

Copyright ©

Es gilt deutsches Urheberrecht.

Die Hochschulschrift darf zum eigenen Gebrauch kostenfrei heruntergeladen, konsumiert, gespeichert oder ausgedruckt, aber nicht im Internet bereitgestellt oder an Außenstehende weitergegeben werden ohne die schriftliche Einwilligung des Urheberrechtsinhabers. Es ist nicht gestattet, Kopien oder gedruckte Fassungen der freien Onlineversion zu veräußern.

German copyright law applies.

Copyright and Moral Rights for this thesis are retained by the author and/or other copyright owners. The work or content may be downloaded, consumed, stored or printed for your own use but it may not be distributed via the internet or passed on to external parties without the formal permission of the copyright holders. It is prohibited to take money for copies or printed versions of the free online version.

D1035

**Untersuchungen zum Energiehaushalt des
australischen Zwergpinguins *Eudyptula minor***

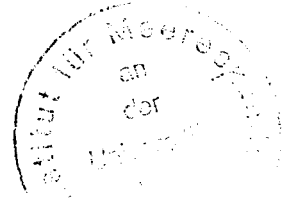
**Diplomarbeit
vorgelegt von Philip Bethge**

**Mathematisch-Naturwissenschaftliche Fakultät
der Christian-Albrechts-Universität Kiel**

Juli 1994



INHALTSVERZEICHNIS



1. Einleitung	3
2. Material & Methoden	6
2.1. Untersuchungen zum Energiehaushalt des Zwergpinguins beim Tauchen im Schwimmkanal.....	6
2.1.1. Die Pinguine.....	6
2.1.2. Der Schwimmkanal.....	7
2.1.3. Die Kalibrierung des Systems.....	9
2.1.4. Der Versuchsablauf.....	11
2.1.5. Die Auswertung der Daten.....	12
2.2. Untersuchungen zum Verhalten des Zwergpinguins auf See.....	18
2.2.1. Die untersuchte Kolonie.....	19
2.2.2. Die Datenspeicher.....	20
2.2.3. Der Versuchsablauf.....	21
2.2.4. Die Kalibrierung der Datenspeicher.....	22
2.2.5. Die Auswertung der Daten.....	24
2.3. Statistik.....	25
3. Ergebnisse	27
3.1. Untersuchungen zum Energiehaushalt des Zwergpinguins beim Tauchen im Schwimmkanal.....	27
3.1.1. Tauchverhalten.....	27
3.1.2. Energieverbrauch beim Ruhen an der Wasseroberfläche.....	28
3.1.3. Energieverbrauch beim Tauchen im Schwimmkanal.....	29
3.1.3.1. Pinguine ohne Datenspeicher.....	29
3.1.3.2. Pinguine mit Datenspeicher.....	31
3.1.3.3. Vergleich mit und ohne Datenspeicher.....	34
3.1.4. Energieverbrauch beim Dauerschwimmen.....	36
3.2. Untersuchungen zum Verhalten des Zwergpinguins auf See.....	37
3.2.1. Geschwindigkeitsmessungen.....	37
3.2.2. Tauchaktivität.....	41
3.2.2.1. Allgemeine Ergebnisse.....	41
3.2.2.2. Verteilung der Tauchgänge über die Tiefe.....	44
3.2.3. Unterschiede im Verhalten von männlichen und weiblichen Zwergpinguinen auf See.....	52

3.2.4. Veränderungen der Aktivität der Zwergpinguine auf See in Abhängigkeit von der Zeit	54
3.2.4.1. Tagesablauf.....	54
3.2.4.2. Veränderungen über die Brutperiode hinweg	60
4. Diskussion.....	62
4.1. Untersuchungen zum Energiehaushalt des Zwergpinguins beim Tauchen im Schwimmkanal	62
4.1.1. Methode und Methodenvergleich	62
4.1.2. Energieverbrauch beim Ruhen auf der Wasseroberfläche	64
4.1.3. Energieverbrauch beim Schwimmen.....	65
4.1.4. Die aerobe Tauchgrenze (ATG)	69
4.1.5. Gesamtenergieverbrauch während eines Beutezuges	73
4.1.6. Energiebedarf pro Tag während der Brutperiode.....	75
4.2. Untersuchungen zum Verhalten des Zwergpinguins auf See.....	77
4.2.1. Schwimmgeschwindigkeit.....	77
4.2.2. Tauchganganalyse.....	81
4.2.3. Verhalten während des Beutezuges	83
4.2.4. Reichweite der Beutezüge	89
4.2.5. Veränderungen über die Brutperiode hinweg	91
4.2.6. Einfluß der eingesetzten Datenspeicher auf das Verhalten der Zwergpinguine	92
4.3. Zusammenfassende Betrachtung der Ergebnisse.....	93
4.3.1. Charakterisierung der Tauchaktivität des Zwergpinguins	93
4.3.2. Vergleich mit anderen Pinguinarten	95
4.3.3. Schlußfolgerungen für den Schutz der Zwergpinguine.....	99
5. Zusammenfassung	101
6. Literaturverzeichnis.....	103
 ANHANG A: Tabellen zum Versuch im Schwimmkanal.....	109
ANHANG B: Pascal-Programm CanalControl.....	113
ANHANG C: Schaltplan des Geschwindigkeitssensors.....	118

DANKSAGUNG

1. Einleitung

Pinguine sind wichtige Konsumenten im marinen Ökosystem und hervorragend an den marinen Lebensraum angepaßt. Ihr Energiehaushalt und ihr Verhalten auf See finden in letzter Zeit zunehmende Beachtung. Von Kaiser- (*Aptenodytes forsteri*) (KOOYMAN et al. 1990, PÜTZ 1994) und Königspinguin (*A. patagonicus*) (KOOYMAN et al. 1992, PÜTZ 1994) über Adélie- (*Pygoscelis adeliae*), Zügel- (*P. antarctica*) und Eselspinguin (*P. papua*) (CULIK & WILSON 1991, WILSON et al. 1991/1991b, CULIK et al., einger.) bis hin zu Brillen- (*Spheniscus demersus*) (NAGY et al. 1984, WILSON 1985, WILSON & WILSON, im Druck) und Zwergpinguin (*Eudyptula minor*) (COSTA et al. 1986, GALES et al. 1990, GALES & GREEN 1990, WEAVERS 1992) sind mittlerweile fast alle Pinguinarten mehr oder weniger intensiv untersucht worden. Der Einsatz neuer Untersuchungsmethoden machte es in den letzten Jahren möglich, insbesondere das der direkten Beobachtung entzogene Verhalten der Pinguine auf See genau zu untersuchen (WILSON et al. 1991/1991b, WILSON, im Druck, WILSON & WILSON, im Druck). Der Fortbewegung und ihrer energetischen Kosten kommt dabei eine herausragende ökologische Bedeutung zu (CULIK et al. einger.).

Die Bestimmung der energetischen Kosten der Fortbewegung von Tieren hat sich in der Vergangenheit allerdings immer wieder als schwierig herausgestellt. Bei Untersuchungen im Labor (z.B. Laufräder, Strömungskanäle, Windtunnel, z.B. BECH & NOMOTO 1982, CULIK et al. 1990, WOAKES & BUTLER 1983, BUTLER et al. 1977) ist die Übertragbarkeit auf die natürlichen Verhältnisse oft schwierig. Im Freiland (z.B. doppelt markiertes Wasser, Herzschlagrate, z.B. NAGY et al. 1984, BUTLER 1985, COSTA et al. 1986, GALES & GREEN 1990) können die Bedingungen und die beeinflussenden Faktoren nur unzureichend kontrolliert werden.

CULIK & WILSON (1991) haben erstmals einen Schwimmkanal für die Messung des Energieverbrauchs von Pinguinen beim Tauchen eingesetzt. Diese Methode stellt einen guten Kompromiß zwischen Labor- und Freilandmethoden dar. Im Schwimmkanal können die Pinguine selbst entscheiden, wann sie abtauchen, wie schnell sie schwimmen und wie lange sie unter Wasser bleiben wollen. Dennoch können der Gasaustausch sowie alle Aktivitäten der Tiere genau überwacht werden.

Informationen über das Tauchverhalten von Pinguinen auf See konnten in den letzten Jahren durch den Einsatz von extern an den Tieren angebrachten Meßgeräten und Datenspeichern gewonnen werden, die Parameter wie Schwimmgeschwindigkeit, Tauchtiefe und Schwimmrichtung gegen die Zeit aufzeichnen (WILSON, im Druck, PÜTZ 1994, WEAVERS 1992, GALES 1989, WILSON et al. 1993, CULIK et al. einger.). Diese Geräte müssen so konstruiert werden, daß sie das Verhalten und den Energiehaushalt der Tiere möglichst wenig beeinflussen. Dabei kommt es nicht nur auf ihre Größe, ihre Farbe und ihr Gewicht an, sondern vor allem auf ihre Form sowie den Befestigungsort am Tier (CULIK et al., im Druck, BANNASCH et al., im Druck).

Unter Einsatz dieser Methoden wurde es möglich, viele verschiedene Pinguinarten genau zu untersuchen und miteinander zu vergleichen (WILSON, im Druck, CULIK, einger., PÜTZ 1994). Mit dem Energiehaushalt des Zwergpinguins und seinem Verhalten auf See haben sich allerdings bisher nur wenige Untersuchungen beschäftigt (COSTA et al. 1986, GALES et al. 1990, GALES & GREEN 1990, WEAVERS 1992). Ziel dieser Arbeit war es daher, den ökologisch wichtigen Energiebedarf des Zwergpinguins beim Tauchen zu bestimmen und erstmals statistisch abgesicherte, detaillierte Erkenntnisse über das Tauchverhalten der Tiere im Freiland zu gewinnen.

Zur Messung des Energiebedarfs beim Tauchen wurde ein Schwimmkanal verwendet. Die Anwendung dieser Methode sollte auch den direkten Vergleich mit den von CULIK et al. (einger.) ebenfalls im Schwimmkanal untersuchten Pinguinen (Adélie-, Zügel- und Eselspinguin) ermöglichen. Für die Untersuchung des Tauchverhaltens wurden mit Geschwindigkeits- oder Drucksensor ausgestattete Datenspeicher verwendet. Dabei ergeben sich für den Zwergpinguin aufgrund seiner geringen Größe besondere Probleme. Durch den Einsatz moderner Elektronik wurde es jedoch möglich, die Geräte so klein zu bauen, daß der störende Einfluß auf den Zwergpinguin gering sein sollte.

Weiterhin sollte untersucht werden, in wieweit der Energiehaushalt und das Verhalten des Zwergpinguins von seiner Größe beeinflusst wird. Beim Vergleich verschiedener Pinguinarten wird deutlich (WILSON, im Druck, CULIK, einger., PÜTZ 1994), daß das unterschiedliche Körpergewicht der Tiere (Kaiserpinguin 23.1 kg (PÜTZ 1994), Zwergpinguin 1.2 kg (diese Untersuchung)) Auswirkungen auf ihren Energiehaushalt, ihre Schwimmgeschwindigkeit und ihr Tauchverhalten

hat. In diesem Zusammenhang verdient der Zwergpinguin besondere Beachtung. Mit durchschnittlich 1.2 kg Körpergewicht und einer Größe von nur etwa 40 cm (STAHEL & GALES 1987) ist er bei weitem der kleinste und leichteste Vertreter seiner Ordnung. Dies läßt theoretisch erwarten (z.B. SCHMIDT-NIELSEN 1991, PETERS 1983), daß der Energiebedarf des Zwergpinguins relativ höher ist, als der anderer Pinguinarten, was auch das Verhalten des Tieres beeinflussen bzw. bestimmen sollte.

Schließlich sollte versucht werden, aus den Ergebnissen Rückschlüsse auf die Anforderungen des Zwergpinguins an seinen Lebensraum zu ziehen. Der Zwergpinguin lebt an der Südküste Australiens und an den Küsten Tasmaniens sowie Neuseelands. Sein Lebensraum auf See wie an Land überschneidet sich mit dem des Menschen. Der Rückgang der Population des Zwergpinguins in den letzten Jahren (DANN 1992) macht es erforderlich, aus der Ökologie des Tieres Maßnahmen herzuleiten, die zum Schutz und zur Erhaltung der Art beitragen können.

2. Material & Methoden

2.1. Untersuchungen zum Energiehaushalt des Zwergpinguins beim Tauchen im Schwimmkanal

Die energetischen Untersuchungen am Zwergpinguin *Eudyptula minor*¹ wurden im August/September 1993 am Department of Physiology der University of Tasmania in Hobart/Tasmanien (Australien) durchgeführt. Um den Energieverbrauch der Tiere beim Tauchen zu ermitteln, wurde ein Schwimmkanal gebaut. Mit Hilfe eines Respirationssystemes konnte über den Sauerstoffverbrauch der Tiere ihre Leistung beim Tauchen bestimmt werden.

2.1.1. Die Pinguine

Für die Versuche wurden insgesamt zwölf Zwergpinguine in Marion Bay (42° 50' S, 147° 55' E) an der Ostküste Tasmaniens gefangen und jeweils für ca. ein bis zwei Wochen im Tierhaus des Department of Physiology der Universität untergebracht (siehe Anhang A, Tabelle 1). Maximal drei Pinguine wurden gleichzeitig in Gefangenschaft gehalten. Das Gehege war mit einem Süßwasserbecken (2x3 m) sowie mit einigen Holzkästen ausgestattet, die von den Tieren schnell als Wohnhöhlen akzeptiert wurden. Die Tiere wurden von Hand gefüttert. Pro Tag erhielten sie etwa 100g SchwarZRückenlachs (*Oncorhynchus spec.*) sowie zusätzlich 150mg Calcium.

Das Gewicht der Tiere wurde jeweils vor den täglichen Versuchen bestimmt. Das Geschlecht der Pinguine, das von außen kaum erkennbar ist, wurde aus Länge und Höhe des Schnabels nach folgender Formel (GALES 1988) ermittelt:

$$D = -83.10 + (10.06 \times \ln SL) + (17.99 \times \ln SH)$$

mit D als Diskriminierungswert, \ln als natürlichem Logarithmus, SL als Schnabellänge [mm] und SH als Schnabelhöhe [mm]. Ist D positiv, so wird der Pinguin als männlich eingestuft, wenn D negativ ist, als weiblich. Die Zuverlässigkeit dieses Verfahrens liegt bei 94% (GALES 1988).

¹ der Zwergpinguin wird in drei Unterarten eingeteilt: den in dieser Arbeit untersuchten australischen Zwergpinguin *E. minor novaehollandiae* sowie die beiden in Neuseeland beheimateten Unterarten *E. minor minor* (Südlicher Zwergpinguin) und *E. minor albosignata* (Weißflügel-Zwergpinguin).

2.1.2. Der Schwimmkanal

Der Schwimmkanal wurde in nächster Nähe des Instituts aufgebaut. Er war 17.46 m lang, 0.45 m breit und 0.52 m tief. Er bestand aus sieben aus Wellblech gefertigten, U-förmigen Einzelteilen (zwei Endstücke, an einem Ende geschlossen, je 1.70m lang; fünf Zwischenstücke, je 3m lang). Diese wurden mittels Poppnieten und Silikon leicht überlappend wasserdicht miteinander verbunden. Etwa 16 cm von der oberen Kante des Kanals entfernt wurde eine Leiste angebracht, in die sechs durchsichtige und flexible Kunststoffplatten (3.00 m x 0.52 m) eingeschoben werden konnten, so daß sich als Ergebnis eine mehr oder weniger runde, sich fast über die gesamte Länge des Kanals erstreckende Tauchröhre für die Pinguine ergab, die vollständig unter Wasser gesetzt wurde (siehe Abbildung 1). Die Kunststoffplatten ließen sich leicht zur Seite schieben, so daß der Kanal bei eventuellen Schwierigkeiten in kurzer Zeit nach oben hin geöffnet werden konnte. Der Kanal wurde mit Süßwasser gefüllt, das regelmäßig erneuert wurde.

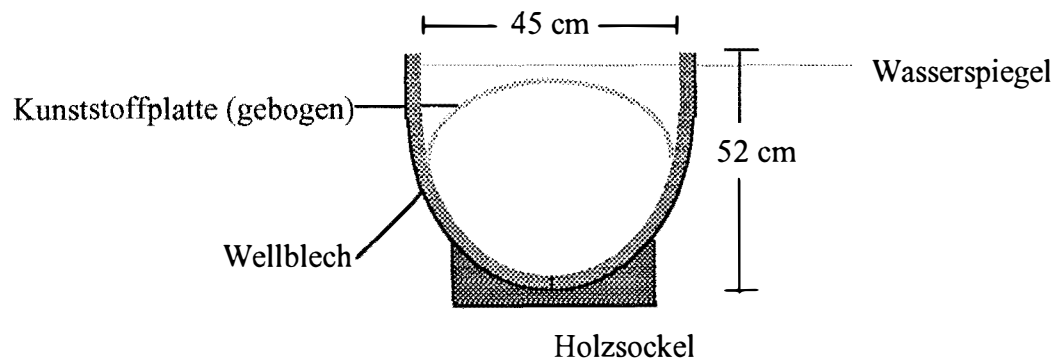


Abbildung 1: Querschnitt des Schwimmkanals

An beiden Enden des Kanals konnten jeweils 12 Liter Luftvolumen umfassende, dreieckig geformte Respirationskammern aus durchsichtigem PVC eingesetzt werden. Nur dort konnten die Pinguine auftauchen und aus- bzw. einatmen. Um die Tiere darauf zu trainieren, im Schwimmkanal hin und her zu tauchen, wurden bei den ersten Versuchen jedes Tieres zwei Respirationskammern verwendet, je eine an jedem Ende des Kanals. Um mit dem einen, zur Verfügung stehenden Sauerstoffanalysator bessere Meßergebnisse zu erzielen, wurde bei den späteren Messungen nur eine Respirationskammer (im Folgenden als Meßkammer bezeichnet) verwendet.

Die Meßkammer stand durch ein Loch (\varnothing 2cm) mit der Außenluft in Verbindung. Ein 12V Ventilator sorgte für die Durchmischung der Luft in der Kammer. Die Luft wurde mittels einer Pumpe (DYNAMAC Model 2107CD18-495 TEE) von außen durch die Kammer gesaugt (Flußrate ca. 23 l/min) und durch ein Massendurchflußmeßgerät (TYLAN General Corp., Torrance, California, Model FM-380) und eine Trockenkolonne in Richtung eines Sauerstoffanalysators (Applied Electrochemistry Inc., Sunnyvale, California, Oxygen Analyzer S-3A, Oxygen Sensor N-22M, Flow Control Model R-1) gepumpt. Der Großteil der Luft wurde vor der Trockenkolonne über einen Bypass abgeleitet, nur ein kleiner Teil wurde getrocknet und für die Analyse verwendet. Hinter dem Sauerstoffanalysator wurde zur gelegentlichen Kontrolle der Funktionstüchtigkeit der Trockenkolonne ein Hygrometer (Kane-May Measuring Instruments, Model KM 8001) eingebaut. Abbildung 2 zeigt den Versuchsaufbau.

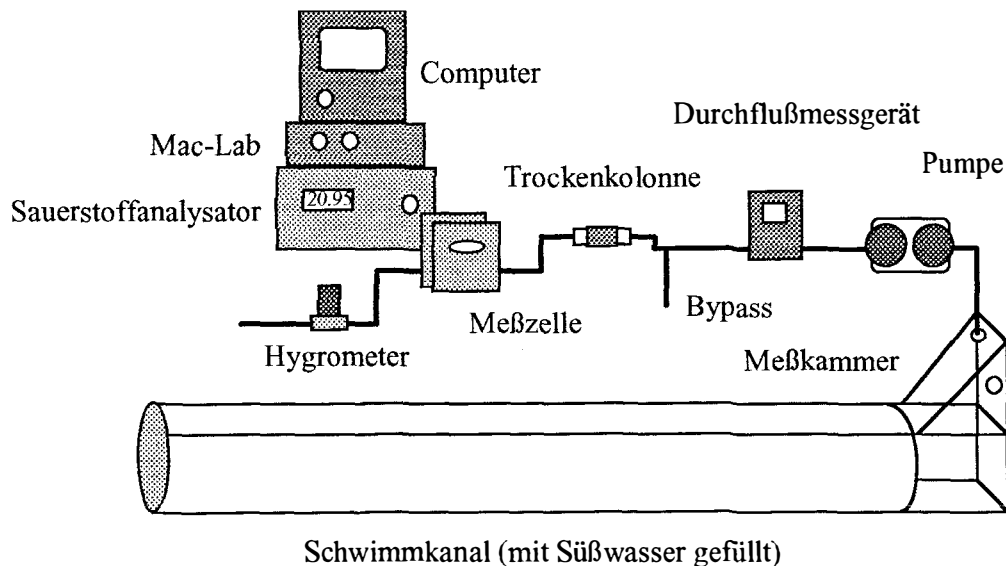


Abbildung 2: Versuchsaufbau: Schwimmkanal und Laborausrüstung, die für die Messung des Sauerstoffverbrauchs der Zwergpinguine benutzt wurde; die Pinguine konnten nur innerhalb der Meßkammer auftauchen, der Rest des Kanals war mit Kunststoffplatten abgedeckt

Die Meßwerte des Sauerstoffanalysators sowie des Massendurchflußmeßgerätes wurden mit einem MacLab² (Analog Digital Instruments Pty Ltd, Castle Hill, Australia) in Verbindung mit einem Apple-Macintosh-Classic-Computer und Software Chart 3.3 (siehe MacLab) im 1-Sekunden-Intervall aufgezeichnet. Für jeden Versuch wurden Luftdruck, Wasser- und Lufttemperatur bestimmt.

2.1.3. Die Kalibrierung des Systems

Für die Kalibrierung des Massendurchflußmeßgerätes wurde zunächst das Volumen einer großen Luftpumpe aus Metall mit Wasser bestimmt. Dann wurde das Luftvolumen der Pumpe unter Berücksichtigung des Dichteunterschiedes Wasser-Luft berechnet und auf Standardbedingungen (STPD) korrigiert. Mit Hilfe dieses bekannten Luftvolumens wurde anschließend ein Spirometer kalibriert. Das Spirometer wurde dann mit dem Massendurchflußmeßgerät und der auch im Versuch verwendeten Pumpe wie im Versuchsaufbau in Reihe geschaltet. Durch Einstellung verschiedener Pumpenleistungen konnte nun aus den Meßwerten des Massendurchflußmeßgerätes sowie den auf dem Spirometer ablesbaren Werten eine Regression ($r=0.99$, $n=8$) berechnet werden. Diese wurde direkt in den Computer eingegeben. Die Software Chart 3.3 berechnete dann unmittelbar während des Versuchsablaufes die kalibrierte Durchflußrate.

Während der Versuche mußten die Meßwerte aufgrund der Eigenschaften des Meßgerätes nicht mehr auf Standardbedingungen korrigiert werden. Das Massendurchflußmeßgerät mißt die Masse der durchfließenden Luft, nicht das Volumen. Ist das Gerät einmal auf Standardbedingungen kalibriert, so sind die Meßwerte unabhängig von Temperatur und Luftdruck während der Versuche.

Das Gesamtsystem wurde mittels Einleitung verschiedener Mengen von Stickstoff in die Meßkammer kalibriert. Mit der bereits für die Kalibrierung des Massendurchflußmeßgerätes benutzten Luftpumpe wurden vier verschiedene, definierte Mengen Stickstoff von unten aus dem Wasser heraus in die Meßkammer einge-

²Mac-LabTM ist ein speziell für Apple-Macintosh-Computer entwickelter Analog-Digital-Wandler. Das im Versuch verwendete Gerät hatte vier voneinander unabhängige Kanäle. Zwei wurden im Versuch verwendet, einer für den Sauerstoffanalysator, einer für das Massendurchflußmeßgerät. Mit der zum Gerät gehörigen Software Chart 3.3 können die umgewandelten Daten unmittelbar während des Versuches auf dem Bildschirm als Kurven gegen die Zeit dargestellt werden und später bearbeitet sowie abgespeichert werden.

spritzt. Jede Stickstoffmenge wurde zwanzig Mal hintereinander in unterschiedlichen zeitlichen Abständen in das System eingeleitet. So ergab sich im Ergebnis ein ähnliches Bild, wie es ein regelmäßig im Kanal hin und her schwimmender Pinguin hervorruft.

Aus den gewonnenen Daten wurde das effektive Volumen der Meßkammer berechnet. Dieses Volumen wurde später bei der Kalkulation des Sauerstoffverbrauchs der Pinguine verwendet (siehe unten). Die Zeit zwischen Einleitung des Stickstoffs und Reaktion des Systems ist die Totzeit des Systems. Sie betrug im Mittel fünf Sekunden.

Zusätzlich wurde der Sauerstoffanalysator täglich mittels Außenluft (20.95 % O₂) kalibriert. Diese 1-Punkt-Kalibrierung ist nach Angaben in der Betriebsanleitung des Gerätes ausreichend.

Der Sauerstoffanalysator besteht aus drei Komponenten, dem eigentlichen Analysator (Oxygen Analyzer S-3A), einer Meßzelle (Oxygen Sensor N-22M) sowie einer Pumpe (Flow Control Model R1) (Anordnung der Komponenten siehe Abbildung 3).

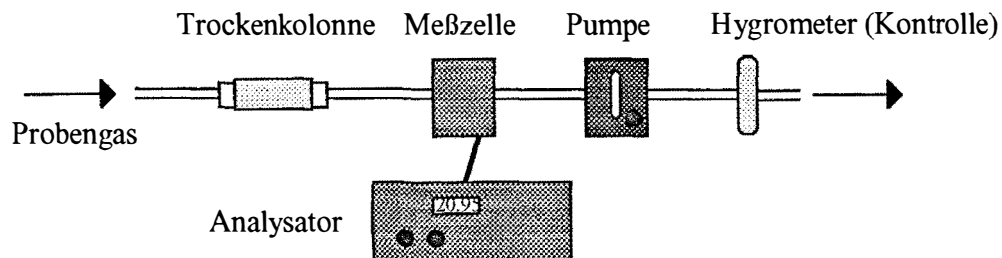


Abbildung 3: Anordnung der Komponenten des Sauerstoffanalysators sowie der Trockenkolonne und des Hygrometers

Die Meßzelle, eine elektrochemischen Hochtemperaturzelle (750°C), ist ein kleiner, geschlossener Zylinder, der eine Spannung entwickelt, sobald die Sauerstoffpartialdrücke auf der Innen- und Außenseite voneinander abweichen. Das Probengas fließt durch den Zylinder, außen steht der Zylinder in Kontakt mit der Außenluft, die als Referenzgas fungiert. Wenn die Zelltemperatur sowie der Sauerstoffgehalt des Referenzgases (Außenluft) konstant gehalten werden, ist die von der Zelle generierte Spannung eine Funktion des Sauerstoffpartialdrucks des sie durchfließenden Probengases. So kann das Gerät mit jedem beliebigen Gas

bekanntem Sauerstoffpartialdruck kalibriert werden, so auch z.B. mit Außenluft. Wichtig ist dabei nur, daß der totale Druck in der Zelle immer gleich bleibt, was durch einen konstanten Gasfluß gewährleistet wird. Zu diesem Zweck wurde der Meßzelle im Versuchsaufbau eine Pumpe nachgeschaltet (Flußrate 600ml/min).

2.1.4. Der Versuchsablauf

Die Pinguine wurden meistens zweimal pro Tag für jeweils eine halbe Stunde in den Kanal eingesetzt. Dazu wurde die Respirationkammer für einen Moment hochgehoben und der Pinguin auf die Wasseroberfläche gesetzt. Meistens tauchte das Tier dann direkt ab. Eine längere Versuchszeit war nicht möglich, da die Pinguine nach etwa zwanzig bis dreißig Tauchgängen meistens die Aktivität einstellen und nur noch in der Respirationkammer blieben. Abbildung 4 zeigt einen Zwergpinguin beim Tauchen im Schwimmkanal.

Es wurden insgesamt 167 Versuche mit zwölf Pinguinen durchgeführt. Sechs Tieren wurde bei einigen Versuchen ein Geschwindigkeitsdatenspeicher (siehe Abschnitt 2.2.) aufgesetzt, um den Energieverbrauch auch mit diesem Gerät zu ermitteln.



Abbildung 4: Zwergpinguin während eines Versuches im Schwimmkanal

Die Aktivität der Pinguine im Schwimmkanal wurde mittels einer extra entwickelten Software (siehe Anhang B) während der Versuche aufgezeichnet. Um die Geschwindigkeit im Kanal zu bestimmen, wurde der Kanal in fünf Abschnitte à 3.34 m eingeteilt und an der Seite entsprechend markiert. Sobald der Pinguine eine dieser Markierungen erreichte, wurde auf dem Computer per Tastendruck die Geschwindigkeit gestoppt. Die Durchschnittsgeschwindigkeit eines Tauchgangs ergibt sich aus dem Mittel der einzelnen im Kanal erbrachten Geschwindigkeiten. Zusätzlich wurde die Länge in Metern sowie die Dauer der einzelnen Tauchgänge protokolliert.

2.1.5. Die Auswertung der Daten

Für die Auswertung der Daten wurde eine Abwandlung der Formel von WOAKES & BUTLER (1983) verwendet, die das aus der Kalibrierung gewonnene Kammer-volumen miteinbezieht und eine genaue Messung auch von schnell wechselnden Sauerstoffpartialdrücken erlaubt.

Nach CULIK et al. (1990) gilt:

$$VO_2 = (c_2 - c_1) \times V + (c_1 + c_2 - 2 \times cb) / 2 \times (t_2 - t_1) \times Q \quad (a)$$

mit:

VO_2 =	O_2 -Verbrauch zwischen t_1 und t_2 [l]
c_1, c_2 =	fraktionelle Konzentration O_2 zur Zeit t_1 bzw. t_2
V =	Volumen der Respirationskammer [l]
cb =	Basiskonzentration O_2 (0.2095)
Q =	Flußrate durch die Respirationskammer [l/s]

Da die Durchflußrate Q hinter der Respirationskammer gemessen wurde, muß sie noch korrigiert werden. Der RQ des Zwergpinguins liegt nach STAHEL & NICOL (1982) bei 0.75³. Daher ist das Luftvolumen, das die Respirationskammer pro Zeit verläßt, kleiner, als das, welches in die Kammer hineinströmt. Nach WITHERS (1977) gilt:

³ Der relativ niedrige RQ ist auf die Nahrungszusammensetzung des Zwergpinguins zurückzuführen. Er ernährt sich zu etwa 70% von Fischen (GALES 1989), und nimmt daher vor allem Proteine auf. SCHMIDT-NIELSEN (1990) gibt für die Verbrennung von Proteinen für uricotelische Tiere, zu denen der Zwergpinguin zählt, einen RQ von 0.74 an

$$V_{O_2} = \frac{(V_{OUT} - V_A - V_{EWL}) \times (F_{iO_2} - F_{eO_2})}{(1 - (1 - RQ) \times F_{iO_2})}$$

mit:

V_{O_2} = O₂ Verbrauchsrate (STPD)

V_{OUT} = Flußrate aus der Respirationkammer (STP)

V_A = durch Luftfeuchtigkeit verursachter Anteil der Flußrate

V_{EWL} = durch Verdunstungswasser des Tieres verursachter Anteil der Flußrate

RQ = respiratorischer Quotient

F_{iO_2} = fraktionelle O₂-Konzentration der Luft bei Eintritt in die Kammer (0.2095)

F_{eO_2} = fraktionelle O₂-Konzentration der Luft bei Austritt aus der Kammer

Da das Gas vor der Analyse getrocknet wird, gilt $V_A = V_{EWL} = 0$ und daher (siehe WITHERS 1977):

$$V_{O_2} = \frac{V_E \times (F_{iO_2} - F_{eO_2})}{(1 - (1 - RQ) \times F_{iO_2})} \quad (b)$$

mit: V_E = Flußrate aus der Respirationkammer (STPD)

V_E ist damit genau die Flußrate, die im Versuch gemessen wurde. Durch Umformung ergibt sich:

$$\frac{V_{O_2}}{(F_{iO_2} - F_{eO_2})} = \frac{V_E}{(1 - (1 - RQ) \times F_{iO_2})} = Q$$

und durch Substitution von Q in (a) sowie mit $cb = F_i$:

$$VO_2 = (c_2 - c_1) \times V + \frac{(c_1 + c_2 - 2 \times cb) \times (t_2 - t_1) \times V_E}{(2 \times (1 - (1 - RQ) \times cb))} \quad (c)$$

Mit dieser Formel wurde bei der Auswertung der Daten gearbeitet. Sie wurde auf jedes der gemessenen 1-Sekunden-Intervalle angewendet. Die sich so ergebenden Sauerstoffvolumina wurden über die sich aus den einzelnen Tauchgängen ergebenden Sauerstoffwerte aufsummiert. Beim Autauchen des Pinguins in der Respirationkammer sinkt der Sauerstoffpartialdruck plötzlich ab, beim Verlassen steigt er wieder an. Über die Zeit zwischen diesen beiden Umschlagspunkten wurde integriert (siehe Abbildung 5). Dieses Verfahren lieferte beim Kalibrieren des Systems die genauesten Ergebnisse.

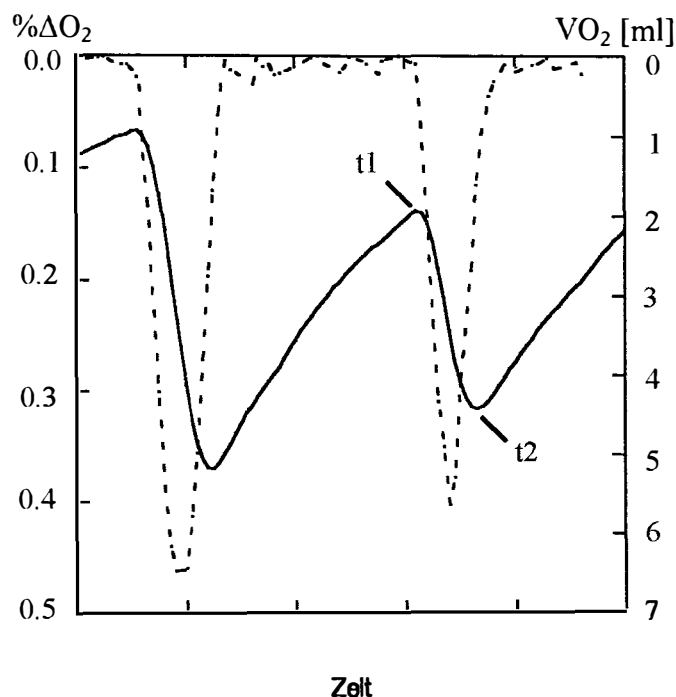


Abbildung 5: Beispiel für die Kalkulation der verbrauchten Sauerstoffvolumina; durchgezogene Linie: gemessenes % ΔO_2 ; gestrichelte Linie: mit Formel (c) errechnete Sauerstoffvolumina für jedes 1-Sekunden-Intervall; zur Zeit t_1 taucht der Pinguin in der Respirationsskammer auf, zur Zeit t_2 verläßt er sie wieder; zwischen t_1 und t_2 werden die Sauerstoffvolumina (gestrichelte Kurve) aufsummiert

Die Leistung P [W/kg] des Pinguins beim Tauchen läßt sich aus dem sich so für jeden einzelnen Tauchgang ergebende Sauerstoffvolumen wie folgt berechnen:

$$P = \frac{VO_2 \times e.\ddot{A}.}{t \times m}$$

mit:
 $e.\ddot{A}.$ = energetisches Äquivalent [kJ/l O_2]
 t = Dauer des Tauchgangs [s]
 m = Masse des Pinguins [kg]

Für das energetische Äquivalent wurde nach STAHEL & NICOL (1982) ein Wert von 19.7 kJ pro Liter O_2 eingesetzt.

Die Transportkosten (COT, Cost of Transport) in J/kg/m können aus P sowie der Durchschnittsgeschwindigkeit v während des Tauchgangs berechnet werden:

$$COT = \frac{P}{v}$$

Um die Beschleunigung und Abbremsung der Pinguine im Kanal bei der Berechnung des Energieverbrauchs zu berücksichtigen (siehe Diskussion) wurde folgende Korrektur der ermittelten Leistungswerte durchgeführt. Für die vom Tier zu leistende Arbeit w [J] für zweimaliges Beschleunigen und Abbremsen gilt:

$$w = \frac{3v^2}{2 \times e_M \times e_F} \quad (d)$$

mit:

$e_M = 0.25$ = Wirkungsgrad der Muskeln (SCHMIDT-NIELSEN 1990)

$e_F = 0.4$ = Wirkungsgrad der Flügel (OEHME & BANNASCH 1989)

v = Geschwindigkeit

Diese Formel ist aus der von CULIK et al. (einger.) verwendeten Formel abgeleitet worden. CULIK et al. (einger.) gingen noch davon aus, daß Beschleunigung und Abbremsung mehr oder weniger den gleichen Energieaufwand für den Pinguin bedeuten. Nach CULIK und BANNASCH (persönliche Mitteilung) benötigt der Pinguin zum Abbremsen aber weitaus weniger Energie als für die Beschleunigung, da es zum Bremsen ausreicht, die Körperform durch geringfügige Änderungen einiger Muskelstellungen zu verändern. In dieser Arbeit wurde daher als Arbeitsgrundlage für die Abbremsung die Hälfte der Energie eingesetzt, die vom Pinguin für die Beschleunigung benötigt wird.

Ein weiterer Unsicherheitsfaktor ist der Wirkungsgrad der Flügel, der hier nach OEHME & BANNASCH (1989) als 40%ig angenommen wurde. Dieser Wert entstammt Untersuchungen an Pinguinen der Gattung *Pygoscelis*. Für den Zwergpinguin ist leider bisher kein entsprechender Wert verfügbar.

Für die Arbeit im Schwimmkanal gilt: $w = P \times t$ mit P als der im Schwimmkanal gemessenen Leistung in W/kg und t der Tauchzeit. Also gilt mit Formel (d) für die Arbeit w_D fürs Dauerschwimmen ohne Beschleunigung und Abbremsung:

$$w_D = P \times t - \frac{3v^2}{2 \times e_M \times e_F}$$

und für die die Leistung beim Dauerschwimmen ohne Beschleunigung und Abbremsung:

$$P_D = P - \frac{3v^2}{2 \times e_M \times e_F \times t} \quad (e)$$

Für die Kalibrierung des Systems wurde Formel (c) zur Bestimmung des Respirationsskammervolumens nach V aufgelöst:

$$V = \frac{VO_2}{(c_2 - c_1)} - \frac{(c_1 + c_2 - 2 \times cb) \times (t_2 - t_1) \times V_E}{(2 \times (1 - (1 - RQ) \times cb)) \times (c_2 - c_1)} \quad (f)$$

da VO_2 nicht bekannt ist, muß der zu erwartende "Sauerstoffverbrauch" aus der eingeleiteten Stickstoffmenge berechnet werden. Nach FEDAK (1981) gilt für eine Eichung mit N_2 bei Messung trockener Luft (d.h. $V_A=0$):

$$F_{eO_2} = \frac{(V_E - V_{N_2})}{V_E} \times F_{iO_2} \quad (g)$$

mit: V_{N_2} = N_2 -Volumen

aus Gleichung (b) ergibt sich für ein System ohne Tier ($RQ=1$):

$$V_{O_2} = V_E \times (F_{iO_2} - F_{eO_2})$$

wird F_{eO_2} entsprechend Gleichung (g) substituiert, so gilt:

$$V_{O_2} = F_{iO_2} \times V_{N_2}$$

Dieses für V_{O_2} in Gleichung (f) eingesetzt ergibt die endgültige Gleichung für die Berechnung des Kammervolumens bei der Kalibrierung:

$$V = \frac{cb \times V_{N_2}}{(c_2 - c_1)} - \frac{(c_1 + c_2 - 2 \times cb) \times (t_2 - t_1) \times V_E}{(2 \times (1 - (1 - RQ) \times cb)) \times (c_2 - c_1)} \quad (h)$$

Bei der Kalibrierung ergab sich ein effektives Kammervolumen von 15.65 Litern (Standardabweichung (SD) = 1.25, n=80). Das Gesamtsystem hatte demnach einen Standardfehler (SE) von 0.14 entsprechend 0.9%.

Wird das berechnete Kammervolumen nach Formel (c) auf die Daten der Eichung angewendet, ergibt sich die folgende Kalibrierungsgerade:

$$VO_2(\text{gemessen}) = 1.097 \times VO_2 - 3.074 \quad (r^2=0.99, SE=1.83, \text{ siehe Abbildung 6})$$

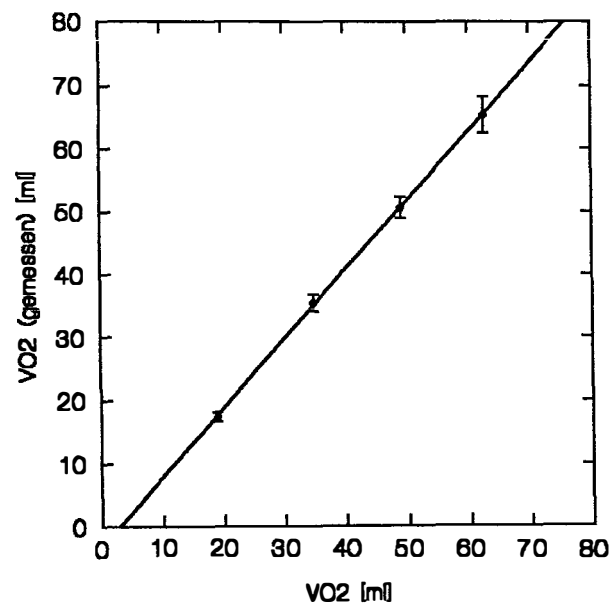


Abbildung 6: Kalibrierungsgerade des Respirationssystems; die Fehlerbalken zeigen die Standardabweichung

2.2. Untersuchungen zum Verhalten des Zwergpinguins auf See

Die Untersuchungen zum Verhalten der Zwergpinguine auf See wurden von Anfang November bis Anfang Dezember 1993 in Marion Bay ($42^{\circ} 50' S$, $147^{\circ} 55' E$, Karte siehe Abbildung 7) an der Ostküste Tasmaniens durchgeführt. Zur Bestimmung der Aktivität der Tiere auf See wurden einkanalige, mit Geschwindigkeits- oder Drucksensor ausgestattete Datenspeicher verwendet, die entweder die Schwimmgeschwindigkeit oder die Tauchtiefe der Tiere gegen die Zeit aufzeichneten.

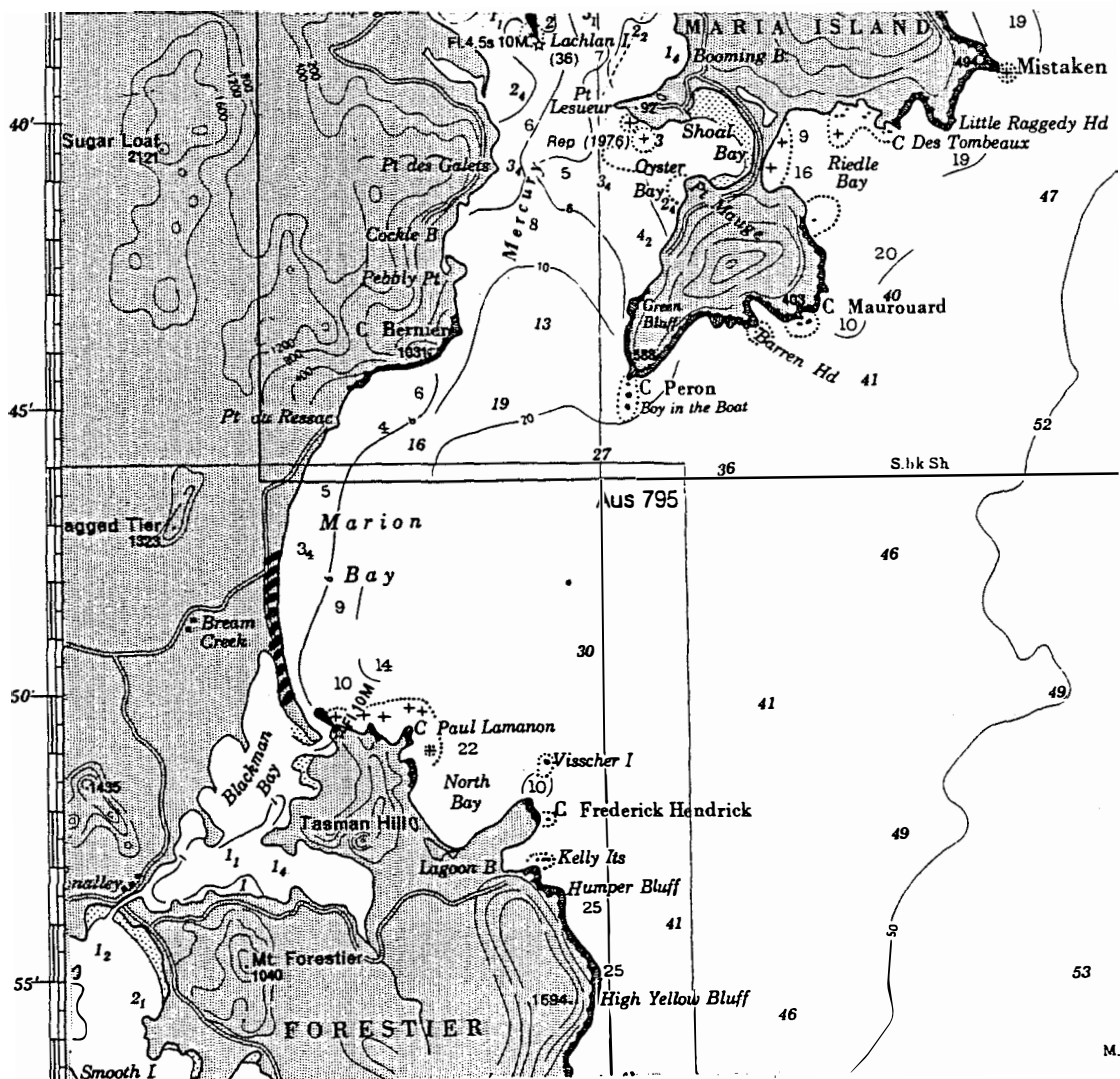


Abbildung 7: Karte des Untersuchungsgebietes Marion Bay an der Ostküste Tasmaniens; Wassertiefe in Faden (ein Faden = 1.83 m); schraffiert: Zwergpinguinkolonie

2.2.1. Die untersuchte Kolonie

Die etwa zehn Kilometer breite Bucht hat einen langen, schmalen Sandstrand, an den sich landeinwärts ein Dünengürtel anschließt. In diesen Dünen brüten die Zwergpinguine unter Dornbüschen und Strandgras in bis zu einem Meter tiefen Höhlen, die die Männchen selber mit ihren kurzen, aber kräftigen Beinen graben. Nach der Paarung Ende September legt das Weibchen Anfang bis Mitte Oktober normalerweise zwei Eier. Nach etwa vierwöchiger Inkubation schlüpfen Anfang November die Küken. In den folgenden vier Wochen wechseln sich die Eltern wie schon vorher bei der Inkubation der Eier mit der Brutpflege ab. Ein Partner bleibt regelmäßig über Tag bei den Küken in der Höhle, der andere schwimmt aufs Meer hinaus, um für sich und die Küken Nahrung zu erbeuten, und kehrt abends nach Sonnenuntergang zurück. Die Nahrung besteht nach GALES (1989), KLOMP et al. (1988) und CULLEN et al. (1992) aus kleinen Schwarmfischen, Tintenfischen und Krill.

Nach etwa vier Wochen werden die Küken über Tag alleine gelassen, beide Partner sorgen noch für ca. zwei Wochen für Nahrung. Anfang Januar schließlich verlassen die Eltern endgültig die jetzt voll entwickelten jungen Pinguine. Diese treten dann erstmalig den Gang ins Meer an. Für die Eltern schließt sich nach einer kurzen Zeit auf See die Mauser an. Während dieser Zeit sind sie nicht schwimmfähig und müssen daher an Land bleiben und hungern. Anschließend, von Ende Februar bis zum Beginn der nächsten Brutperiode Ende September, sind die Zwergpinguine nur unregelmäßig an Land anzutreffen und halten sich auch mehrere Tage hintereinander auf See auf.

Für die Versuche wurde der Zeitraum von Anfang November bis Anfang Dezember gewählt. Dann kommen die Pinguine regelmäßig an Land und sind in ihren Bruthöhlen anzutreffen.

Die untersuchte Kolonie umfaßte etwa 600 bis 700 Zwergpinguine auf ca. 5 km². Zur Feststellung der Größe der Kolonie wurden einmal zu Beginn und einmal am Ende des Untersuchungszeitraumes morgens nach Sonnenaufgang die in Richtung Meer führenden, im Sand gut zu erkennenden Pinguinspuren gezählt. Die so gewonnene Zahl wurde verdoppelt, da im Untersuchungszeitraum jeweils ein Pinguin jedes Brutpaares über Tag bei den Eiern bzw. den Küken in der Bruthöhle blieb.

2.2.2. Die Datenspeicher

Um die Geschwindigkeit und die Tauchtiefe der Tiere zu untersuchen, wurden mit Geschwindigkeits- oder Drucksensor ausgestattete Datenspeicher verwendet (vgl. WILSON et al. 1993) (siehe Abbildung 8). Die Geräte waren 12.5 cm lang, 1.5 cm breit und maximal 1.5 cm hoch und hatten ein Gewicht von 35g. Herzstück war ein 1-Kanal-Datenspeicher (Pillbox Logger DK-Log PB-2.5, Driesen+Kern GmbH, 20576 Bad Bramstedt), der in der Lage ist, analoge Impulse eines Sensors im 8-Sekunden-Takt digital zu speichern (Speicherkapazität 128 kB). Über ein Interface können die Daten später mittels einer Software (DKlog120, Driesen+Kern GmbH s.o.) direkt auf einen Computer übertragen werden.



Abbildung 8: Datenspeicher mit Geschwindigkeitssensor

An diesen speziell für die Aufzeichnung von Aktivitäten freilebender Tiere entwickelten Datenspeicher wurde zwecks Messung des Drucks und damit der Tauchtiefe ein Drucksensor (Driesen+Kern GmbH, s.o.) angeschlossen. Zur Messung der Geschwindigkeit wurde eine selbst entwickelte Schaltung (siehe Anhang C) verwendet, die die Impulse eines kleinen Wasserrades (vgl. WILSON et al.

1993) über einen Reed-Schalter in für den Logger verwendbare analoge Form umwandelt (siehe Abbildung 8). Als Stromversorgung wurden vier 3V Lithium Knopfzellen verwendet, für die ein mit einem Plastikstopfen wasserdicht verschließbares Gehäuse aus Titan angefertigt wurde. Das Ganze wurde dann mit Kunstharz (Epoxy-Glosscoat, Vosschemie, Uetersen) den Erkenntnissen von CULIK et al. (im Druck) entsprechend in eine möglichst hydrodynamische Form gegossen (CULIK et al., im Druck; BANNASCH et al., im Druck).

Für die Versuche standen insgesamt acht Datenspeicher zur Verfügung, einer mit Drucksensor ausgestattet, die anderen mit Geschwindigkeitssensoren. Die Geräte wurden mit Klebeband (tesa 4651, Beiersdorf AG Hamburg; siehe auch WILSON & WILSON 1989) möglichst weit hinten auf dem Rücken der Pinguine knapp vor der Schwanzwurzel bzw. der Bürzeldrüse an den Federn befestigt. Diese Position hat sich als die den Pinguin am wenigsten beeinträchtigende herausgestellt (CULIK et al., im Druck, BANNASCH et al., im Druck). Es ist dabei unbedingt darauf zu achten, daß der Datenspeicher genau über der Längsachse des Tieres angebracht wird, und das er die Bürzeldrüse, die der Pinguin für die Einfettung seines Gefieders unbedingt benötigt, nicht verdeckt. Um die Wasserrädchen der Geschwindigkeitsdatenspeicher vor der Versandung zu bewahren, wurden sie mit Salz aufgefüllt, das sich später im Meer auflöste.

2.2.3. Der Versuchsablauf

Die Pinguinpaare für die Versuche wurden zufällig aus der Kolonie ausgewählt. Die Datenspeicher wurden meist am späten Nachmittag auf dem im Nest sitzenden Pinguin befestigt und dann am Abend des darauffolgenden Tages wieder entfernt. Es konnten insgesamt 40 Versuche mit 24 verschiedenen Zwergpinguinen durchgeführt werden. Die Tiere wurden jeweils nach Rückkehr von See gewogen, die Bestimmung ihres Geschlechts erfolgte nach bereits oben erwähntem Verfahren (GALES 1988). Ebenfalls nach Rückkehr der Pinguine von See wurde der Zustand des Nestes sowie der Entwicklungszustand der Küken kontrolliert. Zur Bestimmung des Alters der Zwergpinguinküken wurde ein Bestimmungsschlüssel aus Stahel und GALES (1987) verwendet.

2.2.4. Die Kalibrierung der Datenspeicher

Die Kalibrierung des Druckdatenspeichers erfolgte im Drucktank. Er wurde einmal vor Beginn und einmal nach Ende der Versuche kalibriert. Die bei der Auswertung benutzte Kalibrierungsgerade ($r^2=0.99$, $n=11$) wurde aus beiden Kalibrierungen berechnet. Die Auflösung des Druckdatenspeichers liegt etwa bei 40 cm Tauchtiefe.

Die Geschwindigkeitsdatenspeicher wurden im Schwimmkanal kalibriert. Zu diesem Zweck wurde aus Pappe, Isolierschaum und Gips ein möglichst naturgetreues Pinguinmodell angefertigt, das anschließend, mit Datenspeicher bestückt, in verschiedenen konstanten Geschwindigkeiten durch den Kanal gezogen wurde. Dazu wurde eine Bohrmaschine mit veränderbarer Drehzahl verwendet (siehe Abbildung 9).

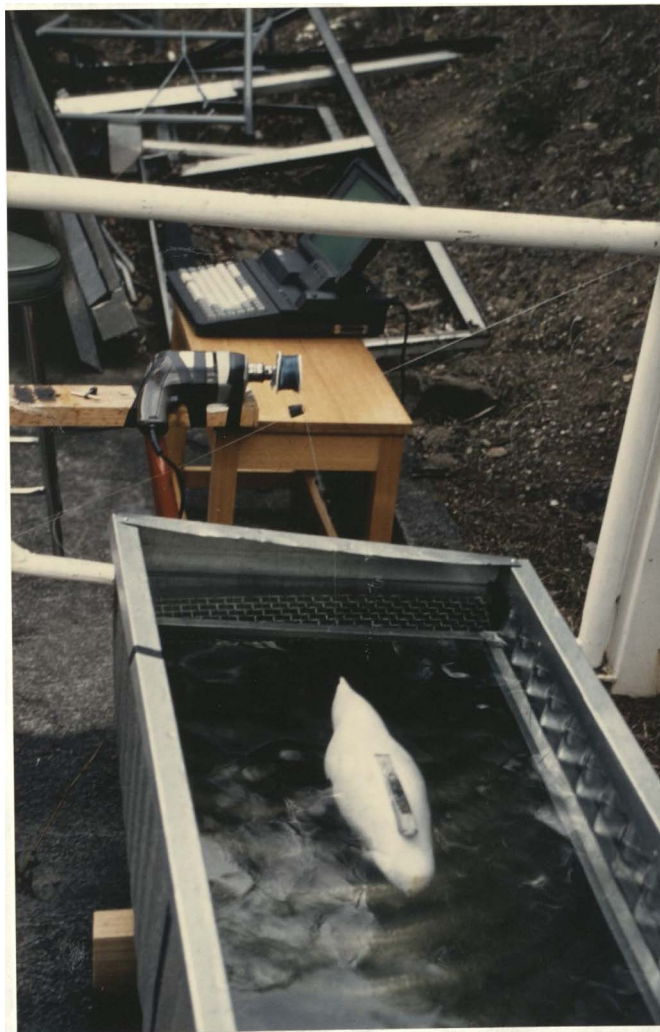


Abbildung 9: Versuchsanordnung für die Kalibrierung der Geschwindigkeitsdatenspeicher im Schwimmkanal

Es war leider nicht möglich, die Geräte direkt am lebenden, im Kanal schwimmenden Pinguin zu kalibrieren, da dafür die Taktzeit der Logger zu lang war und die Pinguine zu unregelmäßig sowie in einem zu kleinen Geschwindigkeitsbereich schwammen. Die aus diesen Versuchen gewonnenen Daten konnten allerdings zur Überprüfung der oben beschriebenen Kalibrierung herangezogen werden und gingen ebenfalls in die Berechnung der Kalibrierungsgeraden ein.

Die Kalibrierung mit dem Pinguinmodell wurde einmal vor Beginn sowie einmal nach Beendigung der Versuche für jeden Geschwindigkeitsdatenspeicher durchgeführt. Die Daten von nur zwei Geschwindigkeitsdatenspeichern konnten in der Auswertung verwendet werden, da bei den anderen Geräten die Elektronik versagte oder die Flügelräder zur Messung der Geschwindigkeit nicht leichtgängig genug waren. Für die beiden verwendeten Geräte wurde aus beiden Kalibrierungen sowie aus den im Kanal an den lebenden Pinguinen gewonnenen Daten jeweils eine Kalibrierungsgerade berechnet (Abbildung 10: Datenspeicher #3, $r^2=0.76$, $n=74$, $SE=0.16$ / Abbildung 11: Datenspeicher #6, $r^2=0.70$, $n=108$, $SE=0.24$). Die Auflösung der Geschwindigkeitsdatenspeicher lag etwa bei 0.05 m/s.

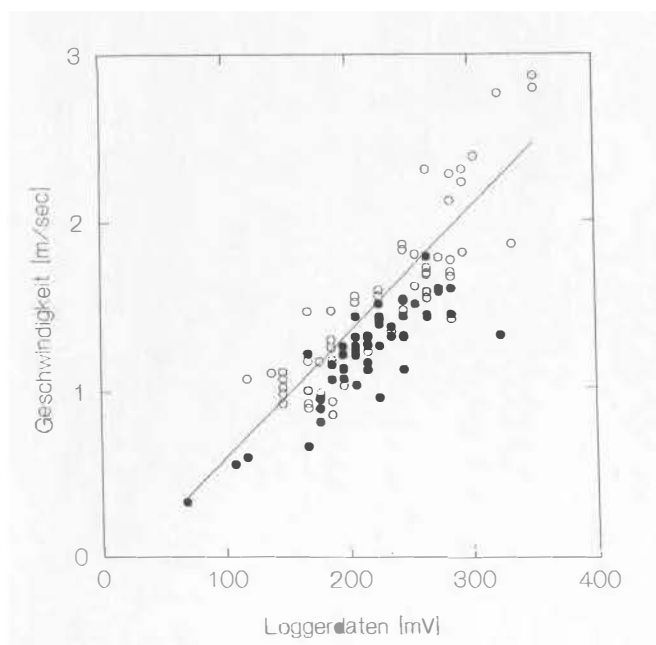


Abbildung 10: Kalibrierungsgerade für Datenspeicher #3 ($r^2=0.76$, $n=74$, $SE=0.16$); die ausgefüllten Kreise stammen aus der Kalibrierung am Pinguin, die offenen Kreise aus der Kalibrierung am Modell

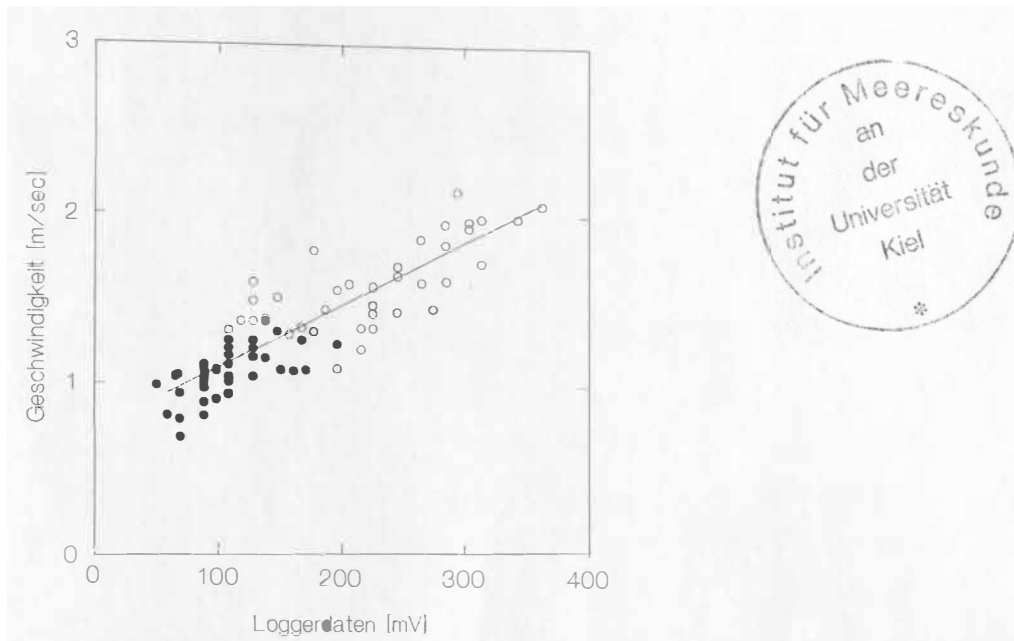


Abbildung 11: Kalibrierungsgerade für Datenspeicher #6 ($r^2=0.70$, $n=108$, $SE=0.24$); die ausgefüllten Kreise stammen aus der Kalibrierung am Pinguin, die offenen Kreise aus der Kalibrierung am Modell

2.2.5. Die Auswertung der Daten

Für die Auswertung der Tiefenprofile, d.h. für die Auflösung der Tiefendaten in einzelne Tauchgänge des Pinguins, wurde das Programm ANDIVE (Jochim Lage, Biological Software Systems, Kiel) verwendet. Für die einzelnen Tauchgänge werden vom Programm die Startzeit, die Dauer des Auf- und Abtauchens, die maximale Tauchtiefe, die Bodenzeit sowie die Vertikalgeschwindigkeit ermittelt. Es konnten alle Tauchgänge mit einer maximalen Tauchtiefe von mehr als 0.5 m erfaßt werden.

Die an einem Tag geschwommene Gesamtdistanz wurde berechnet, indem die gewonnenen Geschwindigkeitsdaten aufsummiert und mit der Taktzeit des Datenspeichers multipliziert wurden. Die sich so ergebende Distanz ist nicht mit der Reichweite der Pinguine gleichzusetzen. Um diese zu erhalten, muß noch die vertikale Komponente, d.h. die Strecke, die der Pinguin für das Auf- und Abtauchen benötigt, abgezogen werden.

Diese Strecke kann aus den einzelnen Tauchgängen des Pinguins berechnet werden. Unter Annahme einer Durchschnittsgeschwindigkeit v gilt für die horizontal zurückgelegte Distanz während eines Tauchganges:

$$S_{HORIZONTAL} = \sqrt{(v \times t_{AB})^2 - d^2} + v \times t_{BODEN} + \sqrt{(v \times t_{AUF})^2 - d^2}$$

mit:

- t_{AB} = Zeit, die für das Abtauchen verwendet wird
- t_{BODEN} = Zeit, die auf der maximalen Tiefe des Tauchgangs verbracht wird (Bodenzeit)
- t_{AUF} = Zeit, die für das Auftauchen verwendet wird
- d = maximale Tauchtiefe

Wird diese Horizontaldistanz für alle Tauchgänge z.B. eines Tages aufsummiert und von der sich aus der Durchschnittsgeschwindigkeit v und der gesamten Tauchzeit ergebenden getauchten Gesamtdistanz des Tages abgezogen, so erhält man die vertikale Komponente.

Andere Autoren (z.B. WILSON et al. 1988) haben zur Bestimmung der vertikalen Komponente eines Beutezuges die Tauchtiefen der einzelnen Tauchgänge aufsummiert und die so gewonnene Distanz verdoppelt. Dieses Verfahren ist jedoch nur für Tauchwinkel von 90° richtig. Anderenfalls wird die vertikale Komponente eines Tauchgangs überschätzt.

2.3. Statistik

Für den Vergleich mehrerer Mittelwerte bei der Auswertung der Schwimmkanaldaten wurden hierarchische Varianzanalysen (nested ANOVAs, siehe z.B. ZAR 1984, UNDERWOOD 1981) durchgeführt mit anschließendem Post-hoc-Test nach Tukey (multipler Vergleich der Mittelwerte). Dafür wurde das PC-Programm Systat 5.0 benutzt.

Die Durchführung hierarchischer Varianzanalysen war nötig, da die untersuchten Faktoren, die verschiedenen Pinguine einerseits sowie die Schwimgeschwindigkeit andererseits, nicht voneinander unabhängig sind. Sollen Unterschiede z.B. in der Leistung im Schwimmkanal zwischen verschiedenen Geschwindigkeiten getestet werden, so muß ausgeschlossen werden, daß diese Unterschiede auf die individuellen Unterschiede zwischen den einzelnen Pinguinen zurückzuführen sind. Durch Unterordnung der Pinguine unter die

Geschwindigkeitsklassen wird diese mögliche Fehlerquelle bei der hierarchischen Varianzanalyse berücksichtigt und eine entsprechende Bewertung ermöglicht.

Um die Varianzhomogenität zu testen, wurde der F_{\max} -Test nach Hartley (siehe z.B. SACHS 1972) verwendet. Zum Vergleich zweier Mittelwerte wurde der zweiseitige, gepaarte t-Test eingesetzt (siehe z.B. ZAR 1984). Zwecks Modellierung der Ergebnisse wurden polynomiale Regressionen durchgeführt, die ebenfalls von Systat 5.0 berechnet wurden.

3. Ergebnisse

Nachfolgend werden zunächst die Ergebnisse der Messungen im Schwimmkanal vorgestellt. Es wird das Verhalten der Zwergpinguine im Kanal, der Energieverbrauch der Tiere beim Tauchen mit verschiedenen Geschwindigkeiten, sowie der Einfluß der Datenspeicher auf die Leistung und die Transportkosten beim Tauchen beschrieben.

Anschließend werden die mit den Datenspeichern gewonnenen Daten analysiert. Die Charakteristika des Tauchverhaltens des Zwergpinguins werden herausgestellt, die Schwimmggeschwindigkeit wird bestimmt und der Tagesablauf des Zwergpinguins auf See wird untersucht.

3.1. Untersuchungen zum Energiehaushalt des Zwergpinguins beim Tauchen im Schwimmkanal

3.1.1. Tauchverhalten

Nach einer Trainingszeit von insgesamt ca. 1.5 Stunden verteilt über 2-3 Tagen schwammen etwa die Hälfte der zwölf untersuchten Pinguine mit Geschwindigkeiten zwischen 0.3 und 2.8 m/s im Kanal hin und her. Die Respiration fand ausschließlich in der Meßkammer statt, d.h. für die Versuche wurde eine der Respirationskammern geschlossen. Die Pinguine waren also gezwungen, mindestens einmal pro Tauchgang im Kanal umzudrehen, was ihnen jedoch keine größeren Probleme bereitete. Die Versuchsanordnung hatte zur Folge, daß der Kanal bei einigen Tauchgängen nur zum Teil von den Pinguinen durchtaucht wurde. 60.1% der Tauchgänge wurden über die volle Länge des Kanals ausgeführt. Die Geschwindigkeitsverteilung über die Länge des Kanals zeigen Tabelle 1 und Abbildung 12.

Tabelle 1: Geschwindigkeiten der Zwergpinguine an unterschiedlichen Stellen des Schwimmkanals; Abschnitt 1 liegt direkt hinter der Respirationskammer, Abschnitt 5 am anderen Ende des Kanals; die einzelnen Abschnitte waren jeweils 3.34 m lang

Abschnitt	Geschwindigkeit [m/s]	SD	n	%Tauchgänge
1	1.00	0.27	940	100
2	1.14	0.31	929	98.8
3	1.10	0.29	920	97.9
4	1.09	0.29	884	94.0
5	1.00	0.28	565	60.1

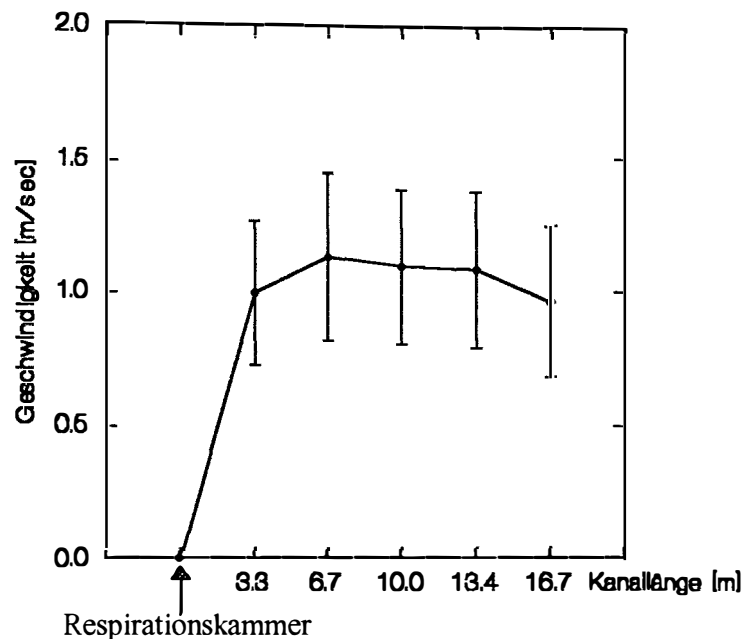


Abbildung 12: Geschwindigkeitsverteilung der Zwergpinguine über die Länge des Tauchkanals; die Fehlerbalken zeigen die Standardabweichung

Das mittlere Gewicht der untersuchten Pinguine lag bei 1.21 kg (SD=0.09, n=433). Die mittlere Wassertemperatur während der Versuche lag bei 10°C (SD=1.44, n=433). Die leicht unterschiedlichen Wassertemperaturen an den einzelnen Versuchstagen hatten keinen signifikanten Einfluß auf die Transportkosten beim Tauchen ($P > 0.14$, siehe Varianzanalyse, Anhang A, Tabelle 7 und Tabelle 11).

3.1.2. Energieverbrauch beim Ruhen an der Wasseroberfläche

Die Daten von vier der zwölf untersuchten Pinguine konnten nicht für die Berechnung der Leistung während des Tauchens genutzt werden, da diese Pinguine zu unregelmäßig schwammen oder sich sogar ausschließlich in der Meßkammer aufhielten. Einige dieser Tiere hielten sich über längere Zeit (bis 20 Minuten) ruhig in der Respirationskammer auf. Der von diesen Pinguinen ermittelte Grundumsatz (in Ruhe, auf dem Wasser treibend) lag bei einer Durchschnittswassertemperatur von 10°C (SD=1.77, n=9) bei 8.5 W/kg (SD=1.83, n=9).

3.1.3. Energieverbrauch beim Tauchen im Schwimmkanal

3.1.3.1. Pinguine ohne Datenspeicher

Die Leistungen bzw. Transportkosten der Zwergpinguine ohne Datenspeicher wurden in Geschwindigkeitsklassen von 0.6 bis 1.6 m/s eingeteilt. Die Geschwindigkeitsklasse 1.6 m/s wurde bei der Analyse der Daten nicht verwendet, da der Stichprobenumfang zu klein ist. Es wurden insgesamt 258 Tauchgänge ausgewertet. Die errechneten Mittelwerte sind in Tabelle 2 (siehe auch Abbildung 13 und Abbildung 14) zusammengefasst.

Die untersuchten Tauchgänge stammen von acht verschiedenen Pinguinen (Pinguine # 1, 2, 3, 7, 8, 9, 11, 12; 3 Männchen, 5 Weibchen). Die mittlere Länge dieser Tauchgänge liegt bei 32.8 m (SD=5.99, n=258), die mittlere Tauchzeit bei 36.7 Sekunden (SD=7.81, n=258). Die Pinguine schwammen mit einer mittleren Geschwindigkeit von 0.99 m/s (SD=0.11, n=258).

Die erbrachte Leistung beim Tauchen im Schwimmkanal liegt zwischen 15.6 W/kg (bei 0.8 m/s) und 22.8 W/kg (bei 1.4 m/s). Signifikant ist der Leistungsunterschied nur zwischen den Geschwindigkeitsklassen 1.2 und 0.9 m/s ($P=0.043$, siehe Post-hoc-Test nach Tukey Anhang A, Tabelle 3 bzw. Varianzanalyse Anhang A., Tabelle 2). Die Leistung beim Tauchen ist damit über den gesamten untersuchten Geschwindigkeitsbereich mehr oder weniger gleich.

Die Transportkosten im Schwimmkanal liegen zwischen 31.0 J/kg/m (bei 0.6 m/s) und 14.2 J/kg/m (bei 1.3 m/s). Dabei treten signifikante Unterschiede zwischen den Geschwindigkeitsklassen auf ($P<0.001$, n=257, siehe Varianzanalyse Anhang A, Tabelle 4). Homogene Gruppen lassen sich nicht erkennen (siehe Anhang A, Tabelle 5, Post-hoc-Test nach Tukey). Die Transportkosten nehmen im untersuchten Geschwindigkeitsbereich mit zunehmender Geschwindigkeit ab.

Die acht untersuchten Pinguine bilden eine homogene Gruppe. Weder bei der Leistung ($P>0.296$) noch bei den Transportkosten ($P>0.223$) sind signifikante Unterschiede zwischen den einzelnen Pinguinen feststellbar (n=257, siehe Varianzanalysen Anhang A., Tabellen 2. und 4.). Die Ergebnisse werden damit nicht durch individuelle Unterschiede zwischen den einzelnen Pinguinen verfälscht.

Tabelle 2: Leistung und Transportkosten (COT) beim Tauchen im Schwimmkanal bei verschiedenen Geschwindigkeiten (ohne Datenspeicher); die Geschwindigkeitsklasse 1.6 m/s wurde bei der Analyse der Daten nicht verwendet, da n zu klein ist

Geschwindigkeit [m/s]	n	Leistung [W/kg]	SD	COT [J/kg/m]	SD
0.6	3	18.8	2.44	31.0	2.78
0.7	11	15.8	2.74	22.1	4.44
0.8	41	15.6	3.38	19.3	4.17
0.9	57	16.6	4.32	18.3	4.72
1	55	19.2	4.38	19.1	4.47
1.1	43	18.4	4.05	16.3	3.43
1.2	27	19.7	3.18	16.0	2.36
1.3	16	18.7	4.87	14.2	3.50
1.4	4	22.8	1.41	15.8	1.56
1.6	1	36.8		22.7	

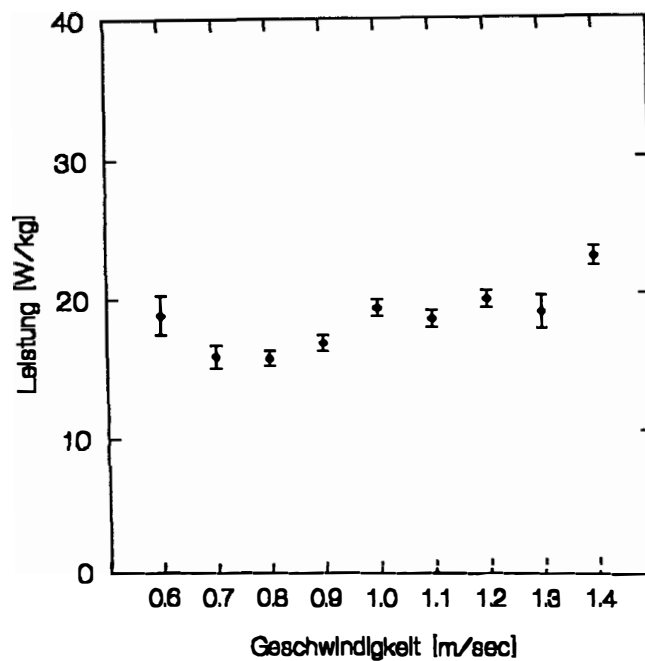


Abbildung 13: Leistung beim Tauchen im Schwimmkanal bei verschiedenen Geschwindigkeiten (ohne Datenspeicher); die Fehlerbalken zeigen den Standardfehler

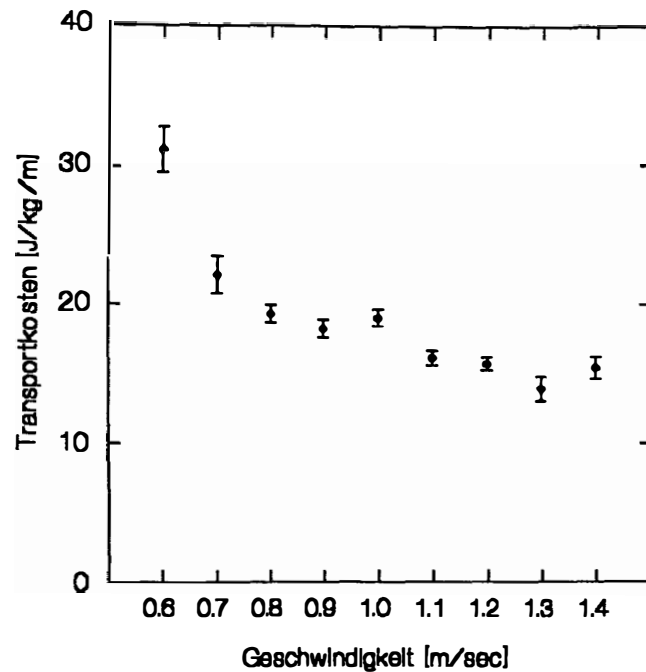


Abbildung 14: Transportkosten beim Tauchen im Schwimmkanal bei verschiedenen Geschwindigkeiten (ohne Datenspeicher); die Fehlerbalken zeigen den Standardfehler

3.1.3.2. Pinguine mit Datenspeicher

Die Leistungen bzw. Transportkosten der Zwergpinguine mit Datenspeicher wurden in Geschwindigkeitsklassen von 0.6 bis 1.4 m/s eingeteilt. Die Geschwindigkeitsklassen 0.6 m/s und 1.4 m/s wurden bei der Analyse der Daten nicht verwendet, da der Stichprobenumfang zu klein ist. Es wurden insgesamt 175 Tauchgänge ausgewertet. Die errechneten Mittelwerte sind in Tabelle 3 (siehe auch Abbildung 15 und Abbildung 16) zusammengefaßt.

Die untersuchten Tauchgänge stammen von sechs Pinguine (Pinguine # 2, 7, 8, 9, 11, 12; 3 Männchen, 3 Weibchen). Die mittlere Länge der Tauchgänge liegt hier bei 31.4 m (SD=7.11, n=175), die mittlere Tauchzeit bei 33.9 Sekunden (SD=7.31, n=175). Die mittlere Geschwindigkeit im Schwimmkanal betrug 1.01 m/s (SD=0.15, n=175).

Zwischen den Geschwindigkeitsklassen treten wiederum nur bei den Transportkosten signifikante Unterschiede auf ($P < 0.0001$, $n = 172$, siehe Varianzanalyse und Post-Hoc-Test nach Tukey, Anhang A, Tabellen 8 und 9). Sie liegen zwischen 24.8 J/kg/m (bei 0.7 m/s) und 12.7 J/kg/m (bei 1.3 m/s). Die Unterschiede in der Leistung beim Tauchen mit verschiedenen Geschwindigkeiten sind nicht signifikant ($P > 0.072$, siehe Varianzanalyse Anhang A, Tabelle 7). Die Leistung bleibt damit über den gesamten, untersuchten Geschwindigkeitsbereich gleich.

Die durchgeführten Varianzanalysen zeigen weder bei der erbrachten Leistung ($P > 0.436$) noch bei den Transportkosten ($P > 0.461$) signifikante Unterschiede zwischen den sechs untersuchten Pinguinen ($n = 172$, siehe Varianzanalysen Anhang A, Tabellen 7 und 8). Individuelle Unterschiede zwischen den Pinguinen spielen somit keine Rolle.

Tabelle 3: Pinguin mit Datenspeicher; Leistung und Transportkosten (COT) beim Tauchen im Schwimmkanal bei verschiedenen Geschwindigkeiten; die Geschwindigkeitsklassen 0.6 und 1.4 m/s wurden bei der Analyse der Daten nicht verwendet, da n zu klein ist

Geschwindigkeit [m/s]	n	Leistung [W/kg]	SD	COT [J/kg/m]	SD
0.6	1	12.1		19.29	
0.7	8	17.9	2.45	24.8	3.72
0.8	19	17.3	2.98	21.0	3.48
0.9	32	20.4	4.95	22.1	5.02
1	48	19.3	4.73	19.2	4.62
1.1	37	18.0	4.98	16.3	4.62
1.2	23	18.0	3.48	15.0	2.96
1.3	5	16.4	4.53	12.7	3.56
1.4	2	24.1	4.69	17.5	3.92

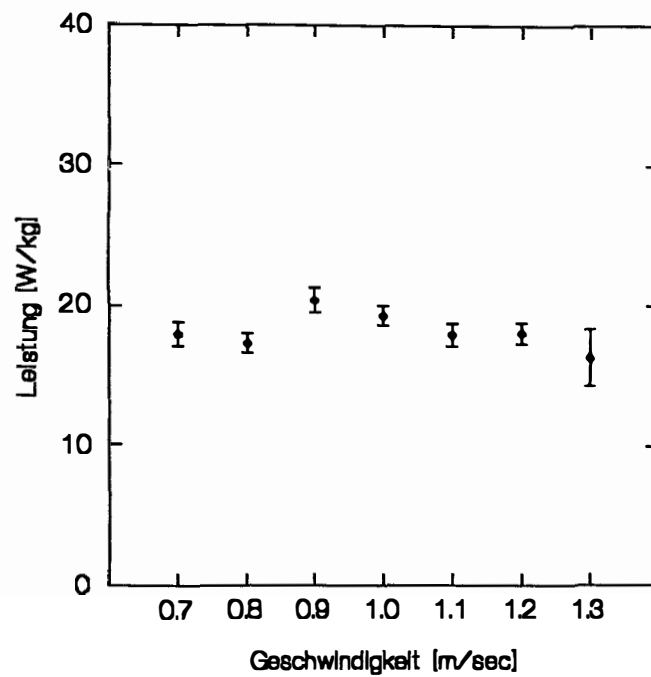


Abbildung 15: Pinguin mit Datenspeicher; Leistung beim Tauchen im Schwimmkanal bei verschiedenen Geschwindigkeiten; die Fehlerbalken zeigen den Standardfehler

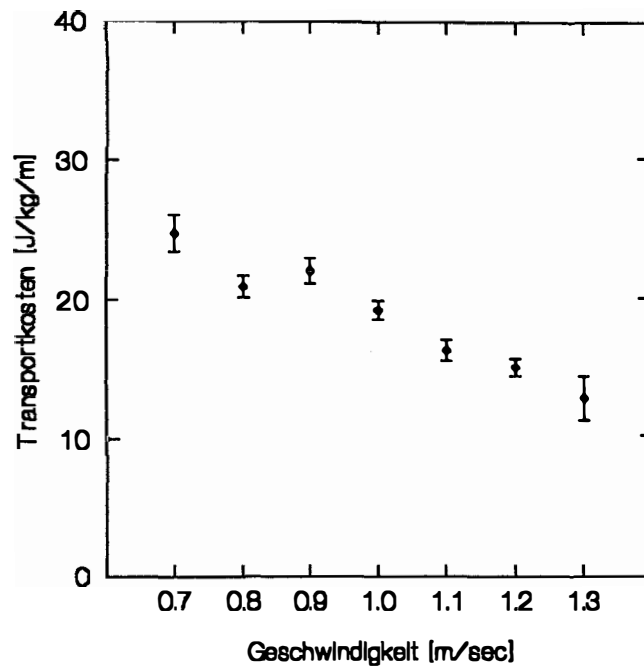


Abbildung 16: Pinguin mit Datenspeicher; Transportkosten beim Tauchen im Schwimmkanal bei verschiedenen Geschwindigkeiten; die Fehlerbalken zeigen den Standardfehler

3.1.3.3. Vergleich mit und ohne Datenspeicher

Beim Vergleich des Energieverbrauchs mit und ohne Datenspeicher bei gleicher Geschwindigkeit kann nur für eine Geschwindigkeit von 0.9 m/s ein signifikanter Unterschied (t-Test, $n=88$, $p<0.001$) bei der zu erbringenden Leistung wie auch bei den Transportkosten festgestellt werden. In den restlichen Geschwindigkeitsklassen gibt es keine signifikanten Unterschiede ($p>0.05$, siehe Anhang A., Tabelle 11). Im Mittel verursachten die aufgesetzten Datenspeicher eine nicht signifikante Erhöhung des Energiebedarfs der Pinguine beim Tauchen unter Wasser von 3.4% bei der Leistung bzw. 3.7% bei den Transportkosten (siehe Tabelle 4).

Tabelle 4: Leistung und Transportkosten (COT) im Schwimmkanal bei verschiedenen Geschwindigkeiten, mit und ohne Datenspeicher

Geschwindigkeit [m/s]	Leistung [W/kg]		COT [J/kg/m]	
		mit Datenspeicher		mit Datenspeicher
0.7	15.8	17.9	22.1	24.8
0.8	15.6	17.3	19.3	21.0
0.9	16.6	20.4	18.3	22.1
1.0	19.2	19.3	19.1	19.2
1.1	18.4	18.0	16.3	16.3
1.2	19.7	18.0	16.0	15.0
1.3	18.7	16.4	14.2	12.7

Die mittlere Tauchzeit der Pinguine mit Datenspeicher (33.9 s) ist um 7.7% signifikant geringer als die der Pinguine ohne Datenspeicher (36.7 s) (t-Test, $n=433$, $t=3.797$, $P<0.001$). Auch die getauchte Distanz ist mit Datenspeicher (31.4 m) signifikant kürzer als ohne (32.8 m) (t-Test, $n=433$, $t=2.168$, $P<0.05$).

Die mittlere Geschwindigkeit der Pinguine beim Tauchen im Schwimmkanal wurde durch die Datenspeicher nicht signifikant beeinflusst (t-Test, $n=433$, $t=1.083$, $P>0.05$). Tabelle 5 und Abbildung 17 zeigen die Häufigkeitsverteilung der Geschwindigkeiten der Pinguine im Schwimmkanal mit und ohne Datenspeicher.

Tabelle 5: Häufigkeitsverteilung der Geschwindigkeit der Pinguine im Schwimmkanal mit sowie ohne Datenspeicher

Geschwindigkeit [m/s]	ohne Datenspeicher[%]	mit Datenspeicher [%]
0.6	1.2	0.6
0.7	4.3	4.6
0.8	15.9	10.9
0.9	22.1	18.3
1.0	21.3	27.4
1.1	16.7	21.1
1.2	10.5	13.1
1.3	6.2	2.9
1.4	1.6	1.1
1.6	0.4	0.0

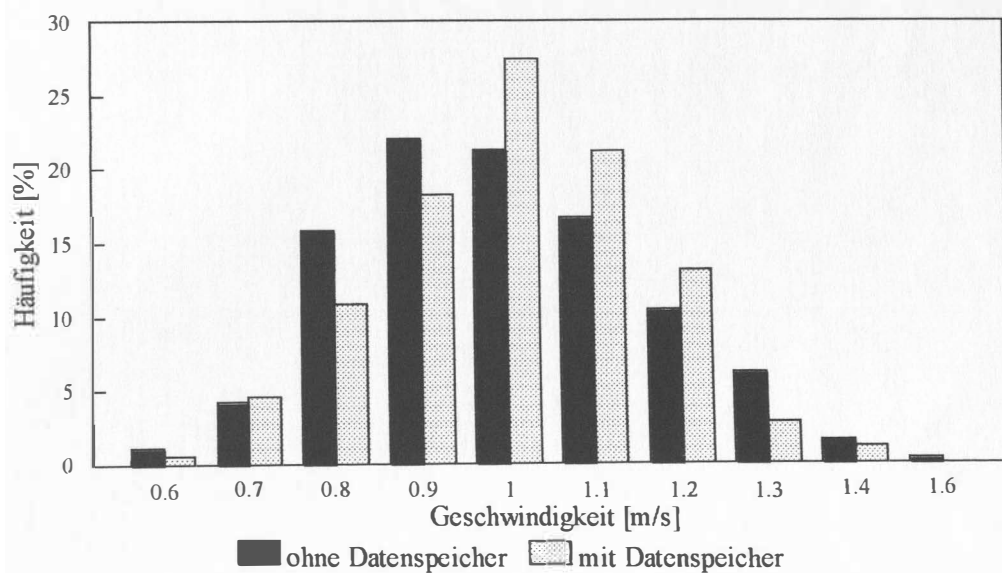


Abbildung 17: Häufigkeitsverteilung der Geschwindigkeit der untersuchten Pinguine im Schwimmkanal, mit und ohne Datenspeicher

3.1.4. Energieverbrauch beim Dauerschwimmen

Um die Leistung und die Transportkosten der Zwergpinguine beim Dauerschwimmen zu ermitteln, wurden die entsprechenden aus den Versuchen im Schwimmkanal ermittelten Werte (ohne Datenspeicher) wie im Methodenteil beschrieben korrigiert (siehe 2.1.5. Formel (e)). Die sich so ergebenden Werte sind Tabelle 6 zu entnehmen, die durchgeführte Korrektur wird im Diskussionsteil besprochen.

Tabelle 6: Leistung und Transportkosten des Zwergpinguins beim Dauerschwimmen bei verschiedenen Geschwindigkeiten

Geschwindigkeit [m/s]	Leistung [W/kg]		COT [J/kg/m]	
	gemessen	korrigiert (SD)	gemessen	korrigiert (SD)
0.6	18.8	18.6 (2.39)	31.0	30.7 (2.75)
0.7	15.8	15.6 (2.74)	22.1	22.0 (4.54)
0.8	15.6	15.4 (3.35)	19.3	19.1 (4.10)
0.9	16.6	16.3 (4.31)	18.3	18.1 (4.79)
1.0	19.2	18.8 (4.38)	19.1	18.8 (4.48)
1.1	18.4	17.8 (4.02)	16.3	16.1 (3.60)
1.2	19.7	19.0 (3.15)	16.0	15.9 (2.72)
1.3	18.7	17.9 (4.86)	14.2	13.9 (3.73)
1.4	22.8	21.8 (1.41)	15.8	15.7 (0.98)

3.2. Untersuchungen zum Verhalten des Zwergpinguins auf See

3.2.1. Geschwindigkeitsmessungen

Die Geschwindigkeit auf See konnte von zwei der Geschwindigkeitsdatenspeicher für 14 Beutezüge von 14 verschiedenen Zwergpinguinen (sieben Männchen und sieben Weibchen) aufgezeichnet werden. Das mittlere Gewicht der untersuchten Pinguine lag bei 1.2 kg ($n=14$, $SD=0.07$).

Zwölf der Beutezüge wurden vollständig aufgezeichnet, zwei nur teilweise. Ein großes Problem war Sand, der in vielen Fällen das Flügelrad des Geschwindigkeitssensors schon vor Beginn des Beutezuges blockierte. Weiterhin waren die Flügelräder der Geschwindigkeitsdatenspeicher nicht leichtgängig genug, so daß Geschwindigkeiten unter 0.75 m/s nur unzuverlässig aufgezeichnet werden konnten. Abbildung 18 zeigt exemplarische das Tagesgeschwindigkeitsprofil des Zwergpinguins 6-15-11, Abbildung 19 einen Ausschnitt desselben.

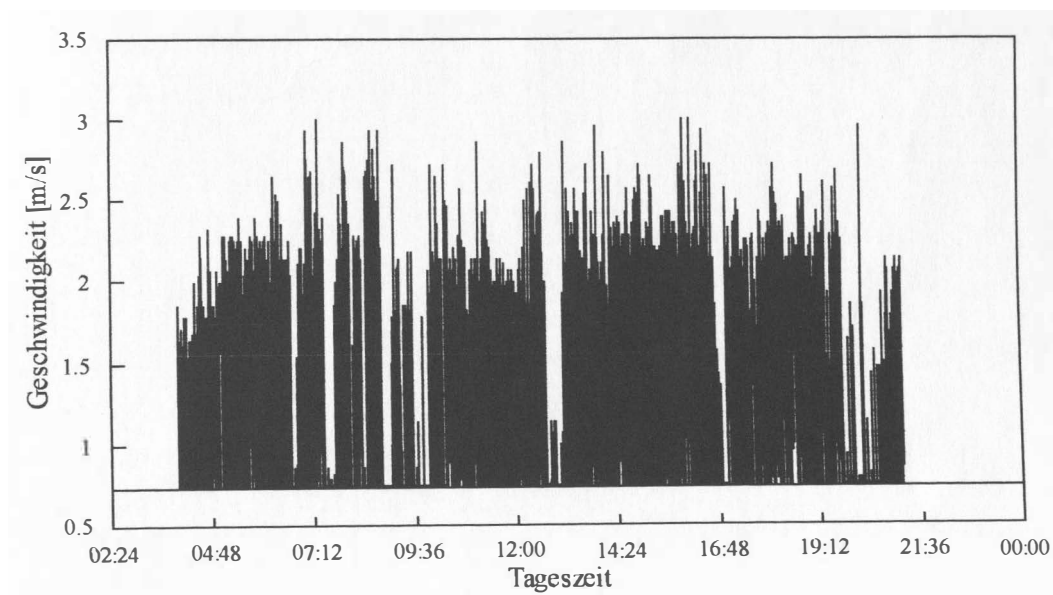


Abbildung 18: Geschwindigkeitsprofil des Zwergpinguins 6-15-11 vom 16.11.93; Geschwindigkeiten unter 0.75 m/s wurden nicht registriert

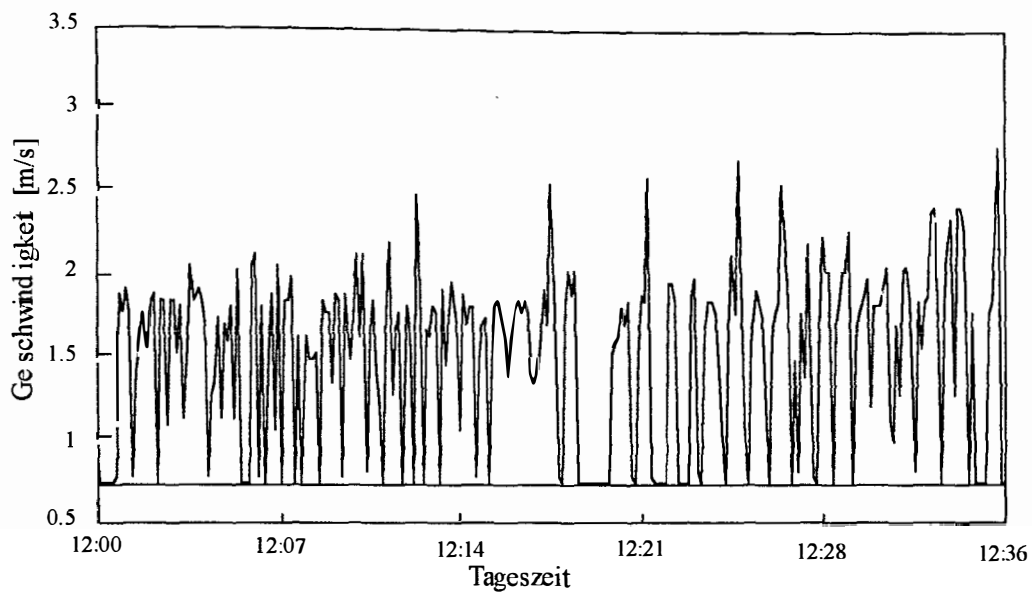


Abbildung 19: Ausschnitt aus dem Geschwindigkeitsprofil von Abbildung 18

Die Ergebnisse der 14 untersuchten Beutezüge sind in Tabelle 8 zusammengestellt. Die mittlere Geschwindigkeit der Zwergpinguine auf See lag bei 1.75 m/s (6.37 km/h) ($n=67980$, $SD=1.04$), die maximale gemessene Geschwindigkeit bei 3.25 m/s (11.74 km/h). Die Häufigkeitsverteilung der Schwimmgeschwindigkeit ist in Tabelle 7 und Abbildung 20 dargestellt.

Tabelle 7: Häufigkeitsverteilung der Schwimmgeschwindigkeit von Zwergpinguinen mit Geschwindigkeitsdatenspeicher auf See

Geschwindigkeit	n	%
0.8-0.9	2375	3.4
1.0-1.1	3500	5.0
1.2-1.3	3954	5.7
1.4-1.5	6428	9.2
1.6-1.7	13956	19.9
1.8-1.9	17322	24.7
2.0-2.1	13122	18.7
2.2-2.3	7462	10.7
2.4-2.5	1447	2.1
2.6-2.7	340	0.5
2.8-2.9	102	0.2
3.0-3.1	20	0.03
3.2-3.3	6	0.01
Summe	67980	100

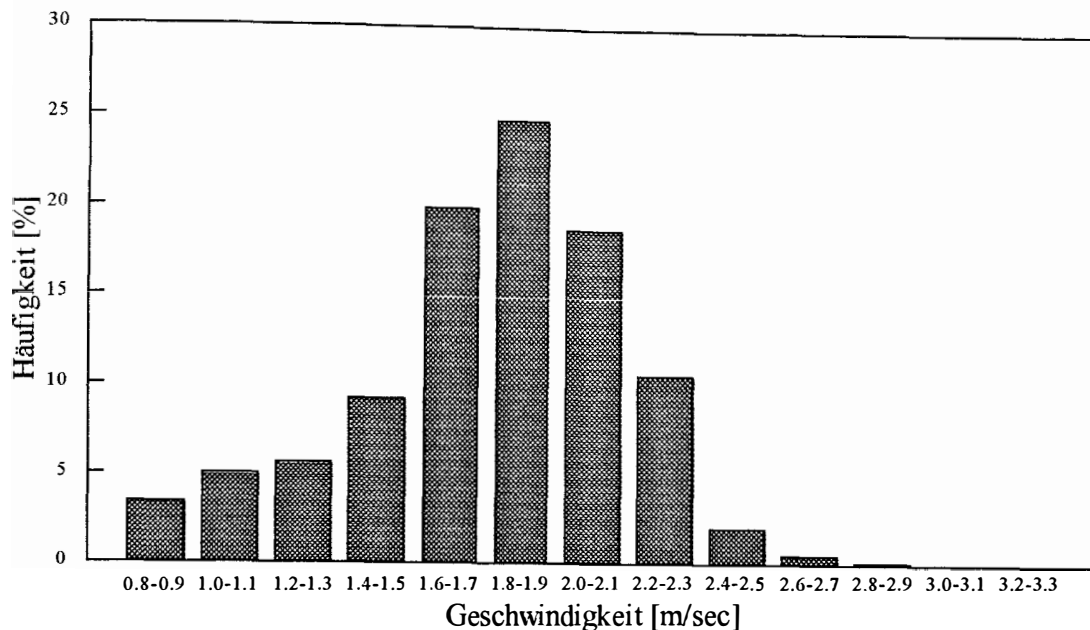


Abbildung 20: Häufigkeitsverteilung der Schwimgeschwindigkeit von Zwergpinguinen mit Geschwindigkeitsdatenspeicher auf See (n=67980)

Die mittlere geschwommene Gesamtdistanz eines Tages betrug 73.4 km (Bereich 44.4 bis 97.8 km, n=12). Diese Gesamtdistanz ist nicht mit der Horizontaldistanz oder Reichweite eines Beutezuges gleichzusetzen. Um letztere zu ermitteln, muß noch die vertikale Komponente, d.h. die Strecke, die der Pinguin zusätzlich durch das Auf- und Abtauchen zurücklegt, abgezogen werden. Diese Strecke kann allerdings aus den Daten der Geschwindigkeitsdatenspeicher nicht bestimmt werden. Der Einsatz des Druckdatenspeichers (siehe 3.2.2.) läßt aber eine Näherung zu, die in der Diskussion besprochen wird.

Aus den Messungen ergibt sich folgendes allgemeines Bild: morgens noch vor Sonnenaufgang (ca. 5³⁰ Uhr), im Mittel um 3⁵⁷ Uhr, verließen die Zwergpinguine den Strand, abends in der späten Dämmerung, im Mittel um 22 Uhr (Sonnenuntergang ca. 20¹⁵ Uhr) kehrten sie zurück. Die mittlere Gesamtzeit auf See betrug damit knapp 18 Stunden pro Tag. Aus der Durchschnittsgeschwindigkeit und der zurückgelegten Strecke ergibt sich, daß die Pinguine im Mittel 60.9% dieser Zeit unter Wasser schwammen. Den Rest der Zeit tauchten sie mit einer Geschwindigkeit, die der Datenspeicher nicht mehr erfassen konnte, oder hielten sich an der Wasseroberfläche auf. Aus der Gesamtzeit auf See und der zurückgelegten Gesamtdistanz läßt sich die Reisegeschwindigkeit der Zwergpinguine, d. h. die Durchschnittsgeschwindigkeit während des gesamten Beutezuges errechnen. Sie lag im Mittel bei 1.1 m/s (3.92 km/h)

Tabelle 8: Ergebnisse der 14 von den Geschwindigkeitsdatenspeichern aufgezeichneten Beutezüge

Versuch	Datum	Geschwindigkeit [m/sec]				n	Gesamtdistanz [km]	Zeit auf See [hh:mm:ss]	Aktivität [%]	Geschlecht	Start [hh:mm:ss]	Rückkehr [hh:mm:ss]
		mittlere	SD	maximale	Reise-							
unvollständig aufgezeichnete Beutezüge												
3-8-11	10/11/93	1.65	0.45	3.05	0.75	3080	35.45	13:17:52	45.3	f		
3-12-11	13/11/93	1.80	0.45	3.30	0.95	226	3.14	00:55:44	52.6	m		
vollständig aufgezeichnete Beutezüge												
6-8-11	10/11/93	1.65	1.05	2.90	0.70	3900	44.35	18:04:00	41.5	f	03:28:17	21:32:17
6-10-11	11/11/93	1.75	1.00	2.60	1.00	4780	60.00	16:36:48	57.8	m	04:38:58	21:15:46
6-11-11	12/11/93	1.75	1.05	2.80	1.00	4969	63.77	17:49:28	57.1	f	04:00:32	21:50:00
6-15-11	16/11/93	1.85	1.10	3.00	1.00	4724	62.81	17:12:48	55.3	m	03:57:13	21:10:01
6-16-11	17/11/93	1.85	1.10	2.80	1.10	5022	68.99	17:44:56	58.7	f	03:29:49	21:14:45
6-19-11	20/11/93	1.85	1.05	3.05	1.30	5694	80.19	17:36:16	69.7	f	03:45:45	21:22:01
6-21-11	22/11/93	1.80	1.05	3.20	1.00	5389	70.90	19:45:28	56.8	m	03:51:40	23:37:08
6-23-11	24/11/93	1.90	1.05	3.00	1.40	5641	83.74	16:59:12	72.8	m	05:01:52	22:01:04
6-25-11	26/11/93	1.70	1.05	3.05	0.95	4859	62.26	18:08:32	55.3	f	04:28:29	22:37:01
6-7-12	08/12/93	1.90	1.05	3.05	1.50	6683	97.79	18:21:28	78.1	m	03:54:12	22:15:40
6-8-12	09/12/93	1.80	1.05	2.90	1.35	6986	94.38	19:46:56	74.2	m	03:07:42	22:54:38
6-9-12	10/12/93	1.80	1.05	3.00	1.40	6027	91.98	18:28:32	78.0	f	03:41:12	22:09:44
Mittel		1.75	1.05	3.00	1.10		73.43	18:02:52	60.9		03:57:08	22:00:00

Ergebnisse

3.2.2. Tauchaktivität

3.2.2.1. Allgemeine Ergebnisse

Mit Hilfe des Druckdatenspeichers konnten insgesamt zwölf Beutezüge von acht verschiedenen Zwergpinguinen (fünf Männchen, drei Weibchen) vollständig erfaßt werden. Das mittlere Gewicht der untersuchten Pinguine lag bei 1.2 kg ($n=8$, $SD=0.08$). Die Ergebnisse der untersuchten Beutezüge sind in Tabelle 10 zusammengefaßt. Die Beutezüge d-7-12a bis d-7-12e stammen alle von einem Zwergpinguinweibchen. Das Tier wurde erst nach fünf Tagen wiedergefunden.

Abbildung 21 zeigt beispielhaft das Tauchprofil des Zwergpinguins d-18-11 über einen ganzen Tag.

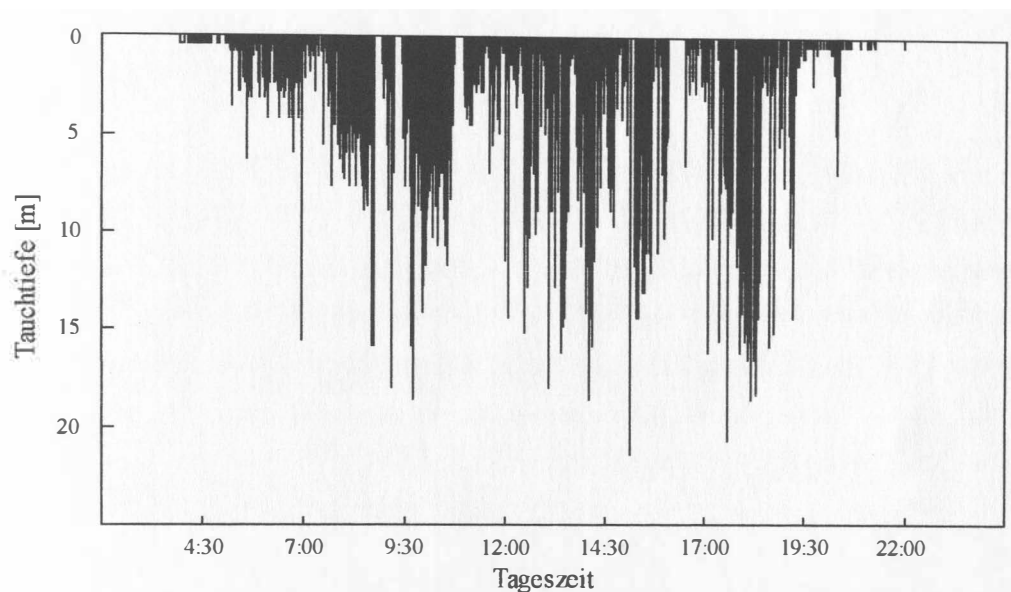


Abbildung 21: Tauchprofil des Zwergpinguins d-18-11, Beutezug vom 19.11.93

Insgesamt konnten 6025 Tauchgänge erfaßt werden. Die einzelnen Tauchgänge wurden mit Hilfe des Programms ANDIVE (siehe Material und Methoden) anhand der Parameter maximale Tauchtiefe, Tauchdauer, Bodenzeit, Vertikalgeschwindigkeit sowie anhand der sich an den Tauchgang anschließenden Oberflächenzeit charakterisiert. Bedingt durch die Auflösung des Druckdatenspeichers konnten nur Tauchgänge, die unter eine Tiefe von 0.5 m führten, erfaßt werden. Zusätzliche Schwierigkeiten bereitete die Tatsache, daß der Drucksensor gerade im Bereich der Oberfläche in seiner Anzeige um mehrere Werte schwankte und so der Zeitpunkt des Abtauchens nicht immer exakt bestimmt werden konnte.

Die mittlere Tiefe der untersuchten Tauchgänge lag bei 3.4 m (SD=3.94, n=6025), die größte gemessene Tiefe betrug 27.4 m. Die Tauchdauer der untersuchten Tauchgänge lag im Mittel bei 26.5 Sekunden (SD=12.4, n=6025), der längste erfaßte Tauchgang dauerte 136 Sekunden. Im Mittel wurden pro Beutezug 502 Tauchgänge vom Druckdatenspeicher erfaßt (Bereich: 160 bis 897 Tauchgänge pro Tag).

Die Vertikalgeschwindigkeiten beim Auf- und Abtauchen während eines Tauchgangs sowie die für das Auf- bzw. Abtauchen verwendete Zeit waren bei allen Versuchstieren weitgehend identisch. Die Zeit, die die Zwergpinguine zum Abtauchen verwendeten, (im Mittel 11.7 s, Vertikalgeschwindigkeit 0.28 m/s) weicht bei der Mehrzahl der Tauchgänge kaum von der Auftauchzeit ab (im Mittel 12.2 s, Vertikalgeschwindigkeit 0.27 m/s).

Zwischen Ab- und Auftauchen findet sich eine Phase, in der sich der Pinguin mehr oder weniger auf der Maximaltiefe des Tauchgangs aufhält (Bodenzeit). Diese Zeit ist bei 7.4% aller untersuchten Tauchgänge länger als 16 Sekunden und konnte somit vom Druckdatenspeicher als Bodenzeit erfaßt werden. Es ergibt sich im Bild ein U-förmiger Tauchgang. Die mittlere Bodenzeit dieser untersuchten U-förmigen Tauchgänge liegt bei 20.2 Sekunden. Alle anderen untersuchten Tauchgänge haben im Bild eine V-Form, d.h. ihre Bodenzeit betrug weniger als 16 Sekunden und konnte daher nicht erfaßt werden.

Die gesamte Zeit der Tauchaktivität, d.h. die Zeit vom ersten erfaßten Tauchgang eines Tages bis zum letzten lag im Mittel bei 16 Stunden und 33 Minuten. Die mittlere Gesamtzeit unterhalb einer Tiefe von 0.5 m betrug 3 Stunden und 44 Minuten pro Tag. In dieser Zeit wurden unter Annahme einer Durchschnittsgeschwindigkeit von 1.75 m/s beim Tauchen (siehe Geschwindigkeitsmessung) eine durchschnittliche Gesamtdistanz von 23.5 km zurückgelegt. Nach Abzug der vertikalen Komponente, die sich aus Tauchtiefe und Tauchdauer wie im Methoden-Teil beschrieben errechnet, bleibt eine mittlere zurückgelegte Horizontaldistanz von 22.1 km pro Tag in dem vom Drucklogger erfaßten Tiefenbereich unterhalb von 0.5 m.

Zwischen zwei Tauchgängen hält sich der Pinguin für eine bestimmte Zeit an der Wasseroberfläche auf (Oberflächenzeit). Wie alle tauchenden Lungenatmer muß er nach einem Tauchgang den Sauerstoffspeicher im Körper wieder neu auffüllen. Eine zentrale Bedeutung für die notwendige Minimallänge dieser Oberflächenzeit spielt die aerobe Tauchgrenze (ATG), die als der Zeitpunkt definiert ist, an dem während eines Tauchgangs der Sauerstoff in einigen Organen aufgebraucht ist und auf anaeroben Stoffwechsel umgeschaltet werden muß (HORNING 1992). Wird in einem Tauchgang die aerobe Tauchgrenze überschritten, so geht der Pinguin eine Sauerstoffschuld ein, die er später durch einen längeren Aufenthalt an der Wasseroberfläche kompensieren muß. Wird die aerobe Tauchgrenze nicht überschritten, so muß der Pinguin keinen anaeroben Stoffwechsel durchführen und kann direkt nach dem Auftauchen und Luftholen wieder abtauchen.

Es wurde versucht, die aerobe Tauchgrenze bei Zwergpinguinen nach der Methode von HORNING (1992) zu ermitteln (vgl. auch PÜTZ 1994). HORNING (1992) zufolge lassen sich die minimalen Oberflächenzeiten durch zwei Geraden unterschiedlicher Steigung charakterisieren, wenn man die ermittelten Oberflächenzeiten gegen die Tauchdauer der zugehörigen Tauchgänge aufträgt. In Abbildung 22 ist das gleitende Mittel von zwölf Oberflächenzeiten gegen das gleitende Mittel der Tauchdauer der entsprechenden zwölf Tauchgänge aufgetragen. Das gleitende Mittel mehrerer Tauchgänge wurde verwendet, da die Sauerstoffschuld eines Tauchgangs häufig nicht unmittelbar im Anschluß an den jeweiligen Tauchgang abgetragen wird. Zum Beispiel kann sich im Fall einer guten Beutesituation oder drohender Gefahr eine Sauerstoffschuld auch langsam über mehrere Tauchgänge ansammeln, und erst hinterher in einer entsprechend längeren Oberflächenzeit abgetragen werden.

Die minimalen Oberflächenzeiten für verschiedene Tauchdauern sind in diesem Falle nicht wie bei HORNING (1992) durch zwei Geraden sondern nur durch eine Gerade ($\text{Oberflächenzeit} = 0.7 \times \text{Tauchdauer} - 24.28$) sowie die x-Achse charakterisiert. Alle Punkte, die unter einer Oberflächenzeit von acht Sekunden liegen, müssen allerdings aufgrund der Taktzeit des Druckdatenspeichers von acht Sekunden als fragwürdig gelten. Die aerobe Tauchgrenze kann daher nur als Bereich ermittelt werden und dürfte zwischen 34.3 Sekunden (Schnittpunkt der Geraden mit der x-Achse) und 46.1 Sekunden (Tauchdauer bei acht Sekunden Oberflächenzeit) liegen. Für Tauchgänge, die länger als diese Tauchdauer dauern,

ist die minimale Oberflächenzeit durch die Gerade charakterisiert. Für Tauchgänge, die kürzer als die aerobe Tauchgrenze sind, liegt die minimale Oberflächenzeit unter acht Sekunden.

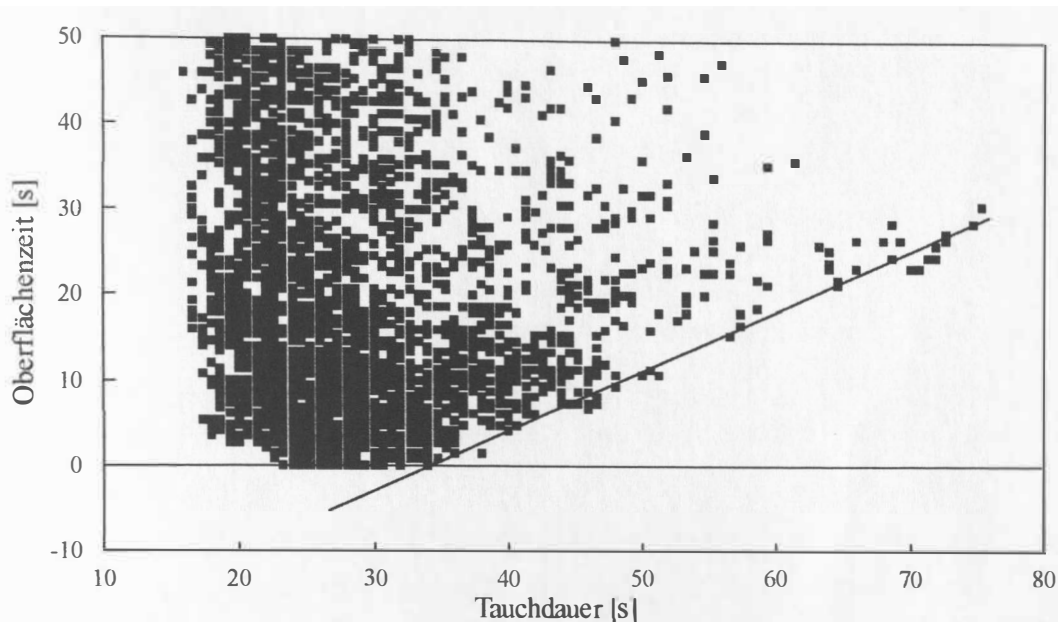


Abbildung 22: Darstellung des gleitenden Mittels von 12 aufeinanderfolgenden Oberflächenzeiten gegen das der Tauchdauer der zugehörigen Tauchgänge; die Gerade beschreibt die minimale Oberflächenzeit in Abhängigkeit von der Tauchdauer bei Tauchgängen über 46.1 Sekunden; Erläuterungen siehe Text

3.2.2.2. Verteilung der Tauchgänge über die Tiefe

Um die Verteilung der vom Druckdatenspeicher erfaßten Tauchgänge über die Tiefe zu analysieren, wurden die untersuchten Tauchgänge nach ihrer maximalen Tauchtiefe in Tiefenklassen eingeteilt. Die Einteilung sowie die Ergebnisse für die verschiedenen Tiefenklassen sind in Tabelle 11 zusammengefaßt.

Die Häufigkeitsverteilung der maximalen Tauchtiefen (Tabelle 9, Abbildung 23) zeigt, daß 67% der gesamten untersuchten Tauchgänge in eine Tiefe von 0.5 bis 3 Metern und nur 0.4% unter 23 Meter Tiefe führen. Der prozentuale Anteil der U-förmigen Tauchgänge, d.h. der Tauchgänge mit einer Bodenzeit von mehr als 16 Sekunden (siehe Tabelle 9), liegt bei den Tauchgängen mit einer maximalen Tauchtiefe von mehr als fünf Metern deutlich höher als bei den Tauchgängen darunter.

Tabelle 9: Häufigkeitsverteilung der maximalen Tauchtiefen (n=6025) sowie prozentualer Anteil der Tauchgänge mit Bodenzeit an der Gesamtzahl der Tauchgänge in verschiedene Tiefen bei Zwergpinguinen mit Druckdatenspeicher

Tiefe [m]	Anzahl Tauchgänge pro Pinguin	%	davon U-Form [%]
0.5-1	135	26.5	2.6
1-2	126	25.2	7.4
2-3	75	15.0	4.9
3-5	57	11.4	5.3
5-7	31	6.2	10.2
7-9	23	4.6	16.6
9-11	14	2.8	14.6
11-13	10	2.1	22.4
13-15	12	2.4	12.6
15-17	8	1.6	15.6
17-19	4	0.9	26.9
19-21	3	0.6	18.2
21-23	2	0.5	42.9
>23	2	0.4	28.0
Summe	502	100	

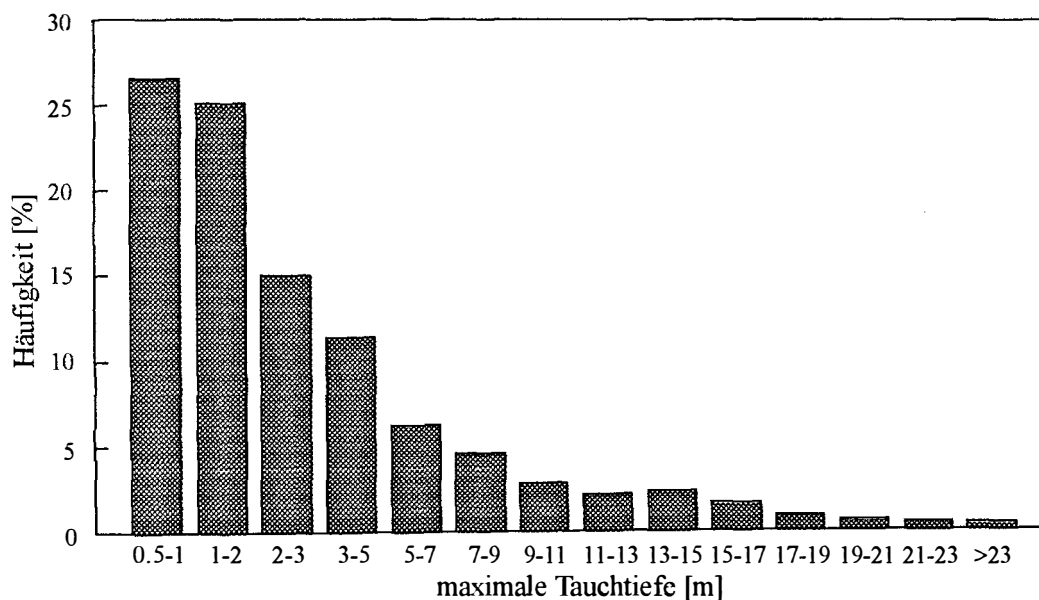


Abbildung 23: Häufigkeitsverteilung der maximalen Tauchtiefen von Zwergpinguinen (n=6025)

Diese Veränderung in der Charakteristik der Tauchgänge ab einer maximalen Tauchtiefe von etwa fünf Metern findet sich auch in der Vertikalgeschwindigkeit wieder. Diese nimmt zunächst generell mit der maximalen Tauchtiefe zu. Diese

Zunahme verläuft jedoch nicht linear über den gesamten Tauchtiefenbereich. Vielmehr erhöht sich die Vertikalgeschwindigkeit bei Tauchgängen in eine Tiefe von weniger als fünf Metern mit zunehmender Tiefe wesentlich schneller als bei Tauchgängen mit einer maximalen Tauchtiefe von mehr als etwa fünf Metern (Abbildung 24).

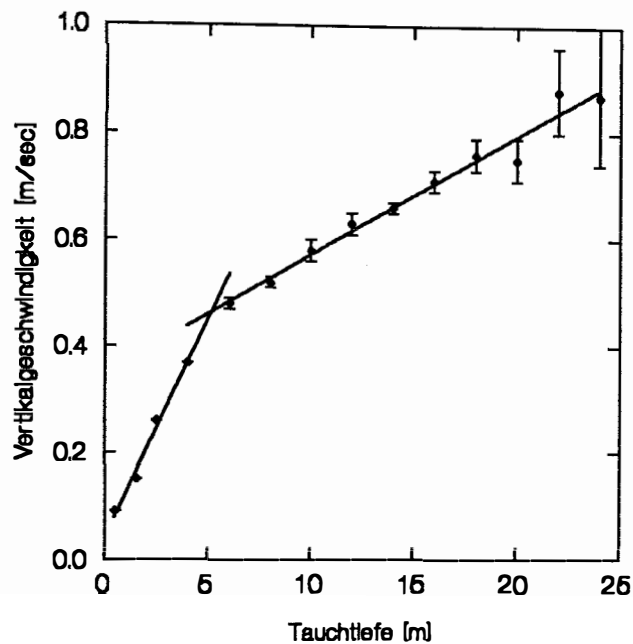


Abbildung 24: Beziehung zwischen mittlerer Vertikalgeschwindigkeit und maximaler Tauchtiefe der Tauchgänge; bei einer maximalen Tauchtiefe von etwa fünf Metern verändert sich die Steigung der Regression deutlich (0-5 m: Steigung=0.082 ($r^2=0.99$, $SE=0.015$, $n=4703$); >5 m: Steigung=0.022 ($r^2=0.97$, $SE=0.023$, $n=1322$)); die Fehlerbalken zeigen den Standardfehler

Unter Annahme einer mittleren Schwimmggeschwindigkeit von 1.75 m/s läßt sich für jeden Tauchgang der Tauchwinkel berechnen, d.h. der Winkel, mit dem der Pinguin abtaucht. Er liegt beim Zwergpinguin maximal bei etwa 30° (bei Tauchgängen in eine Tiefe von mehr als 23 m) (siehe Tabelle 11). Die Beziehung zwischen maximaler Tauchtiefe und Tauchwinkel zeigt Abbildung 25.

Zwischen maximaler Tauchtiefe und Tauchdauer besteht eine lineare Beziehung (Abbildung 26). Die Tauchdauer steigt mit zunehmender Tauchtiefe stetig von 19.5 Sekunden bei einer maximalen Tauchtiefe von einem Meter auf durchschnittlich 73.3 Sekunden bei mehr als 23 Meter Tauchtiefe an. Die oben beschriebene Trennung in zwei Tiefenbereiche ist hier allerdings nicht zu erkennen.

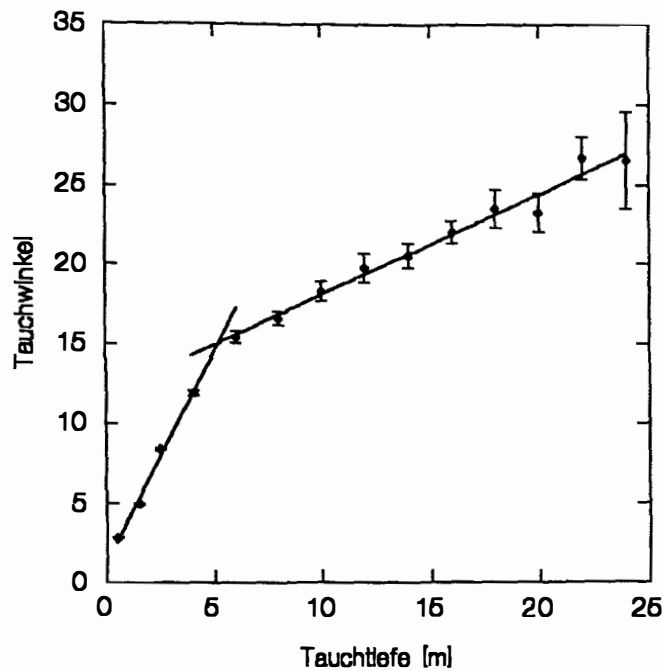


Abbildung 25: Beziehung zwischen Tauchwinkel [°] und maximaler Tauchtiefe; bei einer maximalen Tauchtiefe von etwa fünf Metern verändert sich die Steigung der Regression deutlich (0-5 m: Steigung=2.65 ($r^2=0.99$, SE=0.406, n=4703); >5 m: Steigung=0.633 ($r^2=0.98$, SE=0.606, n=1322)); die Fehlerbalken zeigen den Standardfehler

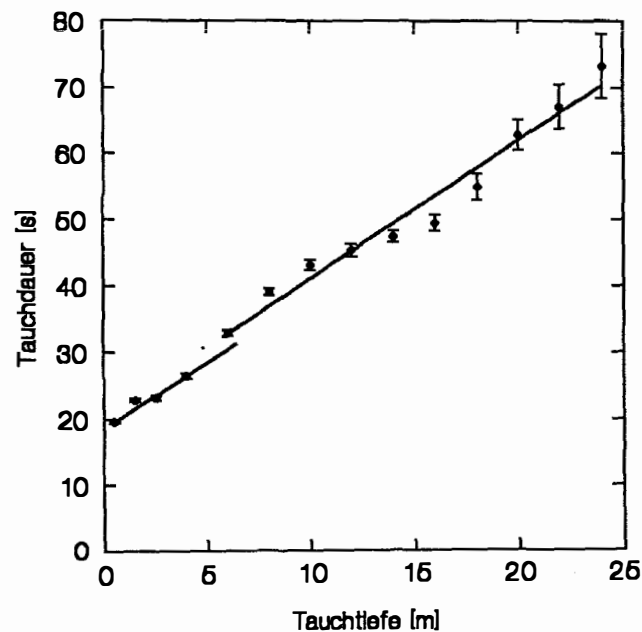


Abbildung 26: Beziehung zwischen Tauchdauer und Tauchtiefe (0-5 m: Steigung=1.86 ($r^2=0.91$, SE=0.84, n=4703); >5 m: Steigung=2.09 ($r^2=0.96$, SE=2.47, n=1322)); die Trennung der beiden Tiefenbereiche wurde zum Vergleich aufgrund der Ergebnisse aus Abbildung 24 vorgenommen; die Fehlerbalken zeigen den Standardfehler

Tabelle 10: Ergebnisse der 12 vom Druckdatenspeicher aufgezeichneten Beutezüge; bei den aus den einzelnen Beutezügen ermittelten Werten ist zu beachten, daß der Tiefenbereich von 0 bis 0.5 m nicht berücksichtigt wurde; auf diesen Tiefenbereich kann allerdings indirekt durch Kombination der Daten des Druckdatenspeichers und der Geschwindigkeitsdatenspeicher geschlossen werden (siehe Text); die sich dann ergebenden Mittelwerte sind der letzten Zeile der Tabelle zu entnehmen

Versuch	Datum	Tauchgänge	Tauchtiefe [m]			Tauchdauer [s]			Tauchaktivität	Zeit unter Wasser	Geschlecht
		Anzahl	mittlere	SD	maximale	mittlere	SD	maximale	[hh:mm:ss]	[hh:mm:ss]	
d-10-11	11/11/93	577	2.3	2.7	20.2	21.6	8.0	64	17:11:44	03:28:00	m
d-12-11	13/11/93	812	2.0	1.8	21.7	23.5	10.1	80	16:02:40	05:17:52	f
d-15-11	16/11/93	897	2.4	2.2	22.1	26.8	11.3	80	16:58:48	06:40:00	m
d-18-11	19/11/93	698	4.5	4.2	21.3	27.8	11.9	72	17:16:56	05:23:52	m
d-21-11	22/11/93	675	3.5	5.0	20.7	35.1	12.3	72	16:23:20	06:35:04	m
d-25-11	26/11/93	215	2.2	2.3	20.3	19.2	6.4	56	16:31:12	01:08:48	f
d-6-12	07/12/93	381	5.6	6.3	27.4	27.9	14.4	88	17:36:08	02:56:24	m
d-7-12a	08/12/93	201	4.1	4.2	19.3	29.4	16.4	88	17:10:40	01:38:24	f
d-7-12b	09/12/93	444	6.0	7.0	27.4	33.1	22.0	136	16:01:20	04:05:04	f
d-7-12c	10/12/93	160	3.8	4.6	25.6	26.6	15.0	80	15:22:32	01:10:48	f
d-7-12d	11/12/93	380	1.8	2.1	25.6	20.8	7.3	56	16:14:40	02:11:36	f
d-7-12e	12/12/93	586	2.6	3.3	17.7	25.7	11.5	72	15:46:08	04:11:04	f
Mittel		502	3.4	3.9	27.4	26.5	12.4	79	16:33:01	03:43:55	
mit Tiefenbereich 0-0.5 m		1903	1.1	2.05	27.4	21.3	8.42	79	16:33:01	10:59:28	

Tabelle 11: Tiefenverteilung der untersuchten Tauchgänge mit den zugehörigen Tauchparametern; die Tauchgänge unter 0.5 m Tauchtiefe (n=6025) wurden mittels des Programms ANDIVE ausgewertet; auf die Tauchgänge überhalb 0.5 m Tauchtiefe wurde indirekt durch Kombination der Daten des Druck- und der Geschwindigkeitsdatenspeicher geschlossen (siehe Text)

Tiefe [m]	Anzahl Tauchgänge	Tauchdauer [s]				Vertikalgeschwindigkeit [m/s] t		Strecke ¹ [m]		Tauchwinkel 1 [°]
		gesamt	Abtauchen	Bodenzeit ²	Auftauchen	Abtauchen	Auftauchen	gesamt	horizontal	
0.5-1	135	19.6	8.9	19.4	9.5	0.10	0.10	34.60	34.60	2.8
1-2	126	22.8	9.9	22.2	10.4	0.15	0.15	40.40	40.30	5.3
2-3	75	23.2	10.7	21.6	10.4	0.25	0.25	41.10	40.70	8.4
3-5	57	26.5	12.0	20.2	11.7	0.40	0.35	46.00	45.10	12.3
5-7	31	33.0	14.5	17.9	14.0	0.45	0.50	58.30	56.50	16.1
7-9	23	39.1	16.6	16.7	16.9	0.50	0.5	69.20	66.50	18.3
9-11	14	43.2	17.5	21.1	19.1	0.60	0.55	76.40	72.70	21.1
11-13	10	45.4	18.8	18.3	20.0	0.70	0.65	80.30	75.50	23.6
13-15	12	47.4	19.9	19.1	22.3	0.75	0.65	84.00	77.90	25.5
15-17	8	49.5	20.3	17.6	23.8	0.85	0.70	87.60	79.70	28.1
17-19	4	54.9	23.4	20.0	24.9	0.85	0.75	97.20	88.00	27.8
19-21	3	62.8	28.1	22.7	28.1	0.75	0.75	111.10	101.80	25.5
21-23	2	67.1	28.0	23.3	26.9	0.85	0.90	118.80	106.50	27.2
>23	2	73.3	33.3	22.9	32.6	0.90	0.85	129.70	113.30	29.2
Tauchgänge unter 0.5 m	502	26.5	11.8	20.2	12.2	0.30	0.25	47.40	46.90	9.3
0-0.5	1401	19.5				0.05	0.05	34.50	34.50	2.1
alle Tauchgänge	1903	21.3				0.10	0.10	37.90	37.75	4.0

¹ bei einer mittleren Geschwindigkeit von 1.75 m/sec

² mittlere Bodenzeit der Tauchgänge mit Bodenzeit

Wird eine Durchschnittsgeschwindigkeit von 1.75 m/s angenommen (siehe 3.2.1.), ergibt sich bei Tauchgängen in eine Tiefe von weniger als drei Metern eine durchschnittliche Tauchdistanz von 38.7 m (Horizontaldistanz: 38.5 m). Bei Tauchgängen, die tiefer als 23 Meter gehen, liegt die mittlere Tauchdistanz bei 129.7 m (Horizontaldistanz 113.3 m) (siehe Tabelle 11). Der Quotient aus Horizontaldistanz und Gesamtdistanz kann als Maß für die Eignung einer Tauchtiefe als "Reisetauchtiefe" herangezogen werden. Es ergibt sich eine lineare Beziehung zwischen diesem "Reisekoeffizienten" und der Tauchtiefe ($r^2=0.97$, siehe Abbildung 27). Je flacher der Zwergpinguin taucht, desto geringer ist der Unterschied zwischen tatsächlich geschwommener und horizontal zurückgelegter Strecke.

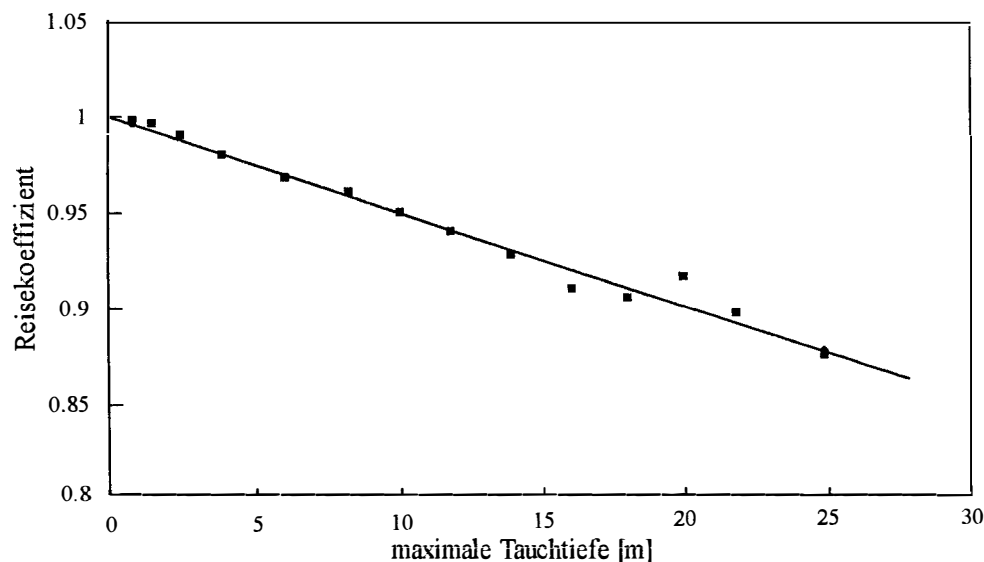


Abbildung 27: "Reisekoeffizient" (Quotient aus Horizontaldistanz und geschwommener Gesamtdistanz) bei verschiedenen maximalen Tauchtiefen ($r^2=0.97$, $SE=0.006$, $n=14$)

Bei den gewonnenen Ergebnissen ist zu berücksichtigen, daß Tauchgänge mit einer maximalen Tauchtiefe von weniger als 0.5 m nicht berücksichtigt wurden. Durch die Ergebnisse der Geschwindigkeitsdatenspeicher ist es allerdings möglich, auf die Tauchaktivität in diesem Bereich indirekt zu schließen. Während eines Beutezuges legt der Zwergpinguin nach den Ergebnissen der Geschwindigkeitsmessungen im Mittel 73.4 km zurück (Bereich 44.4 bis 97.8 km, $n=12$). Diese gesamte Strecke muß unter Wasser zurückgelegt worden sein, da der Geschwindigkeitssensor nur beim Tauchen aktiviert wird. Beim Schwimmen an der Wasseroberfläche liegt das Flügelrad des Sensors über der Wasseroberfläche.

Laut Ergebnissen des Druckdatenspeichers wird unter Wasser, d.h. unter einer Tiefe von knapp 0.5 m unter Annahme einer Durchschnittsgeschwindigkeit beim Tauchen von 1.75 m/s jedoch nur eine Strecke von durchschnittlich 23.5 km zurückgelegt (Bereich 7.3 bis 42.5 km, n=12; Horizontaldistanz: 22.1 km). Knapp 67 % der gesamten geschwommenen Strecke scheint der Zwergpinguin daher in einem sehr flachen Tiefenbereich, der vom Druckdatenspeicher nicht erfaßt werden konnte, zurückzulegen.

Die Anzahl der in dieser Zeit in eine Tiefe bis 0.5 m durchgeführten Tauchgänge läßt sich aus der durchschnittlichen Schwimmaktivität (60.9% der Zeit), der Gesamtzeit auf See (18h 3min) sowie der mittleren Tauchdauer im Tiefenbereich von 0-0.5 m berechnen. Letztere liegt bei im Mittel 19.5 Sekunden (SD=6.42, n=1401) und läßt sich aus der linearen Beziehung zwischen Tauchtiefe und Tauchdauer (siehe Abbildung 26) unmittelbar erschließen.

Als Ergebnis erhält man eine neue Häufigkeitsverteilung der maximalen Tauchtiefen, die in Tabelle 12 und Abbildung 28 dargestellt ist (vergleiche Tabelle 9, Abbildung 23). Die mittlere Anzahl der Tauchgänge pro Tag erhöht sich auf knapp 1900. Die mittlere Dauer aller Tauchgänge liegt dann bei 21.3 Sekunden (SD=8.42, n=1903), die mittlere Tauchtiefe bei 1.1 m (SD=2.05, n=1903) und die mittlere Distanz aller Tauchgänge bei 37.9 m.

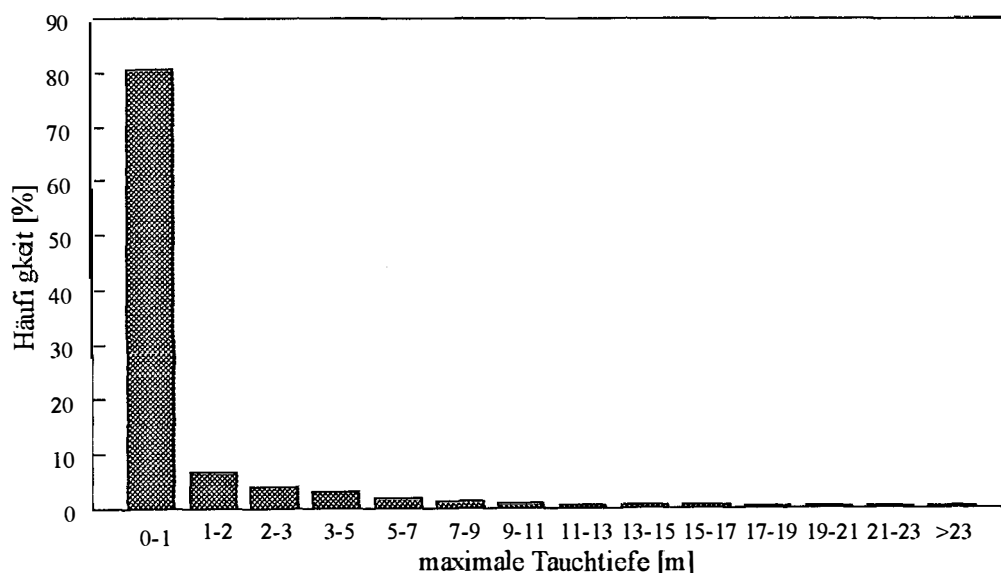


Abbildung 28: Häufigkeitsverteilung der maximalen Tauchtiefen von Zwergpinguinen unter Einbeziehung des Bereichs der oberen 50 cm der Wassersäule (vergleiche dazu Abbildung 23)

Tabelle 12: Häufigkeitsverteilung der maximalen Tauchtiefen von Zwergpinguinen (n=12) mit Druckdatenspeicher unter Berücksichtigung der oberen 0.5 m der Wassersäule; vergleiche dazu Tabelle 9

Tiefenbereich [m]	Anzahl Tauchgänge pro Pinguin	%
0-1	1536	80.7
1-2	126	6.6
2-3	75	3.9
3-5	57	3.0
5-7	31	1.6
7-9	23	1.2
9-11	14	0.7
11-13	10	0.5
13-15	12	0.6
15-17	8	0.4
17-19	4	0.2
19-21	3	0.2
21-23	2	0.1
>23	2	0.1
Summe	1903	100

3.2.3. Unterschiede im Verhalten von männlichen und weiblichen Zwergpinguinen auf See

Die beiden Geschlechter des Zwergpinguins sind äußerlich kaum zu unterscheiden. Das Gewicht der untersuchten Männchen ist jedoch mit durchschnittlich 1.21 kg (SD=0.06, n=12) etwas höher, als das der Weibchen (1.13 kg, SD=0.08, n=10). Auch bei der Schwimmgeschwindigkeit und bei der Tauchaktivität sind Unterschiede feststellbar, die in Tabelle 13 zusammengefaßt sind.

Die mittlere Geschwindigkeit der sieben untersuchten männlichen Zwergpinguine liegt bei 1.81 m/sec (SD=1.05, n=34429) und ist signifikant höher als die der sieben weiblichen Tiere (1.74 m/sec (SD=1.02, n=33551), t-Test, $t=9.06$, $P<0.001$). Auch die geschwommene Gesamtdistanz der männlichen Tiere ist höher als die der weiblichen. Dieser Unterschied war jedoch bei den untersuchten Beutezügen nicht signifikant (t-Test, $P>0.20$, n=12). Ähnliches gilt für die Maximalgeschwindigkeit während der Beutezüge sowie für die Schwimmaktivität auf See. Beide Werte liegen bei den untersuchten Männchen im Mittel höher als bei den untersuchten Weibchen, die Unterschiede sind jedoch nicht signifikant.

Tabelle 13: Vergleich von Schwimmparametern zwischen männlichen und weiblichen Zwergpinguinen; die gefundenen Unterschiede im Tauchverhalten (untere Hälfte) sind mit Vorsicht zu bewerten, da der Stichprobenumfang klein war (siehe Text)

	Zwergpinguinweibchen	Zwergpinguinmännchen
mittleres Gewicht [kg] (SD)	1.13 (0.08)	1.21 (0.06)
mittlere Geschwindigkeit [m/sec]	1.74	1.81
Gesamtdistanz/Beutezug [km]	68.6	78.3
Schwimmaktivität auf See [%]	60.1	65.8
Gesamtzeit auf See [hh:mm:ss]	17:58:37	18:07:07
Anzahl Tauchgänge/Beutezug ¹	400	645
mittlere maximale Tiefe [m]	3.2	3.7
mittlere Tauchdauer [s]	25.5	27.8
gesamte Tauchaktivität [hh:mm:ss]	16:09:53	17:05:23
Zeit unter 0.5 m Tiefe [hh:mm:ss]	02:49:05	05:00:40

Auch bei der Tauchaktivität lassen sich Unterschiede zwischen den Geschlechtern erkennen. Untersucht wurden fünf männliche (fünf Beutezüge) sowie drei weibliche Tiere (sieben Beutezüge). Signifikante Unterschiede finden sich sowohl bei der mittleren maximalen Tauchtiefe (t-Test, $t=4.36$, $P<0.001$) als auch bei der mittleren Dauer der Tauchgänge (t-Test, $t=7.43$, $P<0.001$). Die maximale Tauchtiefe der weiblichen Tiere ist im Mittel um 12% geringer als die der männlichen Tiere, die Dauer der Tauchgänge um 9% ($n(\text{Weibchen})=2798$, $n(\text{Männchen})=3228$). Der Druckdatenspeicher erfaßte im Mittel 645 Tauchgänge pro Tag auf Beutezügen von Männchen, bei weiblichen Tieren nur 400. Auch dies spricht dafür, daß die Tauchaktivität der Weibchen insgesamt geringer ist als die der Männchen.

Weiterhin liegt die Dauer der Tauchaktivität pro Tag sowie insbesondere die gesamte, unter einer Tiefe von 0.5 m verbrachte Zeit pro Tag bei den untersuchten männlichen Tieren höher als bei den weiblichen Tieren. Die männlichen Tiere verbrachten durchschnittlich knapp fünf Stunden unter Wasser, die weiblichen nur zwei Stunden und 50 Minuten. Alle diese Ergebnisse sind mit Vorsicht zu interpretieren, da der Stichprobenumfang (5 Männchen, 3 Weibchen) sehr klein war.

¹ Tauchgänge unter 0.5 m Tiefe

3.2.4. Veränderungen der Aktivität der Zwergpinguine auf See in Abhängigkeit von der Zeit

Im folgenden soll untersucht werden, ob sich die Tauchaktivität des Zwergpinguins in Abhängigkeit von der Tageszeit verändert und ob Veränderungen über die Brutperiode hinweg zu beobachten sind. Die Daten wurden nicht nach männlichen (n=12) und weiblichen Tieren (n=10) getrennt, da dies den Stichprobenumfang weiter verringert hätte. Die Zusammenfassung der Daten sollte außerdem den Vergleich mit Literaturwerten von anderen Pinguinen ermöglichen, die bisher nicht nach männlichen und weiblichen Tieren getrennt sind.

3.2.4.1. Tagesablauf

Um Veränderungen der Aktivität der Zwergpinguine auf See in Abhängigkeit von der Tageszeit zu untersuchen, wurden die Geschwindigkeitsdaten sowie die Tauchgänge in 1-Stunden-Intervalle eingeteilt. Für jede Stunde wurde aus den Geschwindigkeitsdaten die Schwimmaktivität berechnet (siehe Abbildung 29). Aus den Tauchdaten wurde die Anzahl der Tauchgänge pro Stunde (Abbildung 30, Abbildung 31) sowie die Häufigkeitsverteilung der maximalen Tauchtiefen über den Tag (Abbildung 32) bestimmt.

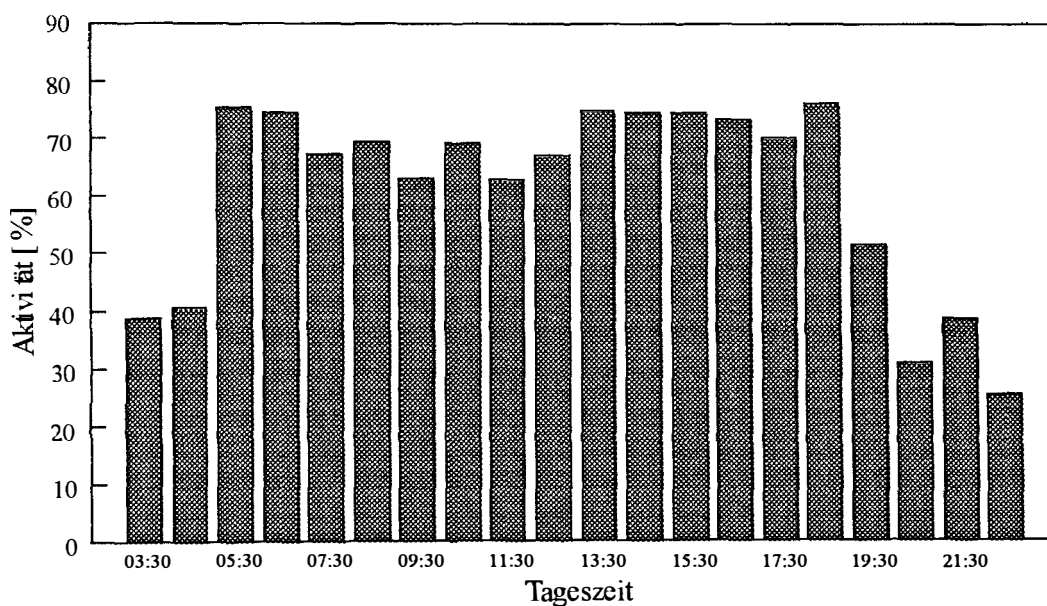


Abbildung 29: Aktivitätsprofil der Zwergpinguine über den Tag; gezeigt wird die mittlere Schwimmaktivität pro Stunde von 12 verschiedenen Beutezügen

Die Schwimmaktivität (siehe Abbildung 29) liegt zwischen 5 Uhr morgens und 18 Uhr abends relativ konstant bei etwa 80% der Gesamtzeit mit einem leichten Vormittagstief zwischen 7 und 12 Uhr. Zwischen morgendlichem Aufbruch (im Mittel um 3⁵⁷ Uhr) und 5 Uhr sowie zwischen 18 Uhr und Rückkehr an den Strand (im Mittel um 22 Uhr) liegt die Schwimmaktivität deutlich niedriger.

In der Verteilung der vom Druckdatenspeicher erfaßten Tauchgänge über den Tag (Abbildung 30) zeigt sich etwa zwischen 5 Uhr und 11 Uhr morgens ein relativ gleichmäßiger Anstieg der Tauchaktivität. Es folgt eine relativ konstante Phase mit durchschnittlich 40 bis 50 Tauchgängen pro Stunde. Nach 16 Uhr fällt die Anzahl der Tauchgänge dann wieder gleichmäßig bis um etwa 21 Uhr ab. In der Stunde nach Aufbruch vom Strand sowie in der Stunde vor Rückkehr an Land ist die Anzahl der Tauchgänge sehr gering.

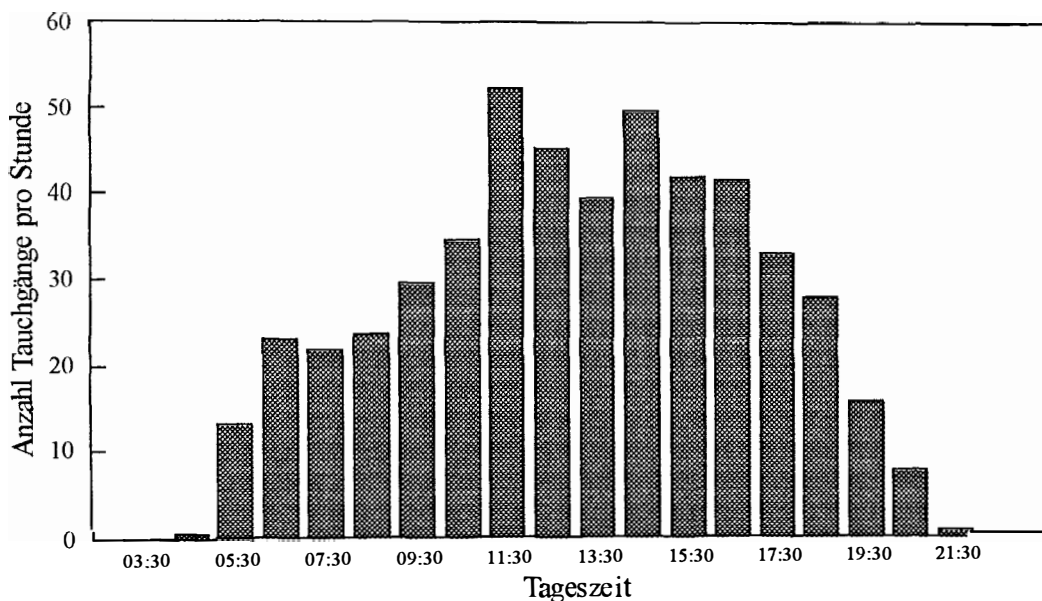


Abbildung 30: Verteilung der vom Druckdatenspeicher erfaßten Tauchgänge über den Tag; gezeigt wird die gemittelte Tauchganganzahl pro Stunde von 12 verschiedenen Beutezügen

Bei den Ergebnissen, die sich aus den Daten des Druckdatenspeichers ergeben, ist wiederum zu berücksichtigen, daß die Tauchaktivität oberhalb von 0.5 m Tiefe nicht erfaßt werden konnten. Durch Kombination der Daten der Geschwindigkeitsdatenspeicher sowie des Druckdatenspeichers kann aber, wie schon oben bei der Tiefenverteilung der Tauchgänge beschrieben, auf den Tiefenbereich von 0 bis 0.5 m geschlossen werden.

Abbildung 31 zeigt die sich dann ergebende Verteilung der Tauchgänge über den Tag, Abbildung 32 die Häufigkeitsverteilung der maximalen Tauchtiefen aufgeschlüsselt nach Tageszeit.

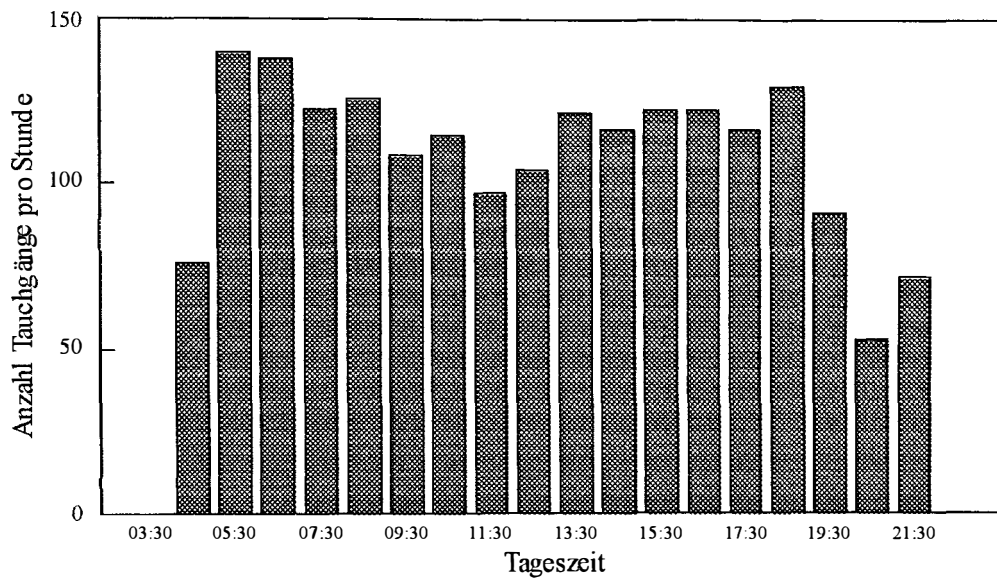


Abbildung 31: Verteilung der Tauchgänge über den Tag unter Einbeziehung der oberen 50 cm der Wassersäule; vergleiche Abbildung 30

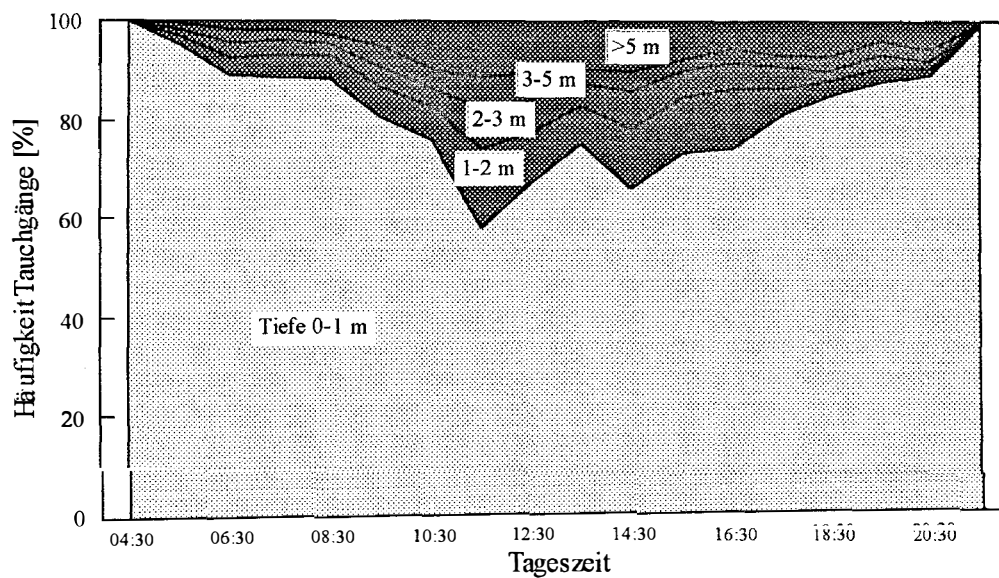


Abbildung 32: Häufigkeitsverteilung der maximalen Tauchtiefen über den Tag unter Einbeziehung der oberen 50 cm der Wassersäule

Wie sich aus den Untersuchungen zur Tiefenverteilung der Tauchgänge ergibt, nehmen die Tauchgänge ab 5 m maximaler Tiefe eine Sonderrolle ein. Zwecks Beurteilung des Tagesablaufes wurde daher zusätzlich die Verteilung der Tauchgänge über 5 m Tiefe über den Tag betrachtet (Abbildung 33). In Tabelle 14 sind die sich so ergebenden Parameter des Tagesablaufes eines Zwergpinguinbeutezuges zusammengefaßt.

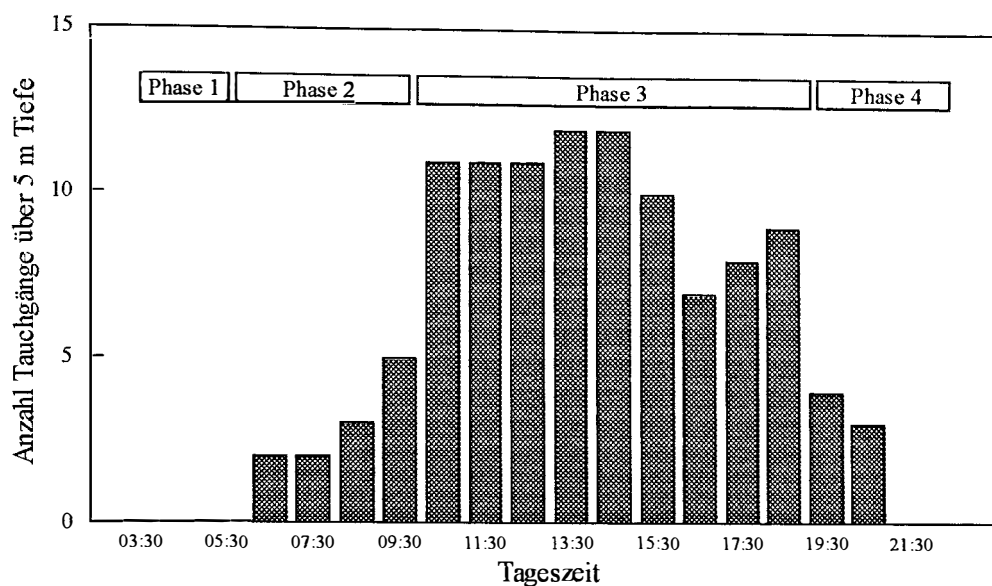


Abbildung 33: Verteilung der Tauchgänge über 5 m Tauchtiefe über den Tag; Erläuterungen zu den eingezeichneten Phasen siehe Text

Anhand der vorliegenden Ergebnisse kann der Tag des Zwergpinguins in vier verschiedene Phasen eingeteilt werden (siehe auch Abbildung 33):

(Phase 1) In etwa der ersten Stunde des Beutezuges, vom Verlassen des Strandes bis etwa 5 Uhr morgens (Sonnenaufgang im Untersuchungszeitraum zwischen 5²⁶ Uhr und 5⁴⁶ Uhr) sind Schwimmaktivität (40.6%) sowie durchschnittliche Schwimgeschwindigkeit (1.5 m/s) des Zwergpinguins deutlich geringer als danach. Auch die Anzahl der Tauchgänge ist gering, weiterhin geht kein Tauchgang tiefer als ein Meter Tauchtiefe (siehe Tabelle 14).

(Phase 2) Zwischen 5 und etwa 10 Uhr morgens führen fast 90 % aller Tauchgänge in eine Tiefe von bis zu einem Meter. Die Anzahl der Tauchgänge sowie die Schwimmaktivität des Pinguins ist hoch und konstant (siehe Abbildung 31, Abbildung 29, Tabelle 14). Die mittlere Schwimgeschwindigkeit erreicht ihre

höchsten Werte. Die Anzahl der Tauchgänge über 5 m Tauchtiefe ist gering (Abbildung 33).

(Phase 3) Im weiteren Tagesablauf (ab etwa 10 Uhr morgens) nimmt der prozentuale Anteil der tieferen Tauchgänge, insbesondere der Tauchgänge über 5 m Tauchtiefe, überproportional zu (siehe Abbildung 32). Zwischen 20 und 40% der Tauchgänge gehen nun in eine Tiefe von mehr als einem Meter. Die Gesamtzahl der Tauchgänge sowie die Schwimmaktivität ist zwischen 10 und 19 Uhr konstant hoch (Abbildung 31, Abbildung 29), die Anzahl der Tauchgänge über 5 m Tauchtiefe erreicht Höchstwerte (Abbildung 33). Der prozentuale Anteil der U-förmigen Tauchgänge mit Bodenzeit ist insbesondere zwischen 15 und 19 Uhr deutlich erhöht (siehe Tabelle 14).

Bemerkenswert ist noch ein insbesondere in der Häufigkeitsverteilung der maximalen Tauchtiefen (Abbildung 32) auffallendes "Mittagsloch" zwischen etwa 11³⁰ Uhr und 14³⁰ Uhr. Der prozentuale Anteil der tieferen Tauchgänge nimmt ab, auch die Anzahl der Tauchgänge sowie die Schwimmaktivität gehen in diesem Zeitraum leicht zurück.

(Phase 4) Ab etwa 19 Uhr schließlich (Sonnenuntergang im Untersuchungszeitraum zwischen 20⁰⁴ Uhr und 20³⁰ Uhr) nimmt die Gesamtanzahl der Tauchgänge wieder ab (siehe Abbildung 31). Der prozentuale Anteil der tieferen Tauchgänge geht ab etwa 17 Uhr wieder zurück (siehe Abbildung 32). Im Mittel um 19 Uhr, d.h. drei Stunden vor der Rückkehr des Zwergpinguins an Land, kommt es zu einer ähnlichen Tiefenverteilung der Tauchgänge wie in der Anfangsphase des Beutezuges, der Anteil der Tauchgänge in eine Tiefe von mehr als 1 m sinkt unter 20%. Die Schwimmaktivität nimmt ebenfalls ab 19 Uhr stark ab (Abbildung 29), auch die mittlere Schwimmgeschwindigkeit sinkt leicht (siehe Tabelle 14). Der Anteil der U-förmigen Tauchgänge geht zurück, weiterhin finden Tauchgänge über 5 m Tauchtiefe wie zu Anfang des Beutezuges nur selten statt (Abbildung 33).

Tabelle 14: Tagesablauf eines Zwergpinguinbeutezuges; dargestellt sind die Mittelwerte von 12 untersuchten Beutezügen; die oberen 0.5 m der Wassersäule wurden mit berücksichtigt (siehe Text)

Tageszeit [h]	Aktivität [%]	Geschwindigkeit [m/s]	geschwommene Distanz [km]	Anzahl Tauchgänge	Tauchgänge über 1 m [%]	Tauchgänge unter 1 m [%]	davon mit Bodenzeit [%]	Anzahl Tauchgänge >5 m
4-5	40.58	1.50	2.2	76	100	0.0	0.0	0
5-6	75.62	1.78	4.8	140	95.3	4.7	6.3	0
6-7	74.50	1.86	4.9	138	88.9	11.1	3.8	2
7-8	67.53	1.84	4.4	123	88.7	11.3	6.0	2
8-9	69.44	1.88	4.6	126	88.2	11.8	2.8	3
9-10	63.09	1.75	3.9	109	80.4	19.6	5.5	5
10-11	69.31	1.82	4.5	115	75.9	24.1	6.2	11
11-12	62.76	1.75	3.9	97	58.1	41.9	9.1	11
12-13	67.20	1.72	4.1	104	67.0	33.0	7.1	11
13-14	74.85	1.79	4.8	122	75.1	24.9	9.5	12
14-15	74.65	1.80	4.8	117	66.3	33.7	8.9	12
15-16	74.70	1.86	4.9	123	73.3	26.7	17.1	10
16-17	73.47	1.83	4.8	123	74.3	25.7	14.9	7
17-18	69.99	1.79	4.5	117	80.9	19.1	12.3	8
18-19	76.26	1.83	5	130	85.1	14.9	22.6	9
19-20	51.32	1.78	3.2	91	87.8	12.2	7.4	4
20-21	30.87	1.65	1.8	53	89.1	10.9	3.9	3
21-22	38.38	1.70	2.3	72	99.4	0.6	0.0	0

3.2.4.2. Veränderungen über die Brutperiode hinweg

Um Veränderungen in der Aktivität der Zwergpinguine auf See über die Brutperiode hinweg zu untersuchen, wurden die erfaßten Beutezüge nach dem Entwicklungsstand der zugehörigen Küken geordnet. Als Maß für den für die Eltern zu leistenden Aufwand wurde das aufsummierte Alter der im jeweiligen Nest angetroffenen Küken gewählt. Es ergibt sich eine lineare Abhängigkeit ($r^2=0.75$) zwischen aufsummiertem Alter der Küken und geschwommener Gesamtdistanz pro Tag (siehe Abbildung 34). Dabei scheint es keinen Unterschied zu machen, ob ein oder zwei Küken versorgt werden müssen. Die Werte der Pinguine, die nur ein Küken zu versorgen hatten (11. Nov./20. Nov., siehe Abbildung 34) reihen sich gut in die restlichen Werte ein.

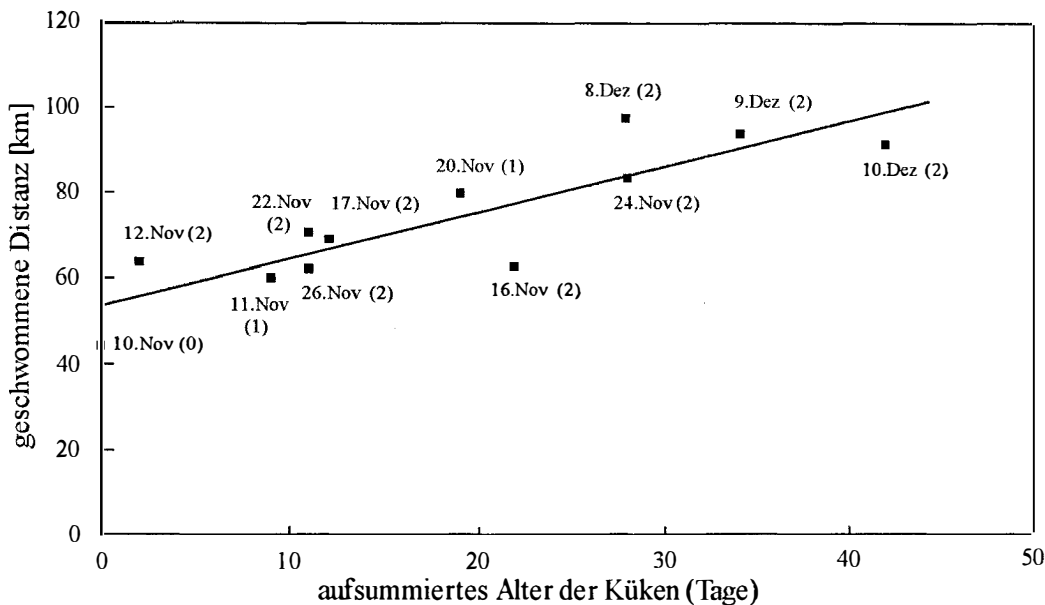


Abbildung 34: Darstellung der geschwommene Distanz pro Tag in Abhängigkeit vom aufsummierten Alter der Küken in Tagen; an jedem Punkt ist das Datum des Beutezuges vermerkt, in Klammern die Anzahl der Küken; die Gerade zeigt die sich ergebende Regression ($r^2=0.75$, $n=12$)

Die Vorgehensweise, die Beutezüge nach aufsummiertem Alter der Küken zu sortieren, erschien zunächst sinnvoller, als die untersuchten Beutezüge nach Datum zu sortieren, da die Zwergpinguine zu unterschiedlichen Zeiten mit dem Brüten begannen und je nach Bruterfolg ein oder zwei Küken versorgen mußten. Dennoch ergibt sich auch eine lineare Abhängigkeit ($r^2=0.78$) zwischen dem Datum des Beutezuges und der geschwommenen Gesamtdistanz pro Tag (siehe Abbildung 35).

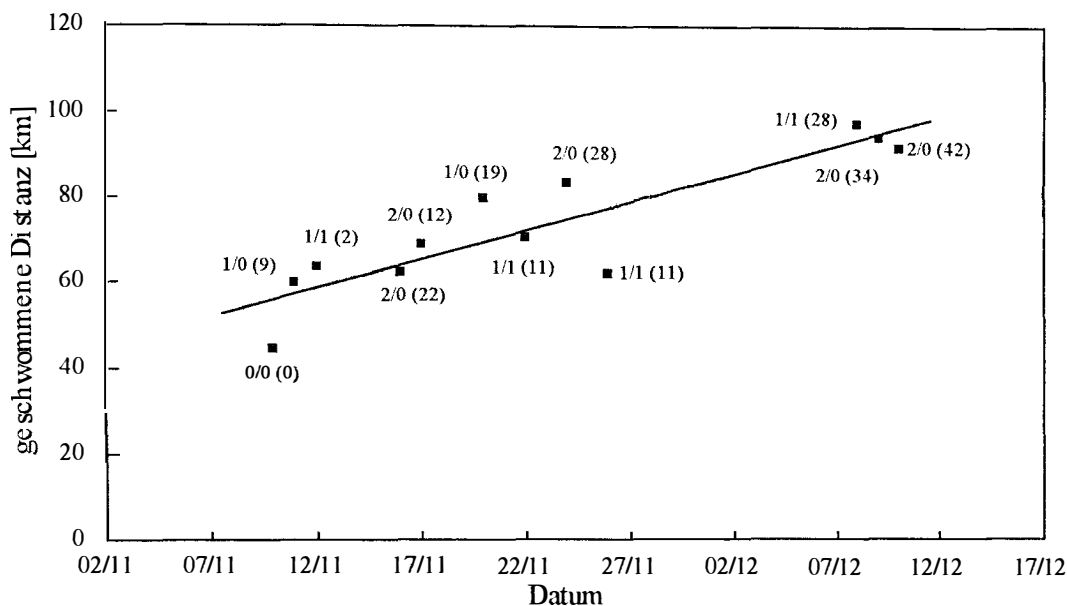


Abbildung 35: Darstellung der geschwommenen Distanz pro Tag in Abhängigkeit vom Datum; an jedem Punkt ist die Anzahl der Küken, die Anzahl der Eier sowie das aufsummierte Alter der Küken vermerkt; die Gerade zeigt die sich ergebene Regression ($r^2=0.78$, $n=12$)

Neben der geschwommenen Gesamtdistanz nimmt auch die Durchschnittsgeschwindigkeit sowie damit verbunden auch die Schwimmaktivität auf See mit dem Fortschreiten der Brutperiode zu. Letztere liegt bei dem ersten untersuchten Beutezug vom 10.11.93 bei 41.5% (keine Küken), beim letzten untersuchten Beutezug bei knapp 78% (10.12.93, zwei Küken, jeweils drei Wochen alt).

Vergleicht man die Beutezüge der ersten Hälfte des Untersuchungszeitraums (10.11.93 bis 25.11.93, 8 Beutezüge) mit denen der zweiten Hälfte (26.11.93 bis 10.12.93, 4 Beutezüge), so ergeben sich signifikante Unterschiede zwischen den Mittelwerten sowohl der mittleren Geschwindigkeit (t-Test, $t=3.47$, $P<0.001$) als auch der geschwommenen Gesamtdistanz (t-Test, $t=2.36$, $P<0.05$). Auch die Dauer der täglichen Beutezüge nimmt zu und liegt im Mittel in der zweiten Hälfte des Untersuchungszeitraums um knapp eine Stunde höher.

Bei der Tauchaktivität konnten keine signifikanten Unterschiede zwischen der ersten und der zweiten Hälfte des Untersuchungszeitraumes festgestellt werden. Es ist hierbei allerdings zu beachten, daß vier der fünf Beutezüge aus der zweiten Hälfte des Untersuchungszeitraumes von einem einzigen Zwergpinguinweibchen stammen, und somit keine repräsentative Stichprobe vorliegt.

4. Diskussion

Der Zwergpinguin *Eudyptula minor* ist die kleinste Pinguinart überhaupt. Mit einem Gewicht von nur um die 1.2 kg und einer Größe von 40 cm ist das Verhältnis von Körperoberfläche zu Körpervolumen im Vergleich zu anderen Pinguinarten sehr groß. Das bringt energetische Nachteile vor allem auch bei der Fortbewegung mit sich, die insbesondere während der Brutzeit, in der der Energiebedarf am höchsten ist, durch entsprechende Verhaltensstrategien minimiert bzw. ausgeglichen werden müssen. Im folgenden soll versucht werden, diese Strategien anhand der gewonnenen Ergebnisse herauszustellen.

Zunächst wird der Energieverbrauch des Zwergpinguins beim Tauchen diskutiert. Anhand der Ergebnisse aus dem Schwimmkanal wird versucht, Rückschlüsse auf den Energiebedarf des Zwergpinguins in seiner natürlichen Lebensraum zu ziehen. Anschließend wird anhand der im Freilandversuch gewonnenen Ergebnisse das Verhalten des Zwergpinguins auf See besprochen. Verhaltensmuster der Tauchaktivität werden herausgestellt und interpretiert. Schließlich werden die Ergebnisse aus den beiden Untersuchungen zusammenfassend besprochen. Der Energiehaushalt des Zwergpinguins wird mit dem anderer Pinguinarten verglichen. Basierend auf den Ergebnissen werden Maßnahmen für den Schutz des Zwergpinguins und für die Erhaltung seines Lebensraumes vorgeschlagen.

4.1. Untersuchungen zum Energiehaushalt des Zwergpinguins beim Tauchen im Schwimmkanal

4.1.1. Methode und Methodenvergleich

Für die Bestimmung des Energiebedarfs eines aktiven Tieres sind in der Vergangenheit die verschiedensten Verfahren angewendet worden. Diese lassen sich grob in zwei Gruppen einteilen. Auf der einen Seite wird in vielen Studien versucht, den Energiebedarf der Tiere direkt im Freiland zu messen. Der Vorteil dieser Methoden ist, daß sich die Tiere in ihrem natürlichen Lebensraum bewegen, der Nachteil, daß die Versuchsbedingungen schwer zu kontrollieren sind und die beeinflussenden Faktoren kaum überblickt werden können. Eine der verbreitetsten Methoden ist der Einsatz doppelt-markierten Wassers (z.B. COSTA et al. 1986, GALES & GREEN 1990). Diese Methode basiert allerdings auf einer Reihe von Annahmen über den Wasserhaushalt des Tieres, die das Ergebnis verfälschen

können (vgl. NAGY 1980). Außerdem wird nur ein Gesamtenergiebudget gemessen, die Kosten einzelner Verhaltensweisen können nicht bestimmt werden. Weitere Methoden der Bestimmung des Energieverbrauchs im Freiland sind die Messung der Herzschlagrate unter Verwendung von Radiotelemetrie (z.B. BUTLER 1985) oder die Durchführung respiratorischer Messungen (HÜPPOP 1988). Beide Methoden sind technisch aufwendig, die Messung des Gasaustauschs im Freiland ist nur in Ausnahmefällen möglich (HÜPPOP 1988).

Auf der anderen Seite stehen Methoden, die nur im Labor durchgeführt werden können. Sie bieten kontrollierte Bedingungen, müssen aber hinsichtlich ihrer Übertragbarkeit auf die natürlichen Verhältnisse vorsichtig interpretiert werden. Auf Laufbändern (z.B. BECH & NOMOTO 1982), in Strömungskanälen (z.B. WOAKES & BUTLER 1983, BAUDINETTE & GILL 1985) und in Windkanälen (z.B. BUTLER et al. 1977) werden die Tiere gezwungen, sich fortzubewegen. Sie können weder die Geschwindigkeit der Fortbewegung selbst wählen, noch den Zeitpunkt frei bestimmen. Andererseits ist die genaue Messung des Energieverbrauchs z.B. durch Respirometrie möglich.

Der Schwimmkanal, erstmals von CULIK & WILSON (1991) für die Bestimmung des Energieverbrauchs von Adéliepinguinen (*Pygoscelis adeliae*) eingesetzt, stellt einen guten Kompromiß zwischen den beiden oben skizzierten Ansätzen dar. Der Gasaustausch und das Verhalten der Pinguine können genauestens aufgezeichnet werden. Gleichzeitig können die Tiere frei entscheiden, wann sie abtauchen, wie schnell sie schwimmen und wie lange sie unter Wasser bleiben wollen. Wie die Ergebnisse der Freilanduntersuchungen zeigen, war auch die Dimension des in dieser Untersuchung verwendeten Kanals gut gewählt. Die doppelte Länge des Kanals (ca. 36 m) stimmt fast mit der mittleren Länge der Tauchgänge im Freiland (37.9 m) überein.

Die im Vergleich zur Geschwindigkeit im Freiland (1.75 m/s) geringere, mittlere Geschwindigkeit im Schwimmkanal (ca. 1.0 m/s) zeigt allerdings, daß der enge Kanal und die Notwendigkeit, nach 18 m Schwimmstrecke abzubremsen und umzudrehen, das Tauchverhalten der Zwergpinguine verändert hat. Außerdem war der Schwimmkanal mit Süßwasser gefüllt. Im Vergleich zu den natürlichen Bedingungen im Meerwasser dürften sich dadurch der Wasserwiderstand sowie der Auftrieb des Pinguinkörpers leicht verändern, was Auswirkungen auf den Energieverbrauch haben könnte.

4.1.2. Energieverbrauch beim Ruhen auf der Wasseroberfläche

Der im Schwimmkanal gemessene Energieverbrauch von 8.5 W/kg in Ruhe auf dem Wasser treibend (Wassertemperatur 10°C) bestätigt die Messungen von STAHEL & NICOL (1982), die die Temperaturregulation des Zwergpinguins im Wasser untersucht haben. Nach ihren Ergebnissen steigt die Wärmeproduktion des Zwergpinguins langsam mit fallender Wassertemperatur an, bis eine kritische Wassertemperatur erreicht ist. Unter dieser Wassertemperatur, die nach STAHEL & NICOL (1982) bei etwa 10°C liegt, steigt der Umsatz des Zwergpinguins stark an. Der in dieser Untersuchung bestimmte Umsatz liegt noch in dem Bereich, der von STAHEL & NICOL (1982) für eine Wassertemperatur von über 10°C vorausgesagt wird. Dies ist angesichts der Versuchsbedingungen nicht erstaunlich. Während die Zwergpinguine bei STAHEL & NICOL (1982) vor den Messungen mindestens eine Stunde an die jeweilige Wassertemperatur adaptiert wurden, dauerten die Versuche im Schwimmkanal maximal nur um die 30 Minuten. Außerdem konnten sich die Pinguine im Schwimmkanal jederzeit durch Bewegungswärme z.B. während eines Tauchgangs wieder aufwärmen und so vor der Auskühlung bewahren.

Nach der von STAHEL & NICOL (1982) bestimmten Abhängigkeit zwischen Wassertemperatur und Wärmeproduktion des Zwergpinguins ergibt sich bei 10°C ein Umsatz von 8.7 W/kg. Die Übereinstimmung dieses Wertes mit dem in dieser Arbeit ermittelten Wert bestätigt zusätzlich die Richtigkeit des respiratorischen Meßsystems.

Als Vergleichswert sei hier noch der Grundumsatz (BMR) des Zwergpinguins genannt (an Land). ASCHOFF und POHL (1970) sagen für einen nonpasserinen Vogel von 1.2 kg einen Grundumsatz von 4.2 W/kg voraus. Meßergebnisse für den Zwergpinguin sind niedriger. Nach STAHEL & NICOL (1987) liegt der Grundumsatz bei 3.3 ± 0.7 W/kg, nach BAUDINETTE et al. (1986) bei 3.1 ± 0.1 W/kg. Für die weitere Diskussion wird in dieser Arbeit der Mittelwert von 3.2 W/kg verwendet.

4.1.3. Energieverbrauch beim Schwimmen

Im Schwimmkanal wurden die Leistung sowie die Transportkosten des Zwergpinguins beim Tauchen bei verschiedenen Geschwindigkeiten ermittelt. Die Pinguine mußten im Kanal innerhalb von knapp 36 m Wegstrecke zweimal beschleunigen sowie zweimal abbremsen (erste Beschleunigung nach dem Abtauchen in der Meßkammer, erstes Abbremsen am Ende des Kanals, zweite Beschleunigung nach dem Umdrehen im Kanal, zweites Abbremsen vor dem Auftauchen in der Meßkammer). Dies muß bei der Übertragung der Ergebnisse auf die Verhältnisse in freier Natur berücksichtigt werden. Um eine Diskussionsgrundlage zu schaffen, die vom Versuchsaufbau möglichst unabhängig ist, wurde daher zunächst der Energiebedarf der Pinguine für das doppelte Beschleunigen und Abbremsen im Kanal von den errechneten Leistungswerten abgezogen (siehe Tabelle 6). Die dafür verwendete Formel wurde aus der von CULIK et al. (inger.) benutzten Formel abgeleitet und birgt einige Unsicherheitsfaktoren, die im Methodenteil beschrieben sind. Ein Vergleich der Werte vor und nach der Korrektur (siehe Tabelle 6) zeigt allerdings, daß der so möglicherweise entstandene Fehler vertretbar klein ist, da bei der relativ geringen Geschwindigkeit des Zwergpinguins der Energieaufwand für Beschleunigung und Abbremsung im Verhältnis zur Gesamtleistung unerheblich bleibt.

Im folgenden soll nun versucht werden, die Ergebnisse aus dem Schwimmkanal auf die Verhältnisse in der freien Natur zu übertragen. Die mittlere Geschwindigkeit der Zwergpinguine im Schwimmkanal lag bei etwa 1.0 m/s. Höhere Geschwindigkeiten wurden nur auf kurzen Abschnitten des Kanals erreicht. Auf See aber schwimmt der Zwergpinguin nach den Ergebnissen dieser Arbeit mit einer mittleren Geschwindigkeit von 1.75 m/s. Der Unterschied zwischen diesen beiden mittleren Geschwindigkeiten ist sicherlich auf die Versuchsbedingungen zurückzuführen. Der enge Kanal sowie die Notwendigkeit, nach etwa 18 Metern eine Kehrtwendung durchzuführen, haben die Pinguine offensichtlich erheblich abgebremst.

Dennoch ist es möglich, aus den gewonnenen Werten indirekt auch auf den Energieverbrauch der Zwergpinguine bei ihrer normalen Geschwindigkeit auf See zu schließen. CULIK et al. (1991 und inger.) haben gezeigt, daß der Energieverbrauch von verschiedenen Pinguinarten mit zunehmender Geschwindigkeit exponentiell zunimmt. Die Transportkosten jedoch, d.h. der Energieverbrauch pro

zurückgelegter Wegstrecke, sind in einem bestimmten Geschwindigkeitsbereich, (Vorzugsgeschwindigkeit auf See) minimal (vgl. auch NAGY et al. 1984, HUI 1988).

Somit gibt es typischerweise für jede Pinguinart einen Geschwindigkeitsbereich, in dem die Fortbewegung am effizientesten ist. Es ist wahrscheinlich, daß diese Geschwindigkeit von den Tieren nach Möglichkeit während des gesamten Beutezuges beibehalten wird (vgl. WILSON, im Druck).

Diese Gesetzmäßigkeiten können auch auf den Zwergpinguin übertragen werden, da seine mittlere Geschwindigkeit nach den Ergebnissen dieser Arbeit relativ konstant ist und auch über den Tagesablauf hinweg (siehe Tabelle 14) kaum schwankt. Damit ergibt sich, daß das Minimum der Transportkosten für den Zwergpinguin im Geschwindigkeitsbereich von 1.75 m/s anzunehmen ist.

Mit dieser Annahme und anhand der Meßwerte wurde versucht, übereinstimmend mit den Ergebnissen von CULIK et al. (einger.) den Zusammenhang zwischen Schwimmgeschwindigkeit und Transportkosten des Zwergpinguins mit einer polynomialen Funktion dritten Grades zu modellieren:

$$COT = (a \times v^3 + b \times v^2 + c \times v + P_R) / v$$

P_R ist die Leistung [W/kg] der Pinguine in Ruhe auf der Wasseroberfläche schwimmend, v ist die Schwimmgeschwindigkeit [m/s] und a , b und c sind unbekannte Parameter, die das Tauchen des Pinguins im Schwimmkanal beeinflussen. Für P_R wurde nicht der in diesem Versuch ermittelte Ruheumsatz eingesetzt, sondern der statistisch besser abgesicherte Wert von STAHIEL & NICOL (1982), der bei der Durchschnittswassertemperatur während der Versuche von 10°C bei 8.7 W/kg liegt.

Mit diesem Wert ergaben sich bei der Berechnung der polynomialen Regression folgende Parameter:

$$a=5.528, b=-16.547, c=20.318$$

Die aus den Daten der Versuche im Schwimmkanal berechneten Werte werden von der sich so ergebenden Funktion (Abbildung 36) relativ gut beschrieben

($r^2=0.89$, $n=9$). Für die mittlere Geschwindigkeit des Zwergpinguins auf See von 1.75 m/s ergeben sich Transportkosten beim Dauerschwimmen von 13.3 J/kg/m.

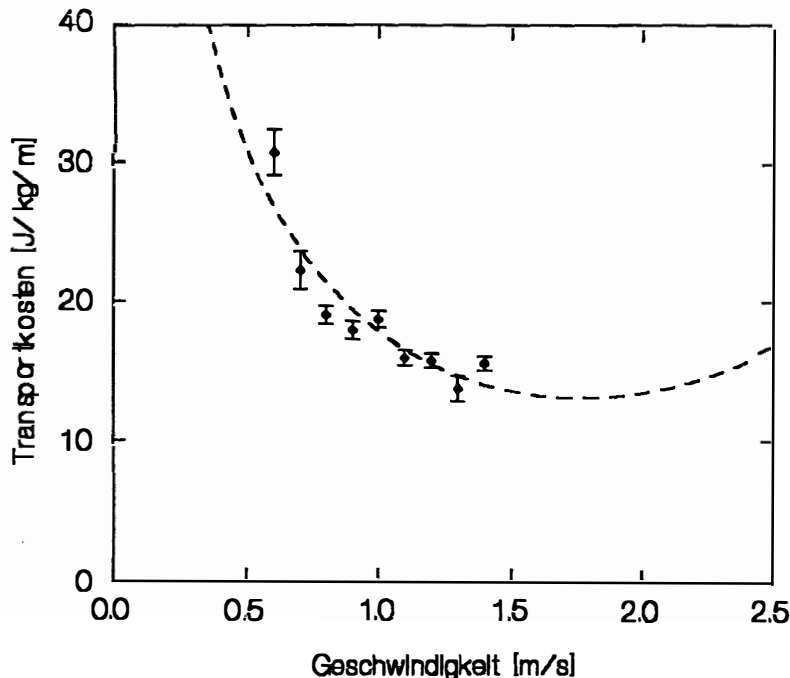


Abbildung 36: Extrapolierte Transportkosten (COT) von Zwergpinguinen beim Dauerschwimmen unter Wasser bei verschiedenen Geschwindigkeiten; die Fehlerbalken zeigen die Standardfehler der tatsächlichen Meßwerte (vgl. Abbildung 14); die eingezeichnete Funktion ist als Modell zu verstehen

Aus den Transportkosten kann die Leistung beim Dauerschwimmen als $P_S = \text{COT} \times v$ hergeleitet werden. Die sich daraus ergebende Funktion ist in Abbildung 37 dargestellt. Sie beschreibt die Leistungswerte, die aus den im Schwimmkanal gewonnenen Daten berechnet wurden, nur ungenügend ($r^2=0.40$, $n=9$). Diese hatten sich allerdings bereits in der Auswertung als über den gesamten untersuchten Geschwindigkeitsbereich weitgehend homogen und damit wenig aussagekräftig herausgestellt. Basierend auf den oben ausgeführten Annahmen und Ergebnissen mag die sich ergebende Funktion daher als Modell für die Leistung des Zwergpinguins beim Dauerschwimmen genügen, zumal sie in ihrer Charakteristik mit den Ergebnissen von CULIK et al. (1991 und einger.) übereinstimmt. Es ergibt sich für die mittlere Geschwindigkeit des Zwergpinguins auf See von 1.75 m/s eine Leistung von 23.2 W/kg.

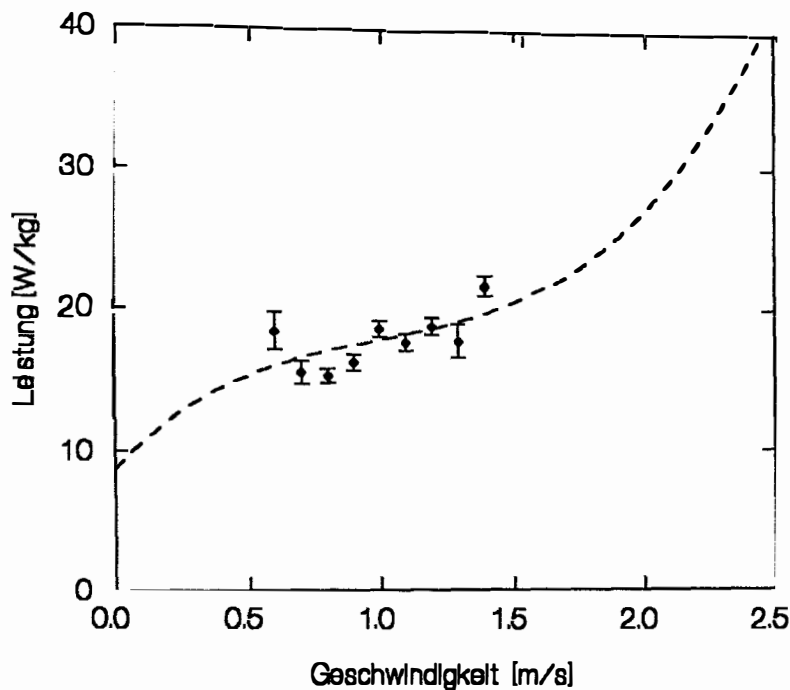


Abbildung 37: Extrapolierte Leistung von Zwergpinguinen beim Dauerschwimmen unter Wasser bei verschiedenen Geschwindigkeiten; die Fehlerbalken zeigen den Standardfehler der tatsächlichen Meßwerte (vgl. Abbildung 13); die eingezeichnete Funktion ist als Modell zu verstehen

Die so bestimmten Funktionen modellieren die Transportkosten sowie die Leistung des Zwergpinguins beim Dauerschwimmen ohne Beschleunigung und Abbremsung. In freier Natur beschleunigt und bremst der Pinguin natürlich häufig. Um eine Annäherung für den Energieverbrauch auf See zu bekommen, wurde daher der Energieverbrauch für den "durchschnittlichen" Tauchgang des Zwergpinguins von 21.3 Sekunden Länge in eine mittlere Tiefe von 1.1 m mit einmaligem Beschleunigen und Abbremsen berechnet. Es ergibt sich eine Leistung von 24.3 W/kg ($7.6 \times \text{BMR}$) sowie Transportkosten von 13.9 J/kg/m. Die geleistete Arbeit für einen solchen Tauchgang liegt bei 0.65 kJ.

Unter Annahme einer Beschleunigung zu Beginn sowie einer Abbremsung am Ende eines jeden Tauchgangs können die Leistungswerte natürlich auch für Tauchgänge mit anderen maximalen Tauchtiefen bestimmt werden. Die Arbeit pro Tauchgang steigt linear mit zunehmender maximaler Tauchtiefe und damit auch zunehmender Tauchdauer an (Abbildung 38). Mit großer Wahrscheinlichkeit wird der Zwergpinguin insbesondere bei Tauchgängen, die dem Beutefang dienen, mehrmals beschleunigen und abbremsen. Somit müssen die berechneten Werte als Minimalwerte angesehen werden.

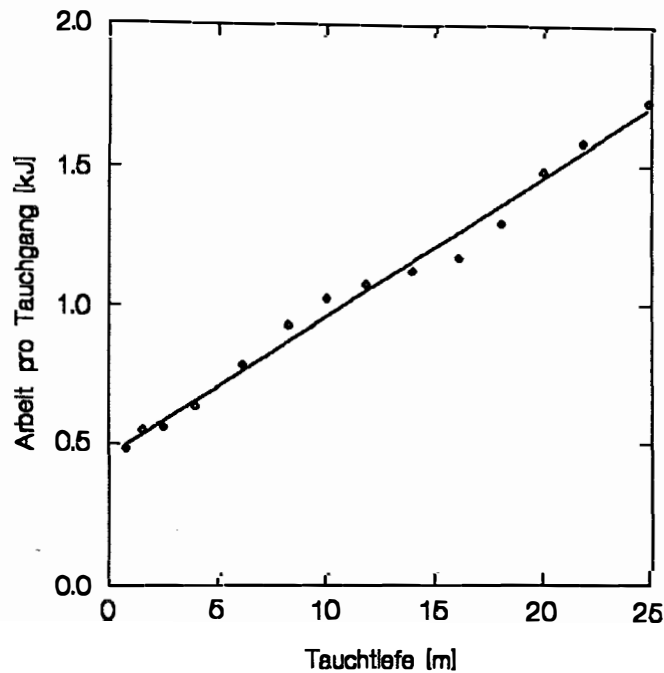


Abbildung 38: Arbeit pro Tauchgang in Abhängigkeit von der maximalen Tauchtiefe des Tauchgangs ($r^2=0.99$, $SE=0.046$, $n=14$)

4.1.4. Die aerobe Tauchgrenze (ATG)

Die aerobe Tauchgrenze (ATG) ist als der Zeitpunkt definiert, an dem bei einer bestimmten Verbrauchsrate und aerobem Stoffwechsel der Sauerstoff in einigen Organen im Körper eines tauchenden Tieres aufgebraucht ist. Sie ist deshalb von zentraler Bedeutung für tauchende Tiere, weil sie die Tauchdauer einzelner Tauchgänge und damit die Gesamtzeit unter Wasser maßgeblich beeinflusst. Die ATG ist im wesentlichen eine Funktion der Größe des Sauerstoffspeichers des Körpers und der Stoffwechselintensität. Bei Überschreiten der ATG während eines Tauchgangs wird zunächst vor allem in den Muskeln auf anaeroben Stoffwechsel umgeschaltet (HORNING 1992). Dieser ist weit weniger effizient als der aerobe (Verhältnis 1:18), außerdem geht das tauchende Tier unter der dann einsetzenden Laktatproduktion eine Sauerstoffschuld ein. Das Laktat muß später während einer unverhältnismäßig längeren Oberflächenzeit oxidiert werden (PÜTZ 1994). Um die Zeit unter Wasser und damit die Zeit, in der nach Beute gesucht werden kann, zu optimieren, ist es für das tauchende Tier daher sinnvoll, die Länge seiner Tauchgänge unterhalb der ATG zu halten, und nur im Ausnahmefall, z.B. wenn Beute entdeckt worden ist, eine Sauerstoffschuld einzugehen.

Aus den gewonnenen Ergebnissen ist es auf zweierlei Art und Weise möglich, die ATG des Zwergpinguins zu bestimmen. Einerseits wurde bereits im Ergebnisteil anhand der im Freiland beobachteten Tauchdauern sowie der zugehörigen Oberflächenzeiten gezeigt, daß die ATG des Zwergpinguins wahrscheinlich im Bereich zwischen 34.3 bis 46.1 Sekunden liegt (vgl. HORNING 1992, PÜTZ 1994). Andererseits kann die aerobe Tauchgrenze auch nach der Formel

$$ATG = \frac{e.\ddot{A}. \times OXY}{P}$$

mit:

- e.Ä. = energetisches Äquivalent (19.7 J/ml O₂)
- OXY = mitgeführter Sauerstoffvorrat (ml O₂/kg)
- P = Leistung (W/kg)

berechnet werden. Die Leistung des Zwergpinguins während eines typischen Tauchgangs mit einer mittleren Geschwindigkeit von 1.75 m/s liegt nach obiger Diskussion bei 24.3 W/kg. Der Sauerstoff wird beim Zwergpinguin vor allem im Blut, in den Muskeln sowie im Lungen-Luftsack-System gespeichert (MILL & BALDWIN 1983). Der mitgeführte Sauerstoffvorrat wurde anhand mehrerer Quellen bestimmt (CULIK et al. (einger.), MILL & BALDWIN 1983, NICOL (persönliche Mitteilung)) (siehe Tabelle 15) und beträgt 55.3 ml/kg.. Bei *Pygoscelis*-Pinguinen (57 bis 63 ml/kg, CULIK et al., einger.), Robben (55 bis 70 ml/kg) und Walen (44 bis 76 ml/kg) (SNYDER 1983) wurden vergleichbare Werte ermittelt.

Tabelle 15: Zusammensetzung des Sauerstoffspeichers beim Zwergpinguin; ^A Nicol (persönliche Mitteilung); der Sauerstoffspeicher faßt insgesamt 55.3 ml O₂ pro kg; die übernommenen Werte aus CULIK (einger.) stammen vom Adélie-Pinguin; für den Zwergpinguin sind sie nicht verfügbar

	Blut		Muskel	Lunge/ Luftsäcke	Quelle
	arteriell	venös			
Anteil am Körpergewicht [%]	3.4	8.9	35		CULIK (einger.)
Atmungspigment [g/l]	180	180	28		MILL & BALDWIN (1983)
O ₂ -Bindungskapazität [ml/g]	1.37	1.37	1.34		MILL & BALDWIN (1983)
Sättigung vor dem Tauchgang [%]	95	70	100		CULIK (einger.)
O ₂ -Verfügbarkeit beim Tauchens [%]	96	96	100		CULIK (einger.)
O ₂ [ml/kg]	7.6	14.7	13.1	19.9 ^A	

Es ergibt sich eine aerobe Tauchgrenze von 44.8 Sekunden. Dieser Wert bestätigt und präzisiert das aus den Tauchdauern und den Oberflächenzeiten gewonnene Ergebnis (34.3 bis 46.1 Sekunden). Er ist dennoch mit Vorsicht zu beurteilen, da insbesondere die Berechnung des mitgeführten Sauerstoffvorrates fehlerhaft sein kann und auf unter Laborbedingungen gewonnenen Daten beruht, die teilweise vom Adéliepinguin stammen. Der dem Zwergpinguin tatsächlich während des Tauchens zur Verfügung stehende Sauerstoffvorrat liegt nach NICOL (persönliche Mitteilung) wahrscheinlich niedriger als der hier berechnete, was die aerobe Tauchgrenze ebenfalls verringern würde. Als erste Näherung mag die hier durchgeführte Berechnung jedoch genügen.

Gestützt wird die berechnete ATG durch die Ergebnisse der Freilanduntersuchungen zur Tauchaktivität des Zwergpinguins. Nur 2% aller Tauchgänge (bzw. 8% aller Tauchgänge unter 0.5 m) dauern länger als 45 Sekunden (vgl. Tabelle 11). Das heißt, daß der Zwergpinguin nur in Ausnahmefällen seinen Sauerstoffspeicher vollkommen leert und eine Sauerstoffschuld eingeht. Dies ist, wie bereits oben erwähnt, ökologisch sinnvoll, da so die Zeit unter Wasser optimiert wird. Auch Zügel-, Esels- und Adéliepinguine (CULIK et al., einger.) und z.B. Weddellrobben (KOOYMAN et al. 1980) zeigen ein vergleichbares Verhalten. Nur bei den wenigsten Tauchgängen wird die jeweilige aerobe Tauchgrenze überschritten. Anderes ist von KOOYMAN et al. (1992) bei Königspinguinen beobachtet worden. Diese Tiere sollen bei 40 bis 45% aller Tauchgänge die ATG überschreiten. Dieses Ergebnis stimmt mit Schlußfolgerungen von BALDWIN (1988) überein, der zeigte, daß die Muskulatur von Königspinguinen für längeren anaeroben Stoffwechsel geeignet ist (viele dicke, weiße Muskelfasern, hohe pH-Pufferkapazität des Muskels, viel Lactatdehydrogenase).

Für den Zwergpinguin bestätigen bisherige Untersuchungen zum mechanischen und physiologischen Hintergrund der Fortbewegung die Annahme, daß die Energie vor allem aerob gewonnen wird. CLARK & BEMIS (1979) haben frühere Annahmen bestätigt, daß die Pectoralis- und Supracoracoideusmuskeln den Vortrieb beim Zwergpinguin leisten. Diese Muskeln sind nach MILL & BALDWIN (1983) und BALDWIN (1988) vorwiegend aerober Funktion. Der Durchmesser der Muskelfasern sowie die pH-Pufferkapazität der Muskeln sind klein und auch die Aktivität der Lactatdehydrogenase ist gering (BALDWIN 1988), alles Hinweise auf eine geringe anaerobe Leistungsfähigkeit der Muskulatur (BALDWIN 1988). MILL & BALDWIN (1983) folgerten, daß die Zwergpinguine aufgrund der begrenzten,

anaeroben Funktion der Muskeln mit einer relativ konstanten Geschwindigkeit schwimmen müssen, keine Sprints durchführen, sowie nicht besonders tief tauchen. Weiterhin ist der Sauerstoffspeicher der Schwimmuskulatur relativ kleiner als der größerer, antarktischer Pinguine (MILL & BALDWIN 1983), was das Tauchvermögen zusätzlich reduzieren sollte. Alle diese Annahmen werden durch die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit bestätigt.

Aus der ATG kann die aerobe Tauchdistanz, d.h. die Distanz, die innerhalb der aeroben Tauchgrenze zurückgelegt werden kann, nach der Formel $ATD = v \times ATG$ (v =Schwimmgeschwindigkeit) berechnet werden. Sie liegt bei einer mittleren Geschwindigkeit von 1.75 m/s bei 78.4 Metern. Diese Strecke wird entsprechend wie oben nur bei einem Bruchteil der Tauchgänge überschritten (vgl. Tabelle 11).

In Abbildung 39 sind die aerobe Tauchdauer (ATG) und die aerobe Tauchdistanz (ATD) in Abhängigkeit von der Schwimmgeschwindigkeit des Zwergpinguins dargestellt.

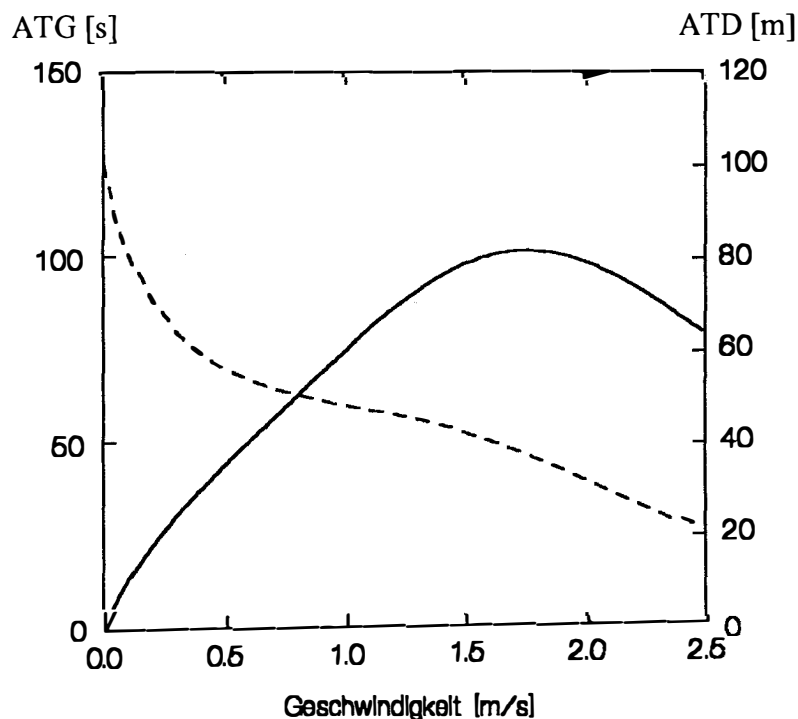


Abbildung 39: ATG (gestrichelte Linie) und ATD (durchgezogene Linie) des Zwergpinguins in Abhängigkeit von der Schwimmgeschwindigkeit

Die aerobe Tauchdistanz findet ihr Maximum etwa bei der mittleren Geschwindigkeit des Zwergpinguins auf See von 1.75 m/s. Die aerob unter Wasser zurücklegbare Strecke ist für den Zwergpinguin also bei seiner Vorzugsgeschwindigkeit maximal. Ein ökologisch sinnvolles Ergebnis, da die Wahrscheinlichkeit, Beute zu finden, von der Länge der unter Wasser geschwommenen Strecke abhängig ist (siehe unten).

4.1.5. Gesamtenergieverbrauch während eines Beutezuges

Durch Kombination der Leistungswerte des Zwergpinguins beim Tauchen mit den Ergebnissen des Geschwindigkeitsdatenspeichers kann der Gesamtenergieverbrauch des Zwergpinguins während eines Tages auf See (FMR (field metabolic rate), vgl. NAGY et al. 1984) errechnet werden. Dieser setzt sich zusammen aus der beim Schwimmen unter Wasser geleisteten Arbeit und der an der Wasseroberfläche geleisteten Arbeit.

Um letztere zu bestimmen, wird angenommen, daß der Zwergpinguin an der Wasseroberfläche vorwiegend ruht und nicht schwimmt. Dies ist wahrscheinlich, da die Fortbewegung an der Wasseroberfläche für den Zwergpinguin mit signifikant höherem Energieeinsatz verbunden ist, als die Fortbewegung unter Wasser (BAUDINETTE & GILL 1984). Außerdem wurde auch bei anderen Pinguinarten beobachtet, daß sie an der Wasseroberfläche vorwiegend ruhen (WILSON, im Druck).

Für das Ruhen an der Wasseroberfläche wird nach STAHEL & NICOL (1982) eine Leistung von 8.7 W/kg angenommen. Die Arbeit an der Oberfläche ergibt sich dann aus dieser Leistung multipliziert mit der gesamten Oberflächenzeit eines Beutezuges, die Arbeit beim Tauchen aus der Gesamtzeit unter Wasser multipliziert mit der durchschnittlichen Leistung beim Tauchen von 24.3 W/kg (s.o.).

Da, wie im Ergebnisteil beschrieben, signifikante Veränderungen der Tauchaktivität über die Brutperiode hinweg zu beobachten sind, wird die Berechnung der FMR auf See für drei verschiedene Phasen der Jungenaufzucht durchgeführt. Die Ergebnisse sind Tabelle 16 zu entnehmen.

Tabelle 16: Parameter der Tauchaktivität und daraus berechnete FMR auf See für verschiedene Stadien der Brutperiode; die Arbeit pro Beutezug ist angegeben für einen Zwergpinguin mit einem Gewicht von 1.2 kg

Zeitraum der Brutperiode	n	Zeit auf See [hh:mm:ss]	Aktivität auf See [%]	FMR auf See [kJ/kg/d]	Arbeit/Beutezug [kJ]	FMR/BMR
1.-2. Woche	5	17:29:36	54.1	1481	1294.9	5.4
2.-3. Woche	4	18:07:22	63.7	1610	1458.5	5.8
3.-4. Woche	3	18:52:19	76.7	1786	1685.2	6.5

COSTA et al. (1986) ermittelten mit anderer Methodik (doppelt markiertes Wasser) den Energieverbrauch auf See mit 1124 kJ/kg/d. Diese Untersuchungen wurden im September 1984, d.h. knapp vor Beginn der Brutperiode, durchgeführt. GALES & GREEN (1990) haben mit gleicher Methodik den Energieverbrauch auf See ebenfalls für verschiedene Phasen des Fortpflanzungszyklus des Zwergpinguins bestimmt. Sämtliche Ergebnisse sind zum Vergleich in Tabelle 17 zusammengefaßt.

Tabelle 17: Vergleich der Ergebnisse verschiedener Autoren für die FMR des Zwergpinguins auf See (DMW = doppelt markiertes Wasser)

FMR auf See [kJ/kg/d]				Quelle	Methode
Partnersuche	Jungenaufzucht				
	früh	mittel	spät		
-	1481	1610	1786	vorliegende Arbeit	Schwimmkanal/ Datenspeicher
1890	2161	2748	3029	GALES & GREEN (1990)	DMW
1124				COSTA et al. (1986)	DMW

Die Werte aus GALES & GREEN (1990) liegen erheblich über den Ergebnissen dieser Arbeit. Der von COSTA et al. (1986) bestimmte Wert läßt sich im zeitlichen Verlauf gut mit den hier gemessenen Umsatzraten verbinden. Der große Unterschied zwischen den beiden mit gleicher Methodik bestimmten Werten für die Zeit knapp vor Beginn der Brutperiode zeigt, welche Fehler bei der Bestimmung von Umsatzraten mit doppelt markiertem Wasser auftreten können. Über die Richtigkeit der hier bestimmten Werte kann dieser Vergleich daher wenig aussagen, der ermittelte Bereich scheint aber realistisch zu sein.

4.1.6. Energiebedarf pro Tag während der Brutperiode

Um eine Abschätzung der Beutemenge, die für den Zwergpinguin in seinem Jagdgebiet vorhanden sein muß, durchführen zu können, soll der maximale Energiebedarf eines adulten Zwergpinguins von 1.2 kg Gewicht berechnet werden. Im Jahresverlauf ist der Energiebedarf in der letzten Phase der Brutperiode am höchsten (vgl. GALES & GREEN 1990). Der Energiebedarf, der während eines Beutezuges zu decken ist, setzt sich dann zusammen aus der Energie, die der Pinguin für einen Tag auf See sowie einen Tag an Land benötigt, und der Energie, welche die etwa vier Wochen alten Küken an einem Tag verbrauchen.

Die für diese Berechnung zusätzlich erforderlichen Daten für den Energieverbrauch des Zwergpinguins wurden aus GALES & GREEN (1990) entnommen. Diese Daten wurden mit doppelt markiertem Wasser bestimmt und enthalten daher die bereits oben diskutierten Fehlerquellen. Andere Literaturangaben sind jedoch nicht verfügbar. Die Ergebnisse der folgenden Berechnung müssen daher mit entsprechender Vorsicht beurteilt werden.

Nach GALES & GREEN (1990) liegt der Energiebedarf des Zwergpinguins an Land (FMR an Land) bei 661 kJ/kg/d, der Bedarf der Küken bei 867 kJ/kg/d (mittleres Gewicht der Küken: 826 g, im Mittel 1.7 Küken pro Zwergpinguinpaar). Die Umsatzrate des Tages, an dem der Pinguin auf Beutezug geht, wird aus der FMR auf See (1786 kJ/kg/d, siehe Tabelle 16), aus der FMR an Land (661 kJ/kg/d) sowie aus der Zeit auf See (18:52:19) berechnet.

Für einen adulten, 1.2 kg schweren Zwergpinguin und seine Küken am Ende der Brutperiode ergibt sich für zwei Tage (ein Tag an Land, ein Tag auf See) ein Gesamtenergiebedarf von 3865 kJ (siehe Tabelle 18). Dieser muß durch den Fangerfolg eines Beutezuges abgedeckt werden.

Zum Vergleich sei der Energiebedarf angegeben, den der Zwergpinguin außerhalb der Brutperiode während eines Beutezuges abdecken muß. Dieser liegt nach COSTA et al. (1986) bei 1026 kJ (siehe Tabelle 18). Beiden Werten liegt die Annahme zugrunde, daß der Pinguin während des Beutezuges weder Gewicht gewinnt noch verliert. Nach GALES & GREEN (1990) schwankt das Gewicht des Zwergpinguins vor und nach dem Beutezug nur um $\pm 2.5\%$.

Die Nahrung des Zwergpinguins im Untersuchungsgebiet Marion Bay besteht nach GALES (1989) zu 71% aus kleinen Schwarmfischen (vorwiegend aus den Familien *Chupeidae* und *Engraulidae*), zu 20.2% aus Tintenfischen und zu 8.8 % aus Crustaceen (%Frischgewicht). Für eine quasi identische Nahrungszusammensetzung errechneten GALES & GREEN (1990) einen für den Zwergpinguin umsetzbaren Energiegehalt von 3.87 kJ/g Frischmasse. Um den maximalen Energiebedarf innerhalb der Brutperiode von 3865 kJ zu decken, muß der Zwergpinguin daher 1000 g Nahrung während eines Beutezuges aufnehmen, etwa zwei Drittel seines eigenen Körpergewichts von 1.2 kg. Vor der Brutperiode muß nur etwa ein Drittel dieser Nahrungsmenge pro Beutezug gefangen werden (siehe Tabelle 18).

Tabelle 18: Energiebedarf eines adulten Zwergpinguins (1.2 kg) am Ende der Brutperiode sowie außerhalb der Brutperiode (a: aus GALES & GREEN 1990, b: aus COSTA et al. 1986, c: ermittelt aus CULLEN et al. 1992)

	Ende der Brutperiode	vor der Brutperiode
Arbeit eines Tages mit Beutezug [kJ]	1855	1026 ^b
Arbeit eines Tages an Land [kJ]	793 ^a	
Arbeit für die Küken (zwei Tage) [kJ]	1217 ^a	
Summe, d.h. Gesamtenergiebedarf [kJ]	3865	1026
Energiegehalt der Nahrung [kJ/g]	3.87 ^a	3.87 ^a
benötigte Nahrung [g]	1000	284
Gewicht eines Beutetieres [g]	5 ^c	5 ^c
notwenige Anzahl an Beutetieren	200	57
Länge des Beutezuges [hh:mm:ss]	18:52:19	14:30:00 ^b
Arbeit für einen Beutezug [kJ]	1685	815 ^b
notwendige Effizienz des Beutezuges	2.3	1.3 ^b

Ein durchschnittliches Beutetier des Zwergpinguins hat ein Gewicht von etwa 5 g (ermittelt aus CULLEN et al. 1992). Daraus folgt, daß der Zwergpinguin am Ende der Brutperiode etwa 200 Beutetiere pro Beutezug fangen muß, um seinen Energiebedarf und den der Küken zu decken. Über die Anzahl an Tauchgängen, die erfolgreich durchgeführt werden müssen, um diese Menge an Nahrung zu erbeuten, kann anhand der vorliegenden Daten keine Aussage gemacht werden. Auch aus der Literatur ist nicht zu entnehmen, wieviele Beutetiere der Zwergpinguin pro Tauchgang fangen kann. Die Jagdtechnik des Zwergpinguins, der ganze Fischschwärme zusammentreibt, um seine Chance, Beute zu machen, zu

erhöhen (vgl. WILSON, im Druck, genaueres siehe 4.3.1.), läßt allerdings die Vermutung zu, daß häufig während eines Tauchgangs auch mehrere Beutetiere gefangen werden. Andererseits läßt die kurze Dauer der Tauchgänge bzw. das eingeschränkte Tauchvermögen des Zwergpinguins dem Tier unter Wasser nur wenig Zeit, Beutetiere zu verfolgen und zu fangen.

Der Quotient aus dem Gesamtenergiebedarf, d.h. dem Energieverbrauch auf See und an Land, und der auf See geleisteten Arbeit ist ein Maß für die Effizienz eines Beutezuges (foraging efficiency, FE, vgl. NAGY et al. 1984). Sie liegt für den Zwergpinguin in der Zeit des maximalen Energiebedarfs in der Endphase der Brutperiode bei 2.3 (3865 kJ/1685 kJ, siehe Tabelle 18), d.h. der Pinguin muß in diesem Zeitraum während eines Beutezuges mindestens das 2.3fache der eingesetzten Energie in Form von Nahrung zurückgewinnen. Dieser Wert liegt noch im Bereich des Möglichen. Für den Brillenpinguin (*Spheniscus demersus*) haben NAGY et al. (1984) eine FE von 2.1 berechnet. Außerhalb der Brutperiode liegt die Fangeffizienz des Zwergpinguins bei 1.3.

Für die gesamte, etwa 350 Brutpaare umfassende Kolonie in Marion Bay ergibt sich damit während der Brutperiode ein maximaler Bedarf an Nahrung pro Tag von 350 kg. Außerhalb der Brutperiode dürften die 700 Tiere auf Basis der Ergebnisse von COSTA et al. (1986) etwa 200 kg Nahrung pro Tag benötigen. Bei einer Brutperiode mit einer Länge von 57 Tagen (GALES & GREEN 1990) ergibt sich damit grob ein maximaler Jahresbedarf von 80 Tonnen Nahrung für die gesamte Kolonie. Der Jahresbedarf eines Einzeltieres liegt damit etwa bei 117 kg Nahrung. Dieser Wert stimmt relativ gut mit dem von GALES & GREEN (1990) ermittelten Wert von 137 kg überein.

4.2. Untersuchungen zum Verhalten des Zwergpinguins auf See

4.2.1. Schwimmgeschwindigkeit

In der Vergangenheit ist nur in wenigen Untersuchungen der Versuch unternommen worden, die Geschwindigkeit des Zwergpinguins beim Tauchen auf See zu bestimmen. NORRIS (1965) bestimmte als erster von einem Unterseeboot aus die Geschwindigkeit eines einzelnen Zwergpinguins. Die von ihm gemessene

Geschwindigkeit von 4.5 m/s (16.2 km/h) liegt allerdings, auch als Maximalgeschwindigkeit, außerhalb des Bereiches, den die vorliegende wie auch andere Untersuchungen ergeben haben. Es liegt daher nahe, daß NORRIS ein Meßfehler unterlaufen ist (vergleiche DANN & CULLEN (1989), GALES (1989)). BARTON (1979) bestimmte vom fahrenden Boot aus die Geschwindigkeit wiederum nur eines Individuums mit 1.58 m/s (5.7 km/h). Eine ähnlichen Wert (1.72 m/s (6.2 km/h)) ermittelten CLARK & BEMIS (1979) in einem Schwimm-tank. DANN & CULLEN (1989) stoppten im Mittel 1.78 m/s (6.4 km/h) bei sechs nahe am Strand entlang schwimmenden Tieren. Die ermittelten Werte werden von den jeweiligen Autoren als Maximalgeschwindigkeiten (Unterwasser-Sprints) interpretiert, da sich die Pinguine aufgrund der jeweiligen Versuchssituation in einem alarmierten Zustand befunden haben sollen.

GALES et al. (1990) konnten erstmals unter Einsatz von mit Geschwindigkeits-sensoren ausgestatteten Datenspeichern die Geschwindigkeit von zwei Zwergpinguinen über ganze Beutezüge hinweg aufzeichnen. Sie ermittelten einen mittlere Geschwindigkeit von 2.4 bzw. 2.3 m/s (8.6 bzw. 8.3 km/h) sowie eine Maximalgeschwindigkeit von 3.19 m/s (11.5 km/h). Die verwendeten Geschwin-digkeitssensoren wurden jedoch nicht an den Tieren selber, sondern separat von einem Boot aus kalibriert, was die Ergebnisse verfälschen könnte.

Die vorliegende Untersuchung schließlich hat als Ergebnis eine mittlere Geschwindigkeit der Zwergpinguine beim Tauchen von 1.75 m/s (6.3 km/h). Die höchste überhaupt gemessene Geschwindigkeit lag bei 3.25 m/s (11.7 km/h). Die mittlere Maximalgeschwindigkeit aller Beutezüge lag bei 3.0 m/s (10.8 km/h).

Die Ergebnisse der verschiedenen Studien sind in Tabelle 19 zusammengefaßt.

Tabelle 19: Vergleich der Ergebnisse verschiedener Autoren für die Schwimm-geschwindigkeiten des Zwergpinguins beim Tauchen

Geschwindigkeit [m/s]		n	Distanz oder Dauer der Messungen	Methode	Quelle
mittlere	maximale				
-	4.5	1		vom U-Boot aus	NORRIS (1965)
-	1.6	1	ca. 100 m	vom Boot aus	BARTON (1979)
-	1.7	3	ca. 10 m	im Schwimm-tank	CLARK & BEMIS (1979)
-	1.8	6	19 m	vom Strand aus	DANN & CULLEN (1989)
2.4	3.2	2	ganze Beutezüge	Datenspeicher	GALES et al.(1990)
1.75	3.25	14	ganze Beutezüge	Datenspeicher	diese Untersuchung

Die ermittelte Maximalgeschwindigkeit wird gestützt durch die im Schwimm-kanal gestoppte und damit von keiner Kalibrierung abhängige Maximalge-

schwindigkeit von 2.8 m/s (10.1 km/h). Aufgrund der Gegebenheiten des Schwimmkanals wundert es nicht, daß diese Geschwindigkeit etwas kleiner ist als die Maximalgeschwindigkeit auf See.

Angesichts dieser Ergebnisse erscheint die von BARTON (1979), CLARK & BEMIS (1979) und DANN & CULLEN (1989) fast übereinstimmend ermittelte Maximalgeschwindigkeit von im Mittel ca. 1.72 m/s (6.2 km/h) als zu gering angesetzt. Sie liegt augenscheinlich im Bereich der in dieser Untersuchung ermittelten mittleren Geschwindigkeit der Zwergpinguine auf See. Vielleicht befanden sich die Pinguine in den entsprechenden Untersuchungen der angeführten Autoren doch nicht in einem alarmierten Zustand. Auch ist z.B. die Untersuchung von DANN & CULLEN auf Landnähe beschränkt. Wie die Ergebnisse dieser Arbeit zeigen, muß die dort erbrachte Geschwindigkeit nicht die für einen Beutezug typische Geschwindigkeit sein, sondern liegt eher niedriger (siehe Tabelle 14).

Die Arbeit von GALES et al. (1990) schließlich hat als Ergebnis eine Maximalgeschwindigkeit, die im Bereich der hier ermittelten liegt. Die von GALES et al. (1990) gemessene mittlere Geschwindigkeit auf See liegt allerdings weit über der hier gemessenen. Dies erstaunt besonders deshalb, weil die verwendeten Meßgeräte erheblich größer und fast doppelt so schwer waren, wie die in dieser Arbeit eingesetzten Geräte.

Im Vergleich mit anderen Pinguinarten weist der Zwergpinguin die langsamste Schwimmgeschwindigkeit auf. Die mittleren Geschwindigkeiten der meisten Pinguinarten liegen bei etwa 2 m/s (z.B. CULIK et al., *inger.*, PÜTZ 1994, WILSON, *im Druck*, WILSON & WILSON, *im Druck*), nur die größte Pinguinart, der Kaiserpinguin, schwimmt mit ca. 3 m/s (KOOYMAN et al. 1992) deutlich schneller. PÜTZ (1994) findet eine lineare Beziehung zwischen mittlerer Schwimmgeschwindigkeit und Körpergewicht bei Pinguinen. Daraus leitet sich für den Zwergpinguin eine Schwimmgeschwindigkeit von 1.86 m/s ab.

Die Reisegeschwindigkeit, d.h. die mittlere Geschwindigkeit des Zwergpinguins unter Einbeziehung aller Ruhepausen während des Beutezuges, wurde in dieser Arbeit mit 1.1 m/s bestimmt. WEAVERS (1992) gibt eine mittlere Nettoreisegeschwindigkeit von 0.4 m/s (1.5 km/h) an. Diese Geschwindigkeit wurde aus dem Zeitunterschied und der Distanz zwischen radiotelemetrisch bestimmten Positionen des Zwergpinguins auf See gewonnen. Da der Pinguin zwischen diesen Positionen sicher nicht in einer geraden Linie geschwommen ist, dürfte die be-

rechnete Geschwindigkeit als Reisegeschwindigkeit zu niedrig sein. DANN & CULLEN (1989) sagen eine "wahrscheinliche Reisegeschwindigkeit" des Zwergpinguins von 0.7 m/s (2.4 km/h) voraus, die aus der oben genannten Maximalgeschwindigkeit errechnet wurde und aus den gleichen Gründen wie oben möglicherweise zu gering ist.

WILSON (1985) hat aus Geschwindigkeitsdaten des Brillenpinguins (*Spheniscus demersus*) ein Verhältnis zwischen maximaler Schwimmgeschwindigkeit und Reisegeschwindigkeit von 1 zu 2.61 berechnet. Dieses Verhältnis auf die Daten dieser Arbeit angewandt (mittlere Maximalgeschwindigkeit der Beutezüge: 3.0 m/s) ergibt eine Reisegeschwindigkeit von 1.15 m/s, die mit der berechneten weitgehend übereinstimmt. Eine Reisegeschwindigkeit in dieser Größordnung ist auch im Vergleich mit anderen Pinguinarten wahrscheinlich. WILSON (im Druck) stellt heraus, daß die meisten Pinguine eine mittlere Reisegeschwindigkeit von 1.25 m/s haben.

Bei den in dieser Arbeit ermittelten Geschwindigkeitswerten ist zu berücksichtigen, daß sie von Zwergpinguinen stammen, die mit extern angebrachten Geräten ausgerüstet waren. Schon WILSON et al. (1986) haben ermittelt, daß mit zunehmender Größe der eingesetzten Meßgeräte die Schwimmgeschwindigkeit abnimmt. Da die Untersuchungen im Schwimmkanal aber keine signifikante Abnahme der Schwimmgeschwindigkeit bei den Pinguinen mit Datenspeicher ergeben haben, wurde auf eine entsprechende Korrektur der Geschwindigkeitswerte verzichtet. Eine gewisse, durch die Geräte verursachte Verminderung der Geschwindigkeit kann aber nicht ausgeschlossen werden, insbesondere deshalb, weil die Tiere im Freiland wesentlich schneller schwammen, als im Schwimmkanal.

Bei der Bewertung der Ergebnisse sind außerdem die methodischen Schwierigkeiten zu beachten, die beim Einsatz der Geschwindigkeitsdatenspeicher auftraten. Die Flügelräder der Geschwindigkeitssensoren waren nicht empfindlich genug, so daß Geschwindigkeiten unter 0.75 m/s nicht aufgezeichnet werden konnten. So niedrige Geschwindigkeiten erscheinen aufgrund der Ergebnisse aus dem Schwimmkanal unwahrscheinlich, da sie energetische Nachteile für den Zwergpinguin mit sich bringen. Dennoch können sie nicht ausgeschlossen werden, was bedeuten würde, daß die mittlere Geschwindigkeit des Zwergpinguins auf See überschätzt wurde.

Weiterhin wurden die Flügelräder beim Einsatz im Freiland häufig durch Sand blockiert, so daß keine oder nur unregelmäßige Messungen zu Stande kamen. Für die Auswertung wurden jedoch nur Daten von Geschwindigkeitsdatenspeichern verwendet, deren Flügelräder nach dem Beutezug noch genau so leichtgängig waren, wie vorher.

Schließlich sind die Umstände der Kalibrierung der Geschwindigkeitsdatenspeicher zu berücksichtigen, die nur in einem kleinen Geschwindigkeitsbereich direkt am lebenden Pinguin im Schwimmkanal durchgeführt werden konnte. Der Großteil der Kalibrierung wurde mit Hilfe eines Pinguinmodells durchgeführt. Weder der Einfluß des Schwimmkanals auf die Strömungsverhältnisse um den Pinguinkörper noch die Güte des Pinguinmodells können eingeschätzt werden. Die mit dem Pinguinmodell gewonnenen Daten passen allerdings relativ gut mit den am lebenden Pinguin gewonnenen Daten zusammen (siehe Abbildung 10, Abbildung 11). Auch kann als gesichert gelten, daß die Geschwindigkeitssensoren über den gesamten untersuchten Geschwindigkeitsbereich funktionierten, da dies im Schwimmkanal beobachtet werden konnte. Da überhaupt eine Kalibrierung am lebenden Pinguin möglich war, erscheint die durchgeführte Kalibrierung zumindest genauer, als die z.B. von GALES et al. (1990) durchgeführte Kalibrierung von Geschwindigkeitssensoren vom fahrenden Boot aus.

4.2.2. Tauchganganalyse

Die Tauchtiefe von Zwergpinguinen wurde bisher in zwei Studien untersucht. MONTAGUE (1985) fand in einer Untersuchung auf Philipp Island, Victoria, bei den von ihm untersuchten Beutezügen eine maximale Tauchtiefe von im Mittel 30 m (9-69 m, n=32). In GALES et al. (1990) wird eine maximale Tauchtiefe von 15-50 m (n=2) angegeben. Diese Werte stimmen weitgehend mit dem in dieser Arbeit gefundenen Maximalwerten überein. Die maximale Tauchtiefe lag bei den zwölf untersuchten Beutezügen im Mittel bei 22.4 m. Der gefundene Bereich (17.7 bis 27.4) ist allerdings kleiner als bei den anderen Untersuchungen.

Die mittlere Tauchtiefe aller Tauchgänge eines Beutezuges des Zwergpinguins wurde mit 1.1 m (SD=2.05, n=1903) bestimmt. GALES et al. (1990) errechneten einen ähnlichen Wert von 1.3 ± 2.94 m.

Die mittlere Tauchdauer von freilebenden Zwergpinguinen ist kurz und liegt nach den Ergebnissen dieser Arbeit bei 21.3 (SD=8.42 s, n=1903). Dieser Wert stimmt

weitgehend mit den Ergebnissen von LALAS (1983) (24.3 ± 8.8 s, $n=462$), STAHEL & GALES (1987) (23 ± 9 s, $n=31$) und GALES et al. (1990) (21.2 ± 12.9 s, $n=1035$) überein. Die maximale Tauchdauer lag in dieser Untersuchung bei 79 Sekunden.

Die Anzahl der Tauchgänge während eines gesamten Beutezuges konnte bisher nur von GALES et al. (1990) mit 827 Tauchgängen ($n=1$) bestimmt werden. Dieser Beutezug wurde im Dezember durchgeführt und dauerte knapp 18 Stunden. Er ist vergleichbar mit den in dieser Arbeit untersuchten Beutezügen, die im Mittel ebenfalls knapp 18 Stunden dauerten. Die Anzahl der Tauchgänge paßt in den hier aus den Daten des Druckdatenspeichers ermittelten Bereich von 160 bis 897 Tauchgängen pro Beutezug (im Mittel 502 Tauchgänge pro Beutezug, $n=12$).

Unter Berücksichtigung der oberen 0.5 m der Wassersäule ergibt sich in dieser Arbeit eine mittlere Anzahl an Tauchgängen pro Tag von etwa 1900. Die große Diskrepanz zwischen diesem Wert und dem von GALES et al. (1990) kann möglicherweise darauf zurückzuführen sein, daß auch GALES et al. (1990) mit ihrem Tiefenmeßgerät die sehr flachen Tauchgänge nicht erfassen konnten. Allerdings konnte auch in der vorliegenden Arbeit auf die Tauchaktivität knapp unter der Wasseroberfläche nur indirekt anhand der mit den Geschwindigkeitsdatenspeichern gewonnenen Daten geschlossen werden. Die so gewonnenen Ergebnisse können fehlerhaft sein und müssen entsprechend vorsichtig beurteilt werden.

Der Vergleich mit anderen Pinguinarten macht es allerdings wahrscheinlich, daß die Gesamtanzahl der Tauchgänge pro Beutezug beim Zwergpinguin relativ hoch liegen muß. Nach PÜTZ (1994) steigt im Vergleich mehrerer Pinguinarten die maximale Tauchdauer mit dem Körpergewicht linear an. Sie liegt bei den meisten Pinguinarten zwischen etwa 3 und 6 Minuten. Nur der Königs- (bis ca. 9 Minuten Tauchdauer) und der Kaiserpinguin (knapp 18 Minuten) erreichen deutlich höhere maximale Tauchdauern. Als kleinste Pinguinart hat der Zwergpinguin die kürzeste maximale Tauchdauer (im Mittel 79 Sekunden) aller Pinguinarten. Um dennoch eine ausreichende Zeit zur Beutelokalisation und zum Beutefang unter Wasser zur Verfügung zu haben, muß er als Kompensation der kurzen Tauchdauer die Tauchfrequenz erhöhen.

4.2.3. Verhalten während des Beutezuges

Wie bereits im Ergebnisteil beschrieben, ist es möglich, einen typischen Zwergpinguinbeutezuges in vier verschiedene Phasen zu unterteilen. Von dem skizzierten Grundschema gibt es je nach Nahrungsangebot und örtlicher Gegebenheit individuelle Abweichungen. Die Grundzüge sind jedoch immer ähnlich und lassen sich verhaltensökologisch interpretieren. Exemplarisch soll hier anhand des schon im Ergebnisteil als Beispiel verwendeten Beutezug d-18-11 vom 19.11.93 (siehe Abbildung 21) die Einteilung des Beutezuges in verschiedene Phasen verdeutlicht und diskutiert werden.

Die erste Phase umfaßt etwa die erste Stunde des Beutezuges. Sie ist gekennzeichnet von sehr flachen und nicht besonders zahlreichen Tauchgängen (siehe Abbildung 40). Die Gesamtaktivität sowie die durchschnittliche Schwimmgeschwindigkeit sind gering (siehe Tabelle 14). Auch bei einem von GALES et al. (1990) untersuchten Beutezug eines Zwergpinguins schwamm der Pinguin in den ersten knapp 1.5 Stunden (d.h. bis etwa 5³⁰ Uhr) zu 99% in den oberen zwei Metern der Wassersäule mit relativ geringer Geschwindigkeit.

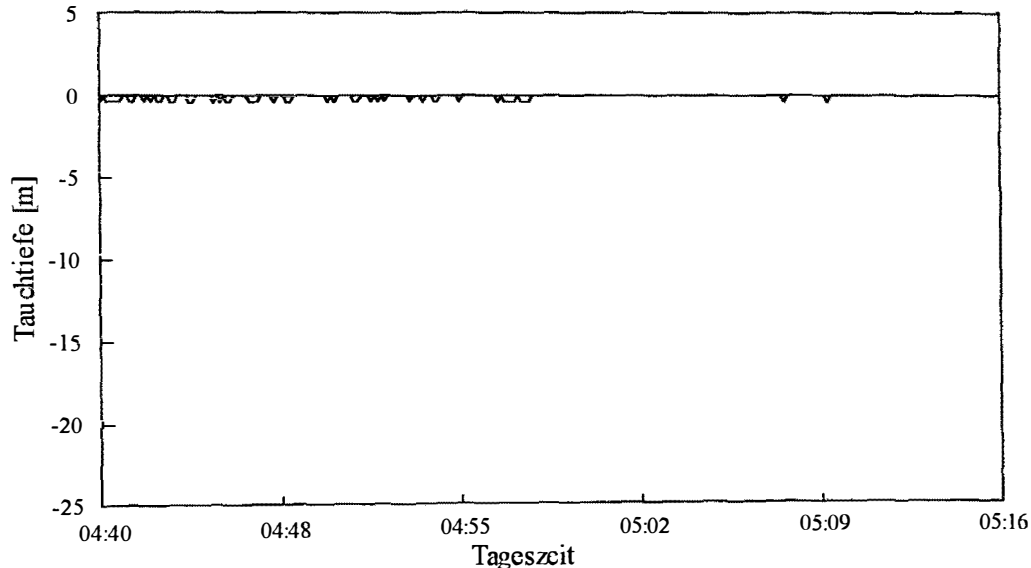


Abbildung 40: typische Tauchaktivität eines Zwergpinguins (d-18-11) in der ersten Phase des Beutezuges; Erläuterungen siehe Text

Vermutlich um Freßfeinden auszuweichen (STAHEL & GALES 1987), verlassen Zwergpinguine im allgemeinen schon vor Sonnenaufgang die Brutkolonie (Sonnenaufgang im Untersuchungszeitraum im Mittel um ca. 5³⁰ Uhr, Aufbruchzeit der Zwergpinguine im Mittel um ca. 4 Uhr). Nach Verlassen des

Strandes warten sie möglicherweise erst noch das Tageslicht ab, bevor er sich auf die Suche nach Nahrung machen. Dieses Verhalten wäre nicht verwunderlich, da sich Pinguine überwiegend optisch zu orientieren scheinen (STAHEL & GALES 1987, HOWLAND et al. 1984) und daher auf eine ausreichende Lichtstärke unter Wasser angewiesen sind. Ein ähnliches Verhalten ist vom Brillenpinguin dokumentiert (HEATH 1985).

Die zweite Phase des Beutezuges liegt zwischen etwa 5 und 10 Uhr morgens und ist gekennzeichnet von relativ flachen aber zahlreichen Tauchgängen (siehe Abbildung 41) sowie einer hohen Schwimmaktivität. Es ist wahrscheinlich, daß sich der Pinguin in dieser Zeit vor allem fortbewegt, um z.B. seine Fanggründe aufzusuchen oder nach Ansammlungen von Nahrungsorganismen wie kleinen Schwarmfischen, Krill oder Tintenfischen (vergleiche GALES 1989; KLOMP et al. 1988, CULLEN et al. 1992) Ausschau zu halten. Während die flachen Tauchgänge vermutlich überwiegend der Fortbewegung dienen, wird wahrscheinlich während der etwas tieferen Tauchgänge nach Nahrung Ausschau gehalten oder auch schon Beute gemacht.

Dieses charakteristische Suchverhalten endet bei dem vorliegenden Beispiel schon um etwa 9 Uhr, also früher als im Ergebnisteil skizziert. Zu diesem Zeitpunkt scheint der Pinguin einen geeigneten Ort zum Fischen gefunden zu haben und beginnt mit der intensiven Suche und Jagd nach Beute.

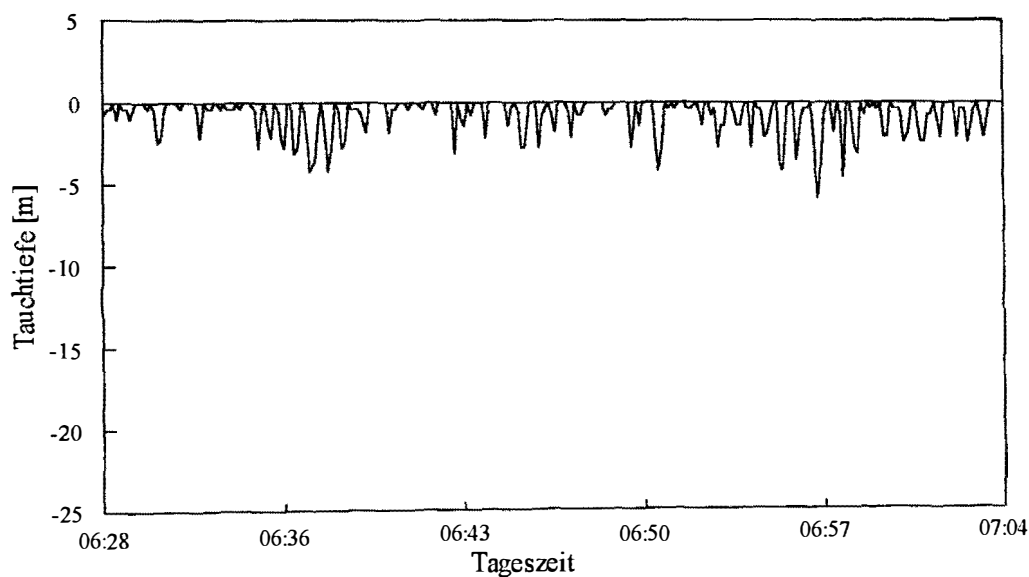


Abbildung 41: typische Tauchaktivität eines Zwergpinguins (d-18-11) in der zweiten Phase des Beutezuges; Erläuterungen siehe Text

Diese Interpretation der gewonnenen Daten wird gestützt durch die Ergebnisse von WEAVERS (1992), der Zwergpinguine mittels Radiotelemetrie auf ihren Beutezügen begleitete. Er stellte fest, daß die Tiere bis etwa 10³⁰ Uhr morgens eine im Vergleich zum Rest des Tages relativ große Distanz zurücklegten, vermutlich auf der Suche nach Beute. Auch der günstige "Reisekoeffizient" (siehe Abbildung 26) sowie der sehr kleine Tauchwinkel in geringer Tauchtiefe weisen darauf hin, daß in dieser Zeit der Fortbewegungsaspekt gegenüber dem Jagd- aspekt überwiegen dürfte.

Auch GALES et al. (1990) stellten fest, daß der Zwergpinguin zwischen etwa 5³⁰ Uhr und 10 Uhr fast ausschließlich mit hoher Geschwindigkeit knapp unter der Wasseroberfläche schwimmt. Fortbewegung und Suchverhalten stehen im Vordergrund.

Die dritte Phase des Beutezuges ist gekennzeichnet durch zahlreiche, direkt aufeinander folgende, tiefere Tauchgänge, unterbrochen von kurzen oder längeren Phasen geringer Aktivität (siehe Abbildung 42). Der Pinguin versucht nun vermutlich, durch intensive Tauchaktivität möglichst viel Beute in möglichst kurzer Zeit zu machen. Die Zunahme der tieferen Tauchgänge in kürzeren zeitlichen Abständen weisen auf ein intensives Jagdverhalten des Tieres hin.

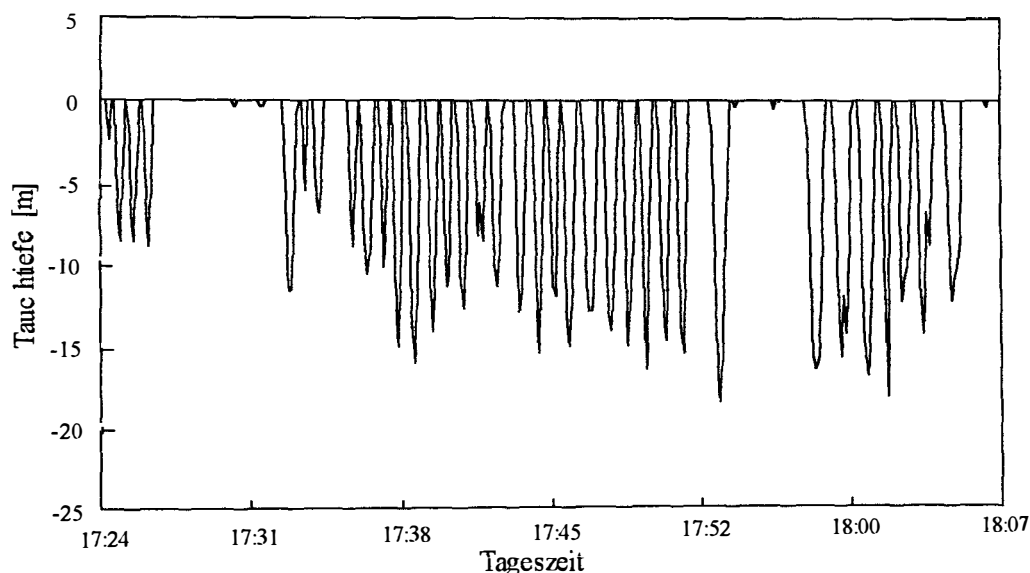


Abbildung 42: typische Tauchaktivität eines Zwergpinguins (d-18-11) in der dritten Phase des Beutezuges; Erläuterungen siehe Text

Diese Interpretation der gewonnenen Daten wird wiederum durch die Beobachtungen von WEAVERS (1992) untermauert. Die von ihm untersuchten Pinguine hielten sich zwischen etwa 10³⁰ Uhr und 17 Uhr typischerweise in einem relativ kleinen Gebiet von ca. 1 km² Größe auf, in dem sie vermutlich intensiv fischten. Auch GALES et al. (1990) stellten fest, daß der Zwergpinguin in dieser Zeit zahlreiche, kurze und tiefe Tauchgänge durchführt, unterbrochen von Phasen niedriger Schwimmgeschwindigkeit in den oberen zwei Metern. Sie interpretierten dieses Verhalten als intensives Jagdverhalten bzw. als eine Mischung aus Beutefang und Fortbewegung.

Wahrscheinlich versucht der Zwergpinguin morgens zunächst, ein relativ großes Gebiet nach größeren Ansammlungen von Beutetieren abzusuchen. Hat er einen Ort gefunden, an dem ihm das Fischen vielversprechend erscheint, so hält er sich dort für mehrere Stunden auf. Phasen mit vielen tiefen Tauchgängen wechseln dabei ab mit Phasen geringerer Tauchaktivität, in denen möglicherweise den Beutetieren, z.B. Fischschwärmen, gefolgt wird oder Ruhepausen eingelegt werden.

Interessant ist der bereits im Ergebnisteil erwähnte leichte Rückgang der Tauchaktivität des Zwergpinguins um die Mittagszeit herum ("Mittagsloch", siehe Abbildung 30, Abbildung 32). Ähnliches ist auch bei anderen Pinguinarten beobachtet worden (WILSON et al., im Druck). Es wird angenommen, daß die Pinguine während der Brutzeit ihre Beutezüge in zwei Teile unterteilen. Einerseits müssen sie für sich selber Nahrung erbeuten, andererseits müssen sie für die Küken sorgen, was vermutlich sehr unterschiedliche Verdauungsraten erfordert (WILSON et al. 1989b). Wahrscheinlich fangen die Tiere zunächst Beute für sich selber und verdauen diese möglichst schnell. Dann erst füllen sie ihre Mägen mit Nahrung für die Küken, die kaum verdaut wird, und so zurück zur Kolonie transportiert werden kann.

Eventuell ist der leichte Rückgang der Tauchaktivität um die Mittagszeit auch auf eine abnehmende Beuteverfügbarkeit zurückzuführen. Die Hauptnahrung der Zwergpinguine, kleine Schwarmfische wie Sardinen oder Anchovies, führen im Tagesrhythmus Vertikalwanderungen durch (WOODHEAD 1966). Um die Mittagszeit halten sie sich am tiefsten auf, möglicherweise außerhalb der Reichweite des Zwergpinguins.

In der vierten Phase des Beutezuges kehrt der Pinguin zu seiner Kolonie zurück. Tiefere Tauchgänge sind nur noch selten, die Schwimmaktivität ist insgesamt gering (siehe Abbildung 43). Die Fortbewegung steht, ähnlich wie zu Beginn des Beutezuges, vermutlich im Vordergrund, die Phase der Jagd nach Beute ist beendet.

Auch diese Interpretation der Ergebnisse deckt sich mit den Beobachtungen von WEAVERS (1992). Die radiotelemetrischen Untersuchungen ergaben, daß die Zwergpinguine nach der Phase des Beutefangs in relativ gerader Linie im Zeitraum ab etwa 18 Uhr zu ihrem Nistplatz zurückkehrten.

Die Schwimmaktivität des Zwergpinguins nimmt in dieser Zeit auffällig ab (siehe Abbildung 29). Offensichtlich hält der Pinguin sich in dieser Phase vermehrt an der Wasseroberfläche auf. Möglicherweise kehrt er noch bei Licht von seinen Jagdgründen zurück, muß dann aber noch einige Zeit warten, bis er im Schutz der Dunkelheit sicher an Land gehen kann (Sonnenuntergang im Untersuchungszeitraum im Mittel um ca. 20¹⁵ Uhr).

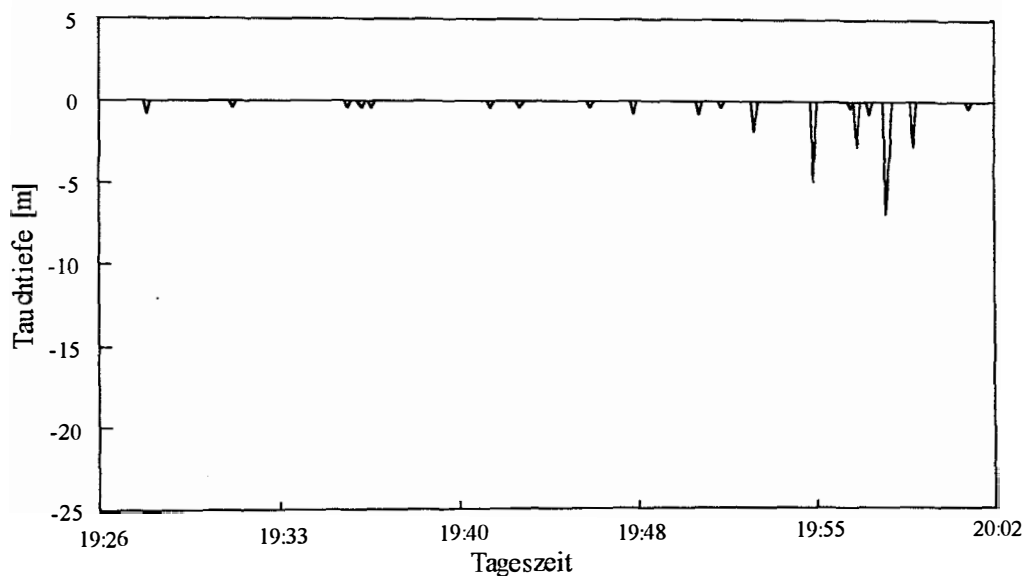


Abbildung 43: typische Tauchaktivität eines Zwergpinguins (d-18-11) in der vierten Phase des Beutezuges; Erläuterungen siehe Text

Die beobachtete Einteilung des Beutezuges in verschiedene Phasen ist auch bei anderen Pinguinarten beobachtet worden. Gewöhnlich folgen Pinguine während ihres Beutezuges einem in der Literatur auch als "looping"-Kurs beschriebenen Schema (WILSON, im Druck), das mit dem beim Zwergpinguin beobachteten Tagesablauf weitgehend übereinstimmt. Nach dem Verlassen der Brutkolonie

schwimmen die Pinguine relativ gezielt in einer Richtung davon, wobei vorwiegend flache Tauchgänge durchgeführt werden ("travelling dives"). Wenn einmal Beute lokalisiert worden ist, beginnen die Tiere mit der aktiven Beutesuche und Beutejagd. Die Anzahl der tieferen Tauchgänge steigt ("feeding dives"), die Schwimmrichtung verändert sich laufend. Nach einer bestimmten Zeit der Jagd schließlich kehren die Pinguine auf mehr oder weniger direktem Weg und mit wiederum nur flachen Tauchgängen zu ihrer Brutkolonie zurück.

Die Abgrenzung der verschiedenen Tauchverhalten des Zwergpinguins voneinander wird besonders deutlich in der Verteilung der Tauchgänge über 5 m Tauchtiefe über den Tag (siehe Abbildung 33). Eine Häufung dieser Tauchgänge scheint im besonderen Maße ein charakteristisches Zeichen für die Phase des Beutefangs zu sein. Dafür spricht auch, daß bei Tauchgängen über 5 m Tauchtiefe der Anteil der U-förmigen Tauchgänge überproportional zunimmt (siehe Tabelle 9). U-förmige Tauchgänge mit Bodenzeit haben sich bereits bei anderen Pinguinarten (z.B. dem Brillenpinguin, vgl. WILSON et al., im Druck) als Tauchgänge erwiesen, in denen der Beuteerwerb im Vordergrund steht ("feeding dives"). Die Verweildauer in einer bestimmten Tiefe, in der offensichtlich vermehrt Beuteorganismen erwartet werden, wird erhöht. Damit steigt die Wahrscheinlichkeit, eben diese Beuteorganismen zu finden. Es ist allerdings zu beachten, daß der Anteil der U-förmigen Tauchgänge an der Gesamtzahl der Tauchgänge beim Zwergpinguin relativ gering bleibt (7.4%). Aufgrund des eingeschränkten Tauchvermögens des Zwergpinguins wird die Verweildauer in einer bestimmten Tiefe vermutlich eher durch die Erhöhung der Tauchfrequenz als durch die Verlängerung einzelner Tauchgänge erhöht.

Die Sonderrolle der Tauchgänge unter 5 m Tauchtiefe wird auch in den Beziehungen zwischen Tauchtiefe und Vertikalgeschwindigkeit bzw. Tauchwinkel sehr deutlich (siehe Abbildung 24, Abbildung 25). Vertikalgeschwindigkeit und Tauchwinkel nehmen mit zunehmender Tauchtiefe zu, ab 5 m Tauchtiefe jedoch wesentlich langsamer als darüber. Offensichtlich versucht der Pinguin wiederum, seine Verweildauer in diesem Tiefenbereich zu erhöhen, um länger nach Beute Ausschau halten zu können. Dies kann nur durch Veränderung des Tauchwinkels (und damit der Vertikalgeschwindigkeit) geschehen, da die mittlere Geschwindigkeit wie schon oben beschrieben aus energetischen Gründen wenig variiert wird (vgl. PÜTZ 1994).

Als weiterer guter Anhaltspunkt zur Abgrenzung der verschiedenen Tauchverhalten voneinander bietet sich beim Zwergpinguin der prozentuale Anteil der Tauchgänge unter 1 m Tauchtiefe an. Führen mehr als etwa 20% aller Tauchgänge in eine Tiefe von mehr als einem Meter, so befindet sich der Pinguin aller Wahrscheinlichkeit nach in der Jagdphase (Phase 3) (siehe Tabelle 14), führen weniger als 20% aller Tauchgänge tiefer als 1 m, so scheint die Fortbewegung im Vordergrund zu stehen.

4.2.4. Reichweite der Beutezüge

Während der Brutperiode wechseln sich die Zwergpinguine täglich mit der Bebrütung der Eier bzw. später mit der Versorgung der Küken ab. Normalerweise werden daher in dieser Zeit nur eintägige Beutezüge unternommen, was die Reichweite und damit den Bereich um die Brutkolonie herum, in dem Nahrung gesucht werden kann, entsprechend begrenzt.

Wie schon erwähnt, legt ein Zwergpinguin während der Brutperiode nach den Ergebnissen dieser Untersuchung pro Tag im Durchschnitt 73.4 km zurück. Knapp zwei Drittel dieser Strecke werden in einer Tiefe von weniger als 0.5 m geschwommen. In diesem Bereich ist die vertikale Komponente vernachlässigbar klein. Nur im Bereich darunter (Gesamtdistanz im Mittel 23.5 km, Horizontal-distanz 22.1 km) wird zwecks Bestimmung der Reichweite die vertikale Komponente abgezogen. Es ergibt sich damit eine mittlere horizontale Gesamtdistanz von knapp 72 km während eines eintägigen Beutezuges innerhalb der Brutperiode. Die potentielle Reichweite eines Beutezuges liegt damit bei 36 km kreisförmig um den Nistplatz herum. Dieser Wert ist allerdings in jedem Fall zu hoch, da er das Schwimmen des Pinguins in einer geraden Linie voraussetzt.

Wie weit entfernt sich ein Zwergpinguin aber nun tatsächlich von seiner Brutkolonie? Wie die obige Diskussion sowie die Ergebnisse von WEAVERS (1992) nahelegen, schwimmt der Zwergpinguin am Ende eines Beutezuges in relativ gerader Linie von seinen Beutegründen zurück zur Brutkolonie. Somit kann die in dieser Zeit (etwa ab 18 Uhr) zurückgelegte Strecke als beste Näherung für die Distanz, die sich der Pinguin im Mittel von seinem Nistplatz entfernt, genommen werden. Nach Tabelle 14 ergibt sich somit ein mittlerer Radius eines Beutezuges von 12.3 km. Auch dieser Wert muß allerdings als Maximalwert angesehen werden.

Zu einem ähnlichen Ergebnis kommen GALES et al. (1990). Sie ermittelten für einen mit den Beutezügen dieser Studie vergleichbaren Beutezug eines Zwergpinguins einen maximalen Radius von knapp 13 km. WEAVERS (1992) radiotelemetrische Untersuchungen schließlich ergaben einen mittleren Radius eines eintägigen Beutezuges des Zwergpinguins während der Brutperiode von im Mittel 7.9 km (Bereich 2.4 bis 17.8 km). 95% der untersuchten Zeit hielten sich die Pinguine in einem Radius von 15 km um die Nisthöhle herum auf. Auch diese Werte liegen also im Bereich der in dieser Arbeit ermittelten Reichweite des Zwergpinguins. In Abbildung 44 ist das Untersuchungsgebiet mit der wahrscheinlichen Reichweite der Pinguinbeutezüge dargestellt.

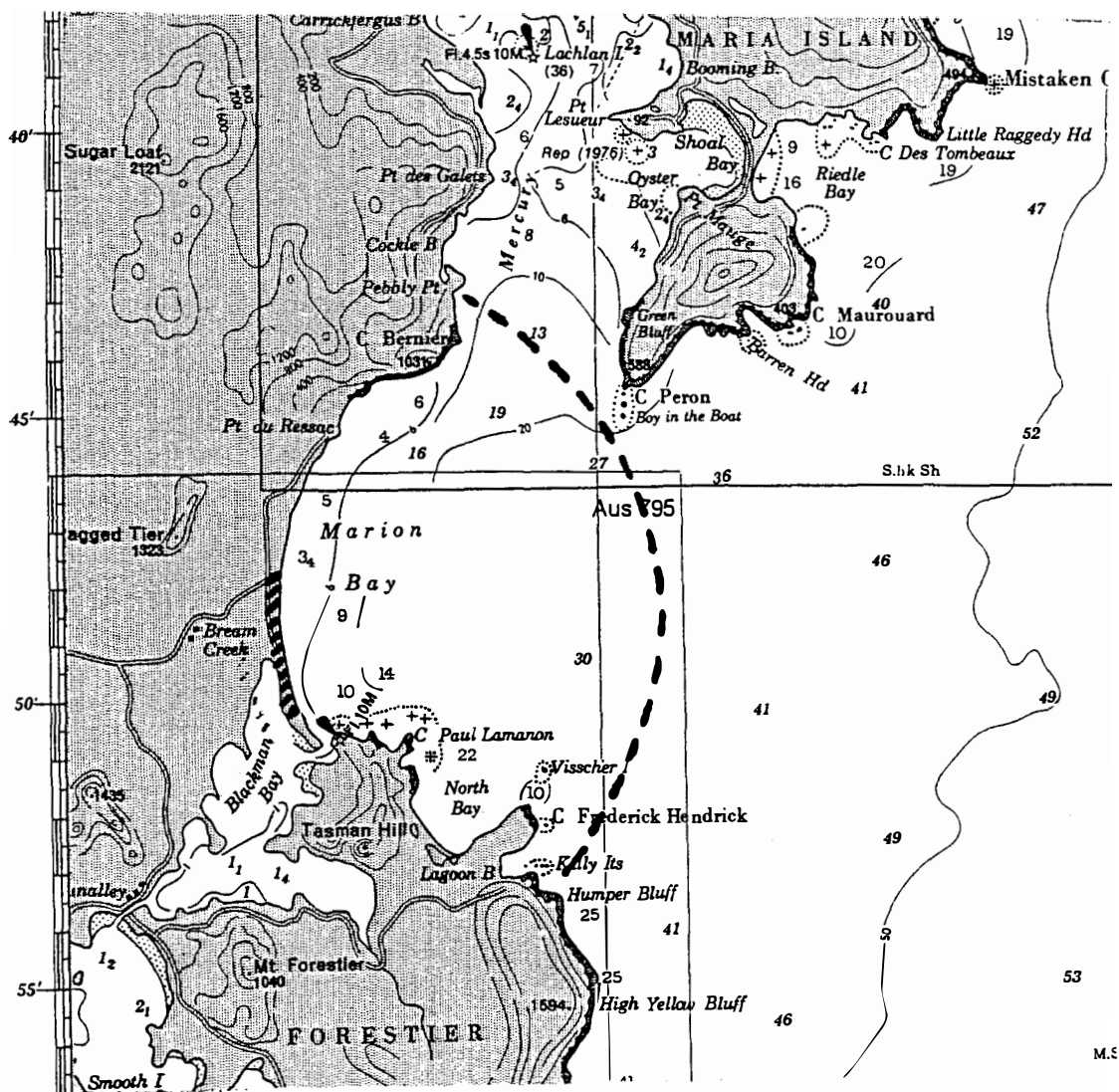


Abbildung 44: Karte des Untersuchungsgebiet Marion Bay an der Ostküste Tasmaniens, gestrichelt eingezeichnet: die vermutliche Zwergpinguinreichweite von knapp 12 km; Wassertiefe in Faden (ein Faden = 1.83 m); schraffiert: Zwergpinguinkolonie

4.2.5. Veränderungen über die Brutperiode hinweg

Veränderungen über die Brutperiode hinweg sind sowohl bei der geschwommenen Gesamtdistanz als auch bei der Schwimmaktivität auf See und der Gesamtzeit auf See zu beobachten. Es läßt sich eine lineare Beziehung zwischen geschwommener Gesamtdistanz und Datum wie auch zwischen geschwommener Gesamtdistanz und aufsummiertem Kükenalter finden (Abbildungen 34 und 35). Gesamtdistanz sowie Schwimmaktivität nehmen mit Fortschreiten der Brutperiode zu. Dies ist entweder auf eine Veränderung des Nahrungsbedarfs der Küken oder auf eine Veränderung der Beuteverfügbarkeit zurückzuführen. Der Nahrungsbedarf der Küken steigt über die Brutperiode an (GALES & GREEN 1990). Über Veränderungen der Beuteverfügbarkeit im Untersuchungsgebiet während der Brutperiode kann leider keine Aussage gemacht werden.

In jedem Fall verändert sich mit der Erhöhung der Schwimmaktivität und der Zeit auf See die Wahrscheinlichkeit, Beute zu machen. Dieser Zusammenhang läßt sich nach HARPER (1977) mit der Formel $P=1-((1-P_s)^y)$ beschreiben (vgl. WILSON & WILSON 1988). Die Wahrscheinlichkeit P , während einer bestimmten Schwimmstrecke auf Beute zu treffen, hängt einerseits von der Wahrscheinlichkeit der Beutelokalisierung pro Schwimmstrecke (P_s) und andererseits von der Anzahl der geschwommenen Schwimmstrecken (y) ab. P_s hängt von der Abundanz der Beuteorganismen ab. Die Wahrscheinlichkeit P , auf Beute zu treffen und damit auch Beute zu machen, kann vom Pinguin nur erhöht werden, indem die Schwimmstrecke vergrößert wird. Dies kann entweder durch Erhöhung der Schwimmgeschwindigkeit oder durch Verlängerung des Beutezuges erreicht werden. Erstere steigt im Mittel über die Brutperiode leicht an. Eine starke Veränderung der mittlere Geschwindigkeit ist für den Pinguin aus energetischen Gründen jedoch nicht sinnvoll (s.o.), und konnte auch nicht beobachtet werden. Es bleibt, die Zeit auf See zu verlängern bzw. die Schwimmstrecke zu vergrößern. Damit ist natürlich ebenfalls eine Erhöhung des Energieverbrauches verbunden. Der zusätzliche Fangerfolg scheint die Mehrkosten für die längere Schwimmstrecke jedoch aufzuwiegen bzw. noch zu übertreffen. Nach WILSON (persönliche Mitteilung) wird der Beutezug von Pinguinen mit zunehmender Schwimmaktivität relativ gesehen effizienter, da mit abnehmender Oberflächenzeit, die Wahrscheinlichkeit, Beute zu machen, exponentiell zunimmt (siehe Formel oben, Zunahme der Schwimmstrecken y).

Auch bei anderen Pinguinarten wurde beobachtet, daß die Aktivität auf See oder die Dauer der Beutezüge mit zunehmendem Alter der Küken ansteigt. WILSON & WILSON (1990) z.B. zeigten, daß bei Brillenpinguinen (*Spheniscus demersus*) die Schwimmaktivität während der Beutezüge vom Alter der Küken abhängig ist. Wie auch beim Zwergpinguin beobachtet, stieg weiterhin die mittlere Schwimgeschwindigkeit über die Brutperiode leicht an. Bei Eselspinguinen (*Pygoscelis papua*) konnte gezeigt werden, daß die Dauer der Beutezüge eine Funktion des Alters der Küken ist (WILSON, im Druck). Bei Königspinguinen (*Aptenodytes patagonicus*) wurde beobachtet, daß die Dauer der Beutezüge von der Beuteverfügbarkeit abhängt (PÜTZ 1994).

4.2.6. Einfluß der eingesetzten Datenspeicher auf das Verhalten der Zwergpinguine

Der Einsatz von extern angebrachten Datenspeichern zur Messung von Verhaltensparametern bei marinen Tieren hat in den letzten Jahren einen schwunghaften Zuwachs erfahren. Moderne Elektronik erlaubt es, die Geräte immer kleiner und damit für die Tiere immer weniger störend zu gestalten. Dies ist besonders wichtig, wenn, wie auch in diesem Fall, durch das eingesetzte Gerät die gemessenen Parameter selbst verändert werden können (WILSON et al. 1986, WILSON & CULIK 1992).

Der Körper des Zwergpinguins ist ideal an die Verhältnisse im Meer angepaßt. Ein extern angebrachtes Gerät, sei es noch so klein, verändert natürlich die hydrodynamischen Eigenschaften des Pinguinkörpers und damit wahrscheinlich auch das Verhalten des Pinguins auf See. Faktoren, die dabei zu beachten sind, sind neben der Größe des Gerätes seine Form, seine Farbe und die Art sowie der Ort der Befestigung. Durch Umsetzung der von CULIK et al. (im Druck) auf diesem Gebiet gewonnenen Erkenntnisse konnte der Einfluß der in dieser Arbeit verwendeten Datenspeicher auf die Zwergpinguine minimiert werden. Im Schwimmkanal war praktisch keine signifikante Zunahme des Energieverbrauchs verursacht durch die Datenspeicher zu beobachten. Auch die Geschwindigkeit der Zwergpinguine nahm nicht ab. Bei diesen Ergebnissen ist jedoch zu beachten, daß die Zwergpinguine im Schwimmkanal auch ohne Meßgerät erheblich langsamer schwammen als in freier Natur. Bei der höheren Geschwindigkeit auf See dürfte der Einfluß der Datenspeicher auf die hydrodynamischen Eigenschaften des Pinguinkörpers zunehmen. Eine Beeinflussung des Tauchverhaltens durch die

Datenspeicher kann also sicherlich nicht ausgeschlossen werden, zumal die Tauchdauer und die Tauchdistanz im Schwimmkanal bei den Zwergpinguinen mit Datenspeicher signifikant kleiner war als bei den Tieren ohne Datenspeicher (siehe 3.1.3.3.).

4.3. Zusammenfassende Betrachtung der Ergebnisse

4.3.1. Charakterisierung der Tauchaktivität des Zwergpinguins

Das Tauchverhalten des Zwergpinguins ist charakterisiert durch zahlreiche kurze Tauchgänge, von denen 80% in eine Tiefe von weniger als einem Meter führen. Nur knapp 2% der Tauchgänge haben eine maximale Tauchtiefe von mehr als 10 Metern. Die anaerobe Kapazität des Pinguins ist begrenzt (MILL & BALDWIN 1983), nur bei 2% aller Tauchgänge (8% aller Tauchgänge unter 0.5 m) wird die aerobe Tauchgrenze von ca. 45 Sekunden überschritten. Der Tauchwinkel ist klein (im Mittel 9.3°), die Vorzugsgeschwindigkeit des Pinguins beim Tauchen liegt bei ca. 1.8 m/s. Bei dieser Geschwindigkeit, die relativ konstant gehalten wird, sind die Transportkosten minimal (13.9 J/kg/m), die aerobe Tauchdistanz (ATD) ist mit ca. 78 Metern maximal. Dies alles führt dazu, daß die Zeit und die zurückgelegte Strecke in den oberen Wasserschichten optimiert wird und dadurch intensiv und effizient nach Beute gesucht werden kann.

Diese Strategie paßt zum Beutespektrum des Zwergpinguins, daß nach GALES (1989) im Untersuchungsgebiet Marion Bay aus kleinen Schwarmfischen (71%), Tintenfischen (20.2%) und Crustaceen (8.8%) besteht. Alle diese Beuteorganismen sind in Wassertiefen zu finden, die der Zwergpinguin erreichen kann (GALES et al. 1990).

Während der Brutperiode dauern die Beutezüge des Zwergpinguins selten länger als einen Tag. Damit ist auch die Reichweite dieser Beutezüge auf küstennahe Gewässer beschränkt. Sie wurde mit ca. 12 km bestimmt.

Der Ablauf der Beutezüge ist nach den Ergebnissen dieser Arbeit durch vier funktionell voneinander abgrenzbare Phasen charakterisiert. Der Zwergpinguin sucht zunächst mit möglichst geringem Energieaufwand ein Gebiet auf, in dem

die Beutejagd vielversprechend erscheint. Dann kann er mit maximaler Fangeffizienz (Fangerfolg pro eingesetzter Energie, "catch per unit effort") Nahrung aufnehmen. Diese Strategie scheint energetisch sinnvoller zu sein, als über die gesamte Länge des Beutezuges hinweg intensiv nach Beute zu suchen.

Steht die Fortbewegung im Vordergrund der Aktivität, so sind die Tauchgänge fast ausschließlich auf den ersten Meter der Wassersäule beschränkt ("travelling dives"). Während der Jagdphase häufen sich die tieferen Tauchgänge. Nahrung wird offensichtlich vorwiegend in einer etwas tieferen Wasserschicht gesucht und aufgenommen ("feeding dives"). Dabei nehmen die Tauchgänge über 5 m Tauchtiefe eine Sonderrolle ein.

Die Länge der Jagdphase ist nicht besonders variabel, da die zur Verfügung stehende Tageszeit begrenzt ist und sich über die Brutperiode hinweg kaum ändert. Ist ein Mehrbedarf an Nahrung durch die fortschreitende Entwicklung der Küken vorhanden, wird dieser daher wahrscheinlich vorwiegend durch Erhöhung der Schwimmaktivität gedeckt.

Die Jagdtechnik des Zwergpinguins ist in der Literatur bisher wenig beschrieben worden. Nach GALES et al. (1990) ist der Zwergpinguin ein typischer Verfolgungsjäger. WILSON (im Druck) vergleicht die Jagdtechnik des Zwergpinguins mit der von Pinguinen der *Spheniscus*-Familie (Brillen-, Humboldt- und Magellanpinguin), die sich ebenfalls größtenteils von kleinen Schwarmfischen ernähren. Danach wird ein entdeckter Fischschwarm schnell umkreist, was die Fische dazu bringt, enger zusammenzurücken. Meist von unten stößt der Pinguin dann in die hochkonzentrierte Fischmasse, wählt einen Fisch aus und verfolgt ihn. Häufig wird dieses Verfahren auch von einer Gruppe von Pinguinen gemeinsam durchgeführt. Auch von Zwergpinguinen ist bekannt, daß sie häufig in Gruppen von meistens zwei oder drei Tieren auf Beutezug gehen (STAHEL & GALES 1987, WEAVERS 1992). Eine gemeinsame, koordinierte Jagd dürfte die Effizienz der beschriebenen Jagdtechnik erhöhen, da die Fische noch besser zusammengetrieben werden können. Die maximale Geschwindigkeit kleiner Schwarmfische der Familien *Clupeidae* und *Engraulidae* liegt nach WILSON (1985) zwischen etwa 0.7 und 2.2 m/s. Sie können vom Zwergpinguin daher zumindest im Sprint (Maximalgeschwindigkeit des Zwergpinguins 3.25 m/s) leicht eingeholt werden.

4.3.2. Vergleich mit anderen Pinguinarten

Die im Schwimmkanal bestimmten Werte lassen sich aufgrund gleicher Methodik gut mit den Ergebnissen von CULIK et al. (einger.) vergleichen. CULIK et al. (einger.) untersuchten Adélie- (*Pygoscelis adelia*), Zügel- (*Pygoscelis antarctica*) und Eselspinguine (*Pygoscelis papua*) im Schwimmkanal. Zusätzliche Vergleichsdaten wurden für den Königspinguin (*Aptenodytes patagonicus*) aus KOOYMAN et al. (1992) entnommen. Diese sind allerdings mit doppelt markiertem Wasser bestimmt worden. Die Vergleichbarkeit muß daher mit Vorsicht bewertet werden. Die Ergebnisse für die verschiedenen Pinguinarten sind in Tabelle 20 zusammengestellt.

Tabelle 20: Tauchparameter für verschiedene Pinguinarten beim Dauerschwimmen auf See; die Werte für Zügel-, Adélie- und Eselspinguin sind aus CULIK et al. (einger.) übernommen (im Schwimmkanal bestimmt), die Werte für den Königspinguin aus KOOYMAN et al. (1992) (mit doppelt markiertem Wasser im Freiland bestimmt)

	Zwerg-	Zügel-	Adélie-	Esels-	Königspinguin
Gewicht [kg]	1.2	3.8	4	5.5	13
BMR [W/kg]	3.2		3.7		3.3
bevorzugte Geschwindigkeit [m/s]	1.8	2.4	2.2	1.8	2.1
Leistung [W/kg]	23.2	8.5	10.5	13.3	9.6
COT [J/kg/m]	13.3	3.6	4.8	7.4	4.6
O ₂ -Speicher [ml/kg]	55	57	59	63	-
ATG [s]	45	134	113	95	120
Tauchgänge über ATG [%]	2-8	4	14	44	40-45
ATD [m]	78	322	248	171	252

Der Vergleich zeigt, daß der Zwergpinguin beim Tauchen mit Abstand den höchsten Energieverbrauch pro Kilogramm der vier untersuchten Pinguinarten hat. Dies ist unter anderem darauf zurückzuführen, daß er im Vergleich mit anderen Pinguinarten als der kleinste Vertreter seiner Ordnung abschneidet. Das daraus resultierende große Oberflächen-Volumen-Verhältnis ist ungünstig für den Energiehaushalt, da relativ gesehen wesentlich mehr der vom Körper produzierten Wärme an die Umgebung verloren geht. Weiterhin ist auch der Reibungswiderstand von der Größe der Körperoberfläche abhängig. Er ist daher ebenfalls beim Zwergpinguin relativ gesehen höher, als bei anderen Pinguinen. Der Zusammenhang zwischen Stoffwechselintensität und Körpergewicht bei homoiothermen

Tieren wurde z.B. von SCHMIDT-NIELSEN (1991) und PETERS (1983) intensiv beschrieben.

Dementsprechend läßt sich eine Abhängigkeit der minimalen Transportkosten pro Kilogramm beim Dauerschwimmen (COT) vom Körpergewicht der verschiedenen Pinguinarten (Mb) feststellen ($COT = 14.09 \times Mb^{-0.601}$ $r^2=0.72$, $n=5$), die in Abbildung 45 dargestellt ist.

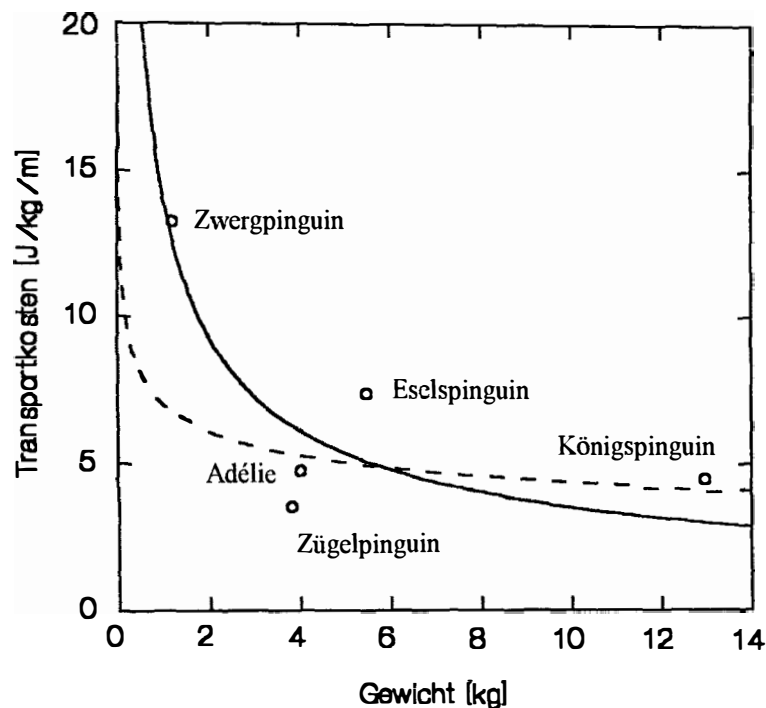


Abbildung 45: minimale Transportkosten pro Kilogramm von verschiedenen Pinguine bei ihrer Vorzugsgeschwindigkeit auf See in Abhängigkeit vom Körpergewicht (Funktion siehe Text, $r^2=0.72$, $n=5$); die gestrichelte Linie zeigt die Regression aus CULIK et al. (einger.) (siehe Text)

CULIK et al. (einger.) haben ebenfalls die Abhängigkeit zwischen minimalen Transportkosten und Körpergewicht verschiedener Arten bestimmt. Sie verwendeten Daten von neun verschiedenen Tieren mit Gewichten zwischen 3.8 bis 145 kg (Pinguine, Seehund, Seelöwe, Delphin). Die von CULIK et al. (einger.) berechnete Regression ist in Abbildung 45 als gestrichelte Linie dargestellt. Die Transportkosten des Zwergpinguins werden unterschätzt.

Die Gesamtleistung der verschiedenen Pinguine beim Dauerschwimmen ist in Abbildung 46 dargestellt ($Leistung = 15.16 \times Mb^{0.823}$, $r^2=0.93$, $n=5$). Sie steigt mit zunehmendem Körpergewicht annähernd linear an.

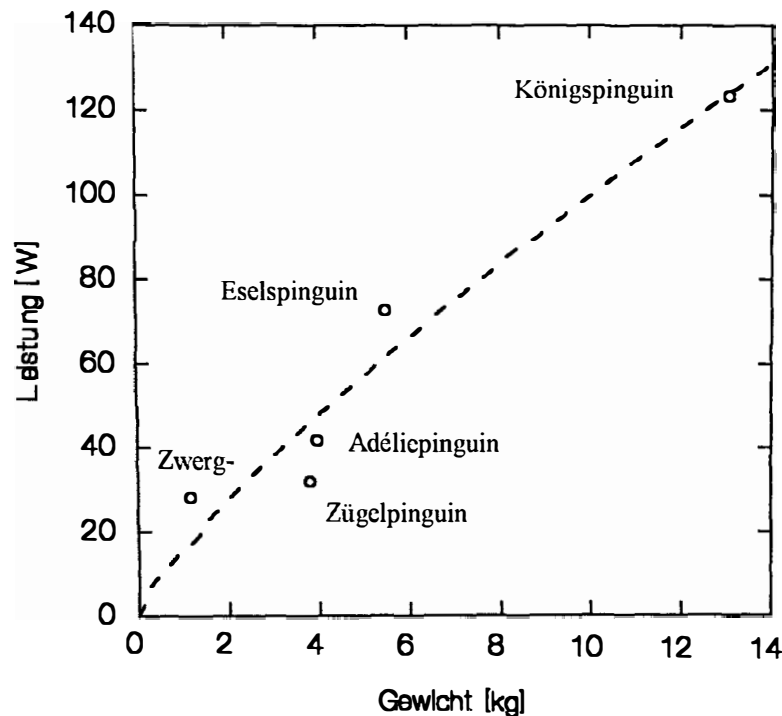


Abbildung 46: Gesamtleistung verschiedener Pinguine beim Dauerschwimmen unter Wasser in Abhängigkeit vom Körpergewicht (Funktion s. Text, $r^2=0.93$, $n=5$)

Beim Vergleich der Leistungswerte ist auch die Vorzugsgeschwindigkeit der verschiedenen Pinguinarten zu berücksichtigen. Die mittlere Geschwindigkeit des Zwergpinguins ist zwar die niedrigste aller Pinguinarten, die Abweichung ist allerdings wesentlich geringer als aufgrund der verschiedenen Körpermassen der verschiedenen Pinguine angenommen werden könnte. So wiegt der Eselspinguin fast viermal so viel wie der Zwergpinguin, die Vorzugsgeschwindigkeiten stimmen aber fast überein (1.75 bzw. 1.8 m/s). Dies bedeutet für den Eselspinguin in der Beschleunigungsphase und beim Abbremsen einen erheblich höheren Energiebedarf als für den Zwergpinguin. Beim Schwimmen mit relativ konstanter Geschwindigkeit aber hat der schwerere Eselspinguin einen Vorteil, weil seine Trägheit größer ist, und weil seine reibungserzeugende Oberfläche im Verhältnis zum Volumen wesentlich kleiner ist als die des Zwergpinguins. Bei gleicher Geschwindigkeit liegen daher beim kleineren Zwergpinguin die Transportkosten pro Kilogramm höher.

Die anaerobe Kapazität des Zwergpinguins ist gering und liegt nach MILL & BALDWIN (1983) niedriger, als bei den großen, antarktischen Pinguinen. Dementsprechend wird die aerobe Tauchgrenze des Zwergpinguins, die in dieser Arbeit

mit knapp 45 Sekunden bestimmt wurde, nur bei den wenigsten Tauchgängen (bei 2-8% aller Tauchgänge) überschritten. Tabelle 20 zeigt, daß die Fähigkeit der Pinguine, die aerobe Tauchgrenze zu überschreiten, mit zunehmendem Körpergewicht zunimmt. Dieser Zusammenhang wird durch die Ergebnisse von BALDWIN (1988) gestützt, der gezeigt hat, daß die von ihm untersuchten Pinguine nach steigender anaerober Kapazität der Schwimmuskulatur in folgende Reihenfolge gebracht werden können: Zwergpinguin (1.2 kg) < Felsenpinguin (2.5 kg), Haubenpinguin (4.5 kg) < Eselspinguin (5.5 kg) < Adéliepinguin (4 kg), Königspinguin (13 kg), Kaiserpinguin (23 kg).

Auch die Größe des Sauerstoffspeichers des Zwergpinguins (ca. 55 ml/kg) ist kleiner, als bei den anderen Pinguinarten (vgl. CULIK et al., einger.) und wurde in dieser Arbeit wahrscheinlich noch überschätzt (NICOL, persönliche Mitteilung). Weiterhin ist der Energiebedarf beim Tauchen im Vergleich hoch (siehe Tabelle 20). Somit wundert es nicht, daß der Zwergpinguin die kürzeste mittlere Tauchdauer (ca. 21 s) und Tauchdistanz (ca. 38 m) aller Pinguinarten hat (GALES et al. 1990, PÜTZ 1994). Die Anzahl der Tauchgänge pro Stunde liegt allerdings sehr hoch (>100). Dadurch kann eine ähnlich große Schwimmstrecke erreicht werden, wie bei anderen Pinguinarten. Die geschwommene Gesamtdistanz eines Beutezuges liegt mit 73 km im oberen Viertel des nach WILSON (im Druck) für die meisten Pinguinarten typischen Bereichs von 15 bis 80 km.

Die hier ermittelte maximale Tauchtiefe des Zwergpinguins (ca. 27 m) ist ebenfalls die geringste aller Pinguinarten (PÜTZ 1994). Ein begrenzender Faktor für die Tauchtiefe des Zwergpinguins ist möglicherweise die geringe anaerobe Kapazität des Tieres. Bei einer ATG von nur 44.3 Sekunden und einer Schwimgeschwindigkeit von 1.75 m/s ist aerob theoretisch maximal eine Tiefe von knapp 39 m zu erreichen. Die Wassertiefe im Untersuchungsgebiet kann die Tauchtiefe des Zwergpinguins nur am Anfang und am Ende der Beutezüge begrenzt haben. Sie liegt schon in etwa dreieinhalb Kilometer Entfernung von der Küste bei ca. 35 m (siehe Abbildung 44).

Für den Zwergpinguin ist es allerdings gar nicht erforderlich, tiefere Tauchgänge durchzuführen. Er ernährt sich vorwiegend von kleinen Schwarmfischen, die sich hauptsächlich in den oberen Wasserschichten aufhalten (GALES et al. 1990). Pinguine der Gattung *Spheniscus*, z.B. der Brillenpinguin, haben eine ähnliche Beutezusammensetzung und tauchen auch nur selten tiefer als 30 m (WILSON & WILSON 1990).

Zusammenfassend ist der Zwergpinguin in den Grundzügen seiner Tauchaktivität ein typischer Vertreter seiner Ordnung, insbesondere im Vergleich mit den Pinguinen der Gattung *Spheniscus*, die ein ähnliches Beutespektrum haben. Seine geringe Größe bringt energetische Nachteile mit sich, die sein Tauchvermögen begrenzen. Um dennoch ausreichend Zeit zum Beutefang unter Wasser zur Verfügung zu haben, wird die Anzahl der Tauchgänge und die Schwimmaktivität erhöht. Durch seine relativ geringe Schwimmgeschwindigkeit ist der Zwergpinguin noch mehr auf küstennahe Gewässer beschränkt, als die meisten seiner Verwandten.

Nach STAHEL & NICOL (1982) begrenzt die geringe Größe des Zwergpinguins auch die Verbreitung des Tieres. Die Pinguine der Gattung *Eudyptula* leben an der Südküste Australiens zwischen Perth im Westen und Sydney im Osten sowie an den Küsten Tasmaniens und Neuseelands. STAHEL & NICOL (1982) nehmen an, daß diese Limitierung auf Gebiete, in denen die Wassertemperatur niemals unter 10°C fällt, ebenfalls energetische Gründe hat. Die Kosten der Homöothermie werden in kälteren Gebieten aufgrund des großen Oberflächen-Volumen-Verhältnissen zu hoch.

4.3.3. Schlußfolgerungen für den Schutz der Zwergpinguine

Diese und frühere Untersuchungen haben gezeigt, daß der Zwergpinguin in hohem Maße auf die Verfügbarkeit von Nahrung in küstennahen Gewässern angewiesen ist. Eine Kolonie von etwa 350 Brutpaaren benötigt etwa 80 Tonnen Nahrung im Jahr. Der Nahrungsbedarf ist während der Brutperiode knapp doppelt so hoch, wie außerhalb der Brutperiode, und liegt bei etwa 350 kg/Tag.

Während der Brutperiode sind die Beutezüge auf die Länge eines Tages beschränkt. Intensiv befischt wird dann ein Gebiet von ca. 250 km² (Radius ca. 12 Kilometer um die Kolonie herum, siehe Abbildung 44). Da von einer trophischen Ebene zur nächsthöheren etwa 10% der Energie weitergegeben werden (z.B. CASTRO & HUBER 1992), muß in diesem Gebiet mindestens das Zehnfache der oben genannten Mengen an Fisch, Tintenfisch und Krebstieren vorhanden sein, um die Zwergpinguinkolonie am Leben zu erhalten.

Das genannte Gebiet muß daher als minimales Schutzgebiet für die Pinguinkolonie vor Zerstörung und Verschmutzung bewahrt werden. Die Fischerei sollte eingestellt werden, zumal zusätzlich jedes Jahr eine nicht unerhebliche Anzahl von Zwergpinguinen in Fischernetzen ertrinken.

Es ist selbstverständlich, daß auch die umliegenden Gebiete einen wichtigen Einfluß auf die Verfügbarkeit von Nahrung in der Schutzzone haben. Auch hier sollte eine Überfischung und Verschmutzung verhindert werden.

Außerhalb der Brutperiode werden auch längere Beutezüge durchgeführt. Dabei entfernt sich der Zwergpinguin nach WEAVERS (1992) bis zu 15 km von der Küste. Die geschwommene Distanz kann zum Teil erheblich sein (nach WEAVERS (1992) bis zu 710 km). Um den Bestand der Zwergpinguine zu sichern oder sogar zu erhöhen, wäre es daher sinnvoll, einen Schutzgürtel von entsprechender Breite entlang der Küste einzurichten, der die einzelnen Zwergpinguinkolonien miteinander verbindet und die Besiedlung neuer oder die Wiederbesiedlung bereits aufgegebener Gebiete erlaubt.

5. Zusammenfassung

Der Zwergpinguin *Eudyptula minor* ist mit knapp 1.2 kg Gewicht die kleinste Pinguinart der Welt und lebt an den Küsten Tasmaniens und Neuseelands sowie an der Südküste Australiens. Ziel dieser Arbeit war es, den Energiehaushalt und das Verhalten des Zwergpinguins auf See zu untersuchen. Weiterhin sollte der Zwergpinguin mit anderen Pinguinarten verglichen werden.

Es wurde

- (1) der Energieverbrauch des Zwergpinguins beim Tauchen in einem ca. 18 Meter langen Schwimmkanal bestimmt und
- (2) das Verhalten des Zwergpinguins auf See innerhalb der Brutperiode unter Verwendung von mit Geschwindigkeits- oder Drucksensoren ausgestatteten Datenspeichern untersucht, die die Geschwindigkeit oder die Tauchtiefe der Tiere gegen die Zeit aufzeichneten.

Die Beutezüge der untersuchten, brütenden Zwergpinguine dauerten durchschnittlich etwa 18 Stunden. In dieser Zeit wurden im Schnitt knapp 500 Tauchgänge unter eine Tiefe von 0.5 m durchgeführt. Etwa 50% dieser Tauchgänge gingen in eine Tiefe von 0-2 m, die maximal erreichte Tauchtiefe lag bei ca. 27 m. 60% der Zeit auf See wurde schwimmend mit einer mittleren Geschwindigkeit von knapp 1.8 m/s zugebracht. Die in dieser Zeit zurückgelegte Strecke betrug im Mittel etwa 73 km. 80 % dieser Strecke wurden in einer Tiefe von 0-1 m zurückgelegt. Die höchste gemessene Geschwindigkeit betrug 3.3 m/s. Die männlichen Zwergpinguine schwammen im Mittel etwas schneller und weiter als die Weibchen und führten tiefere und zahlreichere Tauchgänge durch.

Der Beutezug eines Zwergpinguins folgt nach den Ergebnissen dieser Arbeit vermutlich einem auch bei anderen Pinguinarten beobachteten "looping"-Kurs und konnte in vier funktionell voneinander abgrenzbare Phasen eingeteilt werden: (a) geringe Aktivität vom Verlassen der Kolonie bis zum Sonnenaufgang, (b) konstant schnelles Schwimmen in den oberen Metern ("travelling dives") und Suchverhalten bis zum Auffinden geeigneter Jagdgründe, (c) Jagd nach Beute mit zahlreichen, tieferen Tauchgängen ("feeding dives") unterbrochen von kürzeren Pausen, und (d) Rückweg zur Kolonie ("travelling dives"), geringe Aktivität bis zur Rückkehr an Land nach Einsetzen der Dunkelheit. Tauchgänge unter eine Tiefe von 5 m nehmen in ihrer Charakteristik eine Sonderrolle ein und dienen

möglicherweise im besonderen Maße der Jagd nach Beute. Die Reichweite der Beutezüge des Zwergpinguins betrug etwa 12 km um die Brutkolonie herum.

Der Energieverbrauch des Zwergpinguins bei seiner Vorzugsgeschwindigkeit von 1.8 m/s wurde mit 24.3 W/kg bestimmt. Die Transportkosten lagen bei dieser Geschwindigkeit bei 13.9 J/kg/m. Der mitgeführte Sauerstoffvorrat wurde mit etwa 55 ml O₂/kg bestimmt. Es ergab sich damit eine aerobe Tauchgrenze (ATG) von knapp 45 Sekunden, die nur bei 2 bis 8% aller Tauchgänge des Zwergpinguins überschritten wurde. Die aerobe Tauchdistanz (ATD) lag bei der Vorzugsgeschwindigkeit des Pinguins von 1.8 m/s bei etwa 78 m.

In der Endphase der Brutperiode, in der der Energiebedarf des Zwergpinguins maximal ist, betrug die FMR auf See ca. 1790 kJ/kg/d. Der maximale, auf einem Beutezug zu deckende Energiebedarf eines brütenden, 1.2 kg schweren Zwergpinguins betrug ca. 3870 kJ. Um diesen Energiebedarf zu decken, ist eine Fangeffizienz von 2.3 erforderlich. Im Schnitt müssen in der Endphase der Brutperiode etwa 200 Beutetiere pro Beutezug gefangen werden. Der Jahresbedarf des Zwergpinguins wurde mit 117 kg Nahrung bestimmt. Die gesamte, untersuchte Kolonie von 350 Brutpaaren benötigt daher pro Jahr etwa 80 Tonnen Nahrung.

Es wurde festgestellt, (1) daß der Zwergpinguin in seiner Ökologie ein typischer Vertreter seiner Ordnung ist und insbesondere mit den Pinguinen der Gattung *Spheniscus* viele Übereinstimmungen zeigt, (2) daß der Zwergpinguin relativ gesehen von allen bisher untersuchten Pinguinarten bei weitem am meisten Energie für die Fortbewegung aufwenden muß, (3) daß das Tauchvermögen des Zwergpinguins im Vergleich zu dem anderer Pinguinarten beschränkt ist und (4) daß die daraus entstehenden Nachteile möglicherweise durch eine relativ hohe Schwimmaktivität und Tauchfrequenz ausgeglichen werden.

6. Literaturverzeichnis

- ASCHOFF J., H. POHL (1970) Rhythmic variations in energy metabolism. Fed. Proc. 29: 1541-1552
- BALDWIN, J. (1988) Predicting the swimming and diving behaviour of penguins from muscle biochemistry. Hydrobiologia 165: 255-261
- BALDWIN, J., J.-P. JARDEL, T. MONTAGUE, R. TOMKIN (1984) Energy metabolism in penguin swimming muscles. Molecular Physiology 6: 33-42
- BANNASCH, R., R.P. WILSON, B.M. CULIK (im Druck) Hydrodynamic aspects of design and attachment of a back-mounted device in penguins. J. exp. Biol.
- BARTON, D. (1979). Swimming speed of a Little Penguin. Emu 79: 141-142
- BAUDINETTE, R.V., P. GILL (1985) The energetics of "flying" and "paddling" in water: locomotion in penguins and ducks. J. Comp. Physiol B 155: 373-380
- BAUDINETTE, R.V., P. GILL, M. O'DRISCOLL (1986) Energetics of little penguin, *Eudyptula minor*: temperature regulation, the calorogenic effect of food, an moulting. Aust. J. Zool. 34: 35-45
- BECH, C., S. NOMOTO (1982) Cardiovascular changes associated with treadmill running in the Peking duck. J. Exp. Biol. 97: 345-358
- BUTLER, P.J. (1985) Exercise in birds: a study using radiotelemetry. Biologist 32: 75-82
- BUTLER, P.J., N.H. WEST, D.R. JONES (1977) Respiratory and cardiovascular response of the pigeon to sustained level flight in a wind tunnel. J. Exp. Biol. 71: 7-26
- CASTRO, P., E.H. HUBER (1992) Marine Biology. Mosby-Year Book, Inc., St. Louis
- CLARK, B.D., W. BEMIS (1979) Kinematics of swimming of penguins at the Detroit Zoo. J. Zoo. Lond. 188: 411-428
- COSTA, D.P., P. DANN, W. DISHER (1986) Energy requirements of free ranging little penguin, *Eudyptula minor*. Comp. Biochem. Physiol. Vol. 85A, No. 1: 135-138

- CULIK, B., A. J. WOAKES, D. ADELUNG, R.P. WILSON, N.R. CORIA, H.J. SPAIRANI (1990) Energy requirements of Adélie penguin (*Pygoscelis adeliae*) chicks. J. Comp. Physiol. B 160: 61-70
- 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 (1991) Energetics of under-water swimming in Adélie penguins (*Pygoscelis adeliae*). Journal of Comparative Physiology B 161: 285-291
- CULIK, B.M., R.P. WILSON, R. BANNASCH (einger.) Under-water swimming at low energetic cost by Pygoscelid penguins. J. exp. Biol.
- CULLEN, J.M., T.L. MONTAGUE, C. HULL (1992) Food of Little Penguins *Eudyptula minor* in Victoria: Comparison of three localities between 1985 and 1988. EMU Vol. 91: 318-341
- DANN, P. (1992) Distribution, Population Trends and Factors Influencing the Population Size of Little Penguins *Eudyptula minor* on Phillip Island, Victoria. EMU Vol. 91: 263-272
- DANN, P., J.M. CULLEN (1989). The maximum swimming speed and theoretical foraging range of breeding Little Penguin *Eudyptula minor* at Phillip Island, Victoria. Corella
- FEDAK, M. A., L. ROME, H.J. SEEHERMAN (1981) One-step N₂-dilution technique for calibrating open-circuit V_{O2} measuring systems. J. Appl. Physiol.: Respirat. Environ. Exercise Physiol. 51(3): 772-776
- GALES, R.P. (1988) Sexing adult blue penguins by external measurements. Notornis 35: 71-75
- GALES, R.P. (1989) Feeding ecology and free-living energetics of the little penguin, *Eudyptula minor*, in Tasmania. Dissertation. University of Tasmania, Hobart, Tasmania
- GALES, R.P., B. GREEN (1990) The annual energetics cycle of Little Penguins (*Eudyptula minor*). Ecology, 71(6): 2297-2312
- GALES, R.P., C. WILLIAMS, D. RITZ (1990) Foraging behaviour of the little penguin, *Eudyptula minor*: initial results and assessment of instrument effect. J. Zool. Lond. 220: 61-85

- HARPER, W.M. (1977) Statistics. MacDonald & Evans Ltd., Estover, Plymouth.
- HEATH, R.G.M. (1985) A feasibility study of jackass penguin *Spheniscus demersus* behaviour at sea using radiotelemetry. M.Sc. thesis, University of Port Elizabeth, South Africa
- HORNING, M. (1992) Die Ontogenese des Tauchverhaltens beim Galapagos-Seebären *Arctocephalus galapagonensis* (Heller 1904). Dissertation an der Fakultät für Biologie der Universität Bielefeld
- HOWLAND, H., J.G. SIVAK (1984) Penguin vision in air and water. Vision Research 24: 1905-1909
- HUI, C.A. (1988) Penguin swimming. II Energetics and behaviour. Physiol. Zool. 61: 344-350
- HÜPPOP, O. (1988) Aktivität und Energieumsatz bei Vögeln: Methoden und Ergebnisse. Seevögel 9, Sonderband: 95-106
- KLOMP, N.I., R.D. WOOLLER (1988) Diet of Little Penguins, *Eudyptula minor*, from Penguin Island, Western Australia. Aust. J. Mar. Freshwater Res. 39, 633-639
- KOOYMAN, G.L., P.J. PONGANIS, Y. CHEREL (1990) Behaviour and physiology of diving in Emperor and King Penguins. In L.S. Davis & J.T. Darby, editors, Penguin Biology. Academic Press, San Diego, California: 229-242
- 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 behaviour. Journal of Comparative Physiology B 138: 335-346
- KOOYMAN, G.L., Y. CHEREL, Y. LE MAHO, J.P. CROXALL, P.H. THORSON, V. RIDOUX and C.A. KOOYMAN (1992) Diving behaviour and energetics during foraging cycles in King penguins. Ecological Monographs 62: 143-163
- LALAS, C. (1983) Comparative feeding ecology of New Zealand marine shags (*Phalacrocoracidae*). PhD thesis, University of Otago, New Zealand
- MILL, G.K., J. BALDWIN (1983) Biochemical correlates of swimming and diving behaviour in the little penguin *Eudyptula minor*. Physiol. Zool. 56: 242-254
- MONTAGUE, T.L. (1985) A maximum dive recorder for Little Penguins. Emu 85: 264-267

- NAGY, K.A. (1980) CO₂-production in animals: analysis of potential errors in the doubly labelled water method. *Amer. J. Physiol.* 238: R466-R473
- NAGY, K.A., W.R. SIEGFRIED, R.P. WILSON (1984) Energy utilization by free-ranging Jackass penguins *Spheniscus demersus*. *Ecology* 65: 1648-1655
- NORRIS, A.Y. (1965). Observations of seabirds in the Tasman Sea and in New Zealand waters in October and November 1962. *Notornis* 12: 80-84
- OEHME, H., R. BANNASCH (1989) Energetics of locomotion in penguins. In: Energy transformations in cells and organisms (Wieser, W., Gnaiger, E.), pp 230-240, Thieme Verlag Stuttgart, Germany
- PETERS, R.H. (1983) The Ecological Implications of Body Size. Cambridge University Press, Cambridge, UK
- PÜTZ, K. (1994) Untersuchungen zur Ernährungsökologie von Kaiserpinguinen (*Aptenodytes forsteri*) und Königspinguinen (*Aptenodytes patagonicus*). Bericht zur Polarforschung 136, 139 pp
- SACHS, L. (1972) Statistische Auswertungsmethoden, Springer Verlag Berlin
- SCHMIDT-NIELSEN, K. (1990) Animal Physiology: Adaptation and environment. Cambridge University Press, 4th edition, Cambridge, UK
- SCHMIDT-NIELSEN, K. (1991) Scaling. Cambridge University Press, Cambridge, UK
- SNYDER, G.K. (1983) Respiratory adaptations in diving mammals. *Respiratory Physiology* 54: 269-294
- STAHEL, C.D., R. GALES (1987) Little Penguin, Fairy Penguins in Australia. New South Wales University Press, Kensington, NSW 2033
- STAHEL, C.D., S.C. NICOL (1982) Temperature Regulation in the Little Penguin, *Eudyptula minor*, in Air and Water. *J. Comp. Physiol.* 148: 93-100
- STAHEL, C.D., S.C. NICOL (1987) Ventilation and oxygen extraction in the little penguin (*Eudyptula minor*), at different temperatures in air and water. *Respiration Physiology* 71, 387-398
- UNDERWOOD, A.J. (1981) Techniques of Analysis of Variance in experimental marine biology and ecology. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 19: 513-605

- WEAVERS, B.W. (1992) Seasonal foraging ranges and travels at sea of Little Penguins *Eudyptula minor*, determined by radiotracking. *Emu* 91: 302-317
- WILSON, R.P. (1985) The Jackass Penguin (*Spheniscus demersus*) as a pelagic predator. *Marine Ecology* 25: 219-227
- WILSON, R.P. (im Druck) Penguin foraging ecology. In T.D. Williams, editor, *Penguins*. Oxford University Press, London
- WILSON, R.P., B.M. CULIK (1992) Packages on penguins and device-induced data. In I.G. Priede & S.M. Swift, editors, *Wildlife Telemetry*. Ellis Horwood Limited, England: 573-580
- WILSON, R.P., B.M. CULIK, D. ADELUNG, H.J. SPAIRANI, N.R. CORIA (1991) Depth utilisation by breeding Adélie penguins, *Pygoscelis adeliae*, at Esperanza Bay, Antarctica. *Mar. Biol.* 109: 181-189
- WILSON, R.P., B.M. CULIK, H.J. SPAIRANI, N.R. CORIA, D. ADELUNG (1991b) Depth utilisation by penguins and Gentoo penguin dive patterns. *Journal of Ornithology* 132: 47-60
- WILSON, R.P., B.M. CULIK, R. BANNASCH, H.H. DRIESEN (1993) Monitoring penguins at sea using data loggers. *Biotelemetry* 12, 205-214
- WILSON, R.P., K.A. NAGY, B.S. OBST (1988) Foraging ranges of penguins. *Polar Record* 25(155): 303-307
- 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 attachment technique for penguins. *Wildl. Soc. Bullet.* 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, 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., P.G. RYAN, M.-P. WILSON (1989b) Sharing food in the stomachs of seabirds between adults and chicks - a case for delayed gastric emptying. *Comp. Biochem. Physiol.* 94A: 461-466
- 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
- WITHERS, P.C. (1977) Measurements of V_{O_2} , V_{CO_2} and evaporative water loss in a flow through mask. *J. Appl. Physiol.* 42: 120-123
- WOAKES, A.J., P.J. BUTLER (1983) Swimming and diving in tufted ducks *Aythya fuligula*, with particular reference to heart rate and gas exchange. *J. Exp. Biol.* 107: 311-329
- WOODHEAD, P.M.J. (1966) The behaviour of fish in relation to light in the sea. *Oceanogr. Mar. Biol. An. Rev.* 4: 337-403
- ZAR, J.H. (1984) *Biostatistical Analysis*, Second edition, Prentice-Hall International, Inc., London

Anhang A

Tabelle 1: Die im Schwimmkanal untersuchten Pinguine

Nr	gefangen am	freigelassen am	Anfangsgewicht [g]	Endgewicht [g]	Geschlecht
1	12/08/93	26/08/93	970	1020	männlich
2	12/08/93	26/08/93	854	975	weiblich
3	19/08/93	26/08/93	883	946	weiblich
4	26/08/93	30/08/93	1144	1105	männlich
5	26/08/93	30/08/93	1121	1054	weiblich
6	26/08/93	30/08/93	1052	1035	männlich
7	30/08/93	21/09/93	1198	1316	männlich
8	30/08/93	14/09/93	1138	1162	weiblich
9	30/08/93	21/09/93	1058	1063	weiblich
10	30/08/93	03/09/93	1292	1292	weiblich
11	03/09/93	21/09/93	1160	1247	weiblich
12	14/09/93	21/09/93	1276	1255	männlich

Tabelle 2: hierarchische Varianzanalyse (nested ANOVA) der Leistung der Pinguine beim Tauchen ohne Datenspeicher; Kategorien: Geschwindigkeiten 0.6-1.4 m/sec, Pinguine #1, 2, 3, 7, 8, 9, 11, 12; n = 257

Source	Sum of Squares	DF	Mean-Square	F-Ratio	P
Geschwindigkeit	336.248	8	42.031	2.686	0.008
Pinguin{Geschw.}	515.669	29	17.782	1.136	0.296
Error	3427.147	219	15.649		

Tabelle 3: Post-hoc-Test für die Leistung der Pinguine beim Tauchen ohne Datenspeicher, nach Tukey; Wahrscheinlichkeiten von signifikanten Unterschieden zwischen den Geschwindigkeitsklassen; fettgedruckt: $P < 0.05$

Geschwindigkeit [m/sec]	0.6	0.7	0.8	0.9	1.0	1.1	1.2	1.3	1.4
0.6	1								
0.7	0.971	1							
0.8	0.994	1	1						
0.9	0.996	0.999	1	1					
1.0	1	0.903	0.968	0.972	1				
1.1	1	0.734	0.804	0.759	1	1			
1.2	0.994	0.086	0.066	0.043	0.567	0.575	1		
1.3	1	0.835	0.925	0.935	1	1	0.976	1	
1.4	0.925	0.092	0.109	0.104	0.461	0.496	0.998	0.845	1

Tabelle 4: hierarchische Varianzanalyse (nested ANOVA) der Transportkosten der Pinguine beim Tauchen ohne Datenspeicher; Kategorien: Geschwindigkeiten 0.6-1.4 m/sec, Pinguine #1, 2, 3, 7, 8, 9, 11, 12; n=257

Source	Sum of Squares	DF	Mean-Square	F-Ratio	P
Geschwindigkeit	907.342	8	113.418	7.088	0.000
Pinguin{Geschw.}	560.719	29	19.335	1.208	0.223
Error	3504.365	219	16.002		

Tabelle 5: Post-hoc-Test für die Transportkosten der Pinguine beim Tauchen ohne Datenspeicher, nach Tukey; Wahrscheinlichkeiten von signifikanten Unterschieden zwischen den Geschwindigkeitsklassen; fettgedruckt: P < 0.05

Geschwindigkeit [m/sec]	0.6	0.7	0.8	0.9	1.0	1.1	1.2	1.3	1.4
0.6	1								
0.7	0.011	1							
0.8	0.001	1	1						
0.9	0.000	0.749	0.785	1					
1.0	0.000	0.553	0.568	1	1				
1.1	0.000	0.037	0.007	0.308	0.901	1			
1.2	0.000	0.362	0.357	0.980	1	0.999	1		
1.3	0.000	0.073	0.062	0.493	0.829	0.999	0.977	1	
1.4	0.000	0.363	0.425	0.920	0.989	1	1	1	1

Tabelle 6: hierarchische Varianzanalyse (nested ANOVA) der Transportkosten der Pinguine beim Tauchen ohne Datenspeicher, Kategorien: Geschwindigkeiten 0.6-1.4 m/sec, Temperaturen 7, 8, 8.5, 9.5, 9.7, 9.8, 10, 11, 11.5, 11.8, 13°C, n = 257

Source	Sum of Squares	DF	Mean-Square	F-Ratio	P
Geschwindigkeit	967.966	8	120.996	7.597	0.000
Temperatur{Geschw.}	672.744	35	19.221	1.207	0.210
Error	3392.341	213	15.926		

Tabelle 7: hierarchische Varianzanalyse (nested ANOVA) der Leistung der Pinguine beim Tauchen mit Datenspeicher; Kategorien: Geschwindigkeiten 0.7-1.4 m/sec, Pinguine #2, 7, 8, 9, 11, 12; n=173

Source	Sum of Squares	DF	Mean-Square	F-Ratio	P
Geschwindigkeit	263.030	7	37.576	1.911	0.072
Pinguin{Geschw.}	444.363	22	20.198	1.027	0.436
Error	2812.288	143	19.666		

Tabelle 8: hierarchische Varianzanalyse (nested ANOVA) der Transportkosten der Pinguine beim Tauchen mit Datenspeicher; Kategorien: Geschwindigkeiten 0.7-1.4 m/sec, Pinguine #2, 7, 8, 9, 11, 12; n=173

Source	Sum of Squares	DF	Mean-Square	F-Ratio	P
Geschwindigkeit	766.182	7	109.455	5.811	0.000
Pinguin{Geschw.}	416.777	22	18.944	1.006	0.461
Error	2693.685	143	18.837		

Tabelle 9: Post-hoc-Test für die Transportkosten der Pinguine beim Tauchen mit Datenspeicher, nach Tukey; Wahrscheinlichkeiten von signifikanten Unterschieden zwischen den einzelnen Geschwindigkeitsklassen; fettgedruckt: P < 0.05

Geschwindigkeit [m/sec]	0.7	0.8	0.9	1.0	1.1	1.2	1.3	1.4
0.7	1							
0.8	1	1						
0.9	0.749	0.997	1					
1.0	0.999	1	0.949	1				
1.1	0.222	0.078	0.004	0.144	1			
1.2	0.131	0.045	0.003	0.083	1	1		
1.3	0.013	0.004	0.000	0.007	0.633	0.879	1	
1.4	0.755	0.793	0.618	0.860	1	1	0.997	1

Tabelle 10: hierarchische Varianzanalyse (nested ANOVA) der Transportkosten der Pinguine beim Tauchen mit Datenspeicher, Kategorien: Geschwindigkeiten 0.7-1.4 m/sec, Temperaturen 8, 8.5, 9, 9.5, 9.7, 9.8, 10, 11, 11.5, 12.5°C, n = 173

Source	Sum of Squares	DF	Mean-Square	F-Ratio	P
Geschwindigkeit	1144.917	7	163.560	9.256	0.000
Temperatur{Geschw.}	830.976	36	23.083	1.306	0.142
Error	2279.487	129	17.670		

Tabelle 11: t-Tests auf Gleichheit der Mittelwerte von Leistung mit und ohne Datenspeicher sowie Transportkosten mit und ohne Datenspeicher ($P=0.05$); ein signifikanter Unterschied ergibt sich bei Leistung wie bei Transportkosten nur bei einer Geschwindigkeit von 0.9 m/sec

Geschwindigkeit [m/sec]	Leistung t=	COT t=	DF v1+v2	kritischer t-Wert ($P=0.05$)	Mittelwerte sind:
0.7	1.71	1.43	17	2.11	gleich
0.8	1.86	1.55	58	2.00	gleich
0.9	3.77	3.53	87	1.99	nicht gleich
1	0.11	0.14	101	1.98	gleich
1.1	0.39	0.01	78	1.99	gleich
1.2	1.77	1.25	48	2.01	gleich
1.3	0.97	0.84	19	2.09	gleich

Anhang B

```

PROGRAM CanalControl;
{*****}
* CanalControl, by Philip Bethge 1993 *
* das Programm wurde geschrieben, um das Verhalten und die *
* Schwimmgeschwindigkeit eines Pinguins in einem Schwimmkanal *
* aufzuzeichnen; Turbo Pascal, Version 6.0 *
* *
* als Ergebnis wird eine Textdatei in folgendem Format geliefert: *
* " day/month/year *
* id: .. distance: ... *
* time cond speed / t dist av_speed (of dive) *
* ... *
* ... " *
* *
* 'distance' ist die Entfernung zwischen den einzelnen *
* Markierungen am Schwimmkanal, 'time' ist die aktuelle *
* Uhrzeit, 'cond' der Zustand des Pinguins (0=tauchen, *
* 1=ruhend in der Kammer, 2=unruhig in der Kammer), 'speed' *
* ist die Geschwindigkeit des Pinguins im Kanal; *
* 't', 'dist' und 'av_speed' werden jeweils bei Auftauchen *
* in der Kammer für einen Tauchgang berechnet und sind die *
* Gesamtzeit 't', die geschwommene Distanz 'dist' sowie die *
* daraus berechnete Durchschnittsgeschwindigkeit 'av_speed' des *
* Tauchgangs. *
* *
* Zum Starten des Programms wird 'F1'gedrückt. Nach Eingabe des *
* Dateinamens, der ID des Versuches sowie der Distanz zwischen *
* den Markierungen wird das Programm mit folgenden Tasten gesteuert: *
* 'Leertaste' - Tier verläßt die Respirationskammer oder erreicht *
* Markierung *
* 'home' - Tier taucht in der Respirationskammer auf *
* nochmals 'home': Umschalten zwischen Ruhe und *
* Bewegung in der Respirationskammer *
* 'del' - Fehler beim Drücken, letzte Aktion wird gelöscht *
* 'end' - Aufzeichnung wird beendet *
{*****}

USES Crt, Dos;

CONST
  space = #32;
  quit = #79;
  home = #71;
  yes = #121;
  F1 = #59;
  delete = #83;
  update = '10/09/93';
  dive = ' 0 ';
  rest = ' 1 ';
  strug = ' 2 ';

VAR
  canfile : TEXT;
  key : CHAR;
  directory : STRING;
  i : INTEGER;

{*****}
* Hilfsfunktionen *
{*****}

PROCEDURE wr (text: STRING; x,y:BYTE);
  {schreibt Text an durch x,y definierter Stelle
  auf den Bildschirm}

BEGIN
  GoToXY(x,y); DelLine; InsLine;
  WRITE(text)
END;
```

```

PROCEDURE write_time;
    {schreibt die Systemzeit auf den Bildschirm}
VAR h, min, sec, hsec: WORD;

BEGIN
    REPEAT
        GetTime(h, min, sec, hsec);
        GoToXY(70,2);
        WRITE(h,':',min,':',sec,' ');
    UNTIL KeyPressed;
END;

FUNCTION time_in_sec: REAL;
    {berechnet die Zeit in Sekunden}
VAR
    h, min, sec, hsec : WORD;
    hr, minr, secr, hsecr: REAL;

BEGIN
    GetTime(h, min, sec, hsec);
    hr:= h; minr:= min; secr:= sec; hsecr:= hsec;
    time_in_sec:= hr*3600 + minr*60 + secr + hsecr/100
END;

FUNCTION converttime(time: REAL): STRING;
    {konvertiert eine Zeit in Sekunden in einen String}
VAR x : REAL;
    h, min, sec: STRING;

BEGIN
    x:= TRUNC(time/3600); time:= time - x*3600; STR(x:2:0,h);
    IF x<10 THEN h:= '0' + copy(h,2,1);
    x:= TRUNC(time/60); time:= time - x*60; STR(x:2:0,min);
    IF x<10 THEN min:= '0'+ copy(min,2,1);
    x:= TRUNC(time); STR(x:2:0,sec);
    IF x<10 THEN sec:= '0'+ copy(sec,2,1);
    converttime:= h+':'+min+':'+sec
END;

{*****
*                               File-Manager                               *
*****}

FUNCTION file_chosed (VAR filename : PathStr;
                    only_read   : BOOLEAN;
                    text        : STRING): BOOLEAN;
    {erlaubt Dateiwahl und überprüft, ob die
    gewählte Datei geöffnet werden kann}

VAR
    newdirectory : DirStr;
    whole_path   : PathStr;
    name         : NameStr;
    ext          : ExtStr;
    file_ok      : BOOLEAN;

BEGIN
    Window(1,8,80,24);
    REPEAT
        ClrScr;
        {$M $4000,0,0}
        Swapvectors;
        Exec('c:\command.com','/c dir /w ');
        Swapvectors;
        file_ok:= FALSE;
        wr(text, 15,16);
        READLN(whole_path);
        IF whole_path <> '' THEN
            BEGIN
                FSplit(whole_path, newdirectory, name, ext);
                IF ext = ''
                THEN BEGIN newdirectory:= newdirectory+name; name:= '' END
            END
        END
    UNTIL KeyPressed;
END;

```

```

ELSE BEGIN
  newdirectory:=copy(newdirectory,1,length(newdirectory)-1),
  filename:= name+ext;
  IF FSearch(filename, newdirectory) = ''
  THEN IF only_read
    THEN BEGIN wr('... file does not exist ',17,16);
              Delay(1000)
            END
        ELSE file_ok:= TRUE
    ELSE IF only_read
      THEN file_ok:= TRUE
        ELSE BEGIN
              wr('... file exists, overwrite (y/n) ? ',17,16);
              IF ReadKey = yes THEN file_ok:= TRUE
            END
        END;
  IF ((ext = '') OR (newdirectory <> directory))
  AND (newdirectory <> '')
  THEN BEGIN {$I-} ChDir(newdirectory); {$I+}
            IF IOResult = 0 THEN directory:= newdirectory
          END
        END
  ELSE BEGIN
        file_choosed:= FALSE; Exit
      END;
  UNTIL file_ok AND (IOResult = 0);
  file_choosed:= TRUE;
  ClrScr
END;

FUNCTION tfile_opened(VAR tfile      : TEXT;
                     VAR filename  : PathStr;
                     only_read    : BOOLEAN;
                     text         : STRING): BOOLEAN;
{öffnet Textdatei}
BEGIN
  IF file_choosed(filename, only_read, text) THEN
  BEGIN
    ASSIGN(tfile, filename);
    IF only_read
      THEN {$I-} RESET(tfile) {$I+}
        ELSE {$I-} REWRITE(tfile); {$I+}
    IF IOResult = 0 THEN tfile_opened:= TRUE
      ELSE tfile_opened:= FALSE
    END ELSE tfile_opened:= FALSE
  END;
END;

{*****
* Hauptprozeduren
*****}

PROCEDURE record_space(VAR canfile      : TEXT;
                      VAR start, at_home : BOOLEAN;
                      VAR t1, tstart, whole_distance : REAL;
                      distance          : REAL);
{"Leertaste" gedrückt...}

VAR
  t2, seconds, speed : REAL;
  time              : STRING;

BEGIN
  t2:= time_in_sec;
  time:= converttime(t2);
  IF NOT start
  THEN BEGIN
        seconds:= t2-t1;
        whole_distance:= whole_distance + distance;
        IF seconds <> 0 THEN speed:= distance/seconds
          ELSE speed:= 0;
        WRITELN(canfile, time, dive , speed:5:3);

```

```

        wr('.. penguin on his way, speed: ',17,14);
        WRITE(speed:5:2, ' m/sec ...')
    END
ELSE BEGIN
    wr('.. go! ..',32,14);
    WRITELN(canfile, time, dive);
    IF at_home THEN
        BEGIN
            tstart:= t2; whole_distance:= 0;
            at_home:= FALSE
        END
    END;
    t1:= t2;
    start:= FALSE;
END;

PROCEDURE record_home(VAR canfile          : TEXT;
                     VAR start, at_home    : BOOLEAN;
                     VAR t1                : REAL;
                     tstart, whole_distance: REAL);
    {"home" gedrückt...}

VAR
    time          : STRING;
    resting       : BOOLEAN;
    seconds, speed: REAL;

BEGIN
    t1:= time_in_sec;
    time:= converttime(t1);
    IF at_home
    THEN BEGIN IF resting
            THEN BEGIN resting:= FALSE;
                    WRITELN(canfile, time, strug);
                    wr(' .. struggling ..', 30,14) END
            ELSE BEGIN resting:= TRUE;
                    WRITELN(canfile, time, rest);
                    wr(' .. resting ..', 32,14) END
            END
    ELSE BEGIN
            at_home:= TRUE;
            seconds:= t1 - tstart;
            speed:= whole_distance/seconds;
            WRITE(canfile, time, rest, ' ');
            WRITELN(canfile, seconds:5:0, ' ', whole_distance:5:2,
                    ' ', speed:5:3);

            start:= TRUE; resting:= TRUE;
            wr('.. resting in respiration chamber ..',20,14);
            END
    END;

PROCEDURE record_mistake(VAR start          : BOOLEAN;
                        VAR whole_distance: REAL;
                        distance           : REAL);
    {"del" gedrückt...}

BEGIN
    wr(' .. mistake ..', 28,14);
    start:= TRUE;
    whole_distance:= whole_distance+(distance/4);
END;

{*****}

PROCEDURE can_record(VAR canfile: TEXT);
    {zeichnet einen Versuchsablauf auf}

VAR
    key          : CHAR;
    start, at_home : BOOLEAN;
    distance, whole_distance,
    t1, tstart    : REAL;
    filename      : PathStr;
    id, time      : STRING;
    year, month, day, dayweek : WORD;

```

```

BEGIN
  IF tfile_opened(canfile, filename, FALSE, '... filename (*.can): ')
  THEN
    BEGIN
      {$I-}
      Window(1,1,80,25);
      wr('.. id of penguin ? ',24,14);
      READLN(id);
      wr('.. distance between marks [m]? ',22,14);
      READLN(distance);
      wr('.. resting in respiration chamber ..',20,14);
      wr('SPACE..mark HOME.in chamber DEL.mistake END.quit',5,24);
      WRITE(filename);
      GetDate(year, month, day, dayweek);
      WRITELN(canfile, day, '/', month, '/', year);
      start:= TRUE; at_home:= TRUE;
      WRITELN(canfile, 'id: ', id, ' distance: ',
              distance:5:3, ' m');
      WRITELN(canfile, 'time cond speed
                        / t dist av_speed of dive');
      t1:= time_in_sec; time:= converttime(t1); whole_distance:= 0;
      WRITELN(canfile, time, rest);
      REPEAT
        write_time;
        key:= ReadKey;
        IF key <> space THEN key:= ReadKey;
        CASE key OF
          space : record_space(canfile, start, at_home, t1,
                                tstart, whole_distance, distance);
          home   : record_home(canfile, start, at_home, t1, tstart,
                                whole_distance);
          delete: record_mistake(start, whole_distance, distance)
        END
      UNTIL key = quit;
      {$I+}
      CLOSE(canfile);
    END
  END;

{*****}
* Hauptprogramm *
{*****}

BEGIN
  TextColor(14);
  GetDir(3, directory);
  REPEAT
    Window(1,1,80,25); ClrScr;
    GoToXY(1,1); FOR i:= 1 TO 80 DO WRITE(' ');
    GoToXY(1,25); FOR i:= 1 TO 79 DO WRITE(' ');
    GoToXY(22,1); WRITE(' Pingi-Control, Philip Bethge ',Update, ' ');
    wr('*****',28,2);
    wr('* F1..Record *',28,3);
    wr('* END *',28,4);
    wr('*****',28,5);
    write_time;
    key:= ReadKey;
    key:= ReadKey;
    CASE key Of
      F1: can_record(canfile);
    END
  UNTIL key = quit;
END.

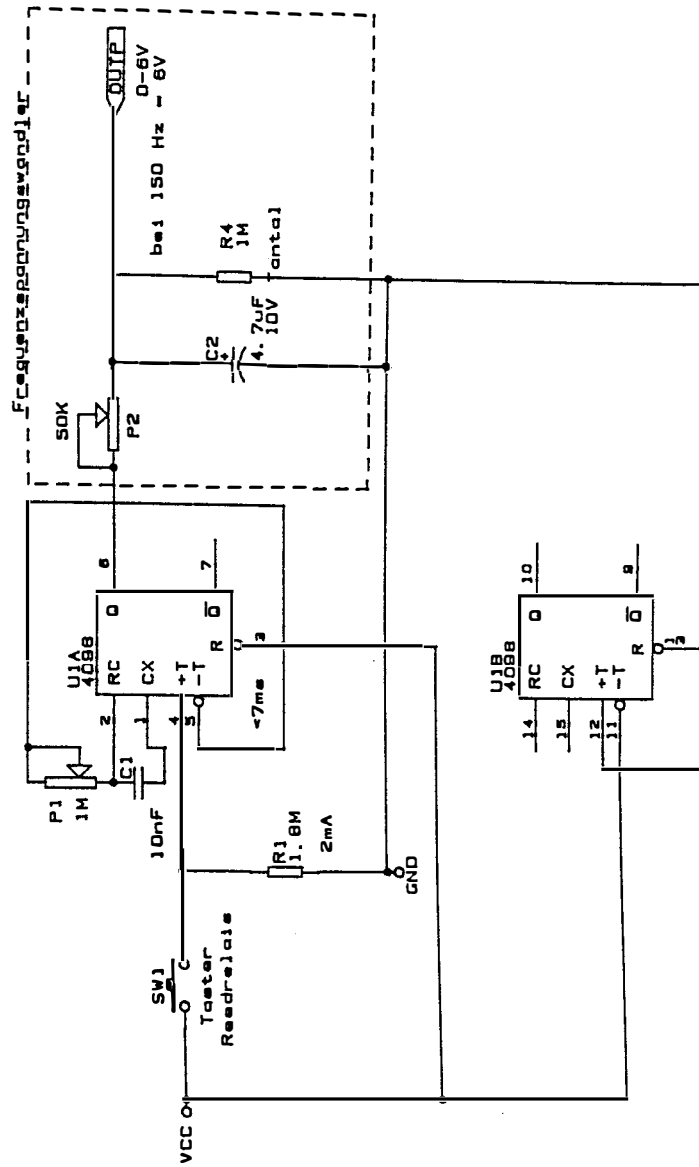
{*****}

```

Anhang C

Schaltplan des Geschwindigkeitssensors

CD4088
 Ruhestromaufnahme bei 5V nicht messbar
 max. bei Vollauschlag 150uA



Size	Document Number	REV
A		
Date:	March 2, 1983	Sheet of

Danksagung

Herrn Prof. Dr. D. Adelung danke ich vielmals für die Vergabe des interessanten Themas, die Ermöglichung meines Aufenthaltes in Tasmanien und die jederzeit gewährte Unterstützung.

Mein besonderer Dank gilt Assoc. Prof. Stewart Nicol, der mich während der gesamten Arbeit in Tasmanien erstklassig unterstützte und mir seine Laborausrüstung, seine Zeit und seine Erfahrung uneingeschränkt zur Verfügung stellte. Dr. Niels Andersen stand mir immer mit Rat und Tat zur Seite. Ganz besonders danke ich David Lovell, der treibende Kraft und unersetzliche Hilfe in der Konstruktion des Schwimmkanals und der Durchführung der Versuche war. Auch Prof. Norman Saunders und allen anderen Mitgliedern des Department of Physiology an der University of Tasmania sei herzlichst für ihre Unterstützung gedankt.

Dr. Boris Culik führte mich in die Geheimnisse der Respirometrie ein und stand mir jederzeit mit seiner Erfahrung und mit wertvolle Anregungen zur Seite. Dr. Rory Wilson gelang es, mich für die Pinguine und die wissenschaftliche Arbeit zu begeistern und mir die ökologischen Zusammenhänge zu verdeutlichen. Dr. Klemens Pütz verdanke ich viele gute Tips und den Einstieg in die Pinguinforschung. Allen dreien vielen Dank für immer gewährte Unterstützung und für die Durchsicht des Manuskripts.

Auch allen anderen Mitgliedern der Arbeitsgruppe sei für zahlreiche Hilfestellungen gedankt, besonders Verena Stenzel und Mandy Kierspel, die beim Bau der Datenspeicher mithalfen.

Besonderer Dank gilt Verena Stenzel, die mir eine unersetzliche Hilfe in der Durchführung der Versuche im Schwimmkanal wie im Freiland in Tasmanien war. Ihre Begeisterung und Einsatzbereitschaft haben die Arbeit erheblich erleichtert und bereichert.

Vielen Dank auch der Driesen & Kern GmbH für die erfolgreiche Zusammenarbeit bei der Herstellung der Datenspeicher. Martin Olbrich-Stock sei gedankt für die Mithilfe bei der Entwicklung des Geschwindigkeitssensors.

Diese Arbeit wurde von der Studienstiftung des deutschen Volkes gefördert. Erlaubnis zur Durchführung der Versuche mit den Pinguinen erteilte das Department of Parks, Wildlife and Heritage, Hobart/Tasmania.

Mein besonderer Dank gilt auch Ursula Nicol und Familie, die mir immer zur Seite standen und mir mit ihrer großen Gastfreundschaft den Start in Tasmanien erheblich erleichterten. Andrea Doeschl, Gillian Arthur, Jim Wilder, Rob Wilson, Zelda Lovell, Julie Purcell, Mario Salamon, Birgitt Klettenheimer und viele andere haben zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen und den Aufenthalt in Tasmanien für mich zu einem unvergeßlichen Erlebnis gemacht.

Ganz besonders danke ich Insa Paul und Torsten Lüters und, nicht zuletzt, meinen Eltern, die durch ihre Unterstützung mein Studium und schließlich auch die Arbeit in Tasmanien erst ermöglicht haben.

Erklärung

Hiermit erkläre ich, daß ich die vorliegende Arbeit selbständig angefertigt und keine anderen als die angegebenen Hilfsmittel benutzt habe.

Mit der Einstellung dieser Arbeit in die Fachbibliothek des Biologiezentrums bzw. des Instituts für Meereskunde sowie der Universitätsbibliothek der CAU bin ich einverstanden

Kiel, den 12.7.94

A handwritten signature in black ink, appearing to read 'P. Bode', written in a cursive style.