



FORSCHUNGSERGEBNISSE 2006 - 2015

# Nahrungsnetzbeziehungen zwischen Flusseeschwalben und Fischen an der Jade



Nationalpark  
Wattenmeer



NIEDERSACHSEN

Herausgeber und Bezug:  
Nationalparkverwaltung „Niedersächsisches Wattenmeer“  
Virchowstraße 1, 26382 Wilhelmshaven

1. Auflage 2018  
ISSN 1432-7937

©Nationalparkverwaltung Niedersächsisches Wattenmeer

Forschungsergebnisse 2006–2015.  
Nahrungsnetzbeziehungen zwischen Flusseeschwalben und Fischen an der Jade.

Schriftenreihe der Nationalparkverwaltung  
„Niedersächsisches Wattenmeer“ Band 16

Titelfoto: Wilhelm Rolfes

Gestaltung: Tanja Dänhardt

Zitervorschlag: Dänhardt A, Riechert J, Bouwhuis S, Millat G, Abel C & Becker PH (2018)  
Nahrungsnetzbeziehungen zwischen Flusseeschwalben und Fischen an der Jade. Forschungsergebnisse 2006–2015.  
Schriftenreihe der Nationalparkverwaltung „Niedersächsisches Wattenmeer“ Band 16, Lüllau/Wilhelmshaven, 111 Seiten.

FORSCHUNGSERGEBNISSE 2006 – 2015

# Nahrungsnetzbeziehungen zwischen Flussseeschwalben und Fischen an der Jade

Andreas Dänhardt<sup>1, 2\*</sup>, Juliane Riechert<sup>2</sup>, Sandra Bouwhuis<sup>2</sup>,  
Gerald Millat<sup>3†</sup>, Christian Abel<sup>3</sup>, Peter H. Becker<sup>2</sup>

<sup>1</sup> andreas@daenhardt.com

<sup>2</sup> Institut für Vogelforschung „Vogelwarte Helgoland“, An der Vogelwarte 21, 26386 Wilhelmshaven

<sup>3</sup> Nationalparkverwaltung Niedersächsisches Wattenmeer, Virchowstraße 1, 26382 Wilhelmshaven

\* Korrespondenz

† Gerald Millat verstarb während der laufenden Arbeit an diesem Bericht plötzlich und unerwartet am 28. April 2017. Wir publizieren diesen Bericht in seinem Andenken.

# Inhaltsverzeichnis

<b>Geleitwort der Nationalparkverwaltung Niedersächsisches Wattenmeer</b>	<b>4</b>
<b>Zusammenfassung</b>	<b>6</b>
<b>Summary</b>	<b>8</b>
<b>1. Einleitung</b>	<b>10</b>
1.1 Marine Ökosysteme und die Rolle des Menschen	10
1.2 Langzeitdatenreihen und die Notwendigkeit, schnell zu handeln	10
1.3 Hintergrund und Ziele des vorliegenden Berichts	11
<b>2. Das Nahrungsnetz des Wattenmeeres</b>	<b>12</b>
2.1 Drehscheibe des Vogelzuges und wertvolles Brutgebiet	12
2.2 Die Bedeutung der Brutphase für die Lebens-Historie der Flusseeeschwalben	12
2.3 Eine Drehscheibe des Fischzuges und wertvolles Aufwuchsgebiet	13
2.4 Die Bedeutung von Aufwuchsgebieten für die Populationsdynamik der Fische	14
2.5 Top-Prädatoren und die „Wespentaille“ mariner Ökosysteme	15
<b>3. Flusseeeschwalben am Banter See: Langfristige Erforschung von Biologie, Nahrungsökologie und Demografie</b>	<b>17</b>
3.1 Übersicht	17
3.2 Methoden	18
3.2.1 Demografie und Brutbiologie	18
3.2.2 Fütterungsbeobachtungen während Balz und Kükenaufzucht	20
3.2.3 Statistik und Visualisierung	21
3.3 Ergebnisse & Diskussion	21
3.3.1 Reproduktionsbiologie	21
3.3.2 Nahrungsökologie	24
3.3.3 Integrierte Betrachtung	26
3.3.4 Demographie	30
<b>4. Schiffsbasierte Fischerfassungen: Saisonale Dynamik der Beute der Flusseeeschwalben</b>	<b>32</b>
4.1 Übersicht	32
4.2. Methoden	34
4.2.1 Fang	34
4.2.2 Aufarbeitung des Fanges und Aufwandsnormierung	34
4.3 Ergebnisse & Diskussion	34
4.3.1 Die Fischgemeinschaft in der Jade	34
4.3.2 Lebenszyklus und Abundanzdynamik der wichtigsten Nahrungsfische der Flusseeeschwalben	36
4.3.3 Auftreten und Relevanz anderer Beutearten	46

<b>5. Integrierte Analyse der Reproduktion der Seeschwalben und der artspezifischen Beutefischabundanz</b>	<b>50</b>
5.1 Übersicht	50
5.2 Methoden	51
5.2.1 Zeitreihenvergleiche	51
5.2.2 Arten- und Größenzusammensetzung potenzieller Beutefische, real genutztes Beutespektrum und Beutequalität	52
5.2.3 Saisonalität der Beuteabundanz und des Reproduktionsverlaufes der Flusseeeschwalben	52
5.2.4 Kleinskalige räumliche Verteilung der Beutefische	53
5.2.5 The missing link: Jagdverhalten als Resilienzmechanismus gegenüber widrigen Bedingungen	54
5.3 Ergebnisse & Diskussion	55
5.3.1 Dynamik der Beuteabundanz, Bruterfolg und Kükenentwicklung	55
5.3.2 Potenzielles und realisiertes Nahrungsspektrum der Flusseeeschwalben zur Balz und während der Kükenaufzucht	59
5.3.3 Saisonalität der Beuteabundanz und des Reproduktionsverlaufes der Flusseeeschwalben	62
5.3.4 Nahrungsverfügbarkeit = Nahrungsmenge? Vertikalverteilung der Beutefische und weitere Steuermechanismen der Räuber-Beute-Interaktion	75
5.3.5 The missing link: Jagdverhalten als Resilienzmechanismus gegenüber widrigen Bedingungen	79
<b>6. Schlussfolgerungen und Ausblick</b>	<b>84</b>
6.1 Zusammenfassung der Hauptkenntnisse	84
6.2 Bedeutung der Ergebnisse für das Management	90
6.2.1 Beitrag der Fischdaten zum Verständnis der Brutbiologie der Flusseeeschwalben	90
6.2.2 Trilaterale Schutzziele für Brutvögel und Fische	91
6.2.3 Meeresstrategie-Rahmenrichtlinie	93
6.3 Forschungsbedarf	95
<b>7. Danksagung</b>	<b>98</b>
<b>8. Literatur</b>	<b>99</b>
<b>9. Abbildungs- und Tabellenverzeichnis</b>	<b>106</b>
<b>10. Anhang</b>	<b>109</b>

# Geleitwort der Nationalparkverwaltung Niedersächsisches Wattenmeer

„Natur Natur sein lassen“ ist das Motto der Nationalparke in Deutschland. Die Natur des Wattenmeeres ist in ihren Interaktionen und Wechselbeziehungen sehr komplex, hoch dynamisch und für viele nur schwer zu durchdringen. Die Veränderbarkeit von Fischpopulationen in Ort und Zeit und die mit ihnen interagierenden Räuber, in diesem Fall einer charakteristischen Brutvogelart im niedersächsischen Wattenmeer, die Flusseeschwalbe, sind dafür ein Beispiel. Trotz der Komplexität ist das Verständnis dieser Zusammenhänge von großer Bedeutung für die Beurteilung von Naturnähe und Qualität eines dynamischen Lebensraumes wie dem Wattenmeer. Und darum geht es in dieser Schrift.

Bereits im Jahre 2004 beantragte das Institut für Vogelforschung „Vogelwarte Helgoland“ bei der Niedersächsischen Wattenmeer-Stiftung die Förderung einer Untersuchung zur Bedeutung umweltbedingter Verteilungsmuster von Schwarmfischen für Seevögel. Die Nationalparkverwaltung unterstützte dieses Ansinnen bereits damals ausdrücklich.

Professor Peter H. Becker erforschte seit dem Beginn der 1980er Jahre die in Wilhelmshaven auf künstlichen Pontons gelegene Flusseeschwalbenkolonie im Banter See, direkt an das Wattenmeer angrenzend. Mit Methoden der Individualerkennung wurde es nicht nur möglich, Reproduktionsparameter differenziert zu ermitteln, sondern Lebensleistungsdaten, Alterungsphänomene und vieles mehr zu entschlüsseln. Seine Nachfolgerin PD Dr. Sandra Bouwhuis setzt diese Forschung heute fort und erweitert sie um weitere Aspekte der Ökologie, Demographie oder Evolutionsbiologie. Mittlerweile handelt es sich um eine der am intensivsten und langfristigen untersuchten Vogelkolonien auf der Welt überhaupt. Detaillierte Einblicke in die Populationsstruktur und die das Überleben der Vögel beeinflussenden Umweltparameter wurden an diesem Standort erarbeitet und in angesehenen nationalen und internationalen Fachjournalen publiziert. Der Studienort am Banter See ist ideal geeignet, um die Interaktionen zwischen den Nahrung suchenden Flusseeschwalben und ihrer Beute, den im Freiwasser des Wattenmeeres und der Jade lebenden Schwarmfischen, zu untersuchen.

Gerade zu diesen Fischarten liegen aus dem Wattenmeer nur sehr begrenzt Daten und Informationen vor, so dass auch hieraus ein großes Forschungsinteresse des National-

parks resultierte. Und nicht zuletzt für die Umsetzung der EU-Meeresstrategie-Rahmenrichtlinie sind die Erkenntnisse des vorliegenden Forschungsberichtes von großem Wert.

Dass aus einem dreijährigen Forschungsprojekt eine inzwischen mehr als 10 Jahre abdeckende Zeitreihe entstehen konnte, ist allen Beteiligten zu verdanken, besonders aber der Ausdauer von Dr. Andreas Dänhardt, dem an dieser Stelle ein besonderer Dank gebührt.

Es war ein Glücksfall, dass mit der „Conger“ von Kapitän Karl-Heinz Rostek zudem ortsnah ein geeignetes Fischereifahrzeug vorhanden war, mit dem die Fischuntersuchungen auch finanziell langfristig gewährleistet werden konnten.

Mit dem vorliegenden Bericht haben wir nun erstmals einen Eindruck von der Zusammensetzung der pelagischen Fischfauna und ihren saisonalen Veränderungen sowie zwischen den Jahren im Nationalpark vorliegen. Die Untersuchungen waren Vorbild für ergänzende Untersuchungen mit gleicher Methodik an anderen Standorten im niedersächsischen Wattenmeer, die uns weitere Erkenntnisse verschafft haben.

Diese Studie bringt Licht in die komplexen Zusammenhänge zwischen den Fischbeständen im Wattenmeer sowie der benachbarten Gewässer und der Brutbestandsentwicklung und dem Bruterfolg der hier lebenden Seeschwalben. Damit wird ein wichtiger Teil des Nahrungsnetzes im Wattenmeer beleuchtet. Darüber hinaus konnte der Einfluss langfristiger Klimaoszillationen auf die Nahrungsfischverfügbarkeit und den Bruterfolg der Seeschwalben gezeigt werden, ebenso wie katastrophale Effekte kurzfristiger Wetterextreme auf das Überleben der Küken deutlich wurden – Parameter, die heute mehr denn je im Fokus von Zukunftsszenarien für das Wattenmeer stehen.

Ich möchte mich bei allen an dieser Auswertung und Publikation Beteiligten bedanken. Es liegt nun ein moderner, gut aufgemachter und hoch aktueller Band über ein wichtiges Thema des Nationalparkschutzes im Wattenmeer vor, der Ansporn zu weiteren Forschungen und Analysen sein darf und soll.

Peter Südbeck

Leiter der Nationalparkverwaltung Niedersächsisches Wattenmeer

# Zusammenfassung

Das Wattenmeer ist eine Drehscheibe des Vogelzuges und ein wertvolles Brutgebiet für viele Vogelarten. Zugleich ist es ein Bestandteil weiter Wanderrouen vieler Fischarten und ein wichtiges Aufwuchsgebiet für Jungfische.

Zwischen 2002 und 2009 wurde bei Fisch fressenden Seevögeln wie Seeschwalben ein unterdurchschnittlicher Bruterfolg festgestellt. Die überdurchschnittliche Kükensterblichkeit wies als eine mögliche Ursache auf eine schlechte Nahrungsversorgung hin. Dies war Auslöser dafür, die Nahrungsökologie von Flusseeeschwalben *Sterna hirundo* eingehender zu erforschen. Dafür bestanden in der Brutkolonie am Banter See in Wilhelmshaven, die seit Jahrzehnten intensiv untersucht wird, ideale Voraussetzungen. Die vorliegende Veröffentlichung gibt einen Überblick über die Nahrungsgrundlage der Flusseeeschwalben und grenzt mögliche Kausalzusammenhänge ein, mit deren Hilfe die Nahrungsnetzbeziehungen zwischen Fischen und Seeschwalben und die Populationsdynamik der Seevögel erklärt werden können. Anwendungsfelder der vorliegenden Erkenntnisse und zukünftige Forschungsschwerpunkte werden diskutiert. Auf Grundlage einer großen Vielfalt individualisierter Daten zur Brutbiologie und Kükenentwicklung, von Fütterungs- und Jagdbeobachtungen sowie von schiffsbasierten Netzfängen im Jagdgebiet der Flusseeeschwalben vom Banter See zwischen 2006 und 2015 wurden vielfältige Aspekte der Räuber-Beute-Beziehung zwischen den Seeschwalben und ihren Beutefischen beleuchtet.

Der Großteil der Brutverluste trat in allen betrachteten Untersuchungsjahren während der Kükenphase auf. Die mit Abstand häufigste Ursache hierfür war das Verhungern der Küken. Die frühe Kükenphase ist die empfindlichste Zeit im Reproduktionszyklus der Seeschwalben. Jedoch können auch ältere Küken betroffen sein, wenn die Altvögel ihren wachsenden Nahrungsbedarf nicht mehr decken können. Die Überforderung der Elternvögel hemmt über eine hormonelle Kaskade den Bruttrieb und die Investition in die Kükenaufzucht.

Von den 55 Fischarten, die im Jadebusen seit Beginn der Erhebungen nachgewiesen wurden, sind mit Hering *Clupea harengus* und Stint *Osmerus eperlanus* lediglich zwei Arten als Seeschwalbenbeute essenziell. Diese beiden Arten dominieren die pelagische Fischgemeinschaft hinsichtlich ihrer numerischen Abundanz und Biomasse und liefern von allen verfügbaren Beutefischen die meiste Energie pro Einheit Jagdaufwand. Während für den Stint keine verlässlichen überregionalen Bestandsdaten vorliegen, bringt der Heringsbestand, aus dem sich die Seeschwalbenbeute u. a. speist, seit 2002 bis dato nur schwache Nachwuchsjahrgänge hervor. Sprotten *Sprattus sprattus* sind als Beuteressource nur sporadisch relevant, können jedoch das Beutespektrum der Seeschwalben in manchen Jahren wertvoll ergänzen. Hochgradig integrierende Maßzahlen wie die Abundanz junger Heringe in der gesamten Nordsee und der Bruterfolg der Flusseeeschwalben korrelieren miteinander, was die überragende Rolle der Nahrungsversorgung zeigt, die trotz der Kompensation durch das Verhalten der Adultvögel und anderer Einflüsse wie z. B. Wetter und Prädation sichtbar bleibt.

Für die Kükenentwicklung und den Bruterfolg der Flusseeeschwalben am Banter See ist ferner das Zusammenspiel von Wetterphänomenen und der Verfügbarkeit vorhandener Beute relevant. Dabei wirken sich Wetterextreme wie Hitze und Kälte, Starkwind und Niederschläge am stärksten aus und können binnen kürzester Zeit hohe Sterblichkeitsraten bei den Küken hervorrufen.

Die individuelle Elternqualität bestimmt, wie gut eine Flusseeeschwalbe gegebene Umweltbedingungen ausnutzen kann. Die Beuteabundanz ist dabei nur eine Facette, die die Beuteverfügbarkeit bestimmt. Der Anteil unerklärter Variabilität in der Beziehung zwischen Maßen der Beuteverfügbarkeit und demografischen Parametern der Flusseeeschwalben beinhaltet eine starke Verhaltenskomponente. Die Ausnutzung der verfügbaren Beute hängt von der individuellen Entscheidung der jagenden Seeschwalben ab, ob durch erfolgreiche Jagd gewonnene Energie in das eigene Überleben oder in die Kükenaufzucht investiert wird. Dabei hängt der Energieaufwand für die erfolgreiche Jagd ebenso von den Umweltbedingungen ab wie die erbeuteten Zielarten. Je mehr Jagdversuche erfolgen, desto mehr erfolgreiche Jagdversuche gibt es auch. Allerdings verändert sich sowohl die Anzahl der Jagdversuche als auch die eingesetzte Jagdmethode mit der Windstärke. Von der Jagdmethode wiederum hängt das erreichbare Beutespektrum und somit der Energiegewinn relativ zum Energieaufwand ab.

Eine hohe Dichte an Heringen, Stinten und Sprotten innerhalb des Jagdradius, Winde zwischen 3 und 6 Bft. ohne Niederschlag, Wassertemperaturen unterhalb 22 °C sowie vielfältige hochwertige Beutealternativen sind günstige Voraussetzungen für einen hohen Reproduktionserfolg im Wattenmeer.

Die im vorliegenden Bericht präsentierten Ergebnisse erweitern das Verständnis der Prozesse, die die Räuber-Beute-Interaktion zwischen Seevögeln und Fischen steuern, eine Voraussetzung für die Bewertung des Status quo. Allerdings muss der Blick bei einer Vogelart mit einer transkontinentalen Zugroute wie der Flusseeeschwalbe zwangsläufig über das Wattenmeer hinausgehen. Die Nahrungsversorgung spielt eine Schlüsselrolle in der Populationsdynamik der Flusseeeschwalben und versetzt sie erst in die Lage, auch unter widrigen Umweltbedingungen Küken großzuziehen. Management-Maßnahmen sollten folglich darauf abzielen, den Seeschwalben „zu helfen, sich selbst zu helfen“, indem menschengemachte Sterblichkeitsursachen der Beutefische konsequent minimiert werden. Die Abundanz der Hauptbeutefische der Seeschwalben wird allerdings maßgeblich außerhalb des Wattenmeeres bestimmt und zwar von einer Reihe natürlicher und anthropogener Einflüsse. Die Vorstellung, dass es im Wattenmeer keine menschengemachten Engpässe geben darf (Tulp et al. 2017), greift vor dem Hintergrund der hier präsentierten Ergebnisse jedoch zu kurz.

Forschungsbedarf besteht weiterhin, u. a. hinsichtlich der Erfassungsmethodik und über die Faktoren, die die Verteilung der Fische und dadurch die Räuber-Beute-Überlappung steuern. Zudem muss geklärt werden, woher die Fische eigentlich kommen. Was steuert die Produktion, was limitiert sie und wie hoch und welcher Natur (natürlich oder anthropogen?) ist die Mortalität in den Gebieten bzw. entlang der Wander- oder Driftwege, in bzw. auf denen sich die verschiedenen Lebensstadien der Fische befinden?

Die Nahrungsverfügbarkeit wirkt auf vielfältige Weise auf fast alle demografischen Parameter der Flusseeeschwalben. Sie ist jedoch nicht nur für das Überleben der Küken und weitere Aspekte im Brutgebiet entscheidend, sondern wirkt sich auch auf dem Zug und im Überwinterungsgebiet aus.

# Summary

The Wadden Sea is an essential stopover site for migratory birds and an important breeding area. Likewise, the Wadden Sea is also important for migratory fish and a valuable nursery area. Between 2002 and 2009, fish-eating seabirds such as terns suffered below average breeding success, which was most likely due to food shortage as indicated by above average chick mortality. This observation initiated investigations into the feeding ecology of common terns *Sterna hirundo*. For this endeavour, the breeding colony at Banter See in Wilhelmshaven provided ideal conditions, where focussed research into demography and population dynamics of these birds has been conducted for decades.

The present analysis provides an overview over the feeding ecology of the common terns, identifies possible causal relationships potentially suit to explain functional relationships between the terns and their prey fish and the population dynamics of the terns. Potential management applications and future research perspectives are discussed.

Based on a variety of individual-based data on breeding biology and chick development, on feeding and foraging observations and ship-based fish catches in the foraging area of the common terns breeding Banter See between 2006 and 2015 many aspects of the predator-prey relationship between the common terns and the forage fish were revealed.

In all of the years investigated, brood losses mainly occurred during the chick phase. By far the most common cause was starvation of the chicks. The early chick phase appeared to be the most vulnerable stage within the reproductive cycle of the terns. Nevertheless, older chicks could also be affected, e.g. by parent birds being overcharged with covering the steeply rising food demand of their adolescent chicks. Too much stress feeding the chicks hampered parental investment in the offspring via a hormonal cascade.

Of the 55 fish species found in the Jade Bay since the investigations commenced, only herring *Clupea harengus* and smelt *Osmerus eperlanus* are essential as food for the terns. These two species dominate the pelagic fish community both numerically and in terms of biomass, and they yield the highest energy return per unit foraging effort. Reliable spatially-resolving abundance data for smelt is largely missing, whereas the herring spawning population providing prey for the common terns has produced poor recruitment since 2002. Sprat *Sprattus sprattus*, as a prey resource, is relevant only sporadically, yet in some years they make for a valuable supplement of the common terns' diet.

Highly integrative measures such as herring recruit abundance in the entire North Sea and breeding success of the common terns are significantly correlated. Despite the bias induced into these relationships e.g. by behaviour of the adult terns, weather and chick predation, the pivotal role of the food supply remains evident.

In addition to prey abundance, chick development and breeding success of the common terns breeding at Banter See are affected by a combination of weather phenomena and present food becoming available. Meteorological extremes such as heat, cold, strong winds and precipitation can affect foraging and, consequently, chick provisioning, to a point where chick mortality can increase drastically within days.

Against this background, the quality of parent birds determines how well any individual tern can cope with environmental conditions. In this respect, food abundance is just one of several factors determining food availability. The proportion of unexplained variability in the relationship between measures of food supply and demographic variables of the common terns contains a strong behavioural component. How terns utilize available prey depends on individual decisions whether energy obtained through successful foraging will be invested into the offspring or into the successful foragers' own survival. The energetic costs of successful foraging depends both on environmental foraging conditions and the prey species caught. Foraging attempts scale positively with foraging success, but the number of foraging attempts as well as the foraging method applied changes with wind speed. In turn, the foraging method determines the accessibility of different prey items and, thus, energy return on foraging effort.

In the Wadden Sea high abundance of herring, smelt and sprat within the terns' foraging range, wind force between 3 and 6 Bfts. with no rain, water temperatures below 22 °C and a high variety of energy-rich prey alternatives support high reproductive success.

The research presented in this report has yielded many new insights relevant for understanding the processes governing predator-prey-interactions as a condition for evaluating the status quo. However, dealing with a species annually migrating between continents such as the common tern, the scope needs to widen well beyond the Wadden Sea. Food acquisition plays a key role in the population dynamics of the common terns and enables them to raise chicks even under adverse environmental conditions. Management measures should thus aim at helping the terns to "help themselves" by rigorously minimizing anthropogenic mortality of their prey fish. Abundance of the common terns' main prey fish species is chiefly determined outside the Wadden Sea by a variety of natural and man-made influences. In light of the results presented in this report, the trilateral fish target, that "there should be no anthropogenic bottlenecks for fish in the Wadden Sea" (Tulp et al. 2017) falls short of addressing the appropriate scale for the terns' life history.

The immediate need for focussed research remains, e. g. on sampling design and strategy and on factors governing prey fish distribution and, thus, predator-prey-overlap. Moreover, gaining knowledge on the origin of the fish in the first place is essential. What drives production, what limits production and how large and of what kind (natural or man-made) is the mortality in the areas, i. e. along the migration or drift routes of the different life stages of the fish?

Prey availability affects virtually every demographic parameter of the common terns in multiple ways. Yet sufficient food supply is not only paramount for chick survival and other reproductive traits, but is likely to be key during migration and in the overwintering areas as well.

# 1. Einleitung

## 1.1 Marine Ökosysteme und die Rolle des Menschen

Marine Ökosysteme sind komplexe, adaptive Gefüge belebter und unbelebter Elemente, die miteinander interagieren und kollektiv Effekte hervorbringen, die auf allen Organisationsebenen vom individuellen Verhalten bis zur Dynamik des Gesamtsystems wirksam werden können (Cury et al. 2003, Levin & Lubchenco 2008). Aus ökologischer Perspektive erfüllt der Mensch oft die Rolle eines Räubers, z. B. in Form von Fischerei. Aber auch andere menschliche Aktivitäten können direkt oder indirekt Lebensräume i. w. S. sowie Tier- und Pflanzenpopulationen und ihre Interaktionen beeinflussen. Auch in großräumigen Schutzgebieten wie den Wattenmeer-Nationalparks an der niederländischen, deutschen und dänischen Nordseeküste lassen sich Beispiele dafür finden, dass menschliche Aktivitäten direkte oder indirekte Einflüsse auf Tierpopulationen hatten (Wolff 2000, Lotze et al. 2005, Lotze 2007) und bis heute haben (z. B. Markert et al. 2010, van Walraven et al. 2013, Temming & Hufnagl 2014).

Seit seiner Entstehung wurde das Wattenmeer durch Menschen in vielfältiger Weise genutzt. Bauern und Siedler der Küstenregionen fingen Säugetiere, Seevögel, Fische und Muscheln, wobei die Fischerei im Laufe der Zeit an Bedeutung gewann. Zunächst waren noch Süßwasserfische und wandernde Arten wie Lachse *Salmo salar* und Meerforellen *Salmo trutta trutta* Ziele der Fischerei. Nach Übernutzung ihrer Bestände und Zerstörung ihrer Habitate wurde die Fischerei auf marine Arten wie Hering *Clupea harengus* und Austern *Ostrea edulis*, später auch Schellfisch *Melanogrammus aeglefinus* und Kabeljau *Gadus morhua* immer bedeutender. Ab dem 16. Jahrhundert entwickelte sich im Wattenmeer eine intensive Fischerei auf Rochen, Plattfische und Krabben, während in den Ästuaren große Mengen an Stören *Acipenser sturio* und Lachsen gefangen wurden. Infolge der nicht nachhaltigen Nutzung brachen viele Bestände der Zielarten zusammen, und bislang weniger geschätzte Arten wurden Ziele neuer Fischereien, die jedoch ebenfalls drastische Bestandseinbrüche verursachten. Heute sind im Wattenmeer nur noch wenige Arten von kommerzieller Bedeutung, darunter Krabben *Crangon crangon*, Miesmuscheln *Mytilus edulis* und Herzmuscheln *Cerastoderma edule*, während intensive Schutzbemühungen zu einer Erholung einst übernutzter Robben- und Vogelbestände führten (Lotze 2007). Ob und wie Arten heute von menschlichen Aktivitäten berührt werden, ist oftmals nicht leicht zu beurteilen. Natürliche und menschliche Einflüsse betreffen Populationen einer Art, verschiedene Arten oder Artengruppen oft auf unterschiedliche Weise. So werden Fischpopulationen an den Verbreitungsgren-

zen ihrer Art stärker beeinflusst als solche, die sich im Zentrum der Verbreitung befinden. Im Freiwasser lebende (pelagische) Arten können auf Änderungen im Wasser anders reagieren als bodenlebende (demersale) Fische, die in der Regel weniger mobil sind und deren Habitate räumlich stärker begrenzt sind (s. aber Bolle et al. 2009), und Fischarten und Lebensstadien mit sehr spezifischen Habitatansprüchen reagieren empfindlicher auf Veränderungen als Generalisten (Rijnsdorp et al. 2009, 2010). Zudem wirken anthropogene und natürliche Umweltfaktoren weder isoliert noch additiv, sondern vielmehr interaktiv und nicht-linear. Beispielsweise ist selten ausschließlich der Klimawandel für tiefgreifende Veränderungen von Fischgemeinschaften verantwortlich. Als wiederkehrendes Muster kann stattdessen eine Kombination von Überfischung und Klimaveränderungen einen alternativen Ökosystemzustand manifestieren (Heath 2005, Kirby et al. 2009, Engelhard et al. 2014). Schließlich scheinen Ökosysteme umso widerstandsfähiger gegenüber Umweltveränderungen zu sein, je vielfältiger die funktionellen Beziehungen zwischen ihren belebten Komponenten sind.

## 1.2 Langzeitdatenreihen und die Notwendigkeit, schnell zu handeln

Menschen, auch Fachleute, vertrauen am ehesten dem, was sie mit eigenen Augen gesehen haben und neigen zu Skepsis gegenüber mehr oder weniger alten Berichten davon, wie es früher einmal war. Eine kollektive Amnesie scheint gegenüber Veränderungen zu herrschen, die längere Zeit zurückliegen, weil kaum jemand alte Bücher oder Berichte liest. Stattdessen prägen die eigenen Erfahrungen und Anschauungen das Bild, das wir von intakten Ökosystemen haben, auch wenn diese Ökosysteme längst anthropogen beeinflusst sind. Dieses als „Shifting environmental baseline“ bekannte Phänomen (Pauly 1995, Pinnegar & Engelhard 2008) führt dazu, dass die derzeitigen und oft degradierten Zustände unserer Ökosysteme als normal akzeptiert werden, und – in Ermangelung fundierter und verlässlicher Referenzszenarien – Managementziele lediglich darauf abzielen, weitere Verschlechterungen zu vermeiden. Es ist deshalb unumgänglich, dass wir uns ein wesentlich klareres Bild davon verschaffen, wie sich die Dinge verändert haben und was schon alles verloren gegangen ist (Roberts 2012).

Dazu können methodisch konsistente Beobachtungen über einen langen Zeitraum einen wichtigen Beitrag leisten, indem sie relative Veränderungen sichtbar machen, die bei der Betrachtung kürzerer Perioden verborgen blieben (Aebischer et al. 1990, Becker

1991, de Leeuw et al. 2008, Dänhardt & Becker 2011a, Heessen et al. 2015, van der Veer et al. 2015). Langzeitbeobachtungen gehen oft aus Bestandsaufnahmen im Sinne eines Monitorings hervor, die relevante Informationen über Umweltveränderungen liefern sollen. Die systematische Umweltbeobachtung ist der erste von *fünf Schritten* zur Anpassung menschlicher Aktivität mit dem Ziel, einen guten Umweltzustand zu erhalten oder einen schlechten zu verbessern. Auf der Grundlage von Langzeitbeobachtungen können Entwicklungen erkannt und in Bezug auf Naturschutzziele bewertet werden (*Schritt 1*). Langzeitbeobachtungen können z. B. demografische Parameter von Seevögeln oder der Arten- und Größenstruktur einer Fischgemeinschaft sein. Zunächst in einem korrelativen Ansatz können Vergleiche mit Veränderungen anderer, die beobachteten Veränderungen möglicherweise erklärenden Variablen angestellt werden, um Hinweise auf mögliche funktionelle Beziehungen und kausale Zusammenhänge zu erhalten (*Schritt 2*). Daraus aufgestellte Hypothesen über funktionelle Beziehungen und Kausalzusammenhänge müssen dann ggfs. experimentell überprüft werden (*Schritt 3*). Derartige Untersuchungen stellen das erforderliche Wissen bereit, um die Beeinflussbarkeit durch menschliches Handeln zu beurteilen und ggfs. Management-Maßnahmen zu entwickeln und umzusetzen (*Schritt 4*). Die fortlaufende Umweltüberwachung gestattet schließlich die Erfolgskontrolle der eingeleiteten Maßnahmen und eröffnet so die Möglichkeit eines adaptiven Managements (*Schritt 5*). Ein fundamentales Problem bei diesem Prozess sind die unterschiedlichen Zeitskalen, auf denen sich Ökosystem- oder Populationsveränderungen vollziehen und auf denen Anpassungen menschlichen Handelns, sofern ursächlich für die beobachteten unerwünschten Veränderungen, i. d. R. erfolgen können (de Leeuw et al. 2008). Die Genese von Datenreihen, die lang genug für sinnvolle Trendanalysen sind, benötigt Zeit. Oft muss jedoch rasch reagiert werden, um langfristige und möglicherweise irreversible negative Veränderungen zu vermeiden. Auch wenn aus diesem Grund die Erforschung ökosystemarer Prozesse wie z. B. funktioneller Räuber-Beute-Beziehungen und eine systematische Umweltüberwachung möglichst zeitgleich erfolgen sollten, ist die systematische Umweltbeobachtung die Voraussetzung dafür, zuallererst Veränderungen zu bemerken und reale Trends von kurzfristiger Variation unterscheiden zu können. Zwar werden in aller Regel zunächst nur einzelne Organismengruppen oder Arten betrachtet. Bei der Interpretation der Trends wird jedoch fast zwangsläufig der Bezug zu anderen Organismengruppen (z. B. zu den Räubern oder zur Beute) hergestellt. Oft stehen die dafür benötigten Daten jedoch nicht zur Verfügung oder methodische Unterschiede erschweren den direkten Vergleich. Wo verschiedene Organismengruppen und andere Begleitparameter parallel über einen längeren Zeitraum erfasst werden, können bereits durch korrelative Analysen kausale Zusammenhänge eingegrenzt werden (Aebischer et al. 1990).

### 1.3 Hintergrund und Ziele des vorliegenden Berichts

Zwischen 2005 und 2008 untersuchten Wissenschaftler des Instituts für Vogelforschung „Die Bedeutung umweltbedingter Verteilungsmuster von Schwarmfischen für Seevögel im Ökosystem Niedersächsisches Wattenmeer“ (Dänhardt & Becker 2008) im Rahmen eines von der niedersächsischen Wattenmeer-Stiftung geförderten Forschungsprojekts. In der Brutkolonie am Banter See in Wilhelmshaven, in der seit Anfang der 1980er Jahre individuen-basierte Forschung an Flusseeeschwalben *Sterna hirundo* betrieben wird, wurden wichtige Kenngrößen der Brutphänologie, des Kükenwachstums, der Nahrungsökologie und des Bruterfolgs erhoben. Zugleich wurden über die gesamte Brutsaison von der Balz im April bis zur Auflösung der Kolonie im August innerhalb des Jagdradius der Flusseeeschwalben schiffsbasierte Fischerfassungen durchgeführt, deren Zeitplan sich an der Brutphänologie der Flusseeeschwalben orientierte. Diese Fischerfassungen wurden mit einem sogenannten Hamennetz durchgeführt, einem stationären Fanggerät, welches nahezu die gesamte Wassersäule überspannt und mit dem dadurch repräsentative Daten über die pelagischen Beutefische der Flusseeeschwalben gewonnen werden konnten. So wurden seit 2006 methodisch standardisiert die Artenzusammensetzung, die Abundanz und die Längenverteilung der Fischfauna im zentralen Jadebusen erfasst. Nach Abschluss des o. g. Forschungsprojektes wurde die Fischerei im Jadebusen in einer Kooperation zwischen der Nationalparkverwaltung Niedersächsisches Wattenmeer, dem Institut für Vogelforschung „Vogelwarte Helgoland“ und Dr. Andreas Dänhardt bis einschließlich 2015 fortgesetzt. So ist nach nunmehr 10 Jahren ein Datensatz entstanden, der durchaus als kleine Zeitserie bezeichnet werden kann und der es mittlerweile gestattet, relative Veränderungen der gemessenen Variablen zu erkennen und zu interpretieren.

Wie durch das Zusammenwirken der Abundanz (im System), der Verfügbarkeit (auf verschiedenen Raum-Zeit-Skalen) und der Qualität (Energiegehalt) der Nahrungsfische mit dem Jagdverhalten und -erfolg der Flusseeeschwalben über ihre Energiebilanz die Brutphänologie, die Kükenentwicklung und schließlich der Bruterfolg beeinflusst wird, soll die vorliegende Analyse klären, die

- einen Überblick gibt über die gewonnenen Erkenntnisse zur Nahrungsgrundlage der Flusseeeschwalben und anderer Fisch fressender Seevögel,
- anhand korrelativer Methoden mögliche Kausalzusammenhänge eingrenzt, mit deren Hilfe die Nahrungsnetzbeziehungen zwischen Fischen und Seeschwalben und die Populationsdynamik der Seevögel erklärt werden könnten,
- neue Hypothesen und Fragestellungen für zukünftige Schwerpunkte von Forschung und Auswertung vorschlägt und schließlich

- Wege aufzeigt, wie die aus den Untersuchungen gewonnenen Erkenntnisse und das erweiterte Prozessverständnis dem Naturschutz im Nationalpark und darüber hinaus zugutekommen könnten.

Die multiperspektivische Beschreibung der Räuber-Beute-Beziehung zwischen den Flusseeeschwalben und den Fischen

befördert nicht nur das grundlegende Verständnis der Biologie der Arten und ihrer Interaktion. Sie bedient zugleich mehrere Anforderungen der EU Meeresstrategie-Rahmenrichtlinie (EU 2008) bzgl. Biodiversitäts- und Nahrungsnetzaspekten, insbesondere im Hinblick auf pelagische Fische, für die die Datenlage und der Kenntnisstand im Wattenmeer noch immer sehr dürftig sind.

## 2. Das Nahrungsnetz des Wattenmeeres

### 2.1 Drehscheibe des Vogelzuges und wertvolles Brutgebiet

Das Wattenmeer ist eines der weltweit bedeutendsten Feuchtgebiete für wandernde Wasservögel. In seiner Funktion als „Drehscheibe“ und „Tankstelle“ auf dem ost-atlantischen Zugweg hat es internationale Bedeutung für den Jahres- und Lebenszyklus von etwa 10 – 12 Millionen Wasser- und Watvögeln, die das Wattenmeer als Rast-, Mauser- und/oder Überwinterungsgebiet nutzen (Melfoite et al. 1994, Blew et al. 2015). Diese Arten profitieren von der hohen Produktivität des Wattenmeeres, das etwa 14.700 km<sup>2</sup> umfasst, darunter 4.534 km<sup>2</sup> Wattflächen, die einen ungeheuren Nahrungsreichtum für die durchziehenden und rastenden Wasser- und Watvögel bereithalten. Für mindestens 52 geografisch getrennte Populationen von 41 Wasser- und Watvogelarten hat das Wattenmeer im Sinne der Ramsar-Konvention internationale Bedeutung (Exo et al. 2000). Viele Vogelarten sind auf das Wattenmeer angewiesen, um ihre Energiereserven auf dem Frühjahrszug in die Brutgebiete (Heimzug) wie auch auf dem Herbstzug in die Winterquartiere (Wegzug) aufzufüllen (Smit & Piersma 1989). Unter anderem aus diesen Gründen ist das Wattenmeer in allen Anrainerstaaten streng geschützt, in weiten Teilen als Nationalpark und schließlich zum UNESCO-Weltnaturerbe erklärt worden (CWSS 2016).

Neben den wandernden Arten nutzen auch mehr als 30 Vogelarten mit etwa 400.000 Paaren das Wattenmeer alljährlich zur Brut (Fleet et al. 1994, Koffijberg et al. 2015). Für einige Arten stellt das Wattenmeer das bedeutendste Brutgebiet in Nordwest-Europa dar, z.B. für Löffler *Platalea leucorodia*, Austernfischer *Haematopus ostralegus*, Säbelschnäbler *Recurvirostra avosetta*, Seeregenpfeifer *Charadrius alexandrinus*, Rotschenkel *Tringa totanus*, Heringsmöwe *Larus fuscus*, Lachseeeschwalbe *Gelochelidon nilotica* und Brandseeeschwalbe *Thalasseus sandvicensis*. Mehrere

Arten sind im Anhang 1 der EU-Vogelschutzlinie als in Europa gefährdete Arten gelistet. Daneben sind in den nationalen Roten Listen viele Arten als gefährdet aufgeführt, darunter auch die Flusseeeschwalbe. Koffijberg et al. (2015) stellten die Bestandstrends aus den letzten 20 Jahren zusammen, die für Fluss- und Küstenseeschwalbe *Sterna paradisaea* in den meisten Regionen des Wattenmeeres negativ ausfielen. Auch Brand- und Zwergseeeschwalben *Sternula albifrons* haben in einigen Regionen abgenommen, während sich die Bestände anderer Vogelarten positiv entwickelten. Wenn wir Seeschwalben als Bioindikatoren für ihre Nahrungsvorkommen nutzen (Becker 2003, Dänhardt & Becker 2011a), dann könnten die Bestandsabnahmen auf Probleme in der Ernährung mit pelagischen Jungfischen hindeuten. Außerdem wirken lokal fehlende Dynamik der Bruthabitats, Prädation oder Einflüsse von Umweltchemikalien nachteilig auf die Brutvorkommen und Bestände von Seeschwalben und anderen Arten (Dittmann & Becker 2012, Dittmann et al. 2012, JMBB 2013). Von daher sind integrierte Untersuchungen von Nahrungsfischvorkommen, Reproduktion und Populationsentwicklung der Seeschwalben sehr wichtig, die 2005 am Jadebusen an der Flusseeeschwalbe begannen.

### 2.2 Die Bedeutung der Brutphase für die Lebens-Historie der Flusseeeschwalben

Die Fitness eines Individuums äußert sich in der Gesamtzahl seiner Nachkommen, die ihrerseits wieder zur Reproduktion schreiten. Eine große reproduktive Lebensleistung erzielen Individuen einerseits durch hohe Überlebensraten, so dass sie ein hohes Lebensalter erreichen und sich viele Jahre lang fortpflanzen können, andererseits durch eine hohe jährliche Reproduktionsrate. Allerdings stehen dem Gewinn an Fitness durch die Zahl der produzierten Jungen die Kosten für die Reproduktion

gegenüber, denn sich fortzupflanzen verlangt Zeit und Energie, die die Elterntiere zusätzlich zur Sicherung ihres eigenen Überlebens aufbringen müssen. Der Aufwand für die Reproduktion und das Überleben muss daher ausgewogen sein, damit sich die langfristigen Reproduktionschancen des Individuums nicht verringern (Stearns 1992). Das Individuum verschleißt sich mit den Jahren, besonders bei langlebigen Arten wie Seevögeln (Bauch et al. 2013), da sie viele Ressourcen in die Reproduktion investieren. Verhalten, welches die Reproduktionskosten minimiert, wird daher durch einen hohen Lebensbruterfolg von der Selektion begünstigt.

So ist auch das ganze Leben der Flusseeeschwalbe auf die Fortpflanzungsphase hin optimiert. Nach der Brutsaison ziehen Alt- und Jungvögel in die westafrikanischen Überwinterungsgebiete (Bairlein et al. 2015, Becker et al. 2016). Ihre Ernährungskondition dort ist entscheidend, damit die Brutvögel im Folgejahr wieder rechtzeitig und in guter körperlicher Verfassung am Brutplatz eintreffen und Chancen haben, ein geeignetes Territorium und einen Partner zu finden. Während der Reproduktion ist die Abstimmung mit dem Paarpartner bei der Betreuung des Geleges und der Jungen von großer Bedeutung für den Bruterfolg (z. B. Riechert et al. 2017). Förderlich ist die langfristige Paarbindung, die Flusseeeschwalben normalerweise eingehen (González-Solís et al. 1999, Rebke et al. 2017), und die Wahl eines ungefähr gleichaltrigen Partners mit ähnlicher Erfahrung (Ludwig & Becker 2008), sofern sie den letztjährigen Partner verloren haben. Jeder Elternteil muss die eigene Nahrungssuche im Wechsel mit der Betreuung am Nest und mit dem Partner vereinbaren, um sich vor allem während der anstrengenden Phase der Kükenaufzucht nicht zu verausgaben. Der Bruttrieb der Altvögel bei der Bebrütung des Geleges und später bei den unterschiedlichen Aufgaben in der Kükenaufzucht unterliegt einer hormonellen Steuerung (Riechert et al. 2014a). Mit zunehmendem Alter verbessern sich die Flusseeeschwalben in vielen Merkmalen wie rechtzeitiger Ankunft, frühzeitigem Legetermin, der Körperkondition, der Wahl des Nistplatzes und im jährlichen Bruterfolg (Limmer & Becker 2007, Rebke et al. 2010, Becker 2015, Zhang et al. 2015a). Selbst in hohem Alter lohnt es sich zu brüten, da auch sehr alte Flusseeeschwalben noch Küken zum Ausfliegen bringen können (Zhang et al. 2015b).

Reproduktionserfolg setzt jedoch günstige Umweltbedingungen voraus. So müssen Verluste durch Fressfeinde gering bleiben, das Nahrungsangebot für die Familie muss ausreichend und die Jagdbedingungen günstig sein. Für die Flusseeeschwalben vom Banter See in Wilhelmshaven bilden hauptsächlich pelagische Schwarmfische wie Hering *Clupea harengus*, Sprotte *Sprattus sprattus* und Stint *Osmerus eperlanus* aus dem Jadebusen die Nahrungsbasis. Sie stellt am Banter See den wesentlichen Fak-

tor für den Bruterfolg der Flusseeeschwalben (Dänhardt & Becker 2011a) sowie ihren Bestand (Szostek & Becker 2012) dar, der hauptsächlich in Abhängigkeit von den Nahrungsbedingungen schwankt.

## 2.3 Eine Drehscheibe des Fischzuges und wertvolles Aufwuchsgebiet

Das Wattenmeer ist nicht nur Teil eines internationalen Vogelzugsystems. Viele marine und diadrome Fischarten nutzen das Wattenmeer innerhalb ihres Lebenszyklus, allerdings vollzieht davon nur ein geringer Anteil den gesamten Lebenszyklus auch dort (Abbildung 2.3.1). Vielmehr prägen wandernde Arten die Fischfauna des Wattenmeeres und sorgen für eine hohe saisonale Dynamik hinsichtlich der Arten- und Größenstruktur. Strukturelle und funktionelle Veränderungen der Fischgemeinschaft müssen folglich stets im Lichte ontogenetischer Wanderungen betrachtet werden und haben, je nach Art, oft ihre Ursachen außerhalb des Wattenmeeres in der Nordsee oder in den Flüssen. Von allen Wirbeltieren im Nahrungsnetz des Wattenmeeres stellen Fische die größte Biomasse, wodurch sie als Konsumenten und Beute eine Schlüsselrolle einnehmen.

Fischarten mit der größten Auswirkung auf den Energiefluss durch das Nahrungsnetz leben nicht ganzjährig im Wattenmeer, sondern kommen aus den großen Flüssen und aus der Nord-

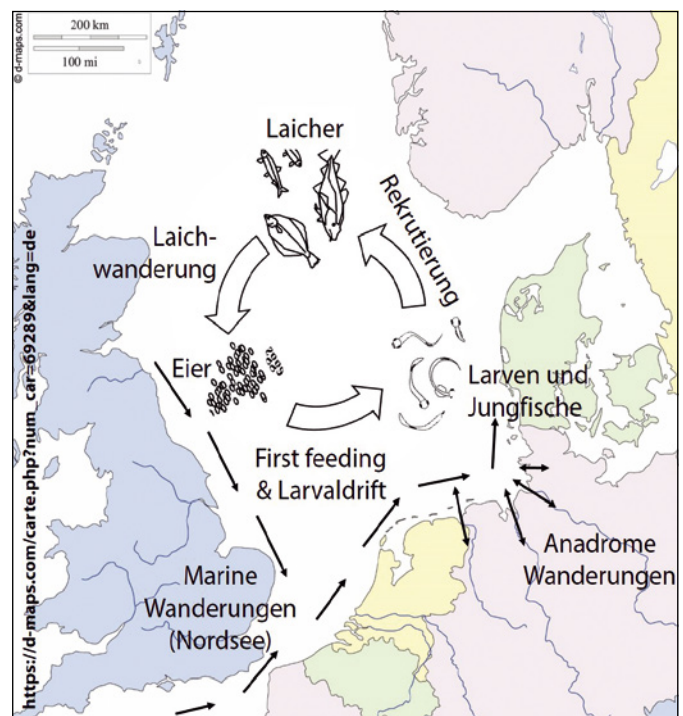


Abbildung 2.3.1: Fischwanderungen zwischen Nordsee und Wattenmeer (marine Wanderungen, z. B. Hering und Scholle) und zwischen den Flüssen und dem Wattenmeer (anadrome Wanderungen, z. B. Stint und Finte).  
Verändert nach Harden-Jones (1968).

see. Die relative Bedeutung des Wattenmeeres insbesondere für die im Freiwasser lebenden Fischarten ist bisher kaum bekannt („Sammelbecken“ oder „Rand des Verbreitungsgebietes“?). Ebenso kann die relative Bedeutung verschiedener Fischarten für das Nahrungsnetz des Wattenmeeres bisher kaum zuverlässig abgeschätzt werden.

Die Fischarten, die den Seeschwalben als Beute dienen, sind ausnahmslos solche, die innerhalb der Nordsee (Hering, Sprotte, Wittling *Merlangius merlangus*) oder zwischen den Flüssen und Wattenmeer (Stint, Finte *Alosa fallax*) mitunter sehr weite Wanderungen vollziehen.

Wenngleich Laichaktivität des **Herings** im Frühjahr im Wattenmeer belegt ist, spielen diesjährige und einjährige Jungfische aus Laichereignissen im Herbst und Winter entlang der britischen Ostküste die entscheidende Rolle als Nahrung für Seeschwalben und andere Fisch fressende Tiere im Wattenmeer. Nachdem die Heringslarven geschlüpft sind, driften sie entgegen dem Uhrzeigersinn entlang der nordfranzösischen, belgischen und niederländischen Küste bis ins Wattenmeer. Bei Ankunft ist ihre Metamorphose nahezu abgeschlossen, und die 3–4 cm langen Jungheringe treten ab April mitunter massenhaft auf (Dickey-Collas et al. 2009) und stehen Ende Mai/Anfang Juni zum Schlupfzeitpunkt der Flusseeeschwalbenküken als Nahrung zur Verfügung. Wie auch bei Eiern und Larven ist die Sterblichkeit der Jungfische noch immer immens, aber einige der im Herbst und Winter gelaichten Tiere überleben und bleiben in Küstennähe, wo sie im Frühjahr des folgenden Jahres als einjährige Jungfische von Wissenschaftlern und Seeschwalben gefangen werden und für Letztere eine wertvolle Balznahrung darstellen. Trotz einer über zwei Jahrhunderte währenden Erforschung sind mit den Gesetzmäßigkeiten der Wanderungen aus den Laichgründen in die Aufwuchsgebiete, dem Grad der Vermischung verschiedener Populationen und Bestände und der Rekrutierung der Jungfische zum Adultbestand fundamentale Fragen der Heringsbiologie und -ökologie bis heute ungeklärt (Geffen 2009), die direkt die Nahrungsverfügbarkeit für die Seeschwalben berühren.

Anders als der eng verwandte Hering geben **Sprotten** zwischen März und September wiederholt Portionen pelagischer Eier ins Wasser ab, je weiter östlich, desto später (Munk 1991, Baumann et al. 2009). Sprotten sind fast immer im Wattenmeer anzutreffen, allerdings ist die Dynamik, nach der Sprotten gehäuft oder sporadisch vorkommen, noch völlig unverstanden. Wie beim Hering treten vorwiegend die Jungfische auf, die dann als Kükennahrung der Seeschwalben in manchen Jahren durchaus wichtiger werden können als Heringe. Jahre großer Sprottenabundanz können den Bruterfolg der Seeschwalben entscheidend befördern (Dänhardt & Becker 2011a).

Während der **Kabeljau** im Wattenmeer so gut wie gar nicht mehr beobachtet wird, werden Anfang Juni regelmäßig junge

**Wittlinge** im Wattenmeer gefangen, die in den meisten Jahren nur wenige Wochen bleiben. Beide Arten können in anderen Jahren jedoch massenhaft auftreten (Berghahn 1996) und dann auch eine wichtige Rolle für die Seeschwalben spielen (Becker et al. 2001, Dänhardt & Becker 2008), vor allem wenn die Hauptnahrungsarten Hering, Sprotte und Stint knapp sind. Ihre Phänologie und ihr extrem schnelles Wachstum passen jedoch nicht optimal zur zeitlichen Sequenz der Seeschwalbenreproduktion, und auch ihr geringer Fettanteil macht sie als Seeschwalbennahrung weniger geeignet als Stinte und heringsartige Fische (Massias & Becker 1990).

Der Lebenszyklus des **Stintes** erstreckt sich vom reinen Süßwasser in den Flüssen bis ins quasi-marine Milieu des Küstenmeeres und umfasst dabei einen Salinitätsgradienten von über 30 psu („Practical salinity units“; entspricht Promille). Geschlechtsreife Tiere sammeln sich im Spätwinter vor den Ästuaren der großen Flüsse und wandern bei Überschreiten einer Temperaturschwelle flussaufwärts (Belyanina 1969), wo sie ihre limnischen Laichgründe aufsuchen (Lillelund 1961). Viele Stinte sterben nach dem Laichen. Die Überlebenden wandern ins Meer zurück, wohin ihnen die Jungstinte gegen Ende des Sommers folgen (Vorberg & Breckling 1999). Das Wattenmeer scheint ein Durchgangsgebiet für die Stinte zu sein, allerdings gibt es Hinweise, dass Stinte den Jadebusen gezielt aufsuchen (Dänhardt 2015). Im Jadebusen treten mindestens drei Altersklassen auf, von denen ein- bis zweijährige Jungfische den Seeschwalben als Balz- und Kükennahrung dienen. Von den Beutefischen der Flusseeeschwalben wird der Stint neben Hering und Sprotte in den größten Anteilen verfüttert.

Einen mit dem Stint vergleichbaren Lebenszyklus vollzieht die **Finte**, die der Familie der heringsartigen Fische angehört. Ihre Phänologie passt nicht zu der der Flusseeeschwalben, allerdings können die im Spätsommer aus den Flüssen ins Wattenmeer einwandernden Jungfinten für spät geschlüpfte Flusseeeschwalbenküken eine wertvolle Nahrung sein, insbesondere dann, wenn z.B. als Reaktion auf zu hohe Wassertemperaturen die Hauptbeute aus dem Jagdradius um die Kolonie abwandert (Schreiber 2007).

## 2.4 Die Bedeutung von Aufwuchsgebieten für die Populationsdynamik der Fische

Laichreife Fische wandern in die Laichgebiete, dort gelaichte Eier entwickeln sich zu Larven, die nach Aufzehrung ihres Dottersacks erstmals externe Nahrung aufnehmen müssen (First feeding) und mit der vorherrschenden Strömung in die Aufwuchsgebiete driften (Larvaldrift). Dort wachsen die Larven zu Jungfischen heran, die teils mehrere Jahre vom Adultbestand

getrennt leben und erst mit Eintreten der Geschlechtsreife zu diesem „rekrutieren“ (Abbildung 2.3.1). Ästuarine und küstennahe Aufwuchsgebiete wurden stets als wertvoll betrachtet, und auch das Wattenmeer wird als wichtiges (Bolle et al. 2009, Jäger et al. 2009), für manche Arten gar essentielles (Rauck & Zijlstra 1978) Aufwuchsgebiet bewertet. Wanderungen zwischen der Nordsee, den tieferen Bereichen des Küstenmeeres und dem Wattenmeer werden durch ein Zusammenspiel zwischen der Phänologie der Arten, der Strömung und der Wassertemperatur gesteuert. Größere räumliche Untereinheiten wie z.B. Tidebecken repräsentieren ein Habitat-Mosaik, in dem die Fische abhängig von den Gezeiten, der Morphologie und der Konnektivität zwischen den Habitaten versuchen, die vorhandenen Ressourcen auszunutzen, ohne Fressfeinden zum Opfer zu fallen. Innerhalb der einzelnen Habitats bedingen Struktur, Vielfalt und Quantität von Mikrohabitats die Habitatqualität als Aufwuchsgebiet (Abbildung 2.4.1). Unter der Annahme, dass jeder Fisch mindestens einmal im Leben zur Reproduktion gelangen „will“, ergibt sich der Wert eines Aufwuchsgebietes wie dem Wattenmeer für Fische aus dem relativen (Beck et al. 2001) bzw. dem absoluten (Dahlgren et al. 2006) Beitrag der heranwachsenden Jungfische zum Laicherbestand. Hierbei spielt die Qualität als Wachstumsumgebung der einzelnen Habitats oder Habitatkombinationen ebenso eine entscheidende Rolle, wie die Überlebenswahrscheinlichkeit, die wiederum mit der für Fische häufigsten Todesursache in natürlichen Ökosystemen einhergeht: der Prädation.

In einem weiterführenden konzeptionellen Ansatz beschreiben Nagelkerken et al. (2015) ein Aufwuchsgebiet („nursery“) als ein räumlich strukturiertes Gebiet, das aus funktionell miteinander verbundenen Habitats besteht. Aggregiertes

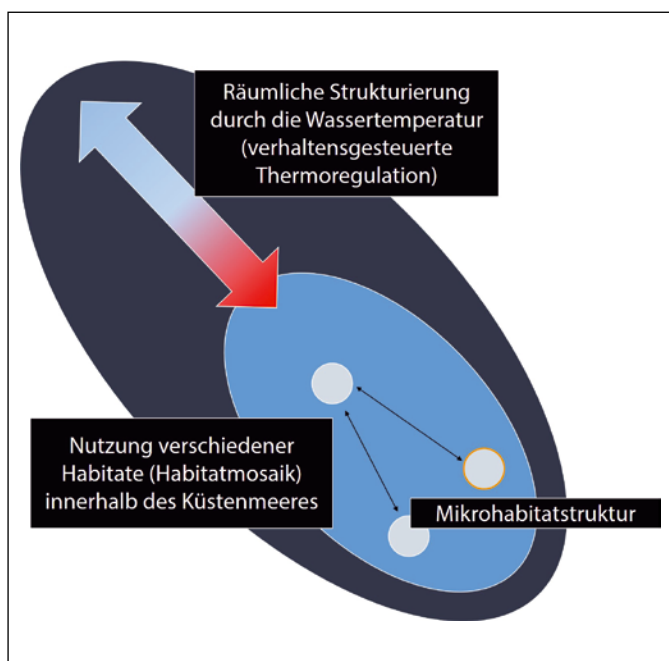


Abbildung 2.4.1: Schematisiertes Habitatmosaik innerhalb des Wattenmeeres.

Auftreten von Arten und Individuen zeigt Zentren dieses Habitat-Mosaiks an, das durch art- und stadienspezifische Aktionsradien begrenzt ist. Wanderwege unterschiedlicher Ausdehnung verbinden solche Aggregationszentren durch ontogenetische, tiden- oder temperaturbedingte Habitatwechsel und durch Wanderungen zwischen Meer/Flüssen und der Küste. Aufwuchsgebiete stellen demnach ein komplexes Mosaik interagierender Habitateinheiten bereit sowie Verbindungen unter ihnen, die die Interaktionen ermöglichen (Sheaves 2009).

Auf diese Weise steuern Wanderungen und Habitatnutzung der Fische die Räuber-Beute-Überlappung und somit auch die Nahrungsverfügbarkeit für Seeschwalben, wobei die von der Beute wahrgenommene Bedrohung durch Räuber – und nicht nur der reale Prädationsakt – durchaus auch als Habitatparameter verstanden werden muss (Helfman 1989, Helfman & Winkelman 1997, Dänhardt & Becker 2011 b).

## 2.5 Top-Prädatoren und die „Wespentaille“ mariner Ökosysteme

Knapp unterhalb des Menschen stehen Raubfische, Meeressäuger und Seevögel an der Spitze mariner Nahrungsnetze. Während diese Top-Prädatoren durchaus ein entscheidendes Populationsregulativ für ihre Beuteorganismen sein können, indem sie eine sogenannte Top down-Kontrolle ausüben (Boyd et al. 2006, Österblom et al. 2007, Heithaus et al. 2008, Temming & Hufnagl 2014), hängt ihre Populationsdynamik selbst direkt von Veränderungen ihrer Beutepopulationen ab (Boyd et al. 2006, Frederiksen et al. 2006, Österblom et al. 2007). Durch diesen als Bottom-up-Kontrolle bekannten Prozess können ontogenetische Parameter von Seevögeln und anderen Top-Prädatoren Veränderungen in marinen Ökosystemen anzeigen (Abbildung 2.5.1). Seevögeln und anderen Räubern wurde daher ein potenzieller Indikatorwert zugeschrieben (Cairns 1987, Furness & Tasker 2000, Piatt et al. 2007, Einoder 2009). Dies setzt allerdings voraus, dass die funktionellen Beziehungen zwischen der Umweltdynamik und diese anzeigenden Parameter auf Gemeinschafts-, Populations- oder Individuenebene hinreichend verstanden sind und im besten Fall quantifiziert werden können (Dänhardt & Becker 2011a). Dass die „Kalibrierung“ zwischen Ursache (Umweltveränderung) und Wirkung (Veränderung z.B. bei den Seevögeln) oft sehr schwierig ist, mag erklären, dass trotz umfangreicher Literatur zu diesem Thema (zusammengefasst in Harding et al. 2006) Seevögel eher selten als Indikatoren in einem Management-Kontext genutzt werden (Grémillet & Charmantier 2010).

Es existieren überzeugende Belege für beide Richtungen der Kontrolle von Räuber- und Beutepopulationen, und eine Inter-

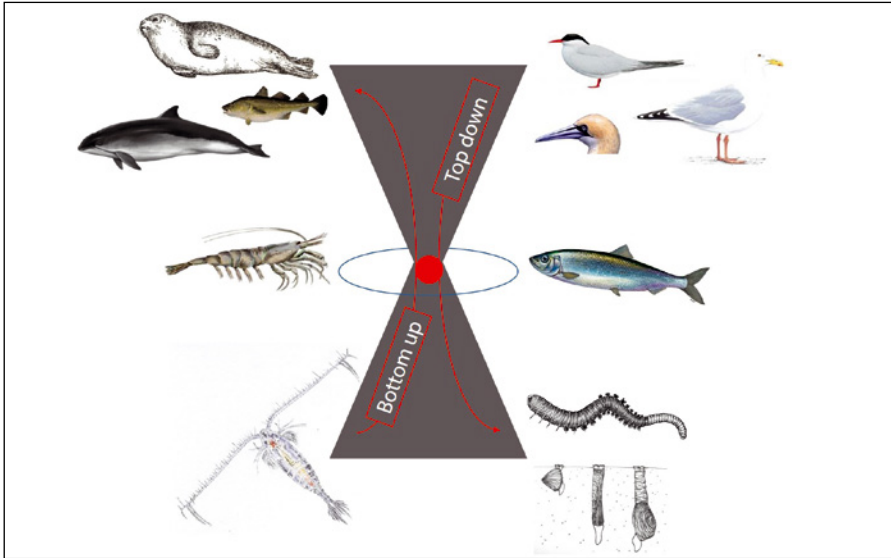


Abbildung 2.5.1: „Wespentailen-Ökosystem“. Energieflüsse werden vom Zooplankton und benthischen Invertebraten über pelagische Schwarmfische und Garnelen auf mittlerem trophischem Niveau hinauf zu den Meeressäugern, Raubfischen und Seevögeln transferiert (bottom-up). Meist durch die Fischerei induziert führt ein geringerer Feinddruck infolge übernutzter Top-Prädatoren zu erhöhter Prädation durch Schwarmfische auf die unteren Ebenen des Nahrungsnetzes (top-down). Auf diese Weise nimmt die mittlere trophische Ebene eine zentrale Rolle ein.

aktion zwischen ihnen als treibender Mechanismus im Ökosystem ist wahrscheinlich (Engelhard et al. 2011). Auf mittlerem trophischem Niveau ernähren sich Schwarmfische von Zooplankton und werden von Raubfischen, Meeressäugern und Seevögeln gefressen. Auf diese Weise machen sie die Produktion des Zooplanktons Tieren auf höheren trophischen Stufen verfügbar (Cury et al., 2000; Alder et al. 2008; Bakun et al., 2010,

Fauchald et al. 2011, Engelhard et al. 2014) (Abbildung 2.5.1). Die ökologische Rolle der Top-Prädatoren bekleiden auch die Flusseeeschwalben, deren Beuteverfügbarkeit von einer Vielzahl trophischer Interaktionen abhängt, die überwiegend außerhalb des Brutgebietes stattfinden, sich aber bis dorthin fortpflanzen können (Dänhardt & Becker 2011a) und sich mit den lokalen Bedingungen vermischen (Abbildung 2.5.2).

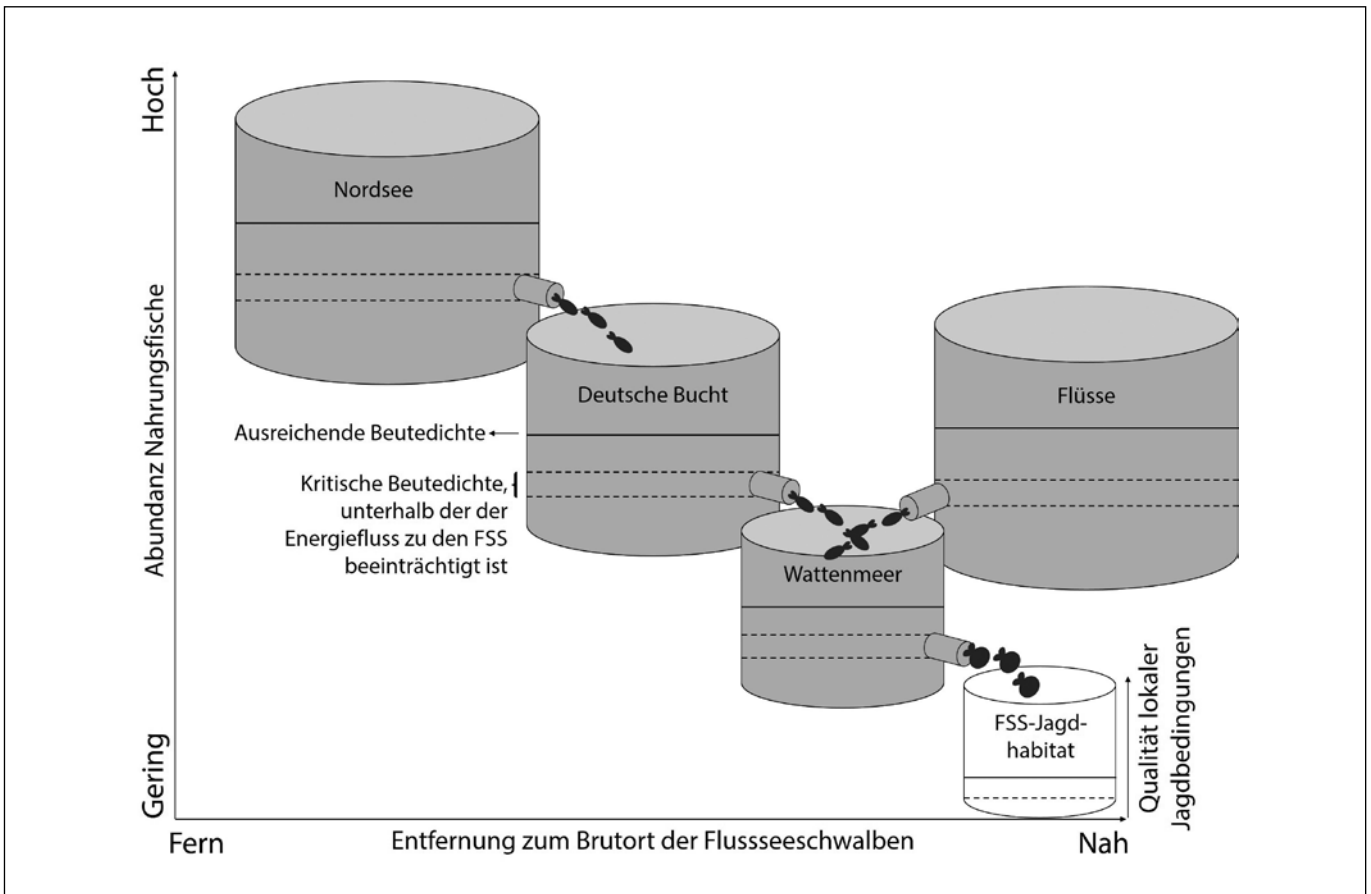


Abbildung 2.5.2: Konzeptionelles Modell des Energieflusses über verschiedene räumliche Skalen (aus Dänhardt 2010).

# 3. Flusseeeschwalben am Banter See: Langfristige Erforschung von Biologie, Nahrungsökologie und Demografie

## 3.1 Übersicht

Das Institut für Vogelforschung „Vogelwarte Helgoland“ führt seit 1981 brutbiologische Untersuchungen an einer Flusseeeschwalbenkolonie in Wilhelmshaven durch. Bis 1983 brütete diese Kolonie im ehemaligen Dock 8, bevor sie in den Jahren 1984 und 1985 an den Koloniestandort am Banter See umgesiedelt wurde (Becker 1984, 1996). Im Vergleich mit anderen Kolonien des Wattenmeeres herrschen hier günstigere Brutbedingungen durch eine vor Hochwasser geschützte Lage und einen seit 1994 installierten Rattenschutz (Abbildung 3.1.1 A). Somit verlieren mit Überschwemmung und Wegfraß der Gelege und Küken zwei Faktoren an Bedeutung, die den Bruterfolg an natürlichen Koloniestandorten massiv beeinträchtigen können. Die Brutkolonie am Banter See ist daher hauptsächlich abhängig von der Nahrungsverfügbarkeit (Becker 1998, Becker & Ludwigs 2004, Dänhardt & Becker 2011a), deren Einflüsse dort somit nahezu isoliert studiert werden können. Der Standort ist als Naturdenkmal für die auf der Roten Liste als stark gefährdet eingestufte Flusseeeschwalbe (Südbeck et al. 2007) geschützt und wird Jahr für Jahr von Vegetation weitgehend frei gehalten, um seine Attraktivität für die Flusseeeschwalben zu erhalten (Becker 1996). Unter teilweise starken jährlichen Schwankungen hat der Brutbestand am Banter See

von 90 Brutpaaren im Jahr 1985 auf 580 Brutpaare im Jahr 2015 zugenommen (Szostek & Becker 2012, dieser Bericht). Derzeit ist die Kolonie eine der größten in Niedersachsen und Deutschland, und der Banter See ist damit nicht nur ein wichtiger Standort für die Erforschung, sondern auch für den Schutz dieser langlebigen Seevogelart.

Im Jahr 1992 begann das Institut mit einer Individuen-basierten Populationsstudie, die bis heute andauert und inzwischen weltweit bekannt ist (Becker 2010). Alle Jungvögel eines Jahrgangs werden vor dem Ausfliegen mit einem Transponder (Mikrochip) markiert (Abbildung 3.1.1 B). Wenn die markierten Altvögel und subadulten Individuen nach der Überwinterung in Westafrika im Frühjahr zur Brutkolonie zurückkehren, werden sie auf den mit Antennen bestückten und auf den Mauern angebrachten Plattformen automatisch elektronisch erfasst und zum Teil auch gewogen (Abbildung 3.1.2 A). Dies geschieht mit hoher Frequenz während der gesamten Brutsaison, so dass die Anwesenheit und Bewegungsmuster der Individuen am Koloniestandort detailliert studiert werden können. Bei zwei- bis dreitäglichen Kontrollen werden Nester, Eier und Küken markiert und ihr Schicksal verfolgt, um den Bruterfolg eines jeden Geleges zu bestimmen. Nachdem das Gelege produziert ist, erfasst außerdem eine für ein bis zwei Tage am Nest ausgelegte

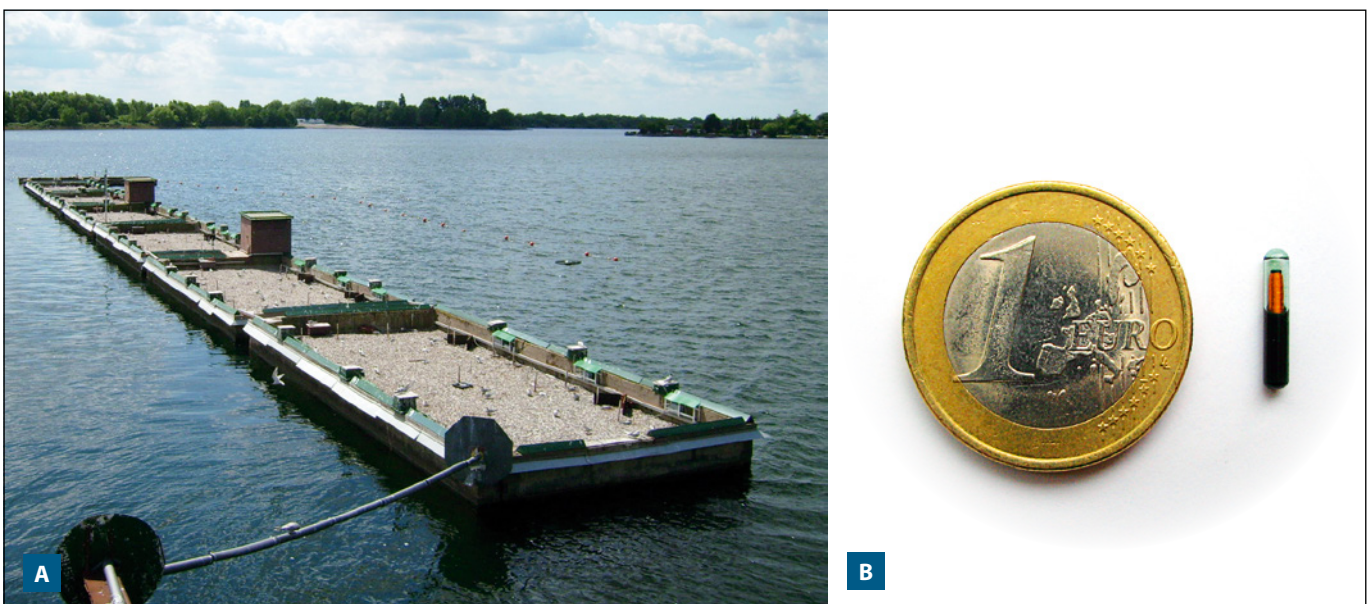


Abbildung 3.1.1: A) Totalansicht der Kolonie mit dem nach unten geneigten Plastikstreifen außen an der Mauer (Rattenschutz) und B) injizierter Transponder, mit dem alle fliegenden Küken ausgestattet werden und somit lebenslang in der Kolonie erfasst werden können.

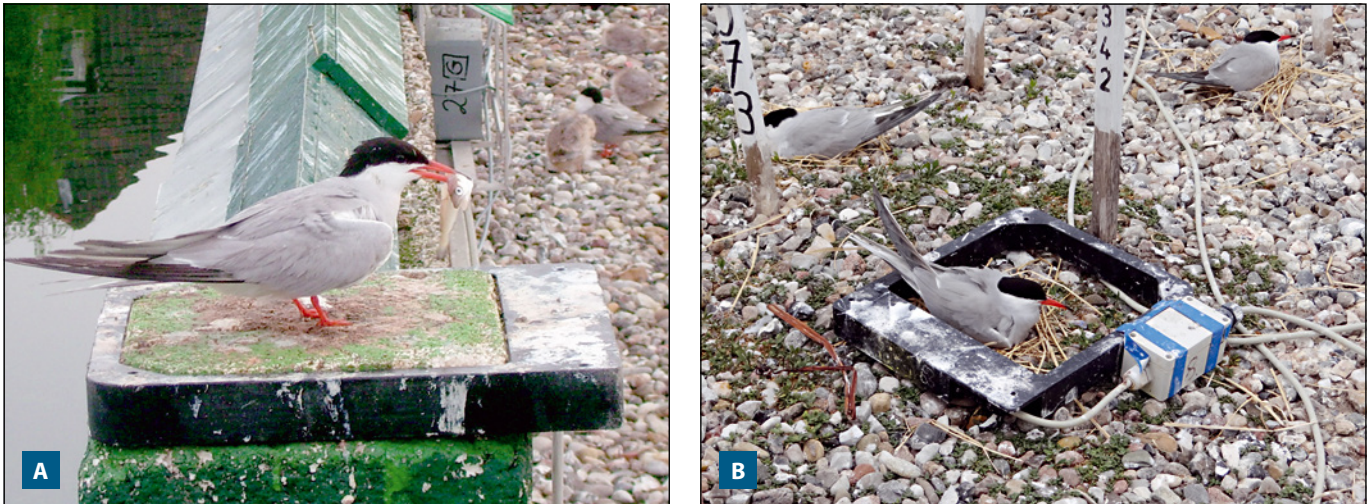


Abbildung 3.1.2: A) Detailansicht einer Plattform mit Antenne und Kabel sowie B) Gelege mit Nestantenne zur Identifizierung der Brutvögel.

Nestantenne die markierten Paarpartner (Abbildung 3.1.2 B), die dann über die Nestnummer und den Standort des Nestes mit den brutbiologischen Erhebungen zu diesem Nest verknüpft werden. Auf diese Weise wird der Bruterfolg den markierten Eltern zugeordnet. Da Flusseeeschwalben sehr brutorttreu sind und bis zu ihrem Tod zur Kolonie zurückkehren, können wir mit unserem Forschungsansatz ihre gesamte Lebensgeschichte verfolgen. Bislang (2015) wurden 2354 Vögel markiert, die mindestens einmal zur Kolonie zurückgekehrt sind.

Neben dem Bruterfolg werden viele weitere Parameter erfasst: Ankunfts- und Abflugtermine, der Legebeginn individueller Brutvögel, ihr Körpergewicht zu verschiedenen Zeiten und unter verschiedenen Belastungen, Blutparameter, Hormonwerte, Zustand der DNA (Telomere), Verlegung der Neststandorte, Alter bei der ersten Rückkehr zur Kolonie (meist mit zwei Jahren), Erstbrutalter (meist mit drei Jahren), u. a. (z. B. Becker 2010, 2015; Zhang et al, 2015b). Auf diese Weise können Auswirkungen der jährlichen Umweltbedingungen und insbesondere des Nahrungsangebots im Wattenmeer detailliert untersucht werden, das die Flusseeeschwalben der Kolonie am Banter See hauptsächlich zur Nahrungssuche anfliegen. Die Individuen-basierten Daten gestatten überdies detaillierte demografische Untersuchungen zur jährlichen Überlebensrate der subadulten Flusseeeschwalben und der Altvögel, zur Rekrutierungsrate und dem Erstbrutalter (Erstbrut = Rekrutierung; Szostek & Becker 2012), zum Bruterfolg sowie zur Immigration von Flusseeeschwalben aus anderen Kolonien (Szostek et al. 2014a). Neben der Bedeutung verschiedener Umweltfaktoren, insbesondere der Nahrung, auf die Reproduktions- und Überlebensrate sowie die Regulation des Bestandes gewähren die Untersuchungen tiefe Einblicke in das Leben der Individuen, die sich stark in der individuellen Qualität, ihrer Lebensspanne, dem Lebensbruterfolg und damit in ihrer evolutiven Fitness unterscheiden (Wendeln & Becker 1999, Zhang et al. 2015 a, b).

## 3.2 Methoden

### 3.2.1 Demografie und Brutbiologie

#### Brutkolonie

Alle für die vorliegende Auswertung relevanten Daten wurden zwischen 2006 und 2015 an der Flusseeeschwalbenkolonie Banter See in Wilhelmshaven erhoben (53°30'40"N, 8°06'20"E, Abbildung 3.2.1). Die Kolonie befindet sich auf sechs rechteckigen, künstlichen Inseln (11 x 5 m), die alle von einer 60 cm hohen Mauer umgeben sind, welche die Brutplätze vor Überflutung schützen. Auf diesen Mauern befinden sich insgesamt 44 erhöhte Plattformen (Sitzkisten), die von den Flusseeeschwalben gern als Ausguck und Rastplatz genutzt werden (Abbildung 3.1.1. A und 3.1.2 A).

#### Individuelle Markierung

Seit 1992 werden alle flüggen Küken mit reiskorngroßen Transpondern ausgestattet (TROVAN ID 100, Abbildung 3.1.1 B), die unter die Haut injiziert werden (Becker & Wendeln 1996). Jeder Transponder enthält einen individuellen, 10-stelligen Code, anhand dessen die markierten Individuen in der Kolonie eindeutig identifiziert werden können. Dies geschieht auf den Sitzkisten, die mit einer Antenne ausgestattet sind (Abbildung 3.1.2. A). Mit Hilfe dieser Antennen kann der injizierte Transponder aus einer Entfernung von bis zu 11 cm identifiziert und die Seeschwalbe individuell erkannt werden. Neben Datum, Uhrzeit und Plattformnummer wird auch der Name des Vogels erfasst, den alle Individuen erhalten, wenn sie meist im Alter von zwei Jahren zum ersten Mal wieder an die Kolonie zurückkehren (Dittmann & Becker 2003). In jeder zweiten Sitzkiste befindet sich zusätzlich noch eine Waage (Sartorius TE6100, Genauigkeit  $\pm 1$  g), die den individuell erkannten Vogel automatisch wiegt und den Messwert in einer Datenbank speichert. Auf



Abbildung 3.2.1: Umgebungskarte von Wilhelmshaven mit der Flusseeschwalbenkolonie (roter Kreis) im Banter See und Luftbild des Koloniestandortes mit den sechs Brutinseln (Karte: Google Earth).

diese Weise werden exakte Angaben zum Ankunftsdatum- und Gewicht der markierten Individuen in der Kolonie gesammelt. Zur Auswertung des Ankunftszeitpunktes wurde ein mittleres Gewicht der erfahrenen Brüter (ohne Erstbrüter) über die ersten drei Tage nach Erstregistrierung berechnet (Ankunftsge- wichte von durchschnittlich 40 % der Vögel pro Jahr, Bereich: 30,0 – 53,7 %).

#### Erfassung der brutbiologischen Parameter

Zur Erfassung der brutbiologischen Parameter erfolgten dreimal pro Woche brutbiologische Kontrollen in der Kolonie. Dabei wurden alle neuen Nester mit einem Nestpflock mit fortlaufender Nummer markiert und die Eier wurden in der Legereihenfolge mit einem ungiftigen, wasserfesten Textmarker beschriftet (Wagener 1998). Als Legedatum gilt das Ablagedatum des jeweils ersten Eies eines Geleges. In die Analyse gingen nur Erstgelege ein. Nach dem Schlupf wurden die Küken be- ringt und auf ausgewählten Inseln bei jeder folgenden Kontrolle gewogen, um ihre Gewichtsentwicklung zu dokumentieren. Dazu wurde die tägliche Gewichtszunahme (g) zwischen dem

Lebenstag drei und dreizehn ermittelt (lineare Wachstum- sphase) und für die Auswertung verwendet (nur lebende und ausgeflogene Küken; Becker & Wink 2003). Für jedes flügge Küken wurden ebenfalls das Maximalgewicht und das Ausflie- gewicht (am letzten Kontrolltag vor dem Ausfliegen mit etwa 27 Tagen, Becker & Wink 2003) aufgenommen. Auch wenn beide Altvögel eines Nestes markiert wurden, gingen die Daten zum Legetermin, Schlüpf- Ausfliege- und Bruterfolg nur einmal in die Analysen ein. In die Auswertungen wurden insgesamt nur Nester einbezogen, bei denen mindestens ein markierter Altvogel identifiziert wurde.

Während der Inkubationsphase wurde jedes Nest für 1 – 2 Tage mit einer Antenne ausgestattet, um die beiden brütenden Altvögel zu identifizieren. Auf diese Weise konnte jedem markierten Individuum das Legedatum, der Schlüpf- erfolg (Anteil geschlüpf- ter Küken bezogen auf die Gelegegröße), der Ausfliegeerfolg (Anteil der mindestens 18 Tage alt gewordenen Küken an allen geschlüpf- ten Küken) und der Bruterfolg (flügge Küken/Brut- paar) zugeordnet werden. Die mittleren Gewichte der Brutvögel,



Abbildung 3.2.2: A) Künstliches Gelege mit dem künstlichen Ei, das die Wanze enthält (oben rechts) und B) vollgesogene Raubwanze.

die während der Inkubationsphase (Legedatum 1. Ei bis Schlupfdatum 1. Küken) und der Aufzuchtphase der Küken (während der ersten 21 Lebenstage des ersten Kükens) von den Waagen aufgezeichnet wurden, gingen als Inkubations- und Aufzuchtsgewichte neben dem Ankunfts-gewicht in die Auswertungen ein.

#### Messung der Hormonwerte

Zur Messung der Hormonwerte der Altvogel wurde ihnen in der Mitte der jeweiligen Inkubationsphase (Tag 9 – 14 nach der Eiablage) Blut abgenommen. Dazu wurden blutsaugende Raubwanzen (*Dipetalogaster maxima*) des dritten Larvenstadiums in künstliche Eier eingesetzt (Becker et al. 2006, Riechert et al. 2012), die dem zu beprobenden Vogel ins Nest gelegt wurden (Abbildung 3.2.2 A). Die Identität des Brutvogels wurde gleichzeitig per Antenne registriert. Die Wanze erreichte mit ihrem Stech-Saugrüssel durch ein Loch im künstlichen Ei die Hautoberfläche des Brutvogels. Nach 20 – 30 Minuten hatte die Wanze der Flusseeeschwalbe ca. 0,5 ml Blut abgezapft (Abbildung 3.2.2 B), welches mit Hilfe einer Spritze wieder aus der Wanze entnommen und direkt gekühlt wurde.

Vier bis fünf Stunden später wurde das Blut zentrifugiert und das Plasma anschließend bei  $-20^{\circ}\text{C}$  eingefroren. Die Messung der Basiswerte der Hormone Prolaktin und Kortikosteron erfolgte im Labor des Centre d'Etudes Biologiques de Chizé (Frankreich) via Radio-Immuno-Assay (Riechert et al. 2012). Die „Wanzenmethode“ wurde erfolgreich validiert für die Hormone Kortikosteron (Arnold et al. 2008) und Prolaktin (Riechert et al. 2012) und zeigte weder eine Beeinflussung des Seeschwalbenblutes durch die Entnahme durch die Wanze, noch einen negativen Einfluss auf Verhalten oder Bruterfolg der Flusseeeschwalben (Becker et al. 2006).

#### Verluste in der Ei- und Kükenphase

Die Verlustursachen während der Eiphase wurden wie folgt definiert:

- ♦ Eier unentwickelt (zum Teil einzelne Eier eines Geleges, zum Teil das gesamte Gelege),
- ♦ Eier verlassen (umfasste meist das gesamte Gelege),
- ♦ Embryo abgestorben (zum Teil einzelne Eier oder das gesamte Gelege),
- ♦ Eischale defekt (einzelne Eier oder das gesamte Gelege).

Innerhalb eines Geleges wurden auch kombinierte Verlustursachen beobachtet, z.B. dass ein Ei defekt war und das Gelege dann aufgegeben wurde. Während der Kükenphase wurden Verluste als tote Küken (verhungert, in seltenen Fällen von Altvögeln gehackt oder von Prädatoren erbeutet) oder verschwundene Küken klassifiziert. Verschwinden konnte bedeuten, dass sehr kleine Küken gestorben und verweset waren, bevor sie aufgefunden wurden oder dass sie bei der Fütterung von anderen Altvögeln, die den Fisch aus dem Schnabel des Kükens stehlen wollten, mit dem Fisch verschleppt und oft über dem Wasser fallen gelassen wurden.

#### 3.2.2 Fütterungsbeobachtungen während Balz und Kükenaufzucht

In allen Untersuchungsjahren wurden mit unterschiedlichem Aufwand die Kükenfütterungen am Nest erfasst, was bei den Flusseeeschwalben für den geschulten Beobachter recht einfach ist, weil sie Beutetiere einzeln und dadurch gut sichtbar im Schnabel herantragen. Die Beobachtungen wurden mit Spektiven (20 – 60-fache Vergrößerung) von der Aussichtsplattform auf der Stationshütte an Land und mit Ferngläsern (10-fache Vergrößerung) von den Hütten direkt auf den Inseln aus durchgeführt. Bei den Fütterungsbeobachtungen wurden Datum, Nest, Beutefischart, Beutegröße (als ein Vielfaches der mittleren Schnabellänge, nach Grüll 1982) und Erfolg der Übergabe aufgenommen. Für die Auswertung wurden nur erfolgreiche Fütterungen einbezogen. Gründe für Misserfolg waren Übergabe

an den Altvogel, anstatt an das Küken, die Beute wurde selbst gefressen oder von Kleptoparasiten gestohlen. In den meisten Jahren wurden ebenfalls Futterübergaben vom Männchen an das Weibchen (Balzfütterungen) erfasst. In allen Jahren wurden am Boden des Koloniestandorts liegen gebliebene Fische eingesammelt und bestimmt (Becker et al. 1987; Anhang Tabelle I). Bei den Fütterungsbeobachtungen konnten Heringe und Sprotten nicht unterschieden werden und wurden als Heringsartige zusammengefasst. Zusammen mit Stinten werden die Heringsartigen nachfolgend als energiereiche Beute bezeichnet (Massias & Becker 1990). Bei den Kabeljauartigen handelte es sich überwiegend um Wittlinge oder um Kabeljau, die aber nur sporadisch in einigen Jahren überhaupt vorkamen (Becker et al. 2001). Die Gruppe der Plattfische fasste Flundern *Platichthys flesus*, Seezungen *Solea solea* und Schollen *Pleuronectes platessa* zusammen. Seenadeln *Syngnathidae* und Garnelen *Crangon crangon* wurden nach Massias & Becker (1990) als energiearme Beute klassifiziert. Andere Beutetiere, die nur vereinzelt (meist <1%) von den Flusseeeschwalben verfüttert wurden, wurden als „Sonstige“ zusammengefasst. Darunter fielen Aalmutter *Zoarces viviparus*, Goldbrasse *Sparus aurata*, Flussbarsch *Perca fluviatilis*, Güster *Blicca bjoerkna*, verschiedene Insekten, Tintenfische *Cephalopoda*, Flussneunauge *Lampetra fluviatilis*, Rotauge *Rutilus rutilus*, Rotfeder *Scardinius erythrophthalmus*, Sandaale *Ammodytidae*, Scheibenbäuche *Liparidae*, Steinpicker *Agonus cataphractus*, Dreistachliger Stichling *Gasterosteus aculeatus*, Strandkrabbe *Carcinus maenas* und Zander *Sander lucioperca*.

### 3.2.3 Statistik und Visualisierung

Als Indikator für die jährlichen Ernährungsbedingungen wurde der Anteil energiereicher Nahrung an den Kükenfütterungen des betreffenden Jahres gewählt. Mittels korrelativer Analysen wurden die einzelnen Kenngrößen (Gewichte von Küken und Altvögeln, Hormonkonzentrationen, Bruterfolg, Legedatum

und Anteile der Beutefische) im Verlauf der Jahre betrachtet, um Trends über die untersuchte Dekade festzustellen. Weiterhin wurden die Parameter untereinander korreliert, um ihre Zusammenhänge aufzudecken. Außerdem wurden sie mit den verschiedenen Gewichtsparametern der Küken und Altvögel sowie dem Bruterfolg und den Hormonwerten in Beziehung gesetzt. Um Zusammenhänge zwischen zwei Parametern bzw. zwischen einem Parameter und dem Jahr zu analysieren, wurden Rangkorrelationen nach Spearman mit SPSS (SPSS for Windows, Version 24 Chicago, SPSS Inc.) berechnet (R- und P-Werte wurden angegeben). Unterschiede und Zusammenhänge wurden ab einer Irrtumswahrscheinlichkeit von  $P \leq 0,05$  als signifikant betrachtet. Sofern es sich um die Ergebnisse zu Gewichtsdaten und Fischanteilen handelte, war die Stichprobengröße immer  $N = 10$  (2006–2015) und wurde im Text nicht mehr erwähnt. Für die Untersuchung der Zusammenhänge mit Hormonen betrug die Stichprobengröße  $N = 9$ , da im Jahr 2015 keine Blutproben entnommen wurden. Sofern nicht anders erwähnt, wurde der Mittelwert mit dem 95%-Konfidenzbereich dargestellt. Alle Grafiken wurden mit Sigma Plot (Systat Software GmbH, Version 11) erstellt.

## 3.3 Ergebnisse & Diskussion

### 3.3.1 Reproduktionsbiologie

#### Altvögel

Die Anzahl der Brutpaare sank zwischen 2006 und 2009, stieg dann wieder leicht an, während sie in den letzten drei Jahren deutlich zunahm (Tabelle 3.3.1). Der Legebeginn der Erstgelege hingegen verfrühte sich bis auf einige Abweichungen insgesamt über den Untersuchungszeitraum stetig (Tabelle 3.3.1, Abbildung 3.3.1).

Der Schlüpfertag war über alle Jahre relativ konstant und recht hoch, während Ausfliege- und Bruterfolg erheblich schwankten:

Tabelle 3.3.1: Mittlere Kennwerte für die adulten Flusseeeschwalben über die untersuchten Jahre. Schlüpfertag bezieht sich auf alle gelegten Eier, Ausfliegeerfolg auf alle geschlüpften Küken. Für 2015 lagen keine Hormonaten vor.

	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015
Anzahl Brutpaare	470	420	380	355	435	435	410	485	570	580
Legebeginn (Datum)	23.5.	19.5.	18.5.	19.5.	19.5.	11.5.	11.5.	17.5.	11.5.	12.5.
Schlüpfertag [%]	76	69	85	68	80	86	85	80	76	84
Ausfliegeerfolg [%]	40	37	35	24	68	66	57	54	56	22
Bruterfolg [flügge Küken/Paar]	0,6	0,5	0,7	0,4	1,2	1,1	1,1	1,0	1,1	0,4
Masse Brutvogel Ankunft (g)	133	131	130	130	132	132	133	130	131	132
Masse Brutvogel Inkubation (g)	134	137	135	133	135	133	138	137	134	134
Masse Brutvogel Aufzucht (g)	127	129	127	131	135	130	130	128	129	126
Prolaktinwert Brutvogel (ng/ml)	187	187	226	224	223	177	238	191	176	–
Kortikosteronwert Brutvogel (ng/ml)	7	6	7	8	6	5	3	6	3	–

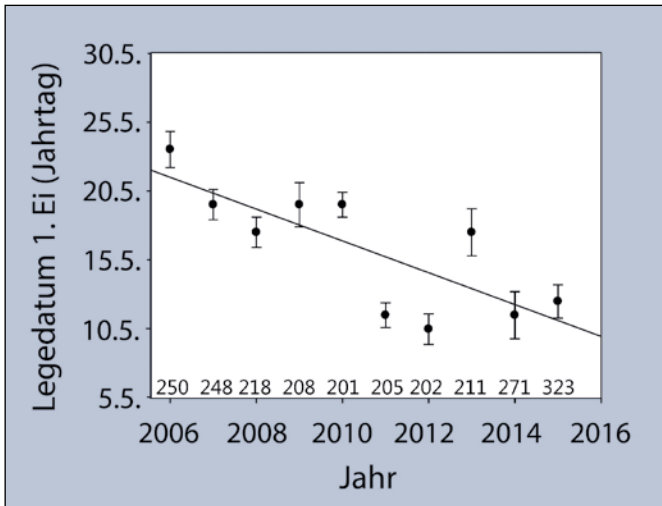


Abbildung 3.3.1: Durchschnittliches jährliches Legedatum über die untersuchten Jahre. Stichprobengröße unten in der Abbildung.

2006–2009 wurde nur geringer Bruterfolg verzeichnet, während die Werte 2010–2014 deutlich höher lagen. Innerhalb unserer Untersuchungsperiode waren 2009 und 2015 die Jahre mit dem geringsten Bruterfolg (Tabelle 3.3.1).

Das Gewicht der Brutvögel bei der Ankunft an der Kolonie in Wilhelmshaven war relativ konstant über alle Jahre und zeigte keinen Trend (Tabelle 3.3.1, Abbildung 3.3.2 A). Das Altvogelgewicht während der Inkubationsphase und der Kükenphase schwankte etwas stärker, aber auch hier war kein Trend über den Untersuchungszeitraum zu erkennen (Tabelle 3.3.1, Abbildung 3.3.2 B & C).

Die Prolaktinwerte der Brutvögel waren 2008–2010 & 2012 erhöht im Vergleich zu den anderen Jahren, während höhere Kortikosteronwerte eher in den frühen Jahren der Untersuchung gemessen wurden (Tabelle 3.3.1). Es zeigte sich jedoch kein signifikanter Zusammenhang zwischen den Hormonen untereinander oder mit den Gewichtsparametern der Altvögel ( $-0,4 < R < 0,5$ ,  $P > 0,2$ ).

Die ersten vier Jahre der vorliegenden Untersuchung (2006–2009) waren durch schlechte Nahrungsverfügbarkeit und geringen Bruterfolg geprägt; ein Trend, der sich auch schon in den vorangegangenen Jahren 2002–2005 zeigte und ein Auslöser für die vorliegenden Untersuchungen war (Dänhardt & Becker 2011a, Szostek & Becker 2012). Der Bruterfolg der Folgejahre war dann insgesamt deutlich höher (Tabelle 3.3.1).

Dass sich das Legedatum über die 10-Jahres Periode verfrüht hat, könnte mit positiven Bedingungen auf dem Zug zusammenhängen (Szostek et al. 2015) oder durch eine gute Nahrungsverfügbarkeit im Brutgebiet bedingt sein. Mögliche Einflüsse der Nahrungsverfügbarkeit zur Balz auf den Legetermin werden in Kapitel 5.3.3 detailliert behandelt. Der Zeitraum von der Ankunft der Weibchen im Brutgebiet bis zum Legedatum hat sich in den letzten 10 Jahren deutlich verkürzt (Becker, unver-

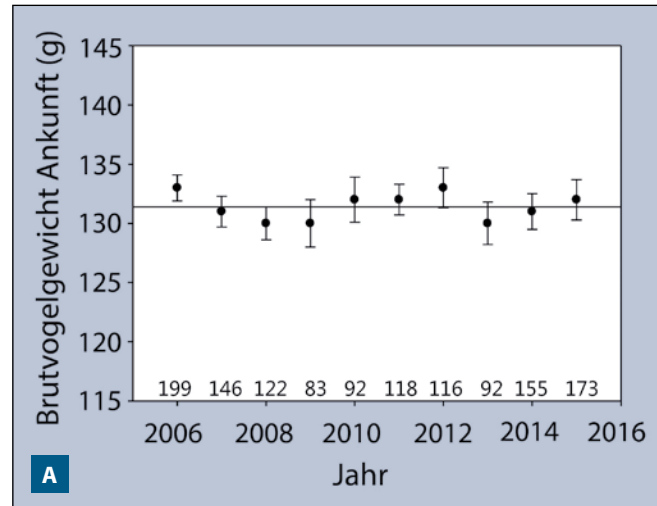
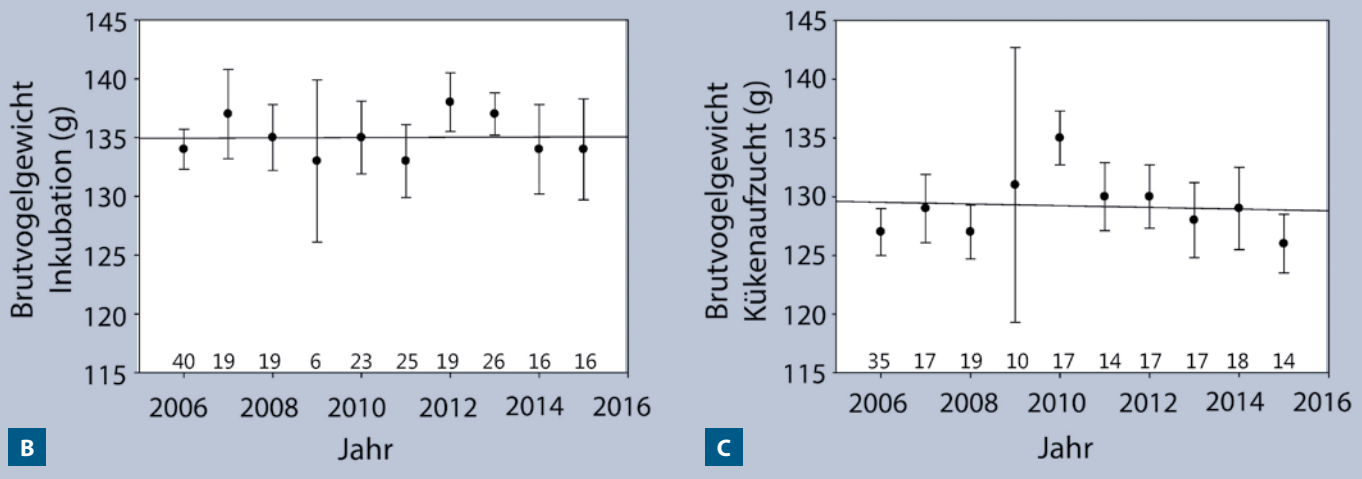


Abbildung 3.3.2: Durchschnittliches jährliches Gewicht der brütenden Fluss-

öffentlich), wobei eine gute Nahrungsverfügbarkeit die Weibchen schnell an Gewicht zunehmen lässt, so dass sie zügig zur Eiablage schreiten können (Wendeln 1997, siehe auch 3.4.3). Ähnlich wie auf Minsener Oog 1981–1984 (Becker & Finck 1985, Becker 1998) war der Schlüpferrfolg in der Untersuchungsperiode konstant und recht hoch über die Jahre, während Ausfliege- und Bruterfolg erheblich schwankten (Dänhardt & Becker 2011a, Riechert et al. 2014a). Daran wird deutlich, dass die Verluste in der Inkubationsphase gering sind, was vor allem mit geringen Gelegeprädrationsraten und mit einer hohen Toleranz der Embryos gegenüber Temperaturschwankungen erklärt werden kann (Myhre & Steen 1979). Der Ausfliege- bzw. Bruterfolg dagegen hing stärker von den äußeren Umweltbedingungen ab (Becker & Finck 1985, Becker 1998). Insbesondere sehr kleine Küken sterben schnell, wenn sie durchnässen, auskühlen oder zu wenig Nahrung erhalten (LeCroy & Collins 1972). So ist die Anwesenheit eines Elterntieres in den ersten Lebenstagen der Küken entscheidend für den Ausfliegeerfolg (Riechert et al. 2016), da die Küken erst mit einigen Tagen thermoregulatorisch selbstständig sind (Klaassen et al. 1993). Ein geringes Nahrungsangebot lässt die Küken nicht nur verhungern, sondern verlängert auch die Nahrungsflüge der Eltern, verringert ihre Anwesenheit am Nest und führt dann indirekt zum Auskühlen der Küken. Am Koloniestandort Banter See kann die Kükenphase demnach als limitierend für die gesamte Brutphase betrachtet werden, indem die Umweltbedingungen den größten Einfluss haben und es zu den meisten Brutverlusten kommt. Dieser Aspekt wird in Kapitel 5.3.3 ausführlich behandelt.

Das Gewicht der Brutvögel bei Ankunft in der Kolonie schwankte kaum über die untersuchten Jahre. Die Brutvögel trafen über die Jahre bereits in guter Kondition im Brutgebiet ein, sie erlebten offenbar keine ernsthaften Nahrungseingpässe auf dem Zug (Szostek et al. 2015). Die vorliegenden Analysen berücksich-



seeschwalben während der Ankunft (A), der Inkubation (B) und bei der Kükenaufzucht (C). Stichprobengröße unten in der Abbildung. Die Linie repräsentiert den linearen Trend über alle betrachteten Jahre.

tigten keine Erstbrüter, sondern nur erfahrene Brutvögel, deren Ankunftszeitpunkt ohnehin schon weniger variierte (Limmer & Becker 2007).

Das geringere Gewicht der Eltern in der Kükenphase zeigte eine energetisch deutlich stärkere Beanspruchung als während der Inkubation oder beim Eintreffen am Brutplatz (Abbildung 3.3.2 C, Wendeln & Becker 1999). Ein geringes Gewicht bzw. ein deutlicher Gewichtsverlust steht in Zusammenhang mit einem geringen Prolaktin- und einem höheren Kortikosteronspiegel (O’Dwyer et al. 2006, Riechert et al. 2014b) und kann letztlich zur Aufgabe der Brut führen (Spee et al. 2010, 2011). Der fehlende Zusammenhang zwischen Hormonen und den Gewichtsparametern verdeutlicht, dass die brütenden Flussseeschwalben generell in guter Kondition waren.

**Küken**

Ähnlich wie der Bruterfolg war die tägliche Gewichtszunahme der Küken in den Jahren 2006 – 2009 recht gering, während sie in den Jahren danach deutlich schneller wuchsen. Ausnahmen bildeten dabei 2007 und 2015, als die Gewichtszunahme noch recht hoch war, der Bruterfolg im Jahresvergleich hingegen sehr gering (Tabelle 3.3.2, Abbildung 3.3.3 A).

Ein ähnlicher Zusammenhang aber auf höherem Niveau zeigte sich 2013: die tägliche Gewichtszunahme war die höchste, die im Untersuchungszeitraum gemessen wurde, während Brut-

erfolg, Maximal- und Ausfliegegewicht etwas geringer waren als 2010 – 2012 und 2014 (Tabelle 3.3.2, Abbildung 3.3.3. A).

Maximal- und Ausfliegegewicht der Küken schwankten über die 10-jährige Untersuchungsperiode, zeigten aber eine positive Tendenz (Tabelle 3.3.2, Abbildung 3.3.3 B). Die tägliche Gewichtszunahme (Lebenstag 3 – 13) war mit den anderen beiden Parametern nicht korreliert ( $0,1 < R < 0,4$ ,  $P > 0,2$ ). Je höher aber das Maximalgewicht lag, desto höher war auch das Ausfliegegewicht ( $R = 0,766$ ,  $P = 0,010$ ). Der Bruterfolg stand nicht in Zusammenhang mit dem Maximal- oder Ausfliegegewicht ( $0,2 < R < 0,3$ ,  $P > 0,4$ ), aber die Gewichtszunahme zeigte einen positiven, wenn auch nicht signifikanten Zusammenhang mit dem Bruterfolg ( $R = 0,610$ ,  $P = 0,061$ ).

Die tägliche Gewichtszunahme der Küken korrelierte stärker mit dem Bruterfolg als das Maximal- oder Ausfliegegewicht. Das könnte bedeuten, dass eine gute Kükenentwicklung während der linearen Wachstumsphase wichtiger ist für das Überleben bis zum Ausfliegen als das letztendliche Gewicht vor oder während des Ausfliegens.

Dennoch fiel der Bruterfolg trotz hoher Wachstumsraten der Küken in den Jahren 2007 und 2015 sehr gering aus. Ein Grund könnte sein, dass das Wachstum nur für Küken ausgewertet wurde, die auch ausgeflogen waren. Das bedeutet, dass die unzureichende Gewichtsentwicklung der gestorbenen Küken

Tabelle 3.3.2: Kennwerte für die Kükenentwicklung und den Bruterfolg 2006 – 2015.

	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015
Bruterfolg (Flügglinge/Paar)	0,6	0,5	0,7	0,4	1,2	1,1	1,1	1,0	1,1	0,4
Gewichtszunahme (g/Tag)	5,3	7,2	6,3	5,5	7,6	7,6	7,3	8,0	7,0	7,0
Maximalgewicht (g)	121	128	126	123	128	125	129	125	127	128
Ausfliegegewicht (g)	113	117	119	115	118	118	121	115	118	120

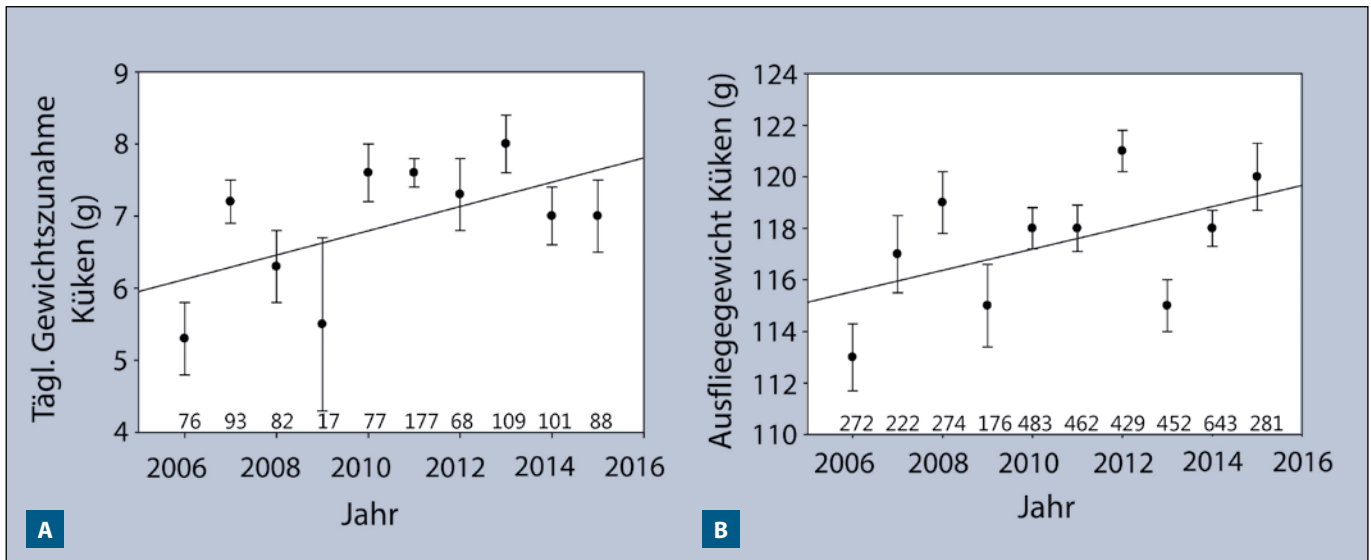


Abbildung 3.3.3: Durchschnittliche tägliche Gewichtszunahme (A) und Ausfliegegewicht (B) der Küken am Banter See 2006–2015. Stichprobengröße über den Jahreszahlen.

in den Daten unberücksichtigt blieb. Dazu passten die ungewöhnlich hohe Sterblichkeitsraten der Küken in den ersten drei Lebenstagen im Jahr 2015 (40%, 2006–2014:  $\bar{O}$  19,4%, 16%–27,4%). Für die Küken, die diese kritische Phase überstanden hatten (oftmals nur ein Küken pro Nest), reichte die Beutefisch-Verfügbarkeit offenbar dann aus, um eine gute Gewichtsentwicklung zu gewährleisten und sie zum Ausfliegen zu bringen. In den vergangenen Jahren wurden in Wilhelmshaven zur Haupt-Aufzuchtphase im Juni häufig mehrere Tage kräftiger Sturm und Niederschlag verzeichnet, was die Nahrungssuche für die Flusseeeschwalben stark erschwert oder gar unmöglich macht (Becker & Specht 1991; Dänhardt & Becker 2008, Fresemann 2008). Durch derartige Wetterlagen kann innerhalb weniger Tage ein hoher Anteil der Küken sterben und trotz insgesamt recht guter Verhältnisse der Bruterfolg einer Saison drastisch sinken (Becker & Finck 1985; Mlody & Becker 1991, vgl. Kapitel 5.3.3 dieses Berichts).

### 3.3.2 Nahrungsökologie

Es zeigte sich ein positiver, wenn auch nicht signifikanter Zusammenhang zwischen dem Anteil der Heringsartigen an der Kükennahrung und dem Anteil der in der Kolonie fallengelassenen heringsartigen Fische ( $R = 0,585$ ,  $P = 0,089$ ,  $N = 10$ , vgl. Anhang Tabelle I). Beim Anteil der Plattfische war dieser Zusammenhang noch stärker und signifikant ( $R = 0,831$ ,  $P = 0,003$ ,  $N = 10$ ). Bei Stinten, Seenadeln, Grundeln, Larven und Garnelen gab es keine Korrelation zwischen den jeweiligen Anteilen in den Kükenfütterungen, den Balzfütterungen und den gefundenen Fischen ( $-0,6 < R < 0,7$ ,  $P > 0,1$ ,  $N = 10$ ). In 67% der Vergleiche war die Beziehung positiv, vor allem beim Vergleich der Anteile zwischen Kükenfütterungen und gefundenen Fischen.

Heringsartige wurden in der Balz meist etwas seltener verfüttert als später an die Küken, während es bei den Stinten umgekehrt war (Anhang Tabelle I). Plattfische und Seenadeln machten jeweils einen wesentlich höheren Anteil an den gefundenen Fischen aus als an den Küken- und Balzfütterungen (Anhang Tabelle I).

Da innerhalb des Betrachtungszeitraums in vier von zehn Jahren keine Balzfütterungen aufgenommen wurden, eine vergleichsweise geringe Anzahl an Fischen in der Kolonie gefunden wurde und diese die Beuteverfügbarkeit möglicherweise nicht gut repräsentierten, wurden für die folgenden Analysen lediglich die Kükenfütterungen verwendet.

Zwischen 2006 und 2009 und im Jahr 2015 hatten Heringsartige und Stinte, also die qualitativ hochwertige Nahrung, weniger als 50% Anteil an den Kükenfütterungen. Die energiearmen Garnelen und Seenadeln waren dafür stark vertreten (Abbildung 3.3.4; Korrelationen der Bestandteile s. Anhang Tabelle II). Je mehr Seenadeln von den Altvögeln gebracht wurden, desto mehr Garnelen verfütterten sie auch ( $R = 0,796$ ,  $P = 0,006$ ). Ein hoher Anteil energiereicher Nahrung ging mit einem geringen Anteil energiearmer Nahrung einher ( $R = -0,815$ ,  $P = 0,004$ , Abbildung 3.3.5; Korrelationen der einzelnen Nahrungsanteile s. Anhang Tabelle II).

Die Kabeljauartigen traten nur in den ersten Jahren der Untersuchung in den Kükenfütterungen auf. Grundeln und Plattfische waren über den gesamten Untersuchungszeitraum nur in geringen Anteilen vertreten. Eine Ausnahme bildeten die Jahre 2010 und 2015, als der Anteil der Plattfische bei etwa 10% lag. Mit Ausnahme von 2015 war der Anteil an Larven in der Kükennahrung gering. „Sonstige“ und „unerkannte“ Beute schwankten zwar zwischen den Jahren, machten aber meistens (mit Ausnahme von 2010–2013) zusammen 10–20% aus (Anhang Tabelle I, Abbildung 3.3.4).

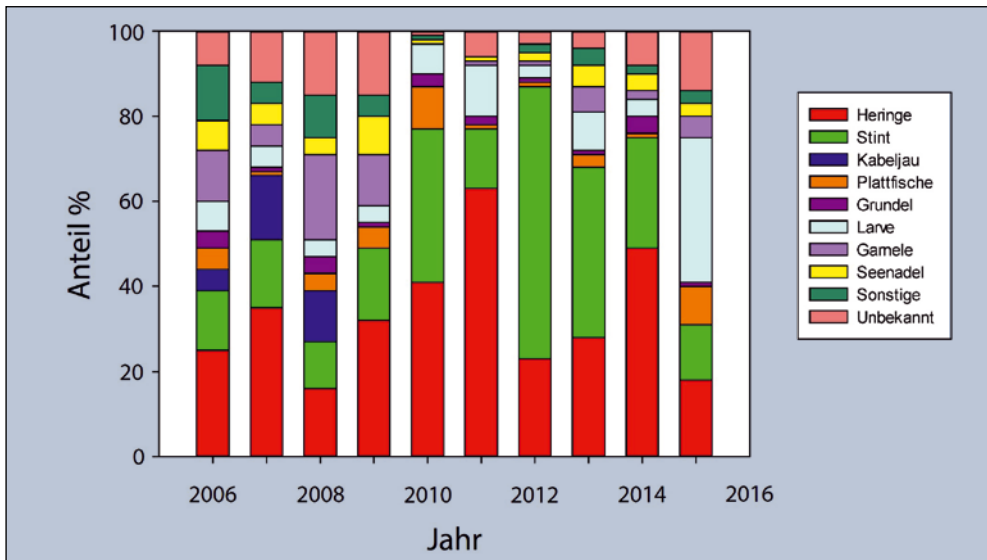


Abbildung 3.3.4: Prozentualer Anteil der Beutefischarten in der Kükennahrung über den Untersuchungszeitraum. Heringe umfasst die Heringsartigen Sprotte und Hering.

Heringsartige wurden in der Balz meist etwas seltener verfüttert als später an die Küken, während es bei den Stinten umgekehrt war. Das könnte durch räumlich und zeitlich unterschiedliche Einwanderung der verschiedenen Größenklassen in die Jade zu erklären sein (Dänhardt & Becker 2008).

Plattfische und Seenadeln wurden in der Kolonie in höheren Konzentrationen gefunden als sie in den Kükennahrungen vertreten waren, was darauf hindeutet, dass sie für die Küken schwer zu fressen sind und daher häufig liegenbleiben (Anhang Tabelle I, Hulsman 1981, Becker et al. 1987). Auch an den Balzfütterungen hatten diese beiden Gruppen nur einen sehr geringen Anteil. Die Seeschwalben-Männchen bringen minderwertige Nahrung selten als Balzgeschenke, sondern fressen sie eher selbst (Taylor 1979, Dänhardt et al. 2011), da die Weibchen daraus kaum ausreichende Energie für die Eiproduktion gewinnen können. Hingegen werden Weibchen, die vorwiegend

mit Hering und Stint gefüttert wurden, schneller schwer und legen früher ihre Eier (Wendeln 1997).

In der Kükennahrung hingegen müssen die Eltern viel mehr Nahrung fangen, um zwei bis drei Küken ausreichend zu versorgen. Sie stehen daher vermehrt unter Stress, was dazu führt, dass sie bei Knappheit hochwertiger Nahrung eher minderwertige, energiearme Nahrung zur Kolonie bringen und an ihren Nachwuchs verfüttern (Limmer & Becker 2009, Dänhardt et al. 2011). Dieses Verhalten zeigen vor allem junge, unerfahrene Elternvögel, was letztendlich auch zu einem verminderten Bruterfolg dieser Individuen führt (Limmer & Becker 2009, 2010).

Kabeljauartige wurden nur in den ersten Jahren dieser Untersuchung bei den Kükennahrungen registriert. Dabei handelte es sich hauptsächlich um Wittlinge, die in diesen Jahren in großen Mengen in für die Flusseeeschwalben verwertbaren Größen eingewandert waren (Dänhardt & Becker 2008). In der Balzphase dagegen wurden Kabeljauartige überhaupt nicht verfüttert. Sie sind nicht so profitabel für die Flusseeeschwalben wie Heringsartige und Stinte, da ihr Energiegehalt deutlich geringer ist (Hislop et al. 1991; Pedersen & Hislop 2001; Barrett 2002).

Die Flusseeeschwalben verfütterten mit Ausnahme von 2010 und 2015 kaum Plattfische an ihre Küken. Diese bodenlebenden Fische können am besten in flachen Prielen und Gezeiten-tümpeln bei Niedrigwasser von den Flusseeeschwalben erbeutet werden (Boecker 1967) haben einen geringen Energiegehalt (Massias & Becker 1990) und sind von den Küken schlecht zu schlucken, so dass sie in der Nestumgebung häufig fallen gelassen werden (s. o.). Das Jahr 2015 war generell durch eine geringe Nahrungsverfügbarkeit gekennzeichnet, wodurch die Elternvögel bei dem erhöhten Bedarf in der Kükennahrung auch auf Beute geringerer Qualität ausweichen mussten. Im Jahr 2010 hingegen war der Anteil energiereicher Nahrung hoch. Möglicherweise gab es aber einen kurzfristigen Engpass während der Kükennahrung. Obwohl Plattfische einen vergleichsweise geringen Nährwert haben (s. o.), können sie bei ausreichender Abundanz z. B.

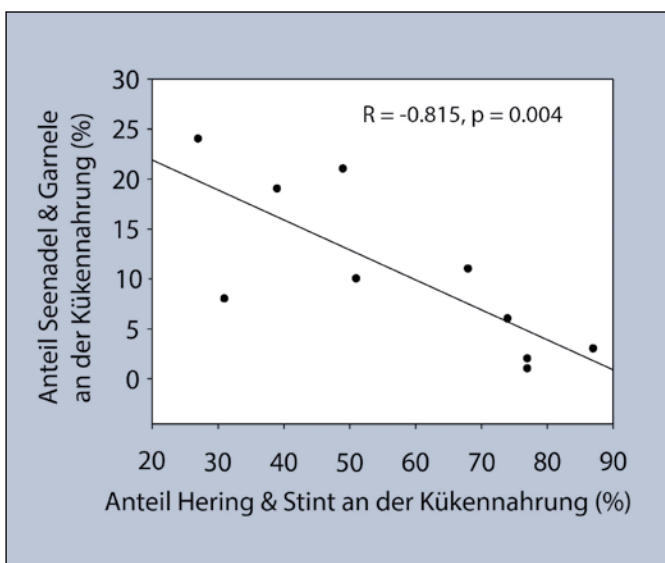


Abbildung 3.3.5: Zusammenhang zwischen den relativen Anteilen energiereicher Nahrung (Hering, Sprotte & Stint) und energieärmerer Nahrung (Seenadel & Garnele) in der Kükennahrung.



Der Bruterfolg hing signifikant positiv zusammen mit einem hohen Anteil energiereicher Nahrung (Abbildung 3.3.9 und 3.3.10) und negativ mit einem hohen Anteil energiearmer Nahrung ( $R = -0,708, P = 0,022$ ), und einem hohen Prozentsatz an Seenadeln ( $R = -0,689, P = 0,027$ ) oder Garnelen ( $R = -0,708, P = 0,022$ ) (Tabelle 3.3.3). In Abbildung 3.3.9 sind zwei Phasen bezüglich Fischverfügbarkeit und Bruterfolg zu erkennen: Fünf Jahren mit geringem Erfolg (weniger als ein Küken / Paar) und maximal 50 % energiereicher Beute (2006 bis 2009 & 2015) standen fünf Jahren mit einem hohen Bruterfolg von mehr als einem Küken pro Paar und mindestens 70 % energiereicher Beute gegenüber (2010 – 2014, vgl. Tabellen 3.3.1 und 3.3.2).

Je höher der Anteil an energiereicher Beute wie Heringsartiger und Stinte an der Kükennahrung war, desto höher war auch der Bruterfolg. Ein geringer Bruterfolg trat in Jahren auf, in denen hohe Anteile energetisch minderwertiger Beute wie Garnelen

und Seenadeln verfüttert wurden (Abbildung 3.3.10). Hohe Anteile minderwertiger Beute zeigen eine suboptimale Nahrungssituation für Seevögel an (Harris et al. 2007, 2008, Dänhardt et al. 2011).

Für kleine Seevögel wie Flusseeeschwalben, die kaum Reserven anlegen und daher schnell ihr Energielimit erreichen, ist die kontinuierliche Verfügbarkeit hochwertiger Nahrung entscheidend (Pearson 1968, Furness & Tasker 2000). Durch ihren hohen Nährwert unterstützen Heringsartige und Stinte hohe Wachstumsraten der Küken (Massias & Becker 1990). Schnelles Kükennachstum ist wiederum ausschlaggebend für einen hohen Bruterfolg. Heringe treten aggregiert in mitunter riesigen Schwärmen auf (Fauchald 2009), so dass die Eltern und Artgenossen nach Entdecken eines Schwarmes diesen wiederholt und gezielt anfliegen und damit Zeit und Energie für die weitere Suche sparen („Local enhancement“, z.B. Buckley 1997).

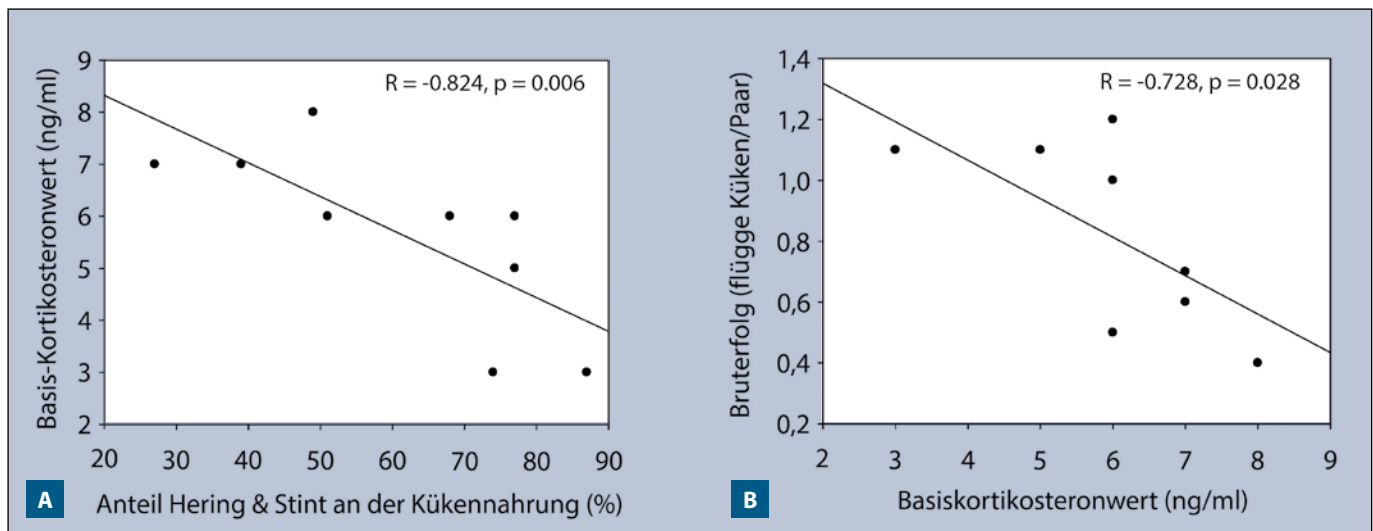


Abbildung 3.3.7: Zusammenhang zwischen dem Anteil energiereicher Nahrung (Hering, Sprotte & Stint) in der Kükennahrung und dem Basis-Kortikosteronwert [ng/ml] der Brutvögel (A) sowie zwischen dem Basis-Kortikosteronwert [ng/ml] und dem Bruterfolg (B).

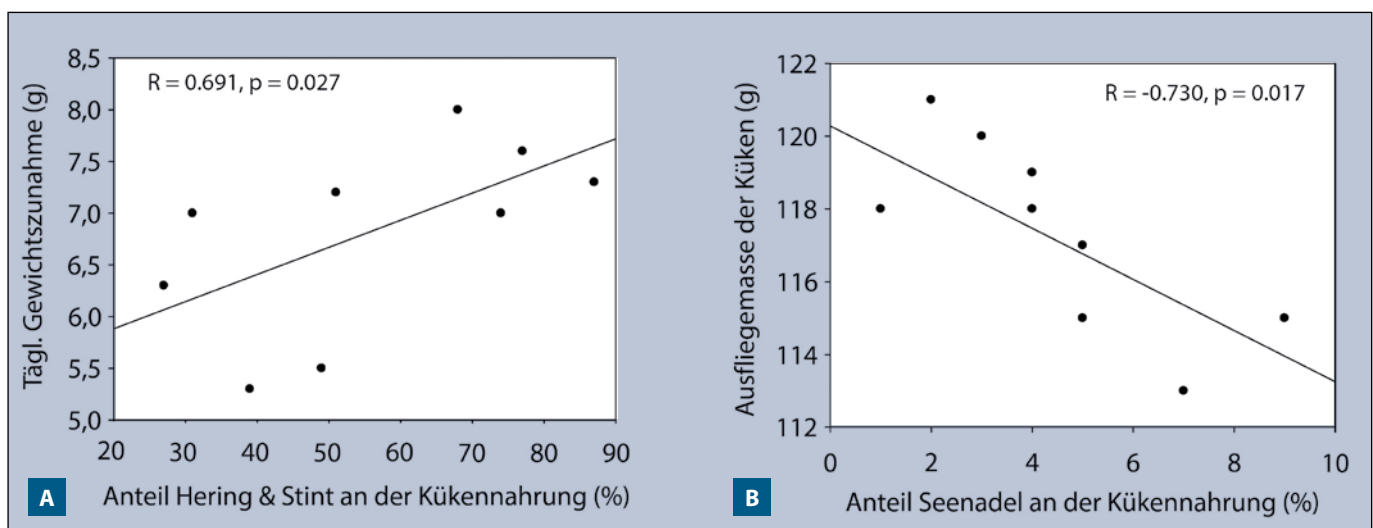


Abbildung 3.3.8: Zusammenhang zwischen A) dem Anteil energiereicher Nahrung (Hering, Sprotte & Stint) und der täglichen Gewichtszunahme der Küken und B) zwischen dem Anteil energiearmer Nahrung (Garnele & Seenadel) und dem Ausfliegengewicht der Küken.

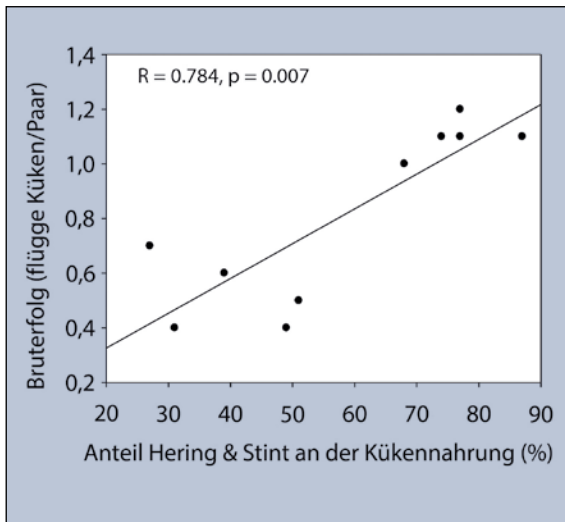


Abbildung 3.3.9: Zusammenhang zwischen dem Anteil verfütterter energiereicher Nahrung (Hering, Sprotte & Stint) und dem Bruterfolg der Flussseschwälben.

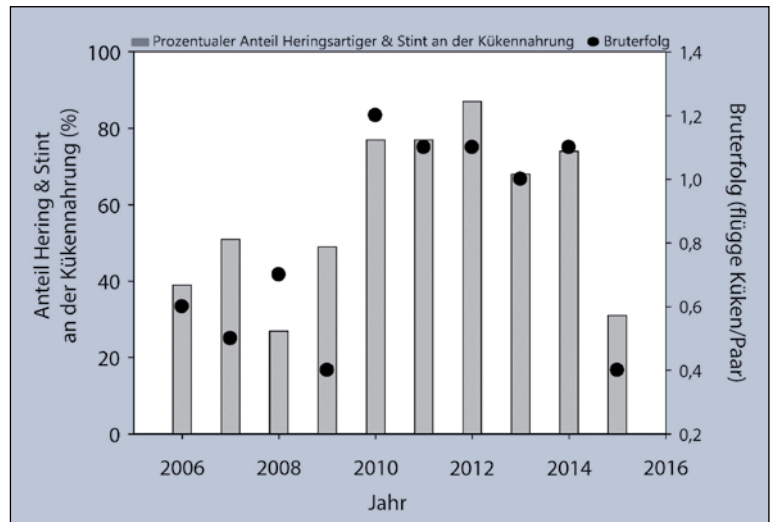


Abbildung 3.3.10: Zusammenhang zwischen dem Anteil Heringsartiger und Stinten in der Kükennahrung (graue Balken, linke y-Achse) und dem Bruterfolg (schwarze Punkte, rechte y-Achse) über die untersuchten Jahre.

Neben dem geringen Energiegehalt von Seenadeln und Plattfischen verringert zusätzlich die Körperform dieser Beutefische ihre Qualität als Seeschwalbenbeute. Die jungen Seeschwalben haben Schwierigkeiten beim Verschlucken dieser Beute, da die Seenadeln sich noch bewegen und sehr lang sind. Plattfische sind oft zu breit, als dass die Küken sie problemlos verschlucken könnten (J. Riechert, eigene Beobachtungen). Ein hoher Anteil an Seenadeln in der Kükennahrung wirkt signifikant negativ auf das Ausfliegegewicht und in geringerem Ausmaß auch auf das Maximalgewicht der Küken, nicht aber auf die Gewichtszunahme. Möglicherweise werden vorwiegend ältere Küken (>13 Tage) mit Seenadeln gefüttert. Die Analyse der Beutezusammensetzung in Abhängigkeit vom Kükenalter könnte diesen Sachverhalt klären.

Die Verfügbarkeit energiereicher Nahrung hat außerdem einen Einfluss auf das Elterngewicht während der Kükennahrung: je mehr energiereiche Beute an die Küken verfüttert wird, desto höher ist auch das Gewicht der Brutvögel. Während der Kükennahrung investieren die brütenden Flussseschwälben viel Energie in die Aufzucht ihres Nachwuchses und verlieren dabei selbst an Gewicht (Wendeln & Becker 1999). In dieser Zeit ist ihre eigene Kondition daher wesentlich empfindlicher gegenüber der Nahrungssituation als außerhalb der Brutzeit. Bei der Ankunft und in der Inkubationszeit hingegen können sie auch in Jahren mit unterdurchschnittlicher Nahrungsversorgung noch genug Zeit und Energie investieren, um ausreichend Nahrung zu finden und ein hohes Eigengewicht aufrecht zu erhalten.

Der mittlere Basis-Kortikosteronwert der Brutvögel hing ebenfalls zusammen mit der Nahrungssituation und dadurch indirekt auch mit dem Bruterfolg. Je besser die Nahrungsverfügbarkeit für die Flussseschwälben war, desto niedriger lag der Kortikosteronwert während der Inkubation. Arbeiten an Dreizehenmöwen (*Rissa tridactyla*, Buck et al. 2007; Kitaysky et al. 2007) und

Trottellummen (*Uria aalge*, Doody et al. 2008) zeigten ebenfalls geringe Jahresmittel im Kortikosteronwert bei guter Nahrungsverfügbarkeit. Im Fall der Trottellummen zeigte sich dieser Zusammenhang sogar auf individuellem Niveau, denn er wird auch über die Kondition gesteuert: Wenn ein Vogel Gewicht verliert, steigt der Basis-Kortikosteronwert (Riechert et al. 2014b), was letztendlich zur Nahrungsaufnahme führt.

Kortikosteron als wichtigstes Stresshormon bei Vögeln steigt an, sobald sie irgendeiner Form von Stress ausgesetzt sind (Romero & Romero 2002). Das bedeutet, wenn die Flussseschwälben wie in den Jahren 2006 – 2009 viel Energie in die Nahrungssuche investieren müssen, weil es wenig energiereiche Beute gibt, steigt der Basis-Kortikosteronpegel etwas an. Leicht erhöhtes Kortikosteron wiederum mobilisiert die Energiereserven (McEwen & Wingfield 2003), steigert die Aktivität bei der Nahrungssuche (Angelier et al. 2007) und unterstützt dadurch die Individuen bei der Kükenaufzucht. Ist der Stress allerdings chronisch, wie etwa bei andauerndem, gravierenden Nahrungsmangel, wird der Kortikosteron-Stresswert erreicht, was in letzter Konsequenz zur Brutaufgabe führen kann, um das eigene Überleben zu sichern (Wingfield et al. 1998).

### Verluste in der Ei- und Kükennahrung

In allen betrachteten Untersuchungsjahren trat der Großteil der Brutverluste während der Kükennahrung auf (Abbildung 3.3.11). Die mit nahezu 30% höchsten Verluste während der Eiphasen wurden 2009 beobachtet. Die mit Abstand höchsten Kükennahrungsverluste gab es 2015 (Abbildung 3.3.11), als jedoch nur wenige Eier verloren gingen. Die häufigste Verlustursache in der Kükennahrung war das Verhungern der Küken, gefolgt vom Verschwinden der Küken (Tabelle 3.3.4). Das Alter der Küken bei der letzten Lebendkontrolle variierte zwischen den Jahren stark (Tabelle 3.3.4). 2009 und 2015 starben oder verschwanden die

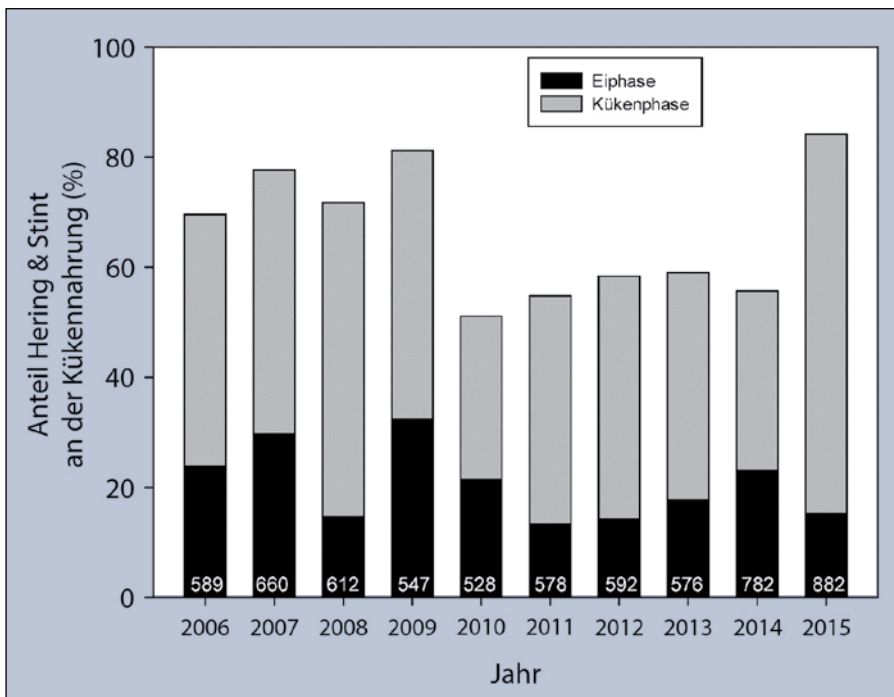


Abbildung 3.3.11: Verteilung der prozentualen Verluste (bezogen auf alle gelegten Eier) in der Eiphase (schwarz) und in der Kükenphase (grau) über den Untersuchungszeitraum. Die jeweilige Eizahl ist über den Jahreszahlen angegeben.

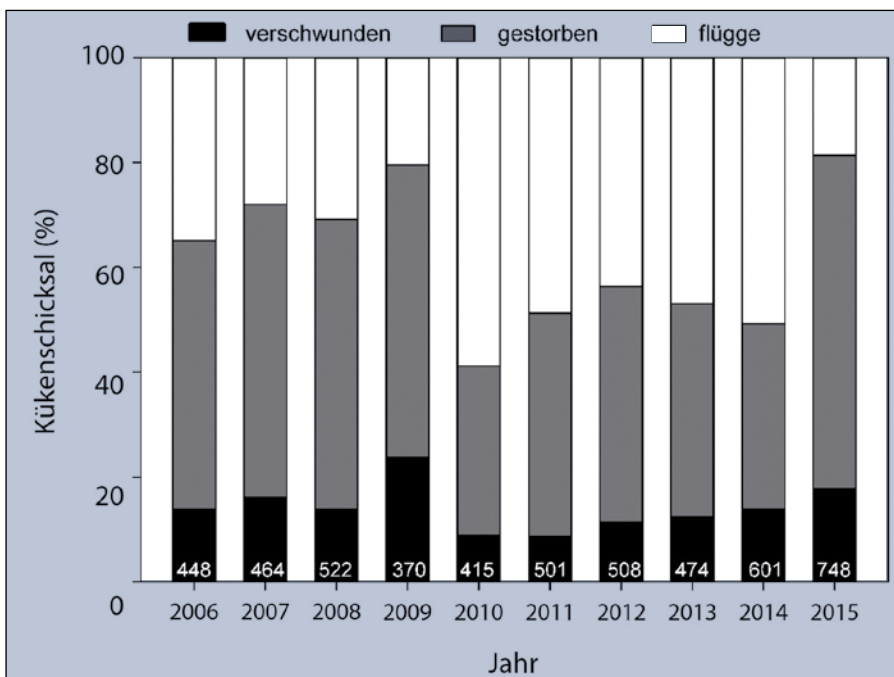


Abbildung 3.3.12: Anteil verstorbenen (grau), verschwundener (schwarz) und flügger Küken (weiß) über den Untersuchungszeitraum. Die Anzahl geschlüpfter Küken ist über den Jahreszahlen angegeben.

Tabelle 3.3.4: Gesamtzahl der Gelege und Eier, der nicht geschlüpften und erfolgreich geschlüpften Eier, und das Kükenalter in Tagen bei Verlust (Tod oder Verschwinden) im Untersuchungszeitraum.

	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015
Anzahl Gelege	250	248	218	210	201	205	202	211	271	327
Anzahl Eier	589	660	612	547	528	578	592	576	782	882
Anzahl verlorener Eier	141	196	90	177	113	77	84	102	181	134
Anzahl geschlüpfter Eier	448	464	522	370	415	501	508	474	601	748
Kükenalter bei Verlust (Tage)	9	10	8	5	14	17	12	11	7	5

Küken oft schon bald nach dem Schlupf, während sie zwischen 2010 und 2013 erst in der zweiten oder dritten Lebenswoche verstarben.

Der Anteil verschwundener Küken lag meist bei 10 – 20 %, lediglich 2009 war er deutlich höher, während er 2010 und 2011 etwas niedriger war (Tabelle 3.3.4, Abbildung 3.3.12). Der Prozentsatz verhungelter Jungen wies in Jahren mit geringem Bruterfolg (2006 – 2009 und 2015) einen erhöhten Wert auf, wohingegen in Jahren mit mittlerem bis hohem Bruterfolg deutlich weniger als 50 % der Küken verhungerten (Tabelle 3.3.4, Abbildung 3.3.12). Die Kükensterblichkeit erklärt folglich Schwankungen im Bruterfolg insgesamt. Je mehr Küken in einem Jahr verschwunden waren, desto höher lag auch die Rate verhungelter Junge ( $R = 0,685, P = 0,029, N = 10$ ).

Unter den Verlustursachen während der Eiphase dominierten in den meisten Jahren mit etwa 50 % Defekte in der Eischale (Tabelle 3.3.4, Abbildung 3.3.13). Der Anteil unentwickelter Eier schwankte sehr deutlich, während in allen Jahren weniger als 10 % der Gelege verlassen wurden (Abbildung 3.3.13). Mit 7 – 15 % lag der Anteil abgestorbener Embryonen leicht über dem Anteil aufgegebenen Eier (Tabelle 3.3.4, Abbildung 3.3.13). In Jahren mit einem erhöhten Anteil verlassener Gelege traten auch gehäuft abgestorbene Embryonen auf ( $R = 0,728, P = 0,017, N = 10$ ).

Während in anderen Seevogelkolonien Gelege- und Kükenprädation wahrscheinlich die Hauptursache für geringen

Bruterfolg sind (Becker & Ludwigs 2004), zeigen die vorliegenden Ergebnisse vom Banter See, dass mangelnder Bruterfolg in Abwesenheit von Prädation die Folge erhöhter Kükensterblichkeit ist. Erhöhte Kükenverluste im Vergleich zu Gelegeverlusten lassen die Vermutung zu, dass Flusseeeschwalbenküken sensibler auf schlechte Bedingungen reagieren als der Embryo im Ei. Neben einer ausreichenden Ernährung ist auch das Wärmen und das Beschützen vor inner- und zwischenartlicher Prädation wichtig für das Überleben der Jungen (LeCroy & Collins 1972), wohingegen die Embryonen im Ei verhältnismäßig unempfindlich zumindest gegenüber Temperaturschwankungen sind (Myhre & Steen 1979, siehe auch 3.3.1).

Die Hauptursache für Verluste in der Kükenphase war der Tod der Jungen, der in den meisten Fällen durch Nahrungsmangel verursacht wurde (siehe auch 3.3.2 und 3.3.3). Je höher die Sterberate lag, desto größer war auch der Prozentsatz verschwundener Küken. In Jahren mit geringer Nahrungsverfügbarkeit liegt die Rate kleptoparasitischer Übergriffe sehr viel höher (eigene Beobachtungen), wodurch mehr Küken während der Fütterung beim Kampf um die Beute von anderen Altvögeln verschleppt werden.

Das mittlere Kükenalter beim Tod war sehr variabel zwischen den Jahren. 2009 und 2015 lag es bei nur fünf Tagen, was darauf schließen lässt, dass neben allgemein schlechten Nahrungsbedingungen vor allem die Verfügbarkeit kleiner Beutefische nicht ausreichte. Innerhalb ihrer Ontogenie vollziehen die Beutefische der Flusseeeschwalben ausgeprägte Wanderungen (siehe 4.3.2),

so dass die Anwesenheit bestimmter Beutegrößen im Jadebusen räumlich und zeitlich sehr variabel ist. Hinzu kommt eine Vermeidung der obersten Wasserschicht durch die Beutefische (siehe 5.3.4) und/oder ihre Abwanderung in tieferes Wasser, wenn sich das Wasser im Sommer stark erwärmt, sodass der Energieaufwand für die Seeschwalben steigt und die Jagd unprofitabel wird (s. 5.3.1, Dänhardt und Becker 2008). Zwischen 2010 und 2013 starben die Küken erst mit einem durchschnittlichen Alter von zwei Wochen, was auf gute Nahrungsverfügbarkeit kleiner Fische hinweist. Mit zunehmendem Alter steigt der Nahrungsbedarf der Jungen, und vor allem jüngere, unerfahrenere Eltern stoßen dann an ihre Grenzen, wodurch es zu Verlusten bei älteren Küken kommen kann. In dieser Periode der Kükenaufzucht herrschen oft mehrere Tage stürmischen Wetters vor (z.B. Mlody & Becker 1991), was die Jagd für die Eltern sehr erschwert (Dänhardt & Becker 2008), so dass die Küken verhungern.

Defekte in der Eischale waren die häufigste Ursache für den Gelegeverlust. Beim hektischen Auffliegen der Altvögel kann es passieren, dass die Eier gegeneinanderstoßen oder dass Steine den Eiern kleine Beschädigungen zufügen (eigene Beobachtungen). In Jahren mit einer leicht erhöhten Anzahl abgestorbener Embryonen wurden auch mehr Gelege aufgegeben. Die Kombination niedriger Temperaturen mit Nahrungsmangel kann dazu führen, dass die Altvögel durch ungünstigere Jagdbedingungen länger vom Nest fort sind, wodurch die Gelege längere Zeit unbebrütet sind und schneller auskühlen. Hoher Prädationsdruck, Nahrungsknappheit und eine damit verbundene schlechter werdende Kondition der Brutvögel kann zu erhöhter Gelegeaufgabe führen (Spee et al. 2010), was bei der Flusseeeschwalbe häufiger bei jungen, unerfahrenen Brutvögeln vorkommt (Limmer & Becker 2010).

führen (Spee et al. 2010), was bei der Flusseeeschwalbe häufiger bei jungen, unerfahrenen Brutvögeln vorkommt (Limmer & Becker 2010).

### 3.3.4 Demographie

#### Rückkehr und Brutwahrscheinlichkeit

Der Bruterfolg in einem bestimmten Jahr und die spätere Rückkehrrate der in diesem Jahr geschlüpften Flusseeeschwalbenküken waren signifikant positiv miteinander korreliert ( $R = 0,766$ ,  $P = 0,027$ ,  $N = 8$ , Abbildung 3.3.14). Individuen einer Kohorte mit hohem Bruterfolg im Schlupfjahr schritten 2–4 Jahre später mit höherer Wahrscheinlichkeit zur Brut als jene aus einem Jahr mit schlechtem Bruterfolg ( $R = 0,771$ ,  $P = 0,072$ ,  $N = 6$ , Abbildung 3.3.14). Die Rückkehrrate sowie die Erstbrutwahrscheinlichkeit (Rek-

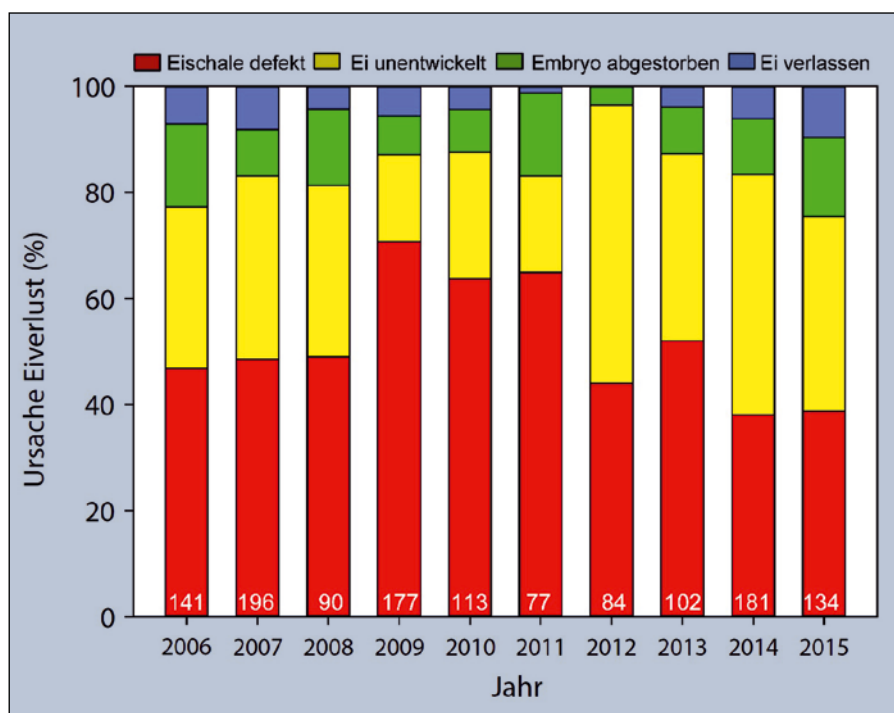


Abbildung 3.3.13: Verteilung der Verlustursache in der Eiphasse (rot: Eischale defekt, gelb: Ei unentwickelt, grün: Embryo abgestorben, blau: Ei verlassen) über den gesamten Untersuchungszeitraum. Die Anzahl der verlorenen Eier ist über den Jahreszahlen angegeben.

rutierung) hingen ebenfalls positiv miteinander zusammen ( $R = 0,943$ ,  $P = 0,005$ ,  $N = 6$ ), weil die Rückkehrrate die Rekrutierungsrate bedingt. Betrachten wir nur den Prozentsatz der Rekruten bezogen auf die Rückkehrer, so hängt er nicht mit dem Bruterfolg im Schlupfjahr zusammen ( $P = 0,329$ ,  $R = 0,486$ ,  $N = 6$ ). Vögel, die mit mehr als zwei Jahren das erste Mal in die Kolonie zurückkehrten (14,7%), wurden für die Analysen nicht berücksichtigt, da die Kohorten vergleichbar sein mussten und sonst die Rückkehraten der jüngeren Kohorten unterschätzt worden wären. Bei den Erstbrütern wurden aus dem gleichen Grund nur Individuen mit einem Erstbrutalter von 2–4 Jahren in die Auswertungen einbezogen.

Je höher der Bruterfolg eines Jahres war, desto höher war auch die Wahrscheinlichkeit, dass die Individuen dieser Kohorte zwei Jahre später wieder zurückkehrten. Etwas schwächer aber dennoch signifikant war dieser Zusammenhang mit der Erstbrutwahrscheinlichkeit der Kohorten 2–4 Jahre später in der Kolonie. Auch das Rekrutierungsalter lag höher bei Kohorten aus Jahren mit geringem Bruterfolg (Szostek & Becker 2012), was ebenfalls zu der schwächeren Rekrutierungsrate aus Jahrgängen mit geringem Bruterfolg beigetragen hat, da wir nur Vögel mit einem maximalen Rekrutierungsalter von vier Jahren ausgewählt haben. Ein hohes Gewicht der Küken nach dem Ausfliegen war verknüpft mit einer guten Überlebensrate in den Tagen vor dem Abzug (Schauroth & Becker 2008), mit einer hohen Rückkehrate zur Kolonie sowie einer höheren Rekrutierungswahrscheinlichkeit (Braasch et al. 2009). Treten die Jungvögel den kräf-

tezehrenden Flug nach Afrika mit einer guten Kondition an, haben sie bessere Chancen, diese weite Strecke zu überwinden und im Winterquartier anzukommen.

Aber auch die Umweltbedingungen im Überwinterungsgebiet, das junge Flusseeeschwalben frühestens im dritten Kalenderjahr ihres Lebens verlassen, um die Brutgebiete erstmals aufzusuchen, beeinflussen die Demographie. So bewirkt eine hohe Primärproduktion (die wiederum mit guter Fischverfügbarkeit zusammenhängt) im Überwinterungsgebiet eine hohe Rückkehrate der subadulten Flusseeeschwalben zur Kolonie (Szostek & Becker 2015). Auch die Koloniegroße kann einen Effekt auf das Überleben der Küken haben: je größer die Kolonie und die damit verbundene Konkurrenz um die Nahrung, desto geringer ist der Bruterfolg, die Kondition der Küken beim Ausfliegen und die damit verbundene Rückkehrate der subadulten Individuen (s. o., Szostek et al. 2014b).

Szostek & Becker (2015) konnten zeigen, dass eine gute Nahrungsversorgung im vorangegangenen Winter die Rekrutierung der drei- und vierjährigen Individuen wahrscheinlicher macht. Ihre Chancen, einen Partner und ein Territorium zu finden, erhöhen sich, wenn sie früh und mit einer guten Körperkondition im Brutgebiet eintreffen (Ludwigs & Becker 2001). Die Nahrungsverfügbarkeit wirkt auf vielfältige Weise auf die meisten demografischen Parameter der Flusseeeschwalben. Sie ist nicht nur für das Überleben der Küken und weitere Aspekte im Brutgebiet entscheidend, sondern wirkt sich offenbar auch im Überwinterungsgebiet auf die Demographie der Flusseeeschwalben aus.

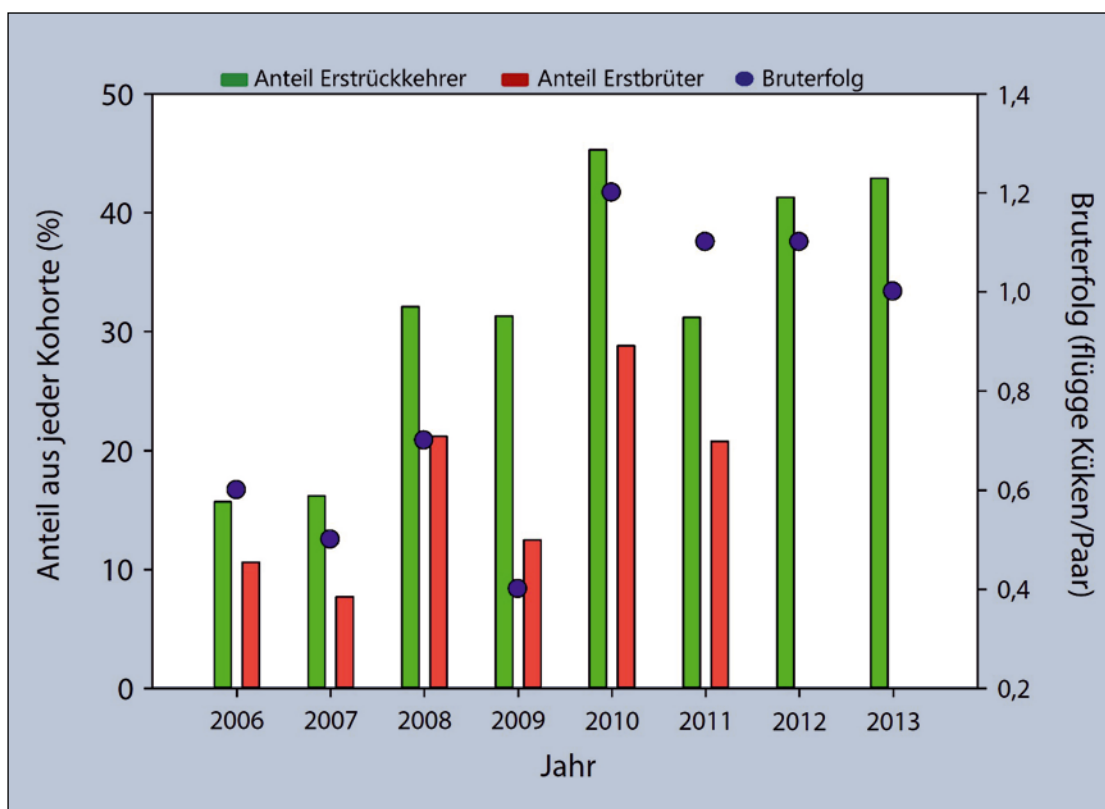


Abbildung 3.3.14: Anteil der Erstrückkehrer (grün, mit 1–2 Jahren) und Erstbrüter (rot, mit 2–4 Jahren) aus jeder Kohorte sowie der Bruterfolg (blau, aus dem Jahr, in dem die jeweilige Kohorte ausgeflogen ist) über die verschiedenen Jahre.

# 4. Schiffsbasierte Fischerfassungen: Saisonale Dynamik der Beute der Flusseeeschwalben

## 4.1 Übersicht

Anders als Vögel lassen sich Fische selten direkt erfassen. Die Prüfung fast aller Hypothesen des Fischbiologen erfordert daher den Fang der Tiere, der insbesondere bei marinen Fischen oft mit ihrem Tod einhergeht. Trotz großer Fortschritte und einem weiten Einsatzfeld hydroakustischer Methoden (Simmonds & MacLennan 2005, Trenkel et al. 2011) bleibt der Fang mit Netzen und anderen Fanggeräten bislang unerlässlich: Das taxonomische und gemeinschaftsökologische Studium der Biodiversität erfordert stets eine exakte Artbestimmung. Dafür werden äußerliche (morphometrische und morphologische Merkmale, bei frischem Material auch Pigmentierung) und innere Details des Körperbaus (Wirbelzahl) als Bestimmungsmerkmale herangezogen (Eschmeyer et al. 2016). Auch Untersuchungen, die nur eine Art zum Gegenstand haben, setzen die genaue Betrachtung des Individuums voraus, z. B. für Längen- und Gewichtsmessungen und die Entnahme von Organen (z. B. Mägen für Nahrungsnetzanalysen) und Geweben (z. B. Otolithen für die Alters- und Konditionsbestimmung). Das weite Spektrum fischbiologischer Probennahme-Methoden lässt sich ordnen nach invasiven und nicht-invasiven sowie nach aktiven und passiven Erfassungsmethoden (Abbildung 4.1.1, s. auch Zale et al. 2012). Durch invasive Fangmethoden wie Netze und Haken werden die Fische dem Gewässer entnommen, nicht-invasive Methoden bilden das Unterwassergeschehen optisch (Kameras) oder akustisch (Sonare und Echolote) ab. Aktiv eingesetzte Netze werden per Hand oder per Schiff gezogen, passive Netze sind an ihrer konstanter Position erkennbar, die Relativbewegung zwischen Fanggerät und Fisch entsteht allein durch die Eigenbewegung des Fisches und/oder des Wasserkörpers (Abbildung 4.1.1)

Die Hamenfischerei, mit der die in dieser Abhandlung verwendeten Fischdaten gewonnen wurden, ist demnach als invasiv und passiv einzustufen. Ursprünglich in den großen Flüssen weit verbreitet, wurde die Hamenfischerei Anfang der 1990er Jahre auch im Wattenmeer erprobt (Breckling & Neudecker 1994) und hat sich seither als eine Standardmethode etabliert (Vorberg 2015). Sie ist geeignet, um die Hauptbeutearten der See- schwalben repräsentativ zu fangen, die ausnahmslos im Freiwasser leben, ein Bereich, der von den meisten anderen etablierten Monitoring-Programmen nicht abgebildet wird (Tulp et al. 2017). Ferner gilt die Hamenfischerei aufgrund des Fehlens von Motorengeräuschen (Scheuchwirkung) als unselektiv und

daher geeignet, die reale Zusammensetzung der Fischfauna zu beproben.

Diese Eigenschaften machten die Hamenfischerei zum Mittel der Wahl für das Forschungsprojekt „Die Bedeutung umweltbedingter Verteilungsmuster von Schwarmfischen für Seevögel im Ökosystem Niedersächsisches Wattenmeer“ des Instituts für Vogelforschung (53-NWS-41/04, Niedersächsische Wattenmeerstiftung), in dessen Rahmen zwischen 2005 und 2007 Daten zur Artenzusammensetzung, Abundanz und Längenverteilung der Fischfauna des Jadebusens erhoben wurden. Mit einem schiffsbasierten Hamennetz wurden an je einer Dauerstation im zentralen Jadebusen und südöstlich des Strombauwerks Minsener Oog an der Aussenjade zwischen April und Oktober Befischungen durchgeführt. Nach Abschluss des Projektes wurde die Hamenfischerei im Jadebusen unter der Federführung der Nationalparkverwaltung Niedersächsisches Wattenmeer und in Kooperation mit dem Institut für Vogelforschung „Vogelwarte Helgoland“ bis 2015 und darüber hinaus fortgesetzt. Diese Datenreihe hatte zum primären Ziel, Daten zur Nahrungsgrundlage fischfressender Seevögel zu liefern und ihre Populationsdynamik besser zu verstehen.

Die wissenschaftliche Hamenfischerei im Jadebusen (Abbildung 4.1.2 A – C) begann am 18. August 2005 mit dem erfolgreichen Test eines neu entwickelten Netzes, dem sogenannten Staffelhaken (Abbildung 4.1.2 D, Dänhardt & Becker 2011 b). In den Jahren 2006 und 2007 wurde außer im zentralen Jadebusen auch noch an einer Fangstation südöstlich von Minsener Oog gefischt, um die Nahrungsbasis für die dort brütenden Seevögel zu untersuchen (Dänhardt & Becker 2008, Dänhardt 2015).



Abbildung 4.1.1: Erfassungsmethoden der Fischbiologie. Unvollständige Beispielliste gängiger Methoden (für umfassendere Darstellung siehe Zale et al. 2012).

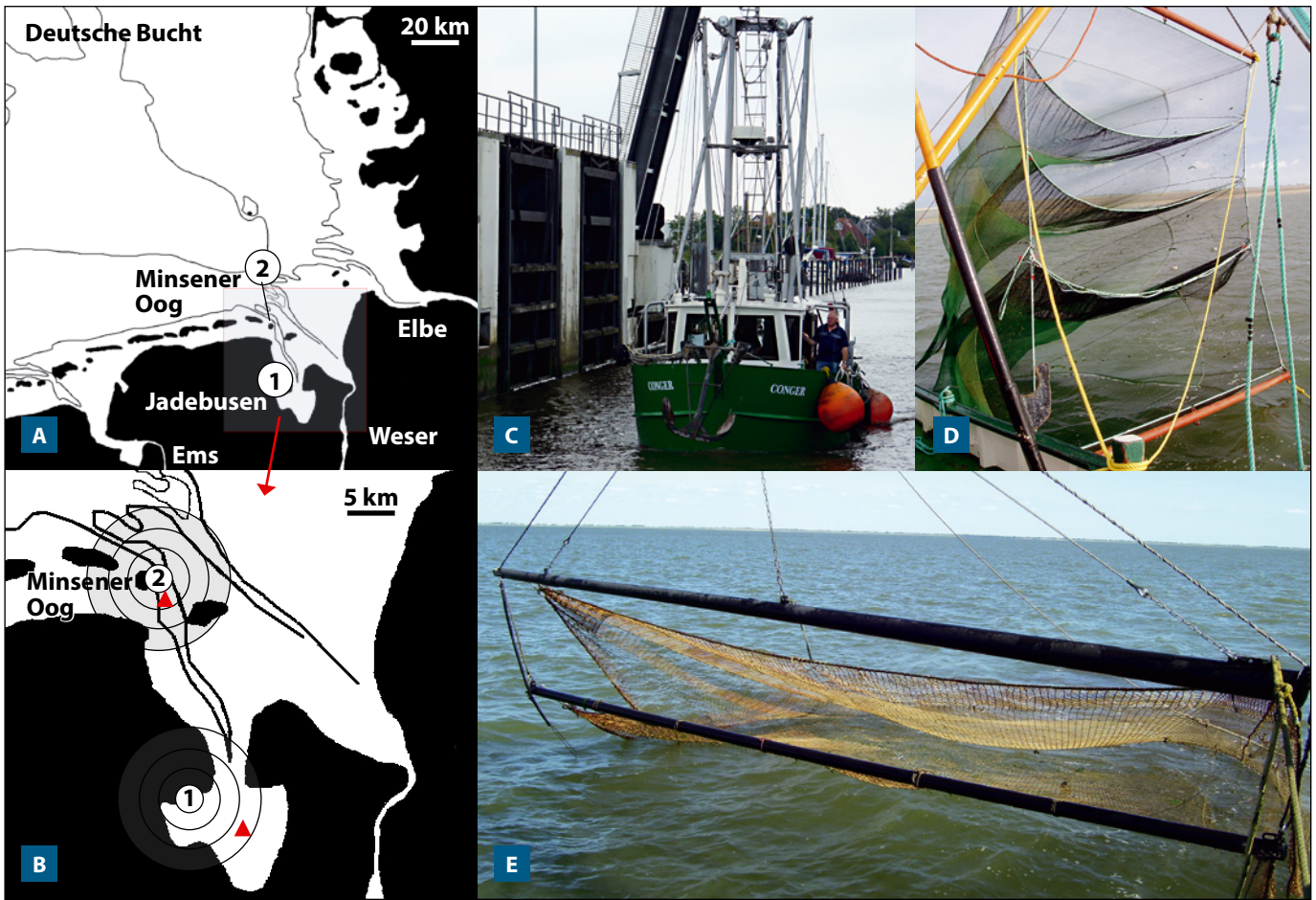


Abbildung 4.1.2: Übersicht (A) und Detail (B) des Untersuchungsgebietes mit den Fangpositionen der Hamenfischerei (rote Dreiecke) und den Standorten der Flussseeschwalben-Brutkolonien am Banter See (1) und auf Minsener Oog (2). Der mittlere, minimale und maximale Jagdradius der Flussseeschwalben um die Kolonie sind als Kreise um die Koloniestandorte dargestellt (nach Becker et al. 1993). Die Hamenfischerei wurde mit dem Fischkutter Conger (C) 2006 und 2007 mit einem Staffelhamen (D) durchgeführt (Dänhardt & Becker 2011b). Ab 2008 wurde ein herkömmlicher Großhamen (E) mit nahezu identischen Fangeigenschaften eingesetzt.

Die Fangplätze wurden so gewählt, dass sie innerhalb des mittleren Jagdradius der Flussseeschwalben lagen, der mittels Telemetriestudien festgestellt worden war (Becker et al. 1993). Für die folgenden Analysen zur saisonalen Dynamik der Gemeinschaftsstruktur und der artspezifischen Abundanz und Größenzusammensetzung der Fische wurden nur die Daten aus dem Jadebusen berücksichtigt. Die Fangstation, die an einer Priel-

kante zwischen den Fahrwassertonnen Varel 8 und 10 lag, wurde aus Gründen methodischer Konsistenz auch für die folgenden Ausfahrten beibehalten. Ab 2008 wurde der Staffelhamen durch ein herkömmliches Hamennetz ersetzt (Abbildung 4.1.2 E). Seit Beginn der Untersuchungen wurden in diesem Langzeitprojekt auf 56 Ausfahrten insgesamt 263 Hols eingebracht, von denen jedoch nicht alle in die Zeitreihe gingen (Tabelle 4.1.1).

Tabelle 4.1.1: Fangtermine in den Monaten April bis August der Jahre 2006 bis 2015. Die Fangtermine, von denen die aufwandskorrigierten Fangmengen für den Zwischenjahresvergleich verwendet wurden, sind hervorgehoben.

Jahr	April	Juni	Juli	August
2006	<b>20.</b>	<b>6./7., 12./13., 27./28.</b>	5./6., 12., <b>20./21., 27.</b>	<b>10.</b>
2007	<b>24./25.</b>	7., 12., 19.	4., 10., 19.	2.
2008	–	<b>24.</b>	<b>23./24.</b>	–
2009	<b>17.</b>	5./6., 26./27.	<b>23./24.</b>	<b>10./11.</b>
2010	<b>29./30.</b>	3./4., 22./23.	<b>19./20.</b>	<b>10./11.</b>
2011	<b>4.</b>	6./7., 23./24.	<b>20./21.</b>	<b>18.</b>
2012	<b>27./28.</b>	5./6., 26./27.	<b>24./25.</b>	<b>8./9.</b>
2013	<b>30.4./1.5.</b>	5./6., 1./2.7.	<b>22./23.</b>	<b>20./21.</b>
2014	<b>30.4./1.5.</b>	5./6., 2.8./29.6.	<b>18./19.7.</b>	<b>2./3.9.</b>
2015	<b>16./17.</b>	4./5. & 28./29.6.	–	<b>6./7.</b>

## 4.2. Methoden

### 4.2.1 Fang

Zwischen August 2005 und Oktober 2007 wurde jeweils an einer Fangstation im zentralen Jadebusen nahe der Fahrwassertonne Varel 10 (ca. 500 m östlich des Arngaster Leuchtturms, 53°28.56 N, 8°12.65 E) und südöstlich vor Minsener Oog an der Außenjade (53°28.24 N, 8°02.02 E) mit einem Großhamen (5 x 7 m Netzöffnung, 5 übereinander liegende Netzfächer, 5 mm Maschenweite im Steert, Abbildung 4.2.1 D; vgl. auch Dänhardt & Becker 2008, 2011b) Befischungen durchgeführt. Als Arbeitsplattform diente der Fischkutter „Conger“ mit Heimathafen Varel (Länge über alles 9.98 m, Breite 4.0 m, Tiefgang, 1.0 m, Gewicht: 26 t, Hauptmaschine 130 PS; Abbildung 4.1.1 C). Ab 2008 wurde die Fangstation bei Minsener Oog nicht weiter beprobt, die Fangstation im zentralen Jadebusen hingegen wurde beibehalten. Seit 2008 wird für die Untersuchungen ein Großhamen mit nur einer Netzöffnung von 7 x 7 m eingesetzt (Abbildung 4.1.1 E).

Das Netz ist insgesamt 29,4 m lang, im hinteren Drittel ist eine Kehle eingenäht, um die Fische am Zurückschwimmen zu hindern. Die gestreckte Maschenweite nimmt von der Öffnung bis zum Steert von 60 mm über 40, 30, 20, 16, 14 und 12 mm ab. Die Kehle und der Netzsteert selbst haben eine gestreckte Maschenweite von 10 mm. Ab 2010 musste die Fangposition aufgrund veränderter Strömungsverhältnisse verlegt werden. Seit dem 4. Juni 2010 befindet sich die Fangstation nahe der Fahrwassertonne Varel 8 (53°28.93 N, 8°12.19 E), ca. 500 m nördlich der alten Fangposition an der Fahrwassertonne Varel 10.

Grundsätzlich wurden bei allen Fangkampagnen pro Station jeweils ein Hol bei Ebbe und bei Flut am Tag und in der Nacht ( $\Sigma$  4 Hols à ca. 4 Stunden) angestrebt. Jedoch musste die Probennahme oft aufgrund schlechter Wetterbedingungen vorzeitig abgebrochen werden, da mit dem Fischkutter „Conger“ lediglich bis Windstärke 5 Bft. sicheres Arbeiten auf See möglich war. Der Oberbaum wurde stets an oder dicht unter der Wasseroberfläche platziert, der Unterbaum wurde ganz abgelassen. Durch den Strömungsdruck gegen das feinmaschige Netzmaterial (insbesondere 2005 – 2007) wurde der Unterbaum angehoben, so dass demersale (bodenlebende) Fische und andere bodenlebende Organismen in den Hamenfängen unterrepräsentiert sind (vgl. Dänhardt & Becker 2011b).

### 4.2.2 Aufarbeitung des Fanges und Aufwandsnormierung

Alle Fische wurden bis auf Artniveau bestimmt. Waren die Fänge sehr groß (>60 l), wurden Unterproben ausgewertet. Vor der

Entnahme der Unterprobe wurde der Gesamtfang nach seltenen Arten und ggfs. großen Exemplaren häufiger Arten durchsucht, die ansonsten in der Unterprobe nicht oder unterproportional repräsentiert wären. Nach Aussortieren potenziell unterrepräsentierter Arten und Größenklassen wurde der Gesamtfang gründlich durchmischelt und auf 20 l Eimer aufgeteilt, von denen alle einzeln gewogen wurden ( $\pm 10$  g). Der Inhalt eines dieser Eimer wurde als Unterprobe komplett durchsortiert, die artspezifischen Individuenzahlen und Nassgewichte per Dreisatz auf den Gesamtfang hochgerechnet. Arten oder Größenklassen, die sich während der Aufarbeitung der Unterprobe nachträglich als unterrepräsentiert erwiesen, wurden wieder dem Gesamtfang zugeführt, ihr Gewicht entsprechend aus der Unterprobe herausgerechnet und dem Gesamtfang zugeschlagen. Die artspezifische Abundanz, Biomasse und Längenverteilung wurden von allen Individuen der Unterprobe sowie von allen Individuen des Gesamtfanges notiert, die zuvor als „selten“ aussortiert wurden. Die Fische wurden nach Arten getrennt gezählt, nass gewogen ( $\pm 2$  g) und die individuelle Standardlänge auf den unteren mm genau gemessen. Mit Hilfe linearer Regressionsparameter (Dänhardt unveröffentlicht) wurde später die Standardlänge in die Totallänge umgerechnet. Anhand gemessener Durchflussmengen (Propeller-Flowmeter, Hydrobios, Kiel) wurden die absoluten Fangzahlen auf 10.000 m<sup>3</sup> filtriertes Wasservolumen hochgerechnet (Einheitsfang) und so untereinander sowie mit anderen Erhebungen vergleichbar gemacht.

Für den vorliegenden Bericht wurden saisonal aufgelöste Daten von zehn Jahren (April 2006 bis August 2015) ausgewertet (Tabelle 4.1.1).

## 4.3 Ergebnisse & Diskussion

### 4.3.1 Die Fischgemeinschaft in der Jade

Zwischen April 2006 und August 2015 wurden in der schiffsbasierten Hamenfischerei im zentralen Jadebusen insgesamt 55 Fischarten (i. w. S.; Neunaugen wurden mitgerechnet, obwohl sie keine Fische sind) gefangen (Anhang Tabelle III). Die wenigsten Arten wurden 2009 festgestellt, die meisten Arten traten 2014 in den Fängen auf. Da die Artenzahl vom Erfassungsaufwand abhängt, wurden 2006 und 2007 nicht in die Betrachtung der interannuellen Variabilität der Artenzahl einbezogen (Abbildung 4.3.1.1), denn in diesen Jahren wurde wesentlich öfter gefischt als ab 2008.

Von über einem Drittel der nachgewiesenen Arten wurden lediglich wenige Einzelexemplare registriert. Etwa ein Viertel der Arten trat mit wenigen Individuen nach einem saisonalen Muster im Fanggebiet auf, während von ca. einem Fünftel der Arten ohne ein erkennbares saisonales Muster und auch nur sporadisch

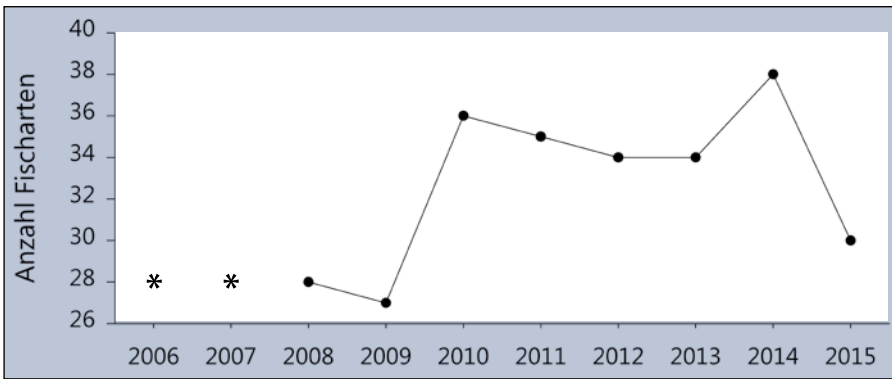


Abbildung 4.3.1.1: Artenzahlen von Fischen der Jahre 2008–2015, die in den Hamenfängen aus dem zentralen Jadebusen festgestellt wurden. Die Anzahl der 2006 und 2007 gefangenen Arten wurde nicht dargestellt, da in diesen Jahren ein wesentlich höherer Fangaufwand betrieben wurde. Dadurch ist ein Vergleich mit Artenzahlen späterer Jahre nicht möglich.

wenige Exemplare gefangen wurden (Abbildung 4.3.1.2). Zu gleichen Anteilen von 3,6 % traten Arten regelmäßig massenhaft, regelmäßig häufig oder saisonal massenhaft auf. Den kleinsten Anteil machten Arten aus, von denen wenige Individuen nach einem saisonalen Muster in den Fängen nachgewiesen wurden (Abbildung 4.3.1.2, Anhang Tabelle III).

Von den 55 Fischarten, die im Betrachtungszeitraum im Gebiet festgestellt wurden, machten die Ästuarbewohner, die marinen

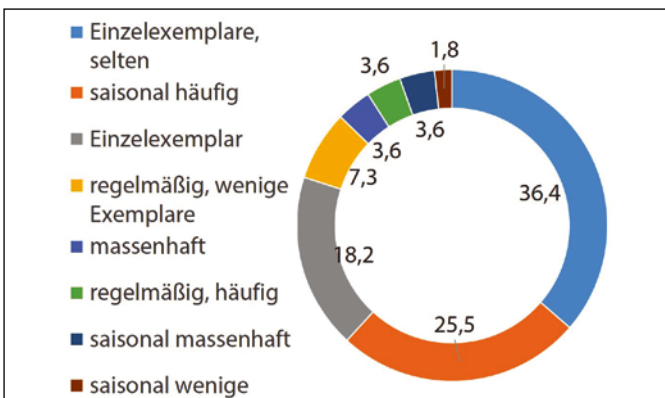


Abbildung 4.3.1.2: Relative Häufigkeit (%) der 55 Fischarten, die zwischen 2006 und 2015 in den Hamenfängen aus dem zentralen Jadebusen festgestellt wurden.

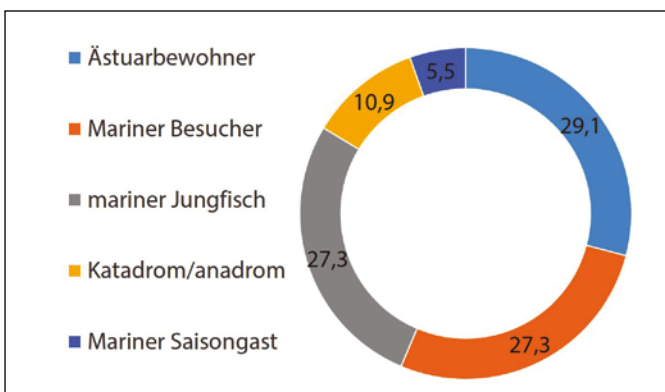


Abbildung 4.3.1.3: Relative Anteile (%) verschiedener funktioneller Gilden (nach Elliott & Hemingway 2002) innerhalb der 55 Fischarten, die zwischen 2006 und 2015 in den Hamenfängen aus dem zentralen Jadebusen festgestellt wurden.

Besucher und die marinen Jungfische mit jeweils einem knappen Drittel den größten Anteil aus. Diadrome Wanderfische (katadrom: laichen im Meer, leben ansonsten im Süßwasser, z. B. Aal; anadrom: laichen im Süßwasser, leben ansonsten im Meer, z. B. Stint, Finte, Lachs) waren mit 10,9 % vertreten, während marine Saisongäste mit knapp über 5% den geringsten Anteil ausmachten (Abbildung 4.3.1.3, Anhang Tabelle III).

Die meisten im Jadebusen vorkommenden Fischarten werden von den Seeschwalben nicht als Beute genutzt. Jeweils

7,3 % der Arten finden sporadisch (Fünfbärtelige Seequappe *Ciliata mustela*, Sardelle *Engraulis encasicolus*, Butterfisch *Pholis gunnellus* und Aalmutter) oder regelmäßig (Flunder, Kleine Seesnadel, Sandgrundel *Pomatoschistus minutus* und Scholle), jedoch stets nur in geringen Anteilen Verwendung als Seeschwalbenbeute (Abbildung 4.3.1.4, Anhang Tabelle III). Noch in den 1980er Jahren verfütterten die Flusseeschwalben Dreistachelige Stichlinge häufig an ihre Küken. Diese Art spielt als Seeschwalbenbeute heute jedoch kaum noch eine Rolle (Anhang Tabelle I). Nur gut 12 % der Fischarten, die im Jadebusen vorkommen, sind als Beute für die Flusseeschwalben von großer Bedeutung, wobei ihre Relevanz von invasionsartigen Einwanderungswellen (Wittlinge und Kabeljau) oder saisonalen Zyklen (Finte und Tobiasfisch, letzterer nur auf den Inseln) abhängt. Mit Hering und Stint sind lediglich zwei Arten als essentiell für die Seeschwalben einzustufen; eine dritte, die Sprotte, kann in manchen Jahren abundant genug sein, um eine ähnliche Bedeutung wie der Hering zu erlangen (Abbildung 4.3.1.4, Anhang Tabelle III). Diese drei Arten werden im folgenden Kapitel detaillierter betrachtet. Hinzu kommt der Wittling, der in Invasionsjahren wie zuletzt 2007/2008 bis zu 15 % der Seeschwalbenbeute am Bantter See ausmachen kann (Anhang Tabelle I).

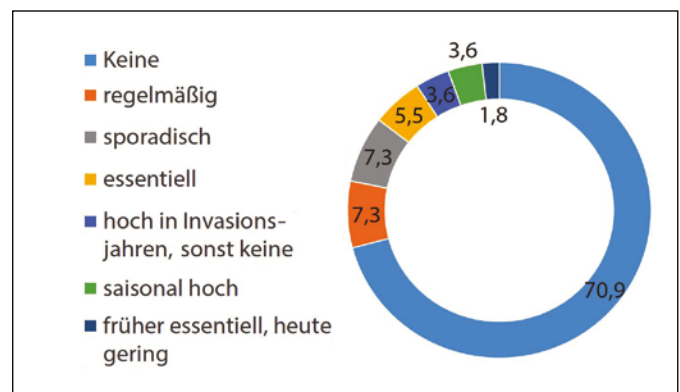


Abbildung 4.3.1.4: Relative Bedeutung (%) der 55 zwischen 2006 und 2015 im zentralen Jadebusen gefangenen Fischarten als Beute für die Flusseeschwalben.

### 4.3.2 Lebenszyklus und Abundanzdynamik der wichtigsten Nahrungsfische der Flusseeschwalben

#### Hering

Heringe (Abbildung 4.3.2.1 A) treten auch im flachen Wattenmeer aggregiert in mitunter riesigen Schwärmen auf, die jedoch seltener und kleiner werden, je näher man an die Küste kommt. So wurden vor Minsener Oog an der Außenjade regelmäßig um bis zu eine Größenordnung mehr Heringe gefangen als im Jadebusen (Dänhardt 2015), ein Muster, das sich auch bei schiffsbasierten Hydroakustik-Transekten entlang der niedersächsischen Wattenmeerküste bis in den zentralen Jadebusen hinein (Dänhardt unveröffentlicht) sowie in der Schleswig-Holsteinischen Monitoringfischerei bestätigte (Abbildung 4.3.2.2 A). Heringe sind außerdem sehr energiereich (Massias & Becker 1990). Der Dreiklang aus Menge, Aggregation und hohem Energiegehalt macht sie i.S. der Energiebilanz zwischen Jagdaufwand und Energiegewinn zu einem der profitabelsten Beuteorganismen für die Flusseeschwalben.

Zwischen unterschiedlichen Tidebecken werden in den meisten Jahren auf unterschiedlichem Niveau weitgehend übereinstimmende Abundanzverläufe beobachtet (Abbildung 4.3.2.2 A). Innerhalb der Saison gibt es jedoch Mengenunterschiede, die der Jahrgangsstärke und der Phänologie der Heringe geschuldet sind. Dadurch werden Zeitpunkt und Güte der Beuteverfügbarkeit für die Flusseeschwalben gesteuert. Innerhalb des Untersuchungszeitraums wurden die weitaus größten Heringsmengen Anfang und Ende Juni 2007 verzeichnet. Als über die Jahre stabiles Muster variierten die Heringsmengen im Frühjahr und Frühsommer weniger (Abbildung 4.3.2.2 B oben) als später in der Saison (Abbildung 4.3.2.2 B unten), wobei die Abundanz im Laufe der Saison sowohl abnehmen (2006, 2007) als auch zunehmen (2010, 2014) kann (Abbildung 4.3.2.2 B unten). Langfristige Trends werden von Jahren mit extrem hoher Heringsabundanz überproportional geprägt (z.B. Anfang und Ende Juni 2007 oder August 2014, Abbildung 4.3.2.2 B). Von diesen Extremen abgesehen gibt es im April, Anfang Juni, Juli und im August keinen Trend. Lediglich Ende Juni werden seit 2011 ansteigende Heringszahlen beobachtet (Abbildung 4.3.2.2 B).

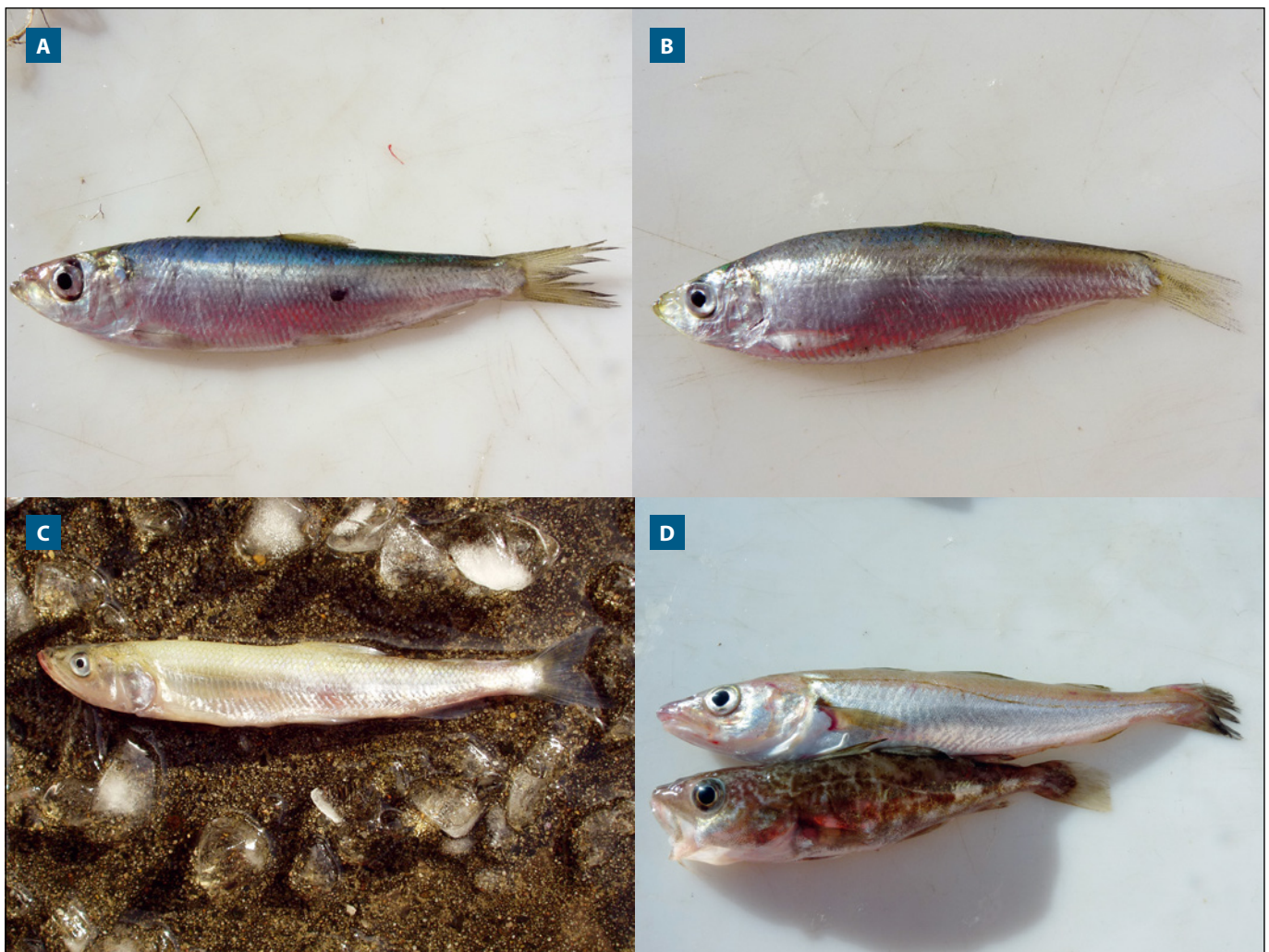


Abbildung 4.3.2.1: Die häufigsten Beutefische der Flusseeschwalben. A) Hering, B) Sprotte, C) Stint und D) Wittling (oben) und Kabeljau (unten). Während Hering, Sprotte, Wittling und Kabeljau rein marine Wanderungen vollziehen, wechselt der Stint zwischen Süß- und Salzwasser.

Anhand der Längen-Häufigkeits-Verteilungen zwischen den Jahren und Monaten lassen sich die Heringsvorkommen im Jadebusen näherungsweise in den Lebenszyklus der Fische einordnen. (Abbildung 4.3.2.3). Im April herrschen 8–11 cm lange Heringe im Gebiet vor. Diese Jungheringe dienen den Flusseeeschwalben als eine wertvolle Balznahrung. Sie wurden vermutlich ca. 16 Monate zuvor im Winter des Vorjahres im englischen Kanal gelaicht, sind ca. 6 Monate später als Jungfische ins Küstenmeer eingewandert (bzw. in die Maschen des Fanggerätes gewachsen) und haben an der Küste überwintert. Unter ihnen finden sich möglicherweise auch Jungfische der im Frühjahr im

Wattenmeer stattfindenden Laichereignisse. Vereinzelt wurden im April sowohl kleinere (2007, 2011 und 2013) als auch größere (2014, 2015) Heringe gefangen (Abbildung 4.3.2.3). Die kleineren Heringe könnten anderen Laichereignissen entstammen, während die großen Heringe zumindest teilweise laichreif waren. Ältere Tiere wurden bis Anfang Juni nur noch vereinzelt, später gar nicht mehr gefangen. Anfang Juni traten die Jungfische aus Laichereignissen des vorangegangenen Herbstes/Winters in den Fängen auf, ab Ende Juni wurden nur noch Jungfische festgestellt, deren Länge sich bis zur letzten Fangkampagne kaum veränderte (Abbildung 4.3.2.3). Die exakte Altersstruk-

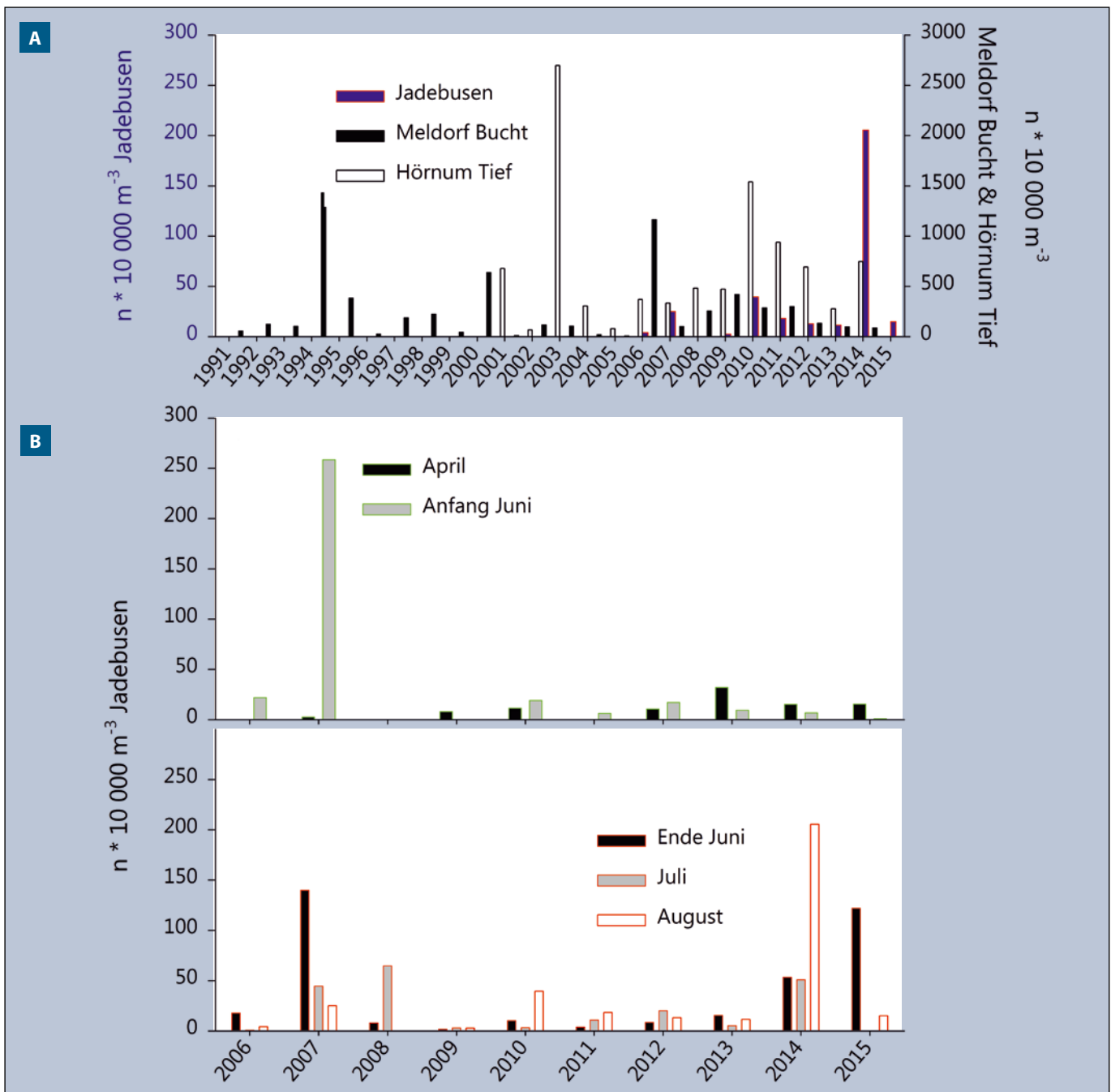


Abbildung 4.3.2.2: Hering. A) Langfristiger Verlauf der mittleren, aufwandskorrigierten Abundanz im Jadebusen (linke y-Achse), in der Meldorfer Bucht und im Hörnum Tief (rechte y-Achse) (Daten aus dem August) und B) während der Balzphase im April und frühen Kükenphase Anfang Juni (oben) und während der späten Kükenphase Ende Juni, zum Ausfliegen Ende Juli und nach Auflösung der Kolonie Mitte August (unten).

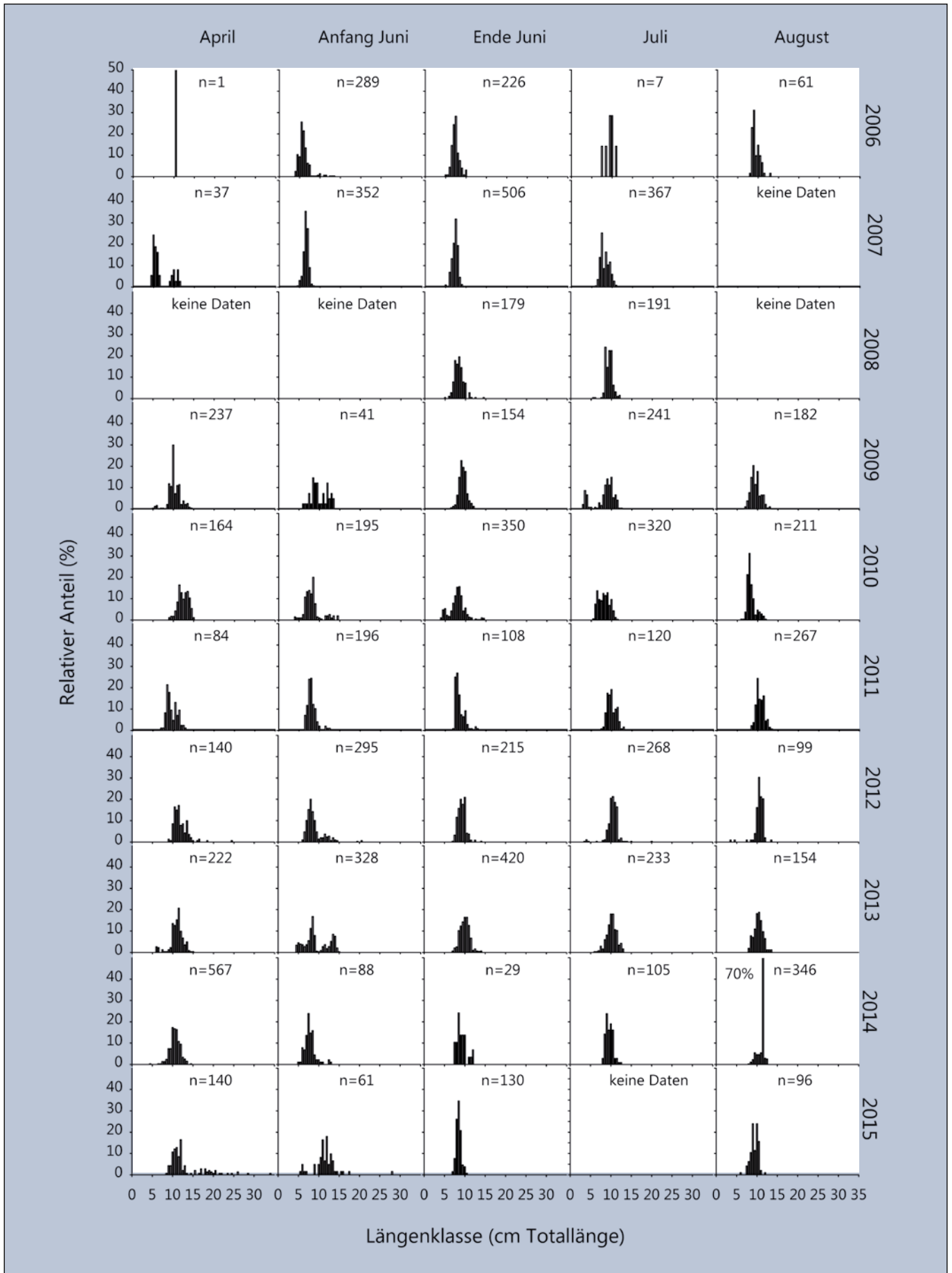


Abbildung 4.3.2.3. Hering. Saisonale Längen-Häufigkeitsverteilung 2006–2015. Die Anzahl der Längenmessungen (n), die den relativen Klassenstärken zugrunde liegen, sind in der jeweiligen Grafik angegeben.

tur kann allein anhand der Länge nicht festgestellt werden. Damit ist die eindeutige Zuordnung zu einer Laicherpopulation nicht möglich. Zukünftige Untersuchungen sollten daher über verlässliche und längenunabhängige Altersbestimmung, z.B. mittels der Analyse der Otolithen-Mikrostruktur, klären, welchen Laichpopulationen die Beutefische der Seeschwalben entstammen, um dadurch die Faktoren eingrenzen zu können, die die Dynamik der Nahrungsversorgung der Flusseeeschwalben steuern (Klein 2017).

### Sprotte

Sprotten (Abbildung 4.3.2.1 B) sind ebenfalls Schwarmfische des Freiwassers mit einem hohen Energiegehalt (Massias & Becker 1990). In den meisten Jahren sind sie im Wattenmeer weniger häufig als Heringe, allerdings können sich die Abundanzverhältnisse zwischen diesen beiden eng verwandten Arten in anderen Jahren umkehren (z.B. 2006, 2011 und 2013). In solchen Jahren können sie aus denselben Gründen wie der Hering eine essentielle Beute für die Flusseeeschwalben sein.

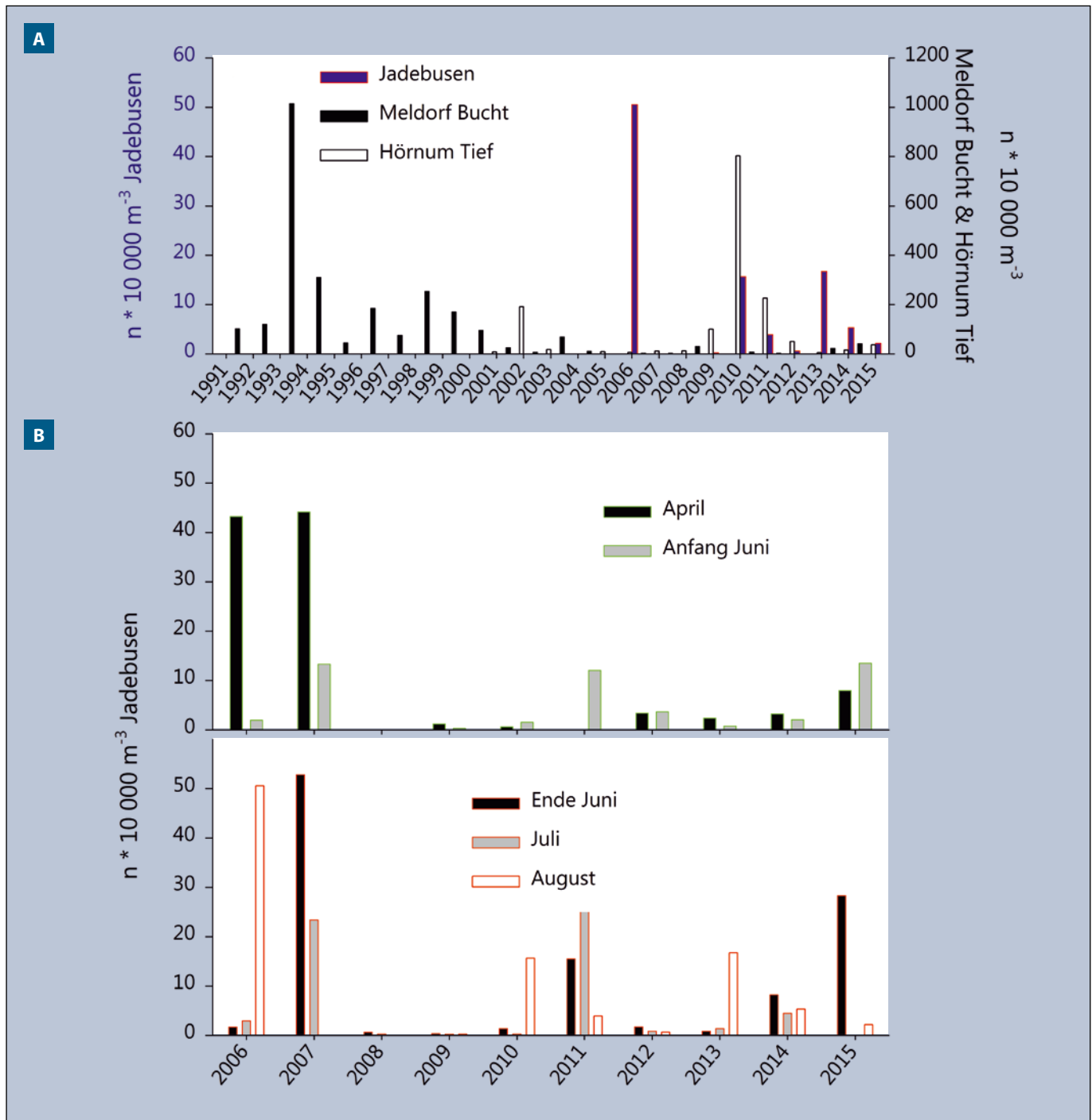


Abbildung 4.3.2.4: Sprotte. A) Langfristiger Verlauf der mittleren, aufwandskorrigierten Abundanz im Jadebusen (linke y-Achse), in der Meldorfer Bucht und im Hörnum Tief (rechte y-Achse) (Daten aus dem August) und B) während der Balzphase im April und frühen Kükenphase Anfang Juni (oben) und während der späten Kükenphase Ende Juni, zum Ausfliegen Ende Juli und nach Auflösung der Kolonie Mitte August (unten).

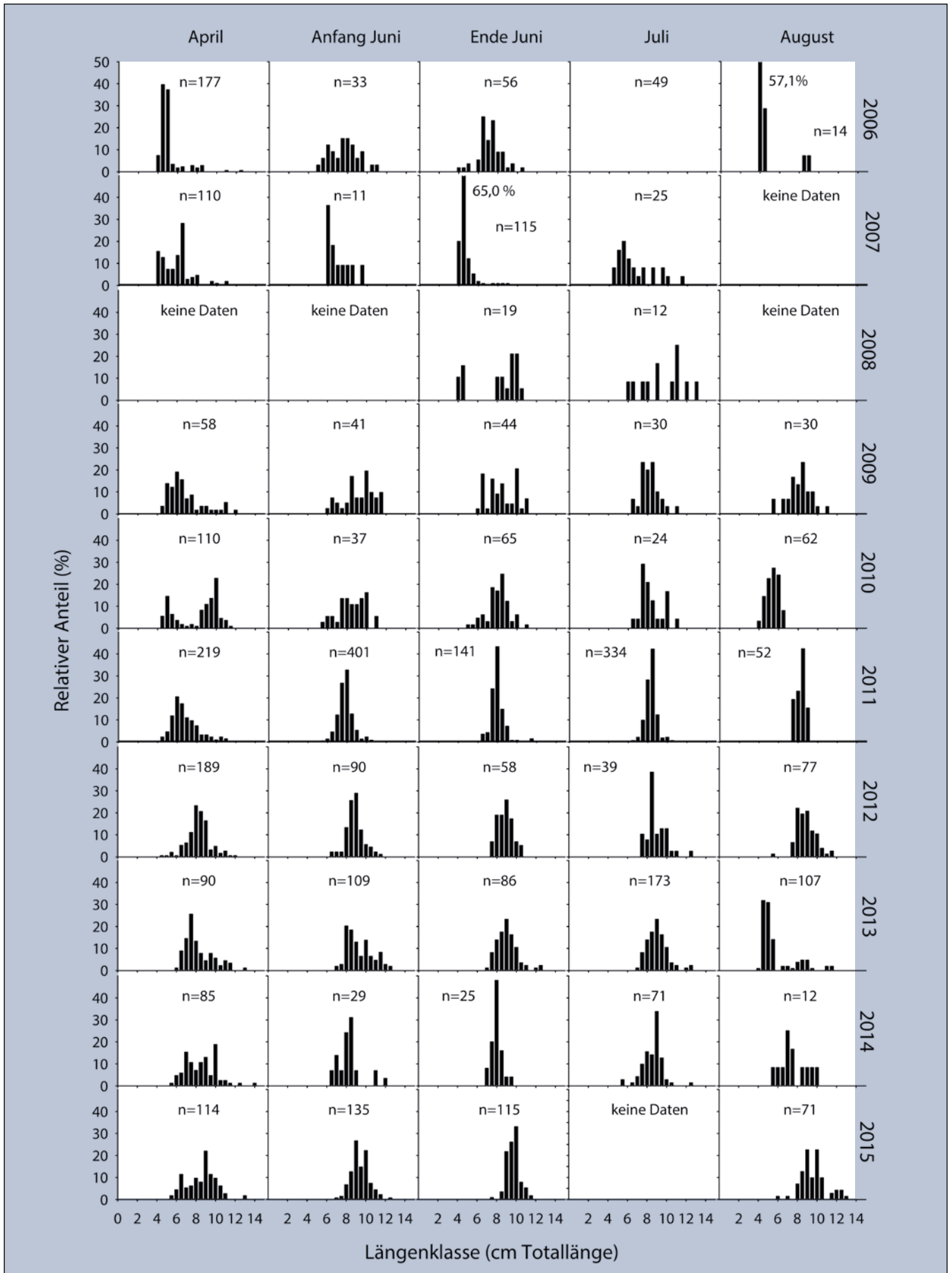


Abbildung 4.3.2.5. Sprotte. Saisonale Längen-Häufigkeitsverteilung 2006–2015. Die Anzahl der Längenmessungen (n), die den relativen Klassenstärken zugrunde liegen, sind in der jeweiligen Grafik angegeben.

Tendenziell sind die Sprottenzahlen sowohl im Jadebusen (seit 2006) als auch im Hörnum Tief (seit 2010) und in der Meldorfer Bucht (seit 1993), wo bis zu einer Größenordnung mehr Sprotten gefangen wurden als im Jadebusen, zumindest im August seit Jahren rückläufig (Abbildung 4.3.2.4 A). Allerdings gibt es saisonale Unterschiede in der langfristigen Entwicklung der Sprottenpopulation im Jadebusen. Nach den großen Sprottenmengen im April 2006 und 2007, bei denen es sich vorwiegend um Postlarven handelte, wurden ab 2009 im April weit weniger Sprotten gefangen, jedoch mit steigender Tendenz (Abbildung 4.3.2.4 B). Ebenso wie beim Hering variierten die Fangmengen im Frühjahr und Frühsommer weniger (Abbildung 4.3.2.4 B oben) als später in der Saison (Abbildung 4.3.2.4 B unten), und die Abundanz kann im Laufe der Saison sowohl ab- als auch zunehmen (Abbildung 4.3.2.4 B).

Anders als beim Hering lassen sich anhand der Längen-Häufigkeits-Verteilungen der Sprotte zwischen den Jahren und Monaten kaum einzelne Kohorten identifizieren (Abbildung 4.3.2.5). Jahre wie 2010, 2011 und 2015, in denen die Längen annähernd normalverteilt waren, sind die Ausnahme, weil das Alter von Sprotten durch die zeitlich ausgedehnte Laichsaison in mehreren Portionen und die unterschiedlichen Überlebensraten der einzelnen Subkohorten nicht eindeutig anhand der Länge abgeschätzt werden kann. Sprotten aller Größenklassen fallen in das verwertbare Längenspektrum der Flusseeeschwalben. Während der Balz sind die Sprotten in den meisten Jahren mit 5–8 cm relativ klein, liefern pro Einheit Jagdaufwand der Seeschwalben somit nur einen vergleichsweise dürftigen Energiegewinn. Als Kükennahrung eignen sich Sprotten hinsichtlich ihres Längenspektrums allerdings gut, sie sind in den meisten Jahren jedoch nicht häufig genug. Nicht nur für die balzenden Adultvögel, sondern zunehmend auch für ältere Küken (Juli) und bereits ausgeflogene Jungvögel (August) kann die hohe Energiedichte der Sprotten dadurch kompensiert werden, dass sie über die gesamte Saison im Vergleich zu Hering (s. o.) oder Stint (s. u.) kleiner bleiben, und so der absolute Energiegewinn für die Seeschwalben pro Einheit Jagdaufwand gering ist. Allerdings fällt dieser Zusammenhang in Jahren hoher Sprottenabundanz weniger ins Gewicht, da das aggregierte Auftreten relativ kleiner aber dennoch sehr häufiger und zudem energiereicher Schwarmfische offenbar für eine positive Energiebilanz sorgt.

Bislang ist die Populationstruktur der Sprotten in der Nordsee und insbesondere im Wattenmeer weitgehend ungeklärt, der Beitrag der einzelnen Subkohorten zur Jahrgangsstärke kaum verstanden. Somit fehlt ein wichtiger Baustein zum Verständnis der Faktoren, die den Reproduktionserfolg der Flusseeeschwalben und anderer Fisch fressender Wirbeltiere im Wattenmeer beeinflussen.

### Stint

Eine grundsätzlich andere Biologie als Heringe und Sprotten hat der Stint (Abbildung 4.3.2.1 C). Als anadromer Wanderfisch

laicht er in den großen Flüssen und nutzt das Küstenmeer als Aufwuchsgebiet, kommt aber auch als Adultfisch in manchen Jahren massenhaft dort vor. Dem Hering entgegengesetzt ist der Stint, der eng mit den Ästuaren assoziiert ist und in den Flüssen die mit Abstand häufigste Fischart ist, im Jadebusen um bis zu eine Größenordnung häufiger als in küstenferneren Gebieten (Dänhardt 2015). Auch in Schleswig-Holstein werden in der Meldorfer Bucht nahe dem Elbeästuar wesentlich mehr Stinte gefangen als im Hörnum Tief, das 90 km weiter nördlich weit abseits fluvialer Einflüsse liegt (Abbildung 4.3.2.6 A).

Auf niedrigem Niveau scheinen die Stinte im Hörnum Tief immer seltener zu werden, und auch in der Meldorfer Bucht ist nach fast zwei Dekaden ohne Trend seit 2009 eine steile Abnahme zu verzeichnen (Abbildung 4.3.2.6 A). Im Jadebusen hingegen ist – zumindest im August – keine eindeutige Trendentwicklung zu erkennen, (Abbildung 4.3.2.6 B oben). Die Fangzahlen im April verschiedener Jahre schwanken ohne Tendenz zwischen ca. 30 und 3–5 Individuen pro 10 000 m<sup>3</sup>, während die Stintzahlen Anfang (Abbildung 4.3.2.6 B oben) und Ende Juni (Abbildung 4.3.2.6 B unten) tendenziell zurückgehen. Seit 2009 werden im Juli Stinte in steigenden Mengen gefangen, im August ist kein klarer Trend erkennbar (Abbildung 4.3.2.6 B unten). Das Jahr 2015 war in allen Monaten durch äußerst geringe Stintmengen gekennzeichnet (Abbildung 4.3.2.6 B unten).

Der Stint ist nach dem Hering die zweithäufigste Beutefischart der Flusseeeschwalben. Er ist zudem über die gesamte Saison mit dem breitesten Größenspektrum im Jagdrevier der Flusseeeschwalben vertreten, und nahezu alle vorkommenden Längensklassen sind stark besetzt („stumpfe, breite“ Kurven, Abbildung 4.3.2.7), sodass die Vögel fast immer nährreiche Fische der passenden Größe finden könnten. Der überwiegende Teil der Stinte ist zwischen 8 und 15 cm lang. Als wiederkehrendes Muster waren in den meisten Jahren stets zwei oder mehr Altersgruppen im Gebiet vertreten, wobei Mitte April die kleinen Tiere überwogen. Im Laufe der Saison verschob sich jedoch durch Wachstum und Zuwanderung größerer Fische die Längenverteilung zu den größeren Längensklassen. Anfang August wurde dann mit 5–7 cm Länge der aus den Flüssen absteigende Nachwuchs in den Fängen festgestellt (Abbildung 4.3.2.7), der jedoch für die Seeschwalben bestenfalls als Nahrung für sehr spät geschlüpfte Küken aus Nachgelegen relevant sein dürfte.

### Wittling

Während Hering, Sprotte und Stint stet und häufig sind und den Flusseeeschwalben dadurch eine mehr oder weniger verlässliche Beute, ist der Wittling (Abbildung 4.3.2.1 D oben) nur in wenigen Jahren als Seeschwalbenbeute von Bedeutung, und zwar, wenn er in großen Mengen ins Küstenmeer einwandert. Der dem Wittling eng verwandte Kabeljau (Abbildung 4.3.2.1 D unten) spielt als Seeschwalbenbeute keine Rolle. Auch der Wittling ist in den meisten Jahren nicht massenhaft

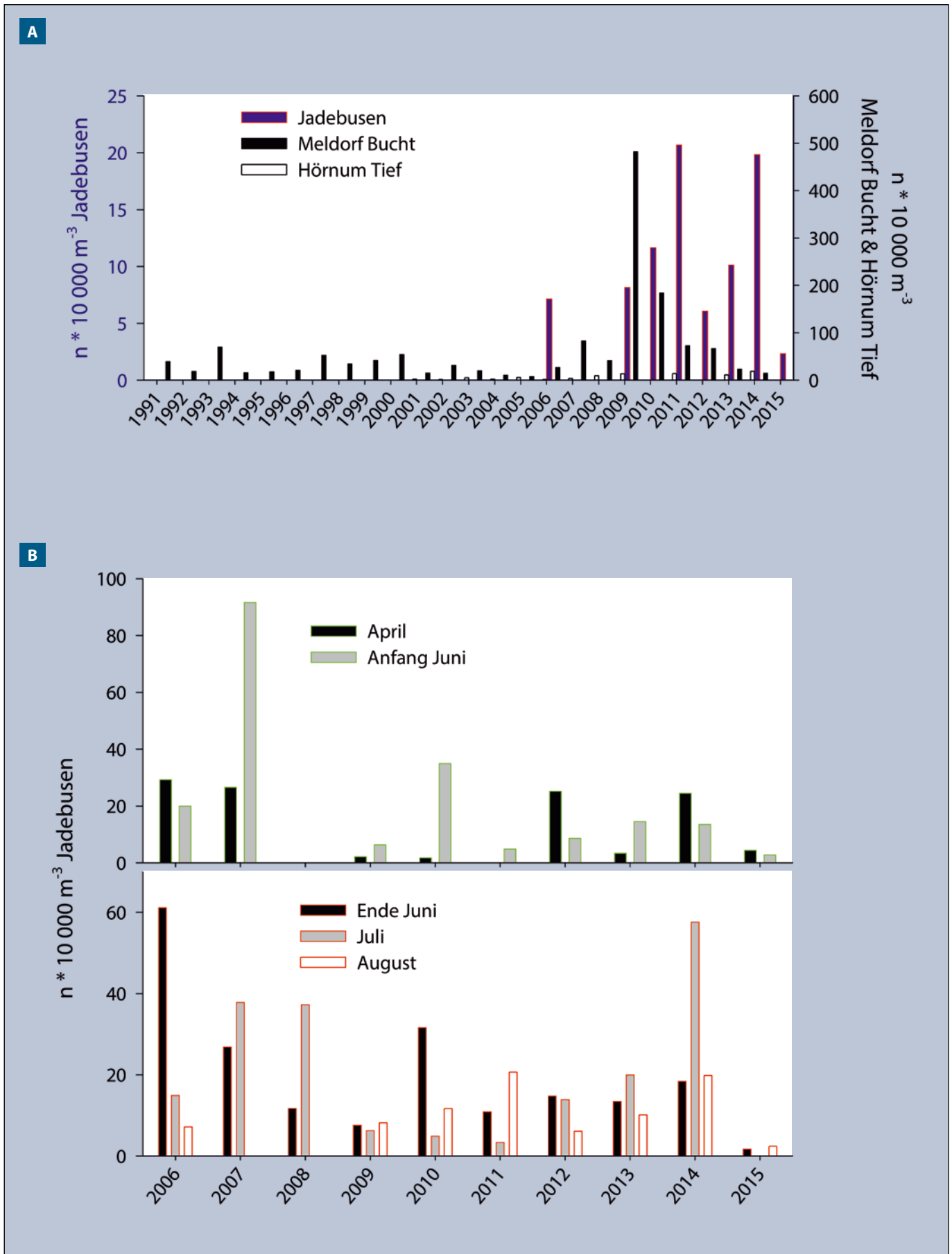


Abbildung 4.3.2.6: Stint. A) Langfristiger Verlauf der mittleren, aufwandskorrigierten Abundanz im Jadebusen (linke y-Achse), in der Meldorfer Bucht und im Hörnum Tief (rechte y-Achse) (Daten aus dem August) und B) während der Balzphase im April und frühen Kükenphase Anfang Juni (oben) und während der späten Kükenphase Ende Juni, zum Ausfliegen Ende Juli und nach Auflösung der Kolonie Mitte August (unten).

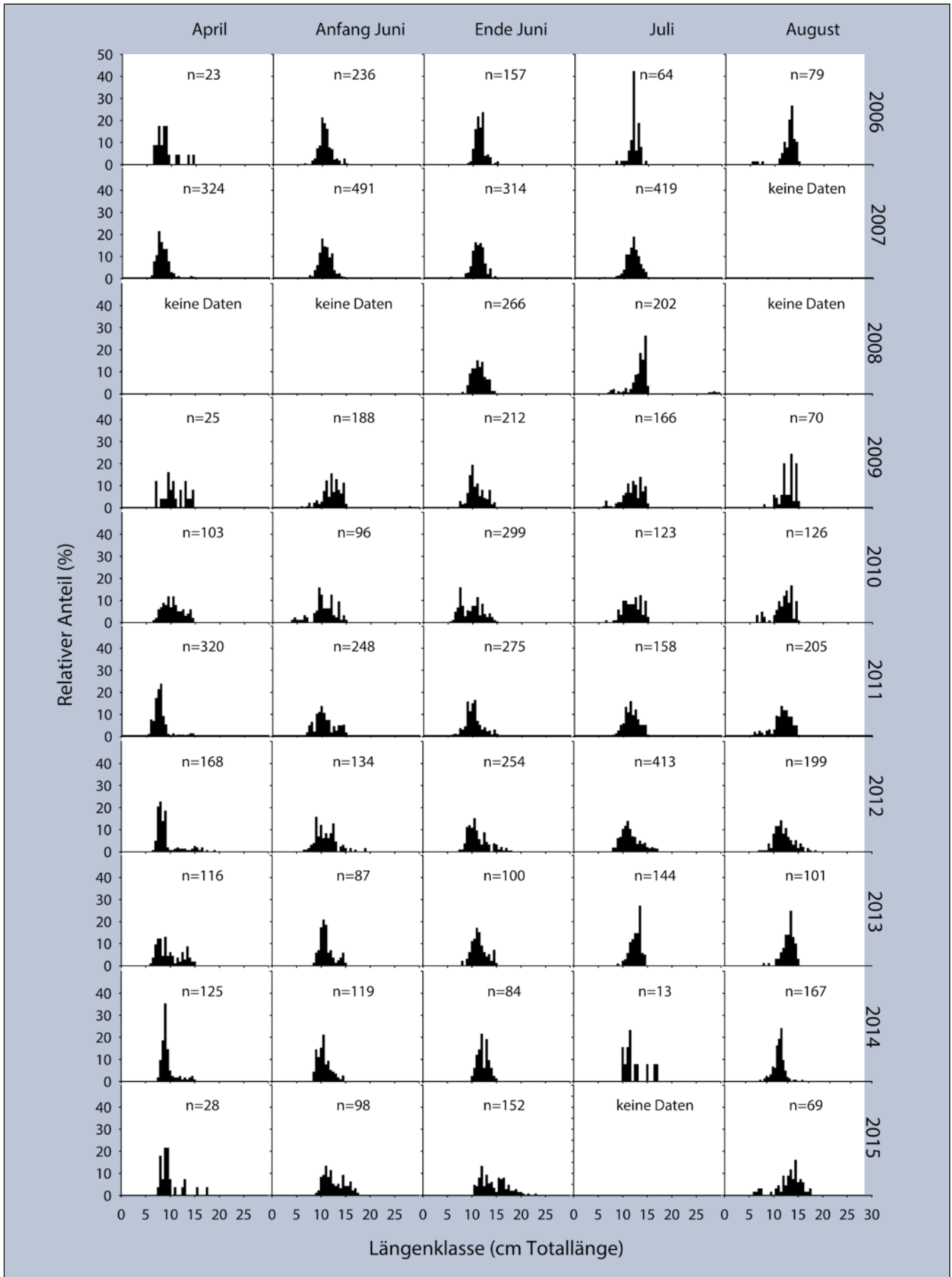


Abbildung 4.3.2.7. Stint. Saisonale Längen-Häufigkeitsverteilung 2006–2015. Die Anzahl der Längenmessungen (n), die den relativen Klassenstärken zugrunde liegen, sind in der jeweiligen Grafik angegeben.

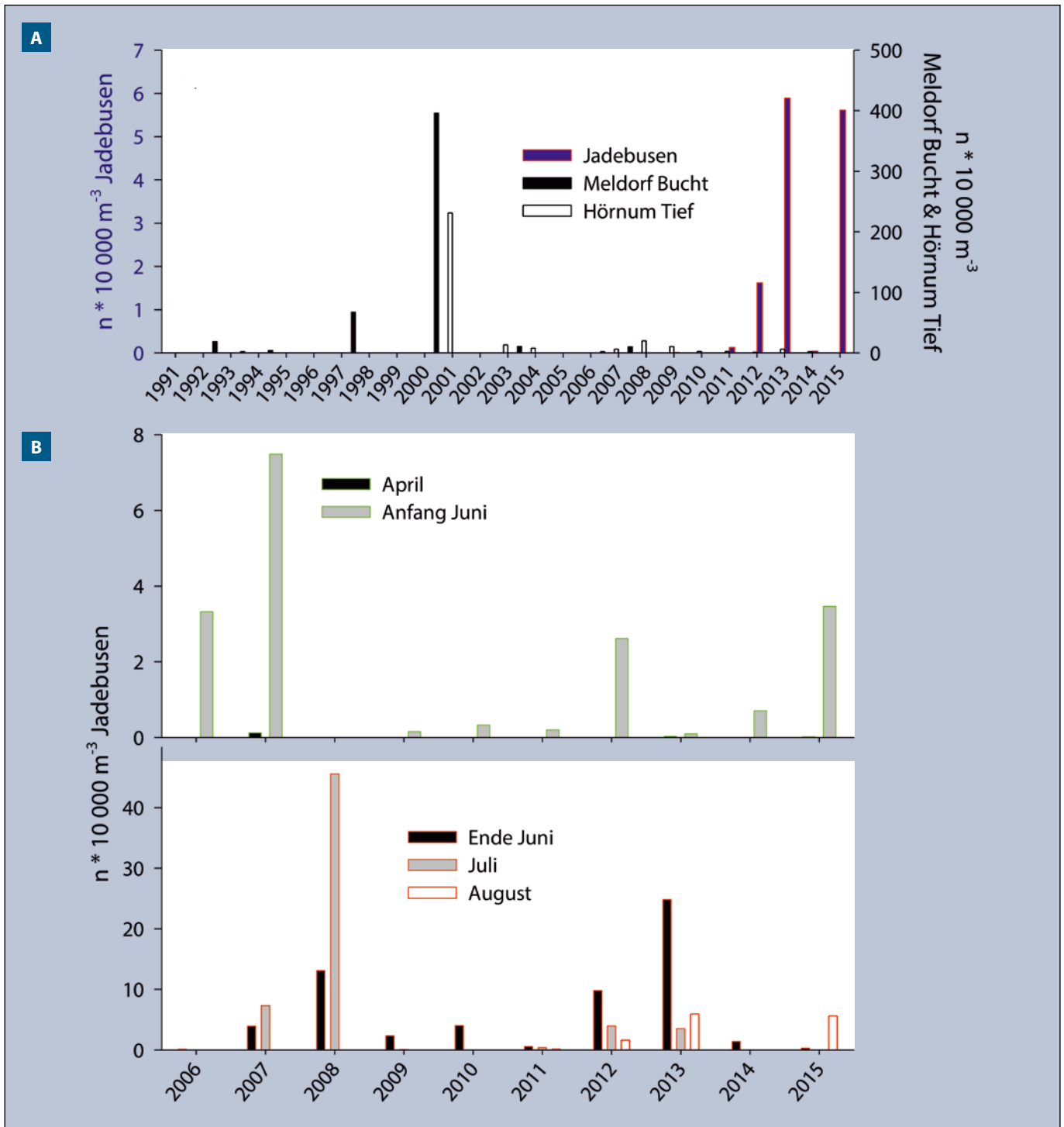


Abbildung 4.3.2.8: Wittling. A) Langfristiger Verlauf der mittleren, aufwandskorrigierten Abundanz im Jadebusen (linke y-Achse), in der Meldorfer Bucht und im Hörnum Tief (rechte y-Achse) (Daten aus dem August) und B) während der Balzphase im April und frühen Kükenphase Anfang Juni (oben) und während der späten Kükenphase Ende Juni, zum Ausfliegen Ende Juli und nach Auflösung der Kolonie Mitte August (unten).

und oft nur für kurze Zeit im Wattenmeer anzutreffen. Es gibt jedoch Jahre, in denen weitaus mehr Wittlinge gefangen werden als in anderen. Hierbei gibt es offenbar sowohl regionale (Abbildung 4.3.2.8 A) als auch saisonale (Abbildung 4.3.2.8 B) Unterschiede. In den meisten anderen Jahren ist der Wittling eine Ausnahmerecheinung in den Fängen der frühen Fangkampagnen, bevor er später in der Saison häufiger wird (2007, 2012, 2013) und mitunter zu den häufigsten Fischarten in den Fängen

zählt (2008) (Abbildung 4.3.2.8 B). Aufgrund dieser großen Schwankungen zwischen invasionsartigen Einwanderungen und stetem Vorkommen in relativ geringen Individuenzahlen sind Trends über die relativ kurze Zeitspanne von 10 Jahren nicht auszumachen (Abbildung 4.3.2.8 B).

Die Anfang Juni einwandernden Wittlinge sind eine gute Ergänzung zur Nahrung der Küken, wenngleich sie aufgrund ihres geringen Fettgehaltes (Massias & Becker 1990) als Seeschwal-

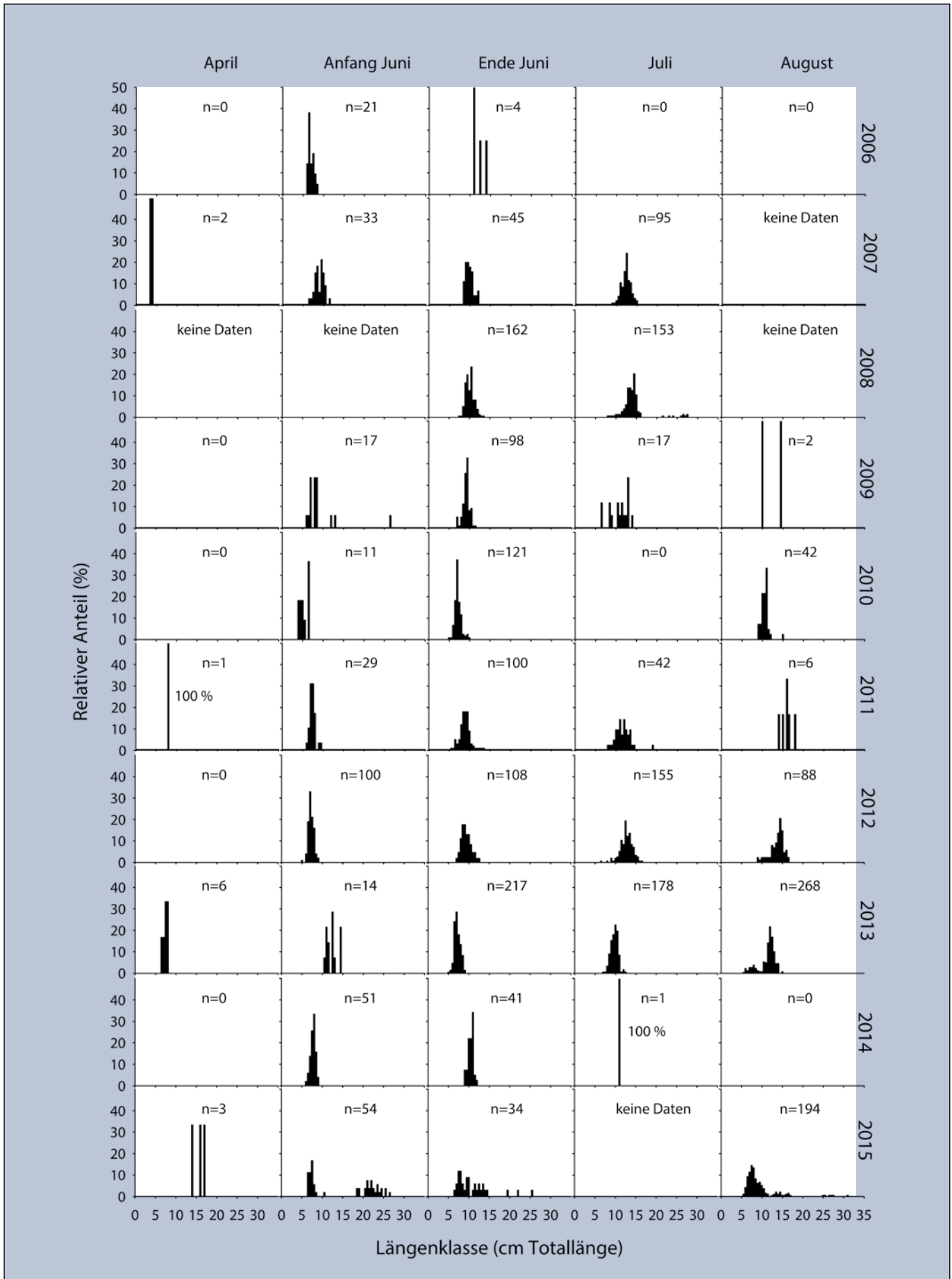


Abbildung 4.3.2.9. Wittling. Saisonale Längen-Häufigkeitsverteilung 2006 – 2015. Die Anzahl der Längenmessungen (n), die den relativen Klassenstärken zugrunde liegen, sind in der jeweiligen Grafik angegeben.

benbeute von geringerer Qualität sind als Hering, Sprotte oder Stint. Aufgrund ihrer enormen Wachstumsleistung (Dänhardt & Becker 2008) werden auch die Jungfische eines Jahres selbst als Beute für adulte Flusseeeschwalben schnell zu groß. Allerdings wandern im Spätsommer mancher Jahre (z. B. 2013 und 2015, Abbildung 4.3.2.9) kleinere Wittlinge ins Gebiet ein, die dann auch älteren Küken oder den flüggen Jungvögeln als Beute dienen können.

### 4.3.3 Auftreten und Relevanz anderer Beutearten

Neben den häufig genutzten Beuteorganismen (4.3.2) werden weniger regelmäßig und in geringeren Individuenzahlen auch andere Beutegruppen in den Balz- und Kükenfütterungen beobachtet (Anhang Tabelle I), die mehr oder weniger eindeutig auf Artniveau angesprochen werden können.

Der **Sandaal** oder **Tobiasfisch** *Ammodytes tobianus* (Abbildung 4.3.3.1 A) lebt die meiste Zeit in sandigem Sediment und somit außerhalb der Reichweite seiner Räuber. Im Mai und Juni bildet er im Pelagial jedoch mitunter riesige Schwärme, deren räumliche Ausdehnung mehrere 100 m betragen kann. Dann werden Tobiasfische als Seevogelnahrung relevant und können in den Brutkolonien der Seeschwalben auf den Wattenmeerinseln durchaus einen großen Anteil an der Nahrung erlangen. Am Banter See wurden sie jedoch so selten verfüttert, dass sie mangels relativer Bedeutung nicht separat aufgeführt wurden. Sandaale wurden in drei von 10 Jahren in den Fütterungen registriert. Aufgrund ihrer Lebensweise ist eine repräsentative Erfassung dieser Artengruppe auch mittels Hamenfischerei nahezu ausgeschlossen. In anderen Gebieten der Nordsee sind Sandaale (*Ammodytes marinus*) von weitaus größerer Bedeutung für die Ernährung von Seevögeln als heringsartige Fische (Frederiksen et al. 2005, 2008a).

Als weiterer Vertreter der Heringsartigen wird die **Finte** (Abbildung 4.3.3.1 B) mitunter erbeutet, allerdings passt ihr saisonales Auftreten nicht zum Bedarfsverlauf der Flusseeeschwalben innerhalb ihrer Brutsaison. Finten können bei den Fütterungsbeobachtungen nicht von Sprotten oder Heringen unterschieden werden. Anhand der relativen Längen der Fische bei den Fütterungen und Funden fallengelassener Fische in der Kolonie wies Schreiber (2007) jedoch nach, dass die Flusseeeschwalben im Spätsommer 2006 Finten an ihre Küken verfütterten, nachdem die meisten Heringe aufgrund zu hoher Wassertemperaturen in tieferes Wasser und somit außer Reichweite der Flusseeeschwalben abgewandert waren. Finten treten in den Hamenfängen im Frühjahr als sogenannte präadulte Jungfische auf, die jedoch als Balznahrung zu groß und auch nicht häufig genug sind. Im August/September wandern die Jungfische aus

den Flüssen ins Küstenmeer ein, wo sie durchaus in Mengen und Größen auftreten, die sie als Seeschwalbenbeute geeignet erscheinen lassen. In den letzten beiden Jahren wurden keine jungen Finten mehr im Jadebusen gefangen, aus den Flüssen werden ebenfalls Rekrutierungsausfälle bestätigt (J. Scholle, persönliche Mitteilung).

**Plattfische**, die bis zu 10 % der Kükennahrung ausmachten (Anhang Tabelle I), sind mit hoher Wahrscheinlichkeit junge **Schollen** (Abbildung 4.3.3.1 C), die im Frühjahr aus ihren Laichgebieten auf der Doggerbank an die Küste kommen (Zijlstra 1972, Rijnsdorp et al 1985, van der Veer 1986). Andere Plattfischarten wie **Flunder**, **Seezunge** oder **Kliesche** *Limanda limanda* sind entweder zu groß, um von den Seeschwalben erbeutet zu werden oder die kleinen Individuen treten erst im Gebiet auf, wenn sich die Seeschwalben-Kolonien bereits aufgelöst haben. In den Hamenfängen treten Plattfische regelmäßig und in mitunter großen Individuenzahlen auf, wenngleich Hamennetze sich nicht zum quantitativen Fang von Plattfischen eignen (Breckling & Neudecker 1994). Dass überhaupt nennenswerte Mengen dieser Arten mit einem Hamennetz gefangen werden, zeigt jedoch, dass sich Plattfische durchaus auch im Pelagial bewegen und dabei möglicherweise auch in Reichweite der Seeschwalben kommen können. Über die Bedingungen hinaus, die durch die Hamenfischerei repräsentiert werden, kommen auch andere Mechanismen infrage, die Plattfische erreichbar für Seeschwalben machen. Dazu gehören die Rückführung des Rechengutes zweier durchflussgekühlter Kohlekraftwerke an der Jade in einem turbulenten Wasserstrom, sowie Gezeitentümpel eulitoraler Wattflächen, in denen junge Plattfische die Niedrigwasserphasen überdauern und dabei von den Seeschwalben erbeutet werden (A. Dänhardt, eigene Beobachtung).

Noch in den 1980er Jahren waren **Dreistachlige Stichlinge** (Abbildung 4.3.3.1 D) als Seeschwalbennahrung im Jadebereich mit einem bis > drei Viertel Mengenanteil noch von überragender Bedeutung als Seeschwalbenbeute (Becker et al. 1987, 1991, Frank 1992). Heute spielen Stichlinge kaum noch eine Rolle (Anhang Tabelle I). Die Stichlinge, die die Flusseeeschwalben in den 1980er und 1990er Jahren noch umfassend nutzten, wurden in den brackigen bis süßen Gewässern um die Kolonie erbeutet, vor allem im Jade-Ems-Kanal und im Banter See selbst. Das bedeutet jedoch nicht, dass der Dreistachlige Stichling in seinem Vorkommen salzgehaltlimitiert ist: Von allen drei im Wattenmeer vorkommenden Stichlingsarten hat er die breiteste Salinitätstoleranz und ist auch sonst recht anspruchslos gegenüber seiner Umwelt (Daan 2015). Ihr Vorkommen in Küstennähe ist eng mit der Wassertemperatur verknüpft, und zwar in entgegengesetzter Weise wie z. B. das des Herings (4.3.2). Ab dem Spätherbst kommen die Dreistachligen Stichlinge ins Wattenmeer und halten sich dort in großen Mengen



Abbildung 4.3.3.1: Beutefische der Flusseeeschwalben, die seltener in den Fütterungen auftraten. A) Sandaale *Ammodytes spec.*, B) Finten *Alosa fallax*, C) Plattfische wie Schollen *Pleuronectes platessa* und D) Dreistachlige Stichlinge *Gasterosteus aculeatus*.

bis ins zeitige Frühjahr auf. Dann steigen sie zum Laichen entweder in die Flüsse auf oder verbleiben im Salzwasser (Vorberg & Breckling 1999, Daan 2015). In alten Gräben (Kanäle zur Entwässerung tidenbeeinflusster Deichvorländer), die auf der Salzmarschenfläche vom Hauptpriel abgeschnitten waren und dadurch auch bei Niedrigwasser Wasser führten, beobachtete Dänhardt (unveröffentlicht) im Hochsommer große Mengen juveniler Dreistachliger Stichlinge – trotz Temperaturen von über 40°C und Sauerstoffschwankungen zwischen 1 und 19 mg/l zwischen Nacht und Tag. Etwa zur selben Zeit, in der die Flusseeeschwalben im Brutgebiet eintreffen, wandern die Stichlinge in ihre Laichhabitats ab, wo sie offenbar unerreichbar für die

Seevögel sind und somit als Balz- und Kükennahrung nicht zur Verfügung stehen.

Obwohl **Nordseegarnelen** (Abbildung 4.3.3.2 A) aufgrund ihres hohen Anteils unverdaulichen Gewebes (Carapax) eine eher minderwertige Beute darstellen (Massias & Becker 1990), werden sie in Anteilen von bis zu 11% an die Balzpartner und von bis zu 20% an die Küken verfüttert (Anhang Tabelle I). Die Abundanzdynamik der Zielart der größten deutschen Fischerei wird aufgrund ihrer bodengebundenen Lebensweise von den Hamenfängen vermutlich nur unzureichend abgebildet. Allerdings zeigten vertikal aufgelöste Fänge in den Jahren 2006 und

2007 (Dänhardt & Becker 2011b), dass sich je nach Tidensituation ein großer Anteil der Nordseegarnelen in der Wassersäule aufhält und nicht am Boden (Schulte et al. 2018). Somit lässt sich möglicherweise auch erklären, dass mit dem Hamennetz regelmäßig große Mengen an Nordseegarnelen gefangen werden, und die Fänge die Saisonalität dieser Tiere gut abbilden, die der der Seeschwalben gut entspricht: Im Frühjahr wandern die im Winter gelaichten Jungtiere ins Wattenmeer ein und wachsen über den Sommer heran, bevor sie intensiv befishet werden (Temming & Damm 2002).

**Fischlarven** (Abbildung 4.3.3.2 B) können in manchen Jahren bis zu einem Drittel der Organismen ausmachen, die an die Küken verfüttert werden (Anhang Tabelle I). Sie können anhand von Fütterungsbeobachtungen jedoch keiner Art zugeordnet werden. Zur Balz- und frühen Kükenperiode der Flusseeeschwalben kommen große Mengen an im Frühjahr geschlüpften Heringslarven im Gebiet vor, und auch Sprottenlarven können auftreten. Fischlarven spielen offenbar als Nahrung für frisch geschlüpfte Küken eine wichtige Rolle, jedoch ist diese Beutegruppe durch die Hamenfänge bestenfalls qualitativ repräsentiert.



Abbildung 4.3.3.2: Beuteorganismen der Flusseeeschwalben, die seltener in den Fütterungen auftraten. A) Nordseegarnele *Crangon crangon*, B) Fischlarven, C) Grundeln *Pomatoschistus spec.* und D) Kleine Seenadeln *Syngnathus rostellatus*.

Die beiden häufigsten Grundelarten im Wattenmeer sind die **Sandgrundel** und die **Strandgrundel** *Pomatoschistus microps* (Abbildung 4.3.3.2 C). Sie wurden in Anteilen von bis zu 5 % verfüttert (Anhang Tabelle I). Auch für diese Arten ist die Hamenfischerei keine optimale Erfassungsmethode, weil Grundeln eine starke Habitataffinität und einen vergleichsweise kleinen Aktivitätsradius aufweisen (Friese et al. 2018). Wenngleich kleinskalige Tidenwanderungen zwischen verschiedenen Habitaten von Sand- und Strandgrundel beschrieben sind (Tulp et al. 2017), sind im Sublitoral eingesetzte Hamennetze offenbar keine adäquate Fangmethode für diese bodenlebenden Kleinfische, da sich die Grundeln vorwiegend in extrem flachem Wasser aufhalten und somit für die meisten etablierten Fanggeräte unerreichbar sind. Gleichwohl kommt ihnen im Ökosystem des Wattenmeeres aufgrund ihrer schier Menge möglicherweise eine große Bedeutung zu (Pockberger et al. 2014).

Bei den **Seenadeln**, die während der Balz und der Kükenaufzucht bis zu 9 % aller verfütterten Beutetiere ausmachten (An-

hang Tabelle I) handelte es sich um die **Kleine Seenadel** (Abbildung 4.3.3.2 D), die zwar eng mit Seegraswiesen assoziiert ist, aber auch weite Strecken im freien Wasser zurücklegt und dadurch mit schiffsbasierten Großhamen gefangen werden kann. Allerdings gilt auch für diese Art, dass sie wahrscheinlich infolge ihrer Körperform nicht quantitativ vom Hamennetz zurückgehalten wird. Seenadeln sind als minderwertige Seeschwalbenbeute einzustufen (Massias & Becker 1990), die jedoch in manchen Jahren in größeren Anteilen verfüttert werden. Angesichts der Tatsache, dass Flusseeschwalben hochwertige Beute vorzugsweise an ihre brütenden Partner und ihre Küken verfüttern, sind große Anteile an Seenadeln in der Kolonie ein Indiz für eine unzureichende Versorgung mit hochwertiger Nahrung (Dänhardt et al. 2011).

Im Jahr 2013 wurden drei **Aalmuttern** (Abbildung 4.3.3.3 A) bei den Kükenfütterungen registriert. Für diese lebendgebärenden Grundfische gilt ebenso wie für die Grundeln, dass aufgrund ihrer engen Habitatbindung und bodengebundenen

Lebensweise aus den Hamenfängen keine repräsentativen Daten zur ihrer Abundanzdynamik abgeleitet werden können, und dass es offenbar Mechanismen der räumlich-zeitlichen Überschneidung zwischen Seeschwalben und Aalmuttern gibt, die durch die Hamenfischerei nicht abgebildet werden.

Im Jahr 2009 wurde der extrem seltene Fall beobachtet, dass ein **Flussneunauge** (Abbildung 4.3.3.3 B) an die Flusseeschwalbenküken verfüttert wurde. Diese zu den Rundmäulern (Cyclostomata) und nicht zu den Fischen zählenden Tiere laichen in den Flüssen und verbringen dort einen Großteil ihres Lebens als Filtrierer in sandigen Sedimenten, bevor sie als Jungfische ins Küstenmeer abwandern und dort zur Laichreife heranwachsen. Sie kommen in sehr geringen Mengen aber dennoch regelmäßig in den Hamenfängen vor.

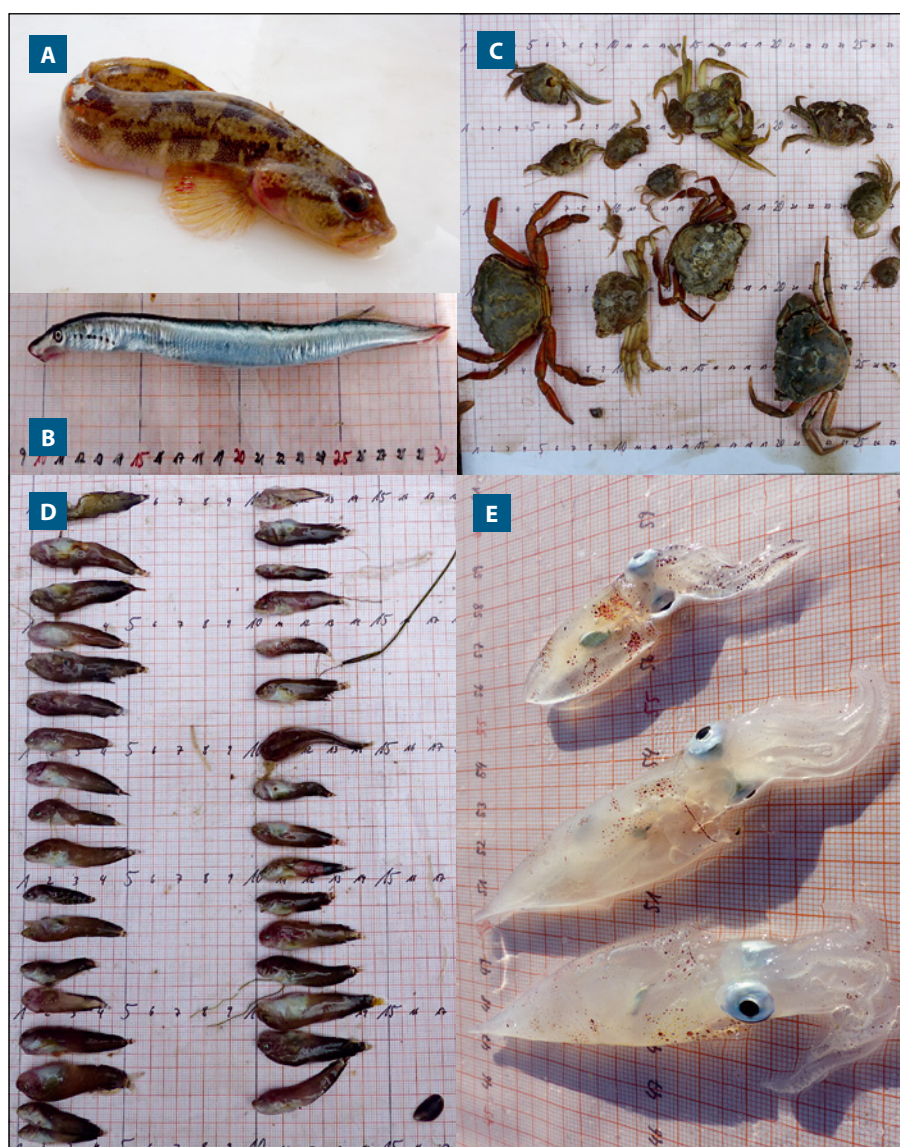


Abbildung 4.3.3.3: Beuteorganismen der Flusseeschwalben, die nur vereinzelt in den Fütterungen auftraten. A) Aalmutter *Zoarces viviparus*, B) Flussneunauge *Lampetra fluviatilis*, C) Strandkrabben *Carcinus maenas*, D) Große Scheibenbäuche *Liparis liparis* und E) Kopffüßer (oben: Zwergsepiä *Sepioli atlantica*, unten: Gepfriemter Zwergkalmar *Alloteuthis subulata*).

**Strandkrabben** *Carcinus maenas* (Abbildung 4.3.3.3 C) gehören zu den Charakterarten des Wattenmeeres und sind überall vertreten, außer im freien Wasser. Sie wurden daher in den Hamenfängen fast nie, bei den Kükenfütterungen jedoch regelmäßig registriert. Während große Strandkrabben mit ausgehärtetem Carapax als Seeschwalbenbeute nicht infrage kommen, werden kleinere Exemplare direkt nach der Häutung, wenn der Carapax noch weich ist, von den Seeschwalben erbeutet und verfüttert. Bei den Kükenfütterungen des Jahres 2010 wurden Scheibenbäuche (Abbildung 4.3.3.3 D) festgestellt, bei denen es sich vermutlich um den **Großen Scheibenbauch** *Liparis liparis* handelt, der im Wattenmeer wesentlich häufiger ist als der **Kleine Scheibenbauch** *Liparis montagui*. Namensgebend sind die zu einer Saugscheibe verwachsenen Bauchflossen, die in Anpassung u. a.

an die Gezeiten eine quasi-sessile Lebensweise zulassen. Allerdings treten Scheibenbäuche in den Hamenfängen mitunter in großen Mengen und über die gesamte Fangsaison (Tabelle 4.1.1) auf, innerhalb der sie ihre Körpergröße vervierfachen können.

Vereinzelte wurden bei den Futtergaben **Kopffüßer** registriert (Abbildung 4.3.3.3 E), bei denen es sich den Hamenfängen zufolge vermutlich um Gepfriemte Zwergkalmare *Alloteuthis subulata* handelt. Ebenfalls im Gebiet vertreten ist seit einigen Jahren die Zwergsepie *Sepiolo atlantica*.

Wenngleich die Seeschwalben aquatische Beute vorwiegend marinen Ursprungs bevorzugen, wurden auch **Insekten** regelmäßig an die Küken verfüttert.

## 5. Integrierte Analyse der Reproduktion der Seeschwalben und der artspezifischen Beutefischabundanz

### 5.1 Übersicht

Wer die Nahrungsökologie von Seevögeln studiert, muss sich stets des Unterschiedes zwischen Nahrungsabundanz und Nahrungsverfügbarkeit bewusst sein. Ausgehend von der Nahrungsabundanz wirken nachgelagert viele andere Faktoren, die schließlich die Nahrungsverfügbarkeit bedingen (Abbildung 2.5.2). Dazu gehören räumliche und zeitliche Verteilungsmuster der Nahrungsressourcen ebenso wie biotische (Camphuysen & Webb 1999) und abiotische (Taylor 1983, Becker et al. 1993, Zamon 2003, Fresemann 2008) Bedingungen, die den Aggregationsgrad der Beute und schließlich den Jagderfolg der Seevögel beeinflussen. Neben diesen externen Faktoren spielt auch die Fähigkeit des Individuums eine Rolle, unter gegebenen Jagdbedingungen größtmöglichen Jagderfolg zu erzielen. Nach erfolgreicher Jagd bestimmen dann individuelle „Entscheidungen“, wofür die gefangenen Meerestiere verwendet werden (Dunn 1973, Taylor 1979, Dänhardt et al. 2011). Am Ende dieser Prozesskaskade steht schließlich das Arten- und Größenspektrum der Beute, die der erfolgreiche Jäger in die Kolonie transportiert und an den brütenden Partner und die Küken verfüttert. Vogelartsspezifische Jagdmethoden wie das Stoßtauchen (z. B. Möwen, Pelikane, Seeschwalben, Töpel, Eisvögel und Fischadler) oder die tauchende Verfolgung der Beutetiere (z. B. Alke, Kormorane,

Pinguine, Säger und Wasseramseln) bestimmen, welche Nahrung für die jeweilige Vogelart verfügbar ist und wie empfindlich die Vögel gegenüber der Dynamik in der Nahrungsverfügbarkeit sind (Furness & Tasker 2000).

Am Anfang des Studiums der Nahrungsökologie steht also immer die Messung der Nahrungsabundanz, die in marinen Systemen gemäßiger Breiten jedoch nicht trivial ist. Fangmethoden sind grundsätzlich selektiv, und die Grundannahme, dass Abundanzmessungen wie z. B. schiffsbasierte Netzfänge proportional sind zur tatsächlichen Menge der Zielarten im Ökosystem, kann nur sehr eingeschränkt gelten. Es gibt keine zwei Fangmethoden, die identische Ergebnisse liefern würden, und auch fressende Seevögel wie Flusseeeschwalben haben eine spezifische Selektivität gegenüber ihren Beuteorganismen, die sich offenbar von den Eigenschaften zum Zwecke des Monitorings eingesetzter Fanggeräte unterscheidet (vgl. Anhang Tabellen I und III). Um die Faktoren zu verstehen, die für die Nahrungsversorgung der Seeschwalben ausschlaggebend sind, müssen folglich vielfältige und stark interagierende Prozesse betrachtet werden, die auf unterschiedlichen räumlichen und zeitlichen Skalen wirken. Anhand der folgenden Analysen wird der Versuch unternommen, die relative Bedeutung langfristiger Bestandstrends der wichtigsten Beutefischarten (5.3.1), ihrer Phänologie (5.3.2),

der selektiven Ausnutzung des vorhandenen Beutespektrums durch die Seeschwalben (5.3.3), des Einflusses der Vertikalverteilung der Beutefische auf die Nahrungsverfügbarkeit (5.3.4), und schließlich des Jagdverhaltens der Seeschwalben (5.3.5) für ausgewählte Parameter von Reproduktion und Demographie der Flusseeeschwalben einzuschätzen.

## 5.2 Methoden

### 5.2.1 Zeitreihenvergleiche

Korrelative Analysen haben gezeigt, dass die Abundanz von Heringen in der Nordsee und Sprotten im Wattenmeer große Anteile der Variabilität des Bruterfolges sowie der Kükenentwicklung erklären können (Dänhardt & Becker 2011a). Unter Einbeziehung sechs weiterer Jahre aus den nordseeweiten Surveys (ICES 2015) und des Schleswig-Holsteinischen Fischmonitorings (Vorberg 2015) sowie erstmals der Datenreihen aus der Hamenfischerei im Jadebusen wurden diese Analysen für die Brutkolonie am Banter See wiederholt und die Forschungsergebnisse von Dänhardt & Becker (2011a) im Lichte der umfangreicheren Datenbasis (Tabelle 5.2.1) und der aktualisierten Analysen neu bewertet.

#### Heringe und Sprotten in der Nordsee

Flusseeeschwalben erbeuten hauptsächlich Heringe, die im Herbst/Winter vor der jeweiligen Brutsaison gelaicht wurden (Frank 1992; Stienen et al. 2000; Becker & Ludwigs 2004; Dänhardt & Becker 2011a). Seit 1977 werden diese jungen Heringe im Februar/März während einer international koordinierten Beprobung, dem International Bottom Trawl Survey (IBTS),

mit einem im Freiwasser eingesetzten Schleppnetz (Methot-Isaak-Midwater Trawl, MIK) gefangen. Diese Fänge dienen als direktes Maß für die Stärke des Nachwuchsjahrganges (ICES 2009a; Simmonds 2009). Für die folgenden Analysen wurden die Daten der Jahre 1981 bis 2015 ausgewertet (Tabelle 5.2.1). Von der Sprotte sind als Seeschwalbenbeute alle Altersklassen potenziell relevant. Deshalb wurden alle Altersklassen in die Analysen einbezogen (Tabelle 5.2.1).

#### Heringe und Sprotten im Wattenmeer

Im Auftrag der Nationalparkverwaltung Schleswig-Holsteinisches Wattenmeer wird seit 1991 ein Fischmonitoring mit einem schiffsbasierten Hamennetz durchgeführt (Vorberg 2015). Jedes Jahr im August werden an drei Stationen in der Meldorfer Bucht (MB, „Steertloch“, „Kronenloch“, und „Norderpiep“) Fänge durchgeführt. Die Station „Norderpiep“ liegt in weiterer Entfernung zur Küste außerhalb der Meldorfer Bucht und wurde auch nicht in jedem Jahr mit derselben Holzahle beprobt. Für die Analysen wurde daher nur die aufwandskorrigierte Hering- und Sprottenabundanz von den Stationen „Steertloch“ und „Kronenloch“ in der Meldorfer Bucht für den Zeitraum von 1991 bis 2015 verwendet (Tabelle 5.2.1).

Die Hamenfänge aus dem zentralen Jadebusen wurden erstmals für eine korrelative Analyse mit anderen Forschungs- und Monitoring-Programmen und mit dem Bruterfolg und der Kükenentwicklung der Flusseeeschwalben ausgewertet. Hierfür wurden alle Daten über die Saison zusammengefasst sowie saisonal aufgelöst verwendet. Im Jahr 2008 begann die Hamenfischerei aus organisatorischen Gründen erst Ende Juni, die Fangzahlen aus dem April und von Anfang Juni liegen damit nur für neun Jahre vor (Tabelle 5.2.1).

Tabelle 5.2.1: Zeiträume und Datenreihen, die für die multiple Regressionsanalyse verwendet wurden.\*2008 keine Daten.

Daten	Zeitraum	Anzahl der Jahre	Einheit
<i>Flusseeeschwalben</i>			
Bruterfolg	1981 – 2015	35	Flügge Küken * Brutpaar <sup>-1</sup>
Maximalgewicht der Küken	1984 – 2015	32	g
Täglicher Gewichtszuwachs der Küken während der linearen Wachstumsphase	1984 – 2015	32	g * Tag <sup>-1</sup>
<i>Hamenfischerei Wattenmeer: Hering, Sprotte &amp; Stint</i>			
Meldorfer Bucht (August; Steertloch und Kronenloch)	1991 – 2015	25	Anzahl * 1.000.000 m <sup>-3</sup>
Jadebusen (April – Juli)*	2006 – 2015	9	Anzahl * 10.000 m <sup>-3</sup>
Jadebusen April*	2006 – 2015	9	Anzahl * 10.000 m <sup>-3</sup>
Jadebusen Anfang Juni*	2006 – 2015	9	Anzahl * 10.000 m <sup>-3</sup>
Jadebusen Ende Juni	2006 – 2015	10	Anzahl * 10.000 m <sup>-3</sup>
Jadebusen Juli	2006 – 2015	10	Anzahl * 10.000 m <sup>-3</sup>
Jadebusen August	2006 – 2015	10	Anzahl * 10.000 m <sup>-3</sup>
<i>ICES Bestandsindizes Nordsee: Hering &amp; Sprotte</i>			
Hering (Winterlaicher) Rekrutierungsindex	1981 – 2015	35	Anzahl
Sprotte AG 1 – 4+ und alle Altersklassen gesamt	1984 – 2015	32	n * Stunde <sup>-1</sup>

Der Einsatz des Hamennetzes, die Aufwandsnormierung sowie die Fangaufarbeitung beider Untersuchungsprogramme waren weitgehend identisch und entsprachen dem Vorgehen, das in Abschnitt 4.2. ausführlich dargelegt ist.

### Bruterfolg und Kükenentwicklung der Flusseeeschwalben

Die Erhebung der Daten zum Bruterfolg und der Kükenentwicklung ist ausführlich in Abschnitt 3.2.1 beschrieben.

#### Statistik

Eine frühere Analyse (Dänhardt & Becker 2011a) gab bereits Aufschluss über die mathematische Form der Zusammenhänge zwischen den verschiedenen Indizes für die Beutefischabundanz und den brutbiologischen Parametern der Flusseeeschwalben. Der Zusammenhang zwischen den Fischmengen und dem Bruterfolg ist überraschend linearer Natur, während jene zwischen den Fischmengen und den täglichen Gewichtszuwächsen der Küken und ihrem Maximalgewicht am besten durch eine Potenzfunktion beschrieben werden. Als vereinfachtes Maß für die Güte der Anpassung wurde die erklärte Varianz herangezogen. Lineare (Bruterfolg) und nicht-lineare (Gewichtszunahme und Maximalgewicht) Regressionsanalysen der kleinsten Abweichungsquadrate wurden verwendet, um mögliche Einflüsse verschiedener Abundanzindices der Beutefische (Prädiktoren) auf Bruterfolg, Wachstumsrate und Maximalgewicht der Küken (abhängige Variablen) einzuschätzen. Die kombinierten Effekte der Herings- und Sprottenabundanz auf die Seeschwalbenparameter wurden mit Hilfe eines multiplen Regressionmodells untersucht. Einzelne Prädiktoren fanden nur Eingang in das Modell, sofern ihre Beziehung zu den betrachteten  $y$ -Variablen signifikant war. Zur Kontrolle von Autokorrelation wurde der Durban-Watson-Test angewendet, zur Kontrolle der Kolinearität zwischen den verschiedenen Prädiktoren wurden Varianz-Inflationsfaktoren berechnet. Die Annahme normalverteilter Residuen wurde grafisch überprüft und bestätigt. Die Kumulierung von Alphafehlern bei multiplen Vergleichen wurde durch eine sequentielle Bonferroni-Korrektur neutralisiert. Alle Tests wurden zweiseitig ausgeführt und wurden ab einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 5 % oder weniger als signifikant bewertet (Sokal & Rohlf 1995).

### 5.2.2 Arten- und Größenzusammensetzung potenzieller Beutefische, real genutztes Beutespektrum und Beutequalität

Mit einem schiffsbasierten Großhamen werden vergleichsweise viele Arten gefangen, weswegen diese Fangmethode als unselektiv gilt (Breckling & Neudecker 1994; s. aber Dänhardt & Vorberg 2012). Die Hamenfänge sollten daher in guter Näherung das verfügbare Beute- und Größenspektrum repräsentieren und

somit als Referenz für die tatsächlich von den Seeschwalben verfütterten Fische und Wirbellosen gelten können. Die aufwandsnormierten Fangmengen (4.2.1 & 4.2.2) wurden mit den Beobachtungen der Balz- und Kükenfütterungen (3.2.2) in Bezug gesetzt. Hierfür wurden relative Artenanteile miteinander verglichen. Anhand gemessener Energiewerte (Massias & Becker 1990, Hislop et al. 2001, Fischer 2009) wurde die Qualität der verfütterten und der per Netz gefischten Beuteorganismen als hochwertig oder minderwertig klassifiziert. Die relativen Anteile von hochwertiger (Zähler) und minderwertiger (Nenner) Beute wurden in einem Quotienten integriert, der angibt, ob qualitativ hochwertige Beute überwiegt ( $>1$ ) oder nicht ( $<1$ ).

### 5.2.3 Saisonalität der Beuteabundanz und des Reproduktionsverlaufes der Flusseeeschwalben

Die frühe Eiablage wurde bei vielen Vogelarten mit größeren Eiern und größeren Gelegen sowie mit höheren Wachstums- und Überlebensraten der Küken in Verbindung gebracht (e.g. Drent & Daan 1980, Daan et al. 1990; Burger et al. 1996). Die Verringerung des Bruterfolges im Laufe der Saison hängt offenbar mit sich verändernden Umweltfaktoren zusammen, allerdings können „qualitativ hochwertige“ und oft alte, erfahrene Brutvögel ungünstige Umweltbedingungen besser kompensieren als „qualitativ weniger hochwertige“ Individuen (Arnold et al. 2004, Zhang et al. 2015a). Aus diesen Beobachtungen folgen die Hypothesen, dass i) die Beuteverfügbarkeit während der Balzphase negativ mit dem Datum der Eiablage korrelieren sollte, und dass ii) die Umweltbedingungen früher in der Brutsaison günstiger sind. Ebenso könnten die Ernährungsbedingungen nach dem Ausfliegen und der Auflösung der Kolonie relevant für die Überlebensraten der flüggen Küken sein (vgl. Becker et al. 1997), die sich noch für einige Wochen nach dem Ausfliegen im Gebiet aufhalten und das Jagen lernen, bevor sie mit den Altvögeln in die Überwinterungsgebiete ziehen (Schauroth & Becker, 2008, Braasch et al. 2009). Folglich sollten iii) die Rückkehraten der Jungvögel in die Kolonie positiv mit der Nahrungsverfügbarkeit nach dem Ausfliegen korrelieren, die durch die Augustbeprobungen der Hamenfischerei näherungsweise repräsentiert wird (Tabelle 4.1.1).

#### Berechnung der Energieverfügbarkeit

Um den Einfluss saisonaler Variabilität der Nahrungsversorgung auf verschiedene Parameter der Brutphänologie und der Kükenentwicklung zu prüfen, wurde auf Grundlage saisonaler Hamenbefischungen im Jadebusen (s. 4.2) ein bioenergetisches Modell formuliert. Mit Hilfe dieses Modells wurde die Energiemenge berechnet, die die Flusseeeschwalben pro Einheit Wasservolumen potenziell gewinnen könnten. Mit empirischen Messungen des Energiegehaltes wurde ein Modell zwischen der

Standardlänge in cm und dem Energiegehalt von Hering, Sprotte und Stint (Fischer 2009) parametrisiert:

Hering:

$$kJ * \text{Individuum}^{-1} = 0.3800 * \text{Standardlänge}^{2.7458} (r^2 = 0.97)$$

Sprotte:

$$kJ * \text{Individuum}^{-1} = 0.4548 * \text{Standardlänge}^{2.7312} (r^2 = 0.91)$$

Stint:

$$kJ * \text{Individuum}^{-1} = 0.2431 * \text{Standardlänge}^{2.9472} (r^2 = 0.99)$$

Dieses Modell diente zur Herleitung der potenziellen Energieverfügbarkeit aus der mittleren Länge und dem mittleren (Median) Einheitsfang von Hering, Sprotte und Stint (vgl. 4.2.2):

**Energiegehalt eines Individuums mittlerer Standardlänge  
(aus der Hamenfischerei im April und Anfang August)**

X

**Anzahl der Individuen \* 10 000 m<sup>-3</sup>**

**befischten Wasservolumens**

**(Medianwert jeweils aus der**

**Hamenfischerei im April und Anfang August)**

=

**Potenzielle Energieverfügbarkeit aus den drei**

**Hauptbeutefischen (kJ \* 10 000 m<sup>-3</sup>)**

Als abhängige Variable wurden der Legebeginn (Jahrtag des Auftretens des ersten Eis in der Kolonie) und der Legegipfel (Jahrtag, an dem die meisten Eier in der Kolonie gelegt wurden) verwendet.

### Saisonale Dynamik der Umweltbedingungen

Anhand der relativen Zusammensetzung der Kükennahrung (Methoden Kükennahrung s. 3.2.2) sowie meteorologischer Faktoren (Niederschlag, Windgeschwindigkeit, Wasser- und Lufttemperatur) wurden mögliche Wirkmechanismen identifiziert und diskutiert, die den Bruterfolg, das Kükennachstum und die Brutphänologie beeinflussen (Methoden Brutbiologie s. 3.2.1). Wassertemperaturdaten wurden vom Wilhelmshavener UNIPER (ex E.on)-Kraftwerk zur Verfügung gestellt, Zeitreihen zu Lufttemperatur, Niederschlag und Windstärke wurden von der Messstation Hooksiel-Wangerland des Deutschen Wetterdienstes verwendet ([ftp://ftp-cdc.dwd.de/pub/CDC/observations\\_germany/climate/hourly/](ftp://ftp-cdc.dwd.de/pub/CDC/observations_germany/climate/hourly/)).

### Statistik

Die statistische Signifikanz des Zusammenhangs zwischen der Energie aus den drei wichtigsten Beutefischarten und dem Legetermin wurden mittels Rangkorrelationsanalyse nach Kendall geprüft. Dieses gröbere Korrelationsverfahren wurde gewählt, weil nicht beide Variablen intervallskaliert sind und weil aufgrund der geringen Stichprobengröße (n = 9) die Daten-

struktur nicht den Ansprüchen z. B. der parametrischen Korrelationsanalyse nach Pearson genügt. Die nicht-parametrische Rangkorrelation nach Kendall kommt ohne die Annahme der linearen Beziehung zwischen den überprüften Variablen aus, ist robust gegenüber Extremwerten und eignet sich besonders für intervall- und rangskalierte Daten, die nicht normalverteilt sind, Skalen ungleicher Teilungen aufweisen und nur in sehr kleinen Stichproben verfügbar sind. Alle Tests wurden zweiseitig ausgeführt und wurden ab einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 5 % oder weniger als signifikant bewertet (Sokal & Rohlf 1995).

### 5.2.4 Kleinskalige räumliche Verteilung der Beutefische

Zwischen dem 19. April und dem 5. September 2006 und zwischen dem 24. April und dem 10. Oktober 2007 wurden innerhalb des Jagdradius der Flusseeeschwalben vom Banter See und aus der Brutkolonie auf Minsener Oog ein sogenannter Staffelhaken eingesetzt (Abbildung 5.2.4.1). Mit dieser Sonderanfertigung wurde die kleinskalige Vertikalverteilung potenzieller Beutefische der Flusseeeschwalben in der Wassersäule dargestellt. Diese systematische Erfassung der Vertikalverteilung der Beutefische der Flusseeeschwalben zeigte, dass die Beutefische der Flusseeeschwalben überwiegend unterhalb der Reichweite der Flusseeeschwalben in der Wassersäule stehen (Dänhardt & Becker 2011b).

Ausgehend von einer kurzen Zusammenfassung der Originalpublikation (Dänhardt & Becker 2011b) wurden unter Bezug auf qualitative Beobachtungen des Jagdverhaltens der Flusseeeschwalben (Schreiber 2007, Fresemann 2008, A. Dänhardt, eigene Beobachtungen) und relevante Literaturstellen Mechanismen beschrieben und diskutiert, wie Seeschwalben dennoch an ihre Beute gelangen und welche Umweltfaktoren dabei möglicherweise eine Rolle spielen.

Folgende Faktoren, die die Beuteverfügbarkeit steuern können, wurden betrachtet:

- Geophysikalische Faktoren: Gezeiten i. w. S. (Becker & Specht 1991, Becker 1996, 1998, Becker et al. 1987, 1993, Frank 1992, Frank & Becker 1992, Fresemann 2008, Schwemmer et al. 2009, A. Dänhardt, eigene Beobachtungen) und Wetter (Becker & Fink 1985, Becker & Specht 1991, Becker et al. 1987, Fresemann 2008)
- Interaktion mit anderen Arten (Camphuysen & Webb 1999, A. Dänhardt, eigene Beobachtungen)
- Anthropogene Nahrungsquellen (Walter & Becker 1997, Duse 2007)

Aufgrund sehr kleiner Stichproben in den oberen beiden Netzfächern konnte die Verteilung und folglich auch Mittelwert und

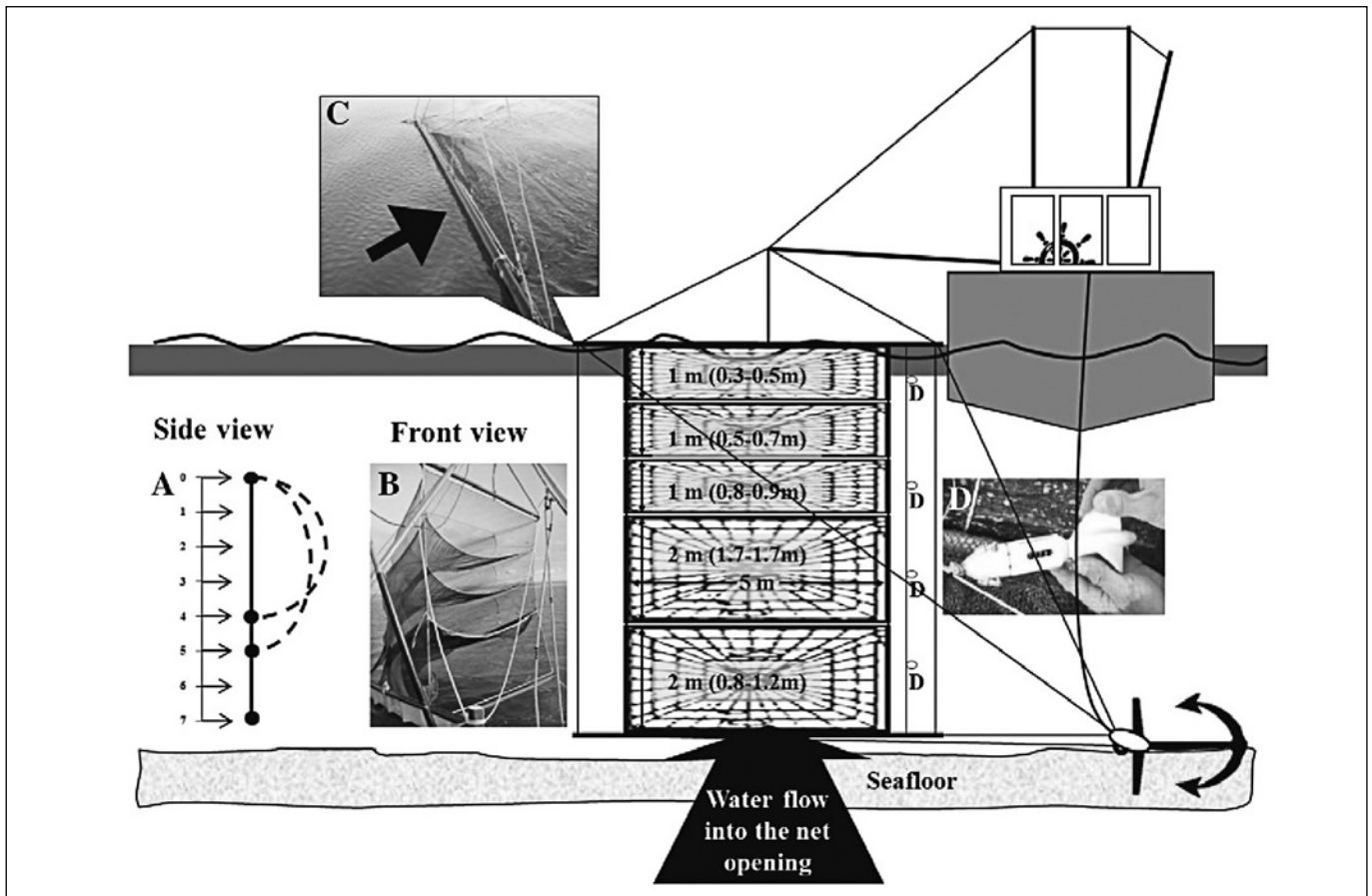


Abbildung 5.2.4.1 (identisch mit Abbildung 2 aus Dänhardt & Becker (2011b), *Journal of Sea Research* 65 (2): 247–255): Staffelhamen. Vertikale Maße in der Abbildung beziehen sich auf unbewegtes Wasser (Gesamthöhe des Netzes: 7 m). Die Höhe der einzelnen Netzfächer bei 4 m und 5 m Netzhöhe (unter Anstrom von Ebbe und Flut) ist in Klammern angegeben. A) Seitenansicht des Staffelhamens bei 4, 5, und 7 m Gesamthöhe, B) Foto des Staffelhamens (vier von fünf Netzkammern sichtbar), C) Staffelhamen im Einsatz mit Oberbaum an ruhiger Wasseroberfläche, D) Propeller-Strömungsmesser. Schwarze Pfeile in der Übersicht (unten) und in Teilabbildungen A und C stellen die Strömungsrichtung dar. Aufwandsnormierung und Fangverarbeitung entsprachen 4.2.2 dieses Berichtes.

Varianz der Fischlängen nicht zuverlässig bestimmt werden. Parametrische Tests waren daher nicht anwendbar. Stattdessen wurde die verteilungsfreie Mann-Whitney-U-Statistik eingesetzt, um die Längenunterschiede zwischen Fischen aus den oberen beiden und aus den unteren drei Netzfächern, wo die Stichprobengröße ausreichend war, zu prüfen. Der Grad der Assoziation zwischen Fangmengen in den beiden Tiefenbereichen wurde mit dem Produkt-Korrelationskoeffizienten nach Pearson geprüft (Sokal & Rohlf 1995). Ein sequentieller Bonferroni-Test wurde angewendet, um die Signifikanzniveaus nach Mehrfachvergleichen anzupassen (Sokal & Rohlf 1995).

### 5.2.5 The missing link: Jagdverhalten als Resilienzmechanismus gegenüber widrigen Bedingungen

Der folgende Abschnitt ist eine Erweiterung der Arbeiten von Fresemann (2008) und Dänhardt et al. (2011). Systematische Untersuchungen zum Jagdverhalten wurden zwischen Mai und August 2007 in den Jagdgebieten der Flusseeeschwalben durch-

geführt, die auf dem Strombauwerk Minsener Oog östlich von Wangerooge brüteten (vgl. Fresemann 2008).

Um **Aggregationen jagender Flusseeeschwalben** auffindig zu machen, wurde mit einem Fernglas (10 x) und einem Spektiv (20–60 x) von zwei Beobachtungsposten aus zeitlich synchron nach Schwärmen jagender Flusseeeschwalben Ausschau gehalten. Von der Wohnunterkunft des Wasser- und Schifffahrtsamtes auf Minsener Oog aus wurden die Flächen nördlich und östlich der Insel abgesucht; aus einer Beobachtungshütte im Südwesten der Insel wurden die südlichen und westlichen Bereiche abgedeckt. Der Radius, innerhalb dessen Jagdaggregationen registriert werden konnten, betrug ca. 3 km. Eine Beobachtungseinheit entsprach einer Halbtide (von Hoch- zu Niedrigwasser oder umgekehrt), pro Woche fanden pro Gebiet jeweils zwei Beobachtungseinheiten statt.

Bei der Sichtung von fünf Flusseeeschwalben oder mehr wurden die Anzahl der Seeschwalben, die Ortszeit der Erstsichtung, die Entfernung zum Beobachter (auf 100 Meter genau), die Peilrichtung vom Beobachter (auf 5° genau), qualitative Umgebungscharakteristika, der Pegelstand, Wetterdaten (s. o.) sowie die Ortszeit der Auflösung des Schwarms notiert.

Nachdem der Bezug zu den Gezeiten deutlich wurde und die Bildung von Jagdagggregationen der Flusseeeschwalben hinreichend zuverlässig vorhergesagt werden konnte, wurden sechsmal pro Woche das **Jagdverhalten und die Beuteverwendung im Jagdgebiet** synchron mit Fütterungen in der Kolonie registriert. Zwei Jagdgebiete wurden immer wieder aufgesucht. Pro Untersuchungseinheit wurden individuelle Seeschwalben 25-mal für jeweils eine Minute mit dem Fernglas verfolgt und ihr Verhalten nach einem vorab definierten Standard protokolliert:

- Energieaufwand: Rüttelnd („fliegend an derselben Stelle in der Luft verharren“)
- Jagdtechnik: „Voll eintauchend“, „Teilweise eintauchend“ und „Nur mit dem Schnabel eintauchen“ (nach Taylor 1983)
- Jagderfolg:
  - Jagdversuch erfolglos: „ohne Beute Jagdversuch beendet“
  - Jagdversuch abgebrochen: „Jagd bzw. Sturzflug, vor der Wasseroberfläche abgedreht“
  - Jagdversuch erfolgreich. Dann:
    - Beutearart: Klassifizierung gemäß 3.2.2 dieses Berichtes
    - Beutegröße: Beutelänge als Vielfaches der Schnabellänge ( $\pm 0,5$  Schnabellängen, nach Grüll 1982)
    - Beuteverbleib: „vor Ort gefressen“, „mit Beute im Schnabel Jagdgebiet verlassen (Angabe der Richtung)“, „in der Luft verloren“ oder „geraubt von einem anderen Vogel“
    - Kleptoparasitische Übergriffe: „versucht Vogel der Art x die Beute zu rauben“ oder „Versuch von Vogel der Art x der Flusseeeschwalbe die Beute zu rauben“
- sonstige Aktivitäten (z. B. rastet, badet)

Alle 15 Minuten wurden die Flusseeeschwalben im Jagdgebiet gezählt. Bei allen Beobachtungseinheiten der Jagdagggregationen und der Jagdbeobachtungen wurden Windstärke (Beauforts) Windrichtung (°), Lufttemperatur (°C), Tidenzeit (lt. BSH-Tidenkalender), Bewölkungsgrad (1/8, geschätzt) und Niederschlag (qualitative Klassen: kein Niederschlag, Niesel, Regen, Platzregen) aufgenommen. Die Daten zu Windstärke, Windrichtung, Lufttemperatur und Pegelstände (am Bezugspunkt „Mellumplate“) wurden dankenswerterweise vom WSA Wilhelmshaven zur Verfügung gestellt.

Fütterungsbeobachtungen am Nest wurden gemäß 3.2.2 durchgeführt.

## 5.3 Ergebnisse & Diskussion

### 5.3.1 Dynamik der Beuteabundanz, Bruterfolg und Kükenentwicklung

Auch nach Erweiterung der Datenbasis blieben die von Dänhardt & Becker (2011a) festgestellten Zusammenhänge i.S.

der statistischen Signifikanz (oder deren Fehlen) erhalten. Der Rekrutierungsindex des Nordseeherings und die Sprottenabundanz aus dem Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer standen in einem signifikant positiven Zusammenhang mit dem Bruterfolg der Flusseeeschwalben am Banter See und erklärten jeweils ca. ein Drittel und ein Fünftel seiner Variabilität. Unter Verwendung dieser beiden Abundanzmaße als Prädiktoren konnte mit einem multiplen Regressionsmodell nahezu die Hälfte der Variabilität des Bruterfolges erklärt werden (Tabelle 5.3.1.1, Abbildung 5.3.1.1). Dieser Befund unterstreicht die Relevanz von Heringen und Sprotten als Beutefischarten, deren Abundanzdynamik selbst in einem so integrativen Maß wie dem Bruterfolg abgebildet wird und deren Verfügbarkeit in ausreichenden Mengen offenbar komplementär eine positive Energiebilanz der Seeschwalben begünstigt. Die Kompensation durch das Verhalten der Adultvögel und andere Einflüsse wie z. B. Wetter und Prädation können die überragende Rolle der Nahrungsversorgung nicht überdecken. Es handelt sich außerdem bei den verwendeten Abundanzindizes selbst um hoch integrierte Maße, die offenbar dennoch die Verfügbarkeit von Heringen und Sprotten für die Seeschwalben in guter Näherung repräsentieren.

Im Vergleich zu den Ergebnissen der Regressionsanalysen von Dänhardt & Becker (2011a) sank der Anteil der Variabilität des Bruterfolges, der durch die Sprottenabundanz aus dem Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer erklärt werden konnte, von über 60 % auf lediglich noch knapp 20 % (Tabelle 5.3.1.1). Dies deutet darauf hin, dass Sprotten in den Jahren seit der Analyse von Dänhardt & Becker (2011a; 2010 – 2015) als Beuteorganismus an Bedeutung verloren haben, obwohl Sprotten im Jahr 2011 häufiger als Heringe waren (Dänhardt 2011). Der statistische Zusammenhang ist auf Jahre zurückzuführen, in denen Sprotten massenhaft auftreten und die meist mit weit überdurchschnittlichem Bruterfolg der Flusseeeschwalben einhergehen (Dänhardt & Becker 2011a). In keinem der untersuchten Fälle gab es signifikante Zusammenhänge zwischen den Abundanzmaßen der Sprotte aus der Nordsee und dem Bruterfolg der Flusseeeschwalben am Banter See (Tabelle 5.3.1.1).

Angesichts der hohen und in manchen Jahren sogar überwiegenden Anteile von Stinten in der Balz- und Kükennahrung (Anhang Tabelle I) wäre zu erwarten gewesen, dass sich auch die Stintabundanz im Bruterfolg oder in der Kükenentwicklung niederschlägt. Dies ist nicht der Fall (Tabelle 5.3.1.1, Abbildung 5.3.1.1). Das Fehlen signifikanter Zusammenhänge zwischen dieser Beutefischart und den Reproduktionsparametern der Seeschwalben zeigt, dass Präsenz und Abundanz allein noch keine Rückschlüsse darauf gestatten, ob eine Beutearart im Sinne der Energiebilanz als profitabel gelten kann. Hierbei spielt möglicherweise der Grad der Beuteagggregation eine wichtige

Tabelle 5.3.1.1: Ergebnisse der bivariaten und multiplen Regressionsanalysen zwischen verschiedenen Fischdatenreihen (Prädiktoren; s. Tabelle 5.2.1) und dem Bruterfolg, dem maximalen Kükengewicht und der Kükenwachstumsrate der Flusseeeschwalben am Banter See (abhängige Variablen). Dargestellt sind die erklärte Varianz ( $r^2$ ) und das Signifikanzniveau (n. s.: nicht signifikant, \*:  $p < 0,05$ , \*\*:  $p < 0,01$ , \*\*\*:  $p < 0,001$ ). 1: linearer Zusammenhang, 2: Potenzfunktion. AG= Altersgruppe. Erweitert nach Dänhardt & Becker (2011a).

Unabhängige Variable			Abhängige Variable			
Art	Gebiet	Abundanzmaß	Bruterfolg <sup>1</sup>	W max / Küken <sup>2</sup>	W.-rate / Küken <sup>2</sup>	
Hering	Nordsee	Rekrutierungsindex	0,325***	n. s.	n. s.	
	Meldowrfener Bucht	Hamenfischerei	n. s.	0,468***	0,219*	
	Jadebusen	Hamenfischerei alle Monate		n. s.	n. s.	n. s.
		Hamenfischerei April				0,418*
		Hamenfischerei Anfang Juni				n. s.
		Hamenfischerei Ende Juni				
		Hamenfischerei Juli				
		Hamenfischerei August				
Sprotte	Nordsee	Abundanzindex AG 1		n. s.	n. s.	n. s.
		Abundanzindex AG 2				
		Abundanzindex AG 3				
		Abundanzindex AG 4+				
		Abundanzindex alle Ags				
	Meldorfer Bucht	Hamenfischerei	0,196**			
	Jadebusen	Hamenfischerei alle Monate	n. s.			
		Hamenfischerei April				
		Hamenfischerei Anfang Juni				
		Hamenfischerei Ende Juni				
		Hamenfischerei Juli				
Hamenfischerei August						
Stint	Meldorfer Bucht	Hamenfischerei	n. s.	n. s.	n. s.	
	Jadebusen	Hamenfischerei alle Monate				
		Hamenfischerei April				
		Hamenfischerei Anfang Juni				
		Hamenfischerei Ende Juni				
		Hamenfischerei Juli				
		Hamenfischerei August				
Hering & Sprotte	Nordsee & Meldorfer Bucht	Rekrutierungsindex (Hering) & Hamenfischerei (Sprotte)	0,481***	–	–	

Rolle, der bei den pelagischen Schwarmfischen wie Heringen und Sprotten größer ist als bei den Stinten. In der Tat ist die Wahrscheinlichkeit höher, dass nach einem heringsartigen Fisch ein weiterer heringsartiger Fisch an die Küken verfüttert wird, als dass nach einem Stint ein weiterer Stint übergeben wird (Becker unveröffentlicht). Auch wenn Stinte durchschnittlich größer als Heringe oder Sprotten sind und pro erfolgreichem Jagdversuch absolut einen höheren Energiegewinn liefern sollten, wiegt die Aggregation der Beute und die Vorhersagbarkeit einer profitablen Ressource offenbar schwerer.

Wie bereits von Dänhardt & Becker (2011a) dargestellt, konnte mittels der Heringsabundanz aus der Hamenfischerei in der Meldorfer Bucht fast die Hälfte der Variabilität der Maximalgewichte und immerhin über ein Fünftel der Wachstumsrate der Flusseeeschwalbenküken erklärt werden (Tabelle 5.3.1.1, Abbil-

dung 5.3.1.1). Wo Dänhardt & Becker (2011a) noch einen signifikanten Zusammenhang zwischen dem Rekrutierungsindex des Nordseeherings und dem Maximalgewicht der Küken und zwischen der Sprottenabundanz aus der Meldorfer Bucht und der Küken-Wachstumsrate fanden, konnte nach Hinzunahme der Daten von 2010 – 2015 kein signifikanter Zusammenhang mehr nachgewiesen werden (Tabelle 5.3.1.1, Abbildung 5.3.1.1).

Nach 10 Jahren Datenerhebung wurden erstmals auch die Fangergebnisse der Hamenfänge aus dem zentralen Jadebusen berücksichtigt, da der Umfang dieser Datenbasis mittlerweile den Anforderungen statistischer Analysen genügt. Entgegen der Annahme, dass Probennahmen in der unmittelbaren Umgebung der Brutkolonie klarere, stärkere und öfter signifikante Zusammenhänge liefern, gab es lediglich zwei signifikante Zu-

sammenhänge zwischen den Hamenfängen aus dem Jadebusen und den Seeschwalbendaten vom Banter See. Sie zeigten sich zwischen der Heringsmenge im April und der Küken-Wachstumsrate sowie zwischen den Hamenfängen aus dem Juli und dem Maximalgewicht der Küken (Tabelle 5.3.1.1, Abbildung 5.3.1.2). Alle anderen Zusammenhänge waren nicht signifikant, auch jene nicht zwischen den Brut- und Kükenparametern und den Abundanzmaßen von Sprotten (Tabelle 5.3.1.1, Abbildung 5.3.1.3) und Stinten (Tabelle 5.3.1.1, Abbildung 5.3.1.4).

Der Befund, dass großräumige, integrierende Abundanz-Indizes der Heringe enger mit den Seeschwalbenparametern korrelieren als lokale Abundanzmaße wie die Hamenfischerei (Tabelle 5.3.1.1), ist eines der überraschendsten Ergebnisse der vorliegenden Auswertungen. Es zeigte sich, dass Hamennetze und die Seeschwalben unterschiedlich selektieren, u. a. weil der Hamen stationär fängt, die Seeschwalben aber einen großen Jagdradius haben (Becker et al. 1993) und ihr Jagdverhalten von vielfältigen abiotischen Rahmenbedingungen gesteuert wird (Becker & Fink 1985, Becker & Specht 1991, Becker 1998, Fresemann 2008 und Kapitel 5.3.5 in diesem Bericht). Offenbar werden bei der Konstruktion räumlich integrierender Abundanz-Indizes des Nordseeherings die Extremwerte mathematisch geglättet, was sich auch darin äußert, dass der ICES-Nordseeindex mit dem Bruterfolg korreliert, die regionalisierten Indizes (Dänhardt & Becker 2011a) und die Hamenfänge aus dem Wattenmeer hin-

gegen nicht mehr (Tabelle 5.3.1.1). Ein weiteres Indiz dafür ist das Fehlen eines Zusammenhangs zwischen den standardisierten und regionalisierten Fangmengen (nicht den modellierten Indizes) aus den Fischsurveys (Dänhardt & Becker 2011a). Folglich sind es einerseits der Algorithmus und das Modelltuning, andererseits die Verhaltensplastizität der Seeschwalben, die für den Zusammenhang zwischen Herings-Rekrutierungsindex und Bruterfolg der Seeschwalben verantwortlich sind. Ebenfalls unerwartet hat die Einbeziehung sechs weiterer Jahre in die Analyse den Zusammenhang geschwächt (Dänhardt & Becker 2011a im Vergleich zu Tabelle 5.3.1.1). Die relative Bedeutung unterschiedlicher Faktoren für die Nahrungsverfügbarkeit und schließlich die Brutbiologie der Seeschwalben zwischen den Jahren ist nicht statisch. Ihre Erforschung erfordert jedoch fokussierte, hypothesengetriebene Ansätze, für die ein Monitoring-Programm bestenfalls den Anlass liefern kann (vgl. 1.2).

Gegen Ende der Kükenaufzucht in der Kolonie kurz vor dem Ausfliegen werden die höchsten Kükengewichte gemessen, wofür offenbar auch die Versorgung mit Heringen ausschlaggebend ist: Die Variabilität im Maximalgewicht kann zu über einem Drittel mit den Heringsfängen im Juli erklärt werden (Tabelle 5.3.1.1). Heringe spielen nicht nur als Nahrung zur Balz und für die kleinen Küken eine zentrale Rolle, sondern auch für ältere Küken. Hierzu passen Beobachtungen aus den Jahren 1989 (Becker et al. 1997) und 2006 (Schreiber 2007), dass die Ab-

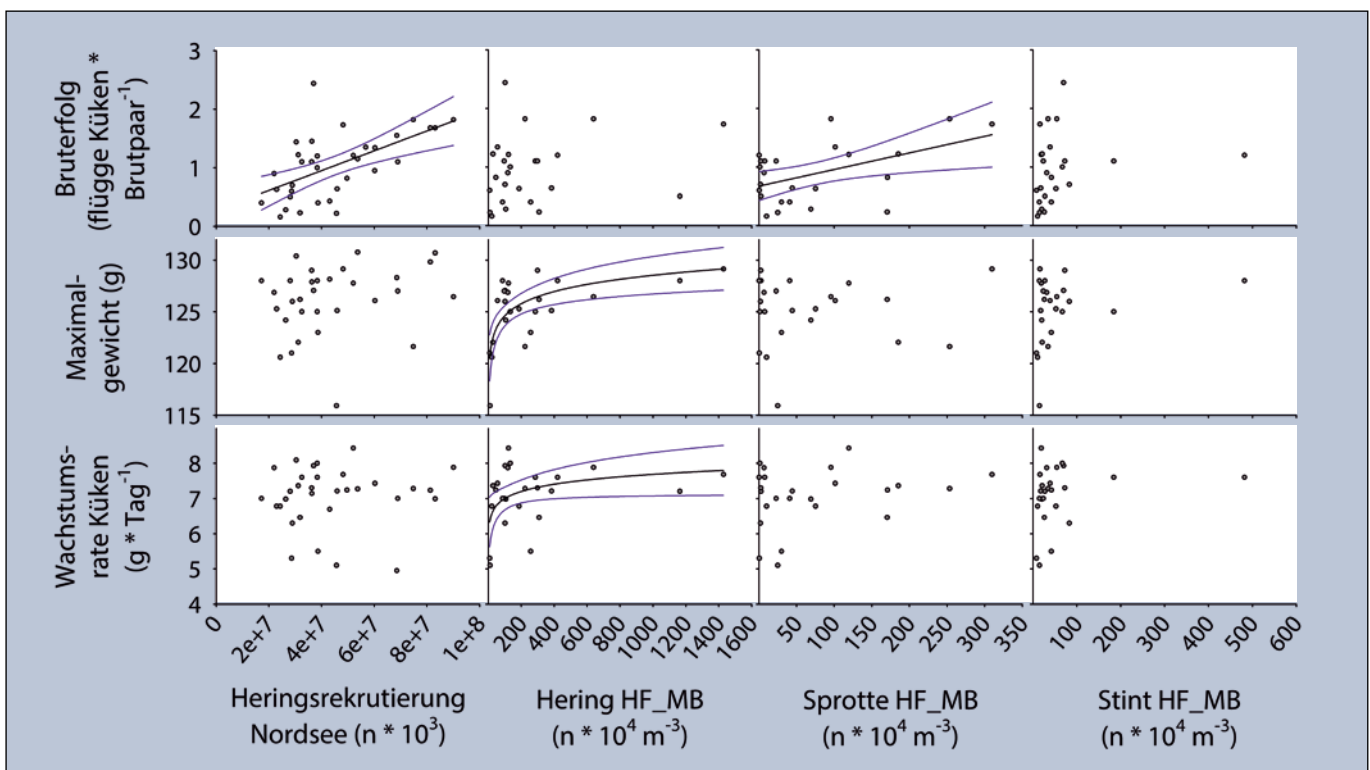


Abbildung 5.3.1.1: Zusammenhänge zwischen Bruterfolg, Maximalgewicht und Küken-Wachstumsrate (abhängige Variablen) und der Nordsee-weiten Heringsrekrutierung und den aufwandskorrigierten Fangmengen von Heringen, Sprotten und Stinten aus der Hamenfischerei in der Meldorfer Bucht (HF\_MB). Für signifikante Zusammenhänge (vgl. Tabelle 5.3.1.1) sind die Modelle der kleinsten Quadrate (schwarze Linie) inkl. der 95 % Konfidenzintervalle (blaue Linien) dargestellt. Die x-Achsen sind unterschiedlich skaliert. Erweitert nach Dänhardt & Becker (2011a).

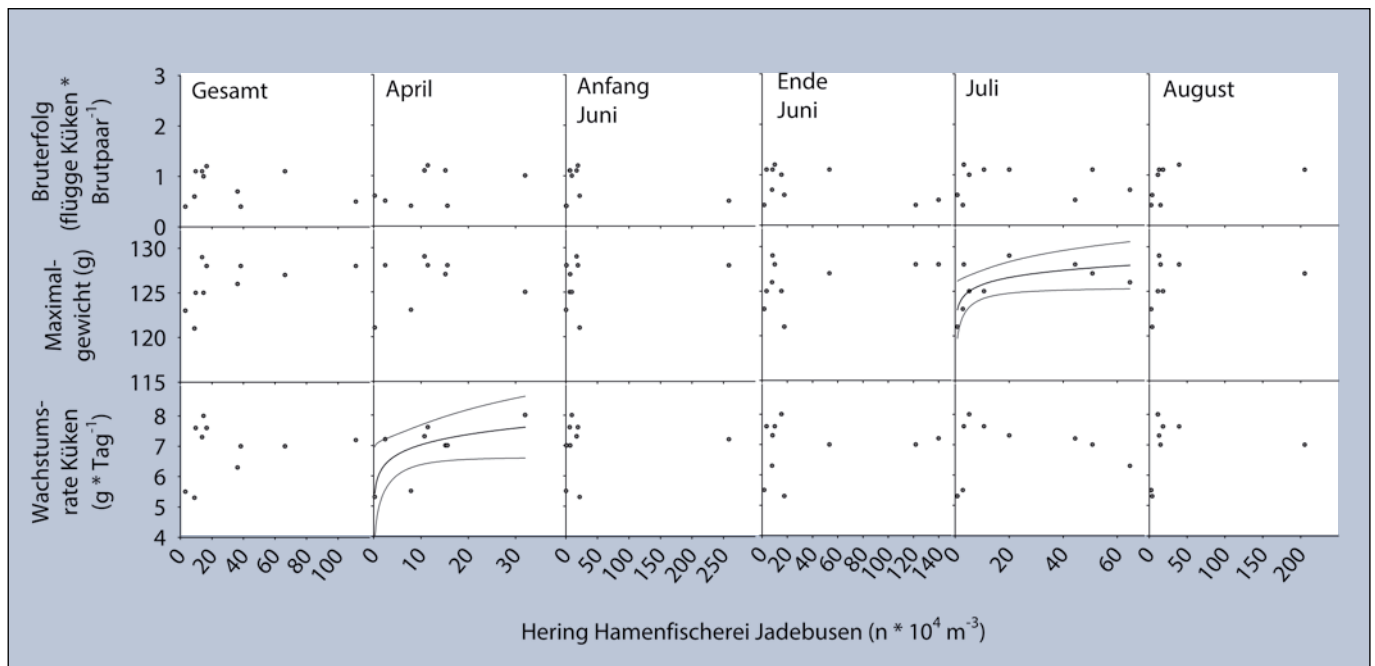


Abbildung 5.3.1.2: Hering. Zusammenhänge zwischen Bruterfolg, Maximalgewicht und Küken-Wachstumsrate (abhängige Variablen) und den aufwandskorrigierten Fangmengen von Heringen aus der Hamenfischerei im zentralen Jadebusen. Als Prädiktoren wurden die gesamten Fangmengen ohne saisonale Differenzierung sowie die saisonal aufgelösten Fangmengen verwendet. Für signifikante Zusammenhänge (vgl. Tabelle 5.3.1.1) sind die Modelle der kleinsten Quadrate (schwarze Linie) inkl. der 95 % Konfidenzintervalle (blaue Linien) dargestellt. Die x-Achsen sind unterschiedlich skaliert. Erweitert nach Dänhardt & Becker (2011a).

wanderung der Heringe spät in der Brutsaison deutlich erhöhte Sterblichkeitsraten der älteren Küken vor (Schreiber 2007) und sogar nach (Becker et al. 1997) dem Ausfliegen zur Folge hat. In beiden Jahren wichen die Heringe als Reaktion auf zu hohe Wassertemperaturen in tieferes, kälteres Wasser aus, wohin die Altvögel und flüggen Küken ihnen nicht folgten. Der Zusammenhang zwischen den Heringsmengen im April, also noch vor der Eiablage, und der Kükenwachstumsrate, die im

Juni gemessen wird, ist nicht eindeutig zu interpretieren. Möglicherweise wirkt sich die Heringsabundanz zur Balzzeit indirekt über die Kondition der Altvögel auf das Kükenwachstum aus. Die Nahrungsversorgung beeinflusst die hormonelle Balance zwischen Prolaktin, das den Bruttrieb steuert, und Kortikosteron, das bei Stress ausgeschüttet wird und den Prolaktinspiegel senkt (O'Dwyer et al. 2006, Riechert et al. 2014b). Gut genährte Altvögel, die früh brüten (s. 5.3.2), könnten später in der Saison

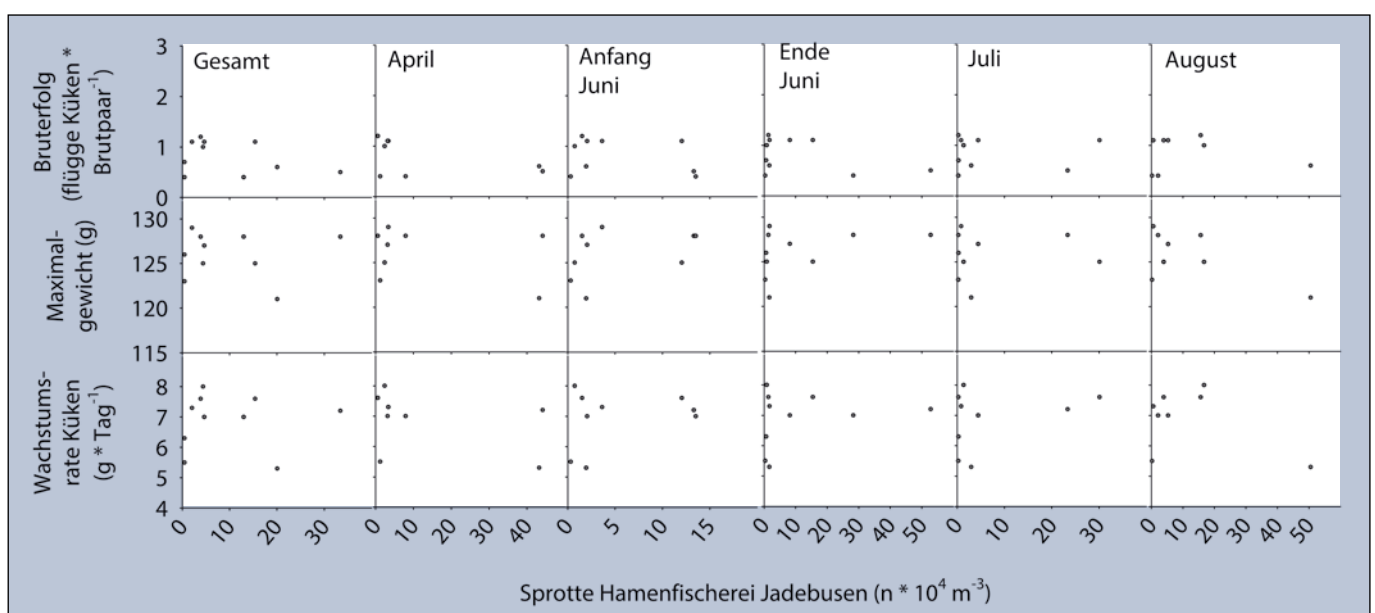


Abbildung 5.3.1.3: Sprotte. Zusammenhänge zwischen Bruterfolg, Maximalgewicht und Küken-Wachstumsrate (abhängige Variablen) und den aufwandskorrigierten Fangmengen von Heringen aus der Hamenfischerei im zentralen Jadebusen. Als Prädiktoren wurden die gesamten Fangmengen ohne saisonale Differenzierung sowie die saisonal aufgelösten Fangmengen verwendet. Es gab keine signifikanten Zusammenhänge (vgl. Tabelle 5.3.1.1). Die x-Achsen sind unterschiedlich skaliert. Erweitert nach Dänhardt & Becker (2011a).

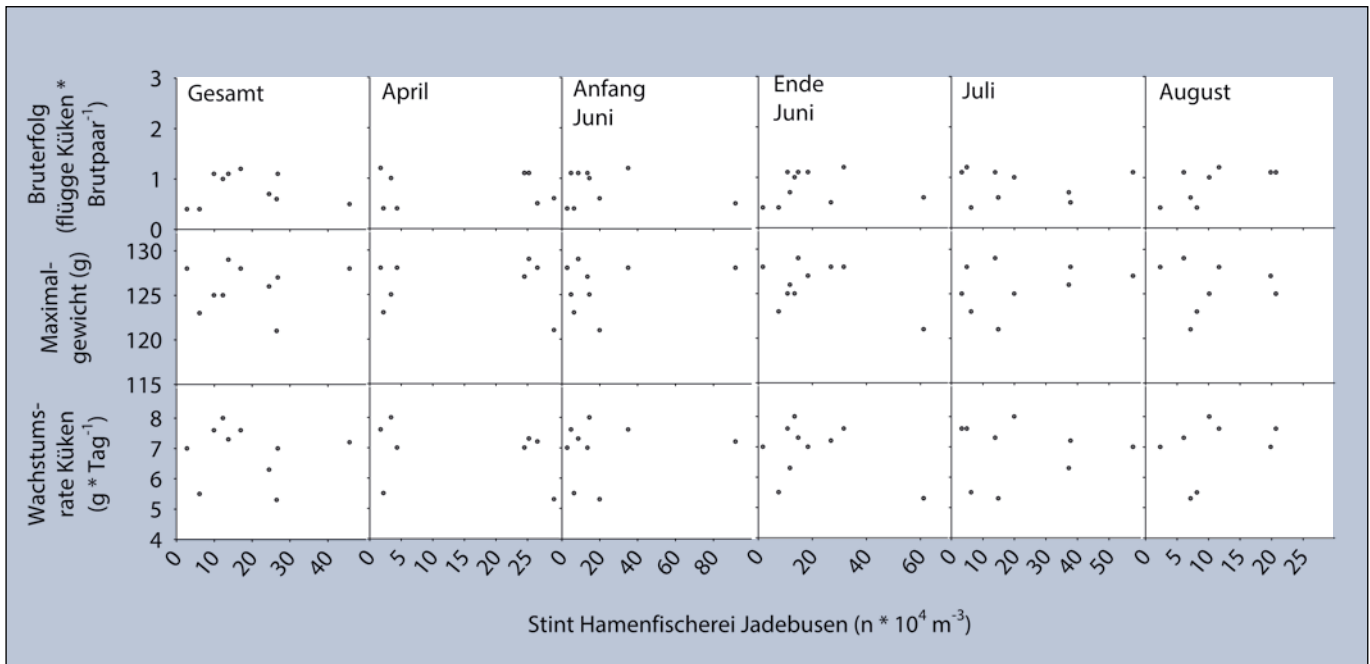


Abbildung 5.3.1.4: Stint. Zusammenhänge zwischen Bruterfolg, Maximalgewicht und Küken-Wachstumsrate (abhängige Variablen) und den aufwandskorrigierten Fangmengen von Heringen aus der Hamenfischerei im zentralen Jadebusen. Als Prädiktoren wurden die gesamten Fangmengen ohne saisonale Differenzierung sowie die saisonal aufgelösten Fangmengen verwendet. Es gab keine signifikanten Zusammenhänge (vgl. Tabelle 5.3.1.1). Die x-Achsen sind unterschiedlich skaliert. Erweitert nach Dänhardt & Becker (2011a).

eher in Lage sein, auch unter suboptimalen Bedingungen ausreichend Nahrung für sich selbst (während der Inkubationsphase) und für ihren Nachwuchs zu beschaffen, sodass die Nahrungssituation zur Balz bis in die Kükenphase hineinwirken könnte (s. auch 5.3.3).

### 5.3.2 Potenzielles und realisiertes Nahrungsspektrum der Flusseeeschwalben zur Balz und während der Kükenaufzucht

Der Einfluss der Nahrung sowohl auf die Brutvögel als auch auf die Kükenentwicklung der Flusseeeschwalben ist fundamental

(Kapitel 3.3.3): Je höher der gemeinsame Anteil von Heringsartigen und Stinten in der Kükennahrung war, desto höher war das Gewicht der Brutvögel (Abbildung 3.3.6) und desto geringer war ihr Basisspiegel des Stresshormons Kortikosteron (Abbildung 3.3.7 A). Dieser wiederum stand in einem signifikant negativen Zusammenhang mit dem Bruterfolg: Je gestresster die Brutvögel waren, desto weniger Küken wurden flügge (Abbildung 3.3.7 B). Je höher der gemeinsame Anteil von Heringsartigen und Stinten in der Nahrung der Küken war, desto schneller stieg ihr Gewicht (Abbildung 3.3.8 A). Analog schlug sich der Anteil qualitativ minderwertiger Beute wie Seenadeln und Garnelen in einer geringeren Ausfliegemasse der Küken nieder (Abbildung 3.3.8 B). Erwartungsgemäß ging auch ein

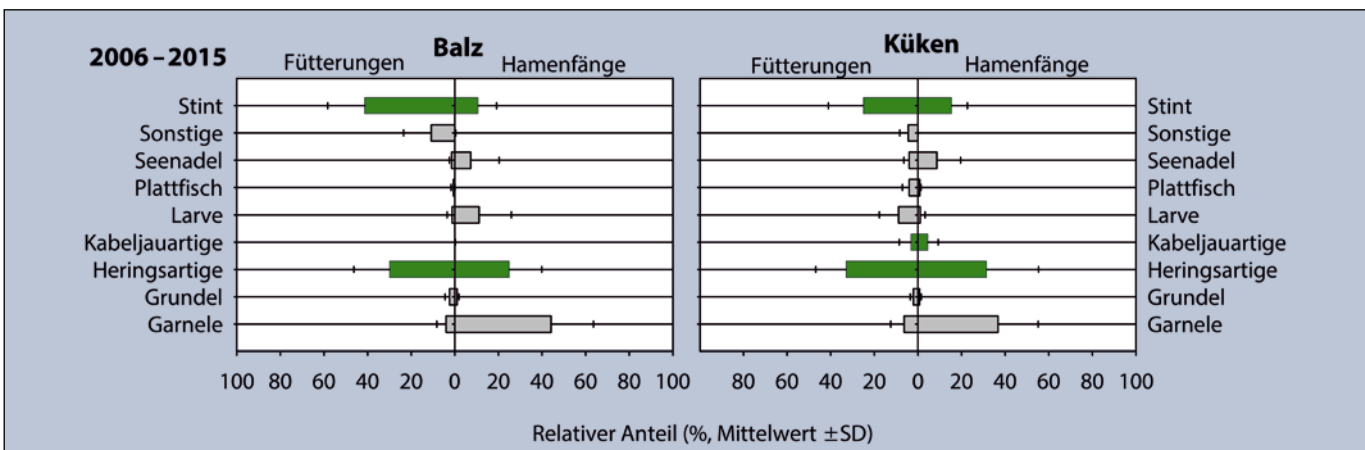


Abbildung 5.3.2.1: Durchschnittliche relative Anteile einzelner Beutekategorien an den Fütterungen und den Hamenfängen zur Balzzeit (links) und während der Kükenphase (rechts). Die relativen Anteile der einzelnen Jahre wurden als arithmetisches Mittel  $\pm$  eine Standardabweichung dargestellt. Die Kategorie „unerkannt“ wurde nicht einbezogen. Grüne Balken = energetisch hochwertige Beute, graue Balken = energetisch minderwertige Beute.

hoher Bruterfolg mit einem hohen Anteil von Heringsartigen und Stinten in der Kükennahrung einher (Abbildung 3.3.9).

Die in Kapitel 5.3.1 dargestellten Ergebnisse weisen jedoch darauf hin, dass es nicht zwingend stärkere Zusammenhänge zwischen Beute und Räuber-Variablen gibt, wenn die Daten im räumlichen Kontext zueinander erhoben werden. Dass es z.B. kaum signifikante Zusammenhänge zwischen den Hamenfängen aus dem Jadebusen und den Seeschwalbendaten vom Bantter See gab (Tabelle 5.3.1.1), führt zu dem Schluss, dass die Fangmengen aus der Hamenfischerei im Jadebusen nicht direkt das realisierte Beutespektrum der Seeschwalben abbilden. Seeschwalben und Hamennetze besitzen offenbar unterschiedliche Selektionseigenschaften, wobei die kleinskalige Variabilität in der räumlichen Verteilung der Fische wahrscheinlich eine entscheidende Rolle spielt, jedoch durch invasive Erfassungsmethoden wie Netzfänge (Abbildung 4.1.1) nicht in der Fläche

abgebildet werden kann. In diesem Kapitel werden daher die relativen Anteile der Beuteorganismen, die während der Balz an den Partner und später an die Küken verfüttert wurden, den Anteilen derselben Arten oder Artengruppen aus der Hamenfischerei in entsprechenden Zeiträumen gegenübergestellt. Hierdurch soll die Nahrungsselektivität der Seeschwalben verdeutlicht werden unter der Annahme, dass das Hamennetz zumindest die Zielarten der Seeschwalben unselektiv fängt und somit die reale Mengenverteilung annähernd abbildet (Breckling & Neudecker 1994, Dänhardt & Becker 2008).

Die profitabelsten Beuteorganismen wurden sowohl zur Balz als auch zur Kükenaufzucht in höheren Anteilen verfüttert als solcher geringerer Qualität (Abbildung 5.3.2.1). Allerdings waren die Anteile an heringsartigen Fischen zwischen den Fütterungen und den Hamenfängen im langjährigen Mittel nahezu ausgewogen, während Stinte in größeren Anteilen verfüttert

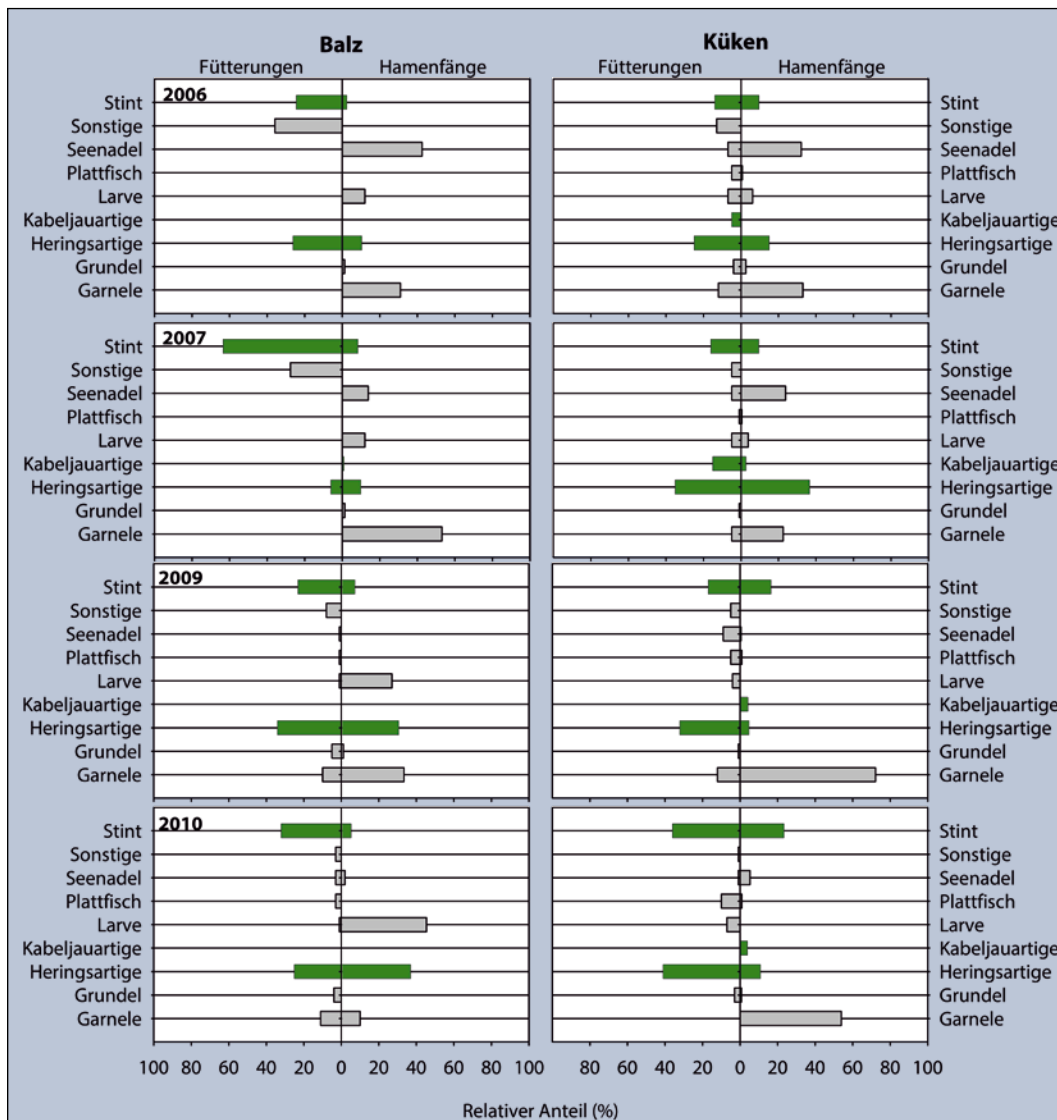


Abbildung 5.3.2.2: Relative Anteile einzelner Beutetypen an Fütterungen und Hamenfängen zur Balz (links) und während der Kükennphase (rechts) der Jahre 2006, 2007, 2009 und 2010. Für das Jahr 2008 standen nicht genug Daten für eine Gegenüberstellung zur Verfügung. Grüne Balken = energetisch hochwertige Beute, graue Balken = energetisch minderwertige Beute.

wurden als sie in den Hamenfängen vorkamen. Kabeljauartige (fast ausschließlich Wittlinge) waren während der Balzphase kaum im Gebiet vorhanden und spielten erwartungsgemäß auch bei den Balzfütterungen keine Rolle. Während der Kükenphase wurden kabeljauartige Fische im langjährigen Mittel zu den gleichen Anteilen verfüttert, in denen sie in den Hamenfängen auftraten. Seenadeln und Nordseegarnelen wurden weit unterproportional zu ihrer Abundanz im Jagdgebiet verfüttert,

während Larven zwar als Balznahrung kaum in Erscheinung traten, aber in vergleichsweise hohen Anteilen an die Küken verfüttert wurden (Abbildung 5.3.2.1). Allerdings hat dieser Befund eine methodische Begründung: ein Hamennetz mit 10 mm gestreckter Maschenweite ist ungeeignet, quantitative Daten über Fischlarven zu gewinnen. Ähnliches gilt für Plattfische, die in geringeren Anteilen an die Küken verfüttert wurden, in den Hamenfängen aber kaum auftraten. Da Ha-

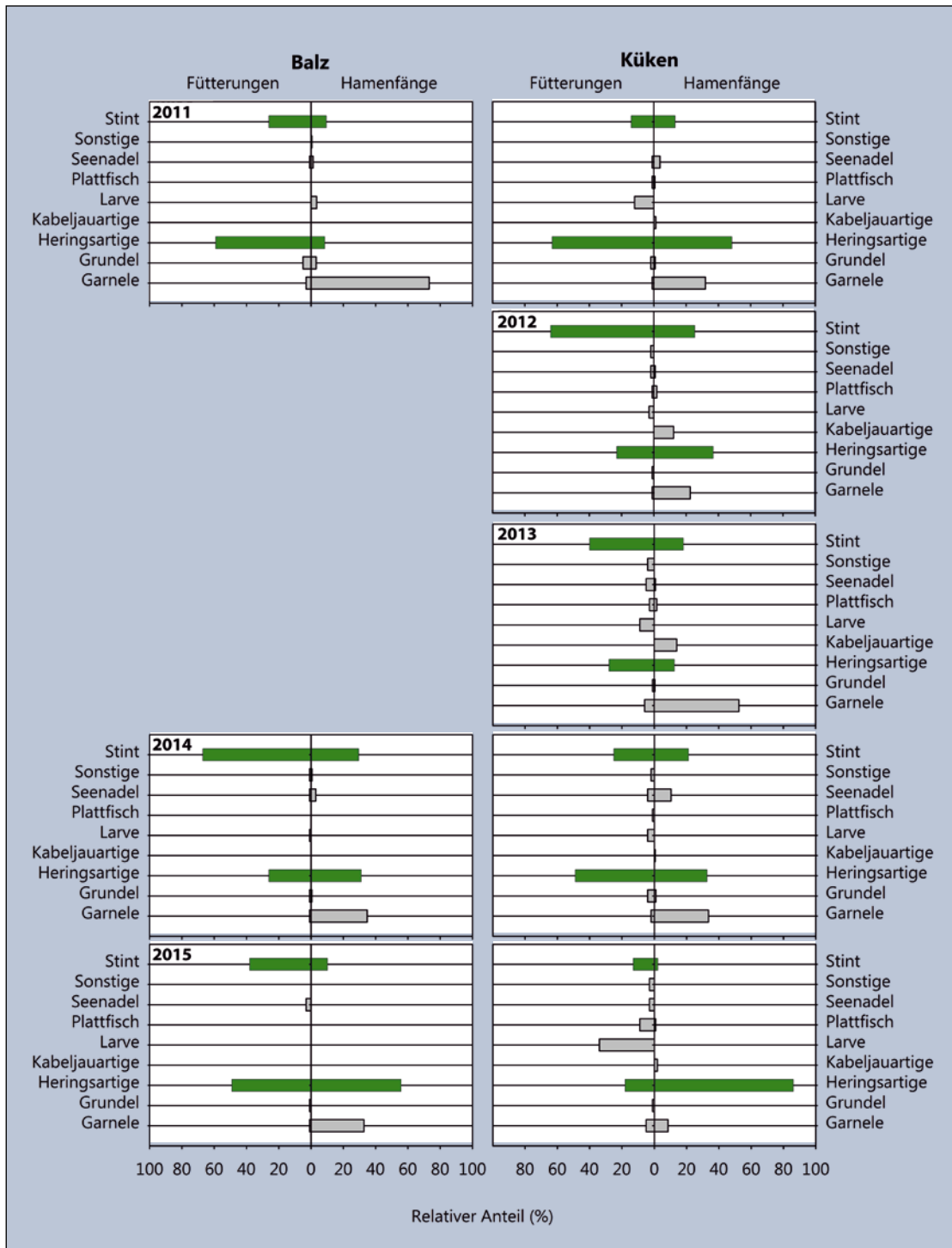


Abbildung 5.3.2.3: Relative Anteile einzelner Beutekategorien an den Fütterungen und den Hamenfängen zur Balzzeit (links) und während der Kükenphase (rechts) der Jahre 2011 bis 2015. Für die Jahre 2012 und 2013 wurden keine Daten zur Balzfütterungen registriert. Grüne Balken = energetisch hochwertige Beute, graue Balken = energetisch minderwertige Beute.

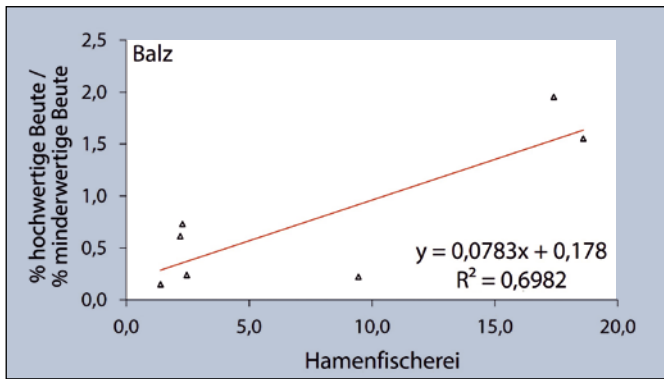


Abbildung 5.3.2.4: Verhältnis hochwertiger zu minderwertiger Nahrung (Quotient der relativen Anteile) in den Fütterungsbeobachtungen und in den Hamenfängen während der Balzphasen 2006, 2007, 2009, 2010, 2011, 2014 und 2015. Für die Jahre 2008, 2012 und 2013 war die Datengrundlage zur Bildung des Quotienten nicht ausreichend.

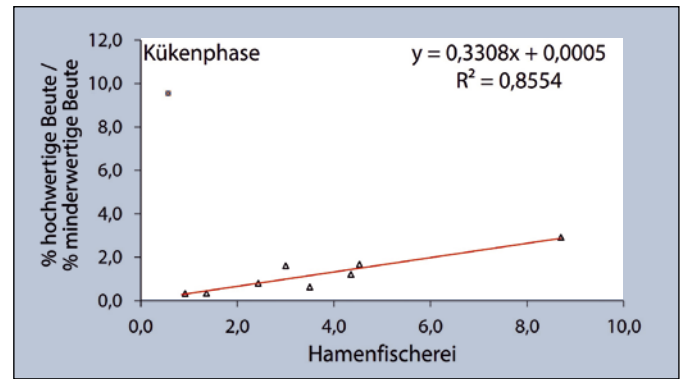


Abbildung 5.3.2.5: Verhältnis hochwertiger zu minderwertiger Nahrung (Quotient der relativen Anteile) in den Fütterungsbeobachtungen und in den Hamenfängen während der Kükenphasen 2006, 2007 und 2009–2015. Für das Jahr 2008 war die Datengrundlage zur Bildung des Quotienten nicht ausreichend. Die Trendlinie wurde ohne Berücksichtigung des Ausreissers (2015) gebildet (s. Text).

mennetze für den Fang pelagischer Fische konzipiert wurden, sind bodenlebende Fische durch diese Fangmethode unterrepräsentiert.

Die relativen Anteile der Beuteorganismen korrespondieren gut mit deren Energiegehalt (Massias & Becker 1990). Auch wenn die relativen Anteile der Beutetiere im Verhältnis zu ihrem Vorkommen im Jagdgebiet von Jahr zu Jahr variieren, bleiben die charakteristischen Muster dennoch erhalten: Stinte und heringsartige Fischen werden bevorzugt genutzt, negative Selektion zeigte sich gegenüber Seenadeln und Nordseegarnelen, und es gab eine proportionale bis leicht überproportionale Nutzung von Larven und kabeljauartigen Fischen. Letzteres galt allerdings nur für die Kükenaufzucht, nicht für die Balz. In den Jahren, in denen der relative Anteil heringsartiger Fische in den Hamenfängen größer war als in den Balz- und Kükenfütterungen (Abbildung 5.3.2.2 & 5.3.2.3), traten vergleichsweise große Mengen von Heringen und Sprotten im Gebiet auf, wie z. B. 2007, 2011 und 2015 (vgl. Abbildung 4.3.2.2 & 4.3.2.4). Dass der relative Anteil in den Fütterungen geringer war, kann möglicherweise mit der schieren absoluten Menge dieser Beutfische im Gebiet erklärt werden. Der asymptotische Zusammenhang zwischen der Beuteabundanz und der Kükenwachstumsrate (5.3.1.1) deutet ebenso auf eine ausreichende Versorgung bei vergleichsweise niedrigen Beutedichten im Gebiet hin wie die (negative) asymptotische Beziehung zwischen dem Legetermin und der Energie aus Heringen und Sprotten (Abbildung 5.3.3.1 & 5.3.3.2). Oberhalb einer gewissen Beuteabundanz verbessert eine noch höhere Beutedichte die Bedingungen für Jagd und Kükenaufzucht nicht mehr, da die Ausnutzung der vorhandenen Beuteressourcen vom Aufwand limitiert ist, den die Seeschwalben in den Beuteerwerb investieren können. Hierbei spielt neben der Menge auch die Qualität der Beute eine entscheidende Rolle, insbesondere in Zeiten mit geringen Beutedichten, wenn viel Energie investiert werden muss, um die erforderliche Menge an Energie zu gewinnen.

Der lineare Zusammenhang zwischen der Beutequalität (ausgedrückt als Quotient zwischen den relativen Anteilen hochwertiger und minderwertiger Beute) in den Fütterungen und in den Hamenfängen, sowohl während der Balz (Abbildung 5.3.2.4) als auch zur Kükenaufzucht (Abbildung 5.3.2.5) zeigt, dass die Seeschwalben stets qualitativ hochwertige Beute bevorzugen. Sie sind offenbar in der Lage, während der Jagd die Qualität der Beute zu erkennen, wobei das erbeutete Artenspektrum nicht identisch mit dem verfütterten Artenspektrum ist. Erfolgreiche Jäger entscheiden, welche Beuteorganismen sie in die Kolonie transportieren und welche sie selbst fressen (Taylor 1979, Dänhardt et al. 2011). Auch wenn die Energie in verschiedenen Jahren unterschiedlich auf verschiedene Beutfischarten verteilt sein kann, gibt es jedoch offensichtlich einen engen Zusammenhang zwischen den relativen Anteilen hochwertiger und minderwertiger Beute in den Fütterungen und im System.

### 5.3.3 Saisonalität der Beuteabundanz und des Reproduktionsverlaufes der Flusseeeschwalben

Signifikante Korrelationen zwischen Abundanzmaßen wichtiger Beutfischarten und dem Bruterfolg und der Kükenentwicklung der Seeschwalben (s. 5.3.1 und Dänhardt & Becker 2011a) liegen einerseits nahe. Andererseits ist es bemerkenswert, dass selbst zwischen hochintegrativen Maßen wie dem Bruterfolg und der nordseeweiten Heringsabundanz Zusammenhänge sichtbar bleiben. Es muss sich um ein sehr starkes Signal handeln. Dennoch können funktionelle Beziehungen, die den in 5.3.1 gezeigten Korrelationen möglicherweise zugrunde liegen, nicht durch Analysen von Jahresmittelwerten aufgeklärt werden. Saisonale Phänomene hingegen, die die räumliche und zeitliche Überlappung von Räuber und Beute beeinflussen, könnten entscheidend sein: Der Bruterfolg verringert sich im Laufe der

Brutsaison (Daan et al. 1990; Becker 1996, Burger et al. 1996, Arnold et al. 2004) und früheres Brüten geht mit einer höheren Überlebensrate der Küken einher (Arnold et al. 2006). Die Prozesse, die dieser Beobachtung zugrunde liegen, sind jedoch weitgehend unbekannt.

Deshalb werden im folgendem Abschnitt die Hypothesen geprüft, i) dass der mittlere Legetermin pro Saison und die Beuteverfügbarkeit negativ korrelieren, weil der Legebeginn von der Körperkondition des Weibchens abhängt, die wiederum mit Quantität und Qualität der Balznahrung schwankt, und ii) dass früher geschlüpfte Küken bessere Chancen haben, flügge zu werden, weil die Umweltbedingungen früher in der Saison günstiger sind (vgl. 5.2.3).

Die grafische Darstellung zeigte einen negativen Zusammenhang zwischen der verfügbaren Beutefischenergie und dem mittleren Legetermin (sowohl Legebeginn als auch Legegipfel) für Hering (Abbildung 5.3.3.1) und Sprotte (Abbildung 5.3.3.2), jedoch nicht für Stint (Abbildung 5.3.3.3). Für Hering und Sprotte wurden die Daten am besten durch eine Potenzfunktion repräsentiert, bemessen an der erklärten Varianz ( $r^2$ ). Allerdings ging der Trend mit einer starken Streuung einher, vor deren Hintergrund die Energie pro Einheit Wasservolumen aus Heringen lediglich knapp 20–24% (Abbildung 5.3.3.1), die Energie pro 10 000 m<sup>3</sup> aus Sprotten immerhin über die Hälfte (Abbildung 5.3.3.2) der Varianz des Legetermins erklären konnte. Eine relativ geringe Erhöhung der verfügbaren Energie wirkt sich also sehr stark auf den Legetermin aus, während eine starke Erhöhung der Energie nur noch für geringfügige Verfrühungen des Legetermins sorgt. So würde eine theoretischer Anstieg der Heringsenergie von 1000 kJ auf 2000 kJ pro 10 000 m<sup>3</sup> Wasservolumen zu einem um 0,9 bzw. 1,1 Tage früheren Legebeginn bzw. Legegipfel führen, eine Erhöhung von 6000 kJ auf 7000 kJ jedoch nur noch um jeweils 0,2 Tage. Nach diesem Modell würden sich Legebeginn und Legegipfel mit einer Steigerung der Energie aus Sprotten bereits von 100 kJ auf 200 kJ pro 10 000 m<sup>3</sup> Wasservolumen um 2,8 bzw. 3,8 Tage verfrühen. Bei einer Steigerung von 600 kJ auf 700 kJ pro 10 000 m<sup>3</sup> Wasservolumen würden sich Legebeginn und Legegipfel theoretisch nur noch um 0,6 bzw. 0,8 Tage verfrühen. Dieses Gedankenexperiment zeigt den potenziell großen Effekt relativ geringer Verbesserungen der Nahrungssituation zur Balzzeit, was sich möglicherweise positiv auf die gesamte Brutsaison auswirken könnte (s. u.).

Entgegen der grafischen Analyse ergab die statistische Prüfung, dass der Zusammenhang zwischen der verfügbaren Beuteenergie pro Volumeneinheit und dem Legebeginn lediglich für Sprotten signifikant war ( $\tau = -0,548$ ,  $p = 0,050$ ,  $n = 9$ ). Allerdings lässt auch eine Irrtumswahrscheinlichkeit von <10% durchaus eine funktionelle Beziehung zwischen der Sprotten-

energie pro 10 000 m<sup>3</sup> und dem Legegipfel vermuten ( $\tau = -0,444$ ,  $p = 0,095$ ,  $n = 9$ ).

Trotz des negativen Trends und einem negativen Korrelationskoeffizienten war die Steigung der Regressionsgeraden zwischen der Heringsenergie pro Volumeneinheit und dem Legetermin

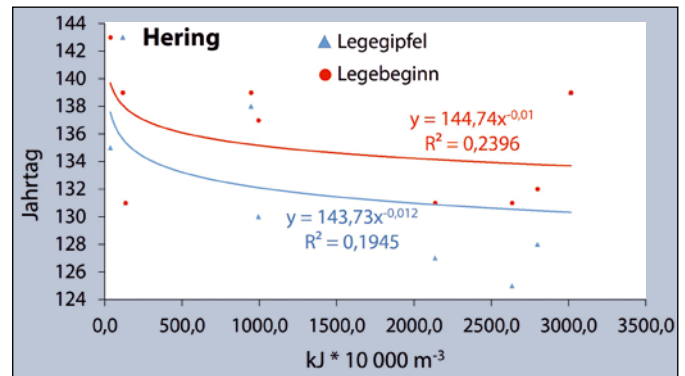


Abbildung 5.3.3.1: Zusammenhang zwischen der verfügbaren Energie aus Heringen und dem Legetermin, dargestellt als Legebeginn (rote Punkte) und Legegipfel (blaue Dreiecke). Für jede der beiden Trendlinien sind die Funktionsvorschrift und die erklärte Varianz in den Datensymbolen entsprechenden Farben angegeben.

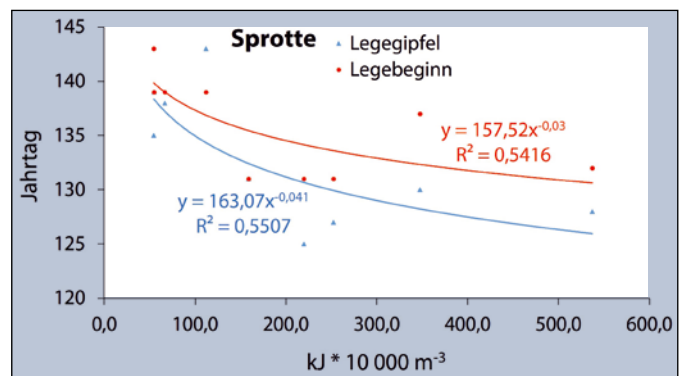


Abbildung 5.3.3.2: Zusammenhang zwischen der verfügbaren Energie aus Sprotten und dem Legetermin, dargestellt als Legebeginn (rote Punkte) und Legegipfel (blaue Dreiecke). Für jede der beiden Trendlinien sind die Funktionsvorschrift und die erklärte Varianz in den Datensymbolen entsprechenden Farben angegeben.

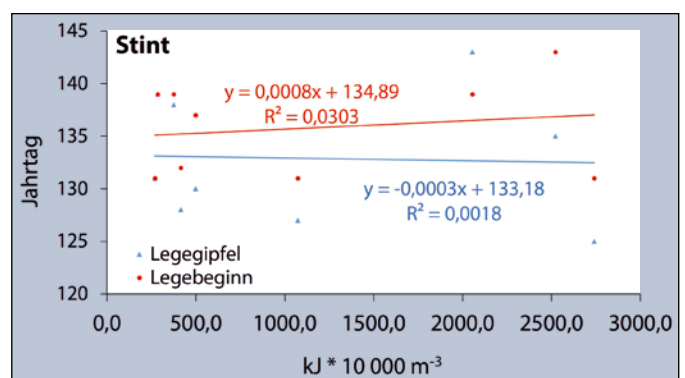


Abbildung 5.3.3.3: Zusammenhang zwischen der verfügbaren Energie aus Stinten und dem Legetermin, dargestellt als Legebeginn (rote Punkte) und Legegipfel (blaue Dreiecke). Für jede der beiden Trendlinien sind die Funktionsvorschrift und die erklärte Varianz in den Datensymbolen entsprechenden Farben angegeben.

nicht signifikant von 0 verschieden (Legebeginn: tau =  $-0,304$ ,  $p = 0,277$ ,  $n = 9$ ; Legegipfel: tau =  $-0,211$ ,  $p = 0,333$ ,  $n = 9$ ). Für den Stint bestätigte die statistische Prüfung das Ergebnis der grafischen Darstellung (Legebeginn: tau =  $0,061$ ,  $p = 0,828$ ,  $n = 9$ ; Legegipfel: tau =  $-0,278$ ,  $p = 0,297$ ,  $n = 9$ ). Auch die Zusammenfassung der Energiemengen von Hering und Sprotte ergab keine stärkeren oder signifikanten Zusammenhänge mit dem Legetermin (Legebeginn: tau =  $-0,365$ ,  $p = 0,192$ ,  $n = 9$ ; Legegipfel: tau =  $-0,389$ ,  $p = 0,144$ ,  $n = 9$ ). Obwohl die Beziehung zwischen Energieverfügbarkeit und Legetermin wie prognostiziert fast durchweg negativ war (Ausnahme: Stintenergie vs. Legebeginn), waren alle Zusammenhänge bis auf einen (Sprottenenergie vs. Legebeginn) statistisch nicht signifikant. Die Hypothese i) muss im Lichte der statistischen Ergebnisse also abgelehnt werden. Allerdings sollte auch die Tendenz, dass neben anderen Faktoren (=unerklärter Anteil der Varianz;  $1-r^2$ ) eine hohe Energieverfügbarkeit aus Heringen und Sprotten zur Balzzeit einen frühen Legetermin begünstigen könnte, nicht vollständig ignoriert werden.

Die Sprotte besitzt offensichtlich einen größeren Einfluss auf demografische Parameter der Seeschwalben als Heringe (s. 5.3.1, Tabelle 5.3.1.1), obwohl Sprotten in den meisten Jahren relativ zum Hering nicht besonders häufig sind und den Seeschwalben somit nicht besonders viel Energie zur Verfügung stellen können (vgl. x-Achsen der Abbildungen 5.3.3.1 und 5.3.3.2). Im Gegensatz dazu enthalten Stinte zumeist ebenso viel Energie pro Wasser-Volumeneinheit wie Heringe (vgl. x-Achsen der Abbildungen 5.3.3.1 und 5.3.3.3), ohne dass sich die Variabilität in irgendwelchen Seeschwalbenparametern wiederfände. Wie auch für die fehlenden Zusammenhänge zwischen der Stintabundanz und dem Bruterfolg und der Kükenentwicklung (s. 5.3.1, Tabelle 5.3.1.1) könnte die fehlende Korrelation zwischen der Ener-

gie aus Stinten und dem Legetermin vor dem Hintergrund des Energiebudgets, also dem Netto-Energiegewinn aus der Jagd, erklärt werden. Wie bereits in 5.3.1 dargelegt, könnte hierbei der Grad der Beuteaggregation eine wichtige Rolle spielen. Wie Fütterungsbeobachtungen vermuten lassen (Becker unveröffentlicht), ist die Aggregation bei Heringen und Sprotten möglicherweise höher als bei den Stinten, wodurch die jagenden Seeschwalben eine definierte Energiemenge mit geringeren Kosten aus Heringen und Sprotten gewinnen können als aus Stinten. Überdies enthalten Sprotten mehr Energie und mehr Fett pro Gewichtseinheit (Massias & Becker 1990), was sie zur profitabelsten Beuteart der Seeschwalben macht.

Sowohl die Nahrungsverfügbarkeit als auch andere relevante Umweltparameter sind saisonal hochdynamisch, sodass die Bedingungen während der Balz nicht repräsentativ für die Kükenaufzucht später in der Saison sind. Um zu überprüfen, ob früher geschlüpfte Küken bessere Chancen haben, flügge zu werden, weil die Umweltbedingungen früher in der Saison günstiger sind, muss folglich die gesamte Saison betrachtet werden. Dies geschieht im Folgenden durch eine deskriptive Gegenüberstellung der relativen Anteile verschiedener Beutearten während der Balz (Abbildung 5.3.3.4) und der Kükenaufzucht (Abbildung 5.3.3.5) und ausgewählter demografischer Parameter, die die Güte der Brutsaison i.S. eines hohen Bruterfolges anzeigen können (Tabelle 5.3.3.1): Der *Legetermin* kann ein Maß für die Verfügbarkeit der Balznahrung sein, die *Gewichtszunahme* und das *Maximalgewicht* der Küken lassen Schlüsse auf die Nahrungsversorgung während der Kükenaufzucht zu. Der *Bruterfolg* schließlich integriert die Gesamtheit der biotischen und abiotischen Bedingungen während der Reproduktion. Als Umweltparameter, die den Brutverlauf beeinflussen können, werden der Kükensterblichkeit die Windgeschwindigkeit (Tagesmittel-

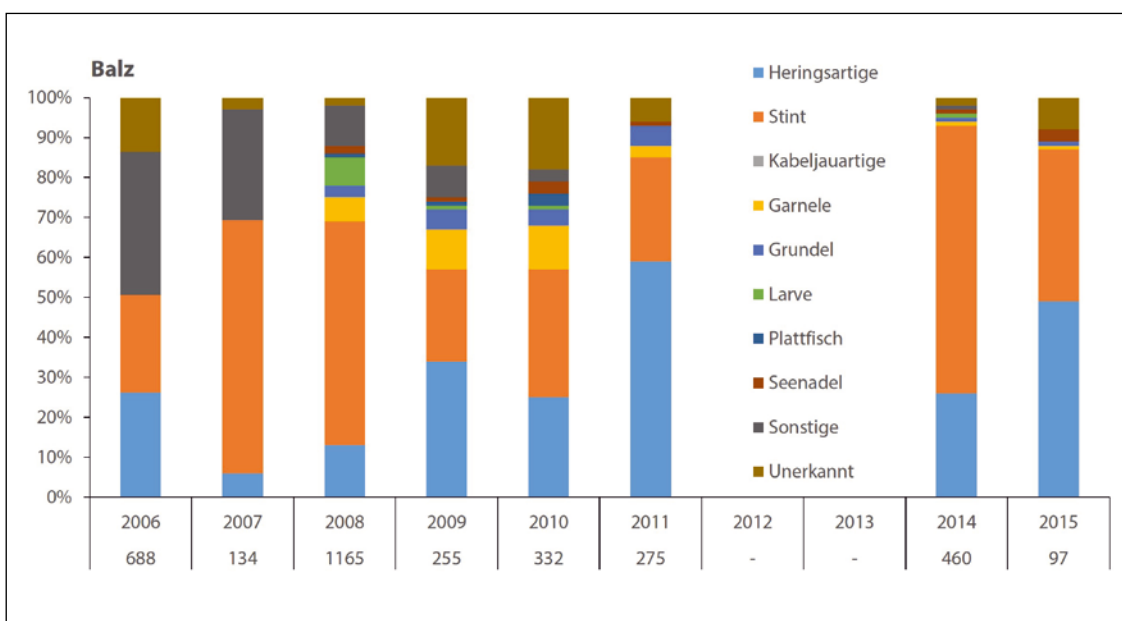


Abbildung 5.3.3.4: Relative Anteile verschiedener Beutesorten an den Balzfütterungen der Flussseeschwalben. 2012 und 2013 wurden keine Balzfütterungen erfasst. Die untere Zeile der x-Achsenbeschriftung gibt die Anzahl der beobachteten Beuteübergaben an. Zur Definition der Beutesorten s. Abschnitt 3.2.2.

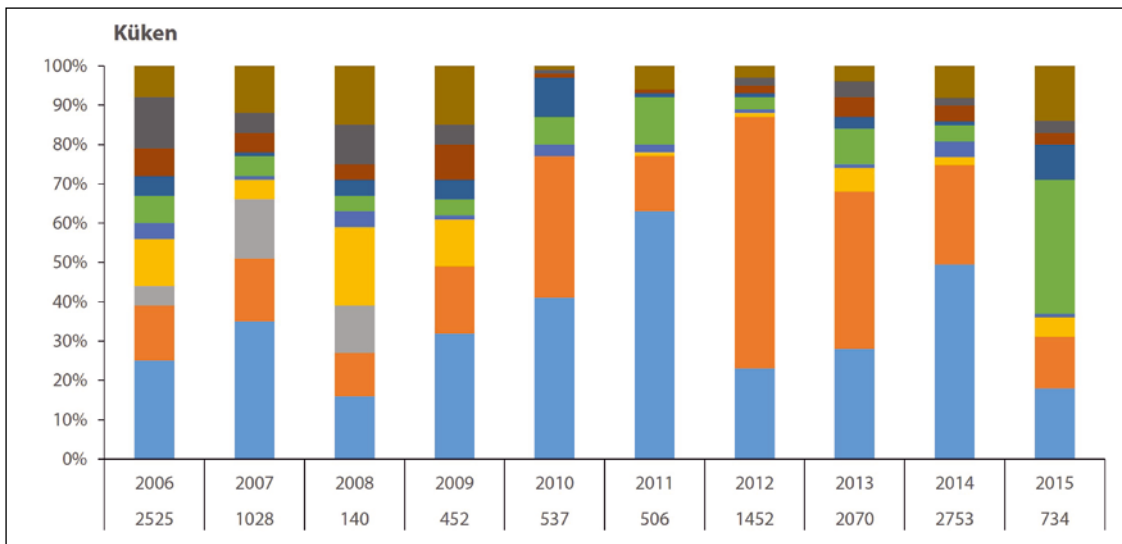


Abbildung 5.3.3.5: Relative Anteile verschiedener Beutesorten an den Kükenfütterungen der Flusseeeschwalben. Die Farbcodierung entspricht Abbildung 5.3.2.4. Die untere Zeile der x-Achsenbeschriftung gibt die Anzahl der beobachteten Beuteübergaben an. Zur Definition der Beutesorten s. Abschnitt 3.2.2.

werte) und die täglichen Niederschlagsmengen gegenübergestellt, jeweils als absolute Werte und als relative Abweichungen vom Langzeitdurchschnitt. Hierzu wurde die Periode, in denen sich die Seeschwalben im Brutgebiet befinden, auf 1. April bis 30. September festgesetzt (Abbildung 5.3.3.6).

Das Jahr 2006 war grundsätzlich durch eine mangelhafte Versorgung mit hochwertiger Nahrung sowohl der Balzpartner (Abbildung 5.3.3.4) als auch der Küken (Abbildung 5.3.3.5) gekennzeichnet. Dies spiegelte auch die vergleichsweise geringen Fangzahlen der Beutfische in der Jade wieder (Abbildung 4.3.2.2–4.3.2.4). In keinem der untersuchten Folgejahre war der Anteil hochwertiger Beutfische an der Balznahrung geringer, und auch die Kükennahrung enthielt in der Mehrzahl der Jahre größere Anteile an heringsartigen Fischen und Stinten als 2006 (Abbildung 5.3.3.5). Dies zeigte sich in einem relativ späten Legegipfel, in der Gewichtsentwicklung der Küken (Tabelle 5.3.3.1) und nicht zuletzt anhand der konstant hohen Mortalitätsraten über die gesamte Kükenphase (Abbildung

Tabelle 5.3.3.1: Demografische Kennzahlen der Flusseeeschwalben, die die Qualität der Brutsaison anzeigen können. BP = Brutpaar.

Jahr	Legegipfel (Jahrtag)	Gewichtszunahme (g/Tag)	Maximalgewicht (g)	Bruterfolg (flügge Küken /BP)
2006	135	5,3	121	0,6
2007	143	7,2	128	0,5
2008	132	6,3	126	0,7
2009	138	5,5	123	0,4
2010	139	7,6	128	1,2
2011	131	7,6	125	1,1
2012	127	7,3	129	1,1
2013	130	8,0	125	1,0
2014	125	7,0	127	1,1
2015	128	7,0	128	0,4

5.3.3.6). Während der Kükenaufzucht 2006 gab es weniger Wind und weniger Niederschlag als im langfristigen Mittel, und die Lufttemperaturen stiegen ab Anfang Juni stark an. Dies führte mit etwas Verzug auch zu einer starken Wasserrwärmung, die in der zweiten Julihälfte 22°C überstieg. In diesem Zeitraum verschwanden so gut wie alle Heringe aus dem Untersuchungsgebiet (Abbildung 4.3.2.2), wahrscheinlich infolge der Überschreitung ihrer thermischen Toleranz. Dieses Phänomen wurde bereits in den 1990er Jahren beschrieben, als bereits flügge Küken nach einer ausgedehnten Periode ungewöhnlich hoher Wassertemperaturen starben (Becker et al. 1997). Der Ortswechsel ist für wechselwarme Tiere wie Fische die einzige Möglichkeit, ihre Körpertemperatur zu regulieren, so dass die Heringe keine andere Wahl hatten, als in tieferes, kälteres Wasser und somit aus der Reichweite der Seeschwalben abzuwandern. Ab einer gewissen Entfernung der Beutfischaggregationen von der Kolonie, zu der die fütternden Altvögel immer wieder zurückkehren müssen (Central place foraging, Orians & Pearson 1979, Barrett et al. 2007), nimmt der Stress für die Altvögel zu und der Bruttrieb ab (vgl. 3.3.3). Experimentelle Untersuchungen haben gezeigt, dass das obere thermische Limit älterer Heringslarven dauerhaft bei ca. 22°C liegt. Oberhalb dieser Temperatur zeigen die Tiere auffälliges Verhalten wie Schwimmanomalien (Moyano et al. 2016). Das Ausweichen der Heringe vor zu hohen Wassertemperaturen hat direkte Auswirkungen auf ihre räumliche Verteilung und wird generell im Kontext mit der globalen Erwärmung diskutiert (z. B. Perry et al. 2005, Dulvy et al. 2008). In warmen Jahren wie 2006 erwärmt sich das Wasser im Laufe der Kükenphase der Flusseeeschwalben und erreicht im Juli die höchsten Werte, wodurch ältere Seeschwalbenküken von der verhaltensgesteuerten Thermoregulation ihrer Beutfische kurz vor oder nach dem Ausfliegen am ehesten betroffen wären. Ihr Energiebedarf entspricht zu dieser Zeit annähernd dem der Adultvögel, ohne dass die Küken selbst für sich sorgen könnten. Im Jahr 2006

wurden anstelle der Heringe juvenile Sprotten und Finten verfüttert, die jedoch den Ausfall der Heringe nicht ausgleichen konnten (Schreiber 2007). Die geringen Nahrungsmengen und die hohen Wassertemperaturen des Jahres 2006 resultierten schließlich in einem der geringsten Bruterfolge innerhalb des betrachteten Zeitraums (Tabelle 5.3.3.1). Die räumliche Kohärenz zwischen Räuber und Beute ist besonders empfindlich, wenn der Räuber gezwungen ist, zu einem zentralen Ort wie der Brutkolonie zurückzukehren und der Beute nicht ohne Einbußen in seiner Energiebilanz folgen kann. Die Abwanderung der Hauptbeute aus dem Jagdgebiet ohne äquivalente Alternativen zu einer Zeit, wenn die Küken zwar noch nicht flügge sind, aber bereits einen hohen Energiebedarf haben, repräsentiert den Pessimalfall für die Reproduktion der Seeschwalben.

Im Gegensatz zu 2006 wurden 2007 die bislang größten Fangmengen an Heringen verzeichnet, und auch Sprotten und Stinte waren in großen Mengen vorhanden. Der relativ geringe Anteil an heringsartigen Fischen in der Balznahrung stimmte mit der Beobachtung überein, dass die großen Herings- und Sprottenmengen erst Anfang Juni in den Hamenfängen auftraten (Abbildung 4.3.2.2 & 4.3.2.3). Dazu passt auch der späte Legetermin (Tabelle 5.3.3.1) und unterstützt die Vermutung, dass Stinte eine schlechtere Energiebilanz für die Seeschwalben haben. Den Küken wurden deutlich höhere Anteile heringsartiger Beutefische verfüttert, und sowohl die Wachstumsrate als auch das Maximalgewicht gehörten 2007 zu den höchsten des betrachteten Zeitraumes. Allerdings lag der Bruterfolg mit lediglich 0,5 flüggen Küken pro Brutpaar unterhalb der meisten anderen Jahre (Tabelle 5.3.3.1). Der sprunghafte Anstieg der Mortalitätsraten der Küken ging einher mit einer Sequenz weniger Tage mit starkem Dauerregen und hohen Windgeschwindigkeiten zwischen dem 26. und 30. Juni. Sowohl die Niederschlagsmengen als auch die Windgeschwindigkeit lagen deutlich oberhalb des Langzeitmittels, während Luft- und Wassertemperatur sehr gering waren (Abbildung 5.3.3.6). Zu dieser Zeit waren unverändert hohe Mengen an Heringen, Sprotten und Stinten im Gebiet vorhanden (Abbildung 4.3.3.2, 4.3.2.4 und 4.3.2.6), die die Altvögel aufgrund des schlechten Wetters offenbar nicht erbeuten konnten. Am 28. Juni 2007 starb von den 217 in der Kolonie vorhandenen Küken mit 107 fast die Hälfte. Eine sehr kurzfristige Schlechtwetter-Periode kann trotz ansonsten günstiger Bedingungen den Bruterfolg massiv dezimieren (Tabelle 5.3.3.1; vgl. Mlody & Becker 1991 für Minsener Oog). Dieses als „Schafskälte“ bekannte Phänomen beschreibt den Einstrom kühler und feuchter Luft aus Nordwesten, der im Juni zu äußerst herbstlichem Wetter führen kann (vgl. Abbildung 5.3.3.6). Dieser Kälteeinbruch, der traditionell bis dahin bereits geschorenen Schafen durchaus gefährlich werden kann, entsteht durch Temperaturunterschiede zwischen kälterem Wasser und wärmerem Land. Dadurch bildet sich ein Tiefdruckgebiet und

führt aus Westen bis Nordwesten Kaltluft polaren Ursprungs heran (<https://de.wikipedia.org/wiki/Schafskälte>, Zugriff am 28.09.2016).

2008 kann als durchschnittliches Jahr gelten, mit weder besonders spätem noch besonders frühem Legetermin, moderaten Kükenwachstumsraten und Maximalgewichten, jedoch mit vergleichsweise geringem Bruterfolg. Über die Nahrungsverfügbarkeit zur Balz und zur frühen Kükenphase können keine Aussagen getroffen werden, da 2008 die erste Fangkampagne erst Ende Juni stattfinden konnte (Tabelle 4.1.1). In der zweiten Hälfte der Kükenaufzucht wurden sehr geringe Mengen an heringsartigen Fischen gefangen (Abbildung 4.3.2.2 & 4.3.2.3), allein der Stint war vergleichsweise häufig (Abbildung 4.3.2.4). Diese Proportionalität war in den Kükenfütterungen nicht zu erkennen. Es überwogen Heringsartige, die offenbar positiv selektiert wurden (Abbildung 5.3.3.5, vgl. auch 5.3.2). Wie jedoch im Vorjahr traten Mitte Juni einige sehr stürmische und regnerische Tage auf, bei denen ein Drittel (135 von 418 Küken am 13. Juni) bzw. fast die Hälfte (126 von 299 zwei Tage später) der Küken starb (Abbildung 5.3.3.6).

Hohe Sterblichkeitsraten früh in der Saison betreffen vorwiegend junge Küken, deren thermoregulatorischen Fähigkeiten noch nicht voll ausgebildet sind, während ältere Küken wenige Tage mit schlechtem Wetter besser aushalten können. Insgesamt gehörte der Bruterfolg 2008 zu den geringsten des betrachteten Zeitraums.

Neben dem zweitspätesten Legetermin wurden im Jahr 2009 die nach 2006 geringsten Kükenwachstumsraten verzeichnet (Tabelle 5.3.3.1). Während anhand des relativen Anteils hochwertiger Beutefische keine besonders schlechte Nahrungsversorgung abgelesen werden kann, wurden 2009 nur äußerst geringe Mengen an Heringen (Abbildung 4.3.2.2), Sprotten (Abbildung 4.3.2.4) und Stinten (Abbildung 4.3.2.6) gefangen. Die zwischen dem 4. und dem 13. Juni erhöhten Sterblichkeitsraten der Küken gingen mit Regen und Sturm einher, und auch gegen Ende der Kükensaison starb ein großer Anteil der noch vorhandenen Küken in der Kolonie während einer Schlechtwetter-Periode. Allerdings traten die positiven Abweichungen vom Langjahresmittel sowohl des Niederschlags als auch der Windgeschwindigkeit weniger gehäuft auf als 2007 (Abbildung 5.3.3.6). Nach 2006 war 2009 ein weiteres Jahr, das die kombinierte Auswirkung einer schlechten Nahrungsversorgung und ungünstigen Wetterbedingungen auf den Bruterfolg illustriert.

Die Nahrungsverfügbarkeit während der Balzphase 2010 war relativ zu anderen Jahren sehr gering (Abbildung 4.3.2.2, 4.3.2.4 & 4.3.2.6), wobei über die Hälfte der verfütterten Balzfische eine hohe Qualität besaß. Dass der Legetermin 2010 der zweitspäteste des betrachteten Zeitraumes war, deutet darauf hin, dass der

Aufwand für den Fang der Balzfische möglicherweise höher war als in anderen Jahren. Die Darstellung der relativen Beuteanteile gestattet keine Aussagen zur Fütterungsfrequenz und somit zum quantitativen Energiebeitrag zur Weibchenkondition. Die Küken hingegen wuchsen überdurchschnittlich schnell und flogen überdurchschnittlich schwer aus (Tabelle 5.3.3.1). In Abwesenheit starken Niederschlags und hoher Windgeschwindigkeiten starben nur wenige Küken (Abbildung 5.3.3.6), was schließlich zum höchsten Bruterfolg des betrachteten Zeitraumes führte (Tabelle 5.3.3.1). Das Abundanzminimum der drei Haupt-Beutefischarten (Abbildung 4.3.2.2, 4.3.2.4 & 4.3.2.6) ging mit den höchsten Wassertemperaturen einher (Abbildung 5.3.3.6), allerdings waren zu diesem Zeitpunkt die meisten Küken bereits ausgeflogen. Unter günstigen Wetterbedingungen kann offenbar auch eine vergleichsweise geringe Nahrungsverfügbarkeit für einen hohen Bruterfolg ausreichen, weil der Energieaufwand für die Kükenaufzucht gering ist.

In der Saison 2011 betrug der Anteil an hochwertigen Beutefischen in der Balznahrung und in der Kükennahrung jeweils mehr als drei Viertel, die sich wiederum überwiegend aus heringsartigen Fischen zusammensetzten (Abbildung 5.3.3.4 & 5.3.3.5). Die Fangmengen an Heringen (Abbildung 4.3.2.2) und Stinten (Abbildung 4.3.2.6) lagen nicht höher als in anderen Jahren, allerdings wurden zwischen Anfang Juni und Ende Juli 2011 sehr viele Sprotten gefangen (Abbildung 4.3.2.4). Sprotten standen zur Balz noch nicht zur Verfügung, was den nicht außergewöhnlich frühen Legetermin erklären könnte (Tabelle 5.3.3.1). Zur Kükennahrung hingegen waren sehr viele Sprotten im Gebiet vorhanden (Abbildung 4.3.2.4), wurden in hohen Anteilen verfüttert (Abbildung 5.3.3.5), und dies offenbar auch in ausreichenden Mengen, worauf der hohe Gewichtszuwachs der Küken hinweist (Tabelle 5.3.3.1). Während sich die meisten Küken in der Kolonie befanden, war die Sterblichkeit sehr gering. Erst zum Ende der Kükennahrung stieg einem wiederkehrenden Muster in der Mehrzahl der untersuchten Jahre folgend die relative Mortalität an (Abbildung 5.3.3.6). Zu diesem Zeitpunkt waren die meisten Küken bereits ausgeflogen, der Bruterfolg von 1,1 flüggen Küken pro Brutpaar war der zweithöchste, der im betrachteten Zeitraum auftrat (Tabelle 5.3.3.1).

Für das Jahr 2012 stehen keine Informationen zur Balzfütterung zur Verfügung. Wenngleich zur Balz nur wenige Heringe und Sprotten im Gebiet gefangen wurden (Abbildung 4.3.2.2 & 4.3.2.4), kann jedoch vermutet werden, dass die Nahrungsversorgung günstig gewesen ist, angezeigt durch den zweitfrühesten Legebeginn des betrachteten Zeitraums (Tabelle 5.3.3.1). Dies war möglicherweise durch die Stinte verursacht, die zur Balzzeit vergleichsweise häufig waren (Abbildung 4.3.2.6). Stinte machten auch den größten Anteil der Kükennahrung aus (Abbildung 5.3.3.5). Die Wachstumsraten der Küken zeigten

eine ausreichende Nahrungsversorgung an, und auch die zeitweisen, jedoch länger anhaltenden Schlechtwetter-Ereignisse schlugen sich nicht in den Sterblichkeitsraten der Küken nieder (Abbildung 5.3.3.6). Wie auch im Vorjahr stiegen die Sterblichkeitsraten der Küken erst an, als die meisten Küken bereits ausgeflogen waren, und zwar mit dem höchsten Ausfliegegewicht des Untersuchungszeitraumes (Tabelle 5.3.3.1).

Die Bedingungen des Jahres 2013 entsprachen weitgehend jenen des Vorjahres, mit vergleichsweise geringen Mengen heringsartiger Fische und größeren Mengen an Stinten (Abbildung 4.3.2.2, 4.3.2.4 & 4.3.2.6). Die höheren Stintmengen bildeten sich auch in höheren Anteilen in der Kükennahrung ab (Abbildung 5.3.3.5). Die größeren Fangzahlen an Sprotten im August (Abbildung 4.3.2.4) könnten auf eine günstige Nahrungsverfügbarkeit bereits ausgeflogener Küken hinweisen, was möglicherweise die Sterblichkeitsraten auf dem ersten Zug ins Überwinterungsgebiet und indirekt die Rückkehreraten beeinflussen könnte. Es wurden 2013 keine Sterblichkeitspeaks der Küken beobachtet, und die Wetterbedingungen waren auch dem Vorjahr vergleichbar günstig (Abbildung 5.3.3.6). Die maximalen Wachstumsraten der Küken (Tabelle 5.3.3.1) konnten weder auf besonders große Mengen heringsartiger Fische noch auf deren überwiegende Verfütterung zurückgeführt werden. Es besteht ein Widerspruch zwischen der positiven Korrelation zwischen Kükennahrungswachstumsrate und dem Anteil an Heringartigen und Stinten in der Kükennahrung einerseits (Abbildung 3.3.8) und den Hinweisen, dass Stinte andererseits energetisch möglicherweise weniger profitabel sind als heringsartige Fische (Abbildung 5.3.3.1 – 5.3.3.3 und zugehörige Interpretation im Text). Offenbar können die Seeschwalben die Energie, die für hohe Wachstumsraten der Küken und für einen hohen Bruterfolg erforderlich ist, auch aus nicht-heringsartiger Beute gewinnen. In den Jahren mit hohen Kükennahrungswachstumsraten, hohem Bruterfolg und großen Anteilen an Stinten in der Kükennahrung waren durchschnittlich größere Stinte im Gebiet vorhanden (Abbildung 4.3.2.7), was möglicherweise einen höheren Energiegewinn pro erbeutetem Stint ermöglichte und so die schwächere Aggregation dieser Art ausgleichen konnte.

In keinem anderen Jahr des betrachteten Zeitraumes gab es einen früheren Legetermin als 2014 (Tabelle 5.3.3.1), als Stinte den größten Anteil an der Balznahrung ausmachten (Abbildung 5.3.3.4). 2014 traten zur Balzzeit vergleichsweise viele Stinte in den Hamenfängen auf, die im langjährigen Vergleich auch relativ groß waren (Abbildung 4.3.2.7). Allerdings gab es im langjährigen Vergleich des Legetermins mit der Energie, die aus Stinten gewonnen werden konnte, keine Tendenz (Abbildung 5.3.3.3). Obwohl vor allem im Juli große Mengen an Stinten im Gebiet vorhanden waren, überwogen in den Kükennahrungen heringsartige Fische, die insbesondere später in der Kü-

kensaison vorwiegend Heringe waren (Abbildung 4.3.2.2). Dies zeigt einmal mehr, dass die Seeschwalben und das Hamennetz offenbar unterschiedliche Selektionseigenschaften gegenüber den Fischen haben. Während der Hamen zumindest pelagische Fische weitgehend unselektiv fängt, fangen die Seeschwalben offenbar heringsartige Fische in höheren Anteilen, z. B. wenn sie einen Schwarm entdecken und wiederholt ausnutzen (s. o.). Der Einfluss des Wetters war 2014 nicht ausschlaggebend: Früh in der Kükenperiode gab es einige – weitgehend niederschlagsfreie – Tage mit starkem Wind, was jedoch keine höheren Mortalitätsraten der Küken nach sich zog (Abbildung 5.3.3.6). Obwohl sich bis Ende Juli das Wasser auf über 22 °C erwärmt hatte, wurde keine massenhafte Abwanderung der Beutefische aus dem Jagdrevier der Seeschwalben verzeichnet wie 2006. Der Grund hierfür könnte möglicherweise eine langsamere Erwärmung des Wassers 2014 als 2006 sein (Abbildung 5.3.3.6). Wie experimentelle Untersuchungen zum kritischen thermischen Maximum von Heringslarven zeigten, ist das thermische Limit umso höher, je langsamer die Temperatur steigt (Moyano et al. 2016).

Im Jahr 2015 schließlich wurde der drittfrüheste Legetermin des Untersuchungszeitraumes verzeichnet, einhergehend mit Anteilen an hochwertigsten Beutefischen von fast 90 % in der Balznahrung, gleichmäßig verteilt auf heringsartige Fische und Stinte (Abbildung 5.3.3.4). Trotz vergleichsweise hoher Wachstumsraten der Küken wurden Anfang der Saison 2015 (30. Mai bis 5. Juni) hohe Kükenverluste registriert, ohne dass es außergewöhnlich windig oder regnerisch gewesen wäre (Abbildung 5.3.3.6). Zu dieser Zeit wurden auffällig viele Fischlarven an die Küken verfüttert (Abbildung 5.3.3.5). Diese Beutegruppe kann aufgrund zu großer Netzmaschen mit dem Hamennetz nicht quantitativ abgebildet werden. Allerdings wurden in o. g. Zeitraum lediglich äußerst geringe Mengen an Heringen, Sprotten und Stinten gefangen, was zum Ausweichen der Seeschwalben auf Fischlarven geführt haben könnte. Der Energieaufwand des Fanges und Transports in die Kolonie einzelner Fischlarven steht jedoch in keinem Verhältnis zum potenziellen Energiegewinn selbst für kleine Seeschwalbenküken.

Zur Bedeutung der Prädation und der Überflutung als weitere wesentliche Faktoren, die den Bruterfolg der Flusseeeschwalbe an der Jade bestimmen (Becker 1998), können keine direkten Aussagen getroffen werden, da die Kolonie am Banter See überflutungssicher ist und die dort brütenden Seeschwalben nicht in dem Maße von Prädation betroffen sind, wie z. B. die Kolonien auf den Wattenmeerinseln (Becker 1998). Der Hauptprädatoren in den Jahren vor dieser Studie waren Wanderratten *Rattus norvegicus* und Waldohreulen *Asio otus* (Sudmann et al. 1994, Becker 1996), die aber nach 2005 nicht mehr auftraten. Dieser Sonderfall geringer Brutverluste durch Prädation gestattet es

jedoch umso mehr, den Einfluss der Nahrungsversorgung unter verschiedenen Wetterbedingungen zu studieren. Frühere Untersuchungen verdeutlichten bereits den zentralen Einfluss verschiedener Wetterphänomene auf den Reproduktionserfolg der Flusseeeschwalben. Starkregen vor der Eiablage kann Anzahl und Größe von Eiern sowie den Bruterfolg beeinflussen (Becker et al. 1985), und Niederschläge während der Kükenperiode können zu erhöhter Sterblichkeit der Küken führen (Becker & Finck 1985), insbesondere in Kombination mit Wind und geringen Lufttemperaturen (Becker & Specht 1991). Am anderen Ende des Wetterspektrums können Hitzeperioden die Verfügbarkeit von Hauptbeutefischen beeinträchtigen (Becker et al. 1997). Die aktuellen Analysen unterstützen diese Erkenntnisse und erweitern die Erklärungsmöglichkeiten durch die gemeinsame Darstellung hoch aufgelöster Daten der steuernden (Abbildung 4.3.2.2, 4.3.3.4, 4.3.3.6 & 5.3.3.6) und reagierenden (Tabelle 5.3.3.1) Variablen. Dabei kann man aus Extremereignissen wie 2006 und 2007 am meisten lernen. Die Lehre, die aus dieser synthetischen Analyse einer Vielzahl an Daten gezogen werden muss, ist, dass es unter den betrachteten Faktoren viele Kandidaten gibt, die den Bruterfolg maßgeblich beeinflussen können. Diese Faktoren interagieren und ihr relativer Einfluss auf die Brutsaison ist weder innerhalb einer Saison noch zwischen den Jahren konstant. Dennoch können Kriterien eingrenzt werden, die eine erfolgreiche Kükenaufzucht begünstigen.

Die inverse Beziehung zwischen wenigen wichtigen Beutefischarten und dem Legetermin zeigt einen ökophysiologischen Mechanismus auf, der sich durch die gesamte Brutperiode fortpflanzt. Frühes Brüten kann in mancherlei Hinsicht von Vorteil sein. In warmen Jahren wird der Zeitraum, in dem sich die Hauptbeutefische innerhalb des profitabel nutzbaren Jagdradius der Seeschwalben befinden, kleiner, wenn die Wassertemperatur sich dem thermischen Limit der Fische annähert. Eltern bereits ausgeflogener Küken sind nicht mehr an die Kolonie gebunden, ihr Jagdradius ist nun wesentlich größer als der von Artgenossen, deren Küken noch nicht flügge sind und die deshalb immer noch zwischen Jagdgebiet und Kolonie pendeln müssen. Bei Nahrungsknappheit kann dies schnell zur Aufgabe der Brut führen. In anderen Jahren erschweren Schlechtwetterperioden die Kükenaufzucht. Die sogenannte „Schafskälte“ stellt sich in den weitaus meisten Jahren ein, bevor die Küken flügge geworden sind. Folglich hängen die Entwicklung und das Überleben der Küken von der Häufigkeit, der Dauer und der Stärke ungünstiger Wetterbedingungen ab, die ältere Küken jedoch besser verkraften können, da sie im Gegensatz zu jüngeren Küken ihren Wärmehaushalt bereits besser regulieren können.

Vor dem Hintergrund dieser Schlussfolgerungen kann die Hypothese ii, dass früher geschlüpfte Küken bessere Chancen haben, flügge zu werden, weil die Umweltbedingungen früher in der Saison günstiger sind, angenommen werden (vgl. 5.2.3). Allerdings gibt es Jahre, in denen auch früh geschlüpfte Küken

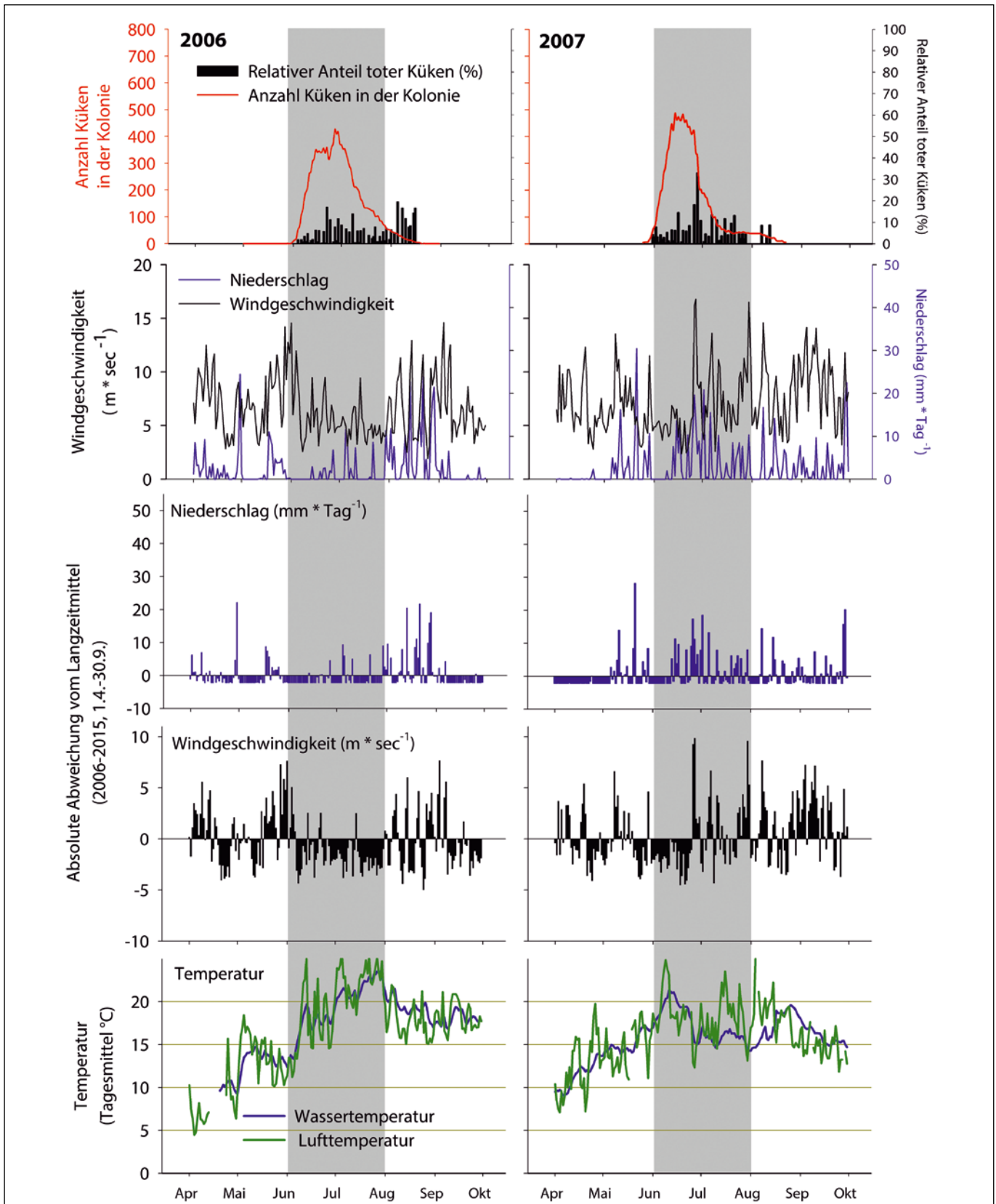


Abbildung 5.3.3.6 (fortgesetzt): 2006 & 2007. 1. Zeile: Absolute Anzahl lebender Flusseeeschwalben-Küken in der Kolonie (rote Linie, linke y-Achse) und relativer Anteil toter Küken an der Küken-Gesamtzahl (schwarze Balken, rechte y-Achse) im Verlauf der Kükenaufzucht. Zur erleichterten Zuordnung der relevanten Zeiträume sind die Monate Juni und Juli grau unterlegt. 2. Zeile: Durchschnittliche Windgeschwindigkeit (Tagesmittelwerte, linke y-Achsen, schwarze Kurve) und tägliche Niederschlagssummen (rechte y-Achsen, blaue Kurven). 3. Zeile: Absolute Abweichungen der täglichen Niederschlagsmengen (stündliche Messungen zur Tagessumme addiert) vom langfristigen Mittelwert (2006–2015, 1.4.–30.9.). 4. Zeile: Absolute Abweichungen der mittleren Windstärke (arithmetischer Tagesdurchschnitt stündlicher Messungen) vom langfristigen Mittelwert (2006–2015, 1.4.–30.9.). Wind- und Niederschlagsmessungen vom Deutschen Wetterdienst, Messstelle Wangerland Hooksiel. 5. Zeile: Saisonaler Verlauf der Wasser- (blau) und der Luft- (grün) temperatur. Lufttemperatur-Messungen vom Deutschen Wetterdienst, Messstelle Wangerland Hooksiel, Wassertemperatur vom UNIPER-Kraftwerk Wilhelmshaven.

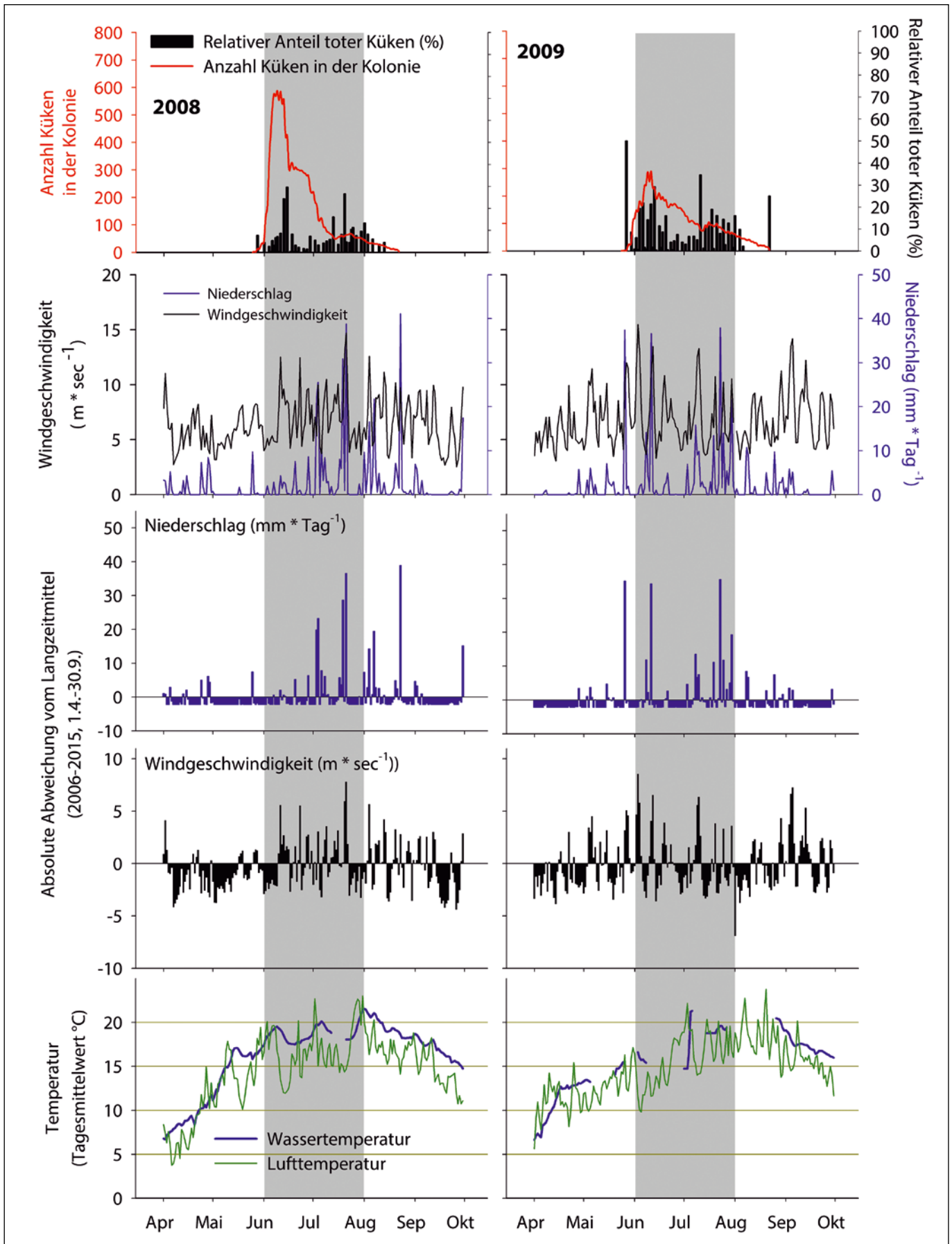


Abbildung 5.3.3.6 Fortsetzung: 2008 &amp; 2009.

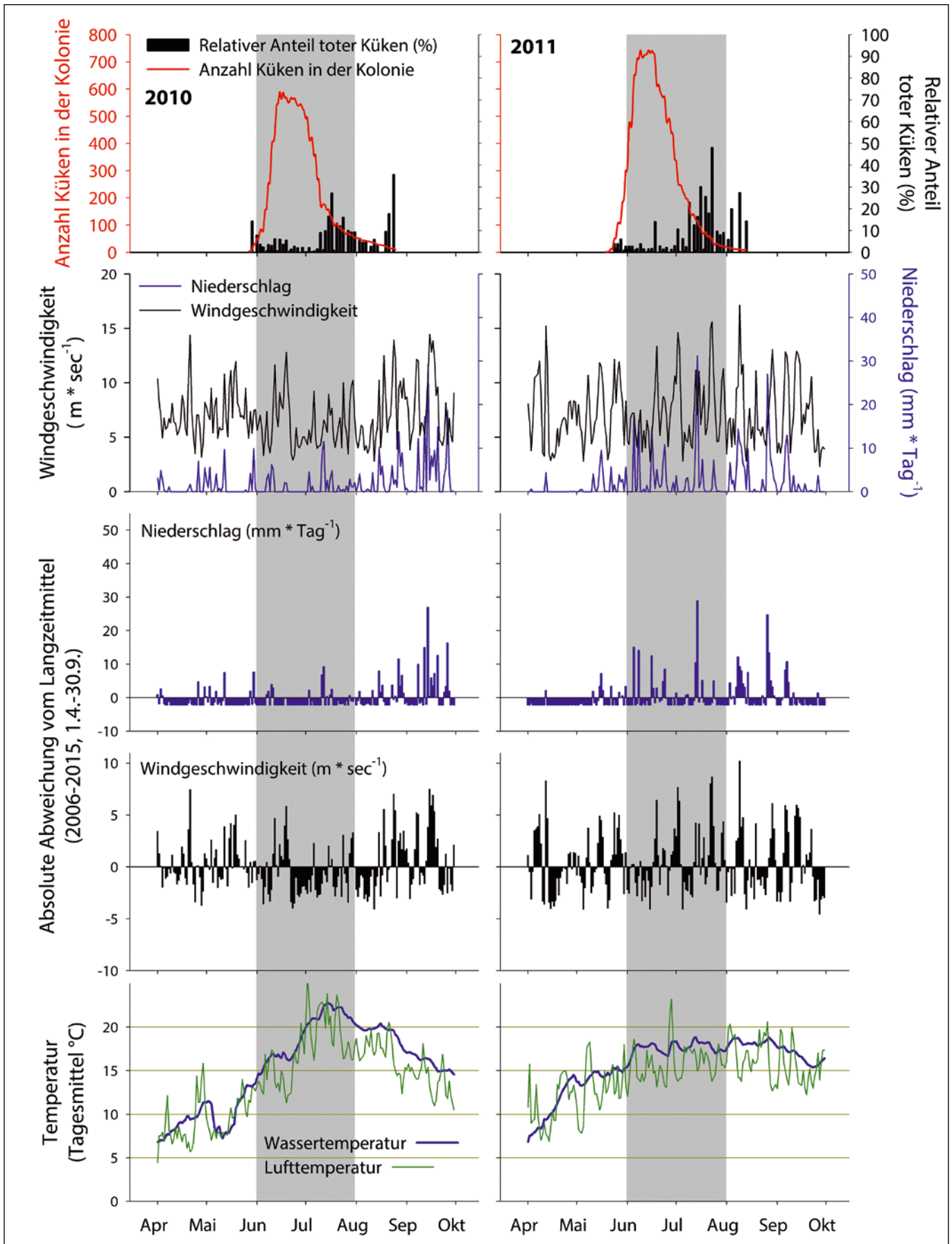


Abbildung 5.3.3.6 Fortsetzung: 2010 & 2011.

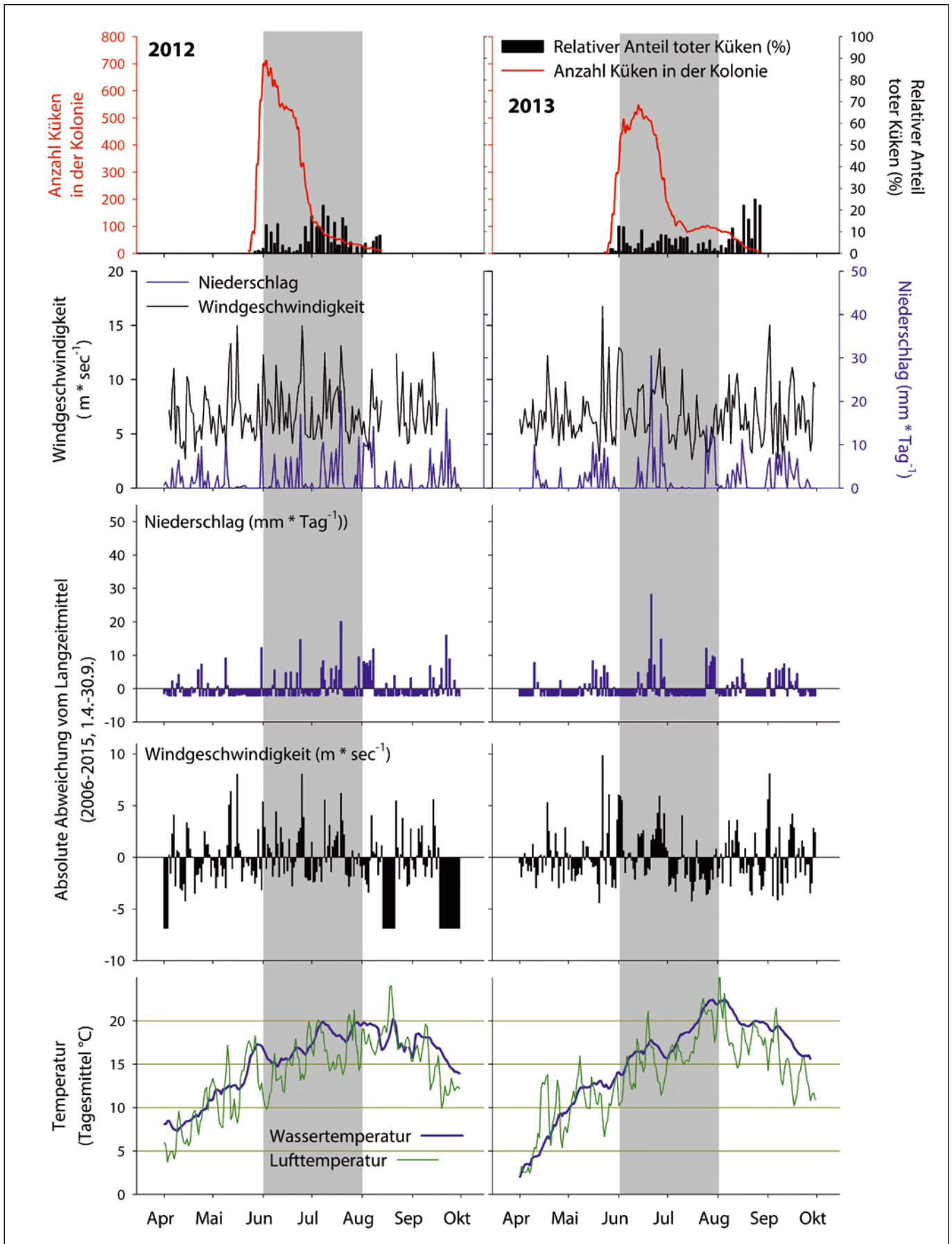


Abbildung 5.3.3.6 Fortsetzung: 2012 &amp; 2013.

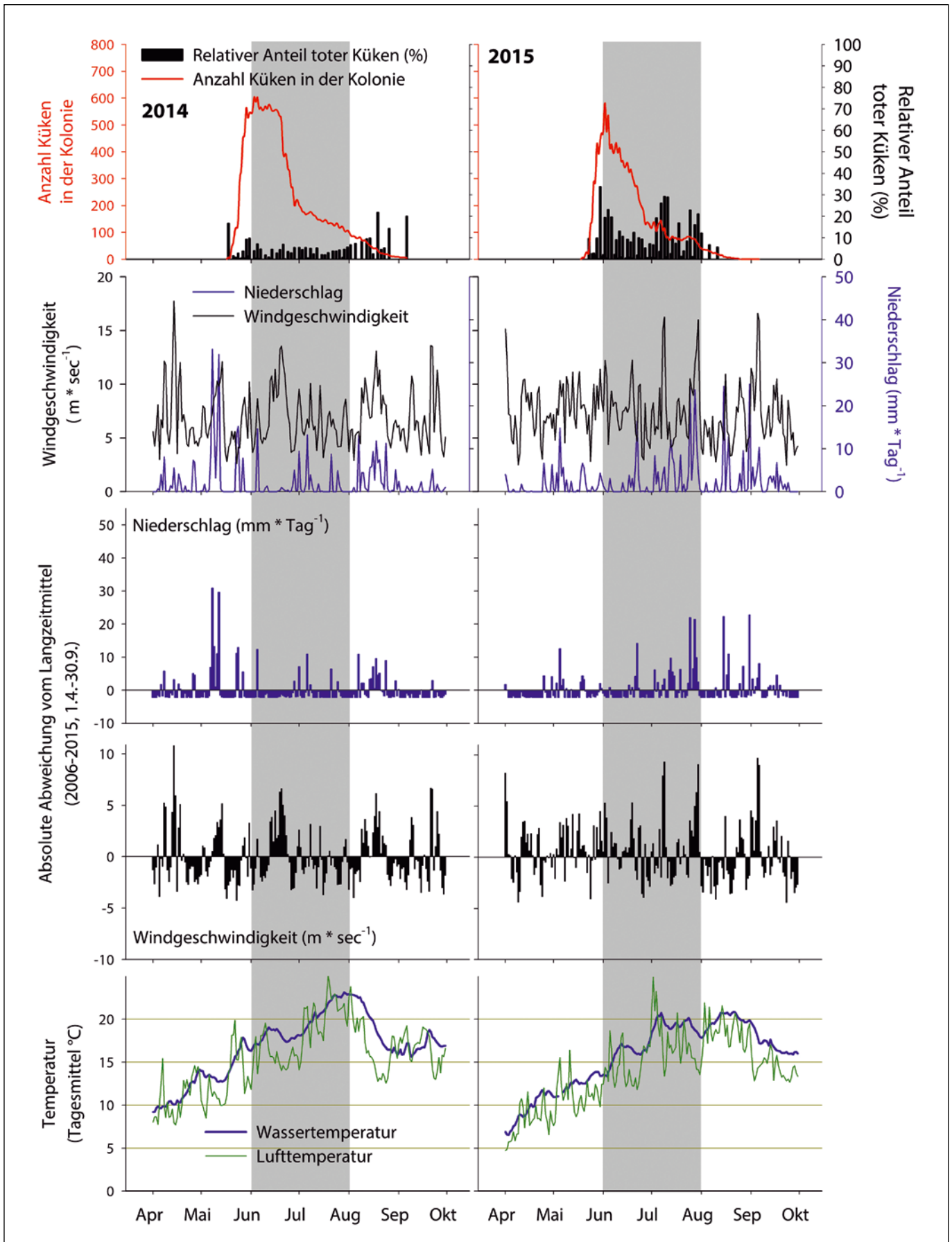


Abbildung 5.3.3.6 Fortsetzung: 2014 & 2015.

eine höhere Sterblichkeit erleiden, z. B. durch ungünstige Wetterbedingungen früh in der Saison wie 2008, 2009 und 2015 (Abbildung 5.3.3.6).

Das Verhalten und die individuelle Qualität der Altvögel spielt eine wichtige Rolle dabei, ob und wie unter den gegebenen Umweltbedingungen die Küken aufgezogen werden können. Erfahrene Altvögel von hoher Qualität vermögen es auch, unter widrigen Bedingungen Küken flügge zu bekommen, während unerfahrene, qualitativ minderwertige Brutvögel möglicherweise auch unter mittelmäßigen Bedingungen nicht erfolgreich sind. Schlechte Umweltbedingungen können daher als Selektionsmechanismus wirken, bei dem die Gene hochwertiger Individuen durch ihren höheren Jahres- und Lebens-Reproduktionserfolg einen überproportionalen Anteil am Genpool der Population haben.

Die Faktoren, die die Beuteabundanz steuern, wirken überwiegend außerhalb des Jagdgebietes der Flusseeeschwalben, denn die profitabelsten Beutearten vollziehen den Großteil ihres Lebenszyklus außerhalb des Wattenmeeres. Sie wandern (oder driften) als heranwachsende Postlarven und Jungfische ins Brutgebiet der Seeschwalben, entweder aus ihren Laichgebieten in anderen Meeresgebieten (Heringe und Sprotten) oder in den Flüssen (Stinte und Finten). Die Nahrungsvfügbarkeit für die Seeschwalben hängt also zunächst ab vom Schlupferfolg der Larven ihrer Beutefische, ihrer Drift (Meeres- und Flusströmungen, Windantrieb) und später von der aktiven Einwanderung der Jungfische in die flachen Küstengewässer und damit in den Jagdradius der Seeschwalben. Die Beuteverfügbarkeit und der Energiegewinn aus den Beutefischen wiederum hängen auf vielfältige Weise von der Wassertemperatur ab. Es gibt Hinweise, dass die Einwanderung junger Heringe ins Wattenmeer temperaturgesteuert ist (Dänhardt & Becker 2008), und auch die Wachstumsraten der Jungfische im Küstenmeer steigen – eine ausreichende Nahrungsversorgung vorausgesetzt – mit der Wassertemperatur. Dies gilt sowohl für den Sommer und damit für die Verfügbarkeit und Profitabilität der Kükennahrung als auch für den Winter, während dessen die Jungfische eines Jahres im Küstenmeer verbleiben. Die dann einjährigen Jungfische stehen im folgenden Frühjahr den Seeschwalben als Balznahrung zur Verfügung, deren Güte wiederum vom Wachstum und von den Überlebensraten über den Winter gesteuert wird.

Zur Prüfung der Hypothese iii), dass die Nahrungsversorgung nach dem Ausfliegen in einem positiven Zusammenhang mit den Rückkehraten stehen (vgl. 5.2.3), wurde schließlich der Anteil der Küken, die nach dem Ausfliegen in die Kolonie zurückgekehrt waren, mit der Beutefischabundanz in der ersten Augushälfte ins Verhältnis gesetzt. Dies entspricht dem Zeitraum, in dem die Vögel nicht mehr mit der Kolonie assoziiert sind, sich aber noch im Brutgebiet aufhalten (Becker et

al. 2016). Hierbei wurden lediglich die Jahre 2006–2012 betrachtet, da die 2013–2015 ausgeflogenen Küken noch nicht genug Zeit (i. S. der Definition) für ihre Rückkehr hatten. Von allen Rückkehrern wurden 98% innerhalb der ersten drei Jahre in der Kolonie registriert. In keinem der betrachteten drei Fälle (Heringe, Sprotten und Stinte, Abbildung 5.3.3.7) konnte ein Zusammenhang zwischen der Rückkehrate und der Nahrungsfischabundanz nach dem Ausfliegen belegt werden. Daraus folgt, dass andere Prozesse bestimmen, ob und wann die jungen Flusseeeschwalben in die Kolonie zurückkehren (vgl. Szostek & Becker 2015, Szostek et al. 2015). Angesichts des überwiegenden Anteils der Zeit, den die Seeschwalben nicht im Brutgebiet verbringen, ist es wahrscheinlich, dass die Einflüsse auf dem Zug und im Überwinterungsgebiet die Wirkung der Nahrungsvfügbarkeit im Brutgebiet nach dem Ausfliegen überwiegen. Über die Gegebenheiten auf dem Zug und im Überwinterungsgebiet ist bislang jedoch kaum etwas bekannt. Die Primärproduktion im Wintergebiet an der afrikanischen Westküste scheint einen

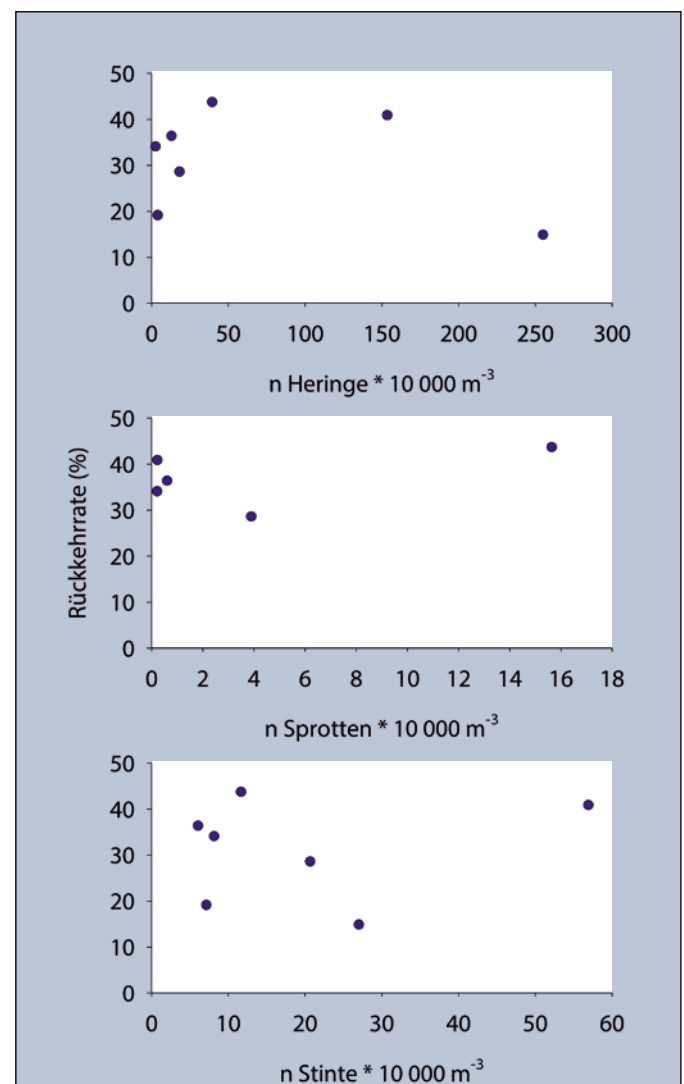


Abbildung 5.3.3.7: Rückkehraten flügge gewordener Küken über der aufwandskorrigierten Beutefischabundanz in der ersten Augushälfte, die die Nahrungssituation nach dem Ausfliegen repräsentiert.

Einfluss auf die Rückkehrate und auf die Rekrutierungsrate der Flusseeeschwalben vom Banter See zu haben (Szostek & Becker 2015). Die Umweltbedingungen auf dem Zug wirken auf den Ankunftsstermin und die Kondition der Flusseeeschwalben auf dem Heimzug ein (Szostek et al. 2015). Mit Hilfe von Geolokatoren konnten 12 Wanderouten von insgesamt 9 Flusseeeschwalben nachvollzogen werden. Diese Studien bilden eine wichtige Grundlage dafür, die Erforschung der Seeschwalbenökologie vom Brutgebiet auf den gesamten Lebenszyklus zu erweitern (Becker et al. 2016).

### 5.3.4 Nahrungsverfügbarkeit = Nahrungsmenge? Vertikalverteilung der Beutefische und weitere Steuermechanismen der Räuber-Beute-Interaktion

Die Nahrungsverfügbarkeit ist eine Schlüsselgröße für den Reproduktionserfolg mariner Top-Prädatoren wie Seeschwalben. Aufgrund methodischer Schwierigkeiten wird oft eine Proportionalität angenommen zwischen der Abundanz und der Verfügbarkeit der Nahrungsfische, ohne diese Annahme explizit zu prüfen. Jedoch weisen z. B. signifikante Korrelationen zwischen Abundanzindizes der Beutefischpopulationen und dem Bruterfolg der Seeschwalben (Dänhardt & Becker 2011a & 5.3.1) darauf hin, dass diese Annahme nicht grundsätzlich falsch ist.

Um die kleinskalige Vertikalverteilung potenzieller Beutefische der Flusseeeschwalben zu untersuchen, wurde ein neues Fanggerät entwickelt und gebaut. Mit Hilfe dieses sogenannten Staffelhagens, der in Abschnitt 5.2.4 und in Dänhardt & Becker (2011b) detailliert beschrieben ist, wurde überprüft, ob anhand der lokalen Abundanz und Längenzusammensetzung pelagischer Fische ihre Verfügbarkeit für die Seeschwalben vorhergesagt werden kann.

Als vorherrschendes Muster zeigte sich, dass die Beutefische der Seeschwalben sich in der Regel unterhalb der maximalen Eintauchtiefe der Flusseeeschwalben und damit außerhalb ihrer Reichweite befanden (Abbildung 5.3.4.1). Dies traf insbesondere auf die Arten und Größenklassen zu, die bevorzugt erbeutet wurden (vgl. 5.3.3). Individuen, die nahe der Wasseroberfläche gefangen wurden, waren meist kleiner als ihre Artgenossen, die in tieferen Wasserschichten ins Netz gingen (Tabelle 5.3.4.1). Die Korrelation zwischen der Fischabundanz innerhalb und

außerhalb der Reichweite der Flusseeeschwalben zeigten eher art- und ortsspezifische als abundanzspezifische Muster (Tabelle 5.3.4.2). Die Hypothese, dass die Beuteabundanz innerhalb der Reichweite der Seeschwalben grundsätzlich mit der Gesamtabundanz steigt, muss somit abgelehnt werden. Dass die Flusseeeschwalben dennoch diese Fische fangen, zeigt, dass es Prozesse gibt, die die Erreichbarkeit, die i. d. R. nicht besteht, zumindest temporär herstellen.

Die geringen Fangmengen in den oberen beiden Netzfächern bilden die reale Vertikalverteilung der Fische ab und sind nicht etwa die Folge von durch den Oberbaum erzeugte Turbulenz,

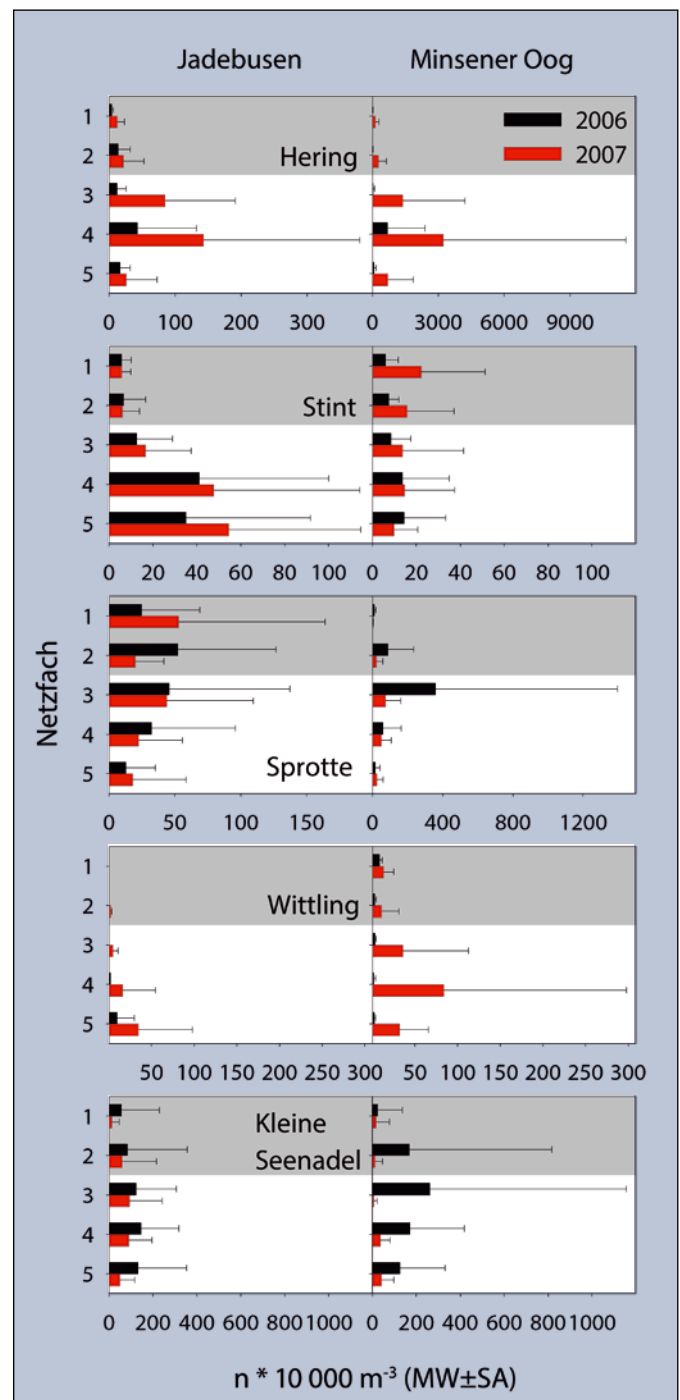


Abbildung 5.3.4.1: Vertikale Abundanzverteilung von Hering, Stint, Sprotte, Wittling und Kleiner Seenadel, gefangen 2006 (schwarze Balken) und 2007 (rote Balken) im Jadebusen (links) und vor Minsner Oog (rechts). Die x-Achsen bei der Sprotte sind unterschiedlich skaliert. Der für die Flusseeeschwalben nutzbare Tiefenbereich ist grau unterlegt. Verändert nach Dänhardt & Becker (2011b).

Tabelle 5.3.4.1: Vergleich der Standardlänge zwischen Heringen, Sprotten, Stinten und Wittlingen, die 2006 und 2007 vor Minsener Oog und im Jadebusen jeweils in den beiden oberen (oben) und in den drei unteren (unten) Netzfächern des Staffelhagens (vgl. Abbildung 5.2.4.1) gefangen wurden. Stichprobengröße (n) und Signifikanzniveau der Mann-Whitney-U-Statistik (p) sind angegeben: \* =  $p < 0,05$ , \*\* =  $p < 0,01$ , \*\*\* =  $p < 0,001$ , n. s. = nicht signifikant. Im Jahr 2006 wurden im Jadebusen keine Wittlinge nahe der Wasseroberfläche gefangen. Für die Kleine Seenadel waren keine Längendaten verfügbar. Verändert nach Dänhardt & Becker (2011b).

	Hering		Sprotte		Stint		Wittling	
	p	n oben/unten	p	n oben/unten	p	n oben/unten	p	n oben/unten
Minsener Oog								
2006	n. s.	16/615	***	106/592	*	84/826	–	0/0
2007	***	452/2834	***	322/1199	***	125/3154	***	8/983
Jadebusen								
2006	***	42/851	***	227/797	***	19/198	**	17/60
2007	***	353/2377	***	75/719	n. s.	29/220	***	30/362

durch die die Fische in die Mitte des Netzes und somit weg von den oberen Netzfächern gescheucht wurden. Sprottenlarven, die kaum fähig sind, das Fanggerät zu vermeiden, und Hornhechte, die sensorisch und neuromuskulär leicht in der Lage wären, dem Netz auszuweichen, wurden vorwiegend in den oberen beiden Netzfächern gefangen. Ferner wurden für heringsartige Fische und Wittlinge Verteilungsmuster gefunden, die in früheren Studien aus dem nordfriesischen Wattenmeer bereits beschrieben wurden (Herrmann et al. 1998).

Die Vertikalverteilung der Beutefische der Seeschwalben ist möglicherweise ein Kompromiss zwischen Prädatorenvermeidung und günstiger Nahrungsbedingungen nahe der Wasseroberfläche (Neilson & Perry 1990, Herrmann et al. 1998, Brown et al. 2006). Weder Hornhechte, aufgrund ihrer Größe, noch Fischlarven, infolge ihrer fehlenden Pigmentierung, würden riskieren, von den Seeschwalben erbeutet zu werden (vgl. aber 5.3.3, dort Abbildung 5.3.3.5). Arten und Lebensstadien, die

durchaus von den Seeschwalben gesehen und erbeutet werden könnten, wurden vorwiegend in tieferen Wasserschichten gefangen. Insbesondere Hering und Stint, für die Seeschwalben sehr profitable Beutefische (Massias & Becker 1990), hielten sich meist außerhalb der Reichweite der Seeschwalben auf (Abbildung 5.3.4.1), sogar als die Abundanz Höchstwerte erreichte (z. B. Hering Minsener Oog 2007).

Die Vertikalverteilung wenig profitabler Beute wie Seenadeln und kleiner Sprotten im Vergleich zur Vertikalverteilung hochwertiger Beute wie Hering, größerer Sprotten, Stinten und Wittlingen entspricht den Vorhersagen der „Threat-sensitive predator avoidance-Hypothese“ (Helfman, 1989; Helfman and Winkelman, 1997). Sie besagt, dass der Grad der Prädatorenvermeidung dem Grad der Gefährdung einer Beute durch einen Räuber entspricht. Bei hoher Abundanz war sowohl vor Minsener Oog als auch im Jadebusen die Wahrscheinlichkeit höher, wenigstens einen Hering nahe der Oberfläche zu fangen.

Tabelle 5.3.4.2: Korrelation zwischen der Abundanz von Heringen, Sprotten, Stinten, Wittlingen und Kleinen Seenadeln, die in den oberen beiden (erreichbar für die Seeschwalben) und in den unteren drei (außerhalb der Reichweite der Seeschwalben) Netzfächern des Staffelhagens gefangen wurden. Pearson's Produkt-Moment-Korrelationskoeffizient (r), Signifikanzniveau (p, korrigiert für testweise Typ-1 Fehlerrate, vgl. 5.2.4) und Stichprobengröße (n) sind gegeben. \* =  $p < 0,05$ , \*\* =  $p < 0,01$ , \*\*\* =  $p < 0,001$ , n. s. = nicht signifikant. Signifikante Korrelationen sind fett hervorgehoben. MO=Minsener Oog, JB=Jadebusen. Verändert nach Dänhardt & Becker (2011b).

Ort Jahr	Hering			Sprotte			Stint			Wittling			Kleine Seenadel		
	r	p	n	r	p	n	r	p	n	r	p	n	r	p	n
MO + JB 2006 + 2007	<b>0.31</b>	<b>**</b>	<b>120</b>	0.21	n. s.	122	<b>0.47</b>	<b>**</b>	<b>111</b>	<b>0.81</b>	<b>**</b>	<b>66</b>	<b>0.71</b>	<b>**</b>	<b>124</b>
MO 2006 + 2007	0.29	n. s.	51	0.36	n. s.	48	<b>0.76</b>	<b>**</b>	<b>35</b>	<b>0.95</b>	<b>**</b>	<b>26</b>	<b>0.91</b>	<b>**</b>	<b>49</b>
JB 2006 + 2007	<b>0.63</b>	<b>**</b>	<b>69</b>	0.09	n. s.	74	<b>0.50</b>	*	<b>76</b>	0.28	n. s.	40	0.15	n. s.	75
MO + JB 2006	-0.01	n. s.	63	0.29	n. s.	65	<b>0.64</b>	<b>**</b>	<b>62</b>	-0.03	n. s.	19	<b>0.73</b>	<b>**</b>	<b>67</b>
MO + JB 2007	0.30	n. s.	57	0.08	n. s.	57	<b>0.34</b>	*	<b>49</b>	<b>0.86</b>	<b>**</b>	<b>47</b>	<b>0.45</b>	*	<b>57</b>
MO 2006	0.01	n. s.	29	0.34	n. s.	29	<b>0.87</b>	<b>**</b>	<b>24</b>	0.21	n. s.	12	<b>0.93</b>	<b>**</b>	<b>29</b>
MO 2007	0.23	n. s.	20	<b>0.70</b>	<b>**</b>	<b>19</b>	<b>0.97</b>	*	<b>11</b>	<b>0.99</b>	*	<b>14</b>	0.42	n. s.	20
JB 2006	<b>0.53</b>	<b>**</b>	<b>34</b>	0.17	n. s.	36	<b>0.60</b>	*	<b>38</b>	keine Daten			0.04	n. s.	38
JB 2007	<b>0.64</b>	<b>**</b>	<b>37</b>	0.00	n. s.	38	<b>0.39</b>	*	<b>38</b>	0.26	n. s.	33	<b>0.44</b>	*	<b>37</b>

Allerdings waren die „oben-unten-Korrelationen“ vor Minsener Oog trotz der viel höheren Heringsabundanz in beiden Jahren deutlich schwächer als im Jadebusen oder überhaupt nicht vorhanden (Tabelle 5.3.4.2). Der „Threat-sensitive predator avoidance-Hypothese“ zufolge sollten Heringe vor Minsener Oog, wo sie die Hauptbeute der Seeschwalben sind, oberflächennahe Bereiche meiden. Im Jadebusen ist der Prädationsdruck der Seeschwalben teilweise auch auf Stinte gerichtet.

Die Vertikalverteilung von Sprotten unterschied sich zwischen Minsener Oog und dem Jadebusen, und die Korrelationen zwischen den Fangmengen in den oberen beiden und den unteren drei Netzfächern zeigte keine klaren Muster. Allerdings waren oberflächennah gefangene Sprotten stets wesentlich kleiner als ihre Artgenossen in tieferen Wasserschichten (Tabelle 5.3.4.1). Schwarmbildung zur Feindvermeidung wird bereits während der Larvalphase beobachtet und hat über die gesamte Lebensspanne Bestand (Fernö et al. 1998). Dennoch könnte das Schwarmbildungsverhalten bei den jungen Sprotten, die sich von nahezu transparenten Larven in pigmentierte Jungfische entwickelt haben, noch nicht voll ausgebildet gewesen sein.

Die Korrelationen der Stintabundanz zwischen oben und unten waren in allen Fällen signifikant (Tabelle 5.3.4.2). Die Korrelationen waren stärker und die Vertikalverteilung war gleichmäßiger vor Minsener Oog, wo Stint als Seeschwalbenbeute kaum ins Gewicht fällt (Frank 1992, Frick & Becker 1995; Dänhardt & Becker 2008). Im Jadebusen, wo Stinte eine Hauptbeute der Seeschwalben sind, die am Banter See brüten (Dänhardt & Becker 2008, Abbildung 5.3.3.4 & 5.3.3.5), konzentrierten sich die Stinte unterhalb der maximalen Eintauchtiefe der Seeschwalben, und die Korrelationen zwischen oben und unten waren zwar noch signifikant, aber deutlich schwächer als vor Minsener Oog. Dies könnte darin begründet sein, dass der Raubdruck durch die Seeschwalben zu einem großen Teil auch auf Heringen lastet.

Die Vertikalverteilung der Wittlinge ähnelte der der Heringe sehr. Neben einer Feindvermeidungskomponente könnte die Vertikalverteilung der Wittlinge auch mit der räumlichen Assoziation mit ihrer benthischen Hauptbeute wie Nordseegarnelen und Grundeln *Pomatoschistus spec.* zusammenhängen (Berghahn 1996, Jansen 2002).

Die Fischdichte nahe der Oberfläche reicht offenbar aus, um große Kolonien Fisch-fressender Seevögel wie Seeschwalben im Wattenmeer zu ernähren. Allerdings weist die Nahrungszusammensetzung der Flusseeeschwalben (Becker et al. 1987; Frank 1992, 1998; Dänhardt et al. 2011) darauf hin, dass die Beuteverfügbarkeit auch noch von anderen Faktoren gesteuert wird als von der Vertikalverteilung der Beutefische in sublitoralen Prielen, die durch die Hamenfänge repräsentiert sind.

### Geophysikalische Faktoren:

#### Lichtverhältnisse, Gezeiten und Wetter

Die Jagdbedingungen, unter denen die Seeschwalben das vorhandene Beuteangebot ausnutzen können, werden maßgeblich von geophysikalischen Faktoren wie den Lichtverhältnissen, den Gezeiten und dem Wetter bestimmt. Ausgehend von der Beobachtung, dass die Jagdbedingungen ab vier Stunden vor Niedrigwasser am besten sind (Mes & Schuckard 1976, Frank & Becker 1992, Frank 1992), definierten Becker & Specht (1991) für die Jagd günstige Zeiträume in Abhängigkeit vom Wasserstand und den Tageslichtstunden. Sie konnten überdies zeigen, dass die Kükensterblichkeit vorwiegend vom Temperaturminimum, ferner vom Niederschlag und von der Windgeschwindigkeit abhing und stellten den Bezug zur Nahrungsversorgung her (Becker & Specht, 1991; vgl. auch 5.3.3). Während der periodischen Verkleinerung des Wasservolumens innerhalb des Jagdbereiches der Seeschwalben konzentrieren sich die Beuteorganismen, von den trockenfallenden Platen kommend, auf und werden in den Prielen leichter verfügbar. Allerdings trifft dies möglicherweise nur auf kleinere Priele zu: In größeren Prielen konnte kein signifikanter Unterschied hinsichtlich der Individuendichte zwischen Ebbe und Flut nachgewiesen werden (Dänhardt & Becker 2008).

Telemetriestudien ergaben, dass die Flusseeeschwalben aus der Brutkolonie auf Minsener Oog gezielt bestimmte Jagdgebiete anfliegen, und zwar wiederkehrend zu einer bestimmten Tidenphase, wodurch sich ein gezeitenbedingtes Muster der Beutemenge und der Beutezusammensetzung ergab (Becker et al. 1993). Jüngere Untersuchungen an derselben Kolonie bestätigten die Formierung von Jagdaggregationen zu bestimmten Tidenzuständen (Fresemann 2008). Die Seeschwalben aggregierten sich bei ablaufendem Wasser über topografischen Strukturen wie Steinbuhnen, im Brandungsbereich, über Sandbänken kurz vor deren Trockenfallen, an Verzweigungen und Prallhängen (Strömungs- bzw. Wattabbruchkanten) von Prielen. Bei auflaufendem Wasser wurden Jagdaggregationen über Flachwasserbereichen und an Prallhängen von Prielen beobachtet, während über der Brandungszone keine jagenden Seeschwalben gesichtet wurden (Fresemann 2008). Die Formierung von jagenden Seeschwalben in Abhängigkeit vom Tidenzyklus war derart vorhersehbar, dass Jagdbeobachtungen zuverlässig danach geplant und durchgeführt werden konnten (Fresemann 2008, Dänhardt et al. 2011). Auch werden Meerestiere erbeutet, die bei ablaufendem Wasser in Gezeitentümpeln zurückbleiben (A. Dänhardt, eigene Beobachtung). Welche Arten bei dieser Gelegenheit erbeutet werden, ist nicht bekannt, allerdings können Sandaale (*Ammodytes spec.*) Niedrigwasserzeiten in sehr flachen Gezeitentümpeln überdauern (A. Dänhardt, eigene Beobachtung). Die Interaktion der Gezeiten mit der Topographie des Jagdgebietes bringt die Beuteorganismen in Reichweite der Seeschwalben, wodurch

aus vorhandener Beute verfügbare Beute wird. Dass langlebige Arten wie Seeschwalben diese Prozesse kennen und ausnutzen können, gilt als ein Grund für die Treue zum Koloniestandort (Greenwood & Harvey 1982, Coulson 2016).

Für die Ausnutzung verfügbarer Beuteressourcen spielt die Bilanz zwischen Energieaufwand und Energiegewinn bei der Jagd eine wichtige Rolle. So führen sowohl hohe als auch sehr geringe Windgeschwindigkeiten zu verminderten Fangraten (Becker & Ludwigs 2004), und auch Starkregen kann den Jagderfolg und dadurch die Reproduktion auf verschiedenen Ebenen beeinträchtigen (Becker et al. 1985). Der Einfluss von Wind und Niederschlag auf die Kükenentwicklung wurde bereits in Abschnitt 5.3.3 behandelt. Wie sich der Wind auf das Jagdverhalten, auf den Jagderfolg und auf das Beutespektrum auswirkt, wird in Kapitel 5.3.5 behandelt.

### Interaktion mit anderen Arten

Vor dem Hintergrund der geophysikalischen Rahmenbedingungen können Interaktionen mit anderen Arten die Nahrungsverfügbarkeit verbessern. An diesen interspezifischen Assoziationen ist eine Vielzahl von Arten beteiligt, sowohl als Auslöser als auch als Nutznießer (Camphuysen & Webb 1999). Kurzfristige Jagdassoziationen auf Sandaale oder heringsartige Fische sind am weitesten verbreitet, bei denen Raubfische, Meeressäuger oder tauchende Seevögel wie Alken kleine Fische an die Oberfläche treiben, wo sie von stoßtauchenden Arten wie Seeschwalben und Möwen erbeutet werden. Neben dem Kommensalismus, durch den diese Jagdgemeinschaften entstehen, tritt auch Konkurrenz mit Großmöwen (z. B. Silbermöwen *Larus argentatus*) auf, die schnell zur Auflösung der Jagdagggregationen führen können (Camphuysen & Webb 1999). Im Wattenmeer ist die Interaktion mit Makrelen *Scomber scombrus* als Beispiel hierfür zu nennen, die die Beutefische der Seeschwalben, vorwiegend kleine Heringe und Sprotten, an die Wasseroberfläche scheuchen. Derartige Aggregationen von Seevögeln dienen auch den Fischern als Orientierung, um für Angelfahrten im Frühjahr die Fanggebiete gezielt ansteuern zu können, wo sich die Makrelen befinden (A. Dänhardt, eigene Beobachtung). Diese Jagdagggregationen finden zu einer Zeit im Jahreszyklus der Seeschwalben statt, in der auch kurzfristiger Nahrungsüberfluss eine entscheidende Rolle spielen und sich auf den weiteren Verlauf der Brutsaison auswirken kann. Der beschriebene Mechanismus ist ein Beispiel dafür, wie sich Prozesse außerhalb des Brutgebietes auf die Seeschwalben auswirken können: Bis Ende der 1960er Jahre wurde die Laicherbiomasse der Nordseemakrele auf über 3 Mio. Tonnen geschätzt. Seit den späten 1960er Jahren gilt die Art als überfischt und es wurden nur noch schwache Nachwuchsjahrgänge produziert, was zu einem starken Einbruch der Nordseekomponente führte. Im Jahr 2002 wurde vorübergehend stärkere Laichaktivität beobachtet, aber der Adultbestand befindet sich weiterhin auf historisch niedrigem Niveau (ICES

2016a), weswegen die Art auch auf der Vorwarnliste der Roten Liste für Meeresfische geführt wird (Thiel et al. 2013).

### Anthropogene Nahrungsquellen

Ein Spezialfall zwischenartlicher Interaktion ist die Nutzung anthropogener Nahrungsquellen durch Seevögel. Die häufigsten und daher für die Populationsdynamik der Seevögel relevantesten Beispiele sind Beifänge aus der kommerziellen Fischerei (Garthe et al. 1996, Walter & Becker 1997, Votier et al. 2004) und aus dem Kühlwasser durchflussgekühlter Industrieanlagen wie Kraftwerken, die ihr Kühlwasser aus natürlichen Gewässern entnehmen und auch dorthin zurückführen (Maes et al. 2001, Hadderingh & Jager 2002, Dänhardt & Becker 2008).

In der südlichen Nordsee repräsentiert die Krabbenfischerei als größte Fischerei in diesem Gebiet die wohl ergiebigste Quelle von Beifängen, von der die Flusseeeschwalben profitieren. Allerdings nutzen im Vergleich zu Möwen (Silbermöwe, Lachmöwe *Chroicocephalus ridibundus*, Sturmmöwe *Larus canus*, Heringsmöwe *Larus fuscus* und Mantelmöwe *Larus marinus*) nur wenige Flusseeeschwalben diese Beutequelle (Walter & Becker 1997). Dies könnte möglicherweise an der übermächtigen Konkurrenz durch die Möwen liegen, die in wesentlich größerer Zahl den Fischkuttern folgen, durch ihre Körpergröße den Seeschwalben überlegen sind und diese Nahrungsquelle erfolgreicher ausbeuten verstehen. So fielen 82 % im Experiment angebotener Beute an Silbermöwen, die jedoch nur 45 % der schiffsfolgenden Seevögel ausmachten. Theoretisch könnte die Energie, die als Beifang aus der Krabbenfischerei über Bord geht und erbeutet wird, den Bedarf von 60 000 Seevögeln decken (Walter & Becker 1997).

Am Wilhelmshavener Steinkohlekraftwerk des Betreibers „UNIPER“ (ehem. E.on) werden mit dem erwärmten Kühlwasser auch Fische und wirbellose Tiere in die Jade zurückgegeben. Am Kühlwasserauslauf finden sich deshalb das ganze Jahr über große Mengen verschiedener Seevögel ein, um diese Nahrungsquelle auszubeuten. Eine systematische Untersuchung dieses Phänomens gelang im Rahmen einer Diplomarbeit im Jahr 2006 (Duse 2007). Die Anzahlen der beiden häufigsten Arten zeigten eine gegenläufige Entwicklung: Zwischen April und Juni waren Flusseeeschwalben mit einigem Abstand vor Lachmöwen die häufigste Art, ab Juli wurden fast doppelt so viele Lachmöwen wie Flusseeeschwalben registriert. Ab August wurden auch juvenile Flusseeeschwalben am Kraftwerk beobachtet. Vereinzelt waren auch Silber-, Herings- und Sturmmöwen sowie Brand- und Trauerseeeschwalben *Chlidonias niger* anzutreffen (Duse 2007). Die Anzahl der jagenden Flusseeeschwalben zeigte einen asymptotischen und auf ordinalem Niveau auch signifikanten Zusammenhang mit der Beutedichte aus dem Kraftwerk. Eine Sättigung der Flusseeeschwalbenmenge schien bei 70 Tieren erreicht (Duse 2007). Während zu jeder Tidezeit (Ebbe, Niedrig-

wasser, Flut, Hochwasser) etwa gleich viele Flusseeeschwalben den Kühlwasserauslauf nutzten, gab es deutliche Unterschiede in Abhängigkeit von der Windstärke, mit den meisten Flusseeeschwalben vor Ort zwischen Windstärke 3 und 6. Dieses Muster hatte jedoch nur zwischen April und Juni Bestand, im Juli und August wurden bis Windstärke 5 steigende, ab Windstärke 5 wieder abnehmende Zahlen registriert (Duse 2007). Zwischen Windstärke 3 und 5 waren die meisten Jagdversuche erfolgreich. Die Flusseeeschwalben hielten sich unmittelbar vor dem Auslauf bis in eine Entfernung von 200 m davor auf, die meisten warteten jedoch in einer Entfernung von 20 – 60 m vor dem Auslauf auf Beute (Duse 2007). Nachdem die adulten Seeschwalben ihre Jungen mit zum Kühlwasserauslauf brachten, stieg die Entfernung zum Kühlwasserauslauf signifikant an. Innerhalb der ersten vier Wochen nach dem Ausfliegen (Ende Juli bis Ende August) waren lediglich 28 % der Jagdversuche der Jungvögel erfolgreich, 59 % erfolglos, aber es wurden nur 13 % abgebrochen. Im September stieg die Erfolgsquote auf 40 % an, der Anteil abgebrochener Jagdversuche nahm zu, der der erfolglosen ab. Die Jagdverläufe unterschieden sich signifikant zwischen den beiden Perioden (Duse 2007).

All diese Möglichkeiten, Beutefische zu fangen, spielen nicht nur eine Rolle bei der eigenen Versorgung und der der Küken und Partner, sondern sie bilden letztlich auch die Grundlage von inner- und zwischenartlichem Kleptoparasitismus.

In Jagdsituationen, in denen die mittels Staffelharnen dargestellte „ungestörte“ Vertikalverteilung durch hydrographische Phänomene oder jagende Unterwasserräuber unterbrochen wird, sind die Chancen auf Jagderfolg wahrscheinlich größer, weil die Beute aufkonzentriert wird (Hunt et al. 1999). Größere Fische sind möglicherweise verfügbar, die ansonsten unterhalb der Reichweite der Seeschwalben stünden (Dänhardt & Becker 2011b). Die Beutedichte ist ohne die aggregierende Wirkung o.g. Faktoren in den tiefen Prielen geringer, jedoch spielen diese Jagdgebiete womöglich dennoch eine wichtige Rolle für die Seeschwalben. So stellten Becker et al. (1993) und Fresemann (2008) regelmäßig wiederkehrende Jagdaggregationen der Flusseeeschwalben über sublitoralen Prielen fest. Die Jagdaktivität der Seeschwalben steht in einem positiven Zusammenhang mit der Strömungsgeschwindigkeit (Schwemmer et al. 2009). Diese ist in den tiefen Rinnen am höchsten, wo sich Schwärme pelagischer Fische aufgrund des großen Wasservolumens bevorzugt aufhalten (Herrmann et al. 1998). Da die profitabelste Beute der Seeschwalben pelagische Schwarmfische sind (Massias & Becker 1990), dürfte durch die Hamennetzfänge in den tiefen Prielen ein wichtiges Jagdhabitat der Seeschwalben repräsentiert sein.

Ein klarer Zusammenhang zwischen der Abundanz und der Verfügbarkeit wichtiger Beutefische der Flusseeeschwalben konnte nicht für alle betrachteten Arten belegt werden. Den-

noch ist die Beuteabundanz offenbar die wichtigste Voraussetzung für eine erfolgreiche Jagd und eine ausreichende Nahrungsversorgung der Seevögel, weil die Wahrscheinlichkeit der räumlich-zeitlichen Überschneidung von Räuber und Beute in allen Jagdhabitaten mit der Abundanz steigt. Physikalische Faktoren (Zamon 2003, Schwemmer et al. 2009) und biologische Interaktionen (Camphuysen & Webb 1999) können die Beuteverfügbarkeit nur dann steigern, wenn die grundlegende Beuteabundanz ausreichend ist. Die Abundanz der Hauptbeutefische der Seeschwalben wird maßgeblich außerhalb des Wattenmeeres bestimmt (vgl. 2.3 – 2.5 und Abbildung 2.5.2) und zwar von einer Reihe natürlicher (z. B. klimabedingte Rekrutierungsausfälle des Nordseeherings, Nash & Dickey-Collas 2005, Payne et al. 2009) und anthropogener (z. B. Durchgängigkeit der Wanderwege zwischen Flüssen und Küstenmeer diadromer Fischarten wie dem Stint) Einflüsse. Die betrachteten Fischarten sind auch in anderen gemäßigten Ökosystemen als Beute bedeutsam (z. B. Greenstreet et al. 1999, Barrett 2002, Suryan et al. 2003, Diamond & Devlin 2003). Die hier präsentierten Ergebnisse könnten folglich auch über das Wattenmeer hinaus Gültigkeit besitzen.

### 5.3.5 The missing link: Jagdverhalten als Resilienzmechanismus gegenüber widrigen Bedingungen

Die Beuteverfügbarkeit hat eine zentrale Bedeutung für die individuelle Entscheidung, ob die verfügbare Energie in das eigene Überleben oder die Reproduktion investiert wird (Stearns 1992). Bei Seevögeln finden diese Entscheidungen u. a. im Jagdverhalten und in der Beuteverwendung Ausdruck, was sich wiederum auf die funktionelle Beziehung zwischen den Beutepopulationen, dem Brutverlauf und der Kükenaufzucht auswirken kann (Österblom et al. 2008). Anhand von direkten Beobachtungen beschrieben Dänhardt et al. (2011) die Beziehung zwischen der Fischabundanz und dem Jagdverhalten auf See, der Beutenutzung sowie der Balz- und Kükenfütterung bei Flusseeeschwalben, die 2007 auf Minsener Oog brüteten. Qualitativ hochwertige Beute wurde überdurchschnittlich oft aus dem Jagdgebiet in die Kolonien getragen, während nahezu alle Beuteorganismen von geringer Qualität vom jagenden Altvogel selbst konsumiert wurden (vgl. auch Taylor 1979). Die relativen Anteile verschiedener Beutetiere an der Balz- und Kükennahrung stimmten besser mit der aus dem Jagdgebiet abtransportierten Beute überein als mit der Beute, die insgesamt gefangen wurde. Die bevorzugte Nutzung hochwertiger Beute für die Balz- und Kükenfütterung impliziert, dass große Anteile von qualitativ minderwertiger Beute in der Kolonie einen Mangel an hochwertiger Beute und somit schlechte Aussichten auf einen hohen Bruterfolg anzeigen können. Die Abundanz energetisch

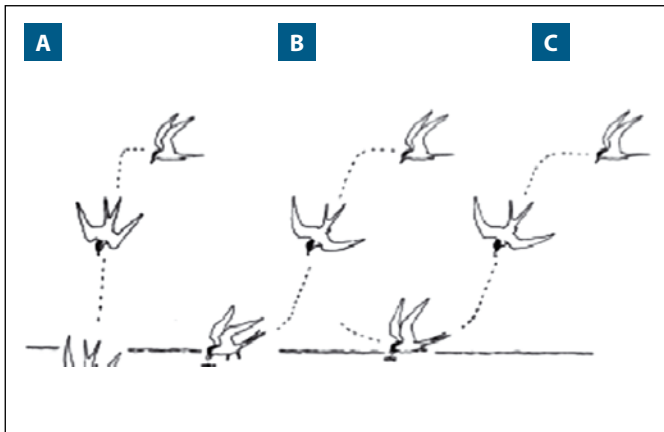


Abbildung 5.3.5.1: Jagdtechniken von Fluss- und Brandseeschwalben. A) steiler Sturz mit komplettem Eintauchen, flacherer Anflug mit B) teilweisem Eintauchen oder C) Eintauchen nur mit dem Schnabel (aus Taylor 1983).

hochwertiger Fischarten im Meer könnte überschätzt werden, wenn diesen Abschätzungen allein koloniebasierte Fütterungsbeobachtungen von Seevögeln zugrunde liegen, die hochwertige Beutetiere bevorzugt an ihre Partner und Küken verfüttern (Dänhardt et al. 2011).

Wie frühere Arbeiten und vorangegangene Abschnitte der vorliegenden Abhandlung gezeigt haben, hängen eine Vielzahl demografischer Parameter von den Umweltbedingungen während der Jagd ab. Überdies beinhaltet der Anteil unerklärter Variabilität in der Beziehung zwischen Maßen der Beuteverfügbarkeit und demografischen Parametern der Flussseeschwalben eine starke Verhaltenskomponente (vgl. Tabelle 5.3.1.1 und Abbildungen 5.3.2.4, 5.3.2.5, 5.3.3.1, 5.3.3.2 und 5.3.3.3). In diesem Abschnitt wird auf Grundlage direkter Beobachtungen im Jagdgebiet die Interaktion zwischen Jagdverhalten und Jagderfolg betrachtet und vor dem Hintergrund des Reproduktionserfolges diskutiert.

Taylor (1983) beschreibt drei Jagdtechniken, die die Flussseeschwalben einsetzen (Abbildung 5.3.5.1). A) Charakteristisch ist das Herabstürzen aus 1–6 m Höhe (durchschnittlich 2–3 m, Dunn 1972, Duffy 1986) und dem kompletten Eintauchen in bis zu 0,5 m unterhalb der Wasseroberfläche, sobald ein Beuteorganismus lokalisiert und die Zugriffsentscheidung getroffen wurde (Dunn 1972). Dem nur teilweisen Eintauchen (Abbildung 5.3.5.1 B) und dem Eintauchen nur mit dem Schnabel (Abbildung 5.3.5.1 C) geht meist eine vorsichtigere Annäherung an die Wasseroberfläche voraus, die auch in spitzerem Winkel geflogen wird.

Die Anzahl der begonnenen und der kompletten Jagdversuche stand in engem Zusammenhang miteinander (Abbildung 5.3.5.2). Die Jagdversuchsraten unterschieden sich hochsignifikant zwischen den verschiedenen Windstärken (Kruskal-Wallis-Test,  $\chi^2$ -Wert = 85,84; FG = 7;  $p = 0,000$ ). Allerdings galt dies nicht für alle Vergleichspaare (Tabelle 5.3.5.1). Die höchst-

te Jagdaktivität wurde mit 1,4 Jagdversuchen pro Minute bei Windstärke 2 beobachtet. Auch bei Windstärke 1 waren die Flussseeschwalben sehr aktiv. Deutlich geringere Jagdaktivität zeigten die Seeschwalben bei mittleren Windstärken, während mit zunehmendem Wind die Jagdaktivität wieder anstieg. So wurde bei 8 Bft. die zweihöchste Jagdversuchsrate mit 1,3 Jagdversuchen pro Minute registriert. Gegen den Trend wurde die geringste Aktivität bei 7 Bft. festgestellt (Abbildung 5.3.5.2).

Die Fangrate (= Jagderfolg) der Flussseeschwalben unterschied sich zwischen den Windstärken hochsignifikant (KW-Test,  $\chi^2$ -Wert = 57,45, FG = 7,  $p = 0,000$ ) mit den größten Unterschieden zwischen den Jagderfolgswerten bei 2, 7, und 8 Bft. und den verbleibenden Windstärken (Tabelle 5.3.5.2). Bei wenig Wind von 1–2 Bft. gelangen die meisten Fänge pro Minute, wobei die Fangrate mit 0,7 Fängen pro Minute bei 2 Bft. am höchsten war (Abbildung 5.3.5.2). Bei Windstärken zwischen 3 und 6 Bft. lagen die Fangraten um 0,3 pro Minute, während bei 7 und 8 Bft. trotz höherer Aktivität (Abbildung 5.3.5.2) deutlich geringere Fangraten registriert wurden (Abbildung 5.3.5.3).

Tabelle 5.3.5.1. Testergebnisse des statistischen Vergleiches zwischen den kompletten Jagdversuchen pro Zeiteinheit zu verschiedenen Windstärken. Signifikanzniveau der Mann-Whitney-U-Statistik, korrigiert für Mehrfachvergleiche mittels sequentieller Bonferroni-Korrektur. Verändert nach Fresemann (2008).

Windstärke (Bft)	2	3	4	5	6	7	8
1	n.s.	0.001	0.000	0.002	0.022	0.000	n.s.
2		0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	n.s.
3			n.s.	n.s.	n.s.	0.002	0.040
4				n.s.	n.s.	0.017	0.008
5					n.s.	0.002	0.044
6						0.002	n.s.
7							0.000

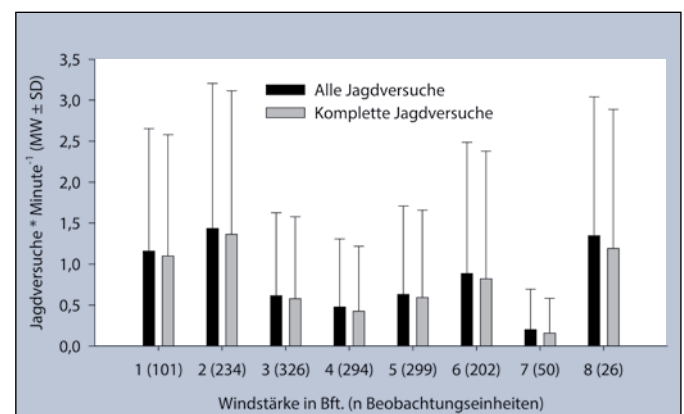


Abbildung 5.3.5.2: Mittlere Jagdversuchsrate ( $\pm$  SD) in Abhängigkeit von der Windstärke (Bft) in den Jagdgebieten. Anzahl der beobachteten Jagdversuche in Klammern. Verändert nach Fresemann (2008).

Rütteln dient den Seeschwalben dazu, die Position zu halten, um Beutetiere zu lokalisieren. Die Anzahl der Rüttelintervalle pro Minute diene als Maß für den Energieaufwand für die Jagd, der beim Segeln wesentlich geringer sein dürfte als bei aktivem Flügelschlag. Die Windstärke stand in hochsignifikant negativem Zusammenhang mit der Rüttelaktivität (Kruskal-Wallis-Test,  $\chi^2$ -Wert = 538,09 FG = 7,  $p = 0,000$ ), und es zeigten sich vorwiegend zwischen sehr geringen und sehr hohen Windstärken signifikante Unterschiede (Tabelle 5.3.5.3). Die Rüttelaktivität verringerte sich mit zunehmendem Wind, ab einer Windstärke von 5 Bft. wurde gar kein Rütteln mehr beobachtet (Abbildung 5.3.5.4).

Es gab einen hochsignifikanten Zusammenhang zwischen dem Jagdverhalten der Flusseeeschwalben und der Windstärke (Kruskal-Wallis-Test,  $\chi^2$ -Wert = 462,90; FG = 21;  $p < 0,001$ ). Die Jagdmethode, bei der der Vogel voll eintaucht (Abbildung 5.3.5.1 A) wurde bei Windstärke 1 noch zu 42 % verwendet. Mit stärker werdendem Wind nahm der Anteil dieser Jagdmethode kontinuierlich ab und wurde oberhalb von 6 Bft. überhaupt nicht mehr beobachtet (Abbildung 5.3.5.5). Während der Anteil der Jagdmethode „teilweise eintauchend“ (Abbildung 5.3.5.1 B)

über alle Windstärken bis auf 8 Bft. in etwa konstant blieb, wurde die Jagdmethode „mit dem Schnabel eintauchend“ (Abbildung 5.3.5.1 C), bei wenig Wind kaum gezeigt, zunehmend häufig und bei 8 Bft. ausschließlich eingesetzt (Abbildung 5.3.5.5). Dieser Trend wird durch die Beobachtungen bei Windstärke 7 durchbrochen, als Beute überwiegend unter „teilweisem Eintauchen“ gefangen wurde. Der Anteil abgebrochener Jagdversuche nahm mit der Windstärke zu (Abbildung 5.3.5.5).

Die relative Zusammensetzung der Jagdtechniken, die zum Jagderfolg führten, unterschied sich hoch signifikant zwischen den verschiedenen Windstärken (KW-Test,  $\chi^2$ -Wert = 96,77; FG = 14;  $p < 0,001$ ). Zwischen 1 und 7 Bft. wurden „teilweise eintauchend“ die meisten Organismen erbeutet (Abbildung 5.3.5.6). Bei 8 Bft. wurden Beutetiere nur noch „mit dem Schnabel eintauchend“ gefangen. Die relative Häufigkeit dieser Jagdmethode „mit dem Schnabel eintauchend“ stieg mit der Windstärke an, während der Jagderfolg mit den beiden anderen Jagdmethoden, bei denen der Vogel voll oder teilweise eintaucht, mit abnehmendem Wind anstieg (Abbildung 5.3.5.6).

Tabelle 5.3.5.2 Testergebnisse des statistischen Vergleiches zwischen den Fängen (= erfolgreiche Jagdversuche) pro Zeiteinheit zu verschiedenen Windstärken. Signifikanzniveau der Mann-Whitney-U-Statistik, korrigiert für Mehrfachvergleiche mittels sequentieller Bonferroni-Korrektur. Verändert nach Fresemann (2008).

Windstärke (Bft)	2	3	4	5	6	7	8
1	n.s.	n.s.	0.021	n.s.	n.s.	0.000	0.004
2		0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
3			n.s.	n.s.	n.s.	0.002	0.014
4				n.s.	n.s.	0.010	0.032
5					n.s.	0.004	0.017
6						0.003	0.014
7							n.s.

Tabelle 5.3.5.3. Testergebnisse des statistischen Vergleiches zwischen der Rüttelaktivität bei unterschiedlichen Windstärken. Signifikanzniveau der Mann-Whitney-U-Statistik, korrigiert für Mehrfachvergleiche mittels sequentieller Bonferroni-Korrektur. Verändert nach Fresemann (2008).

Windstärke (Bft)	2	3	4	5	6	7	8
1	0.010	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
2		0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
3			0.000	0.000	0.000	0.019	n.s.
4				0.024	n.s.	n.s.	n.s.
5					n.s.	n.s.	n.s.
6						n.s.	n.s.
7							n.s.

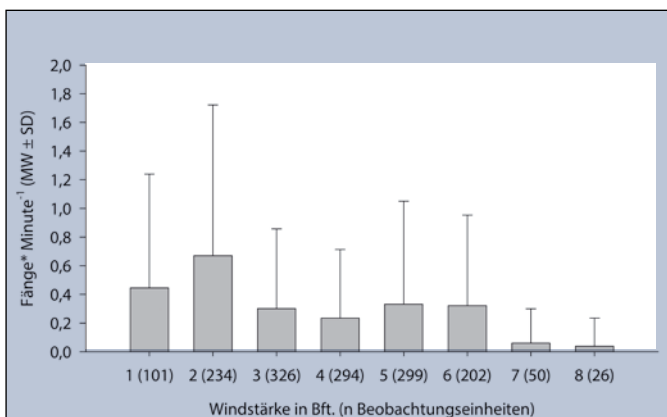


Abbildung 5.3.5.3: Mittlere Fangrate ( $\pm$  SD) in Abhängigkeit von der Windstärke (Bft) in den Jagdgebieten. Anzahl der beobachteten Jagdversuche in Klammern. Verändert nach Fresemann (2008).

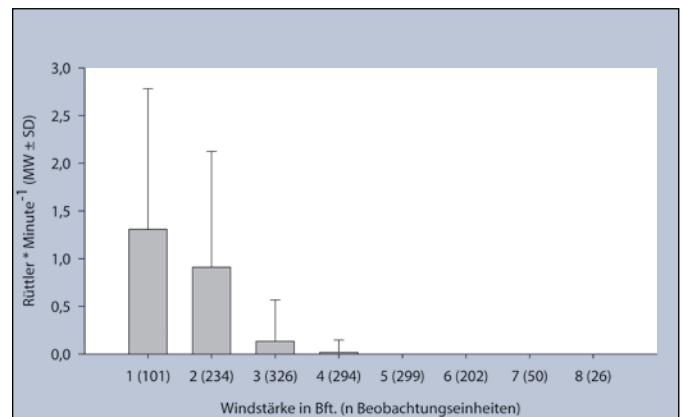


Abbildung 5.3.5.4: Rüttelaktivität in Abhängigkeit von der Windstärke. Anzahl der beobachteten Jagdversuche in Klammern. Verändert nach Fresemann (2008).

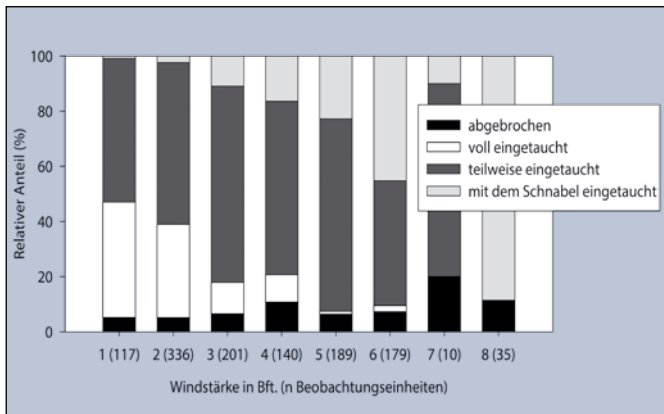


Abbildung 5.3.5.5: Relativer Anteil der drei Jagdtechniken und der abgebrochenen Jagdversuche an den gesamten Jagdversuchen in Abhängigkeit von der Windstärke. Anzahl der Beobachtungseinheiten in Klammern. Verändert nach Fresemann (2008).

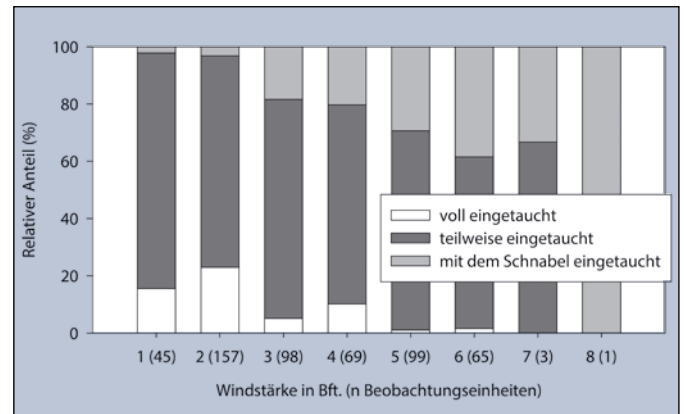


Abbildung 5.3.5.6: Relativer Anteil der drei Jagdtechniken bei erfolgreicher Jagd an den gesamten Jagdversuchen in Abhängigkeit von der Windstärke. Anzahl der Beobachtungseinheiten in Klammern. Verändert nach Fresemann (2008).

Die Erfolgsquoten der drei Jagdtechniken in Abhängigkeit von der Windstärke unterschieden sich deutlich (Abbildung 5.3.5.7). Die meisten erfolgreichen Jagdversuche wurden unter Verwendung der Jagdmethode „mit dem Schnabel eintauchend“ registriert, gefolgt von „teilweise eintauchend“. Die geringste Erfolgsaussicht hatte die Jagdmethode „voll eintauchend“ (Abbildung 5.3.5.7). Zwischen den drei Jagdmethoden gab es allerdings Unterschiede in der Erfolgsquote bei verschiedenen Windstärken. Die meisten erfolgreichen Jagdversuche unter vollständigem Eintauchen wurden bei Windstärke 4 und 5 beobachtet, mit einem steilen Abfall bei Windstärke 6 und dem kompletten Fehlen dieser Methode bei 7 und 8 Bft.. Da bei 5 und 6 Bft. hier jeweils nur 2 und 4 Jagdversuche beobachtet werden konnten, sind diese Erfolgsquoten, auch wenn sie in den Trend passen, mit Vorsicht zu interpretieren (Abbildung 5.3.5.7). Der Anteil erfolgreicher Jagdversuche unter teilweisem Eintauchen sank mit steigender Windstärke vergleichsweise stetig und brach bei starkem Wind jäh ab. Ein ähnliches Muster wurde bei „mit dem Schnabel eintauchend“ offenbar, die 100%igen Erfolgsquoten bei 1 und 7 Bft. sind nicht zu interpretieren, da jeweils nur ein Jagdversuch beobachtet wurde.

Insgesamt stieg der Jagderfolg bei vollem Eintauchen von 1 bis 5 Bft. an, während bei Jagdversuchen mit den anderen Jagdmethoden bereits zwischen geringen bis mittleren Windstärken der Erfolg sank (Abbildung 5.3.5.7).

Nicht jeder erfolgreiche Jagdversuch lieferte energetisch dieselbe Ausbeute. Vielmehr wurden beutegruppenspezifische Muster der Jagdmethoden sichtbar. So wurden **heringsartige Fische** überwiegend „teilweise eintauchend“ und in gut einem Viertel der Fälle „voll eintauchend“ erbeutet, letzteres vorwiegend, wenn auch nicht sehr erfolgreich, bei geringen Windstärken. Mit der Jagdmethode „mit dem Schnabel eintauchend“ wurden keine Heringsartigen gefangen, und bei Windstärke 7 und 8 Bft. wurden keine Fänge von Heringsartigen mehr festgestellt (Abbildung 5.3.5.8). **Kabeljauartige Fische**, vorwiegend Wittlinge,

wurden mit allen drei Jagdmethoden erbeutet, überwiegend „teilweise eintauchend“ und nur bei Windstärke 1 „voll eintauchend“ (Abbildung 5.3.5.8). „Mit dem Schnabel“ brachte nur bei 4 und 6 Bft. Jagderfolg. Bei 7 und 8 Bft. wurden keine Fänge kabeljauartiger Fische beobachtet (Abbildung 5.3.5.8). **Garnelen** wurden bei allen betrachteten Windstärken erbeutet, und zwar überwiegend per „teilweisem Eintauchen“. Garnelen wurden sogar noch bei 8 Bft. gefangen, allerdings mittels der Methode „mit dem Schnabel eintauchend“. Die energieaufwändigste Jagdart „voll eintauchend“ wurde zur Erbeutung von Garnelen, einer wenig profitablen Beute, nicht genutzt (Abbildung 5.3.5.8).

Dies galt auch für **Seenadeln**, die zu fast gleichen Anteilen „teilweise eintauchend“ und „mit dem Schnabel eintauchend“, jedoch nie „voll eintauchend“ gefangen wurden (Abbildung 5.3.5.8). Bei wenig Wind war „teilweises Eintauchen“ bei der Jagd auf Seenadeln erfolgreicher, während Jagdversuche „mit dem Schnabel eintauchend“ bei mehr Wind von Erfolg gekrönt waren. In der Gesamtbilanz ähnelten die Jagderfolgsraten bei **Kalmaren** denen der heringsartigen Fische, jedoch mit Unterschieden zwischen den verschiedenen Windstärken. Kalmare wurden bei 2 Bft. ausschließlich, bei 4 Bft. überwiegend „voll eintauchend“ erbeutet, während bei 5 Bft. „teilweises Eintauchen“ zum Erfolg führte (Abbildung 5.3.5.8). Kalmare dürften im Gegensatz zu Seenadeln und Garnelen einen höheren Energiegewinn liefern, allerdings lassen sich die Muster aufgrund der geringen Stichprobengröße kaum interpretieren und gar nicht generalisieren. Dasselbe gilt für die **Grundeln**, die ohne ein konsistentes Muster über die Windstärken ebenfalls überwiegend „teilweise eintauchend“, seltener „voll eintauchend“ und in keinem Fall „mit dem Schnabel eintauchend“ erbeutet wurden (Abbildung 5.3.5.8).

Baptist & Leopold (2010) beschreiben für Brandseeschwalben eine Optimumkurve für den Zusammenhang zwischen der Erfolgswahrscheinlichkeit bei der Jagd und der Wassertransparenz, stellen jedoch keine energetische Betrachtungen an.

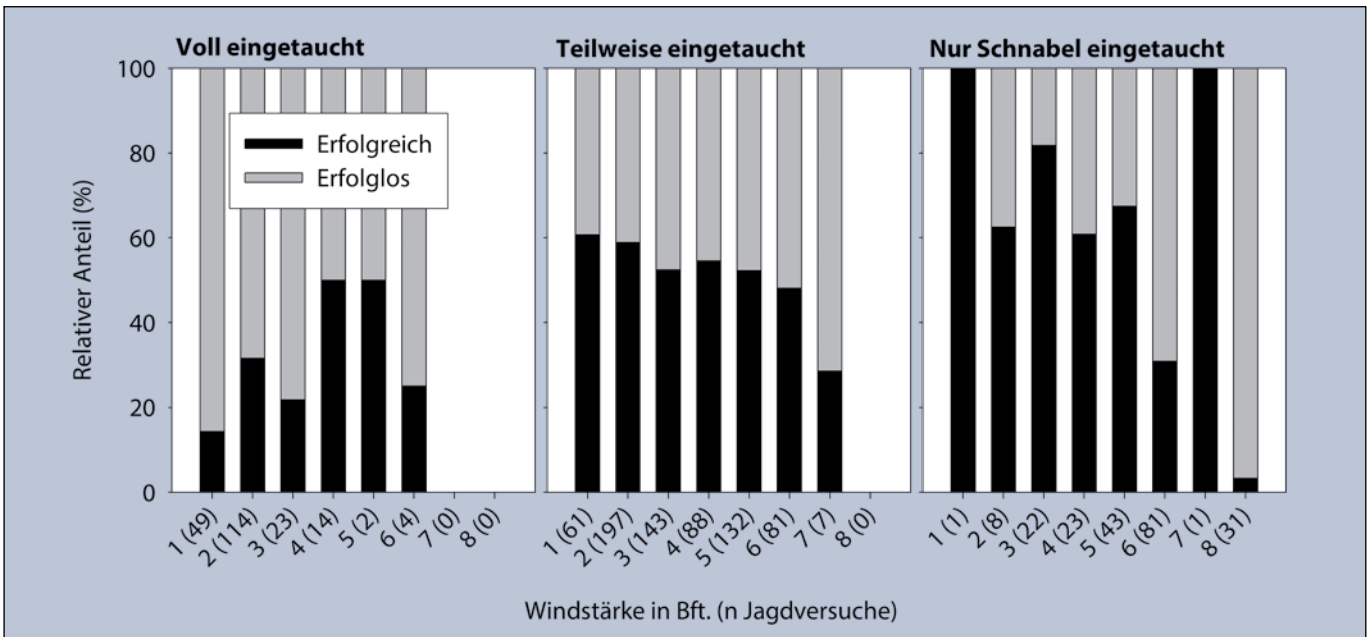


Abbildung 5.3.5.7: Relative Zusammensetzung von erfolgreichen und erfolglosen Jagdversuchen der verschiedenen Jagdmethoden (vgl. Abbildung 5.3.5.1) in Abhängigkeit von der Windstärke. Die Anzahl beobachteter Jagdversuche ist in Klammern angegeben. Verändert nach Freseman (2008).

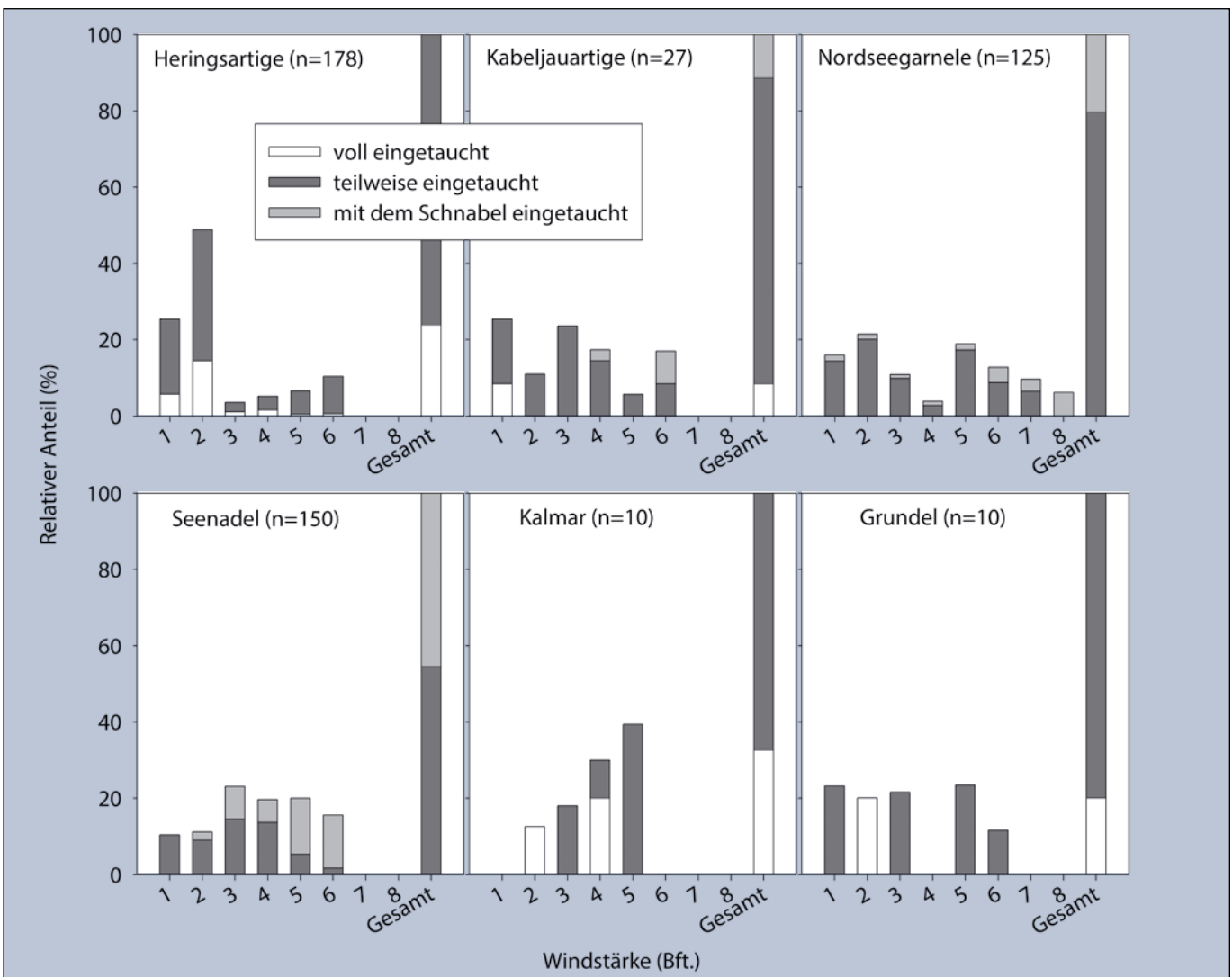


Abbildung 5.3.5.8: Relative Verteilung der Jagdmethoden, mit denen verschiedene Beuteorganismen bei verschiedenen Windstärken erbeutet werden (n = Anzahl gefangener Beuteindividuen). Verändert nach Freseman (2008).

Die hier beobachteten Muster des Jagdverhaltens der Flusseeeschwalben und der Erfolg in Abhängigkeit von der Windsituation lassen sich jedoch vor dem Hintergrund der Optimierung des Energiebudgets während der Jagd interpretieren (Ellis 1984, Shealer 1998, 2002). Der Energieaufwand für die Jagd ist bei geringen sowie bei hohen Windstärken offensichtlich höher als bei mittleren Windstärken. Bei wenig Wind, wenn die Luftbewegung zum Segeln noch nicht ausreicht, wird durch häufiges Flügelschlagen viel Energie verbraucht, um in Position zu bleiben. Dabei werden hohe Fangraten und hochwertige Beute teilweise durch den höheren Energieaufwand relativiert. Bei viel Wind muss die jagende Seeschwalbe ebenfalls Energie aufwenden, um sich über der Fangposition zu halten. Hierbei steht den hohen Versuchsrate ein vergleichsweise geringer Jagderfolg gegenüber. Der Energiegewinn ist insbesondere dann niedrig, wenn bei viel Wind qualitativ hochwertige Beute die Ausnahme ist. Die energieaufwändigste Jagdmethode auf die profitabelste Beute ist gleichzeitig durch relativ geringe Erfolgsquoten gekennzeichnet und wird offenbar vorwiegend bei wenig Wind eingesetzt, wenn der Energieaufwand, um in der Luft und in Position zu bleiben, am höchsten ist. Die Energiemenge, die die Seeschwalben bei unterschiedlichen Windstärken für die Jagd aufwenden müssen, ist nur eine von vielen Konsequenzen einer variablen Umwelt. Energieärmere Beute wie Seenadeln und Garnelen hingegen werden stets mit „sparsameren“ Jagdmethoden gefangen (Abbildung 5.3.5.8). Zusätzlich zu bzw. interagierend mit der Energiebilanz könnte die Sichtigkeit des Wassers eine Rolle spielen für die Wahl der Jagdmethode (und dadurch für die Zielarten, s. Abbildung

5.3.5.8) und den Jagderfolg (Baptist & Leopold 2010). Wind beeinflusst auch die „Sichtigkeit“ des Wassers durch zunehmende Heterogenität der Wasseroberfläche und erhöhte Trübung. So stellte Taylor (1983) fest, dass die Fangraten von Flusseeeschwalben mit steigender Windstärke und höheren Wellen abnahmen. Dunn (1972, 1973) hingegen beobachtete eine erhöhte Fangrate bei mittleren Wellenhöhen und erklärt dies damit, dass bei mittleren Windstärken und Wellenhöhen die Beutefische ihren Jäger schlechter erkennen und ihm ausweichen können. Bei glatter Wasseroberfläche bei wenig Wind wird hingegen die Feindvermeidung potenzieller Beutefische u. a. dadurch begünstigt, dass die Seeschwalben oft mit den Flügeln schlagen müssen, um ihre Position zu halten (vgl. Abbildung 5.3.5.4). Diese Anpassung des Jagdverhaltens kann sich auch in der Fütterrate am Nest bei unterschiedlichen Windstärken abbilden (Stienen 2006).

Die dargelegten Ergebnisse sind möglicherweise spezifisch für die betrachteten Jagdgebiete. Und auch Art, Verhalten und Menge der Beute dürften eine entscheidende Rolle spielen, wie die Seeschwalben die gegebenen abiotischen Umweltbedingungen ausnutzen können (Piersma & van Gils 2011). Auf derart feiner zeitlicher und räumlicher Skala stehen allerdings keine Informationen über Menge und Verhalten der Beute zur Verfügung. Dennoch weisen die windspezifischen Jagderfolgsraten der Seeschwalben darauf hin, dass die Bilanz zwischen Energiegewinn (Abbildung 5.3.5.3) und Energieaufwand (Abbildung 5.3.5.4) infolge moderatem Energieverbrauch für die Jagd, hohe Erfolgsraten und hochwertiger Beute zwischen 3 und 6 Bft. am günstigsten sind.

## 6. Schlussfolgerungen und Ausblick

### 6.1 Zusammenfassung der Hauptkenntnisse

Anlass für die gezielte Erforschung der Nahrungsökologie gab unterdurchschnittlicher Bruterfolg der Flusseeeschwalben zwischen 2002 und 2009, der offenbar auf eine schlechte Nahrungsversorgung zurückzuführen war (Dänhardt & Becker 2011a, Szostek & Becker 2012). Und auch andere demografische Parameter bildeten während dieser Periode die schlechten Ernährungsbedingungen ab. Von Nahrungsmangel während der Balz zeugte z. B. die späte Eiablage (als Indikator für die Körperkondition des Weibchens), die maßgeblich von der Abundanz einjähriger Heringe abhängt, die zur Balzzeit in ausreichender

Menge zur Verfügung stehen müssen. Erst seit 2010 wurden wieder mehr Küken flügge als im langjährigen Durchschnitt und als für den Erhalt der Brutpopulation erforderlich ist. Was waren die Gründe für den verringerten Bruterfolg und welche Prozesse wurden wirksam?

Mit der Sequenz der Kapitel wurde versucht, die Kaskade der Faktoren nachzuzeichnen, die zwischen der Fischabundanz und der Fischverfügbarkeit stehen und sich schließlich über die Nahrungsversorgung in den Reproduktionsparametern der Flusseeeschwalben abbilden. Entlang dieser Kaskade von großräumigen Korrelationen hoch integrierender Maßzahlen, saisonalen Aspekten, kleinskaligen Phänomenen wie der Vertikalverteilung der Fische,

Verhalten bei der Jagd, Beutequalität und abiotischer Einflussgrößen zeigte sich, dass die Annahme einfacher Zusammenhänge der Komplexität der Räuber-Beute-Beziehung und des gesamten Systems nicht gerecht wird. Als Basis dieses Faktorengefüges ist die Kenntnis über die Menge, Größe und Artenzusammensetzung der Beutefische ein elementar wichtiger Aspekt zum Verständnis der Populationsdynamik der Seeschwalben.

Gelegeverluste waren in der Kolonie am Banter See gering und der Schlüpfertag stets hoch, während der Großteil der Brutverluste in allen betrachteten Untersuchungsjahren während der frühen Kükenphase auftrat. Die mit Abstand häufigste Ursache hierfür war das Verhungern der Küken. Wo an anderen Koloniestandorten Prädation und Überschwemmung mitunter den Ausschlag gaben, war am Banter See das Verhungern der Küken letztlich bestimmend für den Bruterfolg.

So verwundert es nicht, dass der Anteil energiereicher Beute an der Kükennahrung positiv korrelierte sowohl mit der Wachstumsrate der Küken als auch mit dem Bruterfolg. Entsprechend entgegengesetzte Korrelationen gab es zwischen o. g. Parametern und den Anteilen energetisch minderwertiger Beute. Da die jungen Altvögel energiereiche Beute vorwiegend in die Kolonie bringen, energiearme Beute jedoch eher selbst verzehren, zeigen hohe Anteile minderwertiger Beute, die in die Kolonie getragen werden, eine suboptimale Nahrungssituation für Seevögel an (Harris et al. 2007, 2008, Dänhardt et al. 2011).

Anhand des Todeszeitpunktes der Küken lassen sich mögliche Ursachen der Nahrungsknappheit eingrenzen. In Abwesenheit schlechten Wetters deutet eine erhöhte Sterblichkeit in der frühen Kükenphase auf einen Mangel kleiner Beutefische hin, verursacht entweder durch eine geringe Abundanz oder eine fehlende zeitliche Überlappung (Cushing, 1969, 1990; Durant et al., 2007). Die Küken sind erst mit einigen Tagen thermoregulatorisch selbstständig (Klaassen et al. 1993) und dadurch einerseits auf ausreichende Nahrung, andererseits auf die Anwesenheit eines Elterntieres am Nest angewiesen (Riechert et al. 2016). Die frühe Kükenphase ist daher die empfindlichste Zeit im gesamten Reproduktionszyklus der Seeschwalben. Aus der Perspektive des Lebensbruterfolgs ist der frühe Tod von Küken unter ungünstigen Aufzuchtbedingungen energetisch jedoch günstiger für die Altvögel. Während tote Küken durchschnittlich 54% des Nachwuchses ausmachen, investieren die Eltern lediglich 9% der von allen geschlüpften Küken konsumierten Energie in die Küken, die vor dem Ausfliegen sterben (Vedder et al. 2017). Dies führt nicht nur zu einer Energieersparnis für die Elternevögel, sondern macht auch das Ausfliegen der überlebenden Küken wahrscheinlicher. Dies wird u. a. daran erkennbar, dass erstgeschlüpfte Küken nach dem Tod zweit- und drittgeschlüpfter Geschwister schneller wachsen und mit höherem Körpergewicht ausfliegen (Vedder et al. 2017). Die Bevor-

zugung einzelner Küken auf Kosten ihrer Geschwister unter schlechten Nahrungsbedingungen ist ein Verhalten, dass sich evolutiv offenbar auszahlt (Vedder et al. in Begutachtung).

Im Laufe ihrer Entwicklung werden die Küken zunehmend unabhängig vom elterlichen Schutz gegenüber Kälte und Nässe. Allerdings steigt ihr Nahrungsbedarf schnell an, so dass die Elternevögel stark beansprucht sind, um den steigenden Nahrungsbedarf ihres Nachwuchses zu decken. In Jahren schlechter Nahrungsverfügbarkeit können insbesondere unerfahrene Eltern damit überfordert sein, infolgedessen die Sterblichkeit älterer Küken ebenfalls ein Indiz für Nahrungsmangel sein kann. Dieser Umstand zeigt, dass für die Investition in die Kükenaufzucht der Ernährungszustand der Altvögel entscheidend ist. Zumindest im betrachteten Untersuchungszeitraum erlitten die Brutvögel offenbar keine ernsthaften Nahrungsengpässe auf dem Zug und trafen in guter Kondition im Brutgebiet ein (Szostek et al. 2015). Die starke Beanspruchung der Altvögel während der Kükenaufzucht zeigt sich jedoch außer in einem im Vergleich zur Inkubation und bei Ankunft geringeren Körpergewicht während der Kükenphase (Wendeln & Becker 1999) auch anhand des Hormonspiegels: Altvögel mit einem deutlichen Gewichtsverlust während der Kükenphase wiesen einen erhöhten Kortikosteronspiegel auf, der antagonistisch auf das den Bruttrieb steuernde Hormon Prolaktin wirkt (Riechert et al. 2014b). Dieser Mechanismus repräsentiert eine Anpassung langlebiger Arten wie der Flusseeeschwalben, ihren Lebensproduktionserfolg zu maximieren (Stearns 1992), wofür innerhalb einer Brutsaison die bessere Strategie ist, Küken sterben zu lassen anstatt das eigene Überleben zu gefährden. In Jahren mit hohen Anteilen hochwertiger Beute waren die Altvögel schwerer, hatten einen geringeren Kortikosteronspiegel und einen höheren Bruterfolg. Tendenziell folgen auf Jahre mit guten Aufzuchtbedingungen solche mit erhöhten Sterblichkeitsraten der Altvögel. Auch diese Beobachtungen stehen mit o. g. Theorie (Stearns 1992) im Einklang: Brutvögel, die in Jahren mit guten Bedingungen zu viel in ihren Nachwuchs investieren, beinträchtigen durch einen früheren Tod ihren Lebensbruterfolg (Vedder et al. in Begutachtung).

Die Bedeutung des Bruterfolgs für die Populationsdynamik geht jedoch weit über das Geschehen in der Kolonie und auch im Brutgebiet innerhalb einzelner Jahr hinaus. Treten die Jungvögel den kräftezehrenden Flug nach Afrika mit einer guten Kondition an (Schauroth & Becker 2008), haben sie bessere Chancen, diese weite Strecke zu überwinden, im Winterquartier anzukommen, und – frühestens im dritten Kalenderjahr ihres Lebens – in die Kolonie zurückzukehren (Braasch et al. 2009). Schließlich kehrten Individuen, die in Jahren mit hohem Bruterfolg geschlüpft waren, zwei Jahre später mit größerer Wahrscheinlichkeit in die Kolonie zurück und brüteten selbst.

Von den 55 Fischarten, die im Jadebusen seit Beginn der Erhebungen nachgewiesen wurden, sind mit Hering und Stint lediglich zwei Arten als Seeschwalbenbeute essentiell. Diese beiden Arten dominieren die Fischgemeinschaft hinsichtlich numerischer Abundanz und Biomasse. Heringe, die Hauptbeuteart, haben ihren Abundanzschwerpunkt offenbar vor den Wattenmeerinseln und somit außerhalb des mittleren Jagdradius der Flusseeeschwalben vom Banter See während der Brut-saison (Dänhardt 2015). Dieser Umstand erklärt möglicherweise die Bedeutung des Stintes, der für die Brutkolonien auf den Wattenmeerinseln so gut wie keine Rolle spielt (Dänhardt & Becker 2011b). In der größten deutschen Flusseeeschwalbenkolonie im Neufelder Koog an der Elbmündung hingegen, wo Heringe kaum vorkommen, ist der Stint die mit Abstand wichtigste Beutefischart (Hennig et al. 2016). Wo Heringe oder Stinte massenhaft vorkommen, können die Seeschwalben ihren Beutebedarf offenbar quasi monospezifisch decken. Wo Heringe und Stinte in jeweils geringeren Mengen vorkommen, ergänzen sich beide Arten zu einer Nahrungsbasis, auf der die Flusseeeschwalben grundsätzlich einen hohen Bruterfolg und maximale Kükenwachstumsraten erzielen können. Offenbar führt die Beteiligung des Stintes am Beutespektrum insbesondere während der Balz zu einem früheren Legebeginn (Becker 1996, Hennig et al. 2016), der die Reproduktionsphänologie und damit die gesamte Brut-saison günstig beeinflussen kann. Die Heringsabundanz im Jadebusen zeigte in den meisten Monaten der Brut-saison der Seeschwalben keinen Trend. Lediglich Ende Juni, auf dem Höhepunkt der Kükenphase, wurden seit 2011 steigende Heringszahlen verzeichnet. Die Längenverteilung der Heringe über die Brut-saison der Seeschwalben deutet darauf hin, dass es sich sowohl bei der Balz- als auch bei der Küken-nahrung um Jungfische des Downs-Bestandes (Ärmelkanal) handeln könnte. Und auch die Analyse der Otolithen-Mikrostruktur im Jadebusen gefangener Heringe bestätigt einen Termin der ersten Ringformierung im Januar (Klein 2017), was für die Downs-Heringe charakteristisch ist (Dickey-Collas et al. 2009). Dieser Bestand bringt seit 2002 bis dato nur schwache Nachwuchsjahrgänge hervor, insbesondere zwischen 2002 und 2007 (ICES 2016b). Allerdings wurden auch Heringe mit wesentlich früheren Terminen der ersten Ringbildung gefunden (Klein 2017), obwohl die Längenklassen der Heringe – charakteristisch für eine einzige Kohorte – fast immer normalverteilt sind (vgl. Abbildung 4.3.2.3). Folglich gilt ebenso wie für die Sprotte (vgl. Abbildung 4.3.2.5) für den Hering, dass gleich lange Individuen durchaus unterschiedlich alt sein können. Daraus folgt, dass sich die wichtigste Beute der Seeschwalben aus Jungfischen zusammensetzt, die verschiedenen Laichpopulationen mit unterschiedlicher Phänologie, Wachstums- und Wanderhistorie und nicht zuletzt unterschiedlichen Umwelteinflüssen, entstammen, inklusive der fischereilichen Bewirtschaftung der Adulttiere.

Die Stintmengen im Jadebusen zeigten über die Monate keinen übereinstimmenden Trend, was einmal mehr die Notwendigkeit saisonaler Probenahmen unterstreicht. Trendlose Schwankungen gab es im April (Balzphase) und August (ausgeflogene Küken), während die Stintzahlen während der frühen Kükenphase (Anfang Juni) und auf deren Höhepunkt (Ende Juni) tendenziell sanken. Kurz vor dem Ausfliegen standen wieder mehr Stinte zur Verfügung. Ein zentraler Wert des Stintes als Beuteressource ist möglicherweise sein breites Größenspektrum, das den Flusseeeschwalben je nach Bestimmung des Fanges (Fütterung des Partners, kleiner oder großer Küken) eine Größenselektion gestattet, und nicht für den jeweiligen Zweck möglicherweise „unpassende“ Größenklassen (zu kleine Fische für die Balz oder Fütterung älterer Küken oder zu große Fische für kleine Küken) nutzen zu müssen.

Sprotten sind trotz ihres hohen Energiegehaltes (Massias & Becker 1990) als Beuteressource nur sporadisch relevant, weil sie in den weitaus meisten Jahren nur in geringen Mengen im Jagdgebiet der Seeschwalben vorkommen. In manchen Jahren jedoch, wenn sie häufiger sind, können sie das Beutespektrum der Seeschwalben wertvoll ergänzen. Mitunter kommen Sprotten sogar in höheren Dichten vor als Heringe und stellen dann die Hauptbeute für die Seeschwalben dar. Bei der Sprottenabundanz über den betrachteten Zeitraum gab es ebenso wenig übereinstimmende Trends zwischen den Monaten wie eindeutige Tendenzen innerhalb der Monate. Sprotten können i.S. einer positiven Energiebilanz als profitable Beute gelten, wenn sie häufig und groß sind und dadurch für einen hohen Energiegewinn für die Seeschwalben pro Einheit Jagdaufwand sorgen können. Dies bildet sich dann, wie zuletzt 2011, deutlich in der Brutphänologie, der Kükenentwicklung und im Bruterfolg ab. Sprotten und Heringe können bei Fütterungsbeobachtungen nicht voneinander unterschieden werden. Sie haben jedoch grundsätzlich eine völlig unterschiedliche Lebensweise, und ihre Populationsdynamik wird von sehr unterschiedlichen Faktoren gesteuert, sodass trotz des Fehlens linearer Zusammenhänge mit dem Bruterfolg Netzfänge unverzichtbar sind, um die Rolle dieser beiden Arten im Wattenmeer einschätzen zu können.

In Jahren massenhaften Auftretens können kabeljauartige Fische größere Anteile an der Seeschwalbennahrung ausmachen, allerdings werden z.B. Wittlinge nicht zwangsläufig verfüttert, nur weil sie häufig sind. So traten 2015 die mit großem Abstand meisten Wittlinge der gesamten Zeitreihe in den Hamenfängen auf, wurden aber von den Seeschwalben vollständig ignoriert. Übereinstimmend mit ihrer im Gegensatz zu den heringsartigen Fischen eher geringen Beutequalität (Massias & Becker 1990) werden Wittlinge unabhängig von ihrer Abundanz offenbar gemieden, sofern hochwertige Beutefische ausreichend zur Verfügung stehen.

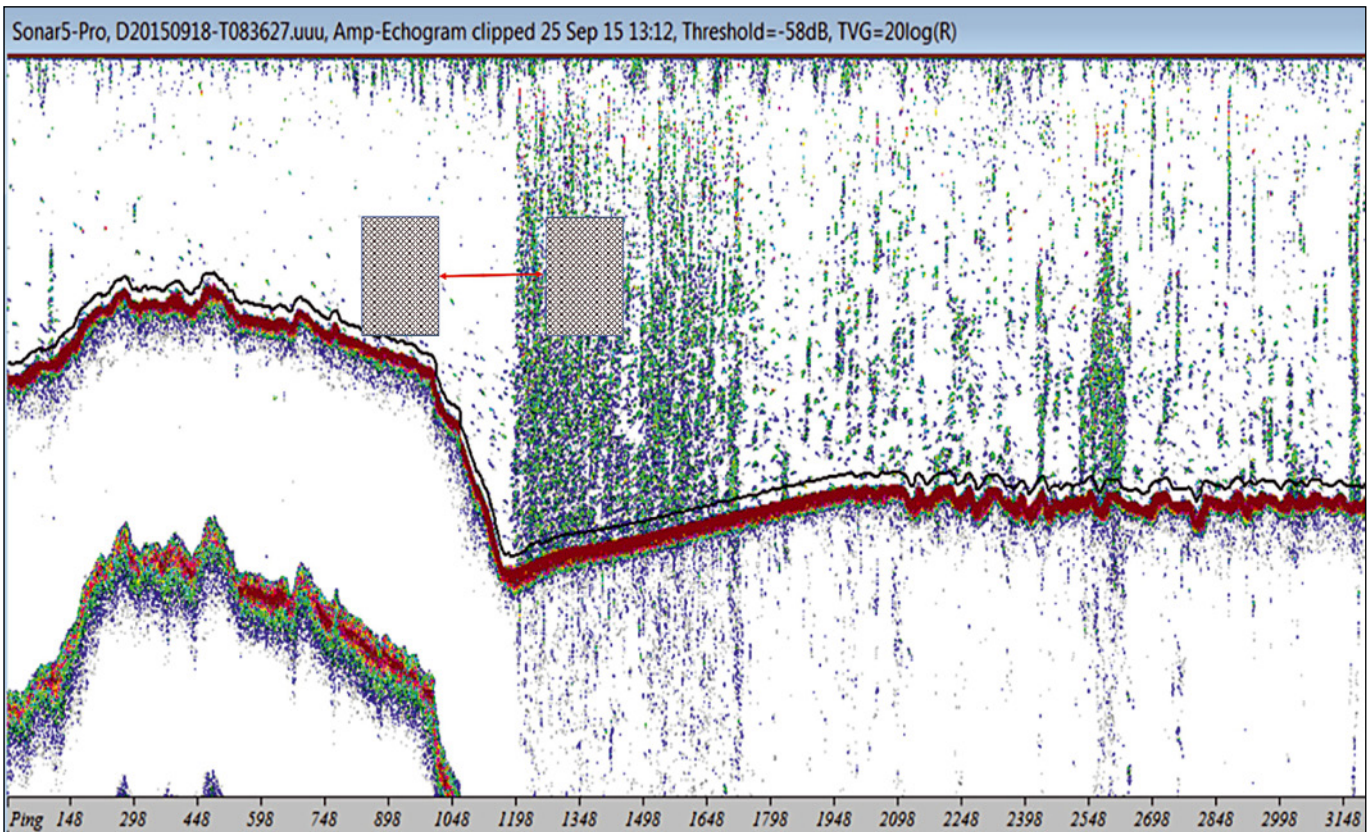


Abbildung 6.1.1: Hydroakustische Erfassung der kleinskaligen Vertikal- und Horizontalverteilung pelagischer Schwarmfische im Freiwasser der Binnenjade auf einem Transekt von West (links) nach Ost (rechts). Die grünen und blauen Echos entsprechen der Flächenrückstreuung (sA-Wert = indexbasiertes Maß für die reflektierte Schallenergie mit der Einheit  $m^2/nm^2$ ) pelagischer Fische, die am 25. September 2015 mittels eines schiffsbasierten Split-Beam-Echolotes (Simrad EK60, Frequenz 120 kHz, Pulslänge 0,128 ms, Pingrate 10/s) im Jadedeefahrtswasser aufgenommen wurden. Die scharfe Trennung an der Kante des Fahrtswassers zeigt, dass binnen weniger Meter (roter Pfeil) mittels netzbasierter Erfassungsmethoden (schraffierte Rechtecke) völlig unterschiedliche Abundanzen gemessen werden würden. Die kompakte rote Linie stellt den Meeresboden dar, die mehrfarbige Struktur links unten ist eine Echodopplung des Meeresbodens (Grafik: Dr. Marc B. Schmidt, LFV Hydroakustik GmbH).

Eines der überraschendsten Ergebnisse der Analysen war, dass der Rekrutierungsindex des Nordseeherings und die Sprottenabundanz aus dem Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer in einem signifikant positiven Zusammenhang mit dem Bruterfolg der Flusseeeschwalben am Banter See standen, nicht jedoch die Hamenfänge aus dem Jadedeefahrtswasser. Räumlich und zeitlich stärker aggregierte Abundanzindizes bildeten die Nahrungsverfügbarkeit der Flusseeeschwalben offenbar besser ab als regionalisierte (vgl. Dänhardt & Becker 2011a) oder sogar Fangergebnisse aus der unmittelbaren Umgebung der Brutkolonie. Dass hochgradig integrierende Maßzahlen wie die Heringsabundanz der gesamten Nordsee und der Bruterfolg der Flusseeeschwalben dennoch miteinander korrelieren, zeigt die überragende Rolle der Nahrungsversorgung, die trotz der Kompensation durch das Verhalten der Adultvögel und anderer Einflüsse wie z. B. Wetter und Prädation sichtbar bleibt. Allerdings zeigt die fehlende Korrelation zwischen räumlich und zeitlich höher aufgelösten Abundanzindizes und den Seeschwalbenparametern, dass die Variabilität, die bei den räumlich gröberen Indizes mathematisch geglättet wird, Zusammenhänge möglicherweise überdeckt. Hierbei spielt die kleinskalige räumliche Verteilung

der Beutefische möglicherweise eine entscheidende Rolle, die mit stationären Fangmethoden jedoch nicht abgebildet werden kann (Abbildung 6.1.1). Die Fangmengen aus der Hamenfischerei im Jadedeefahrtswasser bilden offenbar nicht direkt das realisierte Beutespektrum der Seeschwalben ab, weil Seeschwalben und Hamennetze unterschiedliche Selektionseigenschaften besitzen. Die bei den Fütterungsbeobachtungen festgestellten Beuteanteile zeigen, wie die Seeschwalben das vorhandene Beutespektrum selektiv ausnutzen, während Hamennetze die Fische weitgehend unselektiv fangen und somit ihre reale Mengenverteilung annähernd abbilden (Breckling & Neudecker 1994, Dänhardt & Becker 2008). Die Fütterungsbeobachtungen repräsentieren somit die Verfügbarkeit, die Netzfänge hingegen die Abundanz der Fische.

Das gefundene Muster entspricht den Befunden von Taylor (1979) und Dänhardt et al. (2011), dass energiereiche Beute bevorzugt in die Kolonie getragen wurde, während qualitativ minderwertige Beute kaum verfüttert wurde. Heringsartige Fische wurden in vergleichbaren Anteilen wie in den Hamenfängen verfüttert, während Stinte von den Seeschwalben positiv selektiert

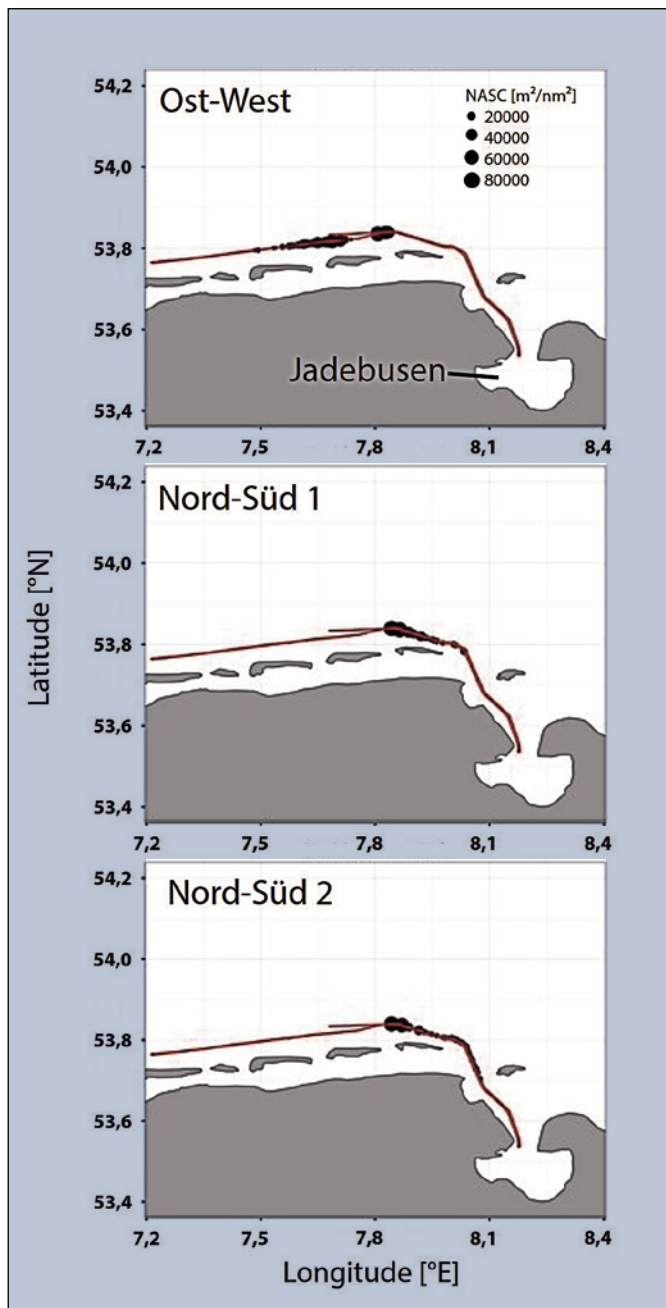


Abbildung 6.1.2: Hydroakustische Darstellung der regionalen Horizontalverteilung pelagischer Schwarmfische. Dargestellt sind Transekte (rote Linien) der FS „Heincke“ parallel der ostfriesischen Wattenmeerküste (Ost-West-Transekt) in den Jadebusen hinein (Nord-Süd-Transekt 1) und wieder heraus (Nord-Süd-Transekt 2). Dargestellt sind die Flächenrückstreuungen (NASC = Nautical Area Scattering Coefficient in  $m^2/nm^2$ ; entspricht dem sA-Wert, vgl. Abbildung 6.1.1), die die Fischbiomasse im Freiwasser bemessen und entlang der Transekte durch den Kreisdurchmesser repräsentiert sind. (Grafik: Dr. Dominik Gloe, Universität Hamburg).

wurden. Allerdings hängt die Proportionalität zwischen verfügbarer und genutzter Beute von der absoluten Beutemenge ab: Oberhalb einer gewissen Beuteabundanz verbessert eine noch höhere Beutedichte die Bedingungen für Jagd und Kükenaufzucht nicht mehr, da die Ausnutzung der vorhandenen Beuteresourcen von dem Aufwand limitiert ist, den die Seeschwalben in den Beuteerwerb investieren können. Hierbei spielt neben der Menge auch die Qualität der Beute eine entscheidende Rolle,

insbesondere in Zeiten mit geringen Beutedichten, wenn viel Energie investiert werden muss, um die erforderliche Menge an Energie zu gewinnen.

Die im Vergleich zu den Gebieten an der Außenjade geringen Mengen pelagischer Schwarmfische (Dänhardt 2015 & Abbildung 6.1.2) reichen offenbar für einen hohen Bruterfolg und maximale Kükenwachstumsraten aus. Ein Einfluss der Energieverfügbarkeit zur Balz auf den Legetermin konnte für Heringe und Sprotten graphisch, jedoch nur für letztere auch statistisch demonstriert werden. Irrtumswahrscheinlichkeiten von  $<10\%$  deuten jedoch an, dass neben anderen, offenbar bedeutsameren Einflussgrößen auch eine hohe Energieverfügbarkeit aus Heringen und Sprotten, jedoch nicht aus Stinten, zur Balzzeit einen frühen Legetermin begünstigen könnte.

Auf kleinerer räumlicher Skala können die Kükenentwicklung und der Bruterfolg der Flusseeeschwalben am Banter See durch das Zusammenspiel von Wetterphänomenen und der Beuteverfügbarkeit erklärt werden. Dabei wirkten sich Wetterextreme am stärksten aus. So wanderten 2006 infolge einer lang andauernden Hitzeperiode die Heringe in tieferes, kälteres Wasser ab (verhaltensgesteuerte Thermoregulation poikilothermer Tiere) und gerieten dadurch außer Reichweite der zu dem Zeitpunkt noch an die Kolonie gebundenen Flusseeeschwalben. Die räumliche Kohärenz zwischen Räuber und Beute ist besonders empfindlich, wenn der Räuber gezwungen ist, zu einem zentralen Ort wie der Brutkolonie zurückzukehren und er der Beute nicht ohne Einbußen in seiner Energiebilanz folgen kann. Die Abwanderung der Hauptbeute aus dem Jagdgebiet ohne äquivalente Alternativen zu einer Zeit, wenn die Küken zwar noch nicht flügge sind, aber bereits einen hohen Energiebedarf haben, repräsentiert den Pessimalfall für die Reproduktion der Seeschwalben (2006). Auch 2010 ging das Abundanzminimum der drei Haupt-Beutefischarten mit sehr hohen Wassertemperaturen einher, aber zu diesem Zeitpunkt waren die meisten Küken bereits ausgeflogen, der Jagdradius größer und die Abhängigkeit von der Kolonie nicht mehr limitierend.

Das andere Extrem repräsentierte das Jahr 2007, als trotz sehr hoher Heringsmengen und nahezu maximaler Kükenwachstumsraten nur ein weit unterdurchschnittlicher Bruterfolg zu verzeichnen war. Ende Juni 2007 sorgten Regen und Starkwind dafür, dass die Elternvögel trotz reichem Beuteangebot nicht jagen konnten, wodurch an einem einzigen Tag (28.6.2007) fast die Hälfte der in der Kolonie vorhandenen Küken starb. Auch in den beiden Folgejahren starben während weniger Tage sehr schlechten Wetters im Juni über die Hälfte aller Küken. Sehr kurzfristige Schlechtwetter-Perioden können unabhängig von der Nahrungverfügbarkeit den Bruterfolg massiv reduzieren. Dass stochastische Wetterextreme sich auf die Demographie und Populationsdynamik langlebiger Seevogelarten auswirken können, wurde auch für Krähscharben *Phalacrocorax aristotelis* gezeigt (Frederiksen et al. 2008b).

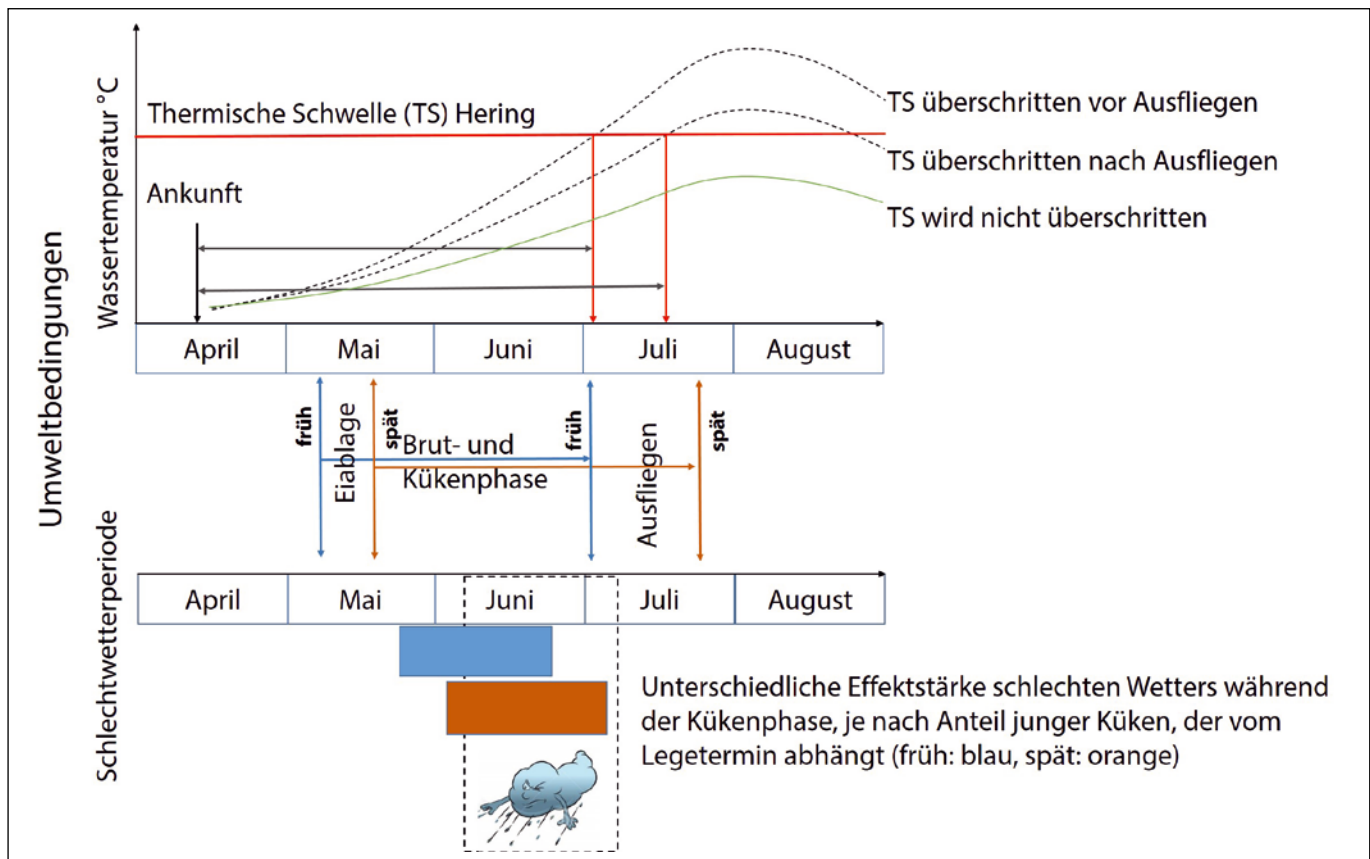


Abbildung 6.1.3: Konzeptionelles Modell zum Zusammenhang zwischen Umweltbedingungen (Hitze, Sturm und Regen), der Reproduktionsphänologie (Legetermin, Altersverteilung und Ausfliegen der Küken) und des Bruterfolgs der Flusseeeschwalben. Die Küken früh (blau) oder spät (orange) brütender Eltern werden früher/später flügel. Früh ausgeflogene Küken haben einen erweiterten Jagdradius, wenn die Heringe durch Überschreiten ihrer thermischen Toleranz ins tiefere Wasser abwandern und so den Jagdradius der Seeschwalben verlassen, die noch an die Kolonie gebunden sind. Für Juni charakteristische Schlechtwetterperioden treffen junge Küken direkter als ältere Küken. Je höher der Anteil älterer Küken (durch früheres Brüten) während kurzfristiger Perioden schlechten Wetters im Juni ist, desto höher ist der Bruterfolg. Ist die Jagdaktivität der Eltern durch länger anhaltende Schlechtwetterperioden eingeschränkt, leiden vermehrt auch ältere Küken mit einem höheren Energiebedarf.

Aus der gemeinsamen Betrachtung der Extremverhältnisse der Jahre 2006 und 2007 und der (wenn auch statistisch nicht eindeutigen) inversen Beziehung zwischen der Energie aus den wichtigsten Beutefischarten und dem Legetermin folgt, dass frühes Brüten in mancherlei Hinsicht von Vorteil sein kann. In warmen Jahren wird der Zeitraum, in dem sich die Hauptbeutefische innerhalb des profitabel nutzbaren Jagdradius der Seeschwalben befinden, kleiner, wenn die Wassertemperatur das thermische Limit der Fische überschreitet. Je früher dies geschieht, z.B. durch einen warmen Frühling, desto kleiner ist das Zeitfenster, in dem die Küken vor einer Abwanderung ihrer Hauptbeute aus dem Jagdradius der Altvögel flügel werden können. Eltern bereits ausgeflogener Küken sind nicht mehr an die Kolonie gebunden, ihr Jagdradius ist dann wesentlich größer als der von Artgenossen, deren Küken noch nicht flügel sind und die deshalb immer noch zwischen Jagdgebiet und Kolonie pendeln müssen. Bei Nahrungsknappheit kann dies bei Letzteren über die oben beschriebene endokrine Balance zwischen Kortikosteron und Prolaktin schnell zur Aufgabe der Brut führen (Angelier et al. 2007, Kitaysky et al. 2007, Riechert et al. 2014 a & b). In anderen Jahren ziehen z. T. nur wenige Tage

schlechten Wetters eine sehr hohe Kükensterblichkeit nach sich, die ältere Küken jedoch besser verkraften können, da sie im Gegensatz zu jüngeren Küken ihren Wärmehaushalt bereits besser regulieren können (Abbildung 6.1.3).

Dieser Logik folgend, würden schlechte Umweltbedingungen als Selektionsmechanismus wirken. Die Gene hochwertiger Individuen, die durch früheres Brüten einen höheren Jahres- und Lebens-Reproduktionserfolg erzielen, erreichen hierdurch einen überproportionalen Anteil am Genpool der Population.

Die individuelle Elternqualität bestimmt, wie gut eine Flusseeeschwalbe gegebene Umweltbedingungen ausnutzen kann. Beuteabundanz ist dabei nur eine Facette, die die Beuteverfügbarkeit bestimmt. Da sich die Beutefische der Flusseeeschwalben in der Regel unterhalb der maximalen Eintauchtiefe der Vögel befinden und damit außerhalb ihrer Reichweite (Dänhardt & Becker 2011b), muss es Mechanismen geben, die die Räuber-Beute-Überschneidung herstellen. Die Vertikalverteilung der Beutefische der Seeschwalben ist möglicherweise ein Kompromiss zwischen Prädatorenvermeidung und günstigen Nahrungsbedingungen nahe der Wasseroberfläche (Neilson & Perry 1990, Herrmann et al. 1998, Brown et al. 2006). Sie

folgt im Wesentlichen den Vorhersagen der „Threat-sensitive predator avoidance-Hypothese“ (Helfman, 1989, Helfman and Winkelman, 1997), dass der Grad der Prädatorenvermeidung dem Grad der Gefährdung einer Beute durch einen Räuber entspricht. Trotz dieser Vermeidungsstrategien erbeuten die Seeschwalben im Wattenmeer offenbar genug für die erfolgreiche Reproduktion. Die Nahrungszusammensetzung der Flusseeeschwalben (Becker et al. 1987, Frank 1992, 1998, Dänhardt et al. 2011) deutet jedoch darauf hin, dass die Beuteverfügbarkeit auch noch von anderen Faktoren gesteuert wird als von der Vertikalverteilung der Beutefische in sublitoralen Prielen, die durch die Hamenfänge repräsentiert sind. Zu diesen Faktoren gehören

- die Gezeiten (Mes & Schuckard 1976, Frank & Becker 1992, Frank 1992, Becker et al. 1993, Fresemann 2008) während der Hellphase (Becker & Specht 1991),
- Wind, Niederschlag und Lufttemperatur (Becker & Specht 1991, Becker et al. 1997, Dänhardt 2010),
- Interaktion mit anderen Arten (Camphuysen & Webb 1999)
- Anthropogene Nahrungsquellen wie Beifänge aus der kommerziellen Fischerei (Garthe et al. 1996, Walter & Becker 1997, Votier et al. 2004) und aus dem Kühlwasser durchflussgekühlter Industrieanlagen (Maes et al. 2001, Hadde-ringh & Jager 2002, Dänhardt & Becker 2008).

Diese physikalischen Faktoren und biologischen Interaktionen können die Beuteverfügbarkeit allerdings nur dann steigern, wenn die Beuteabundanz grundsätzlich ausreichend ist. Dass langlebige Arten wie Seeschwalben diese Prozesse jedoch kennen und ausnutzen können, gilt als ein Grund für die Treue zum Koloniestandort (Greenwood & Harvey 1982, Coulson 2016).

Der Anteil unerklärter Variabilität in der Beziehung zwischen Maßen der Beuteverfügbarkeit und demografischen Parametern der Flusseeeschwalben beinhaltet eine starke Verhaltenskomponente. Die Ausnutzung der verfügbaren Beute hängt von der individuellen Entscheidung der jagenden Seeschwalben ab, ob durch erfolgreiche Jagd gewonnene Energie in das eigene Überleben oder in die Kükenaufzucht investiert wird (Stearns 1992). Dabei hängt der Energieaufwand für die erfolgreiche Jagd ebenso von den Umweltbedingungen ab wie die erbeuteten Zielarten. Je mehr Jagdversuche erfolgen, desto mehr erfolgreiche Jagdversuche gibt es auch. Allerdings verändert sich sowohl die Anzahl der Jagdversuche als auch die eingesetzte Jagdmethode mit der Windstärke. Von der Jagdmethode wiederum hängt das erreichbare Beutespektrum und somit der Energiegewinn relativ zum Energieaufwand ab. Die Energiebilanz, die über endokrine Mechanismen den Bruttrieb steuert (s.o.), ist infolge von moderatem Energieverbrauch für die Jagd, hohen Erfolgsraten und hochwertiger Beute zwischen 3 und 6 Bft. am besten.

Eine hohe Dichte an Heringen, Stinten und Sprotten innerhalb des Jagdradius, Winde zwischen 3 und 6 Bft. ohne Niederschlag, Wassertemperaturen unterhalb 22°C sowie eine hohe Vielfalt hochwertiger Beutealternativen können demnach als günstigste Voraussetzungen für einen hohen Reproduktionserfolg gelten.

## 6.2 Bedeutung der Ergebnisse für das Management

### 6.2.1 Beitrag der Fischdaten zum Verständnis der Brutbiologie der Flusseeeschwalben

Durch die in 6.1. beschriebenen Prozesse wird die Abundanz der Beutefische in Verfügbarkeit für die Seeschwalben übersetzt. Sie sind ursächlich für den Unterschied zwischen den Ergebnissen der Netzfänge und den tatsächlich erbeuteten und verfütterten Fischen. Zudem bilden stationäre Netzfänge die räumliche Variabilität der Fische kaum ab, auf die die Seeschwalben jedoch sehr wohl reagieren (Abbildung 6.1.1).

Dass es infolgedessen keine Korrelationen zwischen dem Bruterfolg und den Abundanzindizes der Beutefische aus dem Jadebusen gibt, bedeutet jedoch keineswegs, dass die systematische Fischerfassung und die daraus resultierende Datenreihe wertlos i. S. der Fragestellungen (s. 1.3) wäre. Signifikante Korrelationen zwischen den Seeschwalbenparametern und der lokalen Abundanz der Beutefische hätte zwar vergleichbare Selektions-eigenschaften von Hamennetz und Flusseeeschwalben belegt. Vorhersagen bzgl. des Brutverlaufes wären anhand derartiger Korrelationen hingegen nicht möglich gewesen, weil einerseits zur Zeit der Fischerfassungen demographische Parameter wie z.B. Mortalitäts- oder Wachstumsraten der Küken direkt gemessen werden könnten, andererseits sich die Fischmengen später in der Saison nicht aus den Fangergebnissen des Frühjahrs prognostizieren lassen (Dänhardt unveröffentlicht). Dies trifft auch auf die großräumigen Abundanz-Indices zu, deren Korrelation mit dem Bruterfolg durch Hinzunahme weiterer Jahre schwächer geworden ist.

Die saisonalen Fischerfassungen mittels schiffsbasiertem Großhamen liefern jedoch eine Vielzahl anderer wertvoller Informationen. Davon die wichtigste ist die Beobachtung, dass es bei aller Variabilität wiederkehrende Phänomene und saisonale Muster gibt, die sich nur durch eine langfristige und standardisierte Erfassung entdecken lassen. Fallen „normale“ Ereignisse aus, ist dies möglicherweise ein Hinweis auf Engpässe in der Nahrungsversorgung. Betrifft dies die Hauptbeutearten der Seeschwalben, können diese anzeigen, ob es sich um ein lokales (am Fangplatz des Fischkutters) Phänomen handelt, oder sich zumindest auf das Jagdrevier der Seeschwalben erstreckt. Mit Hilfe dieser langjährigen Referenz lassen sich Beobachtungen

über die Brutsaison der Seeschwalben interpretieren. Hungern beispielsweise Küken, obwohl genug Heringe im Revier vorhanden sind, muss es andere Ursachen haben (z. B. fehlende Stinte, schlechtes Wetter o. ä.). Wenn Wittlinge wie 2016 und 2017 das Wattenmeer überschwemmen, aber nur 2017 und nicht 2016 verfüttert werden, weist das auf ausreichend Heringe 2016 hin (Dänhardt 2016a & 2017). Die für die Flusseeschwalben vom Banter See relevanten Ereignisse, die sich durch die Hamenfischerei abbilden und so alljährlich überprüfen lassen, sind

- Auftreten einjähriger Heringe zur Balz
- Auftreten der 0-Gruppen-Heringe ab dem Schlupf der ersten Küken
- Auftreten eines breiten Größenspektrums an Stinten über die gesamte Brutsaison
- Auftreten ergänzender Nahrungsfischarten wie Sprotten, Wittlinge, Stichlinge und juveniler Finten, letztere im Spätsommer zur Nahrungsversorgung der flüggen Küken
- Verlauf der Wassertemperatur (Geschwindigkeit des Anstiegs und absolute Schwelle) als Hinweis auf thermisch induzierte Abwanderung der Beutefische aus dem Jagdgebiet der Seeschwalben

Trotz dieser Vorteile ist auch die Hamenfischerei nicht die optimale Methode. Eine Punkterfassung, sei es mit herkömmlichem Hamen oder mit dem Staffelharnen (Dänhardt & Becker 2011b & 5.3.4), mag die Bedingungen im zentralen Jadebusen gut abbilden, ohne jedoch die (mittleren, minimalen, maximalen?) Bedingungen im Jagdgebiet der Seeschwalben zu reflektieren. Dennoch sind Erfassungsmethoden erforderlich, die

- die Saisonalität der Fischabundanz und -größen abbilden,
- repräsentative Abundanzmaße pelagischer Fische liefern,
- innerhalb des Jagdgebietes der Seeschwalben eine größere räumliche Auflösung haben und
- ein möglichst vollständiges Bild der gesamten Fischfauna liefern, um über die Nahrungsökologie der Seeschwalben hinaus weitere Anforderungen zu adressieren wie die Umsetzung der trilateralen Wattenmeerziele und der Meeresstrategie-Rahmenrichtlinie (s. u.).

Hierzu schlägt Dänhardt (2016b) eine Kombination verschiedener invasiver (geschleppte Netze) und nicht-invasiver (Hydroakustik) Erfassungsmethoden vor, die u. a. die Beuteverfügbarkeit der Seeschwalben besser repräsentieren dürften. Wie die Erkenntnisse aus dem vorliegenden Bericht Eingang in ein weiterentwickeltes Erfassungsdesign finden könnten, muss im Rahmen eines Forschungs- und Entwicklungsvorhabens überprüft werden, das in Anlehnung an Dänhardt (2016b) in Kapitel 6.3 skizziert wird.

Bis dahin sollte die Hamenfischerei aus o.g. Gründen nach bewährtem Muster fortgesetzt werden.

## 6.2.2 Trilaterale Schutzziele für Brutvögel und Fische

Den offiziellen Rahmen für das Management menschlicher Einflüsse auf das Wattenmeer und seine Schutzgüter und Prozesse bilden die trilateralen Wattenmeerziele, die im Wattenmeerplan festgeschrieben sind (CWSS 2010). Diese Ziele gelten für direkte oder indirekte menschliche Einflüsse (z. B. Küstenschutz, Hofstede 2009; Fischerei, Nehls et al. 2009; Klimawandel, Oost et al. 2009, Philippart & Epping 2009; Eutrophierung, van Beusekom et al. 2009), typische Wattenmeerhabitats (Salzmarschen, Esselink et al. 2009; Seegrasswiesen, van der Graaf et al. 2009a; Ästuare, Schuchardt & Scholle 2009) und prägende Artengruppen wie Makrozoobenthos (van der Graaf et al. 2009b) Meeressäuger (Reijnders et al. 2009), Fische (Jager et al. 2009) und Brutvögel (Koffijberg et al. 2009). Der Fortschritt ihrer Umsetzung wird regelmäßig einer Bewertung unterzogen, auf deren Grundlage Empfehlungen zum Erreichen der Ziele formuliert werden. Wie auch für die Gefährdungsanalyse der Roten Liste (z. B. Südbeck et al. 2007, Thiel et al. 2013) liegen der Bewertung der trilateralen Ziele Trendanalysen zugrunde. Die Vor- und Nachteile von langfristigen Abundanztrends zur Bewertung des Status beliebter Schutzgüter wurden in Kapitel 1.2 diskutiert. Diese Trends können lediglich Informationen über die Wirkung von Umweltveränderungen liefern, nicht jedoch für deren Ursachen. Sie können aber, wie im vorliegenden Fall, wissenschaftliche Untersuchungen stimulieren, deren Ergebnisse die beobachteten Bestandsveränderungen zumindest teilweise erklären können (vgl. 1.2). Zu den im Wattenmeerplan betrachteten Artengruppen zählen auch Brutvögel und Fische. Charakteristisch für die trilateralen Ziele sind einerseits weit gefasste Formulierungen, andererseits die Annahme, die Mechanismen zu kennen, die die Bestandstrends verursachen.

Die trilateralen Ziele für Brutvögel (CWSS 2010) fordern

- I. ausreichend Brut-, Nahrungs-, Mauser- und Rastgebiete, die eine natürliche Population unterstützen,
- II. ungestörte Passierbarkeit zwischen Brut-, Nahrungs-, Mauser- und Rastgebieten,
- III. Fluktuationen von Beutebeständen innerhalb der natürlichen Dynamik, und
- IV. Habitats, Beutebestände und Konnektivität zwischen Habitats, die einen günstigen Erhaltungszustand der Vogelpopulationen unterstützen.

Die trilateralen Ziele für Fische (CWSS 2010) fordern

- I. lebensfähige „Populationsbestände“ und eine natürliche Reproduktion typischer Fischarten des Wattenmeeres,
- II. Vorkommen und Häufigkeit von Fischarten entsprechend der natürlichen Dynamik unter (a)biotischen Bedingungen,

- III. günstige Lebensbedingungen für gefährdete Fischarten
- IV. Erhalt der Vielfalt der natürlichen Habitats als Grundlage für Laichmöglichkeiten und das Aufwachsen juveniler Fische und
- V. Erhalt und Wiederherstellung der Durchgängigkeit für die zwischen Wattenmeer und Binnengewässer wandernden Fische

Tulp et al. (2017) schlagen eine Konkretisierung der trilateralen Fischziele vor:

- I. Es darf im Wattenmeer keine menschengemachten Engpässe („Bottlenecks“) geben innerhalb des Lebenszyklus der Fische oder deren Ökosystemfunktionen (z. B. als Nahrung für Seevögel und Meeressäuger). Um dies zu gewährleisten, sollen erhalten oder verbessert werden
- II. robuste (widerstandsfähig gegenüber Extremereignissen) und überlebensfähige (selbsterhaltend) Populationen ästuariner Fischarten,
- III. die Funktion des Wattenmeeres als Aufwuchsgebiet
- IV. die Qualität und Quantität typischer Wattenmeerhabitats (relevant oder sogar essentiell für die Diversität von Arten und Funktionen wie Laichen, Aufwuchs etc.)
- V. Migrationswege wandernder Arten zwischen Wattenmeer und Flüssen
- VI. Schutz (i. S. der nationalen Roten Listen, z. B. Thiel et al 2013) gefährdeter Fischarten

Für die Bewertung der trilateralen Fisch- und Brutvogelziele haben die im vorliegenden Bericht präsentierten Untersuchungen für alle trilateralen Ziele für Vögel und Fische relevante und potenziell nutzbare Ergebnisse geliefert (6.1), indem die ersten beiden von fünf Schritten getan wurden, um menschliche Aktivität mit dem Ziel zu vereinbaren, einen guten Umweltzustand zu erhalten oder einen schlechten zu verbessern (vgl. 1.2). So zeigen die Langzeitbeobachtungen der demografischen Parameter, dass sich der Reproduktionserfolg der Flusseeeschwalben am Banter See in jüngerer Vergangenheit wieder verbessert hat, ein akuter Nahrungsmangel also offenbar nicht mehr existiert. Über die korrelativen Ansätze hinaus ließen sich funktionelle Beziehungen identifizieren, die den Bruterfolg der Seeschwalben steuern und die sowohl innerhalb als auch außerhalb menschlicher Beeinflussbarkeit liegen. So zeigten die systematischen, saisonal aufgelösten Fischerfassungen in Kombination mit Fütterungsbeobachtungen und der Erhebung reproduktionsbiologischer Parameter der Flusseeeschwalben, dass die Nahrungsselektion der Seeschwalben nur durch die Abbildung der potenziell verfügbaren Beutefische verstanden werden kann. Da energetisch weniger profitable Beutetiere nur dann verfüttert werden, wenn energiereichere Beutefische fehlen, zeigt das Verfüttern größerer Anteile energieärmer Beuteorganismen folglich einen Engpass in der Nahrungsversorgung an. Dieser Engpass kann einerseits

durch schlechte Jagdbedingungen zustande kommen, wie im stürmischen und regnerischen Jahr 2007, als trotz sehr großer Mengen an Heringen große Anteile an Wittlingen verfüttert wurden. Andererseits kann das Verfüttern unprofitabler Beuteorganismen wie kleiner oder energieärmer Tiere einen realen Mangel an hochwertiger Beute innerhalb des Jagdgebietes der Seeschwalben anzeigen, wie beispielsweise 2006. Die Flusseeeschwalben können bei Wegfallen von Heringen zwar auf Finten und Sprotten umstellen, diese Beutealternativen können aber den Wegfall der Hauptbeute meist nicht kompensieren (Schreiber 2007). Durch die Verhaltensadaptation der Flusseeeschwalben an die räumlich-zeitliche Variabilität der Verteilung ihrer Beute und der bevorzugten Verfütterung hochwertiger Beute dürfte sich ein Mangel an energiereichen Fischen eher abrupt anstatt kontinuierlich in den Fütterungen zeigen. Daraus folgt, dass die Abundanz energetisch hochwertiger Fischarten im Meer überschätzt werden könnte, wenn diesen Abschätzungen allein koloniebasierte Fütterungsbeobachtungen zugrunde lägen.

Um die Nahrungsversorgung der Seeschwalben sicher zu stellen, sollten anthropogene Beeinträchtigungen der Heringsrekrutierung sowohl im Laichgebiet, als auch auf dem Drift- bzw. Wanderweg und schließlich im Wattenmeer selbst konsequent minimiert werden, und zwar für die beiden Laichbestände, aus denen sich die Balz- und Kükennahrung speist (Klein 2017). Unter Berücksichtigung der Unterschiede zwischen den beiden Heringsbeständen hinsichtlich ihrer Phänologie, Wachstums- und Wanderhistorie und nicht zuletzt den Umwelteinflüssen (inklusive der fischereilichen Bewirtschaftung der Adultstadien) auf der Wanderung, reichen denkbare Maßnahmen vom Schutz und der Förderung von Laichsubstrat über Verringerung des Beifangs in der kommerziellen Fischerei bis zur Umsetzung der Maßgabe, dass „es [...] im Wattenmeer keine menschengemachten Engpässe („Bottlenecks“) [...] innerhalb des Lebenszyklus [...] [geben darf]“ (Tulp et al. 2017). Dies gilt entsprechend für den Stint, der durch die Allgegenwart eines breiten Größenspektrums die Reproduktion der Flusseeeschwalbe günstig beeinflussen und damit weitreichende Konsequenzen für die gesamte Brut-saison haben kann (vgl. Hennig et al. 2016).

Um zu beurteilen, ob Brut-, Nahrungs- und Rastgebiete ausreichend verfügbar und die Verbindungen zwischen ihnen gegeben sind, muss der Blick bei einer Vogelart wie der Flusseeeschwalbe mit einer transkontinentalen Zugroute zwangsläufig über das Wattenmeer hinausgehen. Folgerichtig sind Betrachtungen auf dem Zugweg und im Überwinterungsgebiet elementar (Becker et al. 2016), nicht nur um die relative Bedeutung der verschiedenen Stationen im Lebenszyklus auf die Populationsdynamik einer Art abschätzen zu können, sondern auch um Gefährdungen erkennen und abstellen zu können. Diese Forschungen stehen noch ganz am Anfang. Das dritte und vierte trilaterale Ziel für

die Brutvögel finden sich inhaltlich in den Zielen für die Fische wieder. Ob die Fluktuationen der Beutebestände sich jedoch innerhalb der natürlichen Dynamik bewegen, ist angesichts der weiten Wanderwege und „unnatürlicher (i. S. von anthropogener)“ Einflüsse auf die Hauptbeutefische der Seeschwalben schlichtweg nicht zu beurteilen. Die Wachstumsraten der Küken geben gute Hinweise auf die Beuteversorgung, allerdings zeigen die vorliegenden Ergebnisse, dass die Beuteverfügbarkeit durch viele Faktoren gesteuert wird, die auf sehr unterschiedlichen Raum-Zeit-Skalen wirksam werden. Von diesen Faktoren wären Wetterphänomene und die Vertikalverteilung der Fische nicht vom Menschen beeinflussbar, die Abundanz der Beutefische hingegen durchaus. So kann die anthropogene Sterblichkeit aller Stadien inklusive der Adulttiere reduziert werden, z. B. durch Regelungen der Fischerei (Hering) oder Fischpassagen an Wasserkraftwerken (Stint). Demgegenüber stehen durch menschliche Aktivität verfügbare Nahrungsquellen wie der Beifang kommerzieller Fischkutter und verletzte oder tote Tiere aus durchflussgekühlten Industrieanlagen.

Die Nahrungsversorgung spielt eine Schlüsselrolle in der Populationsdynamik der Flusseeeschwalben und versetzt sie erst in die Lage, auch unter widrigen Umweltbedingungen Küken großzuziehen. So hängen die Prädatorenabwehr, der Jagdaufwand und auch die Produktion von Nachgelegen vom Ernährungszustand der Elternvögel ab, so dass die Nahrungsverfügbarkeit über die Kondition der Altvögel nahezu jeden Aspekt des Lebenszyklus der Seeschwalben berührt. Management-Maßnahmen sollten folglich darauf abzielen, den Seeschwalben „zu helfen, sich selbst zu helfen“, indem menschengemachte Sterblichkeitsursachen der Beutefische konsequent minimiert werden.

Die Abundanz der Hauptbeutefische der Seeschwalben wird maßgeblich außerhalb des Wattenmeeres bestimmt und zwar von einer Reihe natürlicher (z. B. klimabedingte Rekrutierungsausfälle des Nordseeherings, Nash & Dickey-Collas 2005, Payne et al. 2009) und anthropogener (z. B. Durchgängigkeit der Wanderwege zwischen Flüssen und Küstenmeer diadromer Fischarten wie dem Stint) Einflüsse. Das trilaterale Hauptziel, dass es im Wattenmeer keine menschengemachten Engpässe geben darf (...) (Tulp et al. 2017), greift vor dem Hintergrund der hier präsentierten Ergebnisse jedoch zu kurz. Eine nachhaltige Bewirtschaftung auf der Grundlage einer holistischen, Ökosystem-basierten Betrachtung der Beutefischbestände könnte die Nahrungsgrundlage der Seeschwalben gewährleisten (Furness 2007).

Heringe, Stinte und Sprotten sind die prägenden Fischarten im Pelagial des Wattenmeeres und zwar über einen langen Zeitraum, innerhalb dessen es durchaus Extremereignisse gegeben hat. Die Funktion des Wattenmeeres als Aufwuchsgebiet ist hingegen für kaum eine Fischart quantifiziert worden und wird lediglich aus dem Vorkommen vorwiegend junger Fische und

einem plausiblen und konsistenten konzeptionellen Rahmen (Beck et al. 2001, Dahlgren et al. 2006, Sheaves 2009, Nagelkerken et al. 2015) hergeleitet (vgl. auch Abbildung 6.1.2 und Dänhardt 2015). Zum gegenwärtigen Wissensstand können weder die Funktion des Wattenmeeres als Fischaufwuchsgebiet noch die Qualität und Quantität typischer Wattenmeerhabitate für Fische beurteilt werden. Um diese – auch i. S. der trilateralen Erhaltungsziele für Fische – fundamentalen Wissenslücken zu schließen, bedarf es umfangreicherer, langfristiger und möglichst trilateraler Forschungsprogramme. Angesichts der zentralen Rolle der Nahrungsversorgung und ihrer weitreichenden Konsequenzen für nahezu alle Aspekte des Lebenszyklus der Flusseeeschwalben und anderer Seeschwalbenarten kann als prioritäres Ziel gelten, „iv) (...), Beutebestände (...) (sicherzustellen), die einen günstigen Erhaltungszustand der Vogelpopulationen unterstützen, und zwar über Aufrechterhaltung oder Verbesserung ii) robuste (r) und überlebensfähige (r) Populationen (ästuariner) Fischarten.“

### 6.2.3 Meeresstrategie-Rahmenrichtlinie

Neben den trilateralen Erhaltungszielen des Wattenmeerplans setzt die EU-Meeresstrategie-Rahmenrichtlinie als räumliche und inhaltliche Ergänzung zu den bereits länger bestehenden EU-Umweltrichtlinien (VS-RL, FFH-RL, WRRL) den rechtlichen Rahmen für den Natur- und Umweltschutz im Wattenmeer. Sie sieht vor, bis 2020 einen guten Umweltzustand zu erreichen, wofür u. a. eine Bewertung der Biodiversität (Deskriptor 1), des Vorkommens nicht heimischer Arten (Deskriptor 2) und des Nahrungsnetzes (Deskriptor 4) zugrunde gelegt wird.

Der Beitrag der Fischdaten zum Verständnis der Brutbiologie der Flusseeeschwalben ist vor allem im Kontext mit Deskriptor 4 relevant, der fordert, dass „alle bekannten Bestandteile der Nahrungsnetze der Meere [...] eine normale Häufigkeit und Vielfalt auf[weisen] und [...] auf einem Niveau [sind], das den langfristigen Bestand der Art sowie die Beibehaltung ihrer vollen Reproduktionskapazität gewährleistet“ (EU 2008). Um beurteilen zu können, ob die Häufigkeit oder Vielfalt eines Nahrungsnetzbestandteils „normal“ ist oder nicht, bedarf es einer Definition. Denkbar wäre der Bezug zu langfristigen Mittelwerten, z. B. der Abundanz, der Biomasse oder der Artenzahl oder auch das Auftreten wiederkehrender Phänomene, wie in 6.2.1. beschrieben. Der Vergleich aktueller Befunde mit einer historischen Referenzzönose (BioConsult Scholle & Schuchardt 2007) scheidet hingegen an methodischen Schwierigkeiten wie der Qualität der Dokumentation früherer Erhebungen bzgl. Aufwandsnormierung, Fanggerät und Fanggebiet oder der Annahme statischer Rahmenbedingungen in hoch dynamischen Systemen. Für die Beschreibung der Produktivität von Schlüsselarten oder trophi-

schen Beziehungen können die Hamenerfassungen ebenso wie für alle anderen Arten (s. u.) die erforderlichen Daten liefern, insbesondere wenn saisonale Erhebungen sicherstellen, dass die entsprechenden Zielarten auch erfasst werden.

Auch wenn für die vorliegenden Auswertungen im Originaltext des Deskriptors 4 die „Art“ eindeutig definiert ist, ist die Räuber-Beute-Beziehung zwischen den Flusseeeschwalben und den Fischen nur eine von vielen trophischen Interaktionen im Wattenmeer. Darüber hinaus gibt es zwischen Fischen und zwischen Fischen und wirbellosen Tieren mannigfaltige Nahrungsnetzbeziehungen, die jedoch nicht einmal ansatzweise verstanden sind oder gar quantifiziert werden können. Dazu gehören die Interaktionen zwischen Wittlingen, Grundeln und Nordseegarnelen (Janssen 2002), die periodisch Nahrungsnetzprozesse stark beeinflussen können, zuletzt 2016 und 2017, als Wittlinge massenhaft auftraten und auch die Erträge der Krabbenfischerei massiv beeinträchtigt haben. Hornhechte fressen Heringe, Stintefressen Garnelen und Grundeln, und Schollen, Flundern und Seezungen fressen viele Arten der epi- und endobenthischen Makrofauna. Von all diesen trophischen Interaktionen dürfte ob ihrer schiereren Menge die zwischen pelagischen Schwarmfischen wie Heringen, Sprotten und Sardellen und dem Zooplankton die Stoffflüsse am stärksten beeinflussen, worüber man im Wattenmeer so gut wie gar nichts weiß. Für all diese Beispiele, insbesondere jedoch für pelagische Fische, liefert die Hamenfischerei wichtige Informationen, ohne dabei jedoch die gezielte Erforschung der zugrunde liegenden Prozesse ersetzen zu können. Die systematische Umweltbeobachtung zeigt Veränderungen auf und kann dadurch die Erforschung der Wirkmechanismen initiieren.

Die Bewertung der *biologischen Vielfalt* („Die biologische Vielfalt wird erhalten. Die Qualität und das Vorkommen von Lebensräumen sowie die Verbreitung und Häufigkeit der Arten entsprechen den vorherrschenden physiografischen, geografischen und klimatischen Bedingungen.“) kann anhand von Hamenbefischungen an lediglich einer Station nur auf Artebene, nicht jedoch auf Habitat- oder Ökosystemebene erfolgen. Dennoch ist die Hamenerfassung im Kontext mit anderen Erhebungen und Untersuchungen ein potenziell wichtiger Baustein für eine Bewertung auf größerer räumlicher Skala. Mit Hilfe eines Mosaiks von Punkterfassungen können Aussagen zur *Verbreitung von Arten* getroffen werden. Durch methodische Standardisierung der Gewinnung und Aufarbeitung der Proben und in der Zusammenschau mit anderen Erhebungen lassen sich relative Veränderungen z. B. der artspezifischen Abundanz oder Biomasse indirekt als Veränderungen in der Population interpretieren. Dies ist der zentrale Wert langfristiger Monitoring-Programme und die einzige mögliche Approximation an reale Veränderungen in der Populationsgröße. Schließlich kann durch die Hamenbefischung Probenmaterial für weiterführende Untersuchungen gewonnen werden, z. B. zu Altersstruktur,

Geschlechterverhältnis, Reproduktions- und Mortalitätsraten oder der populationsgenetischen Struktur einer Art.

*Nicht-heimische Arten* sind ebenfalls Teil der Biodiversität. Ob jene, „die sich als Folge menschlicher Tätigkeiten angesiedelt haben, [nur] [...] in einem für die Ökosysteme nicht abträglichen Umfang vor[kommen]“, kann teilweise auch mittels Hamenfischerei überprüft werden. Die Trends ihrer Abundanz, ihr zeitliches Vorkommen und ihre räumliche Verteilung gestatten dieselben Aussagen wie für heimische Arten. Sofern das gewählte Fanggerät (hier: Hamennetz) geeignet ist, nicht-heimische und heimische Arten, die potenziell miteinander interagieren können, gleichermaßen repräsentativ zu fangen, können anhand des zahlenmäßigen Verhältnisses zwischen invasiven, nicht einheimischen Arten und einheimischen Arten erste Schlüsse über die Auswirkungen invasiver, nicht einheimischer Arten auf die Umwelt gezogen werden. Um diese Auswirkungen auf der Arten-, Habitat- und Ökosystemebene zu beschreiben und ggfs. darauf zu reagieren, müssen die funktionellen Beziehungen jedoch erforscht werden, was Monitoring-Programme durch das Sammeln von Probenmaterial unterstützen können.

Trotz des offensichtlichen Nutzens der Hamenerfassungen reichen diese allein nicht aus, den Informationsbedarf zur Umsetzung der Meeresstrategie-Rahmenrichtlinie zu decken:

- I. Es sind grundsätzlich saisonal und räumlich aufgelöste Beprobungen erforderlich, da ansonsten eine zeitliche und räumliche Verschiebung der Abundanz nicht von Veränderungen als Folge realer Bestandsrückgänge oder -zunahmen unterschieden werden können.
- II. Der Einsatz flexiblerer, aktiver Fangmethoden anstatt stationärer Erfassungen über einen relativ langen Zeitraum würde den schnellen Wechsel zwischen verschiedenen Gebieten gestatten und innerhalb einer definierten Zeit mehr Hols einbringen. So könnte die räumliche Variabilität wesentlich besser erfasst werden, die dann auch möglicherweise besser die Beuteverfügbarkeit der Seeschwalben abbildet und der ungleichmäßigen Verteilung insbesondere pelagischer Fische besser gerecht wird (vgl. Abbildung 6.1.1).
- III. Die gezielte Ergänzung invasiver (Netzfänge) mit nicht-invasiven (Hydroakustik) Erfassungsmethoden (Abbildung 4.1.1) würde weitere wertvolle Informationen zur räumlichen Verteilung der Beutefische der Seeschwalben und vor allem auch über ihren Aggregationsgrad liefern.
- IV. Schließlich sollten alle im Wattenmeer erhobenen Fischdaten im Kontext miteinander und zu Erhebungen außerhalb des Wattenmeeres interpretiert werden, um die Informationsausbeute der i. d. R. sehr aufwändigen und teuren Surveys zu maximieren.

## 6.3 Forschungsbedarf

Die vorliegenden Auswertungen haben gezeigt, dass Hamennetze und Flusseeeschwalben offenbar unterschiedliche Selektionseigenschaften haben, was sich in der mangelnden Korrelation zwischen den aufwandskorrigierten Fischmengen und den demographischen Parametern der Flusseeeschwalben zeigten. Um die Beziehung zwischen lokalem Fischbestand und Seeeschwalbenbrutbiologie besser darstellen zu können, ist eine Weiterentwicklung der Erfassungsmethodik erforderlich, wofür die in diesem Bericht diskutierten Ergebnisse und Erfahrungen die Grundlage bilden können.

Ein Erfassungstandard für Fische, der Daten liefert für möglichst viele Fragestellungen und Anforderungen, muss i) saisonal und ii) räumlich hinreichend auflösen, iii) muss invasive und nicht-invasive Methoden verbinden, iv) relevante Begleitparameter aufnehmen, sowie v) mit anderen Erhebungen harmonisierbare Daten liefern.

Im Zentrum eines neuen Erfassungstandards für Fische sollten geschleppte pelagische und am Grund fangende Netze in Kombination mit hydroakustischer Erfassung und der Aufnahme relevanter Begleitparameter stehen, die von einem kommerziellen Krabbenkutter aus eingesetzt werden können (Abbildung 6.3.1). Beide Ansätze (synchroner Einsatz eines pelagischen Scherbrettnetzes und einer 3-m-Baumkurre auf einem Krabbenkutter, Aufnahmen pelagischer Fische mit einem Split-Beam-Echolot) wurden für sich bereits erfolgreich getestet. Folgende Vorteile wären bei einer Kombination zu erwarten:

- I. Pro Tag können wesentlich mehr Hols eingebracht werden als mit einem Hamennetz, was eine deutlich größere Gebietsabdeckung ermöglicht, somit die räumliche Variabilität der Fischverteilung abbilden kann und die Datengrundlage für statistische Auswertungen durch eine höhere Stichprobenzahl verbessert
- II. Die Holdauer ließe sich verringern, wodurch der Gesamtfang kleiner werden würde und sich Probleme mit Quallen und massenhaft auftretenden Fischarten relativieren würden
- III. Anders als Hamenkutter gibt es genug Krabbenkutter an der deutschen Wattenmeerküste, die gechartert werden können. Die Krabbenfischer sind i. d. R. sehr ortskundig und können dadurch wertvolle Hinweise auf geeignete Fangplätze geben
- IV. Die Kombination eines pelagischen Scherbrettnetzes und einer 3-m-Baumkurre würde repräsentative Daten für wesentlich mehr Fischarten liefern und zudem die direkte Vergleichbarkeit mit dem Fischsurvey des AWI-Sylt und dem Demersal Young Fish Survey (DYFS) des Thünen-Instituts für Seefischerei gestatten (vgl. Tulp et al. 2017)

- V. Hydroakustische Erfassungen bieten die Möglichkeit, die unbeeinflusste Situation aufzunehmen und Informationen zur Verteilung der Biomasse pelagischer Schwarmfische wie Heringe, Stinten und Sprotten zu gewinnen. Zwar können anhand hydroakustischer Methoden weder Arten bestimmt noch verlässliche Längenverteilungen dargestellt werden, allerdings könnten diese Informationen aus dem pelagischen Scherbrettnetz gewonnen werden, dessen Fänge zugleich als Referenz für die Echos dienen können.

Diese Methodenkombination, die Dänhardt (2016b) zur Weiterentwicklung der Fischerfassungen im Niedersächsischen Wattenmeer ausführlich beschreibt, würde die Schwächen der Hamenfischerei zur Bemessung der Nahrungsgrundlage für die Flusseeeschwalben und andere piscivore Prädatoren ausgleichen,

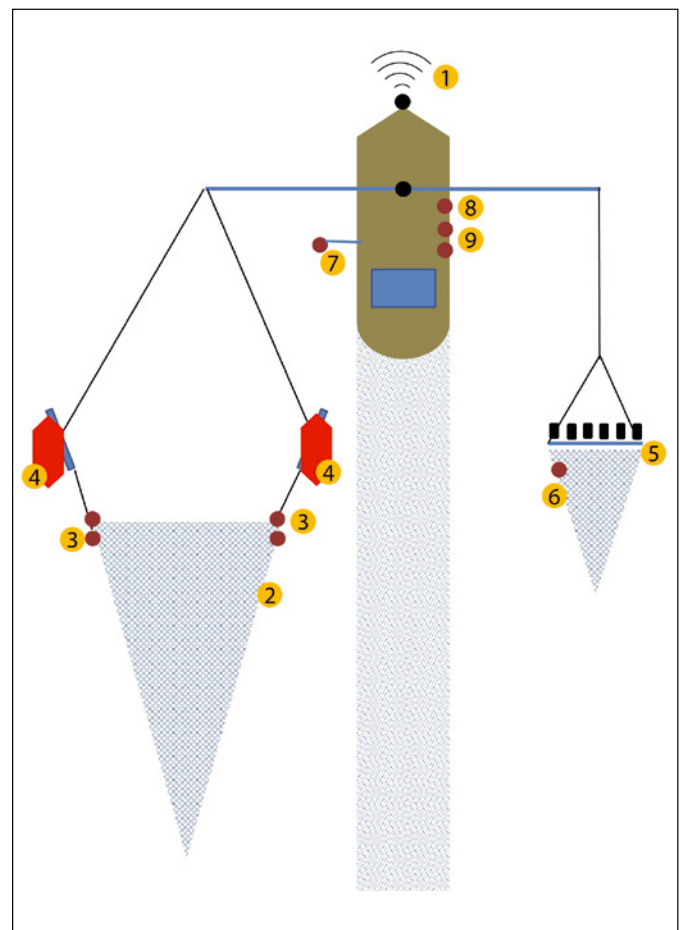


Abbildung 6.3.1 Schematische Zusammenfassung der vorgeschlagenen Erfassungsmethoden auf einem kommerziellen Krabbenkutter als Arbeitsplattform. 1. Split-Beam Echolot zur nicht-invasiven Erfassung pelagischer Fischechos, 2. Pelagisches Scherbrettnetz am Backbordausleger mit 3. Entfernungsmesssonden in jedem der vier Netzwinkel zur Bemessung der Netzöffnungsfläche und Datenlogger zur Messung von Wassertiefe, Wassertemperatur und Salzgehalt, 4. Fender, um die Fangtiefe konstant und unabhängig von der Schleppgeschwindigkeit zu halten, 5. 3-m-Baumkurre mit Rollengeschirre und 6. Datenlogger zur Messung von Wassertiefe, Wassertemperatur und Salzgehalt, 7. Nicht-mechanischer Strömungslogger, 8. Datenlogger Luftdruck und Lufttemperatur, 9. Zwei GPS-Geräte, die unabhängig voneinander den gesamten Cruise Track speichern.

eine bessere Anbindung an andere Erfassungsprogramme gewährleisten und vielfältige weitere Fragestellungen und Anforderungen adressieren können. Beispielsweise würde der neue Ansatz durch die Verwendung eines Grundschleppnetzes eine generelle Vergleichbarkeit mit dem DYFS und den sehr umfangreichen Untersuchungen zu den Auswirkungen von Offshore-Windenergieanlagen auf die Meeresumwelt gewährleisten, die standardmäßig mit einer 7-m-Baumkurre durchgeführt werden (BSH 2013). Da dieser Untersuchungsstandard des BSH pelagische Fische nicht berücksichtigt, könnte der hier vorgestellte Erfassungsansatz wertvolle Erfahrungen für die Weiterentwicklung des Standard-Untersuchungskonzeptes liefern.

Bevor jedoch bestehende oder zukünftige Erfassungen nach diesem Vorbild adaptiert bzw. aufgenommen werden können, muss eine systematische Erprobung erfolgen, die auch eine Vergleichsfischerei zwischen Hamen und Schleppnetzen beinhalten sollte. Dies ist ein fundamental wichtiger Schritt, denn es ist die methodische Konsistenz, die Zeitserien langfristig ihren Wert verschafft. Methodische Aspekte werden optimalerweise vor, spätestens jedoch unmittelbar nach Beginn einer langfristig geplanten Erfassung erschöpfend adressiert (vgl. 1.2).

Zusätzlich zu diesem bereits recht konkreten Forschungsbedarf zur Weiterentwicklung der Erfassungsmethoden gibt es weitere Themenfelder und Fragestellungen bzgl. ästuariner (Testa et al. 2017) und mariner (Österblom et al. 2017) Ökosysteme, die in zukünftigen Forschungsvorhaben bearbeitet werden müssen. Nach Testa et al. (2017) sollten für ästuarine Ökosysteme (1) räumlich auflösende Datenserien etabliert, fortgeführt und erweitert werden, (2) experimentelle Forschungsansätze wiederbelebt werden, (3) diagnostische Modelle in die Ökosystemforschung integriert werden, und (4) die Verbindung zwischen Grundlagenforschung und angewandter Forschung verbessert werden. Als relevante Fragestellungen werden betrachtet, (a) wie die Funktion von Nahrungsnetzen auf ein sich veränderndes Klima und Nährstoffeinträge reagiert, (b) wie sich restaurierte Ökosysteme langfristig entwickeln und verhalten, (c) wie das Klima die Saisonalität ästuariner Ökosystemprozesse beeinflussen könnte, (d) wie Ästuare das globale Kohlenstoffbudget beeinflussen und wie mögliche Rückkopplungen aussehen könnten, und schließlich (e) wie tidenbeeinflusste Feuchtgebiete auf den Meeresspiegelanstieg reagieren. Österblom et al. (2017) treten dafür ein, den Forschungsfokus in marinen Ökosystemen auf die Interaktion verschiedener Einflussgrößen, Schwellen in Ökosystemen und schließlich auf die Dynamik Sozio-ökologischer Systeme zu legen.

All diese Vorschläge spiegeln direkt oder indirekt verschiedene Facetten der Kernfrage der Ökologie überhaupt wider: Was steuert die Verteilung von Tieren in Zeit und Raum? Diese Frage ist auch entscheidend, um biologische Interaktionen wie Räuber-

Beute-Beziehungen zu verstehen und schließlich menschliche Einflüsse identifizieren und ggfs. abstellen zu können.

Rauschen auf der einen Skala kann durch Muster auf einer anderen Skala verursacht werden. Die lokale Nahrungsverfügbarkeit für die Flusseeeschwalben und andere Fisch-fressende Tiere im Wattenmeer darf daher nicht isoliert betrachtet werden, sondern muss in einem größerem Zusammenhang gesehen werden: Nur eine hohe Abundanz der Beutefische in der Nordsee bzw. der Deutschen Bucht kann zu einer guten Nahrungsverfügbarkeit im Wattenmeer und damit im kolonienahen Jagdhabitat der Flusseeeschwalben führen. Für die Flusseeeschwalben und andere piscivore Tiere des Küstenmeeres gilt es daher, zunächst die Prozesse zu erforschen, die die Produktion der Beutefische steuern. Diese sogenannte Rekrutierungsforschung, die auf den norwegischen Fischereibiologen Johan Hjort zurückgeht (Hjort 1914), wird im Lichte grundlegender Ökosystemveränderungen durch den Klimawandel und intensive, oft nicht nachhaltige Ressourcennutzung (Engelhard et al. 2014) dringender gebraucht denn je. Dennoch wird ein drastischer Rückgang der Forschung über Rekrutierungsprozesse beobachtet, was jedoch keineswegs daran liegt, dass alle Forschungsfragen beantwortet oder die Antworten nicht mehr relevant wären. Vielmehr setzen Förderprogramme (Top-down-Forschung) mittlerweile andere Schwerpunkte, und die Forschungsgelder fließen in andere Themenbereiche (Rice & Browman 2014).

Die Verteilung der Seeschwalben ist wesentlich besser festzustellen und daher auch besser verstanden als die ihrer Beutefische. Die Verteilung der Seeschwalben kann sich über Feindvermeidungsverhalten auf die Verteilung der Fische auswirken (5.3.4), allerdings dürfte die Fischverteilung die Verteilung der Seeschwalben wesentlich stärker beeinflussen (Becker et al. 1993, Freseman 2008). Der Erforschung der Faktoren, die die Verteilung der Fische und dadurch die Räuber-Beute-Überlappung steuern, geht jedoch die Kenntnis voraus, woher die Fische eigentlich kommen. Was steuert die Produktion, was limitiert sie und wie hoch und welcher Natur (natürlich oder anthropogen?) ist die Mortalität in den Gebieten bzw. entlang der Wander- oder Driftwege, in bzw. auf denen sich die verschiedenen Lebensstadien der Fische befinden (Abbildung 6.3.2)?

Die Verbindung oder Konnektivität zwischen den stadienspezifischen Aufenthaltsorten der Fische ist ein klassisches Skalenproblem und bezieht sich sowohl auf weite Wanderungen zwischen Laich- und Aufwuchsgebiet als auch auf zeitlich und räumlich kleinskaligere Bewegungen wie Habitatwechsel innerhalb eines Stadiums (vgl. Abbildung 2.3.1 & 2.4.1). Letzteres dürfte insbesondere im Gezeitenbereich des Wattenmeeres eine hohe Bedeutung haben. Umweltfaktoren wirken auf individueller Ebene auf die Physiologie, die das Verhalten steuert. Daraus

wiederum ergibt sich die Verteilung in Zeit und Raum (Piersma & van Gils 2011).

Das zentrale Leitbild der Seeschwalbenforschung des Instituts für Vogelforschung ist ein erweitertes Verständnis davon, wie die Variation des Beuteerwerbs und der Beutenutzung die Variabilität innerhalb des Lebenszyklus und der Lebensgeschichte der Seeschwalben formt, was die evolutiven Konsequenzen sind, wie individuelle Prozesse von der Umwelt beeinflusst werden und welchen relativen Beitrag individuelle Eigenschaften und Umweltfaktoren zur Lebensgeschichte und schließlich zur Populationsdynamik leisten. In diesem Kontext kommt der Umweltvariablen Nahrungsversorgung eine zentrale Bedeutung zu.

Für ein besseres Verständnis der Räuber-Beute-Beziehungen sollten aufbauend auf den hier präsentierten und diskutierten Forschungsergebnissen folgende funktionelle Aspekte untersucht werden:

- Ökophysiologie der Fische: optimale und kritische Bereiche abiotischer Umweltfaktoren wie Temperatur, Salinität etc.
- Arten-Habitat-Beziehungen: artspezifische Habitatdefinition, Qualität und Quantität von Habitaten, Habitatwert (zufällig, wichtig, essentiell?), räumliche Abgrenzung

- Skalenabhängige Konnektivität: großskalig: diadrome (Stint) und marine (Hering) Wanderungen, kleinskalig: (tidenabhängige) Nutzung des Habitatmosaiks, Reaktion auf Temperaturextreme
- Auswirkungen verschiedener Beutekombinationen auf Reproduktionsparameter der Seeschwalben:
  - Relative Bedeutung des Stintes im Vergleich zum Hering
  - Vorkommen von Fischlarven im Jadebusen und Bedeutung für die Kükenaufzucht
  - Die Bedeutung von Kabeljauartigen für die Entwicklung und das Überleben der ausfliegenden Jungvögel
- Beuteverfügbarkeit:
  - Temperaturabhängigkeit der Ein- und Abwanderung wichtiger Beutefische und Bedeutung für den Termin der Eiablage und die Gelegegröße bzw. die Kondition und Überlebensrate der ausfliegenden Jungen
  - Identifizieren und Quantifizieren von Mechanismen, die die Beutefische in Reichweite der Seeschwalben bringen (z. B. Beutespektrum der Beutefische)
  - Strategien der effektiven Nutzung von Nahrungsfischschwärmen durch die Altvögel: Beobachtungen aufeinanderfolgender Kükenfütterungen durch individuell markierte Altvögel vor der Frage, ob eine Beutefischart

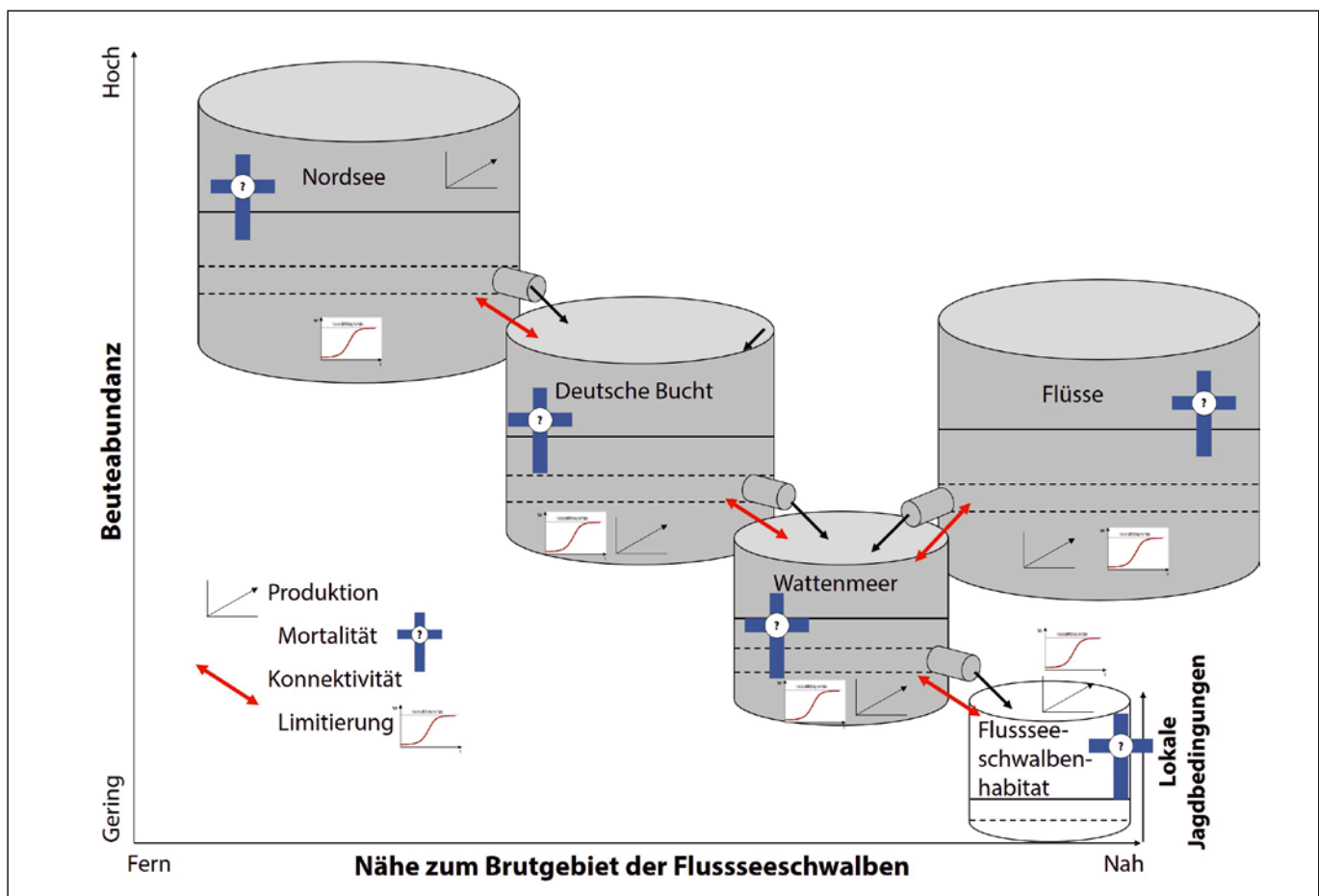


Abbildung 6.3.2: Energiefluss zu den Seeschwalben über verschiedene räumliche Skalen, ergänzt um Schlüsselprozesse, die die Nahrungsverfügbarkeit für die Flusseeeschwalben steuern können (erweitert nach Dänhardt 2010).

nacheinander mehrfach auftritt als Hinweis, dass ein Fischschwarm mehrmals aufgesucht und ausgebeutet wird – „local enhancement“; Buckley 1997).

- ♦ Eindeutige Zuordnung der Beutefische der Seeschwalben zu einem Laichbestand (Otolithenmikrostruktur, Otolithenmikrochemie, Parasiten)
- ♦ Einfluss der Schadstoffbelastung der Beutefische auf die Populationsdynamik der Seeschwalben

Parallel sollten mögliche Einflüsse auf o.g. funktionelle Beziehungen untersucht werden:

- ♦ Entwicklung von Kriterien, um zwischen natürlicher Dynamik und menschlichen Einflüssen unterscheiden zu können
- ♦ Anthropogene Modifizierung möglicherweise essentieller Fischhabitate
- ♦ Kumulative Effekte

- ♦ Anthropogene Mortalitätsquellen identifizieren, quantifizieren und abstellen

Für eine Bewertung des gegenwärtigen Status müssen schließlich Zielvorstellungen entwickelt werden.

Die Nahrungsverfügbarkeit wirkt auf vielfältige Weise auf die meisten demografischen Parameter der Flusseeeschwalben. Sie ist jedoch nicht nur für das Überleben der Küken und weitere Aspekte im Brutgebiet entscheidend, sondern wirkt sich auch auf dem Zug und im Überwinterungsgebiet aus. An vielversprechende Voruntersuchungen anknüpfend (Becker et al. 2016) wird ein zukünftiger Forschungsschwerpunkt des IfV sein, besser zu verstehen, wie das Überleben im Überwinterungsgebiet, Ankunftsdatum und -gewicht sowie der Termin der Eiablage von Umweltvariablen abhängt.

## 7. Danksagung

Für die gewissenhafte Datenerhebung und den professionellen Forschungsbetrieb in der Brutkolonie am Banter See gilt ein herzlicher Dank: A. Braasch, C. Bauch und L. Szostek (Leitung der Feldstation im Berichtszeitraum), G. Wagenknecht (Datenaufnahme und -haltung), Ö. Aktener, S. Bem, L.-M. Bösch, J. Bojic, M. Bourgeois, K. Breuer, J. Buddemeier, T. Büntemeier, N. Eckstein, J. Erber, G. Garcia, E. Göckus, S. Haskamp, S. Hoffmann, B. Holtmann, J. Krauss, S. Lange, F. Leder, A. Loots, A. Ostendorp, C. Paterlini, L.-K. Peters, F. Pirschel, S. Reinhardt, M. Ruiz Minano, M. Sánchez-Fortún Burriel, L. Schmidt, E. Schöll, J. Spieker, J. Sprenger, M.-T. Stiegler, N. Tönjes, A. Vulcano, K. Weißenfels, S. Weitekamp, S. Wolf, C. Wolter (Fütterungsbeobachtungen). Für die tatkräftige Unterstützung während der schönen wenn auch anstrengenden Stunden auf See sei Kapitän K.-H. Rostek (MS „Conger“, Varel) herzlich gedankt. Die fleißigen Hände bei der Fangaufarbeitung an Bord der MS „Conger“

gehörten S. Borchardt, A. Braasch, S. Broders, T. Dänhardt, N. Dieck, H. Dries, A. Duse, V. Erdwiens, A. Ernst, V. Fischer, T. Fresemann, J. Friese, J. Hartmann, M. Hufnagl, R. Jenderze, G. Klasing, R. Klinger, H. Kuhlmann, A. Meyer, O. Pantel, P. Pantel, G. Pelz, J. Peschutter, A. Schareck, K. Schneider, R. Schneider, E. Sulanke, T. Thalmann, A. Wilken, J. Wilken und T. Winkler. Ein besonderer Dank gilt dem wichtigsten Besatzungsmitglied der MS „Conger“, L. Rostek, die für das leibliche Wohl an Bord sorgte. Gestaltung und Satz des vorliegenden Berichtes verdanken wir T. Dänhardt. Ohne die dauerhafte Unterstützung der Nationalparkverwaltung Niedersächsisches Wattenmeer hätte die Fischdatenserie ihre heutige Länge nicht annähernd erreicht. Hierfür danken wir stellvertretend P. Südbeck. Die finanzielle Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft (BE-916) und der Niedersächsischen Wattenmeerstiftung (53-NWS-41/04) sei ausdrücklich gewürdigt.

# 8. Literatur

- Aebischer NJ, Coulson JC, & Colebrook JM (1990) Parallel long-term trends across four marine trophic levels and weather. *Nature* 347: 753 – 755
- Alder J, Campbell B, Karpouzi V, Kaschner K & Pauly, D (2008) Forage fish: from ecosystems to markets. *Annu Rev Environ Resour* 33: 153 – 166
- Angelier F, Shaffer SA, Weimerskirch H, Trouvé C, Chastel (2007) Corticosterone and foraging behavior in a pelagic seabird. *Phys Biochem Zool* 80: 283 – 293
- Arnold JM, Hatch JJ, & Nisbet ICT (2004) Seasonal declines in reproductive success of the common tern *Sterna hirundo*: timing or parental quality? *J Avian Biol* 35 (1): 33 – 45
- Arnold JM, Hatch JJ & Nisbet ICT (2006) Effects of egg size, parental quality and hatch-date on growth and survival of Common Tern *Sterna hirundo* chicks. *Ibis* 148 (1): 98 – 105
- Arnold JM, Oswald SA, Voigt CC, Palme R, Braasch A, Bauch C & Becker PH (2008) Taking the stress out of blood collection: comparison of field blood-sampling techniques for analysis of baseline corticosterone. *J Avian Biol* 39: 588 – 592
- Bairlein F, Dierschke J, Dierschke V, Salewski V, Geiter O, Hüppop K, Köppen U, Fielder W (2015) Atlas des Vogelzugs AULA Wiebelsheim, 571 Seiten ISBN-10: 3891047703
- Bakun A, Babcock EA, Lluch-Cota SE, Santora C & Salvadeo CJ (2010) Issues of ecosystem-based management of forage fisheries in “open” non-stationary ecosystems: the example of the sardine fishery in the Gulf of California. *Rev Fish Biol Fish*, 20 (1): 9 – 29
- Baptist MJ & Leopold MF (2010) Prey capture success of Sandwich Terns *Sterna sandvicensis* varies non-linearly with water transparency. *Ibis* 152 (4): 815 – 825
- Barrett RT (2002) Atlantic puffin *Fratercula arctica* and common guillemont *Uria aalge* chick diet and growth as indicators of fish in the Barents Sea. *Mar Ecol Prog Ser* 230: 275 – 287
- Barrett RT, Camphuysen KC, Anker-Nilssen T, Chardine JW, Furness RW, Garthe S, & Veit RR (2007) Diet studies of seabirds: a review and recommendations *ICES J Mar Sci* 64 (9): 1675 – 1691
- Bauch C, Becker PH & Verhulst S (2013) Telomere length reflects phenotypic quality and costs of reproduction in a long-lived seabird. *Proc R Soc B* 280 (1752): 2012 – 2540
- Baumann H, Mahl Zahn AM, Voss R & Temming A (2009) The German Bight (North Sea) is a nursery area for both locally and externally produced sprat juveniles *J Sea Res* 61: 234 – 43
- Beck MW, Heck KL, Able KW, Childers DL, Eggleston DB, Gillanders BM, Halpern B, Hays CG, Hoshino K, Minello TJ, Orth RJ, Sheridan PF, & Weinstein MP (2001) The identification, conservation, and management of estuarine and marine nurseries for fish and invertebrates. *Bioscience* 51 (8): 633 – 641
- Becker PH (1984) Umsiedlung einer Flußseeschwalben-Kolonie in Wilhelmshaven. *Ber Dtsch Sekt Int Rat Vogelschutz* 24: 111 – 119
- Becker PH (1991) Population and contamination studies in coastal birds with special reference to the Common Tern (*Sterna hirundo*). In: Perrins CM, Lebreton JD & Hiron GJM (Hrsg.): *Bird population studies: Relevance to conservation and management*. Oxford University Press, Oxford: 433 – 460
- Becker PH (1996) Flußseeschwalben (*Sterna hirundo*) in Wilhelmshaven *Oldenburger Jahrbuch* 96: 263 – 296
- Becker PH (1998) Langzeittrends des Bruterfolgs der Flusseeeschwalbe *Sterna hirundo* und seiner Einflussgrößen im Wattenmeer *Vogelwelt* 119: 223 – 234
- Becker PH (2003) Biomonitoring with Birds. In: Markert BA, Breure AM, & Zechmeister, HG (Hrsg.): *Bioindicators and Biomonitoring – Principles, Assessment, Concepts* Elsevier, Oxford: 677 – 736
- Becker PH (2010) Populationsökologie der Flusseeeschwalbe: Das Individuum im Blickpunkt In: Bairlein F, & Becker PH (Hrsg.) *100 Jahre Institut für Vogelforschung, „Vogelwarte Helgoland“* Aula Verlag, Wiebelsheim, 137 – 155
- Becker PH (2015) In search of the gap: Temporal and spatial dynamics of settling in Common Tern recruits. *Behav Ecol Sociobiol* 69: 1415 – 1427
- Becker PH & Fink P (1985) Witterung und Ernährungssituation als entscheidende Faktoren des Bruterfolgs der Flusseeeschwalbe (*Sterna hirundo*) *J Ornithol* 125: 393 – 404
- Becker PH & Specht R (1991) Body mass fluctuations and mortality in the Common Tern *Sterna hirundo* chicks dependent on weather and tide in the Wadden Sea. *Ardea* 79: 45 – 56
- Becker PH & Wendeln H (1996) Reproduktionsstrategien langlebiger Vögel: Neue Einblicke durch Markierung mit Transpondern *Verh Dtsch Zool Ges* 89: 117
- Becker PH & Wink M (2003) Influences of sex, sex composition of brood and hatching order on mass growth in Common Terns (*Sterna hirundo*) *Behav Ecol Sociobiol* 54: 136 – 146
- Becker PH & Ludwigs J-D (2004) *Sterna hirundo*, Common Tern, BWP update Vol 6: 91 – 137
- Becker PH, Frank D & Walter U (1987) Geographische und jährliche Variation der Ernährung der Flußseeschwalbe (*Sterna hirundo*) an der Nordseeküste *J Ornithol* 128: 457 – 475
- Becker PH, Baum I & Marsh SL (1991) Warum wechseln Flusseeeschwalben zwischen Nahrungsquellen im Wattenmeer und Binnenland? *Verh Dtsch Zool Ges* 84: 299 – 300
- Becker PH, Frank D & Sudmann SR (1993) Temporal and spatial pattern of common tern (*Sterna hirundo*) foraging in the Wadden Sea. *Oecologia* 93 (3): 389 – 393
- Becker PH, Troschke T, Behnke A & Wagener M (1997) Flüge Küken der Flusseeeschwalbe (*Sterna hirundo*) verhungern während Hitzeperioden. *J Ornithol* 138: 171 – 182
- Becker PH, Ludwigs J-D, & Wagener M (2001) Neue Chance für den Nordsee-Kabeljau: Seevögel machen bereits im Sommer 2001 auf starken Jahrgang aufmerksam *Inf Fischwirtsch Fischereiforsch* 48: 164 – 165
- Becker PH, Voigt CC, Arnold JM, & Nagel R (2006) A non-invasive technique to bleed incubating birds without trapping: A blood-sucking bug in a hollow egg. *J Ornithol* 147: 115 – 118
- Becker PH, Schmaljohann H, Riechert J, Wagenknecht G, Zajkova Z & González-Solís J (2016) Common Terns on the East-Atlantic Flyway: Temporal-spatial distribution during the non-breeding period *J Ornithol* 157: 927 – 940
- Belyania TJ (1969) Synopsis of biological data on smelt, *Osmerus eperlanus* L. *FAO Fish Synopsis* 78, 55 Seiten
- Berghahn R (1996) Episodic mass invasions of juvenile gadoids into the Wadden Sea and their consequences for the population dynamics of brown shrimp (*Crangon crangon*). *Mar Ecol* 17 (1 – 3): 251 – 260

- Blew J, Günther K, Hälterlein B, Kleefstra R, Laursen K & Scheiffarth G (2015) Trends of Migratory and Wintering Waterbirds in the Wadden Sea 1987/1988 – 2011/2012. Wadden Sea Ecosystem 34 Common Wadden Sea Secretariat, Joint Monitoring Group of Migratory Birds in the Wadden Sea, Wilhelmshaven, Germany
- Blew J, Günther K, Hälterlein B, Kleefstra R, Laursen K & Scheiffarth G (2016) Trends of Migratory and Wintering Waterbirds in the Wadden Sea 1987/1988 – 2013/2014. Wadden Sea Ecosystem No. 37. Common Wadden Sea Secretariat, Joint Monitoring Group of Migratory Birds in the Wadden Sea, Wilhelmshaven, Germany
- Boecker M (1967) Vergleichende Untersuchungen zur Nahrungs- und Nistökologie der Flußseeschwalbe *Sterna hirundo* L und der Küstenseeschwalbe *Sterna paradisaea* Pont. Bonn Zool Beitr 18: 15 – 126
- Bolle LJ, Dickey-Collas M, van Beek JK, Erfremeyer PL, Witte JL, van der Veer HW & Rijnsdorp AD (2009) Variability in transport of fish eggs and larvae III: Effects of hydrodynamics and larval behaviour on recruitment in plaice Mar Ecol Prog Ser 390: 195 – 211
- Boyd I, Wanless S & Camphuysen CJ (2006) Top predators in marine ecosystems: their role in monitoring and management Cambridge University Press
- Braasch A, Schauth C & Becker PH (2009) Post-fledging body mass as a determinant of subadult survival in Common Terns *Sterna hirundo*. J Ornithol 150: 401 – 407
- Breckling P & Neudecker T (1994): Monitoring the fish fauna in the Wadden Sea with stow nets (part 1): A comparison of demersal and pelagic fish fauna in a deep channel Arch Fish Mar Res 42 (1): 3 – 15
- Brown GE, Rive AC, Ferrari MCO & Chivers DP (2006) The dynamic nature of antipredator behavior: prey fish integrate threat-sensitive anti-predator responses within background levels of predation risk. Behav Ecol Sociobiol 61: 9 – 16
- BSH (2013) Standard Untersuchungen der Auswirkungen von Offshore-Windenergieanlagen auf die Meeresumwelt (StUK4). Bundesamt für Seeschifffahrt und Hydrographie, Hamburg/Rostock, 86 Seiten
- Buck CL, O'Reilly KM & Kildaw SD (2007) Interannual variability of black-legged kittiwake productivity is reflected in baseline plasma corticosterone. Gen Comp Endocrinol 150: 430 – 436
- Buckley NJ (1997) Spatial-concentration effects and the importance of local enhance-ment in the evolution of colonial breeding in seabirds. Am Nat 149: 1091 – 1112
- Burger J, Nisbet ICT & Gochfeld M (1996) Temporal patterns in reproductive success in the endangered roseate tern (*Sterna dougallii*) nesting on Long Island, New York, and Bird Island, Massachusetts. Auk 113: 131 – 142
- Cairns DK (1988) Seabirds as indicators of marine food supplies Biol Oceanogr 5(4): 261 – 271
- Camphuysen CJ, & Webb A (1999) Multi-species feeding associations in North Sea seabirds: jointly exploiting a patchy environment. Ardea 87 (2): 177 – 198
- Common Wadden Sea Secretariat (2010) Wadden Sea Plan 2010. Eleventh Trilateral Governmental Conference on the Protection of the Wadden Sea. Common Wadden Sea Secretariat, Wilhelmshaven, Germany. 89 Seiten
- Common Wadden Sea Secretariat 2016. Report on the State of Conservation of the World Heritage property “The Wadden Sea (N1314)”. Wilhelmshaven, Germany.
- Coulson JC (2016) A review of philopatry in seabirds and comparisons with other waterbird species. Waterbirds 39: 229 – 326
- Cury P, Shannon LJ, & Shin Y-J (2003) The functioning of marine ecosystems: a fisheries perspective In Responsible Fisheries in the Marine Ecosystem. In: Sinclair M, & Valdimarsson G (Hrsg) CAB International, Wallingford
- Cury P, Bakun A, Crawford RJM, Jarre A, Quinones RA, Shannon LJ, & Verheye HM (2000) Small pelagics in upwelling systems: patterns of interaction and structural changes in “wasp-waist” ecosystems. ICES J Mar Sci 57: 603 – 618
- Cushing DH (1969) The regularity of the spawning season of some fishes. Journal du Conseil International d'Exploration de la Mer 33: 81 – 92
- Cushing DH (1990) Plankton production and year-class strength in fish populations: An update of the match/ mismatch hypothesis. Advances in Marine Biology 26: 249 – 293
- Daan N (2015) Sticklebacks. In: Heessen HJL, Ellis JR, & Daan N (Hrsg.) Fish Atlas of the Celtic Sea, North Sea, And Baltic Sea. KNNV Publishing, Wageningen Academic Publishers, 572 Seiten
- Daan S, Dijkstra C & Tinbergen JM (1990) Family planning in the kestrel (*Falco tinnunculus*): the ultimate control of covariation of laying date and clutch size. Behaviour 114: 83 – 116
- Dahlgren CP, Kellison GT, Adams AJ, Gillanders BM, Kendall MS, Layman CA, Ley JA, Nagelkerken I & Serafy JE (2006) Marine nurseries and effective juvenile habitats: concepts and applications. Mar Ecol Prog Ser 312: 291 – 295
- Dänhardt A (2010) The spatial and temporal link between Common Terns *Sterna hirundo* and their prey fish in the Wadden Sea. Dissertationsschrift Carl von Ossietzky Universität Oldenburg und Institut für Vogelforschung „Vogelwarte Helgoland“, Wilhelmshaven, 117 Seiten
- Dänhardt A (2015) Die Meeresfische in der Jade. In: OLV und BSH (Hrsg.) Die Jade Flusslandschaft am Jadebusen Landes- und naturkundliche Beiträge zu einem Fluss zwischen Moor, Marsch und Meer Isensee Verlag Oldenburg, S 196 – 205
- Dänhardt A (2016a) Biodiversität der Fische und ihre Bedeutung für Seevögel im Nahrungsnetz des Jadebusens. Forschungsbericht im Auftrag der Nationalparkverwaltung Niedersächsisches Wattenmeer. Jesteburg/Lüllau, 50 Seiten
- Dänhardt A (2016b) Erfassung der Fischfauna der niedersächsischen Küstengewässer unter Einsatz von Ankerhamen als Beitrag zum Monitoring der nach der FFH-Richtlinie relevanten Fischarten und als Beitrag zur Meeresstrategie-Rahmenrichtlinie, Deskriptoren 1 (Biodiversität) und 4 (Nahrungsnetz). Projektabschlussbericht 2016 im Auftrag der Nationalparkverwaltung Niedersächsisches Wattenmeer. Jesteburg/Lüllau, 49 Seiten
- Dänhardt A (2017) Biodiversität der Fische und ihre Bedeutung für Seevögel im Nahrungsnetz des Jadebusens. Forschungsbericht im Auftrag der Nationalparkverwaltung Niedersächsisches Wattenmeer. Jesteburg/Lüllau, 51 Seiten
- Dänhardt A & Becker PH (2008) Die Bedeutung umweltbedingter Verteilungsmuster von Schwarmfischen für Seevögel im Ökosystem Niedersächsisches Wattenmeer. Abschlussbericht des Projektes 53-NWS-41/04, Niedersächsische Wattenmeerstiftung, 248 Seiten
- Dänhardt A & Becker PH (2011a) Herring and sprat abundance indices predict chick growth and reproductive performance in common terns breeding in the Wadden Sea. Ecosystems 14: 791 – 803
- Dänhardt A & Becker PH (2011b) Does small-scale vertical distribution of juvenile schooling fish affect prey availability to surface-feeding seabirds in the Wadden Sea? J Sea Res 65(2), 247 – 255
- Dänhardt A & Vorberg R (2012) Die räumlich-zeitliche Variabilität der Fischfauna im Wattenmeer vor dem Hintergrund der

- Meeresstrategie-Rahmenrichtlinie. Analyse von Fischmonitoringdaten aus der Jade und dem Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer. Fachgutachten im Auftrag des Niedersächsischen Landesbetriebes für Wasserwirtschaft, Küsten- und Naturschutz und des Landesbetriebes für Küstenschutz, Nationalpark und Meeresschutz Schleswig-Holstein Buchholz in der Nordheide, 31. Juli 2012, 92 Seiten
- Dänhardt A, Fresemann T & Becker PH (2011) To eat or to feed? Prey utilization of Common Terns *Sterna hirundo* in the Wadden Sea J Ornithol 152: 347 – 357
- De Leeuw JJ, Dekker W & Buijse AD (2008) Aiming at a moving target, a slow hand fails! 75 years of fisheries management in Lake IJsselmeer (the Netherlands) J Sea Res 60(1), 21 – 31
- Diamond AW & Devlin CM (2003) Seabirds as indicators of changes in marine ecosystems: ecological monitoring on machias seal island. Env Mon Assess 88: 153 – 175
- Dickey-Collas M, Bolle LJ, van Beek JK & Erfemeijer PL (2009) Variability in transport of fish eggs and larvae II Effects of hydrodynamics on the transport of Downs herring larvae. Mar Ecol Prog Ser 390, 183 – 194
- Dittmann T & Becker PH (2003) Sex, age, experience and condition as factors affecting arrival date in prospecting common terns, *Sterna hirundo*. Animal Behaviour 65(5): 981 – 986
- Dittmann T & Becker PH (2012) Umweltqualitätsziele für die Kontamination von Eiern mariner Vogelarten der Nordsee mit Quecksilber und Organochlorverbindungen Gefahrstoffe – Reinhaltung der Luft 72: 139 – 144
- Dittmann T, Becker PH, Bakker J, Bignert A, Nyberg E, Pereira, MG, Pijanowska U, Shore R, Stienen EWM, Toft GO & Marencic H (2012) Large-scale spatial pollution patterns around the North Sea indicated by coastal bird eggs within an EcoQO programme Environ Sci Pollut Res 19: 4060 – 4072
- Doody LM, Wilhelm SI, McKay DW, Walsh CJ & Storey AE (2008) The effects of variable foraging conditions on common murre (*Uria aalge*) corticosterone concentrations and parental provisioning Horm Behav 53: 140 – 148
- Drent RH & Daan S (1980) The Prudent Parent: Energetic Adjustments in Avian Breeding 1. Ardea 68: 225 – 252
- Duffy DC & Jackson S (1986) Diet studies of seabirds: a review of methods. Col Waterbirds 9: 1 – 17
- Dulvy NK, Rogers SI, Jennings S, Stelzenmüller V, Dye SR & Skjoldal HR (2008) Climate change and deepening of the North Sea fish assemblage: a biotic indicator of warming seas. J Appl Ecol 45 (4): 1029 – 1039
- Dunn EK (1972) Studies on terns with particular reference to feeding ecology Dissertation Universität Durham
- Dunn EK (1973) Changes in fishing ability of terns associated with windspeed and sea surface conditions. Nature 244: 520 – 521
- Durant JM, Hjermmann DØ, Ottersen G & Stenseth NC (2007) Climate and the match or mismatch between predator requirements and resource availability. Climate Research 33: 271 – 283.
- Duse A (2007) Nutzung des anthropogenen Nahrungsangebotes an einem Kraftwerk durch Seevögel. Diplomarbeit Christian-Albrechts-Universität zu Kiel & Institut für Vogelforschung „Vogelwarte Helgoland“, Wilhelmshaven, 84 Seiten
- Einoder LD (2009) A review of the use of seabirds as indicators in fisheries and ecosystem management. Fish Res 95 (1): 6 – 13
- Ellis HI (1984) Energetics of free-ranging seabirds. Seabird energetics. Springer US: 203 – 234
- Engelhard GH, Ellis JR, Payne MR, Ter Hofstede R & Pinnegar JK (2011) Ecotypes as a concept for exploring responses to climate change in fish assemblages. ICES J Mar Sci 68 (3): 580 – 591
- Engelhard GH, Peck MA, Rindorf A, Smout SC, van Deurs M, Raab K, Andersen KH, Garthe S, Lauerburg RAM, Scott F, Brunel T, Aarts G, van Kooten T & Dickey-Collas M (2014) Forage fish, their fisheries, and their predators: who drives whom? ICES J Mar Sci 71 (1): 90 – 104
- Eschmeyer WN, Fricke R & van der Laan R (Hrsg.) Catalog Of Fishes: Genera, Species, References (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>) Zugriff auf elektronische Version am 31.08.2016
- Esselink P, Petersen J, Arens S, Bakker JP, Bunje J, Dijkema KS, Hecker N, Hellwig U, Jensen A-V, Kers AS, Körber P, Lammerts EJ, Stock M, Veeneklaas RM, Vreeken M & Wolters M (2009) Salt Marshes. Thematic Report No. 8. In: Marencic H & de Vlas J (Hrsg.), 2009. Quality Status Report 2009. WaddenSea Ecosystem No. 25. Common Wadden Sea Secretariat, Trilateral Monitoring and Assessment Group, Wilhelmshaven, Germany
- EU (1979) Vogelschutzrichtlinie. Richtlinie 79/409/EWG des Rates vom 2. April 1979 über die Erhaltung der wildlebenden Vogelarten
- EU (1992) Flora-Fauna-Habitat-Richtlinie. Richtlinie 92/43/EWG des Rates vom 21. Mai 1992 zur Erhaltung der natürlichen Lebensräume sowie der wildlebenden Tiere und Pflanzen
- EU (2000) Wasserrahmen-Richtlinie. Richtlinie 2000/60/EG des Europäischen Parlamentes und des Rates vom 23. Oktober 2000 zur Schaffung eines Ordnungsrahmens für Maßnahmen der Gemeinschaft im Bereich der Wasserpolitik
- EU (2008) Meeresstrategie-Rahmenrichtlinie. Richtlinie 2008/56/EG des Europäischen Parlamentes und des Rates zur Schaffung eines Ordnungsrahmens für Maßnahmen der Gemeinschaft im Bereich der Meeresumwelt
- Exo KM, Ketzenberg C & Bradter U (2000) Bestand, Phänologie und räumliche Verteilung von Wasser- und Watvögeln im friesischen Rückseitenwatt 1992 – 1995 Oldenburger Jahrbuch 100: 337 – 380
- Fauchald P (2009) Spatial interaction between seabirds and prey: review and synthesis. Mar Ecol Prog Ser 391: 139 – 151
- Fauchald P, Skov H, Skern-Mauritzen M, Johns D & Tveraa T (2011) Wasp-Waist Interactions in the North Sea Ecosystem. PLoS ONE 6(7): e22729. doi: 10.1371/journal.pone.0022729
- Fernö A, Pitcher TJ, Melle W, Nøttestad L, Mackinson S, Hollingworth C & Misund OA (1998) The challenge of the herring in the Norwegian Sea: making optimal collective spatial decisions. Sarsia 83: 149 – 162
- Fischer V (2009) Die Qualität pelagischer Fische als Seevogelnahrung. Diplomarbeit Universität Hamburg, Hamburg
- Fleet D, Frikke J, Südbek P & Vogel RL (1994) Breeding birds in the Wadden Sea (1991) Wadden Sea Ecosystem 1, Common Wadden Sea Secretariat, Trilateral Monitoring Expert Group, Wilhelmshaven
- Frank D (1992) The influence of feeding conditions on food provisioning of chicks in Common Terns *Sterna hirundo* nesting in the German Wadden Sea. Ardea 80: 45 – 55
- Frank D (1998) Bruterfolgsmonitoring an der Flusseeeschwalbe *Sterna hirundo* als Instrument ökologischer Begleituntersuchungen zu einer Pipeline-Verlegung im Wattenmeer. Vogelwelt 119: 235 – 241
- Frank D & Becker PH (1992) Body mass and nest reliefs in Common Terns *Sterna hirundo* exposed to different feeding conditions. Ardea 80: 57 – 69
- Frederiksen M, Wright PJ, Heubeck M, Harris MP, Mavor RA & Wanless S (2005) Regional patterns of Kittiwake (*Rissa tridactyla*) breeding

- success are related to variability in sandeel recruitment. *Mar Ecol Prog Ser* 300: 201 – 211
- Frederiksen M, Edwards M, Richardson AJ, Halliday NC & Wanless S (2006) From plankton to top predators: bottom-up control of a marine food web across four trophic levels. *J Anim Ecol* 75 (6): 1259 – 1268
- Frederiksen M, Jensen H, Daunt F, Mavor RA & Wanless S (2008a) Differential effects of a local industrial sandlance fishery on seabird breeding performance. *Ecol Appl* 18 (3): 701 – 710
- Frederiksen M, Daunt F, Harris MP & Wanless S (2008b) The demographic impact of extreme events: stochastic weather drives survival and population dynamics in a long-lived seabird. *Journal of Animal Ecology* 77 (5): 1020 – 1029
- Freseman T (2008) Nahrungsgebiete, Jagderfolg und Nahrungswahl brütender Flusseeeschwalben (*Sterna hirundo*) auf Minsener Oog Diplomarbeit Fachhochschule Eberswalde & Institut für Vogelforschung „Vogelwarte Helgoland“, 70 Seiten
- Frick S & Becker PH (1995) Unterschiedliche Ernährungsstrategien von Fluß- und Küstenseeschwalbe (*Sterna hirundo* und *S. paradisaea*) im Wattenmeer. *J. Orn.* 136: 47 – 63
- Friese J, Temming A & Dänhardt A (2018) Grazing management affects fish diets in a Wadden Sea salt marsh. *Estuar Coast Shelf Sci* 212: 341 – 352
- Furness RW (2007) Responses of seabirds to depletion of food fish stocks. *J Ornithol* 148 (2): 247 – 252
- Furness RW & Tasker ML (2000) Seabird-fishery interactions: quantifying the sensitivity of seabirds to reductions in sandeel abundance, and identification of key areas for sensitive seabirds in the North Sea. *Mar Ecol Prog Ser* 202: 253 – 264
- Garthe S, Camphuysen K & Furness RW (1996) Amounts of discards by commercial fisheries and their significance as food for seabirds in the North Sea. *Mar Ecol Prog Ser* 136: 1 – 11
- Geffen AJ (2009) Advances in herring biology: from simple to complex, coping with plasticity and adaptability. *ICES J Mar Sci* 66 (8): 1688 – 1695
- González-Solís J, Wendeln H & Becker PH (1999) Within and between season nest-site and mate fidelity in common terns *Sterna hirundo*. *J Ornithol* 140: 491 – 498
- Greenstreet SPR, Becker PH, Barrett RT, Fossum P & Leopold MF (1999) Consumption of pre-recruit fish by seabirds and the possible use of this as an indicator of fish stock recruitment. In: Furness RW & Tasker ML (Hrsg.) Diets of seabirds and consequences of changes in food supply. *ICES Coop Res Rep* 232: 6 – 17
- Greenwood PJ & Harvey P (1982) The natal and breeding dispersal of birds. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 13: 1 – 21
- Grémillet D & Charmantier A (2010) Shifts in phenotypic plasticity constrain the value of seabirds as ecological indicators of marine ecosystems *Ecol Appl* 20(6): 1498 – 503
- Grüll A (1982) *Sterna hirundo* Linnaeus 1758-Flusseeeschwalbe. *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*, 8: 791 – 846
- Haddinger RH & Jager Z (2002): Comparison of fish impingement by a thermal power station with fish populations in the Ems Estuary. *J Fish Biol* 61 (Supplement A): 105 – 124
- Harding AMA, Piatt JF, & Sydeman WJ (2006) Bibliography of literature on seabirds as indicators of the marine environment. Unpublished report. USGS Alaska Science Center, Anchorage, Alaska, USA. [http://alaska.usgs.gov/science/biology/seabirds\\_foragefish/sai/index.php](http://alaska.usgs.gov/science/biology/seabirds_foragefish/sai/index.php).
- Harris MP, Beare D, Torenson R, Nottestad L, Kloppmann M, Dörner H, Peach K, Rushton DRA, Foster-Smith J & Wanless S (2007) A major increase in snake pipefish (*Entelurus aequoreus*) in northern European seas since 2003: potential implications for seabird breeding success. *Mar Biol* 151: 973 – 983
- Harris MP, Newell M, Daunt F & Spe JR (2008) Snake Pipefish *Entelurus aequoreus* are poor food for seabirds. *Ibis* 150: 413 – 415
- Heath MR (2005) Changes in the structure and function of the North Sea fish foodweb, 1973 – 2000, and the impacts of fishing and climate. *ICES J Mar Sci* 62 (5): 847 – 868
- Heessen HJL, Ellis JR & Daan N (2015) Fish Atlas Of The Celtic Sea, North Sea, And Baltic Sea. KNNV Publishing, Wageningen Academic Publishers, 572 Seiten
- Heithaus MR, Frid A, Wirsing AJ & Worm B (2008) Predicting ecological consequences of marine top predator declines. *Trends Ecol Evol* 23(4): 202 – 210
- Helfman GS (1989) Threat-sensitive predator avoidance in damselfish-trumpetfish interactions. *Behav Ecol Sociobiol* 24: 47 – 58
- Helfman GS & Winkelman DL (1997) Threat sensitivity in bicolor damselfish: effects of sociality and body size. *Ethology* 103: 369 – 383
- Hennig V, Heining R, Mendel L.-C. & Tilse E (2016) Flusseeeschwalben (*Sterna hirundo* L.) und Stinte (*Osmerus eperlanus* L.) in der Elbmündung – Die einzigartige Bestandsentwicklung und Nahrungsökologie der größten deutschen Flusseeeschwalbenkolonie. *Corax* 23: 87 – 113
- Herrmann J-P, Jansen S & Temming A (1998) Fische und dekapode Krebse in der Sylt-Rømø-Bucht. In: Gätje C & Reise K (Hrsg.): Ökosystem Wattenmeer – Austausch, Transport und Stoffumwandlungsprozesse. Springer Berlin, Heidelberg, New York: 81–88
- Hislop JRG, Harris MP & Smith JGM (1991) Variation in the calorific value and total energy content of the lesser sandeel (*Ammodytes marinus*) and other fish preyed on by seabirds. *J Zool (Lond)* 224: 501 – 517
- Hjort J (1914) Fluctuations in the great fisheries of northern Europe, viewed in the light of biological research. *Rapports et Procès-Verbaux des Réunions du Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer*, 20: 1 – 228
- Hofstede J (2009) Trilateral Working Group CPSL, 2009. Coastal Defence. Thematic Report No. 3.1. In: Marencic H & de Vlas J (Hrsg), 2009. Quality Status Report 2009. WaddenSea Ecosystem No. 25. Common Wadden Sea Secretariat, Trilateral Monitoring and Assessment Group, Wilhelmshaven, Germany
- Hulsman K (1981) Width of gape as determinant of size of prey eaten by terns. *Emu* 81: 29 – 32
- Hunt GL, Mehlum F, Russell RW, Irons D, Decker MB & Becker PH (1999) Physical processes, prey abundance and the foraging ecology of seabirds. In: Adams NJ & Slotow RH (Hrsg) Proc. 22nd Int. Ornithol. Congr., Durban: 2040 – 2056, Johannesburg, Bird Life Südafrika
- ICES (2009a) Report of the herring assessment working group for the area south of 62° N. *ICES cm 2009/ACOM: 03*. International Council for the Exploration of the Sea, Copenhagen. P 1 – 658
- ICES (2009b) Report of the Benchmark Workshop on Short-lived Species (WKS-HORT), 31 August bis 4 September 2009, Bergen, Norway. *ICES cm 2009/ACOM: 34*
- ICES (2015) Report of the Herring Assessment Working Group for the Area South of 62° N (HAWG), 10 – 19 March 2015, ICES HQ, Copenhagen, Denmark. *ICES cm 2015/ACOM: 06*, 850 Seiten
- ICES (2016a) Report of the Working Group on Widely Distributed Stocks (WGWISE), 31 August bis 6 September 2016, ICES HQ, Copenhagen, Denmark *ICES cm 2016/ACOM: 16*

- ICES (2016b) Report of the Herring Assessment Working Group for the Area South of 62°N (HAWG), 29 March – 7 April 2016. ICES HQ, Copenhagen, Denmark. ICES cm 2016/ACOM: 07, 867 Seiten
- Jager Z, Bolle LJ, Dänhardt A, Diederichs B, Neudecker T, Scholle J & Vorberg R (2009) Fish. Thematic Report No. 14. In: Marencic H & de Vlas J (Hrsg.), 2009. Quality Status Report 2009. Wadden Sea Ecosystem No. 25. Common Wadden Sea Secretariat, Trilateral Monitoring and Assessment Group, Wilhelmshaven, Germany
- Jansen S (2002) Das Räuber-Beute-System juveniler Gadiden, Grundeln und Garnelen im Wattenmeer nördlich von Sylt. Dissertation Universität Hamburg, 158 Seiten
- Joint Monitoring Breeding Bird Group (2013) Breeding Birds in Trouble. Unveröffentlichter Bericht, Common Wadden Sea Secretariat, Wilhelmshaven, Germany
- Kirby RR, Beaugrand G, & Lindley JA (2009) Synergistic effects of climate and fishing in a marine ecosystem. *Ecosystems* 12 (4): 548 – 561
- Kitaysky AF, Piatt JF, & Wingfield JC (2007) Stress hormones link food availability and population processes in seabirds. *Mar Ecol Prog Ser* 352: 245 – 258
- Klaassen M, Habekotté B, Schinkelshoek P, Stienen E & Van Tienen P (1993) Influence of growth rate retardation on time budgets and energetics of Arctic Tern *Sterna paradisaea* and Common Tern *S. hirundo* chicks. *Ibis* 196: 197 – 204
- Klein H (2017) Herkunft und saisonaler Wachstumsverlauf juveniler Heringe im Wattenmeer. Masterarbeit Universität Hamburg, Institut für Hydrobiologie und Fischereiwissenschaft, 60 Seiten
- Koffijberg K, Dijkens L, Hälterlein B, Laursen K, Potel P & Schrader S (2009) Breeding Birds. Thematic Report No. 18. In: Marencic H & Vlas J de (Hrsg.), 2009. Quality Status Report 2009. WaddenSea Ecosystem No. 26. Common Wadden Sea Secretariat, Trilateral Monitoring and Assessment Group, Wilhelmshaven, Germany
- Koffijberg K, Laursen K, Hälterlein B, Reichert G, Frikke J & Soldaat L (2015) Trends of Breeding Birds in the Wadden Sea 1991 – 2013. Wadden Sea Ecosystem No 35 Common Wadden Sea Secretariat, Joint Monitoring Group of Breeding Birds in the Wadden Sea, Wilhelmshaven, Germany
- LeCroy M, Collins CT (1972) Growth and survival of Roseate and Common Tern chicks. *Auk* 89: 595 – 611
- Levin SA & Lubchenco J (2008) Resilience, robustness, and marine ecosystem-based management. *Bioscience* 58 (1): 27 – 32
- Lillelund K (1961) Untersuchungen über die Populationsdynamik des Stintes *Osmerus eperlanus eperlanus* (Linnaeus 1758) in der Elbe. *Arch Fischereiwiss* XII (1): 1 – 128
- Limmer B & Becker PH (2007) The relative role of age and experience in determining variation in body mass during the early breeding career of the Common Tern (*Sterna hirundo*). *Behav Ecol Sociobiol* 61: 1885 – 1896
- Limmer B & Becker PH (2009) Improvement in chick provisioning with parental experience in a seabird. *Anim Behav* 77: 1095 – 1101
- Limmer B & Becker PH (2010) Improvement of reproductive performance with age and breeding experience depends on recruitment age in a long-lived seabird. *Oikos* 119: 500 – 507
- Lotze HK (2007) Rise and fall of fishing and marine resource use in the Wadden Sea, southern North Sea. *Fish Res* 87 (2): 208 – 218
- Lotze HK, Reise K, Worm B, van Beusekom J, Busch M, Ehlers A, & Knottnerus OS (2005) Human transformations of the Wadden Sea ecosystem through time: a synthesis. *Helgol Mar Res* 59(1): 84 – 95
- Ludwig S & Becker PH (2008) Supply and demand: causes and consequences of assortative mating in common terns *Sterna hirundo*. *Behav Ecol Sociobiol* 62: 1601 – 1611
- Ludwigs J-D & Becker PH (2001) The hurdle of recruitment: Influence of arrival date, colony experience and sex in the common tern *Sterna hirundo*. *Ardea* 90: 389 – 399
- Maes J, Pas J, Taillieu A, van Damme PA, & Ollevier F (2001): Sampling of fish and crustaceans at the cooling water intake of an estuarine power plant: a comparison with stow net fishery. *Arch Fish Mar Res* 49 (1): 27 – 36
- Markert A, Wehrmann A & Kröncke I (2010) Recently established *Crassostrea*-reefs versus native *Mytilus*-beds: differences in ecosystem engineering affects the macrofaunal communities (Wadden Sea of Lower Saxony, southern German Bight). *Biol Invasions* 12 (1): 15 – 32
- Massias A, & Becker PH (1990) Nutritive value of food and growth in Common Tern (*Sterna hirundo*) chicks. *Ornis Scand* 21: 187 – 194
- McEwen BS, & Wingfield JC (2003) The concept of allostasis in biology and biomedicine. *Horm Behav* 43: 2 – 15
- Meltofte H, Blew J, Frikke J, Rösner H-U & Smit CJ (1994) Numbers and distribution of waterbirds in the Wadden Sea. IWRB Publication 34, Wader Study Group Bull 74, Sonderheft
- Mes R & Schuckard R (1976) Een onderzoek naar verschillen in fourageeractiviteit tussen Visdief *Sterna hirundo* en Nordse Stern *Sterna paradisaea* op de Engelmansplaat (NL). Report 11, Verslagen en Technische Gegevens, Instituut voor Taxonomische Zoologie, Amsterdam
- Mlody B & Becker PH (1991) Körpermasse-Entwicklung und Mortalität von Küken der Flußseeschwalbe (*Sterna hirundo*) unter ungünstigen Umweltbedingungen. *Vogelwelt* 36: 110 – 131
- Moyano M, Illing B, Peschutter P, Huebert KB & Peck MA (2016) Thermal impacts on the growth, development and ontogeny of critical swimming speed in Atlantic herring larvae. *Comp Biochem Physiol A: Molecular & Integrative Physiology* 197: 23 – 34
- Munk P (1991) Growth and drift pattern of larval sprat (*Sprattus sprattus*) in the eastern North Sea investigated by otolith microstructure analysis. ICES cm 525 1991/L36: 11
- Myhre K & Steen JB (1979) Body temperature and aspects of behavioural temperature regulation in some neonate subarctic and arctic birds. *Ornis Scand* 10: 1 – 9
- Nagelkerken I, Sheaves M, Baker R & Connolly RM (2015) The seascape nursery: a novel spatial approach to identify and manage nurseries for coastal marine fauna. *Fish Fisheries* 16 (2): 362 – 371
- Nash RDM & Dickey-Collas M (2005) The influence of life history dynamics and environment on the determination of year class strength in North Sea herring (*Clupea harengus* L.). *Fish Oceanogr* 14 (4): 279 – 291
- Nehls G, Witte S, Dankers N, de Vlas J, Quirijns F & Kristensen PS (2009) Fishery. Thematic Report No. 3.3. In: Marencic H & de Vlas J (Hrsg.), 2009. Quality Status Report 2009. Wadden Sea Ecosystem No. 25. Common Wadden Sea Secretariat, Trilateral Monitoring and Assessment Group, Wilhelmshaven, Germany
- Neilson JD & Perry RI (1990). Diel vertical migrations of marine fishes: an obligate or facultative process? *Adv Mar Biol* 26: 115 – 168
- O'Dwyer TW, Buttermer WA, Priddel DM & Downing JA (2006) Prolactin, body condition and the cost of good parenting: an interyear study in a long-lived seabird, Gould's Petrel (*Pterodroma leucoptera*) *Funct Ecol* 20: 806 – 811
- Oost A, Kabat P, Wiersma A & Hofstede J (2009) Climate. Thematic Report No. 4.1. In: Marencic H & de Vlas J (Hrsg.), 2009. Quality Status Report 2009. Wadden Sea Ecosystem

- No. 25. Common Wadden Sea Secretariat, Trilateral Monitoring and Assessment Group, Wilhelmshaven, Germany
- Orians GH & Pearson NE (1979) On the theory of central place foraging. In: Horn DJ, Mitchell RD & Stairs GR (Hrsg.) Analysis of Ecological Systems. State University Press., Columbus, Ohio, 154 – 177
- Österblom H, Hansson S, Larsson U, Hjerne O, Wulff F, Elmgren R & Folke C (2007) Human-induced trophic cascades and ecological regime shifts in the Baltic Sea. *Ecosystems* 10 (6): 877 – 889
- Österblom H, Olsson O, Blenckner T & Furness RW (2008) Junk-food in marine ecosystems. *Oikos* 117 (7): 967 – 977
- Österblom H, Crona BI, Folke C, Nyström M & Troell M (2017) Marine ecosystem science on an intertwined planet. *Ecosystems* 20: 54 – 61. DOI: 10.1007/s10021-016-9998-6
- Pauly D (1995) Anecdotes and the shifting baseline syndrome in fisheries. *Trends Ecol Evol* 10: 420
- Payne MR, Hatfield EMC, Dickey-Collas M, Falkenhaus T, Gallego A, Gröger J, Licandro P, Llope M, Munk P, Röckmann C, Schmidt JO & Nash RDM (2009) Recruitment in a changing environment: the 2000s North Sea herring recruitment failure. *ICES J Mar Sci* 66: 272 – 277
- Pearson TH (1968) The feeding biology of seabird species breeding on the Farne Islands, Northumberland. *J Anim Ecol* 37: 521 – 552
- Pedersen J, & Hislop JRG (2001) Seasonal variations in the energy density of fishes in the North Sea. *J Fish Biol* 59: 380 – 389
- Perry AL, Low PJ, Ellis JR & Reynolds JD (2005) Climate change and distribution shifts in marine fishes. *Science* 308 (5730): 1912 – 1915
- Philippart K & Epping E (2009) Climate change and ecology. Thematic Report No. 4.2. In: Marencic H & de Vlas J (Hrsg.), 2009. Quality Status Report 2009. Wadden Sea Ecosystem No. 25. Common Wadden Sea Secretariat, Trilateral Monitoring and Assessment Group, Wilhelmshaven, Germany
- Piatt JF & Sydeman WJ (2007) Seabirds as indicators of marine ecosystems. *Mar Ecol Prog Ser* 352: 199 – 309
- Piersma T & Van Gils JA (2011). The flexible phenotype: a body-centred integration of ecology, physiology, and behaviour. Oxford University Press, 238 Seiten
- Pinnegar JK & Engelhard GH (2008) The 'shifting baseline' phenomenon: a global perspective. *Rev Fish Biol Fisheries* 18 (1): 1 – 16
- Pockberger M, Kellnreiter F, Ahnelt H, Asmus R & Asmus H (2014) An abundant small sized fish as keystone species? The effect of *Pomatoschistus microps* on food webs and its trophic role in two intertidal benthic communities: A modeling approach. *J Sea Res* 86: 86 – 96
- Rauk G & Zijlstra JJ (1978) On the nursery-aspects of the Wadden Sea for some commercial fish species and possible long-term changes. *Rapp P-v Réun Cons perm int Explor Mer* 172: 266 – 275
- Rebke M, Becker PH & Colchero F (2016) Better the devil you know: Common Terns stay with a familiar partner although pair bond duration does not affect breeding output. *Proc Royal Soc B* 284: 20161424
- Rebke M, Coulson T, Becker PH, & Vaupel W (2010) Reproductive improvement and senescence in a long-lived bird. *PNAS* 107: 7841 – 7846
- Reijnders PJH, Brasseur SMJM, Borchardt T, Camphuysen K, Czeck R, Gilles A, Jensen LE, Leopold M, Lucke M, Ramdohr S, Scheidat M, Siebert U & Teilmann J (2009) Marine Mammals. Thematic Report No. 20. In: Marencic H & Vlas J de (Eds), 2009. Quality Status Report 2009. Wadden Sea Ecosystem No. 25. Common Wadden Sea Secretariat, Trilateral Monitoring and Assessment Group, Wilhelmshaven, Germany.
- Reise K, Baptist M, Burbridge P, Dankers N, Fischer L, Flemming BW, Oost AP, Smit C (2010) The Wadden Sea – A Universally Outstanding Tidal Wetland. Wadden Sea Ecosystem No. 29. Common Wadden Sea Secretariat, Wilhelmshaven, Germany: 7 – 24
- Rice J & Browman HI (2014) Where has all the recruitment research gone, long time passing? *ICES J Mar Sci* 71 (8): 2293–2299
- Riechert J & Becker PH (2017) What makes a good parent? Sex-specific relationships between nest attendance, hormone levels and breeding success in a long-lived seabird. *Auk* 134 (2): 644 – 658
- Riechert J, Chastel O, & Becker PH (2012) Why do experienced birds reproduce better? Possible endocrine mechanisms in a long-lived seabird, the common tern. *Gen Comp Endocrinol* 178: 391 – 399
- Riechert J, Becker PH & Chastel O (2014a) Predicting reproductive success from hormone values in the common tern (*Sterna hirundo*) considering food abundance. *Oecologia* 176: 715 – 27
- Riechert J, Chastel O & Becker PH (2014b) Regulation of breeding behavior: Do energy-demanding periods induce a change in prolactin or corticosterone baseline levels in the common tern (*Sterna hirundo*)? *Physiol Biochem Zool* 87: 420 – 431
- Rijnsdorp AD, van Stralen M & van der Veer HW (1985) Selective tidal transport of North Sea plaice larvae *Pleuronectes platessa* in coastal nursery areas. *Trans Am Fish Soc* 114: 461 – 470
- Rijnsdorp AD, Peck MA, Engelhard GH, Möllmann C & Pinnegar JK (2009) Resolving the effect of climate change on fish populations. *ICES J Mar Sci* 66: 1570 – 1583
- Rijnsdorp AD, Möllmann C, Peck MA, Engelhard GH & Pinnegar JK (2010) Synthesis and working Hypotheses In: Rijnsdorp AD, Möllmann C, Peck MA, Engelhard GH & Pinnegar JK (Hrsg) Resolving climate impacts on fish stocks. *ICES Coop Res Rep* 301: 208 – 221
- Roberts C (2012) The ocean of life. Penguin UK, 400 Seiten
- Romero LM & Romero RC (2002) Corticosterone responses in wild birds: the importance of rapid initial sampling. *Condor* 104: 129 – 135
- Schauroth C & Becker PH (2008) Post-fledging body mass increases in common terns: influences of age, sex and year. *Ibis* 150: 50 – 58
- Schreiber J (2007) Nahrungsversorgung brütender Küsten- und Flusseeeschwalben (*Sterna paradisaea* & *S. hirundo*) bei schwankendem Nahrungsangebot im Ökosystem Wattenmeer. Diplomarbeit Universität Greifswald, 89 Seiten
- Schuchardt B & Scholle J (2009) Estuaries. Thematic Report No. 16. In: Marencic H & de Vlas J (Hrsg.), 2009. Quality Status Report 2009. Wadden Sea Ecosystem No. 25. Common Wadden Sea Secretariat, Trilateral Monitoring and Assessment Group, Wilhelmshaven, Germany
- Schwemmer P, Adler S, Guse N, Markones N, & Garthe S (2009) Influence of water flow velocity, water depth and colony distance on distribution and foraging patterns of terns in the Wadden Sea. *Fish Oceanogr* 18 (3): 161 – 172
- Shealer DA (1998) Size-selective predation by a specialist forager, the Roseate Tern. *Auk* 115(2): 519 – 525
- Shealer DA (2002) Foraging behavior and food of seabirds. In Schreiber EA & Burger J (Hrsg.), *Biology of marine birds*, CRC press: 137 – 177
- Sheaves M (2009) Consequences of ecological connectivity: the coastal ecosystem mosaic. *Mar Ecol Prog Ser* 391: 107 – 115
- Simmonds EJ & MacLennan DN (2005) *Fisheries Acoustics: Theory and practice*. Fish and Fisheries Series, 2. Auflage, Blackwell

- Publishing, Oxford, ISBN 063205994X, 456 Seiten
- Simmonds EJ (2009) Evaluation of the quality of the North Sea herring assessment. *ICES J Mar Sci* 66: 1814 – 1822
- Smit CJ & Piersma T (1989) Numbers, midwinter distributions, and migration of wader populations using the East Atlantic Flyway. In: Boyd H & Pirot J-Y (Hrsg.): Flyway and reserve networks IWRB Spec Publ 9: 24 – 63
- Sokal RR, & Rohlf FJ 1995 Biometry. New York, WH Freeman, 887 Seiten
- Spee M, Beaulieu M, Dervaux A, Chastel O, Le Maho Y, & Raclot T (2010) Should I stay or should I go? Hormonal control of nest abandonment in a long-lived bird, the Adélie penguin. *Horm Behav* 58: 762 – 768
- Spee M, Marchal L, Lazin D, Le Maho Y, Chastel O, Beaulieu M, & Raclot T (2011) Exogenous corticosterone and nest abandonment: A study in a long-lived bird, the Adélie penguin. *Horm Behav* 60: 362 – 370
- Stearns SC (1992) The Evolution of Life Histories. Oxford University Press, Oxford, UK, 264 Seiten
- Stienen EWM (2006) Living with gulls. Trading off food and predation in the sandwich tern. Dissertationsschrift Universität Groningen, 192 Seiten
- Stienen EWM, Van Beers PW, Brenninkmeijer A, Habraken JMPM, Raaijmakers MHJE, & van Tienen PG (2000) Reflections of a specialist: patterns in food provisioning and foraging conditions in Sandwich Terns *Sterna sandvicensis*. *Ardea* 88 (1): 33 – 49
- Südbeck P, Bauer H-G, Boschert M, Boye P & Knief W (2007) Rote Liste der Brutvögel Deutschlands. *Ber Vogelschutz* 44: 23 – 81
- Sudmann SR, Becker PH & Wendeln H (1994) Sumpf- (*Asio flammeus*) und Waldohreule (*A. otus*) als Prädatoren in Flussschwabenkolonien *Sterna hirundo*. *Vogelwelt* 115: 121 – 126
- Suryan RM, Irons DB, Brown ED, Jodice PGR & Roby DD (2002) Site-specific effects on productivity of an upper trophic-level marine predator: Bottom-up, top-down, and mismatch effects on reproduction in a colonial seabird. *Prog Oceanogr* 68: 303 – 328
- Szostek KL & Becker PH (2012) Terns in trouble: demographic consequences of low breeding success and recruitment on a common tern population in the German Wadden Sea. *J Ornithol* 153(2): 313 – 326
- Szostek KL & Becker PH (2015) Survival and local recruitment are driven by environmental carry-over effects from the wintering area in a migratory seabird. *Oecologia* 178: 643 – 657
- Szostek KL, Schaub M & Becker PH (2014a) Immigrants are attracted by local pre-breeders and recruits in a seabird colony. *J Anim Ecol* 83: 1015 – 1024
- Szostek KL, Becker PH, Meyer BC, Sudmann SR & Zintl H (2014b) Colony size and not nest density drives reproductive output in the Common Tern *Sterna hirundo*. *Ibis* 156: 48 – 59
- Szostek KL, Bouwhuis S & Becker PH (2015) Are arrival date and body mass after spring migration influenced by large-scale environmental factors in a migratory seabird? *Front Ecol Evol* 3: 42
- Taylor IR (1979) Prey selection during courtship feeding in the Common Tern. *Ornis Scand* 10: 142 – 144
- Taylor IR (1983) Effect of wind on the foraging behaviour of Common and Sandwich Terns. *Ornis Scand* 14: 90 – 106
- Temming A & Damm U (2002) Life cycle of *Crangon crangon* in the North Sea: a simulation of the timing of recruitment as a function of the seasonal temperature signal. *Fish Oceanogr* 11 (1): 45 – 58
- Temming A & Hufnagl M (2014) Decreasing predation levels and increasing landings challenge the paradigm of non-management of North Sea brown shrimp (*Crangon crangon*) *ICES J Mar Sci* 72 (3): 804 – 823
- Testa JM, Kemp WM, Harris LA, Woodland RJ & Boynton WR (2017) Challenges and directions for the advancement of estuarine ecosystem science. *Ecosystems* 20: 14 – 22. DOI: 10.1007/s10021-016-0004-0
- Thiel R, Winkler H, Böttcher U, Dänhardt A, Fricke R, George M, Kloppmann M, Schaar-schmidt T, Ubl C & Vorberg, R (2013): Rote Liste und Gesamtartenliste der etablierten Fische und Neunaugen (Elasmobranchii, Actinopterygii & Petromyzontida) der marinen Gewässer Deutschlands. In: Becker N, Haupt H, Hofbauer N, Ludwig G & Nehring S (Red): Rote Liste gefährdeter Tiere, Pflanzen und Pilze Deutschlands, Band 2: Meeresorganismen – Münster (Landwirtschaftsverlag) – Naturschutz und Biologische Vielfalt 70 (2): S 11 – 76
- Trenkel V, Ressler PH, Jech M, Giannoulaki M & Taylor C (2011) Underwater acoustics for ecosystem-based management: state of the science and proposals for ecosystem indicators. *Mar Ecol Prog Ser* 442: 285 – 301
- Tulp I, Bolle LJ, Dänhardt A, de Vries P, Haslob H, Jepsen N, Scholle J & van der Veer HW (2017) Fish. Quality Status Report 2017. Wadden Sea Ecosystem, Common Wadden Sea Secretariat, Trilateral Monitoring and Assessment Group, Wilhelmshaven, Germany
- van Beusekom JEE, Bot PVM, Carstensen J, Goebel JHM, Lenhart H, Pätsch J, Petenati T, Raabe T, Reise K & Wetsteijn B (2009) Eutrophication. Thematic Report No. 6. In: Marencic H & de Vlas J (Hrsg.), 2009. Quality Status Report 2009. WaddenSea Ecosystem No. 25. Common Wadden Sea Secretariat, Trilateral Monitoring and Assessment Group, Wilhelmshaven, Germany
- van der Graaf S, Jonker I, Herlyn M, Kohlus J, Vinther HF, Reise K, de Jong D, Dolch T, Bruntse G & de Vlas J (2009a) Seagrass. Thematic Report No. 12. In: Marencic H & de Vlas J (Hrsg.), 2009. Quality Status Report 2009. WaddenSea Ecosystem No. 25. Common Wadden Sea Secretariat, Trilateral Monitoring and Assessment Group, Wilhelmshaven, Germany
- van der Graaf S, de Vlas J, Herlyn M, Voss J, Heyer K & Drent J (2009b) Macrozoobenthos. Thematic Report No. 10. In: Marencic H & de Vlas J (Hrsg.), 2009. Quality Status Report 2009. Wadden Sea Ecosystem No. 25. Common Wadden Sea Secretariat, Trilateral Monitoring and Assessment Group, Wilhelmshaven, Germany
- van der Veer HW (1986) Immigration, settlement, and density-dependent mortality of a larval and early postlarval 0-group plaice (*Pleuronectes platessa*) population in the western Wadden Sea. *Mar Ecol Prog Ser* 29: 223 – 236
- van der Veer HW, Dapper R, Henderson PA, Jung AS, Philippart CJ, Witte JI & Zuur AF (2015) Changes over 50 years in fish fauna of a temperate coastal sea: Degradation of trophic structure and nursery function. *Estuar Coast Shelf Sci* 155: 156 – 166
- van Walraven L, Langenberg VT & van der Veer HW (2013) Seasonal occurrence of the invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the western Dutch Wadden Sea. *J Sea Res* 82: 86 – 92
- Vedder O, Zhang H & Bouwhuis S (2017) Early mortality saves energy: estimating the energetic cost of excess offspring in a seabird. *Proc R Soc B* 284: 20162724
- Vorberg R (2015) Monitoring der Fische im Wattenmeer Untersuchungen zum Vorkommen und zur Verteilung der Fische in der Meldorfer Bucht und in der Nullnutzungszone im Hörnum-Tief. Bericht 2015 im Auftrag des Landesamtes für den Nationalpark Schleswig-Holsteinisches Wattenmeer, 45 Seiten
- Vorberg R & Breckling P (1999): Atlas der Fische im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer. Schriftenreihe des Nationalparks Schleswig-Holsteinisches Wattenmeer, Heft 10, 178 Seiten

Votier SC, Furness RW, Bearhop S, Crane JE, Caldow RWG, Carry P, Ensor K, Hamer KC, Hudson AV, Kalmbach E, Klomp NI, Pfeiffer S, Phillips RA, Prieto I & Thompson DR (2004) Changes in fisheries discard rates and seabird communities. *Nature* 427: 727 – 730

Wagener M (1998) Praktische Hinweise für brutbiologische Untersuchungen an der Flusseeeschwalbe *Sterna hirundo*. *Vogelwelt* 119: 279 – 286

Walter U & Becker PH (1997) Occurrence and consumption of seabirds scavenging on shrimp trawler discards in the Wadden Sea. *ICES J Mar Sci* 54 (4): 684 – 694

Wendeln H (1997) Body mass of female Common Terns (*Sterna hirundo*) during courtship: relationships between male quality, egg mass, diet, laying date and age. *Colon Waterbird* 20: 235 – 243

Wendeln H & Becker PH (1999) Effects of parental quality and effort on the reproduction of common terns. *J Anim Ecol* 68: 205 – 214

Wingfield JC, Maney DL, Breuner CW, Jacobs JD, Lynn S, Ramenofsky M & Richardson RD (1998) Ecological bases of hormone-behavior interactions: The “emergency life history stage”. *Am Zool* 38: 191 – 206

Wolff WJ (2000) Causes of extirpations in the Wadden Sea, an estuarine area in the Netherlands. *Conserv Biol* 14 (3): 876 – 885

Wolff WJ, Bakker JP, Laursen K & Reise K (2010) The Wadden Sea Quality Status Report - Synthesis Report 2010. Wadden Sea Ecosystem No. 29. Common Wadden Sea Secretariat, Wilhelmshaven, Germany: 25 – 74

Zale AV, Parrish DL & Sutton TM (Hrsg) (2012) *Fisheries Techniques*. 3. Ausgabe. American Fisheries Society, Bethesda, Maryland 2012, 1009 Seiten

Zamon JE (2003) Mixed species aggregations feeding upon herring and sandlance schools in a nearshore archipelago depend on flooding tidal currents. *Mar Ecol Prog Ser* 261: 243 – 255

Zhang H, Vedder O, Becker PH & Bouwhuis S (2015a) Age-dependent trait variation: the relative contribution of within-individual change, selective appearance and disappearance in a long-lived seabird. *J Anim Ecol* 84: 797 – 807

Zhang H, Becker PH, Rebke M & Bouwhuis S (2015b) Fitness prospects: effects of recruitment age, gender and senescence on reproductive value in a long-lived seabird. *J Anim Ecol* 84: 199 – 207

Zijlstra JJ (1972) On the importance of the Wadden Sea as a nursery area in relation to the conservation of the southern North Sea fishery resources. *Symp Zool Soc Lond* 29: 233 – 25

## 9. Abbildungs- und Tabellenverzeichnis

### Abbildungen

Abbildung 2.3.1: Fischwanderungen zwischen Nordsee und Wattenmeer und zwischen den Flüssen und dem Wattenmeer.

Abbildung 2.4.1: Schematisiertes Habitatmosaik innerhalb des Wattenmeeres.

Abbildung 2.5.1: „Wespentaillen-Ökosystem“ Nordsee.

Abbildung 2.5.2: Konzeptionelles Modell des Energieflusses über verschiedene räumliche Skalen.

Abbildung 3.1.1: Totalansicht der Kolonie mit dem nach unten geneigten Plastikstreifen außen an der Mauer (Rattenschutz) und injizierter Transponder, mit dem alle flüggen Küken ausgestattet werden und somit lebenslang in der Kolonie erfasst werden können.

Abbildung 3.1.2: Detailansicht einer Plattform mit Antenne und Kabel sowie Gelege mit Nestantenne zur Identifizierung des Brutvogels.

Abbildung 3.2.1: Umgebungskarte von Wilhelmshaven mit der Flusseeeschwalbenkolonie im Banter See und Luftbild des Koloniestandortes mit den sechs Brutinseln.

Abbildung 3.2.2: Künstliches Gelege mit dem künstlichen Ei, das die Wanze enthält und vollgesogenen Raubwanze.

Abbildung 3.3.1: Durchschnittliches jährliches Legedatum über die untersuchten Jahre.

Abbildung 3.3.2: Durchschnittliches jährliches Gewicht der brütenden Flusseeeschwalben während der Ankunft, der Inkubation und bei der Kükenaufzucht.

Tabelle 3.3.2: Kennwerte für die Kükenentwicklung und den Bruterfolg über die untersuchten Jahre.

Abbildung 3.3.3: Durchschnittliche tägliche Gewichtszunahme und Ausfliegegewicht der Küken am Banter See über die untersuchten Jahre.

Abbildung 3.3.4: Prozentualer Anteil der Beutefischarten in der Kükennahrung über den Untersuchungszeitraum.

Abbildung 3.3.5: Zusammenhang zwischen den Anteilen energiereicher Nahrung (Hering, Sprotte & Stint) und energieärmerer Nahrung (Seenadel & Garnele) in der Kükennahrung.

Abbildung 3.3.6: Zusammenhang zwischen dem Anteil energiereicher Nahrung (Hering, Sprotte & Stint) in der Kükennahrung und dem mittleren Gewicht der Brutvögel während der Kükenaufzucht.

Abbildung 3.3.7: Zusammenhang zwischen dem Anteil energiereicher Nahrung (Hering, Sprotte & Stint) in der Kükennahrung und dem Basis-Kortikosteronwert [ng/ml] der Brutvögel sowie zwischen dem Basis-Kortikosteronwert [ng/ml] und dem Bruterfolg.

Abbildung 3.3.8: Zusammenhang zwischen dem Anteil energiereicher Nahrung (Hering, Sprotte & Stint) und der täglichen Gewichtszunahme der Küken sowie dem Anteil energieärmerer Nahrung (Garnele & Seenedel) und dem Ausfliegegewicht der Küken.

Abbildung 3.3.9: Zusammenhang zwischen dem Anteil verfütterter energiereicher Nahrung (Hering, Sprotte & Stint) und dem Bruterfolg der Flusseeeschwalben.

Abbildung 3.3.10: Zusammenhang zwischen dem Anteil Heringsartiger und Stinte in der Kükennahrung und dem Bruterfolg über die untersuchten Jahre.

Abbildung 3.3.11: Verteilung der prozentualen Verluste (bezogen auf alle gelegten Eier) in der Eiphasse und in der Kükenphase über den Untersuchungszeitraum.

Abbildung 3.3.12: Anteil verstorbenen, verschwundener und flügger Küken über den Untersuchungszeitraum.

Abbildung 3.3.13: Verteilung der Verlustursache in der Eiphasen über den gesamten Untersuchungszeitraum.

Abbildung 3.3.14: Anteil der Erstrückkehrer und Erstbrüter aus jeder Kohorte sowie der Bruterfolg über die verschiedenen Jahre.

Abbildung 4.1.1: Erfassungsmethoden der Fischbiologie.

Abbildung 4.1.2: Übersicht und Detail des Untersuchungsgebietes mit den Fangpositionen der Hamenfischerei und den Standorten der Flusseeeschwalben-Brutkolonien am Banter See und auf Minsener Oog.

Abbildung 4.3.1.1: Artenzahlen von Fischen der Jahre 2008 – 2015, die in den Hamenfängen aus dem zentralen Jadebusen festgestellt wurden.

Abbildung 4.3.1.2: Relative Häufigkeit (%) der 55 Fischarten, die zwischen 2006 und 2015 in den Hamenfängen aus dem zentralen Jadebusen festgestellt wurden.

Abbildung 4.3.1.3: Relative Anteile (%) verschiedener funktioneller Gilden innerhalb der 55 Fischarten, die zwischen 2006 und 2015 in den Hamenfängen aus dem zentralen Jadebusen festgestellt wurden.

Abbildung 4.3.1.4: Relative Bedeutung (%) der 55 zwischen 2006 und 2015 im zentralen Jadebusen gefangenen Fischarten als Beute für die Flusseeeschwalben.

Abbildung 4.3.2.1: Die häufigsten Beutefische der Flusseeeschwalben.

Abbildung 4.3.2.2: Hering. Langfristiger Verlauf der mittleren, aufwandskorrigierten Abundanz im Jadebusen, in der Meldorfer Bucht und im Hörnum Tief während der Balzphase im April und frühen Kükenphase Anfang Juni und während der späten Kükenphase, zum Ausfliegen und nach Auflösung der Kolonie.

Abbildung 4.3.2.3: Hering. Längen-Häufigkeitsverteilung über die Saison und zwischen den Jahren.

Abbildung 4.3.2.4: Sprotte. Langfristiger Verlauf der mittleren, aufwandskorrigierten Abundanz im Jadebusen, in der Meldorfer Bucht und im Hörnum Tief während der Balzphase im April und frühen Kükenphase Anfang Juni und während der späten Kükenphase, zum Ausfliegen und nach Auflösung der Kolonie.

Abbildung 4.3.2.5: Sprotte. Längen-Häufigkeitsverteilung über die Saison und zwischen den Jahren.

Abbildung 4.3.2.6: Stint. Langfristiger Verlauf der mittleren, aufwandskorrigierten Abundanz im Jadebusen, in der Meldorfer Bucht und im Hörnum Tief während der Balzphase im April

und frühen Kükenphase Anfang Juni und während der späten Kükenphase, zum Ausfliegen und nach Auflösung der Kolonie.

Abbildung 4.3.2.7: Stint. Längen-Häufigkeitsverteilung über die Saison und zwischen den Jahren.

Abbildung 4.3.2.8: Wittling. Langfristiger Verlauf der mittleren, aufwandskorrigierten Abundanz im Jadebusen, in der Meldorfer Bucht und im Hörnum Tief während der Balzphase im April und frühen Kükenphase Anfang Juni und während der späten Kükenphase, zum Ausfliegen und nach Auflösung der Kolonie.

Abbildung 4.3.2.9: Wittling. Längen-Häufigkeitsverteilung über die Saison und zwischen den Jahren.

Abbildung 4.3.3.1: Beutefische der Flusseeeschwalben, die seltener in den Fütterungen auftraten. Sandaale, Finten, Plattfische und Dreistachlige Stichlinge.

Abbildung 4.3.3.2: Beuteorganismen der Flusseeeschwalben, die seltener in den Fütterungen auftraten. Nordseegarnele Fischlarven, Grundeln und Kleine Seenadeln.

Abbildung 4.3.3.3: Beuteorganismen der Flusseeeschwalben, die nur vereinzelt in den Fütterungen auftraten. Aalmutter, Flussneunauge, Strandkrabben, Große Scheibenbäuche und Kopffüßer.

Abbildung 5.2.4.1: Staffelhamen. Vertikale Maße in der Abbildung beziehen sich auf unbewegtes Wasser.

Abbildung 5.3.1.1: Zusammenhänge zwischen Bruterfolg, Maximalgewicht und Küken-Wachstumsrate (abhängige Variablen) und der Nordsee-weiten Heringsrekrutierung und den aufwandskorrigierten Fangmengen von Heringen, Sprotten und Stinten aus der Hamenfischerei in der Meldorfer Bucht.

Abbildung 5.3.1.2: Hering. Zusammenhänge zwischen Bruterfolg, Maximalgewicht und Küken-Wachstumsrate (abhängige Variablen) und den aufwandskorrigierten Fangmengen von Heringen aus der Hamenfischerei im zentralen Jadebusen.

Abbildung 5.3.1.3: Sprotte. Zusammenhänge zwischen Bruterfolg, Maximalgewicht und Küken-Wachstumsrate (abhängige Variablen) und den aufwandskorrigierten Fangmengen von Heringen aus der Hamenfischerei im zentralen Jadebusen.

Abbildung 5.3.1.4: Stint. Zusammenhänge zwischen Bruterfolg, Maximalgewicht und Küken-Wachstumsrate (abhängige Variablen) und den aufwandskorrigierten Fangmengen von Heringen aus der Hamenfischerei im zentralen Jadebusen.

Abbildung 5.3.2.1: Durchschnittliche relative Anteile einzelner Beutekategorien an den Fütterungen und den Hamenfängen zur Balzzeit und während der Kükenphase.

Abbildung 5.3.2.2: Relative Anteile einzelner Beutekategorien an den Fütterungen und den Hamenfängen zur Balzzeit und während der Kükenphase der Jahre 2006, 2007, 2009 und 2010.

Abbildung 5.3.2.3: Relative Anteile einzelner Beutekategorien an den Fütterungen und den Hamenfängen zur Balzzeit und während der Kükenphase der Jahre 2011 bis 2015.

Abbildung 5.3.2.4: Verhältnis hochwertiger zu minderwertiger Nahrung (Quotient der relativen Anteile) in den Fütterungsbeobachtungen und in den Hamenfängen während der Balzphasen 2006, 2007, 2009, 2010, 2011, 2014 und 2015.

Abbildung 5.3.2.5: Verhältnis hochwertiger zu minderwertiger Nahrung (Quotient der relativen Anteile) in den Fütterungsbeobachtungen und in den Hamenfängen während der Kükenphasen 2006, 2007 und 2009 – 2015.

Abbildung 5.3.3.1: Zusammenhang zwischen der verfügbaren Energie aus Heringen und dem Legetermin.

Abbildung 5.3.3.2: Zusammenhang zwischen der verfügbaren Energie aus Sprotten und dem Legetermin.

Abbildung 5.3.3.3: Zusammenhang zwischen der verfügbaren Energie aus Stinten und dem Legetermin.

Abbildung 5.3.3.4: Relative Anteile verschiedener Beutesorten an den Balzfütterungen der Flusseeeschwalben.

Abbildung 5.3.3.5: Relative Anteile verschiedener Beutesorten an den Kükenfütterungen der Flusseeeschwalben.

Abbildung 5.3.3.6: 2006 – 2015. Absolute Anzahl lebender und toter Flusseeeschwalben-Küken in der Kolonie und relativer Anteil toter Küken an der Küken-Gesamtzahl im Verlauf der Kükenaufzucht, durchschnittliche Windgeschwindigkeit, absolute Abweichungen der täglichen Niederschlagsmengen vom langfristigen Mittelwert, absolute Abweichungen der mittleren Windstärke vom langfristigen Mittelwert.

Abbildung 5.3.3.7: Rückkehreraten flügge gewordener Küken über der aufwandskorrigierten Beutefischabundanz in der ersten Augusthälfte, die die Nahrungssituation nach dem Ausfliegen repräsentiert.

Abbildung 5.3.4.1: Vertikale Abundanzverteilung von Hering, Stint, Sprotte, Wittling und Kleiner Seenadel, gefangen 2006 und 2007 im Jadebusen und vor Minsener Oog.

Abbildung 5.3.5.1: Jagdtechniken von Fluss- und Brandseeschwalben.

Abbildung 5.3.5.2: Mittlere Jagdversuchsrate ( $\pm$  SD) in Abhängigkeit von der Windstärke (Bft) in den Jagdgebieten.

Abbildung 5.3.5.3: Mittlere Fangrate ( $\pm$  SD) in Abhängigkeit von der Windstärke (Bft) in den Jagdgebieten.

Abbildung 5.3.5.4: Rüttelaktivität in Abhängigkeit von der Windstärke.

Abbildung 5.3.5.5: Relativer Anteil der drei Jagdtechniken und der abgebrochenen Jagdversuche an den gesamten Jagdversuchen in Abhängigkeit von der Windstärke.

Abbildung 5.3.5.6: Relativer Anteil der drei Jagdtechniken bei erfolgreicher Jagd an den

gesamten Jagdversuchen in Abhängigkeit von der.

Abbildung 5.3.5.7: Relative Zusammensetzung von erfolgreichen und erfolglosen Jagdversuchen der verschiedenen Jagdmethoden in Abhängigkeit von der Windstärke.

Abbildung 5.3.5.8: Relative Verteilung der Jagdmethoden, mit denen verschiedene Beuteorganismen bei verschiedenen Windstärken erbeutet werden.

Abbildung 6.1.1: Hydroakustische Erfassung der kleinskaligen Vertikal- und Horizontalverteilung pelagischer Schwarmfische im Freiwasser der Binnenjade auf einem Transekt von West nach Ost.

Abbildung 6.1.2: Hydroakustische Darstellung der regionalen Horizontalverteilung pelagischer

Schwarmfische auf Transekten parallel der ostfriesischen Wattenmeerküste, in den Jadebusen hinein und wieder heraus.

Abbildung 6.1.3: Konzeptionelles Modell zum Zusammenhang zwischen Umweltbedingungen, der Reproduktionsphänologie und des Bruterfolgs der Flussseeschwalben.

Abbildung 6.3.1: Schematische Zusammenfassung der vorgeschlagenen Erfassungsmethoden auf einem kommerziellen Krabbenkutter als Arbeitsplattform.

Abbildung 6.3.2: Energiefluss zu den See- und Flussseeschwalben verschiedene räumliche Skalen, ergänzt um Schlüsselprozesse, die die Nahrungsverfügbarkeit für die Flussseeschwalben steuern können.

## Tabellen

Tabelle 3.3.1: Mittlere Kennwerte für die adulten Flussseeschwalben über die untersuchten Jahre.

Tabelle 3.3.2: Kennwerte für die Kükenentwicklung und den Bruterfolg über die untersuchten Jahre.

Tabelle 3.3.3: Zusammenhänge zwischen den verfütterten Beutefischen an die Küken und den Altvogelparametern sowie den Kükenparametern.

Tabelle 3.3.4: Gesamtzahl der Gelege/Eier, der nicht geschlüpften und erfolgreich geschlüpften Eier, und das Kükenalter in Tagen beim Tod/Verschwinden im Untersuchungszeitraum.

Tabelle 4.1.1: Fangtermine in den Monaten April bis August der Jahre 2006 bis 2015.

Tabelle 5.2.1: Zeiträume und Datenreihen, die für die multiple Regressionsanalyse verwendet wurden.

Tabelle 5.3.1.1: Ergebnisse der bivariaten und multiplen Regressionsanalysen zwischen verschiedenen Fischdatenreihen und dem Bruterfolg, dem maximalen Kükengewicht und der Kükenwachstumsrate der Flussseeschwalben am Banter See.

Tabelle 5.3.3.1: Demografische Kennzahlen der Flussseeschwalben, die die Qualität der Brutsaison anzeigen können.

Tabelle 5.3.4.1: Vergleich der Standardlänge zwischen Heringen, Sprotten, Stinten und Wittlingen, die 2006 und 2007 vor Minsener Oog und im Jadebusen jeweils in den beiden oberen und in den drei unteren Netzfächern des Staffelhams gefangen wurden.

Tabelle 5.3.4.2: Korrelation zwischen der Abundanz von Heringen, Sprotten, Stinten, Wittlingen und Kleinen Seenadeln, die in den oberen beiden und in den unteren drei Netzfächern des Staffelhams gefangen wurden.

Tabelle 5.3.5.1: Testergebnisse des statistischen Vergleiches zwischen den kompletten Jagdversuchen pro Zeiteinheit zu verschiedenen Windstärken.

Tabelle 5.3.5.2: Testergebnisse des statistischen Vergleiches zwischen den Fängen (= erfolgreiche Jagdversuche) pro Zeiteinheit zu verschiedenen Windstärken.

Tabelle 5.3.5.3: Testergebnisse des statistischen Vergleiches zwischen der Rüttelaktivität bei unterschiedlichen Windstärken.

Tabelle I: Prozentuales Auftreten der verschiedenen Fischarten in den Kükenfütterungen, Balzfütterungen und in den am Koloniestandort gefundenen Fischen über den Untersuchungszeitraum

Tabelle II: Zusammenhänge zwischen den verschiedenen Beutefischen in der Kükennahrung.

Tabelle III: Fischartenliste Jadebusen, relative Häufigkeit, funktionelle Gilde im Gebiet.

# 10. Anhang

Tabelle I: Prozentuales Auftreten der verschiedenen Fischarten in den Kükenfütterungen (Küken), Balzfütterungen (Balz) und in den am Koloniestandort gefundenen Fischen (Fund) über den Untersuchungszeitraum.

	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015
<i>Heringsartige Küken</i>	25	35	16	32	41	63	23	28	49	18
<i>Heringsartige Balz</i>			13	34	25	59			26	49
<i>Heringsartige Fund</i>	19	53	29	15	19	55	16	28	34	9
<i>Stint Küken</i>	14	16	11	17	36	14	64	40	25	13
<i>Stint Balz</i>			56	23	32	26			67	38
<i>Stint Fund</i>	3	7	8	5	25	5	36	12	9	17
<i>Kabeljauartige Küken</i>	5	15	12	0	0	0	0	0	0	0
<i>Kabeljauartige Balz</i>			0	0	0	0			0	0
<i>Kabeljauartige Fund</i>	0	7	0	0	0	0	7	3	0	0
<i>Plattfisch Küken</i>	5	1	4	5	10	1	1	3	1	9
<i>Plattfisch Balz</i>			1	1	3	0			0	0
<i>Plattfisch Fund</i>	21	0	18	30	19	5	2	7	12	19
<i>Grundel Küken</i>	4	1	4	1	3	2	1	1	4	1
<i>Grundel Balz</i>			3	5	4	5			1	1
<i>Grundel Fund</i>	3	2	1	2	0	5	2	10	3	5
<i>Larve Küken</i>	7	5	4	4	7	12	3	9	4	34
<i>Larve Balz</i>			7	1	1	0			1	0
<i>Larve Fund</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Garnele Küken</i>	12	5	20	12	0	1	1	6	2	5
<i>Garnele Balz</i>			6	10	11	3			1	1
<i>Garnele Fund</i>	9	0	4	13	2	11	4	2	5	14
<i>Seenadel Küken</i>	7	5	4	9	1	1	2	5	4	3
<i>Seenadel Balz</i>			2	1	3	1			1	3
<i>Seenadel Fund</i>	34	6	17	15	22	5	11	10	15	11
<i>Sonstige Küken</i>	13	5	10	5	1	0	2	4	2	3
<i>Sonstige Balz</i>			10	8	3					
<i>Sontige Fund</i>	11	25	23	20	13	14	22	28	22	25
<i>Unerkannt Küken</i>	8	12	15	15	1	6	3	4	8	14
<i>Unerkannt Balz</i>			2	17	18	3			2	8
<i>Unerkannt Fund</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>N Küken</i>	2525	1028	140	452	537	506	1452	2070	2753	734
<i>N Balz</i>			1165	255	332	275			460	97
<i>N Fund</i>	479	105	72	98	97	37	45	95	97	64

Tabelle II: Zusammenhänge zwischen den verschiedenen Beutefischen in der Kükennahrung. Heringsartige/Hering umfasst dabei Heringe und Sprotten. Signifikant positive Korrelationen sind grün dargestellt, negative rot.  $\pm = P < 0,05$ ,  $\pm\pm = P < 0,01$ ,  $0\pm\pm = P < 0,001$ .

	Larve	Grund	Plattfische	Garnele + Seenadel	Garnele	Seenadel	Kabljauartige	Hering + Stint	Stint
Heringsartige									
Stint								+	
Hering + Stint				--	--				
Kabljauartige									
Seenadel				++	++				
Garnele				++					
Garnele + Seenadel									
Plattfische									
Gundel									
Larve									

Tabelle III (fortgesetzt): Fischartenliste Jadebusen, relative Häufigkeit, funktionelle Gilde im Gebiet (nach Elliott & Hemingway 2002: ÄB: Ästuarbewohner MS: mariner Saison Gast, KA: katastrom/anadrom, MB: mariner Besucher (sporadisch), MS: mariner Besucher (saisonal), MJ: mariner Jungfisch).

Wissenschaftlicher Artname	Trivialname	Relative Häufigkeit	Funktionelle Gilde in der Jade	Relevanz für Seevögel
<i>Agonus cataphractus</i>	Steinpicker	regelmäßig, wenige Exemplare	ÄB/MS	Keine
<i>Alosa fallax</i>	Finte	saisonal häufig	KA	saisonal hoch
<i>Ammodytes tobianus</i>	Tobiasfisch	saisonal häufig	ÄR	saisonal hoch
<i>Anguilla anguilla</i>	Aal	Einzelexemplare, selten	KA	Keine
<i>Aphya minuta</i>	Glasgrundel	saisonal häufig	ÄR	Keine
<i>Arnoglossus laterna</i>	Lammzunge	Einzelexemplare, selten	MB	Keine
<i>Atherina presbyter</i>	Ährenfisch	Einzelexemplare, selten	MJ	Keine
<i>Belone belone</i>	Hornhecht	saisonal häufig	MS	Keine
<i>Buglossidium luteum</i>	Zwergzunge	Einzelexemplare, selten	MB	Keine
<i>Callionymus lyra</i>	Gestreifter Leierfisch	Einzelexemplare, selten	MB	Keine
<i>Chelidonichthys lucernus</i>	Roter Knurrhahn	saisonal häufig	MJ	Keine
<i>Ciliata mustela</i>	Fünf-bärtelige Seequappe	saisonal häufig	ÄB/MS	sporadisch
<i>Clupea harengus</i>	Hering	massenhaft	MJ	essentiell
<i>Cyclopterus lumpus</i>	Seehase	Einzelexemplare, selten	MS	Keine
<i>Dicentrarchus labrax</i>	Wolfsbarsch	Einzelexemplare, selten	MJ	Keine
<i>Echiichthys vipera</i>	Vipernqueise	Einzelexemplar	MB	Keine
<i>Engraulis encrasicolus</i>	Sardelle	saisonal massenhaft	MS	sporadisch
<i>Entelurus aequoreus</i>	Große Schlangennadel	Einzelexemplare, selten	ÄB	Keine
<i>Gadus morhua</i>	Kabljau	Einzelexemplare, selten	MJ	hoch in Invasionsjahren, sonst keine
<i>Galeorhinus galeus</i>	Hundshai	Einzelexemplar	MB	Keine
<i>Gasterosteus aculeatus</i>	Dreistachliger Stichling	saisonal häufig	KA	früher essentiell, heute gering
<i>Hippocampus hippocampus</i>	Kurzschnauziges Seepferdchen	Einzelexemplar	ÄB	Keine
<i>Hippoglossoides platessoides</i>	Doggerscharbe	Einzelexemplar	MJ	Keine
<i>Hyperoplus immaculatus</i>	Großer ungefleckter Sandaal	Einzelexemplare, selten	MJ	Keine
<i>Hyperoplus lanceolatus</i>	Großer gefleckter Sandaal	Einzelexemplare, selten	MJ	Keine

Tabelle III, Fortsetzung.

Wissenschaftlicher Artname	Trivialname	Relative Häufigkeit	Funktionelle Gilde in der Jade	Relevanz für Seevögel
<i>Lampetra fluviatilis</i>	Flussneunauge	saisonal wenige Exemplare	KA	Keine
<i>Limanda limanda</i>	Kliesche	saisonal häufig	MJ	Keine
<i>Liparis liparis</i>	Großer Scheibenbauch	saisonal häufig	ÄB	Keine
<i>Liparis montagui</i>	Kleiner Scheibenbauch	Einzelexemplare, selten	ÄB	Keine
<i>Merlangius merlangus</i>	Wittling	saisonal häufig	MJ	hoch in Invasionsjahren, sonst keine
<i>Microstomus kitt</i>	Limande (Rotzunge)	Einzelexemplare, selten	MB	Keine
<i>Mullus surmuletus</i>	Streifenbarbe	Einzelexemplare, selten	MB	Keine
<i>Mustelus asterias</i>	Weißgefleckter Glatthai	Einzelexemplar	MB	Keine
<i>Myoxocephalus scorpius</i>	Seeskorpion	regelmäßig, wenige Exemplare	ÄB	Keine
<i>Osmerus eperlanus</i>	Stint	massenhaft	KA	essentiell
<i>Petromyzon marinus</i>	Meerneunauge	Einzelexemplar	KA	Keine
<i>Pholis gunnellus</i>	Butterfisch	Einzelexemplare, selten	ÄB	sporadisch
<i>Platichthys flesus</i>	Flunder	regelmäßig, häufig	ÄB/KA	regelmäßig
<i>Pleuronectes platessa</i>	Scholle	saisonal häufig	MJ	regelmäßig
<i>Pomatoschistus minutus</i>	Sandgrundel	saisonal häufig	ÄB	regelmäßig
<i>Raja clavata</i>	Nagelrochen	Einzelexemplar	MB	Keine
<i>Sardina pilchardus</i>	Sardine	Einzelexemplare, selten	MB	Keine
<i>Scomber scombrus</i>	Makrele	Einzelexemplare, selten	MB	Keine
<i>Scophthalmus maximus</i>	Steinbutt	regelmäßig, wenige Exemplare	MJ	Keine
<i>Scophthalmus rhombus</i>	Glatthead	regelmäßig, wenige Exemplare	MJ	Keine
<i>Scyliorhinus canicula</i>	Kleingefleckter Katzenhai	Einzelexemplar	MB	Keine
<i>Solea solea</i>	Seezunge	saisonal häufig	MJ	Keine
<i>Sparus aurata</i>	Goldbrasse	Einzelexemplar	MB	Keine
<i>Sprattus sprattus</i>	Sprotte	regelmäßig, häufig	MB	essentiell
<i>Syngnathus acus</i>	Große Seenadel	Einzelexemplare, selten	ÄB	Keine
<i>Syngnathus rostellatus</i>	Kleine Seenadel	saisonal massenhaft	ÄB	regelmäßig
<i>Taurulus bubalis</i>	Seebull	Einzelexemplar	ÄB	Keine
<i>Trachurus trachurus</i>	Holzmakrele	Einzelexemplare, selten	MB	Keine
<i>Trisopterus luscus</i>	Franzosendorsch	saisonal häufig	MJ	Keine
<i>Zoarces viviparus</i>	Aalmutter	Einzelexemplare, selten	ÄB	sporadisch



Organisation  
der Vereinten Nationen  
für Bildung, Wissenschaft  
und Kultur



Das Wattenmeer  
Welterbe seit 2009