

Populationsbiologische und -dynamische Untersuchungen am Wiesenpieper (*Anthus pratensis*) auf der Insel Mellum*

Von Klaus Henle

1. Einleitung

Die Bedeutung Mellums als Schutzgebiet für brütende und rastende Vögel sowie als ornithologisches Forschungsfeld wurde von GOETHE & WINKEL (1975) dargestellt. Verständlicherweise stehen auf dieser Insel Untersuchungen an Seevögeln im Vordergrund. Doch verdienen auch die dort brütenden Singvögel besonderes Interesse. Von letzteren erreicht der Wiesenpieper sehr hohe Bestandsdichten, so daß er nach der Silbermöwe (*Larus argentatus*) der zweithäufigste Brutvogel Mellums wurde. Eine nähere wissenschaftliche Bearbeitung dieser Population schien deshalb wünschenswert, weil sich ihre Bestandsentwicklung von Anfang an verfolgen läßt. Daher beschäftigte sich der Verfasser während eines halbjährigen Aufenthaltes als Naturschutzwart auf Mellum auch näher mit den Wiesenpiepern. Populationsdynamische Fragen wurden besonders berücksichtigt, da sie die Grundlage zum Verständnis der erfolgreichen Inselbesiedlung und für Schutzmaßnahmen bilden.

2. Material und Methode

2.1. Datenerfassung

Der Verfasser hielt sich 1977 vom 11. 3. — 13. 9. und zu Winterbeobachtungen vom 30. 12. 1977 — 5. 1. 1978 auf Mellum auf. Mellum liegt vor der deutschen Nordseeküste zwischen Jaderinne und Weser, etwa 5 km vom nächstgelegenen Festland entfernt. Da sich schon bei einem kurzen Inselbesuch im Sommer 1976 gezeigt hatte, daß ohne Markierung eine verlässliche Bestandsschätzung nicht möglich ist, wurde besonderer Wert auf die Beringung gelegt. Gefangen wurde vom 18. 3. — 13. 9. 1977.

Als Fanggeräte wurden im Zentrum des eingedeichten Mellums zwei Reusen, drei 6-m- und ein 12-m-Japannetz sowie eine Wasserlocke eingesetzt. Die Japannetze wurden geknüpft, so daß bei Windstärken von 7 Beaufort noch problemlos gefangen werden konnte, was sehr wichtig ist, da in diesem Bereich der Nordsee 70 % der Winde Stärken zwischen 4 und 7 erreichen (VEENSTRA 1976). Alle gefangenen Wiesenpieper wurden mit Serienringen der Vogelwarte Helgoland markiert. Farbringe wurden nicht verwendet.

Die Flügelänge wurde nach der Methode Kleinschmidt (KELM 1970) gemessen, wobei in die Auswertung nur eigene Meßwerte eingingen. Das Gewicht wurde ab Juni mit einer elektrischen Waage (Meßgenauigkeit $\pm 0,05$ g) ermittelt. Während der Brutzeit wurde das Geschlecht nach der Kloakenform und der Ausbildung eines Brutfleckes (vergl. SVENSSON 1970) bestimmt. Da nach SEEL & WALTON (1979) nur die \circ brüten, sollte damit eine verlässliche Bestimmung möglich sein. Trotzdem wurden in der Auswertung nur solche Tiere berücksichtigt, bei denen Kloakenform und Brutfleck zusammen eindeutige Ergebnisse lieferten. Im Herbst konnten „diesjährige“ von adulten am Gefieder unterschieden werden (NIETHAMMER 1937). Krankheiten, Verletzungen und größere Ektoparasiten wurden stets vermerkt.

Der Mauserzustand wurde nicht, wie in neuerer Zeit üblich (KASPAREK 1980), numerisch erfaßt. Es wurde lediglich notiert, ob das Kleingefieder sich in Mauser befand und welche Federn der Arm- und Handschwingen und der Steuerfedern des Schwanzes neu,

* Außenstation der Vogelwarte Helgoland; Seevogelschutzgebiet des Mellumrates

alt bzw. wachsend waren. Die Terminologie folgt SUNDEVALL (1843). Als Mauserbeginn wurde der Tag festgelegt, an dem der fünfte Vogel mit Mauser der betreffenden Partie gefangen wurde — entsprechend einer Methode, mit der NULAND & STRIJBOSCH (1981) wichtige Aktivitätsperioden bei Eidechsen (Lacertidae) festlegten. Diese Methode genügt, um den relativen Mauserverlauf innerhalb einer Population festzustellen, ist aber nur für grobe Vergleiche verschiedener Untersuchungen geeignet, da die Fangintensität einen Einfluß auf das Ergebnis hat.

Da neben dem Raumfaktor auch das Nahrungsangebot die Größe einer Population begrenzen kann, und um herauszufinden, ob die Mellumer Wiesenpieper das große Nahrungsangebot der ausschwärmenden Ameisen *Leptothorax tuberosus* ausnützen, wurden vom 20. 7. — 30. 8. bei 20 Wiesenpiepern der Magen nach der Methode BRENSING (1977) gespült. Diese Methode ist leicht und schnell durchführbar. Keiner der untersuchten Wiesenpieper zeigte eine Schädigung und 5 wurden später wohlbehalten wiedergefangen.

Die eigenen Datenerhebungen durch Beringung und Beobachtung wurden — soweit möglich — durch die unveröffentlichten Jahresberichte der Naturschutzwarte für Mellum ergänzt.

2.2. Datenauswertung

Der Bestand an Wiesenpiepern wurde 1977 aus Wiederfangdaten geschätzt. Die meisten dafür vorhandenen Modelle setzen voraus, daß für alle Individuen der untersuchten Population die gleiche Fangwahrscheinlichkeit besteht. Die Ursachen für ungleiche Fängigkeit klassifiziert EBERHARDT (1969) als:

- 1) Angeborene Eigenschaft des Individuums.
- 2) Das Ergebnis eines Lernprozesses.
- 3) Die relative Gelegenheit zum Fang.

Letztere ist für den Fang mit Reusen und Netzen besonders kritisch, da diese in der Regel an einem festen Ort aufgestellt und nicht zufällig bei jeder Fanggelegenheit neu über das ganze Untersuchungsgebiet verteilt werden. Dies trifft auch für die hier wiedergegebene Untersuchung zu. Wegen dadurch möglicherweise bedingter unterschiedlicher Fangwahrscheinlichkeit und der geringen Zahl der pro Tag gefangenen Wiesenpieper wird eine von CAUGHLEY (1980) vorgestellte Schätzmethode benutzt, die die Wiederfangdaten an drei verschiedene mathematische Verteilungen (Poisson-, Negativ-Binomial- und geometrische Verteilung) anpaßt.

Mit dieser Methode wurde der Bestand an Altvögeln ermittelt, wobei die Fangdaten vom 5. 5. — 4. 8. zugrunde gelegt wurden. Da für eine zuverlässige Schätzung die Population nicht offen sein darf, mußte für die Schätzung der Jungvögel eine recht kurze Zeit im August verwendet werden — die Brutzeit mußte weitgehend abgeschlossen sein, die Zugzeit durfte aber noch nicht eingesetzt haben. Daher wurde der Zeitraum vom 5. — 15. 8. gewählt. In einer so kurzen Zeit fallen jedoch zu wenige Wiederfangdaten an, so daß zur Bestandsschätzung eine andere Methode verwendet werden mußte, die auf dem Verhältnis der Jungvögel zu den Altvögeln basiert. Nach CAUGHLEY (1980: 48) läßt sich die Anzahl junger Wiesenpieper (N_{j2}) schätzen als:

$$\hat{N}_{j2} = \frac{\hat{N}_a \times n_j}{n_a} \quad (1),$$

wobei: \hat{N}_a = Anzahl adulter Wiesenpieper
 n_j = Anzahl der im Untersuchungszeitraum gefangenen jungen Wiesenpieper
 n_a = Anzahl der im Untersuchungszeitraum gefangenen adulten Wiesenpieper

ist.

Die Bestandsangaben für Wiesenpieper für die übrigen Jahre wurden den Berichten der Naturschutzwarte entnommen. Sie beruhen auf deren Mutmaßungen, basierend auf Gelegefunden und ihren Eindrücken von Balzflüge vollführenden Wiesenpiepern.

Für 1977 ließ sich die Überlebenswahrscheinlichkeit (l_x) der diesjährigen Wiesenpieper bis zum Zeitpunkt x (vor dem Abzug) berechnen nach:

$$l_x = N_{jx} / N_{j'x} \quad (2),$$

wobei: N_{jx} = Anzahl der Jungvögel zum Zeitpunkt x
 $N_{j'x}$ = Potentielle Anzahl an Jungvögeln zum Zeitpunkt x
 ist.

Dabei berechnet sich $N_{j'x}$ nach:

$$N_{j'x} = N_B \times N_E \times N_G \quad (3),$$

mit N_B = Anzahl der Brutpaare
 N_E = durchschnittliche Anzahl Eier pro Gelege
 N_G = durchschnittliche Anzahl Gelege pro Brutpaar.

Aus (3) in (2) folgt:

$$l_x = N_{jx} (N_B \times N_E \times N_G) \quad (2')$$

Mit der Überlebenswahrscheinlichkeit läßt sich dann die Gesamt mortalität bis zum Beginn des Abzuges (d_G) der Wiesenpieper berechnen als:

$$d_G = l_0 - l_2 \quad (4)$$

Die Berechnung weiterer Populationsparameter sowie die Bedingungen, die dafür notwendig sind, werden unter den entsprechenden Kapiteln besprochen. Alle statistischen Auswertungen lehnen sich, wenn nicht ausdrücklich anders erwähnt, an SACHS (1974) an.

Mein herzlicher Dank geht an alle Mitarbeiter des Instituts für Vogelforschung, Wilhelmshaven, für die Versorgung mit allen notwendigen Mitteln für die Arbeit und das leibliche Wohl und für die Überlassung unveröffentlichten Materials; besonders an Herrn THESING für die Anregung zu dieser Arbeit und Hilfen bei der Feldarbeit. Die Feldarbeiten wurden auch von den Herren LÜTKEPOHL (Bad Oeynhausen), HAAR (Universität Hamburg), FLADE (Celle) und GARVE (Universität Göttingen) unterstützt. Besonderer Dank gilt auch Herrn SCHLENKER (Vogelwarte Radolfzell) für wertvolle Literaturhinweise und deren Beschaffung sowie den Herren CANCALOSI (Slidell/USA) und NEWMAN (Wildlife Service, Wellington/New Zealand) für wertvolle Anregungen und Hinweise zur Auswertung der Daten und Herrn SCHUBERT (Universität Stuttgart-Hohenheim) für die Überlassung fertiger Computerprogramme zur Aufarbeitung der Daten.

3. Ergebnisse

3.1. Mauser

3.1.1. Jugendmauser

Der erste Jungvogel mit beginnender Kleingefiedermauser wurde am 29. 7 gefangen; der Mauserbeginn fiel auf den 6. 8.. Ab dem 14. 8. wurden täglich mausernde Jungvögel gefangen, die ab dem 17. 8. etwa die Hälfte des Fanges ausmachten. Einzelne Exemplare hatten Anfang September die Kleingefiedermauser (fast) beendet, während andere Ende August noch nicht damit begonnen hatten.

Zusätzlich zum Kleingefieder mausernten 18,3 % ($n = 60$) auch Schwanzfedern, allerdings nicht in streng ascendenter Reihenfolge und oft asymmetrisch. Erste Schwanzmauser wurde am 19. 8. notiert; der Mauserbeginn fiel auf den 23. 8.. Auch die Schirmfedern scheinen teilweise noch im Sommerquartier erneuert zu werden. So wuchs A 8 bei 2 Ex. am 22. 8. und bei 1 Ex. am 23. 8. bzw. 26. 8. nach.

Tabelle 1:
Durchschnittsgewichte des Wiesenpiepers auf Mellum im Jahre 1977

Alter	1.—10.6.	11.—20.6.	21.—30.6.	1.—10.7.	11.—20.7.	21.—31.7.	1.—10.8.	11.—20.8.	21.—31.8.	1.—10.9.	
adult	18,20 ± 1,29 n = 20	17,68 ± 1,08 n = 13	18,24 ± 1,23 n = 10	17,85 ± 1,41 n = 6	17,50 ± 0,76 n = 3	17,83 ± 0,64 n = 3	19,02 ± 1,12 n = 5	18,62 ± 2,00 n = 6	19,19 ± 1,12 n = 14	19,10 ± 0,14 n = 2	
„dies- jährig“	18,32 ± 0,79 n = 5	17,63 ± 0,74 n = 19	17,55 ± 1,11 n = 20	17,45 ± 0,94 n = 17	17,70 ± 1,04 n = 41	18,00 ± 1,13 n = 53	17,96 ± 0,97 n = 26	18,39 ± 1,33 n = 27	18,62 ± 1,09 n = 10		
	Juni			Juli			August			September	
adult	18,05 ± 1,21 n = 43			17,76 ± 1,05 n = 12			19,02 ± 1,35* n = 25			19,10 ± 0,14 n = 2	
„dies- jährig“	17,77 ± 0,79 n = 24			17,61 ± 1,03 n = 78			18,09 ± 1,15* n = 106			18,62 ± 1,09 n = 10	

* = Anstieg signifikant mit $\alpha < 0,01$ (einseitiger t-Test)

3.1.2. Mauser adulter Wiesenpieper

Der erste Vogel mit Kleingefiedermauser wurde am 28. 7. gefangen; der Mauserbeginn fiel auf den 7. 8., ab dem auch regelmäßig mausernde Ex. gefangen wurden. Bei einem Ex. dauerte die Kleingefiedermauser mindestens 40 Tage, bei einem zweiten mindestens 33 Tage.

Die Mauser der Hand- und Armschwingen und der Schwanzfedern begann am 25. 8., also deutlich nach der Kleingefiedermauser, endet aber wahrscheinlich vor ihr. So wurde 1 Ex. mit fast beendeter Großgefiedermauser am 5. 9. gefangen. Die Handschwingen mausern in streng descendenter Weise. Bei den Armschwingen fallen zuerst die Schirmfedern A 8 vor A 9, bevor die äußere Gruppe streng ascendent von A 1 bis A 6 erneuert werden. A 1 fällt manchmal schon kurz nach A 8 und vor A 9. A 7 fällt etwa mit A 6, teilweise auch etwas früher. A 1 fällt nach H 5 und A 6 nach H 8, manchmal auch erst nach H 10.

Die Schwanzfedern fallen meist in normaler Reihenfolge, doch kann S 6 vorzeitig ausfallen. Auch eine asymmetrische Mauser wie bei den Jungvögeln tritt gelegentlich auf.

3.2. Zuggeschehen

Bei meinem Eintreffen auf der Insel am 11. 3. waren schon zahlreiche Wiesenpieper anwesend, so daß eindeutiger Frühjahrszug nicht mehr beobachtet werden konnte. Der Herbstzug deutete sich Ende August an, als einzelne Ex. die Insel in SW-Richtung verließen, doch konnte starker Zug vor Verlassen der Insel am 13. 9. nicht festgestellt werden. Dies stimmt mit den Beobachtungen von 1948—1953 überein (unveröffentl. Berichte der Mellumer Naturschutzwarte), die zeigen, daß der Hauptwegzug über Mellum von etwa Mitte September bis Anfang November dauert. Nach 1953 liegen keine verlässlichen Zugbeobachtungen mehr vor.

Dem entspricht auch der Verlauf der Durchschnittsgewichte der Wiesenpieper (Tab. 1). Zwar ist der Anstieg von Dekade zu Dekade nicht signifikant, kombiniert man jedoch die Werte der letzten zwei Julidekaden bzw. der ersten beiden Augustdekaden, so erhält man sowohl für Jung- als auch für Altvögel einen signifikanten Anstieg ($\alpha < 0,03$). Die Fettdeposition als Zugvorbereitung (BERTHOLD 1975) beginnt also im August. Der weitere Gewichtsanstieg im September ist dagegen nicht mehr signifikant ($\alpha < 0,1$ bei den Jungvögeln).

30 Fernfunde von auf Mellum beringten Wiesenpiepern zeigen, daß sie wohl entlang der Nordseeküste nach Holland und dann weiter in ihre Winterquartiere im westlichen Südfrankreich, in Spanien und Portugal ziehen, doch liegen auch je eine Wiederfundmeldung vom 18. 12. aus Wygmaal-Herent (Brabant)/Belgien und vom 5. 1. aus Alphen aan de Rijn (Zuid Holland) vor, die darauf hindeuten, daß wohl nicht alle Mellumer Wiesenpieper bis zur Iberischen Halbinsel ziehen. Ob allerdings die einzelnen Wiesenpieper, die Anfang Januar 1978 auf Mellum beobachtet werden konnten, zur Mellumer Sommerpopulation gehören, kann nicht gesagt werden.

Im Winterquartier treffen die Mellumer Wiesenpieper ab Oktober ein (frühester Rückmeldetermin: 15. 10. aus Aquilar de la Frontera/Spanien) und bleiben dort teilweise bis Mitte März (letzter Rückmeldetag: 15. 3. aus Baracaldo (Vizcaya)/Spanien).

3.3. Nahrung

17 von 20 Magenspülungen lieferten bestimmbar Nahrungsrreste, die in Tab. 2 zusammengestellt sind. Die Nahrung bestand fast ausschließlich aus Insekten. Davon waren Käfer (Coleoptera) sowohl individuenmäßig als auch nach der Zahl der Proben (in 58 % der Mägen) der wichtigste Bestandteil, gefolgt von Ameisen (Formicidae) mit 29,4 % der Mägen. Allerdings hätten Ameisen überwiegen müssen, da sie im Untersuchungszeitraum die auf Mellum weitaus häufigsten Insekten waren. Alle Ameisen waren ungeflügelt, was darauf hinweist, daß die Wiesenpieper ihre Nahrung am Boden su-

chen. Dieses Ergebnis wird dadurch gestützt, daß keine im Flug jagenden Wiesenpieper beobachtet werden konnten.

Alle Nahrungstiere waren sehr klein (meist < 5 mm). Die Nahrung von Nestlingen scheint sich von der der Alttiere zu unterscheiden. Zwar konnten keine systematischen Beobachtungen bei Fütterungen gemacht werden, doch fiel auf, daß sehr viele futtertragende Alttiere Anneliden in ihren Schnäbeln trugen. Sie dienten anscheinend nur der Jungenfütterung, jedenfalls fehlten Reste von ihnen in den Magenspülungen, weshalb auch eine nähere Bestimmung nicht möglich war. Diese Beobachtung ist besonders interessant, da Regenwürmer (Lumbricidae) auf Mellum sehr selten sind. So konnten bei der Aushebung einer 3 × 3 m großen Grube lediglich 5 *Lumbricus* sp. gefunden werden, und unter Holz oder Steinen fand ich sie nie. Dies bedeutet, daß entweder Wiesenpieper

Tabelle 2: Zusammensetzung der Nahrung bei Mellumer Wiesenpiepern im August 1977 (ermittelt aus 20 Magenspülungen)

Nahrungsart	Exemplare
Insecta	56
davon: Dermaptera	1
Homoptera (Aphidina)	7
Hymenoptera	13
davon: Formicidae:	13
Myrmicinae:	3
<i>Leptothorax tuberum</i>	2
unbestimmt	1
unbestimmt	10
Coleoptera	20
davon: Staphylinidae:	2
<i>Othius punctulatus</i>	2
Coccinellidae:	2
<i>Aphidecta oblitterata</i>	2
Cucurliionidae:	4
<i>Otiorrhynchus</i> sp.	2
unbestimmt	12
Diptera	8
davon: Nematocera	6
Calypterae	1
unbestimmt	7
Chilopoda	1
Arachnida	1
Pflanzenteile	6
Sandstein	1
zusammen:	65

Regenwürmer ganz gezielt und sehr erfolgreich suchen oder aber marine Anneliden, die im Watt sehr häufig sind, aufgenommen werden. Tatsächlich konnten Wiesenpieper am Rande des Watts beobachtet werden, ob bei der Futtersuche, kann jedoch nicht gesagt werden.

Wie wichtig auch Süßwasser zum Trinken und Baden ist, geht aus folgender Beobachtung hervor: Im Mai trocknete der Süßwasserteich im eingedeichten Teil der Insel aus. Nach einer Woche Trockenheit wurde in ihm eine Tränke ausgehoben. Diese wurde von den Wiesenpiepern so intensiv zum Trinken und Baden benutzt, daß anschließend 8 Wiesenpieper mit völlig durchnäßigem Gefieder flugunfähig „eingesammelt“ werden konnten.

3.4. Populationsdynamik und -parameter

3.4.1. Inselentwicklung und Bestandszunahme

Die als Sandplate entstandene Insel Mellum trägt seit etwa 1875 Grünland, das 1903 bereits 7 ha groß ist und rasch weiterwächst. 1940 wurde Mellum beim Ausbau zur Flakstellung aufgespült und mit einem Ringdeich versehen, der ca. 3 ha Fläche einschließt. Diese Fläche besteht aus Trockenrasen mit eingestreuten Sanddorn (*Hippophaë rhamnoides*)-Buschgruppen. Ein ca. 15 × 8 m großer Süßwasserteich existiert darin seit dem Ausbau zur Flakstellung. Von ihr sind heute nur noch weitgehend überwucherte Trümmer übrig. Das heute ca. 2 km² große Grünland um den Deich herum besteht aus verschiedenen Stadien der Dünenbildung, aus Strandwiesen und Trockenrasen; für nähere Angaben zur Inselentwicklung und ihrem Pflanzenbewuchs siehe GOETHE (1939), HARTUNG (1950, 1975) und KUHBIER (1975).

Parallel mit der Inselentwicklung geht auch die Entstehung und Zunahme der Mellumer Wiesenpieperpopulation. Wiesenpieper wurden erstmals 1913 auf Mellum beobachtet und brüteten sporadisch 1925–1930 auf dem Grünland (GOETHE, 1939), das damals — aus Groden und einer hohen Düne bestehend — noch kaum für sie zur Brut geeignet war. Bis 1949 brüteten dann auch keine Wiesenpieper mehr (TANTZEN, in HARTUNG 1950). Nach der Demontage der Flakstellung und mit zunehmend wachsendem Grünland entstand die Wiesenpieperpopulation 1950 erneut und wuchs stark an. Bis 1960 gibt Tabelle 3 diese Entwicklung wieder. Danach werden die Mutmaßungen über den Brutbestand zu ungenau, so daß sie in der Tabelle nicht mehr berücksichtigt werden können. Sie schwanken zwischen ca. 25 (1965) und ca. 80 (1966 und 1967) für die 60er Jahre und zwischen ca. 25 (1974) und 80–100 (1975) für 1970–1976, sind jedoch sicher deutlich zu niedrig. 1978 wurden 100–200 Brutpaare angegeben.

Tabelle 3: Bestandsentwicklung des Wiesenpiepers auf Mellum (basierend auf den Jahresberichten der Naturschutzwerke)

Jahr	Brutpaare	Jungvögel
1950	2	12
1951	2 — 4	
1952	≥ 4 — 5	≥ 20
1953	7 — 8	45
1954	≈ 10	190*
1955	≈ 10	191*
1956	8 — 10	≈ 90
1957	20 — 30	
1958	15 — 20	
1959	25	200?
1960	60	
1977	241 ± 57	1065

Anzahl beringter „diesjähriger“ Wiesenpieper

3.4.2. Populationsparameter für 1977

3.4.2.1. Geschlechterverhältnis

Bei 92 adulten Wiesenpiepern konnte das Geschlecht bestimmt werden. Davon waren 45 ♂ und 47 ♀ was sehr gut einem Verhältnis von 1 : 1 entspricht (χ^2 -Test: $\alpha > 0,99$).

Bei Jungvögeln kann das Geschlecht äußerlich nicht bestimmt werden. Um herauszufinden, ob bei ihnen das gleiche Verhältnis wie bei den Adulten vorliegt, wurde als geschlechtsdimorphes Merkmal die Flügelänge herangezogen. Dieses Merkmal eignet sich besonders gut, da es bei der Beringung routinemäßig erfaßt wird und nach NIET-

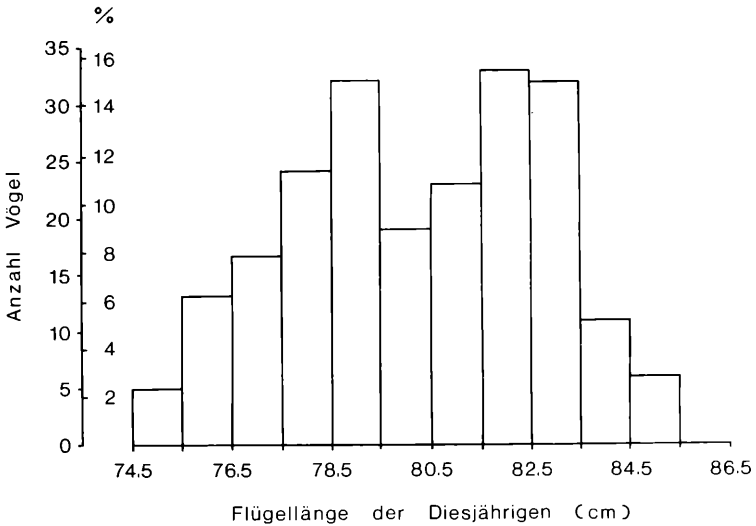
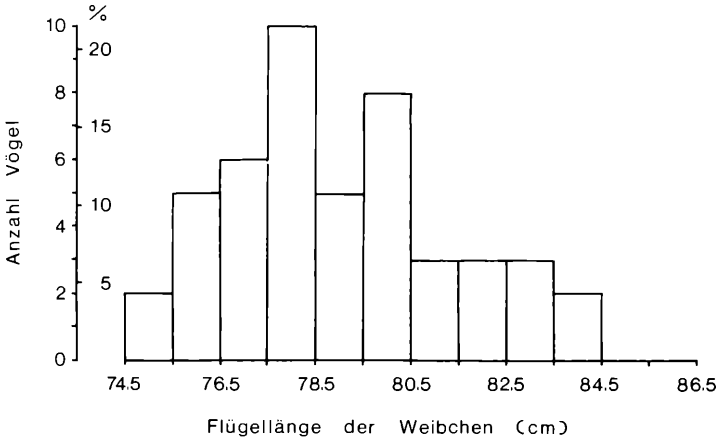
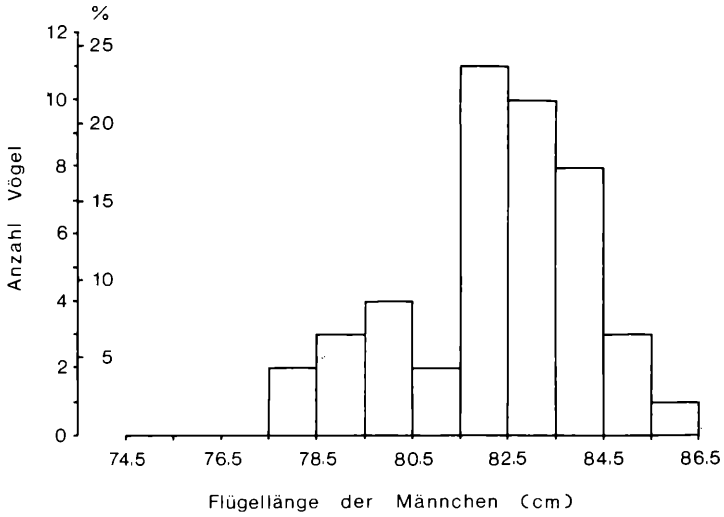


Abb. 1: Die Verteilung der Flügelänge Mellumer Wiesenpieper

HAMMER (1937) und WITHERBY ET AL. (1958) einen deutlichen Geschlechtsdimorphismus zeigt. Auch die Angaben SVENSSONS (1970) sprechen dafür, auch wenn bei ihm die Überschneidung wesentlich größer ist. Auch bei den Mellumer Wiesenpiepern besteht ein hochsignifikanter Unterschied (σ : $\bar{x} = 82,3 \pm 1,9$ mm, $n = 45$; φ : $\bar{x} = 79 \pm 2,3$ mm, $n = 47$; t-Test: $\alpha < 0,001$).

Wie Abb. 1 zeigt, weist die Verteilung der Flügellängen der Jungvögel 2 Maxima auf, die den Mittelwerten der σ bzw. der φ entsprechen. Mit dem WILCOXON-Rang-Test wurde geprüft, ob die Verteilung bei den Jungvögeln der der Altvögel (σ und φ kombiniert) entspricht. Die Prüfgröße $u = -1,3644$ zeigt, daß die Nullhypothese: „Jungvögel und Altvögel haben eine gleichgestaltete Verteilung der Flügellängen“ nicht verworfen werden kann ($\alpha > 0,2$).

Daraus kann aber noch nicht direkt geschlossen werden, daß auch das Geschlechterverhältnis bei den Jungvögeln dem der Altvögel entspricht. Berücksichtigt werden muß, daß bei manchen Vogelarten ein altersbedingter Unterschied der Flügellängen existiert (STEWART 1963; WINKEL 1974), wobei beim Trauerschnäpper (*Ficedula hypoleuca*) 2- und mehrjährige Ex. um 1–1,5 mm längere Flügel aufweisen als 1-jährige (WINKEL 1974).

Bei den von mir vermessenen Altvögeln dürfte auch ein größerer Teil einjährige Brutvögel gewesen sein. Auf der anderen Seite muß berücksichtigt werden, daß das Gefieder der Jungvögel noch frisch, während das der Altvögel schon abgenutzt war. Wie CREUTZ (1950) an der Kohlmeise (*Parus major*) zeigen konnte, macht die Abnutzung bei dieser Art etwa 1 mm aus. Abnutzung und altersbedingt längere Flügel können sich also in etwa die Waage halten, so daß aus der gleichen Flügellängenverteilung bei Alt- und Jungvögeln wohl auch auf ein gleiches Geschlechterverhältnis geschlossen werden darf.

3.4.2.2. Populationsgröße und -dichte

Die von mir benutzte Methode der Bestandsschätzung setzt voraus, daß die untersuchte Population geschlossen ist, d. h. sowohl Zu- und Abwanderung als auch die Mortalität vernachlässigbar gering ist. Die erste Bedingung wird durch die Insellage und die Beschränkung der Erfassung auf die Brutzeit erfüllt.

Für die Abwägung der Mortalität können auftretende Krankheiten, Verletzungen und Totfunde herangezogen werden. Von insgesamt 428 gefangenen Wiesenpiepern zeigten nur 4 Ex. Parasitenbefall: je 2 Ex. mit Lausfliegen (*Ornithomyia fringillina*) bzw. von Mallophagen stark zerfressenes Gefieder. Von letzteren beiden hatte ein Ex. zusätzlich eine stark entzündete Kloake. Weiterhin wurde 1 Ex. mit einem Geschwür gefunden und 1 Ex. starb durch den Fang. Da außerdem Feinde adulter Wiesenpieper zur Brutzeit (fast) völlig fehlen, dürfte die Mortalität im Untersuchungszeitraum tatsächlich relativ gering gewesen sein, womit die Methode anwendbar wird.

Wie Tab. 4 zeigt, wird die geometrische Verteilung den Wiederfangdaten sehr gut gerecht, während Poisson- und Negativ-Binomial-Verteilung abgelehnt werden können. Das bedeutet, daß nicht für alle Vögel die gleiche Fangwahrscheinlichkeit besteht. Diese unterschiedliche Fängigkeit dürfte durch die fest an einem Ort aufgestellten Fanganlagen bedingt sein (vergl. EBERHARDT, 1969). Die Wiesenpieper, deren Brutreviere weiter von den Netzen entfernt sind, haben dann eine zunehmend geringere Fängigkeit. Damit wird aber die Frage impliziert, welcher Teil der Population überhaupt erfaßt wurde. Beobachtungen haben ergeben, daß beringte Wiesenpieper auch am Rande des Grünlandes angetroffen werden, so daß alle bis in den Bereich der Fanganlagen kommen können. Außerdem ist der Fangplatz durch den Süßwasserteich ein sehr wichtiger Anziehungspunkt für alle Wiesenpieper. Daher kann sicher geschlossen werden, daß auch tatsächlich die ganze Population erfaßt wurde.

Wie Tab. 4 zeigt, ergibt sich für 1977 ein Bestand von 496 Altvögeln. Da das Geschlechterverhältnis von 1 : 1 nicht abweicht (3.4.2.1.) und nur 2,73 % ($n = 110$) Wiesenpieper keinerlei Anzeichen von Brut zeigten (keine Andeutung eines Brutfleckes und keine vergrößerte Kloake) ergibt sich daraus ein Brutbestand von 241 Paaren. Nach der in Appendix I angegebenen Methode läßt sich für die 496 Altvögel eine Standardab-

Tabelle 4: Anpassung von Poisson-, Negativ-Binomial- und geometrischer Verteilung an die Wiederfangdaten adulter Wiesenpieper auf Mellum 1977

Anzahl der Fänge	Anzahl der Individuen f_i	Poisson $E(f_i)$	Negativ-Binomial $E(f_i)$	Geometrische $E(f_i)$
1	98	95,323	154,104	98,710
2	29	32,116	44,279	27,066
3	5	7,214	11,621	7,421
4 und mehr	4	1,399	3,827	2,804
	χ^2	6,6251	29,0247	1,443
Freiheitsgrade		2	1	2
geschätzte Anzahl \hat{N}_a	P	0,05 > P > 0,025	< 0,0005	≈ 0,5
		278	407	496

weichung von $\pm 58,953$ berechnen und daraus nach BOSCH (1976) eine Standardabweichung von $\pm 28,671$ für die Zahl der Brutpaare. Durch Standardisierung läßt sich die Aussage: „der Brutbestand betrug 1977 zwischen 184 und 298 Paare“ mit 95 % Wahrscheinlichkeit absichern.

Bei einer Grünlandfläche von ca. 2 km² entspricht das einer Dichte von ca. 120 Brutpaaren/km². Da jedoch nicht das ganze Grünland als Brutplatz benutzt wird, liegt die ökologische Dichte (ODUM 1980) höher: Die Bruten konzentrierten sich auf das Eingedeichte und das unmittelbar angrenzende Grünland. Dort wo die Strandquecken (*Agropyron littorale*)-Bestände zu dicht werden, brüten keine Wiesenpieper. Das eigentliche Brutareal nimmt somit eine Fläche von ca. 0,25 km² ein, was eine ökologische Dichte von 964 Paaren/km² ergibt.

3.4.3. Brutbiologische Daten

3.4.3.1. Fortpflanzungsperiode

Balzflüge konnten 1977 schon bei Ankunft auf Mellum am 11. 3. über dem Grünland beobachtet werden. Sie ließen bis Ende April stark nach, wurden aber vereinzelt noch im Juli vollführt. Das erste Gelege wurde dann am 28. 4., der erste Jungvogel am 9. 5. gefunden und der erste flügge Jungvogel am 20. 5. gefangen. Täglich gefangen wurden junge Wiesenpieper aber erst ab 17. 6. Dies entspricht etwa den Angaben aus früheren Jahren. Nur 1957 wurde ein Gelege noch früher (27. 4.) gefunden.

Die meisten Gelegefunde fallen auf den Mai, so daß angenommen werden kann, daß die Erstbrut des Wiesenpiepers auf Mellum im April beginnt und im Mai ihren ersten Höhepunkt erreicht. Auch im Juli wird noch gebrütet. Das späteste Datum eines Geleges war der 4. 7. (1979), doch wurden 1977 einzelne futtertragende Ex. noch im ersten Augustdrittel beobachtet.

Sichere Angaben über die Anzahl der Bruten konnten nur 1950 gemacht werden. Damals wurden 2 Bruten für beide Brutpaare nachgewiesen. Dritte Bruten, wie HARMIS

Tabelle 5: Gelegegröße bei Nestfunden Mellumer Wiesenpieper

1950	4; 5
1951	5
1955	4; 4; 5; 5
1959	3; 4; 4; 5; 5
1962	4; 4
1965	5
1973	3; 3; 4; 4
1977	2; 4; 5; 5
1978	3; 4
1979	3; 5; 5; 5

(1972) für Wiesenpieper vermutete und HÖTKER & SUDFELDT (1982) nachwies, konnten auf Mellum nicht beobachtet werden, treten wahrscheinlich aber doch vereinzelt auf, wofür die späten Bruten sprechen.

3.4.3.2. Gelegegröße und Schlupfrate

Von 1950—1979 konnte bei 29 Nestfunden die Gelegegröße (Tab. 5) registriert werden.

Um einen Hinweis darauf zu bekommen, ob die Gelegegröße mit der Populationsdichte korreliert ist, kann als Modell sowohl eine lineare Beziehung angenommen werden als auch — da nach KLUJVER (1951) die Gelegegröße (Y) bei der Kohlmeise (*Parus major*) exponentiell von der Dichte (X) abhängt — der Ansatz $\ln Y_i = \ln \beta_0 + \beta_1 X_i + e_i$. Bei beiden Ansätzen vertragen sich die Daten mit Linearität. Beim ersten Ansatz wird die Wahrscheinlichkeit für den Korrelationseffizient $r \neq 0$ — d. h., daß eine Abhängigkeit vorliegt — 61,68 %, beim zweiten Ansatz 72,38 %.

Daher werden zur Berechnung der durchschnittlichen Gelegegröße nur die Daten von 1977—1979 herangezogen, da sich in dieser Zeit die Populationsdichte nicht wesentlich geändert haben dürfte. Als durchschnittliche Gelegegröße ergibt sich $\bar{y} = 4,1 \pm 1,04$ ($n = 10$), die signifikant ($\alpha < 0,01$) von der durchschnittlichen Gelegegröße der geographisch benachbarten Festlandspopulation in Melle $\bar{x} = 4,67$ vergl. HÖTKER & SUDFELDT, 1982) abweicht.

Die von HÖTKER & SUDFELDT (1982) zur Bestimmung der Schlupfrate empfohlene Methode MAYFIELDS (1961, 1975) läßt sich auf die Mellumer Daten nicht anwenden. Von sieben Nestern (aus verschiedenen Jahren) konnte jedoch der Schlupferfolg direkt dokumentiert werden. Von 29 Eiern schlüpften 20 Jungvögel, was einem Schlupferfolg $l_1 = 69$ % bzw. einer Mortalitätsrate $q_0 = 31$ % entspricht.

3.4.3.3. Bruterfolg und Mortalität

Die Zahl der 1977 bis zum Ende der Brutzeit aufgezogenen Jungvögel (= Anzahl der im August vorhandenen Jungvögel (N_{j_2})) läßt sich nach (1) — vergl. Methodik — berechnen als:

$$\hat{N}_{j_2} = 496 \times 58/27 = 1065$$

Damit ergibt sich nach (2') als durchschnittliche Überlebenswahrscheinlichkeit bis zu diesem Zeitpunkt:

$$l_2 = 1065/(240 \times 4,1 \times 2) = 0,54$$

und nach (4) die Gesamtmortalität

$$d_G = 1 - 0,54 = 0,46$$

Als Zahl der Bruten wurde dabei 2 angenommen, was den beiden einzigen auf Mellum gesicherten Werten entspricht. Außerdem geben die meisten Autoren (z. B. COULSON 1956 a; HAFTORN 1971; NIETHAMMER 1937; SEEL & WALTON 1979; TIMMERMANN 1938; WITHERBY et al. 1958) 2 oder 2—3 Bruten pro Jahr an; HÖTKER & SUDFELDT (1982) an einer geographisch nicht weit entfernten Population 2,3 Bruten/Jahr. Da zur Schätzung des Jungvogelbestandes Daten von Anfang August verwendet wurden, Drittbruten also zum Teil noch nicht selbständig gewesen sein dürften, halte ich durchschnittlich 2 Bruten/Jahr für eine realistische Annahme zur Schätzung der Überlebenswahrscheinlichkeit.

Die Überlebensrate zur Nestlingszeit (p_1) — einschließlich der selbständigen Zeit bis August — berechnet sich nach: $p_1 = l_2/l_1$ (5)

und die Mortalitätsrate als: $q_1 = 1 - p_1$ (6),

woraus unter der Annahme, daß die durchschnittliche Schlupfrate ($l_1 = 0,69$) auch für 1977 gilt, folgt:

$$p_1 = 0,54/0,69 = 0,78 \quad \text{und} \quad q_1 = 1 - 0,78 = 0,22.$$

Zwar variieren die Bruterfolgswahrscheinlichkeiten (l_2) von Jahr zu Jahr erheblich (HÖTKER & SUDFELDT 1982), doch lassen sich keine Angaben über jährlich variierende Schlupfraten des Wiesenpiepers finden. Da die durchschnittliche Schlupfrate vorwiegend aus den Daten

von Erstgelegen errechnet wurde, die Bruttoerfolgsraten für Erstgelege geringer vriieren und höher liegen als für spätere Gelege (HÖTKER & SUDFELDT 1982), muß p_1 als minimale Überlebensrate und q_1 als maximale Mortalitätsrate zur Nestlingszeit betrachtet werden.

Für einen Vergleich der ermittelten Lebensdaten für die einzelnen Altersstufen wird auf die Sterblichkeitstabelle (Tab. 6) verwiesen.

Tabelle 6: Sterblichkeitstabelle der Mellumer Wiesenpieper 1977

Alter	Überlebenswahrscheinlichkeit	Mortalität	Mortalitätsrate	Überlebensrate
x	l_x	d_x	q_x	P_x
0	1,00	0,31	0,31	0,69
Schlupf der Jungvögel Selbständigwerden im August	0,69	0,15	0,22	0,78
Ende des 1. Lebensjahr	0,54	0,37	0,68	0,32

4. Diskussion

4.1. Mauser und Zug

Adulte und Juvenile beginnen die Kleingefiedermauser gleichzeitig. Das Großgefieder wird von den adulten Wiesenpiepern vor dem Wegzug (völlig?) gemausert, was mit britischen Vögeln übereinstimmt (WITHERBY et al. 1958). Dieser Gefiederwechsel dürfte etwa gleichzeitig wie bei nordwalisischen Vögeln stattfinden (SEEL & WALTON 1979).

Schwieriger wird die Interpretation der Befunde an den jungen Wiesenpiepern. Bedacht werden muß, daß die fehlenden bzw. nachwachsenden Schwanz- und Schirmfedern keine echte Mauser darstellen müssen, sondern lediglich Ersatz für gewaltsam verlorene Federn bedeuten können. Dafür spricht die oft auftretende Asymmetrie bei den Schwanzfedern, dagegen die große Anzahl von Vögeln, bei denen fehlende bzw. nachwachsende Schwanzfedern registriert wurden, sowie, daß bei den Armschwingen stets A 8 betroffen war.

Nach BUB (1981) mausern die Jungvögel außer dem Körpergefieder die kleinen und mittleren Flügeldecken sowie die Schirmfedern (immer?) und manchmal das mittlere Steuerfederpaar oder 1—3 andere Schwanzfedern. Jungvögel aus frühen Bruten können schon im 1. Lebensjahr alle Steuerfedern erneuern.

Die Wegzugzeiten entsprechen etwa den Angaben anderer Autoren für deutsche und britische Wiesenpieper (LORD & MUNNS 1970; NIETHAMMER 1937, WITHERBY et al. 1958, ZINK 1975), allerdings ziehen nach BANNERMANN & LODGE (1953) und SEEL & WALTON (1979) britische schon im August, also etwas früher ab. SEEL & WALTON (1979) nehmen dabei an, daß Adulte früher mit dem Zug beginnen als Juvenile. Der gleichmäßige Gewichtsanstieg bei „diesjährigen“ und älteren Wiesenpiepern (Tab. 1) auf Mellum weist dagegen darauf hin, daß hier bei beiden Altersgruppen der Wegzug etwa zur gleichen Zeit stattfindet.

4.2. Nahrung

Nach WALTON (1979) nehmen juvenile und adulte Wiesenpieper verschiedene Nahrung auf, wobei bei juvenilen ein höherer Anteil an Käfern gefunden wurde. Bei den Adulten war die Nahrung jahreszeitlich verschieden zusammengesetzt: Im März überwogen Lepidoptera-Larven, im Mai Dipteren und später im Jahr Hymenopteren (auch Formicidae). Die Mageninhalte der Mellumer Wiesenpieper im August stimmen also sehr gut mit diesen Befunden überein, ebenso die spärlichen Angaben für isländische Wiesenpieper von TIMMERMANN (1938) und ROBERTS (1934). HÅGVAR & ØSTBYE (1976) fanden dagegen im August bei norwegischen Vögeln keine Coleoptera; dafür stellten Opiliones einen wichtigen Nahrungsbestandteil. COULSON (1956 b) wiederum berich-

tet, daß Tipuliden die Hauptnahrung bilden. Tipuliden treten auf Mellum zwar ab Juni — allerdings selten — auf, wurden aber bei den Magenspülungen nicht gefunden. Faßt man die angeführten Untersuchungen zusammen, so zeigt sich, daß Wiesenpieper ihre Nahrung — zumeist kleine Arthropoden — am Boden suchen, wobei, wie beim Spornpieper (WILSON 1970) saisonal häufige Arten einen wesentlichen Bestandteil bilden.

Nähere Literaturangaben zur Fütterung von Nestlingen konnte ich nicht finden, jedoch machen WITHERBY et al. (1958) Angaben über Anneliden als Nahrung; Regenwürmer sollen nur gelegentlich verfüttert werden. Das Verfüttern so großer Nahrung an die Nestlinge hat seinen selektiven Vorteil darin, daß der energetische Aufwand zur Futtersuche und die Fütterungsfrequenz verringert werden können, worauf z. B. auch ROOT (1967) beim nordamerikanischen Blaumückenfänger (*Poliophtila caerulea*) wie ROYAMA (1966) bei der Kohlmeise (*Parus major*) hinweisen.

4.3. Populationsparameter

4.3.1. Geschlechterverhältnis

Angaben zum Geschlechterverhältnis konnten nur in SEEL & WALTON (1979) gefunden werden. Sie geben ein Verhältnis von 2 : 1 bei adulten Wiesenpiepern an, vermuten aber, daß dies nicht das wahre Verhältnis wiedergibt, da ♂ wegen ihrer Auffälligkeit beim Balzflug eine höhere Abschußwahrscheinlichkeit zeigten und auch am Nest mit Schlagfallen leichter gefangen wurden als ♀. Auch bei den Mellumer Wiesenpiepern hätte eine Verschiebung des Verhältnisses zugunsten von ♂ erwartet werden können, da nur die ♀ brüten (SEEL & WALTON 1979). Das Verhältnis von 1 : 1 zeigt, gleiche Fangwahrscheinlichkeit vorausgesetzt, daß sich ♂ und ♀ gleich oft in Netznähe aufhielten. Diese Tatsache weist ebenfalls darauf hin, welche wichtige Rolle Süßwasser als Anziehungspunkt in der Ökologie des Wiesenpiepers spielt.

Angaben zum Geschlechterverhältnis bei juvenilen Wiesenpiepern konnte ich in der Literatur nicht finden. Da es bei der Mellumer Population dem der Altvogel entsprach, folgt daraus, daß ♂ und ♀ gleiche Überlebenschancen besitzen.

4.3.2. Populationsdichte

Wie schon SEEL & WALTON (1979) bemerken, wurden zur Dichteschätzung bei Wiesenpiepern viele verschiedene Methoden benutzt, deren Ergebnisse kaum oder nicht vergleichbar sind. Mutmaßungen anhand unmarkierter Vögel fallen zumeist zu niedrig aus. Daß solche Mutmaßungen extrem falsch sein können, zeigen auch besonders eindrücklich ANDERSEN (1953) und CAUGHLEY (1980). Die Fehlerquellen, die SCHERNER (1981) bei Brutvogelbestandsaufnahmen heraushebt, müssen also um einen wesentlichen Faktor erweitert werden. Insbesondere bei hoher Populationsdichte oder unübersichtlichem Brutbiotop muß deswegen vor unkritischer Betrachtung von Schätzungen, die an unmarkierten Vögeln gewonnen wurden, ausdrücklich gewarnt werden. Daher sind die Angaben z. B. von LOCKLEY (1937) und WILLIAMSON (1975) für verschiedene britische Populationen nur mit Vorsicht mit den Zahlen von Mellum zu vergleichen. Nur die Angaben von SEEL & WALTON (1979) wurden an beringten Wiesenpiepern gewonnen. Sie sind zugleich die bisher höchsten Literaturwerte. Bei ihrer walisischen Population betrug der Bestand maximal 74 Brutpaare/km². Die ökologische Dichte liegt maximal doppelt so hoch. Im Vergleich dazu zeigt sich, daß die ökologische Dichte auf Mellum mit 964 Paaren/km² extrem hoch liegt.

Die Mellumer Population dürfte ihre maximale Dichte schon erreicht haben. Dafür sprechen außer der hohen Dichte:

- 1) An allen geeigneten Stellen wurden brutverdächtige Wiesenpieper beobachtet.
- 2) Selbst über Inselteilen (z. B. Norddünenkomplex), die (fast) nicht für eine Brut geeignet sind, wurden vereinzelt Balzflüge von ♂ ausgeführt.
- 3) Ein im August 1961 beringter Wiesenpieper wurde in zwei Folgejahren als Brutvogel auf der Nachbarinsel Scharhörn kontrolliert.

4.3.3. Mortalität und Lebenserwartung

Wenn man annimmt, daß die Mellumer Wiesenpieper-Population in den letzten Jahren ihre maximale Dichte erreicht hat, läßt sich aus dem Verhältnis von Alt- und Jungvögeln die jährliche Mortalitätsrate (\bar{q}) und die durchschnittliche Lebenserwartung (e_0) der jungen Wiesenpieper (bezogen auf ihr durchschnittliches Alter in der ersten Augsthälfte nach ihrer Geburt) berechnen (CAUGHLEY 1967, 1980):

$$\bar{q} = j/n \quad (7); \quad e_0 = (2n - j)/2j \quad (8),$$

wobei: j die Anzahl der Jungvögel in einer Zufallsstichprobe der Größe n bedeutet. Wenn bekannt, kann statt einer Zufallsstichprobe auch die tatsächliche Anzahl an Jungvögeln (N_{12}) und die Gesamtzahl an Vögeln ($N_2 + N_3$) eingesetzt werden, wie mathematisch leicht durch Einsetzen von Gleichung (1) in (7) bzw. (8) gezeigt werden kann.

Voraussetzung für die Benutzung der Formeln ist weiterhin, daß die meisten auf Mellum erbrüteten Wiesenpieper auch wieder nach Mellum zurückkehren. Da 68 als diesjährig oder nestjung sowie 15 ohne Altersangabe beringte Wiesenpieper in späteren Jahren mindestens einmal wieder auf Mellum kontrolliert wurden, kann diese Forderung für Mellum als erfüllt angesehen werden. Für die Mellumer Wiesenpieper ist also:

$$\bar{q} = 1065/(1065 + 496) = 0,68 \quad \text{und}$$

$$e_0 = \frac{2(1065 + 496) - 1065}{2 \times 1065} = 0,97 \text{ Jahre (= 11,5 Monate).}$$

Diese Zahlen ergeben nur dann einen biologischen Sinn, wenn die Population annähernd ein Nullwachstum zeigt, was schwierig zu prüfen ist (CAUGHLEY 1966). Außer den oben angeführten Argumenten dafür und der Tatsache, daß die ökologischen Bedingungen und die Größe des Brutareals in den letzten mehr als 10 Jahren weitgehend konstant blieben, unterstützt auch der Vergleich mit einer anderen norddeutschen Population diese Zahlen. HÖTKER & SUDFELDT (1982) geben für ihre Population bei Melle eine über mehrere Jahre gemittelte Fertilität von $4,45$ Jungvögeln/ $\varnothing \times$ Jahr an. Unter der Voraussetzung, daß die Population konstant blieb, betrug für sie $\bar{q} = 0,69$ und $e_0 = 0,95$. Da anzunehmen ist, daß beide norddeutschen Populationen im Winter einer gleichen Mortalität unterliegen, und in dieser Zeit diese am höchsten ist, ist bei gleicher Wachstumsrate eine gute Übereinstimmung der durchschnittlichen Lebenserwartung zu erwarten. Der Unterschied in der Lebenserwartung zwischen der Meller und der Mellumer Wiesenpieperpopulation ist nicht signifikant.

COULSON (1956 a) gibt für junge Wiesenpieper eine durchschnittliche Lebenserwartung (bezogen auf August des ersten Lebensjahres) von 10 Monaten (= 0,82 Jahre) an, wobei die Daten auf der Auswertung von Ringfunden vorwiegend britischer, aber auch niederländischer und belgischer Vögel basieren. Über die Wachstumsrate der Populationen, denen die beringten Wiesenpieper entstammen, ist dabei natürlich direkt nichts bekannt. Nach PARSLAW (1973) nimmt der Wiesenpieper jedoch in der südlichen Hälfte Englands ab. Allein durch solche Abnahmen kann der Unterschied gegenüber den norddeutschen Populationen bedingt sein.

Für den Vergleich der Mortalitätsraten bis zum Ausfliegen liegen mehrere Angaben vor (COULSON 1956 a; DAVIS 1958; DUTHIE & RAE 1979; HÖTKER & SUDFELDT 1982; PEDROLI 1978; SEEL & WALTON 1979), allerdings muß dabei berücksichtigt werden, daß ein Vergleich wegen unterschiedlicher Methoden problematisch ist (vergl. HÖTKER & SUDFELDT 1982). Wenn man die Mortalitätsraten trotzdem nach der geographischen Breite des Untersuchungsgebietes ordnet, läßt sich erkennen, daß sie von Nord nach Süd zu und damit die Überlebenswahrscheinlichkeit abnimmt (Tab. 7). Dieser von CODY (1971) für bodenbrütende Vogelarten allgemein dargestellte Trend trifft also beim Wiesenpieper auch innerhalb der Art zu, wenn man die Mellumer und Schweizer Untersuchung zunächst unberücksichtigt läßt. Als Hauptursache für Verluste nimmt CODY

(1981) von Nord nach Süd zunehmende Prädation an. Auch auf Mellum dürfte Prädation — durch Silbermöwen — die Hauptursache für Verluste sein. Andere Prädatoren fehlen jedoch vollständig. Bei dem 1977 auf Mellum brütenden Sumpfohreulen (*Asio flammeus*) -Paar wurden nie geschlagene Wiesenpieper noch deren Reste in Gewöllen gefunden. Der Kuckuck (*Cuculus canorus*), der hohe Verluste verursachen kann (COULSON 1956 a), wurde nur einmal 1979 als Brutparasit für Mellumer Wiesenpieper nachgewiesen, dürfte also keine wesentliche Rolle spielen. Auch bei der hochgelegenen Population im Schweizer Jura dürften weniger potentielle Prädatoren vorhanden sein als auf dem flachen Festland. So können die beiden aus dem allgemeinen Trend fallenden Werte darin ihre Erklärung finden. Für die Populationsstrategie hat diese geringe Mortalität aber eine wichtige Bedeutung.

4.4. Populationsstrategie und Inselfaktor

Nach CODY (1971) nimmt die Gelegegröße auf Inseln gegenüber dem geographisch benachbarten Festland ab und die Populationsdichte zu. Ähnliches beschreiben KRAMER (1946) und OUBOTER (1982) für Eidechsen (*Podarcis sicula*) und ANDERSON (1960) für zwei Gattungen von Salamandern. Auch die Mellumer Wiesenpieper haben eine signifikant geringere Gelegegröße als die geographisch benachbarte Festlandspopulation in

Tabelle 7: Beziehung zwischen Bruterfolg und geographischer Lage

Bruterfolg	geographische Lage		Quelle
0,78	Schwedisch-Lapland	DAVIES	(1958)
0,67	Aberdeen (Schottland)	DUTHIE & RAE	(1979)
0,47	Snowdonia (Wales)	SEEL & WALTON	(1979)
0,43	Großbritannien*	COULSON	(1956)
0,54	Mellum (Norddeutschland)	vorliegende	Arbeit
0,40	Melle (Norddeutschland)	HÖTKER & SUDFELDT	(1982)
0,56	Schweizer Jura	PEDROLI	(1978)

Daten aus ganz Großbritannien, sowie einzelne Daten aus den Benelux-Ländern zusammenfaßt.

Melle. Leider ist deren Dichte nicht bekannt, doch dürfte sie wahrscheinlich geringer sein als auf Mellum, wo sie extrem hoch ist. Als Ursache für die Abnahme der Gelegegröße nimmt LACK (1966, 1968) bei Vögeln Nahrungsmangel an, doch der würde gleichzeitig hohe Dichten verhindern (CAUGHLEY 1980: 131; CODY 1971). Meiner Meinung nach kann das Nahrungsangebot nicht als direkte Ursache für eine Verringerung der Gelegegröße betrachtet werden, da mit den sehr häufigen Ameisen und Wattwürmern ein Überangebot an Nahrung zu herrschen scheint. Dagegen muß noch die Dichte als mögliche Ursache diskutiert werden, da zunehmende Dichte abnehmende Fertilität (z. B. bei Salamandern, ANDERSON 1960) und gleichzeitig zunehmenden Kannibalismus bedingen kann (z. B. beim Käfer *Tribolium*, SOKOLOFF 1972 und bei der Eidechse *Podarcis sicula*, KRAMER 1946).

Angaben zur Dichteabhängigkeit der Gelegegröße bei Vögeln sind widersprüchlich. Während v HAARTMAN (1971) der Meinung ist, daß in der Regel keine Abhängigkeit bestehen dürfte, weist CODY (1971) darauf hin, daß bei Kohl- und Blaumeise (*Parus caeruleus*) eine Reduktion der Gelegegröße bei hoher Dichte nachgewiesen wurde. Auch beim Wiesenpieper sind die Ergebnisse zur Dichteabhängigkeit der Gelegegröße nicht eindeutig. Während HÖTKER & SUDFELDT (1982) keine Dichteabhängigkeit feststellen konnten, konnte in der vorliegenden Untersuchung auf Mellum gezeigt werden, daß die Wahrscheinlichkeit für eine Abhängigkeit größer ist als die für Unkorreliertheit, gleichgültig ob lineare oder exponentielle Abhängigkeit als Modell zugrunde gelegt wird. Allerdings ist die Abhängigkeit (aufgrund der wenigen Daten?) nicht signifikant. Schon wegen der kurzen Zeit des Bestehens der Population kann eine selektive Begünstigung geringer Gelegegrößen nicht angenommen werden. Dagegen muß eine dichte-

abhängige Natalität als eine Präadaptation für eine erfolgreiche Besiedlung von Inseln angesehen werden, wenn sie die Populationsgröße nicht wesentlich über die Kapazitätsgrenze hinausgehen läßt. Ein nur durch die Nahrung begrenztes Wachstum kann dagegen durch verzögerte Rückkoppelung eine starke Dezimierung der Nahrungsgrundlage bedingen, was auf Inseln sich besonders tragisch auswirken kann, da auf ihnen die Neu- besiedlung oder Aufstockung eines Bestandes aus Nachbargebieten in der Regel viel weniger wahrscheinlich ist als auf dem Festland. Eine dichteabhängige Natalität hat außerdem gegenüber einer dichteabhängigen Mortalität den Vorteil, daß sie die Verschwendung von Fortpflanzungsenergie minimiert. Sie führt zu Homöostasie, was Inseln oft auszeichnet (ANDERSON 1960).

5. Zusammenfassung

Populationsbiologische Untersuchungen an der Inselpopulation des Wiesenpiepers auf Mellum ergeben:

Die Population entstand 1950 durch 2 Paare und wuchs rasch an. 1977 wurde die ökologische Dichte bei einem Bestand von 241 ± 57 Brutpaaren auf 964 Paare/km^2 geschätzt. Es wurde aufgezeigt, daß Schätzungen, die nicht an beringten Vögeln gewonnen wurden, ungenau und meist zu niedrig ausfallen. An die 1977 zur Berechnung des Bestandes verwendeten Wiederfangdaten wurden drei mathematische Modelle angepaßt und die dafür notwendigen Voraussetzungen diskutiert. Die geometrische Verteilung wird den Fangdaten am besten gerecht und zeigt, daß unterschiedliche Fangwahrscheinlichkeiten für die einzelnen Vögel existieren.

1977 betrug das Geschlechterverhältnis 1 : 1, wahrscheinlich auch für die Jungvögel.

Die Mellumer Wiesenpieper sind Mitte März schon zahlreich auf der Insel. Die Brut beginnt in der zweiten Aprilhälfte und endet etwa Mitte August. Die durchschnittliche Gelegegröße betrug für 1975—1979 $4,1 \pm 1,04$ Eier. Dabei ist die Wahrscheinlichkeit für eine Dichteabhängigkeit der Gelegegröße größer als die für Unabhängigkeit.

Die Mortalität der Nachkommen beträgt während der Bebrütungszeit $d_0 = 0,31$, während der Nestlingszeit $d_1 = 0,22$ und der gesamte Bruterfolg $l_2 = 0,54$. Die Zahl der bis Mitte August ausgeflogenen Jungvögel wurde auf 1065 geschätzt. Ihre weitere Lebenserwartung beträgt 0,97 Jahre. Mortalitäts- und Überlebensraten wurden in einer Sterblichkeitstabelle (Tab. 6) zusammengestellt.

Die Bedeutung dieser Populationsparameter wird im Vergleich mit anderen Untersuchungen an Wiesenpiepern diskutiert. Es zeigt sich, daß der Bruterfolg von Nord nach Süd abnimmt. Auf Mellum ist er gegenüber dem benachbarten Festland größer, was eine Zunahme der Dichte und Abnahme der Gelegegröße erlaubt. Die präadaptive Bedeutung einer dichteabhängigen Gelegegröße für eine erfolgreiche Inselbesiedlung wird diskutiert.

Die Wiesenpieper nahmen im August kleine Insekten am Boden als Nahrung auf. Käfer (*Co-leoptera*) und Ameisen (*Formicidae*) stellen in dieser Zeit den Hauptteil. Nahrung dürfte kein be- grenzender Faktor sein. Dagegen könnte Wasser — ohne den angelegten Süßwasserteich — zum begrenzenden Faktor werden.

Im August steigt das Gewicht der Wiesenpieper als Vorbereitung auf den Zug bei Adulten und Juvenilen gleichmäßig an. Im selben Monat (6./7. 8.) begann 1977 auch die Kleingefiedermauser; der 25. 8. war Mauserbeginn für das Großgefieder der adulten Wiesenpieper. Der Mauserverlauf entspricht dem Schema der *Passeres* nach STRESEMANN & STRESEMANN (1966).

Der Herbstzug setzt gegen Ende August ein und hat seinen Höhepunkt von Mitte September bis Anfang November. Die Winterquartiere liegen hauptsächlich in Südfrankreich, Spanien und Portugal, doch überwintern einzelne Vögel auch an der Nordseeküste. Einzelne Wiesenpieper konnten im Januar 1978 auf Mellum beobachtet werden, jedoch ist unbekannt, ob sie zur Mellumer Population gehören.

6. Summary

Studies on the population biology and dynamic of the Meadow Pipit (*Anthus pratensis*) on the Island Mellum.

The present population was founded in 1950 by 2 pairs and increased rapidly. In 1977 the breeding population was estimated as 241 ± 57 pairs (95 % confidence limits) and the ecological density as 964 pairs/km^2 . Guesses not based on marked birds showed to be not much reliable and usually underestimate population size. For mark-recapture analysis in 1977 three mathematical

distributions were adjusted to the recapture dates and the underlying assumptions discussed. The geometric distribution fitted best showing that unequal catchability occurred.

In 1977 the sex ratio was 1 : 1 and probably the same for juveniles.

In the middle of March the Meadow Pipit is already very abundant on Mellum. Breeding starts in the second half of April and terminates middle of August. Average clutch size was estimated as 4.10 ± 1.04 . The probability for density dependence is higher than that for independence.

Mortality of the offspring was calculated as $d_0 = 0.31$ during incubation and as $d_1 = 0.22$ for fledgelings and the breeding success as $l_2 = 0.54$. Mean mortality may be caused by predation by the Herring Gull (*Larus argentatus*). Altogether, 1065 juveniles were successfully reared till middle of August. Further life-expectancy was calculated as 0.97 years, indicating that mortality is highest in the first year and less for older age classes. Mortality rates and survival rates are shown in a life table (Tab. 6).

The meaning of these population parameters are discussed in relation to other populations of the Meadow Pipit. From this it is apparent that breeding success declines geographically from north to south. On Mellum it is higher than in a nearby mainland population allowing higher densities and smaller clutch size. The preadaptive significance of a density triggered clutch size for successfully colonizing islands is discussed.

In August Meadow Pipits fed on small insects caught on the ground. Beetles (*Coleoptera*) and ants (*Formicidae*) were the main source in this month. Food seems not to be a limiting factor, but water is very essential for drinking and bathing.

In August the weight of juvenile and adult Meadow Pipits raised similarly indicating the begin of the preparation for migration. In 1977 in the same month (6./7. 8.) moult of body feathers began. At the 25. 8. moult of primaries, secondaries and tail feathers started. Course of moult corresponds to the common pattern presented by STRESEMANN & STRESEMANN (1966) for Passerine birds.

Migration begins towards the end of August with a peak from middle of September to the beginning of November. Winter quarters are mainly Southern France, Spain and Portugal, but some overwinter on the coast of the North Sea. A few Meadow Pipits were observed on Mellum in January 1978, but it is not known whether they belong to the Mellum population.

7. Literatur

- Anderson, J. (1953): Analysis of a Danish roe-deer population (*Capreolus capreolus* (L.)) based upon the extermination of total stock. Danish Rev. Game Biol. 2: 127—155 ● Anderson, P. K. (1960): Ecology and evolution in island populations of salamanders in the San Francisco Bay Region. Ecol. Monogr. 30: 359—385 ● Banner mann, D.A., & G. E. Lodge (1953): The Birds of the British Isles. Oliver & Boyd. London ● Berthold, P. (1975): Migration: Control and Metabolic Physiology. In: D. S. Farner & J. R. King: Avian Biology, Vol. 5, 77—128. Academic Press, London & New York ● Brensing, D. (1977): Nahrungsökologische Untersuchungen an Zugvögeln in einem südwestdeutschen Durchzugsgebiet während des Wegzuges. Vogelwarte 29: 44—56 ● Bosch, K. (1976): Elementare Einführung in die Wahrscheinlichkeitsrechnung. rororo, Hamburg ● Bub, H. (1981): Stelzen, Pieper und Würger. Die Neue Brehm-Bücherei. A. Ziemsen, Wittenberg-Lutherstadt ● Caughley, G. (1966): Mortality patterns in mammals. Ecology 47: 906—918 ● Ders. (1967): Calculation of mortality rate and life expectancy for thar and kangaroos from the ratio of juveniles to adults. New Zeal. J. Sci. 10: 578—584 ● Ders. (1980): Analysis of Vertebrate Populations. John Wiley, New York ● Cody, M. L. (1971): Ecological aspects of reproduction. In: D. S. Farner & J. R. King: Avian Biology, Vol. 1, 461—512. Academic Press, London & New York ● Coulson, J. C. (1956 a): Mortality and egg production of the Meadow Pipit with special reference to altitude. Bird Study 3: 119—132 ● Ders. (1956 b): Biological Studies on the Meadow Pipit (*Anthus pratensis*) and moorland Tipulidae; members of a food chain. Ph. D. Thesis. Univ. Durham (unpubl.) ● Creutz, G. (1950): Die Vogelberingung im Dienste der Gefiederforschung. Syllegomena Biologica (Kleinschmidt-Festschrift): 92—102 ● Davies S. J. J. F. (1958): The breeding of the Meadow Pipit in Swedish Lapland. Bird Study 5: 184—191 ● Duthie, E., & R. Rae (1979): Meadow Pipits breeding in Aberdeen, 1979. Grampian Ringing Group Rep. 2: 26 ● Eberhardt, L. L. (1969): Population estimates from recapture frequencies. J. Wildl. Mgmt. 33: 28—39 ● Goethe, F. (1939): Die Vogelinsel Mellum. Beiträge zur Monographie eines deutschen Vogelschutzgebietes. Abh. Gebiete Vogelkde 4: 1—110 ● Goethe, F., & W. Winkel (1975): Die Vogelinsel Mellum. In: P. Blaszyk: Naturschutzgebiete im Oldenburger Land, 51—65. Heinz Holzberg, Oldenburg ● Haartman, L. v. (1971): Population dynamics. In: D. S. Farner & J. R. King: Avian Biology, Vol. 1, 392—459.

Academic Press, London & New York ● Haftorn, S. (1971): Norges Fugler. Universitetsforlaget, Oslo ● Håggvar, S., & E. Østbye (1976): Food habits of the meadow pipit *Anthus pratensis* (L.) in alpine habitats at Hardangervidda, South Norway. *Nor. J. Zool.* 24: 53–64 ● Harms, W. (1972): Späte Bruten vom Wiesenpieper (*Anthus pratensis*) auf Fehmarn 1970. *Orn. Mitt.* 24: 220–221 ● Hartung, W. (1950): Mellum, ein Vogelparadies in der Nordsee. Edo Dieckmann, Oldenburg ● Ders. (1975): Mellum als eine werdende Nordseeinsel. In: P. Blaszyk: Naturschutzgebiete im Oldenburgerland, 11–27. Heinz Holzberg, Oldenburg ● Hötter, H., & Ch. Sudfeldt (1982): Untersuchungen zur Brutbiologie des Wiesenpiepers (*Anthus pratensis*). *J. Orn.* 123: 183–201 ● Kasperek, M. (1980): Jahreszeitliche Aspekte der Mauser der Rohrammer *Emberiza schoeniclus* (L.). *Ökol. Vögel* 2(1): 1–36 ● Kelm, H. (1970): Beitrag zur Methodik des Flügelmessens. *J. Orn.* 111: 482–494 ● Kluijver, H. N. (1951): The population ecology of the great tit, *Parus m. major* (L.). *Ardea* 39: 1–135 ● Kramer, G. (1946): Veränderung der Nachkommenziffer und Nachkommengröße sowie der Altersverteilung von Inseleidechsen. *Z. Naturforsch.* 1: 700–710 ● Kuhnert, H. (1975): Das Pflanzenkleid der Insel Mellum. In: P. Blaszyk: Naturschutzgebiete im Oldenburgerland, 29–49. Heinz Holzberg, Oldenburg ● Lack, D. (1966): Population Studies of Birds. Clarendon Press, Oxford ● Ders. (1968): Ecological Adaptations for Breeding in Birds. Methuen, London ● Lockley, R. M. (1937): Census of breeding birds. Skokholm Bird Observatory Rep. for 1937: 10–11 ● Lord, J., & D. J. Munns (1970): Atlas of Breeding Birds of the West Midlands. Collins, London ● Mayfield, H. F. (1961): Nesting success calculated from exposure. *Wilson Bull.* 73: 255–261 ● Ders., (1975): Suggestions for calculating nest success. *Ibis* 87: 456–466 ● Niethammer, G. (1937): Handbuch der Deutschen Vogelkunde, Bd. 1: Passeres. Akad. Verlagsges., Leipzig ● Nuland, G. J. v., & H. Strijbosch (1981): Annual Rhythmicity of *Lacerta vivipara* Jaquin and *Lacerta agilis agilis* L. (Sauria, Lacertidae) in the Netherlands. *Amphibia-Reptilia* 2: 83–95 ● Odum, E. P. (1980): Grundlagen der Ökologie. Thieme, Stuttgart ● Ouboter, P. E. (1981): The ecology of the island-lizard *Podarcis sicula sal-fii*: Correlation of microdistribution with vegetation coverage, thermal environment and food-size. *Amphibia-Reptilia* 2: 243–257 ● Parslow, J. (1973): Breeding Birds of Britain & Ireland. T. & A. D. Poyser Ltd., Berkhamsted ● Pedroli, J.-C. (1978): Breeding success of the Meadow Pipit in the Swiss Jura. *Orn. Scand.* 9: 168–171 ● Roberts, B. (1934): Notes on the Birds of Central and South East Iceland, with special Reference to Food Habits. *Ibis* 76: 239–264 ● Root, R. B. (1967): The niche exploitation pattern of the Blue-gray Gnatcatcher. *Ecol. Monogr.* 37: 317–350 ● Royama, T. (1966): Factors governing feeding rate, food requirement and brood size of nestling great tits, *Parus major*. *Ibis* 108: 313–347 ● Sachs, L. (1974): Angewandte Statistik. Planung und Auswertung, Methoden und Modelle. Springer, Berlin ● Scherner, E. R. (1981): Die Flächengröße als Fehlerquelle bei Brutvogelbestandsaufnahmen. *Ökol. Vögel* 3: 145–175 ● Seel, D. C., & K. C. Walton (1979): Numbers of Meadow Pipits *A. pratensis* on Mountain Farm Grassland in North Wales in the Breeding Season. *Ibis* 121: 147–164 ● Sokoloff, A. (1972): The biology of *Tribolium*. Clarendon Press, Oxford ● Steward, I. F. (1963): Variation of wing length with age. *Bird Study* 10: 1–9 ● Stresemann, E. & V. (1966): Die Mauser der Vögel. *J. Orn.* 107, Sonderheft ● Sundevall, J. (1843): Om Fulgarnas vingar. Übersetzung in *J. Orn.* 3 (1855): 118–168 ● Svensson, L. (1970): Identification Guide to European Passerines. Naturhistoriska Riksmuseet, Stockholm ● Timmermann, G. (1938): Die Vögel Islands. Teil 1, 1. Hälfte. Isafoldarprentsmidja H. F., Reykjavik ● Veenstra, H. (1976): Struktur und Dynamik des Gezeitenraumes. In: Landelijke Vereniging tot Behoud van de Waddenzee Harlingen & Vereniging tot Behoud van Natuurmonumenten in Nederland's-Graveland: Wattenmeer, 19–45. Karl Wachholtz, Neumünster ● Walton, K. C. (1979): Diet of Meadow Pipers *Anthus pratensis* on Mountain Grassland in Snowdonia. *Ibis* 121: 325–329 ● Williamson, K. (1975): The breeding bird community of chalk grassland scrub in the Chiltern Hills. *Bird Study* 22: 59–70 ● Wilson, K. J. (1970): Comparative feeding ecology of *Anthus novaeseelandiae* and *Anthus vaalensis* in Rhodesia. *Ostrich. Suppl.* 8: 333–341 ● Winkel, W. (1974): Über die Flügel-länge des Trauerschnäppers (*Ficedula hypoleuca*). *Vogelkd. Ber. Niedersachsen* 6: 107–112 ● Witherby, H. F., F. C. R. Jourdain, N. F. Ticehurst & B. W. Tucker (1958): The Handbook of British Birds. H. F. & G. Witherby Ltd., London ● Zink, G. (1975): Der Zug europäischer Singvögel II. Wiesenpieper *Anthus pratensis*. Vogelzugverlag, Radolfzell.

Anschrift des Verfassers: Klaus Henle, Im Kalk 3, 7255 Rutesheim

Appendix I

Zur Bestimmung eines Vertrauensintervalls für die Bestandsgröße (N) bei Verwendung des geometrischen Modells.

EBERHARDT (1969) untersuchte erstmals die Anwendungsmöglichkeit der geometrischen Verteilung zur Schätzung von Populationsgrößen. Er führte theoretische Gründe auf, warum man erwarten kann, daß die geometrische Verteilung auf die Verteilung der Wiederfänge bestimmter Fangexperimente paßt. Zur Schätzung von N wird die Gleichung von EDWARDS & EBERHARDT (1967) verwendet, die eine Maximum-likelihood-Schätzung für N nach der geometrischen Verteilung darstellt. Eine Methode zur Berechnung eines Vertrauensintervalls für diese Schätzung fehlt jedoch bisher noch in der Literatur. Deswegen soll hier eine solche Methode vorgestellt werden, nach der auch das Vertrauensintervall für die Populationsgröße bei der vorangestellten Untersuchung bestimmt wurde. Die Symbolik wurde der von CAUGHLEY (1980) angepaßt.

Mein besonderer Dank gilt Herrn JENSEN (Institut für Angewandte Mathematik und Statistik, Universität Stuttgart-Hohenheim) für entscheidende Hilfen und Anregungen für die nachfolgende Berechnung.

Nach PFANZAGL (1974) kann ein expliziter Parameter Θ nach der Maximum-likelihood-Methode unter sehr allgemeinen Bedingungen bestimmt werden, wobei $\hat{\Theta}$ asymptotisch normalverteilt ist nach:

$$\Theta \sim N \left(\Theta / \frac{1}{n\hat{j}(\Theta)} \right)$$

$$\text{mit } \hat{j}(\Theta) = E \left[\left(\frac{\partial \ln p(x, \Theta)}{\partial \Theta} \right)^2 \right]$$

Auf unser Problem angewandt, bedeutet:

$$\Theta = N$$

$$n = \Sigma f_i = \text{Anzahl der markierten Tiere.}$$

Für die geometrische Verteilung ist $p(x, N)$ — unter Verwendung von $N = \Sigma f_i / q$ (vergl. CAUGHLEY 1980: 156):

$$p(x, N) = \left(\frac{\Sigma f_i}{N} \right)^{x-1} \left(1 - \frac{\Sigma f_i}{N} \right)$$

Durch Logarithmieren erhält man:

$$\ln p(x, N) = (x - 1) \ln \left(\frac{\Sigma f_i}{N} \right) + \ln \left(1 - \frac{\Sigma f_i}{N} \right)$$

Differenzieren liefert schließlich:

$$E \left[\left(\frac{\partial \ln p(x, N)}{\partial N} \right)^2 \right] = E \left[\left(\frac{x-1}{\Sigma f_i} \left(- \frac{\Sigma f_i}{N^2} \right) + \frac{1}{1 - \frac{\Sigma f_i}{N}} \frac{\Sigma f_i}{N^2} \right)^2 \right]$$

$$= E \left[\left(- \frac{\Sigma f_i}{N^2} \right)^2 \left(\frac{x}{\Sigma f_i} - \frac{1}{N} - \frac{1}{1 - \frac{\Sigma f_i}{N}} \right)^2 \right]$$

$$= E \left[\left(\frac{\Sigma f_i}{N^2} \right) \left(\frac{x}{\Sigma f_i} - \frac{1}{\left(1 - \frac{\Sigma f_i}{N} \right) \frac{\Sigma f_i}{N}} \right)^2 \right]$$

$$= E \left[\frac{1}{N^2} \left(x - \frac{1}{1 - \frac{\Sigma f_i}{N}} \right)^2 \right]$$

Mit $E(x) = \frac{1}{p}$ und $D^2(x) = \frac{q}{p^2}$ für die geometrische Verteilung (BOSCH, 1974: 82) erhält man:

$$E \left[\left(\frac{\partial \ln p(x, N)}{\partial N} \right)^2 \right] = \frac{1}{N^2} \left(\frac{\frac{\Sigma f_i}{N}}{\left(1 - \frac{\Sigma f_i}{N}\right)^2} \right)^2 = \frac{\Sigma f_i}{N^3 \left(1 - \frac{\Sigma f_i}{N}\right)^2}$$

Damit wird:

$$\hat{N} \sim N \left(N_i \frac{N^3 \left(1 - \frac{\Sigma f_i}{N}\right)^2}{(\Sigma f_i)^2} \right)$$

oder:

$$\hat{N} \sim N \left(N_i \frac{N(N - \Sigma f_i)^2}{(\Sigma f_i)^2} \right)$$

Durch Normalisieren (vgl. z. B. BOSCH 1976) läßt sich daraus leicht ein beliebiges Vertrauensintervall bestimmen.

Die hier berechnete Varianz läßt sich leicht mit dem Programm in Appendix 3 in CAUGHLEY (1980) ausdrücken, wenn folgende kleine Veränderungen durchgeführt werden: Nach dem Statement „Q = .“ wird das Statement

S = SQRT ((TOT - SF)**2*TOT/(SF**2))

eingefügt und die beiden folgenden Statements abgeändert zu:

WRITE (6,8) TOT,S,Q und

8 FORMAT ..

1ED POPULATION SIZE = , F9.4, 4H +/- , F9.4/ 4H .

Zusätzliche Literatur:

Edwards, W. R., & L. L. Eberhardt (1967): Estimating cottontail abundance from live-trapping data. *J. Wildl. Mgmt.* 31: 87–96 • Pfanzagl, J. (1974): Allgemeine Methodenlehre der Statistik II. Walter de Gruyter. Berlin.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Vogelwarte - Zeitschrift für Vogelkunde](#)

Jahr/Year: 1983

Band/Volume: [32_1983](#)

Autor(en)/Author(s): Henle Klaus

Artikel/Article: [Populationsbiologische und -dynamische Untersuchungen am Wiesenpieper \(*Anthus pratensis*\) auf der Insel Mellum 57-76](#)