

$$T_j = T_{j-1} \cdot C_{j-1} \quad (42)$$

für

$$j = k+1, \dots, l, \text{ wenn } l < k$$

$$E(r_{ij}) = B_j f_i^* \quad \begin{array}{l} i = 1, \dots, k \\ j = 1, \dots, l \end{array} \quad (43)$$

wenn $j > 1$, dann

$$E(r_{ij}) = B_j f_j \prod_{o=2}^l S_{j-o-1} \quad (44)$$

Modell 1 ist weniger spezifisch als Modell 0. Hier wird davon ausgegangen, daß die Wiederfundrate jahresabhängig schwankt, die Markierung oder das Alter der Vögel aber keinen Einfluß ausüben. Formel 45 ist die Schätzfunktion für die jährliche Wiederfundrate, Formel 46 ist die Schätzfunktion für die jährliche Überlebensrate. Beide sind gegenüber dem systematischen Fehler (Bias) korrigiert. Die erwarteten Wiederfunde können nach Formel 47 bzw. Formel 44 (für $j > i$) errechnet werden.

$$\hat{f}_i = \frac{R_i C_i}{B_i T_i} \quad i = 1, \dots, k \quad (45)$$

$$\hat{S}_i = \frac{R_i T_i - C_i B_{i+1} + 1}{B_i \frac{T_i}{R_{i+1} + 1}} \quad i = 1, \dots, k-1 \quad (46)$$

$$E(r_{ij}) = B_j f_i \quad i = 1, \dots, k \quad (47)$$

4.1.3.4 Wesentliche Eigenschaften der verwendeten statistischen Modelle zur Schätzung von alters- und jahresabhängigen Überlebensraten

Vor der Anwendung der ausgewählten Modelle sollen einige Eigenschaften, die die folgenden Ergebnisse wesentlich beeinflussen können, näher beleuchtet werden.

Das bezieht sich nicht auf die Voraussetzungen und Fehler der Modelle zur Schätzung von mittleren Überlebensraten, die hinreichend bekannt sind (BROWNIE et al. 1985; CAVE 1977; HALDANE 1955; PERDECK 1977; TAUCHERT 1987). So können bei der Anwendung der Modelle von LACK bzw. HALDANE auf dieselben für beide geeigneten Daten Differenzen bis zu 10 % zwischen den geschätzten Überlebensraten auftreten, wobei die Anwendung des LACK'schen Modells i. d. R. zur Unterschätzung der Überlebensrate führt.

Vielmehr erscheint der Vergleich von Ergebnissen sinnvoll, die mit den häufig verwendeten Modellen der **Life Table** bzw. nach **LEBRETON** (1977) und dem neu entwickelten Ansatz von **TAUCHERT** (1989) sowie **AEBISCHER** (1987) gewonnen wurden. Dieser Vergleich soll zur Überprüfung der genannten Methoden und selbst geschriebenen Programme dienen. Er trägt damit sowohl methodischen als auch Ergebnischarakter.

Für den genannten Zweck wurden künstliche Beispielveilteilungen erzeugt, denen selbst gewählte Überlebensraten zugrunde liegen und die weitestgehend dem Modellansatz entsprechen. Die Wiederfundrate wird als konstant angenommen und spielt bei der Erzeugung dieser Verteilungen keine Rolle. Der Einfluß des Zufalls wird vernachlässigt, d. h. die Verteilungen werden explizit nach den in den Formeln 48 bis 51 angegebenen Rechenvorschriften berechnet und nicht durch einen Pseudozufallsgenerator unter Angabe der Wahrscheinlichkeiten erzeugt.

$$E(r_{i1}) = B_i(1 - S_1) \quad \text{für } j = 1 \quad (48)$$

$$E(r_{ij}) = B_i(1 - S_j) \prod_{o=1}^{j-1} S_o \quad \text{für } j > 1 \quad (49)$$

$$E(r_{ii}) = B_i(1 - S_i) \quad \text{für } i = j \quad (50)$$

$$E(r_{ij}) = B_i(1 - S_j) \prod_{o=i}^{j-1} S_o \quad \text{für } j > i \quad (51)$$

Ein entsprechendes Arbeitsblatt mit den Rechenanweisungen für eine Tabellenkalkulation findet sich im Anhang C. Alle Ausgangsdaten sind in den Tabellen 13 (für altersspezifische Modelle) und 14 (für jahresspezifische Modelle) enthalten.

Die Ergebnisse zeigen für alters- wie jahresabhängige Modelle ein relativ gutes "fitting" in den ersten Jahren (Abb. 23 u. 24). Bei den nach Alter sortierten Daten liegen hier auch die meisten Funde vor. Die Abweichung des Modells D nach dem Ansatz von **LEBRETON** (1977) beruht auf der starren Struktur (vgl. Tab. 11 auf Seite 40). Für das Modell von **TAUCHERT** (1989) liegen die Abweichungen wahrscheinlich in der noch uneffizienten und nicht hinreichend genauen Optimierung begründet, wie weiterführende Untersuchungen (Wahl verschiedener Startpunkte und Abbruchschranken) nach abgeschlossener Programmierung ergeben haben. Demnach liegt hier vor allem ein technisches und somit lösbares Problem vor.

Der Anwendung der **Life Table** sind aufgrund der benötigten Beringungszahlen Grenzen gesetzt. Häufig macht auch die oft geringe Datenbasis eine Berechnung

Todesursachen und Überlebensraten - Material und Methode

nach diesem Modell unmöglich (Division durch Null etc.). **BROWNIE** et al. (1985) raten von der Anwendung dieses Modells ab und verweisen auf den theoretisch ausgereiften Ansatz von **LEBRETON** (1977). Generell wird auf Grund der verschiedenen und schlecht quantifizierbaren Einflüsse auf die Wiederfundwahrscheinlichkeit bei der Schätzung altersabhängiger Überlebensraten zur Vorsicht bei der Interpretation der Ergebnisse geraten (**CAVE** 1977; **LAKHANI** 1985; **LAKHANI** u. **NEWTON** 1983).

	Wiederfundalter										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
vorgegeben Rate:	0,5	0,7	0,8	0,9	0,9	0,9	0,9	0,8	0,7	0,5	
Beringungs- jahr	Wiederfundzahl										R_i
1970	100	30	14	6	5	5	4	7	9	10	190
1971	100	30	14	6	5	5	4	7	9		180
1972	100	30	14	6	5	5	4	7			171
1973	100	30	14	6	5	5	4				164
1974	100	30	14	6	5	5					160
1975	100	30	14	6	5						155
1976	100	30	14	6							150
1977	100	30	14								144
1978	100	30									130
1979	100										100
Summe:	1000	270	112	42	30	25	16	21	18	10	1544

Tab. 13:
Künstliche Wiederfundmatrix für altersspezifische Modelle.

	Wiederfundjahr										
	1970	1971	1972	1973	1974	1975	1976	1977	1978	1979	
vorgegebene Rate:	0,6	0,8	0,6	0,7	0,8	0,8	0,9	0,6	0,7	0,8	
Beringungs-jahr	Wiederfundzahl										R_i
1970	80	24	38	17	8	6	3	9	4	2	191
1971		40	64	29	13	11	4	15	7	3	186
1972			80	36	17	13	5	19	9	4	183
1973				60	28	22	9	32	15	7	173
1974					40	32	13	46	21	10	162
1975						40	16	58	26	12	152
1976							20	72	32	15	139
1977								80	36	17	133
1978									60	28	88
1979										40	40
Summe	80	64	182	142	106	124	70	331	210	138	1447

Tab. 14:
Künstliche Wiederfundmatrix für jahresspezifische Modelle.

Alle drei altersspezifischen Modelle schätzen die Überlebensraten in der juvenilen Phase ab dem Zeitpunkt der Beringung. Es ist bekannt, daß gerade im ersten Jahr starke Veränderungen der Überlebensrate vor sich gehen (u. a. **CURIO 1989**; **LACK 1949**), diese Dynamik wird durch eine über das Jahr gemittelte Überlebensrate nicht ausreichend erfaßt. Hier können also besonders große Fehler entstehen.

Bei jahresspezifischen Überlebensraten werden mit Modellen von **BROWNIE et al. (1985)** bei gut besetzten Matrizen mit großen Wiederfundzahlen ausgezeichnete Ergebnisse erzielt. Modellstruktur und Datenbasis lassen die Anwendung dieser Modelle auf die Funde der Vogelwarte Hiddensee jedoch nur außerordentlich selten, nach den bisher gesammelten Erfahrungen eigentlich garnicht zu. In der Regel sind die Fehler an geschätzten Überlebensraten von über 100 % oder außerordentlich großen Konfidenzintervallen erkennbar. Das Modell von **AEBISCHER (1987)** folgt dem vorgegebenen Verlauf der Überlebensraten mit einem geringen (5 - 7 %), in den letzten Jahren jedoch stark ansteigenden systematischen Fehler (Bias), der auch von **AEBISCHER (1987)** erwähnt, aber nicht quantifiziert wurde. Hier ist es ratsam, möglichst lange Wiederfundzeiträume zugrunde zu legen und die Ergebnisse der letzten zwei bis drei Jahre zu verwerfen, zumal die Überlebensrate des

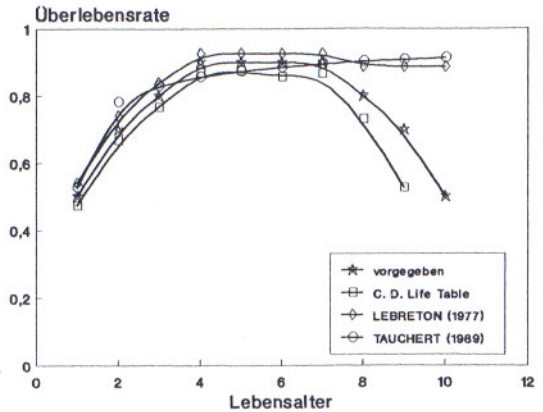


Abb. 23:
Genauigkeit und systematischer Fehler von Modellen zur Schätzung altersspezifischer Überlebensraten.

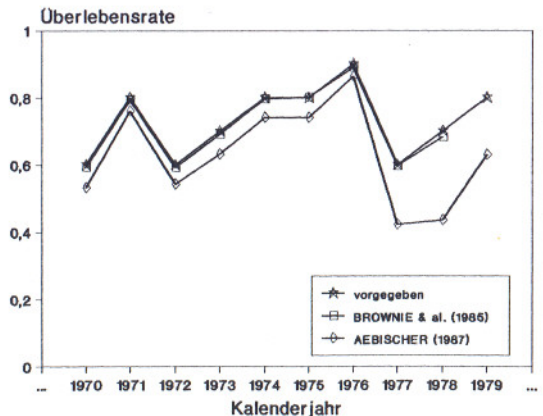


Abb. 24:
Genauigkeit und systematischer Fehler von Modellen zur Schätzung jahresspezifischer Überlebensraten.

letzten Jahres das arithmetische Mittel aus allen davor liegenden ist (Formel 31 auf Seite 42).

4.2 Ergebnisse

4.2.1 Die Verteilung von Wiederfunden auf Kalenderjahr, Lebensalter und Todesursache

Die beiden für die Untersuchung ausgewählten Vogelarten Weißstorch und Mäusebussard entstammen verschiedenen Ordnungen und unterscheiden sich in Bezug auf ihre Lebensweise in vielfacher Hinsicht. Im Zusammenhang mit den etwa gleich großen Wiederfundzahlen der Totfunde ist das eine gute Ausgangssituation, um sowohl eine auf die Art bezogene Analyse des Materials als auch einen zwischenartlichen Vergleich von ausgewählten Parametern vorzunehmen um damit die Eignung und Effizienz der gewählten Methoden zu prüfen. Das ist nach der Entwicklung bzw. praktischen Verfügbarmachung von neuen Methoden aber nur ein - allerdings notwendiger - Zwischenschritt auf dem Weg zu artbezogenen Feinanalysen des Wiederfundmaterials bis hin zu übergreifenden vergleichenden Untersuchungen z. B. unter dem life-history-Ansatz (vgl. SÆTHER 1987, 1989). Da die vorliegende Arbeit noch vor allem dem methodischen Aspekt von Mortalitätsuntersuchungen gewidmet ist, sollen im folgenden vergleichbare Analyseschritte mit den Ergebnissen von beiden Arten nebeneinander dargestellt werden.

Einige Ergebnisse können als bereits bekannt gelten, werden aber dennoch hier dargestellt, um die Möglichkeiten der explorativen Datenanalyse mit Hilfe der geschaffenen Programme oder anderer spezifischer Methoden anhand des umfangreichen Materials zu illustrieren. An dieser Stelle soll noch einmal darauf hingewiesen werden, daß hier nicht das Anliegen verfolgt wird, eine umfassende artspezifische Bearbeitung zum Thema Mortalität vorzulegen. Die Aufschlüsselung und Interpretation der Todesursachen erfolgt deshalb nicht bis ins Detail, sondern nur soweit, wie es zur Demonstration der Leistungsfähigkeit der geschaffenen Programme und Beleuchtung der Beziehung zwischen der Verteilung der Todesursachen von Ringvögeln in der Realität und dem Wiederfundmaterial notwendig erscheint. Dasselbe gilt für die Überlebensraten.

Wie geläufig ist, unterscheiden sich beide untersuchten Arten drastisch in ihrem Zugverhalten (z. B. CREUTZ 1988; HORNBERGER 1967: 79ff.; MELDE 1983: 78ff.). Während der Weißstorch geradezu als Sinnbild für den Zugvogel gilt und sein Verbreitungsgebiet bei allen Populationen eine deutliche Trennung in Brut- und Überwinterungsgebiet aufweist, ist das Zugverhalten der teilziehenden mitteleuropäischen Mäusebussarde sehr differenziert und abhängig vom Herkunftsort, dem Alter (Abb. 27) und der Witterung (BURR 1936; MELDE 1983). Auch die Wiederfunde von mit Hid-

Todesursachen und Überlebensraten - Ergebnisse

densee-Ringen auf dem Gebiet der ehemaligen DDR markierten Tieren beider Arten ordnen sich gut in das bisher bekannte Bild ein (Abb. 25 und 26). Beim Weißstorch gehören offensichtlich einige Tiere zur westlich ziehenden Population, wie die Funde westlich des 10. Längengrades vermuten lassen.

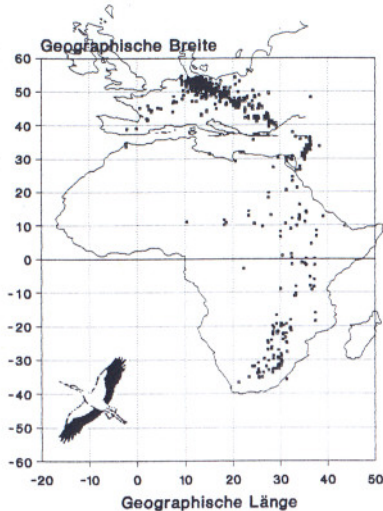


Abb. 25:
Geographische Verteilung der Wiederfunde vom Weißstorch nach 1046 Funden von nestjung, nicht- und ebenflügge beringten Weißstörchen. Von den Funden sind wenigstens Monat und Jahr des Funddatums bekannt.

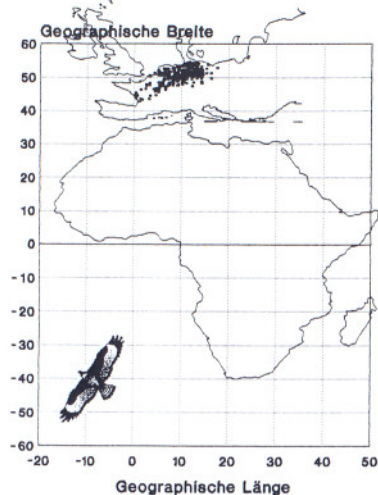


Abb. 26:
Geographische Verteilung der Wiederfunde vom Mäusebussard nach 821 Funden von nestjung, nicht- und ebenflügge beringten Mäusebussarden. Von den Funden sind wenigstens Monat und Jahr des Funddatums bzw. der Wiederfundmeldung bekannt.

Die Fundorte von Mäusebussarden stechen in der maßstabsgleichen Darstellung durch die kompakte Anordnung in einer länglichen nach Südwesten gerichteten Punktwolke deutlich von der weit auseinandergezogenen Verteilung der Wiederfunde vom Weißstorch ab. Beiden Verteilungen ist jedoch gemeinsam, daß die Dichte der Wiederfunde mit steigender Entfernung vom Beringungsort geringer wird. Das läßt sich z. T. auf die räumlich differenzierten Fund- und Meldewahrscheinlichkeiten, aber auch auf unterschiedliche Todesursachen zurückführen, wie im folgenden zu sehen sein wird.

Auf Grund der von vornherein bekannten Unterschiede im Zugverhalten muß in der weiteren Auswertung die räumliche Komponente beim Weißstorch stärker berücksichtigt werden als beim Mäusebussard, wenngleich gerade bei dieser Art die feinen Differenzierungen im Zugverhalten auf interessante Ergebnisse bei einer Analyse des gesamten europäischen Ringfundmaterials hoffen lassen.

In den folgenden Abbildungen wird die Verteilung der Totfunde für verschiedene Altersklassen im Jahresverlauf deutlich. Die genaue Analyse der Fundverteilungen in den ersten Monaten nach der Beringung ist nur durch die parallele Darstellung von deren Verteilung möglich, wie sie sich z. B. aus dem Fundmaterial ergibt (Abb. 28 u. 29). Dabei ist zu beachten, daß die Fundhäufigkeiten durch unterschiedliche Wiederfundwahrscheinlichkeiten und/oder unterschiedliche Todesur-

sachen beeinflusst werden. Um das zu untersuchen, erfolgt eine schrittweise Aufgliederung der Fundhäufigkeiten in Verbindung mit der Darstellung von Fundentfernungen.

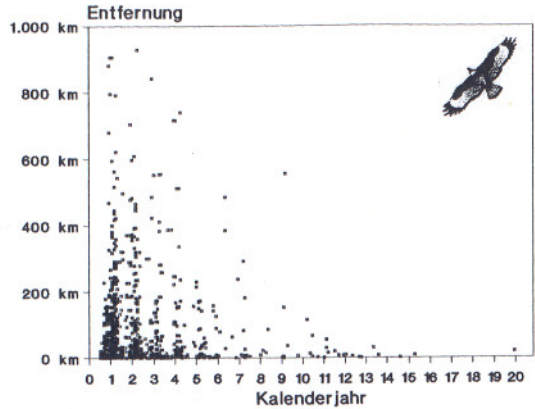


Abb. 27:
Verteilung der Wiederfundentfernungen von Mäusebussarden in Abhängigkeit von Fundmonat und -alter (821 Funde von nestjung, nichtflügge und ebenflügge beringten Tieren).

Bei beiden Arten werden die nestjungen, nicht- oder ebenflüggen Jungtiere innerhalb eines kurzen Zeitraumes beringt. Das Gros der Tiere wird beim Weißstorch in einer Zeitspanne von zwei, beim Mäusebussard sogar nur einem Monat beringt. Auf diese Weise läßt sich die sich daran anschließende Absterbeverteilung eindeutig interpretieren.

Im Gegensatz dazu ergibt sich bei vielen anderen Arten, z. B. bei der Schleiereule (*Tyto alba*) durch Mehrfachbruten (vgl. BAIRLEIN 1985), ein weitaus größerer Überschneidungsbereich von Beringungs- und Wiederfundzeitraum, der dann das klare Bild verwischt.

Sowohl die Totfunde von juvenilen als auch von adulten Weißstörchen zeigen eine deutlich andere Verteilung als beim Mäusebussard. Beim Weißstorch fallen innerhalb der ersten drei Monate nach der Beringung rund drei Viertel (76,97 %) aller Totfunde aus dem ersten Kalenderjahr an, beim Mäusebussard sind es im selben Zeitraum nur 35,92 %. Hier liegt der "peak" nicht kurz nach dem Ausfliegen, sondern am Anfang des Winters. Etwa die Hälfte (46,59 %) aller juvenilen beringten Mäusebussarde (1.

Todesursachen und Überlebensraten - Ergebnisse

und 2. Kalenderjahr) sterben in den Monaten Dezember (1. Kalenderjahr) bis März (2. Kalenderjahr, Abb. 30 u. 31).

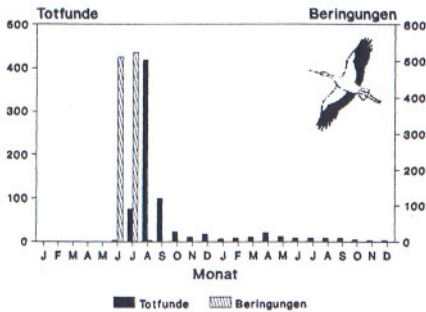


Abb. 28: Verteilung der Beringungen und Tottfunde von Weißstörchen im 1. und 2. Kalenderjahr. (757 Funde von nestjung, nichtflügge und ebenflügge beringten Tieren).

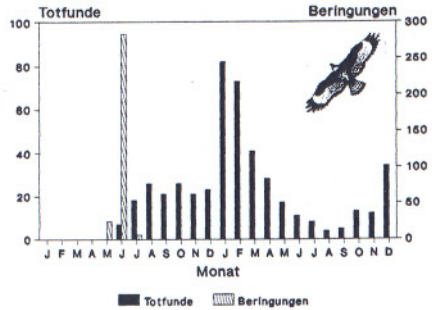


Abb. 29: Verteilung der Beringungen und Tottfunde vom Mäusebussard im 1. und 2. Kalenderjahr. (470 Funde von nestjung, nichtflügge und ebenflügge beringten Tieren).

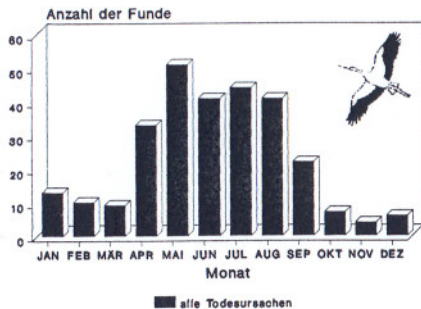


Abb. 30: Verteilung der Tottfunde von adulten Weißstörchen im Jahresverlauf. (281 Funde von nestjung, nichtflügge und ebenflügge beringten Tieren).

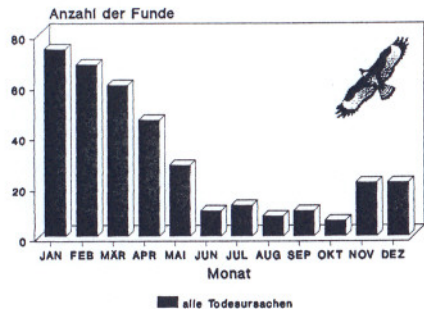


Abb. 31: Verteilung der Tottfunde von adulten Mäusebussarden im Jahresverlauf. (364 Funde von nestjung, nichtflügge und ebenflügge beringten Tieren).

Ein ähnliches Bild ergibt sich auch für die adulten Ringvögel vom Mäusebussard. Hier sterben sogar 61,26 % in den Monaten Dezember bis März.

Angesichts der Totfundverteilung adulter Vögel ist es beim Weißstorch sinnvoller, den Zeitraum im Brutgebiet bzw. zur Zugzeit näher zu betrachten. So sterben rund drei Viertel (74,73 %) aller adulten Ringstörche in den Monaten April bis August, wobei die Zugmonate nicht durch besonders hohe Wiederfundzahlen auffallen.

Interessanterweise folgen die Verteilungen der mittleren monatlichen Wiederfundentfernungen bei beiden Arten einem ähnlichen Muster (Abb. 32 u. 33). Auch beim Weißstorch sind die mittleren Wiederfundentfernungen der noch nicht ge-

Todesursachen und Überlebensraten - Ergebnisse

schlechtsreifen beringten Tiere durchweg größer als die der adulten (s. a. LIBBERT 1954). Die zugehörigen Fundzahlen können aus Tabelle 15 entnommen werden.

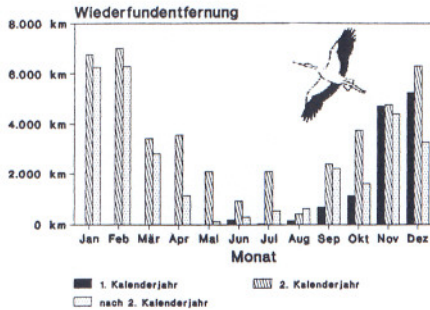


Abb. 32: Verteilung der mittleren Wiederfundentfernungen von Weißstörchen im Jahresverlauf.

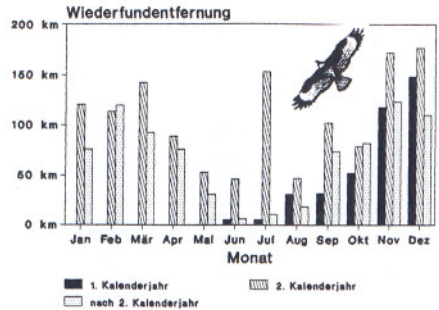


Abb. 33: Verteilung der mittleren Wiederfundentfernungen von Mäusebussarden im Jahresverlauf.

Weißstorch Funde im Kalenderjahr				Mäusebussard Funde im Kalenderjahr			
Monat	1	2	>2	1	2	>2	
Jan		8	13		82	74	
Feb		9	10		73	68	
Mär		10	9		41	60	
Apr		21	33		29	46	
Mai		14	52		16	28	
Jun		9	42		8	13	
Jul		75	44	7	11	10	
Aug	419	9	41	26	5	8	
Sep	100	9	22	21	4	9	
Okt	22	5	7	26	12	9	
Nov	11	4	4	21	13	23	
Dez	17	2	6	23	14	22	

Tab. 15: Wiederfundzahlen nestjunger, nicht- und ebenflügler Weißstörche bzw. Mäusebussarde im 1. und 2. Kalenderjahr sowie den darauffolgenden Jahren (Datumsgenau bis auf Monat und Jahr des Wiederfundes).

Differenziertere Aussagen lassen sich treffen, wenn die Häufigkeiten nach einzelnen Todesursachen getrennt analysiert werden. Dafür stehen der Vogelwarte Hiddensee 45 Schlüssel für die unterschiedlichen Todesursachen zur Verfügung. Um sich einen Überblick zu verschaffen und sinnvolle Aussagen treffen zu können, ist eine Reduktion des Informationsgehaltes notwendig. Deshalb wurden die Funde in 8 Kategorien von Todesursachen zusammengefaßt:

Geschossen - alle durch Schußwaffen ums Leben gekommenen Vögel,

Gefangen - alle im weitesten Sinne gefangenen Vögel,

Tieropfer - alle durch andere Tiere ums Leben gekommenen Vögel,

Todesursachen und Überlebensraten - Ergebnisse

- Kollidiert - alle mit Hindernissen (gleich welcher Art) kollidierten und dadurch umgekommenen Vögel, hierunter zählen auch durch Stromschlag umgekommene Tiere,
- Wetteropfer - alle durch Witterungsunbilden gestorbenen Vögel,
- Krank - alle an Krankheiten gestorbenen Vögel,
- Unfälle - Todesursache ist bekannt, läßt sich aber den zuvor genannten Kategorien nicht zuordnen und
- Sonstiges - alle Funde mit unbekannter Todesursache.

Diese Vorgehensweise schließt darauf aufbauende klärende Feinanalysen nicht aus, sondern bereitet erst den Boden dafür.

In den auf die einzelnen Ursachen aufgeschlüsselten Verteilungen der Totfunde im 1. und 2. Kalenderjahr (Abb. 34 u. 35 auf S. 55) stechen vier Kategorien von Todesursachen bei beiden Arten sofort ins Auge. Darunter zählen in der Reihenfolge ihrer Bedeutung Funde mit ungeklärten Ursachen und durch Kollision, Unfälle oder die Jagd verursachte Todesfälle. Beide Arten werden selten gefangen.

Auffällig gering ist die Anzahl von Funden mit "natürlicher" Todesursache, also Tierbeute, Wetteropfer, "an Krankheit gestorben", so daß in den eben genannten Kategorien weiterführende Interpretationen kaum möglich sind. Ein weiterer Hinweis auf räumlich und todesursachenabhängig differenzierte Wiederfundraten. Bei beiden Arten tritt kein einziger Fund von an einer Krankheit gestorbenen Tieren auf. Im Gegensatz dazu spiegeln sich in den vor allem durch den Menschen verursachten Todesfällen sehr deutlich unterschiedliche zeitliche Verläufe wider.

Kollidierte Tiere finden sich gehäuft in den Monaten kurz nach dem Ausfliegen sowie im Herbst und Winter (Mäusebussard), sind aber sonst recht gleichmäßig über das ganze Jahr verteilt. Besonders der Weißstorch fällt durch die hohe Anzahl von kurz nach dem Ausfliegen durch Kollision ums Leben gekommenen Tiere auf, 70 % aller kollidierten Weißstörche finden in den ersten vier Lebensmonaten den Tod. Geschossene Tiere fallen bei beiden Arten vor allem während des Zuges an.

Juvenile Weißstörche kommen kurz nach dem Ausfliegen zu einem kleinen Teil durch Unfälle um, bei den jungen Mäusebussarden ereignen sich diese offensichtlich vor allem fern der Heimat während der Herbst- und Wintermonate. Hier verspricht eine Feinanalyse jedes einzelnen Fundes Auskunft.

Todesursachen und Überlebensraten - Ergebnisse

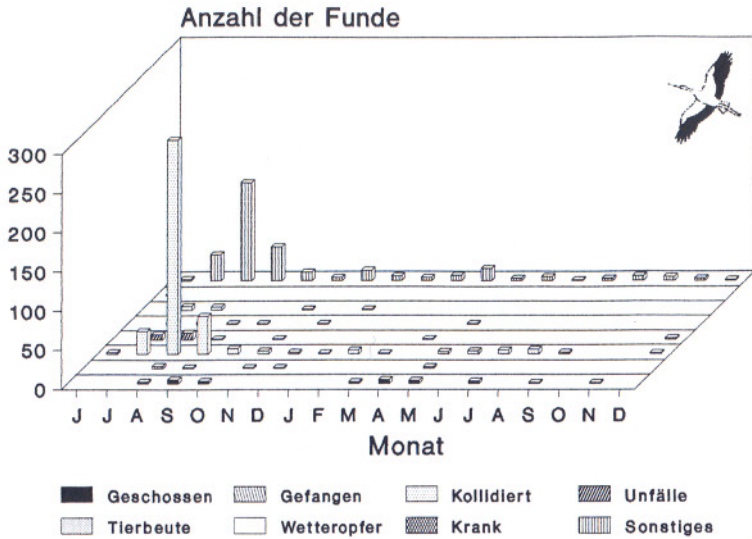


Abb. 34:
Verteilung der Totfunde von Weißstörchen auf die einzelnen Todesursachen im 1. und 2. Kalenderjahr. (757 Funde von nestjung, nichtflügge und ebenflügge beringten Tieren).

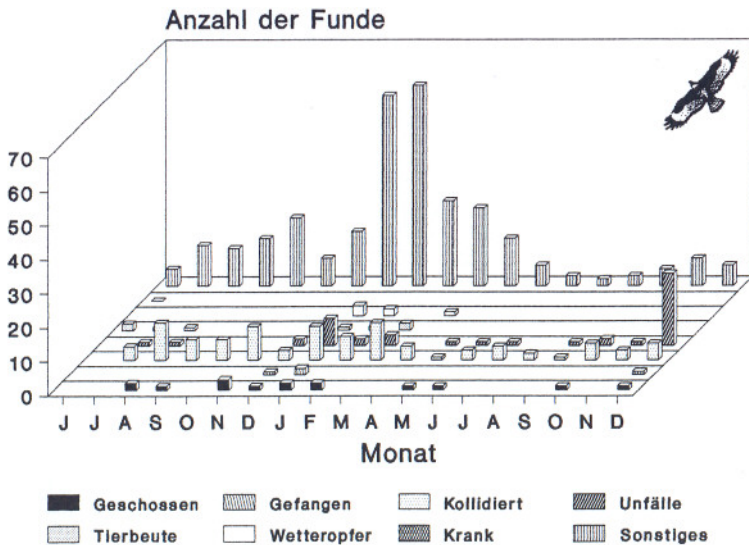


Abb. 35:
Verteilung der Totfunde vom Mäusebussard auf die einzelnen Todesursachen im 1. und 2. Kalenderjahr. (470 Funde von nestjung, nichtflügge und ebenflügge beringten Tieren).

Todesursachen und Überlebensraten - Ergebnisse

Die wenigen von anderen Tieren erbeuteten Mäusebussarde starben scheinbar noch in frühester Jugend im Nest. Wetteropfer finden sich nur im Winter.

Einige der eben geschilderten Trends finden sich auch bei der selektiven Betrachtung von Funden beider Arten wieder, die ausschließlich von im adulten Alter gestorbenen Tieren stammen (Abb. 36 u. 37 auf Seite 57).

In beiden Abbildungen stellen kollidierte Vögel den mit Abstand größten Teil der Funde mit bekannter Todesursache. Bei adulten Mäusebussard zeichnet sich jedoch klarer als bei den Funden von juvenilen Tieren ab, daß geschossene sowie durch Unfälle oder Krankheiten ums Leben gekommene Tiere ausschließlich in den Herbst- und Wintermonaten, vor allem um den Jahreswechsel gefunden werden.

Hier fordern die Ergebnisse den Vergleich mit den Verhältnissen, die MEBS (1964) in früheren Jahren für verschiedene Todesursachen im Material der Vogelwarten Helgoland und Rossitten-Radolfzell fand, geradezu heraus. Die folgenden beiden Abbildungen zeigen deshalb eine zu den Abbildungen 35 u. 37 auf den Seiten 55 und 57 analoge Darstellung der Häufigkeiten verschiedener Todesursachen aus der genannten Arbeit.

Die Darstellungen suggerieren weitestgehende Übereinstimmung in der Form der Verteilungen, um Größenordnungen verschieden sind jedoch die Verhältnisse zwischen den einzelnen Todesursachen. Der Anteil durch menschliche Nachstellungen ums Leben gekommener Tiere ist bei MEBS (1964) noch erschreckend hoch, kollidierte Tiere finden sich jedoch nicht in dem Maß wie bei Hiddenseer Bussarden.

Todesursachen und Überlebensraten - Ergebnisse

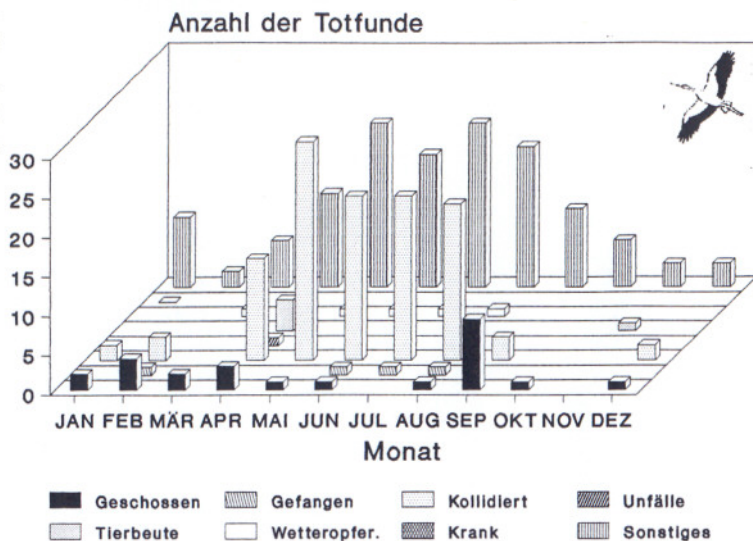


Abb. 36:

Verteilung der Totfunde von adulten Weißstörchen auf die einzelnen Todesursachen im Jahresverlauf. (281 Funde von nestjung, nichtflügge und ebenflügge beringten Tieren).

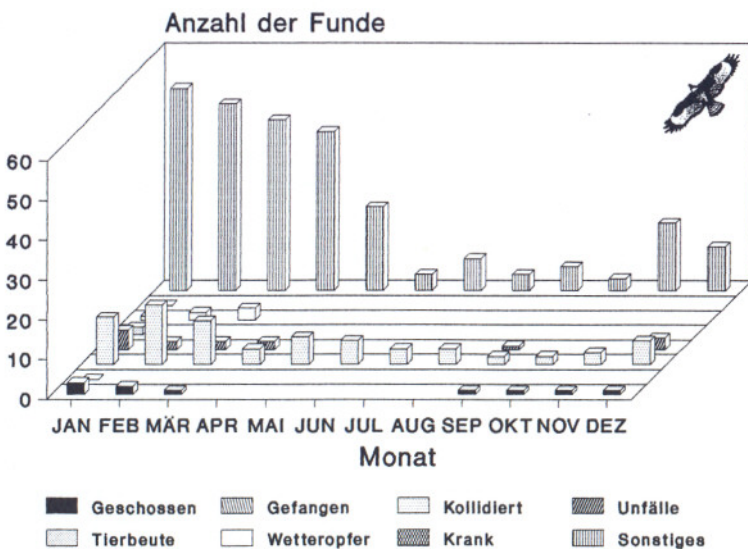


Abb. 37:

Verteilung der Totfunde von adulten Mäusebussarden auf die einzelnen Todesursachen im Jahresverlauf. (364 Funde von nestjung, nichtflügge und ebenflügge beringten Tieren).

Todesursachen und Überlebensraten - Ergebnisse

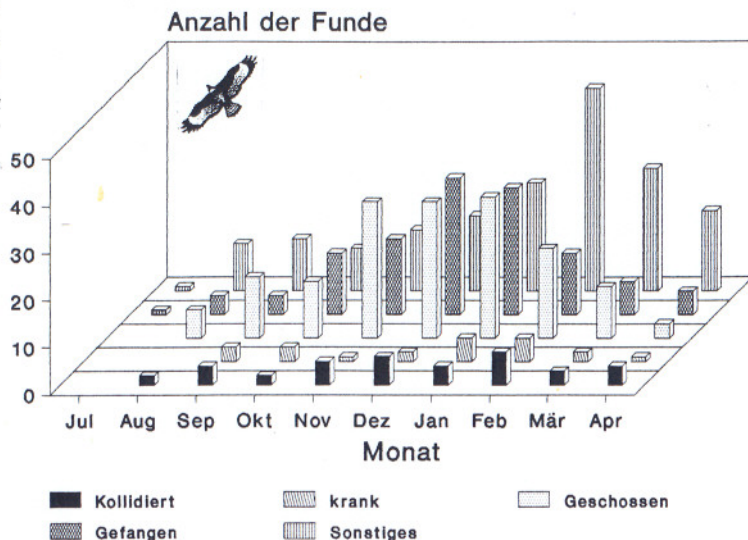


Abb. 38:

Verteilung der Totfunde vom Mäusebussard auf die einzelnen Todesursachen im 1. und 2. Kalenderjahr nach Zahlen von MEBS (1964). (499 Funde von nestjung bringenden Tieren).

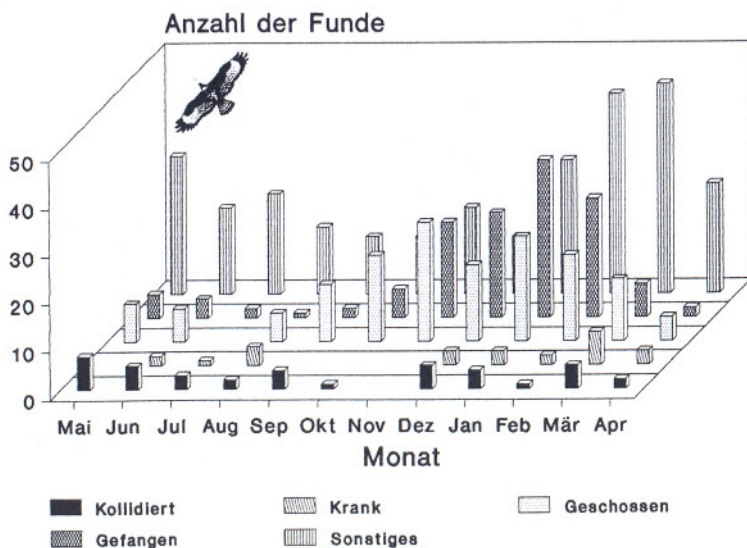


Abb. 39:

Verteilung der Totfunde von mehrjährigen (ab 2. Kalenderjahr) Mäusebussarden auf die einzelnen Todesursachen im Jahresverlauf nach Zahlen von MEBS (1964). (613 Funde von nestjung bringenden Tieren).

Todesursachen und Überlebensraten - Ergebnisse

Völlig anders sieht die Verteilung der Todesursachen im zoologischen Sammlungsmaterial von Museen aus, wie die nachstehende Darstellung der Todesursachen von eingelieferten Mäusebussarden deutlich macht (Abb. 36, Daten aus **PIECHOCKI 1970**). Diese Ergebnisse basieren auf einer tiefgehenden Analyse der Todesursachen, die mit dieser Genauigkeit anhand von Ringfundmaterial nie erbracht werden kann.

Insgesamt folgen die Verteilungen aller Todesursachen bei Hiddenseer Vögeln einem nahezu einheitlichen Trend, bei **MEBS (1964)** sind dagegen die Funde kollidierter und kranker bzw. geschwächter Vögel relativ gleichmäßig über das Jahr verteilt.

Ganz im Gegensatz dazu steht das Bild, daß sich beim Weißstorch abzeichnet. Das Gros der Funde von kollidierten Weißstörchen stammt aus den Monaten April bis August, fällt

also vor allem im Brutgebiet an. Geschossene Tiere werden hauptsächlich aus den Monaten außerhalb dieser Zeit gemeldet und fallen, in Übereinstimmung mit den bereits bekannten Statistiken aus anderen Ringfundausswertungen, während des Zuges in die Überwinterungsgebiete an. Die Funde mit anderen Todesursachen treten zu vereinzelt auf, als daß sich Trends ablesen ließen.

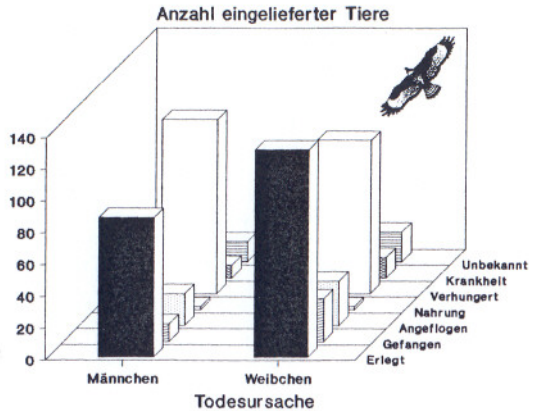
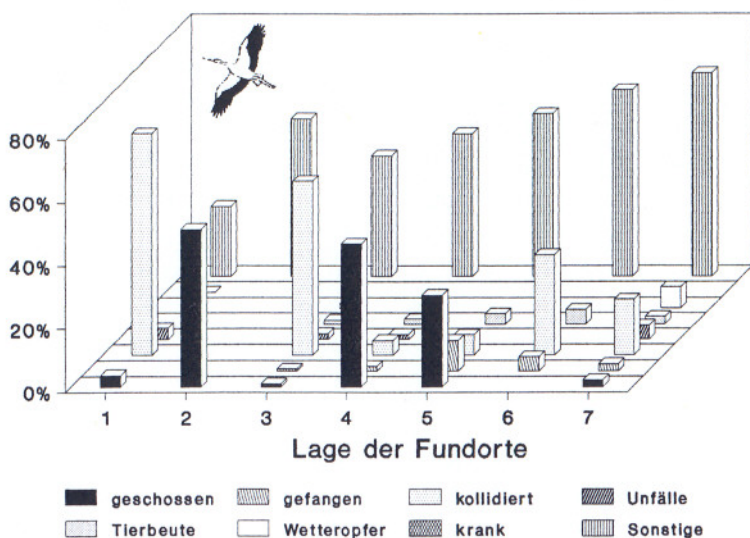


Abb. 40:
Verteilung der Todesursachen von Mäusebussarden in Sammlungsmaterial.

Es liegt nahe, für den Weißstorch eine genauere Aufspaltung nach dem Fundort vorzunehmen. So zeigt Abbildung 41 die nach Ursachen getrennte räumliche prozentuale Verteilung der Totfunde in 20°-Schritten. Hier bestätigt sich das eben gesagte. Mit Hiddensee-Ringen markierte Weißstörche werden vor allem auf dem Weg in die Winterquartiere geschossen, in der Heimat und im Winterquartier fallen sie dagegen Kollisionen zum Opfer.

Alle anderen bekannten Todesursachen scheinen nur in Afrika von - allerdings geringer - Bedeutung zu sein. Außerdem ist erkennbar, daß der Anteil von Funden ungeklärter Ursache mit abnehmender nördlicher bzw. zunehmender südlicher Breite steigt.

Todesursachen und Überlebensraten - Ergebnisse



Erläuterung der Fundorte

- | | |
|--|---|
| 1 - westlich 10° E und nördlich 40° N | 5 - östlich 10° E, zwischen 0° N und 20° N |
| 2 - westlich 10° E, zwischen 40° N und 20° N | 6 - östlich 10° E, zwischen 0° N und 20° S |
| 3 - östlich 10° E und nördlich 40° N | 7 - östlich 10° E, zwischen 20° N und 40° S |
| 4 - östlich 10° E, zwischen 20° N und 40° N | |

Abb. 41:

Nach Ursachen getrennte räumliche Verteilung der Totfunde vom Weißstorch (1038 Funde von nestjung, nichtflügge und ebenflügge beringten Tieren).

Grundsätzlich stellt sich die Frage, inwieweit sich nicht durch einen Vergleich der monatlichen Fundzahlen bekannter Todesursache mit den Häufigkeiten der Funde mit unbekannter Todesursache Aussagen über Ähnlichkeit auch in der Zusammensetzung der Todesursachen in der zuletzt genannten Gruppe treffen lassen. Die Tabellen 16 und 17 enthalten eine Aufstellung der Korrelationskoeffizienten zwischen den jeweiligen Verteilungen.

Diese Ergebnisse wurden mit dem Rang-Korrelationstest nach SPEARMAN gewonnen und erlauben Aussagen über die Synchronität der Schwankungen von Witterungsfaktoren und Überlebensraten (vgl. FEIGE 1987). Im Gegensatz zum üblichen Korrelationskoeffizienten r (s. WEBER 1972) ist nicht der absolute Wert des Rang-Korrelationskoeffizienten r_s entscheidend, sondern seine Wertung anhand der Stichprobengröße (FLIEGE 1986; WEBER 1972).

Todesursachen und Überlebensraten - Ergebnisse

Korrelation zwischen den monatlichen Häufigkeiten der Totfunde mit unbekannter Todesursache und	Spearman's Rang-Korrelations-Koeffizient r_s	Irrtumswahrscheinlichkeit α	N
juvenile Tiere (≤ 2 . Kalenderjahr)			
geschossenen, gefangenen, kollidierten,	0,293	0,222	9
sonst. verunglückten, durch andere Tiere erbeuteten Vögeln	0,224	0,358	5
Wetteropfern	0,420	0,053	16
Summe bekannter Todesursachen	0,395	0,219	6
	0,676	0,070	6
	0,738	0,131	4
	0,428	0,034	19
adulte Tiere (> 2 . Kalenderjahr)			
geschossenen, gefangenen, kollidierten,	-0,322	0,182	10
sonst. verunglückten, durch andere Tiere erbeuteten Vögeln	1,000	0,000	4
Wetteropfern	0,886	0,001	9
Summe bekannter Todesursachen	1,000	0,000	0
	0,224	0,359	2
	0,836	0,000	5
			12

Tab. 16:
Korrelationen zwischen den monatlichen Häufigkeiten der Totfunde mit unbekannten und bekannten Todesursachen juveniler bzw. adulter Weißstörche.

Korrelation zwischen Spearman's den monatlichen Häufigkeiten der Totfunde mit unbekannter Todesursache und	Rang-Korrelations-Koeffizient r_s	Irrtumswahrscheinlichkeit α	N
juvenile Tiere (≤ 2 . Kalenderjahr)			
geschossenen, gefangenen, kollidierten,	0,335	0,172	10
sonst. verunglückten, durch andere Tiere erbeuteten Vögeln	0,866	0,167	3
Wetteropfern	0,494	0,019	18
Summe bekannter Todesursachen	0,425	0,074	13
	-0,289	0,265	7
	0,500	0,333	3
	0,519	0,011	19
adulte Tiere (> 2 . Kalenderjahr)			
geschossenen, gefangenen, kollidierten,	0,802	0,015	7
sonst. verunglückten, durch andere Tiere erbeuteten Vögeln	0,734	0,033	0
Wetteropfern	0,577	0,115	12
Summe bekannter Todesursachen	-1,000	0,000	6
	0,832	0,000	0
			3
			12

Tab. 17:
Korrelationen zwischen den monatlichen Häufigkeiten der Totfunde mit unbekannten und bekannten Todesursachen juveniler bzw. adulter Mäusebussarde.

Unter Berücksichtigung der jeweiligen Irrtumswahrscheinlichkeiten und Anzahl der Monate mit Funden finden sich beim Weißstorch bemerkenswerte Ähnlichkeiten nur bei den adulten Tieren, und zwar zwischen den monatlichen Fundzahlen der kolli-

Todesursachen und Überlebensraten - Ergebnisse

dierten Tiere und denen mit unbekannter Todesursache bzw. zwischen dieser Gruppe und den monatlichen Summen aller Funde mit bekannten Todesursachen.

Wie sich leicht aus den Abbildungen 34 und 36 entnehmen läßt, stellt die Gruppe der kollidierten Tiere beim Weißstorch einen außerordentlich großen Anteil in der Summe von Funden mit bekannter Todesursache.

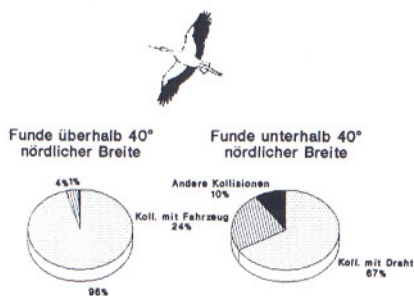


Abb. 42:
Prozentualer Anteil mit Fahrzeugen oder Überlandleitungen kollidierter Weißstörche an der Gesamtzahl kollidierter Tiere.

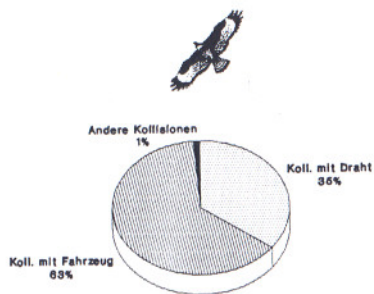


Abb. 43:
Prozentualer Anteil mit Fahrzeugen oder Überlandleitungen kollidierter Mäusebussarde an der Gesamtzahl kollidierter Tiere.

Auch für die Daten vom Mäusebussard ergibt sich im Vergleich der Summenverteilung von bekannten und unbekannten Todesursachen ein ähnliches Bild. Hier ist allerdings die Ähnlichkeit zwischen der Verteilung adult geschossener Tiere und der von Funden unbekannter Todesursache noch etwas größer als die zwischen den Fundzahlen der kollidierten Mäusebussarde und denen der zuletzt genannten Gruppe (vgl. hierzu auch Abb. 35 und 37).

Interessante Ergebnisse fördert die genauere Analyse der Funde von kollidierten Weißstörchen und Mäusebussarden zutage (Abb. 42 u. 43). Von 10 verschiedenen verschlüsselbaren Kollisionsarten haben nur vier wirkliche Bedeutung im Fundmaterial. Drei davon sind sich noch dazu so ähnlich (Opfer eines Straßen-, Schienen- oder Luftfahrzeuges), daß sie, um Übersicht zu gewinnen, in einer Gruppe zusammengefaßt werden können. Somit werden beide Arten bei Kollisionen vor allem Opfer von Fahrzeugen oder Drahtanflügen¹. Letztere haben für Weißstörche im Brut- wie Überwinterungsgebiet überragende Bedeutung. Im Gegensatz dazu fallen Mäusebussarde vor allem Kollisionen mit Fahrzeugen zum Opfer.

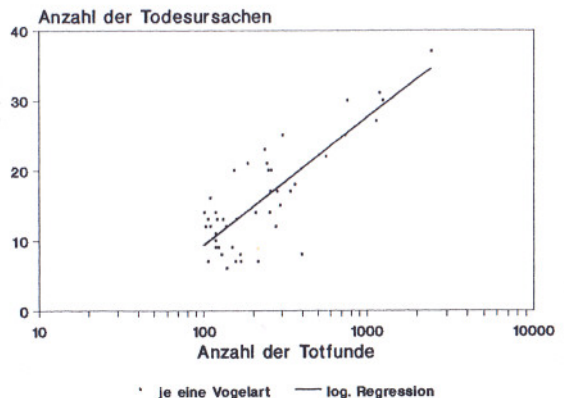
¹ Unter Drahtanflügen werden auch Todesfälle durch Stromschlag verschlüsselt.

Todesursachen und Überlebensraten - Ergebnisse

Der Zusammenhang zwischen diesen Fundzahlen als Resultat der gestiegenen allgemeinen Motorisierung, Elektrifizierung (vgl. Abb. 35 u. 37 nach MEBS 1964, auf Seite 55) und den in Abhängigkeit von Bevölkerungsdichte und Zivilisationsgrad räumlich z. T. stark differenzierten Wiederfundraten (vor allem beim Weißstorch) liegt auf der Hand.

Aus den vorangegangenen Ausführungen ergibt sich auch die Frage, welche Rolle die Stichprobengröße für die Qualität der Aussagen spielt, die aufgrund der Wiederfundverteilungen auf verschiedene Todesursachen getroffen werden können. Das heißt, ab welcher Stichprobengröße liegen ausgewogene Informationen vor bzw. wann wächst der Informationsgehalt nur noch unwesentlich. Die 45 Vogelarten, von denen mehr als 100 Totfunde vorliegen, wurden deshalb in Beziehung zur Anzahl der im jeweiligen Material gefundenen Todesursachen gesetzt. Das Ergebnis ist in Abb. 44 zu sehen.

Hier besteht ein deutlicher logarithmischer Zusammenhang, der zeigt, daß die Anzahl der im Fundmaterial zu erwartenden verschiedenen Todesursachen mit steigender Stichprobengröße asymptotisch gegen einen Wert läuft, der der Anzahl der verschiedenen EDV-Schlüssel entspricht.



Letztere ist naturgemäß eine subjektive Größe, die nicht mit der Anzahl möglicher Todesursachen in der freien

Abb. 44:
Beziehung zwischen Stichprobengröße und der Zahl verschiedener Todesursachen im Fundmaterial von 45 Vogelarten mit mehr als 100 Totfunden.

Wildbahn übereinstimmt. Diese wird zudem noch von Art zu Art verschieden sein. Trotzdem kann hier die Aussage getroffen werden, daß sich einigermaßen ausgewogene Verteilungen erst oberhalb von 1000 Wiederfunden pro Art finden dürften. Das heißt nicht, daß die Verteilung der Todesursachen im Wiederfundmaterial bei dieser Stichprobengröße der Verteilung der Todesursachen in Natura besser entspricht. Es finden sich dann lediglich auch Funde mit Todesursachen im Material, die kleine Wiederfundwahrscheinlichkeiten haben und deshalb bei kleinen Stichproben häufig unterrepräsentiert sind.

4.2.2 Der Einfluß von Lebensalter, Todesursache und Kalenderjahr auf die Überlebensrate adulter Tiere

Als Basis für die Schätzungen von Überlebensraten dienen die folgenden Totfundmatrizen von Weißstorch und Mäusebussard bzw. Auszüge davon. Sie wurden mit Hilfe der Programme **SELECT** und **BIRDSTAT** erstellt und enthalten die Fundzahlen von allen nestjung, nicht- und ebenflügge beringten Tieren (Tab. 18 und 19) bzw. allen Tieren aus der eben genannten Gruppe, die in irgend einer Weise durch Kollision starben (Tab. 20 und 21). Für die Matrizen wurden alle Funde ausgezählt, von deren Funddatum wenigstens das Jahr genau bekannt ist.

Für die Schätzung der altersabhängigen Überlebensraten nach **LEBRETON** (1977) und **TAUCHERT** (1989) werden die Jahrgänge unterhalb $k-l+1$ zusammengezogen (s. Tab. 10 auf Seite 36). Die Modelle nach **LEBRETON** nutzen je nach Struktur nur die Daten der ersten 6 bzw. 10 Lebensjahre (s. Tab. 11 auf Seite 40). In die Schätzungen der mittleren Überlebensraten flossen bei beiden Arten nur Fundzahlen ein, die nach dem 2. Lebensjahr angefallen sind.

Beringungs-jahr	Wiederfundalter/-zahl													R_i
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	
1964	12	0	0	4	2	1	2	1	3	0	0	0	1	26
1965	10	2	2	2	3	0	0	0	2	0	0	0	0	22
1966	26	2	3	0	0	4	2	0	0	0	0	0	0	38
1967	7	2	3	2	1	1	1	0	0	0	1	1	0	19
1968	6	0	0	2	0	0	1	2	1	1	0	0	0	13
1969	21	3	0	5	0	2	0	1	0	0	0	1	1	35
1970	19	1	5	6	2	0	0	1	3	1	0	1	0	39
1971	45	11	2	2	5	2	2	1	4	1	1	0	0	78
1972	36	4	2	3	2	4	0	2	0	0	2	1	0	56
1973	13	3	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	20
1974	82	7	6	6	2	2	3	1	2	4	3	1	0	119
1975	30	7	5	4	1	2	1	3	5	0	0	0	0	58
1976	26	3	2	2	2	2	3	0	1	0	1	0	1	43
1977	44	3	3	4	5	2	0	0	1	2	3	1		68
1978	60	8	7	5	5	6	4	1	1	0	0			97
1979	57	6	0	3	5	3	3	3	3					84
1980	28	4	1	1	4	1	0	0	0	1				39
1981	34	2	3	0	1	1	0	0						41
1982	30	4	4	3	0	1	0							42
1983	52	2	2	2	0	1								59
1984	27	1	3	0	0									31
1985	22	3	5	2										32
1986	46	3	0											49
1987	38	1												39
Summe	771	82	59	58	41	36	22	16	26	10	11	6	3	1141

Tab. 18:
Wiederfundmatrix für alle Funde von nestjung, nicht- und ebenflüggen Weißstörchen.

Todesursachen und Überlebensraten - Ergebnisse

Berin- gungs- jahr	Wiederfundalter/-zahl															R_i
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	
1964	7	0	3	1	3	5	0	0	1	0	1	0	0	0	1	22
1965	0	1	0	0	2	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	4
1966	1	1	8	4	0	0	2	1	0	0	1	0	0	0	0	19
1967	1	2	3	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	9
1968	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
1969	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
1970	4	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	8
1971	2	1	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6
1972	6	3	0	3	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	14
1973	6	1	2	1	0	0	2	0	0	0	0	1	0	1	1	15
1974	7	10	10	2	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	37
1975	33	21	7	3	8	0	2	1	0	1	0	1	1	1	0	78
1976	27	4	2	4	1	1	0	0	1	0	3	0	0	0	0	43
1977	9	5	10	4	2	2	0	1	1	1	0	0	0	0	0	35
1978	58	25	9	9	6	1	5	0	2	1	0	0	0	0	0	116
1979	26	12	3	6	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	49
1980	8	10	7	2	3	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	31
1981	29	13	6	7	4	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	60
1982	31	17	9	5	1	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	66
1983	18	22	5	10	1	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	58
1984	50	10	11	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	75
1985	27	37	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	67
1986	60	8	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	69
1987	11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	11
Summe	423	206	102	67	33	17	12	8	6	5	7	4	3	1	2	896

Tab. 19:
Wiederfundmatrix für alle Funde von nestjung, nicht- und ebenflüggen Mäusebussar-
den.

Berin- gungs- jahr	Wiederfundalter/-zahl													R_i
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	
1964	5	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	10
1965	3	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	5
1966	14	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7
1967	4	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	14
1968	3	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	4
1969	9	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	12
1970	3	0	0	2	1	0	0	1	1	1	0	0	0	9
1971	23	4	1	1	3	1	0	0	1	1	0	0	0	35
1972	11	3	0	0	1	1	0	2	0	0	1	0	0	19
1973	7	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8
1974	57	1	1	0	2	1	3	0	1	1	2	1	0	70
1975	21	2	3	3	1	2	1	2	0	0	0	0	0	35
1976	16	1	1	2	1	1	2	0	0	0	1	0	1	26
1977	18	1	3	3	1	1	0	0	1	1	1	0	0	30
1978	34	3	3	2	1	2	1	0	0	0	0	0	0	46
1979	23	3	0	0	4	1	3	2	3	0	0	0	0	39
1980	15	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	16
1981	10	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	11
1982	20	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	22
1983	21	2	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	25
1984	18	1	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	22
1985	10	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	16
1986	28	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	29
1987	22	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	22
Summe	395	27	18	22	17	14	11	8	8	4	5	1	2	532

Tab. 20:
Wiederfundmatrix für alle Funde von nestjung, nicht- und ebenflüggen Weißstörchen,
die mit Fahrzeugen, Gegenständen usw. kollidiert sind.

Todesursachen und Überlebensraten - Ergebnisse

Beringungs- zahl	Wiederfundalter/-zahl								R_i
	1	2	3	4	5	6	7	8	
1965	0	0	0	0	1	0	0	0	1
1966	0	0	0	1	0	0	1	0	2
1967	0	0	1	0	0	0	0	1	2
1968	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1969	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1970	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1971	1	0	1	1	0	0	0	0	3
1972	2	1	0	1	0	0	0	0	4
1973	1	1	0	0	0	0	0	0	2
1974	0	3	0	0	0	0	0	1	4
1975	4	7	3	0	2	0	1	0	17
1976	11	1	0	0	0	0	0	0	12
1977	3	0	1	1	0	0	0	1	6
1978	7	6	1	2	2	1	0	0	19
1979	1	5	2	0	0	1	0	0	9
1980	1	1	0	2	0	0	0	0	4
1981	4	4	3	1	2	0	0	0	14
1982	5	3	3	3	1	1	0		16
1983	3	6	0	2	1	1			13
1984	7	2	1	0	0				10
1985	11	9	1	0					21
1986	10	4	1						15
1987	5	0							5
Summe	76	53	18	14	9	4	2	3	179

Tab. 21:

Wiederfundmatrix für alle Funde von nestjung, nicht- und ebenflüggen Mäusebussarden, die mit Fahrzeugen, Gegenständen usw. kollidiert sind.

Die Tabellen 22 und 23 enthalten Ergebnisse aus der Schätzung von mittleren Überlebensraten nach **HALDANE** (1955) für beide Arten.

Stichprobe	Überlebens- rate [in %]	Standard- fehler [in %]	Stichproben- umfang	χ^2 -Wert	Freiheits- grade	α in %	Modell angenommen
alle Funde	77,40	1,86	288	18,55	10	2,50	nein
nur kollidierte Tiere	79,53	2,30	110	6,00	9	70,00	ja
alle Funde mit unbekannter Todesursache	75,03	4,39	128	9,50	9	30,00	ja

Tab. 22:

Mittlere Überlebensraten von Weißstörchen aus verschiedenen Stichproben.

Stichprobe	Überlebens- rate [in %]	Standard- fehler [in %]	Stichproben- umfang	χ^2 -Wert	Freiheits- grade	α in %	Modell angenommen
alle Funde	68,88	6,50	267	24,95	8	0,10	nein
nur kollidierte Tiere	60,47	85,57	50	2,06	4	50,00	ja
alle nicht kollidierten Tiere ¹	73,54	6,12	84	13,01	6	2,50	nein
alle Funde mit unbekannter Todesursache	66,24	11,66	181	20,31	7	0,10	nein

Tab. 23:

Mittlere Überlebensraten von Mäusebussarden aus verschiedenen Stichproben.

¹ bezogen auf Funde mit bekannter Todesursache

Todesursachen und Überlebensraten - Ergebnisse

Alle mittleren Überlebensraten aus den einzelnen Stichproben liegen in einer für die jeweilige Art scheinbar charakteristischen Größenordnung, die für den Weißstorch im Bereich von 75 bis 80 %, für den Mäusebussard im Bereich von 60 bis 75 % zu finden ist. Standardfehler und χ^2 -Anpassungstest ermöglichen dabei eine qualitative Einschätzung der Ergebnisse. In den Test fließt indirekt mit ein, wie gut die einzelnen Zellen der Matrizen besetzt sind (Freiheitsgrade) und das ist letztlich von der Fundzahl abhängig.

Offensichtlich ist es eher gerechtfertigt, anhand der Totfundverteilungen vom Weißstorch eine mittlere Überlebensrate zu schätzen als beim Mäusebussard. Außerdem deutet sich beim Weißstorch an, daß die Verteilung der kollidierten Tiere steter ist als die der Tiere mit unbekannter Todesursache. Für den Mäusebussard lassen sich diesbezüglich schlechter Aussagen treffen. Es scheint, daß bei den kollidierten Tieren, neben der geringen Stichprobengröße, auch die weniger stetige Verteilung mit für die großen Standardfehler verantwortlich ist. In den Daten vom Weißstorch weist die Stichprobe der kollidierten Tiere die höchste Überlebensrate auf, beim Mäusebussard ist es umgekehrt. Das zuletzt genannte Ergebnis sollte allerdings auf Grund des hohen Standardfehlers verworfen werden.

Die Anwendung altersspezifischer Modelle verspricht nähere Auskunft über die wirkliche Verteilung der Überlebensraten zu geben. In den Abbildungen 45 bis 48 sind die Ergebnisse der Schätzung altersabhängiger Überlebensraten mit der **Life Table** und den Modellen nach **LEBRETON** (1977) bzw. **TAUCHERT** (1989) dargestellt.

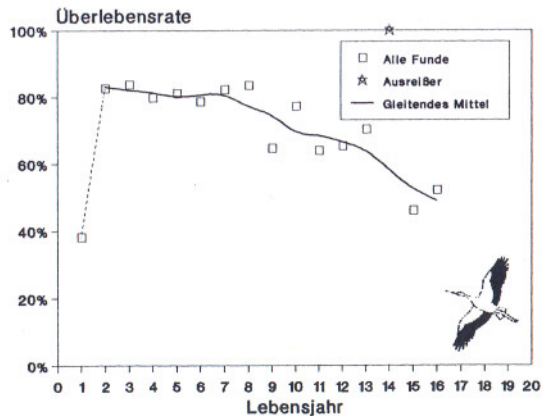


Abb. 45:
Altersspezifische Überlebensraten beim Weißstorch in Abhängigkeit von der Todesursache. Schätzung mit der **Life Table**. Das Sternchen ist ein Ausreißer.

Hier zeichnet sich ein sehr differenziertes Bild ab. Für den Weißstorch ergibt sich ein grundsätzlich anderes Muster im Verlauf der Jugend- und Adultmortalität als für den Mäusebussard. Dabei können die Überlebensraten von Tieren mit verschiedenen Todesursachen weitestgehend einem Muster folgen (Weißstorch) oder voneinander abweichende Muster bilden (Mäusebussard). Auch die Höhe der mittleren bzw.

Todesursachen und Überlebensraten - Ergebnisse

altersspezifischen Überlebensraten unterscheidet sich zwischen den Stichproben mit unterschiedlichen Todesursachen.

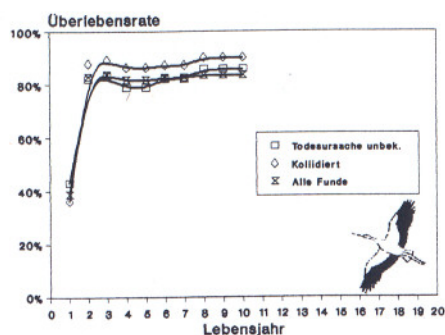


Abb. 46:
Altersspezifische Überlebensraten beim Weißstorch in Abhängigkeit von der Todesursache. Schätzung mit Modell D nach LEBRETON (1977).

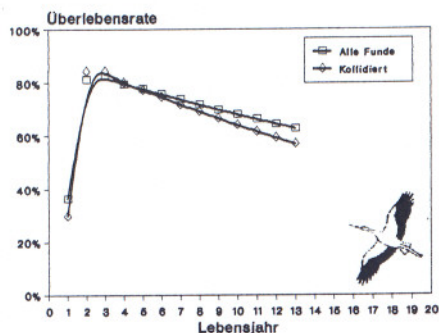


Abb. 47:
Altersspezifische Überlebensraten beim Weißstorch in Abhängigkeit von der Todesursache. Schätzung mit dem Modell von TAUCHERT (1989).

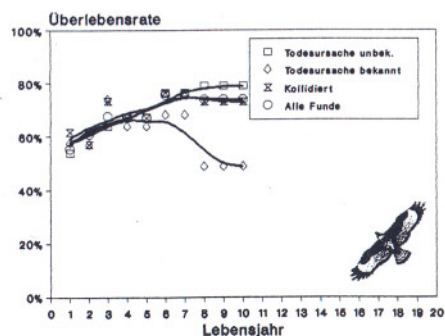


Abb. 48:
Altersspezifische Überlebensraten beim Mäusebussard in Abhängigkeit von der Todesursache. Schätzung mit Modell D nach LEBRETON (1977).

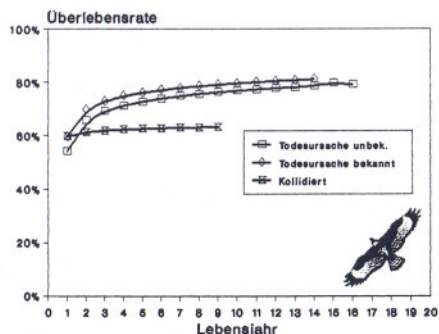


Abb. 49:
Altersspezifische Überlebensraten beim Mäusebussard in Abhängigkeit von der Todesursache. Schätzung mit dem Modell von TAUCHERT (1989).

Soweit Vergleiche möglich sind, bringen die verschiedenen statistischen Modelle relativ gut übereinstimmende Ergebnisse. Deutlich wird sichtbar, wie sich die Modellstruktur auf das spätere Ergebnis auswirkt und wo hier Parameterreduktionen sinnvoll sind (vgl. Abb. 46 u. 47) oder das Ergebnis negativ beeinflussen würden (Abb. 48). Es erweist sich hier als Nachteil, daß die verfügbaren Modelle nach dem Ansatz von LEBRETON nur für einen begrenzten Bereich Werte liefern, der für die Daten vom Weißstorch und z. T. auch vom Mäusebussard zu kurz ist.

Todesursachen und Überlebensraten - Ergebnisse

Stichprobe	Modell	mittlere Überlebens- rate [in %]	Stichproben- umfang	χ^2 -Wert	Freiheits- grade	α in %	Modell angenommen
alle Funde	Life Table	72,75	1146	39,54	310	99,99	ja
	TAUCHERT	74,14	1141	87,74	79	30,00	ja
	LEBRETON A	85,78	1047	16,26	15	30,00	ja
	LEBRETON D	83,19	1121	48,21	40	10,00	ja
nur - kollidierte Tiere	TAUCHERT	71,57	532	46,21	45	30,00	ja
	LEBRETON A	92,25	493	6,28	9	70,00	ja
	LEBRETON D	87,62	524	18,43	22	70,00	ja
alle Funde mit unbe- kannter - Todesursache	TAUCHERT	79,41	469	53,97	52	30,00	ja
	LEBRETON A	85,24	435	15,72	11	10,00	ja
	LEBRETON D	81,74	459	39,69	28	50,00	ja

Tab. 24:
Mittlere Überlebensraten von Weißstörchen aus verschiedenen Stichproben und Eignung verschiedener altersspezifischer Modelle.

Stichprobe	Modell	mittlere Überlebens- rate [in %]	Stichproben- umfang	χ^2 -Wert	Freiheits- grade	α in %	Modell angenommen
alle Funde	TAUCHERT	77,45	896	178,55	85	1,00	nein
	LEBRETON A	61,23	848	69,43	16	1,00	nein
	LEBRETON D	67,23	879	97,73	39	1,00	nein
nur kalli- dierte Tiere	TAUCHERT	63,39	179	18,94	25	70,00	ja
	LEBRETON A	60,66	174	13,61	14	50,00	ja
	LEBRETON D	64,92	180	17,78	22	70,00	ja
alle nicht kollidierten Tiere*	TAUCHERT	63,10	96	10,60	25	99,00	ja
	LEBRETON A	69,93	93	12,70	9	10,00	ja
	LEBRETON D	64,76	96	20,19	14	10,00	ja
alle Funde mit unbekannter Todesursache	TAUCHERT	77,10	610	139,48	74	1,00	nein
	LEBRETON A	60,00	580	50,83	16	1,00	nein
	LEBRETON D	68,82	601	83,05	36	1,00	nein

Tab. 25:
Mittlere Überlebensraten von Mäusebussarden aus verschiedenen Stichproben und Eignung verschiedener altersspezifischer Modelle.
* bezogen auf Funde mit bekannter Todesursache

Den Tabellen 24 und 25 kann die Eignung der einzelnen Modelle entsprechend dem χ^2 -Anpassungstest sowie die mittlere Überlebensrate adulter Vögel entnommen werden. Diese mittlere Überlebensrate ist das geometrische Mittel aus den Überlebensraten in den Altersklassen, die dem Eintritt der Geschlechtsreife folgen. Modelle werden akzeptiert, wenn die Irrtumswahrscheinlichkeit α über 5 % liegt.

Todesursachen und Überlebensraten - Ergebnisse

Die z. T. beachtlichen Differenzen in den mittleren Überlebensraten aus einer Stichprobe rühren vor allem daher, daß ein Teil der Modelle nur einen begrenzten Bereich der Stichprobe verwenden kann.

Für die Daten vom Weißstorch scheinen alle gewählten Modelle geeignet zu sein, wenngleich die Anpassung von unterschiedlicher Güte ist. Auf Grund des zur hohen Zahl der Freiheitsgrade verhältnismäßig niedrigen χ^2 -Wertes weist die **Life Table** die beste Eignung für die Stichprobe auf, in der alle Todesursachen enthalten sind. Danach folgt das Modell von **TAUCHERT** (1989) bzw. Modell A und D nach **LEBRETON** (1977). Für die beiden anderen Stichproben ergeben Modell D nach **LEBRETON** (1977) und das Modell von **TAUCHERT** annehmbare Werte. Auf Grund der schon genannten Grenzen der Modelle A und D wäre allerdings nur die Anwendung der **Life Table** und des Modells von **TAUCHERT** sinnvoll.

Wie auch den vorangegangenen Abbildungen zu entnehmen war, gilt die Annahme der Altersunabhängigkeit von Adultüberlebensraten beim Weißstorch offensichtlich nur vom zweiten bis zum achten, u. U. zehnten Lebensjahr. Darauf weisen auch die erheblichen Unterschiede in den mittleren Überlebensraten aus Tabelle 24 hin.

Etwas anders ist das Bild beim Mäusebussard. Deutlich schält sich heraus, daß hier die Funde mit bekannter Todesursache einer gleichmäßigeren Verteilung folgen als Funde mit unbekannten Todesursachen bzw. alle Funde zusammengekommen, denn hier stellen Funde mit unbekannter Todesursache den größten Teil. In beiden Fällen ist keines der drei Modelle geeignet. Daher muß angenommen werden, daß zwischen den Teilstichproben deutliche Unterschiede in den Verteilungen bestehen. Sehr wahrscheinlich ist die Stichprobe der Funde mit unbekannter Todesursache auf Grund der darin enthaltenen möglicherweise sehr verschiedenen Todesursachen so heterogen, daß keines der Modelle dafür geeignet ist. Hier wäre eine weitere Aufspaltung zwar notwendig, aber leider nicht möglich.

Genauer Aufschluß kann hier u. U. über die χ^2 -Werte gewonnen werden, die aus dem Vergleich von empirischen und erwarteten Fundzahlen in jeder Zelle der Fundmatrix rühren (Tab. 26 bis 28 auf der folgenden Seite).

In der ersten Zeile der Tabellen sind die Funde aus den Jahren 1964 bis 1978 zusammengezogen. Im Test ergeben sich hier zwischen den empirischen und erwarteten Wiederfinden nur geringe Unterschiede, wie durch die χ^2 -Werte deutlich ausgewiesen wird. Im Gegensatz dazu können die Unterschiede im Vergleich der einzelnen Jahre bzw. Alter (Kohorten ab 1979) doch ganz erheblich und zufällig zu sein.

Todesursachen und Überlebensraten - Ergebnisse

Große χ^2 -Werte mit unregelmäßiger Verteilung in einzelnen Zellen deuten darauf hin, daß noch andere als altersabhängige Mortalitätsfaktoren auf die Fundverteilung wirken (vgl. Tab. 26). So würde sich zum Beispiel eine alle Altersklassen betreffende Jahresabhängigkeit in der parallel zur Hauptdiagonalen der Matrix (von links unten nach rechts oben) verlaufenden Erhöhung sämtlicher χ^2 -Werte niederschlagen. Derartige Gesetzmäßigkeiten sind ein deutliches Zeichen dafür, daß das gewählte Modell nicht geeignet ist.

Berin- gungs- jahr	Wiederfundalter/-zahl										R_i
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
1964-78	114	52	45	22	14	8	9	2	5	4	275
1979	22	6	1	6	0	0	0	1	0		36
1980	5	7	6	0	3	1	0	0			22
1981	19	8	3	6	2	0	0				38
1982	24	12	6	1	0	1					44
1983	15	15	5	6	0						41
1984	39	7	10	3							59
1985	14	22	1	1							38
1986	40	3									43
1987	5										5
Summe	297	132	77	45	19	10	9	3	5	4	601

Tab. 26:
Wiederfundmatrix für alle Funde von nestjung, nicht- und ebenflügge ber-
ringten Mäusebussarden, deren Todesursache unbekannt ist (Jahrgänge
1964 bis 1978 zusammengezogen).

Berin- gungs- jahr	Wiederfundalter/-zahl										R_i
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
1964-78	124,6	56,4	36,7	21,3	14,5	7,3	5,5	3,6	2,9	2,3	275,0
1979	16,4	7,4	4,8	2,8	1,9	1,0	0,7	0,5	0,4		36,0
1980	10,2	4,6	3,0	1,7	1,2	0,6	0,5	0,3			22,0
1981	17,8	8,0	5,2	3,0	2,1	1,0	0,8				38,0
1982	21,0	9,5	6,2	3,6	2,4	1,2					44,0
1983	20,2	9,1	5,9	3,4	2,3						41,0
1984	30,8	13,9	9,1	5,3							59,0
1985	21,8	9,8	6,4								38,0
1986	29,6	13,4									43,0
1987	5,0										5,0
Summe	297,3	132,3	77,3	41,1	24,4	11,1	7,5	4,4	3,3	2,3	601,0

Tab. 27:
Erwartete Wiederfunde für alle nestjung, nicht- und ebenflügge ber-
ringte Mäusebussarde, deren Todesursache unbekannt ist (Jahrgänge 1964 bis
1978 zusammengezogen).

Todesursachen und Überlebensraten - Ergebnisse

Berin- gungs- jahr	Wiederfundalter/-zahl										R_i
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
1964-78	0,9	0,3	1,9	0,0	0,0	0,1	2,2	0,7	1,5	1,2	8,9
1979	1,9	0,3	3,0	0,3	0,0	2,5	0,0	0,0	0,0		8,1
1980	2,6	1,3	0,3	0,0	0,1	0,0	0,0	0,0			4,3
1981	0,1	0,0	1,0	2,9	0,9	0,0	0,0				4,8
1982	0,4	0,6	0,0	1,9	3,7	0,0					6,6
1983	1,3	3,8	0,1	1,9	2,3						9,5
1984	2,2	3,4	0,1	1,0							6,7
1985	2,8	<u>15,0</u>	<u>4,6</u>								22,3
1986	<u>3,6</u>	<u>8,1</u>									11,7
1987	0,0										0,0
Summe	15,8	32,8	11,0	8,0	7,0	2,6	2,2	0,7	1,5	1,2	83,0

Tab. 28:

χ^2 -Werte aus dem Anpassungstest für das Modell D nach LEBRETON (1977) mit den Wiederfunden aus Tabelle 26. χ^2 -Werte größer 3 sind unterstrichen.

Hier kann die Interpretation durch die Analyse der jährlichen Verteilung von Todesursachen und jahresabhängigen Überlebensraten unterstützt werden. In einigen Fällen könnte auch rückwirkend eine Auswahl bestimmter Teile aus der Wiederfundmatrix vorgenommen werden, um typische altersabhängige Tendenzen von jahresabhängigen Einflüssen zu trennen.

Besonders beim Mäusebussard ist die Abhängigkeit der mittleren Überlebensrate vom jeweiligen Kalenderjahr bemerkenswert. Vor allem in der in den Wintermonaten zu beobachtenden Häufung von Totfunden äußert sich, daß der Tod bei dieser Vogelart häufig im engeren Zusammenhang mit der Witterung zu sehen ist, auch wenn die verschlüsselten Fundursachen das nicht explizit ausweisen.

So lassen sich Bezüge zur Witterung über Nahrungsmangel und die im Zusammenhang damit stehende verminderte Leistungsfähigkeit des Organismus herstellen. Der Wegzug in geeignetere Überwinterungsgebiete, das betrifft besonders die jüngeren Individuen (BAUER et al. 1971; MELDE 1983), hat seine Ursache in der Witterung und ist durch den Ortswechsel mit höheren Gefahren für das Leben der Tiere verbunden. Auch nimmt der Mäusebussard im Winter gern an Straßenrändern das Aas verunglückter Tiere auf (STUBBE 1989b: 268) und wird dabei selbst zum Verkehrsoffer.

Die besten Korrelationen zu Wetterdaten ergeben sich für die Monatsmittel der Temperatur in den Monaten März, September und Dezember, für den Mittelwert der Temperatur in den Monaten Januar bis April sowie die Anzahl der Frosttage im Jahr (vgl. Tab. 29, Abb. 50 bis 52). Umgekehrt proportionale Beziehungen gibt es zwischen der mittleren Temperatur im Dezember und der jährlichen Überlebensrate bzw. der Anzahl der Frosttage. Keine der Korrelationen ist jedoch signifikant.

Todesursachen und Überlebensraten - Ergebnisse

Korrelation zwischen mittlerer jährlicher Überlebensrate und	SPEARMAN'S Rang- Korrelations- Koeffizient r_s	Irrtumswahr- scheinlichkeit α
mittlere Temperatur im März	0,382	0,120
mittlere Temperatur im September	0,319	0,170
mittlere Temperatur im Dezember	-0,419	0,100
Temperaturmittel der Monate Januar bis April	0,359	0,138
Anzahl der Frosttage im Jahr	-0,292	0,192

Tab. 29:
Korrelationen zwischen Wetterdaten und der jährlichen Überlebensrate im Zeitraum
von 1975-1986 beim Mäusebussard.

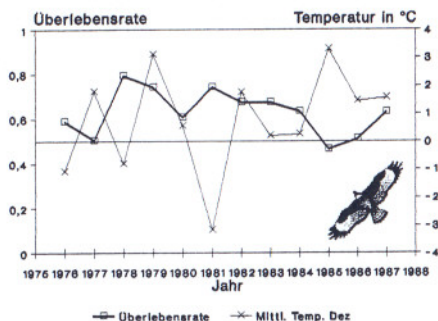


Abb. 50:
Jahresabhängige Überlebensraten beim Mäusebussard. Korrelation zwischen den Überlebensraten und der mittleren Temperatur im Dezember. Nach dem Modell von AEBISCHER (1987).

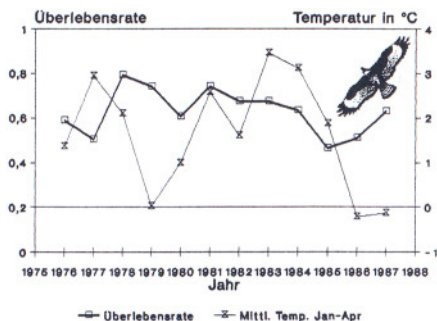


Abb. 51:
Jahresabhängige Überlebensraten beim Mäusebussard. Korrelation zwischen den Überlebensraten und der mittleren Temperatur im Zeitraum von Januar bis April. Nach dem Modell von AEBISCHER (1987).

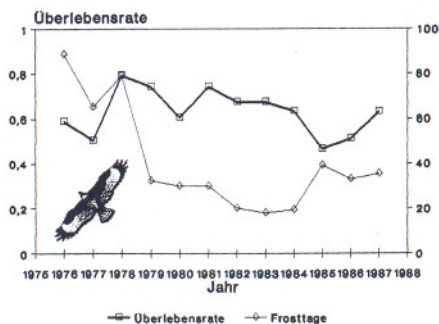


Abb. 52:
Jahresabhängige Überlebensraten beim Mäusebussard. Korrelation zwischen den Überlebensraten und der Anzahl der Eistage. Nach dem Modell von AEBISCHER (1987).

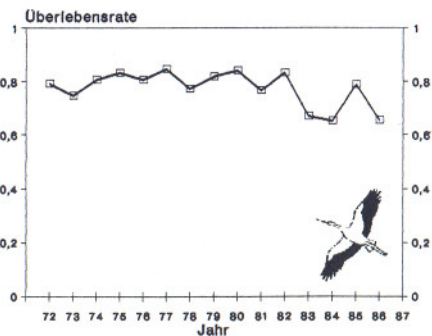


Abb. 53:
Jahresabhängige Überlebensraten beim Weißstorch. Nach dem Modell von AEBISCHER (1987).

Todesursachen und Überlebensraten - Ergebnisse

Witterungseinflüsse wirken oft nachhaltig. So liegt es z. B. nahe anzunehmen, daß sich die mittlere Dezembertemperatur auch stärker auf die Überlebensrate im folgenden Jahr auswirkt. Der Korrelationskoeffizient von **SPEARMAN** liegt hierfür allerdings nur bei $r_s = -0,0137$ mit $\alpha = 0,484$.

Im Vergleich zu den Ergebnissen vom Mäusebussard sind die Schwankungen der mittleren Überlebensrate von Weißstörchen zwischen den einzelnen Jahren bei weitem nicht so ausgeprägt (vgl. Abb. 53). So ergeben sich bei der explorativen Suche nach Zusammenhängen, indem der Verlauf der jährlichen Überlebensraten z. B. auf Beziehungen zu allen zur Verfügung stehenden Wetterdaten untersucht wird, bemerkenswertere Korrelationen nur in für diese Art wenig sinnvollen Kombinationen, wie z. B. zwischen dem Monatsmittel der Temperatur im Februar ($r_s = 0,452$, $\alpha = 0,045$) oder Dezember ($r_s = 0,445$, $\alpha = 0,048$) und der Überlebensrate. Gerade zu dieser Zeit fallen aber kaum Funde aus dem Brutgebiet an. Offensichtlich liegt hier ein typisches Beispiel für Scheinbeziehungen vor.

5. Diskussion

5.1 Todesursache, Wiederfund- und Meldewahrscheinlichkeit

Bei beiden untersuchten Vogelarten fallen Totfunde mit bekannter Todesursache zumeist in eine der Kategorien, die im weitesten Sinne als "direkt durch den Menschen verursacht" angesehen werden können. Dies gilt sowohl für die juvenilen als auch adulten Tiere. Zwischen Weißstorch und Mäusebussard bestehen jedoch gravierende Unterschiede in der jahreszeitlichen Verteilung der Fundzahlen, die artspezifische zeit- und z. T. deutlich altersabhängige¹ Muster erkennen lassen. Diese Muster variieren je nach Todesursache. Für den Weißstorch ergeben sich zudem noch deutliche Bezüge zwischen dem Fundort und der Todesursache, die weitestgehend mit dem schon bekannten Bild übereinstimmen (RIEGEL u. WINKEL 1971; SCHÜZ 1960; ZINK 1967).

Im Vergleich mit der einschlägigen Literatur bestätigt sich erneut, daß bei beiden Arten deutliche Unterschiede zwischen den mit verschiedenen Methoden (Beobachtung und Umfrage, (BROGMUS 1966; SCHÜZ 1960), Ringfundanalyse und Sektion von Museumsmaterial (PIECHOCKI 1957, 1960, 1964, 1970, 1989a u. b) gewonnenen Erkenntnissen über die Verteilung der Todesursachen existieren.

So finden sich weder im Fundmaterial der juvenilen noch der adulten Weißstörche Hinweise auf höhere Verluste durch Vergiftungen (z. B. Locustizide, Avizide, Pestizide, CREUTZ 1988: 63, 182ff.; HORNBERGER 1967: 101ff.; SCHÜZ 1959), Erschöpfung durch den Zug, Hitze oder andere Wetterunbilden (CREUTZ 1988: 159, 178ff.; HORNBERGER 1967: 103ff.; KUHK u. SCHÜZ 1956; MACLEAN et al. 1973 aus MEYBOHM u. DAHMS 1975; SCHÜZ 1942; SCHÜZ 1960), Krankheiten (KALETA et al. 1981; SCHULZ 1987; SCHÜZ 1960), Parasiten (KALETA et al. 1981, SCHÜZ 1942, SZIDAT 1940) und tierische Feinde (CREUTZ 1988: 187ff.; HORNBERGER 1967). Kollisionen mit Gegenständen und Fahrzeugen sind dagegen, genauso wie der Tod durch direkte menschliche Nachstellung als häufigste Todesursachen in Ringwiederfundanalysen vom Weißstorch bekannt (BAIRLEIN 1981; CREUTZ 1988: 177; FIEDLER u. WISSNER 1980; RIEGEL u. WINKEL 1971; LIBBERT et al. 1937).

Selbiges kann weitestgehend auch für die Hiddenseer Mäusebussarde gelten, wie die vorgelegten Ergebnisse erkennen lassen. Allerdings bestehen hier deutliche Discrepanzen zu den Ergebnissen von MEBS (1964) und erst recht zu denen von

¹ Das gilt insbesondere für den Weißstorch.

Todesursachen und Überlebensraten - Diskussion

PIECHOCKI (1970). Beide Autoren finden wesentlich mehr durch direkte menschliche Nachstellungen ums Leben gekommene Tiere in ihrem Material (s. a. Tabelle 30). Im Hinblick auf die Ergebnisse von **MEBS** (l. c.) lassen sich diese Unterschiede wahrscheinlich mit Differenzen in den aufgesuchten Überwinterungsgebieten und der zu früheren Zeiten geltenden Gesetzgebung erklären. In den Zeiten, aus denen die meisten der vom genannten Autor untersuchten Funde stammen, genossen Greife noch nicht den Schutz wie heute.

Autor	ab Ausfliegen bis 1. Jahr	älter als 1 Jahr
KLENKE (1991b)	4,00 %	2,95 %
MEBS (1964)	53,80 %	48,50 %
PIECHOCKI (1970) *		
Weibchen		49,80 %
Männchen		39,30 %

Tab. 30:
Anteil der durch direkte menschliche Nachstellung
(Abschuß, Fang) ums Leben gekommenen Mäusebus-
sarde.
* Alter der Tiere nicht aufgeschlüsselt

Der Unterschied zu den Angaben von **PIECHOCKI** (l. c.) läßt sich hingegen nur schwer deuten. Möglicherweise ist das ein Hinweis darauf, daß geschossene Ringvögel aus Angst vor Nachfragen durch die Behörden seltener gemeldet wurden. Schließlich liegt hier ein auch schon zu den damaligen Zeiten auf dem Gebiet der DDR gesetzwidriger Akt vor.

PIECHOCKI (l. c.) legte Ergebnisse mit nahezu forensischer Aussagekraft vor und konnte Todesursachen aufdecken, die in Ringwiederfundanalysen methodisch bedingt häufig unerkannt bleiben müssen (Krankheiten und Ernährungszustand). Für die letztgenannte Todesursache gilt die Alters- und Geschlechtsabhängigkeit (infolge unterschiedlicher Fettreserven) als belegt (**PIECHOCKI** 1957, 1964), sie wird aber wohl nur in seltenen Fällen vom Finder im Feld erkannt werden und damit Eingang in das Material der Vogelwarten finden. Allerdings stammt die Stichprobe auch hier wieder vor allem aus der näheren Umgebung des Menschen oder aus der Kulturlandschaft, so daß die natürlichen Todesursachen (Tierbeute, Alterstod, Krankheiten, Ernährungszustand) sehr wahrscheinlich immer noch unterrepräsentiert sind.

Bemerkenswerterweise fand **MEBS** (1971) bei einer Ringfundauswertung für den Wanderfalken (*Falco peregrinus*), daß 23,08 % der einjährigen und 14,7 % der mehrjährigen Tiere krank oder flugunfähig waren. Nun ist hier ein direkter Vergleich zwar nicht zulässig, dennoch sind solche Unterschiede an dieser Stelle durchaus einer Erwähnung wert, da sowohl bei den Hiddenseer Weißstörchen als auch bei den

Mäusebussarden kein einziger Fund mit einer solchen Todesursache im Material vorliegt. Damit liegt ein weiterer Hinweis auf systematische Fehler vor, die durch zeitlich, räumlich sowie ursachenabhängig differenzierte Wiederfund- und Meldewahrscheinlichkeiten entstehen können und sich in gegenüber den tatsächlichen Verhältnissen über- oder unterrepräsentierten Fundzahlen niederschlagen (s. a. PÖRNER 1985). Möglicherweise besteht sogar eine erhöhte Sensibilität der Finder gegenüber allgemein bekannten, aber sehr seltenen oder beliebten Vogelarten.

Die genannten Unterschiede können ihre Ursache allerdings auch in der unterschiedlich genauen Verschlüsselung der Todesursache in den Beringungszentralen haben. Denkbar wäre auch hier, daß die Fund- bzw. Todesursache bei seltenen Arten genauer recherchiert wird.

Interessante Aufschlüsse könnte auch der Vergleich der monatlichen Verteilungen der einzelnen Todesursachen geben. So bestehen große Ähnlichkeiten zwischen den Verteilungen der Funde mit unbekannter Todesursache und denen mit bekannten, im Material dominierenden Todesursachen. Am besten ist die Übereinstimmung, wenn alle Funde mit bekannter Todesursache klassenweise summiert und denen mit unbekannter Todesursache gegenübergestellt werden. Dies gilt jedoch nur für die Funde von adulten Tieren beider Arten.

Dieses Ergebnis läßt zwei Deutungen zu. Offensichtlich unterscheiden sich die Verteilungen der Funde von juvenilen Tieren in beiden genannten Kategorien deutlich voneinander. Dagegen gibt die merkliche Übereinstimmung bei den adulten Tieren Anlaß zu der Vermutung, daß die Zusammensetzung der Todesursachen auch in der Kategorie unbekannter Todesursachen den Verhältnissen in der Kategorie der bekannten Todesursachen ähnelt. Allerdings läßt der durchgeführte Test auf Grund der formulierten Null-Hypothese diese Vermutung nicht zur Gewissheit werden. Genauere Auskunft über die Zusammensetzung der Todesursachen im Fundmaterial und mögliche artifizielle Verschiebungen können auch hier nur über zusätzliche, anders gelagerte Versuchsansätze, wie z. B. durch den Vergleich der Ringfundauswertungen mit den Einlieferungsstatistiken von zoologischen Sammlungen, gewonnen werden (s. PIECHOCKI 1970).

Über die wirklichen Verhältnisse zwischen den Häufigkeiten einzelner Todesursachen lassen sich weder mit Ringfundanalysen noch mit Ablesungen in freier Wildbahn oder Untersuchungen von eingeliefertem Sammlungsmaterial Aussagen treffen, da alle genannten Methoden in direktem Zusammenhang mit der menschlichen Bevölkerungsdichte stehen. Außerdem können sprachliche und kulturelle Differenzen zwischen den Völkern verschiedener Regionen die Wiederfundrate beeinflussen.

Todesursachen und Überlebensraten - Diskussion

Keine der genannten Methoden führt deshalb zu wirklich zufälligen zeitlich und geographisch gleichverteilten Stichproben, die zur Dichte der untersuchten Vogelarten proportionale Häufigkeiten in den Fundzahlen ergeben. Die dadurch bedingten Unterschiede in den Fund- und Meldewahrscheinlichkeiten können sowohl in zeitlicher wie in räumlicher Hinsicht (BAILLIE u. GREEN 1987; BURNHAM u. ANDERSON 1979; ANDERSON et al. 1981; BUSSE 1987; KANIA u. BUSSE 1987; SPAEPENS 1988) und Abhängigkeit von verschiedenen Todesursachen (BAIRLEIN 1981) beträchtlich sein.

Dies gilt nicht nur im großen Maßstab. BATTEN (1970) nimmt z. B. an, daß die Wiederfundrate der von ihm untersuchten Amseln (*Turdus merula*) saisonal in Abhängigkeit vom Verhalten der Tiere (Mauser) schwankt.

Neben den Verhältnissen zwischen den Fundzahlen sind deren absoluten Werte von Bedeutung. So fallen bei beiden untersuchten Arten kollidierte Tiere in einem Maß an, das zur Achtung mahnt. Besonders häufig ist diese Todesursache bei den juvenilen Weißstörchen. Gezielte Untersuchungen haben das bereits vielfach belegt (u. a. HAAS 1980; HEIJNIS 1980; FIEDLER u. WISSNER 1980), und so müssen die Kollisionen mit Fahrzeugen (Mäusebussard), vor allem aber mit Freileitungen¹ (Weißstorch, Mäusebussard) zu den erheblich und nachhaltig negativ bestandsbeeinflussenden Faktoren auf dem Gebiet der ehemaligen DDR gerechnet werden (vgl. SAUTER u. SCHÜZ 1954; SCHÜZ u. SZIJJ 1960), obwohl es natürlich auch relativierende Auswirkungen gibt (SCHMIDT 1973). Unter den durch Stromschlag zu Tode gekommenen Vögeln sind Mäuse- und Rauhußbussard neben Raben- und Saatkrähe die mit Abstand am häufigsten Arten (HAAS 1980).

5.2 Überlebensraten

Genauso wie auf die Zusammensetzung des Totfundmaterials üben das Alter und verschiedene vom Kalenderjahr abhängige Umweltbedingungen Einfluß auf die Überlebensrate aus, zusätzlich spielt hier die Todesursache eine Rolle. Zu jeder Todesursache gehört dabei eine jeweils spezielle Verteilung der Überlebensraten auf die einzelnen Lebensalter (bzw. der Wahrscheinlichkeit, ein bestimmtes Alter zu erreichen) und eine entsprechende Wiederfundwahrscheinlichkeit, so daß sich bei nicht aufgegliedertem Ausgangsmaterial eine Mischverteilung ergibt (CAREY 1989; CAVE 1977; s. a. HÄRTLER 1983: 39ff.; SILER 1971). Genaue Analysen erfordern daher die Aufgliederung des Materials und selektive Analyse mit dem jeweils angepaßten Modell, wobei die so geschätzten partiellen Überlebensraten natürlich nur für die jewei-

¹ Hierunter zählt auch Stromschlag.

Todesursachen und Überlebensraten - Diskussion

lige Grundgesamtheit gelten. Die Wahl des Modells ist dabei die wichtigste Entscheidung, von der die erreichbare Aussage, also das Ergebnis, in hohem Maße abhängt.

Nach **HÄRTLER** (1983) spielen bei der Wahl des entsprechenden Wahrscheinlichkeitsmodells vor allem drei Gesichtspunkte eine Rolle:

1. aus dem Sachbezug abgeleitete heuristische Überlegungen über den in Frage kommenden Modelltyp,
2. die Anpassungsfähigkeit des Modelltyps an empirisch gewonnene Daten und
3. die Menge der zur Verfügung stehenden Daten.

Das geeignete Modell sollte in schrittweisem Vorgehen gesucht werden, wobei **BURNHAM et al.** (1987: 54ff.) folgendes Schema empfehlen:

" start with a model sufficiently general so that it is likely to be true for any given experiment of the type of experiments being considered. That umbrella model is expected to be too general. Consequently, one then selects as part of the data analysis process a suitable case of general model that best fits one's specific experiment."

Weitere Ausführungen hierzu finden sich auch bei **ANDERSON u. BURNHAM** (1987) sowie **BROWNIE et al.** (1985).

Für die Schätzung der Überlebensraten von adulten Vögeln nach Totfunden wurden bisher in den meisten Fällen die Methoden von **HALDANE** (1955) oder **LACK** (1951) bzw. **LACK u. SCHIFFERLI** (1948) verwendet, die auf dem exponentiellen Wahrscheinlichkeitsmodell basieren, das von einer altersunabhängigen konstanten Überlebensrate der adulten Vögel ausgeht. Damit wird die im Material enthaltene Information nicht nur nicht vollständig genutzt, es entstehen u. U. auch noch Fehler durch die Wahl eines falschen Modells, die entweder in einer Über-, meist aber Unterschätzung der mittleren Überlebensrate resultieren.

So mögen Angaben über mittlere Überlebensraten für vergleichende Untersuchungen (z. B. **GAILLARD et al.** 1989; **SÆTHER** 1988, 1989) im life-history-Kontext zum Teil brauchbar sein (**NORTH** 1987), den heutigen Kenntnissen über populationsdynamische Vorgänge genügt ihre ausschließliche Verwendung keinesfalls mehr (vgl. **CAUGHLEY** 1970, 1976, 1981; **EBERHARD** 1985; **SMITH** 1986). Allerdings erfordert die Schätzung von alters- und jahresspezifischen Überlebensraten wesentlich größere Datenumfänge.

Sinnvoller ist es deshalb, entsprechend der Philosophie von **BURNHAM** et al (1987) ein Spektrum von Modellen unterschiedlichen Generalisierungsgrades zur Verfügung zu haben (z. B. **HALDANE** 1955; **HICKEY** 1952; **LACK** 1951; **LEBRETON** 1977; **TAUCHERT** 1989), das sowohl altersspezifische Modelle, wie ein Teil der eben genannten, als auch jahresspezifische Modelle (**AEBISCHER** 1987; **BROWNIE** et al. 1985) umfaßt. So ist es möglich, mittlere Überlebensraten zu schätzen, und außerdem kann - sofern der Datenumfang ausreicht - abgeklärt werden, ob nicht doch anderen Aspekten Beachtung geschenkt werden muß.

Die Ansätze von **SILER** (1971) und **TAUCHERT** (1989) können dabei schon als Schritte auf ein von starren Vorstellungen relativ unabhängiges, biologisch sinnvolles Modell gelten, das den Charakter der Totfundverteilung beschreibt, ohne zufällig bedingte Schwankungen überzubewerten und somit eine explorative Datenanalyse besonders gut unterstützt (s. **FEIGE** 1987; **NAGEL** et al. 1988; **PEIL** 1988; **PEIL** et al. 1989; **PEIL** u. **SCHMERLING** 1988).

Zur Demonstration der Möglichkeiten des geschaffenen Programmes sollen hier dennoch die Ergebnisse aller wählbaren Modelle diskutiert werden.

5.2.1 Mittlere Überlebensraten

Die am Hiddenseer Totfundmaterial geschätzten mittleren Überlebensraten von Weißstorch und Mäusebussard entsprechen in der Größenordnung weitestgehend den schon bekannten Werten von anderen Stichproben, die ebenfalls an Totfundmaterial erzielt wurden (Tabelle 30).

Hier bestehen auch keine großen und häufig nicht erklärbaren Diskrepanzen zu Werten aus Untersuchungen an lebenden Tieren, die für beide Arten bislang nur spärlich unternommen wurden. Allerdings unterscheidet sich die sehr hohe Überlebensrate im ersten Jahr bei **STUBBE** (1982) merklich von den hier geschätzten. Die Ursache dafür ist unklar.

Von anderen Arten (z. B. Sandregenpfeifer, diverse andere Küstenvögel, Sperber *Accipiter nisus*) ist bekannt, daß z. T. erhebliche Unterschiede (bis zu 20 % absolut) zwischen Ergebnissen bestehen, die mit verschiedenen Methoden (Totfunde vs. Mark-Recapture) gewonnen wurden (**BOTKIN** u. **MILLER** 1974; **BOYD** 1961; **GROSSKOPF** 1964; **HERRMANN** u. **HOLZ** 1988; **NEWTON** et al. 1983; **SIEFKE** mdl. Mitt.). Das wird in einer Arbeit von **SÆTHER** (1989) deutlich sichtbar, aus dessen Ergebnissen sich auch entnehmen läßt, daß die genannte Differenz nicht von der Höhe der Überlebensrate abhängt.

Todesursachen und Überlebensraten - Diskussion

Autor	Vogelart	
	Weißstorch	Mäusebussard
ZINK (1967) Rückkehrrate 1955-1959	0,76	
1960-1964	0,63	
ZINK (1979)	0,74	
LACK (1966)	0,79	
MEBS (1964)		
1. Jahr		0,54
2. Jahr		0,72
3. Jahr		0,71
4. Jahr <i>ff.</i>		0,81
MEUNIER (1961) nach LACK berechnet		0,74
nach HALDANE berechnet		0,75
STUBBE (1982)		
1. Jahr		0,78
2. Jahr		0,86
3. Jahr		0,80
4. Jahr		0,75
5. Jahr		0,72
6. Jahr		0,77
7. Jahr		0,70
8. Jahr		1,00
9. Jahr		0,71
10. Jahr		0,60
11. Jahr		0,66

Tab. (31):
Mittlere und altersabhängige Überlebensraten vom Weißstorch und Mäusebussard
nach verschiedenen Autoren.

Erklärungen für die genannten Unterschiede blieben bisher weitestgehend aus oder wurden vor allem in den Ringverlusten gesucht (**HERRMANN** u. **HOLZ** 1988; s. a. Seite 22ff.). Durchaus möglich wäre dafür eine Interpretation, die den systematischen Fehler beim Ziehen der Stichprobe berücksichtigt.

Bei Totfundanalysen wird im allgemeinen von der Annahme ausgegangen, daß die Totfundverteilung in direkter Relation zur Häufigkeitsverteilung der lebenden Tiere einer Kohorte steht (vgl. **KEYFITZ** 1977; **LACK** u. **SCHIFFERLI** 1948) und nur mit dem Faktor der Wiederfundrate multipliziert ist. Untersuchungen an der lebenden Population registrieren somit den Verlust - zumindest im Brutbestand - im ganzen, während bei Totfundanalysen Stichproben aus dem Pool der gestorbenen und wiedergefundenen Vögel gezogen werden, die das Spektrum aller möglichen Todesursachen sehr wahrscheinlich nicht in adäquater Weise zu den natürlichen Verhältnissen abbilden.

Wie sich in den Ergebnissen andeutet, können Stichproben verschiedener Todesursachen Unterschiede in den danach geschätzten Überlebensraten aufweisen, die in der Größenordnung durchaus in dem bereits genannten Bereich liegen.

Es wäre wert, im Hinblick auf das genannte Problem einmal parallele Untersuchungen an einer gut bekannten Population mit Methoden durchzuführen, die sowohl

Totfunde als auch Lebendbeobachtungen berücksichtigen. Statistische Methoden dazu gibt es bereits (s. LAKHANI 1987; MARDEKIAN u. McDONALD 1981).

5.2.2 Altersabhängige Überlebensraten

Hier schälen sich artspezifische Muster heraus, die in der Kombination mit akribischer Todesursachenforschung mehr Erkenntnisse als bisher versprechen. So schlägt sich die hohe Zahl der Totfunde vom Weißstorch in den ersten Lebensmonaten in der entsprechend niedrigen Überlebensrate im ersten Lebensjahr deutlich nieder. Ebenso klar zeigt sich, daß die Sterblichkeit, zumindestens in den darauffolgenden neun Lebensjahren, relativ altersunabhängig ist, um danach stetig zu steigen. Die Schätzung mit verschiedenen Modellen führt zu divergierenden Ergebnissen, die zum einen im Modellcharakter, zum anderen aber in der ungenügend genauen Optimierung (Modell von TAUCHERT 1989) und nicht ausreichenden Datenbasis begründet liegen können. Der letztgenannte Grund ist auch für die geschätzte Überlebensrate von 100 % im 14. Lebensjahr (Abb. 45 auf Seite 67) verantwortlich.

Eine Auftrennung des Materials entsprechend der Todesursachen wurde nach Wissen des Autors nur in wenigen Fällen vorgenommen, obwohl interessante Ansätze für statistische Methoden zur Schätzung von todesursachenspezifischen (proportionalen) Überlebensraten bereits von CAVE (1977, am Beispiel der Bleßralle) sowie RAO u. MARSH (1985) und CAREY (1989) publiziert wurden, von letztgenannten Autoren jedoch für die Schätzung von Überlebensraten beim Menschen bzw. der Fruchtliege *Rhagoletis pomonella*.

Wie zu sehen war, sind die Verläufe von Überlebensraten, die aus Totfundmaterial unterschiedlicher Todesursachen geschätzt wurden, weitestgehend konform. Allerdings divergiert die Höhe der Werte zwischen den verschiedenen Stichproben, und auch hier ergeben die Schätzungen mit verschiedenen Modellen nicht übereinstimmende Ergebnisse. Möglicherweise müssen dafür ebenfalls ungenügende Optimierung und unterschiedliche Datenumfänge verantwortlich gemacht werden (Modell von TAUCHERT 1989).

Allerdings ist auch bekannt, daß gerade altersspezifische Modelle unterschiedlichen Generalisierungsgrades bei der Anwendung auf die gleichen Daten zu sehr unterschiedlichen Ergebnissen führen können, die allein in den Schätzfunktionen begründet liegen und biologisch nicht sinnvoll interpretiert werden können (LAKHANI u. NEWTON 1983; RINNE et al. 1987). Der genannte Effekt tritt besonders bei der Verwen-

Todesursachen und Überlebensraten - Diskussion

derung von Modellen hohen Spezialisierungsgrades auf und könnte auch bei den nach dem Ansatz von **LEBRETON** (1977) konstruierten Modellen eine Rolle spielen.

Im Gegensatz zum Weißstorch ist der Verlauf der altersabhängigen Überlebensraten beim Mäusebussard wesentlich sanfter. Es fehlt der scharfe Übergang zwischen Jugend- und Adultmortalität. Dafür finden sich in der adulten Lebensphase noch stete Veränderungen, wobei sich der Trend zwischen verschiedenen Todesursachen unterscheidet.

Auf Grund des anders strukturierten Materials war es beim Mäusebussard möglich, auch die Überlebensraten für Tiere zu ermitteln, deren Todesursache bekannt ist, die aber nicht kollidiert sind. Gerade diese Gruppe zeichnet sich in den Schätzergebnissen der Modelle nach **LEBRETON** durch eine stärkere Altersabhängigkeit mit einem zu den anderen Ergebnissen z. T. gegensätzlichen Trend aus. **ROTHERY** (1985) fand übrigens mit anderer Methodik auch bei der Kornweihe im Alter wieder abnehmende Überlebensraten der adulten Tiere einer markierten Population.

Für die Ergebnisse, die an den beiden hier untersuchten Arten gewonnen werden konnten, bietet sich nun eine Deutung an, die erst im Vergleich aller Ergebnisse (Todesursachen und -raten) verständlich wird.

Eine der bedeutendsten Todesursache scheint bei beiden Arten die Kollision zu sein, beim Weißstorch mit Hochspannungsdrähten bzw. durch Stromfluß, beim Mäusebussard vor allem mit Fahrzeugen. Masten und Hochspannungsleitungen sind bevorzugte Sitzgelegenheiten und, in letzter Zeit beim Weißstorch, auch Brutplätze (u. a. **DORNBUSCH** 1987), gleichzeitig stören jedoch vor allem die Drähte den freien Flug. Zudem sind letztere nur schlecht zu orten. Fast-Kollisionen werden nicht bemerkt, sofern sie glimpflich ablaufen. Gerade einem großen und im Flug ungewandten Vogel wie dem Weißstorch muß das zum Verhängnis werden, wobei die Größe des Vogels die Wahrscheinlichkeit von Kollision und/oder Stromschlag in die Höhe treibt. Gleichzeitig steigt auch die Gefahr, dabei nicht nur eine leichte Läsion, sondern einen Flügelbruch mit letalen Folgen zu erleiden. Lernen ist somit schlecht möglich.

Fahrzeuge sind dagegen sich aktiv bewegend und gut wahrzunehmende Objekte. Fast-Kollisionen werden durch starke Luftwirbel und das sich nahende Geräusch bemerkt, auch Richtung und Geschwindigkeit der Bewegung lassen sich einschätzen. So können mit einigem Glück Erfahrungen gesammelt werden, die Unfälle verhindern. Auf diese Weise ließe sich erklären, warum die Überlebensrate kollidierter Tiere beim Weißstorch, bis auf die in der Fluglernphase umgekommenen Tiere,

Todesursachen und Überlebensraten - Diskussion

relativ lange altersunabhängig und konstant bleibt, beim Mäusebussard aber mit zunehmendem Alter steigt.

Die Schätzergebnisse mit dem Modell von **TAUCHERT** (1989) belegen dagegen eine deutliche Altersunabhängigkeit der Überlebensrate und würden die vorangegangene Erklärung stützen. Eine eindeutige Klärung kann hier nicht vorgenommen werden, dazu ist der Stichprobenumfang zu gering. In den vorangegangenen Untersuchungen zu den Modelleigenschaften zeigte sich auch, daß das Modell von **TAUCHERT** relativ träge reagiert und dadurch zu Fehlaussagen führen kann.

Hier sollten später weitere vergleichende Untersuchungen an einer größeren Zahl von Vogelarten unternommen werden, u. U. auch über den Zusammenhang zwischen Todesursachen und Körpergröße bzw. Flügelspannweite.

In der Einleitung wurde bereits auf die Parallelen zwischen den Überlebensraten in Tierpopulationen und Ausfallprozessen bei technischen Objekten eingegangen. Übertragen auf die Überlebensrate von Vögeln würde das bedeuten, daß die Überlebensrate bei natürlichen Todesursachen, die zudem noch erfahrungs- bzw. konditionsabhängig sind, wie z. B. Tod durch einen Beutegreifer (**TEMPLE** 1987), eine Krankheit oder Witterungsunbilden, stärkere Abhängigkeit vom Alter zeigt, als bei zufällig wirkenden Todesursachen, wozu auch Jagd, Kollisionen mit Hindernissen und Stromtod gezählt werden müssen (s. a. **LIDAUER** 1983). Die Ergebnisse scheinen diese Hypothese zu unterstützen, wenngleich sich auch bei den zuletzt genannten Todesursachen der Einfluß von im Laufe des Lebens gesammelten Erfahrungen und daraus resultierenden Vermeidungsstrategien auf die Überlebensrate auswirken kann (vgl. **CAVE** 1977; **BROWNIE** et al. 1985).

Unter Umständen kann durch die getrennte Schätzung ursachenspezifischer altersabhängiger Überlebensraten (s. a. **CAVE** 1977) und nachfolgende gewichtete Mittelung noch ein erheblicher Erkenntnisfortschritt gewonnen werden. Das wäre besonders im Hinblick auf die Suche nach Schlüsselfaktoren von Bedeutung (**CAREY** 1989; **VARLEY** u. **GRADWELL** 1960). In diesem Zusammenhang vermag auch die Schätzung der jahresabhängigen mittleren Überlebensraten einen Beitrag zu leisten.

5.2.3 Jahresabhängige Überlebensraten

In allen Fällen führten die Korrelationen mit Wetterdaten nicht zu signifikanten Ergebnissen, die die Aussagen

a: "es liegt ein gleichsinniger Verlauf vor" oder

b: "es liegt ein gegensinniger Verlauf vor"

unterstützen würden. Dennoch wäre es verfehlt, daraus zu schließen, daß es solche Beziehungen nicht gibt. Hier muß bei der Interpretation der Ergebnisse zwischen Weißstorch und Mäusebussard deutlich differenziert und der Ermessensspielraum weit ausgeleuchtet werden. Zum einen war schon aus den vorangegangenen Analysen des Spektrums von Todesursachen erkennbar, daß direkte Bezüge zu Witterungsereignissen bei beiden Arten weitestgehend fehlen. Andererseits gibt es, sowohl beim Weißstorch als auch beim Mäusebussard, genügend Hinweise darauf, daß Gesetzmäßigkeiten zwischen Extremen im Wettergeschehen und der Sterblichkeit von adulten Tieren bestehen (s. o.).

Möglicherweise hätte die Verwendung von anderen Mittelwerten für die Witterungsfaktoren zu veränderten Ergebnissen geführt. Denkbar wären hier Methoden, in die die Fläche des Einzugsgebietes der Meßstationen (ehemalige DDR-Bezirke oder größere naturräumliche Einheiten) als Wichtungsfaktor einfließt (s. FEIGE 1983, 1984).

Wenn sich vor allem extreme Wettersituationen in Veränderungen der Überlebensraten niederschlagen, so heißt das, daß die Beziehungen zwischen Ursache und Wirkung nichtlinearen Charakter tragen. In diesem Fall können also in den Jahren zwischen starken Wetterunbilden die Einflüsse anderer Todesursachen den des Wetters nivellieren oder überwiegen. Aus diesem Grund werden derartige Korrelationen wohl nur selten zu signifikanten Ergebnissen führen.

Eigentlich hätte also auch an dieser Stelle eine nach Todesursachen getrennte Schätzung der Überlebensraten vorgenommen werden müssen, um die genannten Fragen möglichst eindeutig abklären zu können. Das wäre aber auf Grund der Reduktion des noch zur Verfügung stehenden Datenmaterials nicht mehr sinnvoll gewesen. Immerhin ergeben sich für beide Arten noch plausible Möglichkeiten der Interpretation.

Beim Weißstorch wirkt sich das Wetter im Brutgebiet in den sog. Katastrophenjahren (ZINK 1967) zeitlich versetzt über die Nachwuchsmenge, das Wetter außerhalb des Brutgebietes in den sog. Störungsjahren (DORNBUSCH 1987; SCHÜZ 1942, 1980; ZINK 1967) direkt auf den Bestand der adulten Tiere aus. Somit wäre es überraschend gewesen, wenn gute Übereinstimmungen zwischen dem Wettergeschehen im Brutgebiet und der jährlichen Überlebensrate bestünden. Bezüge zu den Störungsjahren 1972, 1973 (SCHÜZ 1980) und 1984 (DORNBUSCH 1987) sowie Katastrophenjahre 1981 und 1984 (CREUTZ 1988) lassen sich dagegen finden. Hier werden sofort Fra-

gen nach Zeitpunkt, Herkunft und Todesursache der gefundenen Störche aufgeworfen, die später beantwortet werden müssen. Im Vergleich zum Mäusebussard deutet die geringe Schwankungsbreite der jährlichen mittleren Überlebensraten beim Weißstorch auf eine im ganzen wesentlich geringere Abhängigkeit der Mortalität adulter Weißstörche von jahresbedingten Einflüssen im Brut- und Überwinterungsgebiet hin.

Dagegen sind die stärker schwankenden jährlichen Überlebensraten beim Mäusebussard nicht nur Ausdruck für den insgesamt größeren Einfluß von jahresspezifischen Umweltbedingungen wie dem Wetter, sondern auch sehr wahrscheinlich mit für die hohen Standardfehler in den Schätzungen altersspezifischer Überlebensraten verantwortlich. Die oftmals entgegengesetzten Trends müssen sich in weitaus stärkerem Maß bemerkbar machen, als es umgekehrt, durch den immer gleichgerichteten systematischen Fehler in Folge von altersabhängigen Überlebensraten, der Fall wäre.

5.2.4 Welche Modelle sind geeignet?

Am Ende dieser Diskussion stellt sich die Frage, welche Ergebnisse bei der vorhandenen Modellvielfalt die richtigen sind und wie die Entscheidungskriterien anzuwenden sind. Aus dem biologischen Sachbezug ergibt sich schon, daß sowohl eine Analyse mit alters- als auch jahresspezifischen Modellen sinnvoll ist. Die Frage nach den geeigneten Modellen in der jeweiligen Kategorie stellt sich für Analysen mitteleuropäischer Ringfunde eigentlich nur im Hinblick auf die altersspezifischen Modelle.

Das ausgereifte und erprobte Modellspektrum jahresspezifischer Modelle von **BROWNIE** et al. (1985) kann oft schon allein auf Grund der geringen Beringungszahlen adulter Tiere nicht angewendet werden, abgesehen von den entsprechenden Anforderungen an das Beringungsschema. So bleibt oft als einzige Wahl das Modell von **AEBISCHER** (1987).

Entsprechend der schon erwähnten Philosophie von **BURNHAM** et al. (1987) sollte bei den altersspezifischen Modellen entweder die **Life Table**, das Modell von **TAUCHERT** (1989) oder aber ein noch nach dem Ansatz von **LEBRETON** (1977) zu programmierendes Modell mit der Struktur $\alpha_l = S_1 S_2 S_3 \dots S_l$ gewählt werden. Entsprechend den dann erhaltenen Ergebnissen sollte die Berechnung u. U. mit Modellen reduzierter Parameterzahl nach **LEBRETON** (1977) wiederholt werden, wobei die schon auf Seite 82 erwähnten Fehler auftreten können (s. **LAKHANI** u. **NEWTON** 1983). Erst wenn die altersabhängigen Effekte zu vernachlässigen sind, sollten die Ergebnisse der Schät-

zung mit einem Modell hohen Spezialisierungsgrades, wie z. B. das von **HALDANE** (1955) verwendet werden.

Für die Anwendung der **Life Table** müssen die genauen Beringungszahlen verfügbar sein. Diese Methode ist außerdem anfällig gegenüber zufälligen Schwankungen der Fundzahlen und führt durch den inhärenten systematischen Fehler zu einer Unterschätzung der Überlebensraten. Dafür ist sie sehr flexibel und verhältnismäßig einfach zu berechnen. Weitergehende Diskussionen finden sich hierzu bei **ANDERSON et al.** (1981) sowie **BURNHAM u. ANDERSON** (1979).

Gegenüber dem Modellansatz von **LEBRETON** (1977) bietet der von **TAUCHERT** (1989) den Vorteil, einen Trend unabhängig von zufälligen Ausreißern zu schätzen. Da Überlebensraten wohl kaum kurzfristig zwischen verschiedenen Altern in entgegengesetzter Richtung schwanken, gibt es einen weiteren Grund, das letztgenannte Modell vor allem dann zu favorisieren, wenn der Datenumfang nicht sehr groß ist und zufällige Schwankungen wahrscheinlich sind. Allerdings müssen die damit in der vorliegenden Arbeit gewonnenen Ergebnisse mit Vorsicht und als nicht endgültig betrachtet werden. Unter Umständen führen mittlerweile bekannte, aber noch nicht für **BIRDSTAT** programmierte effizientere Optimierungsmethoden (**BLÜMECKE** 1992) zu schnelleren und geringfügig besseren Anpassungen als bisher. Das gilt für das Modell von **TAUCHERT** (1989) genauso wie für die Modelle von **AEBISCHER** (1987) und **LEBRETON** (1977).

5.2.5 Grenzen der Schätzung von Überlebensraten nach Ringwiederfundmaterial

Nach wie vor führen bei der Schätzung von Überlebensraten Umfang und Qualität des Datenmaterials zu Problemen. Verantwortlich sind dafür die niedrigen Wiederfundraten sowie artspezifische Probleme bei der Beringung, die sich nur schlecht beeinflussen lassen und durch die die unterschiedlichen Zahlenverhältnisse von in den verschiedenen Altern beringten Vögeln zustande kommen. Von den wenigsten Vogelarten stehen deshalb auf nationaler Basis genügend Funde aus den relevanten Altersklassen zur Verfügung, um mit gutem Gewissen eine statistische Analyse vornehmen zu können. Spätestens bei der Aufspaltung der Stichproben zur Beantwortung spezieller Fragen erreicht der Bearbeiter auch bei Arten mit mehr als 1000 Totfunden schnell die Grenze, wo eine Anwendung statistischer Methoden nicht mehr sinnvoll ist.

Eindeutige Auskunft geben hierüber die Standardfehler und Konfidenzintervalle bei der Schätzung. Meist sind die Totfundmatrizen bei geringen Datenumfängen nur lückenhaft besetzt, und die Berechnung wird infolge einer aufgetretenen Division durch Null vorzeitig abgebrochen. Diesen rein praktischen Problemen, die durch den zu geringen Datenumfang auftreten, stehen weitere und zum größten Teil bereits genannte Probleme bei der Interpretation gegenüber.

Im allgemeinen wird von den meisten Modellen eine von Zeit und Raum unabhängige konstante Wiederfundrate vorausgesetzt, lediglich einige Modelle von **BROWNIE et al. (1985)** machen darin eine Ausnahme. Ist die genannte Voraussetzung nicht erfüllt, so lassen sich die Einflüsse von Wiederfundrate und Überlebensrate auf die Wiederfundzahlen nicht mehr trennen. Folglich können die Schätzungen zu Ergebnissen führen, in denen die geschätzten altersabhängigen oder jährlichen Überlebensraten eigentlich nur Unterschiede in den Wiederfundraten repräsentieren (**ANDERSON et al. 1981, 1985; LAKHANI 1985**). Dieses Problem steht besonders bei geschossenen Tieren (**BROWNIE et al. 1985; CAVE 1977**).

Vor allem die Schätzfunktionen für altersspezifische Überlebensraten sind nicht robust gegen die Einflüsse anderer altersspezifischer Prozesse wie z. B. altersabhängige Wiederfundraten oder Ringverluste (**CAVE 1977; LAKHANI 1985, 1987; LAKHANI u. NEWTON 1983; NELSON et al. 1980**), nur die Mortalität ist davon ausgenommen. Tests, die beide Einflüsse trennen könnten, lassen sich nicht konstruieren (**ANDERSON u. BURNHAM 1987**). Auch der Effekt verzögerter Melderaten auf das Ergebnis ist erheblich (**ANDERSON u. BURNHAM 1980, 1987**). Nach Angaben der zuletzt genannten Autoren ist der systematische Fehler bei der Schätzung der Überlebensrate im ersten Jahr besonders hoch.

Bei einigen der von **BROWNIE et al. (1985)** entwickelten Modelle zur Schätzung jahresspezifischer Überlebensraten wurde versucht, den altersabhängigen Aspekt mit zu berücksichtigen, in dem zwei oder drei Klassen von Tieren unterschiedlichen Alters (juvenil, subadult, adult) beringt werden. Die notwendigen Beringungszahlen sind aber derart hoch, daß die Anwendung dieser Modelle auf die vorhandenen Daten nicht sinnvoll erscheint (s. **ANDERSON et al. 1985**).

Untersuchungen zur Mortalität werden vor allem mit dem Ziel unternommen, Aussagen über die Verhältnisse in der Population zu treffen, die in der freien Wildbahn existiert. Dabei wird in der Regel vorausgesetzt, daß die gezogene Stichprobe unter diesem Gesichtspunkt repräsentativ ist. Die Art und Weise, wie diese Stichprobe bei Totfunden gezogen wird und der Umfang der Stichprobe, wirken diesen Vorstellung-

gen allerdings meist entgegen. Um das zu erläutern ist es notwendig, sich einmal die Verhältnisse von Populations- und Stichprobengröße vor Augen zu halten.

Unter der Annahme, daß 1 % der Population markiert wird, entspricht die Stichprobengröße bei Wiederfundraten von 1 % bis 10 % nur dem 100.000. bzw. 1.000 Teil der Population. In dem Moment, wo in der Population z. B. mehr Todesursachen als in der Stichprobe existieren und diese vielleicht auf Grund der Probenahme in der Population in anderer Verteilung als in der Stichprobe vorliegen, sind Übertragungen nur noch auf die Tiere in der Population möglich, die an den in der Stichprobe enthaltenen Todesursachen in dieser Verteilung gestorben sind. Wirkt sich die Markierung zudem noch auf die Wahrscheinlichkeit zu überleben aus (s. **HERRMANN u. HOLZ** 1988; **PAVONE u. BOONSTRA** 1985; **SCHULZ** 1987; **BURLEY** 1985), so dürfen Aussagen nur noch über den Teil der Tiere gemacht werden, die auch markiert wurden. Dieser Umstand wird leider nur selten berücksichtigt, d. h. der Begriff der Grundgesamtheit wird im statistischen Sinne (s. **WEBER** 1972) nicht richtig verstanden und angewendet.

Aussagen, die anhand einer derartigen Analyse von Totfundmaterial getroffen werden, können also bestenfalls einen Teil des Absterbe geschehens in der Population beleuchten. Bei den auf das Wildlife Management ausgerichteten Untersuchungen an amerikanischen Wasservogelpopulationen (**BROWNIE et al.** 1985) wird das berücksichtigt, in den Untersuchungen am Material der Vogelwarten leider oftmals vergessen (z. B. **MEUNIER** 1961). Auf der anderen Seite bieten gerade Totfundanalysen die Möglichkeit, Auskunft über die partielle Sterblichkeit von an ausgewählten Todesursachen gestorbenen Tieren zu erhalten.

Ein weiterer hier zu behandelnder Aspekt betrifft die Dynamik von Vogelpopulationen. Hierfür spielt die räumliche und zeitliche Differenzierung der Überlebensraten eine maßgebliche Rolle (u. a. **AEBISCHER u. COULSON** 1990; **COULSON et al.** 1985; **COULSON u. THOMAS** 1985; **GIBBS u. GRANT** 1987; **SIEFKE** 1986).

Ringwiederfunde widerspiegeln das Absterbe geschehen in größeren räumlichen Dimensionen. Sie erfolgen zumeist von Vögeln, die in einem relativ großen Gebiet, häufig innerhalb der nationalen Grenzen, beringt und oftmals weit außerhalb der Grenzen dieses Gebietes wiedergefunden werden. Insofern sollten sich großräumige Trends, die die gesamte Population oder einen größeren Teil betreffen, besser am Wiederfundmaterial als durch Mark-Recapture-Studien an kleinen Subpopulationen verfolgen lassen. Selbiges gilt natürlich auch für die Schätzung von Strukturparametern. Sofern genügend Fundmaterial vorliegt kann es immer noch nach verschiedensten Gesichtspunkten aufgespalten werden (u. a. **SCHWARZ et al.** 1988).

Es ist jedoch fraglich, ob sich mit den über die gesamte Population räumlich oder zeitlich gemittelten Raten ähnliche Ergebnisse bei der Bilanzierung des Populationswachstums erzielen lassen, wie durch eine den natürlichen Verhältnissen in einem System aus vernetzten Compartments näherkommende Summierung der Zustände in den einzelnen Subpopulationen (s. **HASSEL** 1987; **McARDLE** et al. 1990, **SIEFKE** 1986). Auch in diesem Zusammenhang muß der Altersabhängigkeit von Überlebensraten mehr Beachtung geschenkt werden (**HASSEL** 1987).

Für vergleichende Untersuchungen mit systematischer oder im Life-History-Kontext stehender Fragestellung (z. B. **GAILLARD** et al. 1989; **SÆTHER** 1988, 1989 und **WEIMERSKIRCH** et al. 1987; s. a. **STEARNS** 1976) mögen Angaben über mittlere Überlebensraten adulter Vögel zum Teil brauchbar sein (**NORTH** 1987), den heutigen Kenntnissen über populationsdynamische Vorgänge genügt ihre ausschließliche Verwendung keinesfalls mehr (vgl. **CAUGHLEY** 1970, 1976, 1981; **EBERHARD** 1985; **JÄRVINEN** u. **VARVIO** 1985; **SMITH** 1986). Wenngleich diese Erkenntnisse vor allem aus der Arbeit an Säugetierpopulationen stammen, so gibt es auch bei Vogelpopulationen genügend Hinweise dafür (**BINKLEY** u. **MILLER** 1980; **HÖTKER** 1988; **MILLER** u. **BOTKIN** 1974; **NEWTON** 1985; **NEWTON** et al. 1983). Trotz der weiter oben genannten Unwägbarkeiten bei der Schätzung altersabhängiger Phänomene anhand der Totfunde gilt das auch für die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit.

Subtilere Fragestellungen gar, wie z. B. nach der Mortalität in Abhängigkeit von der individuellen Entwicklung (**KREMENTZ** et al. 1989), dem sozialen Status des Tieres (**KOIVULA** u. **ORELL** 1988) oder der physiologischen Kondition (**WEATHERHEAD** u. **ANKNEY** 1984) lassen sich mit Ringfundanalysen nicht oder nur bedingt (s. **BURNHAM** u. **NICHOLS** 1985) beantworten.

Die genannten Probleme stehen bei Mark-Recapture-Analysen nicht in dem Maß, allerdings treffen Untersuchungen an lebenden Tieren wie z. B. die von **AEBISCHER** u. **COULSON** (1990), **AINLEY** et al. (1990), **BERNDT** u. **STERNBERG** (1956), **BRADLEY** et al. (1989), **CLOBERT** et al. (1988), **COULSON** u. **THOMAS** (1985), **CROXALL** et al. (1990), **HERRMANN** u. **HOLZ** (1988), **HOLZ** (1987), **HÖTKER** (1988), **NEWTON** (1985), **NEWTON** et al. (1983), **PUGESEK** u. **DIEM** (1990), **ROTHERY** (1985), **SAFRIEL** et al. (1984) oder **WEIMERSKIRCH** et al. (1987) einen anderen Ausschnitt der Population. Meist werden sie an räumlich gut definierten relativ kleinen Populationen unternommen, bei Küsten- und Seevögeln sind es häufig Kolonien auf Inseln. In der Regel können nur von den Brutvögeln ausreichende Daten gesammelt werden, wenn nicht größerer Beobachtungsaufwand betrieben wird (s. **HERRMANN** u. **HOLZ** 1988). Die entsprechenden Ergebnisse sind Ausdruck von spezifischen Umweltbedingungen, die auf diese Sub-

population wirken und dürfen nicht verallgemeinert werden. Erst in der Zusammenschau der Ergebnisse von mehreren derartigen Untersuchungen an räumlich getrennten Subpopulationen im selben Zeitraum lassen sich Aussagen über die Dynamik, mit der die Überlebensraten in Raum und Zeit schwanken, und deren Bezug zum Alter der Vögel treffen.

Fehler werden bei Mark-Recapture-Untersuchungen vor allem durch die Emmigration von Tieren verursacht, d. h. je kleiner das Untersuchungsgebiet ist, desto größer wird die Wahrscheinlichkeit, daß Tiere das Gebiet verlassen und sich woanders aufhalten oder gar brüten. Solche Tiere werden ähnlich gewertet wie Tiere, die gestorben sind und deshalb nicht mehr gesichtet werden. In der Folge werden die Überlebensraten unterschätzt.

Aus dem Gesagten wird deutlich, daß sowohl die Ergebnisse aus Ringfundanalysen als auch die Ergebnisse von Mark-Recapture-Analysen das Absterbe geschehen in Vogelpopulationen jeweils nur Ausschnitthaft und aus unterschiedlichem Blickwinkel beleuchten. Die Ergebnisse nur einer Methode alleine werden wahrscheinlich immer tendenziell verschobene Aussagen liefern, wobei die Stichprobengröße schon eine qualitative Aussage ermöglicht. Ergebnisse, die von Stichproben mit weniger als 100 Totfunden gewonnen werden, sollten in jedem Fall mit höchster Vorsicht behandelt werden. Mehr als Anhaltspunkte können sie auf Grund des oben Gesagten nicht darstellen.

5.3 Schätzfehler und ihre Konsequenzen für die Bilanzierung des Populationswachstums

Generell besteht der Wunsch nach statistischen Methoden, die den untersuchten Sachverhalt in ihren Ergebnissen adäquat widerspiegeln. Das heißt die Schätzergebnisse sollen genau sein, Modellfunktionen müssen sich gut anpassen. Nicht immer ist das der Fall. Oftmals werden die Ergebnisse stark durch den Modellcharakter mitgeprägt oder die geschätzten Maßzahlen, in unserem Fall die Überlebensraten, widerspiegeln den Sachverhalt, z. B. einen zeitlichen Verlauf, in analoger Weise, aber mit einem systematischen Fehler. Solche Fehler schlagen sich dann in einer u. U. von der geschätzten Maßzahl abhängigen Über- oder Unterschätzung nieder, wie es bei der Anwendung des Modells von **LACK** (1951) oder der **Life Table** der Fall sein kann. Die meisten der statistischen Methoden haben einen systematischen Fehler (s. **AEBISCHER** 1987; **BROWNIE** et al. 1985; **CAVE** 1977; **NICHOLS** et al. 1982; **WHITE** et al. 1982: 18).

Außerdem ist das Ergebnis in seiner Güte stark abhängig von der Größe und Homogenität (NICHOLS et al. 1982) der Stichprobe. Hierüber kann in den meisten Fällen der geschätzte Standardfehler Auskunft geben. Anhand dieses Standardfehlers wird auch das Konfidenzintervall berechnet, also der Bereich, in dem sich der gesuchte Schätzwert mit gleicher Wahrscheinlichkeit befinden kann. Dabei dient der geschätzte angegebene Wert für die Überlebensrate bloß als Richtwert. Bei geringen Stichprobenumfängen und sehr heterogenem Datenmaterial kann der Standardfehler ohne weiteres bei 10 bis 100 % liegen (vgl. Tab. 23 auf Seite 66, s. a. SPAEPEN 1988). Entsprechend groß sind die Konfidenzintervalle. Hier besteht außerdem eine starke Korrelation zwischen Über- oder Unterschätzung der Überlebensrate und der Über- bzw. Unterschätzung des Standardfehlers (ANDERSON u. BURNHAM 1987). Abgesehen davon, daß Schätzwerte mit solch hohen Standardfehlern, wenn sie überhaupt Verwendung finden sollen, nur mit großer Vorsicht zu interpretieren sind, wird spätestens an dieser Stelle die Frage nach den Konsequenzen bei der praktischen Anwendung solcher Daten im Wildlife Management aufgeworfen.

Vielleicht vermag die nebenstehende Abbildung etwas deutlicher zu zeigen, wie sich derartige Fehler bei der Schätzung auf abgeleitete Parameter auswirken können (Abb. 54). In ihr ist das Verhältnis zwischen der mittleren Mortalität adulter Tiere und deren mittlerer Lebenserwartung sowie die Verschiebung dieser Werte bei Unter- oder Überschätzung der Überlebensrate um 5 % dargestellt. Die mittlere Lebenserwartung fließt u. a. in die Berechnung des mittleren Alters einer Population mit ein.

Es ist ein sehr einfaches und reduktionistisches Beispiel, das keineswegs die natürlichen Verhältnisse zu widerspiegeln vermag, aber vielleicht das Verständnis fördern kann. Hier wird ersichtlich, daß der Schätzfehler gerade bei Arten mit hohen Überlebensraten zum Tragen kommt. So schlägt sich z. B. eine Überschätzung der Überlebensrate um 5 % in einer Verdopplung der mittleren Lebenserwartung von 10 auf 20 Jahre nieder, wenn die tatsächliche Überlebensrate 90 % beträgt. Werden für Ar-

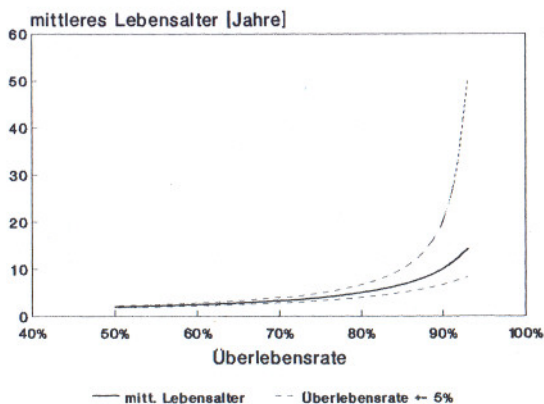


Abb. 54:
Beziehung zwischen Überlebensrate und mittlerer Lebenserwartung $l_e = 1/(1-S)$.

Werden für Ar-

ten mit derart hohen Überlebensraten Schutzstrategien entworfen oder Managementmaßnahmen durchgeführt, die auf falschen Schätzungen beruhen, so müssen die Folgen zwangsläufig fatal sein. Es muß allerdings gesagt werden, daß schon die Konfidenzintervalle bei den meisten Schätzungen weit über diesen Bereich von 5 % hinaus gehen.

Ähnliche Verschiebungen treten auf, wenn vorhandene jahres- oder altersabhängige Phänomene vernachlässigt werden und gemittelte Überlebensraten zur Anwendung kommen. JÄRVINEN u. VARVIO (1985) verweisen darauf, daß bei langlebigen Tieren mit geringen Nachkommenzahlen jährliche Veränderungen der Jugendmortalität nicht so schwere Folgen nach sich ziehen wie gleichhohe Veränderungen in den Überlebensraten adulter Tiere.

Alters- und jahresspezifische Einflüsse auf die Überlebensrate gehören zu den sogenannten Effekten "zweiter Ordnung" (CAUGHLEY 1981), die auf die Dynamik von Populationen wirken. Darunter zählt auch der Einfluß der Altersstruktur, die ja durch die Anzahl der Geburten und Sterbefälle wesentlich mitbestimmt wird. In extremen Fällen können diese Effekte zweiter Ordnung das Systemverhalten entscheidend beeinflussen. Veränderungen der Altersstruktur führen z. B. zum Eintrag von Verzögerungen, die die Stabilität verringern (CAUGHLEY l. c.).

Theoretische Überlegungen sowie Untersuchungen an menschlichen und Säugetierpopulationen haben zwar gezeigt, daß die Mortalität einen geringeren Einfluß auf die Altersstruktur einer Population ausübt als die Anzahl der Geburten (CAUGHLEY 1981; KEYFITZ 1977). Diese Einflüsse und die entsprechenden Resultate sind jedoch nur in seltenen Fällen linear und kognitiv leicht faßbar. Als Beispiel mag die folgende Abbildung gelten, die den Zusammenhang zwischen einer auf alle Altersklassen gleich wirkenden Erhöhung der Überlebensrate um einen absoluten Betrag und der notwendigen über alle Altersklassen wirkende Senkung der Geburtenrate unter der Bedingung darstellt, daß die Anzahl der Geburten die Anzahl der Sterbefälle ausgleicht. Grundlage für diese Grafik ist die Formel 5.5.3 in KEYFITZ (1977: 126ff.), hier Formel 52.

Es gibt also genügend Gründe, der Schätzung alters- und jahresabhängiger Überlebensraten in Kombination mit den spezifischen Verteilungen der Fruchtbarkeit und des Reproduktionserfolges in Zukunft mehr Beachtung zu schenken, um die Dynamik des Populationswachstums genauer einschätzen zu können (EBERHARD 1985; FOWLER 1981; KEYFITZ 1977).