Egretta 42: 136-143 (1999)

Die mathematische Behandlung von Populationskriterien am Beispiel des Wanderfalken (*Falco peregrinus*)

Winfried F. L. Jiresch

Jiresch, W. F. L. (1999): Mathematical model for calculating the survival rates of Peregrine Falcon (*Falco peregrinus*). Egretta 42: 136-143.

Based on population studies of the Peregrine Falcon (*Falco peregrinus*), a mathematical model for calculating the survival rates of first-year juveniles and birds after the first year of life was developed and is presented here. The model cannot be applied to data on the Peregrine Falcon population in Upper Austria because there is a lack on information on unsuccessful breeding. The results from the application of the equations were compared with empirical data deriving from ringing studies for two documented stable populations and a good correlation was obtained. The reasons for larger deviations within the results should be adressed in a future study.

Keywords: *Falco peregrinus*, Peregrine Falcon, mathematical model, survival rate

1. Einleitung

Seit 1987 untersucht der Verfasser im Auftrag der Naturschutzbehörde den Wanderfalkenbestand in Oberösterreich. Das Bundesland hat eine Fläche von 11.980 km^2 und in seinem südlichen Bereich ist der Wanderfalke (*Falco peregrinus*) mit einer Bestandsdichte von 1,3 Brutpaaren pro 100 km^2 anzutreffen (Jiresch 1997ab). Es handelt sich dabei um die erste ausführliche Untersuchung dieser Greifvogelart in Oberösterreich. In der Literatur vor 1987 finden sich nur wenige Hinweise und daher war es in den ersten Jahren der Untersuchung nötig, alle für den Wanderfalken geeignet erscheinenden Bruthabitate aufzusuchen. Mit Fortdauer der Bestandsaufnahme wurden immer wieder neue Brutgebiete entdeckt. Nachdem die Zahl der bekannten Brutplätze auf über 20 angestiegen war, konnte die Beobachtung aus Zeitgründen und wegen der immer größer werdenden Distanzen nur mehr stichprobenweise durchgeführt werden. Ein Monitoring, dem eine vollständige Brutdatensammlung zugrunde liegt, war daher nicht möglich.

Andererseits wurde im Verlauf der Untersuchung kein Trend in der Bestandsentwicklung sichtbar oder auch nur vermutbar, denn die zunehmende Zahl der bekannten Brutplätze wurde lediglich durch die Ausweitung der Exkursionen erreicht. Der weltweite Einbruch, der z.B. auch für die benachbarte Steiermark dokumentiert ist (Luber 1992, Karenits & Luber 1998), und die Wiederbesiedlung verwaister Reviere nach 1980 ist in Oberösterreich nicht nachvollziehbar.

Hingegen liegen als Ergebnis aus 12 Untersuchungsjahren (1987-1998) 137 Daten mit „Brut nachgewiesen" (überwiegend mit Angaben zur Zahl der Jungvögel pro erfolgreicher Brut), 43 Daten mit „Brut wahrscheinlich" und 42 Daten mit „Brut möglich" vor. Diese Kategorien beziehen sich auf den EOAC-Code für die Erstellung von Brutvogelatlanten (Hagemeijer & Blair 1997). Es stellt sich nun die Frage, ob mit einem mathematischen Modell der Eindruck, die oberösterreichische Wanderfalkenpopulation sei stabil, bestätigt werden kann.

Der Dank des Autors gilt der Naturschutzbehörde für die Übernahme der Fahrtspesen für die Freilanduntersuchungen, Georg Bieringer für die wertvolle Diskussion und Dr. Gerhard Aubrecht vom Oberösterreichischen Landesmuseum in Linz für die freundliche Unterstützung bei der Erstellung des Manuskripts.

2. Herleitung der mathematischen Formeln

Welche Kriterien (Variablen) sind relevant?

1. der Bruterfolg

2. die Überlebensrate der Juvenilen im 1. Winter

3. die Überlebensrate einjähriger und älterer Individuen

ad 1: Der Bruterfolg ist für erfolgreiche Bruten einfach und eindeutig zu bestimmen.

ad 2 und 3: Die Überlebensraten werden nach der Literatur an Hand von Todfunden beringter Vögel bestimmt (siehe Mebs 1971, Kirmse & Kleinstäuber 1977, Hepp et al. 1995).

Nachdem nur ein kleiner Prozentsatz der beringten Vögel gefunden wird, nach Mebs (1971) 20 % bzw. Hepp et al. (1995) 8 %, ist betreffend der Vertrauenswürdigkeit der so gewonnenen Daten Vorsicht angebracht.

Eine andere Möglichkeit zur Abschätzung durch Wiederfang am Horst haben Newton et al. (1988) veröffentlicht. Hierbei ist jedoch die Stichprobe und die untersuchte Zeitspanne so klein, daß eine daraus gewonnene Überlebensrate sehr unsicher ist.

Alle anderen Variablen wie Witterungseinflüsse, Beutetierverfügbarkeit, die aktuelle Populationsdichte (Konkurrenz) usw. sind meiner Meinung nach nicht oder nur sehr schwierig quantitativ faßbar und werden hier nicht ausdrücklich berücksichtigt. Wenn Newton et al. (1988) meinen, einen Zusammenhang zwischen Bruterfolg und Niederschlag im Mai nachzuweisen, so ergab ein Vergleich in einigen oberösterreichischen Brutgebieten keinen Hinweis auf eine brauchbare Korrelation.

Im weiteren wird angenommen, daß diese schwer faßbaren Einflüsse im langjährigen Mittel gleich und in den oben genannten Kriterien enthalten sind.

Es kann also festgestellt werden:

- Der Bruterfolg ist eine mathematisch sichere Größe.
- Die Überlebensraten besitzen eine statistische Unschärfe.

3. Ableitung des Modelles

Die Bedingung für eine stabile Wanderfalkenpopulation lautet:

Anzahl der Brutpaare im Jahre (0) = Anzahl der BP im Jahr (2) bzw. (3)

Dabei wird angenommen, daß der Eintritt der Nachkommen in das Brutgeschäft nach dem 2. bzw. 3.Winter erfolgt. Dem wird in der Literatur nicht widersprochen (Newton et al. 1988, Schilling et al. 1995).

Ableitung der mathematischen Gleichung für den Brutbeginn nach dem 2. Winter:

Jahr	(0)	(1)	(2)
Individuenzahl	$2.n$	$2.n.a$	$2.n.a^2$
Nachwuchs	$n.f$	$n.f.j$	$n.f.j.a$

n... Zahl der gesamten Brutpaare (erfolgreich + erfolglos)
a... Überlebensrate *b* nach dem 2. Lebensjahr (nach dem 1. Winter)
j... Überlebensrate im 1. Lebensjahr
f... Bruterfolg als juv./Brutpaar (gesamt)

Im Gegensatz zu Kirmse & Kleinstäuber (1977) wird hier die Individuenzahl = $2.n$ und statt der Sterblichkeit die Überlebensraten a = 1 - Sterblichkeit (adult) verwendet. Dasselbe gilt sinngemäß für *j*. Der mathematische Formalismus wird damit viel einfacher. Die Stabilitätsbedingung lautet jetzt:

$$2.n = 2.n.a^2 + n.f.j.a$$

In Worten: Die Zahl der Individuen im Jahr (0) muß gleich der Summe aus den Überlebenden plus dem inzwischen brutfähigen Nachwuchs im Jahr (2) sein.

Nach Umformen und Kürzen folgt: $\frac{(1-2a^2)}{a} = f.j$

Mebs (1971) verwendet als Formel: $\frac{2(1-a)}{a} = f.j$

Sie ist mathematisch falsch, wenn sich auch der Fehler beim Rechnen mit ihr in Grenzen hält. Außerdem ist zu beachten, daß der Bruterfolg in Jungvögel/Brutpaar (gesamt) einzusetzen ist, denn auch die erfolglosen Brutpaare müssen nach zwei Wintern durch den Nachwuchs ersetzt werden, um eine stabile Population zu sichern. Kirmse & Kleinstäuber (1977) rechnen im Prinzip mit der quadratischen Gleichung. Allerdings ist der mathematische Ansatz unübersichtlich und enthält (mathematisch unnötig) die Anzahl der Brutpaare (gesamt). Die Autoren zeigen an Hand der erlöschenden ostdeutschen Falkenpopulation die gegenseitige Abhängigkeit der Variablen. In diesem Fall führte der fehlende Nachwuchs notwendigerweise zu einer Überalterung der Brutpaare. Allerdings besitzt die obige Formel noch einen Fehler, den es auszumerzen gilt: Es gibt nämlich im Jahr (0) noch einjährige Individuen aus dem vorigen Jahr (-1), die nach Berücksichtigung der Überlebensrate *a* dem Bestand an Brutpaaren im Jahr (2) zugezählt werden müssen (in der folgenden Aufstellung als Reserve bezeichnet). Weiter zurückrechnen müssen wir nicht, denn die Jungen aus dem Jahr (-2) sind im Jahr (0) brutfähig und in 2.*n* enthalten. Ebenso spielen die Nachkommen der Falken aus dem Jahr (1) keine Rolle, denn sie werden erst im Jahr (3) brutfähig. Sie tragen daher zur Population der Brutpaare im Jahr (2) nichts bei.

Korrigierter Ansatz für den Eintritt in die Brutpopulation nach dem 2. Winter:

Jahr	-1	0	1	2
Exemp.	$2.n/a$	$2.n$	$2.n.a$	$2.n.a^2$
Juv		$n.f$	$n.f.j$	$n.f.j.a$
Reserve	$n.f/a$	$n.f.j/a$	$n.f.j$	$n.f.j.a$

Die Stabilitätsbedingung lautet nun: $2.n = 2.n.a^2 + 2.n.f.j.a$

Nach Kürzen und Umformen: $\frac{(1-a^2)}{a} = f.j$

Durch die notwendige Korrektur hat sich der mathematische Formalismus weiter vereinfacht. Wendet man eine analoge Überlegung für einen Brutbeginn nach dem 3.Winter an, so ergibt sich eine Gleichung dritten Grades:

Jahr	-2	-1	0	1	2	3
Exemp.	$2.n/a^2$	$2.n/a$	$2.n$	$2.n.a$	$2.n.a^2$	$2.n.a^3$
Juv			$n.f$	$n.f.a$	$n.f.j.a$	$n.f.j.a^2$
Reserve 1		$n.f/a$	$n.f.j/a$	$n.f.j$	$n.f.j.a$	$n.f.j.a^2$
Reserve 2	$n.f/a^2$	$n.f.j/a^2$	$n.f.j/a$	$n.f.j$	$n.f.j.a$	$n.f.j.a^2$

Wiederum lautet die Stabilitätsbedingung: $2.n = 2.n.a^3 + 3.n.f.j.a^2$

Nach Kürzen und Umformen: $2\,\frac{(1-a^3)}{3a^2} = f.j$

Abschließend muß festgestellt werden:

1. Dieser mathematische Ansatz ist prinzipiell auf jeden Brutbeginn und auch auf verschiedene Überlebensraten pro Jahr anwendbar.

2. Eine Koppelung obiger zwei Gleichungen ist ohne weiteres möglich. Es hat jedoch nur Sinn, wenn die prozentualen Anteile für die beiden Brutbeginne bekannt sind.

Es wurden also zwei mathematische Gleichungen zur Abschätzung der Überlebensrate abgeleitet:

1.Gleichung (für Brutbeginn nach dem 2. Winter): $\frac{(1-a^2)}{a} = f.j$

2.Gleichung (für Brutbeginn nach dem 3. Winter): $2(1-a^3)3a^2 = f.j$

Ein möglicher Einwand, bei der Ableitung wurde dem Vorkommen von Einzelindividuen (Singelfalken) nicht Rechnung getragen, scheint mir durch die Einbeziehung der Individuen in der „Reserve" ausreichend berücksichtigt zu sein.

4. Diskussion

Wir haben es nun in beiden Fällen mit Gleichungssystemen mit drei Variablen zu tun. Dabei ist *f* (juv./Brutpaare gesamt) eindeutig bestimmbar. Dieser Wert ist in der Literatur oft dokumentiert (z.B. in Cade et al. 1988 dazu 11 Veröffentlichungen, weiters Newton et al. 1988, Hepp et al. 1995) und an seinem jeweiligen Zahlenwert gibt es keinen Zweifel. Anders verhält es sich mit den Überlebensraten *a* und *j*. Sie besitzen eine statistische Unschärfe, die abgesehen von natürlichen Schwankungen auch von der Stichprobengröße abhängt.

Wozu können nun die beiden Gleichungen verwendet werden? Durch Einsetzen eines Wertes von *a* (bzw. *j*) bei bekanntem *f* kann *j* (bzw. *a*) errechnet werden und so gezeigt werden, welche Überlebensrate überhaupt sinnvoll ist. Die oberösterreichischen Daten können nicht eingesetzt werden, da fast keine Daten über erfolglose Brutpaare vorliegen.

Beispiel:

a soll gemäß der verfügbaren Literaturangaben (Mebs 1971, Newton et al. 1988, Hepp et al. 1995) zwischen 0,7 und 0,9 liegen, *j* zwischen 0,35 und 0,56. Für eine stabile Population in Alaska (Ambros et al. in Cade et al. 1988) ergibt sich ein mittleres $f = 1{,}5$. Zur Berechnung wurde der Zeitraum zwischen 1952 und 1985 genommen (mit Ausnahme des Populationseinbruches von 1969-1979):

$f = 1{,}5$ (s = 0,283; Variationskoeffizient = 19 %; n = 10)

Jetzt werden *a* und *f* in die 1.Gleichung eingesetzt und *j* berechnet:

$$j = \frac{(1-a^2)}{a.f}$$

Für $a = 0{,}7$ und $f = 1{,}5$ beträgt $j = 0{,}49$

Für $a = 0{,}9$ und $f = 1{,}5$ beträgt $j = 0{,}14$. Dieser Wert scheint irreal zu sein.

Um eine engere Eingrenzung zu erhalten, suchen wir *j* für:

$a = 0{,}8$ und $f = 1{,}5$ und erhalten $j = 0{,}30$

Im zweiten Fall setzen wir f und j in die 1.Gleichung ein und lösen die quadratischen Gleichungen nach a auf. Wir erhalten:

$f = 1{,}5$ und $j = 0{,}56$ ergibt $a = 0{,}66$. Auch dieses Ergebnis erscheint irreal. Für $j = 0{,}35$ ergibt sich $a = 0{,}77$.

Die letzteren Werte entsprechen den von Mebs (1971) errechneten. D.h. für den Brutbeginn nach dem 2.Winter und eine stabile Population muß gelten:

a zwischen 0,7 und 0,8 bzw. j zwischen 0,49 und 0,30

Wichtig ist außerdem, daß eine geringe Änderung von a eine größere Änderung von j verursacht, während die statistische Unschärfe von j a nur wenig verändert. Es ist daher immer besser mit der Überlebensrate j zu argumentieren, da die Stichprobe der tot gefundenen Jungvögel größer ist.

Als weiteres Beispiel wird obige Vorgangsweise für die 2.Gleichung angewendet, wobei wir folgende Gleichung erhalten:

$$j = \frac{2(1-a^3)}{3a^2.f}$$

Für $f = 1{,}5$ und $a = 0{,}70$ ergibt sich $j = 0{,}60$.

$f = 1{,}5 \quad a = 0{,}80 \quad j = 0{,}34$

$f = 1{,}5 \quad a = 0{,}90 \quad j = 0{,}15$

Auch hier wird der dritte Wert als irreal ausgeschieden. Vermutlich liegen die Überlebensraten für a zwischen 0,8 und 0,7 bzw. entsprechend für j bei 0,34 -0,60 bei Brutbeginn nach dem 3.Winter.

Es darf also festgestellt werden: Für eine stabile Population in Alaska zwischen 1952 und 1985 lauten die Überlebensraten $a = 0{,}80 - 0{,}70$ und $j = 0{,}30 - 0{,}49$. Nachdem aus Alaska keine empirischen Daten von den Überlebensraten vorliegen, ist es von besonderem Interesse, die mathematischen Modelle an einer stabilen Wanderfalkenpopulation anzuwenden, von der auch die Überlebensraten bekannt sind (Hepp et al. 1995). Für die Berechnung wurden die Jahre 1966-1977 herangezogen. Der mittlere Wert für f beträgt 0,81 juv./Brutpaare gesamt (s = 0,206; Variationskoeffizient = 26 %; n = 12).

f besitzt in diesem Fall eine größere Unschärfe verglichen mit den Daten aus Alaska. Die aus Ringfunden errechneten Überlebensraten lauten:

$j = 0{,}52$ und $a = 0{,}86$

Bei Brutbeginn nach dem 3.Winter ausgehend von:

$f = 0{,}81$ und $a = 0{,}86$ ergibt sich $j = 0{,}41$ anstatt 0,52 (Ringfunde) oder aus

$f = 0{,}81$ und $j = 0{,}52$ ergibt sich $a = 0{,}83$ anstatt 0,86 (Ringfunde)

Der Wert für *j* weicht um 21 % ab, *a* um 3,6 %. Beim Ansatz mit Brutbeginn nach dem 2. Winter erhalten wir noch größere Abweichungen (*j*: 41 % !).

Diese Diskrepanz muß einen Grund haben. Der Autor meint, ihn in der Unschärfe der errechneten Sterberaten (= 1 - Überlebensrate) aus Ringfunden zu sehen. Darüber sollen in einer späteren Veröffentlichung Untersuchungen vorgelegt werden.

Zusammenfassung

Basierend auf Populationsstudien am Wanderfalken (*Falco peregrinus*) wird ein mathematisches Modell zur Abschätzung der Überlebensraten von Vögeln im 1.Lebensjahr und für ältere Individuen ab dem 1. Lebensjahr vorgelegt. Für die Daten aus der oberösterreichischen Bestandsaufnahme können die abgeleiteten Formeln nicht angewandt werden, da die genauen Zahlen der erfolglosen Brutpaare praktisch nicht vorhanden sind. Die Anwendung der Gleichungen auf zwei gut dokumentierte, stabile Populationen zeigt brauchbare Übereinstimmung mit den Werten, die aus Ringfunden berechnet wurden. Ursachen für größere Unterschiede in den Ergebnissen sollen in einer späteren Veröffentlichung diskutiert werden.

Literatur

Cade, T. J., J. H. Enderson, C. G. Thelander & C. M. White (1988): Peregrine Falcon populations. Their Management and Recovery. The Peregrine Fund, Boise, 949 pp.

Hagemeijer, W. J. M. & M. J. Blair (1997): The EBCC Atlas of European Breeding Birds: Their Distribution and Abundance. T. & D. A. Poyser, London, 903 pp.

Hepp, K., F. Schilling & P. Wenger (1995): Die Bestandsentwicklung des Wanderfalken in Baden-Würtemberg von 1965-1994. Beih. Veröff. Naturschutz u. Landschaftspfl. Bad.-Württ. 82: 199-127.

Jiresch, W. (1997a): 10 Jahre Wanderfalkenuntersuchung in Österreich. Vogelkdl. Nachr. OÖ 5(1): 1-8.

Jiresch, W. (1997b): Wanderfalke. In: G. Aubrecht & M. Brader (1997): Zur aktuellen Situation gefährdeter und ausgewählter Vogelarten in Oberösterreich. Vogelkdl. Nachr. OÖ 5(Sonderband): 48-49.

Karenits, O. & H. Luber (1998) Verbreitung, Siedlungsdichte und Brutbestand des Wanderfalken in Österreich. In: D. Rockenbauch (Hrsg.), Der Wanderfalke in Deutschland und umliegenden Gebieten, Bd. 1, 86-91. C. Hölzinger Verlag, Ludwigsburg.

Kirmse, W. & G. Kleinstäuber (1977): Die Kalkulation der Populationsentwicklung von Wildtierarten, dargestellt am Beispiel der felsbrütenden Wanderfalken in der DDR. Mitt. Zool. Mus. Berlin, Suppl. 53, Ann. Ornithol. 1: 137-148.

Luber, H. (1992): Der Wanderfalke (*Falco peregrinus*) wieder im Aufwind - ein Situationsbericht aus der Steiermark. Egretta 35: 111-116.

Mebs, T. (1971): Todesursache und Mortalitätsrate beim Wanderfalken (*Falco peregrinus*) nach den Wiederfunden deutscher und finnischer Ringvögel. Vogelwarte 26: 98-105.

Newton, I. & R. Mearns (1988): Population Ecology of Peregrines in South Scotland. In: T. J. Cade, J. H. Enderson, C. G. Thelander & C. M. White (Eds.): Peregrine Falcon Populations. Their Management and Recovery, 651-665,. The Peregrine Fund, Boise, Idaho.
Schilling, F. & P. Wegner (1995): Beringung der Wanderfalkenpopulation in Baden-Württemberg. Beih. Veröff. Naturschutz u. Landschaftspfl. Bad.-Württ. 82: 225-245.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Winfried F. L. Jiresch
Ungarnstraße 33
A - 4600 Wels