

**Junge Säbelschnäbler (*Recurvirostra avosetta* L.) in  
unterschiedlichen Klimazonen:  
Physiologische und ethologische Anpassungen an ökologische  
Bedingungen in  
Norddeutschland und Südspanien**

**Dissertation**

**Zur Erlangung des Doktorgrades**

**der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät**

**der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel**

**vorgelegt von**

**Ralf Joest**

**Kiel, 2003**

Referent: PD Dr. H. Hötter

Korreferent: Prof. Dr. T. Bauer

Korreferent: Dr. G.H. Visser, Groningen

Tag der mündlichen Prüfung: 07. Juli 2003

Zum Druck genehmigt: Kiel, 16. Juli 2003

Gezeichnet: W. Depmeier (Dekan)

## Kurzfassung

Das Brutareal des Säbelschnäblers erstreckt sich über mehrere Klimazonen von Nordwesteuropa über Zentralasien und den Mittelmeerraum bis in das südliche Afrika. Abhängig von der geographischen Lage ihrer Brutgebiete sind die nestflüchtenden, noch nicht homoiothermen Jungvögel einer großen Spanne unterschiedlicher klimatischer Bedingungen ausgesetzt. Ziel der Arbeit war es, durch den Vergleich thermoregulatorisch und energetisch relevanter morphologischer, physiologischer und ethologischer Eigenschaften von Jungvögeln aus einem kühl gemäßigten Brutgebiet in Norddeutschland und einem mediterranen Brutgebiet in Südspanien zu untersuchen, welche Anpassungsstrategien es ihnen ermöglichen, unter diesen unterschiedlichen Klimabedingungen zu überleben und aufzuwachsen. Darüber hinaus wurde der Einfluss der Nahrungsverfügbarkeit in verschiedenen Habitattypen auf die Nahrungsaufnahme, das Wachstum und das Energiebudget der Jungvögel untersucht.

Es bestanden keine Unterschiede der Eigröße, der Größe der frisch geschlüpften Jungvögel und der Entwicklung der Homoiothermie von Jungvögeln aus Norddeutschland und Südspanien, die als Anpassungen an die unterschiedlichen Klimabedingungen der jeweiligen Brutgebiete zu verstehen sind. Unter den ungünstigeren klimatischen Bedingungen des nördlichen Brutgebietes zeigten die Jungvögel eine bemerkenswerte Toleranz gegenüber niedrigen Körpertemperaturen. Darüber hinaus wurden sie einen größeren Anteil des Tages von einem Altvogel gewärmt als ihre Artgenossen in Südspanien, wobei die längere Helligkeitsperiode ihnen eine teilweise Kompensation der witterungsbedingten Einschränkungen der für die Nahrungssuche nutzbaren Zeit ermöglichte. Zusätzlich konnten die Jungvögel im norddeutschen Wattenmeer durch die Nutzung einer profitableren Nahrungsquelle ihren Nahrungsbedarf in deutlich kürzerer Zeit decken als in den südspanischen Brutgebieten. Hierdurch konnten zusätzliche energetische Kosten für die Thermoregulation soweit vermieden werden, dass die täglichen Energieausgaben der Jungvögel in Norddeutschland nicht höher waren als in Südspanien. Demnach konnten sie in beiden Brutgebieten einen ähnlich hohen Anteil der aufgenommenen Energiemenge in das Wachstum investieren. Unterschiede der Wachstumsgeschwindigkeit waren demnach nicht auf klimatische Unterschiede der jeweiligen Brutgebiete, sondern auf habitatspezifische Unterschiede der Nahrungsverfügbarkeit zurückzuführen.

## Abstract

Compared to other wader species, the breeding distribution of Avocets covers a wide latitudinal range. Their breeding area is extending from north western Europe to continental central Asia, the Mediterranean and southwards to east and southern Africa. Within this area they are exposed to a wide range of climatic conditions. This offers the opportunity for intraspecific comparisons of morphology, thermoregulatory behaviour and energetics of their self feeding precocial chicks growing up under contrasting climatic conditions. This study aims to investigate morphological, physiological and behavioural adaptations of chicks to climatic conditions at the Wadden Sea coast in northern Germany, the northern border of the species range, and in the Bay of Cadiz in southern Spain.

Egg volume, neonatal size and the development of homeothermie did not differ between both study areas. Under the harsh climatic conditions of northern Germany, the chicks showed a remarkable tolerance towards low body temperature. In Addition, they spent more time being brooded by a parent than their counterparts in southern Spain. The longer daylight period allowed partly to compensate for the reduced foraging time due to unfavourable weather conditions in northern Germany. Furthermore, the availability of a profitable food resource (*Nereis spec.*) on the tidal flats in northern Germany decreased the time needed for foraging.

These mechanisms allowed chicks to avoid higher energy costs for thermoregulation due to the colder climate of the northern breeding area. The daily energy expenditure and total metabolized energy of chicks growing up in northern Germany was not higher than in southern Spain. In both areas, chicks were able to allocate a similar amount of energy into growth. Local differences in energy budgets and growth rate were rather caused by habitat-specific differences in food availability.

The results indicate that Avocets chicks did not develop any particular morphological or physiological adaptations to unfavourable climatic conditions in northern breeding areas. A high degree of behavioural and physiological flexibility allows them to adjust their energy budget and growth rate to different climatic conditions.

---

<b>KURZFASSUNG</b>	<b>III</b>
<b>ABSTRACT</b>	<b>IV</b>
<b>1 EINLEITUNG</b>	<b>1</b>
<b>1.1 Hintergrund der Arbeit</b>	<b>1</b>
1.1.1 Möglichkeiten der Anpassung an unterschiedliche Klimabedingungen	2
1.1.2 Anpassungen an das Klima als Voraussetzung für die Evolution des Vogelzuges	4
<b>1.2 Biologie des Säbelschnäblers</b>	<b>5</b>
1.2.1 Systematische Einordnung und Brutareal	6
1.2.2 Lebensraum und Nahrung	8
1.2.3 Brutbiologie	9
1.2.4 Wanderungen	10
<b>1.3 Spezielle Fragestellungen</b>	<b>11</b>
1.3.1 Gelegegröße und Eigröße	14
1.3.2 Biometrie und Wachstum	16
1.3.3 Entwicklung der Thermoregulation	18
1.3.4 Zeitbudget	19
1.3.5 Nahrungsaufnahmeverhalten und Wasseraufnahmerate	20
1.3.6 Energieumsatz und Energieaufnahme	20
1.3.7 Gesamtenergiebudget	22
<b>2 UNTERSUCHUNGSGEBIETE, MATERIAL UND METHODEN</b>	<b>23</b>
<b>2.1 Untersuchungsgebiete</b>	<b>23</b>
2.1.1 Norddeutschland	23
2.1.2 Südspanien	24
<b>2.2 Material und Methoden</b>	<b>26</b>
2.2.1 Gelegegröße und Eigröße	26
2.2.2 Fang, Biometrie und Wachstum	27
2.2.3 Endothermiegrad	29
2.2.4 Körpertemperatur frei lebender Küken	30
2.2.5 Zeitbudget	31
2.2.6 Nahrungsaufnahmeverhalten	33

---

2.2.7	Wasseraufnahmerate	34
2.2.8	Messungen des Energieumsatzes mit doppelt markiertem Wasser	34
2.2.9	Berechnung der Gesamtenergiebudgets	37
2.2.10	Wetterdaten	39
2.2.11	Statistische Auswertung	39
<b>3</b>	<b>ERGEBNISSE</b>	<b>41</b>
<b>3.1</b>	<b>Gelegegröße und Eigröße</b>	<b>41</b>
3.1.1	Gelegegröße	41
3.1.2	Eigröße	41
3.1.3	Saisonale Variation der Eigröße	43
<b>3.2</b>	<b>Biometrie und Wachstum junger Säbelschnäbler</b>	<b>48</b>
3.2.1	Biometrie frisch geschlüpfter Jungvögel	48
3.2.2	Biometrie der Altvögel	49
3.2.3	Wachstum der Jungvögel	50
3.2.4	Tägliche Wachstumsrate	55
3.2.5	Einfluss der Nahrungsaufnahme auf die Wachstumsrate	57
3.2.6	Tägliche Änderung der Schnabel- und Fußlänge	61
<b>3.3</b>	<b>Entwicklung der Thermoregulation junger Säbelschnäbler</b>	<b>63</b>
3.3.1	Entwicklung der Homoiothermie	63
3.3.2	Entwicklung der Körpertemperatur frei lebender Jungvögel	64
<b>3.4</b>	<b>Zeitbudget junger Säbelschnäbler</b>	<b>67</b>
3.4.1	Entwicklung des Zeitbudgets	67
3.4.2	Einfluss von Brutgebiet und Aufzuchthabitat auf das Zeitbudget	70
3.4.3	Vergleich der Zeitbudgets unter Berücksichtigung der Tageslänge	75
3.4.4	Tageszeitliche Aktivitätsmuster	77
3.4.5	Einfluss von Witterungsfaktoren auf das Zeitbudget	81
<b>3.5</b>	<b>Nahrungsaufnahmeverhalten und Wasseraufnahmerate junger Säbelschnäbler</b>	<b>86</b>
3.5.1	Nahrungsaufnahmerate	86
3.5.2	Aufnahme größerer Nahrungsorganismen	90
3.5.3	Techniken und Ort des Nahrungserwerbes	91
3.5.4	Wasseraufnahmerate	95
3.5.5	Einfluss des Verhaltens auf die Wasseraufnahmerate	97
<b>3.6</b>	<b>Energieumsatz und Energieaufnahme junger Säbelschnäbler</b>	<b>99</b>
3.6.1	Entwicklung des täglichen Energieumsatzes	99
3.6.2	Einfluss des Brutgebietes und des Aufzuchthabitats auf den täglichen Energieumsatz	100

3.6.3	Einfluss von Witterungsfaktoren auf den täglichen Energieumsatz	103
3.6.4	Einfluss des Verhaltens auf den täglichen Energieumsatz	106
3.6.5	Energieaufnahme	107
<b>3.7</b>	<b>Gesamtenergiebudgets junger Säbelschnäbler</b>	<b>110</b>
3.7.1	Vergleich der Energiebudgets in unterschiedlichen Aufzucht Habitaten	110
<b>4</b>	<b>DISKUSSION</b>	<b>115</b>
<b>4.1</b>	<b>Gelegegröße und Eigröße</b>	<b>115</b>
4.1.1	Gelegegröße	115
4.1.2	Eigröße	117
4.1.3	Saisonale Variation der Eigröße	120
4.1.4	Zusammenfassung	121
<b>4.2</b>	<b>Biometrie und Wachstum junger Säbelschnäbler</b>	<b>122</b>
4.2.1	Biometrie frisch geschlüpfter Jungvögel	122
4.2.2	Biometrie der Altvögel	122
4.2.3	Wachstum der Jungvögel	123
4.2.4	Tägliche Wachstumsrate	125
4.2.5	Einfluss der Nahrungsaufnahme auf die Wachstumsrate	127
4.2.6	Tägliche Änderung der Schnabel – und Fußlänge	128
4.2.7	Zusammenfassung	129
<b>4.3</b>	<b>Entwicklung der Thermoregulation junger Säbelschnäbler</b>	<b>130</b>
4.3.1	Entwicklung der Homöothermie	130
4.3.2	Entwicklung der Körpertemperatur frei lebender Jungvögel	132
4.3.3	Zusammenfassung	133
<b>4.4</b>	<b>Zeitbudget junger Säbelschnäbler</b>	<b>134</b>
4.4.1	Entwicklung des Zeitbudgets	134
4.4.2	Einfluss von Brutgebiet und Aufzucht habitat auf das Zeitbudget	134
4.4.3	Vergleich der Zeitbudgets unter Berücksichtigung der Tageslänge	137
	Tageszeitliche Aktivitätsmuster	138
4.4.4	Einfluss von Witterungsfaktoren auf das Zeitbudget	139
4.4.5	Zusammenfassung	139
<b>4.5</b>	<b>Nahrungsaufnahmeverhalten und Wasseraufnahmerate junger Säbelschnäbler</b>	<b>141</b>
4.5.1	Nahrungsaufnahmerate	141
4.5.2	Aufnahme größerer Nahrungsorganismen	141
4.5.3	Techniken und Ort des Nahrungserwerbes	143
4.5.4	Wasseraufnahmerate	143

---

4.5.5	Einfluss des Verhaltens auf die Wasseraufnahmerate	144
4.5.6	Vergleich der Effizienz der Nahrungssuche in den einzelnen Habitattypen	146
4.5.7	Zusammenfassung	148
<b>4.6</b>	<b>Energieumsatz und Energieaufnahme junger Säbelschnäbler</b>	<b>150</b>
4.6.1	Entwicklung des täglichen Energieumsatzes	150
4.6.2	Einfluss des Brutgebietes und des Aufzuchthabitats auf den täglichen Energieumsatz	151
4.6.3	Einfluss von Witterungsfaktoren auf den täglichen Energieumsatz	152
4.6.4	Einfluss des Verhaltens auf den täglichen Energieumsatz	153
4.6.5	Energieaufnahmerate	153
4.6.6	Zusammenfassung	154
<b>4.7</b>	<b>Gesamtenergiebudgets junger Säbelschnäbler</b>	<b>155</b>
4.7.1	Vergleich der Energiebudgets in unterschiedlichen Aufzuchthabitaten	155
4.7.2	Zusammenfassung	159
<b>4.8</b>	<b>Abschlussdiskussion</b>	<b>160</b>
<b>5</b>	<b>ZUSAMMENFASSUNG</b>	<b>166</b>
<b>6</b>	<b>DANKSAGUNG</b>	<b>170</b>
<b>7</b>	<b>LITERATUR</b>	<b>173</b>
	<b>LEBENS LAUF</b>	<b>184</b>

# 1 Einleitung

## 1.1 Hintergrund der Arbeit

Die vorliegende Arbeit befasst sich mit den Anpassungsmöglichkeiten einer Vogelart, des Säbelschnäblers (*Recurvirostra avosetta*), an ökologische Bedingungen in unterschiedlichen Klimazonen. Die Klimabedingungen auf der Erde variieren auf Grund der Neigung der Erdachse relativ zur Sonne großräumig in Abhängigkeit von der Jahreszeit und der Entfernung zum Äquator. Sie werden weiterhin von der Höhe über dem Meeresspiegel und der Entfernung zu den ausgleichenden Wassermassen der Ozeane beeinflusst. Diese Unterschiede der klimatischen Bedingungen haben einen grundlegenden Einfluss auf die Biologie der Organismen. Die Frage nach den Faktoren der abiotischen und biotischen Umwelt, welche die Verbreitung und Häufigkeit von Organismen begrenzen und wie sich die Organismen an die Gegebenheiten ihrer Umwelt anpassen, gehören zu den Kernfragen der Ökologie und Evolutionsbiologie (Cox & Moore 1991, Begon et al. 1998, Ricklefs & Miller 2000). Die Beantwortung dieser Fragen ist das Ziel der physiologischen Ökologie, die sich mit dem Zusammenhang zwischen der Physiologie und dem Verhalten von Organismen und ihrer physikalischen Umwelt beschäftigt. Dabei haben energetische Betrachtungen einen besonderen Stellenwert, da die Fähigkeit zur Aufrechterhaltung einer ausgeglichenen bzw. positiven Energiebilanz Grundvoraussetzung für Überleben, Wachstum und Reproduktion von Organismen ist und damit ein sinnvolles Korrelat biologischer Fitness darstellt (McNab 2002).

Als methodischer Ansatz wurde der Vergleich verschiedener relevanter morphologischer, physiologischer und ethologischer Parameter innerhalb einer Vogelart aus einem nordwesteuropäischen und einem südeuropäischen Brutgebiet gewählt. Im Gegensatz dazu beruhen viele publizierte Arbeiten, die sich mit ökophysiologischen Anpassungen von Vögeln an unterschiedliche Klimabedingungen befassen, auf interspezifischen Vergleichen zwischen unterschiedlich nahe verwandten Artengruppen oder auf der Interpretation von Abweichungen artspezifischer Werte von generalisierten allometrischen Beziehungen (Klaassen & Drent 1991, Klaassen 1994, Eppley 1996 a/b, Schekkerman et al. 2003).

In den folgenden Abschnitten werden zunächst einige einführende Überlegungen zu den Anpassungsmöglichkeiten von Vögeln an unterschiedliche klimatische Bedingungen und deren Bedeutung für die Evolution des Vogelzuges vorangestellt. Danach werden kurz einige Aspekte der Biologie des Säbelschnäblers erläutert, die für die Wahl der Art als Untersuchungsobjekt ausschlaggebend waren und das Verständnis der Arbeit erleichtern, bevor anschließend die konkreten Arbeitshypothesen und Fragestellungen der Untersuchung formuliert werden.

### **1.1.1 Möglichkeiten der Anpassung an unterschiedliche Klimabedingungen**

Vögel verfügen als homoiotherme Landwirbeltiere über eine Reihe von morphologischen, physiologischen und ethologischen Eigenschaften, die ihnen die Anpassung an die klimatischen Bedingungen in unterschiedlichen Breitengraden ermöglichen (Bezzel & Prininger 1990, Eppley 1996 a/b, Dawson & Whittow 2000). Dabei dürfte die mit zunehmender geographischer Breite abnehmende Temperatur der wahrscheinlich wichtigste und am besten untersuchte Einzelfaktor sein (Schmidt-Nielsen 1983, McNab 2002).

Der Begriff der Anpassung (Adaptation) wird hier nach McNab (2002) relativ breit als „*Modifikationen eines Organismus, welche die Reproduktion, und hierfür das Überleben, in einer bestimmten Umwelt erhöhen*“ (eigene Übersetzung, Seite 9) verstanden. Diese allgemeine Formulierung lässt zunächst offen, ob es sich dabei um ein durch Selektion des in der Population vorherrschenden Genotyps entstandene Modifikation oder um eine plastische Reaktion auf der phänotypischen Ebene des Individuums handelt. Entscheidend ist allein, dass sie dem Träger der Modifikationen eine höhere Wahrscheinlichkeit zu überleben und sich fortzupflanzen und damit eine höhere Fitness ermöglichen als einem Individuum ohne diese Eigenschaft.

Dabei ist davon auszugehen, dass alle Anpassungen sowohl auf der Ebene des Individuums wie auch auf der Ebene der Population sowohl eine genetische als auch eine umweltbedingte Komponente haben. Die genetischen Voraussetzungen stellen den Rahmen dar, in dem sich die Anpassungsmöglichkeiten des Individuums in seiner spezifischen Umwelt bewegen. Die Breite dieser Reaktionsnorm ist wiederum genetisch beeinflusst, so dass kein grundlegender Gegensatz zwischen der selektionsbedingten genetischen Anpassung und der phänotypischen Reaktion der Individuen besteht. Die phänotypische Plastizität, also die unterschiedliche Ausprägung morphologischer, physiologischer und ethologischer Eigenschaften eines

Genotyps unter unterschiedlichen Umweltbedingungen, stellt vielmehr eine wesentliche Komponente der Anpassungsleistungen von Organismen dar. Sie ermöglicht eine schnelle, flexible Reaktion auf die jeweiligen Umweltbedingungen (Stearns 1989, Piersma & Lindström 1997, Mayr 1998).

Beispiele für kurzfristig wirksame Anpassungen von Vögeln an unterschiedliche klimatische Bedingungen, etwa unterschiedliche Umgebungstemperaturen, sind die Änderungen der Isolationseigenschaften ihres Federkleides durch das Anlegen oder Aufstellen des Gefieders sowie die endogene Wärmeproduktion durch Muskelzittern bei Temperaturen unterhalb des thermoneutralen Bereiches (Scholander et al. 1950). Eine weitere Möglichkeit der Anpassung an niedrige Umgebungstemperaturen ist die Toleranz gegenüber dem Absinken ihrer Körpertemperatur (Hypothermie). Hierzu gehören aber auch Verhaltensänderungen wie das Aufsuchen geeigneter Habitatstrukturen mit günstigem Mikroklima (Walsberg 1993, Wolf & Walsberg 1996) oder die Bildung dichter Rasttrupps (Wiersma & Piersma 1994) bzw. von Schlafplatzgemeinschaften. Beispiele für mittel- und langfristig wirksame Anpassungen reichen von der Ausbildung eines dichten Daunengefieders über die Anlage von Fettreserven und der Akklimatisation an saisonale Veränderungen der Umgebungstemperatur bis hin zu physiologischen Reaktionen wie die mit einer entsprechenden Umgestaltung des Organsystems einher gehende Erhöhung des Grundumsatzes bei Brutvögeln oder Überwinterern höherer Breitengrade gegenüber Vögeln niedriger Breitengrade (Kersten & Piersma 1987, Daan et al. 1990, Piersma et al. 1996, Cooper 2002, McNab 2002).

Physiologische Anpassungen an klimatische Bedingungen unterschiedlicher Brutgebiete sind dabei nicht auf die Altvögel beschränkt, sondern können schon bei frisch geschlüpften Jungvögeln ausgeprägt sein (Klaassen & Drent 1991, Eppley 1996 a/b). Die Untersuchung der Anpassungen von Vögeln an die physikalische Umwelt darf sich demnach nicht nur auf Altvögel konzentrieren, sondern muss alle Lebensstadien der jeweiligen Art berücksichtigen (Klaassen 1992, Eppley 1996 a/b). Dies gilt insbesondere für die selbständig nach Nahrung suchenden Jungvögel nestflüchtender Watvögel (*Charadriiformes*), da die meisten Watvögel sehr offene, strukturarme Lebensräume besiedeln, die wenig Schutz vor den thermischen Anforderungen ihrer physikalischen Umwelt bieten (Wiersma & Piersma 1994). Darüber hinaus sind die Jungvögel auf Grund ihrer geringeren physiologischen Leistungsfähigkeit, ihres ungünstigen Oberflächen-Volumen-Verhältnisses und der geringeren Isolationsfähigkeit ihres Dunengefieders empfindlicher gegenüber ungünstigen Witterungsbedingungen als die morphologisch und physiologisch widerstandsfähigeren Altvögel (Visser & Ricklefs 1993

a/b, Visser 1998). Mögliche Anpassungen können bei ihnen vor allem über den, durch die Eiggröße modifizierbaren, Entwicklungsstand beim Schlupf bzw. die Ausstattung mit Körperreserven sowie über die Entwicklung der Homiothermie erfolgen (Rhymer 1988, Visser & Ricklefs 1993 a/b, Eppley 1996 a/b). Eine weitere Anpassungsmöglichkeit der Jungvögel ist die Toleranz gegenüber niedrigen Körpertemperaturen und das Wärmen (Hudern) durch den Altvogel (Boggs et al. 1977, Beintema & Visser 1989, Eppley 1996 a, Visser 1998).

### **1.1.2 Anpassungen an das Klima als Voraussetzung für die Evolution des Vogelzuges**

Nach den gegenwärtigen Theorien zur Evolution des Vogelzuges wird angenommen, dass die Zugvögel der höheren geographischen Breiten ihren evolutionären Ursprung in den wärmeren Klimazonen der tropischen und subtropischen Breitengrade haben (Dorst 1962, Del Hoyo et al. 1992, Safriel 1995, Meltofte 1996, Berthold 2000, 2001). Danach haben sich aus Standvögeln oder Kurzstreckenziehern niedriger Breitengrade über ein durch rasche Selektionsvorgänge relativ flexibles Teilziehverhalten Zugvogelpopulationen entwickelt, die in der Lage waren, neue Brutgebiete in höheren Breitengraden für sich zu erschließen (Berthold 1998, 2000).

Beispiele für die Besiedlung höherer Breitengrade durch Vogelarten südlicher Herkunft existieren auch in jüngerer Zeit. Neben der bereits von Mayr (1926) beschriebenen Ausbreitung des Girlitzes (*Serinus serinus*) aus dem Mittelmeerraum nach Nordwesteuropa konnten sich allein aus der Ordnung der Wat – und Möwenvögel die ursprünglich aus Süd- bzw. Südosteuropa stammenden Arten Stelzenläufer (*Himantopus himantopus*), Schwarzkopfmöwe (*Larus melanocephalus*) und Weißkopfmöwe (*Larus cachinnans*) als regelmäßige Sommergäste mit zunehmenden Brutansiedlungen in Mitteleuropa etablieren (Bauer & Berthold 1996, Boschert 2002).

Als Auslöser für derartige Arealerweiterungen wird häufig zunehmende Konkurrenz durch Populationswachstum in den ursprünglichen Brutgebieten genannt. Neben der geringeren Dichte möglicher Beutegreifer und Pathogene dürfte die periodische Verfügbarkeit größerer und vorhersehbarer Nahrungsressourcen und deren bessere Nutzbarkeit auf Grund der längeren Tageslichtperiode bei gleichzeitig reduzierter Konkurrenz der wichtigste Faktor für die Entstehung von Zugvogelpopulationen höherer Breitengrade aus Standvögeln der

tropischen Breiten gewesen sein (Alerstam & Enckell 1979, Safriel 1995, Melfoite 1996, Piersma 1997, Harrington et al. 2002).

Die Evolution des Zugverhaltens ist bei Arten begünstigt, die überwiegend instabile Habitate mit einer geringen Vorhersehbarkeit der an einem Ort für die Reproduktion zur Verfügung stehenden Ressourcen besiedeln, da hier eine geringere Selektion auf Standorttreue als Mechanismus zur Behauptung gegenüber intraspezifischer Konkurrenz besteht. Als weiterer Faktor verringert die Nutzung relativ einfach strukturierter Lebensräume die Vorteile der Standorttreue als evolutionäres Gegengewicht zur Migration, da in offenen, zweidimensionalen Habitaten der Vorteil detaillierter Ortskenntnisse geringer ist (Alerstam & Enckell 1979).

Nach diesen Überlegungen war es für die Vorläufer der heutigen Zugvögel vorteilhaft, ihre Reproduktionsperiode in höhere Breitengrade zu verlegen, um so der intraspezifischen Konkurrenz in den ursprünglichen Lebensräumen zu entgehen und die periodische Verfügbarkeit von größeren Nahrungsressourcen für die Reproduktion zu nutzen. Allerdings erfordert die Besiedlung höherer Breitengrade aber auch neue Anpassungen, da die physikalischen Umweltbedingungen wie Tageslänge, Sonneneinstrahlung, Temperatur und Niederschlag vom Äquator polwärts gesetzmäßigen Gradienten unterworfen sind (Begon et al. 1998, Ricklefs & Miller 2000). Grundvoraussetzung für die Besiedlung höherer Breitengrade war also, dass die Gründerpopulationen in der Lage waren, sich an die klimatischen Bedingungen der neu erschlossenen Brutgebiete anzupassen (Eppley 1996 a/b). So wird beispielsweise vermutet, dass eine ungenügende Anpassung des Brutverhaltens an die dortigen Klimabedingungen die großräumige Ansiedlung des aus Südostasien eingeführten Haubenmaina (*Sturnus cristatellus*) in Nordamerika verhinderte (Johnson & McTaggart Cowan 1974).

## 1.2 Biologie des Säbelschnäblers

Säbelschnäbler sind besonders geeignet, Einblicke in die Anpassungen einer Vogelart an ihre physikalische Umwelt zu gewinnen. Zum einen besiedeln sie auch während der Jungenaufzucht sehr offene Lebensräume, die wenig Schutz vor ungünstigen Witterungsbedingungen bieten. Dadurch bedingt ist bei ihnen ein stärkerer Selektionsdruck auf Anpassungen an unterschiedliche klimatische Bedingungen zu erwarten, als bei Vogelarten, die auf Grund ihrer Habitatpräferenzen weniger extremen

Witterungsbedingungen ausgesetzt sind. Außerdem ermöglicht das relativ große Verbreitungsgebiet der Art einen intraspezifischen Vergleich relevanter Eigenschaften unter verschiedenen klimatischen Voraussetzungen. Darüber hinaus gibt es zahlreiche Hinweise darauf, dass der evolutionäre Ursprung des Säbelschnäblers in den durch eine hohe Instabilität der Lebensbedingungen geprägten ariden Klimazonen Zentralasiens oder Afrikas stattgefunden hat (Hötker 1998 a), so dass er als Modell für die oben skizzierte Besiedlung eines nördlichen Lebensraumes (der nordwesteuropäischen Wattenmeerküste) durch eine Vogelart südlichen Ursprungs betrachtet werden kann. Im Folgenden sollen kurz einige Aspekte der Biologie des Säbelschnäblers erläutert werden, die für das Verständnis der vorliegenden Arbeit notwendig sind. Die Ausführungen stützen sich im Wesentlichen auf die Artbearbeitungen in den großen Handbuchserien (Cramp & Simmons 1983, Glutz von Blotzheim et al. 1985, Urban et al. 1986, Del Hoyo et al. 1996).

### **1.2.1 Systematische Einordnung und Brutareal**

Der etwa taubengroße, schwarz-weiß befiederte Säbelschnäbler gehört innerhalb der Ordnung der Schnepfen-, Möwen- und Alkenvögel *Charadriiformes* zur Familie der *Recurvirostridae*. Gemeinsames Merkmal der Gattung *Recurvirostra* ist der relativ lange, basal abgeplattete und in eine feine, säbelförmig aufgeworfene Spitze auslaufende Schnabel als Anpassung an die spezialisierte Form des Nahrungserwerbs durch mähende Seitwärtsbewegungen im Wasser bzw. feuchten Sediment. Die Gattung ist mit je einer Art auf dem Nord- (*Recurvirostra americana*) und Südamerikanischen Kontinent (*R. andina*), in Australien (*R. novaehollandiae*) sowie auf dem Eurasiatischen Kontinent und in Afrika (*R. avosetta*) vertreten. Eine Differenzierung in Unterarten wird nicht vorgenommen. Das Hauptverbreitungsgebiet der einzelnen Arten der Gattung befindet sich in den trockenwarmen Wüsten und Halbwüsten der Subtropen oder in den sommerwarmen, ariden Zonen der kontinentalen Steppen und Wüsten.

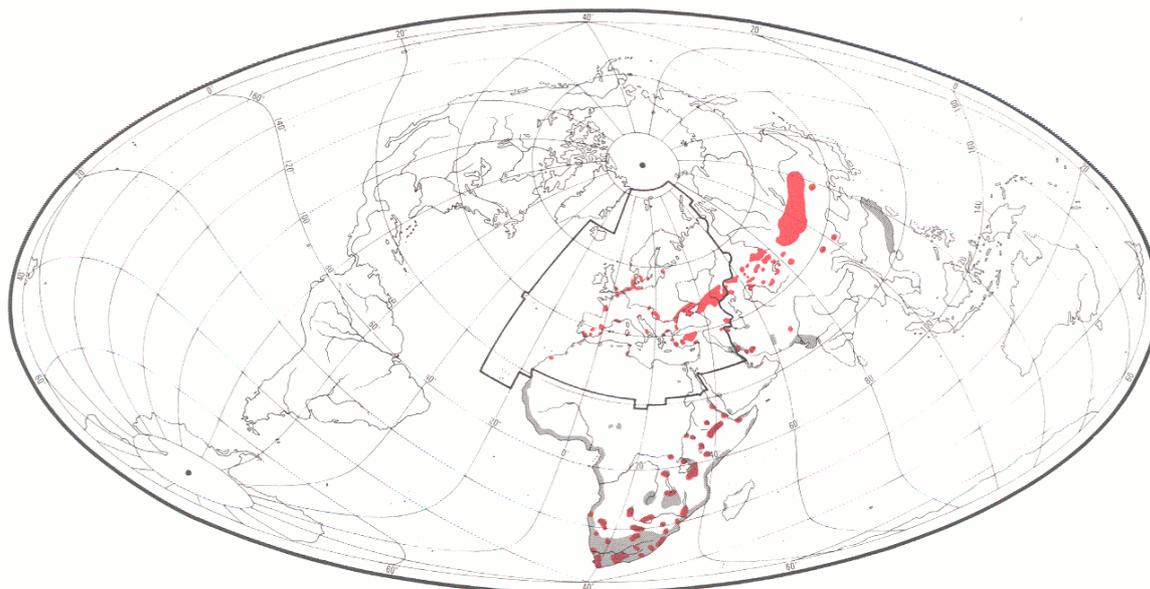


Abbildung 1: Verbreitungsgebiet des Säbelschnäblers aus Cramp & Simmons (1983), Brutverbreitung: rot, Winterverbreitung: hellgrau.

Das disjunkte Brutareal des Säbelschnäblers hat im Vergleich zu anderen Watvogelarten und zu den anderen Vertretern der Gattung eine sehr große Nord-Süd-Ausdehnung (Tabelle 1). Es erstreckt sich über mehrere Klimazonen von den gemäßigt-atlantischen Küsten Nordwesteuropas und den kontinentalen Steppen Zentralasiens über den Mittelmeerraum südwärts bis in die tropischen und subtropischen Klimate Ost- und Südafrikas (Abbildung 1). Mit etwa 11.000 Brutpaaren beherbergt das am Nordrand der Brutverbreitung gelegene Wattenmeer dabei mehr als die Hälfte der auf insgesamt etwa 19.000 Paare geschätzten nordwesteuropäischen Population (Rasmussen 2000). Der Brutbestand des Säbelschnäblers in Nordwesteuropa hat in den vergangenen Jahrzehnten kontinuierlich zugenommen und stagniert erst in jüngster Zeit auf hohem Niveau, wobei es zahlreiche Hinweise darauf gibt, dass diese Population als Quellpopulation nicht auf die Zuwanderung aus weiter südlich gelegenen Brutgebieten angewiesen ist (Bauer & Berthold 1996, Hötker 1998 a).

Tabelle 1: Brutverbreitung (Nord-Süd-Ausdehnung) des Säbelschnäblers und anderer regelmäßig im Bereich der Nordseeküste brütenden Limikolenarten (*Charadriiformes*) sowie der übrigen Arten der Gattung *Recurvirostra* (nach Verbreitungskarten in Cramp & Simmons 1983, Haymann et al. 1986).

Art	Nordgrenze	Südgrenze	Spanne (°N/S)
Gattung <i>Recurvirostra</i>			
<b>Säbelschnäbler <i>Recurvirostra avosetta</i></b>	<b>60°N</b>	<b>35°S</b>	<b>95</b>
Andensäbelschnäbler <i>Recurvirostra andina</i>	0°N	25°S	25
Amerikanischer Säbelschnäbler <i>Recurvirostra americana</i>	55°N	30°N	25
Rotkopf-Säbelschnäbler <i>Recurvirostra novaehollandiae</i>	25°S	40°S	15
Übrige <i>Charadriiformes</i>			
Austernfischer <i>Haematopus ostralegus</i>	70°N	35°N	35
Sandregenpfeifer <i>Charadrius hiaticula</i>	80°N	45°N	35
Seereggenpfeifer <i>Charadrius alexandrinus</i>	55°N	40°S	95
Kiebitz <i>Vanellus vanellus</i>	70°N	35°N	35
Alpenstrandläufer <i>Calidris alpina</i>	75°N	50°N	25
Kampfläufer <i>Philomachus pugnax</i>	70°N	50°N	20
Bekassine <i>Gallinago gallinago</i>	70°N	35°N	35
Uferschnepfe <i>Limosa limosa</i>	65°N	40°N	25
Großer Brachvogel <i>Numenius arquata</i>	70°N	45°N	25
Rotschenkel <i>Tringa totanus</i>	70°N	30°N	40
Steinwälzer <i>Arenaria interpres</i>	80°N	55°N	25

### 1.2.2 Lebensraum und Nahrung

Das wichtigste Lebensraumelement des Säbelschnäblers sind feinsedimentige, vegetationsarme Flachwasserzonen und Uferbereiche, wo er seiner spezialisierten Form der Nahrungssuche nachgehen kann. Er findet diese Voraussetzungen vor allem in seichten Meeresbuchten, Flußmündungen, Lagunen und flachen Seen. Die bevorzugt besiedelten Lebensräume weisen häufig brackigen bis salinen Charakter auf. Die Brutplätze befinden sich auf vegetationsarmen bis spärlich bewachsenen Bereichen der Uferzone oder auf Inseln, die Schutz vor landgebundenen Beutegreifern bieten. In Nordwesteuropa besiedelt der Säbelschnäbler in erster Linie die tidalen Wattflächen des Wattenmeeres sowie durch Eindeichungen entstandene Brack- und Süßwasserseen, die so genannten Köge. In Süd- und Südosteuropa gehören Salinen und andere anthropogene Gewässer zu den wichtigsten

Lebensräumen. Typische Lebensräume in den zentralasiatischen und afrikanischen Brutgebieten sind nach Regenfällen kurzfristig entstehende ephemere Gewässer und saline Steppenseen. Gemeinsames Merkmal der meisten Brutgebiete in Hinblick auf mögliche klimatische Anpassungen sind die sehr offenen, strukturarmen Aufzuchthabitate, die den Alt- und Jungvögeln wenig Schutz vor den Anforderungen ihrer thermischen Umwelt bieten.

Die Nahrung der Jung- und Altvögel ist stark von den lokalen Bedingungen des jeweiligen Lebensraumes abhängig. Sie besteht überwiegend aus Evertebraten des feinschlickigen Sediments der Uferzone und des Flachwassers, die durch das arttypische Säbeln, eine mähende Seitwärtsbewegung des Schnabels im Sediment oder Flachwasser ertastet und verschluckt werden. Tiefere Wasserschichten können durch eine gründelnde Form der Nahrungssuche unter der Wasseroberfläche genutzt werden. In weiten Teilen des Brutareals stellen sehr kleine (4-15 mm Länge) Arthropoden des Salz- und Brackwassers, vor allem aquatische Insekten und deren Larven (*Coleoptera*, *Diptera*) und kleine Krebstiere (*Crustacea*, z.B. *Artemia spec.*, *Daphnia spec.*) die Hauptnahrung der Jung- und Altvögel. Ein wichtiges Beutetier im Bereich des Wattenmeeres ist der See-Ringelwurm (*Nereis spec.*). Darüber hinaus werden andere Borstenwürmer (*Polychaeta*) sowie kleinere Muscheln und Schnecken (*Mollusca*) erbeutet.

### 1.2.3 Brutbiologie

Säbelschnäbler sind Koloniebrüter. Der zeitliche Verlauf der Brutperiode zeigt innerhalb Europas nur geringe geographische Unterschiede. Sie beginnt in den nordwesteuropäischen Brutgebieten mit der Besetzung der Brutkolonien Ende März bis Mitte April. Die Eiablage kann in den südeuropäischen Brutgebieten bereits ab Anfang April erfolgen, an der Wattenmeerküste Nordwesteuropas beginnt sie in der letzten Aprildekade. Säbelschnäbler führen eine monogame Saisonehe, beide Partner sind an der Bebrütung der Eier und der Jungenaufzucht beteiligt. Das in der Regel aus vier Eiern bestehende Gelege wird durchschnittlich 23 Tage bebrütet. Kurz nach dem Schlupf verlassen die Brutpaare die Kolonien und führen die Jungen in bis zu mehrere Kilometer entfernte Aufzuchthabitate, wo sie heftig verteidigte Territorien etablieren. Die Brutpflege für die selbständig nach Nahrung suchenden Jungvögel beschränkt sich auf die Verteidigung des Territoriums, die Abwehr von Raubfeinden und das Wärmen der Jungvögel im Bauchgefieder, dem sogenannten Hudern. Die Länge der Wachstumsperiode bis zum Flüggewerden ist stark von Witterungs- und

Ernährungsbedingungen abhängig. Sie schwankt zwischen 28 und etwa 40 Tagen und beträgt durchschnittlich 35 Tage. Im schleswig-holsteinischen Wattenmeer, an der Nordgrenze des Brutareals, ist die witterungsabhängige Überlebensrate der Jungvögel die wichtigste Determinante des jährlichen Bruterfolges (Hötker & Segebade 2000).

#### **1.2.4 Wanderungen**

Das Wanderungsverhalten der Art unterscheidet sich in Abhängigkeit von der Lage der jeweiligen Brutgebiete. Die Brutvögel der Küsten Nordwesteuropas sind Zugvögel, die nach dem Abschluss der Brutperiode und der im Juli und August anschließenden Mauser ab Oktober entlang der Atlantikküste in südwestlicher Richtung abziehen. Wichtige Überwinterungsgebiete sind feinsedimentreiche Buchten und Flussmündungen der französischen, portugiesischen und spanischen Atlantikküste. Neben diesen trotz zahlreicher menschlicher Eingriffe relativ naturnahen Gebieten haben auch anthropogene Lebensräume wie Fischteiche und Salinen eine hohe Bedeutung als Überwinterungshabitat. Ein Teil der nordwesteuropäischen Säbelschnäbler überwintert noch weiter südlich an der afrikanischen Atlantikküste. Die Brutvögel des Mittelmeerraumes zeigen, abgesehen von Dispersionsbewegungen und dem Aufsuchen geeigneter Überwinterungshabitats, keine gerichtete Migration. Die Brutvögel Zentral- und Südosteuropas ziehen in südost- bzw. südwestlicher Richtung zur Überwinterung in die Schwarzmeerregion, den Mittelmeerraum sowie nach Nordafrika. Ein Teil dieser Population überquert möglicherweise die Sahara und überwintert in der östlichen Sahelzone des Sudan und Tschad. Über die Wanderungen der zentralasiatischen Population ist wenig bekannt, ihre Überwinterungsgebiete befinden sich am Persischen Golf, im Nordwesten des Indischen Subkontinents und in Südostchina. Die Brutvögel Ost- und Südafrikas führen überwiegend nomadische Wanderungen in Abhängigkeit von der Entstehung geeigneter ephemerer Bruthabitats in Folge erratischer Regenfälle durch. Die Brutvögel des südlichen Afrikas brüten überwiegend an nach Regenfällen temporär entstandenen Gewässern im Landesinneren und verbringen die Trockenzeiten als Nichtbrüter in küstennahen Habitats.

### 1.3 Spezielle Fragestellungen

In dieser Arbeit wird der Frage nachgegangen, ob junge Säbelschnäbler über spezifische Anpassungen verfügen, die es ihnen ermöglichen, unter unterschiedlichen klimatischen und ökologischen Gegebenheiten in verschiedenen Teilen des Brutareals der Art zu überleben und aufzuwachsen. Dazu werden relevante morphologische, physiologische und ethologische Eigenschaften junger Säbelschnäbler aus Nordwesteuropa und dem südlichen Mittelmeerraum miteinander verglichen. Das Vorkommen des Säbelschnäblers an den Küsten Nordwesteuropas ist geographisch von den übrigen Brutarealen der Art getrennt. Das Schleswig-Holsteinische Wattenmeer liegt an der Nordgrenze des geschlossenen Brutareals und ist durch kalte, regenreiche und windige Witterungsbedingungen während der Wachstumsperiode der Jungvögel geprägt. In der Bucht von Cadiz an der südspanischen Atlantikküste entsprechen die trocken-warmen Witterungsbedingungen während der Wachstumsperiode dagegen weitgehend den klimatischen Voraussetzungen in den zentralen Brutarealen der Art (Abbildung 2). Diese Situation ermöglicht einen Vergleich innerhalb einer Art unter unterschiedlichen Umweltbedingungen.

Im ersten Teil der Arbeit werden zunächst thermoregulatorisch bedeutsame morphologische und physiologische Eigenschaften von Jungvögeln aus dem Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer (Norddeutschland) und der Bucht von Cadiz (Südspanien) miteinander verglichen. Hierbei geht es um die Frage, ob sich bereits erkennbare Unterschiede der funktionellen Ausstattung der Jungvögel in den beiden Brutgebieten entwickelt haben, die als Anpassungen an die unterschiedlichen Klimabedingungen verstanden werden können.

Nachdem die Frage nach den morphologischen und physiologischen „Ausgangsbedingungen“ der Jungvögel in den beiden Untersuchungsgebieten beantwortet ist, wird im zweiten Teil der Arbeit untersucht, welche physiologischen und ethologischen Strategien der Allokation der begrenzten Ressourcen Zeit und Energie es den Jungvögeln ermöglichen, unter den unterschiedlichen klimatischen Bedingungen der jeweiligen Brutgebiete zu überleben und aufzuwachsen.

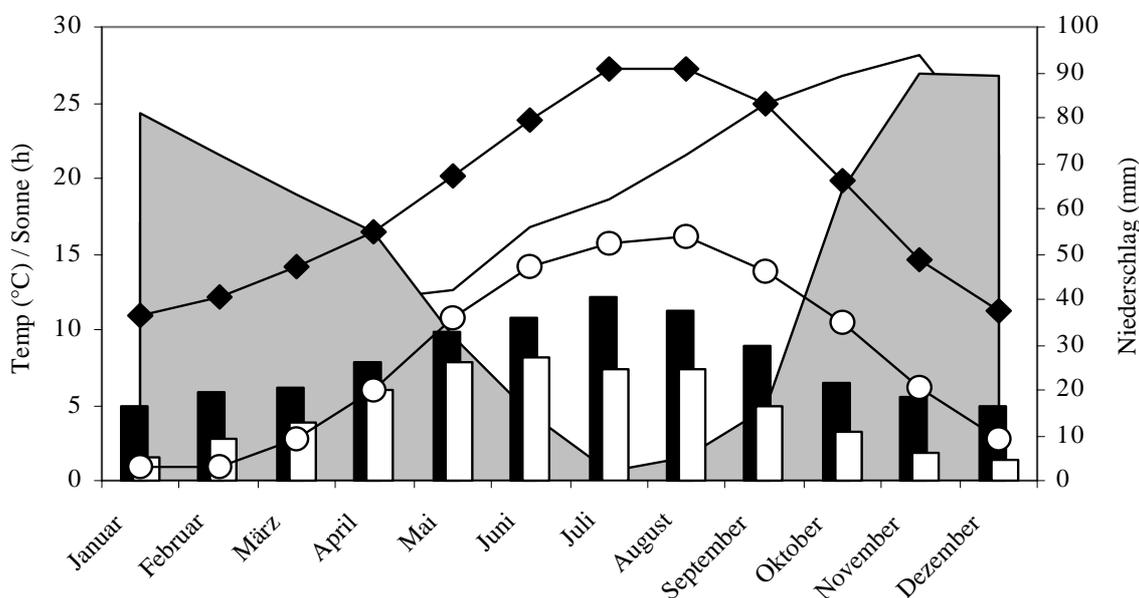


Abbildung 2: Vergleich der monatlichen Mittelwerte der Temperatur (Punktlinie), Sonnenscheindauer (Säulen) und Niederschläge (Fläche) in den Brutgebieten Norddeutschland (Weiße Markierung) und Südspanien (Schwarze bzw. Dunkelgraue Markierung). Daten für die Stationen List auf Sylt (Norddeutschland) und Sevilla (Südspanien) aus dem Internet (Adresse: <http://www.wetter.com>, Stand: 28.12.02).

Die Untersuchungen beschränken sich auf die Wachstumsperiode vom Schlupf bis zum Flüggewerden der praecocialen (nestflüchenden) Jungvögel. Anders als die Jungvögel altricialer (nesthockender) Arten müssen junge Watvögel bereits unmittelbar nach dem Schlupf selbständig nach Nahrung suchen, wobei sie die zusätzlichen energetischen Kosten der Thermoregulation und der Aktivität zu tragen haben. Dadurch ist der über die gesamte Wachstumsperiode aufzubringende Energiebedarf wesentlich höher als bei altricialen Vogelarten (Scheckerman & Visser 2001). Das hat zur Folge, dass praecociale Jungvögel einen geringeren Teil der aufgenommenen Energiemenge in die Produktion von Körpergewebe investieren können. Dadurch wachsen sie deutlich langsamer als die Jungvögel altricialer Arten. Zusätzlich verlangsamt wird das Wachstum durch den Konflikt zwischen der Funktionalität des Gewebes und der Wachstumsgeschwindigkeit, da eine hohe Maturität des

---

Gewebes nicht mit einer hohen Wachstumsgeschwindigkeit vereinbar ist (Ricklefs et al. 1994, Starck & Ricklefs 1998).

Die hohen energetischen Anforderungen der praecocialen Lebensweise und der zusätzliche Energieaufwand für das Wachstum lassen erwarten, dass Jungvögel einem stärkeren Selektionsdruck für die Entwicklung von Anpassungen an die jeweiligen Klimabedingungen unterliegen als Altvögel, da sie auf Grund ihrer geringeren physiologischen Leistungsfähigkeit, ihres ungünstigen Oberflächen-Volumen-Verhältnisses und der geringeren Isolationsfähigkeit ihres Dunengefieders stärker den Anforderungen ihrer thermischen Umwelt ausgesetzt sind (Visser & Ricklefs 1993 a/b, Visser 1998). So war die Überlebensrate junger Säbelschnäbler im schleswig-holsteinischen Wattenmeer, an der Nordgrenze des Brutareals, positiv mit der mittleren Temperatur während der Hauptaufzuchtperiode im Juni korreliert (Hötker & Segebade 2000). Bei den Altvögeln waren während der Brutzeit dagegen keine Engpässe des Zeit- bzw. Energiebudgets festzustellen, die besondere Anpassungen an die klimatischen Bedingungen an der Nordgrenze des Brutareals erforderlich gemacht hätten (Hötker 1998 a). Auch bei arktischen Watvogelarten haben Witterungsbedingungen während der Aufzuchtperiode einen deutlichen Einfluss auf Wachstum und Überleben der Jungvögel (Schekkerman et al. 1998, Schekkerman et al. 2003). Beispielsweise kompensieren junge Knutts (*Calidris canutus*) die höheren Energiekosten ihres arktischen Lebensraumes durch eine größere Widerstandskraft gegenüber niedrigen Umgebungstemperaturen, eine höhere Wachstumsgeschwindigkeit zur Verkürzung der kritischen Periode der Abhängigkeit von der elterlichen Brutpflege durch Wärmen im Bauchgefieder (Hudern) sowie durch die Nutzung der längeren Helligkeitsperiode. Dennoch sind sie zur Deckung ihres Energiebedarfs auf eine höhere Nahrungsaufnahmerate angewiesen als die Jungvögel von Arten der gemäßigten Breiten (Schekkerman et al. 2003).

Die Auswirkungen von Umwelteinflüssen auf den Energiehaushalt und das Wachstum der Jungvögel enden allerdings nicht mit dem Erreichen der Flugfähigkeit, sondern können weitreichende Konsequenzen für das spätere Überleben und den Fortpflanzungserfolg haben. Eine verzögerte Jugendentwicklung hatte in verschiedenen Studien an unterschiedlichen Vogelarten negative Auswirkungen auf die Überlebens- bzw. Rekrutierungsrate oder auf Reproduktionsparameter wie etwa die Gelegegröße (Gebhardt-Henrich & Richner 1998, Lindström 1999). Für den Säbelschnäbler konnte Hötker (1998 a) zeigen, dass für Jungvögel mit geringen Wachstumsraten, allerdings auch für Jungvögel mit sehr hohen Wachstumsraten, eine geringe Wahrscheinlichkeit der späteren Rückkehr in die Brutpopulation bestand. Auch

aus diesem Grund stellt die Untersuchung der Anpassungsleistungen von Jungvögeln an unterschiedliche Umweltbedingungen einen wesentlichen Beitrag zum Verständnis der Biologie der Art dar.

### 1.3.1 Gelegegröße und Eigröße

Eine wichtige Voraussetzung, die einen wesentlichen Einfluss auf die Anzahl und auf die Entwicklung, das Wachstum und Überleben der Jungvögel hat, ist die Investition des legenden Weibchens in ihr Gelege. Von Watvögeln wie von vielen anderen Vogelordnungen ist bekannt, dass die durchschnittliche Gelegegröße vom Äquator in polwärtiger Richtung zunimmt (Lack 1968, Maclean 1972, Walters 1984, Bezzel & Prinzinger 1990, Cardillo 2002). Nach Lack (1968) wird davon ausgegangen, dass die Gelegegröße von praecocialen Vogelarten letztlich von der Menge der Nahrung bestimmt wird, die dem legenden Weibchen für die Eiproduktion zur Verfügung steht. Aus seiner Sicht erlaubt ihnen die längere Tageslichtperiode in höheren Breitengraden mehr Zeit für die Nahrungssuche und damit eine größere Investition in die Eiproduktion. Nach der (nicht vollständig) alternativen Hypothese von Ashmole (Ricklefs 1980) besteht in höheren Breitengraden eine größere Differenz zwischen der Nahrungsverfügbarkeit während der Brutzeit und der Nichtbrutzeit. Da die Populationsdichte vom Ressourcenangebot während der Nichtbrutzeit begrenzt wird, besteht in höheren Breitengraden während der Brutzeit ein größerer Nahrungsüberschuss gegenüber der Nichtbrutzeit, der für die Eiproduktion verwendet werden kann. Beide Hypothesen lassen einen Unterschied der Gelegegröße von Säbelschnäblern in Anpassung an die geographische Lage ihrer Brutgebiete erwarten.

- Unterscheidet sich die Gelegegröße von Säbelschnäblern in Abhängigkeit von der geographischen Lage ihrer Brutgebiete?

Trotz des oben genannten Trends zur polwärtigen Zunahme der durchschnittlichen Gelegegröße variiert die Gelegegröße von Watvögeln mit einer Obergrenze von in der Regel vier Eiern deutlich weniger als die von anderen Vogelordnungen. Als Ursache hierfür wird neben der oben angesprochenen Nahrungsverfügbarkeit während der Gelegeproduktion ein höheres Prädationsrisiko für größere Gelege und die begrenzte Fähigkeit der Altvögel, größere Gelege bzw. mehr Jungvögel zu wärmen oder vor Prädatoren zu verteidigen, angeführt (Safriel 1975, Walters 1984, Szekely et al. 1994). Eine experimentelle Untersuchung von Szekely et al. (1994) am Seeregenpfeifer (*Charadrius alexandrinus*)

unterstützt die Vermutung, dass die Fähigkeit der Altvögel zur effektiven Bebrütung größerer Gelege begrenzt ist. Falls diese oder andere Faktoren die maximale Gelegegröße bestimmen, können Anpassungen der Investition des legenden Weibchens an die ökologischen Verhältnisse in verschiedenen Klimazonen auch über die Variation der Eigröße erfolgen. Watvögel legen im Vergleich zu anderen Vogelordnungen relativ zur Körpermasse des legenden Weibchens sehr große Eier (Rahn et al. 1975). Aus größeren Eiern schlüpfen größere Küken, die entweder bereits über eine weiterentwickelte funktionelle Maschinerie für die Thermoregulation oder über größere Energievorräte in Form von Dotterreserven verfügen, um mit den klimatischen Bedingungen ihres Lebensraumes fertig zu werden (Byrkjedal & Kalas 1985, Rhymer 1988, Grant 1991, Blomqvist et al. 1997, Dittmann & Hötter 2001, Anderson & Alisaukas 2001, 2002). Falls diese Möglichkeit der Anpassung an die besonderen klimatischen Bedingungen nördlicher Brutgebiete im Vergleich zum übrigen Brutareal der Art zutrifft, wäre zu erwarten, dass die Vögel hier größere, schwerere Eier legen, um den frisch geschlüpften Küken ein entsprechendes „Startkapital“ zu verschaffen. Eine Zunahme der Eigröße mit der geographischen Breite des Brutgebietes wurde bereits für andere Vogelarten beschrieben (Runde & Barrett 1981, Weidinger 1996). Eine derartige Anpassung könnte bei hinreichendem Selektionsdruck relativ leicht evolvieren, da die Eigröße bei Watvögeln stark durch endogene Eigenschaften des legenden Weibchens bestimmt wird, die eine starke genetische Komponente bei der Determination der Eigröße vermuten lassen (Väisänen et al. 1972, Ricklefs 1984, Grant 1991, Nol et al. 1997, Dittmann & Hötter 2001).

- Unterscheidet sich die Eigröße von Säbelschnäblern in Brutgebieten verschiedener geographischer Lage?

Ein weiterer Aspekt in diesem Zusammenhang ist die bei Säbelschnäblern wie bei anderen Vogelarten beschriebene saisonale Abnahme der Eigröße (Birkhead & Nettleship 1982, Byrkjedal & Kalas 1985, Weidinger 1996, Dittmann 1999, Dittmann & Hötter 2001). Falls es sich hierbei um eine Anpassung an die in höheren Breitengraden auf Grund der ausgeprägteren Saisonalität kürzeren Brutperiode handelt (Hötter 1998 b), wäre zu erwarten, dass dieser Effekt bei weiter südlich, unter weniger stark saisonal veränderlichen Umweltbedingungen, brütenden Vögeln schwächer ausgeprägt ist, da eine geringere Notwendigkeit zur Verkürzung des Reproduktionszyklus mit fortschreitender Jahreszeit besteht. Auf der anderen Seite könnte sich auch hier auf Grund des ephemeren Charakters vieler Bruthabitate unter ariden Klimabedingungen die Notwendigkeit einer Verkürzung des Reproduktionszyklus mit fortschreitender Saison ergeben.

- Wie verändert sich die durchschnittliche Eiggröße im Verlauf der Brutsaison in den beiden Brutgebieten? Gibt es geographische Unterschiede?

### 1.3.2 Biometrie und Wachstum

Eine trotz zahlreicher Ausnahmen für verschiedene homoiotherme Tiergruppen sowohl inter- als auch intraspezifisch beschriebene Regelmäßigkeit ist die Tendenz einer mit zunehmender geographischer Breite zunehmenden Körpergröße. Als traditionelle Erklärung für dieses als Bergmannsche Regel bekannte Phänomen gilt die für größere Tiere günstigere Oberfläche-Volumen-Relation, die dazu beiträgt, Wärmeverluste zu minimieren und die bei größeren Tieren geringeren massespezifischen Energieausgaben (Begon et al. 1998, Eckert et al. 2002). Die generelle Gültigkeit dieser Erklärung wird von McNab (1999, 2002) angezweifelt, da die absoluten und nicht die rechnerisch abgeleiteten massespezifischen Energieausgaben die ökologisch relevante Größe darstellen. Als alternative Erklärung führt er an, dass größere Tieren überproportional länger von Körperreserven zehren können, was ihnen ermöglicht, in höheren Breiten auf Grund ungünstiger Witterungsbedingungen auftretende Nahrungsengpässe besser zu überleben. Als weitere wichtige Erklärung nennt er das größere Ressourcenangebot und die geringere Konkurrenz in höheren Breiten (McNab 2002). Tulp et al. (2002) führen die mit zunehmender geographischer Breite zunehmende Körpermasse von Zwergstrandläufern (*Calidris minuta*) während der Bebrütung und Jungenaufzucht ebenfalls auf die größeren Körperreserven als Versicherung gegenüber Schlechtwetterperioden in nördlicheren Brutgebieten zurück.

Die Fähigkeit zur eigenständigen Thermoregulation ist bei jungen Säbelschnäblern und anderen praecocialen Jungvögeln eine direkte Funktion der Körpermasse (Rhymer 1988, Visser & Ricklefs 1993 a/b, Kammann 1997). Es wäre also zu erwarten, dass eine größere Körpermasse oder ein höherer Entwicklungsgrad beim Schlupf für die Jungvögel in nördlichen Brutgebieten einen Selektionsvorteil darstellt (siehe auch oben). Da weiterhin zu erwarten ist, dass die Eiggröße und die Größe der Jungvögel auch mit der Körpergröße der Altvögel korreliert sind (Nol et al. 1997), soll sowohl für die frisch geschlüpften Jungvögel als auch die Altvögel überprüft werden, ob ein Zusammenhang zwischen der geographischen Lage der Brutgebiete und der Körpergröße besteht.

- Unterscheiden sich frisch geschlüpfte Jungvögel und Altvögel in Brutgebieten unterschiedlicher geographischer Lage in ihrer strukturellen Größe bzw. Körpermasse?

Im nächsten Schritt soll der Einfluß klimatischer Bedingungen auf den Entwicklungsgang vom Schlupf bis zum Altvogel untersucht werden. Das Wachstum junger Säbelschnäbler unterliegt, ähnlich wie bei zahlreichen anderen Vogelarten, einer erheblichen Variation in Abhängigkeit von verschiedenen Umweltbedingungen, wobei die Verfügbarkeit von Nahrung die wichtigste Einflussgröße darstellen dürfte (Gebhardt-Henrich & Richner 1998, Hötker 1998 a). Darüber hinaus gibt es Hinweise darauf, dass die maximale Wachstumsgeschwindigkeit letztendlich durch die Rate begrenzt ist, mit der die aufgenommene Nahrung vom Organsystem verarbeitet werden kann (Hötker 1998 a, Ricklefs et al. 1998). Ein weiterer wichtiger Faktor, der das Wachstum junger Watvögel beeinflusst, ist die Witterung während der Wachstumsperiode (Beintema & Visser 1989 a/b, Schekkerman et al. 1998, Pearce-Higgins & Yalden 2002). Hötker (1998 a) konnte in einer langjährigen Studie in den norddeutschen Brutgebieten zeigen, dass das Wachstum junger Säbelschnäbler von Witterungsfaktoren, der Jahreszeit und dem im jeweiligen Habitat verfügbaren Nahrungstyp beeinflusst wurde. Ungünstige Witterungsbedingungen können den Energiehaushalt und damit das Wachstum der Jungvögel negativ beeinflussen, indem sie entweder höhere Energieausgaben für die endogene Wärmeproduktion erforderlich machen oder aber dazu führen, dass die Jungvögel länger und häufiger von den Altvögeln gewärmt oder gehudert werden müssen. Dies würde die für die Nahrungssuche verfügbare Zeit einschränken (Beintema & Visser 1989 b). Falls höhere Energieausgaben für die Thermoregulation oder die Einschränkung der Nahrungsaufnahme tatsächlich zu einer Verringerung der für den Aufbau von Körpergewebe nutzbaren Energie führen, wäre zu erwarten, dass die Jungvögel in Norddeutschland langsamer wachsen als ihre südspanischen Artgenossen. Auf der anderen Seite sind Brutvögel höherer Breitengrade einer stärkeren Selektion auf schnelleres Wachstum zur Anpassung an die kürzere Brutsaison unterworfen (Helm & Gwinner 2001, Schekkerman et al. 2003). So wachsen die Jungvögel verschiedener arktischer Watvogelarten deutlich schneller als Jungvögel von Arten der gemäßigten Breiten (Beintema & Visser 1989 a, Schekkerman et al. 1998, Schekkerman et al. 2003). Daneben könnten die allgemein höhere Produktivität nördlicher Lebensgemeinschaften, im Falle des Säbelschnäblers insbesondere die hohe Biomasseproduktion des Wattenmeeres, sowie habitatspezifische Unterschiede der Nahrungsverfügbarkeit den Einfluss der Witterungsbedingungen überlagern. Diesen Fragen soll in einer Analyse des Wachstumsverlaufs junger Säbelschnäbler aus Norddeutschland und Südspanien nachgegangen werden.

- Welchen Einfluss haben die geographische Lage der Brutgebiete und der Habitattyp auf den Wachstumsverlauf junger Säbelschnäbler?

### 1.3.3 Entwicklung der Thermoregulation

Frisch geschlüpfte Säbelschnäbler sind, wie die meisten jungen Watvögel, noch nicht in der Lage, ihre Körpertemperatur selbständig aufrecht zu erhalten (Visser & Ricklefs 1993 b, Kammann 1997). Unter den kälteren klimatischen Bedingungen in den nordwesteuropäischen Brutgebieten wäre ein schnelles Erreichen der Homoiothermie vorteilhaft, da die Küken bei thermischer Unabhängigkeit von den Altvögeln mehr Zeit für die Nahrungssuche zur Verfügung hätten und bei Störungen nicht der Gefahr des schnellen Auskühlens ausgesetzt wären. So verfügen zum Beispiel in arktischer Umgebung aufwachsende junge Knutts über eine höhere Widerstandskraft gegenüber niedrigen Temperaturen als vergleichbare junge Watvögel der gemäßigten Zone (Scheckerman et al. 2003). Eine mögliche Anpassung an die klimatischen Bedingungen nördlicher Brutgebiete könnte daher in der schnelleren Entwicklung der Endothermie und dem früheren Erreichen der thermischen Unabhängigkeit als bei Jungvögeln aus südlichen Brutgebieten bestehen (Eppley 1996 a/b).

- Wie verläuft die Entwicklung der Fähigkeit zur Thermoregulation bei Jungvögeln aus dem norddeutschen Brutgebiet im Vergleich zu Jungvögeln aus Südspanien?

Auf der anderen Seite ist die kontrollierte Hypothermie eine bei jungen Watvögeln und anderen Vogelarten häufig beschriebene Möglichkeit der Anpassung an niedrige Umgebungstemperaturen (Norton 1973, Myhre & Steen 1979, Steen et al. 1991, Visser 1998). Die Toleranz gegenüber niedrigen Körpertemperaturen ermöglicht eine Verlängerung der Aktivitätsphase und damit der Nahrungsaufnahme auch bei Temperaturen unterhalb des thermoneutralen Bereichs. Durch Messungen der Körpertemperaturen frei lebender Jungvögel im norddeutschen Wattenmeer soll überprüft werden, ob diese Strategie auch von jungen Säbelschnäblern genutzt wird.

- Wie verläuft die Entwicklung der Körpertemperatur junger Säbelschnäbler unter Freilandbedingungen?

### 1.3.4 Zeitbudget

Neben der kontrollierten Hypothermie verfügen junge Säbelschnäbler über die Möglichkeit, energetische Kosten der Wärmeproduktion zu vermeiden, in dem sie von den Altvögeln gehudert werden (Hötker 1998 a, Visser 1998). Die Energieeinsparungen durch das Hudern können zum Beispiel bei semipraecocialen Seeschwalben und Möwen zwischen 40 und 80 % des Energiebudgets betragen (Klaassen 1994). Hötker (1998 a) schätzte für junge Säbelschnäbler an der norddeutschen Wattenmeerküste über die gesamte Wachstumsperiode ein Einsparungspotential von etwa 43 % des Gesamtenergiebudgets. Allerdings stehen die Jungvögel damit vor dem Konflikt, entweder während der selbständigen Nahrungssuche auszukühlen bzw. die energetischen Kosten für die Wärmeproduktion aufzubringen, oder zugunsten ausgedehnter Huderperioden eine Einschränkung der für die Nahrungssuche nutzbaren Zeit in Kauf zu nehmen. Dieser Konflikt kann je nach den klimatischen Bedingungen ihres Brutgebietes unterschiedlich gelöst sein, da der Zeitaufwand für das Hudern und damit die (hiervon abhängige) für die Nahrungssuche nutzbare Zeit neben dem Alter auch durch die aktuelle Witterungssituation beeinflusst wird (Pienkowski 1984, Beintema & Visser 1989 b, Hötker 1998 a). So können niedrige Umgebungstemperaturen, Wind und Regen bei jungen Säbelschnäblern an der nordwestdeutschen Wattenmeerküste zu erheblichen Einschränkungen der für die Nahrungssuche nutzbaren Zeit führen (Hötker 1998 a). Auf der anderen Seite erlaubt die längere Helligkeitsperiode den Jungvögeln in nördlichen Brutgebieten, mehr Zeit mit der Nahrungssuche zu verbringen (Pienkowski 1984, Schekkerman et al. 2003). Die Art und Weise, wie junge Säbelschnäbler ihr Zeitbudget an die jeweiligen Bedingungen unterschiedlicher Brutgebiete anpassen, sollte daher durch Verhaltensbeobachtungen geklärt werden.

- Wie verändert sich das Zeitbudget junger Säbelschnäbler im Verlauf der Ontogenese?
- Gibt es Unterschiede des Zeitbudgets junger Säbelschnäbler in Abhängigkeit von der geographischen Lage ihres Brutgebietes und ihres Aufzuchthabitats?
- Welchen Einfluss haben Witterungsfaktoren und Tageslänge auf das Zeitbudget junger Säbelschnäbler?

### 1.3.5 Nahrungsaufnahmeverhalten und Wasseraufnahmerate

Entscheidend für die aufgenommene Energiemenge ist aber letztlich nicht allein der Zeitaufwand für die Nahrungssuche, sondern auch die Effizienz, mit der die für die Nahrungssuche zur Verfügung stehende Zeit genutzt wird. Die Effizienz der Nahrungssuche wird weitgehend vom verfügbaren Nahrungsangebot bestimmt. Daneben spielen aber auch die Erreichbarkeit der Beuteorganismen und die sich während der Ontogenese der Jungvögel verändernde Technik des Nahrungserwerbs eine wichtige Rolle. Daraus ergibt sich die Frage, ob sich die Nahrungsaufnahmerate und die Art des Nahrungserwerbs in den beiden Brutgebieten voneinander unterscheiden.

- Wie verläuft die Ontogenese des Nahrungssuchverhaltens junger Säbelschnäbler?
- Gibt es geographische oder habitatspezifische Unterschiede in der Art und Effizienz des Nahrungserwerbs bzw. der hierfür genutzten Habitatstrukturen?

Neben den direkten Verhaltensbeobachtungen kann als weiteres, indirektes Maß für die aufgenommene Nahrungsmenge die Wasseraufnahmerate herangezogen werden. Sie kann mit Hilfe von doppelt markiertem Wasser gemessen werden und erlaubt den Vergleich der Nahrungsaufnahme junger Säbelschnäbler in unterschiedlichen Brutgebieten und Aufzuchthabitaten.

- Unterscheidet sich die Wasseraufnahmerate junger Säbelschnäbler in unterschiedlichen Brutgebieten bzw. Aufzuchthabitaten?
- Welchen Einfluss hat der Zeitaufwand für die Nahrungssuche auf die Wasseraufnahmerate junger Säbelschnäbler in verschiedenen Aufzuchthabitaten?

### 1.3.6 Energieumsatz und Energieaufnahme

Die Entwicklung der Endothermie beruht bei jungen Säbelschnäblern, wie bei anderen Vogelarten, vor allem auf einer Zunahme der maximalen Stoffwechselrate für die endogene Wärmeproduktion (Visser & Ricklefs 1993 a, Kammann 1997, Visser 1998). Eine hohe Stoffwechselrate bedeutet aber auch höhere Energiekosten. Unterhalb des thermoneutralen Bereiches, in dem die Regulation der Körpertemperatur allein durch Verhaltensmechanismen wie der Veränderung der Isolation durch Anlegen oder Aufstellen des Gefieders erfolgt, ist

die Stoffwechselrate homoiothermer Vögel eine lineare Funktion der Umgebungstemperatur. Es wäre also zu erwarten, dass den untersuchten Säbelschnäblerküken in den kälteren Brutgebieten Nordwesteuropas höhere energetische Kosten für den Erhaltungsmetabolismus (Grundumsatz und Thermoregulation) entstehen. Dieser ist, zusammen mit den zum Teil kompensatorischen Kosten der Aktivität, eine wesentliche Komponente der gesamten täglichen Energieausgaben junger Watvögel (Scheckerman & Visser 2001). Bei einem interspezifischen Vergleich der Energetik junger Seeschwalben aus unterschiedlichen Klimazonen fand Klaassen (1994) eine polwärtige Zunahme des Grundumsatzes, die mit einer entsprechenden Steigerung der Fähigkeit zur endogenen Wärmeproduktion einher ging. Auch Messungen des Energieumsatzes frei lebender adulter Watvögel während der Bebrütung oder Überwinterung, sowie weiblicher Kohlmeisen (*Parus major*) während der Jungenaufzucht, ergaben in weiter nördlich gelegenen Brut- und Überwinterungsgebieten deutlich höhere Werte des Gesamtenergieumsatzes als in äquatornäheren Gebieten (Castro et al. 1992, Piersma & Morrison 1994, Hötker et al. 1996, Sanz et al. 2000). Auf der anderen Seite können die Jungvögel zusätzliche Energieausgaben für die endogene Wärmeproduktion einsparen, indem sie von einem Altvogel gewärmt werden oder ein Absinken ihrer Körpertemperatur in gewissen Grenzen tolerieren (Visser 1998). Die Auswirkungen der klimatischen Bedingungen in unterschiedlichen Brutgebieten auf die Energieausgaben junger Säbelschnäbler kann durch Messungen des Energieumsatzes frei lebender Jungvögel mit doppelt markiertem Wasser untersucht werden.

- Wie hoch sind die täglichen Energieausgaben junger Säbelschnäbler unter Freilandbedingungen?
- Welchen Einfluss haben die klimatischen Gegebenheiten unterschiedlicher Brutgebiete oder das Verhalten auf die Höhe der Energieausgaben?

Entscheidend für die Energiebilanz eines Organismus ist allerdings nicht allein die Höhe der energetischen Ausgaben, sondern auch die der Energieaufnahme mit der Nahrung. Diese Größe kann aus der Summe der mit doppelt markiertem Wasser gemessenen Energieausgaben und der in das wachsende Gewebe festgelegten Energiemenge ermittelt werden.

- Unterschieden sich die Energieaufnahme rate junger Säbelschnäbler in unterschiedlichen Brutgebieten bzw. Aufzuchthabitaten?

### 1.3.7 Gesamtenergiebudget

Abschließend sollen die empirisch gewonnenen Daten zum Wachstumsverlauf und zum Energieumsatz frei lebender Säbelschnäblerküken dazu herangezogen werden, die energetischen Kosten über die gesamte Wachstumsperiode zu berechnen. Der intraspezifische Vergleich des Gesamtenergiebudgets wachsender Säbelschnäbler aus nördlichen und südlichen Brutgebieten erlaubt Einblicke in die energetischen Kosten und Nutzen der Jungenaufzucht in unterschiedlichen Teilen des Brutareals und in unterschiedlichen Lebensräumen. Die Hypothese, dass die Energiebudgets von Jungvögeln und die Strategien der Allokation der Energie auf den Erhaltungs – und Aktivitätsstoffwechsel und das Wachstum ein Produkt der Selektion darstellen und damit Anpassungen an die jeweilige Umwelt widerspiegeln, wurde zum Beispiel bereits von Dunn (1980) vertreten. Neuere Untersuchungen zeigen einen vergleichsweise hohen Energiebedarf junger Watvögel, der zum einen eine Konsequenz der praecocialen Lebensweise darstellt, zum anderen aber auch durch die klimatischen Bedingungen ihrer Brutgebiete beeinflusst wird (Scheckerman & Visser 2001, Scheckerman et al. 2003). Ein interspezifischer Vergleich von mit vergleichbaren Methoden erstellten Energiebudgets von Vogelarten verschiedener Entwicklungstypen und aus unterschiedlichen Brutgebieten soll Aufschluss über die energetischen Kosten des Aufwachsens unter unterschiedlichen ökologischen Bedingungen und unterschiedlicher Entwicklungstypen geben.

- Wie hoch sind die Gesamtenergieausgaben junger Säbelschnäbler in verschiedenen Brutgebieten und Aufzuchthabitaten?
- Wie erfolgt die Allokation der Energie auf Erhaltungs- und Aktivitätsstoffwechsel und Wachstum bei Vögeln unterschiedlicher Entwicklungstypen und aus unterschiedlichen Brutgebieten?

---

## 2 Untersuchungsgebiete, Material und Methoden

### 2.1 Untersuchungsgebiete

#### 2.1.1 Norddeutschland

Bei den norddeutschen Untersuchungsgebieten handelte es sich um drei in jüngerer Zeit eingedeichte ehemalige Deichvorländer einschließlich der daran angrenzenden Wattflächen des Nordfriesischen Wattenmeeres an der Westküste Schleswig-Holsteins. Die mehrjährige Durchschnittstemperatur in den norddeutschen Untersuchungsgebieten in den Monaten Mai und Juni, der Hauptaufzuchtperiode, betrug 12,5 °C (Abbildung 2).

Der 1987 eingedeichte Beltringharder Koog (54°32`N 8°56`E) umfasst auf einer Fläche von insgesamt 3435 ha feuchte Wiesen, Sukzessionsbereiche, flache Brack- bis Süßwasserzonen und Röhrichte sowie ein unter eingeschränktem Tideneinfluss stehendes Salzwasserbecken mit naturnahen Wattflächen. Säbelschnäbler brüteten hier, jährlich wechselnd, auf vegetationsarmen Inseln und Uferbereichen des Kooges. Die Jungenaufzucht erfolgte auf sehr offenen und strukturarmen flachen Uferbereichen der Süß- und Brackwasserseen. Die Hauptnahrung der jungen Säbelschnäbler bestand hier aus Insektenlarven des Brack- und Süßwassers (vor allem *Chironomus spec.*, Tolkmitt 2002).

Der etwa 20 km nordwestlich des Beltringharder Kooges liegende Fahretofter Koog (54° 41`N 8° 45`E) ist seit der Eindeichung im Jahr 1988 ein etwa 55 ha großer, von zahlreichen kleinen Inseln durchzogener Brackwassersee. Die Brutkolonien der Säbelschnäbler befanden sich überwiegend auf den Inseln innerhalb des Kooges sowie auf den außendeichs liegenden, erhöhten Salzwiesen der Wattenmeerküste. Anders als im Beltringharder Koog erfolgte die Jungenaufzucht hier überwiegend in den die vorgelagerten Salzwiesen durchziehenden Gräben (Prielen) und auf den teilweise mit dichten Beständen des Schlickgrases (*Spartina spec.*) bewachsenen Wattflächen. Die wichtigsten Nahrungsorganismen waren Polychaeten des Wattenmeeres (*Nereis spec.*, Tolkmitt 2002, Tabelle 2).

Zwischen den beiden Untersuchungsgebieten befindet sich der 1990 eingedeichte Ockholmer Koog ( $54^{\circ} 39'N$   $8^{\circ} 45'O$ ). Er ähnelt in seiner Größe und strukturellen Ausstattung dem Fahretofter Koog. Auch hier erfolgte die Jungenaufzucht in den Gräben und auf vorgelagerten Wattflächen der außendeichs gelegenen Vorländer.

Gemäß ihrer unterschiedlichen Struktur und dem unterschiedlichen Nahrungsangebot für junge Säbelschnäbler wird in der weiteren Auswertung der Beltringharder Koog als Habitattyp „Koog“ den beiden als Habitattyp „Vorland“ zusammengefassten Gebieten Ockholmer und Fahretofter Koog gegenübergestellt.

### 2.1.2 Südspanien

Die Untersuchungen in Südspanien fanden in zwei Untersuchungsgebieten im Bereich des Parc Natural Bahia de Cadiz in der Bucht von Cadiz statt. Die mehrjährige Durchschnittstemperatur in den südspanischen Untersuchungsgebieten in den Monaten Mai und Juni, der Hauptaufzuchtperiode, betrug  $22^{\circ}C$  (Abbildung 2).

Bei der etwa 400 ha großen Saline La Tapa ( $36^{\circ}32'N$   $6^{\circ}09'W$ ) handelte es sich um eine industrielle Salinenanlage mit zahlreichen durch Deiche getrennte Evaporations- und Kristallisationsbecken unterschiedlicher Tiefe und Salinität. Säbelschnäbler brüteten hier auf flachen Inseln innerhalb der Evaporationsbecken und auf den Deichen. Die Jungenaufzucht erfolgte häufig in unmittelbarer Nähe der Brutkolonien an den weitgehend vegetationslosen Ufern der Evaporationsbecken. Als Nahrungsorganismen konnten hier überwiegend Insektenlarven (*Chiromomus spec.*) sowie Kleinkrebse der Gattung *Artemia* festgestellt werden (M. Castro, J.A. Masero mündl. Mitt., Tabelle 2).

Das zweite Untersuchungsgebiet La Iara ( $36^{\circ}31'N$   $6^{\circ}10'W$ ) bestand aus einem System ehemaliger Entwässerungskanäle. Die zwischen etwa einem und fünf Meter breiten Kanäle durchzogen eine mit lückiger, niedriger Strauchvegetation bestandene Ebene. Die Brutkolonien befanden sich in der erst Mitte der neunziger Jahre angelegten angrenzenden Industriesaline Santa Maria auf kleinen Inseln der Evaporationsbecken und auf den Zwischendeichen. Nach dem Schlupf führten die Säbelschnäbler die Jungvögel in das angrenzende Kanalsystem. Die Aufzucht erfolgte hier an den schwach tidal beeinflussten schlammigen Ufern der Entwässerungskanäle. Die Hauptnahrung der Jungvögel bestand hier

aus aquatischen Insekten und deren Larven (*Chironomus spec.*, *Corixidae*, M. Castro, J.A. Masero mündl. Mitt., Tabelle 2).

In der folgenden Auswertung werden die beiden Untersuchungsgebiete den Habitattypen „Saline“ (La Tapa) und „Kanal“ (La Iara) zugeordnet.

Tabelle 2: Potenzielle Nahrungsorganismen für junge Säbelschnäbler in den einzelnen Untersuchungsgebieten. Daten nach je 5 Stechzylinderproben (Durchmesser 10 cm, 5 Wiederholungen / Probe) am Ort der Nahrungssuche von Jungvögeln in den Jahren 2000 (Südspanien) und 2001 (Norddeutschland).

	Norddeutschland		Südspanien	
	Vorland	Koog	Saline	Kanal
<b><i>Nemathelminthes</i></b>				
<i>Netamtoda spec.</i>	xxx	xxx		
<b><i>Mollusca</i></b>				
<i>Hydrobia ulvae</i>	1 (0,3%)			
<i>Macoma baltica</i>	7 (2,3%)			
<b><i>Annelida</i></b>				
<i>Nereis spec.</i>	301 (97,1%)	3		
<i>Arenicola spec.</i>	1 (0,3%)			
<b><i>Insecta</i></b>				
<i>Insecta spec.</i> (Imagines)				3 (0,5%)
<i>Insecta spec.</i> (Larven)			1 (0,6%)	2 (0,3%)
<i>Corixidae</i> (Imagines)				8 (1,3%)
<i>Coleoptera</i> (Imagines)				5 (0,8%)
<i>Chironomidae</i> (Larven+Puppen)		xxx	173 (99,4%)	606 (97,1%)
<b>Summe</b>	<b>310</b>		<b>174</b>	<b>624</b>

xxx: Nicht quantitativ erfasst.

## **2.2 Material und Methoden**

### **2.2.1 Gelegegröße und Eigröße**

Daten zu den grundlegenden brutbiologischen Parametern Legebeginn und Gelegegröße und zur Biometrie der Eier und Jungvögel wurden während regelmäßiger Nestkontrollen in ausgewählten Brutkolonien gesammelt. Während der in der Regel im fünftägigen Abstand erfolgten Begehungen wurden alle neu gefundenen Nester mit nummerierten Kunststoffschildern markiert und ihr Inhalt (Eier, Küken) protokolliert. Dabei wurde insbesondere bei verlassenen Nestern auf Spuren von Prädation (grobe Schalenreste, Dotter) bzw. erfolgreichen Schlupf (sehr feine Schalensplitter in der Nestgrube) geachtet (Mabee 1997).

Der Legebeginn wurde, sofern nicht direkt beobachtet, aus dem Schlupfdatum errechnet. Dabei wurde eine durchschnittliche Brutdauer von 23 Tagen und eine Legeperiode von fünf Tagen für Vierergelege mit einem Tag Legepause vor der Ablage des letzten Eis bzw. drei Tagen für Dreiergelege angenommen (Glutz von Blotzheim et al. 1985, Hötker 1998). Der Legebeginn war demnach der 27. (Vierergelege) bzw. 25. (Dreiergelege) Tag vor dem beobachteten Schlupftermin. In der Auswertung werden alle Daten als Julianisches Datum (1. Januar = Tag 1) angegeben.

Die Gelegegröße wurde als die maximale Eizahl pro Nest definiert, die bei mindestens zwei aufeinanderfolgenden Nestkontrollen gleich blieb.

Die Eigröße wurde als maximale Länge und Breite der Eier mit einer Schublehre auf 0,1 mm genau gemessen. In den nordfriesischen Studienkolonien wurden im Rahmen einer eingehenden Studie alle vorhandenen Gelege während der gesamten Brutperiode 1999 vermessen (Dittmann 1999, Dittmann & Hötker 2001). Aus zeitlichen Gründen wurden in der Bucht von Cadiz im Verlauf der Brutperioden 2000 und 2001 nur in ausgewählten Teilkolonien Messungen der Eigröße durchgeführt. Die vermessenen Eier wurden mit einem weichen Bleistift individuell nummeriert und bis zum Schlupf regelmäßig kontrolliert.

Das Eivolumen wurde anhand der an Museumsmaterial des Zoologischen Museums in Hamburg empirisch ermittelten linearen Regression:

$$V \text{ (ml)} = 0,38 * L \text{ (mm)} * B^2 \text{ (mm)} + 5,227 \text{ (} r^2 = 0,81, n = 39 \text{)}$$

V = Eivolumen

L = Länge

B = maximale Breite

berechnet (Dittmann 1999, Dittmann & Hötter 2001). Die zum Erstellen der Regressionsgeraden vermessenen Eier wurden in den fünfziger Jahren in der Elbmündung gesammelt und können daher als unabhängig von den in der vorliegenden Untersuchung verwendeten Datensätzen betrachtet werden. Soweit nicht ausdrücklich anders erwähnt, wird in der folgenden Auswertung das Eivolumen synonym auch als Eigröße bezeichnet.

Zwischen dem Eivolumen und dem Frischgewicht von in Norddeutschland am Legetag oder am darauffolgenden Tag vermessenen und mit einer Pesola-Federwaage auf 0,1 g genau gewogenen Eiern bestand ein hochsignifikanter Zusammenhang ( $r^2 = 0,918$ ,  $p < 0,001$ ,  $n = 125$ ), so dass davon auszugehen ist, dass das Eivolumen die Investition an Biomasse des legenden Weibchens in ihre Eier widerspiegelt (Dittmann 1999, Dittmann & Hötter 2001).

Als quantitatives Maß für die Form der Eier wurde zusätzlich der Formindex (F) nach Väisänen et al. (1972) berechnet:

$$F = L \text{ (mm)} / B \text{ (mm)} * 100.$$

### **2.2.2 Fang, Biometrie und Wachstum**

Die biometrischen Daten der frisch geschlüpften Jungvögel wurden während der brutbiologischen Kontrollen erhoben. Dabei wurden alle innerhalb der Kolonien gefundenen Küken mit Stahlringen der Vogelwarte Helgoland (Deutschland) bzw. des Ministeriums für Landwirtschaft Madrid (Spanien) beringt, vermessen und gewogen. Zur Bestimmung der Wachstumsraten wurde versucht, möglichst viele Jungvögel aller Altersstufen in den Aufzuchthabitaten wieder zu fangen und zu vermessen. Um Störungen zu minimieren, erfolgte der Fang in den einzelnen Untersuchungsgebieten jeweils in mehrtägigem Abstand. In einzelnen Fällen wurden auch gezielt zuvor beobachtete Jungvögel wieder gefangen.

Während der Fang der Jungvögel ausschließlich direkt mit der Hand erfolgte, wurden Altvögel mit Hilfe einer Reusenfalle auf dem Nest gefangen.

Die Schnabellänge wurde mit einer Schublehre vom Ansatz der Stirnbefiederung bis zur Schnabelspitze auf 0,1 mm genau gemessen. Dabei wurde die Krümmung des Schnabels der älteren Küken und Altvögel nicht berücksichtigt (Baker 1993).

Als Fußlänge wurde die Länge des Tarsometatarsus mit einem Anschlaglineal am rechten angewinkelten Fuß vom Hinterrand des Intertarsalgelenkes bis zur Spitze der mittleren, längsten Zehe ohne Nagel auf 0,5 mm genau gemessen (tarsus and toe, Baker 1993).

Die Flügellänge wurde ebenfalls mit einem Anschlaglineal bei maximaler Flügelstreckung am rechten Flügel auf 1 mm genau gemessen (maximum wing chord, Baker 1993).

Die Körpermasse wurde mit Pesola-Federwaagen bestimmt. Die Ablesungen erfolgten bei jungen Küken mit Körpermassen unter 50 g auf 0,1 g, bei schwereren Jung- und Altvögeln auf 1 g genau.

Zur Analyse des Wachstums der Jungvögel wurden Daten herangezogen, die in den Jahren 1999 bis 2001 im nordfriesischen Wattenmeer und in den Jahren 2000 und 2001 in der Bucht von Cadiz gesammelt worden waren. Aus den beiden südspanischen Untersuchungsgebieten standen zusätzlich Daten zur Verfügung, die G. M. Arroyo in den Jahren 1993 bis 1998 gesammelt hatte (Arroyo 2000). Im Rahmen der vorliegenden Untersuchung gelangen insgesamt 40 Messungen von 20 bereits im Nest beringten Küken, deren Alter daher bekannt war. Dabei stammen nur je einer dieser Wiederfänge aus den beiden Habitattypen Koog (Norddeutschland) und Kanal (Südspanien), so dass auf eine statistische Analyse des Datensatzes hinsichtlich habitatspezifischer Unterschiede des Wachstums verzichtet werden musste.

Da der Wiederfang von bereits im Nest beringten Jungvögeln mit bekanntem Lebensalter nur in wenigen Fällen gelang, war es für einige Fragestellungen notwendig, das Alter der Jungvögel zu schätzen. Hierfür wurde die lineare Regression:

$$A (d) = 0,785 * S (mm) - 11,754 (r^2=0,96, n = 153)$$

A = Alter

S = Schnabellänge

des Alters in Abhängigkeit von der Schnabellänge frei lebender Säbelschnäblerküken im nordfriesischen Wattenmeer verwendet (Hötker 1998 a). Die Schnabellänge erlaubt eine relativ verlässliche Schätzung des Alters junger Watvögel, da das Schnabelwachstum sehr konstant verläuft und am wenigsten von Umweltbedingungen beeinflusst wird (Beintema & Visser 1989 a, Hötker 1998 a). Auch in der vorliegenden Untersuchung war die durchschnittliche tägliche Zunahme der Schnabellänge sehr konstant und wies keine habitatspezifischen Unterschiede auf (siehe Kapitel 3.2.6).

Für die mathematische Beschreibung des Wachstumsverlaufs der Jungvögel in den einzelnen Habitattypen wurde die Gompertz-Wachstumsfunktion der Form:

$$y(t) = A * \exp(-\exp(-k * (t-T)))$$

A = Asymptotische Körpermasse (g)

k = Wachstumskoeffizient

t = Alter des Kükens (d)

T = Alter am Wendepunkt der Kurve (d)

verwendet (Stark & Ricklefs 1998), die mit einem iterativen Schätzverfahren (Funktion Nichtlineare Regression, SPSS) an die Wachstumsdaten angepaßt wurde.

### 2.2.3 Endothermiegrad

Der Endothermiegrad dient als Maß für die Fähigkeit der Küken, ihre Körpertemperatur selbständig aufrecht zu erhalten (Visser & Ricklefs 1993, Visser 1998). In den spanischen Untersuchungsgebieten erfolgten in den Jahren 2000 und 2001 Messungen des Endothermiegrades von insgesamt 22 frei lebenden Säbelschnäblerküken. Dazu wurden die Küken in der Nähe der Brutkolonien bzw. in den Aufzuchtgebieten gefangen und unmittelbar danach die Körpertemperatur der Versuchsvögel rektal mit einem Thermometer (ALMENO 2290-3, Rektal-Thermoelement RET-3) bei einer Eindringtiefe von ca. 1 cm gemessen. Anschließend wurden die Küken in eine transportable Kühlbox (Lawrina Comp. Ltd. Evercool CH-9192) mit einer Umgebungstemperatur von 15 ° C gesetzt. Während der 30-minütigen Messperiode wurde die Lufttemperatur innerhalb der Box mit demselben Thermometer, das zur Messung der Körpertemperatur diente, überwacht. Nach 30 Minuten wurde die Körpertemperatur der Küken ein zweites Mal gemessen. Anschließend wurden die

Küken beringt, vermessen und am Fangort freigelassen. Das gesamte Messprotokoll vom Fang bis zur Freilassung der Küken dauerte insgesamt maximal 45 Minuten.

Der Endothermiegrad (Homoiothermieindex H) bei 15 °C und 30 Minuten wurde nach Visser (1993) anhand der folgenden Gleichung berechnet:

$$H = \frac{T_F - T_A}{T_I - T_A}$$

$T_I$  = Körpertemperatur vor Beginn des Experimentes (Initial)

$T_F$  = Körpertemperatur am Ende des Experimentes (Final)

$T_A$  = Temperatur in der Kühlbox (Ambient).

Zum Vergleich der Entwicklung der Homoiothermie von Jungvögeln aus den beiden Brutgebieten wurden die im Freiland gewonnenen Daten aus Spanien den im Rahmen einer umfassenderen Studie zur Entwicklung der Homoiothermie an handaufgezogenen Jungvögeln aus den norddeutschen Untersuchungsgebieten gewonnenen Messwerten gegenübergestellt (Kammann 1997).

#### **2.2.4 Körpertemperatur frei lebender Küken**

Von verschiedenen Watvogelarten ist bekannt, dass ihre Jungvögel eine Toleranz gegenüber niedrigen Körpertemperaturen zeigen (Norton 1973, Steen et al. 1991, Visser 1998). Daher wurden neben den unter kontrollierten Bedingungen erfolgten Messungen des Endothermiegrades in den Jahren 1997 und 1998 in den norddeutschen Brutgebieten zusätzliche Messungen der Körpertemperatur junger Säbelschnäbler unter Freilandbedingungen durchgeführt. Ziel dieser Messungen war die Bestimmung der von ungestörten Jungvögeln im Freiland freiwillig tolerierten minimalen Körpertemperaturen. Hierzu wurden Familiengruppen von einem Auto aus beobachtet, bis durch die Annäherung der nach Nahrung suchenden Küken an den in Huderposition bereitstehenden Altvogel erkennbar war, dass die Küken nach einer Phase unabhängiger Aktivität wieder von dem Altvogel gewärmt würden. In diesem Augenblick erfolgten der Fang der Jungvögel und die sofortige Messung der Körpertemperatur. Unmittelbar nach der wenige Minuten dauernden Beringung und Vermessung, während der die Küken in Leinenbeuteln warm gehalten wurden, erfolgte die Freilassung am Fangort. Um Störungen zu minimieren, wurde der Aufenthaltsbereich der Familie anschließend sofort verlassen.

### 2.2.5 Zeitbudget

Zur Beschreibung des Zeitbudgets der Küken wurden Verhaltensbeobachtungen nach der Methode des “instantaneous scan sampling” (Altmann 1974, Martin & Bateson 1986, Lehner 1996) durchgeführt. Dazu wurde in jeweils 60-minütigen Beobachtungsserien zu jeder vollen Minute das aktuelle Verhalten aller sichtbaren Küken einer Familieneinheit protokolliert. Für die Nachtbeobachtungen wurden kürzere Beobachtungsserien von mindestens 15 Minuten Dauer durchgeführt. Eine Beobachtungsserie wurde abgebrochen, wenn alle Küken der Familieneinheit für länger als fünf Minuten außer Sicht gerieten. Aus den im Rahmen der Messungen des Energieumsatzes mit doppelt markiertem Wasser (siehe Abschnitt 2.2.8) über längere Zeiträume gewonnenen Daten wurden nach einem Zufallsverfahren pro Tag jeweils eine einstündige Beobachtungsperiode ausgewählt.

Das Verhalten der Jungvögel wurde je einer der folgenden Verhaltenskategorien zugeordnet. Eine genaue Beschreibung und Zeichnungen der Verhaltensweisen geben zum Beispiel Glutz von Blotzheim et al. (1985).

Nahrungssuche: Der Jungvogel sucht nach Nahrung. Dabei wurde nicht zwischen den unterschiedlichen Techniken des Nahrungserwerbs (siehe Abschnitt 2.2.6) differenziert.

Gehudert werden (im Folgenden kurz „Hudern“): Der Jungvogel wird von einem der Altvögel im Bauchgefieder gewärmt.

Ruhen: Der Jungvogel steht oder liegt bewegungslos. Ältere Jungvögel nehmen dabei bereits die typische Ruheposition der Altvögel ein.

Putzen: Gefiederpflege.

Schwimmen: Lokomotion im Wasser.

Laufen: Lokomotion an Land.

Ducken: Der Jungvogel drückt sich nach Störungen oder Warnrufen der Altvögel an den Boden oder in die Vegetation.

Die Beobachtungen erfolgten mit verschiedenen Ferngläsern acht- bis zehnfacher Vergrößerung, Spektiv (Kowa Prominar 20-60 x 70) und einem Restlichtverstärker (Zeiss 5,6 x 60 N). Die meisten Beobachtungen wurden aus einem Auto heraus durchgeführt.

Dadurch konnten Störungen der Familien und Beeinflussungen des Verhaltens durch die Anwesenheit der Beobachter weitgehend vermieden werden. Nach dem Abschluss einer Beobachtungsserie an einer Familie wurde eine andere Familie für die Beobachtung ausgewählt oder das Untersuchungsgebiet verlassen. Auf diese Weise konnte sichergestellt werden, dass keine Familiengruppe mehrfach am selben Tag beobachtet wurde. Obwohl es möglich ist, dass an einer Familiengruppe im Verlauf ihrer Wachstumsphase in verschiedenen Altersklassen gewonnene Beobachtungsserien mehrfach in dem Datensatz enthalten sind, konnte durch den häufigen Wechsel der Beobachtungsgebiete und die mehrjährige Untersuchungsperiode die Unabhängigkeit der Daten gewahrt werden.

Das Alter der beobachteten Küken wurde im Feld an Hand der Größe, Schnabel- und Fußlänge sowie der Gefiederentwicklung geschätzt. Je nach Fragestellung und Material wurde das im Feld geschätzte Alter in Klassen von fünf- bzw. zehntägigem Abstand eingeteilt (Tabelle 3).

Tabelle 3: Überblick über die Zuordnung der Küken zu Alterspentade und Altersdekaden.

Geschätztes Alter der Küken	Alterspentade	Alterdekade
0-5 Tage	3	5
6-10 Tage	8	5
11-15 Tage	13	15
16-20 Tage	18	15
21-25 Tage	23	25
26-30 Tage	28	25
31-35 Tage	33	35
36-40 Tage	38	35

Die Verlässlichkeit der Altersschätzung im Feld wurde durch gegenseitige Kontrollen der beteiligten Beobachter überprüft. Eine weitere Validierungsmöglichkeit ergab sich bei Vögeln, die im Verlauf der Untersuchungen gefangen wurden. Es bestand eine hohe Übereinstimmung zwischen dem geschätzten und dem an Hand der Schnabellänge berechneten Alter.

Zur Auswertung wurde der prozentuale Anteil der einzelnen Verhaltensweisen an der Gesamtzahl aller in der Beobachtungsperiode erfassten Beobachtungsereignisse (Summe über aller Küken und Minuten) berechnet. Daraus ergab sich das familienspezifische Zeitbudget

aller Jungvögel einer Familieneinheit. Dies war zulässig, da das Verhalten der Jungvögel einer Familie in der Regel sehr stark synchronisiert ist (eigene Beobachtungen).

Um die in den beiden Brutgebieten unterschiedliche Tageslänge zu berücksichtigen, wurde aus den so gewonnenen prozentualen Daten die absolut für die einzelnen Aktivitäten genutzte Zeit berechnet. Als Tageslänge wurde dabei die mittlere Zeit zwischen Sonnenaufgang und Sonnenuntergang während der Brutperiode (erste Beobachtung von Jungvögeln im Untersuchungsgebiet bis zum Ende der Feldarbeit) zu Grunde gelegt.

In die Auswertung gingen insgesamt 256 in den Jahren 1993 bis 1996 und 2000 in den norddeutschen Untersuchungsgebieten und 196 in den Jahren 2000 und 2001 in den südspanischen Untersuchungsgebieten gesammelte Datensätze ein.

### **2.2.6 Nahrungsaufnahmeverhalten**

Die Nahrungsaufnahmerate der Jungvögel wurde als Anzahl der Schluckbewegungen pro Minute ermittelt. Dazu wurde mit einer Stoppuhr die zum Durchführen von 15 durch das deutliche Zurückwerfen des Kopfes charakteristischen Schluckbewegungen benötigte Zeit gemessen. Als Schluckrate wird der als Anzahl von Schluckbewegungen pro Minute ausgedrückte Mittelwert von mindestens drei Wiederholungen pro Individuum bezeichnet. Während der Beobachtungen wurde zusätzlich die Anzahl der großen, d.h. im Spektiv deutlich sichtbaren, geschluckten Nahrungsorganismen festgehalten. Hierbei hat es sich nach Sichtbeobachtungen auf kurzer Entfernung im Felde sowie nach Kotuntersuchungen nahezu ausschließlich um Polychaeten (*Nereis spec.*) gehandelt. Die Methode des Nahrungserwerbs wurde einer der folgenden Kategorien zugeordnet:

Picken: Aufpicken einzelner Nahrungsorganismen vom Boden oder der Wasseroberfläche.

Säbeln: Arttypische, mähende Seitwärtsbewegung von Schnabel und Kopf.

Gründeln: Kopf bei der Nahrungssuche unter der Wasseroberfläche, schwimmend oder watend im tiefen Wasser.

Während der Beobachtung wechselnde Methoden des Nahrungserwerbs wurden als Mischstrategie bezeichnet.

Der Ort des Nahrungserwerbs wurde als Ufer, flaches Wasser (Wasserspiegel < Intertarsalgelenk) und tiefes Wasser (Wasserspiegel > Intertarsalgelenk, schwimmend) klassifiziert. Auch hier wurden während der Beobachtung wechselnde Orte der Nahrungsaufnahme getrennt festgehalten.

Die Daten wurden im schleswig-holsteinischen Wattenmeer in den Jahren 1999 sowie 2000 und 2001 zum Teil im Rahmen einer Diplomarbeit (Tolkmitt 2002) und in den Jahren 2000 und 2001 in der Bucht von Cadiz gesammelt.

### 2.2.7 Wasseraufnahmerate

Im Rahmen der im Folgenden Abschnitt detailliert beschriebenen Experimente mit doppelt markiertem Wasser kann, neben dem täglichen Energieumsatz, auch die Menge des während des Versuchszeitraumes aufgenommenen Wassers bestimmt werden. Da bei jungen Säbelschnäblern insbesondere in den salinen Lebensräumen die Wasseraufnahme durch Trinken zu vernachlässigen ist (eigene Beobachtungen), erlaubt die Wasseraufnahmerate auf Grund des vergleichbaren Wassergehaltes der Nahrungsorganismen (Tabelle 4) die indirekte Abschätzung der aufgenommenen Nahrungsmenge.

Tabelle 4: Wassergehalt typischer Nahrungsorganismen junger Säbelschnäbler.

Nahrungsorganismus	Wassergehalt	Quelle
<i>Artemia spec.</i>	85 %	Mahoney & Jehl 1985
<i>Ephydra spec.</i> Imagines	78 %	Mahoney & Jehl 1985
<i>Ephydra spec.</i> Larve	87 %	Mahoney & Jehl 1985
<i>Chironomus spec.</i> Larve	80 %	Mittelwert nach Rumohr et al. 1987
<i>Nereis diversicolor</i>	83%	Mittelwert nach Rumohr et al. 1987

Eine Validierungsstudie der Quantifizierung der aufgenommenen Nahrungsmenge an Hand der Messung der Wasseraufnahmerate mit isotopenmarkiertem Wasser ( $^3\text{HO}_2$ ) ergab eine hohe Übereinstimmung mit den direkt ermittelten Werten (Salatas et al. 2002).

### 2.2.8 Messungen des Energieumsatzes mit doppelt markiertem Wasser

Zum Vergleich der energetischen Kosten junger Säbelschnäbler in Norddeutschland und Südspanien wurden Messungen des Energieumsatzes frei lebender Jungvögel mit doppelt markiertem Wasser (Doubly Labelled Water, DLW) durchgeführt. Diese Methode erlaubt an

Hand der unterschiedlichen Umsatzraten der stabilen Isotope  $^2\text{H}$  und  $^{18}\text{O}$  im Metabolismus die Abschätzung des Gesamtenergieumsatzes. Sie beruht auf der Tatsache, dass nach der Injektion und vollständigen Verteilung der Isotope im Körperwasser die  $^{18}\text{O}$  Isotope den Organismus als Stoffwechselendprodukte Kohlendioxid und Wasser verlassen. Die  $^2\text{H}$  Isotope verlassen den Organismus nur als Wasser. Die Differenz der Konzentrationsabnahmen beider Isotope ist somit ein direktes Maß für die Kohlendioxidproduktion. Diese wiederum ist direkt proportional zum Gesamtenergieumsatz des Organismus im Versuchszeitraum.

Die Anwendung der DLW-Methode bei wachsenden Tieren stößt auf die prinzipielle Schwierigkeit, dass ein Teil der Isotope in das neu entstehende Gewebe eingebaut werden kann. Falls dies für die beiden Isotope in unterschiedlichem Maße erfolgt (Fraktionierung), könnte dieser Effekt zu einer systematische Fehleinschätzung des Energieumsatzes führen. Dieses methodische Problem konnte nach Validierungsstudien von Visser & Schekkerman (1999) und Visser et al. (2000) allerdings bei der Berechnung des Energieumsatzes aus den Isotopenumsatzraten berücksichtigt werden, so dass keine systematische Beeinträchtigung der Ergebnisse besteht.

Die Messungen des Energieumsatzes frei lebender Säbelschnäblerküken in den norddeutschen Untersuchungsgebieten erfolgten in den Jahren 1995 und 1996 (Joest 1998) sowie zusätzlich im Jahr 2000. Die Messungen in den südspanischen Untersuchungsgebieten erfolgten in den Jahren 2000 und 2001. Für die vorliegende Auswertung standen insgesamt 57 Messungen des täglichen Energieumsatzes frei lebender Säbelschnäblerküken zur Verfügung. Dabei wurden in den nordfriesischen Untersuchungsgebieten 37 erfolgreiche Messungen an 34 Küken aus 14 Familieneinheiten durchgeführt. In den spanischen Untersuchungsgebieten gelangen 20 Messungen an 16 Küken aus 10 Familieneinheiten. Dabei wurden zwei an aufeinanderfolgenden Tagen gewonnenen extrem niedrigen Messwerte eines Jungvogels aus dem südspanischen Untersuchungsgebiet Saline nicht berücksichtigt, da dieser Vogel bereits während der Messung sehr geschwächt war und wenige Tage nach der Messung tot aufgefunden wurde. Auch sein Verhalten während der Messung wich stark von im selben Gebiet beobachteten Jungvögeln ab. Der Stichprobenumfang aus dem spanischen Brutgebiet verringert sich daher auf 18 Messungen.

Die Messungen wurden üblicherweise an Familiengruppen von einem bis vier Jungvögeln gleichzeitig durchgeführt. Einigen der Küken ( $n = 26$ ) wurde nach dem Fang zunächst eine Blutprobe zur Bestimmung der habitatspezifischen Hintergrundkonzentration der

natürlicherweise vorhandenen  $^2\text{H}$  und  $^{18}\text{O}$  Isotope entnommen. Anschließend wurde den Jungvögeln eine auf ihre Körpermasse abgestimmte Dosis (0,1 – 0,45 ml) doppelt markierten Wassers intraperitoneal injiziert. Für die Injektion wurde die Bauchhaut leicht angehoben und das Wasser durch die entstehende Falte in die Bauchhöhle injiziert. Anschließend wurden die Küken beringt, vermessen und gewogen. In der Auswertung wird die Körpermasse der Küken während der Messungen als Mittelwert der Messungen vor und nach der Untersuchungsperiode angegeben. Ältere Küken wurden zusätzlich zum Stahlring der Beringungszentralen mit einer individuellen Kombination aus fünf Farbringen markiert. In Spanien erfolgte die Markierung in einigen Fällen durch eine individuelle Färbung des Daunengefieders der Unterseite mit Pikrinsäure.

Nach der Injektion wurden die Küken für etwa eine Stunde ( $63 \pm 7$  min) in Kartons oder Leinenbeuteln gehalten. Nach dieser Zeit ist die vollständige Vermischung des doppelt markierten Wassers mit dem Körperwasser erreicht.

Anschließend wurde die Beinvene zur Entnahme der Anfangsblutprobe mit einer sterilen Kanüle punktiert und die austretenden Blutstropfen mit fünf bis sieben Mikrokapillaren aufgenommen. Die Kapillaren wurden in einer Gasflamme verschweißt und die Küken nach dem Stillen der Blutung am Fangort freigelassen. Um den gesamten Aktivitätszyklus der Jungvögel zu erfassen, wurden die Messungen über eine vollständige Hell-Dunkel-Periode durchgeführt. Nach durchschnittlich 24,0 Stunden ( $\pm 0,22$  h) wurden die Jungvögel wieder gefangen und eine zweite Blutprobe zur Bestimmung der Endkonzentration der Isotopen entnommen. In Spanien wurden von vier Vögeln jeweils eine dritte Blutprobe nach einer weiteren Hell-Dunkel-Periode ( $24,3 \pm 0,8$  h) entnommen. Während der Experimente versuchten ein oder mehrere Beobachter, die Jungvögel zur Erstellung eines vollständigen Zeitbudgets so weit wie möglich durchgehend zu beobachten.

Die verschweißten Blutproben wurden bis zur Analyse durch Dr. G.H. Visser und Mitarbeiter im Zentrum für Isotopenuntersuchungen der Universität Groningen, Niederlande, kühl gelagert.

Die Analyse der Isotopenkonzentrationen in den Blutproben erfolgte mit einem SIRA 9 Isotopenverhältniss-Massenspektrometer. Alle Analysen wurden zweifach durchgeführt. Eine dritte Analyse erfolgte, falls diese zwei Messwerte um mehr als zwei Prozent voneinander abwichen. Die Kohlendioxidproduktion wurde nach Gleichung 34 in Lifson & McClintock

(1966) mit Fraktionierungsfaktoren nach Speakman (1997) und einem Wert von 0,13 für den Anteil des Wasserverlustes durch Evaporation berechnet:

$$r\text{CO}_2 = 22,4 * (N / 2,078 * (k_0 - k_d) - 0,13 * 0,0249 * N * k_d)$$

N = Körperwasserpool (mol)

$k_0$  = relative Umsatzrate von  $^{18}\text{O}$

$k_d$  = relative Umsatzrate von  $^2\text{H}$ .

Bei der Injektion konnte gelegentlich ein Teil des doppelt markierten Wassers durch die Einstichstelle verloren gehen. Aus diesem Grund wurde der Körperwasserpool aus dem Verhältnis des prozentualen Körperwassergehaltes und der Körpermasse der Jungvögel relativ zur Adultmasse berechnet (nach Analysen des Körperwassergehaltes junger Watvögel, Schekkerman & Visser 2001). Der tägliche Energieumsatz wurde aus der Kohlendioxidproduktion mit dem Umrechnungsfaktor von 27,33 kJ/l  $\text{CO}_2$  berechnet (Gessaman & Nagy 1988).

### 2.2.9 Berechnung der Gesamtenergiebudgets

Das Gesamtenergiebudget setzt sich aus den folgenden Komponenten zusammen:

$$\text{ME} = \text{DEE} (\text{BMR} + \text{E}_{\text{tr+act}} + \text{E}_{\text{syn}}) + \text{E}_{\text{tis}}$$

ME (metabolized energy): täglich aufgenommene Energiemenge (kJ/d)

DEE (Daily energy expenditure): täglicher Energieumsatz (kJ/d)

BMR (basal metabolic rate): Grundumsatz (kJ/d)

$\text{E}_{\text{tr+act}}$  (Energy cost of thermoregulation and activity): Energiekosten für Thermoregulation und Aktivität (kJ/d)

$\text{E}_{\text{syn}}$  (Energy cost of assimilation and tissue synthesis): Energiekosten der Nahrungsverarbeitung und Synthese (kJ/d)

$\text{E}_{\text{tis}}$  (Energy deposited into new tissue): in neues Gewebe festgelegte Energie (kJ/d).

Der mit dem doppelt markierten Wasser gemessene tägliche Gesamtenergieumsatz (DEE) setzt sich demnach aus den Komponenten Grundumsatz, Kosten der Thermoregulation und Aktivität, Kosten der Nahrungsverarbeitung und Synthese zusammen. Diese Komponenten werden für den hier angestrebten ökologischen Vergleich und auf Grund auf methodischer Schwierigkeiten der Interaktion zwischen den einzelnen Komponenten nicht weiter differenziert.

Die während des Wachstums in neues Gewebe festgelegte Energie wurde als Produkt der täglichen Massenzunahme und der Energiedichte des Gewebes ermittelt. Die Berechnung der Energiedichte erfolgte an Hand der empirischen Funktion (Schekkerman & Visser 2001):

$$ED = 4,38 + 3,21 * M / M_{ad}$$

ED (Energy density): Energiedichte des Gewebes (kJ/g)

M: Körpermasse des Jungvogels (g)

$M_{ad}$  : Altvogelmasse (g), für Säbelschnäbler 320 g (Hötker 1998, eigene Messungen).

Die Konstruktion der Gesamtenergiebudgets während der Wachstumsperiode erfolgte auf der Grundlage der nach den habitatspezifischen Gompertz-Wachstumskurven berechneten erwarteten Gewichtsverläufen (Kapitel 3.2.3) Hieraus wurden durch Einsetzen der altersspezifischen erwarteten Körpermassen in die habitatspezifischen linearen Funktionen des täglichen Energieumsatzes in Abhängigkeit von der Körpermasse (Kapitel 3.6.1) der Energieumsatz der Jungvögel im Verlauf der Wachstumsperiode errechnet. Die während des Wachstums in neues Gewebe festgelegte Energiemenge ergab sich aus dem Produkt der täglichen Gewichtszunahme (Differenz zwischen der Körpermasse am Tag X und der Körpermasse am Vortag) und der nach der obigen Beziehung errechneten Energiedichte des Gewebes. Das Gesamtenergiebudget ist die Summe der so errechneten täglich umgesetzten Energiemenge über die gesamte Wachstumsperiode. Als natürlicher Endpunkt der Wachstumsperiode wurde mit 35 Tagen das durchschnittliche Alter beim Flüggewerden angenommen, obwohl das Wachstum junger Säbelschnäbler, ähnlich wie bei den Jungvögeln anderer Watvogelarten, auch nach dem Erlangen der Flugfähigkeit noch nicht vollständig abgeschlossen ist (Glutz von Blotzheim et al. 1985, Hötker 1998 a).

### **2.2.10 Wetterdaten**

Die in der Auswertung verwendeten Wetterdaten aus den norddeutschen Untersuchungsgebieten wurden von der Wetterstation des Deutschen Wetterdienstes Wyk auf der Insel Föhr bezogen. Diese Station befindet sich etwa 13 km westlich der Untersuchungsgebiete Fahretofter bzw. Ockholmer Koog und etwa 23 km nördlich des Beltringharder Kooges. Bei den in den Jahren 1999 bis 2001 durchgeführten Zeitbudgetbeobachtungen musste auf Wetterdaten der weiter entfernten Station List auf Sylt zurückgegriffen werden.

Die Wetterdaten aus den beiden südspanischen Untersuchungsgebieten stammen von der Ausbildungseinrichtung der Spanischen Marine in San Fernando. Diese Station befindet sich etwa 8 km südlich der beiden unmittelbar benachbarten Untersuchungsgebiete La Tapa und La Iara.

Die Sonnenscheindauer und das Auftreten von Regenfällen wurden während der Verhaltensbeobachtungen vor Ort minütlich notiert.

Auf Grund der weitgehend ebenen und strukturarmen Landschaft zwischen den jeweiligen Untersuchungsgebieten und den Wetterstationen kann davon ausgegangen werden, dass die Daten der Stationen die Wettersituation am Untersuchungsort hinreichend genau charakterisieren. Kurzfristige lokale Unterschiede können durch die relativ langen Beobachtungseinheiten (1 Stunde bzw. 24 Stunden) vernachlässigt werden.

### **2.2.11 Statistische Auswertung**

Die statistische Analyse der Daten erfolgte mit SPSS für Windows Version 10.0.7. (SPSS Inc., 1989-1999). Bei der Untersuchung des Einflusses der geographischen Lage der Brutgebiete bzw. der Aufzuchthabitate auf verschiedene Parameter (Wachstum, Verhalten, Energieumsatz etc.) musste jeweils der zugrundeliegende Einfluss des Alters bzw. der Körpermasse der sich entwickelnden Jungvögel berücksichtigt werden. Hierzu wurden Linearmodelle der Routine „General Linear Modell“ (GLM) mit dem Brutgebiet bzw. Aufzuchthabitat als Faktor und der Körpermasse bzw. dem Alter als Kovariate entworfen. In allen Fällen wurden die Interaktionen zwischen den beiden unabhängigen Variablen auf Signifikanz geprüft und nicht signifikante Interaktionsterme aus dem Modell entfernt. In diesem Fall werden nur die Modelle der signifikanten Haupteffekte wiedergegeben.

Bei der statistischen Auswertung wurden alle Parameter auf Normalverteilung getestet und, falls erforderlich, nichtparametrische Testverfahren angewendet. Alle statistischen Tests wurden mit zweiseitiger Fragestellung durchgeführt. Als Signifikanzgrenze wurde eine Irrtumswahrscheinlichkeit von 5 % verwendet. Die als prozentskalierte Zeitanteile vorliegenden Daten der Verhaltensbeobachtungen wurden vor der statistischen Analyse  $\arcsin\sqrt{p}$  transformiert. Alle Werte werden, falls nicht ausdrücklich anders angegeben, als Mittelwerte  $\pm$  Standardfehler des Mittelwertes angegeben.

#### Abkürzungen

GLM: General Linear Model

M: Arithmetisches Mittel

SE: Standardfehler des Mittelwertes

S: Standardabweichung

## 3 Ergebnisse

### 3.1 Gelegegröße und Eigröße

#### 3.1.1 Gelegegröße

Die in der vorliegenden Untersuchung gefundene Gelegegröße schwankte zwischen einem und sechs Eiern pro Gelege. Sowohl im nordfriesischen Wattenmeer (73,9 % der Fälle) als auch in der Bucht von Cadiz (75,1 % der Fälle) bestanden die meisten der untersuchten Gelege aus vier Eiern. Die durchschnittliche Gelegegröße in dem norddeutschen Brutgebiet betrug 3,56 (SE =  $\pm 0,058$ , n = 284 Gelege), im südspanischen Brutgebiet 3,66 (SE =  $\pm 0,061$ , n = 193 Gelege). Es bestand kein signifikanter Unterschied der Gelegegröße von im nordfriesischen Wattenmeer und in der Bucht von Cadiz brütenden Säbelschnäblern (U-Test, U = 26526,5, p = 0,437, n = 477).

#### 3.1.2 Eigröße

Die Datenerhebung erfolgte im nordfriesischen Wattenmeer ausschließlich in der Brutsaison 1999, in der Bucht von Cadiz in der Brutsaison 2000 und 2001. Eine Varianzanalyse (GLM) mit dem Untersuchungsjahr als Faktor und dem Legedatum als Kovariate ergab keinen signifikanten Einfluss des Untersuchungsjahres auf das Eivolumen (Tabelle 5). Aus diesem Grund wurde auf die jährliche Differenzierung der Daten aus den südspanischen Untersuchungsgebieten verzichtet.

Tabelle 5: Ergebnisse der Varianzanalyse (GLM) zum Einfluss des Untersuchungsjahres und des Legedatums auf das Volumen von Säbelschnäblereiern des südspanischen Brutgebietes.

	Quadratsumme vom Typ III	df	Mittel der Quadrate	F	Signifikanz
Julianisches Datum	19,309	1	19,309	5,622	0,018
Jahr	11,501	1	11,501	3,349	0,068

$R^2 = 0,036$  (korrigiertes  $R^2 = 0,029$ )

Die vermessenen Säbelschnäblereier zeigten in beiden untersuchten Brutgebieten eine erhebliche Variabilität der linearen Maße sowie des Volumens und der Form (Tabelle 6). Von den insgesamt 999 in Norddeutschland vermessenen Eiern wurde ein Zwergerei (27,6 mm \* 20,7 mm) in der vorliegenden Auswertung nicht weiter berücksichtigt.

Tabelle 6: Vergleich der Eigröße von Säbelschnäblern im nordfriesischen Wattenmeer und in der Bucht von Cadiz.

	Deutschland (n = 998)		Spanien (n = 415)		T	p
	Spanne	M ± S	Spanne	M ± S		
Länge (mm)	41,8-56,7	49,9 ± 1,9	44,3-58,1	50,5 ± 2,2	-5,048	<0,001
Breite (mm)	31,2-38,0	35,0 ± 1,0	30,5-37,5	34,8 ± 1,1	4,263	<0,001
Volumen (ml)	20,8-33,4	28,5 ± 1,7	21,0-34,3	28,4 ± 1,9	0,359	0,72
Formindex	124,3-168,4	142,6 ± 6,6	129,1-168,8	145,4 ± 6,8	-7,284	<0,001

Die Eier der Säbelschnäbler aus den norddeutschen und südspanischen Untersuchungsgebieten unterschieden sich signifikant in den linearen Maßen und in der Eiform, aber nicht im Volumen. In dem südspanischen Brutgebiet waren die Eier durchschnittlich länger und schmaler als die Eier aus dem norddeutschen Brutgebiet (T-Test, Tabelle 6). Habitatspezifische Unterschiede des Eivolumens konnten nicht festgestellt werden (ANOVA,  $F_{3,1409} = 2,45$ ,  $p = 0,062$ ).

Da die meisten der gefundenen Einer- und Zweiergelege wahrscheinlich aus verlegten Eiern bzw. frühzeitig verlassenen, unvollständigen Gelegen bestehen und Gelege mit mehr als vier Eiern in der Regel auf intraspezifischen Brutparasitismus beruhen (Hötker 2000), wurden für die weitere Auswertung nur vollständige Dreier- und Vierergelege getrennt betrachtet.

In dem norddeutschen Brutgebiet bestand kein signifikanter Unterschied zwischen dem durchschnittlichen Eivolumen der Dreier- ( $M = 28,4$ ,  $SE = \pm 0,192$ ,  $n = 73$ ) und Vierergelege ( $M = 28,4$ ,  $SE = \pm 0,059$ ,  $n = 788$ ;  $T = -0,174$ ,  $df = 864$ , n.s.). In dem südspanischen Brutgebiet waren Eier aus Dreiergelegen ( $M = 27,4$ ,  $SE = \pm 0,194$ ;  $n = 42$ ) dagegen signifikant kleiner als Eier aus Vierergelegen ( $M = 28,5$ ,  $SE = \pm 0,111$ ,  $n = 328$ ;  $T = -4,758$ ,  $df = 71,274$ ,  $p < 0,001$ ).

In beiden Brutgebieten war ein Großteil der beobachteten Varianz auf Unterschiede zwischen den Gelegen zurückzuführen (ANOVA, Tabelle 7). Die Variation zwischen den Gelegen

erklärte je nach Brutgebiet und Gelegegröße zwischen 71,4 und 79,6 % der Gesamtvariation des Eivolumens. Das bedeutet, dass das Volumen der Eier innerhalb des Geleges nur relativ geringe Variationen aufwies.

Tabelle 7: Ergebnisse der Varianzanalysen (ANOVA) zum Vergleich der Varianz des Eivolumens innerhalb und zwischen den Gelegen für Säbelschnäblereier aus Norddeutschland und Südspanien.

Norddeutschland Gelegegröße: 3	Quadratsumme	df	Mittel der Quadrate	F	Signifikanz
Zwischen den Gruppen	166,376	25	6,655	6,361	<0,001
Innerhalb der Gruppen	54,401	52	1,046		
Gesamt	220,778	77			

Norddeutschland Gelegegröße: 4	Quadratsumme	df	Mittel der Quadrate	F	Signifikanz
Zwischen den Gruppen	1663,938	196	8,489	9,428	<0,001
Innerhalb der Gruppen	532,180	591	0,900		
Gesamt	2196,118	787			

Südspanien Gelegegröße: 3	Quadratsumme	df	Mittel der Quadrate	F	Signifikanz
Zwischen den Gruppen	46,417	13	3,571	5,387	<0,001
Innerhalb der Gruppen	18,558	28	0,663		
Gesamt	64,975	41			

Südspanien Gelegegröße: 4	Quadratsumme	df	Mittel der Quadrate	F	Signifikanz
Zwischen den Gruppen	1053,791	80	13,172	12,014	<0,001
Innerhalb der Gruppen	270,815	247	1,096		
Gesamt	1324,606	327			

### 3.1.3 Saisonale Variation der Eigröße

Die Auswirkungen des Legedatums auf die Eimaße wurde ebenfalls für Dreier- und Vierergelege aus beiden Brutgebieten getrennt betrachtet. Tabelle 8 zeigt die Korrelationskoeffizienten nach Pearson für die Beziehung zwischen dem Legedatum und den linearen Eimaßen.

Tabelle 8: Korrelationskoeffizienten nach Pearson für die Beziehung zwischen dem Julianischen Legedatum (1.1. = Tag 1) und den Eimaßen von Säbelschnäblern aus Norddeutschland und Südspanien.

	Länge (mm)	Breite (mm)
Norddeutschland Dreiergelege (n = 54)	-0,443 (p=0,001)	-0,006 (p=0,963)
Norddeutschland Vierergelege (n = 620)	-0,093 (p=0,020)	-0,128 (p=0,001)
Südspanien Dreiergelege (n = 24)	0,298 (p=0,158)	-0,112 (p=0,601)
Südspanien Vierergelege (n = 220)	-0,028 (p=0,679)	-0,205 (p=0,002)

Mit Ausnahme der Länge von Eiern aus Dreiergelegen der südspanischen Brutgebiete ergab sich für alle betrachteten Gruppen ein, wenn auch nicht immer statistisch signifikanter, negativer Zusammenhang zwischen dem Legedatum und den linearen Eimaßen. Dementsprechend war auch ein Zusammenhang zwischen dem Legedatum und dem Volumen der Eier, das ein direkteres Maß für die in die Eier investierte Biomasse darstellt (siehe Material und Methode), zu erwarten. Dieser Zusammenhang ist in den folgenden Abbildungen 3 und 4 dargestellt.

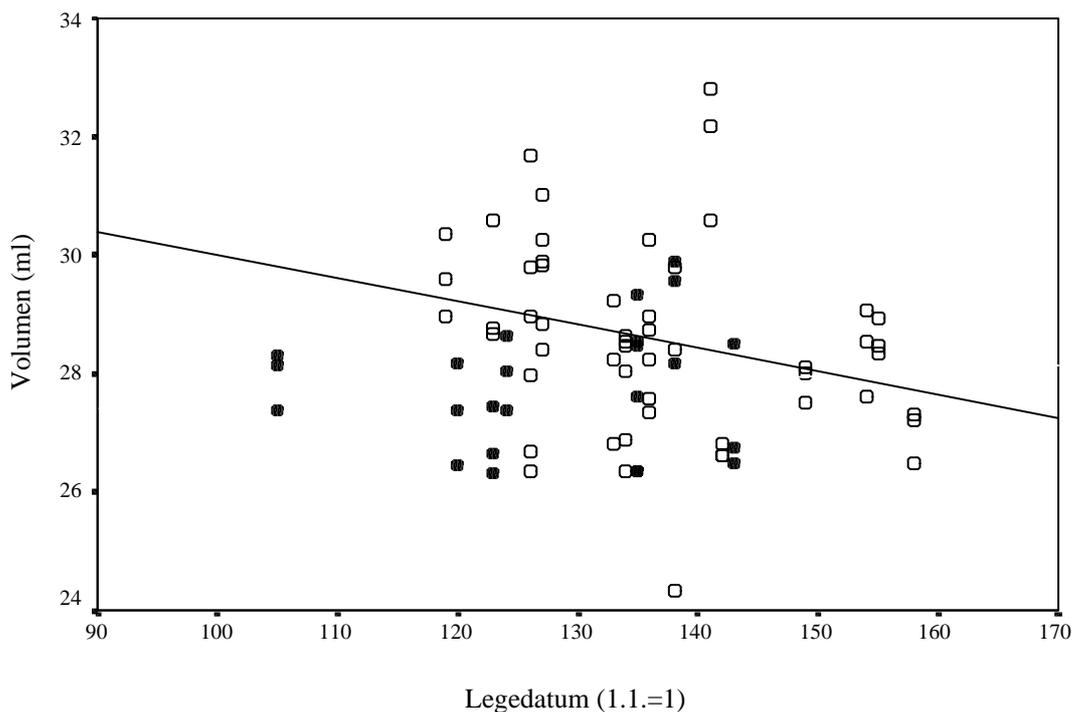


Abbildung 3: Zusammenhang zwischen dem Legedatum und dem Eivolumen der Dreiergelege von Säbelschnäblern aus Norddeutschland (offene Kreise) und Südspanien (gefüllte Kreise). Die Regressionsgerade für die Daten aus der norddeutschen Brutgebiet ist eingezeichnet (Eivolumen =  $-0,039 \cdot \text{Julianisches Datum} + 33,905$ ,  $r = -0,276$ ,  $p = 0,044$ ,  $n = 54$ ), die lineare Regression für die Daten aus dem südspanischen Brutgebiet ist nicht signifikant ( $r = 0,102$ ,  $p = 0,634$ ,  $n = 24$ ).

Bei den Dreiergelegen ergab sich für die Daten aus dem nordfriesischen Wattenmeer eine signifikante Abnahme des Eivolumens mit fortschreitender Brutsaison (Abbildung 3). Die Abnahme des Eivolumens im Verlauf der Legesaison zwischen dem ersten und dem letzten Gelege betrug 1,56 ml (berechnet nach der Regressionsgleichung in Abbildung 3).

Für die Daten aus der Bucht von Cadiz konnte, möglicherweise bedingt durch den geringen Stichprobenumfang, kein signifikanter Zusammenhang zwischen dem Legedatum und dem Eivolumen der Dreiergelege festgestellt werden.

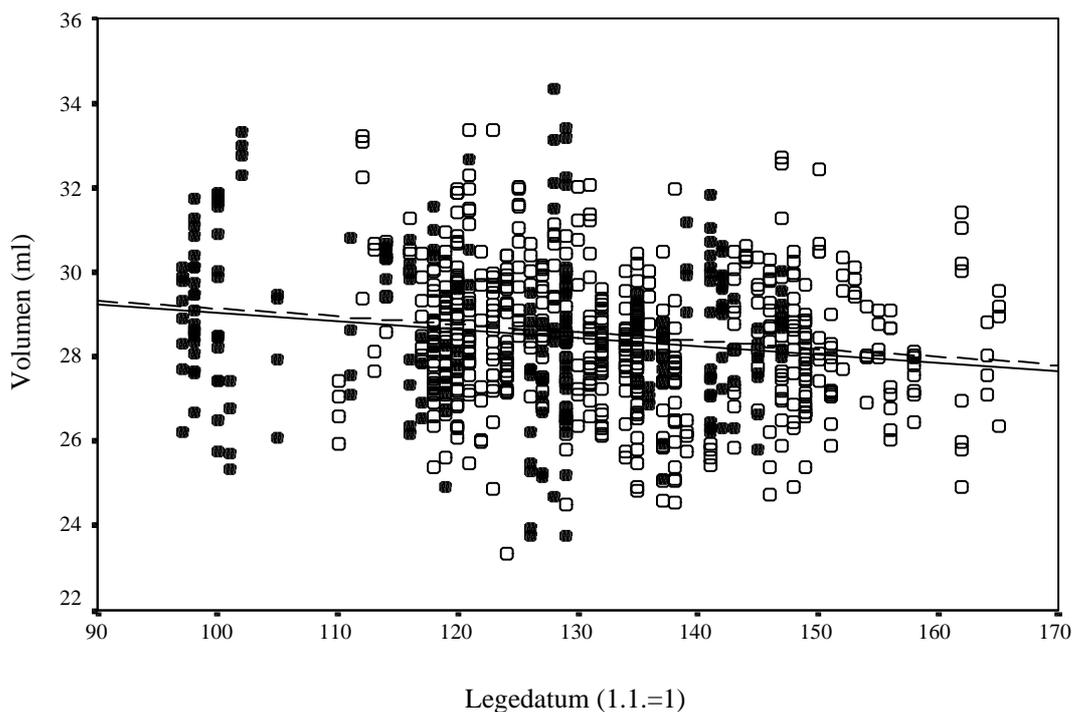


Abbildung 4: Zusammenhang zwischen dem Legedatum und dem Eivolumen der Vierergelege von Säbelschnäblern aus dem nordfriesischen Wattenmeer (offene Kreise) und der Bucht von Cadiz (gefüllte Kreise). Die Regressionsgerade für die Daten aus dem nordfriesischen Wattenmeer (durchgehende Linie) lautet: Eivolumen =  $0,0197 * \text{Julianisches Datum} + 31,001$  ( $r = -0,157$ ,  $p < 0,001$ ,  $n = 620$ ). Die Regressionsgerade für die Daten aus der Bucht von Cadiz (gestrichelte Linie) lautet: Eivolumen =  $-0,019 * \text{Julianisches Datum} + 31,046$  ( $r = -0,158$ ,  $p = 0,019$ ,  $n = 220$ ).

Bei den Vierergelegen ergab sich in beiden Brutgebieten ein signifikanter Zusammenhang zwischen dem Legedatum und dem Eivolumen (Abbildung 4). Die Regressionsgeraden für beide Populationen sind annähernd identisch, eine Varianzanalyse (GLM) mit dem Brutgebiet als Faktor und dem Legedatum als Kovariate ergab keinen signifikanten Effekt des Brutgebietes auf das Eivolumen (Tabelle 9).

Tabelle 9: Ergebnisse der univariaten Varianzanalyse (GLM) zum Einfluss des Brutgebietes und des Legedatums auf das Volumen von Säbelschnäblereiern (Gelegegröße = 4).

	Quadratsumme vom Typ III	df	Mittel der Quadrate	F	Signifikanz
Julianisches Datum	59,144	1	59,144	21,279	$p < 0,001$
Brutgebiet	2,211	1	2,211	0,796	0,373

$R^2 = 0,031$  (korrigiertes  $R^2 = 0,029$ )

Die Abnahme des Eivolumens im Verlauf der Legeperiode betrug im nordfriesischen Wattenmeer 1,1 ml, in der Bucht von Cadiz auf Grund der kürzeren beobachteten Legeperiode nur 0,7 ml (berechnet nach den Regressionsgeraden in Abbildung 4).

## 3.2 Biometrie und Wachstum junger Säbelschnäbler

### 3.2.1 Biometrie frisch geschlüpfter Jungvögel

Die Daten der vorliegenden Auswertung wurden in dem norddeutschen Brutgebiet in den Jahren 1999 bis 2001, in dem südspanischen Untersuchungsgebiet in den Jahren 2000 und 2001 gewonnen. In beiden Brutgebieten hatte das Untersuchungsjahr keinen signifikanten Einfluss auf die biometrischen Daten der Jungvögel (Kruskall-Wallis-Test mit Jahr als Faktor,  $p > 0,05$ ), so dass im Folgenden die für die beiden Brutgebiete zusammengefassten Datensätze verwendet werden. Die biometrischen Daten der kurz nach dem Schlupf noch in der Nestmulde beringten und vermessenen Jungvögel sind in Tabelle 10 angegeben.

Tabelle 10: Vergleich der Schnabellänge, Fußlänge und Körpermasse frisch geschlüpfter Säbelschnäbler aus Norddeutschland und Südspanien.

	Norddeutschland		Südspanien		Mann-Whitney-U	p
	n	M ± SE	n	M ± SE		
Schnabel (mm)	253	15,76± 0,054	70	15,62 ± 0,10	8092,5	0,270
Fuß (mm)	252	52,83± 0,119	71	53,17± 0,22	7713,5	0,073
Körpermasse (g)	247	23,48± 0,11	70	23,30± 0,23	8274,5	0,583

Zwischen den strukturellen Maßen Schnabellänge, Fußlänge sowie der Körpermasse frisch geschlüpfter Säbelschnäblerküken aus dem nordfriesischen Wattenmeer und der Bucht von Cadiz bestand kein signifikanter Unterschied (U-Test, Tabelle 10).

Da auf Grund der saisonalen Abnahme des Eivolumens mit fortschreitender Brutsaison (siehe oben) ein ähnlicher Effekt auch für die biometrischen Daten der frisch geschlüpften Jungvögel zu erwarten war, wurde ein Zusammenhang zwischen dem Schlupfdatum und den strukturellen Maßen sowie der Körpermasse vermutet. Tabelle 11 zeigt die Ergebnisse der Überprüfung dieses Zusammenhangs mit Hilfe eine Korrelationsanalyse.

Tabelle 11: Spearmanns Rangkorrelationskoeffizient für die Beziehung zwischen dem Schlupfdatum und der Schnabellänge, Fußlänge und Körpermasse frisch geschlüpfter Säbelschnäblerküken aus Norddeutschland und Südspanien.

		n	r	p
Norddeutschland	Schnabel (mm)	253	0,207	0,001
	Fuß (mm)	252	-0,0471	0,456
	Gewicht (g)	247	-0,034	0,596
Südspanien	Schnabel (mm)	70	0,137	0,258
	Fuß (mm)	71	-0,003	0,981
	Gewicht (g)	70	-0,207	0,086

Mit Ausnahme der Schnabellänge in Norddeutschland geschlüpfter Säbelschnäblerküken konnte in keiner der beiden Brutgebiete ein signifikanter Einfluss des Schlupfdatums auf die strukturelle Größe und die Körpermasse frisch geschlüpfter Küken festgestellt werden.

### 3.2.2 Biometrie der Altvögel

Die biometrischen Daten von 14 während der Brutsaison 1999 in den norddeutschen Untersuchungsgebieten und von neun während der Brutsaison 2001 in dem südspanischen Brutgebiet während der Bebrütung auf dem Nest gefangenen Altvögel sind in der folgenden Tabelle 12 zusammengefasst.

Tabelle 12: Biometrische Daten adulter Säbelschnäbler aus Norddeutschland und Südspanien während der Bebrütungsperiode.

	Norddeutschland		Südspanien		T	p
	n	M ± SE	n	M ± SE		
Schnabel (mm)	14	83,15±1,095	9	83,811±1,34	-0,38	0,707
Fuß (mm)	14	134,00±1,80	9	136,78±1,53	-1,08	0,293
Flügel (mm)	13	228,54±0,99	9	225,56±2,74	1,024	0,256
Körpermasse (g)	14	337,07±6,68	9	312,76±8,44	2,267	0,034

Die strukturellen Maße Schnabel-, Fuß- und Flügellänge der in Norddeutschland und der Bucht von Cadiz gefangenen Säbelschnäbler zeigten keinen signifikanten Unterschied. Dagegen war die Körpermasse der in Norddeutschland gefangenen Säbelschnäbler signifikant größer als die der in den südspanischen Untersuchungsgebieten gefangenen Brutvögel (Tabelle 12).

### **3.2.3 Wachstum der Jungvögel**

Nach den oben dargestellten Ergebnissen bestand, mit Ausnahme der Körpermasse brütender Altvögel, kein Unterschied der biometrischen Daten frisch geschlüpfter und adulter Säbelschnäbler aus Norddeutschland und Südspanien. In den folgenden Abschnitten soll der Verlauf der Wachstumsperiode von den frisch geschlüpften Jungvögeln bis zum Erreichen der Flugfähigkeit beschrieben werden. Hierfür werden die biometrischen Daten der einmalig gefangenen Jungvögel ausgewertet. Anschließend wird in einem weiteren Schritt untersucht, welche Faktoren einen Einfluss auf die tägliche Wachstumsrate der im Rahmen der allgemeinen Beringungstätigkeit und der DLW-Messungen mehrfach gefangenen Jungvögel hatten.

Die Zunahme der Körpermasse junger Säbelschnäbler im Verlauf der Wachstumsperiode ist in Abbildung 5 dargestellt.

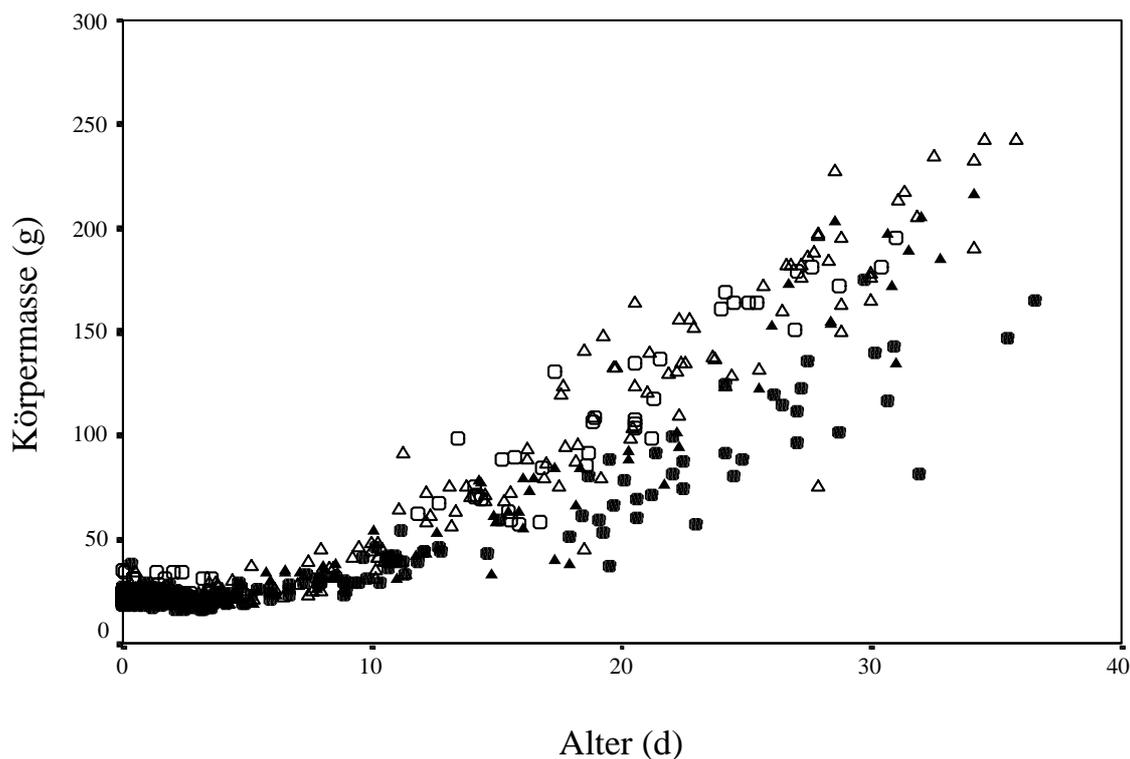


Abbildung 5: Entwicklung der Körpermasse frei lebender Säbelschnäblerkükken in den verschiedenen Habitattypen (Offene Kreise: Koog, offene Dreiecke: Vorland, gefüllte Kreise: Saline, gefüllte Dreiecke: Kanal).

In Abbildung 5 ist ein deutlicher Einfluss des Habitattyps auf den Wachstumsverlauf zu erkennen. Daher wurde bei der weiteren Betrachtung eine habitatspezifische Analyse des Wachstumsverlaufes durchgeführt. Hierfür wurden mit Hilfe eines iterativen Schätzverfahrens die Parameter der Gompertzfunktion an die in Abbildung 5 dargestellten Wachstumsverläufe angepasst. Die Ergebnisse dieses Verfahrens sind in der folgenden Tabelle 13 zusammengefasst.

Tabelle 13: Parameter der Gompertzfunktion für die Körpermasseszunahme junger Säbelschnäbler in verschiedenen Habitattypen bei freier Berechnung der Asymptote.

	A±SE	K±SE	T±SE	R <sup>2</sup>	n
Koog	1538,369±716,789	0,0239± 0,0038	60,41±13,930	0,964	153
Vorland	954,319±198,936	0,0294±0,0026	45,93±5,769	0,951	374
Saline	4284,420±5051,600	0,0143±0,0040	118,31±47,736	0,913	226
Kanal	1826484,911±13390351,795	0,0070±0,0051	348,67±346,63	0,949	114

Dieses Verfahren ergab unrealistische Schätzwerte für die asymptotische Körpermasse und den Wendepunkt der Wachstumsfunktion. Junge Säbelschnäbler erreichen, ähnlich wie andere Watvögel, die Flugfähigkeit vor dem endgültigen Abschluss der Wachstumsperiode, d. h. bevor sie die endgültige Körpergröße und Masse adulter Vögel erreicht haben. Aus diesem Grund war eine verlässliche Schätzung der asymptotischen Körpermasse auf der vorhandenen Datengrundlage nicht möglich, da die Messungen endeten, bevor die asymptotische Phase erreicht wurde. Um dennoch zu einer realistischen Wachstumsfunktion zur Beschreibung des Wachstums junger Säbelschnäbler in den untersuchten Habitattypen zu kommen, wurden zwei Verfahren angewendet. Zunächst wurde eine asymptotische Körpermasse von 250 g als realistischer Schätzwert der asymptotischen Körpermasse junger Säbelschnäbler in die Gleichung eingesetzt (Hötker 1998). Die Ergebnisse dieses Verfahrens sind in Tabelle 14 zusammengefasst.

Tabelle 14: Parameter der Gompertzfunktion für die Körpermassezunahme junger Säbelschnäbler in verschiedenen Habitattypen bei einer gesetzten Asymptote von 250 g.

	A±SE	K±SE	T±SE	R <sup>2</sup>	n
Koog	250 (gesetzt)	0,0601±0,0000	15,31±0,0014	0,943	153
Vorland	250 (gesetzt)	0,0667±0,0000	14,97±0,0012	0,924	374
Saline	250 (gesetzt)	0,0000028±0,0000	-232693,99±0,003	-0,0001	226
Kanal	250 (gesetzt)	0,0611±0,0000	18,17±0,0026	0,891	114

Dieses Verfahren lieferte für die drei Habitattypen Koog (Norddeutschland), Vorland (Norddeutschland) und Kanal (Südspanien) jeweils realistische Schätzungen der Parameter der Gompertzfunktion. Für den Habitattyp Saline (Südspanien), in dem die geringste Wachstumsgeschwindigkeit festgestellt wurde, konnte allerdings auch mit diesem Verfahren keine realistische Schätzung der Wachstumsfunktion erzielt werden.

Daher wurde in einem zweiten Schritt die asymptotischen Körpermassen der habitatspezifischen Wachstumsverläufe aus Abbildung 5 geschätzt und in die Gompertzfunktion eingesetzt. Diese Schätzwerte wurden in Stufen von 5 g variiert und der Wert akzeptiert, bei dem die Summe der Residuenquadrate der Funktion minimiert wurde. Die Ergebnisse dieses Verfahrens sind in Tabelle 15 zusammengefasst.

Tabelle 15: Parameter der Gompertzfunktion für die Körpermassezunahme junger Säbelschnäbler in verschiedenen Habitattypen bei geschätzter Asymptote.

	A±SE	K±SE	T±SE	R <sup>2</sup>	n
Koog	310 (gesetzt)	0,0512±0,0000	19,50±0,001	0,952	153
Vorland	325 (gesetzt)	0,0540±0,0000	19,92±0,001	0,939	374
Saline	190 (gesetzt)	0,0521±0,0000	17,71±0,001	0,879	226
Kanal	280 (gesetzt)	0,0561±0,0000	20,24±0,002	0,902	114

Die Ergebnisse zeigen einen deutlichen Unterschied zwischen den Wachstumsverläufen in den einzelnen Habitattypen. In den drei Habitattypen Koog (Norddeutschland), Vorland (Norddeutschland) und Kanal (Südspanien) bestand eine hohe Übereinstimmung der Wachstumskonstante (K) und des Wendepunktes des Wachstumsverlaufes (T). Die ermittelte asymptotische Körpermasse reichte von 280 g bis 325g und entsprach damit zwischen 84 % und 98 % der Körpermasse eines adulten Säbelschnäblers von etwa 330g. Für den Habitattyp Saline (Südspanien) wurde dagegen ein deutlich niedriger Wert der asymptotischen Körpermasse geschätzt, der nur 57 % der Körpermasse eines adulten Säbelschnäblers entsprach.

Für den statistischen Vergleich der Wachstumsgeschwindigkeit in den untersuchten Habitattypen wurden die täglichen Zunahmeraten in der Phase linearen Wachstums zwischen dem fünften und fünfunddreißigsten Lebenstag als die Steigungen der linearen Regressionen der Wachstumsverläufe betrachtet. Die linearen Regressionsgleichungen der Wachstumsverläufe in den untersuchten Habitattypen sind in Tabelle 16 zusammengefasst.

Tabelle 16: Regressionsgleichungen des Wachstumsverlaufes junger Säbelschnäbler in der Phase linearen Wachstums zwischen dem fünften und fünfunddreißigsten Lebenstag.

		r <sup>2</sup>	p	n
Koog	Körpermasse (g) = 7,547 * Alter (d) – 36,395	0,860	<0,001	37
Vorland	Körpermasse (g) = 7,234 * Alter (d) – 26,954	0,894	<0,001	103
Saline	Körpermasse (g) = 4,151 * Alter (d) – 5,621	0,843	<0,001	78
Kanal	Körpermasse (g) = 6,264 * Alter (d) – 23,721	0,885	<0,001	53

Die Steigungen der linearen Regressionsgleichungen entsprechen den täglichen Massezunahmen in den untersuchten Habitattypen. Die tägliche Massezunahme der im

Habittyp Saline (Südspanien) aufwachsenden Jungvögel war mit etwa 4,15 g/d niedriger als die der in den übrigen Habitattypen aufwachsenden Jungvögel, die eine deutlich höhere tägliche Massezunahme zwischen 6,26 und 7,55 g/d aufwiesen. Der Einfluss des Aufzuchthabitats auf die tägliche Massezunahme wurde durch eine Varianzanalyse (GLM) mit Habitat als Faktor und dem Alter als Kovariate überprüft (Tabelle 17).

Tabelle 17: Ergebnisse der Varianzanalyse (GLM) zum Einfluss des Aufzuchthabitats (Faktor Habitat) auf die Körpermasse junger Säbelschnäbler.

	Quadratsumme vom Typ III	df	Mittel der Quadrate	F	Signifikanz
Habitat	4739,176	3	1579,725	4,843	0,003
Alter	394516,251	1	394516,251	1209,430	< 0,001
Habitat*Alter	28717,011	3	9572,337	29,345	< 0,001

$R^2 = 0,899$  (korrigiertes  $R^2 = 0,897$ )

Neben dem Alter hatten sowohl das Aufzuchthabitat als auch die Interaktion zwischen dem Alter und dem Habitat einen signifikanten Einfluss auf die Körpermasse. Demnach bestand ein signifikanter Unterschied zwischen den Wachstumsverläufen in den untersuchten Habitattypen.

Dieser Effekt bestand jedoch nicht mehr, wenn man die in der südspanischen Saline gesammelten Daten aus dem Datensatz entfernte. In diesem Fall hatte der Faktor Aufzuchthabitat keinen Einfluss auf den Wachstumsverlauf (Tabelle 18).

Tabelle 18: Ergebnisse der Varianzanalyse (GLM) zum Einfluss des Aufzuchthabitats (Faktor Habitat) auf die Körpermasse junger Säbelschnäbler unter Ausschluss der Daten aus der südspanischen Saline.

	Quadratsumme vom Typ III	df	Mittel der Quadrate	F	Signifikanz
Habitat	318,222	2	159,111	0,422	0,656
Alter	316702,179	1	316702,179	839,935	< 0,001
Habitat*Alter	2736,932	2	1368,466	3,629	0,028

$R^2 = 0,892$  (korrigiertes  $R^2 = 0,889$ )

### 3.2.4 Tägliche Wachstumsrate

Für die Analyse der täglichen Wachstumsrate der Küken standen zwei Datensätze zur Verfügung. Zum einen konnte die tägliche Änderung der strukturellen Maße Schnabellänge und Fußlänge sowie der Körpermasse von im Verlauf ihrer Entwicklung mehrfach gefangenen und vermessenen Küken betrachtet werden. Dabei lagen insgesamt 69 Messungen von 60 Individuen vor. Bei der Berechnung der durchschnittlichen täglichen Massenänderung wurde ein linearer Verlauf der Massenzunahme vorausgesetzt. Da die Massenzunahme junger Säbelschnäbler nach einer leichten Abnahme in den ersten Lebenstagen (bedingt durch den Verbrauch der Dottervorräte) etwa ab dem fünften Lebenstag annähernd linear verläuft, gingen in die statistische Analyse der täglichen Massenänderung nur Daten von Jungvögeln ein, bei denen zwischen den Fangereignissen ein Zeitraum von mindestens zehn Tagen verstrichen war. Auf diese Weise konnte auch der Einfluss des Fanges auf das Wachstum, der nach Hötter (1998) bei kürzeren Fangabständen nachweisbar ist, vernachlässigt werden.

Zum anderen wurde die tägliche Änderung der strukturellen Maße und der Körpermasse von 51 Küken betrachtet, die bei insgesamt 58 Messungen im Rahmen von Messungen des Energieumsatzes mit doppelt markiertem Wasser (DLW) im Abstand von jeweils etwa 24 Stunden wieder gefangenen worden waren.

Da die im Rahmen der DLW-Messungen gewonnenen Werte der täglichen Massenänderung vermutlich stärker durch die Behandlung im Rahmen des Experimentes und durch die stärkere Einschränkung der Nahrungssuchzeit beeinflusst waren, wurde dieser Datensatz zunächst getrennt analysiert. Die zum Teil unterschiedlichen Stichprobenumfänge beruhen darauf, dass im Freiland nicht immer alle Jungvögel vollständig vermessen wurden.

Die tägliche Massenänderung der mehrfach wieder gefangenen Küken lag zwischen  $-0,2$  und  $8,7$  g/d und betrug durchschnittlich  $4,14$  g/d ( $SD = \pm 2,49$  g/d,  $SE = \pm 0,38$  g/d,  $n = 42$ ). Die tägliche Massenänderung der Küken während der DLW-Messungen lag zwischen  $-16,0$  g/d und  $18,0$  g/d und betrug durchschnittlich  $0,40$  g/d ( $S = \pm 6,39$  g/d,  $SE = \pm 0,84$  g/d,  $n = 58$ ). Sie war signifikant niedriger als die der in größeren Abständen für Beringungszwecke mehrfach gefangenen Küken (T-Test bei ungleichen Varianzen,  $T = 4,056$ ,  $df = 78,556$ ,  $p < 0,001$ ).

Um die Auswirkungen des Aufzuchthabitats auf die tägliche Masseänderung der Küken zu testen, wurden für die zu Beringungszwecken wiedergefangenen Küken und die im Rahmen der DLW Messungen gewonnenen Daten der täglichen Massenänderung getrennte Varianzanalysen der täglichen Massenänderung im Abhängigkeit vom Faktor Habitat durchgeführt. Abbildung 6 zeigt die tägliche Massenänderung der Küken in den vier untersuchten Habitattypen.

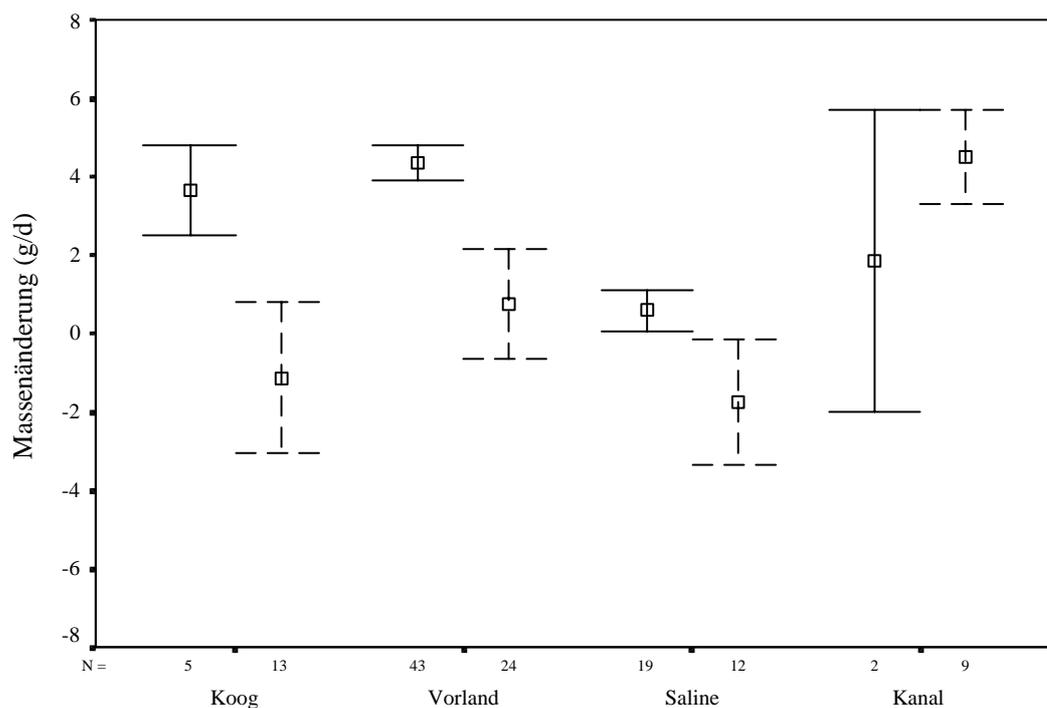


Abbildung 6: Vergleich der täglichen Massenänderung von Säbelschnäblerküken in verschiedenen Aufzuchthabitaten ( $M \pm SE$ , durchgehende Linien: Widerfänge, gestrichelte Linien: DLW-Messungen).

Für die im Rahmen der Beringung mehrfach gefangenen Küken ergab sich ein signifikanter Effekt des Aufzuchthabitats auf die tägliche Massenänderung (ANOVA,  $F_{2,39} = 9,172$ ,  $p = 0,001$ ,  $n = 42$ ). Ein Post-Hoc-Test mit Bonferroni-Anpassung zeigte, dass dieser Effekt auf einen signifikanten Unterschied der täglichen Massenänderung der Küken, die in den Habitaten Vorland (Norddeutschland) und Saline (Südspanien) aufwuchsen (Mittlere Distanz 3,497,  $p < 0,001$ ) zurückzuführen war. Die täglichen Massenänderungen in den übrigen Habitattypen unterschieden sich nicht signifikant voneinander.

Für die im Rahmen der DLW-Messungen gewonnenen Daten konnte kein signifikanter Effekt des Faktors Habitat auf die tägliche Masseänderung der untersuchten Küken nachgewiesen werden (ANOVA,  $F_{3,57} = 2,071$ ,  $p = 0,155$ ,  $n = 58$ ).

### **3.2.5 Einfluss der Nahrungsaufnahme auf die Wachstumsrate**

Die oben dargestellten Ergebnisse haben gezeigt, dass sich der Verlauf des Wachstums junger Säbelschnäbler in den einzelnen Habitattypen unterschied. Daher soll im Folgenden Abschnitt der Zusammenhang zwischen der Nahrungsaufnahme und dem Wachstum der Jungvögel in den verschiedenen Habitaten untersucht werden. Als indirektes Maß für die Nahrungsaufnahme wurde die mit Hilfe des DLW gemessene tägliche Wasseraufnahmerate herangezogen. Da die tägliche Wasseraufnahmerate zunächst von der Körpermasse der Jungvögel abhängig war, wurden anstelle der absoluten Werte die Residuen der linearen Regression der Wasseraufnahme in Abhängigkeit von der Körpermasse verwendet (siehe Kapitel 3.5.4). Zwischen der täglichen Massenänderung und der Körpermasse der Jungvögel bestand kein signifikanter Zusammenhang (Korrelation nach Pearson  $p > 0,145$  für alle Habitattypen). Abbildung 7 zeigt die Beziehung zwischen den Residuen der Wasseraufnahmerate und der Massenänderung im Versuchszeitraum.

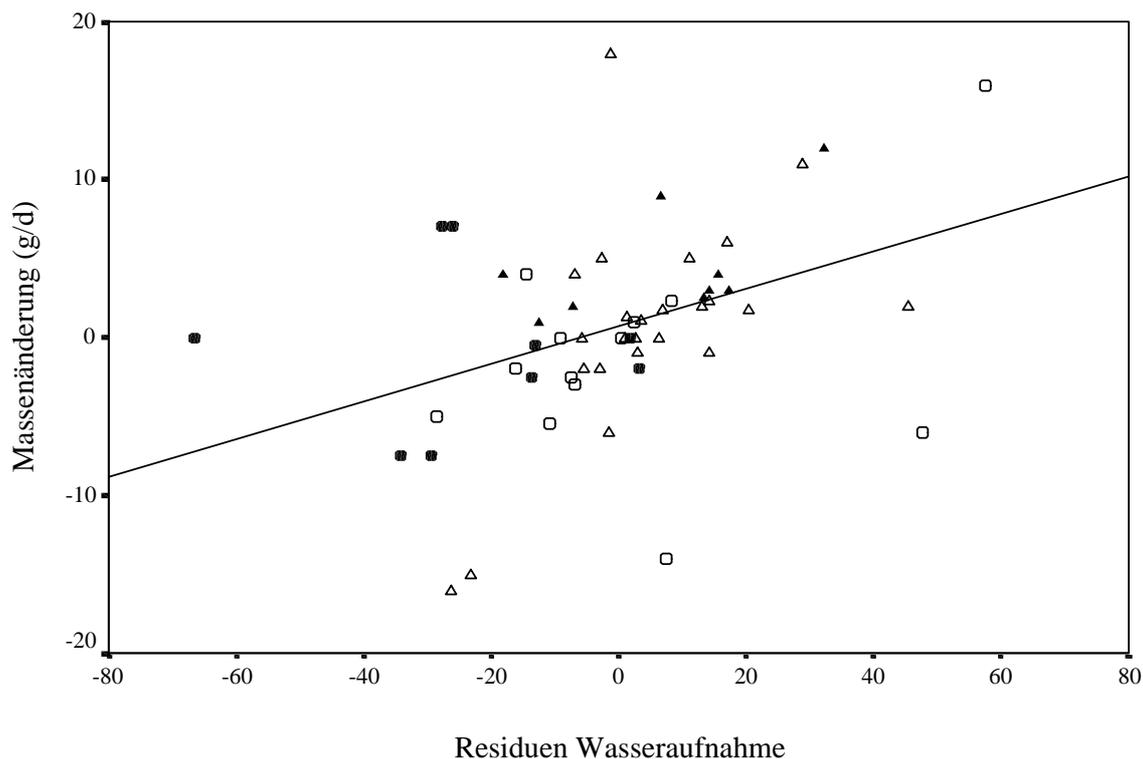


Abbildung 7: Zusammenhang zwischen den Residuen der täglichen Wasseraufnahmerate und der täglichen Massenänderung junger Säbelschnäbler im Rahmen der DLW Messungen. Die Regressionsgerade für den gesamten Datensatz ( $r^2 = 0,155$ ,  $p = 0,003$ ,  $n = 55$ ) ist eingezeichnet (Offene Kreise: Koog, offene Dreiecke: Vorland, gefüllte Kreise: Saline, gefüllte Dreiecke: Kanal).

Zwischen den beiden Größen bestand ein signifikanter Zusammenhang. Je größer die Wasseraufnahmerate der Jungvögel im Versuchszeitraum war, desto größer war ihre tägliche Masseänderung. Dieser Zusammenhang war unbeeinflusst vom Aufzuchthabitat. Eine Varianzanalyse (GLM) der täglichen Massenänderung mit den Residuen der Wasseraufnahmerate als Kovariate und dem Habitattyp als Faktor ergab keinen signifikanten Einfluss des Habitattyps (Tabelle 19)

Tabelle 19: Ergebnisse der Varianzanalyse (GLM) zum Einfluss der Wasseraufnahmerate und des Aufzuchthabitats auf die tägliche Masseänderung junger Säbelschnäbler.

	Quadratsumme vom Typ III	df	Mittel der Quadrate	F	Signifikanz
Res. Wasseraufnahme	308,806	1	308,806	9,286	0,004
Habitat	162,776	3	54,259	1,632	0,194

$R^2 = 0,231$  (korrigiertes  $R^2 = 0,169$ )

---

Die generelle Beziehung zwischen der pro Tag aufgenommenen Nahrungsmenge, gemessen an den Residuen der Wasseraufnahmerate, und der täglichen Massenänderung der Küken war demnach in allen untersuchten Habitattypen gleich. Die Jungvögel konnten unabhängig vom Habitattyp an Körpermasse zunehmen, wenn sie es schafften, eine Mindestmenge an wasserhaltiger Nahrung zu sich zu nehmen.

Aus dem oben gezeigten Zusammenhang zwischen der Wasseraufnahmerate und der täglichen Massenänderung ergibt sich die Frage, ob auch der Zeitaufwand für die Nahrungssuche einen Einfluss auf die tägliche Masseänderung der Jungvögel hatte. Dieser Zusammenhang konnte allerdings für den gesamten Datensatz nicht bestätigt werden ( $r^2 = 0,006$ ,  $p = 0,599$ ,  $n = 47$ , Abbildung 8). Bei der habitatspezifischen Betrachtung bestand nur für die Jungvögel, die im südspanischen Habitattyp Saline aufwuchsen, ein signifikant positiver Einfluss des Zeitaufwands für die Nahrungssuche auf die tägliche Masseänderung (Abbildung 8).

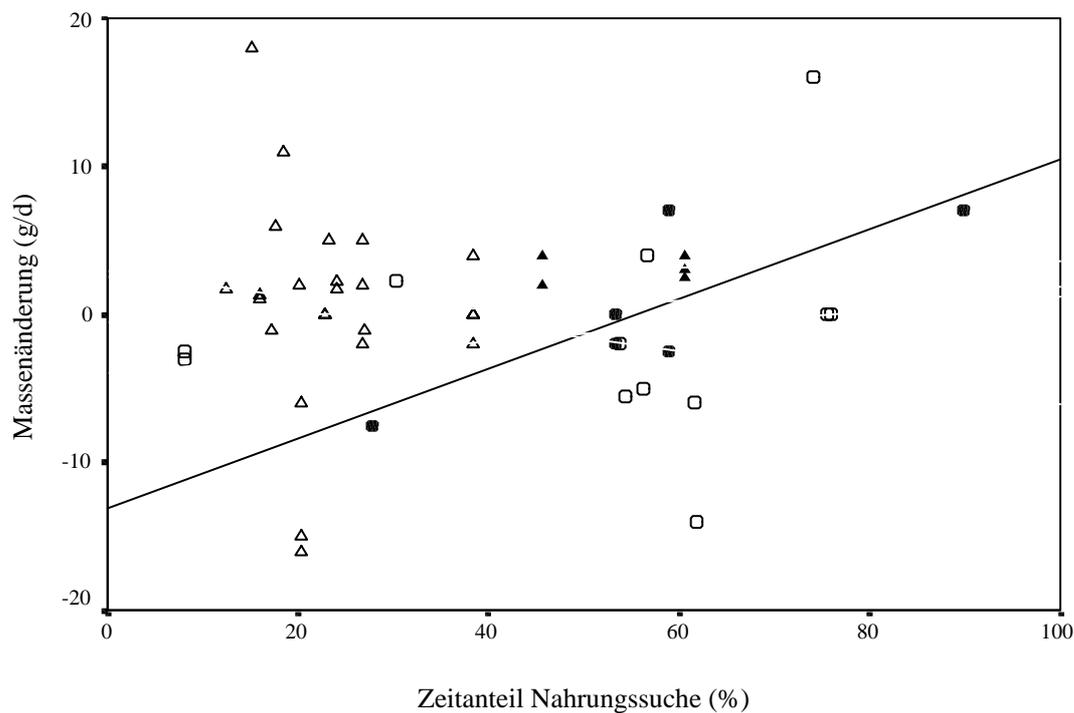


Abbildung 8: Zusammenhang zwischen dem Zeitaufwand für die Nahrungssuche (%) und der täglichen Massenänderung junger Säbelschnäbler in verschiedenen Aufzucht Habitaten. Die Regressionsgerade für die Daten des Habitattyps Saline ist eingezeichnet ( $r^2 = 0,671$ ,  $p = 0,046$   $n = 5$ ). Für die übrigen Habitattypen ist der Zusammenhang nicht signifikant (Offene Kreise: Koog, offene Dreiecke: Vorland, gefüllte Kreise: Saline, gefüllte Dreiecke: Kanal).

Dieses unerwartete Ergebnis ist vermutlich darauf zurückzuführen, dass die Jungvögel in den beiden norddeutschen Untersuchungsgebieten ihren Zeitaufwand für die Nahrungssuche nicht unbegrenzt steigern konnten, um in allen Situationen genug Nahrung für die Körpermassezunahme aufnehmen zu können. Ihr Zeitaufwand für die Nahrungssuche war soweit von Wetterfaktoren bestimmt, dass sie unter ungünstigen Witterungsbedingungen ihren Energiebedarf nicht durch eine Steigerung des Zeitaufwands für die Nahrungssuche decken konnten. Im Gegensatz dazu konnten die Jungvögel im südspanischen Habitattyp Kanal unter allen Bedingungen eine positive Massenänderung erreichen.

### 3.2.6 Tägliche Änderung der Schnabel- und Fußlänge

Bei vier bzw. drei Messungen der täglichen Änderung der Schnabel- bzw. Fußlänge (mm/d) wurde ein negatives Wachstum festgestellt. Da es sich hierbei offenbar um Mess- bzw. Protokollfehler handelte wurden diese Daten in der folgenden Auswertung nicht berücksichtigt. Der Schnabel der für Beringungszwecke wieder gefangenen Küken wuchs um durchschnittlich 1,2 mm/d (SE =  $\pm 0,16$  mm/d, n = 42) der der im Rahmen der DLW Experimente vermessenen Küken durchschnittlich 1,14 mm/d (Se =  $\pm 0,107$  mm/d, n = 55). Es bestand kein signifikanter Unterschied zwischen dem täglichen Schnabelwachstum der Küken in beiden Datensätzen (T-Test, T= 0,334 p= 0,739). In dem zusammengefassten Datensatz konnte kein signifikanter Effekt des Aufzuchthabitats auf das Schnabelwachstum der Küken festgestellt werden (ANOVA  $F_{3,93} = 0,919$ , p = 0,435).

Die tägliche Zunahme der Fußlänge der mehrfach gefangenen Küken betrug durchschnittlich 1,1 mm/d (SE =  $\pm 0,091$  mm/d, n = 39), die der während der DLW-Messungen gefangenen Küken durchschnittlich 1,0 mm/d (SE =  $\pm 0,126$  mm/d, n = 55). Die mittleren täglichen Zunahmen der Fußlänge in den beiden Datensätzen unterschieden sich nicht signifikant voneinander (T-Test bei ungleichen Varianzen T = 0,856 df = 90,638 p = 0,394). Für den gesamten Datensatz ergaben sich signifikante Unterschiede des täglichen Fußwachstums in Abhängigkeit vom Aufzuchthabitat (ANOVA,  $F_{3,93} = 7,746$ , p < 0,001, n = 94, Abbildung 9).

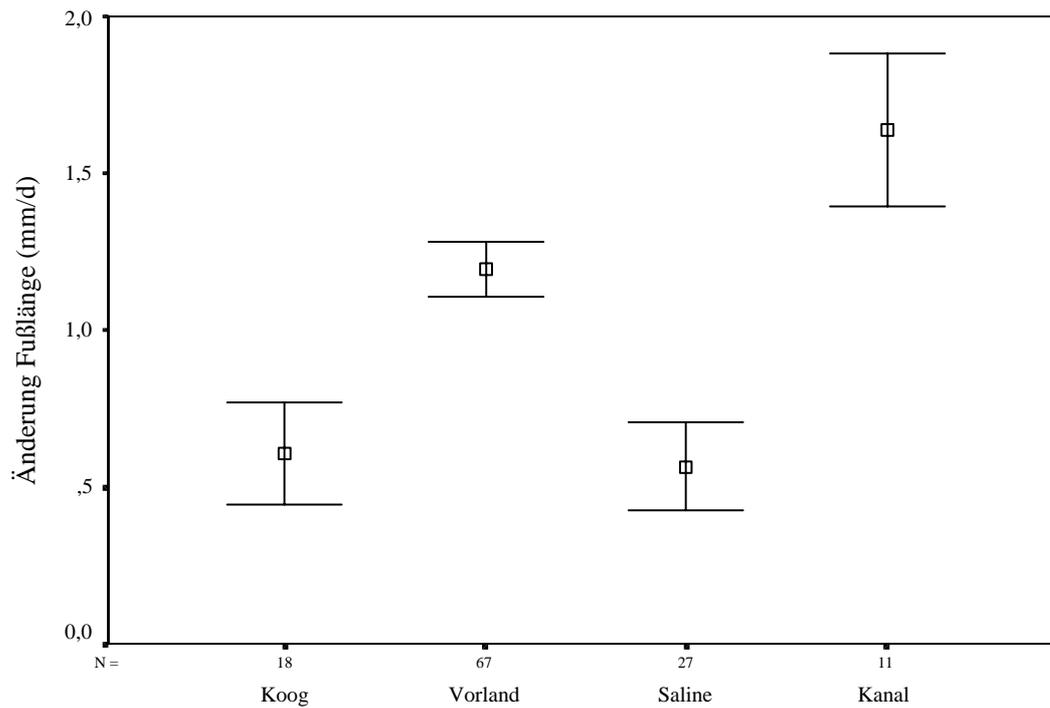


Abbildung 9: Vergleich des täglichen Fußwachstums von Säbelschnäblerküken ( $M \pm SE$ ) in unterschiedlichen Aufzuchthabitaten.

Dabei war nach einem Post-Hoc-Test mit Bonferroni-Anpassung die tägliche Zunahme der Fußlänge im Habitattyp Vorland signifikant größer als in den beiden Habitattypen Koog und Saline (Mittlere Distanz Koog = - 0,789,  $p = 0,001$ , Mittlere Distanz Saline = - 0,687,  $p = 0,008$ ). Ein signifikanter Unterschied bestand auch zwischen dem Fußwachstum in den Habitattypen Koog und Kanal (Mittlere Distanz = 0,919,  $p = 0,02$ ).

### 3.3 Entwicklung der Thermoregulation junger Säbelschnäbler

#### 3.3.1 Entwicklung der Homoiothermie

Abbildung 10 zeigt die Ergebnisse der Auskühlungsexperimente für Säbelschnäblerküken aus dem nordfriesischen Wattenmeer und der Bucht von Cadiz. Der Endothermiegrad (bei 15 °C und 30 Minuten) der Küken aus dem norddeutschen Brutgebiet lag zwischen 0,58 und 1,07, der der Küken aus dem spanischen Brutgebiet zwischen 0,7 und 1,08. In beiden Brutgebieten nahm der Endothermiegrad mit zunehmender Körpermasse der Küken zunächst schnell zu (Abbildung 10).

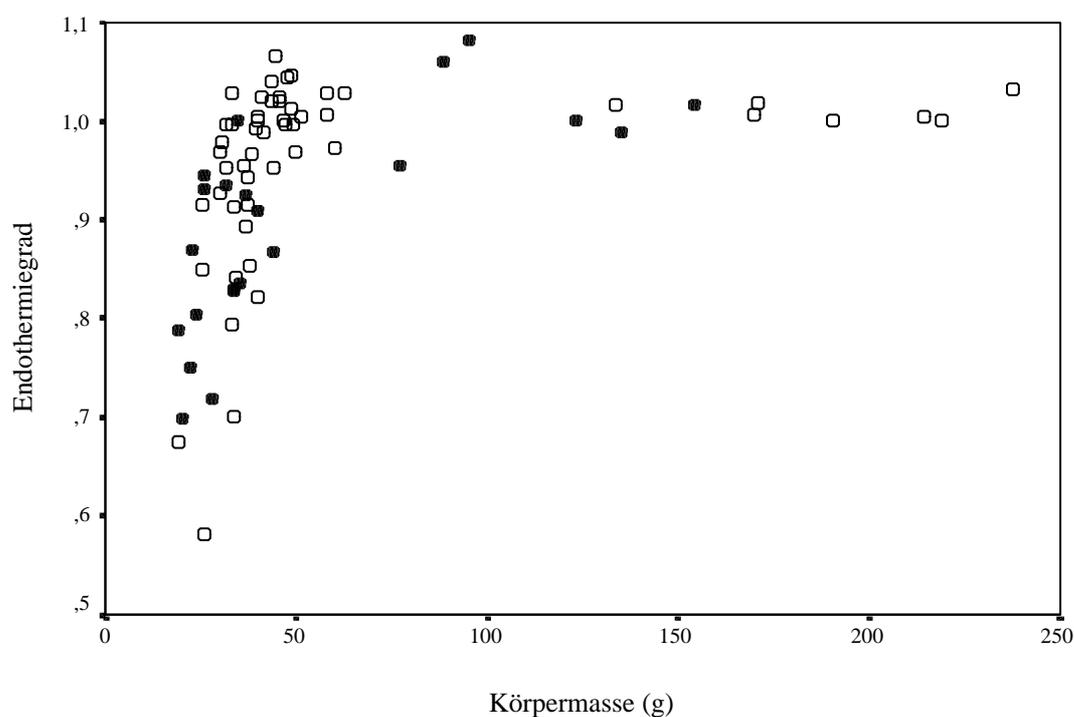


Abbildung 10: Entwicklung der Endothermie (30 min bei 15 °C) von Säbelschnäblerküken aus dem nordfriesischen Wattenmeer (offene Kreise, n = 52 Messungen an 23 von Hand aufgezogenen Küken) und aus der Bucht von Cadiz (gefüllte Kreise, n = 22 Messungen an frei lebenden Küken).

Das erste Küken aus dem norddeutschen Brutgebiet erreichte die vollständige Homoiothermie (Endothermiegrad 1) mit einer Körpermasse von 31,4 g, das erste Küken aus dem

südspanischen Brutgebiet mit einer Körpermasse von 34,5 g. Ab einer Körpermasse von etwa 50 g (entsprechend etwa einem Alter von etwa 10 Tagen) konnten die Küken unter den gewählten Versuchsbedingungen ihre Körpertemperatur durch endogene Wärmeproduktion selbständig aufrechterhalten (Abbildung 10).

Um zu untersuchen, welchen Einfluss das Brutgebiet auf die Entwicklung der Homoiothermie hatte, wurde eine Varianzanalyse (GLM) des Endothermiegrades der Küken mit dem Brutgebiet als Faktor und der Körpermasse als Kovariate durchgeführt (Tabelle 20). Auf Grund der deutlich zweiphasigen Entwicklung der thermoregulatorischen Fähigkeiten der Jungvögel wurden dazu getrennte Linearmodelle für Küken mit Körpermassen unter 50 g bzw. über 50 g aufgestellt.

Tabelle 20: Ergebnis der Linearmodelle (GLM) zur Entwicklung der Homoiothermie von Säbelschnäblerküken aus dem nordfriesischen Wattenmeer und der Bucht von Cadiz.

Körpermasse < 50 g	Quadratsumme vom Typ III	df	Mittel der Quadrate	F	Signifikanz
Masse	0,127	1	0,127	18,900	<0,001
Brutgebiet	0,0036	1	0,0036	0,535	0,468
Brutgebiet * Masse	0,0064	1	0,0064	0,952	0,334

$R^2 = 0,457$  (korrigiertes  $R^2 = 0,426$ )

Körpermasse >50 g	Quadratsumme vom Typ III	df	Mittel der Quadrate	F	Signifikanz
Masse	0,000099	1	0,000099	0,099	0,757
Brutgebiet	0,000281	1	0,000281	0,282	0,604
Brutgebiet * Masse	0,000175	1	0,000175	0,175	0,682

$R^2 = 0,027$  (korrigiertes  $R^2 = -0,181$ )

Bei den Küken unter 50g hatte lediglich die Körpermasse einen signifikanten Einfluss auf den Endothermiegrad. Bei den Jungvögeln über 50 g war der Endothermiegrad nicht mehr durch die Körpermasse beeinflusst. In beiden Fällen war kein signifikanter Einfluss des Brutgebietes bzw. der Interaktion des Brutgebietes mit der Körpermasse nachweisbar, so dass davon auszugehen ist, dass die Entwicklung des Endothermiegrades nicht durch die geographische Lage des Brutgebietes der untersuchten Säbelschnäblerküken beeinflusst wurde.

### 3.3.2 Entwicklung der Körpertemperatur frei lebender Jungvögel

Während die oben dargestellten Ergebnisse Auskunft darüber geben, ab wann Säbelschnäblerküken unter kontrollierten Bedingungen in der Lage sind, ihre

Körpertemperatur aufrechtzuerhalten, soll nun in einem zweiten Schritt geklärt werden, wie die Entwicklung der Thermoregulation unter natürlichen Bedingungen erfolgt. Dazu wurden Daten zur Körpertemperatur frei lebender Säbelschnäblerküken herangezogen, die in der Brutsaison 1997 und 1998 in den norddeutschen Untersuchungsgebieten gesammelt wurden. Diese Messungen erfolgten bei den jüngeren Küken unter 50 g Körpermasse jeweils in dem Augenblick, in dem die Küken nach einer Periode der selbständigen Aktivität (Nahrungssuche) wieder von einem Altvogel gehudert wurden und entsprechen daher der Temperatur, die von den Küken ohne körperliches Unbehagen freiwillig toleriert wird. Bei älteren Küken mit Körpermassen über 50 g wurden zum Vergleich Messwerte herangezogen, die im Rahmen der allgemeinen Beringungstätigkeit kurz nach dem Fang unabhängig vom Verhalten der Küken gewonnen wurden.

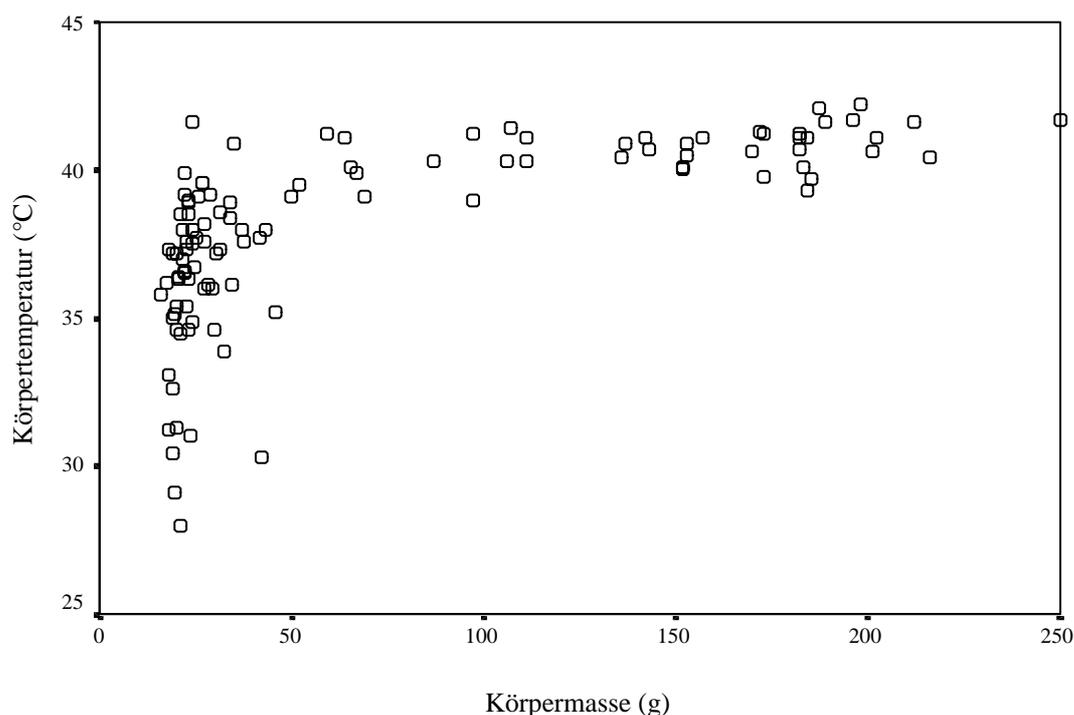


Abbildung 11: Entwicklung der Körpertemperatur frei lebender Säbelschnäblerküken in Norddeutschland.

In Abbildung 11 ist zunächst mit zunehmender Körpermasse ein deutlicher Anstieg der Körpertemperaturen frei lebender Säbelschnäblerküken zu erkennen, der in einen asymptotischen Verlauf überging. Die Körpertemperatur der Küken unter 50 g Körpermasse

---

lag zwischen 28,0 und 41,6 °C und betrug im Mittelwert 36,3°C (SE = ± 0,35, SD = ± 2,8, n = 65). Die Körpertemperatur der Küken über 50 g Körpermasse zeigte eine deutlich geringe Spannweite, sie lag zwischen 39,0 und 42,2 °C und betrug im Mittelwert 40,7 ° C (SE = ± 0,12, SD = ± 0,8, n = 42).

## **3.4 Zeitbudget junger Säbelschnäbler**

### **3.4.1 Entwicklung des Zeitbudgets**

Die Ontogenese des Zeitbudgets von Säbelschnäblerküken in den norddeutschen und südspanischen Untersuchungsgebieten ist in Abbildung 12 und 13 zusammenfassend dargestellt. In beiden Brutgebieten nahmen die Verhaltensweisen Nahrungssuche, Hudern und Ruhen zusammen durchschnittlich etwa 90 % des Gesamtzeitbudgets der Küken in Anspruch. Die übrigen Verhaltensweisen der Lokomotion (Laufen, Schwimmen), der Gefiederpflege und des Versteckens vor potenziellen Prädatoren beanspruchten durchschnittlich etwa 10 % der Zeit und werden in der weiteren Auswertung als sonstiges Verhalten zusammengefasst.

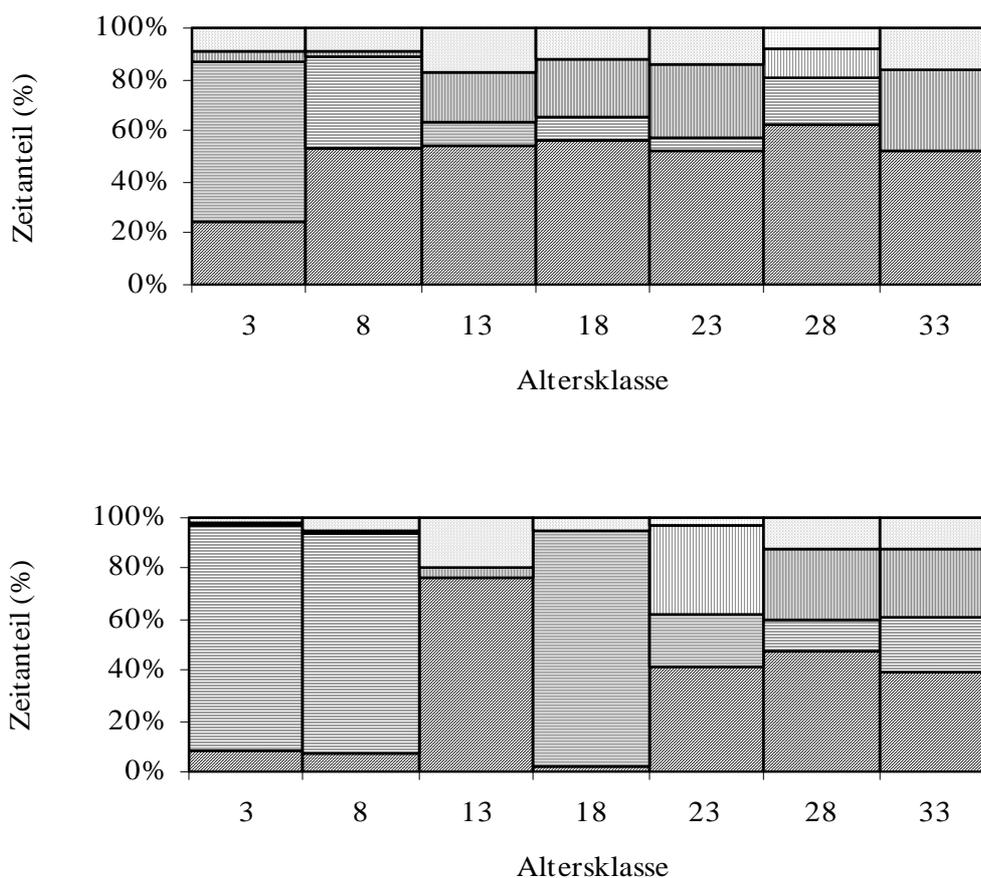


Abbildung 12: Ontogenese des Zeitbudgets junger Säbelschnäbler in Norddeutschland. Dargestellt sind die mittleren Zeitanteile für die Verhaltensweisen Nahrungssuche (diagonal schraffiert), Hudern (horizontal schraffiert), Ruhen (vertikal schraffiert) und Sonstige (hell punktiert) während des Tages (oben, n = 225) und während der Nacht (unten, n = 31).

Die Entwicklung des Zeitbudgets norddeutscher Säbelschnäblerküken war insbesondere in der jüngsten Altersklasse der ein bis fünf Tage alten Küken durch einen hohen Anteil täglicher Huderperioden gekennzeichnet, die durchschnittlich etwa 62 % des Tages in Anspruch nahmen. Der Anteil täglicher Huderperioden nahm mit zunehmenden Alter der Küken ab, aber auch ältere, bis zu 30 Tage alte Jungvögel wurden noch durchschnittlich zwischen 5 % und 18 % des Tages von einem Elternvogel gewärmt. Entsprechend der hohen Zeitanteile des Huderns konnten sehr junge, bis fünf Tage alte Küken durchschnittlich nur etwa 25 % des Tages mit der Nahrungssuche verbringen. Ältere Küken verbrachten bis zum Flüggewerden durchschnittlich etwa 50% bis 60 % des Tages mit der Nahrungssuche. Bei den 6 bis 10-tägigen Küken nahm das Hudern werden mit etwa 35 % Tages noch den größten Teil des übrigen Tages ein, so dass Küken in dieser Altersklasse noch nicht über eine Zeitreserve in

Form von Ruhezeiten verfügten, die bei den älteren Küken zwischen 10 % und 30 %, durchschnittlich etwa 20 % des täglichen Zeitbudgets ausmachten (Abbildung 12 oben).

In der Nacht wurden die norddeutschen Säbelschnäblerküken bis zu einem Alter von etwa 20 Tagen mit einem Zeitanteil von durchschnittlich etwa 90 % nahezu durchgehend gehudert (der hohe Anteil für Nahrungssuche bei den 11 bis 15 Tage alten Küken beruht auf nur eine Beobachtungsperiode in dieser Altersklasse). Ältere Küken verbrachten bis zum Flüggewerden etwa 40 % der Nacht mit der Nahrungssuche, wurden aber auch noch etwa 12 % bzw. 20 % der Nacht von den Altvögeln gewärmt (Abbildung 12 unten).

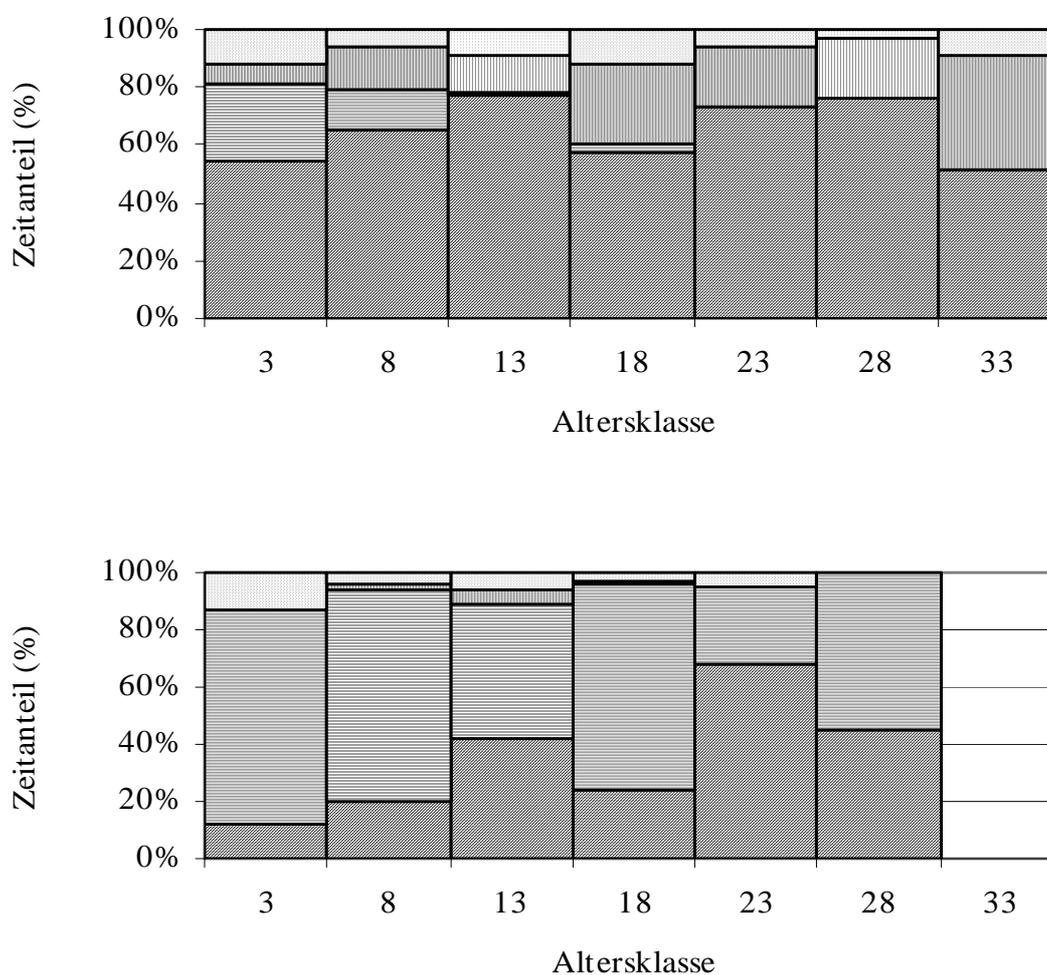


Abbildung 13: Ontogenese des Zeitbudgets junger Säbelschnäbler in Südspanien. Dargestellt sind die mittleren Zeitanteile für die Verhaltensweisen Nahrungssuche (diagonal schraffiert), Hudern (horizontal schraffiert), Ruhen (vertikal schraffiert) und Sonstige (hell punktiert) während des Tages (oben, n = 172) und während der Nacht (unten, n = 24).

Im Gegensatz zu den Küken in Norddeutschland nahm das Hudern bei den Küken im südspanischen Brutgebiet einen wesentlich geringeren Anteil des Tages in Anspruch. Der durchschnittliche Zeitanteil Hudern sank von etwa 26 % bei den ein- bis fünftägigen Küken auf etwa 13 % bei den sechs- bis zehntägigen Küken. Ältere Jungvögel wurden tagsüber praktisch nicht mehr gehudert. Wie zu erwarten, ließ der geringere Zeitaufwand für das Hudern bereits den sehr jungen Küken mit etwa 55 % einen größeren Anteil des Tages für die Nahrungssuche. Bei den älteren Jungvögeln schwankte der durchschnittliche Zeitaufwand für die Nahrungssuche zwischen 57 und 77 % des Tages und sank erst bei den fast flüggen Küken der Altersklasse 31 bis 35 Tage auf etwa 50 % ab. Bereits in der jüngsten Altersklasse konnten die Küken etwa 6 % ihrer Zeit ruhend verbringen, bei den älteren Küken steigerte sich der Zeitanteil für das Ruhen auf bis zu 27 % des Tages und erreichte ein Maximum von etwa 40 % bei den fast flüggen 31- bis 35-tägigen Küken (Abbildung 13 oben).

Das nächtliche Zeitbudget der Säbelschnäblerküken in Südspanien zeigte im Verlauf der Jugendentwicklung einen von etwa 75 % bei den Küken der jüngsten Altersklasse auf Anteile von 26% bis 55 % bei den älteren Jungvögeln abnehmenden Zeitaufwand für das Hudern. Dementsprechend verbrachten bereits ein bis fünf Tage alte Küken durchschnittlich etwa 12 % der Nacht mit der Nahrungssuche. Der Zeitaufwand für die nächtliche Nahrungssuche erreichte bei den älteren Altersklassen Anteile von durchschnittlich 20 bis 68 % (Abbildung 13 unten).

### **3.4.2 Einfluss von Brutgebiet und Aufzuchthabitat auf das Zeitbudget**

Die durchschnittlichen Zeitanteile für die Nahrungssuche bzw. das Hudern in den beiden Brutgebieten sind in den folgenden Abbildungen 14 noch einmal vergleichend dargestellt.

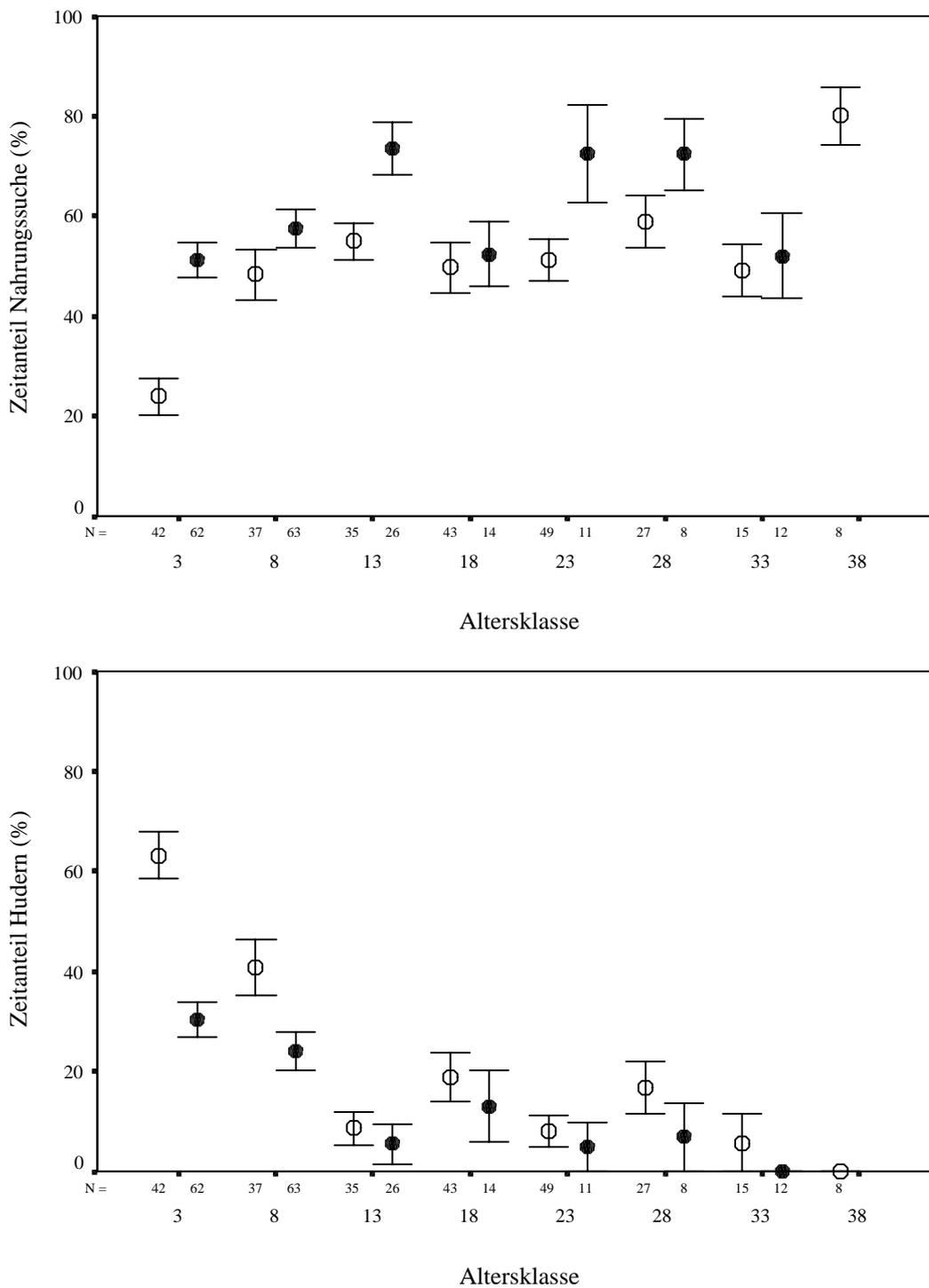


Abbildung 14: Vergleich des Zeitaufwands junger Säbelschnäbler ( $M \pm SE$ ) für die Nahrungssuche (oben) und das Hudern (unten) an der norddeutschen Wattenmeerküste (offene Kreise) und in der Bucht von Cadiz (gefüllte Kreise).

---

Die Jungvögel in dem südspanischen Brutgebiet konnten auf Grund des geringeren Zeitbedarfs für das Hudern durchschnittlich einen größeren Anteil des Tages mit der Nahrungssuche verbringen. Dieser Unterschied war insbesondere bei den ein bis fünf Tage alten Jungvögeln ausgeprägt. Bei den älteren Jungvögeln trat in beiden Brutgebieten der Anteil des Huderns am Zeitbudget zunehmend zurück. Dennoch war auch bei ihnen in dem südspanischen Brutgebiet ein deutlich höherer Zeitanteil für die Nahrungssuche erkennbar. Bemerkenswert ist, dass in beiden Brutgebieten etwa ab dem zehnten Lebenstag eine deutliche Abnahme des Zeitaufwands für das Hudern festzustellen war.

Der Einfluss der geographischen Lage der Brutgebiete und der unterschiedlichen Habitattypen auf das Zeitbudget konnte durch Varianzanalysen (GLM) der  $\arcsin\sqrt{p}$  transformierten Zeitanteile für das Hudern und für die Nahrungssuche untersucht werden. Als unabhängige Variablen gingen das Alter (Pentadenklassen) sowie alternativ das Brutgebiet oder das Aufzuchthabitat in die Analyse ein. Auf diese Weise konnten sowohl die Auswirkungen klimatischer Unterschiede in den beiden Brutgebieten als auch die Effekte kleinräumiger Unterschiede der Habitatqualität auf das Zeitbudget untersucht werden. Die Ergebnisse der Varianzanalysen sind in der folgenden Tabelle 21 zusammengefasst.

Tabelle 21: Ergebnisse der Linearmodelle (GLM) des Einflusses von Alter, Brutgebiet und Habitattyp auf das Zeitbudget junger Säbelschnäbler ( $\arcsin\sqrt{p}$  Zeitanteil Nahrungssuche bzw.  $\arcsin\sqrt{p}$  Zeitanteil Hudern,  $n = 452$ ).

Abhängige Variable: Nahrungssuche	Quadratsumme vom Typ III	df	Mittel der Quadrate	F	Signifikanz
Alter	7,542	7	1,077	8,484	<0,001
Brutgebiet	2,164	1	2,164	17,041	<0,001
Alter * Brutgebiet	1,377	6	0,229	1,807	0,096

$R^2 = 0,159$  (korrigiertes  $R^2 = 0,132$ )

Abhängige Variable: Hudern	Quadratsumme vom Typ III	df	Mittel der Quadrate	F	Signifikanz
Alter	25,872	7	3,696	25,128	<0,001
Brutgebiet	1,916	1	1,916	13,029	<0,001
Alter * Brutgebiet	2,150	6	0,358	2,436	0,025

$R^2 = 0,318$  (korrigiertes  $R^2 = 0,297$ )

Abhängige Variable: Nahrungssuche	Quadratsumme vom Typ III	df	Mittel der Quadrate	F	Signifikanz
Alter	6,314	7	0,902	7,290	<0,001
Habitat	2,357	3	0,786	6,349	<0,001
Alter * Habitat	3,692	18	0,205	1,658	0,044

$R^2 = 0,207$  (korrigiertes  $R^2 = 0,155$ )

Abhängige Variable: Hudern	Quadratsumme vom Typ III	df	Mittel der Quadrate	F	Signifikanz
Alter	20,800	7	2,971	22,907	<0,001
Habitat	3,257	3	1,086	8,370	<0,001
Alter * Habitat	7,834	18	,435	3,355	<0,001

$R^2 = 0,632$  (korrigiertes  $R^2 = 0,607$ )

In allen Fällen hatten sowohl das Alter als auch die alternativ eingesetzten Faktoren Brutgebiet bzw. Habitat einen signifikanten Effekt auf die Zeitanteile Nahrungssuche bzw. Hudern. Mit Ausnahme des Modells für den Einfluss des Brutgebietes auf den Zeitanteil Nahrungssuche ergab sich in allen Linearmodellen ein signifikanter Effekt der Interaktion zwischen dem Brutgebiet bzw. Habitat und dem Alter. Das bedeutet, dass junge Säbelschnäbler abhängig vom Alter unterschiedlich auf die besonderen Gegebenheiten unterschiedlicher Brutgebiete bzw. Habitate reagierten.

Aus diesem Grund sind in der folgenden Abbildung 15 noch einmal die habitatspezifischen Zeitanteile für die Verhaltensweisen Nahrungssuche und Hudern dargestellt.

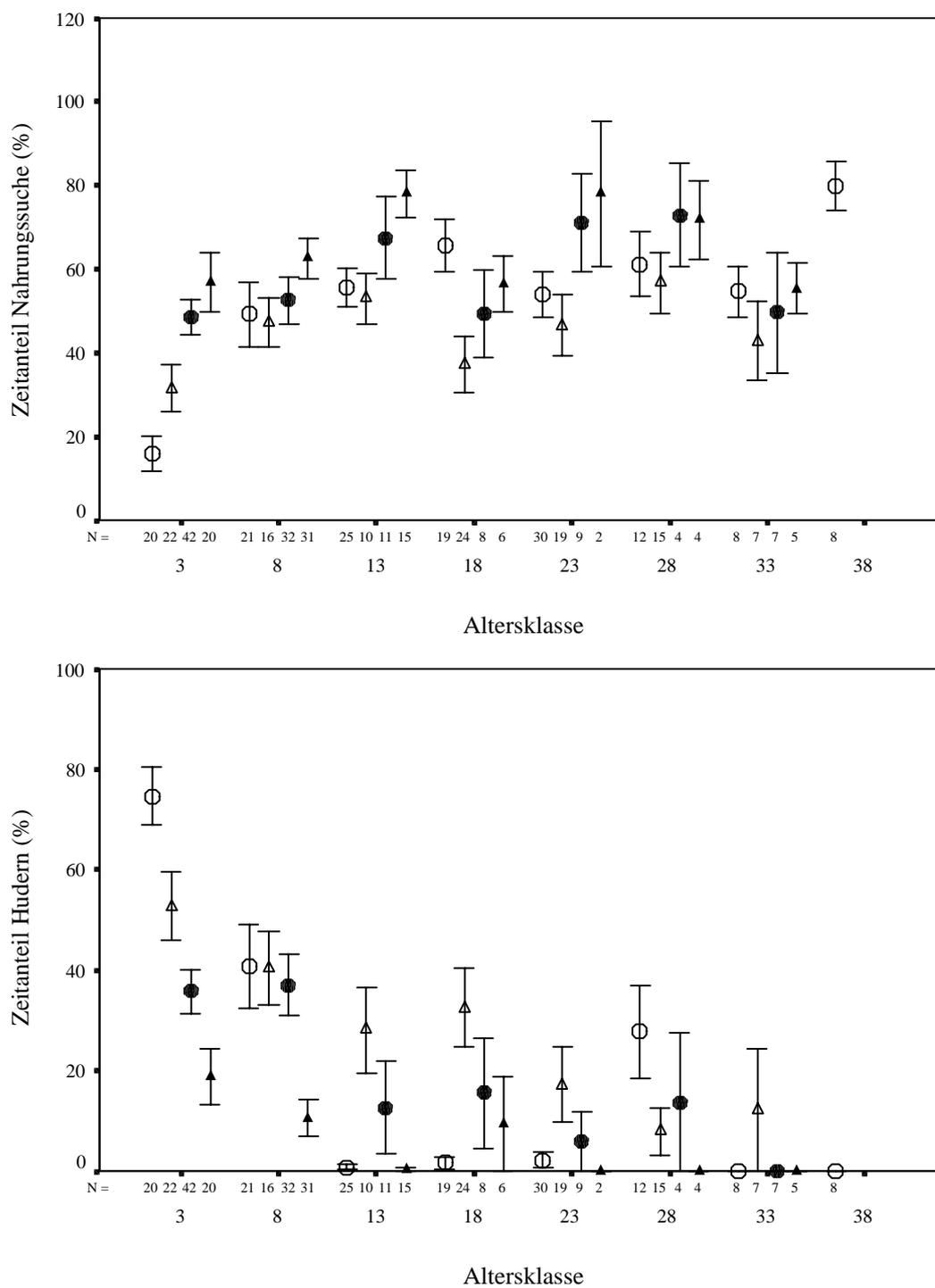


Abbildung 15: Vergleich des Zeitaufwands junger Säbelschnäbler ( $M \pm SE$ ) für die Nahrungssuche (oben) und das Hudern (unten) in verschiedenen Habitattypen Norddeutschlands (Offene Kreise: Koog, offene Dreiecke: Vorland) und Südspaniens (gefüllte Kreise: Saline, gefüllte Dreiecke: Kanal).

Während bei der Nahrungssuche im wesentlichen die oben dargestellten Unterschiede zwischen den Brutgebieten erkennbar waren, bestanden beim Huderverhalten zusätzlich habitatspezifische Unterschiede. In den beiden norddeutschen Habitaten Koog und Vorland wurden die Jungvögel der höheren Altersklassen im Vorland länger gehudert als im Koog. In Südspanien wurden die Jungvögel in der Saline durchschnittlich länger gehudert als ihre Altersgenossen im Kanal.

### **3.4.3 Vergleich der Zeitbudgets unter Berücksichtigung der Tageslänge**

Nach den obigen Ergebnissen unterschieden sich die Zeitanteile für die Nahrungssuche bzw. das Hudern in den beiden Brutgebieten. Allerdings berücksichtigten diese prozentualen Daten nicht die unterschiedlichen Tageslängen der nördlichen und südlichen Brutgebiete. Die durchschnittliche Tageslänge (Sonnenaufgang – untergang) während der Aufzuchtperiode in dem norddeutschen Brutgebiet betrug 1024 Minuten ( $S = \pm 4,3$  Min,  $n = 6$  Jahre). In dem südspanischen Brutgebiet betrug sie 858 und 867 Minuten ( $M = 862$  Min,  $n = 2$  Jahre). Diese Werte wurden zur Korrektur der prozentualen Zeitanteile für die Nahrungssuche in den beiden Brutgebieten herangezogen. Auf Grund des geringen Stichprobenumfangs für die Nacht wurde die Berechnung des absoluten Zeitbudgets nur für den Tag durchgeführt. Die errechneten Durchschnittswerte des absoluten Zeitaufwands für die Nahrungssuche bzw. Hudern sind in der folgenden Abbildung 16 dargestellt.

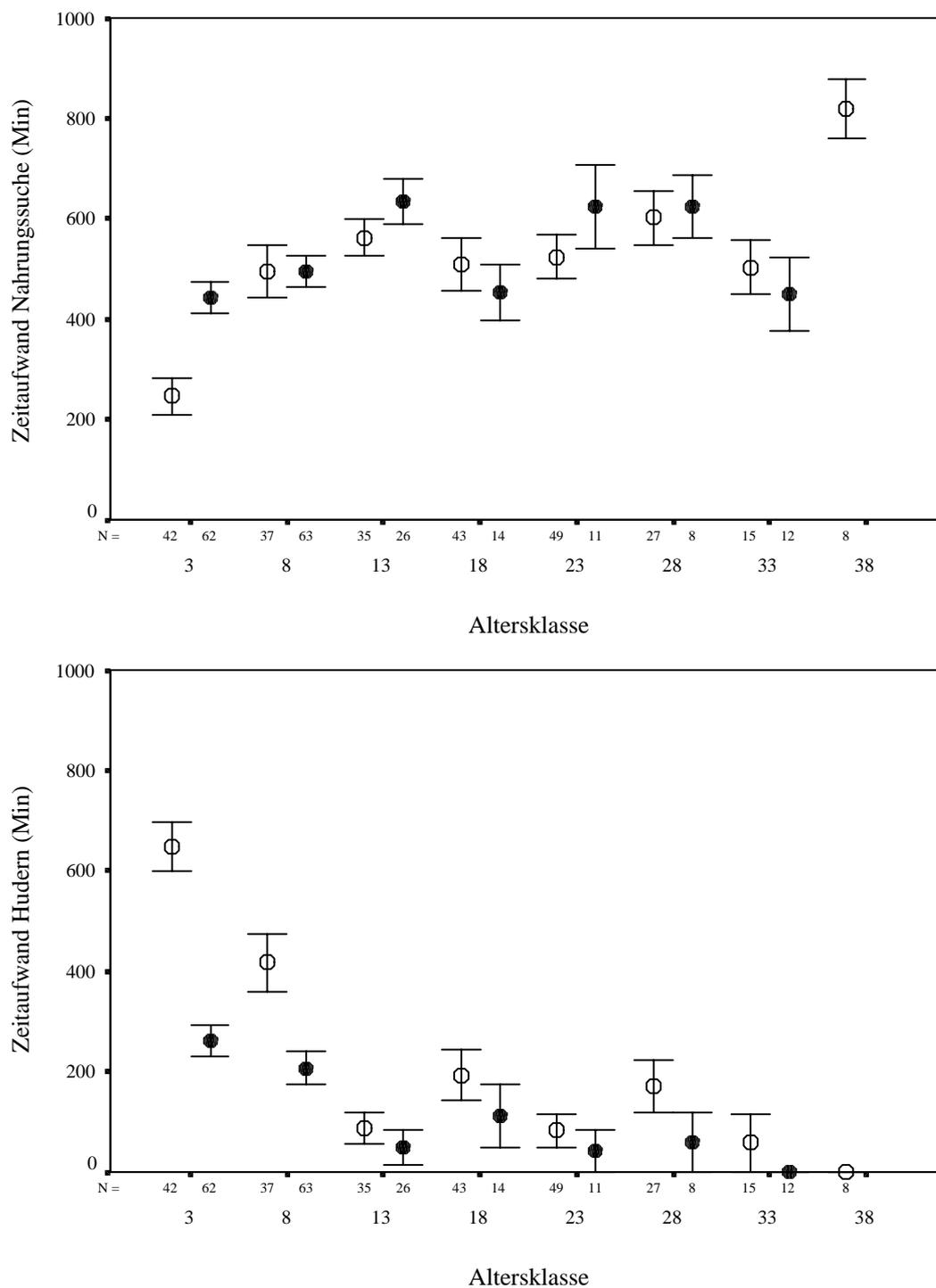


Abbildung 16: Vergleich des Zeitaufwands junger Säbelschnäbler ( $M \pm SE$ ) für die Nahrungssuche (oben) und das Hudern (unten) an der norddeutschen Wattenmeerküste (offene Kreise) und in der Bucht von Cadiz (gefüllte Kreise). Dargestellt sind die absoluten Werte unter Berücksichtigung der jeweiligen Tageslänge.

In dem norddeutschen Brutgebiet mussten die ein- bis fünf und sechs- bis zehntägigen Jungvögel durchschnittlich etwa 634 bzw. 358 Minuten (10,5 bzw. 6 h) pro Tag gehudert werden, in Südspanien dagegen nur etwa 228 bzw. 116 Minuten (3,75 bzw. 2 h). Die älteren Jungvögel in Norddeutschland wurden, im Gegensatz zu den Jungvögeln in Südspanien, die praktisch nicht mehr gehudert wurden, durchschnittlich noch zwischen 50 Minuten und maximal 187 Minuten (3 h) pro Tag gehudert.

Die Zeit, die für die Nahrungssuche genutzt wurde, nahm in dem norddeutschen Brutgebiet von 253 Minuten (4,2 h) pro Tag der ein- bis fünftägigen Küken auf gleich bleibend durchschnittlich etwa 589 Minuten (etwa 10 h) Stunden pro Tag der älteren Jungvögel zu. In dem südspanischen Brutgebiet betrug der Zeitaufwand für die Nahrungssuche dagegen schon bei den jüngsten Küken 471 Minuten (7,8 h) pro Tag und lag bei den älteren Jungvögeln relativ konstant bei durchschnittlich 576 Minuten (9,6 h).

Der bei den ein- bis fünftägigen Jungvögeln bestehende deutliche Unterschied der für die Nahrungssuche genutzten Zeit in den beiden Brutgebieten konnte demnach von älteren Jungvögeln in dem norddeutschen Brutgebiet durch die längere Helligkeitsperiode soweit kompensiert werden, dass sich ihr Zeitaufwand für die Nahrungssuche nicht mehr wesentlich von ihren Artgenossen in Südspanien unterschied.

#### **3.4.4 Tageszeitliche Aktivitätsmuster**

Um bei der Betrachtung des Einflusses verschiedener Umweltfaktoren auf das Zeitbudget den Effekt des Alters der Küken zu kontrollieren, wurden die weniger als zehn Tage alten Küken und ältere Jungvögel jeweils getrennt betrachtet. Die Altersgrenze von zehn Tagen wurde gewählt, da Laboruntersuchungen gezeigt haben, dass junge Säbelschnäbler ab diesem Alter, das etwa einer Körpermasse von 50 g entspricht, in der Lage sind, ihre Körpertemperatur selbständig zu regulieren (Kammann 1997, siehe auch Kapitel 3.3.1). Dieser Wendepunkt der Entwicklung der Homoiothermie wurde auch in den oben dargestellten Daten zur Ontogenese des Zeitbudgets frei lebender Jungvögel deutlich, deren Zeitaufwand für das Hudern in beiden Brutgebieten ab dem zehnten Lebenstag merklich abnahm.

Jüngere Säbelschnäblerküken im Alter zwischen einem und zehn Tagen zeigten in beiden Brutgebieten ein ausgeprägtes tageszeitliches Aktivitätsmuster (Abbildung 17).

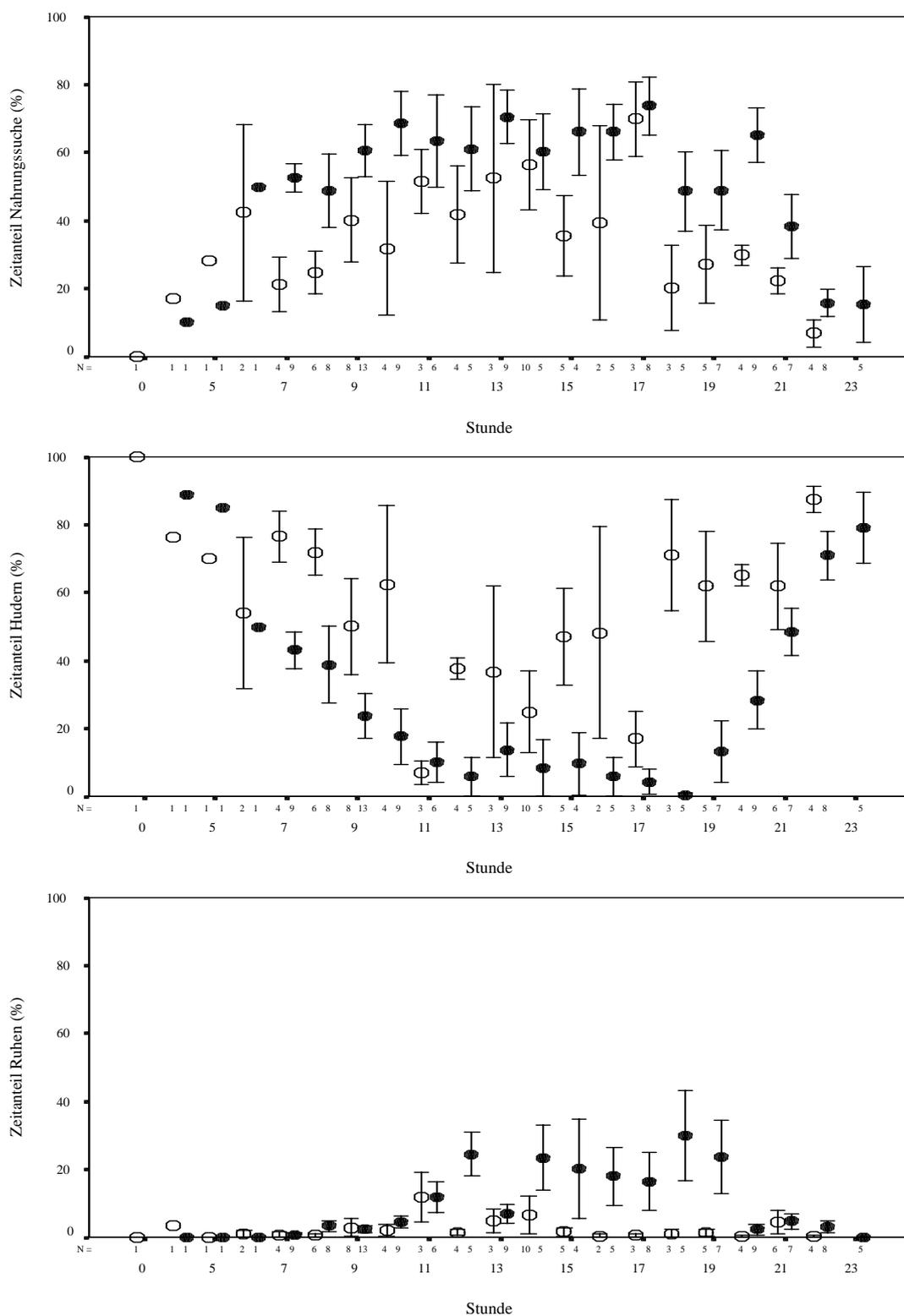


Abbildung 17: Aktivitätsmuster ein- bis zehntägiger Säbelschnäblerküken in nordfriesischen Wattenmeer (offene Kreise, n = 79) und der Bucht von Cadiz (gefüllte Kreise, n = 125). Dargestellt sind die Mittelwerte ( $\pm$  SE) der Zeitanteile Nahrungssuche (oben), Hudern (mitte) und Ruhen (unten) im Tagesverlauf.

Sowohl in der Bucht von Cadiz als auch im nordfriesischen Wattenmeer war ein Maximum der Nahrungssuchaktivität in der Mittagszeit zu erkennen, wobei bei den Daten aus dem norddeutschen Brutgebiet ein deutlich steilerer Anstieg der Nahrungssuchaktivität am Morgen bzw. Abfall am Abend festzustellen war. Im Gegensatz dazu war der tageszeitliche Verlauf der Nahrungssuchaktivität in dem spanischen Brutgebiet ausgeglichener.

Die Zeitanteile für das Hudern zeigten erwartungsgemäß einen zur Nahrungssuche spiegelbildlichen tageszeitlichen Verlauf. In beiden Brutgebieten waren die Zeitanteile, während der die Küken gehudert wurden, in den frühen Morgenstunden und am Abend am größten und erreichten ihr Minimum um die Mittagszeit. Das Ruheverhalten, das nur in Südspanien einen wesentlichen Anteil des Tages einnahm, zeigte ein Maximum in den Nachmittagsstunden.

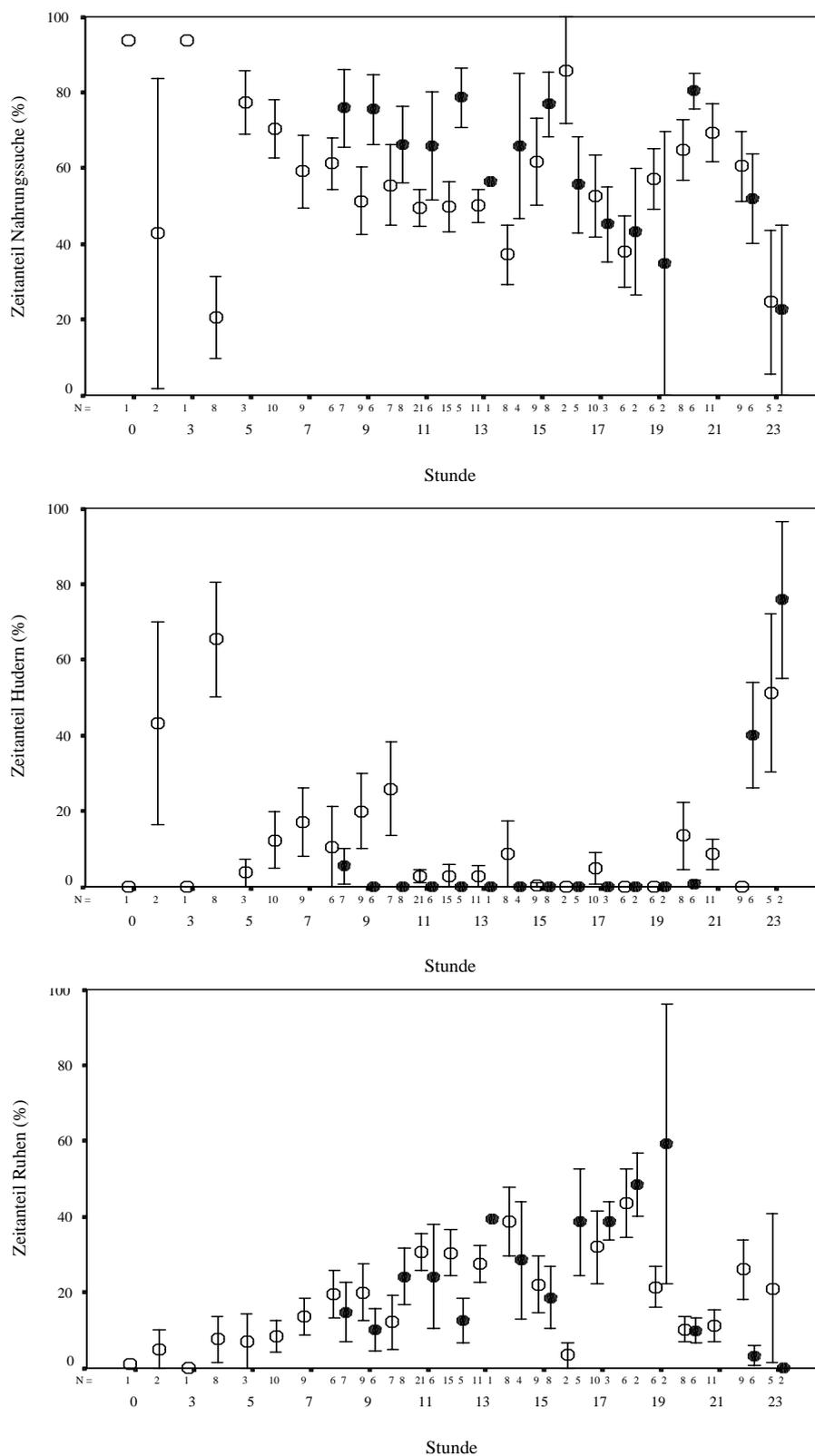


Abbildung 18: Aktivitätsmuster 11 bis 30-tägiger Säbelschnäbler in nordfriesischen Wattenmeer (offene Kreise,  $n = 177$ ) und der Bucht von Cadiz (gefüllte Kreise,  $n = 71$ ). Dargestellt sind die Mittelwerte ( $\pm$  SE) der Zeitanteile Nahrungssuche (oben), Hudern (mitte) und Ruhen (unten) im Tagesverlauf.

---

Bei den 11 bis 30-tägigen Jungvögeln war abgesehen von den nächtlichen Huderperioden kein deutlicher Einfluss der Tageszeit auf das Aktivitätsmuster mehr zu erkennen. Lediglich beim Ruhen bestand in beiden Brutgebieten ein Maximum in den Nachmittagstunden.

### **3.4.5 Einfluss von Witterungsfaktoren auf das Zeitbudget**

Der Einfluss von Witterungsfaktoren auf das Zeitbudget der Jungvögel wurde wiederum für die unter zehn Tage alten Küken und die älteren Jungvögel getrennt untersucht. Dazu wurden Varianzanalysen (GLM) der  $\arcsin\sqrt{p}$  transformierten Zeitanteile Hudern und Nahrungssuche in Abhängigkeit von der Temperatur, Sonnenscheindauer, Windgeschwindigkeit oder dem Auftreten von Regen während der Beobachtungsperiode aufgestellt. Als weitere Variable ging jeweils das Aufzuchthabitat in das Modell ein. In allen Fällen wurden die Interaktionsterme auf Signifikanz geprüft und nicht signifikante Interaktionen aus dem Modell entfernt. Auf Grund des zu geringen Stichprobenumfanges für die Nacht wurde diese Analyse nur für die am Tag gewonnenen Beobachtungsserien durchgeführt. Tabelle 22 zeigt die Ergebnisse dieses Verfahrens.

Tabelle 22: Ergebnisse der Varianzanalysen (GLM) des Einflusses von Witterungsfaktoren und Habitattyp auf das Zeitbudget junger Säbelschnäbler im Alter von 1 bis 10 Tagen ( $\arcsin\sqrt{p}$  Zeitanteil Nahrungssuche bzw.  $\arcsin\sqrt{p}$  Zeitanteil Hudern).

Abhängige Variable: Hudern	Quadratsumme vom Typ III	df	Mittel der Quadrate	F	Signifikanz
Habitat	2,711	3	,904	6,689	<0,001
Temperatur	2,827	1	2,827	20,928	<0,001
Habitat*Temperatur	2,304	3	0,768	5,685	0,001

$R^2 = 0,353$  (korrigiertes  $R^2 = 0,327$ )

Abhängige Variable: Hudern	Quadratsumme vom Typ III	df	Mittel der Quadrate	F	Signifikanz
Habitat	6,204	3	2,068	16,862	<0,001
Sonne	3,189	1	3,189	26,002	<0,001
Habitat * Sonne	2,247	3	0,749	6,107	0,001

$R^2 = 0,413$  (korrigiertes  $R^2 = 0,389$ )

Abhängige Variable: Hudern	Quadratsumme vom Typ III	df	Mittel der Quadrate	F	Signifikanz
Habitat	6,706	3	2,235	15,693	<0,001
Regen	1,929	1	1,929	13,540	<0,001

$R^2 = 0,307$  (korrigiertes  $R^2 = 0,291$ )

Abhängige Variable: Nahrungssuche	Quadratsumme vom Typ III	df	Mittel der Quadrate	F	Signifikanz
Habitat	2,354	3	0,785	7,272	<0,001
Temperatur	0,962	1	0,962	8,916	0,003
Habitat * Temperatur	2,167	3	0,722	6,692	<0,001

$R^2 = 0,254$  (korrigiertes  $R^2 = 0,224$ )

Abhängige Variable: Nahrungssuche	Quadratsumme vom Typ III	df	Mittel der Quadrate	F	Signifikanz
Habitat	4,329	3	1,443	14,622	<0,001
Sonne	1,047	1	1,047	10,606	0,001
Habitat * Sonne	2,788	3	0,929	9,415	<0,001

$R^2 = 0,318$  (korrigiertes  $R^2 = ,290$ )

Abhängige Variable: Nahrungssuche	Quadratsumme vom Typ III	df	Mittel der Quadrate	F	Signifikanz
Habitat	2,920	3	0,973	8,301	<0,001
Regen	0,612	1	0,612	5,218	0,024

$R^2 = 0,176$  (korrigiertes  $R^2 = 0,157$ )

Bei den ein bis zehntägigen Küken hatten unter Berücksichtigung des Habitattyps die Umgebungstemperatur, die Sonnenscheindauer sowie das Auftreten von Regenfällen einen signifikanten Einfluss auf den Zeitanteil Hudern bzw. Nahrungssuche. Dabei bestanden jeweils signifikante Interaktionen zwischen dem Habitattyp und der Temperatur bzw. der Sonnenscheindauer. Bei dem Auftreten von Regenfällen waren die Interaktionen nicht signifikant. Das bedeutet, dass die Jungvögel in den verschiedenen Habitattypen unterschiedlich auf die Umgebungstemperatur und die Sonnenscheindauer reagierten. Die Reaktion auf Regenfälle war dagegen in allen Habitattypen gleich.

Die Korrelationskoeffizienten für die Beziehung zwischen der Umgebungstemperatur bzw. der Sonnenscheindauer und dem Zeitaufwand für das Hudern der Jungvögel in den einzelnen Habitattypen sind in der folgenden Tabelle 23 wiedergegeben.

Tabelle 23: Korrelationskoeffizienten nach Pearson für den Zusammenhang zwischen Wetterfaktoren und dem Zeitanteil Hudern ( $\arcsin \sqrt{p}$ ) junger Säbelschnäbler im Alter zwischen 1 und 10 Tagen.

	Temperatur (°C)	Sonne (%)
Koog (n=39)	-0,534 (p = 0,001)	-0,703 (p = 0,001)
Vorland (n=34)	-0,122 (n.s.)	-0,145 (n.s.)
Saline (n=60)	-0,05 (n.s.)	-0,175 (n.s.)
Kanal (n=49)	-0,353 (p = 0,013)	-0,293 (p = 0,041)

Obwohl nicht in allen Fällen signifikant, bestand in allen Habitattypen ein negativer Zusammenhang zwischen der Umgebungstemperatur bzw. der Sonnenscheindauer und dem Zeitaufwand für das Hudern. Das bedeutet, dass die Jungvögel bei warmen, sonnigen Witterungsbedingungen einen geringeren Anteil des Tages gehudert werden mussten. Damit stand ihnen mehr Zeit für die Nahrungssuche zur Verfügung.

Das Auftreten von Regenfällen im Beobachtungszeitraum erhöhte den Zeitaufwand für das Hudern. Dieser Zusammenhang war jeweils für das norddeutsche Habitat Koog (U-Test:  $U = 34$ ,  $p = 0,04$ ,  $n = 39$ ) und das südspanische Habitat Saline (U-Test:  $U = 67$ ,  $p = 0,018$ ,  $n = 60$ ) signifikant. Im südspanischen Habitattyp Kanal fiel während der Untersuchungsperiode kein Niederschlag.

Der Zusammenhang zwischen Witterungsfaktoren und dem Zeitbudget älterer Jungvögel ist in der folgenden Tabelle 24 wiedergegeben.

Tabelle 24: Ergebnisse der Linearmodelle (GLM) des Einflusses von Witterungsfaktoren und Habitattyp auf das Zeitbudget junger Säbelschnäbler im Alter von 11 bis 40 Tagen (arcsin $\sqrt{p}$  Zeitanteil Nahrungssuche bzw. arcsin $\sqrt{p}$  Zeitanteil Hudern).

Abhängige Variable: Hudern	Quadratsumme vom Typ III	df	Mittel der Quadrate	F	Signifikanz
Habitat	0,689	3	0,230	4,152	0,007
Temperatur	0,343	1	0,343	6,195	0,014

$R^2 = 0,160$  (korrigiertes  $R^2 = 0,144$ )

Abhängige Variable: Hudern	Quadratsumme vom Typ III	df	Mittel der Quadrate	F	Signifikanz
Habitat	0,809	3	0,270	5,036	,002
Sonne	0,786	1	0,786	14,677	<0,001

$R^2 = 0,183$  (korrigiertes  $R^2 = 0,168$ )

Abhängige Variable: Hudern	Quadratsumme vom Typ III	df	Mittel der Quadrate	F	Signifikanz
Habitat	0,990	3	0,330	6,720	<0,001
Regen	1,679	1	1,679	34,191	<0,001

$R^2 = 0,249$  (korrigiertes  $R^2 = 0,234$ )

Abhängige Variable: Nahrungssuche	Quadratsumme vom Typ III	df	Mittel der Quadrate	F	Signifikanz
Habitat	1,881	3	0,627	6,150	0,001
Regen	0,626	1	0,626	6,147	0,014

$R^2 = 0,088$  (korrigiertes  $R^2 = 0,071$ )

Bei den älteren Jungvögeln hatten die Umgebungstemperatur, die Sonnenscheindauer und das Auftreten von Regen einen signifikanten Einfluss auf den Zeitaufwand für das Hudern. Der Zeitaufwand für die Nahrungssuche wurde nur noch durch Regenfälle beeinflusst. Dabei wurden auch die älteren Jungvögel bei höheren Temperaturen und zunehmender Sonnenscheindauer weniger gehudert. Auch sie hatten also bei sonnigen, warmen Witterungsbedingungen mehr Zeit für die Nahrungssuche zur Verfügung. Dieser Zusammenhang war allerdings nicht in allen Habitattypen signifikant (Tabelle 25).

Tabelle 25: Korrelationskoeffizienten nach Pearson für den Zusammenhang zwischen Wetterfaktoren und dem Zeitanteil Hudern ( $\arcsin \sqrt{p}$ ) junger Säbelschnäbler im Alter zwischen 11 und 40 Tagen.

	Temperatur (°C)	Sonne (%)
Koog (n=99)	-0,228 (p = 0,023)	-0,317 (p = 0,001)
Vorland (n=53)	-0,246 (n.s.)	-0,295 (p = 0,032)
Saline (n=33)	0,026 (n.s.)	-0,145 (n.s.)
Kanal (n=30)	-0,149 (n.s.)	-0,113 (n.s.)

In den beiden norddeutschen Habitattypen Koog und Vorland wurden die Jungvögel bei Auftreten von Niederschlägen einen größeren Anteil der Beobachtungsperiode gehudert als in regenfreien Perioden (U-Test, Koog:  $U = 408,5$ ,  $p < 0,001$ ,  $n = 99$ , Vorland:  $U = 134$ ,  $p = 0,04$ ,  $n = 53$ ). In den beiden südspanischen Habitattypen fielen während der Beobachtungen keine Niederschläge.

## **3.5 Nahrungsaufnahmeverhalten und Wasseraufnahmerate junger Säbelschnäbler**

### **3.5.1 Nahrungsaufnahmerate**

Neben der Zeit, die den Säbelschnäblerküken für die Nahrungssuche zur Verfügung steht, kann auch die Effizienz, mit der sie diese Zeit für den Nahrungserwerb nutzen, einen entscheidenden Einfluss auf die Energiebilanz haben. Aus diesem Grund sollen im Folgenden kurz die Veränderungen der Nahrungsaufnahmerate sowie der Techniken des Nahrungserwerbes und der zur Nahrungssuche genutzten Habitatstrukturen im Verlauf der Ontogenese dargestellt werden. Die Entwicklung der Nahrungsaufnahmerate mit zunehmendem Alter der Jungvögel zeigte in den verschiedenen Aufzuchthabitaten einen deutlich unterschiedlichen Verlauf (Abbildungen 19 und 20).

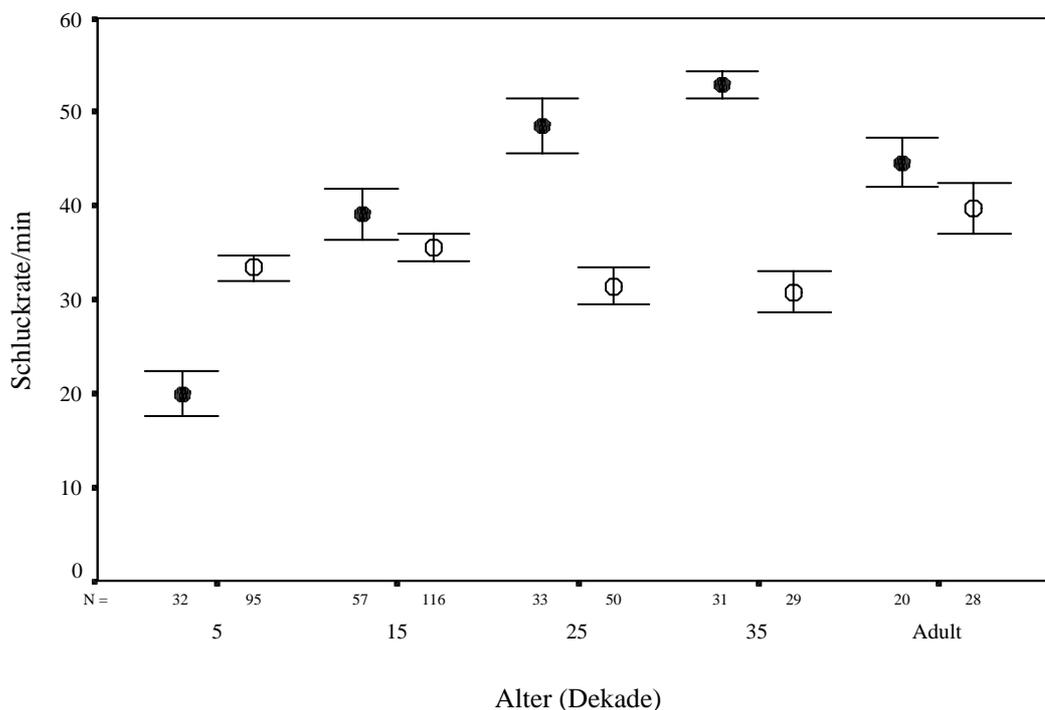


Abbildung 19: Entwicklung der Nahrungsaufnahmerate (Schluckbewegungen/min,  $M \pm SE$ ) von jungen Säbelschnäblern in den norddeutschen Habitattypen Koog (gefüllte Kreise,  $n = 153$ ) und Vorland (offene Kreise,  $n = 290$ ). Zum Vergleich sind die Nahrungsaufnahmeraten von adulten Säbelschnäblern in denselben Habitaten eingezeichnet (Koog  $n = 20$ , Vorland  $n = 28$ ).

In den norddeutschen Untersuchungsgebieten nahm die Schluckrate der im Koog aufwachsenden Jungvögel mit fortschreitender Entwicklung von etwa 20 Schluckbewegungen pro Minute der jüngsten Altersklasse bis etwa 50 Schluckbewegungen pro Minute bei Küken der kurz vor dem Flüggewerden stehenden Altersklasse der 31 bis 40-tägigen Küken kontinuierlich zu. Eine Varianzanalyse ergab einen signifikanten Einfluss der Altersdekade auf die mittlere Nahrungsaufnahmerate der Küken im Koog (ANOVA,  $F_{3,149} = 25,113$ ,  $p < 0,001$ ,  $n = 153$ ).

Im Gegensatz dazu lag die Schluckrate bei den in den Prielen und offenen Wattflächen des Vorlandes nach Nahrung suchenden Küken relativ konstant bei 30 bis 35 Schluckbewegungen pro Minute. In diesem Fall konnte kein signifikanter Einfluss des Alters auf die mittlere

Nahrungsaufnahmerate der Küken festgestellt werden (ANOVA,  $F_{3,286} = 1,433$ ,  $p = 0,233$ ,  $n = 290$ ).

In den beiden südspanischen Untersuchungsgebieten war ebenfalls ein deutlicher Unterschied der Entwicklung der Nahrungsaufnahmerate in den beiden Habitattypen Kanal und Saline zu erkennen (Abbildung 20).

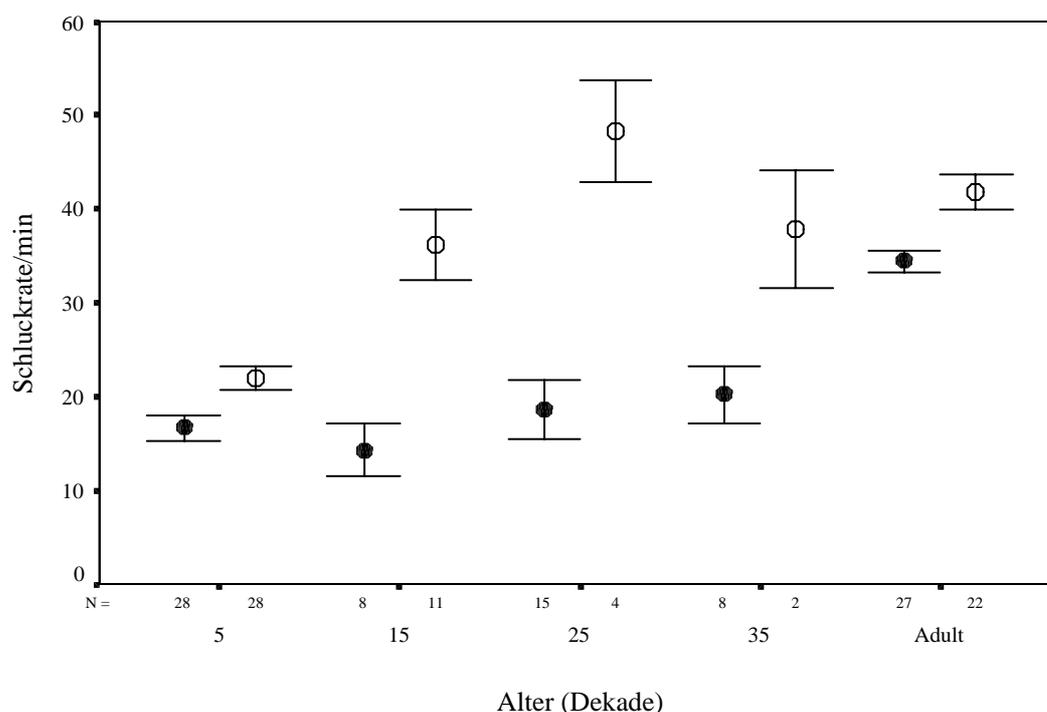


Abbildung 20: Entwicklung der Nahrungsaufnahmerate (Schluckbewegungen/min,  $M \pm SE$ ) von jungen Säbelschnäblern in den südspanischen Habitattypen Saline (gefüllte Kreise,  $n = 59$ ) und Kanal (offene Kreise,  $n = 43$ ). Zum Vergleich sind die Nahrungsaufnahmeraten von adulten Säbelschnäblern in denselben Habitaten eingezeichnet (Saline  $n = 27$ , Kanal  $n = 22$ ).

Die niedrigsten Nahrungsaufnahmeraten wurden von den Jungvögeln erreicht, die im Habitattyp Saline in der Bucht von Cadiz aufwuchsen. Der Mittelwert lag in allen Altersdekaden zwischen 14 und 20 Schluckbewegungen pro Minute. Das Alter der Küken hatte in diesem Fall keinen signifikanten Einfluss auf die mittlere Nahrungsaufnahmerate (ANOVA,  $F_{3,55} = 0,746$ ,  $p = 0,529$ ,  $n = 59$ ).

Während die Küken in der Saline ihre Nahrungsaufnahmerate im Verlauf der Jugendentwicklung offenbar nicht steigern konnten, nahm die Nahrungsaufnahmerate der

Küken im Habitat Kanal mit dem Alter der Küken zu. Ihre Nahrungsaufnahmerate stieg von etwa 20 Schluckbewegungen pro Minute auf etwa 50 Schluckbewegungen pro Minuten bei den 21 bis 30-tägigen Jungvögeln. In diesem Fall hatte das Alter einen signifikanten Einfluss auf die durchschnittliche Nahrungsaufnahmerate der Jungvögel (ANOVA,  $F_{3,41} = 16,105$ ,  $p < 0,001$ ,  $n = 45$ ).

Zusammenfassend lässt sich festhalten, dass die Entwicklung der Nahrungsaufnahmerate junger Säbelschnäbler stark vom jeweiligen Aufzuchthabitat abhängig war. Eine Varianzanalyse (GLM) zeigte einen signifikanten Effekt der Faktoren Alter und Habitat sowie der Interaktion der Faktoren auf die Nahrungsaufnahmerate der Jungvögel (Tabelle 26).

Tabelle 26: Ergebnisse der Varianzanalyse (GLM) zum Einfluss der Faktoren Habitat und Alter auf die Nahrungsaufnahmerate von Säbelschnäblerküken ( $n = 547$ ).

	Quadratsumme vom Typ III	df	Mittel der Quadrate	F	Signifikanz
Alter	8846,708	3	2948,903	14,510	<0,001
Habitat	18197,835	3	6065,945	29,848	<0,001
Alter * Habitat	17705,591	9	1967,288	9,680	<0,001

$R^2 = 0,308$  (korrigiertes  $R^2 = 0,289$ )

Während die Jungvögel in den Habitattypen Koog (Norddeutschland) und Kanal (Südspanien) ihre Nahrungsaufnahmerate im Verlauf der Ontogenese kontinuierlich steigerten, zeigten die Küken in den Habitaten Vorland (Norddeutschland) und Saline (Südspanien) relativ konstante Nahrungsaufnahmeraten. Allerdings war die Nahrungsaufnahmerate der Küken in den Vorländern des norddeutschen Wattenmeeres fast doppelt so hoch wie in der südspanischen Saline.

Die Nahrungsaufnahmerate der Altvögel betrug durchschnittlich  $39,72 \pm 1,15$  ( $n = 97$ ) Schluckbewegungen pro Minute (Abbildung 21). Auch bei ihnen konnte ein signifikanter Einfluss des Habitattyps auf die Nahrungsaufnahmerate festgestellt werden (ANOVA  $F_{3,93} = 3,775$ ,  $p = 0,013$ ). Dieser Effekt war nach einem Post-Hoc-Test mit Bonferroni-Anpassung auf einen signifikanten Unterschied zwischen den Nahrungsaufnahmeraten in den Habitattypen Koog (Norddeutschland) und Saline (Südspanien) zurückzuführen (Mittlere Distanz 10,199,  $p = 0,012$ ).

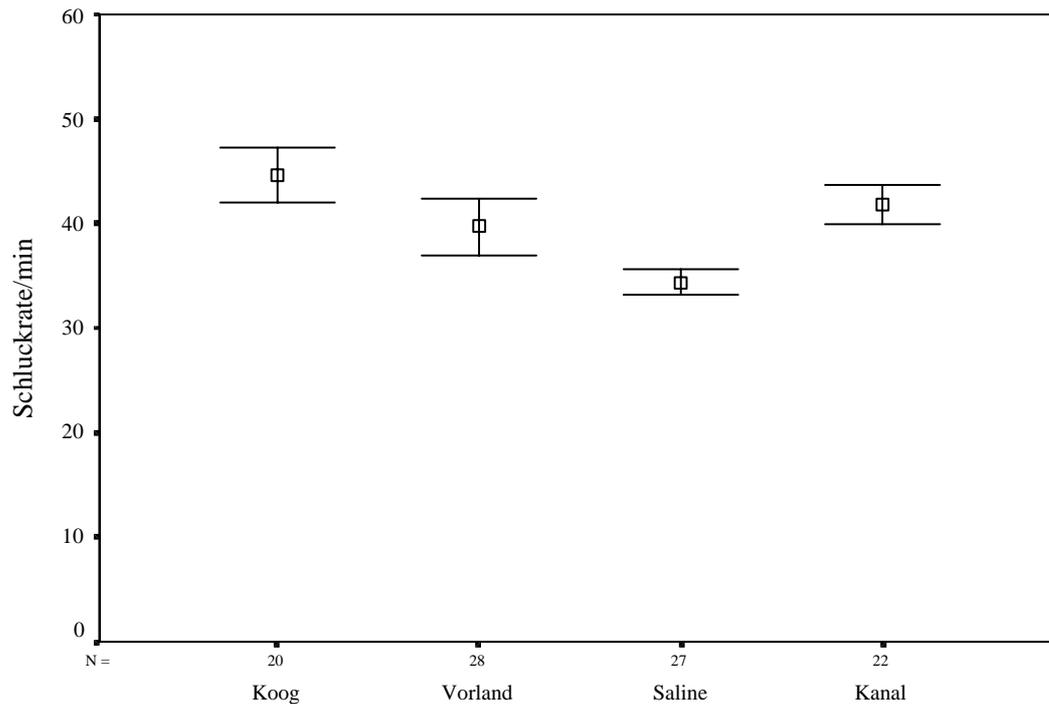


Abbildung 21: Nahrungsaufnahmerate adulter Säbelschnäbler (Schluckbewegungen/min,  $M \pm SE$ ) in verschiedenen Habitattypen.

### 3.5.2 Aufnahme größerer Nahrungsorganismen

Die Nahrungsaufnahmerate allein ist nur ein ungenaues Maß für die Effektivität, mit der die Jungvögel Energie aus ihrer Umwelt aufnehmen, da hierfür neben der Anzahl der aufgenommenen Beutetiere auch der Energiegehalt des jeweiligen Nahrungstyps von Bedeutung ist. Während der Verhaltensbeobachtungen wurde daher neben der Gesamtzahl der Schluckbewegungen pro Minute auch die Aufnahme größerer, im Spektiv deutlich sichtbarer Beutetiere, bei denen es sich im norddeutschen Wattenmeer nahezu ausschließlich um *Nereis spec.* handelte, protokolliert. Tabelle 27 zeigt die Häufigkeit der Aufnahme größerer Beutetiere in den einzelnen Habitattypen.

Tabelle 27: Häufigkeit der Aufnahme großer Beuteorganismen in den einzelnen Habitattypen.

		Altersklasse (Dekade)				
		5	15	25	35	Adult
Koog	Anzahl Bobachtungen	32	57	33	31	20
	Anzahl mit großer Beute	0	0	1	0	2
	Anteil mit großer Beute (%)	0,0	0,0	3,0	0,0	10,0
Vorland	Anzahl Bobachtungen	95	116	50	29	28
	Anzahl mit großer Beute	24	30	11	7	8
	Anteil mit großer Beute (%)	25,3	25,9	22,0	24,1	28,6
Saline	Anzahl Bobachtungen	28	8	15	8	27
	Anzahl mit großer Beute	0	0	0	0	0
	Anteil mit großer Beute (%)	0	0	0	0	0
Kanal	Anzahl Bobachtungen	28	11	4	2	22
	Anzahl mit großer Beute	0	0	0	0	0
	Anteil mit großer Beute (%)	0	0	0	0	0

Größere Nahrungsorganismen wurden von den beobachteten Jungvögeln nur in den Vorländern des norddeutschen Wattenmeeres mit einem nennenswerten Anteil von durchschnittlich 24 % der Beobachtungen aufgenommen. Im Habitattyp Koog (Norddeutschland) konnte nur in einem Fall die Aufnahme eines größeren Nahrungsorganismus beobachtet werden, während in den beiden südspanischen Habitaten Saline und Kanal in keinem Fall ein größeres Beutetier aufgenommen wurde. Dieser Unterschied der Häufigkeit der Aufnahme größerer Nahrungsorganismen in den einzelnen Habitattypen war für den gesamten Datensatz signifikant ( $\chi^2 = 70,389$ ,  $df = 3$ ,  $p < 0,001$ )

Die Altvögel nahmen ebenfalls nur in den beiden norddeutschen Habitattypen Vorland (28,6 %) und Koog (10 %) größere Nahrungstiere auf.

### 3.5.3 Techniken und Ort des Nahrungserwerbes

Die oben dargestellten habitatspezifischen Unterschiede der Ontogenese der Nahrungsaufnahmerate junger Säbelschnäbler lassen vermuten, dass sich die einzelnen Habitate hinsichtlich der Ernährungssituation für junge Säbelschnäbler unterscheiden. Eine

Möglichkeit, auf Unterschiede im Nahrungsangebot und in der Erreichbarkeit von Beutetieren zu reagieren, ist die Wahl geeigneter Habitatstrukturen für die Nahrungssuche, die mit einer entsprechenden Anpassung der Technik des Nahrungssuchverhaltens einhergehen kann. Die folgende Abbildung 22 zeigt die in den einzelnen Habitattypen für die Nahrungssuche bevorzugten Habitatstrukturen.

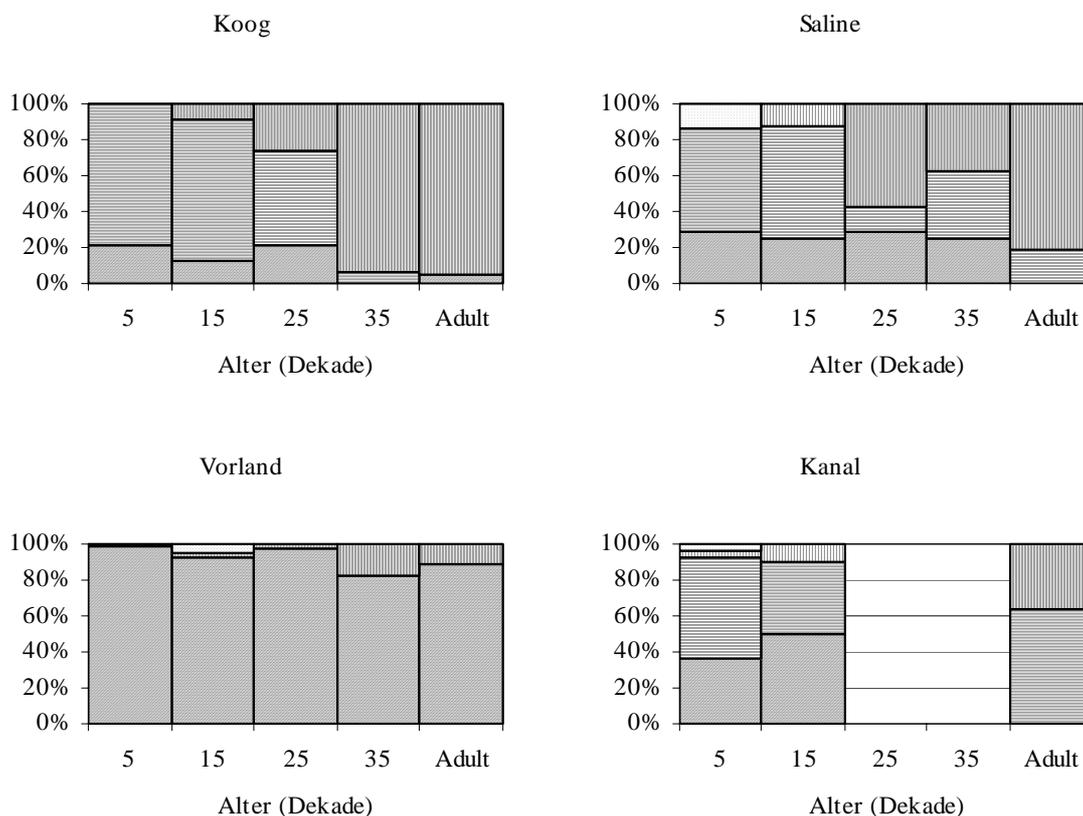


Abbildung 22: Für die Nahrungssuche bevorzugte Habitatstrukturen junger und adulter Säbelschnäbler in den beiden norddeutschen Habitattypen Koog (n = 138 Beobachtungen) und Vorland (n = 292 Beobachtungen) sowie in den beiden südspanischen Habitattypen Saline (n = 78 Beobachtungen) und Kanal (n = 63 Beobachtungen). Dargestellt ist der prozentuale Anteil der Beobachtungen der Nahrungsaufnahme am Ufer bzw. im Schlick (diagonal schraffiert), im knietiefen Wasser (horizontal schraffiert), im bauchtiefen Wasser bzw. schwimmend (vertikal schraffiert) sowie in wechselnden Habitatstrukturen (hell punktiert).

In den beiden Habitattypen Koog (Norddeutschland) und Saline (Südspanien) ist mit zunehmendem Alter der Jungvögel ein Wechsel von der Nahrungssuche am Ufer bzw. im knietiefen Wasser zur Nahrungssuche in tieferen Wasserschichten erkennbar. Dabei waren erst die älteren Küken in der Lage, zur Nahrungssuche die auch von gleichzeitig anwesenden Altvögeln bevorzugten tieferen Wasserzonen zu nutzen. Im Gegensatz dazu nutzten in den Vorländern des norddeutschen Wattenmeeres bereits sehr junge Küken zu mehr als 90 % die

---

auch von den Altvögeln bevorzugten Schlickflächen des Wattenmeeres (Ufer). Im Habitattyp Kanal (Südspanien) suchten die jüngeren Küken überwiegend am Ufer bzw. im flachen Wasser nach Nahrung, während Altvögel auch tiefere Wasserschichten nutzten.

Die Entwicklung der Nahrungsaufnahmerate der Jungvögel ist zum einem von den im jeweiligen Aufzuchthabitat vorhandenen Habitatstrukturen bzw. Nahrungsorganismen, zum anderen von der Fähigkeit der Jungvögel diese auszubeuten abhängig. Die Fähigkeit verschiedene Nahrungsorganismen zu erbeuten verändert sich mit der morphologischen (Schnabellänge, Körpergröße) und ethologischen (Reifung des Nahrungssuchverhaltens) Entwicklung der Jungvögel im Verlauf der Ontogenese. Abbildung 23 zeigt die ontogenetischen Veränderungen der verwendeten Techniken der Nahrungssuche junger Säbelschnäbler in verschiedenen Habitattypen.

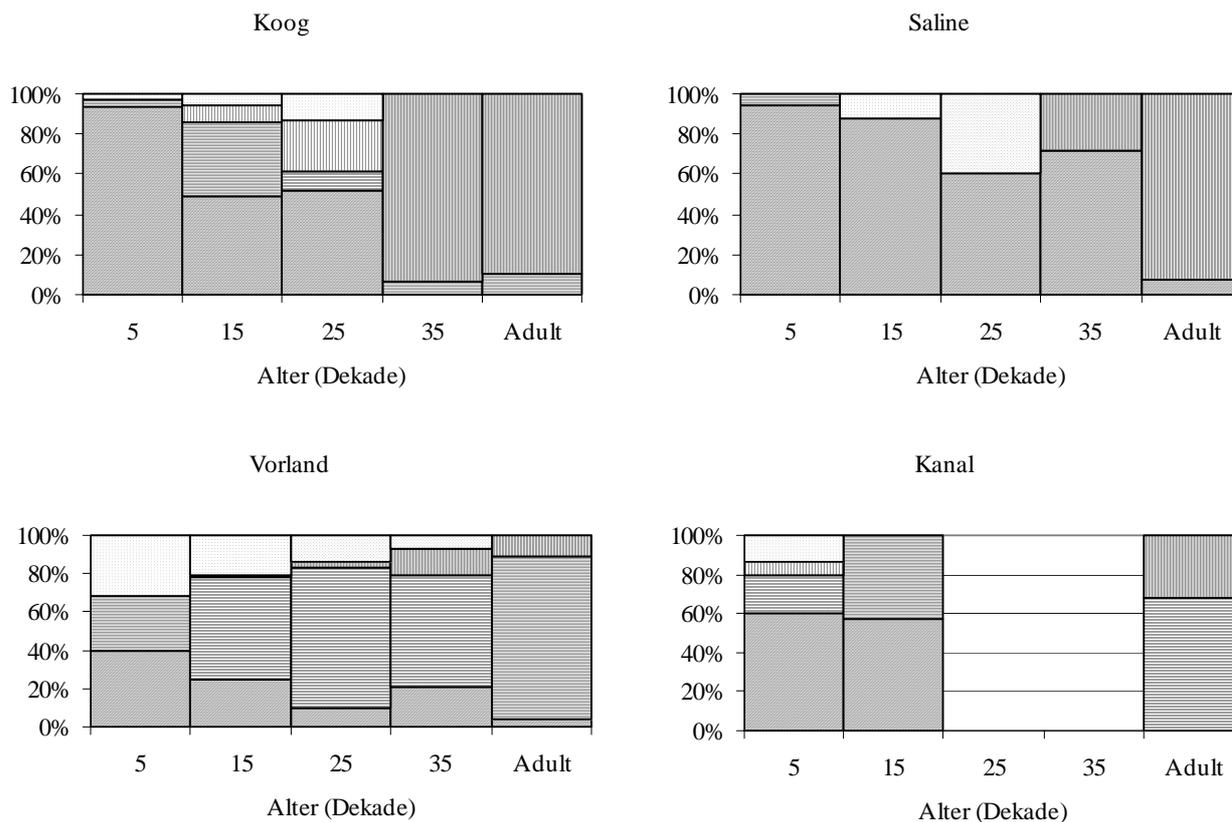


Abbildung 23: Techniken des Nahrungserwerbes junger und adulter Säbelschnäbler in den beiden norddeutschen Habitattypen Koog (n = 139 Beobachtungen) und Vorland (n = 292 Beobachtungen) sowie in den beiden südspanischen Habitattypen Saline (n = 74 Beobachtungen) und Kanal (n = 49 Beobachtungen). Dargestellt ist der prozentuale Anteil der Beobachtungen der Nahrungsaufnahme durch Picken (diagonal schraffiert), Säbeln (horizontal schraffiert), Gründeln (vertikal schraffiert) sowie durch wechselnde Techniken (hell punktiert).

Bei der bevorzugt verwendeten Technik des Nahrungserwerbes ist mit zunehmenden Alter der Jungvögel in allen Habitattypen eine Abnahme der pickenden Nahrungssuche und des Wechsels zwischen verschiedenen Techniken zugunsten des arttypischen Säbelns und der gründelnden Nahrungssuche unter der Wasseroberfläche festzustellen. Bemerkenswert ist der frühe Übergang zur auch von den Altvögeln überwiegend verwendeten säbelnden Nahrungssuche der Jungvögel, die in den Vorländern des norddeutschen Wattenmeeres aufwuchsen. Im deutlichen Gegensatz dazu stand der Nahrungserwerb der Jungvögel in der südspanischen Saline, die selbst im Alter von 30 bis 40 Tagen noch überwiegend pickend nach Nahrung suchten. Offenbar waren sie nicht in der Lage, dieselbe Nahrungsquelle zu nutzen wie die Altvögel im selben Habitat, die überwiegend gründelten.

### 3.5.4 Wasseraufnahmerate

Die Messungen mit doppelt markiertem Wasser erlaubten nicht die nur die Bestimmung des täglichen Energieumsatzes von Säbelschnäblerküken unter Freilandbedingungen, sondern auch die Abschätzung des Wasserumsatzes im Versuchszeitraum. Die Wasseraufnahmerate der Versuchsvögel kann als indirektes Maß für die Nahrungsaufnahme herangezogen werden. Die tägliche Wasseraufnahmerate der untersuchten Jungvögel stieg mit zunehmender Körpermasse von minimal 3,25 ml/d auf maximal 219,85 ml/d an (Abbildung 24).

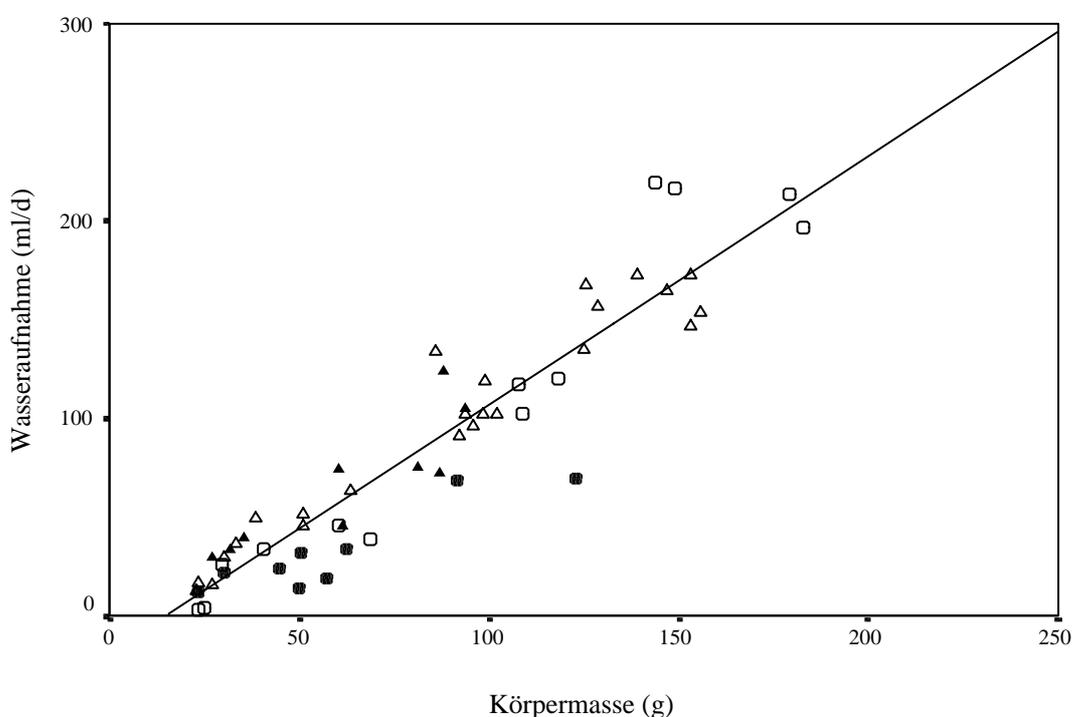


Abbildung 24: Beziehung zwischen der Körpermasse und der täglichen Wasseraufnahmerate junger Säbelschnäbler. Die Gleichung der eingezeichneten Regressionsgeraden für den gesamten Datensatz lautet:  $\text{Wasseraufnahme (ml/d)} = 1,262 * \text{Körpermasse (g)} - 19,45$ ,  $r^2 = 0,883$ ,  $p < 0,001$ ,  $n = 55$  (Offene Kreise: Koog, offene Dreiecke: Vorland, gefüllte Kreise: Saline, gefüllte Dreiecke: Kanal).

Wiederum wurden zur Untersuchung des Einflusses von Brutgebiet und Auzuchthabitat auf die tägliche Wasseraufnahmerate Linearmodelle (GLM) mit dem Brutgebiet bzw. dem Habitattyp als Faktor und der Körpermasse als Kovariate sowie des Interaktionsterms herangezogen (Tabelle 28).

Tabelle 28: Ergebnisse der Linearmodelle (GLM) zum Einfluss des Brutgebietes bzw. des Aufzuchthabitats auf die tägliche Wasseraufnahmerate junger Säbelschnäbler (n = 55).

	Quadratsumme vom Typ III	df	Mittel der Quadrate	F	Signifikanz
Körpermasse	52620,547	1	52620,547	133,402	>0,001
Brutgebiet	366,814	1	366,814	0,930	0,339
Körpermasse * Brutgebiet	1854,886	1	1854,886	4,702	0,035

$R^2 = 0,901$  (korrigiertes  $R^2 = 0,896$ )

	Quadratsumme vom Typ III	df	Mittel der Quadrate	F	Signifikanz
Körpermasse	151798,787	1	151798,787	359,257	>0,001
Brutgebiet	1885,322	1	1885,322	4,462	0,039

$R^2 = 0,892$  (korrigiertes  $R^2 = 0,888$ )

	Quadratsumme vom Typ III	df	Mittel der Quadrate	F	Signifikanz
Körpermasse	51606,960	1	51606,960	176,202	>0,001
Habitat	1543,391	3	514,464	1,757	0,168
Körpermasse * Habitat	4171,652	3	1390,551	4,748	0,006

$R^2 = 0,932$  (korrigiertes  $R^2 = 0,922$ )

	Quadratsumme vom Typ III	df	Mittel der Quadrate	F	Signifikanz
Körpermasse	150313,735	1	150313,735	418,998	>0,001
Habitat	5919,890	3	1973,297	5,501	0,002

$R^2 = 0,912$  (korrigiertes  $R^2 = 0,905$ )

Sowohl das Brutgebiet als auch das Aufzuchthabitat hatten einen signifikanten Einfluss auf die tägliche Wasseraufnahmerate junger Säbelschnäbler. Dieser Effekt verschwand bei Einbeziehung des jeweils signifikanten Interaktionsterms, so dass davon auszugehen ist, dass die sich die massespezifische Wasseraufnahmerate in den beiden Brutgebieten bzw. Habitattypen unterschieden.

Zur genaueren Betrachtung des Einflusses von Brutgebiet und Aufzuchthabitat auf die Wasseraufnahmerate junger Säbelschnäbler wurden die Residuen der oben dargestellten Wasseraufnahmerate/Körpermassebeziehung herangezogen. Nach Bereinigung des Effekts der Körpermasse zeigten die Jungvögel, die an der norddeutschen Wattenmeerküste aufwuchsen, durchschnittlich signifikant höhere Wasseraufnahmeraten als die Jungvögel in der südspanischen Bucht von Cadiz ( $T_{53} = 2,018$ ,  $p = 0,049$ ).

Eine Varianzanalyse der Residuen der täglichen Wasseraufnahmerate ergab ebenfalls einen signifikanten Einfluss des Habitattyps auf die tägliche Wasseraufnahmerate (ANOVA  $F_{3,51} = 5,342$ ,  $p = 0,003$ ). Dieser Effekt beruhte auf einer signifikant niedrigeren täglichen Wasseraufnahmerate der Küken im Habitattyp Saline im Vergleich zu allen anderen Habitattypen (Post-Hoc-Test mit Bonferroni-Anpassung  $p < 0,05$  für alle Vergleiche, Abbildung 25).

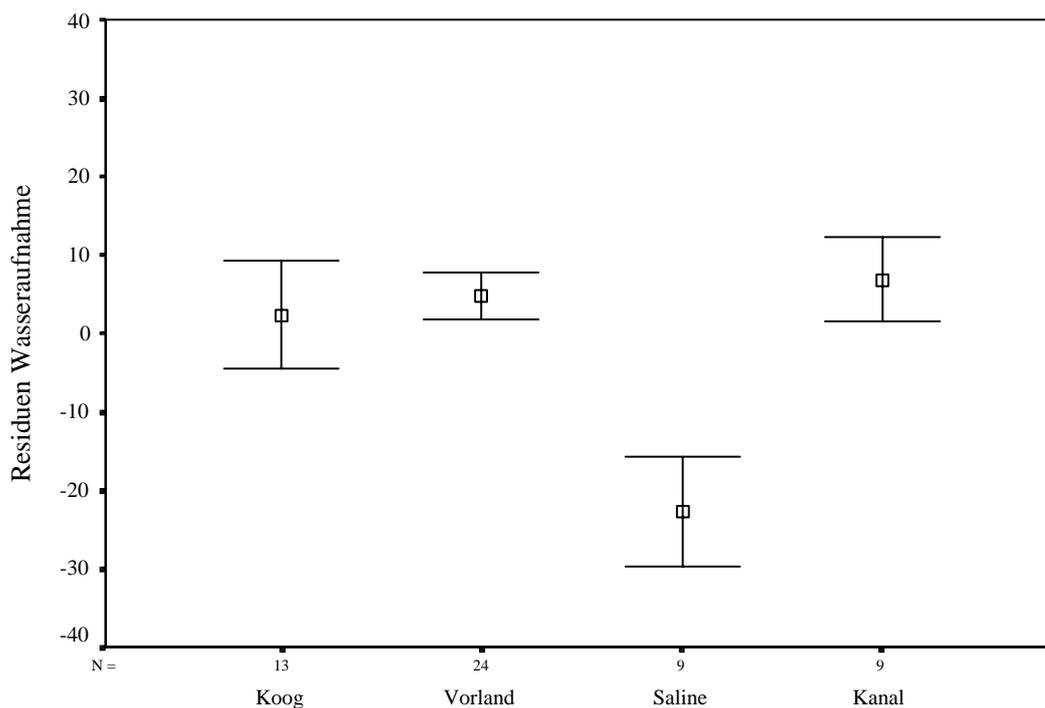


Abbildung 25: Vergleich der Residuen der täglichen Wasseraufnahmerate junger Säbelschnäbler in verschiedenen Habitattypen ( $M \pm SE$ ).

### 3.5.5 Einfluss des Verhaltens auf die Wasseraufnahmerate

Die Ergebnisse der Verhaltensbeobachtungen zum Nahrungssuchverhalten junger Säbelschnäbler deuteten darauf hin, dass sich die Effektivität der Nahrungssuche in den einzelnen Habitattypen unterschieden. Der Vergleich der Wasseraufnahmerate mit dem Zeitaufwand für die Nahrungssuche im Versuchszeitraum bietet die Möglichkeit, die Effektivität der Nahrungssuche (Nahrungsaufnahme pro Zeit) in den einzelnen Habitattypen

indirekt zu überprüfen. Dazu wurden die Wasseraufnahmeraten der Jungvögel in den einzelnen Habitattypen den Ergebnissen der Verhaltensbeobachtungen gegenüber gestellt (Tabelle 29).

Tabelle 29: Vergleich der massespezifischen Wasseraufnahmerate und des Zeitaufwands für die Nahrungssuche junger Säbelschnäbler in verschiedenen Habitattypen.

	n	Wasseraufnahmerate (ml/d*g)	Zeitanteil Nahrungssuche (%)	Dauer Nahrungssuche (min)
Koog	12	0,90±0,12	51,34±6,84	443
Vorland	24	1,05±0,04	23,83±1,58	205
Saline	7	0,55±0,05	54,57±7,24	559
Kanal	5	1,01±0,06	54,66±3,66	560

Zwischen den Wasseraufnahmeraten der Jungvögel in den einzelnen Habitattypen bestand ein signifikanter Unterschied (ANOVA  $F_{3,52} = 9,862$ ,  $p < 0,001$ ). Die Wasseraufnahmerate der Jungvögel in der Saline war signifikant niedriger als in den übrigen Habitattypen (Post-Hoc-Test mit Bonferroni-Anpassung,  $p < 0,02$  für alle Vergleiche). Die Wasseraufnahmeraten der Jungvögel in den übrigen Habitattypen unterschieden sich nicht voneinander.

Auf der anderen Seite zeigte auch der Zeitaufwand für die Nahrungssuche habitatspezifische Unterschiede (ANOVA  $F_{3,44} = 15,009$ ,  $p < 0,001$ ). In diesem Fall beruhte der Unterschied auf einen signifikant niedrigeren Zeitaufwand für die Nahrungssuche bei den Jungvögel die im Vorland aufwachsen (Post-Hoc-Test mit Bonferroni-Anpassung,  $p \leq 0,001$  für alle Vergleiche).

Die Jungvögel im Vorland konnten also mit deutlich geringerem Zeitaufwand eine ähnliche Wasseraufnahmerate erreichen wie die Jungvögel im Koog bzw. Kanal. Dagegen erreichten die Jungvögel in der südspanischen Saline trotz ähnlichem Zeitaufwand für die Nahrungssuche nur eine etwa halb so große Wasseraufnahmerate wie diese (Tabelle 29).

### 3.6 Energieumsatz und Energieaufnahme junger Säbelschnäbler

#### 3.6.1 Entwicklung des täglichen Energieumsatzes

Der tägliche Energieumsatz frei lebender Säbelschnäblerküken lag zwischen 11,5 und 495,5 KJ/d. Er zeigte eine direkte Abhängigkeit von der Körpermasse der untersuchten Jungvögel (Abbildung 26).

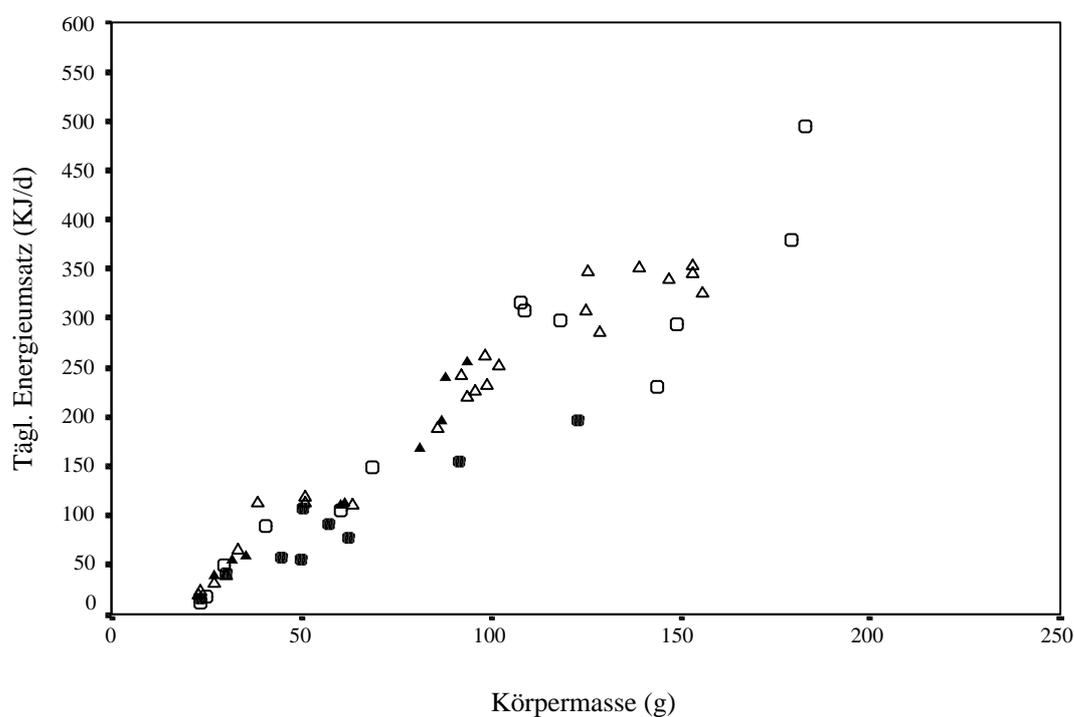


Abbildung 26: Beziehung zwischen dem täglichen Energieumsatz (DEE) und der Körpermasse junger Säbelschnäbler (Offene Kreise: Koog, offene Dreiecke: Vorland, gefüllte Kreise: Saline, gefüllte Dreiecke: Kanal).

Die Regressionsgleichungen des Zusammenhanges zwischen dem täglichen Energieumsatz und der Körpermasse für den gesamten Datensatz und für die habitatspezifischen Datensätze sind in Tabelle 30 zusammengefasst.

Tabelle 30: Regressionsgleichungen für den Zusammenhang zwischen dem täglichen Energieumsatz und der Körpermasse junger Säbelschnäbler.

		R <sup>2</sup>	p	n
Alle Werte	$\log \text{DEE (KJ/d)} = 1,431 * \log \text{Masse (g)} - 0,521$	0,913	<0,001	55
Alle Werte	$\text{DEE (KJ/d)} = 2,539 * \text{Masse (g)} - 29,944$	0,918	<0,001	55
Koog	$\log \text{DEE (KJ/d)} = 1,514 * \log \text{Masse (g)} - 0,761$	0,903	<0,001	13
Koog	$\text{DEE (KJ/d)} = 2,484 * \text{Masse (g)} - 25,141$	0,891	<0,001	13
Vorland	$\log \text{DEE (KJ/d)} = 1,371 * \log \text{Masse (g)} - 0,383$	0,942	<0,001	24
Vorland	$\text{DEE (KJ/d)} = 2,522 * \text{Masse (g)} - 19,458$	0,962	<0,001	24
Saline	$\log \text{DEE (KJ/d)} = 1,369 * \log \text{Masse (g)} - 0,502$	0,892	<0,001	9
Saline	$\text{DEE (KJ/d)} = 1,766 * \text{Masse (g)} - 15,804$	0,927	<0,001	9
Kanal	$\log \text{DEE (KJ/d)} = 1,382 * \log \text{Masse (g)} - 0,368$	0,978	<0,001	9
Kanal	$\text{DEE (KJ/d)} = 2,991 * \text{Masse (g)} - 49,959$	0,939	<0,001	9

In allen Fällen erklärten sowohl die einfachen linearen Regressionen als auch die linearen Regressionen der doppelt log-transformierten Werte der Potenzfunktion jeweils einen ähnlich hohen Anteil der Varianz.

### 3.6.2 Einfluss des Brutgebietes und des Aufzuchthabitats auf den täglichen Energieumsatz

Der Einfluss der geographischen Lage des Brutgebietes auf den täglichen Energieumsatz konnte durch eine Varianzanalyse (GLM) des täglichen Energieumsatzes (KJ/d) mit dem Brutgebiet als Faktor und der Körpermasse (g) als Kovariate überprüft werden.

Tabelle 31: Ergebnisse der Varianzanalyse (GLM) zum Einfluss des Brutgebietes auf den täglichen Energieumsatz frei lebender Säbelschnäblerküken (n = 55).

	Quadratsumme vom Typ III	df	Mittel der Quadrate	F	Signifikanz
Körpermasse	267626,310	1	267626,310	225,832	< 0,001
Brutgebiet	144,586	1	144,586	0,122	0,728
Körpermasse * Brutgebiet	329,666	1	329,666	0,278	0,6

$R^2 = 0,924$  (korrigiertes  $R^2 = 0,919$ )

	Quadratsumme vom Typ III	df	Mittel der Quadrate	F	Signifikanz
Körpermasse	626215,673	1	626215,673	535,860	< 0,001
Brutgebiet	4009,789	1	4009,789	3,431	0,070

$R^2 = 0,923$  (korrigiertes  $R^2 = 0,920$ )

Dabei ergab sich bei Berücksichtigung der Körpermasse kein signifikanter Effekt des Brutgebietes auf den täglichen Energieumsatz der untersuchten Säbelschnäblerküken. Auch ein Vergleich der Residuen der oben angegebenen linearen Regression des gesamten Datensatzes zeigte keinen signifikanten Einfluss der Herkunftspopulation auf den täglichen Energieumsatz ( $T = 1,771$ ,  $df = 53$ ,  $p = 0,082$ ,  $n = 55$ ).

Bei der feiner skalierten Betrachtung des Einflusses der Aufzuchtgebiete auf den täglichen Energieumsatz ergab die Varianzanalyse (GLM) mit dem Habitattyp als Faktor und der Körpermasse als Kovariate unter Einbeziehung der Interaktion ebenfalls keinen signifikanten Einfluss des Aufzuchtgebietes auf den täglichen Energieumsatz. Nach Entfernen des nicht signifikanten Interaktionsterms bestand dagegen ein signifikanter Einfluss des Aufzuchtgebietes auf den täglichen Energieumsatz (Tabelle 32).

Tabelle 32: Ergebnisse des Varianzanalyse (GLM) zum Einfluss des Aufzuchthabitats (Faktor Habitat) auf den täglichen Energieumsatz frei lebender Säbelschnäblerküken (n = 55).

	Quadratsumme vom Typ III	df	Mittel der Quadrate	F	Signifikanz
Körpermasse	265684,263	1	265684,263	263,614	< 0,001
Habitat	1033,485	3	344,495	0,342	0,795
Körpermasse * Habitat	5407,612	3	1802,537	1,788	0,162

$R^2 = 0,940$  (korrigiertes  $R^2 = 0,931$ )

	Quadratsumme vom Typ III	df	Mittel der Quadrate	F	Signifikanz
Körpermasse	622942,859	1	622942,859	590,167	< 0,001
Habitat	12001,111	3	4000,370	3,790	0,016

$R^2 = 0,933$  (korrigiertes  $R^2 = 0,928$ )

Eine anschließende ANOVA der Residuen des täglichen Energieumsatzes in Abhängigkeit von der Körpermasse bestätigte den signifikanten Einfluss des Aufzuchthabitats auf den täglichen Energieumsatz junger Säbelschnäbler (ANOVA,  $F_{3,51} = 3,705$ ,  $p = 0,017$ ,  $n = 55$ ). Durch einen Posthoc-Test mit Bonferroni-Anpassung konnte festgestellt werden, in welchen Habitattypen signifikante Abweichungen des Energieumsatzes von der allgemeinen Energieumsatz-Körpermassebeziehung auftraten. Lediglich die Residuen des täglichen Energieumsatzes der Habitattypen Vorland (Norddeutschland) und Saline (Südspanien) unterschieden sich signifikant voneinander (Mittlere Distanz = -40,64,  $p = 0,013$ ).

Die vergleichsweise niedrigen Energieumsatzraten der Jungvögel im Habitattyp Saline und die geringeren Wachstumsraten in diesem Habitat (Kapitel 3.2.3) deuten auf einen systematischen Unterschied der Lebensbedingungen in diesem Habitattyp gegenüber den übrigen Habitattypen Koog (Norddeutschland), Vorland (Norddeutschland) und Kanal (Südspanien) hin. Tatsächlich ergab sich bei Ausschluss dieses Habitattyps aus dem Datensatz in einer Varianzanalyse (GLM) mit dem Habitat als Faktor und der Körpermasse als Kovariate kein signifikanter Einfluss des Aufzuchthabitats mehr (Tabelle 33).

Tabelle 33: Ergebnisse des Varianzanalyse (GLM) zum Einfluss des Aufzuchthabitats (Faktor Habitat) auf den täglichen Energieumsatz frei lebender Säbelschnäblerküken unter Ausschluss der Daten aus dem Habitattyp Saline (n = 46).

	Quadratsumme vom Typ III	df	Mittel der Quadrate	F	Signifikanz
Körpermasse	603314,545	1	603314,545	542,125	<0,001
Habitat	784,401	2	392,200	,352	0,705

$R^2 = 0,932$  (korrigiertes  $R^2 = 0,927$ )

### 3.6.3 Einfluss von Witterungsfaktoren auf den täglichen Energieumsatz

Die durchschnittliche Umgebungstemperatur während der Messungen des täglichen Energieumsatzes in den norddeutschen Untersuchungsgebieten lag zwischen 10,45 ° C und 17,60 ° C. Sie betrug im Mittel  $12,9 \pm 0,26$  ° C. In Südspanien fanden die Messungen bei durchschnittlichen Umgebungstemperaturen zwischen 18,60 und 25,65 ° C, im Mittel  $22,92 \pm 0,63$  ° C statt.

Um den Einfluss der Umgebungstemperatur auf den täglichen Energieumsatz zu überprüfen, wurde die Umgebungstemperatur als Kovariate in ein Linearmodell (GLM) des täglichen Energieumsatzes gegen die Körpermasse eingesetzt.

Tabelle 34: Ergebnisse des Linearmodells (GLM) zum Einfluss der Umgebungstemperatur auf den Energieumsatz (DEE KJ/d) junger Säbelschnäbler (n = 55).

	Quadratsumme vom Typ III	df	Mittel der Quadrate	F	Signifikanz
Körpermasse	605278,969	1	605278,969	541,052	<0,001
Temperatur	6605,134	1	6605,134	5,904	0,019

$R^2 = 0,927$  (korrigiertes  $R^2 = 0,924$ )

Die Umgebungstemperatur hatte demnach einen signifikanten Einfluss auf den täglichen Energieumsatz. Auch bei der Betrachtung des Einflusses der Umgebungstemperatur auf die Residuen des täglichen Energieumsatzes bestand für den gesamten Datensatz ein signifikanter Zusammenhang. Je höher die Umgebungstemperatur, desto niedriger war der um den Einfluss der Körpermasse bereinigte gemessene Energieumsatz (Abbildung 27).

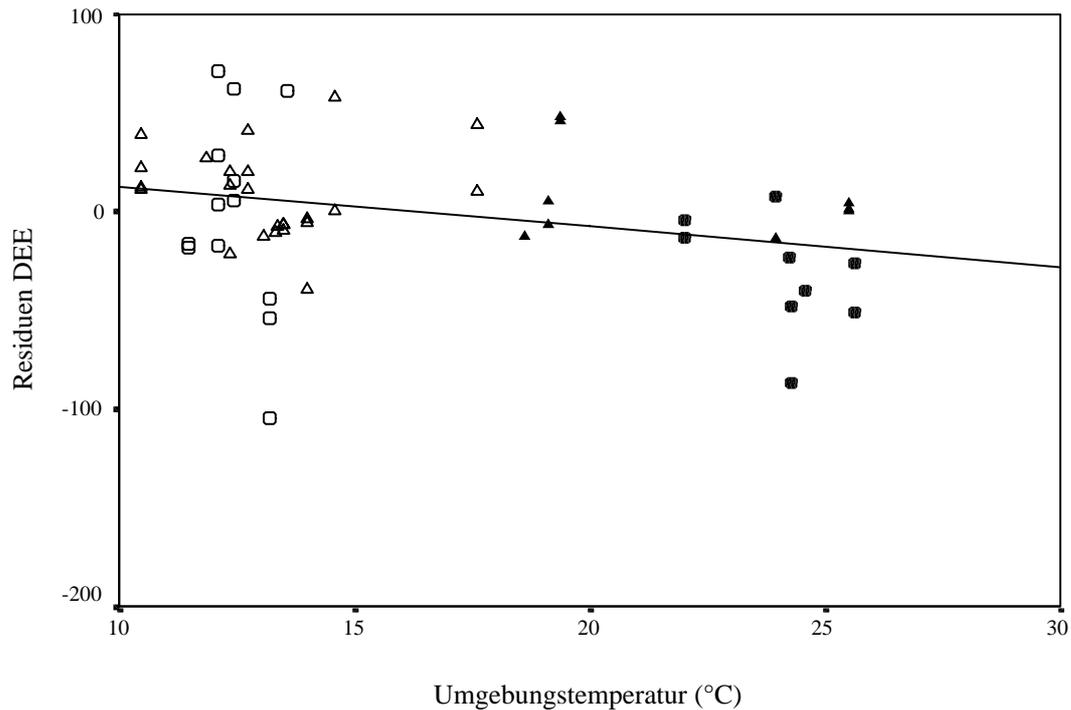


Abbildung 27: Beziehung zwischen der Umgebungstemperatur und den Residuen des täglichen Energieumsatzes junger Säbelschnäbler. Die Regressionsgerade für den gesamten Datensatz ( $r = -0,301$ ,  $p = 0,025$ ,  $n = 55$ ) ist eingezeichnet (Offene Kreise: Koog, offene Dreiecke: Vorland, gefüllte Kreise: Saline, gefüllte Dreiecke: Kanal).

Der Einfluss der Umgebungstemperatur erklärte allerdings nur einen sehr geringen Anteil der Varianz des Energieumsatzes der untersuchten Säbelschnäblerküken ( $r^2 = 0,091$ ). Bei der habitatspezifischen Betrachtung konnte in keinem der untersuchten Habitate ein signifikanter Einfluss der Umgebungstemperatur auf den täglichen Energieumsatz festgestellt werden (Tabelle 35).

Tabelle 35: Korrelationskoeffizienten nach Pearson für die Beziehung zwischen der Umgebungstemperatur und den Residuen des täglichen Energieumsatzes junger Säbelschnäbler.

	R	p	n
Alle Werte	-0,301	0,025	55
Koog	-0,194	0,525	13
Vorland	-0,027	0,901	24
Saline	-0,472	0,2	9
Kanal	-0,317	0,405	9

Die Messungen des täglichen Energieumsatzes frei lebender Säbelschnäblerküken wurden in den norddeutschen Untersuchungsgebieten bei Windstärken zwischen 2 Bf und 6 Bf (Median 3,85 Bf) in den südspanischen Untersuchungsgebieten bei Windstärken zwischen 2 Bf und 5 Bf (Median 3 Bf) durchgeführt. Ein Linearmodell (GLM) des Einflusses der Windstärke ergab unter Berücksichtigung der Körpermasse als Kovariate keinen signifikanten Einfluss der Windstärke auf den Energieumsatz junger Säbelschnäbler (Tabelle 36).

Tabelle 36: Ergebnis des Linearmodells (GLM) zum Einfluss der Umgebungstemperatur auf den Energieumsatz (DEE KJ/d) junger Säbelschnäbler (n = 55).

	Quadratsumme vom Typ III	df	Mittel der Quadrate	F	Signifikanz
Körpermasse	669460,023	1	669460,023	537,993	<0,001
Wind	70,839	1	70,839	0,057	0,812

$R^2 = 0,918$  (korrigiertes  $R^2 = 0,915$ )

Die Niederschlagsmenge während der Messungen des täglichen Energieumsatzes betrug in den norddeutschen Untersuchungsgebieten zwischen 0 und 9,9 mm/h ( $M 2,4 \pm 0,48$  mm/h). In den spanischen Untersuchungsgebieten wurde keine der Messungen bei Regen durchgeführt. Für den gesamten Datensatz hatte die Niederschlagsmenge unter Berücksichtigung der Körpermasse keinen signifikanten Einfluss auf den täglichen Energieumsatz, wohl aber der Interaktionsterm zwischen der Körpermasse und dem Niederschlag (Tabelle 37).

Tabelle 37: Ergebnis des Linearmodells (GLM) zum Einfluss des Niederschlags auf den Energieumsatz (DEE KJ/d) junger Säbelschnäbler (n = 55).

	Quadratsumme vom Typ III	df	Mittel der Quadrate	F	Signifikanz
Körpermasse	256256,357	1	256256,357	257,320	< 0,001
Regenmenge	758,440	1	758,440	0,762	0,388
Körpermasse *Regenmenge	5992,891	1	5992,891	6,018	0,018

R<sup>2</sup> = 0,924 (korrigiertes R<sup>2</sup> = 0,919)

### 3.6.4 Einfluss des Verhaltens auf den täglichen Energieumsatz

Es war zu vermuten, dass neben der geographischen Lage der Brutgebiete und der Witterung auch das Verhalten einen Einfluss auf den täglichen Energieumsatz der untersuchten Säbelschnäbler hatte. Dabei war anzunehmen, dass Küken mit einem hohen Aktivitätsniveau eine höheren Energieumsatz hatten als Küken die überwiegend gehudert wurden. Diese Möglichkeit konnte für die Küken überprüft werden, die während der Untersuchungsperiode ausreichend lange zur Erstellung eines Zeitbudgets beobachtet werden konnten. Hierzu wurde unter Berücksichtigung der Körpermasse als Kovariate mit Hilfe einer Varianzanalyse (GLM) der Einfluss der alternativ eingesetzten arcsin $\sqrt{p}$  transformierten Verhaltensvariablen Zeitanteil Nahrungssuche und Zeitanteil Hudern auf den täglichen Energieumsatz überprüft (Tabelle 38).

Tabelle 38: Ergebnisse der Linearmodelle (GLM) zum Einfluss der Zeitanteile für die Nahrungssuche und das Hudern (arcsin  $\sqrt{p}$  transformiert) auf den täglichen Energieumsatz frei lebender Säbelschnäblerküken (n = 47).

	Quadratsumme vom Typ III	df	Mittel der Quadrate	F	Signifikanz
Körpermasse	685873,886	1	685873,886	611,408	<0,001
Zeitanteil Nahrungssuche	1142,748	1	1142,748	1,019	0,318

R<sup>2</sup> = 0,934 (korrigiertes R<sup>2</sup> = 0,931)

	Quadratsumme vom Typ III	df	Mittel der Quadrate	F	Signifikanz
Körpermasse	380714,894	1	380714,894	332,836	<0,001
Zeitanteil Hudern	172,293	1	172,293	0,151	0,700

R<sup>2</sup> = 0,933 (korrigiertes R<sup>2</sup> = 0,929)

Weder der Zeitaufwand für die Nahrungssuche noch der Zeitanteil Hudern hatte einen signifikanten Einfluss auf den täglichen Energieumsatz.

### 3.6.5 Energieaufnahme

Mit Hilfe des doppelt markierten Wassers ist es möglich, die täglichen Energieausgaben der jungen Säbelschnäbler in verschiedenen Brutgebieten und Aufzuchthabitaten zu messen. Diese Größe allein erlaubt aber noch nicht die Abschätzung der pro Tag aufgenommenen Energie, da ein Teil der verstoffwechselten Energie in das wachsende Gewebe festgelegt wird. Die gesamte pro Tag verstoffwechselte Energie (Metabolizable Energy ME) kann durch Addition der in das wachsende Gewebe festgelegten Energie zum täglichen Energieumsatz errechnet werden. Abbildung 28 zeigt die tägliche Energieaufnahme junger Säbelschnäbler in Abhängigkeit von der Körpermasse.

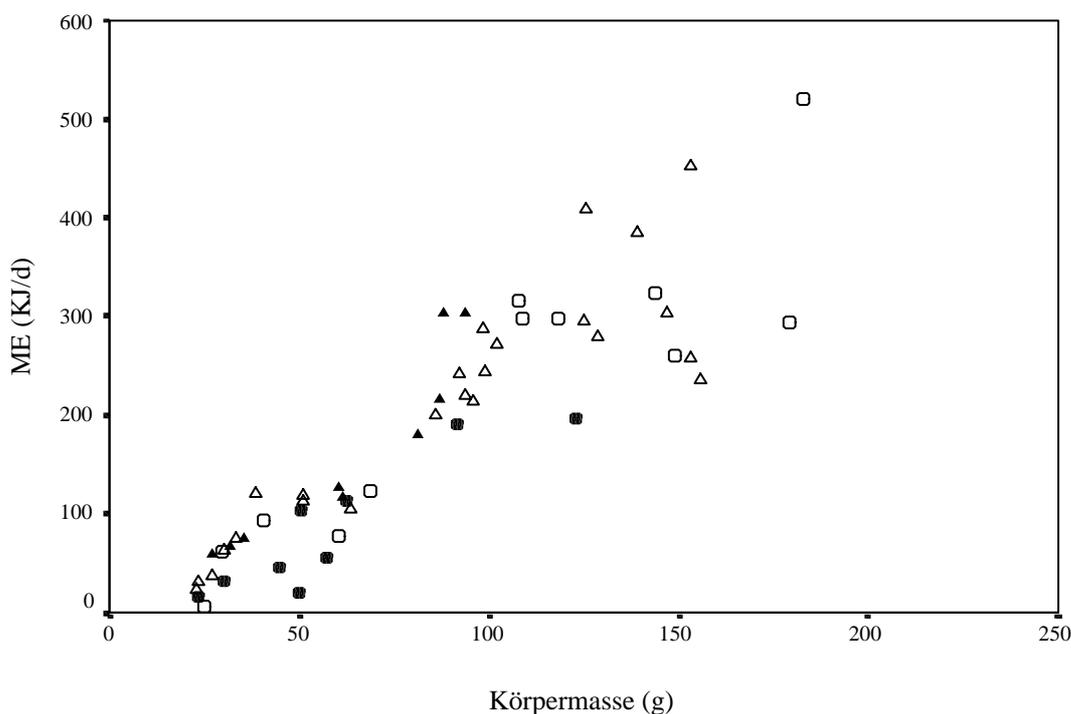


Abbildung 28: Einfluss der Körpermasse auf die pro Tag verstoffwechselte Energiemenge (ME) junger Säbelschnäbler. Die Gleichung der eingezeichneten linearen Regression für den gesamten Datensatz lautet:  $ME \text{ (kJ/d)} = 2,485 * \text{Körpermasse (g)} - 22,175$ ,  $r^2 = 0,817$ ,  $p < 0,001$ ,  $n = 55$  (Offene Kreise: Koog, offene Dreiecke: Vorland, gefüllte Kreise: Saline, gefüllte Dreiecke: Kanal).

Der Einfluss der geographischen Lage der Brutgebiete und der Aufzuchthabitate auf die tägliche Energieaufnahme wurde durch Linearmodelle (GLM) mit dem Brutgebiet bzw. Aufzuchthabitat als Faktor und der Körpermasse als Kovariate überprüft. In allen Fällen wurden die Interaktionen zwischen den beiden unabhängigen Variablen auf Signifikanz geprüft und nicht signifikante Interaktionen aus dem Modell entfernt. In diesem Fall werden nur die Modelle der Haupteffekte wiedergegeben. Die Ergebnisse dieses Verfahrens sind in der folgenden Tabelle 39 zusammengefasst.

Tabelle 39: Ergebnisse der Linearmodelle (GLM) zum Einfluss des Brutgebietes bzw. des Aufzuchthabitats auf die tägliche Energieaufnahme junger Säbelschnäbler (n = 55).

	Quadratsumme vom Typ III	df	Mittel der Quadrate	F	Signifikanz
Körpermasse	614095,738	1	614095,738	205,573	>0,001
Brutgebiet	1080,707	1	1080,707	0,362	0,550

R<sup>2</sup> = 0,818 (korrigiertes R<sup>2</sup> = 0,811)

	Quadratsumme vom Typ III	df	Mittel der Quadrate	F	Signifikanz
Körpermasse	611163,395	1	611163,395	230,105	>0,001
Habitat	23616,084	3	7872,028	2,964	0,041

R<sup>2</sup> = 0,845 (korrigiertes R<sup>2</sup> = 0,832)

Das Brutgebiet hatte keinen signifikanten Einfluss auf die Energieaufnahme junger Säbelschnäbler. Dagegen hatte der Faktor Aufzuchthabitat nach Entfernen des nicht signifikanten Interaktionsterms einen signifikanten Einfluss auf die Energieaufnahme. Eine ANOVA zum Einfluss des Aufzuchthabitats auf die Residuen der oben dargestellten linearen Regression der Energieaufnahme gegen die Körpermasse ergab einen signifikanten Unterschied zwischen den Residuen der täglichen Energieaufnahme in den einzelnen Habitattypen (ANOVA  $F_{3,51} = 3,006$ ,  $p = 0,039$ ). Die Residuen der täglichen Energieaufnahme in dem Habitattyp Saline waren signifikant niedriger als im Habitattyp Kanal (Post-Hoc-Test mit Bonferroni-Anpassung, mittlere Distanz 66,07,  $p = 0,05$ , Abbildung 29).

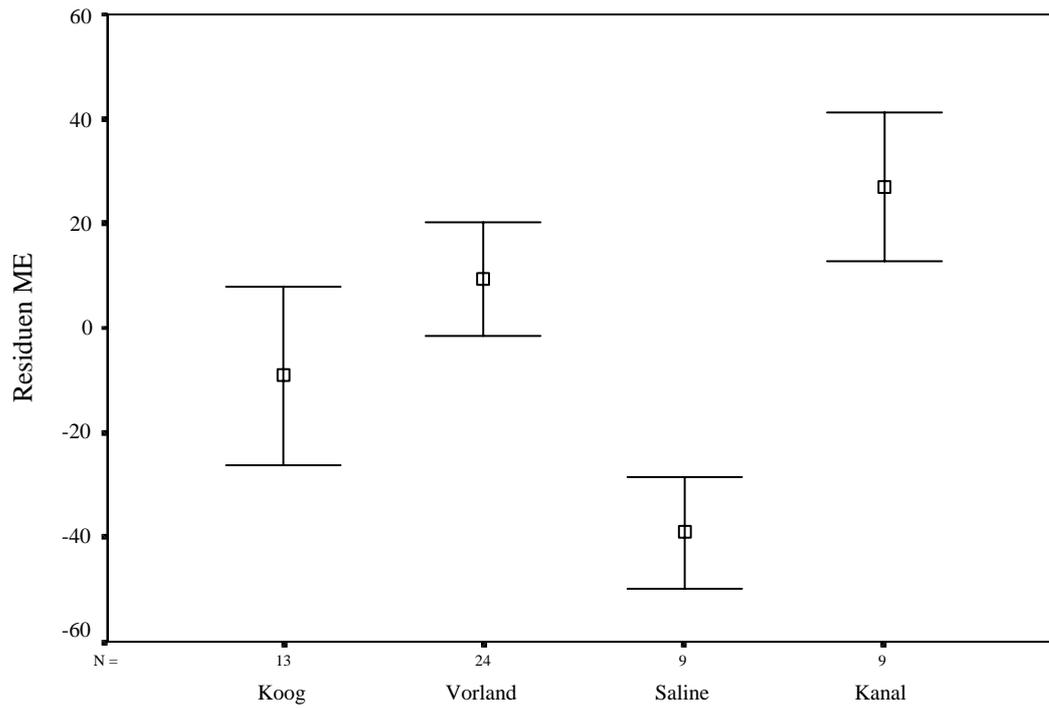


Abbildung 29: Vergleich der Residuen der täglichen Energieaufnahme ( $M \pm SE$ ) junger Säbelschnäbler in verschiedenen Aufzucht Habitaten.

## 3.7 Gesamtenergiebudgets junger Säbelschnäbler

### 3.7.1 Vergleich der Energiebudgets in unterschiedlichen Aufzuchthabitaten

Für die Konstruktion der Energiebudgets wurden aus den in Kapitel 3.2.3 angegebenen Gompertz-Wachstumsfunktionen die Körpermasseverläufe eines durchschnittlichen Jungvogels über die Wachstumsperiode bis zum Flüggewerden berechnet. Um eine größtmögliche Vergleichbarkeit der Ergebnisse zu gewährleisten, wurden für die Habitattypen Koog (Norddeutschland), Vorland (Norddeutschland) und Kanal (Südspanien) jeweils die habitatspezifischen Funktionen mit einer festen Asymptote (250g) verwendet. Da der Wachstumsverlauf der Jungvögel im Habitattyp Saline deutlich verzögert war, wurde in diesem Fall die durch Kurvenanpassung (Minimale Quadratsumme der Residuen) ermittelte Gleichung verwendet. Aus den so gewonnenen Wachstumskurven wurden durch Einsetzen der Körpermasse in die linearen Gleichungen für den täglichen Energieumsatz die habitatspezifischen Energieausgaben junger Säbelschnäbler im Verlauf der Wachstumsperiode ermittelt. Durch Addition der Energiekosten für die Gewebeproduktion (tägliche Massezunahme \* Energiedichte des Gewebes) wurde daraus das Gesamtenergiebudget junger Säbelschnäbler im Verlauf der Wachstumsperiode errechnet (Abbildung 30).

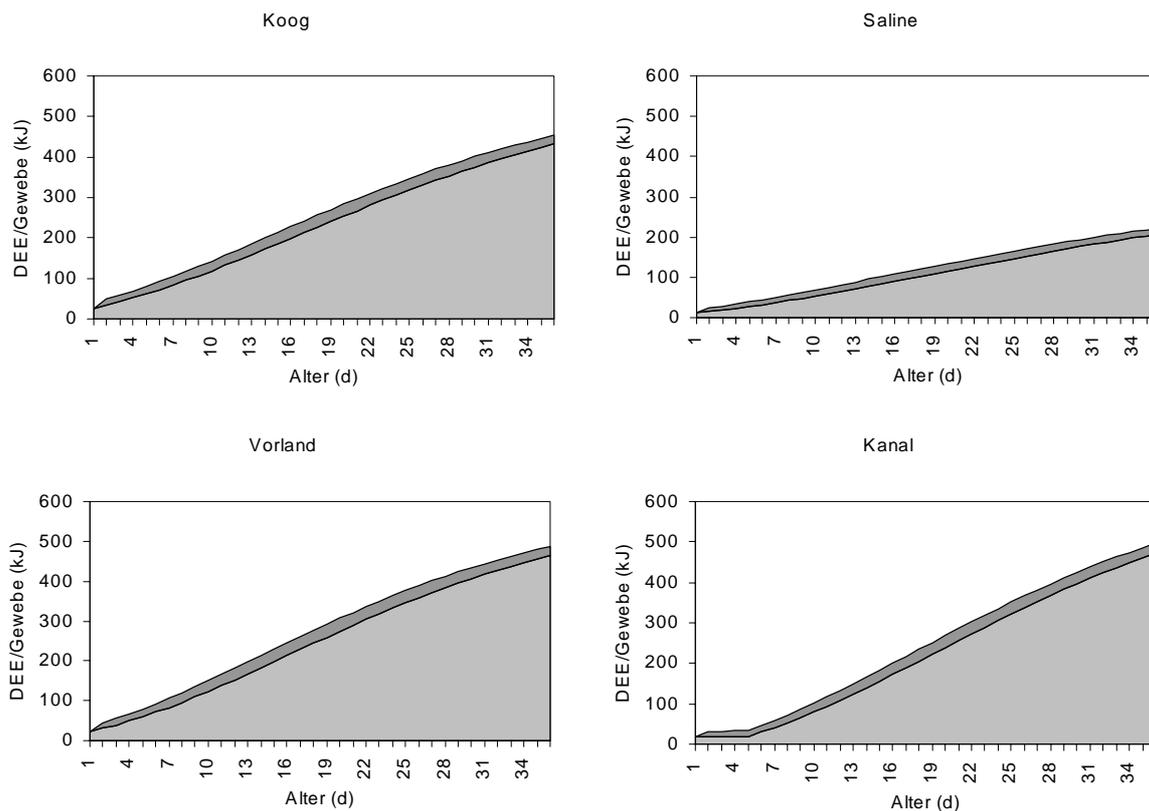


Abbildung 30: Habitatspezifische Energiebudgets (ME: Metabolized Energy) junger Säbelschnäbler bis zum mittleren Alter beim Erreichen der Flugfähigkeit (35 d). Dargestellt ist der Verlauf der Energieausgaben für den täglichen Energieumsatz (DEE, hell punktiert) und die in das wachsende Gewebe festgelegte Energie (Gewebe, dunkel).

Der Energiebedarf junger Säbelschnäbler nahm in allen untersuchten Habitattypen bis zum Alter von 35 Tagen kontinuierlich zu. Eine Plateauphase kurz vor dem Flüggewerden, die für andere Vogelarten beschrieben wurde, konnte nicht festgestellt werden, möglicherweise weil die Wachstumsperiode noch nicht vollständig abgeschlossen war. Der maximale Energiebedarf wurde in allen untersuchten Habitattypen zum Zeitpunkt des Flüggewerdens erreicht. Er betrug in den drei Habitats Koog (Norddeutschland), Vorland (Norddeutschland) und Kanal (Südspanien) zwischen 432 und 472 kJ/d, im Habitattyp Saline (Südspanien) dagegen nur 207 kJ/d. Da die Wachstumsperiode mit dem Erreichen der Flugfähigkeit noch nicht abgeschlossen ist und das hier gewählte Alter von 35 Tagen als Endpunkt der Wachstumsperiode angesichts der großen Flexibilität der Wachstumsgeschwindigkeit junger Watvögel lediglich eine Näherung darstellt, ist von einer weiteren Zunahme des Energieverbrauchs auszugehen.

Die pro Tag in das wachsende Gewebe festgelegte Energie nahm im Verlauf der Wachstumsperiode zunächst zu und erreichte ihr Maximum in allen untersuchten Habitattypen etwa um den zwanzigsten Lebensstag, dem Wendepunkt der Gompertz-Wachstumsfunktion (Abbildung 31).

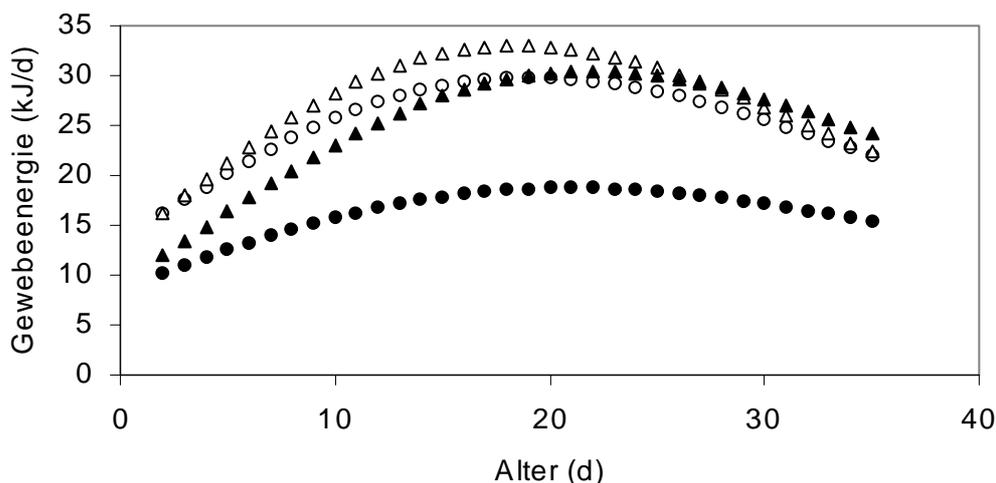


Abbildung 31: Entwicklung der pro Tag in wachsendes Gewebe festgelegten Energiemenge in unterschiedlichen Habitattypen (Offene Kreise: Koog, offene Dreiecke: Vorland, gefüllte Kreise: Saline, gefüllte Dreiecke: Kanal).

Die maximal pro Tag festgelegte Energiemenge betrug in den drei Habitaten Koog (Norddeutschland), Vorland (Norddeutschland) und Kanal (Südspanien) zwischen 29,8 und 33 kJ/d. Der Höchstwert von 33 kJ/d wurde von den Jungvögeln erreicht, die in den Vorländern der norddeutschen Wattenmeerküste aufwuchsen. Wie zu erwarten, war die pro Tag in das wachsende Gewebe festgelegte Energiemenge im Habitattyp Saline (Südspanien) mit 18,7 kJ/d dagegen deutlich geringer als in den übrigen Untersuchungsgebieten.

Zum intra- und interspezifischen Vergleich der Energiekosten junger Säbelschnäbler wurden die Gesamtenergieausgaben im Verlauf der Wachstumsperiode bis zum Alter von 35 Tagen herangezogen (Abbildung 32).

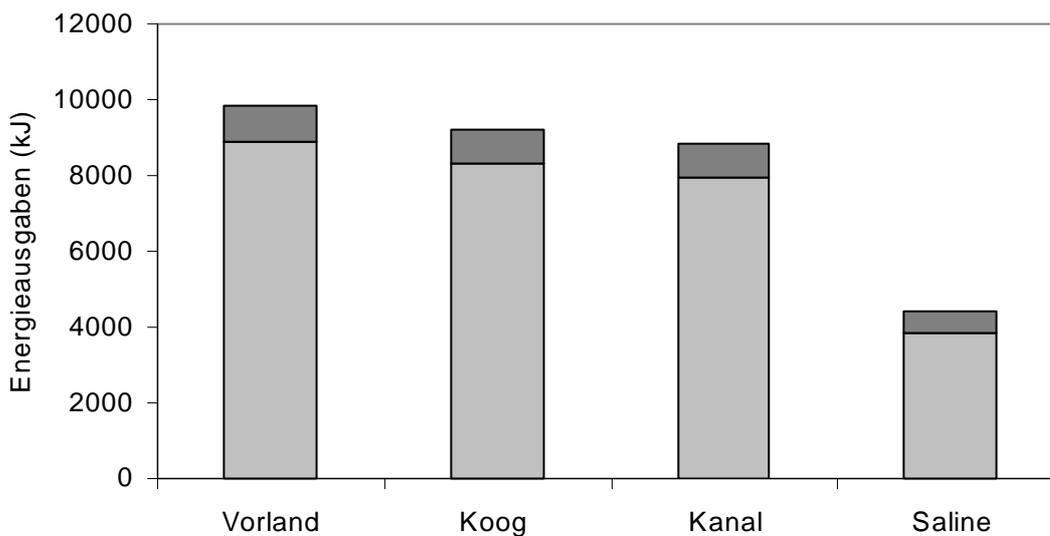


Abbildung 32: Vergleich der Energieausgaben junger Säbelschnäbler in unterschiedlichen Habitattypen. Dargestellt ist die Summe der Energieausgaben bis zum Alter von 35 Tagen (Hellgrau) und die in neues Gewebe gespeicherte Energiemenge (Dunkelgrau).

In den drei Habitaten Koog (Norddeutschland), Vorland (Norddeutschland) und Kanal (Südspanien) betragen die errechneten Energieausgaben für den Erhaltungs- und Aktivitätsstoffwechsel bis zum Alter von 35 Tagen zwischen 7951 kJ und 8888 kJ. Dabei wurden mit 7951 kJ die niedrigsten Gesamtenergiekosten der Produktion eines Jungvogels in dem südspanischen Untersuchungsgebiet (Kanal) festgestellt. Da die errechneten Energiekosten stark von der Länge des zugrunde gelegten Vergleichszeitraumes abhängig sind, hätte bereits die Addition der täglichen Energieausgaben für einen weiteren Tag (472 kJ/d) in dem südspanischen Untersuchungsgebiet Kanal zu einem ähnlich hohen Wert der Gesamtenergiekosten (8423 kJ) wie im nördlichen Habitattyp Koog (8295 kJ) geführt. In dem südspanischen Untersuchungsgebiet Saline betragen die errechneten Energiekosten mit 3856 kJ weniger als die Hälfte der für die drei übrigen Gebiete errechneten Werte.

Die im Verlauf der Wachstumsperiode in das wachsende Gewebe festgelegte Energiemenge betrug in den drei Habitaten Koog (Norddeutschland), Vorland (Norddeutschland) und Kanal (Südspanien) zwischen 869 kJ und 957 kJ. In der südspanischen Saline konnten die jungen Säbelschnäbler dagegen nur 568 kJ in das Wachstum investieren. Mit dieser Ausnahme wurde in allen Fällen mit 9,7 % bis 9,9 % ein ähnlich hoher Anteil der gesamten umgesetzten Energiemenge in das wachsende Gewebe festgelegt. Die Jungvögel, die im Habitattyp Saline aufwachsen, wendeten dagegen mit etwa 12,7 % einen höheren Anteil der ihnen zur

Verfügung stehenden Energiemenge für den Aufbau von Körpergewebe auf. Es bestand ein positiver Zusammenhang zwischen der für den Erhaltungs- und Aktivitätsstoffwechsel einerseits und der für das Wachstum andererseits aufgewendeten Energiemenge ( $r = 0,998$ ,  $p = 0,002$ ).

Insgesamt wurden über die gesamte Wachstumsperiode durchschnittlich zwischen 1,0 und 1,46 kJ/g\*d (ADME, Average daily metabolized energy) umgesetzt. Der niedrigste Wert wurde in der Saline erzielt, in den übrigen Habittypen lag die durchschnittlich pro Tag umgesetzte Energiemenge sehr einheitlich bei 1,43 bis 1,46 kJ/g\*d.

## 4 Diskussion

### 4.1 Gelegegröße und Eigröße

#### 4.1.1 Gelegegröße

Die durchschnittliche Gelegegröße von Säbelschnäblern aus nördlichen Brutgebieten an der norddeutschen Wattenmeerküste und südlichen Brutgebieten in der Bucht von Cadix unterschied sich nicht voneinander. Die in den beiden Brutgebieten ermittelte Gelegegröße von durchschnittlich etwa vier Eiern pro Gelege entspricht sehr genau den in verschiedenen europäischen Untersuchungsgebieten, aber auch im südlichen Afrika ermittelten Werten (Makatsch 1974, Cramp & Simmons 1983, Glutz von Blotzheim et al. 1985, Urban et al. 1986, Maclean 1993). Die Gelegegröße des Säbelschnäblers ist, wie bei den meisten Watvögeln der Ordnung *Charadriiformes*, mit vier Eiern sehr konstant. Diese typische Gelegegröße ist nach Maclean (1972) als die ursprüngliche Gelegegröße der Ordnung anzusehen. Abweichungen von der modalen Gelegegröße treten in der Regel nach unten auf, während größere Gelege in den meisten Fällen auf intraspezifischen Brutparasitismus zurückzuführen sind (Hötker 2000).

Als Ursache für die bei Watvögeln auf vier Eier festgelegte Gelegegröße werden von Walters (1984) verschiedene Erklärungen diskutiert.

Zum einen könnte die Nahrungsverfügbarkeit während der Eiablage die Anzahl der zu produzierenden Eier limitieren. So wird die bei vielen Vogelarten in höheren Breitengraden festgestellte Zunahme der Eizahl pro Gelege (Lack 1968, Maclean 1972, Bezzel & Prinzinger 1990) nach den Hypothesen von Lack (1968) und Ashmole (Ricklefs 1980) letztlich durch die polwärts zunehmende Verfügbarkeit von Nahrungsressourcen für das legende Weibchen und, bei altricialen Arten, für die Ernährung der Jungvögel erklärt. Die bessere Nahrungsverfügbarkeit ist nach Lack auf die längere Tageslichtperiode zurückzuführen, die mehr Zeit für die Nahrungssuche erlaubt. Daneben weist Ashmole darauf hin, dass in höheren Breitengraden eine größere Differenz zwischen dem Ressourcenangebot während der Brutzeit und der Nichtbrutzeit besteht als in äquatornahen Breitengraden. Diese Differenz steht für die Produktion größerer Gelege und die Ernährung von mehr Jungvögeln zur Verfügung. Wenn

also die Gelegegröße des Säbelschnäblers ausschließlich durch die Nahrungsverfügbarkeit begrenzt würde, so wäre zu erwarten, dass die hier untersuchten Säbelschnäbler in nördlicheren Brutgebieten größere Gelege produzierten als in südlicheren. Das war nicht der Fall, so dass in diesem Fall kein Hinweis auf eine Beeinflussung der Gelegegröße durch die geographische Lage der Brutgebiete, wie sie nach den oben beschriebenen Hypothesen zu erwarten wäre, besteht. In einer Studie am Seeregenpfeifer konnten Szekely et al. (1994) ebenfalls keinen Hinweis auf eine Begrenzung der Gelegegröße durch die Nahrungsverfügbarkeit finden. Auch Walters (1984) kommt in seiner Übersichtsarbeit zur Evolution der Brutpflege und der Gelegegröße bei Watvögeln zu dem Schluss, dass die Nahrungsverfügbarkeit keine ausreichende Erklärung für die Limitierung der Gelegegröße auf maximal vier Eier darstellt.

Als wahrscheinlichere Erklärung für dieses Phänomen gilt die Annahme, dass vier Eier auf Grund der im Vergleich zu anderen Vogelordnungen sehr großen Eier (Rahn et al. 1975) die maximale Anzahl ist, die noch effektiv von einem Altvogel bebrütet werden kann (Walters 1984). Diese Hypothese wird durch neuere Befunde von Szekely et al. (1994) unterstützt. Sie fanden bei einer experimentellen Vergrößerung des Geleges von Seeregenpfeifern eine gegenüber der Kontrolle verzögerte Entwicklung und eine Verlängerung der Bebrütungszeit. Auch für Säbelschnäbler konnte Hötker (1998b) nachweisen, dass Gelege, die aus mehr als vier Eiern bestanden, eine längere Bebrütungsdauer erforderten und damit länger dem Risiko der Nestprädation ausgesetzt waren als Vierergelege.

Dieses Argument steht im engen Zusammenhang mit der Hypothese, dass größere Gelege einem stärkeren Prädationsrisiko ausgesetzt sind, da sie während der längeren Eiablagephase länger dem Zugriff von Prädatoren ausgesetzt sind oder insgesamt auffälliger und damit leichter zu finden sind. Falls diese Hypothese zutrifft wäre allerdings zu erwarten, dass ein Zusammenhang zwischen der Art des Neststandortes (Offen/Geschützt) und der Gelegegröße besteht. Das ist bei Watvögeln nicht der Fall. Auch bei Arten mit sehr gut getarnten Neststandorten wie zum Beispiel Rotschenkel, Bekassine oder Kampfläufer ist die Gelegegröße auf vier Eier beschränkt (Cramp & Simmons 1983, Glutz von Blotzheim et al. 1985).

Als weitere Hypothese zur Erklärung der maximalen Gelegegröße von vier Eiern bei Watvögeln wurde vorgeschlagen, dass die Altvögel nicht zur effektiven Brutpflege von mehr als vier Jungvögeln in der Lage sind, da mit der Anzahl der selbständig nach Nahrung

suchenden Jungvögel die durchschnittliche Distanz zu ihnen zunimmt (Walters 1984). Eine ähnliche Erklärung wurde bereits von Safriel (1975) in Bezug auf die effektive Verteidigung gegen Prädatoren vorgeschlagen.

Unabhängig davon, welche der oben diskutierten Hypothesen (die sich nicht alle gegenseitig ausschließen) die maximale Gelegegröße von vier Eiern bei Watvögeln erklärt, ergibt sich dennoch die Frage, warum einige Watvogelarten insbesondere mit äquatornahen Verbreitungsgebieten kleinere Gelege produzieren. Hier könnten durchaus die von Lack und Ashmole angeführten Erklärungsansätze sowie eine größere Gefährdung für größere und damit auffälligere und länger exponierte Gelege durch die höhere Prädatorendichte in südlichen Brutgebieten eine Rolle spielen (Walters 1984, Szekely et al. 1994).

#### **4.1.2 Eigröße**

Auf Grund der durch die oben beschriebenen Zwänge relativ starr festgelegten Gelegegröße könnten sich unterschiedliche Investitionen des legenden Weibchens in die Reproduktion auch in der Eigröße wider spiegeln. In verschiedenen Studien konnte sowohl für den Säbelschnäbler als auch für zahlreiche andere Vogelarten gezeigt werden, dass aus größeren Eiern größere oder besser mit Körperreserven ausgestattete Jungvögel schlüpfen (Ricklefs 1984, Grant 1991, Dawson & Clark 1996, Blomquist et al. 1997, Dittmann & Hötker 2001, Anderson & Alisaukas 2001, 2002, Pelayo & Clark 2002). Größere, besser ausgestattete Jungvögel haben aus mehreren Gründen einen deutlichen Überlebensvorteil. Zum einen besteht ein direkter Zusammenhang zwischen der Körpermasse und den thermoregulatorischen Fähigkeiten der Jungvögel (Rhymer 1988, Visser & Ricklefs 1993 a,b, Anderson & Alisaukas 2002), darüber hinaus könnten die Dottervorräte bei praecocialen Vogelarten eine Reserve für witterungsbedingte Einschränkungen der Nahrungsaufnahme in den ersten Tagen nach dem Schlupf darstellen. Ein hoher Reifegrad beim Schlupf bedeutet auch bessere motorische Fähigkeiten, die sowohl bei der Flucht vor Prädatoren als auch bei der Wanderung vom Neststandort in die Aufzuchtterritorien und bei der Nahrungssuche von Vorteil sind (Anderson & Alisaukas 2001). Auf der anderen Seite fanden Jager et al. (2000) in einer Studie am Austernfischer keinen Zusammenhang zwischen der Eigröße und der Überlebensrate der Jungvögel bis zum Flüggewerden. Sie schließen daraus, dass die Eigröße innerhalb einer populationstypischen Spanne ein evolutionär neutrales Merkmal ist. Allerdings wirken sich die Vorteile, die sich für aus größeren Eiern geschlüpfte Jungvögel

ergeben, vor allen in den ersten Lebenstagen aus und können im Verlauf der Wachstumsperiode durch die Wirkung anderer Parameter, wie die Nahrungsverfügbarkeit, überlagert werden. Weiterhin ist möglich, dass die Überlebensvorteile von Jungvögeln aus größeren Eiern nur unter besonderen Bedingungen, zum Beispiel eine Kälteperiode in den ersten Lebenstagen, wirksam werden. Auch Williams (1994) kommt in seiner Literaturübersicht zu dem Schluss, dass sich die Eigröße vor allem in den ersten Lebenstagen positiv auf die Überlebenswahrscheinlichkeit der Jungvögel auswirkt und sich dieser Effekt nicht in allen Fällen bis zum Erreichen der Flugfähigkeit fortpflanzt.

Auf Grund dieser Überlegungen wurde erwartet, dass Säbelschnäbler als Anpassung an die ungünstigeren klimatischen Bedingungen in nördlicheren Brutgebieten größere Eier produzieren als Artgenossen aus südlicheren Brutgebieten. Diese Hypothese konnte nicht bestätigt werden. Trotz eines statistisch signifikanten Unterschiedes der Eiform - die Eier in dem südspanischen Brutgebiet waren deutlich länger und schmaler als die in dem norddeutschen Brutgebiet - unterschied sich das durchschnittliche Eivolumen in den beiden Brutgebieten nicht voneinander. Die in der vorliegenden Untersuchung festgestellten Eigrößen entsprachen sehr genau den publizierten Angaben aus verschiedenen Teilen des Brutareals der Art (Makatsch 1974, Cramp & Simmons 1983, Glutz von Blotzheim et al. 1985, Urban et al. 1986, Mclean 1993). Auch die strukturelle Größe und die Körpermasse der frisch geschlüpften Jungvögel aus den beiden Brutgebieten unterschieden sich nicht voneinander (siehe Abschnitt 4.2.1). Demnach haben die Säbelschnäbler der nordwesteuropäischen Wattenmeerküste keine Anpassung der Eigröße an die besonderen klimatischen Bedingungen ihres Brutgebietes entwickelt. Neben der Eigröße, d.h. der in das Ei investierten Biomasse, könnten derartige Anpassungen aber auch in der Qualität der Eier, zum Beispiel im relativen Fett- oder Proteingehalt bestehen (Williams 1994, Anderson & Alisaukas 2002, Pelayo & Clark 2002). Hieraus ergeben sich Fragen, die in der vorliegenden Untersuchung nicht geklärt werden konnten und somit Anregungen für weitere Studien geben könnten.

Die Eigröße von Säbelschnäblern in den beiden untersuchten Brutgebieten zeigte eine hohe intraspezifische Variation, die zum Teil durch saisonale Unterschiede erklärt werden konnte (siehe Abschnitt 4.1.3), vor allem aber durch Unterschiede zwischen den Gelegen bedingt waren, die etwa 75% der Gesamtvariation erklärten. Dieses Ergebnis deutet darauf hin, dass Unterschiede der legenden Weibchen, die wenigstens zum Teil auf genetische Effekte zurückzuführen sind, einen großen Einfluss auf die Eigröße haben (Väisänen et al. 1972,

Ricklefs 1984, Grant 1991, Larson & Forslund 1992, Nol et al. 1997, Dittmann & Hötter 2001). Ähnliche Befunde wurden auch in zahlreichen Studien an anderen Watvogelarten festgestellt (Ricklefs 1984, Grant 1991, Nol et al. 1997, Jager et al. 2000). Es ist also davon auszugehen, dass eine genetisch beeinflusste Variabilität der Eigröße vorlag, die als Angriffspunkt der Selektion für die Entwicklung größerer, thermoregulatorisch weiterentwickelter Jungvögel in den klimatisch ungünstigeren Brutgebieten Nordwesteuropas dienen könnte. Die Frage, warum sich trotz des zu erwartenden Selektionsvorteils für Jungvögel aus größeren Eiern keine derartige Anpassung entwickelt hat, wird in der Abschlussdiskussion behandelt.

Eine geographische Variation der Eigröße wurde bereits bei verschiedenen Vogelarten beschrieben (Runde & Barrett 1981, Weidinger 1996, Chylarecki et al. 1997, Encabo et al. 2002). Allerdings besteht bei der Interpretation dieser Befunde die Schwierigkeit zu erkennen, ob es sich hierbei tatsächlich um eine direkte Anpassung der Eigröße handelt oder ob sie lediglich eine Folge unterschiedlicher Rahmenbedingungen darstellen. Beispielsweise führen Chylarecki et al. (1997) die in Europa von Nordwesten nach Südosten abnehmende Eigröße auf klimabedingte Unterschiede der Nahrungsverfügbarkeit zurück, die ihrerseits die Eigröße beeinflussen. Weiterhin könnte die die Eigröße als sekundäres Merkmal lediglich mit anderen Merkmalen, etwa der Körpergröße des legenden Weibchens, kovariieren. So deuten im Falle des Säbelschnäblers die festgestellten geringfügigen Unterschiede der Eiform darauf hin, dass sich die legenden Weibchen in den beiden untersuchten Brutgebieten in ihrer strukturellen Körpergröße unterscheiden (siehe unten). Dies konnte allerdings beim direkten Vergleich des Eivolumens, das letztlich die Nährstoffversorgung des Eies bestimmt, und der biometrischen Daten der frisch geschlüpften Jungvögel und der auf dem Nest gefangenen Altvögel nicht bestätigt werden.

Die Feststellung, dass die Eier aus dem Bucht von Cadiz bei gleichem Volumen durchschnittlich länger und schmaler waren als die aus dem norddeutschen Wattenmeer, könnte auf eine geringere Körpergröße der legenden Weibchen in Südspanien hindeuten, da der Eidurchmesser auf Grund anatomischer Zwänge stärker von der strukturellen Größe des Weibchens bestimmt wird als die Länge (Encabo et al. 2002). Die Schlussfolgerung, dass die legenden Weibchen des nördlichen Brutgebietes größer waren als ihre südlichen Artgenossen, würde mit der so genannten Bergmannschen Regel, nach der die Körpergröße positiv mit der geographischen Breite des Brutgebietes korreliert ist, übereinstimmen. Diese Vermutung wird durch die biometrischen Daten der gefangenen Altvögel jedoch nur für die Körpermasse

bestätigt (siehe Abschnitt 4.2.2). Allerdings ist die Anzahl der gefangenen Altvögel zu gering, um hier eindeutige Aussagen zu treffen, zumal das Geschlecht der Altvögel als zu Grunde liegende Variable nicht bekannt ist. Eine eingehende Diskussion der Bedeutung der Körpergröße folgt im Abschnitt über die biometrischen Daten der Jung- und Altvögel (4.2.2).

#### **4.1.3 Saisonale Variation der Eigröße**

Im Verlauf der Brutsaison nahm das durchschnittliche Eivolumen sowohl in den norddeutschen Brutgebieten als auch in Südspanien ab. Diese Abnahme war mit Ausnahme der relativ geringen Stichprobe von Dreiergelegen aus Südspanien in allen Gruppen signifikant. Eine saisonale Abnahme der Eigröße wurde bereits für andere Vogelarten beschrieben (Birkhead 1982, Byrkedal & Kalas 1985, Weidinger 1996, Groen & Yurlov 1999) und konnte für den Säbelschnäbler auch bereits in der Auswertung des für die norddeutsche Population vorliegenden Datensatzes von Dittmann (1999, Dittmann & Hötker 2001) nachgewiesen werden. Als mögliche adaptive Erklärung für diese Abnahme vermuten Dittmann & Hötker (2001), dass kleinere Eier zu einer Verkürzung der Bebrütungsdauer führen. Diese könnte unter den saisonalen Bedingungen der norddeutschen Wattenmeerküste dazu beitragen, mit Fortschreiten der Saison die Dauer des gesamten Reproduktionszyklus zu verkürzen, um damit die Überlebenschance der Jungvögel zu erhöhen und den rechtzeitigen Abschluss der Brutperiode vor dem Beginn der Mauser und dem Abzug zu ermöglichen (Hötker 1998, Dittmann & Hötker 2001). Diese Hypothese wird auf dem ersten Blick nicht durch die hier vorgestellten Ergebnisse unterstützt, da auch bei den in weniger stark saisonal geprägten südspanischen Brutgebieten lebenden Säbelschnäblern eine Verringerung der Eigröße mit fortschreitender Brutsaison festzustellen war.

Allerdings dürfte auch unter den ariden Bedingungen des südspanischen Brutgebietes und in weiten Teilen des übrigen Areal der Art ein deutlicher Selektionsdruck zur Verkürzung der Reproduktionsperiode mit Fortschreiten der Brutsaison bestehen. Säbelschnäbler brüten hier überwiegend in instabilen Lebensräumen, so dass die Gefahr des Brutverlustes durch Austrocknen der Aufzuchthabitate besteht. Das gilt auch für Salinen als anthropogene Ersatzlebensräume, deren Eignung als Aufzuchthabitate mit fortschreitender Kristallisation des Salzes abnimmt (eigene Beobachtung).

Diese Sichtweise erklärt die erstaunliche Parallele der Abnahme des Eivolumens im Verlauf der Brutsaison in beiden Brutgebieten. Obwohl die letztlich wirkenden Faktoren in

Norddeutschland (Saisonalität der Temperatur und Tageslänge) und Südspanien (Austrocknen der Brutgewässer) unterschiedlich waren, ist die Abnahme der Eigröße unter beiden Bedingungen adaptiv. Diese als Anpassung an das schnelle Austrocknen ephemerer Bruthabitate unter ariden Bedingungen südlicher Brutareale entwickelte Eigenschaft wäre demnach als Präadaption an die saisonalen Bedingungen am Nordrand des jetzigen Brutareals zu verstehen.

#### **4.1.4 Zusammenfassung**

Es bestanden keine Hinweise auf Unterschiede der Gelegegröße oder der Eigröße von Säbelschnäblern aus nördlichen und südlichen Brutgebieten, die als Anpassung an die besonderen klimatischen Bedingungen des jeweiligen Brutgebietes interpretiert werden könnten. Die Eier von Säbelschnäblern aus dem südspanischen Brutgebiet waren signifikant schmaler und länger als Eier aus Norddeutschland. Dieser Unterschied könnte einen Hinweis auf Unterschiede der Körpergröße der legenden Weibchen darstellen, dessen Bedeutung in der vorliegenden Arbeit allerdings nicht abschließend beurteilt werden kann. In beiden Brutgebieten wurde eine saisonale Abnahme des Eivolumens festgestellt, die eine Möglichkeit zur Verkürzung des Reproduktionszyklus durch die Verringerung der Bebrütungsdauer mit fortschreitender Saison darstellt (Hötker 1998 b). Diese ist als Anpassung an die sich in beiden Brutgebieten mit fortschreitender Saison verschlechternden Brutbedingungen zu verstehen. Während in Norddeutschland zeitliche Zwänge durch die Saisonalität der Temperatur und der Tageslänge bestehen, die einen rechtzeitigen Abschluss der Brutperiode vor der Mauser und dem Abzug in die Winterquartiere erforderlich machen, ergeben sie sich in Südspanien auf Grund der ariden Klimabedingungen aus der Gefahr des Austrocknens der Aufzuchthabitate.

## **4.2 Biometrie und Wachstum junger Säbelschnäbler**

### **4.2.1 Biometrie frisch geschlüpfter Jungvögel**

Die biometrischen Daten der frisch geschlüpften Jungvögel stimmen mit den publizierten Angaben in den verschiedenen Handbüchern überein (Cramp & Simmons 1983, Glutz von Blotzheim et al. 1985, Urban et al. 1986). Es konnten keine signifikanten Unterschiede der strukturellen Körpermaße und der Körpermasse der frisch geschlüpften Jungvögel aus dem nordfriesischen Wattenmeer und der Bucht von Cadiz festgestellt werden. Die Hypothese, dass die Jungvögel in Nordwestdeutschland als Anpassung an die ungünstigeren klimatischen Bedingungen weiter entwickelt oder mit mehr Körperreserven ausgestattet schlüpfen als Jungvögel in Südspanien, konnte demnach nicht bestätigt werden. Dieses Ergebnis ist allerdings auf Grund der oben diskutierten fehlenden Unterschiede der Eiggröße, welche die Größe der Jungvögel wesentlich beeinflusst, nicht überraschend.

### **4.2.2 Biometrie der Altvögel**

Die biometrischen Daten der vermessenen Säbelschnäbler stimmen ebenfalls mit den publizierten Angaben überein (Cramp & Simmons 1983, Glutz von Blotzheim et al. 1985, Urban et al. 1986). Die strukturellen Körpermaße adulter Säbelschnäbler zeigen im gesamten Verbreitungsgebiet der Art allenfalls klinale Variationen, die aber in keinem Fall zur Abgrenzung distinkter Unterarten herangezogen werden können (Cramp & Simmons 1983, Glutz von Blotzheim et al. 1985, Urban et al. 1986). Auch in der vorliegenden Untersuchung konnten keine Unterschiede der strukturellen Körpergröße von Säbelschnäblern aus Nordwestdeutschland und Südspanien festgestellt werden. Dagegen waren die Altvögel aus dem norddeutschen Wattenmeer um etwa 25 g schwerer als ihre südspanischen Artgenossen. Dieser Unterschied steht im Einklang mit der Hypothese, dass die Brutvögel nördlicher Brutgebiete während der Bebrütungszeit größere Körperreserven benötigen, um Nahrungsengpässe auf Grund von Perioden ungünstiger Witterung zu überbrücken. Ein ähnlicher Zusammenhang wurde zum Beispiel von Tulp et al. (2002) für brütende und jungeführende Zwergstrandläufer sowie von verschiedenen Autoren für andere Watvogelarten während der Überwinterung beschrieben (Davidson et al. 1986 a,b, Castro et al. 1992, Zwarts

et al. 1996). Als mögliche alternative Erklärung ist die Tatsache zu nennen, dass die Altvögel in Südspanien alle in der relativ nahrungsarmen Saline gefangen wurden, während die Altvögel in den norddeutschen Untersuchungsgebieten alle Zugang zu den sehr nahrungsreichen offenen Schlickflächen des Wattenmeers hatten. Allerdings unterschied sich die Nahrungsaufnahmerate der adulten Säbelschnäbler in den beiden Habitaten weit weniger als die der Jungvögel. Es ist davon auszugehen, dass Altvögel auch in der Saline keine Schwierigkeiten hatten, ihren Nahrungsbedarf zu decken (siehe Abschnitt 4.5.5). Zur Klärung dieser Fragen sind weitere Untersuchungen mit einem größeren Stichprobenumfang notwendig. Besonders aufschlussreich könnten hierbei vergleichende Untersuchungen in mehreren Brutgebieten entlang eines latitudinalen Gradienten sein.

### **4.2.3 Wachstum der Jungvögel**

Die Geschwindigkeit der Wachstumsvorgänge junger Vögel ist erheblichen Variationen unterworfen. Neben der grundsätzlichen Differenzierung innerhalb des altricial-precocialen Spektrums ist auf intraspezifischen Niveau die Verfügbarkeit von Nahrung der wichtigste Faktor, der die Wachstumsgeschwindigkeit bestimmt. Diese wiederum kann bei nesthockenden Vogelarten durch das Nahrungsangebot, direkte oder indirekte Auswirkungen der Witterung auf die Erreichbarkeit der Nahrung, oder auch durch die Konkurrenz der Nestlinge untereinander und den Konflikt zwischen den Altvögeln und ihren Nachkommen um Zeit oder Ressourcen begrenzt sein (Gebhardt-Henrich & Richner 1998, Shew & Ricklefs 1998).

Bei jungen Watvögeln und anderen nestflüchtenden Jungvögeln, die unmittelbar nach dem Schlupf selbständig nach Nahrung suchen, wird die Nahrungsverfügbarkeit dagegen überwiegend durch äußere Faktoren begrenzt. Hier spielt neben dem eigentlichen Nahrungsangebot auch die Witterung eine große Rolle, da ungünstige Witterungsbedingungen auf Grund der notwendigen längeren Huderperioden das Zeitbudget der Jungvögel und damit die mögliche Energieaufnahme begrenzen (Erikstad & Spidso 1982, Beintema & Visser 1989, Schekkerman et al. 1998, Pierce Higgins & Yalden 2002). Die in der vorliegenden Studie gewonnenen Ergebnisse bestätigen die große Variation des Wachstums junger Säbelschnäbler unter Freilandbedingungen, die bereits von Hötter (1998 a) für das norddeutsche Brutgebiet beschrieben wurde. Auch hier waren Witterungsbedingungen und

habitatspezifische Unterschiede der Nahrungsverfügbarkeit die wichtigsten Größen, die einen Einfluss auf die Wachstumsgeschwindigkeit hatten.

Bezüglich möglicher geographischer Variationen der Wachstumsgeschwindigkeit sind zwei Hypothesen denkbar, die unterschiedliche Voraussagen über den Wachstumsverlauf in den beiden untersuchten Brutgebieten treffen. Auf der einen Seite könnten ungünstigere Witterungsbedingungen in den nördlichen Brutgebieten dazu führen, dass die Jungvögel hier auf Grund der Einschränkungen ihres Zeitbudgets und der höheren energetischen Ausgaben für die Thermoregulation langsamer wachsen als Jungvögel in klimatisch günstigeren südlichen Brutgebieten. Auf der anderen Seite bringt die in höheren Breitengraden kürzere Brutperiode auch eine starke Selektion auf die Verkürzung des Reproduktionszyklus durch Beschleunigung der Jugendentwicklung mit sich. So wurde beispielsweise bei Studien an verschiedenen Unterarten des Schwarzkehlchens (*Saxicola torquata*) ein deutlicher, genetisch beeinflusster Zusammenhang zwischen der geographischen Lage des Brutgebietes und der Wachstumsgeschwindigkeit festgestellt. Die Vögel der nördlichen Unterart (*S. t. maura*) wuchsen schneller als die der mitteleuropäischen Unterart (*S. t. rubicola*). Allerdings war die Wachstumsgeschwindigkeit der im tropischen Afrika lebenden Unterart (*S. t. axillaris*) ähnlich hoch wie die der nördlichen Unterart (Starck et al. 1995, Helm & Gwinner 2001). Auch bei arktischen Watvogelarten wurden deutlich höhere Wachstumsraten festgestellt als bei vergleichbaren Arten der gemäßigten Breiten (Scheckermann et al. 1998, 2003).

Das Wachstum der hier untersuchten jungen Säbelschnäbler verlief in den einzelnen Habitattypen unterschiedlich. Die Jungvögel, die in dem südspanischen Habitattyp Saline aufwuchsen, zeigten ein deutlich verzögertes Wachstum und erreichten rechnerisch eine asymptotische Körpermasse von nur 57 % der Adultmasse. Die Wachstumsverläufe der Jungvögel in den übrigen drei Habitattypen Koog (Norddeutschland), Vorland (Norddeutschland) und Kanal (Südspanien) zeigten nur geringe Unterschiede. Sie erreichten asymptotische Körpermassen von 84 % bis 98 % der Adultmasse.

In der vorliegenden Untersuchung konnte demnach kein eindeutiger Zusammenhang zwischen der geographischen Lage der Brutgebiete und der Wachstumsgeschwindigkeit festgestellt werden. Die beobachteten Unterschiede waren vielmehr stark durch kleinräumige Unterschiede der Habitatqualität beeinflusst. Allerdings weisen sowohl die höhere asymptotische Körpermasse als auch die höhere lineare Wachstumsrate (tägliche Massezunahme) der Jungvögel in den beiden norddeutschen Aufzuchthabitaten auf bessere

Wachstumsbedingungen als in den südspanischen Aufzucht Habitaten hin. Dieses Ergebnis spricht gegen die Annahme, dass höhere energetische Ausgaben und die Einschränkung des Zeitbudgets zu Wachstumsverzögerungen der Jungvögel in den nördlichen Brutgebieten geführt haben könnten. Offenbar waren sie in der Lage, ähnlich wie die Jungvögel arktischer Watvogelarten (Scheckerman et al. 1998, 2003), die negativen Auswirkungen der ungünstigeren Witterungsbedingungen weitgehend zu kompensieren. Die höhere Wachstumsgeschwindigkeit junger Watvögel in der Arktis kann durch eine höhere Widerstandskraft gegenüber niedrigen Umgebungstemperaturen, die längere Tageslichtperiode, durch welche die witterungsbedingten Einschränkungen des Zeitbudgets kompensiert werden konnten, sowie durch eine höhere Nahrungsaufnahmerate auf Grund einer besseren Erreichbarkeit ihrer Insektennahrung erklärt werden (Scheckerman et al. 1998, 2003). Diese Zusammenhänge werden für den hier untersuchten Säbelschnäbler im Einzelnen in den folgenden Abschnitten zum Zeitbudget (4.4) und zum Nahrungsaufnahmeverhalten (4.5) diskutiert.

#### **4.2.4 Tägliche Wachstumsrate**

Die Betrachtung der täglichen Masseänderung der mehrfach wieder gefangenen Jungvögel bestätigte die deutlich niedrigere Wachstumsgeschwindigkeit der Jungvögel in der Saline. Offenbar handelte es sich bei diesem Habitat um einen für die Jungenaufzucht nicht geeigneten Lebensraum, in dem die Jungvögel nicht in der Lage waren, genug Energie in den Aufbau von Körpergewebe zu investieren und so eine ausreichende Wachstumsrate aufrecht zu erhalten. Ihre außerordentlich niedrige Wachstumsrate resultierte in eine extrem hohe Mortalitätsrate, so dass die Jungvögel hier praktisch keine Aussicht auf das Erreichen der Flugfähigkeit hatten (Arroyo 2000, eigene Beobachtungen). Dieser Zusammenhang zwischen einer niedrigen Wachstumsrate und der Jungvogelmortalität wurde bereits für zahlreiche Vogelarten belegt. Als wichtigste Ursache für Wachstumsverzögerungen sind direkte oder indirekte (zum Beispiel witterungsbedingte) Einschränkungen der Nahrungsverfügbarkeit zu nennen (Mlody & Becker 1991, Kersten & Brenninkmeijer 1995, Pierce-Higgins & Yalden 2002, Stienen & Brenninkmeijer 2002). Auf die nahrungsökologischen Unterschiede der einzelnen Habitattypen wird in dem Abschnitt zum Nahrungsaufnahmeverhalten und zur Wasseraufnahmerate (4.5) eingegangen.

Daneben könnte im Fall der Saline als Aufzuchthabitat auch die erhöhte Salzaufnahme einen Einfluss auf die Wachstumsrate und Mortalität der Jungvögel haben (Dosch 1997, Hannam et al. 2003). Die Aufnahme von Salz könnte sich auf Grund zusätzlicher energetischer Kosten für die Ausscheidung des Salzes durch die Arbeit der Salzdrüse negativ auf das Wachstum der Jungvögel auswirken. Die Vermutung, dass eine hohe Salzbelastung in der Saline zusätzliche Kosten in der Energiebilanz verursacht hätte, konnte aber durch die Vergleiche der täglichen Energieausgaben der Jungvögel nicht bestätigt werden. Tatsächlich hatten die Jungvögel in dem Lebensraum mit der höchsten Salzkonzentration deutlich niedrigere Energieausgaben als in den anderen Habitattypen (siehe Abschnitt 4.6.1). Auch Nehls (1996) fand bei Eiderenten (*Somateria mollissima*) nur vergleichsweise niedrige zusätzliche Energiekosten für die Salzausscheidung.

Neben den direkten Energieausgaben könnte sich die Salzexkretion auch in Hinblick auf das Zeitbudget bzw. die Nahrungsaufnahmerate negativ auf die Energiebilanz der Jungvögel auswirken (Klaassen & Ens 1990). In Situationen, in denen die mit der Nahrung aufgenommene Salzmenge größer ist als die im gleichen Zeitraum ausgeschiedene, kommt es zwangsläufig zu einer Anreicherung im Organismus. Diese Anreicherung könnte die Jungvögel zu regelmäßigen Unterbrechungen der Nahrungsaufnahme zwingen, in denen die überschüssige Salzmenge ausgeschieden werden muss. So stellte Nehls (1996) fest, dass Eiderenten nach einer Periode der Nahrungsaufnahme etwa viermal so lange benötigten, das in dieser Zeit aufgenommene Salz auszuscheiden. Obwohl Nehls (1996) dennoch zu dem Schluss kommt, dass die Nahrungsaufnahmerate der von ihm untersuchten adulten Eiderenten nicht durch die Notwendigkeit der Salzexkretion begrenzt war, könnte dieses bei den hier untersuchten Jungvögeln, deren physiologischer Apparat noch nicht voll entwickelt ist, durchaus der Fall sein (Klaassen & Ens 1990). Das würde auch die widersprüchliche Tatsache erklären, dass die Jungvögel in der Saline, deren Zeitbudget nicht durch die Länge der Huderperioden limitiert war, ihre relativ niedrige Nahrungsaufnahmerate nicht durch einen größeren Zeitaufwand für die Nahrungssuche kompensierten (siehe Abschnitt 4.4.2).

Allerdings konnten Mahoney & Jehl (1985) bei Altvögeln des Amerikanischen Säbelschnäblers (*Recurvirostra americana*), gemessen an blutphysiologischen Parametern und der Größe der Salzdrüse, keine erhöhte Salzbelastung durch die Nahrungsaufnahme an hypersalinen Seen feststellen. Die Autoren kommen zu dem Schluss, dass die Vögel durch morphologische Anpassungen der Mundhöhle und die Art der Nahrungsaufnahme in der Lage sind, die mit den Beuteorganismen aufgenommene Wassermenge zu minimieren. Damit

können sie eine zu hohe Salzaufnahme von vornherein vermeiden. In wie weit diese morphologischen und ethologischen Anpassungen bereits bei den Jungvögeln ausgeprägt sind, deren Schnabel und Technik des Nahrungserwerbes noch nicht voll entwickelt sind, ist nicht bekannt und gibt Anregungen für weitere Untersuchungen.

Die tägliche Masseänderung der im Rahmen der DLW Messungen innerhalb von 24 Stunden wieder gefangenen Jungvögel war niedriger als die der in größeren Abständen wieder gefangenen Jungvögel. Dieses Phänomen könnte zwei Ursachen haben. Zum einen sind negative Auswirkungen der Behandlung und der Blutabnahme zu nennen. So konnte Hötter (1998) zeigen, dass bereits einmaliger Fang und Beringung zu einer Verzögerung des Wachstums führte. Dementsprechend stärkere Auswirkungen waren also bei den mit weitergehenden Eingriffen verbundenen DLW-Messungen zu erwarten. Allerdings unterschied sich das Zeitbudget der Jungvögel während der DLW-Messungen nicht wesentlich von dem unbehandelter Jungvögel (eigene Beobachtungen). Darüber hinaus wurde auf Grund des kurzen Fangabstandes von nur einem Tag nur ein sehr geringer absoluter Unterschied gemessen, der stark durch Zufallsfaktoren beeinflusst sein konnte.

#### **4.2.5 Einfluss der Nahrungsaufnahme auf die Wachstumsrate**

Zwischen der täglichen Wasseraufnahmerate als indirektes Maß für die Nahrungsaufnahme und der täglichen Masseänderung der Jungvögel während der DLW – Messungen bestand eine positive Korrelation. Der Zusammenhang zwischen der Nahrungsaufnahmerate und der Massenänderung war in allen Habitattypen gleich. Ein genereller Zusammenhang zwischen dem Zeitaufwand für die Nahrungssuche und der täglichen Masseänderung konnte dagegen nicht festgestellt werden. Lediglich in der südspanischen Saline, dem Gebiet mit der niedrigsten Wachstumsrate, bestand eine signifikante Beziehung zwischen dem Zeitaufwand für die Nahrungssuche und der täglichen Masseänderung. Dieses zunächst unerwartete Ergebnis wird verständlich, wenn man die Effektivität der Nahrungssuche in Betracht zieht. Der Zeitaufwand für die Nahrungssuche allein stellt nur ein sehr ungenaues Maß für die tatsächlich aufgenommene Nahrungsmenge dar, da sich die aufgenommenen Beuteorganismen in den einzelnen Habitattypen unterschieden. So konnten die Jungvögel, die sich auf den Vorländern des norddeutschen Wattenmeeres überwiegend von sehr großen Beuteobjekten (*Nereis spec.*) ernährten, in wesentlich kürzerer Zeit ihren Nahrungsbedarf

decken als die Jungvögel in den übrigen Habitattypen, deren Beute vornehmlich aus kleineren Organismen bestand (siehe Abschnitt 4.5.2).

#### **4.2.6 Tägliche Änderung der Schnabel – und Fußlänge**

Die tägliche Änderung der Fußlänge zeigte wie die Änderung der Körpermasse habitatspezifische Unterschiede, wobei die höchsten täglichen Zunahmen in den Habitattypen Vorland (Norddeutschland) und Kanal (Südspanien) festgestellt wurden. Die geringste Wachstumsrate erreichten wiederum die Jungvögel in der südspanischen Saline. Demnach war also auch das Wachstum der strukturellen Körpermaße von den Umweltbedingungen beeinflusst. Eine höhere Wachstumsgeschwindigkeit der Jungvögel wirkt sich bei verschiedenen Vogelarten zunächst positiv auf die Überlebenswahrscheinlichkeit bis zum Erreichen der Flugfähigkeit aus (Kersten & Brenninkmeijer 1995, Gebhard-Henrich & Richner 1998, Pearce-Higgins & Yalden 2002). Darüber hinaus kann sie aber auch weitreichende Konsequenzen für die späteren Überlebenschancen und den Fortpflanzungserfolg haben (Gebhard-Henrich & Richner 1998, Lindström 1999).

Obwohl in einigen Studien gezeigt wurde, dass auch nach dem Erreichen der Flugfähigkeit eine Kompensation ungünstiger Wachstumsbedingungen möglich ist (Kersten & Brenninkmeijer 1995), ist davon auszugehen, dass in vielen Fällen Unterschiede der Wachstumsgeschwindigkeit in Größenunterschiede der ausgewachsenen Individuen resultieren (Cooch et al. 1991, Larson & Forslund 1991, Sedinger et al. 1995, Gebhard-Henrich & Richner 1998, Shew & Ricklefs 1998). Größere Individuen haben aus verschiedenen Gründen, etwa da sie über größere Körperreserven verfügen, erfolgreicher nach Nahrung suchen oder in Konkurrenzsituationen überlegen sind, eine höhere Aussicht zu überleben und sich fortzupflanzen als kleinere Artgenossen (Sedinger et al. 1995, Choudhury et al. 1996, Van der Jeugd & Larson 1998, Gebhard-Henrich & Richner 1998, Barbraud et al. 1999, Naef-Daenzer et al. 2001).

Die tägliche Änderung der Schnabellänge war weder durch die Behandlung während der DLW – Messungen noch durch das Aufzuchthabitat beeinflusst. Dieses Ergebnis unterstützt die bereits von Beintema & Visser (1989 a) für andere Watvogelarten vorgeschlagene und von Hötter (1998 a) für den Säbelschnäbler bestätigte Eignung der Schnabellänge als Parameter für die Altersschätzung bei jungen Watvögeln.

#### 4.2.7 Zusammenfassung

Die strukturellen Körpermaße (Schnabel- und Fußlänge) und die Masse frisch geschlüpfter Jungvögel unterschieden sich nicht zwischen den beiden Brutgebieten. Bei den Altvögeln konnten ebenfalls keine signifikanten Unterschiede der strukturellen Größe festgestellt werden, allerdings waren Altvögel, die in Norddeutschland gefangen wurden, signifikant schwerer als ihre südspanischen Artgenossen. Dieser Unterschied wird als mögliche Anpassung an die ungünstigeren klimatischen Bedingungen des nördlichen Brutgebietes interpretiert. Die höhere Körpermasse deutet auf die Anlage größerer Körperreserven für die Überbrückung von Perioden ungünstiger Witterung während der Bebrütungszeit hin.

Das Wachstum junger Säbelschnäbler verlief in den einzelnen Habitattypen unterschiedlich. Ein deutlich verzögertes Wachstum wurde in dem südspanischen Habitattyp Saline festgestellt. In den übrigen Habitattypen waren nur geringere Unterschiede des Wachstumverlaufes festzustellen. Sowohl die tägliche Massezunahme als auch die asymptotische Körpermasse war bei den Jungvögeln in den beiden nördlichen Habitattypen größer als bei Jungvögeln in dem südspanischen Habitattyp Kanal. Dieses Ergebnis spricht gegen die Hypothese, dass höhere energetische Ausgaben für die Thermoregulation und eine Einschränkung des Zeitbudgets durch ungünstigere Witterungsbedingungen in nördlichen Brutgebieten zu einer Wachstumsverzögerung der Jungvögel führen. Offenbar waren sie in der Lage, ähnlich wie die Jungvögel arktischer Watvogelarten, die negativen Auswirkungen der ungünstigeren Witterungsbedingungen zu kompensieren.

Die tägliche Masseänderung der im Rahmen der DLW-Messungen untersuchten Jungvögel war positiv mit der täglichen Wasseraufnahmerate als indirektes Maß für die aufgenommene Nahrungsmenge korreliert. Dieser Zusammenhang war unbeeinflusst vom jeweiligen Aufzuchthabitat. Der Zeitaufwand für die Nahrungssuche hatte dagegen keinen Einfluss auf die tägliche Masseänderung. Dieses unerwartete Ergebnis beruht darauf, dass sich die Effektivität der Nahrungssuche der Jungvögel in den einzelnen Habitattypen unterschied (siehe Abschnitt 4.5.5).

Die tägliche Änderung der Fußlänge zeigte ebenfalls habitatspezifische Unterschiede mit den niedrigsten Werten in der südspanischen Saline. Die tägliche Änderung der Schnabellänge war dagegen unbeeinflusst von Umweltbedingungen.

## 4.3 Entwicklung der Thermoregulation junger Säbelschnäbler

### 4.3.1 Entwicklung der Homoiothermie

Die Entwicklung der Homoiothermie der in der vorliegenden Studie untersuchten jungen Säbelschnäbler erfolgte nach dem bereits von anderen Watvogelarten bekanntem Muster (Visser & Ricklefs 1993 a/b, Visser 1998). Frisch geschlüpfte Jungvögel waren noch nicht in der Lage, ihre Körpertemperatur unter den hier gewählten Versuchsbedingungen selbständig aufrechtzuerhalten. Die Fähigkeit zur endogenen Wärmeproduktion stieg mit zunehmender Körpermasse steil an, so dass die Jungvögel ab einer Körpermasse von etwa 50 g die vollständige Homoiothermie erlangten. Dabei war die Entwicklung der Homoiothermie sowohl bei den hier untersuchten Säbelschnäblern als auch bei den meisten anderen Watvogelarten stärker von der Körpermasse als vom Alter der Jungvögel abhängig (Visser & Ricklefs 1993 a/b, Kammann 1997).

Visser (1998) stellte eine allometrische Beziehung zwischen der asymptotischen Körpermasse (A, für Säbelschnäbler 320 g) und der Körpermasse beim Erreichen der Homoiothermie ( $M_h$ ), willkürlich festgelegt bei einem Homoiothermieindex von 0,8, für junge Watvögel auf:

$$M_h \text{ (g)} = 1,82 * A \text{ (g)}^{0,463}.$$

Die hieraus für junge Säbelschnäbler zu erwartende Körpermasse beim Erreichen der Homoiothermie von etwa 26 g stimmt gut mit dem aus Abbildung 10 entnommenen Wert von etwa 25 g überein. Die Entwicklung der Thermoregulation junger Säbelschnäbler zeigte demnach keine Abweichung von dem für Watvögel bekanntem Muster, die als Anpassung an besondere ökologische Anforderungen interpretiert werden könnte.

Diese Schlussfolgerung wird durch den hier vorgenommenen intraspezifischen Vergleich der Entwicklung der Homoiothermie unter unterschiedlichen klimatischen Bedingungen bestätigt. Es konnte kein Unterschied zwischen der Entwicklung der Homoiothermie bei Jungvögeln aus dem kälteren Brutgebiet des norddeutschen Wattenmeeres und der wärmeren Umgebung der Bucht von Cadiz in Südspanien festgestellt werden. Falls die unterschiedlichen klimatischen Bedingungen in den beiden Untersuchungsgebieten zu einer selektionsbedingten Anpassung der thermoregulatorischen Fähigkeiten der Jungvögel an ihr jeweiliges Brutgebiet geführt hätten, wäre zu erwarten gewesen, dass die Jungvögel im Wattenmeer schneller in der

Lage wären, ihre Körpertemperatur selbständig aufrecht zu erhalten, um so auch unter ungünstigen Witterungsbedingungen noch ausreichend lange nach Nahrung suchen zu können (Eppley 1996 a). Eine entsprechende Beziehung zwischen den thermoregulatorischen Fähigkeiten der Jungvögel und der geographischen Lage der Brutgebiete konnten Koskimies & Lathi (1964) im interspezifischen Vergleich für zehn europäische Entenarten aufzeigen. Je weiter nördlich das Brutareal einer Art lag, desto höher war die metabolische Kapazität der Jungvögel, ihre Körpertemperatur aufrechtzuerhalten. Dem gegenüber steht der Befund von Visser & Ricklefs (1993 b), die im interspezifischen Vergleich keinen Zusammenhang zwischen den thermoregulatorischen Fähigkeiten der Jungvögel von 15 europäischen und nordamerikanischen Watvogelarten und der geographischen Lage ihres Brutareals feststellen konnten. Bei dem in hocharktischen Lebensräumen lebenden Knutt sprechen neuere Befunde von Schekkerman et al. (2003) jedoch ebenfalls für eine höhere Widerstandskraft der Jungvögel gegenüber niedrigen Umgebungstemperaturen als bei vergleichbaren Jungvögeln von Arten der gemäßigten Breiten. Auch bei antarktischen Skuas (*Catharacta maccormicki*), nicht jedoch bei den von ihr ebenfalls untersuchten Arten Dominikanermöwe (*Larus dominicanus*) und Scheidenschnabel (*Chionis alba*), fand Eppley (1996) im Vergleich zu nahe verwandten Arten gemäßigter Breiten eine beschleunigte Entwicklung der Homoiothermie als Anpassung an die extremen klimatischen Bedingungen des antarktischen Brutgebietes.

Der hier gewählte Homoiothermieindex integriert über eine Reihe verschiedener morphologischer und physiologischer Eigenschaften, die zur Aufrechterhaltung der Körpertemperatur beitragen. Bei praecocialen Jungvögeln hat die Körpermasse, und hier insbesondere die relative Masse der für die Wärmeproduktion durch Zittern besonders wichtigen Beinmuskulatur, eine Schlüsselrolle für das Erlangen der Homoiothermie (Visser & Ricklefs 1993 a/b, 1995). Es ist denkbar, dass darüber hinaus subtilere Unterschiede der Enzymausstattung oder –aktivität bestehen, die zu Maturität des Gewebes und damit zu einer höheren Stoffwechsellkapazität für die Wärmeproduktion beitragen können (Choi et al. 1993, Visser & Ricklefs 1995, Krijgsveld et al. 2001). Hier wären biochemische Analysen nach dem Vorbild von Krijgsveld et al. (2001) aufschlussreich, die weitere Einsicht in die Anpassungsstrategien junger Watvögel an ihre thermische Umwelt erlaubten. Ein weiterer Aspekt, der im Rahmen der hier durchgeführten Auskühlungsexperimente nicht geklärt werden konnte, sind mögliche Unterschiede des Wärmeverlustes aufgrund unterschiedlicher Isolationseigenschaften des Dunengefieders (Visser & Ricklefs 1995, Visser 1998). Als methodischer Ansatz für weitergehende Untersuchungen unter Freilandbedingungen wären

Messungen des Wärmeverlustes an Hand der Oberflächentemperatur von Jungvögeln unterschiedlicher Entwicklungsstadien bei verschiedenen Einstrahlungsbedingungen denkbar (Wilson et al. 1998, Hötter & Joest unpubliziert).

#### **4.3.2 Entwicklung der Körpertemperatur frei lebender Jungvögel**

Junge Säbelschnäbler, die unter den klimatischen Bedingungen der norddeutschen Wattenmeerküste aufwuchsen, zeigten eine bemerkenswerte Toleranz gegenüber niedrigen Körpertemperaturen. Die noch nicht vollständig homoiothermen Jungvögel unter 50 g Körpermasse tolerierten im Freiland ohne äußere Zwänge durch Störungen oder die Abwesenheit der Altvögel regelmäßig ein Absinken ihrer Körpertemperatur auf etwa 30 ° C, bevor sie wieder von einem Altvogel gehudert wurden. Offenbar folgt ihre Körpertemperatur während ihrer normalen Aktivitätsroutine einem regelmäßigen Wechsel von Perioden der freien Nahrungssuche, während derer ihre Körpertemperatur langsam abfällt, und anschließenden Huderphasen, während derer sie wieder auf die Komforttemperatur von etwa 39 ° C frisch geschlüpfter Jungvögel ansteigt (Kammann 1997).

Nach dem Erreichen der vollständigen Homoiothermie bei einer Körpermasse von etwa 50 g (siehe oben) lag die Körpertemperatur der Jungvögel relativ konstant bei etwa 41 ° C.

Die Toleranz gegenüber niedrigen Körpertemperaturen ist ein unter jungen Watvögeln und den Jungvögeln anderer Vogelarten weit verbreitetes Phänomen (Koskimies & Lahti 1964, Myhre & Steen 1979, Norton 1973, Chappell 1980, Steen et al. 1991, Eppley 1996, Visser 1991, 1998). Obwohl sie zweifellos die für die Nahrungssuche nutzbare Zeit verlängert, besteht auch ein Nachteil in der Toleranz gegenüber niedrigen Körpertemperaturen. Da die Geschwindigkeit der meisten physiologischen Prozesse temperaturabhängig ist, könnten niedrige Körpertemperaturen die Enzymaktivität bei der Nahrungsverarbeitung, bei Wachstumsprozessen oder auch während der Aufwärmphasen, die durch endogene Wärmeproduktion des Jungvogels und durch die Wärmeübertragung von dem hudernden Altvogel erfolgt, verlangsamen (Visser 1998).

Bemerkenswert ist die hohe Übereinstimmung zwischen dem Verlauf der Entwicklung der Endothermie junger Säbelschnäbler unter standardisierten Laborbedingungen und dem Verlauf der im Freiland gemessenen Werte der minimal tolerierten Körpertemperaturen. Daraus ergibt sich die Frage, ob die im Freiland gemessenen niedrigen Körpertemperaturen

lediglich ein Ausdruck der mangelnden Fähigkeit der Jungvögel zur Aufrechterhaltung ihrer Körpertemperatur ist oder ob es sich hierbei tatsächlich um eine echte Toleranz als Mechanismus zur Einsparung zusätzlicher Energiekosten für die endogene Wärmeproduktion handelt. Die Tatsache, dass die Jungvögel auch bei Körpertemperaturen von 30 °C noch aktiv nach Nahrung suchten, spricht für eine echte Toleranz gegenüber niedrigen Körpertemperaturen. Auch zeigen respiratorische Messungen an handaufgezogenen Jungvögeln, dass auch schon sehr junge Küken auf niedrige Umgebungstemperaturen mit einer gewissen Steigerung ihrer Stoffwechselrate für die Wärmeproduktion reagieren könnten (Kammann 1997). Für junge Moorschneehühner (*Lagopus lagopus*) zeigten Jorgensen & Blix (1988), dass sie bei niedrigen Umgebungstemperaturen nicht ihre volle Stoffwechselkapazität zur Aufrechterhaltung ihrer Körpertemperatur nutzten, sondern durch endogene Wärmeproduktion lediglich die Geschwindigkeit des Auskühlens verlangsamt. Hier wäre auch ein Vergleich der Körpertemperaturen frei lebender junger Säbelschnäbler aus dem südspanischen Brutgebiet aufschlussreich, der in der vorliegenden Arbeit aus zeitlichen Gründen nicht durchgeführt werden konnte.

#### **4.3.3 Zusammenfassung**

Die Entwicklung der Homoiothermie junger Säbelschnäbler erfolgte nach dem für Watvögel bekanntem Muster. Sehr junge Küken waren noch nicht in der Lage, ihre Körpertemperatur selbständig aufrecht zu erhalten. Die Fähigkeit zur endogenen Wärmeproduktion nahm mit steigender Körpermasse zu, so dass die Jungvögel ab einer Körpermasse von 50 g vollständig homoiotherm waren. Die Entwicklung der Homoiothermie von Jungvögeln aus Südspanien und Norddeutschland zeigte keine Unterschiede, so dass es keine Hinweise auf entsprechende Anpassungen an die unterschiedlichen klimatischen Bedingungen der beiden Brutgebiete gibt.

Frei lebende junge Säbelschnäbler in Norddeutschland zeigten eine bemerkenswerte Toleranz gegenüber niedrigen Körpertemperaturen. Die Körpertemperatur von Jungvögeln mit einer Körpermasse von weniger als 50 g sank während der Nahrungssuche auf minimale Werte von etwa 30 °C, bevor sie wieder von einem Altvogel gewärmt wurden. Diese Toleranz erlaubt ihnen offenbar eine Verlängerung der Nahrungssuche ohne zusätzliche Energieausgaben für die Thermoregulation. Ab dem Erreichen der Homoiothermie mit einer Körpermasse von etwa 50 g hatten die Jungvögel eine gleichbleibende Körpertemperatur von etwa 41 °C.

## **4.4 Zeitbudget junger Säbelschnäbler**

### **4.4.1 Entwicklung des Zeitbudgets**

Junge Säbelschnäbler verbringen ihre Zeit überwiegend mit sich abwechselnden Perioden der selbständigen Nahrungssuche und Perioden, während der sie von einem Altvogel gewärmt werden. Der Anteil des Tages, während dessen die Jungvögel gehudert werden, nimmt in beiden Brutgebieten mit zunehmendem Alter zugunsten längerer Perioden der Nahrungssuche ab. Parallel dazu wird auch ein größer werdender Anteil des Tages ruhend verbracht. Sonstige Verhaltensweisen wie das Komfortverhalten, Lokomotion und Verstecken vor Beutegreifern beanspruchen unabhängig von Alter und Brutgebiet einen geringen Anteil der Zeit. Dieses Muster der Veränderung des Zeitbudgets im Verlauf der Ontogenese entspricht dem von anderen jungen Watvögeln und jungen Hühnervögeln bekannten (Boggs et al. 1977, Erikstad & Spidso 1982, Pienkowski 1984, Beintema & Visser 1989 b, Schekkerman et al. 2003). Dabei spiegelt die Abnahme der mit dem Hudern verbrachten Zeit die Entwicklung der Fähigkeit zur endogenen Wärmeproduktion im Verlauf der Ontogenese wider. So mussten die Jungvögel in beiden Brutgebieten etwa ab dem zehnten Lebenstag nur noch einen geringen Anteil des Tages gehudert werden. Mit diesem Alter erreichten sie etwa die für die Entwicklung der Endothermie kritische Körpermasse von 50 g und waren damit erstmalig in Lage, ihre Körpertemperatur selbständig aufrecht zu erhalten.

### **4.4.2 Einfluss von Brutgebiet und Aufzuchthabitat auf das Zeitbudget**

Die Entwicklung des Zeitbudgets der Jungvögel verlief in den beiden Brutgebieten unterschiedlich. In dem norddeutschen Brutgebiet wurden die Jungvögel noch bis zum Alter von 30 Tagen gehudert. Die übrige Zeit des Tages verbrachten sie überwiegend mit der Nahrungssuche und sonstigen Aktivitäten. Längere Ruheperioden wurden erst ab dem zehnten Lebenstag beobachtet. In dem südspanischen Brutgebiet wurden die Jungvögel bereits ab dem zehnten Lebenstag tagsüber nicht mehr gehudert. Dem entsprechend konnten sie mehr Zeit nach Nahrung suchen und trotzdem bereits ab dem fünften Lebenstag einen größeren Anteil des Tages ruhend verbringen. Junge Säbelschnäbler waren demnach in der Lage, mit ihrem Verhalten auf die unterschiedlichen Bedingungen in den einzelnen Aufzuchthabitaten bzw.

Brutgebieten zu reagieren. Dabei mussten die Jungvögel in den nördlichen Brutgebieten einen größeren Anteil des Tages von einem Altvogel gewärmt werden als Jungvögel in südlichen Brutgebieten. Dass sich hieraus trotz der längeren Tagslichtperiode (siehe Abschnitt 4.4.3) eine echte Einschränkung ihrer für die Nahrungssuche nutzbaren Zeit ergab, wird durch die Tatsache belegt, dass die Jungvögel in den südspanischen Brutgebieten bereits sehr früh einen wesentlichen Anteil des Tages ruhend verbrachten. Die Jungvögel in Norddeutschland mussten dagegen bis zum Alter von etwa zehn Tagen die gesamte Zeit, während der sie nicht gehudert wurden, mit der Nahrungsaufnahme verbringen. Sie hatten also keine Zeitreserven in Form von ausgedehnten Ruheperioden.

Warum aber machten die Jungvögel in Südspanien keinen vollen Gebrauch von der ihnen für die Nahrungssuche zur Verfügung stehenden Zeit?

Eine mögliche Erklärung könnte darin bestehen, dass die Fähigkeit ihres Organsystems, die aufgenommene Nahrung zu verarbeiten, ihre Nahrungsaufnahmerate begrenzt. Eine solche interne Limitierung der Energieaufnahmerate wurde vor allem bei Altvögeln in verschiedenen Situationen hohen Energieverbrauchs angenommen (Kirkwood 1983, Weiner 1992, Karasov & Pinshow 2000). Auch bei den auf den Vorländern des Wattenmeeres aufwachsenden Säbelschnäblern, deren Hauptnahrung aus relativ großen Nahrungsorganismen (Polychaeten des Wattenmeeres) bestand, gibt es Hinweise darauf, dass die Kapazität des Verdauungstraktes die Energieaufnahme begrenzt (Hötker 1998). Die Jungvögel in dem südspanischen Brutgebiet ernährten sich dagegen überwiegend von kleineren Nahrungsorganismen (Insekten), die nicht zu einer Überfüllung des Verdauungstraktes geführt haben dürften. Insbesondere in der Saline ist eine interne Limitierung der Nahrungsaufnahmerate angesichts der außerordentlich niedrigen Energieaufnahmerate und der deutlichen Wachstumsverzögerungen daher sehr unwahrscheinlich. Ricklefs et al. (1998) kommen in einer eingehenden Analyse der physiologischen Zwänge, welche das Wachstum bei Vögeln begrenzen, zu dem Schluss, dass die Energieaufnahmerate nicht durch die Kapazität des Verdauungstraktes limitiert ist. Vielmehr kann die Kapazität des energiebereitstellenden Organsystems relativ flexibel auf die Anforderungen reagieren, so dass interne Zwänge allenfalls eine kurzfristige Limitierung verursachen können (Kvist & Lindström 2000).

Eine weitere Erklärung könnte darin bestehen, dass die Jungvögel während der Nahrungsaufnahme bei voller Sonneneinstrahlung zuviel Wärme aufnahmen und ihre Nahrungssuche daher zur Vermeidung von Hitzestress unterbrechen mussten (Clark 1987).

Tatsächlich fanden die Ruheperioden in Südspanien hauptsächlich in den heißen Mittags- und Nachmittagstunden statt.

Für die in der Saline aufwachsenden Säbelschnäbler sind als weitere mögliche Erklärungen entwicklungsbedingte Unterschiede der Homoiothermie sowie die erhöhte Salzaufnahme und die geringe Nahrungsaufnahmerate zu nennen.

So könnte das verzögerte Wachstum der Jungvögel in der Saline ihre Entwicklung der Homoiothermie verzögern, da die Fähigkeit zur Thermoregulation und damit das Zeitbudget von der Körpermasse und der Ernährungssituation abhängig ist (Klaassen et al. 1994). Unter Nahrungsrestriktion erreichten junge Wachteln (*Coturnix coturnix*) die vollständige Homoiothermie erst deutlich später als unter ad libitum Bedingungen (van der Ziel & Visser 2001). Die Vermutung, dass geringe thermoregulatorische Fähigkeiten der Jungvögel in der Saline die für die Nahrungssuche verfügbare Zeit begrenzt haben könnten, wird durch den im Vergleich zu ihren Artgenossen im Vergleichshabitat Kanal relativ hohen Zeitbedarf für das Hudern bestätigt.

Weiterhin hat möglicherweise die erhöhte Salzaufnahme die Jungvögel in der Saline zu regelmäßigen Unterbrechungen der Nahrungsaufnahme geführt, um das aufgenommene Salz wieder ausscheiden zu können (Nehls 1996). Diese Unterbrechungen der Nahrungssuche könnten entweder mit Ruhephasen oder Hudern verbracht werden, so dass eine eindeutige Trennung der möglichen Effekte einer Verzögerung der Homoiothermie und der erhöhten Salzbelastung nicht möglich ist. Hier wären weitere Untersuchungen erforderlich, wobei für den Säbelschnäbler die Untersuchung von Anpassungen der Jung- und Altvögel an die überwiegend sehr salinen Lebensräume besonders aufschlussreich sein dürften (Mahoney & Jehl 1985, Hannam et al. 2003, siehe Abschnitt 4.2.4).

Die Ergebnisse der Verhaltensbeobachtungen und der Messungen der Wasseraufnahmerate deuteten auf eine sehr geringe Nahrungsaufnahmerate der Jungvögel in der Saline hin. Bei sehr geringem Nahrungsangebot und einer hohen räumlichen und zeitlichen Variation des Vorkommens geeigneter Nahrungsorganismen ist denkbar, dass die Jungvögel versuchten, durch längere Ruheperioden Energie zu sparen, wenn die energetischen Kosten der Nahrungssuche höher waren als die zu erreichende mögliche Energieaufnahmerate. Tatsächlich war die Energieaufnahmerate der Jungvögel in der Saline deutlich niedriger als in den übrigen Habitattypen (siehe auch Abschnitte 4.5. und 4.6.).

Die oben dargestellten Unterschiede des Zeitbudgets junger Säbelschnäbler während des Tages sind auch in dem nächtlichen Aktivitätsmuster erkennbar. In der Nacht wurden die Jungvögel in Norddeutschland bis zum Alter von etwa 20 Tagen überwiegend gehudert. In Südspanien konnten sie bereits ab dem zehnten Lebenstag einen wesentlichen Teil der Nacht mit der Nahrungssuche verbringen. Die Nahrungssuche während der Nacht ist sowohl für adulte Säbelschnäbler als auch für zahlreiche andere Watvogelarten keineswegs ungewöhnlich (Hötker 1998 a). Für junge Watvögel dagegen existieren weniger Hinweise auf regelmäßige nächtliche Aktivitäten, so zeigten auch bei durchgehender Helligkeit während des arktischen Sommers aufwachsende junge Sandregenpfeifer und Knutts eine deutliche Reduktion ihrer Aktivität während der Nachtstunden (Pienkowski 1984, Schekkerman et al. 2003).

#### **4.4.3 Vergleich der Zeitbudgets unter Berücksichtigung der Tageslänge**

Die Ausnutzung der während des nördlichen Sommers längeren Helligkeitsperiode gilt als ein wesentlicher Faktor, der die Besiedlung von Brutgebieten höherer Breitengrade und damit die Evolution des Vogelzuges begünstigte (Lack 1968). Die unterschiedliche Tageslänge ist demnach von entscheidender Bedeutung für das Verständnis der Anpassungen von Vogelarten an die geographische Lage ihrer Brutgebiete.

Die in der vorliegenden Untersuchung in Form von Zeitanteilen gewonnenen Daten zum Zeitbudget junger Säbelschnäbler lassen im direkten Vergleich die unterschiedlichen Tageslängen in nördlichen und südlichen Brutgebieten unberücksichtigt. Während der Aufzuchtperiode von Mitte Mai bis Ende Juni war die Tageslichtperiode in Norddeutschland etwa 2,5 Stunden länger als in Südspanien. Die Jungvögel hätten hier also bei sonst gleichen Bedingungen mehr Zeit für die Nahrungsaufnahme als ihre Artgenossen in Südspanien. Tatsächlich unterschied sich bei Berücksichtigung der unterschiedlichen Tageslängen der absolute Zeitaufwand für das Hudern bzw. für die Nahrungssuche in den beiden Brutgebieten weit weniger als bei Betrachtung der relativen Zeitanteile. Dies war insbesondere bei den älteren Jungvögeln der Fall. Große Unterschiede bestanden aber weiterhin bei den Jungvögeln der jüngsten Altersklasse, die in Norddeutschland nur etwa halb so lange nach Nahrung suchen konnten wie ihre südspanischen Artgenossen. Die längere Tageslichtperiode reichte also für sie nicht aus, die witterungsbedingten Einschränkungen ihres Zeitbudgets vollständig zu kompensieren.

Auch unter den Langtagbedingungen des arktischen Sommers nutzten junge Watvögel nicht die gesamte zur Verfügung stehende Helligkeitsperiode für die Nahrungssuche. Bei ihnen war ebenfalls eine deutliche Einschränkung der Nahrungssuche zugunsten längerer Huderperioden während der Nacht festzustellen. Hierfür könnten neben der niedrigeren Nachttemperaturen auch die Notwendigkeit von Schlafperioden sowie tagesperiodische Unterschiede der Nahrungsverfügbarkeit verantwortlich sein (Pienkowski 1984, Schekkerman et al. 2003).

### **Tageszeitliche Aktivitätsmuster**

Ein Tagesrhythmus der Aktivität wurde nur bei den weniger als zehn Tage alten Jungvögeln festgestellt. Bei ihnen zeigte sich in beiden Brutgebieten ein Maximum der Nahrungssuchaktivität um die Mittagszeit, während das Hudern überwiegend in den Morgen- und Abendstunden und während der Nacht beobachtet wurde. Dieses Aktivitätsmuster ist zum einen durch den Tagesgang der Umgebungstemperatur erklärbar. Die noch nicht vollständig homoiothermen Jungvögel wurden überwiegend in den kühleren Morgen- und Abendstunden gehudert, während die wärmeren Tagesstunden für die Nahrungssuche genutzt wurden. Daneben spielen aber vermutlich auch endogene Faktoren eine Rolle, da das deutlich erkennbare Aktivitätsmuster trotz der unterschiedlichen Umgebungstemperaturen in beiden Brutgebieten sehr ähnlich verlief. Auch bei anderen jungen Watvögeln wurde insbesondere bei jüngeren Küken eine ausgeprägte Tagesrhythmik der Aktivität festgestellt (Pienkowski 1984, Schekkerman et al. 2003). Das hieran auch endogene Faktoren beteiligt waren, wird durch die Tatsache bestätigt, dass auch unter den Langtagbedingungen arktischer Brutgebiete ein Maximum der Huderaktivität in den Nachtstunden festgestellt wurden (Pienkowski 1984, Schekkerman et al. 2003).

In dem südspanischen Brutgebiet wurde eine leichte Zunahme des Huderns während der Mittagsstunden beobachtet. Eine mögliche Erklärung für dieses Phänomen könnte darin bestehen, dass die Jungvögel zu dieser Zeit vor niedrige Temperaturen, sondern vor zu starker Sonneneinstrahlung geschützt wurden (siehe Abschnitt 4.4.2).

Ältere Jungvögel zeigten mit Ausnahme nächtlicher Huderperioden keinen deutlich erkennbaren Tagesrhythmus ihrer Aktivität. Lediglich das Rudern wurde in beiden Brutgebieten in den Nachmittagsstunden häufiger beobachtet als in den übrigen Tagesstunden.

#### **4.4.4 Einfluss von Witterungsfaktoren auf das Zeitbudget**

Neben der sich im mit zunehmenden Alter der Jungvögel verbessernden Fähigkeit zur endogenen Wärmeproduktion hatten auch die aktuell wirksamen Witterungsfaktoren einen Einfluss auf das Verhalten junger Säbelschnäbler. Bei den weniger als zehn Tage alten Küken, die noch nicht vollständig homoiotherm waren, hatten die Umgebungstemperatur, die Sonnenscheindauer und das Auftreten von Niederschlägen einen signifikanten Einfluss auf den Zeitanteil Hudern bzw. Nahrungssuche. Dabei wirkten sich die Umgebungstemperatur und die Sonnenscheindauer negativ auf den Zeitaufwand für das Hudern aus, während das Auftreten von Regenfällen den Zeitaufwand für das Hudern erhöhte. Die Jungvögel konnten demnach an Tagen mit trockenen, warmen und sonnigen Witterungsbedingungen länger nach Nahrung suchen als an nassen, kühlen und bewölkten Tagen. Dabei bestand in allen Fällen eine signifikante Interaktion zwischen den untersuchten Witterungsfaktoren und dem Aufzuchthabitat. Auf die gleichen Witterungsbedingungen können die Jungvögel demnach in den einzelnen Aufzuchthabitaten unterschiedlich reagierten. Hier liegt ein möglicher Mechanismus der Anpassungen an die unterschiedlichen klimatischen Bedingungen durch Verschiebung der Reaktionsnorm der Jungvögel in Bezug auf die einzelnen Wetterparameter.

Bei den älteren Jungvögeln wurde der Zeitaufwand für das Hudern durch die Umgebungstemperatur, die Sonnenscheindauer und das Auftreten von Regen beeinflusst, wobei auch bei ihnen niedrige Umgebungstemperaturen, Bewölkung und Niederschläge den Zeitaufwand für das Hudern erhöhten. Allerdings bestand bei ihnen keine Interaktion zwischen den Witterungsfaktoren und dem jeweiligen Aufzuchthabitat. Sie reagierten demnach überall gleich auf Unterschiede der Witterungsbedingungen.

Die beobachteten Zusammenhänge zwischen den Witterungsbedingungen und dem Zeitbudget junger Säbelschnäbler werden durch die an anderen jungen Watvögeln gewonnenen Ergebnisse bestätigt (Pienkowski 1984, Beintema & Visser 1989 b, Schekkerman et al. 2003).

#### **4.4.5 Zusammenfassung**

Das Zeitbudget junger Säbelschnäbler war durch alternierende Perioden der selbständigen Nahrungssuche und Perioden des Huderns durch einen Altvogel geprägt. Dabei nahm sowohl in nördlichen als auch in südlichen Brutgebieten im Verlauf der Ontogenese der Zeitaufwand

---

für das Hudern zugunsten der Nahrungssuche ab. Eine deutliche Abnahme des Zeitbedarfs für das Hudern zeigte sich etwa ab dem zehnten Lebenstag, dem Alter des Erreichens der Endothermie.

Neben dem Alter und damit den thermoregulatorischen Fähigkeiten der Jungvögel hatten auch die Umgebungstemperatur, die Sonnenscheindauer und das Auftreten von Regenfällen einen signifikanten Einfluss auf das Zeitbudget. Bei niedrigeren Umgebungstemperaturen, kürzeren Sonnenscheinperioden und Regenfällen wurden die Jungvögel einem größeren Anteil des Tages gehudert, so dass die für die Nahrungssuche verfügbare Zeit von den klimatischen Bedingungen in den beiden untersuchten Brutgebieten abhängig war. Dementsprechend mussten die Jungvögel unter den ungünstigeren klimatischen Bedingungen des norddeutschen Brutgebietes einen größeren Anteil des Tages und während der Nacht von einem Altvogel gewärmt werden. Das hieraus tatsächlich eine Limitierung der für die Nahrungssuche nutzbaren Zeit resultierte, wird daraus deutlich, dass ihnen bis zum Alter von etwa zehn Tagen keine Zeit für sonstige Verhaltensweisen blieb. Dagegen verfügten die Jungvögel in Südspanien schon bald über Zeitreserven in Form von längeren Ruheperioden. Sie konnten außerdem einen größeren Teil der Nacht mit der Nahrungssuche verbringen.

Für jüngere Küken bestand eine signifikante Interaktion zwischen dem jeweiligen Aufzuchthabitat und der Wirkung von Wetterparametern auf das Zeitbudget. Dies Ergebnis weist darauf hin, dass sich die Reaktionsnorm der Jungvögel auf die jeweiligen Witterungsbedingungen in den jeweiligen Lebensräumen unterschied.

Die längere Helligkeitsperiode in dem norddeutschen Brutgebiet erlaubte den älteren Jungvögeln die witterungsbedingten Einschränkungen der für die Nahrungssuche nutzbaren Zeit zu kompensieren. Küken, die jünger als fünf Tage waren, konnten dagegen nur halb so lange nach Nahrung suchen wie gleichaltrige Jungvögel in Südspanien.

## **4.5 Nahrungsaufnahmeverhalten und Wasseraufnahmerate junger Säbelschnäbler**

### **4.5.1 Nahrungsaufnahmerate**

Die Nahrungsaufnahmeraten junger Säbelschnäbler, gemessen als Anzahl Schluckbewegungen pro Minute, unterschied sich zwischen den einzelnen Aufzuchthabitaten. Die Nahrungsaufnahmeraten der Jungvögel in den beiden Habitattypen Koog (Norddeutschland) und Kanal (Südspanien), deren Nahrungsangebot weitgehend vergleichbar war, nahmen im Verlauf der Ontogenese zu und näherten sich mit zunehmenden Alter der Jungvögel an die der im selben Habitat nach Nahrung suchenden Altvögel an. Diese Zunahme der Nahrungsaufnahmerate im Verlauf der Ontogenese ist offenbar auf eine Reifung der bei der Nahrungssuche beteiligten sensorischen und motorischen Mechanismen sowie auf das Wachstum des Schnabels zurückzuführen. Diese Veränderungen gingen mit entsprechenden Veränderungen der Techniken der Nahrungssuche und der hierfür bevorzugten Habitatstrukturen einher. Dieser Vergleich zeigte, dass sich das Nahrungssuchverhalten der Jungvögel bei ähnlichem Angebot nicht zwischen nördlichen und südlichen Brutgebieten unterschied. Ein deutlicher Unterschied war dagegen bei den Jungvögeln festzustellen, die in den Vorländern des Wattenmeeres (Norddeutschland) und der Saline (Südspanien) nach Nahrung suchten. Obwohl die Nahrungsaufnahmen der Jungvögel in diesen beiden Habitattypen im Verlauf der Ontogenese weitgehend konstant waren, konnten die Jungvögel im Vorland mit einer höheren Rate Nahrungsorganismen aufnehmen als in der Saline. Hier spielten offenbar habitatspezifische Unterschiede des Nahrungsangebotes eine wichtige Rolle.

### **4.5.2 Aufnahme größerer Nahrungsorganismen**

Die Nahrungsaufnahmerate allein ist nur ein sehr ungenaues Maß für die tatsächlich aufgenommene Energiemenge, da sich unterschiedliche Nahrungstypen in ihrer Profitabilität unterscheiden können. Für den Vergleich der Ernährungssituation junger Säbelschnäbler in verschiedenen Brutgebieten ist es daher erforderlich, die in den einzelnen Habitaten aufgenommenen Nahrungstypen zu differenzieren. Dazu wurde im Rahmen der hier durchgeführten Feldstudie relativ grob zwischen kleinen Nahrungsorganismen, die beim

Verschlucken nicht sichtbar waren, und deutlich sichtbaren großen Organismen unterschieden.

Obwohl adulte Säbelschnäbler in günstigen Situationen in der Lage sind, kleine Fische bis zehn Zentimeter Körperlänge zu erbeuten, ernähren sie sich in weiten Teilen ihres Areals ganzjährig von kleinen bis sehr kleinen Organismen (4 bis 15 mm Länge) der obersten Sedimentschichten bzw. des Flachwassers. Dabei werden vor allem Insekten und deren Larven (*Diptera*, *Coleoptera*), kleine Krebstiere (*Crustacea*) und Mollusken (*Mollusca*) aufgenommen. Das gilt insbesondere auch für die Jungvögel, deren Schnabellänge und Nahrungssuchverhalten noch nicht voll entwickelt ist. Auf den offenen Schlammflächen des norddeutschen Wattenmeeres ernähren sich sowohl Jung- als auch Altvögel dagegen überwiegend von relativ großen Nahrungsorganismen, in erster Linie Polychaeten der Gattung *Nereis* (Olney 1976, Cramp & Simmons 1983, Glutz von Blotzheim et al. 1985, Urban et al. 1986, Hill 1989, Moreira 1995, del Hoyo et al. 1996, Tolkmitt 2002). Die Verhaltensbeobachtungen zur Nahrungsaufnahme ergaben, dass größere Nahrungsorganismen nur von den im Vorland des norddeutschen Wattenmeeres nach Nahrung suchenden Jungvögeln mit einem nennenswerten Anteil aufgenommen wurden. Kotuntersuchungen und Feldbeobachtungen auf kurze Entfernung bestätigten, dass es sich dabei tatsächlich um *Nereis* handelte (Tolkmitt 2002, eigene Beobachtungen). Die für Säbelschnäbler erreichbaren Würmer der oberen Sedimentschicht (etwa 2-3 cm) weisen Körperlängen bis etwa drei Zentimeter auf, aber auch noch deutlich größere Würmer können gelegentlich erbeutet werden (Glutz von Blotzheim et al. 1985, Esselink & Zwarts 1989, Tolkmitt 2002). In den übrigen Habitattypen wurden dagegen nur kleine bis sehr kleine Organismen aufgenommen. Nach den vorliegenden Ergebnissen, aber auch nach Literaturangaben und eigenen Beobachtungen in südafrikanischen Brutgebieten, sind große Polychaeten eine ungewöhnliche Nahrungsressource, die es den Jungvögeln im Wattenmeer ermöglicht, ihren Nahrungsbedarf in relativ kurzer Zeit zu decken. Auch für adulte Säbelschnäbler konnte Hötter (1998, 1999) zeigen, dass die Nahrungsgröße einen signifikanten Einfluss auf die Dauer der Nahrungssuche hatte. Bei der Nutzung größerer Beuteorganismen brauchten sie deutlich weniger Zeit, um ihren täglichen Nahrungsbedarf zu decken. Dieses Ergebnis unterstützt die Hypothese von Sutherland & Moss (1985), nach der Prädatoren, die sich von relativ großer Beute ernähren, bei zufallsabhängigem Jagderfolg durchschnittlich mehr freie Zeit zur Verfügung haben als vergleichbare Prädatoren mit kleineren Beutetieren. Der Grund hierfür ist, dass der Jagderfolg bei der Ernährung von größeren Beuteorganismen stärkeren Schwankungen unterworfen ist

und daher ein größeres Risiko besteht, unter ungünstigen Bedingungen zu verhungern. Sie sind daher auf Lebensräume mit relativ großem Nahrungsangebot angewiesen, wo sie im Regelfall in relativ kurzer Zeit ihren täglichen Nahrungsbedarf decken können. Auch junge Säbelschnäbler hatten demnach bei der Ernährung mit relativ großen Polychaeten im norddeutschen Wattenmeer mehr „Freizeit“, die es ihnen ermöglichte, die witterungsbedingten Einschränkungen ihres Zeitbudgets kompensieren.

### **4.5.3 Techniken und Ort des Nahrungserwerbes**

Die Unterschiede der Nahrungsaufnahmerate und des genutzten Beutetyps waren in erster Linie vom Nahrungsangebot in den jeweiligen Aufzuchthabitaten und der Nutzbarkeit des vorhandenen Angebots durch die Jungvögel abhängig. Generell war in allen Habitattypen ein Trend von der Nahrungssuche am Ufer bzw. im Flachwasser hin zur Nahrungssuche in tieferen Wasserschichten erkennbar. Dabei nutzten die Jungvögel mit zunehmenden Alter mehr und mehr die auch von den Altvögeln am selben Ort genutzten Habitatstrukturen. Dieses Ergebnis war zu erwarten, da sich die Technik des Nahrungserwerbes mit zunehmender Schnabellänge nach und nach an die der Altvögel angleicht. Eine bemerkenswerte Ausnahme stellen hier die Jungvögel dar, die auf den Vorlandflächen des norddeutschen Wattenmeeres aufwuchsen. Sie konnten schon zu Beginn der Jugendentwicklung dieselben Habitatstrukturen wie die Altvögel nutzen.

Die Ontogenese der Techniken des Nahrungserwerbes ist durch einen Wechsel von der pickenden Nahrungssuche der sehr jungen Küken hin zur arttypischen säbelnden Nahrungssuche bzw. zur Nahrungssuche unter der Wasseroberfläche gekennzeichnet. Auch hier nähert sich das Nahrungssuchverhalten an das der Altvögel im selben Habitattyp an. Der Wechsel von der pickenden zur säbelnden Nahrungssuche ist bereits von anderen Autoren beschrieben und steht im engen Zusammenhang mit der Zunahme der Schnabellänge (Glutz von Blotzheim et al. 1985).

### **4.5.4 Wasseraufnahmerate**

Die mit Hilfe der Isotopenumsatzraten im Rahmen der Messungen des Energieumsatzes mit doppelt markiertem Wasser gemessene Wasseraufnahmerate junger Säbelschnäbler wird in der vorliegenden Arbeit als indirektes Maß für die aufgenommene Nahrungsmenge herangezogen (Piersma & Morrison 1994). Hiermit sollen die durch

Verhaltensbeobachtungen gewonnenen Ergebnisse über die unterschiedliche Nahrungsaufnahmerate in den einzelnen untersuchten Habitattypen durch einen weiteren methodischen Ansatz unterstützt werden. Die Zulässigkeit dieser Methodik hängt von zwei Voraussetzungen ab. Zum einen dürfen die Jungvögel kein zusätzliches Wasser durch Trinken aufnehmen. Im Rahmen der Verhaltensbeobachtungen zur Bestimmung des Zeitbudgets wurden junge Säbelschnäbler über mehrere hundert Stunden nahezu lückenlos beobachtet, ohne dass jemals die Wasseraufnahme direkt beobachtet wurde (eigene Beobachtungen). Darüber hinaus stand in zwei der untersuchten Habitattypen (Saline und Vorland) Süßwasser allenfalls unregelmäßig in Form von Regenwasser zur Verfügung, so dass auch aus diesem Grund regelmäßiges Trinken eher unwahrscheinlich war. Die zweite Voraussetzung ist, dass sich der Wassergehalt der Nahrung nicht wesentlich unterscheidet. Die hier untersuchten Jungvögel ernährten sich im Wesentlichen von aquatischen Insektenlarven, Kleinkrebsen und Borstenwürmern, deren Wassergehalt in allen Fällen relativ hoch bei etwa 80 % lag (siehe Abschnitt 2.2.7).

Entsprechend der sehr wasserhaltigen Nahrung war die Wasseraufnahmerate junger Säbelschnäbler wesentlich höher als für ihre Körpermasse zu erwarten. Die nach einer allometrischen Beziehung für tierische Nahrung aufnehmende Landvögel (Nagy & Peterson 1988, zitiert nach Piersma & Morrison 1994) gleicher Körpermasse zu erwartende Wasseraufnahmerate betrug nur durchschnittlich etwa 50 % der hier gemessenen Werte. Eine vergleichsweise hohe Wasseraufnahmerate ist aber auch für adulte Watvögel auf Grund ihrer Lebensweise keineswegs ungewöhnlich (Piersma & Morrison 1994, Hötter et al. 1996).

Die Wasseraufnahmerate junger Säbelschnäbler war in erster Linie von der Körpermasse der Jungvögel abhängig. Daneben hatten aber auch das Brutgebiet bzw. das Aufzuchthabitat einen signifikanten Einfluss auf die Wasseraufnahmerate. Eine besonders niedrige Wasseraufnahmerate hatten die Jungvögel, die in der südspanischen Saline aufwuchsen. Sie war nur etwa halb so groß wie die der Jungvögel in den übrigen Habitattypen.

#### **4.5.5 Einfluss des Verhaltens auf die Wasseraufnahmerate**

Die sich aus den Verhaltensbeobachtungen ergebenden Unterschiede der Effizienz, mit der junge Säbelschnäbler in verschiedenen Habitaten der Nahrungssuche nachgehen können, wird durch den Vergleich der Wasseraufnahmerate während der DLW-Messungen mit dem hierfür benötigten Zeitaufwand bestätigt. Während die Jungvögel im Vorland auf Grund der großen

Beuteorganismen ihren Nahrungsbedarf in relativ kurzer Zeit decken konnten, mussten die Jungvögel in den beiden Habitattypen Koog und Kanal für dieselbe Nahrungsmenge wesentlich länger nach Nahrung suchen. Die Jungvögel in der südspanischen Saline erreichten dagegen trotz ähnlichem Zeitaufwand für die Nahrungssuche nur halb so große Wasseraufnahmeraten.

Das wirft die Frage auf, warum die Jungvögel in der Saline nicht länger nach Nahrung suchten, um ihren Nahrungsbedarf zu decken. Neben den bereits im Abschnitt 4.4.2 genannten Erklärungsansätzen der Überhitzung und der erhöhten Salzaufnahme ist die Antwort hierfür vermutlich in der großen zeitlichen und räumlichen Variation des Vorkommens ihrer Hauptbeute, Insektenlarven der Gattung *Chironomus* und Kleinkrebse der Gattung *Artemia* zu sehen (Armitage et al. 1995, Masero et al. 1999, Arias & Drake o.J.). Die Abundanz dieser Organismen zeigt erhebliche kurzfristige Schwankungen auf kleinem Raum, die u.a. von Schwankungen des Wasserstandes, der Salinität und der Nährstoffverfügbarkeit abhängig sind. Darüber hinaus können Wind- und Strömungsverhältnisse zu Massierungen in bestimmten Uferbereichen führen, während andere Bereiche desselben Gewässers weitgehend leer sind (eigene Beobachtungen, G. M. Arroyo, J.A. Masero pers. Mitteilung). In dieser Situation konnten die Küken nur dann durch einen höheren Zeitaufwand ihre Nahrungsaufnahme steigern, wenn in ihrem jeweiligen Aufzuchtterritorium genügend Nahrung zur Verfügung stand. Das aggressive Territorialverhalten der Altvögel hinderte die Jungvögel daran, Orte mit höherem Nahrungsangebot aufzusuchen, wenn sie in fremden Revieren lagen. Eine kurzfristige Reaktion auf kleinräumige Unterschiede der Nahrungsverfügbarkeit war ihnen daher nicht möglich.

Warum aber brüteten die Säbelschnäbler trotz der vergleichsweise schlechten Nahrungssituation in der Saline, die zu deutlichen Wachstumsverzögerungen und einer hohen Mortalität der Jungvögel führte (Arroyo 2000, eigenen Beobachtungen), regelmäßig in diesem Lebensraum?

Eine mögliche Antwort lässt sich aus dem Vergleich der Nahrungsaufnahmerate und der für die Nahrungssuche aufgesuchten Habitatstrukturen von Jung- und Altvögeln ableiten. Die Altvögel erreichten in der Saline nur geringfügig niedrigere Nahrungsaufnahmeraten als die Altvögel in den übrigen Habitattypen. Die Nahrungsaufnahmerate der Jungvögel war dagegen in der Saline deutlich geringer als in den übrigen Habitattypen. Verantwortlich für diesen Unterschied ist offenbar die Nutzung unterschiedlicher Nahrungsressourcen durch Jung- und

Altvögel. Während die Altvögel überwiegend in den tieferen Wasserschichten nach Nahrung suchten, waren die Jungvögel insbesondere der jüngeren Altersklassen bei der Nahrungssuche auf Grund ihrer geringeren Körpergröße, der kürzeren Schnäbel und der noch nicht entwickelten Fähigkeit zur arttypischen säbelnden Nahrungssuche auf die Ufer- und Flachwasserbereiche beschränkt. Diese Ergebnisse lassen vermuten, dass die Altvögel auf Grund des für sie profitablen Nahrungsangebotes in den tieferen Wasserschichten die Saline zur Zeit der Koloniegründung als geeigneten Brutplatz erkennen, ohne das spätere Nahrungsangebot für die Jungvögel abschätzen zu können. Eine solche „irrtümliche“ Habitatwahl ist auch bei anderen Vogelarten beschrieben worden. Sie tritt in Fällen auf, in denen Altvögel zur Zeit der Revierbesetzung keine zuverlässigen Informationen über die spätere Eignung des Brutplatzes für die Jungenaufzucht gewinnen können (Beintema 1986, Bollmann et al. 1997, Pöysä et al. 1999, Sjöberg et al. 2000). Eine hohe Brutpaardichte ist demnach nicht notwendigerweise ein geeigneter Indikator für die Qualität eines Gebietes als Aufzuchthabitat (Vickery et al. 1992).

#### **4.5.6 Vergleich der Effizienz der Nahrungssuche in den einzelnen Habitattypen**

Im folgenden Abschnitt sollen die oben diskutierten Unterschiede der Nahrungsaufnahmeraten bzw. der Effizienz der Nahrungssuche junger Säbelschnäbler in den einzelnen Habitattypen noch einmal durch eine modellhafte Berechnung der Energieaufnahme pro Zeiteinheit verdeutlicht werden. Dafür wurden an Hand der in Abschnitt 3.4 verwendeten Daten zum Zeitbudget der Jungvögel unter Berücksichtigung der unterschiedlichen Tag- und Nachtlänge für die einzelnen Habitattypen die absoluten Werte der für die Nahrungssuche aufgewendeten Zeit berechnet (siehe Abschnitt 3.4.3). Auf Grund der geringen Anzahl der nächtlichen Beobachtungsserien wurde vereinfachend angenommen, dass sich die nächtlichen Zeitbudgets der Jungvögel in den einzelnen Habitattypen nicht wesentlich unterscheiden. Unter dieser Annahme wurden für die Berechnung des absoluten Zeitaufwandes für die Nahrungssuche in der Nacht die Mittelwerte der jeweiligen Brutgebiete eingesetzt. Hieraus konnten für die einzelnen Altersklassen und Habitattypen Durchschnittswerte der für die Nahrungssuche aufgewendete Zeit geschätzt werden.

Die pro Tag aufgenommene Energiemenge (DEE + Gewebeenergie) wurde aus den in Abschnitt 3.7.1 wiedergegebenen Berechnungen zum Gesamtenergiebudget der Jungvögel entnommen. Um diese Werte mit den in Altersklassen skalierten Werten des Zeitaufwandes

für die Nahrungssuche vergleichen zu können, wurden hier die mittleren Energieaufnahmezeiten für die auch in den Berechnungen des Zeitaufwandes für die Nahrungssuche verwendeten Pentadenklassen berechnet.

Aus diesen beiden Größen des alters- und habitatspezifischen Zeitaufwandes für die Nahrungssuche und der aufgenommenen Energiemenge liess sich die Effizienz der Nahrungssuche der Jungvögel in den einzelnen Habitattypen als Energieaufnahme pro Zeiteinheit Nahrungssuche berechnen (Abbildung 33).

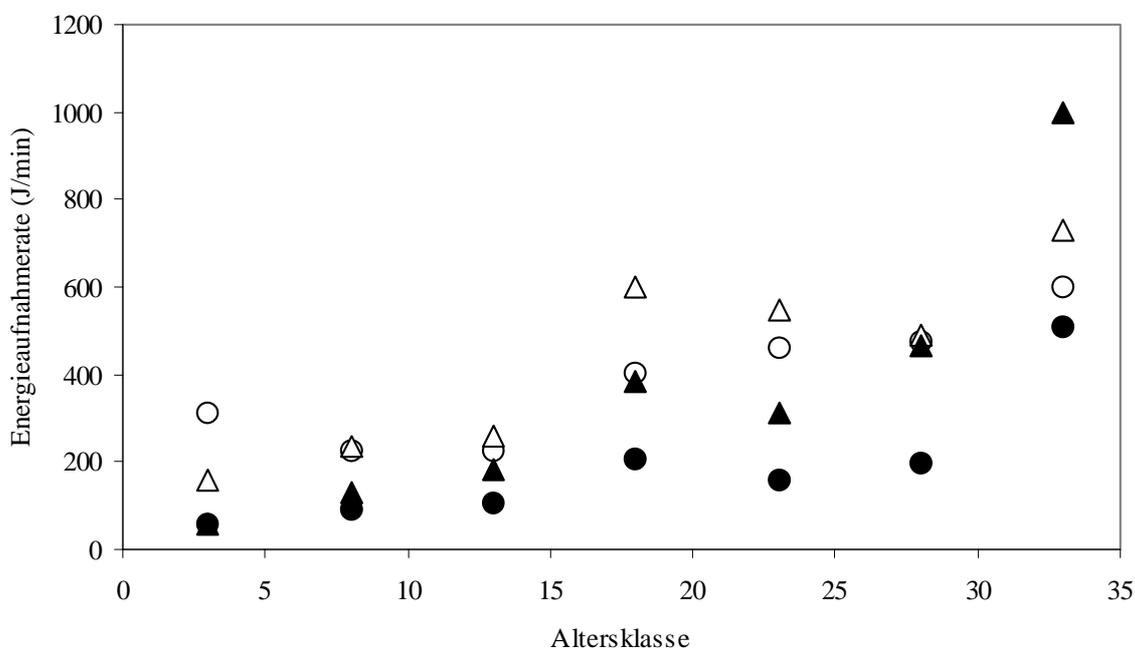


Abbildung 33. Entwicklung der Energieaufnahmezeit (J/min) junger Säbelschnäbler in unterschiedlichen Aufzucht Habitaten (Offene Kreise: Koog, offene Dreiecke: Vorland, gefüllte Kreise: Saline, gefüllte Dreiecke: Kanal).

In allen Habitattypen ist eine Zunahme der Effizienz der Nahrungssuche mit dem Alter der Jungvögel festzustellen, die offenbar auf mit den festgestellten Veränderungen der Techniken des Nahrungserwerbes im Verlauf der Ontogenese zu erklären ist. Daneben sind die

habitatspezifischen Unterschiede der Energieaufnahme zu erkennen, wobei wie zu erwarten die niedrigsten Werte für die in der südspanischen Saline aufwachsenden Jungvögel berechnet wurden. Die Jungvögel in den Habitattypen Kanal und Koog erreichten intermediäre Energieaufnahme, während die Jungvögel in den Vorländern des Wattenmeeres insbesondere in den mittleren Altersklassen relativ hohe Energieaufnahme erreichten. Über die gesamte Wachstumsperiode gemittelt war ihre Energieaufnahme mit 430 J/min mehr als doppelt so hoch als die Energieaufnahme von 188 J/min der Jungvögel in der Saline. Die Jungvögel in den Habitattypen Koog und Vorland erreichten durchschnittliche Energieaufnahme von 385 bzw 361 J/min.

#### **4.5.7 Zusammenfassung**

Die Nahrungsaufnahme und das Nahrungssuchverhalten junger Säbelschnäbler wurde sowohl durch Prozesse der ethologischen und morphologischen Ontogenese als auch durch habitatspezifische Unterschiede geprägt. Die Nahrungsaufnahme der Jungvögel in den beiden Habitattypen Koog (Norddeutschland) und Kanal (Südspanien) nahm mit zunehmendem Alter zu. In den beiden Habitaten Vorland (Norddeutschland) und Saline (Südspanien) war sie dagegen weitgehend konstant, wobei die Jungvögel in den Vorländern des Wattenmeeres eine deutlich höhere Nahrungsaufnahme hatten als Jungvögel in der Saline.

Die Nutzung größerer Nahrungsorganismen stellt nach den eigenen Ergebnissen und Literaturangaben eine Besonderheit dar, die nur bei Jungvögeln in den Vorländern des norddeutschen Wattenmeeres regelmäßig beobachtet wurde. Sie ermöglichte ihnen, ihren Nahrungsbedarf in relativ kurzer Zeit zu decken und so die witterungsbedingten Einschränkungen des Zeitbudgets zu kompensieren.

Der Vergleich der Wasseraufnahme als indirektes Maß für die aufgenommene Nahrungsmenge und eine modellhafte Berechnung der Energieaufnahme bestätigte die hohe Effizienz der Nahrungssuche bei den Jungvögeln in den Vorländern des norddeutschen Wattenmeeres. Sie konnten in vergleichsweise kurzer Zeit ihren Nahrungsbedarf decken. Im Gegensatz dazu konnten die Jungvögel in der südspanischen Saline trotz hohen Zeitaufwands für die Nahrungssuche nur eine geringere Nahrungsmenge aufnehmen. Ursache hierfür ist vermutlich die große räumliche und zeitliche Variation ihres Nahrungsangebotes, während Altvögel im selben Habitat eine stabilere Nahrungsressource nutzen, die für Jungvögel noch nicht verfügbar ist. Die Nutzung unterschiedlicher Nahrungsressourcen durch Jung- und

Altvögel ist vermutlich die Ursache für die regelmäßige Brutansiedlung von Säbelschnäblern in diesem für die Jungenaufzucht wenig geeignetem Lebensraum.

## 4.6 Energieumsatz und Energieaufnahme junger Säbelschnäbler

### 4.6.1 Entwicklung des täglichen Energieumsatzes

Der tägliche Energieumsatz frei lebender Säbelschnäblerküken nahm wie zu erwarten mit zunehmender Körpermasse der Jungvögel zu. Die Beziehung zwischen dem Energieumsatz und der Körpermasse junger Säbelschnäbler ist in der folgenden Abbildung 34 noch einmal im Vergleich zu anderen jungen Watvögeln dargestellt.

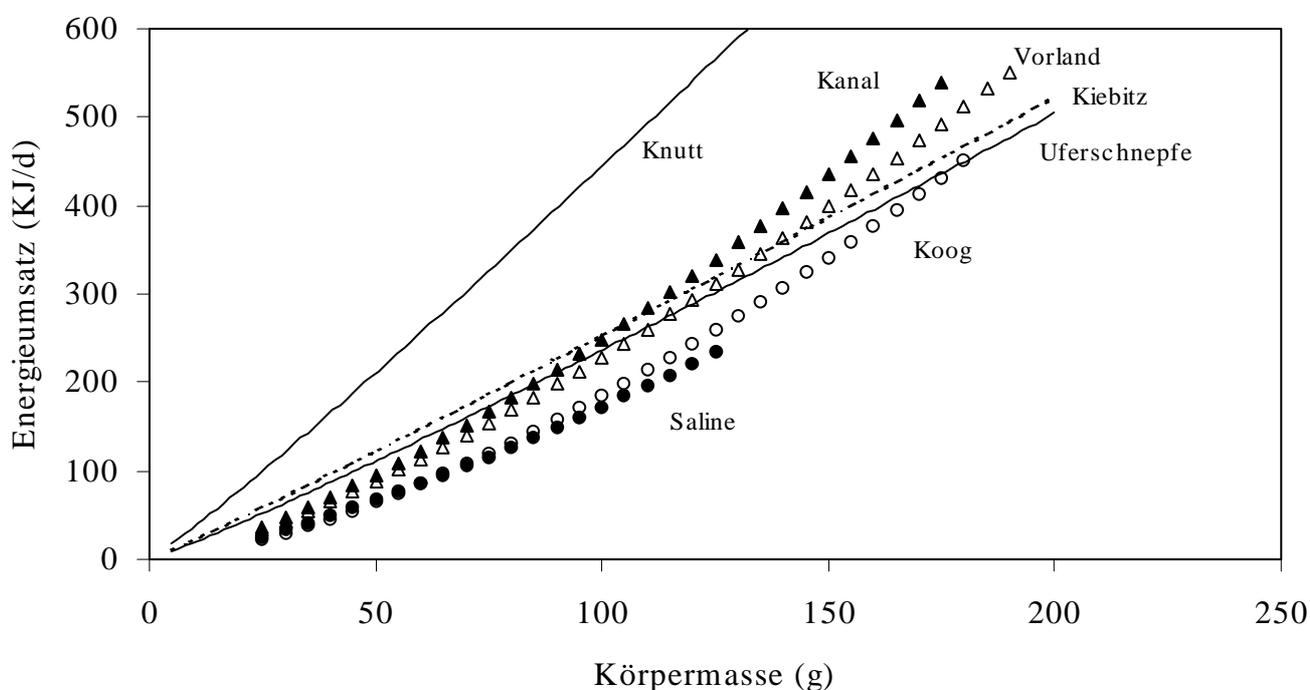


Abbildung 34: Vergleich der Entwicklung der täglichen Energieausgaben (DEE, kJ/d) junger Watvögel im Freiland. Dargestellt sind die Funktionen des täglichen Energieumsatzes in Abhängigkeit von der Körpermasse nach den allometrischen Beziehungen für Säbelschnäbler in verschiedenen Habitattypen Norddeutschlands und Südspaniens (Offene Kreise: Koog, offene Dreiecke: Vorland, gefüllte Kreise: Saline, gefüllte Dreiecke: Kanal) sowie für junge Uferschnepfen und Kiebitze in den Niederlanden (Schekkerman & Visser 2001) und junge Knutts in Sibirien (Schekkerman et al. 2003).

Die Zunahme des Energieumsatzes mit zunehmender Körpermasse verlief bei den unter den klimatischen Bedingungen Nordwesteuropas aufwachsenden jungen Kiebitzen, Uferschnepfen und Säbelschnäblern sowie bei den in Südspanien aufwachsenden Säbelschnäblern bemerkenswert parallel. Relativ niedrige Werte wurden bei den Säbelschnäblern festgestellt, die in der südspanischen Saline und im norddeutschen Koog aufwuchsen. Deutlich anders verlief die Zunahme des täglichen Energieumsatzes bei den in arktischer Umgebung aufwachsenden jungen Knutts. Bei ihnen nahm der tägliche Energieumsatz wesentlich schneller zu als bei den übrigen Arten. Diese hohen Werte sind als Reaktion auf die klimatischen Bedingungen ihres arktischen Brutgebietes zu verstehen (Schekkerman et al. 2003). Dieser Vergleich zeigt, dass junge Watvögel sehr wohl auf niedrige Umgebungstemperaturen mit einer Steigerung des Energieumsatzes reagieren können. Im Falle des Knutts wurden diese erhöhten Energieausgaben durch die längere Tageslichtperiode, die mehr Zeit für die Nahrungssuche erlaubte, einer höheren Widerstandskraft gegenüber niedrigen Umgebungstemperaturen und einer möglicherweise erhöhten Nahrungsaufnahmerate auf Grund besserer Nahrungsverfügbarkeit bzw. – erreichbarkeit ermöglicht (Schekkerman et al. 2003).

#### **4.6.2 Einfluss des Brutgebietes und des Aufzuchthabitats auf den täglichen Energieumsatz**

Unter Berücksichtigung des Effektes der Körpermasse hatte die geographische Lage des Brutgebietes keinen signifikanten Einfluss auf den täglichen Energieumsatz junger Säbelschnäbler. Allerdings bestand bei einer feiner skalierten Betrachtung ein Einfluss des Aufzuchthabitates auf den täglichen Energieumsatz. Der Energieumsatz der Jungvögel, die in der südspanischen Saline aufwuchsen war signifikant niedriger als in den übrigen drei Habitattypen, wo sich die gemessenen Energieumsätze der Jungvögel nicht voneinander unterschieden.

Auf Grund der ungünstigeren Witterungsbedingungen, insbesondere der niedrigeren Umgebungstemperaturen wurde erwartet, dass die Jungvögel in dem nördlicheren Brutgebiet durch die zusätzlichen Ausgaben für die endogene Wärmeproduktion höhere Energieausgaben hätten als ihre Artgenossen in südlichen Brutgebieten. Dieser Zusammenhang wurde bei Altvögeln verschiedener Arten während der Brutzeit und Überwinterung (Castro et al. 1992, Piersma & Morrison 1994, Hötter et al. 1996, Sanz et al. 2000) gefunden. Auch bei in

arktischen Brutgebieten aufwachsenden jungen Knutts stellten Schekkerman et al. (2003) deutlich höhere Energieausgaben fest als nach allometrischen Beziehungen für Jungvögel in den gemäßigten Breiten zu erwarten. Dagegen konnte Klaassen (1994) im interspezifischen Vergleich bei jungen Seeschwalben (*Sterna spec.*) in arktischen Brutgebieten nur geringfügig höhere Energieausgaben feststellen als bei Jungvögeln in Brutgebieten der gemäßigten Breiten. Auch bei den hier untersuchten jungen Säbelschnäblern bestand trotz habitatspezifischer Unterschiede kein Zusammenhang zwischen der geographischen Lage des Brutgebietes und den täglichen Energieausgaben. Offenbar konnten die Jungvögel, wie auch von Klaassen (1994) für junge Seeschwalben gezeigt, zu hohe Energieausgaben vermeiden, indem sie sich von den Altvögeln wärmen ließen. Die Kosten des Aufwachsens in nördlichen Brutgebieten sind demnach nicht in erhöhten Energieausgaben, sondern in Einschränkungen des Zeitbudgets zu sehen (siehe Abschnitt 4.4, Hötker 1998).

#### **4.6.3 Einfluss von Witterungsfaktoren auf den täglichen Energieumsatz**

Der Energieumsatz der frei lebenden Jungvögel war unter Berücksichtigung der Körpermasse bei höheren Umgebungstemperaturen niedriger. Dieser Effekt kann aber nicht eindeutig von dem Effekt des Aufzuchthabitates getrennt werden, da die niedrigsten Energieumsätze der Jungvögel in der südspanischen Saline bei sehr hohen Umgebungstemperaturen gemessen wurden. Tatsächlich ergab sich bei der Einzelbetrachtung in den einzelnen Habitattypen trotz der in jedem Fall negativen Tendenz kein signifikanter Zusammenhang zwischen der Umgebungstemperatur und dem Energieumsatz. Auch die Witterungsfaktoren Wind und Regen hatten keinen signifikanten Einfluss auf den Energieumsatz, allerdings bestand in den norddeutschen Untersuchungsgebieten ein negativer Zusammenhang zwischen dem Auftreten von Niederschlägen und dem täglichen Energieumsatz.

Auch in den wenigen publizierten Studien zum Energieumsatz junger Watvögel im Freiland ist der Einfluss von Witterungsfaktoren auf den täglichen Energieumsatz nicht konsistent. Bei Studien an jungen Uferschnepfen und Kiebitzen in den Niederlanden hatte lediglich die Temperatur und das Auftreten von Regenfällen einen signifikanten Einfluss auf den Energieumsatz junger Uferschnepfen. Für den Kiebitz konnte kein Zusammenhang zwischen Witterungsfaktoren und dem Energieumsatz festgestellt werden (Schekkerman & Visser 2001). Bei jungen Knutts in arktischen Brutgebieten nahm der tägliche Energieumsatz mit

zunehmender Umgebungstemperatur ab, Wind und Regen hatten dagegen keinen Einfluss (Schekkerman et al. 2003).

Der schwache oder fehlende Zusammenhang zwischen Witterungsfaktoren und dem täglichen Energieumsatz junger Säbelschnäbler bestätigt die Schlussfolgerung, dass die Jungvögel nicht, wie nach dem Scholandermodell der Thermoregulation (Scholander et al. 1950) zu erwarten, wie Altvögel auf niedrige Umgebungstemperaturen mit einer entsprechenden Steigerung der Stoffwechselrate für die endogene Wärmeproduktion durch Muskelzittern reagieren. Vielmehr vermeiden sie die zusätzlichen Energieausgaben, indem sie sich von einem Altvogel wärmen lassen. Dadurch gelingt es ihnen, ihre Energieausgaben unabhängig von den äußeren Bedingungen auf ein ihrer Körpermasse entsprechendes Niveau zu halten.

#### **4.6.4 Einfluss des Verhaltens auf den täglichen Energieumsatz**

Die Aktivität der Jungvögel, gemessen als Zeitanteil Nahrungssuche und Hudern, hatte keinen Einfluss auf den täglichen Energieumsatz. An Hand theoretischer Überlegungen wäre denkbar, dass längere Perioden der unabhängigen Nahrungssuche zu einer Erhöhung des täglichen Energieumsatzes geführt hätten, da während der Nahrungssuche zusätzliche Kosten für die Lokomotion und die Thermoregulation entstehen.

#### **4.6.5 Energieaufnahme**

Die Energieaufnahme ergibt sich aus den mit Hilfe des doppelt markierten Wassers gemessenen Energieausgaben für den Erhaltungs- und Aktivitätsstoffwechsel und der in das wachsende Gewebe festgelegten Energiemenge. Sie ist daher dazu geeignet, die energetischen Kosten und Nutzen der Wahl unterschiedlicher Brutgebiete und Aufzuchthabitate direkt mit einander zu vergleichen. Dieser Vergleich bestätigte die an Hand der Verhaltensbeobachtungen und der Wasseraufnahmerate gewonnenen Ergebnisse, dass die geographische Lage der Brutgebiete keinen Einfluss auf die Energieaufnahme der Jungvögel hatte. Die beobachteten Unterschiede der Energieaufnahme waren dagegen vielmehr auf habitatspezifische Unterschiede der Nahrungsverfügbarkeit zurückzuführen. Insbesondere in der südspanischen Saline war die Energieaufnahme der Jungvögel wesentlich niedriger als in den übrigen Habitaten. Die niedrige Energieaufnahme in der Saline ist offenbar auf die geringe Nahrungsverfügbarkeit zurückzuführen. Die unterschiedliche Nahrungssituation in den einzelnen Aufzuchthabitaten und ihre Auswirkungen auf die Jungvögel wird in dem

---

Abschnitt zum Nahrungsaufnahmeverhalten und zur Wasseraufnahme der Jungvögel diskutiert (siehe Abschnitt 4.5).

#### **4.6.6 Zusammenfassung**

Der Energieumsatz frei lebender junger Säbelschnäbler war in erster Linie von der Körpermasse der Jungvögel abhängig. Abgesehen von den besonders niedrigen Energieumsätzen der Jungvögel, die in der südspanischen Saline aufwuchsen, bestand kein Zusammenhang zwischen der geographischen Lage der Brutgebiete und dem Energieumsatz. Auf die niedrigeren Umgebungstemperaturen in nördlichen Brutgebieten reagierten die Jungvögel demnach nicht mit einer Steigerung ihrer Energieausgaben für die endogene Wärmeproduktion. Vielmehr vermieden sie zu hohe Energieausgaben, in dem sie sich von den Altvögeln wärmen ließen bzw. ein Absinken ihrer Körpertemperaturen tolerierten. Dementsprechend bestand nur ein schwacher Zusammenhang zwischen den Witterungsfaktoren Temperatur, Wind und Regen und dem täglichen Energieumsatz. Auch das Verhalten der Jungvögel hatte keinen Einfluss auf die Energieausgaben. Die pro Tag aufgenommene Energiemenge wurde aus der Summe der täglichen Energieausgaben und der in das wachsende Gewebe festgelegten Energiemenge berechnet. Sie war wiederum zunächst von der Körpermasse abhängig. Ein Vergleich der täglichen Energieaufnahme der Jungvögel in den untersuchten Aufzuchthabitaten bestätigte die sehr geringe Energieaufnahme der Jungvögel in der südspanischen Saline. Hiervon abgesehen hatte die geographische Lage des Brutgebietes keinen Einfluss auf die Energieaufnahme junger Säbelschnäbler.

## 4.7 Gesamtenergiebudgets junger Säbelschnäbler

### 4.7.1 Vergleich der Energiebudgets in unterschiedlichen Aufzuchthabitaten

Ein Ziel dieser Arbeit war festzustellen, ob und wie sich die Energiebudgets der hier untersuchten jungen Säbelschnäbler in nördlichen und südlichen Brutgebieten unterschieden. Die Frage, wie die klimatischen Bedingungen unterschiedlicher Brutgebiete das Energiebudget von Jungvögeln beeinflussen, wurde zum Beispiel von Klaassen (1994) durch einen inter – und intraspezifischen Vergleich der Energiebudgets junger Seeschwalben untersucht. Trotz der vom Äquator in nördlicher und südlicher Richtung zu beobachtenden Zunahme des Grundumsatzes, die als Anpassung an die jeweiligen klimatischen Bedingungen interpretiert werden können, konnte er ebenfalls keinen signifikanten Einfluss der geographischen Lage des Brutgebietes auf die Energieausgaben der von ihm untersuchten Jungvögel feststellen. Allerdings bestand eine Tendenz zu höheren Energieausgaben bei Jungvögeln aus polnahen Brutgebieten. Die jungen Seeschwalben konnten zu hohe energetische Ausgaben für die Thermoregulation vermeiden, indem sie von den Altvögeln gehudert wurden. Diese Möglichkeit der Energieeinsparung durch das Hudern ist aber bei jungen Watvögeln geringer, da sie während der Nahrungssuche weit stärker der Witterung ausgesetzt sind als die in der Nestgrube hockenden jungen Seeschwalben (Schekkerman & Visser 2001). Es ist also denkbar, dass bei ihnen ein deutlicherer Zusammenhang zwischen der geographischen Lage ihres Brutgebietes und dem Energiebudget besteht.

Dennoch bestand auch in der vorliegenden Untersuchung kein eindeutiger Zusammenhang zwischen der geographischen Lage der Brutgebiete und den Energieausgaben der Jungvögel im Verlauf der Wachstumsperiode. Der Vergleich der Gesamtenergiebudgets der in den beiden norddeutschen Habitaten Koog und Vorland und im südspanischen Kanal aufwachsenden Jungvögel ergab keine wesentlich höheren Energieausgaben für die Jungvögel in dem nördlichen Brutgebiet. Allerdings ist zu beachten, dass die Höhe des Gesamtenergiebudgets stark von der Länge der Wachstumsperiode abhängig ist, da eine Verlängerung der zu Grunde gelegten Zeit bis zum Flüggewerden angesichts der starken Variation der Dauer der Wachstumsperiode leicht zur Erhöhung der Energieausgaben führen könnte. Die Vergleiche des Wachstumsverlaufes der Jungvögel in den verschiedenen

Aufzuchthabitaten ergaben allerdings keine Hinweise auf eine deutliche Verlängerung der Wachstumsperiode in den norddeutschen Brutgebieten. Vielmehr wuchsen sie geringfügig schneller und erreichten eine höhere asymptotische Körpermasse als ihre Artgenossen im südspanischen Habitattyp Kanal (siehe Abschnitt 4.2.3). Falls systematische Unterschiede der Länge der Wachstumsperiode einen Einfluss auf die Gesamtenergiebudgets der Jungvögel haben, würden sie demnach auf Grund des schnelleren Wachstums eher zu einer Verringerung der Gesamtenergieausgaben für die Jungvögel in den nördlichen Brutgebieten führen.

Auch die Allokation der Anteile des Gesamtenergiebudgetes für den täglichen Energieumsatz und die in das wachsende Gewebe festgelegte Energie erfolgte in den beiden nördlichen Brutgebieten und dem südspanischen Habitattyp Kanal sehr ähnlich. Die Jungvögel konnten unabhängig von der geographischen Lage der Brutgebiete etwa 9,8 % der aufgenommenen Energie in das Wachstum investieren. Falls die ungünstigeren klimatischen Bedingungen des nördlichen Brutgebietes zu höheren thermostatischen Kosten geführt hätten, wäre zu erwarten, dass die Jungvögel hier weniger Energie für die Gewebeproduktion aufwenden könnten.

Die erheblich geringeren berechneten Gesamtenergieausgaben der Jungvögel in der südspanischen Saline im Vergleich zu den übrigen Habitatypen sind offenbar auf die deutliche Verzögerung des Wachstums auf Grund der geringen Nahrungs- bzw. Energieaufnahme in der Saline zurückzuführen (siehe Abschnitt 4.5. und 4.6). Sie spiegeln demnach keineswegs echte Energieeinsparungen in diesem Habitattyp wieder, sondern stellen angesichts der hohen Mortalität der Jungvögel (Arroyo 2000, eigene Beobachtungen) den unteren Grenzbereich des noch möglichen Energiebudgets dar.

Die in der vorliegenden Untersuchung gewonnenen Werte zum Gesamtenergiebudget junger Säbelschnäbler in unterschiedlichen Brutgebieten und Aufzuchthabitaten können mit Werten verglichen werden, die bei vergleichbarer Methodik (Messung des täglichen Energieumsatzes mit doppelt markiertem Wasser) an anderen Vogelarten unterschiedlicher Entwicklungsmuster und aus unterschiedlichen Brutgebieten gewonnen wurden. Die folgende Abbildung 35 zeigt den Vergleich der Gesamtenergieausgaben über die gesamte Wachstumsperiode für den Erhaltungs- und Aktivitätsstoffwechsel und den Aufbau von Körpergewebe.

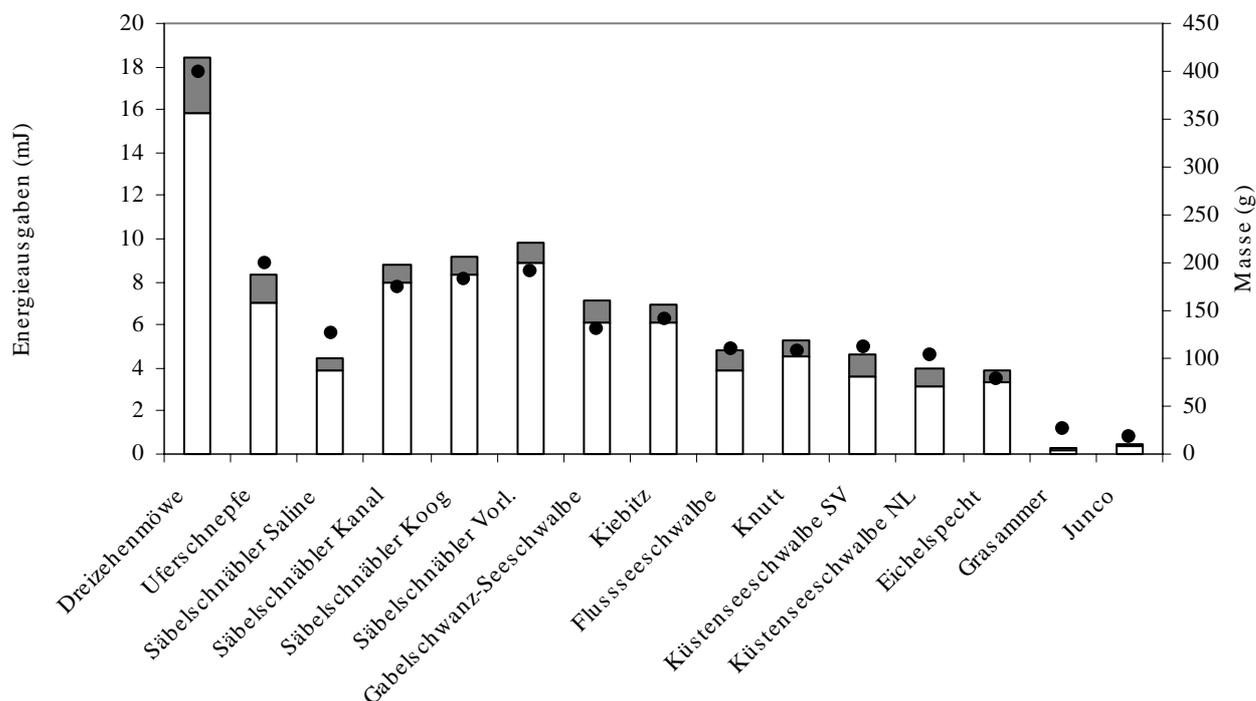


Abbildung 35: Vergleich der Energiebudgets von Jungvögeln verschiedener Vogelarten nach Messungen des täglichen Energieumsatzes mit doppelt markiertem Wasser. Dargestellt sind die Gesamtenergieausgaben für den Erhaltungs- und Aktivitätsstoffwechsel (Hellgrau) und den Aufbau von Körpergewebe (Dunkelgrau) bis zum Erreichen der Flugfähigkeit. Zum Vergleich sind die Körpermassen der Jungvögel beim Erreichen der Flugfähigkeit eingezeichnet (Schwarze Punkte). Quellen: Dreizehenmöwe (*Rissa tridactyla*) Gabrielsen et al. 1992, Uferschnepfe (*Limosa limosa*), Kiebitz (*Vanellus vanellus*) Schekkerman & Visser 2001, Knutt (*Calidris canutus*) Schekkerman et al. 2003, Gabelschwanz-Seeschwalbe (*Sterna vittata*), Flusseeeschwalbe (*Sterna hirundo*), Küstenseeschwalbe (*Sterna paradisaea*, SP: Spitzbergen, NL: Niederlande) Klaassen 1994, Eichelspecht (*Melanerpes formicivorus*) Weathers et al. 1990, Junco (*Junco phaeonotus*) Weathers & Sullivan 1991, Grasammer (*Passerculus sandwichensis*) Williams & Prints 1986.

Wie zu erwarten, bestand ein deutlicher Zusammenhang zwischen den Gesamtenergieausgaben im Verlauf der Wachstumsperiode und der Körpermasse beim Erreichen der Flugfähigkeit. Weathers (1992) stellte unter Berücksichtigung der Länge der Wachstumsperiode ( $T_{fl}$ , d) eine Beziehung zwischen der Körpermasse beim Erreichen der Flugfähigkeit ( $M$ , g) und den im Verlauf der Wachstumsperiode verstoffwechselten

Energiemenge (TME total metabolized energy, KJ/d) für Jungvögel unterschiedlicher Entwicklungstypen auf:

$$\text{TME} = 6,64 * M^{0,852} * T_{fl}^{0,71}.$$

Für den Säbelschnäbler ergaben die hier vorgestellten Berechnungen, mit Ausnahme der südspanischen Saline (-24 %), 30 bis 34 % höhere Werte als nach der Gleichung von Weathers zu erwarten. Ähnlich hohe Abweichungen stellten Schekkerman & Visser (2001) und Schekkerman et al. (2003) auch für junge Uferschnepfen (+39 %) und Kiebitze (+29%) fest. Die größte Abweichung bestand dabei bei unter den extremen klimatischen Bedingungen des arktischen Brutgebietes aufwachsenden Jungvögeln des Knutts (+89%). Dieses Ergebnis bestätigt die hohen energetischen Kosten der Thermoregulation und Aktivität selbständig nach Nahrung suchender Jungvögel praecocialer Vogelarten (Schekkerman & Visser 2001).

Die unterschiedliche Allokation der in den Aufbau von Körpergewebe investierten Energiemenge ist in der folgenden Abbildung 36 dargestellt.

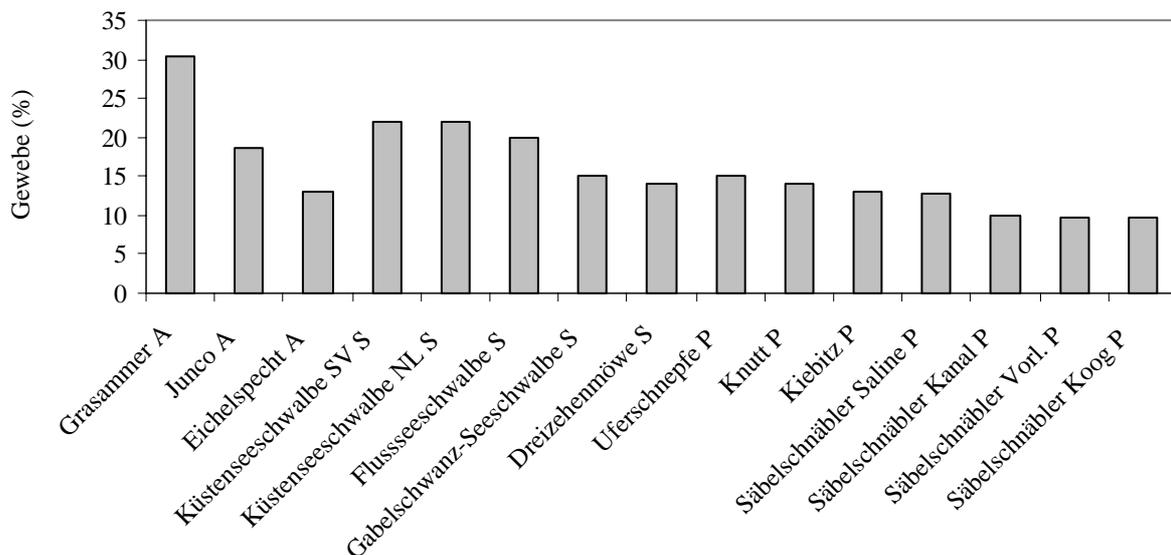


Abbildung 36: Vergleich des Anteils der in wachsendes Gewebe festgelegten Energiemenge am Gesamtenergiebudget junger Vogelarten im Verlauf der Wachstumsperiode. Anordnung nach dem Entwicklungstyp (Abkürzungen hinter dem Artnamen, A: Altricial, S: Semialtricial, P: Praecocial) und dem Anteil der in das wachsende Gewebe festgelegten Energiemenge (Quellen siehe Abbildung 35).

Den mit durchschnittlich 19,5 % (13% bis 30,5 %) größten Anteil der bis zum Erreichen der Flugfähigkeit verstoffwechselten Energiemenge konnten die von ihren Eltern mit Nahrung versorgten Jungvögel altricialer und semipraecocialer Arten in das wachsende Gewebe investieren.

Die selbständig nach Nahrung suchenden Jungvögeln verschiedener Watvogelarten konnten dagegen nur zwischen 9,7 % und maximal 15 %, durchschnittlich etwa 12 %, der verstoffwechselten Energiemenge in das wachsende Gewebe festlegen. Die niedrigsten Werte wurden dabei von den hier untersuchten Säbelschnäblern erreicht, die lediglich 9,7 bis 12,8 % der verstoffwechselten Energie in das Wachstum investierten.

#### **4.7.2 Zusammenfassung**

Die Gesamtenergieausgaben junger Säbelschnäbler im Verlauf der Wachstumsperiode zeigten keine eindeutigen Unterschiede in Abhängigkeit von der geographischen Lage der Brutgebiete. In den beiden norddeutschen Habitattypen Vorland und Koog sowie in dem südspanischen Habitattyp Kanal waren die Gesamtenergieausgaben sowie der Anteil der in das wachsende Gewebe festgelegten Energie am Gesamtenergiebudget anähernd gleich.

Die erheblich niedrigeren Gesamtenergieausgaben der Jungvögel in der südspanischen Saline sind keine echten energetischen Einsparungen, sondern stellen die Untergrenze eines noch möglichen Energiebudgetes dar. Sie sind bedingt durch die geringe Wachstumsrate eine Konsequenz der sehr geringen Nahrungs- bzw. Energieaufnahme der Jungvögel in diesem Lebensraum.

Ein interspezifischer Vergleich der Energiebudgetes von Jungvögeln unterschiedlicher Entwicklungstypen bestätigte für den Säbelschnäbler die hohen energetischen Kosten der praecocialen Lebensweise, die bereits für andere Watvogelarten beschrieben wurde. Dem Entsprechend können sie im Vergleich zu altricialen und semialtricialen Jungvögeln, die von ihren Eltern mit Nahrung versorgt werden, nur relativ wenig Energie in das Wachstum investieren.

## 4.8 Abschlussdiskussion

Ziel der vorliegenden Arbeit war festzustellen, welche spezifischen Anpassungsmechanismen es jungen Säbelschnäblern erlauben, unter einer weiten Spanne unterschiedlicher klimatischer Bedingungen innerhalb des großen Brutareals der Art zu überleben und aufzuwachsen. Dazu wurden relevante Parameter von Jungvögeln verglichen, die unter den mediterranen Klimabedingungen Südspaniens und den gemäßigten Klimabedingungen Norddeutschlands aufwachsen. Dabei konnte die von Hötker (1998) durch Vergleiche mit generalisierten allometrischen Beziehungen getroffene Aussage bestätigt werden, dass junge Säbelschnäbler an der norddeutschen Wattenmeerküste nicht über spezielle Anpassungen an die extremeren klimatischen Bedingungen an der Nordgrenze des Brutareals der Art verfügen. Sie unterschieden sich in keinem der hier untersuchten thermoregulatorisch relevanten Parameter, wie die Eigröße bzw. die Größe beim Schlupf und die Entwicklung der Fähigkeit zur Thermoregulation, von ihren Artgenossen in Südspanien.

Das Fehlen derartiger Anpassungen ist um so erstaunlicher, als die Witterungsbedingungen während der Aufzuchtperiode, insbesondere die Temperatur, die entscheidende Einflussgröße für die Mortalität der Jungvögel und damit für den gesamten Reproduktionserfolg von Säbelschnäblern in Norddeutschland darstellen. Die witterungsbedingte Mortalität der Jungvögel verursacht großräumige Schwankungen des Reproduktionserfolges der gesamten nordwesteuropäischen Population des Säbelschnäblers (Hötker 1998, Hötker & Segebadé 2000).

Angesichts des engen Zusammenhanges zwischen den klimatischen Bedingungen ihres Brutgebietes an der Nordgrenze des Brutareals der Art und dem Reproduktionserfolg war ein starker Selektionsdruck auf entsprechende Anpassungen für die Brutvögel der nordwesteuropäischen Küsten zu erwarten. Ein möglicher Mechanismus, über den eine derartige Anpassung erfolgen könnte, wäre die Selektion auf die Ablage größerer Eier, aus denen Jungvögel mit besseren thermoregulatorischen Fähigkeiten oder größeren Körperreserven für die Überbrückung von Phasen ungünstiger Witterung schlüpfen könnten. Die Voraussetzungen hierfür scheinen angesichts der festgestellten Varianz der Eigrößen und der offenbar starken genetischen Komponente bei der Festlegung der Eigröße durchaus

gegeben zu sein, obwohl selbstverständlich eine Obergrenze der möglichen Eigröße auf Grund energetischer oder physiologischer Zwänge existieren muss.

Daraus ergibt sich die Frage, warum sich trotz der hohen witterungsbedingten Mortalität der Jungvögel keine derartigen Anpassungen entwickelt haben. Zur Beantwortung dieser Frage können unterschiedliche Erklärungsansätze herangezogen werden.

Zunächst könnten die klimatischen Bedingungen Nordwesteuropas noch nicht so hart sein, dass eine Ausbildung morphologischer und physiologischer Anpassungen von der Selektion begünstigt wurde. In diesem Fall wäre also anzunehmen, dass der Selektionsdruck zu gering war, um eine derartige Anpassung auszuprägen. Hiernach wäre anzunehmen, dass die Verbreitungsgrenze des Säbelschnäblers in Nordwesteuropa nicht auf klimatische Faktoren, sondern zum Beispiel auf Konkurrenten, dem Mangel geeigneter Habitate oder andere Faktoren zurückzuführen ist. Gegen diese Vermutung spricht allerdings die hohe witterungsbedingte Mortalität der Jungvögel im Wattenmeer, die das direkte Wirken der Selektion eindrücklich vor Augen führt (Hötker & Segebade 2000).

Eine weitere mögliche Erklärung wäre die Tatsache, dass einzelne Merkmale nicht unabhängig voneinander modifiziert werden können. Vielmehr bestehen eine Vielzahl entwicklungsbedingter morphologischer oder physiologischer Wechselwirkungen und Merkmalskorrelationen, die der adaptiven Veränderung eines einzelnen Merkmals im Wege stehen (McNab 2002). So könnte die Bildung größerer Eier in den nordwesteuropäischen Brutgebieten durch anatomische oder physiologische Engpässe für das legende Weibchen bei der Eiproduktion oder während der Bebrütungsphase limitiert sein. Die erhebliche Varianz der Eigröße, insbesondere das Auftreten größerer Eier, spricht gegen diese Annahme. Eine Verschiebung der durchschnittlichen Eigröße hin zu größeren Eiern in den nördlichen Brutgebieten wäre demnach durchaus vorstellbar.

Auch eine Limitierung der Eigröße durch ökologische Zwänge wie die Nahrungsverfügbarkeit während der Eiablage ist unwahrscheinlich. So kommt Hötker (1998) auf Grund umfassender Untersuchungen zum Zeitbudget und zu den thermostatischen Kosten adulter Säbelschnäbler zu dem Schluss, dass von einer kurzen Periode unmittelbar nach der Ankunft aus dem Winterquartier im März abgesehen, für Brutvögel der norddeutschen Wattenmeerküste keine Engpässe des Energiehaushaltes bestehen, die für eine Limitierung der Eigröße verantwortlich sein könnten. Diese Feststellung wird auch durch die Tatsache

unterstützt, dass brütende Säbelschnäbler in den nordwestdeutschen Brutgebieten deutlich schwerer waren als ihre Artgenossen in Südspanien. Sie waren also durchaus in der Lage, vor der Bebrütung noch Körperreserven anzulegen. Die energetischen Kosten der Bebrütung scheinen auch unter den klimatischen Bedingungen Nordwesteuropas nicht limitierend zu wirken. Die täglichen Energieausgaben brütender Säbelschnäbler im Wattenmeer entsprachen etwa dem 2,3 fachen des Grundumsatzes und lagen damit weit unter der angenommenen Leistungsgrenze des vierfachen Grundumsatzes (Drent & Daan 1980, Hötker et al. 1996, Hötker 1998). Sie hätten demnach noch über Reserven für die Bebrütung größerer Eier verfügt. Dies wird auch durch die Feststellung bestätigt, dass Säbelschnäbler durchaus in der Lage sind, durch intraspezifischen Brutparasitismus entstandene Gelege mit mehr als der modalen Eizahl von vier Eiern, erfolgreich zu bebrüten, allerdings mit den Kosten einer Verlängerung der Bebrütungszeit (Hötker 1998b).

Eine weitere Erklärung könnte darin bestehen, dass die beobachteten Ausprägungen der Eiggröße und der thermoregulatorischen Eigenschaften der Jungvögel als Anpassung an andere als die in Nordwesteuropa herrschenden Umweltbedingungen entwickeln wurden. Es gibt zahlreiche Hinweise darauf, dass der evolutionäre Ursprung des Säbelschnäblers in ariden Klimazonen Zentralasiens oder Afrikas zu suchen ist und die Besiedlung Nordwesteuropas ein sekundäres Ereignis in der biogeographischen Geschichte der Art darstellt (Hötker 1998). So befindet sich der Verbreitungsschwerpunkt des Säbelschnäblers und der übrigen Vertreter der Gattung in den kontinentalen Steppen und Wüsten Eurasiens und Afrikas bzw. Nord- und Südamerikas sowie Australiens. Der Säbelschnäbler ist demnach ein Beispiel für die in der Einleitung skizzierte Entwicklung einer Zugvogelart nördlicher Breitengrade aus nichtziehenden Arten südlicher Brutgebiete. Es ist also denkbar, dass die Zeit seit der Besiedlung der nordwesteuropäischen Küsten zu kurz war, um Anpassungen auf evolutionärem Weg zu entwickeln. Der Zeitpunkt der Besiedlung des Wattenmeeres ist nicht mehr eindeutig zu rekonstruieren. Fest steht, dass Säbelschnäbler bereits im 18. Jahrhundert im niederländischen Wattenmeer gebrütet haben und nach einer Periode mit deutlichen Bestandsabnahmen und Arealverlusten ab Mitte des 19. Jahrhunderts (u. A. Räumung der Brutgebiete auf den britischen Inseln) spätestens seit Beginn des 20. Jahrhunderts wieder regelmäßige Brutvögel der nordwesteuropäischen Küsten sind (Glutz von Blotzheim et al. 1985, Fleet et al. 1994, Bauer & Berthold 1996). Etwa um 1940 setzte im gesamten Wattenmeerraum eine Bestandszunahme ein, die erst in jüngster Zeit in eine weitgehend stabile Bestandssituation übergeht (Hälterlein & Südbeck 1996, Bauer & Berthold 1996).

Gegen die Hypothese, dass seit der Besiedlung des Wattenmeeres zu wenig Zeit für die Entwicklung morphologischer oder physiologischer Anpassungen durch mikroevolutionäre Prozesse verstrichen ist, sprechen eine Reihe von Studien, die belegen, dass die Ausprägungen morphologischer und verhaltensphysiologischer Merkmale frei lebender Vögel innerhalb kurzer Zeit (d.h. weniger Generationen) auf veränderte Selektionsbedingungen reagieren können (Boag & Grant 1981, Grant 1986, Berthold et al. 1992, Cooke et al. 1995, Berthold 1998, 2000). Aber selbst wenn sich in der Zwischenzeit evolutionäre Anpassungen an die klimatischen Bedingungen des nördlichen Brutgebietes entwickelt hätten, hätte bereits die Gründerpopulation bei der Erstbesiedlung über hinreichende Anpassungen verfügen müssen, um ihr einen für die dauerhafte Etablierung in Nordwesteuropa ausreichenden Reproduktionserfolg zu erlauben (Alerstam & Enckell 1978). Allerdings ist wahrscheinlich, dass die Besiedlung Nordwesteuropas durch den Säbelschnäbler durch eine Wärmeperiode im Rahmen langfristiger Klimaschwankungen begünstigt wurde.

Falls die nordwesteuropäische Population des Säbelschnäblers auf eine Kolonisation durch Vögel südlicher Herkunft zurückgeht, könnte ein anhaltender genetischer Austausch zwischen den beiden Populationen die Ausbildung lokaler Anpassungen bisher verhindert haben (Hötker 1998). Ein solcher Effekt wurde zum Beispiel bei Populationen der Blaumeise (*Parus caeruleus*), die in unterschiedlichen Habitattypen auf dem französischen Festland bzw. der Insel Korsika leben, beschrieben. Hier verhinderte der genetische Austausch zwischen den Populationen die Ausbildung lokaler Anpassungen (zeitliche Einpassung der Brut) an die jeweiligen Umweltbedingungen und führte zu geringerem Reproduktionserfolg im seltener vorkommenden Habitattyp (Dias & Blondel 1996, Dias et al. 1996, Lambrechts et al. 1997).

Obwohl diese Studien eine relativ kleinräumige geographische Situation betrachten, geben sie doch ein Beispiel für die hemmende Rolle des Genflusses bei der Ausprägung lokaler Anpassungen von Vögeln, zumal der genetische Austausch bei den relativ brutortstreuen Blaumeisen, deren Brutansiedlung in der Regel nur wenige Kilometer von ihrem Brutort entfernt erfolgt, über größere Entfernungen vermutlich stark eingeschränkt ist (Glutz von Blotzheim & Bauer 1993).

Für den Säbelschnäbler belegen Ablesungen farbig beringter Individuen auch während der Brutzeit einen Austausch von Individuen zwischen den südspanischen und nordwesteuropäischen Brutgebieten (Hötker 1998). Darüber hinaus dürfte die relativ geringe Brutorttreue der Art, teilweise bedingt durch die Instabilität der Bruthabitate, die zu häufigen

Umsiedlungen zwingen, zu einem regelmäßigen Genfluss zwischen den verschiedenen Brutgebieten beigetragen haben (Glutz von Blotzheim et al. 1985, Hötter 1998).

Obwohl die Ausbildung lokaler Anpassungen durch den genetischen Austausch zwischen den Populationen verhindert wurde, konnten sich die Jungvögel dennoch soweit auf die ungünstigen Witterungsbedingungen Nordwesteuropas einstellen, dass trotz hoher Verluste eine für Sicherung und Wachstum der Population ausreichende Reproduktion gewährleistet war (Hötter 1998). Der Schlüssel hierfür ist in der Flexibilität der Jungvögel zu sehen, die es ihnen erlaubte, sich auf die hier herrschenden Umweltbedingungen einzustellen. Diese Flexibilität äußerte sich auf der physiologischen Ebene in ihrer Toleranz gegenüber niedrigen Umgebungstemperaturen, die es ihnen ermöglichte, auch unter ungünstigen Witterungsbedingungen und bei Temperaturen unterhalb ihres thermoneutralen Bereiches noch nach Nahrung zu suchen, ohne die zusätzlichen energetischen Kosten für die endogene Wärmeproduktion zu tragen. Darüber hinaus konnten sie die zusätzlichen energetischen Kosten für die Wärmeproduktion vermeiden, indem sie sich häufiger und länger von ihren Eltern hudern ließen. Durch diese externe Wärmezufuhr konnten sie die hohen energetischen Kosten der praecocialen Lebensweise zum Teil wieder auf die Altvögel verlagern.

Die in der vorliegenden Arbeit gefundenen Anpassungen junger Säbelschnäbler an die klimatischen Bedingungen an der Nordgrenze ihres Brutareals im norddeutschen Wattenmeer entsprechen den von Eppley (1996 a/b) bei einer vergleichenden Studie der Anpassungsstrategien junger Skuas, Dominikanermöwen und Scheidenschnäbel an die extremen klimatischen Bedingungen ihres antarktischen Brutgebietes gefundenen Strategien. Sie zeigten in Hinblick auf Anpassungen an ihre thermische Umwelt eine bemerkenswerte phänotypische Plastizität, die es ihnen erlaubte, unter sehr unterschiedlichen klimatischen Bedingungen zu überleben und aufzuwachsen. Auch bei jungen Stockenten (*Anas platyrhynchos*) stellten populationspezifische Unterschiede der morphologischen Entwicklung eine phänotypische Reaktionen auf lokale Umweltbedingungen dar und waren nicht auf genotypische Unterschiede zurückzuführen (Rhymer 1992). Die Entwicklung genetischer Anpassungen an die besonderen klimatischen Bedingungen des nordwesteuropäischen Wattenmeeres waren demnach nicht erforderlich. Da diese Flexibilität sich wiederum im Rahmen der genetisch bestimmten Reaktionsnorm bewegt, kann sie als die eigentliche Anpassungsleistung der Jungvögel an ihre Umwelt gesehen werden. Die breite Reaktionsnorm (hohe ökologische Valenz) erlaubte ihnen die schnelle Anpassung an unterschiedliche Umweltbedingungen und stellt damit eine Präadaption an die Besiedlung

neuer Lebensräume dar. Sie kann in diesem Sinne als Voraussetzung für die erfolgreiche Besiedlung eines nördlichen Lebensraumes durch eine südliche Vogelart gesehen werden. Junge Säbelschnäbler sind demnach den klimatischen Bedingungen keineswegs schutzlos ausgeliefert, sondern durchaus in der Lage, ihr Verhalten sehr genau auf ihre jeweilige Umweltsituation abzustimmen. Das macht sie zu „naive proficients“ im Sinne von Klaassen (1992), die über erstaunliche Fähigkeiten der Anpassung an die klimatischen Bedingungen unterschiedlicher Brutgebiete verfügen.

Neben der Flexibilität der Jungvögel sind zwei ökologische Faktoren zu nennen, welche die erfolgreiche Besiedlung des nordwesteuropäischen Wattenmeeres durch den Säbelschnäbler ermöglichten. Die witterungsbedingten Einschränkungen des Zeitbudgets durch die notwendigen Huderperioden konnten zum einen von den älteren Jungvögeln durch die längere Tageslichtperiode ausgeglichen werden. Darüber hinaus erlaubte ihnen die Verfügbarkeit profitabler Nahrungsorganismen in Form von großen Polychaeten ihren Energiebedarf in relativ kurzer Zeit zu decken. Da davon auszugehen ist, dass das Wattenmeer der ursprüngliche Lebensraum des Säbelschnäblers in Nordwesteuropa ist, könnte hier der Schlüssel für die erfolgreiche Nordausdehnung des Brutareals liegen (Glutz von Blotzheim et al. 1985, Hötker 1998). Obwohl inzwischen ein Teil der Wattenmeerpopulation des Säbelschnäblers in anthropogenen Habitaten, vor allem durch Eindeichungen entstandene Brackwasserseen der Köge oder Polder, brütet, würden diese Gebiete allein vermutlich nicht ausreichen, eine sich selbst reproduzierende Population zu beherbergen, da der Reproduktionserfolg hier insbesondere in Jahren mit ungünstiger Witterung deutlich niedriger ist als in den Vorlandgebieten (Hötker & Segebade 2000). Demnach ist der Zugang zu geeigneten Aufzuchthabitaten mit einem hohen Angebot einer profitablen Nahrungsressource entscheidend für den Reproduktionserfolg dieser Population.

## 5 Zusammenfassung

Das Brutareal des Säbelschnäblers erstreckt sich über mehrere Klimazonen von den Küsten Nordwesteuropas über Zentralasien und den Mittelmeerraum bis in das südliche Afrika. Abhängig von der geographischen Lage der Brutgebiete sind die nestflüchtenden, noch nicht vollständig homoiothermen Jungvögel einer großen Spannweite unterschiedlicher klimatischer Bedingungen ausgesetzt. Ziel der vorliegenden Arbeit war es, durch den Vergleich thermoregulatorisch und energetisch relevanter Parameter von Jungvögeln aus einem kühl gemäßigten Brutgebiet an der norddeutschen Wattenmeerküste und einem mediterranen Brutgebiet in Südspanien zu untersuchen, welche Anpassungsstrategien es den Jungvögeln ermöglichen, unter diesen unterschiedlichen klimatischen Bedingungen zu überleben und aufzuwachsen.

Die Untersuchungen fanden in beiden Brutgebieten in jeweils zwei Habitattypen statt, die sich in ihrem Nahrungsangebot für die Jungvögel unterschieden. Dadurch konnten neben dem Einfluß des Klimas auch kleinräumige Unterschiede der Habitatqualität berücksichtigt werden. In Norddeutschland wurde zwischen den offenen Wattflächen des Wattenmeeres (Vorland), und den Brachwasserseen der eingedeichten Köge (Koog) unterschieden. In Südspanien wuchsen die Jungvögel in den Speicherbecken einer Saline (Saline) auf, ein weiteres Aufzuchthabitat bestand aus einem ehemaligen System von Bewässerungskanälen (Kanal). Die Nahrung der Jungvögel bestand im Vorland überwiegend aus relativ großen Polychaeten des Wattenmeeres (*Nereis spec.*), in den übrigen Habitattypen aus aquatischen Insekten und deren Larven (*Chironomidae*) und Kleinkrebsen (*Crustacea*). Besonders gering war das Nahrungsangebot im südspanischen Habitattyp Saline.

Die Gelege- und Eigröße sowie die Körpergröße der frisch geschlüpften Jungvögel in den beiden Brutgebieten unterschieden sich nicht voneinander. Die Eigröße nahm in beiden Brutgebieten im Verlauf der Brutsaison ab.

Die strukturelle Größe während der Bebrütung gefangener adulter Säbelschnäbler in beiden Brutgebieten zeigte ebenfalls keinen Unterschied. Dagegen waren die Altvögel in Norddeutschland signifikant schwerer als Altvögel in Südspanien. Die höhere Körpermasse kann als Versicherung gegen in nördlichen Brutgebieten regelmäßig auftretende Schlechtwetterperioden verstanden werden.

Die Wachstumsgeschwindigkeit der Jungvögel war in erster Linie durch das Aufzuchthabitat beeinflusst. Jungvögel, die in zwei unterschiedlichen Habitattypen (Wattenmeer bzw. Koog) Norddeutschlands aufwuchsen, erreichten eine höhere asymptotische Körpermasse und eine höhere tägliche Wachstumsrate als Jungvögel, die in zwei unterschiedlichen Habitattypen Südspaniens (brackiges Kanalgewässer bzw. industrielle Saline) aufwuchsen. Deutlich eingeschränkt war das Wachstum der Jungvögel in der südspanischen Saline.

Die Entwicklung der Fähigkeit zur Thermoregulation von Jungvögeln aus Norddeutschland und Südspanien unterschieden sich nicht voneinander. Die Fähigkeit, ihre Körpertemperatur in Auskühlungsexperimenten (30 min bei 15 °C) aufrechtzuerhalten nahm mit zunehmender Körpermasse schnell zu. Ab einer Körpermasse von etwa 50 g waren die Jungvögel unter Versuchsbedingungen homoiotherm.

Bis zum Erreichen der Homoiothermie zeigten junge Säbelschnäbler, die unter den klimatischen Bedingungen Norddeutschlands aufwuchsen, eine hohe Toleranz gegenüber niedrigen Körpertemperaturen. Sie tolerierten im Freiland ohne äußeren Zwang ein Absinken ihrer Körpertemperatur auf etwa 30 °C, bevor sie sich wieder von einem Altvogel hudern ließen.

Das Zeitbudget junger Säbelschnäbler war in beiden Brutgebieten durch Perioden der selbständigen Nahrungssuche und Perioden des Wärmens durch einen Altvogel (Hudern) geprägt. Mit der Verbesserung ihrer thermoregulatorischen Fähigkeiten im Verlauf der Ontogenese nahm der Anteil der Huderperioden in beiden Brutgebieten ab. Der Zeitaufwand für das Hudern bzw. die Nahrungssuche war neben dem Alter auch durch das Brutgebiet bzw. das Aufzuchthabitat sowie durch Witterungsfaktoren beeinflusst. Niedrige Umgebungstemperaturen, geringe Sonneneinstrahlung und Niederschläge erhöhten den Zeitbedarf für das Hudern. Dementsprechend konnten die Jungvögel in dem südspanischen Brutgebiet einen größeren Anteil des Tages und der Nacht mit der Nahrungssuche verbringen als in Norddeutschland und hatten eine größere Zeitreserve in Form von Ruheperioden. Die längere Helligkeitsperiode in Norddeutschland ermöglichte es älteren Jungvögeln, die witterungsbedingten Einschränkungen der für die Nahrungssuche nutzbaren Zeit zu kompensieren, jüngere Kücken konnten dagegen nur halb so lange nach Nahrung suchen wie ihre südspanischen Artgenossen.

Größere Nahrungsorganismen (*Nereis*) wurden nur von den Jungvögeln aufgenommen, die im Vorland des norddeutschen Wattenmeeres aufwuchsen. Dies ermöglichte ihnen, ihren Nahrungsbedarf in relativ kurzer Zeit decken. Die Wasseraufnahmerate als indirektes Maß für die aufgenommene Nahrungsmenge war zunächst von der Körpermasse abhängig. Daneben hatte auch das Brutgebiet bzw. Aufzuchthabitat einen signifikanten Einfluss auf die Wasseraufnahmerate. Dabei war die Wasseraufnahmerate der Jungvögel in der südspanischen Saline signifikant niedriger als in den übrigen Habitattypen. Die Jungvögel im Vorland des norddeutschen Wattenmeeres erreichten trotz des geringsten Zeitaufwandes für die Nahrungssuche eine ähnlich hohe Wasseraufnahmerate wie die Jungvögel in den beiden Habitattypen Koog bzw. Kanal.

Der Energieumsatz frei lebender junger Säbelschnäbler wurde mit doppelt markiertem Wasser (DLW) gemessen. Er war zunächst von der Körpermasse der Jungvögel sowie vom Aufzuchthabitat abhängig. Dabei war unter Berücksichtigung der Körpermasse der Energieumsatz der Jungvögel in der südspanischen Saline signifikant niedriger als in den übrigen Habitattypen. Das Brutgebiet hatte dagegen keinen signifikanten Einfluss auf den täglichen Energieumsatz.

Die Energieaufnahmerate wurde als Summe des täglichen Energieumsatzes und der in das wachsende Gewebe festgelegten Energiemenge berechnet. Sie war wiederum zunächst von der Körpermasse der Jungvögel abhängig. Auch hier ergab sich kein Einfluss der geographischen Lage des Brutgebietes auf die Energieaufnahmerate, lediglich die Jungvögel in der Saline hatten eine signifikant niedrigere Energieaufnahmerate als die Jungvögel im Kanal. Der Energieumsatz und die Energieaufnahmerate junger Säbelschnäbler war demnach stärker durch kleinräumige Unterschiede der Habitatqualität (Nahrungsverfügbarkeit) als durch die geographische Lage der Brutgebiete beeinflusst.

Aus den empirischen Daten zum Wachstumsverlauf und zum Energieumsatz junger Säbelschnäbler wurden habitatspezifische Modelle des Gesamtenergiebudgets im Verlauf der Wachstumsperiode berechnet. Der Gesamtenergieverbrauch junger Säbelschnäbler nahm im Verlauf der Wachstumsperiode zu. Die höchsten täglichen Energieausgaben bestanden kurz vor dem Erreichen der Flugfähigkeit. Der Anteil der in das wachsende Gewebe festgelegten Energiemenge am Gesamtenergiebudget betrug je nach Habitat zwischen 9,7 und 12,7%. Der Vergleich der Gesamtenergieausgaben von Jungvögeln aus den norddeutschen Habitattypen Koog und Vorland sowie aus dem südspanischen Kanal ergaben keine Hinweise auf höhere

energetische Kosten für Jungvögel in nördlichen Brutgebieten. Lediglich die Jungvögel in der Saline hatten wesentliche geringere Gesamtenergieausgaben, die aber als eine Folge der erheblichen Verzögerung ihres Wachstums auf Grund der sehr geringen Nahrungs- bzw. Energieaufnahme anzusehen sind. Ein interspezifischer Vergleich der Energiebudgets von Vogelarten unterschiedlicher Entwicklungstypen (praecocial bzw. altricial) und Brutgebiete bestätigte für den Säbelschnäbler die hohen energetischen Kosten der praecocialen Lebensweise. Die Energieausgaben junger Säbeschnäbler waren mit Ausnahme der Jungvögel in der Saline (-24%) zwischen 30 und 34 % höher als nach allometrischen Beziehungen zu erwarten.

Die Ergebnisse zeigen, dass junge Säbelschnäbler nicht über besondere Anpassungen an die Witterungsbedingungen Nordwesteuropas verfügen. Sie reagieren auf die klimatischen Bedingungen ihrer jeweiligen Brutgebiete mit flexiblen Veränderungen ihres Zeitbudgets und der Toleranz gegenüber niedrigen Körpertemperaturen. Darüber hinaus sind zwei ökologische Schlüsselfaktoren für die erfolgreiche Jungenaufzucht unter den klimatischen Bedingungen Nordwesteuropas zu nennen. Die längere Helligkeitsperiode und die Nutzung von relativ großen und damit profitablen Beutetieren (*Nereis spec.*), mit denen sie ihren Nahrungsbedarf in relativ kurzer Zeit decken können, ermöglichen den Jungvögeln, witterungsbedingte Einschränkungen ihres Zeitbudgets zu kompensieren.

## 6 Danksagung

Die Fertigstellung dieser Arbeit markiert in mehr als einer Hinsicht das Ende eines Lebensabschnittes für mich. An dieser Stelle sei daher allen gedankt, die mich in den letzten Jahren mit größeren und kleineren Hilfestellungen unterschiedlichster Art unterstützt und dadurch ganz wesentlich zu ihrem Gelingen beigetragen haben.

An erster Stelle sei PD Dr. Hermann Hötker genannt, der mir nicht nur das Thema der Arbeit überlassen hat, sondern mich in den vergangenen Jahren auf meinem Weg stets in jeder Hinsicht unterstützt und gefördert hat. Durch seine langjährige Anleitung hat sich mein geistiger Horizont sowohl in fachlicher als auch in persönlicher Hinsicht erheblich erweitert. Vielen Dank für die gute Betreuung!

Dr. G. Henk Visser von der Universität Groningen, Niederlande, hat diese Arbeit als wissenschaftlicher Mentor mit angeregt und betreut. Weiterhin legte genug Vertrauen in mich, mir die kostspieligen Untersuchungen mit doppelt markiertem Wasser zu ermöglichen. Für die wohlwollende langjährige Begleitung meiner Arbeit und die großzügige Analyse und Auswertung der DLW Proben möchte ich ihm daher an dieser Stelle ganz herzlich danken. Darüber hinaus haben er und seine Doktoranden Karen Krijgsveld, Hans Schekkerman, Ingrid Tulp und andere mir durch ihre hervorragenden Arbeiten zahlreiche Einsichten und Ideen vermittelt, die mir halfen, die eigenen Untersuchungen in einen größeren Kontext zu stellen. Die Besuche mehrerer informeller Workshops zur Ökologie und Energetik junger Watvögel in Groningen waren überaus motivierend und anregend. Vielen Dank auch dafür!

Prof. Dr. Th. Bauer danke ich für seine freundliche Bereitschaft, trotz seines Forschungssemesters in Italien das Koreferat zu übernehmen.

Prof. Dr. D. Adelung danke ich für die Befürwortung meines Promotionsvorhabens in seiner Anfangsphase, die mir die Aufnahme der Arbeit an der Universität Kiel ermöglichte.

Vergleichsdaten verschiedener Art wurden mir von Tobias Dittmann (Dittmann 1999), Ralf Kammann (Kammann 1997) und Tatjana Tolkmitt (Tolkmitt 2002) aus ihren Diplom- und Staatsexamensarbeiten und von Gonzalo Munoz Arroyo (Arroyo 2000) aus seiner Dissertation zur Verfügung gestellt. Vielen Dank für die gute Zusammenarbeit!

---

Darüberhinaus danke ich Maren Berghorn, Claudia Eidtmann, Lorenz Greve, Achim Hergenahn, Stefan Huggenberger, Bettina Jeschke, Silke Lischka, Mario Pietersma, Birgit Scherp und anderen für die freundschaftliche Gesellschaft und die Mitarbeit bei den Feldarbeiten im Nordfriesischen Wattenmeer.

Die Untersuchungen in Spanien wurden durch die gastfreundliche Aufnahme und großzügige Unterstützung durch Prof. Alejandro Perez-Hurtado und seiner Arbeitsgruppe Macarena Castro, Francisco Hortas, Zora Martin, Jose-Antonio Masero und insbesondere Gonzalo Munoz-Arroyo möglich gemacht. Ihnen allen sei herzlich für die freundliche Unterstützung und die vertrauensvolle Zusammenarbeit gedankt. Die Betreiber der Saline La Tapa erlaubte freundlicherweise die Arbeit auf ihrem Gelände.

Mein sechsmonatiger Aufenthalt in Südafrika verlief zwar in Hinblick auf meine Untersuchungen am Säbelschnäbler nicht wie geplant, gehört aber in fachlicher ebenso wie in persönlicher Hinsicht zu den wichtigsten Erfahrungen meines gesamten Studiums. Ich danke Prof. Dr. Les Underhill und seinen Mitarbeitern an der Avian Demographie Unit der Universität Kapstadt herzlich für die freundliche Aufnahme und die Unterstützung.

Der Deutsche Akademische Austauschdienst (DAAD) hat meine Arbeit durch ein zwölfmonatiges Auslandsstipendium (HSP III) möglich gemacht. Stellvertretend sei Frau Ada Osinski gedankt, die mir auch die kurzfristige Änderung meiner Pläne und die Fortführung der Untersuchungen in Spanien ermöglichte. Weitere finanzielle Unterstützungen für technische und logistische Zwecke erhielt ich aus Forschungsmitteln des Forschungs- und Technologiezentrums Westküste der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel. Eine Unterkunft in Schlüttsiel und verschiedene logistische Hilfen stellten freundlicherweise der Verein Jordsand und das Amt für Land- und Wasserwirtschaft (ALW) Husum zur Verfügung.

Für ihre Hilfe bei der Durchsicht der Arbeit und Textkorrekturen danke ich Jutta Ahlemeier, Semela Doukova, Hermann Knüwer, Karsten Lutz und insbesondere Petra Salm.

Neben meiner Arbeit an der Promotion hatte ich in den letzten Jahren Gelegenheit, durch Werkverträge und Projektmitarbeit auch erste berufliche Erfahrungen zu sammeln. Das hat nicht nur zur Finanzierung meines Lebensunterhaltes beigetragen, sondern mir in erster Linie auch wertvolle Einblicke in den Berufsalltag eines Biologen ermöglicht. An dieser Stelle sei daher u.a. Holger A. Bruns (ECOconcept, Husum) Bernd Hälterlein (Nationalparkamt Schleswig-Hosteinisches Wattenmeer, Tönning) und Karsten Lutz (Biodiversity & Wildlife

---

Consulting, Hamburg) für die Gelegenheit zur Mitarbeit und für zahlreiche wertvolle Anregungen und Hilfestellungen herzlich gedankt.

Das Gleiche gilt für meine jetzigen Kollegen bei der Biologischen Station der Arbeitsgemeinschaft Biologischer Umweltschutz (ABU) im Kreis Soest, die darüber hinaus auch ganz wesentlich an meiner frühen „Prägung“ als Biologe mitgewirkt haben. Stellvertretend für viele andere sei hier Birgit Beckers, Jürgen Behmer, Dr. Margret Bunzel-Drüke, Joachim Drüke, Luise Hauswirth, Manfred Hölker, Matthias Scharf und Dr. Henning Vierhaus herzlich gedankt.

Die Höhen und Tiefen meines Studiums an der Universität Bielefeld haben gemeinsam mit mir Jutta Ahlemeier, Semela Doukova, Holger Ebbert, Ernst-Friedrich Kiel, Boris Leymann, Patrick Rickert, Elke Schwarzer und andere durchlebt, und ich möchte mich bei ihnen allen für ihre freundschaftliche Unterstützung bedanken.

Meine Eltern und Geschwister haben mich während meines gesamten Studiums unterstützt und meine ihnen sicherlich manchmal etwas ungewöhnlich erscheinenden Pläne und Vorhaben toleriert. Auch bei ihnen möchte ich mich hiermit herzlich bedanken.

Zuguterletzt geht mein herzlicher Dank an meine Frau Huei-ling Yen für die konstante geistige Unterstützung und dafür, dass sie meine häufige Abwesenheit während der Feldarbeiten gutmütig tolerierte.

## 7 Literatur

- Alerstam, T. & P.H. Enckell (1979): Unpredictable habitats and evolution of bird migration. *Oikos* 33: 228-232.
- Altmann, J (1974): Observational study of behaviour: sampling methods. *Behaviour* 49: 227-267.
- Anderson, V.R. & R.T. Alisauskas (2001): Egg size, body size, locomotion and feeding performance in captive King Eider ducklings. *Condor* 103: 195-199.
- Anderson, V.R. & R.T. Alisauskas (2002): Composition and growth of King Eider ducklings in relation to egg size. *Auk* 119 (1) : 62-70.
- Arias, A.M. & P. Drake (ohne Jahr): Fauna Acuatica de las Salinas del Parque Natural Bahia de Cadiz. Junta de Andalucía.
- Armitage, P.D., P.S. Cranston & L.C.V. Pinder (1995): The Chironomidae: the biology and ecology of non-biting midges. Chapman & Hall. London.
- Arroyo, G. M. (2000) : Influencia de las transformaciones humanas de habitats costeros supralitorales sobre la ecología de la reproducción de la ciguenuela *Himantopus himantopus* y la avoceta *Recurvirostra avosetta* (Aves : Recurvirostridae) en la Bahía de Cadiz : Aplicacion a la gestion de espacios naturales protegidos. Dissertation, Universidad de Cadiz.
- Baker, K. (1993): Identification guide to european non-passerines. British Trust for Ornithology, Thetford.
- Barbraud, C., H. Weimerskirch, G. G. Robertson & P. Jouventin (1999): Size related life history traits: insights from a study of Snow Petrels (*Pagodroma nivea*). *Journal of Animal Ecology* 68: 1179-1192.
- Bauer, H.G. & P. Berthold (1996): Die Brutvögel Mitteleuropas. Bestand und Gefährdung. Aula-Verlag, Wiesbaden.
- Begon, M.E., J.L. Harper & C.R. Townsend (1998): Ökologie. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg.
- Beintema, A. J. & G. H. Visser (1989a): Growth parameters in chicks of charadriiform birds. *Ardea* 77 (2): 169-180.
- Beintema, A. J. & G. H. Visser (1989b): The effect of weather on time budgets and development of chicks of meadow birds. *Ardea* 77 (2): 181-192.
- Beintema, A.J. (1986): Nistplatzwahl im Grünland: Wahnsinn oder Weisheit? *Corax* 11: 301-310.
- Berthold, P. (1998): Bird migration: genetic programs with high adaptability. *Zoology* 101: 235-245.
- Berthold, P. (2000): Vogelzug – Eine aktuelle Gesamtübersicht. Wissenschaftliche Buchgesellschaft, Darmstadt.
- Berthold, P. (2001): Vogelzug, eine neue Theorie zur Evolution, Steuerung und Anpassungsfähigkeit des Zugverhaltens. *Journal für Ornithologie* 142 Sonderheft 1: 148-159.
- Berthold, P., A.J. Helbig, G. Mohr & U. Querner (1992): Rapid microevolution of migratory behaviour in a wild bird species. *Nature* 360: 668-669.
- Bezzel, E. & R. Prinzinger (1990): Ornithologie. UTB, Ulmer Verlag, Stuttgart.
- Birkhead, T.R. & D.N. Nettleship (1982): The adaptive significance of egg size and laying date in Thick-billed Murres *Uria lomvia*.. *Ecology* 63 (2): 300-306.

- Blomqvist, D., O.C. Johansson & F. Götmark (1997): Parental quality and egg size affect chick survival in a precocial bird, the Lapwing *Vanellus vanellus*. *Oecologia* 110: 18-24.
- Boag, P.T. & P.R. Grant (1981): Intense natural selection in a population of Darwin's Finches (*Geospizinae*) in the Galapagos. *Science* 214: 82-85.
- Boggs, C., E. Norris & J.B. Steen (1977): Behavioural and physiological temperature regulation in young chicks of the Willow Grouse (*Lagopus lagopus*). *Comparative and Biochemical Physiology* 58 A: 371-372.
- Bollmann, K., H.-U. Reyer & P.A. Brodmann (1997): Territory quality and reproductive success: Can Water Pipits *Anthus spinoletta* assess the relationship reliably? *Ardea* 85: 83-98.
- Boschert, M. (2002): Bestandssituation der Schwarzkopfmöwe *Larus melanocephalus* in Deutschland unter Einbeziehung der Ergebnisse der ersten bundesweiten Zählung 1999. *Vogelwelt* 123: 241-252.
- Byrkjedal, I. & J.A. Kalas (1985): Seasonal variation in egg size in Golden Plover *Pluvialis apricaria* and Dotterel *Chardrius morinellus* populations. *Ornis Scandinavica* 16: 108-112.
- Cardillo, M. (2002): The life-history basis of latitudinal diversity gradients: how do species traits vary from the poles to the equator. *Journal of Animal Ecology* 71: 79-87.
- Castro, G., J.P. Myers & R.E. Ricklefs (1992): Ecology and energetics of Sanderlings migrating to four latitudes: *Ecology* 73 (3): 833-844.
- Chappel, M. A. (1980): Thermal energetics of chicks of arctic-breeding shorebirds. *Comparative and Biochemical Physiology* 65 A: 311-317.
- Choi, I., R.E. Ricklefs & R.E. Shea (1993): Skeletal muscle growth, enzyme activities, and the development of thermogenesis: a comparison between altricial and precocial birds. *Physiological Zoology* 66 (4): 455-473.
- Choudhury, S. J.M., Black & M. Owen (1996): Body size, fitness and compatibility in Barnacle Geese *Branta leucopsis*. *Ibis* 138: 700-709.
- Chylarecki, P., L. Kuczynski, M. Vogrin & P. Tryjanowski (1997): Geographic variation in egg measurements of the Lapwing *Vanellus vanellus*. *Acta Ornithologica* 32 (2): 137-147.
- Clark L. (1987): Thermal constraints on foraging in adult European Starlings. *Oecologia* 71: 233-338.
- Cooch, E.G., D.B. Lank, A. Dzubin, R.F. Rockwell & F. Cooke (1991): Body size variation in Lesser Snow Geese: Environmental plasticity in gosling growth rates. *Ecology* 72: 503-512.
- Cooke, F., R. F. Rockwell & D. B. Lank (1995): *The Snow Geese of La Perouse Bay*. Oxford University Press Oxford.
- Cooper, S.J. (2002): Seasonal metabolic acclimatization in Mountain Chickadees and Juniper Titmice. *Physiological and Biochemical Zoology* 75: 386-395.
- Cox, C.B. & P.D. Moore (1991): *Biogeography. An ecological and evolutionary approach*. Blackwell, Oxford.
- Cramp, S. & K.E.L. Simmons (1983): *Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa, Volume 3*. Oxford University Press, Oxford.
- Daan, S., D. Masman & A. Groenewold (1990): Avian basal metabolic rates: their association with body composition and energy expenditure in nature. *American Journal of Physiology* 259: R 333-R 340.
- Davidson, N.C., J.D. Utterly & P.R. Evans (1986 a): Geographic variation in the lean mass of Dunlins wintering in Britain. *Ardea* 74: 191-198.

- Davidson, N.C., P.R. Evans & J.D. Utterly (1986 b): Geographical variation of protein reserves in birds: the pectoral muscle mass of Dunlins *Calidris alpina* in winter. *Journal of Zoology* 208: 125-133.
- Dawson, R.D. & R.G. Clark (1996): Effects of variation in egg size and hatching date on survival of Lesser Scaup *Aythya affinis* ducklings. *Ibis* 138: 693-699.
- Dawson, W.R. & G.C. Whittow (2000): Thermoregulation. In G.C. Whittow (Ed.): *Sturkie's Avian Physiology*. Fifth Edition. Academic Press, San Diego.
- Del Hoyo, J., Elliott, A. & Sargatal, J. Herausg. (1992): *Handbook of the birds of the world*. Band 1. Ostrich to Ducks. Lynx Edicion, Barcelona.
- Del Hoyo, J., Elliott, A. & Sargatal, J. Herausg. (1996): *Handbook of the birds of the world*. Band 3. Hoatzins to Auks. Lynx Edicion, Barcelona.
- Dias, P.C. & J. Blondel (1996): Local specialisation and maladaptation in the mediterranean Blue Tit (*Parus caeruleus*). *Oecologia* 107: 79-86.
- Dias, P.C., G.R. Verheyen & M. Raymond (1996): Source-sink populations in mediterranean Blue Tits: evicence using single-locus minisatellite probes. *Journal of Evolutionary Biology* 9: 965-978.
- Dittmann, T. & H. Hötter (2001): Intraspecific variation in the egg size of the Pied Avocet. *Waterbirds* 24 (1): 83-88.
- Dittmann, T. (1999): Intraspezifische Variabilität in der Eigröße des Säbelschnäblers *Recurvirostra avosetta* L.. Diplomarbeit, Christian-Albrechts-Universität Kiel.
- Dorst, J. (1962): *The migration of birds*. Heinemann. London.
- Dosch, J.J. (1997): Salt tolerance of nestling Laughing Gulls: an experimental field investigation. *Colonial Waterbirds* 20 (3): 449-457.
- Drent, R. & S. Daan (1980): The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding. *Ardea* 68: 225-252.
- Drent, R.H., M. Klaassen & B. Zwaan (1992): Predictive growth budgets in terns and gulls. *Ardea* 80 (1): 5-17.
- Dunn, E.H. (1980): On the variability in energy allocation of nestling birds. *Auk* 97: 19-27.
- Eckert, R., D. Randall, W. Burggrer, & K. French (2002): *Tierphysiologie*. Deutsche Ausgabe, G. Thieme Verlag, Stuttgart, New York.
- Encabo, S. I., E. Barba, J.A. Gil-Delgado & J. S. Monros (2002): Geographical variation in the egg size of the Great Tit *Parus major*: a new perspective. *Ibis* 144: 623-631.
- Eppley, Z. A. (1996a): Charadriiform birds in Antarctica: behavioural, morphological and physiological adjustments conserving reproductive success. *Physiological Zoology* 69 (6) 1502-1554.
- Eppley, Z. A. (1996b): Development of thermoregulation in birds: physiology, interspecific variation and adaptation to climate. In: Johnston, I.A. & A.F. Bennett (1996): *Animals and temperature - pheontypic and evolutionary adaptation*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Erikstad, K.E. & T.K. Spidso (1982): The influence of weather on food intake, insect prey selection and feeding behaviour in Willow Grouse chicks in northern Norway. *Ornis Scandinavica* 13: 176-182.
- Esselink, P. & L. Zwarts (1989): Seasonal trends in burrow depth and tidal variation in feeding activity of *Nereis diversicolor*. *Marine Ecology Progress Series* 56: 243-254.
- Fleet, D.M., J. Frikke, P. Südbeck & R.L. Vogel (1994). *Breeding birds in the Wadden Sea 1991*. Wadden Sea

Ecosystems No. 1. Wilhelmshaven.

Gabrielsen, G.W., M. Klaassen & F. Mehlum (1992): Energetics of Black-legged Kittiwakes *Rissa tridactyla* chicks. *Ardea* 80 (1): 29-40.

Gebhard-Henrich, S. & H. Richter: Causes of growth variation and consequences for fitness. In: Starck, J.M. & R.E. Ricklefs (1998): Avian growth and development – Evolution within the altricial-precocial spectrum. Oxford University Press, Oxford.

Gessaman, J.A. & K.A. Nagy (1988): Energy metabolism: Errors in gas-exchange conversion factors. *Physiological Zoology* 61: 507-513.

Glutz von Blotzheim, U.N. & K.M. Bauer (1993): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Band 13, Passeriformes (Teil 4). Aula-Verlag, Wiesbaden.

Glutz von Blotzheim, U.N., K.M. Bauer & E. Bezzel (1985): Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Band 7 Charadriiformes (Teil 2). Aula Verlag, Wiesbaden.

Grant, M.C. (1991): Relationship between egg size, chick size at hatching and chick survival in the Whimbrel *Numenius phaeopus*. *Ibis* 133: 127-133.

Grant, P.R. (1986): Ecology and evolution of Darwin's Finches. Princeton University Press. Princeton.

Groen, N. M. & A. K. Yurlov (1999): Body dimensions and mass of breeding and hatched Black-tailed Godwits (*Limosa l. limosa*): a comparison between a west Siberian and a Dutch population. *Journal für Ornithologie* 140: 73-79.

Hälterlein, B. & P. Südbeck (1996): Brutbestandsmonitoring von Küstenvögeln an der Deutschen Nordseeküste. *Vogelwelt* 117: 277-285.

Hannam, K.M., L.W. Oring & M.P. Herzog (2003): Impacts of salinity on growth and behaviour of American Avocet chicks. *Waterbirds* 26: 119-125.

Harrington, B.A., S.C. Brown, J. Corven & J. Bart (2002): Collaborative approaches to the evolution of migration and the development of science based conservation in shorebirds. *Auk* 119: 914-921.

Haymann, P., J. Marchant & T. Prater (1987): Shorebirds: an identification guide to the waders of the world. Croom Helm, London.

Helm, B. & E. Gwinner (2001): Nestling growth and juvenile moult under a tight seasonal schedule in Stonechats *Saxicola torquata maura* from Kazakhstan. *Avian Science* 1: 31-42.

Hill, D. (1989): The Avocet. Shire Natural History.

Hötker, H. (1998a): Die Bedeutung energetischer Ausgaben für die Reproduktions- und Überwinterungsstrategien des Säbelschnäblers (*Recurvirostra avosetta* L.). Habilitationsschrift, Christian-Albrechts-Universität Kiel.

Hötker, H. (1998b): Intraspecific variation in the lengths of incubation period in Avocets *Recurvirostra avosetta*. *Ardea* 86 (1): 33-41.

Hötker, H. (1999): What determines the time-activity budgets of Avocets (*Recurvirostra avosetta*)? *Journal für Ornithologie* 140: 57-71.

Hötker, H. (2000): Conspecific nest parasitism in the Pied Avocet *Recurvirostra avosetta*: *Ibis* 142: 280-288.

Hötker, H., G. Kölsch & G.H. Visser (1996): Der Energieumsatz brütender Säbelschnäbler *Recurvirostra avosetta*. *Journal für Ornithologie* 137: 203-212.

Hötker, H. & A. Segebade (2000): Effects of predation and weather on the breeding success of Avocets *Recurvirostra avosetta*. *Bird Study* 47: 91-101.

Hoyt, D.F. (1979): practical methods of estimating volume and fresh weight of bird eggs. *Auk* 96: 73-77.

Jager, T.D., J.B. Hulscher & M. Kersten (2000): Egg size, egg composition and reproductive success in the Oystercatcher *Haematopus ostralegus*. *Ibis* 142: 603-613.

Joest, R. (1998): Der Einfluß des Wetters auf das Zeitbudget, den Energiehaushalt und das Wachstum junger Säbelschnäbler (*Recurvirostra avosetta*). Diplomarbeit, Universität Bielefeld.

Johnson, S.R. & I. McTaggart Cowan (1974): Thermal adaptation as a factor affecting colonizing success of introduced Sturnidae (*Aves*) in North America. *Canadian Journal of Zoology* 52: 1559-1576.

Jorgensen, E. & A.S. Blix (1988): Energy conservation by restricted body cooling in cold-exposed Willow Ptarmigan chicks. *Ornis Scandinavica* 19: 17-20.

Kammann, R. (1997): Der Weg in die Unabhängigkeit: Zur Ontogenie der Temperaturregulation bei Küken des Säbelschnäblers (*Recurvirostra avosetta*). Staatsexamensarbeit Christian-Albrechts-Universität Kiel.

Karasov, W.H. & B. Pinshow (2000): Test for physiological limitation to nutrient assimilation in a long-distance passerine migrant at a springtime stopover site. *Physiological and Biochemical Zoology* 73 (3): 335-343.

Kersten, M. & T. Piersma (1987): High levels of energy expenditure in shorebirds: metabolic adaptations to an energetically expensive way of life. *Ardea* 75: 175-187.

Kersten, M. & A. Brenninkmeijer (1995): Growth, fledging success and post-fledging survival of juvenile Oystercatchers *Haematopus ostralegus*. *Ibis* 137: 396-404.

Kirkwood, J.K. (1983): A limit to metabolisable energy intake in mammals and birds. *Comparative Biochemistry and Physiology* 75A (1): 1-3.

Klaassen, M. (1992): The naive proficient. Metabolic responses of chicks to problems of climate and food availability. Dissertation, Universität Groningen.

Klaassen, M. (1994): Growth and energetics of tern chicks from temperate and polar environments. *Auk* 111 (3): 525-544.

Klaassen, M., C. Bech & G. Slagsvold (1989): Basal metabolic rate and thermal conduction in Arctic Tern chicks and the effect of heat increment of feeding on thermoregulatory expenses. *Ardea* 77 (2): 193-200.

Klaassen, M., C. Bech, D. Masman, & G. Slagsvold (1989): Growth and energetics of Arctic Tern chicks (*Sterna paradisaea*). *Auk* 106: 240-248.

Klaassen, M. & B. Ens (1990): Is salt stress a problem for waders wintering on the Banc D'Arguin, Mauritania? *Ardea* 78: 67-74.

Klaassen, M. & R. Drent (1991): An analysis of hatchling resting metabolism: in search of ecological correlates that explain deviations from allometric relations. *Condor* 93: 612-629.

Klaassen, M., B. Habekotte, P. Shinkelshoek, E. Stienen & P. Van Tienen (1994): Influence of growth rate retardation on time budgets and energetics of arctic tern *Sterna paradisaea* and common tern *Sterna hirundo* chicks. *Ibis* 136: 197-204.

Koskimies, J. & L. Lahti (1964): Cold hardiness of the newly hatched young in relation to ecology and distribution in ten species of european ducks. *Auk* 81: 281-307.

- Krijgsveld, K. L., J. M. Olson & R. E. Ricklefs (2001): Catabolic capacity of the muscles of shorebird chicks: maturation of function in relation to body size. *Physiological and Biochemical Zoology* 74 (2): 250-260.
- Kvist, A. & A. Lindström (2000): Maximum daily energy intake: it takes time to lift the metabolic ceiling. *Physiological and Biochemical Zoology* 73 (1): 30-36.
- Lack, D. (1968): *Ecological adaptations for breeding in birds*. London.
- Lambrechts, M.M., J. Blondel, S. Hurtrez-Bousses, M. Maistre & P. Perret (1997): Adaptive inter-population differences in Blue Tit life-history traits on Corsica. *Evolutionary Ecology* 11: 599-612.
- Larson, K. & P. Forslund (1991): Environmentally induced morphological variation in the Barnacle Goose *Branta leucopsis*. *Journal of Evolutionary Biology* 4: 619-636.
- Larsson, K. & P. Forslund (1992): Genetic and social inheritance of body and egg size in the barnacle goose (*Branta leucopsis*). *Evolution* 46 (1): 235-244.
- Lehner, P.N. (1996): *Handbook of ethological methods*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Lifson, N. & R. McClintock (1966): Theory of use of the turnover rates of body water for measuring energy and material balance. *Journal of Theoretical Biology* 12: 46-74.
- Lindström, J. (1999): Early development and fitness in birds and mammals. *Trend in Ecology and Evolution* 14: 343-348.
- Lundberg, P. (1988): The evolution of partial migration in birds. *Trends in Ecology and Evolution* 3: 172-175.
- Mabee, T. J. (1997): Using eggshell evidence to determine nest fate of shorebirds. *Wilson Bulletin* 109: 307-313.
- Maclean, G.L. (1972): Clutch size an evolution in the Charadrii. *Auk* 89: 299-324.
- Maclean, G.L. (1993): *Roberts Birds of Southern Africa*. John Voelcker Bird Book Fund, Cape Town.
- Mahoney, S.A. & J.R. Jehl Jr. (1985): Adaptations of migratory shorebirds to highly saline and alkaline lakes: Wilsons Phalarope and American Avocets. *Condor* (87) 520-527.
- Makatsch, W. (1974): *Die Eier der Vögel Europas*. Band 1. Verlag J. Neumann-Neudamm, Melsungen.
- Martin, P & P. Bateson (1986): *Measuring behaviour*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Masero, J.A., M. Perez Gonzales, M. Basadre & M. Otero-Saavedra (1999): Food supply for waders (Aves: charadrii) in an estuarine area in the Bay of Cadiz (SW Iberian Peninsula). *Acta Oecologica* 20 (4): 429-434.
- Mayr, E. (1926): Die Ausbreitung des Girlitzes (*Serinus canaria serinus* L.). *Journal für Ornithologie* 74: 571-671.
- Mayr, E. (1998): *Das ist Biologie - Die Wissenschaft des Lebens*. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Berlin.
- McNab, B.K. (1999): On the comparative ecological and evolutionary significance of total and mass-specific rates of metabolism. *Physiological and Biochemical Zoology* 72: 642-644.
- McNab, B.K. (2002): *The Physiological Ecology of Vertebrates – A View from Energetics*. Cornell University Press, New York.
- Meltofte, H. (1996): Are African wintering shorebirds really forced south by competition from northerly wintering conspecifics? Benefits and constraints of northern versus southern wintering and breeding in waders. *Ardea* 84: 31-44.
- Mlody, B. & P.H. Becker (1991): Körpermasse-Entwicklung und Mortalität von Küken der Flußseeschwalbe (*Sterna hirundo*) unter ungünstigen Umweltbedingungen. *Die Vogelwarte* 36: 110-131.

- Moreira, F. (1995): The winter feeding ecology of avocets (*Recurvirostra avosetta*) on intertidal areas. I. Feeding strategies. *Ibis* 137: 92-98.
- Moreira, F. (1995): The winter feeding ecology of avocets (*Recurvirostra avosetta*) on intertidal areas. II. Diet and feeding mechanism. *Ibis* 137: 99-108.
- Myhre, K. & J.B. Steen (1979): Body temperatures and aspects of behavioural temperature regulation in some neonate subarctic and arctic birds. *Ornis Scandinavica*: 10:1-9.
- Naef-Danzer, B., F. Widmer & M. Nuber (2001): Differential post-fledging survival of Great and Coal Tits in relation to their condition and fledging date. *Journal of Animal Ecology* 70: 730-738.
- Nagy, K.A. (1987): field metabolic rate and food requirement scaling in mammals and birds. *Ecological Monographs* 57 (2): 111-128.
- Nagy, K.A. & C.C. Peterson (1988): Scaling water flux rates in animals. *Univ. California Publ. Zool.* 120.
- Nehls, G. (1996): Low costs of salt turnover in Common Eiders *Somateria mollissima*. *Ardea* 84 (1/2): 23-30.
- Nol, E., M Sullivan Blanken & L. Flynn (1997): Sources of variation in clutch size, egg size and clutch completion dates of Semipalmated Plovers in Churchill, Manitoba. *Condor* 99: 389-396.
- Norton, D.W. (1973): Ecological energetics of calidrine sandpipers breeding in northern Alaska. Dissertation, University of Alaska.
- Olney, P.J.S. (1967): Avocets-their prey and predators. *Ibis* 109: 474.
- Pearce-Higgins, J. W. & D. W. Yalden (2002): Variation in the growth and survival of Golden Plover *Pluvialis apricaria* chicks. *Ibis* 144: 200-209.
- Pelayo, J. T. & R. G. Clark (2002): Variation in size, composition and quality of Ruddy Duck eggs and ducklings. *Condor* 104: 457-462.
- Pienkowski, M. W. (1984): Behaviour of young ringed plovers *Charadrius hiaticula* and its relation to growth and survival to reproductive age. *Ibis* 126: 133-155.
- Piersma, T. & A. Lindström (1997): Rapid reversible changes in organ size as a component of adaptive behaviour. *Trends in Ecology and Evolution* 12 (4): 134-138.
- Piersma, T. & R. I. G. Morrison (1994): Energy expenditure and water turnover of incubating ruddy turnstones: high costs under high arctic climatic conditions. *Auk* 111 (2): 366-376.
- Piersma, T. (1997): Do global patterns of habitat use and migration strategies co-evolve with relative investments in immunocompetence due to spatial variation in parasite pressure? *Oikos* 80: 623-631.
- Piersma, T. L. Bruinzeel, R. Drent, M. Kersten, J. Van der Meer & P. Wiersma (1996): Variability in basal metabolic rate of a long distant migrant shorebird (Red Knot, *Calidris canutus*) reflects shift in organ sizes. *Physiological Zoology* 69 (1): 191-217.
- Pöysä, H., J. Elmberg, K. Sjöber & P. Nummi (1999): Nesting Mallards (*Anas platyrhynchos*) forecast brood-stage food limitation when selecting habitat: experimental evidence. *Oecologia* 122: 582-586.
- Rahn, H., C.V. Paganelli & A. Ar (1975): Relation of avian egg weight to body weight. *Auk* 92: 750-765.
- Rasmussen, L.M., D.M. Fleet, B. Hälterlein, B.J. Koks, P. Potel & P. Südbeck (2000): Breeding Birds in the

- Wadden Sea in 1996. Waddensea Ecosystems 10. Wilhelmshaven, Germany.
- Rhymer, J.M. (1988): The effect of egg size variability on thermoregulation of Mallard (*Anas platyrhynchos*) offspring and its implication for survival. *Oecologia* 75: 20-24.
- Rhymer, J. M. (1992): An experimental study of geographic variation in avian growth and development. *Journal of Evolutionary Biology* 5: 289-306.
- Ricklefs, R.E. (1980): Geographical variation of clutch size among passerine birds. Ashmole's hypothesis. *Auk* 97: 38-49.
- Ricklefs, R.E. (1984): Egg dimensions and neonatal mass of shorebirds. *Condor* 86: 7-11.
- Ricklefs, R.E. & T. Webb (1985): Water content, thermogenesis and growth rate of skeletal muscles in the European Starling. *Auk* 102: 369-376.
- Ricklefs, R. E., R. E. Shea & I-H. Choi (1994): Inverse relationship between functional maturity and exponential growth rate of avian skeletal muscle: a constraint on evolutionary response. *Evolution* 48 (4): 1080-1088.
- Ricklefs, R.E., J.M. Starck & M. Konarzewski (1998): Internal constraints on growth in birds. In: Starck, J.M. & R.E. Ricklefs (1998): *Avian growth and development – Evolution within the altricial-precocial spectrum*. Oxford University Press, Oxford.
- Ricklefs, R. E. & G.L. Miller (2000): *Ecology*. Fourth Edition. W.H. Freeman and Company, New York.
- Rumohr, H., T. Brey & S. Ankar (1987): A compilation of biometric conversion factors for benthic invertebrates in the Baltic Sea. The Baltic Marine Biologists Publication No. 9.
- Runde, O.J. & R.T. Barrett (1981): Variations in egg size and incubation period of the Kittiwake *Rissa tridactyla* in Norway. *Ornis Scandinavica* 12: 80-86.
- Safriel, U.N. (1975): On the significance of clutch size in nidifugous birds. *Ecology* 56: 703-708.
- Safriel, U.N. (1995): The evolution of palaeartic migration: the case for southern ancestry. *Israel Journal of Zoology* 41 (3): 417-431.
- Salatas, J.H., P.C. Frederick, K.A. Nagy & G.E. Willimas (2002): Validation of the labelled-water method for estimating food consumption in nestling herons. *Auk* 119 (2): 551-556.
- Sanz, J. J., J.M. Tinbergen, J. Moreno, M. Orell & S. Verhulst (2000): Latitudinal variation in parental energy expenditure during brood rearing in the Great Tit. *Oecologia* 122: 149-154.
- Schekkerman, H. & G.H. Visser (2001): Prefledging energy requirements in shorebirds: energetic implications of self-feeding precocial development. *Auk* 118 (4): 944-957.
- Schekkerman, H., I. Tulp, T. Piersma & G.H. Visser (2003): Mechanisms promoting higher growth rates in arctic than temperate shorebirds. *Oecologia* 134: 332-342.
- Schekkerman, H., M. W. J. Van Roomen & L. G. Underhill (1998): Growth, behaviour of broods and weather-related variation in breeding productivity of Curlew Sandpipers *Calidris ferruginea*. *Ardea* 86 (2): 153-168.
- Schmidt-Nielsen, K. (1983): *Animal physiology: Adaptation and Environment*. Cambridge University Press, Cambridge, New York.
- Scholander, P.F., R. Hock, V. Walters, F. Johnson & L. Irving (1950): Heat regulation in some arctic and tropical mammals and birds. *Biological Bulletin* 99: 237-258.
- Schröder, W., J. Schröder & W. Scherzinger (1982): Über die Rolle der Witterung in der Populationsdynamik des Auerhuhns (*Tetrao urogallus*). *Journal für Ornithologie* 123 (3): 287-296.

- Sedinger, J.S., P.L. Flint & M. S. Lindberg (1995): Environmental influence on life history traits: Growth, survival and fecundity in Black Brant (*Branta bernicla*). *Ecology* 76: 2404-2414.
- Shew, W.A. & R.E. Ricklefs: Developmental plasticity. In: Starck, J.M. & R.E. Ricklefs (1998): Avian growth and development – Evolution within the altricial-precocial spectrum. Oxford University Press, Oxford.
- Siikamäki, P. (1996): Nestling growth and mortality of Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca* in relation to weather and breeding effort. *Ibis* 138: 471-478.
- Sjöberg, K., H. Pöysä, J. Elmberg & P. Nummi (2000): response of Mallard ducklings to variation in habitat quality: an experiment on food limitation. *Ecology* 81: 329-335.
- Speakman, J.R. (1997): Doubly Labelled Water. Theory and Practice. London.
- SPSS Inc. (1989-1999): SPSS für Windows. Standardversion 10.0.7..
- Starck, J. M., S. König & E. Gwinner (1995): Growth of Stonechats *Saxicola torquata* from Africa and Europe: an analyses of genetic and environmental components. *Ibis* 137: 519-531.
- Starck, J.M. & R.E. Ricklefs (1998): Avian growth rate data set. In: Starck, J.M. & R.E. Ricklefs (1998): Avian growth and development – Evolution within the altricial-precocial spectrum. Oxford University Press, Oxford.
- Stearns, S.C. (1989): The evolutionary significance of phenotypic plasticity. *BioScience*. 436-446.
- Steen, J. B., O. Toien & P. Fiske (1991): metabolic adaptations to hypothermia in Snipe hatchings. *Journal of Comparative Physiology B*: 155-158.
- Stienen, E. W. M. & A. Brenninkmeijer (2002): Variation in growth in Sandwich Tern chicks *Sterna sandvicensis* and the consequences for pre- and post-fledging mortality. *Ibis* 144: 567-576.
- Sutherland, W.J. & D. Moss (1985): The inactivity of animals: Influence of stochasticity and prey size. *Behaviour* 92: 1-8.
- Szekely, T., I. Karsai & T.D. Williams (1994): Determination of clutch size in the Kentish Plover *Charadrius alexandrinus*. *Ibis* 136: 341-348.
- Tolkmitt, T. (2002): Nahrungsökologie junger Säbelschnäbler (*Recurvirostra avosetta*) an der Westküste Schleswig-Holsteins. Diplomarbeit, Universität Kiel.
- Tulp, I., H. Schekkerman, P. Chylarecki, P. Tomkovich, M. Soloviev, L. Bruinzeel., K. Van Dijk, O. Hilden, H. Hötker, W. Kania, M. Van Roomen, A. Sikora & R. Summers (2002): Body mass patterns of Little Stints at different latitudes during incubation and chick-rearing. *Ibis* 144: 122-134.
- Urban, E.K., C.H. Fry & S. Keith (1986): The Birds of Africa, Volume II. Academic Press, London.
- Väisänen, R.A., O. Hilden, M. Soikkeli & M. Vuolanto (1972): Egg dimension variation in five wader species: the role of heredity. *Ornis Fennica*: 49: 25-44.
- Van der Jeugd, H.P. & K. Larsson (1998): pre-breeding survival of Barnacle Geese *Branta leucopsis* in relation to fledging characteristics. *Journal of Animal Ecology* 67: 953-966.
- Vickery, P.D., M.L. Hunter Jr. & J.V. Wells (1992): Is density an indicator of breeding success? *Auk* 109: 706-710.
- Visser, G.H. (1991): Development of metabolism and temperature regulation in precocial birds. Patterns in shorebirds (*Charadriiformes*) and the Domestic Fowl (*Gallus domesticus*). Dissertation, Universtät Utrecht.

- Visser, G.H. (1998): Development of temperature regulation. In: Starck, J.M. & R.E. Ricklefs (1998): Avian growth and development – Evolution within the altricial-precocial spectrum. Oxford University Press, Oxford.
- Visser, G.H. & R. E. Ricklefs (1993a): Development of temperature regulation in shorebirds. *Physiological Zoology* 66 (5): 771-792.
- Visser, G.H. & R.E. Ricklefs (1993b): Temperature regulation in neonates of shorebirds. *Auk* 110: 445-457.
- Visser, G.H. & R. E. Ricklefs (1995): Relationship between body composition and homeothermy in neonates of precocial and semiprecocial birds. *Auk* 112 (1): 192-200.
- Visser, G.H. & H. Schekkerman (1999): Validation of the doubly labelled water method in growing precocial birds: the importance of assumptions concerning evaporative water loss. *Physiological and Biochemical Zoology* 72: 740-749.
- Visser, G.H., P.E. Boon & H.A.J. Meijer (2000): Validation of the doubly labelled water method in Japanese Quail *Coturnix c. japonica* chicks: is there an effect of growth rate?. *Journal of Comparative Physiology B* 170: 365-372.
- Walsberg, G.E. (1993): Thermal consequences of diurnal microhabitat selection in a small bird. *Ornis Scandinavica* 24: 174-182.
- Walters, J.R. (1984): The evolution of parental behaviour and clutch size in Shorebirds. S 242-287. In: Burger, J. & B.L. Olla (1984): Shorebirds. Breeding behaviour and populations. Behaviour of marine animals Band 5. Plenum Press, New York, London.
- Weathers, W.W. & R.B. Siegel (1995): Body size establishes the scaling of avian postnatal metabolic rate: an interspecific analyses using phylogenetically independent contrasts. *Ibis* 137: 532-542.
- Weathers, W.W. (1992): Scaling nestling energy requirements. *Ibis* 134: 142-153.
- Weathers, W.W. & K.A. Sullivan (1991): Growth and energetics of nestling Yellow-Eyed Juncos. *Condor* 93: 138-146.
- Weathers, W.W., W. D. Koenig & M. T. Stanback (1990): Breeding energetics and thermal ecology of the Acorn Woodpecker in central coastal California. *Condor* 92: 341-359.
- Weidinger, K. (1996): Variations in growth of Cape Petrels *Daption capense* chicks. *Journal of Zoology* 242: 193-207.
- Weiner, J. (1992): Physiological limits to sustainable energy budgets in birds and mammals: ecological implications. *Trends in Ecology and Evolution* 7 (11): 384-388.
- Wiersma, P. & T. Piersma (1994): Effects of microhabitat, flocking, climate and migratory goal on energy expenditure in the annual cycle of Red Knots. *Condor* 96: 257-279.
- Williams, J. B. & A. Prints (1986): Energetics and growth in nestling Savannah Sparrows: A comparison of doubly labelled water and laboratory estimates. *Condor* 88: 74-83.
- Williams, T.D. (1994): Intraspecific variation in egg size and egg composition in birds: effects on offspring fitness. *Biological Review* 68: 35-59.
- Wilson, R.P., D. Adelung & L. Latorre (1998): Radiative Heat Loss in Gentoo Penguin (*Pygoscelis papua*) adults and chicks and the importance of warm feet. *Physiological Zoology* 71: 524-533.
- Wolf, B. O. & G. E. Walsberg (1996): Thermal effects of radiation and wind on a small bird and implications for microsite selection. *Ecology* 77 (7): 2228- 2236.

Zerba, E., A.N. Dana, & M.A. Lucia (1999): The influence of wind and locomotor activity on surface temperature and energy expenditure of the eastern House Finch (*Carpodacus mexicanus*) during cold stress. *Physiological and Biochemical Zoology* 72: 265-276.

Ziel, C. E. van der & G. H. Visser (2001): The effect of food restriction on morphological and metabolic development in two lines of growing Japanese Quail chicks. *Physiological and Biochemical Zoology* 74 (1): 52-65.

Zwarts, L., J.B. Hulscher, K. Koopman, T. Piersma & P.M. Zegers (1996): Seasonal and annual variation in body weight, nutrient stores and mortality of Oystercatchers *Haematopus ostralegus*. *Ardea* 84A: 327-356.

## Lebenslauf

Name: Ralf Ferdinand Joest.

Geburtsdaten: Geboren am 16. Juni 1972 in Lippstadt.

Wohnort: Bielefeld.

Familienstand: Verheiratet.

Nationalität: Deutsch.

Schulbildung:

1978-1982 Grundschule Erwitte-Horn.

1982-1988 Edith-Stein-Realschule Lippstadt.

1988-1991 Städtisches Gymnasium Erwitte.

Wehrersatzdienst:

1991-1992 Zivildienst bei der Biologischen Station der Arbeitsgemeinschaft Biologischer Umweltschutz im Kreis Soest e.V..

Studium:

WS 1992/93 – SS 1998 Studium der Biologie (Diplom) an der Universität Bielefeld.

SS 1999-WS 2000/01 Promotionsstudium an der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel.

Auslandsaufenthalte:

1999 - 2000 Sechsmonatiger Forschungsaufenthalt an der Avian Demography Unit der Universität Kapstadt, Südafrika.

2000 und 2001 Jeweils dreimonatiger Forschungsaufenthalt an der Fakultät für Meereswissenschaften der Universität Cadiz, Spanien.

Berufliche Tätigkeiten:

1997 - 2000 Freiberufliche Erstellung biologischer Bestandserfassungen und Gutachten.

2001 - 2002 Mitarbeiter von Dipl.-Biol. K. Lutz, Biodiversity & Wildlife Consulting, Hamburg.

Seit März 2002 Mitarbeiter der Biologischen Station der Arbeitsgemeinschaft Biologischer Umweltschutz im Kreis Soest e.V..