

**Untersuchungen zur Ernährungsökologie von  
Kaiserpinguinen (*Aptenodytes forsteri*) und  
Königspinguinen (*Aptenodytes patagonicus*)**

**Aspects of the feeding ecology of Emperor  
Penguins (*Aptenodytes forsteri*) and  
King Penguins (*Aptenodytes patagonicus*)**

---

**Klemens Pütz**

**Klemens Pütz**

Institut für Meereskunde an der Universität Kiel, Abteilung Meereszoologie  
Düsternbrooker Weg 20, 24105 Kiel, Bundesrepublik Deutschland

Die vorliegende Arbeit wurde 1993 im Rahmen einer Dissertation an der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel angefertigt. Einige Abschnitte wurden leicht verändert.

## INHALTSVERZEICHNIS

<b>ZUSAMMENFASSUNG</b> .....	3
<b>ABSTRACT</b> .....	5
<b>1. EINLEITUNG</b> .....	7
<b>2. MATERIAL UND METHODEN</b> .....	10
2.1 Der Fahrtenschreiber .....	10
2.2 Die Magentemperatursonden .....	15
2.2.1 Einkanaliger Automatischer Temperatur Logger ("EATL") .....	15
2.2.2 Single Channel Unit Processor ("SICUP") .....	16
2.2.3 Auswertung der Temperaturmessungen .....	17
2.3 Untersuchungen an Königspinguinen auf Crozet .....	21
2.3.1 Crique de la Chaloupe .....	21
2.3.2 Grande Manchotière .....	23
2.4 Untersuchungen an Kaiserpinguinen im Drescher Inlet .....	24
2.5 Analyse der Magenproben .....	26
<b>3. ERGEBNISSE</b> .....	29
3.1 Untersuchungen an Königspinguinen .....	29
3.1.1 Der Fahrtenschreiber .....	30
3.1.1.1 Abiotische Faktoren: Wassertemperatur und Lichtintensität .....	30
3.1.1.2 Tauchaktivität .....	32
3.1.1.3 Geschwindigkeitsmessung und Rekonstruktion des Aufenthaltsortes ...	45
3.1.2 Die Magentemperatursonden .....	48
3.1.2.1 Verlauf der Magentemperatur .....	49
3.1.2.2 Zeitpunkt der Nahrungsaufnahme .....	54
3.1.2.3 Berechnung der aufgenommenen Nahrungsmenge .....	56
3.1.3 Mageninhaltsanalysen .....	58

3.2 Untersuchungen an Kaiserpinguinen . . . . .	60
3.2.1 Gewichtsverlauf während der Mauser . . . . .	60
3.2.2 Fütterungsversuche . . . . .	61
3.2.3 Mageninhaltsanalysen . . . . .	62
3.2.3.1 Krebse . . . . .	65
3.2.3.2 Fische . . . . .	66
3.2.3.3 Tintenfische . . . . .	67
<b>4. DISKUSSION . . . . .</b>	<b>71</b>
4.1 Die Ernährungsökologie der Königspinguine . . . . .	72
4.1.1 Dauer der Beutezüge . . . . .	73
4.1.2 Schwimmgeschwindigkeit . . . . .	76
4.1.3 Ort der Nahrungsaufnahme . . . . .	79
4.1.4 Tauchdauer . . . . .	83
4.1.5 Tauchtiefe und Zeitpunkt der Nahrungsaufnahme . . . . .	89
4.1.6 Nahrungsmenge . . . . .	96
4.1.7 Einfluß der eingesetzten Geräte auf das Verhalten der Königspinguine . . . . .	101
4.1.8 Potentielle Fehlerquellen bei der Auswertung der Magentemperatur . . . . .	106
4.2 Die Ernährungsökologie der Kaiserpinguine . . . . .	109
4.2.1 Gewichtsverlauf während der Mauser . . . . .	110
4.2.2 Mageninhaltsanalysen . . . . .	112
4.2.3 Beutespektrum . . . . .	115
4.3 Schlußbetrachtung . . . . .	119
<b>5. LITERATURVERZEICHNIS . . . . .</b>	<b>121</b>
ANHANG A: Positionsbestimmung bei Königspinguinen . . . . .	135
ANHANG B: Mageninhalt von Kaiserpinguinen . . . . .	136

DANKSAGUNG

## ZUSAMMENFASSUNG

Im Rahmen der vorliegenden Arbeit wurden einige Aspekte der Ernährungsökologie von Kaiserpinguinen (*Aptenodytes forsteri*) und Königspinguinen (*Aptenodytes patagonicus*) unter Anwendung verschiedener Methoden untersucht.

Die Ernährungsökologie der Königspinguine wurde zu Beginn (Süd-Sommer) und gegen Ende (Süd-Frühling) ihrer Brutperiode erstmals mit Hilfe von Magentemperatursonden und Datenspeichern untersucht. Anhand der von den Temperatursonden registrierten Magentemperatur konnten der Zeitpunkt der Nahrungsaufnahme und die Menge der aufgenommenen Nahrung rekonstruiert werden. Die Datenspeicher erfassten die Tauchtiefe, Schwimmrichtung, Schwimmgeschwindigkeit, Wassertemperatur und Lichtintensität. Die Kombination aller Ergebnisse vermittelte einen detaillierten Eindruck über die komplexen Aktivitäten der Königspinguine im Meer sowie deren Abhängigkeiten von abiotischen Faktoren:

- Die Verteilung der maximalen Tauchtiefen zeigte einen circadianen Verlauf: nachts wurden ausschließlich flache Tauchgänge (< 30 m) durchgeführt, wohingegen tagsüber kontinuierlich Wassertiefen zwischen 100 m und 300 m (Maximum 323 m) aufgesucht wurden.
- Da die mittlere Tauchdauer für Tauchgänge in Tiefen > 50 m mehr als 5 Minuten betrug, ist davon auszugehen, daß die aerobe Tauchgrenze wesentlich höher liegt als bisher angenommen.
- Auch die anhand der Magentemperatur ermittelte Freßaktivität war circadian verteilt. Dabei wurde entgegen den bisherigen Vermutungen der weitaus überwiegende Teil der Nahrung (etwa 90%) während der tagsüber durchgeführten tiefen Tauchgänge erbeutet.
- Die Ergebnisse des Lichtsensors lassen vermuten, daß die Nahrung auch in Wassertiefen um 300 m visuell lokalisiert wird.
- Im Mittel wurden täglich, unabhängig von der Jahreszeit und dem Alter der Küken, 3,8 kg an Nahrung aufgenommen, welche hauptsächlich aus Leuchtsardinen bestand.
- Insgesamt dreimal wurde eine tägliche Nahrungsmenge von mehr als 20 kg ermittelt.

## **Zusammenfassung**

---

Dies weist darauf hin, daß die Tiere unter bestimmten Bedingungen enorme Nahrungsmengen aufnehmen und verdauen können.

- Die mit Hilfe des Lichtsensors ermittelten Positionen der Tiere lassen auf eine Nahrungsaufnahme südlich der Polarfront schließen.
- Die erfolgreiche Registrierung der Lichtintensität und der Wassertemperatur zeigt, daß Pinguine unter bestimmten Umständen zur Erfassung von Umweltparametern geeignet sind.

Die Untersuchungen an den Kaiserpinguinen fanden außerhalb der Brutsaison statt. Dabei konnte der Gewichtsverlauf während der Mauser erfaßt werden. Dieser Gewichtsverlust muß im Anschluß an die Mauser innerhalb eines kurzen Zeitraums durch die Aufnahme entsprechender Nahrungsmengen ausgeglichen werden. Anhand von Magenspülungen konnte die qualitative Zusammensetzung dieser Nahrung ermittelt werden. Zusätzlich wurden Fütterungsversuche durchgeführt, um die Verweildauer von Tintenfischmandibeln im Magen der Kaiserpinguine abschätzen zu können. Es wurden folgende Ergebnisse erzielt:

- Während der Mauser betrug der tägliche Gewichtsverlust etwa 2,8%
- Das Nahrungsspektrum der Tiere bestand überwiegend aus Krill und Fisch. Saisonale und lokale Vergleiche ergaben, daß das Nahrungsspektrum der Kaiserpinguine im östlichen Weddell Meer vermutlich ganzjährig durch den hohen Anteil an Krill charakterisiert ist, wohingegen in anderen Gebieten der Antarktis Fisch dominiert.
- Die Fütterungsversuche mit Tintenfischen lassen darauf schließen, daß sich Tintenfischmandibeln über Monate hinweg im Magen der Tiere anreichern können und daher ihre Bedeutung im Nahrungsspektrum der Kaiserpinguine bisher vermutlich überschätzt wurde.

**ABSTRACT**

Aspects of the foraging ecology of Emperor (*Aptenodytes forsteri*) and King Penguins (*Aptenodytes patagonicus*) were examined using different methodologies.

The foraging ecology of King Penguins was elucidated at the onset of, and at the end of, the breeding period using stomach temperature sensors and externally-attached activity recorders. The exact time at which feeding activity took place, as well as the amount ingested, could be ascertained using the stomach temperature sensors. The activity recorders logged information on dive depth, swim direction, swim speed, water temperature and light intensity. Consideration of these parameters elucidated the types of activity in which King Penguins engaged at sea and demonstrated the extent to which such behaviour was dependent on biotic and abiotic variables. Key elements were;

- that penguin dive depth was dependent on time of day with shallow (<30 m) dives being executed at night whereas dives during the day consistently exceeded 100 m (maximum 323 m).
- that the mean duration for dives executed to depths < 50 m was in excess of 5 mins, which indicates that the previously calculated aerobic dive limit is apparently a considerable underestimate.
- that feeding activity showed a circadian rhythm, with ca. 90% of all prey being caught during the day during deeper dives.
- that the light intensity sensors indicated that there was probably enough light penetrating the water column for birds to be able to hunt entirely optically, even at depths of 300 m.
- that a mean of 3.8 kg of food (principally Lantern Fish) was consumed per day, irrespective of the time of year or chick age.
- that on three occasions birds apparently ingested in excess of 20 kg food within 24 h which indicates that these penguins are capable of digesting extremely rapidly.
- that King Penguins appear to feed close to, or south of, the polar convergence.
- that King Penguins can be successfully used to monitor environmental parameters.

## Abstract

---

The work on Emperor Penguins took place outside the breeding season where weight loss during the moult could be studied. This weight loss must be compensated by intensive feeding activity over a limited time immediately following the moult. Stomach pumping was used to ascertain the diet of the birds at this time. In addition, feeding experiments were conducted to ascertain the retention time of squid beaks in Emperor Penguin stomachs. The following results were apparent;

- that during the moult Emperor Penguins loose weight at a rate of 2.8% per day.
- that post-moult Emperor Penguins consume principally krill and fish. Inter-seasonal and locality comparisons indicate that Emperor Penguins in the East Weddell Sea eat virtually exclusively krill throughout the year while birds in other regions consume mainly fish.
- that squid beaks may be retained in penguin stomach for many months, thus biasing dietary studies which consider them an important current component of the diet.



## 1. EINLEITUNG

Pinguine stellen in den Gebieten rund um die Antarktis mehr als 90% der vorhandenen Vogel-Biomasse (MOUGIN & PRÉVOST 1980) und üben einen großen Einfluß auf die marinen Ressourcen aus. Alleine die drei *Pygoscelis*-Pinguinarten, der Adéliepinguin (*P. adeliae*), der Zügelpinguin (*P. antarctica*) und der Eselspinguin (*P. papua*), konsumieren mehr als 5 Millionen Tonnen Krill pro Jahr; alle Pinguinarten zusammen entziehen dem Meer jährlich über 20 Millionen Tonnen an Nahrung (WILSON, im Druck). Viele Pinguinarten, besonders diejenigen der antarktischen und subantarktischen Gebiete, verbringen den weitaus größten Teil des Jahres im Meer und kommen nur im Sommer während der Brutperiode und der Mauser an Land (vgl. DEL HOYO et al. 1992). Dies hat zur Folge, daß in den Sommermonaten die Suche nach der dann meist reichlich vorhandenen Nahrung auf die Gewässer rund um die Brutkolonien konzentriert ist. Die *Aptenodytes*-Pinguine, der antarktische Kaiserpinguin (*A. forsteri*) und der subantarktische Königspinguin (*A. patagonicus*), sind aufgrund ihrer Körpergröße jedoch nicht in der Lage, ihren Nachwuchs in den kurzen Sommermonaten aufzuziehen und müssen daher die nahrungsarmen Wintermonate in die Aufzucht der Küken einbeziehen. Dabei haben beide Arten unterschiedliche Strategien in Bezug auf ihren Reproduktionszyklus und ihre Ernährungsökologie entwickelt (CROXALL 1984).

Der ökologische Erfolg der Pinguine in einem so extremen Lebensraum wie der Antarktis ist zu einem großen Teil darauf zurückzuführen, daß sie besser an das Leben im Wasser angepaßt sind als jede andere Vogelgruppe (CROXALL & LISHMAN 1987, KOOYMAN & PONGANIS 1990). Ihre aquatische Lebensweise verhinderte aber lange Zeit Untersuchungen hinsichtlich ihrer Aktivitäten und Ernährungsstrategien im Meer. Erst in den letzten Jahren konnten einige dieser Aspekte geklärt werden, was überwiegend auf die Entwicklung und Miniaturisierung von telemetrischen Geräten zurückzuführen ist. Diese Geräte werden an den Pinguinen befestigt und registrieren die jeweiligen Aktivitäten der Tiere während ihres Aufenthalts im Meer. Während radio- und satelliten-telemetrische Geräte ihre Informationen an den entsprechenden Empfänger senden, müssen Geräte mit elektronischer Datenspeicherung nach dem Beutezug der Vögel zurückgewonnen werden, um die gespeicherten Daten übertragen zu können. Das

## **Einleitung**

---

Hauptaugenmerk derartiger Untersuchungen liegt auf der Messung verhaltensrelevanter Parameter wie Tauchtiefe und Tauchdauer (z.B. WILLIAMS et al. 1992, CROXALL et al. 1993), Schwimmgeschwindigkeit (z.B. KOOYMAN et al. 1992b, WILSON et al. 1993a,b) oder Aufenthaltsort (z.B. TRIVELPIECE et al. 1986, ANCEL et al. 1992). Anhand der Qualität und Quantität der erzielten Ergebnisse wird dann versucht, Rückschlüsse auf die Freßaktivität der Tiere zu ziehen. So untersuchten KOOYMAN et al. (1992a) in einer der umfangreichsten Studien über die Aktivitäten von Seevögeln überhaupt das Verhalten der Königspinguine im Meer und zogen Rückschlüsse auf den Energieverbrauch während der Beutezüge, den Ort und den Zeitpunkt der Nahrungsaufnahme sowie die täglich benötigte Nahrungsmenge.

Das Ziel der vorliegenden Arbeit bestand unter anderem darin, mit Hilfe von neu entwickelten Magentemperatursonden (WILSON et al. 1992a) erstmals die Freßaktivitäten von Königspinguinen direkt zu registrieren. Zusätzlich sollten mehrkanalige Datenspeicher ("Fahrtenschreiber") eingesetzt werden, welche die Tauchtiefe, Schwimmgeschwindigkeit und Schwimmrichtung als Funktion der Zeit registrierten und damit eine Rekonstruktion der jeweiligen Aktivitäten der Tiere im Meer ermöglichen (WILSON et al. 1993a). Einige Fahrtenschreiber boten darüberhinaus die Möglichkeit, die Wassertemperatur und die Lichtintensität in der jeweiligen Tauchtiefe zu messen. Für diese Untersuchungen wurden zwei Expeditionen auf die Ile de la Possession, Crozet Archipel, durchgeführt, davon eine zu Beginn (im Süd-Sommer) und eine gegen Ende (im Süd-Frühling) der Brutsaison. Diese beiden Zeiträume sind durch ein unterschiedlich hohes Nahrungsangebot gekennzeichnet, was sich in der Dauer der Beutezüge niederschlägt (WEIMERSKIRCH et al. 1992). Anhand der registrierten Parameter sollten tiefere Einblicke in die Ernährungsstrategien der Königspinguine gewonnen werden. Die Untersuchungsschwerpunkte bestanden in der Analyse der Tauchgänge, der Bestimmung des Zeitpunkts und des Ortes der Nahrungsaufnahme und der Kalkulation der aufgenommenen Nahrungsmengen. Außerdem sollten die Abhängigkeiten der jeweiligen Parameter von biotischen und abiotischen Faktoren sowie saisonalen Schwankungen im Nahrungsangebot aufgezeigt werden.

Ein weiteres Ziel dieser Arbeit bestand darin, die Ernährungsökologie der Kaiserpinguine im Süd-Sommer zu untersuchen. Sowohl die Ernährungsökologie als auch der Reproduktionszyklus der Kaiserpinguine wird dadurch geprägt, daß die Tiere zweimal im Jahr, während der Brutperiode und während der Mauser, ausgedehnte Fastenzeiten überstehen müssen. Der dabei entstehende Gewichtsverlust muß jeweils innerhalb eines relativ kurzen Zeitraums durch die Aufnahme entsprechender Nahrungsmengen kompensiert werden. Frühere Untersuchungen konzentrierten sich ausschließlich auf die Ernährungsökologie der Tiere während der Aufzuchtphase der Küken (GREEN 1986, OFFREDO & RIDOUX 1986, KLAGES 1989, N.J. GALES et al. 1990). Im Rahmen der vorliegenden Arbeit wurden zwei Expeditionen in das Drescher Inlet im östlichen Weddell-See durchgeführt, um mittels Magenspülungen nach WILSON (1984) erstmals die Nahrung der Kaiserpinguine im Anschluß an die Mauser (Januar bis März) zu untersuchen. Die qualitative Analyse des Mageninhalts diente in erster Linie dazu, das zu dieser Zeit bevorzugte Nahrungsspektrum zu ermitteln. Anhand dieser Ergebnisse sollte dann versucht werden, das Nahrungsgebiet der Tiere einzugrenzen sowie durch den Vergleich mit Literaturdaten saisonale und lokale Schwankungen im Nahrungsspektrum aufzuzeigen. Zusätzlich wurden Fütterungsversuche durchgeführt, um die Verweildauer bestimmter Nahrungsbestandteile im Magen der Tiere abzuschätzen.

### 2. MATERIAL UND METHODEN

Die Untersuchungen zur Ernährungsökologie der Königspinguine (*Aptenodytes patagonicus*) wurden vom 1.10. bis 8.12.1991 und vom 10.1. bis 21.3.1993 auf der subantarktischen Ile de la Possession (46°25' S, 51°45' E), Crozet Archipel, durchgeführt (Abb. 7). Dabei wurden mehrkanalige Datenspeicher zur Bestimmung der Aktivitäten im Meer ("Fahrtenschreiber") und einkanalige Magentemperatursonden ("EATL" und "SICUP") eingesetzt sowie Magenspülungen nach der Methode von WILSON (1984) vorgenommen.

Die Kaiserpinguine (*Aptenodytes forsteri*) wurden vom 1.1. bis 22.2.1990 und vom 18.1. bis 2.3.1992 im Drescher Inlet (72°52' S, 19°25' W) im östlichen Teil des Weddell-Meeres untersucht (Abb. 8), wobei Fütterungsversuche und Magenspülungen (WILSON 1984) durchgeführt wurden. Ferner wurde der Gewichtsverlauf von mausernden Alttieren ermittelt.

Im folgenden werden die eingesetzten Geräte sowie die verschiedenen Untersuchungsgebiete näher erläutert.

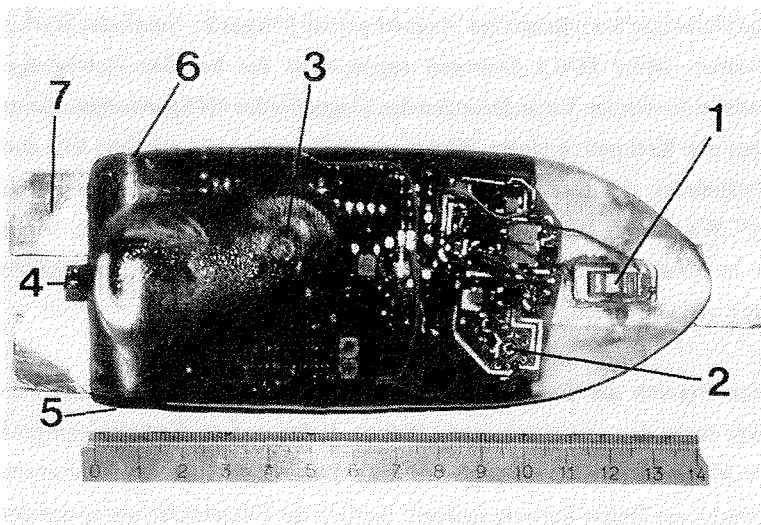
#### 2.1 Der Fahrtenschreiber

Der Datenspeicher DKlog 101/2 [Driesen+Kern GmbH, Bad Bramstedt] wurde speziell für die Aufzeichnung von Aktivitäten freilebender Tiere entwickelt (WILSON et al. 1993a). Auf der Grundplatte (85 \* 54 \* 11 mm) befinden sich 8 analoge und 4 digitale Kanäle, an die verschiedene Sensoren angeschlossen werden können. Die Auflösung beträgt je nach Programmierung 8, 10 oder 16 bit. Über eine RS 232 Schnittstelle können die einzelnen Kanäle, Meßintervall, Start- und Stopzeit programmiert werden. Zudem besteht die Möglichkeit, im sogenannten "event mode" nur bestimmte Ereignisse aufzuzeichnen. Die Stromversorgung erfolgt über eine 6 V Lithiumbatterie (160 mA s<sup>-1</sup>). Die Speicherkapazität der eingesetzten Datenspeicher beträgt 64 kB.

An jeden Datenspeicher wurden Sensoren zur Registrierung von Tauchtiefe (Druck), Schwimmrichtung (Kompaß) und Schwimmgeschwindigkeit (Flügelrad) angeschlossen.

Zusätzlich besaßen einige Geräte einen Temperatursensor. Ein Gerät verfügte über einen Lichtsensor. Die Registrierung erfolgte bei der Geschwindigkeitsmessung digital (8 bit), bei allen anderen Sensoren analog (Kompaß 8 bit, Druck, Licht und Temperatur 10 bit). Das Batteriefach und der Anschlußstecker für die Schnittstelle befanden sich in druckfest verschraubbaren Titanröhren.

Die Datenspeicher, Sensoren und Titanröhren wurden in Kunstharz "Epoxy-Glosscoat" [Vosschemie, Uetersen] eingegossen, wobei zusätzlich vorne und hinten Aluminiumstreifen zur späteren Befestigung der Geräte auf den Pinguinen angebracht wurden (Abb. 1). Die hydrodynamische Form dieser "Fahrtenschreiber" beruhte auf Ergebnissen, die im Schwimmkanal der TU Berlin an Modellen von *Pygoscelis*-Pinguinen gewonnen wurden (BANNASCH, im Druck, BANNASCH et al., im Druck). Das Design konnte dabei so weit optimiert werden, daß der Energieverbrauch von Adéliepinguinen (*P. adeliae*) bei einer Schwimmgeschwindigkeit von  $2 \text{ m s}^{-1}$  nur um 5,4% erhöht war (CULIK et al., im Druck). Die Erhöhung des Energieverbrauchs bei den mit Fahrtenschreibern ausgestatteten Königspinguinen dürfte aufgrund ihrer Körpergröße (12 kg gegenüber 5 kg bei Adéliepinguinen) noch geringer sein.



**Abbildung 1:** Fahrtenschreiber (Mod. B) mit Geschwindigkeitssensor (1), Drucksensor (2), Kompaß (3), Temperatursensor (4), Batteriefach (5), Schnittstellen-Anschluß (6) und Aluminiumstreifen (7) zur Befestigung der Geräte.

## Material und Methoden

---

Während der Untersuchungen wurden in Bezug auf die Sensorik zwei verschiedene Fahrtenschreiber-Modifikationen eingesetzt. Die Geräte der Modifikation A ("Mod. A") wurden ursprünglich für den Einsatz an *Pygoscelis*-Pinguinen hergestellt. Die Geräte der Modifikation B ("Mod. B") wurden speziell für die Anwendung auf Königspinguinen konstruiert. Die Fahrtenschreiber hatten ein Gewicht von 207 g (Mod. A) bzw. 225 g (Mod. B).

Je nach Modifikation wurden 2 verschiedene Drucksensoren verwendet. Der Sensor PA-7 [Keller AG, Winterthur, Schweiz] hatte einen Meßbereich von 0 bis 20 bar und befand sich auf der Bodenseite der Fahrtenschreiber (Mod. A). Einen Meßbereich von 0 bis 30 bar bzw. 60 bar hatten die im vorderen Bereich der Geräte (Mod. B) angebrachten Sensoren SP80A [SensorNor a.s, Friedberg]. Beide Sensoren hatten einen absoluten Fehler von  $\pm 1\%$ . Der Basispegel ("Offset") und die Auflösung (in bit  $m^{-1}$ ) der einzelnen Sensoren wurden im Drucktank des Instituts für Meereskunde in Kiel bestimmt. Die Fahrtenschreiber konnten so vor jedem Einsatz mittels Software entsprechend programmiert werden.

Die Schwimmrichtung wurde mit Hilfe von 2 HALL-Sensoren erfaßt, die an einem auf die südliche Halbkugel kompensierten Magnetkompaß [Steger Jr. Nautische Werke, Kiel] befestigt waren. Diese HALL-Sensoren registrierten die bei den Bewegungen der Kompaßnadel eintretenden Veränderungen des Magnetfeldes als Spannungsänderung. Da die Sensoren den Kompaß in einem Winkel von  $90^\circ$  umstanden, ergaben sich durch die Phasenverschiebung der Eichkurven um  $90^\circ$  eindeutige Richtungsangaben ("Koppelnavigation", WILSON & WILSON 1988). Die Kalibrierung der Kompass erfolgte am Einsatzort in Schritten von  $10^\circ$ , wobei eine standortbedingte mittlere magnetische Abweichung von  $-40^\circ$  berücksichtigt wurde.

Im vorderen Bereich der Fahrtenschreiber befand sich ein Flügelrad aus Plexiglas, welches sich durch das vorbeiströmende Wasser drehte und so die Schwimmgeschwindigkeit der Pinguine registrierte (vgl. Abb. 1). Die Flügelräder der Fahrtenschreiber (Mod. A) waren zur Hälfte schwarz lackiert. Seitlich der Flügelräder waren auf der einen Seite eine Leuchtdiode, auf der anderen Seite eine Photozelle eingelassen. Jede Rotation des Flügelrades verursachte somit einen Hell/Dunkel-Wechsel, der von der Photozelle

registriert wurde. Die Anzahl dieser Ereignisse wurde über die letzte Sekunde des Meßintervalls aufaddiert und gespeichert. Bei den Geräten der Mod. B wurden die Rotationen über einen seitlich eingelassenen Reed-Kontakt gemessen, der durch einen im Flügelrad befindlichen Magneten geschaltet wurde. Zur Vermeidung von Unwuchten war auf der gegenüberliegenden Seite des Rädchens ein Titanstück gleicher Masse vorhanden. Die Aufzeichnung erfolgte auch hier über die letzte Sekunde des Meßintervalls. Die Kalibrierung der Sensoren wurde zuvor erfolgreich im Schwimmkanal der TU Berlin auf Modellen von *Pygoscelis*-Pinguinen durchgeführt (BANNASCH et al., im Druck).

Die nachträgliche Eichung auf einem Kaiserpinguin-Modell ergab allerdings, daß die Sensoren aufgrund hydrodynamischer Eigenschaften bei Tieren mit einem größeren Körpervolumen nur in einem relativ engen Meßbereich funktionieren. So ist eine lineare Beziehung zwischen den Umdrehungen des Flügelrades und der Strömungsgeschwindigkeit (Strömungsgeschwindigkeit ( $\text{m s}^{-1}$ ) =  $0,076 \cdot$  Umdrehungen (n);  $r = 0,993$ ) nur zwischen  $1 \text{ m s}^{-1}$  und  $2,5 \text{ m s}^{-1}$  vorhanden. Außerhalb dieses Bereichs drehten sich die Flügelräder nur unregelmäßig oder überhaupt nicht (Abb. 2).

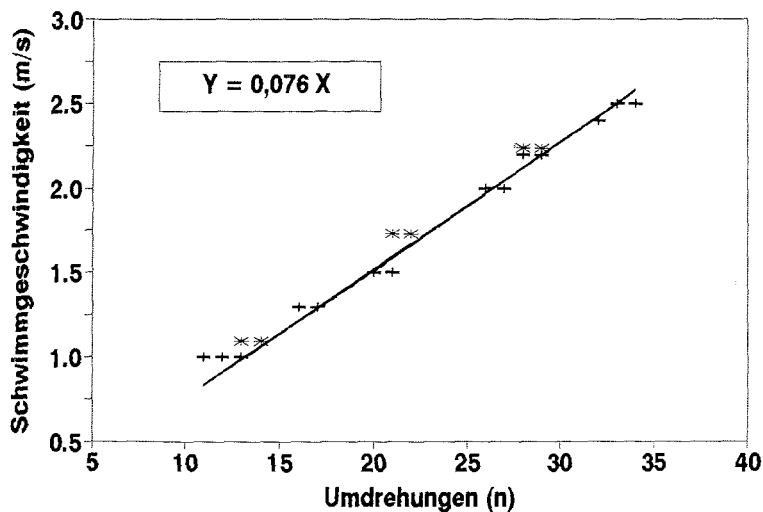


Abbildung 2: Beziehung zwischen der Schwimmgeschwindigkeit und der Anzahl der Umdrehungen des Flügelrades zwischen  $1,0$  und  $2,5 \text{ m s}^{-1}$  ( $r = 0,993$ ), gemessen auf einem Kaiserpinguin-Modell (+ = zunehmende und \* = abnehmende Strömung).

## Material und Methoden

---

Die in einigen Fahrtenschreibern vorhandenen Temperatursensoren befanden sich am hinteren Ende der Geräte und waren von einer dünnen Schicht Kunstharz umgeben. Der Meßbereich dieser Sensoren reichte von  $-10^{\circ}\text{C}$  bis  $40^{\circ}\text{C}$  (Mod. A) bzw.  $-5^{\circ}\text{C}$  bis  $45^{\circ}\text{C}$  (Mod. B). Die Kalibrierung der Sensoren erfolgte in einem Wasserbad bei verschiedenen Temperaturen.

Der Lichtsensor BPY 11 P [Siemens AG, Berlin] war zwischen Kompaß und Flügelrad im oberen Bereich des Fahrtenschreibers eingelassen. Sein Absorptionsmaximum lag bei 850 nm (Bereich 420 bis 1060 nm). Die Kalibrierung erfolgte mit Hilfe eines Luxmeters. Die gespeicherte Spannung (V) konnte dann mit der ermittelten Formel ( $\text{Lux} = 0,72 * e^{1,47 * V}$ ) in die entsprechende Beleuchtungsstärke umgerechnet werden, was einen Meßbereich von 2 lx bis 300 lx ergab.

Der Lichtsensor diente nicht nur zur Messung der Beleuchtungsstärke in den jeweiligen Wassertiefen, sondern wurde auch zur Bestimmung der Position der Versuchstiere nach der Methode von WILSON et al. (1992b) verwendet. Das Prinzip dieser Positionsbestimmung besteht darin, anhand der Beleuchtungsstärke den Zeitpunkt von Sonnenauf- und -untergang zu registrieren und damit Rückschlüsse auf den jeweiligen Aufenthaltsort ziehen zu können. Ausgehend von einer mittleren Wolkenbedeckung ermittelten WILSON et al. (1992b) bei einem Sonnenwinkel von  $-6^{\circ}$  (= bürgerliche Dämmerung) eine Beleuchtungsstärke von 9 lx bei Sonnenaufgang bzw. 7 lx bei Sonnenuntergang. Der Fehler dieser Methode beträgt maximal  $\pm 150$  km.

Zur Auswertung der Daten wurden verschiedene speziell für diese Zwecke entwickelte Computerprogramme verwendet [Biological Software Systems, Kiel]. Die Analyse der Tauchprofile erfolgte mit dem Programm "ANDIVE". Mit diesem Programm konnte für jeden Tauchgang der Beginn, die Dauer und die Maximaltiefe sowie die Vertikalgeschwindigkeit der Pinguine bestimmt werden. Die Rekonstruktion des zurückgelegten Weges in 3 Dimensionen erfolgte mit dem Programm "ROUTE", das anhand der Geschwindigkeits-, Kompaß- und Tauchdaten den jeweiligen Aufenthaltsort bestimmt. In mehreren Fällen war das Flügelrad durch eingedrungenen Sand blockiert. Um dennoch eine Rekonstruktion der Wegstrecke durchführen zu können, wurden mit dem Programm "REPLVELO" alle Geschwindigkeitswerte des entsprechenden Beutezuges



bei einer Tauchtiefe von mehr als 5 m (einstellbar) durch einen Wert ersetzt, der nach ADAMS (1987) der durchschnittlichen Geschwindigkeit von Königspinguinen entspricht ( $2,4 \text{ m s}^{-1}$ ). Die Bestimmung der mit dem Lichtsensor ermittelten Positionsdaten erfolgte mit dem Programm "GLS".

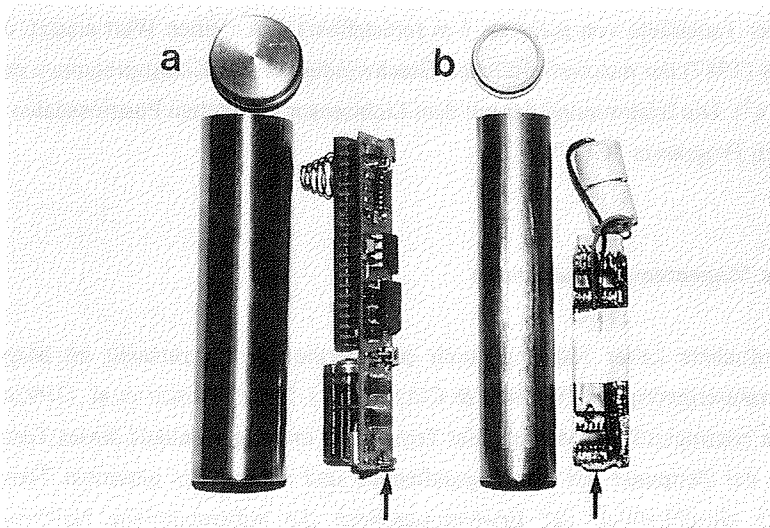
### 2.2 Die Magentemperatursonden

Die Aufnahme kalter Nahrung durch endotherme Tiere verursacht im Magen eine Temperaturerniedrigung (WILSON & CULIK 1991). Nach WILSON et al. (1992a) lassen sich bei kontinuierlicher Messung der Temperatur im Magen anhand dieses Temperaturabfalls der Zeitpunkt der Nahrungsaufnahme und anhand des gesamten Temperaturverlaufs einschließlich der Erwärmungsphase die aufgenommene Nahrungsmenge bestimmen. Zu diesem Zweck wurden spezielle Magentemperatursensoren entwickelt, der EATL und der SICUP. Alle Magentemperatursonden wurden vor ihrem Einsatz im Labor in einem Wasserbad bei  $37^\circ\text{C}$  kalibriert.

#### 2.2.1 Einkanaliger Automatischer Temperatur Logger ("EATL")

Die Platine ( $83 * 20 * 15 \text{ mm}$ ) des EATLs [Elkotec Electronic GmbH, Eching bei München] beinhaltet im wesentlichen einen Mikroprozessor (87C51), eine Quarzuhr und einen RAM-chip mit 32 kB Speicherkapazität (Abb. 2a). Die Stromversorgung wird durch eine 6 V Lithiumbatterie ( $120 \text{ mA s}^{-1}$ ) gewährleistet. Die Programmierung der Geräte erfolgt mit einem Computer über die RS 232 Schnittstelle. Das Meßintervall des EATLs kann auf 8, 16 oder 32 Sekunden eingestellt werden, was je nach Taktzeit eine maximale Meßdauer von 3, 6 oder 12 Tagen ergibt. Der Meßbereich des EATLs reicht von  $20^\circ\text{C}$  bis  $45^\circ\text{C}$ . Nach Angaben des Herstellers beträgt die absolute Genauigkeit der Sonde  $0,8^\circ\text{C}$ , die relative Genauigkeit  $0,1^\circ\text{C}$ .

Die gesamte Elektronik der Sonde ist zum Schutz vor Magensäure und mechanischen Beschädigungen in eine zylindrische, verschraubbare Titanröhre eingeschlossen ( $100 * 23 \text{ mm}$  Durchmesser). Das Gewicht der Sonde beträgt so etwa 80 g bei einem Volumen von 42 ml. Die Temperaturmessung erfolgt durch die hohe Wärmeleitfähigkeit des Titans von 0,2 Lambda über die gesamte Oberfläche der Titanröhre.

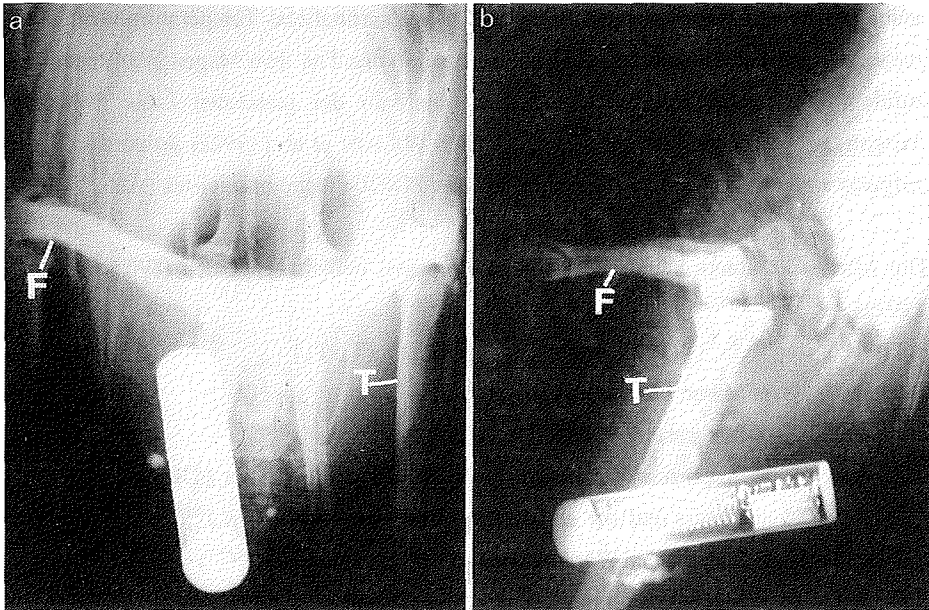


**Abbildung 3:** Magentemperatursonden EATL (a) und SICUP (b) im geöffneten Zustand. Der Temperatursensor ist mit einem Pfeil markiert.

Der Schwerpunkt der Magentemperatursonde befindet sich auf der dem Temperaturfühler gegenüberliegenden Seite. Diese Konstruktion soll sicherstellen, daß die Sonde mit dem Temperatursensor in Richtung Magenmitte zeigt, was durch die Röntgenanalyse des Magens von einem Königspinguin, dem vorher ein EATL verabreicht wurde, kontrolliert wurde (Abb.4). Eine eventuelle Veränderung der Position der Magensonde als Folge von Tauchaktivität und Nahrungsaufnahme konnte mit dieser Methode allerdings nicht erfaßt werden. Ein Übergang der Sonde durch den Pylorus in den Darmtrakt ist wegen der Größe der Sonde ausgeschlossen.

### 2.2.2 Single Channel Unit Processor ("SICUP")

Der SICUP [Driesen+Kern GmbH, Bad Bramstedt] unterscheidet sich vom EATL durch seine höhere Speicherkapazität (128 kB), einen größeren Meßbereich (0°C bis 50°C) und durch eine geringere Größe (Platine: 13 \* 56 \* 5 mm). Das Meßintervall ist fest vorgegeben und betrug bei den eingesetzten Geräten 16 Sekunden, was Meßreihen von 24 Tagen Dauer zuließ. Nach Herstellerangaben beträgt die absolute und relative Meßgenauigkeit 1°C bzw. 0,1°C. Die Stromversorgung erfolgt auch hier über eine 6 V Lithiumbatterie (160 mA s<sup>-1</sup>).



**Abbildung 4:** Position der Magentemperatursonde EATL im Magen eines Königspinguins direkt nach der Verabreichung von ventral (a) und etwa 3 Stunden später von lateral (b) gesehen (F = Femur, T = Tibiotarsus).

Die Elektronik des SICUPs ist ebenfalls von einem Titangehäuse umgeben, wobei zur Gewichtsreduktion anstatt eines verschraubbaren Titandeckels ein Kunststoffdeckel verwendet wird (Abb. 3b). Um eine relativ große Meßfläche zu gewährleisten, wurden Titangehäuse von 93 \* 19 mm Durchmesser verwendet. Das Gewicht der SICUPs betrug so 32,5 g, das Volumen 27 ml.

### 2.2.3 Auswertung der Temperaturmessungen

Wie bereits erwähnt, ist es nach WILSON et al. (1992a) möglich, neben dem Zeitpunkt der Nahrungsaufnahme auch die Menge der aufgenommenen Nahrung zu bestimmen. Im Magen fällt die Temperatur im Anschluß an die Aufnahme einer kalten Beute schlagartig ab und steigt danach annähernd exponentiell wieder an. Dieser Temperaturverlauf wird nach WILSON et al. (1992a) als "PDER"-Ereignis bezeichnet (PDER = precipitous drop with exponential rise). Der spontane Temperaturabfall im Magen ist sowohl von der Menge und der Temperatur der aufgenommenen Nahrung als auch von der Menge und der Temperatur der bereits im Magen befindlichen Nahrung abhängig. Die Dauer der

## Material und Methoden

---

anschließenden Erwärmung der Beute auf das ursprüngliche Temperaturniveau wird zusätzlich dadurch beeinflusst, in welchem Ausmaß das Tier dem Magen Wärmeenergie zuführt. Die integrierte Fläche, die sich unterhalb der gedachten Linie zwischen Ausgangs- und Endtemperatur ergibt, ist nach WILSON et al. (1992a) proportional zur aufgenommenen Nahrungsmenge und wird als PDER-Fläche bezeichnet (Abb. 5).

Die Masse der Beute kann nach folgender Formel berechnet werden (WILSON et al. 1992a):

$$M_N = INT/m * SWK_N * (T_A - T_N)$$

wobei  $M_N$  = Masse der Nahrung (g)

INT = Integral der PDER-Fläche ( $^{\circ}\text{C s}$ )

m = Proportionalitätsfaktor zwischen dem Integral der PDER-Fläche und der eingesetzten Wärmeenergie ( $^{\circ}\text{C s J}^{-1}$ )

$SWK_N$  = Spezifische Wärmekapazität der Nahrung ( $\text{J g}^{-1}\text{^{\circ}\text{C}^{-1}}$ )

$T_A$  = Magentemperatur vor der Beuteaufnahme ( $^{\circ}\text{C}$ )

$T_N$  = Temperatur der Nahrung ( $^{\circ}\text{C}$ )

Um den Proportionalitätsfaktor m zwischen dem Integral der PDER-Fläche und der dem Magen zugeführten Menge an Wärmeenergie zu bestimmen ( $INT = m * E$ ), wurde den Pinguinen nach der Verabreichung der Magensonde eine definierte Menge "Nahrung" in Form von Wasser bekannter Temperatur eingeflößt. Anhand der erhaltenen Temperaturverläufe konnte dann nach WILSON et al. (1992a) diese Energie wie folgt berechnet werden:

$$E = (M_N * SWK_N * (T_A - T_N))$$

wobei E = Eingesetzte Energie (J)

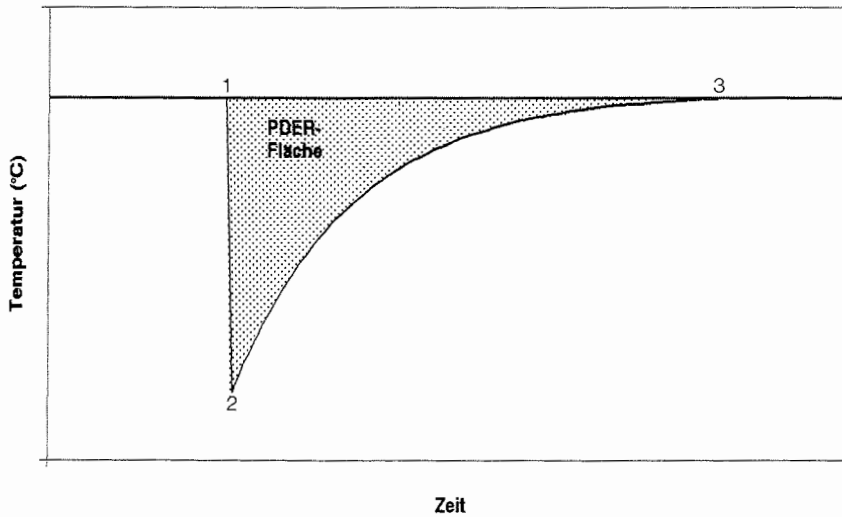
$M_N$  = Masse der Nahrung (g)

$SWK_N$  = Spezifische Wärmekapazität der Nahrung ( $\text{J g}^{-1}\text{^{\circ}\text{C}^{-1}}$ )

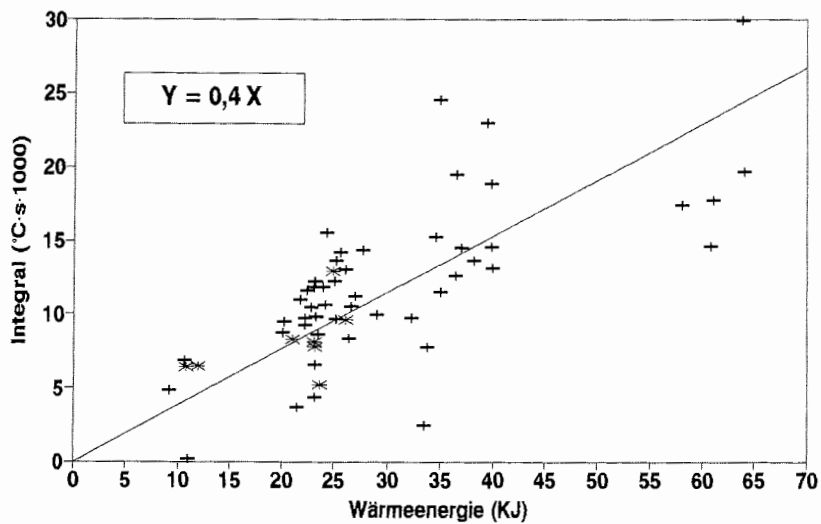
$T_A$  = Magentemperatur vor der Beuteaufnahme ( $^{\circ}\text{C}$ )

$T_N$  = Temperatur der Nahrung ( $^{\circ}\text{C}$ )

Diese Versuche ergaben einen mittleren Proportionalitätsfaktor von  $0,4 \text{ }^{\circ}\text{C s J}^{-1}$  zwischen dem Integral der PDER-Fläche und der eingesetzten Wärmeenergie (Abb. 6). Dieser Wert wurde dann allen weiteren Berechnungen zugrunde gelegt.



**Abbildung 5:** Schematische Darstellung eines PDER-Ereignisses. Im Anschluß an eine Nahrungsaufnahme(1) fällt die Temperatur zuerst schlagartig auf ein Minimum ab (2) und steigt dann langsam wieder auf das ursprüngliche Niveau an (3). Die schraffierte Fläche zwischen diesen 3 Punkten kennzeichnet die PDER-Fläche.



**Abbildung 6:** Verhältnis von PDER-Fläche und eingesetzter Wärmeenergie bei Königspinguinen ( $r = 0.69$ ,  $n = 57$ ) nach der Verabreichung definierter Wasservolumina (+ = EATL, \* = SICUP).

## Material und Methoden

---

Für die Berechnung der aufgenommenen Nahrungsmenge muß zudem deren spezifische Wärmekapazität bekannt sein. Zu diesem Zweck wurden die spezifischen Wärmekapazitäten einiger Beutetiere und die des EATLs mit einem Kalorimeter bestimmt. Diese Messungen wurden, da keine potentiellen Beuteorganismen von Königspinguinen vorhanden waren, an den antarktischen Fischen *Pleuragramma antarcticum* und *Bathyraco marri* sowie dem Tintenfisch *Loligo opalescens* durchgeführt. Die Bestimmung der spezifischen Wärmekapazität erfolgte durch die von den Beutetieren verursachte Erwärmung von kälterem Wasser. Dazu wurde Wasser einer bestimmten Menge und Temperatur in eine Isolierkanne gefüllt und eine definierte Menge der zu messenden Substanz mit bekannter Temperatur zugegeben. Anschließend wurde die entstandene Mischtemperatur gemessen und die spezifische Wärmekapazität nach folgender Formel bestimmt:

$$SWK_2 = (SWK_1 * M_1 * (T_3 - T_1)) + (SWK_K * M_K * (T_3 - T_K)) / (M_2 * (T_2 - T_3))$$

wobei  $SWK_{1,2,K}$  = Spezifische Wärmekapazität ( $J g^{-1}C^{-1}$ ) des Wassers (1),

der zu bestimmenden Substanz (2) und des Kalorimeters (K)

$M_{1,2,K}$  = Masse (g) des Wassers (1), der zu bestimmenden Substanz (2) und des Kalorimeters (K)

$T_{1,2,K}$  = Temperatur ( $^{\circ}C$ ) des Wassers (1), der zu bestimmenden Substanz (2) und des Kalorimeters (K)

$T_3$  = Mischtemperatur ( $^{\circ}C$ )

Diese Messungen ergaben folgende Mittelwerte:

EATL: 0,61  $J g^{-1}C^{-1}$  (SD = 0,09; n = 11)

*Pleuragramma antarcticum*: 3,86  $J g^{-1}C^{-1}$  (SD = 0,28; n = 4)

*Bathyraco marri*: 4,04  $J g^{-1}C^{-1}$  (SD = 0,26; n = 10)

*Loligo opalescens*: 3,98  $J g^{-1}C^{-1}$  (SD = 0,18; n = 8)

Bei der Bestimmung der aufgenommenen Nahrungsmenge wurde aufgrund der geringen Unterschiede eine mittlere spezifische Wärmekapazität von  $4 J g^{-1}C^{-1}$  zugrunde gelegt. Weiterhin geht in die Formel zur Berechnung der aufgenommenen Nahrungsmenge die Temperatur der ektothermen Beutetiere mit ein. Diese wurde, basierend auf den mit den Fahrtenschreibern erhaltenen Ergebnisse zur Wassertemperatur, mit  $5^{\circ}C$  angenommen. Mittels dieser Annahmen wurde die tägliche Nahrungsmenge für Königspinguine nach

folgender Formel bestimmt:

$$M_N = \text{INT}/0,4 * 4 * (T_A - 5)$$

Die Datenauswertung erfolgte mit einem speziell für diese Anwendung entwickelten Computerprogramm "FEEDINT" [Biological Software Systems, Kiel], welches den Zeitpunkt der Nahrungsaufnahme und das Integral unterhalb der Asymptote (PDER-Fläche) bestimmt. Da Einzelereignisse häufig so schnell aufeinander folgten, daß die Temperatur nicht wieder bis auf den ursprünglichen Wert ansteigen konnte, mußte in diesen Fällen die Fläche des aus mehreren Ereignissen bestehenden Integrals berechnet werden. Die relative Genauigkeit der Geräte liegt bei 0,1°C, die Auflösung des SICUPs beträgt allerdings lediglich 0,2°C. Daher wurde ein Temperaturabfall von mindestens 0,3°C/32 s (EATL) bzw. 0,4°C/16 s (SICUP) als Schwellenwert für eine Aufnahme von Nahrung vorgegeben. Erreichte die Temperatur danach nicht wieder den Ausgangswert, wurden daran anschließende Temperaturabfälle von mindestens 0,2°C/32 s (EATL) bzw. 0,4°C/16 s (SICUP) als Nahrungsaufnahme definiert.

### 2.3 Untersuchungen an Königspinguinen auf Crozet

Die Ernährungsökologie der Königspinguine wurde auf der Ile de la Possession (46°25' S, 51°45' E) untersucht (Abb. 7). Insgesamt befinden sich 6 Brutkolonien von Königspinguinen auf dieser Insel (WEIMERSKIRCH et al. 1992). Die Untersuchungen fanden vom 1.10. bis 8.12.1991 in der Kolonie "Crique de la Chaloupe" und vom 10.1. bis 21.3. 1993 in der Kolonie "Grande Manchotière" statt.

#### 2.3.1 Crique de la Chaloupe

Von Oktober bis November 1991 wurden EATLs an Königspinguinen der Kolonie "Crique de la Chaloupe" eingesetzt. Diese Kolonie befindet sich an der Ostküste der Insel, etwa 2,5 km Luftlinie von der französischen Station "Base Alfred Faure" entfernt (Abb. 7c). Eine am 13.11.1991 durchgeführte Zählung ergab einen Bestand von 277 Küken im Alter von 9 bis 10 Monaten. Alttiere, die ein Küken fütterten, wurden eingefangen und mit farbigem Gewebband "Tesaband 4661" [Beiersdorf AG, Hamburg]

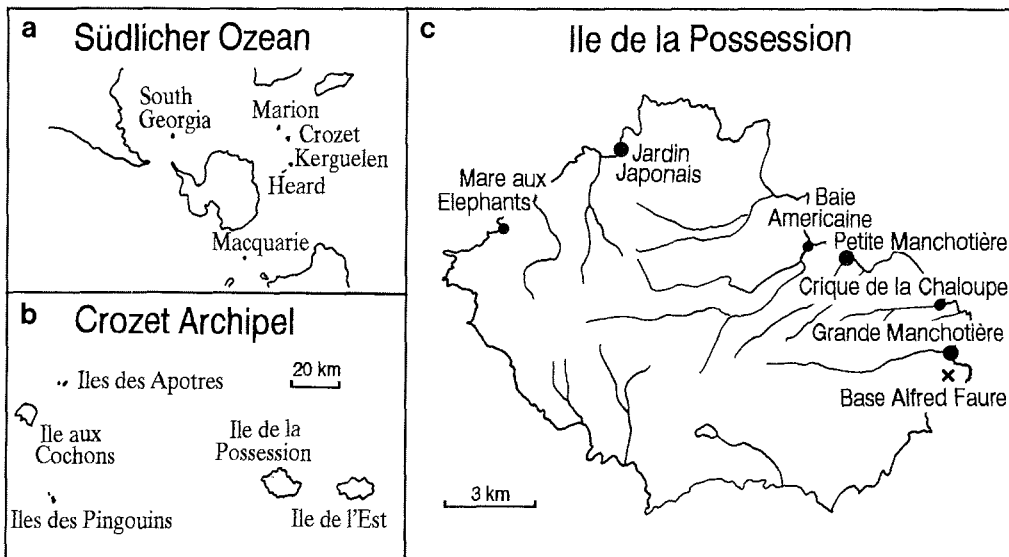
## Material und Methoden

---

an den Flügeln markiert. Das Gewicht der Versuchstiere betrug im Durchschnitt 11,8 kg (SD = 1,1 kg; Bereich 10,1 bis 13,9 kg; n = 33). Das zugehörige Küken wurde an den Flügeln mit einem Plastikring versehen, in den eine Nummer eingraviert war. Das durchschnittliche Gewicht der markierten Küken lag bei 8,6 kg (SD = 2,3 kg; Bereich 4,6 bis 13,8 kg; n = 29). Zur Verabreichung des EATLs wurden nur die markierten Alttiere eingefangen, die sich noch am folgenden Tag in der Kolonie aufhielten. Diese Wartezeit war notwendig, um sicherzustellen, daß die Mägen der Tiere relativ leer waren und somit die Gefahr einer Verfütterung der Sonde an das Küken gering blieb. Die Versuchstiere wurden dann etwa 60 Minuten lang in einem Gehege (1,5 \* 1,5 m, Umzäunung aus 1 m hohem Maschendraht) gehalten, damit sich die Sonde vor dem Feldeinsatz im Magen auf Körpertemperatur erwärmen und gegebenenfalls Unverträglichkeiten direkt festgestellt werden konnten. Danach wurde den Pinguinen eine definierte Menge Süßwasser (zwischen 50 ml und 500 ml) einer bestimmten Temperatur (zwischen 1°C und 16,6°C) mit einem Schlauch in den Magen gegeben, um den Proportionalitätsfaktor  $m$  zu bestimmen (siehe Abb. 6). Direkt im Anschluß daran wurden die Tiere freigelassen. Gewöhnlich verließen die Tiere innerhalb von 2 Tagen die Kolonie und gingen zur Nahrungssuche ins Meer; war dies nicht der Fall, wurde der Pinguin mit einer Magenspülung zum Regurgitieren des EATLs veranlaßt.

Die Kolonie wurde mehrmals täglich auf zurückgekehrte Pinguine hin untersucht. Direkt nach ihrer Rückkehr wurden die gekennzeichneten Versuchstiere eingefangen, mit einem Metalldetektor [Modell 88-3887, Salhöfer Elektronik, Kulmbach] das Vorhandensein der Magensonde im Magen überprüft und der EATL mittels Magenspülung zurückgewonnen. Manchmal kehrten die Vögel während der Nacht zurück und hatten den EATL zusammen mit der Nahrung an ihr Küken verfüttert. In diesen Fällen mußte bei dem entsprechenden Küken, nach Überprüfung mit dem Metalldetektor, auch eine Magenspülung vorgenommen werden, um die Magensonde zurückzuerhalten. Der bei der Spülung ebenfalls anfallende Mageninhalt wurde zur späteren Analyse bei -20°C tiefgefroren.





**Abbildung 7:** Lage des Crozet Archipels im Indischen Ozean (a), die Crozet-Inseln (b) und die Hauptinsel Ile de la Possession (c). Die auf der Insel befindlichen Brutkolonien von Königspinguinen sind mit ●, die Station mit x markiert.

### 2.3.2 Grande Manchotière

Die Untersuchungen im Sommer 1993 wurden in der mit etwa 30000 Brutpaaren besetzten Königspinguin-Kolonie "Grande Manchotière" (WEIMERSKIRCH et al. 1992) durchgeführt. Diese Kolonie liegt in unmittelbarer Nähe der Station (500 m Luftlinie) an der Ostküste der Insel (Abb. 7c). Es wurden hier Königspinguine ausgewählt, die Eier bebrüteten ( $n = 4$ ) oder Küken im Alter von bis zu 5 Wochen hatten ( $n = 46$ ). Neben den EATLs kamen hier auch SICUPs und Fahrtenschreiber zum Einsatz.

In einem gut einzusehenden Teil der Kolonie wurden Paare, die sich auf einen Partnerwechsel bei der Brutfürsorge vorbereiteten, im Brustbereich mit Methylenblau markiert. Um unnötigen Streß für die Brutkolonie zu vermeiden (z.B. CULIK & WILSON 1991a, LE MAHO et al. 1992, 1993), wurden diese Markierungen vom Rand der Kolonie aus mit einer auf einem 3 m langen Stock befestigten Spritze vorgenommen. Nach dem Partnerwechsel konnte das markierte Tier dann am Strand außerhalb der Brutkolonie eingefangen werden. Das mittlere Gewicht der Versuchstiere betrug 10,9 kg (SD = 1,0 kg; Bereich 8,8 bis 13 kg;  $n = 50$ ).

## Material und Methoden

---

Die Markierung mit farbigem Gewebeband und das Verabreichen der Sonde wurden wie bereits beschrieben durchgeführt. Nach dem Einführen der Sonde wurde mit Gewebeband nach der Methode von WILSON & WILSON (1989) der Fahrtenschreiber mittig auf dem Rücken der Tiere direkt vor dem Schwanzansatz im Gefieder befestigt. Zu Beginn wurde zusätzlich Kunstharz auf dem Gewebeband verteilt, um ein Ablösen des Fahrtenschreibers durch den Pinguin zu verhindern. Eine im weiteren Verlauf der Untersuchungen entwickelte Verbesserung der Befestigungsart ermöglichte schließlich einen gänzlichen Verzicht auf Kunstharz. Nach der Behandlung wurden die Tiere einige Zeit in einer dunklen Kiste (60 \* 60 \* 100 cm) gehalten, damit die Magensonde auf Körpertemperatur erwärmt werden und gegebenenfalls das Kunstharz aushärten konnte. Dann wurde, wie bereits beschrieben, zur Bestimmung des Proportionalitätsfaktors  $m$  eine definierte Menge Wasser mit einem Schlauch in den Magen gegeben (siehe Abb. 6). Im Anschluß daran wurden die Tiere wieder freigelassen.

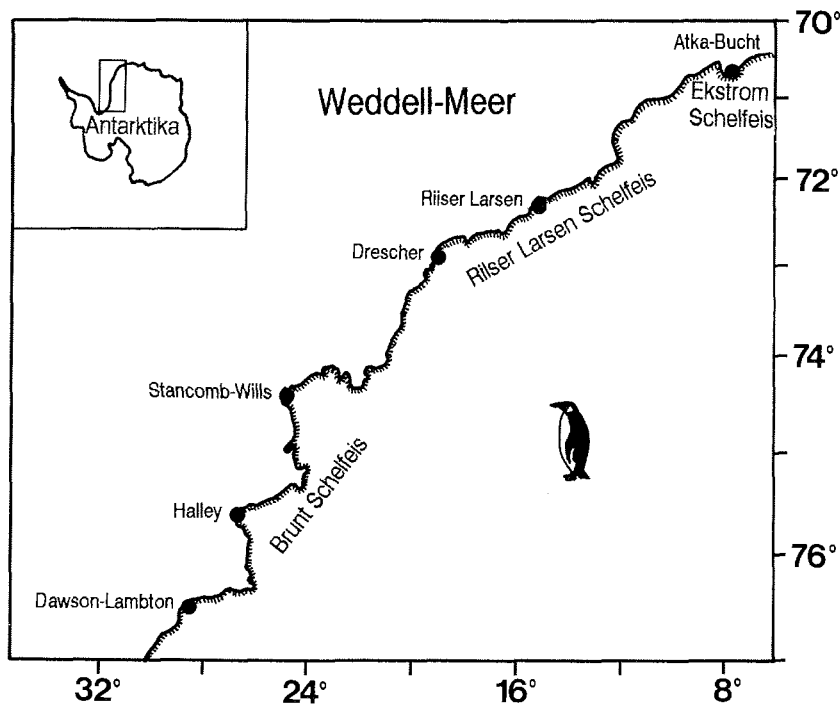
Der untersuchte Teil der Kolonie wurde während des Tages von einer Beobachtungshütte aus kontinuierlich überwacht. Zusätzlich wurde der gesamte Strandbereich im Abstand von etwa 2 Stunden auf zurückkehrende Tiere hin überprüft. Nach der Rückkehr wurde den Tieren der Fahrtenschreiber und das Gewebeband aus dem Gefieder entfernt sowie die Magensonde mit einer Magenspülung zurückgewonnen. Der Mageninhalt wurde zur späteren Analyse bei  $-20^{\circ}\text{C}$  tiefgefroren.

### 2.4 Untersuchungen an Kaiserpinguinen im Drescher Inlet

Die Untersuchungen an Kaiserpinguinen wurden vom 1.1. bis 22.2.1990 und vom 18.1. bis 2.3.1992 im Drescher Inlet ( $72^{\circ}52' \text{ S}$ ,  $19^{\circ}25' \text{ W}$ ), Riiser-Larsen-Schelfeis, durchgeführt (Abb. 8). Wegen der stabilen Meereis-Verhältnisse über den Sommer hinweg eignet sich die dort befindliche Kolonie von etwa 5000 bis 6000 Brutpaaren (KLAGES & GERDES 1988, PÜTZ & PLÖTZ 1991) sehr gut zur Untersuchung des Nahrungsspektrums der Tiere außerhalb der Brutsaison.

Während des Aufenthaltes 1992 wurden 6 mausernde Kaiserpinguine eingefangen und in einem etwa 50 m<sup>2</sup> großen Gehege untergebracht, das sich in etwa 150 m Entfernung

von der Feldstation auf dem Schelfeis befand. Die Umzäunung des kreisförmigen Geheges bestand aus 1 m hohem Maschendraht, der mit Bambusstangen im Eis verankert war. Diese Konstruktion ermöglichte eine problemlose Verlegung des gesamten Geheges, da die einzelnen Bambusstangen sukzessiv versetzt werden konnten. Eine Verlegung des Geheges um einige Meter erfolgte im Abstand von jeweils 3 bis 4 Tagen und sollte sicherstellen, daß die Kaiserpinguine zur Deckung ihres Wasserbedarfs jederzeit frischen Schnee zur Verfügung hatten. Zusätzlich wurde jeden Tag frischer Schnee in das Gehege eingebracht.



**Abbildung 8:** Südlicher Ozean (a) und Lage des Drescher Inlets im östlichen Weddell-See (b). Brutkolonien von Kaiserpinguinen sind mit ● markiert.

Der Gewichtsverlauf der adulten Tiere während der Mauser wurde im Abstand von etwa 3 Tagen protokolliert. Dazu wurden die Vögel in einen Jutesack gesteckt und mit einer Federwaage (Max. 50 kg) auf 0,5 kg genau gewogen. Fünf dieser Tiere wurden, zum Teil mehrmals, mit einer bestimmten Anzahl an Tintenfischen (*Loligo opalescens*) gefüttert. Diese Fütterungsversuche sollten Aufschluß über die Verweildauer von schwer

## Material und Methoden

---

verdaulichen Nahrungsbestandteilen, hier Tintenfischmandibeln, im Magen von Kaiserpinguinen geben. Um die Mandibeln zurückzuerhalten, wurden die Magenspülungen zeitlich so durchgeführt, daß sich für die Mandibeln Verweildauern von 5 bis 28 Tagen ergaben.

Sofern es die Meereis- und Wetterbedingungen zuließen, wurde in beiden Untersuchungszeiträumen das Gebiet an der Meereiskante täglich auf Kaiserpinguine hin überprüft, die bereits durchgemausert waren und offensichtlich von einem Beutezug zurückkehrten. Im Jahr 1990 wie auch im Jahr 1992 wurden jeweils 29 dieser Tiere eingefangen und der Mageninhalt nach der Methode von WILSON (1984) gewonnen. Die Proben wurden ebenfalls bei  $-18^{\circ}\text{C}$  tiefgefroren und später analysiert.

### 2.5 Analyse der Magenproben

Bisher wurden 19 Magenproben von Königspinguinen aus der Kolonie "Crique de la Chaloupe" durch Dr. C.A. Bost (Centre d'Ecologie et Physiologie Energetiques, Strasbourg, Frankreich) nach der Methode von CHEREL & RIDOUX (1992) analysiert. Für die beiden häufigsten Fischarten wurde eine Berechnung der ursprünglichen Standardlänge nach Regressionen von RIDOUX (pers. Mitt.) durchgeführt (*Electrona carlsbergi*: Standardlänge (mm) =  $5,8 * \text{Mandibellänge (mm)}$ ; *Krefftichthys anderssoni*: Standardlänge (mm) =  $7,4 * \text{Mandibellänge (mm)}$ ). Die Umrechnung von der Standardlänge in das Naßgewicht der Tiere erfolgte nach ADAMS & KLAGES (1987). Die im Jahr 1993 gewonnenen Magenproben konnten wegen ihrer späten Ankunft im Labor nicht mehr vor der Anfertigung dieser Arbeit analysiert werden.

Die Proben der Kaiserpinguine wurden aufgetaut und durch ein Sieb mit 1 mm Maschenweite filtriert. Dann wurden die Proben mit Wasser verdünnt und leicht erkennbare Nahrungsbestandteile wie vollständig erhaltene Nahrungsorganismen oder Tintenfischmandibeln aussortiert. Der Rest wurde mit Wasser aufgeschwemmt und der Überstand durch das Sieb abgegossen. Nach erneuter Prüfung auf identifizierbare Bestandteile wurde dieser Teil verworfen. Dieser Vorgang wurde so oft wiederholt, bis nach dem Aufschwemmen der Probe lediglich klares Wasser als Überstand verblieb. Die

am Boden des Gefäßes befindlichen schwereren Nahrungsbestandteile, insbesondere Fischotolithen und Tintenfischmandibeln, konnten dann ebenfalls aussortiert werden.

Da die jeweiligen Nahrungsbestandteile zum Teil bereits stark verdaut waren, war eine eindeutige Artbestimmung oft nicht möglich. Zudem führte der Mangel an geeigneter Bestimmungsliteratur dazu, daß oft lediglich die Gattung oder die Familie der Beutetiere bestimmt werden konnte.

Die Häufigkeit von Krill wurde nach Anzahl der Augenpaare bestimmt. Waren noch Ganztiere vorhanden, wurde der Carapax vom Körper abgelöst und seine Länge vermessen. In einigen Fällen waren noch so viele gut erhaltene Tiere vorhanden, daß zur Bestimmung des Größenspektrums lediglich eine Unterprobe entnommen wurde. Nach HILL (1990) konnte dann anhand der Carapaxlänge die ursprüngliche Körperlänge der Tiere und, davon ausgehend, nach MORRIS et al. (1988) das entsprechende Naßgewicht bestimmt werden. Die Artbestimmung der Hyperiidien wurde freundlicherweise von Dr. R. Weigmann-Haass (IfM) und die der Gammariden und Isopoden von Dr. Michael Klages (AWI) durchgeführt.

Die Fische wurden entweder anhand ihres Habitus oder ihrer Otolithen bestimmt. Ganze Fische waren in den Magenproben nur selten noch so gut erhalten, daß eine Bestimmung bis auf Artniveau nach KELLERMANN (1989) und FISCHER & HUREAU (1985) vorgenommen und die Otolithen dieser Tiere als Referenzprobe entnommen werden konnten. Die in den Proben enthaltenen Otolithen wurden paarweise sortiert und der Durchmesser nicht erodierter Otolithen bestimmt. Nur in solchen Fällen war es zum Teil möglich, eine Bestimmung bis auf Artniveau nach HECHT (1987) und WILLIAMS & MCELDFORNEY (1990) vorzunehmen. Die Berechnung der Standardlängen und Naßgewichte erfolgte nach PLÖTZ (1986) und HECHT (1987).

Die Mehrzahl der unteren Mandibeln der Tintenfische konnte nach OKUTANI & CLARKE (1985) und CLARKE (1986) unter Mithilfe von Dr. U. Piatkowski (IfM) bis auf Artniveau bestimmt werden. Der Abstand zwischen der Spitze des Mandibels und dem Ansatzpunkt der Flügel ("Lower Rostral Length" = LRL) läßt zudem, bei bekannter Art, eine Rückberechnung der ursprünglichen Größe und des ursprünglichen Gewichtes zu. Dazu

## **Material und Methoden**

---

wurden die Formeln von CLARKE (1980, 1986) und RODHOUSE (1989) verwendet. Die Mandibeln wurden ferner qualitativ nach dem Grad ihrer Erosion aussortiert, um Aufschluß über die Verweildauer im Magen zu erhalten. Zu diesem Zweck wurden auch die Fütterungsversuche an den Kaiserpinguinen durchgeführt. Als aktueller Nahrungsbestandteil wurden nur solche Mandibeln klassifiziert, an denen sich noch Weichteile befanden.

### 3. ERGEBNISSE

Nachfolgend werden zunächst die bei den Königspinguinen (*A. patagonicus*) mit Hilfe von Fahrtenschreibern, Magentemperatursonden und Magenspülungen erhaltenen Ergebnisse vorgestellt. Dabei wird zuerst auf die von den Fahrtenschreibern registrierten abiotischen Faktoren Wassertemperatur und Lichtintensität eingegangen. Dann werden die Ergebnisse zur Tauchaktivität, Schwimmgeschwindigkeit und zurückgelegter Wegstrecke erläutert. Anschließend werden der Zeitpunkt der Nahrungsaufnahme und die Menge der aufgenommenen Nahrung analysiert und die Ergebnisse zu den Mageninhaltsuntersuchungen dargelegt. Bei den Kaiserpinguinen (*A. forsteri*) wird erst der Gewichtsverlauf während der Mauser vorgestellt und dann auf die Ergebnisse zu den Fütterungs- und Mageninhaltsuntersuchungen eingegangen. Alle untersuchten Pinguine wurden, bezogen auf das Jahr ihrer Untersuchung, in der Reihenfolge ihrer Ausstattung mit Geräten nummeriert.

#### 3.1 Untersuchungen an Königspinguinen

Während der Untersuchungen in der Kolonie "Crique de la Chaloupe" im Süd-Frühling 1991 dauerten die Beutezüge der Tiere, bei denen der EATL nach dem Beutezug erfolgreich zurückgewonnen wurde (Experiment), im Mittel 12,2 Tage (SD = 4,6 Tage; Bereich 3 bis 24 Tage; n = 18). Die Dauer der Beutezüge von 80 markierten Königspinguinen ohne Magensonde (Kontrolle) betrug im Mittel 10,9 Tage (SD = 5,4 Tage; Bereich 3 bis 34 Tage). Diese Unterschiede zwischen Experiment- und Kontrollgruppe in Bezug auf die mittlere Dauer der Beutezüge waren nicht signifikant (t-Test,  $p > 0,05$ ). Während des Aufenthaltes im Süd-Sommer 1993 in der Kolonie "Grande Manchotière" konnten hinsichtlich der Dauer der Beutezüge zwei signifikant voneinander verschiedene Zeiträume unterschieden werden (t-Test,  $p < 0,05$ ). Zwischen dem 15.1. und 15.2.1993 verweilten die Pinguine im Durchschnitt weniger als 1 Woche im Meer (Tab. 1). Die Dauer der Beutezüge von Tieren, die mit Geräten ausgestattet wurden (Experiment), betrug im Mittel 6,4 bzw. 6,8 Tage, wohingegen die Königspinguine, die lediglich mit Tesaband markiert wurden (Kontrolle), im Mittel nur 5,9 Tage im Meer verweilten.

## Ergebnisse

Diese Unterschiede zwischen Experiment- und Kontrollgruppe waren signifikant (t-Test,  $p < 0,05$ ). Am 15.2.1993 erhöhte sich von einem Tag auf den anderen die Dauer der Beutezüge auf fast 2 Wochen, wobei hier, da die Küken bereits Kindergärten bildeten, nur Tiere erfaßt werden konnten, die mit Geräten ausgerüstet waren (Tab.1).

**Tabelle 1:** Dauer der Beutezüge von Königspinguinen im Sommer 1993 (alle Angaben in Tagen;  $\bar{x}$  = mittlere Dauer der Beutezüge, SD = Standardabweichung, Ber. = Bereich)

	15.1.-15.2.1993				15.2.-21.3.1993			
	$\bar{x}$	SD	Ber.	n	$\bar{x}$	SD	Ber.	n
ohne Geräte	5.9	1.9	3-13	41				
mit Fahrtenschreiber	6.4	1.1	5-8	11	13.1	3.0	5-16	9
mit Fahrtenschreiber und Magensonde	6.8	1.5	5-10	19	13.3	2.8	10-16	4

### 3.1.1 Der Fahrtenschreiber

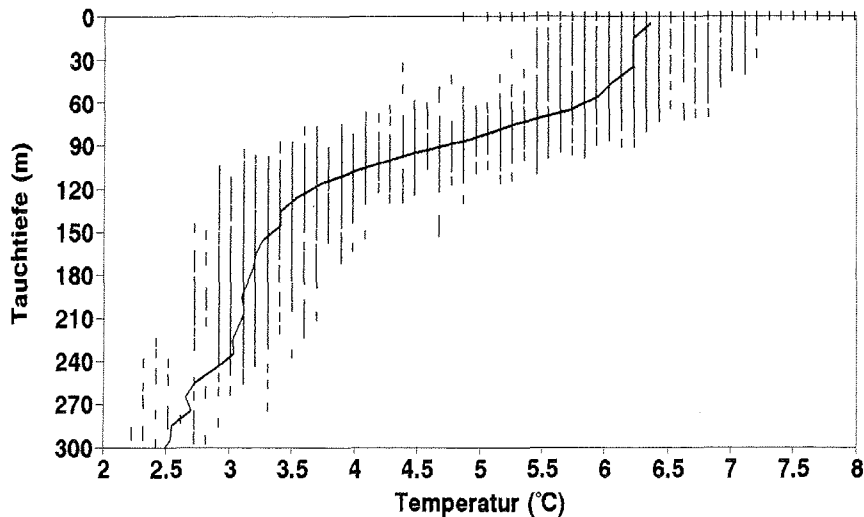
Insgesamt wurden die Fahrtenschreiber vom 12.1. bis 21.3.1993 47mal eingesetzt. In 37 der Einsätze waren Daten abgespeichert worden, bei 10 Einsätzen konnten aus technischen Gründen keine Meßdaten erhalten werden. Die häufigste Ursache für eine Fehlfunktion war ein Energieverlust der Batterie, verursacht durch länger andauernde Beutezüge der Königspinguine. Bei einem Gerät war Wasser in den Schnittstellen-Anschluß eingedrungen.

#### 3.1.1.1 Abiotische Faktoren: Wassertemperatur und Lichtintensität

Mit dem in einigen Fahrtenschreibern vorhandenen Temperatursensor konnte von 3 Königspinguinen die Wassertemperatur über 18 Tage hinweg erfaßt werden. Als Resultat ergab sich in allen Fällen eine ausgeprägte Schichtung des Wasserkörpers. In Abbildung 9 ist das von Königspinguin 36/93 gemessene Temperaturprofil dargestellt. Dieses zeigt, daß eine etwa 40 m dicke Oberflächenschicht mit einer Temperatur von etwa 6,3°C vorhanden war. Darunter befand sich eine 100 m mächtige Sprungschicht, in der die Temperatur kontinuierlich bis auf 3,4 °C absank. Unterhalb von 140 m Wassertiefe fiel die Temperatur dann weiter bis auf 2,5°C in 300 m Tiefe ab. Die relativ breite Streuung der Meßwerte ist einerseits auf die Trägheit des mit Kunstharz überzogenen Temperatur-



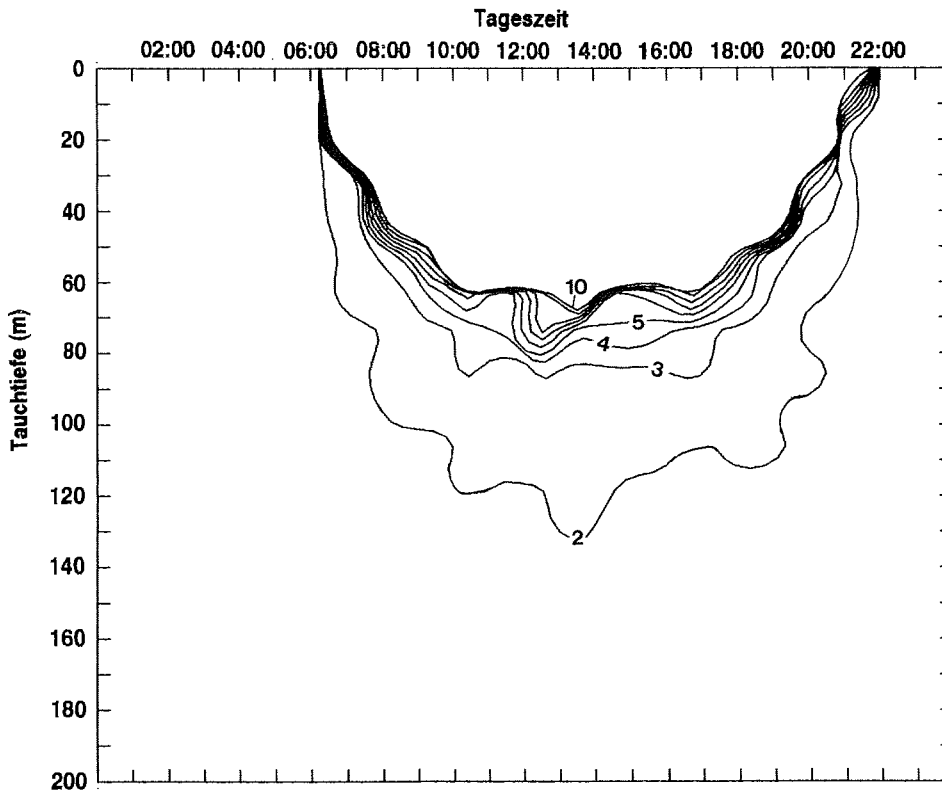
sensors zurückzuführen, andererseits könnten auch lokale Unterschiede der Wassertemperatur eine Rolle spielen. Ein weitgehend übereinstimmender Temperaturverlauf wurde mit den beiden anderen Königspinguinen ermittelt.



**Abbildung 9:** Temperaturprofile eines Wasserkörpers, der von Königspinguin 36/93 während eines Beutezuges durchtaucht wurde (17.2. - 23.2.1993). Die durchgezogene Linie verbindet die über 10 m Wassertiefe gemittelten Meßwerte.

Zudem konnte bei 3 Beutezügen die Beleuchtungsstärke in den jeweiligen Wassertiefen über 16 Tage hinweg registriert werden (Abb.10). Einschränkend sei erwähnt, daß in keinem Fall der Bedeckungsgrad durch Wolken bekannt ist. Zudem wurden die Messungen nicht vornehmlich im blauen Bereich, sondern über den gesamten Bereich des sichtbaren Lichts mit einem Absorptionsmaximum bei 850 nm vorgenommen. Dies führt zu einer erheblichen Unterschätzung der Beleuchtungsstärke im Wasser. Während der Nacht erreichte die Beleuchtungsstärke an der Oberfläche in keinem Fall mehr als 2 Lux (= untere Meßgrenze). Mit Sonnenaufgang erhöhte sich die Beleuchtungsstärke im Wasser schlagartig. Im Tagesverlauf befand sich die 2-Lux-Grenze in einem Tiefenbereich von etwa 120 m. Eine Beleuchtungsstärke von 3 Lux wurde bis maximal 80 m Wassertiefe registriert; darüber nahm die Beleuchtungsstärke rasch zu. Gegen Abend verringerte sich die Beleuchtungsstärke wieder kontinuierlich. Der wellenförmige Verlauf der Isolinien ist einerseits auf die ungleichmäßige Tauchaktivität (zeitlich und räumlich) und andererseits auf einen variablen Bedeckungsgrad mit Wolken zurückzuführen.

## Ergebnisse



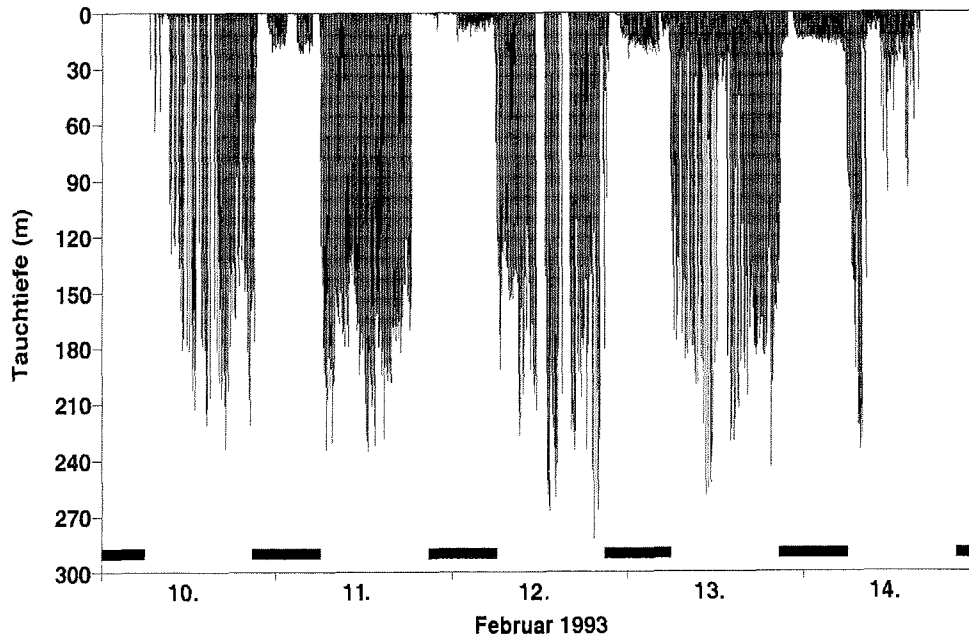
**Abbildung 10:** Beleuchtungsstärke in unterschiedlichen Wassertiefen, gemessen über 2 Tage (13.2. - 14.2.1993) während eines Beutezuges (Königspinguin 28/93). Dargestellt sind die Isolinen von 2 bis 10 Lux.

### 3.1.1.2 Tauchaktivität

Mit allen 37 erfolgreich eingesetzten Fahrtenschreibern wurde die Tauchtiefe registriert, wobei das eingestellte Meßintervall, je nach zusätzlicher Kanalbelegung durch andere Sensoren, zwischen 10 und 64 Sekunden schwankte. Bei 2 Geräten (Königspinguin 38/93 und 40/93) wurde die Tauchtiefe im "Event-Mode" ab 70 m bzw. 100 m mit 1 bzw. 5 Sekunden Auflösung getaktet. 17mal speicherten Fahrtenschreiber die Tauchtiefe über die gesamte Dauer des Beutezuges, bei 20 Einsätzen konnte lediglich ein Teil des Beutezuges erfaßt werden.

Die während der Beutezüge durchgeführten Tauchgänge lassen sich grob in 2 Kategorien einteilen. Nachts wurden ausschließlich flache Tauchgänge bis 25 m Tiefe durchgeführt

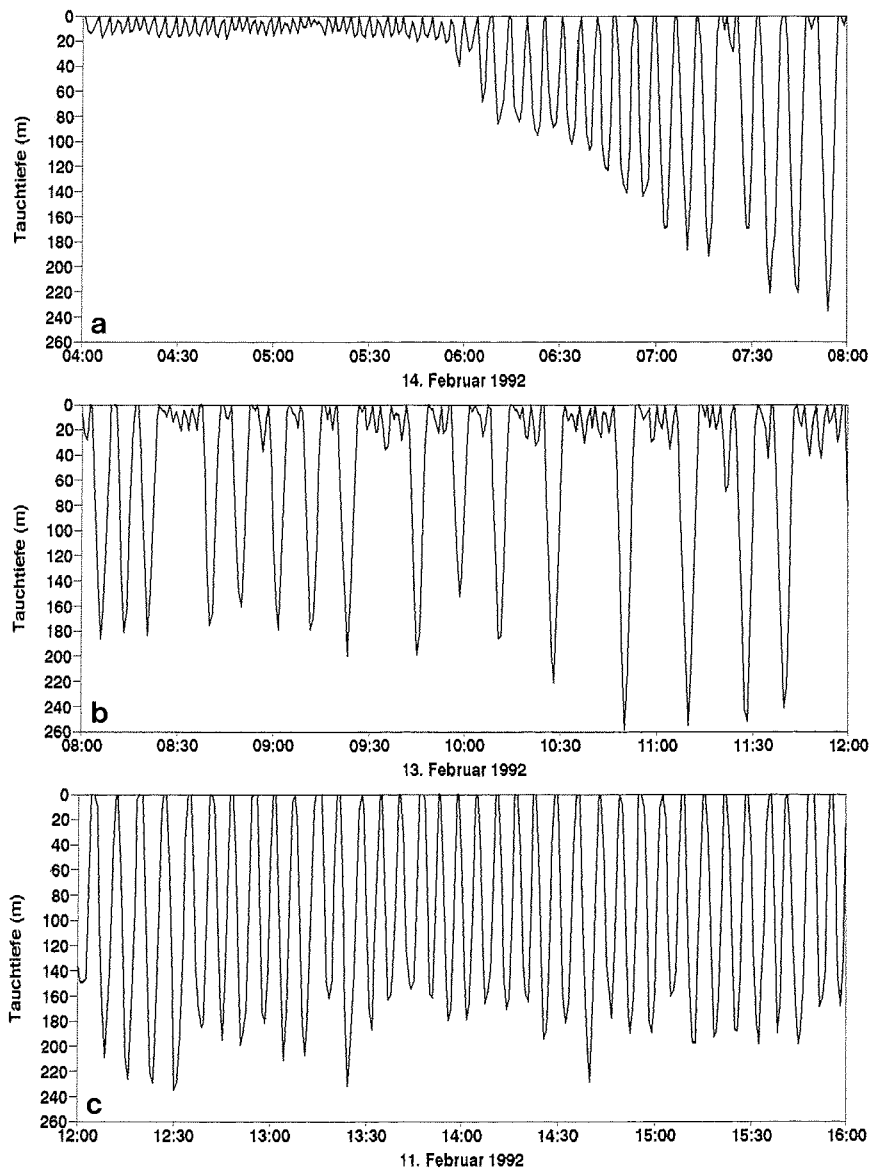
(Abb. 11). Tagsüber tauchten die Pinguine überwiegend in Tiefen von mehr als 120 m ab. Tauchgänge in mittlere Tiefen zwischen 30 und 120 m traten nur gelegentlich auf, vornehmlich während der Dämmerung und am Ende der Beutezüge.



**Abbildung 11:** Tauchprofil eines Königspinguins (27/93) während eines Beutezuges (10.2. - 14.2.1993). Die Zeit zwischen Sonnenuntergang und Sonnenaufgang ist durch schwarze Balken gekennzeichnet.

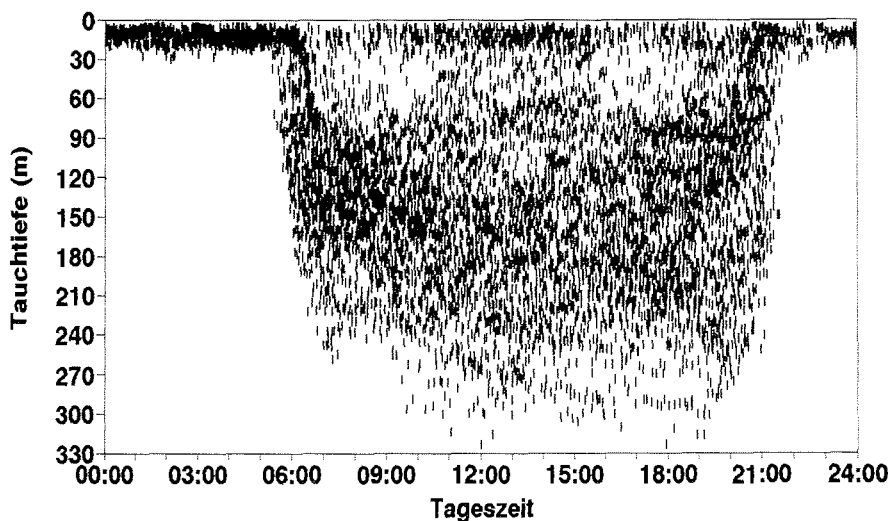
Wie aus Abbildung 12 ersichtlich ist, läßt eine höhere zeitliche Auflösung der Tauchmuster zusätzliche Details erkennen. Morgens gingen die flachen, nächtlichen Tauchgänge kontinuierlich in tiefere Tauchgänge über (Abb. 12a). Das umgekehrte Bild ergab sich bei Sonnenuntergang mit allmählich wieder flacher werdenden Tauchgängen. Die ausschließlich im Tagesverlauf auftretenden tiefen Tauchgänge wurden entweder abwechselnd mit flachen Tauchgängen durchgeführt (Abb. 12b), es fanden aber auch über längere Zeiträume ausschließlich tiefe Tauchgänge statt (Abb. 12c). Diese Tauchmuster waren in unterschiedlich starker Ausprägung bei allen untersuchten Königspinguinen vorhanden.

## Ergebnisse



**Abbildung 12:** Tauchmuster von Königspinguinen. Flache Tauchgänge während der Nacht gehen mit zunehmendem Tageslicht kontinuierlich in tiefere Tauchgänge über (a). Im Tagesverlauf finden abwechselnd flache und tiefe (b) oder ausschließlich tiefe Tauchgänge statt (c).

Einen allgemeinen Überblick über die im Tagesverlauf erreichten maximalen Tauchtiefen gibt Abbildung 13. Von den dargestellten 7319 Tauchgängen wurden 92% bei Tageslicht und 8% bei Dunkelheit durchgeführt. Tiefe Tauchgänge bis maximal 320 m wurden ausschließlich bei Tageslicht durchgeführt. Alle Tauchgänge während der Nacht waren flacher als 30 m. Auch bei Tageslicht wurden noch flache Tauchgänge durchgeführt, die weitaus größere Anzahl der Tauchgänge überschritt aber eine Wassertiefe von 80 m.

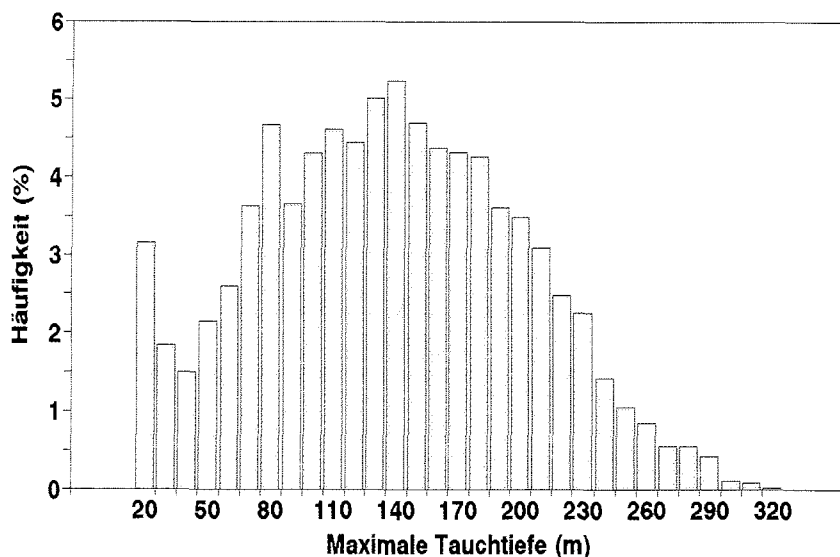


**Abbildung 13:** Maximale Tauchtiefen von Königspinguinen mit Fahrtenschreibern (Mod. B) in Abhängigkeit von der Tageszeit ( $n = 7319$ ).

Bei der Auswertung der Tauchgänge wurde deutlich, daß bei größeren Meßintervallen flache und kürzere Tauchgänge nicht mehr einzeln erkennbar waren. Ausgehend von 50 Tauchgängen mit einer Auflösung von 1 Sekunde und einer mittleren Dauer von 246 s ( $SD = 52,4$  s) wurde daher versucht, das Meßintervall zu ermitteln, bei dem noch alle Tauchgänge einzeln identifizierbar sind. Durch kontinuierliches Vergrößern des Meßintervalls konnte festgestellt werden, daß alle Tauchgänge identifiziert wurden, wenn die Höhe des eingestellten Meßintervalls weniger als 10% der mittleren Tauchdauer betrug. Mit Meßintervallen in Höhe von 20% bzw. 40% der mittleren Tauchdauer konnten noch 95% bzw. 90% der Tauchgänge identifiziert werden. Basierend auf diesen Ergebnissen wurde bei der Auswertung je nach Meßintervall ein unterschiedlicher Schwellenwert eingegeben, d.h. es wurden nur solche Tauchgänge analysiert, die eine bestimmte Tiefe überschritten (10 bis 32 s > 5 m; 40 bis 50 s > 10 m; 60 bis 64 s > 15 m).

## Ergebnisse

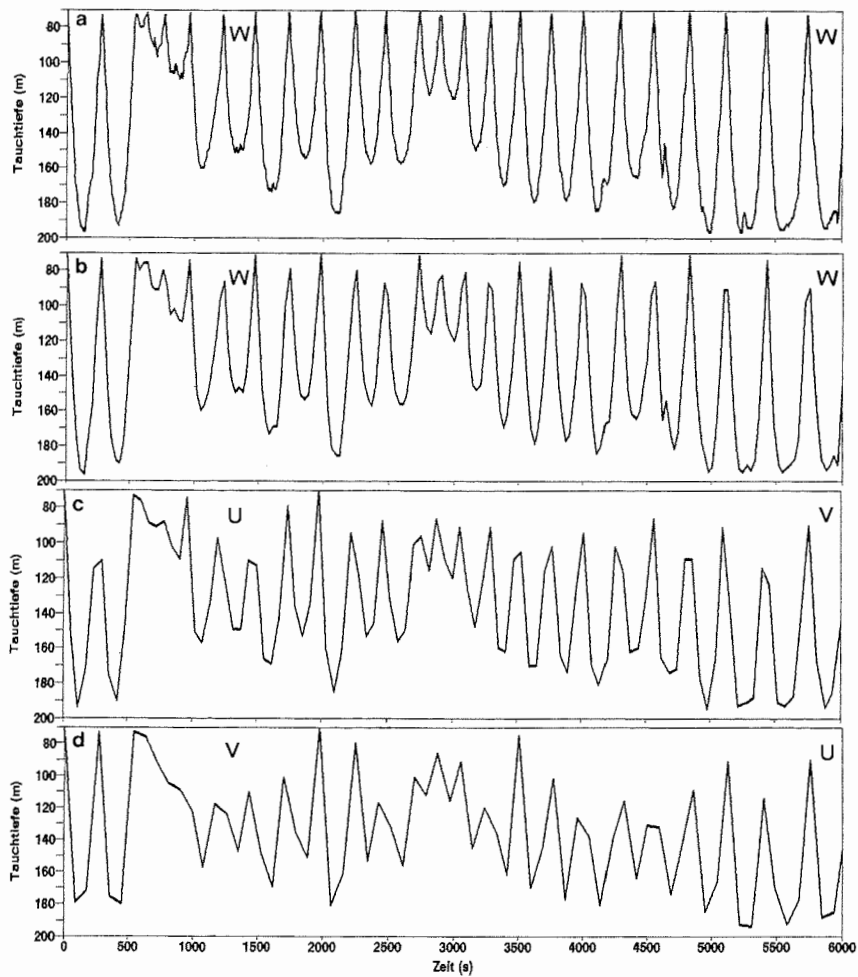
In der Häufigkeitsverteilung der maximalen Tauchtiefen (Abb. 14) wird die bimodale Verteilung der Tauchgänge deutlich. Die flachen und kürzeren Tauchgänge in Tiefen von bis zu 20 m wurden in dieser Darstellung wegen der unterschiedlichen Schwellenwerte bei der Auswertung nicht berücksichtigt. Zwischen 20 m und 50 m nahm die Anzahl der Tauchgänge kontinuierlich ab, stieg dann wieder an und war im weiteren Verlauf mit einem Maximum zwischen 100 m und 200 m normalverteilt. Da in den Tiefenbereich zwischen 40 m und 50 m die wenigsten Tauchgänge durchgeführt wurden, wurde bei der weiteren Analyse der Tauchgänge eine Wassertiefe von 50 m als Grenze zwischen flachen und tiefen Tauchgängen definiert. Tauchtiefen von mehr als 300 m wurden insgesamt 16mal erreicht.



**Abbildung 14:** Häufigkeitsverteilung der maximalen Tauchtiefen ( $n = 7319$ ). Tauchtiefen von weniger als 20 m wurden wegen der unterschiedlichen Schwellenwerte bei der Auswertung nicht berücksichtigt.

Gewöhnlich werden bei Untersuchungen zur Tauchaktivität von Wirbeltieren die Tauchgänge auch ihrer Form nach charakterisiert. Dazu werden die ermittelten Tauchtiefen gegen die Zeit aufgetragen und die einzelnen Tauchgänge visuell in U-förmige (mit Bodenzeit), V-förmige (ohne Bodenzeit) und W-förmige (mit Amplituden während der Bodenzeit) eingeteilt (z.B. KOOYMAN et al. 1992a, WILLIAMS et al. 1992, WILSON & WILSON, im Druck). Da aber eine derartige Einteilung der Tauchgänge sehr stark vom

eingestellten Meßintervall beeinflusst wird, wurde anhand der Ergebnisse der beiden im "Event-Mode" getakteten Fahrtenschreiber versucht, die Auflösungsgrenze für die verschiedenen Tauchformen zu ermitteln.



**Abbildung 15:** Darstellung des Tauchprofils eines Königspinguins mit einer Auflösung von 1 s (a), 30 s (b), 60 s (c) und 90 s (d). Für 2 Tauchgänge wurde exemplarisch die Veränderung in der Tauchform (U, V, W) in Abhängigkeit vom Meßintervall eingetragen.

## Ergebnisse

**Tabelle 2:** Zusammenfassung der Ergebnisse zu den Tauchaktivitäten der Königspinguine. Die mit den Fahrtenschreibern (Mod. A) registrierten Maximaltiefen entsprechen der oberen Meßgrenze des Drucksensors. Die Fahrtenschreiber der Königspinguine 38/93 und 40/93 waren im "Event-Mode" getaktet; es liegen daher keine Angaben zur Tauchdauer vor.

Pinguin Nr.	1. Tauchgang am	Messdauer im Meer (h)	Messintervall (s)	Anzahl der Tauchgänge	Maximaltiefe (m)	Max. Tauchdauer (s)
mit Fahrtenschreiber (Modifikation A); Beutezug vollständig erfaßt						
1	01/15/93	184	32	924	203	416
12	01/27/93	98	24	672	204	432
18	01/31/93	139	20	802	207	440
19	01/31/93	154	20	1193	136	480
21	02/03/93	110	24	912	204	480
26	02/08/93	127	20	722	200	480
28	02/10/93	130	40	662	194	480
30	02/13/93	127	40	704	196	520
33	02/15/93	163	40	638	193	440
mit Fahrtenschreiber (Modifikation A); Beutezug unvollständig erfaßt						
5	01/12/93	114	32	455	129	384
9	01/24/93	31	64	136	182	384
10	01/13/93	247	32	1178	196	384
11	01/25/93	67	24	514	221	432
13	01/25/93	107	48	375	192	432
20	02/04/93	76	20	691	209	420
24	02/08/93	38	30	197	192	420
32	02/14/93	13	40	81	185	440
38	02/22/93	13	1	40	200	
39	02/27/93	126	40	504	205	480
40	03/09/93	57	5	174	200	
42	03/03/93	62	10	667	220	410
mit Fahrtenschreiber (Modifikation B); Beutezug vollständig erfaßt						
3	01/16/93	181	32	827	237	416
7	01/26/93	98	64	373	265	448
8	01/24/93	103	64	287	323	512
17	01/30/93	165	60	570	228	480
22	02/01/93	161	60	574	258	480
23	02/02/93	170	60	114	223	360
25	02/08/93	132	50	385	323	500
27	02/10/93	106	50	677	285	450
mit Fahrtenschreiber (Modifikation B); Beutezug unvollständig erfaßt						
4	01/15/93	139	32	418	167	384
15	01/27/93	61	48	181	266	432
16	01/30/93	126	60	275	225	420
29	02/11/93	53	50	86	189	450
34	02/15/93	175	50	551	306	500
36	02/16/93	171	50	383	310	550
41	02/27/93	230	64	992	314	512
43	03/06/93	264	32	1428	290	448
Summe		4518		20362		



Bei einer Auflösung des Tauchprofils mit einem Meßintervall von 1 Sekunde (Abb. 15a) sind keine Abgrenzungen zwischen U- und V-förmigen Tauchgängen möglich. Lediglich W-förmige Tauchgänge sind eindeutig identifizierbar. Eine Vergrößerung des Meßintervalls bei diesen Tauchgängen auf 30 Sekunden (Abb. 15b) verursacht eine scheinbar wesentlich leichtere Abgrenzung der einzelnen Tauchformen, so daß U-, V- und W-förmige Tauchgänge häufig voneinander zu trennen sind. Bei einem Meßintervall von 60 Sekunden (Abb. 15c) sind W-förmige Tauchgänge nicht mehr zu erkennen, U- und V-förmige hingegen deutlich voneinander abzugrenzen. Diese Tendenz vergrößert sich noch bei einem Meßintervall von 90 Sekunden (Abb. 15d). Allerdings werden einige Tauchgänge, die bei einem Meßintervall von 60 Sekunden als U-förmig klassifiziert wurden, zu V-förmigen und umgekehrt. Da es sich demzufolge bei der Einteilung der Tauchgänge in die verschiedenen Tauchformen um Meßartefakte handelt, wurde auf eine derartige Klassifizierung verzichtet.

Die mit dem Programm "ANDIVE" ermittelten Tauchparameter sind in Tabelle 2 aufgelistet. Insgesamt konnten 20362 Tauchgänge an 188 Tagen mit Tauchaktivität analysiert werden. Unter Berücksichtigung der Ergebnisse der Fahrtenschreiber, bei denen das eingestellte Meßintervall 32 Sekunden nicht überschritt, führten die Pinguine im Mittel 5,8 Tauchgänge/Stunde durch. Die höchste Anzahl von 1193 Tauchgängen wurde während eines Beutezuges von 154 Stunden Dauer erreicht, was im Mittel 7,7 Tauchgängen/Stunde entspricht. Von den 16 Vögeln, die mit Fahrtenschreibern (Mod. B) ausgerüstet waren, tauchten 5, zum Teil mehrmals, in Wassertiefen von mehr als 300 m, die maximale Tauchtiefe von 323 m wurde von 2 Königspinguinen erreicht. Bei Tauchgängen > 50 m betrug die mittlere Tauchtiefe 151 m (SD = 56 m, n = 5705) und die mittlere Tauchdauer 317 Sekunden (SD = 69 s, n = 11597). Die höchste registrierte Tauchdauer lag bei 550 Sekunden.

Die Häufigkeitsverteilung der Tauchgänge in Abhängigkeit von der Tageszeit (in vollen Stunden), dargestellt in Abbildung 16, zeigt ein circadianes Muster. Der prozentuale Anteil der Tauchgänge, die während des Tageslichts pro Stunde durchgeführt wurden, schwankt nur geringfügig und liegt meist zwischen 5% und 6%. Je nach Schwellenwert ergab sich damit ein Anteil von 66% (> 5 m) bis 78% (> 15 m) für die bei Tageslicht gemachten Tauchgänge an der Gesamtzahl der Tauchgänge. In der Abenddämmerung,

Ergebnisse

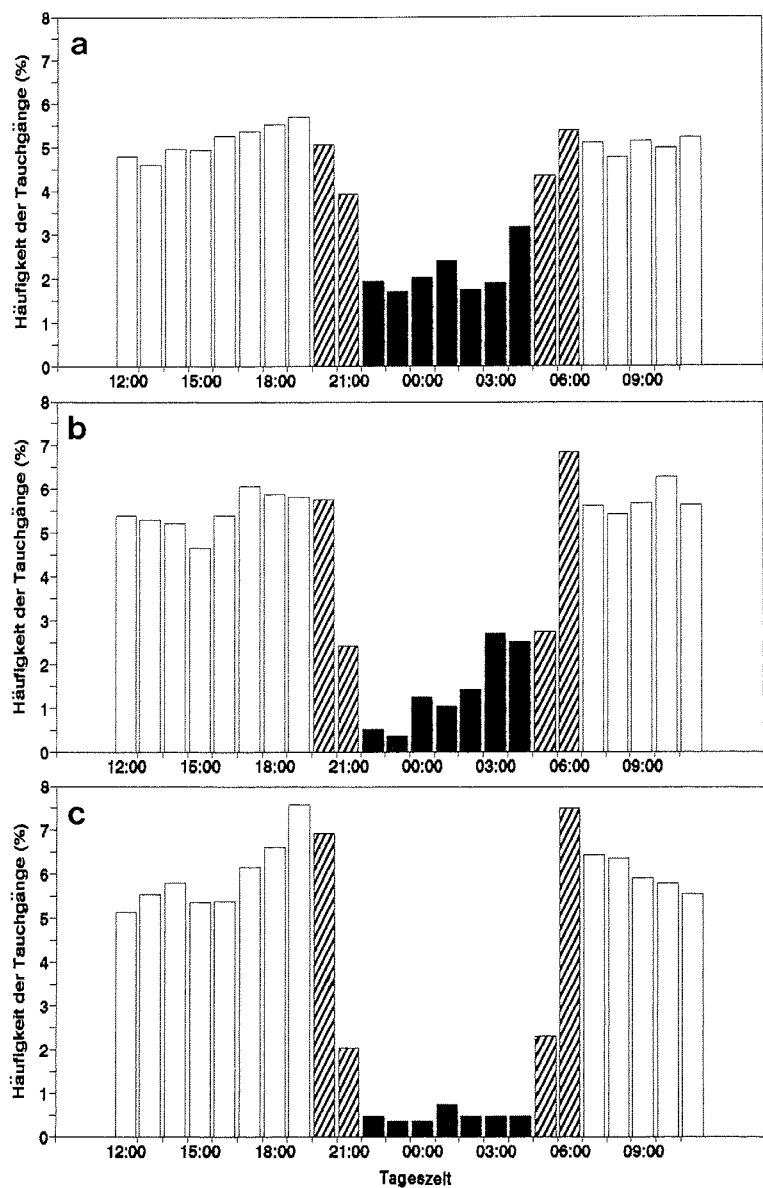


Abbildung 16: Häufigkeitsverteilung der Tauchgänge (n = 20148) in Abhängigkeit von der Tageszeit (in vollen Stunden) bei einem Schwellenwert von 5 m (a), 10 m (b) und 15 m (c). Dämmerungszeiten sind schraffiert, Nachtstunden schwarz dargestellt.

Ergebnisse

**Tabelle 3:** Maximale Ruhedauer während der Beutezüge, prozentualer Anteil der Ruhezeit an der Gesamtdauer der Beutezüge, Verhältnis von Ab- zu Auftauchgeschwindigkeit (V) sowie die Konstanten der errechneten Beziehungen zwischen Vertikalgeschwindigkeit (VG) und Tauchtiefe (TT) bzw. zwischen Tauchdauer (TD) und TT, getrennt nach flachen (< 50 m) und tiefen Tauchgängen (> 50 m) (a = Ordinatenabschnitt, b = Steigung, r = Korrelationskoeffizient).

Pinguin Nr.	Maximale Ruhedauer	Gesamtruhezeit (%)	V	VG (m/s) = a + b TT (m)						TD (s) = a + b · TT (m)						
				< 50 m			> 50 m			< 50 m			> 50 m			
				a 10 <sup>3</sup>	b 10 <sup>3</sup>	r	a 10 <sup>3</sup>	b 10 <sup>3</sup>	r	a	b	r	a	b	r	
1	23:22	63	1.03													
3	11:00	56	0.79	62	10.8	0.75	683	2.6	0.65	99	2.53	0.51	145	0.96	0.86	
4	10:57	72	0.94	4	14.7	0.88	828	1.0	0.15	152	1.12	0.45	184	0.91	0.57	
5	12:56	69	0.96													
7	09:23	57	0.99	152	5.5	0.54	693	2.7	0.48	130	2.61	0.56	199	0.83	0.75	
8	08:28	72	0.95	20	13.5	0.96	662	3.3	0.58	122	1.88	0.53	190	0.87	0.83	
9	07:39	58	0.96													
10	18:30	67	1.01													
11	06:19	49	0.97													
12	14:44	52	0.97													
13	11:36	65	1.01													
15	08:45	64	1.01	32	12.7	0.71	678	3.4	0.58	96	3.41	0.60	222	0.62	0.69	
16	11:38	74	0.95	30	10.4	0.72	439	4.4	0.58	144	2.38	0.49	235	0.53	0.41	
17	12:26	62	1.00	21	11.7	0.76	522	3.8	0.53	163	1.20	0.28	179	1.06	0.77	
18	10:39	54	1.10													
19	23:03	46	0.97													
20	06:00	26	1.06													
21	08:38	38	0.95													
22	10:04	63	0.95	19	10.1	0.68	710	3.2	0.43	197	0.99	0.17	227	0.66	0.55	
23	(43:23)	(93)	1.01													
24	02:48	40	1.08													
25	15:54	64	1.01	7	14.1	0.77	840	2.4	0.46	204	-0.20	0.02	184	1.01	0.81	
26	10:03	50	0.97													
27	08:12	40	0.91	71	11.0	0.74	675	3.1	0.49	145	1.24	0.22	204	0.73	0.64	
28	19:05	50	1.03													
29	11:37	83	1.02	116	10.0	0.62	830	2.7	0.28	138	1.81	0.41	107	1.70	0.79	
30	08:53	39	1.00													
32	04:30	54	1.06													
33	09:11	57	1.06													
34	17:12	63	0.95	-5	15.1	0.84	775	2.6	0.59	150	1.15	0.20	196	0.83	0.81	
36	13:10	70	0.97	68	10.8	0.78	669	2.6	0.58	132	3.28	0.69	225	0.85	0.66	
39	11:31	52	0.97													
41	15:07	50	0.96	32	11.2	0.69	628	3.0	0.56	203	1.09	0.30	193	0.94	0.83	
42	05:18	27	1.02													
43	13:37	52	0.81	22	16.8	0.81	880	2.1	0.36	132	3.00	0.55	153	1.04	0.71	

## Ergebnisse

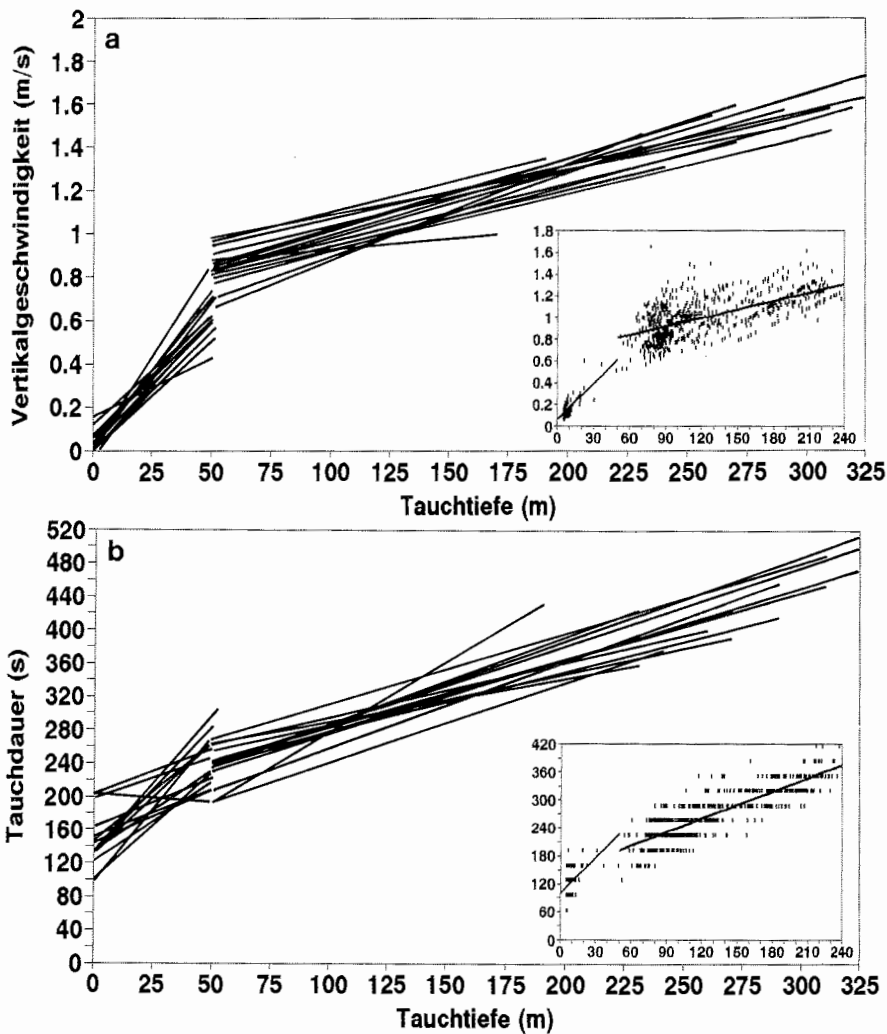
---

definiert als die Stunde des Sonnenuntergangs zuzüglich der darauf folgenden Stunde, nahm die Tauchaktivität ab. Während der Nacht wurden vergleichsweise wenige Tauchgänge pro Stunde durchgeführt. Da diese zudem ausschließlich flach waren, trat mit steigendem Schwellenwert eine relative Abnahme dieser Nachttauchgänge auf. So vermindert sich ihr Anteil an der Gesamtanzahl der Tauchgänge von 15% bei einem Schwellenwert von 5 m auf 3% bei einem Schwellenwert von 15 m. In der Morgendämmerung, definiert als die Stunde des Sonnenaufgangs zuzüglich der Stunde davor, stieg die Anzahl der Tauchgänge/Stunde wieder stark an.

Anhand der ermittelten Tauchparameter wurden weitere Berechnungen hinsichtlich verschiedener Gesetzmäßigkeiten vorgenommen (Tab. 3). Für die Ermittlung der Gesamtruhezeit während eines Beutezuges, d.h. der Summe der Zeiten ohne Tauchaktivität, wurden alle Oberflächenzeiten von mehr als 10 Minuten Dauer aufaddiert (vgl. WILLIAMS et al. 1992). Die längste Periode ohne Tauchaktivität im Meer betrug 23 Stunden 22 Minuten. Betrachtet man nur die Königspinguine, bei denen der vollständige Beutezug registriert wurde, verweilten die Tiere zu 54% (SD = 10%; Bereich 38% bis 72%; n = 15) der gesamten Zeit auf See an der Oberfläche. Die durchschnittliche Gesamtruhezeit für alle Vögel betrug 56% (SD = 13%; Bereich 26% bis 83%; n = 34). Der Königspinguin 23/93 wurde bei diesen Berechnungen nicht berücksichtigt, da der Drucksensor des eingesetzten Fahrtenschreibers vermutlich defekt war.

Die Vertikalgeschwindigkeiten beim Ab- und Auftauchen während eines Tauchgangs waren bei allen Versuchstieren weitgehend identisch (Tab. 3). Bei der Ermittlung der Beziehungen zwischen Vertikalgeschwindigkeit bzw. Tauchdauer und Tauchtiefe wurde eine Trennung von flachen (< 50 m) und tiefen (> 50 m) Tauchgängen vorgenommen (vgl. KOOYMAN et al. 1992a, WILLIAMS et al. 1992). Es zeigte sich, daß die Vertikalgeschwindigkeit generell mit der Tauchtiefe zunahm (Abb. 17a). Diese Zunahme verlief jedoch nicht linear über den gesamten Tiefenbereich. Vielmehr erhöhte sich die Vertikalgeschwindigkeit bei flacheren Tauchgängen wesentlich stärker mit zunehmender Tauchtiefe als bei tieferen Tauchgängen, erkennbar an den höheren Steigungswerten der Regressionen für flache Tauchgänge (Tab. 3). Die Königspinguine erreichten im Mittel bei Tauchtiefen von 100 m, 200 m und 300 m Vertikalgeschwindigkeiten von  $1 \text{ m s}^{-1}$ ,  $1,2 \text{ m s}^{-1}$  und  $1,5 \text{ m s}^{-1}$ . Die höchste registrierte Vertikalgeschwindigkeit betrug  $2,5 \text{ m s}^{-1}$ .

Eine ähnliche Beziehung ergab sich zwischen der Tauchdauer und der Tauchtiefe. Die Tauchdauer stieg auch hier in Abhängigkeit von der Tauchtiefe an, wenn auch die Unterschiede zwischen flachen und tiefen Tauchgängen nicht so ausgeprägt waren (Abb. 17b). Zudem war die Tauchdauer bei flachen Tauchgängen variabler, was sich in den vergleichsweise niedrigen Korrelationskoeffizienten niederschlägt.



**Abbildung 17:** Beziehungen zwischen Vertikalgeschwindigkeit und maximaler Tauchtiefe (a) und zwischen Tauchdauer und Tauchtiefe (b), getrennt nach flachen (< 50 m) und tiefen (> 50 m) Tauchgängen. Dargestellt sind die Königspinguine, die mit Fahrtenschreibern (Mod. B) ausgerüstet waren. In den rechts unten eingeklinkten Abbildungen ist exemplarisch Königspinguin 3/93 dargestellt.

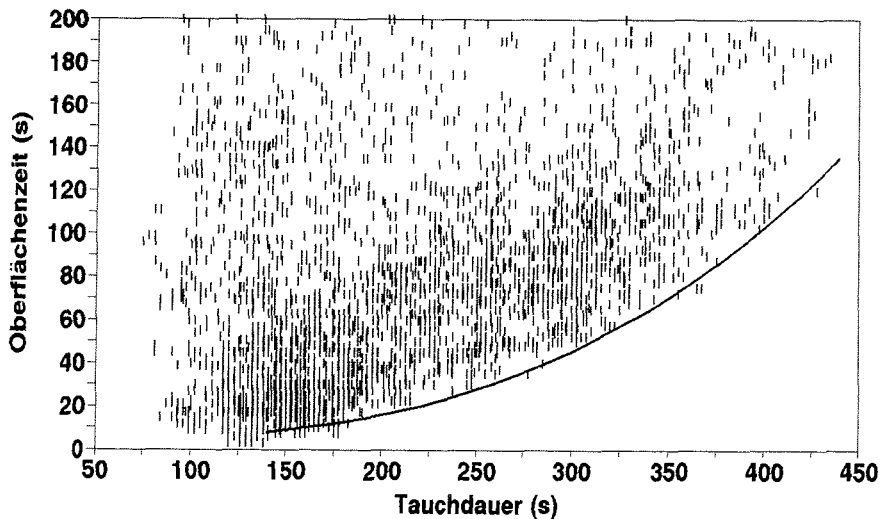
## Ergebnisse

---

Eine zentrale Bedeutung für tauchende Lungenatmer besitzt die aerobe Tauchgrenze ("ATG"), die als der Zeitpunkt definiert ist, an dem der Sauerstoff in einigen Organen aufgebraucht ist (KOOYMAN 1989). Die ATG ist von der im Körper gespeicherten Sauerstoffmenge und der Stoffwechselintensität abhängig (KOOYMAN 1989). Der Sauerstoffspeicher im Körper umfaßt sowohl den Sauerstoffanteil, der an Pigmente gebunden ist (Hämoglobin 35%, Myoglobin 15%), wie auch den, der in der Atemluft der respiratorischen Organe vorhanden ist (Lunge und Luftsäcke 50%). Luftatmende, tauchende Wirbeltiere besitzen die Möglichkeit, diese ATG zu überschreiten, indem sie auf anaeroben Stoffwechsel umschalten. Die dabei anfallende Sauerstoffschuld muß dann später durch einen längeren Aufenthalt an der Wasseroberfläche abgegolten werden. Dies muß aber nicht direkt im Anschluß an den jeweiligen Tauchgang geschehen, da das Sauerstoffdefizit in gewissen Grenzen um jeweils kleinere Beträge erhöht werden kann (KOOYMAN 1989). Vielmehr lohnt es sich im Falle einer guten Beutesituation manchmal für die Tiere, mit einem geringen Sauerstoffdefizit wieder abzutauchen.

Es wurde versucht, die ATG bei Königspinguinen nach der Methode von HORNING (1992) zu ermitteln. Mit dieser Methode ist es möglich, anhand der registrierten Tauchparameter die minimale Oberflächenzeit in Abhängigkeit von der Tauchdauer zu ermitteln. Die minimale Oberflächenzeit kann dann durch 2 Geraden unterschiedlicher Steigung charakterisiert werden, an deren Schnittpunkt nach HORNING (1992) die ATG abgelesen werden kann. Zur Ermittlung der ATG bei Königspinguinen wurde daher das gleitende Mittel von 8 Oberflächenzeiten gegen das gleitende Mittel der Tauchdauer der entsprechenden Tauchgänge aufgetragen. Es wurden hierfür die Ergebnisse der Pinguine herangezogen, die mit Fahrtenschreibern (Mod. B) ausgerüstet waren und bei denen ein Meßintervall von 20 bis 24 s eingestellt war. Zusätzlich wurden die Tauchgänge eliminiert, auf die eine Oberflächenzeit von mehr als 10 Minuten Dauer folgte. In Abbildung 18 sind die gemittelten Oberflächenzeiten gegen die gemittelten Tauchzeiten aufgetragen (n = 4123). Nicht sichtbar sind in der Darstellung die Oberflächenzeiten von mehr als 200 Sekunden Dauer, da diese bei der Ermittlung der minimalen Oberflächenzeit keine Rolle spielen. Die minimale Oberflächenzeit war in diesem Fall bei objektiver Betrachtung nicht wie bei HORNING (1992) durch 2 Geraden unterschiedlicher Steigung, sondern durch eine exponentielle Funktion charakterisiert ( $\text{Oberflächenzeit} = 3,74 + (1,55 * 10^{-6}) * \text{Tauchdauer}^3$ ). Eine zu einem definierten Zeitpunkt auftretende ATG ist

aus diesen Gründen nicht erkennbar. Vielmehr zeigt sich, daß die minimale Oberflächenzeit mit zunehmender Tauchdauer überproportional stark ansteigt. Danach müssen die Tiere im Anschluß an Tauchgänge von 240 s, 360 s und 480 s Dauer durchschnittlich 25 s, 76 s und 175 s an der Oberfläche verweilen, um das entstandene Sauerstoffdefizit auszugleichen.



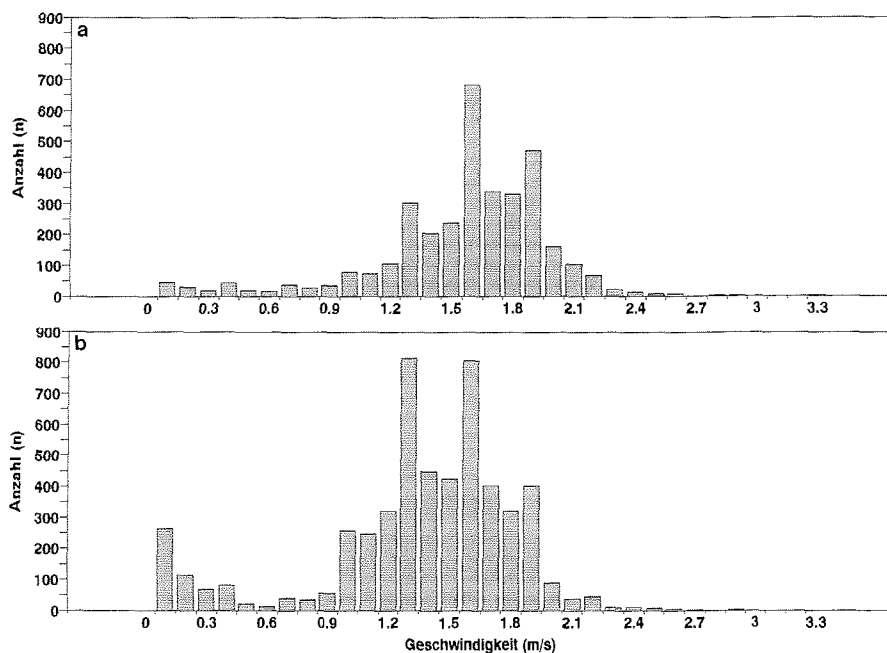
**Abbildung 18:** Darstellung des gleitenden Mittels von 8 aufeinanderfolgenden Oberflächenzeiten gegen das der Tauchdauer der 8 entsprechenden Tauchgänge. Die durchgezogene Linie beschreibt die minimale Oberflächenzeit in Abhängigkeit von der Tauchdauer (Oberflächenzeit (s) =  $3,74 + (1,55 \cdot 10^{-6}) \cdot \text{Tauchdauer}^3$  (s)).

### 3.1.1.3 Geschwindigkeitsmessung und Rekonstruktion des Aufenthaltsortes

Der Schwimmgeschwindigkeitssensor wurde bei 17 Einsätzen der Fahrtenschreiber aktiviert. Die Messungen wurden sehr stark dadurch behindert, daß bereits vor Beginn des Beutezuges Sand in den Sensor eindrang und das Flügelrad blockierte ( $n = 14$ ). Nur in einigen Fällen wurde der Sand im Meer allmählich ausgewaschen, woraufhin der Sensor unregelmäßig ( $n = 5$ ) oder nur am Ende des Beutezuges ( $n = 4$ ) funktionierte. So konnten nur 3 vollständige Beutezüge von insgesamt 17 Tagen Dauer registriert werden. Die durchschnittliche Schwimmgeschwindigkeit während eines 5-tägigen Beutezuges betrug in einem Fall  $1,6 \text{ m s}^{-1}$  ( $SD = 0,4 \text{ m s}^{-1}$ ; Bereich  $0,1 \text{ bis } 3,4 \text{ m s}^{-1}$ ;  $n = 3446$ ), was einer zurückgelegten Wegstrecke von 350 km entspricht (Abb. 16a). Ein anderer Pinguin schwamm in 7 Tagen mit einer mittleren Geschwindigkeit von  $1,4 \text{ m s}^{-1}$  ( $SD = 0,5 \text{ m s}^{-1}$ ; Bereich  $0,1 \text{ bis } 2,9 \text{ m s}^{-1}$ ;  $n = 5321$ ) eine errechnete Wegstrecke von

## Ergebnisse

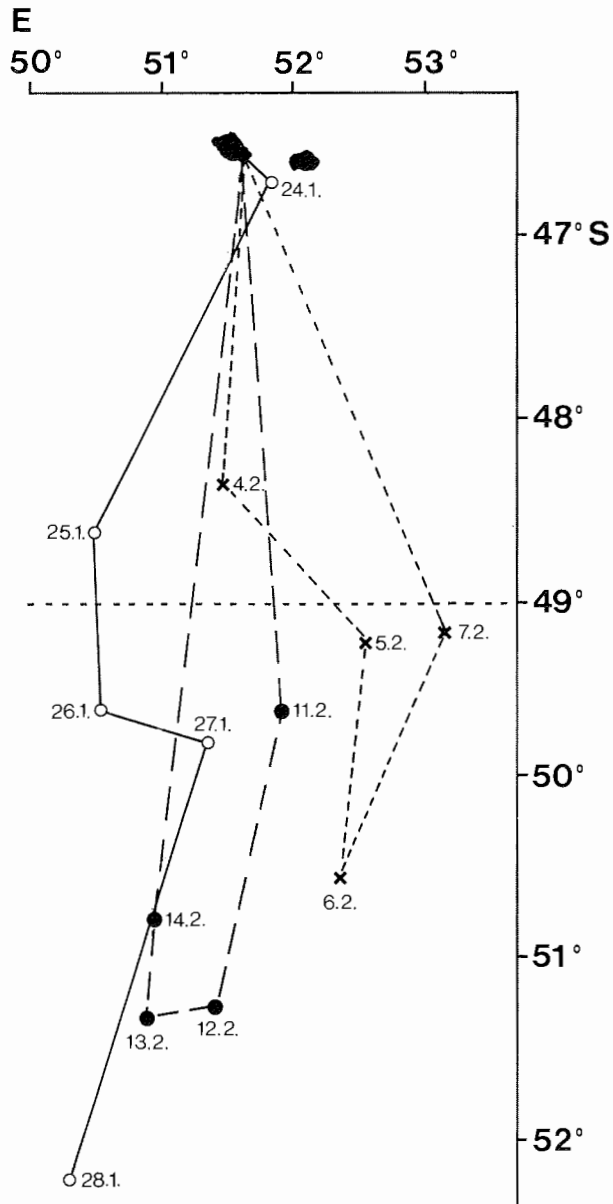
460 km (Abb. 16b). Der dritte Königspinguin legte innerhalb von 5 Tagen bei einer mittleren Geschwindigkeit von ebenfalls  $1,4 \text{ m s}^{-1}$  (SD =  $0,5 \text{ m s}^{-1}$ ; Bereich  $0,1$  bis  $2,8 \text{ m s}^{-1}$ ;  $n = 8363$ ) etwa 350 km zurück. Die Reisegeschwindigkeit, d.h. die mittlere Geschwindigkeit während des gesamten Beutezuges unter Einbeziehung aller Ruhepausen, schwankte bei den 3 Pinguinen zwischen  $0,9$  und  $1,0 \text{ m s}^{-1}$ .



**Abbildung 19:** Häufigkeitsverteilung der Schwimmggeschwindigkeit von Königspinguin 7/93 (a) und 9/93 (b).

Diese Kalkulationen sind jedoch noch mit großen Fehlern behaftet, da die bei den Tauchgängen auftretenden reinen Vertikalgeschwindigkeiten häufig höher lagen als die gemessenen Schwimmggeschwindigkeiten. Es ist demnach davon auszugehen, daß die Geschwindigkeit der Tiere erheblich unterschätzt wurde.





**Abbildung 20:** Anhand der Ergebnisse des Lichtsensors bestimmte Positionen von 3 Königspinguinen (13/93 o; 20/93 x; 28/93 ●) während ihrer Beutezüge. Bei Königspinguin 13/93 endete die Messung vor der Rückkehr zur Brutkolonie. Die gestrichelte Linie auf 49°S symbolisiert den mittleren Verlauf der Polarfront.

## **Ergebnisse**

---

Ursprünglich war vorgesehen, anhand der Kompaßwerte mit den Programmen "ROUTE" und "REPLVELO" die während der Beutezüge zurückgelegte Wegstrecke der Königspinguine zu rekonstruieren. Die ermittelten Wegstrecken führten jedoch alle in einer mehr oder weniger geraden Linie in nordwestliche Richtung von der Insel weg und erreichten den Ausgangspunkt nicht mehr. Dies war, wie sich erst nachher herausstellte, auf eine fehlende Temperaturkompensation der HALL-Sensoren, die den Kompaß umstanden, zurückzuführen. Auf eine weitere Auswertung wurde aus diesen Gründen verzichtet.

Für die 3 Königspinguine, bei denen der Lichtsensor aktiviert war, wurde eine Bestimmung der Position auf See anhand des Zeitpunkts von Sonnenauf- und -untergang nach der Methode von WILSON et al. (1992b) durchgeführt (Abb. 20). Demnach verließen alle Tiere die Insel in südlicher Richtung und hielten sich dann überwiegend in einer Entfernung von 400 km von der Insel auf. Die einzelnen Positionsbestimmungen (siehe Anhang) sind zwar alle mit einem relativ großen Fehler behaftet, offensichtlich gingen aber diese 3 Vögel südlich von der Brutkolonie auf Nahrungssuche.

Neben der Ermittlung der Tauchaktivitäten der Königspinguine und dem Ort der Nahrungsaufnahme wurde auch mit den Magensonden der Zeitpunkt der Nahrungsaufnahme registriert und eine Kalkulation der aufgenommenen Beutemenge durchgeführt. Im folgenden wird auf die mit den Magensonden erhaltenen Ergebnisse eingegangen.

### **3.1.2 Die Magentemperatursonden**

Bei den Untersuchungen in der Kolonie "Crique de la Chaloupe" wurden 33 EATLs eingesetzt, wovon 16 erfolgreich die Magentemperatur der Königspinguine während ihres Aufenthaltes im Meer speicherten. 11 dieser Geräte wurden durch Magenspülungen nach WILSON (1984) von adulten Königspinguinen zurückgewonnen und 4 von Küken. 1 Gerät wurde am Strand wiedergefunden. Von den restlichen 17 EATLs wurden 6 vor dem nächsten Beutezug am Strand ausgewürgt und 3 an die Küken verfüttert. 2 Tiere verweilten nach dem Einführen der Sonde noch längere Zeit in der Kolonie, so daß diese Geräte vorzeitig mit Magenspülungen wieder zurückgewonnen wurden. 4 Königspinguine kehrten nicht vor dem Ende des Untersuchungszeitraums zurück, allerdings

sind später 2 dieser Geräte am Strand wiedergefunden worden. 1 EATL hatte infolge eines Wassereintruchs keine Daten gespeichert. Nur 1 Gerät ging verloren. Insgesamt wurden 146 Tage mit Nahrungsaufnahme registriert, wobei die Magentemperatur an 21 Tagen unter die Meßgrenze von 20°C fiel.

Im Süd-Sommer 1993 wurden 26 EATLs eingesetzt. Davon wurden 15 wieder zurückerhalten. Die restlichen 11 EATLs wurden vor der Rückkehr der Pinguine zur Kolonie ausgewürgt. Nur eines dieser Geräte wurde wiedergefunden. Von 14 eingesetzten SICUPs wurden 10 erfolgreich eingesetzt, 4 gingen verloren. Die Wiederfundraten für EATLs und SICUPs unterscheiden sich statistisch nicht ( $\chi^2 = 0.73$ ,  $p > 0.05$ ). Mit den EATLs wurden 113 Tage Nahrungsaufnahme registriert, wobei an 5 Tagen die Temperatur unter 20°C fiel. Die SICUPs speicherten die Magentemperatur über 55 Tage. Die niedrigste registrierte Magentemperatur betrug 15,1°C.

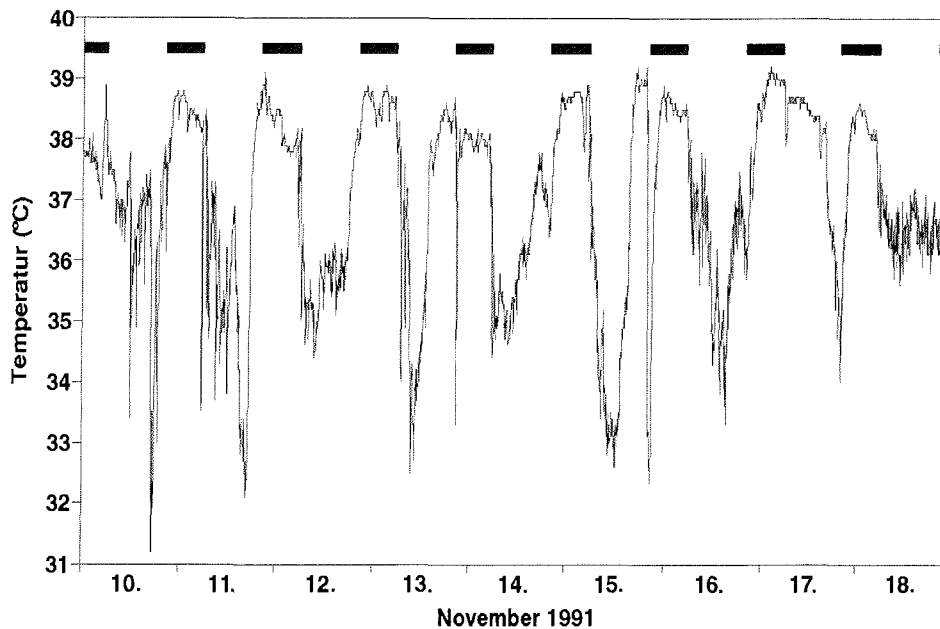
### 3.1.2.1 Verlauf der Magentemperatur

Die Magentemperatur der untersuchten Königspinguine variierte während der Nacht nur geringfügig und fiel meist gegen Sonnenaufgang deutlich ab (Abb. 21). Die einzelnen Freßereignisse lagen am Tag oft so dicht beisammen, daß die Temperatur im Anschluß an ein Ereignis nicht mehr den ursprünglichen Ausgangswert erreichte. Dies führte zu einer kontinuierlichen Temperaturabnahme. Erst gegen Abend stieg die Temperatur wieder auf das ursprüngliche Niveau an. Die während des dargestellten Zeitraums von 9 Tagen aufgenommene Nahrungsmenge betrug insgesamt 16800 g (Tab. 4). Ein derartiger Temperaturverlauf war mehr oder weniger typisch für alle untersuchten Tiere. Lediglich das Ausmaß der Temperaturveränderungen schwankte. Zudem wurden manchmal Temperaturen unterhalb der Meßgrenze von 20°C erreicht, wo sie im Extremfall (Königspinguin 22/91) bis zu 15:23 Stunden verblieben.

Bei den 1991 eingesetzten Geräten wurde, bedingt durch die vergleichsweise lang andauernden Abwesenheitszeiten der Königspinguine, lediglich dreimal das Ende des Beutezuges registriert. Im Gegensatz dazu wurde bei den Untersuchungen 1993 das Ende des Beutezuges immer erfaßt. Häufig war gegen Ende ein starker und lange andauernder Temperaturabfall erkennbar (Abb. 22). So sank die Magentemperatur 1 bis 2 Tage vor dem Erreichen der Kolonie im Vergleich zu den Tagen vorher auf ein sehr niedriges

## Ergebnisse

Niveau ab und erreichte zum Teil den Grenzbereich von 20°C (Abb. 22b,d). Zudem zeigte die Temperatur besonders gegen Ende des Beutezuges einen anderen Verlauf. Während zu Beginn der Beutezüge typische PDER-Ereignisse sehr schnell aufeinander folgten und hohe Amplituden verursachten, fiel die Temperatur am Ende des Beutezuges relativ gleichmäßig und kontinuierlich ab. Vom Beginn dieses Temperaturabfalls bis zum Erreichen des ursprünglichen Niveaus vergingen so im Maximalfall 30 Stunden (Königspinguin 11/93). Ähnliche Temperaturprofile wurden mit den eingesetzten SICUPs erhalten. Die kalkulierten Nahrungsmengen sind in Tabelle 4 aufgelistet.



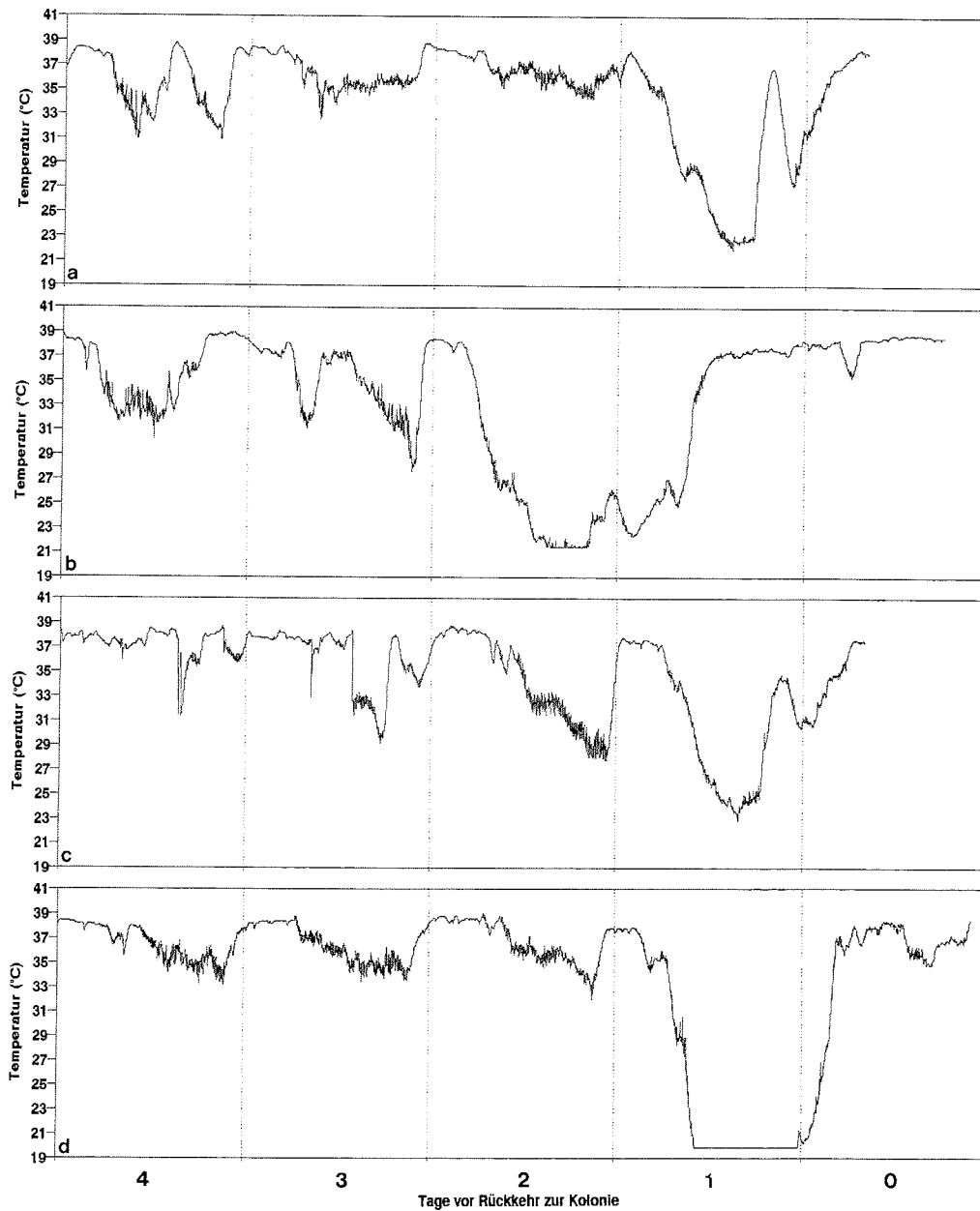
**Abbildung 21:** Temperaturverlauf über 9 Tage im Magen des auf Beutezug befindlichen Königspinguins 18/91. Die Nachtstunden sind durch schwarze Balken symbolisiert.

## Ergebnisse

**Tabelle 4:** Ergebnisse der Nahrungsmengenkalkulation für die in Abbildung 21 bis 24 dargestellten Temperaturverläufe.

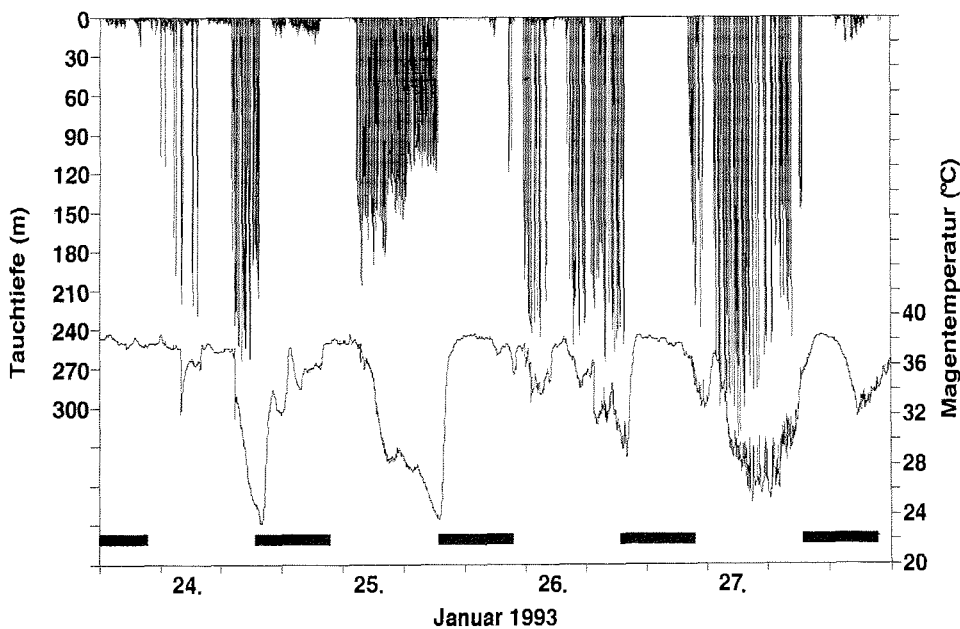
Pinguin Nr.	Abbildung Nr.	Datum	Temperatur-Minimum (°C)	Integral (s°C)	Nahrungsmenge (g)
18/91	21	10-Nov-91	31.0	55844	1071
		11-Nov-91	32.0	138265	2588
		12-Nov-91	34.2	112128	2124
		13-Nov-91	32.4	98358	1842
		14-Nov-91	34.2	110292	2089
		15-Nov-91	32.2	156506	2957
		16-Nov-91	33.2	104160	1979
		17-Nov-91	33.9	51725	968
		18-Nov-91	35.5	61625	1185
25/91	24	17-Nov-91	36.2	2595	49
			31.4	22928	429
8/93	23	23-Jan-93	36.6	323	6
		24-Jan-93	22.2	216598	4424
		25-Jan-93	22.6	350131	7082
		26-Jan-93	27.5	190006	3815
		27-Jan-93	23.8	370560	7569
		28-Jan-93	30.8	112858	2305
9/93	22a	26-Jan-93	31.0	191066	3597
		27-Jan-93	32.6	136237	2565
		28-Jan-93	34.2	117197	2206
		29-Jan-93	22.0	718787	13613
11/93	22b	27-Jan-93	28.7	199834	4177
		28-Jan-93	26.0	214979	4539
		29-Jan-93	20.0	1357834	28383
		31-Jan-93	33.8	16854	344
19/93	22c	02-Feb-93	30.7	57050	1111
		03-Feb-93	28.6	154682	3019
		04-Feb-93	27.3	329373	6453
		05-Feb-93	22.3	631981	12579
29/93	22d	12-Feb-93	33.2	122182	2293
		13-Feb-93	33.5	193002	3527
		14-Feb-93	32.0	165130	3018
		15-Feb-93	20.0	1259312	23707
		16-Feb-93	34.8	64224	1203

## Ergebnisse



**Abbildung 22:** Temperaturverlauf im Magen von 4 Königspinguinen innerhalb der letzten 4 Tage vor der Rückkehr zur Kolonie. Dargestellt sind die Pinguine 9/93 (a), 11/93 (b), 19/93 (c) und 29/93 (d).

Ein Vergleich der Magentemperatur und der Tauchtiefe während eines Beutezuges zeigt, daß mit Ausnahme der zu Beginn durchgeführten flachen Tauchgänge alle weiteren Phasen mit Tauchaktivität zu deutlichen Veränderungen in der Magentemperatur führten (Abb. 23). Die größte Temperaturabnahme war jeweils während der tiefen Tauchgänge zu beobachten. Teilweise waren auch die flachen Tauchgänge in der Nacht mit Temperaturveränderungen verbunden, deren Amplitude aber wesentlich geringer war. In den Ruhepausen stieg die Magentemperatur auf das ursprüngliche Niveau an und blieb dann bis zu erneuter Tauchaktivität mehr oder weniger konstant, wobei auf die einsetzende Tauchaktivität nicht immer direkt die Aufnahme von Nahrung folgte. In den meisten Fällen war aber eine Verbindung zwischen der Höhe der Magentemperatur-Amplituden und dem Ausmaß der Tauchaktivität erkennbar. Nahezu ununterbrochene Tauchaktivität führte zu einer Temperaturabnahme mit geringer Amplitude (z.B. am 25.1.). Demgegenüber verursachten längere Ruhepausen zwischen den einzelnen Tauchgängen (z.B. am 27.1.) einen Temperaturverlauf, der durch höhere Amplituden gekennzeichnet ist.



**Abbildung 23:** Tauchprofil und Magentemperatur von Königspinguin 8/93 während eines Beutezuges von 5 Tagen Dauer (24.1. - 28.1.1993). Die Nachtstunden sind durch schwarze Balken symbolisiert.

## Ergebnisse

Wie Abbildung 24 zeigt, läßt eine höhere Auflösung der Temperaturveränderungen, neben aktivitätsbedingten Schwankungen, die Aufnahme einzelner Beutetiere erkennen. So stieg die Magentemperatur zwischen 4 und 5 Uhr leicht an, was vermutlich auf eine erhöhte Aktivität zurückzuführen ist (vgl. WILSON 1992). Im Anschluß daran sank die Temperatur in 6 Fällen um mehr als  $0,3^{\circ}\text{C}/32\text{ s}$ , was auf die Aufnahme von 49 g Nahrung zurückzuführen ist (Tab. 4). Gegen 6:30 Uhr fiel die Temperatur aufgrund einer Nahrungsaufnahme schlagartig auf fast  $31^{\circ}\text{C}$  ab und stieg dann annähernd exponentiell wieder auf das ursprüngliche Niveau an, unterbrochen von kleineren Temperaturschwankungen. Die kalkulierte Nahrungsmenge betrug in diesem Fall 429 g (Tab. 4).

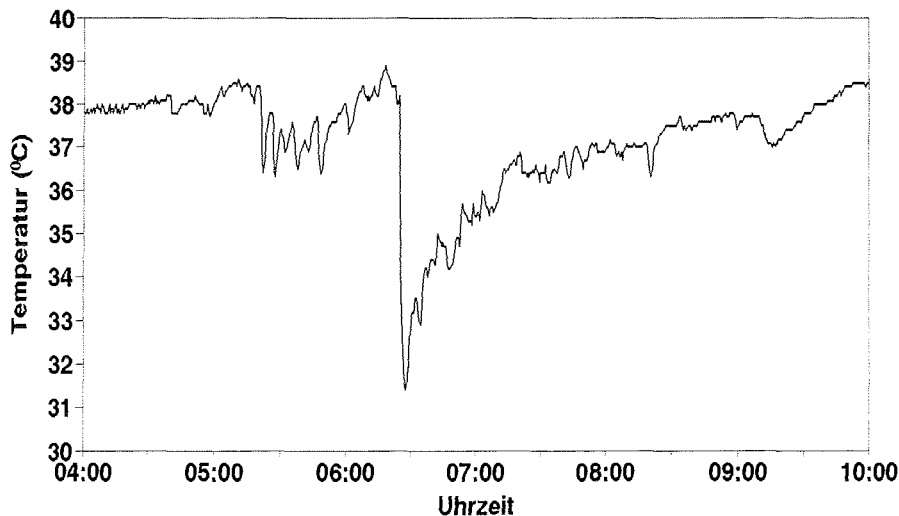


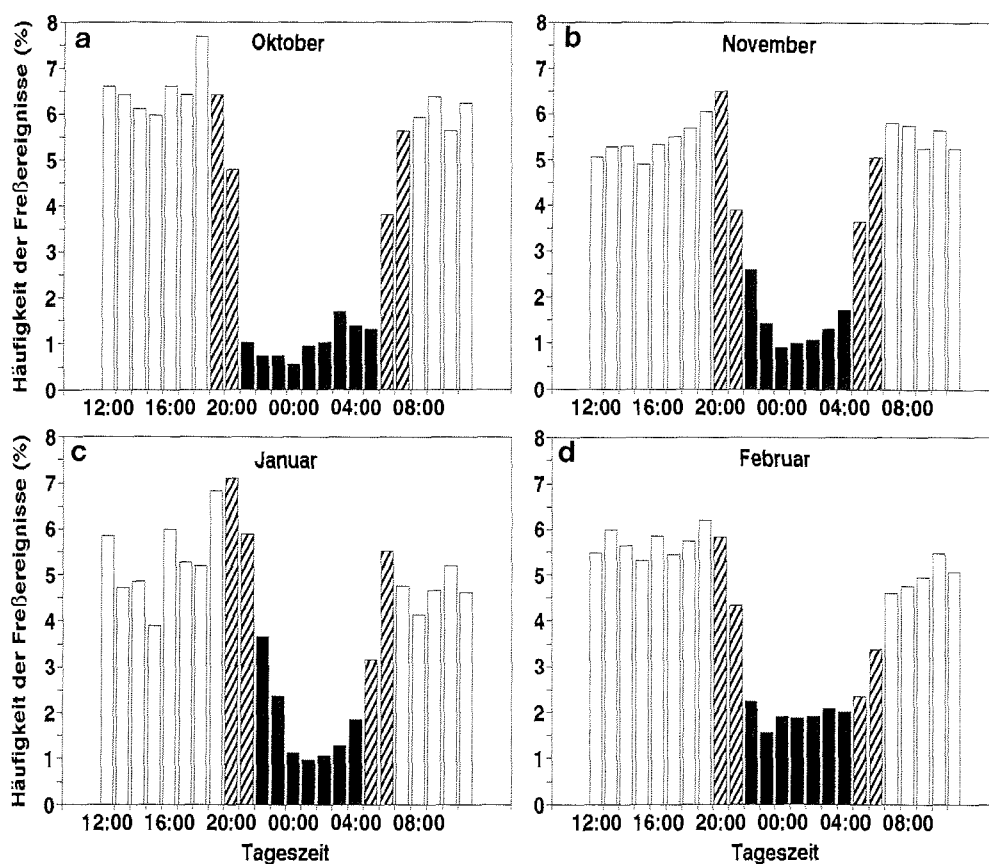
Abbildung 24: Temperaturverlauf im Magen von Königspinguin 25/91 über eine Dauer von 6 Stunden.

### 3.1.2.2 Zeitpunkt der Nahrungsaufnahme

Bei der Auftragung der prozentualen Häufigkeit der mit dem Programm "ANDIVE" ermittelten Freßereignisse gegen die Tageszeit zeigte sich, daß die Königspinguine überwiegend während des Tages Nahrung zu sich nahmen (Abb. 25). Dies trifft sowohl auf Pinguine mit mehrere Monate alten Küken im Frühling 1991 wie auch auf die Pinguine zu, die im Sommer 1993 junge Küken zu versorgen hatten. In den ersten beiden Oktoberwochen 1991 wurden bei 3 Königspinguinen 1653 Freßereignisse in 17 Tagen registriert (Abb. 25a). Davon fanden 91% während des Tages und in den



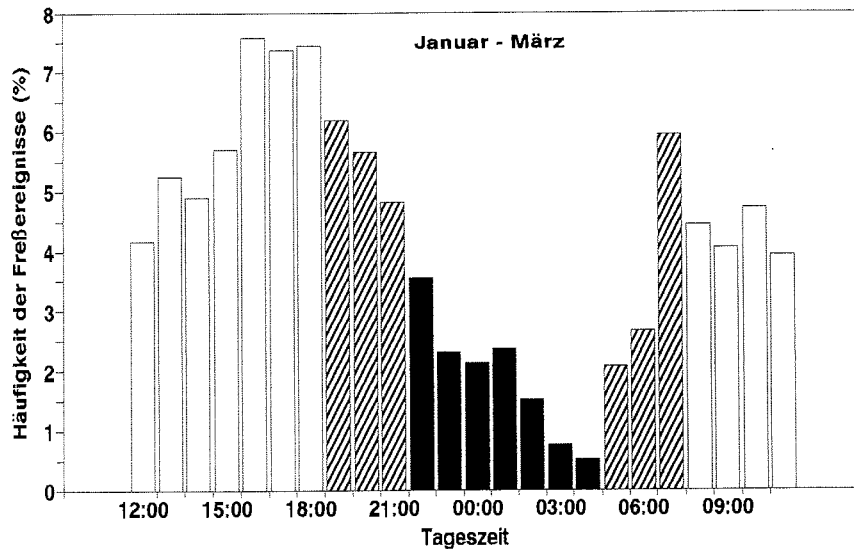
Dämmerungsphasen statt. Im November 1991 wurden 16472 Freßereignisse an insgesamt 108 Tagen bei 13 Königspinguinen registriert, wovon 90% auf die Tages- bzw. Dämmerungstunden entfallen (Abb. 25b). Ein ähnliches Bild zeigt sich im Januar (Abb. 25c) und Februar 1993 (Abb. 25d), wo 88% (9 Vögel, 49 Tage, 4739 Ereignisse) bzw. 86% (10 Vögel, 59 Tage, 5941 Ereignisse) der Nahrungsaufnahme während des Tages und der Dämmerung stattfanden.



**Abbildung 25:** Häufigkeitsverteilung der mit EATLs registrierten Freßereignisse in Abhängigkeit von der Tageszeit (in vollen Stunden) im Oktober (a) und November (b) 1991 sowie im Januar (c) und Februar (d) 1993. Dämmerungszeiten sind schraffiert, Nachtstunden schwarz dargestellt.

## Ergebnisse

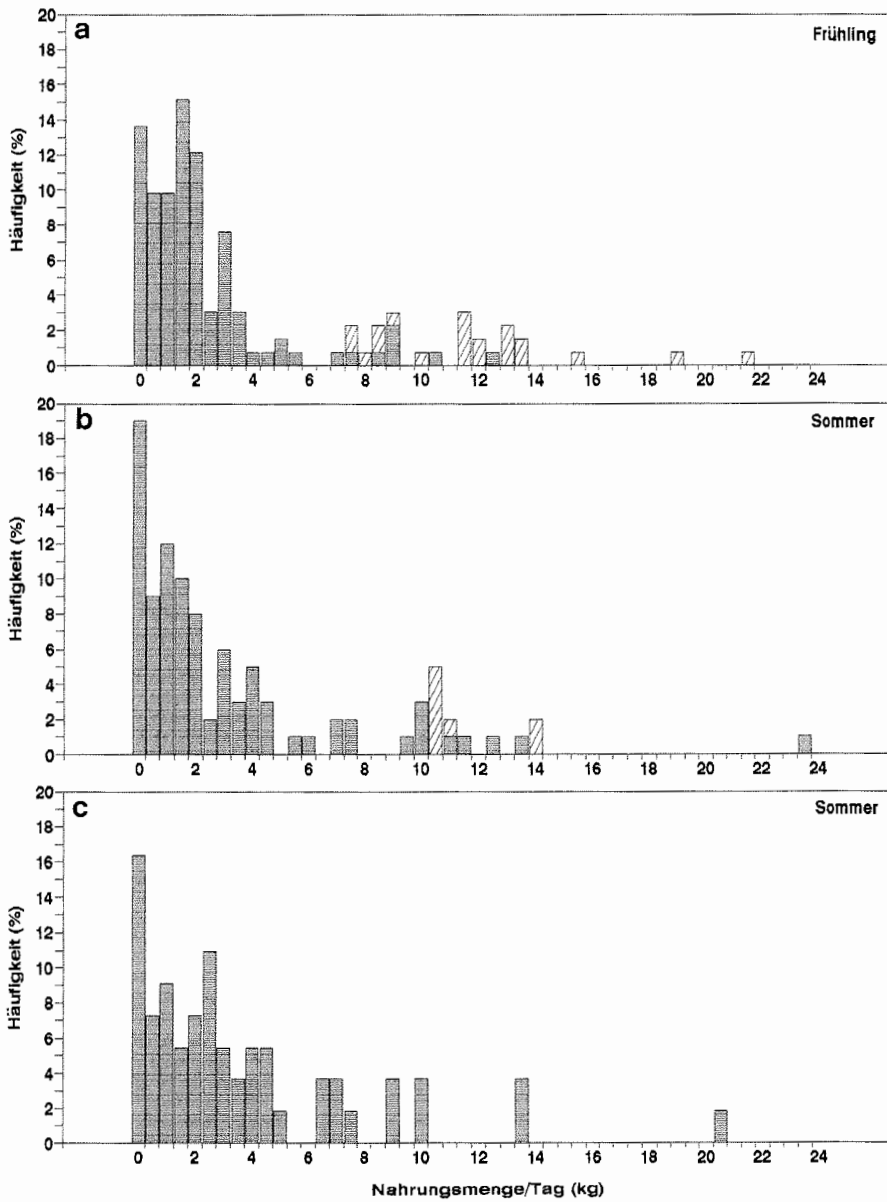
Das gleiche Bild zeigen die mit dem SICUP erhaltenen Ergebnisse (Abb. 26), obwohl hier andere Schwellenwerte ( $0,4^{\circ}\text{C}$ ) zur Bestimmung der Anzahl der Freßereignisse zugrunde gelegt wurden, wodurch die Gesamtanzahl an Freßereignissen reduziert wurde. Auch hier fanden 87% der Freßereignisse während des Tages bzw. der Dämmerung statt (8 Pinguine, 55 Tage, 4135 Freßereignisse). Da zwischen den Monaten Oktober, November, Januar und Februar keine gravierenden Unterschiede in den täglich aufgenommenen Nahrungsmengen zu erkennen waren (siehe Abb. 25), wurde hier auf eine derartige Trennung verzichtet und die Dämmerungsphase entsprechend dargestellt.



**Abbildung 26:** Häufigkeitsverteilung der mit SICUPs registrierten Freßereignisse von Januar bis März 1993 gegen die Tageszeit. Dämmerungszeiten sind schraffiert, Nachtstunden schwarz dargestellt.

### 3.1.2.3 Berechnung der aufgenommenen Nahrungsmenge

Die Kalkulation der täglich aufgenommenen Nahrungsmenge ( $> 10 \text{ g/Tag}$ ) getrennt nach Jahreszeit bzw. Alter der Küken und verwendeter Magensonde (EATL oder SICUP) ergab ein hohes Maß an Übereinstimmung in der Verteilung dieser Nahrungsmengen. Hier muß erwähnt werden, daß bei den mit EATLs erhaltenen Daten an den Tagen, an denen die Temperatur unter  $20^{\circ}\text{C}$  fiel, bei der Bestimmung der PDER-Fläche von einer Minimaltemperatur von  $20^{\circ}\text{C}$  ausgegangen wurde. Es handelt sich daher bei diesen Nahrungsmengen um Unterschätzungen. Im Frühling 1991 (Abb. 27a) betrug die von Königspinguinen durchschnittlich aufgenommene Menge an Nahrung  $3730 \text{ g/Tag}$



**Abbildung 27:** Häufigkeitsverteilung der kalkulierten Nahrungsmenge/Tag anhand von EATL-Daten im Süd-Frühling 1991 (a), im Süd-Sommer 1993 (b) und anhand von SICUP-Daten im Süd-Sommer 1993 (c). Tage, an denen beim EATL die Magentemperatur unter die Meßgrenze von 20°C fiel, sind schraffiert dargestellt.

## Ergebnisse

---

(SD = 4405 g/Tag; Bereich 11 bis 21978 g; n = 132). 76% aller Tagesrationen lagen unterhalb von 5000 g. Im Sommer 1993 (Abb. 27b) wurde mit dem EATL eine mittlere tägliche Nahrungsmenge von 3772 g bestimmt (SD = 4350 g/Tag; Bereich 17 bis 23707 g; n = 100). Hier wurde an 77% der Tage weniger als 5000 g aufgenommen. Im gleichen Zeitraum betrug die mit dem SICUP berechnete durchschnittliche Nahrungsmenge 3886 g/Tag (SD = 4073 g/Tag; Bereich 13 bis 20502 g; n = 55) und 76% der Tagesrationen lagen unterhalb von 5000 g (Abb. 27c).

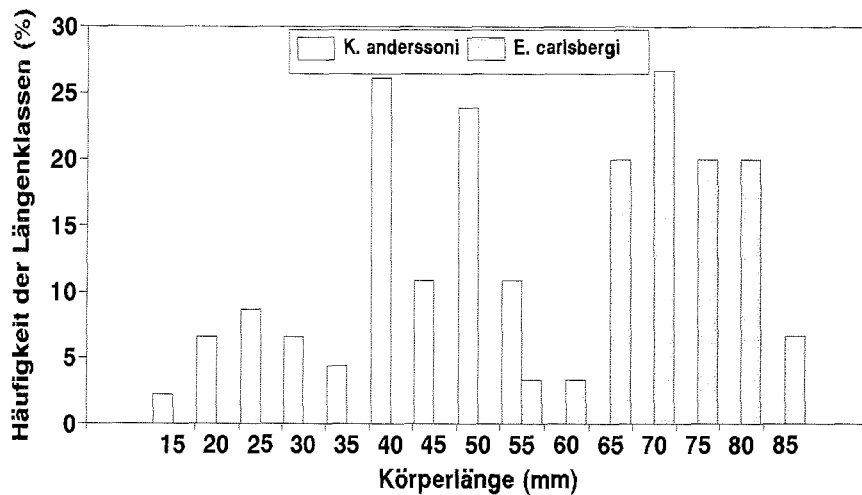
### 3.1.3 Mageninhaltsanalysen

Insgesamt wurden 19 Magenproben von Königspinguinen aus der Kolonie "Crique de la Chaloupe" analysiert. Darunter befanden sich alle Magenproben von den Tieren, bei denen erfolgreich ein EATL eingesetzt wurde. Von den insgesamt 6351 identifizierten Beutetieren waren über 99% myctophide Fische (Tab. 5), wobei der Hauptanteil mit 68% auf *Krefflichthys anderssoni* entfiel. *Electrona carlsbergi* war mit einem Anteil von 12% an der Individuenzahl ebenfalls recht häufig vertreten. *Protomyctophum tenisoni* wurde zwar nur in 6 Proben identifiziert, erreichte aber einen Anteil von 8% an der Gesamtindividuenzahl. Alle anderen Fischarten waren nur in sehr geringer Abundanz vorhanden, allerdings handelte es sich dabei teilweise um besonders große Fische (*Magnisudis prionosa* sowie einige nicht identifizierbare). Tintenfische waren zwar in vielen Proben vorhanden, allerdings waren selten mehrere dieser Tiere gleichzeitig in einer Magenprobe zu finden. Auch hier ist aber zu beachten, daß diese Tiere mit über 50 g eine relativ große Masse besitzen.

Für die beiden häufigsten Arten, *K. anderssoni* und *E. carlsbergi*, wurde eine quantitative Analyse durchgeführt, um das Größenspektrum der von den Pinguinen bevorzugten Beutetiere zu ermitteln. Die mittlere Standardlänge von *K. anderssoni* betrug 42,2 mm (SD = 10,3 mm, Bereich 19,2 bis 59,2 mm, n = 46), was einem mittleren Gewicht von 1,1 g entspricht. Die mittlere Standardlänge von *E. carlsbergi* lag bei 74,7 mm (SD = 6,4 mm, Bereich 58,3 bis 86,7 mm, n = 30), das mittlere Gewicht bei 6,1 g. Die Längenklassen der beiden Fischarten wiesen nur eine geringe Überschneidung auf (Abb. 28).

**Tabelle 5:** Auflistung der in den Magenproben von 19 Königspinguinen vorhandenen Beutetiere im Frühling 1991.

	Häufigkeit in den Proben		Anzahl der Individuen	
	(n)	(%)	(n)	(%)
<b>Pisces</b>	19	100.0	6324	99,6
nicht identifizierbar	5	26,3	5	0,1
<b>Myctophidae</b>	19	100,0	6308	99,3
<i>Krefftichthys anderssoni</i>	16	84,2	4298	67,7
<i>Electrona carlsbergi</i>	15	78,9	750	11,8
<i>Protomyctophum tenisoni</i>	6	31,6	491	7,7
<i>Protomyctophum bolini</i>	3	15,8	45	0,7
<i>Gymnoscopelus nicholsi</i>	2	10,5	109	1,7
nicht identifizierbar			615	9,7
<b>Paralepidae</b>				
<i>Magnisudis prionosa</i>	7	36,8	11	0,2
<b>Cephalopoda</b>	11	57,9	27	0,4
<i>Gonatus antarcticus</i>	7	36,8	13	0,2
<i>Moroteuthis ingens</i>	2	10,5	2	
nicht identifizierbar			12	0,2
<b>Gesamtsumme</b>	19		6351	



**Abbildung 28:** Häufigkeitsverteilung der Längenklassen für die zwei häufigsten Fischarten in den Magenproben der Königspinguine von 1991.

### 3.2 Untersuchungen an Kaiserpinguinen

Die Brutkolonie im Drescher Inlet hatte sich sowohl 1990 als auch 1992 zu Beginn der Untersuchungen bereits mehr oder weniger aufgelöst. Alle anwesenden Kaiserpinguine, Küken wie Adulte, waren in der Mauser. Am 2.1.1990 befanden sich noch etwa 3500 Küken im Inlet. Ihre Anzahl nahm innerhalb weniger Tage rapide ab und am 21.1. hielten sich nur noch 29 Küken im gesamten Inlet auf. Vergleichbare Verhältnisse wurden 1992 angetroffen, als eine erste Zählung am 20.1. einen Bestand von 27 Küken ergab. In beiden Jahren waren im Januar etwa 250 bis 300 mausernde Alttiere anwesend. Diese Anzahl verringerte sich mit fortschreitender Zeit und Mitte Februar waren nur noch vereinzelt mausernde Kaiserpinguine anzutreffen. Gleichzeitig erhöhte sich die Anzahl der Tiere, die sich an der Meereiskante sammelten und in diesem Bereich auf Nahrungssuche gingen. Ihre Anzahl schwankte zwischen etwa 50 und 250 Individuen täglich.

#### 3.2.1 Gewichtsverlauf während der Mauser

Von den insgesamt 6 eingefangenen Kaiserpinguinen wurden 5 über mindestens 14 Tage im Gehege nahe der Station gehalten. Bei diesen Tieren wurde im Abstand von 3 Tagen das Gewicht registriert. Da alle Versuchstiere im Verlauf der Untersuchungen ein- bis zweimal mit bis zu 2 kg Tintenfisch gefüttert wurden (siehe unten), Pinguine aber während der Mauser normalerweise lediglich Schnee aufnehmen, wurde die auf die Fütterung folgende Gewichtsbestimmung verworfen. Der ermittelte Gewichtsverlauf läßt sich in 3 Phasen gliedern (Abb. 29). In der ersten Phase (23.1. bis 31.1.1992) war der Gewichtsverlust nur relativ gering, wobei hier, bedingt durch die Fütterungen, auch nur wenige Meßpunkte vorhanden sind. In der zweiten Phase, die bis zum 14.2. dauerte, fiel das Gewicht aller Kaiserpinguine nahezu linear ab. Der für Phase II berechnete Gewichtsverlust für die 4 Kaiserpinguine, deren Gewicht während dieser Phase vollständig erfaßt wurde, betrug zwischen 2,7%/Tag und 2,8%/Tag. In der dritten Phase, gegen Ende der Mauser, reduzierte sich der tägliche Gewichtsverlust wieder. Über den gesamten Untersuchungszeitraum hinweg verloren die Tiere täglich zwischen 1,7% und 1,8% an Gewicht, was im Mittel 389 g/Tag (SD = 38 g; Bereich 345 bis 450 g) entspricht.

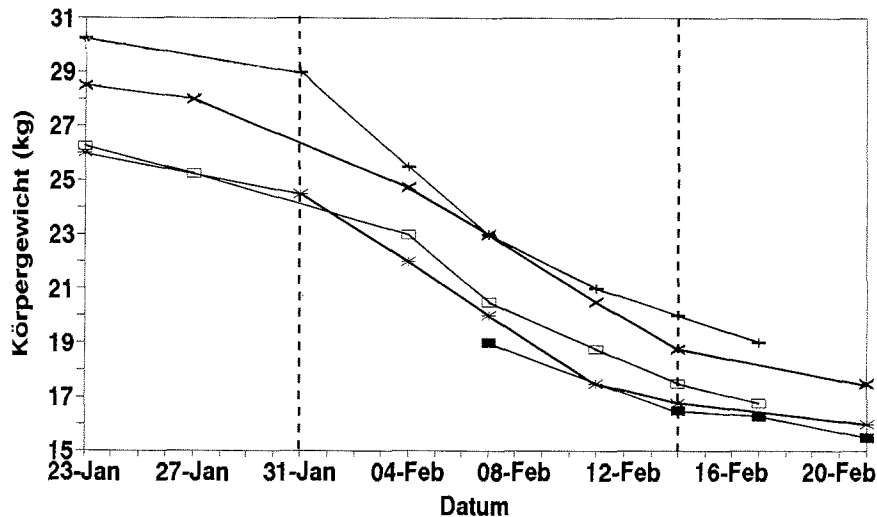


Abbildung 29: Gewichtsverlauf von mausernden Kaiserpinguinen in 3 Phasen.

### 3.2.2 Fütterungsversuche

Allen Kaiserpinguinen im Gehege wurde eine definierte Anzahl an Tintenfischen (*Loligo opalescens*) verabreicht. Nach einem Zeitraum von 5 bis 28 Tagen wurden dann Magenspülungen nach WILSON (1984) vorgenommen, um Auskunft über die Verweildauer der Tintenfischmandibeln sowie über den Grad ihrer Erosion zu erhalten (Tab. 6). Mit einer Ausnahme wurden mehr als 70% der Mandibeln zurückgewonnen, unabhängig von ihrer Anzahl und Verweildauer im Magen. Der Erodierungsgrad der Mandibeln wurde wie folgt klassifiziert:

- A: Mandibel vollständig, mit gelatinösen Anteilen, nicht erodiert
- B: kleinere Mandibelfragmente sowie gelatinöse Anteile fehlen, kaum erodiert
- C: Mandibel fragmentiert und stark erodiert

Nach einer Woche befanden sich alle Mandibeln noch in einem guten Zustand, allerdings waren keine Gewebereste mehr vorhanden. Der Erhaltungsgrad verschlechterte sich dann mit zunehmender Verweildauer und nach 3 Wochen waren meist nur noch stark erodierte Mandibeln vorhanden. Einschränkend sei erwähnt, daß die Übergänge zwischen den einzelnen Kategorien (besonders zwischen Erhaltungsgrad B und C) fließend sind und eine eindeutige Zuordnung nicht immer möglich war.

## Ergebnisse

**Tabelle 6:** Anzahl, Verweildauer und Erhaltungsgrad von Tintenfischmandibeln in den Mägen der Kaiserpinguine.

A: Mandibel vollständig, mit gelatinösen Anteilen, nicht erodiert  
B: kleinere Mandibelfragmente sowie gelatinöse Anteile fehlen, kaum erodiert  
C: Mandibel fragmentiert und stark erodiert

Verfütterte Tintenfische (n)	Verweil- dauer (Tage)	Mandibel-Anzahl		Erhaltungsgrad		
		(n)	(%)	A	B	C
10	5	8	80	8		
27	6	20	74	20		
30	6	23	77	23		
20	11	19	95		19	
30	17	16	53		16	
30	22	28	93			28
30	23	22	73			22
57	28	51	89		11	40

### 3.2.3 Mageninhaltsanalysen

1990 und 1992 wurden an jeweils 29 Kaiserpinguinen Magenspülungen nach WILSON (1984) vorgenommen. Zu diesem Zweck wurden nur solche Tiere ausgewählt, die beim Verlassen des Meeres beobachtet wurden, um die Zeitspanne zwischen Nahrungssuche und Magenspülung so kurz wie möglich zu halten. Das mittlere Gewicht der untersuchten Tiere betrug 1990 23,1 kg (SD = 3,3 kg; Bereich 17 bis 31 kg) und 1992 27,9 kg (SD = 4,6 kg; Bereich 18 bis 37 kg). Diese mittlere Gewichts-differenz war signifikant (t-Test,  $p < 0,05$ ).

Die qualitative Analyse der Nahrungsbestandteile ergab für die im Jahr 1990 erhaltenen Magenproben insgesamt 3304 identifizierte Beutetiere. Im Jahr 1992 konnten 3727 Beutetiere identifiziert werden (Tab. 7). Eine detaillierte Auflistung des Mageninhalts der einzelnen Pinguine ist dem Anhang zu entnehmen. In beiden Untersuchungszeiträumen stellte der Antarktische Krill (*Euphausia superba*) zahlenmäßig mit 57,1% bzw. 58,1% aller Beutetiere den Hauptbestandteil der Nahrung. Es folgten, in der Reihenfolge ihrer Häufigkeit, Tintenfische (23,4% bzw. 22,1%), Fische (13,3% bzw. 9,5%) sowie Amphipoden und Isopoden (6,2% bzw. 10,3%). In 51 (88%) der Magenproben waren zudem Steine vorhanden.



## Ergebnisse

**Tabelle 7:** Auflistung der 1990 und 1992 in den Magenproben der Kaiserpinguine identifizierten Beutetiere, getrennt nach ihrem Vorkommen in den Proben und ihrem Anteil an der Gesamtzahl der Beutetiere.

	1990				1992			
	Häufigkeit in den Proben		Summe der Individuen		Häufigkeit in den Proben		Summe der Individuen	
	(n)	(%)	(n)	(%)	(n)	(%)	(n)	(%)
<b>Crustacea</b>	27	93.1	2092	63.3	19	65.5	2551	68.4
<i>Euphausia superba</i>	22	75.9	1887	57.1	17	58.6	2167	58.1
Hyperiidia	20	69.0	143	4.3	12	41.4	367	9.8
<i>Cylopus lucasii</i>	18	62.1	127	3.8	12	41.4	365	9.8
<i>Cylopus magellanicus</i>	3	10.3	6	0.2				
<i>Hyperia</i> sp.	1	3.4	1		1	3.4	1	
<i>Hyperoche</i> sp.	2	6.9	7	0.2	1	3.4	1	
<i>Primno macropa</i>	2	6.9	2	0.1				
Gammaridea	7	24.1	13	0.4	2	6.9	10	0.3
<i>Eusirus tridentatus</i>	5	17.2	9	0.3				
<i>Orchomene plebs</i>	4	13.8	4	0.1				
nicht identifizierbar					2	6.9	10	0.3
Isopoda	9	31.0	49	1.5	4	13.8	7	0.2
<i>Antarcturus</i> sp.	9	31.0	49	1.5	4	13.8	7	0.2
<b>Cephalopoda</b>	26	89.7	772	23.4	28	96.6	823	22.1
<i>Psychroteuthis glacialis</i>	25	86.2	255	7.7	27	93.1	323	8.7
<i>Alluroteuthis antarcticus</i>	22	75.9	249	7.5	23	79.3	140	3.8
<i>Kondakovia longimana</i>	8	27.6	136	4.1	9	31.0	183	4.9
<i>Gonatus antarcticus</i>	2	6.9	2	0.1	2	6.9	3	0.1
nicht identifizierbar	7	24.1	49	1.5	12	41.4	70	1.9
überzählige Oberkiefer	11	37.9	81	2.5	11	37.9	104	2.8
<b>Pisces</b>	27	93.1	440	13.3	18	62.1	353	9.5
nicht identifizierbar	18	62.1	62	1.9	15	51.7	91	2.4
Nototheniidae	27	93.1	307	9.3	18	62.1	246	6.6
<i>Pleuragramma antarcticum</i>	17	58.6	38	1.2	16	55.2	175	4.7
<i>Electrona antarcticum</i>	1	3.4	2	0.1	4	13.8	11	0.3
<i>Pagothenia borchgrevinki</i>	17	58.6	131	4.0				
<i>Trematomus</i> sp.	11	37.9	15	0.5	4	13.8	28	0.8
<i>Notothenia</i> sp.	2	6.9	2	0.1				
nicht identifizierbar	16	55.2	119	3.6	3	10.3	32	0.9
Channichthyidae	15	51.7	67	2.0	8	27.6	16	0.4
<i>Dacodraco hunteri</i>	5	17.2	9	0.3				
<i>Pagetopsis maculatus</i>	2	6.9	2	0.1	4	13.8	5	0.1
<i>Neopagetopsis ionah</i>					2	6.9	2	0.1
<i>Chionodraco</i> sp.	4	13.8	11	0.3				
<i>Champscephalus gunnari</i>					1	3.4	1	
nicht identifizierbar	11	37.9	45	1.4	4	13.8	8	0.2
Bathydraconidae	2	6.9	3	0.1				
Artedidraconidae	1	3.4	1					
<b>Gesamtsumme</b>	29	100.0	3304	100.0	29	100.0	3727	100.0

## Ergebnisse

---

In den folgenden Berechnungen wurde der Anteil an Tintenfischen nicht berücksichtigt, da in keinem Fall Gewebereste von Tintenfischen gefunden wurden und es sich daher, basierend auf den Ergebnissen der Fütterungsversuche, ausschließlich um akkumulierte Bestandteile handelte. Unter Berücksichtigung dieser korrigierten Werte (Tab. 8) ist festzustellen, daß Fische und Krebse 1990 in 96,4% der Proben vorkamen, wobei die Individuenanzahl der Krebse mit 82,6% fast fünfmal so hoch war wie die der Fische mit 17,4%. Bezüglich der quantitativen Anteile ergibt sich allerdings ein anderes Bild, da Krill und die anderen Krebsarten eine wesentlich geringere Masse besitzen als Fisch. In den Untersuchungen von 1992 sind die Häufigkeiten von Fischen und Krill in den Proben wesentlich geringer (79,1% bzw. 75%), die prozentualen Anteile in der Individuenanzahl aber auf vergleichbarem Niveau (87,8% bzw. 12,2%).

**Tabelle 8:** Häufigkeit der Beutetiere in den Proben nach Abzug akkumulierter Bestandteile.

	1990: Häufigkeit (%) in		1992: Häufigkeit (%) in	
	Proben	Individuen	Proben	Individuen
Fische	96.4	17.4	75.0	12.2
Krebse gesamt	96.4	82.6	79.1	87.8
nur Krill	78.6	74.5	70.8	74.6

Eine generelle quantitative Analyse der aufgenommenen Nahrung wurde nicht durchgeführt, da die einzelnen Nahrungsbestandteile hinsichtlich ihrer Haltbarkeit im Magen so stark variieren (WILSON et al. 1985), daß Über- und Unterschätzungen einzelner Gruppen anzunehmen sind. Ferner konnte nicht sichergestellt werden, daß die untersuchten Vögel ihren Beutezug bereits beendet hatten, so daß teilweise Tiere untersucht wurden, die nur für eine kurze Ruhepause auf das Meereis zurückgekehrt waren. Einige Tiere hatten zudem überhaupt keine Nahrung aufgenommen und nur Steine und Tintenfischmandibeln im Magen. Nur bei den Arten mit hoher Abundanz (*E. superba*, *P. antarcticum*, Tintenfische) wurde, soweit möglich, eine quantitative Analyse durchgeführt, um Auskunft über das Größenspektrum bevorzugter Beutetiere zu erhalten.

3.2.3.1 Krebse

Bei den individuenmäßig am stärksten vertretenen Krebsen besaß, wie bereits erwähnt, der Antarktische Krill (*E. superba*) eine herausragende Stellung. Im Jahr 1990 konnten in den 29 Magenproben insgesamt 1887 Individuen identifiziert werden, im Jahr 1992 waren 2167 Individuen vorhanden. Basierend auf den Messungen von 253 (1990) bzw. 205 (1992) Carapaxlängen konnte nach HILL (1990) die Häufigkeitsverteilung der verschiedenen Körperlängen ermittelt werden (Abb. 30). Die durchschnittliche Körperlänge des Krills betrug 1990 49,4 mm (Bereich 41,5 bis 60,1 mm) und 1992 46,6 mm (Bereich 39,8 bis 54,3 mm). 1990 wurden vereinzelt größere Exemplare gefunden, was neben dem hohen Anteil an 47 mm langen Tieren eine Ursache für den höheren Mittelwert sein könnte.

Eine Körperlänge von 49,4 mm ergibt nach MORRIS et al. (1988) ein Gewicht von 1003 mg. Dies entspricht, bei insgesamt 1887 Individuen, einer Gesamtmenge von 1863 g Krill bei allen 29 im Jahr 1990 untersuchten Kaiserpinguinen. Für die 1992 gewonnenen Magenproben wurde, basierend auf einer mittleren Körperlänge des Krills von 46,6 mm und einem entsprechenden Gewicht von 827 mg/Individuum, eine Gesamtmenge von 1792 g berechnet. Das mit 4054 Individuen häufigste Beutetier der beiden Untersuchungszeiträume repräsentiert demnach nur eine Nahrungsmenge von 3655 g.

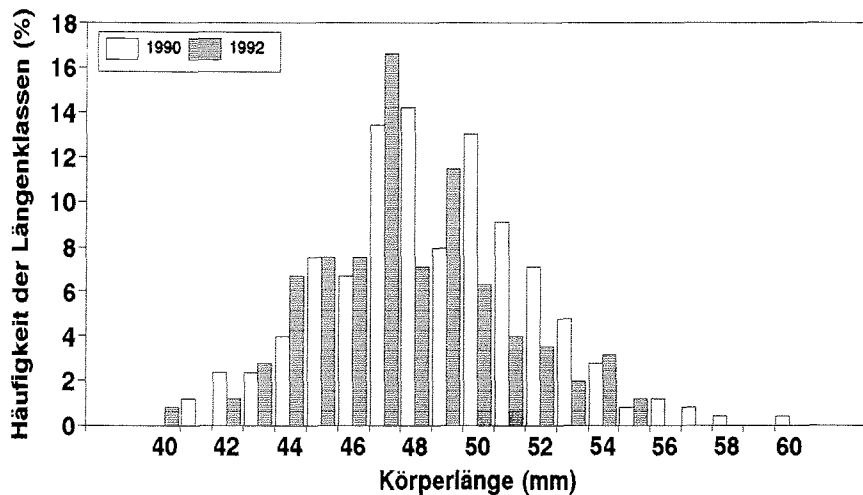


Abbildung 30: Häufigkeitsverteilung der berechneten Körperlängen von Krill in 1990 und 1992.

## Ergebnisse

---

Neben dem Antarktischen Krill trat unter den Crustaceen nur noch *Cylopus lucasii* (Amphipoda, Hyperiidea) mit 492 Individuen in insgesamt 30 Proben recht häufig auf. Mehr als die Hälfte dieser Tiere wurden aber in nur 2 Magenproben gefunden (Kaiserpinguine 22/92 und 27/92). Alle anderen Amphipoden und auch die Isopoden spielten im Nahrungsspektrum der Kaiserpinguine nur eine sehr untergeordnete Rolle (siehe Tab. 7).

### 3.2.3.2 Fische

Die Bestimmung der verschiedenen Fischarten litt sehr unter dem Mangel an Bestimmungsliteratur für dieses Meeresgebiet. Zudem waren die Otolithen teilweise bereits stark erodiert. In der Tabelle 7 sind aus diesen Gründen nur relativ wenige eindeutig bestimmte Arten aufgelistet.

Hauptsächlich wurden Nototheniiden in den Proben gefunden, gefolgt von Channichthyden. Bathydraconiden und Artedidraconiden waren nur 1990 und in sehr geringer Anzahl vorhanden.

Aufaddiert über beide Jahre war der Antarktische Hering *Pleuragramma antarcticum* mit insgesamt 213 Individuen in 33 Proben der häufigste Fisch. Anhand der Durchmesser der Otolithen wurde nach PLÖTZ (1986) die Standardlänge und das Gewicht der Fische bestimmt (Abb. 31). Die mittlere Standardlänge der Tiere betrug 1990 121 mm (SD = 25 mm, Bereich 43 bis 170 mm), was einem Gewicht von 13 g entspricht. 1992 waren die Tiere mit 125 mm im Mittel etwas länger (SD = 23 mm, Bereich 66 bis 162 mm) und entsprechend schwerer (14,4 g). Die Unterschiede zwischen 1990 und 1992 waren nicht signifikant (t-Test,  $p > 0,05$ ). Da davon auszugehen ist, daß sich unter den nicht identifizierten Fischen auch noch viele *P. antarcticum* befinden, wurde auf eine Kalkulation der erbeuteten Gesamtmenge verzichtet.

Der Fisch *Pagothenia borchgrevinki* fehlte 1992 vollkommen, war 1990 aber mit insgesamt 131 Individuen in 17 Proben die häufigste Fischart. Die Beziehung zwischen dem Durchmesser der Otolithen und der Körperlänge der Tiere (HECHT 1987) beruht leider nur auf der Messung eines Individuums und vermittelt daher nur einen groben Eindruck. Der Otolithendurchmesser betrug im Mittel 2,04 mm (SD = 0,27 mm, Bereich 1,35 bis 2,75 mm), was Tieren mit einer mittleren Körperlänge von 16 cm (Bereich

10,5 bis 21,7 cm) entspricht. Alle anderen identifizierten Fischarten waren nur in sehr geringer Abundanz vorhanden.

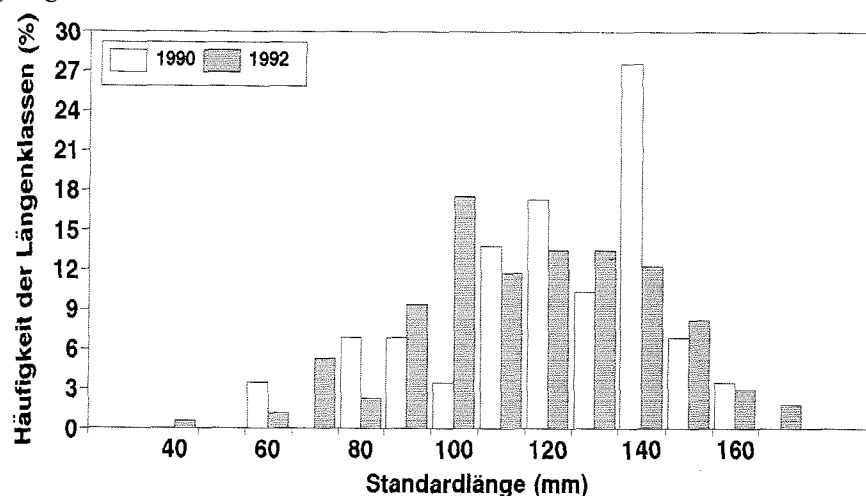


Abbildung 31: Häufigkeitsverteilung der berechneten Standardlängen von *P. antarcticum* in 1990 und 1992.

### 3.2.3.3 Tintenfische

Da in keinem Fall Gewebereste von Tintenfischen gefunden wurden, ist davon auszugehen, daß es sich bei den Mandibeln ausschließlich um akkumulierte Bestandteile handelte. Trotzdem konnten anhand der Mandibeln 1291 Tintenfische identifiziert werden.

Über beide Jahre hinweg war *Psychroteuthis glacialis* (Psychroteuthidae) mit 578 Individuen in 52 Magenproben die am häufigsten vorkommende Art (Tab. 7). Von *Alluroteuthis antarcticus* (Neoteuthidae) konnten 389 Individuen in 45 Magenproben identifiziert werden, von *Kondakovia longimana* (Onychoteuthidae) 319 Tiere in 17 Magenproben. Der Tintenfisch *Gonatus antarcticus* (Gonatidae) war mit insgesamt 5 Individuen sehr selten.

Das Größenspektrum der in den Mägen enthaltenen Tintenfische war in beiden Jahren bei *P. glacialis* und *A. antarcticus* nahezu identisch (Tab. 9). Nur bei *K. longimana* war mit einer mittleren LRL von 8,5 mm (1990) und 7,3 mm (1992) ein signifikanter Unterschied zwischen den beiden Jahren vorhanden (t-Test,  $p < 0,05$ ).

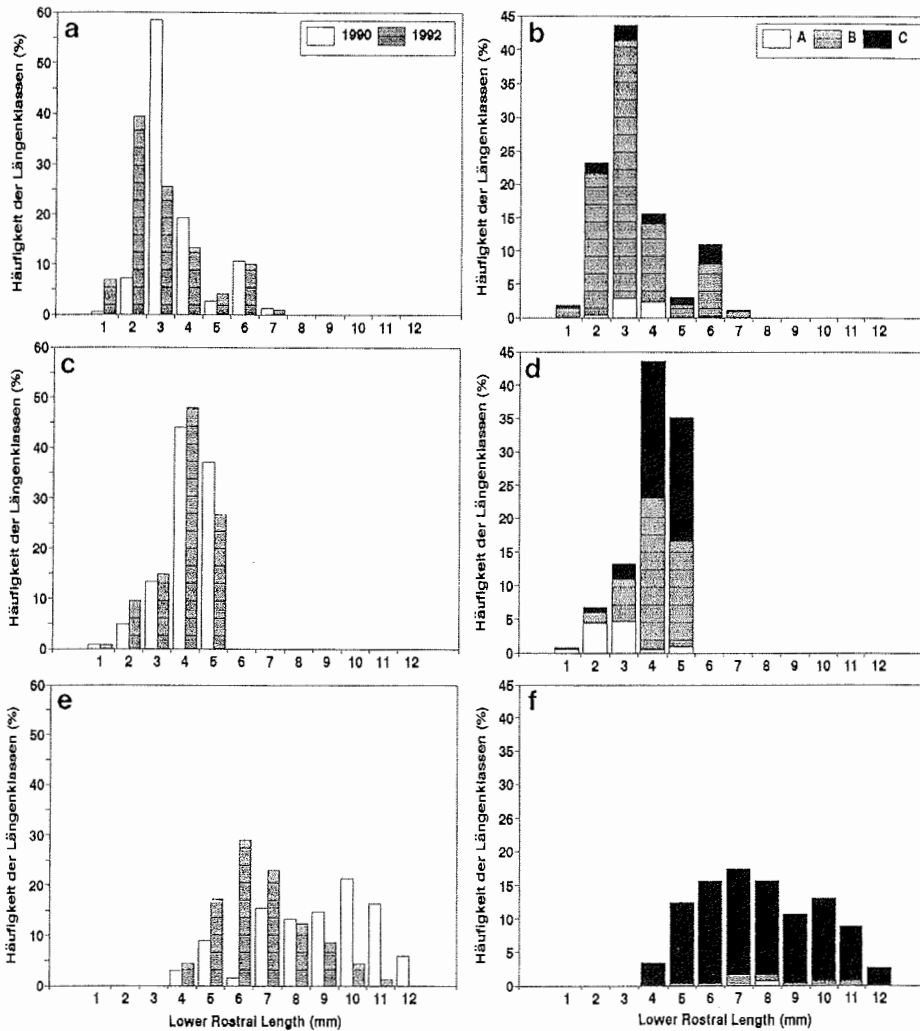
## Ergebnisse

**Tabelle 9:** Größenspektrum der LRL (= Lower Rostral Length) der in den Magenproben enthaltenen Tintenfischmandibeln (Angaben in mm, SD = Standardabweichung)

	$\bar{x}$	SD	Minimum	Maximum
<i>P. glacialis</i>				
1990	3.81	1.15	1.50	7.20
1992	3.60	1.40	1.60	7.30
Gesamt	3.69	1.30	1.50	7.30
<i>A. antarcticus</i>				
1990	4.35	0.84	1.30	5.95
1992	4.43	0.91	2.00	5.90
Gesamt	4.38	0.87	1.30	5.95
<i>K. longimana</i>				
1990	8.56	2.23	4.00	12.00
1992	7.30	1.57	4.20	12.00
Gesamt	7.89	2.01	4.00	12.00

Die LRL (= Lower Rostral Length) von *P. glacialis* reichten von 1,5 bis 7,3 mm (Abb. 32a), was Tieren mit einer Mantellänge von 1 bis 364 mm bzw. Naßgewichten von 1 bis 1058 g entspricht. *A. antarcticus* hatte LRL zwischen 1,3 und 5,9 mm mit entsprechenden Mantellängen von 40 bis 182 mm und Naßgewichten von 7 bis 659 g (Abb. 32c). Die LRL von *K. longimana* lagen mit 4 bis 12 mm höher (Abb. 32e), entsprechend die Mantellängen (45 bis 465 mm) und Naßgewichte (1 bis 1558 g). Bei den fünf Individuen von *G. antarcticus* betrug die LRL 4 bis 6 mm, was Mantellängen von 132 bis 231 mm und Naßgewichten von 57 bis 250 g entspricht. Einschränkend sei erwähnt, daß die Beziehungen zwischen LRL und Mantellänge bzw. Naßgewicht durch Untersuchungen adulter Tintenfische ermittelt wurden. Die Extrapolation dieser Beziehung auf juvenile Tiere führt zu großen Unterschätzungen der Mantellänge (z.B. 1 mm) und des Naßgewichts (z.B. 1 g). Leider sind aber keine derartigen Beziehungen für juvenile Tiere bekannt.

Hinsichtlich des unterschiedlichen Erhaltungsgrades zeigten sich auch artspezifische Unterschiede (Abb. 32). Der Anteil an frischen Mandibeln (Erodierungsgrad A) war in allen Fällen sehr gering. Es wurden vermutlich nur wenige mittelgroße *P. glacialis* (Abb. 32b) sowie einige kleinere Exemplare von *A. antarcticus* (Abb. 32d) in den Tagen vor der Magenspülung gefressen. *P. glacialis* war zudem durch eine hohe Anzahl an etwa 2 Wochen alten Mandibeln (Erodierungsgrad B) gekennzeichnet, wohingegen der Anteil an stark erodierten Mandibeln bei *K. longimana* (Abb. 32f) außerordentlich hoch war.



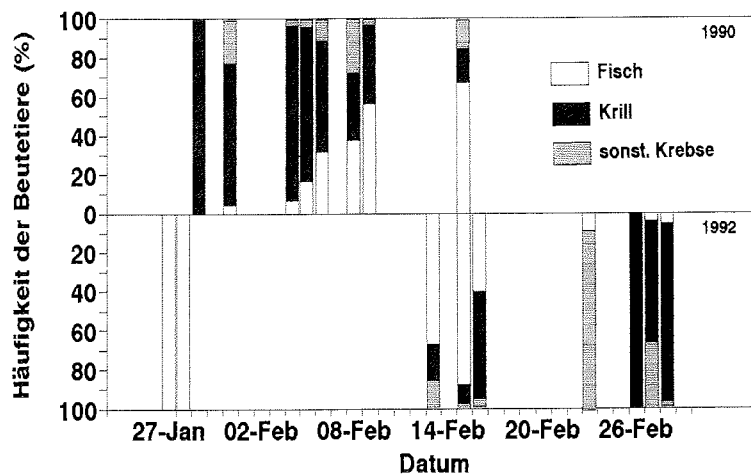
**Abbildung 32:** Häufigkeitsverteilung der LRL (= Lower Rostral Length), getrennt nach Jahr und Erodierungsgrad, für *P. glacialis* (a,b), *A. antarcticus* (c,d) und *K. longimana* (e,f). A: Mandibel vollständig, mit gelatinösen Anteilen, nicht erodiert; B: kleinere Mandibelfragmente sowie gelatinöse Anteile fehlen, kaum erodiert; C: Mandibel fragmentiert und stark erodiert

Ein deutliches Indiz dafür, daß es sich bei den Tintenfischmandibeln um akkumulierte Nahrungsbestandteile handelt, ist die berechnete Gesamtmenge an Tintenfischen. Diese ergab, daß *A. antarcticus* mit insgesamt 111 kg Naßgewicht in Bezug auf den Gesamtanteil an Tintenfischen in allen Magenproben der Kaiserpinguine am bedeutendsten war. Mengenmäßig ähnliche Werte ergaben sich für *K. longimana* mit

## Ergebnisse

einem Naßgewicht von insgesamt 95 kg. *P. glacialis* war zwar die häufigste Art, mit nur 66 kg Naßgewicht aber weniger bedeutend. Insgesamt repräsentieren die identifizierten Mandibeln eine Tintenfischmenge von 164 kg im Jahr 1990 und 109 kg im Jahr 1992. Das geringere Naßgewicht für 1992 ist hauptsächlich auf den geringeren Anteil an *A. antarcticus* und das Fehlen von größeren Exemplaren von *K. longimana* zurückzuführen (Tab. 9, Abb. 32).

Zur Ermittlung eventueller zeitlicher Unterschiede in der Nahrungszusammensetzung wurden die einzelnen Nahrungsanteile (Fisch, Krill, Amphipoden und Isopoden) für die Tage, an denen Magenspülungen durchgeführt wurden, aufaddiert und prozentual für beide Jahre dargestellt (Abb. 33). So nimmt 1990 der Krillanteil von 98% Ende Januar bis Mitte Februar auf 18% stetig ab. Gleichzeitig stieg der Anteil an Fisch von 0% auf 67%, der an Amphipoden und Isopoden blieb hingegen variabel. Im Gegensatz dazu war 1992 eine umgekehrte Tendenz zu beobachten. Hier war Krill erst Ende Februar mit fast 100% der bedeutendste Nahrungsbestandteil, vorher herrschten Fisch mit 100% und in einem Fall auch Amphipoden mit 90% der Beutetiere vor.

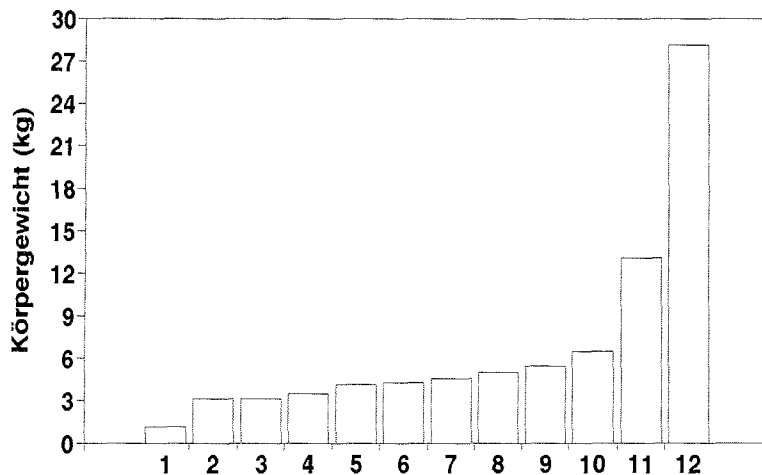


**Abbildung 33:** Prozentualer Anteil einzelner Gruppen von Beutetieren in Abhängigkeit vom Zeitpunkt der Magenspülung.



#### 4. DISKUSSION

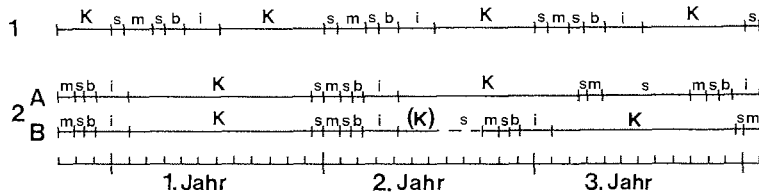
Die Kaiserpinguine (*A. forsteri*) und Königspinguine (*A. patagonicus*) unterscheiden sich hinsichtlich ihrer Reproduktionszyklen grundlegend von anderen Pinguinarten (CROXALL 1984). Das entscheidende Kriterium für diese Sonderstellung bildet ihre vergleichsweise große Körpermasse (Abb. 34). So ist der Königspinguin mit einem durchschnittlichen Gewicht von 13 kg (KOOYMAN et al. 1992a) bereits doppelt so schwer wie die nächst kleinere Art, der Nördliche Eselspinguin (*Pygoscelis papua papua*), mit einem mittleren Gewicht von 6,5 kg (BOST & JOUVENTIN 1990). Aufgrund ihrer Körpergröße gelingt es den *Aptenodytes*-Pinguinen nicht, die Küken innerhalb der kurzen Sommermonate großzuziehen, so daß sie die Wintermonate mit in die Aufzuchtphase der Küken einbeziehen müssen. Im folgenden sollen die Auswirkungen dieser Strategie auf die Ernährungsökologie der Tiere und ihre Küken unter Berücksichtigung der mit Fahrtenschreibern, Magentemperatursonden und Magenspülungen erhaltenen Ergebnisse näher erläutert werden. Dabei wird im ersten Teil auf den Königspinguin und im zweiten Teil auf den Kaiserpinguin eingegangen.



**Abbildung 34:** Vergleich des mittleren Körpergewichts verschiedener Pinguinarten. (1) Zwergpinguin, (2) Felsenpinguin, (3) Brillenpinguin, (4) Magellanpinguin, (5) Humboldtpinguin, (6) Zügelpinguin, (7) Goldschopfpinguin, (8) Adéliepinguin, (9) Südlicher Eselspinguin, (10) Nördlicher Eselspinguin, (11) Königspinguin, (12) Kaiserpinguin. Quellen: (1)(3)(4)(5)(7)(8) BURGER (1991), (2) BROWN (1987), (6)(9) VOLKMAN et al. (1980), (10) BOST & JOUVENTIN (1990), (11) ADAMS & KLAGES (1987), (12) KLAGES (1989).

### 4.1 Die Ernährungsökologie der Königspinguine

Die Kükenaufzucht dauert beim Königspinguin mit 11 bis 16 Monaten länger als bei jeder anderen Pinguinart (STONEHOUSE 1960, BARRAT 1976, VAN HEEZIK et al. 1993) und schließt die Wintermonate, in denen die Verfügbarkeit von Nahrung reduziert ist (ADAMS & KLAGES 1987, CHEREL et al. 1993), mit ein (Abb. 35). Die Legeperiode beginnt Anfang Dezember ("early breeders") (STONEHOUSE 1960, BARRAT 1976, VAN HEEZIK et al. 1993). Nachdem die Küken der "early breeders" zu Beginn des folgenden Süd-Sommers selbständig geworden sind, mausern die Alttiere, was etwa einen Monat dauert (STONEHOUSE 1960, ADAMS & BROWN 1990). Es vergeht daher insgesamt mehr als ein Jahr, bevor die Tiere nach der erfolgreichen Aufzucht eines Kükens frühestens im Februar erneut ein Ei legen können ("late breeders") (STONEHOUSE 1960, BARRAT 1976, VAN HEEZIK et al. 1993). Die Legeperiode dauert bei Königspinguinen entsprechend insgesamt 3 bis 4 Monate, von Dezember bis März (STONEHOUSE 1960, BARRAT 1976, VAN HEEZIK et al. 1993). Die Erfolgsaussichten der "late breeders" sind je nach Ort verschieden. Auf den Crozet-Inseln, auf denen mehr als die Hälfte der Gesamtpopulation brütet (JOUVENTIN et al. 1984), überleben nur ältere Küken mit ausreichend hohem Gewicht den nahrungsarmen Winter. Alle jüngeren Küken hingegen, die erst gegen Ende des Süd-Sommers geschlüpft sind, müssen aufgrund ihrer geringen Energiereserven verhungern (WEIMERSKIRCH et al. 1992). Dies hat zur Folge, daß im Mittel nur alle zwei Jahre ein Küken erfolgreich aufgezogen werden kann (BARRAT 1976). Auf South Georgia hingegen ist die Nahrungssituation auch im Winter ausreichend, um kleinere Küken mit Nahrung zu versorgen; dort können oft zwei Küken innerhalb von drei Jahren aufgezogen werden (STONEHOUSE 1960). Auf Marion Island ist eine Zwischenform dieser beiden Reproduktionszyklen ausgebildet (VAN HEEZIK et al. 1993). Die lokal und saisonal variierenden Nahrungsbedingungen üben demzufolge einen großen Einfluß auf die Reproduktionszyklen der Königspinguine aus (LE MAHO et al. 1993) und beeinflussen in entscheidendem Maß ihre Ernährungsökologie.



**Abbildung 35:** Schematische Darstellung der Reproduktionszyklen von Kaiserpinguinen (1) und Königspinguinen (2; A = South Georgia, B = Crozet). Symbole: K = Kükenaufzucht, m = Mauser, s = Aufenthalt auf See, b = Balz, i = Inkubation des Eies. (nach STONEHOUSE 1960, PRÉVOST 1961 und WEIMERSKIRCH et al. 1992, näheres siehe Text)

#### 4.1.1 Dauer der Beutezüge

Die Beutezüge der Königspinguine sind auch in den Sommermonaten mit einer Dauer von mehr als drei Tagen (WEIMERSKIRCH et al. 1992, diese Arbeit) länger als die der kleineren Pinguinarten (Tab. 10), die sich während der Aufzuchtphase der Küken meist nur einen Tag, höchstens aber 3 Tage lang zur Nahrungssuche im Meer aufhalten (WILLIAMS & SIEGFRIED 1980, CROXALL & LISHMAN 1987, WILSON et al. 1989a). Im Süd-Herbst verlängern sich die Beutezüge der Königspinguine allmählich und von Mai bis August wird die Hälfte der Küken insgesamt höchstens zweimal, die andere Hälfte überhaupt nicht gefüttert (WEIMERSKIRCH et al. 1992). Zu Beginn des Süd-Frühlings verkürzen sich die Beutezüge bei gleichzeitiger Verbesserung der Nahrungssituation wieder und im November werden die Küken in Abständen von etwa 4 Tagen gefüttert (CHEREL et al. 1987, WEIMERSKIRCH et al. 1992). Die Verkürzung der Beutezugdauer war auch während der Untersuchungen im Süd-Frühling 1991 zu beobachten, allerdings verweilten die Tiere mit mehr als 10 Tagen länger im Meer als üblich. Zwischen Herbst und Frühling ist daher vermutlich überwiegend die lokale Nahrungssituation für die Dauer der Beutezüge von Bedeutung. Im Süd-Sommer hingegen soll nach WEIMERSKIRCH et al. (1992) auch das Alter der Küken einen Einfluß auf die Beutezugdauer ausüben. Die im Rahmen der vorliegenden Untersuchung erhaltenen Ergebnisse stehen im Widerspruch zu dieser Hypothese, da sich die Dauer der Beutezüge Mitte Februar unabhängig vom Alter der Küken schlagartig von 6 auf 13 Tage erhöhte. In erster Linie scheint demnach die Beutezugdauer ganzjährig von der aktuellen Nahrungssituation abhängig zu sein.

## Diskussion

---

**Tabelle 10:** Dauer der Beutezüge von Pinguinen während der Aufzuchtphase der Küken (nach CROXALL & LISHMAN 1987)

< 1 Tag	1 bis 3 Tage	> 3 Tage
Zwergpinguin	Felsenpinguin	Königspinguin
Dickschnabelpinguin	Goldschopfpinguin	Kaiserpinguin
Snares-Dickschnabelpinguin	Haubenpinguin	
Kronenpinguin	Zügelpinguin	
Gelbaugenpinguin	Adéliepinguin	
Brillenpinguin		
Galapagospinguin		
Magellanpinguin		
Humboldtpinguin		
Eselpinguin		

Wie alle Lebewesen haben auch Pinguine im Laufe der Evolution Strategien entwickelt, die es ihnen ermöglichen, unter den jeweiligen Umweltbedingungen bei minimalem Energieeinsatz einen optimalen Fangerfolg zu erzielen. In diesem Zusammenhang spielt die Schwimmgeschwindigkeit der Tiere eine zentrale Rolle, da sie die während eines Beutezuges zurückgelegte Entfernung von der Brutkolonie entscheidend beeinflusst (= horizontale Komponente). Die dabei unter Wasser zurückgelegte Wegstrecke bestimmt in Abhängigkeit vom Aufenthaltsort und der Tauchtiefe (= vertikale Komponente) den Fangerfolg der Tiere (vgl. WILSON & WILSON 1988). Abbildung 36 zeigt ein Schema, in dem die einzelnen Faktoren, die durch die Schwimmgeschwindigkeit beeinflusst werden, dargestellt sind. Außer durch die Schwimmgeschwindigkeit wird jeder Faktor zudem durch innere oder äußere Einflüsse modifiziert.

Eine hohe Schwimmgeschwindigkeit führt z.B. dazu, daß die Tiere bei gleicher Dauer der Beutezüge entferntere und damit möglicherweise nahrungsreichere Meeresgebiete aufsuchen können. Die dabei bewältigte Entfernung wird durch Faktoren, die die Aktivität der Tiere beeinflussen, mitbestimmt. Auch die Tauchtiefe wird durch die Schwimmgeschwindigkeit beeinflusst, da mit einer hohen Geschwindigkeit größere Wassertiefen erreicht werden können. Auf der anderen Seite führt eine hohe Geschwindigkeit aber auch dazu, daß der Energieverbrauch der Vögel ansteigt. Ein hoher Energieverbrauch hat seinerseits zur Folge, daß sich aufgrund des erhöhten Sauerstoffbedarfs die mögliche Tauchdauer verkürzt und dementsprechend weniger Zeit in bestimmten Wassertiefen nach Beute gesucht werden kann. Die drei Faktoren

Energieverbrauch, Tauchdauer und Tauchtiefe beeinflussen sich ferner gegenseitig und werden durch das Leistungsvermögen der Tiere begrenzt. Das Zusammenspiel aller Parameter beeinflusst letztendlich den Fangerfolg während eines Tauchgangs, wobei zusätzlich verschiedene Umwelteinflüsse einwirken. Im folgenden wird unter Berücksichtigung der im Rahmen dieser Untersuchungen erhaltenen Ergebnisse ausführlich auf die einzelnen Parameter sowie deren Beschränkung durch innere und äußere Einflüsse eingegangen.

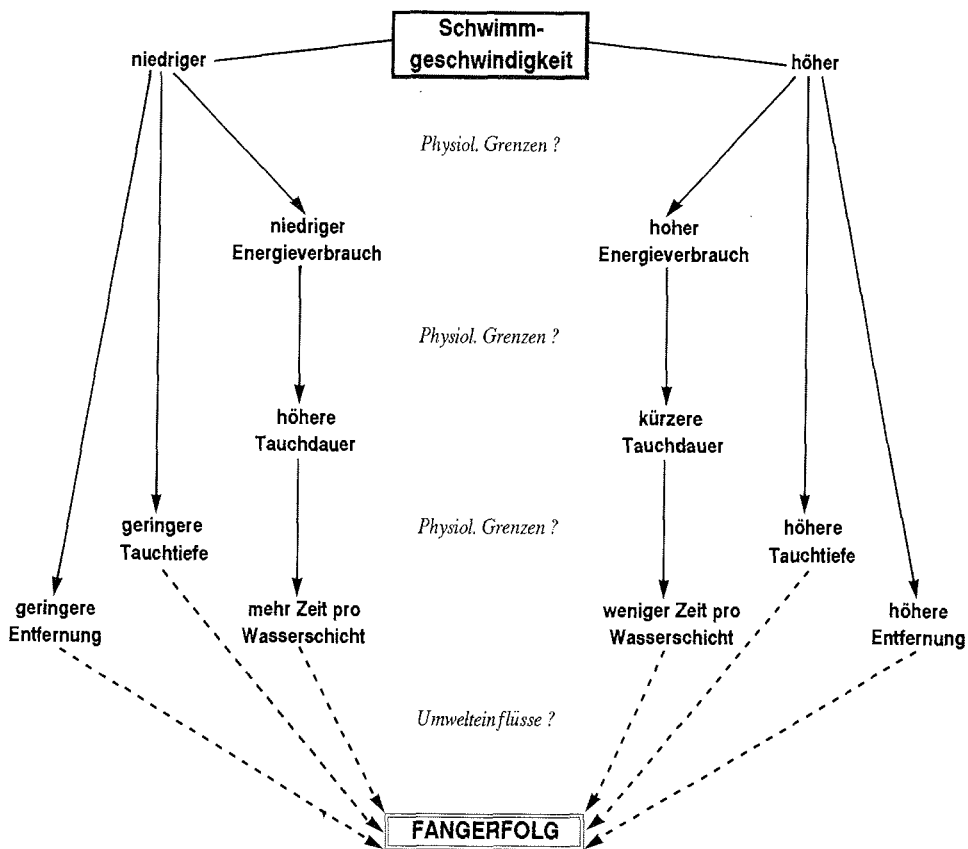


Abbildung 36: Schematische Darstellung der verschiedenen Parameter, die auf den Fangerfolg von Königspinguinen einwirken (durchgezogene Linie = direkte Abhängigkeit, gestrichelte Linie = mögliche Beeinflussungen).

#### 4.1.2 Schwimmggeschwindigkeit

Die während eines Beutezuges zurückgelegte Wegstrecke ist nicht nur von der Schwimmggeschwindigkeit, sondern auch von dem Ausmaß der Ruhepausen abhängig. Die sogenannte Reisegeschwindigkeit berücksichtigt auch die Ruhepausen und ist daher als die Summe beider Faktoren immer geringer als die Schwimmggeschwindigkeit. Sie beträgt bei den meisten Pinguinarten etwa  $1,25 \text{ m s}^{-1}$  (WILSON, im Druck). Im Rahmen der vorliegenden Untersuchung wurde eine Reisegeschwindigkeit von nur etwa  $1 \text{ m s}^{-1}$  ermittelt. Dies ist darauf zurückzuführen, daß die Schwimmggeschwindigkeit aufgrund methodischer Schwierigkeiten nicht genau erfaßt werden konnte. Dies wird in Kapitel 4.1.7 ausführlich diskutiert.

Der Energieverbrauch eines schwimmenden Tieres steigt exponentiell mit zunehmender Geschwindigkeit an. Da der relative Anteil an Energie, der für den reinen Grundumsatz benötigt wird, bei steigender Schwimmggeschwindigkeit proportional kleiner wird, gibt es einen Bereich, in dem der Energieverbrauch pro zurückgelegte Wegstrecke ("Transportkosten") als Funktion der Geschwindigkeit besonders niedrig ist (NAGY et al. 1984, HUI 1988, CULIK & WILSON 1991b). Die Schwimmggeschwindigkeit schwankt bei Pinguinen meist nur geringfügig um diesen energetisch günstigen Wert (Abb. 37).

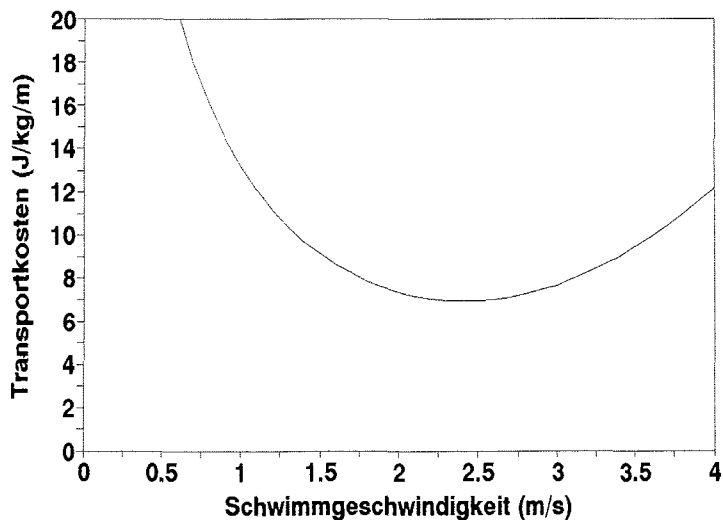
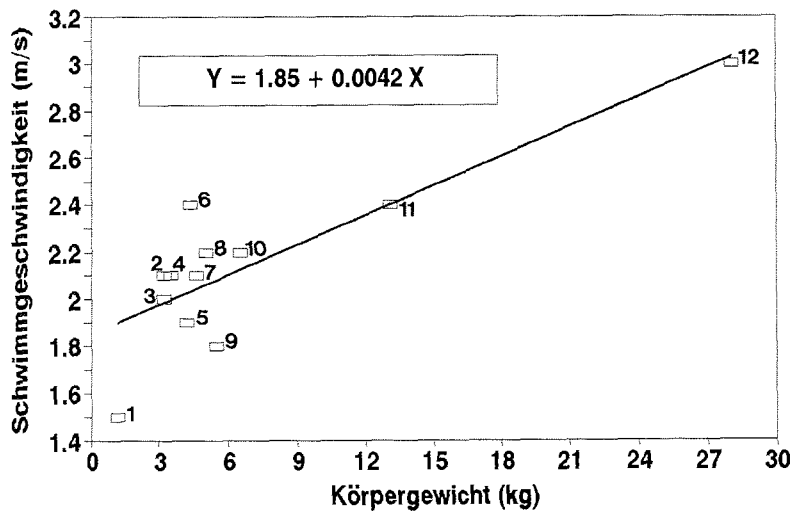


Abbildung 37: "Transportkosten"(Energieverbrauch pro zurückgelegte Wegstrecke) als Funktion der Schwimmggeschwindigkeit bei Adéliepinguinen (*P. adeliae*) (nach CULIK et al., einger.).

Nach WARDLE & VIDELER (1978) gibt es Hinweise dafür, daß die Schwimmgeschwindigkeit, bei der die Transportkosten minimal sind, mit zunehmender Körpergröße ansteigt. Es wurde daher überprüft, ob dies auch auf Pinguine zutrifft (Abb. 38). Obwohl eine Beziehung zwischen diesen beiden Parametern vorhanden ist, erreicht der Königspinguin nur eine geringfügig höhere Schwimmgeschwindigkeit als die kleineren Pinguinarten. Beim Zügelpinguin (*P. antarctica*) wurde sogar eine gleich hohe Schwimmgeschwindigkeit gemessen (CULIK et al., einger.). Insgesamt bewegen sich bei Pinguinen die mittleren Geschwindigkeiten in einem Bereich zwischen  $1,8 \text{ m s}^{-1}$  und  $2,4 \text{ m s}^{-1}$ . Lediglich beim Zwergpinguin (*Eudyptula minor*) als der kleinsten und beim Kaiserpinguin als der größten Pinguinart sind mit  $1,5 \text{ m s}^{-1}$  bzw.  $3 \text{ m s}^{-1}$  größere Abweichungen von diesem Bereich vorhanden. Einschränkend sei erwähnt, daß die Erfassung der Schwimmgeschwindigkeit generell mit großen methodischen Fehlern behaftet ist (siehe Kapitel 4.1.7). Trotzdem legt dieses Ergebnis die Vermutung nahe, daß die Schwimmgeschwindigkeit der Kaiserpinguine und Königspinguine gegenüber den anderen Arten geringfügig höher ist. Diese Erhöhung alleine kann aber die Sonderstellung der *Aptenodytes*-Pinguine nicht erklären.



**Abbildung 38:** Beziehung zwischen der Schwimmgeschwindigkeit und dem Körpergewicht verschiedener Pinguinarten ( $n = 12$ ,  $r = 0,84$ ). (1) Zwergpinguin, (2) Felsenpinguin, (3) Brillenpinguin, (4) Magellanpinguin, (5) Humboldtpinguin, (6) Zügelpinguin, (7) Goldschopfpinguin, (8) Adéliepinguin, (9) Südlicher Eselspinguin, (10) Nördlicher Eselspinguin, (11) Königspinguin, (12) Kaiserpinguin. Quellen: (1) STAHEL & GALES (1987), (2)(7) BROWN (1987), (3)(4)(5) WILSON & WILSON (1990), (6)(8)(9) CULIK et al. (einger.), (10) ADAMS & WILSON (1987), (11) ADAMS (1987), (12) KOOYMAN et al. (1992a).

## Diskussion

---

Die Reisegeschwindigkeit eines Pinguins ist, wie bereits erwähnt, auch von dem Ausmaß der während eines Beutezuges auftretenden Ruhepausen abhängig. Dieser Faktor ist besonders bei Königspinguinen von Bedeutung, da diese generell mehrtägige Beutezüge durchführen und vor allem in der Nacht Ruhepausen einlegen (siehe Abb. 11 und Abb. 23). In diesem Zusammenhang stellt sich die Frage, welche Faktoren das Ausmaß der Ruhepausen beeinflussen. ADAMS (1987) ermittelte, daß Königspinguine mit älteren Küken (September bis Dezember) während eines Beutezuges zu 36% der Zeit aktiv waren, solche mit jüngeren Küken (März bis April) zu 19%. Im Rahmen der vorliegenden Untersuchung waren die Versuchstiere, die alle kleine Küken hatten (Januar bis März), im Mittel zu 46% der Zeit aktiv. Diese Unterschiede könnten auf ein aktuell oder generell schlechteres Nahrungsangebot in den Meeresgebieten um Crozet zurückzuführen sein. ADAMS (1987) führte seine Untersuchungen auf Marion Island durch, wo, wie eingangs erwähnt, aufgrund der guten Nahrungsbedingungen ein höherer Bruterfolg nachgewiesen wurde (VAN HEEZIK et al. 1993). Auf der anderen Seite benutzte ADAMS (1987) für seine Untersuchung einen Geschwindigkeitssensor, der lediglich kumulativ die bei einer bestimmten Schwimgeschwindigkeit verbrachte Zeit aufaddierte. Die entsprechende Beutezugdauer wurde anhand der Abwesenheitszeit der Alttiere vom Küken ermittelt. Da sich Königspinguine aber teilweise nach dem Verlassen des Kükens noch mehrere Stunden bis Tage im Strandbereich oder auf vorgelagerten Felsen aufhalten können (pers. Beob.), kommt es bei dieser Methode zwangsläufig zu einer Überschätzung der Beutezugdauer und entsprechend zu einer Unterschätzung der dabei gezeigten Aktivität. Auch beim Brillenpinguin (*Spheniscus demersus*) wurde nachgewiesen, daß der Anteil der Schwimaktivität während der Beutezüge vom Alter der Küken abhängig ist (WILSON & WILSON 1990). Untersuchungen von WILLIAMS et al. (1992) an Eselspinguinen ergaben hingegen, daß sich die Abwesenheitszeit der Alttiere mit zunehmendem Alter der Küken verlängerte, das Ausmaß der Aktivität aber unverändert blieb. Ein genereller Vergleich der während eines Beutezuges auftretenden Aktivitätsphasen ist sehr schwierig, da neben ausgeprägten individuellen Schwankungen (siehe Tab. 3) auch unterschiedliche Meßmethoden angewendet worden sind. Im allgemeinen dürften die Tiere aber um so aktiver sein, je kürzer die Dauer des Beutezuges ist, besonders wenn die Tiere nur ein paar Stunden im Meer verweilen und demzufolge während des Beutezuges nicht schlafen müssen. TRIVELPIECE et al. (1986) ermittelten z.B. mittels Radiotelemetrie bei den nur wenige Stunden abwesenden Zügel-



und Eselspinguinen, daß diese Tiere zu 85% während eines Beutezuges aktiv waren. Neuere Untersuchungen an *Pygoscelis*-Pinguinen ergaben sogar eine Aktivität von über 90% der Zeit (WILSON, im Druck).

#### 4.1.3 Ort der Nahrungsaufnahme

Die Reisegeschwindigkeit bestimmt die zurückgelegte Wegstrecke und damit die Erreichbarkeit eines bestimmten Meeresgebietes. Die vergleichsweise lange Dauer der Beutezüge bei Königspinguinen (siehe Tab. 10) läßt vermuten, daß bei der Nahrungssuche größere Strecken zurückgelegt werden.

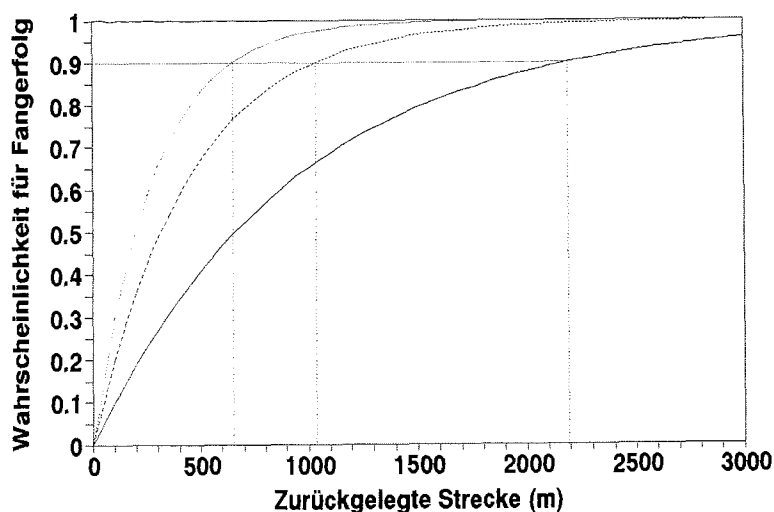
Gewöhnlich folgt die während eines Beutezuges zurückgelegte Wegstrecke bei Pinguinen einem sogenannten "Looping"-Kurs (ANCEL et al. 1992, WILSON, im Druck). Nach dem Verlassen der Brutkolonie schwimmen die Tiere gezielt in eine Richtung davon, wobei nur flache Tauchgänge durchgeführt werden. Die Ergebnisse der Magentemperatursonden zeigen, daß bereits zu diesem Zeitpunkt geringe Nahrungsmengen aufgenommen werden können. Es ist aber häufig nicht zu unterscheiden, ob es sich dabei tatsächlich um Nahrung oder um Wasser handelt, welches die Tiere häufig zu Beginn des Beutezuges zu sich nehmen (pers. Beob.). Mit steigender Entfernung von der Kolonie werden die Tauchgänge tiefer und die Tiere beginnen mit der Nahrungssuche. Eine bevorzugte Schwimmrichtung ist in dieser Phase nicht mehr so stark ausgeprägt. Wird ein ergiebiges Nahrungsgebiet gefunden, werden überwiegend oder ausschließlich tiefe Tauchgänge durchgeführt und es ist keine bevorzugte Schwimmrichtung mehr erkennbar. Nach Beendigung der Nahrungsaufnahme in diesem Gebiet schwimmen die Tiere dann auf direktem Weg zur Brutkolonie zurück, wobei aber vereinzelt noch tiefere Tauchgänge durchgeführt werden und auch Nahrung aufgenommen werden kann (siehe Abb. 22 und Abb. 23). Das hier geschilderte Tauchmuster war in unterschiedlich starker Ausprägung bei allen Versuchstieren ausgebildet (siehe Abb. 11 und Abb. 23). Auch die anhand des Lichtsensors ermittelten Positionen der Versuchstiere lassen auf einen solchen Looping-Kurs schließen (siehe Abb. 20). Auch bei vielen anderen Seevögeln wie z.B. Albatrossen ist ein derartiges Richtungsmuster während der Beutezüge vorhanden (JOUVENTIN & WEIMERSKIRCH 1990).

## Diskussion

---

Dieser generelle Verlauf der Beutezüge läßt aber noch keine Rückschlüsse auf den Ort der Nahrungsaufnahme zu. Die Crozet-Inseln (46°S) befinden sich in dem Gebiet zwischen der Subantarktischen Front (etwa 43°S) und der Polarfront (etwa 49°S) (STAHL et al. 1985). Die Königspinguine können daher in drei verschiedenen Gebieten auf Nahrungssuche gehen: dem schmalen Schelfbereich rund um Crozet, der ozeanischen Mischwasser-Zone oder jenseits der Polarfront. Da diese Gebiete durch ein unterschiedlich hohes Nahrungsangebot charakterisiert sind, ist die Wahrscheinlichkeit, mit der die Tiere auf Nahrung treffen, unter Berücksichtigung einer einheitlichen unter Wasser zurückgelegten Schwimmstrecke für die drei Gebiete vermutlich verschieden hoch (WILSON 1985, WILSON & WILSON 1990, vgl. WILSON & WILSON 1988). Dies läßt sich nach HARPER (1977) mit der Formel  $P = 1 - ((1 - P_s)^y)$  berechnen. Danach ist die Wahrscheinlichkeit, während einer bestimmten Schwimmstrecke auf Beute zu treffen (P) einerseits von der Wahrscheinlichkeit der Beutelokalisierung pro Schwimmstrecke ( $P_s$ ) und andererseits von der bis dahin bereits bewältigten Wegstrecke, die sich aus der Anzahl (y) der Schwimmstrecken (z.B. 100 m) zusammensetzt, abhängig.

Dies soll nachfolgend an einem Beispiel verdeutlicht werden, wobei die Wahrscheinlichkeit der Beutelokalisierung pro Schwimmstrecke ( $P_s$ ) in den drei Meeresgebieten durch drei unterschiedliche Faktoren bezeichnet wird (Anmerkung: die Höhe der gewählten Faktoren und ihre Relation zueinander entspricht nicht unbedingt den tatsächlich vorhandenen Gegebenheiten). Es ist anzunehmen, daß in der Nähe der Inselgruppe durch Nahrungskonkurrenten die Menge potentieller Beutetiere reduziert ist (z.B. Faktor 0,1/100 m Schwimmstrecke). Mit zunehmendem Abstand von der Insel wird der Konkurrenzdruck geringer, was zu einem Anstieg in der Beutedichte führen könnte (z.B. Faktor 0,2/100 m Schwimmstrecke). In der Nähe der Polarfront ist nach HULLEY (1981), ein besonders hohes Nahrungsangebot vorhanden (z. B. Faktor 0,3/100 m Schwimmstrecke). Dieser Sachverhalt ist in Abbildung 39 dargestellt. Demnach steigt der potentielle Fangerfolg der Pinguine nicht linear mit der Wahrscheinlichkeit der Beutelokalisierung pro Schwimmstrecke an. Zudem nimmt die Wahrscheinlichkeit, auf Beutetiere zu treffen, je nach Meeresgebiet unterschiedlich stark zu. So müßten in diesem Beispiel im Schelfbereich 2200 m, in der Mischwasserzone 1030 m und in der Nähe der Polarfront lediglich 650 m zurückgelegt werden, um mit einer Wahrscheinlichkeit von 90% auf Nahrung zu stoßen. Folglich kann bereits ein geringer Anstieg des Faktors  $P_s$  zu einer überproportionalen Erhöhung des Beutefangerfolgs führen.



**Abbildung 39:** Wahrscheinlichkeit der Beutelokalisierung in Abhängigkeit von der zurückgelegten Schwimmstrecke in 3 verschiedenen Meeresgebieten mit unterschiedlichem Nahrungsangebot (durchgezogene Linie = Schelfbereich, gestrichelte Linie = Mischwasser, gepunktete Linie = Polarfront). Als Beispiel sind die Schwimmstrecken eingetragen, nach denen mit einer Wahrscheinlichkeit von 90% Beute lokalisiert wird (näheres siehe Text)

Da die Königspinguine durchaus in der Lage sind, die ungefähr 350 km entfernte Polarfront zu erreichen, erscheint die Nahrungssuche in diesem Meeresgebiet besonders lohnend. Auf der anderen Seite verbrauchen die Tiere aufgrund der längeren Wegstrecke wesentlich mehr Energie, um dieses Gebiet zu erreichen, wobei einschränkend davon auszugehen ist, daß auch auf dem Hin- und Rückweg Nahrung aufgenommen werden kann. Es stellt sich daher die Frage, ob die Fangeffizienz, d.h. der Fangenerfolg pro eingesetzte Energie ("catch per unit effort"), durch das Aufsuchen entlegenerer Meeresgebiete wirklich erhöht ist.

STAHL et al. (1985) ermittelten durch Beobachtungen vom Schiff aus, daß die größten Ansammlungen an Königspinguinen in 120 km Entfernung von der Inselgruppe vorhanden waren und folgerte daraus, daß die Tiere meist über dem Schelf und im Bereich des Schelfrandes auf Nahrungssuche gehen. Leider machen die Autoren keine Angaben darüber, ob diese Ansammlungen bevorzugt in einer bestimmten Richtung von der Insel auftraten.

Die in dieser Untersuchung mit einigen Fahrtenschreibern ermittelten Temperaturwerte lassen aufgrund der ausgeprägten Wasserschichtung auf eine Nahrungssuche in einem

## Diskussion

---

Gebiet mit Mischwasser schließen (siehe Abb. 9). Die anhand des Lichtsensors ermittelten Positionen der Königspinguine befinden sich hingegen alle in südlicher Richtung und weisen auf ein Überschreiten der Polarfront hin (siehe Abb. 20). Da mit beiden Meßmethoden vollständige Beutezüge erfaßt wurden, kommen als Ursache für die widersprüchlichen Ergebnisse hauptsächlich individuelle Unterschiede in Frage. Obwohl die einzelnen Positionsbestimmungen mittels Lichtsensor mit einem relativ großen Fehler behaftet sind, läßt ihre Anhäufung südlich der Inselgruppe vermuten, daß die Nahrungssuche hauptsächlich auf den Bereich der Polarfront konzentriert wurde. Unabhängig von den vorliegenden Untersuchungen wurde auch mit Satellitentelemetrie eben dieses Aufenthaltsgebiet für Königspinguine ermittelt (JOUVENTIN, pers. Mitt.).

Eine indirekte Methode zur Bestimmung des Aufenthaltsortes besteht darin, durch Mageninhaltsuntersuchungen, bei bekannter Verteilung der Beutetiere, Rückschlüsse auf das bevorzugte Nahrungsgebiet der Pinguine zu ziehen. Die Nahrung der Königspinguine wurde bereits mehrfach untersucht (ADAMS & KLAGES 1987, HINDELL 1988, KLAGES et al. 1990, CHEREL & RIDOUX 1992, CHEREL et al. 1993). Dabei zeigte sich, daß die Zusammensetzung der Nahrung zwar geringen lokalen und saisonalen Schwankungen unterworfen ist, der Hauptbestandteil der Nahrung generell aber durch drei verschiedene myctophide Fischarten charakterisiert ist (ADAMS & KLAGES 1987, HINDELL 1988, CHEREL et al. 1993). Diese drei Arten wurden auch im Rahmen der vorliegenden Untersuchungen gefunden. Bei den beiden dominierenden Beutefischen, den Leuchtsardinen *Krefftichthys anderssoni* und *Electrona carlsbergi*, handelt es sich nach HULLEY (1981) und ZASEL'SLIY et al. (1985) überwiegend um subadulte Tiere. Die Leuchtsardinen gehören zu den häufigsten mesopelagischen Fischen des Südlichen Ozeans. Sie treten besonders in der Nähe der Polarfront in großer Dichte auf (HULLEY 1981, SABOURENKOV 1991). *K. anderssoni* kommt zudem in den Gebieten rund um die subantarktischen Inseln vor (PERSSINOTTO & MCQUAID 1992). CHEREL et al. (1993) folgerten aus der Verteilung der Beutetiere in den Magenproben der Königspinguine, daß die Tiere entweder in der Nähe der Brutkolonie auf Nahrungssuche gehen oder jenseits der südlich gelegenen Polarfront. KOOYMAN et al. (1992a) vermuteten anhand ihrer Ergebnisse, daß die Tiere in der Nähe der Inseln auf Nahrungssuche gehen.

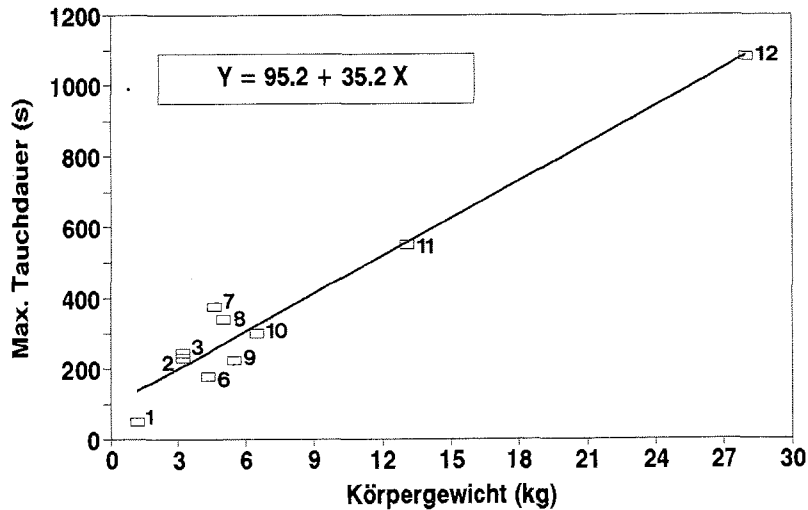
Da *K. anderssoni* ein weites Verbreitungsspektrum besitzt, läßt seine Dominanz in den untersuchten Magenproben aus dem Süd-Frühling 1991 keine eindeutigen Rückschlüsse auf das bevorzugte Nahrungsgebiet der Königspinguine zu. Die Verweildauer der Beutetiere im Magen ist zudem zeitlich begrenzt, so daß der Mageninhalt überwiegend das Beutespektrum repräsentiert, welches innerhalb einer bestimmten Zeit vor der Rückkehr zur Kolonie aufgenommen wurde. Eine Rekonstruktion des Aufenthaltsortes anhand des Mageninhalts ist daher unter Berücksichtigung der langen Dauer der Beutezüge besonders bei Königspinguinen sehr kritisch zu bewerten.

Präzisere Aussagen über das bevorzugte Aufenthaltsgebiet der Königspinguine sind zur Zeit nicht möglich. Es gibt zwar Hinweise dafür, daß sich die Königspinguine in der Nähe der Polarfront aufhielten, unklar bleibt aber, ob die Vögel generell dieses Gebiet aufsuchen und/oder ob lokale, saisonale und individuelle Unterschiede vorhanden sind. Zukünftige Untersuchungen mit Koppelnavigationsgeräten nach WILSON & WILSON (1988), Positionsbestimmungen anhand der Lichtintensität oder Satellitentelemetrie könnten detailliertere Einblicke in die Nahrungsgebiete der Königspinguine ermöglichen.

#### 4.1.4 Tauchdauer

Eine hohe Schwimmgeschwindigkeit führt zwar dazu, daß entferntere Nahrungsgebiete aufgesucht werden können, sie verursacht aber auch eine Erhöhung des Energieverbrauchs, der seinerseits die Durchführung der Tauchgänge beeinflusst. Je höher der Energieverbrauch während eines Tauchgangs ist, um so weniger Zeit können die Tiere für die Nahrungssuche unter Wasser aufwenden. Die Tauchdauer wird dabei entscheidend von den mitgeführten Sauerstoffreserven beeinflusst, die ihrerseits eine Funktion der Körpermasse sind (KOOYMAN 1989). Da die Stoffwechselintensität (= Stoffwechselrate pro Masseneinheit) mit zunehmendem Körpergewicht abnimmt ("Maus-Elefanten-Kurve", vgl. ECKERT 1986), wurde auch hier überprüft, ob eine Beziehung zwischen der maximalen Tauchdauer und der Körpermasse von Pinguinen existiert (Abb. 40). Demnach können Königspinguine offensichtlich wesentlich länger tauchen als kleinere Arten. So liegt die mittlere Tauchdauer von 317 s für Tauchgänge > 50 m im Bereich der maximalen Tauchdauer kleinerer Arten. Um dies zu kompensieren, führen kleinere Arten entsprechend mehr Tauchgänge pro Stunde durch (CROXALL et al. 1993).

## Diskussion



**Abbildung 40:** Beziehung zwischen der maximalen Tauchdauer und dem Körpergewicht verschiedener Pinguinarten ( $n = 10$ ,  $r = 0,97$ ). (1) Zwergpinguin, (2) Felsenpinguin, (3) Brillenpinguin, (6) Zügelpinguin, (7) Goldschopfpinguin, (8) Adéliepinguin, (9) Südlicher Eselspinguin, (10) Nördlicher Eselspinguin, (11) Königspinguin, (12) Kaiserpinguin. Quellen: (1) STAHEL & GALES (1987), (2) BOST (pers. Mitt.), (3) WILSON (1985), (6)(9) WILSON (pers. Mitt.), (7) CROXALL et al. (1993), (8) WILSON (pers. Mitt), (10) WILLIAMS et al. (1992), (11) diese Studie, (12) Kooyman et al. (1971).

Alle luftatmenden Vertebraten sind während eines Tauchgangs Problemen ausgesetzt, die letztendlich durch den begrenzten Sauerstoffvorrat und den steigenden Druck verursacht werden (vgl. SCHMIDT-NIELSEN 1991). In diesem Zusammenhang soll aber lediglich auf die aerobe Tauchgrenze (ATG) eingegangen werden. Nach KOOYMAN et al. (1992a) liegt der Sauerstoffgehalt bei Königspinguinen im Bereich von  $58 \text{ ml kg}^{-1}$  und der Energieverbrauch im Meer bei  $10 \text{ W kg}^{-1}$ . Unter Berücksichtigung dieser Parameter und einem mittleren Gewicht von  $13 \text{ kg}$  liegt die ATG von Königspinguinen bei  $120 \text{ Sekunden}$  (KOOYMAN et al. 1992a). Dies würde bedeuten, daß die Königspinguine bei allen tiefen Tauchgängen ihre aerobe Tauchgrenze überschreiten (vgl. Abb. 17b). Wird die ATG überschritten, können die Tiere auf anaerobem Weg über die Glykolyse Energie gewinnen. Der Energiegewinn auf anaerobem Weg ist aber energetisch wesentlich aufwendiger ( $2 \text{ ATP}$  anstatt  $36 \text{ ATP}$ ) und der Abbau des Endproduktes Milchsäure zeitaufwendiger als das Auffüllen der Sauerstoffspeicher (SCHMIDT-NIELSEN 1991). Ein kontinuierliches Überschreiten der ATG während der

Nahrungssuche erscheint bei einem solchen Energie- und Zeitaufwand äußerst unwahrscheinlich. Auch WILLIAMS et al. (1992) konnten bei Untersuchungen am Eselspinguin zeigen, daß das registrierte Tauchverhalten nicht im Einklang mit der berechneten ATG stand. Dafür spricht auch, daß Weddellrobben nur bei 5% ihrer Tauchgänge die ATG überschreiten (KOOYMAN et al. 1980).

KOOYMAN et al. (1992a) vermuten, daß bei Königspinguinen die häufig zwischen den tiefen Tauchgängen durchgeführten flacheren und kürzeren Tauchgänge dazu dienen, die verbrauchten Sauerstoffspeicher wieder aufzufüllen (siehe Abb. 12b). Die vorliegende Untersuchung belegt jedoch, daß auch über längere Zeiträume ausschließlich tiefe Tauchgänge durchgeführt werden (siehe Abb. 12c), so daß die Hypothese von KOOYMAN et al. (1992a) keine befriedigende Erklärungsmöglichkeit für ein angebliches Überschreiten der ATG bietet. Zudem liegt die kalkulierte ATG schon bei den kleineren *Pygoscelis*-Arten zwischen 95 und 134 Sekunden (CULIK et al., einger.) und beim Humboldtpinguin (*Spheniscus humboldti*) bei 150 Sekunden (KOOYMAN & DAVIS 1987). Die Königspinguine sollten aber schon aufgrund ihrer größeren Körpermasse und der damit verbundenen geringeren Stoffwechselintensität (ECKERT 1986, SCHMIDT-NIELSEN 1991) eine höhere ATG besitzen.

Es deutet demnach vieles darauf hin, daß die ATG der Königspinguine höher liegt als bisher kalkuliert. Als Ursachen für eine fehlerhafte Berechnung der ATG kommen entweder eine Unterschätzung der Sauerstoffspeicher und/oder eine Überschätzung des Energieverbrauchs in Frage. Die mittlere Tauchdauer bei Eselspinguinen beträgt fast 170 Sekunden (WILLIAMS et al. 1992). Dies liegt im Bereich der für den großemäßig vergleichbaren Humboldtpinguin berechneten ATG (KOOYMAN & DAVIS 1987). Ausgehend von einer ATG, die der mittleren Tauchdauer von 317 Sekunden entspricht, ergäbe sich für Königspinguine ein Sauerstoffgehalt von 150 ml kg<sup>-1</sup> anstatt von 58 ml kg<sup>-1</sup>. Eine derartige Unterschätzung erscheint aber sehr unwahrscheinlich, da bei *Pygoscelis*-Pinguinen mit 57 bis 63 ml kg<sup>-1</sup> (vgl. CULIK et al., einger.) und auch Robben (55 bis 70 ml kg<sup>-1</sup>) und Walen (44 bis 76 ml kg<sup>-1</sup>) vergleichbare Werte ermittelt wurden (SNYDER 1983).

Andererseits würde sich bei einer mittleren Tauchdauer von 317 Sekunden ein Energieverbrauch von 3,7 W kg<sup>-1</sup> ergeben. Dieser Energieverbrauch ist geringer als für einen

## Diskussion

---

im Seewasser von 5°C ruhenden Königspinguin ermittelt wurde (KOOYMAN et al. 1992a). Trotzdem erscheint eine Überschätzung des Energieverbrauchs auf See als mögliche Ursache für die fehlerhafte ATG-Bestimmung weitaus wahrscheinlicher als ein zu geringer Sauerstoffgehalt. Für die Bestimmung des Energieverbrauchs wird im allgemeinen doppelt markiertes schweres Wasser verwendet (z.B. KOOYMAN et al. 1992a). Neuere Untersuchungen haben jedoch ergeben, daß sich das Verhalten von Eeselpinguinen nach intramuskulärer Injektion mit doppelt markiertem schwerem Wasser stark veränderte und Schimmgeschwindigkeit, Wegstrecke und Tauchdauer reduziert waren (WILSON & CULIK, eingezeichnet). Die Autoren führen dies darauf zurück, daß der betroffene Muskel infolge des verabreichten Wasservolumens in seiner Aktivität stark eingeschränkt wird. Eine derartige Beeinflussung der Muskelaktivität führt aber zwangsläufig zu einer fehlerhaften Bestimmung des Energieverbrauchs, auch wenn es im Verlauf der mehrtägigen Beutezüge der Königspinguine zu einer Abschwächung dieses Effekts kommt. SCHMIDT-NIELSEN (1991) stellt die Hypothese auf, daß die Stoffwechselrate bei Robben während eines Tauchgangs auch unter den Grundumsatz fallen kann, da unter diesen Umständen die Blutzufuhr zu einigen Organen und entsprechend deren Energieverbrauch reduziert ist. Dies könnte bedeuten, daß durch den reduzierten Grundumsatz der Energiebedarf, der durch das Schwimmen entsteht, mehr als kompensiert würde. Letztendlich würde dies dazu führen, daß der Energieverbrauch während der Tauchgänge niedriger und an der Oberfläche höher anzusetzen ist als bisher vermutet. Es wurde daher versucht, die ATG von Königspinguinen anhand der erhaltenen Tauchmuster einzugrenzen.

Trägt man das gleitende Mittel der Oberflächenzeit gegen das gleitende Mittel der Tauchdauer auf, so ergibt sich eine minimale Oberflächenzeit, die mit zunehmender Tauchdauer überproportional ansteigt (siehe Abb. 18). Eine ähnliche Abhängigkeit wurde bei Galapagos-Seebären (*Arctocephalus galapagonensis*) ermittelt (HORNING 1992). Allerdings charakterisierte HORNING (1992) die untere Grenze der Oberflächenzeit durch zwei Geraden mit unterschiedlicher Steigung. Während bei geringeren Tauchdauern die Gerade nur wenig ansteigt, war bei höheren Tauchdauern ein stärkerer Anstieg der Oberflächenzeiten mit einer entsprechenden Geradensteigung zu beobachten. Der Schnittpunkt der beiden Geraden wurde von HORNING (1992) dann als ATG definiert. Ursache für die unterschiedlichen Kurvenverläufe bei Königspinguinen und Seebären



könnte der unterschiedliche Aufbau der respiratorischen Organe sein. Bereits KOOYMAN (1989) vermutete, daß zwischen marinen Säugern und tauchenden Seevögeln hinsichtlich der ATG Unterschiede vorhanden sind, die auf die jeweilige Funktionsweise der respiratorischen Organe zurückzuführen sind. So besitzen Vögel die Fähigkeit zur Sauerstoffaufnahme in der Lunge während eines Tauchgangs (SCHMIDT-NIELSEN 1991). Zusätzlich sind die Luftsäcke der Vögel unterschiedlich stark komprimierbar (KOOYMAN & PONGANIS 1990), was bei steigendem Druck während eines Tauchgangs zu einem Luftstrom in den respiratorischen Organen führen könnte und den in den Luftsäcken befindlichen Sauerstoff zumindest teilweise nutzbar macht.

In allen bisherigen Untersuchungen zur ATG von tauchenden Warmblütern (z.B. GENTRY et al. 1986, KOOYMAN 1989) wurde vorausgesetzt, daß es sich bei der ATG um einen definierten Zeitpunkt handelt, an dem auf anaeroben Stoffwechsel umgeschaltet wird. Sowohl die Blutzufuhr als auch der Sauerstoffverbrauch sind aber nicht in allen Organen gleichmäßig hoch (KOOYMAN 1989). Besonders die Durchblutung der Muskeln ist reduziert, obwohl gerade hier ein erhöhter Sauerstoffbedarf vorhanden ist (KOOYMAN et al. 1992b). Auf der anderen Seite ist in den Muskeln der Myoglobin-Gehalt erhöht und allein der an das Myoglobin gebundene Sauerstoff soll z.B. bei einem Eselspinguin (*Pygoscelis papua*) für einen Tauchgang von 5 Minuten Dauer ausreichen (SCHOLANDER 1940 in KOOYMAN et al. 1992b).

Die unterschiedliche Durchblutung und Aktivität einzelner Organe während eines Tauchgangs hat aber zur Folge, daß der Sauerstoffvorrat im Körper nicht gleichmäßig aufgebraucht wird und demzufolge eine Produktion von Milchsäure als Folge eines anaeroben Stoffwechsels lediglich lokal auftritt. Das Abtragen der gesamten Sauerstoffschuld an der Oberfläche wird aber von dem Ausmaß der Sauerstoffarmut und des Milchsäuregehalts im gesamten Körper beeinflusst. Die Milchsäure wird erst mit einsetzender Blutzirkulation aus dem jeweiligen Gewebe entfernt und ihr Abbau dauert insgesamt länger als das Auffüllen der Sauerstoffspeicher (SCHMIDT-NIELSEN 1991). Dies könnte zwar das überproportionale Ansteigen der Oberflächenzeit in Abhängigkeit von steigender Tauchdauer erklären (siehe Abb. 18), insgesamt reichen die ermittelten minimalen Oberflächenzeiten aber bei weitem nicht aus, den kalkulierten Milchsäuregehalt als Folge einer bestimmten Tauchdauer abzubauen (KOOYMAN & PONGANIS 1990). Auch wenn sich abschließend die ATG der Königspinguine nicht quantifizieren

## Diskussion

---

läßt, wird durch sie in jedem Fall die Tauchdauer nach oben begrenzt. Innerhalb dieser limitierten Zeitdauer müssen die Tiere so erfolgreich wie möglich auf Nahrungssuche gehen.

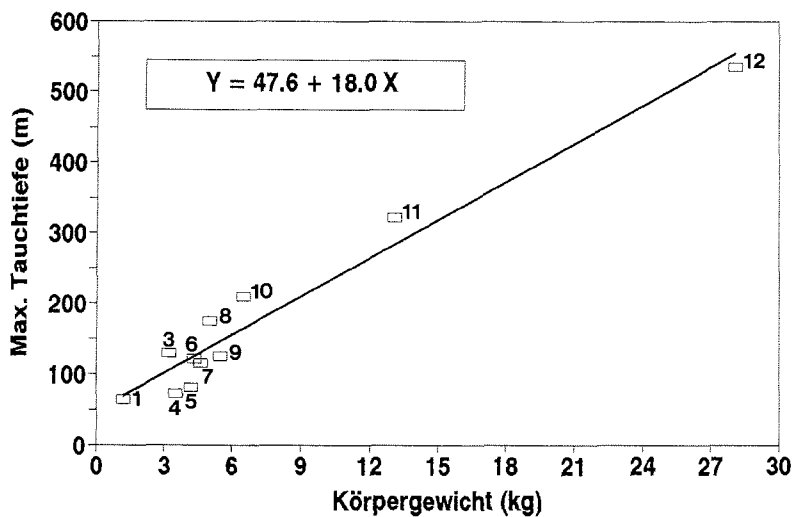
Wie bereits erwähnt wurde, besteht die Hauptnahrung von Königspinguinen aus Leuchtsardinen, die im Wasser fleckenhaft verteilt sind und deren Lokalisierung daher entscheidend von der Zeit abhängig ist, welche die Königspinguine in den jeweiligen Wassertiefen verbringen. Die Verweildauer der Tiere in bestimmten Wassertiefen wird durch ihre Vertikalgeschwindigkeit gesteuert. Da die Schwimmgeschwindigkeit mehr oder weniger konstant bei  $2,4 \text{ m s}^{-1}$  liegt (ADAMS 1987), kann eine Veränderung der Vertikalgeschwindigkeit nur durch Variation des Tauchwinkels hervorgerufen werden. Diese Strategie ist auch von anderen Pinguinarten bekannt (WILSON & WILSON, im Druck, WILSON, im Druck). Basierend auf den Beziehungen zwischen Vertikalgeschwindigkeit und Tauchtiefe (siehe Abb. 17a) lassen sich mittlere Tauchwinkel von  $19^\circ$ ,  $27^\circ$  und  $37^\circ$  bei Tauchtiefen von 50 m, 150 m und 250 m berechnen, wobei hier sowohl erfolgreiche als auch erfolglose Tauchgänge erfaßt wurden. Demnach erhöhen die Königspinguine ihre Vertikalgeschwindigkeit, indem sie den Tauchwinkel in Abhängigkeit von der Tauchtiefe verändern. Dies bedeutet aber, daß die Tiere gezielt in bestimmte Wassertiefen abtauchen und könnte dazu dienen, nach der Ortung einer dichten Ansammlung von Beutetieren in schneller Abfolge Tauchgänge in bestimmte Wassertiefen durchzuführen.

Im Vergleich zu anderen Pinguinarten sind die Tauchwinkel der Königspinguine wesentlich flacher. Die mittleren Tauchwinkel bei einem Tauchgang in 50 m Tiefe betragen beim 3 kg schweren Brillenpinguin  $65^\circ$ , beim 6 kg schweren Eselspinguin  $30^\circ$  (WILSON, im Druck) und, wie bereits erwähnt, beim 13 kg schweren Königspinguin  $19^\circ$ . Königspinguine verbringen also im Vergleich zu den kleineren Pinguinarten wesentlich mehr Zeit in einer definierten Wasserschicht auf der Suche nach Beute. Die vergleichsweise flachen Tauchwinkel legen den Schluß nahe, daß auch in den oberen Wasserschichten potentielle Beutetiere vorhanden sein müssen, da die Königspinguine eine nahrungsarme Schicht durch Erhöhung des Tauchwinkels wesentlich schneller durchqueren könnten. Trotz der vergleichsweise flachen Tauchwinkel und der begrenzten Tauchdauer tauchen Königspinguine manchmal in Wassertiefen von mehr als 300 m. In

einem solchen Fall wären auch die Vertikalgeschwindigkeiten von  $2,5 \text{ m s}^{-1}$ , die zuweilen registriert wurden und einem Tauchwinkel von etwa  $90^\circ$  entsprechen, erklärbar, da dadurch mehr Zeit für die Nahrungsaufnahme in größeren Tiefen zu Verfügung steht.

#### 4.1.5 Tauchtiefe und Zeitpunkt der Nahrungsaufnahme

Die Königspinguine sind in der Lage, in regelmäßiger Abfolge Tauchgänge in Wassertiefen von mehr als 200 m durchzuführen (siehe Abb. 11 und Abb. 14). Sie zählen damit neben dem Kaiserpinguin zu den Seevögeln mit der höchsten Tauchkapazität (KOOYMAN & PONGANIS 1990, ANCEL et al. 1992). Auch hinsichtlich der maximalen Tauchtiefe konnte eine Abhängigkeit von der Körpergröße festgestellt werden (Abb. 41).



**Abbildung 41:** Beziehung zwischen der maximalen Tauchtiefe und dem Körpergewicht verschiedener Pinguinarten ( $n = 11$ ,  $r = 0,97$ ). (1) Zwergpinguin, (3) Brillenpinguin, (4) Magellanpinguin, (5) Humboldtpinguin, (6) Zügelpinguin, (7) Goldschopfpinguin, (8) Adéliepinguin, (9) Südlicher Eselspinguin, (10) Nördlicher Eselspinguin, (11) Königspinguin, (12) Kaiserpinguin. Quellen: (1) MONTAGUE (1985), (3) WILSON (1985), (4) WILSON & WILSON (1990), (5) WILSON (pers. Mitt.), (6) BENTSON et al. (im Druck), (7) CROXALL et al. (1993), (8) WHITEHEAD (1989), (9) WILSON et al. (1991b), (10) BOST et al. (einger.), (11) diese Studie, (12) KOOYMAN (pers. Mitt.).

Zwar werden auch von anderen Seevögeln enorme Tauchtiefen erreicht, doch handelt es sich dabei meist um außergewöhnliche Einzelereignisse. So wurde z.B. bei der nur 1 kg schweren Dickschnabellumme *Uria lomvia*, deren Tauchtiefen normalerweise 100

## Diskussion

---

m nicht überschreiten, eine maximale Tauchtiefe von 210 m registriert (CROLL et al. 1992). Selbst unter den Robben finden sich nur wenige und wesentlich größere Arten, die regelmäßig noch größere Tauchtiefen als die *Aptenodytes*-Pinguine erreichen, darunter der Nördliche See-Elefant *Mirounga angustirostis* (bis zu 700 m, LEBOEUF et al. 1988) und die Weddell-Robbe *Leptonychotes weddelli* (bis zu 450 m, KOOYMAN 1968).

Die Königspinguine müssen vermutlich regelmäßig große Wassertiefen aufsuchen, um ausreichend Nahrung aufzunehmen. Die Leuchtsardinen (Myctophidae) führen im Tagesverlauf vertikale Wanderungen durch und werden dabei von den Lichtverhältnissen in ihrer Umgebung gesteuert (GJOSAETER & KAWAGUCHI 1980, LINKOWSKI 1983, ZASEL'SLIY et al. 1985, TORRES & SOMERO 1988). Die Fische befinden sich tagsüber in großer Dichte fleckhaft verteilt in über 100 m Wassertiefe, von wo aus sie nachts an die Wasseroberfläche wandern und sich dort gleichmäßig verteilen (CHEREL, pers. Mitt.). Diese täglichen Vertikalwanderungen sind auch von vielen anderen Zooplanktern bekannt und werden allgemein darauf zurückgeführt, daß die Tiere tagsüber in tieferen Wasserschichten vor visuell jagenden Räubern Zuflucht suchen (GLIWICZ 1986) und nachts im Schutz der Dunkelheit die in den oberen Wasserschichten befindliche Nahrung fressen (MCLAREN 1974).

Wie erwartet, zeigt die Verteilung der Tauchtiefen einen der Beuteverteilung entsprechenden circadianen Verlauf (siehe Abb. 13) und bestätigt somit die Ergebnisse früherer Untersuchungen (KOOYMAN et al. 1992a). Bei vielen anderen Pinguin- und Robbenarten sind die registrierten Tauchtiefen ebenfalls circadian verteilt (CROXALL et al. 1985, 1988, ECKERT et al. 1988, KOOYMAN et al. 1992a, WILLIAMS et al. 1992). Auch diese Verteilungsmuster wurden auf die im Tagesverlauf durchgeführten Vertikalwanderungen der jeweiligen Beutetiere zurückgeführt. Dabei vermutete man allerdings, daß besonders in den Nachtstunden die Nahrungsaufnahme erleichtert ist, da die Beutetiere dann in geringen Wassertiefen erreichbar sind. Auf der Grundlage dieser Hypothese kalkulierten KOOYMAN et al. (1992a) anhand der Tauchmuster von Königspinguinen einen Fangerfolg von 285 Fischen/Stunde bzw. 16 Fischen/Tauchgang während der Nacht und von 46 Fischen/Stunde bzw. 9 Fischen/Tauchgang bei Helligkeit, wobei sie einen vom Licht unabhängigen Fangerfolg voraussetzten. Demzufolge würde

der Fangenerfolg pro Nachtstunde mehr als sechsmal höher liegen als derjenige im gleichen Zeitraum bei Helligkeit. In Anbetracht dieses Verhältnisses stellten die Autoren die Frage, warum die Königspinguine bei Helligkeit überhaupt energetisch aufwendige tiefe Tauchgänge durchführen. Immerhin benötigt ein Königspinguin mit einem Gewicht von 13 kg eine Energiemenge von 42 kJ während eines Tauchgangs von 320 Sekunden Dauer. Nur zum Ausgleich dieser Energiemenge müßten die Tiere unter Berücksichtigung eines Energiegewinns von  $7,0 \text{ kJ g}^{-1}$  Nahrung und einer Assimilationseffizienz von 0,75 (WIENS 1984) eine Nahrungsmenge von 8 g bzw. eine Anzahl von 6 *K. anderssoni*, dem häufigsten Beutetier, aufnehmen (berechnet nach KOOYMAN et al. 1992a).

Die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung zeigen im Gegensatz dazu deutlich, daß der weitaus größere Teil der Nahrung während des Tages aufgenommen wurde (siehe Abb. 25 und Abb. 26). Zudem steht die Annahme eines vom Licht unabhängigen Fangenerfolgs nicht nur im Widerspruch zu den bereits zitierten Hypothesen von MCLAREN (1974) und GLIWICZ (1986) über die Ursachen der Vertikalwanderungen des Zooplanktons, sie vernachlässigt auch völlig die Tatsache, daß Pinguine visuell orientierte Räuber sind (MARTIN & YOUNG 1984). Auf diese Punkte wird im folgenden ausführlich eingegangen.

Da die Königspinguine nach den hier vorliegenden Ergebnissen in den Nachtstunden mit weniger als 12% aller Freßereignisse nur in einem sehr begrenzten Umfang zur Aufnahme von Nahrung fähig waren (siehe Abb. 25 und Abb. 26), muß zuerst der Fangenerfolg der Königspinguine neu berechnet werden. Als Grundlage einer solchen Kalkulation wurde, um einen direkten Vergleich zu gewährleisten, ebenfalls die Leuchtsardine *K. anderssoni* mit einem mittleren Gewicht von 1,4 g gewählt (KOOYMAN et al. 1992a). Im Mittel wurde etwa 3800 g Nahrung pro Tag aufgenommen, wovon etwa 10% auf die 7 Nachtstunden entfielen. Dies ergibt eine Aufnahme von 271 Fischen (380 g) in der Nacht und 2443 Fischen (3420 g) bei Tageslicht (Tab. 11). Der Fangenerfolg während des Tages ist demnach neunmal höher als in der Nacht. Von den durchschnittlich 139 Tauchgängen pro Tag wurden nur 21 (15%) in der Nacht und 118 (85%) bei Tageslicht durchgeführt. Daraus resultiert eine Aufnahme von 39 Fischen/Stunde bzw. 13 Fischen/Tauchgang während der Nacht und 144 Fischen/Stunde bzw. 21 Fischen/Tauchgang bei Helligkeit. Diese Verhältnisse erklären im Gegensatz zu den

## Diskussion

Berechnungen von KOOYMAN et al. (1992a) ausreichend, daß die Königspinguine tagsüber tiefere Tauchgänge durchführen müssen, um genügend Nahrung zu erhalten. Zudem handelt es sich bei dem kalkulierten nächtlichen Fangerfolg von 13 Fischen/Tauchgang um eine Überschätzung, da bei der Analyse der Tauchgänge je nach Meßintervall erst Werte ab 15 m Wassertiefe berücksichtigt wurden, wodurch die Anzahl der ausschließlich flachen Nachttauchgänge erheblich unterschätzt wurde.

**Tabelle 11:** Vergleich der Ergebnisse zum Fangerfolg von Königspinguinen in Abhängigkeit vom Tageslicht mit Literaturangaben.

	Kooyman et al. 1992	diese Arbeit
Fangerfolg am Tag	782	2443
pro Stunde	46	144
pro Tauchgang	9	21
Fangerfolg in der Nacht	1995	271
pro Stunde	285	39
pro Tauchgang	16	13
Tag-Nacht-Verhältnis	0.4	9.0
pro Stunde	0.2	3.7
pro Tauchgang	0.6	1.6

Der kalkulierte durchschnittliche Fangerfolg von Königspinguinen liegt im Vergleich zu dem anderer Pinguinarten noch relativ niedrig (vgl. WILSON, im Druck). Unter Berücksichtigung einer mittleren Tauchdauer von 320 Sekunden bei einem Tauchgang > 50 m wurde 1 Fisch alle 15 s aufgenommen, wobei sämtliche Kalkulationen auf der Grundlage des kleinsten potentiellen Beutetieres, *K. anderssoni*, durchgeführt wurden. Das häufigste Beutetier von Pinguinen, der Krill, ist nur geringfügig kleiner als *K. anderssoni*, und die minimalen Zeitabstände, in denen einzelne Individuen des Krills aufgenommen werden können, betragen bei Adéliepinguinen 1,3 s (WILSON et al. 1991a), bei Zügelpinguinen 1 s, bei Eselspinguinen 3 s und bei Goldschopfpinguinen 4 s (CROXALL & DAVIS 1990).

Die circadiane Verteilung der Tauchtiefen läßt auf eine Steuerung durch die jeweiligen Lichtverhältnisse schließen. Die vorherrschenden Lichtverhältnisse können die Tauchtiefe entweder direkt oder indirekt über die vertikale Verteilung der Beutetiere beeinflussen. Die Beleuchtungsstärke an der Wasseroberfläche (siehe Abb. 10) liegt in den Nachtstunden unterhalb von 2 lx (untere Meßgrenze) und schränkt den Fangerfolg der Tiere anscheinend stark ein. Allerdings wurde nur eine begrenzte Anzahl von Nächten erfaßt

und es ist denkbar, daß die Tiere bei klarem Himmel und Mondschein an der Wasseroberfläche zu einer eingeschränkten visuellen Orientierung fähig sind, obwohl selbst bei Vollmond eine Beleuchtungsstärke von 0,4 lx nicht überschritten wird (MARTIN 1990). Zudem sind die Leuchtsardinen biolumineszent (ZASEL'SLIY et al. 1985), so daß eine Ortung dieser Tiere auch dadurch begrenzt möglich sein könnte. Offensichtlich lohnt es sich aber für die Pinguine normalerweise nicht, während der Nacht gezielt auf Nahrungssuche zu gehen. In vielen Tauchprofilen ist erkennbar, daß in dieser Zeit häufig gar keine Tauchaktivität stattfand oder zumindest ausgedehnte Ruhephasen eingelegt wurden (siehe Abb. 11 und Abb. 23). Zusätzlich ist davon auszugehen, daß nicht alle flachen Tauchgänge während der Nacht Tauchgänge darstellen, die der Nahrungssuche dienen. Da sich Pinguine nur unter Wasser effektiv fortbewegen können (ADAMS & WILSON 1987) besitzen viele dieser Tauchgänge < 30 m eine überwiegend horizontal ausgerichtete Komponente ("travelling dives").

Nach CROXALL et al. (1993) ist unterhalb von 100 m Wassertiefe unabhängig von der Tageszeit kein Licht mehr vorhanden. Leider geben die Autoren weder eigene Ergebnisse noch Quellen an, die diese Behauptung stützen könnten. Im Gegensatz dazu lassen die mit dem Lichtsensor erzielten Ergebnisse auf ausreichende Lichtverhältnisse in großen Tiefen schließen. Immerhin waren während des Tages in 120 m Wassertiefe noch 2 lx Beleuchtungsstärke vorhanden, gemessen mit einem Sensor, dessen Absorptionsmaximum im roten Wellenlängenbereich lag. Dieser Bereich wird im Vergleich zum blau-grünen Spektralbereich aber im Wasser stärker absorbiert. Das Pinguinauge ist besonders auf den blau-grünen Bereich adaptiert und von seiner Lichtempfindlichkeit mit dem Auge einer Eule vergleichbar (MARTIN & YOUNG 1984). Es ist daher wahrscheinlich, daß Königspinguine auch in Tiefen um 300 m noch visuell Beutetiere lokalisieren können, besonders da sich bisher noch kein glaubwürdiger Hinweis auf ein alternatives Sinnesorgan zur Lokalisierung der Beute ergeben hat (vgl. MARTIN & YOUNG 1984). Einen weiteren Hinweis auf das Vorhandensein einer Restlichtmenge in diesen Tiefen bieten die Beutetiere selbst: die Lichtintensität ist, wie erwähnt, allgemein als Auslöser für die vertikale Wanderung von Zooplankton anerkannt. Demzufolge muß noch so viel Licht in die Wassertiefe dringen, in der sich das Zooplankton tagsüber aufhält, daß es als Auslöser für die Vertikalwanderungen wirksam werden kann. Bei *Pygoscelis*-Pinguinen wurde bereits nachgewiesen, daß die Tauchtiefe unabhängig von

## Diskussion

---

der Beuteverteilung allein eine Funktion der Beleuchtungsstärke ist (WILSON et al. 1993b). Aufgrund der vorliegenden Ergebnisse kann davon ausgegangen werden, daß dies auch bei Königspinguinen der Fall ist. Zukünftige Untersuchungen mit einem empfindlicheren Lichtsensor können detailliertere Informationen über die in tieferen Wasserschichten vorherrschenden Lichtverhältnisse und das Sehvermögen von Königspinguine liefern.

Offensichtlich bietet die Dunkelheit dem Zooplankton im Gegensatz zu bisherigen Annahmen (CROXALL et al. 1988, KOOYMAN et al. 1992a, WILLIAMS et al. 1992) während der Nahrungsaufnahme an der Wasseroberfläche tatsächlich ausreichend Schutz vor visuell orientierten Räubern. Das bestätigt die Hypothesen von MCLAREN (1974) und GLIWICZ (1986). Auf der anderen Seite bietet am Tage die Flucht vor visuell orientierten Räubern in tiefere Wasserschichten teilweise keinen ausreichenden Schutz, da z.B. Königspinguine den überwiegenden Teil an Nahrung in eben dieser Zeit und in großen Wassertiefen aufnehmen. Wie läßt sich dieser Widerspruch erklären?

Das Ausmaß von Vertikalwanderungen wird nicht nur durch Räuber beeinflusst, sondern auch von den dabei auftretenden energetischen Kosten sowie physikalischen (z.B. Meeresboden) und physiologischen Grenzen wie z.B. Sauerstoffmangel in bestimmten Wasserschichten (KILS 1979). Wie bereits beschrieben, verringert sich mit zunehmender Tauchtiefe die Zeit, die ein Luft-atmender Räuber für die Nahrungssuche in einer bestimmten Wasserschicht aufwenden kann. Potentielle Beuteorganismen könnten daher bei einer vorhandenen Tiefenbegrenzung durch eine gleichmäßige Verteilung während des Tages den zu diesem Zeitpunkt tief tauchenden Feinden ausweichen. Dieses Verhalten zeigt z.B. der Antarktische Krill (*Euphausia superba*), der sich unter bestimmten Bedingungen tagsüber gleichmäßig in der Wassersäule verteilt (KALINOWSKI & WITEK 1980).

Eine andere Strategie haben anscheinend die Beutetiere der Königspinguine entwickelt. Die Tauchwinkel der Königspinguine sind, wie bereits erwähnt, im Vergleich zu anderen Pinguinarten relativ flach und die Vögel verweilen entsprechend länger in einer bestimmten Wasserschicht. Da die Leuchtsardinen in der Lage sind, Wassertiefen von weit mehr als 100 m aufzusuchen und sich dort fleckenhaft zu verteilen, müssen die Königspinguine auf der Suche nach Nahrung ihre Tauchgänge in unterschiedlich große



Tiefen richten. Anscheinend hat sich diese Verteilung für die Leuchtsardinen im Laufe der Evolution als vorteilhaft erwiesen, obwohl die Pinguine bei der Ortung einer Ansammlung von Beutetieren innerhalb sehr kurzer Zeit aufgrund der hohen Dichte der Beutetiere große Nahrungsmengen aufnehmen können.

KOOYMAN et al. (1992a) gehen bei der Berechnung des Fangerfolgs von der Annahme aus, daß nur während der Bodenzeit eines Tauchgangs Beute lokalisiert und gefangen werden kann. Es konnte aber in der vorliegenden Untersuchung gezeigt werden, daß eine Klassifizierung der jeweiligen Tauchform (U-, V- oder W-förmig) und die damit verbundenen Rückschlüsse auf die Dauer der Bodenzeit sehr stark von der Höhe des Meßintervalls abhängig sind. Bei Königspinguinen sind die U- und V-förmigen Tauchgänge schlecht und lediglich W-förmige Tauchgänge wegen der vergleichsweise langen Bodenzeit relativ gut erkennbar (siehe Abb. 15). Leider läßt sich das den Messungen von KOOYMAN et al. (1992a) zugrundeliegende Meßintervall nicht mehr eindeutig rekonstruieren. Die veröffentlichten Angaben (Meßintervalle von 0,1 Sekunden, maximale Meßdauer von 6,9 Tagen, Gesamtspeicher von 64 kB) sind in dieser Form nicht möglich, da für eine derartige Datenmenge ein Gesamtspeicher von > 6000 kB benötigt würde. Es wird daher vermutet, daß es sich hier um einen Druckfehler handelt und das Meßintervall 10 Sekunden betrug. Damit lassen sich zwar alle Tauchgänge voneinander abgrenzen, die Klassifizierung selbst unterliegt aber besonders bei der Differenzierung zwischen U- (mit Bodenzeit) und V-förmigen (ohne Bodenzeit) Tauchgängen einer subjektiven Einschätzung. Die Bedeutung der Höhe des Meßintervalls für die Ermittlung der jeweiligen Bodenzeiten wird auch durch das folgende Beispiel belegt: bei Eselspinguinen wurde mit kontinuierlich messenden Geräten der Anteil an V-förmigen Tauchgängen mit 85% (WILLIAMS et al. 1992) und mit getakteten Geräten mit 29% (WILSON, im Druck) bestimmt. Derartige Schwankungen können zwar durchaus auch auf unterschiedliche Nahrungsbedingungen zurückzuführen sein, die große Diskrepanz läßt aber doch auf die Möglichkeit großer Fehleinschätzungen schließen.

Unabhängig von den beschriebenen methodischen Schwierigkeiten steht eine Beschränkung des Fangerfolgs auf die Bodenzeit eines Tauchgangs nicht im Einklang mit den ermittelten Tauchwinkeln. Die Königspinguine sollten unter diesen Umständen zum Erreichen einer bestimmten Wassertiefe, in der Beute lokalisiert wurde, wiederholt

## Diskussion

---

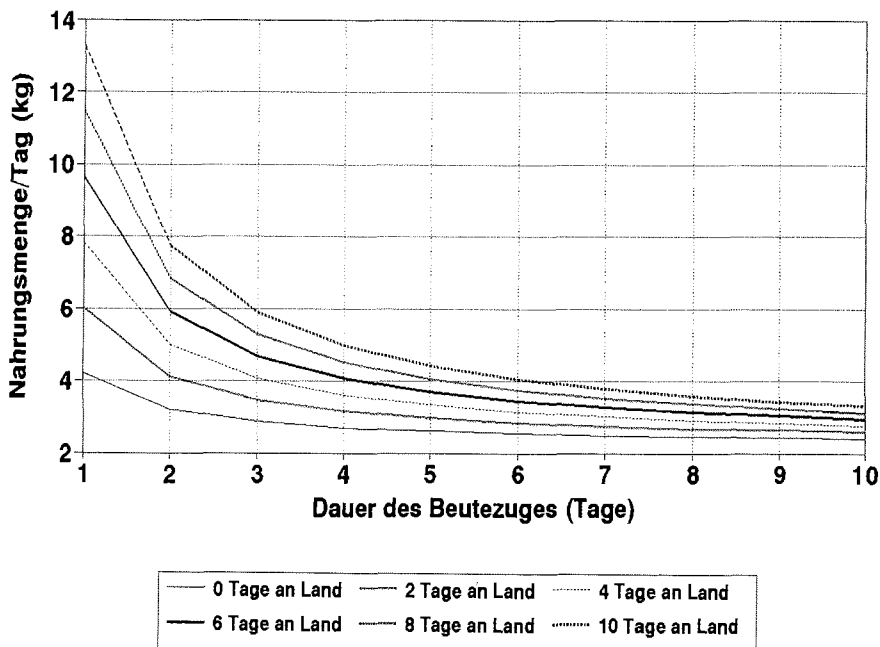
möglichst steil abtauchen, um entsprechend mehr Bodenzeit zur Nahrungsaufnahme zu Verfügung zu haben. Dies scheint aber nicht der Fall zu sein.

### 4.1.6 Nahrungsmenge

Letztendlich spiegelt sich die Variabilität aller physiologischen Faktoren und der Umwelteinflüsse im Fangerfolg wieder, der als aufgenommene Nahrungsmenge gemessen werden kann. Die anhand des Magentemperaturverlaufs berechnete Nahrungsmenge unterliegt großen täglichen Schwankungen (siehe Abb. 27). Zudem sind Königspinguine offensichtlich dazu fähig, innerhalb eines Tages Nahrungsmengen aufzunehmen, die manchmal das eigene Körpergewicht übersteigen. Dieser wechselnde Erfolg bei der Nahrungssuche dürfte zu einem großen Teil auf die fleckenhafte Verteilung und zudem in den jeweiligen Meeresgebieten unterschiedlich hohe Abundanz der Beute zurückzuführen sein.

Bedingt durch die lange Aufenthaltsdauer der Königspinguine sowohl im Meer als auch an Land ergibt sich für die Tiere eine besondere Problematik. So muß während eines Beutezuges sowohl der Energieverbrauch, der bei der aktuellen Nahrungssuche entsteht, als auch das energetische Defizit, welches sich während des letzten Aufenthalts an Land aufgebaut hat, durch entsprechende Nahrungsmengen ausgeglichen werden. Zusätzlich muß etwa 2 kg Nahrung für das Küken gesucht und zur Brutkolonie transportiert werden. Das Gewicht der Königspinguine nimmt dementsprechend in den Sommermonaten während eines Beutezuges um etwa 2 kg zu (KOOYMAN et al. 1992a). Durch den Einsatz von doppelt markiertem schwerem Wasser konnten KOOYMAN et al. (1992a) einen Energiebedarf von 4717 kJ/Vogel/Tag an Land berechnen, für die Nahrungssuche im Meer ergab sich ein Energiebedarf von 11232 kJ/Vogel/Tag. Wie bereits erwähnt, ist der Einsatz von doppelt markiertem schwerem Wasser mit methodischen Fehlern behaftet. Da aber keine anderen Untersuchungen über den Energieverbrauch von Königspinguinen durchgeführt wurden und eine Fehlbestimmung vermutlich überwiegend während der Tauchgänge auftritt, basieren die nachfolgenden Kalkulationen auf der Grundlage der von KOOYMAN et al. (1992a) ermittelten Werte. Demnach entspricht der Energiebedarf eines Königspinguins, unter Berücksichtigung eines Energiegehalts der Nahrung von  $7,0 \text{ kJ g}^{-1}$  (CHEREL & RIDOUX 1992, KOOYMAN et al. 1992a) und einer Assimilationseffizienz von 0,75 (WIENS 1984), Nahrungsmengen von 0,9 kg/Tag an

Land bzw. 2,2 kg/Tag im Meer (berechnet aus KOOYMAN et al. 1992a). Je nach Dauer des Aufenthalts an Land und im Meer variiert die täglich benötigte Nahrungsmenge dementsprechend (Abb. 42) und ist um so größer, je länger der Landaufenthalt und je kürzer der eigentliche Beutezug ist.



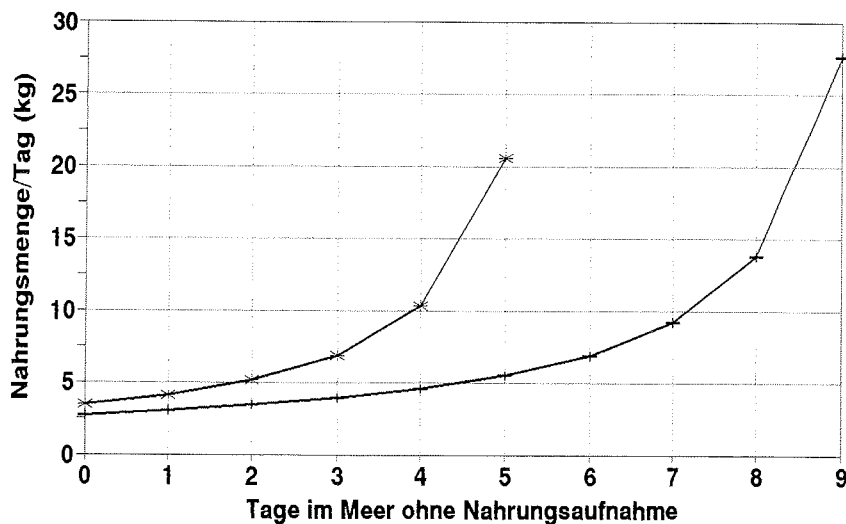
**Abbildung 42:** Berechnung der täglich von Königspinguinen benötigten Nahrungsmenge in Abhängigkeit von der Aufenthaltsdauer im Meer und an Land. Als Berechnungsgrundlage diente eine Nahrungsmenge von 0,9 kg/Tag an Land und 2,2 kg/Tag im Meer sowie zusätzlichen 2 kg als Nahrung für das Küken (näheres siehe Text).

Die Menge an aufgenommener Nahrung ist zusätzlich von der Lokalisierung potentieller Beutetiere abhängig. So muß jeder Tag im Meer, an dem nur wenig oder überhaupt keine Beute ausfindig gemacht werden kann, durch eine erhöhte Nahrungsaufnahme an anderen Tagen ausgeglichen werden. Ausgehend von den für die jeweilige Jahreszeit typischen Beutezug-Dauern (Süd-Frühling 1991: 4 Tage an Land, 10 Tage auf See; Süd-Sommer 1993: 6 Tage an Land, 6 Tage auf See) und unter Berücksichtigung einer Nahrungsmenge von 2 kg für das Küken ergibt sich so ein Nahrungsbedarf von 27,6 kg ( $4 \cdot 0,9 \text{ kg} + 10 \cdot 2,2 \text{ kg} + 2 \text{ kg}$ ) bzw. 20,6 kg ( $6 \cdot 0,9 \text{ kg} + 6 \cdot 2,2 \text{ kg} + 2 \text{ kg}$ ). Bleibt die Nahrungssuche an 3 Tagen im Meer weitgehend erfolglos, so müssen an den

## Diskussion

verbleibenden Tagen schon jeweils 3,9 kg bzw. 6,9 kg Nahrung aufgenommen werden (Abb. 43). So wurden auch an 18 Tagen im Frühling 1991 (14% aller registrierten Tage auf See) und an 19 Tagen im Sommer 1993 (19% aller registrierten Tage auf See) nur geringe Nahrungsmengen (< 0,5 kg) aufgenommen. Dies bedeutet, daß im Mittel von 7 (1991) bzw. 5 (1993) Tagen im Meer einer erfolglos blieb. Demnach müßten die Königspinguine dann an den verbleibenden Tagen etwa 3,2 kg (1991) bzw. 4,1 kg (1993) Nahrung aufnehmen.

Diese hypothetischen Werte liegen etwa im gleichen Bereich wie die errechneten Mittelwerte von 3,8 kg für die täglich aufgenommene Nahrungsmenge, unabhängig von der eingesetzten Sonde und der Jahreszeit. Zudem wird in den Häufigkeitsverteilungen der Nahrungsmengen (siehe Abb. 27) auch deutlich, daß das Alter der Küken offensichtlich keinen Einfluß auf die täglich aufgenommene Nahrungsmenge hat.



**Abbildung 43:** Berechnung der Änderung in der täglich benötigten Nahrungsmenge von Königspinguinen in Abhängigkeit von der Anzahl der Tage im Meer ohne Nahrungsaufnahme. Als Berechnungsgrundlage dienten typische Beutezugintervalle im Süd-Frühling 1991 (+ = 4 Tage an Land, 10 Tage auf See; Gesamtbedarf 27,6 kg Nahrung) und Süd-Sommer 1993 (\* = 6 Tage an Land, 6 Tage auf See; Gesamtbedarf 20,6 kg Nahrung) (näheres siehe Text).

Nachfolgend soll versucht werden, die von den auf den Crozet-Inseln brütenden Königspinguinen dem Meer entzogene Nahrungsmenge zu berechnen. Bei einer Berechnungsgrundlage von 15 Tagen pro Monat, an denen Nahrung aufgenommen wird, nimmt jeder

Pinguin etwa 60 kg Nahrung pro Monat zu sich. Dies entspricht, unabhängig von den Schwankungen in der Dauer der Beutezüge und dem Vorhandensein von Nahrung, einem Bedarf von 720 kg/Jahr/Königspinguin. In früheren Untersuchungen (RIDOUX 1987) wurde mit einem Nahrungsbedarf von 774 kg/Jahr/Königspinguin ein vergleichbarer Wert ermittelt. Ein Nahrungsbedarf von 60 kg/Monat bzw. 720 kg/Jahr für einen einzelnen Königspinguin ergibt für das Gebiet um Crozet bei einer geschätzten Population von 1,5 Millionen Königspinguinen (BOST, pers. Mitt.) einen Gesamtbedarf von 90000 Tonnen/Monat bzw. mehr als 1 Million Tonnen/Jahr. Insgesamt beeinflussen damit die Königspinguine in erheblichem Maße die marinen Ressourcen.

Die Ergebnisse haben gezeigt, daß die Königspinguine in einigen Fällen mehr als das eigene Körpergewicht pro Tag an Nahrung aufnehmen können. Ein erster Hinweis auf diese Fähigkeit findet sich bei ADAMS & KLAGES (1987), die anhand von Mageninhaltsuntersuchungen einmal eine ursprüngliche Beutemasse von über 6000 g berechneten, obwohl mit dieser Methode die Beutemasse erheblich unterschätzt wird (siehe unten). Diese auf den ersten Blick enormen Nahrungsmengen erscheinen im Vergleich zu anderen Seevögeln aber gar nicht so ungewöhnlich. Einige fliegende Seevögel müssen sogar regelmäßig Nahrungsmengen aufnehmen, deren Masse im Bereich des eigenen Körpergewichtes liegt. Als Beispiel seien die Dreizehenmöwe (*Rissa tridactyla*) und der Krabbentaucher (*Alle alle*) genannt, die 82% bzw. 80% ihres eigenen Körpergewichts an Nahrung pro Tag zur Abdeckung des eigenen Energieverbrauchs aufnehmen (GABRIELSEN et al. 1987, 1991). Sind Küken vorhanden, erhöht sich diese Menge noch entsprechend.

Die lange Dauer der Beutezüge bei Königspinguinen und die hohe Variabilität in der täglichen Nahrungsmenge müßten sich unter diesen Bedingungen auch auf die Verdauungsrate auswirken, wenn die Pinguine bei der Lokalisierung einer größeren Beutezahl kurzfristig größere Nahrungsmengen aufnehmen. Es erschien einleuchtend, in einem solchen Fall die Verdauungsrate zu erhöhen. Eine derartige Strategie könnte die außerordentlich großen täglichen Nahrungsmengen von mehr als 11 kg, die dem mittleren Körpergewicht der Versuchstiere entspricht, erklären. Bei Brillenpinguinen, die mit Sardellen (*Engraulis capensis*) gefüttert wurden, konnte nachgewiesen werden, daß bis zu 20% des Mageninhalts innerhalb von einer Stunde verdaut werden können

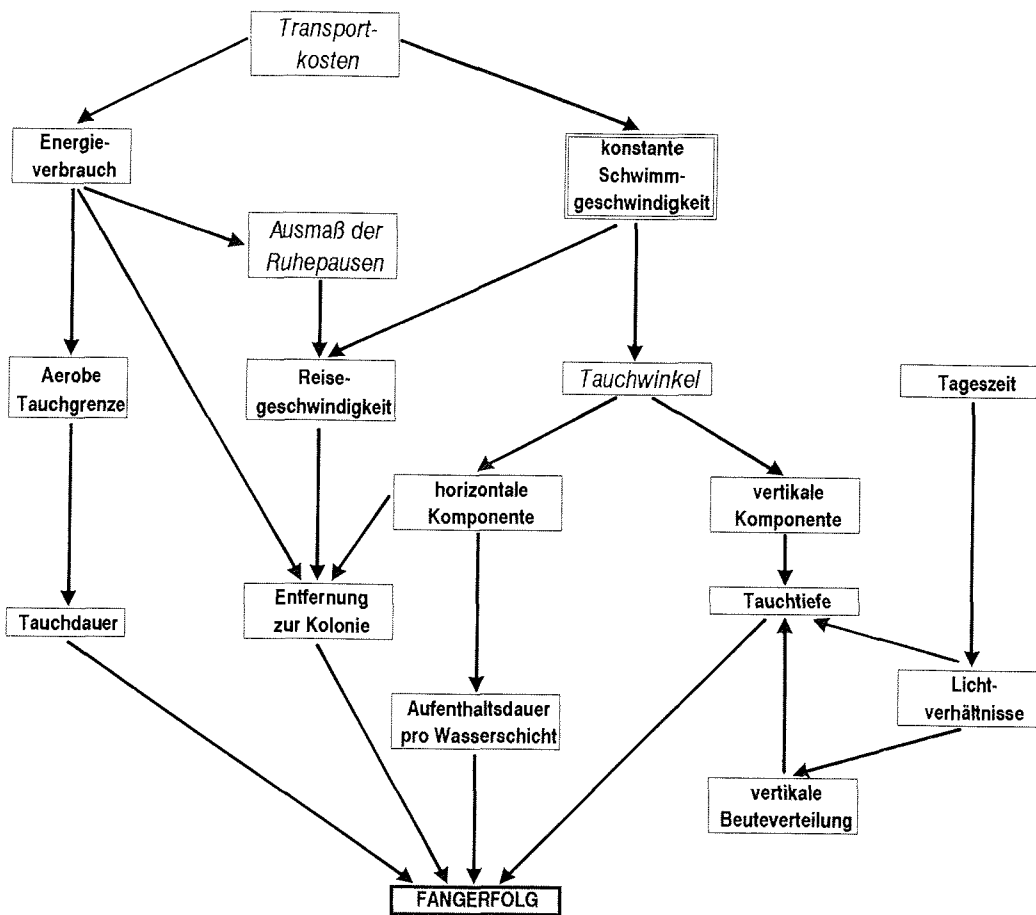
## Diskussion

---

(WILSON et al. 1985). Übertragen auf den Königspinguin würde dies bedeuten, daß bei einem Magenvolumen von bis zu 4 kg innerhalb von 1 Stunde 0,8 kg Nahrung verdaut werden können. Bei einer optimalen Nahrungssituation könnte dann z.B. rein rechnerisch innerhalb von 20 Stunden eine Nahrungsmenge von 20 kg ( $20 * 0,8 \text{ kg} + 4 \text{ kg}$ ) aufgenommen werden. Da die Aufnahme einer Nahrungsmenge von 20 kg oder mehr bei insgesamt 287 Tagen nur dreimal beobachtet wurde (siehe Abb. 27), ist aber davon auszugehen, daß es sich dabei um außergewöhnliche Ereignisse handelt. Potentielle Fehlerquellen, die sich durch eine variable Verdauungsrate für die Berechnung der aufgenommenen Nahrungsmenge ergeben, werden in Kapitel 4.1.8 diskutiert.

Zusammenfassend können die den Fangerfolg der Tiere steuernden Faktoren sowie die auf sie einwirkenden Parameter aufgrund der vorliegenden Ergebnisse jetzt genauer spezifiziert werden (Abb. 44). Die ursprünglich vermutete zentrale Stellung der Schwimmgeschwindigkeit konnte bestätigt werden. Der Vergleich der Literaturangaben ergab, daß die Schwimmgeschwindigkeit meist nur geringfügig um den Wert schwankt, bei dem die Transportkosten, d.h. das Verhältnis zwischen zurückgelegter Strecke und eingesetzter Energie, besonders niedrig sind (z.B. NAGY et al. 1984, HUI 1988, CULIK & WILSON 1991b). Die Reisegeschwindigkeit ist daher, da die Höhe der Schwimmgeschwindigkeit mehr oder weniger konstant ist, überwiegend vom Ausmaß der Ruhepausen abhängig, welches seinerseits vom Energieverbrauch beeinflusst wird. Der beim Schwimmen auftretende Energieverbrauch bestimmt zudem die ATG und damit die Tauchdauer.

Auf der anderen Seite bestimmt der Tauchwinkel die vertikale (Tauchtiefe) und horizontale (Entfernung zur Kolonie) Komponente der zurückgelegten Strecke. Die Tauchtiefe und die Verteilung der Beutetiere sind von der Beleuchtungsintensität abhängig, die ihrerseits eine Funktion der Tageszeit ist. Der Fangerfolg wird letztendlich durch das Zusammenspiel von Tauchtiefe, Aufenthaltsdauer pro Wasserschicht, Aufenthaltsort und Tauchdauer bestimmt. Dabei kann der Vogel den Fangerfolg nur durch Variation der Transportkosten, der Länge der Ruhepausen und des Tauchwinkels beeinflussen.



**Abbildung 44:** Schematische Darstellung der die Durchführung der Beutezüge und damit den Fangerfolg von Königspinguinen beeinflussenden Parameter (kursiv = vom Königspinguin beeinflussbar).

#### 4.1.7 Einfluß der eingesetzten Geräte auf das Verhalten der Königspinguine

In vielen Untersuchungen über das Verhalten von Pinguinen und Robben wird mehr oder weniger kritisch auf die Frage eingegangen, in welchem Ausmaß die Versuchstiere durch die eingesetzten Geräte beeinflusst wurden (z.B. CROLL et al. 1992, KOOYMAN et al.

## Diskussion

---

1992a, CROXALL et al. 1993). Dieser Aspekt ist besonders dann zu berücksichtigen, wenn durch das Gerät die zu messenden Parameter selbst verändert werden (WILSON et al. 1986). Die Faktoren, die das Verhalten beeinflussen, sind nach WILSON & CULIK (1992) die Art und der Ort der Befestigung, die Masse, die Farbe und der Strömungswiderstand der externen Geräte. Neuere Untersuchungen haben ergeben, daß dem Strömungswiderstand die zentrale Rolle zufällt (CULIK et al., im Druck).

*Pygoscelis*-Pinguine sind mit einem Strömungswiderstandsbeiwert  $c_w$  von 0,03 (BANNASCH, im Druck) hydrodynamisch hervorragend an die Bedingungen im Meer angepaßt. Durch die Ausstattung mit externen Geräten wird die hydrodynamische Körperform der Tiere verändert und ihr Widerstand im Wasser erhöht. Da die Geschwindigkeit eines schwimmenden Tieres durch das Verhältnis zwischen Widerstand und Leistung bestimmt wird, muß bei erhöhtem Widerstand mehr Energie eingesetzt werden, um die Schwimmggeschwindigkeit auf dem ursprünglichen Niveau zu erhalten. Dies führt zu einer Herabsetzung der aeroben Tauchgrenze, was in einer kürzeren Tauchdauer und einer geringeren maximalen Tauchtiefe resultiert. Dadurch wird die Zeit, die das Tier zur Beutelokalisation aufwenden kann, verkürzt und der Fangerfolg vermindert. Beide Faktoren, der erhöhte Energieverbrauch und der verminderte Fangerfolg, führen in jedem Fall zu einer Reduktion der Fangeffizienz ("catch per unit effort").

Wird der Energieverbrauch konstant gehalten, so geschieht dies auf Kosten einer reduzierten Schwimmggeschwindigkeit und entsprechend verringerten Wegstrecke. Dies führt, bei unveränderter Dauer des Beutezuges, zu einem geringeren Fangerfolg und die Küken werden mit weniger Nahrung versorgt. Der geringere Fangerfolg kann durch eine Erhöhung der Beutezugdauer ausgeglichen werden. Auch dies führt dazu, daß die Küken schlechter versorgt werden, da sich die Fütterungsintervalle vergrößern.

Die Veränderung der hydrodynamischen Körperform der Tiere übt demnach einen direkten Einfluß auf die Schwimmggeschwindigkeit der Tiere aus (vgl. WILSON & WILSON, im Druck). Bei Brillenpinguinen (NAGY et al. 1984, WILSON et al. 1986), Zwergpinguinen (R.P. GALES et al. 1990) und Adéliepinguinen (CULIK et al., im Druck) konnte nachgewiesen werden, daß die Tiere auf einen erhöhten Widerstand mit einer verminderten Schwimmggeschwindigkeit reagierten. Ein derartiges Verhalten wird aber



vermutlich nicht während des gesamten Beutezuges beibehalten, da anzunehmen ist, daß die Tiere in bestimmten Situationen, wie z.B. bei der Verfolgung eines Beutetieres, die Schwimmgeschwindigkeit kurzfristig auf das dieser Situation entsprechende Niveau erhöhen müssen.

Aus den genannten Gründen wurde die Form der verwendeten Fahrtenschreiber in hydrodynamischen Voruntersuchungen optimiert (BANNASCH et al., im Druck). Anschließend Versuche in einem Schwimmkanal an mit Fahrtenschreibern ausgestatteten Adéliepinguinen ergaben, daß durch die Geräte der Energieverbrauch der Tiere um 5,4% erhöht bzw. ihre Schwimmgeschwindigkeit um 7,7% reduziert war (CULIK et al., im Druck). Obwohl sich dieser Effekt bei den größeren Königspinguinen vermutlich geringer auswirken dürfte, wurde bei den mit Fahrtenschreibern ausgestatteten Tieren eine Verlängerung der Beutezüge um mehr als 0,5 Tage registriert. Auch mit Geräten ausgestattete Adéliepinguine verweilten länger im Meer als Kontrolltiere (WILSON et al. 1991a). Offensichtlich reagierten die Pinguine in den genannten Untersuchungen auf die verminderte Schwimmgeschwindigkeit mit einer Erhöhung der Beutezugdauer.

Früher wurde die Schwimmgeschwindigkeit meist indirekt bestimmt, indem z.B. die Zeitdauer gemessen wurde, die die Tiere für eine bestimmte Strecke benötigen. Dabei wurden die Pinguine entweder dazu gezwungen, eine bestimmte Strecke zu durchschwimmen (z.B. KOOYMAN et al. 1971, CLARK & BEMIS 1979), oder aber die Messungen wurden von Land aus an von Beutezügen zurückkehrenden Pinguinen vorgenommen (TRIVELPIECE et al. 1986, KOOYMAN et al. 1992a). Beide Methoden sind aber mit großen Fehlern behaftet. So kann die Schwimmgeschwindigkeit unter experimentellen Bedingungen unterschätzt (CULIK & WILSON 1991b, CULIK et al., einger.) oder, infolge einer Fluchtreaktion, überschätzt werden (KOOYMAN 1975). Bei einer landgestützten Messung können zudem nur Tiere erfaßt werden, die sich bereits in der Nähe ihrer Brutkolonie befinden. Ob die dabei auftretende Schwimmgeschwindigkeit der während der Nahrungssuche erreichten entspricht, bleibt fraglich. So halten sich potentielle Räuber, wie z.B. Seeleoparden (*Hydrurga leptonyx*) und Schwertwale (*Orcinus orca*), überwiegend in Landnähe auf (CONDY et al. 1978). Vermutlich versuchen die Pinguine in Landnähe den Angriffen dieser Tiere durch schnelles Schwimmen zu entgehen (ADAMS 1987). Ein Indiz für diese Strategie bildet das häufig

## Diskussion

---

in Landnähe zu beobachtende Delphinspringen ("porpoising"), das bei Überschreitung einer bestimmten Schwimmggeschwindigkeit die energetisch günstigere Art der Fortbewegung darstellt (HUI 1987). Die dabei auftretenden Schwimmggeschwindigkeiten betragen oft mehr als  $3 \text{ m s}^{-1}$  (CROXALL & DAVIS 1990, WILSON, im Druck). Erst die Entwicklung von Sensoren, die während des gesamten Beutezuges auf dem Tier verbleiben, ermöglichte es, die Schwimmggeschwindigkeit durch Messung der Strömungsgeschwindigkeit direkt zu erfassen.

Trotzdem erscheint die im Rahmen der vorliegenden Arbeit an Königspinguinen registrierte mittlere Schwimmggeschwindigkeit von  $1,4 \text{ m s}^{-1}$  bis  $1,6 \text{ m s}^{-1}$  im Vergleich zu der anderer Pinguinarten äußerst niedrig. Vergleichbare Werte wurden zwar auch von KOOYMAN et al. (1992a) gefunden, ADAMS (1987) hingegen ermittelte mit einer hydrodynamisch weniger anfälligen Methode (WILSON & BAIN 1984) eine mittlere Schwimmggeschwindigkeit von  $2,4 \text{ m s}^{-1}$  bei Königspinguinen. Die berechnete Vertikalgeschwindigkeit der Versuchstiere während eines Tauchgangs lag teilweise höher als die registrierte Schwimmggeschwindigkeit. Es ist daher davon auszugehen, daß die Schwimmggeschwindigkeit nicht korrekt gemessen wurde und die Reduktion nicht auf eine Beeinflussung der Tiere durch die Fahrtenschreiber zurückgeführt werden kann. Während die Schwimmggeschwindigkeitssensoren bei *Pygoscelis*-Pinguinen sehr gut funktionierten (WILSON et al. 1993b, CULIK et al., einger.), ergab die nachträgliche Kalibrierung der Geräte im Strömungskanal auf einem Kaiserpinguin-Modell, daß der Sensor auf größeren Pinguinarten durch die größere turbulente Schicht entlang des Körpers nicht mehr einwandfrei funktioniert (BANNASCH, pers. Mitt.). Insgesamt kann also davon ausgegangen werden, daß sowohl die in der vorliegenden Arbeit als auch vermutlich die von KOOYMAN et al. (1992a) ermittelten Schwimmggeschwindigkeiten nicht den tatsächlich vorhandenen entsprechen.

Auch alle anderen Parameter, die nach WILSON & CULIK (1992) die Tiere beeinflussen können, wurden berücksichtigt. So sollte die Farbe der Geräte möglichst der des Gefieders entsprechen. Kurz nach der Mauser ist das Rückengefieder von Königspinguinen anthrazit-grau, dunkelt dann aber etwas nach. Die Fahrtenschreiber korrespondierten sehr gut mit der Farbe des Gefieders, insbesondere, da sie mit anthrazit-farbigem Tesaband im Gefieder befestigt wurden. Diese Art der Befestigung

ist nach WILSON & WILSON (1989) jeder anderen eindeutig vorzuziehen, da das Gefieder der Vögel dabei nur geringfügig beschädigt wird. Bei der zu Beginn durchgeführten zusätzlichen Verstärkung des Tesabandes mit Kunstharz wurde ebenfalls darauf geachtet, daß das Gefieder nicht beschädigt wurde, da dies zu einer verringerten Isolierung führt. Die Fahrtenschreiber wurden nach den Empfehlungen von BANNASCH et al. (im Druck) auf dem Rücken der Tiere nahe am Schwanzansatz befestigt, um die Strömungseigenschaften der Pinguine so wenig wie möglich zu beeinflussen. Die Dichte extern angebrachter Geräte beeinflusst im Wasser den Auftrieb der Tiere. Dieser Einfluß spielt nach WILSON & CULIK (1992) bei Pinguinen, die immerhin enorme Mengen an Nahrung aufnehmen können, aber nur eine untergeordnete Rolle. Zudem repräsentiert das Gewicht der Fahrtenschreiber von 225 g nur 2% des mittleren Körpergewicht der untersuchten Tiere und liegt damit weit unterhalb der von WILSON & CULIK (1992) empfohlenen 5%.

Ein Einfluß von externen Geräten auf das Verhalten der Tiere läßt sich niemals vollständig ausschließen. Durch die zunehmende Miniaturisierung der eingesetzten Geräte in den letzten Jahren bei gleichzeitiger hydrodynamischer Formoptimierung konnten aber derartige Beeinträchtigungen erheblich reduziert werden. Dies soll an einem Vergleich der im Laufe der Zeit ermittelten maximalen Tauchtiefen von Königspinguinen näher erläutert werden. Die ersten direkten Messungen des Tauchverhaltens von Königspinguinen wurden 1980 mit einem 95 g schweren Gerät von 23 mm Durchmesser durchgeführt (KOOYMAN et al. 1982). Dabei wurde unter insgesamt 2595 Tauchgängen von 3 Königspinguinen lediglich zweimal eine Tauchtiefe von über 240 m registriert. 10 Jahre später wurden erneut derartige Untersuchungen durchgeführt, wobei die eingesetzten Geräte zwar größer waren (135 g, 26 \* 160 mm), aber eine strömungsgünstige Form aufwiesen. Die maximale Tauchtiefe von 23 Königspinguinen betrug im Mittel 218 m (n = 11874) bei einem Maximum von 304 m (KOOYMAN et al. 1992a). Im Rahmen dieser Studie wurde bei 16 mit Fahrtenschreibern (Mod. B) ausgerüsteten Königspinguinen eine mittlere maximale Tauchtiefe von 263 m (n = 8121) gemessen, wobei 5 Vögel insgesamt 16mal über 300 m tief tauchten. Die maximale Tauchtiefe von 323 m wurde zweimal erreicht und stellt zur Zeit die höchste bei Königspinguinen gemessene Tauchtiefe dar. Dieser Vergleich legt die Vermutung nahe, daß der störende Einfluß der eingesetzten Geräte aufgrund ihrer hydrodynamischen Eigenschaften geringer war als in den zuvor durchgeführten Untersuchungen.

## Diskussion

---

Oft wurden nicht nur externe Fahrtenschreiber eingesetzt, sondern zusätzlich Magentemperatursonden verabreicht. Königspinguine besitzen ein maximales Magenvolumen von über 4 Litern (HINDELL 1988, pers. Beob.). Die beiden Sonden repräsentieren mit 42 ml (EATL) bzw. 27 ml (SICUP) weniger als 1% dieses Volumens. Unter der Annahme, daß die Tiere ihrem Magenvolumen entsprechend etwa 4 kg an Nahrung aufnehmen können, repräsentieren die Sonden nur 2% (EATL: 80 g) bzw. weniger als 1% (SICUP: 33 g) dieser Masse. Trotzdem läßt der Verlust einiger Geräte vermuten, daß die Königspinguine durch die Sonden beeinträchtigt wurden. So ist bekannt, daß unverdauliche Nahrungsreste regelmäßig von Seevögeln ausgewürgt werden (z.B. DUFFY & LAURENSEN 1983) und daher auch denkbar, daß die Magensonden die Königspinguine zur Produktion von Speiballen angeregt haben. Ein ähnliches Phänomen wurde bereits bei diversen Kormoranarten *Phalacrocorax* spp. (GRÉMILLET 1993), Wanderalbatrossen *Diomedea exulans* (WEIMERSKIRCH & WILSON 1992), Brillenpinguinen (WILSON 1992) und *Pygoscelis*-Pinguinen (WILSON, pers. Mitt.) beobachtet. Die Verfütterung einiger Geräte an die Küken ist auf der anderen Seite ein Zeichen dafür, daß die Tiere nicht übermäßig beeinträchtigt waren. Ferner ist unklar, ob die verlorenen oder am Strand wiedergefundenen Magensonden nicht während der Fütterung der Küken durch die Alttiere verloren gingen.

Untersuchungen dieser Art haben zweifellos einen Einfluß auf das Verhalten und den Energiehaushalt der Versuchstiere. Zudem müssen die Pinguine zur Ausstattung mit den Geräten eingefangen werden, was zusätzlich Streß verursacht. Das genaue Ausmaß der Beeinflussungen läßt sich nicht abschließend quantifizieren. Insgesamt wurde aber versucht, die Störungen auf das minimale Maß zu begrenzen.

### 4.1.8 Potentielle Fehlerquellen bei der Auswertung der Magentemperatur

Die Magentemperaturmessung könnte durch die Position der Sonde im Magen beeinflusst werden. Die beiden eingesetzten Sondentypen sind so konzipiert, daß sie am Magenfundus liegen und der Temperatursensor in Richtung Magenmitte bzw. Ösophagus zeigen soll. Eine derartige Position wurde auch mit Hilfe von Röntgenaufnahmen bestätigt (siehe Abb. 4). Trotzdem ist nicht bekannt, ob die Sonden auch während der Beutezüge diese Position beibehalten. Falls die Sonden permanent am Magenfundus verbleiben,

würden sie im Laufe der Zeit mit Nahrung überdeckt. Dieser Effekt würde dazu führen, daß einzelne Freßereignisse nicht mehr als solche erkennbar wären und ihre Anzahl demzufolge unterschätzt würde. So ist es schwer vorstellbar, daß, sofern kein direkter Kontakt mit der Sonde besteht, die Aufnahme von einem 1,5 g schweren Fisch mit einer Temperatur von 5°C registriert wird, wenn der Magen gefüllt ist und sein Inhalt eine Temperatur von 25°C aufweist.

Die Anzahl der Freßereignisse bei mit EATLs ausgerüsteten Tieren wurde auch dadurch unterschätzt, daß die Tage, an denen die Magentemperatur unter 20°C abfiel, nicht berücksichtigt wurden. Einerseits läßt der enorme Temperaturabfall auf die Aufnahme großer Nahrungsmengen schließen, andererseits betrifft dies ausschließlich die Stunden bei Helligkeit. Zusammenfassend kann man davon ausgehen, daß, obwohl das Ausmaß der verschiedenen Effekte nur schwer einzuschätzen ist, die Anzahl der Freßereignisse besonders in den Tagesstunden eher unterschätzt wurde.

Die Kalkulation der aufgenommenen Nahrungsmenge kann ebenfalls durch verschiedene Faktoren verfälscht werden. So können Veränderungen in der Blutzirkulation oder in der Durchmischung des Mageninhalts das Ausmaß der dem Mageninhalt zugeführten Wärmemenge beeinflussen. Bei der Berechnung der aufgenommenen Nahrungsmenge wird aber von einem konstanten Wärmefluß (Proportionalitätsfaktor  $m$ ) ausgegangen. Wird z.B. in Aktivitätsphasen die Blutzirkulation und damit die dem Magen zugeführte Menge an Wärmeenergie vergrößert, verändert sich durch die schnellere Erwärmung des Mageninhalts die Beziehung zwischen dem Integral der PDER-Fläche und der Wärmeenergie und es kommt zu Unterschätzungen der aufgenommenen Nahrungsmenge. Dieser Effekt könnte durch die zusätzliche Nutzung der bei Aktivität entstehenden Muskelwärme verstärkt werden. So wiesen WILSON et al. (1993b) bei *Pygoscelis*-Pinguinen eine Magentemperaturerhöhung um 1,5°C als Folge erhöhter Aktivität nach, was auf die Erhöhung des Wärmeflusses zwischen Körper und Verdauungstrakt zurückgeführt wurde.

Auf der anderen Seite könnte der gegenteilige Effekt durch einen verminderten Blutfluß beim Tauchen hervorgerufen werden. Dieser geht einher mit einer reduzierten Herzschlagrate und wurde sowohl in Kaiserpinguinen (KOOYMAN et al. 1992b) als auch in *Pygoscelis*-Pinguinen (CULIK 1992) nachgewiesen. Auch von marinen Säugern ist

## Diskussion

---

bekannt, daß sie die Blutzufuhr zu bestimmten Organen während des Tauchens drosseln (KOOYMAN 1989). Bei Pinguinen könnte dies die Wärmezufuhr zum Magen limitieren und die Erwärmungszeit des Mageninhalts verlängern. Da dieses Phänomen aber nur während eines Tauchgangs auftritt, ist eine Wertung dieser potentiellen Fehlerquelle äußerst schwierig. Insgesamt verbringen die Pinguine aber lange Zeit an der Oberfläche oder führen häufig nur kurze und flache Tauchgänge durch, wodurch sich dieser Fehler nicht sehr stark auswirken sollte.

Die Erwärmung des Mageninhalts ist auch von dem Ausmaß seiner Durchmischung abhängig. Eine verminderte Durchmischung durch reduzierte Magenperistaltik würde dazu führen, daß die Körperwärme ausschließlich konduktiv entlang eines Wärmegradienten weitergeleitet wird. Dadurch wird die dem Magen zugeführte Wärmemenge reduziert und die Nahrungsmenge überschätzt. Eine reduzierte Magenperistaltik erscheint besonders kurz vor der Rückkehr der Pinguine zur Kolonie sinnvoll, da dann die Nahrung so lange wie möglich unverdaut für das Küken behalten werden sollte (WILSON et al. 1989b). In der Tat war bei vielen Versuchstieren am Ende der Beutezüge ein besonderer Temperaturverlauf vorhanden (siehe Abb. 22). Dieser wurde aber offensichtlich durch die Aufnahme großer Nahrungsmengen innerhalb einer kurzen Zeitspanne verursacht, da keine Hinweise auf eine verzögerte Erwärmung des Mageninhalts zu finden waren.

Viele Aspekte der physiologischen Vorgänge, die die Verdauungseffizienz der Tiere beeinflussen, sind noch unbekannt. Daher bleibt die Kalkulation der Nahrungsmenge anhand der Magentemperatur noch etwas spekulativ. Allerdings sprechen drei Tatsachen dafür, daß die Größenordnung der berechneten Nahrungsmenge den tatsächlichen Gegebenheiten sehr nahe kommt. Zum einen müssen die langen Perioden an Land wie z.B. die Mauser, während der die Pinguine keine Nahrung aufnehmen können, später durch eine entsprechend große Nahrungsaufnahme kompensiert werden. Zum anderen liegen die berechneten Mittelwerte durchaus in dem Bereich, der aufgrund von Versuchen mit doppelt markiertem schwerem Wasser für Königspinguine als erforderlich berechnet wurde. Letztlich zeigen auch die Ergebnisse von GABRIELSEN et al. (1987, 1991), daß die tägliche Aufnahme von Nahrungsmengen, die dem eigenen Körpergewicht entsprechen, durchaus kein ungewöhnliches Phänomen unter Seevögeln darstellt.

#### 4.2 Die Ernährungsökologie der Kaiserpinguine

Die größte rezente Pinguinart ist der Kaiserpinguin. Die bei Königspinguinen ermittelten Abhängigkeiten zwischen Schwimmgeschwindigkeit, Tauchdauer und Tauchtiefe einerseits und der Körpergröße andererseits sollten bei dieser Art verstärkt zum Ausdruck kommen. Leider konnten die Kaiserpinguine wegen ihrer fehlenden Standorttreue gegen Ende des Süd-Sommers nicht mit Fahrtenschreibern und Magentemperatursonden ausgerüstet werden. Daher wurde die Ernährungsökologie der Tiere nur anhand von Mageninhaltsuntersuchungen und Fütterungsversuchen analysiert.

Auch die Kaiserpinguine beziehen den Winter in die Aufzucht der Küken mit ein (siehe Abb. 35). Im Gegensatz zu den Königspinguinen hungern in der nahrungsarmen Winterzeit aber nicht die Küken, sondern die männlichen Alttiere. Das Weibchen legt im Mai ein einzelnes Ei (MOUGIN 1966), welches dann vom Männchen übernommen wird. Zu diesem Zeitpunkt haben beide Elterntiere bereits etwa 40 Tage lang gehungert (PRÉVOST 1961, ISENMANN 1971). Das Weibchen verläßt nach der Übergabe des Eies die Kolonie. Die Männchen übernehmen nun im antarktischen Winter alleine das Brutgeschäft, das etwa 2 Monate dauert. Wenn das Küken im Juli schlüpft, haben die Männchen fast 4 Monate gehungert (ISENMANN 1971) und dabei bis zu 50% ihres Körpergewichtes verloren (PRÉVOST 1961). Nun kehrt das Weibchen zurück und übernimmt seinerseits die Aufzucht des Kükens. Das Männchen muß nun innerhalb von maximal 4 Wochen den Gewichtsverlust weitgehend ausgleichen (LE MAHO 1977). Dann kehrt es wieder zur Kolonie zurück und die Elterntiere wechseln sich nun mit der Versorgung des Kükens ab. Bedingt durch den sommerlichen Meereisaufbruch verringern sich die Wege zu den Nahrungsgründen und damit auch die Fütterungsintervalle (LE MAHO 1977). Bereits Ende Dezember sind die nun 8 Monate alten Küken selbständig (LE MAHO 1977), wobei ihr Gewicht aber nur 50% des Adultgewichtes beträgt (ISENMANN & JOUVENTIN 1970). Die Alttiere müssen nun innerhalb kurzer Zeit erneut so viel Energiereserven speichern, daß sie anschließend die Mauserzeit überstehen können. Die Mauser endet im Februar und die Tiere müssen nun wiederum einen Gewichtsverlust von bis zu 50% ausgleichen (GROSCOLAS 1978, ADAMS & BROWN 1990). Bereits Anfang April sammeln sich die Tiere dann auf dem neu gebildeten Meereis und beginnen die neue Brutsaison.

## Diskussion

---

Durch die Fähigkeit der Kaiserpinguine, zweimal im Jahr ausgedehnte Fastenzeiten zu überstehen, sind sie in der Lage, jedes Jahr erfolgreich ein Küken aufzuziehen. Dies wird durch das vergleichsweise geringe Gewicht der selbständigen Küken unterstützt. Die Untersuchungen im Drescher Inlet wurden in dem Zeitraum durchgeführt, in dem die Alttiere mausern und sich auf den Beginn der neuen Brutperiode vorbereiten. Die Ergebnisse bilden so eine wichtige Ergänzung zu den bisherigen, ausschließlich während der Brutperiode durchgeführten Untersuchungen anderer Autoren.

### 4.2.1 Gewichtsverlauf während der Mauser

Die Mauser der Kaiserpinguine dauert insgesamt 30 bis 40 Tage (PRÉVOST 1961, LE MAHO et al. 1976, GROSCOLAS 1978). Der tägliche Gewichtsverlust ist in dieser Zeit viermal höher als während des Ausbrütens des Eies (LE MAHO et al. 1976). Diese hohe Gewichtsreduktion in einem vergleichsweise kurzen Zeitraum wird durch den Verlust der alten Federn, die Produktion des neuen Gefieders und vor allem durch die in dieser Zeit reduzierte Thermoregulation verursacht (GROSCOLAS 1978). Außerdem scheint der Gewichtsverlust vom Ausgangsgewicht der Tiere zu Beginn der Mauser beeinflusst zu werden (PÜTZ & PLÖTZ 1991).

Daß der Gewichtsverlust während der Mauser nach LE MAHO et al. (1976) und GROSCOLAS (1978) durch 3 Phasen mit unterschiedlichen Raten charakterisiert ist, konnte durch die hier erhaltenen Ergebnisse bestätigt werden. In der ersten Phase, die etwa 15 Tage andauert, ist der tägliche Gewichtsverlust vergleichsweise niedrig, da die Thermoregulation nur gering beeinträchtigt ist. Bei insgesamt vier Versuchstieren konnte der Gewichtsverlauf gegen Ende dieser Phase erfaßt werden. Der Gewichtsverlust war relativ gering, wurde vermutlich aber durch die Fütterung der Tiere mit Tintenfischen beeinflusst. Diese Fütterungen dienten dazu, die Verweildauer schwer verdaulicher Nahrungsbestandteile im Magen der Kaiserpinguine zu ermitteln (siehe unten).

In der zweiten Phase werden nach und nach die alten Federn abgeworfen und der tägliche Gewichtsverlust steigt an, was einerseits auf die Produktion der neuen Federn und andererseits auf die reduzierte Isolierung zurückzuführen ist (LE MAHO et al. 1976, GROSCOLAS 1978). Der Gewichtsverlust der Versuchstiere in dieser Phase lag mit 2,7% bis 2,8% pro Tag im dem Bereich, der auch von LE MAHO et al. (1976) und CROXALL



(1982) für Kaiserpinguine ermittelt wurde. Dieser Gewichtsverlust ist durchaus mit dem anderer Pinguine bei der Mauser vergleichbar. Der nur halb so schwere Königspinguin verliert in der Mauser etwa 2% (CHEREL et al. 1988), die wesentlich kleineren Felsenpinguine (*Eudyptes chrysolophus*) und Goldschopfpinguine (*E. chrysolophus*) 2,5% pro Tag an Gewicht (WILLIAMS et al. 1977, BROWN 1985). Auch bei mausernden Kaiserpinguinküken wurde ein täglicher Gewichtsverlust von 2,5% ermittelt (PÜTZ & PLÖTZ 1991).

In der dritten Phase sind die alten Federn bis auf Restbestände an Kopf und Nacken abgeworfen und der Gewichtsverlust wird infolge der wieder verbesserten Isolierung und der zu Ende gehenden Produktion des neuen Gefieders kontinuierlich geringer (LE MAHO et al. 1976, GROSCOLAS 1978). Auch diese Phase war bei den Versuchstieren deutlich ausgeprägt. Das am Ende der Mauser registrierte Körpergewicht von 15 bis 20 kg liegt im Bereich des kritischen Körpergewichts von 17,7 kg, bei dem erneut ein starker Gewichtsverlust aufgrund der Erschöpfung der Fettspeicher eintritt (LE MAHO et al. 1976, GROSCOLAS 1978). Einen ausführlichen Überblick über den Energiehaushalt von mausernden Pinguinen geben CROXALL (1982) und ADAMS & BROWN (1990).

Der während der Mauser entstandene hohe Gewichtsverlust von bis zu 20 kg muß von den Tieren innerhalb eines kurzen Zeitraums durch die Aufnahme entsprechender Nahrungsmengen ausgeglichen werden, da, wie erwähnt, bereits Anfang April die neue Brutsaison beginnt. Im folgenden soll auf der Grundlage verschiedener Annahmen eine Abschätzung dieser Nahrungsmengen durchgeführt werden, wobei von der Verdopplung eines Ausgangsgewichts von 20 kg innerhalb von 2 Monaten ausgegangen wird (GROSCOLAS 1990). Da über die Stoffwechselraten der Kaiserpinguine bei unterschiedlichen Aktivitäten nichts bekannt ist, wird der mittlere Energieverbrauch von  $10 \text{ W kg}^{-1}$  zugrunde gelegt, der für Königspinguine während ihrer Beutezüge ermittelt wurde (KOOYMAN et al. 1992a). Der gesamte Energiebedarf würde dann bei einem mittleren Gewicht von 30 kg für diesen Zeitraum etwa 1555200 kJ betragen ( $10 \text{ J s}^{-1} * 30 \text{ kg} * 86400 \text{ s} * 60 \text{ Tage}$ ). Geht man weiterhin davon aus, daß die Auffüllung der Energiespeicher nur auf Fett zurückzuführen ist und hierfür mit  $40 \text{ kJ g}^{-1}$  (PETRUSEWICZ & MACFADYEN 1970) die gleiche Energiemenge benötigt wird, wie bei ihrem Abbau frei wird, errechnet sich ein zusätzlicher Bedarf von 800000 kJ ( $40 \text{ kJ g}^{-1} * 20000 \text{ g}$ ). Bei einem Energiegehalt für Krill, dem häufigsten Beutetier in diesem Zeitraum, von

## Diskussion

---

4,35 kJ g<sup>-1</sup> (CROXALL et al. 1984) und einer Assimilationseffizienz von 0,75 (WIENS 1984) ergibt sich ein Gesamtbedarf von 722 kg Nahrung ((1555200 kJ + 800000 kJ) / (4,35 kJ g<sup>-1</sup> \* 0,75)), entsprechend 12 kg pro Tag. Obwohl diese Kalkulationen mit diversen Fehlern behaftet sind, vermitteln sie doch einen Eindruck über die Größenordnung der im Anschluß an die Mauser täglich benötigten Nahrungsmenge.

Die in diesem Zeitraum durchgeführten Magenspülungen nach WILSON (1984) sollten weitere Einblicke in die Ernährungsökologie der Kaiserpinguine geben, wobei das Hauptaugenmerk auf einer qualitativen Analyse der bevorzugten Beutetiere lag.

### 4.2.2 Mageninhaltsanalysen

Die Analyse des Mageninhalts von Seevögeln ist eine häufig angewandte Methode zur qualitativen und quantitativen Bestimmung der Nahrung dieser Tiere. Seitdem es durch Magenspülungen nach WILSON (1984) zudem möglich ist, dies ohne größere Beeinträchtigung der Tiere durchzuführen, wird diese Methode sogar von der "Commission for the Conservation of Antarctic Marine Living Resources" im Rahmen einer Überwachung der marinen Ressourcen empfohlen (CCAMLR 1988). Ein großes Problem dieser Methode besteht aber in der unterschiedlichen Verdauungsgeschwindigkeit der verschiedenen Nahrungsbestandteile. Dieses Problem bereits auch von vielen Autoren erkannt und diskutiert (COPESTAKE et al. 1983, DUFFY & LAURENSEN 1983, FURNESS et al. 1984, WILSON et al. 1985, JACKSON & RYAN 1986, JOBLING & BREIBY 1986, MURIE & LAVIGNE 1986, GALES 1987, VAN HEEZIK & SEDDON 1989).

Das Ausmaß der Erosion der Nahrungsbestandteile im Magen ist einerseits von ihrer Größe, Form und chemischen Zusammensetzung, andererseits von ihrer Verweildauer im Magen und dem dort herrschenden pH-Wert abhängig (JOBLING & BREIBY 1986). Generell werden Weichgewebe schneller verdaut als kalkhaltige, chitinöse oder keratinöse Nahrungsbestandteile. Auch bei den Weichgeweben existieren artspezifische Unterschiede in der Verdauungsrate. So wird z.B. Fisch allgemein schneller verdaut als Tintenfisch (WILSON et al. 1985, JACKSON & RYAN 1986, VAN HEEZIK & SEDDON 1989). Dies beruht einerseits auf der unterschiedlichen chemischen Zusammensetzung der Gewebe, andererseits auf der spezifischen Anpassung des Enzymbestecks an das von einem Räuber bevorzugte Beutespektrum (JACKSON & RYAN 1986). Normalerweise ist

die Verdauung der Weichgewebe aber innerhalb weniger Stunden abgeschlossen und daher nur in Ausnahmefällen für eine qualitative und quantitative Analyse geeignet. Im Rahmen der vorliegenden Untersuchungen waren in den Magenproben der Kaiserpinguine noch teilweise vollständig erhaltene Fische vorhanden, so daß ihre Otolithen als Referenzprobe entnommen werden konnten. Bei diesen Ausnahmefällen handelt es sich mit großer Wahrscheinlichkeit um Nahrung, die erst kurz vor der Magenspülung aufgenommen wurde. Im allgemeinen können Weichgewebe nicht analysiert werden.

Die schwerer verdaulichen Nahrungsbestandteile wie Otolithen, Mandibeln oder Kutikeln der Beutetiere sind aufgrund ihrer artcharakteristischen Merkmale allgemein für eine qualitative und quantitative Analyse der Beutetiere anerkannt (PRINCE 1980, WILSON 1985, ADAMS & KLAGES 1987, CROXALL & LISHMAN 1987). Aber auch diese Überreste unterliegen den Verdauungsprozessen und werden im Laufe der Zeit mehr oder weniger stark erodiert. Es ist daher nur sehr schwer einzuschätzen, ob es sich um aktuelle oder akkumulierte Bestandteile handelt. So kann eine unterschiedliche Verdauungsrate dazu führen, daß der Anteil kleinerer Fische aufgrund der schnellen Auflösung ihrer Otolithen unterschätzt (VAN HEEZIK & SEDDON 1989) oder aber der Anteil an Tintenfischen durch die lange Haltbarkeit ihrer Mandibeln überschätzt wird (JOBILING & BREIBY 1986).

Detaillierte Untersuchungen über diese Phänomene wurden bisher nur vereinzelt durchgeführt. Wie bei den Weichgeweben werden auch die Otolithen der Fische im Vergleich zu den Mandibeln der Tintenfische schneller verdaut, da die kalkhaltigen Otolithen relativ schnell von der Magensäure angegriffen werden (JACKSON & RYAN 1986, JOBILING & BREIBY 1986, VAN HEEZIK & SEDDON 1989). Die keratinösen Mandibeln der Tintenfische werden vermutlich nur durch im Magen befindliche Steine zerrieben (VAN HEEZIK & SEDDON 1989) und zeigen oft auch nach mehrwöchiger Verweildauer im Magen keine Anzeichen von Erosion (FURNESS et al. 1984, JACKSON & RYAN 1986). Die im Rahmen der vorliegenden Untersuchung durchgeführten Fütterungsversuche ergaben, daß an den Mandibeln erst nach 3 Wochen Verweildauer im Magen deutliche Anzeichen von Erosion vorhanden waren (siehe Tab.6). JACKSON & RYAN (1986) haben ähnliche Versuche an Weißkinn-Sturmvögeln (*Procellaria aequinoctialis*) durchgeführt und klassifizierten sogar 87% der Mandibeln, die ebenfalls drei Wochen im Magen der Vögel verweilten, als unerodiert ("fresh").

## Diskussion

---

Lange Zeit war man davon ausgegangen, daß Tintenfische in der Nahrung von Kaiserpinguinen eine bedeutende Rolle spielen (EMISON 1968, CROXALL & LISHMAN 1987). Eine Abschätzung der Bedeutung von Tintenfischen in der Nahrung von Kaiserpinguinen war aber nachträglich aufgrund der unterschiedlichen Bewertungskriterien hinsichtlich des Mandibelalters nicht durchführbar. In den bisher veröffentlichten Arbeiten finden sich entweder überhaupt keine Hinweise auf eine Abschätzung des Alters der Mandibeln (OFFREDO et al. 1985, OFFREDO & RIDOUX 1986) oder es wurden nur die Mandibeln bei der Auswertung nicht berücksichtigt, die stark erodiert waren ("highly digested") (KLAGES 1989, N.J. GALES et al. 1990). Basierend auf den an den mausernden Tieren durchgeführten Fütterungsversuchen und den Ergebnissen von JACKSON & RYAN (1986) kann aber davon ausgegangen werden, daß es sich zumindest in den letztgenannten Untersuchungen auch um akkumulierte Bestandteile handelt. Zweifellos nehmen Kaiserpinguine Tintenfische als Nahrung zu sich, allerdings sollten besonders bei der quantitativen Analyse lediglich solche Mandibeln berücksichtigt werden, an denen noch Anteile von Weichgewebe zu finden sind. In den hier untersuchten 58 Magenproben waren keine Weichgewebe von Tintenfischen vorhanden, obwohl die identifizierten Mandibeln eine ursprüngliche Tintenfischmasse von mehr als 256 kg repräsentieren. Einschränkend sei erwähnt, daß die Tiere in den bisher während der Brutzeit durchgeführten Untersuchungen in regelmäßigen Intervallen ihr Küken fütterten. Dabei wurden zwangsläufig auch angereicherte Nahrungsbestandteile, wie z.B. Tintenfischmandibeln, übertragen. Im Gegensatz dazu konnten sich die Mandibeln in den mausernden Versuchstieren viel leichter anreichern, da keine Nahrung an die Küken übergeben wurde. Zudem wurden von keinem der Tiere während des Untersuchungszeitraums Speiballen regurgitiert. Da aber auch an der Meereiskante keine Hinweise auf Speiballen gefunden wurden, obwohl sich die Kaiserpinguine dort häufig versammelten, läßt sich die Anreicherung der Nahrungsbestandteile im Magen der Versuchstiere direkt mit der in den freilebenden Kaiserpinguinen, bei denen eine Magenspülung durchgeführt wurde, vergleichen. Der Gehalt an Verdauungsenzymen im Magen spielt für die Erosion von Tintenfischmandibeln nur eine untergeordnete Rolle, so daß eine eventuell vorhandene Reduktion der Enzymmenge im Magen bei den in der Mauser befindlichen Tieren keine größeren Fehler verursacht haben kann. Dafür waren die Mandibeln im Magen infolge fehlender Nahrungsaufnahme direkt dem Abrieb durch Steine ausgesetzt, die nach VAN HEEZIK & SEDDON (1989) hauptsächlich für ihre Erosion verantwortlich sind.

Eine quantitative Analyse des Mageninhalts ist aus den genannten Gründen mit großen Fehlern behaftet. Besonders bei mehrtägigen Beutezügen hat sich die Magentemperatursonde zur Abschätzung der an den einzelnen Tagen aufgenommenen Beutemenge bewährt. Die Magenspülungen können aber Aufschluß über die qualitative Zusammensetzung des Beutespektrums und, bei bekannter Ökologie der Beutetiere, Rückschlüsse auf das bevorzugte Jagdgebiet geben. Dies wurde bereits ausführlich bei den Königspinguinen erläutert. Im folgenden soll auf die bevorzugten Beutetiere sowie ihre Ökologie näher eingegangen und das Nahrungsgebiet der Kaiserpinguine anhand dieser Erkenntnisse eingegrenzt werden. Abschließend werden die saisonalen und lokalen Unterschiede im Beutespektrum diskutiert.

### 4.2.3 Beutespektrum

In beiden Untersuchungszeiträumen war das häufigste Beutetier der Kaiserpinguine der Antarktische Krill *E. superba* mit einer mittleren Länge von 49 mm (1990) bzw. 47 mm (1992). Dabei handelt es sich nach HILL (1990) überwiegend um adulte Tiere, wohingegen im Süd-Frühling hauptsächlich juvenile und subadulte Tiere mit einer mittleren Länge von 38,5 mm in den Magenproben der Kaiserpinguine vorhanden waren (KLAGES 1989). Frühere Untersuchungen über die Verteilung des Zooplanktons im östlichen Weddell-See haben ergeben, daß sich *E. superba* vor dem Schelfgebiet im Bereich der Ostwinddrift konzentriert (PIATKOWSKI 1987), über dem Schelf aber die Euphausiacee *E. cristallorophias* dominiert (SIEGEL 1982, HEMPEL et al. 1983). So konnte in der Nahrung von Adéliepinguinen im südlichen Ross-See *E. cristallorophias* identifiziert werden (EMISON 1968), wohingegen sich ozeanisch jagende Adéliepinguine ausschließlich von *E. superba* ernährten (AINLEY et al. 1984). Das Drescher Inlet liegt etwa 30 km von der Schelfkante entfernt, die Wassertiefe beträgt 400 m. Trotz der geringen Entfernung zur Schelfkante ist die völlige Abwesenheit von *E. cristallorophias* in den Magenproben recht erstaunlich. MARSCHALL (1988) entdeckte im Süd-Winter große Konzentrationen von Krill an der Unterseite von Eisschollen, der sich dort von Eisalgen ernährte. Entsprechend trat im Süd-Frühling, als noch größere Meeresgebiete mit Meereis bedeckt waren, *E. superba* noch häufiger in der Nahrung der Kaiserpinguine auf (KLAGES 1989) als im Süd-Sommer (diese Studie). Es ist wahrscheinlich, daß sich einzelne Restbestände des Krills auch im Sommer unter dem Meereis aufhalten,

## Diskussion

---

vereinzelt wurde auch Krill in Eislöchern beobachtet (pers. Beob.). Trifft diese Vermutung zu, könnten die Kaiserpinguine den Krill entweder unter dem Meereis oder jenseits der Schelfkante im ozeanischen Bereich aufgenommen haben. Da die Kaiserpinguine offensichtlich im Bereich des Inlets auf Nahrungssuche gingen (pers. Beob.), erscheint die Nahrungsaufnahme unter dem Meereis wahrscheinlicher.

Für diese Vermutung spricht auch die Tatsache, daß der kryopelagisch lebende Fisch *Pagothenia borchgrevinki* (HUBOLD 1992) nur im Jahr 1990 in den Magenproben vorhanden war, da große Schollenfelder im Bereich des Inlets nur in diesem Untersuchungszeitraum vorhanden waren.

Mit Ausnahme des Hyperiid *Cylopus lucasii*, der in einigen Proben in hoher Abundanz vorhanden war, spielten andere Crustaceen nur eine sehr geringe Rolle in der Nahrung der Kaiserpinguine. Im allgemeinen gehören Amphipoden zum Nahrungsspektrum fast aller Pinguinarten, sind aber meist nur in geringer Anzahl vorhanden (CROXALL & LISHMAN 1987). Zudem können diese Tiere auch sekundär über Fische mit aufgenommen worden sein, wie es z.B. für den benthischen Isopoden *Antarcturus* sp. zu vermuten ist (M. KLAGES, pers. Mitt.). Der im Südpolarmeer endemische *C. lucasii* ist zirkumpolar verbreitet (WEIGMANN-HAASS 1983) und hält sich überwiegend im ozeanischen Bereich auf, kommt aber auch zuweilen über dem Schelfgebiet vor (PIATKOWSKI 1987).

Unter den Fischen dominierte der Antarktische Hering, *P. antarcticum*. Diese Art ist holopelagisch und ebenfalls zirkumantarktisch verbreitet (HUBOLD 1985). Zudem stellt er den häufigsten Fisch im östlichen Weddell-See dar, wo er sich überwiegend im Bereich der Schelfkante aufhält und dort von Euphausiiden ernährt (HUBOLD 1992). Die Abundanz von *P. antarcticum* in den Magenproben wurde vermutlich unterschätzt, da unter den vielen und überwiegend sehr kleinen nicht identifizierbaren Otolithen ein großer Teil ebenfalls von dieser Art stammen dürfte. *P. antarcticum* zeigt ein altersabhängiges Verteilungsmuster in der Wassersäule: in den oberen Wasserschichten finden sich überwiegend Larvenstadien, wohingegen subadulte und adulte Tiere tiefere Wasserschichten aufsuchen (HUBOLD 1985). Die identifizierten Otolithen stammen überwiegend von adulten Tieren mit einer durchschnittlichen Länge von über 120 mm. Das besonders im Jahr 1992 häufige Vorkommen in den Magenproben läßt daher

vermuten, daß die Kaiserpinguine zur Nahrungsaufnahme tiefere Tauchgänge durchgeführt haben. Auch im Süd-Frühling wurde der Antarktische Hering sowohl in der Nahrung von Kaiserpinguinen (KLAGES 1989) als auch von Weddellrobben (PLÖTZ 1986) gefunden, allerdings waren die Fische mit einer mittleren Länge von 147 mm bzw. 155 mm wesentlich größer. *P. antarcticum* besetzt wie der Krill eine Schlüsselrolle im antarktischen Ökosystem und ersetzt diesen teilweise auf höheren trophischen Stufen wie z.B. bei Weddellrobben, Walen und Seevögeln (HUBOLD 1985).

Alle anderen Fischarten waren in wesentlich geringerer Abundanz vorhanden. Relativ häufig war neben den bereits erwähnten Arten noch *Electrona antarcticum*. Diese Art lebt ebenfalls überwiegend ozeanisch (HUBOLD 1992). Unter den verschiedenen *Trematomus*-Arten finden sich sowohl pelagische wie demersale Arten (HUBOLD 1992). Channichthyiden, Bathydraconiden und Artedidraconiden leben überwiegend benthisch (HUBOLD 1992).

Mit einer Ausnahme sind alle identifizierten Beutetiere bekannte Vertreter hochantarktischer Meeresgebiete. Lediglich *Champscephalus gunnari* lebt eigentlich in subantarktischen Meeresgebieten, ernährt sich aber auch überwiegend von Krill (KOCK 1981, FISCHER & HUREAU 1985). Es bleibt unklar, ob es sich hier um eine Fehlbestimmung handelt oder ob einzelne Vertreter dieser Art manchmal in die Hochantarktis einwandern.

Da die Verteilung und Biologie der Tintenfische im Weddell-See noch weitgehend unbekannt ist (PIATKOWSKI et al. 1990), soll kurz auf diese Beutegruppe eingegangen werden. Alle identifizierten Tintenfische sind bekannte Vertreter der Hochantarktis (ROPER et al. 1985, NESIS 1988, RODHOUSE 1988) und ernähren sich überwiegend von Euphausiiden (NEMOTO et al. 1985, KEAR 1992). Die 3 identifizierten Arten mit hoher Abundanz wurden bereits in Magenproben von Kaiserpinguinen aus der südöstlich vom Drescher Inlet gelegenen Kolonie bei Halley Bay (siehe Abb. 8) gefunden (CROXALL & LISHMAN 1987). Im Gegensatz dazu konnte KLAGES (1989) bei seinen Frühjahrsuntersuchungen lediglich *P. glacialis* und *A. antarcticus* identifizieren, die dritthäufigste Art *K. longimana* war aber nicht vorhanden. Leider ist nicht bekannt, zu welcher Jahreszeit CROXALL & LISHMAN (1987) ihre Untersuchungen durchgeführt haben. Es ist aber denkbar, daß *K. longimana* erst im Sommer ins Weddell-See einwandert.

## Diskussion

---

OFFREDO et al. (1985) ermittelten *P. glacialis*, *K. longimana* und *G. antarcticus* in der Nahrung von Kaiserpinguinen in Terre Adélie. Dies deutet auf eine zirkumpolare Verbreitung dieser Tintenfische hin. *K. longimana* spielt auch in der Nahrung der subantarktischen Königspinguine eine Rolle (ADAMS & KLAGES 1987).

Das Nahrungsspektrum der Kaiserpinguine reflektiert deutlich die topographischen Verhältnisse in der Nähe des Drescher Inlets. Vermutlich hat sich in dem vergleichsweise schmalen Schelfbereich eine Mischfauna zwischen ozeanisch lebenden Arten und solchen, die das Schelfgebiet bevorzugen, ausgebildet. Je nach Tauchtiefe treten entweder überwiegend kryopelagische Arten (flache Tauchgänge), demersale und benthische Arten (tiefe Tauchgänge) oder eine entsprechende Mischfauna in den Nahrungsproben auf. Dem wechselnden Nahrungsangebot entsprechend zeigt auch die zeitliche Verteilung der Beutezusammensetzung (siehe Abb. 33) eine hohe Variabilität. Zu der gleichen Schlußfolgerung gelangte auch KLAGES (1989) aufgrund seiner Untersuchungen im Süd-Frühling.

Die Zusammensetzung der Nahrung von Kaiserpinguinen in der Brutperiode wurde bereits mehrfach analysiert (GREEN 1986, OFFREDO & RIDOUX 1986, KLAGES 1989, N.J. GALES et al. 1990). Neben einem saisonalen Vergleich können daher auch geographische Unterschiede analysiert werden (Tab. 12). In Terre Adélie (66°40'S, 140°01'E), Prydz Bay (68°30'S, 78°00'E) und Amanda Bay (69°17'S, 76°46'E) spielen Crustaceen während der Brutperiode nur eine untergeordnete Rolle (GREEN 1986, OFFREDO & RIDOUX 1986, N.J. GALES et al. 1990). Die Hauptnahrung stellen hier Fische, vornehmlich *P. antarcticum*, wohingegen im Drescher Inlet in der Brutperiode (KLAGES 1989) als auch im Anschluß an die Mauser (diese Arbeit) hauptsächlich Krill aufgenommen wurde. Zudem ist das Nahrungsspektrum im Drescher Inlet aus den genannten Gründen viel größeren Schwankungen unterworfen. Die geographischen Unterschiede in der Nahrungszusammensetzung sind vermutlich auf die Topographie der jeweiligen Meeresgebiete zurückzuführen. So schwankt die Breite des Kontinentalschelfes zwischen 220 km in Amanda Bay und 30 km im Drescher Inlet (N.J. GALES et al. 1990). Gerade *P. antarcticum* ist aber der häufigste Fisch im Pelagial über dem Kontinentalschelf (HUBOLD 1992) und seine Dominanz in der Nahrung von Kaiserpinguinen an Orten mit ausgedehntem Schelfgebiet nicht verwunderlich. Zusätzlich ist



ein Breitengrad-abhängiger Gradient in den verschiedenen Untersuchungsgebieten festzustellen, wobei sich das Drescher Inlet am weitesten südlich befindet. Zukünftige Untersuchungen mit Fahrtenschreibern und Magentemperatursonden könnten dazu beitragen, detailliertere Einblicke in die Ernährungsökologie der Kaiserpinguine zu gewinnen.

**Tabelle 12:** Geographischer und saisonaler Vergleich der Nahrungszusammensetzung von Kaiserpinguinen (Proben(%) = prozentuale Häufigkeit des Vorkommens in den Proben, Indiv.(%) = prozentualer Anteil an der Gesamtzahl der Beutetiere, + = vorhanden).

	Terre Adélie		Amanda Bay		Weddell Meer		diese Studie	
	Proben (%)	Indiv. (%)	Proben (%)	Indiv. (%)	Proben (%)	Indiv. (%)	Proben (%)	Indiv. (%)
Fische gesamt	100	65	86	83	73	1	78	15
<i>P. antarcticum</i>			75	78	53	0.5	57	4
Krebse gesamt	82	34	41	13	93	98	79	85
<i>E. superba</i>	76	31	6	3	90	98	67	75
Tintenfische	93	1	36	4	80	1	+	+

#### 4.3 Schlußbetrachtung

In der vorliegenden Arbeit wurde dargestellt, daß Kaiserpinguine und Königspinguine eine besondere Stellung unter den Pinguinen einnehmen. So ist im Gegensatz zu allen anderen antarktischen Pinguinarten, die ihre Küken innerhalb der kurzen, aber nahrungsreichen Sommermonate aufziehen, der Reproduktionszyklus der *Aptenodytes*-Pinguine dadurch geprägt, daß sie aufgrund ihrer Körpergröße die Wintermonate in die Brutperiode mit einbeziehen müssen. In den Wintermonaten ist die Verfügbarkeit der Nahrung aber gering, so daß dieser Zeitraum durch ausgedehnte Fastenzeiten überbrückt werden muß. Hiervon ist beim Kaiserpinguin besonders das männliche Alttier, beim Königspinguin hingegen das Küken betroffen. Die Pinguine überstehen diese Fastenzeiten, in denen sie bis zu 50% ihres Körpergewichtes verlieren können, nur, wenn sie entsprechende Energiereserven anlegen. Zusätzliche Fastenzeiten entstehen für alle Pinguinarten dadurch, daß die Tiere jährlich ihr Gefieder wechseln. Die verbrauchten Energiereserven müssen danach durch die Aufnahme entsprechender Nahrungsmengen in kurzer Zeit ausgeglichen werden.

## Diskussion

---

Alle Pinguinarten ernähren sich überwiegend oder teilweise von lediglich 1 g bis 2 g schweren Beutetieren. Auch die *Aptenodytes*-Pinguine müssen ihre Gewichtsverluste überwiegend mit derartig kleinen Beutetieren innerhalb kurzer Zeit kompensieren. Sie haben dazu Anpassungen entwickelt, die wiederum nur als Folge ihres hohen Körpergewichts möglich waren. So sind sie durch ihr außerordentlich großes Tauchvermögen in der Lage, Nahrung in großen Wassertiefen und über einen längeren Zeitraum zu verfolgen. Die Aufnahme von mehreren Kilogramm Nahrung pro Tag setzt aber auch voraus, daß diese schnell und effektiv verdaut werden kann. Über die physiologischen Anpassungen an diese Situation ist bisher nur wenig bekannt; zukünftige Untersuchungen speziell im Bereich der Verdauungsphysiologie sollten dazu beitragen, unser Verständnis über die Ernährungsökologie dieser Pinguine zu erweitern.

Abschließend läßt sich die Sonderstellung der *Aptenodytes*-Pinguine hauptsächlich auf ihre hohe Körpermasse zurückführen. Die Körpermasse bedingt zwar, daß der Reproduktionszyklus auf Zeiten mit geringem Nahrungsangebot ausgedehnt werden muß, erlaubt aber gleichzeitig Anpassungen an diese Situation (Tauchkapazität, Nahrungsmenge) und ermöglicht damit den ökologischen Erfolg der beiden Arten.

## 5. LITERATURVERZEICHNIS

- ADAMS, N.J. (1987) Foraging range of king penguins *Aptenodytes patagonicus* during summer at Marion Island. *Journal of Zoology*, London 212: 475-482
- ADAMS, N.J. & C.R. BROWN (1990) Energetics of molt in penguins. In L.S. Davis & J.T. Darby, editors, *Penguin Biology*. Academic Press, San Diego, California. p 297-315
- ADAMS, N.J. & N.T. KLAGES (1987) Seasonal variation in the diet of the king penguin (*Aptenodytes patagonicus*) at sub-Antarctic Marion Island. *Journal of Zoology*, London 212: 303-324
- ADAMS, N.J. & M.-P. WILSON (1987) Foraging parameters of gentoo penguins *Pygoscelis papua* at Marion Island. *Polar Biology* 7: 51-56
- AINLEY, D.G., E.F. O'CONNOR & R.J. BOEKELHEIDE (1984) The marine ecology of birds in the Ross Sea, Antarctica. American Ornithologists' Union, Ornithological Monographs No. 32, 97 pp
- ANCEL, A., G.L. KOOYMAN, P.J. PONGANIS, J.-P. GENDNER, J. LIGNON, X. MESTRE, N. HUIN, P.H. THORSON, P. ROBISSON & Y. LE MAHO (1992) Foraging behaviour of emperor penguins as a resource detector in winter and summer. *Nature* 360: 336-339
- BANNASCH, R. (im Druck) Hydrodynamics of penguins - an experimental approach. In P. Dann, I. Normann & P. Reilly, editors, *Penguin Biology: Advances in research and management*. Surrey Beatty & Sons, Sydney.
- BANNASCH, R., R.P. WILSON & B.M. CULIK (im Druck) Hydrodynamic aspects of design and attachment of a back-mounted device in penguins. *Journal of Experimental Biology*
- BARRAT, A. (1976) Quelques aspects de la biologie et de l'écologie du manchot royal (*Aptenodytes patagonicus*) des îles Crozet. *Comité National Français des Recherches Antarctiques* 40: 9-52
- BENGTSON, J.L., D.A. CROLL & M.E. GOEBEL (im Druck) Diving behaviour of chinstrap penguins on Seal Island, Antarctica. *Antarctic Science*
- BOST, C.A. & P. JOUVENTIN (1990) Evolutionary ecology of gentoo penguins (*Pygoscelis papua*). In L.S. Davis & J.T. Darby, editors, *Penguin Biology*. Academic Press, San Diego, California. p 85-112

## Literaturverzeichnis

---

- BOST, C.A., J. LAGE & K. PÜTZ (einger.) Maximal diving depth and diving patterns of the Gentoo Penguin *Pygoscelis papua* at the Crozet Islands. *Marine Ornithology*
- BROWN, C.R. (1985) Energetic cost of moult in macaroni penguins (*Eudyptes chrysolophus*) and rockhopper penguins. *Journal of Comparative Physiology B* 155: 515-520
- BROWN, C.R. (1987) Travelling speed and foraging range of macaroni and rockhopper penguins at Marion Island. *Journal of Field Ornithology* 58: 118-125
- BURGER, A.E. (1991) Maximum diving depths and underwater foraging in alcids and penguins. In W.A. Montevecchi & A.J. Gaston, editors, *Studies of high-latitude seabirds*. 1. Behavioural, energetic, and oceanographic aspects of seabird feeding ecology. Occasional paper No.68, Canadian Wildlife Service. p 9-15
- CCAMLR (1988) Standard methods for monitoring parameters for species. CCAMLR Ecosystem Monitoring Program, Hobart, Australia.
- CHEREL, Y. & V. RIDOUX (1992) Prey species and nutritive value of food fed during summer to King Penguins *Aptenodytes patagonica* chicks at Possession Island, Crozet Archipelago. *Ibis* 134: 118-127
- CHEREL, Y., J.C. STAHL & Y. LE MAHO (1987) Ecology and physiology of fasting in King Penguin chicks. *AUK* 104: 254-262
- CHEREL, Y., J. LELOUP & Y. LE MAHO (1988) Fasting in King penguin II. Hormonal and metabolic changes during moult. *American Journal of Physiology* 254: R178-R184
- CHEREL, Y., C. VERDON & V. RIDOUX (1993) Seasonal importance of oceanic myctophids in King Penguin diet at Crozet Islands. *Polar Biology* 13: 355-357
- CLARK, B.D & W. BEMIS (1979) Kinematics of swimming of penguins at the Detroit Zoo. *Journal of Zoology, London* 188: 411-428
- CLARKE, M.R. (1980) Cephalopoda in the diet of sperm whales of the Southern Ocean hemisphere and their bearing on sperm whale biology. *Discovery Reports* 37: 1-324
- CLARKE, M.R. (1986) *A handbook for the identification of cephalopod beaks*. Clarendon Press, Oxford: 273 pp
- CONDY, P.R., R.J. VAN AARDE & M.N. BESTER (1978) The seasonal occurrence and behaviour of Killer whales *Orcinus orca* at Marion Island. *Journal of Zoology, London* 184: 449-464

## Literaturverzeichnis

---

- COPESTAKE, P.G., J.P. CROXALL & P.A. PRINCE (1983) Food digestion and energy consumption experiments on a King Penguin *Aptenodytes patagonicus*. British Antarctic Survey Bulletin 58: 83-87
- ROLL, D.A., A.J. GASTON, A.E. BERGER & D. KONOFF (1992) Foraging behavior and physiological adaptations for diving in Thick-billed Murres. *Ecology* 73: 344-356
- CROXALL, J.P. (1982) Energy cost of incubation and moult in petrels and penguins. *Journal of Animal Ecology* 51: 177-194
- CROXALL, J.P. (1984). Seabirds. In R.M. Laws, editor, Antarctic ecology, Vol. 2. Academic Press, London. p 533-619
- CROXALL, J.P. & R.W. DAVIS (1990) Metabolic rate and foraging behavior of *Pygoscelis* and *Eudyptes* penguins at sea. In L.S. Davis & J.T. Darby, editors, Penguin Biology. Academic Press, San Diego, California. p 207-228
- CROXALL, J.P. & G.S. LISHMAN (1987) The food and feeding ecology of penguins. In J.P. Croxall, editor, Seabirds: feeding ecology and role in marine ecosystems. Cambridge University Press. p 101-133
- CROXALL, J.P., C. RICKETTS & P.A. PRINCE (1984) Impact of seabirds on marine resources, especially krill, of South Georgia waters. In G.C. Whittow & H. Rahn, editors, Seabird energetics. Plenum Press, New York. p 285-318
- CROXALL, J.P., I. EVERSON, G.L. KOOYMAN & C. RICKETTS (1985) Fur seal diving behaviour in relation to vertical distribution of krill. *Journal of Animal Ecology* 54: 1-8
- CROXALL, J.P., R.W. DAVIS & M.J. O'CONNOR (1988) Diving patterns in relation to diet of Gentoo and Macaroni Penguins at South Georgia. *Condor* 90: 157-167
- CROXALL, J.P., D.R. BRIGGS, A. KATO, Y. NAITO, Y. WATANUKI & T.D. WILLIAMS (1993) Diving pattern and performance in the macaroni penguin *Eudyptes chrysolophus*. *Journal of Zoology*, London 230: 31-47
- CULIK, B.M. (1992) Diving heart rates in Adélie penguins *Pygoscelis adeliae*. *Comparative Biochemistry and Physiology A* 102: 487-490
- CULIK, B.M. & R.P. WILSON (1991a) Penguins crowded out? *Nature* 351: 340
- CULIK, B.M. & R.P. WILSON (1991b) Energetics of under-water swimming in Adélie penguins (*Pygoscelis adeliae*). *Journal of Comparative Physiology B* 161: 285-291

## Literaturverzeichnis

---

- CULIK, B.M., R. BANNASCH & R.P. WILSON (im Druck) External devices on penguins: how important is shape? *Marine Biology*
- CULIK, B.M., R.P. WILSON & R. BANNASCH (einger.) Under-water swimming at low energetic cost by Pygoscelid Penguins. *Journal of Experimental Biology*
- DEL HOYO, J., A. ELLIOT & J. SARGATAL, editors (1992) *Handbook of the Birds of the World*. Vol 1. Lynx Edicions, Barcelona. p 140-160
- DUFFY, D.C. & L.J.B. LAURENSEN (1983) Pellets of cape cormorants as indicators of diet. *Condor* 85: 305-307
- ECKERT, R. (1986) *Tierphysiologie*. Georg Thieme Verlag Stuttgart New York. p 614-664
- ECKERT, S.A., K.L. ECKERT, P. PONGANIS & G.L. KOOYMAN (1988) Diving and foraging behavior of leatherback sea turtles (*Dermochelys coriacea*). *Canadian Journal of Zoology* 67: 2834-2840
- EMISON, W.B. (1968) Feeding preferences of the Adélie Penguin at Cape Crozier, Ross Island. In O.L. Austin Jr., editor, *Antarctic bird studies*. American Geophysical Union, Washington. p 191-212
- FISCHER, W. & J.C. HUREAU (1985) FAO species identification sheets for fishery purposes, Southern Ocean. FAO, Rome, Vol. 2: 233-470
- FURNESS, B.F., C. LAUGKSCH & D.C. DUFFY (1984) Cephalopod beaks and studies of seabird diets. *AUK* 101: 619-620
- GABRIELSEN, G.W., F. MEHLUM & K.A. NAGY (1987) Daily energy expenditure and energy utilization of free-ranging Black-Legged Kittiwakes. *Condor* 89: 126-132
- GABRIELSEN, G.W., J.R.E. TAYLOR, M. KONARZEWSKI & F. MEHLUM (1991) Field and laboratory metabolism and thermoregulation in Dovekies (*Alle alle*). *AUK* 108: 71-78
- GALES, N.J., N.T.W. KLAGES, R. WILLIAMS & E.J. WOHLER (1990) The diet of the Emperor Penguin *Aptenodytes forsteri* in Amanda Bay, Princess Elizabeth Land, Antarctica. *Antarctic Science* 2: 23-28
- GALES, R.P. (1987) Validation of the stomach-flushing technique for obtaining stomach contents of penguins. *Ibis* 129: 335-343
- GALES, R.P., C. WILLIAMS & D. RITZ (1990) Foraging behaviour of the little penguin, *Eudyptula minor*: initial results and assessment of instrumented effect. *Journal of Zoology, London* 220: 61-85

- GENTRY, R.L., G.L. KOOYMAN & M.E. GOEBEL (1986) Feeding and diving behavior of northern fur seals. In R.L. Gentry & G.L. Kooyman, editors, Fur seals: maternal strategies on land and at sea. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA. p 61-78
- GJOSAETER, J. & K. KAWAGUCHI (1980) A review of the world resources of mesopelagic fish. FAO Fisheries Technical Paper No. 193.
- GLIWICZ, M.Z. (1986) Predation and the evolution of vertical migration in zooplankton. Nature 320: 746-748
- GREEN, K. (1986) Food of the Emperor Penguin *Aptenodytes forsteri* on the antarctic fast ice edge in late winter and early spring. Polar Biology 6: 187-188
- GRÉMILLET, D. (1993) Methodische Untersuchungen zur Nahrungsökologie von Seevögeln am Beispiel des Kormorans. Diplomarbeit an der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Christian-Albrechts Universität Kiel. 88 pp
- GROSCOLAS, R. (1978) Study of molt fasting followed by an experimental forced fasting in the Emperor penguin *Aptenodytes forsteri*: Relationship between feather growth, body weight loss, body temperature and plasma fuel levels. Comparative Biochemistry and Physiology 61A: 287-195
- GROSCOLAS, R. (1990) Metabolic adaptations to fasting in Emperor and King Penguins. In L.S. Davis & J.T. Darby, editors, Penguin Biology. Academic Press, San Diego, California. p 269-296
- HARPER, W.M. (1977) Statistics. Macdonald & Evans Ltd., Estover, Plymouth. 354 pp
- HECHT, T. (1987) A guide to the otoliths of southern ocean fishes. South African Journal of Antarctic Research Vol. 17: 2-87
- HEMPEL I., G. HUBOLD, B. KACZAMRUK & R. WEIGMANN-HAASS (1983) Distribution of some groups of zooplankton in the inner Weddell Sea in summer 1979/1989. Berichte zur Polarforschung 9: 1-36
- HILL, H.J. (1990) A new method for the measurement of Antarctic Krill *Euphausia superba* Dana from predator food samples. Polar Biology 10: 317-320
- HINDELL, M.A. (1988) The diet of the king penguin *Aptenodytes patagonicus* at Macquarie Island. Ibis 130: 193-203
- HORNING, M. (1992) Die Ontogenese des Tauchverhaltens beim Galapagos-Seebären *Arctocephalus galapagonensis* (Heller 1904). Dissertation an der Fakultät für Biologie der Universität Bielefeld. 101 pp

## Literaturverzeichnis

---

- HUBOLD, G. (1985) The early life-history of the High-Antarctic silverfish, *Pleuragramma antarcticum*. In W.R. Siegfried, P.R. Condy & R.M. Laws, editors, Antarctic nutrient cycles and food webs. Springer Verlag Berlin Heidelberg. p 445-451
- HUBOLD, G. (1992) Zur Ökologie der Fische im Weddellmeer. Berichte zur Polarforschung 103. 157 pp
- HUI, C.A. (1987) The porpoising of penguins: an energy-conserving behavior for respiratory ventilation? Canadian Journal of Zoology 65: 209-211
- HUI, C.A. (1988) Penguin swimming. II Energetics and behaviour. Physiol Zool. 61: 344-350
- HULLEY P.A. (1981) Results of the research cruises of FRV "Walter Herwig" to South America. LVIII Family Myctophidae. Archiv der Fischereiwissenschaften 31: 1-300
- ISENMANN, P. (1971) Contribution à l'éthologie et à l'écologie du Manchot empereur (*Aptenodytes forsteri* Gray) à la colonie de Pointe Géologie (Terre Adélie). L'Oiseau Revue Française d'Ornithologie 41: 9-64
- ISENMANN, P. & P. JOUVENTIN (1970) Ecoéthologie du Manchot empereur (*Aptenodytes forsteri*) et comparaison avec le Manchot Adélie (*Pygoscelis adeliae*) et le Manchot royal (*Aptenodytes patagonica*). L'Oiseau Revue Française d'Ornithologie 40: 136-159
- JACKSON, S. & P.G. RYAN (1986) Differential digestion rates of prey by White-chinned Petrels (*Procellaria aequinoctialis*). AUK 103: 617-619
- JOBLING, M. & A. BREIBY (1986) The use and abuse of fish otoliths in studies of feeding habits of marine piscivores. Sarsia 71: 265-274
- JOUVENTIN, P. & H. WEIMERSKIRCH (1990) Satellite tracking of Wandering Albatrosses. Nature 343: 746-748
- JOUVENTIN, P., J.C. STAHL, H. WEIMERSKIRCH & J.L. MOUGIN (1984) The seabirds of the French Subantarctic Islands and Adélie Land, their status and conservation. In J.P. Croxall, P.G.E. Evans & R.W. Schneider, editors, Status and conservation of the world seabirds. International Council for the Protection of Birds, Technical Publication No. 2.
- KALINOWSKI, J. & Z. WITEK (1980) Diurnal vertical distribution of krill aggregations in the Western Antarctic. Polish Polar Research 1: 127-146



## Literaturverzeichnis

---

- KEAR, A.J. (1992) The diet of Antarctic squid: comparison of conventional and serological gut content analyses. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 156: 161-178
- KELLERMANN, A. (1989) Identification key and catalogue of larval antarctic fishes. *Berichte zur Polarforschung* Nr. 67.
- KILS, U. (1979) Performance of Antarctic Krill *Euphausia superba* at different levels of oxygen saturation. *Meeresforschung* 27: 35-47
- KLAGES, N.T.W. (1989) Food and feeding ecology of Emperor Penguins in the eastern Weddell Sea. *Polar Biology* 9: 385-390
- KLAGES, N. & D. GERDES (1988) A little known colony of emperor penguins on the coast of the eastern Weddell Sea. *South African Journal of Antarctic Research* 18: 18-20
- KLAGES, N.T.W., D. PEMBERTON & R.P. GALES (1990) The diets of King and Gentoo penguins at Heard Island. *Australian Wildlife Research* 17: 53-60
- KOCK, K.-H. (1981) Fischereibiologische Untersuchungen an drei antarktischen Fischarten: *Champscephalus gunnari* Lönnberg 1905, *Chaenocephalus aceratus* Lönnberg 1906 und *Pseudochaenichthys georgianus* Norman 1937 (Notothenioidei, Channichthyidae). *Mitteilungen aus dem Institut für Seefischerei* 32: 1-226
- KOOYMAN, G.L. (1968) An analysis of some behavioral and physiological characteristics related to diving in the Weddell seal. *Antarctic Biology Series* 11: 227-261
- KOOYMAN, G.L. (1975) Behaviour and physiology of diving. In B. Stonehouse, editor, *The biology of penguins*. Macmillan Press, London, p 115-137
- KOOYMAN, G.L. (1989) *Diverse divers*. Springer Verlag Berlin Heidelberg New York. 200 pp
- KOOYMAN, G.L. & R.W. DAVIS (1987) Diving behavior and performance, with special reference to penguins. In J.P. Croxall, editor, *Seabirds: feeding ecology and role in marine ecosystems*. Cambridge University Press. p 63-75
- KOOYMAN, G.L. & P.J. PONGANIS (1990) Behavior and physiology of diving in Emperor and King Penguins. In L.S. Davis & J.T. Darby, editors, *Penguin Biology*. Academic Press, San Diego, California. p 229-242
- KOOYMAN, G.L., C.M. DRABEK, R. ELSNER & W.B. CAMPBELL (1971) Diving behavior of the Emperor Penguin *Aptenodytes forsteri*. *AUK* 88: 775-795

## Literaturverzeichnis

---

- KOOYMAN, G.L., W.A. WAHRENBROCK, M.A. CASTELLINI, R.W. DAVIS & E.E. SINNETT (1980) Aerobic and anaerobic metabolism during voluntary diving in Weddell Seals: evidence of preferred pathways from blood chemistry and behavior. *Journal of Comparative Physiology B* 138: 335-346
- KOOYMAN, G.L., R.W. DAVIS, J.P. CROXALL & D.P. COSTA (1982) Diving depths and energy requirements of King Penguins. *Science* 217: 726-727
- KOOYMAN, G.L., Y. CHEREL, Y. LE MAHO, J.P. CROXALL, P.H. THORSON, V. RIDOUX & C.A. KOOYMAN (1992a) Diving behavior and energetics during foraging cycles in King Penguins. *Ecological Monographs* 62: 143-163
- KOOYMAN, G.L., P.J. PONGANIS, M.A. CASTELLINI, E.P. PONGANIS, K.V. PONGANIS, P.H. THORSON, S.A. ECKERT & Y. LE MAHO (1992b) Heart rates and swim speeds of emperor penguins diving under sea ice. *Journal of Experimental Biology* 165: 161-180
- LEBOEUF, B.J., D.P. COSTA, A.C. HUNTLEY & S.D. FELDKAMP (1988) Continuous deep diving in female northern elephant seals, *Mirounga angustirostris*. *Journal of Zoology, London* 208: 1-7
- LE MAHO, Y. (1977) The Emperor penguin: a strategy to live and breed in the cold. *American Scientist* 65: 680-693
- LE MAHO, Y., G. DEWASMES & J. CHATONNET (1976) Thermoregulation in fasting Emperor penguins under natural conditions. *American Journal of Physiology* 231: 913-922
- LE MAHO, Y., H. KARMANN, D. BRIOT, Y. HANDRICH, J.-P. ROBIN, E. MIOSKOWSKI, Y. CHEREL & J. FARNI (1992) Stress in birds due to routine handling and a technique to avoid it. *American Journal of Physiology* 263: 775-781
- LE MAHO, Y., J.P. GENDNER, E. CHALLET, C.A. BOST, J. GILLES, C. VERDON, C. PLUMERÉ, J.-P. ROBIN & Y. HANDRICH (1993) Undisturbed breeding penguins as indicators of changes in marine resources. *Marine Ecology Progress Series* 95: 1-6
- LINKOWSKI, T.B. (1983) *Electrona carlsbergi* (Taning, 1932) the principal component of a deep scattering layer in the Pacific sector of the Antarctic Ocean. *Polish Polar Research* 4: 71-78
- MARSCHALL, H.-P. (1988) The overwintering strategy of Antarctic Krill under the pack-ice of the Weddell Sea. *Polar Biology* 9: 129-135
- MARTIN, G.R. (1990) *Birds by night*. T & AD Poyser, London. 227 pp

- MARTIN, G.R. & S.R. YOUNG (1984) The eye of the humboldt penguin, *Spheniscus humboldti*: visual fields and schematic optics. Proceedings of the Royal Society, London B 223: 197-222
- MCLAREN, I.A. (1974) Demographic strategy of vertical migration by a marine copepod. American Naturalist 108: 91-102
- MONTAGUE, T.L. (1985) A maximum dive recorder for Little Penguins. Emu 85: 264-267
- MORRIS, D.J., J.L. WATKINS, C. RICKETTS, F. BUCHHOLZ & J. PRIDDLE (1988) An assessment of the merits of length and weight measurements of Antarctic Krill *Euphausia superba*. British Antarctic Survey Bulletin 79: 27-50
- MOUGIN, J.L. (1966) Observations écologiques à la colonie de Manchots empereurs de Pointe Géologie (Terre Adélie) en 1964. L'Oiseau Revue Française d'Ornithologie 36: 166-266
- MOUGIN, J.L. & J. PRÉVOST (1980) Evolution annuelle des effectifs et des biomasses des oiseaux antarctiques. Revue Ecologique, Terre et Vie 34: 101-133
- MURIE, D.J. & D.M. LAVIGNE (1986) Interpretation of otoliths in stomach content analyses of phocid seals: quantifying fish consumption. Canadian Journal of Zoology 64: 1152-1157
- NAGY K.A., W.R. SIEGFRIED & R.P. WILSON (1984) Energy utilization by free-ranging Jackass penguins *Spheniscus demersus*. Ecology 65: 1648-1655
- NEMOTO, T., M. OKIYAMA & M. TAKAHASHI (1985) Aspects of the roles of squid in food chains of the marine Antarctic ecosystems. In W.R. Siegfried, P.R. Condy & R.M. Laws, editors, Antarctic nutrient cycles and food webs. Springer Verlag, Berlin. p 415-420
- NESIS, K.N. (1988) Cephalopods of the world. Neptune City, USA: T.F.H. Publications, pp 351
- OFFREDO, C. & V. RIDOUX (1986) The diet of Emperor Penguins *Aptenodytes forsteri* in Adélie Land, Antarctica. Ibis 128: 409-413
- OFFREDO, C., V. RIDOUX & M.R. CLARKE (1985) Cephalopods in the diets of Emperor and Adélie penguins in Adélie Land, Antarctica. Marine Biology 86: 199-202
- OKUTANI, T. & M.R. CLARKE (1985) Identification key and species description for Antarctic squids. Biomass Handbook No. 21. 57 pp

## Literaturverzeichnis

---

- PERSINOTTO, R. & C.D. MCQUAID (1992) Land-based predator impact on vertically migrating zooplankton and micronekton advected to a Southern Ocean Archipelago. *Marine Ecology Progress Series* 80: 15-27
- PETRUSEWICZ, K. & A. MACFADYEN (1970) Productivity of terrestrial animals: principles and methods. IBP Handbook 13, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- PIATKOWSKI, U. (1987) Zoogeographische Untersuchungen und Gemeinschaftsanalysen an antarktischen Makroplankton. *Berichte zur Polarforschung* 34, 150 pp
- PIATKOWSKI, U., M. WHITE & W. DIMMLER (1990) Micronekton of the Weddell Sea: Distribution and abundance. In W. Arntz, W. Ernst & I. Hempel, editors, *The Expedition ANTARKTIS VII/4 (EPOS leg 3) and VII/5 of RV "Polarstern" in 1989*. *Berichte zur Polarforschung* 68: 73-81
- PLÖTZ, J. (1986) Summer diet of Weddell seals (*Leptonychotes weddelli*) in the eastern and southern Weddell Sea, Antarctica. *Polar Biology* 6: 97-102
- PÜTZ, K. & J. PLÖTZ (1991) Moulting starvation in emperor penguin (*Aptenodytes forsteri*) chicks. *Polar Biology* 11: 253-258
- PRÉVOST, J. (1961) *Ecologie du Manchot empereur Aptenodytes forsteri Gray*. Hermann, Paris. 204 pp
- PRINCE, A. (1980) The food and feeding ecology of Grey-headed Albatross *Diomedea chrysostoma* and Black-browed Albatross *D. melanophris*. *Ibis* 122: 476-478
- RIDOUX, V. (1987) Impact des oiseaux de mer sur les ressources marines autour des îles Crozet: Estimation préliminaire. *Actes du Colloque sur la Recherche Française dans les Terres Australes*. p 85-94
- RODHOUSE, P.G. (1988) Distribution of the neoteuthid squid *Alluroteuthis antarcticus* Odhner in the Atlantic sector of the Southern Ocean. *Malacologia* 29: 267-274
- RODHOUSE, P.G. (1989) Pealpic cephalopods caught by nets during the Antarctic research cruises of the "Polarstern" and "Walter Herwig", 1985-1987. *Archiv für Fischereiwissenschaft* 39: 111-121
- ROPER, C.F.E., M.J. SWEENEY & M.R. CLARKE (1985) Cephalopods. In W. Fischer & J.C. Hureau, editors, *FAO species identification sheets for fishery purposes. Southern Ocean (Fishing areas 48,58,88)(CCLAMR Convention area)*. CCAMLR, Rome, FAO, Vol.1: 117-205
- SABOURENKOV, E.N. (1991) Mesopelagic fish of the Southern Ocean - Summary results of recent Soviet studies. *CCLAMR Selected Scientific Papers* 1990: 433-457

- SCHMIDT-NIELSEN, K. (1991) Animal Physiology: adaptation and environment. Cambridge University Press. p 169-214
- SIEGEL, V. (1982) Investigations on krill (*Euphausia superba*) in the southern Weddell Sea. *Meeresforschung* 29: 244-252
- SNYDER, G.K. (1983) Respiratory adaptations in diving mammals. *Respiratory Physiology* 54: 269-294
- STAHEL, C. & R. GALES (1987). Little penguin. Fairy penguins in Australia. New South Wales University Press, Kensington. 117 pp
- STAHL, J.C., P. JOUVENTIN, J.L. MOUGIN, J.P. ROUX & H. WEIMERSKIRCH (1985) The foraging zones of seabirds in the Crozet Islands sector of the Southern Ocean. In W.R. Siegfried, P.R. Condy & R.M. Laws, editors, Antarctic nutrient cycles and food webs. Springer Verlag, Berlin, Germany. p 478-485
- STONEHOUSE, B. (1960) The King Penguin (*Aptenodytes patagonicus*) of South Georgia. 1. Breeding behaviour and development. Falkland Island Dependencies Survey, Scientific Reports 23. 81 pp
- TORRES, J.J. & G.N. SOMERO (1988) Vertical distribution and metabolism in antarctic mesopelagic fishes. *Comparative Biochemistry and Physiology* Vol. 90B: 521-528
- TRIVELPIECE, W.Z., J.L. BENGTON, S.G. TRIVELPIECE & N.J. VOLKMAN (1986) Foraging behavior of Gentoo and Chinstrap Penguins as determined by new radiotelemetry techniques. *Auk* 103: 777-781
- VAN HEEZIK, Y.M. & P. SEDDON (1989) Stomach sampling in the Yellow-eyed penguin: erosion of otoliths and squid beaks. *Journal of Field Ornithology* 60: 451-458
- VAN HEEZIK, Y.M., P.J. SEDDON, C.J. DU PLESSIS & N.J. ADAMS (1993) Differential growth of King Penguin chicks in relation to date of hatching. *Colonial Waterbirds* 16: 71-76
- VOLKMAN, N.J., P. PRESLER & W. TRIVELPIECE (1980) Diets of pygoscelid penguins at King George Island, Antarctica. *Condor* 82: 373-378
- WARDLE, C.S. & J.J. VIDELER (1978) How do fish break the speed limit. *Nature* 284: 445-447
- WEIGMANN-HAASS, R. (1983) Zur Taxonomie und Verbreitung der Gattung *Cylopus* Dana 1853 (Amphipoda: Hyperiidea) im antarktischen Teil des Atlantik. "Meteor" Forschungs-Ergebnisse 36: 1-11

## Literaturverzeichnis

---

- WEIMERSKIRCH, H. & R.P. WILSON (1992) When do wandering albatrosses *Diomedea exulans* forage? Marine Ecology Progress Series 86: 297-300
- WEIMERSKIRCH H., J.C. STAHL & P. JOUVENTIN (1992) The breeding biology and population dynamics of King Penguins *Aptenodytes patagonica* on the Crozet Islands. Ibis 134: 107-117
- WHITEHEAD, M.D. (1989) Maximum diving depths of Adélie penguin *Pygoscelis adeliae* during the chick-rearing period, in Prydz Bay, Antarctica. Polar Biology 9: 329-332
- WIENS, J.A. (1984) Modelling the energy requirements of seabird populations. In G.C. Whittow & H. Rahn, editors, Seabird energetics. Plenum Press, New York. p 255-285
- WILLIAMS, A.J. & W.R. SIEGFRIED (1980) Foraging ranges of krill-eating penguins. Polar Record 20: 159-175
- WILLIAMS, A.J., W.R. SIEGFRIED, A.E. BURGER & A. BERRUTI (1977) Body composition and energy metabolism of moulting eudyptid penguins. Comparative Biochemistry and Physiology 56A: 27-30
- WILLIAMS, R & A. McELDOWNEY (1990) A guide of the fish otoliths from waters of the Australian Antarctic Territory, Heard and Macquarie Islands. ANARE Research Notes 75.
- WILLIAMS, T.D., D.R. BRIGGS, J.P. CROXALL, Y. NAITO & A. KATO (1992) Diving pattern and performance in relation to foraging ecology in the gentoo penguin, *Pygoscelis papua*. Journal of Zoology, London 227: 211-230
- WILSON, R.P. (1984) An improved stomach pump for penguins and other seabirds. Journal of Field Ornithology 55: 9-12
- WILSON, R.P. (1985) The jackass penguin (*Spheniscus demersus*) as a pelagic predator. Marine Ecology Progress Series 25: 219-227
- WILSON, R.P. (1992) Environmental monitoring with seabirds: Do we need additional technology. South African Journal of Marine Science 12: 919-926
- WILSON, R.P. (im Druck) Penguin foraging ecology. In T.D. Williams, editor, Penguins. Oxford University Press, London
- WILSON, R.P. & C.A.R. BAIN (1984) An inexpensive speed meter for penguins at sea. Journal of Wildlife Management 48: 1360-1364

- WILSON, R.P. & B. CULIK (1991) The cost of a hot meal: Facultative specific dynamic action may ensure temperature homeostasis in post-ingestive endotherms. *Comparative Biochemistry and Physiology* Vol. 100A: 151-154
- WILSON, R.P. & B. CULIK (1992) Packages on penguins and device-induced data. In I.G. Priede & S.M. Swift, editors, *Wildlife Telemetry*. Elis Horwood Limited, England. p 573-580
- WILSON, R.P. & B. CULIK (einger.) Energy studies of free-living seabirds: why penguins don't always like water. *Ecology*
- WILSON, R.P. & M.-P. WILSON (1988) Dead reckoning: a new technique for determining penguin movements at sea. *Meeresforschung* 32: 155-158
- WILSON, R.P. & M.-P. WILSON (1989) Tape: a package-attachement technique for penguins. *Wildlife Society Bulletin* 17: 77-79
- WILSON, R.P. & M.-P. WILSON (1990) The foraging ecology of breeding *Spheniscus* penguins. In L.S. Davis & J.T. Darby, editors, *Penguin Biology*. Academic Press, San Diego, California. p 181-206
- WILSON, R.P. & M.-P. WILSON (im Druck) The foraging behaviour of the African Penguin (*Spheniscus demersus*). In P. Dann, I. Normann & P. Reilly, editors, *Penguin Biology: Advances in research and management*. Surrey Beatty & Sons, Sydney.
- WILSON, R.P., G.D. LA COCK, M.-P. WILSON & F. MOLLAGEE (1985) Differential digestion of fish and squid in Jackass Penguins *Spheniscus demersus*. *Ornis Scandinavica* 16: 77-79
- WILSON, R.P., W.S. GRANT & D.C. DUFFY (1986) Recording devices on free-ranging marine animals: does measurement affect performance? *Ecology* 67: 1091-1093
- WILSON, R.P., K.A. NAGY & B.S. OBST (1989a) Foraging ranges of penguins. *Polar Record* 25: 303-307
- WILSON, R.P., P.G. RYAN & M.-P. WILSON (1989b) Sharing food in the stomachs of seabirds between adults and chicks - A case for delayed gastric emptying. *Comparative Biochemistry and Physiology* Vol. 94A: 461-466
- WILSON, R.P., B.M. CULIK, D. ADELUNG, H.J. SPAIRANI & N.R. CORIA (1991a) Depth utilisation by breeding Adelie penguins, *Pygoscelis adeliae*, at Esperanza Bay, Antarctica. *Marine Biology* 109: 181-189

## Literaturverzeichnis

---

- WILSON, R.P., B. CULIK, H.J. SPAIRANI, N.R. CORIA & D. ADELUNG (1991b) Depth utilization by penguins and Gentoo penguin dive patterns. *Journal of Ornithology* 132: 47-60
- WILSON, R.P., J. COOPER & J. PLÖTZ (1992a) Can we determine when marine endotherms feed? A case study with seabirds. *Journal of Experimental Biology* 167: 267-275
- WILSON, R.P., J.-J. DUCAMP, W.G. REES, B.M. CULIK & K. NIEKAMP (1992b) Estimation of location: global coverage using light intensity. In I.G. Priede & S.M. Swift, editors, *Wildlife Telemetry*. Ellis Horwood Limited, England. p 131-134
- WILSON, R.P., B.M. CULIK, R. BANNASCH & H.H. DRIESEN (1993a) Monitoring penguins at sea using data loggers. In: P. Mancini, S. Fioretti, C. Cristalli & R. Bedini, editors, *Biotelemetry XII*. Editrice Universitaria Litografia Felici, Pisa, Italy. p 205-214
- WILSON, R.P., K. PÜTZ, C.A. BOST, B.M. CULIK, R. BANNASCH, T. REINS & D. ADELUNG (1993b) Diel dive depth in penguins in relation to diel vertical migration of prey: whose dinner by candlelight? *Marine Ecology Progress Series* 94: 101-104
- ZASEL'SLIY V.S., B.D. KUDRIN, V.A. POLETAYEV & S.C. CHECHENIN (1985) Some features of the biology of *Electrona carlsbergi* (Taning) (Myctophidae) in the Atlantic sector of the antarctic. *Journal of Ichthyologie* 25: 163-166



ANHANG A:            Positionsbestimmung bei Königspinguinen anhand der Ergebnisse  
des Lichtsensors

<u>Königspinguin 13/93</u>	<u>E</u>	<u>S</u>
24. Januar 1993	51°78'	46°49'
25. Januar 1993	50°34'	48°44'
26. Januar 1993	50°33'	49°51'
27. Januar 1993	51°07'	49°83'
28. Januar 1993	49°68'	52°14'

<u>Königspinguin 20/93</u>	<u>E</u>	<u>S</u>
4. Februar 1993	51°23'	48°28'
5. Februar 1993	52°62'	49°25'
6. Februar 1993	52°26'	50°51'
7. Februar 1993	53°21'	49°15'

<u>Königspinguin 28/93</u>	<u>E</u>	<u>S</u>
11. Februar 1993	51°86'	49°66'
12. Februar 1993	51°05'	51°19'
13. Februar 1993	50°62'	51°27'
14. Februar 1993	50°66'	50°63'

Anhang

ANHANG B: Kaiserpinguine 1990	Ergebnisse der Mageninhaltsuntersuchungen bei Kaiserpinguinen														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
<b>Crustacea</b>															
Euphausiacea															
<i>Euphausia superba</i>	483	8	16	157	110	20	480	294	68	4	116				1
Amphipoda, Hyperiiidea															
<i>Cylopus lucasii</i>	1			3		1		2	6	22				1	7
<i>Cylopus magellanicus</i>															1
<i>Hyperia</i> sp.									1						
<i>Hyperia macrocephalus</i>															
<i>Hyperoche</i> sp.			5												
<i>Hyperoche capucinus</i>													2		
<i>Primno macropa</i>															
Amphipoda, Gammaridea															
<i>Eusirus tridentatus</i>								4			1	1			
<i>Orchomene plebs</i>												1			
nicht identifizierbar															
Isopoda															
<i>Antarcturus</i> sp.		6				2	24	1	4			9			1
<b>Cephalopoda</b>															
<i>Psychroteuthis glacialis</i>	5	3	19	6	2		7	3	11	2		2		2	7
<i>Alluroteuthis antarcticus</i>	11	3	27	6	3		2	6	52	1		1	1		
<i>Kondakovia longimana</i>	55		7				2	4	49						
<i>Gonatus antarcticus</i>			1												
nicht identifizierbar							2	1	38			1			
überzählige obere Mandibel				7	3		2		31			1			6
<b>Pisces</b>															
nicht identifizierbar	1		1			3	7	4	8	1	1			1	1
Nototheniidae															
<i>Pleuragramma antarcticum</i>		1				3	3		1		2	1			
<i>Electrona antarcticum</i>											2				
<i>Pagothenia borchgrevinki</i>						23		6	12	29	4		3	2	
<i>Trematomus</i> sp.								1			2	1	1		
<i>T. eulepidotus</i>															
<i>T. nicolai</i>															
<i>Notothenia</i> sp.															1
nicht identifizierbar					1		13	1	24	18	5		4		
Channichthyidae															
<i>Dacodraco hunteri</i>					1	2						1			
<i>Pagetopsis maculatus</i>									1						
<i>Neopagetopsis ionah</i>															
<i>Chionodraco</i> sp.							1	1	1						
<i>Champsococephalus gunnari</i>															
nicht identifizierbar							2	5	7	2					
Bathydraconidae															
<i>Gymnodraco</i> sp.										1					
nicht identifizierbar								2							
Artedidraconidae															
<i>Pogonophryne</i> sp.															
Steine	73	13	9	171	3	4	107	54	53	18	2	21	13	25	12

## Anhang

Kaiserpinguine 1990	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29
<b>Crustacea</b>														
Euphausiacea														
<i>Euphausia superba</i>	6	4	2	8	68	4			4	1	17			16
Amphipoda, Hyperidea														
<i>Cylopus lucasii</i>	12	30			1	9	1	3	2	9	1			16
<i>Cylopus magellanicus</i>					1				4					
<i>Hyperia sp.</i>														
<i>Hyperia macrocephalus</i>														
<i>Hyperoche sp.</i>														
<i>Hyperoche capucinus</i>														
<i>Primno macropa</i>					1				1					
Amphipoda, Gammaridea														
<i>Eusirus tridentatus</i>			1		2									
<i>Orchomene plebs</i>			1			1			1					
nicht identifizierbar														
Isopoda														
<i>Antarcturus sp.</i>					1				1					
<b>Cephalopoda</b>														
<i>Psychroteuthis glacialis</i>	3	27	1	4	4	49	12	2	4		41	2	27	10
<i>Alluroteuthis antarcticus</i>	3	27	2		5	10	43	18			11	6	5	6
<i>Kondakovia longimana</i>			4	9			6							
<i>Gonatus antarcticus</i>							1							
nicht identifizierbar			2				2				3			
überzählige obere Mandibel		18			6				5				1	1
<b>Pisces</b>														
nicht identifizierbar	1	1				1	4		7	1	13			6
Nototheniidae														
<i>Pleuragramma antarcticum</i>	6	4	5	1		1	1	2	3	1	2			1
<i>Electrona antarcticum</i>														
<i>Pagothenia borchgrevinki</i>	10	19	5		1	1		2	6	5	2			1
<i>Trematomus sp.</i>		1	1			1			4					1
<i>T. eulepidotus</i>											1			
<i>T. nicolai</i>		1												
<i>Notothenia sp.</i>						1								
nicht identifizierbar	7	12		2		1		1	4	18	6			2
Channichthyidae														
<i>Dacodraco hunteri</i>				1						4				
<i>Pagetopsis maculatus</i>										1				
<i>Neopagetopsis ionah</i>														
<i>Chionodraco sp.</i>									8					
<i>Champsocephalus gunnari</i>														
nicht identifizierbar	5	3	1				1		10	5	4			
Bathyaconidae														
<i>Gymnodraco sp.</i>														
nicht identifizierbar														
Artedidraconidae														
<i>Pogonophryne sp.</i>						1								
Steine		1	60		33	10	50	4	4	23	27	7	30	7

## Anhang

Kaiserpinguine 1992	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
<b>Crustacea</b>															
Euphausiacea															
<i>Euphausia superba</i>							10	5		1	41	1			
Amphipoda, Hyperidea															
<i>Cylopus lucasii</i>											1				
<i>Cylopus magellanicus</i>															
<i>Hyperia</i> sp.												1			
<i>Hyperia macrocephalus</i>															
<i>Hyperoche</i> sp.												1			
<i>Hyperoche capucinus</i>															
<i>Primno macropa</i>															
Amphipoda, Gammaridea															
<i>Eusirus tridentatus</i>															
<i>Orchomene plebs</i>															
nicht identifizierbar							6								
Isopoda															
<i>Antarcturus</i> sp.							1								
<b>Cephalopoda</b>															
<i>Psychroteuthis glacialis</i>	1	8	2	24	30	2	1		4	6	98	8	10	1	6
<i>Alluroteuthis antarcticus</i>	2	2	5	8	16					3	10	2	8	5	1
<i>Kondakovia longimana</i>		13	9	20	62						72			1	
<i>Gonatus antarcticus</i>				2							1				
nicht identifizierbar		4	5	7	8					3	25		3		
überzählige obere Mandibel		15	26		37	1	1			3			3		
<b>Pisces</b>															
nicht identifizierbar	2		1			3	6			1	8	2		1	
Nototheniidae															
<i>Pleuragramma antarcticum</i>	2		1			3		11		4	7	8		6	
<i>Electrona antarcticum</i>	1	1										4			
<i>Pagothenia borchgrevinki</i>															
<i>Trematomus</i> sp.							24								
<i>T. eulepidotus</i>															
<i>T. nicolai</i>															
<i>Notothenia</i> sp.															
nicht identifizierbar							4	1							
Channichthyidae															
<i>Dacodraco hunteri</i>															
<i>Pagetopsis maculatus</i>							1	1							
<i>Neopagetopsis ionah</i>															
<i>Chionodraco</i> sp.															
<i>Champscephalus gunnari</i>															
nicht identifizierbar												1			
Bathyaconidae															
<i>Gymnodraco</i> sp.															
nicht identifizierbar															
Artedidraconidae															
<i>Pogonophryne</i> sp.															
Steine	2	30	7	13		1	50		52	31		16	9	43	11

Anhang

Kaiserpinguine 1992	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29
<b>Crustacea</b>														
Euphausiacea														
<i>Euphausia superba</i>	1	22	84	405	22	37			254	812	21	211	233	7
Amphipoda, Hyperiidea														
<i>Cylopus lucasii</i>		4	54	3	1	2	176	1	1	1		120	1	
<i>Cylopus magellanicus</i>														
<i>Hyperia sp.</i>														
<i>Hyperia macrocephalus</i>														
<i>Hyperoche sp.</i>														
<i>Hyperoche capucinus</i>														
<i>Primno macropa</i>														
Amphipoda, Gammaridea														
<i>Eusirus tridentatus</i>														
<i>Orchomene plebs</i>														
nicht identifizierbar													4	
Isopoda														
<i>Antarcturus sp.</i>						3				2			1	
<b>Cephalopoda</b>														
<i>Psychroteuthis glacialis</i>	8	5	10	16		3	2	8	4	25	7	8	20	6
<i>Alluroteuthis antarcticus</i>	4	1	31	7		1	5	1	2	14	2	3	7	
<i>Kondakovia longimana</i>			2	3		1								
<i>Gonatus antarcticus</i>														
nicht identifizierbar				5			3	3	3		1			
überzählige obere Mandibel					1	4				12	1			
<b>Pisces</b>														
nicht identifizierbar	42			2	1		5	3				11	3	
Nototheniidae														
<i>Pleuragramma antarcticum</i>	100			3	10		2	8			2	1	7	
<i>Electrona antarcticum</i>	5													
<i>Pagothenia borchgrevinki</i>														
<i>Trematomus sp.</i>	1													
<i>T. eulepidotus</i>	1													
<i>T. nicolai</i>	2													
<i>Notothenia sp.</i>														
nicht identifizierbar	27													
Channichthyidae														
<i>Dacodraco hunteri</i>														
<i>Pagetopsis maculatus</i>	2										1			
<i>Neopagetopsis ionah</i>	1			1										
<i>Chionodraco sp.</i>														
<i>Champscephalus gunnari</i>	1													
nicht identifizierbar	2				1								4	
Bathypagrusidae														
<i>Gymnodraco sp.</i>														
nicht identifizierbar														
Artedidraconidae														
<i>Pogonophryne sp.</i>														
Steine	58	100		111	28	1	144	27	63	9	1	18	54	



## DANKSAGUNG

Herrn Prof. Dr. Dieter Adelong danke ich nicht nur für die Vergabe des interessanten Themas und die Bereitstellung des Arbeitsplatzes, sondern auch für die jederzeit gewährte Unterstützung.

Mein ganz besonderer Dank gilt Dr. Rory Wilson, der mich im gesamten Verlauf der Arbeit erstklassig betreute.

Einen Dank auch an Dr. Boris Culik für seine wertvollen Anregungen und die Durchsicht des Manuskripts. Auch allen anderen Mitgliedern der Arbeitsgruppe sei für die zahlreichen Hilfestellungen gedankt, besonders Mandy Kierspel, Gerrit Peters und Verena Stenzel. Dr. Rudolf Bannasch danke ich für die Versuche im Strömungskanal.

Dr. Charles Bost und Dr. Yvon Le Maho ermöglichten durch ihren Einsatz die Untersuchungen an den Königspinguinen. Den Mitgliedern der 28. und 30. Mission auf Crozet sei für ihre Gastfreundschaft und Thierry Raclot, Jean-Benoit Charrassin, Thierry Dahier und Frederic Lagarde für die Hilfe bei der Feldarbeit gedankt.

Dank schulde ich auch Dr. Jochen Plötz, der mir den Einstieg in die Pinguinforschung erleichterte. Richard Steinmetz war bei der Arbeit an Kaiserpinguinen eine unschätzbare Hilfe. Auch Horst Bornemann und Dr. Joachim Ulbricht sei für ihre Hilfe gedankt.

Ich danke auch der Driesen+Kern GmbH und Rudi Link für die erfolgreiche Zusammenarbeit bei der Herstellung Pinguin-freundlicher Datenspeicher. Jochim Lage hat durch die Entwicklung der Software entscheidend zum Gelingen der Arbeit beigetragen.

Christine Friedrich sei für ihre Hilfe bei der Bestimmung der Fischotolithen gedankt. Dr. Uwe Piatkowski führte mich an die Bestimmung der Tintenfische heran, Dr. Renate Weigmann-Haass und Dr. Michael Klages übernahmen freundlicherweise die Bestimmung der Amphipoden.

Die Deutsche Forschungsgemeinschaft förderte das Vorhaben im Rahmen des Schwerpunktprogramms "Antarktischforschung" (DFG Ad 24/11). Für weitere logistische und finanzielle Unterstützung danke ich dem AWI Bremerhaven, dem CEPE Strasbourg und TAAF Paris.

Nicht zuletzt gilt mein ganz besonderer Dank auch meiner Familie, die mir immer ein großer Rückhalt war.

**Folgende Hefte der Reihe „Berichte zur Polarforschung“  
sind bisher erschienen:**

Verkaufspreis/DM

- \* **Sonderheft Nr. 1/1981** – „Die Antarktis und ihr Lebensraum“  
Eine Einführung für Besucher – Herausgegeben im Auftrag von SCAR  
**Heft Nr. 1/1982** – „Die Filchner-Schelfeis-Expedition 1980/81“  
zusammengestellt von Heinz Kohnen 11,50
- \* **Heft Nr. 2/1982** – „Deutsche Antarktis-Expedition 1980/81 mit FS ‚Meteor‘“  
First International BIOMASS Experiment (FIBEX) – Liste der Zooplankton- und Mikronektonnetzfüge  
zusammengestellt von Norbert Klages 10,—
- Heft Nr. 3/1982** – „Digitale und analoge Krill-Echolot-Rohdatenerfassung an Bord des Forschungs-  
schiffes ‚Meteor‘“ (im Rahmen von FIBEX 1980/81, Fahrtabschnitt ANT III), von Bodo Morgenstern 19,50
- Heft Nr. 4/1982** – „Filchner-Schelfeis-Expedition 1980/81“  
Liste der Planktonfänge und Lichtstärkemessungen  
zusammengestellt von Gerd Hubold und H. Eberhard Drescher 12,50
- \* **Heft Nr. 5/1982** – „Joint Biological Expedition on RRS ‚John Biscoe‘, February 1982“  
by G. Hempel and R. B. Heywood
- \* **Heft Nr. 6/1982** – „Antarktis-Expedition 1981/82 (Unternehmen ‚Eiswarte‘)“  
zusammengestellt von Gode Gravenhorst
- Heft Nr. 7/1982** – „Marin-Biologisches Begleitprogramm zur Standorterkundung 1979/80 mit MS ‚Polar-  
sirkel‘ (Pre-Site-Survey)“ – Stationslisten der Mikronekton- und Zooplanktonfänge sowie der Bodenfischerei  
zusammengestellt von R. Schneppenheim 13,—
- Heft Nr. 8/1983** – „The Post-fibex Data Interpretation Workshop“  
by D. L. Cram and J.-C. Freytag with the collaboration of J. W. Schmidt, M. Mall, R. Kresse, T. Schwinghammer 10,—
- Heft Nr. 9/1983** – „Distribution of some groups of zooplankton in the inner Weddell Sea in summer 1979/80“  
by I. Hempel, G. Hubold, B. Kaczmaruk, R. Keller, R. Weigmann-Haass 15,—
- Heft Nr. 10/1983** – „Fluor im antarktischen Ökosystem“ – DFG-Symposium November 1982  
zusammengestellt von Dieter Adelung 23,—
- Heft Nr. 11/1983** – „Joint Biological Expedition on RRS ‚John Biscoe‘, February 1982 (II)“  
Data of micronekton and zooplankton hauls, by Uwe Piatkowski 16,—
- Heft Nr. 12/1983** – „Das biologische Programm der ANTARKTIS-I-Expedition 1983 mit FS ‚Polarstern‘“  
Stationslisten der Plankton-, Benthos- und Grundsleppnetzfüge und Liste der Probennahme an Robben  
und Vögeln, von H. E. Drescher, G. Hubold, U. Piatkowski, J. Plötz und J. Voß 14,—
- \* **Heft Nr. 13/1983** – „Die Antarktis-Expedition von MS ‚Polarbjörn‘ 1982/83“ (Sommerkampagne zur  
Atka-Bucht und zu den Kraul-Bergen), zusammengestellt von Heinz Kohnen
- \* **Sonderheft Nr. 2/1983** – „Die erste Antarktis-Expedition von FS ‚Polarstern‘ (Kapstadt, 20. Januar 1983 –  
Rio de Janeiro, 25. März 1983)“, Bericht des Fahrtleiters Prof. Dr. Gotthilf Hempel
- Sonderheft Nr. 3/1983** – „Sicherheit und Überleben bei Polarexpeditionen“  
zusammengestellt von Heinz Kohnen
- Heft Nr. 14/1983** – „Die erste Antarktis-Expedition (ANTARKTIS I) von FS ‚Polarstern‘ 1982/83“  
herausgegeben von Gotthilf Hempel 40,—
- Sonderheft Nr. 4/1983** – „On the Biology of Krill *Euphausia superba*“ – Proceedings of the Seminar  
and Report of the Krill Ecology Group, Bremerhaven 12.–16. May 1983, edited by S. B. Schnack 75,—
- Heft Nr. 15/1983** – „German Antarctic Expedition 1980/81 with FRV ‚Walter Herwig‘ and RV ‚Meteor‘“ –  
First International BIOMASS Experiment (FIBEX) – Data of micronekton and zooplankton hauls  
by Uwe Piatkowski and Norbert Klages 22,50
- Sonderheft Nr. 5/1984** – „The observatories of the Georg von Neumayer Station“, by Ernst Augstein 8,—
- Heft Nr. 16/1984** – „FIBEX cruise zooplankton data“  
by U. Piatkowski, I. Hempel and S. Rakusa-Suszczewski 19,—
- Heft Nr. 17/1984** – „Fahrtbericht (cruise report) der ‚Polarstern‘-Reise ARKTIS I, 1983“  
von E. Augstein, G. Hempel und J. Thiede 29,—
- Heft Nr. 18/1984** – „Die Expedition ANTARKTIS II mit FS ‚Polarstern‘ 1983/84“,  
Bericht von den Fahrtabschnitten 1, 2 und 3, herausgegeben von D. Fütterer 25,—
- Heft Nr. 19/1984** – „Die Expedition ANTARKTIS II mit FS ‚Polarstern‘ 1983/84“,  
Bericht vom Fahrtabschnitt 4, Punta Arenas – Kapstadt (Ant-II/4), herausgegeben von H. Kohnen 41,—
- Heft Nr. 20/1984** – „Die Expedition ARKTIS II des FS ‚Polarstern‘ 1984, mit Beiträgen des FS ‚Valdivia‘  
und des Forschungsflugzeuges ‚Falcon 20‘ zum Marginal Ice Zone Experiment (MIZEX)“  
von E. Augstein, G. Hempel, J. Schwarz, J. Thiede und W. Weigel 42,—