

Aus dem Institut für Vogelforschung „Vogelwarte Helgoland“, Wilhelmshaven, mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft

Körpermasse-Entwicklung und Mortalität von Küken der Flußseeschwalbe (*Sterna hirundo*) unter ungünstigen Umweltbedingungen

Von Bernd Mlody und Peter H. Becker

Abstract. MLODY, B. & P. H. BECKER (1991): The development of body mass and mortality in chicks of the Common Tern (*Sterna hirundo*) under unfavourable environmental conditions. – Vogelwarte 36: 110–131.

The development of body mass and mortality of Common Tern chicks was studied on the Wadden Sea island of Minsener Oldeoog, Federal Republic of Germany, in 1983 and 1984. The breeding success in 1984 was on average 0.08 fledged birds per clutch (1983: 1.5), which is the worst result in six years of investigation at this site (1981–1986). In 1984 only 3% (1983: 67%) of the hatched chicks fledged finally, 7% (7%) were caught by predators and the remaining 90% (26%) were found dead at the nest. Chicks alive as well as dead chicks showed a high deficit of body mass in 1984 compared to 1983. Their body mass development was severely retarded in 1984: body mass increased insufficiently on many days or even decreased. Most of the mortality occurred in an eight-day-period (23 to 30 June 1984), that started with stormy weather and began about a week after the peak of hatching. During its course, 88% of the chicks died. The age of the dead chicks had the comparatively high median value of 8 days, whereas usually chicks are most likely to die in their first few days of life. The largest decrease in body mass occurred during the period after the storm and effected all age classes of chicks. Most of the dead chicks were lean and had an empty stomach. Some other indirect clues point to a food shortage at that time. The temporal coincidence of high chick mortality with the stormy period was striking, the causes for the mortality are nevertheless hard to name. The proximate factor of death was probably starvation, in some cases perhaps hypothermia. A reduction in the foraging rate of the adult birds due to altered behaviour of the prey species is assumed to be the ultimate factor, perhaps assisted by other factors as the choppy sea surface after the storm.

Key words: Common Tern (*Sterna hirundo*) chicks, mortality, starvation, body mass decrease, food shortage, growth rate, storm.

Address: Institut für Vogelforschung, An der Vogelwarte 21, D-2940 Wilhelmshaven 15, FRG.

1. Einleitung

Der Bruterfolg der Flußseeschwalbe (*Sterna hirundo*) unterliegt beträchtlichen jährlichen Schwankungen (z. B. NISBET & DRURY 1972, LEMMETYINEN 1973b, KRESS et al. 1983, NISBET & WELTON 1984), insbesondere unter den Bedingungen im Wattenmeer (BECKER & FINCK 1985): Während der Untersuchungsjahre 1981 bis 1984 schwankte der Jahresbruterfolg auf der Insel Minsener Oldeoog zwischen durchschnittlich 0,1 und 1,5 ausgeflogener Jungvögel pro Gelege. Als entscheidende Faktoren für diese Unterschiede konnten Witterung und Ernährungslage ermittelt werden.

In dieser Arbeit stellen wir dar, wie die Körpermasse-Entwicklung und Mortalität der Flußseeschwalbe auf Minsener Oldeoog unter den besonders ungünstigen Umweltbedingungen des Brutjahres 1984 verliefen. Dieses Brutjahr war durch ein Massensterben von Flußseeschwalbenküken gekennzeichnet (90% der geschlüpften Küken), wie es in einzelnen Jahren bei im Wattenmeer brütenden Seeschwalben auftritt, aber zuvor noch nicht genau dokumentiert worden ist.

2. Gebiet und Methoden

Die Untersuchungen fanden während der Brutzeiten 1983 und 1984 auf der Wattenmeerinsel Minsener Oldeoog statt (53.46 N/8.00 E), wo Flußseeschwalben in etwa 2000 bzw. 2050 Brutpaaren nisteten und von Ende April bis Anfang August ständig ein Beobachter vor Ort war.

Bruterfolg. Um die Schicksale von Gelegen und Bruten verfolgen zu können, umzäunten wir einzelne Nester oder Nestgruppen (näheres s. BECKER & FINCK 1986) und kontrollierten sie im Abstand von zwei Tagen. 1983 hatten wir 153 Gelege (davon 20 einzelne Nester) unter Kontrolle, 1984 92 Gelege (davon 21 Einzelnester). Im Jahre 1984 – teilweise auch 1983 – erstreckte sich eine Kontrolle aller untersuchten Nester über zwei Kalendertage (am Standort „Alte Kolonie“ wurde z. B. am 1., 3., 5., am Standort „Neue Kolonie“ am 2., 4., 6. Tag kontrolliert; vgl. Abb. 3; Standorte s. BECKER & FINCK 1986).

Beim Erstfund wurden die Küken, falls sie nicht zu schwach erschienen, durch Stahlringe des Instituts für Vogelforschung „Vogelwarte Helgoland“ individuell markiert. Da die Küken sich in den ersten drei bis vier Tagen nach dem Schlüpfen kaum vom Nest entfernen (PALMER 1941), ließen sie sich auch in den Großzäunen in der Regel problemlos einem bestimmten Nest zuordnen.

Aufgrund des zweitägigen Kontrollrhythmus kann ein Küken bei seinem Erstfund höchstens zwei Tage alt sein, wenn es sofort nach der vorhergehenden Kontrolle geschlüpft ist, es kann aber auch unmittelbar vor der Erstfund-Kontrolle geschlüpft sein. Unter der vereinfachenden Annahme einer Gleichverteilung der Schlüpftermine zwischen den beiden Kontrollen würde sich ein durchschnittlicher Schlüpftermin genau am Kalendertag zwischen den beiden Kontrollen ergeben, an dem sowohl das arithmetische Mittel als auch der Median liegen sollte. Wir nehmen an, daß ein neu gefundenes, lebendes Küken durchschnittlich am Vortag geschlüpft ist und sein Alter beim Erstfund daher einen Tag \pm einen Tag beträgt. Das Alter toter Küken wird etwas abweichend berechnet, da diese im Mittel einen Tag vor dem Totfund gestorben sind. Deshalb liegt ihr erreichtes Alter einen Tag niedriger als bei der Berechnung für lebende Küken. Der Sonderfall eines bei seiner Erstregistrierung bereits toten Kükens ergibt dann das Alter „0 Tage“ (1984: 3 von 205 Fällen). Das Alter eines Kükens beim Flüggewerden wird entsprechend dem Alter toter Küken berechnet, unter der Annahme eines Ausfliegens einen Tag nach der letzten Feststellung. Allgemein galt ein Küken dann als flügge, wenn es wenigstens 18 Tage nach dem Erstfund nicht mehr im Zaun zu finden war und keine Hinweise auf einen Tod durch Prädatoren vorlagen. Ab diesem Alter sind sie laut BECKER & FINCK (1986) in der Lage, den Zaun mit einem flatternden Luftsprung zu überwinden.

Die Kükenverluste wurden auf zwei Hauptgruppen von Verlustursachen verteilt: Als „erbeutet“ galten Küken, die vor dem zwanzigsten Lebenstag (dem Flüggewerden per definitionem) endgültig verschwanden. Auch tot gefundene Küken, deren Verletzungen auf Tod durch Prädatoren hindeuteten, wurden als „erbeutet“ gewertet. Als Prädatoren kamen nur Vögel in Frage, da Säuger fehlten. Alle anderen auf den ersten Blick unverletzten toten Küken werden als „tot gefunden“ bezeichnet. Zur Erkundung der Todesursachen wurden einige Autopsien vorgenommen. Der Ausfliegeerfolg gibt das Verhältnis flügge gewordener Jungvögel zu geschlüpften Küken an. Der Bruterfolg gibt das Verhältnis flügger Küken zu gelegten Eiern oder zur Gelegeanzahl an (BECKER & FINCK 1985, 1986).

Die *Körpermasse* der Küken wurde durch Wiegen in einem Leinenbeutel mit einer Federwaage ermittelt (Fa. Pesola, Schweiz; zwei Typen: Kapazität 100 bzw. 300 g, Teilung 1 bzw. 2 g, Präzision laut Herstellerangabe: Fehler bei voller Belastung geringer als $\pm 0,3\%$; abgelesen bzw. geschätzt wurde das nächste Gramm). 1983 und zu Anfang der Saison 1984 wurden bei jeder Kontrolle nur die Küken der einzeln umzäunten Nester gewogen. Nach dem Einsetzen eines auffälligen Kükensterbens wurden vom 26. 6. 1984 an auch die Körpermassen von Küken aus eingezäunten Nestgruppen festgestellt.

Den Einfluß der Kontrollaktivitäten auf das Brutgeschehen kann man schwer abschätzen: Trotz der Mühe um eine schonende und schnelle Kontrolle sind Auswirkungen auf die Kükenentwicklung vorstellbar, wie sie von anderen Seevögeln bekannt sind (u. a. GILLET *et al.* 1975, SAFINA & BURGER 1983, FETTEROLF 1983, HARRIS & WANLESS 1984, MOUSSEAU 1984, PIERCE & SIMONS 1986), für die aus unseren Untersuchungen aber keine Hinweise vorliegen.

Wetterdaten. Einige Messungen zum Wetter sammelten wir auf der Insel: Ein Quecksilberthermometer mit Minimum-Maximum-Anzeige lieferte das Tagesminimum und -maximum (aufgehängt in Augenhöhe, schattig und gut ventiliert). Ein Regenschirm nach HELLMANN (freistehend, ca. 1 m hoch) wurde täglich um 8.00 Uhr MESZ abgelesen und der Niederschlag dem vorangegangenen Kalendertag zugeordnet.

Als Windmesser diente ein vom Wasser- und Schiffsamt betreutes und von dessen Angestellten abgelesenes Schalenanemometer mit Windrichtungsanzeige (10 m hoch installiert, auf der Arbeitsbühne), das um 8.00, 14.00 und 17.00 Uhr MESZ abgelesen wurde (Windstärke in Beaufort, Windrichtung in 45°-Sektoren). Vom 6. bis 20. 6. 1984 war der Windmesser ausgefallen, für diese Zeitspanne wurden Windwerte von der Nachbarinsel Wangerooge verwertet, auf der eine Station des Deutschen Wetterdienstes besteht (Ablesung um 7.00, 14.00 und 21.00 Uhr, Angaben wie auf Minsener Oldeog). Die Beaufort-Windstärken wurden in m/s umgerechnet, wozu mangels genauerer Daten die arithmetische Mitte der betreffenden Beaufort-Skalenklasse genommen wurde (zu berechnen z. B. aus LILJEQUIST & CEHAK 1984).

In der Nacht vom 22. zum 23. 6. 1984 brach ein für diese Jahreszeit ungewöhnlicher Sturm über Norddeutschland herein, mit orkanartigen Böen und einer leichten bis mittleren Sturmflut, wobei die Flußseeschwalben auf

Minsener Oldeog allerdings höchstens 15 Gelege und keine Küken durch Überschwemmung verloren (dabei kein Verlust bei den umzäunten Nestern). Nach dem Sturm setzte aber ein ausgeprägtes Kükensterben ein. Daher wird in der folgenden Analyse eine „Sturmphase“ (23. 6. bis 2. 7. 1984) von einer „Nicht-Sturmphase“ (restliche Zeit vom 10. 6. bis 21. 7. 1984, das ist die Zeitspanne, in der umzäunte Küken vorhanden waren) unterschieden. Das Ende der Sturmphase wird willkürlich auf den 2. 7. 1984 gelegt, den ersten ausgesprochen ruhigen Tag mit Windstärke unter 4 Bft. (= Beaufort; vgl. Abb. 5). Die Definition der zehntägigen „Sturmphase“, die einige relativ windschwache Tage enthält, berücksichtigt die im Vergleich zur Luft größere Trägheit des aufgerauchten Meerwasserkörpers, was für die Flußseeschwalbe eine besonders wichtige Größe zu sein scheint (s. Diskussion).

Danksagung

Die Herren P. Finck und B.-O. Flore waren an der Feldarbeit beteiligt. Das Wasser- und Schiffsamt, Wilhelmshaven, ermöglichte durch seinen Leiter, Herrn von Lilienfeld-Toal, und dessen Mitarbeiter die Unterbringung und Versorgung auf der Insel. Das Wetteramt Bremen, Deutscher Wetterdienst, stellte Wetterdaten der Station Wangerooze zur Verfügung. Herr O. Hüppop machte hilfreiche Anmerkungen zum Skript. Die Durchsicht der englischen Texte übernahm Herr K. Wilson. Die Deutsche Forschungsgemeinschaft unterstützte das Projekt finanziell. Allen möchten wir für ihre Hilfe danken.

3. Ergebnisse

3.1 Bruterfolg

Im Vergleich zum Bruterfolg des Vorjahres mit durchschnittlich 1,5 ausgeflogenen Jungvögeln war der Erfolg 1984 mit 0,08 flüggen Jungvögeln extrem gering (BECKER & FINCK 1985). Ursache für diese bedeutsame Differenz waren nicht Unterschiede im Schlüpfertag (beide Jahre 91%), sondern im Ausfliegerfolg, der 1984 nur 3% (von $n = 231$ Küken) im Vergleich zu 67% (von $n = 344$ Küken) im Jahre 1983 betrug. Von den gestorbenen Küken wurden in beiden Jahren 7% von Prädatoren getötet, so daß der Unterschied im Ausfliegerfolg von der Anzahl der in der Nestumgebung tot gefundenen Küken bedingt war (1983 26% der Küken, 1984 90%).

3.2 Körpermasse-Entwicklung der Küken

3.2.1 Masse in Abhängigkeit vom Kükenalter

Im Jahre 1983 verlief die Körpermasse-Entwicklung der Küken während des Alters von 3 bis 13 Tagen annähernd linear (Abb. 1). In diesem Altersabschnitt nahmen sie um durchschnittlich 8,4 g pro Tag zu. Mit 13 Tagen hatten sie die 100-g-Körpermassenmarke überschritten und mit 19 Tagen ihre Maximalmasse erreicht. Bis zum Flüggewerden gingen die Körpermassen wieder leicht zurück.

In der Brutperiode 1984 stieg die durchschnittliche Körpermasse je Altersklasse streng monoton vom Schlüpfen bis zu einem Alter von 25 Tagen (Abb. 1; es sei daran erinnert, daß die Altersangaben einen Fehler von \pm einem Tag aufweisen können). In einem Alter von 5 bis 23 Tagen stieg die durchschnittliche Masse von 34 auf 100 g, wobei der absolute Massenzuwachs in dieser Entwicklungsphase als angenähert linear bezeichnet werden kann (durchschnittliche Massenzunahme: 3,7 g/Tag; eine durch die Mittelwerte gelegte Gerade gibt den Verlauf recht gut wieder, trotz der unsicheren Mittelwerte mit großer Standardabweichung und kleiner Stichprobengröße; eine Prüfung der Linearität anhand der Regression dieser Mittelwerte erlaubt keine Ablehnung der Linearitätshypothese ($\hat{F} = 1,32 \cdot 2,00$; $F_{8; 163}; 0,05$; vgl. SACHS 1984)). Die Körpermasse bei den ersten beiden Kontrollen (Kükenalter ein bis drei Tage) lagen demgegenüber vergleichsweise niedrig, während Küken mit einem Alter von 25 bis 31 Tagen sehr ähnliche Durchschnittswerte von 118 bis 123 g aufwiesen, so daß man anhand der Mittelwerte von einem Körpermassenplateau in dieser Periode des Flüggewerdens sprechen kann (s. Abb. 1). Nicht jedes einzelne Küken muß jedoch von einem Plateau aus flügge werden. Die letzten drei Einzelwerte von

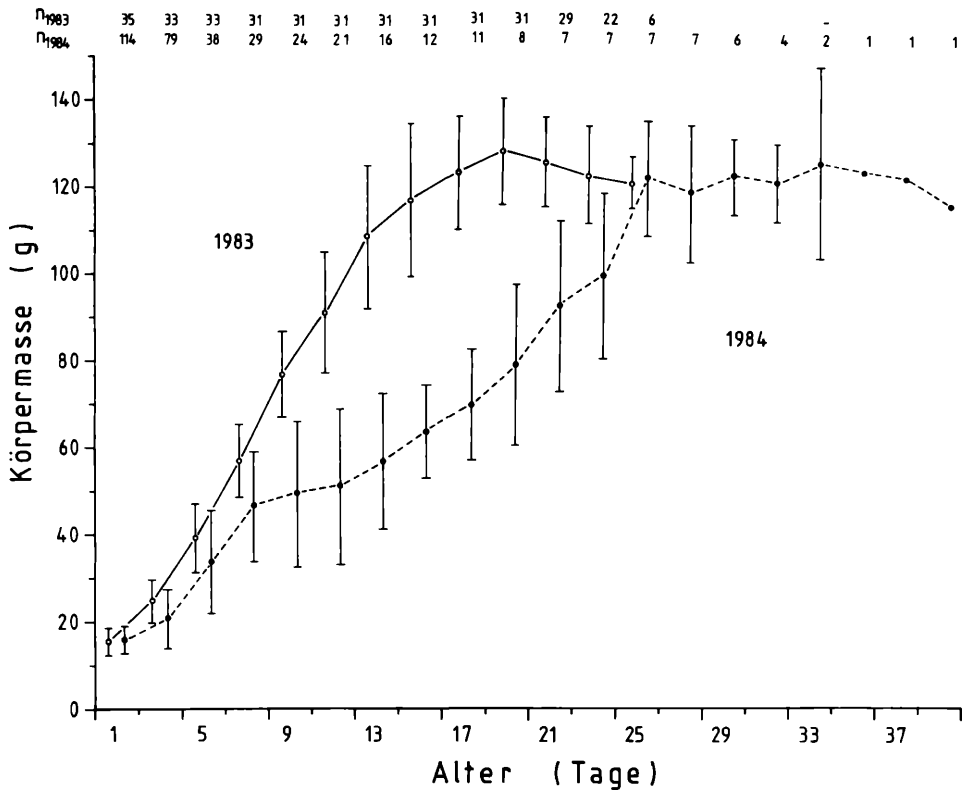


Abb. 1: Körpermassen lebender Küken in Abhängigkeit von ihrem Alter 1983 und 1984. Kreis: Arithmetisches Mittel; senkrechte Linie: Standardabweichung; n_{1983} bzw. n_{1984} : Stichprobengröße 1983 bzw. 1984.

Fig. 1: Body mass of chicks alive in relation to their age in 1983 and 1984. Circles: arithmetic mean; vertical line: standard deviation; n_{1983} resp. n_{1984} : no. of chicks in 1983 resp. 1984.

1984 stammen beispielsweise von einem Küken, dessen Masse vom Alter 33 bis 39 Tage streng monoton fiel (Abb. 1). 1984 war die Steigung des in diesem Jahr besonders ausgedehnten annähernd linearen Wachstumsbereichs weniger als halb so groß wie 1983. Die Entwicklungszeit und lineare Wachstumsphase verlängerte sich dabei erheblich: Während 1983 durchschnittliche Küken im Alter von 13 Tagen die 100-g-Gewichtsmarke überschritten haben, erreichten 1984 erst 23 Tage alte Küken gerade eben diesen Wert. Die Standardabweichungen der Gewichte waren 1984 trotz absolut niedrigerer Beträge meist größer als 1983, ein Hinweis auf die großen konstitutionellen Unterschiede unter den Küken des Jahres 1984.

Abb. 1 enthält wegen der hohen Sterblichkeit 1984 überwiegend Körpermassen von Küken, die später noch vor dem Ausfliegen starben. Nur die 7 Jungvögel, die mindestens 21 Tage alt wurden, sind ausnahmslos flügge geworden.

Trennt man die Körpermasse ausgeflogener von denen tot gefundener Küken auch für die jüngeren Altersklassen, so sind wegen der geringen Stichprobengröße lediglich ungesicherte Feststellungen möglich. Die Durchschnittswerte der „erfolgreichen“ Küken (Abb. 2) entsprechen ungefähr den Gesamtmittelwerten oder übersteigen sie (vgl. Abb. 1). Der Unterschied erreicht

bei neun- bis dreizehntägigen Küken seine absoluten wie relativen Höchstwerte, indem die durchschnittlichen Lebend-Körpermassen 12 bis 17 g bzw. 18 bis 26% unter denen der überlebenden Küken liegen.

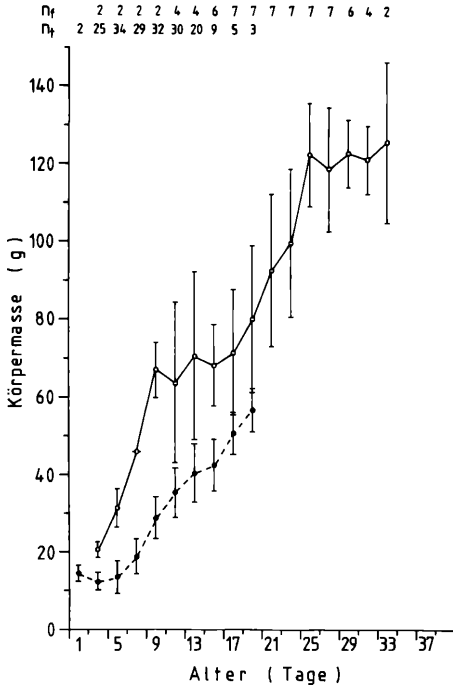


Abb. 2:

Körpermassen flügge gewordener und tot gefundener Küken in Abhängigkeit von ihrem Alter 1984. Kreise: \bar{x} (offen: flügge, geschlossen: tot); senkrechte Linien: Standardabweichung; n: Stichprobengröße (f = flügge, t = tot). Einzelwerte wurden nicht dargestellt. Die Altersangaben gelten für lebende Küken, bei toten ist ein Tag abzuziehen (s. 2.).

Fig. 2:

Body mass of fledged chicks and chicks found dead as a function of age in 1984. Circles: arithmetic mean (open: fledged; filled: dead); vertical lines: standard deviation; n: no. of chicks (f: fledged; t: dead). Single values for a day are omitted in this figure. The age is correct for chicks alive only: in dead chicks, one day has to be subtracted.

Viel krasser ist indes der Unterschied der Lebend-Körpermassen zu den Körpermassen tot gefundener Küken (Abb. 2): Vier- bis achttägige tote Küken brachten etwa die Hälfte der Masse überlebender Küken gleichen Alters auf die Waage, auch später lag ihre Körpermasse ungefähr ein Viertel unter dem der ausgeflogenen Küken. Die obere Grenze der Standardabweichung überschreitet bei toten Küken in zwei Fällen gerade eben die untere Grenze der einen Tag älteren überlebenden Küken, ein weiterer Hinweis auf den erwartungsgemäß beachtlichen Unterschied zwischen den beiden Gruppen. Zudem ist die Standardabweichung bei toten Küken deutlich kleiner als bei lebenden oder überlebenden Küken, das gilt auch, wenn man sie wegen der absolut geringeren Körpermasse toter Küken relativiert, beispielsweise als relativer Variationskoeffizient.

Die prozentuale Körpermassenzunahme pro Tag war bei den Küken im Jahr 1984 in den ersten sieben Lebenstagen am höchsten, nämlich durchschnittlich 19% pro Tag. Danach nehmen sie bis zu einem Alter von 25 Tagen durchschnittlich um 5% pro Tag zu, der Prozentwert müßte mit zunehmendem Alter sinken, da die Küken im Mittel um einen konstanten Körpermassenwert je Tag zunehmen (s. o.), diese Erscheinung wird aber durch die großen Schwankungen überdeckt. In der letzten Wachstumsphase bis zum Erreichen eines Alters von maximal 39 Tagen veränderte sich die Körpermasse im Mittel nicht mehr. Die für die drei Wachstumsphasen angegebenen Altersschranken und die jeweilige prozentuale Körpermassenveränderung müssen als jah-

resspezifisch betrachtet werden (vgl. mit 1983, Abb. 1), die Grenzen könnten unscharf sein. Die flügel gewordenen Küken weisen die gleiche Phasenbildung in der prozentualen Körpermasse-Veränderung auf. Da sie aber überdurchschnittlich alt waren (s. u.), kamen sie zwei Tage länger in den Genuß der Startphase mit hohen Wachstumsbeträgen (19%/Tag). Der sich dann anschließende Verlauf ist ähnlich.

3.2.2 Körpermasse-Veränderung in Abhängigkeit vom Kalendertag

Die Abhängigkeit der Körpermasse-Entwicklung von „guten“ und „schlechten“ Bedingungen an bestimmten Tagen läßt sich wie folgt untersuchen: Wir haben die durchschnittliche absolute Körpermasse-Veränderung zwischen zwei aufeinanderfolgenden Kontrollen für alle Küken innerhalb der für beide Jahre linearen Wachstumsphase von 5–13 Tagen (s. 3.2.1) gegen die Kontrolltermine aufgetragen (Abb. 3).

Im Jahre 1983 lagen die Zuwachsraten zwischen + 14 und + 22 g für zwei Tage (= 7–11 g/Tag). Der geringste Zuwachs ergab sich zwischen dem 27. und 30. Juni 1983 (Abb. 3); rechnet man die Massenveränderung auf zwei Tage um, betrug der theoretische Zuwachs 10.6 g (= 5.3/Tag). Während dieser Tage gab es 1983 einen Schlechtwettereinbruch, der bei der Mehrzahl der Küken zu Verzögerungen, Stagnation oder Abnahmen in der Körpermasse-Entwicklung führte (BECKER & FINCK 1985; vgl. Abb. 7).

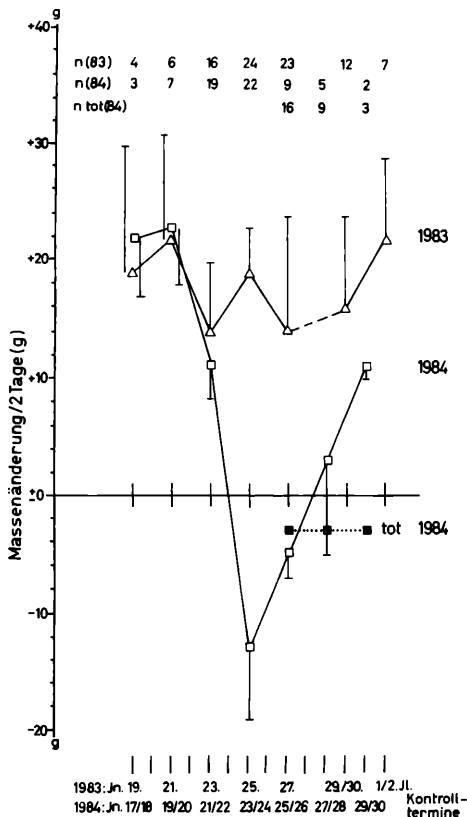


Abb. 3:
Massenänderung der Küken innerhalb von 2 Tagen in der linearen Wachstumsphase (5–13 Tage) in Abhängigkeit vom Kalendertag in den Jahren 1983 und 1984. 1984 aufgegliedert in lebende und tote Küken. 1983 gab es einmal einen 3tägigen Kontrollabstand.

Fig. 3:
Body mass change of chicks within the linear growth period (5–13 days of age) per two days in relation to calendar date („Jn.“ = June, „Jl.“ = July) of 1983 and 1984. The body mass of dead chicks is given only for 1984 („n tot“). In 1983 there was one instance of a three day interval between controls.

Als Maximum und Minimum fallen 1984 ausgeprägte Spitzen auf (Abb. 3): Die am 18. und 20. 6. kontrollierten Küken hatten in den zwei der Kontrolle vorangehenden Tagen durchschnittlich ähnlich wie 1983 22 g (= 11 g/Tag) zugelegt: demgegenüber hatten die Küken am 24. 6. im Mittel 13 g innerhalb der vorherigen zwei Tage verloren (= 7 g/Tag). Alle sonstigen Mittel – außer vom 25./26. 6 – liegen im Positivbereich. Zu bedenken ist, daß die Stichproben zwischen den verschiedenen Terminen nur teilweise statistisch verbunden sind. Wenn also kurz nach dem Sturm alle „schlechten“ Küken gestorben wären, würde bald aufgrund der überlebenden „guten“ Küken eine Körpermassenzunahme verzeichnet werden, obwohl die Umweltbedingungen möglicherweise ungefähr gleich geblieben sind. Die bei den Kontrollen vom 24. 6. bis 2. 7. 1984 festgestellten Körpermasse-Veränderungen lagen alle mit ihren arithmetischen Mittelwerten unter dem 1984 ohnehin niedrigen durchschnittlichen Körpermassenzuwachs von 7,3 g in zwei Tagen (bzw. 3,7 g/Tag). Auch am 5./6. 7. 1984 lag die Körpermassenzunahme knapp unter dem Saisondurchschnitt, an den restlichen Kontrollterminen hingegen darüber.

Tote Küken hatten 1984 seit ihrer letzten Lebendkontrolle durchschnittlich 3 g verloren. Im deutlichen Gegensatz zu den Körpermassen lebender Küken war dieser Wert bei allen Kontrollen, von denen Daten vorliegen, konstant (vier Kontrollen vom 26. 6. bis 2. 7. 1984, vgl. Abb. 3; darüber hinaus ein Einzelwert vom 24. 6.: Abnahme um 2 g). Zu beachten ist, daß unter der Annahme einer gleichmäßigen Verteilung der Sterbefälle über die Zeit die tot gefundenen Küken in der Mitte zwischen den beiden Kontrollen starben, das heißt, daß die 3 g Körpermassenverlust die Körpermassenabnahme am letzten Lebenstag eines Kükens darstellen müßten.

Dieser Wert ist jedoch unrealistisch hoch, da in ihm der postmortale Körpermassenverlust enthalten ist, der vor allem durch Dehydration auftritt und von Temperatur, Luftfeuchtigkeit, Windgeschwindigkeit und Wärmestrahlung abhängig ist. Zur Einschätzung der Fehler-Größenordnung kann ein indirekter Hinweis anhand eines spezifischen Falls gegeben werden: Am 26. 6. 1984 wurden vier elf- bis dreizehntägige Küken als „wahrscheinlich sterbend“ notiert, bei der nächsten Kontrolle zwei Tage später waren sie tot und hatten durchschnittlich 3 g (8%) ihrer Körpermasse verloren. Wenn die Küken bald nach der letzten Lebendkontrolle starben, wäre dies der postmortale Körpermassenverlust innerhalb von zwei Tagen, umrechenbar auf 1,5 g (4%) Körpermassenabnahme pro Tag. Verallgemeinert man diesen Wert einmal als Hypothese, so gilt: (1) Die Körpermassenabnahme durch postmortale Dehydration ist deutlich geringer als die verhungender Küken; (2) der Körpermassenverlust am letzten Lebenstag beträgt nur etwa 1,5 g; weitere 1,5 g gehen nach dem Tode verloren. Demgegenüber betrug die durchschnittliche Körpermassenabnahme lebender Küken im Extremfall 7 g pro Tag, festgestellt bei der Kontrolle am 24. 6. 1984 (s. Diskussion). Sie lag gelegentlich wesentlich über den Verlusten sterbender Küken, selbst wenn man die hypothetischen postmortalen Verluste nicht abzieht.

3.2.3 Zusammenhang von Körpermasse-Entwicklung und Witterung 1984

Einige wetterbeschreibende Größen aus dem Jahre 1984 sind in Abb. 4 dargestellt, ergänzt durch den Verlauf der Körpermassenveränderung lebender Küken aus Abb. 3. Der größte Körpermassenverlust wurde bei der Kontrolle einen Tag nach dem Sturm vom 23. 6. 1984 festgestellt, die beschriebene Phase unterdurchschnittlicher Körpermassenveränderungen (24. 6. bis 2. 7. 1984) entspricht der Periode vom Sturmtag bis zum ersten Tag mit Windstärken unter 4 Bft., welche als „Sturmphase“ definiert wurde.

Die Temperaturen lagen in der Sturmphase etwas unter den sonstigen Werten der Nicht-Sturmphase. Insbesondere die Tagesamplitude war verringert, vor allem aufgrund der niedrigen Tagesmaxima. Der Wind blies nach Aufzeichnungen am Feuerschiff „Elbe 1“ ungewöhnlich stark: im Juni und Juli wurden je 17 „Starkwindtage“ (≥ 6 Bft.) registriert, im Juni zudem Sturmstage (≥ 8 Bft., an

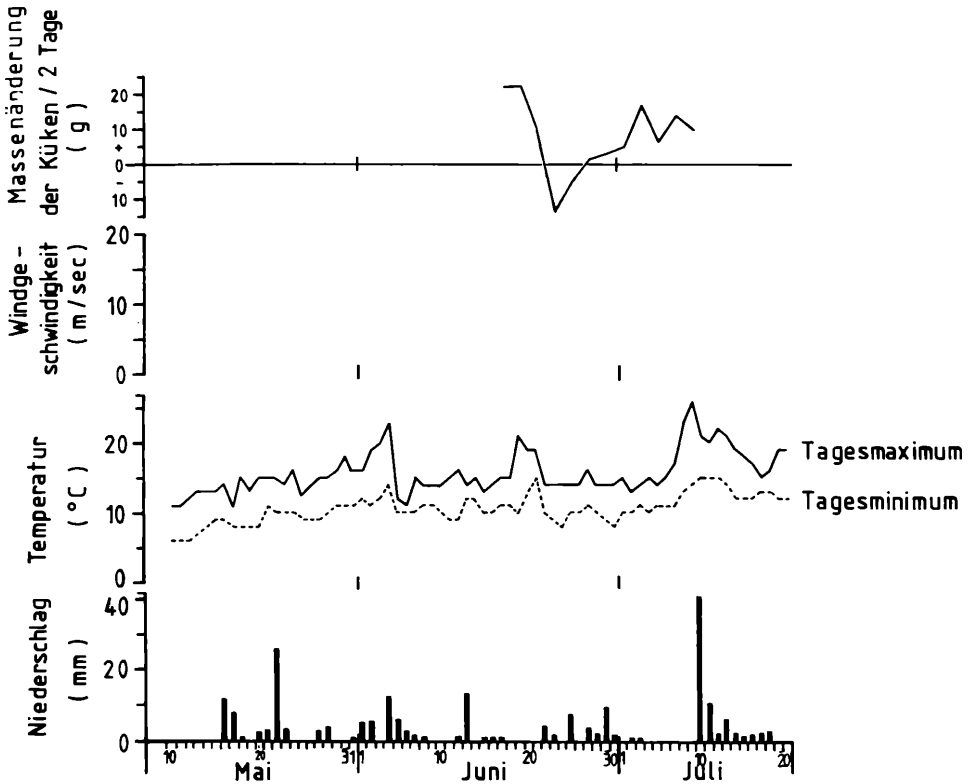


Abb. 4: Wetter in der Brutzeit auf Minsener Oldeog 1984. Beim Niederschlag sind Werte unter 0,1 mm nicht dargestellt, Werte von 0,1 bis < 1 mm sind als 1 mm Niederschlag aufgetragen. Zum Vergleich ist oben der Verlauf der Körpermassenänderung lebender Küken aus Abb. 3 dargestellt.

Fig. 4: Weather factors in the breeding season 1984 on Minsener Oldeog: Wind velocity („Windgeschwindigkeit“), temperature („Temperatur“) and precipitation („Niederschlag“); it's values below 0.1 mm are omitted, values between 0.1 and 1.0 mm are depicted as 1 mm. On top the body mass development curve of living chicks from fig. 3 is repeated for comparison.

vier Tagen; Daten aus den Monatsübersichten der „Wetterkarte des Deutschen Wetterdienstes“, Seewetteramt Hamburg).

Die Verteilung der Niederschlagsmengen auf einzelne Tage (Abb. 4) läßt keinen Zusammenhang mit der Körpermasse-Veränderung der Küken erkennen. Die zugrundegelegten Niederschläge je 24 Stunden sind allerdings auch keine günstige Größe zur Analyse des Zusammenhangs, da sie die nächtlichen Niederschläge beinhaltet, die zwar den Temperaturhaushalt der Flußseeschwalbe etwas beeinflussen mögen (junge Küken werden hingegen i. d. R. von einem Altvogel gehudert, z. B. LE CROY & COLLINS 1972, NISBET 1973), nicht jedoch den Fangerfolg dieser tagaktiven Art, der entscheidend für die Körpermasse-Entwicklung sein sollte. Die fünf größten Tagessummen der Niederschlagsmengen, die in Abb. 4 dargestellt sind, sind ausschließlich oder stark überwiegend nachts zustande gekommen.

Allgemein bleibt festzuhalten, daß die Monate Juni und Juli 1984 in Norddeutschland im Vergleich zum langjährigen Mittel insgesamt zu kalt, zu windig und zu stark bewölkt waren, der Juni dar-

überhinaus zu naß. Eine Analyse der beiden Monate für Hamburg (DRONIA 1984) ergibt, daß der Juni der kälteste (Tagesmittel) seit 1942 war und die Sonnenscheindauer seit 1923 nie so kurz war. Der Juli war nicht ganz so schlecht: Immerhin 16 der vorangegangenen hundert Jahre wiesen einen kälteren Juli auf, die Sonne schien aber seit 1922 nicht mehr so wenig.

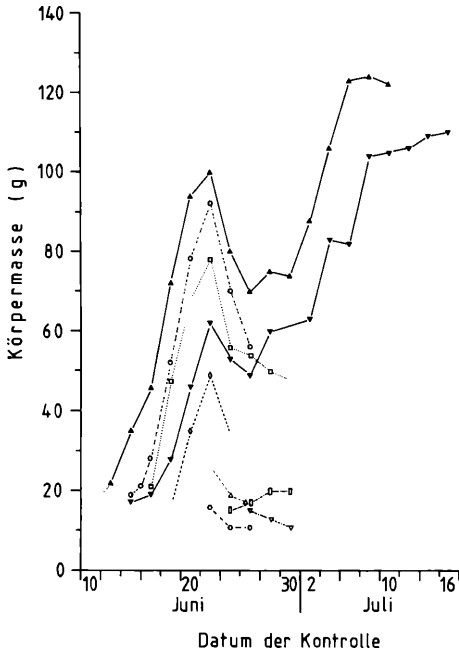


Abb. 5:

Massenentwicklung ausgewählter Küken verschiedener Bruten in Abhängigkeit vom Kontrolltermin 1984. Jeder Massenverlauf beginnt mit dem Wert des etwa 1 Tag alten Kükens (in einem Fall lag kein Meßwert vor, doch zeigt eine gepunktete Linie auf den arithmetischen Mittelwert der betreffenden Altersklasse). Durchgezogene Linie und ausgefüllte Symbole: flügge gewordene Küken ($n = 2$). Unterbrochene Linie und offene Symbole: tot gefundene Küken ($n = 7$).

Fig. 5:

Some examples of the body mass development of chicks from separate broods as a function of control date in 1984. Each curve starts with the value of the roughly one day old chick (in one case without a value for that day, a dotted line points to the arithmetic mean of that age class). Continuous lines and filled symbols: chicks that finally fledged ($n = 2$); broken lines and open symbols: chicks eventually found dead ($n = 7$).

Obzwar über die Ursachen der Körpermassenrückgänge noch nichts zu sagen ist, fällt deren Beginn mit dem Sturm am 23. 6. 1984 und ihr Andauern über die sogenannte Sturmphase auf. Dies wird besonders augenscheinlich, wenn man die Körpermasse-Entwicklung einzelner Küken über die Zeit aufträgt, also eine individuelle Längsschnittuntersuchung durchführt (Abb. 5). Am Hauptsturmtag, dem 23. 6. 1984, wurden nur die Körpermassen von fünf Küken kontrolliert: Die Küken waren drei oder fünf Tage alt, drei hatten an Gewicht zugenommen, zwei abgenommen. Die ungünstigen Bedingungen hatten sich also noch nicht unzweifelhaft niedergeschlagen. Das ist einen Tag später, am 24. 6. 1984, schließlich geschehen: Alle 22 kontrollierten Küken haben – unabhängig von ihrem Alter demnach – abgenommen. Die in Abb. 5 dargestellten Küken führen dies beispielhaft vor Augen (Beispiele für 1983 s. BECKER & FINCK 1985, Abb. 4). Die Todesfälle werden später besprochen. Bemerkenswert ist der Erfolg der beiden Küken, die trotz eines substantiellen Körpermassenrückgangs auf 70 bzw. 79% des Vor-Sturm-Gewichtes innerhalb von vier Tagen anschließend, noch innerhalb der Sturmphase, ihren Körpermassenzuwachs wieder aufnehmen konnten. Sie wurden schließlich flügge, während andere, meist jüngere Küken, starben.

Vergleicht man die Körpermassen in der Sturmphase (23. 6. bis 2. 7. 1984) mit denjenigen gleichaltriger Küken in der Nicht-Sturmphase, so liegen die Mittelwerte der jeweiligen Altersklasse in der Sturmphase ausnahmslos unter denen in der restlichen Brutzeit, und zwar durchschnittlich um 23%. Der Unterschied ist bei neun- und elftägigen Küken am größten: durchschnittlich 24 bzw. 23 g,

das sind um 35 bzw. 31% verringerte Sturmphasengewichte. Vergrößert ausgedrückt lagen die Kükenkörpermassen in der Sturmphase ein Viertel unter den sonst im gleichen Jahr üblichen Werte.

3.2.4 Unterschiede zwischen überlebenden und sterbenden Küken 1984

Zur näheren Erkundung der Frage, was sterbende von überlebenden Küken am selben Kalendertag unterscheidet, wird im Rahmen einer exemplarischen Auswertung der Einfluß von Kalendertag und Kükenalter konstant gehalten: Die Körpermassen gleichaltriger Küken werden für bestimmte Kalendertage analysiert, getrennt nach toten und lebenden Küken, und zwar für die beiden Fälle mit der größten Stichprobe (Abb. 6). Ergebnisse: (1) Küken hatten bei ihrer letzten Lebendkontrolle unterschiedslos Körpermassen (Unterschied laut Vorzeichen-Test von DIXON & MOOD für gepaarte Stichproben nicht signifikant, wahrscheinlich wegen zu kleiner Stichprobe). (2) Sterbende Küken verlieren meist vor ihrem Tod an Masse. Das wäre beispielsweise dann nicht selbstverständlich, wenn sie von benachbarten Altvögeln totgehakt würden. Der Körpermassenverlust ist für Teil (a) wie (b) der Abb. 6 gesichert (Vorzeichen-Test DIXON & MOOD, $p < 0.01$). (3) Lebende Küken können absolut sowie relativ mehr an Masse verlieren als sterbende, wobei die postmortale Dehydration diesen Unterschied nennenswert verstärkt (s. 3.2.2).

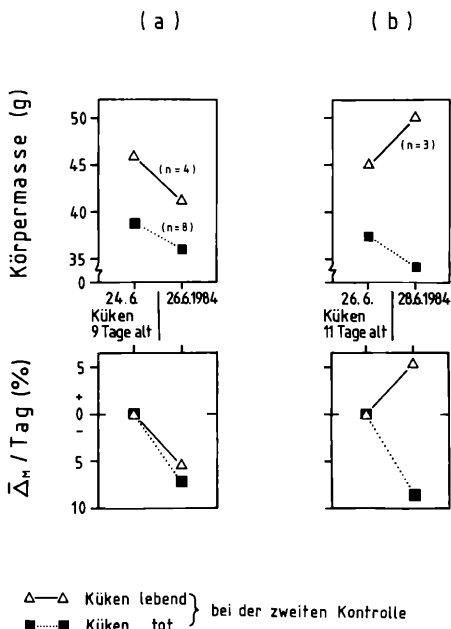


Abb. 6:

Massenentwicklung gleichaltriger Küken zwischen zwei Kontrollterminen 1984. Ausgewählt wurden zwei spezielle Fälle (a) und (b), jeweils unterschieden nach lebenden und beim zweiten Termin toten Küken. Angegeben sind neben der Körpermasse und der Massendifferenz pro Tag das Alter der Küken, die Stichprobengröße und die Kontrolltermine für die beiden Klassen. Bei lebenden Küken wurde die Massenänderung auf 2 Kalendertage bezogen (geometrisches Mittel), bei tot gefundenen auf nur 1 Tag. Zur postmortalen Dehydration s. Text.

Fig. 6:

Body mass development of same age chicks between two successive control dates 1984. Two special cases (a) and (b) are presented, each case showing the difference between chick alive (open symbols) and the ones found dead (filled symbols) on the second control date. Body mass (g) and mass change per day (%) are noted, as well as sample sizes (n) and age of the chicks on the first control date (in days). Measured mass change in dead chicks is assumed to have occurred during one day, whereas in chicks alive it is calculated as the geometric mean of a two days' change. On postmortal dehydration, see text.

Für sterbende Küken charakteristisch sind demnach nicht etwa besonders hohe Massenabnahmen zwischen zwei Kontrollen, sondern die fortgesetzten Körpermassenverluste der untergewichtigen Küken. Die drastischste Körpermassenabnahme der Saison wurde vielmehr bei lebenden Küken vom 22. auf den 24. 6. 1984 festgestellt (Abb. 3), als ob die Küken bei der plötzlichen Situationsänderung besonders viel Energie verschwendet hätten.

3.2.5 Abhängigkeit der Körpermasse-Entwicklung von der Brutgröße

Es fragt sich nun, ob sich wechselnde Umweltbedingungen auf alle Küken einer Brut im gleichen Sinne auswirken oder etwa ein Küken auf Kosten seiner Geschwister gedeiht, während diese sterben (RICKLEFS 1982, BECKER & FINCK 1985). Dabei sollte es auch eine Rolle spielen, ob zwei oder drei Küken zu einer Brut gehören. 1983 nahmen die Geschwister zwischen allen Kontrollen in der Mehrzahl der untersuchten Zweierbruten zu (Abb. 7). Dies galt sogar für die Kontrolle am 30. 6. nach der Schlechtwetterperiode, als in Geschwisterbruten Stagnation und Abnahmen in der Massenentwicklung verzeichnet wurden (Abb. 7, s. auch BECKER & FINCK 1985). Ähnlich wie im Vorjahr nahmen

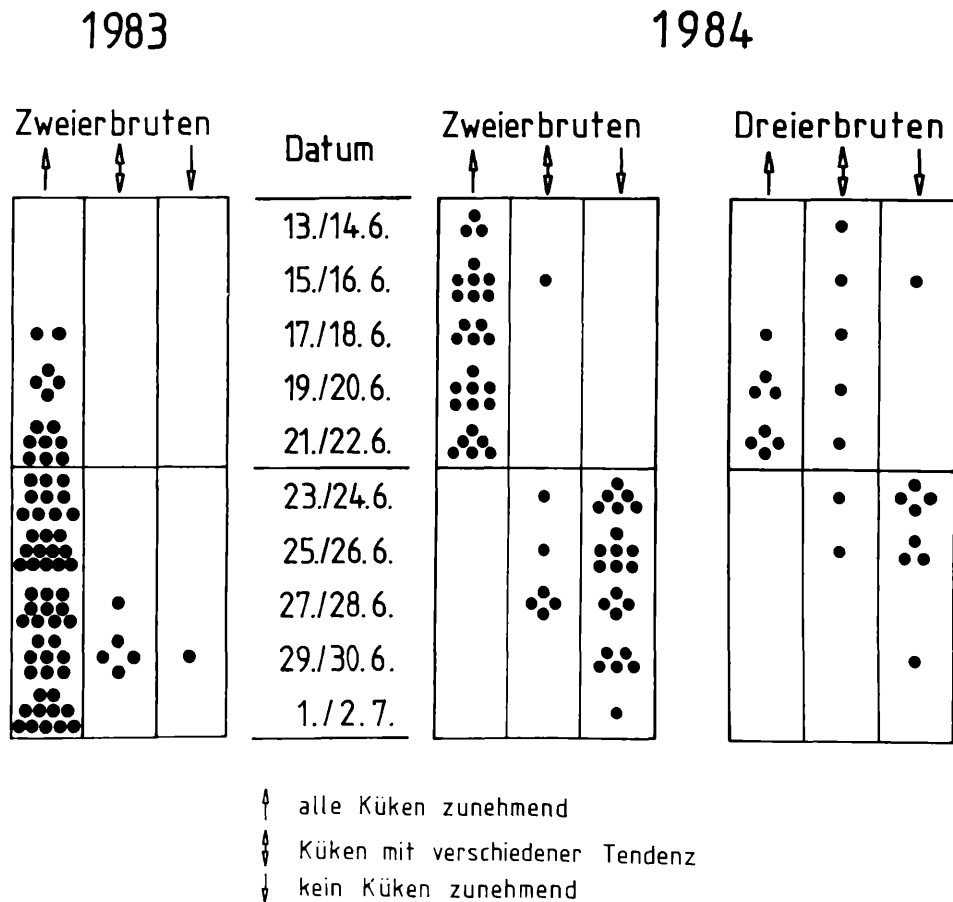


Abb. 7: Tendenz der Körpermasse-Entwicklung unter Geschwister-Küken an einigen Kalendertagen 1983 und 1984. Jeder Punkt vertritt eine „Brut“, hier definiert als ein Nest mit zwei bzw. drei Küken. Die dargestellten „Zweierbruten“ hatten 1983 in vier Fällen, 1984 alle zuvor ein drittes Küken verloren. Trend of body mass change amongst sibling chicks on a number of days in 1983 and 1984. Each dot stands for one „brood“, defined here as a nest containing two or three chicks. The depicted nests with two chicks („Zweierbruten“) had before lost their third chick in four (1983) or even all (1984) cases. Arrowhead up: all chicks of the brood increased their body mass; arrow with two tips: chicks with different mass trends; arrowhead down: no chick with body mass increase.

1984 in Bruten mit zwei Küken vor dem Sturm meist beide Küken zwischen den Kontrollen zu (28 von 29 Fällen), in der Sturmphase jedoch nie: Dann nahm keines der beiden an Masse zu ($n = 23$), und einige Male ($n = 6$) wiesen die Geschwister unterschiedliche Körpermassetendenzen auf. In Dreierbruten ist die Wahrscheinlichkeit, daß alle Küken gleichzeitig zunehmen, geringer als bei Zweierbruten: In 8 von 14 Fällen vor dem Sturm nahmen alle Küken gleichzeitig zu, so daß recht häufig wenigstens eins der drei Küken nicht zunahm, währenddessen in Zweierbruten beide Küken gediehen. In der Sturmphase nahm in 8 von 10 Fällen keines der drei Küken zu. Vergleicht man die Tendenz vor dem Sturm mit denen in der Sturmphase, so ergibt sich sowohl für Zweier- als auch für Dreierbruten ein signifikanter Unterschied (FISHER-Test, „alle Küken zunehmend“ gegen „nicht alle Küken zunehmend“ getestet, $p < 0.001$).

Wenn die Schlüpffolge der Küken einer Dreierbrut bekannt war, so läßt sich für Bruten mit ungleicher Tendenz angeben, welchem Küken es „gut“ bzw. „schlecht“ ging. Das letztgeschlüpfte Küken hatte in vier Fällen abgenommen und in einem Fall zugenommen, wohingegen das erstgeschlüpfte Küken zweimal zunahm und einmal die Körpermasse hielt. Das mittlere Küken nahm in einem Fall zu, in einem ab. Wären diese Daten repräsentativ, was wegen der winzigen Stichprobe unklar ist, so wäre das drittgeschlüpfte Küken am ehesten dasjenige einer Brut, das Körpermasse verliert, während wenigstens eines seiner Geschwister zunimmt. Im Jahre 1983 war die Mortalität

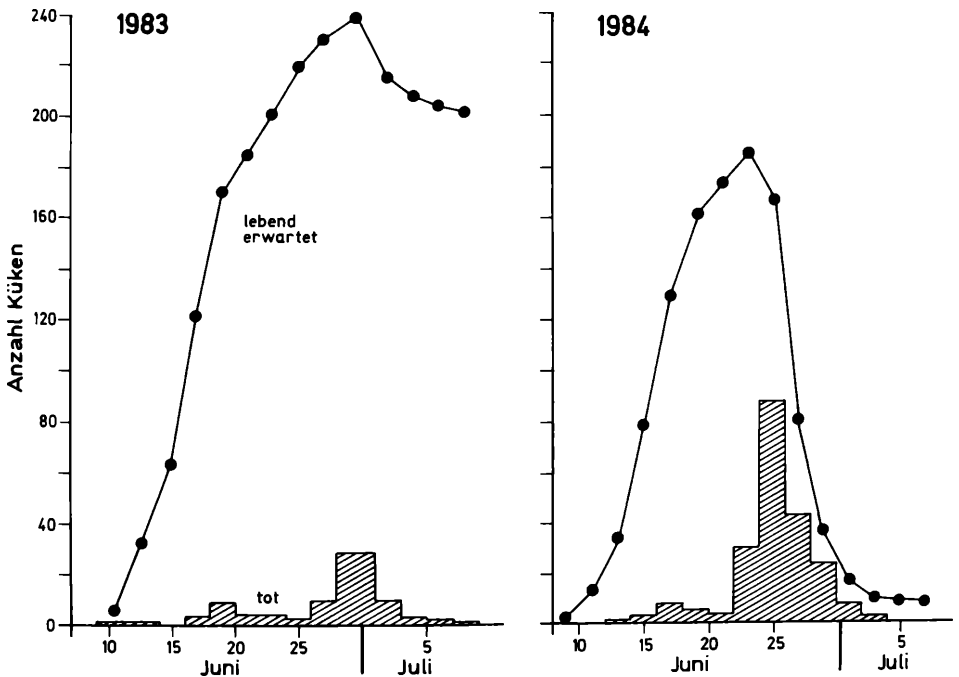


Abb. 8: Anzahl tot gefundener (1983 $n = 89$; 1984 $n = 204$) und lebend erwarteter Küken (Summe aus lebend angetroffenen und neu gefundenen toten Küken) während einiger Kalendertage der Jahre 1983 und 1984.

Fig. 8: Number of chicks found dead („tot“; 1983: $n = 89$; 1984: $n = 204$) compared to the expected number of chicks alive („lebend erwartet“; i. e. the sum of living and newly found dead chicks) on some days in 1983 and 1984.

der drittgeschlüpften Küken deutlich größer als die der älteren Nestgeschwister (BECKER & FINCK 1985). Möglicherweise geht es darüber hinaus dem erstgeschlüpften Küken länger gut als dem zweitgeschlüpften.

3.3 Mortalität der Küken

Im Jahre 1983 schwankte die Anzahl der zwischen den Kontrollterminen gestorbenen Küken zwischen 0% und 12% der lebenden Küken (Abb. 8). Der Gipfel der Mortalität wurde während einer Schlechtwetterphase verzeichnet (zwischen dem 27. und 30. Juni). Die während dieser Tage verendeten Küken machten etwa ein Drittel aller Totfunde des Brutjahres 1983 aus, das durch einen insgesamt geringen Anteil tot gefundener Küken gekennzeichnet war (26% von $n = 344$ geschlüpften Küken, s. 3.1).

Im Folgejahr wurde vier Tage nach dem ersten Fund eines lebenden Kükens der erste Totfund registriert (14. 6.). Von da an wurden bei jeder vollständigen Kontrolle (ein Tag Neue Kolonie, folgender Tag Alte Kolonie) bis zum 3. 7. 1984 tote Küken gefunden, insgesamt 204 Individuen, davon 43% allein bei der Kontrolle am 25./26. 6. 1984 (Abb. 8). Diese Totfunde machten maximal 52 und 61% der erwarteten Kükenzahl aus (25./26. 6. bzw. 29./30. 6.).

Man kann also von einem ungewöhnlich stark ausgeprägten Kükensterben innerhalb einer kurzen Zeit sprechen: An den acht Tagen vom 23. bis 30. 6. 1984 wurden 88% der toten Küken gefunden, in der gesamten sogenannten Sturmphase waren es 91%. Kein nach dem 17. 6. 1984 erstmals gefundenes Küken wurde flügge, oder, andersherum betrachtet: die wenigen flügge gewordenen Küken (sieben Individuen) wurden vom 10. bis 17. 6. 1984 erstmals beobachtet, gehörten also in der Hauptmortalitätsphase zu den ältesten Küken.

Das Alter aller lebenden sowie tot gefundenen Küken für jede einzelne Kontrolle sowohl in der Sturmphase 1984 als auch bei der letzten vorhergehenden und ersten anschließenden Kontrolle ist in Abb. 9 dargestellt. Unter anderem läßt sich gut verfolgen, wie der steilgipflige Altersaufbau der Küken allmählich „zerstört“ wird: Am 22. 6. 1984, einen Tag vor dem Sturm, betrug das mittlere Kükenalter etwa sechs Tage. In den folgenden Tagen starben meist die jeweils jün-

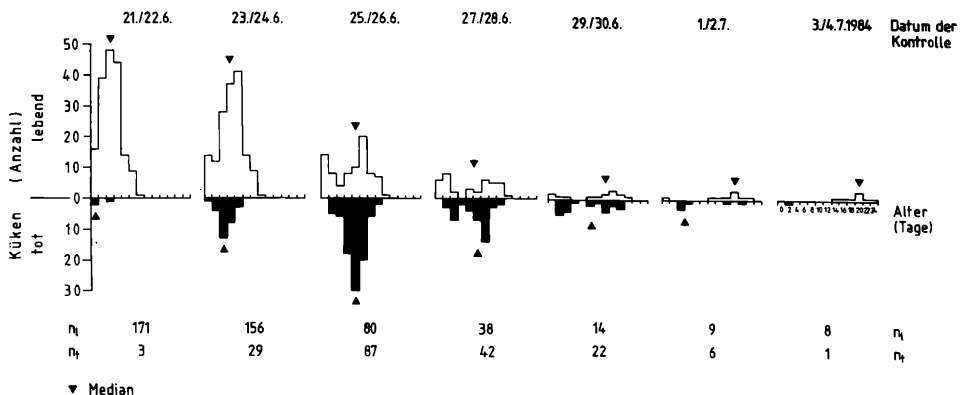


Abb. 9: Anzahl lebender und toter Küken je Kontrolle und Altersklasse in der Brutsaison 1984. Mediane der Altersverteilung und Stichprobengröße sind getrennt für lebende (n_1) und tote Küken (n_2) angegeben. Die Altersangaben gelten für tote Küken. Bei lebenden Küken ist ein Tag zu addieren.

Fig. 9: Number of chicks alive („lebend“) and dead („tot“) per control date and age class in 1984. Median values of age distribution and sample sizes are given for chicks alive (n_1) and dead (n_2). Age („Alter“) is correct for dead chicks; for chicks alive, one day has to be added.

Küken. Das Alter der tot gefundenen Küken stieg allerdings schneller, als allein durch das Fortschreiten der Kalendertage zu erklären ist (s. Wanderung der Mediane in Abb. 9). Neu geschlüpfte Küken verusachten bei den lebenden Küken oft einen Neben- oder Hauptgipfel in den beiden jüngsten Altersklassen, bis diese Küken nach wenigen Tagen gestorben waren.

In der Schlechtwetterphase von 1983 starben auch einige ältere Küken (s. BECKER & FINCK 1985). 1984 aber ungewöhnlich viele: Der Median liegt in der Klasse der acht Tage alt gewordenen Küken ($n = 186$). Der älteste tot gefundene Jungvogel wurde 20 Tage alt, ein Alter, in dem in günstigen Jahren die ersten Küken flügge werden (s. u.). Demgegenüber starb in der Nicht-Sturmphase das älteste Küken mit sechs Tagen, also noch vor dem Median der toten Küken in der Sturmphase ($n = 19$, Median-Test mit Vierfeldertafel, $\chi^2 = 20,24$, $p < 0,001$). Selbst die Quartils-klassen berühren sich nur, ohne sich zu überlappen. Untergliedert man die Sturmphase in einen frühen sowie späten Abschnitt (vier bzw. sechs Tage lang), so zeigt sich auch innerhalb der Sturmphase eine signifikante Zunahme des Alters toter Küken (Altersklassen gruppiert, k-2-Felder- χ^2 -Test nach BRANDT & SNEDECOR, $\chi^2 = 46,0$, 2 FG, $p < 0,001$).

Im Jahr 1983 wurden in 10% der Bruten alle drei, in 62% zwei Jungvögel flügge (BECKER & FINCK 1985). 1984 dagegen blieben die drei Küken einer normalen Brut nicht lange zusammen: An durchschnittlich vier und maximal zehn Tagen lebten sämtliche Geschwister, bis der erste Todesfall eintrat. Überlebten die zwei Küken einer ursprünglichen Dreierbrut, so lebten sie im Mittel vier weitere Tage zusammen, insgesamt also acht Tage lang. Den Rekord im Zusammenleben stellten zwei Küken auf, die 18 Tage gemeinsam lebten, bis das eine Küken starb, zwei Tage später von seinem Geschwister gefolgt. Bis zum Ausfliegen hielten sich die sieben flügge gewordenen Küken im Mittel etwa 31 Tage im Zaun auf (Spannweite 28 bis 40 Tage), im Gegensatz zu durchschnittlich 24 Tagen im Jahre 1983 (Spannweite 20 bis 27 Tage, $n = 30$ Küken mit Körpermassedaten).

Zur Erkundung der Todesursachen wurden einige Autopsien durchgeführt (Totfunde vom 14. bis 27. 6. 1984, überwiegend aus der Sturmphase). Der Muskelmagen enthielt bei 52 von 55 Individuen keine verwertbare Nahrung, es ist allerdings unbekannt, wie viele Stunden ein bestimmter Nahrungstyp zur Passage des Magens benötigt (vgl. WILSON et al. 1985). Einem der drei Küken mit Nahrung im Magen fehlte der Kopf, es war anscheinend von einem Prädator getötet worden. Bei diesem Küken wurde als einzigem Fettgewebe, ventral vom *Musculus pectoralis superficialis* festgestellt, es wurden aber keine systematischen Beurteilungen der Fettvorräte angestellt. Die Küken waren, wie erwähnt, nahezu alle äußerlich unverletzt und zeigten keine auffälligen Blutungen innerhalb der Leibeshöhle. Interne oder externe Mißbildungen fielen nicht auf. Die festgestellten Ectoparasiten, zu den Taxa Mallophaga, Siphonaptera und Acari gehörend, waren nie in ungewöhnlicher Menge vorhanden. Bei den ohne optische Geräte ausgeführten Sektionen wurden in der Leibeshöhle und im Gastrointestinaltrakt keine Endoparasiten bemerkt.

Somit fehlen uns (wie der sonstigen Literatur zu dieser Vogelart) Hinweise auf Krankheiten (z. B. Parasitosen), die zu Schwächung oder Tod geführt haben könnten. Unsere Diagnosemethoden waren jedoch für pathologische Untersuchungen unzureichend.

4. Diskussion

Der mit durchschnittlich 0,1 Küken pro Paar extrem niedrige Bruterfolg der Flußseeschwalbe auf Minsener Oldeog 1984 steht sowohl im Vergleich zum Bruterfolg der Vorjahre (s. BECKER & FINCK 1985) als auch der beiden Folgejahre im gleichen Gebiet einzigartig da (1985: 0,7 flügge Küken/Gelege, $n = 92$; 1986: 1,6 flügge Küken/Gelege, $n = 68$). Der nahezu totale Ausfall auf Minsener Oldeog 1984 ereignete sich trotz des Fehlens einer direkten Hochwassereinwirkung

und trotz geringer Auswirkung von Prädatoren – Faktoren, die den Bruterfolg in anderen Flußseeschwalben-Kolonien entscheidend mitbestimmen (z. B. NISBET 1975, MORRIS et al. 1976, NISBET & WELTON 1984, ERWIN & SMITH 1985, BECKER 1985, 1987, BECKER & ANLAUF 1988, a, b). Demgegenüber ist uns die obige Situation eines fast vollständigen Ausbleibens von Bruterfolg durch andere Ursachen als Prädations- oder Hochwasserverluste aus der Literatur nur in Form eines Berichts für West-Schottland im Jahre 1985 bekannt (MUDGE 1985).

Körpermasse-Entwicklung

Die Körpermasse-Entwicklung wies 1984 im Mittel eine starke Terminabhängigkeit auf, wobei sowohl einzelne markante Tage als auch mehrtägige Phasen auffallen (Abb. 3 und 6, die Zweitagesabschnitte dämpfen die Schwankung höchstens). Die 1983er Daten lebender Küken von Minsener Oldeoop gestatten einen konkreten Vergleich des Jahres 1984 mit einem günstigen Jahr. Aufgrund der Literaturdurchsicht können sie als repräsentativ für ein überdurchschnittlich gutes Brutjahr angesehen werden (u. a. SZULC-OLECHOWA 1984, CYMBOROWSKI & SZULC-OLECHOWA 1967, PEARSON 1968, LANGHAM 1972 und 1984, LECROY & COLLINS 1972, LEMMETYINEN 1973b, LECROY & LECROY 1974, NISBET 1975).

Unter günstigen Bedingungen zeigen die Küken-Körpermassen über der Zeit einen sigmoiden Verlauf, wie er für Darstellungen der meisten Wachstumsprozesse typisch ist (z. B. LUMER 1937, LAIRD et al. 1965, RICKLEFS 1968a, ZACH et al. 1984, GASTON 1985), gefolgt von einem Körpermasserückgang vor dem Flüggewerden, wie er von einer Reihe von Vogelarten bekannt ist (RICKLEFS 1968b), so auch von der Flußseeschwalbe (z. B. LECROY & COLLINS 1972). Das Jahr 1984 ist weit von diesem Ideal entfernt: Nur bis zu einem Alter von sieben Tagen entsprachen die Werte dem Beginn eines sigmoiden Verlaufs. In einem Alter von neun bis etwa siebzehn Tagen jedoch lagen die Körpermassen sowohl absolut als auch relativ weit vom Soll entfernt (Abb. 1). Anschließend nahm die Steigung leicht zu, womit die Körpermassen der flügge werdenden Küken des Jahres 1983 erreicht werden, ohne indessen das übliche Hinausschießen über die Endwerte zu zeigen.

Die überlebenden Küken von 1984 hatten zwar in der Regel höhere Körpermassen als ihre noch lebenden, später sterbenden Artgenossen, aber auch sie zeigten keinen sigmoiden Körpermasseverlauf (Abb. 2). Die Körpermassen toter Küken gleichen Alters waren weniger variabel als die lebender Küken (geringere Standardabweichung in Abb. 2; auch ein relativer Variationskoeffizient wäre niedriger), und der durchschnittliche Körpermasseverlust zumindest an ihrem letzten Lebenstag war an mehreren Kalendertagen gleich (Abb. 3). Die relativ geringen Körpermassenabnahmen sterbender Küken folgen auf starke Massenverluste während der Vortage (ca. 7 g/Tag, z. B. Abb. 4, 5), durch welche die Küken bereits der Schwelle der für verhungerte Vögel geltenden 60–70% der durchschnittlichen Körpermasse nahegekommen waren (s. Abb. 2, z. B. EULEN PIECHOCKI 1960, AUSTERNFISCHER *Haematopus ostralegus* STOCK et al. 1987, TEMME & GERSS 1988). Danach waren nur noch geringfügige Massenverluste möglich. Die starken täglichen Massenverluste der lebenden Küken lagen aber noch unterhalb der Werte, die MASSIAS & BECKER (1990) bei nachts hungernden Flußseeschwalben ermittelten (8–12 Tage alte Küken: – 1.06 g/h). Die geringen Massenabnahmen sterbender Küken sind möglicherweise auch Folge von Energieeinsparungen durch einen reduzierten Stoffwechsel, wie er von hungernden Laborratten *Rattus norvegicus familiaris* besonders gut bekannt ist (WESTERTERP 1977). Beispielsweise erniedrigen einige Singvögel sowie Vertreter anderer Taxa ihren Energieumsatz bei Hunger und Kälte durch ausgeprägte Hypothermie (REINERTSEN 1983). Zunehmende Schwächung der Küken und eventuell damit einhergehende Energiesparmaßnahmen werden vermutlich an einen Punkt führen, wo die Bettelreaktion der Küken zu schwach ausfällt, um die Altvögel zu Fang und Übergabe von

Nahrung zu bewegen (LANGHAM 1972). Dies wäre für die Küken ein „point of no return“, nach dessen Erreichen mit einer zeitlichen Verzögerung der Tod folgt. In der Evolution sollte eine Optimierung der Flußseeschwalben-Brutökologie stattgefunden haben, so daß dieser Punkt möglichst selten erreicht wird. Der Verlangsamung des Wachstums unter ungünstigen Bedingungen können stoffwechselfysiologische beziehungsweise genetische Grenzen entgegenstehen, durch die ein Küken in einem bestimmten Alter auch eine bestimmte Mindestkörpermasse aufweisen muß.

Sterbekörpermassen nach Verhungern können diese Schranke angeben, sie ist aber nicht als absoluter Wert festgelegt, sondern beispielsweise umgebungstemperaturabhängig (KLEIBER 1967).

Mortalität

Auch im insgesamt erfolgreichen Brutjahr 1983 entfiel ein unverhältnismäßig hoher Anteil der gefundener Küken auf eine Schlechtwetterperiode, die allerdings nur zwei Tage andauerte (Abb. 8. BECKER & FINCK 1985). Im Jahr 1984 begann das auffällige Kükensterben zusammen mit der Sturmphase am 23. 6. 1984, etwa eine Woche nach dem Höhepunkt des Kükenschlüpfens am 16./17. 6., durch das, mit den jüngeren Küken beginnend, fast der gesamte „Kükenberg“ abgetragen wurde (Abb. 8, 9). Es bietet sich die Vermutung an, daß der Zeitpunkt der Sturmphase für den Bruterfolg äußerst ungünstig lag: Wäre der Sturm wenigstens vier Tage später eingetroffen, hätte eine größere Zahl der Küken mit höherem Alter und einem in Relation zur Körpergröße günstigeren Energiehaushalt flügge werden können. Die wenigen 1984 flügge gewordenen Küken waren dementsprechend früh geschlüpft. Das häufigste Alter toter Küken in der Sturmphase (acht Tage, s. 3.3) steht somit in Zusammenhang mit dem Altersaufbau (Abb. 9). Wäre der Sturmphasenbeginn demgegenüber früher gewesen (wenigstens eine Woche, also etwa beim Schlüpfhöhepunkt), hätten es die Altvögel möglicherweise geschafft, in der auf den Sturmtag folgenden ungünstigen Periode die relativ geringen Beutemengen zu besorgen, die kleine Küken brauchen, bis die ungünstige Phase schließlich beendet gewesen wäre. Andererseits wären die Küken geringeren Alters anfälliger gegen direkte Witterungseinflüsse gewesen (s. z. B. BECKER & FINCK 1985).

Das Alter der Küken beim Flüggewerden lag 1984 mit durchschnittlich 31 Tagen über der Angabe von NISBET & DRURY (1972), nach denen das Alter beim Ausfliegen 22 bis 28 Tage und bei einigen zurückgebliebenen Küken (drittgeschlüpften) 25 bis 33 Tage beträgt; der Höhepunkt des Flüggewerdens liegt bei 25 bis 26 Tagen (64% der Küken). 1983 dagegen blieben die Küken auf Minsener Oldeog durchschnittlich bis zum Alter von 24 Tagen in der Umzäunung. Demnach kann man alle flüggen Küken von 1984 auf Minsener Oldeog als zurückgeblieben einstufen.

Auswirkungen abiotischer Faktoren

Klimaelemente wirken auf direktem Wege auf die Thermoregulation und ferner auf den Wasserhaushalt und das endokrine System eines jeden Vogels ein (insbes. zur Thermoregulation s. DAWSON & HUDSON 1970, FREEMAN 1971, CALDER & KING 1974, WHITTO 1986). Küken sind im Verhältnis zu den Altvögeln besonders stark von den Klimaelementen betroffen, da ihr großes Oberflächen-Volumen-Verhältnis eine außerordentlich hohe Stoffwechselleistung je Gramm Körpermasse verlangt. Im Alter von zwei bis drei Tagen erlangen Flußseeschwalben-Küken die Fähigkeit zur Thermoregulation (LECROY & COLLINS 1972) und werden damit vom Hudern der Altvögel prinzipiell unabhängig. Neben dem Anstieg der Körpermasse bei gleichzeitigem Grö-

Benzuwachs ist der Ersatz des Daunengefieders durch das Juvenilgefieder (s. NISBET & DRURY 1972) ein energetisch bedeutendes Ereignis. Über die Eigenschaften der beiden Gefiedertypen beispielsweise bezüglich ihrer Anfälligkeit gegenüber Durchnässung (NYE 1964) besteht dabei noch keine Klarheit.

Niedrige Temperaturen lassen die Mortalität von Flußseeschwalben-Küken ansteigen, wie BECKER & SPECHT (1991) in einer Studie mehrerer Kolonien und Jahre aufzeigen. Auch in der Sturmphase von 1984 dürften sie zur Mortalität insbesondere der jüngeren, nicht thermostabilen Küken beigetragen haben.

Vor allem der Wind beeinflusst den Flug und den Fangerfolg der Flußseeschwalbe, indem er einerseits bei größeren Windgeschwindigkeiten das Fliegen und Stoßtauchen erschweren kann, andererseits die Wasseroberfläche durch Wellenbildung aufräut. Damit wird die Turbulenz im Wasserkörper erhöht, außerdem können sich durch den Wind Strömungen und Wasserstände ändern. Der Beutefang einer Seeschwalbe kann dann durch verstärkte Trübung und kurzfristigen Wechsel der Brechungsverhältnisse des Wasserkörpers behindert werden. Eine einmal aufgeraute Wasseroberfläche schwingt zudem auch nach Abflauen des verursachenden Windes noch eine Weile nach. Außerdem gibt es Hinweise, daß sich die Fische bei rauher See in tiefere Wasserschichten zurückziehen (BIRKHEAD 1976, s. u.).

Der Einfluß der Windgeschwindigkeit auf den Flug der Flußseeschwalbe wird üblicherweise anhand des Fangerfolges geschätzt. Dabei stellt sich das Problem, die Bedeutung der Windgeschwindigkeit per se von deren Einfluß auf den Zustand der oberen Wasserschicht zu trennen. Die Fähigkeiten der Flußseeschwalbe beim Fischfang werden zumindest bei steifem Wind nicht überfordert (14,7 m/s = 7 Bft., SELLIN 1983). Die Windgeschwindigkeit erreichte nur am 23. und 24. 6. 1984 zeitweise Werte über 7 Bft., währenddessen das Stoßtauchen der Vögel ernsthaft behindert sein mochte. In den Folgetagen, bei oft überdurchschnittlicher Windgeschwindigkeit, war die Tagesvariabilität der Windgeschwindigkeit stets so groß, daß täglich Perioden günstiger Windstärken vorkamen (≤ 5 bis 6 Bft.). Die Wasseroberfläche wird sich in diesen „Flauten“ allerdings nicht im gleichen Maße beruhigt haben. Ihre Rauigkeit ist aber für den Fangerfolg wichtiger als die damit korrelierbare Windgeschwindigkeit (DUNN 1973, TAYLOR 1983). Ob zudem eine hinderliche Wassertrübung auftrat, ist schwer zu beurteilen. Die Flußseeschwalbe erreicht beim Stoßtauchen Wassertiefen von bestensfalls etwa 30 cm, vielleicht 50 cm (CRAMP 1985). Der besonders im Flachwasser getrübe Wasserkörper, der durch Strömungen auch weit ins Meer hinausgeschoben werden kann, dürfte gelegentlich selbst in diesen geringen Wassertiefen eine merklich verschlechterte Sicht aufweisen. Für Flußseeschwalben-Küken weisen sowohl DUNN (1975) als auch BECKER & SPECHT (1991) nach, daß ihre Körpermassenentwicklung in Zusammenhang mit der Windgeschwindigkeit steht, die den Fangerfolg der Altvögel beeinflusst.

Regen beeinflusst, wie alle Klimaelemente, einerseits den Vogel auf direktem Wege (KENNEDY 1970) und andererseits die Umwelt des Vogels. Vermutlich verhält es sich mit dem Regen wie mit der Windgeschwindigkeit: Der direkte Einfluß auf eine fangende Flußseeschwalbe ist gering im Verhältnis zum Effekt auf die Wasseroberfläche (DUNN 1975). In der Kolonie Wangerooze West trat ab 7 bis 8 Bft. „eine deutliche Beeinflussung des Nahrungserwerbs“ auf, „bei Regen genügte vielleicht schon 6“ (BOECKER 1967). Für den 1984er Brutserfolg auf Minsener Oldeog messen wir den Niederschlägen allerdings keine ausschlaggebende Wirkung bei. Unter Umständen starben bei Regenfällen in der Sturmphase einige ungehuderter, durchnäßte Küken, was aber eher an deren geschwächter Ausgangskonstitution als am Regen allein gelegen haben dürfte und womöglich den Eintritt des Todes vorverlegt, aber nicht unbedingt die Gesamtzahl der Sterbefälle erhöht hat. Die Fangbedingungen für die Altvögel dürften sich bei den meist schauerartigen Niederschlägen gleichfalls nicht entscheidend verschlechtert haben, worauf die Analysen im Jahre 1983 hindeuteten (BECKER & FINCK 1985).

Tide. Die Fangaktivitäten der Flußseeschwalbe ist tidenbeeinflusst: Das Maximum liegt an einer Buhne bei Wangerooge bei halber Tide, sowohl bei Ebbe als auch bei Flut (BOECKER 1967) und dauert auf der Wattenmeerinsel Engelsmanplaat (MES & SCHUCKARD 1976) sowie auf Oldeog (FRANK & BECKER 1991, FRANK 1991) etwa von zwei Stunden nach Hochwasser bis zum Niedrigwasser. Aufgrund der täglichen Verschiebung der Tidezzeiten ergeben sich für die sich optisch orientierenden Seeschwalben folgende unterschiedlich aussichtsreiche Fangperioden (BECKER & SPECHT 1991): Bei einem spätnächtlichen und einem nachmittäglichen Niedrigwasser können die Flußseeschwalben die günstigen Nahrungsbedingungen nur einmal am Tag ausnutzen (vor dem zweiten Niedrigwasser); nach einer Übergangsphase liegen dann eine Woche später zwei nutzbare Ebben im Tageslicht. In der ersten Hälfte der Sturmphase stand den Flußseeschwalben nur ein für die Nahrungssuche optimaler Tidenfall zur Verfügung, was die Schwierigkeiten einer ausreichenden Nahrungsbeschaffung verstärkt haben könnte. Die Fangbedingungen in der Sturmphase wurden also durch mehrere Größen verschlechtert, wobei die aufgeraute Wasseroberfläche der bedeutendste Sturmeffekt auf die unbelebte Umwelt der Seeschwalben sein könnte.

Nahrungstiere

Die bisherigen Ausführungen reichen zur Erklärung des Kükensterbens nicht aus. Der am schwierigsten zu untersuchende Einflußkomplex ist das Auftreten der Beutetiere. Deren Vorkommen ist zum einen von ihrem artgemäßen Verhalten bestimmt, beispielsweise von Fortpflanzungszeit, Tagesrhythmus, horizontalen und vertikalen Wanderungen, Räuber-Beute-Beziehungen. Zum anderen ist ihr Auftreten vom physikalischen Milieu des Wassers bestimmt, u. a. von Temperatur, Dichte (in Zusammenhang mit der Salinität), Bewegungen in verschiedenen Dimensionen (in der Nordsee von kleinsten Turbulenzen bis zu Restströmen), Schwebstoffgehalt, Höhe der Wassersäule über Grund, Grenzflächenwirkungen Wasser/Luft, wobei jedes Element in seiner zeitlichen und räumlichen Dynamik zu berücksichtigen ist.

Die resultierende Verbreitung mariner Organismen entspricht einem Fleckenmuster ungleicher Dichten (STEELE 1974), wobei gerade Seeschwalben in augenfälliger Weise Konzentrationen von Beute ausnutzen: Beispielsweise fischte am Abend des 21. 6. 1984 ein Schwarm von etwa 950 Flußseeschwalben, möglicherweise vergesellschaftet mit einigen Küstenseeschwalben, bei Hochwasser über dem Jafefahwasser nordnordöstlich von Minsener Oldeog Sprotten. Wenngleich dies die Maximalbeobachtung des Jahres ist, sieht man bei fast jeder Tide kleinere Schwärme an Stellen mit vermutlicher Nahrungsverdichtung fischen. Wenn diese Nahrungsvorkommen auf irgendeine Weise bei stürmischer Witterung verschwinden, könnte daraus Nahrungsmangel resultieren (BOECKER 1967). Ferner wurde geschätzt, daß eine Dreierbrut jeden der Altvögel schon unter normalen Bedingungen zwingt, 94% der Tageszeit mit Fischflügen zur Jungvogelfütterung zu verbringen (PEARSON 1968). Im Vergleich mit der Königsseeschwalbe (*Sterna maxima*) und dem Schwarzmantel-Scherenschnabel (*Rynchops niger*) erwies sich die Flußseeschwalbe obendrein als die Art mit den größten Schwankungen im täglichen Fangerfolg, obwohl sie die größte Breite genutzter Nahrungsräume aufweist und daher ein Ausgleich besonders variabler Fangbedingungen denkbar erschienen wäre (ERWIN 1977). SAFINA & BURGER (1985) konnten als erste den Einfluß des Beutetierverhaltens mit Sonartechnik belegen: Die Flußseeschwalben fischten bevorzugt in überdurchschnittlich dicht mit Beute besetzten Gebieten und erfuhren durch Veränderungen von Beutetierdichte und -verhalten im Laufe der Saison zunehmende Fangschwierigkeiten. Der bei rauher See verringerte Fangerfolg von Trottellummen (*Uria aalge*) könnte nach BIRKHEAD (1976) auf Zerstreung und Wanderung von Fischschwärmen in tiefere Wasserzonen zurückzuführen sein. Die Erforschung des Beutetierverhaltens steckt in den Kinderschuhen, läßt sich aber schon als wichtige Größe bei Nahrungsmangel absehen.

Einige Beobachtungen auf Minsener Oldeoo 1984 können trotz ihres anekdotischen Charakters als Hinweis auf Beutemangel interpretiert werden. So blieben im Vergleich zu den Vorjahren ziemlich wenige Nahrungsobjekte an den Nestern liegen (BECKER et al. 1987). Die überwiegend liegendebliebenen Plattfische und Schwimmkrabben dürften aufgrund ihrer Breite von den Küken nicht zu verschlingen gewesen sein (vgl. HULSMAN 1981). Die Tagebuchaufzeichnungen geben darüber hinaus vage Hinweise auf Nahrungsmangel in der Sturmphase: Am 23. und 24. 6. 1984 wurde keine der normalerweise täglich festzustellenden Perioden mit nennenswerter Fisch-Beschaffung durch die Altvögel bemerkt. Am 25. 6. wurde zwar in erwähnenswertem Umfang Nahrung in die Kolonie geflogen, nach einer Viertelstundenzählung war es dennoch weniger als die Hälfte des durchschnittlichen Wertes. Am 7. 7. 1984, als nur noch wenige Küken lebten, wurde erstmals nach dem Sturm reichliche Nahrungszufuhr festgestellt.

Todesursachen der Küken

Zur unmittelbaren Todesursache der Küken liegen folgende Indizien vor: Fast alle 1984 tot gefundenen Küken schienen äußerlich und innerlich unverletzt, waren ohne nennenswerten Parasitenbefall (soweit mit bloßem Auge erkennbar), erheblich untergewichtig, ohne Fettvorräte auf dem Brustmuskel und ohne Mageninhalt. Wenn auch über den eventuellen Einfluß von Krankheiten aufgrund unzureichender pathologischer Untersuchungsmethoden keine sichere Angabe zu machen ist, so halten wir die Gleichzeitigkeit von Sturm und Beginn des Kükensterbens für einen ausreichenden Grund, um hier nur direkt damit in Zusammenhang zu bringende Einflüsse als erwägenswerte Todesursachen zu erörtern, also Verhungern oder Unterkühlung. Zur Klärung der Begriffe folgen wir, in vereinfachter Form, KLEIBER (1967).

Tod durch Verhungern stellt sich ein, wenn dem Organismus Nährstoffe fehlen, die er zur Aufrechterhaltung der Körperfunktionen benötigt. Kältetod bedeutet demgegenüber für einen homoiothermen Organismus die Unfähigkeit, bei ausreichendem Nahrungsangebot genügend Wärme zur Kompensation der Verluste an die Umwelt zu erzeugen, auf daß die Körpertemperatur nicht eine kritische Grenze unterschreite. Der Unterschied ist im Felde außer bei hohen Temperaturen schwer festzustellen. Hungernde Tiere, deren Umgebungstemperatur unterhalb der thermoneutralen Zone liegt, erniedrigen letztlich durch nährstoffmangelbedingte Verringerung des Energieumsatzes zwangsläufig ihre Körpertemperatur (KOSKIMIES & LAHTI 1964), so daß auch ihnen der Kältetod drohen kann. Die Todesursache beim Kältetod „ist vermutlich hauptsächlich ein Versagen der Blutzirkulation mit möglichen irreversiblen Änderungen durch Sauerstoffmangel im Zentralnervensystem“ (KLEIBER 1967, S. 154), möglicherweise auch eine letale Störung des Hormongleichgewichts, nicht jedoch eine temperaturbedingte Gewebeschädigung. Damit läge ein chemischer Tod vor, genauso wie beim Verhungern, wo der Tod ebenfalls ein Ergebnis ungenügender Blutzirkulation ist, welche vielleicht die Folge eines Enzymmangels ist, durch den ein weiterer Abbau von Gewebesubstanz zur Nährstoffbereitstellung unmöglich wird (KLEIBER 1967). Als Entscheidungskriterium zur Trennung des Verhungerns von letaler Unterkühlung ließe sich am ehesten eine kritische Körpertemperaturerniedrigung trotz reichlichen Nahrungsangebots angeben.

Genauere Daten zu Wärmehaushalt der Flußseeschwalben-Küken, Nahrungsangebot und mikroklimatischen Bedingungen am Aufzuchtort fehlen wiederum. Die meisten gestorbenen Küken erreichten 1984 zumindest ein Alter, in dem sie normalerweise zur Thermoregulation fähig sind (s. o., LECROY & COLLINS 1972). Junge Küken genießen in der ersten Lebenswoche gewöhnlich die nahezu ständige Betreuung durch das Weibchen und werden nach Bedarf gehudert, während das Männchen Nahrung beschafft (NISBET 1973, WIGGINS & MORRIS 1987). KLAASSEN et al. (1989) stellen bei der Küstenseeschwalbe (*Sterna paradisaea*) fest, daß das Ausmaß der Energieersparnis des Kükens aufgrund der elterlichen Huderleistung mit 26% beträchtlich ist. Bei Nahrungsmangel gehen

beide Altvögel auf Nahrungssuche und gefährden dabei die Wärmebilanz der Küken. Auch hier besteht daher eine Beziehung zwischen Hungern und Unterkühlung. Schließlich läßt sich dem Nahrungsmangel die entscheidende Schuld am Kükensterben zuordnen, unabhängig davon, welche stoffwechselphysiologische Veränderung den Tod auch eingeleitet haben mag.

Die Beobachtungsindizien und Literaturhinweise sollen zusammengefaßt werden: Der Mißerfolg der Brutzeit 1984 war vermutlich durch Nahrungsmangel im Gefolge eines Sturmes verursacht, wobei die meisten Jungvögel verhungerten oder auch durch verringerte Altvogelbetreuung letal unterkühlten. Der ungenügende Fangerfolg der Altvögel dürfte als Sturmfolge durch geändertes Beutetierverhalten und möglicherweise durch die aufgeraute Wasseroberfläche weitgehend erklärt werden.

Zusammenfassung

Auf der Wattenmeerinsel Minsener Oldeog wurden 1983 und 1984 die Körpermasse-Entwicklung und Mortalität von Küken der Flußseeschwalbe (*Sterna hirundo*) untersucht. Der Bruterfolg war 1984 mit 0,08 ausgeflogenen Jungvögeln pro Gelege (1983: 1.5) das schlechteste Ergebnis im Verlauf von 6 Jahren. Von den geschlüpften Küken wurden 1984 nur 3% flügge (1983: 67%), 7% von Prädatoren erbeutet (7%) und die restlichen 90% tot am Nest gefunden (26%). Im Vergleich zum Vorjahr wiesen 1984 lebende wie tote Küken ein hohes Körpermassen-defizit auf. Ihre Massen-Entwicklung war stark verzögert, die Massen nahmen an vielen Tagen ungenügend zu oder sogar ab. Die außerordentlich hohe Mortalität konzentrierte sich auf eine mit stürmischem Wetter einsetzende Phase, welche etwa eine Woche nach dem Schlüpfhöhepunkt begann und in der die meisten Küken starben (88% aller Totfunde, 23.–30. 6. 1984). Das Alter der in der Sturmphase gestorbenen Küken war mit einem Median von 8 Tagen relativ hoch. Der größte Körpermassenrückgang fand ebenfalls während dieser Zeit statt, nachweisbar in allen Altersklassen. Die meisten toten Küken waren mager und hatten einen leeren Magen. Einige weitere indirekte Hinweise deuten auf Nahrungsmangel hin.

Das zeitliche Zusammentreffen des Kükensterbens mit der Sturmphase ist deutlich, die Ursachen für die Kükenmortalität sind dagegen schwerer durchschaubar. Die unmittelbare Todesursache war vermutlich Verhungern, möglicherweise in einigen Fällen auch Unterkühlung. Als mittelbare Ursache werden vor allem eine Verringerung des Fangerfolgs der Altvögel aufgrund geänderten Beutetiervorkommens angenommen, möglicherweise verstärkt durch andere Faktoren wie die sturmbedingt aufgeraute Wasseroberfläche.

Literaturverzeichnis

- Becker, P. H. (1985): Common Tern breeding success and nesting ecology under predation pressure of Herring Gulls. Acta 18th Intern. Ornith. Congr., Moscow, 1982: 1198–1205. * Becker, P. H. (1987): Kann sich die Flußseeschwalbe auf Mellum vor Brutverlusten durch Silbermöwen schützen? In: G. Gerdes, W. F. Krumbein & H. E. Reineck (eds.): Mellum – Portrait einer Insel. Kramer, Frankfurt: 281–292. * Becker, P. H., & A. Anlauf (1988 a): Nistplatzwahl und Bruterfolg der Flußseeschwalbe (*Sterna hirundo*) im Deichvorland. 1. Nestdichte. Ökol. Vögel 10: 27–44. * Becker, P. H., & A. Anlauf (1988 b): Nistplatzwahl und Bruterfolg der Flußseeschwalbe (*Sterna hirundo*) im Deichvorland. 2. Hochwasser-Überflutung. Ökol. Vögel 10: 45–58. * Becker, P. H., & P. Finck (1985): Witterung und Ernährungssituation als entscheidende Faktoren des Bruterfolgs der Flußseeschwalbe (*Sterna hirundo*). J. Orn. 126: 393–404. * Becker, P. H., & P. Finck (1986): Die Bedeutung von Nestdichte und Neststandort für den Bruterfolg der Flußseeschwalbe (*Sterna hirundo*) in Kolonien einer Wattenmeerinsel. Vogelwarte 33: 192–207. * Becker, P. H., D. Frank & U. Walter (1987): Geographische und jährliche Variation der Ernährung der Flußseeschwalbe (*Sterna hirundo*) an der Nordseeküste. J. Orn. 128: 457–475. * Becker, P. H., & R. Specht (1991): Body mass fluctuations and mortality in Common Tern *Sterna hirundo* chicks dependent on weather and tide in the Wadden Sea. Ardea 78: in press. * Birkhead, T. R. (1976): Effects of sea conditions on rates at which Guillemots feed chicks. Brit. Birds 69: 490–492. * 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. * Calder, W. A., & J. R. King (1974): Thermal and caloric relation of birds. In: D. S. Farner & J. R. King (eds.): Avian biology, Vol. 4: 259–413. Academic Press, New York. * Cramp, S. (ed.) (1985): Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. Vol. 4. Oxford University Press, Oxford. * Cymborski, B., & B. Szulc-Olechowa (1967): Comparison of postembrional development of Common Tern,

Sterna hirundo L., in natural and artificial conditions. Acta Ornithol. 10: 213–225. * Dawson, W. R. & J. W. Hudson (1970): Birds. In G. C. Whitton (ed.): Comparative physiology of thermoregulation. Vol. 1. Invertebrates and nonmammalian vertebrates: 223–310. Academic Press, New York. * Dronia, H. (1984): Die zwei schlechten Sommermonate Juni und Juli 1984. Wetterkarte Deutscher Wetterdienst 1984 Nr. 157 und 158. Seewetteramt, Hamburg. * Dunn, E. K. (1973): Changes in fishing ability of terns associated with wind speed and sea surface conditions. Nature 244: 520–521. * Dunn, E. K. (1975): The role of environmental factors in the growth of tern chicks. J. Anim. Ecol. 44: 743–754. * Erwin, R. M. (1977): Foraging and breeding adaptations to different food regimes in three seabirds: The Common Tern, *Sterna hirundo*, Royal Tern, *Sterna maxima*, and Black Skimmer, *Rynchops niger*. Ecology 58: 389–397. * Erwin, R. M., & D. C. Smith (1985): Habitat comparisons and productivity in nesting Common Terns on the Mid-Atlantic Coast. Colonial Waterbirds 8: 155–165. * Fetterolf, P. M. (1983): Effects of investigator activity on Ring-billed Gull behavior and reproductive performance. Wilson Bull. 95: 23–41. * Frank, D. (1991): The influence of feeding conditions on food provisioning of Common Tern (*Sterna hirundo*) chicks in Wadden Sea colonies. Ardea: in press. * Frank, D., & P. H. Becker (1991): Common Terns' (*Sterna hirundo*) body mass and incubation shifts related to different feeding conditions in the Wadden Sea. Ardea: in press. * Freeman, B. M. (1971): Body temperature and thermoregulation. In D. J. Bell & B. M. FREEMAN (eds.): Physiology and biochemistry of the domestic fowl. Vol. 2. Academic Press, London: 1115–1151. * Gaston, A. J. (1985): Development of the Young in the Atlantic Alcidae. In: D. N. Nettleship & T. R. Birkhead (eds.): The Atlantic Alcidae. Academic Press, London. * Gillet, W. H., J. L. Hayward Jr. & J. F. Stout (1975): Effects of human activity on egg and chick mortality in a Glaucous-winged Gull colony. Condor 77: 492–495. * Harris, M. P., & S. Wanless (1984): The effects of disturbance on survival, age and weight of young Guillemots *Uria aalge*. Seabird 7: 42–46. * Hulsman, K. (1981): Width of gape as a determinant of size of prey eaten by terns. Emu 81: 29–32. * Kennedy, R. J. (1970): Direct effects of rain on birds: a review. Brit. Birds 63: 401–414. * Klaassen, M., C. Beck, D. Masman & G. Slagsvold (1989): Growth and energetics of Arctic Tern chicks (*Sterna paradisaea*). Auk 106: 240–248. * Kleiber, M. (1967): Der Energiehaushalt von Mensch und Haustier. „The fire of life“ Ein Lehrbuch der Tierenergetik. Parey, Hamburg. * Koskimies, J., & L. Lahti (1964): Cold-hardiness of the newly hatched young in relation to ecology and distribution in ten species of European ducks. Auk 81: 281–307. * Kress, S. W., E. H. Weinstein & I. C. T. Nisbet (1983): The status of tern populations in Northeastern United States and adjacent Canada. Colonial Waterbirds 6: 84–106. * Laird, A. K., S. A. Tyler & A. D. Barton (1965): Dynamics of normal growth. Growth 29: 233–248. * Langham, N. P. E. (1972): Chick survival in terns *Sterna* spp. with particular reference to the Common Tern. J. Anim. Ecol. 41: 385–395. * Langham, N. P. (1984): Growth strategies in marine terns. Studies Avian Biol. 8: 73–83. * LeCroy, M., & C. T. Collins (1972): Growth and survival of Roseate and Common Tern chicks. Auk 89: 595–611. * LeCroy, M., & S. LeCroy (1974): Growth and fledging in the Common Tern (*Sterna hirundo*). Bird-Banding 45: 326–340. * Lemmetyinen, R. (1973a): Feeding ecology of *Sterna paradisaea* Pontopp. and *S. hirundo* L. in the archipelago of southwestern Finland. Ann. Zool. Fennici 10: 507–525. * Lemmetyinen, R. (1973b): Breeding success in *Sterna paradisaea* Pontopp. and *S. hirundo* L. in southern Finland. Ann. Zool. Fennici 10: 526–535. * Liljequist, G. H., & K. Cihak (1984): Allgemeine Meteorologie. 3. Aufl. Vieweg, Braunschweig. * Lumer, H. (1937): The consequences of sigmoid growth for relative growth functions. Growth 1: 140–154. * Massias, A., & P. H. Becker (1990): Nutritive value of food and growth in Common Tern *Sterna hirundo* chicks. Ornithol. Scand. 21: 187–194. * Mes, R., & R. Schuckard (1976): Een onderzoek naar verschillen in fourageeractiviteit tussen Visdief *Sterna hirundo* en Noordse Stern *Sterna paradisaea* op de Engelsmanplaat (NL). Verslagen en Technische Gegevens. Inst. voor Taxon. Zool. Report 11, Amsterdam. * Morris, R. D., A. Hunter & J. F. McElman (1976): Factors affecting the reproductive success of Common Tern (*Sterna hirundo*) colonies on the lower Great Lakes during the summer of 1972. Can. J. Zool. 54: 1850–1862. * Mousseau, P. (1984): A comparison of two methods to assess the breeding success of Ring-billed Gulls. J. Field Ornithol. 55: 151–159. * Mudge, G. P. (1985): Mid-summer wreck of starving Guillemots. BTO News 140: 3. * Nisbet, I. C. T. (1973): Courtship feeding, egg size and breeding success in Common Terns. Nature 241: 141–142. * Nisbet, I. C. T. (1975): Selective effects of predation in a tern colony. Condor 77: 221–226. * Nisbet, I. C. T. & W. H. Drury (1972): Measuring breeding success in Common and Roseate Terns. Bird-Banding 43: 97–106. * Nisbet, I. C. T. & M. J. Welton (1984): Seasonal variations in breeding success of Common Terns: Consequences of predation. Condor 86: 53–60. * Nye, P. A. (1964): Heat loss in wet ducklings and chicks. Ibis 106: 189–197. * Palmer, R. S. (1941): A behavior study of the Common Tern (*Sterna hirundo hirundo*). Proc. Boston Soc. Nat. Hist. 42: 1–129. * Pearson, T. H. (1968): The feeding biology of sea-bird species breeding on the Farne Islands, Northumberland. J. Anim. Ecol. 37: 521–552. * Piechocki, R. (1960): Über die Winterverluste der Schleiereule (*Tyto alba*). Vogelwarte 20: 274–280. * Pierce, D. J., & T. R. Simons

(1986): The influence of human disturbance on Tufted Puffin breeding success. *Auk* 103: 214–216. * Rejnertsen, R. E. (1983): Nocturnal hypothermia and its energetic significance for small birds living in the arctic and subarctic regions. *Polar Res.* 1: 269–284. * Ricklefs, R. E. (1968): Patterns of growth in birds. *Ibis* 110: 419–451. * Ricklefs, R. E. (1968): Weight recession in nestling birds. *Auk* 85: 30–35. * Ricklefs, R. E. (1982): Some considerations on sibling competition and avian growth rates. *Auk* 99: 141–147. * Sachs, L. (1984): *Angewandte Statistik*. Springer, Berlin. * Safina, C., & J. Burger (1983): Effects of human disturbance on reproductive success in the Black Skimmer. *Condor* 85: 164–171. * Safina, C., & J. Burger (1985): Common Tern foraging: Seasonal trends in prey fish densities and competition with Bluefish. *Ecology* 66: 1457–1463. * Sellin, D. (1983): Beobachtungen zum Beuteerwerb spätziehender Flußseeschwalben *Sterna hirundo* unter besonderen ökologischen Verhältnissen. *Beitr. Vogelkd.* 29: 161–168. * Steele, J. H. (1974): The structure of marine ecosystems. Harvard University Press, Cambridge, Mass. * Stock, M., J. Strotmann, H. Witte & G. Nehls (1987): Jungvögel sterben im harten Winter zuerst: Winterverluste beim Austernfischer, *Haematopus ostralegus*. *J. Orn.* 128: 325–331. * Szulc-Olechowa, B. (1964): Studies on the postembryonal development of *Larus ridibundus* L. and *Sterna hirundo* L. *Acta Ornith.* 8: 415–444. * Taylor, I. R. (1983): Effect of wind on the foraging behaviour of Common and Sandwich Terns. *Ornis Scand.* 14: 90–96. * Temme, M., & W. Gerss (1988): Maße, Gewichte und mögliche Todesursachen der im Januar 1987 auf Norderney verendeten Austernfischer (*Haematopus ostralegus*). *Seevögel* 9: 63–69. * Westerterp, K. (1977): How rats economize energy-loss in starvation. *Physiol. Zool.* 50: 331–362. * Whittow, G. C. (1986): Regulation of body temperature. In: P. D. Sturkie (ed.): *Avian physiology*, 4. Aufl.: 221–252. Springer, New York. * Wiggins, D. A., & R. D. Morris (1987): Parental care of the Common Tern (*Sterna hirundo*). *Ibis* 129: 533–540. * Wilson, R. P., G. D. La Cock, M. P. Wilson & F. Mollagee (1985): Differential digestion of fish and squid in Jackass Penguins *Spheniscus demersus*. *Ornis. Scand.* 16: 77–79. * Zach, R., Y. Liner, G. L. Rigby & K. R. Mayoh (1984): Growth curve analysis of birds: the Richards model and procedural problems. *Can. J. Zool.* 62: 2429–2435.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Vogelwarte - Zeitschrift für Vogelkunde](#)

Jahr/Year: 1991/92

Band/Volume: [36_1991](#)

Autor(en)/Author(s): Mlody Bernd, Becker Peter Hermann

Artikel/Article: [Körpermasse-Entwicklung und Mortalität von Küken der Flußseeschwalbe \(*Sterna hirundo*\) unter ungünstigen Umweltbedingungen 110-131](#)