 h von den Antennenstationen eingepeilt. Diese Peilungen wurden benutzt, um das Empfangssystem in sich zu nordern, d.h. um die Missweisung und eventuelle Fehler bei der Antennennordung per Peilkompaß bei der Positionsbestimmung der Pinguine zu berücksichtigen. Dafür wurden die Peilungen der Inselsender mit der tatsächlichen, aus Landkarten und Luftbildern (nur Puñihuil) ermittelten Peilung verglichen und die aufgenommenen Winkel der Tierpositionen entsprechend den festgestellten Abweichungen korrigiert. Um die Richtigkeit der Peilungen zu erhöhen, wurden außerdem alle 1-2 h die Empfangsanlagen mit einem Peilkompaß neu genordet und eventuelle Abweichungen in den aufgenommenen Winkel vor der Auswertung entsprechend korrigiert. Alle Personen, die an den Antennen arbeiteten, wurden, bevor sie Peilungen durchführten, so lange an den Geräten geschult, bis es keine Abweichungen mehr in den Peilungen unterschiedlicher Personen gab. Einen Personen-bedingten systematischen Fehler in der Präzision der Peilung gab es somit nicht.

Auswertung der Peilwinkel

Die aufgenommenen Winkel wurden mit dem Programm FUNKPEIL (Jensen Software Systems, Laboe, Deutschland) ausgewertet und damit die Position der Tiere per Triangulation bestimmt. Für die Analysen wurden nur die Daten vollständig aufgenommener Beutezüge verwendet, d.h. das Tier wurde schon vor oder nur kurz nach dem Verlassen der Insel bis zu seiner Rückkehr gepeilt, so daß seine gesamte Route aufgezeichnet werden konnte. Um die Position der Tiere möglichst genau zu bestimmen, wurden Peilungen, die an beiden Antennen nicht innerhalb von 10 min (1997/98) bzw. 5 min (1998/99) erfolgten, verworfen, ebenso Winkel, die nur mit einer Genauigkeit von mehr als 15° bestimmt werden konnten.

Um Überreichweiten durch systembedingte Fehler der Radiotelemetrie-Triangulations-Methode, z.B. ungenaues Ablesen des Winkels wegen Windeinwirkung auf die Antenne oder Reflexionen der Funkwellen an der Küste, auszuschließen, wurden Positionen verworfen, die vom jeweiligen Tier nur durch eine Überschreitung seiner mittleren Schwimgeschwindigkeit zu erreichen gewesen wären. Bei gepeilten Positionen ist oft nicht von vorneherein festzustellen, welche durch Überreichweiten verursacht wurde. Je weiter sich jedoch die Tiere von der Insel, also auch von den Empfangsantennen, befinden, desto wahrscheinlicher sind mögliche Peilungsungenauigkeiten, da sich das Fehlerpolygon unter anderem mit der Entfernung des Senders von den Empfängern erhöht (Zimmermann und Powell 1995, Culik et al. 1998). Weil die Tiere sich am Anfang und am Ende ihres Beutezuges relativ nahe an den Empfangsantennen befinden, d.h. die Wahrscheinlichkeit einer Überreichweite geringer ist, wurden alle ermittelten Positionen einmal vom Anfang und einmal vom Ende des Beutezugs her auf ihre Erreichbarkeit bei mittlerer Schwimgeschwindigkeit überprüft.

Für jede Position x wurde also überprüft, ob die Position $x+1$ bei der mittleren Schwimgeschwindigkeit des Tieres in der Zeitspanne zwischen den Peilungen von x und $x+1$ zu erreichen gewesen wäre. War dies der Fall wurde für $x+1$ überprüft, ob die Position $x+2$ zu erreichen gewesen wäre, usw. Wenn eine Position $x+1$ nicht von der Position x zu erreichen war, wurde sie dennoch nicht gleich verworfen. Zuerst wurde überprüft, ob sie von der anderen Richtung des Beutezugs, also von der Position $x+2$ (welche aber vorher auf ihre Erreichbarkeit von $x+3$ überprüft wurde) zu erreichen war. Falls dies nicht der Fall war, wurde $x+1$ verworfen. Konnte sie jedoch von $x+2$ erreicht werden, wurde überprüft, ob x von $x+2$ aus erreicht werden hätte können und ob von $x+1$ die Position $x-1$ zu erreichen gewesen wäre, d.h. die Position x hätte verworfen werden müssen. Dann wurde x gegen $x+3$, $x+1$ gegen $x-2$, usw. überprüft. Vor dem Verwerfen einer Position x wurden also erst alle anderen Positionen der Route in Verbindung mit x auf ihre gegenseitige Erreichbarkeit überprüft und zwar sowohl in Richtung des Beutezugs als auch entgegengesetzt. Da es meistens mehrere Möglichkeiten einer ‚erschwimmbaren‘ Route gab, wurde die ausgewählt, bei der am wenigsten Positionen verworfen werden mußten. Gab es mehrere Möglichkeiten mit gleich vielen zu verwerfenden Positionen, so wurde die beibehalten, bei der das Tier die geringste Strecke zurücklegen mußte.

Da dieses Prozedere für alle aufgenommenen Positionen einer Route durchgeführt wurde, konnte nicht die maximale Schwimgeschwindigkeit der Tiere als Kriterium für die Erreichbarkeit verwendet werden. Im Extremfall wäre sonst die gesamte Route vom Tier in Höchstgeschwindigkeit zurückgelegt worden. Weil, über die gesamte Route gesehen, sich das Tier eben mit der mittleren Geschwindigkeit fortbewegt hat und nicht festzustellen war, an welchen Abschnitten davon höhere oder niedrigere Geschwindigkeiten geschwommen wurden, um das gegebenenfalls gegeneinander auszugleichen, wurde die mittlere Schwimgeschwindigkeit als Kriterium verwendet. Für Tiere, die nicht mit einem geschwindigkeitsmessenden Mk6-Logger ausgerüstet waren, wurde als mittlere Schwimgeschwindigkeit die obere Grenze des 95%-Konfidenzintervalls aller der mit dem Mk6-Logger aufgenommenen mittleren Schwimgeschwindigkeiten verwendet.

Über die erhaltenen Positionen der Pinguine auf See wurde mit dem Programm FUNKPEIL die Entfernung der Tiere von der Brutinsel bestimmt.

2.5 Satellitentelemetrie

Hintergrund

In der Saison 1997/98 wurde in Pan de Azúcar auf den Einsatz von Fahrtenschreibern und Radiotelemetrie verzichtet, da aufgrund des starken El Niños mit hoher Pinguinmortalität, hohen Brutaufgaberraten und der zeitweiligen Abwanderung der Tiere gerechnet werden mußte, wie sie während des El Niños 1982/83 an anderen Orten beobachtet wurden (Hays 1986, Valle et al. 1987). Fahrtenschreiber können zum Auslesen der gesammelten Daten jedoch nur von brütenden, und dadurch nestgebundenen Tieren wiedergewonnen werden, und die Radiotelemetrie ist in ihrer Reichweite beschränkt.

Um trotzdem Daten über das Jagdverhalten der Pinguine unter den Bedingungen des El Niños zu erheben, wurden Satellitensender und Satellitenfahrtenschreiber verwendet. Diese Geräte liefern die aufgenommenen Daten über Position und Tauchverhalten der Tiere permanent und weltweit via das ARGOS Satellitensystem per Email an die Wissenschaftler. Das ARGOS System besteht aus mehreren Satelliten auf circumpolaren Umlaufbahnen, die in regelmäßigen Abständen das Untersuchungsgebiet überfliegen. Die Satelliten empfangen die Senderdaten und leiten sie an zentrale Bodenstationen weiter, die sie wiederum den Systemnutzern zukommen lassen. Ein Auslesen der Daten entfällt (Argos User Manual 1996).

Das System bestimmt die Positionen der Sender je nach vorherrschenden Bedingungen (Wolkendecke, Satellitenumlaufbahn, Sendequalität, usw.) mit unterschiedlicher Genauigkeit von bis zu ± 150 m über >1000 m bis ‚unbekannte Präzision‘ (Argos User Manual 1996). In der vorliegenden Arbeit wurden nur Daten mit einer Genauigkeit besser als 1000 m verwendet. Obwohl diese Methode relativ ‚grobe‘ Daten liefert, die teilweise nur qualitativ auszuwerten sind, stellte sie die einzige Möglichkeit dar, unter den beschriebenen Bedingungen überhaupt Daten dieser Art zu erheben.

Geräte

Die verwendeten Satellitenfahrtenschreiber SDR 10 (Wildlife Computers, Redmond, 98052 WA, USA) lieferten neben den Positionen der Tiere auch Informationen zum Tauchverhalten. Die Abmessungen des SDR 10 betragen 125 x 46 x 23 mm (LxBxH), und ihr Gewicht betrug 160 g, was ca. 4,0 % des Gewichts eines Humboldtpinguin ausmacht. Die Antenne aus silikonummanteltem Stahldraht war 200 mm lang und stand im Winkel von 45° nach hinten ab. Der maximale Querschnitt der SDRs von 1058 mm² entspricht ca. 3,9 % des Körperquerschnitts eines Humboldtpinguins (Oehme und Bannasch 1989).

Die Tauchtiefe wurde in 10s-Intervallen aufgezeichnet und die Häufigkeiten der Tauchtiefen in 10m-Klassen von 0 – 60 m abgespeichert. Für den Vergleich mit den Daten der höhergetakteten Fahrtenschreiber (2 bzw. 5 s, siehe oben) wurden von diesen ebenfalls nur Tauchgänge verwendet, die mindestens 10 s dauerten. Neben den Tauchtiefen wurden die Häufigkeiten der Tauchdauern in 1min-Klassen von 0 bis 6 min aufgezeichnet. Für den Vergleich der Tauchtiefen und der Tauchdauern der Satellitenfahrtenschreiber mit denen der regulären Fahrtenschreiber wurden die detaillierteren Fahrtenschreiberdaten ebenfalls in die 10m- bzw. 1min-Klassen eingeteilt.

Die eingesetzten Satellitensender PTT 10 (Telonics, Mesa, 85204 AZ, USA; Batterien und Eingießen durch Sirtrack, Havelock North, Neuseeland) liefern Daten über die Position des Tieres und dessen Gesamtzeit unter Wasser seit der letzten Erfassung per Satellit. Sie hatten die Abmessung 135 x 47 x 19 mm (LxBxH) und wogen 130 g, was ca. 3,3 % des Gewichts eines Humboldtpinguins entspricht. Ihre 160 mm lange Antenne aus kunststoffummanteltem Stahldraht stand im Winkel von ca. 45° nach hinten ab. Ihr maximaler Querschnitt von 806 mm² entspricht ca. 3 % des Körperquerschnitts eines Humboldtpinguins (Oehme und Bannasch 1989).

Beide Gerätetypen waren hydrodynamisch geformt, um den Wasserwiderstand zu minimieren (vgl. Bannasch et al. 1994, Culik et al. 1994a und b, Bannasch 1995), und besaßen einen Salzwasserschalter, so daß unter Wasser keine Batterie zehrenden Uplinkversuche zum Satelliten geschaltet wurden. Darüber hinaus wurden die Sendezeiten der Geräte mit den Perioden mit den meisten Satellitenüberflügen abgestimmt.

2.6 Magentemperaturlogger und Jagderfolg

Hintergrund

Um Festzustellen, wann und wieviel die Pinguine während ihres Beutezugs an Nahrung zu sich nehmen, wurden in der Saison 1998/99 die mit der Sender-Fahrtenschreiber-Kombination versehenen Pinguine zusätzlich noch mit einem Magentemperaturlogger (Abb. 7) ausgerüstet, der die Zeit und die Magentemperatur aufzeichnet.



Abb. 7: Magentemperaturlogger: Oben: Gerät so, wie es im Magen des Pinguins vorliegt; offener Federring; Mitte: Federring in Gelatine verpackt; Unten: offener Logger mit zu erkennender Mikroelektronik. Weitere Details siehe Text.

Das Prinzip dieser Methode beruht auf der Tatsache, daß die poikilothermen Beutetiere kälter als die Magentemperatur des homeothermen Pinguins sind. Wird die kalte Beute gefressen, registriert der Magentemperaturlogger einen Temperaturabfall und den Wiederanstieg durch die langsame Erwärmung der Beute im Magen. Aus der Größe des Integrals aus Temperaturabfall und –wiederanstieg läßt sich die Masse des gefressenen Beutestücks berechnen (vgl. Gremillet und Plös 1994, Wilson et al. 1995b).

Geräte

Die verwendete Mikroelektronik zur Zeit- und Temperaturmessung wurde von Fa Driesen und Kern (Bad Bramstedt, Deutschland) hergestellt (Abb. 7). Die Elektronik (Pillbox Logger DK-Log 120, Temperaturbereich 20-45°C) wurde nach IsoNorm 9001 gefertigt und bedurfte deshalb keiner Kalibration. Die Geräte verfügen über eine Speicherkapazität von 128 kByte und speichern alle 8 s die Temperatur auf 0,1°C genau ab. Die Titangehäuse wurden von den Werkstätten des Instituts für Meereskunde gefertigt. Die Geräte hatten einen Durchmesser von 16 mm und eine Gesamtlänge von 98 mm. Am unteren Ende war ein Federring aus Spezialdraht (Hensel & Partner, Bönningstedt, Deutschland) angebracht, der das Herauswürgen der Geräte und den damit verbundenen Verlust verhindern sollte (Wilson et al. 1998), am oberen Ende wurde ein starker Magnet in das Gehäuse eingeklebt. Das Gesamtgewicht des Loggers betrug mit 6V Lithium-Batterie ca. 32 g.

Zum Verabreichen der Logger wurde dem Pinguin der Schnabel mit der Hand geöffnet, ihm der befeuchtete Logger in den Schlund gesteckt und vorsichtig die Speiseröhre hinuntermassiert. Der Federring war dabei in Gelatine eingehüllt (Abb. 7). Die Gelatinehülle löste sich im Magen auf und der Federring konnte sich auffalten. Zum Entfernen des Gerätes wurde ein Silikonschlauch (11 mm Außendurchmesser) in den Schlund des Tieres eingeführt und bis in Magen geschoben. Am Ende des Schlauches befand sich ein starker Magnet, der an dem Magneten im Logger ‚andockte‘. Dann wurde der Schlauch langsam und unter Zugabe von etwas Wasser in die Speiseröhre (zur Erhöhung der Gleitfähigkeit) mit dem Logger aus dem Tier gezogen. Das Verabreichen und Entfernen des Loggers dauerte jeweils unter 1 Minute.

Auswertung der Temperaturdaten

Mit dem Programm FEEDINT 3 (Jensen Software Systems, Laboe, Deutschland) wurden die Magentemperaturwerte ausgewertet. Es wurde der Zeitpunkt des Fressens und die Größe des Integrals des Temperaturabfalls und -wiederanstiegs bestimmt. Aufgrund einer Inkompatibilität von zur Verfügung stehender Hardware (Logger) und Software (Feedint 3) kam es bei der Berechnung von sehr großen Integralen zu einer Überschätzung der tatsächlichen Integralgröße. Da der dadurch verursachte maximale Fehler aber nur 1 % betrug, wurde er als vernachlässigbar gering angesehen und nicht weiter berücksichtigt.

Die Größe des Integrals ist nicht notwendigerweise gleich der absoluten Masse des gefressenen Beutestücks. Teilweise entspricht sie nur seiner relativen Masse. Darüber hinaus wurden, um den Streß für die Humboldtpinguine so gering wie möglich zu halten, die Tiere, die mit Magenlogger ausgerüstet waren, nicht magengespült, um Mageninhaltsproben (siehe unten) zu erhalten. Deshalb war eine Kalibration der Logger zur Umrechnung der

aufgezeichneten Integrale in die tatsächliche Beutemasse nötig (vgl. Gremillet und Plös 1994, Wilson et al. 1995b). Die Kalibration der Logger wurde, für beide Kolonien getrennt, nach folgender Methode durchgeführt: Zuerst wurde die Verteilung der von den Loggern aufgezeichneten Integrale aufgestellt, die eindeutig nur ein Freßereignis widerspiegelten - Integrale, die von mehreren Beutestücken ‚erzeugt‘ wurden (mehrere kleine Temperaturabfälle innerhalb eines großen Integrals; vgl. Gremillet und Plös 1994, Wilson et al. 1995b) wurden nicht in die Kalibration einbezogen, da die Masse der einzelnen Beuteteile nicht genau zu bestimmen ist. Für die aus den Magenproben (siehe nächster Abschnitt) bestimmten Massen der einzelnen Beutestücke wurde ebenfalls die Verteilung erstellt. Für beide Verteilungen wurde der Median berechnet (beide waren nicht normal-verteilt). Das Verhältnis des Medians der Integrale zum Median der Beutemassen wurde dann als Korrekturfaktor verwendet, um die Masse der Beutestücke aus den Integralgrößen zu berechnen.

Für Pan de Azúcar ergab sich folgende Umrechnung:

$$\text{Beutemasse} = 0,31 * \text{Integralgröße},$$

für Puñihuil:

$$\text{Beutemasse} = 1,0 * \text{Integralgröße}.$$

Die dadurch erhaltenen Beutemassen waren den bei Humboldtpinguinen gefundenen Beutegrößen sehr ähnlich. Der größte von mir in einer Magenprobe eines Humboldtpinguins gefundene Fisch hatte eine Masse von 130 g. Das größte nach der angegebenen Methode berechnete Beutestück hatte eine Masse von 136 g. Dies entspricht der Masse des tatsächlich vorgefundenen Fisch sehr gut und spricht für die Anwendbarkeit dieser Kalibrationsmethode.

Zur Berechnung von Tauchtiefe, Tauchdauer und Bodenphasendauer erfolgreicher Tauchgänge, d.h. Tauchgänge mit Beutefang, wurden nur Tauchgänge analysiert, bei denen eindeutig nur ein Beutestück gefressen wurde (vgl. oben) und dessen Fraß einem einzigen Tauchgang eindeutig zugeordnet werden konnte.

Pinguine stellen oft ihre Verdauungsaktivität während eines Beutezuges für einige Zeit weitestgehend ein (Peters 1997). Während dieser Phasen, die meist am Ende eines Beutezuges auftreten und als Beutefang, der ausschließlich der Kükenversorgung dient, angesehen werden (Peters 1997), können gefressene Beutestücke nicht mehr vom Magentemperaturlogger registriert werden. Für diese Perioden wurde in dieser Arbeit die Fangrate angenommen, die bis zu diesem Zeitpunkt auf dem Beutezug des Tieres festgestellt wurde, und so der Beutefang des gesamten Beutezuges errechnet.

Als Maß für den Jagderfolg pro Beutezug wurde die Jagdeffizienz oder CPUE (Catch Per Unit Effort) bestimmt, d.h. die Beute in Masse oder Energiegehalt pro Aufwandseinheit des Tieres. Es ist nicht festgelegt, welcher Parameter als ‚Aufwand‘ bei einem Beutezug herangezogen werden soll. In dieser Studie dienten die Zeit auf See und die Zeit unter Wasser als Berechnungsgrundlage, da sie den (energetischen) Jagdaufwand eines Pinguins sehr anschaulich widerspiegeln.

2.7 Magenproben und Energiegehalt der Beute

Um Informationen über die Zusammensetzung der Beute der Humboldtpinguine zu bekommen, wurden an Humboldtpinguinen Magenspülungen nach der Methode von Wilson (1984) vorgenommen. Dabei wird dem Pinguin, der Nahrung von See zu seinen Küken zurückbringt, ein elastischer Gummischlauch durch den Schlund bis in den Magen geschoben. Durch den Schlauch wird mit einer Pumpe langsam Meerwasser in den Magen gepumpt. Ist die Nahrung im Magen des Tieres aufgeschwemmt, wird der Schlauch entfernt. Das Tier wird über einen Eimer gehalten und würgt, um das Wasser aus dem Magen zu bekommen, mit dem Wasser ebenfalls die sich im Magen befindliche Beute hervor. Diese Prozedur ist für das Tier vollkommen ungefährlich. Der durch die Magenspülung verursachte Streß wurde durch schnelles und ruhiges Arbeiten zu minimieren versucht. Eine Spülung dauerte ca. 3 min.

Zur Magenspülung wurden Tiere von Hand eingefangen, die sich abends vom Strand in Richtung Kolonie begaben bzw. vor kurzem zu ihrem Nest mit Küken zurückgekehrt waren. Bei allen Tieren wurde vor der Spülung durch Befühlen des Bauches überprüft, ob sich überhaupt Nahrung im Magen befand. War dies nicht der Fall, wurde keine Spülung durchgeführt.

In der Saison 1997/98 wurden nur in der südlichen Kolonie, Puñihuil, Proben genommen. (Im Norden wurde das Brutgeschäft komplett eingestellt und so kehrten kaum Tiere, die von See auf die Insel kamen, vom Strand in die Kolonie zurück. Da Tiere am Strand nicht gefangen werden können, konnten keine Magenproben genommen werden). Pro Tier wurden 2–5 Spülungen durchgeführt, je nach dem, wann das Tier die Nahrung von sich gab. In der Saison 1998/99 wurde bei jedem Tier nur 2 Mal gespült, um die Methode zu Standardisieren und den Streß für die Pinguine zu senken. Das Ziel der Magenproben war nicht, den gesamten Mageninhalt der Tiere zu gewinnen, sondern nur einen Teil davon, um den Mageninhalt qualitativ zu analysieren.

Jedem Tier, dessen Magen gespült wurde, wurden ein paar Federspitzen am Hals zur Markierung abgeschnitten. Dieser Federschnitt war auch von Ferne sichtbar, so daß kein Tier 2 Mal zur Spülung gefangen bzw. mehrfach magengespült wurde.

Der durchschnittliche Energiegehalt der Nahrung in den jeweiligen Kolonien wurde folgendermaßen ermittelt: Getrennt für jede Kolonie und Saison wurde aus den Magenproben zuerst der relative Anteil an Fisch, Tintenfisch und Crustaceen am Naßgewicht der Beute bestimmt. Dabei wurden alle Magenproben einer Kolonie zusammengefaßt und nicht nach den einzelnen Magenproben aufgeschlüsselt. Darauf wurde aus zwei Gründen verzichtet: 1. Die in dieser Studie durchgeführte Methodik der Magenspülung erfaßt den Mageninhalt lediglich qualitativ. Um die durchschnittliche Zusammensetzung der Beute im jeweiligen Seegebiet zu ermitteln, müssten deshalb, selbst bei prozentualer Aufschlüsselung jeder einzelnen Magenprobe, die Prozentanteile jeder einzelnen Probe über alle Proben gemittelt werden. Das Ergebnis wäre das gleiche. 2. Humboldtpinguine jagen in erster Linie opportunistisch (Williams 1995, Wilson et al. 1995a). In Verbindung mit der zufälligen Auswahl der beprobten Pinguine ist damit gewährleistet, daß die Gesamtheit der Magenproben tatsächlich einen repräsentativen Durchschnitt des Beutespektrums in den Seegebieten um die Kolonien wiedergeben. Zwar gehen beim Zusammenfassen der Magenproben zweifelsohne interessante Informationen über die Variabilität im Beutefang der Humboldtpinguine verloren, diese Informationen sind aber für die vorliegende Arbeit nicht

relevant. Hier soll nur die durchschnittliche Beutezusammensetzung in den jeweiligen Seegebieten im Hinblick auf ihren durchschnittlichen Energiegehalt im Zusammenhang mit dem Jagderfolg und dem Jagdaufwand der Pinguine untersucht werden.

Für jede dieser 3 Gruppen (Fisch, Tintenfisch, Crustaceen) wurde dann der durchschnittliche Energiegehalt ermittelt. Für den Fischanteil wurde zuerst der Energiegehalt der vorgefundenen Fischarten per Bombenkalorimetrie bestimmt (Herling 2001). Dieser wurde mit dem jeweils relativen Anteil der Arten am Gesamtnaßgewicht des Fisches der Proben verrechnet. Für Pan de Azúcar betrug 1998/99 der durchschnittliche Energiegehalt des Fischanteils 6,7 kJ/g, in Puñihuil 5,5 kJ/g, die Energiewerte der verschiedenen Fischarten stammen von Herling (2001). Für den Energiewert des Tintenfischanteils und der Crustaceen wurden die Literaturwerte von 3,5 kJ/g bzw. 4,0 kJ/g verwendet (Tasker und Furness 1996).

Um den Energiegehalt der Beute zu erhalten, der von den Pinguinen tatsächlich metabolisch genutzt werden kann, wurde der durchschnittliche Energiewert der Beutegruppen mit dem Assimilationskoeffizienten der jeweiligen Gruppe multipliziert: Für Fisch beträgt dieser 0,773 (Guerra 1992), für Tintenfisch und Crustaceen 0,7 (Tasker und Furness 1996).

2.8 Energetik

Aus den Daten der Fahrtenschreiber über das Jagdverhalten konnten die energetischen Kosten, die die Tiere bei ihren Beutezügen hatten, ermittelt werden. Dazu wurden die Formeln und Angaben aus Luna-Jorquera (1996) und Luna-Jorquera und Culik (2000) verwendet und den in dieser Studie gesammelten Daten angepaßt.

Zuerst wurde der Energieverbrauch auf See (,field metabolic rate', FMR) berechnet. Dieser schlüsselt sich in 3 verschiedene Komponenten auf: Energieverbrauch in Ruhe, beim Jagen und beim Reisen (im folgenden mit ,t' für travelling, engl. reisen, gekennzeichnet).

Der Energieverbrauch auf See in Ruhe RMR_{wasser} (resting metabolic rate, [W/kg]) ergibt sich nach Luna-Jorquera und Culik (2000) aus:

$$RMR_{\text{wasser}} = 5,95 * 0,05 * (T_a - T_b)$$

wobei: T_a = Wassertemperatur an der Meeresoberfläche [°C],

T_b = Körpertemperatur des Tieres beim Ruhen an der Wasseroberfläche [°C],

5,95 = RMR_{wasser} [W/kg] bei 19 °C (Luna-Jorquera 1996).

Die Meeresoberflächentemperatur wurde aus Satellitendaten gewonnen (Beschreibung siehe Abschnitt 2.10). Die durchschnittliche Körpertemperatur des Tieres wurde über die Magentemperaturlogger ermittelt. Dabei wurde die Dauer der Ruhephase (je länger, desto stärker ist potentiell die Abkühlung) und die Tageszeit (mittags ist die Meeresoberflächentemperatur aufgrund der Sonneneinstrahlung höher als nachts, d.h. die Abkühlung ist potentiell geringer) berücksichtigt. Dazu wurden von jedem Tier per Zufall 6–10 unterschiedlich lange, über den gesamten Beutezug verteilte Ruhephasen ausgewählt und davon die Durchschnittstemperatur des Tieres bestimmt. Diese Temperatur wurde dann anteilmäßig je nach Dauer der Ruhephase auf die Gesamtdauer aller ausgewählten

Ruhephasen berechnet. Die Durchschnittstemperatur des Tieres für den gesamten Beutezug errechnete sich dann aus dem Mittelwert der prozentualen Anteile der verschiedenen Ruhephasen.

Die Körpertemperaturen der Humboldtpinguine während der Ruhephasen lag in der Saison 1998/99 in Pan de Azúcar im Durchschnitt bei 38,8 °C (SD ± 0,2, n = 6), in Puñihuil bei 38,9 °C (SD ± 0,2, n = 6). Für die Tiere von Puñihuil der Saison 1997/98, als noch keine Magentemperaturlogger zur Verfügung standen, wurde als Körpertemperatur die mittlere Temperatur der Tiere der darauffolgenden Saison verwendet.

Während der Phasen an der Wasseroberfläche ruht das Tier nicht ausschließlich. Es widmet sich in jedem Fall auch der Gefiederpflege (Steinfurth 2001). In welchen Maße das geschieht, ist für den Humboldtpinguin nicht bekannt, ebenso wenig wie die energetischen Kosten der möglichen Verhaltensweisen. Aus diesem Grund wird im folgenden für alle Oberflächenzeiten, die nicht zu den Tauchzyklen (siehe oben) gehören, der Ruheumsatz angenommen. Dies führt zu einer leichten Unterschätzung des Gesamtenergieumsatzes. Diese dürfte jedoch vernachlässigbar klein ausfallen, weil zum einen die nicht feststellbaren Verhaltensweisen an der Meeresoberfläche, wie z.B. Putzen, bedeutend geringere energetische Kosten verursachen dürften als das sehr energieverbrauchende Reisen und Jagen, und zum anderen die ‚Ruhe‘-Oberflächenzeiten im Vergleich zu den Zeiten von Reisen und Tauchen gering sind (Steinfurth 2001).

Der Energieverbrauch beim Jagen P_j [W/kg] ergibt sich nach Luna-Jorquera und Culik (2000) aus:

$$P_j = 3,541 * v_j^3 - 6,382 * v_j^2 + 5,841 * v_j + RMR_{\text{wasser}}$$

wobei: v_j = durchschnittliche Schwimmggeschwindigkeit des Tieres beim Jagen [m/s].

Der Energieverbrauch beim Reisen P_t [W/kg] ist nach Luna-Jorquera und Culik (2000):

$$P_t = 2,954 * v_t^3 - 6,354 * v_t^2 + 5,818 * v_t + RMR_{\text{wasser}}$$

wobei: v_t = durchschnittliche Schwimmggeschwindigkeit des Tieres beim Reisen [m/s].

Der Gesamtenergieumsatz ergibt sich somit nach Luna-Jorquera und Culik (2000) aus:

$$FMR = RMR_{\text{wasser}} * t_r + P_j * t_j + P_t * t_t$$

wobei: t_r , = Ruhezeit [s],

t_j = Jagdzeit [s],

t_t = Reisezeit [s].

Bei t_j und t_t wurden, wie bei der Ermittlung der Taucheffizienz (vgl. Abschnitt 2.3), nach Luna-Jorquera (1996) die Dauern der gesamten Tauchzyklen in den energetischen Berechnungen verwendet.

Der Gesamtenergieumsatz FMR [J/kg] kann in den Gesamtenergieverbrauch E [kJ] umgerechnet werden über (Luna-Jorquera und Culik 2000):

$$E = \text{FMR} * M * 0,001$$

wobei: M = Körpermasse des jeweiligen Tieres [kg]

Der Energieverbrauch E wird im folgenden als Jagdaufwand bezeichnet.

Aus den Daten der Magentemperaturlogger über die erjagte Beutemasse, den Daten des durchschnittlichen Energiegehalts der Beute, und dem Assimilationskoeffizienten kann der von den Pinguinen nutzbare Energiegehalt der erbeuteten Nahrung, der Jagderfolg, ermittelt werden. Aus dem Verhältnis von Jagderfolg zu Jagdaufwand errechnet sich die Jagdeffizienz pro Beutezug (vgl. Weathers und Sullivan 1991):

$$\text{Jagdeffizienz pro Beutezug} = \text{Jagderfolg [kJ]} / \text{Jagdaufwand [kJ]}$$

Sie ist ein Maß dafür, wie energetisch erfolgreich der Pinguin den Beutezug abgeschlossen hat. Ist sie kleiner 1, war die Energienettobilanz des Tieres negativ, d.h. es hat mehr Energie investiert, um Beute zu erjagen, als es letztendlich erjagt hat. Ist die Jagdeffizienz größer 1, hat das Tier mehr Energie ‚erjagt‘ als es für deren Jagd ‚ausgegeben‘ hat.

2.9 Kükenwachstum und Reproduktionserfolg

Neben der Ernährungsökologie wurde die Produktivität der Humboldtpinguine in dieser Studie untersucht.

In Abständen von 8 - 11 Tagen wurden in den Kolonien die gefundenen aktiven Nester (mindestens 1 bebrütetes Ei) besucht und auf ihren Inhalt untersucht. Von den vorgefundenen Eiern wurde Länge und Durchmesser an der dicksten Stelle mit der Schieblehre auf 0,01 mm genau gemessen. Aus diesen Maßen wurde der Ei-Volumen-Index nach Becker und Erdelen (1986) errechnet. Die Küken wurden mit Federwaagen gewogen und ihr Gewicht auf 2 g bei kleinen Küken und auf 5 g bei größeren Küken bestimmt. Zudem wurde bei den Küken mit einer Schieblehre die Schnabellänge von Schnabelspitze bis Ansatz des Oberkieferschnabels auf 0,01 mm bestimmt. Waren zwei Eier oder Küken im Nest, wurden für die nachfolgenden Analysen ihre Meßwerte gemittelt. Des weiteren wurde bei allen Küken Gefieder- bzw. Mauserstadium aufgenommen.

Befanden sich zwei Küken im Nest, wurde eines davon mit einem Punkt weißer Farbe auf dem Rücken markiert, um die Tiere unterscheiden zu können. Lagen mehrere Nester nahe beieinander, wurden die Küken dieser Nester so markiert, daß sie eindeutig zu identifizieren waren. Wenn der Rücken der Küken schon ins Juvenilgefieder gemausert war, wurden ihnen, um das Gefieder nicht zu verschmutzen, einseitig oder auf beiden Seiten dünne Streifen farbiges Tesa Gewebepband (siehe oben), dessen Klebeseite abgedeckt worden war, als Flügelring locker um den Flügelansatz gelegt. Diese Markierung fiel dem Tier nach spätestens 3 Wochen von alleine ab.

Aus den gewonnenen Daten wurde der Inkubationserfolg (Anzahl geschlüpfter Küken pro Anzahl gelegter Eier), der Aufzuchtserfolg (Anzahl ‚flügger‘ Küken pro Anzahl geschlüpfter Küken) und der Gesamtproduktionserfolg (Anzahl ‚flügger‘ Küken pro Anzahl aktiver Nester) berechnet. Da die Nestkontrollen nur alle 8–11 Tage durchgeführt wurden, um die Tiere in ihrem Brutgeschäft nicht zu häufig zu stören, war es nicht möglich, das genaue Schicksal einzelner Eier oder Küken, bzw. den Schlupfzeitpunkt der Küken, zu bestimmen. Weil Gelege mit 2 Eiern beim Humboldtpinguin die Regel sind (Williams 1995, Zavalaga und Paredes 1997), wurde für die Berechnung des Reproduktionserfolgs über die jeweilige Sommerbrutperiode pro Nest immer von 2 gelegten Eiern ausgegangen, auch wenn nur das Schicksal von einem Ei in einem Nest festgehalten werden konnte.

Ein Küken galt als gestorben, wenn es bei zwei aufeinanderfolgenden Kontrollen nicht im Nest oder im Umkreis von 10 m um dieses Nest gefunden werden konnte. Wurde ein Küken außerhalb des Nestes gefunden, wurde bei folgenden Kontrollen der Suchumkreis auch um den neuen Fundort gelegt. Ein Küken hatte das Nest als ‚flügge‘ verlassen, wenn es bei der vorigen Kontrolle schon mindestens halb ins Juvenilgefieder gemausert hatte.

In Puñihuil begannen 1998/99 die Tiere früher zu brüten als im Jahr zuvor. Beim Beginn der Arbeit in der Kolonie waren in den meisten Nestern die Küken schon geschlüpft. Deshalb konnte der Aufzuchtserfolg nicht mehr direkt bestimmt werden. Stattdessen wurde er aus dem Aufzuchtserfolg und dem Reproduktionserfolg der Gesamtkolonie in Verbindung mit den Daten aus dem Vorjahr extrapoliert.

Da bei den meisten Küken der Schlupftag und damit das genaue Alter unbekannt war, konnten keine altersabhängigen Wachstumskurven erstellt werden. Zum quantitativen Vergleich der Wachstumsraten von Körpermasse und Schnabellänge wurde deshalb, für beide Parameter getrennt, folgendermaßen vorgegangen: Aus allen mindestens 2 Mal vermessenen Nestern der zu vergleichenden Kolonien bzw. Saisons wurde ein Meßwert zufällig bestimmt. Zu diesem Meßwert 1 wurde aus der Vergleichskolonie/-brutzeit ein Meßwert 1b gesucht, der möglichst genau dem Wert von 1 entsprach, jedoch nicht mehr als 50 g bzw. 0,04 cm vom Wert 1 abwich, was ungefähr der Gewichts- bzw. Längenzunahme eines Tages entspricht. Diese Zuordnung geschah getrennt für Nester mit einem und mit zwei Küken. Kamen mehrere Meßwerte als b-Wert in Frage, wurde einer davon zufällig ausgewählt.

Für die Meßwerte 1 und 1b wurde dann die Wachstumsrate pro Tag bis zur der folgenden Vermessung berechnet, d.h. die Zeiträume, über die die Raten berechnet wurden, entsprachen sich bei beiden Nestern in etwa. Handelte es sich bei einer oder beiden der Wachstumsraten um Werte aus der Mauserzeit der Küken, wenn die Küken von den Adulttieren nur noch sehr unregelmäßig oder überhaupt nicht mehr gefüttert werden (eigene Beobachtung), wurden diese Meßwerte verworfen und neue Werte zur Zuordnung gesucht. War dies nicht der Fall gingen die Wachstumsraten der Küken der Meßwerte 1 und 1b in die statistische Analyse ein. Die einander zugeordneten Nester wurden beide vom weiteren Prozedere ausgeschlossen, um eine Pseudoreplikation der Daten zu vermeiden. Dann wurde der nächste Meßwert, 2, zufällig ausgesucht und dazu in der Vergleichskolonie/-brutzeit ein entsprechender Meßwert 2b. Dieses Prozedere wurde so lange wiederholt bis keine Meßwerte mehr einander zugeordnet werden konnten.

Reproduktionserfolg und Störungen durch die Studie

Um den Einfluß der Untersuchungen auf den Reproduktionserfolg der Tiere zu überprüfen, wurden in Pan de Azúcar Anfang der Brutsaison 1998/99 zufällig Nester bestimmt und einer Kontroll- und einer Testgruppe zugeordnet. Die Kontrollgruppe bestand aus 11 Nestern, die Testgruppe aus 10. In allen Nestern wurden 2 Küken bebrütet. Bei den Kontrollnestern wurden weder die Adulttiere ausgerüstet noch die Küken gewogen. Im Rahmen der regelmäßigen Nestkontrollen wurde lediglich aus größtmöglicher Distanz bestimmt, ob und wie viele Küken und Adulttiere sich im Nest befanden. Zudem wurde während des Arbeitens in der Kolonie vermieden, in die Nähe der Kontrollnester zu kommen. Die Nester der Testgruppe wurden in die reguläre Untersuchung miteinbezogen, d.h. die Küken wurden gewogen und die Adulttiere teilweise mit Geräten ausgerüstet. Es mußte darauf verzichtet werden, eine ausschließliche Testgruppe für Nester von ausgerüsteten Tieren einzuteilen, da aufgrund der hohen Nestaufgaberrate (siehe Ergebnisse) nicht genügend Nester für 3 Gruppen zu Verfügung standen, um eine aussagekräftige statistische Auswertung zu gewährleisten. Wegen der zu geringen Nestanzahl in Puñihuil konnte der Versuch nur in Pan de Azúcar durchgeführt werden.

2.10 Ozeanographische Parameter

Die Informationen über ozeanographische Parameter wurden aus verschiedenen Quellen zusammengestellt.

Chlorophyll a Konzentration

Die Daten über die Chlorophyll a Konzentration in der Wassersäule wurden vom SeaWiFS-Satelliten aufgenommen und in Zusammenarbeit mit Dr. Thomas Martin aus der Abteilung Marine Meteorologie des Instituts für Meereskunde, Kiel, über das Earth Observing System Data and Information System (EOSDIS) bezogen und weiter analysiert. Da die Datenlage aufgrund von Wolkenbedeckung in beiden Kolonien zu den gleichen Zeiten nicht gleich gut war und weil die Auflösung der Werte noch nicht sehr hoch ist, wurden um vergleichbare quantitative Werte zu erhalten, Monatsmittel über ein Gebiet von einer Quadratseemeile seewärts von jeder Brutinsel berechnet. Der SeaWiFS-Satellit arbeitet erst seit September 1997. Wegen des sehr kurzen Zeitraums, über den Daten zur Verfügung stehen, wurden noch keine Anomalien der Chlorophyll a Konzentration berechnet, weil sie nicht besonders aussagekräftig wären.

Die Konzentration an Chlorophyll a in der Wassersäule ist eng mit der marinen Primärproduktivität verknüpft (Ryther 1969). Zwar stellt sie kein direktes, quantitatives Maß für das Fischvorkommen in einem Meeresgebiet dar, weil zu komplexe trophische Verkettungen zwischen Phytoplankton und Topprädatoren bestehen, sie gibt aber zumindest qualitative Hinweise auf das Nahrungsvorkommen für Topprädatoren (vgl. Culik et al. 2000).

Meeresoberflächentemperatur und ihre Anomalie

Die Meeresoberflächentemperaturen wurden vom International Research Institute for Climate Prediction über das Internet bezogen und ebenfalls in Zusammenarbeit mit Dr. Thomas Martin analysiert. Ebenso wie bei der Chlorophyll a Konzentration wurden auch bei der Meeresoberflächentemperatur für jede Studienkolonie für ein Gebiet von einer Quadratseemeile Monatsmittelwerte berechnet.

Für die Bestimmung der Meeresoberflächentemperaturanomalie konnte auf keine Rohdaten zugegriffen werden. Es war deshalb nicht möglich, die Anomalien für die Untersuchungsgebiete in der gleichen Art und Weise zu bestimmen, wie es für die Chlorophyll a Konzentration und die Meeresoberflächentemperatur gemacht werden konnte. Die im Folgenden angegebenen Anomaliewerte wurden dann visuell aus allgemein zugänglichen Tages- und Monatsanomaliegraphiken im Internet ermittelt (psbgi1.nesdis.noaa.gov:8080/PSB/EPS/SST/climo.html). Die aufgeführten Angaben sind somit nur Circa-Werte.

Meerestemperatur

Die Meerestemperatur wurde über die Temperatursensoren der Fahrtenschreiber auf den Pinguinen ermittelt. Um den Einfluß der Oberflächenerwärmung durch Sonneneinstrahlung zu verringern, wurden nur Messwerte von über 5 m Wassertiefe verwendet. Die im Text angegebenen Temperaturen wurden aus den Mittelwerten der Temperaturmessungen der einzelnen Tiere aus allen Wassertiefen > 5 m gemittelt.

Fischanlandungen

Die Angaben zum Fischvorkommen wurden den Fischereistatistiken der chilenischen Fischereibehörde SERNAP für die entsprechenden Seegebiete entnommen. Diese jährlichen Statistiken enthalten unter anderem Informationen über die Anlandungen aller kommerziell genutzten Tierarten pro Monat und Gebiet. SERNAP veröffentlicht allerdings nicht den Fangaufwand der Fischereiflotte. Damit könnte man die Effizienz (CPUE) der Fischerei berechnen und würde eine sehr genaue Angabe über die Fischvorkommen erhalten. Andere detaillierte Daten zur Fischerei konnten jedoch nicht gefunden werden. Aus diesem Grund mußte auf die kleinskalige geographische, zeitliche und arten-spezifische Aufschlüsselung der Beuteverteilung größtenteils verzichtet werden. Dennoch geben die veröffentlichten Fischanlandungsdaten aussagekräftige allgemeine Informationen über die Fischverfügbarkeit, da der Fangaufwand der chilenischen Flotte aufgrund ihres bedeutenden Wirtschaftsfaktors permanent hoch ist (vgl. Trillmich und Ono 1991 für die peruanische Fischerei).

Es ist wichtig zu beachten, daß keiner der untersuchten ozeanographischen Parameter quantitative Rückschlüsse auf die Beuteverfügbarkeit für die Humboldtpinguine ermöglicht. Alle sind für sich nur qualitative Hinweise darauf. Sie ergeben jedoch in ihrer Gesamtheit und durch ihre Verhältnisse in den Vergleichen zwischen den Kolonien und Jahren ein aussagekräftiges Bild über die Nahrungssituation für die Pinguine.

2.11 Datenanalyse

Die statistische Auswertung der Ergebnisse erfolgte nach den Methoden von Sokal und Rohlf (1981), Lamprecht (1992), Zöfel (1992), Fowler et al. (1998), und Zar (1999), und wurde mit den Programmen SYSTAT 6.0, SPSS 10.0 und EPISTAT durchgeführt.

Vor der Anwendung statistischer Tests wurden die Daten auf Normalität geprüft: Für Stichprobengrößen >50 per Kolmogorov-Smirnov-Ein-Stichprobentest mit Signifikanzkorrektur nach Lilliefors, für Stichproben $[50$ nach Shapiro-Wilk. Ob die Daten der einzelnen Tiere gepoolt werden durften, wurde mit dem Kruskal-Wallis-Test (nicht-parametrisch, da die Daten der Tiere nicht alle normalverteilt waren) überprüft. Da sie nicht gepoolt werden durften, wurde für jeden Parameter eines Tieres der Mittelwert bzw. Median bestimmt und in der weiteren Analyse verwendet. Diese so erhaltenen Daten wurden ebenfalls auf Normalität getestet, und entsprechend ihrer Verteilung wurden parametrische Tests (Students' T-Test und T-Test für gepaarte Stichproben; mit vorangegangener Überprüfung der Varianzhomogenität nach Levene und gegebenenfalls T-Korrektur) oder nicht-parametrische Tests (Mann-Whitney-U-Test, Chi²-Test, Fisher Test) benutzt. Die jeweils verwendeten statistischen Tests sind im Ergebnisteil angegeben. Alle Tests sind zweiseitig, die Signifikanzgrenze beträgt 0,05.

Im Folgenden wird bei normalverteilten Daten der Mittelwert und die Standardabweichung angegeben, in Abbildungen ebenso. Bei nicht-normalverteilten Daten wird der Median mit kleinstem und größtem Wert angeführt und zur graphischen Darstellung der Boxplot verwendet. Er zeigt den Median, die 25% und 75% Interquartile als Kasten um den Median, und den kleinsten und den größten gemessenen Wert als Abweichungsintervalle oder Ausreißerpunkte. Da die meisten Parameter normalverteilt waren, wird zur besseren Vergleichbarkeit bei den nicht-normalverteilten Daten zusätzlich der Mittelwert mit der Standardabweichung angegeben.

Um die Vergleichbarkeit der aufgenommenen Parameter zwischen den Kolonien und den Brutperioden sicherzustellen, wurde vor den Vergleichen überprüft, ob sich die Adulttiere, deren Daten verglichen wurden, signifikant voneinander unterscheiden und ob untersuchte Parameter mit der Größe der Tiere korrelieren (nach Pearson oder Spearman). Des weiteren wurde überprüft, ob die Kükengröße (Gewicht und Schnabellänge) der untersuchten Nester mit den analysierten Parametern des Jagdverhaltens korreliert. Weder bei den Adulttieren noch bei den Küken konnten signifikante Abhängigkeiten festgestellt werden, so daß alle Daten ohne Korrektur für Adult- oder Kükengrößen für die Vergleiche verwendet werden konnten.

Tabelle 1: Übersicht über die Stichprobenzahlen aller eingesetzten Geräte und durchgeführten Untersuchungen in beiden Kolonien während der Sommerbrutzeiten 1997/98 und 1998/99.

	1997-1998		1998-1999	
	<u>Pan de Azúcar</u>	<u>Puñihuil</u>	<u>Pan de Azúcar</u>	<u>Puñihuil</u>
Fahrtenschreiber		10 (5743 Tauchgänge)	6 (6183 Tauchgänge)	9 (6419 Tauchgänge)
Radiotelemetrie		12 (625 Positionen)	6 (457 Positionen)	8 (431 Positionen)
Satellitensender	3 (345 Positionen, inkl. SDRs)			
Satellitenfahrten- schreiber (SDR)	2 (14658 bzw. 14108 Tauchgänge s. Text)			
Magentemperatur- logger			6	6
Magenproben		10	7	8
Eigrößen	24	12	24	5
Kontrollierte Nester		31	147	22
Kükenwachstum- Masse		8	12	12
Kükenwachstum- Schnabel		8	15	15

3 Ergebnisse

Im folgenden werden die Daten aus den vier verschiedenen Saison-Kolonie-Kombinationen (Pan de Azúcar und Puñihuil, Saison 1997/98 und 1998/99) miteinander verglichen. Da jede Kombination in 2 Vergleichen verwendet wird, zum einen zwischen den Brutzeiten, zum anderen zwischen den Untersuchungsgebieten, müssen die jeweiligen Daten auch zwei Mal angeführt werden. Da allerdings nicht in jeder Saison das gleiche Untersuchungsprogramm durchgeführt werden konnte und teilweise unterschiedliche Methoden verwendet wurden, werden jeweils nur die für den Vergleich relevanten Daten in der zum Vergleich nötigen Form angegeben. Die anderen Teile der Daten wurden nicht weggelassen, um Ergebnisse zu beeinflussen, sondern ausschließlich um die Vergleichbarkeit der Daten zu garantieren und eine Redundanz weitestgehend zu vermeiden.

3.1 Vergleiche zwischen den Jahren

3.1.1 Pan de Azúcar – 1997/98 vs. 1998/99

Jagdverhalten

Am 1. und 2.12.1997 wurden 3 Humboldtpinguine mit Satellitensendern und 2 Tiere mit Satellitenfahrtschreiber ausgerüstet. Alle Tiere bebrüteten zwei Eier. In diesem Abschnitt sollen nur die für diese Arbeit relevanten Daten aufgeführt werden, weitergehende Ergebnisse sind Culik, Hennicke und Martin (2000) zu entnehmen.

Die Satellitengeräte hielten zwischen 26 und 72 Tagen auf den Tieren und lieferten über insgesamt 236 Tage Daten über Position und Zeit unter Wasser (Satellitensender) bzw. Position, Tauchtiefe und Tauchdauer (Satellitenfahrtschreiber). Für die 5 Tiere wurden insgesamt 345 Positionen mit einer Genauigkeit von mindestens 1000 m bestimmt.

Insgesamt wurden von den beiden mit Satellitenfahrtschreibern ausgerüsteten Tieren die Tiefendaten von 4807 bzw. 9301 Tauchgängen bei einer Tragzeit der Geräte von 28 bzw. 37 Tagen aufgezeichnet. Von insgesamt 4982 bzw. 9676 Tauchgängen konnte die Dauer aufgenommen werden. Die Differenz zu der Datenmenge der Tauchtiefen ist durch den Datenübertragungsmodus der Satellitenfahrtschreiber bedingt.

In der Brutsaison 1998/99 wurden in Pan de Azúcar 9 brütende Humboldtpinguine im Zeitraum vom 17.10. bis 23.11.1998 mit Geräten (herkömmliche Fahrtschreiber, Radiotelemetriesender, Magentemperaturlogger) ausgerüstet. Von 6 Tieren konnten die Fahrtschreiber wiedergewonnen und die 6 Beutezüge ausgewertet werden. Insgesamt 6183 Tauchgänge wurden analysiert, davon 1486 Reisetrauchgänge bis zu 3 m, und 4697 Freitauchgänge mit mehr als 3 m Tauchtiefe. Wie im Methodenteil beschrieben, wurden für den Vergleich die hochaufgelösten Daten der Fahrtschreiber aus dieser Saison an die ‚groberen‘ Datenklassen der Satellitenfahrtschreiber aus der vorigen Brutzeit angepaßt.

Schon kurz nachdem die Tiere der Sommerbrutperiode 1997/98 mit den Satellitensendern ausgerüstet worden waren, entfernten sie sich zeitweise sehr weit und für sehr lange von der Insel (Abb. 8). Während des gesamten Beobachtungszeitraums betrug die maximale Entfernung zur Brutinsel im Median 174,3 km (23,2 – 895,2 km, $n = 5$, Mindestentfernung, da zum Teil Senderverlust vor Rückkehr zur Insel). Die zwei Tiere, die die Sender am längsten trugen, schwammen in Richtung Süden. Das eine Tier kehrte nach 34 Tagen und nach Erreichen einer maximalen Entfernung von 461 km nach Pan de Azúcar zurück. Vom zweiten Tier wurde die Spur nach 72 Tagen verloren. Zu diesem Zeitpunkt befand es sich 895 km entfernt von der Insel Pan de Azúcar. Bei diesem Verhalten ist weder eine Ablösung des inkubierenden Partners auf dem Nest noch eine ausreichende Versorgung von Küken möglich.

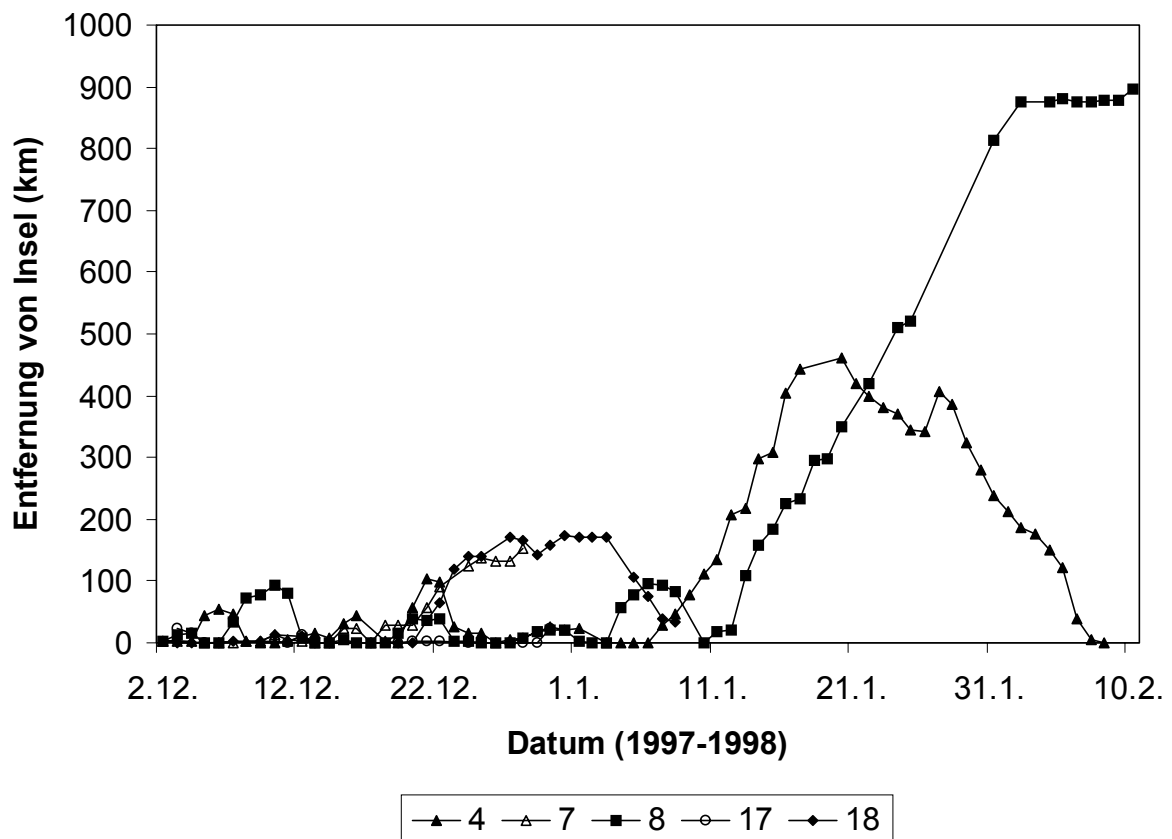


Abb. 8: Entfernungen der Humboldtpinguine von der Insel Pan de Azúcar während des El Niños 1997/98.

Da die mit Satellitensendern ausgerüsteten Tiere keine Küken mehr zu versorgen hatten, sind die in dieser Saison gesammelten Daten zum Jagdverhalten nur bedingt zum Vergleich mit denen der Küken versorgenden Tiere aus der Saison 1998/99 geeignet. Parameter wie Distanz von der Insel oder Anwesenheit auf der Insel sind aus diesem Grund nicht vergleichbar. Die Daten über Tauchdauer und Tauchtiefe können wegen der zu kleinen Stichprobengrößen in beiden Kolonien nicht statistisch gegeneinander getestet werden (Zöfel 1992, Fowler et al. 1998). Der Vergleich dieser Parameter kann deswegen nur qualitativ durchgeführt werden.

Die *maximal* erreichte Tauchtiefe der zwei mit Satellitenfahrtschreiber ausgerüsteten Tiere in Pan de Azúcar betrug 54 m bzw. 40 m. Der Mittelwert von 47 m lag im 95% Konfidenzintervall der Mittelwerte der *maximalen* Tauchtiefen der Saison 1998/99 mit 30,7 – 47,8 m ($n = 6$). In der Saison 1997/98 sind die meisten Tauchgänge (62,0 %) der 2 ausgerüsteten Tiere flacher als 10 m, 28,1 % liegen zwischen 10 und 20 m, 8,8 % zwischen 20 und 30 m, und 1 % sind tiefer als 20 m. Im folgenden Jahr sind nur 29,9 % aller Tauchgänge unter 10 m. Die meisten Tauchgänge (48,0 %) liegen zwischen 10 und 20 m, 19,7 % zwischen 20 und 30 m, und 2,4 % sind tiefer als 30 m (Abb. 9).

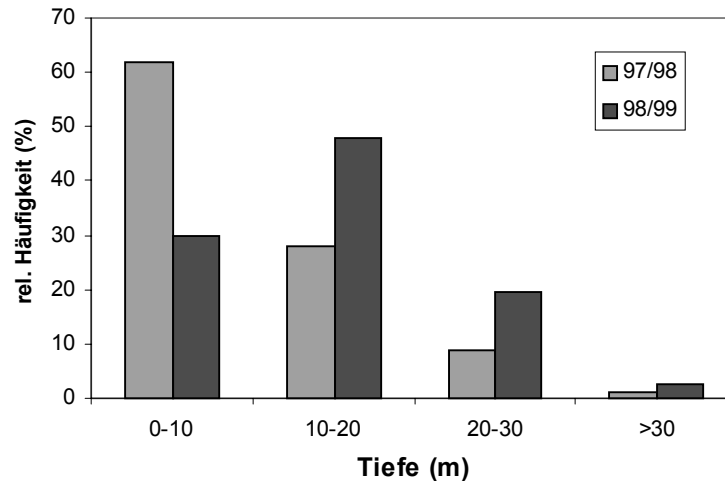


Abb. 9: Vergleich der Tauchtiefen in Pan de Azúcar zwischen 1997/98 und 1998/99 (1997/98: 2 Tiere, 14108 Tauchgänge; 1998/99: 6 Tiere, 6183 Tauchgänge).

Die Tauchdauern liegen in der Saison 1997/98 mit 77,7 % zum größten Teil unter 1 min. 21,5 % der Tauchgänge dauern zwischen 1 und 2 min, nur 0,8 % sind länger als 2 min. In der Saison 1998/99 ist die Mehrheit der Tauchgänge (57,5 %) kürzer als 1 min. 42,5 % liegen zwischen 1 und 2 min, kein Tauchgang ist länger als 2 min (Abb. 10).

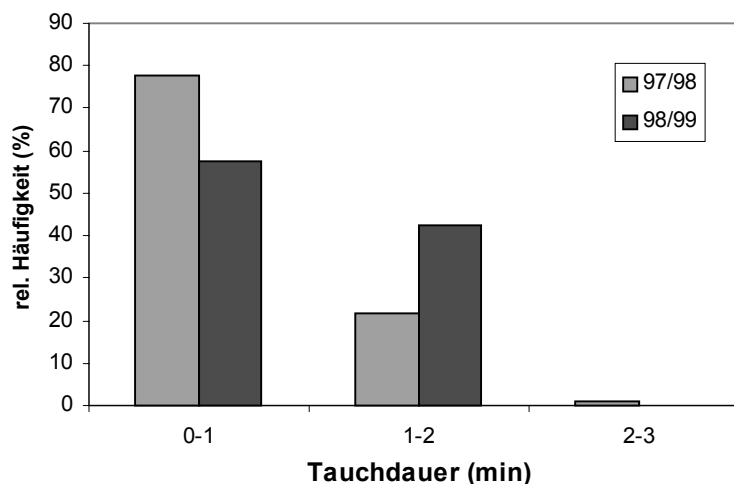


Abb. 10: Vergleich der Tauchdauern in Pan de Azúcar zwischen 1997/98 und 1998/99 (1997/98: 2 Tiere, 14658 Tauchgänge; 1998/99: 6 Tiere, 6183 Tauchgänge).

Beute

Hierzu können keine Angaben gemacht werden, da in Pan de Azúcar in der Saison 1997/98 alle Tiere im Untersuchungszeitraum das Brutgeschäft aufgaben. Es war somit nicht möglich, Magenproben für einen Kolonievergleich zu nehmen, weil nur Küken versorgende Tiere auf ihrem Weg vom Strand zum Nest oder direkt am Nest eingefangen werden können.

Reproduktion

Anfang Dezember 1997, zu Beginn der Untersuchungen in der Brutsaison 1997/98, gab es in Pan de Azúcar nur Nester mit inkubierenden Adulttieren oder mit großen, fast schon durchgemauserten Küken, bei denen die Adulttiere nur in wenigen Fällen am Nest anwesend waren. Da das Alter großer Humboldtpinguinküken nicht mit ausreichender Genauigkeit bestimmt werden kann, wurde auf eine systematische Vermessung dieser Küken verzichtet, und es wurden nur die vorgefundenen Eier vermessen. Insgesamt wurden 38 Eier aus 24 Nestern mit inkubierenden Adulttieren vermessen. Die mit den Satellitengeräten ausgerüsteten Tiere, wie auch sonst alle anderen im Dezember brütenden Pinguine in Pan de Azúcar, gaben das Brüten im Laufe der Saison auf (CONAF persönliche Mitteilung). Schlüpf- und Aufzuchtserfolg oder Wachstumsraten konnten dadurch nicht ermittelt werden.

In der Saison 1998/99 wurden insgesamt 147 aktive Nester gefunden und ihr Bruterfolg durch regelmäßige Kontrollen aufgezeichnet. In 94 (63,9 %) Nestern wurden Eier bebrütet, von denen 38 aus 24 Nestern vermessen wurden. In 53 (36,1 %) Nestern waren schon Küken geschlüpft. Aus 30 Nestern konnten insgesamt 54 Eier über den gesamten Untersuchungszeitraum regelmäßig kontrolliert werden.

Eigrößen

Die Eier der Saison 1997/98 hatten einen mittleren Volumenindex von $218,8 \text{ mm}^3$ (SD $\pm 19,4$, $n = 24$). 1998/99 betrug der Volumenindex im Mittelwert $210,5 \text{ mm}^3$ (SD $\pm 17,6$, $n = 24$).

Der Ei-Volumenindex unterschied sich zwischen den beiden untersuchten Saisons nicht signifikant voneinander.

Wachstumsraten und Reproduktionserfolg

Da in der Saison 1997/98 alle Tiere, die im Dezember brüteten, die Reproduktion einstellten, war der Reproduktionserfolg dieser Tiere folglich 0. Schlüpf- und Aufzuchtserfolg oder Wachstumsraten konnten nicht ermittelt werden.

1998/99 schlüpften aus den 54 Eiern, die kontrolliert wurden, insgesamt 25 Küken in 16 Nestern. Dies bedeutet einen Inkubationserfolg von 0,46 geschlüpften Küken pro gelegtem Ei. Von den 25 Küken wurden insgesamt 9 (36,0 %) aus 6 Nestern flügge. Das entspricht einem Aufzuchtserfolg von 0,36 flüggen Küken pro geschlüpftem Küken. In den 30 kontrollierten Nestern wurden insgesamt 10 Küken flügge (die 9 beim Aufzuchtserfolg erwähnten plus 1 Küken, das bei Beginn der Kontrollen schon geschlüpft war). Der Reproduktionserfolg betrug

somit 0,33.

Wachstumsraten, Schlüpf- und Aufzuchtserfolg konnten in der Saison 1997/98 nicht bestimmt werden, und so war kein Vergleich mit der Saison des nächsten Südsommers möglich. Der Reproduktionserfolg der im Dezember 1997 inkubierenden Tiere war mit 0 flüggen Küken pro Nest jedoch niedriger als der der Vögel in der untersuchten Sommerbrutperiode 1998/99 mit 0,33 flüggen Küken pro Brutpaar. Der Reproduktionserfolg der Sommerbrutperiode 1997/98 von 0 Küken pro Brutpaar gilt allerdings nicht für die gesamte Sommerbrutperiode, da auf alle Fälle erfolgreiche Brutaktivität im Oktober/November stattgefunden hatte, wie die bei Untersuchungsbeginn vorgefundenen großen Küken beweisen. Über den Reproduktionserfolg der Adulttiere, die vor Dezember gebrütet hatten, liegen jedoch leider keine Informationen vor.

3.1.2 Puñihuil - 1997/98 vs. 1998/99

Jagdverhalten

In der Brutsaison 1997/98 wurden in Puñihuil 12 brütende Humboldtpinguine im Zeitraum vom 13.12.1997 bis 1.2.1998 mit der Fahrtenschreiber-Radiotelemetriesender-Gerätekombination ausgerüstet. Von 10 Beutezügen von 10 Tieren konnten Fahrtenschreiberdaten ausgewertet werden. 5743 Tauchgänge wurden anschließend analysiert, davon 965 Reisetauchgänge bis zu 3 m und 4778 Freßtauchgänge mit mehr als 3 m Tauchtiefe. 33 vollständige Beutezüge von 12 Tieren konnten radiotelemetrisch erfasst werden. Dabei wurden 625 Positionen der Tiere auf See bestimmt und analysiert.

1998/99 wurden 11 brütende Pinguine im Zeitraum vom 8.1. bis 2.3.1999 mit der Fahrtenschreiber-Radiotelemetriesender-Gerätekombination ausgerüstet. Von 9 Tieren konnten die Fahrtenschreiberdaten eines Beutezugs ausgewertet werden. 6419 Tauchgänge wurden analysiert, davon 1937 Reisetauchgänge und 4482 Freßtauchgänge. Von 8 Tieren konnte ein vollständiger Beutezug per Radiotelemetrie erfaßt werden. Dabei wurden 431 Positionen der Tiere auf See bestimmt und ausgewertet.

Die beiden Brutzeiten wurden in insgesamt 15 Parametern des Jagdverhaltens auf signifikante Unterschiede hin untersucht. Eine Übersicht aller Daten ist am Ende des Abschnitts „Jagdverhalten“ dargestellt (Tab. 2).

Zeit auf See und korrigierte Zeit auf See

In der Saison 1997/98 betrug die Dauer der Beutezüge im Mittel 17,1 h (SD \pm 5,2 h, n = 10). Sechs Tiere der 10 ausgerüsteten Pinguine (60 %) verbrachten Teile der Nacht oder die ganze Nacht auf See. Die daraus resultierende „korrigierte“ Zeit auf See betrug im Mittelwert 13,3 h (SD \pm 2,6, n = 10). In der darauffolgenden Brutsaison blieben die Pinguine etwas länger auf See, im Mittel 19,0 h (SD \pm 8,7, n = 9). Dagegen blieben nur 4 ausgerüstete Tiere (44 %) Teile der Nacht oder die ganze Nacht auf See, und die daraus errechnete ZASKorr betrug in dieser Saison im Median 13,7 h (Spanne: 10,4 – 30,1 h, MW 15,6 h, SD \pm 5,8, n = 9).

Beide Parameter waren zwischen den Brutperioden nicht signifikant unterschiedlich.

Tauchgänge

1997/98 führten die Tiere auf ihren Beutezügen im Durchschnitt 36,6 Freßtauchgänge pro Stunde ZASKorr durch ($SD \pm 10,3$, $n = 10$). Die *maximalen* Tauchtiefen, die die Tiere auf ihren Beutezügen erreichten, betragen 25,9 m ($SD \pm 8,8$, $n = 10$). Der Mittelwert der *mittleren* Tauchtiefen (siehe Methodenteil) lag dagegen bei 15,0 m ($SD \pm 7,0$, $n = 10$). Die relative Häufigkeit der Tiefen der Tauchgänge zeigt ein Maximum zwischen 5 und 10 m und bei den tieferen Tiefen eine leichte Verschiebung zu der Klasse zwischen 20 und 25 m (Abb. 11A). Die Pinguine blieben bei ihren Tauchgängen durchschnittlich 53 s unter Wasser ($SD \pm 11,4$, $n = 10$), die Bodenphasen der U/W-Tauchgänge dauerten 27 s ($SD \pm 4,8$, $n = 10$). Die Verteilung der relativen Häufigkeit der Dauern der Tauchgänge zeigt ein Maximum bei 40 – 50 s, die der Bodenphasen der Tauchgänge zeigt eines bei 20 – 30 s (Abb. 11 B und C).

In der Brutperiode 1998/99 machten die ausgerüsteten Vögel im Mittelwert 31,0 Tauchgänge pro Stunde ZASKorr auf ihren Beutezügen ($SD \pm 8,1$, $n = 9$). Die von den Tieren in dieser Saison erreichten *maximalen* Tauchtiefen betragen im Mittel 43,0 m ($SD \pm 13,1$, $n = 9$), die *mittleren* Tauchtiefen nur 14,4 m ($SD \pm 5,3$, $n = 9$). Die Häufigkeitsverteilung der Tauchtiefen zeigt ein Maximum zwischen 10 und 15 m (Abb. 12 A). Die Vögel tauchten in der Saison 1998/99 im Durchschnitt 59 s lang ($SD \pm 11,7$, $n = 9$) und die Dauer der Bodenphase betrug 31 s ($SD \pm 11,3$, $n = 9$). Die Verteilung der relativen Häufigkeit der Tauchdauern zeigt ein Maximum bei 60 – 70 s (Abb. 12 B), die Häufigkeitsverteilung der Bodenphasendauern hat ein Maximum bei 20 – 30 s (Abb. 12 C).

Nur die maximalen Tauchtiefen waren zwischen den beiden Brutperioden signifikant unterschiedlich ($p < 0,01$, T-Test, $df = 17$, $n = 19$, Abb. 13). Im Jahr 1998/99 erreichten die Vögel tiefere maximale Tauchtiefen als im Jahr zuvor. Bei den anderen Parametern der Tauchgänge fanden sich keine signifikante Unterschiede.

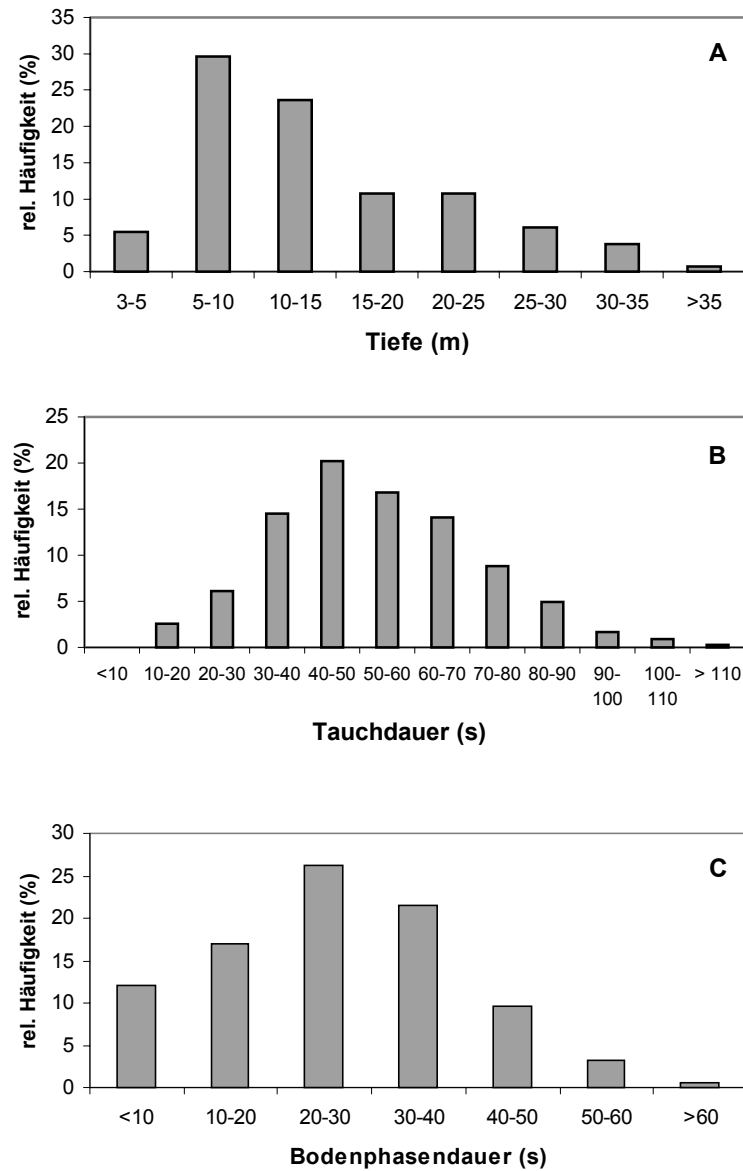


Abb. 11: Puñihuil 1997/98 – relative Häufigkeiten von Tauchtiefe (A), Tauchdauer (B) und Bodenphasendauer (C) der Freßtauchgänge (10 Tiere, 4778 Tauchgänge).

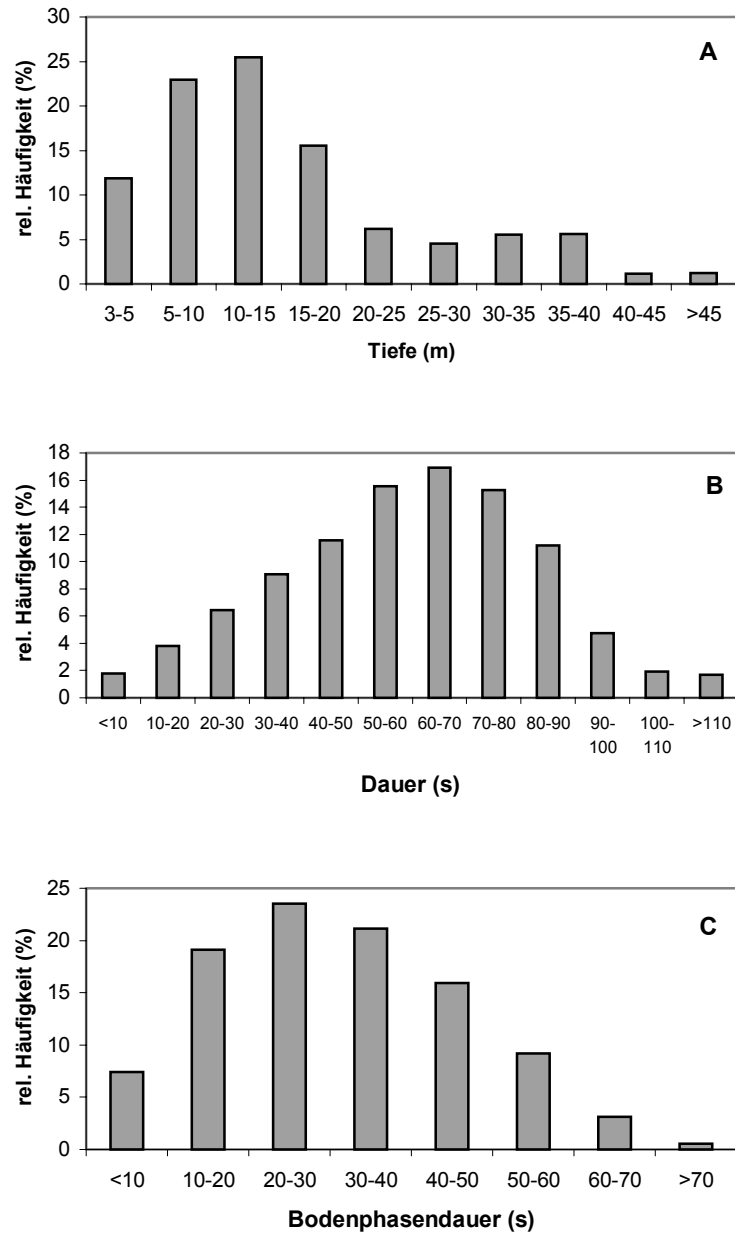


Abb. 12: Puñihuil 1998/99 – relative Häufigkeiten von Tauchtiefe (A), Tauchdauer (B) und Bodenphasendauer (C) der Freßtauchgänge (9 Tiere, 4482 Tauchgänge).

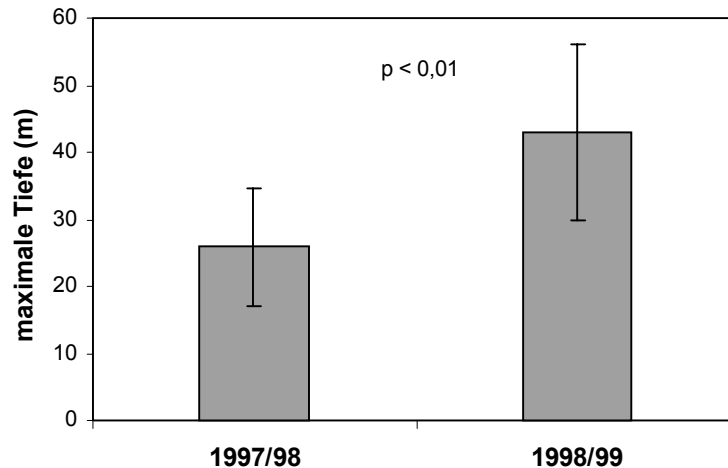


Abb. 13: Vergleich der maximalen Tauchtiefen von Puñihuil 1997/98 und 1998/99 ($n = 19$) (Darstellung der Mittelwerte mit Standardabweichung).

Tauchaktivität und Effizienz

Die Tauchaktivität, das Verhältnis zwischen Zeit unter Wasser und der korrigierten Zeit auf See, betrug in der Brutzeit 1997/98 im Mittelwert für die Freßtauchgänge 0,51 ($SD \pm 0,11$, $n = 10$) und für die Reisetauchgänge 0,04 ($SD \pm 0,03$, $n = 10$). Im darauffolgenden Jahr 1998/99 erreichte sie Werte von 0,49 ($SD \pm 0,10$, $n = 9$), bzw. 0,04 ($SD \pm 0,02$, $n = 9$). Auch die Taucheffizienz, das Verhältnis von Dauer des Tauchgangs zur Dauer des Tauchzyklus' (nur für Freßtauchgänge berechnet), war mit durchschnittlich 0,73 ($SD \pm 0,05$, $n = 10$) im Jahr 1997/98 der der Saison 1998/99 mit im Median 0,74 (Spanne: 0,67 – 0,79, MW 0,74, $SD \pm 0,04$, $n = 9$) sehr ähnlich.

In keinem der Parameter gab es signifikante Unterschiede zwischen den beiden Jahren.

Geschwindigkeiten

Die *Höchstgeschwindigkeiten* der Pinguine lagen in der Brutzeit 1997/98 im Mittelwert bei 4,6 m/s ($SD \pm 1,4$, $n = 6$), ein Jahr später betragen sie 5,3 m/s ($SD \pm 0,8$, $n = 9$). 1997/98 betrug die *mittlere* Schwimmgeschwindigkeit durchschnittlich 1,9 m/s ($SD \pm 0,3$, $n = 6$), 1998/99 ebenfalls 1,9 m/s ($SD \pm 0,1$, $n = 9$). Die Häufigkeitsverteilung der Geschwindigkeiten zeigte in beiden Jahren ein Maximum zwischen 1,6 und 2,0 m/s (Abb. 14 und 15).

Weder die Höchstgeschwindigkeiten noch die mittleren Geschwindigkeiten unterschieden sich signifikant zwischen den beiden Untersuchungsjahren.

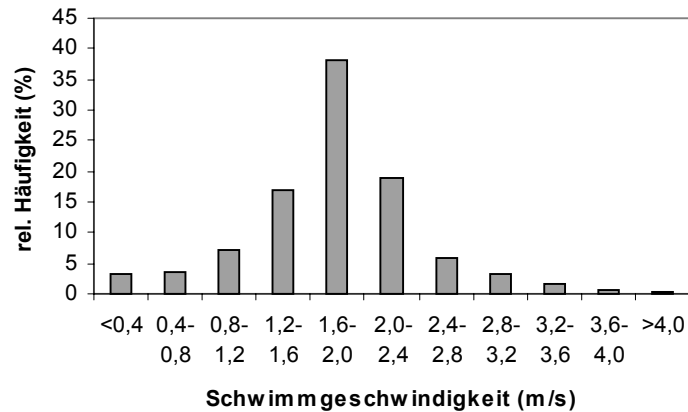


Abb. 14: Puñihuil 1997/98 – relative Häufigkeit der Schwimmggeschwindigkeit (6 Tiere).

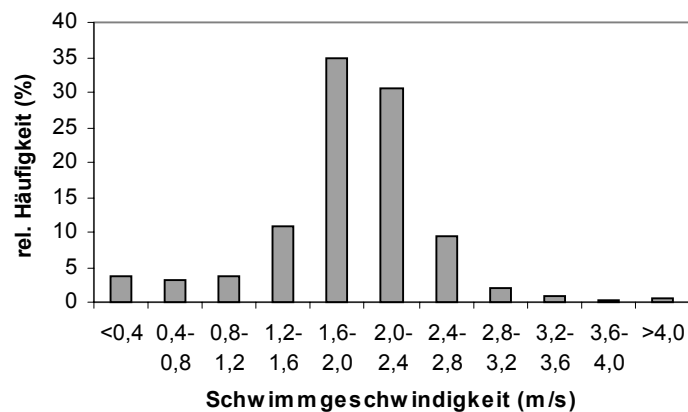


Abb. 15: Puñihuil 1998/99 – relative Häufigkeit der Schwimmggeschwindigkeit (9 Tiere).

Entfernung von der Insel

Anhand der Positionsbestimmungen der Tiere auf See konnte die maximale Entfernung von der Insel bestimmt werden. Im Mittelwert betrug sie in der Saison 1997/98 5,8 km ($SD \pm 1,2$, $n = 12$). Die meisten Tiere verließen während ihrer Beutezüge nicht die Bucht von Puñihuil. Ein Jahr später entfernten sich die Vögel während der Beutezüge etwas weiter von der Insel und jagten auch außerhalb der Bucht. Die maximale Entfernung betrug 8,4 km ($SD \pm 2,8$, $n = 8$).

Die Unterschiede zwischen den beiden Brutsaisons waren signifikant ($p < 0,05$, T-Test, $df = 8,7$, $n = 20$). In der Saison 1998/99 entfernten sich die Tiere weiter von der Brutinsel als im Jahr zuvor (Abb. 16).

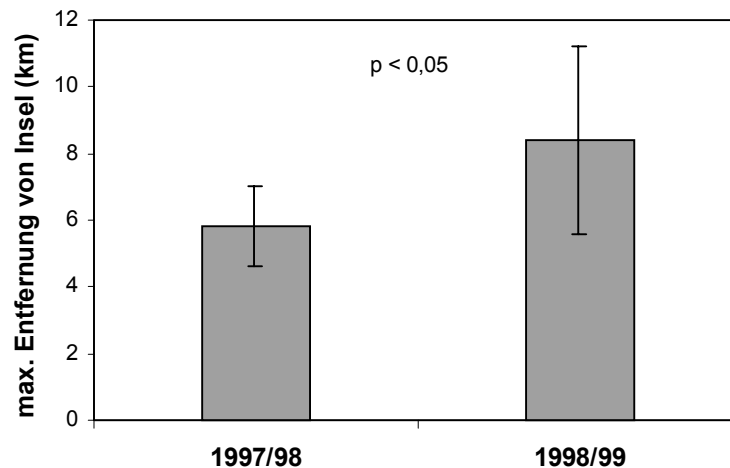


Abb. 16: Vergleich der maximalen Entfernung von der Insel in Puñihuil zwischen 1997/98 und 1998/99 ($n = 20$) (Darstellung der Mittelwerte mit Standardabweichung).

Jagdaufwand

Der berechnete Energieverbrauch der Tiere während ihrer Beutezüge war zwischen den Jahren ähnlich. Er lag im Jahr 1997/98 im Durchschnitt bei 3466 kJ pro Beutezug ($SD \pm 1215$, $n = 10$) und in der darauffolgenden Saison im Median bei 3935 kJ pro Beutezug (Spanne 3071 – 7930, MW 4317, $SD \pm 1434$, $n = 9$).

Dieser Unterschied war nicht signifikant.

Daten über den Jagderfolg und die Nettoenergiebilanz der Tiere konnten in der Saison 1997/98 nicht erhoben werden, da keine Magentemperaturlogger zur Verfügung standen.

Tabelle 2: Übersicht über alle zwischen 1997/98 und 1998/99 verglichenen Parameter des Jagdverhaltens in Puñihuil. N = Anzahl der Tiere, \bar{x} = Mittelwert. SD = Standardabweichung.

Parameter	1997-1998			1998-1999			p
	N	\bar{x} /Median	SD/Spanne	N	\bar{x} /Median	SD/Spanne	
Zeit auf See [h]	10	17,1	± 5,2	9	19,0	± 8,7	n.s.
korr. Zeit auf See [h]	10	13,3	± 2,6	9	13,7	10,4-30,1	n.s.
Tauchgänge / h korr. Zeit auf See	10	36,6	± 10,3	9	31,0	± 8,1	n.s.
Max. Tauchtiefe [m]	10	25,9	± 8,8	9	43,0	± 13,1	< 0,01
Mittlere Tauchtiefe [m]	10	15,0	± 7,0	9	14,4	± 5,3	n.s.
Tauchdauer [s]	10	53	± 11,4	9	59	± 11,7	n.s.
Dauer Bodenphase [s]	10	27	± 4,8	9	31	± 11,3	n.s.
Tauchaktivität [Reise]	10	0,04	± 0,03	9	0,04	± 0,02	n.s.
Tauchaktivität [Fressen]	10	0,51	± 0,11	9	0,49	± 0,1	n.s.
Taucheffizienz	10	0,73	± 0,05	9	0,74	0,67-0,79	n.s.
Höchstgeschwindigkeit [m/s]	6	4,6	± 1,4	9	5,3	± 0,8	n.s.
Mittlere Geschwindigkeit [m/s]	6	1,9	± 0,3	9	1,9	± 0,1	n.s.
Entfernung von Insel [km]	12	5,8	± 1,2	8	8,4	± 2,8	< 0,05.
Energieverbrauch/Beutezug [kJ]	10	3466	± 1215	9	3935	3071-7930	n.s.

Beute

In der Saison 1997/98 wurden 10 Magenproben genommen. Das Gewicht der Proben lag zwischen 27,5 und 405 g. Insgesamt wurden 1430 g Mageninhalt gewonnen und die Zusammensetzung bestimmt. 1998/99 konnte die Zusammensetzung von 1007,2 g Mageninhalt aus 8 Magenproben analysiert werden. Die Proben hatten Einzelgewichte zwischen 48 g und 208 g.

Fisch machte 1997/98 97,6 % der Beute aus und Tintenfisch 2,4 %. Im darauffolgenden Jahr betrug der Anteil von Fisch 96,4 %, der von Tintenfisch 3,5 %, und der von Crustaceen 0,1 %. Der durchschnittliche, von den Pinguinen verwertbare Energiegehalt der Beute betrug 4,3 kJ/g in der Saison 1997/98, und 4,2 kJ/g 1998/99 (alle Daten in Tabelle 3).

Ein statistischer Vergleich der Beutezusammensetzung ist nicht möglich, da es sich bei der angewendeten Methode der Magenspülung nur um eine qualitative Untersuchung des Mageninhalts jedes gespülten Tieres handelt (vgl. Material und Methoden).

Tabelle 3: Übersicht über die Zusammensetzung und den Energiegehalt der Magenproben in den Sommerbrutzeiten in Puñihuil 1997/98 und 1998/99.

	Fisch	Tintenfisch	Crustaceen	8 Energiegehalt
	[%]	[%]	[%]	[kJ/g]
Puñihuil 1997-1998	97,6	2,4	0	4,3
Puñihuil 1998-1999	96,4	3,5	0,1	4,2

Reproduktion

In der Brutzeit 1997/98 wurden insgesamt 31 aktive Nester gefunden und der Reproduktionsverlauf von ihnen durch regelmäßige Kontrollen aufgezeichnet. In 12 der Nester (38,7 %) wurden insgesamt 22 Eier gefunden und vermessen, in 19 (61,3 %) waren schon Küken geschlüpft. 17 Küken aus 10 Nestern wurden zur Bestimmung der Wachstumsraten mindestens 2 Mal im Laufe der Saison gewogen und vermessen.

1998/99 wurden insgesamt 22 aktive Nester gefunden und der Verlauf ihres Brutgeschäfts durch regelmäßiges Kontrollieren aufgenommen. Da die Brutsaison dieses Jahr früher begonnen hatte, konnten nur noch 5 Nester von Spätbrütern mit insgesamt 8 Eiern gefunden und die Eier vermessen werden. Da es über die Beeinflussung des Bruterfolgs durch den Brutzeitpunkt bei Humboldtpinguinen keine Informationen gibt, jedoch in anderen Studien ein Zusammenhang zwischen diesen Parametern festgestellt werden konnte (z.B. Daan et al. 1988, Hochachka 1990, Moreno et al. 1997), wurden die Eier der Spätbrüter nur für die Erfassung der Eigrößen, nicht aber für die Berechnung weiterer Reproduktionsparameter verwendet. Ein Zusammenhang von Eigröße und Brutzeitpunkt konnte anhand der vorliegenden Daten aus dem anderen Jahr und aus Pan de Azúcar überprüft und ausgeschlossen werden. Der Schlüpfertag wurde stattdessen aus dem Aufzuchtserfolg und dem Gesamtproduktionserfolg der Kolonie zurückgerechnet.

Alle Ergebnisse sind in Tabelle 4 am Ende des Abschnitts „Reproduktion“ zusammengefaßt.

Eigrößen

Die Eier hatten in der Brutsaison 1997/98 einen mittleren Volumenindex von 209,3 mm³ (SD ± 12,8, n = 12). In der darauffolgenden Saison betrug er 223,9 mm³ (SD ± 19,6, n = 5).

Dieser Unterschied war nicht signifikant.

Kükenwachstum

Die Gewichtszunahme der Küken betrug in der Saison 1997/98 im Mittel 71 g/Tag (SD ± 15,2, n = 8). Das durchschnittliche Längenwachstum des Schnabels betrug 0,51 mm/Tag (SD ± 0,14, n = 8). In der Brutzeit 1998/99 nahmen die Küken durchschnittlich um 73 g/Tag zu (SD ± 23,9, n = 8), und das durchschnittliche Längenwachstum des Schnabels betrug 0,51 mm/Tag (SD ± 0,15, n = 8).

Das Kükenwachstum unterschied sich zwischen den Brutjahren weder hinsichtlich der Zunahme der Körpermasse noch in Bezug auf das tägliche Schnabelwachstum signifikant voneinander.

Reproduktionserfolg

Zur Feststellung des Reproduktionserfolgs konnte in der Saison 1997/98 der Brutverlauf von 12 aktiven Nestern mit insgesamt 22 Eiern verfolgt werden. Aus diesen 22 Eiern schlüpften insgesamt 10 Küken in 7 Nestern. Dies ergibt einen Schlüpfertfolg von 0,46 geschlüpften Küken pro gelegtem Ei. Von den 10 Küken wurden insgesamt 9 (90,0 %) aus 6 Nestern flügge. Das entspricht einem Aufzuchtserfolg von 0,9 flüggen Küken pro geschlüpftem Küken. Bei 12 untersuchten Nestern ergibt sich ein Bruterfolg von 0,75 flüggen Küken pro Nest.

1998/99 betrug der Schlüpfertfolg 0,46 Küken pro Ei. Der Aufzuchtserfolg betrug 100 %: Von 39 Küken in 22 Nestern wurden alle flügge. Das entspricht einem Aufzuchtserfolg von 1,0 flüggen Küken pro geschlüpftem Küken. Für diese Saison ergab sich ein Reproduktionserfolg von 0,82 flüggen Küken pro Nest.

Weder im Schlüpf-, noch im Aufzucht- oder im Reproduktionserfolg gab es signifikante Unterschiede zwischen den beiden Brutperioden.

Tabelle 4: Übersicht über die untersuchten Parameter der Reproduktion der Humboldtpinguine in Puñihuil in den Sommerbrutzeiten 1997/98 und 1998/99. \bar{x} = Mittelwert, SD = Standardabweichung. Schlüpfertfolg: N = Eier; Aufzuchtserfolg: N = Küken; Reproduktionserfolg: N = Nester; * = berechnet (siehe Material und Methoden).

	1997-1998			1998-1999			p
	N	\bar{x}	SD	N	\bar{x}	SD	
Eigröße [mm ³]	12	209,3	12,8	5	223,9	19,6	n.s.
Kükenwachstum-Masse [g/Tag]	8	71	15,2	8	73	23,9	n.s.
Kükenwachstum-Schnabel [mm/Tag]	8	0,51	0,14	8	0,51	0,15	n.s.
	1997-1998			1998-1999			p
	N	\bar{x}		N	\bar{x}		
Schlüpfertfolg	22	0,46		95*	0,46		n.s.
Aufzuchtserfolg	10	0,9		39	1,0		n.s.
Reproduktionserfolg	12	0,75		47,5*	0,82		n.s.

3.2 Vergleiche zwischen den Kolonien

3.2.1 Brutsaison 1997/98 – Pan de Azúcar vs. Puñihuil

Jagdverhalten

Die Angaben zu Datenlage in Pan de Azúcar entsprechen denen im Abschnitt 3.1.1. Sie wurden deswegen nicht noch einmal aufgeführt. Gleiches gilt für Puñihuil. Hierfür ist die Datenlage in Abschnitt 3.1.2. zu entnehmen.

Wie bereits in Abschnitt 3.1.1 beschrieben, gaben die in Pan de Azúcar mit Satellitengeräten ausgerüsteten Tiere der Saison 1997/98 das Brüten auf. Da für diese Tiere im Gegensatz zu Küken versorgenden Pinguinen keine Notwendigkeit mehr bestand, zur Insel zurückzukehren, sind die aus Pan de Azúcar vorliegenden Daten über die Brutsaison 1997/98 nur bedingt zum Vergleich mit denen von Puñihuil geeignet. Die Daten über Tauchdauer und Tauchtiefe können jedoch qualitativ miteinander verglichen werden. Die *maximal* erreichte Tauchtiefe der zwei mit Satellitenfahrtschreiber ausgerüsteten Tiere in Pan de Azúcar betrug 54 m bzw. 40 m. Beide Tiefen liegen über der oberen Grenze des 95% Konfidenzintervall der Mittelwerte der *maximalen* Tauchtiefen der Tiere von Puñihuil von 33,3 m. In Pan de Azúcar sind die meisten Tauchgänge (62,0 %) der 2 ausgerüsteten Tiere flacher als 10 m, 28,1 % liegen zwischen 10 und 20 m, 8,8 % zwischen 20 und 30 m, und nur 1 % sind tiefer als 30 m. In Puñihuil sind 50,1 % aller Tauchgänge unter 10 m, 31,8 % liegen zwischen 10 und 20 m, 13,5 % zwischen 20 und 30 m und 4,6 % sind tiefer als 30 m (Abb. 17).

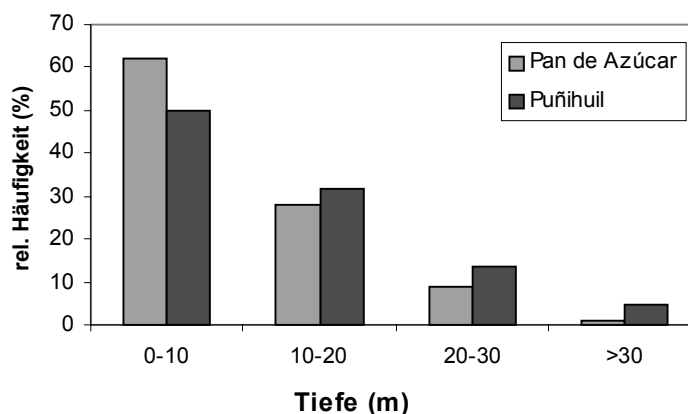


Abb. 17: Vergleich der Tauchtiefen der Saison 1998/99 zwischen Pan de Azúcar und Puñihuil (Pan de Azúcar: 2 Tiere, 14108 Tauchgänge; Puñihuil: 10 Tiere, 5743 Tauchgänge).

Die Tauchdauern liegen in Pan de Azúcar mit 77,7 % zum größten Teil unter 1 min. 21,5 % der Tauchgänge dauern zwischen 1 und 2 min, 0,8 % sind länger als 2 min. In Puñihuil ist ebenfalls die Mehrheit der Tauchgänge (72,7 %) kürzer als 1 min, 27,3 % dauern zwischen 1 und 2 min, nur 0,1 % sind länger als 2 min (Abb. 18).

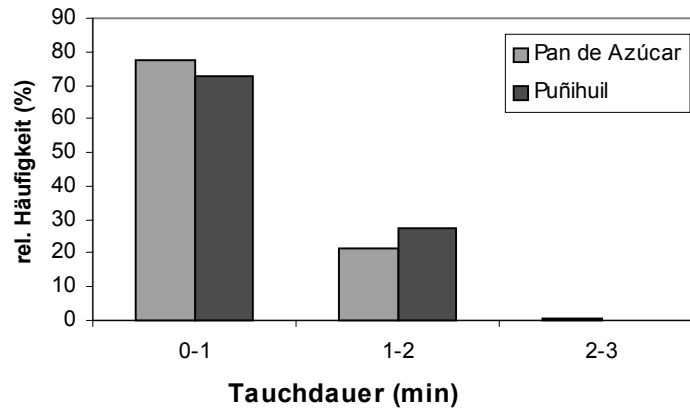


Abb. 18: Vergleich der Tauchdauern der Saison 1998/99 zwischen Pan de Azúcar und Puñihuil (Pan de Azúcar: 2 Tiere, 14658 Tauchgänge; Puñihuil: 10 Tiere, 5743 Tauchgänge).

Beute

In Pan de Azúcar war es in dieser Saison nicht möglich Magenproben zu nehmen. Aufgrund der völligen Aufgabe des Brutgeschäfts kehrten keine Tiere mit vollen Mägen vom Strand zu den Nestern zurück und nur von diesen Tieren können Magenproben genommen werden.

Reproduktion

Anfang Dezember 1997, zu Beginn der Untersuchungen in Pan de Azúcar, wurden auf der Insel nur Nester mit Eiern oder große, fast flügge Küken gefunden. Eine genaue Altersbestimmung ist bei Küken dieser Größe nicht möglich und so wurden nur aus 24 Nestern mit inkubierenden Adulttieren insgesamt 38 Eier vermessen. Wachstumsraten, Schlüpf- und Aufzuchterfolg konnten in Pan de Azúcar wegen der vollständigen Brutaufgabe nicht erhoben werden. Aus diesem Grund werden diese Parameter für Puñihuil nicht angegeben, obwohl sie dort ermittelt werden konnten. Sie sind in Abschnitt 3.1.2 detailliert aufgeführt.

In Puñihuil wurden in dieser Brutzeit in 12 Nestern insgesamt 22 Eier gefunden, die vermessen wurden und ihr Schicksal im Laufe der Saison durch regelmäßige Kontrollen aufgezeichnet wurde.

Eigrößen

In Pan de Azúcar betrug der aus Länge und Breite errechnete Volumenindex im Mittel 218,8 mm³ (SD ± 19,4, n = 24). Die Eier in Puñihuil hatten einen Volumenindex von 209,3 mm³ (SD ± 12,8, n = 12) im Mittel.

Die Eier unterschieden sich im Volumenindex zwischen den Kolonien nicht signifikant voneinander.

Reproduktionserfolg

Der Reproduktionserfolg der im Dezember inkubierenden Tiere von Pan de Azúcar betrug 0 flügge Küken pro Nest. In Puñihuil wurden in den 12 regelmäßig kontrollierten Nestern insgesamt 9 Küken flügge. Dies ergibt einen Reproduktionserfolg von 0,75 flüggen Küken pro Brutpaar.

Der Reproduktionserfolg der im Dezember inkubierenden Tiere war mit 0 flüggen Küken pro Nest bedeutend niedriger als der in Puñihuil mit 0,75 flüggen Küken pro Nest. Allerdings gilt dieser Wert aus Pan de Azúcar nur für die im Dezember brütenden Tiere, nicht für die ganze Sommerbrutperiode 1997/98. Über den Reproduktionserfolg der Tiere, die vor Dezember gebrütet haben, gibt es leider keine Informationen.

3.2.2 Brutperiode 1998/99 – Pan de Azúcar vs. Puñihuil

Jagdverhalten

In der Sommerbrutperiode 1998/99 wurden in Pan de Azúcar 9 brütende Humboldtpinguine im Zeitraum vom 17.10. bis 23.11.1998 mit Geräten ausgerüstet. Von 6 Tieren konnten die Geräte wiedergewonnen werden. Von 6 Tieren konnte ein vollständiger Beutezug radiotelemetrisch verfolgt werden. Dabei wurden 457 Positionen auf See eingepilt. Weitere Angaben zur Datenlage sind im Abschnitt 3.1.1 zu finden.

In Puñihuil wurden 11 brütende Humboldtpinguine im Zeitraum vom 8.1. bis 2.3.1999 mit der Fahrtenschreiber-Radiotelemetriesender-Gerätekombination ausgerüstet. Von 9 Tieren konnten die Geräte wiedergewonnen werden. Von den 9 zurückgewonnenen Magenloggern war die Datenaufnahme bei 3 fehlerhaft, so daß nur von 6 Tieren der Jagderfolg und die damit zusammenhängenden Parameter ermittelt werden konnten. Alle weiteren Angaben zu Datenlage entsprechen denen aus Abschnitt 3.1.2.

Insgesamt wurden in beiden Kolonien 23 Parameter des Jagdverhaltens auf signifikante Unterschiede untersucht. Eine Übersicht darüber ist in Tabelle 5 am Ende des Abschnitts „Jagdverhalten“ dargestellt.

Zeit auf See und korrigierte Zeit auf See

In Pan de Azúcar dauerte ein Beutezug im Mittelwert 36,5 h ($SD \pm 7,8$, $n = 6$). Alle ausgerüsteten Tiere dieser Kolonie verbrachten Teile der Nacht oder die ganze Nacht auf See, und 2 Tiere blieben sogar 2 Nächte der Insel fern. Die daraus resultierende „korrigierte“ Zeit auf See betrug im Median 27,3 h (Spanne: 14,3 – 29,6, MW 25,3 h, $SD \pm 5,6$, $n = 6$). In Puñihuil waren die Beutezüge deutlich kürzer als in Pan de Azúcar. Hier blieben die Tiere im Durchschnitt nur 19,0 h ($SD \pm 8,7$, $n = 9$) auf See. Nur 4 Tiere (44 %) verbrachten Teile der Nacht oder die ganze Nacht auf See und die daraus berechnete ZASKorr betrug im Median 13,7 h (Spanne: 10,4 – 30,1, MW 15,6, $SD \pm 5,8$, $n = 9$).

In beiden Parametern unterschieden sich die Kolonien signifikant voneinander: Zeit auf See: $p < 0,05$, T-Test, $df = 13$; ZASkorr: $p < 0,05$, U-Test, $n = 15$ für beide Parameter. Die Tiere von Puñihuil machten signifikant längere Beutezüge (Abb. 19 A und B).

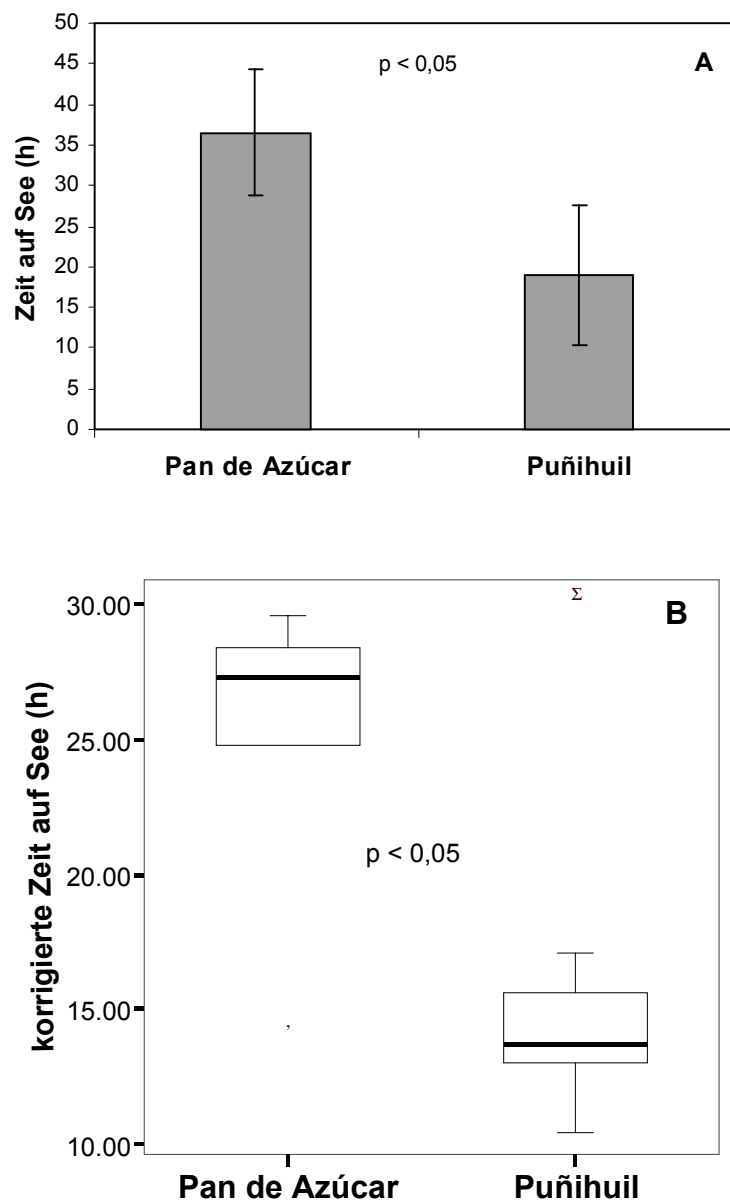


Abb. 19: Vergleich zwischen Pan de Azúcar und Puñihuil in der Saison 1998/99: Zeit auf See (A) und korrigierte Zeit auf See (B). Pan de Azúcar: $n = 6$, Puñihuil: $n = 9$. A: Darstellung der Mittelwerte mit Standardabweichung, und B: Darstellung des Medians, 25% und 75% Interquartile und Spanne.

Tauchgänge

Die Tiere von Pan de Azúcar machten auf ihren Beutezügen im Durchschnitt 31,6 Tauchgänge pro Stunde ZASkorr ($SD \pm 5,2$, $n = 6$). Die *maximalen* Tauchtiefen, die die Tiere

dieser Kolonie erreichten, betragen im Mittel 39,2 m (SD \pm 8,1, n = 6). Der Mittelwert der *mittleren* Tauchtiefen lag bei nur 15,7 m (SD \pm 3,1, n = 6). Die relative Häufigkeit der Tauchtiefen zeigt ein Maximum zwischen 10 und 15 m (Abb. 20 A). Die Dauer der Tauchgänge betrug durchschnittlich 62 s (SD \pm 9,5, n = 6), mit Bodenphasendauern von 28 s (SD \pm 6,7, n = 6). Die Verteilung der relativen Häufigkeit der Tauchdauern zeigt ein Maximum zwischen 70 und 80 s (Abb. 20 B), die Verteilung der Bodenphasendauern ein Maximum bei 20 - 30 s (Abb. 20 C).

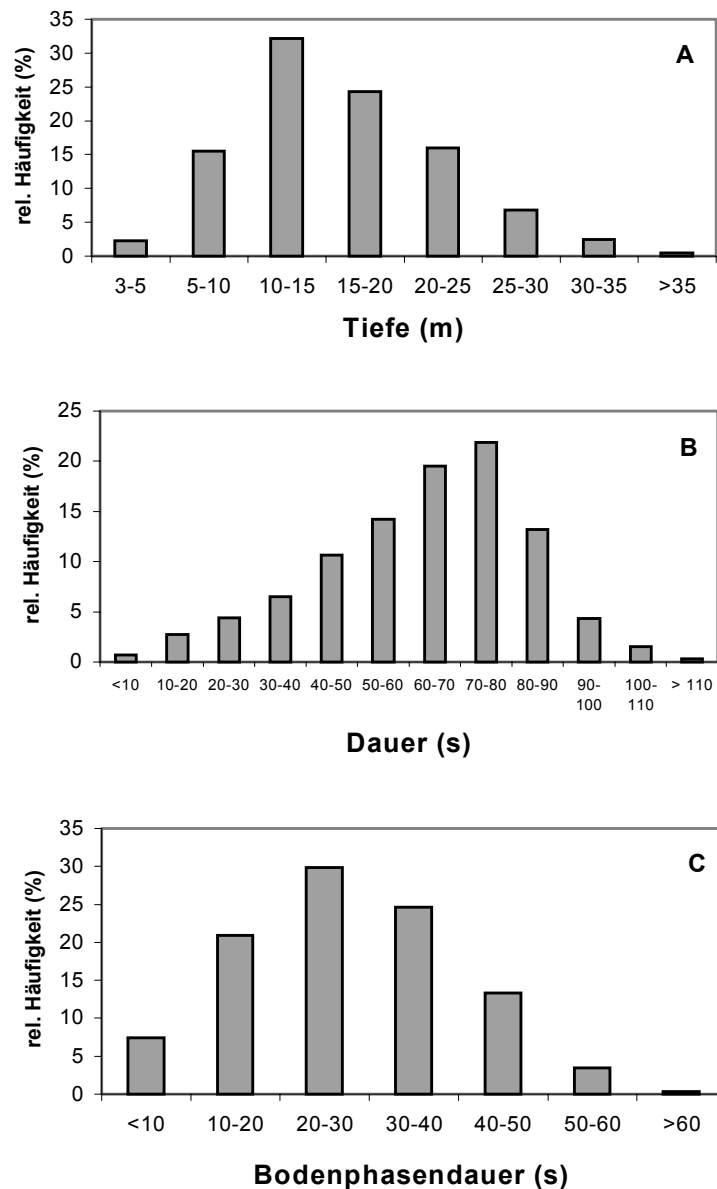


Abb. 20: Pan de Azúcar 1998/99 – relative Häufigkeiten von Tauchtiefe (A), Tauchdauer (B) und Bodenphasendauer (C) der Freßtauchgänge (6 Tiere, 4697 Tauchgänge).

In Puñihuil führten die ausgerüsteten Pinguine im Durchschnitt 31,0 Tauchgänge pro Stunde ZASKorr auf ihren Beutezügen durch (SD \pm 8,1, n = 9). Die Tiere tauchten hier *maximal* auf 43,0 m im Durchschnitt (SD \pm 13,1, n = 9). Die *mittleren* Tauchtiefen lagen durchschnittlich

bei 14,4 m (SD \pm 5,3, n = 9). Bei ihren Tauchgängen blieben die Vögel im Mittel 59 s unter Wasser (SD \pm 11,7, n = 9) und die Dauer der Bodenphasen lag bei 31 s (SD \pm 11,3, n = 9) (Häufigkeitsverteilungen von Tauchtiefe, Tauchdauer und Dauer der Bodenphase: Abb. 12, Abschnitt 3.1.2).

In keinem dieser Parameter unterschieden sich die Kolonien signifikant voneinander.

Tauchaktivität und Effizienz

In Pan de Azúcar betrug die Tauchaktivität, das Verhältnis von Zeit unter Wasser und Zeit auf See (ZASKorr), für die Freßtauchgänge im Durchschnitt 0,51 (SD \pm 0,04, n = 6), für Reisetauchgänge 0,03 (SD \pm 0,02, n = 6). Die Taucheffizienz, das Verhältnis zwischen Zeit unter Wasser zur Dauer des gesamten Tauchzyklus' (nur für Freßtauchgänge berechnet), lag im Median bei 0,75 (0,71 – 0,77, MW 0,75, SD \pm 0,02, n = 6). In Puñihuil betrug der Mittelwert der Tauchaktivität bei Freßtauchgängen 0,49 (SD \pm 0,10, n = 9), für Reisetauchgänge 0,04 (SD \pm 0,02, n = 9), und die durchschnittliche Taucheffizienz betrug 0,74 (SD \pm 0,04, n = 9).

Bei keinem dieser Parameter gab es einen signifikanten Unterschied zwischen den Kolonien.

Geschwindigkeiten

Über die Logger mit integriertem Geschwindigkeitssensor konnten die Geschwindigkeiten der Tiere gemessen werden. In Pan de Azúcar erreichten die Pinguine *Höchstgeschwindigkeiten* von 5,5 m/s (SD \pm 0,7, n = 5) im Mittel. Die *mittlere* Geschwindigkeit betrug im Durchschnitt 1,9 m/s (SD \pm 0,2, n = 5). Die Häufigkeitsverteilung der Geschwindigkeiten zeigt ein Maximum bei zwischen 1,6 und 2,0 m/s (Abb. 21). In Puñihuil lagen die *Höchstgeschwindigkeiten* der Pinguine durchschnittlich bei 5,3 m/s (SD \pm 0,8, n = 9). Die *mittlere* Schwimmgeschwindigkeit lag ebenfalls bei 1,9 m/s (SD \pm 0,1, n = 9). Die Häufigkeitsverteilung der Geschwindigkeiten von Puñihuil zeigt auch ein Maximum bei 1,6 – 2,0 m/s (Abb. 15).

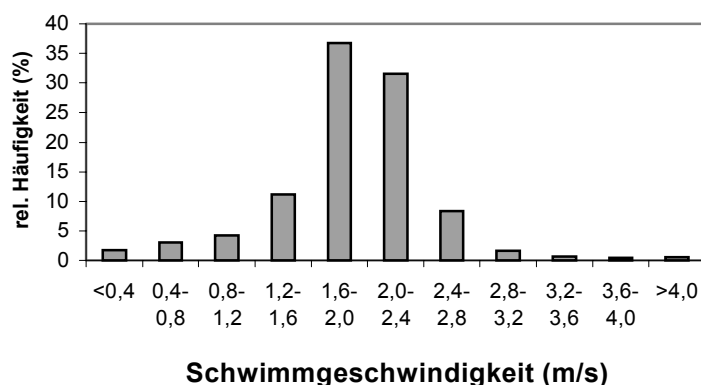


Abb. 21: Pan de Azúcar 1998/99: relative Häufigkeit der Schwimmgeschwindigkeit (5 Tiere).

In diesen Parametern gab es keine signifikanten Unterschiede zwischen den Kolonien.

Entfernung von der Insel

Anhand der Positionsbestimmungen der Tiere auf See konnte die maximale Entfernung von der Insel bestimmt werden. In Pan de Azúcar lag die maximale Entfernung von der Brutinsel im Mittel bei 31,8 km (SD \pm 15,9, n = 6). In Puñihuil entfernten sich die Vögel auf ihren Beutezügen im Durchschnitt maximal 9,7 km von der Insel (SD \pm 4,0, n = 8).

Der Parameter war signifikant unterschiedlich zwischen den Kolonien. Die Tiere von Pan de Azúcar entfernten sich weiter von ihrer Brutinsel ($p < 0,05$, T-Test, df = 5,5, n = 14, Abb. 22).

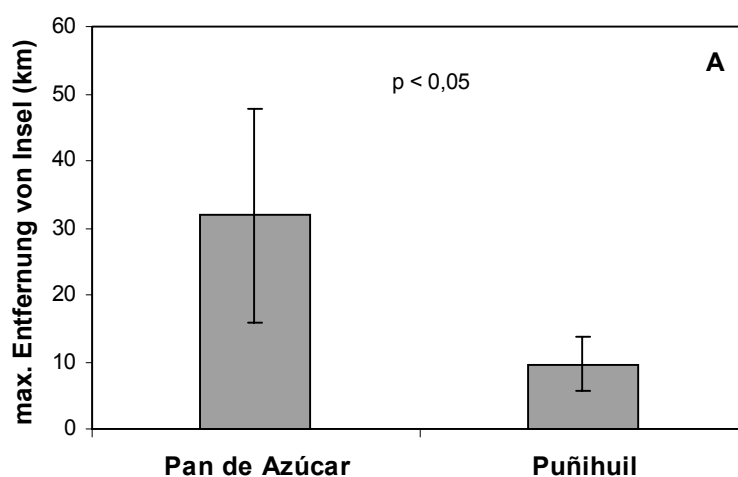


Abb. 22: Vergleich zwischen Pan de Azúcar und Puñihuil in der Saison 1998/99: Maximale Entfernung von der Brutinsel. Pan de Azúcar: n = 6, Puñihuil: n = 8 (Darstellung der Mittelwerte mit Standardabweichung).

Jagderfolg und Jagdaufwand

In Pan de Azúcar dauerte es vom Verlassen der Insel bis zum ersten Beutefang im Durchschnitt 55,5 min (SD \pm 54,0, n = 6). Die Tiefe der Tauchgänge, bei denen Beute gefangen wurde (ermittelt über den Magentemperaturlogger), lag im Mittel bei 18,0 m (SD \pm 7,0, n = 6). Der Mittelwert der Gesamtdauer der erfolgreichen Tauchgänge betrug 62 s (SD \pm 17,6, n = 6) und der der Dauer der Bodenphasen 26 s (SD \pm 10,0, n = 6). Auf den Beutezügen erbeuteten die Tiere im Mittel 2609 g Nahrung (Spanne: 211,4 – 4643,9 g, n = 6). Dies entspricht einer durchschnittlichen CPUE von 98,0 g/h ZASkor (SD \pm 56,9, n = 6). Umgerechnet auf die Tauchzeit (Freß- und Reisetauchgänge) sind dies 178,8 g/h unter Wasser (SD \pm 112,0, n = 6). Der Energiegewinn pro Beutezug betrug unter Verwendung des durchschnittlichen Energiegehalts der Beute (siehe unten) 11454 kJ (SD \pm 6524, n = 6) und der Energieverbrauch pro Beutezug lag im Mittel bei 8093 kJ (SD \pm 2217, n = 6). Die aus diesen zwei Parametern berechnete Jagdeffizienz (Gross foraging efficiency) pro Beutezug betrug im Durchschnitt 1,33 (SD \pm 0,73, n = 6).

Von den Tieren in Puñihuil wurde die erste Beute im Durchschnitt nach 55,6 min (SD \pm 66,2, n = 6) gefressen. Die Tiefe der Tauchgänge mit Beuteerfolg betrug in dieser Kolonie im Mittel 14,6 m (SD \pm 6,5, n = 6). Die Dauer dieser Tauchgänge lag im Durchschnitt bei 66 s (SD \pm

15,6, $n = 6$) und die Dauer der Bodenphasen bei 36 s ($SD \pm 15,8$, $n = 6$). Von den Vögeln wurden im Mittel 4662 g Nahrung pro Beutezug erjagt ($SD \pm 3600$, $n = 6$). Bezogen auf die Beutezuglänge ergibt sich eine CPUE von 354,1 g/h korrigierte Zeit auf See im Durchschnitt ($SD \pm 261,6$, $n = 6$) und umgerechnet pro Stunde Tauchzeit (Freß- und Reisetauchgänge) sind dies 629,6 g/h unter Wasser ($SD \pm 458,0$, $n = 6$). Pro Beutezug betrug der Energiegewinn unter Verwendung des durchschnittlichen Energiegehalts der Beute (siehe folgender Abschnitt) im Durchschnitt 19521 kJ ($SD \pm 15073,7$, $n = 6$), der Energieverbrauch der Tiere 3935 kJ (Spanne: 3071 – 7930, MW 4317 kJ, $SD \pm 1434,2$, $n = 9$). Daraus ergibt sich eine Jagdeffizienz pro Beutezug von 4,90 ($SD \pm 3,6$, $n = 6$).

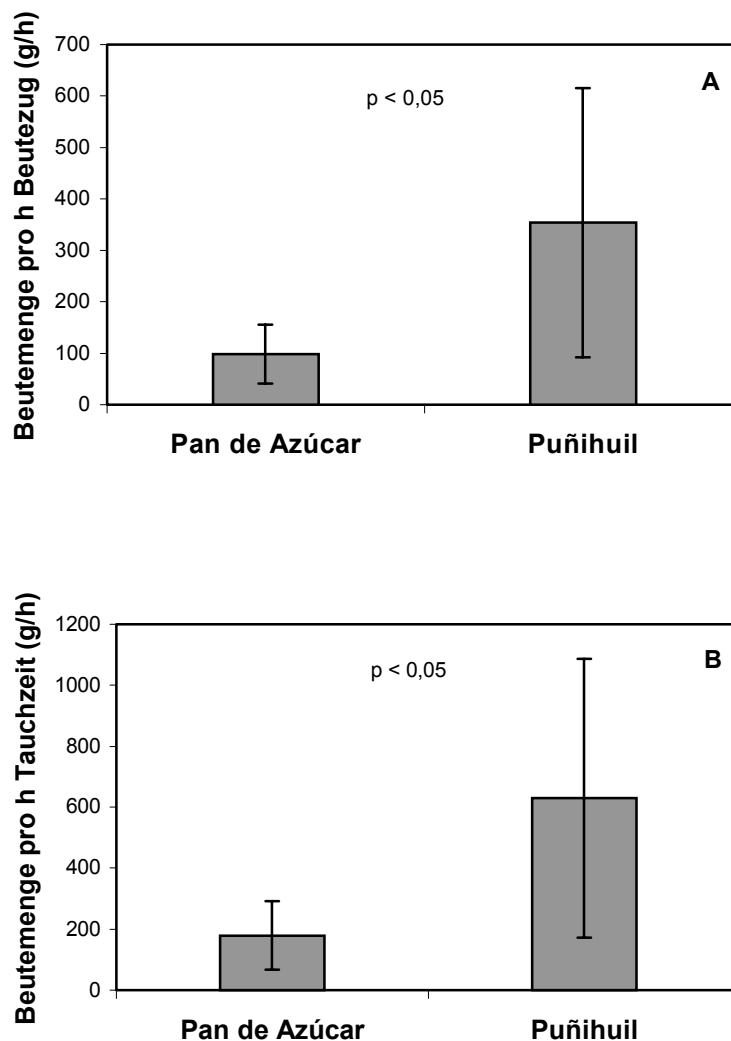


Abb. 23: Vergleich zwischen Pan de Azúcar und Puñihuil in der Saison 1998/99: Beutemenge pro Stunde Beutezug (A) und Beutemenge pro Stunde Tauchzeit (B). Pan de Azúcar: $n = 6$, Puñihuil: $n = 6$ (Darstellung der Mittelwerte mit Standardabweichung).

In den Parametern des Jagdaufwands und des Jagderfolgs gab es zwar keine signifikanten Unterschiede darin, wann die erste Beute nach Verlassen der Insel gefangen wurde, noch in der Tiefe, der Gesamtdauer oder der Dauer der Bodenphase der Tauchgänge, bei denen Beute gefangen wurde, aber es unterschieden sich die Tiere der beiden Kolonien signifikant in der

erjagten Beutemenge pro Stunde korrigierte Zeit auf See ($p < 0,05$, T-Test, $df = 10$, $n = 12$; Abb. 23A) und auch pro Stunde Tauchzeit ($p < 0,05$, T-Test, $df = 10$, $n = 12$; Abb. 23B). Dagegen unterschieden sich weder die Menge der während des Beutezugs erjagten Beute noch der Energiegewinn pro Beutezug signifikant voneinander. Allerdings war in Pan de Azúcar der Energieverbrauch pro Beutezug signifikant größer als in Puñihuil ($p < 0,01$, U-Test, $n = 14$, Abb. 24 A) und die Jagdeffizienz signifikant kleiner ($p < 0,05$, T-Test, $df = 10$, $n = 12$, Abb. 24 B).

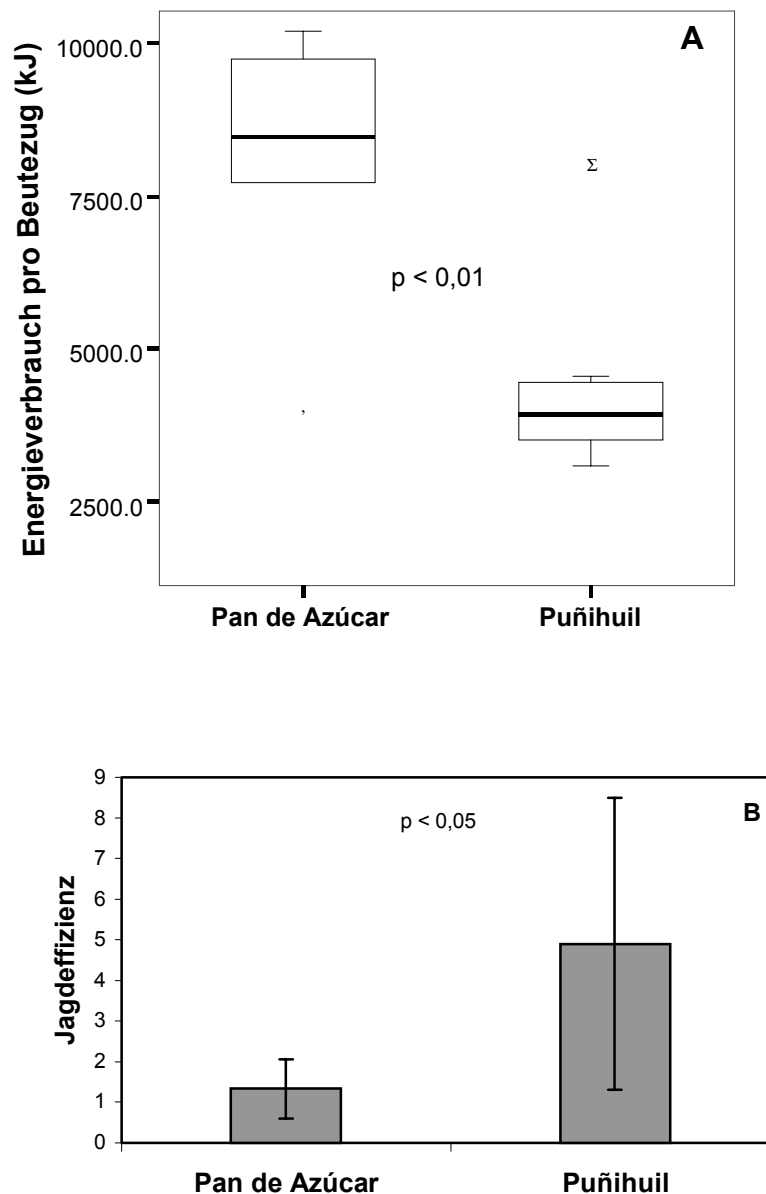


Abb. 24: Vergleich zwischen Pan de Azúcar und Puñihuil in der Saison 1998/99: Energieverbrauch pro Beutezug (A) und Jagdeffizienz pro Beutezug (B). Pan de Azúcar: $n = 6$, Puñihuil: $n = 9$ (A), $n = 6$ (B). A: Darstellung des Medians, 25% und 75% Interquartile und Spanne. B: Darstellung des Mittelwerts mit Standardabweichung.

Tabelle 5: Übersicht über die zwischen Pan de Azúcar und Puñihuil in der Sommerbrutperiode 1998/99 verglichenen Parameter des Jagdverhaltens. N = Anzahl der Tiere, 8 = Mittelwert, SD = Standardabweichung, Med = Median.

	Pan de Azúcar			Puñihuil			p
	N	8/Med	SD/Spanne	N	8/Med	SD/Spanne	
Zeit auf See [h]	6	36,5	± 7,8	9	19,0	± 8,7	<0,05
ZAS korr [h]	6	27,3	14,3-29,6	9	13,7	10,4-30,1	<0,05
Tauchgänge / h korr. Zeit auf See	6	31,6	± 5,2	9	31,0	± 8,1	n.s.
Max. Tauchtiefe [m]	6	39,2	± 8,1	9	43,0	± 13,1	n.s.
Mittlere Tauchtiefe [m]	6	15,7	± 3,1	9	14,4	± 5,3	n.s.
Tauchdauer [s]	6	62	± 9,5	9	59	± 11,7	n.s.
Dauer Bodenphase [s]	6	28	± 6,7	9	31	± 11,3	n.s.
Tauchaktivität (Reise)	6	0,03	± 0,02	9	0,04	± 0,02	n.s.
Tauchaktivität (Fressen)	6	0,51	± 0,04	9	0,49	± 0,1	n.s.
Taucheffizienz	6	0,75	0,71-0,77	9	0,74	± 0,04	n.s.
Höchstgeschwindigkeit [m/s]	5	5,5	± 0,7	9	5,3	± 0,8	n.s.
Mittlere Geschwindigkeit [m/s]	5	1,9	± 0,2	9	1,9	± 0,1	n.s.
Entfernung von Insel [km]	6	31,8	± 15,9	8	9,7	4,0	< 0,05
Erste Beute [min]	6	55,5	± 54,0	6	55,6	± 66,2	n.s.
Tiefe Beute [m]	6	18,0	± 7,0	6	14,6	± 6,5	n.s.
Dauer Beute [s]	6	62	± 17,6	6	66	± 15,6	n.s.
Boden Beute [s]	6	26	± 10,0	6	36	± 15,8	n.s.
Beutemenge [g]	6	2609	211,4-4643,9	6	4662	± 3600	n.s.
CPUE - korr. Zeit auf See [g/h]	6	98,0	± 56,9	6	354,1	± 261,6	< 0,05
CPUE - Tauchzeit [g/h]	6	178,8	± 112,0	6	629,6	± 458,0	< 0,05
Energiegewinn/Beutezug [kJ]	6	11454	± 6524	6	19521	± 15073,7	n.s.
Energieverbrauch/Beutezug [kJ]	6	8093	± 2217	9	3935	3071-7930	< 0,05
Jagdeffizienz	6	1,33	± 0,73	6	4,90	± 3,6	< 0,05

Beute

In Pan de Azúcar konnten in der Sommerbrutperiode 1998/99 7 Magenproben genommen werden. Das Gewicht der Proben lag zwischen 16 g und 155 g. Insgesamt wurden 550,5 g Mageninhalt gewonnen und die Zusammensetzung bestimmt. In Puñihuil wurde die Zusammensetzung von 1007,2 g Mageninhalt von 8 Magenproben analysiert. Die Proben hatten ein Einzelgewicht zwischen 48 g und 208 g.

In den Proben von Pan de Azúcar betragen die Anteile von Fisch 69,9 % vom Naßgewicht und von Tintenfisch 20,2 %. In der Nahrung wurden auch Crustaceen (Stomatopoden) gefunden. Ihr Anteil am Naßgewicht betrug 9,8 %. Der von den Pinguinen verwertbare durchschnittliche Energiegehalt der Beute dieser Zusammensetzung betrug 4,4 kJ/g. In Puñihuil machte Fisch in dieser Saison 96,4 % am Naßgewicht der Beute aus, Tintenfisch 3,5 %, und Crustaceen 0,1 %. Bei dieser Zusammensetzung hatte die Beute durchschnittlich einen vom Pinguin verwertbaren Energiegehalt von 4,2 kJ/g. Alle diese Angaben sind in Tabelle 6 aufgeführt.

Da die verwendete Methode der Magenspülung rein qualitativ ist, können diese Daten nicht statistisch gegeneinander getestet werden.

Tabelle 6: Übersicht über die Zusammensetzung und den Energiegehalt der Magenproben in den Sommerbrutzeiten 1998/99 in Puñihuil und Pan de Azúcar.

	Fisch	Tintenfisch	Crustaceen	8 Energiegehalt
	[%]	[%]	[%]	[kJ/g]
Puñihuil 1998-1999	96,4	3,5	0,1	4,2
Pan de Azúcar 1998-1999	69,9	20,2	9,8	4,4

Reproduktion

In Pan de Azúcar wurden in der Sommerbrutperiode 1998/99 insgesamt 147 aktive Nester gefunden und ihr Bruterfolg durch regelmäßige Kontrollen aufgezeichnet. In 94 (63,9 %) Nestern wurden Eier bebrütet, von denen 38 Eier in 24 Nesten vermessen wurden. In 53 (36,1 %) Nestern waren bereits Küken geschlüpft. 73 Küken aus 41 Nestern wurden zur Bestimmung der Wachstumsraten mindestens 2 Mal im Laufe der Saison gewogen und vermessen. Aus 30 Nestern konnten insgesamt 54 Eier über den gesamten Untersuchungszeitraum regelmäßig kontrolliert werden und daraus der Schlüpf-, der Aufzucht-, und der Reproduktionserfolg bestimmt werden.

In Puñihuil wurden insgesamt 22 aktive Nester gefunden und ihr Bruterfolg durch regelmäßige Kontrollen aufgezeichnet. Da die Brutsaison dieses Jahr früher begonnen hatte als letztes, konnten nur noch 5 Nester von Spätbrütern mit insgesamt 8 Eiern gefunden und die Eier vermessen werden. Da diese Eier von spätbrütenden Tieren stammten wurden sie nur zur Bestimmung der Eigröße verwendet. Schlüpf- und Reproduktionserfolg wurden rechnerisch bestimmt (vgl. Abschnitt 3.1.2 und Material und Methoden).

Alle im folgenden gemachten Angaben sind in Tabelle 7 am Ende des Abschnitts „Reproduktion“ aufgeführt.

Eiößen

Die in Pan de Azúcar vermessenen Eier hatten einen durchschnittlichen Volumenindex von 210,5 mm³ (SD ± 17,6, n = 24). In Puñihuil betrug er 223,9 mm³ im Mittel (SD ± 19,6, n = 5).

Der Unterschied in diesem Parameter war nicht signifikant zwischen den beiden Kolonien.

Kükenwachstum

Die Gewichtszunahme der Küken von Pan de Azúcar betrug in dieser Saison im Mittelwert 40 g/Tag (SD \pm 18,4, n = 12), das durchschnittliche Längenwachstum des Schnabels 0,32 mm/Tag (SD \pm 0,07 mm/Tag, n = 15). In Puñihuil nahmen die Küken durchschnittlich 63 g/Tag zu (SD \pm 23,0, n = 12). Das durchschnittliche Längenwachstum des Schnabels betrug 0,47 mm/Tag (SD \pm 0,12, n = 15).

Die Wachstumsraten unterschieden sich zwischen den Kolonien sowohl hinsichtlich des Gewichts ($p < 0,05$, gepaarter T-Test, df = 11, n = 12, Abb. 25 A) als auch der Schnabellänge ($p < 0,01$, gepaarter T-Test, df = 14, n = 15, Abb. 25 B) signifikant voneinander. Die Küken von Puñihuil wuchsen signifikant schneller als die in Pan de Azúcar.

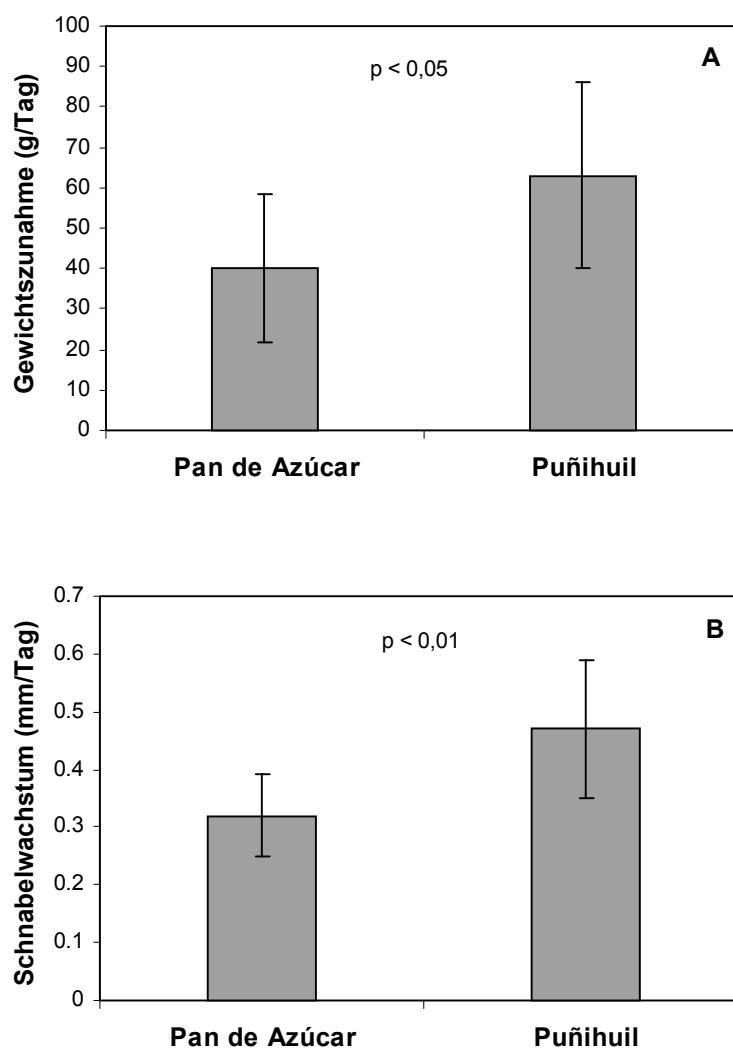


Abb. 25: Vergleich zwischen Pan de Azúcar und Puñihuil in der Saison 1998/99: Gewichtszunahme der Küken pro Tag (A, n = 12) und Zunahme der Schnabellänge pro Tag (B, n = 15) (Darstellung des Mittelwerts mit Standardabweichung).

Reproduktionserfolg

In Pan de Azúcar schlüpften aus den 54 Eiern in 30 Nestern insgesamt 25 Küken. Dies bedeutet einen Inkubationserfolg von 0,46 geschlüpften Küken pro gelegtem Ei. Von den 25 Küken wurden insgesamt 9 (36,0 %) aus 6 Nestern flügge. Das entspricht einem Aufzuchtserfolg von 0,36 flüggen Küken pro geschlüpftem Küken. In den 30 kontrollierten Nestern wurden insgesamt 10 Küken flügge (die 9 beim Aufzuchtserfolg erwähnten plus 1 Küken, das bei Beginn der Kontrollen schon geschlüpft war). Der Reproduktionserfolg betrug somit 0,33 flügge Küken pro Nest.

In Puñihuil betrug der Schlüpfserfolg in der Sommerbrutperiode 1998/99 ebenfalls 0,46 Küken/Ei. Der Aufzuchtserfolg betrug 100 %. Von 39 Küken in 22 Nestern wurden alle flügge. Dies entspricht einem Aufzuchtserfolg von 1,0 flüggen Küken pro geschlüpftem Ei. Der Reproduktionserfolg dieser Saison lag bei 0,82 flüggen Küken pro Brutpaar.

Im Schlüpfserfolg der beiden Kolonien war kein signifikanter Unterschied festzustellen. Der Aufzuchtserfolg war zwischen den Kolonien jedoch signifikant unterschiedlich ($p < 0,001$, Fisher-Test, $n = 64$), ebenso wie der Reproduktionserfolg ($\chi^2 = 9,01$, $df = 1$, $p < 0,01$, $n = 155$).

Tabelle 7: Übersicht über die aufgenommenen Parameter der Reproduktion der Humboldtpinguine beider Kolonien in der Sommerbrutperiode 1998/99. \bar{x} = Mittelwert, SD = Standardabweichung. Schlüpfserfolg: N = Eier; Aufzuchtserfolg: N = Küken; Reproduktionserfolg: N = Nester; * = berechnet (siehe Material und Methoden).

	Pan de Azúcar			Puñihuil			p
	N	\bar{x}	SD	N	\bar{x}	SD	
Eigröße [mm ³]	24	210,5	17,6	5	223,9	19,6	n.s.
Kükenwachstum-Masse [g/Tag]	12	40,0	18,4	12	63,0	23,0	< 0,05
Kükenwachstum-Schnabel Länge [mm/Tag]	15	0,32	0,07	15	0,47	0,12	< 0,01

	Pan de Azúcar		Puñihuil		p
	N	\bar{x}	N	\bar{x}	
Schlüpfserfolg	54	0,46	95*	0,46	n.s.
Aufzuchtserfolg	25	0,36	39	1,0	< 0,001
Reproduktionserfolg	30	0,33	47,5*	0,82	< 0,01

3.3 Ozeanographische Parameter

Auch wenn die Daten dieser Parameter bis auf die der Meerestemperatur nicht direkt von mir in dieser Studie erhoben wurden, sollen sie der besseren Übersicht halber hier im Ergebnissteil dargestellt werden.

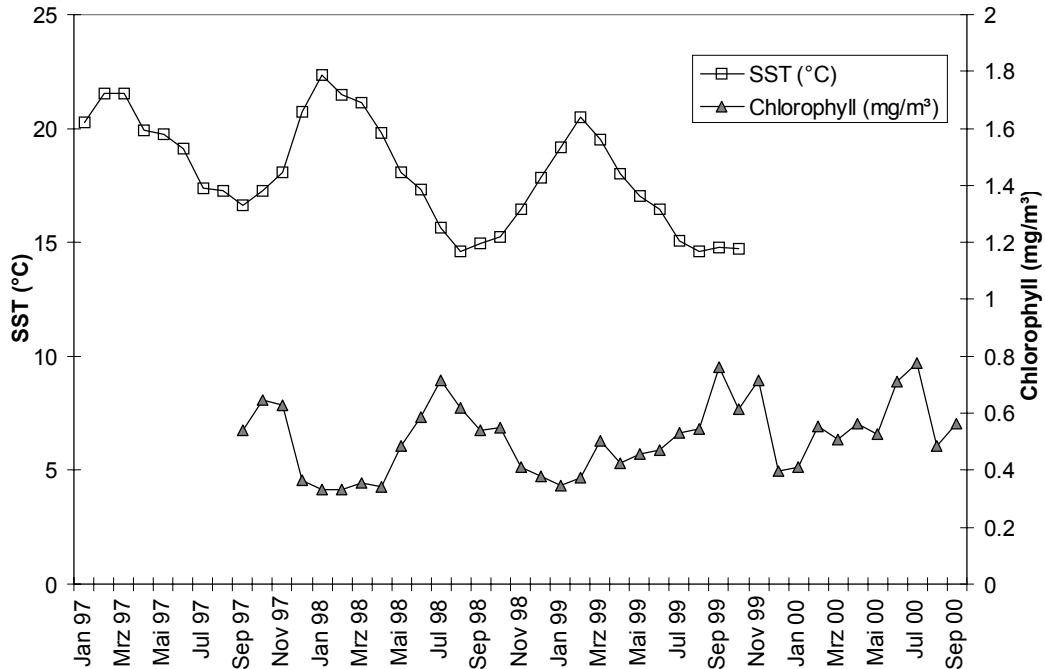


Abb. 26: Chlorophyll a Konzentration und Meeresoberflächentemperatur in Pan de Azúcar (SST = Meeresoberflächentemperatur).

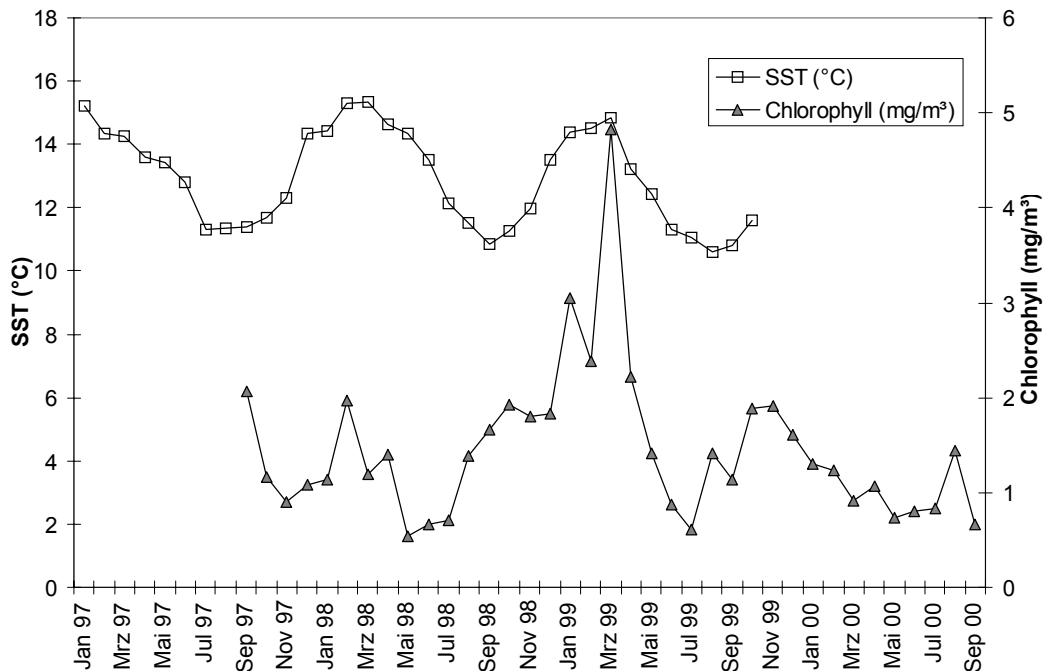


Abb. 27: Chlorophyll a Konzentration und Meeresoberflächentemperatur in Puñihuil (SST = Meeresoberflächentemperatur).

4 Diskussion

In der folgenden Besprechung der Ergebnisse wird zuerst auf den Einfluß der Untersuchungen auf die Humboldtpinguine eingegangen. Es folgen Abschnitte über die Beeinflußung der beiden Brutkolonien durch El Niño, und anschließend werden geographische Aspekte im Verhalten der Tiere besprochen. Die Diskussion schließt mit den Schlußfolgerungen aus den dargestellten Ergebnissen.

4.1 Einfluß der Untersuchungen und Effekte der Geräte

4.1.1 Einfluß der Untersuchungen auf Reproduktionserfolg

In der Sommerbrutperiode 1998/99 wurde in Pan de Azúcar der Einfluß der Untersuchungen auf den Reproduktionserfolg überprüft. In der Testgruppe konnten in 3 der 11 Nester beide Küken bis zum Flüge werden großgezogen werden. Alle anderen Nester wurden aufgegeben. In der Kontrollgruppe wurden ebenfalls in 3 Nestern beide Küken flügge, und die anderen 7 Nester wurden aufgegeben. Beim Vergleich der Testgruppe, an deren Adulttieren und/oder Küken gearbeitet wurde, mit der Kontrollgruppe, deren Nester nur aus Sichtweite kontrolliert wurden, konnte kein signifikanter Unterschied im Reproduktionserfolg festgestellt werden ($p > 0,6$, Fisher-Test, $n = 21$). Die Untersuchungen in Pan de Azúcar haben folglich keinen so negativen Einfluß auf die brütenden Tiere gehabt, als daß die Adulttiere deswegen das Brüten aufgegeben hätten oder daß sich dadurch die Kükensterblichkeit erhöht hätte.

Trotz dieses Ergebnisses muß man beachten, daß die Kontrollgruppe nicht völlig ohne Einfluß der Untersuchung geblieben ist, da die Kontrolle selbst ebenfalls eine gewisse Störung bedeutete. Es könnte sein, daß die, wenn auch aus Sicht des Forschers geringe, Störung der Nestkontrolle aus der Distanz ausgereicht hat, daß die Kontrolltiere das Brutgeschäft ebenso häufig aufgaben wie die Tiere der Testgruppe. Der Humboldtpinguin ist verglichen mit anderen Pinguinarten ein relativ nervöses Tier (B. Culik und R. Wilson persönliche Mitteilung), und vielleicht führen bei ihm schon sehr geringe Störungen zur Verschlechterung der Reproduktion.

Dagegen sprechen allerdings die Erfahrungen von Puñihuil. Dort war die Aufzuchtssrate bedeutend höher als in Pan de Azúcar, obwohl die meisten Nester mit Geräten ausgerüstet wurden, d.h. der Einfluß der Tiere noch erheblich höher gewesen sein dürfte als bei einer reinen Nestkontrolle aus Sichtdistanz. Des weiteren sind die Inseln von Puñihuil bedeutend kleiner als Pan de Azúcar, und die Nestdichte ist höher. So ist es unmöglich, Nester in der Weise zu vermeiden, wie dies in Pan de Azúcar mit den Kontrollnestern gemacht wurde. Dies deutet also ebenfalls darauf hin, daß die Untersuchungen an den Humboldtpinguinen keine erhöhte Nestaufgabe oder eine erhöhte Kükensterblichkeit verursacht haben.

4.1.2 Einfluß der Geräte

Peters (1997) benutzte in seinen Untersuchungen über Verdauungsprozesse verschiedener Pinguinarten Magensonden, die den hier verwendeten Loggern sehr ähnlich waren. Bei keiner der 4 untersuchten Arten, darunter auch der nahe mit dem Humboldtpinguin verwandte

Magellanpinguin (*S. magellanicus*), konnte er negative Auswirkungen auf die Wachstumsraten der Küken feststellen. Aus diesem Grund konnte davon ausgegangen werden, daß auch das Wachstum der Humboldtpinguinküken von den verabreichten Geräten nicht negativ beeinflußt wurde.

Äußerlich am Pinguin angebrachte Geräte können einen erheblichen Einfluß auf die energetischen Kosten des schwimmenden Pinguins haben und somit sein Jagdverhalten beeinflussen (z.B. Culik und Wilson 1991a und b, Bannasch et al. 1994, Culik et al. 1994a und b). Andererseits stellen Fahrtenschreiber und Satellitensender die einzige Möglichkeit dar, das Verhalten der Pinguine auf See zu untersuchen (Wilson 1995). In den letzten Jahren wurde die Loggertechnologie immer weiter verbessert, und durch zunehmende Miniaturisierung wurden ihre Auswirkungen auf die Pinguine verringert (Wilson 1995). Zu dem Zeitpunkt der Studie stellten die verwendeten Geräte den bestmöglichen Kompromiß aus Loggergröße, Zuverlässigkeit und technischen Eigenschaften dar und wurden deswegen für den Einsatz ausgewählt. Alle Geräte wurden entsprechend Culik et al. (1994a) in ihrer Stromlinienförmigkeit optimiert und nach den Vorschlägen von Bannasch et al. (1994) möglichst weit hinten auf dem Rücken des Pinguins befestigt, um ihren Einfluß auf die Pinguine zu minimieren.

Luna-Jorquera (1996) setzte in seinen Untersuchungen am Humboldtpinguin sehr ähnliche (Mk6) und teilweise identische Geräte (PTT10) ein, wie sie in der vorliegenden Arbeit verwendet wurden. Für den eingesetzten Mk6-Logger berechnete Luna-Jorquera (1996) zwar eine Erhöhung des Energieverbrauchs des ausgerüsteten Tieres von 11 %, Auswirkungen auf den Bruterfolg der ausgerüsteten Tiere konnte er nicht feststellen, ebenso wenig wie eine Verlängerung der Beutezugdauer oder eine Gewichtsabnahme der Adulttiere (Luna-Jorquera 1996). Auch die Auswirkungen des verwendeten Satellitensenders PTT10 betrachtet Luna-Jorquera (1996) als gering, und die Erhöhung des Energieverbrauchs durch das Gerät schätzte Luna-Jorquera (1996) auf ca. 14 %. Die in dieser Studie eingesetzten Mk5-Logger waren kleiner und leichter als die Mk6-Geräte und dürften deshalb noch geringere Auswirkungen auf die Humboldtpinguine gehabt haben (vgl. Bannasch et al. 1994, Culik et al. 1994a und b).

Der Unterschied der in dieser Studie verwendeten Fahrtenschreiber zu denen von Luna-Jorquera (1996) benutzten Geräten war die Anbringung eines Radiotelemetriesenders am Ende des Fahrtenschreibers (Abb. 3). Nach Weavers (1992) macht die aus dem Gerät hervorstehende Antenne eines Radiotelemetriesenders bis zu 70 % des Wasserwiderstands des gesamten Gerätes aus. In dieser Studie wurde ein sehr flexibler Antennendraht verwendet, der sich beim Schwimmen umbiegt und in Schwimmrichtung größtenteils hinter dem Logger verschwindet. Aus diesem Grund werden wie von Luna-Jorquera (1996) die Auswirkungen der Geräte auf das Jagdverhalten der Tiere bis auf den erhöhten Energieverbrauch als gering angesehen.

4.2 Vergleiche zwischen El Niño und dem folgenden Jahr

Der El Niño im Südsommer 1997/98 war einer der stärksten seit es systematische Aufzeichnungen über dieses Klimaphänomen gibt (Kerr 1999, McPhaden 1999a und b, Wang und Weisberg 2000). Nicht nur im äquatorialen Pazifik, dem „Ursprungsort“ des El Niños,

hatte er große Auswirkungen, auch weltweit wurden ihm Naturkatastrophen und veränderte Klimabedingungen zugeschrieben (Kerr 1999, McPhaden 1999b).

Wie reagierten die Humboldtpinguine von Pan de Azúcar und Puñihuil auf die Auswirkungen des El Niños auf ihren Lebensraum?

4.2.1 Pan de Azúcar

Trotz der aufgrund nur weniger ausgerüsteter Tiere geringen Stichprobenzahl im El Niño Jahr und der nur bedingt vergleichbaren Daten zeigen sich deutliche Unterschiede im Verlauf der beiden untersuchten Sommerbrutperioden. In der Saison 1997/98 waren in erster Linie das Jagdverhalten und der schlechte Reproduktionserfolg der Pinguine auffällig.

Jagdverhalten

Im Untersuchungszeitraum 1997/98 entfernten sich die Pinguine sehr weit von ihrer Brutinsel Pan de Azúcar. Von den 5 im Rahmen dieser Studie mit Satellitengeräten ausgerüsteten, inkubierenden Tieren entfernten sich 4 über 150 km weit von der Brutinsel. Das fünfte Tier verlor bald sein Gerät und konnte nicht weiter auf seinen Beutezügen verfolgt werden. Die 4 anderen Vögel schwammen teilweise sogar mehrere hundert Kilometer von Pan de Azúcar weg, obwohl Humboldtpinguine bisher als ausgesprochen standorttreu galten (Williams 1995). Zwar verfolgten Luna-Jorquera und Culik (1997) bereits früher einen Humboldtpinguin mittels Satellitentelemetrie auf einer Strecke von 640 km von Pan de Azúcar nach Norden, doch geschah dies außerhalb der Brutzeit in den Monaten Mai bis Juli.

Im Tauchverhalten gab es deutliche Unterschiede zwischen den beiden Untersuchungszeiträumen. Die Häufigkeitsverteilung der Tauchtiefen war im El Niño Jahr stark zu den flachen Tauchgängen verschoben, im Jahr darauf wurde häufiger in größere Tiefen getaucht (Abb. 9). Zwar wurden mit Satellitenfahrschreibern und ‚normalen‘ Fahrschreibern unterschiedliche Methoden zur Erfassung des Tauchverhaltens verwendet, daß jedoch der festgestellte Unterschied in der Tauchtiefenverteilung methodisch bedingt sein könnte, ist unwahrscheinlich. Die Satellitenfahrschreiber speichern nur alle 10 s den gemessenen Tiefenwert ab. Die Fahrschreiber taten dies im Gegensatz dazu alle 2 s und lieferten so ein weit detaillierteres Bild der vertikalen Ausnutzung des Wasserkörpers. Bei Intervallen von 10 s kann es passieren, daß das Tier zwischen 2 Messungen durchaus noch tiefer taucht, dies aber nicht abgespeichert wird. Das bedeutet, daß die von den Satellitenfahrschreibern aufgenommenen Tiefen unterschätzt werden. Geht man zum Beispiel von der in dieser Studie gemessenen maximalen Schwimmgeschwindigkeit von 6,5 m/s und einem maximalen (senkrechten) Ab- und Auftauchwinkel aus, könnte das Tier innerhalb von 10 Sekunden theoretisch noch über 30 m tiefer getaucht sein. Je schneller und je steiler der Pinguin taucht, desto tiefer kann er in einem Intervall kommen. Allerdings beträgt der Tauchwinkel von Humboldtpinguinen meistens nur 13 bis 44° (Luna-Jorquera und Culik 1999), und auch die Schwimmgeschwindigkeiten sind nur selten so hoch (vgl. Tab. 2 und 5). Bei einem maximalen Tauchwinkel von 44° und einer mittleren Schwimmgeschwindigkeit von 1,9 m/s ergibt sich ein Fehler von 3,3 m Tiefe. Die Unterschätzung der Tauchtiefen sollte deshalb trotz der 10s-Intervalle relativ gering ausfallen.

Eine weitere methodische Limitierung der 10s-Intervalle ist, daß Tauchgänge nicht erfaßt werden, die weniger als 10 s dauern, da in dieser Zeit ja kein Tiefenwert abgespeichert wird. Das heißt, der Anteil kurzer Tauchgänge wird gesenkt. Damit fallen in erster Linie Reisetauchgänge aus der Aufzeichnung heraus, da sie, zumindest unter nicht El Niño Bedingungen, durchschnittlich um 62 % kürzer sind als Freßtauchgänge (Luna-Jorquera und Culik 1999), und 42 % aller Reisetauchgänge unter 10 s dauern (Luna-Jorquera und Culik 1999), jedoch nur ca. 2 % aller Freßtauchgänge (vgl. Abb. 11B, 12B, 21B). Trotz dieser Unterschätzung ist der relative Anteil flacher Tauchgänge hoch. Die festgestellte Verschiebung der Tauchtiefenverteilung zu den flacheren Tauchgängen im Jahr 1997/98 gegenüber 1998/99 sollte also ein unterschiedliches Tauchverhalten der Tiere widerspiegeln.

Darauf deuten auch die Daten über die Tauchdauer hin. Diese Daten werden im Gegensatz zu den Tauchtiefen permanent über den Wasserschalter abgefragt, der den Sendebetrieb zur Batterieschonung sofort abschaltet, wenn das Gerät unter Wasser ist. Das bedeutet, daß alle Tauchgänge in ihrer tatsächlichen Dauer erfaßt werden. Während des El Niños waren über 75 % aller Tauchgänge kürzer als 1 min, im darauffolgenden Jahr waren es 20 % weniger. Die maximalen Tauchtiefen entsprachen sich mit 47 m 1997/98 bzw. 47,8 m (obere Grenze des 95%-Konfidenzintervalles der maximalen Tauchtiefen) 1998/99 in den beiden Untersuchungsperioden. Das heißt, die Tiere nutzten gleiche Tiefenbereiche des Wasserkörpers zur Jagd. Da Reisetauchgänge kürzer als Freßtauchgänge sind (Luna-Jorquera und Culik 1999), sollte die Verschiebung zu den kurzen Tauchdauern im El Niño Jahr aufgrund häufigerer Reisetauchgänge erfolgt sein.

Die Reiseaktivität ist nicht unbedingt abhängig von der zurückgelegten Distanz, da auch bei Freßtauchgängen große horizontale Entfernungen zurückgelegt werden können. Wilson und Wilson (1995) stellten bei Untersuchungen an Brillenpinguinen (*S. demersus*) fest, daß die Tiere bei Freßtauchgängen große horizontale Strecken zurücklegen. Bei einem ‚durchschnittlichen‘ Freßtauchgang von 140 s Dauer in eine Tiefe von 31 m legte ein ausgerüstetes Tier knapp 170 m in horizontaler Ebene zurück. Während des El Niños mußten die Humboldtpinguine aber offensichtlich so große Distanzen zurücklegen, um Beute zu finden, daß sie ihre Reiseaktivität erhöhen mußten. Vergleichsstudien, die diesen Parameter untersuchten, konnten in der Literatur nicht gefunden werden. Die erhöhte Reiseaktivität könnte eine spezielle Verhaltensanpassung der Humboldtpinguine an die Bedingungen während des El Niños sein.

Beuteverfügbarkeit während des El Niños

Während eines El Niños werden warme Wassermassen aus dem Westpazifik vom Wind entlang des Äquators vor die Westküste Südamerikas transportiert (z.B. Cane 1983, Arntz und Fahrbach 1991, McPhaden 1999a). Dort sinkt die normalerweise bei ca. 40 m liegende oberste Sprungschicht (20°C-Isotherme) auf tiefere Meerestiefen ab (Arntz und Fahrbach 1991). Während des El Niños 1982/83 sank die Sprungschicht vor der Küste Perus auf über 100 m (Huyer et al. 1987). Der normalerweise nährstoffreiche Auftrieb vor der südamerikanischen Westküste bleibt zwar, wenn auch teilweise stark abgeschwächt, bestehen, doch führt er aufgrund der abgesunkenen Sprungschicht nur noch nährstoffarmes, warmes Wasser aus der Tiefe an die Oberfläche (Smith und Huyer 1983). Infolgedessen sinkt die Produktivität dieses Meeresgebietes stark: Phyto- und Zooplanktonbiomassen verringern sich beträchtlich (Barber und Chavez 1983, Feldmann et al. 1984). Die Fangerträge der Fischerei brechen zusammen,

weil sich der größte Teil der reichen Fischvorkommen des Humboldtstroms, darunter auch Beutefische des Humboldtpinguins wie Sardelle (*Engraulis ringens*) und Sardine (*Sardinops sagax*) (Wilson et al. 1995a, Herling 2001), in tiefere Meerestiefen begibt oder sich nach Süden oder Westen ins offene Meer hinaus bewegt, um den vom Äquator kommenden warmen, nährstoffarmen Wassermassen auszuweichen (Walsh et al. 1980, Barber und Chavez 1983, Herdson 1984, Arntz und Fahrbach 1991). Zudem verschlechtert sich auch der Zustand der Fische z.B. hinsichtlich Fettgehalt, Größe und Fekundität (Santander 1980, Santander und Zuzunaga 1984).

Das Meeresgebiet bei Pan de Azúcar war vom El Niño 1997/98 stark betroffen. Im Dezember 1997, als die brütenden Humboldtpinguine mit Satellitengeräten ausgerüstet wurden, stieg die Meeresoberflächentemperatur auf 20,7 °C. Sie lag damit um 2,7 °C höher als im November (Abb. 26). Die Anomalie der Meeresoberflächentemperatur lag zwischen +2,5 und +3,0 °C. Die Chlorophyll a Konzentration fiel gegenüber den Vormonaten September bis November um über 40 % auf 0,36 mg/m³ (Abb. 26). Die Fischanlandungen in der Region um Pan de Azúcar lagen während der Hauptbrutzeit von September bis Dezember durchschnittlich um 50 % unter dem Jahresmittel dieser Region von 1997 (SERNAP 1998).

Drei der 4 Pinguine, die die Satellitensender längere Zeit trugen, schwammen nach Süden (vgl. Culik et al. 2000). Vermutlich sind sie den nach Süden ziehenden Beuteschwärmen gefolgt. Dieses Verhalten von Topprädatoren wurde auch während des schweren El Niños 1982/83 bei anderen Seevögeln wie Guanaykormoranen (*Phalacrocorax bougainvillii*), Guanotölpeln (*Sula variegata*) und Chilepelikanen (*Pelecanus thagus*) (Arntz und Fahrbach 1991) beobachtet. Hays (1986) konnte in Peru anhand von Zählungen eine Verschiebung der Humboldtpinguinpopulation nach Süden feststellen. Hays (1986) führt dieses Verhalten auf die Verschiebung der Beute, in diesem Fall in erster Linie die Südamerikanische Sardelle (*Engraulis ringens*) und die Südamerikanische Sardine (*Sardinops sagax*), zurück.

Anfang Januar 1997 schwammen die zwei Humboldtpinguine, die am längsten per Satellitentelemetrie verfolgt werden konnten, zunächst relativ nahe an der Küste entlang nach Süden. Mitte Januar verließen beide Tiere die Küstengewässer und schwammen nach Südwesten 150 km auf den offenen Ozean hinaus, direkt zu einem Seegebiet mit erhöhter Chlorophyll a Konzentration (Abb. 8 a und b, Culik et al. 2000). In diesem produktiven ‚Hotspot‘ war wahrscheinlich eine erhöhte Beutedichte zu erwarten (vgl. Ryther 1969, Hunt und Schneider 1987, Hunt 1990). Auch wenn es sich dabei nur um die Daten von 2 Tieren handelt, erhärtet dieser Befund die Hypothese, daß die Humboldtpinguine während des El Niños nach Süden schwammen, um nach Nahrung zu suchen. Darüber hinaus scheint die Chlorophyll a Konzentration in der Tat ein Hinweis für die Humboldtpinguine auf Beuteverfügbarkeit zu sein (siehe Culik et al. 2000 für Details).

In der vorliegenden Studie schwamm ein Tier den anderen entgegengesetzt 150 km nach Norden. Auch dieser Pinguin könnte der sich verschiebenden Beuteverteilung gefolgt sein, denn nicht alle Fischarten ziehen während eines El Niños nach Süden. Die Holzmakrele (*Trachurus murphyi*), ein Beutefisch des Humboldtpinguins (Herling 2001), zieht während des El Niños aufgrund der veränderten ozeanographischen Bedingungen nach Norden (Arntz und Fahrbach 1991).

Die Nahrungsverfügbarkeit für die Humboldtpinguine von Pan de Azúcar war sehr wahrscheinlich im Dezember 1997 aufgrund der Auswirkungen El Niños so schlecht, daß die

Pinguine viel Zeit auf See verbringen und sich weit von der Insel entfernen mußten, um Beute zu finden.

Populationsdynamik und Adultmortalität

Die Auswirkungen eines El Niños auf die niedrigen trophischen Ebenen des marinen Nahrungsnetzes beeinflussen auch die Topprädatoren nachhaltig. Hunderttausende Seevögel und marine Säuger verlassen ihre ursprünglichen Kolonien auf der Suche nach Nahrung, und viele davon verhungern dennoch (z.B. Ainley und Lewis 1974, Nelson 1978, Schreiber und Schreiber 1984, Valle et al. 1987, Duffy 1990, DeLong und Antonelis 1991, Trillmich und Dellinger 1991, U.W. Wilson 1991).

Während des schweren El Niños 1982/83 ging die Population des Galápagospinguins (*S. mendiculus*) um ca. 77 % zurück (Rosenberg und Harcourt 1987), was in erster Linie auf das Sterben zahlreicher Adulttiere zurückgeführt wurde (Merlen 1984). Während des gleichen El Niño Ereignisses registrierte Hays (1986) einen Populationsrückgang des Humboldtpinguins in den Kolonien Perus um 65 %. Für die chilenischen Kolonien ermittelten Araya und Todd (1987) einen Rückgang von mindestens 72 %. Im Gegensatz zu Hays (1986) fanden sie allerdings keine toten Pinguine am Strand und vermuteten, daß sich die Humboldtpinguine zur Nahrungssuche auf See aufhielten. Die Population der Humboldtpinguine in Pan de Azúcar sank während des El Niños 1982/83 von 6000 Tieren in den Jahren 1981/82 (zu diesem Zeitpunkt die größte Humboldtpinguinkolonie der Welt) auf nur 42 Tiere im Juli 1984 (Araya und Todd 1987).

Auch im Laufe des El Niños 1997/98 nahm die Pinguinpopulation von Pan de Azúcar stark ab. Waren im Dezember 1997 noch mindestens 600 Tiere auf der Insel, wurden im Januar 1998 noch 312 Pinguine gezählt (unveröffentlichte Daten der Parkleitung). Vermutlich waren auch hier die Tiere auf See, um Nahrung zu suchen, denn an den Stränden um Pan de Azúcar wurden 1998/99 keine toten Pinguine gefunden. Im Gegensatz dazu verhungerten in der peruanischen Humboldtpinguinkolonie Punta San Juan während des extremen El Niños des Jahres 1982/83 Pinguine und wurden am Strand tot aufgefunden (Hays 1986). Auch während des El Niños 1997/98 starben in dieser Kolonie Seevögel: Ende Januar 1998 wurden tote Humboldtpinguine am Strand gefunden (Paredes und Zavalaga 1998). Die Anzahl der lebenden Pinguine in Punta San Juan war zu diesem Zeitpunkt wie in Pan de Azúcar viel geringer als in ‚normalen‘ Jahren. In der sonst mehrere tausend Tiere umfassenden Kolonie (Ellis et al. 1998) wurden nur noch 670 Tiere gezählt (Paredes und Zavalaga 1998). Wie viele Tiere dieser Kolonie starben und wie viele fortschwammen, ist nicht zu klären. In Pan de Azúcar jedoch scheint es die – obwohl geringe - Nahrungsverfügbarkeit den Humboldtpinguinen noch ermöglicht zu haben, weiter entfernte Seegebiete zur Jagd aufzusuchen.

Auswirkungen des El Niños auf die Reproduktion

Wie alle Seevögel brüten Humboldtpinguine an Land und fressen auf See. Seevögel sind während der Reproduktionszeit eng an ihren Brutplatz gebunden, da sie immer wieder dorthin zurückkehren müssen, um ihren Brutpartner auf dem Nest abzulösen oder ihre Küken zu füttern (Croxall 1987, Furness und Monaghan 1987). Orians und Pearson (1979) bezeichneten

diese Art des Jagdverhaltens als ‚central place foraging‘. Wenn sich die Adulttiere zu lange von der Insel entfernen müssen, kann die Brut nicht mehr ausreichend versorgt werden, und das Brutgeschäft wird aufgegeben (Ashmole 1963).

Das stärkste Ausmaß hat El Niño meistens während des Südsommers (Arntz und Fahrbach 1991). Für die meisten Seevögel in den vom El Niño besonders stark betroffenen Gebieten des zentralen und östlichen äquatorialen Pazifik ist dies die Hauptbrutperiode (Tuck 1980). Wie im vorherigen Abschnitt beschrieben, verlassen während eines El Niños viele Tiere ihre Kolonien auf der Suche nach Nahrung. Aufgrund dessen wird während eines starken El Niños das Brutgeschäft erst gar nicht bzw. verspätet begonnen (z.B. Rußseeschwalbe *Sterna fuscata* und Grauseschwalbe *Procelsterna cerulea*, Schreiber und Schreiber [1984]; Galápagosscharbe *Nannopterum harrisi* und Rotfußtölpel *Sula sula*, Valle et al. [1987]; Graumöwe *Larus modestus*, Guerra et al. [1988]; Ohrenscharbe *Phalacrocorax auritus*, U.W. Wilson [1991]) oder mangels Erfolg abgebrochen (z.B. Incaseschwalbe *Larosterna inca*, Simeonsmöwe *Larus belcheri* und Chilepelikan *Pelecanus thagus*, Paredes und Zavalaga [1998], Bindenfregattvogel *Fregata minor*, Schreiber und Schreiber [1984], Pinselscharbe *Phalacrocorax penicillatus*, U.W. Wilson [1991]) - können Küken groß gezogen werden, wachsen sie meist schlechter (z.B. Maskentölpel *Sula dactylatra*, Schreiber und Schreiber [1984]), Hawaii-Sturmvogel *Pterodroma phaeopygia*, Cruz und Cruz [1990], Rotschwanz-Tropikvogel *Phaethon rubricauda*, Schreiber [1994]).

In Pan de Azúcar wurden im Dezember 1997 neben den bebrüteten Eier nur noch große, fast schon flügge Küken gefunden. Kleinere Küken gab es nicht. Die vorgefundenen Küken waren am Beginn der Mauser vom Kükendunenkleid ins Juvenilgefieder, was einem Alter von ungefähr 10 Wochen entspricht (Williams 1995, eigene Daten). Sie müssen also ungefähr Ende September geschlüpft sein. Dies entspricht dem Beginn des normalen Schlupfzeitraumes der Humboldtpinguinküken in Pan de Azúcar (Oyarzo 1991). Auch in der Sommerbrutseason 1998/99 schlüpften die ersten Küken Ende September, welche dann Anfang Dezember ins Juvenilgefieder mauserten (eigene Beobachtungen). Auch danach - von Oktober bis Ende Dezember 1998 - schlüpften ständig neue Küken aus, wie dies auch in anderen Jahren der Fall war (Oyarzo 1991).

Da sich wahrscheinlich erst im Dezember 1997 die ozeanographischen Bedingungen hinsichtlich der Nahrungsverfügbarkeit für die Humboldtpinguine gegenüber den Vormonaten deutlich verschlechterten (siehe oben), dürften auch in diesem Jahr noch Küken nach September geschlüpft sein, die dann allerdings Ende November/Anfang Dezember starben. Es überlebten nur die schon sehr großen Küken, die schon fast flügge, d.h. unabhängig von ihren Eltern, waren. Daß Anfang Dezember trotz der schlechten Nahrungssituation inkubierende Humboldtpinguine gefunden wurden, dürfte an ihrem, im Vergleich zu Küken versorgenden Adulttieren niedrigeren Nahrungsbedarf liegen. Während der Inkubationzeit müssen die brütenden Tiere nur ihren energetischen Eigenbedarf über die Beutejagd decken. Sind die Küken geschlüpft, muß zusätzliche Nahrung erbeutet werden (Luna-Jorquera 1996).

Wahrscheinlich war die Nahrungsverknappung Anfang Dezember zwar zu stark, um Küken großzuziehen, die verbleibende Nahrungsverfügbarkeit reichte aber für die Adulttiere noch aus, um ihren Eigenbedarf zu decken. Allerdings gaben auch diese Pinguine das Brutgeschäft auf: Im Januar 1998, als in diesen Nestern eigentlich Küken zu erwarten gewesen wären, wurde auf Pan de Azúcar keinerlei Brutaktivität festgestellt (CONAF unveröffentlichte Daten). Zu diesem Zeitpunkt hatten sich die ozeanographischen Bedingungen noch einmal verschlechtert:

Die Chlorophyll a Konzentration sank um weitere 8% auf 0,33 mg/m³, die Meeresoberflächentemperatur stieg gegenüber Dezember um 1,6 °C auf 22,4 °C (Abb. 26), ihre Anomalie lag wie im Dezember bei ca. +2,5 °C.

Trotz der schlechten Nahrungssituation überlebten in der Sommerbrutzeit 1997/98 ein paar Küken bis zum Flüge werden. Ein vollständiger Ausfall der Reproduktion während der Sommerbrutsaison wurde dagegen im gleichen Jahr in der peruanischen Kolonie Punta San Juan beobachtet (Paredes und Zavalaga 1998). Dort gaben alle Tiere in der Sommerbrutzeit 1997/98 das Brutgeschäft auf, und kein Küken überlebte. Zwar begannen die Adulttiere zu brüten und auch große Küken wurden teilweise in der Kolonie vorgefunden, doch bis Januar waren alle Nester von den Adulttieren aufgegeben und alle bis dahin überlebenden Küken verhungert (Paredes und Zavalaga 1998).

Wie groß der Reproduktionserfolg in Pan de Azúcar in dieser Brutperiode war, ist nicht festzustellen, da keine regelmäßigen Kontrollen von der Parkverwaltung auf der Insel durchgeführt wurden. Somit gibt es keine Informationen über den Schlüpf-, den Aufzucht- oder den Reproduktionserfolg. Da ab Ende September jedoch offensichtlich kein Brutversuch erfolgreich abgeschlossen werden konnte, ist der Reproduktionserfolg sehr wahrscheinlich bedeutend kleiner als der des Jahres 1998/99 mit 0,33 flügger Küken pro Nest.

Klimatische Beeinflussung des Bruterfolges?

Im Zuge von El Niños kommt es in den sonst trockenen Gebieten an der Westküste Südamerikas teilweise zu heftigen Regenfällen (Arntz und Fahrbach 1991). Diese können sehr negative Auswirkungen auf den Bruterfolg der Humboldtpinguine haben. Simeone et al. (in Druck) berichten von Brutaufgaben zwischen 47 % und 94 % aller aktiven Nester aufgrund von Überflutung durch Regen. Allerdings wurden diese Prozentsätze in der Winterbrutperiode festgestellt, in der die Bereitschaft zum Brutgeschäft offenbar ohnehin geringer zu sein scheint als in der Brutperiode im Sommer: Während der Sommerbrutperiode wurden die Nester bedeutend seltener aufgrund von Regenfällen aufgegeben und teilweise auch ein zweiter Brutversuch unternommen, wenn die Brut aufgrund von Niederschlägen verloren ging (Simeone et al., in Druck). Auch Paredes und Zavalaga (1998) berichten, daß in Punta San Juan Regenfälle im September 1997/98 zur Brutaufgabe von 70 % aller in offenen Nestern inkubierenden Humboldtpinguinen führten. Diese Tiere legten aber im Oktober erneut Eier und unternahmen einen zweiten Brutversuch.

In Pan de Azúcar gab es während der Sommerbrutzeit 1997/98 einmalig im September, also während der Inkubationszeit der Humboldtpinguine, schwere Regenfälle (unveröffentlichte Daten der Parkverwaltung). Selbst wenn das Brutgeschehen zu diesem Zeitpunkt dadurch beeinflusst wurde, dürften die Auswirkungen auf den Reproduktionserfolg der Kolonie in dieser Sommerbrutperiode gering gewesen sein, da eine Wiederaufnahme des Brutgeschäfts sehr wahrscheinlich stattgefunden hat (Paredes und Zavalaga 1998). Andere klimatische Faktoren wie z.B. Lufttemperatur, Sonneneinstrahlung oder Wind dürften den Reproduktionserfolg der Humboldtpinguine in Pan de Azúcar kaum beeinflusst haben, da dort in dieser Sommerbrutperiode alle Tiere in Felshöhlen, unter großen Steinen oder zwischen Felsen nisteten und auf diese Weise vor klimatischen Einflüssen relativ gut geschützt waren (Kubetzki et al. in Vorbereitung). Der geringe Reproduktionserfolg in der Sommerbrutperiode

1997/98 ist somit wahrscheinlich in erster Linie den ozeanographischen Auswirkungen El Niños zuzuschreiben.

Zusammenfassung

Eine vom starken El Niño 1997/98 hervorgerufene Nahrungsknappheit war sehr wahrscheinlich die Ursache für das beobachtete Jagdverhalten der Humboldtpinguine von Pan de Azúcar in der Sommerbrutzeit 1997/98: Die Tiere reagierten darauf mit einer gegenüber dem darauffolgenden Jahr erhöhten Reiseaktivität. Auf der Suche nach Nahrung machten die bisher für sehr standorttreu gehaltenen Tiere ausgedehnte Beutezüge und entfernten sich teilweise mehrere hundert Kilometer von ihrer Kolonie. Dabei folgten sie wahrscheinlich in erster Linie der dem warmen, nährstoffarmen Wasser ausweichenden Beute nach Süden. Dadurch wurde die Dauer der Abwesenheit von der Insel so lang, daß das Brutgeschäft aufgegeben werden mußte. Deshalb war der Reproduktionserfolg in der Sommerbrutperiode während des El Niños 1997/98 sehr gering.

4.2.2 Puñihuil

In Puñihuil hatte der starke El Niño des Jahres 1997/98 kaum Auswirkungen auf die Humboldtpinguine. Sowohl in der Ernährungsökologie als auch in der Reproduktionsbiologie fanden sich kaum Unterschiede zwischen den Sommerbrutperioden von 1997/98 und 1998/99.

In keinem der untersuchten Reproduktionsparameter gab es zwischen dem El Niño 1997/98 und dem darauffolgenden Jahr einen signifikanten Unterschied. Trotz des El Niños 1997/98 war es den Tieren von Puñihuil in diesem Jahr möglich, die Küken ähnlich erfolgreich großzuziehen wie im Jahr 1998/99.

Auch in der Beutezusammensetzung war der Unterschied gering. Der Hauptanteil der Nahrung war in beiden Jahren Fisch. Weder Tintenfisch noch Crustaceen machten in einem der beiden Jahren bedeutende Anteile in der Beutezusammensetzung aus. Der durchschnittliche Energiegehalt der Beute war in beiden Jahren ebenfalls sehr ähnlich.

Hatten die brütenden Humboldtpinguine aber in einer der beiden Brutperioden einen höheren Jagdaufwand, um die ähnlich energiereiche Nahrung für die Küken zu erjagen und einen sehr hohen Reproduktionserfolg zu erreichen?

Beim Vergleich der Parameter des Jagdverhaltens fanden sich nur zwei signifikante Unterschiede: In der Sommerbrutperiode 1998/99 waren die maximale Tauchtiefe und die maximale Entfernung von der Insel größer als während des El Niños.

Entfernung von der Insel und Tauchtiefe

Das Meeresgebiet um die Insel von Puñihuil ist gekennzeichnet durch zwei Bereiche unterschiedlicher Tiefe. Die Inseln liegen in der Bucht von Mar Brava. In der Bucht fällt der Meeresboden vom Ufer gleichmäßig auf eine maximale Tiefe von ca. 25 m ab. Dort wo sich

die Bucht zur See öffnet, fällt der Meeresgrund zuerst relativ steil auf ca. 50 m und dann etwas flacher auf noch größere Tiefen ab (The Times Atlas of the World 1994, persönliche Mitteilung der Taucher von Puñihuil). Pinguine, die nur in der Bucht von Puñihuil jagen, können also keine größeren Tiefen als ca. 25 m erreichen, während Tiere, die die Bucht verlassen, nicht mehr durch eine geringe Wassertiefe in ihren Tauchtiefen eingeschränkt sind. In der Sommerbrutperiode 1997/98 entfernten sich Humboldtpinguine im Mittel nicht weiter als 5,8 km von der Insel. Sie blieben bei den meisten ihrer Beutezügen in der Bucht und waren dadurch in ihrer Tauchtiefe eingeschränkt. Im Jahr darauf entfernten sich die Pinguine durchschnittlich 8,4 km von der Insel und kamen so in tiefere Meeresbereiche. Die maximalen Tauchtiefen waren folglich 1998/99 mit 43,0 m größer als ein Jahr zuvor mit 25,9 m.

Entfernung von der Insel und Beuteverteilung

Die Unterschiede in der Tauchtiefe sind auf die Entfernung von der Brutinsel zurückzuführen. Warum sich aber die Humboldtpinguine im Jahr 1998/99 signifikant weiter von der Insel entfernten als im vorangegangenen Jahr ist nicht zu klären.

Es ist auszuschließen, daß methodische Fehler die Unterschiede in der Entfernung von der Insel verursachten. In beiden Jahren wurden exakt die gleichen radiotelemetrischen Geräte benutzt, und die zwischen den Jahren unterschiedlichen Peilungsprotokolle wurden für die Auswertung einander angeglichen.

Die Verteilung der Beute hat ebenfalls Auswirkungen auf die Distanz, die sich die Tiere von ihrer Kolonie entfernen (z.B. Ashmole 1963, Bell 1991, Lewis et al. 2001). Möglicherweise war die Beutedichte während der Sommerbrutperiode 1998/99 außerhalb der Bucht höher oder innerhalb der Bucht niedriger als im Jahr zuvor.

Auch aus den ozeanographischen Parametern können keine Hinweise darauf gewonnen werden. Die in dieser Studie untersuchten Chlorophyll a Konzentration, Fischanlandungen, Meeresoberflächentemperaturen und deren Anomalien können in diesem kleinskaligen und so küstennahen Bereich wie der Bucht von Puñihuil noch nicht aufgeschlüsselt werden. Die über die Fahrtenschreiber aufgezeichneten Temperaturwerte erlauben ebenfalls keine derart geographisch feinskalige Aufschlüsselung.

Es ist aber zu beachten, daß die Unterschiede in maximaler Tauchtiefe und Entfernung von der Insel zwischen den Jahren zwar statistisch signifikant waren, aber, wenn überhaupt, von nur geringer Relevanz für die Pinguine: Der Jagdaufwand der Tiere, gemessen als Energieverbrauch pro Beutezug, war nicht unterschiedlich und auch der Reproduktionserfolg war in beiden Jahren ähnlich gut.

Zusammenfassung

Der El Niño des Jahres 1997/98 hatte nur geringe Auswirkungen auf die Pinguine von Puñihuil. Die festgestellten Unterschiede in der maximalen Tauchtiefe konnten auf die unterschiedliche Entfernung der Tiere von der Insel zurückgeführt werden. Warum sich die Pinguine in den beiden Sommerbrutzeiten jedoch unterschiedlich weit von der Insel entfernten, war nicht zu klären. Die Reproduktion wurde davon aber nicht beeinflusst.

4.3 Vergleiche zwischen den Kolonien

Die Untersuchungskolonien Pan de Azúcar und Puñihuil liegen ca. 1500 km voneinander entfernt. Sie befinden sich in unterschiedlichen Klimazonen (Wüstenklima - gemäßigtes Klima) und unterscheiden sich ebenfalls in ihren ozeanographischen Bedingungen (Auftriebsgebiet - kein Auftriebsgebiet, Meerestemperatur, Fischspektrum). Gibt es Unterschiede im Jagdverhalten und der Reproduktion zwischen den beiden Kolonien und wenn ja, welche?

4.3.1 Saison 1997/98

Jagdverhalten

Aufgrund des schweren El Niños in diesem Jahr mußten zur Datenerhebung in Pan de Azúcar andere Methoden angewendet werden als in Puñihuil. Infolgedessen kann das Tauchverhalten der Tiere von Pan de Azúcar aufgrund des Einsatzes von lediglich 2 Satellitenfahrtschreibern nur mit Einschränkungen und nur qualitativ mit den Ergebnissen aus Puñihuil verglichen werden.

In Pan de Azúcar lagen die maximalen Tauchtiefen der zwei mit Satellitenfahrtschreiber ausgerüsteten Tiere mit 40 m und 54 m über der oberen Grenze des 95% Konfidenz-Intervalls der maximalen Tauchtiefen der Pinguine von Puñihuil von 33,3 m. Dieser Unterschied ist auf die unterschiedliche Bathymetrie in den Untersuchungsgebieten und der Entfernung der Pinguine von der Kolonie auf ihren Beutezügen zurückzuführen. Während sich die Pinguine von Pan de Azúcar weit von der Insel entfernten und so in tiefen Meeresgebieten jagten, hielten sich die Tiere von Puñihuil fast ausschließlich in der Bucht von Mar Brava auf, in der die Kolonie liegt. Durch die zuvor beschriebene geringe Tiefe dieser Bucht war die Tauchtiefe der Tiere von Puñihuil eingeschränkt.

Die Pinguine von Pan de Azúcar tauchten jedoch nicht häufig in diese Tiefen. Trotz der größeren *maximalen* Tauchtiefen zeigt sich in der Verteilung der relativen Häufigkeiten der Tauchtiefen aller Freßtauchgänge, daß die Tiere in Pan de Azúcar etwas flacher getaucht sind als die Tiere von Puñihuil: In der Tiefenklasse von 0-10 m haben sie einen 12 % höheren Anteil, in Tiefenklassen der größeren Tiefen liegen sie jeweils 3 bis 5 % unter den Werten von Puñihuil (Abb. 17). Wie aber im Abschnitt 4.2.1 dargestellt, verursacht das längere Aufnahmeintervall der Satellitensender von 10 s eine leichte Unterschätzung der Tauchtiefe. Diese Tatsache könnte die Unterschiede in den Tauchtiefen erklären. Dafür spricht auch die Dauer der Tauchgänge. Im Gegensatz zu den Tauchtiefen wird die Dauer der Tauchgänge von den Satellitengeräten nicht in Intervallen sondern kontinuierlich registriert. Es gab hier also keine methodischen Unterschiede, die die Ergebnisse hätten beeinflussen können. In den Häufigkeitsverteilungen der Tauchdauern sind sich die Kolonien sehr ähnlich. An beiden Untersuchungsorten dauerte der Großteil (jeweils ca. $\frac{3}{4}$ aller Tauchgänge) unter 1 Minute, die übrigen Tauchgänge lagen in erster Line zwischen 1 und 2 Minuten (Abb. 18).

In beiden Kolonien ist ein hoher Anteil an kurzen Tauchgängen festzustellen. Er dürfte allerdings unterschiedliche Ursachen haben. In Pan de Azúcar zeigten die Humboldtpinguine eine hohe Reiseaktivität, durch die der hohe Anteil an kurzen Tauchgängen zu erklären ist (vgl. Abschnitt 4.2.1). In Puñihuil dagegen blieben die Tiere in der Nähe der Insel, in der

flachen Bucht. In diesem Fall dürften die Reisetauchgänge einen bedeutend kleineren Anteil an allen Tauchgängen ausmachen. Da Tauchtiefe und Tauchdauer miteinander positiv korrelieren (z.B. Wilson 1995, Luna-Jorquera und Culik 1999), machten die Tiere von Puñihuil wahrscheinlich viele kurze Freßtauchgänge auf ihren Beutezügen.

In Puñihuil war offensichtlich genügend Beute in der Nähe der Brutinsel zu finden. In Pan de Azúcar mußten die Tiere weit wegschwimmen, um ihre Nahrung zu erbeuten, was zu einer hohen Reiseaktivität führte. Auf diese Tatsache können die festgestellten Unterschiede im Tauchverhalten zurückgeführt werden.

Reproduktion

Die Reproduktion in beiden Kolonien ist aufgrund der Aufgabe des Brutgeschäfts in Pan de Azúcar im Laufe der Sommerbrutzeit 1997/98 nur sehr eingeschränkt zu vergleichen. Weder Wachstumsraten, noch Schlüpf- oder Aufzuchtserfolg konnten in Pan de Azúcar bestimmt werden. Die Eigrößen in den beiden Kolonien unterschieden sich mit einem durchschnittlichen Ei-Volumen-Index von 218,8 mm³ in Pan de Azúcar und 209,3 mm³ nicht signifikant voneinander. Coulson et al. (1982) stellten bei Heringsmöwen (*Larus argentatus*) fest, daß Eigrößen bei besserer Nahrungssituation ansteigen. Dies könnte ein Hinweis darauf sein, daß in beiden Kolonien vergleichbare Nahrungsbedingungen im Vorfeld der Eiablage geherrscht haben. Darauf deutet auch der Verlauf der untersuchten ozeanographischen Parameter hin: Wie im Abschnitt 4.2.1 beschrieben, verschlechterte sich die Nahrungssituation für die Humboldtpinguine von Pan de Azúcar wahrscheinlich erst Ende November/Anfang Dezember. Von diesem Zeitpunkt an wurde vermutlich das Brutgeschäft von allen Humboldtpinguinen aufgegeben. Zwar wurden bis dahin einige Küken flügge, der Reproduktionserfolg dürfte damit aber dennoch deutlich unter 0,33 flüggen Küken pro Brutpaar, dem Wert des darauffolgenden Jahres, liegen.

In Puñihuil scheint die Nahrungssituation im Gegensatz zu Pan de Azúcar während der ganzen Brutzeit gleichmäßiger und insgesamt besser gewesen zu sein. Darauf deuten die untersuchten ozeanographischen Parameter hin. Die Chlorophyll a Konzentration lag von Dezember 1997 bis Februar 1998 zwischen 1,08 und 1,97 mg/m³ und war damit durchschnittlich mehr als doppelt so hoch als in Pan de Azúcar in den entsprechenden Monaten Oktober – Dezember (Abb. 26/27). Die Meeresoberflächentemperatur lag zwischen 14,4 °C (Dezember 1997 und Januar 1998) und 15,3 °C (Februar 1998) und war damit immer um mindestens 3,7 °C niedriger als in Pan de Azúcar zur entsprechenden Zeit (Abb. 26/27). Die Anomalien der Meeresoberflächentemperatur betrugen zwischen +1,0 °C (Dezember 1997) und –0,5 °C (Januar und Februar 1998) und lagen damit um durchschnittlich 2,5 °C unter denen von Pan de Azúcar. Die Fischenlandungen in der Region Puñihuils wichen während der Sommerbrutperiode 1997/98 nicht vom Jahresdurchschnitt ab (SERNAP 1998, 1999). Die wahrscheinlich sehr gute Nahrungssituation ermöglichte einen Reproduktionserfolg von 0,82 flüggen Küken pro Nest.

Geographische Unterschiede in den Auswirkungen des El Niños 1997/98 auf die Reproduktion

Im Puñihuil wurde die Reproduktion durch den El Niño nicht negativ beeinflusst. In Pan de Azúcar dagegen hatte das Klimaphänomen sehr negative Auswirkungen auf die Reproduktion der Humboldtpinguine. Wie ist dieser Unterschied zu erklären?

Das Klimaphänomen El Niño entsteht im äquatorialen Pazifik (z.B. Cane 1983, Arntz und Fahrbach 1991, McPhaden 1999a, b). Wenn die warmen, nährstoffarmen Wassermassen aus dem Westpazifik auf den amerikanischen Kontinent treffen, breiten sie sich nach Norden und Süden entlang dessen Westküste aus und mit zunehmendem Breitengrad verliert der El Niño allmählich an Kraft (Arntz et al 1991, Fahrbach et al. 1991, Arntz und Fahrbach 1991). Diese geographische Abschwächung spiegelt sich im Reproduktionserfolg der Humboldtpinguine von Pan de Azúcar und Puñihuil wider.

Im Norden des Verbreitungsgebiets des Humboldtpinguins (Williams 1995) auf 15° südlicher Breite liegt die peruanische Humboldtpinguinkolonie Punta San Juan. Sie ist nur knapp 500 km vom Äquator entfernt. Die warmen Wassermassen aus dem Westpazifik erreichten die Kolonie früh im Jahr 1997: Im Juni dieses Jahres war mit +4,5 °C ein erstes Maximum der Anomalie der Meeresoberflächentemperatur während dieses El Niños erreicht (Paredes und Zavalaga 1998). Die größte positive Meeresoberflächenanomalie während der Sommerbrutzeit betrug 6,3 °C und wurde im Januar 1998 registriert (Paredes und Zavalaga 1998). Daten zur Chlorophyll a Konzentration oder über die Fischanlandungen liegen nicht vor. In dieser Kolonie überlebte in dieser Sommerbrutperiode kein Küken bis zum Flüge werden (Paredes und Zavalaga 1998). Hier wurden im Gegensatz zu den anderen beschriebenen Kolonien verhungerte Humboldtpinguine am Strand gefunden (Paredes und Zavalaga 1998).

Pan de Azúcar liegt auf 29° südlicher Breite und ist somit knapp 2900 km vom Äquator entfernt. Wie Punta San Juan erreichten die warmen Wassermassen das Seegebiet von Pan de Azúcar schon im Juni mit Anomalien der Meeresoberflächentemperatur zwischen +2,5 °C und +3,0 °C. Nach einem zeitweiligen Absinken stieg die Anomalie im Dezember 1997 und Januar 1998 wieder auf Werte zwischen +2,5 °C und +3,0 °C. Die Chlorophyll a Konzentration sank im Dezember 1997 um über 40 % gegenüber den Vormonaten September bis November (vgl. Abschnitt 4.2.1). Die Fischanlandungen in der Region um Pan de Azúcar lagen während der Hauptbrutzeit von September bis Dezember durchschnittlich um 50 % unter dem Jahresmittel dieser Region von 1997 (SERNAP 1998). Der Reproduktionserfolg lag während der Sommerbrutperiode 1997/98 wahrscheinlich bedeutend unter 0,33 flüggen Küken pro Brutpaar (vgl. Abschnitt 4.2.1).

Zwischen Pan de Azúcar und Puñihuil liegt die Humboldtpinguinkolonie Algarrobo auf 33° südlicher Breite. Sie wurde von den warmen Wassermassen nur relativ schwach getroffen. Die höchste Meeresoberflächentemperaturanomalie betrug im November 1997 +1,2 °C (Simeone et al. in Druck). Über die Chlorophyll a Konzentration liegen keine Daten vor. Die Fischanlandungen lagen in der Region der Kolonie während der dortigen sommerlichen Hauptreproduktionszeit von September bis Dezember 1997 um durchschnittlich mehr als 80 % unter dem Jahresdurchschnitt dieser Region von 1997 (SERNAP 1998). Der Reproduktionserfolg betrug in der Sommerbrutsaison 1997/98 nur 0,18 flügge Küken pro Brutpaar und lag damit um über 75 % unter dem des folgenden Jahres (Wallace et al. eingereicht).

Die Kolonie von Puñihuil liegt auf 42° südlicher Breite, über 4600 km südlich vom Äquator und 1500 km südlich von Pan de Azúcar. Die warmen Wassermassen aus dem Norden erreichten Puñihuil nicht mit großer Intensität. Die größte positive Anomalie der Meeresoberflächentemperatur wurde im Dezember 1997 mit +1,0 °C gemessen. Die Chlorophyll a Konzentration war in der Sommerbrutperiode 1997/98 zwar um durchschnittlich 42 % niedriger als im nachfolgenden Jahr, sie hatte aber das gleiche Niveau wie im Jahr 1999/2000, einem Jahr ohne El Niño (Abb. 27). Die Fischenlandungen gingen im Gebiet von Puñihuil Ende des Jahres 1997 oder Anfang 1998 nicht zurück. Sie waren in diesem Zeitraum keinen großen Schwankungen unterworfen (SERNAP 1998, 1999). Der Reproduktionserfolg war mit 0,82 flüggen Küken pro Brutpaar höher als in den anderen Kolonien.

Die allmähliche Abschwächung des El Niños vom Äquator in Richtung Süden spiegelt sich deutlich im Reproduktionserfolg der Humboldtpinguine in verschiedenen Kolonien entlang der südamerikanischen Westküste wider. Aufgrund der großen Entfernung Puñihuis vom Zentrum des El Niños im äquatorialen Ostpazifik waren die Auswirkungen des Klimaphänomens in dieser Kolonie so gering.

Ähnliche Beobachtungen konnten während des schweren El Niños 1982/83 auch auf der Nordhalbkugel an einem marinen Säuger gemacht werden. In der Population des Nordischen Seebären (*Callorhinus ursinus*) auf der Insel San Miguel vor der Californischen Küste auf 34° nördlicher Breite stieg aufgrund des El Niños die Jungenmortalität stark an, die Geburtsraten sanken um 60 %, und die Population der Tiere ging um 20 % (Männchen) bzw. 50 % (Weibchen) zurück (DeLong und Antonelis 1991). Auf den Pribilof Inseln in der Bering See auf 57° nördlicher Breite hatte der El Niño dagegen keine Auswirkungen. Es gab keine Änderungen in den Geburtenraten noch in der Populationsgröße. Die Sterblichkeit der Jungtiere ging sogar um 15 % zurück. Dies wurde von DeLong und Antonelis (1991) und York (1991) in erster Linie auf eine bessere Verfügbarkeit von Pazifischen Heringen (*Clupea harengus pallasii*) aufgrund der durch El Niño verbesserten Nahrungsbedingungen für diese Fischart zurückgeführt.

Zusammenfassung

Die zwischen Pan de Azúcar und Puñihuil während der Sommerbrutperiode im El Niño Jahr 1997/98 festgestellten Unterschiede im Tauchverhalten der Humboldtpinguine sind wahrscheinlich auf die von El Niño verursachte unterschiedliche Nahrungsverfügbarkeit in den Kolonien zurückzuführen: In Puñihuil war schon in der Nähe der Bucht ausreichend Beute vorhanden, in Pan de Azúcar mußten die Tiere große Strecken zurücklegen, um genügend Beute zu erjagen. Während die Nahrungssituation in Puñihuil über die gesamte Brutperiode so gut war, daß sie eine erfolgreiche Reproduktion zuließ, sank sie in Pan de Azúcar wahrscheinlich Ende November/Anfang Dezember 1997 ab, was die Einstellung des Brutgeschäftes zur Folge hatte. Der Grund für die unterschiedlich starken ozeanographischen Auswirkungen in den Kolonien liegt in der Entfernung Puñihuis vom Zentrum des El Niños begründet.

4.3.2 Saison 1998/99

In der Sommerbrutperiode 1998/99, dem Südsommer nach El Niño, zeigten die ausgerüsteten Tiere in beiden Kolonien ein sehr ähnliches Jagdverhalten. Von den 13 untersuchten Verhaltensparametern waren nur 3 signifikant unterschiedlich: In Pan de Azúcar unternahmen die Tiere längere Beutezüge (Zeit auf See und korrigierte Zeit auf See), und sie entfernten sich dabei weiter von der Insel. Wie sind diese Unterschiede zu erklären?

Entfernung von der Insel

Die Entfernung von Seevögeln von ihrer Brutkolonie kann von der um Futter herrschenden Konkurrenz beeinflusst werden. Ashmole (1963) postulierte im Hinblick auf limitierende Faktoren für die Größe von Seevögelkolonien, daß die Tiere die Fischbestände in der Nähe ihrer Brutkolonien ausbeuten. Dies würde sie dann veranlassen, in von der Kolonie weiter entfernten Gebieten nach Nahrung zu suchen. Steigt die Population der Kolonie an, d.h. die Konkurrenz um Beute wächst, müssen die Tiere immer weiter von der Kolonie entfernt nach Nahrung suchen. Lewis et al. (2001) stellten bei einem Vergleich mehrerer Kolonien des Basstölpels (*Morus bassana*) fest, daß sich die Tiere mit zunehmender Koloniegröße auf ihren Beutezügen immer weiter von ihrer Brutkolonie entfernten und führten dies auf die ansteigende Nahrungskonkurrenz in der Nähe der Kolonie zurück. Nicht nur am Verhalten des Räubers, auch an der Dichte der Beute läßt sich diese Theorie überprüfen. Birt et al. (1987) konnten eine signifikant niedrigere Beutedichte in der Nähe von Kolonien der Ohrenscharbe (*Phalacrocorax auritus*) als außerhalb des Jagdgebiets der Vögel feststellen.

In Pan de Azúcar brüteten in der untersuchten Sommerbrutperiode 1998/99 ca. 800 Humboldtpinguine. In Puñihuil waren es zwar nur ca. 150, doch brüteten auf der Insel darüber hinaus noch ca. 550 Magellanpinguine (*S. magellanicus*). Diese sind ihrem nahen Verwandten in der Nahrungsökologie sehr ähnlich (Williams 1995). Die Anzahl um Beute konkurrierender Pinguine war in den beiden Kolonien also sehr ähnlich (deshalb soll, an dieser Stelle vereinfachend, weiterhin von intra-spezifischer Konkurrenz gesprochen werden). Pan de Azúcar und Puñihuil sind jedoch beide relativ kleine Kolonien im Vergleich zu anderen Pinguinkolonien von 10000den von Tieren (Williams 1995). Welchen Einfluß hat dann noch die intra-spezifische Konkurrenz auf die Entfernung der Tiere von der Insel?

Dies soll an einem sehr simplifizierten Modell dargestellt werden: Zur Vereinfachung sei die Dreidimensionalität des Seegebiets auf die Meeresoberfläche reduziert, die folgende Betrachtung ist damit konservativ. Die Konkurrenz der Tiere untereinander ist somit die Anzahl der Tiere pro Fläche. Die Größe der Fläche, in der die Pinguine konkurrieren, wächst quadratisch mit zunehmendem Radius (der Entfernung von der Insel). Da auf einer Seite der Insel schon in relativ kurzer Entfernung Land das Seegebiet einschränkt, muß die Fläche (wiederum eine Vereinfachung) noch durch 2 geteilt werden, da sich die Tiere nur halbkreisförmig von der Insel entfernen können. Die Konkurrenz ist damit:

$$K = N / \frac{1}{2} A$$

Wobei: K = Konkurrenz,
N = Anzahl der Pinguine,
A = Fläche des Halbkreises um die Insel, in dem Pinguine konkurrieren,

mit:

$$A = \bullet * r^2.$$

wobei: r = Entfernung der Pinguine von der Insel.

Macht man nun die (sehr unwahrscheinliche) Annahme, daß alle 800 Pinguine gleichzeitig auf See sind, um zu jagen, dann beträgt K 510 Pinguine/km², wenn alle Pinguine sich innerhalb eines Kilometers um die Insel aufhalten. Vergrößern die Pinguine ihre Entfernung nur um 1 km, eine Strecke, die sie bei mittlerer Schwimmggeschwindigkeit von 1,9 m/s in weniger als 10 min zurücklegen können, dann beträgt K nur noch 127 Pinguine/km², was einer Abnahme von 75 % entspricht. Bei 10 km Entfernung beträgt K nur noch 5 Pinguine/km². Dies entspricht nur noch 1 % der Konkurrenz bei einem Kilometer Entfernung. Die Konkurrenz zwischen den Pinguinen nimmt also mit zunehmender Entfernung sehr schnell ab.

Die ausgerüsteten Tiere von Pan de Azúcar entfernten sich alle mindestens 10 km von der Insel, im Durchschnitt 31,8 km. Auch wenn es nicht möglich ist, die Konkurrenz der Pinguine untereinander zu quantifizieren, ist es aufgrund der dargestellten, vereinfachten Modellrechnung unwahrscheinlich, daß die intra-spezifische Konkurrenz tatsächlich ein ausschlaggebender Faktor für die signifikant größere Entfernung der Tiere von Pan de Azúcar von der Insel ist.

Neben der intra-spezifischen Konkurrenz könnte auch die inter-spezifische Konkurrenz eine Rolle spielen. Sowohl in Pan de Azúcar als auch in Puñihuil gibt es Populationen anderer Seevögel wie der Dominikanermöwe (*Larus dominicanus*), des Rotfußkormorans (*Phalacrocorax gaimardi*) oder des Guanotölpels (*Sula variegata*), und des Südamerikanischen Seelöwen oder Mähnenrobbe (*Otaria byronia*). Die Beutespektren aller dieser Arten überlappen sich teilweise mit dem Beutespektrum des Humboldtpinguins (Humboldtpinguin nach Wilson et al. 1995a und Herling 2001; andere Seevögel nach Tuck 1980; Seelöwe nach Guerra und Portflitt 1991).

Wie bei der intra-spezifischen Konkurrenz nimmt aber auch in diesem Fall der Konkurrenzdruck mit zunehmender Entfernung von der Insel schnell ab. Darüber hinaus erscheint es unwahrscheinlich, daß die Pinguine dem Konkurrenzdruck der fliegenden Vögel durch eine vergrößerte Entfernung von der Brutinsel tatsächlich effektiv verringern könnten, da diese aufgrund ihrer Flugfähigkeit sehr große Reichweiten und eine hohe Mobilität haben (vgl. z.B. Birt et al. 1987, Weimerskirch et al. 1994, Lewis et al. 2001).

Einige Arten der fliegenden Seevögel könnten sogar von jagenden Humboldtpinguinen profitieren. Mills (1998) beobachtete auf den Galápagos Inseln, daß die Anwesenheit der relativ tief tauchenden Galápagospinguine (*S. mendiculus*) und Galápagosscharben (*Nannopterum harrisi*) die Dauer von Freßaggregationen von flacher tauchenden Arten wie Maskentölpeln (*Sula dactylatra*), Braunpelikanen (*Pelecanus occidentalis*) und Audobonsturmtauchern (*Puffinus lh. lherminieri*) vergrößerte. Dies führte Mills (1998) darauf zurück, daß die tief-tauchenden Seevögel die Beute für die anderen Arten an die Meeresoberfläche trieben, wo diese die Beute ebenfalls erbeuten konnten. Die Nähe zu jagenden Humboldtpinguinen könnte also für einige der fliegenden Seevögel von Pan de Azúcar und Puñihuil von Vorteil sein. Dieses Phänomen dürfte es den Pinguinen noch schwerer machen, dem Konkurrenzdruck der fliegenden Arten durch weites Entfernen von der Insel zu entgehen.

Auch bei der Mähnenrobbe ist die Situation der der intra-spezifischen Konkurrenz ähnlich: Der Konkurrenzdruck nimmt mit steigender Entfernung von der Insel sehr schnell ab. Zudem sind die Populationen dieser Tiere bei den Untersuchungskolonien sehr klein. Auf Pan de Azúcar gibt es ca. 200 Seelöwen (Angaben der Parkverwaltung, eigene Beobachtung), in Puñihuil betrug die größte von mir gezählte Anzahl 26 Tiere. Die Mähnenrobben dürften also ebenfalls kaum eine entscheidende Rolle in der Beeinflussung der Entfernung der Pinguine von der Brutinsel spielen.

Das Ausmaß der Konkurrenz um Nahrung ist natürlich nicht nur von der Anzahl der Konkurrenten sondern auch von der Verfügbarkeit der Nahrung selbst abhängig (Stephens und Krebs 1986, Bell 1991, Krebs und Davies 1993). Dies ist letztendlich der Umkehrschluß aus Ashmoles Theorie (1963): Ist die Ressourcendichte gering, so ist das Jagdgebiet bei gleicher Individuenzahl größer als bei hoher Beutedichte. Daß die Tiere in Pan de Azúcar weiter wegschwimmen, d.h. ihr Jagdgebiet ausdehnen, als die Pinguine von Puñihuil, könnte folglich an einer niedrigeren Beutedichte im Seegebiet um Pan de Azúcar liegen. Dabei muß man zwischen der (kleinskaligen) Klumpung der Beute und der (großskaligen) Dichte unterscheiden.

Die Seegebiete, zu denen die Pinguine schwimmen, geben darüber Aufschluß, wo sie ihre Beute finden: Es spiegelt die Klumpung der Beute wider (vgl. Kamil et al. 1987). Für die Situation von Pan de Azúcar in der untersuchten Brutperiode 1998/99 würde das bedeuten, daß sich die Beute nur relativ weit entfernt von der Insel befand. Wäre dies der Fall gewesen, sollten die Pinguine in den Seegebieten nahe der Insel nicht viel Zeit mit Jagen verbringen, sondern sie nur durchschwimmen, um zu den weiter entfernten, beutereicheren Gebieten zu gelangen.

Die Pinguine von Pan de Azúcar zeigten aber ein anderes Verhalten. Sie schwammen nicht mehr oder weniger direkt in die entfernteren Gebiete, sondern jagten alle auch intensiv in der Nähe der Insel (Abb. 28). Eine Häufung der Jagdzeit in weiter entfernten Gebieten war nicht festzustellen (Abb. 29). Es ist also unwahrscheinlich, daß sich die Tiere so weit von der Insel entfernten, weil nur in den fernen Gebieten Beute zu finden war.

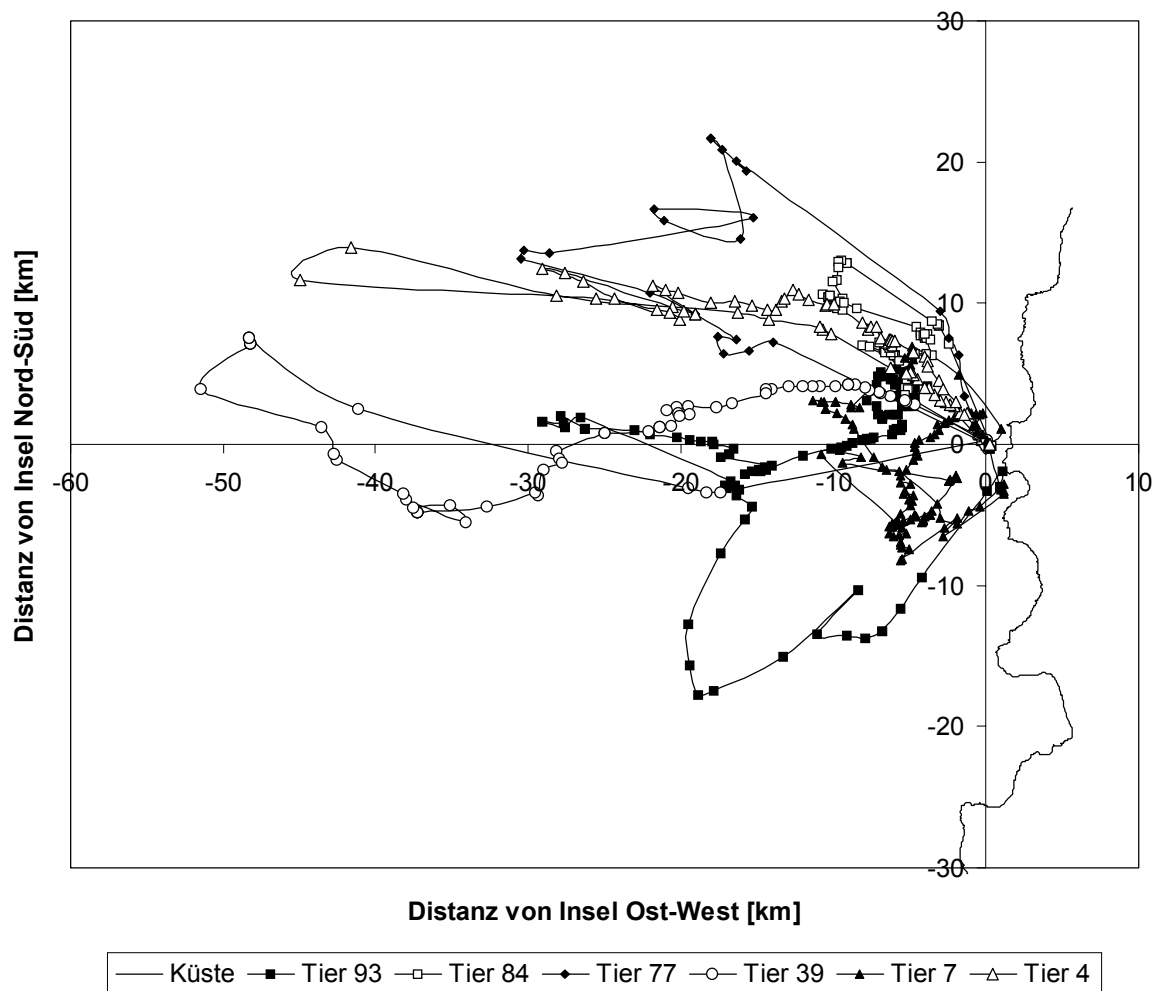


Abb. 28: Routen der Beutezüge der Pinguine in Pan de Azúcar während der Sommerbrutperiode 1998/99. Die einzelnen Punkte entsprechen den Peilungen der Tiere (6 Tiere, 457 Peilungen).

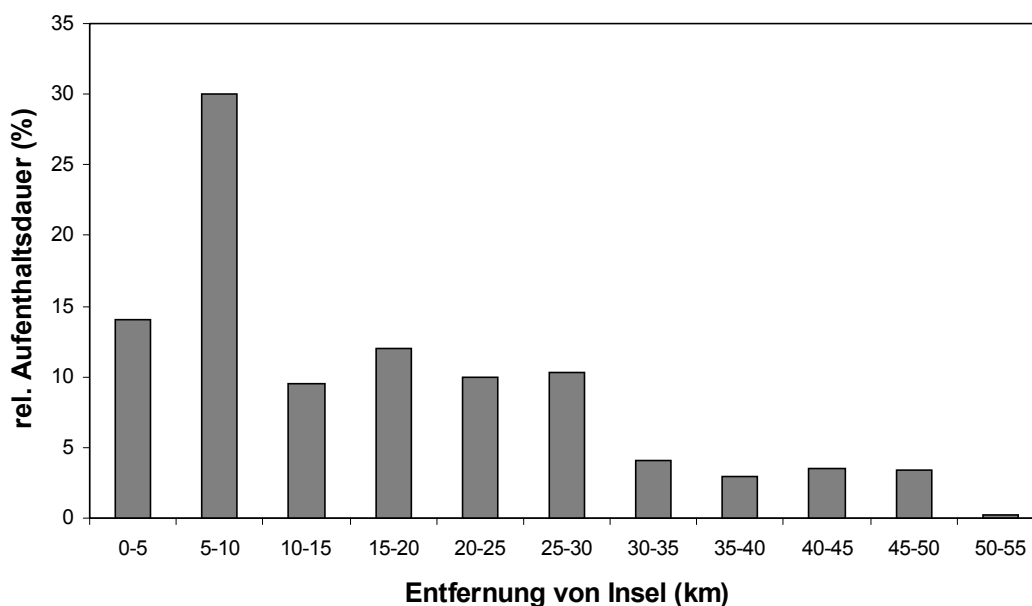


Abb. 29: Pan de Azúcar 1998/99: Häufigkeitsverteilung der Aufenthaltsdauern in bestimmten Entfernungen von der Insel relativ zur Dauer des gesamten Beutezugs (Beutezüge/Tiere = 6).

Auch die (großskalige) Beutedichte kann die Entfernung zur Insel beeinflussen. Ist die Beutedichte gering, sollte das Jagdgebiet größer sein als bei einer hohen Beutedichte (Stephens und Krebs 1986, Bell 1991). Die Pinguine sollten also bei niedrigerer Dichte ein größeres Seegebiet nach Nahrung absuchen. Ein Maß für die Beutedichte in einem Jagdgebiet ist die Jagdeffizienz (CPUE), die Beutemenge bzw. erjagte Energiemenge pro Stunde korrigierter Zeit auf See oder pro Stunde Zeit unter Wasser gemessen.

Die CPUE auf Grundlage der Beutemasse war in Pan de Azúcar signifikant geringer als in Puñihuil (Abb. 23AB, Tab. 5). Allerdings ist nicht nur die Quantität der Beute für die Bestimmung der Jagdeffizienz wichtig, auch ihre Qualität, d.h. in diesem Fall ihr Energiegehalt, kann eine entscheidende Rolle spielen. Unter Verwendung des durchschnittlichen Energiegehalts der Beute ergibt sich für Pan de Azúcar eine mittlere energetische Jagdeffizienz von 428 kJ/h korrigierter Zeit auf See (SD \pm 249,7, n = 6) oder 785 kJ/h Tauchzeit (SD \pm 490,6, n = 6) und für Puñihuil ein Mittelwert von 1399 kJ/h korrigierter Zeit auf See (SD \pm 1134, n = 6) oder 2641 kJ/h Tauchzeit (SD \pm 1925,4, n = 6). In beiden Einheiten des Aufwands war die energetische Jagdeffizienz in Pan de Azúcar nicht signifikant unterschiedlich von Puñihuil ($p = 0,09$, $df = 2,0$ bzw. $p = 0,065$, $df = 2,3$, $n = 12$ für beide Parameter, Abb. 30 A und B). Dieses Ergebnis ist überraschend, war doch die ‚Massen-CPUE‘ signifikant unterschiedlich zwischen den beiden Kolonien. Der um 0,2 kJ/g höhere Energiegehalt der Beute in Pan de Azúcar hat die geringere Beutemasse ausgeglichen. Dennoch, betrachtet man die Daten genauer, ist der klare Trend zu erkennen, daß die ‚Energie-CPUE‘ in Pan de Azúcar geringer ist als in Puñihuil (Abb. 30 A und B). Daß dieser Unterschied nicht signifikant ist, könnte an der geringen Stichprobenzahl und der hohen Varianz in den Daten liegen. Die Tatsache, daß die ‚Beute-CPUE‘ trotz der geringen Stichprobenzahl und der großen Varianz signifikant unterschiedlich ist und der klare Trend in der ‚Energie-CPUE‘ deuten auf eine niedrigere Nahrungverfügbarkeit im Seegebiet von Pan de Azúcar hin.

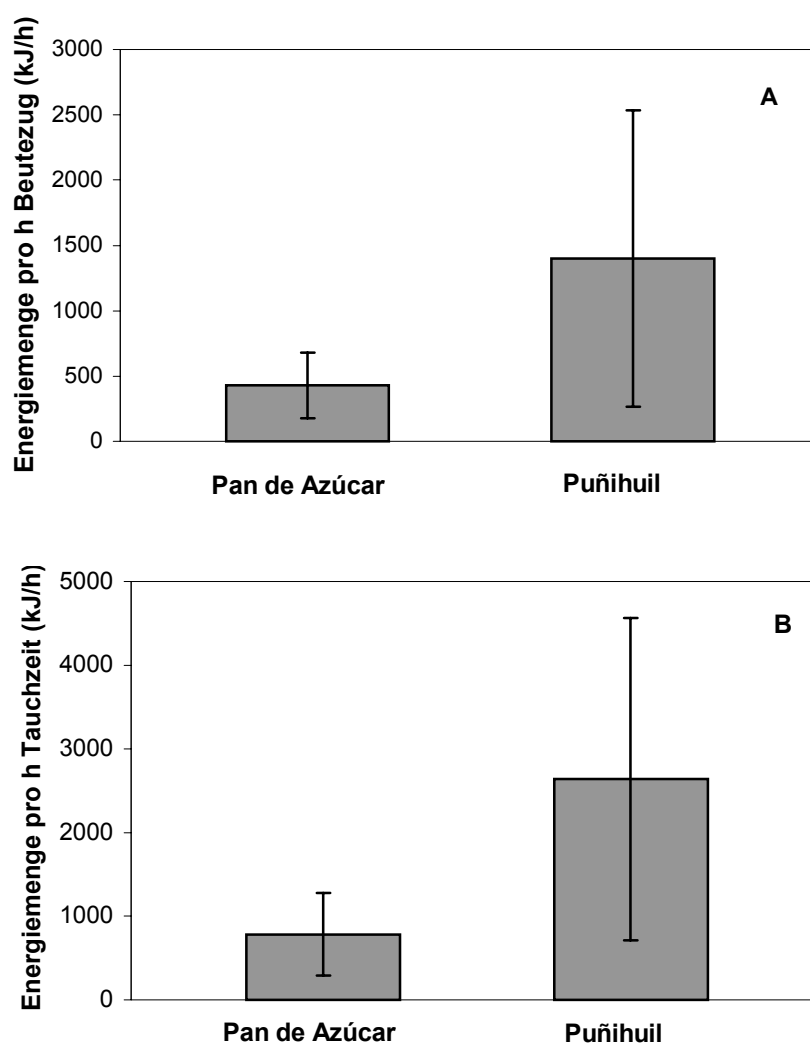


Abb. 30: Vergleich der erbeuteten Energiemenge pro Stunde korrigierter Zeit auf See (A) und pro Stunde Tauchzeit (B) ($n = 6$ für beide Kolonien) (Darstellung der Mittelwerte mit Standardabweichungen).

Die ozeanographischen Parameter deuten ebenfalls auf eine niedrigere Beutedichte in Pan de Azúcar. Betrachtet man die Chlorophyll a Konzentration, lassen sich deutliche Unterschiede zwischen den beiden Meeresgebieten zur jeweiligen Brutzeit feststellen. Im Gebiet um Pan de Azúcar betrug die Chlorophyll a Konzentration im Oktober, November und Dezember 1998 nur 0,55, 0,41, bzw. 0,38 mg/m^3 , während sie bei Puñihuil im Dezember 1998 und im Januar und Februar 1999 deutlich höher bei 1,83, 3,05 und 2,39 mg/m^3 lag (Abb. 26 und 27).

Eine niedrigere Beutedichte im Seegebiet von Pan de Azúcar ist damit wahrscheinlich. Deswegen suchten die Humboldtpinguine ein größeres Seegebiet ab und entfernten sich dabei weiter von ihrer Brutinsel als die Pinguine in Puñihuil.

Dauer der Beutezüge

Die Entfernung vom Nest beeinflusst natürlich auch die Dauer der Beutezüge – bei gleicher Reisegeschwindigkeit benötigt das Tier mehr Zeit, um eine größere Strecke zurückzulegen. Die durchschnittlichen Schwimmgeschwindigkeiten der Pinguine lagen in beiden Kolonien bei 1,9 m/s. Das bedeutet, es gibt keine Unterschiede in den Reisegeschwindigkeiten der Pinguine, die die längeren Beutezugdauern in Pan de Azúcar erklären könnten. Wie oben beschrieben, spielte auch die räumliche Verteilung der Beute (deren Klumpung) keine Rolle hinsichtlich der Entfernung der Pinguine von der Insel Pan de Azúcar: Die Beute befand sich nicht ausschließlich weit entfernt von der Insel, so daß dies lange Beutezüge nötig gemacht hätte.

Auch die Qualität der Nahrung kann die Länge der Beutezüge beeinflussen: Je schlechter die Qualität, desto mehr Zeit muß in das Erschließen der Energie der Beute investiert werden. Diese Zeit fehlt dem Tier dann, um neue Nahrungsquellen für sich zu erschließen (Bell 1991, Krebs und Davies 1993).

Zwischen den Kolonien Pan de Azúcar und Puñihuil gab es einen qualitativen Unterschied, der die Dauer der Beutezüge in Pan de Azúcar bis zu einem gewissen Grade vergrößerte: Dort betrug der Anteil an Tintenfisch an der Gesamtbeute 20,2 %, während er mit nur 3,5 % in Puñihuil um 16,7 % kleiner war. Tintenfisch ist für Pinguine schlechter zu verdauen als Fisch. Wilson et al. (1985) zeigte in einer Studie an Brillenpinguinen, daß die Verdauung von Tintenfisch ca. 30 % länger dauert als die von Sardellen. Da die Aufnahmemenge des Magens begrenzt ist, kann ein Pinguin, der Tintenfisch gefressen hat, nicht so viel energiereichen und schneller verdaulichen Fisch zu sich nehmen. In der gleichen Zeit gewinnt er also weniger Energie als ein Tier, das nur Fisch frißt. In Pan de Azúcar, wo mehr Tintenfisch gefressen wurde, mußten die Vögel, um den gleichen Jagderfolg zu erzielen, folglich länger auf See bleiben als in Puñihuil. Allerdings verursacht der Unterschied in der Beutezusammensetzung nur eine 5 %ige Steigerung der Beutezugdauer und erklärt damit nicht den großen Unterschied zwischen den Kolonien in der Beutezugdauer.

Da alle ausgerüsteten Tiere Küken an Land zu versorgen hatten, sollten sie einerseits die Zeit auf See minimieren, um die Küken möglichst oft füttern zu können, andererseits müssen sie allerdings eine gewisse Zeit auf See verbringen, um genügend Nahrung für sich selbst und für die Küken zu erjagen. Wie im vorangehenden Abschnitt dargestellt, war die Beuteverfügbarkeit in Pan de Azúcar schlechter als in Puñihuil: Um gleich viel Beute zu fangen, mußten also die Pinguine von Pan de Azúcar länger auf See bleiben.

El Niño ist aufgrund der durch ihn verursachten Nahrungsverknappung eine gute Möglichkeit, die Auswirkungen der Beuteverfügbarkeit auf die Beutezugdauer zu untersuchen. Bei den Humboldtpinguinen in Punta San Juan, Peru, wurden während des El Niños 1997/98 bei den Tieren ungewöhnlich lange Beutezüge beobachtet, die auf eine geringe Nahrungsverfügbarkeit zurückgeführt wurden (Paredes und Zavalaga 1998). In der gleichen Kolonie wurde während des El Niños 1982/83 das Jagdverhalten des Südlichen Seebären (*Arctocephalus australis*) untersucht (Majluf 1991). Die Seebären machten während des El Niño signifikant längere Beutezüge als ein Jahr später, was ebenfalls auf die durch El Niño verursachte Nahrungsverknappung zurückgeführt wurde. Auch andere Robbenarten dehnten ihre Beutezüge aufgrund der verschlechterten Nahrungsverfügbarkeit während des El Niño 1982/83 aus: So blieb z.B. der Galápagos Seebär (*A. galapagoensis*) ca. 3 mal länger auf See

als in Jahren ohne El Niño (Trillmich und Dellinger 1991), und bei Kalifornischen Seelöwen auf den Channel Islands waren die Beutezugdauern 1982/83 signifikant gegenüber den Jahren davor und danach erhöht (Heath et al. 1991).

Energetik

Die längeren Beutezüge hatten große Auswirkungen auf die Energetik der Humboldtpinguine. Die Tiere von Pan de Azúcar hatten mit 8093 kJ/Beutezug mehr als doppelt so hohe energetische Kosten wie die Tiere von Puñihuil mit 3935 kJ/Beutezug. Dieser höhere Jagdaufwand wurde aber nicht durch ein unterschiedliches Tauchverhalten verursacht: Zwischen beiden Kolonien gab es, wie beschrieben, keine Unterschiede in der Anzahl der Tauchgänge pro Stunde, der Tauchtiefen, Tauchdauern, Tauchaktivität oder anderen untersuchten Parametern des Tauchverhaltens. Aufgrund der ‚Aufsummierung‘ über die Dauer des Beutezugs waren die energetischen Gesamtkosten pro Beutezug höher.

Berechnet man die energetische Nettobilanz eines Beutezugs so liegt sie in Pan de Azúcar mit durchschnittlich 1,33 pro Beutezug signifikant unter der Puñihuil mit 4,90 pro Beutezug. Die Beutemenge pro Beutezug war zwischen den Kolonien aber nicht signifikant unterschiedlich. Dies bedeutet, daß die Adulttiere in Pan de Azúcar mit weniger Beute bzw. Energie zu den Küken zurückkehrten, da sie einen höheren Eigenverbrauch pro Beutezug hatten, und/oder daß, sie um ihre Küken besser zu versorgen, beim Beutezug eine energetische Schuld eingingen, d.h. Gewicht verloren.

In dieser Studie war es leider nicht möglich, die Tiere direkt nach Beendigung ihres Beutezuges zu wiegen. Damit ist nicht bekannt, ob und wenn ja, wieviel Gewicht sie verloren. Culik (1994) stellte bei Adéliepinguin (*Pygoscelis adeliae*), die ihre Küken im Nest versorgten, eine durchschnittliche Gewichtsabnahme von 27 g/Tag fest. Die Tiere konnten die energetischen Kosten des Brutgeschäftes durch die Jagd nicht vollständig ausgleichen. Auch Ainley et al. (1998) beobachteten beim Adéliepinguin (*P. adeliae*) eine Abnahme der Körpermasse bei langen Beutezügen, und Weimerskirch et al. (1997) stellten bei Wanderalbatrossen (*Diomedea exulans*) ebenfalls einen verstärkten Gewichtsverlust bei zunehmender Länge der Beutezüge zu Schelfgebieten fest. Es ist also durchaus möglich, daß auch die Humboldtpinguine Gewicht verloren, um die energetischen Kosten der Kükenversorgung auszugleichen.

Die Abnahme der Körpermasse wurde von Culik (1995) der Verbrennung von Fett zugeschrieben. Wenn die Humboldtpinguine von Pan de Azúcar den um 4158 kJ pro Beutezug höheren Energieverbrauch gegenüber den Tieren in Puñihuil ebenfalls durch Fettverbrennung hätten ausgleichen müssen, hätten sie bei einem Energiewert von Fett von 38,9 kJ/g (Eckert 1986) 107 g an Körpermasse pro Beutezug verloren. Bei einer durchschnittlichen Beutezugdauer von 36,5 h, entspricht dies 71 g/Tag. Dabei ist die Fastenzeit während des Aufenthalts am Nest nicht berücksichtigt. Die ausgerüsteten Pinguine wogen im Durchschnitt 4,3 kg. Es ist unwahrscheinlich, daß die Humboldtpinguine von Pan de Azúcar diesen Gewichtsverlust auf Dauer überleben würden. Aus diesem Grund dürften sie diese große Energieschuld nicht eingegangen, sondern mit weniger Beute zu ihren Küken zurückgekehrt sein als die Pinguine von Puñihuil.

Reproduktion

Die Reproduktion verlief in Pan de Azúcar in der Sommerbrutperiode 1998/99 bedeutend schlechter als in Puñihuil. Die Gewichtszunahme der Küken war mit 40 g/Tag gegenüber 63 g/Tag signifikant geringer, ebenso wie das Schnabelwachstum mit 0,32 mm/Tag gegenüber 0,47 mm/Tag. Der Aufzuchtserfolg war geringer (0,36 flügge Küken pro geschlüpftem Küken gegenüber 1,0) und ebenfalls der Reproduktionserfolg (0,33 flügge Küken pro Ei gegenüber 0,82).

Die Umgebungstemperatur kann Einfluß auf das Wachstum der Humboldtpinguinküken haben, indem sie einen höheren metabolischen Grundumsatz und damit ein langsames Wachstum verursacht (Kubetzki et al. in Vorbereitung). Die Bruthöhlen der Humboldtpinguine gewährleisteten eine relativ gleichbleibende Höhlentemperatur selbst bei sehr tiefen und hohen Außentemperaturen. Dies gilt sowohl für weitgehend geschlossene Felshöhlen als auch für relativ offene Nester bei größeren Steinen. Nur Nester unter Büschen haben diese ‚Pufferkapazität‘ gegenüber der Außentemperatur nicht (Kubetzki et al. in Vorbereitung). In Pan de Azúcar gab es keine Nester unter Büschen. Alle Nester waren in Felshöhlen, unter Steinen oder zwischen Felsen. Zwar herrschte in Pan de Azúcar mit 19,5 °C eine höhere Durchschnittstemperatur als in Puñihuil mit 15,1 °C (eigene Messungen während der Untersuchungen), die Küken in Pan de Azúcar dürften aber durch die gute Isolation ihrer Nester keine erhöhten energetischen Kosten gehabt haben.

Der Befall der Küken mit Ektoparasiten kann ebenfalls zu einem verringertem Wachstum führen. Brown und Brown (1986) stellten bei Küken der Fahlstirnschwalbe (*Hirundo pyrrhonota*) ein vermindertes Kükenwachstum bei steigendem Befall von blutsaugenden Wanzen *Oeciacus vicarius* fest. Auch Humboldtpinguine haben zahlreiche Ekto- und Endoparasiten, die negative Auswirkungen auf den Bruterfolg der Vögel haben können (Hoogstraal et al. 1985, Clarke und Kerry 1993). Sowohl in Pan de Azúcar als auch in Puñihuil waren die Küken mit Ektoparasiten wie Läusen, Flöhen und Milben übersät. Im Rahmen dieser Studie war es nicht möglich, den Parasitenbefall (weder Ekto- noch Endoparasiten) der Küken systematisch und quantitativ zu untersuchen. Vielleicht bietet das Mikroklima der Nester in Pan de Azúcar Parasiten bessere Lebensbedingungen. Das Mikroklima der Nesthöhlen wurde in dieser Studie jedoch ebenfalls nicht bestimmt. Daturi (1985) konnte in Nestern von Brillenpinguinen (*S. demersus*) feststellen, daß die Anzahl der Larven der Zecke *Ornithodoros capensis* bei höherer Feuchtigkeit im Nest abnahm. Die Nester in Puñihuil lagen alle in Erdhöhlen, in Pan de Azúcar befanden sie sich dagegen in Felshöhlen und zwischen Steinen. Aus diesem Grund und wegen des in Pan de Azúcar herrschenden Wüstenklimas dürften die Höhlen in Pan de Azúcar trockener gewesen sein. Vielleicht waren die Küken in Pan de Azúcar somit von mehr Zecken befallen, die ihr Wachstum beeinträchtigten. Diese Punkte unterliegen aufgrund mangelnder Daten jedoch der Spekulation. Die Auswirkungen von sowohl Endo- als auch Ektoparasitismus auf die Reproduktion der Humboldtpinguine sollte aber in Zukunft untersucht und bei der Interpretation von z.B. Kükenwachstumsraten berücksichtigt werden.

Der Hauptfaktor für das schlechte Kükenwachstum in Pan de Azúcar war aber wahrscheinlich die schlechtere Versorgung der Küken mit Beute. Die langen Beutezüge hatten neben der niedrigen Gesamtenergiebilanz der Adulttiere und der somit verringerten Versorgung der Küken mit Energie noch eine andere Konsequenz für die Küken: Sie wurden seltener gefüttert. Lack (1967) zeigte die positiven Korrelationen zwischen Beutezugdauer,

Fütterungsmenge und Wachstumsrate in mehreren Seevogelarten. Aufgrund der niedrigeren Fütterungsfrequenz und dem darüberhinaus ebenfalls niedrigeren Energietransfer vom Adult zum Küken pro Beutezug waren die Wachstumsraten in Pan de Azúcar mit 40 g/Tag Massenzunahme bzw. 0,32 mm/Tag Schnabelwachstum geringer als in Puñihuil mit 63 g/Tag bzw. 0,47 mm/Tag. Meyer et al. (1997) stellten bei Untersuchungen der Brutbiologie des Zügelpinguins (*Pygoscelis antarctica*) ebenfalls fest, daß bei besserer Nahrungsverfügbarkeit größere Futtermengen von den Adulttieren zu den Küken gebracht werden. Dies resultierte, verglichen mit Jahren mit niedrigerer Nahrungsverfügbarkeit und kleineren Futtermengen, in einem erhöhtem Kükenwachstum.

Neben dem schlechteren Kükenwachstum lag der Reproduktionserfolg in der Sommerbrutperiode 1998/99 in Pan de Azúcar mit 0,33 flüggen Küken pro Brutpaar signifikant unter dem von Puñihuil mit 0,82. Obwohl der Schlüpfertag in beiden Kolonien mit 0,46 geschlüpften Küken pro Ei gleich war, wurden in Pan de Azúcar weniger Küken pro geschlüpfter Küken flügge. Da die Nester nur alle 8 bis 11 Tage kontrolliert wurden, blieb das Schicksal von leer vorgefundenen Nestern unbekannt.

Prädation kann erhebliche Auswirkungen auf die Überlebenswahrscheinlichkeit von Küken haben (z.B. Lack 1954, Ricklefs 1969, Nilsson 1984). Sowohl in Pan de Azúcar als auch in Puñihuil gab es Populationen von Dominikanermöwen (*Larus dominicanus*) und Truthahngiern (*Cathartes aura*), die Humboldtpinguinküken töten und fressen (Araya et al. 1999). In keiner der Brutkolonien gab es terrestrische Räuber. Wie schon beschrieben waren in Pan de Azúcar die Nester der Humboldtpinguine in Felshöhlen, unter Steinen oder zwischen Felsen. In Puñihuil befanden sich alle Nester in Erdhöhlen, von teilweise mehreren Metern Tiefe. Der Zugang zu den Küken dürfte für die fliegenden Räuber also sehr schwer gewesen sein. Zudem befindet sich meistens ein Adulttier, das Räuber abwehren kann, bei den Küken bis diese ca. 5 Wochen alt sind (Luna-Jorquera 1996). Der Prädationsdruck dürfte also den Reproduktionserfolg der Kolonien nicht ausschlaggebend beeinflusst haben.

Obwohl über das Schicksal der leeren Nester somit nur spekuliert werden kann, ist die naheliegendste Vermutung, daß das Brutgeschäft von den Adulttieren aufgegeben wurde. Wahrscheinlich war aufgrund der niedrigen Beuteverfügbarkeit der Jagdaufwand für die Adulttiere so hoch, daß eine erfolgreiche Kükenaufzucht nicht möglich war.

Zusammenfassung

Die niedrige Beutedichte im Seegebiet um Pan de Azúcar hatte weitreichende Auswirkungen auf die Humboldtpinguine. Die Adulttiere hatten für den Fang der gleichen Beutemenge einen höheren Jagdaufwand als die Tiere in Puñihuil, oder anders ausgedrückt, der Jagderfolg war bei gleichem Jagdaufwand geringer. Die Adulttiere mußten deshalb länger auf See bleiben und sich weiter von der Insel entfernen, um ausreichend Nahrung für sich selbst und ihre Küken zu erbeuten. Dies resultierte in einer signifikant schlechteren Gesamtenergiebilanz pro Beutezug im Vergleich mit Puñihuil. Die Folge davon war ein geringerer Energietransfer zu den Küken, der sich in geringeren Kükenwachstumsraten und wahrscheinlich in einem niedrigeren Reproduktionserfolg in Pan de Azúcar niederschlug. In Puñihuil war die Beutedichte schon in relativer Nähe zu den Brutinseln so hoch, daß bei gleichem Jagderfolg pro Beutezug die Pinguine auf ihren Beutezügen weniger Zeit auf See verbringen und weniger

weit von der Insel wegschwimmen mußten, um ausreichend Nahrung für sich und ihre Küken zu erbeuten.

4.4 Synopsis

Betrachtet man die vier verglichenen Saison-Kolonie-Kombinationen, so fällt auf, daß, obwohl die ozeanographischen Bedingungen teilweise sehr unterschiedlich waren, nur sehr wenige signifikante Unterschiede festgestellt werden konnten. Im Grunde genommen unterschieden sich die verschiedenen Kombinationen in nur einigen wenigen Parametern des Jagdverhaltens. Diese Unterschiede hatten jedoch weitreichende Konsequenzen auf die Energetik und die Reproduktion der Tiere. Die Unterschiede im Jagdverhalten waren nach allen zur Verfügung stehenden Informationen in erster Linie auf die Verteilung der Beuteorganismen der Pinguine zurückzuführen, teilweise auf deren Klumpung, teilweise auf deren (großskalige) Dichte. Wie sind diese beobachteten Zusammenhänge verhaltensökologisch zu erklären?

Zeit auf See, momentaner und zukünftiger Reproduktionserfolg

Wie schon erwähnt müssen Humboldtpinguine als ‚central place forager‘ regelmäßig zur Brutinsel zurückkehren, um ihre Küken zu füttern. Bleiben die Adulttiere sehr lange auf See, können sie zwar viel Beute erjagen, die Küken werden aber nicht oft genug gefüttert und verhungern. Bleiben die Adulttiere nur kurz auf See, könnten sie die Küken zwar oft füttern, haben aber nicht die Möglichkeit, genug Beute zu erjagen. Auch in diesem Fall würden die Küken verhungern. Die Adulttiere müssen also in dieser Hinsicht einen Mittelweg einschlagen und die Beutezugdauer unter Berücksichtigung aller damit verbundenen Parameter wie z.B. Tageslänge, Energieaufwand und Entfernung von der Insel an die gegebenen Nahrungsbedingungen anpassen, um die Küken optimal zu versorgen (vgl. Orians und Pearson 1979, Kamil et al. 1987).

Die Versorgung der Küken ist aber nicht der einzige Parameter, den die Adulttiere bei ihrem Jagdverhalten berücksichtigen müssen: Ihr eigenes Überleben müssen sie ebenfalls einbeziehen. Jedes Beutestück, das gefressen wird, kann ein brütender Humboldtpinguin theoretisch für sich selbst verwenden, also in seine Überlebenschancen und damit in seinen zukünftigen Reproduktionserfolg investieren, oder er verfüttert es an die Küken, investiert also in den momentanen Reproduktionserfolg. Unter den gegebenen Bedingungen müssen die Adulttiere in diesem Trade-Off zwischen zukünftiger und momentaner Reproduktion entscheiden und ihre Ressourcen entsprechend verteilen (Stearns 1992, Daan und Tinbergen 1997). Ihre Ressourcen sind natürlich nicht nur die gefangene Beute, sondern auch ihre Energiereserven oder die Zeit für sich gegenseitig ausschließende Aktivitäten wie z.B. Jagen, Gefiederpflege, Raubdruckvermeidung (Stearns 1992 zur Übersicht, Krebs und Davies 1993). Ab einem gewissen Punkt, z.B. ab einem gewissen Grad an Nahrungsknappheit, werden die Kosten der Kükenaufzucht jedoch so groß, daß die Brut zu Gunsten des eigenen Überlebens aufgegeben wird. Dieser Punkt hat sich im Laufe der Evolution einer Tierart über die Fitnessmaximierung herausselektiert (Stearns 1992, Daan und Tinbergen 1997). Zwischen einzelnen Individuen gibt es darin aber leichte Unterschiede, die

z.B. durch Unterschiede in Physiologie, Morphologie, aber auch durch Erfahrung bedingt sind (Stearns 1992, Krebs und Davies 1993, Daan und Tinbergen 1997).

Pinguine sind wie alle Seevögel K-Strategen (Furness und Monaghan 1987). Ein typisches, in dieser Studie besonders relevantes Merkmal von K-Strategen ist eine sehr lange reproduktive Lebenszeit. Aus diesem Grund hat die Brut einer Brutsaison bzw. deren Verlust keine so großen Auswirkungen auf die Fitness wie der Verlust des eigenen Lebens (Furness und Monaghan 1987, Stearns 1992). Unter für eine Reproduktion ungünstigen Bedingungen, wie z.B. einer schlechten Nahrungssituation, sollten die Adulttiere deshalb die Brut aufgeben und ihr eigenes Überleben sichern.

Betrachtet man die Ergebnisse unter diesen Gesichtspunkten, lassen sie sich folgendermaßen erklären:

In Pan de Azúcar war während des El Niños in der Sommerbrutperiode 1997/98 die Beutedichte so gering, daß die Adulttiere viel Zeit auf See verbringen mußten, um Nahrung zu erbeuten. Das Brutgeschäft wurde aufgegeben. Die Kosten, die Küken großzuziehen, d.h. der durch die Länge der Beutezüge hohe Jagdaufwand, hatten in dieser Brutperiode den Punkt erreicht, bei dem sich die Ressourcen-Aufteilung im Trade-Off zwischen momentaner und zukünftiger Reproduktion zu Gunsten der Reproduktion in der Zukunft verschob [Abschnitt 4.2.1].

Ein Jahr später, in der Sommerbrutperiode 1998/99, war in Pan de Azúcar die Nahrungsverfügbarkeit wieder gering. Viele Brutpaare gaben das Brutgeschäft auf, doch einige Brutpaare schafften es, die Küken großzuziehen. Die Beuteverfügbarkeit in dieser Saison war wahrscheinlich gerade so hoch, daß die Kosten der Aufzucht der Küken in der Nähe des Wendepunktes im Trade-Off zwischen momentaner und zukünftiger Reproduktion lagen. Aufgrund individueller Unterschiede der Adulttiere und der Küken waren einige Nester erfolgreich, andere nicht [Abschnitt 4.3.2].

In Puñihuil herrschte in beiden untersuchten Brutzeiten eine sehr gute Beutesituation. Die Kosten des Brutgeschäfts waren gering, da die Adulttiere in der Nähe der Insel und in kurzer Zeit viel Nahrung fanden, um sich selbst und die Küken zu versorgen – es waren genug Ressourcen vorhanden, um sowohl die momentane als auch die zukünftige Reproduktion zu gewährleisten [Abschnitt 4.2.2].

Variabilität des Jagdverhaltens

Das Jagdverhalten, d.h. den Aufwand eines Pinguins beim Jagen, kann man im Prinzip in zwei Komponenten einteilen: Zum einen die vertikale (Tauch-) Komponente, wie Tauchdauer, Tauchtiefe, Tauchaktivität oder Taucheffizienz, zum anderen die horizontale (Zeit-) Komponente, wie Zeit auf See und die Entfernung von der Insel, über die die vertikalen Komponenten über die Zeit aufaddiert werden. (Die zwei in der vorliegenden Studie untersuchten Parameter der horizontalen Komponente sind unterschiedlich in ihrer Qualität: Die Dauer des Beutezugs ist ein zeitlicher Parameter, die Entfernung von der Insel ein räumlicher. Da die Entfernung von der Insel jedoch von der Zeit auf See abhängig ist, wird sie hier nicht explizit diskutiert.)

Betrachtet man die in dieser Studie festgestellten Unterschiede im Jagdverhalten genauer, stellt man fest, daß es bei den vertikalen Komponenten nur wenige Unterschiede gab, während sich die horizontalen Parameter in jedem Vergleich voneinander unterschieden. Es scheint, daß sich die Tiere in erster Linie über eine Änderung dieser horizontalen Komponenten des Jagdverhaltens an die jeweilige Nahrungssituation auf See anpassen, nicht über die vertikalen. Wie ist diese Beobachtung zu erklären?

Unter gegebenen ozeanographischen Bedingungen sollte ein Pinguin versuchen, seine Jagdeffizienz pro Beutezug, d.h. den Jagderfolg pro eingesetztem Aufwand, zu maximieren (vgl. Kamil et al. 1987, Bell 1991).

Der Jagderfolg umfaßt sowohl die Quantität (Masse) als auch die Qualität der Beute (verstoffwechselbarer Energiegehalt, Verdauungsgeschwindigkeit). Die Quantität ist von der Beutedichte und vom Jagdaufwand abhängig: Die Wahrscheinlichkeit, auf Beute zu treffen, steigt mit der Dichte der Beute und mit dem Volumen des vom Pinguin abgesehenen Wasserkörpers (Wilson et al. 1996). Bei der Qualität der Beute ist dies nur bedingt der Fall: Im Seegebiet von Pan de Azúcar war in der Sommerbrutperiode 1998/99 neben Tintenfisch und Crustaceen auch energiereicherer, schneller verdaubarer Fisch vorhanden. Trotzdem fraßen die Humboldtpinguine nicht ausschließlich Fisch. Dies dürfte ihr opportunistisches Freßverhalten widerspiegeln (vgl. Williams 1995, Wilson et al. 1995a). Ist die Beutedichte jedoch sehr hoch, kann es theoretisch dazu kommen, daß der Pinguin z.B. einen Tintenfisch nicht frißt, weil er mit sehr hoher Wahrscheinlichkeit auf genug Fisch treffen wird (vgl. Dawkins 1971). Diese Vorstellung ist aber aufgrund der ungleichmäßigen, geklumpten Verteilung relativ unwahrscheinlich und soll deswegen hier nicht genauer diskutiert werden.

Der Jagdaufwand der Humboldtpinguine bei einem Beutezug setzt sich, wie beschrieben, aus den vertikalen und horizontalen Komponenten zusammen. Wodurch werden sie bestimmt?

Pinguine sind Vögel, sie können aber nicht fliegen. Sie haben ihre Flugfähigkeit zugunsten einer perfekten Anpassung an das Leben im Wasser aufgegeben (vgl. Williams 1995 zur Übersicht). Sie ‚fliegen‘ unter Wasser. Pinguine können aber nicht beliebig lange oder tief tauchen oder beliebig schnell schwimmen – ihnen sind morphologische und physiologische Grenzen gesetzt, die sich im Laufe ihrer Evolution entwickelt haben (vgl. Kooyman 1989, Wilson 1995). Wie für alle luftatmenden tauchenden Organismen sind auch für Pinguine die Sauerstoffspeicherkapazität, der Sauerstoffverbrauch, und die Fähigkeit, die nach einem Tauchgang erschöpften Sauerstoffreserven zu regenerieren, die entscheidenden Faktoren, die das Tauchverhalten bestimmen (Kooyman 1989).

Der für die Jagdeffizienz der Humboldtpinguine wichtigste Parameter des vertikalen Tauchverhaltens ist die Tauchdauer: Je mehr Wasservolumen ein Pinguin durchschwimmt, desto größer wird die Wahrscheinlichkeit, auf Beute zu stoßen (Wilson 1995, Wilson et al. 1996). Soll das zur Beutesuche durchschwommene Wasservolumen vergrößert werden, muß länger getaucht oder schneller geschwommen werden. Schwimmt der Humboldtpinguin schneller, verbraucht er jedoch mehr Sauerstoff, weil er einen erhöhten Energiebedarf hat (z.B. Luna-Jorquera 1996, Luna-Jorquera und Culik 2000). Beide Optionen erfordern also mehr Sauerstoff.

Pinguine speichern Sauerstoff in Blut, Muskel und Luftsäcken (Kooyman 1989). Damit ist die Menge an Sauerstoff, den ein Pinguin speichern und beim Tauchen verbrauchen kann,

begrenzt und abhängig von der Körpergröße (Wilson 1995). Ein Tier einer bestimmten Größe kann also nur für eine bestimmte Zeit aerob tauchen – taucht es länger, wird der Stoffwechsel anaerob, d.h. das Tier geht eine ‚Sauerstoffschuld‘ ein, die später an der Oberfläche wieder abgebaut werden muß (Kooyman 1989). Da der anaerobe Stoffwechsel bedeutend weniger effizient ist als der aerobe, sollten die Tiere nur so lange unter Wasser bleiben, bis die anaerobe Atmung einsetzt (Gentry und Kooyman 1986, Kooyman 1989).

Luna-Jorquera (1996) berechnete diese aerobe Tauchgrenze für Humboldtpinguine mit 115 s, Butler und Woakes (1984) mit 136 s. Länger sollte ein Humboldtpinguin nicht tauchen. In der Tat waren in Puñihuil 1997/98 nur 0,5 % aller Tauchgänge länger als 115 s und nur 0,1 % länger als 136 s. 1998/99 waren in Puñihuil nur 0,1 % länger als 115 s und kein Tauchgang lag über 136 s. In Pan de Azúcar war sogar kein einziger Tauchgang länger als 115 s

Will ein Pinguin unter gegebenen ozeanographischen Bedingungen seine Jagdeffizienz pro Beutezug maximieren, kann er dies also nur bis zu einem gewissen Grad über die vertikalen Komponenten des Jagdverhaltens tun, weil die Tauchdauer nicht beliebig ausgedehnt werden kann. Deshalb muß das Tier folglich die horizontale Jagdkomponenten verändern und über die zeitliche Aufsummierung der vertikalen Tauchkomponenten versuchen, eine Vergrößerung des durchschwommenen Wasserkörper zu erreichen. Auch wenn dadurch natürlich die energetischen Kosten für die Tiere steigen, die verlängerte Beutejagd ist dennoch die einzige Möglichkeit für die Pinguine, Energie zu gewinnen und so die Jagdeffizienz des Beutezugs in eine positive Bilanz zu schieben.

Die in dieser Studie beobachteten längeren Beutezüge bei niedrigerer Beutedichte sind also durch die physiologischen und morphologischen Merkmale („constraints“) der Humboldtpinguine zu erklären.

Adaptivität des Jagdverhaltens?

Das Jagdverhalten der Humboldtpinguine hat sich im Laufe der Evolution vermutlich als optimale Anpassung an ihren Lebensraum entwickelt. Während des schweren El Niños 1997/98 war der Reproduktionserfolg der Tiere nicht nur in Pan de Azúcar sondern auch in anderen Kolonien bedeutend schlechter als in ‚normalen‘ Jahren (vgl. Abschnitt 4.3.1: Punta San Juan, Paredes und Zavalaga 1998; Algarrobo, Wallace et al. eingereicht). In Algarrobo wurde das Jagdverhalten der Humboldtpinguine während dieser Zeit leider nicht untersucht. In Punta San Juan wurde beobachtet, daß die Pinguine ungewöhnlich lange Beutezüge machten (Paredes und Zavalaga 1998), was auf die schlechte Nahrungsverfügbarkeit zurückgeführt wurde und wahrscheinlich die hohe Kükensterblichkeit verursachte (Simeone et al. in Druck). Die Anpassung der horizontalen Jagdkomponenten an die Beuteverknappung während eines El Niños erscheint deshalb nicht adaptiv. Wieso evolvierten keine vertikalen Komponenten, die bei einem El Niño eine erfolgreiche Reproduktion ermöglichen?

Im Bezug auf die Variabilität der marinen Umwelt des Humboldtpinguins spielen die El Niño Ereignisse sicherlich die entscheidende Rolle, da sie, wie beschrieben, sehr einschneidende Veränderungen im Lebensraum der Humboldtpinguine zur Folge haben. Schwere El Niños treten im Durchschnitt aber nur alle 12 Jahre auf (Quinn et al. 1978). Die ‚normalen‘ Bedingungen des Lebensraums der Humboldtpinguine sind folglich ganz andere als die, die während eines El Niños herrschen. An diese Bedingungen sollten die Pinguine ihr vertikales

Jagdverhalten anpassen. Bei einer reproduktiven Lebenszeit der Humboldtpinguine von bis zu 30 Jahren (Williams 1995) scheint ein in Richtung El Niño gehender Selektionsdruck auf die vertikalen Jagdkomponenten zu schwach gewesen zu sein, um ein spezielles Jagdverhalten hervorzubringen.

Darüberhinaus wurde postuliert, daß in einem von großer Variabilität geprägtem Lebensraum eine hohe Plastizität des Verhaltens evolviert sollte, um eine hohe Fitness zu gewährleisten (Moran 1992, Carroll und Corneli 1999). Auch wenn das Tauchverhalten der Humboldtpinguine nicht optimal an El Niño Situationen angepaßt ist, z.B. weil sich Beute teilweise in Tiefen befindet, in die die Pinguine nicht abtauchen können, oder weil zur Erhöhung des Jagderfolgs nicht länger getaucht werden kann, schaffen es die Adulttiere damit, sogar relativ starke El Niños zu überleben, weil sie das horizontale Jagdverhalten variieren können. Das El Niño Phänomen, das höchst unterschiedliche Verhältnisse im Lebensraum der Pinguine verursacht, hat die Evolution des Tauchverhaltens der Humboldtpinguine in der Weise mitbestimmt, daß es einen starken Selektionsdruck für die phänotypische Plastizität der horizontalen Komponenten des Jagdverhaltens darstellt. Diese Plastizität wurde in vorliegender Studie beobachtet: Die Flexibilität in der Dauer der Beutezüge als Anpassung an unterschiedliche Nahrungsverfügbarkeit.

„Schutz“ vor El Niño durch Ausbreitung nach Süden?

In der am südlichen Ende des Verbreitungsgebiets des Humboldtpinguins (Williams 1995) gelegenen Kolonie Puñihuil waren trotz der Stärke des El Niños 1997/98 keine Auswirkungen des Klimaphänomens auf den Reproduktionserfolg der Humboldtpinguine während dieser Sommerbrutperiode festzustellen. Wenn das El Niño Phänomen im Norden die Tiere so nachhaltig in ihrem Reproduktionserfolg beeinflusst, d.h. in ihrer Fitness, könnte sich dann die Population des Humboldtpinguins nach Süden verschieben oder sich das Verbreitungsgebiet weiter nach Süden ausdehnen?

Tatsächlich wird hypothetisiert, daß sich der Humboldtpinguin vom Norden (Peru) aus weiter nach Süden ausgebreitet hat und zwar in Folge des regelmäßig auftretenden El Niño Phänomens und den damit verbundenen Verschiebungen seiner Beutetiere (Araya und Todd 1987, Duffy 1990). Das Abwandern der Pinguine nach Süden konnte auch in dieser Studie beobachtet werden [Abschnitt 4.2.1]. Allerdings scheinen den Tieren bei ihrer Ausbreitung in Richtung Süden Grenzen gesetzt zu sein.

Simeone et al. (in Druck) berichten von nur sehr geringen Bruterfolgen während der Winterbrutperioden in der Kolonie von Algarrobo (33° südlicher Breite), da ein Großteil der aktiven Nester bei den meist heftigen Winterniederschlägen überflutet wird. Auch in Puñihuil, der am südlichsten gelegenen Brutkolonie des Humboldtpinguins, scheint es im Südwinter nur sehr geringe Brutaktivität zu geben, da ein Großteil der Tiere während des Winters die Insel verläßt (Fundación Otway und Hennicke unveröffentlichte Daten).

Wie in Algarrobo (Simeone et al. in Druck) könnten die starken Regenfälle von durchschnittlich über 200 mm/m² in den Monaten Mai, Juni und Juli (chilenischer Tourismusverband) eine erfolgreiche Reproduktion verhindern. In Algarrobo wurden aufgrund von starken Niederschlägen zwischen 47 und 94 % aller Nester aufgegeben. Der monatliche Niederschlag lag dort unter 200mm/m² im Monat (Simeone et al. in Druck).

Der Reproduktionserfolg in Puñihuil liegt in der Sommerbrutzeit bei 0,79 flüggen Küken pro Nest (Durchschnitt 1997/98 und 1998/99). Im Winter gibt es vermutlich nur eine geringe Brutaktivität, deren Erfolg darüber hinaus sehr gering und damit vernachlässigbar klein sein dürfte. Auf ein Kalenderjahr berechnet, ergibt sich für Puñihuil somit ein Reproduktionserfolg von ca. 0,40 flüggen Küken pro Nest.

In Algarrobo betrug der durchschnittliche Reproduktionserfolg der Jahre 1994 – 2000 (Sommer- und Winterbrutperiode), den starken El Niño 1997/98 eingeschlossen, 0,36 Küken pro Nest (Wallace et al. eingereicht). In Punta San Juan, der größten Kolonie des Humboldtpinguins in Peru, betrug der durchschnittliche Reproduktionserfolg von 1993-1996 (Sommer- und Winterbrutperiode) 0,94 flüggen Küken pro Nest (Paredes und Zavalaga 2001). Im Südwinter 1997, also kurz vor El Niño, verlief die Reproduktion normal, und der Reproduktionserfolg betrug 1,0 flügge Küken pro Nest. In der Südsommerbrutperiode während des El Niños konnte zwar kein Küken erfolgreich großgezogen werden (Paredes und Zavalaga 1998), dennoch liegt der Reproduktionserfolg dieser Kolonie weit über dem von Puñihuil.

Über einen langen Zeitraum betrachtet, ist der Bruterfolg in Puñihuil also nicht höher als im Norden, obwohl El Niño dort große Auswirkungen auf den Reproduktionserfolg der Humboldtpinguine hat. Eine Ausbreitung nach Süden würde die Fitness der Tiere folglich nicht erhöhen.

El Niño, Fischerei und Bedrohung des Humboldtpinguins

Der Humboldtpinguin ist wie erwähnt eine gefährdete Tierart. Daß eine erfolgreiche Reproduktion des Humboldtpinguins von der Nahrungsverfügbarkeit abhängig ist, wurde in dieser Studie gezeigt. El Niño diente in diesem Fall als natürliches Experiment der Beuteverknappung.

Ein immer größer werdendes Problem für die erfolgreiche Reproduktion dieses Tieres ist aber auch die industrielle Fischerei vor der Westküste Südamerikas. Vor allem chilenische und peruanische aber auch internationale Flotten industrieller Fangschiffe befischen die reichen Fischvorkommen des Humboldtstroms sehr intensiv. Allein die industrielle Fischerei in Chile steigerte seit 1988 bis 1994 ihre Fangquoten um mehr als die Hälfte von 5,0 Mio t auf 7,7 Mio t Gesamtmenge jährlich. Seit 1995 nahmen die Fangmengen kontinuierlich ab. Im Jahr nach El Niño wurde mit 3,3 Mio t der Tiefststand der letzten 10 Jahren erzielt (SERNAP 1999). Da der Fangaufwand der Fischerei nicht von der Fischereibehörde veröffentlicht wird, kann die Fangeffizienz der Fangflotte und damit die Verfügbarkeit von Fisch, des wichtigsten Nahrungsbestandteils der Humboldtpinguine (vgl. Wilson et al. 1985, 1995a, Herrling 2001), nicht berechnet werden. Dennoch könnte der kontinuierliche Rückgang der Fangmengen ein erster Hinweis auf die allmähliche Erschöpfung der Fischvorkommen des Humboldtstromes aufgrund von Überfischung sein, wenn man davon ausgeht, daß die Fangmethoden ständig verbessert werden.

Wie beschrieben, geht während eines El Niño Phänomens die Beuteverfügbarkeit für den Humboldtpinguin stark zurück. El Niño ist aber ein natürliches Phänomen und trotz des Ausfalls der Reproduktion (1997/98) oder sogar des Sterbens vieler Tiere (1982/83) hat sich der Humboldtpinguin über eine hohe phänotypische Plastizität daran angepaßt und selbst

starke El Niños als Art überlebt. Durch die starke Befischung der Nahrungsgrundlage des Pinguins ist die Beuteverfügbarkeit in der heutigen Zeit von vorneherein verringert. So könnte es sein, daß nun schon leichtere El Niños, die für die Tiere unter natürlichen Bedingungen, d.h. ohne Fischerei, kein großes Problem dargestellt hätten, auf die Gesamtpopulation des Humboldtpinguins sehr negative Auswirkungen haben, weil die Beuteverfügbarkeit dann schneller auf ein Maß herabsinken könnte, bei dem die Reproduktion von den Adulttieren aufgegeben werden muß bzw. diese verhungern. Dieses Problem könnte dadurch verstärkt werden, daß die Häufigkeit und die Stärke von El Niños aufgrund anthropogener Einflüsse auf das Klima zuzunehmen scheint, obwohl diese Hypothese umstritten ist (Kerr 1999, Timmermann 1999, Fedorov und Philander 2000). Wie dem auch sei, die Kombination aus Überfischung und El Niño könnte für den Humboldtpinguin zunehmend Bedingungen schaffen, die er durch seine phänotypische Plastizität nicht mehr ausgleichen kann, und es ist äußerst fraglich, ob ihm dies, in Anbetracht der Geschwindigkeit der Nahrungsverknappung und der im Gegensatz dazu sehr langen Generationenfolge des Tieres, noch rechtzeitig über genetische Anpassungen gelingt.

Die einzige Lösung für dieses Problem kann nicht vom Pinguin mit all seiner phänotypischen und genotypischen Plastizität kommen: Der Mensch muß die Fischerei so regulieren, daß ein Überleben des Humboldtpinguins und aller anderen Arten, die auf den Fischreichtum des Humboldtstromes angewiesen sind, möglich ist. Die Tiere werden dem Menschen dabei mit ihrem Anpassungsvermögen ein großes Stück entgegenkommen.

5 Literatur

- Ainley, D.G. und T.J. Lewis. 1974. The history of the Farallon Island marine bird populations, 1854 – 1972. *Condor* 76:432-446.
- Ainley, D.G., Wilson, R.P., Barton, K.J., Ballard, G., Nur, N. und B. Karl. 1998. Diet and foraging effort of Adélie Penguins in relation to pack-ice conditions in the southern Ross sea. *Polar Biol.* 20:311-319.
- Araya, B. und F.S. Todd. 1987. Status of the Humboldt Penguin in Chile following the 1982-83 El Niño. Proceedings of the Jean Delacour/IFCB Symposium. Los Angeles, Californien. pp 148-157.
- Araya, B., Garland, D., Espinoza, G., Sanhuesa, A., Simeone, A., Teare, A., Zavalaga, C., Lacy, R. und S. Ellis (Hrsg.) 1999. Taller Análisis de la viabilidad del hábitat de la población del Pinguino Humboldt (*Spheniscus humboldti*). Borrador del Informe. IUCN/SSC Conservation Breeding Specialist Group: Apple Valley, MN, USA.
- Argos User Manual. 1996. Argos CLS, Toulouse, France.
- Arntz, W.E. und Fahrbach, E. 1991. El Niño – Klimaexperiment der Natur: die physikalischen Ursachen und biologischen Folgen. Birkhäuser Verlag Basel, Schweiz.
- Arntz, W.E., Percy, W.G. und F. Trillmich. 1991. Biological consequences of the 1982-83 El Niño in the eastern Pacific. In: Trillmich, F. und K.A. Ono (Hrsg.) Pinnipeds and El Niño: responses to environmental stress. Springer Verlag. pp 22-42.
- Ashmole, N.P. 1963. The regulation of numbers of tropical oceanic birds. *Ibis* 103:458-473.
- Bannasch, R. 1995. Hydrodynamics of penguins – an experimental approach. In: Dann, P., Norman, I. und P. Reilly (Hrsg.) *The Penguins: Ecology and Management*. Surrey & Sons, Australia. pp 141-176.
- Bannasch, R., Wilson, R.P. und B.M. Culik. 1994. Hydrodynamic aspects of design and attachment of a back-mounted device in penguins. *J. Exp. Biol.* 194:83-96.
- Barber, R.T. und F.P. Chavez. 1983. Biological consequences of El Niño. *Science* 222:1203-1210.
- Becker, P. und M. Erdelen. 1986. Egg size in Herring Gulls (*Larus argentatus*) on Mellum Island, North Sea, Germany: the influence of nest vegetation, nest density, and colony development. *Colon. Waterbirds* 9:68-80.
- Bell, W.J. 1991. Searching behaviour: the behavioural ecology of finding resources. Chapman and Hall.
- Birt, V.L., Birt, T.P., Goulet, D., Cairns, D.K. und W.A. Montevecchi. 1987. Ashmole's halo: direct evidence for prey depletion by a seabird. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 40:205-208.

- Blackwell, S.B., Haverl, C.A., Le Boeuf, B.J. und D.P. Costa. 1999. A method for calibrating swim-speed sensors. *Mar. Mamm. Sci.* 15(3):894-905.
- Brown, C.R. und M.B. Brown. 1986. Ectoparasitism as a cost of coloniality in cliff swallows (*Hirundo pyrrhonota*). *Ecology* 67:1206-1218.
- Butler, P.J. and A.J. Woakes. 1984. Heart rate and aerobic metabolism in Humboldt Penguins, *Spheniscus humboldti*, during voluntary dives. *J. Exp. Biol.* 108:419-428.
- Cane, M.A. 1983. Oceanographic events during El Niño. *Science* 222:1189-1195.
- Carroll, S.P. und P.S. Corneli. 1999. The evolution of behavioral norms of reaction as a problem in ecological genetics. In: Foster, A.S. und J.A. Endler (Hrsg.) *Geographic variation in behavior*. Oxford University Press. pp 52–68.
- Clarke, J.R. und K.R. Kerry. 1993. Diseases and parasites of Penguins. *Korean J. Pol. Res.* 4(2):79-96.
- Coulson, J.C., Duncan, N. und C. Thomas. 1982. Changes of the breeding biology of the Herring gull (*Larus argentatus*) induced by reduction in the size and density of the colony. *J. Anim. Ecol.* 51:739-756.
- Cruz, J.B. und F. Cruz. 1990. Effect of El Niño-Southern Oscillation conditions on nestling growth rates in the Dark-rumped Petrel. *Condor* 92:160-165.
- Culik, B.M. 1994. Energy requirements of Pygoscelis penguins: a synopsis. *Rep. Pol. Res.* 150.
- Culik, B.M. 1995. Energy expenditure of Adélie Penguins. In: Dann, P., Normann, I. und P. Reilly (Hrsg.) *Penguins: Ecology and management*. Surrey Beatty & Sons. pp. 177-195.
- Culik, B.M. und R.P. Wilson. 1991a. Energetics of under-water swimming in Adélie Penguins (*Pygoscelis adeliae*). *J. Comp. Physiol. B* 161:285-291.
- Culik, B.M. und R.P. Wilson. 1991b. Swimming energetics and performance of instrumented Adélie Penguins (*Pygoscelis adeliae*). *J. Exp. Biol.*, 158:355-368.
- Culik, B.M., Bannasch, R. and R.P. Wilson. 1994a. External devices on penguins: how important is shape? *Mar. Biol.* 118:353-357.
- Culik, B.M., Bannasch, R. and R.P. Wilson. 1994b. Underwater swimming at low energetic costs by Pygoscelis penguins. *J. Exp. Biol.* 197:65-78.
- Culik, B.M., Luna-Jorquera, G., Oyarzo, H. und Correa, H. 1998. Humboldt penguins monitored via VHF telemetry. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 162: 279-286.
- Culik, B.M., Hennicke, J. und T. Martin. 2000. Humboldt Penguins out-manoeuvring El Niño. *J. Exp. Biol.* 203: 2311-2322

- Daan, S. und J.M. Tinbergen. 1997. Adaptions of life histories. In: Krebs, J.R. und N.B. Davies (Hrsg.) Behavioural ecology: an evolutionary approach. 4th edition. Blackwell Science Ltd. pp. 311-333.
- Daan, S., Dijkstra, C., Drent, R.H. und T. Meijer. 1988. Food supply and the annual timing of avian reproduction. In: H. Queller (Hrsg.) Acta XIX Congr. Internat. Ornithol. Ottawa, Ontario, 1986. pp. 392-407.
- Daturi, A. 1985. A preliminary study of tick populations in Jackass Penguin nests on Marcus Island, South Africa. *Ostrich* 57:95-100.
- Dawkins, M. 1971. Perceptual changes in chicks: another look at the ‚search image‘ concept. *Anim. Behav.* 19:566-574.
- DeLong, R.L. und G.A. Antonelis. 1991. Impact of the 1982-1983 El Niño on the Northern Fur Seal population at San Miguel Island, California. In: Trillmich, F. und K.A. Ono (Hrsg.) Pinnipeds and El Niño: responses to environmental stress. Springer Verlag. pp. 75-83.
- Duffy, D.C. 1990. Seabirds and the 1982-84 El Niño/Southern Oscillation. In: P.W. Glynn (Hrsg.) Global ecological consequences of the 1982-83 El Niño/Southern Oscillation. Elsevier Oceanography Series 52. pp 395-415.
- Eckert, R. 1986. Tierphysiologie. Georg Thieme Verlag. Stuttgart - New York.
- Ellis, S., Croxall, J.P. und J. Cooper (Hrsg.) 1998. Penguin conservation assessment and management plan. IUCN/SSC Conservation Breeding Specialist Group: Apple Calley, MN, USA.
- Fahrbach, E., Trillmich, F. und W.E. Arntz. 1991. The time sequenz and magnitude of physical effects of El Niño in the eastern Pacific. In: Trillmich, F. und K.A. Ono (Hrsg.) Pinnipeds and El Niño: responses to environmental stress. Springer Verlag. pp. 8-21.
- Fedorov, A.V. und S.G. Philander. 2000. Is El Niño changing? *Science* 288:1997-2002.
- Feldman, G., Clark, D., und D. Halpern. 1984. Satellite color observations of the phytoplankton distribution in the Eastern Equatorial Pacific during the 1982-1983 El Niño. *Science* 226:1069-1071.
- Foster, A.S. und J.A. Endler. 1999. Geographic variation in behavior: perspectives on evolutionary mechanisms. Oxford University Press.
- Fowler, J., Cohen, L. und P. Jarvis. 1998. Practical statistics for field biology. 2nd edition. John Wiley & Sons Ltd.
- Furness, R.W. and P. Monaghan. 1987. Seabird ecology. Chapman & Hall, New York.

- Gentry, R.L. und G.L. Kooyman. 1986. Fur seals: maternal strategies on land and at sea. Princeton University Press.
- Guerra, C. 1992. Efectos de la nidificación estival/invernal, sobre parámetros seleccionados de la historia de vida del pingüino de Humboldt *Spheniscus humboldti*. Informe Proyecto FONDECYT. 90-0599, Chile. Universidad de Antofagasta, Antofagasta, Chile.
- Guerra, C.G., Fitzpatrick, L.C., Aguilar, R. und B.J. Venables. 1988. Reproductive consequences of El Niño-Southern Oscillation in Gray Gulls (*Larus modestus*). Colonial Waterbirds 11(2):170:175.
- Guerra, C.G. und G. Portflitt. 1991. El Niño effects on pinnipeds in northern Chile. In: Trillmich, F. und K.A. Ono (Hrsg.). Pinnipeds and El Niño: responses to environmental stress. Springer Verlag. pp. 47-54.
- Grémillet, D. und A.L. Plös. 1994. The use of stomach temperature records for the calculation of daily food intake in cormorants. J. Exp. Biol. 189:105-115.
- Hays, C. 1986. Effects of the 1982-83 El Niño on Humboldt Penguin colonies in Peru. Biol. Conserv. 36:169-180.
- Heath, C.B., Ono, K.A., Boness, D.J. und J.M. Francis. 1991. The influence of El Niño on female attendance patterns in the Californian Sea Lion. In: Trillmich, F. und K.A. Ono (Hrsg.) Pinnipeds and El Niño: responses to environmental stress. Springer Verlag. pp. 138-145.
- Herdson, D. 1984. Changes in the demersal fish stocks and other marine life in Ecuadorean coastal waters during the 1982-83 El Niño. Trop. Ocean Atmosph. Newslett. 28:14-16.
- Herling, C. 2001. Zusammensetzung und Energiegehalt der Beuteorganismen chilenischer Pinguine. Unveröffentl. Diplomarbeit. Christian-Albrechts-Universität, Kiel.
- Hochachka, W. 1990. Seasonal decline in reproductive performance of Song Sparrows. Ecology 71:1279-1288.
- Hoogstraai, H., Wassef, H.Y., Hays, C. und J.E. Keirans. 1985. *Ornithodoros (Alectorobius) sphensicus* (n.sp.) (Acarina: Ixodoidea: Argasidae: *Ornithodoros (Alectorobius) capensis* group), a tick parasite of the Humboldt Penguin in Peru. J. Parasitol. 71:635-644.
- Hunt, G.L., Jr. 1990. The pelagic distribution of marine birds in a heterogeneous environment. Polar Research 8:43-54.
- Hunt, G.L., Jr., und D.C. Schneider. 1987. Scale-dependent processes in the physical and biological environment of marine birds. In: J. P. Croxall (Hrsg.) Seabirds: feeding biology and role in marine ecosystems. Cambridge University Press, Cambridge. pp 7-41.

- Huyer, A., Smith, R.L. und T. Paluszkiwicz. 1987. Coastal upwelling off Peru during normal and El Niño times. *J. Geophys. Res.* 92: 14297-14308.
- Kamil, A.C., Krebs, J.R. und H.R. Pulliam. 1987. Foraging behaviour. Plenum Press, New York.
- Kerr, R.A. 1999. Big El Niños ride the back of slower climate change. *Science* 283:1108-1109.
- Kooyman, G.L. 1989. Diverse divers. Springer Verlag, Berlin.
- Krebs, J.R. und N.B. Davies. 1993. An Introduction to behavioural ecology. 3rd edition. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Kubetzki, U., Luna-Jorquera, G., Munoz, J., Garthe, S. und R.P. Wilson. in Vorbereitung. Thermoregulation of Humboldt Penguin chicks as related to the thermal characteristics of the nest-sites.
- Lack, D. 1954. The natural regulation of animal numbers. Clarendon Press, Oxford.
- Lack, D. 1967. Interrelationships in breeding adaptations as shown by marine birds. In: D.W. Snow (Hrsg.) Proc. XIV Intern. Ornithol. Congr. Blackwell Scientific Publications Ltd., Great Britain.
- Lalli, C.M. und Parsons, T.R. 1997. Biological oceanography, an introduction. Second edition. Butterworth Heinemann, Oxford.
- Lamprecht, J. 1992. Biologische Forschung: von der Planung bis zur Publikation. Verlag Paul Parey, Berlin und Hamburg.
- Lewis, S., Sherratt, T.N., Hamer, K.C. und S. Wanless. 2001. Evidence of intra-specific competition for food in a pelagic seabird. *Nature* 412:816-819.
- Luna-Jorquera, G. 1996. Balancing the energy budget for a warm-blooded bird in a hot desert and cold seas: the case of the Humboldt Penguin. Unveröffentl. Dissertation. Christian-Albrechts-Universität, Kiel.
- Luna-Jorquera, G. und B.M. Culik. 1997. The Humboldt Penguin *Spheniscus humboldti*: a migratory bird? *J. Orn.* 138:325-330.
- Luna-Jorquera, G. und B.M. Culik. 1999. Diving behaviour of Humboldt Penguins *Spheniscus humboldti* in Northern Chile. *Mar. Ornith.* 27:67-76.
- Luna-Jorquera, G. und B.M. Culik. 2000. Metabolic rates of swimming Humboldt Penguins. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 203:301-309.
- Luna-Jorquera, G., Culik, B.M. und R.E. Aguilar. 1996. Capturing Humboldt Penguins *Spheniscus humboldti* with the use of an anaesthetic. *Mar. Orn.* 24:47-50.

- McPhaden, M.J. 1999a. Genesis and evolution of the 1997-98 El Niño. *Science* 283:950-954.
- McPhaden, M.J. 1999b. The child prodigy of 1997-98. *Nature* 398:559-562.
- Merlen, G. 1984. The 1982-83 El Niño: some of its consequences for Galápagos wildlife. *Oryx* 18:210-214.
- Meyer, W.R., Bengtson, J.L., Jansen, J.K., und R.W. Russell. 1997. Relationships between brood size and parental provisioning performance in Chinstrap penguins during the chick guard phase. *Polar Biol.* 17:228-234.
- Mills, K.L. 1998. Multispecies seabird feeding flocks in the Galápagos Islands. *Condor* 100:277-285.
- Moran, N.A. 1992. The evolutionary maintenance of alternative phenotypes. *American Naturalist* 139:971-989.
- Moreno, J., Barbosa, A., Potti, J. und S. Merino. 1997. The effects of hatching date and parental quality on chick growth and creching age in the Chinstrap Penguin (*Pygoscelis antarctica*): a field experiment. *Auk* 114(1):47-54.
- Nelson, J.B. 1978. The sulidae: gannets and boobies. Oxford University Press, Oxford.
- Nilsson, S.G. 1984. The evolution of nest-site selection among hole-nesting birds: the importance of nest predation and competition. *Ornis Scan.* 15:167-175.
- Oehme, H. und R. Bannasch. 1989. Energetics of locomotion in penguins. In: Wieser, W. und E. Gnaiger (Hrsg.) *Energy transformation in cells and organisms*. Thieme Verlag, Stuttgart. pp. 230-240.
- Orians, G.H. and N.E. Pearson. 1979. On the theory of central place foraging. In: Horn, D.J., Mitchell, G.R. Stairs (Hrsg.) *Analysis of ecological systems*. Ohio State University Press, Columbus. pp. 154-177.
- Oyarzo, H. 1991. Conservación y manejo del Pingüino de Humboldt (*Spheniscus humboldti*, Meyen) en el Parque Nacional Pan de Azúcar. Informe final 1988-1991. Corporación Nacional Forestal und New York Zoological Society. Copiapó, Chile.
- Paredes, R. und C.B. Zavalaga. 1998. Overview of the effects of El Niño 1997-98 on Humboldt penguins and other seabirds at Punta San Juan, Peru. *Penguin Conserv* 11:5-7.
- Paredes, R. und C.B. Zavalaga. 2001. Nesting sites and nest types as important factors for the conservation of Humboldt Penguins (*Spheniscus humboldti*). *Biol. Cons.* 100:199-205.
- Peters, G. 1997. Die Regulation der Verdauungsprozesse bei Pinguinen (*Spheniscidae*). Unveröfftl. Dissertation. Christian-Albrechts-Universität, Kiel.

- Quinn, W.H., Zopf, D.O., Short, K.S. und R.T.W. Kuo Yang. 1978. Historical trends and statistics of the Southern Oscillation, El Niño, and Indonesian droughts. Fish. Bull. U.S. 76:663-678.
- Radl, A. und B. M. Culik. 1999. Foraging behaviour and reproductive success in Magellanic penguins (*Spheniscus magellanicus*): a comparative study of two colonies in southern Chile. Marine Biology 133:381-393.
- Ricklefs, R.E. 1969. An analysis of nesting mortality in birds. Smithsonian Contrib. Zool. 9:1-48.
- Rosenberg, D.K. und S.A. Harcourt. 1987. Population sizes and potential conservation problems of the endemic Galápagos Penguin and Flightless Cormorant. Noticias de Galápagos 45:24-25.
- Ryther, J.H. 1969. Photosynthesis and fish production in the sea. Science 166:72-76.
- Santander, H. 1980. Fluctuaciones del desove de anchoveta y algunos factores relacionados. In: G. Sharp (Hrsg.) Workshop on the effects of environmental variation on the survival of larval pelagic fishes. IOC Workshop Rep. 28:256-274.
- Santander, H. und J. Zuzunaga. 1984. Impact of the 1982-83 El Niño on the pelagic resources off Perú. Trop. Ocean Atmosph. Newslett. 28:9-10
- Schreiber, E.A. 1994. El Niño-Southern Oscillations effects on provisioning and growth in Red-tailed Tropicbirds. Colonial Waterbirds 17(2):105-119.
- Schreiber, R.W. und E.A. Schreiber. 1984. Central Pacific seabirds and the El Niño Southern Oscillation: 1982 to 1983 perspectives. Science 225:713-716.
- SERNAP. 1998. Anuario estadístico de pesca, 1997. Servicio Nacional de Pesca, Ministerio de Economía, Fomento y Reconstrucción. Valparaíso. Chile.
- SERNAP. 1999. Anuario estadístico de pesca, 1998. Servicio Nacional de Pesca, Ministerio de Economía, Fomento y Reconstrucción. Valparaíso. Chile.
- Simeone, A., Bernal, M. und Meza, J. 1999. Incidental mortality of Humboldt Penguins *Spheniscus humboldti* in gill nets, central Chile. Marine Ornithology 27:157-161.
- Simeone, A., Araya, B., Bernal, M., Diebold, E.N., Grzybowski, K., Michaels, M., Teare, J.A., Wallace, R.S. und M.J. Willis. In Druck. Oceanographic and climatic factors influencing breeding and colony attendance patterns of Humboldt Penguins *Spheniscus humboldti* in central Chile. Mar. Ecol. Prog. Ser.
- Smith, R.L. und A. Huyer. 1983. The Peru coastal upwelling region during a normal (1977) and El Niño (1983) austral summer. Trop. Ocean. Atmos. Newsl. 21:28-29.
- Sokal, R.R. und F.J. Rohlf. 1981. Biometry. 2nd edition. W.H. Freeman & Company, New York.

- Stearns, S.C. 1992. The evolution of life histories. Oxford University Press.
- Steinfurth, A. 2001. Untersuchungen zur Aktivität von Magellanpinguinen, *Spheniscus magellanicus*, während der Kükenaufzucht. Unveröffentl. Diplomarbeit. Christian-Albrechts-Universität, Kiel.
- Stephens, D.W. und J.R. Krebs. 1986. Foraging theory. Princeton University Press.
- Tasker, M.L. und R. W. Furness. 1996. Estimation of food consumption by seabirds in the North Sea. ICES Coop. Res. Rep. 216:6-42.
- The Times Atlas of the world. 1994. Haper Collins Publishers.
- Timmerman, A. 1999. Detecting the nonstationary response to greenhouse warming. J. Atmos. Sci. 56:2313-2325.
- Tinbergen, N. 1963. On aims and methods of ethology. Z Tierpsychol. 29:410-433.
- Tinbergen, N. 1964. Social Behaviour in Animals, 2nd edition. Chapman & Hall, London.
- Trillmich, F. und T. Dellinger. 1991. The effects of El Niño on Galapagos pinnipeds. In: Trillmich, F. und K.A. Ono (Hrsg.) Pinnipeds and El Niño: responses to environmental stress. Springer Verlag. pp 66-74.
- Tuck, G.S. 1980. Die Meeresvögel der Welt. Verlag Paul Parey.
- Valle, C.A., Cruz, F., Cruz, J.B., Merlen, G. und M.C. Coulter. 1987. The impact of the 1982-1983 El Niño-Southern Oscillation on seabirds in the Galapagos Islands, Equador. J. Geophys. Res. 92:14437-14444.
- Wallace, R.S., Michaels, M., Bernal, M., Diebold, E.N., Grzybowski, K., Simeone, A., Teare, J.A., Willis, M.J. und B. Araya. Eingereicht. Inter-annual and seasonal variation in the reproductive behavior and chick survival of Humboldt Penguins (*Spheniscus humboldti*) at a breeding colony in central Chile. Condor.
- Walsh, J.J., Whitley, T.E., Esaias, W.E., Smith, R.L., Huntsman, S.A, Santander, H. und B.R. de Mendiola. 1980. The spawning habitat of the Peruvian anchovy, *Engraulis ringens*. Deep-sea Res. 27:1-27.
- Wang, C. und R.H. Weisberg. 2000. The 1997-98 El Niño evolution relative to previous El Niño events. J. Climate 13:488-501.
- Weathers, W.W. und K.A. Sullivan. 1991. Foraging efficiency of parent Juncos and their young. Condor 93:346-353.
- Weavers, B.W. 1992. Seasonal foraging ranges and travels at sea of Little Penguins *Eudyptula minor*, determined by radiotracking. Emu 91:302-317.

- Weimerskirch, H., Doncaster, C.P. und F. Cuenot-Chaillet. 1994. Pelagic seabirds and the marine environment: foraging patterns of wandering albatrosses in relation to prey availability and distribution. *Proc. R. Soc. Lond. B* 255:91-97.
- Weimerskirch, H., Cherel, Y., Cuenot-Chaillet, F. und V. Ridoux. 1997. Alternative foraging strategies and resource allocation by male and female wandering albatrosses. *Ecology* 78(7):2051-2063.
- Williams, T.D. 1995. The penguins. Spheniscidae. Bird families of the world. Oxford University Press.
- Wilson, R.P. 1984. An improved stomach pump für penguins and other seabirds. *J. Field Ornithol.* 55:109-112.
- Wilson, R.P., La Cock, G.D., Wilson, M-P., und F. Mollagee. 1985. Differential digestion of fish and squid in the Jackass penguin *Spheniscus demersus*. *Ornis Scand.* 16:77-79.
- Wilson, R.P. 1991. Depth utilisation by breeding Adélie Penguins, *Pygoscelis adeliae*, at Esperanza Bay, Antartica. *Mar. Biol.* 109:181-189.
- Wilson, R.P. 1995. Foraging ecology. In: T.D. Williams (Hrsg.) The penguins. Spheniscidae. Bird families of the world. Oxford University Press. pp. 81-106.
- Wilson, R.P. und M-P.T. Wilson. 1995. The foraging behaviour of the African Penguin *Spheniscus demersus*. In: Dann, P., Norman, I. und R. Reilly (Hrsg.) The penguins: ecology and management. Surrey Beatty & Sons, Australia. pp. 244-265.
- Wilson, R.P. Duffy, D.C., Wilson, M-P. and B. Araya. 1995a. Aspects of the ecology of species replacements in Humboldt and Magellanic Penguins in Chile. *Le Gerfaut* 85:49-61.
- Wilson, R.P., Pütz, K., Grémillet, D., Culik, B.M., Kierspel, M., Regel, J., Bost, C.A., Lage, J. und J. Cooper. 1995b. Reliability of stomach temperatur changes in determining feeding characteristics of seabirds. *J. Exp. Biol.* 198:1115-1135.
- Wilson, R.P. und D. Grémillet. 1996. Body temperature of free-living African Penguins (*Spheniscus demersus*) and Bank Cormorants (*Phalacrocorax neglectus*). *J. Exp. Biol.* 199:2215-2223.
- Wilson, R.P., Pütz, K., Peters, G., Culik, B.M., Scolaro, J.A., Charrassin, J.B. und Y. Ropert-Coudert. 1997. Long-term attachment of transmitting and recording devices to penguins and other seabirds. *Wildl. Soc. Bull.* 25(1):101-106.
- Wilson, R.P., Peters, G., Regel, J., Grémillet, D., Pütz, K., Kierspel, M., Weimerskirch, H. und J. Cooper. 1998. Short retention times of stomach temperature loggers in free-living seabirds: is there hope in the spring? *Mar. Biol.* 130:559-566.
- Wilson, U.W. 1991. Responses of three seabird species to El Niño events and other warm episodes on the Washington coast, 1979-1990. *Condor* 93:853-858.

- Ydenberg, R.C. und C.W. Clark. 1989. Aerobiosis and anaerobiosis during diving by Western Grebes: an optimal foraging approach. *J. Theo. Biol.* 139:437-449.
- York, A.E. 1991. Sea surface temperatures and their relationship to the survival of juvenile male Northern Fur Seals from the Pribilof Islands. In: Trillmich, F. und K.A. Ono (Hrsg.) *Pinnipeds and El Niño: responses to environmental stress*. Springer Verlag. pp 94-106.
- Zar, J.H. 1999. *Biostatistical analysis*. 4th edition. Prentice Hall, London.
- Zavalaga, C. und R. Paredes. 1997. Humboldt penguins at Punta San Juan, Peru. *Penguin Conserv.* 10(1):6-8.
- Zimmermann, J.W. und R.A. Powell. 1995. Radiotelemetry error: location error method compared with error polygons and confidence ellipses. *Can. J. Zool.* 73:1123-1133.
- Zöfel, P. 1992. *Statistik in der Praxis*. G. Fischer, Stuttgart, Jena.

6 Danksagung

Vieles hat zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen. Allen Personen, die mich in irgendeiner Weise dabei unterstützt haben, die sich aber an dieser Stelle aus Platzgründen und wegen Gedächtnislücken nicht wiederfinden, sei herzlich gedankt.

Den Pinguinen von Pan de Azúcar und Puñihuil gilt natürlich mein größter Dank für ihre unermüdliche Kooperationsbereitschaft, die ich in 11 Monaten Freilandarbeit kräftig strapaziert habe.

Ohne die Süddeutsche Zeitung (nein, nicht die KN) wäre ich nie bei den Humboldtpinguinen gelandet.

Herr Prof. Dr. Adelung nahm mich herzlich in seiner Abteilung der Marinen Meereszoologie am Institut für Meereskunde auf und half immer, wenn der Schuh drückte und Geld, Zimmer, oder Computerzubehör benötigt wurden.

Prof. Dr. Culik ermöglichte mir mit sein Engagement beim ‚Bearbeiten‘ der DFG, die Promotion überhaupt durchzuführen. In Chile zeigte er mir, wo bei einem Pinguin vorne und hinten ist und wo man den besten Pisco sour im Umland von Pan de Azúcar bekommt – La Casita! Er überließ mir das Thema der Arbeit und stand mir bei ihrer Durchführung mit Rat und Tat zur Seite.

Dem Dekan Prof. Dr. Bauer möchte ich sehr herzlich für die Übernahme der Zweitkorrektur und für seine Unterstützung danken.

Dr. Rory Wilson teilte mit mir nicht nur sein Wissen um die Geheimnisse der wundersamen Welt der Pinguine, er half auch sonst in allen Lebenslagen.

Dr. Thomas Martin führte mich in die Welt der Fernerkundung und der Motorradfahrer ein und hatte unendlich viel Geduld bei der Analyse der Daten.

Meine ‚Semesterarbeitler‘, Simone, Malte, Jana, Jasmin, Sünnje und Patricia ließen mich an ihnen lernen, wie man betreut, und Cordula Herling lies mich die gewonnenen Erkenntnisse gleich in der Diplomarbeit ausprobieren. Ihnen allen vielen Dank für ihre Geduld.

CONAF und die Fundación Otway ermöglichten mir die Arbeit in Chile. Besonderer Dank gilt Fernando Bascuñan und Horst George für ihre Unterstützung und Freundschaft.

Der Tierpark Hagenbeck und die FH Kiel liessen mich allerlei Dinge an ihren Pinguinen bzw. in ihrem Schwimmkanal durchführen, die leider dann doch nicht so klappten wie erhofft. Die Forschungsanstalt für Wasserschall und Geophysik ermöglichte mir die Kalibration der Logger. Pedro Colinao von Kühne und Nagel Chile schaffte es irgendwie das ganze Expeditionsgepäck in Chile heil aus dem Zoll zu bekommen.

Christian Reimesch, Jens-Uwe Vogt von Driesen und Kern, Jochim Lage, die Werkstätten des IfMs und Herr Dudda von der Lornsen Apotheke halfen mir die technische Seite der Arbeit gut über die Bühne zu bringen.

VauDe und Globetrotter überliessen mir Ausrüstung für die Freilandarbeit. Ohne diese Unterstützung wäre das Leben in Chile im Zelt bedeutend ungemütlicher gewesen. Webasto spendete Geld, das ebenfalls herzlich willkommen war.

In Pan de Azúcar sei der ganzen Rasselbande vom National Park inklusive Rodrigo gedankt, für ihre Hilfe und für den ganzen Spaß, den wir zusammen hatten (nach Feierabend natürlich). In Puñihuil wurde Franzisco und seine Familie zu guten Freunden, ebenso wie Fenja & Co, die Fischer von Puñihuil und meine Ersatzfamilie der Hospedaje Miranda. Die Bauern von Guabun erlaubten die Errichtung der Antenne zwischen ihren Schweinen, Kühen und Hunden. Nebenbei haben mir alle, besonders die Fischer, mit viel Geduld Spanisch bei gebracht ... @\$&%

Bei der Freilandarbeit halfen neben Ilka und ‚den Knaufs‘, Antonia Wanner, Wolfgang Günther, Jana Kotzerka, Jorge Valenzuela, und Katrin Rade, die alle zu echten Freunden wurden.

Arne und Christian waren bzw. sind meine Mitbewohner und hatten es bestimmt manchmal schwer, einen Pinguinologen zu ertragen.

Auch meiner ‚Vergangenheit‘ in Seewiesen sei gedankt. Von Wolfgang Wickler, Ebo Gwinner, Jürg Lamprecht, Heribert Hofer, Huki, Traudi, Wolfi, Michael, Ela und Jesko bekam ich das Rüstzeug für diese Promotion mit auf den Weg in den hohen Norden.

Insa, Anja, Katja, Uli, Magic, Karin, und alle die ganzen Freunde waren immer da, wenn man sie brauchte. Besonders Reinhard sei für seine Freundschaft gedankt. Tante Salzmann brachte mich vor allem in der letzten Phase (wie lang die auch immer gewesen sein mag) auf fröhliche Gedanken.

Die Abteilung war eine große Stütze und ein großer Spaß während der ganzen Zeit: Stefanito, Alito, Gerritito, Uli, Ute, Stefan II + III, Kirsten, Sandra, Antje, Cordula ... das war/ist einfach super! Meike möchte ich einfach danken, daß es sie gibt!

Zu guter letzt: ohne meine Familie hätte das alles nicht geklappt!