

Ermittlung von Überlebenswahrscheinlichkeiten aus Ringfunddaten

Jochen Bellebaum, Ulrich Köppen & Bodo Grajatzky

Ringfundmitteilung Nr. 1/2010 der Beringungszentrale Hiddensee

Bellebaum J, Köppen U & Grajatzky B 2010: Estimating survival probabilities from ringing data. *Vogelwarte* 48: 21-32

Estimates of survival probabilities and reproduction in bird populations are of increasing importance for population modelling. We used the free software MARK with data from the Hiddensee ringing scheme and a local colour ringing study on 110 Robins *Erithacus rubecula* to estimate survival probabilities for four common passerine birds. Depending on the type of data available, we used Cormack-Jolly-Seber models for live recaptures or resightings and models after Burnham (1993) for a combination of recaptures and recoveries. Three species gave plausible survival estimates which varied in precision according to species and data. For live recaptures or resightings, emigration affected the results for at least one age-class, i. e. one parameter could not be estimated reliably. Cormack-Jolly-Seber models also required sufficiently high probabilities for recaptures or resightings which were achieved by selecting data from study areas with intensive multi-year ringing and reporting of own recaptures. Combined models after Burnham could estimate survival for all age-classes from the entire data for a species without previous selection. Survival is readily estimable in species which are hunted on migration as long as recoveries are reported. Data from ringing of migrating birds at stopover sites may lack sufficient numbers of recaptures or recoveries even if large numbers were ringed each year.

✉ JB: Puschkinallee 4a, D-16278 Angermünde; E-Mail: jochen.bellebaum@t-online.de;
UK: Landesamt für Umwelt, Naturschutz und Geologie Mecklenburg-Vorpommern, Beringungszentrale, Badenstraße 18, D-18439 Stralsund; E-Mail: ulrich.koepen@lung.mv-regierung.de;
BG: BioConsult SH, Brinckmannstr. 31, D-25813 Husum; E-Mail: b.grajatzky@bioconsult-sh.de

1. Einleitung

Populationsbiologische Messgrößen haben in den letzten Jahren eine stetig wachsende Bedeutung in der Grundlagenforschung und auch für anwendungsorientierte Untersuchungen an Vogelpopulationen. Dazu zählen z. B. die Suche nach Ursachen für Bestandsveränderungen und die Planung und Erfolgskontrolle von Schutzmaßnahmen (Baillie 2001). Für das Wachstum einer Population sind der Fortpflanzungserfolg und die Überlebenswahrscheinlichkeit (für lokale Populationen außerdem Zu- und Abwanderung) ausschlaggebend. Während der Fortpflanzungserfolg innerhalb einer Brutsaison „im Feld“ messbar ist, erfordert die Bestimmung der Überlebenswahrscheinlichkeit Untersuchungen über mehr als eine Brutsaison und wird bei Zugvögeln dadurch erschwert, dass sie sich im Laufe des Jahres in z. T. weit voneinander entfernten Gebieten aufhalten. Zur Schätzung von Überlebenswahrscheinlichkeiten werden deshalb normalerweise Daten aus der Vogelberingung eingesetzt. Besonders in den vergangenen 10 bis 15 Jahren sind hierzu Computerprogramme entwickelt worden, mit denen Überlebenswahrscheinlichkeiten aus Beringungsdaten mit der unterschiedlichen Datenstruktur jeweils angepassten statistischen Modellen geschätzt werden können (White & Burnham 1999, Schaub et al. 2004, Schaub & Salewski 2006).

Weil dazu zunächst möglichst über mehrere Jahre hinweg Beringungsdaten gesammelt werden müssen, bieten sich die schon existierenden Datenbanken der Beringungszentralen (BZ) als Grundlage zur Berechnung von Überlebenswahrscheinlichkeiten an (z. B. Siriwardena et al. 1998). Hier zeigen wir anhand ausgewählter Arten, wie weit der Datenbestand der BZ Hiddensee aus dem Zeitraum 1977-2006 (d. h. in den Jahren 1977-2005 beringte Vögel) für diesen Zweck verwendbar ist, und erläutern das von uns verwendete Verfahren.

2. Material und Methoden

Der Anteil beringter Vögel, der an die BZ zurückgemeldet wird, ist nicht nur von der Überlebenswahrscheinlichkeit abhängig, sondern auch von der Wahrscheinlichkeit, mit der ein Vogel später gefangen bzw. gefunden und ob dieses Ereignis auch gemeldet wird. Eine Rückkehrate in einem mehrjährigen Beringungsprojekt (der Anteil Rückkehrer von den zuvor beringten Vögeln) ist daher noch keine Überlebenswahrscheinlichkeit, denn auch abgewanderte Vögel kehren nicht zurück, obwohl sie noch leben, und nicht alle zurückgekehrten Vögel werden gesehen. Tatsächlich hängt der Anteil wieder gefangener oder gemeldeter Vögel von mehreren Wahrscheinlichkeiten ab, ohne die sich realistische Überle-

Abb. 1: Die aus Wiederfängen bzw. Ringfunden zu schätzenden Parameter. Symbole siehe Text. – *Parameters estimable from live recaptures, dead recoveries, and combined data, respectively. See text for symbols.*

benswahrscheinlichkeiten (S) nicht berechnen lassen. Dazu zählen je nach Datengrundlage:

- Φ lokale Überlebenswahrscheinlichkeit (*apparent survival probability*)
- S Überlebenswahrscheinlichkeit (*survival probability*)
- p Wiederfundwahrscheinlichkeit lebender Vögel durch Fang oder Sichtungen farbberingter Vögel (*recapture / resighting probability*)
- r Meldewahrscheinlichkeit (*reporting probability*) für tote Vögel
- F Ortstreue (*site fidelity*)

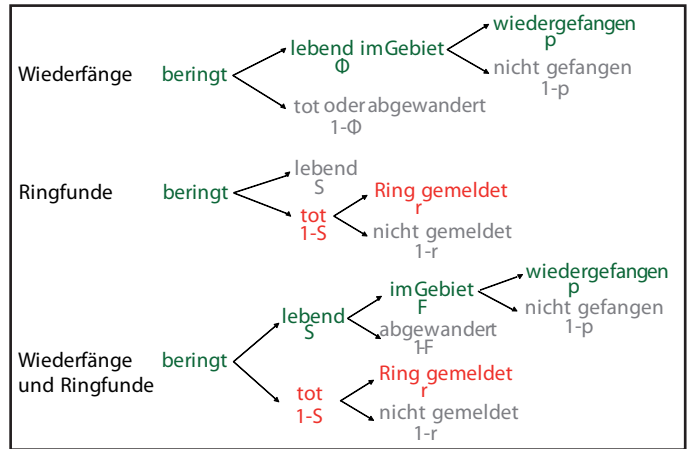


Abb. 1 zeigt, welche dieser Wahrscheinlichkeiten aus den unterschiedlichen Typen von Daten (und der Kombination beider) ermittelt werden können. Um p, F oder r zu schätzen, stehen heutzutage statistische Modelle zur Verfügung. Dabei unterscheidet sich das Vorgehen bei „klassischen“ Ringfunden toter Vögel von dem bei Wiederfängen lebender, beringter Vögel. Weitere Erläuterungen zum Verfahren mit Wiederfängen geben z. B. Schaub & Salewski (2006).

Eigenwiederfänge beringter Vögel in den Folgejahren („langfristige Ortsfunde“) werden in der Datenbank der BZ Hiddensee seit 1994 systematisch erfasst (Abb. 2). Meldungen toter Vögel fallen hingegen nur in geringer Zahl pro Jahr an und wurden über einen Zeitraum von mehr als 30 Jahren zur Auswertung gesammelt. Für die vorliegende Arbeit haben wir vier häufige Zugvogelarten ausgewählt, für die im Datenbestand der BZ Hiddensee größere Mengen Wiederfänge bzw. Fundmeldungen vorliegen (Tab. 1).

Für die Modellierung der Überlebenswahrscheinlichkeiten wurde das Programm MARK verwendet, das in den 1990er Jahren für die Ermittlung von Überlebenswahrscheinlichkeiten markierter Individuen mit unterschiedlichen statistischen Modellen entwickelt wurde (White & Burnham 1999).

Seine aktuelle Version berücksichtigt zahlreiche statistische Modelle für unterschiedliche Ausgangsdaten und ist damit das vielseitigste Programm zur Auswertung von Fang-Wiederfangdaten (Schaub & Salewski 2006; Programm und Dokumentation sind frei erhältlich unter www.phidot.org/software/mark; letzter Zugriff 16.12.2009). Das Programm erfordert eine bestimmte Struktur der Eingangsdaten, bei der für jeden Vogel eine „Lebensgeschichte“ durch Werte von 0 und 1 codiert wird (Beispieldateien und Beschreibungen sind zusammen mit dem Programm erhältlich). Dafür wurde von einem der Autoren eine Rechnerprozedur unter dBase IV® entwickelt, die jeden der in der Datenbank der BZ Hiddensee komplett archivierten Beringungsdatensätze auf das Vorhandensein von Wiederfängen bzw. Ringfunden des betreffenden Vogels prüft und daraus Datensätze in der für MARK erforderlichen Struktur erzeugt.

Das Prinzip der Analyse von Fang-Wiederfangdaten beruht darauf, einen Satz von Modellen an die Eingangsdaten anzupassen, wobei für jedes Modell die unterschiedlichen Parameter mit der Maximum Likelihood-Methode (Edwards 1992) geschätzt werden. Aus diesem Satz unterschiedlicher Modelle kann mittels AIC (Akaike’s Information Criterion) das „sparsamste Modell“ (most parsimonious model) ausgewählt werden (Lebreton et al. 1992). Dieses Modell stellt einen Kompromiss zwischen zwei erstrebenswerten Modelleigenschaften dar: einer möglichst geringen Zahl von Parametern und zugleich einer möglichst geringen Abweichung von den Eingangsdaten. Es sollte dadurch eine auch über die Eingangsdaten hinaus zu

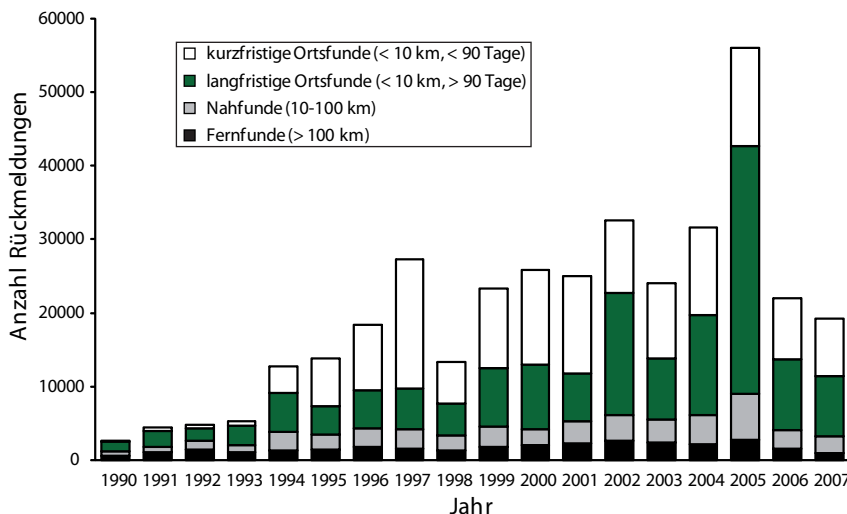


Abb. 2: Jährlich bearbeitete Rückmeldungen von Hiddensee-Ringvögeln. – *Yearly numbers of reports received for birds ringed in the Hiddensee ringing scheme.*

Tab. 1: Übersicht über die Eingangsdaten. – *Datasets used for modelling survival probabilities.*

Art	beringte Vögel 1977-2005 – <i>birds ringed</i>	Anteil wiedergefangen (%) – <i>per cent recap- tured</i>	Anteil tot zurückge- meldet (%) – <i>per cent recovered dead</i>
Neuntöter – <i>Red-backed Shrike</i>			
gesamt – <i>total</i>	37.909	1,01	0
selektierte Daten – <i>selected data</i>	10.000	2,63	0
Singdrossel – <i>Song Thrush</i>			
gesamt – <i>total</i>	18.469	1,10	1,01
selektierte Daten – <i>selected data</i>	4298	3,37	1,16
Rotkehlchen – <i>Robin</i>			
gesamt – <i>total</i>	75.474	0,26	0,28
selektierte Daten – <i>selected data</i>	52.705	0,26	0,18
Farbberingungen 1992-1996 – <i>colour ringing data</i>	110 (48 M, 62 W)	22,7 (45,8 M, 4,8 W)	0
Rohrammer – <i>Reed Bunting</i>	125.201	2,77	0

verallgemeinernde Schätzung der Überlebenswahrscheinlichkeit und der weiteren Wahrscheinlichkeiten liefern. In den meisten Fällen wird mehr als ein Modell dieser Forderung gerecht. Um nicht zu Unrecht einen Teil dieser Modelle zu ignorieren, können die Parameter besser als gewichtete Mittelwerte aus dem gesamten Modellsatz ermittelt werden (model averaging). Zur Gewichtung wird dabei der Parameter AICc weicht verwendet (siehe Anhang), so dass Modelle mit niedrigem AIC-Wert ein hohes Gewicht erhalten (White et al. 2001). Eine ausführliche Darstellung über die informationstheoretischen Grundlagen der Modellwahl mit AIC und des Model Averaging geben Burnham & Anderson (2002).

In der vorliegenden Studie wurden für die einzelnen Arten Modelle in den Modellsatz aufgenommen, die einfach anhand der Daten einer BZ zu prüfende Parameter enthielten. Dies waren Veränderungen von Jahr zu Jahr sowie Alters- und Geschlechtsunterschiede, in einem Fall auch die Zahl jährlicher Beringungen als Maß für den Fangaufwand (siehe Anhang). Soweit bei den Ergebnissen nichts anderes angegeben ist wurden die Überlebenswahrscheinlichkeiten als gewichtetes Mittel durch Model Averaging berechnet. In Abhängigkeit von den für die jeweilige Art verfügbaren Daten wurden zwei Modelltypen verwendet:

- Cormack-Jolly-Seber-(CJS)-Modelle für Fang-Wiederfang-Daten,
- Modelle nach Burnham (1993) für kombinierte Fang-Wiederfang-Daten und Totfunde.

Zwischen beiden Modelltypen besteht ein wesentlicher Unterschied. CJS-Modelle können nur eine scheinbare bzw. lokale Überlebenswahrscheinlichkeit (apparent survival probability) Φ schätzen. Diese ist ein Produkt aus der tatsächlichen Überlebenswahrscheinlichkeit (S) und der Ortstreue (site fidelity, F):

$$\Phi = F \times S$$

In fast allen Vogelpopulationen wandert ein Teil der Vögel vom Fangort dauerhaft ab ($F < 1$), dann ist $\Phi < S$, und S ist nur mit Hilfe eines Schätzwertes für F aus anderen Daten (z. B. Literatur) zu ermitteln. Wenn neben lokalen Wiederfängen

auch eine ausreichende Zahl von Totfunden existiert, ist eine direkte Schätzung der tatsächlichen Überlebenswahrscheinlichkeit (S) und der Ortstreue (F) möglich (Abb. 1 unten). Für die Datensätze von Neuntöter, Rohrammer und farbberingte Rotkehlchen, die nur Wiederfänge enthielten, war ein CJS-Modell notwendig, für Singdrosseln und Rotkehlchen aus dem Bestand der BZ konnten Modelle nach Burnham verwendet werden (Tab. 1). Weil p durch Unterschiede in der Aktivität der einzelnen Beringer beeinflusst wird, haben wir aus den Daten der BZ für alle Arten die Daten der Beringer mit den höchsten Anteilen wieder gefangener Vögel selektiert. Mit Ausnahme der Rohrammer wurden die vollständigen und die selektierten Daten in gleicher Weise ausgewertet.

Abschließend haben wir mit einem Bootstrap-Goodness-of-fit-Test in MARK (White et al. 2001) mit jeweils 100 Simulationen alle Datensätze auf nicht erklärte Varianz (overdispersion) geprüft und damit den Verteilungsparameter c als Maß für die Overdispersion geschätzt. Als Schätzwert für c kann \hat{c} als Quotient aus der Deviance (Abweichung) des Ausgangsmodells und der mittleren Deviance der Bootstrap-Simulationen berechnet werden. Für $\hat{c} > 1$ werden Deviance und AIC der Modelle mit \hat{c} korrigiert (Einzelheiten in White et al. 2001) und durch ein vorangestelltes „Q“ gekennzeichnet (QAICc). Als Ergebnis liefert MARK Schätzwerte für die mittlere Überlebenswahrscheinlichkeit (S bzw. Φ) mit Standardfehler, wobei die Standardfehler ggf. mit \hat{c} korrigiert sind.

3. Ergebnisse

Neuntöter *Lanius collurio*

Neuntöter wurden besonders häufig zwischen 1988 und 2000 beringt, diese Veränderung hatte jedoch keinen wesentlichen Einfluss auf die Anteile der wiedergefangenen Vögel je Kohorte (Abb. 3). Dieser Anteil unterschied sich aber deutlich zwischen den Beringern, deshalb wurden für die Modellierung die Datensätze von zehn Beringern ausgewählt, die jeweils über mehrere Jahre Wiederfänge gemeldet hatten. In dieser Stichpro-

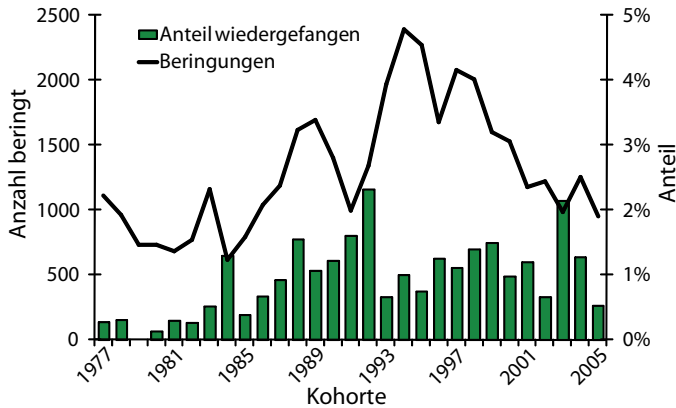


Abb. 3: Beringungen und Rückmeldungen des Neuntötters nach Daten der BZ Hiddensee. – *Ringings and recaptures of Red-backed Shrikes in the Hiddensee ringing scheme.*

be war der Anteil wieder gefangener Vögel deutlich höher als im gesamten Datensatz (Tab. 1).

Drei Modelle mit niedrigen QAICc-Werten (Modelle 1 bis 3, Tab. 2) enthielten einen Einfluss der Altersklasse (1. und 2. Lebensjahr und Altvögel), und auch des Beringungsalters (Nestling/Jungvogel und Altvogel) auf die Überlebenswahrscheinlichkeiten. Dagegen ließen die Modelle keine Veränderung der jahresspezifischen Überlebenswahrscheinlichkeiten seit 1977 erkennen. Eine identische Auswertung mit den Daten aller Beringer ergab zwar kleinere Standardfehler und damit eine scheinbar höhere Präzision, zugleich waren aber auch die lokalen Überlebenswahrscheinlichkeiten Φ deutlich geringer und für das zweite Lebensjahr konnte Φ nicht geschätzt werden (Tab. 3).

Als Nestling oder Jungvögel beringte Neuntöter hatten im Mittel aller Modelle nach dem ersten Lebensjahr lokale Überlebenswahrscheinlichkeiten Φ , die den Überlebenswahrscheinlichkeiten S für schwedische Neuntöter entsprachen (Ryttman 1996, ermittelt aufgrund von 111 Totfunden, Tab. 3). Die Überlebenswahrscheinlichkeit schwedischer Altvögel liegt noch innerhalb des 95 %-Konfidenzintervalls für die Daten der BZ Hiddensee. Die Ergebnisse für das erste Lebensjahr und für als Altvögel beringte „Hiddensee-Neuntöter“ waren dagegen erheblich niedriger. Das dürfte daran liegen, dass ein großer Teil der als Jungvogel beringten Neuntöter wahrscheinlich aus den Untersuchungsgebieten abwandert. Diese Vögel bewirken die geringe lokale Überlebenswahrscheinlichkeit Φ im ersten Jahr. Dagegen sind Vögel, die nach dem ersten Jahr an ihren Geburtsort zurückkehren, in der folgenden Zeit sehr ortstreu, so dass bei diesen Vögeln vom zweiten Lebensjahr an die lokale der generellen Überlebenswahrscheinlichkeit S entsprechen dürfte.

Die Ortstreu schweizerischer Brutvögel kann nach Pasinelli et al. (2007) auf $F = 0,73$ geschätzt werden. Eine Korrektur mit diesem Wert ergäbe eine Überlebenswahrscheinlichkeit von $S = 0,51$ für Altvögel, also immer noch weniger als anhand der Nestlingsberingungen geschätzt. Das kann an einer größeren Ortstreu der Neuntöter-

Tab. 2: Übersicht über Modelle für den Neuntöter (Selektierte Daten; $\hat{c} = 1,57$). – *Models for Red-backed Shrike, selected data.*

Modell - model	QAICc	Δ QAICc	QAICc Weight	Model Likelihood	Parameter	QDeviance
1 $\{\Phi(a3, \text{Beringungsalter})p(\text{EF})\}$	2042,4	0	0,77	1	6	314,1
2 $\{\Phi(a3, \text{Beringungsalter})p(t)\}$	2045,3	2,9	0,18	0,24	29	270,8
3 $\{\Phi(a3, \text{Beringungsalter})p(\cdot)\}$	2048,2	5,8	0,04	0,06	5	321,9
4 $\{\Phi(a3)p(\cdot)\}$	2063,4	21,0	< 0,01	0	4	339,1
5 $\{\Phi(a3)p(a)\}$	2065,1	22,7	< 0,01	0	5	338,8
6 $\{\Phi(a3)p(a, \text{Beringungsalter})\}$	2066,4	24,0	0	0	6	338,1

Tab. 3: Jährliche Überlebenswahrscheinlichkeit Φ bzw. S in verschiedenen Populationen des Neuntötters. – *Yearly survival probabilities of Red-backed Shrike populations.*

	Überlebenswahrscheinlichkeit \pm Standardfehler – <i>survival probability \pm SE</i>		
	1977-2006, alle Daten (Φ)	1977-2006, selektierte Daten (Φ)	Schweden 1950-1995 (S) (Ryttman 1996)
1. Jahr – 1 st year	0,017 \pm 0,002 ^a	0,046 \pm 0,008 ^a	0,392 \pm 0,021
2. Jahr – 2 nd year	nicht schätzbar – <i>not estimable</i>	0,506 \pm 0,110	0,527 \pm 0,057
Altvögel (als Jungvögel beringt) – <i>adult, ringed as young</i>	0,503 \pm 0,034	0,644 \pm 0,057	0,577 \pm 0,014
Altvögel (als Altvögel beringt) – <i>adult, ringed as adult</i>	0,333 \pm 0,020 ^a	0,371 \pm 0,030 ^a	

^a Werte durch Abwanderung beeinflusst (siehe Text) – *Estimates include emigration (see text)*

Männchen liegen (Jakober & Stauber 1989). Tatsächlich fanden wir bei Neuntöttern, die als Altvögel beringt wurden und deren Geschlecht bekannt war, eine höhere lokale Überlebenswahrscheinlichkeiten für Männchen ($\Phi \pm SE = 0,433 \pm 0,030$; $N = 953$) als für Weibchen ($0,288 \pm 0,031$; $N = 937$). Aber auch dieser Wert für Männchen ist weit niedriger, als aus den Nestlingsberingungen für die gleichen Populationen geschätzt. Wahrscheinlich wurde bei der Altvogelberingung außer ortstreuen lokalen Brutvögeln auch ein unbekannter Anteil Nichtbrüter oder Vögel aus weiter entfernten Revieren gefangen.

Singdrossel *Turdus philomelos*

Im Bereich der BZ Hiddensee wurden von 1977 bis 2005 jährlich 400 bis 1000 Singdrosseln beringt, mit steigender Tendenz in den 1990er Jahren. Seit 1991 ging der Anteil der als Totfund zurückgemeldeten Vögel deutlich zurück (Abb. 4). Ein solcher Rückgang wurde auch für andere Arten in süddeutschen Beringungsprogrammen festgestellt und kann auf einen Rückgang entweder der Vogeljagd oder der Meldebereitschaft in den Mittelmeerländern zurückgehen (Bezzel 1995, Schlenker 1995). Deshalb wurde den Modellen eine Abnahme der Meldewahrscheinlichkeit, $r(T)$, hinzuge-

fügt. Modelle wurden sowohl für den Gesamtdatensatz als auch für selektierte Daten einzelner Beringern mit mehr als 100 Beringungen und mehr als 1 % Wiederfunden beringter Vögel berechnet.

An den Gesamtdatensatz konnten mehrere Modelle mit ähnlicher Genauigkeit angepasst werden (Tab. 4). Die drei besten Modelle mit einer Model Likelihood von > 50 % enthielten einen linearen oder quadratischen Trend der Überlebenswahrscheinlichkeit im ersten Lebensjahr (T_{1j}). Für die selektierten Daten wies dagegen ein Modell mit konstanten Überlebenswahrscheinlichkeiten über den Zeitraum geringere Werte für Deviance und QAICc auf. Mit zwei Ausnahmen enthielten alle Modelle einen Trend für die Wiederfundwahrscheinlichkeit p .

Die Modelle für den kompletten Datensatz und die nach Beringungsprogrammen selektierten Daten erbrachten ähnliche Ergebnisse (Tab. 5). Die Überlebenswahrscheinlichkeiten der Altvögel waren mit Literaturwerten vergleichbar. Aus Totfunden von auf der Kurischen Nehrung (Rybatschij, Russland) beringten Vögel ermittelten Payevsky & Vysotsky (2003) etwas höhere Überlebenswahrscheinlichkeiten, die in den 1970er Jahren auch für den Bereich der BZ Hiddensee

Tab. 4: Übersicht über Modelle für die Singdrossel. – *Models for Song Thrush.*

Modell - model	QAICc	Δ QAICc	QAICc Weight	Model Likelihood	Parameter	QDeviance
Alle Daten; $\hat{c} = 1,70$						
1 {S(a,T _{1j} ²)p(T)r(T)F(.)}	3119,2	0	0,37	1	8	517,0
2 {S(a,T _{1j} ²)p(.)r(T ³)F(.)}	3119,5	0,3	0,31	0,85	9	515,4
3 {S(a,T _{1j})p(T)r(T)F(.)}	3119,9	0,7	0,26	0,69	7	519,8
4 {S(a)p(T)r(T)F(.)}	3122,7	3,6	0,06	0,17	7	522,6
5 {S(a,t _{1j})p(.)r(t)F(.)}	3188,5	69,3	0	0	62	477,9
selektierte Daten; $\hat{c} = 1,50$						
1 {S(a,T _{1j} ²)p(T)r(T)F(.)}	1524,1	0	0,47	1	8	345,2
2 {S(a,T _{1j})p(T)r(T)F(.)}	1525,2	1,0	0,28	0,60	7	348,2
3 {S(a)p(T)r(T)F(.)}	1525,8	1,7	0,20	0,43	7	348,8
4 {S(a)p(T ²)r(T ²)F(.)}	1528,5	4,3	0,05	0,11	9	347,5
5 {S(a,t _{1j})p(.)r(t)F(.)}	1618,1	94,0	0	0	40	374,4

T_{1j} Linearer Trend für S im 1. Lebensjahr, T_{1j}^2 quadratischer Trend für S im 1. Lebensjahr, T^3 Trend 3. Ordnung

Tab. 5: Jährliche Überlebenswahrscheinlichkeit in verschiedenen Populationen der Singdrossel. – *Yearly survival probabilities of Song Thrush populations.*

	Überlebenswahrscheinlichkeit S \pm Standardfehler - <i>survival probability \pm SE</i>				
	1977-2006, alle Daten	1977-2006, selektierte Daten	Rybatschij 1962-1975 (Payevsky & Vysotsky 2003)	UK 1962-1994 (Siriwardena et al. 1998)	UK 1968-2001 (Thomson et al. 1997, Robinson et al. 2004)
<i>post-fledging</i>					0,38 \pm 0,15
1. Jahr – <i>1st year</i>	0,372 \pm 0,081 ^a	0,345 \pm 0,071 ^a	0,411 \pm 0,065	0,463 \pm 0,011	0,546
Altvögel – <i>adult</i>	0,510 \pm 0,045	0,564 \pm 0,075	0,561 \pm 0,085	0,563 \pm 0,007	0,622

^a Mittel 2001-2006

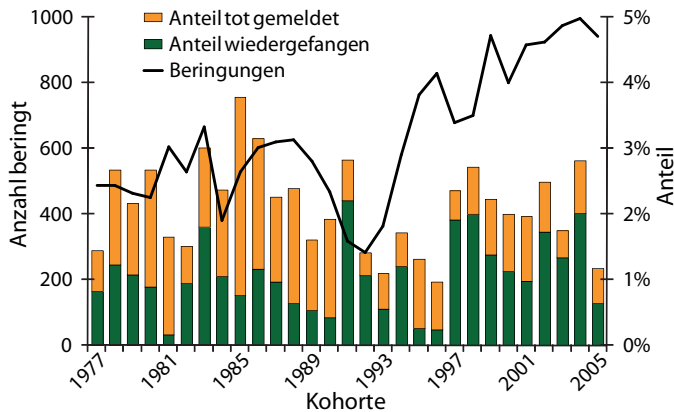


Abb. 4: Beringungen und Rückmeldungen der Singdrossel nach Daten der BZ Hiddensee. – *Ringings, recoveries and recaptures of Song Thrushes in the Hiddensee ringing scheme.*

realistisch erscheinen. Auf den britischen Inseln beringte Singdrosseln hatten im langjährigen Mittel ebenfalls Überlebenswahrscheinlichkeiten im oberen Bereich der 95 %-Vertrauensbereiche unserer Ergebnisse oder leicht darüber (Siriwardena et al. 1998, Thomson et al. 1999, Robinson et al. 2004).

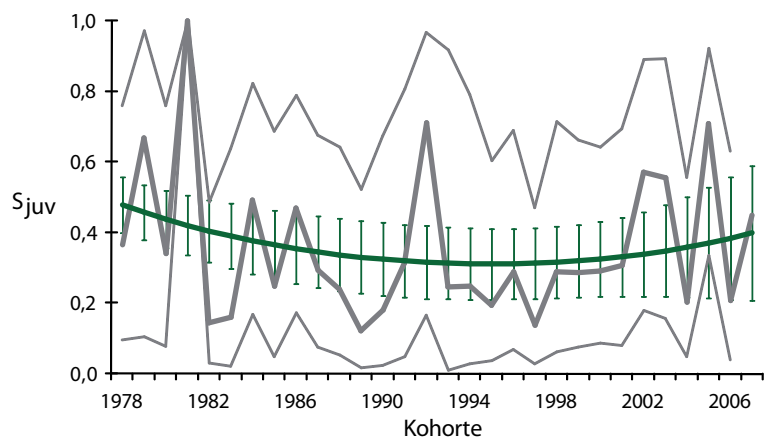
Zwischen als Nestling ($S \pm SE = 0,381 \pm 0,081$) und als Jungvogel beringten Vögeln ($0,370 \pm 0,055$) war kein Unterschied in der Überlebenswahrscheinlichkeit für das 1. Jahr festzustellen. Da die Überlebenswahrscheinlichkeit im ersten Lebensjahr bei britischen Singdrosseln im gleichen Zeitraum deutlich abnahm (Thomson et al. 1997), haben wir auch für Ostdeutschland überprüft, wie gut ein Modell mit jährlich wechselnden Überlebenswahrscheinlichkeiten im ersten Jahr (Modell 5, $S(a, t_{1j})$) und Modelle mit einem linearen oder quadratischen Trend (1-3 bzw. 1-2 in Tab. 4) zu den Daten passen. In den gemäß AIC favorisierten Trend-Modellen nahm S im ersten Jahr in den 1980er Jahren ab, obwohl Modell 5 mit Werten für jedes Jahr stark streut

(Abb 5). Der erneute Anstieg nach 1998, der durch die Modelle mit einem quadratischen Trend $S(a, T_{1j}^2)$ repräsentiert wird, ist dagegen schwächer abgesichert, wie die weiten 95 %-Vertrauensbereiche und das noch recht hohe Gewicht für Modelle mit linear negativem Trend $S(T_{1j})$ zeigen (Tab. 4). Wegen dieses Trends sind in Tab. 5 als Überlebenswahrscheinlichkeiten im 1. Lebensjahr Mittelwerte für die 2001-2005 beringten Vögel angegeben, die etwas niedriger sind als die Werte für bis 1975 in Rybatschij beringte Vögel (Payevsky & Vysotsky 2003). Beide Datensätze aus dem Ostseeraum ergaben geringere Überlebenswahrscheinlichkeiten als in Großbritannien (Siriwardena et al. 1998, Thomson et al. 1999, Robinson et al. 2004). Britische Singdrosseln sind zu einem großen Teil Standvögel (Glutz & Bauer 1988) und können so wahrscheinlich die mit dem Zug und der Überwinterung in Südwesteuropa verbundenen Risiken (v.a. Bejagung und Fang) vermeiden, hinzu kommt vermutlich auch eine höhere Wahrscheinlichkeit für Wiederfänge oder Meldung von Ringfunden.

Rotkehlchen *Erithacus rubecula*

Die Zahl der jährlich beringten Rotkehlchen lag nur 1981 bis 1992 unter 1.000 und schwankte deutlich. Der Anstieg nach 1990 geht großenteils auf die Einrichtung der Fangstation auf der Greifswalder Oie zurück. Der Anteil zurückgemeldeter Rotkehlchen ist für Wiederfänge und Totfunde gleichermaßen gering (Abb. 6). Wie bei der Singdrossel wurden auch beim Rotkehlchen Modelle für den gesamten Datensatz sowie für einen selektierten Datensatz von Beringern mit über 100 Beringungen und Wiederfunden berechnet. Der vollständige und der selektierte Datensatz der BZ Hiddensee ergaben übereinstimmend Modelle mit altersabhängiger, aber über die Zeit unveränderter Überlebenswahrscheinlichkeit (Tab. 6).

Abb. 5: Veränderung der jährlichen Überlebenswahrscheinlichkeit von Singdrosseln im ersten Lebensjahr nach Daten der BZ Hiddensee (gewichtetes Mittel mit 95 %-Vertrauensbereich, alle Daten). Grau – Jahreswerte ($S(a, t_{1j})$), grün – quadratischer Trend ($S(a, T_{1j}^2)$). – *Variation of first-year survival probabilities of Song Thrushes from a time dependent ($S(a, t_{1j})$, grey) and a quadratic trend model ($S(a, T_{1j}^2)$, green).*



Tab. 6: Übersicht über Modelle für das Rotkehlchen nach Daten der BZ Hiddensee. – *Models for Robin, data from BZ Hiddensee.*

Modell – model	QAICc	Δ QAICc	QAICc Weight	Model Likelihood	Parameter	QDeviance
Alle Daten; $\hat{c} = 1,52$						
1 {S(a) p(t)r(.)F(a,Beringungsalter)}	3217,1	0	0,72	1	36	216,3
2 {S(a,Beringungsalter) p(t)r(.)F(a,Beringungsalter)}	3219,1	1,9	0,28	0,38	37	216,3
3 {S(a)p(t)r(.)F(a)}	3234,7	17,6	< 0,01	< 0,01	35	235,9
4 {S(a)p(.)r(.)F(a)}	3254,0	36,8	0	0	6	313,2
selektierte Daten; $\hat{c} = 1,50$						
1 {S(a) p(t)r(.)F(a,Beringungsalter)}	2531,8	0	0,62	1	34	160,8
2 {S(a,Beringungsalter)p(t)r(.)F(a,Beringungsalter)}	2533,8	2,0	0,23	0,37	35	160,8
3 {S(a,Beringungsalter)p(.)r(.)F(a,Beringungsalter)}	2534,7	2,9	0,15	0,24	8	215,7
4 {S(a) p(t)r(.)F(a)}	2540,2	8,4	0,009	0,015	34	169,2

Tab. 7: Übersicht über Modelle für das Rotkehlchen nach Farbberingungen. – *Models for Robin, colour ringing data.*

Modell – model	AICc	Δ AICc	AICc Weight	Model Likelihood	Parameter	Deviance
1 { $\Phi(s)p(\cdot)$ }	125,4	0	0,570	1	3	26,4
2 { $\Phi(s,t_w)p(\cdot)$ }	127,2	1,8	0,228	0,4	6	21,7
3 { $\Phi(a,s)p(\cdot)$ }	127,6	2,2	0,187	0,328	5	24,3
4 { $\Phi(s,t)p(\cdot)$ }	132,6	7,2	0,016	0,027	9	20,2

t_w jährlich wechselnde Werte für Φ nur bei Weibchen

Zum Vergleich haben wir die Daten von 110 Rotkehlchen ausgewertet, die 1992-1996 in einem geschlossenen Waldgebiet bei Plön in Schleswig-Holstein als mindestens einjährige Brutvögel mit Farbringen markiert und durch Ablesung der Ringkombination kontrolliert wurden (Grajatzky 2000). Dieser Datensatz entspricht dem Typ der Fang-Wiederfang-Daten. Dabei wurden nur Modelle mit unterschiedlichen lokalen Überlebenswahrscheinlichkeiten für Männchen und Weibchen durch die Daten unterstützt (Tab. 7). Durch die intensive Fang- und Beobachtungstätigkeit in einem lokalen Brutbestand erreichte die Wahrscheinlichkeit für Wiederfang bzw. Wiederbeobachtung beringter Vögel nach einem Jahr den maximal möglichen Wert von $p = 1,0$.

Die beiden Hiddensee-Datensätze lieferten für das erste Lebensjahr wesentlich höhere Überlebenswahrscheinlichkeiten als für Altvögel (Tab. 8). Für britische Rotkehlchen wurden dagegen nahezu identische Überlebenswahrscheinlichkeiten für beide Altersklassen ermittelt, die deutlich über denen aus Hiddensee-Ringfunden liegen. Für in Rybatshij beringte Altvögel geben Payevsky & Shapoval (2000) eine mit den britischen Ergebnissen (Siriwardena et al. 1998) identische Überlebenswahrscheinlichkeit von $S \pm SE =$

$0,419 \pm 0,042$ an. Die geringen Überlebenswahrscheinlichkeiten der Hiddensee-Altvögel sind deshalb als statistisches Artefakt anzusehen.

Die lokale Überlebenswahrscheinlichkeit Φ der bei Plön farbberingten adulten Männchen war signifikant höher als alle Werte für S in Tab. 8. Für Weibchen war die lokale Überlebenswahrscheinlichkeiten dagegen so gering, dass hier eine regelmäßige Abwanderung der Brutvögel stattgefunden haben muss. Auch in Belgien

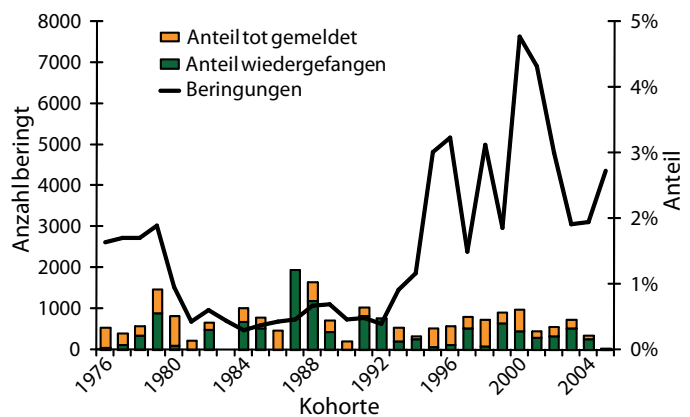


Abb. 6: Beringungen und Rückmeldungen des Rotkehlchens nach Daten der BZ Hiddensee. – *Ringings, recoveries and recaptures of Robins in the Hiddensee ringing scheme.*

Tab. 8: Jährliche Überlebenswahrscheinlichkeit in verschiedenen Populationen des Rotkehlchens. – *Yearly survival probabilities of Robin populations.*

	Überlebenswahrscheinlichkeit ± Standardfehler – <i>survival probability ± SE</i>			
	1977-2006, alle Daten	1977-2006, selektierte Daten	1992-1996, Farbberingungen { $\Phi(s)p(\cdot)$ }	UK 1962-1994 (Siriwardena et al. 1998)
1. Jahr (S) – <i>1st year</i>	0,377 ± 0,052	0,376 ± 0,059		0,410 ± 0,008
Altvögel (S) – <i>adult</i>	0,246 ± 0,056	0,258 ± 0,087		0,419 ± 0,014
Männchen (Φ) – <i>males</i>			0,557 ± 0,059	
Weibchen (Φ) – <i>females</i>			0,057 ± 0,032	

fanden Adriaensen & Dhondt (1990) hohe lokale Überlebenswahrscheinlichkeiten von $\Phi = 0.50$ für revierbesitzende Männchen, die im Brutgebiet überwinterten, und deutlich geringere Werte für Weibchen und ziehende Männchen. Revierbesitzende Männchen sind weitgehend ortstreu (Grajczyk 2000), und angesichts der sehr hohen Beobachtungswahrscheinlichkeit bearinger Vögel kann die lokale Überlebenswahrscheinlichkeit der Männchen bei Plön nahe an der tatsächlichen Überlebenswahrscheinlichkeit liegen (vgl. Adriaensen & Dhondt 1990).

Da eine Geschlechtsbestimmung beim Rotkehlchen außerhalb der Paarungszeit kaum möglich ist (Grajczyk 2000), können aus Beringungen nach der Brutzeit und auf dem Zug, die einen großen Teil der Hiddensee-Daten ausmachen, keine geschlechtsspezifischen Überlebenswahrscheinlichkeiten ermittelt werden. Die im

Vergleich zu den in Belgien und Schleswig-Holstein beringten Männchen geringeren Überlebenswahrscheinlichkeit britischer Altvögel könnte daher als ein Mittelwert aus unterschiedlich hohen Überlebenswahrscheinlichkeiten von Männchen und Weibchen interpretiert werden.

Rohrammer *Emberiza schoeniclus*

Die jährlichen Beringungszahlen waren mit 2000 bis 8000 Vögeln hoch (Abb. 7). Der weitaus größte Teil der Vögel wurde auf dem Frühjahrs- bzw. Herbstzug beringt, einen weiteren wesentlichen Anteil machen flügge Jungvögel im Spätsommer aus (Abb. 8). Von insgesamt 175.513 beringten Rohrammern wurden nur 8.899 Vögel im Mai und Juni beringt, wenn von einem nennenswerten Anteil brütender Altvögel auszugehen ist. Für die Modellierung wurden die Datensätze von zwei

Beringern ausgewählt, die als einzige über 2000 Rohrammern beringt und davon mindestens 4 % als Wiederfänge gemeldet hatten.

Nur ein Modell mit altersabhängiger Überlebenswahrscheinlichkeit und einer variablen Wiederfundwahrscheinlichkeit p erhielt eine erkennbare Unterstützung durch die Daten (gemessen an QAICc weight, Tab. 9), so dass auf eine Mittelwertberechnung verzichtet wurde. Die aus den Daten der BZ Hiddensee geschätzten lokalen Überlebenswahrscheinlichkeiten waren deutlich geringer als die mittels Fang und Wiederfang in einem Winterquartier in Spanien ermittelten Werte (Mezquida & Villarán 2006) und als die Schätzungen für britische Brutvögel aufgrund von Totfunden (Siriwardena et al. 1998, Tab. 10). Das weist

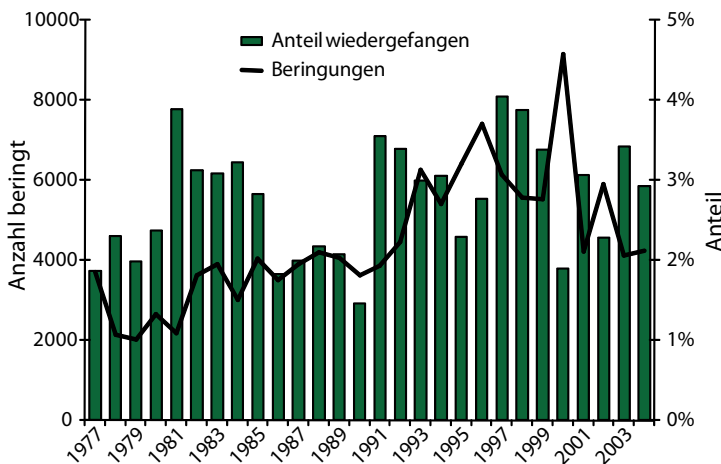


Abb. 7: Beringungen und Rückmeldungen der Rohrammer nach Daten der BZ Hiddensee. – *Ringings and recaptures of Reed Buntings in the Hiddensee ringing scheme.*

Tab. 9: Übersicht über Modelle für die Rohrammer ($\hat{c}=1,406$). – *Models for Reed Bunting.*

Modell – <i>model</i>	QAICc	Δ QAICc	QAICc Weight	Model Likelihood	Parameter	QDeviance
1 { $\Phi(a),p(t)$ }	4013,6	0,0	1,00	1,00	26	283,8
2 { $\Phi(a),p(t,a)$ }	4045,0	31,4	0	0	50	266,9
3 { $\Phi(a),p(a)$ }	4094,8	81,2	0	0	4	409,1

Tab.10: Jährliche Überlebenswahrscheinlichkeit der Rohrammer nach unterschiedlichen Quellen. – *Yearly survival probabilities of Reed Buntings.*

	Überlebenswahrscheinlichkeit ± Standardfehler - <i>survival probability ± SE</i>		
	1977-2006, selektierte Daten {Φ(age),p(t)}	Spanien, Winter (Φ) (Mezquida & Villarán 2006)	UK 1962-1994 (S) (Siriwardena et al. 1998)
1. Jahr – <i>1st year</i>	0,277 ± 0,027	0,558 ± 0,057	0,474 ± 0,032
Altvögel – <i>adult</i>	0,393 ± 0,018	0,623 ± 0,139	0,542 ± 0,019

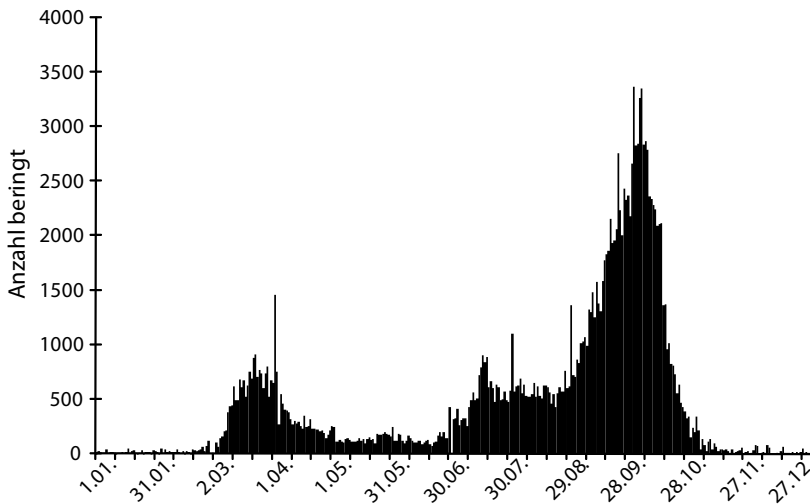


Abb. 8: Beringungen der Rohrammer 1977-2007 im Jahresverlauf (Tagessummen, n = 175.513, Daten der BZ Hiddensee). – *Daily ringing numbers of Reed Buntings in the Hiddensee ringing scheme.*

auf eine geringere Wiederfangwahrscheinlichkeit in den ostdeutschen Rastgebieten hin, deren Ursache geringere Ortstreue oder kurze Aufenthaltsdauern sein können.

4. Diskussion

Mit den Daten der BZ Hiddensee konnten wir für mehrere Arten plausible mittlere Überlebenswahrscheinlichkeiten berechnen. Dabei ergab sich eine gute Übereinstimmung mit Literaturangaben für schwedische Neuntöter als Langstreckenzieher und Singdrosseln aus dem Ostseeraum. Weil sich die Daten einer BZ aus der Arbeit unterschiedlicher Beringer in räumlich weit gestreuten Gebieten, unterschiedlichen Lebensräumen und unterschiedlichen Zeiträumen innerhalb von Jahrzehnten zusammensetzen, sind sie häufig heterogen. Deshalb zeigten sich auch deutliche Unterschiede in der Präzision sowohl zwischen den Arten als auch zu Auswertungen mit größeren Datensätzen anderer Zentren. Umfangreichere Ringfunddatenbanken wie die des BTO (Siriwardena et al. 1998) ermöglichten in vielen Fällen präzisere Schätzungen (d. h. engere Konfidenzintervalle). Diese wären aber auch durch Auswertungen für biogeografische Populationen mit den Daten mehrerer Beringungszentralen zu erreichen. So ließen sich wahrscheinlich auch die Veränderungen in der Über-

lebenswahrscheinlichkeit von Singdrosseln im ersten Lebensjahr, die sich in den Hiddensee-Daten andeutet, näher überprüfen. Dazu müssen aber die Daten jeder einzelnen Beringungszentrale in die vom Programm MARK verlangte Form gebracht werden, wofür die EURING-Datenbank nicht alle nötigen Informationen enthält. Da auch die Sammlung von Eigenwiederfängen nicht einheitlich gehandhabt wird, wären solche Auswertungen relativ aufwändig.

Der Vergleich verschiedener Arten, für die Daten in unterschiedlicher Form verfügbar waren, zeigt die wichtigsten Voraussetzungen, um Ringfunddaten zur Bestimmung von

Überlebenswahrscheinlichkeiten zu verwenden. Die wichtigste ist eine ausreichende Zahl von Rückmeldungen, die je nach Vogelart auf unterschiedlichen Wegen erreicht werden kann.

Bei Arten, bei denen ein nennenswerter Anteil der Ringfunde auf Totfunden beruht bzw. bei denen Lebendwiederfänge und Totfunde kombiniert werden können, lassen sich die Daten einer Beringungszentrale oft besonders leicht nutzen. Eine Datenselektion ist nicht erforderlich. Derartige Daten liegen hauptsächlich für Arten vor, die in großen Teilen ihres Winterquartiers bzw. Durchzugsgebietes legal bejagt werden. Da die Zahl dieser Arten, aber auch die Meldewahrscheinlichkeit von Totfunden in Südeuropa (Bezzel 1995, Schlenker 1995) abnimmt, werden in Zukunft voraussichtlich für viele Arten andere Auswertemethoden an Bedeutung gewinnen.

Das gilt vor allem für die intensive mehrjährige Beringung von Brutvögeln als Datenquelle für CJS-Modelle. Entscheidend ist hierbei neben der Fangtätigkeit im selben Gebiet über mehrere Jahre auch die Erfassung aller späteren Wiederfänge durch die Beringungszentralen. In Großbritannien läuft deshalb seit 1998 das Programm „Retrapping Adults for Survival“ (www.bto.org/ringing/ringinfo/ras/index.htm; letzter Zugriff 16.12.2009) zur Ermittlung von Überlebenswahrschein-

lichkeiten für Altvogel gefährdeter Arten. In einigen Fällen lassen sich gleichwertige Ergebnisse auch durch Beringung und Wiederfang im Winterquartier erreichen (z. B. Rohhammer, Mezquida & Villarán 2006). Eine weitere Steigerung der Rückmelderaten ist in solchen Fällen durch den Einsatz von Farbbringen möglich. Das Beispiel der farbberingten Rotkehlchen zeigt, wie bereits mit nur wenigen beringten Vögeln brauchbare Ergebnisse zu gewinnen sind.

Wenn Wiederfangdaten aus dem Bestand einer Beringungszentrale verwendet werden sollen, ist der Einfluss der individuellen Fangaktivität von Beringern auf die Wiederfangwahrscheinlichkeit zu berücksichtigen. Anderenfalls ist mit deutlich unterschätzten Überlebenswahrscheinlichkeiten zu rechnen, da die Aktivität und auch die Meldung eigener Wiederfänge sowohl individuell als auch über die Zeit stark variieren kann. Im vorliegenden Fall haben wir eine Datenselektion vorgenommen, durch die allerdings auch die Stichprobe kleiner und möglicherweise die Präzision geringer wird. Aus statistischer Sicht könnten statt dessen auch sämtliche Daten in einem komplexeren Modell analysiert werden, das die Wiederfundwahrscheinlichkeit p zusätzlich als individuelle Eigenschaft der einzelnen Beringer schätzt. In der Praxis werden aber gerade die von uns untersuchten häufigen Arten von vielen Beringern beringt, von denen die meisten nur wenige Vögel pro Jahr beringen (oft als „Beifang“ bei der Beringung anderer Arten) und kaum Wiederfänge erzielen. Weil deren Aktivität innerhalb langer Zeiträume (hier z. B. 30 Jahre) selten konstant ist, ist bei solchen komplexeren Modellen mit einer weniger präzisen Schätzung von p zu rechnen.

Geringe Wiederfundzahlen und damit erschwerte Schätzung von Überlebenswahrscheinlichkeiten liefert oft auch der Registrierfang durchziehender und rastender Vögel, wie die Beispiele von Rotkehlchen und Rohhammer zeigen. Intensive Studien an lokalen Brut- oder Winterbeständen lieferten gerade für diese beiden Arten jedoch plausible Ergebnisse. Rastgebiete unterscheiden sich von Brutplatz und Winterquartier dadurch, dass die Vögel sich hier wesentlich kürzer aufhalten, so dass der Fang eines bestimmten Vogels allein durch die kürzere Aufenthaltsdauer weniger wahrscheinlich ist. Hinzu kommt, dass die Ortstreue in Rastgebieten geringer sein kann. Auch hier ist deshalb eine Unterscheidung (durch Datenselektion oder Einbeziehung als Modellparameter) zwischen Beringungen an Brutplätzen einerseits und nach der Brutsaison z. B. an Küstenfangstationen oder an Schlafplätzen andererseits eine wichtige Voraussetzung für die Ermittlung von realistischen Überlebenswahrscheinlichkeiten.

Außerdem ist bei CJS-Modellen zu erwarten, dass mindestens ein Schätzwert durch Abwanderung beeinflusst ist und zu niedrig ausfällt (beim Neuntöter z. B. die Überlebenswahrscheinlichkeit im 1. Jahr). Schätzungen der Ortstreue F aufgrund anderer Daten liegen

nur selten vor und führten im Fall des Neuntötters zu keinem befriedigenden Ergebnis. Für Arten, für die aus mehreren Gebieten Beringungsdaten mit Fällen von Gebietswechsellern vorliegen, können Multistate-Modelle anstelle des CJS-Modells verwendet werden, die auch eine Schätzung von F ermöglichen (Schaub et al. 2004). Diese erfordern allerdings meist eine große Anzahl von Wiederfängen bzw. Ringablesungen und eignen sich deshalb nur für bestimmte Arten.

Dank. Wir danken allen Beringern für ihre Arbeit sowie Ommo Hüppop und einem anonymen Gutachter für die Verbesserung unseres Manuskripts. Gefördert durch das Bundesministerium für Umwelt, Naturschutz und Reaktorsicherheit aufgrund eines Beschlusses des Deutschen Bundestages (Projekt „Ermittlung artbezogener Erheblichkeitsschwellen von Zugvögeln für das Seegebiet der südwestlichen Ostsee bezüglich der Gefährdung des Vogelzuges im Zusammenhang mit dem Kollisionsrisiko an Windenergieanlagen“, FKZ 0329948).

5. Zusammenfassung

Die Ermittlung von Überlebenswahrscheinlichkeiten und Reproduktionsdaten hat eine wachsende Bedeutung als Basis für Populationsmodelle gewonnen. Wir haben Beringungen und Rückmeldungen aus dem Datenbestand der Beringungszentrale Hiddensee und die Ergebnisse aus einer Farbberingungsstudie an 110 Rotkehlchen *Erithacus rubecula* benutzt, um mit dem Programm MARK für vier häufige Zugvogelarten Überlebenswahrscheinlichkeiten zu schätzen und die Möglichkeiten und Grenzen bei der Nutzung der Datenbank einer Beringungszentrale aufzuzeigen. Es wurden je nach Struktur der Daten entweder Cormack-Jolly-Seber-Modelle (CJS-Modelle) für Wiederfänge und Ringablesungen oder Modelle nach Burnham (1993) für kombinierte Daten aus Totfunden und Wiederfängen verwendet. Für drei Arten konnten wir so plausible Überlebenswahrscheinlichkeiten ermitteln, es gab aber deutliche Unterschiede in der Präzision je nach Vogelart sowie verwendeter Datengrundlage. Bei Fang-Wiederfang-Daten beeinflusste nicht zu modellierende Abwanderung die Ergebnisse für mindestens eine Altersklasse, d. h. wenigstens ein Parameter konnte nicht geschätzt werden. Zudem waren eine ausreichend hohe Wiederfundwahrscheinlichkeit sowie eine vollständige Meldung der Wiederfänge wichtige Voraussetzungen für zuverlässige Ergebnisse. Sie wurden hier durch eine Vorauswahl von Datensätzen aus Gebieten mit mehrjähriger intensiver Fangaktivität erreicht. Kombinierte Modelle aus Totfunden und Wiederfängen waren leichter auf den vollständigen Datenbestand der Beringungszentrale und für alle Altersklassen anwendbar. Bei auf dem Zug oder im Winterquartier stark bejagten Arten, für die genügend Totfunde vorliegen, wurden so brauchbare Ergebnisse erzielt. Daten aus dem Fang von Durchzüglern enthielten teilweise zu wenig verwertbare Rückmeldungen, auch wenn jährlich große Mengen von Vögeln beringt werden („Registrierfang“).

6. Literatur

- Adriaensen F & Dhondt AA 1990: Population dynamics and partial migration of the European Robin (*Erithacus rubecula*) in different habitats. *J. Anim. Ecol.* 59: 1077-1090.
- Baillie SR 2001: The contribution of ringing to the conservation and management of bird populations: a review. *Ardea* 89: 167-184.
- Bezzel E 1995: Werden neuerdings aus Italien keine Wiederfunde beringter Vögel mehr gemeldet? *Vogelwarte* 38: 106-107.
- Burnham KP 1993: A theory for combined analysis of ring recovery and recapture data. In: Lebreton J-D & North P (Hrsg): *Marked Individuals in Bird Population Studies*: Birkhäuser, Basel.
- Burnham KP & Anderson DR 2002: Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretical Approach. 2. Aufl. Springer, New York.
- Burnham KP & Anderson DR 2004: Multimodel inference. Understanding AIC and BIC in model selection. *Sociological Methods & Research* 33: 261-304. DOI: 10.1177/0049124104268644
- Edwards AWF 1992: Likelihood. 2nd ed. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Glutz v Blotzheim UN & Bauer KM 1988: *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*, Band 11. Aula, Wiebelsheim.
- Grajetzky B. 2000: *Das Rotkehlchen*. Aula, Wiebelsheim.
- Jakober H & Stauber W 1989: Beeinflussen Bruterfolg und Alter die Ortstreuung des Neuntötters (*Lanius collurio*)? *Vogelwarte* 35: 32-36.
- Lebreton JD, Burnham KP, Clobert J & Anderson DR 1992: Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: A unified approach with case studies. *Ecol. Monogr.* 62: 67-118.
- Mezquida AT & Villarán A 2006: Abundance variations, survival and site fidelity of Reed Buntings *Emberiza schoeniclus* wintering in central Spain. *Ornis Fennica* 83: 11-19.
- Pasinelli G, Müller M, Schaub M & Jenni L 2007: Possible causes and consequences of philopatry and breeding dispersal in Red-backed Shrikes *Lanius collurio*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 61: 1061-1074.
- Payevsky VA & Vysotsky VG 2003: Migratory Song Thrushes *Turdus philomelos* hunted in Europe: survival rates and other demographic parameters. *Avian Science* 3: 13-20.
- Payevsky VA & Shapoval AP 2000: Age structure of passerines according to ringing results. *Avian Ecol. Behav.* 4: 55-66.
- Peach WJ, Siriwardena GM & Gregory RD 1999: Long-term changes in over-winter survival rates explain the decline of Reed Buntings *Emberiza schoeniclus* in Britain. *J. Appl. Ecol.* 36: 798-811.
- Robinson RA, Green RE, Baillie SR, Peach WJ & Thomson DL 2004: Demographic mechanisms of the population decline of the Song Thrush *Turdus philomelos* in Britain. *J. Anim. Ecol.* 73: 670-682.
- Ryttman H 1996: The survival of the Red-backed Shrike (*Lanius collurio*) in Sweden. *Ornis Svecica* 6: 122 - 123.
- Schaub M, Gimenez O, Schmidt BR & Pradel R 2004: Estimating survival and temporary emigration in the multi-state capture-recapture framework. *Ecology* 85: 2107-2113.
- Schaub M & Salewski V 2006: *Fang-Wiederfang-Statistik zur Schätzung von Überlebenswahrscheinlichkeiten und anderer Parameter – Theorie und Beispiele*. Ber. Vogelwarte Hiddensee 17: 23-31.
- Schlenker R 1995: Änderungen von Wiederfundquoten beringter Vögel im Bereich der Vogelwarte Radolfzell. *Vogelwarte* 38: 108-109.
- Siriwardena GM, Baillie SR & Wilson JD 1998. Variation in the survival rates of some British passerines with respect to their population trends on farmland. *Bird Study* 45: 276-292.
- Thomson DL, Baillie SR & Peach WJ 1997: The demography and age-specific annual survival of Song Thrushes during periods of population stability and decline. *J. Anim. Ecol.* 66: 414-424.
- White GC & Burnham KP 1999: Program MARK: Survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46, Suppl.: 120-138.
- White GC, Burnham KP & Anderson DR 2001: Advanced features of program Mark. In: Field R, Warren RJ, Okarma H & Sievert PR (Hrsg): *Wildlife, Land, and People: Priorities for the 21st Century*. Proceedings of the Second International Wildlife Management Congress: 368-377. The Wildlife Society, Bethesda, Maryland, USA.

Anhang: Abkürzungen und Modellbezeichnungen

Die Bezeichnung der Modelle und der Kenngrößen folgt den Konventionen in Lebreton et al. (1992) und White & Burnham (1999). Die Modelle werden durch ihre Deviance und die Zahl der Modellparameter sowie die folgenden, daraus abgeleiteten, Größen charakterisiert:

(Q)AICc	(quasi) – Akaike's Information Criterion
Δ (Q)AICc	Differenz von (Q)AICc zum niedrigsten (Q)AICc-Wert im Modellsatz
Model Likelihood	berechnet aus $\Delta_i = \Delta$ (Q)AICc als $L(g_i x) = e^{-1/2\Delta_i}$
(Q)AICc weight	berechnet aus $\Delta_i = \Delta$ (Q)AICc als $w_i = \frac{e^{-1/2\Delta_i}}{\sum_{r=1}^R e^{-1/2\Delta_r}}$, die Summe aller Werte für den Modellsatz ist 1

(Q)AICc weight kann vereinfacht als Maß für die Wahrscheinlichkeit verwendet werden, dass ein Modell i innerhalb des Modellsatzes die größte Unterstützung durch die zugrunde liegenden Daten erhält (Burnham & Anderson 2004).

Die Bezeichnungen der Modelle in den Modellsätzen enthalten folgende Kürzel:

(.)	Modell mit konstanter Wahrscheinlichkeit
(t)	Modell mit zeitabhängiger Wahrscheinlichkeit (1 Parameter je Jahr)
(T)	Modell mit zeitlichem Trend
(a)	Modell mit altersabhängiger Wahrscheinlichkeit (a: zwei Altersklassen, a3: drei Altersklassen)
(s)	Modell mit geschlechtsspezifischer Wahrscheinlichkeit
(Beringungsalter)	Modell mit vom Alter bei der Beringung abhängiger Wahrscheinlichkeit
(EF)	Modell mit Einfluss der Anzahl Erstfänge pro Jahr
\hat{c}	aus den Daten geschätzter Verteilungsparameter (variance inflation factor, ohne overdispersion: $\hat{c} = 1$)

Beispiel: $\{\Phi(\cdot)p(t)\}$ bezeichnet ein Modell, in dem die lokale Überlebenswahrscheinlichkeit (Φ) konstant ist und die Wiederfundwahrscheinlichkeit (p) von Jahr zu Jahr (t) wechselt.