Zur Sterblichkeit bei Vögeln, Möglichkeiten und Grenzen einer Auswertung von Ringwiederfunden am Beispiel von Weißstorch (*Ciconia ciconia* L., 1758) und Mäusebussard (*Buteo buteo* L., 1758)

Dissertation
zur
Erlangung des akademischen Grades
doctor rerum naturalium (Dr. rer. nat.)
an der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der
Ernst-Moritz-Arndt-Universität Greifswald

vorgelegt von
Reinhard Klenke
geboren am: 02.12. 1960
in Halle/Saale

Greifswald, den 19.10. 1992

Dekan: Prof. Dr. rer. nat. habil. M. Hecker .....

1. Gutachter: .....

2. Gutachter: .....

3. Gutachter: .....

Tag der Promotion: .....

Inhaltsverzeichnis

1.	Einleitung	1
2.	Problemstellung	6
3.	Ringverluste und Ableitung eines statistischen Modells zu ihrer Korrektur	8
3.1	Material und Methode	9
3.2	Ursachen und Ausmaß von Materialverlusten getragener Vogelringe	11
3.3	Die Korrektur von Ringverlusten	18
3.4	Effekt und Praktikabilität der Korrektur von Ringverlusten	22
4.	Die Ermittlung von Todesursachen und Überlebensraten nach Ringwiederfunden	26
4.1	Material und Methode	26
4.1.1	Ausgangsdaten	26
4.1.2	Hilfsmittel zur Automatisierung der Datenauswertung	29
4.1.3	Methoden und statistische Modelle zur Schätzung von Überlebensraten	30
4.1.3.1	Modelle zur Schätzung mittlerer Überlebensraten von adulten Vögeln	35
4.1.3.2	Modelle zur Schätzung altersabhängiger Überlebensraten	37
4.1.3.3	Modelle zur Schätzung jahresabhängiger Überlebensraten	41
4.1.3.4	Wesentliche Eigenschaften der verwendeten statistischen Modelle zur Schätzung von alters- und jahresabhängigen Überlebensraten	44
4.2	Ergebnisse	49
4.2.1	Die Verteilung von Wiederfunden auf Kalenderjahr, Lebensalter und Todesursache	49
4.2.2	Der Einfluß von Lebensalter, Todesursache und Kalenderjahr auf die Überlebensrate adulter Tiere	64

Inhalt

5.	Diskussion	75
5.1	Todesursache, Wiederfund- und Meldewahrscheinlichkeit	75
5.2	Überlebensraten	78
5.2.1	Mittlere Überlebensraten	80
5.2.2	Altersabhängige Überlebensraten	82
5.2.3	Jahresabhängige Überlebensraten	84
5.2.4	Welche Modelle sind geeignet?	86
5.2.5	Grenzen der Schätzung von Überlebensraten nach Ringwiederfundmaterial	87
5.3	Schätzfehler und ihre Konsequenzen für die Bilanzierung des Populationswachstums	91
6.	Schlußfolgerungen	96
7.	Zusammenfassung	100
8.	Literatur	107

Abkürzungen und Bezeichnungen

Sofern nicht anders angegeben gelten im Text folgende Abkürzungen und Bezeichnungen:

∞ - Unendlich

α - Irrtumswahrscheinlichkeit

α_{Index} - Wahrscheinlichkeit, bis zum durch *Index* angegebenen Alter zu überleben.

Φ - Flächeninhalt unter einer Dichtefunktion

χ^2 - Prüffunktion

$\int$ - Integral über ...

π - Pi 3,1415927

$\prod$ - Produkt über ...

Σ - Summe über ...

$\sqrt{\ }$ - Wurzel aus ...

a, b, c, d - Formparameter der **WEIBULL**-Funktion in den Formeln 27 bis 29.

B_{Index} - Beringungszahlen

C_{Index} - Spaltensumme der Wiederfundzahlen

CV - Kritischer Wert der Ringmasse, mit dessen Erreichen die Ringe vom Vogelfuß abfallen.

CF - Faktor zur Korrektur von Ringverlusten

d - Durchmesser des Kugeleindruckes bei der Härtemessung in Formel 1.

D - Durchmesser der Kugel bei der Härtemessung in Formel 1.

D_{Index} - Koeffizient aus Beringungs- und Wiederfundzahlen.

D'_{Index} - Summe der Wiederfundzahlen in einem definierten Intervall.

e - **EULER**'sche Zahl, e 2,7182818

$E(...)$ - Erwartungswert von (...)

$f_{[Index]}$ - Wiederfundrate inclusive Melderate

$f(...)$ - Funktion von (...)

Abkürzungen und Bezeichnungen

f	-	Betrag um den die Fruchtbarkeit in allen Altersklassen gesenkt wird, nur im Zusammenhang mit Formel 52.
F	-	Kraft
HB	-	BRINELL-Härte
i	-	Index und Laufvarialble für das Beringungsjahr
$Index$	-	An dieser Stelle steht ein Index bzw. zwei Indizes für das Beringungsjahr und/oder das Wiederfundjahr bzw. -alter. In eckige Klammern eingeschlossene Indizes sind optional.
j	-	Index und Laufvariable für das Wiederfundjahr bzw. -alter
k	-	letztes Beringungsjahr
k	-	Betrag um den die Sterblichkeit in allen Altersklassen gesenkt wird, nur im Zusammenhang mit Formel 52.
K	-	Mittleres Reproduktionsalter in der Population, nur im Zusammenhang mit Formel 52.
l	-	letztes Wiederfundjahr bzw. -alter
L	-	Likelihood, Wert der Likelihoodfunktion
le	-	mittlere Lebenserwartung
$ln(...)$	-	natürlicher Logarithmus von (...)
M	-	Sterberate
n	-	Anzahl der betrachteten Wiederfundjahre bei ausschnitthafter Bearbeitung einer Wiederfundmatrix.
N	-	Stichprobengröße, entspricht der Anzahl der Wiederfunde aus allen betrachteten Beringungs- und Wiederfundjahren bzw. -altern.
o, p	-	Laufvariablen
r	-	Korrelationskoeffizient
r_s	-	SPEARMANS's Rang-Korrelationskoeffizient
r_{Index}	-	Anzahl der Wiederfunde aus dem durch den ersten Index angegebenen Beringungsjahr und dem durch den zweiten Index angegebenen Wiederfundjahr bzw. -alter.
R_{Index}	-	Zeilensumme der Wiederfunde
s	-	Differenz zwischen dem letzten Wiederfundjahr l und dem letzten Beringungsjahr k.
$S_{[Index]}$	-	Überlebensrate
sd	-	Standardabweichung

Abkürzungen und Bezeichnungen

$se(...)$	-	Standardfehler von (...)
t	-	Zeit
T	-	Totalsumme der Wiederfunde
TB_{Index}	-	Totalsumme der Beringungen
u	-	Zufallsvariable
x	-	Ringmasse

Buchstaben mit Zirkonflex (^) sind Schätzwerte, Buchstaben mit Tilde (~) sind gegenüber systematischen Fehlern (Bias) korrigierte Schätzwerte.

Überstrichene Buchstaben sind arithmetische Mittelwerte.

"The central biological problem is not survival as such, but design for survival."

(WILLIAMS 1966)

1. Einleitung

Die Mortalität ist eines der wichtigsten Strukturelemente von Tierpopulationen und bestimmt über ihren Einfluß auf den Altersaufbau und das Wachstum von Populationen deren Dynamik im Massenwechsel wesentlich und in nachhaltiger Weise mit. Nach wie vor fällt aber die Schätzung dieser Größe, vor allem bei Vögeln, besonders schwer.

Hier fehlen den meisten Arten in der adulten Lebensphase weitestgehend natürliche Alterskennzeichen, so daß nur auf indirektem Weg, über die Markierung von Tieren in bekanntem Alter, Aufschluß über die Absterbefolge einzelner Kohorten gewonnen werden kann.

Andererseits werden Angaben über die Sterblichkeit, vor allem in Form von alters- und zeitbezogenen Überlebensraten, immer dringender zur Abschätzung von Bestandstrends sowie deren Ursachen benötigt. Darüber hinaus sind gesicherte Mortalitätsdaten eine entscheidende Grundlage für das Wildlife Management von Vogelarten. Dazu zählen Maßnahmen zum gezielten Schutz ebenso wie die wirtschaftliche Nutzung durch die Jagd oder die Regulierung der Bestandsgröße. Die einschlägigen Handbücher (z. B. BAUER u. GLUTZ VON BLOTZHEIM 1966; BAUER et al. 1971; STUBBE 1989) weisen jedoch gerade hier noch große Lücken auf. Sofern entsprechende Daten überhaupt vorliegen, beschränken sie sich zumeist auf Angaben über die Nestlingssterblichkeit und auf mittlere Überlebensraten adulter Vögel. Letztere wurden vor allem anhand der Totfunde von beringten Vögeln (Ringwiederfunde) ermittelt.

Tatsächlich ist das Fundmaterial von beringten Vögeln für die Schätzung der Überlebensraten und Ermittlung der Verteilung der Todesursachen von hohem Wert, obwohl es ursprünglich mit ganz anderer Zielstellung gesammelt wurde. Daraus ergeben sich erhebliche Konsequenzen - heute für die Auswertung und in Zukunft für die Planung von Beringungsexperimenten. Das folgende Zitat schildert die Situation anschaulich.

"Ornithology is one of those application areas where only now is serious thought being given at all widely to need to design the data collection schemes with clear aims in mind. For a long time the ten-

dency was simply to amass large amounts of data, and only then to consider what effective form of analysis might be carried out. Thus, the primary intention initially in the ringing of birds was to collect information on their movements, until it was realized that ring recovery data can also provide information on survival. Unfortunately, it has only recently been at all widely recognised that the data that have been used for survival analysis have often not been in the form most appropriate for that purpose rather than for studying movement." (NORTH 1987)

Daher ist die Auswertung unter dem genannten Gesichtspunkt schwierig. Langwierige Selektions- und Sortierschritte sind notwendig, um das Material zu sichten und die Häufigkeit von Funden aus den verschiedenen Beringungsjahrgängen in den einzelnen Altersklassen bzw. Wiederfundjahren auszuzählen. In der Regel sind dann gerade die Tiere im Wiederfundmaterial besonders häufig, die in einem Alter beringt wurden, das von vielen statistischen Methoden zur Sterblichkeitsanalyse nicht für die Auswertung genutzt werden kann. Deshalb reduziert sich selbst bei Arten mit mehr als tausend Wiederfunden das wirklich für die Schätzung von Überlebensraten verwendbare Material oft auf einen Umfang, der keine gesicherten statistischen Aussagen erlaubt.

Dennoch wäre es verfehlt, wertvolle Informationen, die ohne Zweifel in den Daten enthalten sind, brachliegen zu lassen. Es kommt vielmehr darauf an, eine schrittweise, differenzierte Auswertung vorzunehmen. Voraussetzung für eine derartige explorative Datenanalyse sind Möglichkeiten zur Selektion von Funden nach biologisch sinnvollen Kriterien und ein breites Spektrum statistischer Methoden, die von verschiedenen, im Grad der Spezialisierung gestaffelten Voraussetzungen ausgehen (vgl. BURNHAM et al. 1987: 54*ff*.). Auf diese Weise kann die Auswertung, je nach Umfang der vorhandenen Daten und entsprechend ihrer Struktur, in einer den Daten angepaßten Form vorgenommen werden.

In den letzten dreißig Jahren wurde das Spektrum verfügbarer statistischer Methoden wesentlich breiter. Allein das Schrifttum, in dem neue Modelle vorgestellt werden, wächst exponentiell und ist heute kaum noch zu überschauen (u. a. BURNHAM 1987; CLOBERT et al. 1985; CORMACK 1979). Leider mangelt es an deren Anwendung. In der Regel ist das zur Vorstellung der Methode gewählte Beispiel auch das einzige für deren Nutzung. Obwohl der Bedarf an entsprechenden Untersuchungen wirklich groß ist, werden sie zumeist aus folgenden Gründen nicht in Angriff genommen:

1. das verfügbare Material ist bei der betreffenden Art zu gering,

2. erfüllt die Datenstruktur nicht die geforderten Bedingungen,

3. ist der Rechenaufwand zu groß![1]

Seit den sechziger Jahren gehören programmierbare Rechner zu alltäglichen Arbeitsmitteln, etwa alle drei Jahre verdoppelt sich deren Leistungsfähigkeit (**BUDACH** 1989). Am Anfang waren noch eigene Gebäude mit Klimaanlage sowie extra geschultes Bedienungspersonal für diese sogenannten Großrechner (mainframe computer) notwendig. Heute stehen Geräte vergleichbarer Leistung auf fast jedem Schreibtisch oder können in der Aktentasche transportiert werden (Laptop's). Mikrorechner mit 32 Bit Verarbeitungsbreite haben mit ihrer 20 bis 600 MByte großen Festplatte bereits ein Vielfaches der Massenspeicherkapazität eines Großrechners von 1970, der mit 7,5 MByte Wechselplatten ausgestattet war (**GRAFIK** 1989: 11).

Es erschien also notwendig und realistisch, nicht nur eine Analyse des Ringfundmaterials einzelner Arten unter dem Gesichtspunkt Mortalität vorzunehmen, sondern die immer wiederkehrenden Bearbeitungsalgorithmen der Selektion bzw. Sortierung von Wiederfunden und eine sinnvolle Auswahl an statistischen Methoden zur Schätzung von Überlebensraten durch Programmierung zu automatisieren bzw. überhaupt verfügbar zu machen, um so eine Technologie der explorativen Datenauswertung unter dem genannten Thema zu entwickeln. Da die Beringungs- und Wiederfunddaten an der Vogelwarte Hiddensee seit 1977 komplett elektronisch erfaßt werden und ab 1985 mit Beginn dieser Arbeit auch in der wirtschaftlich isolierten ehemaligen DDR Mikrocomputer verfügbar wurden, boten sich dafür scheinbar verhältnismäßig günstige Ausgangsbedingungen.

Allerdings bestand auch eine ökonomische Notwendigkeit dafür. Elektronisch gespeicherte Datenbestände dieser Größenordnung besitzen, bedingt durch Lohn- Entwicklungs-, Pflege-, Energie- und Materialkosten, den bis zu 15fachen Geldwert der für ihre Speicherung notwendigen Hard- und Software (**GRAFIK** 1989). Das sind Kosten, die zusätzlich zu denen für die Gewinnung der Daten entstehen. Dieser enorme finanzielle Aufwand ist nur gerechtfertigt, wenn durch die elektronische Datenverar-

[1] Um den zuletztgenannten und häufig ausschlaggebenden Punkt zu verdeutlichen, sei hier ein Beispiel erwähnt, das **BURNHAM** et al. (1987) zitieren:
"As an example of progress in the theory and computation for capture-recapture sampling, one might consider the analysis done by **HAMMERSLEY** (1953), who presented a method for estimating the death rate in open-population models and applied to data on the alpine swift *Apus melba* banded in Swizerland during 1920-1950. His estimation method involved a 28 x 28 matrix and a complex iterative process. Minor iterative cycles were embedded in major cycles and were done on a desk calculator. Approximately six major cycles were required for the swift data, and each required about 10 days of hand computation. The inversion of the matrix required about 4 hours of SEAC computer time (at the U.S. National Bureau of Standards). **HAMMERSLEY** estimated that this inversion could have been done in "about 2 months" on a desk calculator. In Summery, **HAMMERSLEY**'s method required about 100 person-days of computation on desk calculators of the day for this large data set. ... ...Commonly available desktop computers now can fully analyze the alpine swift data in about 20 seconds of computer time."

beitung sowohl Bereitstellung als auch Auswertung von Daten um Größenordnungen schneller und in neuer Qualität erfolgen.

Auf Grund der begrenzten personellen Kapazität und teilweise erheblichen Unterschiede in der Methodik zur Schätzung von Überlebensraten sollte vorerst nur die Auswertung von Wiederfunden toter Vögel vorangetrieben werden. Dabei bestand der Wunsch, die Ringverluste als eine wesentliche Fehlerquelle (u. a. **Andersen-Harild** 1971; **Anderson** 1980; **Coulson** 1976; **Coulson** u. **White** 1955; **Drost** 1935; **Harris** 1964; **Hatch** u. **Nisbet** 1983; **Mougin** et al. 1986; **Nelson** et al. 1980; **Richardson** 1980; **Spear** 1980) möglichst durch Korrekturrechnung auszuschalten. Vor allem bei in feuchten Habitaten lebenden Vögeln, aber auch einigen Singvögeln und Greifen (**Hummel** u. **Lange** 1985), muß mit dem Verlust der Markierung gerechnet werden. Das weiche Aluminium, aus dem die Ringe der Vogelwarte Hiddensee bestehen, begünstigt solche Verluste.

Deshalb werden sowohl die Untersuchungen über das Ausmaß der Ringverluste bei ausgewählten Arten als auch die davon abgeleitete Formulierung eines mathematischen Korrekturmodells als integraler Bestandteil der bereits erwähnten Technologie betrachtet und bestimmen das Konzept der vorliegenden Arbeit wesentlich. Das Hauptaugenmerk liegt jedoch auf der differenzierten Analyse des Ringfundmaterials unter dem Aspekt der Alters-, Jahres- und Ursachenbezogenheit der Mortalität, die an zwei ausgewählten Beispielarten, Weißstorch (*Ciconia ciconia*) und Mäusebussard (*Buteo buteo*), illustriert werden soll. Von beiden genannten Arten liegen der Vogelwarte Hiddensee bis heute jeweils mehr als 1000 Totfunde aus den verschiedenen Beringungsaltern vor.

David Lack war einer der ersten, der quantitative populationsbiologische Ansätze in die Ornithologie eingebracht hat. Mit Arbeiten über die Mortalität von juvenilen und adulten Vögeln war er richtungsweisend für seine Zeit (**Lack** 1943a u. b, 1946, 1949, 1951, 1966). Allerdings geht auch die weit verbreitete Annahme, daß die Mortalität adulter Vögel altersunabhängig ist, vor allem auf ihn zurück. Es mag sein, daß die einfache mathematische Handhabe wesentlich zur Aufrechterhaltung dieser Hypothese beigetragen hat.

"... a simple and beautiful theory - albeit wrong - that can be understood is better than a more complex one - even if less wrong - that cannot be understood." (**Fagerström** 1987)

Gegenteilige Belege gibt es jedoch u. a. von **Ainley** u. **DeMaster** (1980), **Bairlein** (1985), **Berndt** u. **Sternberg** (1956), **Bradley** et al. (1989), **Botkin** u. **Miller** (1974), **Kus** et al. (1984), **Lebreton** (1977), **Loery** et al. (1987), **Rattiste** u. **Lilleleht** (1987),

MILLER u. BOTKIN (1974), TATNER (1986) oder ROTHERY (1985) und offensichtlich spielt Seneszenz zumindest bei langlebigen Arten eine Rolle (BOTKIN u. MILLER 1974; CURIO 1989; MILLER u. BOTKIN 1974; PUGESEK u. DIEM 1990; s. a. CLOBERT et al. 1988). Die sich daraus ergebenden Konsequenzen für die Altersstruktur der Population, den Reproduktionswert eines Individuums und damit das Populationswachstum können erheblich sein (CASWELL 1984; EBERHARD 1985; FOWLER 1981: 446, 1987: 423*ff.*; HORN 1981; HAMER u. FURNESS 1991; HÖTKER 1988; MILLER u. BOTKIN 1974; MODE u. ROOT 1987; NEWTON 1985; NEWTON et al. 1983; STEARNS 1976; WILSON u. BOSSERT 1973). Deshalb wurde besonderer Wert auf die Suche nach Methoden für die Schätzung altersabhängiger Überlebensraten gelegt, die zur Analyse der Ringfunde toter Vögel geeignet sind.

Ein weiterer Grund, diese Methoden zu favorisieren, liegt in der Vermutung, daß die Todesursache erheblichen Einfluß auf die Höhe und den altersabhängigen Verlauf der Überlebensrate haben könnte. Diese Vermutung ergibt sich aus den auffälligen Parallelen, die sich zu Ausfallprozessen bei technischen Objekten (Maschinen u.ä.) ziehen lassen. Nach GNEDENKO et al. (1968) können solche Ausfälle in zwei Gruppen unterteilt werden: in plötzliche Ausfälle, die einen zufälligen Charakter tragen und allmähliche Ausfälle, die durch Verschleiß oder z. B. irreversible physikalische Prozesse hervorgerufen werden. Die Bezüge zum Altern von Tieren sind offenkundig, bedürfen jedoch einer Überprüfung.

Während sich die zuerst genannten Ausfälle zumeist ausreichend gut durch die Exponentialverteilung beschreiben lassen, ist die Wahrscheinlichkeitsverteilung für allmähliche Ausfälle ganz anders und folgt z. B. nicht selten der Normalverteilung. Besonders geeignet für die Beschreibung von Ausfallprozessen erscheint die WEIBULL-Verteilung (TAUCHERT 1989). Auch die Verwendung der diskreten POISSON-Verteilung wäre denkbar.

Neben altersspezifischen Faktoren wirken sich auf die Dynamik von Vogelpopulationen auch jahresabhängige Veränderungen der Überlebensraten aus, so daß auf Methoden nicht verzichtet werden darf, mit denen solche Einflüsse quantifiziert werden können.

Mit einem solchen Konzept, das umfassendere Aussagen als bisher über den Einfluß einzelner Todesursachen auf die Überlebensrate ermöglicht, würden letztendlich auch die Möglichkeiten zur Erkennung von Schlüsselfaktoren ("key factor analysis", SCHWERDTFEGER 1968; VARLEY u. GRADWELL 1960; s. a. SIEFKE 1986: 73*ff.*) geschaffen.

2. Problemstellung

Für die Arbeit ergibt sich folgende konzeptionelle Themenstellung:

1. Auswahl von statistischen Methoden und Entwicklung eines Programmsystems, mit dessen Hilfe sowohl mittlere als auch alters- und jahresabhängige Überlebensraten nach Totfunden beringter Tiere geschätzt werden können. Nach Möglichkeit sollte die unten erwähnte Ringverlustkorrektur darin integriert sein.

2. Entwicklung einer mathematischen Methode zur Korrektur von tendenziösen Verschiebungen in der Häufigkeitsverteilung von Ringwiederfunden, die durch Ringverluste entstehen. Grundlage dafür sollten Untersuchungen über die Materialabnutzung getragener Vogelringe sein.

3. Entwicklung von effektiven Routinen für ein Datenbanksystem, mit denen die Ringwiederfunde nach verschiedenen zeitlichen (Alter, Lebensjahr, Kalenderjahr), vom Beringungsalter und der Todesursache abhängigen Kriterien sortiert und ausgezählt werden können.

4. Überprüfung der entwickelten Methoden. Wie effektiv ist die Korrektur der Ringverluste und führt sie zu einer spürbaren Veränderung der Schätzwerte von Überlebensraten?

Vor allem mit diesen Hilfsmitteln sollte dann auf explorative Weise ein Überblick über die Zusammensetzung des Fundmaterials geschaffen werden, um die nachstehenden Fragen zu beantworten.

1. Welche Todesursachen herrschen im Material der Vogelwarte Hiddensee vor und inwiefern weicht die Verteilung der Todesursachen aller beringten Vögel von der Verteilung der Todesursachen in der Grundgesamtheit ab, aus der die Stichprobe gezogen wird?

2. Besteht eine Abhängigkeit zwischen der Größe der Stichprobe und der Anzahl der Todesursachen?

Die Möglichkeiten zur Klärung weiterer spezieller Fragestellungen sollten nur beispielhaft an zwei ausgewählten Arten illustriert werden, von denen genügend Material für eine umfassende Analyse vorliegt. Ausgewählt wurden dafür Weißstorch (*Ciconia ciconia*) und Mäusebussard (*Buteo buteo*). Die nachstehenden Fragen beziehen sich demzufolge nur auf das Wiederfundmaterial der beiden genannten Arten.

3. Unterscheiden sich die Verteilungen der Todesursachen intra- und interspezifisch in Zeit und Raum?

4. Welchen Einfluß üben Todesursache, Alter und Jahr auf die Überlebensrate aus?

5. Wie genau muß eine Schätzung sein? Wie gut werden Überlebensraten von den einzelnen Methoden geschätzt und wann sollte welche Methode gewählt werden? Welche Konsequenzen haben Fehler in der Modellwahl oder der Schätzung?

3. Ringverluste und Ableitung eines statistischen Modells zu ihrer Korrektur

Fehlende Funde im Material der Vogelwarten können sehr verschiedene Ursachen haben. Den weiteren Ausführungen soll deshalb an dieser Stelle eine notwendige Begriffsklärung vorangestellt werden.

Vom Standpunkt des Markierenden ist die Wiederfundrate der relative Teil der beringten Vögel, der als wiedergefunden gemeldet wird. Diese Größe wird von verschiedenen Wahrscheinlichkeiten beeinflußt, die in verschiedenen räumlichen und zeitlichen Dimensionen schwanken (vgl. **Herrmann u. Holz** 1988; **Kania u. Busse** 1987):

1. der Wahrscheinlichkeit, den Ring bis zum Alter *j* zu tragen,
2. der Wahrscheinlichkeit, als toter Vogel gefunden bzw. als lebender Vogel beobachtet zu werdend und
3. der Wahrscheinlichkeit, daß dieser Fund gemeldet wird.

Folglich bewirken alle Einflüsse, die zum Verlust der Markierung führen, eine Veränderung des Produktes aus den beiden erstgenannten Größen.

Enthält eine Markierung weitere Informationen als den bloßen Umstand der Markierung, z. B. Farben, Ziffern oder Mitteilungen, werden Informationen übermittelt, die ebenfalls durch Materialverluste oder -veränderungen verloren gehen können oder einfach nicht verstanden werden[1]. Dieser Verlust ist ebenfalls als Wahrscheinlichkeit faßbar und wirkt sich auf die Meldewahrscheinlichkeit aus. Hieran ändert auch die nachträgliche Wiedersichtbarmachung der Ringinschrift (**Aebischer** 1983; **Feurer u. Epprecht** 1970) nichts, die nur der Verifizierung bereits wieder zurückgesendeter Ringe dienen kann. Wahrscheinlich ist es hoffnungslos, an dieser Stelle eine Korrektur vornehmen zu wollen.

Zur Veränderung der Wiederfundwahrscheinlichkeit führen natürlich auch bewußt unterlassene Meldungen.

Wenn im weiteren von Ringverlusten und deren Korrektur die Rede sein wird, so bezieht sich das ausschließlich auf Ringe, die vom Vogelfuß abgefallen sind.

---

[1] z. B. durch Sprachbarrieren

3.1 Material und Methode

Ringverluste lassen sich prinzipiell auf zwei Wegen quantifizieren

1. indem die Tiere der untersuchte Population parallel mit mindestens zwei Markierungen, evtl. aus verschiedenem Material oder an verschiedenen Stellen (s. PERDECK u. WASSENAAR 1981), markiert werden. Dann kann aus den Frequenzen, mit denen Tiere mit zwei Marken bzw. nur noch einer Marke gefunden werden, die Verlustrate geschätzt werden (HERRMANN u. HOLZ 1988; HUMMEL u. LANGE 1985; SPEAR 1980).

Oder

2. indem auf indirektem Weg (z. B. über die Materialabnutzung) auf das Ausmaß der Ringverluste geschlossen wird (COULSON 1976; HATCH u. NISBET 1983).

Der zuerst genannte Weg wäre in der vorliegende Arbeit nur für die Daten von der gleichzeitig mit farbigen Plast- und Aluminiumringen beringten Sandregenpfeiferpopulation auf Hiddensee (Neuer Bessin) in Frage gekommen. Solche Untersuchungen müssen mit Beginn oder mindestens noch während des Beringungsexperimentes durchgeführt werden. Sie benötigen Jahre und verursachen die doppelten Materialkosten. Ziel war es aber, die Ringverluste auch bei Arten, die nicht parallel zum Alu-Ring farbig oder anderweitig markiert werden, für einen Zeitraum zu schätzen, der schon Jahre z. T. Jahrzehnte zurückliegt, um eine Fehlerabschätzung für das bisher gesammelte Material vorzunehmen. So blieb nur die zweite Methode.

Unterschiedliche Lebensweisen der einzelnen Arten und nicht zuletzt die unterschiedlichen Ringgrößen führen zu verschiedenen Abnutzungserscheinungen und Verteilungen der Ringverluste. Hier hilft nur empirische Forschung mit vergleichender Methodik weiter. Aus diesem Grund wurden gefundene Ringe verschiedener Größen von 10 verschiedenen Arten aus dem Archiv der Vogelwarte herausgesucht bzw. bei Populationsstudien gezielt gesammelt (Sandregenpfeifer *Charadrius hiaticula* und Dohle *Coleus monedula*), z. T. mikroskopisch auf die Art der Abnutzungserscheinungen untersucht (Auflichtmikroskopie der Oberfläche bzw. von Anschliffen) und mit einer mechanischen Analysen-Feinwaage gewogen (Genauigkeit 1mg).

Für die mikroskopische Untersuchung wurden nur Ringe der Größe 11 von drei Hökkerschwänen (*Cygnus olor*) herangezogen, die lange getragen wurden und makroskopisch durch besonders starke Abnutzungserscheinungen auffielen. Die Abnutzungserscheinungen sind zwar von unterschiedlichem Typ, jedoch repräsentativ für viele im Gesamtmaterial der Vogelwarte enthaltene, stärker abgenutzte Ringe.

Diese Ringe wurden bei 32- bis 128facher Vergrößerung durchgemustert und typische oder bemerkenswerte Oberflächenveränderungen fotografiert. Ein Ring (112698) wurde in verschiedenen Ebenen durchtrennt (s. Abb. 1), in Epoxidharz eingebettet und an den Querschnitten angeschliffen.

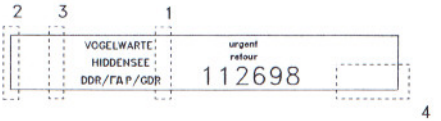


Abb. 1:
Schnittebenen für die Querschnittsuntersuchungen am Höckerschwanring 112698

Wie stark sich Vogelringe abnutzen, hängt auch von der Härte des verwendeten Materials ab. Um Vergleichsdaten zu bekommen, wurde bei einigen Ringen die Oberflächenhärte nach **BRINELL** (s. **AUTORENKOLLEKTIV** 1973; TGL 8648) geprüft[1]. Dabei dient eine harte Stahlkugel als Eindringkörper, die eine begrenzte Zeit mit definierter Kraft auf das Werkstück gepreßt wird. Aus der Größe des hinterlassenen Eindruckes kann die Härte nach folgender Formel ermittelt werden:

$$HB = \frac{2F}{\pi D\,(D - \sqrt{D^2 - d^2})} \qquad (1)$$

wobei D der Durchmesser der Kugel, d der Durchmesser des Eindruckes und F die aufgewendete Kraft ist.

Alle Messungen wurden unter Standardbedingungen (TGL 8648) mit einer Kugel vom Durchmesser $D = 2{,}5$ mm und einer Kraft von $F = 15{,}625$ kp 15 Sekunden lang durchgeführt (HB 2,5/15,625/15). Aus der Anzahl der Einzelmessungen (5 bzw. 15 pro Ring, gleichmäßig über die Oberfläche verteilt) wird die durchschnittliche Härte des Materials errechnet (arithmetisches Mittel). Die dafür verwendeten Ringe wurden anhand ihrer Prägenummer aus dem verfügbaren Pool so ausgewählt, daß ihre Nummern, gemessen am Gesamtintervall der vorliegenden Ringnummern, dieses Intervall in etwa gleich große Bereiche teilen. Auf diese Weise sollten Ringe aus verschiedenen Chargen berücksichtigt werden.

Bei 100 ungebrauchten Ringen einer Ringserie (Größe 8, z. B. für Sandregenpfeifer verwendet) wurde die Streuung der Masse neuer Ringe ermittelt. Da die mittlere Masse der Ringe chargenweise erheblich differiert, wurde bei allen anderen Ringgrößen darauf verzichtet. Die notwendigen Angaben lassen sich ebenso aus den gebrauchten, aber nur wenige Monate alten Ringen erheben und sind repräsentativer.

[1] Diese Untersuchungen wurden im physikalischen Labor des VEB Hydraulik Schwerin durchgeführt.

Tabelle 1 gibt Auskunft darüber, von welchen Vogelarten Ringe welcher Größe wie untersucht wurden und wieviele Ringe für die Untersuchung zur Verfügung standen bzw. ausgewählt wurden.

Vogelart	Ringgröße	Behandlung	Ringzahl
Buteo buteo	3	gebraucht gewogen Härtemessung (je 5/Ring):	102 10
Calidris alpina	8	gebraucht gewogen Härtemessung (je 5/Ring):	55 10
Charadrius hiaticula	8	neu gewogen gebraucht gewogen Härtemessung	100 121 -
Coloeus monedula	5	gebraucht gewogen Härtemessung (je 5/Ring):	58 10
Cygnus olor	1	gebraucht gewogen Härtemessung (je 15/Ring):	153 17
Falco tinnunculus	5	gebraucht gewogen Härtemessung (je 5/Ring):	65 10
Fulica atra	3 4	gebraucht gewogen Härtemessung (je 5/Ring): Härtemessung (je 5/Ring):	54 10 10
Parus major	8	gebraucht gewogen Härtemessung	39 -
Tyto alba	3	gebraucht gewogen Härtemessung	108 -

Tab. 1:
Anzahl der Vogelringe, die untersucht wurden, aufgeschlüsselt nach Vogelart, Ringgröße und Untersuchungsmethode.

Mit Hilfe von handelsüblicher (**StatPal 5.0**) und spezieller Statistik-Software (**MeDiaSt+**, **Trend-87**)[1] wurde die Verteilung der Ringmassen analysiert (XY-Scatterplot) und nach geeigneten Regressionsmodellen gesucht.

3.2 Ursachen und Ausmaß von Materialverlusten getragener Vogelringe

Die folgende Abbildung (Abb. 2) zeigt das mögliche Spektrum der Oberflächenveränderungen und den Grad der Abnutzung von Aluminiumringen der Größe 8, die von Sandregenpfeifern getragen wurden. Daneben sind ähnliche Erscheinungen an den wesentlich größeren Höckerschwanringen der Größe 11 abgebildet (Abb. 3).

[1] **MeDiaSt+** ist ein gemeinsam von den Universitäten Leipzig und Greifswald entwickeltes Statistikpaket für PC's die unter dem Betriebssystem CP/M, MS-DOS bzw. kompatiblen Systemen laufen. **Trend-87** wurde von **Dr. K.-D. Feige** im ehemaligen Forschungszentrum für Tierproduktion Dummerstorf entwickelt und läuft unter CP/M und MS-DOS bzw. kompatiblen Systemen.

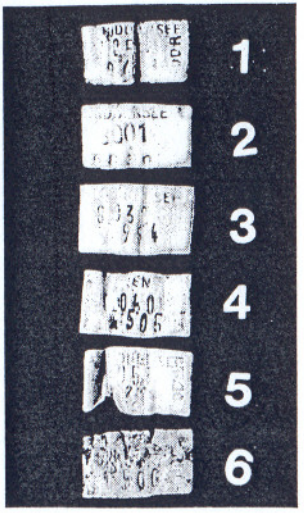


Abb. 2:
Über mehrere Jahre von Sandregenpfeifern getragene Ringe der Größe 8, (weitere Angaben zu den einzelnen Ringen in Tabelle 2).

Ring	Alter in Monaten	Abnutzungserscheinung
1	?	Verlust von einzelnen Zahlen
2	98	Verlust der Landeskennung
3	?	Verlust der Beringungszentrale
4	?	alle wesentlichen Kennzeichen sind unvollständig
5	60	starke lokale Materialverluste, "messer-scharfer Anschliff"
6	49	Korrosion

Tab. 2:
Alter (soweit bekannt) und Abnutzungserscheinungen der in Abb. 2 dargestellten Ringe vom Sandregenpfeifer.

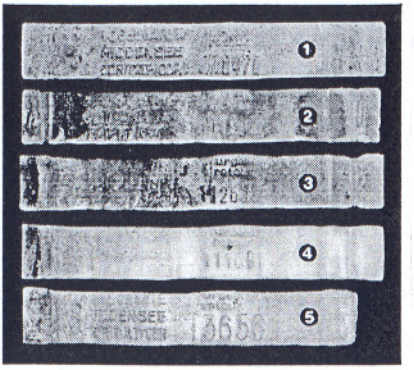


Abb. 3:
Von Höckerschwänen getragene Ringe der Größe 11, (weitere Angaben zu den einzelnen Ringen in Tabelle 3).

Ring	Alter in Monaten	Abnutzungserscheinung
1	1	fast neuer Ring
2	65	Verlust einzelner Zeichen, Korrosion, Ablagerungen, "messerscharfer Anschliff" der Kanten, der kaltverfestigte Rand der Prägungen steht erhaben über der Oberfläche
3	76	Verlust einzelner Zeichen, polierte messingfarbene Oberfläche, bedrohlich dünn geschliffene Außenkante der Ringlasche
4	98	Verlust wesentlicher Teile der Beschriftung, polierte Oberfläche
5	133	Verlust einzelner Zeichen, Kratz- und Schleifspuren von grobem Korn, durchgebrochene Lasche

Tab. 3:
Alter und Abnutzungserscheinungen der in Abb. 3 dargestellten Ringe vom Höckerschwan.

Neben auf dem ganzen Ring sichtbaren leichten Materialverlusten (polierte Oberflächen, runde Ecken und Kanten) fallen einzelne Stellen auf, an denen mehrere Zehntelmillimeter Material abgetragen wurden, so daß Prägungen vollständig verschwunden sind oder tiefe Einschnitte im Ring entstehen (Abb. 2 Ringe 1-5, Abb. 3, Ringe 2-5).

Mit dem bloßen Auge sind jedoch nur in den wenigsten Fällen gröbere Kratz- oder Schleifspuren als Ursachen für Materialverluste auszumachen (Abb. 3, Ring 5). Erst durch die folgenden mit dem Auflichtmikroskop fotografierten Aufnahmen werden die

Abnutzungsprozesse, die sich an der Oberfläche von getragenen Vogelringen abspielen, sichtbar. So belegen diese Aufnahmen, daß offensichtlich auch äußerlich kaum sichtbare Materialzerstörungen erhebliche Folgen haben können. Die meisten fotografierten Ringe zeichneten sich durch eine matte bis glänzende Oberfläche aus, auf der nur z. T. einzelne Kratzer zu sehen waren. Ring 2 auf Abbildung 3 ist außerdem durch besonders starke Eisenablagerungen und Korrosionsspuren gekennzeichnet.

Auf allen mikroskopischen Fotos (Abb. 4 bis 7 auf Seite 14) lassen sich sowohl Spuren von mechanischen als auch chemischen Einwirkungen (Korrosion) erkennen. So finden sich unterschiedlich breite und lange rinnenförmige Verletzungen der Ringoberfläche, die von Materialien unterschiedlicher Korngröße stammen und als Schleifspuren mit abrasiver Wirkung gedeutet werden können. Daneben führen ähnliche Einwirkungen von Materialien kleinerer Korngröße nur zu Materialumlagerungen (Politur).

Schliff und Politur ergänzen sich im Zusammenspiel mit Ätzvorgängen, wie **WASCHULL** (1984: 223) anschaulich beschreibt:

"... je nach Schnittkraft der einwirkenden Schleif- und Poliermittel [wird] die Rauhigkeit der Oberfläche nicht nur durch Abspanen, sondern auch durch plastisches Fließen abgebaut, in dem Material von den Spitzen in die Riefen des Rauhigkeitsprofils hinein "gequetscht" wird. Diese hochverformten Werkstoffanteile werden, da sie elektrochemisch unedler als die nicht so stark deformierte Umgebung sind, bei der Auflösung (Ätzung) der Schlifffläche bevorzugt herausgelöst, so daß die Schleif- und Polierkanten wieder sichtbar werden."

Der chemische Teilabtrag wird dabei als "gefügegesteuertes Lösen" bezeichnet und läßt sich mit der Theorie der Lokalelemente erklären (**WASCHULL** 1984: 26-27).

Korrosion durch Säuren unterscheidet sich in der Reaktionskinetik erheblich von der durch Sauerstoff. Die Korrosionsgeschwindigkeit steigt bei der Säurekorrosion an, während sie bei Sauerstoffkorrosion abfällt (vgl. **SCHATT** 1981). Der dadurch verursachte Materialverlust kann je nach Belastungszone mehr als 50 % der Ausgangsstärke des Ringes betragen (Abb. 8 und 9).

Zusätzlich werden die oberflächlich aufgelagerten Schichten bei der Umformung durch Kaltverfestigung spröder und damit brüchiger. Auch die Oxidschicht von Aluminium ist außerordentlich spröde. Demzufolge haben Prozesse auf die Stabilität der Ringe einen Einfluß, die sich nicht im Verlust von Masse niederschlagen.

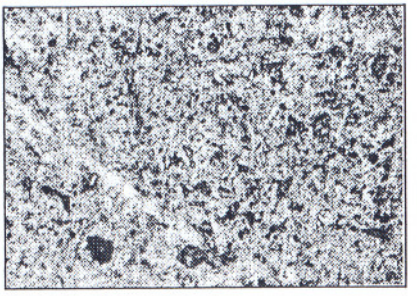


Abb. 4:
Kleine Korrosionskrater und einzelne Schleifspuren kleiner Partikel (Ring 112678, Innenseite, Vergr.: 271x).

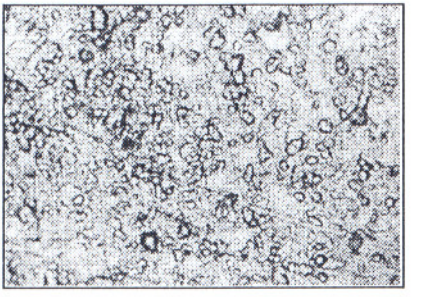


Abb. 5:
Kleine Korrosionskrater, Politur (Umlagerungen) und Schliff (Ring 111091, Innenseite, Vergr.: 162x).

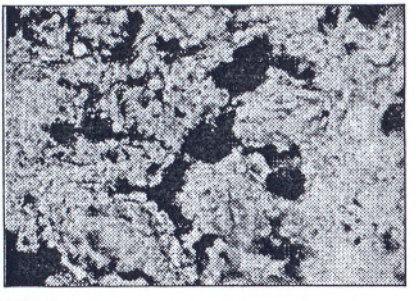


Abb. 6:
Extreme Korrosion ohne Abschliff (Ring 112678, Innere Lasche, Vergr.: 77x).

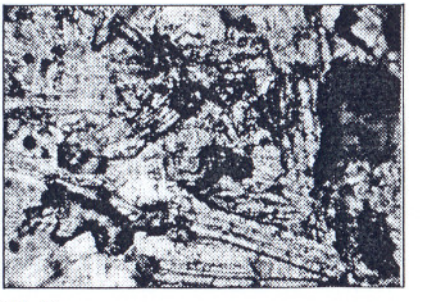


Abb. 7:
Korrosion und extremer Abschliff (Ring 1115*2, Außenseite, Vergr.: 58x).

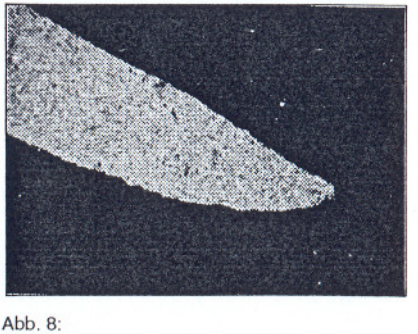


Abb. 8:
Obere Ringkante im Querschnitt, von innen "scharf" geschliffen. (Ring 112698, Anschliff, Vergr.: 58x).

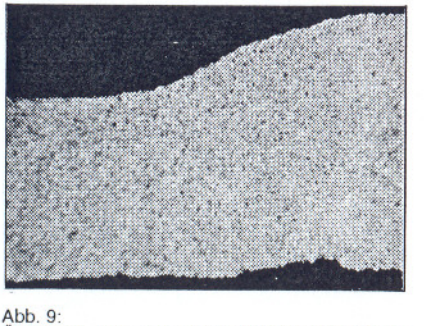


Abb. 9:
Übergang von der ungeschützten Ringfläche zum in der Lasche verborgenen Teil, Querschnitt (Ring 112698, Anschliff, Vergr.: 72x).

Abbildung 10 veranschaulicht die Ergebnisse der Härtemessungen. Zum Vergleich sind in Abbildung 11 Härtewerte von verschiedenen Reinmetallen und Legierungen dargestellt.

Die von der Vogelwarte Hiddensee verwendeten Ringe sind also relativ weich und rangieren in der Härteskala weit unter der vergleichbarer Produkte. Messungen von HUMMEL u. LANGE (1985) belegen z. B. eine BRINELL-Härte von 45 (HB 1/5) für die Aluringe der Vogelwarte Helgoland (schwedische Produktion).

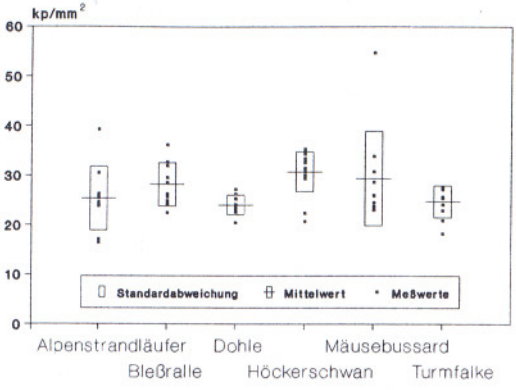


Abb. 10:
BRINELL-Härte getragener Vogelringe verschiedener Größe (vgl. auch Abbildung 11).

Neben den Materialeigenschaften des verwendeten Ringmetalls hat auch die Form der Ringe Einfluß auf die Stabilität. So wirken sich nach HUMMEL u. LANGE (1985) bei Aluminiumringen Veränderungen in Höhe und Durchmesser linear, der Wanddicke aber quadratisch auf die Werkstofffestigkeit (Formänderungs-festigkeit) aus. Diese Beziehung gilt allerdings nur für Aluminium. Stahlringe zeichnen sich durch ein anderes Werkstoffverhalten aus, wie die genannten Autoren feststellen.

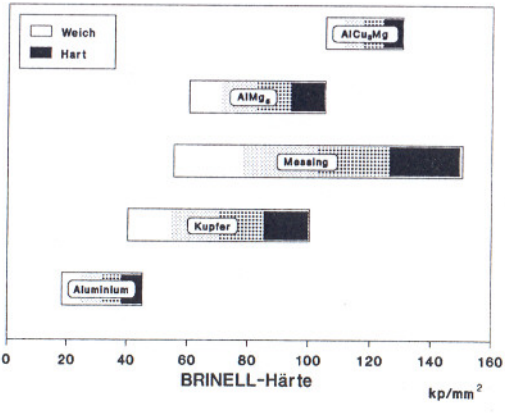


Abb. 11:
BRINELL-Härte verschiedener Reinmetalle und Legierungen (nach LIEBIG 1963).

Zum vorzeitigen zufälligen und mit dem weiter unten vorgestellten Ansatz zur Verlustkorrektur nicht faßbaren Verlust eines Ringes können lokale Materialschwächen führen, denn mechanischer Abrieb und Korrosion

verändern die Gesamtmasse eines Ringes nur unwesentlich, wenn sie örtlich begrenzt wirken. In gleicher Weise wirken sich Manipulationen des Vogels am Ring aus.

Die Kräfte zum Aufbiegen eines Vogelringes ohne Lasche sind erstaunlich gering, hinzu kommt, daß der Vogelschnabel ein sehr effizientes Werkzeug für diesen Zweck ist (**Hummel u. Lange** 1985).

Es können auch individuelle Unterschiede in der Abnutzung der Ringe einzelner Individuen bestehen, die nicht der Normalverteilung folgen, z. B. dadurch, daß weibliche Tiere Ringe in anderem Maße abnutzen als männliche. Derartige Befunde hatte **Coulson** (1976) bei Heringsmöwen (*Larus fuscus*) und Silbermöwen (*Larus argentatus*). **Hatch u. Nisbet** (1983) fanden dagegen in ihrem Ringmaterial von Flußseeschwalben (*Sterna hirundo*) nichts ähnliches und bemerken, daß ihr Modell relativ unempfindlich gegenüber Schwankungen der Masseverlustrate ist.

Im übrigen ist anzunehmen, daß die Zusammensetzung des Ringmaterials produktionsbedingt verschieden ist und sich demzufolge Materialeigenschaften wie die Härte von Charge zu Charge unterscheiden (vgl. **Hatch u. Nisbet** 1983).

Aus den Untersuchungen über den Masseverlust der Ringe (Abb. 12 bis 15) geht hervor, daß meßbare Materialverluste bei vielen Arten weit verbreitet sind. Darauf lassen z. B. schon einzelne oder mehrere unlesbare Zahlen auf den Ringen schließen (Abb. 2 u. 3, Tab. 4 auf Seite 18). Starke Verluste finden sich sowohl bei Arten wie dem Alpenstrandläufer oder Sandregenpfeifer, die in extremen Lebensräumen (feucht, hohe mechanische Beanspruchung der Ringe durch Sand und Schlick) ihr Auskommen finden, als auch bei Singvögeln, wie der Kohlmeise. Letztere lebt in relativ trockenen Habitaten in denen eine derart starke Belastung des Ringmaterials nicht erwartet wurde. Die folgenden vier Abbildungen stehen beispielhaft für viele Arten (Abb. 12 bis 15). Zur Berechnung der linearen Trends wurden die mit Sternchen gekennzeichneten Werte eliminiert, die im nichtlinearen Bereich der Regressionsfunktionen liegen.

Während sich beim Turmfalken weder die mittlere Ringmasse noch die Streuung der Einzelgewichte merklich mit der Tragezeit verändern, so sind hier bei Alpenstrandläufer, Sandregenpfeifer und Höckerschwan deutliche Trends und Abhängigkeiten zu erkennen. Dabei fällt auf, daß die Regressionsfunktion gegen Ende der Meßreihe wieder ansteigt. Ähnliche Verläufe, mit asymptotisch gegen einen bestimmten Wert strebender Regressionsfunktion, finden sich bei Kohlmeise (*Parus major*) und Bleßralle (*Fulica atra*) (s. a. Anhang A).

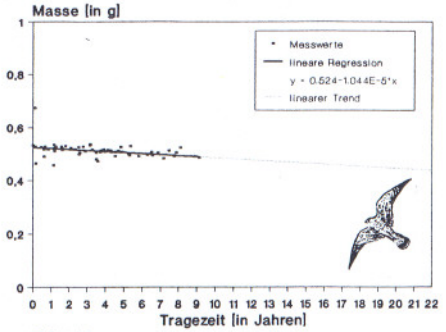


Abb. 12:
Masse der von Turmfalken (*Falco tinnunculus*) getragenen Vogelringe in Abhängigkeit von der Tragezeit. Die Regressionsfunktion verdeutlicht den linearen Zusammenhang bei sehr geringer Streuung.

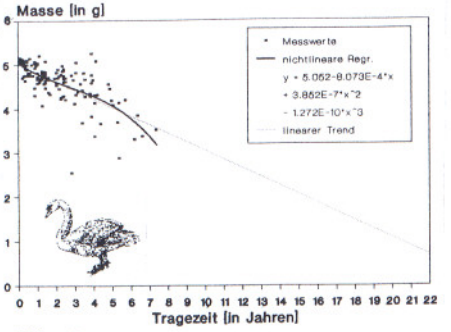


Abb. 13:
Masse der von Höckerschwänen (*Cygnus olor*) getragenen Vogelringe in Abhängigkeit von der Tragezeit. Die Regressionsfunktion verdeutlicht den fast linearen Zusammenhang bei relativ großer Streuung.

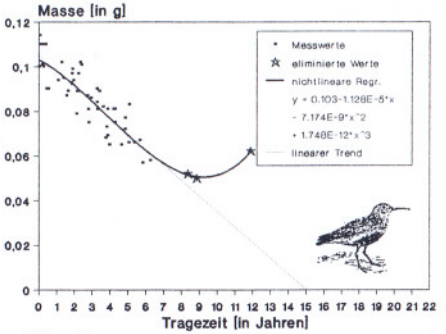


Abb. 14:
Masse der von Alpenstrandläufern (*Calidris alpina*) getragenen Vogelringe in Abhängigkeit von der Tragezeit. Die Regressionsfunktion verdeutlicht den nichtlinearen Zusammenhang bei relativ geringer Streuung.

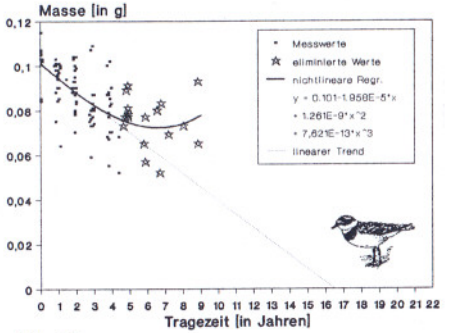


Abb. 15:
Masse der von Sandregenpfeifern (*Charadrius hiaticula*) getragenen Vogelringe in Abhängigkeit von der Tragezeit. Die Regressionsfunktion verdeutlicht den nichtlinearen Zusammenhang bei sehr großer Streuung.

Dieses Bild läßt sich unter der Annahme erklären, daß Ringe, die eine bestimmte "kritische" Masse erreicht haben, vom Vogelbein abfallen. Da ausschließlich Ringe von gefundenen Vögeln, die also den Ring noch am Bein getragen haben müssen, zur Auswertung kamen, müssen leichtere Ringe in dieser Stichprobe fehlen.

Es ist zu erwarten, daß der leichteste Ring in der Stichprobe grob die kritische Masse widerspiegelt, mit der Ringe vom Vogelbein abfallen können. Vorausgesetzt, die Stichprobe ist von aussagekräftiger Größe und die Ringe verlieren im Laufe der Tragezeit so viel Masse, daß sich der in den Abbildungen 14 und 15 dargestellte Kurvenverlauf ergibt. Der Faustwert für die kritische Masse liegt nach den Messungen an verschiedenen Ringgrößen von verschiedenen Arten bei etwa 50 - 60 % der Aus-

gangsmasse. An dieser Stelle können Möglichkeiten zur Korrektur der Ringverluste ansetzen.

Art	erstes Auftreten unlesbarer Ringe [in Jahren]	erste Verluste [in Jahren]	Autor
Calonectris diomedea		13	MOUGIN et al. (1986)
Sula bassana	0,8		HARRIS (1980)
Branta canadensis			THOMAS (1979)
Anas crecca	2,5		HARRIS (1980)
Aythya fuligula	2		HARRIS (1980)
Stercorarius skua			FURNESS (1978)
Rissa tridactyla	2		COULSON u. WHITE (1955)
Larus ridibundus		14	PERDECK u. WASSENAAR (1981)
Larus marinus	5		HARRIS (1980)
Charadrius hiaticula	3	4	HERRMANN u. HOLZ (1988)
Parus spp.	5		HARRIS (1980)
Coloeus monedula	5		HARRIS (1980)
Passer domesticus	5		HARRIS (1980)
Fringilla coelebs	4		HARRIS (1980)

Tab. 4:
Vogelarten, von denen bekannt ist, daß Ringverluste auftreten und beachtliches Ausmaß annehmen können. Wo bekannt, ist der Zeitpunkt des Auftretens von unlesbaren Zahlen bzw. Ringverlusten angegeben (Unvollständige Zusammenstellung aus der einschlägigen Literatur).

3.3 Die Korrektur von Ringverlusten

Wie eben gezeigt, sind die Ursachen, die zu Materialverlusten führen, vor allem chemischer und mechanischer Natur. In der Regel ist es ein Ursachenkomplex. Es ist deshalb nicht klar, ob die Rate mit der die einzelnen Ringe an Masse verlieren zeitlich konstant ist und für alle Ringe gleichermaßen gilt.

Aus Gründen der Praktikabilität und solange gegenteilige Aussagen durch nachfolgende Untersuchungen fehlen, wird trotzdem im folgenden davon ausgegangen, daß

1. die Rate, mit der einzelne Ringe Masse verlieren, annähernd konstant, aber von Ring zu Ring verschieden ist,

und

2. daß sich die Raten, mit der einzelne Ringe Masse verlieren und damit auch die Ringmassen der Ringe einer Tragezeitklasse annähernd normal verteilen (vgl. auch **Hatch** u. **Nisbet** 1983: 9).

Praktischerweise sollte als Klassenbreite ein Jahr gewählt werden, die Werte werden jeweils für die Mitte der Klasse berechnet.

Das Integral unter der Dichtefunktion der Normalverteilung in einem bestimmten Intervall steht im direkten Verhältnis zur Zahl von Meßwerten, die innerhalb dieses Intervalls liegen. Da sich jede Normalverteilung über die Standardabweichung auf die Standardnormalverteilung zurückführen läßt und das Integral unter der Dichtefunktion für die Standardnormalverteilung bekannt ist[1], können über einfache Verhältnisgleichungen Aussagen über die anzunehmenden Häufigkeiten bestimmter Meßwerte in der Stichprobe getroffen werden.

Mit steigender Tragezeit nimmt bei vielen Arten die mittlere Masse der gefundenen Ringe ab und die Streuung zu (Abb. 12 bis 15), damit kommen immer mehr Ringe in den kritischen Bereich, wo sie vom Vogelbein abzufallen drohen bzw. abfallen.

In Abbildung 16 auf Seite 20 wird dieser Sachverhalt noch einmal verdeutlicht. Der Mittelwert der Ringmasse x_t verschiebt sich mit steigender Tragezeit nach unten und die Standardabweichung sd_t nimmt zu. Der kritische Wert der Ringmasse (critical value - *CV*), unterhalb dem die Ringe abfallen, bleibt dagegen konstant. An der Schnittfläche der zum Betrachter geneigten Stirnseite der Abbildung ist zu sehen, daß der gepunktete Anteil der Dichtefunktion unterhalb des kritischen Wertes mit steigender Zeit zunimmt. Das Verhältnis von den am Vogelfuß verbliebenen Ringen zu den abgefallenen verschiebt sich.

Hier wird sichtbar, daß der Anteil abgefallener Ringe berechnet werden kann, sofern die Verteilungsparameter Mittelwert und Standardabweichung bekannt sind. Beide lassen sich mit einer Trendanalyse auch für Tragezeitklassen abschätzen, für die Mittelwert und Standardabweichung nicht mehr genau zu berechnen sind, weil angenommen werden muß, daß bereits ein großer Teil der ehemals angebrachten Vogelringe verloren gegangen ist und die Normalverteilung somit einseitig beschnitten

[1] Das Integral unter der Standardnormalverteilung beträgt 1.

wird. Damit ist immer dann zu rechnen, wenn die Regressionsfunktion der mittleren Ringmasse einen nichtlinearen Verlauf zeigt (s. Abb. 14 und 15).

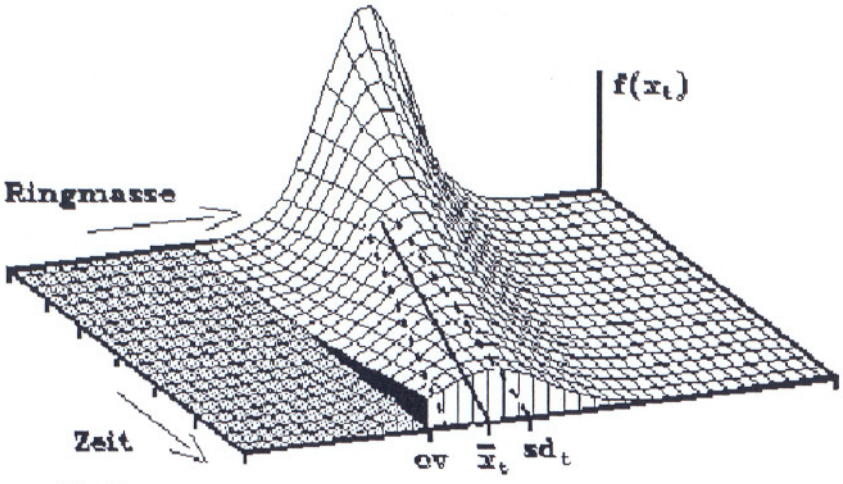


Abb. 16:
Werte der Dichtefunktion der Normalverteilung $f(x_t)$, wenn der Mittelwert x mit der Zeit kleiner wird und die Standardabweichung sd zunimmt. Der Bereich unterhalb des konstanten Kritischen Wertes CV ist gepunktet.

Grundlage für die Berechnung des Korrekturfaktors CF_t ist Formel 2 zur Standardisierung der oberen Intervallgrenze u_t für das Integral unter der Dichtefunktion der Standardnormalverteilung zum Zeitpunkt t, wobei CV den kritischen Wert der Ringmasse, x_t den Mittelwert der Ringmasse und sd_t die Standardabweichung zum Zeitpunkt t bezeichnet.

$$u_t = \frac{CV - \bar{x}_t}{sd_t} \qquad (2)$$

Das Integral unter der Dichtefunktion der Normalverteilung im Intervall von -∞ bis u zum Zeitpunkt t entspricht dem Anteil der abgefallenen Ringe und wird durch Formel 3 beschrieben. In der Berechnung wird für die untere Intervallgrenze -4 statt -∞ eingesetzt, das entspricht der Handhabung in den Tabellen der meisten statistischen Standardwerke (z. B. WEBER 1972).

$$\Phi(u_t) = \frac{1}{\sqrt{2\pi}} \int_{-\infty}^{u_t} e^{-0.5u_t^2} du \qquad -4 \le u_t \le 4 \qquad (3)$$

Die Berechnung des Korrekturfaktors für den Zeitpunkt t erfolgt nach der einfachen Verhältnisgleichung in Formel 4.

$$CF_t = \frac{1}{1 - \Phi(u_t)} \tag{4}$$

Die Korrektur der Ringverluste läßt sich nun nach folgendem Algorithmus durchführen. Mittels einer Regressionsanalyse wird eine Funktion gesucht, mit der sich die Abnahme der mittleren Ringmasse in Abhängigkeit von der Tragezeit möglichst gut beschreiben läßt. Im linearen Bereich dieser Funktion treten mit großer Wahrscheinlichkeit noch keine Ringverluste durch Materialverschleiß ein. Der Funktionsverlauf wird deshalb über diesen Bereich hinaus linear extrapoliert. Auch die Standardabweichungen werden anhand der Standardabweichungen im linearen Bereich über diesen hinaus extrapoliert. Das kann entweder auf grafischem oder rechnerischem Wege, wie in der vorliegenden Arbeit, geschehen (Abb. 17 u. 18). Für den letztgenannten Fall bietet sich die lineare Regression an. Im Anhang A finden sich weitere Ergebnisse, die an den Ringen von anderen Arten gewonnen wurden.

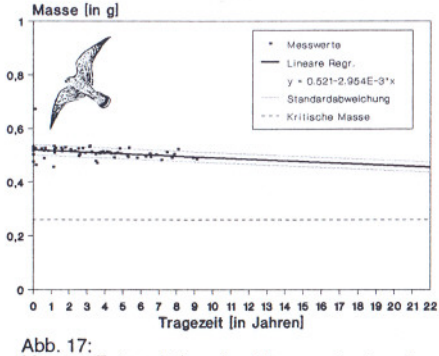


Abb. 17:
Lineare Extrapolation des Masseverlustes der von Turmfalken getragenen Vogelringe in Abhängigkeit von der Tragezeit sowie extrapolierter Verlauf der Standardabweichung.

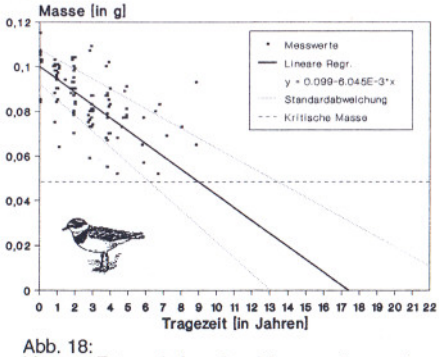


Abb. 18:
Lineare Extrapolation des Masseverlustes der von Sandregenpfeifern getragenen Vogelringe in Abhängigkeit von der Tragezeit sowie extrapolierter Verlauf der Standardabweichung.

Der Korrekturfaktor gegen Ringverluste kann dann für jede beliebige Tragezeitklasse nach Formel 4 berechnet werden. Zur Korrektur werden die Wiederfundzahlen in den einzelnen Tragezeitklassen mit dem jeweiligen Faktor multipliziert. Die Berechnung des Korrekturfaktors ist auch mit dem Programm **BirdStaT** möglich. Dazu müssen lediglich die realen bzw. geschätzten Standardabweichungen, Mittelwerte und der Wert für die kritische Masse eingegeben werden. Die Wiederfundzahlen können korrigiert oder nicht korrigiert für die Schätzung von Überlebensraten verwendet werden.

3.4 Effekt und Praktikabilität der Korrektur von Ringverlusten

Ausschlaggebend für die Verwendbarkeit einer Methode ist ihre Praktikabilität. Anhand einiger Beispiele soll deshalb der Effekt der Ringverlustkorrektur überprüft werden. Leider läßt sich die Korrektur nicht bei allen Arten gezielt überprüfen, für die Messungen an getragenen Ringen durchgeführt wurden, da die vorhandenen Totfundzahlen (unter 100) eine sinnvolle Auswertung mit Methoden zur Schätzung altersabhängiger Überlebensraten nicht zulassen.

In Tabelle 5 sind beispielhaft die zur Korrektur notwendigen Werte der Tragezeit, der tragezeitabhängigen mittleren Ringmasse und deren Standardabweichung, der Intervallgrenze der Standardnormalverteilung u_t und des Korrekturfaktors für die Messungen an Sandregenpfeiferringen aufgelistet.

Tragezeit t [in Jahren]	mittlere Ringmasse $\bar{x}$ [in g]	Standardabw. sd [in g]	obere Intervallgrenze u_t	Korrekturfaktor CF_t
0,5	0,097	0,0080	-5,875	1,000
1,5	0,090	0,0098	-4,082	1,000
2,5	0,084	0,0115	-2,956	1,002
3,5	0,078	0,0132	-2,121	1,020
4,5	0,072	0,0149	-1,476	1,076
5,5	0,066	0,0165	-0,969	1,200
6,5	0,059	0,0182	-0,494	1,450
7,5	0,053	0,0198	-0,150	1,780
8,5	0,047	0,0215	0,130	2,250
9,5	0,041	0,0232	0,380	2,870
10,0	0,034	0,0248	0,645	3,830
11,5	0,028	0,0265	0,830	4,919
12,5	0,022	0,0282	0,993	6,207
13,5	0,016	0,0298	1,141	7,865
14,5	0,009	0,0315	1,301	10,330

Tab. 5:
Korrekturfaktor gegen Ringverluste beim Sandregenpfeifer.

Hier fällt der steile Anstieg des Korrekturfaktors in den höheren Lebensaltern auf. Demnach würden im 8. Lebensjahr bereits 50 %, im 15. Lebensjahr gar mehr als 90 % der Ringe verlorengegangen sein.

Auf Grund der Berechnungsweise beeinflussen die Fehler bei der Wahl der kritischen Masse bzw. Abschätzung der Standardabweichungen und Fehler, die durch Multiplikation der kleinen ganzen Zahlen von Wiederfunden in höheren Lebensaltern mit großen Korrekturfaktoren entstehen, das Ergebnis besonders. Bei der Multiplikation von 1 bzw. 2 Wiederfunden mit dem Korrekturfaktor von 10 würden also 10 oder aber 20 Wiederfunde in dieser Altersklasse zu erwarten sein, d. h. zufällige Schwankungen in den Fundzahlen können fatale Folgen haben.

Umgekehrt schlägt sich die Korrektur großer Fundzahlen um nur wenige Funde, z. B. bei Arten mit ohnehin geringen Ringverlusten, kaum in meßbarer Weise in den geschätzten Überlebensraten nieder. Welcher Effekt durch die Korrektur erreicht wird, vermögen die Tabellen 6 und 7 sowie die Abbildungen 19 u. 20 (folgende Seite) zu zeigen.

Für die Schätzung der Überlebensraten wurden altersspezifische Modelle verwendet, deren Eigenschaften auf den Seiten 38*ff*. näher erklärt werden.

Lebensalter	Wiederfunde	Korrekturfaktor CF_t	korrigierte Wiederfundzahl
1	227	1,000	227,000
2	72	1,002	72,144
3	27	1,006	27,162
4	12	1,018	12,216
5	8	1,046	8,368
6	5	1,099	5,495
7	3	1,196	3,588
8	7	1,354	9,478
9	0	1,618	0,000

Tab. 6:
Auswirkungen der Korrektur gegen Ringverluste bei der Bleßralle (*Fulica atra*, kritischer Wert bei 60 % der Ausgangsringmasse, alle Totfunde von 1964-1987).

Lebensalter	Wiederfunde	Korrekturfaktor CF_t	korrigierte Wiederfundzahl
1	227	1,006	228,362
2	72	1,017	73,224
3	27	1,045	28,215
4	12	1,100	13,200
5	8	1,202	9,616
6	5	1,376	6,880
7	3	1,661	4,983
8	7	2,119	14,833
9	0	2,896	0,000

Tab. 7:
Auswirkungen der Korrektur gegen Ringverluste bei der Bleßralle (kritischer Wert bei 70 % der Ausgangsringmasse, alle Totfunde von 1964-1987).

Die Bleßralle ist eine der Arten, bei denen Ringverluste schon in frühen Jahren einsetzen. Bedingt durch ihre Lebensweise in Gewässern mit häufig reicher und kieselsäurehaltiger Unterwasservegetation (z. B. *Characeen*) sind die Aluminiumringe außerordentlichen Belastungen in Form von chemischen und mechanischen Angriffen ausgesetzt. So lassen sich schon nach drei Jahren Tragezeit völlig glatt abgeschliffene und gänzlich unlesbare Ringe finden und die Annahme liegt nahe, daß auch die Verlustrate entsprechend hoch ist. Die eingesetzten kritischen Werte von 50, 60 und 70 % der Ausgangsringmasse sollen den Einfluß dieses Faktors analysieren, der in hohem Maße unsicher ist.

Bemerkbar macht sich die Ringverlustkorrektur durch einen steten Anstieg der Überlebensrate vor allem in den höheren Lebensaltern. Bei einem kritischen Wert von 70 % der Ausgangsringmasse, wobei die Differenz im Beispiel je nach Modell von weniger als 3 bis zu über 5 % betragen kann (Abb. 19 u. 20). Am geringsten ist der Effekt bei Modellen zur Schätzung von mittleren Überlebensraten, wie das Ergebnis aus der Schätzung mit Modell B nach LEBRETON (1977) nahelegt. Bei einem kritischen Wert von 40 bis 50 % der Ausgangsmasse ist der Effekt der Ringverlustkorrektur in dem Intervall, für das Funde vorliegen, also bis zum 8. Lebensjahr, gleich Null. Der Korrekturfaktor für das 8. Lebensjahr und einen kritischen Wert von 50 % beträgt z. B. 1,098, somit entsprechen die für die Rechnung relevanten korrigierten Wiederfundzahlen den Ausgangszahlen (vgl. Tabelle 6 und 7).

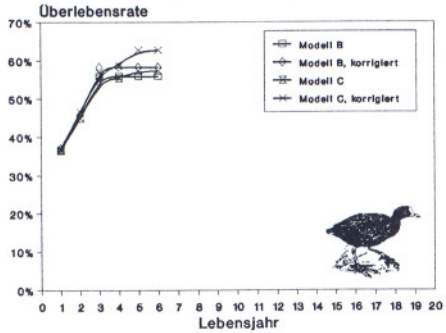


Abb. 19:
Altersspezifische Überlebensraten bei juvenil (NJG., NFL., EFL.) beringten Bleßrallen. Fundzahlen gegen Ringverluste korrigiert. Schätzung mit Modellen nach LEBRETON (1977). Als Grundlage für die Korrektur dienten die Faktoren aus Tabelle 7.

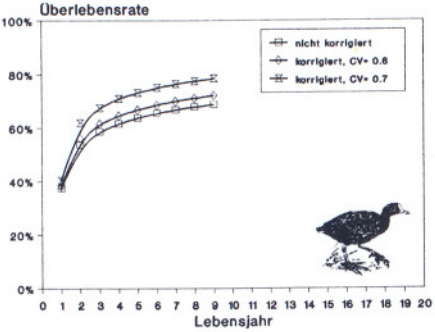


Abb. 20:
Altersspezifische Überlebensraten bei juvenil (NJG., NFL., EFL.) beringten Bleßrallen. Fundzahlen gegen Ringverluste korrigiert. Schätzung mit dem Modell von TAUCHERT (1989). Als Grundlage für die Korrektur dienten die Faktoren aus den Tabellen 6 u. 7.

Aus den Ergebnissen kann geschlossen werden, daß eine Korrektur der Wiederfundzahlen nur auf Jahrgänge einen Einfluß hat, die auf das Lebensjahr folgen, in dem die Ungleichung **Mittelwert - Standardabweichung < kritischer Wert** gilt. Liegen aus diesem Bereich keine Wiederfunde vor, so kann auf die Korrektur verzichtet werden.

Offensichtlich hat die Wahl des kritischen Wertes erheblichen Einfluß auf den Korrekturfaktor und damit auf die geschätzten Überlebensraten. Fehler bei dieser Entscheidung schlagen sich in einer entsprechenden Unter- oder Überschätzung der Überlebensraten nieder. Hier liegt der größte Mangel der vorgestellten Korrekturmethode. Es gibt kein objektiv faßbares Kriterium, mit dem die Wahl des kritischen Wertes begründet werden kann.

HATCH u. NISBET (1983), die einen dem hier vorgestellten Modell sehr ähnlichen Ansatz verfolgen, legen den Kritischen Wert der untersuchten Ringe von Flußseeschwalben (*Sterna hirundo*) mit 60 bis 70 % der Ausgangsmasse fest. In ihrer Begründung führen sie an, daß sich Ringe mit dieser Masse ohne Schwierigkeiten mit der Hand über den Fuß der Seeschwalben ziehen lassen, nur wenig darunter werden die Ringe dann zerbrechlich.

Auf ähnliche Weise wie durch einen falsch gewählten Kritischen Wert werden sich Fehler bei der Abschätzung der Standardabweichung bemerkbar machen. Weitere Fehler können entstehen, wenn die Abnutzungsprozesse zeitlich nichtlinear fortschreiten, sich ungleichmäßig, lokal konzentriert über die Ringfläche verteilen oder sich die Stabilität der Ringe nichtlinear mit dem Abnutzungsgrad verändert bzw. mehrere der genannten Faktoren kombiniert sind.

Die soeben genannten Fehlermöglichkeiten gelten innerhalb des gewählten Modellansatzes. Es gibt Gründe, diesen Ansatz in Frage zu stellen.

Die Normalverteilung ist symmetrisch und erstreckt sich nach beiden Seiten ins Unendliche, also müßten auch die Ringmassen in beiden Richtungen gleichmäßig verteilt sein. Nun kann zwar die Ringmasse nach oben hin ungehindert streuen, nach unten bestehen jedoch Grenzen, denn Ringe mit negativer Masse gibt es nicht. So wird die Normalverteilung also einseitig beschnitten. Im allgemeinen kann dieser Effekt vernachlässigt werden. Er gewinnt jedoch dann an Bedeutung, wenn die Ringe sehr starken Materialverlusten mit großen individuellen Unterschieden unterworfen sind und die Streuung demzufolge sehr groß wird. Gerade hier wäre aber die Korrektur notwendig. Möglicherweise ist deshalb eine andere Verteilung (z. B. die POISSON-Verteilung) als Grundlage für das gewählte Korrekturverfahren besser geeignet.

Fazit: In jedem Falle wird der Versuch eine - wie auch immer geartete - Korrektur der Wiederfundzahlen vorzunehmen, ein diffiziles und mit außerordentlich vielen Unwägbarkeiten behaftetes Unterfangen bleiben. Schätzergebnisse, die mit korrigierten Wiederfundzahlen gewonnen werden, können deshalb einen nachträglich eingebrachten subjektiven Fehler enthalten und sollten mit mindestens ebenso großer Vorsicht diskutiert werden wie solche ohne Korrektur.

4. Die Ermittlung von Todesursachen und Überlebensraten nach Ringwiederfunden

4.1 Material und Methode

4.1.1 Ausgangsdaten

Für die Auswertung wurden ausschließlich Wiederfunde von Vögeln verwendet, die im Zeitraum von 1964 bis 1987 mit Ringen der Vogelwarte Hiddensee markiert, nachfolgend tot oder verendend gefunden, an die Vogelwarte zurückgemeldet und dort auf Magnetband gespeichert wurden.

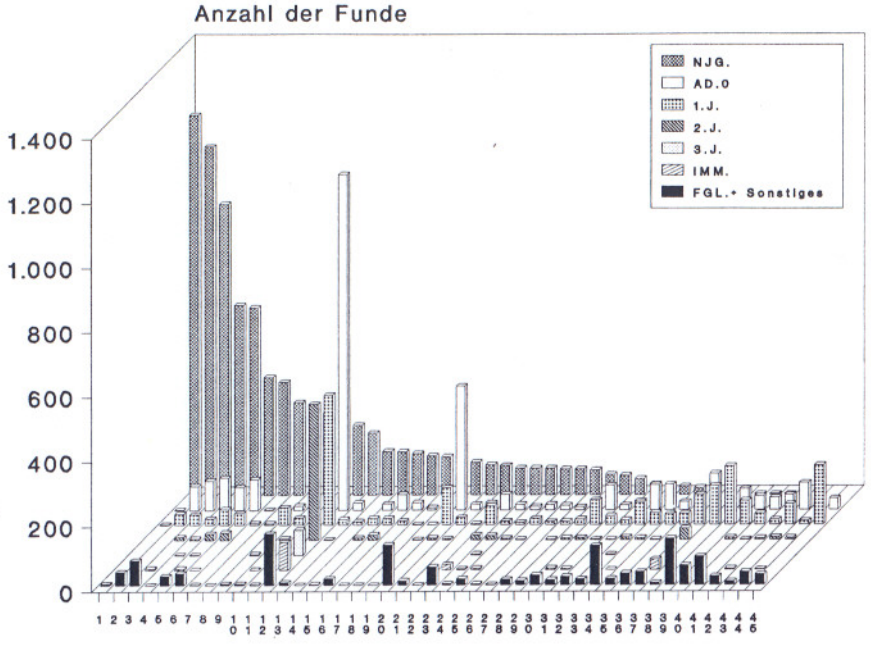
Abbildung 21 auf Seite 27 enthält eine Aufstellung aller im Vorfeld zu dieser Arbeit untersuchten Arten, von denen mehr als 100 Totfunde vorliegen, mit den jeweiligen Beringungs- und Fundzahlen in den einzelnen Altersklassen. Die Reihenfolge der Arten wurde nach der Fundzahl von nestjungen, adulten, ein- und zweijährigen Tieren sowie Fänglingen in absteigender Folge sortiert. Hier wird deutlich, daß die meisten Funde von nestjung beringten Vögeln auf Weißstorch, Schleiereule und Mäusebussard entfallen, das Fundmaterial von adult beringten Tieren ist beim Höckerschwan am umfangreichsten.

Entsprechend dem Umfang des Fundmaterials wurde neben dem Weißstorch der Mäusebussard ausgewählt, da von der Schleiereule schon umfangreichere Arbeiten zum Thema vorliegen (BAIRLEIN 1985; SCHÖNFELD 1974; SCHÖNFELD et al. 1977) und eine spezielle Wiederfundanalyse beim Höckerschwan in Arbeit war (KÖPPEN 1990).

Je nach Analyseziel wurden Funde mit unterschiedlicher Datumsgenauigkeit ausgewertet, d. h. erfolgte die Aufschlüsselung nach Jahr, so waren auch Funde für die Auswertung relevant, deren Funddatum sich nur auf drei Monate genau bestimmen ließ. Wurden Monatsklassen gebildet, lag die Datumsgenauigkeit, mit der Funde noch in die Auswertung kamen, bei einer Woche. Abweichungen davon werden im Text erwähnt.

Für die speziellen Untersuchungen an Weißstorch und Mäusebussard war es notwendig, eine Kategorisierung anhand des Alters vorzunehmen. Als geschlechtsreif gelten bei beiden Arten Tiere, die das zweite Kalenderjahr überschritten haben, obwohl Weißstörche gehäuft erst in den darauffolgenden Jahren brüten (BAUER u. GLUTZ VON BLOTZHEIM 1966; CREUTZ 1988; HORNBERGER 1954; LANGE 1954; MEYBOHM

u. DAHMS 1975; SCHÜZ 1942; ZINK 1967; für den Mäusebussard: BAUER et al. 1971; MEBS 1964; vgl. aber auch FRIESE 1955; MEUNIER 1961; aus MELDE 1983).



1 - Weißstorch	16 - Sperber	31 - Blaumeise
2 - Schleiereule	17 - Flußseeschwalbe	32 - Kleiber
3 - Mäusebussard	18 - Zwergseeschwalbe	33 - Graugans
4 - Sturmmöwe	19 - Hohltaube	34 - Eichelhäher
5 - Turmfalke	20 - Stockente	35 - Star
6 - Bleßralle	21 - Hausrotschwanz	36 - Eisvogel
7 - Rotmilan	22 - Reiherente	37 - Saatkrähe
8 - Rohrweihe	23 - Kohlmeise	38 - Rotschenkel
9 - Silbermöwe	24 - Kolkrabe	39 - Bekassine
10 - Habicht	25 - Aaskrähe	40 - Rotkehlchen
11 - Graureiher	26 - Kiebitz	41 - Krickente
12 - Höckerschwan	27 - Tafelente	42 - Buchfink
13 - Waldkauz	28 - Waldohreule	43 - Saatgans
14 - Kormoran	29 - Gartenrotschwanz	44 - Kernbeißer
15 - Lachmöwe	30 - Amsel	45 - Alpenstrandläufer

Abb. 21:
Anzahl der Totfunde in den einzelnen Beringungsaltern von Arten mit mehr als 100 Totfunden, in absteigender Reihenfolge nach der Zahl der nestjungen, adulten, ein- und zweijährigen Tiere sowie Fänglinge sortiert[1].

Für die Suche nach eventuell vorhandenen Zusammenhängen des Absterbegeschehens mit Witterungsereignissen wurden die Daten der einzelnen Wetterstationen in

[1] Die zugehörigen genauen Fundzahlen von diesem und den folgenden Balkendiagrammen finden sich in Anhang B.

den Bezirken der ehemaligen DDR aus den Statistischen Jahrbüchern der DDR entnommen und gemittelt (arithmetisches Mittel). Zur Auswertung kamen folgende Daten: monatliche Temperaturmittel, jährliche Temperaturmittel, jährliche Niederschlagsmengen, die Anzahlen der Tage mit Niederschlag über 0,1mm, Niederschlag über 1mm, Schnee über 1mm, Schnee über 10mm, Nebel, Gewitter, Sturm, Frost, Eis und die Anzahlen der heißen bzw. Sommertage.

Untersuchungen über Korrelationen zwischen den Wetterdaten und jährlichen Überlebensraten wurden nur für Funde vom Mäusebussard durchgeführt, die aus dem Gebiet zwischen dem 50. und 55. Breiten- sowie dem 10. und 15. Längengrad stammen.

4.1.2 Hilfsmittel zur Automatisierung der Datenauswertung

Alle Funde wurden vom Magnetband über ein Link zwischen dem Großrechner EC 1035 und dem Mikrorechner PC 1715 in Form einer Textdatei im **ASCII**-Format[1] auf Diskette übertragen und nachfolgend in das Datenbanksystem dBase (Version III+ bzw. IV) übernommen. Dieses Datenbanksystem wurde für fast alle Selektions- und Sortierschritte genutzt.

Die Aufbereitung der Daten für die Auswertung ist ein langwieriger Prozess in dem oftmals in wiederkehrender Folge ausgewählt, sortiert und gezählt werden muß. Deshalb wurden alle wesentlichen Arbeitsschritte, die für eine Auswertung unter dem Gesichtspunkt der Verteilung von Todesursachen allgemeine Gültigkeit haben und komplizierteren Algorithmen folgen, in den Programmen **DataSort** und **Select** für das Datenbanksystem dBase anwenderfreundlich programmiert. Zur Schätzung der Überlebensraten mußte ein Programm (**BirdStaT**) in einer Programmiersprache für Computer (**Turbo-Pascal**) geschrieben werden, da sich nur einige der ausgewählten statistischen Methoden mit Hand bzw. Taschenrechner ausrechnen lassen und auch in verfügbaren kommerziellen Programmen nicht enthalten waren[2].

Alle drei soeben genannten Programme können, auch wenn sie vor allem dem methodischen Fortschritt dienen, als ein wesentliches Ergebnis der vorliegenden Arbeit

---

[1] American Standard Code for Information Interchange

[2] Im Unterschied zu dem bereits erwähnten Datenbanksystem ist der Einsatzbereich von algorithmischen Hochsprachen nicht von vornherein auf eine bestimmte Anwendung beschränkt (z. B. Datenbankarbeit), sondern wesentlich breiter. Pascal wurde ursprünglich von Nicolaus Wirth als Lehrmittel für die Programmierung entwickelt (Kofer 1987; Paulin 1988: 9) und zeichnet sich durch klare Strukturen und damit gute Lesbarkeit der Quelltexte aus. Ein Umstand, der für die Dokumentation von Programmen nicht unerheblich ist.

aufgefaßt werden, daß aus Platzgründen hier nicht dokumentiert wird. Eine ausführlichere Beschreibung dieser Programme und ihrer Anwendung findet sich bei KLENKE (1991a).

Für weiterführende statistische Analysen und die grafische Darstellung der Ergebnisse wurde die Tabellenkalkulation **QUATTRO PRO 3.0**, das Statistikprogramm **STATPAL 5.0** und **HARVARD GRAPHICS 2.13** verwendet. Ausschlaggebend für die Wahl dieser Programme waren Verfügbarkeit und ausreichende Möglichkeiten zum Datenaustausch (z. B. **ASCII**- oder **DBASE**-Dateien).

4.1.3 Methoden und statistische Modelle zur Schätzung von Überlebensraten

Überlebensraten von Vögeln können auf verschiedene Weise geschätzt werden. Das Ausgangsmaterial sind in der Regel wiederholte Beobachtungen von markierten Tieren über einen längeren Zeitraum hinweg oder die gemeldeten Funde von toten Tieren mit einer Markierung. Anhaltspunkte für die Überlebensrate lassen sich auch über den Anteil der aus dem Winterquartier zurückgekehrten Tiere und den Anteil der Erstbrüter gewinnen.

Die zuletztgenannten Methoden können zu Unterschätzungen führen, da i. d. R. nicht alle Tiere in das Gebiet zurückkehren, in dem sie erbrütet bzw. als Brutvögel markiert wurden (u. a. ALERSTAM u. HÖGSTEDT 1982; BAIRLEIN 1981, 1985; HERRMANN und HOLZ 1988; KÖPPEN 1990; SIEFKE 1981, 1984 a u. b, 1986; ULBRICHT 1984, 1987, 1988).

Am Rande sei erwähnt, daß es Möglichkeiten zur Schätzung von Überlebensraten durch grafischen Auswertung der Wiederfundzahlen gibt (s. FURNESS 1978; TAUCHERT 1989: 35). Darüberhinaus lassen sich Überlebens- und Wachstumsraten theoretisch auch über das Höchstalter in der Population errechnen, zumindest unter bestimmten Voraussetzungen, praktisch ist dies jedoch nicht möglich (TAIT u. BUNELL 1980).

Die vorliegende Arbeit stützt sich ausschließlich auf die Auswertung von Ringwiederfunden mit Hilfe statistischer Schätzmethoden.

Das Schrifttum über die Entwicklung und Anwendung statistischer Methoden zur Schätzung von Überlebensraten ist in den letzten zehn Jahren erheblich angewachsen und nur noch schlecht zu übersehen. Einige Standardwerke wie BURNHAM (1986, 1987), CORMACK (1979) oder SEBER (1973) können zu einem besseren Überblick verhelfen, beim Griff zu den jeweiligen Originalpublikationen behindern jedoch die oft sehr voneinander abweichenden Notationen das Verständnis. Aus diesem Grunde sollen die am häufigsten verwendeten Notationen der in dieser Arbeit

bzw. im Programm **BIRDSTAT** verwendeten Notation gegenübergestellt werden (s. Tab. 8) bevor die einzelnen statistischen Modelle näher erläutert werden.

	Notation der Autoren					
Gegenstand	AEBISCHER (1987)	BROWNIE et al. (1985)	HALDANE (1955)	diese Arbeit	LACK (1949)	LEBRETON (1977)
Anzahl Beringungsjahre	s	k		k		t
Anzahl Wiederfundjahre	t	l		l		t
Differenz zwischen l und k		s		s		
Beringungen	a_i	N_i		B_i		R_i
Betrachtete Wiederfundjahre	r			n		
Index für Beringungsjahr	i	i	k	i	i	
Index für Wiederfundjahr/ -alter	j	j	x	j	x	j
Likelihoodfunktion	lM_1, lM_2	$\mathcal{L}(S_{[i]} f_{[i]})$	L	L		l
Mortalitätsrate	$m_{[i]}$	$M_{[i/j]}$	m	$M_{[i/j]}$		
Summe der Beringungen	Σa_i	$N, \Sigma N_i$		ΣB_i		
Spaltensumme der Wiederfunde	C_i	C_j	d_x	C_j	d_x	D_j
Summe aller Wiederfunde		$\Sigma C_j, \Sigma R_i$	N	N	N	
Blocksumme der Wiederfunde	T_j	T_j		T_j		
Überlebensrate	φ_i	$S_{[i]}$	s	$S_{[i/j]}$		p_{ik}
Wahrscheinlichkeit bis zum Alter t zu überleben				α_j		α_j
Wiederfunde	u_{ij}	R_{ij}	$d_{[x,k]}$	r_{ij}		m_{ij}
Wiederfundrate		$f_{[i]}$		$f_{[i]}$		λ
Zeilennsumme der Wiederfunde	R_i	R_i	n_k	R_i		r_i

Tab. 8:
Gegenüberstellung häufig verwendeter Notationen mit der in dieser Arbeit bzw. im Programm **BIRDSTAT** verwendeten Notation. Die Indizes in eckigen Klammern sind optional, i steht für das Jahr, j für das Alter bei entsprechender Aufschlüsselung von Wiederfund- und Überlebensraten.

In der Regel werden die üblichen Bezeichner i für den Zeilen- bzw. j für den Spaltenindex verwendet. Abweichungen existieren vor allem hinsichtlich der Bezeichnung der Beringungen, Wiederfunde, Zeilen- und Spaltensummmen zwischen den Model-

len für mittlere, alters- und jahresabhängige Überlebensraten. Hier läßt sich eine konsequente und zugleich kurze Notation nur schwer umsetzen, vor allem wenn Matrizen für mehrere Altersklassen erforderlich werden (AEBISCHER 1987; Modell 2, BROWNIE et al. 1985: 56*ff*.). Die hier vorgeschlagene Notation verwendet in Anlehnung an BROWNIE et al. (1985) die Anfangsbuchstaben von *Column*, *Row* und *Total* in der Wiederfundmatrix bzw. das Summenzeichen Σ als Bezeichner für die entsprechenden Summen. Da sich die großen Anfangsbuchstaben C für *cell* in der Matrize und R für *recoveries* mit den Bezeichnern für die Summen überschneiden und der doppelte Index (s. BROWNIE et al. 1985) nicht ausreichend für eine eindeutige Abgrenzung erscheint, wurde das kleine r für *recoveries* mit doppeltem Index gewählt. In den Programmen mußten aus technischen Gründen z. T. andere Bezeichner verwendet werden, dazu finden sich Erläuterungen in den Quelltexten (s. KLENKE 1991a). Das Zirkonflex und die Tilde über einigen Bezeichnern werden als Kennzeichnung für Schätzwerte bzw. gegenüber systematischen Fehlern (Bias) korrigierte Schätzwerte verwendet.

Bei der Auswahl der Modelle spielte, auch im Hinblick auf die Auswertung größerer Datenbestände der EURING-Data Bank, die Anwendbarkeit für die Belange mitteleuropäischer Beringungszentralen eine Hauptrolle.

Nur wenige Beringungszentralen, darunter die Vogelwarte Hiddensee, speichern neben den Wiederfunddaten auch die Beringungsdaten elektronisch. Das ist eine Voraussetzung, um die zu ausgewählten Wiederfundreihen gehörenden Beringungszahlen effektiv auszählen und so die Wiederfundrate schätzen zu können. Je nach Art werden unterschiedliche Altersgruppen bevorzugt beringt. Beringungs- und Wiederfundzeitraum erstrecken sich z. T. über das ganze Jahr, und in der Regel werden die Tiere zufällig von nicht vorgebildeten Personen gefunden. Ebenso wie das Verhältnis von Tot- zu Lebendfunden bzw. die Häufigkeiten einzelner Fundursachen schwankt die Anzahl der Funde, von weniger als 10 bis zu einigen tausend. Somit ist das Datenmaterial von sehr heterogener und der Vogelart abhängiger Struktur.

Das Methodenspektrum sollte möglichst breit sein und sowohl robuste Modelle mit wenigen leicht zu erfüllenden Voraussetzungen als auch spezifischere Modelle umfassen, die zwar hohe Ansprüche an das Datenmaterial stellen, dafür aber wesentlich mehr Information liefern. Dem wurden Grenzen durch die verfügbare Zeit und bisher mangelnde Erfahrung mit der numerischen Lösung von Maximum-Likelihood-Funktionen gesetzt, so daß einige altersspezifische (CAVE 1977) und jahresspezifische Modelle, mit denen auch in Altersklassen strukturiertes Wiederfundmaterial ausgewertet werden kann, von vornherein nicht in Frage kamen (AEBISCHER 1987 -

Modell 2; **BROWNIE** et al. 1985 - Modelle für juvenile und adulte bzw. juvenile, subadulte und adulte Tiere). Das Organigramm zeigt die im Programm **BIRDSTAT** enthaltenen Modelle und die wesentlichsten Entscheidungsebenen (Abb. 22).

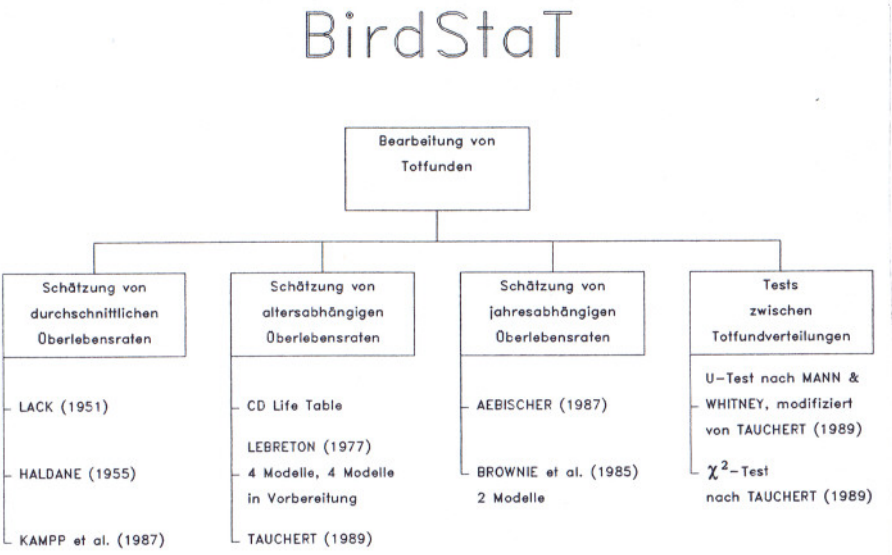


Abb. 22:
Entscheidungsebenen bei der Modellwahl im Programm **BIRDSTAT**.[1]

Für die Anwendung aller Modelle gelten die nachstehend aufgeführten Voraussetzungen (vgl. **BROWNIE** et al. 1985: 6):

1. Die Stichprobe ist repräsentativ für die zu untersuchende Population.

2. Sollen später Auftrennungen nach Alter und Geschlecht vorgenommen werden, so müssen diese korrekt determiniert sein und den Anforderungen der Methode genügen, d. h. für die Analyse mit altersspezifischen Modellen müssen alle Tiere entweder am Beginn ihres Lebens oder zumindest im gleichen eng- umgrenzten Lebensabschnitt beringt worden sein.

[1] Das Modell von **KAMPP** et al. (1988) und die beiden Tests spielen in der vorliegenden Arbeit keine Rolle und werden daher im weiteren nicht näher erläutert.

3. Ringverluste sollten nicht auftreten (lassen sich aber bedingt korrigieren).

4. Die Überlebensrate wird nicht durch die Beringung selbst beeinflußt.

5. Beringungs- und Funddatum wurden korrekt ermittelt bzw. entsprechen in der Genauigkeit den Anforderungen des gewählten Modelles.

Einige Voraussetzungen stehen im Zusammenhang mit der stochastischen Modellkomponente.

6. Das Schicksal jedes einzelnen Tieres ist unabhängig vom Schicksal eines anderen.

7. Das Schicksal jedes einzelnen Tieres ist als eine multinomial verteilte zufällige Variable aufzufassen.

Je nach Modellstruktur können noch weitere Voraussetzungen gelten. Verletzungen der Voraussetzungen führen zu Fehlern, die u. U. erheblich sind (s. ANDERSON et al. 1981; NELSON et al. 1980; NICHOLS et al. 1982; POLLOCK u. RAVELING 1982). In der nachstehenden Tabelle 9 finden sich Angaben über die Voraussetzungen, die zusätzlich und jeweils abhängig vom gewählten statistischen Modell erfüllt sein müssen, die erforderlichen Ausgangsdaten und die geschätzten Parameter. Durch geschickte Aufteilung der Wiederfunde in zeitlicher, räumlicher oder anderer Hinsicht (z. B. Geschlecht) können Stichproben erzeugt werden, die den oben genannten Anforderungen durchaus genügen.

Statistische Modelle sind Ausdruck einer angenommenen Wahrscheinlichkeitsverteilung für eine Zufallsvariable. Die Parameter sind unbekannt und müssen geschätzt werden. Im allgemeinen wird dazu der Funktionswert einer Funktion der Beobachtungswerte berechnet. Das sind bei der Schätzung von Überlebensraten die Häufigkeiten von Wiederfunden in einzelnen Alters- oder Jahresklassen. Wiederfundwahrscheinlichkeiten und Überlebensraten sind die zu schätzenden Parameter. Die Schätzfunktion wird aufgrund der angenommenen Wahrscheinlichkeitsverteilung definiert, wozu häufig die sog. Maximum-Likelihood-Methode verwendet wird (s. RINNE et al. 1987; WEBER 1972: 205ff.). Als Lösung des Problems gilt der Schätzwert eines Parameters bzw. Parametervektors, für den der Funktionswert das absolute Maximum erreicht.

Modell	Voraussetzungen	erforderliche Daten	geschätzte Parameter
LACK (1951)	Die Wiederfund- und Überlebensraten sind von Zeit, Alter und Raum un-abhängige Konstanten.	Nach Alter sortierte Wiederfunde von adult beringten oder adulten Tieren.	mittlere Überlebensrate
HALDANE (1955)	Die Wiederfund- und Überlebensraten sind von Zeit, Alter und Raum unabhängige Konstanten.	Nach Beringungsjahr und Alter sortierte Wiederfunde von adult beringten oder adulten Tieren.	mittlere Überlebensrate
Composite Dynamic Life Table HICKEY (1952)	Die Wiederfundrate ist eine von Zeit, Alter und Raum unabhängige Konstante, die Überlebensrate ist altersspezifisch, aber unabhängig von Zeit und Raum.	Nach Beringungsjahr sortierte Beringungszahlen von juvenil beringten Tieren sowie die zugehörigen, nach Beringungsjahr und Alter sortierten Wiederfunde.	Eine für alle Altersklassen und den gesamten Zeitraum geltende Wiederfundrate. Altersspezifische Überlebensraten.
LEBRETON (1977) Modelle ohne Wiederfundrate	Die Wiederfundrate ist eine von Zeit, Alter und Raum unabhängige Konstante, die Überlebensrate ist altersspezifisch, aber unabhängig von Zeit und Raum.	Nach Beringungsjahr und Alter sortierte Wiederfunde von juvenil beringten Tieren.	Altersspezifische Überlebensraten, die je nach Modell für Altersklassen unterschiedlicher Größe gelten. Das Spektrum reicht von Modellen, die eine mittlere Überlebensrate über alle Lebensalter (der adulten Tiere) schätzen hin zu Modellen, die eine spezifische Überlebensrate für jedes Alter schätzen.
LEBRETON (1977) Modelle mit Wiederfundrate	Die Wiederfundrate ist eine von Zeit, Alter und Raum unabhängige Konstante. Die Überlebensrate ist altersspezifisch, aber unabhängig von Zeit und Raum.	Nach Beringungsjahr sortierte Beringungszahlen von juvenil beringten Tieren sowie die zugehörigen, nach Beringungsjahr und Alter sortierten Wiederfunde.	Eine für alle Altersklassen und den gesamten Zeitraum geltende Wiederfundrate. Altersspezifische Überlebensraten, die je nach Modell für Altersklassen unterschiedlicher Größe gelten. Das Spektrum reicht von Modellen, die eine mittlere Überlebensrate über alle Lebensalter (der adulten Tiere) schätzen hin zu Modellen, die eine spezifische Überlebensrate für jedes Alter schätzen.
TAUCHERT (1989)	Die Wiederfundrate ist eine von Zeit, Alter und Raum unabhängige Konstante. Die Überlebensrate ist altersspezifisch, aber unabhängig von Zeit und Raum.	Nach Beringungsjahr und Alter sortierte Wiederfunde von juvenil beringten Tieren.	Altersspezifische Überlebensraten. Die Überlebensraten können aus einer kontinuierlich verlaufenden Funktion für jedes beliebige Intervall berechnet werden. Standardmäßig umfaßt das Intervall ein Lebensjahr.
BROWNIE et al. (1985) Modell 0	Die Wiederfundrate ist jahresspezifisch und unabhängig von Alter und Raum. Tiere im ersten Jahr nach der Beringung haben eine von der für das jeweilige Jahr und die älteren Tiere geltenden Wiederfundrate abweichende Wiederfundrate. Die Überlebensrate ist jahresspezifisch und unabhängig von Alter und Raum. Beringungs- und Wiederfundzeitraum sollten kurz sein (1-2 Monate) und kurz hintereinander (1. Jahr) bzw. im Abstand von einem Jahr folgen. Die natürliche Mortalität wird im Verhältnis zur durch die Jagd verursachten Mortalität vernachlässigt.	Nach Beringungsjahr sortierte Beringungszahlen adult beringter Vögel sowie die zugehörigen nach Beringungs- und Wiederfundjahr sortierten Fundzahlen.	Für Tiere im ersten Wiederfundjahr und die darauffolgenden Jahre getrennte jahresspezifische Wiederfundraten. Jahresspezifische Überlebensraten.
BROWNIE et al. (1985) Modell 1	Die Wiederfund- und Überlebensrate ist jahresspezifisch und unabhängig von Alter und Raum.	Nach Beringungsjahr sortierte Beringungszahlen adult beringter Vögel sowie die zugehörigen nach Beringungs- und Wiederfundjahr sortierten Fundzahlen	Jahresspezifische Wiederfund- und Überlebensraten.

Tab. 9:
Zusammenstellung über die Voraussetzungen, erforderlichen Daten und geschätzten Parameter ausgewählter statistischer Verfahren zur Schätzung von Überlebensraten anhand von Totfunden beringter Vögel.

Modell	Voraussetzungen	erforderliche Daten	geschätzte Parameter
AEBISCHER (1987) Modell 1	Die Wiederfundrate ist eine jahres-, alters- und raumunabhängige Konstante. Die Überlebensrate ist jahresspezifisch, aber unabhängig von Alter und Raum.	Nach Beringungs- und Wiederfundjahr sortierte Fundzahlen adult beringter oder adulter Tiere.	Jahresspezifische Überlebensraten.

Fortsetzung von Tab. 9.

Ein Teil der Schätzfunktionen läßt sich nicht explizit, sondern nur auf numerischem Weg lösen. Zur Lösung der Funktion von **HALDANE** (1955) dient das Verfahren zur Intervallschachtelung (**PAULIN** 1988: 171). Die Funktionen von **AEBISCHER** (1987), **LEBRETON** (1977) und **TAUCHERT** (1989) werden im Programm mit einem Gradientenverfahren z. T. in Kombination mit einem **NEWTON**-Verfahren optimiert (s. **ELSTER** 1977; **KLENKE** 1991a; **RICHTER** 1988: 95*ff*.; **TAUCHERT** 1989).

Es würde hier zu weit führen, alle Spezifika der einzelnen statistischen Verfahren zu erklären. Details, die für das unmittelbare Verständnis der vorliegenden Arbeit nicht notwendig sind, sollten deshalb in den entsprechenden Originalpublikationen der in Tabelle 9 genannten Autoren bzw. der Programmbeschreibung von **BIRDSTAT** (**KLENKE** 1991a) sowie Standardwerken (**BURNHAM** et al. 1987; **SEBER** 1973; **WEBER** 1972) nachgeschlagen werden.

Im Anschluß an jede Berechnung folgt ein χ^2-Anpassungstest (goodness of fit test). Das Testergebnis ist ausschlaggebend für die Akzeptanz der geschätzten Parameter und wird zur Wahl des besten Modells genutzt.

4.1.3.1 Modelle zur Schätzung mittlerer Überlebensraten von adulten Vögeln

Diese Modelle setzen voraus, daß das Alter eines adulten Tieres keinen Einfluß auf seine Chance zu überleben ausübt. Außerdem wird angenommen, daß sich jahresabhängige Einflüsse ausmitteln. Alle Funde müssen dem Alter entsprechend in Klassen zusammengefaßt werden, deren Grenzen jeweils das Intervall von einem Jahr umschreiben. Dabei muß das genaue Alter der Tiere nicht unbedingt bekannt sein. Vorausgesetzt wird dann allerdings, daß die Tiere bereits bei der Markierung geschlechtsreif waren und das Ergebnis damit nicht durch die z. T. wesentlich höhere Jugendsterblichkeit beeinflußt wird. Die zwei unter diese Kategorie fallenden Modelle von **LACK** (1951) und **HALDANE** (1955) unterscheiden sich nur darin, wie vollständig die Daten sein müssen, um ein adäquates Ergebnis zu bekommen (s. Tab. 9).

Beringungs jahr	Beringungs zahl	Wiederfundalter/-zahl 1	2	3	...	j	...	l	Summe
1970	B_1	r_{11}	r_{12}	r_{13}	...	r_{1j}	...	r_{1l}	R_1
1971	B_2	r_{21}	r_{22}	r_{23}	...	r_{2j}	r_{2l-1}		R_2
1972	B_3	r_{31}	r_{32}	r_{33}	...	r_{3j}			R_3
.	.	.	.	.	.				.
i	B_i	r_{ij}	r_{ij}	r_{ij}					R_i
.	.	.	.						.
1970+k-1	B_k	r_{k1}							R_k
Summe:	ΣB_i	C_1	C_2	C_3	...	C_j	...	C_l	N

Tab. 10:
Wiederfundmatrix für Modelle zur Schätzung von mittleren bzw. altersabhängigen Überlebensraten. Für die Berechnung nach **LACK** (1951) müssen alle Zeilen vollständig mit Funden besetzt sein wie in Zeile eins.

LACK (1951) schätzte die mittlere Überlebensrate adulter Vögel nach der Formel:

$$\hat{S} = 1 - \frac{N}{\sum_{j=1}^{l} jC_j} \qquad \text{für } 1 \geq j \leq l, \tag{5}$$

mit dem Standardfehler

$$se(\hat{S}) = (1-\hat{S})\left(\frac{\hat{S}}{N}\right). \tag{6}$$

Die erwarteten Wiederfunde werden entsprechend Formel 7 berechnet.

$$E(r_{ij}) = R_i(1-S)S^j \tag{7}$$

Mit dem komplizierteren Wahrscheinlichkeitsmodell von **HALDANE** (1955), auf dem Formel 8 basiert, können auch unvollständige Wiederfundmatrizen ausgewertet werden.

$$\frac{\partial}{\partial S} ln(L) = \frac{\sum_{j=1}^{l} C_j}{1-\hat{S}} + \frac{1}{\hat{S}} \sum_{i=1}^{k} (i-1)C_i + \sum_{i=1}^{k} (k-i+1) \frac{\hat{S}^{l-i} R_i}{1-\hat{S}^{l-i+1}} = 0 \tag{8}$$

Formel 9 dient zur Berechnung des Standardfehlers.

$$se(\hat{S}) = \sqrt{\frac{1}{\hat{S}^{-1}(1-\hat{S})^{-2}\sum_{i=k}^{1} R_i - \sum_{1=k}^{1}(1-\hat{S}^i)^{-2} i^2 \hat{S}^{i-2} R_i}} \quad (9)$$

Die erwarteten Wiederfunde werden entsprechend Formel 10 berechnet.

$$E(r_{ij}) = R_i \frac{(1-\hat{S})\hat{S}^j}{1-\hat{S}^{k-i+1}} \quad (10)$$

4.1.3.2 Modelle zur Schätzung altersabhängiger Überlebensraten

Auch bei den altersspezifischen Verfahren müssen die Fundhäufigkeiten in einer Wiederfundmatrix sortiert werden (s. Tab. 10). Neben dem bereits bekannten Modell der **Composite Dynamic Life Table** (im weiteren **Life Table**; s. **HICKEY** 1952; **ANDERSON** u. **BURNHAM** 1976) wurden von **TAUCHERT** (1989) nach **LEBRETON** (1977) vier Modelle abgeleitet, die in dieser Arbeit mit A, B, C u. D bezeichnet werden. Außerdem wurde ein von **TAUCHERT** (1989) neu an der Vogelwarte Hiddensee entwickeltes Modell verwendet. Denkbar wäre auch die Einbeziehung der von **MARTIN-LÖF** (1961) beschriebenen Methode gewesen.

Das Modell der **Life Table** ist in den fünfziger Jahren dieses Jahrhunderts entwickelt und vor allem für die Analyse der Mortalität von jagdbaren Wasservogelarten genutzt worden. Obwohl es streng altersspezifische Einflüsse auf die Überlebensrate annimmt, wurde sie häufig in falscher Weise zur Analyse jahresspezifischer Einflüsse auf die Überlebensrate verwendet (vgl. **ANDERSON** u. **BURNHAM** 1976, **BROWNIE** et al. 1985).

Originalpublikationen, in denen dieses Modell beschrieben wurde (**GEIS** 1972; **HICKEY** 1952), standen nicht zur Verfügung, dafür wurde die von **ANDERSON** u. **BURNHAM** (1976) publizierte Ableitung übernommen. Dementsprechend werden mittlere und altersspezifischen Überlebensraten nach Formel 11 bzw. 12 berechnet.

$$\hat{S} = 1 - \frac{D_1}{D_1 + D_2 + \ldots + D_l} \quad (11)$$

$$\hat{S}_j = 1 - \frac{D_j}{D_j + D_{j+1} + \ldots + D_l} \quad (12)$$

Die in die Formeln 11 und 12 einzusetzenden Koeffizienten D_i, D'_i und TB_i lassen sich einfach nach den Formeln 13 bis 15 aus den Beringungs- und Wiederfundzahlen errechnen.

$$D_j = \frac{D'_j}{TB_j} \tag{13}$$

$$D'_i = \sum_{J=1}^{h(k,s,i)} r_{ij} \tag{14}$$

$$TB_j = \sum_{J=1}^{h(k,s,i)} B_j \qquad h(k,s,i) = min\{k, k+s-i+1\} \quad i = 1, \ldots, k+s \tag{15}$$

Die Schätzfunktion für die Wiederfundrate entspricht D_1 (Formel 16), die erwarteten Wiederfunde können nach Formel 17 berechnet werden.

$$\hat{f} = D_1 \tag{16}$$

$$E(r_{ij}) = B_i S_1 S_2 \cdots S_{j-i} f_{j-i+1} \tag{17}$$

Lebreton stellte 1977 einen Modellansatz vor, dessen Grundgedanke auf der **Life Table** basiert und deren konsequente Überführung in einen stochastischen Ansatz darstellt. Die Lösung erfolgt durch eine Maximum-Likelihood-Schätzung. Von diesem Ansatz aus können Modelle auf verschiedene konkrete Fälle (Hypothesen) angepaßt werden. In der Praxis bedeutet das, daß die Länge der Intervalle, in denen die altersabhängige Überlebensrate als konstant angenommen wird, in Schrittweiten von einem Jahr variiert werden kann. Das folgende Beispiel soll das verdeutlichen.

Es wird angenommen, daß die Überlebensrate der juvenilen Vögel von der der Adultvögel verschieden ist. Sie wird mit S_1 bezeichnet. Die juvenile Phase wird auf etwa ein Jahr geschätzt. S_1 gilt demzufolge nur für den Zeitraum eines Jahres, also $1 * S_1$. In Potenzschreibweise ergibt sich das gleiche aus S_1^1. Die Wahrscheinlichkeit α_1 das erste Jahr zu überleben ist demzufolge:

$$\alpha_1 = S_1^1 \tag{18}$$

Bei unserem Beispiel wird weiterhin vermutet, daß die Überlebensrate der adulten Vögel S_2 in den ersten drei Jahren unabhängig vom Alter und konstant ist, altersbedingt soll sie jedoch im 5. und 6. Lebensjahr wieder abnehmen. Deshalb wird die Überlebensrate der alternden Vögel gesondert betrachtet und mit S_3 bezeichnet.

Dann ergibt sich die Wahrscheinlichkeit $\alpha_{2\ldots4}$ vom Jahr 2 bis zum Jahr 4 zu überleben aus Formel 21.

$$\alpha_{2\ldots4} = S_2 x S_2 x S_2 = S_2^3 \tag{19}$$

Die Wahrscheinlichkeit $\alpha_{j+3\ldots j+5}$ vom Jahr $j+3$ bis zum Jahr $j+5$ zu überleben beträgt:

$$\alpha_{5\ldots6} = S_3 x S_3 = S_3^2 \tag{20}$$

Folglich beträgt die Wahrscheinlichkeit α_6, daß ein Vogel das 6. Lebensjahr überlebt:

$$\alpha_6 = S_1 x S_2^3 x S_3^2 = oder = S_1 S_2^3 S_3^2 \tag{21}$$

bzw. wenn die Wiederfundrate mitgeschätzt werden soll

$$\alpha_6 = f S_1 S_2^3 S_3^2 \tag{22}$$

Die Wiederfundrate und einzelne Überlebensraten sind die zu schätzenden Parameter. Analog diesem Beispiel lassen sich verschiedene Modelle ableiten bzw. Parameter schätzen. Im allgemeinsten Fall würde sich für die Wahrscheinlichkeit α_l bis zum Jahr l zu überleben

$$\alpha_l = f S_1 S_2 S_3 \ldots S_l \tag{23}$$

im speziellsten

$$\alpha_l = f S_1^l \tag{24}$$

ergeben.

Letzteres würde z. B. dem von **HALDANE** (1955) entsprechen. Für die Untersuchungen wurden vier verschiedene, dem Ansatz von **LEBRETON** (1977) entsprechende Modelle zur Schätzung von altersabhängigen Überlebensraten verwendet. Die Wiederfundrate wird als konstant vorausgesetzt und deshalb nicht mitgeschätzt. Während die ersten drei Modelle einen Wiederfundzeitraum von jeweils 6 Jahren berücksichtigen und damit besonders für Bearbeitung des von kurzlebigen Arten gewonnenen Materials geeignet sind, setzt das vierte Modell einen Wiederfundzeitraum von 10 Jahren voraus. Letzteres kann jedoch durchaus auch auf Material kurzlebigerer Arten angewendet werden. In dem Fall dürfen die Überlebensraten, die sich auf die

Lebensalter nach dem letzten Fund beziehen, nicht mit berücksichtigt werden, da 0 gestorbene von 0 lebenden Vögeln einer Überlebensrate von 100 % entsprechen.

Modelle ohne Wiederfundrate werden auf der Basis folgender Gleichung gebildet (vgl. **LEBRETON** 1977; **TAUCHERT** 1989):

$$ln(L) = Consi + \sum_{j=1}^{lj} C_j ln(\alpha_{j-1} - \alpha_j) - \sum_{j=1}^{l} R_j ln(1 - \alpha_{k-j+1}) \quad , \tag{25}$$

Die erwarteten Wiederfunde errechnen sich dann nach Formel 26.

$$E(r_{ij}) = R_i \frac{\prod_{o=1}^{j-1} S_o - \prod_{o=1}^{j} S_o}{1 - \prod_{o=1}^{l-i+1} S_o} \qquad j = 1..l\text{-}i\text{+}1 \tag{26}$$

Entsprechend der oben erläuterten Notation kann die Struktur der im Programm enthaltenen Modelle so wie in Tabelle 11 beschrieben werden.

Auch das neu entwickelte Modell von **TAUCHERT** (1989) basiert auf einem stochastischen Ansatz. Im Unterschied zu den bisher erwähnten Modellen wird jedoch nicht eine Überlebensrate für einen bestimmten Zeitabschnitt geschätzt, sondern den Wiederfundzahlen wird eine Funktion der Sterberate M mittels Regression angepaßt.

Modell	Struktur
A	$\alpha_6 = S_1 S_2^5$
B	$\alpha_6 = S_1 S_2 S_3^4$
C	$\alpha_6 = S_1 S_2 S_3 S_4 S_5^2$
D	$\alpha_{10} = S_1 S_2 S_3 S_4^2 S_5^2 S_6^3$

Tab. 11:
Struktur der 4 im Programm **BIRDSTAT** angebotenen Schätzmodelle nach dem Ansatz von **LEBRETON** (1977).

Im Gegensatz zu den vorher behandelten Modellen entsprechen die geschätzten Parameter nicht den Überlebensraten, sondern den Formparametern a, b, c und d der zeitabhängigen Funktion einer kontinuierlichen Sterberate.

$$f(t) = 1 - e^{-(at^b + ct^d)} \tag{27}$$

Die Funktion hat einen wannenförmigen Verlauf, d. h. die Überlebensrate ($S = 1 - M$) nimmt bis zu einem bestimmten Punkt zu, um dann in ein Plateau überzugehen oder wieder zu fallen, wobei das Grundmodell auf zwei zusammengesetzten **WEIBULL**-Verteilungen basiert. Die genaue Form ist zwar von nur vier Parametern abhängig,

jedoch so flexibel, daß sie sich sowohl einer schiefen Wanne als auch einer Gerade angleichen läßt. Die Lösung erfolgt auch hier über eine Maximum-Likelihood-Schätzung (Formel 28). Die erwarteten Wiederfunde errechnen sich nach Formel 29.

$$L = \frac{N!}{\prod_i \prod_j (r_{ij})!} \prod_{i=1}^{k} \prod_{j=1}^{l-i+1} \left(\frac{e^{-a(j-1)^b + c(j-1)^d} - e^{-(aj^b + cj^d)}}{1 - e^{-(a(l-i+1)^b - a(l-i+1)^d)}} \right) \tag{28}$$

$$E(r_{ij}) = R_i \left(\frac{e^{-a(j-1)^b + c(j-1)^d} - e^{-(aj^b + cj^d)}}{1 - e^{-(a(l-i+1)^b - c(l-i+1)^d)}} \right) \tag{29}$$

4.1.3.3 Modelle zur Schätzung jahresabhängiger Überlebensraten

Modelle zur Schätzung von jahresspezifischen Überlebensraten sind von großer Bedeutung für viele Zweige der angewandten Populationsökologie, insbesondere der Jagd- und Fischereiwirtschaft. Sie ermöglichen die auf spezielle Zeiträume (Kalenderjahr) bezogene Schätzung von über das Alter gemittelten Überlebensraten adulter Vögel oder Überlebensraten verschiedener Altersklassen.

Die biostatistische Forschung wurde in dieser Richtung besonders gefördert. Deshalb stehen heute eine Vielzahl von Verfahren zur Verfügung, die auf einem festen theoretischen Fundament aufbauen. Ihre Anwendung ist jedoch in der Regel an bestimmte Bedingungen geknüpft, die an den Versuchsansatz und somit an das Datenmaterial gestellt werden. Häufig wird neben der Aufschlüsselung der Wiederfundzahlen auf die einzelnen Beringungs- und Wiederfundjahre wie in Tabelle 12 auch eine genaue Angabe der Beringungszahlen gefordert.

Beringungs jahr	Beringungs zahl	Wiederfundjahr/-zahl							Summe
		1970	1971	1973	...	j	...	l	
1970	B_1	r_{11}	r_{12}	r_{13}	...	r_{ij}	...	r_{1l}	R_1
1971	B_2		r_{22}	r_{23}	...	r_{ij}	...	r_{2l}	R_2
1972	B_3			r_{33}	...	r_{ij}	...	r_{2l}	R_3
.	.				.	.	...	.	.
i	B_i					r_{ii}	...	r_{il}	R_i
.	.						.	.	.
1970+k-1	B_k							r_{kl}	R_k
Summe:	ΣB_i	C_1	C_2	C_3	...	C_j	...	C_l	N

Tab. 12:
Wiederfundmatrix für Modelle zur Schätzung von jahresabhängigen Überlebensraten.

Leider werden diese Bedingungen von dem Datenmaterial, wie es an den meisten mitteleuropäischen Beringungszentralen gesammelt wurde, nur selten erfüllt.

So ist zwar die elektronische Speicherung der Wiederfunde mittlerweile weit verbreitet, die Erfassung der einzelnen Beringungen auf entsprechenden Datenträgern - eine wichtige Voraussetzung für die Erleichterung der oben genannten Aufschlüsselung - ist es jedoch nicht.

Für die Schätzung der jährlichen Überlebensraten nach dem Modell 1 von **AEBISCHER** (1987) werden Beringungszahlen nicht benötigt. Dagegen erfordern die weiter unten aufgeführten Formeln zur Schätzung der Überlebensraten nach Modell 0 und Modell 1 von **BROWNIE** et al. (1985) eine Aufschlüsselung der Beringungszahlen der adulten Vögel entsprechend der oben dargestellten Wiederfundmatrix (Tab. 12).

Die Schätzfunktion für das Modell 1 von **AEBISCHER** (1987) lautet:

$$ln(L) = \sum_{i=1}^{l} ((T_i - C_i) ln(\hat{S}_i) + C_i ln(1-\hat{S}_i)) - \sum_{i=1}^{k} R_i ln\left(1 - \prod_{j=i}^{min\{i+n-1,\,l\}} \hat{S}_i\right)$$

$$+ \sum_{i=1}^{k} ln\left(\frac{(R_i)!}{\prod_{j=i}^{min\{i+n-(1,\,l)\}} (r_{ij})!}\right) \qquad (30)$$

für $k = l$, $n \leq l$ und $i < k$ sowie

$$\bar{S}_l = \frac{1}{l-1} \sum_{i=1}^{l-1} \hat{S}_i \qquad (31)$$

$$C_j = \sum_{i=max\{i,\,j-n+1\}}^{min\{i,\,k\}} r_{ij} \qquad (32)$$

$$R_i = \sum_{j=i}^{l} r_{ij} \qquad (33)$$

$$T_i = \sum_{i=max\{1,\,i-n+1\}}^{min\{i,\,k\}} \sum_{j=i}^{min\{i+n-1,\,l\}} r_{ij} \qquad i = 1,\ldots,l \qquad (34)$$

Die erwarteten Wiederfunde errechnen sich aus den Formeln 35 bzw. 37.

$$E(r_{ii}) = R_i(1-S_i) \qquad j = i \qquad (35)$$

$$E(r_{ij}) = R_i(1-S_i)\prod_{i}^{j}(S_{j-1}) \qquad j > i \qquad (36)$$

BROWNIE et al. (1985) haben sämtliche Parameter, die im oben genannten Programm geschätzt werden, für die beiden folgenden Modelle in expliziter Form dargestellt und näher erklärt. Deshalb wird das ausführliche Studium dieser Publikation zur Klärung weiterführender Fragen empfohlen.

In Modell 0 der genannten Autoren wird angenommen, daß die Wiederfundwahrscheinlichkeit jahresabhängig und im ersten Jahr nach der Markierung durch unterschiedliche Ursachen anders ist als in den darauffolgenden Jahren. Demzufolge ergeben sich für die Wiederfundrate zwei Schätzformeln (Formel 37 und 38).

$$\hat{f}_i^* = \frac{r_{ij}}{B_i} \qquad i = 1,\ldots,k \qquad (37)$$

$$\tilde{f}_i = \frac{R_i - r_{ii}}{B_i}\,\frac{C_i - r_{ii}}{T_i - R_i - C_i + r_{ii} + 1} \qquad i = \begin{cases} 2,\ldots,k\text{-}1, \text{ wenn } l\text{-}k = 0 \\ 2,\ldots,k, \text{ wenn } l\text{-}k > 0 \end{cases} \qquad (38)$$

Die jährliche Überlebensrate errechnet sich nach der folgenden Formel (39). Diese Schätzfunktion ist ebenso wie die in Formel 38 dargestellte Funktion zur Schätzung der Wiederfundrate gegenüber dem systematischen Fehler korrigiert. In den Formeln 40 bis 42 wird die Bildung der notwendigen Koeffizienten beschrieben (s. a. Tab. 8 auf Seite 30). Die erwarteten Wiederfunde können nach den Formeln 43 und 44 berechnet werden.

$$\tilde{S}_i = \frac{R_i - r_{ij}}{B_i}\,\frac{B_{i+1} + 1}{R_{i+1} - r_{i+1,i+1} + 1} * \left(1 - \frac{C_{i+1} - r_{i+1,i+1}}{T_{i+1} - R_{i+1}}\right) \qquad (39)$$

für

$$i = \begin{cases} 1,\ldots,k\text{-}2, \text{ wenn } l\text{-}k = 0 \\ 1,\ldots,k\text{-}1, \text{ wenn } l\text{-}k > 0 \end{cases}$$

$$T_1 = R_1 \qquad (40)$$

$$T_i = R_i + T_{i\text{-}1} - C_{i\text{-}1} \qquad i = 2,\ldots,k, \qquad (41)$$