Ber. Vogelwarte Hiddensee H. 7 (1986) S. 15–36

Die Mortalitätsrate und daraus abgeleitete Parameter beim Sumpfrohrsänger (Acrocephalus palustris)*

Helmut Stein

Zusammenfassung

Aus den 80 erzielten Wiederfängen von zwei benachbarten, langfristig kontrollierten Brutkollektiven des Sumpfrohrsängers errechnet sich die Adultmortalität zu $0{,}43 < m_a < 0{,}54$. Mit diesen Werten und einer Reproduktionsrate von $1{,}49 < r < 1{,}77$ wird für die Jugendmortalität ein Intervall von $0{,}64 < m_j < 0{,}76$ abgeleitet. Unter Zugrundelegung dieser Intervalle werden Angaben zur Altersstruktur der Population, dargestellt in Diagrammen, gemacht, sowie Intervalle für Lebenserwartung und Durchschnittsalter angegeben. Das Höchstalter wird zwischen 10 und 13 Jahren kalkuliert. Unter der Voraussetzung, daß mit den primären Abundanzfaktoren, die Mittelwerte für die Gesamtheit der Individuen der Population sein müssen, ein Vermehrungskoeffizient der Population von etwa 1 realisiert wird, kennzeichnet die ‚durchschnittliche Lebensfertilität' F_D das (auf flügge werdende Jungvögel bezogene) artspezifische Reproduktions-/Sterblichkeitsverhältnis. F_D liegt beim Sumpfrohrsänger der untersuchten Population innerhalb der Grenzen $2{,}76 < F_D < 4{,}11$.

The mortality rate of the Marsh Warbler *(Acrocephalus palustris)* **and parameters derived therefrom**

Originating from 80 recaptures achieved in two adjacent, longterm investigated breeding populations of the Marsh Warbler the adult mortality rate was calculated at $0.43 < m_a < 0.54$. Based on these values and a reproduction rate of $1.49 < r < 1.77$ an interval for the juvenile mortality is derived at $0.64 < m_j < 0.76$. Applying these intervals, data on the age pattern of the population illustrated by graphs are given, and intervals on life expectation and average age are represented. The maximum age is calculated between 10 and 13 years. The 'average fertility of live' F_D designates the relation reproduction/mortality of the species, refered to fledged juveniles. Supposition for it is that by the primary factors of abundance a coefficient of population growth about 1 will be realised. F_D of the researched population of the Marsh Warbler is placed within the limits $2.76 < F_D < 4.11$.

1. Vorbemerkung

Obwohl zu wesentlichen Aspekten der Biologie des Sumpfrohrsängers aus neuerer Zeit aufschlußreiche Populationen vorliegen (DOWSETT-LEMAIRE 1978, 1979, 1980, 1981, FRANZ 1981, LEISLER 1975, PEARSON 1982, PETRIK 1983, SCHULZE-HAGEN 1983, 1984, WIPRÄCHTIGER 1976), sind bisher kaum Angaben über die Mortalität (und daraus abzuleitender Parameter wie Durchschnittsalter, Lebenserwartung, Altersaufbau von Brutbeständen), den individuellen Reproduktionserfolg und die Brutplatztreue bekannt geworden.

Es wird der Versuch unternommen, aus der zeitlichen Verteilung der Kontrollfänge von den auf 2 dichtbesiedelten Brutgebieten bei Schollene (Kreis Havelberg) möglichst

* Vortrag beim 3. Symposium „Dynamik und Umweltbeziehungen von Vogelpopulationen" in Neubrandenburg, 1985

umfassend markierten Brutvögeln die Mortalitätsrate der adulten Sumpfrohrsänger zu berechnen. Aus der Adultmortalität und der individuellen Reproduktionsrate wird eine Näherungsgleichung für die Jugendmortalität abgeleitet. Mit den numerischen Werten beider Mortalitätsraten lassen sich weitere Parameter angeben.
Das vorliegende Material ist vom Umfang her noch zu gering, um die gestellte Aufgabe mit der wünschenswerten Genauigkeit lösen zu können. Die mitgeteilten Ergebnisse bedürfen der Bestätigung bzw. Präzisierung.
Obwohl das mathematische Modell für die Berechnung der Mortalität nach der Fang-Wiederfangmethode von LESLIE u. CHITTY (1951) bereits vor nunmehr dreieinhalb Jahrzehnten angegeben wurde, hat man sich in der Ornithologie dieses Verfahrens bisher nur wenig bedient (LONG 1975). Durch Planberingung läßt sich von vielen Vogelarten mit wenigen Mitarbeitern in relativ kurzer Zeit mehr Material aus Kontrollfängen zusammenbringen, als das mit vergleichsweise vielen auf einem ungleich größeren Territorium zerstreut arbeitenden Beringern über die zu erwartende Rückmeldequote von Totfunden möglich ist. Das gilt im besonderen für die kleinen Singvögel (s. auch SIEFKE, KNEIS, GÖRNER 1983). Deshalb werden das Rechenschema und die Zahlenrechnungen nachvollziehbar dargestellt.

2. Material und Methode

Die im Niederungsgebiet der Unterhavel liegenden Untersuchungsgebiete (UG) sind knapp 2 km voneinander entfernt (STEIN 1985). Im UG A 1, einem von Gräben, Uferlinien, Baum- und Buschreihen sowie Rainen durchzogenen Flachmoor, wurden fast nur diese Strukturen besiedelt. Für die 1300 m Strukturlinienlänge betrug die Siedlungsdichte (SD) von 1974–1985 im Mittel 1,1 BP/100 m. Das UG A 2 hat eine Größe von 6,1 ha. Neben einem kleinen Phragmitesbestand wird es hauptsächlich durch einen großen, strukturierten Brennesselbestand gekennzeichnet. Weidengebüsch war in kleinen Gruppen vorhanden. Durch Einschlag des Gehölzes und Beweidung trat ab 1984 ein bedeutender Habitatverlust ein. Die SD betrug von 1979–1985 im Mittel 21,4 BP/10 ha.
Über so viele Jahre war eine kontinuierliche Feldarbeit über die ganze Brutzeit nicht zu realisieren; sie beschränkte sich meistens auf die letzte Maipentade und die 3. Junipentade. Die Brutvögel sind nach eigenen Feststellungen bis Ende Mai im Mittel etwa zu 80 % und bis Mitte Juni vollständig eingetroffen. Damit war theoretisch die Fangmöglichkeit fast aller in den UG zur Brut schreitender Sumpfrohrsänger gegeben. Jedoch gelang ihr Fang nicht vollständig. Es wird eingeschätzt, daß die Abfangquote – unter Ausklammerung der ersten Jahre – bei den ♂ 80–90 % und bei den ♀ 40–50 % betrug. Die geringere Abfangquote der ♀ resultiert aus deren geringerer Aktivität und der Tatsache, daß die Fanggeräte – ausschließlich Japannetze – nicht systematisch an den Nestern aufgestellt waren.
Eine systematische Nestersuche mußte aus Zeitgründen unterbleiben, es fehlen also Angaben zum Bruterfolg der kontrollierten Brutkollektive. Der Anteil beringter Nestlinge an allen Beringungen ist unbedeutend. Für die Kalkulation der Reproduktionsrate wurden Angaben zum Bruterfolg aus anderen Untersuchungen verwendet (DOWSETT-LEMAIRE 1981, FRANZ 1981, SCHULZE-HAGEN 1983, PETRIK 1983).
In den Brutgebieten treten auch Sumpfrohrsänger auf, die aus unterschiedlichen Gründen hier keine Brutvögel werden. Es kann sich sowohl um Individuen handeln, die den Heimzug hier zur Nahrungsaufnahme und Rast unterbrochen hatten, als auch um ♂, denen es nicht gelang, ein Territorium zu besetzen, zu verteidigen oder ein ♀ zu binden. Ihre Zahl wird über die ganze Brutzeit, gemessen an den hiesigen Brutvögeln, beträchtlich sein. Diese Vögel verlassen in der Regel das Gebiet nach wenigen Tagen oder noch schneller wieder. Mit längerem Verweilen solcher Nichtbrüter ist am ehesten zu fortgeschrittener Brutzeit zu rechnen. An Fangtagen werden die gerade anwesenden Nichtbrüter mitgefangen. Sie sind meistens nicht von den Brutvögeln sicher zu trennen. Infolge der mehr oder weniger ausgeprägten Brutgebietstreue ist die Wiederfangwahrscheinlichkeit der Nichtbrüter gegenüber den hiesigen Brutvögeln geringer.

Von den überwiegend zu frühen Terminen markierten geschlechtlich nicht identifizierten Individuen (Abb. 1) erfolgte nur ein Wiederfang im nächsten Jahr. Ähnlich ist die Situation bei den zu späteren Terminen (um Mitte Juni) noch intensiv singenden und gefangenen ♂. In beiden Fällen wird es sich überwiegend um Nichtbrüter gehandelt haben. Die Passage eines Pulks wurde 1982 in einem linienförmigen Brutgebiet bei Magdeburg registriert: Am 21. 5. gelangen 17 Erstfänge, bei gleicher Fangintensität wurde von jenen am 22. noch 1 ♂ kontrolliert, am 23. kein Individuum mehr.

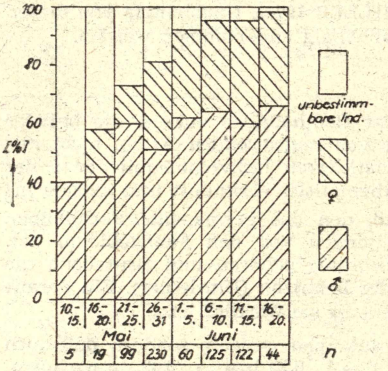

Abb. 1
Einordnung der Erstfänge nach dem Geschlecht in Abhängigkeit vom Datum des Fangs

Die zunächst mit den Grenzen der UG genau übereinstimmenden Fanggebiete wurden später geringfügig erweitert, da infolge sich verändernder Habitatstrukturen im Verlaufe der Jahre einige an die UG angrenzende Habitate stärker besiedelt wurden.
Die Zahlen der erzielten Erst- (EF) und Wiederfänge (WF) und ihre Relationen zeigt Tab. 1. Die Unterscheidung der Geschlechter erfolgte nach der Ausbildung der Bauch- und Genitalregion (BUB 1985). Abbildung 1 zeigt die Einordnung der EF nach dem Geschlecht in Abhängigkeit vom Datum. In den Zahlen sind auch EF aus einem Brutgebiet bei Magdeburg enthalten. In der letzten Maipentade waren etwa 80 % der EF geschlechtlich bestimmbar, nach dem 6. 6. nahezu alle.

Tabelle 1
Nach Geschlechtern aufgeschlüsselte Erst- und Wiederfänge und deren Quotienten. WF_i bezeichnet die Zahl der verschiedene Individuen betreffenden Wiederfänge

	EF	WF	WF_i	$\frac{WF}{EF} \cdot 100$	$\frac{WF_i}{EF} \cdot 100$
♂	305	67	48	22,0	15,7
♀	161	12	11	7,5	6,8
unb.	70	1	1	1,4	1,4
Σ	536	80	60	14,9	11,2
$\frac{♂}{\Sigma} \cdot 100$	56,9	83,7	80,0		
$\frac{♀}{\Sigma} \cdot 100$	30,0	15,0	18,3		
$\frac{unb.}{\Sigma} \cdot 100$	13,1	1,3	1,7		

3. Mortalität

Singvögel unterliegen im juvenilen Alter einer größeren Mortalität als in der sich anschließenden Lebenszeit. Dieser Sachverhalt ist durch eine Vielzahl von Untersuchungen gesichert (z. B. BATTEN 1973 für die Amsel). Es wird daher zwischen Jugend- und Adultmortalität, m_j und m_a, unterschieden. m_a wird allgemein als altersunabhängig angenommen, jedoch ergeben sich bei einer Reihe von Arten beträchtliche Differenzen zwischen dem nachgewiesenen Höchstalter und dem nach altersunabhängiger m_a-Rate errechenbaren Höchstalter, so daß auch an eine altersabhängig wirkende Komponente gedacht wird (BOTKIN u. MILLER 1974). Unabhängig von diesen Überlegungen soll m_a im folgenden als altersunabhängig angenommen werden.

3.1. *Adultmortalität*

Das Modell von LESLIE u. CHITTY (1951) setzt Bedingungen voraus, die bei der Untersuchung von Vogelpopulationen, besonders von migrierenden Arten, nicht alle erfüllbar sind. Im Prinzip werden Zahlen der markierten Individuen mit denen der in den nachfolgenden Jahren kontrollierten mathematisch verknüpft und daraus m_a abgeleitet. Schwer einzuschätzen ist der Einfluß, den das permanente Fernbleiben eines Teils der noch lebenden markierten Individuen von den Fanggebieten hat. Hierzu werden die zufällig mitgefangenen Nichtbrüter gehören und Brutvögel, die das Brutgebiet des Markierungsjahres nicht wieder benutzen (Umsiedler). Ein daraus resultierender Fehler würde m_a größer ausweisen, als sie wirklich ist.

Tabelle 1 zeigt, daß nicht nur weniger ♀ als ♂ gefangen werden, sondern daß auch die WF-Quote der ♀ bedeutend niedriger ist (♂ : ♀ = 1 : 0,34 bzw. 1 : 0,43, je nachdem, ob WF-Ereignisse oder Individuen betrachtet werden). Der Grund dürfte wohl kaum in einer höheren Mortalität der ♀ zu suchen sein, sondern in deren weniger ausgeprägter Brutgebietstreue. Noch kleiner ist die WF-Quote der geschlechtlich nicht identifizierten Gruppen, deren geringe spätere Frequentierung der Fanggebiete schon erörtert wurde. Um eine Einschätzung der Empfindlichkeit des Verfahrens gegen unterschiedliche WF-Häufigkeiten geben zu können, werden die ♂, sowie alle Individuen (♂, ♀ und unbestimmte) getrennt bearbeitet.

Die einzelnen Schritte zur Berechnung von m_a werden am Material der ♂ übersichtlich dargestellt:

1. Die EF und WF werden jahresweise aufgelistet (Tab. 2). Die Ergebnisse der einzelnen Untersuchungsjahre ($j = 1, \ldots, k$) stehen in den Spalten. Die WF sind in WF-Intervalle ($i = 1, \ldots, n$) aufgeschlüsselt. Rechts werden die Zeilensummen ausgewiesen.
2. Die für die Kontrollintervalle i als markiert zu geltenden ♂ B_i werden aus Tab. 2 abgeleitet, indem die Gleichung im Tabellenkopf für alle i berechnet wird (Tab. 3).
3. Der Tab. 2 ist nicht zu entnehmen, in welchen Kombinationen die WF-Ereignisse der einzelnen Individuen auftraten. Die 67 WF der 48 ♂ verteilen sich auf die 6 den jeweiligen EF folgenden Jahre ($t = 1, \ldots, 6$) und können in 21 Kombinationen (hier sind 14 realisiert) auftreten, die den 6 Kontrollintervallen zuzuordnen sind. Bei umfangreichen Material empfiehlt sich zur Wahrung der Übersichtlichkeit die Bildung von Vorgruppen aus den Primärdaten! (Tab. 4).
4. Die Angaben der Tab. 4 werden den zutreffenden Kombinationen der Tab. 5 zugeordnet. Die Spaltensummen ergeben die bewerteten WF-Ereignisse W_i in den Kontrollintervallen i. Diese Bewertung entspricht der Methode B bei LESLIE u. CHITTY (1951). Zum Beispiel erscheinen die im 1., 2. und 3. Jahr nach dem EF kontrollierten ♂ in den Rubriken der Kombinationen 0-1, 0-2, 0-3, 1-2, 2-3, 1-3; die im 2. und 4. Jahr nach dem EF kontrollierten in den Rubriken 0-2, 0-4 und 2-4.

Tabelle 2

Im Untersuchungszeitraum jährlich erzielte Erstfänge (EF) und Wiederfänge (WF) von Sumpfrohrsänger-♂
Untersuchungsjahr $j = 1, \ldots, k$ ($k = 15$); Kontrollintervall $i = 1, \ldots, n$ ($n = 6$)

	Jahr	1971	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	
	j	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	$\sum_j$
	EF_j	4	11	7	8	15	30	26	26	28	31	15	29	32	18	25	$\sum_j EF_j = 305$
i	WF_j	0	0	0	4	2	1	8	6	6	4	5	6	11	7	7	$\sum_j WF_j = 67$
1	$WF_{j,1}$				2	1		7	4	3	1	3	4	6	2	4	$\sum_j WF_{j,1} = 37$
2	$WF_{j,2}$				2	1			1	1	1	1	2	3	3	1	$\sum_j WF_{j,2} = 16$
3	$WF_{j,3}$						1			2	1	1			2		$\sum_j WF_{j,3} = 7$
4	$WF_{j,4}$								1		1					1	$\sum_j WF_{j,4} = 3$
5	$WF_{j,5}$							1						2			$\sum_j WF_{j,5} = 3$
6	$WF_{j,6}$															1	$\sum_j WF_{j,6} = 1$

Tabelle 3

Berechnung der bewerteten beringten Sumpfrohrsänger-♂

i	$\left(\sum_{j=1}^{(k+1)-i} EF_j + \sum_{j=1}^{(k+1)-i} WF_j\right)$	$-(EF_{(k+1)-i}$	$+ WF_{(k+1)-i})$	$= B_i$
1	305	67	25	7	340
2	280	60	18	7	315
3	262	53	32	11	272
4	230	42	29	6	237
5	201	36	15	5	217
6	186	31	31	4	182

Tabelle 4 *Zusammenstellung der zeitlichen Folge der individuellen Wiederfangergebnisse der Sumpfrohrsänger-♂ in Vorgruppen*

t	1	2	3	4	5	6
	25					
	8	8				
		4				
	1	1	1			
	1		1			
		1	1			
			1			
	1		1	1		
			1	1		
				1		
	1				1	
		1	1		1	
		1			1	
						1

Tabelle 5 *Gruppierung der Wiederfangereignisse der Sumpfrohrsänger-♂ nach der Methode B von LESLIE und CHITTY* (1951)

$t_0 - t_{1,\ldots,6}$	0–1	0–2	0–3	0–4	0–5	0–6
P	37	16	7	3	3	1
$t_1 - t_{2,\ldots,6}$	1–2	1–3	1–4	1–5	1–6	
P	9	3	1	1	–	
$t_2 - t_{3,\ldots,6}$	2–3	2–4	2–5	2–6		
P	3	–	2	–		
$t_3 - t_{4,\ldots,6}$	3–4	3–5	3–6			
P	2	1	–			
$t_4 - t_{5,6}$	4–5	4–6				
P	–	–				
$t_5 - t_6$	5–6					
P	–					
i	1	2	3	4	5	6
W_i	51	20	10	4	3	1

Tabelle 6

Datensatz zur Berechnung der Adultmortalität der Sumpfrohrsänger-♂

i	B_i	W_i	$a_i = \frac{W_i}{B_i} 100$	$\lg a_i$
1	340	51	15,000	1,176
2	315	20	6,349	0,803
3	272	10	3,676	0,565
4	237	4	1,688	0,227
5	217	3	1,382	0,141
6	182	1	0,549	−0,260

5. LESLIE u. CHITTY (1951) haben den Parameter Mortalität aus den aufbereiteten Daten durch ein Iterationsverfahren errechnet. LONG (1974) bedient sich der Regressionsanalyse, die auch hier angewendet werden soll. Dazu werden die B_i und W_i in Tab. 6 miteinander verknüpft. Die Reihe der Prozenthäufigkeiten a_i wird durch die Transformation $\lg a_i$ linearisiert.

6. Die $\lg a_i$ werden einer Regressionsanalyse unterzogen, und zwar wird der gewichtete Regressionskoeffizient b_g berechnet. Damit wird der größere Zufallscharakter, der den mit wachsenden i zwingend kleiner werdenden W_i anhaftet, berücksichtigt, indem sich das „Gewicht" der W_i mit i in bestimmter Weise ändert. Zur Berechnung von b_g siehe Anhang. Man erhält $b_g = -0{,}292$.

7. Aus der bei LONG (1975) angegebenen Beziehung

$$a_i = a_0 (1 - m_a)^i \tag{1a}$$

worin $a_0 = a_i$ $(i = 0)$, wird mit

$$b_g = \frac{\lg a_i - \lg a_0}{i} \tag{1b}$$

$$m_a = 1 - \frac{1}{10^{-b_g}}. \tag{1c}$$

Gleichung (1c) ist in Abb. 2 graphisch dargestellt.
Es wird schließlich $m_a = 0{,}49$.

8. Für den Regressionskoeffizienten b_g ergibt sich bei Prüfung mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit $\alpha = 0{,}05$ ein Konfidenzintervall von $-0{,}347 < b_g < -0{,}236$

Die Berechnung der Prüffunktion und des Konfidenzintervalls wird im Anhang erläutert. Das Konfidenzintervall für m_a erhält man aus den Konfidenzgrenzen

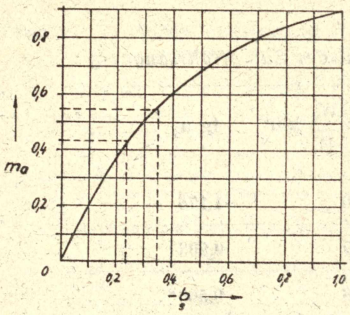

Abb. 2
Diagramm der Funktion nach Gleichung (1c)

von b nach (1c) zu

$0{,}43 < m_a < 0{,}54$

Dieses Intervall enthält den nach dieser Methode berechneten Parameter m_a mit einer Wahrscheinlichkeit von $1 - \alpha = 0{,}95 \triangleq 95\,\%$.

Die Berechnung aus dem heterogeneren Gesamtmaterial ergibt $m_a = 0{,}51$ mit einem erwartungsgemäß größeren Konfidenzintervall $0{,}40 < m_a < 0{,}60$. Die geringere WF-Quote hat m_a nur geringfügig erhöht. Abbildung 3 zeigt die Regressionsgeraden für beide Rechnungen mit den eingetragenen x_i, y_i ($y_i = \lg a_i$). Die parallel zur y-Achse vorhandenen Abweichungen zu den entsprechenden x_i, $\hat{y}_i$-Koordinaten der Regressionsgeraden weisen auf die erreichbare Güte der Anpassung und damit auf die zu erwartenden Konfidenzgrenzen des aus den x_i, y_i konstruierten Regressionskoeffizienten hin.

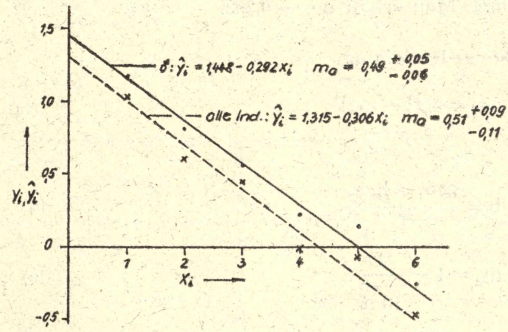

Abb. 3
Regressionsgeraden zur Berechnung der Adultmortalität der beiden ausgewerteten Gruppen

Eine Verbesserung der Anpassung und damit numerische Werte für den Parameter m_a mit kürzeren Konfidenzintervallen sind bei Vergrößerung des Materials zu erwarten. Es erhöht sich dann auch die Wahrscheinlichkeit der Kontrolle noch älterer Individuen, was zur Vergrößerung der Zahl der WF-Intervalle führt. Mit etwa 200 WF-Ereignissen dürfte eine Aussage über m_a in den Grenzen $\pm 3\,\%$ möglich sein.

Über eine unterschiedliche Mortalität der Geschlechter lassen die Ergebnisse keine schlüssige Aussage zu; m_a der ♀ kann, braucht aber nicht gegenüber der der ♂ anders sein. In der weiteren Betrachtung wird $m_a = 0{,}49$ für beide Geschlechter verwendet.
Die Mindestdauer einer derartigen Untersuchung in Jahren ist durch die zu erwartende Zahl der besetzten WF-Intervalle plus 1 Jahr gegeben; bei kleinen Singvögeln sind das 7–8 Jahre. Eine Verlängerung sollte nur in Hinblick auf eine notwendige Materialvergrößerung erfolgen, da über längere Zeitspannen die Änderung von Populationsparametern zunehmend wahrscheinlich wird. Eine konstante Adultmortalität über den Untersuchungszeitraum – wie sie das Modell fordert – entzieht sich zwar der Kontrolle, ist aber nicht zwingend mit regionalen und erst recht nicht mit lokalen Bestandsveränderungen verbunden, die hauptsächlich über die Fertilität und Dismigration realisiert werden.

3.2. *Jugendmortalität*

Die Jugendmortalität m_j ist in zeitlicher Folge das „Bindeglied" zwischen der individuellen jährlichen Reproduktionsrate r und der Adultmortalität m_a Sie realisiert sich in der Zeit vom Verlassen des Nestes bis zum Erreichen der Geschlechtsreife. Bei den kleineren Singvögeln tritt jene mit dem Beginn des auf das Erbrütungsjahr folgenden Brutzyklus' ein, der bei den migrierenden Arten angenähert mit der Ankunft in den Brutgebieten zusammenfällt. Beim Sumpfrohrsänger dauert diese Zeitspanne 11 Monate, also ein knappes Jahr.
m_j kann methodisch bedingt nicht nach dem von LESLIE u. CHITTY (1951) angegebenen Verfahren ermittelt werden. Überhaupt sind wegen der ausgeprägten Dismigration der Jungvögel des Sumpfrohrsängers nur wenige WF von als Pulli beringten Individuen auf Fangplätzen der Erbrütungsorte zu erwarten.
DOWSETT-LEMAIRE (1978) nennt Rückkehrraten von 0,8 und 3,1 %. Die in Beringungsstatistiken ausgewiesenen beachtlichen Zahlen von Ortsfunden gehen überwiegend auf Kontrollen brutgebietstreuer Individuen zurück, die adult beringt wurden und deren Alter unbekannt bleibt. Selbst die auf Registrierfangplätzen getätigten WF werden überwiegend Individuen betreffen, die zwar juvenil markiert wurden, beim WF aber schon im adulten Alter waren. Damit ist m_j dieser Art aus WF lebender Vögel praktisch nicht zu ermitteln.
m_j kann aus den Daten tot zurückgemeldeter markierter Sumpfrohrsänger errechnet werden, wenn ihr Alter bekannt ist. Voraussetzung ist also Nestlingsberingung. Da wegen der geringen Totfundquote bei dieser Art das erforderliche Material nur langfristig zu erlangen ist, soll ein Näherungsverfahren vorgestellt werden, das sich auf die Verknüpfung von Fertilität und Mortalität gründet.

3.2.1. Populationsökologische Grundlagen

Wenn eine Population als ein Raum-Zeit-System im Sinne der von TIMOFEEFF-RESSOVSKY et al. (1977) gegebenen Definition aufgefaßt wird, dann wird die Größe des Raumes, das Populationsareal, zumindestens vom Dismigrationsverhalten der Art mitbestimmt. Obwohl konkrete Flächenangaben weitestgehend unbekannt sind, gibt es doch Hinweise, daß sie positiv mit der Dismigration (bzw. einer sie kennzeichnenden Maßzahl) korrelieren (SIEFKE 1984). Die geringe Rückkehrrate junger Sumpfrohrsänger zur Lokalität ihrer Geburt berechtigt zur Annahme relativ großer Populationsareale. Daß von dieser Art keine Unterarten bekannt sind, unterstützt diese Schlußfolgerung.
Die Panmixie innerhalb des Systems und die relative Isolation zu benachbarten Populationen bedingen populationsspezifische Fertilitäts- und Mortalitätsraten. Allerdings wird die Fertilität in den vielen mosaikartig über das Areal verteilten Brutkollektiven, die in verschiedenartigen Habitaten reproduzieren und unterschiedlichen

Umwelteinflüssen unterliegen, voneinander abweichen. Das gilt gleichermaßen auch für aufeinanderfolgende Brutzyklen. Die die Population kennzeichnende Fertilität ist der Mittelwert über Raum und Zeit dieses Parameters der Brutkollektive. Mit brutbiologischen Untersuchungen können wegen ihrer zwangsläufig lokalen Begrenztheit nur die Fertilitätsraten einzelner Bestände ermittelt werden. Für eine repräsentative Aussage sind Ergebnisse von mehreren mehrjährigen Untersuchungen zu mitteln.
Die nach der Fang/Wiederfangmethode lokal ermittelte Adultmortalität unterliegt dieser Einschränkung nicht oder doch nur geringfügig. Das gilt grundsätzlich auch für die Jugendmortalität. Die Gründe: In den Brutkollektiven erfolgt jährlich neben der Ergänzung der Bestände durch einjährige Vögel, die über das ganze Populationsareal zerstreut erbrütet wurden, auch eine Fluktuation eines Teils der älteren Vögel infolge nur partieller Brutgebietstreue. Das Untersuchungsmaterial kommt also aus dem gesamten Populationsareal. Noch wesentlicher ist, daß adulte Sumpfrohrsänger nur 2 Monate des Jahres, juvenile höchstens 1 Monat, im engeren Brutgebiet verweilen, die Mortalität sich aber über ein volles Jahr, überwiegend während der Migration und im Winterquartier, realisiert.
Die Gesamtheit der Individuen einer Population g kann für die Jahre t und t + 1 beschrieben werden durch

$$g_{t+1} = g_t\left[r_t\left(1 - m_{jt/t+1}\right) + \left(1 - m_{at/t+1}\right)\right] \tag{2}$$

„Meßzeiten" von g_t und g_{t+1} in Gl. (2) sind die Zeitpunkte sogleich nach der Ankunft der Population im Brutareal. Zu- und Abwanderung über die Grenzen der Population werden vernachlässigt bzw. finden in Gl. (2) keine Berücksichtigung.
Populare Bestandsveränderungen können grundsätzlich über die Fertilität oder die Mortalität oder über das Zusammenwirken beider Parameter erfolgen. Die Fertilität hat jedoch wohl die größere Regelfunktion, da sich die Reproduktion ortsgebunden in kurzer Zeit vollzieht und „empfindlicher" auf Umwelteinflüsse reagiert, während die Mortalitätsraten über eine Jahresspanne zustandekommen, in der die Vögel vergleichsweise weniger ortsgebunden sind und migrierende Arten große Mobilität entwickeln.
Zeitreihen der Größe von Vogelpopulationen sind gekennzeichnet von periodischen Veränderungen und von unregelmäßigen Schwankungen um die Trendkurve. Die periodischen Veränderungen haben ihre Ursache in mehrjährigen von 1,0 positiv bzw. negativ abweichenden Vermehrungskoeffizienten (infolge über- bzw. unterdurchschnittlicher Reproduktionrsaten), die infolge des potentiell-funktionalen Zusammenhangs mit der Individuenzahl schnell zu drastischen Bestandszu- bzw. -abnahmen führen. Der Regelmechanismus des Systems paßt die Individuenzahl ständig — allerdings mit Zeitverzug — an die jeweilige Umweltkapazität optimal an.
Werden ständig in eine Richtung wirkende Einflüsse ausgeschlossen, pendelt die jährlich voneinander abweichende Gesamtheit der Individuen der Population über eine genügend lange Zeit um einen Mittelwert $\overline{G}$, der einem mittleren Vermehrungskoeffizienten von $v = 1{,}0$ entspricht. Unter dieser Voraussetzung geht Gl. (2) über in Gl. (3), wenn darin r und formal auch m_j und m_a die Mittelwerte der popularen Parameter sind.

$$r\left(1 - m_j\right) + \left(1 - m_a\right) = 1 \tag{3}$$

Gl. (3) ist nach m_j aufzulösen

$$m_j = \frac{r - m_a}{r} \tag{4}$$

Den Forderungen zur Ermittlung von r für eine Population i. o. s. kann in der Praxis kaum voll entsprochen werden. Deshalb kann für r nur ein Intervall angegeben werden, daß den Parameter nach Abwägung verschiedener Umstände einschließt. Da auch m_a aus einer Bereichsschätzung hervorgegangen ist, ist das Intervall der nach

Gl. (4) ermittelten m_j relativ lang. Gl. (4) ist im interessierenden Bereich als Nomogramm dargestellt (Abb. 4). Mit der in 3.2.2. kalkulierten popularen Reproduktionsrate wird: $0{,}64 < m_j < 0{,}76$.

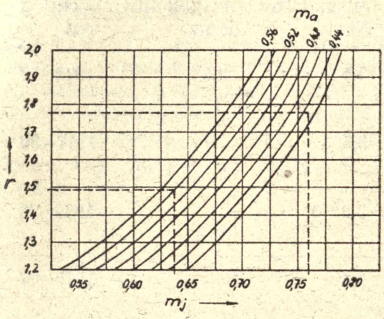

Abb. 4
Nomogramm der Funktion nach Gleichung (4)

3.2.2. Kalkulation der Reproduktionsrate

Die populare Reproduktionsrate r ist die im Mittel auf jedes Individuum der Population entfallende Anzahl der Jungvögel pro Brutzyklus, die das Nest verlassen, unabhängig vom Geschlecht und von einer Beteiligung/Nichtbeteiligung an der Reproduktion. Gemäß 3.2.1. ist r auch der Mittelwert dieses Parameters aus mehreren mehrjährigen Untersuchungen in verschiedenen Lokalitäten des Populationsareals.
Die meisten brutbiologischen Untersuchungen weisen nur die Zahl der in den untersuchten Nestern erfolgreich aufgezogenen Jungvögel pro Nest aus, den Nesterfolg e. Nur gelegentlich werden Angaben zur Zahl der ausgeflogenen Jungvögel pro Brutpaar gemacht. Die Ableitung von r aus e als Basiswert verlangt also noch die Berücksichtigung des Bruterfolges pro Brutpaar und des Teils der nicht an der Reproduktion beteiligten Individuen der Population. Das kann durch Faktoren erfolgen. Es ist dann

$$r = \frac{e f_1 f_2}{2} \qquad (5)$$

mit e = Nesterfolg, Anzahl der das Nest verlassenen Jungvögel pro untersuchtes Nest mit Einschluß der Nester ohne Erfolg
f_1 = Quotient Brutpaarerfolg/Nesterfolg ($f_1 \geqq 1$)
f_2 = Quotient reproduzierende Individuen/Gesamtheit der Individuen der Population ($f_2 \leqq 1$)
Für die Kalkulation von r werden die Ergebnisse der Untersuchungen der Tab. 7 verwendet.
Aus den 724 Nestern der Tab. 7 ergibt sich ein gewogenes arithmetisches Mittel für e = 3,18. Das Intervall dieses Mittelwertes soll mit $3{,}15 < e < 3{,}25$ angenommen werden.
Zum Faktor f_1: Er muß geringfügig > 1 sein, weil von den untersuchten Nestern einige mit Sicherheit Ersatzbruten zuzuordnen sind. Lediglich DOWSETT-LEMAIRE (1981) kann Angaben zum Bruterfolg/Paar [1] machen, da sie alle Vögel individuell kontrollierte. Es ist dort $f_1 = 1{,}12$; es werden aber vergleichsweise hohe Brutverluste ausgewiesen, so daß der populare Mittelwert geringer zu erwarten ist; er wird in den Grenzen $1{,}05 < f_1 < 1{,}10$ liegen.
Zum Faktor f_2: Konkrete Angaben hierzu sind kaum zu erlangen. Auf keinen Fall dürfen alle in den UG nur zeitweilig anwesenden Nichtbrüter pauschal zu den nichtreproduzierenden Individuen der Population gerechnet werden. Geht man davon aus,

Tabelle 7
Nest- und Bruterfolg nach Untersuchungen verschiedener Autoren

Autor	Gebiet	untersuchte Nester n	Nesterfolg ausgefl Juv Nest	Bruterfolg ausgefl Juv Paar	Untersuchungszeit
DOWSETT-LEMAIRE (1981)	Belgien	137	2,5	2,8	1975–77
FRANZ (1981)	BRD	140	3,5		1977–80
SCHULZE-HAGEN (1983)	BRD	297	3,2		1969–73
PETRIK (1983)	CSSR	150	3,4		1970–77

daß sicher nicht mehr als 10 % und nicht weniger als 1 % der Individuen der Population von der Reproduktion ausgeschlossen sein werden, gilt $0{,}90 < f_2 < 0{,}99$. Damit wird $1{,}49 < r < 1{,}77$.

4. Struktur der Population

Mit den numerischen Werten der Mortalitätsparameter und der Reproduktionsrate bzw. mit ihren Konfidenzgrenzen können Intervalle für weitere, die Population kennzeichnende sekundäre Parameter angegeben werden. Unter Verwendung der mathematischen Grundlagen der Demographie (z. B. FÖRSTER u. GIERSDORF 1976) ergeben sich für den hier vorliegenden Sonderfall, nämlich konstante Mortalitäts- und Reproduktionsraten, spezifische Gleichungen, die prinzipiell Hochrechnungen von m_a und/oder r über die Zeit t mit unterschiedlicher Zielstellung sind. Die nachfolgenden Gleichungen sind bei Berücksichtigung dieser Bedingungen entwickelt. Unter der Voraussetzung, daß die primären Parameter entsprechend Gl. (4) miteinander verknüpft sind, ergeben sich eine Reihe zusätzlicher, zum Teil einfacherer Beziehungen. $t = 0, 1, \ldots, \omega$ bezeichnet das vollendete Alter in Jahren. Die Ankunft im Brutgebiet fällt für alle Individuen nahezu mit der Vollendung voller Lebensjahre zusammen. Die vorjährig juvenilen – zum Zeitpunkt des Flüggewerdens „nulljährigen" Individuen ($t = 0$) – sind dann einjährig ($t = 1$), ein Jahr später zweijährig ($t = 2$) usw. Das höchste berücksichtigte Alter sei $t = \omega$. Einerseits entspricht ω dem wahrscheinlichen Höchstalter, andererseits wird mit ω annähernd die Grenzsumme der unendlichen konvergenten Reihen der Typen a^t und $a^t t$ $(0 < a < 1)$ erreicht, woraus sich erhebliche Vereinfachungen ergeben. Für den Sumpfrohrsänger wird empirisch $\omega = 13$ Jahre gewählt.

Dem Nomogramm (Abb. 4) der Gl. (4) ist zu entnehmen, daß die untere Intervallgrenze von m_j mit der oberen von m_a verbunden ist und umgekehrt. Ein solcher Zusammenhang besteht bei einigen nachfolgenden Rechnungen nicht mehr ausschließlich. Bei der Altersstruktur und beim Durchschnittsalter erhält man (für Teilbereiche) erst durch die Verrechnung der Mitte des Intervalls von m_j mit den Grenzen von m_a die wahren Bereiche dieser Parameter.

Die Größe von Vogelpopulationen ändert sich im Jahresrhythmus streng periodisch. Mit dem Auftreten der Jungvögel erreicht die Individuenzahl abrupt einen Gipfel, um bis zum gleichen Zeitpunkt des Folgejahres auf ein Minimum abzusinken. Für

diesen Zeitpunkt im Jahr – also Ende Juni – gelten die Parameter, sie können sich demzufolge nur auf den Adultbestand, nur auf die gerade flüggen Jungvögel oder auf die Gesamtheit der Individuen beziehen.

4.1. *Altersstruktur*

Von Interesse sind Angaben über die Reduktion einer Generation und zur altersmäßigen Zusammensetzung der Individuen der Population. Dabei ist die Annahme verschiedener Anfangsbedingungen möglich; es sind dann unterschiedlich aufgebaute Gleichungen für die gleiche Zielgröße wirksam.
Die Prozentanteile der nach t Jahren noch lebenden Individuen einer Generation l_t lassen sich mit den Gl. (6a, b) und (7) berechnen, ihre Diagramme zeigen die Abb. 5 und 6.

$$t = 0 \qquad l_0 = 100\ [\%] \tag{6a}$$

$$t = 1, \ldots, \omega \qquad l_t = (1 - m_j)(1 - m_a)^{t-1}\, 100\ [\%] \tag{6b}$$

$$t = 1, \ldots, \omega;\ l_1 = 100\%;\ l_t = (1 - m_a)^{t-1}\, 100\ [\%] \tag{7}$$

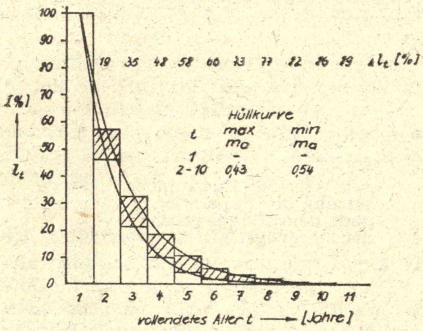

Abb. 5
Zeitliche Reduktion der adulten Individuen einer Population. Gesamtheit der Individuen bei t = 1 gleich 100 %

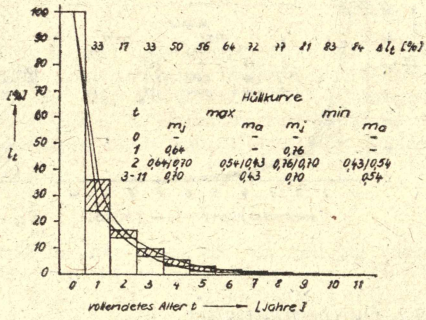

Abb. 6
Zeitliche Reduktion eines Jahrgangs juveniler Individuen einer Population. Gesamtheit der juvenilen Individuen bei t = 0 gleich 100 %

Die Prozentanteile der verschiedenen zu gleicher Zeit nebeneinander lebenden Generationen, die altersmäßige Zusammensetzung der Population z_t vor und nach dem Flüggewerden der Jungvögel nach den Gl. (8) und (9a, b) zeigen die Abb. 7 und 8.

$$t = 1, \ldots, \omega \qquad z_t = m_a (1 - m_a)^{t-1}\, 100\ [\%] \tag{8}$$

$$t = 0 \qquad z_t = \frac{r}{1 + r}\, 100\ [\%] \tag{9a}$$

$$t = 1, \ldots, \omega \qquad z_t = \frac{m_a (1 - m_a)^{t-1}}{1 + r}\, 100\ [\%] \tag{9b}$$

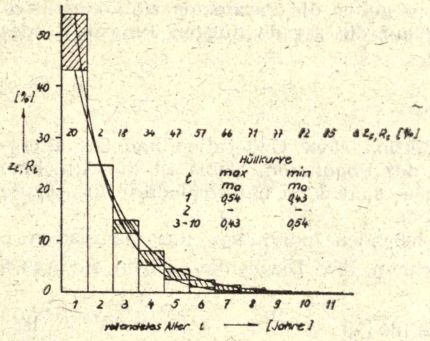

Abb. 7
Altersgemäße Zusammensetzung der Population nach Beendigung des Heimzuges

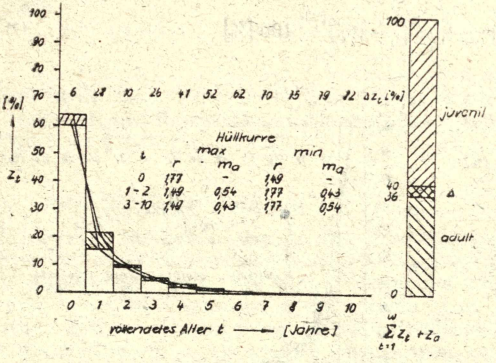

Abb. 8
Altersgemäße Zusammensetzung der Population nach dem Flüggewerden der Jungvögel

4.2. *Durchschnittsalter*

Das Durchschnittsalter D der Gesamtheit der Individuen der Population pendelt zyklisch zwischen 2 Extremwerten: Es ist am höchsten, wenn die Sumpfrohrsänger das Brutareal bezogen haben und die Population nur aus adulten Individuen besteht D_a und am niedrigsten, wenn die Jungvögel flügge geworden sind $D_{a;j}$. Der Abfall erfolgt abrupt, während sich der Anstieg über die Spanne eines Jahres erstreckt. Die Veränderungen sind mit einer Sägezahnkurve vergleichbar.

Mit den Gl. (10) und (11) erhält man für D:

$$1{,}85 < D_a < 2{,}33 \text{ Jahre}$$
$$0{,}66 < D_{a,j} < 0{,}96 \text{ Jahre}$$

$$D_a = \frac{1}{m_a} \text{ [Jahre]} \tag{10}$$

$$D_{a,j} = \frac{1 - m_j}{m_a\left[m_a + (1 - m_j)\right]} \text{ [Jahre]} \tag{11}$$

4.3. *Höchstalter*

Die Gl. (6b) nimmt für die nach t Jahren von n_0 flügge gewordenen Jungvögeln noch lebenden Individuen n_t folgende Form an

$$t = 1, \ldots, \omega \quad n_t = n_0 (1 - m_j)(1 - m_a)^{t-1} \text{ [Ind.]} \tag{12}$$

Die Zahl beliebig alt werdender Individuen ist theoretisch nur von n_0 abhängig. Das ist natürlich falsch; darauf wurde bereits unter 3. hingewiesen. Tabelle 8 zeigt die im wahrscheinlichen Bereich des realen Höchstalters T nach Gl. (12) noch lebenden Individuen, wenn für die Anfangsgröße n_0 Werte vorgegeben werden, die die jährliche Reproduktion der betrachteten Population einschließen könnten.

Tabelle 8
Zur Einschätzung des Höchstalters

n_0	t = 10	11	12	13
10^4	$3 < n_{10} < 15$	$2 < n_{11} < 9$	$0 < n_{12} < 5$	$0 < n_{13} < 3$
10^5	$34 < n_{10} < 152$	$16 < n_{11} < 87$	$7 < n_{12} < 49$	$3 < n_{13} < 28$
10^6	$341 < n_{10} < 1524$	$157 < n_{11} < 869$	$72 < n_{12} < 495$	$33 < n_{13} < 282$

Möglicherweise ist die Berechnung von T nach Gl. (12) angenähert zutreffend, wenn n_0 auf die jährliche Reproduktion der Population begrenzt wird. Mit den Nachweisen eines mindestens 7jährigen ♂ in meinem UG und dem bei RYDZEWSKI (1978) genannten mindestens 8jährigen Vogel kann $10 < T < 13$ durchaus zutreffend sein. Nachweise extrem alter Individuen durch Beringung bleiben auch bei großer Beringungszahl stark zufallsabhängig.

4.4. *Lebenserwartung*

Die mittlere Lebenserwartung L gibt die Zeit in Jahren an, die ein beliebig volle Lebensjahre altes Individuum der Population im Mittel noch leben wird. Es ist kennzeichnend für L, daß sie für die adulten Vögel, die ja einer konstanten Mortalität unterliegen, bis zu den hohen Altersklassen gleich bleibt, also praktisch altersunabhängig ist. Erst in den hohen Altersklassen, die ja nur noch relativ wenige Individuen erreichen, nimmt L ab, um bei $t = \omega + 1$ den Wert Null zu erreichen. Deshalb kann für L der adulten Individuen L_a neben der für $t = 1, \ldots, \omega$ gültigen Gl. (13a) auch eine Näherungsgleichung (13b) angegeben werden, die im Bereich $t = 1, \ldots, \frac{\omega}{2}$ exakt gilt. L der gerade flüggen Jungvögel L_j ist natürlich kleiner als L_a da jene zunächst durch die höhere Jugendmortalität dezimiert werden (Gl. 14).

$$t = 1, \ldots, \omega \quad L_a = \frac{\sum_{t=\omega}^{t} (1 - m_a)^t + \sum_{t=\omega}^{t} (1 - m_a)^{t-1}}{2(1 - m_a)^{t-1}} \text{ [Jahre]} \tag{13a}$$

$$t = 1, \ldots, \frac{\omega}{2} \quad L_a = \frac{2 - m_a}{2 m_a} \text{ [Jahre]} \tag{13b}$$

$$t = 0 \quad L_j = \frac{m_a + 2(1 - m_j)}{2 m_a} \text{ [Jahre]} \tag{14}$$

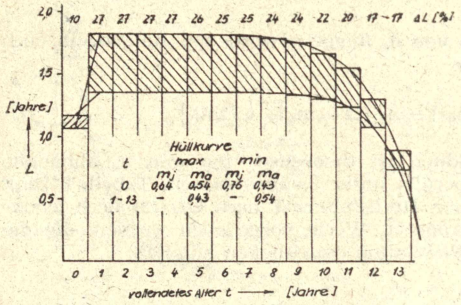

Abb. 9
Abhängigkeit der mittleren Lebenserwartung vom erreichten Alter

Die Gl. (13a) und (14) sind in Abb. 9 als Diagramm dargestellt. Die Summierung in Gl. (13a) ist immer bei $t = \omega$ zu beginnen und abwärts bis zum jeweiligen t auszuführen!

Die Intervalle für L sind also:

$$1{,}35 < L_a < 1{,}83 \text{ Jahre}$$

$$1{,}06 < L_j < 1{,}17 \text{ Jahre}$$

Zwischen L_a und dem Durchschnittsalter der adulten Vögel D_a besteht die Beziehung:

$$L_a = D_a - 0{,}5 \text{ [Jahre]} \tag{15}$$

4.5. *Reproduktionsanteile der Altersklassen*

Die Anteile der verschiedenen Altersklassen an der jährlichen popularen Reproduktion R_t wird durch Gl. (8) beschrieben, deren Diagramm Abb. 7 zeigt.

Die Anteile der verschieden alt werdenden (also der t mal reproduzierenden, bzw. der zwischen t und t + 1 sterbenden) Individuen einer Generation an der Reproduktion(sleistung) einer Generation R_G sind aus Gl. (16) abzuleiten, deren Diagramm in Abb. 10 dargestellt ist.

$$t = 1, \ldots, \omega \quad R_G = m_a t \left[(1 - m_a)^{t-1} - (1 - m_a)^t\right] 100 \quad [\%] \tag{16}$$

Es wird deutlich, daß mit sinkender Adultmortalität die Anteile der älter werdenden Sumpfrohrsänger größer werden. An der unteren Intervallgrenze von m_a ist der Prozentanteil der zweimal reproduzierenden Individuen an R_G schon größer als der der in ihrem zweiten Lebensjahr sterbenden Individuen.

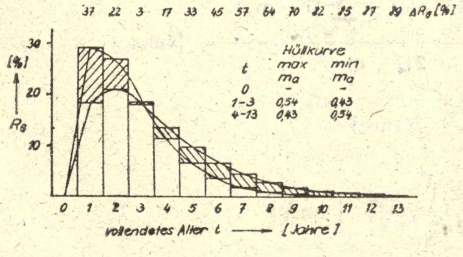

Abb. 10
Anteile der verschieden alt werdenden Individuen einer Generation an der Reproduktion dieser Generation

Allgemein ist eine solche Betrachtung zur Beurteilung, in welchem Maße Merkmale, die bei ein bestimmtes Alter erreichenden Individuen auftreten, vererbt und damit evolutiv wirksam werden könnten, geeignet.
Die ‚mittlere individuelle Lebensfertilität' F_t ist das Produkt aus r und der Zahl der Lebensjahre t, die das Individuum vollendet

$$F_t = rt\,[\text{fl. juv.}] \tag{17}$$

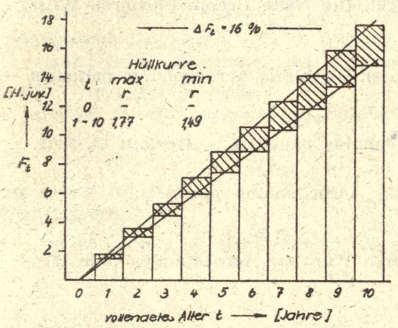

Abb. 11
Die ‚mittlere individuelle Lebensfertilität' in Abhängigkeit vom Alter

Abbildung 11 zeigt das Diagramm der Gl. (17). Wird F_t nur auf ♀ bezogen, sind die numerischen Werte zu verdoppeln. Wesentlicher ist die ‚durchschnittliche Lebensfertilität' F_D der adult werdenden Individuen der Population. Es gilt:

$$F_D = r\,D_a \left[\frac{\text{fl. juv.}}{\text{Ind.}}\right] \tag{18a}$$

$$F_D = \frac{r}{m_a} \left[\frac{\text{fl. juv.}}{\text{Ind.}}\right] \tag{18b}$$

$$2{,}76 < F_D < 4{,}11 \left[\frac{\text{fl. juv.}}{\text{Ind.}}\right]$$

Sofern r, m_j und m_a unabhängig voneinander ermittelt wurden – wie hier nicht der Fall! – und den Kriterien popularer Parameter genügen, gilt für den Vermehrungskoeffizienten v

$$v = F_D(1 - m_j) \tag{19a}$$

$$v = \frac{r(1 - m_j)}{m_a} \tag{19b}$$

Entsprechend der Überlegungen im Abschnitt 3.2.1. ist v nahe 1 zu erwarten. Damit ist F_D zur Kennzeichnung des auf flügge werdende Jungvögel bezogenen Reproduktions-/Sterblichkeitsverhältnisses einer Art unter der Voraussetzung gleichbleibender Populationsgröße geeignet. Für diese Untersuchung, in der der Parameter m_j aus Gl. (4) gewonnen wurde, ist die Anwendung der Gl. (19) unzulässig, denn es wurde ja v = 1 vorausgesetzt.

Für die kritische Durchsicht des Manuskriptentwurfs danke ich den Herren Dr. A. Siefke und Dr. K.-D. Feige. Wertvolle Hinweise und tatkräftige Unterstützung bei der Berechnung der Adultmortalität gab mit Dr. K.-D. Feige.

Literatur

BATTEN, L. A. (1973):
Population Dynamics of Suburban Blackbirds. – Bird study 20, 251–258.

BOTKIN, B., MILLER, R. (1974):
Mortality rates and survival of birds. – American Naturalist 108, 180–192.

BUB, H. (Hrsg.) (1985):
Kennzeichen und Mauser europäischer Singvögel. Die Neue Brehm-Bücherei. Wittenberg-Lutherstadt.

DOWSETT-LEMAIRE, F. (1978):
Annual turnover in a Belgien population of Marsh Warblers, Acrocephalus palustris. – Gerfaut 68, 519–532.

—— (1979):
The sexual bond in the Marsh Warbler Acrocephalus palustris. – Gerfaut 69, 3–12.

—— (1980):
La territorialite chez la Rousserolle verderolle Acrocephalus palustris. – Terre et Vie 34, 45–67.

—— (1981):
Eco-ethological aspects of breeding in the Marsh Warbler, Acrocephalus palustris. – Terre et Vie 35, 437–491.

FÖRSTER, E., GIERSDORF, P. (1976):
Grundlagen der Demographie. Berlin.

FRANZ, D. (1981):
Ergebnisse einer Populationsuntersuchung am Sumpfrohrsänger (Acrocephalus palustris). – Anz. orn. Ges. Bayern 20, 105–126.

KASPAREK, M. (1977):
Beobachtungen am Sumpf- und Teichrohrsänger (Acrocephalus palustris und A. scirpaceus). – Jb. Orn. AG Ostbayern, 42–54.

LEISLER, B. (1975):
Die Bedeutung der Fußmorphologie für die ökologische Sonderung mitteleuropäischer Rohrsänger (Acrocephalus) und Schwirle (Locustella). – J. Orn. 116, 117–153.

LESLIE, P. H., CHITTY, D. (1951):
The estimation of population parameters from data obtained by means of the capture-recapture method. The Maximum Likelihood equations for estimating the death-rate. – Biometrika 38, 269–292.

LONG, R. (1975):
Mortality of Reed Warblers in Jersey. – Ringing and Migration 1, 28–32.

MAUERSBERGER, G. (1984):
Zur Bedeutung des Terminus Population. – Falke 31, 373–377, 391.

PEARSON, D. J. (1982):
The migration and wintering of Palearctic Acrocephalus Warblers in Kenya and Uganda. – Scopus 6, 49–59.

PETRIK, F. (1983):
Breeding biology of the Marsh Warbler (Acrocephalus palustris) in the pond areas of the Ostrava Basin. – Folia. Zool. 32, 137–143.

RYDZEWSKI, W. (1978):
The longevity of ringed birds. – The Ring 96/97, 218–262.

SCHILDMACHER, H. (Hsrg. GREIL, H.) (1982):
Einführung in die Ornithologie. Jena.

SCHULZE-HAGEN, K. (1983):
Der Bruterfolg beim Sumpfrohrsänger (Acrocephalus palustris). – Charadrius 19. 36–45.

—— (1984):
Bruterfolg beim Sumpfrohrsänger (Acrocephalus palustris) in Abhängigkeit von der Nistplatzwahl. – J. Orn. 125, 201–208.

SIEFKE, A. (1984):
Zur Dismigration der Vögel als popularem Phänomen II. Die räumliche Größe von Vogelpopulationen als selbstregulierende Systeme. – Zool. Jb. Syst. **111**, 413–426.

SIEFKE, A, KNEIS, P., GÖRNER, M. (1983):
Die wissenschaftliche Vogelberingung in der DDR. Zielstellungen und Wertigkeiten aus artorientierter Sicht. – Ber. Vogelwarte Hiddensee **4**, 5–53.

STEIN, H. (1985):
Zur Siedlungsdichte des Sumpfrohrsängers (Acrocephalus palustris) im Bezirk Magdeburg. – Apus **6**, 26–34.

TIMOFEEFF-RESSOVSKY, N. V., JABLOKOV, A. N., GLOTOV, N. V. (1977):
Grundriß der Populationslehre. Jena.

WIPRÄCHTIGER, P. (1976):
Beitrag zur Brutbiologie des Sumpfrohrsängers Acrocephalus palustris. – Orn. Beob. **73**, 11–25.

Anmerkung

[1] Bruterfolg/Paar ist nicht korrekt, da ein geringer Teil der ♂ bigam leben kann.

Verfasser: Helmut Stein
Albert-Kuntz-Straße 15
Magdeburg
DDR-3050

Anlage 1

Berechnung des gewichteten Regressionskoeffizienten b_g zur Ableitung der Mortalitätsrate nach Gleichung (1c)

In diesem rein mathematischen Teil werden folgende Symbole verwendet

Kontrollintervall	$i = 1, \ldots, n \quad (n = 6)$
unabhängige Variable X	$x_i = i$
abhängige Variable Y	$y_i = \lg a_i$
Mittelwert von X bzw. Y	$\bar{x}, \bar{y}$
Stichprobenvarianz von X bzw. Y	s_x^2, s_y^2
Gewichtsfaktoren zum i-ten Jahr	$w_i = W_i$
Regressionskoeffizient, gewichtet, von y auf x	$b_{g_y} = b_g$
y_i-Werte der geschätzten Regressionsgerade	$\hat{y}_i$
Bestimmtheitsmaß	B_{xy}
t-Testgröße für $b_g = 0$ gegen $b_g \neq 0$	$\hat{t}_b$
Standardabweichung von b_g	$\hat{s}_b$
Tafelwert der t-Verteilung	$t_{\alpha, f}$
Irrtumswahrscheinlichkeit	α
Anzahl der Freiheitsgrade	f

Tabelle zur Berechnung von b_g aus dem Datensatz der Tab. 6

x_i	y_i	w_i	$w_i x_i$	$w_i x_i^2$	$w_i y_i$	$w_i y_i^2$	$w_i x_i y_i$
1	1,176	51	51	51	59,975	70,532	59,975
2	0,803	20	40	80	16,060	12,895	32,120
3	0,565	10	30	90	5,650	3,192	16,950
4	0,227	4	16	64	0,908	0,206	3,632
5	0,141	3	15	75	0,423	0,060	2,115
6	—0,260	1	6	36	—0,260	0,068	—1,560
21	2,702	89	158	396	82,755	86,953	113,232 $\sum_i$

Anlage 2

$$\underset{g}{b}_y = \frac{\sum_i w_i x_i y_i - \frac{\sum_i w_i x_i \sum_i w_i y_i}{\sum_i w_i}}{\sum_i w_i x_i^2 - \frac{\left(\sum_i w_i x_i\right)^2}{\sum_i w_i}}$$

$$\underset{g}{b}_y = \frac{113{,}232 - \frac{158 \cdot 82{,}755}{89}}{396 - \frac{158^2}{89}}$$

$$\underset{g}{b}_y = -0{,}2916$$

Prüfung des Regressionskoeffizienten $\underset{g}{b}_y$

Vorbereitend sind zu berechnen

$$s_x^2 = \frac{\sum_i w_i x_i^2 - \frac{\left(\sum_i w_i x_i\right)^2}{\sum_i w_i}}{n-1} \qquad s_y^2 = \frac{\sum_i w_i y_i^2 - \frac{\left(\sum_i w_i y_i\right)^2}{\sum_i w_i}}{n-1}$$

$$s_x^2 = \frac{396 - \frac{158^2}{89}}{6-1} \qquad s_y^2 = \frac{86{,}953 - \frac{82{,}755^2}{89}}{6-1}$$

$$s_x^2 = 23{,}101 \qquad s_y^2 = 2{,}001$$

$$B_{xy} = \left(\frac{\sum_i w_i x_i y_i - \frac{1}{\sum_i w_i}\left(\sum_i w_i x_i \sum_i w_i y_i\right)}{\sqrt{\sum_i w_i x_i^2 - \frac{1}{\sum_i w_i}\left(\sum_i w_i x_i\right)^2} \cdot \sqrt{\sum_i w_i y_i^2 - \frac{1}{\sum_i w_i}\left(\sum_i w_i y_i\right)^2}} \right)^2$$

$$B_{xy} = \left(\frac{113{,}232 - \frac{1}{89} \cdot 158 \cdot 82{,}755}{\sqrt{396 - \frac{1}{89} \cdot 158^2}\ \sqrt{86{,}953 - \frac{1}{89} \cdot 82{,}755^2}} \right)^2$$

$$B_{xy} = 0{,}98167$$

$$\hat{s}_b = \sqrt{\frac{s_y^2 (1 - B_{xy})}{s_x^2 (n-2)}}$$

$$\hat{s}_b = \sqrt{\frac{2{,}001\,(1 - 0{,}98167)}{23{,}101\,(6-2)}} \qquad \hat{s}_b = 0{,}019923$$

$$\left|\hat{t}_b\right| = \left|\frac{\underset{g}{b}_y - b_0}{\hat{s}_b}\right|$$

$$\left|\hat{t}_b\right| = \left|\frac{-0{,}2916 - 0}{0{,}019923}\right|$$

$$\left|\hat{t}_b\right| = 14{,}64$$

für $\alpha = 0{,}05$ und $f = n - 2 = 6 - 2 = 4$ Freiheitsgrade entnimmt man bei zweiseitiger Fragestellung einer Tafel der t-Verteilung

$$t_{\alpha,f} = t_{0,05,4} = 2{,}78$$

Wegen $\left|\hat{t}_b\right| > t_{0,05,4}$ ist $\underset{g}{b}_y$ signifikant von Null verschieden, seine Konfidenzgrenzen sind

$$\underset{g}{b}_y - \hat{s}_b \cdot t_{0,05,4} < \underset{g}{b}_y < \underset{g}{b}_y + \hat{s}_b \cdot t_{0,05,4}$$

$$-0{,}2916 - 0{,}019923 \cdot 2{,}78 < \underset{g}{b}_y < -0{,}2916 + 0{,}019923 \cdot 2{,}78$$

$$-0{,}3470 < \underset{g}{b}_y < -0{,}2362$$

Berechnung der Regressionsgeraden

$$\bar{x} = \frac{\sum_i n_i x_i}{\sum_i n_i} \qquad \bar{y} = \frac{\sum_i n_i y_i}{\sum_i n_i}$$

$$\bar{x} = \frac{158}{89} \qquad \bar{y} = \frac{82{,}755}{89}$$

$$\bar{x} = 1{,}775 \qquad \bar{y} = 0{,}930$$

$$\hat{y}_i = \bar{y} + \underset{g}{b}_y (x_i - \bar{x})$$

$$\hat{y}_i = 0{,}930 - 0{,}262 (x_i - 1{,}775)$$

$$\hat{y}_i = 1{,}448 - 0{,}292\, x_i$$

Zwei zur Konstruktion der Geraden notwendige Koordinatenpunkte erhält man einfach durch abwechselndes Nullsetzen von x_i und $\hat{y}_i$

$$p_{(0,\hat{y}_i)} = p_{(0,1{,}448)}$$

$$p_{(x_i,0)} = p_{(4{,}959,0)}$$

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte aus der Vogelwarte Hiddensee

Jahr/Year: 1986

Band/Volume: 1986_7

Autor(en)/Author(s): Stein Helmut

Artikel/Article: Die Mortalitätsrate und daraus abgeleitete Parameter beim Sumpfrohrsänger (Acrocephalus palustris) 15-36