

Alter und Reproduktion weiblicher Habichte (*Accipiter gentilis*) in Schleswig-Holstein – ist Seneszenz nachweisbar?

M. Risch, V. Looft & F. Ziesemer

RISCH, M., V. LOOFT & F. ZIESEMER (2004): Alter und Reproduktion weiblicher Habichte (*Accipiter gentilis*) in Schleswig-Holstein – ist Seneszenz nachweisbar? Corax 19: 323-329.

In natürlichen Populationen vieler höher entwickelter Tierarten lässt sich eine Steigerung der Fortpflanzungsleistung (z.B. Anzahl und Qualität der Nachkommen) mit dem Alter feststellen. Das übliche Muster ist ein Anstieg während der ersten Fortpflanzungsereignisse, das von einer längeren Phase auf konstant hohem Niveau gefolgt wird. Obwohl man erwarten würde, dass danach in einer späten Lebensphase die Leistungsfähigkeit abnehmen sollte, wurde dies selten beobachtet und ist, auch aus methodischen Gründen, selten zu beobachten. In letzter Zeit hat es allerdings einige Studien zur Seneszenz von Vögeln gegeben, die auch den Habicht einschließen. Anhand eines großen Datensatzes zum Bruterfolg schleswig-holsteinischer Habichte (n = 919) haben wir die Beziehung zwischen Lebensalter erfolgreich brütender Weibchen, dem Datum des Brutbeginns und der Brutgröße untersucht. Darüber hinaus testeten wir die Hypothese, dass sich Seneszenzerscheinungen älterer Individuen in nachlassender Fortpflanzungsleistung ausdrücken könnten. Dies sollte dann in einer glockenförmigen Kurve des Reproduktionserfolges ablesbar sein. Der älteste Brutvogel erreichte ein Alter von mindestens 18 Jahren. Wir fanden einen Hinweis auf reduzierte Leistungsfähigkeit bei einjährigen Brutvögeln und Individuen, die ein Mindestalter von 10 oder mehr Jahren hatten. Diese Altersgruppen hatten einen relativ späteren Brutbeginn und weniger Jungvögel im Nest. Der Brutbeginn (Legedatum) korrelierte mit der Brutgröße, und das Alter der Weibchen korrelierte mit dem Brutbeginn, aber das Alter korrelierte nicht mehr mit der Brutgröße, wenn das Datum des Brutbeginns in die Analyse einbezogen wurde. Daraus schließen wir, dass das Legedatum der behauptlich bestimmende Faktor für die Brutgröße ist. Dies unterstützt Befunde, nach denen Vögel in der Lage sind, das Datum des Brutbeginns aktiv und mit hoher Präzision zu beeinflussen und damit die Brutgröße entsprechend ihrer individuellen Leistungsfähigkeit einzustellen, um ein optimales Verhältnis zwischen Investition und Ertrag der Reproduktion zu erzielen und damit evolutionäre Fitness zu maximieren. Unsere Ergebnisse könnten damit im Einklang mit vorhandener Literatur zur Seneszenz des Habichts stehen. Es ist aber zweifelhaft, ob wir angesichts der Beschränktheit unserer feldbiologischen Methoden tatsächlich Seneszenz beim Habicht nachweisen können.

Dr. Markus Risch, Bauernvogtkoppel 77, 22393 Hamburg, Email markus.risch@debitel.net

Volkher Looft, Verwalterhaus, 24250 Bothkamp

Dr. Fridtjof Ziesemer, Zum Brook 16, 24238 Bauersdorf

Einleitung

Die evolutionäre Fitness eines Individuums (d.h. die Frequenz seiner Gene in nachfolgenden Generationen) wird zu einem großen Teil durch die Anzahl der Nachkommen bestimmt, die es im Laufe seines Lebens aufziehen kann. Ein wichtiger Faktor ist daher das Alter des Eintritts in die reproduktive Phase und ihre Dauer – je eher und länger, desto mehr Fitness (NEWTON 1989, STEARNS 1992). Die den Organismen dafür zur Verfügung stehende Zeit und Energie sind aber begrenzt. Ihre Verteilung auf die einzelnen Lebensphasen wird durch die natürliche Selektion mit jeder weiteren Generation optimiert. Viele relativ kurzlebige Arten (z.B. Kleinvögel) brüten

erfolgreich in ihrem ersten Lebensjahr. In ihrem kurzen Leben haben sie nur relativ wenig Zeit für Brutversuche. Bei jeder erfolgreichen Brut ziehen sie zahlreiche Nachkommen auf. Sie investieren also früh und maximal in jeden Brutversuch. Bei größeren und längerlebigen Arten (z.B. Tölpel *Sulidae*, Großmöwen *Laridae*, Greifvögel *Accipitridae*) tritt dagegen eine ausgedehntere Phase der Jugendentwicklung auf, die oft auch deutlich am Gefieder zu erkennen ist. Bei diesen Arten werden die Investitionen in Nachkommen-schaft über einen längeren Zeitraum gestreckt.

Bei vielen langlebigen Organismen kann außerdem eine Steigerung der Fortpflanzungsleistung mit zunehmendem Alter beobachtet werden

(Übersicht in STEARNS 1992). Direkt nach dem Erreichen der Geschlechtsreife ist dieser Effekt besonders deutlich. Junge Individuen und unerfahrene Erstbrüter haben allgemein weniger Fortpflanzungserfolg als ältere (CURIO 1983, Übersicht in SÆTHER 1990). Die Nachkommen ersterer weisen zudem oft noch eine schlechtere Kondition auf. Bei diesem Phänomen mischen sich mit zunehmendem Alter Effekte höherer physiologischer Leistungsfähigkeit mit Lernvorgängen, Erfahrung und Zugewinn an sozialem Rang, mit denen Brutpflegeverhalten und der Zugang zu Ressourcen optimiert werden können. Dies gilt auch für Greifvögel (NEWTON 1979, NEWTON et al. 1981, SÆTHER 1990). So ist es naheliegend, dass bruterfahrene Eltern bessere Brutpflege leisten, erfolgreicher in der Feindabwehr sind und – bei standorttreuen Arten – bessere Kenntnis des Geländes und seiner Ressourcen an Nist- und Nahrungsplätzen haben.

Reproduktion verursacht aber auch Fitness-Kosten. Sie kostet Lebenserwartung, u.a. weil sie für das Individuum hohe physiologische Kosten und ein höheres Mortalitätsrisiko erzeugt (LINDÉN & MØLLER 1989, MAGNHAGEN 1991). Somit gibt es einen Konflikt zwischen aktueller und zukünftiger Reproduktion (WILLIAMS 1966). Daher sollte die reproduktive Phase in einem Alter beginnen, in dem ausreichende Voraussetzungen vorliegen, überhaupt erfolgreich reproduzieren zu können und Nachkommen von einer Qualität zu erzeugen, die mit großer Wahrscheinlichkeit selbst die Reproduktionsphase erreichen können. Wo im Leben eines Tieres dieser Zeitpunkt liegt, hängt von äußeren Umständen und seiner individuellen Leistungsfähigkeit ab. Die natürliche Selektion sollte daher flexible Strategien hervorbringen, bei denen für jedes Individuum eine optimale Balance zwischen Reproduktionsbeginn, Länge der reproduktiven Phase, Anzahl und Qualität der Nachkommen entsteht (DRENT & DAAN 1980). Altern und Tod sind dagegen eine Folge zellulärer Spezialisierung im Lauf der Phylogenie und Nebeneffekt der Ressourcenaufteilung zwischen Selbsterhaltung und Fortpflanzung. Während bei einzelligen Organismen praktisch Unsterblichkeit vorliegt, geht bei höheren Organisationsformen die Spezialisierung und Arbeitsteilung der Körperzellen immer einher mit der Sterblichkeit des Körpers (*disposable soma theory*, KIRKWOOD 1977).

Seneszenz ist der Oberbegriff für das Nachlassen allgemeiner körperlicher Leistungsfähigkeit mit dem Alter und zeigt sich z.B. in nachlassender Fruchtbarkeit, nachlassender Widerstandskraft gegen Krankheiten und höherer Mortalität (Übersicht in KIRKWOOD & AUSTAD 2000). Bei langlebigen, sozialen Säugetieren, bei denen mehrere Generationen zusammenleben, eine lange Jugendphase vorliegt und besondere Fürsorge für den Nachwuchs auch nicht oder nicht mehr reproduzierenden Blutsverwandten Fitness-Gewinn erbringen kann (extreme K-Strategen – Elefanten, Menschenaffen), findet sich nicht selten eine längere, gut erkennbare Seneszenzphase (ROBINE et al. 2001).

Im Gegensatz dazu ist Seneszenz bei wildlebenden Vögeln ein selten beobachtetes und schwierig zu erforschendes Phänomen (WILLIAMS 1957, NISBET 2001). Problematisch ist, dass nur die wenigsten Individuen überhaupt ein entsprechendes Alter erreichen. Zudem bilden Vögel keine äußeren Merkmale aus, an denen sich dies erkennen ließe. Für die im Lauf der Evolution durch natürliche Selektion hervorgebrachten Lebenslaufstrategien der meisten Vogelarten könnte es daher sinnvoll sein, die reproduktive Leistungsfähigkeit zeitlebens im maximalen Bereich zu halten, auch wenn dies nur auf Kosten von Lebenserwartung möglich sein sollte, da in einer Seneszenzphase – anders als bei Säugern – keine Fitness-Vorteile mehr erzielt werden können. In diesem Fall würden wir Seneszenzerscheinungen erst gegen Ende der theoretischen Lebensspanne erwarten, die nur von sehr wenigen Individuen einer wildlebenden Population erreicht wird.

Auf Grund langjähriger individueller Markierungen von Habichten in Dänemark (NIELSEN & DRACHMANN 2003) und Sperbern (*Accipiter nisus*) in Schottland (NEWTON & ROTHERY 1998, 2002) liegen nun mehrere Arbeiten vor, aus deren Datengrundlage mit zunehmendem Alter der ♀ eine glockenförmige Kurve des Reproduktionserfolges abgeleitet wurde – zunächst ansteigende Werte, dann ein Plateau um ein Maximum im „besten“ (mittleren) Alter, schließlich ein kontinuierlicher Rückgang. In den Niederlanden konnte BIJLSMA (2003) außerdem beobachten, dass ein Habicht-♀ ab dem 7. Lebensjahr kleinere Gelege mit leicht abnehmendem Eivolumen produzierte und die Verluste größer wurden. Im 11. Jahr brütete sie auf leerem Nest und im 12.

produzierte sie ein extremes Zwergel. Er vermutete ebenfalls, dass dies eine Folge des Alterns sei.

Anhand eines umfangreichen Datensatzes aus Schleswig-Holstein wollten wir nachvollziehen, wie sich hierzulande die Fortpflanzungsleistung (gemessen als Anzahl der Nestlinge zum Zeitpunkt der Beringung im Horst) mit zunehmendem Alter der ♀ verändert und ob sich Parallelen zu den Resultaten aus Dänemark, Schottland und den Niederlanden erkennen lassen.

Material und Methoden

Habichte werden im Lauf des ersten Lebensjahres geschlechtsreif. Aber nur ein kleiner Teil der Einjährigen schafft es, in die Brutpopulation einzutreten. Dabei gibt es Unterschiede zwischen den Geschlechtern. ♀ („Rothabichte“) brüten wesentlich häufiger im ersten Lebensjahr als ♂ (LOOFT 1984). Die meisten Habichte beginnen erst im Alterskleid (2 Jahre oder älter) zu brüten. Die maximale Lebenserwartung des Habichts, die normalerweise nur Gefangenschaftstiere erreichen, liegt etwa bei 16-20 Jahren (GLUTZ et al. 1971).

Die Arbeitsgruppe Greifvögel in der Ornithologischen Arbeitsgemeinschaft für Schleswig-Holstein und Hamburg um V. LOOFT hat in den letzten drei Jahrzehnten in Schleswig-Holstein umfangreiche Daten zum Bestand und zur Reproduktion des Habichts gesammelt (zu Probestfläche und Methode vgl. LOOFT & BUSCHE 1981, ZIESEMER 1983, LOOFT 1984). Aus einem Datenpool von 1.704 Habichtbruten aus den Jahren 1969 bis 1997 standen Daten von 919 Bruten zur Verfügung, bei denen die Brutgröße und der Legbeginn durch Beringung exakt ermittelt werden konnten sowie Mauserfedern des brütenden ♀ zur Altersbestimmung und Individualerkennung vorlagen. Habichte sind an der Zeichnung vermauserter Handschwingen mit hoher Genauigkeit individuell zu unterscheiden (OPDAM & MÜSKENS 1976, ZIESEMER 1983, BIJLSMA 1993). Demnach konnten wir das Alter brütender ♀ anhand der Mauserfedern in drei Klassen sicher unterscheiden – einjährig (1), zweijährig (2) und dreijährig und älter (3+). Die letzte Klasse umfasst demnach Individuen unbekanntes Alters, die jedoch mindestens 3 Jahre alt waren. Daraus ergab sich, dass es für diejenigen Habichte, die als Ein- oder Zweijährige in einem Revier zum ersten Mal als Brutvogel auftraten, möglich war, das exakte Alter auch in den Folgejahren zu bestimm-

men. So musste ein Vogel, der als zweijähriger im Jahr 1990 zum ersten Mal durch seine Mauserfedern als Brutvogel an einem bestimmten Brutort festgestellt worden war, wenn er im Jahr 1993 immer noch dort war, genau fünf Jahre alt gewesen sein. Für Habichte, die im unveränderlichen Alterskleid (Alter 3+) zum ersten Mal als Brutvogel registriert wurden, war eine exakte Altersbestimmung jedoch nicht möglich. Diese (n = 110) wurden daher alle als Dreijährige (3+) klassifiziert, was ihrem Mindestalter entsprach. Ein mindestens dreijähriger Erstbrüter im Jahr 1990 war also im Jahr 1995 mindestens acht Jahre alt. Aus dem Vergleich der Mauserfederserien individuell unterscheidbarer ♀ wissen wir, dass Revierwechsel selten vorkommen (ZIESEMER 1983), so dass wir davon ausgehen können, dass das Verschwinden bzw. Auftauchen eines neuen ♀ in einem Brutrevier in der Regel mit dem Tod der Vorgängerin einhergeht.

Für die Auswertung wurden die exakten Alterszahlen der beiden jüngeren und die angenäherten Werte der dritten Alterskategorie in einer Variable „Alter“ vereinigt. Die Ungenauigkeit dieser Methode liegt also in einer möglichen Unterschätzung des Alters von Individuen, die zum ersten Mal bereits im Alterskleid angetroffen wurden. Auch wenn wir nicht mit dem exakten Lebensalter rechnen konnten, erachten wir diesen Parameter als ein für den Zweck dieser Untersuchung hinreichendes Äquivalent. Erfolgreiche Brutversuche (Anzahl der Jungvögel = 0) wurden für diese Analysen ausgeschlossen. Als abhängige Variablen dienten das Legedatum des ersten Eies und die Anzahl der lebenden Jungvögel, die zum Zeitpunkt der Beringung im Nest gezählt wurde. Das Legedatum wurde auch als unabhängige Variable genutzt. Auf Grund von Erfahrungswerten und Literaturdaten nahmen wir an, dass die mittlere Bebrütungszeit zwischen 38 und 40 Tagen beträgt und mit der Bebrütung des Geleges maximal zwei Tage nach dem Legen des ersten Eies begonnen wird (LOOFT & BUSCHE 1982, BIJLSMA 1993). Daraus errechnete sich das Legedatum des ersten Eies wie folgt:

Legedatum = Datum am Beringungstag - Alter des ältesten Jungvogels - 42.

Auf individuelle Abweichungen der Bebrütungs-dauer konnte nicht eingegangen werden. In den Berechnungen und Darstellungen wird das Legedatum als numerische Variable „Tag des Jahres“ verwendet. Das Alter der Nestlinge wurde bei der

Beringung in der Hand anhand des Wachstumsfortschritts ermittelt.

Alle statistischen Tests wurden mit multipler linearer Regression und F-Test innerhalb „Allgemeiner Linearer Modelle“ (*generalized linear models*, GLM) gerechnet, die die Statistik-Software Statistix 4.0 bereitstellte (Analytical Software 1992). Diese sind robust gegenüber den Verteilungsanforderungen der klassischen ANOVA und linearen Regression und ermöglichen so die integrierte Auswertung unterschiedlich strukturierter Daten (McCULLAGH & NELDER 1990). Um nichtlineare Effekte zu entdecken, wurde von allen unabhängigen Variablen auch das Quadrat der Variable als Rechengröße eingeführt. Alle Tests waren zweiseitig, Signifikanz wurde bei $p < 0,05$ angenommen.

Danksagung

Wir danken allen, die alljährlich bei den aufwändigen Feldarbeiten geholfen haben. Unser besonderer Dank gilt Gerd BIESTERFELD, Thomas GRÜNKORN und Jörg REIMERS.

Ergebnis

Das älteste als Brutvogel registrierte Habicht-♀ war mindestens 18 Jahre alt und hat damit fast die bisher von Gefangenschaftstieren bekannte, maximale Lebenserwartung erreicht. Bei 95 % aller Bruten hatten die ♀ mit 9 Jahren nicht mehr als die Hälfte dieser Spanne erreicht. Der Median der Altersverteilung liegt bei vier Jahren, d.h. die Hälfte aller Bruten wurde von ♀, die höchstens

4 Jahre alt waren, durchgeführt. Ein großer Teil der Variation der Brutgröße ergab sich durch nicht näher zu ermittelnde Unterschiede zwischen den Jahren ($F_{28,885} = 46,74$; $p < 0,001$). Darüber hinaus trat eine signifikante Abnahme der Jungenzahlen mit zunehmendem Alter als Polynom zweiten Grades hervor, da sowohl das Alter ($F_{1,917} = 5,18$; $p < 0,023$) als auch das Quadrat des Alters der ♀ damit korrelierten ($F_{1,916} = 4,84$; $p < 0,028$). Grafisch resultierte dies in einer flachen Glockenkurve (Abb. 1).

Der Effekt des Quadrates des Lebensalters, der die Glockenform der Kurve bestimmt hatte, war nicht mehr signifikant, wenn das Legedatum als unabhängige Variable in die Analyse eingeführt wurde. Dann korrelierten allein das Legedatum (Koeffizient = $-0,04$; $F_{1,916} = 75,29$; $p < 0,001$) und das Alter (Koeffizient = $0,026$; $F_{1,917} = 4,68$; $p < 0,03$) mit der Brutgröße.

Es wurde deutlich, dass späte Legebeginne bei einjährigen und älteren Habicht-♀ auftreten. Die frühesten Legebeginne zeigten sich dagegen in den ersten Jahren nach Erreichen des unveränderlichen Alterskleides (ab 4 Jahre). Aus der Regression ergab sich daher eine deutliche umgekehrte Glockenkurve der Abhängigkeit des Lege datums vom Lebensalter (Abb. 2).

Diskussion

Die Daten zeigen, dass der Anteil einjähriger ♀ in der Brutpopulation gering ist und die meisten Brutvögel mindestens drei Jahre alt sind. In den

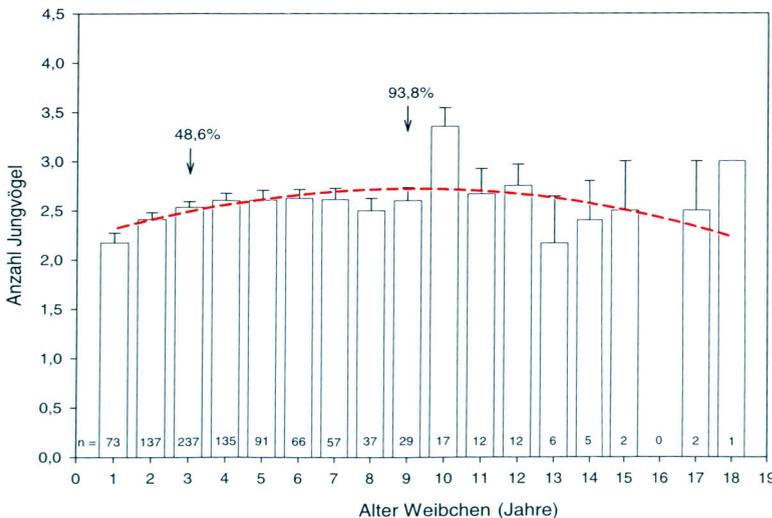


Abb. 1: Brutgröße (+ Standardfehler) schleswig-holsteinischer Habichtbruten in Abhängigkeit vom Lebensalter der Weibchen. Ohne Kenntnis des Lege datums ergibt die Relation zwischen Lebensalter, Quadrat des Lebensalters und Brutgröße eine Glockenkurve (durchbrochene Linie). Die Angaben in Prozent kennzeichnen den kumulierten Anteil der jeweiligen Altersklassen an allen Bruten.

Fig. 1: Brood size (+ Standard Error) as a function of female age, leaving laying date out of the equation. As laying date and laying date squared correlated with brood size, the fitted regression revealed a bell-shaped curve (dotted line). The percentages given indicate the cumulative proportion of all breeders.

jüngeren Jahrgängen trat ein Anstieg der Brutgröße bis zum vierten Jahr auf, der im Übergang vom ersten zum zweiten Lebensjahr deutlich war. Damit bestätigten wir den vielfach nachgewiesenen Trend (SÆTHER 1990) und Beobachtungen an dänischen und niederländischen Habichten (BIJLSMA 1993, NIELSEN & DRACHMANN 2003).

Den von BIJLSMA (2003) ab dem 7. Lebensjahr angenommenen Beginn der Seneszenzphase können wir nicht bestätigen. Seine Beobachtung ist vermutlich ein Einzelfall. Es ist sehr wahrscheinlich, dass nur ein sehr kleiner Teil der Population in Schleswig-Holstein ein Alter erreicht, in dem Seneszenz auftreten könnte, die anhand verminderter Reproduktionsleistung messbar werden könnte. Wahrscheinlicher ist, dass schon vorher Krankheiten und Nahrungseingpässe als Folge einsetzender Seneszenz den Tod eines Tieres außerhalb der Brutzeit herbeiführen.

Im mittleren Lebensalter blieb die Reproduktionsleistung relativ konstant, gleichzeitig ging der Anteil älterer Vögel in der Population stark zurück. Am Ende dieser Phase waren noch 5 % der beobachteten Individuen übrig. Der deutlich nach oben herausstehende Wert der Gruppe der Zehnjährigen ist möglicherweise ein Ergebnis der geringen Stichprobe und ein Artefakt. Da die große Masse der Habichte ein Alter von 10 Jahren überhaupt nicht erreichte, kann nicht allgemein geschlossen werden, dass in dieser Lebensphase die besten Reproduktionschancen bestehen. Es ist zu vermuten, dass dieses Alter auf

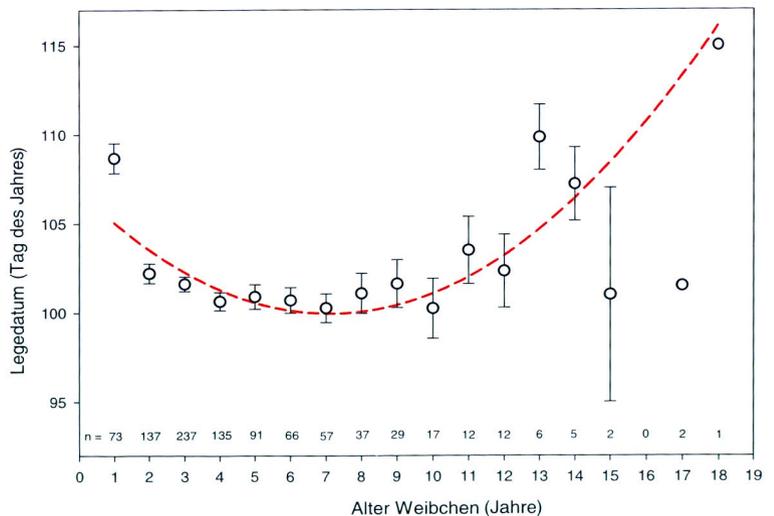
Grund der natürlichen Selektion nur von Individuen mit im Hinblick auf die Lebenserwartung „guten Genen“ erreicht wird. Wir haben es hier sozusagen mit einer Auswahl der langlebigen und leistungsfähigen Individuen zu tun. Dieser Effekt war maßgeblich dafür verantwortlich, dass sich statistisch eine – wenn auch sehr flache – Glockenkurve nachweisen ließ.

Dieser Zusammenhang verschwand, als das Legedatum in die Analyse aufgenommen wurde. Die Brutgröße korrelierte dann nur noch mit dem Legedatum. Die Steuerung der Brutgröße durch das Legedatum wurde von MEIJER et al. (1989) am Beispiel des Turmfalken (*Falco tinnunculus*) gezeigt. Innerhalb einer als „reproduktives Zeitfenster“ bezeichneten Zeitspanne der Legebereitschaft bestimmten über das Datum des Brutbeginns getriggerte Hormone die Anzahl der gelegten Eier sowie deren Bebrütungsdauer. Dies ist möglich, weil Vögel in der Lage sind, genaue Datumsbestimmungen über die Photoperiodik vorzunehmen (GWINNER 1996). Dieser mittlerweile bei vielen Arten bestätigte Zusammenhang (z.B. BRINKHOF 1995) lässt sich auch aus unseren Daten nachvollziehen: Das Legedatum ist die wichtigste Determinante der Brutgröße.

Es zeigte sich aber auch eine altersabhängige Glockenkurve des Legedatums (Abb. 2). Ein ähnliches Ergebnis fanden NEWTON & ROTHERY (2002) beim Sperber und stellten dies zusammen mit anderen Reproduktionsparametern in einen Zusammenhang mit erhöhter Leistungsfähigkeit.

Abb. 2: Mittlerer Brutbeginn (+ Standardfehler) in Abhängigkeit vom Lebensalter (N = 919 Bruten). Aus der Regression ergibt sich ein Polynom zweiten Grades (durchbrochene Linie). Einjährige und sehr alte Weibchen zeigen relativ spätere Legebeginne.

Fig. 2: Onset of breeding (laying date of first egg) as a function of female age (+ Standard Error). The fitted regression (dotted line) reveals a 2nd-order polynomial indicating that first-year breeders and very old breeders start breeding later.



Eine mögliche Ursache für die späteren Legetermine einjähriger und sehr alter Habichte könnte demnach verminderte physiologische Leistungsfähigkeit sein, was auf Seneszenz in den hohen Altersgruppen hindeuten würde. Dies kann auch als Strategie gedeutet werden. Um im Sinne einer individuellen Optimierung (DRENT & DAAN 1980) die Anzahl der zu versorgenden Nachkommen ihrer mutmaßlich geringeren physiologischen Leistungsfähigkeit anzupassen (CURIO 1983), könnten betroffene Habichte aktiv den Brutbeginn beeinflusst haben. Auf Grund der engen Verknüpfung von Legedatum und Brutgröße könnten junge und relativ alte Brutvögel später legen und damit ein für ihre Fitness optimales Verhältnis zwischen Kosten und Nutzen der Reproduktion herstellen.

Es wurde auch deutlich, dass ein zentrales Problem der Erforschung von Seneszenz im Verhältnis von Stichprobengröße, Deutlichkeit und Unabhängigkeit des zu beobachtenden Effektes von anderen, potentiell verzerrenden, nicht messbaren (oder nicht gemessenen) Variablen liegt. Möglich wäre auch, dass altersschwache Habichte in unserem Datensatz gar nicht erfasst worden sein können, wenn sie nicht als Brutvögel auftraten. Ohne Wissen über z.B. die Legedaten, die dem Feldornithologen nur zugänglich sind, wenn beringt wird, hätte man unser Ergebnis als Nachweis für Seneszenz interpretieren können. Seneszenz ist schließlich ein unspezifischer Summenparameter, der Interpretationsspielraum lässt und sich gegenüber anderen Ursachen für Mortalität, Krankheit und verminderte Fruchtbarkeit und Leistungsfähigkeit nicht isolieren lässt. Auf Grund der Komplexität biologischer Systeme sollten Feldforscher der Versuchung widerstehen, dynamische Prozesse in der Natur monokausal zu deuten. Seriöse Klärung können nur Experimente unter kontrollierten Bedingungen liefern. Dies gilt auch für den Nachweis von Seneszenz. Daher können wir mit unseren Daten und Methoden nicht verlässlich nachweisen, dass Seneszenz in der schleswig-holsteinischen Habichtpopulation auftritt. Wir können es allerdings auch nicht ausschließen.

Summary: Age and reproduction in female goshawks (*Accipiter gentilis*) breeding in Schleswig-Holstein – is there evidence for senescence?

In most populations of long-lived animals reproductive performance initially improves with age. The usual life-history pattern is a strong increase

early in life followed by a leveled-out plateau of constant high performance. While detrimental effects of ageing could be expected in later life, those are rarely observed, and for reasons of methodology difficult to observe. However, some recent studies have dealt with the effects of senescence on birds, including the goshawk. Using a large dataset of goshawk broods ($n = 919$) from Schleswig-Holstein (northern Germany) obtained from 1969 to 1997, we analyzed the relationship between female age, the date of clutch initiation and brood size. We further tested the hypothesis that senescence of individual goshawks is expressed in reduced reproductive output leading to a bell-shaped curve of brood size in relation to female age. The eldest successfully breeding individual was at least 18 years old. We further found a slight indication of a reduction in reproductive capabilities in first-year breeders and individuals older than approx. 10 years. In those age groups clutch initiation (laying date) was delayed and brood size was reduced accordingly. Laying date correlated with brood size and female age correlated with laying date, but female age did not turn out to be statistically significant for brood size when laying date was included in the analysis. Thus we conclude that laying date is the central factor affecting brood size, not age. As previously shown in the kestrel (and other birds) individual birds may shift laying dates so that clutch and brood sizes are adjusted to match their rearing capabilities in order to achieve an optimal cost-benefit ratio in terms of fitness. We conclude that our data may be in line with previous studies on goshawk senescence, but due to constraints of the methods applied we could not determine whether or not the observed effects actually were a consequence of senescence.

Schrifttum

- Analytical Software 1992: Statistix, version 4.0, users manual. Analytical Software, St. Paul, Minnesota, U.S.A.
- BIJLSMA, R.G. (1993). Ecologische Atlas van de Nederlandse Roofvogels. Haarlem, The Netherlands, Schuyt & Co.
- BIJLSMA, R.G. (2003): Northern Goshawk *Accipiter gentilis* produces extremely small runt egg, or: the 30-year's life history of a territory in poor habitat on Planken Wambuis (Veluwe). *De Takkeling* 11: 133-142.
- BRINKHOF, M. (1995): Timing of reproduction: an experimental study in coots. PhD-thesis, Univ. Groningen, NL.
- CURIO, E. (1983): Why do young birds reproduce less well? *Ibis* 125: 400-404.
- DRENT, R.H. & S. DAAN (1980): The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding. *Ardea* 68: 225-252.

- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U.N., K.M. BAUER & E. BEZZEL (1971): Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Band 4. Akadem. Verlagsges., Frankfurt am Main.
- GWINNER, E. (1996): Circannual clocks in avian reproduction and migration. *Ibis* 138: 47-63.
- KENWARD, R.E., V. MARCSTRÖM & M. KARLBOM (1999): Demographic estimates from radio-tagging: models of age-specific survival and breeding in the goshawk. *J. Animal Ecology* 68: 1020-1033.
- KIRKWOOD, T.B.L. (1977): Evolution of Aging. *Nature* 270:301-304.
- KIRKWOOD, T.B.L. & S.N. AUSTAD (2000): Why do we age? *Nature* 408: 233-238.
- LINDÉN, M. & A.P. MØLLER (1989): Cost of reproduction and covariation of life history traits in birds. *Trends in Ecology and Evolution* 4: 367—371.
- LOOFT, V. (1984): Die Entwicklung des Habichtsbestandes (*Accipiter gentilis*) in Schleswig-Holstein 1968-1984. *Corax* 10: 395-400.
- LOOFT, V. & G. BUSCHE (1981). *Vogelwelt Schleswig-Holsteins*, Bd. 2. Wachholtz, Neumünster.
- MAGNHAGEN, C. (1991): Predation as a cost of reproduction. *Trends in Ecology and Evolution* 6: 183-186.
- MCCULLAGH, P. & J. NELDER (1990): *Generalized Linear Models*. Chapman and Hall, London.
- MEIJER, T., S. DAAN & M. HALL (1990): Family planning in the Kestrel (*Falco tinnunculus*): the proximate control of covariation of laying date and clutch size. *Behaviour* 114: 117-136.
- NEWTON, I. (1979). *Population ecology of raptors*. Poyser, Berkhamsted.
- NEWTON, I. (1989): *Lifetime reproduction in birds*. Academic Press, London.
- NEWTON, I., M. MARQUISS & D. MOSS (1981): Age and breeding in Sparrowhawks. *Journal of Animal Ecology* 50: 839-853.
- NEWTON, I. & P. ROTHERY (1997): Senescence and reproductive value in sparrowhawks. *Ecology* 78: 1000-1008.
- NEWTON, I. & P. ROTHERY (1998): Age-related trends in the breeding success of individual female Sparrowhawks *Accipiter nisus*. *Ardea* 86: 21-31.
- NEWTON, I. & P. ROTHERY (2002): Age-related trends in different aspects of the breeding performance of individual female Eurasian Sparrowhawks (*Accipiter nisus*). *Auk* 119: 735-748.
- NIELSEN, J.T. & J. DRACHMANN (2003): Age-dependent reproductive performance in Northern Goshawks *Accipiter gentilis*. *Ibis* 145: 1-8.
- NISBET, I.C.T. (2001): Detecting and measuring senescence in wild birds: experience with long-lived seabirds. *Experimental Gerontology* 36: 833-843.
- OPDAM, P. & G. MÜSKENS (1976): Use of shed feathers in population studies of *Accipiter* hawks. *Beaufortia* 24: 55-62.
- ROBINE, J.-M., T.B.I. KIRKWOOD & M. ALLARD (2001): Sex and Longevity: Sexuality, Gender, Reproduction, Parenthood. Springer, Berlin.
- SÆTHER, B.E. (1990): Age-specific variation in reproductive performance of birds. *Current Ornithology* 7: 251-283.
- STEARNS, S.C. (1992). *The evolution of life histories*. Oxford, Oxford University Press.
- WILLIAMS, G.C. (1957): Pleiotropy, natural selection and evolution of senescence. *Evolution* 11: 398-411.
- WILLIAMS, G.C. (1966): Natural selection, the cost of reproduction and a refinement of Lack's principle. *American Naturalist* 100: 687-690.
- ZIESEMER, F. (1983): *Untersuchungen zum Einfluss des Habichts (Accipiter gentilis) auf Populationen seiner Beutetiere*. Beitr. Wildbiol. 2, Hartmann, Kronshagen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Corax](#)

Jahr/Year: 2002-04

Band/Volume: [19](#)

Autor(en)/Author(s): Risch Markus, Looft Volker, Ziesemer Fridtjof

Artikel/Article: [Alter und Reproduktion weiblicher Habichte \(*Accipiter gentilis*\) in Schleswig-Holstein — ist Seneszenz nachweisbar? 323-329](#)