Ökol. Vögel (Ecol. Birds) 10, 1988: 13-26

Akademie der Landwirtschaftswissenschaften der DDR
Institut für Landschaftsforschung und Naturschutz Halle
Arbeitsgruppe Greifswald

Über Mortalität beim Sandregenpfeifer, *Charadrius hiaticula* – ein Methodenvergleich

On the mortallity of the Ringed Plover, *Charadrius hiaticula* – a comparison of methods

Von **Christof Herrmann** und **Rainer Holz**

Key words: *Charadrius hiaticula*, mortality rate, calculations methods; estimations from population parameters, from ring recovery data, from capture - recapture data, bias: ring losses, dismigration, non-breeding, heterogenity of ring - recovery material.

Zusammenfassung

HERRMANN, C. & R. HOLZ (1988): Über Mortalität beim Sandregenpfeifer, *Charadrius hiaticula* – ein Methodenvergleich. Ökol. Vögel 10: 13-26.
Für den Sandregenpfeifer (*Charadrius hiaticula*) wurden Sterblichkeitsraten nach demografischen Parametern (Rückkehrrate, Erstbrüteranteil), nach Ringfunden (Modell von MARTIN-LÖF 1961) und nach Fang-Wiederfang-Daten Modell von CORMACK 1964) berechnet. Ringfunde ergaben die höchsten (0,40), Fang-Wiederfang-Daten die niedrigsten (0,17) Adult-Sterblichkeitsraten. Aus einer Diskussion von Einflußgrößen und Fehlerquellen wird gefolgert, daß die Sterblichkeitsraten nach Fang-Wiederfang-Daten den natürlichen Verhältnissen relativ nahe kommen. Bei hoher (Wieder-) Beobachtungswahrscheinlichkeit der markierten Individuen sind die aus demografischen Parametern berechneten Werte nur geringfügig größer. Mit Ringfunden wird die Mortalität erheblich überschätzt. Die Jungvogelmortalität läßt sich am besten aus demografischen Parametern ableiten; eine entsprechende Berechnungsmethode wird vorgestellt. Als mögliche Fehlerquellen werden u.a. Ringverluste, Dismigration und Nichtbrüten sowie Heterogenität des Ringfundmaterials diskutiert. Die erhebliche Differenz zwischen den Mortalitätswerten nach Ringfunden und Fang-Wiederfang-Daten ist überwiegend auf Ringverluste zurückzuführen. Aus den Überlebenskurven nach Ringfunden und Fang-Wiederfang-Daten wurde der hypothetische Verlauf von Ringverlusten ermittelt.

Summary

HERRMANN, C. & R. HOLZ (1988): On the mortality of the Ringed Plover *Charadrius hiaticula* – a comparison of methods. Ecol. Birds 10: 13-26.
Different methods are used in order to estimate the mortality rate of ringed plovers (*Charadrius hiaticula*): firstly, estimation from population parameters (returning rate, proportion of first breeders), secondly, use of ring-recovery data (method of MARTIN-LÖF, 1961) and thirdly, calculations from cap-

---

Anschrift des Verfassers:

Rainer Holz, Institut für Landschaftsforschung und Naturschutz, Arbeitsgruppe Greifswald, St. Georgsfeld 12, Greifswald DDR – 2200

ture-recapture (resighting) data (model of CORMACK, 1964). The highest mortality rate for adult birds is obtained from ring-recoveries (0,40), capture-recapture data provide the lowest value (0,17). The possible causes for the considerable differences are discussed and it is concluded, that the mortality rate obtained from capture-recapture data agrees best with reality. If the probability of resighting of the marked birds is high, the mortality rates provided by estimation from population parameters are only somewhat high. But calculations with ring-recoveries overestimate the mortality considerably. The mortality of birds in the first year of life most favourably estimated from population parameters, an appropriate method is presented. Possible causes for incorrect values are ring losses, dismigration, nonbreeding and heterogenity of the ring-recovery material. The considerable differences between the mortality values obtained from ring-recoveries and capture-recapture data respectively are mainly due to ring-losses. From the differences between both these values the hypothetic diagramm for ring-losses is constructed.

1. Vorbemerkungen

Über Größenordnung und Variationsbreite der Mortalität von Vogelarten gibt es, wenn überhaupt, sehr unterschiedliche Angaben. Für adulte Sandregenpfeifer werden Mittelwerte zwischen 42 und 20 % genannt (BOYD 1962, PIENKOWSKI 1984). Das führt bei populationsstatistischen Analysen zwangsläufig zu sehr verschiedenen Resultaten und Folgerungen. Es ist deshalb von theoretischer und praktischer Bedeutung, die Genauigkeit von Mortalitätsangaben zu kennen. In dieser Studie sollen einige Methoden zur Ermittlung der Mortalität verglichen und Ursachen abweichender Resultate diskutiert werden. Ein ähnliches Anliegen verfolgten zuletzt PAEVSKI (1981) mit Modellen zur Analyse von Ringfunden und FORDE & SLOAN (1984) mit spezifischen Modellen für Durchzügler und Brutvögel. Unser Augenmerk richtet sich auf den Vergleich von Daten die an lebenden und toten Vögeln gewonnen wurden. Als Beispiel nutzen wir den Sandregenpfeifer, eine Art, die jüngst wiederholt Gegenstand populationsökologischer Untersuchungen war (HOLZ 1986, PIENKOWSKI 1984, SIEFKE 1984a).

2. Methodeninventar

2.1 Berechnungen nach demografischen Parametern

Häufig wird die Mortalität aus Parametern wie Rückkehrrate, Erstbrüteranteil oder Populationsstruktur abgeleitet (z.B. GROSSKOPF 1964, PIENKOWSKI 1984, SARFIEL et al. 1984, SOIKKELI 1967, 1970). Bei der Verwendung der Rückkehrrate unterstellt man, daß alle Individuen, die nicht ins Kontrollgebiet zurückkehren, tot sind. Beim Erstbrüteranteil wird davon ausgegangen, daß bei gleichbleibender oder um einen konstanten Mittelwert schwankender Brutbestandsgröße (= Anzahl aller in einem Jahr brütenden Individuen) im langjährigen Mittel die Zahl der neu in den Bestand eingehenden Tiere gleich der der sterbenden ist.

2.2 Berechnungen nach Ringfundmeldungen

Die traditionellen Methoden der Mortalitätsermittlung gehen auf die von DEEVEY (1947) erstellten »life tables« zurück. Die matematischen Modelle wurden von LACK (1951) sowie HALDANE (1955) entwickelt und finden vielfache Anwendung (z.B. BAINBRIDGE & MINTON 1978, BAK & ETTRUP 1982, BOYD 1962, EXO & HENNES 1980, GROSSKOPF 1964, MEUNIER 1961, PAEVSKI 1981). HALDANE'S Methode wurde von MARTIN-LÖF (1961) dahingehend modifiziert, daß eine gleichzeitige Berechnung der Mortalität von Alt-

vögeln und Jungvögeln im 1. Lebensjahr möglich ist. Diese Methode gestattet die Mortalitätsberechnung auch, wenn das Datenmaterial noch unvollständig ist, und nach dem Zeitpunkt der Datenbearbeitung noch Wiederfunde zu erwarten sind.
Die Voraussetzungen der Modelle sind:
1. Die Mortalität der adulten Vögel ist altersunabhängig.
2. Alle Altersklassen haben die gleiche Wiederfundwahrscheinlickeit.
Für Lack's Methode muß der Zeitraum zwischen Beringungen und Auswertung so lang sein, bis keine weiteren Wiederfunde zu erwarten sind. Bei langlebigen Arten wie z.B. Charadriiformes oder Procellariiformes würden das Jahrzehnte sein. Doch konnten Haldane (1955) und Paevski (1981) zeigen, daß bei geeignetem Material die nach Haldane und Lack gewonnenen Werte identisch sind. Die Anwendung von Lack's Formel ist aufgrund des geringen Rechenaufwandes vor allem für kurzlebige Arten vorteilhaft. Bei Arten mit höherer Lebenserwartung wird die Mortalität überschätzt (für Limicolen vgl. Boyd 1962, Grosskopf 1964).
Die von Brownie et al. (1978) und Manly (1981) entwickelten Modelle gehen einerseits zwar von realeren Voraussetzungen aus, stellen aber andererseits sehr spezifische Forderungen an das Ringfundmaterial. Ihre nutzbringende Anwendung ist deshalb vorerst nur in wenigen Fällen möglich.

2.3 Berechnungen nach Fang-Wiederfang-Daten

Mortalitätsberechnungen mit capture-recapture Modellen fanden in der deutschsprachigen Literatur bislang wenig Anwendung, obgleich sie z.T. schon vor längerer Zeit entwickelt wurden (z.B. Cormack 1964, Pollock 1982, Pollock et al. 1985). Ihre Voraussetzungen sind unterschiedlich, jedoch genügend weit gefaßt, um eine breitere Anwendung als bisher zu rechtfertigen. Cormack (1964) setzt folgende Prämissen:
1. a Alle Tiere, die in einer Untersuchungsperiode leben, haben die gleiche Chance, gefangen zu werden.
   b Alle früher markierten Tiere, die in einem Beobachtungsgebiet leben, werden mit gleicher Wahrscheinlichkeit beobachtet.
2. Fang und Markierung eines Tieres beeinflussen dessen Lebenserwartung nicht.
3. Die Überlebenswahrscheinlichkeit der Tiere ist altersunabhängig.

3. Material

Alle Mortalitätsberechnungen, die sich auf Daten von lebenden Vögeln stützen, wurden im Rahmen eigener populationsökologischer Untersuchungen am Sandregenpfeifer im Raum des Greifswalder Boddens (DDR — Ostseeküste; etwa 54.06 N, 13.23 E) gewonnen. Der dort lebende Bestand ist seit 1980 nahezu vollständig individuell markiert. In den 7 auswertbaren Jahren (1980-1986) lagen jährlich von 100 bis 140 Altvögeln Beobachtungsdaten vor.
Für die Berechnungen der Sterblichkeit nach Ringfunden wurde Material der Beringungszentralen Helgoland, Radolfzell (Reiser 1971), Hiddensee und Gdansk (pers. Mitt.) genutzt. Berücksichtigung fanden nur Wiederfunde von Vögeln, die mit hoher Wahrscheinlichkeit im südwestlichen Ostseeraum beheimatet waren. Die insgesamt 120 ausgewerteten Ringmeldungen (davon 76 Tiere im 1. Lebensjahr betreffend) aus den Jahren von 1948 bis 1981 erheben keinen Anspruch auf Vollständigkeit. Sie repräsentieren aber das Gesamtmaterial hinreichend genau und dürften der hier verfolgten Zielstellung genügen.

4. Vergleich der Ergebnisse

4.1 Berechnungen nach demografischen Parametern

Erstbrüteranteil: Anhand von Gefiedermerkmalen wurden am Greifswalder Bodden alle Brutvögel den Kategorien »einjährig« oder »älter als einjährig« zugeordnet. Tab. 1 stellt den jährlichen Anteil einjähriger Individuen am Brutbestand dar. Im Mittel waren es 14,7 %. Nach Siefke (1984a) und Holz (1986) beginnen 60 % der Erstbrüter als einjährige mit der Fortpflanzung. Pienkowski (1984) gibt 70 % an. Nach diesen Zahlen würde der mittlere jährliche Erstbrüteranteil am Greifswalder

Tab. 1. Jährlicher Anteil einjähriger Sandregenpfeifer, *Charadrius hiaticula*, in einem farbberingten Bestand am Greifswalder Bodden.
Annual proportion of one year old ringed plovers in the colour marked population of the area arround the Greifswalder Bodden.

Jahr	Anzahl der Brutvögel	Anzahl der einjährigen Brutvögel absolut	%
1982	93	12	12,9
1983	92	16	17,4
1984	98	17	17,3
1985	62	2	3,2
1986	71	14	19,7
	Σ 416	Σ 61	Σ 14,7

Bodden 24,4 bzw. 20,9 % betragen. Wie im weiteren gezeigt wird, ist die Annahme einer Adultsterberate in dieser Größenordnung nur bedingt real. Mögliche Unsicherheiten liegen in folgendem:

1. Vögel können nicht nur durch den Tod, sondern auch durch Nichtbrüten aus dem Brutbestand ausscheiden und durch Erstbrüter ersetzt werden. Der Anteil der Erstbrüter ist deshalb u.U. größer als der Anteil gestorbener Vögel. Es spricht manches dafür, daß das auch für den Sandregenpfeifer Gültigkeit hat (Holz 1986).
2. Der Erstbrüteranteil kann durch gebietsinterne Faktoren, z.B. Territorialität, Dominanz der Brutortsansiedler, mitbestimmt werden und ist u.U. nicht repräsentativ für die Population.
3. Die Brutbestandsgröße variiert kurz- und mittelfristig sehr stark. Es ist deshalb nicht ohne weiteres davon auszugehen, daß die Anzahl der neu in den Bestand eingehenden Tiere gleich der der sterbenden ist.

Rückkehrrate: Die mittlere jährliche Rückkehrrate beträgt 79,5 %, das entspricht einer Adultmortalität von 20,5 %. Die Annahme, daß die Rückkehrrate die Mortalität widerspiegelt, ist strenggenommen nur gerechtfertigt, wenn alle noch lebenden Vögel wiederbeobachtet werden. Theoretisch ist das nur bei Arten möglich, die keiner Dismigration unterliegen. Da mehr oder weniger weite Umsiedlungen jedoch der Normalfall sind (Siefke 1984 b/c), lassen sich aus der Rückkehrrate nur Näherungswerte ableiten. Die Näherung wird umso besser, je größer die (Wieder-) Beobachtungswahrscheinlichkeit eines Individuums ist. Diese korrespondiert positiv mit der Größe des kontrollierten Gebietes und der Beobachtungsintensität.

4.2 Berechnungen nach Ringfundmeldungen

Mit der Methode von Martin-Löf (1961) wurde für Jungvögel im 1. Lebensjahr (vom 6.7., dem mittleren Beringungsdatum, bis zum 10.5. des Folgejahres) eine Sterberate von 0,65 gefunden. Für mehrjährige Vögel betrug der Wert 0,40.

4.3 Berechnungen nach Fang-Wiederfang-Daten

Die Daten wurden nach Cormack (1964) berechnet (s. Tab. 2). Eine getrennte Betrachtung der jährlichen Mortalitätsziffern für Männchen und Weibchen ergab keine signifikanten Unterschiede (Wilcoxon-Test, $p > 0{,}1$). In der Gesamtstichprobe betrug die mittlere jährliche Sterblichkeit 0,176±0,016; die durchschnittliche Lebenserwartung eines Erstbrüters 5,17±0,51 Jahre.

Tab. 2. Jährliche Sterbe- und Überlebensrate adulter Sandregenpfeiferr, *Charadrius hiaticula*, in einem farbberingten Bestand vom Greifswalder Bodden, berechnet nach Cormack (1964). Die Angaben beziehen sich jeweils auf den Zeitraum von Beginn einer Brutsaison bis zum Beginn der nächsten. b_i — Anzahl beringter Vögel, a_i — Anzahl beobachteter Vögel, c_i — Anzahl letztmalig gesehener Vögel, $\varnothing_i$ — Überlebensrate, m_i — Sterberate, $\hat{p}_i$ — Beobachtungsrate, $\hat{x}_i$ — Wahrscheinlichkeit, daß ein Vogel letztmalig gesehen wurde, var — Varianz.
Annual survival- and mortality rates of our colour marked population, values determined with the Cormack-model (1964). The values concern the time between two breeding seasons. b_i — numbers of birds ringed, a_i — number of birds seen, c_i — number of birds seen for the last time, $\varnothing_i$ — survival rate, m_i — mortality rate, $\hat{p}_i$ — probability of watching a bird, $\hat{x}_i$ — probability that a bird seen for the last time, var — variance.

Beobachtungsjahr	b_i	a_i	c_i	$\varnothing_i$	m_i	$\hat{p}_i$	$\hat{x}_i$	var
1980	103	—	16	0,8605	0,1395	—	0,1553	0,00136
1981	33	78	17	0,8681	0,1319	0,8800	0,1532	0,00128
1982	33	89	19	0,8713	0,1287	0,8429	0,1574	0,00124
1983	33	102	27	0,8401	0,1599	0,8447	0,2000	0,00149
1984	30	112	51	0,6955	0,3045	0,8671	0,3592	0,00223
1985	15	91	43	—	—	0,8062	0,4057	—
1986	31	74	105	—	—	—	—	—

Während die Jahre 1980/81 bis 1983/84 eine relativ konstante Sterblichkeit hatten ($\bar{m}=0{,}140$), wurden für 1984/85 mit $\bar{m}=0{,}305$ eine wesentlich größere Sterberate ermittelt. Die erhöhte Mortalität ist wahrscheinlich mit der sehr ungünstigen (kalten) Witterung im Winterquartier zu begründen.

4.4 Schlußfolgerungen

Die in Tab. 3 zusammengestellten Befunde zur Mortalität des Sandregenpfeifers ergeben ein sehr differenziertes Bild.
Wie im weiteren gezeigt wird, dürfte der mit dem Cormack-Modell gefundene Wert den natürlichen Verhältnissen weitgehend entsprechen. Zusammengefaßt läßt sich aus Tab. 3 folgendes ableiten:

- Mit Hilfe demografischer Parameter ermittelte Mortalitätswerte sind geringfügig zu hoch.
- Nach Ringfunden vorgenommene Berechnungen überschätzen die Mortalität erheblich.
- Die Jungvogelmortalität läßt sich am besten aus demografischen Parametern abschätzen. Ringfundmethoden führen, wie bei Altvögeln, zu unrealistisch hohen Werten.

Tab. 3. Vergleich nach unterschiedlichen Methoden berechneter Sterberaten des Sandregenpfeifers *(Charadrius hiaticula)*.
Comparison of mortalität rates obtained from different estimation methods and different authors.

Methode	jährliche Sterberate					Autor
	nach vollendetem 1. Lebensj.	bis Vollendung des 1. Lebensjahres		bis zur Erstbrut		
		ab Schlupf	ab Flügge	ab Schlupf	ab Flügge	
demografische Parameter						
Rückkehrrate	20 %	—	—	—	—	PIENKOWSKI, 1984
	25 %	70 %	—	73-74 %	—	SIEFKE, 1984
	20,5 %	66,2 %[x]	32,9 %[x]	68,7 %[x]	38,0 %[x]	eigene Werte
Erstbrüteranteil	20,9-24,4 %	—	—	—	—	eigene Werte
Ringfundmeldungen						
LACK	42,0±5,48%	—	—	—	—	BOYD, 1962
MARTIN-LÖF	40,0 %	—	65,0 %[xx]	—	—	eigene Werte
Fang-Wiederfang-Daten						
CORMACK	17,6±1,6 %	—	—	—	—	eigener Wert

x) Berechnungsmethode siehe Anhang
xx) bis 10. 5. des Folgejahres

Etwas unerwartet ist die relativ geringe Differenz zwischen der Adultmortalität nach demografischen Parametern und der der CORMACK-Methode. Daraus ist zu schließen, daß in unserem Kontrollgebiet die Beobachtungswahrscheinlichkeit recht hoch ist und die meisten lebenden Vögel als Rückkehrer erfaßt werden. Bei der CORMACK-Methode besteht diese Notwendigkeit nicht, da die Beobachtungsrate (=Anteil der noch lebenden Vögel, die beobachtet werden) in der Formel berücksichtigt ist. Auch bei relativ niedriger, aber für alle Individuen gleicher Beobachtungswahrscheinlichkeit sind deshalb genaue Mortalitätsangaben zu erwarten (vgl. Rechenbeispiel bei CORMACK 1964). In diesem Fall würden Berechnungen mit demografischen Parametern stark abweichende Resultate liefern.

5. Einflußgrößen und Fehlerquellen

Die Sterblickeitsrate von Ringvögeln kann scheinbar oder tatsächlich von der unberingter Tiere abweichen. Mögliche Fehlerquellen sind alle Faktoren, die die Überlebenschance und Wiederfundwahrscheinlichkeit beringter Individuen gegenüber unberingten verändern. LACK nennt für seine Methode drei Fehlermöglichkeiten:

1. Die Totfunde gehen überwiegend auf geschossene Vögel zurück; jüngere Vögel werden eventuell eher geschossen als solche mit mehrjähriger Erfahrung.
2. Vögel verschiedener Altersgruppen überwintern möglicherweise in verschiedenen Gebieten mit unterschiedlichen Wiederfundchancen.
3. Durch Abnutzung und Verlust der Ringe erhöht sich die errechnete Sterblichkeit gegenüber der tatsächlichen (LACK in GROSSKOPF 1964).

Prinzipiell betreffen diese Fehlerquellen auch die Methoden von Haldane (1955) und Martin-Löf (1961). Während die beiden erstgenannten Aspekte für die Fang-Wiederfang-Methoden zumindest bei schwach bejagten Arten ohne Belang sind, können Ringverluste auch hier die ermittelten Werte beeinflussen. Daneben besteht bei diesen Verfahren die Gefahr, daß sich mit zunehmender Dismigration für die Individuen unterschiedliche Beobachtungswahrscheinlichkeiten einstellen und so erhöhte Mortalitätswerte vorgetäuscht werden.

5.1 Ringverluste

Berechnungen nach Ringfunden überschätzen die Mortalität vor allem deshalb, weil der Anteil älterer Ringe im Totfundmateriel schneller abnimmt als es der wahren Sterblichkeit entspricht. Es wird gewissermaßen die »Mortalität der Ringe«, nicht die der Vögel ermittelt. Ringverluste sind bei Laro-Limicolen, Anatiden und Greifen

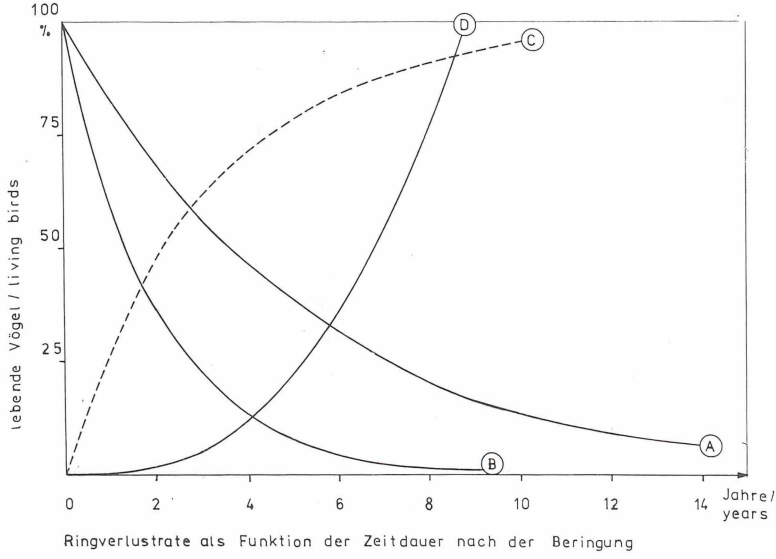

Abb. 1. Ringverlustrate beim Sandregenpfeifer, *Charadrius hiaticula*, als Funktion der Zeit nach der Beringung. A — Überlebenskurve eines absterbenden Bestandes bei einer Überlebensrate von 0,824 (nach Fang-Wiederfang-Daten, Cormack 1964), und B — bei einer Überlebensrate von 0,600 (nach Ringfunden, Martin-Löf 1961). C — Anteil der Vögel mit Ringverlust an dem noch lebenden Bestand bei jährlich konstanter Ringverlustrate von 27,2 % (errechnet aus der Differenz von A und B). D — hypothetischer Verlauf der Ringverlustkurve.
Rate of ring losses of ringed plovers *(Charadrius hiaticula)* as a function of time after ringing. A — the proportion of surviving birds of a falling population with a survivel rate of 0,824 (value obtained from the Cormack method, 1964) in relation to time. B — with a survival rate of 0,600 (obtained from ring recovery data, Martin-Löf, 1961). C — proportion of living birds which have lost their rings, if the annual ring loss remains constant at a rate of 27,2 % (calculated from the difference between A and B). D — theoretical trend for ring loss, how it seems to occur in reality.

eine verbreitete Erscheinung (BUB & OELKE 1980, FURNESS 1978, GROSSKOPF 1964, HUMMEL & LANGE 1985, LUDWIG 1967, 1981, ZIESEMER 1981). Bei den Regenpfeifern des farbberingten Bestandes traten unleserliche Ringe ab 3. Jahr, Ringverluste ab 4. Jahr nach der Beringung auf. THOMAS (1979) versuchte mit Hilfe von Doppelberingungen die Ringverluste abzuschätzen und daraus Korrekturfaktoren abzuleiten. RICHARDSON (1980) konnte diesen Ansatz auf statistischer Basis verbessern, geht aber weiter von einer konstanten jährlichen Ringverlustrate aus. Da die Ringverluste aber mit der Zeit exponentiell zunehmen, stellt dies noch keine befriedigende Lösung des Problems dar. NELSON et al. (1980) überprüften hypothetisch den Einfluß von Ringverlusten auf Mortalitätsberechnungen für unterschiedliche Ringverlust- und Überlebensraten. Als Regelfall wird angenommen, daß die Ringverluste einer exponentiellen Kurve folgen. Für life tables-Modelle wird eine erhebliche Überschätzung der Mortalität festgestellt.
Auch beim Regenpfeifer dürfte die Differenz zwischen den nach Ringfunden- und Lebendkontrollen ermittelten Mortalitäten überwiegend auf Ringverluste zurückzuführen sein.
Abb. 1 zeigt den theoretischen Verlauf der nach CORMACK (1964) und MARTIN-LÖF (1961) ermittelten Überlebenskurven. Aus der Differenz läßt sich der jeweilige Anteil der noch lebenden Vögel mit Ringverlust ermitteln. Nach der daraus konstruierten Kurve würde ein jährlich konstanter Ringverlust von 27,2 % eintreten. Da in Wirklichkeit aber die Ringverluste erst ab 3. bis 4. Jahr beginnen, gibt die Expotentialkurve den hypothetischen Verlauf der Ringverluste realer wieder.

Ringverluste können auch Ergebnisse verfälschen, die an lebenden Vögeln gewonnen wurden. Durch die intensive Kontrolle des Bestandes ist die Gefahr eines dauerhaften Ringverlustes allerdings unvergleichlich geringer. In dem farbberingten Regenpfeiferbestand wurden abgenutzte Ringe rechtzeitig erneuert bzw. verlorene wieder ergänzt, da die Vögel anhand der Farbringe auch ohne Metallringe identifizierbar waren. Unsere nach CORMACK (1964) ermittelte Sterblichkeitsrate dürfte deshalb von Ringverlusten kaum beeinflußt sein.

Tab. 4. Jährliche Sterbe- und Überlebensraten adulter Sandregenpfeifer, *Charadrius hiaticula*, bei ausschließlicher Berücksichtigung brütender Vögel des farbberingten Bestandes vom Greifswalder Bodden. Berechnet nach CORMACK (1964); vgl. Text. Symbolik siehe Tab. 2.
Annual mortality- and survival rates of adult ringed plovers, using only the breeding birds of our colour marked population (method of CORMACK, 1964). Explanations see text, symbols see table 2.

Beobachtungsjahr	b_i	a_i	c_i	$\varnothing_i$	m_i	$\hat{p}_i$	$\hat{x}_i$	var
1980	103	—	34	0,6998	0,3002	—	0,3301	0,00260
1981	33	62	29	0,7566	0,2434	0,8602	0,3053	0,00308
1982	33	60	31	0,7425	0,2575	0,7547	0,3333	0,00352
1983	33	59	32	0,7208	0,2792	0,7063	0,3478	0,00379
1984	30	68	49	0,5998	0,4002	0,8096	0,5000	0,00486
1985	15	47	33	—	—	0,6874	0,5323	—
1986	31	39	70	—	—	—	—	—

5.2 Nichtbrüten und Dismigration

Wir wollen prüfen, inwieweit die Cormack-Berechnungen durch Nichtbrüter und Umsiedler beeinflußt werden und was passiert, wenn sich die Datenerfassung nur auf die jährliche brütenden Individuen beschränkt. Entgegen den Voraussetzungen (vgl. Abschn. 2.3) haben unter diesen Umständen die Individuengruppen sehr verschiedene Beobachtungswahrscheinlichkeiten. Die Ergebnisse zeigt Tab. 4. Die mittlere Adultsterblichkeit ist $\bar{m}=0{,}298 \pm 0{,}031$ und damit 69 % höher als bei der Gesamtstichprobe.
In der Gesamtstichprobe bestehen annähernd gleiche Beobachtungswahrscheinlichkeiten. Nichtbrüter und Umsiedler wurden durch regelmäßige Nachsuche in ca. 30 km Umkreis um das Beobachtungsgebiet in ziemlicher Vollständigkeit erfaßt. Unser Befund macht offenbar, daß eine Kontrolle lokaler Brutbestände ohne Berücksichtigung von deren weiterem Umfeld stark abweichende Resultate liefert.

5.3 Heterogenes Ringfundmaterial

Brutbestände, Altersgruppen oder Geschlechter vieler Arten suchen getrennte Winterquartiere auf und/oder wählen verschiedene Zugrouten. Dort können unterschiedliche Umwelteinflüsse (Ressourcen, Prädation, Jagd) zu verschiedenen Überlebens- und/oder Wiederfundraten führen (Conroy & Eberhard 1983, Furness 1980, Pollock & Raveling 1982). Unabhängig von der konkreten Situation führen diese Differenzierungen immer zu einer Veränderung der Repräsentanz bestimmter Individuengruppen im Ringfundmaterial.
Beim Sandregenpfeifer war der Anteil geschossener Vögel bei Ringfunden im 1. Lebensjahr und bei älteren Tieren gleich (65,0 % bzw. 62,5 %). Auch in der Lage der Winterquartiere konnten zwischen beiden Altersgruppen keine signifikanten Unterschiede gefunden werden (t-Test, $p>0{,}1$). Altvögel wurden im Mittel auf 47.04° n. Br., Jungvögel auf 44.67° n. Br. an der Atlantikküste wiedergefunden. Nach Taylor (1980) sollten Junge deutlich südlicher überwintern als Alte.
Zumindest unter diesen Aspekten kann das geprüfte Ringfundmaterial als homogen gelten.

5.4 Alter

Abgesehen von einer Phase erhöhter juveniler Sterblichkeit (Goss-Gustard 1980, Küs et al. 1984) gilt die Mortalität als weitgehend altersunabhängig (Lack 1954, Meunier 1960, 1961). Entsprechende Belege wurden u.a. für den Kiebitz, *Vanellus vanellus*, (Haldane 1955) und den Austernfischer, *Haematopus ostralegus*, (Safriel et al. 1984) erbracht. Für alle Berechnungsmethoden ist die altersunabhängige Sterblichkeit eine wichtige Voraussetzung. Das kann bei sehr langlebigen Arten zur Errechnung unrealistisch hoher Lebenserwartungen führen. Die Voraussetzung dürfte deshalb nicht uneingeschränkte Gültigkeit beanspruchen. Dahingehende Überlegungen finden sich bereits bei Lack (1954) und Meunier (1960). Allerdings sind greifbare Belege für die Altersabhängigkeit der Mortalität selten.

Immerhin fand FISHER (1975) beim Laysan-Albatros, *Diomedea immutabilis*, ab 14. Lebensjahr eine zunehmende Sterblichkeit. Ähnliches gibt es selbst bei kurzlebigen Arten. BERNDT & STERNBERG (1963) wiesen am Trauerschnäpper, *Ficedula hypolenca*, nach, daß »die Mortalitätsrate stark vom jeweiligen Lebensalter abhängt und mit zunehmenden Alter ansteigt« (p. 681).
Beim Sandregenpfeifer berechneten wir die Überlebensraten der einzelnen Jahre für den Gesamtbestand farbig beringter Individuen und für die 1980 beringten Vögel

Tab. 5. Jährliche Sterbe- und Überlebensraten von adulten Sandregenpfeifern, *Charadrius hiaticula*, des Beringungsjahrganges 1980 aus dem farbberingten Bestand vom Greifswalder Bodden. Berechnet nach CORMACK (1964); vgl. Text. Symbolik siehe Tab. 2.
Annual mortality- and survival rates of adult ringed plovers marked in 1980 on the coast of the Greifswalder Bodden (method of CORMACK, 1964). Explanations see text, symbols see table 2.

Beobachtungsjahr	b_i	a_i	c_i	$\varnothing_i$	m_i	$\hat{p}_i$	$\hat{x}_i$	var
1980	103	—	16	0,8638	0,1362	—	0,1553	0,00139
1981	—	78	14	0,8415	0,1585	0,8767	0,1795	0,00196
1982	—	64	11	0,8515	0,1485	0,8548	0,1719	0,00243
1983	—	55	11	0,8124	0,1876	0,9043	0,2000	0,00307
1984	—	48	10	0,8130	0,1870	0,9261	0,2083	0,00380
1985	—	37	8	—	—	0,8788	0,2162	—
1986	—	33	33	—	—	—	—	

getrennt (s. Tab. 5). Das Durchschnittsalter des Beringungsjahrganges 1980 lag 1984/85 5 Jahre über dem der Gesamtstichprobe. Die 1980'er Vögel zeigten von 1981/82 bis 1983/84 etwa die gleiche, 1984/85 eine deutliche niedrigere Sterberate als der Gesamtbestand (vgl. Tab. 2 u. 5). Während es in der Untersuchungsperiode bis 1983/84 durchweg normale Winter ab, war der Winter 1984/85 ungewöhnlich kalt. Unter normalen Witterungsbedingungen scheint also eine altersunabhängige Mortalität gegeben. In harten Wintern haben ältere (erfahrenere?) Vögel eine höhere Überlebenschance als jüngere. Ob sich eine Altersabhängigkeit der Überlebensrate bei sehr alten Vögel (> 10 Jahre) einstellt, ist mit unserem Material vorerst nicht zu prüfen. Da aber solche Tiere nur etwa 15 % des Gesamtbestandes repräsentieren, dürfte das für die Mortalitätsberechnung ohne Belang sein.

5.5 Ringgröße

Mortalitäswerte sind nur repräsentativ, wenn Fang und Beringung die Lebenserwartung der Ringträger nicht beeinflussen. Untaugliche Ringe können die Lebenserwartung vermindern und unabhängig von der Berechnungsmethode zu falschen Resultaten führen. Im Gegensatz zu den anfänglichen Erwartungen war nicht die Farbringmarkierung, sondern der Standardring die Hauptursache für Beinverletzungen. Von 1980 bis 1982 haben wir Aluminium-Ringe der Größe 8 (Innendurchmesser 3,30 mm) verwendet. Insgesamt wurden bei 8,2 % (N=12) der mit 8'er Ringen markierten und in einem der Folgejahre wiederbeobachteten Altvögel z.T. erhebliche Schäden am Tarsometatarsus festgestellt. Von den unberingt gefangenen

Tieren hatten nur 1,3 % irgendwelche Beinschäden. Am Tarsometatarsus wurden gar keine Verletzungen registriert. Bei den im Verlauf der weiteren Untersuchungen mit größeren Ringen (verkürzte Seglerringe, Innendurchmesser 3,80 mm) markierten Altvögeln (n=89) konnten bisher keine Schädigungen festgestellt werden. Die Wahrscheinlichkeit, daß ein invalider Ringträger in den Folgejahren nicht mehr beobachtet wird, beträgt 0,50, bei gesunden Vögeln 0,27 (Werte von 1982 bis 1985). Auch Svennen & Duiven (1983) konnten an (unberingten) Austernfischern nachweisen, daß bei extremen Wetterlagen Individuen mit beschädigten Beinen einer höheren Mortaltität unterliegen.

6. Schlußbemerkungen

In dieser Studie sollten und konnten nicht die raum-zeitlichen Strukturen der Sterblichkeit beim Sandregenpfeifer und deren Kausalitäten analysiert werden. Das hier ausgewertete Material sollte aber in der Diskussion um Methoden der Sterblichkeitsermittlung zu einer realistischen Sicht der Grenzen und Möglichkeiten beitragen. Wie wichtig es ist, solche methodischen Fragen mit der nötigen Differenziertheit anzugehen, wird bei der gegenwärtigen Beurteilung der Populationsdynamik des Kiebitz im mitteleuropäischen Binnenland offenbar.

Neuere Populationsstudien zeigen übereinstimmend, daß auch längerfristig die Reproduktion nicht die angenommene Sterblichkeit ausgleicht (vgl. ähnliche Funde für weitere Limikolenarten bei Witt 1986). Folglich würde der Bestand über kurz oder lang zurückgehen oder wäre nur durch ständige Immigration aus sogenannten »Überschußgebieten« zu erhalten (Beser & Helden-Sarnowski 1982, Briesemeister 1985, Imboden 1970, Matter 1982, Winkler & Dornberger 1984). Diese Interpretation geht letztlich auf Sterblichkeitsangaben von Klomp (1947) und Kraak et al. (1940-zit. in Imboden 1970) sowie die klassischen Ringfundauswertungen von Haldane (1955) und Lack (1951) zurück. Unter Berücksichtigung der in Glutz et al. (1975) mitgeteilten Werte wird mit einer Adultsterberate von 29-40 % gerechnet. Deren Repräsentanz erscheint nach den Befunden am Sandregenpfeifer nicht unbedingt gesichert. Ohne Anwendung alternativer Untersuchungsmethoden sollte deshalb die obige Einschätzung mit einem Fragezeichen versehen werden. Fertilitäts-/Mortalitätsvergleiche bleiben bei vielen Arten solange Spekualtion, wie unsere Mortalitätsberechnungen allein auf Zufallsfunden (z.T. mit wenig haltbaren Ringen) markierter Vögel basieren. Da aber für die Mehrzahl der Vogelarten detaillierte Populationsstudien mit Fang-Wiederfang-Methoden nicht realisierbar sind, steht die Frage nach einem alternativen methodischen Ansatz.

Manche der mit den traditionellen Methoden der Ringfundanalysen verbundenen Unzulänglichkeiten ließen sich in zweierlei Richtung umgehen, zum einen durch die internationale Verwendung von Ringmaterial mit einheitlich hohen Festigkeitseigenschaften und zum anderen durch Erweiterung des mathematischen Methodeninventars durch Modelle mit wenig spezifizierten Voraussetzungen. Beides würde dazu beitragen, wesentliche Fehlerquellen auszuschalten. Einheitlich gutes Ringma-

terial (dazu gehört auch ein breiteres Spektrum standardisierter Ringgrößen) würde die Wahrscheinlichkeit von Ringverlusten herabsetzen und besser vergleichbar machen. Auch mit den gebräuchlichen life tables-Modellen ließen sich dann für viele Arten ohne großen Aufwand genaue und vergleichbare Ergebnisse erreichen.
Solange zwischen den Beringungszentralen Unterschiede in der Qualität der Ringe bestehen, bleiben vergleichende Untersuchungen jedoch fragwürdig. Durch Ringverluste beeinträchtigte Datenfonds werden selbst mit den besten mathematischen Modellen nur wenig aufzuwerten sein. Konsequenterweise sollte besser auf manche populationsstatistische Analyse verzichtet werden, statt durch fehlerhafte Ausgangsdaten fragwürdige Schlußfolgerungen und Maßnahmen auszulösen. Immerhin können aber Modelle, die der zeit-räumlichen und altersabhängigen Heterogenität von Überlebens- und Wiederfangraten Rechnung tragen (z.B. Brownie et al. 1978), zu einer weiteren Objektivierung der Ergebnisse führen.

Danksagung

Bei den aufwendigen Feldarbeiten wurden wir von den Herren J. Kießling, Ch. Linke, D. Sellin, J. Stegner und B. Ziese unterstützt.
Bei der Beschaffung einiger Publikationen und der Bereitstellung von Material halfen uns Frau Dr. J. Gromadzka und die Herren Dr. K.-D. Feige, R. Klenke und U. Köppen. Dr. P. Kolyschkow gewährte uns bei der Lösung verschiedener mathematischer Probleme Unterstützung. Allen Genannten sei herzlich gedankt.

Literatur

Bainbridge, J.P. & C.D.T. Minton (1978): The migration and mortality of the Curlew in Britain and Irland. Bird Study 25: 39-50. — Bak, B. & H. Ettrup (1982): Studies on migration and mortality of the Lapwing *(Vanellus vanellus)* in Denmark. Danish Review of Game Biology, Vol. 12, No 1, 20 pp. — Berndt, R. & H. Sternberg (1963): Ist die Mortalitätsrate adulter *Ficedula hypolenca* wirklich unabhängig vom Lebensalter? Proc. XIII Intern. Ornithol. Congr., 675-684. — Beser, H.J. & S.v. Helden-Sarnowski (1982): Zur Ökologie einer Ackerpopulation des Kiebitzes *(Vanellus vanellus).* Charadrius 18: 93-113. — Boyd, H. (1962): Mortality and fertility of European Charadrii. Ibis 104: 368-387. — Briesemeister, E. (1985): Weitere zehnjährige Bestandserfassung des Kiebitz in der Elbaue bei Magdeburg. Apus 6: 10-17. — Brownie, C., D.R. Anderson, K.P. Burnham & D.S. Robson (1978): Statistical inference from band recovery data — A handbook. U.S. Dep. Inter., Fish and Wildl. Serv. Resour. Publ. 131: 212 pp. — Bub, H. & H. Oelke (1980): Markierungsmethoden für Vögel. Die Neue Brehm-Bücherei. Wittenberg Lutherstadt, 152 pp. — Conroy, M.J. & R.T. Eberhardt (1983): Variation in survival and recovery rates of ring-necked ducks. J. Wildl Manage. 47: 127-137. — Cormack, B.M. (1964): Estimates of survival from the sighting of marked animals. Biometrika 51: 429-438. — Deevey, E.S. (1947): Life tables for natural populations of animals. Quart. Rev. Biol. 22: 283-314. — Exo, K.M. & R. Hennes (1980): Beitrag zur Populationsökologie des Steinkauzes *(Athene noctua)* — eine Analyse deutscher und niederländischer Ringfunde. Vogelwarte 30: 162-179. — Fisher, H.J. (1975): Mortality and survival in the Laysan Albatross, *Diomedea immutabilis.* Pacific Science 29: 279-300. — Forde, J.D. & N.F. Sloan (1984): Comparison of avian survival rates derived from three methods. North American Bird Bander 9: 5-6. — Furness, R. (1978): Movements and mortality rates of Great Skuas ringed in Scotland. Bird Study 25: 229-238. — Goss-Custard, J.D. (1980): Competition for food and interference among waders. Ardea 68: 31-52. — Glutz von Blotzheim, U.N., K. Bauer & E. Bezzel (1975): Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Bd. 5. Frankfurt/M. — Grosskopf, G. (1964): Sterblichkeit und Durchschnittsalter einiger Küstenvögel. J. Orn. 105: 427-449. — Haldane, J.B.S. (1955): The Calculation of mortality rates from the ringing data. Acta XI. Congress Int. Ornith., 454-458. — Holz, R. (1986): Populationsentwicklung von *Charadrius hiaticula* L, 1758 im südwestlichen Ostseeraum; Ursachen und Konsequenzen veränderter Habitatnut-

zung. Diss., Univ. Greifswald, 120 pp. — Hummel, D. & G. Lange (1985): Werkstoffkundliche Untersuchungen an Vogelringen. Vogelwarte 33: 121-130. — Kus, B.E., P. Ashman, G.W. Page & L.E. Stenzel (1984): Age-related mortality in a wintering population of Dunlin. Auk 101: 69-73. — Lack, D. (1951): Population Ecology in Birds. Proc. X. Int. Orn. Congr., 409-448. — Lack, D. (1954): The natural regulation of animal numbers. Oxford 343 pp. — Ludwig, J.P. (1967): Band-loss its effect on banding data and apparent survivorship in the ringbilled gull population of the Great Lakes. Bird-Banding 38: 309-323. — Ludwig, J.P. (1981): Band wear and band loss in the Great Lakes. Bird-Banding 38: 309-323. — Manly, B.F.J. (1981): Estimation of absolute and relative survival rates from the recoveries of dead animals. New Zeeland J. Ecol. 4: 78-88. — Martin-Löf, P. (1961): Mortality rate calculations on ringed birds with special reference to the Dunlin *Calidris alpina*. Ark. Zool. 13: 483-491. — Matter, H. (1982): Einfluß intensiver Feldbewirtschaftung auf den Bruterfolg des Kiebitz *(Vanellus vanellus)* in Mitteleuropa. Orn. Beob. 79: 1-24. — Meunier, K. (1960): Grundsätzliches zur Populationsdynamik der Vögel. Z. Wiss. Zool. 163: 397-445. — Meunier, K. (1961): Die Populationsdynamik des Mäusebussards *(Buteo buteo L.)* nach Ringfunden mit Anmerkungen zur Methodik. Zool. Anz. 166: 229-249. — Nelson, L.J., D.R. Anderson & K.P. Burnham (1980): The effect of band loss on estimates of annual survival. J. Field Orn. 51: 262-273. — Paevski, V.A. (1981): Sravnenie raznyk metodov opredeleniâ úirovnâ smertnosti ptic. Ornithologia 16: 140-146. — Pienkowski, M.W. (1984): Behaviour of young Ringed Plovers *Charadrius hiaticula* and its relationship to growth and survival to reproductive age. Ibis 126: 133-155. — Pollock, K.H. (1982): A capture-recapture design robust to unequal probality of capture. J. Wild. Manage. 46: 752-757. — Pollock, K.H. & D.G. Raveling (1982): Assumptions of modern band — recovery models, with emphasis on heterogeneous survival rates. J. Wildl. Manage. 46: 88-98. — Pollock, K.H., J.E. Hines & J.D. Nichols (1985): Goodness-of-fit tests for open capture-recapture models. Biometrics 41: 399-410. — Reiser, K.H. (1971): Sandregenpfeifer *(Charadrius hiaticula)* — Ringfunde. Auspicium 4: 241-251. — Richardson, S.C. (1980): Compensating for ring loss. Bird Study 27: 257-258. — Safriel, U.N., M.P. Harris, M. de L. Brooke & C.K. Britton (1984): Survival of breeding oystercatchers *Haematopus ostralegus*. J. Anim. Ecol. 53: 867-877. — Siefke, A. (1984a): Fortpflanzungsreife, Geburtsgebietsansiedlung und Jungensterblichkeit beim Sandregenpfeifer in Abhängigkeit vom Geburtstermin. Falke 31: 306-315. — Siefke, A. (1984b): Zur Dismigration der Vögel als popularem Phänomen. I. Ein heuristisches Modell der Ansiedlersteuerung. Zoologische Jahrbücher, Syst. 111: 307-319. — Siefke, A. (1984c): Zur Dismigration der Vögel als popularem Phänomen. II. Die räumliche Größe von Vogelpopulationen als selbstregulierende Systeme. Zoologische Jahrbücher, Syst. 111: 413-426. — Soikkeli, M. (1967): Breeding cycle and population dynamics in the Dunlin *(Calidris alpina)*. Ann. Zool. Fennica 4: 158-198. — Soikkeli, M. (1970): Mortality and reproductive rates in Finnish population of Dunlin, *Calidris alpina*. Orn. Fennica 47: 149-158. — Swennen, C. & P. Duiven (1983): Characteristics of Oystercatchers killed by cold-stress in the Dutch Wadden Sea area. Ardea 71: 155-159. — Taylor, R.C. (1980): Migration of the Ringed Plover *Charadrius hiaticula*. Ornis Scand. 11: 30-42. — Thomas, C.B. (1979): Ring loss from Canada Geese. Bird Study 26: 270-271. — Winkler, H. & W. Dornberger (1984): Zum Brutbestand und zur Brutplatzwahl des Kiebitzes *(Vanellus vanellus)* im Altmühltal. LIX. Bericht Naturforschende Gesellschaft Bamberg, 221-243. — Witt, H. (1986): Reproduktionserfolge von Rotschenkel *(Tringa totanus)*, Uferschnepfe *(Limosa limosa)* und Austernfischer *(Haematopus ostralegus)* in intensiv genutzten Grünlandgebieten. Beispiele für eine »irrtümliche« Biotopwahl sogenannter Wiesenvögel. Corax 11: 262-300. — Ziesemer, F. (1981): Habichte *(Accipiter gentilis)* verlieren Ringe. Corax 8: 211-212.

Anhang

Berechnung der Überlebensraten von Jungvögeln

Gesuchte Größen:	Überlebensrate der	
	Geschlüpften	S_G
	Flüggen	S_F
Bekannte Größen:	Anzahl der Geschlüpften:	G
	Anzahl der Flüggen:	F
	geschätzter Anteil der beobachteten Rückkehrer:	75 %
	Adultüberlebensrate (S_A):	82,4 %

Der Anteil der Rückkehrer wurde nach der Erstansiedler-Streuung ermittelt (Holz 1986).
Aus der Anzahl beobachteter Rückkehrer errechnet sich die Anzahl der nach einem Jahr lebenden Vögel N wie folgt:

$$N = \frac{1}{0{,}75} \sum_{i=1}^{i} x_i \left(\frac{1}{S_A}\right)^{i-1}$$

n_o = Geburtsjahr
i = Anzahl der Jahre zwischen Geburt und Erstbeobachtung eines Rückkehrers
x_i = Anzahl der nach i Jahren erstmalig beobachteten Tiere

Geburtsjahr n_o	Geschlüpfte G	Flügge F	Anzahl beobachteter Vögel i=1	i=2	i=3	N	S_G	S_F
1980	31	22	6	3	1	14,82	0,478	0,674
1981	77	42	14	5	6	38,54	0,501	0,918
1982	73	28	7	4	0	15,81	0,217	0,564
1983	59	29	9	0	0	12,00	0,203	0,414
Σ	240	121	36	12	7	81,16	$\bar{S}_G$=0,338	$\bar{S}_F$=0,671

Überlebensrate der Geschlüpften bis zur folgenden Brutsaison:

$$S_G = \frac{N}{G} \qquad \bar{S}_G = \frac{\Sigma N}{\Sigma G}$$

Überlebensrate der Flüggen bis zur folgenden Brutsaison:

$$S_F = \frac{N}{F} \qquad \bar{S}_F = \frac{\Sigma N}{\Sigma F}$$

Überlebensrate bis zur Erstbrut
Da das erste Adultjahr nicht unbedingt mit dem Jahr der Erstbrut identisch ist, sinkt die Überlebensrate bis zur Erstbrut um den Faktor 0,9246. Er wurde wie folgt ermittelt:
Altersversorgung der Erstbrüter (nach Siefke 1984):

Jahr	n_o+ 1	0,606
	n_o+ 2	0,352
	n_o+ 3	0,042

Von N Vögeln, die das 1. Lebensjahr vollendet haben, leben bis zur Erstbrut (E)

$$N_E = 0{,}606\ N + 0{,}352\ N \cdot S_A + 0{,}042\ N \cdot S_A^2$$

$$\frac{N_E}{N} = 0{,}606 + 0{,}352 \cdot 0{,}824 + 0{,}042 \cdot 0{,}824^2 = 0{,}9246$$

Daraus ergeben sich folgende Überlebensraten bis zur Erstbrut

für Geschlüpfte $S_{GE} = 0{,}313$

für Flügge $S_{FE} = 0{,}620$

Die in Tab. 3 angeführten Werte folgen aus der Beziehung

Sterberate = 1 − Überlebensrate

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Ökologie der Vögel. Verhalten Konstitution Umwelt

Jahr/Year: 1988

Band/Volume: 10

Autor(en)/Author(s): Herrmann Christof, Holz Rainer

Artikel/Article: Über Mortalität beim Sandregenpfeifer, Charadrius hiaticula — ein Methodenvergleich 13-26