

**Nahrungsterritorialität bei Braunen Skuas
(*Catharacta antarctica lonnbergi*):
Konsequenzen für Nahrungserwerb und
Reproduktion**

**Dissertation
zur Erlangung des akademischen Grades
doctor rerum naturalium (Dr. rer. nat.)**

**vorgelegt dem Rat der Biologisch-Pharmazeutischen Fakultät
der Friedrich-Schiller-Universität Jena**

**von Diplom-Biologe Steffen Hahn
geboren am 08.August 1969 in Schleiz**

Jena, den 01. Juli 2002

| | |
|---|----|
| KAPITEL 1: EINLEITUNG | 1 |
| KAPITEL 2: TERRITORIALITÄT UND DIE REPRODUKTIONS BIOLOGISCHEN KONSEQUENZEN | 9 |
| 1. EINLEITUNG..... | 9 |
| 2. MATERIAL UND METHODEN | 11 |
| 2.1. Brutbestand und Charakteristik der Nahrungsterritorien | 12 |
| 2.2. Adultmaße..... | 13 |
| 2.3. Reproduktionszeiten..... | 14 |
| 2.4. Gelegeparameter | 14 |
| 2.5. Nestbewachung und Ei-/Kükenmortalität | 14 |
| 2.6. Reproduktionserfolg..... | 15 |
| 3. ERGEBNISSE | 15 |
| 3.1. Territorialität: Häufigkeit innerhalb der Population..... | 15 |
| 3.2. Adultvergleich in Abhängigkeit von Nahrungserwerbsstrategie..... | 16 |
| 3.3. Charakteristik der Nahrungsterritorien..... | 17 |
| 3.4. Vergleich der Gelegeparameter..... | 19 |
| 3.5. Vergleich der Reproduktionszeiten | 19 |
| 3.6. Nestbewachung und Überleben der Küken | 20 |
| 3.7. Reproduktionserfolg..... | 21 |
| 4. DISKUSSION..... | 23 |
| 4.1. Territorienhäufigkeit und ihre Qualität - die Hypothese der optimalen Territoriengröße | 23 |
| 4.2. Hypothese zur Körpergröße..... | 25 |
| 4.3. Reproduktionsvorteile territorialer Skuas..... | 26 |
| 4.4. Territorialität auf Populationsebene..... | 28 |
| KAPITEL 3: TERRITORIALITÄT, DAS GESCHLECHTERVERHÄLTNISS UND DAS WACHSTUM DER KÜKEN | 31 |
| 1. EINLEITUNG..... | 31 |
| 2. MATERIAL UND METHODEN | 33 |
| 2.1. Bestimmung der Geschlechterverhältnisse | 33 |
| 2.2. Kükenentwicklung..... | 34 |
| 3. ERGEBNISSE | 36 |
| 3.1. Geschlechterverhältnis (GV)..... | 36 |
| 3.2. Wachstumsvergleiche..... | 37 |
| 4. DISKUSSION..... | 42 |
| KAPITEL 4: TERRITORIALITÄT, DOMINANZ UND NAHRUNGSERWERB | 49 |
| 1. EINLEITUNG..... | 49 |
| 2. MATERIAL UND METHODEN | 51 |
| 2.1. Territorienverteidigung..... | 51 |

| | |
|--|------------|
| 2.2. Dominanzstrukturen | 52 |
| 2.3. Freßmengen und Freßintervalle..... | 52 |
| 2.4. Freßrisiko und Energieaufnahme..... | 53 |
| 3. ERGEBNISSE..... | 53 |
| 3.1. Territorienverteidigung..... | 53 |
| 3.2. Dominanzstrukturen..... | 54 |
| 3.3. Freßmengen und Freßintervalle..... | 57 |
| 3.4. Nahrungsaufnahme und Sicherheit | 60 |
| 3.5. Gesamtnahrungsaufnahme..... | 61 |
| 4. DISKUSSION | 62 |
| 4.1. Dominanzstruktur..... | 63 |
| 4.2. Nahrungsmenge..... | 65 |
| KAPITEL 5: TERRITORIALITÄT, PATCHNUTZUNG UND PINGUINKONSUMPTION | 69 |
| 1. EINLEITUNG..... | 69 |
| 2. MATERIAL UND METHODEN | 72 |
| 2.1. Kadavernutzung - Aasabbau | 72 |
| 2.2. Kadavernutzung - Anwesenheit..... | 73 |
| 2.3. Prädation auf Pinguine und Masse-Rekonstruktion..... | 74 |
| 3. ERGEBNISSE..... | 75 |
| 3.1. Kadavernutzung - Aasabbau | 75 |
| 3.2. Anwesenheit | 78 |
| 3.3. Rekonstruktion der Pinguinprädation | 80 |
| 4. DISKUSSION | 81 |
| 4.1. Pinguinkadaver als Nahrungspatch..... | 82 |
| 4.2. Konsumentenverhalten..... | 83 |
| 4.3. Pinguinprädation | 85 |
| KAPITEL 6: DISKUSSION | 87 |
| 1. TERRITORIALITÄT UND TERRITORIENGRÖßE..... | 88 |
| 2. TERRITORIALITÄT UND KÖRPERGRÖßE..... | 89 |
| 3. TERRITORIALITÄT UND REPRODUKTION | 90 |
| 4. TERRITORIALITÄT UND GESCHLECHTERVERHÄLTNIS DER NACHKOMMEN | 91 |
| 5. TERRITORIALITÄT UND KÜKENENTWICKLUNG | 92 |
| 6. TERRITORIALITÄT UND DOMINANZ | 93 |
| 7. TERRITORIALITÄT UND PATCHNUTZUNG | 95 |
| ZUSAMMENFASSUNG | 97 |
| LITERATUR | 99 |
| DANKSAGUNG | 107 |

Kapitel 1: Einleitung

Die fundamentale Erkenntnis, daß heutiges Verhalten der Organismen und ihre Verbreitungsmuster durch natürliche und sexuelle Selektion erklärbar sind, gehört zu den Grundprinzipien der evolutionären Ökologie. Das Verhalten der Tiere ist somit Ausdruck vergangener oder präsenter Selektionsdrücke. Diese Herangehensweise erlaubt Rückschlüsse und stellt Verbindungen zwischen scheinbar verschiedensten Teilgebieten der Autökologie her. Sie war eine der revolutionierenden Ideen, auf deren Grundlage der enorme heutige Wissenszuwachs beruht.

Territorialität ist bei Tieren ein weitverbreitetes Phänomen der räumlichen Organisation. Territoriale Individuen besetzen Räume mit Ressourcen und verteidigen sie gegen Konkurrenten. Die Territorienbesitzer profitieren vom freien und exklusiven Zugang zur Ressource. Eine häufige Form territorialen Verhaltens ist die Monopolisierung von Nahrung. Zwar sind viele Aspekte der Nahrungsterritorialität gut untersucht, aber es fehlen zusammenfassende Arbeiten, die sowohl die unmittelbaren Konsequenzen unterschiedlicher Nahrungserwerbsstrategien als auch ihre fitnessrelevanten Komponenten umfassen. Die vorliegende Studie stellt sich deshalb zum Ziel, einen Beitrag zum Verständnis des Zusammenhanges von Nahrungserwerb und Reproduktion am Beispiel der Braunen Skua (*Catharacta antarctica lonnbergi*) zu leisten.

Nahrungserwerb: Die tägliche, bedarfsdeckende Aufnahme von Energie und Nährstoffen kann für Organismen problematisch sein. Die Ressource ist oftmals fleckenhaft im Habitat verteilt und einem Individuum steht nur ein beschränkter Zeitrahmen zur Nahrungssuche und Konsumtion zur Verfügung. In Populationen mit limitierter Ressourcengrundlage erscheint Konkurrenz fast unausweichlich und kann in verschiedensten ökologischen Anpassungen gipfeln. Ein Extrembeispiel für asymmetrische Konkurrenz im Tierreich ist Territorialität (Begon et al. 1998): ein Individuum oder ein Familienverband okkupieren eine Ressource und schließen andere von deren Nutzung aus. Ein klassisches Beispiel für Ressourcenmonopolisierung ist die Besetzung und Verteidigung von Nahrungspatches (Zusammenfassung in Maher & Lott 2000). Der Territorienbesitzer hat freien Zugang zur Nahrung, ihm stehen genügend Ressourcen für die eigene Erhaltung und für Reproduktion zur Verfügung. Die ausgeschlossenen Konkurrenten müssen alternative Nahrungsquellen ausbeuten, die häufig weniger profitabel sind.

Der Erfolg oder Mißerfolg beim Nahrungserwerb hat direkte Auswirkung auf die Konstitution der Individuen. So werden kostspielige Aktivitäten wie Reproduktion nur durchführbar, wenn genügend Reserven vorhanden sind oder der Organismus fähig ist, den höheren Bedarf ohne großes Risiko zu decken (Linden & Moller 1989). Individuen, die verschiedene Nahrungserwerbsstrategien verfolgen, unterscheiden sich in Life-History-Parametern wie Überlebenswahrscheinlichkeit, jährlichem Reproduktionserfolg und auch im Lebenszeitreproduktionserfolg (für Möwen: Pierotti & Annett 1987, für Sperlingsvögel: Frey-Roos et al. 1995).

Findet man innerhalb einer Population verschiedene Erwerbsstrategien, könnten deren Auswirkungen auf die Reproduktion als zentrales Glied der Life-History direkt verglichen werden.

Reproduktion: Individuen sind bestrebt, während ihres Lebens so viele fortpflanzungsfähige Nachkommen wie möglich in die nächste Generation einer Population einzubringen (i. e. S. die Fitneß; Pianka 1994). Ein direkter Weg zur Fitnessmaximierung liegt in der Steigerung des individuellen Lebenszeit-Reproduktionserfolges (Newton 1992). So sollten Organismen so viele Nachkommen wie möglich produzieren, ohne Einbußen in der eigenen Überlebensfähigkeit zu erleiden. Reproduktion ist jedoch immer mit gesteigerten Kosten gegenüber der basalen Lebenserhaltung verbunden (z.B. Bildung der Eier/Embryos, Monaghan et al. 1998; Energieaufwand für Partnersuche und Brutpflege, Roff 1992). Die Reproduktionskosten und die zeitabhängige Kondition des Individuums bestimmen die Anzahl des Nachwuchses zum betrachteten Zeitpunkt; können aber auch Auswirkungen auf das zukünftige Reproduktionsgeschehen nach sich ziehen.

Investiert geschlechtsreife Individuen in Reproduktion, sollten sie in der Lage sein, das Reproduktionsgeschehen erfolgreich abzuschließen. Die Überlebenswahrscheinlichkeit des Nachwuchses ist bei Arten mit Brutpflege entscheidend abhängig von der Fürsorgeleistung der Eltern. Sind die Eltern nicht in der Lage den Nachwuchs ausreichend mit Nahrung zu versorgen, können Wachstumsverzögerungen (Starck & Ricklefs 1998) oder direkte Einbußen im Reproduktionserfolg die Folge sein (Morse & Fritz 1987).

Skuas als Modellorganismen:

Skuas (Raubmöwen, Genus *Catharacta*) sind Topprädatoren in den terrestrischen Ökosystemen der Antarktis und Subantarktis (Hempel & Kerry 1990). In diesen von Landraubtieren freien Gebieten profitieren Skuas von dem immensen Nahrungsangebot an

Eiern, Küken und toten Vögeln, die in den großen Seevogelkolonien anfallen (Übersicht in: Reinhardt et al. 2000). Die Verteilung der Ressource Nahrung ist räumlich eng begrenzt, so daß sowohl zwischen den Brutvögeln als auch zwischen Brutvögeln und Nichtbrütern innerartliche Nahrungskonkurrenz herrscht (Trivelpiece et al. 1980). Skuas bedienen sich zweier verschiedener Nahrungserwerbsstrategien, um den Zugang zur Nahrung sicherzustellen: einerseits okkupieren einige Brutvögel Nahrungsterritorien, die gegen Eindringlinge verteidigt werden (Young 1994, Mougeot et al. 1998). Andererseits existieren innerhalb einer Population Brutvögel und Nichtbrüter, die keine Nahrungsterritorien besetzen können. Sie stehlen aus den Territorien anderer ihre Nahrung oder nutzen alternative Nahrungsquellen, z.B. angespülten Krill, (Reinhardt et al. 1998), Prädation von Sturmschwalben (Hahn & Quillfeldt 1998). Ein Wechsel des Nahrungserwerbs (nichtterritorial ↔ territorial) ist bisher nicht bekannt, so daß bis heute von einer Nahrungserwerbsstrategie gesprochen werden kann.

Die unterschiedlichen Nahrungserwerbsstrategien der Skuas sollten Auswirkungen auf die Life-History der betreffenden Individuen haben. Als Studienobjekte zur Verbindung von Nahrungserwerb und Reproduktion i.w.S. dienten individuell markierte Braune Skuas (*Catharacta antarctica lonnbergi*) einer Population in der maritimen Antarktis, die sich von den Küken und Kadavern einer nahegelegenen Pinguinkolonie ernährten (Reinhardt 1997a). Territoriale Skuas waren im Sinne des Nahrungserwerbs nur solche Individuen, die **Nahrungsterritorien** besetzten, d.h. Gebiete innerhalb der Pinguinkolonien gegen Eindringlinge verteidigten. Diese Territorien konnten dabei als all-purpose-territories (ATPs) Nest- und Nahrungsplätze der Skuas einschließen oder nur Gebiete mit der Nahrungsressource "Pinguin" umfassen (feeding territory, FT).

Um die Einzelgebiete - Nahrungserwerb und Reproduktion - zu verstehen und später in Verbindung bringen zu können, wurden die nachfolgenden Teilfragen/Hypothesen aufgestellt.

Charakteristik der Territorialität und die reproduktionsbiologischen Konsequenzen

Die Qualität eines Nahrungsterritoriums ist abhängig von der Anzahl potentieller Beute. Da mit steigender Territoriengröße auch der Konkurrenzdruck/Verteidigungsdruck ansteigt, wird bei ausreichender Nahrungsverfügbarkeit eine optimale Territoriengröße erwartet. Die Territoriengröße sollte mit vergleichsweise geringem Verteidigungsaufwand eine höchstmögliche Beuteanzahl sicherstellen (optimal size-Hypothese).

Territorialität als Nahrungserwerbsstrategie ist kostenaufwendig. Die Besetzung und die Verteidigung eines Gebietes erfordern Durchsetzungsvermögen und Zeit. So sollten

territoriale Individuen robuster und kräftiger sein, als Individuen, die nicht in der Lage sind, die begehrten Territorien zu besetzen (resource holding power-Hypothese).

Letztendlich sollte sich das aufwendige Verhalten, ein Territorium über einen längeren Zeitraum zu verteidigen, in einem reproduktiven Vorteil niederschlagen. Territoriale Brüter sollten im Vergleich zu nichtterritorialen Paaren einen höheren Bruterfolg haben.

Hypothesen:

- Es gibt es eine optimale Territoriengröße
- Territorienbesitzer sind größer als nichtterritoriale Individuen
- Territorienbesitzer haben einen reproduktiven Vorteil gegenüber nichtterritorialen Vögeln

Auswirkung des elterlichen Nahrungserwerbs auf Geschlechterverhältnis und die Wachstumsperformance der Nachkommen

Bei geschlechtsdimorphen Arten können die Kosten für die Aufzucht der Jungen aufgrund der unterschiedlichen Körpergrößen differieren. Skuas weisen einen Sexualdimorphismus von 10-12% Körpermasse auf, so daß die Aufzucht der größeren Weibchen kostspieliger sein sollte als die Aufzucht von kleineren Männchen. Territoriale Brutpaare mit kontinuierlicher Nahrungsversorgung sollten kein Geschlecht bei der Produktion und Aufzucht der Nachkommen bevorzugen. Für nichtterritoriale Brutpaare könnte eine Bevorzugung des kostengünstigeren Geschlechts von Vorteil sein.

Unterschiedliche Nahrungsversorgung auf Grund der Nahrungserwerbsstrategie der Eltern kann sich in unterschiedlichen Wachstumsgeschwindigkeiten der Küken niederschlagen (Bukacinska et al. 1998). Steht einem Küken täglich ausreichend Nahrung zur Verfügung, ist die Wachstumsphase gegenüber schlecht ernährten Küken deutlich verkürzt. Da Pinguinküken als Nahrungsquelle für Skuas nur zeitlich begrenzt verfügbar sind, erscheint eine kurze Kükenphase bei Skuas entscheidend für das Überleben am Ende des antarktischen Sommers. Die Annahme der Wachstumsverzögerung auf Grund schlechter Nahrungsversorgung wird die Küken nichtterritorialer Eltern treffen. Insbesondere sollten letztgeschlüpfte Küken in großen Gelegen benachteiligt sein.

Hypothesen

- Skuas sollten bei schlechter Nahrungsverfügbarkeit mehr männliche als weibliche Küken aufziehen
- Territorialität beeinflusst die Wachstumsperformance: Küken nichtterritorialer Paare sollten Wachstumsdepressionen zeigen

Dominanz und Erfolg der Nahrungsaufnahme innerhalb der Territorien

In den Studien zur Nahrungsterritorialität wurde oftmals vorausgesetzt, dass territoriale Individuen über andere Eindringlinge im Territorium dominieren und diese Dominanz sich in einer höheren Nahrungsausbeute niederschlägt (z.B. Richardson 1984, Kirk & Houston 1995). Jedoch könnten neben dem individuellen sozialen Status durchaus andere Faktoren die Stärke eines Individuums bei Nahrungskämpfen beeinflussen. Die Annahme vom Primat des sozialen Status bei der Festlegung von Dominanzstrukturen sollte an Hand von Pinguinkadaver-Experimenten getestet werden.

Der soziale Status eines Individuums regelt den Zugang zur Nahrungsressource und muß sich in den Nahrungsmengen widerspiegeln, die der Einzelne am Pinguinkadaver erreichen kann. Wenn Territorienbesitz exklusiven Nahrungszugang bedingt, sollten territoriale Skuas jederzeit am erfolgreichsten sein.

Hypothesen:

- Territorialität ist der Garant für uneingeschränkte Dominanz
- Territoriale Individuen haben freien Zugang zur Ressource
- Territorienbesitzer können ihren Nahrungsbedarf aus dem Territorium decken

Nahrungserwerb und Patchnutzung

Frißt eine Skua an einem Pinguinkadaver, kann dies als klassische Nutzung eines Nahrungspatches angesehen werden. Mit fortschreitender Nutzung des Patches wird die Patchprofitabilität exponentiell abnehmen. Verbunden mit dieser Abnahme, sinkt die Bruttoenergieaufnahme des Fressenden. Nach der Nahrungserwerbtheorie (Stephens & Krebs 1986) sollte der Patchnutzer bei einem Schwellenwert der Energieaufnahme den Patch verlassen (Grenzwert nach Charnov 1976a) und eine neue Nahrungsquelle suchen. Voraussetzung für diese Optimierung ist ein Habitat mit mehreren Nahrungspatches und ein allumfassendes Wissen des Patchnutzers. Territoriale Skuas sollten über das potentielle Nahrungsangebot und die Patchprofitabilitäten in ihren Territorien informiert sein. Ob

Territorienbesitzer im Sinne dieser optimalen Patchnutzung agieren, wurde in Pinguinkadaver-Experimenten innerhalb der Nahrungsterritorien untersucht.

Skuas stehen im Laufe einer Brutsaison Pinguinküken verschiedenster Altersstufen und Massen zur Verfügung. Schwere, ältere Pinguinküken stellen eine große Beute pro Jagd dar, sind aber schwerer zu erjagen als kleine, junge Pinguinküken. Wie groß die für Skuas nutzbare Menge pro Pinguinküken-Kadaver (Profitabilität) ist, sollte in den Kadaverexperimenten getestet werden. Um auf eine Beuteauswahl der Skuas schließen zu können, wurden die Daten der Experimente mit denen der wirklichen Prädation in der Gesamtkolonie verglichen.

Hypothesen

- Territorienbesitzer verlassen unprofitable Nahrungspatches
- Die Beuteprofittabilität ist abhängig vom Alter/Körpermasse der Pinguinküken
- Skuas erbeuten Pinguinküken selektiv

Die Untersuchungen zum Nahrungserwerbsverhalten der Braunen Skua und deren Auswirkungen auf die Reproduktion wurden in drei aufeinanderfolgenden Jahren durchgeführt. Skuas sind langlebige Seevögel mit einer Lebensspanne von >26 Jahren (Higgins & Davies 1996, Catry & Furness 1997a) und einem mittleren Erstbrutalter von 8 Jahren (Young 1998). Somit umfaßte der Untersuchungszeitraum nur ca. 17% des reproduktiven Lebensabschnitts einer Skua. Dies sollte für Verallgemeinerungen und Interpretationen der Ergebnisse beachtet werden.

Die vorliegende Arbeit ist in Kapitel gegliedert, die sich schwerpunktmäßig mit den oben benannten Fragen und Hypothesen auseinandersetzen (Abb. 1). Die Einzelkapitel sind in sich geschlossen, könnten aber auch als Ganzes zum Verständnis der Territorialität bei Skuas beitragen.

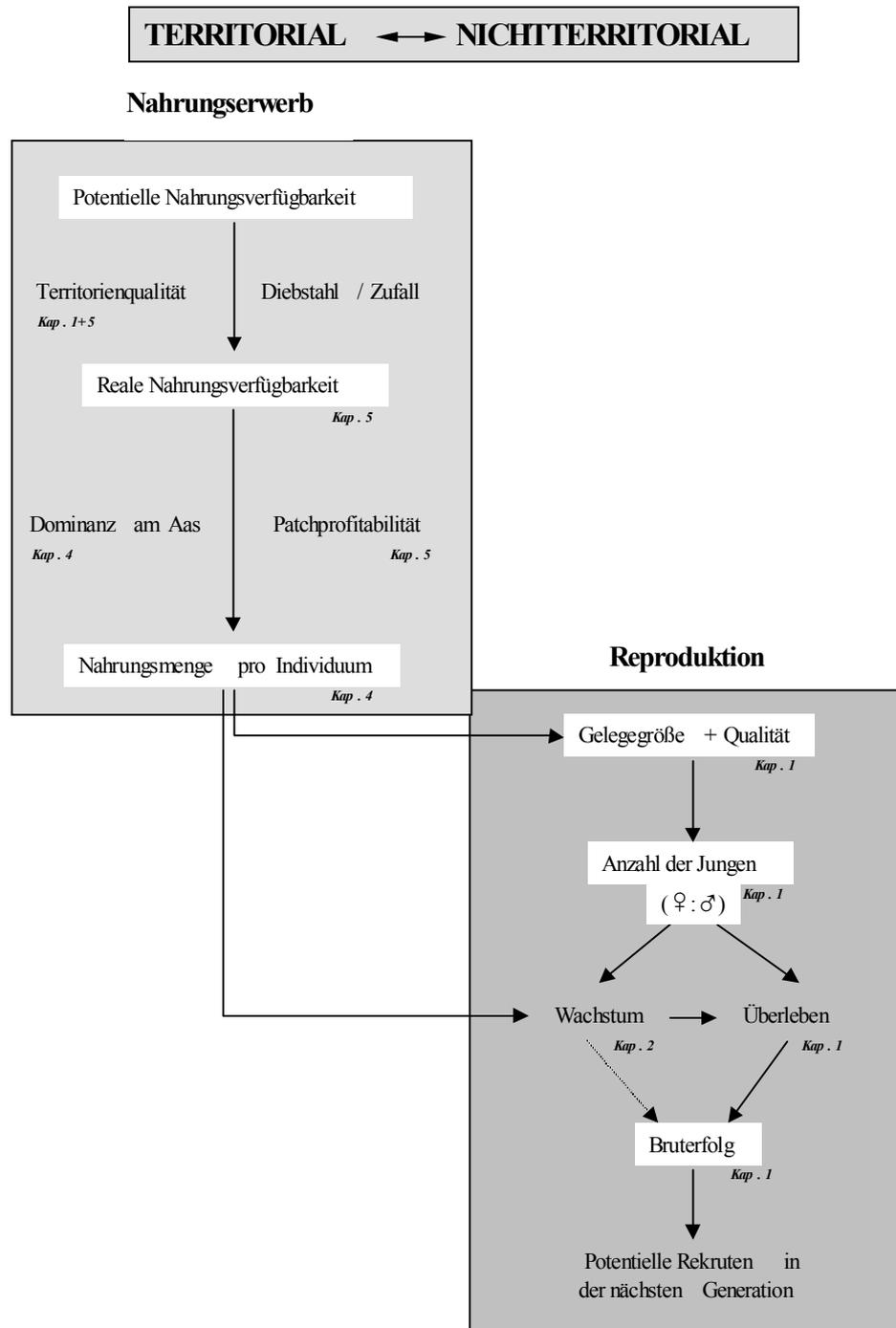


Abb. 1: Schematische Darstellung des Zusammenhangs von Nahrungserwerb, Reproduktion und Territorialität bzw. Nichtterritorialität. Innerhalb des Schwerpunktes 'Nahrungserwerb' wurde insbesondere die Nahrungsverfügbarkeit in Abhängigkeit von Territorienqualität, Patchprofitabilität und Dominanzstrukturen untersucht. Zur näheren Untersuchung der reproduktiven Konsequenzen der Territorialität und des Nahrungserwerbs wurden Gelegegröße, Gelegequalität, das Wachstum der Küken und der Bruterfolg quantifiziert. Die Kapitel, die die genannten Teilfragen behandeln, sind *kursiv* vermerkt.

Kapitel 2: Territorialität und die reproduktionsbiologischen Konsequenzen

1. Einleitung

Territorialität ist eine weitverbreitete Strategie, um den individuellen Zugang zu einzelnen Ressourcen oder Ressourcenkomplexen sicherzustellen (Calow 1998). Dieser Verhaltenskomplex evolvierte im Tierreich mehrfach unabhängig von einander und kann heute bei Wirbellosen (z.B. Paarungsterritorien der Libellen) als auch in allen Klassen der Wirbeltiere beobachtet werden (Überblick in: Maher & Lott 2000). Individuen oder Individuengruppen haben dabei einen verbesserten Zugang zur Ressource und schließen andere (arteigene und/oder artfremde Individuen) von deren Nutzung aus. Die Territorien können nur eine einzige Ressource beinhalten (z.B. Nahrungsterritorien) oder Ressourcenkomplexe umfassen. Ein bekanntes Beispiel für komplexe Territorien sind die Territorien der Singvögel, die sowohl Nistplatz und Weibchen als auch Futtersuchgebiete und Schutzräume vor Fraßfeinden umfassen (all purpose territories, APT). Die monopolisierbaren Ressourcen stehen direkt mit der Reproduktion in Verbindung (z.B. Paarungspartner, Nistplätze), oder wirken sich indirekt auf die Reproduktion aus (z.B. Monopolisierung von Nahrung, Cotton 1998). Da sich im Laufe der Evolution das aufwendige Verhalten der Territorialität bei einer Vielzahl von Taxa etablieren konnte, sollten (meßbare) Vorteile für Territorienbesitzer gegenüber nichtterritorialen Individuen nachweisbar sein.

Territorialität bei Vögeln ist ein langbekanntes und gut untersuchtes Phänomen, wobei das Hauptinteresse der Forschung auf den Nest-/Brutterritorien der einzelnen Arten lag. Diese Territorien können nur den engeren Nestplatz umfassen (Koloniebrüter) als auch größere Gebiete mit Nistplatz und Nahrungsgründen einschließen. Seevögel mit marinem Nahrungserwerb verteidigen meist nur Nestterritorien (z.B. Pinguine). Die Monopolisierung von Nahrungspatches auf dem Meer, die relativ unvorhersehbar in Raum und Zeit auftreten, ist bisher nicht nachgewiesen. Eine Ausnahme in Hinblick auf den Nahrungserwerb bilden Skuas, Seevögel, die sich während der Brutzeit auch von terrestrischen Ressourcen ernähren. Neben Fischprädation (Südpolarskua *Catharacta maccormicki*, Chileskua *C. chilensis*) und Kleptoparasitismus (Schmarotzerraubmöwe *Stercorarius parasiticus*) ist Prädation von Kleinsäugetern, Hasenartigen und Kleinvögeln eine verbreitete Form des Nahrungserwerbs der *Stercorarius*-Arten (Furness 1987). Sie besetzen während der Brutperiode große Territorien

(APTs) und verteidigen sie gegen intra- und interspezifische Nahrungskonkurrenten (z. B. Spatelraubmöwe *S. pomarinus*, Maher 1974).

Eine Besonderheit ist der Nahrungserwerb der *Catharacta antarctica*-Verwandschaftsgruppe, die in den großen Seevogelkolonien der Südhalbkugel Territorien besetzen können. Diese räumlich eingrenzbaaren und verteidigbaren Nahrungsquellen sind hier sowohl Bestandteil von APTs, können aber auch als reine Nahrungsterritorien, die deutlich vom eigentlichen Nestterritorium getrennt sind, verteidigt werden (z.B. Pietz 1987, Mougeot et al. 1998).

Braune Skuas (*C. antarctica lonnbergi*) verfolgen zwei Formen des Nahrungserwerbs: zu einem okkupieren sie Territorien in Kolonien von Sturmvögeln (Moncorps et al. 1998) oder in Pinguinkolonien (Trivelpiece et al. 1980, Hagelin & Miller 1997). Andererseits gibt es Skuapopulationen, in denen Paare trotz gleichen Nahrungsangebotes (Pinguine) keine Nahrungsterritorien verteidigen (Pietz 1987). Treten beide Formen des Nahrungserwerbs (Territorialität vs. Nichtterritorialität) innerhalb einer Population auf, sind die Vor- und Nachteile der Strategien unter gleichen Umweltbedingungen und Zeiten vergleichbar.

In der vorliegenden Studie sollten Brutpaare beider Nahrungserwerbsformen einer antarktischen Population charakterisiert und mittelfristige Auswirkung des Nahrungserwerbes auf die Reproduktionsleistung untersucht werden. Unter den extremen Bedingungen der Antarktis sollten die Unterschiede in der Nahrungsverfügbarkeit sich in deutlichen Unterschieden im Reproduktionserfolg der Skuas wiederfinden. Die Fragestellungen und somit der Fokus der Arbeit lagen im folgenden auf dem Phänomen der Territorialität.

Folgenden Hypothesen zur Charakterisierung der Individuen, Territorien und dem letztendlich entscheidenden Reproduktionserfolg wurden überprüft:

- Körpergrößen-Hypothese (body size oder resource holding power, Alcock & Bailey 1997): Die Eroberung und Aufrechterhaltung eines Territoriums gelingen nur über Kämpfe mit den Rivalen. Deshalb sollten territoriale Skuas robuster und kräftiger sein, als die Individuen, die kein Nahrungsterritorium besitzen. Dieser Größenunterschied sollte sich besonders bei den Männchen manifestieren, da diese den Hauptanteil bei Auseinandersetzungen zur Besetzung und Verteidigung der Territorien tragen sollen (z.B. Young 1972).
- Optimale Territoriengröße und -lage (territory size: optimal numbers): Die Qualität eines Nahrungsterritoriums wird durch die Anzahl der Beutetiere (Pinguine) bestimmt (Funktion der Nahrungsverfügbarkeit). Mit steigender Territoriengröße steigt einerseits die Anzahl der Beutetiere, aber auch die Anzahl potentieller Interessenten/Rivalen und die Länge der zu verteidigenden Grenzen. So sind ab einer kritischen Größe Territorien nicht mehr ökonomisch zu verteidigen. Es kann erwartet werden, daß auch bei großem Nahrungsangebot die

Territoriengröße begrenzt ist. Die Mehrzahl der Territorien sollte eine mittlere, optimale Größe erreichen.

Um das Nahrungs- und Nestterritorium jederzeit verteidigen zu können, sollte der Abstand von Nest und Ressource bei territorialen Paaren so gering wie möglich sein. Für nichtterritoriale Brutpaare werden größere Distanzen zwischen Nest und Nahrungsressource erwartet.

- **Reproduktiver Vorteil (reproductive benefit):** Werden die Kosten einer Territorienverteidigung getragen, müssen reproduktive Vorteile für territorienbesitzende Individuen nachweisbar sein. Dies sollte sich mittelfristig in einem höheren Reproduktionserfolg territorialer Skuas zeigen, denn die Anzahl fertiler Nachkommen, die vom betrachteten Individuum in die nächste Generation weitergegeben wird, ist die einzige evolutive Währung. Dies kann u.a. mit einer erhöhten Gelegegröße (Eier pro Nest) als auch mit besserem Überleben der Eier und Küken erreicht werden. Skuas legen selten mehr als zwei Eier pro Nest und können nicht ihre Anzahl an Nachkommen auf Grund größerer Eizahlen erhöhen. So wird eine höhere Überlebensrate der Eier und Küken für territoriale Paare erwartet. Insbesondere sollten die Überlebensraten in der sensiblen Kükenaufzuchtzeit differieren, wenn sowohl ausreichend Nahrung für die Küken zur Verfügung gestellt werden muß (Abwesenheit der Eltern), als auch die Küken einem erhöhtem Prädationsrisiko ausgesetzt sind (erhöhter Nahrungsbedarf der Nestnachbarn mit Nachwuchs). Da Überlebensraten des Nachwuchses eng mit Nestbewachung durch Altvögel gekoppelt sind (Cattry & Furness 1999), sollten territoriale Paare häufiger am Nest anzutreffen sein als Paare ohne Territorium.

2. Material und Methoden

Die Untersuchungen fanden auf der 9km² großen, eisfreien Potter-Halbinsel (62°14'S, 58°39'W) von King George Island, Süd-Shetland Islands, in der maritimen Antarktis statt und erstreckten sich über die Südsommermonate von Mitte Dezember bis Ende Februar der Jahre 1998/99-2000/01. Die Population der Braunen Skua umfaßte neben 26-32 individuell gekennzeichneten Brutpaaren einen variierenden Nichtbrüterbestand von 20 bis 50 Skuas, die sich an zwei festen Orten (sogenannte Clubs) direkt neben der Pinguinkolonie und 3km entfernt in der Nähe der argentinischen Forschungsstation Jubany sammelten. Es wurde angenommen, daß alle Skuas die nächstliegende Pinguin-Kolonie (Stranger Point) als

Nahrungsquelle nutzen, da die Nahrung Brauner Skuas zu 80% aus Pinguinbestandteilen besteht (Reinhardt 1997a).

2.1. Brutbestand und Charakteristik der Nahrungsterritorien

Zu Beginn jeder Freilandsaison wurden alle Nester der Braunen Skua kontrolliert und die Brutvögel identifiziert. Wöchentliche Kontrollgänge stellten sicher, daß neue Nester, die später in der Reproduktionszeit angelegt wurden, in die Untersuchung mit einbezogen werden konnten.

Die Pinguinkolonie auf Stranger Point (17-20.000 Brutpaare, Hahn et al. 1998) an der Südflanke der Potter-Halbinsel, bestehend aus Adelie- (*Pygoscelis adeliae*) und Esel- (*P. papua*) und wenigen Zügel-Pinguinen (*P. antarctica*), ist das nächstliegende potentielle Nahrungsgebiet der Skuas. Alle drei Pinguinarten nisten in kleinen Subkolonien (Gruppen), die über eine strandnahe Schotterfläche von ca. 1km Länge verteilt sind. Eine Ausnahme bildet die einzige Großkolonie der Adeliepinguine, in der ca. 12000 Brutpaare nisten. Zur Abschätzung der Nahrungsressource wurden alle Pinguinbrutpaare jährlich in der dritten Dezemberwoche gezählt (alle Subkolonien) bzw. geschätzt (die Großkolonie). Durch regelmäßige Beobachtungen während des gesamten Untersuchungszeitraumes wurden die anwesenden beringten Skuas innerhalb der Pinguinkolonie kartiert. Alle Skuaterritorien, ihre Grenzen und ihre Größe waren auf Grundlage der Kartierung eindeutig bestimmbar (Tab. 1). Die Anzahl der Pinguinbrutpaare (alle Arten) zum Zeitpunkt der Zählung wurde als Qualitätsmerkmal eines Nahrungsterritoriums gewertet. Für die Distanzbestimmung zwischen Nistplatz und Nahrungsressource wurden die Nester und ein mittlerer Punkt im Nahrungsterritorium bzw. der Großkolonie mit GPS vermessen.

Tab. 1: Anzahl der Beobachtungen territorialer Brutvögel und nichtterritorialer Brauner Skuas (Brutvögel und Nichtbrüter) zur Festlegung der Nahrungsterritorien auf Stranger Point, Potter Halbinsel (1998/99-2000/01).

| | Territoriale | Nichtterritoriale | Beobachtungstage |
|---------|--------------|-------------------|------------------|
| 1998/99 | 171 | 91 | 34 |
| 1999/00 | 132 | 108 | 38 |
| 2000/01 | 138 | 76 | 31 |

2.2. Adultmaße

Alle Brutvögel wurden während der Inkubationsperiode mit Hilfe beköderter Schlingen gefangen, vermessen und individuell markiert ($n=75$). Jeder Brutvogel wurde jährlich auf Veränderungen im Status (Brutvogel/Nichtbrüter), Nistplatz und/oder Partner kontrolliert. Zusätzlich wurden im Untersuchungszeitraum 52 Nichtbrüter gefangen ($30♀$, $22♂$), deren Maße zur Berechnung der Körpergrößen-Indices (s.u.) herangezogen wurden.

Skuas weisen einen Sexualdimorphismus in linearen Maßen bzw. Körpergewicht von nur 3% bzw. 15% auf (Furness 1987). Das Geschlecht ist somit aus den morphometrischen Daten nur unsicher zu bestimmen. Deshalb wurde jedem Vogel zur späteren Geschlechtsbestimmung ca. $50\mu\text{l}$ Blut aus der Brachialvene entnommen und sofort in APS-Puffer (Arctander 1988) konserviert. Aus diesen Blutproben wurde die DNA isoliert und das Geschlecht mit Hilfe der spezifischen Bandenmuster der WZ- ($♀$) und ZZ-Chromosomen ($♂$) nach einer PCR-Amplifikation bestimmt (Methode nach Fridolfsson & Ellegren 1999).

Die individuelle Charakterisierung der Skuas erfolgte anhand der Körpergröße (BS) und Körperkondition (BC). Grundlage der BS-Bestimmung waren folgende lineare Maße: Kopflänge (Schnabel + Cranium, $\pm 0,1\text{mm}$), Tarsuslänge ($\pm 0,1\text{mm}$) und Flügellänge ($\pm 1\text{mm}$). Aus den z-transformierten Maßen wurde mit Hilfe der Hauptkomponenten-Analyse (PCA) eine zusammenfassende Variable berechnet. Die Scores der ersten Hauptachse der PCA bilden das Körpergrößenmaß eines Individuums (Rising & Somers 1989, Phillips & Furness 1997). Die Berechnung des Indexes erfolgte auf Populationsebene (Brutvögel und Nichtbrüter). Der Erklärungswert der ersten Hauptachse der PCA lag für Weibchen bei 55,8% ($n=67$) und für Männchen bei 58,7% ($n=60$).

Die Körperkondition (BC) wurde aus den Residuen einer linearen Regression von Masse (Meßgenauigkeit $\pm 10\text{g}$) zu Körpergröße berechnet (nach Jakob et al. 1996, Phillips & Furness 1997): $BC = \text{Residualwert} * 100 / \text{Erwartungswert}$.

Da Vögel während der Reproduktionszeit an Masse verlieren, wurden die Brutvögel einheitlich während der Inkubationsperiode gefangen. Die mittleren Fangzeiten territorialer und nichtterritorialer Brutvögel unterschieden sich nicht ($\text{Median}_{\text{Terr}}=23.\text{Dezember}$, $\text{Median}_{\text{Nichtterr}}=22.\text{Dezember}$, $H_{2,73}=0,11$; $p=0,74$). Fangzeitbedingte Unterschiede in den Körpermassen können somit ausgeschlossen werden. Alle nachfolgenden Vergleiche wurden für die Geschlechter separat durchgeführt.

2.3. Reproduktionszeiten

Der Schlupftag von 101 Küken (84%) wurde durch Kontrollgänge genau und bei 20 Küken durch Extrapolation mit Hilfe einer Regression von Schlupfzeit zu Eidichte und den Kükenmassen am ersten Meßtag bestimmt. Der Kükenschlupf erfolgt bei einer bestimmten Eidichte, so daß bei bekanntem Eivolumen und Eimasse eine Vorausberechnung des Schlupfzeitpunktes möglich ist (Furness & Furness 1981). Für Braune Skuas beträgt die Eidichte beim Schlupf $0,89\text{g/cm}^3$. Der Schlupftag eines Kükens wurde mit $y = (-8,9 \cdot 10^{-5} \cdot x^2) - (9,8 \cdot 10^{-3} \cdot x) + 0,887$ (x : Tage vor Schlupf, y : Schlupfdichte, $R^2=0,78$; $n=217$) vorausberechnet.

Für Vergleiche der Reproduktionszeiten innerhalb eines Jahres bzw. zwischen den Jahren wurden die Schlupfdaten wie folgt standardisiert (nach Catry & Furness 1997a):

innerhalb eines Jahres: $y_i = x_{i,\text{real}} - x_{\text{mittel-i}}$

zwischen den Jahren: $y_{\text{iii}} = (x_{\text{real}} - x_{\text{mittel-i}}) + x_{\text{mittel-iii}}$

(i =Jahr, iii =3Jahre, x_{real} =beobachteter Wert, x_{mittel} =Mittelwert).

2.4. Gelegeparameter

Alle Eier wurden markiert und gemessen (Länge und Breite: $\pm 0,1\text{mm}$, Masse: $\pm 0,5\text{g}$). Das Eivolumen (in cm^3) wurde mit $\text{Volumen} = 0,0048 \cdot \text{Länge} \cdot \text{Breite}^2$ berechnet (Coulsen 1963). Die Gelegefolge (A-/B-Ei) wurde für befruchtete Eier nach der Schlupfreiheitsfolge der Küken festgelegt. Bei unbefruchteten und abgestorbenen Eiern bzw. bei Eiern, die der Prädation zum Opfer fielen, wurde das voluminösere Ei als A-Ei definiert (Catry & Furness 1997a). Die Eigößen der Weibchen mit unterschiedlichen Nahrungserwerbsformen wurden unter Berücksichtigung der Weibchenkörpergröße mit Hilfe der Kovarianzanalyse (Kovariate Körpergröße) verglichen.

2.5. Nestbewachung und Ei-/Kükenmortalität

Die Anzahl anwesender Altvögel am Nest ist ein bewährtes Maß für die Bereitschaft zur Nestverteidigung bzw. zum Nestschutz bei Skuas (Catry & Furness 1999). Insgesamt wurde bei 771 Kontrollgängen die Anwesenheit der Altvögel registriert (212 während der Inkubationsperiode, 559 in der Kükenaufzuchtzeit) und die Häufigkeiten nach Status getrennt verglichen. Zusätzlich wurde für jedes Nest und Jahr die mittlere Anzahl anwesender Altvögel während der Kükenaufzuchtzeit berechnet und auf Unterschiede zwischen den Untersuchungsjahren und zwischen Paaren mit unterschiedlichem Nahrungserwerb getestet. Die Mortalität der individuell gekennzeichneten Küken wurde durch Nestkontrollen aller

6 Tage registriert. Wurde ein Küken tot aufgefunden, bzw. vermißt, erfolgte die Festlegung des Todeszeitpunktes auf das mittlere Datum zwischen letzter Lebendbeobachtung und erster Negativkontrolle. Der Vergleich der Mortalitätsraten der Küken territorialer und nichtterritorialer Paare erfolgte nach der Kaplan-Meier-Methode (SPSS 10.0) mit dem festen Faktor Territorialität unter Berücksichtigung der Kükenreihenfolge (Stratum). Der Meßzeitraum umfaßte 50 Tage, die Daten aller Untersuchungsjahre wurden gemeinsam ausgewertet. Küken, die bei Abschluß der Untersuchung dieses Alter noch nicht erreicht hatten, wurden von der Auswertung ausgeschlossen (n=14).

2.6. Reproduktionserfolg

Als Parameter für Produktivität und Reproduktionserfolg wurden Gelegegröße, Schlupferfolg und Bruterfolg in Abhängigkeit von der Nahrungserwerbsstrategie der Eltern (territorial bzw. nichtterritorial) und der Untersuchungsjahre verglichen (GLIM, Poison-Verteilung, χ^2 -Statistik, Crawley 1996). Der Schlupferfolg ist der prozentuale Anteil geschlüpfter Küken an der Gesamtzahl gelegter Eier pro Kategorie; der Bruterfolg berechnete sich aus Anzahl ausgeflogener Jungvögel (Alter >55d) pro aktives Nest (Reinhardt 1997b). Trotz extrem rechtsschiefer Verteilung der Daten wurden zur Veranschaulichung die Mittelwerte \pm Std. angegeben.

Alle Werte ohne weitere Angabe beziehen sich auf Mittelwert \pm Standardabweichung. Territoriale Individuen oder Paare sind Skuas, die ein Nahrungsterritorium innerhalb der Pinguinkolonie verteidigen. Nichtterritoriale Paare besitzen kein solches Nahrungsterritorium.

3. Ergebnisse

3.1. Territorialität: Häufigkeit innerhalb der Population

Der Brutbestand der Braunen Skua umfaßte 26 bis 32 Brutpaare, von denen 10 bzw. 9 Paare Nahrungsterritorien verteidigten (Tab. 2). Die territorialen Skuas besetzten in allen 3 Jahren ihre Nest- und Nahrungsterritorien. Der Ausfall eines territorialen Brutpaares im Jahre 1999 war vermutlich auf frühe Eiprädation vor Untersuchungsbeginn zurückzuführen. Der Ausfall im Jahre 2000 ging auf eine Zusammenlegung zweier territorialer Paare zurück. Zwei Drittel aller Brutvögel (62-72%) besetzten keine Nahrungsterritorien innerhalb der Pinguinkolonie.

Ein Wechsel der Form des Nahrungserwerbs (nichtterritorial ↔ territorial) konnte für kein Individuum belegt werden.

Tab. 2: Anzahl der Brutpaare Brauner Skuas auf der Potter-Halbinsel (1998/99-2000/01). Territorial: Brutpaare mit Nahrungsterritorium, Nichtterritorial: Brutpaar ohne Nahrungsterritorium.

| Brutsaison | Territorial (%) | Nichtterritorial (%) |
|------------|-----------------|----------------------|
| 1998/1999 | 10 (38%) | 16 (62%) |
| 1999/2000 | 9 (30%) | 21 (70%) |
| 2000/2001 | 9 (28%) | 23 (72%) |

3.2. Adultvergleich in Abhängigkeit von Nahrungserwerbsstrategie

Weibchen territorialer Paare waren in der Kopflänge und der Flügellänge signifikant größer als ihre nichtterritorialen Geschlechtsgenossinnen. Zwischen den Männchen mit unterschiedlichen Nahrungserwerbsformen konnten keine Unterschiede in morphometrischen Daten gefunden werden (Tab. 3).

Tab. 3: Morphometrische Maße der Brutvögel in Abhängigkeit vom individuellen territorialen Status. Die Angaben sind Mittelwerte, Standardabweichung (Std.) sowie Stichprobengröße (n) und statistische Testgröße (t-Wert des t-Tests). Bei **fett** gedruckten Angaben differierten die Körpermaße zwischen den Nahrungserwerbsformen signifikant (t-Test, $p < 0,05$).

| | Territorial | | | Nichtterritorial | | | |
|-------------|--------------|-------------|----|------------------|-------------|----|------|
| | Mittel | Std. | n | Mittel | Std. | n | t |
| Weibchen : | | | | | | | |
| Kopf (mm) | 120,4 | 1,49 | 11 | 118,2 | 2,56 | 26 | 2,68 |
| Flügel (mm) | 433,0 | 5,23 | 11 | 427,2 | 7,85 | 26 | 2,26 |
| Tarsus (mm) | 790,2 | 26,0 | 11 | 781,8 | 17,56 | 26 | 1,14 |
| Masse (g) | 1941 | 101 | 11 | 1863 | 131 | 26 | 1,78 |
| Männchen: | | | | | | | |
| Kopf (mm) | 118,7 | 2,11 | 11 | 117,6 | 2,41 | 28 | 1,25 |
| Flügel (mm) | 416 | 9,54 | 11 | 413 | 9,00 | 28 | 1,09 |
| Tarsus (mm) | 761,5 | 15,19 | 11 | 757,0 | 27,60 | 28 | 0,51 |
| Masse (g) | 1664 | 111 | 11 | 1646 | 129 | 28 | 0,39 |

Für die Körpergröße (zusammengesetzte Variable der PCA) war die Differenz verstärkt nachweisbar: territoriale Weibchen waren signifikant größer als nichtterritoriale Weibchen ($t_{35}=2,81$; $p=0,008$). Die Differenz zwischen den Körpergrößen territorialer und nichtterritorialer Männchen war statistisch nicht abzusichern ($t_{36}=1,06$, $p=0,30$, Abb. 1).

Innerhalb der Paare konnte keine Korrelation zwischen der Körpergröße der ♀ und der ♂ nachgewiesen werden (partielle Korrelation, kontrolliert für Territorialität: $r_{3,37}=-0,20$; $p=0,23$).

Die Körperkonditionen territorialer und nichtterritorialer Skuas waren weder innerhalb der Weibchen ($t_{35}=-1,63$; $p=0,51$) noch innerhalb der Männchen unterschiedlich ($t_{36}=-0,43$; $p=0,86$).

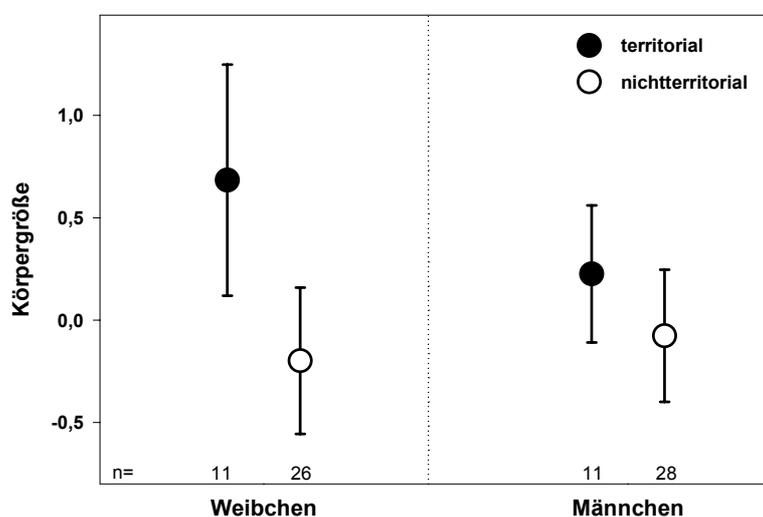


Abb. 1: Körpergröße territorialer und nichtterritorialer Brauner Skuas (Brutvögel). Territoriale Weibchen waren signifikant größer als nichtterritoriale Weibchen (t-Test, $p<0,01$), die Männchen unterschieden sich nicht (t-Test: $p>0,05$). Die Angaben sind Mittelwerte \pm 95%-Konfidenz-Intervall, n - Stichprobengröße. Die Körpergrößen wurden für die Geschlechter getrennt berechnet.

3.3. Charakteristik der Nahrungsterritorien

60% der Nahrungs- und Nestgebiete territorialer Brutpaare bildeten zusammengesetzte Territorien (all purpose territories, APTs), 4 Nahrungsterritorien lagen separat vom Nestterritorium (reine Nahrungsterritorien, FTs). Der Abstand zwischen Nahrungsterritorium/Nahrungsressource und Nistplatz differierte signifikant zwischen Paaren von APT, FT und nichtterritorialen Brutpaaren ($H_{2,34}=14,38$; $p=0,001$; Tab. 4). Die Nahrungsterritorien und Nester territorialer Skuas lagen in mittelbarer Nachbarschaft, nichtterritoriale Paare hatten eine Distanz von maximal 3422m zwischen Nest und Nahrungsressource zu überwinden.

Tab. 4: Distanzen zwischen Nahrungsressource und Nistplatz von Skuapaaren mit unterschiedlichem Nahrungserwerb. APT (all purpose territory): Nest und Nahrung in einem Territorium, FT (feeding territory): Nest und Nahrung in räumlich getrennten Gebieten, nichtterritorial: kein Nahrungsterritorium vorhanden.

| | Territorial | | Nichtterritorial |
|--------|-------------|------|------------------|
| | APT | FT | |
| Median | 253m | 457m | 2143m |
| 25% | 153m | 439m | 720m |
| 75% | 293m | 615m | 3219m |

93% aller Pinguinsubkolonien mit 6266-7125 Pinguinnestern und der Südostrand der Adelige-Großkolonie wurden als Territorien verteidigt. Freier Ressourcenzugang für nichtterritoriale Skuas bestand nur an der unverteidigten 50m lange Nordwest-Seite der Hauptkolonie und an sechs kleinen Subkolonien mit insgesamt 620 Pinguinnestern (7% der Pinguinpaare aller Subkolonien).

Die Qualität der Nahrungsterritorien war nicht homogen. Die Territorien umfaßten 48 bis >3000 Pinguinnester. Das einzige Territorium mit mehr als 3000 Pinguinnestern lag am Südostrand der Adelige-Großkolonie. Eine Festlegung seiner Territorienfläche und damit die genaue Anzahl involvierter Pinguinpaare war hier nicht möglich. Das durchschnittliche Nahrungsterritorium eines Skuapaares bestand aus 716 Pinguinnestern (Berechnung unter Ausschluß des >3000 Nester-Territoriums, Abb. 2). 76% aller Territorien umfaßten weniger als 1000 Pinguinnester. Die Gesamtzahl der Pinguinnester pro Territorium war mit der Anzahl der Pinguinsubkolonien korreliert ($r_{25}=0,92$, $p>0,001$) und schwankte von 48 Nester in einer Subkolonie bis 2833 Nester in 21 Subkolonien pro Skua-Territorium. Eine Subkolonie umfaßte im Mittel $73\pm 31,1$ Pinguinnester.

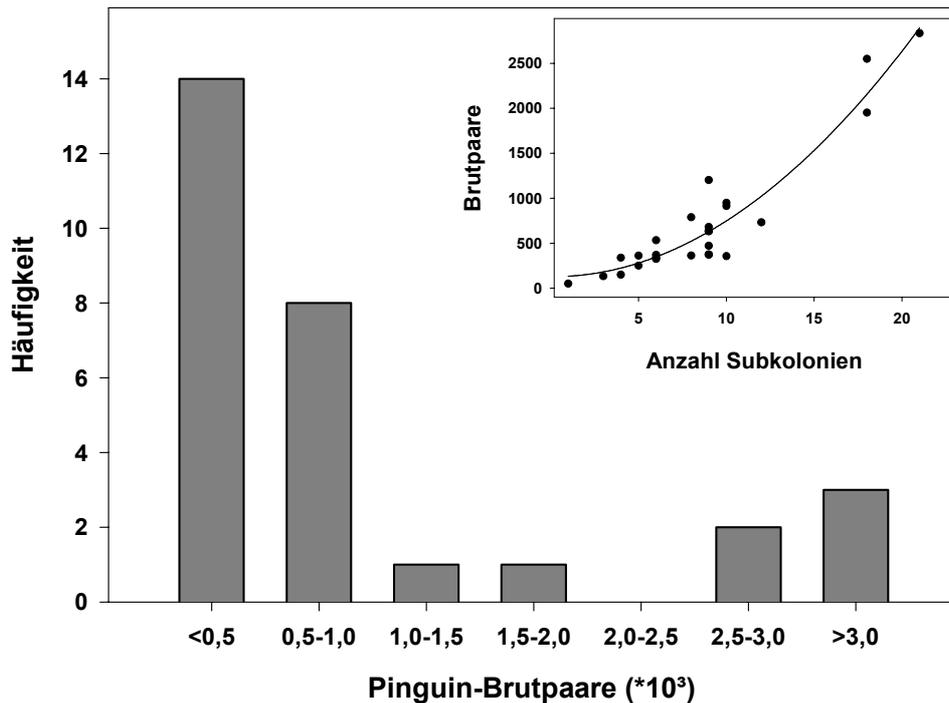


Abb. 2: Qualität der Nahrungsterritorien der Braunen Skua auf Stranger Point, King George Island, gemessen als Anzahl der Pinguinbrutpaare. Die Häufigkeitsangaben erfolgten in Kategorien mit einer Kategoriebreite von 500 Pinguinpaaren (großes Diagramm). Die Anzahl der Pinguinbrutpaare innerhalb eines Nahrungsterritoriums ist abhängig von der Anzahl okkupierter Subkolonien (kleines Diagramm, quadratische Regression: $r^2=0,91$; $p<0,001$).

3.4. Vergleich der Gelegeparameter

Gelegeparameter: Die Eier territorialer Paare (Weibchen) waren in allen Jahren signifikant größer als die Eier nichtterritorialer Skuas ($F_{1,151}=10,59$; $p=0,001$). Dieser Unterschied war unabhängig von der Gelegefolge (A-/B-Ei, $F_{1,151}=2,64$; $p=0,11$). Das mittlere Eivolumen betrug $99,6\pm 7,6\text{cm}^3$ ($n=51$) für territoriale Weibchen bzw. $95,1\pm 7,5\text{cm}^3$ ($n=101$) für Eier nichtterritorialer Weibchen. Weibchengröße und Eivolumen waren nur schwach miteinander korreliert (partielle Korrelation, kontrolliert für Eifolge: $r_{3,149}=0,17$; $p=0,02$). Der Unterschied zwischen den Eivolumina territorialer und nichtterritorialer Weibchen war auch nach Korrektur für Körpergröße nachweisbar (ANCOVA mit Kovariate Körpergröße ♀: $F_{1,150}=7,07$; $p=0,009$).

3.5. Vergleich der Reproduktionszeiten

Die Küken territorialer Paare schlüpften im Mittel 6 Tage zeitiger als Küken nichtterritorialer Paare (GLM: für Territorialität: $F_{1,121}=9,21$; $p=0,003$; für Eifolge: $F_{1,121}=0,01$; $p=0,95$; Tab. 5). Die Schlupfspanne aller Küken der territorialen Paare betrug $19,7\pm 8,3\text{d}$. Sie waren

deutlich enger zeitlich synchronisiert als der Kükenschlupf der nichtterritorialen Paaren, deren mittlere Spanne $35,7 \pm 2,5d$ umfaßte ($t_{124}=3,19$, $p=0,03$).

Der exakte Beginn der Legezeit konnte in keinem Jahr direkt gemessen werden. Ausgehend vom Schlupfdatum des ersten Kükens und einer mittleren Inkubationszeit von 30 Tagen (30d Burton 1968a; 30,5d Williams 1980), lag der Beginn der Legeperiode für territoriale Skuas in der Zeit vom 23.November bis 01.Dezember und für nichtterritoriale Skuas zwischen 30.November und 05.Dezember.

Tab. 5: Mittlere Schlupfzeit der Küken territorialer und nichtterritorialer Skuapaare. Die Küken territorialer Paare schlüpften im Jahresmittel 3 bis 7 Tage zeitiger als die Küken nichtterritorialer Paare. Die Angaben für die Einzeljahre sind die mittleren Kalendertage \pm Std., n-Stichprobengröße. Der mittlere Gesamtschlupftag wurde nach Catry & Furness (1997a) berechnet.

| Jahr | Territoriale | n | Nichtterritoriale | n | Differenz |
|---------|------------------|----|-------------------|----|-----------|
| 1998/99 | 30.Dez $\pm 7,9$ | 14 | 02.Jan $\pm 11,4$ | 25 | 3 Tage |
| 1999/00 | 26.Dez $\pm 4,3$ | 14 | 01.Jan $\pm 8,8$ | 26 | 6 Tage |
| 2000/01 | 24.Dez $\pm 4,5$ | 9 | 31.Dez $\pm 9,9$ | 37 | 7 Tage |
| gesamt | 27,2 $\pm 6,2$ | 37 | 32,7 $\pm 10,2$ | 88 | 5,5 Tage |

3.6. Nestbewachung und Überleben der Küken

Nestbewachung: Während der Inkubationszeit waren bei territorialen Paaren in 92% ($n=51$) beide Eltern anwesend. Bei nichtterritorialen Brutpaaren lag die Anwesenheit beider Elternteile nur bei 78% ($n=162$, Fisher exact: $\chi^2=4,98$; $p=0,024$).

In der Kükenaufzuchtzeit sank der Anteil der Nestbewachung durch beide Altvögel: bei territorialen waren noch in 83,3% ($n=174$) der Fälle beide Eltern anwesend, während bei 385 Kontrollen an nichtterritorialen Nestern in 65,5% beide Partner anwesend waren (Fisher exact: $\chi^2=18,6$; $p<0,001$). Während 3 Kontrollen an nichtterritorialen Nestern waren keine Altvögel anwesend.

Territoriale Brutpaare verteidigten ihre Küken in allen Untersuchungsjahren signifikant häufiger zu zweit ($1,84 \pm 0,15$ Altvögel anwesend) als nichtterritoriale Skuas ($1,67 \pm 0,26$ Altvögel anwesend) (Faktor Territorialität: $F_{1,73}= 6,42$; $p=0,01$; Faktor Untersuchungsjahr: $F_{2,68}=0,326$; $p=0,77$). Je weiter das Nest von der Nahrungsressource entfernt war, desto geringer war die mittlere Anwesenheit der Elterntiere am Nest ($r_s=-0,35$, $p=0,003$, $df=73$).

Überleben der Küken: Küken territorialer Paare überlebten signifikant besser als Küken nichtterritoriale Skuapaare (Kaplan-Meier: $\log\text{-Rank}_{1,108}=5,59$; $p=0,018$). Dieser Unterschied in der Überlebenswahrscheinlichkeit trat bei beiden Küken auf (1. + 2.Küken), konnte aber für das Zweitküken verstärkt nachgewiesen werden (Abb. 3). Die Mortalitätsrate bei Küken territorialer Eltern lag bei 28,6% ($n=35$), 54,7% der Küken nichtterritorialer Skuapaare starben in den ersten 50 Lebenstagen ($n=75$).

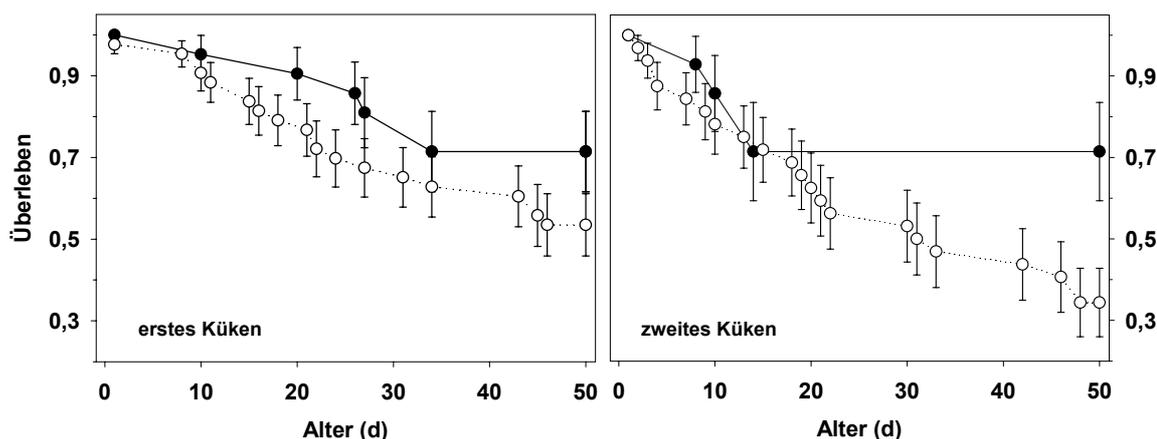


Abb. 3: Kaplan-Meier-Überlebenswahrscheinlichkeiten (\pm SE) der Skua-Küken von Eltern mit unterschiedlichem Nahrungserwerb. Die Angaben reichen vom Kükenschlupf bis zum Alter von 50 Tagen für Einzelküken und die ersten Küken eines 2er Geleges im linken Diagramm, rechts die Angaben der zweiten Küken aus 2er Gelegen. Volle Kreise symbolisieren Küken territorialer Paare, offene Kreise die Küken nichtterritorialer Paare.

3.7. Reproduktionserfolg

Die Mehrzahl der Gelege enthielt 2 Eier (84%); territoriale und nichtterritoriale Paare unterschieden sich nicht in der Gelegegröße ($\chi^2=0,14$; $p=0,91$; Tab. 6).

Tab. 6: Anzahl der 1er, 2er und 3er Gelege territorialer und nichtterritorialer Brutpaare. Summenangaben des Gesamtzeitraumes von 1998-2000.

| | Territorial | % | Nichtterritorial | % |
|------------|-------------|------|------------------|------|
| 1er Gelege | 4 | 14,3 | 9 | 15,3 |
| 2er Gelege | 23 | 82,1 | 50 | 84,7 |
| 3er Gelege | 1 | 3,6 | - | 0 |

Der Schlupferfolg territorialer Skuas lag im Mittel bei 71,7%, bei nichtterritorialen Brutvögeln wurden 82% Schlupferfolg erreicht ($\chi^2=8,16$; $p=0,02$). Die Eiverluste sind überwiegend auf Prädation zurückzuführen (62% bei territorialen, 41% bei nichtterritorialen

Paaren, $\chi^2=0,46$; $p=0,55$). Der Bruterfolg beider Gruppen variierte in den Untersuchungsjahren stark. Territoriale Brutvögel waren in zwei von drei Reproduktionsperioden erfolgreicher als nichtterritoriale Paare. In der dritten Fortpflanzungsperiode lag ihr Bruterfolg jedoch deutlich unter dem der Brutpaare, die keine Nahrungsterritorien verteidigten (Tab. 7).

Tab. 7: Jährlicher Reproduktionserfolg territorialer Brutpaare (Terr) und nichtterritorialer Brutpaare (Non). Die Angaben zur Gelegegröße und Bruterfolg sind Mittelwerte \pm Std. pro Nest. Der Schlupferfolg ist die Anzahl geschlüpfter Küken in Prozent der gelegten Eier.

| Jahr | 1998/99 | | 1999/00 | | 2000/01 | |
|---------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|
| | Terr | Non | Terr | Non | Terr | Non |
| Nester | 10 | 16 | 9 | 21 | 9 | 23 |
| Gelegegröße | 2,00 \pm 0,47 | 1,86 \pm 0,36 | 2,00 \pm 0,00 | 1,76 \pm 0,44 | 1,75 \pm 0,46 | 1,91 \pm 0,29 |
| Schlupferfolg | 70% | 92% | 88% | 70% | 57% | 84% |
| Bruterfolg | 0,90 \pm 0,88 | 0,50 \pm 0,73 | 1,13 \pm 0,84 | 0,57 \pm 0,60 | 0,67 \pm 0,87 | 1,09 \pm 0,85 |

Der mittlere Bruterfolg der Skuas über den kompletten Untersuchungszeitraum lag bei 0,80 \pm 0,79 Küken/Nest (Abb. 4). Territoriale Brutpaare produzierten 0,89 \pm 0,85 Küken/Nest, nichtterritoriale Paare 0,75 \pm 0,77 Küken/Nest (GLIM: $\chi^2=-0,44$; $p>0,05$).

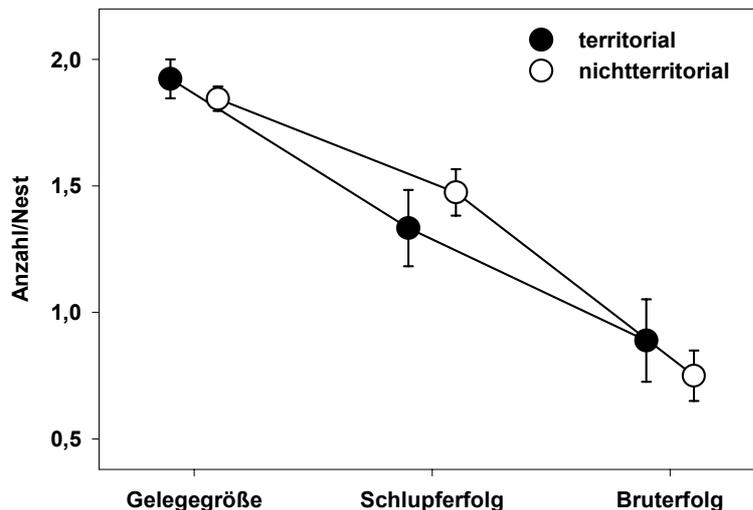


Abb. 4: Reproduktionserfolg Brauner Skuas in Abhängigkeit von der Nahrungserwerbsstrategie (1998-2000). Schwarze Kreise symbolisieren Brutpaare mit Nahrungsterritorien (territorial, n=28), weiße Kreise sind Brutpaare ohne Nahrungsterritorium (nichtterritorial, n=60). Alle Angaben sind Mittelwerte \pm SE.

4. Diskussion

Mit der Besetzung und Verteidigung von Territorien können sich Organismen exklusiven Zugang zu Ressourcen wie zum Beispiel Paarungspartner, Reproduktionsorte oder Nahrung sichern. Die Etablierung eines Territoriums ist an zwei Ressourceneigenschaften gekoppelt: die Vorhersagbarkeit der Ressource und an eine fleckenhafte räumliche Verteilung (Maher & Lott 2000). Werden Nahrung bzw. Gebiete, in denen die Nahrung vorkommt, monopolisiert, findet man zwei Formen der Territorialität: APTs (all purpose territory) umfassen Reproduktionsort, Schutzräume und Nahrungsvorkommen. Sie werden während der Fortpflanzungszeit besetzt. Reine Nahrungsterritorien (feeding territory - FT) umfassen nur die Ressource und können sowohl während nichtreproduktiver Phasen (z.B. bei Bachstelzen) als auch in der Fortpflanzungszeit besetzt werden (z.B. Braune Skua). Da Nahrungsterritorien ihrem Territorienbesitzer bzw. seinem Nachwuchs die Deckung des täglichen Energiebedarfs sichern, sollten territoriale Individuen offensichtliche Vorteile gegenüber nichtterritorialen Individuen aus ihrem "Besitz" ziehen.

4.1. Territorienhäufigkeit und ihre Qualität - die Hypothese der optimalen Territoriengröße

Skuas (*Catharacta antarctica lonnbergi* und *C. maccormicki*.) ernähren sich im Bereich der maritimen Antarktis und auf dem antarktischen Kontinent von Pinguinen, deren Eiern und Jungvögeln (Young 1994, Reinhardt et al. 2000). Die Ressource Pinguin tritt während ihrer Brutzeit in komplexen Kolonien auf; jedoch ist oftmals die Pinguin-Gesamtkolonie in eine Vielzahl von räumlich getrennter Subkolonien untergliedert (Ainley et al. 1995). Die Nester innerhalb von Subkolonien bilden für terrestrische Prädatoren bessere Angriffsmöglichkeiten als Nester innerhalb der Hauptkolonie, da hier eine Attackierung der potentiellen Beute von mehreren Seiten möglich und erfolgversprechend ist (Davis & McCaffrey 1986, Emslie et al. 1995). So sollten Nahrungsterritorien der Skuas bei fleckenhafter Verteilung der Pinguinnester in Subkolonien zu finden sein. Diese Verbindung von Skua-Territorien und Pinguinkoloniestruktur ist belegbar: Nahrungsterritorien der Skuas (APT und FT) wurden nur bei Auftreten von Pinguin-subkolonien beschrieben (Tab. 8). Große, zusammenhängende Pinguinkolonien können von territorialen Skuas nicht effektiv verteidigt werden und bilden eine allgemein zugängliche Nahrungsquelle für andere (nichtterritoriale) Skuas (Stonehouse 1956, Sladen 1958, Burton 1968a, Young & Millar 1999). Leider ist der Umkehrschluss (keine Territorien bei komplexer Pinguinkoloniestruktur) mit den Angaben der untersuchten Skua-/Pinguinpopulationen nur ungenügend zu belegen, da das Fehlen von

Nahrungsterritorien der Skuas keine Erwähnung fand oder keine Unterteilung von Nest- und Nahrungsterritorien vorgenommen wurde.

Tab. 8: Übersicht zur Territorialität von Brauner Skua (*C.a.onnbergi*) und Südpolarskua (*C. maccormicki*) und der Form der als Nahrungsquelle genutzten Pinguinkolonie. Subkolonien sind separate Teile einer großen Pinguinkolonie. Die Territorienformen der Skuas untergliedern sich in APT: Nest- und Nahrungsterritorium und FT: Nest- von Nahrungsterritorium getrennt. Die Territoriengröße ist die Anzahl der Pinguinbrutpaare innerhalb eines Territoriums. Der Populations-Anteil gibt den Prozentsatz territorialer Brüter in der Skua-Gesamtpopulation wieder.

| | Sub-Kolonie | Territorien-Form | Territorien-Größe | Populations-Anteil | |
|--------------------------------|-------------|--------------------------|-------------------|--------------------|---|
| <i>C. a. lonnbergi:</i> | | | | | |
| Anvers Island | ja | APT | <300-2300 | 54-67% | Neilson 1983 Pietz 1987 |
| Point Thomas / KGI | ja | APT? | 90-2011 | 67% | Trievelpiece et al 1980 |
| Potter / KGI | ja | APT + FT | 48 - 3000 | 28-38% | diese Untersuchung |
| Bay of Isles / SG | (ja) | APT | k. A. | k. A. | Stonehouse 1956 |
| Antipodes Island | ja | APT | k. A. | k. A. | Moors 1980 |
| Lichfield Island | nein | keine | - | - | Neilson 1983 |
| Hope Bay / AP | nein | keine | - | - | Sladen 1958, Montalti mdl. |
| Salisbury Plain / SG | nein | keine | - | - | Stonehouse 1956 |
| <i>C. maccormicki:</i> | | | | | |
| Cape Hallett | ja | APT + FT | 730-3190 | 28% | Trillmich 1978 |
| Cape Royds / RI | ja | (APT) | 90 - 460 | 35% | Young 1963 |
| Edmonson Point, VL | ja | APT | ~77 | k. A. | Pezzo et al. 2001 |
| Cape Bird / RI | ja | APT | 14-1715 | k. A. | Young 1994, Hagelin & Miller 1997 |
| Cape Crozier / RI | nein | Rand der Hauptkolonie | k. A. | k. A. | Müller-Schwarze & Müller-Schwarze 1973, Young & Millar 1999 |

AP: Antarktische Halbinsel, KGI: King George Island, RI: Ross Island, SG: South Georgia, VL: Victoria Land, Antarktika, k. A.: keine Angaben

Ein Drittel aller Paare der Braunen Skua besetzte auf der Potter-Halbinsel Nahrungsterritorien und monopolisierte damit 93% aller leicht zugänglichen Pinguin-subkolonien. Für 2/3 der Brutpopulation und einer variierenden Anzahl von Nichtbrütern standen nur 7% der Pinguin-subkolonien plus ein Teil der Hauptkolonie als potentielle Nahrungsaufkommen zur Verfügung. In den bisherigen Studien, in denen Nahrungsterritorialität erwähnt wurde, schwankte der Anteil territorialer Paare an der Population zwischen 28 bis 67% (Tab. 8). So

liegt die Überlegung nahe, daß in jeder Population ein Teil der Brutvögel dem nichtterritorialen Nahrungserwerb nachgehen muß.

Die kritische Obergrenze der Territoriengröße, bei der eine ökonomische Verteidigung noch möglich erscheint, lag bei ca. 3000-3190 Pinguinnestern. Der Schwankungsbereich von 1715 bis 3190 Nester pro Territorium in den Obergrenzen der Territorien könnte durch örtliche Unterschiede in der Anzahl okkupierter Subkolonien und deren Größe begründet sein. Eine Untergrenze der Territoriengröße, die nach Modellrechnungen zu erwarten wäre (Davies 1978), setzt eine feste Nahrungserwerbsstrategie voraus. Skuas als erstklassige Opportunisten nehmen je nach Verfügbarkeit ein breites Spektrum an Nahrung auf (Reinhardt et al. 2000). So können Paare mit kleinen Nahrungsterritorien (<300 Pinguinpaare) einen flexiblen Nahrungserwerb zeigen und andere Ressourcen ausbeuten (z.B. Fisch, Parmelee 1992, Young 1994; Krill und Robbenkadaver im Küstenbereich, Reinhardt et al. 1998). Somit sind die Angaben zur minimalen Territoriengröße (14, 48, 90 und <300 Pinguinpaare) eher als Anzahl der Pinguinpaare einer Subkolonie, denn als Größe eines tatsächlichen Nahrungsterritoriums zu werten.

4.2. Hypothese zur Körpergröße

Über die Vergabe oder Erstbesetzung von Nahrungsterritorien liegen für Skuas nur sehr spärliche Beobachtungen vor (Young 1972). Die Kriterien sowohl bei Territorienwahl und als auch bei der Partnerwahl sind gänzlich unbekannt. Ausgehend von einer jährlichen Adultüberlebensrate von 96% (Ainley et al. 1990) und einer Nestplatztreue von 4-5 Jahren (Parmelee & Pietz 1987) ist es sehr wahrscheinlich, daß auch territoriale Braune Skuas ihre okkupierten Ressourcen über mehrere Reproduktionsperioden erfolgreich verteidigen können. Dies wird durch eigene Beobachtungen unterstützt, da in 3 Jahren keine nichtterritoriale Skua in der Lage war, sich mit einem vakanten territorialen Partner zu verpaaren und ein Nahrungsterritorium zu erobern. Langjährige Bindung an Nestterritorien und APTs ist für viele langlebige Vogelarten belegt (Young 1972, Young 1990, Ens et al. 1995). Als Vorteile werden u.a. die Kenntnis des Brutreviers und des Partners sowie verbesserte Verteidigungsmöglichkeiten des Territoriums angesehen, die sich in höheren Reproduktionsraten widerspiegeln.

Die Verteidigung des Nestterritoriums erfolgt bei Skuas durch Drohen und Kämpfen (Burton 1968b, Pietz 1985, Young 1994, Kap. 3), wobei die Körpergröße/Körperform (Drohen) und die Größe/Kondition (direkte physische Auseinandersetzung) von Bedeutung sein sollten.

Vorausgesetzt, daß Nahrungsterritorien in der gleichen Weise verteidigt/erobert werden, sollten territoriale Brüter größer und besser konditioniert sein als nichtterritoriale Skuas (resource holding power - Hypothese). Überraschenderweise war dieser Unterschied nur für Weibchen territorialer Paare nachweisbar. Die Männchen, die für die Territorienverteidigung in erster Linie verantwortlich sein sollen (Furness 1987), unterschieden sich nicht von nichtterritorialen Geschlechtsgenossen in der Körpergröße. Weder Männchen noch Weibchen territorialer Paare waren besser konditioniert als Brutvögel, die keine Nahrungsterritorien besetzt hielten. Die Besetzung und Erhaltung der Nahrungsterritorien können somit nicht primär an die Körpergröße der Männchen oder die Körperkondition der Paare gebunden sein. Eine Erklärung für erfolgreiches Besetzen des Nahrungsterritoriums wäre u.a. eine zeitigere Ankunft der Männchen im Brutrevier und damit die frühere Besetzung der Ressource. Somit gäbe es für diese Männchen zwei Vorteile: Besitzerstatus per se könnte die Gewinnwahrscheinlichkeit bei Interaktionen erhöhen (s. Kap. 3) und/oder diese Männchen sind frühzeitig in der Lage, die Vorteile der stabilen Nahrungsressource Pinguin zu nutzen. Indirekt gelang dieser Nachweis für die letztere These: Skuaweibchen werden während der Vorbrutzeit von ihren Partnern gefüttert (Young 1963a) bzw. suchen ihre Nahrung in den naheliegenden Pinguinsubkolonien (nur territoriale Paare). Eine gute Nahrungsversorgung während der Eibildung schlägt sich direkt in einem zeitigeren Legebeginn (Phillips & Furness 1998) und in der Ausbildung größerer Eier nieder (Salzer & Larkin 1990, Hiom et al. 1991). Da die Eier territorialer Skuas deutlich voluminöser als die Eier nichtterritorialer Paare waren, kann von einer besseren Nahrungsversorgung territorialer Paare in der Vorbrutzeit ausgegangen werden.

Unterstützt wird die These von der Erstankunft der territorialen Männchen und dem zeitigerem Reproduktionsbeginn von dem um 6 Tage zeitigeren Kükenschlupf.

4.3. Reproduktionsvorteile territorialer Skuas

Die Etablierung der Nahrungsterritorien zur Sicherung eines beständigen Nahrungsangebotes sollte einen stabilen Reproduktionserfolg in Gebieten mit stark schwankenden abiotischen und biotischen Faktoren (Nahrungsverfügbarkeit) absichern. In polaren Breiten kann durch variable Eisbedeckung das Nahrungsangebot für marine Räuber eingeschränkt sein (Quillfeldt 2001). Eine gesicherte und ausreichende Nahrungsversorgung zu Beginn der jährlichen Reproduktionszeit führt zu einer frühzeitigen Stimulation der Weibchen und schlägt sich in einem zeitigeren Legebeginn nieder (Ens 1992). Der frühzeitige Ansatz der Gelege konnte in

allen Untersuchungsjahren für die territoriale Paare belegt werden, da Kükenschlupf und damit verbunden der Legebeginn im Mittel 5,5 Tage zeitiger als bei den nichtterritorialen Brutpaaren erfolgte. Ein weiterer Hinweis auf die bessere Nahrungsversorgung in der Vorbrutzeit war die Produktion größerer Eier durch die territorialen Weibchen (Catry & Furness 1997a).

Schwankende Umweltbedingungen, insbesondere am Ende der jährlichen Reproduktionsperiode, schlagen sich oftmals in variablen jährlichen Reproduktionszahlen nieder (Young 1963b, Spellerberg 1971). Generelle Aussagen zum Reproduktionserfolg einzelner Populationen sind somit nur durch längere Untersuchungszeiträume möglich. In einjährigen Untersuchungen zur Reproduktionsbiologie verschiedener Skuapopulationen war ein reproduktiver Vorteil für territoriale Skuas nachweisbar (Tab. 9). Bei längeren Untersuchungszeiten über mehrere Reproduktionsperioden relativierte sich dieses Ergebnis: territoriale Skuas wiesen den gleichen oder einen niedrigeren mittleren Reproduktionserfolg auf als Skuapaare ohne Nahrungsterritorien (Neilson 1983). Ein signifikanter Reproduktionsvorteil für territoriale Brutvögel wäre nach den Ergebnissen der vorliegenden Studie erst nach 26 Jahren nachweisbar (Differenz des Reproduktionserfolgs zwischen territorialen und nichtterritorialen Paaren: 0,14 Küken/Jahr, Hochrechnung GLIM, Poisson-Verteilung für χ^2 -Statistik mit $p < 0,05$). Selbst bei einer angenommenen jährlichen Fortpflanzung und einer Lebensdauer von >30 Jahren scheint ein Reproduktionsvorteil territorialer Skuas unwahrscheinlich.

Tab. 9: Vergleich des Bruterfolgs territorialer Paare (BE_{Terr}) und nichtterritorialer Paare (BE_{Non}) der Braunen Skua (*C. a. lonnbergi*) und Südpolarskua (*C. maccormicki*). Die Werte geben die mittlere Anzahl ausgeflogener Jungvögel pro Nest und Untersuchungszeitraum wieder. Zusätzlich erfolgte die Angabe der Untersuchungszeiträume (Reproduktionsperioden in Jahren).

| | BE_{Terr} | BE_{Non} | Jahre mit $BE_{Terr} > BE_{Non}$ | Untersuchungs- Zeitraum | |
|------------------------|-------------|-------------|-------------------------------------|----------------------------|---------------------------------|
| <i>C. a. lonnbergi</i> | 0,94 | 0,38 | 1 | 1 | Trielvepiece <i>et al.</i> 1980 |
| | 1,26 | 1,44 | 1 | 4 | Neilson 1983 |
| | 0,89 | 0,75 | 2 | 3 | diese Arbeit |
| <i>C. maccormicki</i> | 1,1 | 0,7 | 1 | 1 | Trillmich 1978 |
| | 1,0 | 0,63 | 1 | 1 | Young 1963 |

Der postulierte Reproduktionsvorteil für territoriale Paare wurde trotz erhöhter Nestbewachung nicht erreicht. Während der Inkubationszeit und besonders in der Kükenaufzucht waren territoriale Paare häufiger am Nest als nichtterritoriale. Dieser Befund bestätigte, daß ein Nahrungsterritorium eine gute Grundlage zur Versorgung eines Paares mit Nahrung darstellt, da bei Seevögeln die Abwesenheit vom Nest direkt proportional zum Futtersuchaufwand der Eltern ist (Bukacinska et al. 1996, Catry & Furness 1999, Caldow & Furness 2000). Bedingt durch die bessere Nestbewachung lag die Mortalitätsrate von Küken territorialer Eltern signifikant niedriger als bei den Küken nichtterritorialer Skuas. Insbesondere das zweite Küken mit allgemein höherer Mortalitätsrate (Lamey 1995) überlebte bei territorialen Paaren mit 70% Wahrscheinlichkeit, während die zweiten Küken nichtterritorialer Paare zu 70% starben. Der fehlende Reproduktionsvorteil bei vergleichbarer Gelegegröße kann nicht in der Kükenaufzuchtzeit begründet sein, sondern muß auf die erhöhte Eimortalität territorialer Brutpaare zurückgeführt werden.

4.4. Territorialität auf Populationsebene

Skuas zeigen eine große Verhaltensvielfalt, um verschiedenste Nahrungsquellen zu erschließen: aktive Jagd auf Kleinsäuger und Vögel (Moncorps et al. 1998, Mougeot et al. 1998, Barbraud 1999), Fische (Hamer et al. 1991), Kleptoparasitierung anderer Seevögel (Spear & Ainley 1993) und Aasausbeutung (Hunter 1991; Norman et al. 1994). Als opportunistische Räuber können sie ihr Nahrungserwerbsverhalten auch kurzzeitig den variierenden Bedingungen anpassen, um so effizient als möglich zu agieren (Caldow & Furness 2001). Die Etablierung und der Erhalt eines Nahrungsterritoriums zur Sicherstellung der Nahrungsversorgung sind demnach nur ein Beispiel verschiedener Nahrungserwerbsmöglichkeiten der Skuas. So sollten bei einem äußerst eingeschränkten Ressourcenzugang (in diesem Falle Pinguin) oder nicht ausreichender Ressource andere Nahrungsquellen ausgebeutet werden. Das Skuas plastisch reagieren können, zeigte Young (1994) für territoriale Südpolar skuas, die optional neben der Jagd im eigenen Pinguinterritorium auf dem Meer dem Fischfang nachgehen. Der in der vorliegenden Untersuchung vorgenommene territorienfixierte Vergleich zwischen nahrungsterritorialen Skuas und nichtterritorialen Paaren muß deshalb eine Vereinfachung der komplexen Wirklichkeit sein.

Der fehlende, eindeutige Nachweis von reproduktiven Vorteilen für territoriale Skuas in der vorliegenden Untersuchung könnte auf zwei unterschiedliche Gründe zurückzuführen sein:

Zum einen stellen weder die territorialen Paare noch die "nichtpinguinbesitzenden" Paare homogene Gruppen dar. Der Gesamtbestand geschlechtsreifer Skuas einer Population besteht aus Brutvögeln und Nichtbrütern; letztere sind die "Brutreserve" bei Ausfall verpaarter Altvögel (Anteil ca. 25%). Die Brüter unterteilen sich in (a) Paare ohne Nahrungsterritorien, (b) Paare ohne Nahrungsterritorien, die aber Strandabschnitte kontrollieren (Hahn, unveröfftl.) und (c) Paare mit Nahrungsterritorien (Anteil <25%) unterschiedlicher Qualität/Größe (Abb. 5). Damit ist die simple Einteilung territorial vs. nichtterritorial und der Vergleich der Reproduktionserfolge eine künstliche Einteilung eines Kontinuums innerhalb der Population.

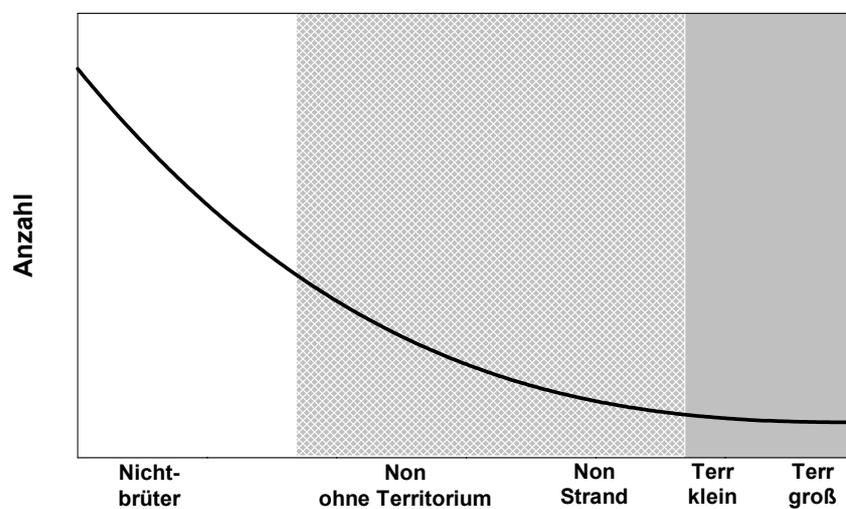


Abb. 5: Hypothetische Verteilung der maturaen Braunen Skuas auf der Potterhalbinsel. Grauer Bereich: Brutvögel, hellgrau: Skuas ohne Territorien und/oder mit kontrollierten Strandabschnitten (Non), dunkelgrau: Skuas mit Pinguinterritorien unterschiedlicher Größe (Terr), weißer Bereich: Nichtbrüter.

Andererseits sollte der Vorteil der Territorialität besonders in Jahren mit ungünstigen Umweltbedingungen zu Tage treten (Mangel an mariner Nahrung für nichtterritoriale Paare), da der Besitz der Ressource Pinguin gerade dann der bestimmende Faktor für eine stabile Ernährung sein wird. So sollten sich die Verallgemeinerungen zum reproduktiven Vorteil, der sich aus dem Besitz eines Nahrungsterritoriums ergeben kann, auf Untersuchungen zum Lebensreproduktionserfolg der territorialen oder nichtterritorialen Individuen beziehen. Kurz- oder mittelfristige Studien können, wie in der vorliegenden Untersuchung über 3 Jahre gezeigt, nur Einblicke in die hohe Variabilität des Reproduktionserfolges bei Skuas geben.

Kapitel 3: Territorialität, das Geschlechterverhältnis und das Wachstum der Küken

1. Einleitung

Die Weitergabe von Genen in die nächste Generation wird bei Wirbeltieren meist über eigene, direkte Reproduktion sichergestellt. Die erfolgreiche Produktion und Aufzucht von Nachwuchs erfordern von den Eltern einen beträchtlichen Aufwand an Zeit und Energie. Neben der Pflege der Jungen (z.B. das Hudern von Küken, Klaassen 1994) und ihrem Schutz vor Prädation als zeitabhängige Komponenten, spielt die ausreichende Versorgung mit Nahrung zur Deckung des Energiebedarfs die wichtigste Rolle zur Sicherung der erfolgreichen Reproduktion. Der Gesamtenergiebedarf eines Paares ist abhängig von der Anzahl seiner Jungen und steigt während ihrer Wachstumsphase an. Bei Seevögeln liegt der maximale Energiebedarf der Küken im zweiten Drittel der Nestlingszeit (Drent et al. 1992). Dieser hohe Nahrungsbedarf kann bei Vögeln, die in Extremhabitaten brüten (z.B. Skuas in hohen Breiten), zu einem Zeitpunkt auftreten, bei dem saisonbedingt weniger Nahrung vorhanden sein kann und/oder die Beschaffung der Nahrung witterungsbedingt erschwert ist (Young 1994). So sollten insbesondere diese langlebigen Arten ihren jährlichen Reproduktionsaufwand an die aktuelle Situation (z.B. Nahrungsangebot) und ihren zukünftigen Reproduktionsmöglichkeiten (Restreproduktionswert) anpassen (Newton 1992). Steht zu Beginn einer Reproduktionssaison wenig Nahrung zur Verfügung, so daß die Aufzucht einer großen Anzahl von Nachkommen bei gleicher Überlebensrate des reproduzierenden Individuums nicht möglich erscheint, sind u.a. folgende "Entscheidungen" für die Individuen denkbar:

- (1) Brutregulierung: die saisonale Fortpflanzungsrate (Gelegegröße, Wurfgröße) wird bei Futtermangel verringert (Boutin 1990, Oksanen et al. 2001). Im Extremfall wird auf Reproduktion in Mangeljahren verzichtet (z.B. Schneule, Spatelraubmöwe und Falkenraubmöwe, Andersson 1981).
- (2) Bei geschlechtsdimorphen Arten kann das weniger aufwendige Geschlecht häufiger produziert und/oder aufgezogen werden (z.B. Blaufußtölpel, Torres & Drummond 1999). Dies führt zu verschobenen sekundären Geschlechterverhältnissen (GV) bei den Nachkommen (präinatale Anpassung des GV durch das Weibchen) oder zu verschobenen tertiären GV (postinatale Anpassung durch das Weibchen und Männchen).

(3) Als Versicherung gegen potentiellen Nahrungsmangel werden Nahrungsterritorien besetzt. Da Territorienbesitz eine stabile Nahrungsversorgung garantiert, sollte der Nachwuchs unter günstigeren Bedingungen aufwachsen als die Jungen nichtterritorialer Eltern und dementsprechend eine ausgeglichene Wachstumsperformance aufweisen.

Diese Bildung von Nahrungsterritorien ist bei Wirbeltieren an eine fleckenhafte Verteilung und ausreichende Quantität der Ressource sowie eine mittlere Konsumentendichte gebunden (Zusammenfassung in: Maher & Lott 2000). Die Gründung und der Erhalt eines Territoriums erfordern einen erhöhten energetischen Aufwand, der durch den Gewinn des Territorienbesitzes in Form des exklusiven Nahrungszuganges mindestens ausgeglichen werden sollte. Das Nahrungsterritorium stellt eine stabile, aber zeitlich begrenzte Grundlage zur eigenen Versorgung und zur Versorgung des Nachwuchses dar. Sind jedoch alle Ressourcen besetzt, muß sich ein Teil der Individuen alternativ „nichtterritorial“ ernähren. Treten innerhalb einer Population beide Formen des Nahrungserwerbs auf (territorial und nichtterritorial), so sind unter gleichen Umweltbedingungen Wachstumsunterschiede bei den Nachkommen zu erwarten.

Braune Skuas (*Catharacta antarctica lonnbergi*) sind die größten Vertreter der Stercorariidae auf der Südhemisphäre. Sie weisen einen Geschlechtsdimorphismus von 3-5% in den Körpermaßen und von 15-16% in der Masse auf. Während der Reproduktionszeit ernähren sie sich hauptsächlich von Pinguinen und Sturmvögeln (Eier, Küken, geschwächte Altvögel, Aas). Zu einem geringen Teil werden marine und temporäre terrestrische Nahrungsquellen genutzt (Zusammenfassung in: Reinhardt et al. 2000). Im Bereich der South Shetland Islands und Anvers Island/Antarktis besetzt ein Teil der Brutpopulation Nahrungsterritorien in Pinguinkolonien (u.a. Trivelpiece et al. 1980, Pietz 1987), die vehement gegen fremde Skuas (Brutvögel und Nichtbrüter) verteidigt werden. Diese Territorien werden zu Beginn der Brutzeit besetzt und bis Mitte Februar verteidigt. Während der Brut- und Kükenaufzuchtzeit ernähren sich territoriale Paare ausschließlich in ihren Territorien. Nichtterritoriale Brutvögel können nur gelegentlich in den besetzten Territorien fressen; ihre Nahrungssuche ist auf wenige unbesetzte Gebiete innerhalb der Pinguinkolonie beschränkt. Hier konkurrieren sie mit einer größeren Anzahl an Nichtbrütern um die rare Ressource Pinguin oder müssen alternative Nahrungsquellen (Strandabschnitte, Tidebereiche etc., Reinhardt 1997a) ausbeuten.

In der vorliegenden Studie wurden die Auswirkungen unterschiedlicher Nahrungserwerbsformen der Braunen Skua auf ihre reproduktionsbiologischen Konsequenzen hin untersucht. Da für Braune Skuas weder (1) Brutnomadismus noch (2) Gelegereduktion bei Nahrungsknappheit belegt sind, konzentrierte sich die Studie auf eine Anpassung des Geschlechterverhältnisses der Küken und die Kükenentwicklung in Abhängigkeit vom elterlichen Nahrungserwerb.

Anpassung der Geschlechterverhältnisse: Ausgehend von einer Massedifferenz von 15% zwischen den Geschlechtern sollten Brutpaare ohne Territorien eher die leichteren und damit kostengünstigeren Männchen großziehen. Bei territorialen Paaren mit kontinuierlicher Nahrungsversorgung wurden ein sekundäres und tertiäres Geschlechterverhältnis von 1:1 erwartet.

Kükenentwicklung: Die unterschiedliche Nahrungsverfügbarkeit für territoriale und nichtterritoriale Paare sollte sich in höheren Wachstumsgeschwindigkeiten der Küken territorialer Paare niederschlagen (Territoriale > Nichtterritoriale). Da territoriale Eltern leichter den Energiebedarf ihrer Küken decken können, wird eine ähnliche Wachstumsgeschwindigkeit für alle Küken unabhängig von Kükenanzahl und Schlupfreiheitsfolge erwartet. Die postulierte Minderversorgung des Nachwuchses nichtterritorialer Eltern sollte sich bei deren Küken in einer verzögerten Entwicklung niederschlagen, die Küken aus den 2er Gelegen besonders betrifft.

2. Material und Methoden

Die Untersuchung wurde an einem Brutbestand der Braunen Skua auf King George Island, Süd-Shetlands, Antarktis in den Sommermonaten von 1998/99-2000/01 durchgeführt. Im Untersuchungszeitraum brüteten 26 bis 32 Paare im Gebiet, von denen 9 bzw. 10 Brutpaare Nahrungsterritorien verteidigten (28-38% des Gesamtbestandes, s. Kap. 1).

2.1. Bestimmung der Geschlechterverhältnisse

Im Alter von 1-2 Tagen wurde jedem Küken ca. 50µl Blut zur nachfolgenden Geschlechtsbestimmung abgenommen. Das Geschlecht wurde über das spezifische Bandenmuster der WZ- (♀) und ZZ-Chromosomen (♂) nach einer PCR-Amplifikation der isolierten DNA bestimmt (Methode nach Fridolfsson & Ellegren 1999). Das Geschlechterverhältnis (GV) zum Zeitpunkt des Kükenschlupfes (sekundäres GV) und zum

Ausfliegen der Jungen (tertiäres GV, Allaby 1991) wurde nach Griffiths 1992) berechnet mit $GV = n \text{ ♂} / (n \text{ ♂} + n \text{ ♀})$. Abweichungen von einem ausgeglichenen Geschlechterverhältnis von $1 \text{ ♂} / 1 \text{ ♀}$ wurden mit Binomial-Tests (Proportion: 0,5) auf Signifikanz getestet.

2.2. Kükenentwicklung

Das Wachstum der Küken wurde kontinuierlich vom Schlupf bis zum Ausfliegen der Jungen verfolgt. Die exakte Alterszuordnung eines Kükens war durch die genaue Bestimmung des Schlupftages (s. Kap. 2) gewährleistet. Alle Küken wurden ab einem Alter von 1-2 Tagen individuell vermessen und markiert (Tab. 1). Die Meßprozedur wurde in einem Abstand von 6 Tagen wiederholt, um die Unabhängigkeit der Daten als Voraussetzung für die Regressionsanalyse hinreichend zu erfüllen (Furness 1983).

Tab. 1: Körpermerkmale und zugehörige Meßgenauigkeiten, die zur Charakterisierung der Kükenentwicklung herangezogen wurden.

| Merkmal | Meßgenauigkeit | Meßgerät |
|-------------------------------------|-----------------------------|------------------------|
| Kopflänge (Cranium + Schnabel) | ±0,1mm | Meßschieber |
| Tarsuslänge (Tarsometatarsus) | ±0,5mm | Meßschieber |
| Flügelänge (Flügelbug-Flügelspitze) | ±1,0mm | Flügelmaß mit Anschlag |
| Masse | ±2g (<300g) ±10g (>300g) | Pesola-Federwaage |

In den Vergleich der Kükenentwicklungen wurden nur die Küken einbezogen, die bis zum Abschluß der Freilanduntersuchung überlebten (mittleres Kükenalter zum Zeitpunkt der letzten Messung: $53,1 \pm 4,47d$, mittleres Kükenalter zum Abschluß der Freilandsaison: $55,2 \pm 5,06d$). 7 Küken dreier nichtterritorialer Paare wurden von der Analyse ausgeschlossen, da deren Eltern Zusatznahrung vom Stationspersonal erhielten.

Kükenwachstum

Der Wachstumsverlauf jedes Kükens wurde mit Hilfe der nichtlinearen Regression

$$y = A / \{1 + \exp [-k * (x - t_0)]\}$$

beschrieben. Dabei entsprachen y - Meßgröße: Tarsus-, Kopflänge oder Masse, A - Asymptote (Endgröße), t_0 - Alter am Kurvenwendepunkt und k - Wachstumskonstante. Der Zeitpunkt t_{90} (Alter, bei Erreichen von 90% des Asymptotenwertes) wurde als

ergänzender Parameter berechnet. Jedes individuelles Regressionsmodell enthält maximal 11 Datenpunkte über einen Zeitraum von max. 60 Tagen (Tab. 2)

Tab. 2: Parameter der Regressionsgleichungen $y=A/(1+\exp[-k*(x-t_0)])$ zur Beschreibung des Wachstums von Küken der Braunen Skua. Für jedes Küken wurde ein individuelles Regressionsmodell berechnet. R^2 = mittlerer Anpassungswert \pm Std., N = mittlerer Stichprobenumfang \pm Std pro Regressionsgleichung, n_{ges} = Gesamtanzahl der Küken.

| Merkmal | R^2 | N | n_{ges} |
|-------------|--------------------|----------------|-----------|
| Kopflänge | 0,998 \pm 0,0019 | 8,8 \pm 0,84 | 59 |
| Flügelänge | 0,998 \pm 0,0018 | 8,8 \pm 0,80 | 59 |
| Tarsuslänge | 0,993 \pm 0,0074 | 8,7 \pm 1,08 | 59 |
| Masse | 0,990 \pm 0,0112 | 9,5 \pm 1,06 | 59 |

Die Wachstumsvergleiche von Flügel- und Tarsuslängen sowie Kükenmasse wurden für die Geschlechter separat durchgeführt. Für den Vergleich der Kopflängen wurde auf eine Geschlechterdifferenzierung verzichtet, da bei Altvögeln keine Unterschiede zwischen Männchen und Weibchen zu finden waren (Kopflänge_{Adult}: 119,76 \pm 2,44mm, Differenz zwischen ♀♀ und ♂♂: $t_{143}=-1,58$; $p=0,12$).

Der Vergleich der Wachstumsparameter erfolgte mit GLM (general linear model) im Softwarepaket SPSS 10.0 und den festen Faktoren Territorialität (Terr, Non), Untersuchungsjahr (1998/99, 1999/00, 2000/01) und Kükenfolge (Einzelküken, 1.Küken aus 2er Gelege, 2.Küken aus 2er Gelege). Hatte der Faktor Untersuchungsjahr keinen signifikanten Einfluß auf das Ergebnis, wurde die Berechnung nur mit den Faktoren Territorialität und Kükenfolge wiederholt.

Körpergröße und Masse der Küken und Jungvögel

Körpergröße: Die Körpergröße der Küken wurde im Alter von 20 Tagen, dem durchschnittlichen Alter am Wendepunkt der Wachstumskurve t_0 , und zum Zeitpunkt des Ausfliegens für die Geschlechter getrennt berechnet (♀: $n=36$; ♂: $n=26$). Da das Wachstum zu beiden Zeiten noch nicht abgeschlossen war und die Proportionen von z.B. Flügelänge zu Tarsuslänge während des Wachstums variieren, sind diese Angaben relative Größen und nur zu den diskreten Zeiten vergleichbar. Sie sollten jedoch ein gutes Maß für unterschiedliche Wachstumsgeschwindigkeiten der beiden Gruppen (territorial vs. nichtterritorial) darstellen.

Ausgehend von den Parametern der individuellen Wachstumsregressionen wurden Tarsus-, Flügel- und Kopflänge der Küken im Alter 20 Tagen berechnet. Aus diesen Daten konnte mit Hilfe einer Hauptkomponenten-Analyse (PCA) die individuelle Körpergröße als der Score der ersten Hauptachse der PCA kalkuliert werden (Rising & Somers 1989, Phillips & Furness 1997). Analog wurde die Körpergröße zum Zeitpunkt des Ausfliegens aus den Asymptotenwerten A berechnet. Die erklärte Varianz der PCA lag im Mittel bei 91% für das Alter von 20 Tagen und bei 48,3% zum Zeitpunkt des Ausfliegens der Küken.

Masse der flüggen Jungvögel: Die Masse der Jungvögel zum Zeitpunkt des Ausfliegens gilt als wichtiges Maß für die Überlebenswahrscheinlichkeit während des ersten Lebensjahres (Allander 1998). Für den Vergleich der Ausflugsmassen der Jungvögel von Eltern mit unterschiedlichem Nahrungserwerb wurden die Daten der letzten Messung verwendet und für das Kükenalter korrigiert (ANCOVA mit Kovariate Alter).

3. Ergebnisse

3.1. Geschlechterverhältnis - (GV)

Sekundäres Geschlechterverhältnis: Für das Untersuchungsjahr 1998 lag kein kompletter Datensatz vor, für 58% der geschlüpften Küken war das Geschlecht bekannt. Da der GV-Vergleich zwischen 1998 und den Jahren 1999 und 2000 weder für territoriale (Fisher exact: $\chi^2_{1,31}=0,45$; $p=0,70$) noch für nichtterritoriale Paare (Fisher exact: $\chi^2_{1,65}=0,58$; $p=0,74$) signifikante Unterschiede erkennen ließ, wurden die Daten aller Untersuchungsjahre zusammengefaßt.

Territoriale Weibchen produzierten 1,60 weibliche Küken pro männlichem Küken, nichtterritoriale Weibchen 1,28 Weibchen pro Männchen. Weder das Geschlechterverhältnis der Küken territorialer Weibchen (Binomial-Test: $p=0,22$; $n=32$) noch das nichtterritorialer Weibchen (Binomial-Test: $p=0,39$; $n=66$) unterschied sich signifikant vom Verhältnis 1:1 (Tab. 3).

Tertiäres Geschlechterverhältnis: Das Geschlechterverhältnis der Küken zum Zeitpunkt des Ausfliegens wich weder bei territorialen (Binomial-Test: $p=0,42$; $n=15$) noch bei nichtterritorialen Paaren (Binomial-Test: $p=0,23$; $n=34$) von der Gleichverteilung ab. Im Gesamtuntersuchungszeitraum flogen im Mittel 1,56 Weibchen pro Männchen aus (Tab. 3).

Tab. 3: Sekundäres Geschlechterverhältnis ($GV_{\text{sekundär}}$) und tertiäres Geschlechterverhältnis ($GV_{\text{tertiär}}$) der Küken territorialer und nichtterritorialer Brutpaare. Die Berechnung des Geschlechterverhältnisses erfolgte mit $GV = \frac{\text{♂}}{\text{♂}+\text{♀}}$ nach Griffiths 1992.

| | Territoriale | n | Nichtterritoriale | n | gesamt | n |
|------------------------|--------------|----|-------------------|----|--------|----|
| $GV_{\text{sekundär}}$ | 0,375 | 32 | 0,439 | 66 | 0,418 | 98 |
| $GV_{\text{tertiär}}$ | 0,400 | 25 | 0,382 | 34 | 0,390 | 59 |

3.2. Wachstumsvergleiche

Kükenwachstum - Tarsuslänge

Die Parameter für die Tarsusentwicklung der Küken unterschieden sich signifikant in Abhängigkeit von der Nahrungserwerbsstrategie der Eltern (Tab. 4). Die mittlere Wachstumskonstante lag bei männlichen Küken territorialer Eltern bei $1,495 \cdot 10^{-1} \pm 2,092 \cdot 10^{-2}$ deutlich über dem Wert der Küken nichtterritorialer Eltern ($1,075 \cdot 10^{-1} \pm 1,884 \cdot 10^{-2}$). Weibliche territoriale Küken wuchsen ebenfalls schneller ($k: 1,33 \cdot 10^{-1} \pm 2,14 \cdot 10^{-2}$) als die Küken nichtterritorialer Eltern ($k: 1,25 \cdot 10^{-1} \pm 1,68 \cdot 10^{-2}$). Dementsprechend erreichten Küken von territorialen Brutpaaren den t_{90} -Wert durchschnittlich 7 Tage (♂) bzw. 2 Tage (♀) zeitiger als Küken nichtterritorialer Eltern (Abb. 1). Die Asymptotenwerte beider Gruppen waren unabhängig von der Nahrungserwerbsstrategie der Eltern (für weibliche und männliche Küken).

Tab. 4: Geschlechtsspezifischer Parametervergleich der Wachstumskurven für die Tarsusentwicklung. A: Asymptote, k: Wachstumskonstante, t_0 : Wendepunkt der Wachstumskurve, t_{90} : Alter, bei dem 90% des Asymptotenwertes erreicht wurden. Vergleich mit GLM, feste Faktoren: Untersuchungsjahr (Jahr), Kükenfolge (Folge) und Territorialität der Eltern (Terr). Signifikante Ergebnisse ($p < 0,05$) sind **fett** gedruckt (* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$).

| Sex | Faktor | A | k | t_0 | t_{90} |
|-----|--------|------------|------------------|----------------|------------------|
| ♂ | Jahr | F=0,64; ns | F=0,13; ns | F=0,54; ns | F=0,94; ns |
| | Folge | F=0,12; ns | F=0,77; ns | F=0,76; ns | F=0,97; ns |
| | Terr | F=0,01; ns | F=15,6*** | F=2,67; ns | F=11,67** |
| ♀ | Jahr | F=2,98; ns | F=7,93** | F=0,52; ns | F=4,17* |
| | Folge | F=0,44; ns | F=1,73; ns | F=1,28; ns | F=1,24; ns |
| | Terr | F=3,35; ns | F=5,69* | F=6,59* | F=7,29* |

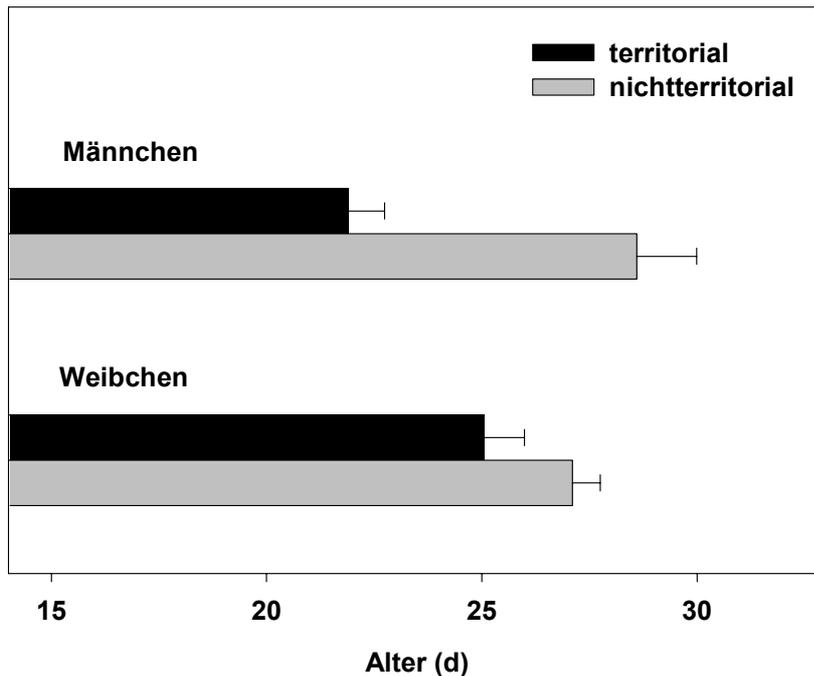


Abb. 1: Vergleich der Zeitpunkte, an denen 90% des Asymptotenwertes für das Tarsuswachstum männlicher und weiblicher Küken erreicht wurden (t_{90} -Wert). Die Angaben sind in Mittelwerte \pm SE, schwarze Balken zeigen die Werte für Küken territorialer Paare, graue Balken die der Küken nichtterritoriale Paare.

Kükenwachstum - Flügellänge

Die Flügel der Küken waren in einem Alter von 53 Tagen (mittleres Alter zum Zeitpunkt der letzten Messung, $n=59$) noch nicht ausgewachsen. Für alle Faktoren (Territorialität, Kükenfolge und Untersuchungsjahr) waren keine Differenzen in den Regressionsparametern zwischen den Küken territorialer und nichtterritorialer Eltern nachweisbar (Asymptote A , Wachstumskonstante k , t_0 , t_{90} ; alle $p > 0,05$).

Der einzige nachweisbare Unterschied zwischen beiden Gruppen war in der Flügellänge männlicher Küken zu finden. Zum Zeitpunkt der letzten Messung hatten die männlichen Küken territorialer Eltern mit $350 \pm 20,5$ mm (86% Adultlänge) signifikant längere Flügel als die männlichen Küken, deren Eltern kein Nahrungsterritorium verteidigten (Flügellänge $315 \pm 28,2$ mm, 76% Adultlänge; Differenz zwischen Terr/Non: ANCOVA mit Kovariate Alter, $F_{1,23}=15,45$; $p=0,001$). Weiblichen Küken beider Gruppen hatten zum selben Zeitpunkt eine mittlere Flügellänge von $335 \pm 28,9$ mm (78% Adultlänge, Differenz zwischen Terr/Non: ANCOVA mit Kovariate Alter: $F_{1,35}=0,97$; $p=0,33$).

Kükenwachstum - Kopflänge

Das Kopfwachstum wies signifikante Unterschiede zwischen Küken territorialer und nichtterritorialer Eltern auf, wurde aber weder von der Schlupfreihenfolge noch von jährlichen Unterschieden beeinflusst (Tab. 5). Der Asymptotenwert der Kopflänge flügger Jungvögel war unabhängig vom Nahrungserwerbsstatus der Eltern, jedoch konnten deutliche Unterschiede im Wachstumsverlauf (Geschwindigkeit und Altersgrenze) gefunden werden. Die Wachstumskonstante für Küken territorialer Eltern lag mit $7,56 \cdot 10^{-2}$ signifikant höher als für Küken nichtterritorialer Eltern ($6,83 \cdot 10^{-2}$). Die Differenz zwischen den Gruppen schlug sich in Unterschieden der t_0 -Werte (mittlere t_0 -Differenz: 1d) und der t_{90} -Werte nieder. Territoriale Küken schlossen ihr Kopfwachstum 4 Tage zeitiger ab als nichtterritoriale Küken (Abb. 2). Die Endgrößen beider Gruppen unterschieden sich nicht.

Tab. 5: Vergleich der Wachstumsparameter für die Kopflänge. A: Asymptote, k: Wachstumskonstante, t_0 : Wendepunkt der Wachstumskurve, t_{90} : Alter, bei dem 90% des Asymptotenwertes erreicht wurden. Vergleich mit GLM, feste Faktoren: Untersuchungsjahr (Jahr), Kükenfolge (Folge) und Territorialität der Eltern (Terr). Signifikante Ergebnisse **fett** gedruckt (* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$).

| Faktor | A | k | t_0 | t_{90} |
|--------|------------|-----------------|----------------|------------------|
| Jahr | F=0,51; ns | F=2,33; ns | F=0,63; ns | F=1,38; ns |
| Folge | F=2,05; ns | F=2,17; ns | F=0,48; ns | F=1,90; ns |
| Terr | F=1,34; ns | F=9,84** | F=4,78* | F=10,43** |

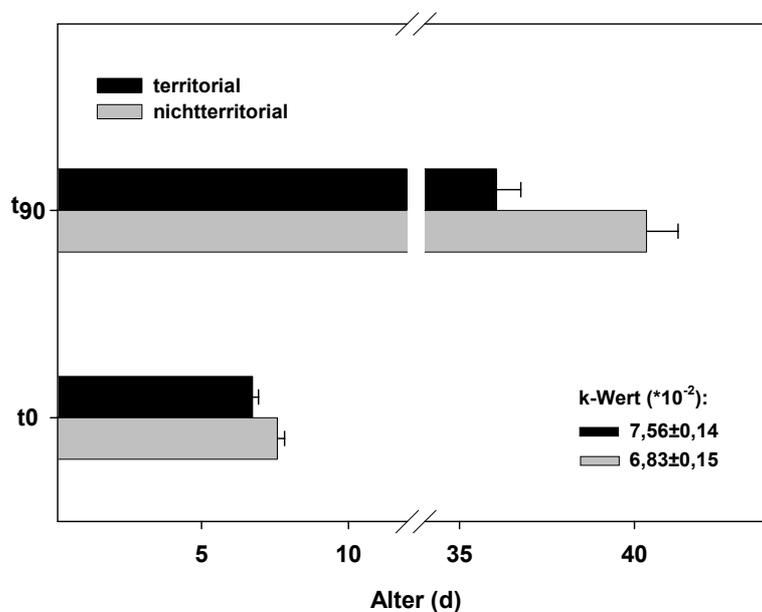


Abb. 2: Wachstum - Kopflänge: Vergleich der Wachstumsparameter von Küken territorialer (schwarz) und nichtterritorialer Eltern (grau). t_0 : Alter zum Wendepunkt der Wachstumskurve, t_{90} : Alter mit 90% des Asymptotenwertes, k: Wachstumskonstante. Alle Angaben sind Mittelwerte \pm SE. Die Differenzen zwischen den Gruppen sind für alle Parameter signifikant (s. Tab. 5).

Kükenwachstum - Masse

Weibliche Küken territorialer und nichtterritorialer Eltern unterschieden sich weder in der Wachstumskonstante (k) noch im Masse-Endwert (A). Dementsprechend wurden t_0 (Mittel: $21,9 \pm 2,44d$) und t_{90} (Mittel: $38,7 \pm 4,6d$) zu gleichen Zeiten erreicht. Weder der Faktor Untersuchungsjahr noch die Kükenreihenfolge beeinflussten das Ergebnis (Tab. 6).

Die Wachstumskonstanten der männlichen Küken territorialer und nichtterritorialer Paare unterschieden sich nur geringfügig ($p=0,08$). Diese geringe Differenz schlug sich jedoch in signifikanten Unterschieden in den t_0 - und t_{90} -Werten wieder. Die männliche Küken territorialer Eltern erreichten sowohl den Wendepunkt t_0 als auch die 90%-Grenze des Masse-Endwertes (t_{90}) zeitiger (Alter: $36,2 \pm 3,32d$) als die männlichen Küken nichtterritorialer Paare ($44,7 \pm 5,95d$; Abb. 3).

Tab. 6: Vergleich der Parameter zur Masseentwicklung der Küken. A: Asymptote, k: Wachstumskonstante, t_0 : Wendepunkt der Wachstumskurve, t_{90} : Alter, bei dem 90% des Asymptotenwertes erreicht wurden. Alle Berechnungen (GLM: ANOVA) erfolgten nach Geschlechtern getrennt mit festen Faktoren Untersuchungsjahr (Jahr), Kükenfolge (Folge) und Nahrungserwerbsstrategie der Eltern (Terr). Signifikante Ergebnisse sind **fett** gedruckt (* $p < 0,05$).

| Sex | Faktor | A | k | t_0 | t_{90} |
|-----|--------|------------|------------|----------------|----------------|
| ♀ | Jahr | F=1,97; ns | F=0,53; ns | F=1,15; ns | F=0,83; ns |
| | Folge | F=0,83; ns | F=1,62; ns | F=3,00; ns | F=2,49; ns |
| | Terr | F=0,85; ns | F=0,09; ns | F=1,3; ns | F=0,05; ns |
| ♂ | Jahr | F=0,02; ns | F=0,60; ns | F=0,41; ns | F=0,68; ns |
| | Folge | F=0,19; ns | F=0,76; ns | F=1,98; ns | F=1,52; ns |
| | Terr | F=0,60; ns | F=3,47; ns | F=6,96* | F=5,53* |

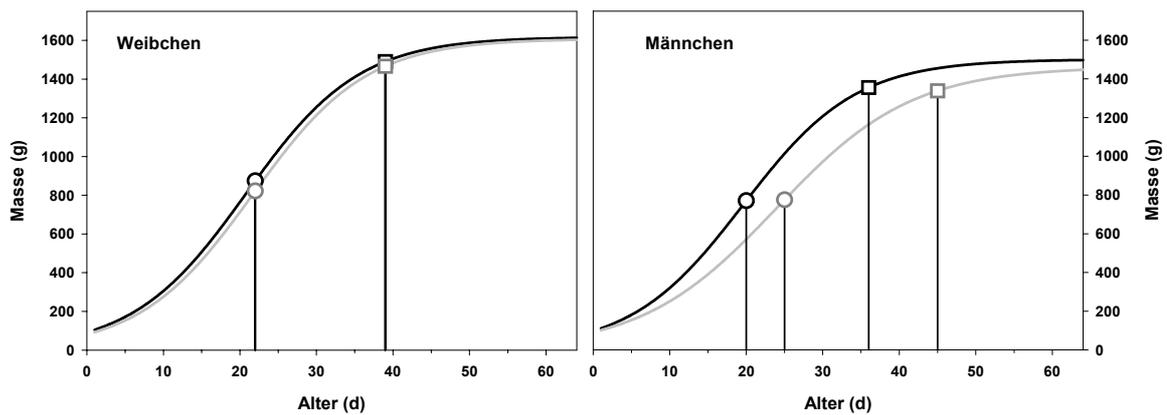


Abb. 3: Masseentwicklung der Küken territorialer (schwarz) und nichtterritorialer Eltern (grau). Kreise symbolisieren t_0 (Wendepunkt der Wachstumskurve), Quadrate die t_{90} -Werte (Alter beim Erreichen von 90% der Endmasse). t_0 und t_{90} bei männlichen Küken differieren signifikant zwischen territorialen und nichtterritorialen Paaren.

Körpergröße der Küken am 20. Lebenstag

Die Körpergröße der Küken am 20. Lebenstag war abhängig von der Nahrungserwerbsstrategie der Eltern und von der Schlupfreihenfolge der Küken (Abb. 4). Der Einfluß von Unterschieden in den Untersuchungsjahren war unbedeutend ($F_{2,57}=1,69$; $p=0,20$). Die Küken territorialer Brutpaare waren größer als die Küken nichtterritorialer Eltern ($F_{1,58}=13,03$; $p<0,001$). Die Schlupfreihenfolge hatte bei Küken territorialer Paare keinen Einfluß auf die Körpergröße ($F_{1,24}=1,79$; $p=0,19$). Gegensätzlich dazu waren die Einzelküken von nichtterritorialen Brutpaaren signifikant größer als Küken aus 2er Gelegen ($F_{1,33}=6,81$; $p=0,004$; Bonferoni-t-Test, beide $p<0,05$). Die Küken innerhalb der 2er Gelege von nichtterritorialen Eltern unterschieden sich in ihrer Körpergröße jedoch nicht (Bonferoni: $t_{25}=1,48$; $p=0,45$).

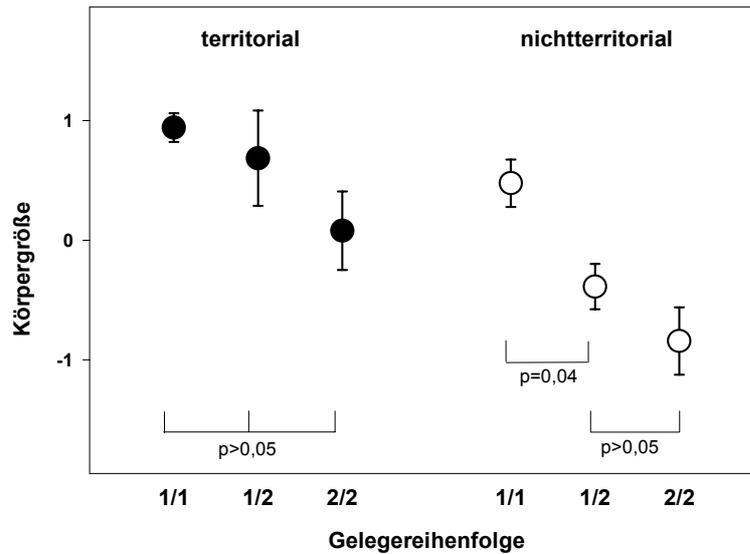


Abb. 4: Körpergröße der Küken im Alter von 20 Tagen. Küken territorialer Skuapaare waren signifikant größer als Küken nichtterritorialer Skuas (GLM: $F_{1,58}=13,03$; $p<0,001$), Test auf Gruppendifferenz: Bonferoni-t-Test. Die Angaben sind Mittelwerte \pm SE. Die Gelegereihenfolge ist angegeben als: 1/1 - Einzelküken, 1/2 - 1.Küken aus 2er Gelege, 2/2 - 2.Küken aus 2er Gelege. Die Berechnung der Körpergrößen erfolgte für die Geschlechter separat.

Körpergröße und Masse der Jungvögel

Zum Zeitpunkt des Flüggewerdens war kein Unterschied in den Körpergrößen der Jungvögel von Eltern mit unterschiedlichem Nahrungserwerb feststellbar (weibliche Jungvögel: $F_{1,35}=3,14$; $p=0,09$; männliche Jungvögel: $F_{1,23}=0,28$; $p=0,60$). Bei beiden Geschlechtern hatten weder Untersuchungsjahr noch Schlupfreiheitenfolge Einfluß auf das Ergebnis (♀: Untersuchungsjahr: $F_{2,32}=1,6$; $p=0,23$; Kükenfolge: $F_{2,32}=0,42$; $p=0,66$; ♂: Jahr: $F_{2,22}=1,46$; $p=0,27$; Kükenfolge: $F_{2,22}=0,41$; $p=0,67$).

Die gemessenen Körpermassen, nach Geschlechtern getrennt, unterschieden sich ebenfalls nicht zwischen den beiden Gruppen (ANCOVA mit Kovariate Kükenalter, ♀: $F_{1,35}=1,25$; $p=0,27$; ♂: $F_{1,23}=0,08$; $p=0,78$). Die mittlere Masse der weiblichen Küken lag bei 1611 ± 164 g im Alter von 53 Tagen, die der Männchen im gleichen Alter bei 1469 ± 117 g (Altersunterschied der Küken territorialer/nichtterritorialer Eltern: für ♀: $t_{35}=-1,72$; $p=0,09$; für ♂: $t_{25}=-0,999$; $p=0,32$). Diese mittlere Flüggemasse entsprach 88% (♀) bzw. 90% (♂) der mittleren Adultmasse.

4. Diskussion

Erfolgreiche Reproduktion bedeutet u.a. eine effektive Aufzucht des Nachwuchses und ermöglicht die Weitergabe eigener Gene in die nächste Generation. Eine effektive

Nachwuchsaufzucht kann durch optimales Kükenwachstum und Schutz vor Prädation erreicht werden (s. Kap. 2). Das Wachstum von Jungvögeln ist neben den internen Kükenfaktoren der Kapazität (optimale Nutzung der Ressource, i.e.S. Nahrungsassimilation) und des Zellantagonismus (Konflikt zwischen Zellteilung und Maturation) vom externen Faktor Nahrungsverfügbarkeit abhängig (Starck & Ricklefs 1998). Entscheidend für das Wachstum der Jungvögel ist das Nahrungsangebot, das den Elterntieren zu Verfügung steht und das sie an ihre Nachkommen verfüttern können.

Braune Skuas leben in der Antarktis am südlichen Rande ihres Verbreitungsgebietes. Sie ernähren sich carnivor in marinen und terrestrischen Habitaten. Als Nahrungsressource werden Seevögelkolonien, insbesondere die exzellent geeigneten Pinguinkolonien bevorzugt. Als vorhersagbare und kontinuierliche Nahrungsquelle werden Nahrungsterritorien in den Pinguinkolonien von einem exklusiven Teil der Skuapopulation besetzt und gegen Rivalen verteidigt. Jedoch ist ein Teil der reproduzierenden Skuas von der Nutzung der Ressource Pinguin ausgeschlossen (s. Kap. 2) und muß alternative Nahrungsquellen zur Eigenversorgung und zur Versorgung des Nachwuchses ausbeuten. Die Konsequenzen dieser unterschiedlichen Nahrungsverfügbarkeit auf die Reproduktion waren ein Schwerpunkt der vorliegenden Arbeit. Nimmt man eine ausreichende Nahrungsversorgung territorialer Brutvögel und einen erschwerten Nahrungszugang für nichtterritoriale Brüter an, könnten verschiedene reproduktive Kompromisse bzw. Ergebnisse erwartet werden:

- Nichtterritoriale Paare sollten selektiv das kostengünstigere Geschlecht bei der Anlage und der Aufzucht der Jungen bevorzugen. Dies muß sich in einer Verschiebung des sekundären und/oder tertiären Geschlechterverhältnisses der Nachkommen niederschlagen.
- Die bessere Nahrungsversorgung der Küken territorialer Paare sollte sich in einem schnelleren Wachstum der Küken niederschlagen. Die Küken nichtterritorialer Paare mit suboptimaler Versorgung sollten Wachstumsdepressionen zeigen.
- Am Ende der Wachstumsperiode kann auf Grund unterschiedlicher Nahrungsversorgung mit unterschiedlich großen Jungvögeln gerechnet werden (Flügglinge territorialer Eltern > Flügglinge nichtterritorialer Eltern).

Veränderung des Geschlechterverhältnisses der Nachkommen

Steht für ein Individuum zur Aufzucht der Nachkommen nicht ausreichend Nahrung zur Verfügung und wird nicht auf die Reproduktion verzichtet, können dimorphe Arten das Geschlechterverhältnis ihrer Nachkommen anpassen (West & Sheldon 2002). So sollte bei geringer Nahrungsverfügbarkeit dasjenige Geschlecht bevorzugt produziert und/oder

aufgezogen werden, das weniger Aufwand/Energie bis zum Ausfliegen benötigt. Braune Skuas weisen einen 15%igen Geschlechtsdimorphismus auf. Weibchen sind mit einer Körpermasse von 1832g im Mittel 205g schwerer als Männchen. Der Gesamtenergiebedarf eines weiblichen Kükens vom Schlupf bis zum Ausfliegen liegt bei 72179kJ, der eines männlichen Kükens bei 63988kJ (berechnet nach: Drent et al. 1992). So erfordert das Großziehen eines Weibchens 1,154kg mehr Pinguinnahrung als das Aufziehen eines Männchens (berechnet für mittleren Energiegehalt von Pinguinnahrung von 7,1kJ/g, Myrcha & Kaminski 1982)

Als Konsequenz aus diesem höheren Aufwand für die Aufzucht von Weibchen, sollte nach Trivers & Willard (1973) eine Abweichung vom 1:1-Geschlechterverhältnis zu Gunsten der Männchen bei nichtterritorialen Brutpaaren auftreten (s. Richner 1991). Diese postulierte Verschiebung des sekundären Geschlechterverhältnisses war jedoch nicht nachweisbar. In beiden Gruppen war das Geschlechterverhältnis zum Zeitpunkt des Kükenschlupfes leicht zu den Weibchen verschoben. Da bei erhöhtem Aufwand eine pränatale Anpassung des sekundären Geschlechterverhältnisses auch bei Skuas experimentell nachgewiesen ist (Kalmbach et al. 2001), muß davon ausgegangen werden, daß die Versorgung der nichtterritorialen Weibchen ähnlich gut gewährleistet war wie bei territorialen Paaren.

Auch am Ende der Kükenaufzuchtzeit konnte weder für territoriale noch für nichtterritoriale Paare eine Verschiebung des Geschlechterverhältnisses belegt werden. Somit lag in der dreijährigen Untersuchung keine geschlechtsspezifische Mortalität während der Kükenaufzuchtzeit vor. Eine pränatale und postnatale Anpassung der Geschlechterverhältnisse der Nachkommen auf Grundlage unterschiedlicher Nahrungsverfügbarkeit bei der Braunen Skua wurden von der vorliegenden Untersuchung nicht unterstützt.

Wachstumsverzögerung als Konsequenz suboptimaler Nahrungsversorgung

Eine Minderversorgung der Küken kann sowohl auf die gefütterte Gesamtmenge (Ens et al. 1992) als auch auf eine mindere Nahrungsqualität (Energie/Nährstoffgehalt) zurückgeführt werden (Boag 1987, Pierotti & Annett 1987). Als Konsequenz aus der suboptimalen Nahrungsversorgung reagieren Küken mit verzögertem Wachstum (Martin 1987, Starck & Ricklefs 1998) und/oder mit verringerter Endgröße (Richner 1989a, Richner 1989b). Skuas, die während der Brutzeit Nahrungsterritorien besetzen, sollten ihren Nachwuchs mit optimalen Futtermengen versorgen können und so eine schnellstmögliche Entwicklung der Küken sicherstellen. Die Küken von nichtterritorialen Brutpaaren, die mit Alternativnahrung

bzw. verminderten Nahrungsmengen aufgezogen werden, sollten mit einer Wachstumsverzögerung reagieren. Je höher der Energiebedarf der Küken pro Paar ist, desto stärker sollte sich dieser Zusammenhang darstellen.

Das Kükenwachstum unterschied sich tatsächlich in Abhängigkeit von der Nahrungserwerbsstrategie der Eltern. Für die Küken territorialer Eltern konnten für Tarsus- und Kopfwachstum signifikant höhere Wachstumskonstanten nachgewiesen werden. Die höheren Wachstumsgeschwindigkeiten der territorialen Küken schlugen sich besonders in einem schnelleren Abschluß der Wachstumsperiode (Erreichen des t_{90} -Wertes) mit Unterschieden in 3 von 4 Merkmalen nieder (Tarsus-, Kopflänge und Masse).

Küken, deren Eltern kein Nahrungsterritorium verteidigten, benötigten für ihre Entwicklung merkmalsabhängig bis 7,1-8,4 Tage (♂) bzw. 0,1-2,5 Tage (♀) länger. Diese Differenz zwischen den beiden Gruppen mit unterschiedlichem Nahrungserwerb (territorial vs. nichtterritorial) wurde zusätzlich geschlechtsabhängig verstärkt: männliche Küken reagierten auf unterschiedliche Wachstumsbedingungen weitaus sensibler als weibliche Küken. So waren nicht nur das Tarsuswachstum (als Beispiel für Wachstum struktureller Größe, hier beide Geschlechter) sondern auch die Massezunahme bei Männchen deutlich verringert. Untergewicht *per se* kann bei schlechten Witterungsverhältnissen in erhöhter Mortalität gipfeln (Dewey & Kennedy 2001, Naef-Daenzer et al. 2001), wenn die von den Eltern zur Verfügung gestellten Nahrungsmengen auf Grund schlechten Wetters und eines unsicheren Nahrungsangebotes (kein Nahrungsterritorium!) geringer als unter Normalbedingungen sind (Heg & van der Velde 2001).

Qualitative Konsequenzen aufgrund suboptimaler Versorgung

Auf Grund der ausreichenden Nahrungsverfügbarkeit für alle Küken sollten bei territorialen Paaren keine Unterschiede in den Wachstumsparametern zwischen den Geschwistern und Einzelküken auftreten. Bei nichtterritorialen Paaren sollte jedoch ein Größenunterschied innerhalb einer Brut bzw. zwischen Einzelküken und Küken aus 2er Gelegen zu finden sein, da verlängerte Nahrungstransport- und Suchzeiten bei gleicher Transportkapazität der Eltern zu einer normalen Versorgung von Einzelküken und Unterversorgung bei Küken aus 2er Gelegen führen können (Ens et al. 1992). Zusätzlich kann dieser Effekt durch eine erhöhte Geschwisterkonkurrenz verstärkt werden (Lamey 1995), der sich mit größeren Wachstumsraten des ersten Kükens gegenüber der Wachstumsrate des 2. Kükens niederschlagen sollte.

Für territoriale Küken war erwartungsgemäß während der Wachstumsperiode kein Größenunterschied in Abhängigkeit von der Kükenreihenfolge nachweisbar. Bei nichtterritorialen Paaren unterschieden sich die Körpergrößen der Küken mit unterschiedlicher Schlupfreihenfolge und Geschwisteranzahl. Einzelküken waren größer als Küken, die noch Geschwistern hatten. Demnach sind nichtterritoriale Paare nicht in der Lage, ihren Nachwuchs über einen längeren Zeitraum mit maximalen Nahrungsmengen zu versorgen und verursachten so die Wachstumsdepression bei 2er Brutten. Diese Minderversorgung hatte in keinem Fall Auswirkung auf die Endgröße der Küken/Jungvögel zum Zeitpunkt des Ausfliegens. Dieses Ergebnis war konsistent mit anderen Studien zur Wachstumsperformance bei Vögeln, die keine unterschiedlichen Adultgrößen auf Grund von Nahrungsverfügbarkeiten fanden (z.B. Dewey S.R. & Kennedy 2001, Cook & Hamer 1997). Somit scheint bei Skuas die Adultgröße eher genetisch festgelegt und nicht durch Umwelteinflüsse beeinflusst zu sein (z.B. Richner et al. 1989, Larsson & Forslund 1991).

Nahrungsterritorialität bei Skuas kann den jährlichen Reproduktionserfolg der Individuen beeinflussen (Pietz 1987, Kap. 2). Territoriale Brutvögel sichern sich einen stabilen Ressourcenzugang, währenddessen Nichtterritoriale mit unsicherem Nahrungsangebot ihren Nachwuchs aufziehen müssen. Weder eine Anpassung des Geschlechterverhältnisses noch Auswirkungen auf die Körpergröße der flüggen Jungvögel als mögliche Auswirkung der oben genannten Nahrungssituation konnten in dieser Studie nachgewiesen werden. Als einzige Konsequenz der differentiellen Nahrungsverfügbarkeit ergaben sich unterschiedliche Wachstumsgeschwindigkeiten der Küken: Küken von territorialen Brutpaaren wuchsen unabhängig vom Geschlecht schneller und schlossen ihre Entwicklung zeitiger ab, als Küken, deren Eltern keine Pinguin-Nahrungsterritorien besaßen. Zwei Hypothesen könnten diese Entwicklungsmuster erklären:

Quantitätshypothese: Küken territorialer Paare erhalten mehr Nahrung gleicher Qualität als ihre Altersgenossen von nichtterritorialen Brutpaaren. Den Küken stehen optimale Nahrungsmengen zum Aufbau von Gewebe und zur Erhaltung (Thermoregulation) zur Verfügung. Territoriale Altvögel nehmen größere Mengen pro Freßintervall an Pinguinkadavern auf (s. Kap. 4), und können somit ihre Küken besser mit Nahrung aus den Pinguinterritorien versorgen als Paare ohne Nahrungsterritorien. Es existieren bisher weder Angaben über Fütterungsmenge und -frequenz von nichtterritorialer Skuas noch Informationen, ob die geringen Nahrungsmengen aus den Pinguinkolonien durch vergrößerte

Alternativnahrungsmengen ausgeglichen werden. Die Ablehnung oder Zustimmung der Quantitätshypothese ist noch offen.

Qualitätshypothese: Nichtterritoriale Skuas sind nicht in der Lage, ihr Jungen mit qualitativ hochwertiger Nahrung zu versorgen. Die verfütterte Nahrungsmenge entspricht derer territorialer Paare, deckt aber nicht den Energie- und/oder Proteinbedarf, der für ein schnelles Wachstum benötigt wird. Nichtterritoriale Brutpaare stehen unterschiedliche alternative Nahrungsquellen zur Verfügung: u.a. Krill, Fisch, Napfschnecken (Zusammenfassung in: Reinhardt et al. 2000). Alle Ausweichressourcen weisen weder einen ähnlich hohen Energie- noch Proteingehalte wie Pinguinprodukte auf (Tab. 7).

Tab. 7: Energiegehalt von Pinguin- und Alternativnahrung Brauner Skuas. Angaben in kJ/g Naßgewicht.

| Art der Nahrung | Energiegehalt | Referenz |
|---------------------------------------|----------------|------------------------|
| Pinguinküken | 7,1 kJ/g | Myrcha & Kaminski 1982 |
| <i>Pygoscelis spec.</i> | 12,8 kJ/g | Janes 1997 |
| Krill <i>Euphausia spec.</i> | 3,7 kJ/g | Davis et al. 1989 |
| Fisch <i>Pleurogramma antarcticum</i> | 6,3 kJ/g | Davis in: Young 1994 |
| Napfschnecke <i>Nacella concina</i> | 4,10-4,24 kJ/g | Favero et al. 1997 |

vgl: Schweinefleisch 11,5kJ/g (www.sellpage.de)

Unterstützt wird die Qualitätshypothese durch Ergebnisse eines Zufütterungsexperiments an Skuaküken, bei dem die Nahrungsmenge bei Beibehaltung der Nahrungsart um 12,5% des Tagesenergiebedarfs erhöht wurde. Die Experimentküken reagierten nicht mit einer Erhöhung der Wachstumskonstanten auf das erhöhte Nahrungsangebot (Ritz & Hahn in Vorbereitung). Die Verbindung von niedrigerem Energie- und Proteingehalt der Alternativnahrung und verringerter Nahrungsmenge an Pinguin stellt die wahrscheinlichste Ursache für die Wachstumsdepression nichtterritorialer Küken dar.

Kapitel 4: Territorialität, Dominanz und Nahrungserwerb

1. Einleitung

Das Besetzen und die Verteidigung eines Territoriums sind für ein Individuum mit erhöhtem energetischen Aufwand verbunden. Soll territoriales Verhalten evolutionsstabil sein, muß der Nutzen, den territoriale Tiere aus ihrem Besitz ziehen, die anfallenden Kosten mindestens decken (Davies 1978). Weiterhin sollte der Besitzer in der Lage sein, die einmal okkupierte Ressource längerfristig erfolgreich gegen Konkurrenten zu verteidigen. Eine häufige Form der Territorialität ist die Monopolisierung von Nahrung (Übersicht in: Maher & Lott 2000). Territoriale Individuen okkupieren dabei fleckenhaft verteilte Nahrungsressourcen und schließen im günstigsten Falle andere Individuen vollständig von der Ressourcennutzung aus. Territorienbesitzer erlangen so einen sicheren Nahrungszugang. Der komplette Ausschluß Fremder von der Territorienutzung ist fast unmöglich, da Territorienbesitzer einen Kompromiß zwischen Verteidigung der Ressource und der Verteidigung der Nachkommen bzw. des Nestes finden müssen. Nichtterritoriale Individuen investieren dagegen nicht in die Erhaltung von Territorien, müssen aber mit einem unsicherem Nahrungszugang (Stehlen) oder anderen Alternativen des Nahrungserwerbs auskommen (z.B. angespülter Krill oder Robbenkadaver, Reinhardt et al. 1998). Dabei sind sie oftmals einem erhöhten Risiko der Entdeckung und der Vertreibung von der Ressource ausgesetzt.

Eine solche Form der Territorialität findet man in Populationen der Braunen Skua im Bereich der maritimen Antarktis. Einige territoriale Individuen besetzen mit großem Aufwand Nahrungsterritorien innerhalb von Pinguinkolonien, in denen sie Eier, Küken oder Aas als Nahrungsressource vorfinden (Trivelpiece et al. 1980, Pietz 1987, s. Kap 2). Die Mehrzahl der Skuas besitzt dagegen keine Nahrungsterritorien. Sie leben und reproduzieren somit unter ungünstigeren Voraussetzungen, da sie ebenfalls für die eigene Erhaltung und für die Versorgung der Jungen auf die Nahrung aus den Pinguinkolonien angewiesen sind.

In der vorliegenden Untersuchung wurden die Konsequenzen der Nahrungsterritorialität experimentell auf zwei Ebenen untersucht. Als Erstes war die Ausbildung von Dominanzstrukturen an einem Nahrungspatch als Konsequenz einer Strategie (territorial vs. nichtterritorial) von Interesse. Auf der zweiten Ebene wurden die resultierenden Folgen im Hinblick auf die aufgenommene Nahrungsmenge eingehend untersucht.

Ebene 1: Sozialer Status und Dominanz

Existiert innerhalb einer Population Konkurrenz um die Ressource Nahrung und gibt es Individuen mit unterschiedlichem Status, sollten klare hierarchische Strukturen den Ressourcenzugang regeln. Es wird erwartet, daß Tiere mit dem Status Territorienbesitzer generell über alle anderen Individuen dominieren. Je niedriger der Status eines Individuums ist, desto stärker sollten individuelle Eigenschaften (z.B. Geschlecht und Hunger) den Ausgang von Auseinandersetzungen beeinflussen. Da Männchen während der Kükenaufzucht das aggressivere Geschlecht sind (Arcese & Smith 1985, Rytkonen et al. 1993, für Skuas: Prieto 2001), sollten sie über Weibchen des gleichen Status (territorial oder nichtterritorial) dominieren.

Hat ein Individuum einen Nahrungspatch okkupiert (residentes Individuum), könnte der Besitz *per se* die Wahrscheinlichkeit des Kampfgewinns erhöhen (Parker 1974). Im Gegensatz könnte die Notwendigkeit der Nahrungsaufnahme ("Hunger") eines Neuankömmlings die Kampfbereitschaft und die Gewinnwahrscheinlichkeiten erhöhen.

Ebene 2: Dominanz und aufgenommene Nahrungsmenge

Die Gesamtmenge, die ein Individuum in einem Zeitabschnitt an Nahrung aufnehmen kann, ist proportional zur Freßleistung (s. Kap. 5) und zur reinen Freßzeit. Die Zeiten, die das Individuum ungestört am Aas Nahrung aufnehmen kann, können durch erfolgreich abgeschlossenen Nahrungskämpfe verlängert werden.

Es wird erwartet, daß sich Dominanzstrukturen in unterschiedlichen Freßmengen niederschlagen (Gill & Wolf 1975, Craig et al. 1982). Territoriale Individuen verteidigen ihre Ressource und sollten den Besitz in eine höhere Freßmenge gegenüber den anderen Dominanzstufen umsetzen. Dabei kann die Freßdauer und/oder die Anzahl aufeinanderfolgender Freßintervalle erhöht sein. Neben der reinen Nahrungsmenge sollte die Freßeffizienz territorialer Vögel, d.h. das ungestörte Fressen ohne gegnerische Störung (Cresswell et al. 2001), deutlich größer sein als die Effizienz der Tiere mit niedrigerem Status. Da bei Skuas die Kükenfütterung zu gleichen Teilen von beiden Geschlechtern, die Nestverteidigung aber hauptsächlich von den Weibchen übernommen wird (zusammengefaßt in Higgins & Davies 1996), sollten bei territorialen Paaren mit benachbarten Nestern beide Geschlechter gleich häufig am Kadaver auftreten und fressen. Für nichtterritoriale Brutpaare wird durch die geschlechtsspezifische Aufgabenverteilung und der größeren Entfernung zwischen Nest- und Futterplatz (s. Kap. 2) ein häufigeres Auftreten und eine größere Freßmenge der Männchen erwartet.

Die Freßmengen der Nichtbrüter sollten bei den Nahrungserwerbsbilanzen innerhalb der Territorien nur eine untergeordnete Rolle spielen.

2. Material und Methoden

Die Untersuchungen fanden in den Südsommermonaten Dezember bis Februar der Jahre 1998/99 bis 2000/01 auf der Potter-Halbinsel, King George Island, Süd-Shetlands statt. Als Untersuchungsobjekte dienten Braune Skuas (*Catharacta antarctica lonnbergi*) einer lokalen Population von 26-32 Brutpaaren und ca. 20-50 Nichtbrütern. Alle Brutvögel waren individuell markiert, ihre Körpergröße, Geschlecht, Brutstatus (Anzahl Eier/Küken) und Nahrungserwerbsstrategie (territorial, nichtterritorial) waren bekannt (s. Kap. 2). Die Kategorie Nichtbrüter setzte sich aus prämaternen und materalen Individuen zusammen, deren Geschlecht und Körpergröße zum Teil bestimmt war. Alle Nichtbrüter wurden im Sinne des Nahrungserwerbs als nichtterritorialen Skuas gewertet.

2.1. Territorienverteidigung

Die Verteidigung der Nahrungsterritorien wurde mit Hilfe eines Attrappen-Experimentes während verschiedener Reproduktionsphasen (frühe und späte Kükenaufzucht sowie Kükenausflugszeit) getestet. In den Nahrungsterritorien wurde ein offener Pinguinkadaver (Bauchhöhle geöffnet) als Nahrungspatch zusammen mit einer Skua-Attrappe (Standpräparat eines großen ♀ des Phyletischen Museums Jena) aufgestellt. Die Verteidigungsbereitschaft und -stärke der Territorienbesitzer gegen den vermeintlichen Eindringling wurde an Hand von Entdeckungszeit (in Minuten) und Angriffsstärke gemessen. Die Angriffsstärke wurde kodiert mit:

- 0 - kein Angriff, nur Drohen
- 1 - Federnzupfen am Eindringling
- 2 - starkes seitliches Abdrängen
- 3 - physischer Angriff (Kopfhacken, auf den Rücken springen)
- 4 - Frontalangriff durch Sturzflug

Die Attrappenversuche wurden in acht Territorien in 3wöchigem Abstand (26.12.99, 14.01.00, 05.02.00) wiederholt. Alle in das Experiment einbezogenen territorialen Paare hatten zum Versuchszeitpunkt Küken mit einem mittleren Alter von 3, 21 bzw. 42 Tagen.

2.2. Dominanzstrukturen

Die Dominanzverhältnisse innerhalb der Population wurden durch Aasexperimente getestet. Als Nahrungsangebot wurden den Skuas innerhalb der Nahrungsterritorien tote Pinguinküken angeboten, die zum Experimentzeitpunkt gerade von den Territorienbesitzern erjagt wurden oder ihre Jagdbeute des vergangenen Tages waren. Die anwesenden Skuas, die um den Zugang zur Ressource konkurrierten, wurden nach ihrem Brutstatus wie folgt klassifiziert:

| | |
|-------------------------|---|
| Terr _{eigen} : | territoriale Brutvögel im eigenen Territorium |
| Terr _{fremd} : | territoriale Brutvögel im fremden Territorium |
| Non: | nichtterritoriale Brutvögel |
| Nb: | nichtterritoriale Nichtbrüter |

Der Status (alle Individuen) und das Geschlecht (alle Brutvögel, 20% der Nichtbrüter) der an den Kämpfen beteiligten Skuas waren bekannt. Die individuelle Ausgangssituation vor dem Kampf (Aasbesitz oder Neuankömmling), das Resultat des Kampfes (Gewinn, Verlust) und das Verhalten nach dem Kampf (Aasbesitz, Flucht) wurden registriert. Zusätzlich waren die bisherigen Freßmengen und Freßzeiten der Kämpfenden im Rahmen des Aasexperimentes bekannt (Bestimmung der Freßmengen s.u.).

Die Daten zur Geschlechter- und Statusverteilung wurden mit Hilfe von Binomial-Tests und χ^2 -Statistik ausgewertet. Die Aussagen zu status- und vorgeschichtsabhängigen Gewinnwahrscheinlichkeiten wurden mit binärer logistischer Regressionen gewonnen (Hardy & Field 1998).

2.3. Freßmengen und Freßintervalle

Die ausgelegten Kadaver wurden während des Experimentes in unregelmäßigen Abständen wiederholt gewogen (± 10 g), um den fressenden Individuen eine exakte Freßmenge (eine Skua am Aas) oder eine mittlere Freßmenge (mehrere Skuas gleichzeitig fressend) zuzuordnen.

Das Freßintervall eines Individuums wurde als die reine Freß- und Anwesenheitszeit am Aas oder seiner unmittelbaren Umgebung definiert. Bei territorialen Brütern, deren Nester unweit ihrer Nahrungsterritorien lagen, wurde die direkte Rückkehr zum Nest mit anschließender Kükenfütterung oder eine mehr als 5minütige Abwesenheit vom Kadaver als Ende eines Freßintervalls festgelegt. Für jedes Individuum berechnete sich die Gesamtfreßmenge im Experiment auf Grundlage der Freßmengen pro Freßintervall und der Anzahl der Freßintervalle.

2.4. Freßrisiko und Energieaufnahme

Das Risiko, während des Fressens vom Nahrungspatch vertrieben und/oder verletzt zu werden, steigt proportional mit der Anzahl der Kämpfe. Aufgrund dessen wurde der Quotient aus aufgenommener Nahrung und der Anzahl bestandener Kämpfe als Sicherheitsfaktor zwischen den unterschiedlichen Kategorien verglichen (definiert nach Stillman et al. 2000).

Um die Profitabilität der Territorien abzuschätzen, wurden für jedes Skuapaar (alle Brutvogelkategorien) bzw. für jedes Individuum (nur Nichtbrüter) die Gesamtfreßmenge pro Kadaversuch und ihr Anteil am Tagesenergiebedarf berechnet. Der Tagesenergiebedarf beträgt nach Nagy (1987), Nagy et al. (1999) für ein durchschnittliches Weibchen 1589,5kJ/d (m=1833g, n=67) und für ein durchschnittliches Männchen 1462,2kJ/d (m=1628g, n=60). Als mittlerer Energiegehalt der Pinguinnahrung wurden 7,1kJ/g Feuchtgewicht in die Berechnung einbezogen (Myrcha & Kaminski 1982), da die Energiewerte für Organe, Muskeln, Haut etc. sehr ähnlich sind (Janes 1997).

3. Ergebnisse

3.1. Territorienverteidigung

Die Territorienbesitzer entdeckten den Eindringling am Kadaver unabhängig von der Reproduktionsphase im Mittel nach $13,2 \pm 14,6$ min (RM ANOVA: $F_{2,23}=0,65$; $p=0,54$) und attackierten ihn sofort. Die Angriffsstärke des Territorienbesitzers variierte zwischen den Saisonzeitpunkten (RM ANOVA: $F_{2,23}=5,04$; $p=0,02$) und sank zum Ende der Reproduktionszeit (Zeit des Kükenausfluges) auf Null (keine physischen Angriffe, nur Drohen; Separierung der Zeitabschnitte: Student-Newman-Keuls: $p < 0,05$, Tab. 1). Die Erstverteidigung der Nahrungsressource/Territoriums war geschlechtsspezifisch und erfolgte zu 77% durch das Männchen (Binomial-Test: $p=0,01$).

Tab. 1: Bereitschaft territorialer Skuas, ihr Territorium gegen potentielle Eindringlinge zu verteidigen. Die Angaben zur Entdeckungszeit des Eindringlings im Territorium und die Angriffsstärke des Territorialen wurden zu verschiedenen Zeitpunkten der Kükenaufzuchtzeit (Ende Dezember bis Anfang Februar) gemessen. Alle Werte sind Mittelwerte \pm Std mit n=8. Zusätzlich sind die Häufigkeiten der Geschlechter bei der Verteidigung wiedergegeben.

| | Entdeckung (min) | Angriffsstärke | Männchen | Weibchen |
|-----------------|------------------|----------------|----------|----------|
| frühe Kükenzeit | 17,0 \pm 19,3 | 1,9 \pm 1,6 | 7 | 2 |
| späte Kükenzeit | 8,8 \pm 12,6 | 2,0 \pm 1,8 | 5 | 3 |
| Kükenausflug | 13,9 \pm 11,4 | 0 \pm 0 | 8 | 1 |

3.2. Dominanzstrukturen

Kämpfe um Nahrungszugang und/oder während der Territorienverteidigung waren mit einem hohen Verletzungsrisiko verbunden und forderten Opfer. In Folge von Verteidigungskämpfen starben im Jahre 1998 zwei erfahrene Weibchen (gebrochener Flügel und nachfolgender Hungertod, Kopf- und Bauchverletzung mit sofortiger Todesfolge). Im Südsommer 2001 verendete ein weiteres Weibchen nach einem Territorienkampf (Flügel- und Kopfverletzungen, M. Ritz, pers. Mitteilung).

Dominanz: Status

Während der Kadaverexperimente wurden 1289 Kämpfe um die Ressource Pinguin geführt. Die Häufigkeit der Kämpfe war statusabhängig: 1573 Nichtbrüter (61%), 530 territoriale Brüter im eigenen Territorium (21%), 242 Territoriale in fremden Revieren (10%) und nur 233 Brutvögel ohne Nahrungsterritorium (8%) waren an den Auseinandersetzungen beteiligt. Territoriale Skuas mußten den größten Verteidigungsaufwand gegen nichtterritoriale Nichtbrüter erbringen, die in 87% ihrer Kämpfe die Gegner stellten.

Die Wahrscheinlichkeit, einen Kampf siegreich zu beenden, war statusabhängig: territoriale Individuen im eigenen Revier dominierten sowohl territoriale fremde und nichtterritoriale Brüter als auch Nichtbrüter (Tab. 2). Territorialität war der Garant für die hohe Gewinnwahrscheinlichkeit: die Siegchance territorialer Skuas war im eigenen Revier unabhängig vom Brutstatus des Gegners (Fisher exact: $\chi^2=2,51$; $p>0,05$). Für territoriale Skuas in fremden Territorien ($\chi^2=91,0$; $p<0,001$), nichtterritoriale Brüter ($\chi^2=78,1$; $p<0,001$) und Nichtbrüter ($\chi^2=12,7$; $p<0,01$) wurde die Siegchance von der Dominanzstufe des Gegners mitbestimmt.

Tab. 2: Gewinnwahrscheinlichkeiten der Skuas mit unterschiedlichem Status bei Nahrungskämpfen am Aas. Die Angaben sind: P - Wahrscheinlichkeit, n - Gesamtstichprobe pro Status (Sieg + Verlust), Terr_{eigen} - Brutvogel im eigenen Territorium, Terr_{fremd} - territorialer Brutvogel im fremden Territorium, Non - Brutvogel ohne Nahrungsterritorium, Nb - nichtterritorialer Nichtbrüter.

| | Terr _{eigen} | | Terr _{fremd} | | Non | | Nb | |
|-----------------------|-----------------------|-----|-----------------------|-----|------|-----|------|-----|
| | P | n | P | n | P | n | P | n |
| Terr _{fremd} | 0,97 | 37 | 0,50 | 30 | | | | |
| Non | 0,97 | 31 | 0,36 | 14 | 0,50 | 40 | | |
| Nb | 0,92 | 462 | 0,83 | 161 | 0,84 | 147 | 0,50 | 805 |

Dominanz: Status und Geschlecht:

Unabhängig vom Territorialstatus waren die Weibchen brütender Paare signifikant häufiger in Nahrungskämpfe verwickelt als ihre männlichen Partner (Binomial-Test für Terr_{eigen}, Terr_{fremd}, Non: alle $p < 0,001$). Bei Nichtbrütern mit bekanntem Geschlecht ($n=198$) war kein Unterschied in den Kampfhäufigkeiten von Weibchen und Männchen nachweisbar (Binomial-Test: $p=0,83$).

Weibchen waren in den Kämpfen generell erfolgreicher als Männchen (Abb. 1). Dieses Phänomen trat in allen Hierarchiestufen auf (Terr_{eigen}: $\chi^2=18,3$; $p < 0,001$; Terr_{fremd}: $\chi^2=71,3$; $p < 0,001$; Non: $17,8$; $p < 0,001$; Nb: $\chi^2=23,7$; $p < 0,001$).

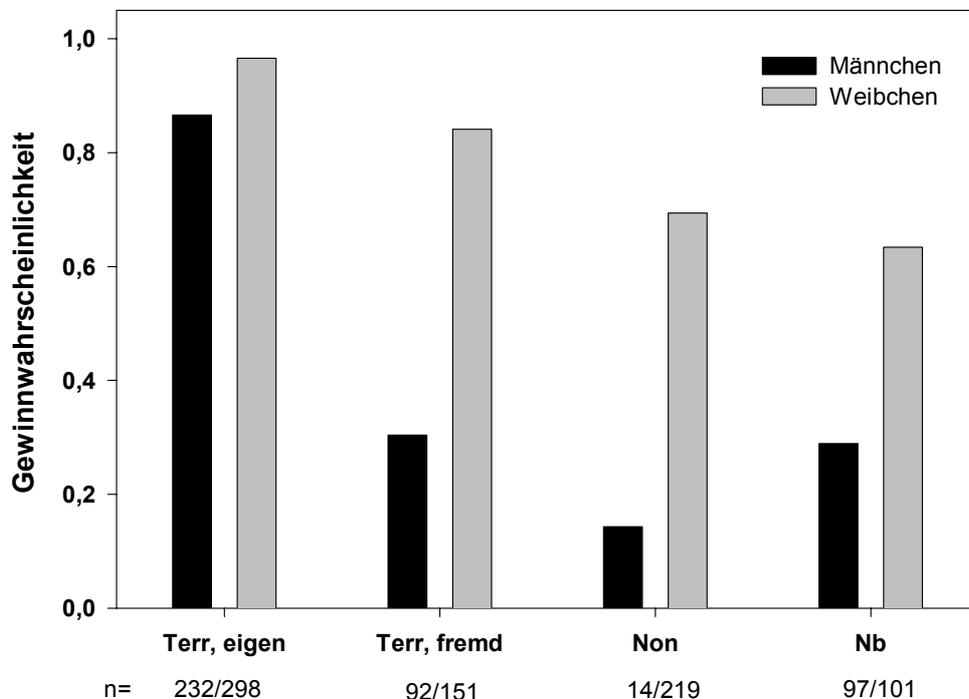


Abb. 1: Geschlechtsspezifische Gewinnwahrscheinlichkeiten bei den Nahrungskämpfen der Skuas. Weibchen waren häufiger in Kämpfe verwickelt (Binomial-Test: alle $p < 0,001$) und gewannen diese häufiger als die Männchen im selben Status (χ^2 : alle $p < 0,001$). Die Statusangaben sind: Terr_{eigen} - Brutvogel im eigenen Nahrungsterritorium, Terr_{fremd} - territorialer Brutvogel im fremden Territorium, Non - Brutvogel ohne Nahrungsterritorium, Nb - nichtterritorialer Nichtbrüter und die Stichprobengröße n als Anzahl der Kämpfe pro Geschlecht und Status.

Dominanz: Status und Vorgeschichte

Für den Ausgang eines Kampfes am Aas war mit niedrigerem Status des Individuums (Terr_{eigen} → Nb) dessen Vorgeschichte am Nahrungspatch (occupation power) und der Status des Gegners von steigender Bedeutung. Territoriale Skuas im eigenen Territorium gewannen

ihre Kämpfe unabhängig von der Ranghöhe des Gegners und ihrer eigenen Vorgeschichte am Kadaver (Tab. 3).

Tab. 3: Einfluß von Status des Gegners und der eigenen Vorgeschichte (Besitzer oder Neuankömmling) auf das Kampfergebnis. Mit sinkendem Status steigt die Bedeutung des gegnerischen Status und der eigenen Vorgeschichte. Die Angaben sind die Ergebnisse der binären logistischen Regression (Wald-Statistik).

| betrachteter Status | Status des Gegners | | eigene Vorgeschichte | | n |
|-----------------------|--------------------|-------|----------------------|-------|------|
| | χ^2 | p | χ^2 | p | |
| Terr _{eigen} | 2,55 | 0,28 | 1,37 | 0,24 | 531 |
| Terr _{fremd} | 38,73 | 0,001 | 8,22 | 0,004 | 243 |
| Non | 37,86 | 0,000 | 19,17 | 0,000 | 252 |
| Nb | 181,71 | 0,000 | 155,95 | 0,000 | 1557 |

Auf den Stausebenen Terr_{fremd} → Nb gewannen residente Vögel signifikant häufiger ihre Kämpfe als Neuankömmlinge. Der Verlust einer Auseinandersetzung am Aas war bei allen Brutvogel-Kategorien (Terr_{eigen}, Terr_{fremd}, Non) unabhängig von der Vorgeschichte (alle: Fisher's exact-Test: $p > 0,05$). Nur neuankommende Nichtbrüter verloren häufiger als erwartet ihren Kampf gegen den Residenten (Fisher's exakt-Test: $\chi^2 = 118,6$; $p < 0,001$).

Tab. 4: Zusammenhang von Gewinn und Verlust der Nahrungskämpfe in Verbindung mit der Vorgeschichte des Vogels. Residente Vögel sind Individuen, die vor dem Kampf den Aas-Patch okkupierten. Neuankömmlinge sind Vögel, die versuchen, den Patch in Besitz zu nehmen. Alle Werte sind in Prozent. Bei **fettgedruckten** Angaben war die Abweichung von 50/50-Verhältnis signifikant (Fisher's exact-Test, $p < 0,05$).

| Status | gewinnt als | | | verliert als | | |
|-----------------------|-------------|---------------|-----|--------------|---------------|------|
| | Residenter | Neuankömmling | n | Residenter | Neuankömmling | n |
| Terr _{eigen} | 44,4 | 55,6 | 489 | 36,6 | 63,4 | 41 |
| Terr _{fremd} | 68,2 | 31,8 | 154 | 45,5 | 54,5 | 88 |
| Non | 77,8 | 22,2 | 153 | 45,6 | 54,4 | 79 |
| Nb | 66,7 | 33,3 | 495 | 27,1 | 72,9 | 1076 |

Dominanz: Status und Residenz

Für residente Skuas hing der Ausgang einer Auseinandersetzung am Aas vom eigenen Status (Wald: $\chi^2_{3,949}=30,56$; $p<0,001$), dem Status des Gegners (Wald: $\chi^2_{3,949}=146,83$; $p<0,001$) und der Zeit ab, die das Individuum am Aas verbrachte (Interaktion eigener Status*Zeit: Wald: $\chi^2_{3,949}=10,04$; $p=0,02$). Dieses Ergebnis wurde in hohem Maße durch das Kampfverhalten der Nichtbrüter bestimmt (Wald: $\chi^2_{3,474}=9,92$; $p=0,002$). Die zuvor aufgenommene Nahrungsmenge, verbunden mit dem Status, hatte keinen Erklärungswert für den Ausgang eines Kampfes (Wald: $\chi^2_{3,949}=2,54$; $p=0,47$).

3.3. Freßmengen und Freßintervalle

Die Nahrungsmengen pro Freßintervall differierten in Abhängigkeit vom Status der Skuas (Daten $\sqrt{\cdot}$ -transformiert, Ausschluß aller nicht identifizierbaren Nichtbrüter, Kovariate: Intervall-Folge, Faktor: Status: GLM: $F_{3,285}=13,05$; $p<0,001$; Tab. 5). Territorienbesitzer fraßen signifikant mehr als territoriale Fremde bzw. nichtterritoriale Individuen (paarweiser Vergleich, alle $p<0,001$). Die Unterschiede in den Freßmengen von Terr_{fremd}, Non und Nb sind statistisch nicht belegbar ($p>0,05$).

Tab. 5: Freßmenge (g) pro Freßintervall der Skuas mit unterschiedlichem Status. Angaben des Median und der 25/75er Perzentile. Nb_{det}: Nichtbrüter bekannter Identität, Nb_{indet}: Nichtbrüter unbekannter Identität. Die Freßmengen territorialer Skuas im eigenen Territorium unterschieden sich vom Rest signifikant (fett gedruckt; $p>0,001$).

| | Mittel | Median | 25% | 75% | n |
|-----------------------------|--------------|-------------|-------------|--------------|------------|
| Terr_{eigen} | 105,5 | 78,5 | 28,7 | 142,0 | 148 |
| Terr _{fremd} | 74,2 | 64,3 | 9,3 | 101,4 | 48 |
| Non | 77,6 | 42,2 | 10,4 | 113,3 | 38 |
| Nb _{det} | 48,7 | 25,0 | 8,8 | 60,0 | 55 |
| Nb _{indet} | 30,8 | 13,4 | 4,9 | 33,0 | 99 |

Die territorialen Skuas im eigenen Revier fraßen nachweisbar länger (Median: 15,5min) als Skuas aller anderen Status-Kategorien (Terr_{fremd}: 10min, Non: 8,5min; Nb: 5min; Kruskal-Wallis: $H_{3,385}=80,2$; $p<0,001$), da Freßmenge mit der Anwesenheitsdauer pro Intervall korrelierten ($r=0,63$; $p<0,001$; df: 387).

Freßmenge und Ende des Freßintervalls

Mit sinkendem Status wurde ein Freßintervall häufiger durch einen verlorenen Kampf beendet. Bei Nichtbrütern und tendenziell bei nichtterritorialen Brutvögeln lag die aufgenommene Nahrungsmenge bei unfreiwilligem Ende niedriger als bei freiwilligem Verlassen des Nahrungspatches (Abb. 2, Daten für Terr_{eigen}, Non und Nb $\sqrt{\cdot}$ -transformiert). Nichtterritoriale Individuen verließen die Nahrungsressource zwangsweise, ehe die mittlere Freßmenge territorialer Skuas (Terr_{eigen}) von 106g erreicht wurde.

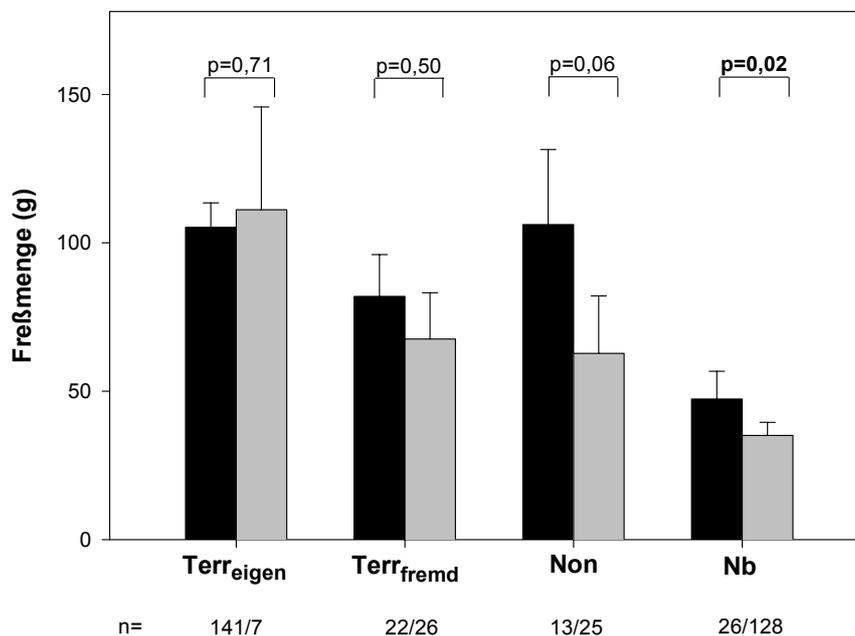


Abb. 2: Mittlere Freßmenge (g) in Abhängigkeit vom Ende des Freßintervalls. Schwarze Balken symbolisieren Freßmengen der Skuas nach freiwilligem Verlassen des Kadavers, graue Balken symbolisieren die Freßmengen von Individuen, die vom Kadaver vertrieben wurden. Alle Angaben sind Mittelwerte \pm SE.; t-Tests: $t=0,38$ (Terr_{eigen}), $t=0,67$ (Terr_{fremd}), $t=1,93$ (Non), $t=2,35$ (Nb).

Freßintervalle und Gesamtfreßmenge

Territoriale Individuen fraßen häufiger in aufeinanderfolgenden Intervallen als territorienfremde und nichtterritoriale Skuas ($\chi^2_{2,285}=30,2$; $p=0,001$). 71-84% der nichtterritorialen bzw. territorial fremden Individuen hatten nur einmal Zugang zum Nahrungspatch (Tab. 6).

Tab. 6: Häufigkeiten der Individuen, die in aufeinanderfolgenden Intervallen am Pinguinkadaver fraßen. Angaben in Prozent, Stichprobengröße in Klammern.

| Anzahl Freßintervalle | Terr _{eigen} (68) | Terr _{fremd} (37) | Non (32) | Nb (138) |
|-----------------------|-------------------------------|-------------------------------|-------------|-------------|
| 1 | 26,5 | 73,0 | 90,6 | 92,0 |
| 2 | 41,2 | 24,3 | 3,1 | 5,8 |
| 3 | 23,5 | 2,7 | 3,1 | 0,7 |
| 4 | 5,9 | 0 | 3,1 | 1,4 |
| 5 | 2,9 | 0 | 0 | 0 |

Die Nahrungsmenge einer territorialen Skua im ersten Freßintervall war mit 137g (Median) signifikant größer als die Nahrungsmengen aller drei weiteren Statusstufen im gleichen Freßintervall (Kruskal-Wallis: $H_{3,172}=43,8$; $p<0,001$; Dunn's Test: für Terr_{eigen}: $p<0,05$; Abb. 3). Die Freßmengen von Terr_{fremd}, Non und Nb (1. Intervall) unterschieden sich nicht (Dunn's Test für alle Gruppenvergleiche: $p>0,05$).

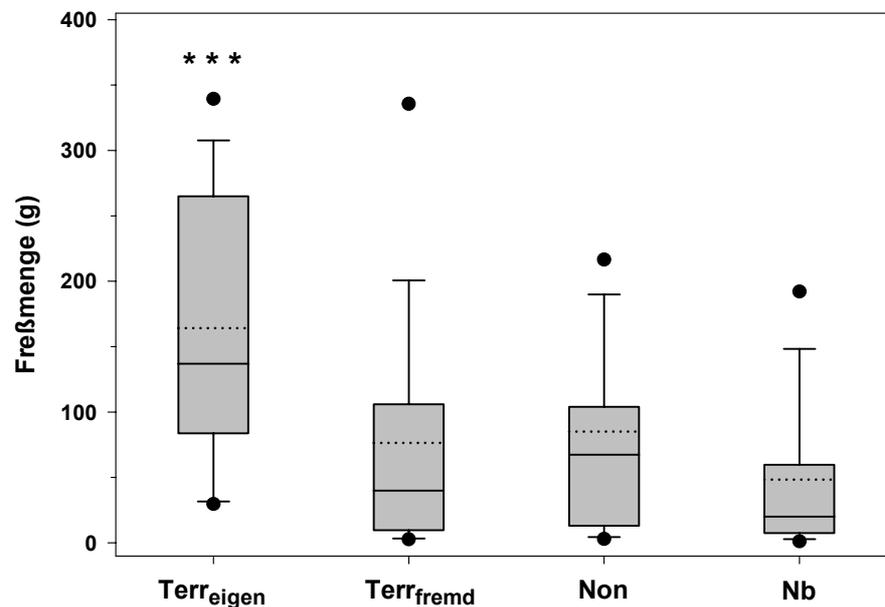


Abb. 3: Individuelle Freßmengen der Skuas im ersten Freßintervall (Boxplot mit 5/95%-Perzentil, Mittelwert: gepunktete Linie). Signifikante Unterschiede zwischen den Skuakategorien sind mit * markiert (Dunn's Test, $p<0,05$).

In den folgenden Freßintervallen sank die Nahrungsmenge pro Intervall bei territorialen Individuen im eigenen Territorium ($r_s=-0,54$; $p=0,001$; $df=66$; Abb. 4) und bei territorialen Individuen, die in fremden Territorien Nahrung stahlen ($r_s=-0,32$; $p=0,03$; $df=35$). Für

nichtterritoriale Brutvögel ($r_s=-0,05$, $p=0,78$; $df=30$) und Nichtbrüter ($r_s=-0,17$; $p=0,21$; $df=130$) war dieser Zusammenhang nicht nachweisbar.

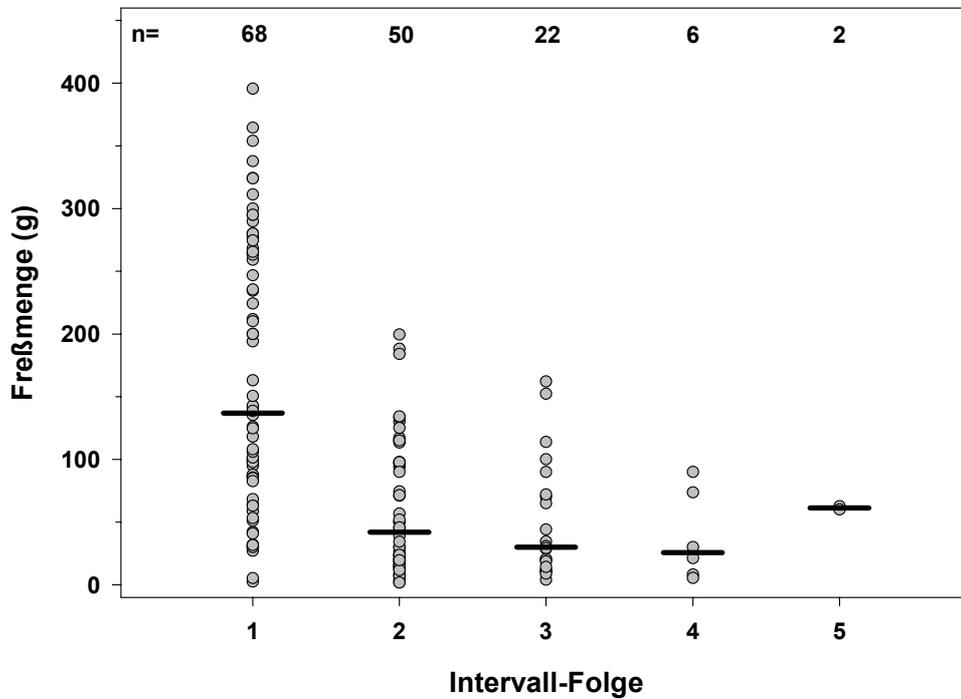


Abb. 4: Freßmengen territorialer Skuas im eigenen Territorium in Abhängigkeit von der Anzahl der Freßintervalle (Intervall-Folge). Graue Kreise sind Einzelwerte; der Median pro Intervall ist als schwarzer Balken markiert, n ist die Stichprobengröße pro Intervall.

3.4. Nahrungsaufnahme und Sicherheit

Die Anzahl der Kämpfe, die ein Individuum während eines Freßintervalls bestritt, unterschied sich signifikant zwischen den Statusniveaus ($H_{3,399}=30,6$; $p=0,001$). Territoriale Skuas im eigenen Revier fraßen am risikoärmsten. Sie konnten häufiger ohne Störung Nahrung aufnehmen, ihre Freßmenge pro Intervall war unabhängig von der Anzahl bestrittener Auseinandersetzungen am Aas ($r_s=0,14$, $p>0,05$). Dagegen war die Nahrungsaufnahme für Skuas in fremden Territorien risikoreicher: die Nahrungsmenge ($H_{3,316}=55,4$; $p<0,001$) und Freßzeit ($H_{3,316}=46,2$; $p<0,001$) pro Auseinandersetzung waren geringer als die der Territorienbesitzer (Tab. 7). Mit zunehmender Nahrungsmenge und Freßzeit stieg die Anzahl der Aaskämpfe und somit die Wahrscheinlichkeit der Vertreibung vom Aas und das Verletzungsrisiko (Terr_{fremd}: $r_s=0,40$; $p=0,005$; Non: $r_s=0,52$; $p<0,001$; Nb: $r_s=0,53$; $p<0,001$).

Tab. 7: Risikoabschätzung der Nahrungsaufnahme für Skuas mit unterschiedlichem Status. Territorienbesitzer fraßen am risikoärmsten und konnten mehr Nahrung in längerer Zeit ungestört aufnehmen. Die Angaben zu aufgenommen Nahrungsmenge (g) und Freßzeit (min) pro Interaktion sind Mediane. **Fett** gedruckte Werte unterscheiden sich signifikant von den restlichen Gruppen ($p < 0,05$; Dunn's post hoc-Test für paarweisen Gruppenvergleich).

| | Freßintervalle ohne Störung (%) | Freßmenge/Kampf | Freßzeit/Kampf | n |
|-----------------------|------------------------------------|-----------------|----------------|-----|
| Terr _{eigen} | 38 | 23,8g | 6,0min | 157 |
| Terr _{fremd} | 17 | 19,6g | 3,4min | 48 |
| Non | 9 | 13,1g | 1,6min | 43 |
| Nb | 7 | 5,2g | 1,4min | 154 |

3.5. Gesamtnahrungsaufnahme

Die individuellen Gesamtfräßmengen pro Kadaverversuch differierten in Abhängigkeit vom Status. Territoriale Individuen im eigenen Nahrungsterritorium fraßen insgesamt das 2 bis 3,4fache der Menge nichtterritorialer oder territorial-fremder Skuas (Abb. 5, ANOVA: Faktor Status: $F_{3,154}=17,8$, $p < 0,001$, Faktor Geschlecht: $F_{1,156}=0,38$, $p=0,54$). Die Differenz der Fräßmengen zwischen Terr_{eigen} und den anderen Statusniveaus war in allen Fällen hoch signifikant (Bonferoni t-Test: alle $p < 0,001$).

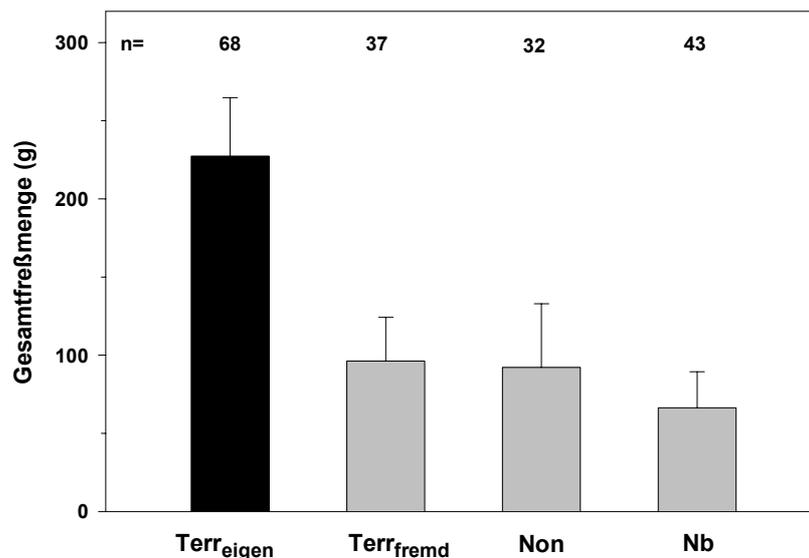


Abb. 5: Mittlere individuelle Fräßmenge der Skuas am Pinguinkadaver. Die Angaben sind Mittelwerte \pm 95%-Konfidenz-Intervall. Territoriale Brutvögel im eigenen Territorium (Terreigen, schwarze Säule) nahmen signifikant mehr Nahrung auf als territoriale Brutvögel in fremden Territorien (Terr_{fremd}), nichtterritoriale Brüter (Non) und nichtterritoriale Nichtbrüter (Nb).

Da alle territorialen Skuas als Brutpaare agierten, wurde die mittlere Nahrungsmenge pro Paar und Kadaversversuch als ein Maß für die Profitabilität des Territoriums verglichen: territoriale Brutvögel im eigenen Territorium konnten ihren Tagesenergiebedarf fast vollständig aus einem Kadaversversuch decken (Tab. 8). Die Paare der territorialen Fremden und der nichtterritorialen Brüter erreichten in ihren Freßmengen nur 23-29% des Tagesbedarfs. Bei beiden letzteren Kategorien beteiligte sich meist nur ein Partner pro Paar an der Nahrungsaufnahme am Experimentkadaver. Bei territorialen Paaren im eigenen Territorium waren meist beide Altvögel bei der Nahrungsaufnahme am Kadaver beteiligt (Tab. 8).

Tab. 8: Mittlere Freßmengen der Brutpaare pro Kadaversversuch. Angaben sind Mittelwerte \pm Std. Anteil DED_{Paar} : prozentualer Anteil am Tagesenergiebedarf eines Paares. Beteiligung: mittlere Anzahl der fressenden Vögel pro Brutpaar, n: Stichprobe.

| | Freßmenge (g) | Anteil DED_{Paar} | Beteiligung | n |
|-----------------------|-------------------|----------------------------|-------------|----|
| Terr _{eigen} | 417,7 \pm 296,2 | 97,2% | 1,82 | 37 |
| Terr _{fremd} | 127,7 \pm 116,7 | 29,7% | 1,33 | 27 |
| Non | 99,6 \pm 117,0 | 23,2% | 1,03 | 29 |

Die Nahrungsmengen pro Kadaversversuch verteilten sich im Mittel wie folgt: Territoriale Paare im eigenen Territorium fraßen 44%, territoriale Paare in fremden Territorien stahlen im Mittel 25%. Der Fraßanteil nichtterritorialer Paare (Non) lag demgegenüber bei nur 5%, für nichtterritoriale Nichtbrüter bei 5% (hier Berechnung pro Individuum). In allen Brutvogel-Kategorien leisteten die Weibchen den größten Beitrag an der Gesamtkonsumption (Terr_{eigen}: 52,8%; Terr_{fremd}: 59,7%; Non: 95%!), währenddessen bei Nichtbrütern der Weibchenanteil bei 46,4% lag.

4. Diskussion

Territorialität bedingt hierarchische Muster: territoriale Individuen, die lebensnotwendige Ressourcen monopolisieren, schließen Fremde von deren Nutzung aus. Konkurrenten lassen sich jedoch nicht freiwillig ausschließen, so daß Auseinandersetzungen unvermeidlich erscheinen. Dies manifestiert sich in der Herausbildung von Dominanzstrukturen innerhalb der Territorien (Piper 1997). Die hierarchische Ordnung inklusive Dominanz kann entscheidend für den Reproduktionserfolg der Individuen sein (Ellis 1995).

Einige Skuapopulationen der Südhemisphäre sind territorial und verteidigen Nahrungsterritorien in den Seevogelkolonien der Antarktis und Subantarktis (z.B. Pietz 1987, Mougeot et al. 1998). Die Auswirkungen der Nahrungserwerbsstrategie "Territorial/Nichtterritorial" auf den fitnessrelevanten Bruterfolg der Paare wurde in einigen Studien belegt (s. Zusammenfassung in Kap. 2).

Die Mechanismen auf der proximalen Stufe des Ressourcenzugangs mit den vermuteten dominanzabhängigen Nahrungserwerbseffizienzen sind nur ansatzweise verstanden (Young 1994). Sie bildeten den Schwerpunkt der vorliegenden Studie zum Nahrungserwerb der Skuas an Pinguinkadavern.

4.1. Dominanzstruktur

Dominanz innerhalb der Population: Territoriale Individuen müssen ihre okkupierten Gebiete/Ressourcen jederzeit gegen Eindringlinge verteidigen können. Die Verteidigungsbereitschaft und die Verteidigungsstärke sollten dem Bedarf des Besitzers angepaßt sein, so daß nicht in die Verteidigung unrentabler Ressourcen investiert wird. Die Verteidigung von Nahrungsterritorien muß demzufolge am ausgeprägtesten in der Zeit des größten Futterbedarfs sein. Im letzten Drittel der Kükenaufzuchtzeit erreicht der Nahrungsbedarf der Brutpaare sein Maximum (Drent et al. 1992), so daß die Konkurrenz um Nahrung und der Druck durch Nahrungskonkurrenten auf das Territorium am höchsten sein sollte. Im Experiment war die Verteidigungsbereitschaft der territorialen Skuas während der gesamten Kükenaufzuchtzeit konstant. Der potentielle Eindringling wurde nach 13min entdeckt und angegriffen, jedoch variierte die Angriffsstärke innerhalb der Reproduktionsperiode. Am Ende der Kükenzeit (Ausflugszeit der Küken) investierten die territorialen Paare am wenigsten in die Territorienverteidigung und beschränkten sich auf die Beobachtung des Eindringlings. Die Verteidigung des Territoriums war geschlechtsspezifisch und lag primär beim Männchen (s. Furness 1987, Catry et al. 1999, Prieto 2001)

Die Dominanzverhältnisse zwischen den Individuen einer Population wurden am direkten Nahrungszugang innerhalb der besetzten Territorien unter natürlichen Bedingungen untersucht. Alle Tiere konnten sich frei bewegen und bei Bedarf auch andere Nahrungspatches in benachbarten Territorien ausbeuten. Innerhalb der Territorien war während der Kadaverexperimente kein anderer Nahrungspatch vorhanden.

Wenn ein Individuum ein Territorium erobert hat und verteidigt, sollte es innerhalb dieses Gebietes über Eindringlinge dominieren. Diese Rangverteilungen sind ein gut untersuchtes

Phänomen sozial lebender Tiere (z.B. Tüpfelhyäne, Frank 1986), können aber auch bei kurzzeitigen Territorienbesitz ausgeprägt sein (Craig et al. 1982). Die generellen Aussagen zur Dominanz wurden erstmals auch für Braune Skuas als nicht sozial lebender Seevogel untersucht. Territorienbesitzer dominierten über alle anderen Individuen, deren hierarchische Reihenfolge wiederum von Besitz und Brutstatus abhing ($Terr_{\text{eigen}} \rightarrow Terr_{\text{fremd}} \rightarrow \text{Non} \rightarrow \text{Nb}$). Diese einfache Hierarchie mußte auf verschiedenen Ebenen differenziert werden: Reproduzierende Weibchen waren häufiger in Kämpfe verwickelt als Männchen. Sie beendeten generell ihre Kämpfe am Aas häufiger als Sieger, als die Männchen (hier alle Weibchen unabhängig vom Brutstatus). Dieses Resultat widerspricht den Erwartungen einer allgemeinen geschlechtsspezifischen Hierarchie bei Vögeln, bei der adulte Männchen über adulte Weibchen dominieren (z.B. Arcese & Smith 1985, Piper 1997). Die Dominanz der Skua-Weibchen könnte durch die 5%ige Körpergrößendifferenzen gegenüber Skua-Männchen erklärt werden (RSD: reversed sexual size dimorphism, Furness 1987, Catry et al. 1999). Die Weibchendominanz widerspricht jedoch den Hypothesen zur Herausbildung des RSD durch die geschlechtsspezifischen Aufgabenverteilungen während des Brutgeschäftes und besserer Nahrungsbeschaffung durch agilere Männchen (Paton et al. 1994, Figuerola 2002). Wenn Körpergröße (resource holding power) neben dem Status die Gewinnwahrscheinlichkeiten bei Auseinandersetzungen bestimmt, könnten die Weibchen erfolgreich agieren. Infolgedessen würden Männchen, deren geringere Größe die Gewinnwahrscheinlichkeit bei Aas-Auseinandersetzungen senkt, die Kämpfe vermeiden und andere Nahrungsquellen ausbeuten. Eine klare Trennung von Geschlechter- und Größenunterschied bei den Kampfergebnissen war jedoch nicht möglich.

Neben den Faktoren Status und Geschlecht war für die Gewinnwahrscheinlichkeit am Aas der Faktor Vorgeschichte von Bedeutung. Mit sinkendem Status stieg die Bedeutung einer Okkupation des Nahrungspatches vor einer Auseinandersetzung. Residente Skuas (Aasbesitzer) hatten eine signifikant höhere Chance, den nächsten Kampf zu gewinnen, als Neuankömmlinge. Die Wahrscheinlichkeit, als Sieger aus einem Nahrungskampf hervorzugehen, war neben dem eigenen Status, dem Status des Gegners abhängig von der Zeit, die das Tier bisher am Aas verbrachte.

Der vorherige Besitz des Nahrungspatches kann als eine Form des Heimvorteils (i.w. S. home advantage, Stamps & Krishan 1999) angesehen werden, der sich besonders bei Auseinandersetzungen von Skuas mit gleichem Status auswirkte. Entscheidend für den Ausgang einer Auseinandersetzung ist hierbei die Residenzzeit am okkupierten Objekt (für

Hymenoptera: Alcock & Bailey 1997, für Pisces: Heuts & Nijman 1998, Nijman & Heuts 2000).

Dominanz und Risiko der Nahrungsaufnahme: Die Nahrungsmenge, die ein Individuum in einer bestimmten Zeit aufnehmen kann, wird durch individuelle Nahrungserwerbseffizienz und Durchsetzungsfähigkeit gegenüber Konkurrenten bestimmt (Cresswell et al. 2001). Während die Erwerbseffizienz u.a. alters- bzw. erfahrungsabhängig ist (Burger 1988, Desrochers 1992), kann die Durchsetzungsfähigkeit abhängig von Dominanzstatus sein (Stillman et al. 2000).

Die Anzahl der Auseinandersetzungen am Nahrungspatch kann als indirektes Maß für den Konkurrenzdruck um Nahrung angesehen werden. Mit steigendem Konkurrenzdruck wächst das Risiko, bei Nahrungskämpfen verletzt zu werden. Somit kann davon ausgegangen werden, daß dominante Individuen einem niedrigeren Risiko ausgesetzt sind als Subdominate. Wie für die Skua-Hierarchie gezeigt werden konnte, steigt das Auseinandersetzungsrisiko mit sinkendem Status. Territoriale Skuas fraßen am längsten ungestört, die aufgenommene Nahrungsmenge korrespondierte nicht mit Anzahl der bestandenen Kämpfe. Der Interferenzdruck auf Individuen erhöhte sich mit sinkender Ebene und manifestierte sich in geringeren Freßmengen und -zeiten pro Auseinandersetzung.

4.2. Nahrungsmenge

Die Dominanzverhältnisse schlugen sich direkt in den aufgenommenen Nahrungsmengen nieder. Territoriale Paare im eigenen Territorium hatten nahezu uneingeschränkten Ressourcenzugang, während territoriale fremde, nichtterritoriale Brutvögel und Nichtbrüter seltener und oftmals nur einmal am Pinguinkadaver fressen konnten.

Territoriale Brutvögel (Terr_{eigen}): Die Einzelfraßmengen, die Anzahl der Freßintervalle und damit die Gesamtfreßmenge territorialer Skuas im eigenen Territorium waren signifikant größer als die Nahrungsmengen der Individuen mit niedrigerem Dominanzstatus. Die durchschnittliche mittlere Freßmenge pro Freßintervall und Individuum der territorialen Skuas von 105,5g korrespondierte sehr gut mit der Maximalmasse, die Braune Skuas an ihre Küken verfüttern (Reinhardt 1997a). Der gesicherte Ressourcenzugang territorialer Paare schlug sich in einer großen Anzahl aufeinanderfolgender Freßintervalle nieder. 74 Prozent aller Individuen fraßen in zwei und mehr Intervallen. Der Kadaver wurde am Ende eines

Freßintervalls fast immer freiwillig verlassen (95%). Markierte ein verllorener Kampf das Intervallende, lag die aufgenommen Nahrungsmenge ähnlich hoch wie bei freiwilligem Verlassen der Ressource, d.h. die Sättigungsgrenze (oder Transportkapazitätsgrenze) war in jedem der Fälle erreicht.

Territoriale Paare konnten ihren Tagesenergiebedarf pro Paar (DED_p) im Mittel zu 97% während eines Kadaverexperiments decken. Männchen und Weibchen leisteten dabei einen gleich hohen Beitrag (siehe Pietz 1987). Zusammen mit der Nahrungsaufnahme von 29,7% DED_p , die in fremden Territorien erfolgte, konnten territorienbesitzende Brutpaare im Mittel fast 130% DED_p aus der Pinguinkolonie decken. Diese Angaben unterschätzen jedoch offensichtlich die tatsächliche Nahrungsmenge, die am Ende der Kadaverexperimente erreicht wurde, da zum Experimentbeginn keine Informationen über vorangegangene Freßereignisse im Territorium vorlagen.

Territoriale fremde und nichtterritoriale Brüter ($Terr_{fremd}$, Non): Gemessen an der Anzahl der Freßereignisse hatten nichtterritoriale Brutvögel und Territorienbesitzer in fremden Territorien nur einen sehr eingeschränkten Zugang zur Ressource. Der Großteil der beobachteten Individuen (70-91%) konnte einmalig am Kadaver fressen (beide Kategorien) und wurde vor der mittleren Sättigungsrate vom Nahrungspatch vertrieben (Non). Die Mehrzahl der fressenden nichtterritorialen Brutvögel waren Weibchen. Bei 233 Beobachtungen nichtterritorialer Brüter am Nahrungspatch konnten nur 14 Männchen registriert werden. Die Nahrungsbeschaffung innerhalb der Pinguinkolonien war bei nichtterritorialen Brutvögeln damit geschlechtsspezifisch.

Territorial Fremde und Nichtterritoriale deckten den DED_p zu 30 bzw. 23% aus den besetzten (fremden) Nahrungsterritorien. Dies impliziert für nichtterritoriale Brüter, daß mehr als 2/3 der Nahrung, die zur Lebenserhaltung notwendig waren, alternativ in anderen nicht okkupierten Gebieten (Strandabschnitte, Meer) erbeutet werden mußten.

Die nächstliegenden Pinguinkolonien am Bereich der Potter-Population lagen auf der Barton Peninsula (Entfernung 2km) und auf Ardley Island (Entfernung 10km). Die Kolonien waren ebenfalls von territorialen Skuas besetzt (Pfeiffer, Ritz, pers. Mittl.), so daß dort der Ressourcenzugang ähnlich erschwert sein dürfte. So verbleiben als alternative Ernährungsmöglichkeiten die Nahrungssuche im Tidebereich der Küste und am Strand mit unvorhersagbarem Nahrungsangebot (z.B. angespülter Krill, Kadaver) oder die flugintensive Nahrungssuche auf dem Meer. Beim Fang mariner Nahrung könnten tatsächlich die

Männchen mit ihren geringeren Körpermassen und damit höherer Beweglichkeit begünstigt sein (Fairbairn & Shine 1993, Croxall 1995).

Nichtbrüter (Nb): Nichtbrüter standen auf dem niedrigsten Niveau der Hierarchie. Sie hatten im Mittel weniger als 5min Freßzeit am Kadaver und konnten nur wenig Nahrung aufnehmen (Median 13g). Da sie weder für die Kükenversorgung noch für Nest- bzw. Territorienverteidigung sorgen müssen, können sie während des gesamten Tages im Bereich der Pinguinkolonie nach erfolgversprechenden Futterquellen suchen. Diese können andere Pinguinkadaver-Fraßplätze innerhalb besetzter Territorien inklusive aller Nachteile, oder unbesetzte Bereiche der Hauptkolonie sein (s. Kap. 2). Eine weitere, oft genutzte Nahrungsquelle in Pinguinkolonien ist Krill, der bei der Fütterung der Pinguinküken anfällt (Young 1994). Nichtbrüter sollten somit ihren Tagesenergiebedarf mühelos durch einige Alternativen decken können.

Entscheidenden Einfluß hatten die Nichtbrüter als Störgröße für territoriale Skuas, da sie ständig präsent waren und den Hauptteil der Gegner in den Auseinandersetzungen stellten. Eine Kooperation von mehreren Nichtbrütern zur Verteidigung und Nutzung des Nahrungspatches gegen Dominante, ähnlich der Kooperation der aasfressenden Kolkraben (Marzluff & Heinrich 1991), war nicht nachweisbar.

Territoriale Skuas stehen in der Hierarchie einer Gesamtpopulation auf dem höchsten Niveau. Sie können in nahezu allen Situationen Eindringlinge von ihren okkupierten Nahrungsressourcen vertreiben und haben damit exklusiven Zugang zu ihrer Hauptnahrung Pinguin.

Der Territorialstatus schlägt sich direkt in den aufgenommenen Nahrungsmengen nieder. Territoriale Paare können leicht ihren täglichen Energiebedarf aus ihrem Besitz decken; nichtterritoriale Individuen müssen dagegen alternative Nahrungsquellen ausbeuten. Die Besetzung und der Erhalt eines Nahrungsterritoriums sollten damit für Skuas für die Aufzucht von Jungen in einer variablen Umwelt wie der Antarktis eine Versicherung gegen Nahrungsmangel sein.

Kapitel 5: Territorialität, Patchnutzung und Pinguinkonsumption

1. Einleitung

Tieren stehen für den Nahrungserwerb oftmals nur begrenzte Zeitbudgets zur Verfügung, so daß die Suche und Aufnahme der fleckenhaft verteilten Nahrung optimiert werden sollte (Stephens & Krebs 1986, Houston & McNamara 1999). Die Nahrungspatches als Areale, die eine oder mehrere Ressourcen beinhalten, können im Habitat zufällig oder geklumpt verteilt sein, jedoch müssen immer Abstände zwischen den einzelnen Zielen von den Individuen überwunden werden. Somit wird jeder Nahrungssuchende vor zwei grundlegende Entscheidungen gestellt: (1) Aus einer Vielzahl potentieller Nahrungspatches muß der oder die am besten geeigneten Patches ausgewählt werden, wobei die Auswahl direkt durch Patcheigenschaften (z.B. dem bisheriger Nutzungsgrad) und auch durch die Anzahl anderer potentieller Patchnutzer bestimmt werden kann (Cresswell et al. 2001). (2) Ist die Auswahl erfolgt und nimmt ein Individuum Nahrung im Patch auf, sollte mit zunehmender Nutzungsdauer und sinkender Ressourcenmenge der Patch nach einer vorhersagbaren, optimalen Zeit verlassen werden (Houston 1995). Dieser Schwellenwert ist erreicht, wenn die mittlere Nettoenergieaufnahme maximal ist (Charnov 1976a). Diese Modellüberlegungen gehen von einem idealen, allwissenden Nahrungssuchenden in einem patchreichen Habitat aus. Für ihn ist die Maximierung der Nettoenergieaufnahme das ultimative Ziel und wird nicht von anderen Verhaltenszwängen (z.B. Feindvermeidung) beeinflusst.

Eine Möglichkeit zur Optimierung des Nahrungserwerbs ist die Besetzung und Verteidigung von Territorien (Gill & Wolf 1975). Nahrungsterritorialität als extremes Beispiel für asymmetrische Konkurrenz (Begon et al. 1998) hat direkte positive Auswirkungen auf die Fressmengen der Territorienbesitzer (s. Kap. 4) und damit auf die Nahrungsmengen, die während der Kükenaufzucht an die Jungen weitergegeben werden können (Ens et al. 1992). Durch diese Wirkungskette können Überlebenswahrscheinlichkeiten der Altvögel und ihrer Nachkommen beeinflusst werden, womit direkte Auswirkungen des Nahrungserwerbs auf die Fitness gegeben sind (Lemon 1991, Richner 1992).

Skuas (*Catharacta spp.*) als Topprädatoren besetzen in den Seevogelkolonien der Südhalbkugel Nahrungsterritorien (Higgins & Davies 1996). Ein exzellentes Beispiel für den Nahrungserwerb in einem fleckenhaften Habitat sind die Territorien der Braunen Skua (*C. antarctica lonnbergi*), die Pinguinkolonien als Nahrungsressource ausbeuten. Ein Teil der Brutpaare besetzt Nahrungsterritorien verschiedener Größe (z.B. Pietz 1987, s. Kap. 2), die

Mehrzahl der Skuas (nichtterritoriale Brutvögel und Nichtbrüter) hat aber nur sehr eingeschränkten Zugang zur Nahrungsressource Pinguin. Die Ausbildung der Nahrungsterritorien scheint mit der Form und Größe der Pinguinkolonie zu korrespondieren, da Nahrungsterritorien nur bei Zersplitterung der Pinguinkolonie in Subkolonien auftreten (Young & Millar 1999, Überblick s. Kap2).

Als Nahrung stehen den Territorienbesitzern in Abhängigkeit vom Saisonzeitpunkt Eier und Küken der Pinguine zur Verfügung, die aktiv erjagt werden oder als Kadaver anfallen. Diese Beute wird mehrheitlich von territorialen Skuas genutzt, da diese innerhalb ihrer eigenen Territorien über alle fremden Skuas, unabhängig von Status oder Geschlecht, dominieren (s. Kap. 4). Die Territorien mit ihrem Nahrungsangebot werden während der Reproduktionszeit der Pinguine ständig überwacht, so daß territorialen Skuas umfassende Informationen zur Verfügbarkeit und Profitabilität der Beute zur Verfügung stehen sollten.

Skuas als unspezialisierte Prädatoren benötigen längere Zeiten, um Pinguinkadaver vollständig zu nutzen (Stonehouse 1956, Norman et al. 1994). Die Nahrungsmenge, die ihnen pro Kadaver zur Verfügung steht, ist abhängig von der altersbedingten Gesamtzusammensetzung des Pinguinkörpers (Myrcha & Kaminski 1982). Die Nutzung eines Pinguinkadavers könnte als ein extremes Beispiel für die Nahrungsaufnahme in einem Patch angesehen werden. In der vorliegenden Arbeit wurde die Kadavernutzung durch Skuas unter dem Gesichtspunkt einer optimierten Patchnutzung untersucht. Folgende Hypothesen zu Patchcharakteristik und dem Verhalten der Konsumenten im Patch sollen überprüft werden:

Patchcharakteristik: Wird ein Nahrungspatch von einem Individuum ausgebeutet, sinkt der Anteil der noch verfügbaren Nahrung an der Größe des Gesamtpatches. Die Patchprofitabilität fällt im Modellfall negativ exponentiell ab und nähert sich nach einer Zeitdauer t_{\max} dem Wert 0. Die Zeitdauer t_{\max} ist demnach abhängig von der Anfangsgröße des Patches. Auf Pinguinkadaver übertragen sollte die Kadaverabnahmerate zu Beginn der Nutzung maximal sein. Mit steigender Nutzungsdauer steigt der Anteil nichtfressbarer Bestandteile (Skelett). Zum Zeitpunkt t_{\max} würde der Kadaverrest nur noch aus den nichtfressbaren Bestandteilen bestehen und der Patch für Nahrungssuchende nicht mehr existieren.

Verbunden mit der exponentiellen Aasabnahme und dem steigenden Anteil nichtfressbarer Bestandteile im Pinguinpatch sollte die Freßleistung, gemessen als Nahrungsaufnahme pro Zeiteinheit und Individuum, ebenfalls exponentiell sinken. Da die Abnahme der Patchprofitabilität generell alle Nutzer betrifft, wird erwartet, daß die Auswirkungen auf die Freßleistung bei allen Individuen unabhängig vom Status (s.u.) nachweisbar sind.

Konsumentenverhalten: Da in den Territorien neben den Besitzern auch territorienfremde Skuas am Kadaver fressen können, sollten in Abhängigkeit von Dominanzniveau und Kadaverprofitabilität unterschiedliche zeitliche Nutzungsmuster auftreten.

Wenn territoriale Skuas in ihren eigenen Territorien die Nahrungsaufnahme optimieren, sollten sie hauptsächlich zu Beginn an der Aasnutzung beteiligt sein. Sie profitieren dann von den erwarteten höchstmöglichen Brutto-Energieaufnahmeleistungen. Nach ihrer Sättigung oder dem Unterschreiten eines Schwellenwertes in der Kadavernutzung sollten territoriale Skuas den Kadaver aufgeben und neue Nahrungspatches mit höherer Profitabilität aufsuchen. Bedingt durch die Dominanz der territorialen Individuen können territorienfremde Individuen nur bei Abwesenheit der Territorienbesitzer Nahrung aufnehmen (s. Kap. 4). Dementsprechend erscheint für Territorienfremde eine Nutzung der Kadaver zu Beginn ausgeschlossen. Erst nach Aufgabe des Kadavers durch die Territorienbesitzer hätten sie bei geringerer Kadaver-(Rest-)profitabilität die Chance, Nahrung aufnehmen.

Patchauswahl durch Konsumenten: Stehen mehrere potentielle Nahrungspatches (Pinguinküken) mit unterschiedlicher Profitabilität zur Verfügung, sollten Skuas denjenigen zur Nutzung auswählen, der mit verhältnismäßig geringstem Energieaufwand die höchste Ausbeute verspricht. Dieser Aufwand wird durch die Such- und Handhabungszeit der Beute bestimmt (Stephens & Krebs 1986). Im Falle territorialer Skuas wird die Suchzeit von der Anzahl potentieller Beute, ihrer Mortalität und Verfügbarkeit ("Standort" am Rand oder Zentrum einer Pinguinkolonie) bestimmt. Es wurde angenommen, daß bedingt durch eine mittlere Territoriengröße von 716 Pinguinnestern (s. Kap. 2) die Suchzeit für territoriale Skuas vernachlässigbar klein ist. Die Handhabungszeit ist nahezu identisch mit der Zeit, die benötigt wird, ein Pinguinküken zu erbeuten. Je größer und wehrhafter die Beute ist, desto länger ist deren Handhabungszeit. Somit wird erwartet, daß Skuas Pinguinküken mit "handhabbarer" Größe bzw. Masse unabhängig vom Angebot bevorzugen.

Beschreibende oder experimentelle Studien zum Nahrungserwerb und der Patchnutzung von Beutegreifern wurden oftmals unter halbnatürlichen Bedingungen durchgeführt (Hühnerkadaver als Nahrungspatches für Geier, Houston 1988) oder die Profitabilität der Patches war nicht direkt meßbar (z.B. Geier an Großsäuger-Kadavern in Afrika, Richardson 1984). Pinguinerbeutende Skuas am Rande der Antarktis erscheinen unter diesem Gesichtspunkt als geeignete Objekte für Studien zur Patchnutzung. Sie sind frei agierende Wildtiere ohne Scheu vor dem Menschen und ihre natürliche Beute hat meßbare Dimensionen. In der vorliegenden Arbeit konnten die beteiligten Skuas individuell differenziert und ihre Nahrungsaufnahme direkt gemessen werden. Zu dem war die

Profitabilität des Nahrungspatches zu jedem Zeitpunkt genau bekannt. Es war damit die erste Untersuchung zur erwarteten Optimierung der Patchnutzung eines freilebenden Prädators und Aasfressers in seiner natürlichen Umgebung.

2. Material und Methoden

Die Freilandarbeiten wurden in den Sommermonaten der Jahre 1998 bis 2000 auf der Potter-Halbinsel/King George Island, Antarktis durchgeführt. Alle Brutvögel und eine Mehrzahl der Nichtbrüter der auf der Potter-Halbinsel vorkommenden Braunen Skua (*Catharacta antarctica lonnbergi*) waren individuell markiert. Der Reproduktionsstatus (Brüter/Nichtbrüter) und Nahrungserwerbsstatus (Territorienbesitz/nichtterritorialer Vogel) aller markierten Individuen waren exakt bekannt (s. Kap. 2). Als Nahrungsressource der Skuas dienten die ca. 17000 Pinguin-Brutpaare der gemischten Kolonie von Eselpinguinen *Pygoscelis papua* und Adeliepinguinen, *P. adeliae* (Aguirre 1995, Hahn et al. 1998) auf Stranger Point. In dieser in Subkolonien untergliederten Gesamtkolonie verteidigten ca. ein Drittel der Skuapaare Nahrungsterritorien, deren Lage und Grenzen exakt bekannt waren (s. Kap. 2). Die Mehrzahl der Skuas besaß keine Territorien und mußte ihre Nahrung aus den besetzten Nahrungsterritorien stehlen oder alternative Quellen ausbeuten.

2.1. Kadavernutzung - Aasabbau

Die Nutzung der Pinguinkadaver durch Braune Skuas wurde innerhalb der Nahrungsterritorien untersucht. Als Versuchskadaver dienten 23 Adeliepinguin- und 6 Eselpinguinküken verschiedenen Alters und verschiedener Masse, die den Skuas als Nahrung angeboten wurden. Die Pinguinküken waren entweder Jagdbeute territorialer Skuas oder frisch verendete Kadaver.

Alle Kadaver waren vollständig und ihre Bauchhöhlen noch geschlossen. Zu Beginn der Fütterungsexperimente wurde ihre Masse bestimmt (Pesola-Federwaage, $\pm 10\text{g}$). Die Wägung wurde, wenn keine Skuas am Aas fraßen, in unregelmäßigen Abständen während des Experiments wiederholt. Die verwendeten Kadaver wurden in Aas-Massekategorien zu je 1kg Breite unterteilt mit: Aas leichter 1,0kg (n=7); Aas 1,0 bis 2,0kg schwer (n=15); Aas 2,0 bis 3,0kg schwer (n=4) und Aas schwerer als 3,0kg (n=3).

Da für die Kadavernutzung nur Freßereignisse von Relevanz waren, wurde die Versuchszeit in Vogelminuten gemessen und gleicht damit nicht der realen Zeit. Eine Vogelminute

entsprach der Zeit, die ein einzelnes Individuum am Aas fraß (d.h. 0,5 Minuten Freßzeit zweier Vögel = 1 Vogelminute).

Kadaver-Restwert: Der Kadaver-Restwert (KR) gibt den prozentualen Masseanteil, bezogen auf das Anfangsgewicht des Kadavers zum Meßzeitpunkt t an. Er beschreibt als Index die bisherige Aas-Nutzung/Aasabnahme und ist zwischen den Masse-Kategorien vergleichbar. Für den Vergleich der Fraßleistungen (s.u.) wurden die KR-Daten aller Versuche in Klassen zu je 10 Prozent (100-90%, 90-80% usw.) zusammengefaßt.

Freßleistung: Aus KR zur Zeit t und der korrespondierenden Vogelzeit wurde eine exakte Freßleistung (g/min) für ein fressendes Individuum bzw. eine durchschnittliche Freßleistung berechnet, wenn zwei oder mehrere Skuas am Aas fraßen. Kooperatives Fressen, das gemeinsame Zerreißen von Pinguinen durch zwei oder mehrere Skuas, wobei alle Beteiligten riesige Stücke erhalten (Stonehouse 1956, Burton 1968a), wurde von der Berechnung der Freßleistung ausgeschlossen. Die Freßleistungs-Daten aller Versuche waren nicht normalverteilt, so daß die nachfolgenden Berechnungen mit $\sqrt{\quad}$ -transformierten Daten durchgeführt wurden.

2.2. Kadavernutzung - Anwesenheit

Als Anwesenheit am Aas wurden nur reine Freßzeiten der Skuas gewertet. Wenn Individuen am Aas oder seiner unmittelbaren Umgebung saßen, wurde dies nicht berücksichtigt. Da in Abhängigkeit von der Ausgangsmasse die Experimentzeiten von 26 (Kadaver <1,0kg) bis 372 Vogelminuten (Kadaver >3,0kg) schwankten, wurde für jeden Versuch die Gesamtexperimentzeit auf 100% standardisiert.

Die Anwesenheit der Skuas wurde als binäre Variable (1=anwesend, 0=nicht anwesend) kodiert. Zur Auswertung der Anwesenheitsmuster wurde der Datensatz nach Zeitabschnitt (10% Kategoriebreite) und Skua-Status ($Terr_{eigen}$ - territorialer Brüter im eigenen Territorium, $Terr_{fremd}$ - territorialer Brüter im fremden Territorium, Non - nichtterritorialer Brüter, Nb - nichtterritorialer Nichtbrüter) zusammengefaßt. Für jeden Zeitabschnitt wurde die mittlere Anwesenheit in allen Versuchen pro Status berechnet und die resultierenden zeitlichen Verteilungen am Kadaver miteinander verglichen. In die Auswertung zur Anwesenheit der Skuas am Pinguin-Aas wurden nur solche Versuche einbezogen, bei denen der Versuchskadaver in einem Territorium vollständig genutzt wurde ($n=23$).

2.3. Prädation auf Pinguine und Masse-Rekonstruktion

Zur Bestimmung selektiver Pinguinprädation der Skuas wurden von Dezember bis Ende Februar die Kadaverreste von Pinguinküken innerhalb der Skuaterritorien abgesammelt. Soweit vorhanden, wurden Kopflänge ($\pm 0,1\text{mm}$), Flipperlänge (Länge des Pinguinflügels, $\pm 5\text{mm}$) und Fußlänge ($\pm 1\text{mm}$) der Reste gemessen. Die Massebestimmung ($\pm 2\text{g}$) erfolgte erst, nachdem die Kadaver vollständig genutzt waren. Anhand von Gefiederfärbung sowohl im Dunen- als auch im Juvenilkleid, und der Färbung der Füße konnten die Pinguinreste eindeutig den Arten (Esels- oder Adelpinguin) zugeordnet werden.

Über die Todesursache (echte Prädation durch Skuas oder 'natürlicher' Tod durch Verhungern) und die anschließenden Nutzer der Kadaver lagen keine Informationen vor. Da während der Versuche niemals Dominikanermöwen (*Larus dominicanus*) oder Weißgesicht-Scheidenschnäbel (*Chionis alba*) als potentielle Aasfresser von den Skuas am Aas geduldet wurden, kann davon ausgegangen werden, daß die Pinguinkadaver allein durch Skuas genutzt wurden. Die Prädation durch Riesensturmvogel (*Macronectes giganteus*) kann nicht ausgeschlossen werden, trat im Untersuchungszeitraum in der Pinguinkolonie jedoch nur sehr selten auf.

Masse-Rekonstruktion: Für die Rekonstruktion der Ausgangsmassen aus den Resten der konsumierten Pinguinküken wurden allometrische Gleichungen von Kopf-, Flipper- und Fußlänge zur Körpermasse von lebenden Pinguinküken herangezogen:

An fünf Tagen (21.+31.12.00, 09.+24.01.01, 01.02.01) wurden jeweils 15 zufällig ausgewählte Küken von Adelpinguin- und Eselspinguinen vermessen und gewogen. Der Meßzeitraum von 43 Tagen stellte sicher, daß sowohl kleine (junge) als auch große (alte) Küken berücksichtigt wurden. Die Körpermasse der Adelpinguin-Küken lag zwischen 760-3900g, bei Eselspinguin-Küken zwischen 940-6000g. Für die allometrischen Beziehungen der linearen Maße (Kopf-, Fuß- und Flipperlänge) zur Körpermasse wurden quadratische Regressionsgleichungen berechnet (Tab. 1).

Ausgehend von diesen Gleichungen konnte für jedes Merkmal der gefunden Pinguinreste eine mittlere Masse der erbeuteten Pinguinküken rekonstruiert werden. Waren mehrere Maßangaben vorhanden (z.B. Fuß-, Flipper- und Kopflänge bei vollständigen Kadaverresten) wurde die errechneten Kükenmassen des Restes gemittelt. Die rekonstruierten Massedaten aller erbeuteten Pinguinküken wurden für die Auswertung in Klassen zu je 500g zusammengefaßt.

Tab. 1: Allometrischen Beziehungen von linearen Körpermerkmalen (x) zur Kükenmasse (y) der Adelle- und Esels-Pinguine als Grundlage zur Masserekonstruktion. Angabe der Koeffizienten zur quadratischen Regressionsgleichung: $y = (b_2 \cdot x^2) + (b_1 \cdot x) + b_0$ und der Güte der Anpassung (r^2). Alle Berechnungen mit einer Stichprobe von n=75.

| | Merkmal | b_2 | b_1 | b_0 | r^2 |
|----------------|---------|--------|--------|---------|-------|
| Adelle-Pinguin | Kopf | -0,467 | 136,93 | -6387,8 | 0,82 |
| | Flipper | 0,0311 | 14,047 | -726,9 | 0,78 |
| | Fuß | 0,859 | -29,47 | -533,79 | 0,76 |
| Esels-Pinguin | Kopf | 0,755 | -83,35 | 3048,43 | 0,92 |
| | Flipper | 0,3802 | -95,68 | 7196,15 | 0,75 |
| | Fuß | 2,889 | -345,9 | 11316,3 | 0,60 |

3. Ergebnisse

3.1. Kadavernutzung - Aasabbau

Nach Öffnung der Kadaver im Bereich der Kloake erfolgte die Kadavernutzung in gleicher Reihenfolge mit

1. Fraß von Darm und Magen
2. Fraß der Becken- und Brustbeinmuskulatur und der oberen inneren Organe
3. Fraß der Rippenbögen, Muskulatur an der Wirbelsäule
4. Fraß des Unterhautfettgewebes und der Haut.

Die Zeitdauer der Kadavernutzung war abhängig von der Ausgangsmasse (lineare Regression: $r^2=0,82$; $p<0,001$). Die mittlere Nutzungszeit (Vogelminuten) lag bei Kadavern $<1\text{kg}$ bei $76,5 \pm 32,6\text{min}$ und stieg auf $307,0 \pm 58,1\text{min}$ bei Kadavern $>3\text{kg}$. Zum Ende der Kadavernutzung im Experiment war, unabhängig von der Aasausgangsmasse ($F_{5,25}=0,43$; $p=0,82$), ein mittlerer KR von $46\% \pm 18,9$ erreicht.

Der Aasabbau konnte für alle Aas-Massekategorien mit exponentiellen und linearen Gleichungen beschrieben werden, wobei für das lineare Modell die geringfügig besseren Anpassungswerte (R^2) in allen Kadaverkategorien erreicht wurden (Tab. 1). Die bessere Anpassung der linearen Modelle gegenüber den exponentiellen Modellen betrug im Mittel 4,5%.

Tab. 2: Regressionsgleichungen zum Aasabbau unterschiedlich schwerer Pinguinküken. Angaben der Koeffizienten und der Güte der Anpassung für exponentielle Gleichung mit $y = b_0 \cdot \exp(b_1 \cdot x)$ und für die lineare Gleichung $y = b_0 + (b_1 \cdot x)$. y: Kadaver-Restwert (KR), x: Zeit (Vogelminuten).

| Kadavermasse | exponentielles Modell | | | lineares Modell | | | df |
|--------------|-----------------------|---------|----------------|-----------------|--------|----------------|----|
| | b0 | b1 | R ² | b0 | b1 | R ² | |
| <1kg | 88,17 | -0,0081 | 0,56 | 87,50 | -0,497 | 0,64 | 34 |
| 1,0-2,0kg | 82,48 | -0,0042 | 0,34 | 84,58 | -0,264 | 0,41 | 89 |
| 2,0-3,0kg | 90,89 | -0,0030 | 0,80 | 90,14 | -0,204 | 0,79 | 80 |
| >3,0kg | 95,21 | -0,0034 | 0,81 | 90,75 | -0,199 | 0,83 | 81 |

Berechnet nach den Regressionsgleichungen waren nach 135min (Kadaver <1kg) bis 355min (Kadaver >3kg) 80% der Aasausgangsmasse durch die Skuas genutzt wurden (Abb. 1). Bei Nachkontrollen nach >12h waren von den Experimentkadavern noch Kadaverreste mit KR-Werten 18-20% vorhanden.

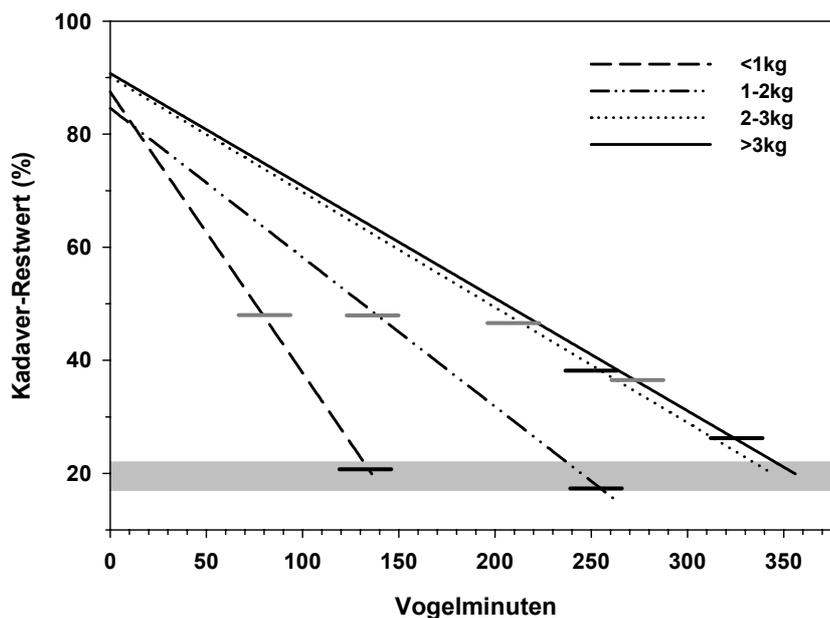


Abb. 1: Abbau von Pinguin-Aas durch Skuas. Der Aasabbau (gemessen in Prozent vom Ausgangsgewicht, Kadaver-Restwert) erfolgte in allen Aasmasse-Kategorien linear. Graue Balken: mittlerer Kadaver-Restwert bei Experimentende, schwarze Balken: minimaler Kadaver-Restwert bei Experimentende. Das graue Feld am Ende der Kadavernutzung symbolisiert den berechneten Kadaver-Restwert nach Nutzungsende (s. 3.3).

Freibleistung: Die Freibleistung der Skuas verringerte sich mit sinkendem KR ($r=0,29$; $p=0,001$; $df=132$). Dementsprechend waren Freibleistung und Nutzungszeit stark negativ korreliert ($r=-0,59$; $p<0,001$; $df=132$). Die größten Freibleistungen wurden zu Beginn der

Kadavernutzung gemessen, wenn Darm und Magen (Mageninhalt) gefressen wurden. Die maximale Nahrungsaufnahme eines Individuums betrug hier 55,5g/min (Fressen von Darm). Die mittlere Freßleistung lag zu Beginn der Kadavernutzung ($\text{Vogelminuten}_{\text{standard}} < 10$) bei $19,6 \pm 13,3 \text{g/min}$ und fiel auf $4,0 \pm 3,3 \text{g/min}$ am Ende der Versuche ($\text{Vogelminuten}_{\text{standard}} = 100$; $\text{KR} = 46\%$). Diese zeitliche Abnahme der Freßleistung erfolgte negativ exponentiell ($R^2_{134} = 0,34$; $p = 0,001$; Abb. 2).

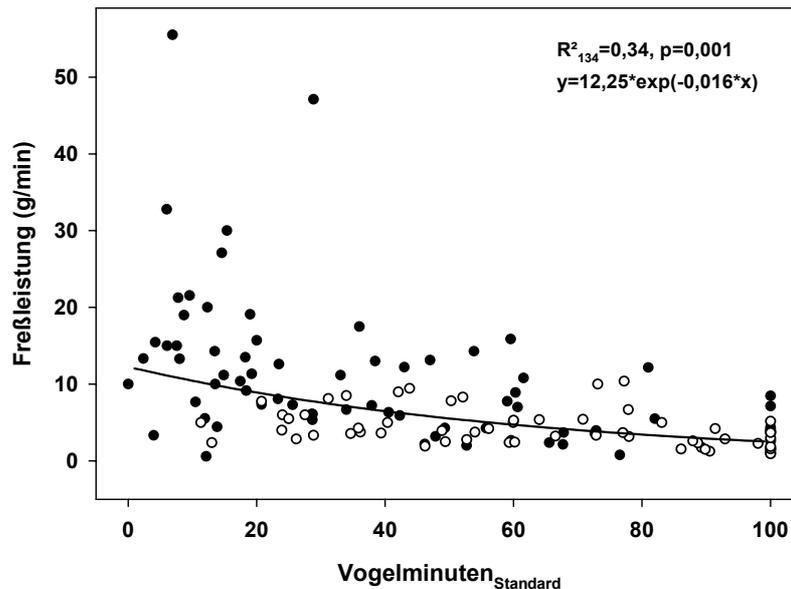


Abb. 2: Freßleistung der Skuas während der Nutzung von Pinguinkadavern. Die Freßleistung nahm exponentiell mit der Nutzungsdauer des Kadavers ab. Volle Kreise: Freßleistung erstmalig fressender Individuen, offene Kreise: Freßleistung von Individuen, die erneut am Kadaver fraßen. Die Versuchszeit (Vogelminuten) der Kadaverexperimente ($n=29$) wurde auf 100 standardisiert.

Die Freßleistung der Skuas differierte in Abhängigkeit von der vorangegangenen Fraßgeschichte (Abb. 2). Skuas, die erstmalig am Aas fraßen, hatten signifikant höhere Freßleistungen als Individuen, die schon vorher Nahrung aufgenommen hatten (GLM: Faktor Fraßgeschichte: $F_{1,133} = 9,97$; $p = 0,002$). Der Unterschied war unabhängig vom Kadaver-Restwert (GLM: Faktor KR: $F_{7,133} = 0,88$; $p = 0,53$), aber noch in Verbindung beider Faktoren nachweisbar (Faktoren Fraßgeschichte*KR: $F_{5,133} = 2,67$; $p = 0,03$).

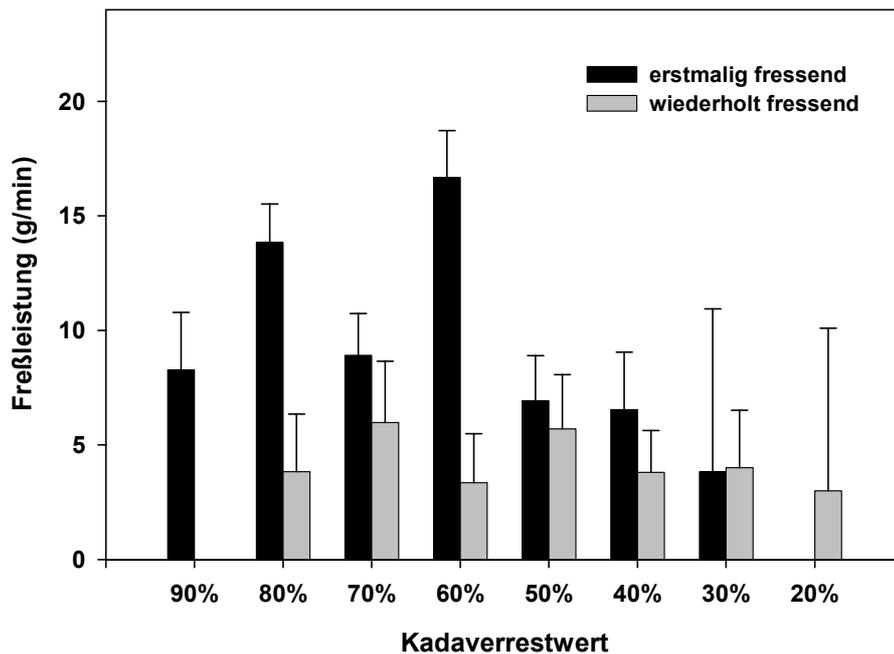


Abb. 3: Zusammenhang von Freßleistung und Fraßgeschichte am Pinguin-Aas. Erstmalig am Kadaver fressende Skuas (schwarze Balken) erreichten höhere Freßleistungen als wiederholt am Aas fressende Skuas (graue Balken). Die Angaben sind mittlere Freßleistungen (g/min) \pm SE zu verschiedenen Kadaver-Restwerten (gemessen in Prozent von der Aas-Ausgangsmasse).

3.2. Anwesenheit

Territoriale Skuas im eigenen Territorium nutzten die Kadaver während der gesamten Versuchszeit. Die mittlere Häufigkeit von Territorialen am Aas war negativ mit der Versuchszeit korreliert ($r_s = -0,22$, $p = 0,001$; $n = 228$) und sank auf 47% am Ende der Versuchszeit (Abb. 4). Dementsprechend war die mittlere Häufigkeit der Territorienbesitzer auch mit KR korreliert ($r_s = 0,20$; $p = 0,02$; $n = 145$).

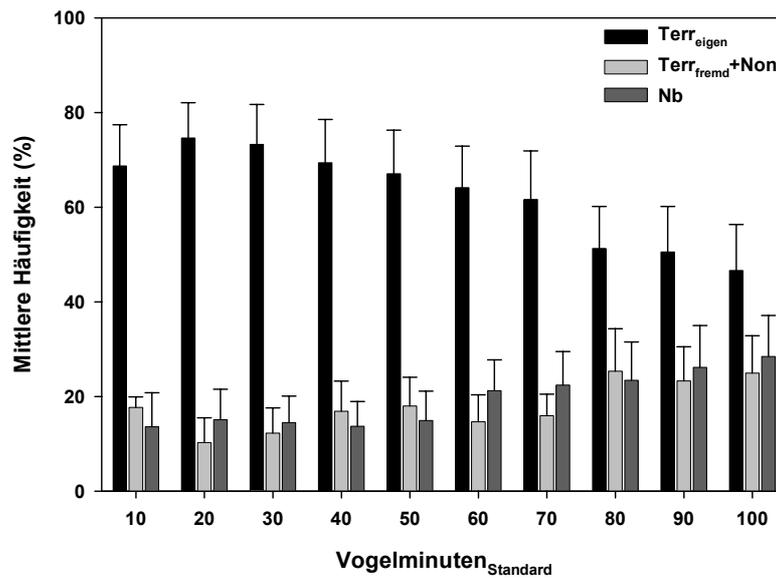


Abb. 4: Auftreten fressender Skuas mit unterschiedlichem Status am Kadaver. Zu Beginn der Experimente fraßen fast ausschließlich Territorienbesitzer. Territorienfremde Skuas können erst zum Ende des Experimentes Nahrung aufnehmen. Angaben zum Auftreten am Aas sind mittlere Häufigkeiten (% ± SE); die standardisierte Experimentzeit ist in 10%-Abschnitte unterteilt. Schwarze Balken symbolisieren Territorienbesitzer, hellgraue Balken territorialfremde Brutvögel (territoriale in fremden Territorien und nichtterritoriale). Nichtterritoriale Nichtbrüter sind mit dunkelgrauen Balken dargestellt.

Territorienfremde Skuas, ungeachtet ihres Status, nutzten den Kadaver nur, wenn die Territorienbesitzer abwesend waren (Abb. 4). Sowohl das Auftreten der Territorienbesitzer und der territorialfremden Brutvögel (Territoriale in fremden Territorien und nichtterritoriale Brüter) war stark negativ korreliert ($r_s = -0,67$; $p < 0,001$; $n = 228$), als auch der zeitliche Zusammenhang von fressenden Territorienbesitzern und fressenden nichtterritorialen Nichtbrütern ($r_s = -0,73$; $p < 0,001$; $n = 228$).

Territorienfremde Skuas mit unterschiedlichem Status (Terr_{fremd}, Non, Nb) schlossen sich nicht untereinander von der Kadavernutzung aus (Tab. 3).

Tab. 3: Partielle Korrelationen zur Anwesenheit territorialfremder Skuas mit unterschiedlichem Status. Die Berechnung der Korrelationen sind Versuchszeit-kontrolliert. Terr_{fremd}: territorialer Brutvogel in fremden Territorium, Non: nichtterritorialer Brutvogel, Nb: nichtterritorialer Nichtbrüter.

| | Non | | | Nb | | |
|-----------------------|-------|-------|-----|-------|-------|-----|
| | r | p | df | r | p | df |
| Terr _{fremd} | -0,10 | 0,141 | 225 | -0,12 | 0,064 | 225 |
| Nb | -0,04 | 0,58 | 225 | | | |

3.3. Rekonstruktion der Pinguinprädation

Von 347 Pinguinkükenresten, die Skuas in ihren Territorien hinterliessen, waren Adeliepinguine 4fach häufiger vertreten als Eselspinguine (277 Adeliepinguinreste, 70 Eselspinguinreste). Ausgehend von einer Gesamtpopulation von 20770 Adeliepinguin-Brutpaare und 8771 Eselspinguin-Brutpaare in 3 Jahren (2,37 Adelie pro 1Eselspinguinpaar), wurden Adeliepinguinküken 1,7fach häufiger konsumiert als Eselspinguinküken ($\chi^2=14,5$; $p=0,001$).

Die errechnete mittlere Körpermasse der konsumierten Pinguinküken beider Arten unterschied sich nicht (Mann-Whitney-U-Test: $U=8923$; $p=0,23$). Das durchschnittliche Pinguinküken, das von den Skuas erbeutet wurde und dessen Reste gefunden wurden, wog im Median 2723g. 75% der Küken waren leichter als 3040g (Abb. 5). Die rekonstruierten Maximalmassen lagen bei 3,8kg für ein Adeliepinguin-Küken und bei 5,4kg für ein Eselspinguin-Küken.

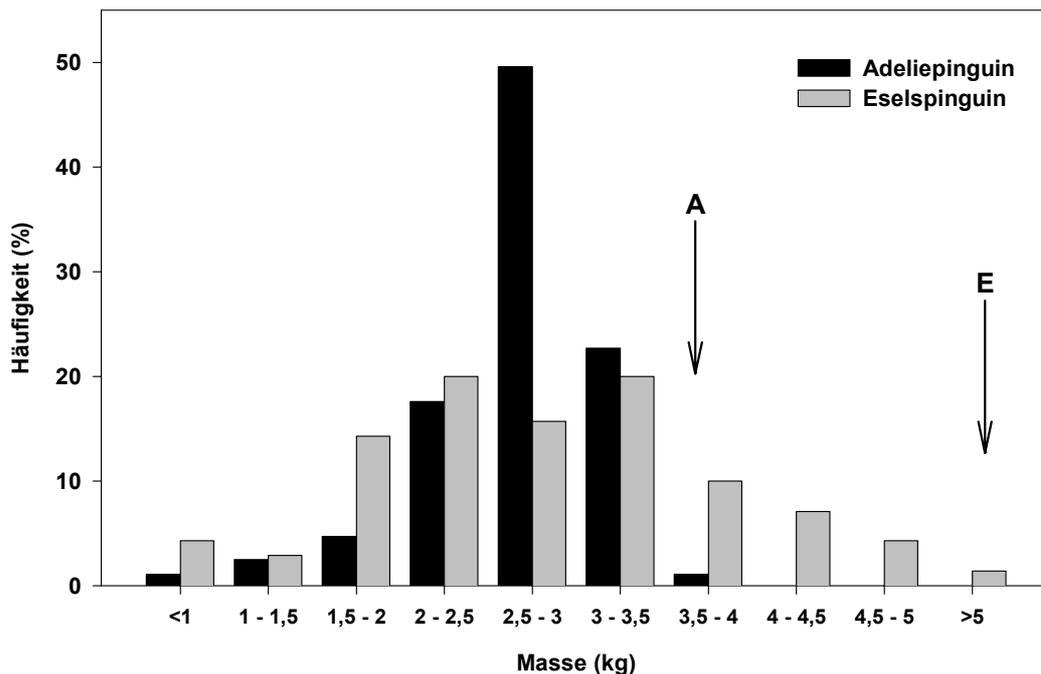


Abb. 5: Häufigkeitsverteilung der Gewichtsklassen konsumierter Pinguinküken. Die Massen wurden aus den Kadaverresten der Küken berechnet (s.Text). Gewichtsklassenbreite: 500g. Schwarze Balken symbolisieren Adeliepinguin-Küken (n=277), graue Balken stehen für Eselspinguin-Küken (n=70). Die mittleren Flüggemassen (nach Volkman & Trivelpiece 1980) sind für Adelie- (A) und Eselspinguin-Küken (E) mit Pfeilen markiert.

Die Kadaverrestwerte vollständig genutzter Küken (KR_{final}) glichen sich in allen Masseklassen der Adelie-Pinguinküken (für Füße: Kruskal-Wallis: $\chi^2=9,28$, $p=0,16$;

für Flipper: Kruskal-Wallis: $\chi^2=7,77$; $p=0,10$; für komplette Kadaver: ANOVA: $F=0,93$; $p=0,47$; Tab. 4). Die Eselspinguinküken verschiedener Masseklassen wurden von Skuas ähnlich stark ausgebeutet (für Füße: ANOVA: $F=0,67$; $p=0,73$; für Flipper: $F=1,0$; $p=0,46$; für komplette Kadaver: $F=3,0$; $p=0,07$; Tab. 4). Unter der Voraussetzung, daß alle fehlenden Körperteile von den Skuas gefressen wurden, lag die Kadaverausbeutung unabhängig vom Kükenalter zwischen 78 und 85% der mittleren Kükenmasse.

Tab. 4: Prozentualer Anteil der endgenutzten Kadaver ($KR_{\text{final}} - KR_{\text{final}}$) an der errechneten Ausgangsmasse konsumierter Pinguinküken. Füße: Tarsi mit Becken und Wirbelsäule, Flipper: Flipper inklusive Sternum, Σ : mittlere Summe aus den Resten von Füßen und Flippern, n: Stichprobe. Alle Angaben sind Mittelwerte \pm Std.

| KR _{final} für: | Füße | (n) | Flipper | (n) | Σ | Kadaver komplett | (n) |
|--------------------------|---------------|-------|---------------|------|----------|------------------|------|
| Adelie | 9,0 \pm 6,9 | (105) | 6,7 \pm 3,4 | (90) | 16,9 | 22,3 \pm 7,8 | (78) |
| Esel | 7,6 \pm 2,0 | (37) | 7,4 \pm 2,5 | (18) | 15,2 | 18,9 \pm 7,7 | (16) |

4. Diskussion

Die zentrale Annahme der Nahrungserwerbtheorie besagt, daß die natürliche Selektion diejenigen Individuen begünstigt, die am effizientesten Nahrung aufnehmen (Stephens & Krebs 1986). So sollte das zum heutigen Zeitpunkt beobachtete Nahrungserververhalten optimiert und direkt mit der Fitness des Individuums verbunden sein. Klassische Themen der Theorie zum optimalen Nahrungserwerb analysierten das Verhalten der Tiere zur Wahl eines bestimmten Nahrungsspektrums (u.a. Charnov 1976b) und das Verhalten von Tieren während der Ausbeutung von Nahrungspatches in einer Umwelt mit fleckhaft verteilten Ressourcen (u.a. Charnov 1976a). Optimierungen des Nahrungserwerbs konnten in Experimenten mit Tieren in künstlichen Umgebungen bzw. in Kurzzeitexperimenten im Freiland nachgewiesen werden. Da jedoch viele Faktoren ausgeschlossen wurden (vgl. Trandem & Lampe 1993), differierten bei freilebenden Individuen oftmals die Modellvorhersage und Realität (Bsp. in Focardi et al. 1996, Krebs & Davies 1997). Der direkte Zusammenhang von der Maximierung der Nettoenergieaufnahme zur Fitness eines Organismus kann durch andere Kompromisse zur Überlebenswahrscheinlichkeit eingeschränkt werden. Zum Beispiel kann bei Tieren, die selbst einem Prädationsrisiko ausgeliefert sind, die Prädationsvermeidung eine wesentliche Rolle neben der uneingeschränkten Steigerung der Energieaufnahme spielen (Modelltyp des risikoabhängigen Nahrungserwerbs, Bulmer 1994). Fitness kann also auch in nichtlinearem Zusammenhang mit der Energieaufnahme des Fressenden und seines Status stehen. Zur

Veranschaulichung der Entscheidungen, die fressende Individuen im Hinblick auf Maximierung der Fitness treffen müssen, werden Modelle des "stochastic dynamic programming" herangezogen (Houston 1995, Houston & McNamara 1999).

Skuas sind Topprädatoren in den terrestrischen Ökosystemen der Subantarktis und Antarktis (Hempel & Kerry 1990), die sich während ihrer Reproduktionsphase aus den Seevögelkolonien ernähren (zusammengefaßt in: Reinhardt et al. 2000). Ihre Stellung am Ende der Nahrungskette erleichtert Untersuchungen zur Nahrungserwerbseffizienz ungemein, da die Vermeidung des Prädationsrisikos während der Nahrungsaufnahme bei ihnen keine Rolle spielt. Damit entfällt eine der großen Einschränkungen, die bei Studien zur Nahrungserwerbsoptimierung beachtet werden muß.

Braune Skuas decken im Bereich der maritimen Antarktis/Antarktischen Halbinsel ihren täglichen Energiebedarf zu mehr als 90% aus Pinguinbestandteilen und Krill von Pinguinmägen (Reinhardt 1997a). Die Nutzung von frisch erbeuteten Pinguinküken oder Kadavern kann als Nahrungserwerb in Patches angesehen werden. Eine Studie zur Effizienz des Nahrungserwerbs bei Skuas sollte auf zwei, sich ergänzenden Ebenen erfolgen. Das Wissen zum Patch, seine Eigenschaften und ihre Veränderung während der Nutzungszeit sind die Grundlagen, um das Verhalten der Konsumenten zu erklären. Die Reaktionen der Konsumenten auf sich ändernde Patcheigenschaften (z.B. Kadaverrestwerte) sind der eigentliche Gradmesser für eine Optimierung der Nahrungsaufnahme im Patch.

4.1. Pinguinkadaver als Nahrungspatch

Die Profitabilität eines Nahrungspatches kann als der Anteil verwertbarer Nahrung zur Gesamtpatchgröße angesehen werden (Callow 1998). Mit voranschreitender Ausbeutung eines Nahrungspatches sollte im klassischen Sinne die Profitabilität exponentiell abfallen und sich am Ende der Nutzungszeit dem Wert Null annähern. Übertragen auf Pinguin-Aas wurde erwartet, daß der Aasabbau ebenfalls mit exponentiellen Anpassungen am Besten beschreibbar ist. Mit steigender Nutzung sollte der Anteil an nicht verwertbaren Bestandteilen (Skelett) drastisch ansteigen und die verbleibende Nahrung (Muskulatur) schwer erreichbar, also zeitaufwendig zu erwerben sein. Die Ergebnisse stützen diese These nicht, da der Aasabbau in allen Kadaverkategorien linear erfolgte.

Folgende Ursachen könnten das Aasabbaumuster erklären: Die Daten aus der letzten Hälfte der Kadavernutzung bestimmen maßgeblich, ob der Aasabbau mit exponentiellen oder linearen Modellen beschrieben werden kann. Die Datendichte am Experimentende war jedoch

geringer, da nicht alle Nutzungen auf Grund von widrigen Witterungsbedingungen bis zum absoluten Nutzungsende verfolgt werden konnten (s. Daten in Abb. 1). Dies kann als methodischer Fehler zur Linearisierung der eigentlich vorhandenen, langsam ausklingenden Kadavernutzung führen. Als andere Ursache wäre eine tatsächliche Linearität im Aasabbau denkbar, wenn kleine und mittlere Knochen sowie Haut für Skuas keine Freßhindernisse darstellen. Werden diese Bestandteile von Skuas in gleicher Geschwindigkeit wie innere Organe und Muskulatur gefressen, ist eine lineare Abnahme bis zum vollständig genutzten Kadaverrest mit Becken- und Brustbeinknochen inklusive der Extremitäten möglich.

Dem Aasabbau entsprechend war nur eine geringe Verringerung der Freßleistung im Verlauf der Kadavernutzung nachweisbar. Ausgleichend wirkte sich zudem das Fressen von Haut am Ende der Experimente aus, als große Portionen pro Zeiteinheit verschlungen wurden (s. These zur Linearität). Beide Ergebnisse sprechen somit für einen linearen Kadaverabbau mit gleichen Freßleistungen in der gesamten Zeit der Patchnutzung.

Die Fraßreihenfolge der Organe eines Pinguinkükens wurde durch deren Erreichbarkeit im Kadaver bestimmt. Skuas öffnen Pinguinkadaver meist am Abdomen, da hier im Bereich der Kloake die dünnsten, leicht zerreißbaren Hautstellen auftreten (Norman et al. 1994). Die Energieaufnahme pro Zeit ist nicht von den konsumierten Pinguinbestandteilen abhängig, da innere Organe, Muskulatur, Haut und Aas-Reste ähnliche Energiegehalte von im Mittel 7,1kJ/g Naßgewicht aufweisen (Myrcha & Kaminski 1982, Janes 1997) und überlagert damit nicht die Freßleistungen. Deutlich unterschiedliche Freßleistungen wiesen die Skuas in Abhängigkeit vom Ernährungsstatus auf. Hungrige Individuen fraßen pro Zeiteinheit deutlich mehr, als Vögel, die schon vorher Nahrung aufgenommen hatten. Dies bestätigt die Annahme, daß die Bewertung bzw. Wichtung der Nahrungsaufnahme statusabhängig erfolgen muß (ein Vorzug der stochastic dynamic models). So sollte die Aufnahme von 49g Nahrung für einen Nichtbrüter (s. Kap. 4) mit sehr beschränktem Nahrungszugang anders bewertet werden, als für einen territorialen Brutvogel, der zum dritten Mal in Folge am Kadaver frißt (s. Kap. 4).

4.2. Konsumentenverhalten

Die Hauptmortalitätsgründe bei Küken der *Pygoscelis*-Pinguinarten sind Prädation durch Skuas oder Verhungern (bis 98% bei Adeliepinguin-Küken, Davis & McCaffrey 1986, Williams 1995). In beiden Fällen treten Skuas als Hauptnutzer der Pinguin-Kadaver auf (Norman et al. 1994, Reinhardt et al. 1998). Skuas können in den Pinguinkolonien

Nahrungsterritorien besetzen, die bis zu 21 Pinguin-Subkolonien beinhalten (s. Kap. 2). Mehrere Subkolonien mit ihren im Verhältnis zu einer Gesamtkolonie verlängerten Außengrenzen bieten für Skuas erweiterte Zugriffsmöglichkeiten auf Küken, die sich in einer erhöhten Mortalitätsrate der Pinguine niederschlägt (Davis & McCaffrey 1986, Barbosa et al. 1997). So sollten territorialen Skuas ausreichend Pinguin-Küken bzw. Kadaver zum Nahrungserwerb zur Verfügung stehen. Folgende Abschätzung unterstützt diese Sichtweise: Die Nahrungsterritorien auf der Potter-Halbinsel umfaßten im Mittel 716 Pinguinnester (s. Kap.2). Berechnet für eine Gelegegröße von 1,78 Eiern, einem mittleren Schlupferfolg von 71% und einer Küken-Überlebenswahrscheinlichkeit von 74% (alle Werte für Adelpinguine, Williams 1995), könnten 234 Pinguinküken pro Territorium den Skuas als Nahrung zur Verfügung stehen. Nimmt man ferner eine mittlere Zeit von 70 Tagen für das Vorhandensein von Pinguinküken in der Kolonie an (Young 1994), ergibt sich eine mittlere Verfügbarkeit von 3,3 Pinguinküken pro Tag und Territorium. Die Schlußfolgerung lag nahe, daß für territoriale Skuas damit die Voraussetzungen für den Nahrungserwerb in einer Umwelt mit fleckhaft verteilter Nahrung gegeben sind. Sie sollten klassischerweise ineffiziente, über einen Schwellenwert hinaus ausgebeutete Kadaver (giving-up density) verlassen und neue Beute-Patches aufsuchen.

Diese letzte Überlegung zur potentiellen Patchwahl territorialer Individuen wird von den Ergebnissen der Kadaverversuche nur zum Teil gestützt. Territorienbesitzer waren über die gesamte Versuchszeit am Aas anzutreffen (keine giving-up density). Ihre Häufigkeit nahm jedoch in teilweiser Übereinstimmung mit der Optimierungshypothese während der Versuchszeit und steigendem Kadavernutzungsgrad ab. Vollständige Abwesenheit Territorialer zum Ende der Versuche mit Kadaverrestwerten von < 30-20%, die Desinteresse am ausgebeuteten Patch anzeigen würden, war nur in Einzelfällen nachweisbar. Demnach ist für territoriale Skuas eine komplette Patch-Ausbeutung lohnender, als ein vorzeitiges Verlassen bei Erreichen eines Schwellenwertes. Die Suche nach einem neuen, profitableren Nahrungspatch erfolgt erst nach vollständiger Ausbeutung des genutzten Kadavers.

Wenn die Suche nach potentieller Beute und deren Prädation (entspricht der Such- und Handhabungszeit) innerhalb des Territoriums sehr zeitaufwendig ist, steht für den Nahrungsaufnehmenden kein Alternativpatch zur Verfügung. Dies bedeutet, daß im Charnovschen Sinne die Energieaufnahme in Patches der Umgebung gleich Null sind. Deshalb muß der Patchbesitzer die Nahrungsaufnahme im okkupierten Patch unabhängig von der Freßzeit und der Patchprofitabilität maximieren. Territoriale Skuas, die bis zum Ende der Kadavernutzung ausharren, verhalten sich unter dieser Prämisse optimal.

4.3. Pinguinprädation

Skuas räubern selektiv und bevorzugen Beute, die eine handhabbare Größe nicht überschreitet. Südpolarskuas auf Ross Island erbeuteten Pinguinküken, die signifikant leichter als der Populationsdurchschnitt waren (Young 1994). Sie griffen demnach kleinere, jüngere Küken oder gleichaltrige, aber konditionell schwächere Küken aus dem Gesamtangebot an Nahrung heraus. Ein ähnliches Bild ergab die Rekonstruktion der Pinguinprädation in der vorliegenden Studie. Trotz des Angebotes an großen Küken zum Ende der Pinguinsaison bevorzugten die Braune Skuas auf der Potter-Halbinsel Pinguinküken bis zu einer mittleren Masse von ca. 2700g. Das Verhältnis von mittlerer Beute- zur Räubergröße überschritt ein Verhältnis von 2:1 nicht (Tab. 5). So stellten Pinguinküken mit Körpermassen von mehr als 3,5kg für die Mehrzahl der Skuas keine potentielle Beute mehr dar. Für territoriale Skuas hat dies einen weiteren negativen Effekt: besteht ein Nahrungsterritorium nur aus Eselspinguinen, deren Küken weitaus schwerer werden (max. 5,2-5,7kg, Volkman & Trivelpiece 1980, Trivelpiece et al. 1987), sind diese Küken keine für Skuas leicht erreichbare Beute mehr. Eine ähnlich hohe Anzahl von Adelpinguin-Brutpaaren im Territorium mit leichteren Küken (max. 3,2-3,9kg, Volkman & Trivelpiece 1980, Trivelpiece et al. 1990) würde aus Sicht der Beuteverfügbarkeit für Skuas hochwertiger sein.

Tab. 5: Vergleich der Masse von Skua-Beute und Skua. B/R ist der Beutekoeffizient und beschreibt das Verhältnis von Körpermasse der Beute zur Körpermasse des Prädators. Die Masse-Angaben sind Mittelwerte nicht geschlechtbestimmter Individuen.

| | Beute-Masse (B) | Räuber-Masse (R) | B/R |
|-------------------------------------|---|---------------------|----------------------|
| Südpolarskua (Ross Island) | 1799g ^a max: 2341g ^a | 1349g ^b | 1,33 1,74 |
| Braune Skua (King George Island) | 1605g ^c 2723g ^d max: 3445g ^c | 1751g | 0,92 1,55 1,97 |

a: Young 1994; b: Ainley et al. 1985; c: aus Kadaverversuchen; d: Rekonstruktion aus Aas-Resten

Die Reste von 347 Pinguinküken, die im Gesamtuntersuchungszeitraum gefunden wurden, können nicht die Gesamtmenge der erbeuteten Pinguinküken darstellen. Hochrechnungen zum Nahrungsverbrauch ergaben für die Population der Braunen Skua mit 90 Adulten und 44 Küken eine Pinguinkonsumption pro Reproduktionsperiode von 1795-2550 Pinguinküken mit einer mittleren Masse von 2,5kg (Reinhardt et al. 1998). Die Unterschätzung der Prädation könnte auf mehrere Ursachen zurückzuführen sein: Skuas zerreißen kleine Kadaver und verschlingen sie komplett (Stonehouse 1956, Sladen 1958, Burton 1968a). Sie können

Kadaver und Kadaverreste bis mindestens 600g im Schnabel festhalten und zum Nest fliegen (persönl. Beobachtung). Nichtbrüter verschleppen oftmals Kadaverreste, so daß diese nicht mehr in den Territorien auffindbar sind. Damit wurde methodenbedingt die Konsumtion von kleinen und mittleren Pinguinküken fast vollständig in der oben genannten Analyse ausgespart. Die Rekonstruktion der Pinguinkonsumtion auf Grundlage vorhandener Kadaverreste erfaßt nur die obere Grenze der Körpermassen der von Skuas erbeuteten Pinguine. Daß diese Grenze bei 3-3,5kg schweren Pinguinküken erreicht ist, zeigen die übereinstimmenden Werte der Masse für erbeutete Esels- und Adeliepinguin-Küken.

Die Konsumtion von Kadavern der Pinguinküken lohnte sich für Skuas unabhängig vom Ausbeutungszustand des Nahrungspatches. Sie konnten fast immer ihre Nahrung mit mittleren bis hohen Freßleistungen aufnehmen. So sollten territoriale Skuas versuchen, große Pinguinküken zu erbeuten, da sie lange und fast ausschließlich den Kadaver nutzen können (s. Kap. 4) und dies auch tun. Der Überlegung des Schlagens größter Pinguinküken stehen jedoch die physischen Möglichkeiten der Skuas entgegen, so daß für sie "nur" die Küken bis ca. 3,5kg als Nahrungspatch zur Verfügung stehen.

Kapitel 6: Diskussion

Territorialität ist im Tierreich eine weitverbreitete Form der räumlichen Organisation. Dabei besetzen Individuen oder Gruppen gegenseitig toleranter Individuen einen begrenzten Raum, der mindestens eine Ressource enthält. Das Territorium wird von den Besitzern aktiv gegen Konkurrenten verteidigt (Maher & Lott 1995). Dabei kann der verteidigte Raum ortsfest bei lokal fixierten Ressourcen (z.B. Blüten für Nektarfresser, McFarland 1994) oder auch beweglich bei mobilen Ressourcen sein (z.B. auf dem Wasser treibende Eiablagsubstrate für Insekten). Die am häufigsten monopolisierte Ressource bei Wirbeltieren ist die Nahrung, die kurzzeitig (Nahrungspatch) oder über lange Zeiträume (Skua-Territorien, s.u.) Ursache für die Territorienbildung ist.

Für die Etablierung von Nahrungsterritorien i.w.S. extrahierten Maher & Lott 2000 aus einer Vielzahl von Wirbeltierstudien acht abiotische Hauptfaktoren, die das Auftreten oder Fehlen von Territorien erklärten: den Grad der Erkennbarkeit der Nahrung, die Nahrungsdichte, ihre räumliche Verteilung, die Vorhersagbarkeit, die Qualität (Energie), die Quantität, die Erneuerungsrate (z.B. Nektar in Blüten) und den Nahrungstyp. Diese Faktoren können mit biotischen Faktoren eng verknüpft sein, so daß Vorhersagen zum Auftreten von Territorialität erschwert werden (Bsp.: Dichte und Verteilung der Nahrung mit Populationsdichte des Prädatoren, Rolando et al. 1995). Territorialität ist ein ja/nein-Phänomen; es gibt keine "etwas" oder "fast nicht" territorialen Individuen. Die Vorhersagbarkeit des Auftretens ist für fast alle Hauptfaktoren mit einer inversen U-Funktion beschreibbar (Ausnahme: linearer positiver Zusammenhang von Territorialität und Vorhersagbarkeit der Nahrung). Bei mittlerer Faktorenstärke (z.B. mittlerer Dichte) war die Wahrscheinlichkeit, daß Individuen territorial sind, am größten. Für geringe oder maximale Nahrungsdichten war Territorialität selten nachweisbar (ausführliche Darstellung des Pro und Contra zur Vorhersage von Territorien siehe: Maher & Lott 2000).

Wenn Territorien von Individuen besetzt werden, sollte der Nutzen des Territoriums den Aufwand seiner Verteidigung überschreiten (das so genannte ökonomische Modell, Davies 1978). Ein Vorteil des Territorienbesitzes ist die räumliche Trennung von Ressource und Konkurrenten und damit die Sicherstellung der eigenen Versorgung (Gill 2000). Als ultimates Maß für diesen Vorteil wird eine höhere Fitness territorialer Individuen gegenüber Individuen mit nichtterritorialem Verhalten gefordert (Stamps 1994).

Die Territorialität einer Tierart und ihre Auswirkungen auf das Reproduktionsverhalten lassen sich bei wildlebenden Populationen am besten charakterisieren und vergleichen, wenn

innerhalb einer Population zum selben Zeitpunkt beide Formen (territoriale und nichtterritoriale Individuen) auftreten. Eine solche Konstellation bieten die Skuas (Raubmöwen), die in der vorliegenden Studie einer vom Menschen fast unbeeinflussten Population der Braunen Skua (*Catharacta antarctica lonnbergi*) die Untersuchungsobjekte der Wahl darstellten.

Skuas (*Catharacta spec.*) sind Prädatoren und Aasfresser, die sich auf den circumpolaren Inseln der Südhalbkugel und den eisfreien Stellen auf dem antarktischen Kontinent hauptsächlich aus den Seevogelkolonien ernähren (Reinhardt et al. 2000). Diese Nahrungsressource der Skuas ist hochgradig vorhersagbar, da Seevögel (hauptsächlich *Procellariidae*, *Diomedidae*, *Spheniscidae*) ihre Kolonien alljährlich während der Sommermonate zur Reproduktion nutzen. Skuas können in den Seevogelkolonien Nahrungsterritorien besetzen, die über mehrere Jahre von einem Paar verteidigt werden (z.B. Young 1963a, Young 1972). Diese Nahrungsterritorialität kann bei Skuas keine phylogenetische Altlast sein, da innerhalb einer Art als auch zwischen den sehr eng verwandten Arten territoriale und nichtterritoriale Populationen/Teilpopulationen nachgewiesen wurden (Pietz 1987, Young & Millar 1999). Die Ausbildung von Nahrungsterritorien muß von lokalen ökologischen Faktoren abhängig sein.

1. Territorialität und Territoriengröße

Der Brutbestand der Braunen Skua lag im Untersuchungsgebiet bei 26 bis 32 Paaren, die eine in zahlreiche Subkolonien untergliederte Pinguinkolonie als Nahrungsquelle nutzten. Nur ein Drittel der Brutpaare verteidigte Nahrungsterritorien innerhalb dieser Pinguinkolonie. Sie okkupierten aber 93% der verfügbaren und leicht zugänglichen Pinguinsubkolonien. Nichtterritoriale Brüter und Nichtbrüter hatten nur freien Zugang zu 6 Subkolonien und einem Teil der Hauptkolonie. Die Ausbildung von Nahrungsterritorien der Skuas innerhalb von Pinguinkolonien schien an die räumliche Verteilung der Beute innerhalb der Kolonie gebunden zu sein. Nur wenn die Gesamtpinguinkolonie in Subkolonien unterteilt war, konnten Skuas Nahrungsterritorien besetzen und verteidigen (s. Übersicht Kap. 2). Große, zusammenhängende Pinguinkolonien konnten von territorialen Skuas nicht effektiv verteidigt werden und bildeten eine allgemein zugängliche Nahrungsquelle für alle nichtterritorialen Skuas (Stonehouse 1956, Sladen 1958, Burton 1968a, Young & Millar 1999). Alle bisherigen Nachweise der Territorienbildung in Verbindung mit Pinguinsubkolonien und die raren Erwähnungen der Nichtterritorialität bei kompakter Pinguinkolonie stützten diese These.

Die optimale mittlere Territoriengröße für Skuas war aus den publizierten Daten nicht ableitbar; jedoch konnte aus der vorliegenden Studie die Größe eines mittleren Nahrungsterritoriums von 700 und 1000 Pinguinestern bestimmt werden. Da die Nahrungsverfügbarkeit für Skuas auch von der Pinguinart abhängig war (s. Kap. 5), erscheint eine Berechnung auf Grund von Pinguin-Mortalitätsdaten nur begrenzt aussagekräftig. Die kritische Maximalgröße des Territoriums, bei der eine ökonomische Verteidigung noch möglich erscheint, lag bei ca. 3000-3190 Pinguinestern. Die Angaben zur Obergrenze schwankten jedoch beträchtlich (1715 Nester, Hagelin & Miller 1997; 2011 Nester, Trivelpiece et al. 1980; 2300 Nester, Neilson 1983; 3000 Nester, diese Arbeit; 3190 Nester, Trillmich 1978), können aber durch örtliche Unterschiede in der Anzahl, Größe und Form der okkupierten Subkolonien begründet sein.

2. Territorialität und Körpergröße

Die Fähigkeit ein Territorium zu besetzen und erfolgreich gegen Konkurrenten zu verteidigen, ist körpergrößenabhängig (Ens et al. 1995). Skuas verteidigten ihre Nestterritorien durch Drohen und Kämpfen (z.B. Burton 1968b, Pietz 1985), wobei auch der Körpergröße eine gewichtige Rolle für den Ausgang der Auseinandersetzung zukam (s. Kap. 4). Es erscheint plausibel, daß die Besetzung und Verteidigung der Nahrungsterritorien nach ähnlichen Mustern erfolgt. Nach der Körpergrößen-Hypothese (resource holding power) sollten territoriale Skuas größer sein, als die Individuen, die nicht in der Lage waren, ein Territorium zu erobern. Der Vergleich der Körpergrößen territorialer und nichtterritorialer Skuas erbrachte ein überraschendes Ergebnis:

Territoriale Weibchen waren nachweisbar größer als ihre nichtterritorialen Geschlechtsgenossen, aber für Männchen war kein vom Status abhängiger Größenunterschied nachweisbar! Da bei Skuas angenommen wird, daß die Erstbesetzung von Territorien den Männchen obliegt (Higgins & Davies 1996), muß für Männchen die Körpergrößen-Hypothese ohne Zweifel abgelehnt werden. Der generelle Körpergrößenunterschied zwischen den Geschlechtern hatte weitreichende Folgen in der Dominanzstruktur der Population (Weibchen dominieren über Männchen, s. Kap. 4). Die Mechanismen, die zur erfolgreichen Okkupation eines Nahrungsterritoriums führten, und die vermutete verstärkte Rolle der Weibchen in diesem Prozeß bleiben weiterhin unklar.

3. Territorialität und Reproduktion

Die Etablierung der Nahrungsterritorien sollte eine Versicherung für einen stabilen Reproduktionserfolg in Gebieten mit stark schwankenden abiotischen und biotischen Faktoren (Nahrungsverfügbarkeit) sein. Dieser reproduktive Vorteil sollte sich in den entsprechenden Parametern nachweisen lassen.

Legezeitpunkt und Gelegegröße (Eigröße) sind bei Skuas Qualitätsmerkmale der Weibchen (Phillips & Furness 1998, Catry et al. 1998). Steht dem Weibchen während der Eibildungszeit genügend Nahrung zur Verfügung, werden größere Eier produziert (Hiom et al. 1991). Weibchen territorialer Paare legten signifikant größere Eier und begannen ihre Brut im Mittel 5,5 Tage zeitiger als die Weibchen ohne Nahrungsterritorium. Dies läßt auf eine bessere Nahrungsversorgung während der Vorbrutzeit verbunden mit einem zeitigeren Beginn der Brutstimmung schließen (Catry & Furness 1997a).

Territoriale Skuapaare waren während der Kükenaufzuchtzeit besser in der Lage, ihre Küken gegen Prädation zu schützen. Ihre Nahrungsgebiete (Territorien) lagen in unmittelbarer Nachbarschaft zu den Neststandorten, so daß der Schutz der Nachkommen gewährleistet war. Bei nichtterritorialen Paaren, die große Entfernungen zwischen Nestplatz und Nahrungsquelle zurücklegen mußten, verursachte ihre Abwesenheit am Nest eine erhöhte Kükenmortalität, die sich bis in das fortgeschrittene Kükenalter (>35d) fortsetzte.

Der letztendliche Nachweis eines höheren Bruterfolges der territorialen Skuapaare im Vergleich zu nichtterritorialen Paaren konnte in der 3jährigen Untersuchungszeit nicht erbracht werden. Zwar waren die Territorienbesitzer in 2 von 3 Jahren erfolgreicher als die nichtterritorialen Brüter, jedoch sind die Unterschiede im summarischen Bruterfolg zu gering, um sie statistisch abzusichern. Eine ähnliche Konstellation fand Neilson (1983) in 4 Jahren Untersuchungszeit: der mittlere Bruterfolg territorialer Paare (1,26 Küken pro Paar) lag unter dem Bruterfolg der Skuapaare ohne Nahrungsterritorium mit jährlich 1,44 Küken!

Als eine Erklärung für die geringen Differenzen im Bruterfolg territorialer und nichtterritorialer Paare seien folgende Überlegungen erlaubt: wenn sich der jährliche Reproduktionserfolg territorialer und nichtterritorialer Skuas gleicht, kann nicht direkt auf Fitnessgleichheit geschlossen werden. Da die Küken in den Nestern eines Skuapaars mit >99,1% Wahrscheinlichkeit die eigenen Nachkommen beider Eltern sind (Catry & Furness 1997b), ist die Fitness eines Individuums proportional der Summe der überlebenden Nachkommen aus dem eigenen Nest. Ein Wechsel der Nahrungserwerbsstrategie (territorial ↔ nichtterritorial) ist für Skuas bisher nicht bekannt. Wenn die jährliche Versorgung der Nachkommen mit nichtterritorialem Nahrungserwerb kostenaufwendiger ist

und die Eltern in jedem Jahr am Belastungslimit agieren, könnte daraus eine geringere Adultüberlebensrate resultieren. Damit wäre die Lebensreproduktionszeit nichtterritoriale Individuen kürzer und müsste sich in einer geringeren Anzahl der Nachkommen manifestieren. Diese Überlegungen müssen noch theoretischer Natur bleiben, da keine individuenbezogenen Angaben zu Lebensreproduktionserfolg, Lebensspanne und der Stabilität der Nahrungserwerbsstrategie im Laufe eines Skualebens vorliegen. So erscheint eine Konzentration auf weniger langfristige Ebenen im Rahmen dieser Arbeit für das Verständnis der Territorialität zweckvoll.

4. Territorialität und Geschlechterverhältnis der Nachkommen

Eine evolutionsstabile Strategie ist die gleichmäßige elterliche Investition in männliche und weibliche Nachkommen, die sich in einem ausgewogenen Geschlechterverhältnis (GV) niederschlägt (Fisher 1930). Die Bevorzugung eines Geschlechtes und damit ein verschobenes sekundäres und/oder tertiäres GV sollte in ungünstigen Umwelten und/oder bei schlechter Kondition eines Elternindividuum auftreten (Trivers & Willard 1973). Bei geschlechtsdimorphen Arten können die elterlichen Investitionen in Männchen oder Weibchen differieren. Vögel sind in der Lage, das GV ihres Nachwuchses anzupassen (Übersicht in: West & Sheldon 2002, für Skuas: Kalmbach et al. 2001). Für die Population der Braunen Skua mit unterschiedlichen Nahrungserwerbsformen wurde auf Grund des 15%igen Geschlechterunterschiedes ($\text{♀} > \text{♂}$) und den damit einhergehenden höheren AufzuchtKosten für Weibchen, eine Anpassung des sekundären GV in Abhängigkeit von der Nahrungsverfügbarkeit erwartet. Territoriale Paare mit stabiler Nahrungsverfügbarkeit produzierten mehr weibliche Küken als nichtterritoriale Brutpaare. Diese Weibchenlastigkeit setzte sich bis zum Zeitpunkt des Flügge werdens des Nachwuchses fort (tertiäres GV). Die Paare beider Nahrungserwerbsformen zogen konträr zur GV-Anpassungshypothese tendenziell mehr Weibchen als Männchen auf. Bedingt durch eine Stichprobengröße von nur 98 geschlechtsbestimmter Küken, waren die Abweichungen von einem ausgeglichenen GV in keinem Fall statistisch abzusichern (Möglichkeit eines statistischen Fehlers 2. Art).

Die DNA-basierte Geschlechtsbestimmung von Vögeln (Fridolfsson & Ellegren 1999) ermöglicht erstmals auch das Geschlecht von frisch geschlüpften Küken zu bestimmen. Das vorliegende Resultat ist das erste seiner Art für südhemisphärische Skuas (eine Arbeit existiert für Große Skua auf den Shetlands/Großbritannien, Kalmbach et al. 2001) und sollte trotz der Ablehnung der Hypothese zur GV-Anpassung hier dargestellt werden.

5. Territorialität und Kükenentwicklung

Suboptimale Nahrungsversorgung während der Wachstumsphase zieht oftmals Wachstumsdepressionen bei Vögeln nach sich (Starck & Ricklefs 1998). Den Küken der Braunen Skua sollten in Abhängigkeit von der elterlichen Nahrungserwerbsstrategie entweder unterschiedliche Mengen an Nahrung und/oder Nahrung mit unterschiedlicher Qualität zur Verfügung stehen, die sich in unterschiedlichen Entwicklungsmustern der Küken widerspiegeln.

In Übereinstimmung mit dieser Hypothese zeigten Küken nichtterritorialer Skuapaare ein zeitverzögertes Wachstum. Die Wachstumskonstanten struktureller Größen (Tarsus- und Kopflänge) der Küken nichtterritorialer Eltern waren signifikant kleiner als für die Nachkommen territorialer Paare. Männliche Küken nichtterritorialer Eltern reagierten besonders sensibel. Sie benötigten für den Abschluß der Wachstumsperiode merkmalsabhängig 7,1-8,4 Tage länger als ihre Geschlechtsgenossen aus den Nestern territorialer Paare. Die Differenz lag bei weiblichen Küken nur bei 0,1-2,5 Tagen.

Der Einfluß der Nahrungsverfügbarkeit auf die Kükenentwicklung kann sich bei gleichbleibender Nahrungserwerbseffizienz der Eltern mit ansteigender Nachkommenanzahl pro Nest deutlich verstärken (Martins & Wright 1993). Da territoriale Skuapaare ein großes Nahrungsreservoir okkupierten, sollten keine Unterschiede in den Wachstumsparametern zwischen den Geschwistern und Einzelküken auftreten. Verlängerte Nahrungstransport- und Suchzeiten bei gleicher Transportkapazität der Eltern könnten bei nichtterritorialen Skuas zu einer "normalen" Versorgung von Einzelküken aber Minderversorgung bei Küken aus 2er Gelegen führen (für Austernfischer *Haematopus ostralegus*: Ens et al. 1992). Der Effekt suboptimaler Versorgung kann durch die auftretende Geschwisterkonkurrenz verstärkt werden (Lamey 1995). Diese Überlegungen konnten in der Studie eindeutig bestätigt werden. Während bei territorialen Küken keine Größenunterschiede in Abhängigkeit von der Kükenreihenfolge nachweisbar waren, differierten die Größen der Küken nichtterritorialer Eltern während der Wachstumsperiode deutlich. Einzelküken waren größer als 1. Küken aus 2er Gelegen. Diese übertrafen wiederum ihre Nestgeschwister. Demnach sind Skuapaare ohne Nahrungsterritorium nicht in der Lage, ihren Nachwuchs über einen längeren Zeitraum optimal zu versorgen und verursachen so die Wachstumsdepression bei 2er Brutten.

6. Territorialität und Dominanz

Bei den bisherigen Betrachtungen zu den Auswirkungen des elterlichen Nahrungserwerbs auf die Wachstumsperformance der Nachkommen, wurde davon ausgegangen, daß individuelle Unterschiede in der Nahrungserwerbseffizienz der Eltern Ursache der unterschiedlichen Entwicklungsmuster sind. Diese These wurde in Pinguinaas-Experimenten innerhalb der besetzten Nahrungsterritorien während der Kükenaufzuchtzeit getestet. Wenn der soziale Status (territorial vs. nichtterritorial) den Ressourcenzugang regelt, sollten klare Dominanzstrukturen in der Population auftreten. Territorienbesitzer dominierten erwartungsgemäß alle anderen Individuen. Ihre Wahrscheinlichkeit einen Kampf erfolgreich zu beenden, lag unabhängig vom Status des Gegners bei 92-97%. Die hierarchische Reihenfolge der Eindringlinge in einem Nahrungsterritorium war vom sozialen Status und Brutstatus des Individuums abhängig: Territoriale im fremden Territorium dominierten über nichtterritoriale Brüter und diese über nichtterritoriale Nichtbrüter. Diese einfache Hierarchie konnte weiter untersetzt werden. Die Gewinnwahrscheinlichkeit einer Skua im fremden Nahrungsterritorium wurde bestimmt durch das eigene Geschlecht, die eigene Vorgeschichte am Aas und den eigenen Status sowie durch diese Eigenschaften des Gegners.

Geschlechtsspezifität: Überraschenderweise waren auf allen Ebenen (Brutvögel mit unterschiedlichem Status) die Weibchen häufiger in Nahrungskämpfe verwickelt und gewannen diese Kämpfe häufiger als Männchen. Diese Dominanz der Weibchen kann in der 5%igen Körpergrößendifferenz ($\text{♀} > \text{♂}$, reversed sexual size dimorphism, RSD) begründet sein, da Körpergröße oft Dominanz bestimmt (Piper 1997). Die Häufigkeit der Weibchen am Aas widerspricht aber den Thesen zur Herausbildung des RSD mit einer geschlechtsspezifischen Aktivitätsteilung: Weibchen sollten die Aufgaben am Nest und die leichteren und fluggewandteren Männchen die Nahrungsbeschaffung übernehmen (Furness 1987, Figuerola 2002). Wenn jedoch neben dem Status die Körpergröße (resource holding power) die Wahrscheinlichkeit erhöht, einen Nahrungskampf erfolgreich zu beenden, könnten die Weibchen erfolgreicher sein als die kleineren Männchen. Nichtterritoriale Männchen mit ihrer vergleichsweise geringen Körpergröße würden die (erfolglosen) Kämpfe meiden und andere Nahrungsquellen ausbeuten. Dies kann das Fehlen nichtterritorialer Männchen am Aas begründen.

Vorgeschichte: Neben dem Primärfaktor Status und dem Sekundärfaktor Geschlecht war die Vorgeschichte am Aas bei Auseinandersetzungen zwischen Individuen mit gleichem Status entscheidend. Der Vogel, der vor dem Kampf schon am Aas saß (Residenz) hatte eine größere Chance, den Kampf zu gewinnen als ein Neuankömmling. Dieser "Heimvorteil" (home

advantage, Stamps & Krishan 1999) war abhängig von der Residenzzeit und nicht von der bis zum Kampfzeitpunkt aufgenommenen Nahrungsmenge. Die Abhängigkeit der Gewinnwahrscheinlichkeit von der Residenzzeit scheint ein allgemeines Phänomen zu sein, wie Studien an so unterschiedlichen Gruppen wie Hymenoptera (Alcock & Bailey 1997) oder Fischen (Heuts & Nijman 1998) zeigten.

Die Dominanzverhältnisse spiegelten sich direkt in den aufgenommenen Nahrungsmengen der Individuen am Pinguinkadaver wider. Territoriale Paare im eigenen Territorium hatten nahezu uneingeschränkten Ressourcenzugang. Sie konnten in bis zu 5 aufeinanderfolgenden Intervallen Nahrung aufnehmen. Das Risiko, während der Nahrungsaufnahme in einen Kampf verwickelt zu werden, war bei Territorienbesitzern weitaus geringer als bei Individuen mit niedrigerem Status. Verlor der Territorienbesitzer eine Auseinandersetzung am Aas (mit einer Wahrscheinlichkeit von 5% bei 530 Kämpfen!), so hatte er vorher schon eine Nahrungsmenge aufgenommen, die der bei ungestörtem Fressen glich. Die Sättigungsgrenze oder Transportkapazitätsgrenze war in jedem der aufgezeichneten Fälle erreicht. Die mittlere Freßmenge pro Individuum im ersten Freßintervall lag bei 137g und fiel in den darauffolgenden Intervallen ab. Im Mittel fraßen die Territorienbesitzer unabhängig vom Geschlecht 105,5g pro Freßintervall und Individuum. Sie erreichten damit eine mittlere Deckung des Energiebedarfes pro Kadaverexperiment von 97% (berechnet für Bedarf eines Paares, DED_p), wobei beide Geschlechter gleichmäßig beteiligt waren. Da territoriale Skuas auch in Nachbarterritorien eindringen und hier bis zu 29,7% DED_p fraßen, können 127% des DED_p aus der Pinguinkolonie bestritten werden. Damit müssen territoriale Braune Skuas nicht andere Nahrungsquellen zur Nutzung erschließen (siehe auch Young 1994)

Territoriale Skuas in fremden Territorien und nichtterritoriale Brutvögel konnten nur eingeschränkt in den besetzten Territorien Nahrung stehlen. Ihre Nahrungsaufnahme beschränkte sich meist auf ein einmaliges Freßintervall (70-91%). Die Deckung des DED_p lag bei 29,7% (territoriale Fremde, s.o.) und 23% (nichtterritoriale Brüter). Bei nichtterritorialen Brutpaaren wurden diese 23% DED_p fast ausschließlich von den Weibchen erbracht. Die geschlechtsspezifische Nahrungsbeschaffung und die ungenügende Deckung des DED_p implizieren, daß 2/3 des täglichen Nahrungsbedarfs aus Alternativquellen gedeckt werden müssen!

Die untergeordnete Stellung der nichtterritorialen Nichtbrüter in der Hierarchie wird in den von ihnen erreichten Nahrungsmengen überdeutlich. Sie fraßen im Mittel weniger als 50g pro Intervall, und wurden nach 5min Freßzeit vom Aas vertrieben. Während dieser Zeit mußte ein Nichtbrüter im Mittel 1,4 Kämpfe bestehen. Nichtbrüter konnten während des gesamten

Tages alle Nahrungsterritorien nach Nahrung absuchen, so daß eine Sicherstellung des täglichen Nahrungsbedarfs sicher erscheint. Da sie während der gesamten Experimentzeit anwesend waren, waren sie für die Territorienbesitzer der größte Störfaktor.

7. Territorialität und Patchnutzung

Alle Skuas, unabhängig ihres sozialen Status, beuteten als Nahrungsressource die Kadaver von Pinguinküken aus. Diese Nahrungsaufnahme am Kadaver kann als Beispiel für die Nutzung eines Nahrungspatches angesehen werden. Wird ein neuer, noch unberührter Pinguinkadaver genutzt, sollte mit fortschreitender Ausbeutungszeit die Patchprofitabilität exponentiell absinken (Stephens & Krebs 1986). Proportional dazu würde die Freßleistung (definiert als die aufgenommene Nahrungsmenge pro Zeit) absinken, da mit voranschreitender Nutzungszeit der Anteil nicht verwertbarer Teile (Skelett) ansteigt und die verbleibende Nahrung im Patch nur noch schwer erreichbar wäre. Der Abbau von Pinguin-Aas erfolgte jedoch linear mit ähnlich hohen Abbauraten während der gesamten Versuchszeit. Eine mögliche "biologische" Ursache dieser Linearität wäre das ungehinderte und nicht zeitverzögerte Fressen von kleinen und mittleren Knochen und Haut. Der lineare Kadaverabbau endete erst als der Kadaver vollständig genutzt war und nur noch aus den Resten von Flipper, Becken und Tarsi bestand. Dieser Kadaver-Restwert lag unabhängig von der Aasausgangsmasse bei 18-22% der Ausgangsmasse. Da die Energiegehalte der konsumierten Pinguinbestandteile ähnlich hoch sind (Myrcha & Kaminski 1982, Janes 1997), könnten Skuas fast unabhängig vom Aasausbeutungsgrad große Energieaufnahmeleistungen pro Patch erzielen.

Einem territorialen Skuapaar mit einer durchschnittlichen Territoriengröße von 716 Pinguinbrutpaaren (s. Kap. 2) stehen 3,3 Pinguinküken (lebend oder als Kadaver) pro Tag als Nahrung zur Verfügung (Hochrechnung mit den Reproduktions- und Mortalitätsdaten für Adelpinguine, Williams 1995). Als Territorienbesitzer sollten die Skuas umfassend über dieses Nahrungsangebot informiert sein. Für das Verhalten der territorialen Skuas im Patch wäre daraus ableitbar, daß ein ineffizienter, über einen Schwellenwert hinaus ausgebeuteter Nahrungspatch verlassen wird, um mit der Suche nach einem neuen Patch zu beginnen. Diese Überlegungen zur Optimierung der Patchnutzung wurden nur teilweise bestätigt. Territoriale Skuas waren über die gesamte Versuchszeit am Kadaver anwesend, ihre mittlere Häufigkeit sank jedoch in Übereinstimmung mit der Optimierungshypothese von 70% zu Beginn auf weniger als 50% am Ende der Patchnutzung. Demnach scheint für territoriale Skuas die

vollständige Aasausbeutung lohnender zu sein, als ein Verlassen des Nahrungspatches bei einem bestimmten Schwellenwert. Dieses Verhalten wäre als Optimierung nur erklärbar, wenn das Angebot an Nahrungspatches in der Umgebung bzw. im Territorium gering und die resultierenden Such- und Handhabungszeiten neuer Beute immens lang wären. Dem Territorienbesitzer würden so keine Alternativpatches sofort zur Verfügung stehen; d.h. die Energieaufnahme der Umgebung wären gleich Null. Abgewandelt nach Charnov (1976a) sollte der Patchbesitzer in dieser Situation die Nahrungsaufnahme im okkupierten Patch unabhängig von vorangegangener Freßzeit und aktueller Patchprofitabilität maximieren. Unter dieser Prämisse verhielten sich die Territorienbesitzer, die Kadaver bis zum Restwert von ca. 20% ausbeuten, optimal.

Die teilweise eingeschränkte Verfügbarkeit von Nahrungspatches wurde durch die Ergebnisse zur Pinguinprädation der Skuas untermauert. Die Skuas der Potter-Halbinsel bevorzugten trotz des Angebotes an großen Pinguinküken Beutetiere bis zu einer mittleren Körpermasse von 3500g. Diese im Vergleich zur Skua-Masse doppelt so schweren Pinguinküken stellten die Obergrenze der erreichbaren und handhabbaren Beute dar. Die erzwungene Selektivität im Beuteerwerb ist für eine weitere Skuapopulation belegt (Young 1994): die Südpolar skuas (*Catharacta maccormicki*) auf Ross Island bevorzugten Pinguinküken, die signifikant leichter als der Populationsdurchschnitt waren.

In der vorliegenden Studie zu Auswirkungen der Territorialität bei Braunen Skuas konnten Vorteile für Territorienbesitzer auf den Ebenen der Dominanz, des Nahrungserwerbs und in der Nutzung der Nahrungspatches 'Pinguin' nachgewiesen werden. Die Minorität innerhalb der Skuas, die Nahrungsterritorien besaß, konnte den freien Ressourcenzugang in einem zeitigeren Ansatz der Reproduktion und in einer schnelleren Aufzucht der Nachkommen umsetzen. Nichtterritoriale Skuapaare waren im Vergleich bei der Nahrungsbeschaffung deutlich benachteiligt. Dies schlug sich einer langsameren Kükenentwicklung und höheren Kükenmortalitäten nieder. Brutvögel ohne Nahrungsterritorien benötigten für den Abschluß der jährlichen Reproduktionsperiode bis zu 13 Tage länger als die territorialen Paare. Die Konsequenzen der Territorialität gipfelten jedoch nicht in einem unterschiedlichen Bruterfolg. Sie könnten aber in der Antarktis mit ihren extremen Wetterverhältnissen, insbesondere am Ende des Sommers, für den Lebenszeitproduktionserfolg einer Skua von entscheidender Bedeutung sein.

Zusammenfassung

- Territorialität ist im Tierreich eine Form der räumlichen Organisation, bei der ein Individuum oder einer Gruppe von Individuen ein Gebiet mit Ressourcen besetzt und andere Individuen vom Zugang ausschließt. Die Nahrung ist die am häufigsten monopolisierte Ressource, die auch über lange Zeiträume in Nahrungsterritorien gegen Konkurrenten verteidigt wird. Der Erhalt eines Nahrungsterritoriums ist kostenintensiv und sollte durch Vorteile für den Territorienbesitzer aufgewogen werden. Diese Vorteile können sich im verbesserten Nahrungszugang und Reproduktionserfolg territorialer Individuen im Vergleich zu nichtterritorialen manifestieren. Braune Skuas (*Catharacta antarctica lonnbergi*) zeigen zwei Formen des Nahrungserwerbs: einige Individuen verteidigen Nahrungsterritorien in Pinguinkolonien, andere können keine Territorien besetzen und müssen Nahrung aus den besetzten Territorien stehlen oder alternative Nahrungsquellen ausbeuten. In der vorliegenden Arbeit wurde die Territorialität der Skuas charakterisiert und ihre Auswirkungen auf den individuellen Nahrungserwerb und die Reproduktion untersucht.
- Ein Drittel der Skuabrutpaare auf der Potter-Halbinsel/King George Island verteidigte Nahrungsterritorien mit einer Größe von 48 bis >3000 Pinguinnestern, die in unmittelbarer Nestnähe der Skuas lagen. Die mittlere Territoriengröße umfaßte 716 Pinguinnester. Territoriale Skuas monopolisierten 93% der leicht zugänglichen Pinguinsubkolonien. Nichtterritoriale Skuas hatten nur sehr eingeschränkten Zugang zur Nahrung 'Pinguin'. Skuaweibchen, die ein Territorium verteidigten, waren signifikant größer als Weibchen ohne Territorium; bei den Männchen war kein Unterschied in der Körpergröße feststellbar.
- Territoriale Brutpaare begannen im Mittel 5,5 Tage zeitiger mit der Eiablage; ihr mittlerer Bruterfolg war jedoch nicht signifikant höher als der nichtterritorialer Brutpaare. Die Küken territorialer Skuas überlebten besser (Überlebenswahrscheinlichkeit 72%) als die Küken von nichtterritorialen Brütern mit einer Überlebenswahrscheinlichkeit von 53% (erstes Küken) bzw. 35% (zweites Küken). Skuas produzierten trotz unterschiedlicher Nahrungsverfügbarkeit und trotz höheren Aufwands für die Aufzucht von weiblichen Küken gleich viele weibliche und männliche Nachkommen. Weder das sekundäre noch das tertiäre Geschlechterverhältnis der Küken wich signifikant vom Verhältnis 1:1 ab. Eine unterschiedliche Entwicklung der Küken bestätigte die Vermutung, daß eine suboptimale Nahrungsversorgung bei nichtterritorialen Brütern zu Wachstumsdepressionen führt. Die Auswirkung des elterlichen Nahrungserwerbs auf die Kükenentwicklung war geschlechtsspezifisch. Männliche Küken territorialer Skuas wuchsen schneller und beendeten ihr Wachstum im Mittel 7,1-8,4 Tage

eher als die männlichen Küken nichtterritorialer Eltern. Bei weiblichen Küken lag diese Differenz nur bei 0,1-2,5 Tagen. Territoriale Paare beendeten auf Grund des zeitigeren Brutbeginns und des schnelleren Kükenwachstums ihr Brutgeschäft um 6 bis 14 Tage zeitiger als nichtterritoriale Brutpaare.

- Territorialität sollte den freien Zugang zur Ressourcen sichern. Bei Kadaverexperimenten innerhalb der Nahrungsterritorien war eine klare Dominanzstruktur feststellbar. Territoriale Skuas dominierten in 92-97% der Nahrungskämpfe über ihre Gegner, unabhängig von deren Status und Geschlecht. Die allgemeine Dominanzstruktur (Territoriale im eigenen Territorium > Territoriale in fremden Territorien > Nichtterritoriale Brüter > Nichtbrüter) konnte geschlechtsspezifisch und nach der Vorgeschichte am Kadaver untersetzt werden. Weibchen waren öfters in Kämpfe verwickelt und gewannen diese häufiger als Männchen. Der Heimvorteil, vor einem Kampf den Kadaver besetzt zu haben, erhöhte die Gewinnwahrscheinlichkeit gegenüber Neuankömmlingen. Die Dominanzstruktur spiegelte sich in der aufgenommenen Nahrungsmenge wider: Territorienbesitzer fraßen in aufeinanderfolgenden Intervallen und konnten 97% des Tagesenergiebedarfs eines Paares (DED_p) decken. Für territorienfremde Brutvögel beschränkte sich der Zugang zur Nahrung meist auf ein einmaliges Freßintervall (70-91%). Sie erreichten eine Deckung des DED_p von weniger als 30% pro Experiment.

- Die Nutzung von Pinguinkadavern durch Skuas kann als Patch-Ausbeutung angesehen werden. Der Abbau des Kadavers durch Skuas erfolgte linear bis nur noch Schulter- und Beckenskelettreste vorhanden waren. Der prozentuale Anteil freißbarer Bestandteile eines Pinguinkadavers lag unabhängig von der Ausgangsmasse bei 78-82%. Die Freßleistung der Skuas verringerte sich in Abhängigkeit vom Kadavernutzungsgrad nur geringfügig. Territoriale Skuas fraßen im Nahrungspatch während der gesamten Versuchszeit. Ihre mittlere Anwesenheit am Aas sank von >70% bei vollständigem Aas auf weniger als 50% bei niedriger Patchprofitabilität. Berechnungen zur Pinguinprädation durch Skuas ergaben, daß die Nahrungsverfügbarkeit für Skuas eingeschränkt war. Als potentielle Beute für Skuas kamen nur Pinguinküken bis zu einer Masse von 3,5kg in Betracht.

- Der Besitz eines Nahrungsterritoriums führte bei Skuas zu einem zeitigeren Ansatz der Reproduktion und in einer schnelleren Aufzucht der Nachkommen. Skuapaare ohne Territorium waren im Vergleich bei der Nahrungsbeschaffung deutlich benachteiligt. Dies schlug sich einer langsameren Kükenentwicklung und höheren Kükenmortalitäten nieder. Die Konsequenzen der Territorialität gipfelten jedoch nicht in einem unterschiedlichen Bruterfolg.

Literatur

- Aguirre, C.A. (1995) Distribution and abundance of birds at Potter Peninsula, 25 de Mayo (King George) Island, South Shetland Islands, Antarctica. *Mar. Orn.* 23: 23-31.
- Ainley, D.G., Nur, N. & Woehler, E.J. (1995) Factors affecting the distribution and size of pygoscelid penguin colonies in the Antarctic. *Auk* 112: 171-182.
- Ainley, D.G., Ribic, C.A. & Wood, R.C. (1990) A demographic study of the South Polar Skua *Catharacta maccormicki* at Cape Crozier (Ross Island, Antarctica). *J. Anim. Ecol.* 59: 1-20.
- Ainley, D.G., Spear, L. & Wood, R.C. (1985) Sexual color and size variation in the South Polar Skua. *Condor* 87: 427-428.
- Alcock, J. & Bailey, W.J. (1997) Success in territorial defence by male Tarantula Hawk Wasps *Hemipepsis ustulata*: the role of residency. *Ecol. Entomol.* 22: 377-383.
- Allaby, M. (1991) *The concise Oxford dictionary of Zoology*. Oxford University Press, Oxford.
- Allander, K. (1998) The effects of an ectoparasite on reproductive success in the Great Tit: a 3-year experimental study. *Can. J. Zool.* 76: 19-25.
- Andersson, M. (1981) Reproductive tactics of the long-tailed Skua *Stercorarius longicaudus*. *Oikos* 1981: 287-294.
- Arcese, P. & Smith, J.N.M. (1985) Phenotypic correlates and ecological consequences of dominance in song sparrows. *J. Anim. Ecol.* 54: 817-830.
- Arctander, P. (1988) Comparative studies of avian DNA by restriction fragment length polymorphism analysis: Convenient procedures based on blood samples from live birds. *J. Orn.* 129: 205-216.
- Barbosa, A., Moreno, J., Potti, J. & Merino, S. (1997) Breeding group size, nest position and breeding success in the Chinstrap Penguin. *Polar Biol* 18: 410-414.
- Barbraud, C. (1999) Subspecies-selective predation of snow petrels by skuas. *Oikos* 86: 275-282.
- Begon, M.E., Townsend, C.R. & Harper, J.L. (1998) *Ökologie*. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg.
- Boag, P.T. (1987) Effects of nestling diet on growth and adult size of Zebra Finches *Poephila guttata*. *Auk* 104: 155-166.
- Boutin, S. (1990) Food supplementation experiments with terrestrial vertebrates: patterns, problems, and the future. *Can. J. Zool.* 68: 203-220.
- Bukacinska, D., Bukacinska, M. & Spaans, A.L. (1998) Experimental evidence for the relationship between food supply, parental effort and chick survival in the Lesser Black-backed Gull *Larus fuscus*. *Ibis* 140: 422-430.
- Bukacinska, M., Bukacinska, D. & Spaans, A.L. (1996) Attendance and diet in relation to breeding success in Herring Gulls (*Larus argentatus*). *Auk* 113: 300-309.
- Bulmer, M. (1994) *Theoretical evolutionary ecology*. Sinauer Associates Publishers, Sunderland.
- Burger, J. (1988) Effects of age on foraging in birds. in: Quillet, H.: *Proc. 19th Int. Ornithol. Congr.* University of Ottawa Press, Ottawa. pp. 1127-1140
- Burton, R.W. (1968b) Agonistic behaviour of the Brown Skua *Catharacta skua lönnbergi* (Mathews). *Br. Antarct. Surv. Bull.* 16: 15-39.
- Burton, R.W. (1968a) Breeding biology of the Brown Skua, *Catharacta skua lönnbergi* (Mathews), at Signy Island, South Orkney Islands. *Br. Antarct. Surv. Bull.* 15: 9-28.
- Caldow, R.W.G. & Furness, R.W. (2000) The effect of food availability on the foraging behaviour of breeding Great Skuas *Catharacta skua* and Arctic Skua *Stercorarius parasiticus*. *J. Avian Biol.* 31: 367-375.
- Caldow, R.W.G. & Furness, R.W. (2001) Does Holling's disc equation explain the functional response of a kleptoparasite? *J. Anim. Ecol.* 70: 650-662.
- Calow, P. (1998) *The encyclopedia of ecology & environmental management*. Blackwell Science, Oxford.

- Catry, P. & Furness, R.W. (1997a) Egg volume and within-clutch asymmetry in Great Skuas: are they related to adult quality? *Colon. Waterbird* 20: 399-405.
- Catry, P. & Furness, R.W. (1997b) Territorial intrusions and copulation behaviour in the Great Skua, *Catharacta skua*. *Anim Behav.* 54: 1265-1272.
- Catry, P. & Furness, R.W. (1999) The influence of adult age on territorial attendance by breeding Great Skuas *Catharacta skua*: an experimental study. *J. Avian Biol.* 30: 399-406.
- Catry, P., Phillips, R.A. & Furness, R.W. (1999) Evolution of reversed sexual size dimorphism in skuas and jaegers. *Auk* 116: 158-168.
- Catry, P., Ratcliffe, N. & Furness, R.W. (1998) The influence of hatching date on different life-history stages of Great Skuas *Catharacta skua*. *J. Avian Biol.* 29: 299-304.
- Charnov, E.L. (1976b) Optimal foraging: attack strategy of a mantid. *Am. Nat.* 110: 141-151.
- Charnov, E.L. (1976a) Optimal foraging: the marginal value theorem. *Theor. Popul. Biol.* 9: 129-136.
- Cook, M.I. & Hamer, K.C. (1997) Effects of supplementary feeding on provisioning and growth rates of nestling Puffins *Fratercula arctica*: evidence for regulation of growth. *J. Avian Biol.* 28: 56-62.
- Cotton, P.A. (1998) Temporal partitioning of floral resource by territorial hummingbirds. *Ibis* 140: 647-653.
- Coulsen, J.C. (1963) Egg size and shape in the Kittiwake (*Rissa tridactyla*) and their use in estimating age composition of populations. *Proc. R. Soc. Lond. (B)* 140: 211-227.
- Craig, J.L., Stewart, A.M. & Brown, J.L. (1982) Subordinates must wait. *Z. Tierpsychol.* 60: 275-280.
- Crawley, M.J. (1996) GLIM for ecologists. Blackwell Science, Oxford.
- Cresswell, W., Smith, R.D. & Ruxton, G.D. (2001) Absolute foraging rate and susceptibility to interference competition in Blackbirds varies with patch conditions. *J. Anim. Ecol.* 70: 228-236.
- Croxall, J.P. (1995) Sexual size dimorphism in seabirds. *Oikos* 73: 399-403.
- Davies, N.B. (1978) Ecological questions about territorial behaviour. in: Krebs, J.R. & Davies, N.B.: *Behavioural ecology: an evolutionary approach*. Sinauer Associates, Sunderland. pp. 317-350
- Davis, L.S. & McCaffrey, F.T. (1986) Survival analysis of eggs and chicks of Adelie Penguins (*Pygoscelis adeliae*). *Auk* 103: 379-388.
- Davis, R.W., Croxall, J.P. & O'Connell, M.J. (1989) The reproductive energetics of Gentoo (*Pygoscelis papua*) and Macaroni (*Eudyptes chrysolophus*) penguins at South Georgia South Atlantic Ocean. *J. Anim. Ecol.* 58: 59-74.
- Desrochers, A. (1992) Age and foraging success in European Blackbirds: variation between and within individuals. *Anim. Behav.* 43: 885-894.
- Dewey S.R. & Kennedy, P.L. (2001) Effects of supplemental food on parental-care strategies and juvenile survival of Northern Goshawks. *Auk* 118: 352-365.
- Drent, R.H., Klaassen, M. & Zwaan, B. (1992) Predictive growth budgets in terns and gulls. *Ardea* 80: 5-17.
- Ellis, L. (1995) Dominance and reproductive success among nonhuman animals: a cross-species comparison. *Ethol. Sociobiol.* 16: 257-333.
- Emslie, S.D., Karnovsky, N. & Trivelpiece, W. (1995) Avian predation at penguin colonies on King George Island, Antarctica. *Wilson Bull.* 107: 317-327.
- Ens, B.J. (1992) The social prisoner, causes of natural variation in reproductive success of the Oystercatcher. *Rijksuniversiteit Groningen*. 222 pp.
- Ens, B.J., Kersten, M., Brenninkmeijer, A. & Hulscher, J.B. (1992) Territory quality, parental effort and reproductive success of Oystercatchers (*Haematopus ostralegus*). *J. Anim. Ecol.* 61: 703-715.
- Ens, B.J., Weissing, F.J. & Drent, R.H. (1995) The despotic distribution and deferred maturity: two sides of the same coin. *Am. Nat.* 146: 625-650.
- Fairbairn, J. & Shine, R. (1993) Patterns of sexual size dimorphism in seabirds of the Southern Hemisphere. *Oikos* 68: 139-145.

- Favero, M., Silva, M.P. & Ferreyra, G. (1997) Trophic relationships between the Kelp Gull and the Antarctic Limpet at King George Island (South Shetland Islands, Antarctica) during the breeding season. *Polar Biol.* 17: 431-436.
- Figuerola, J. (2002) A comparative study on the evolution of reversed size dimorphism in monogamous waders. *Biol. J. Linn. Soc.* 67: 1-18.
- Fisher, R.A. (1930) *The genetical theory of natural selection*. Clarendon Press, Oxford.
- Focardi, S., Marcellini, P. & Montanaro, P. (1996) Do ungulates exhibit a food density threshold? A field study of optimal foraging and movement patterns. *J. Anim. Ecol.* 65: 606-620.
- Frank, L.G. (1986) Social organization of the Spotted Hyena *Crocuta crocuta* II. dominance and reproduction. *Anim. Behav.* 34: 1510-1527.
- Frey-Roos, F., Brodmann, P.A. & Reyer, H.U. (1995) Relationships between food resources, foraging patterns, and reproductive success in the Water Pipit, *Anthus sp. spinoletta*. *Behav. Ecol.* 6: 287-295.
- Fridolfsson, A.K. & Ellegren, H. (1999) A simple and universal method for molecular sexing of non-ratite birds. *J. Avian Biol.* 1999: 116-121.
- Furness, R.W. (1983) Variations in size and growth of Great Skua *Catharacta skua* chicks in relation to adult age, hatching date, egg volume, brood size and hatching sequence. *J. Zool.* 199: 101-116.
- Furness, R.W. (1987) *The skuas*. Poyser, Calton.
- Furness, R.W. & Furness, B.L. (1981) A technique for estimating the hatching dates of eggs of unknown laying date. *Ibis* 123: 98-102.
- Gill, F.B. (2000) *Ornithology*. Freeman and Company, New York.
- Gill, F.B. & Wolf, L.L. (1975) Foraging strategies and energetics of East African sunbirds at mistletoe flowers. *Am. Nat.* 109: 491-510.
- Griffiths, R. (1992) Sex-biased mortality in the Lesser Black-backed Gull *Larus fuscus* during nestling stage. *Ibis* 134: 237-244.
- Hagelin, J.C. & Miller, G.D. (1997) Nest-site selection in South Polar Skuas: Balancing nest safety and access to resources. *Auk* 114: 638-645.
- Hahn, S., Peter, H.-U., Quillfeldt, P. & Reinhardt, K. (1998) The birds of the Potter Peninsula, King George Island, South Shetland Islands, Antarctica, 1965-1998. *Mar. Orn.* 26: 1-6.
- Hahn, S. & Quillfeldt, P. (1998) Different predation pressures on two Antarctic stormpetrel species. *Ber. Polarforsch.* 299: 285-289.
- Hamer, K.C., Furness, R.W. & Caldow, R.W.G. (1991) The effects of changes in food availability on the breeding ecology of Great Skuas *Catharacta skua* in Shetland. *J. Zool.* 223: 175-188.
- Hardy, I.C.W. & Field, S.A. (1998) Logistic analysis of animal contest. *Anim. Behav.* 56: 787-792.
- Heg, D. & van der Velde, M. (2001) Effects of territory quality, food availability and sibling competition on the fledgling success of Oystercatchers (*Haematopus ostralegus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 49: 157-169.
- Hempel, G. & Kerry, K.R. (1990) *Antarctic ecosystems*. Springer, Berlin, Heidelberg, New York.
- Heuts, B.A. & Nijman, V. (1998) Aggressive behaviour of two Swordtail Colour Breeds (*Xiphophorus*, *Poeciliidae*) in a prior residence situation. *Behav. Proc.* 43: 251-255.
- Higgins, P.J. & Davies, S.J.J.F. (1996) Subfamily Stercorariinae. in: Higgins, P.J. & Davies, S.J.J.F.: *Handbook of Australian, New Zealand & Antarctic Birds*. Oxford University Press, Melbourne. pp. 385-437
- Hiom, L., Bolton, M., Monaghan, P. & Worrall, D. (1991) Experimental evidence for food limitation of egg production in gulls. *Ornis scan.* 1991: 94-97.
- Houston, A.I. (1995) Energetic constraints and foraging efficiency. *Behav. Ecol.* 6: 393-396.
- Houston, A.I. & McNamara, J.M. (1999) *Models of adaptive behaviour*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Houston, D.C. (1988) Competition for food between Neotropical vultures in forest. *Ibis* 130: 402-417.
- Hunter, S. (1991) The impact of avian predator-scavengers on King Penguin *Aptenodytes patagonicus* chicks at Marion Island. *Ibis* 133: 343-350.

- Jakob, E.M., Marshall, S.D. & Uetz, G.W. (1996) Estimating fitness: a comparison of body condition indices. *Oikos* 77: 61-67.
- Janes, D.N. (1997) Energetics, growth, and body composition of Adelie Penguin chicks, *Pygoscelis adeliae*. *Physiol. Zool.* 70: 237-243.
- Kalmbach, E., Nager, R.G., Griffiths, R. & Furness, R.W. (2001) Increased reproductive effort results in male-biased offspring sex ratio: an experimental study in a species with reversed sexual size dimorphism. *Proc. R. Soc. Lond. (B)* 268: 2175-2179.
- Kirk, D.A. & Houston, D.C. (1995) Social dominance in migrant and resident Turkey Vultures at carcasses: evidence for despotic distribution? *Behav. Ecol. Sociobiol.* 36: 323-332.
- Klaassen, M. (1994) Growth and energetics of tern chicks from temperate and polar environments. *Auk* 111: 525-544.
- Krebs, J.R. & Davies, N.B. (1997) Behavioural ecology, an evolutionary approach. Blackwell Science, Oxford.
- Lamey, C.S. (1995) Chick loss in the Falkland Skua *Catharacta skua antarctica*. *Ibis* 137: 231-236.
- Larsson, K. & Forslund, P. (1991) Environmentally induced morphological variation in the Barnacle Goose, *Branta leucopsis*. *J. Evol. Biol.* 4: 619-636.
- Lemon, W.C. (1991) Fitness consequences of foraging behaviour in the Zebra Finch. *Nature* 352: 153-155.
- Linden, M. & Moller, A.P. (1989) Cost of reproduction and covariation of life history traits in birds. *Trends Ecol. Evol.* 4: 367-371.
- Maher, C.R. & Lott, D.F. (1995) Definitions of territoriality used in the study of variation in vertebrate spacing systems. *Anim. Behav.* 49: 1581-1597.
- Maher, C.R. & Lott, D.F. (2000) A review of ecological determinants of territoriality within vertebrate species. *Am. Midl. Nat.* 143: 1-29.
- Maher, W.J. (1974) Ecology of Pomarine, Parasitic and Long-tailed Jaegers in Northern Alaska. *Pacif. Coast Avifauna* 37: 1-148.
- Martin, T.E. (1987) Food as a limit on breeding birds: a life-history perspective. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18: 453-487.
- Martins, T.L.F. & Wright, J. (1993) Cost of reproduction and allocation of food between parent and young in the Swift (*Apus apus*). *Behav. Ecol.* 4: 213-223.
- Marzluff, J.M. & Heinrich, B. (1991) Foraging by Common Ravens in the presences and absence of territory holders: an experimental analysis of social foraging. *Anim. Behav.* 42: 755-770.
- McFarland, D.C. (1994) Responses of territorial New Holland Honeyeaters *Phylidonyris novaehollandiae* to short-term fluctuations in nectar productivity. *Emu* 94: 193-200.
- Monaghan, P., Nager, R.G. & Houston, D.C. (1998) The price of eggs: increased investment in egg production reduces the offspring rearing capacity of parents. *Proc. R. Soc. Lond. (B)* 265: 1731-1735.
- Moncorps, S., Chapius, J.-L., Haubreux, D. & Bretagnolle, V. (1998) Diet of the Brown Skua *Catharacta skua lönnerbergi* on the Kerguelen archipelago: comparisons between techniques and between islands. *Polar Biol.* 19: 9-16.
- Morse, D.H. & Fritz, R.S. (1987) The consequences of foraging for reproductive success. in: Kamil, A.C. & Krebs, J.R.: Foraging behavior. Plenum Press, New York. pp. 443-455
- Mougeot, F., Genevois, F. & Bretagnolle, V. (1998) Predation on burrowing petrels by the Brown Skua (*Catharacta skua lönnerbergi*) at Mayes Island, Kerguelen. *J. Zool.* 244: 429-438.
- Myrcha, A. & Kaminski, P. (1982) Changes in body calorific values during nestling development of penguins of the genus *Pygoscelis*. *Pol. Polar Res.* 3: 81-88.
- Naef-Daenzer, B., Widmer, F. & Nuber, M. (2001) Differential post-fledging survival of Great and Coal Tits in relation to their condition and fledging date. *J. Anim. Ecol.* 70: 730-738.
- Nagy, K.A. (1987) Field metabolic rate and food requirement scaling in mammals and birds. *Ecol. Monogr.* 57: 111-128.

- Nagy,K.A., Girard,I.A. & Brown,T.K. (1999) Energetics of free-ranging mammals, reptiles, and birds. *Annu. Rev. Nutr.* 19: 247-277.
- Neilson,D.R. (1983) Ecological and behavioral aspects of the sympatric breeding of the South Polar Skua (*Catharacta maccormicki*) and the Brown Skua (*Catharacta lonnbergi*) near the Antarctic Peninsula. University of Minnesota. 79 pp.
- Newton,I. (1992) Lifetime reproduction in birds. Academic Press, London.
- Nijman,V. & Heuts,B.A. (2000) Effect of environmental enrichment upon resource holding power in fish in prior residence situations. *Behav. Proc.* 49: 77-83.
- Norman,F.I., McFarlane,R.A. & Ward,S.J. (1994) Carcasses of Adelie Penguins as a food source for South Polar Skuas: some preliminary observations. *Wilson Bull.* 106: 26-34.
- Oksanen,T.A., Jonsson,P., Koskela,E. & Mappes,T. (2001) Optimal allocation of reproductive effort: manipulation of offspring number and size in the Bank Vole. *Proc. R. Soc. Lond. (B)* 268: 661-666.
- Parker,G.A. (1974) Assessment strategy and evolution of fighting behaviour. *J. theor. Biol.* 47: 223-243.
- Parmelee,D.F. (1992) Antarctic birds, ecological and behavioral approaches. University of Minnesota Press, Minneapolis.
- Parmelee,D.F. & Pietz,P.J. (1987) Philopatry, mate and nest-site fidelity in the Brown Skuas of Anvers Island, Antarctica. *Condor* 89: 916-919.
- Paton,P.W.C., Messina,F.J. & Griffin,C.R. (1994) A phylogenetic approach to reversed size dimorphism in diurnal raptors. *Oikos* 71: 492-498.
- Phillips,R.A. & Furness,R.W. (1997) Sex-specific variation in the loss of mass by breeding Arctic Skuas. *J. Avian Biol.* 28: 163-170.
- Phillips,R.A. & Furness,R.W. (1998) Repeatability of breeding parameters in Arctic Skuas. *J. Avian Biol.* 29: 190-196.
- Pianka,E.R. (1994) Evolutionary ecology. HarperCollins College Publishers, New York.
- Pierotti,R. & Annett,C. (1987) Reproductive consequences of dietary specialization and switching in an ecological generalist. in: Kamil,A.C., Krebs,J.R. & Pulliam,H.R.: Foraging behaviour. Plenum Press, New York. pp. 417-442
- Pietz,P.J. (1985) Long call displays of sympatric South Polar and Brown Skuas. *Condor* 87: 316-326.
- Pietz,P.J. (1987) Feeding and nesting ecology of sympatric South Polar and Brown Skuas. *Auk* 104: 617-627.
- Piper,W.H. (1997) Social dominance in birds. Early findings and new horizons. *Curr. Orn.* 14: 125-187.
- Prieto,I. (2001) Nest defence behaviour and territory attendance of the Great Skua (*Catharacta skua*): an egg removal and supplemental feeding experiment. University of Glasgow.
- Quillfeldt,P. (2001) Variation in breeding success in Wilson's Storm Petrels: influence of environmental factors. *Antarc. Sci.* 13: 400-409.
- Reinhardt,K. (1997b) Breeding success of Southern Hemisphere skuas *Catharacta ssp.*: the influence of latitude. *Ardea* 85: 73-82.
- Reinhardt,K. (1997a) Nahrung und Fütterung antarktischer Raubmöwen *Catharacta antarctica lonnbergi* und *C. maccormicki*. *J. Orn.* 138: 199-213.
- Reinhardt,K., Hahn,S. & Peter,H.-U. (1998) The role of skuas in the food web of Potter Cove system - a review. *Ber. Polarforsch.* 299: 279-284.
- Reinhardt,K., Hahn,S., Peter,H.U. & Wemhoff,H. (2000) A review of the diets of Southern Hemisphere skuas. *Mar. Orn.* 28: 7-19.
- Richardson,P.R.K. (1984) The scavenging behaviour of vultures in southern Africa. in: Ledger,J.: Proceedings of the Fifth Pan African Ornithological Congress. PAOC, Johannesburg. pp. 331-353
- Richner,H. (1989a) Habitat-specific growth and fitness in Carrion Crows (*Corvus corone corone*). *J. Anim. Ecol.* 58: 427-440.

- Richner,H. (1989b) Phenotypic correlates of dominance in Carrion Crows and their effects on access to food. *Anim. Behav.* 38: 606-612.
- Richner,H. (1991) The growth dynamics of sexually dimorphic birds and Fisher's sex ratio theory: Does sex-specific growth contribute to balanced sex ratios? *Funct. Ecol.* 5: 19-28.
- Richner,H. (1992) The effect of extra food on fitness in breeding Carrion Crows. *Ecol.* 73: 330-335.
- Richner,H., Schneyer,P. & Stirnimann,H. (1989) Life-history consequences of growth rate depression: An experimental study on Carrion Crows (*Corvus corone corone* L.). *Funct. Ecol.* 3: 617-624.
- Rising,J.D. & Somers,K.M. (1989) The measurement of overall body size in birds. *Auk* 106: 666-674.
- Roff,D.A. (1992) The evolution of life histories, theory and analysis. Chapman and Hall, New York.
- Rolando,A., Cavallini,P., Cursano,B. & Olsen,A. (1995) Non-territorial behaviour and habitat selection in the Jay *Garrulus glandarius* in a Mediterranean coastal area during the reproductive period. *J. Avian Biol.* 26: 154-161.
- Rytkonen,S., Orell,M. & Koivula,K. (1993) Sex-role reversal in Willow Tit nest defence. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 33: 275-282.
- Salzer,D.W. & Larkin,G.J. (1990) Impact of courtship feeding on clutch and third-egg size in Glaucous-winged Gulls. *Anim. Behav.* 39: 1149-1162.
- Sladen,W.J.L. (1958) The pygoscelid penguins, I: Methods of study, II: The Adelie Penguin. *Falkl. Is. Depend. Surv. Sci. Rep.* 17: 1-97.
- Spear,L. & Ainley,D.G. (1993) Kleptoparasitism by Kermadec Petrels, jaegers, and skuas in the eastern tropical pacific: evidence of mimicry by two species of *Pterodroma*. *Auk* 110: 222-233.
- Spellerberg,I.F. (1971) Breeding behaviour of the McCormick Skua *Catharacta maccormicki* in Antarctica. *Ardea* 59: 189-230.
- Stamps,J.A. (1994) Territorial behavior - testing the assumptions. *Adv. Study Behav.* 23: 173-232.
- Stamps,J.A. & Krishan,V.V. (1999) A learning-based model of territory establishment. *Q. Rev. Biol.* 74: 291-318.
- Starck,J.M. & Ricklefs,R.E. (1998) Avian growth and development, evolution within the altricial-precocial spectrum. Oxford University Press, Oxford.
- Stephens,D.W. & Krebs,J.R. (1986) Foraging Theory. Princeton University Press, Princeton.
- Stillman,R.A., Caldow,R.W.G., Goss-Custard,J.D. & Alexander,M.J. (2000) Individual variation in intake rate: the relative importance of foraging efficiency and dominance. *J. Anim. Ecol.* 69: 484-493.
- Stonehouse,B. (1956) The Brown Skua *Catharacta skua lönnbergi* (Mathews) of South Georgia. *Falkl. Is. Depend. Surv. Sci. Rep.* 14: 1-25.
- Torres,R. & Drummond,H. (1999) Variably male-biased sex ratio in a marine bird with females larger than males. *Oecologia* 118: 16-22.
- Trandem,N. & Lampe,H.M. (1993) Foraging theory: simultaneous encounters and the effect of interference competition and prey size on the choice of food items in the Willow Tit (*Parus montanus*). *Acta Oecol.* 14: 101-118.
- Trillmich,F. (1978) Feeding territories and breeding success of South Polar skuas. *Auk* 95: 23-33.
- Trivelpiece,W., Butler,R.G. & Volkman,N.J. (1980) Feeding territories of Brown Skuas (*Catharacta lönnbergi*). *Auk* 97: 669-676.
- Trivelpiece,W.Z., Trivelpiece,S.G., Geupel,G.R., Kjølmyr,J. & Volkman,N.J. (1990) Adelie and Chinstrap Penguins: Their potential as monitors of the Southern Ocean marine ecosystem. in: Kerry,K.R. & Hempel,G.: Antarctic Ecosystems. Ecological change and conservation. Springer Verlag, Berlin. pp. 191-202
- Trivelpiece,W.Z., Trivelpiece,S.G. & Volkman,N.J. (1987) Ecological segregation of Adelie, Gentoo and Chinstrap Penguins at King George Island, Antarctica. *Ecology* 68: 351-361.
- Trivers,R.L. & Willard,D.E. (1973) Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. *Science* 179: 90-92.

- Volkman,N.J. & Trivelpiece,W. (1980) Growth in pygoscelid penguin chicks. J. Zool. , Lond. 191: 521-530.
- West,S.A. & Sheldon,B.C. (2002) Constraints in the evolution of sex ratio adjustment. Science 295: 1685-1688.
- Williams,A.J. (1980) Aspects of the breeding biology of the Subantarctic Skua *Catharacta antarctica lonnbergi* at Marion Island. Ostrich 51: 160-167.
- Williams,T.D. (1995) The Penguins, Spheniscidae. Oxford University Press, Oxford.
- Young,E.C. (1963a) Feeding habits of the South Polar Skua. Ibis 105: 301-318.
- Young,E.C. (1963b) The breeding behaviour of the South Polar Skua. Ibis 105: 203-233.
- Young,E.C. (1972) Territory establishment and stability in McCormick's Skua. Ibis 114: 234-244.
- Young,E.C. (1990) Long-term stability and human impact in Antarctic skuas and Adelie Penguins. in: Kerry,K.R. & Hempel,G.: Antarctic ecosystems. Ecological change and conservation. Springer Verlag, Berlin. pp. 231-236
- Young,E.C. (1994) Skua and penguin, predator and prey. Cambridge University Press, Cambridge.
- Young,E.C. (1998) Dispersal from natal territories and the origin of cooperatively polyandrous breeding groups in the Brown Skua. Condor 100: 335-342.
- Young,E.C. & Millar,C.D. (1999) Skua (*Catharacta sp.*) foraging behaviour at the Cape Crozier Adelie Penguin (*Pygoscelis adeliae*) colony, Ross Island, Antarctica, and implications for breeding. Notornis 46: 287-297.

Danksagung

Den größten Dank gebührt Silke Bauer, die nicht nur die Abwesenheit meinerseits in mehreren Wintern ertrug, sondern mit großem Rat die Fertigstellung dieser Arbeit kritisch begleitete. Hut ab für das Verständnis, wenn mich der Antarktisch-Skua-Hafer wiederholt stach und sticht.

Herrn Dr. Hans-Ulrich Peter danke ich für die Überlassung des hoch infektiösen Skua-Virus und die Betreuung meiner Arbeit. Lieber Hup, meinen aufrichtigen Dank an Dich für das Rückenfreihalten von taktisch-logistischen Kleinkram. Es war gut, daß Du jederzeit ein sehr offenes Ohr bei anstehenden Problemen hattest.

Institutsdirektor Herrn Prof. Stefan Halle gilt mein Dank für die unkomplizierte Übernahme der Betreuung der Arbeit und das Interesse an ihrem Gedeihen und Werden.

Die ersten Ideen und Vorexperimente zum Aasabbau wurden zusammen mit Herrn Klaus Reinhardt vor der Tür eines roten Iglus im Jahre 1994/95 gedacht und festgehalten. Klaus, Du siehst, was aus dieser Spielerei geworden ist.

Grit Kunert danke ich für den letzten Anstoß im Winter 1997, den Aas-Abbau als eigenes Projekt anzugehen.

Für ihre Unterstützung in Jubany mit Essen, Mate, Zuspruch, Ruhe, Pernod etc. danke ich herzlichst folgenden lieben Menschen: Oscar Gonzalez, Norbert Wilbert, Leonardo Cantoni, Miguel Gasco, Christina Büßer, Markus Ritz und den Köchen der CAV 1998, 1999 und 2000.

Herzlichen Dank für die Einweisung in die DNA-Geschlechtbestimmung geht an Dr. I. Seibold und Dr. A. Helbig.

Nicht zu vergessen sind die Menschen, die mich fast täglich am Computer schwitzend in Diskussionen verwickelten: Markus Ritz und Simone Pfeiffer. War schon schön im Zimmerchen. Dir, lieber Markus, das Beste für die weitere Skuasache.

Die Promotion wurde monetär vom Freistaat Thüringen (Landesgraduiertestipendium) und der DFG (Pe 454/11-1) unterstützt.

Diese Arbeit ist stellvertretend für alle Potter-Skuas dem 15jährigen Weibchen ZG2 des Paares P12 gewidmet, das im Sommer 2001/02 an den Folgen eines Nahrungskampfes verstarb. Leider war zu diesem Zeitpunkt kein Skuabeobachter anwesend, so daß wir niemals erfahren werden, ob sie als Residenter oder Neuankömmling in der Auseinandersetzung unterlag.

Vielen Dank für Eure Daten. Es war herrlich Euch zuzusehen.

Selbständigkeitserklärung

Ich erkläre hiermit, daß ich die vorliegende Arbeit selbständig und nur unter Verwendung der angegebenen Hilfsmittel und Literatur angefertigt habe

Jena, am 01. Juli 2002

.....
Steffen Hahn

LEBENS LAUF mit wissenschaftlichem Werdegang

Name: **Steffen Hahn**
Geburtsdatum: 08.08.1969
Geburtort: Schleiz
Staatsbürgerschaft: Bundesrepublik Deutschland
Familienstand: ledig

Schulbildung

1976 – 1986 Besuch der POS "Johann Wolfgang Goethe" in Schleiz
1986 – 1988 Besuch der EOS "Hans Beimler" in Schleiz, hier Abitur

Wehrdienst

1988 - 1989 Bausoldat

Studium

1990 – 1993 Grundstudium der Biologie an der Friedrich-Schiller-Universität Jena
1993 Vordiplom mit Note "gut"
1993 – 1996 Hauptstudium der Biologie mit Hauptfach Ökologie und Nebenfächern Zoologie, Botanik und Geographie an der Friedrich-Schiller-Universität Jena
1997 Abschluß als Diplom-Biologe, Note "sehr gut"
1998 – 2002 Promotionstudium am Institut für Ökologie der FSU Jena

Forschungsaufenthalte und Praktika

1992-1993 Praktikant an der Wildbiologischen Gesellschaft München e.V.
1994/95 Forschungsaufenthalt in der argentinischen Station "Jubany" auf King George Island/Antarktis
1995/96 Forschungsaufenthalt auf King George Island/Antarktis
1998-2001 Forschungsaufenthalte auf King George Island/Antarktis

Berufserfahrung

1994 - 2000 biologischer Reiselektor
1998 - 2000 Stipendium des Freistaates Thüringen - Landesgraduiertenstipendium
2000 - 2001 Promotionstelle im Rahmen des DFG-Projektes Pe 454/11-1