

Fang-Wiederfang-Statistik zur Schätzung von Überlebensraten und anderer Parameter – Theorie und Beispiele

Michael Schaub & Volker Salewski

Schaub, M. & V. Salewski 2006: **Mark – recapture – statistics for the estimation of survival rates and other parameters – theory and examples**. Ber. Vogelwarte Hiddensee 17: 23-31.

A precondition for establishing effective bird conservation strategies is the understanding of basic mechanisms of population growth. This can only be achieved if the specific role of main demographic parameters and their interactions in the process of population development are well known. The survival rate is, besides breeding success, immigration, and emigration rate, one of the four decisive demographic parameters. Here we (1) shortly explain the statistical principles enabling us to estimate survival rates from mark-recapture data, (2) recommend most relevant publications dealing with this problem, and (3) introduce the most practicable computer software packages to perform survival estimates. Basing on mark-recapture data from a project run by the Schweizerische Vogelwarte Sempach in Mauretania (www.vogelwarte.ch/sahara) we demonstrate how such data can be used to estimate the duration of small passerine stop-over periods and whether stop-over time depends on physiological condition. It becomes evident that the additional application of individually coding colour-rings (readable from distance) is a very useful tool to increase the overall information gain and is, therefore, recommended for mark-recapture field works with small passerines.

Einleitung

Die Populationswachstumsrate (Populationsgröße in einem Jahr dividiert durch die Populationsgröße im Vorjahr) ist die einfachste mathematische Beschreibung der Populationsdynamik, und sie ist eine Funktion der vier demographischen Parameter Überlebensrate, Fortpflanzungserfolg, Immigrationsrate und Emigrationsrate. Falls sich die Populationswachstumsrate ändert, so muss sich mindestens einer der vier demographischen Parameter verändert haben. Um Gründe für Bestandsveränderungen zu verstehen, muss man wissen, durch welche der demographischen Parameter sie verursacht worden sind. Untersuchungen über die Ursachen von Schwankungen der Größe von Vogelpopulationen sind von zentraler Bedeutung, um effiziente Schutzstrategien zu entwickeln (NORRIS 2004). Eine Voraussetzung dafür ist, dass die demographischen Parameter bekannt sind.

Die Überlebensrate ist einer dieser vier demographischen Parameter. In diesem Aufsatz haben wir folgende Ziele: (1) das Prinzip von statistischen Verfahren vorstellen, die es erlauben, aus Fang-Wiederfang-Daten Überlebensraten zu schätzen, (2) Hinweise auf die relevante Literatur geben und (3) die für die Auswertung benötigten Computerprogramme vorstellen. Weiter

möchten wir zeigen, wie hochwertige Fang-Wiederfang-Daten gesammelt werden können und welche zusätzlichen Informationen aus Fang-Wiederfang-Daten auch noch abgeleitet werden können. Zum Schluss zeigen wir, wie man mit diesem statistischen Verfahren Einblicke in das Verhalten (Abflugentscheidung) von Zugvögeln am Rastplatz bekommen kann.

I. Fang-Wiederfang-Statistik

Schätzung von Überlebensraten aus Fang-Wiederfang-Statistik

Bis vor kurzer Zeit wurden meist Rückkehrraten mit Überlebensraten gleich gesetzt. Man beringte eine gewisse Anzahl Tiere (N) und zählte, wie viele dieser Tiere man nach einer gewissen Zeit t noch sah (N_t). Der Quotient N_t/N wurde dann als Schätzung für die Überlebensrate verwendet. Das Hauptproblem dieser Methode ist, dass man nicht weiß, wie groß die Anzahl übersehener Tiere ist, die zum Zeitpunkt t noch lebten. Da die Wahrscheinlichkeit, ein markiertes Tier wieder zu sehen, auch zeitlich variieren kann und zwischen verschiedenen Gruppen von Tieren (bsp. nach Geschlecht oder Alter) unterschiedlich sein kann, eignet sich die Methode auch kaum, um den zeitlichen Trend der Überlebensraten zu

beschreiben oder um Unterschiede in den Überlebensraten zwischen Gruppen festzustellen (MARTIN et al. 1995). Deshalb werden Fang-Wiederfang-Daten heute meist mit Cormack-Jolly-Seber-Modellen analysiert, die zum ersten Mal von CORMACK (1964), JOLLY (1965) und SEBER (1965) beschrieben worden sind. Diese Modelle haben den großen Vorteil, dass die Fangwahrscheinlichkeit von der Überlebenswahrscheinlichkeit getrennt werden kann. Die Überlebensraten können geschätzt werden, ohne Annahmen über das Schicksal von nicht mehr beobachteten Vögeln zu machen. Auf diese Weise können Überlebensraten viel verlässlicher studiert werden.

Für jedes markierte Individuum, unabhängig davon, ob es später einmal wieder gesehen wurde oder nicht, wird eine individuelle Fanggeschichte erstellt. Diese besteht aus einer Reihe aus 0 oder 1, mit so vielen Einträgen wie es Beobachtungsperioden gibt. Wurde ein Individuum während einer Beobachtungsperiode mindestens einmal gesehen, so erhält seine individuelle Fanggeschichte an der entsprechenden Stelle eine 1, falls nicht, eine 0. Zum Beispiel könnte man bei 5 Beobachtungsperioden folgende Fanggeschichte finden:

Beobachtungsperiode:	1	2	3	4	5
Fanggeschichte:	0	1	0	1	0

Der Vogel wurde zum ersten Mal in der zweiten Beobachtungsperiode gesehen (und beringt) und in der vierten Beobachtungsperiode wurde er wieder gesehen (oder wieder gefangen). Das Zustandekommen einer solchen Fanggeschichte wird durch zwei unabhängige Prozesse bestimmt:

die Wiederfangwahrscheinlichkeit (p) und die Überlebenswahrscheinlichkeit (f).

Die Wiederfangwahrscheinlichkeit (p_t) ist die Wahrscheinlichkeit, ein markiertes, lebendes und sich zum Zeitpunkt t in der Untersuchungspopulation befindendes Tier wiederzufangen (oder wieder zu sehen). Die Überlebenswahrscheinlichkeit (f) ist die Wahrscheinlichkeit, dass ein Tier vom Zeitpunkt t bis $t+1$ überlebt und nicht permanent aus der Untersuchungspopulation abwandert. Weil mit dieser Wahrscheinlichkeit das Produkt der wahren Überlebenswahrscheinlichkeit und der Wahrscheinlichkeit, im Untersuchungsgebiet zu bleiben, geschätzt wird, nennt

man diese Wahrscheinlichkeit auch die *lokale* Überlebensrate.

Die beispielhafte Fanggeschichte zeigt, dass der Vogel zwischen den Beobachtungsperioden 2 und 3 überlebt hat (f_2), er wurde aber in der Beobachtungsperiode 3 nicht wieder gesehen ($1-p_3$). Er überlebte zwischen den Beobachtungsperioden 3 und 4 (f_3), und er wurde in der Beobachtungsperiode 4 wieder gesehen (p_4). In der Beobachtungsperiode 5 wurde er nicht wieder gesehen, also ist er zwischen den Beobachtungsperioden 4 und 5 entweder gestorben ($1-f_4$), oder überlebte und wurde in der Beobachtungsperiode 5 aber nicht gesehen ($f_4*(1-p_5)$). Die gesamte Wahrscheinlichkeit, diese Fanggeschichte zu finden, lässt sich nun berechnen:

$$P(01010) = f_2*(1-p_3)*f_3*p_4*((1-f_4)+f_4*(1-p_5)) \quad (1)$$

Da die Anzahl der Vögel, die während der Beobachtungsperiode 2 zum ersten Mal gefangen wurden, bekannt ist (R_2), lässt sich berechnen, wie häufig diese Fanggeschichte im Mittel vorkommen sollte (erwartete Häufigkeit der Fanggeschichte):

$$E(01010) = R_2*f_2*(1-p_3)*f_3*p_4*((1-f_4)+f_4*(1-p_5)) \quad (2)$$

Die beiden Parameter f_t und p_t werden nun so gewählt, dass die Differenz zwischen der erwarteten Häufigkeit der Fanggeschichte $E(0110100)$ und dem Beobachtungswert $B(0110100)$, der Anzahl der Vögel mit dieser Fanggeschichte, möglichst klein wird. Das ist das Prinzip der Maximum Likelihood Schätzung. Die Likelihood ist das am weitesten verbreitete Optimierungskriterium zum Schätzen von Parameter in statistischen Modellen.

Im oben gezeigten Beispiel vermuten wir, dass sowohl die Beobachtungs- als auch die Überlebenswahrscheinlichkeit zeitlich variiert. Dies muss natürlich nicht unbedingt stimmen. Es ist zum Beispiel auch möglich, dass die Beobachtungswahrscheinlichkeit über die Zeit konstant bleibt ($p_1 = p_2 = \dots = p_n$). Auch für dieses Modell lassen sich die erwarteten Häufigkeiten berechnen und die Parameter schätzen. Zu den Beobachtungswerten passt immer das Modell am besten, das für jedes Individuum und jeden Zeitpunkt unterschiedliche Parameter schätzt. Doch neben dem Problem, dass die Parameter in einem sol-

chen Modell nur unpräzise geschätzt werden können (großes Vertrauensintervall), kann man keine biologische Einsichten daraus gewinnen, da es im Prinzip nur eine andere Wiedergabe der Rohdaten ist. Ziel ist es, ein Modell zu finden, das möglichst einfach ist, aber doch so komplex, dass die Daten genügend gut beschrieben werden. Um dies zu erreichen, wird meist das Akaike Information's-Kriterium (AIC, BURNHAM & ANDERSON 1998, ANDERSON 2000) verwendet; das Model mit dem kleinsten AIC Wert hat die gewünschten Eigenschaften.

Wie alle statistischen Modelle basieren auch Fang-Wiederfang-Modelle auf gewissen Voraussetzungen, die erfüllt sein müssen:

1. Jedes markierte Tier, das sich zur Zeit t in der Population befindet, hat die gleiche Wahrscheinlichkeit beobachtet zu werden.
2. Jedes markierte Tier in der Population hat die gleiche Wahrscheinlichkeit, von Zeitpunkt t zu Zeitpunkt $t+1$ zu überleben.
3. Es fallen keine Ringe ab.
4. Es werden keine Ringe falsch abgelesen.

Durch einen Goodness-of-Fit-Test, der mit dem Programm U-CARE (CHOQUET et al. 2001) durchgeführt werden kann, lassen sich die Voraussetzungen 1 und 2 statistisch testen. Durch geeignete Feldmethoden können die Voraussetzungen 3 und 4 erfüllt werden.

Computerprogramme

Es gibt mehrere Programme, die erlauben, Fang-Wiederfang-Daten auszuwerten. Alle diese Programme lassen sich gratis aus dem Internet herunterladen. Tab. 1 gibt Auskunft über die Bezugsorte.

Das Programm MARK (WHITE & BURNHAM 1999) ist zur Zeit das am häufigsten benutzte und am weitesten entwickelte Programm. Es kann aus Fang-Wiederfang-Daten nicht nur die oben beschriebenen lokalen Überlebensraten, sondern auch noch Rekrutierungsrate, Populationsgrößen und viele weitere demographische Parameter schätzen. Außerdem erlaubt es die Auswertung von Totfunddaten (Schätzung von globalen Überlebensraten), Nestkarten (Schätzung von Nestüberlebensraten), von Multistate-Fang-Wiederfang-Daten (Schätzen von Austauschraten zwischen Populationen) und weiteren Daten, auf die hier nicht eingegangen wird. Zum Programm gibt es eine ausgezeichnete Dokumentation von EVAN COOCH und GARY C. WHITE. Diese Dokumentation ist nicht nur eine Anleitung zur Benutzung des Programms, sondern auch eine relativ leicht verständliche Einführung in die Prinzipien der Fang-Wiederfang-Statistik. Möchte man sich in diese Thematik einarbeiten, so ist diese Lektüre Pflicht. Sie ist frei erhältlich unter www.phidot.org/software/mark/docs/. MARK und

Tab. 1: Übersicht über einige Computerprogramme, die für die Auswertung von Fang-Wiederfang-Daten benutzt werden können. Angegeben sind die Namen der Programme, die von ihnen auswertbaren Datentypen (im Programm MARK sind noch weitere Datentypen möglich), die wichtigsten Parameter, die damit geschätzt werden können, sowie die Bezugsquellen (alle Internetadressen waren am 6.3.2006 gültig). – *table 1: Some computer programmes for analysing mark-recapture data.*

Name	Datentypen	Parameter	Bezug
MARK	- Fang-Wiederfang-Daten - Multistate Fang-Wiederfang-Daten - Fang-Totfund-Daten - Nestkarten	- lokale Überlebensraten - globale Überlebensraten - Populationsgröße - Austauschraten zw. Populationen - Nestüberleben - Rekrutierung - Populationswachstumsrate	www.phidot.org/software/mark
M-SURGE	- Fang-Wiederfang-Daten - Multistate Fang-Wiederfang-Daten - Fang-Totfund-Daten	- lokale Überlebensraten - globale Überlebensraten - Austauschraten zw. Populationen - Rekrutierung	www.cefe.cnrs.fr/BIOM/Logiciels_BIOM.htm
U-CARE	- Fang-Wiederfang-Daten - Multistate Fang-Wiederfang-Daten	- Goodness-of-fit Test - Datenmanipulationen	www.cefe.cnrs.fr/BIOM/Logiciels_BIOM.htm

auch die Dokumentationen werden laufend verbessert und weiter entwickelt, und ein regelmäßiger Blick auf die entsprechenden Homepages lohnt sich.

Das Programm M-SURGE (CHOQUET et al. 2004) ist vor allem für die Schätzung von lokalen Überlebensraten und zur Auswertung von Multistate-Modellen geeignet. Gegenüber MARK hat es den großen Vorteil, dass komplizierte Modelle einfacher spezifiziert werden können, und dass die Anzahl der in einem Modell geschätzten Parameter richtig bestimmt wird. Dies ist für die Modellwahl ganz entscheidend, und leider kommt es manchmal vor, dass das Programm MARK diesbezüglich Fehler macht.

Das Programm U-CARE (CHOQUET et al. 2001) schließlich dient zum statistischen Testen der Modellvoraussetzungen. Es ist auch geeignet, um nützliche Datenmanipulationen durchzuführen. Auf www.phidot.org/software/ findet sich eine Übersicht über viele dieser Programme, die jedoch häufig nur einen bestimmten Typ von Datenauswertungen zulassen.

Literatur

Die Zahl der Publikationen über Fang-Wiederfang-Statistik hat in den letzten zehn Jahren sehr stark zugenommen. Wir möchten hier nur auf einige Übersichten hinweisen. Leider gibt es unseres Wissens noch keine Übersichtspublikation auf Deutsch; alle hier erwähnten Publikationen sind in Englisch geschrieben. Wie weiter oben schon erwähnt, ist die Dokumentation über das Programm MARK ein ausgezeichnete Einstieg in die Thematik (www.phidot.org/software/mark/docs/). Sie ist verständlich und nicht allzu mathematisch gehalten. Die klassische Publikation von JEAN-DOMINIQUE LEBRETON und Kollegen (LEBRETON et al. 1992) ist eine grundlegende Beschreibung der Schätzung von Überlebensraten aus Fang-Wiederfang-Daten mit vielen illustrativen Beispielen. Wer sich generell für Schätzmethoden für Untersuchungen zur Populationsdynamik interessiert, dem sei das Buch von WILLIAMS et al. (2002) wärmstens empfohlen. Es ist eine sehr gute Übersicht, und geht auch in die Tiefe. Die Bestimmung eines geeigneten Modells wird ein zentrales Thema, wenn man Fang-Wiederfang-Daten auswertet, weil man häufig eine Vielzahl von verschiedenen Modellen zur Auswahl hat. Das Grundlagenwerk von

KEN BURNHAM und DAVID ANDERSON ist in diesem Zusammenhang empfehlenswert (BURNHAM & ANDERSON 1998).

Was muss beim Sammeln von hochwertigen Fang-Wiederfang-Daten beachtet werden?

Aus Fang-Wiederfang-Daten lassen sich wichtige Erkenntnisse für die Populationsdynamik ableiten – es sind äußerst wertvolle Daten. Aus verschiedenen Gründen ist es aufwändig, Fang-Wiederfang-Daten zu sammeln, deshalb sollten sie möglichst so gesammelt werden, dass sie später auch wirklich geeignet für die Auswertungen sind.

Obwohl die statistischen Methoden zur Auswertung von Fang-Wiederfang-Daten weit fortgeschritten sind, ermöglichen sie keine Wunder. Voraussetzung für die Auswertung ist, wie bei anderen statistischen Verfahren, dass sie nach einem strikten Protokoll gesammelt wurden und dass die Fänge Zufallsstichproben aus der Untersuchungspopulation sind. Bei der Datensammlung sind mehrere Punkte zu berücksichtigen. Zunächst muss eine Studie mittel- bis langfristig angelegt werden. Für eine solide Auswertung werden Daten von mindestens vier Fangereignissen benötigt (Jahre, oder in den folgenden Beispielen Tage) – je länger die Datenreihe ist, desto wertvoller sind die Daten. Die Schätzwerte der Überlebensraten werden genauer, je mehr Tiere markiert wurden und je höher die Wiederfangwahrscheinlichkeit ist. Deshalb sollte versucht werden, die Stichprobengröße und insbesondere die Anzahl Wiederfänge möglichst hoch zu halten.

Eine Voraussetzung für die Auswertung ist, dass alle Individuen die gleiche Wiederfangwahrscheinlichkeit haben. Deshalb sollte die Studie so angelegt werden, dass immer das ganze Untersuchungsgebiet beprobt wird, und nicht in einem Jahr der eine Teil, und in einem anderen Jahr ein anderer Teil. Kann man aus Zeitgründen nicht immer alle Individuen einer Population beproben, so sollte man vor der Feldarbeit zufällig Individuen bestimmen, die beprobt werden. Diese Zufallsauswahl muss in jedem Jahr neu getroffen werden. Da sich die lokalen Überlebensraten auf einen vom Forscher definierten Raum beziehen, muss das Untersuchungsgebiet über die ganze Zeit gleich belassen werden. Wenn z.B. das Untersuchungsgebiet erweitert

wurde, so wird man später in der Auswertung feststellen, dass die lokalen Überlebensraten angestiegen sind. Wenn das Untersuchungsgebiet verkleinert wurde, so ist dies, als ob in einem Teilbereich die Studie aufgehört hätte. Das Untersuchungsgebiet muss also unbedingt vor der Studie klar definiert werden, und nachher beibehalten werden. Geht dies aus irgendwelchen Gründen nicht, so muss in jedem Fall genau festgehalten werden, wann das Untersuchungsgebiet verändert wurde, und ebenso muss festgehalten werden, welche Tiere man in welchen Teilen des Untersuchungsgebiet gefangen hat. Es ist aber klar, dass Auswertungen von Überlebensraten, die aus Gebieten stammen, deren Grenzen sich im Laufe der Zeit verschoben haben, sehr viel schwieriger sind!

Welche weiteren Informationen können aus Fang-Wiederfang-Daten gewonnen werden?

Fang-Wiederfang-Daten sind reiche Quellen für eine Vielzahl von Informationen, vor allem wenn man zu jedem gefangenen Individuum Zusatzinformationen wie z.B. Fangort oder Brutstatus notiert. Im ersten Fall können Austauschraten zwischen verschiedenen Populationen (also Immigration und Emigration) geschätzt werden (NICHOLS et al. 1992), im zweiten Fall das Alter bei der ersten Fortpflanzung (PRADEL & LEBRETON 1999), oder die Wahrscheinlichkeit in einem Jahr zu brüten (NICHOLS et al. 1994). In allen drei Fällen kommen Multistate-Fang-Wiederfang-Modelle zum Einsatz.

Doch auch aus den „normalen“ Fang-Wiederfang-Daten kann man noch weitere Informationen lesen. Analysiert man die Daten in der umgekehrten Zeitreihenfolge (von hinten nach vorne), so schätzt man die Wahrscheinlichkeit, dass ein Tier, das zu einem Zeitpunkt t in der Population war, auch zum Zeitpunkt $t-1$ schon anwesend war. Somit kann man die lokale Rekrutierungsrate schätzen (PRADEL et al. 1997). Die Kombination einer Auswertung in normaler und in umgekehrter Zeitreihenfolge erlaubt die Populationswachstumsrate zu schätzen (PRADEL 1996).

Eine weitere klassische Frage, die mit Fang-Wiederfang-Daten gelöst werden kann, ist die Schätzung der Populationsgröße (OTIS et al. 1978, SEBER 1982, KENDALL et al. 1997, WILLIAMS et al. 2002). Die Schätzung der Populationsgröße

ist jedoch empfindlicher gegenüber Verletzungen der Modellvoraussetzungen als die Schätzung der Überlebensraten, weshalb es häufig recht anspruchsvoll ist, verlässliche Schätzwerte zu erhalten.

II. Beispiele

Im Folgenden wird anhand von zwei Beispielen die Anwendung von Fang-Wiederfang-Statistiken vorgestellt werden. Diese beiden Beispiele sind insofern untypisch, als sie nicht aus dem Bereich der Populationsdynamik stammen, für die die Fang-Wiederfang-Statistik ursprünglich entwickelt wurde. Wir haben aber bewusst abweichende Beispiele ausgewählt, um den breiten Anwendungsbereich aufzeigen zu können. Die Daten dazu stammen aus dem Projekt der Schweizerischen Vogelwarte zum Vogelzug über die Sahara in Mauretanien (www.vogelwarte.ch/sahara). Die Fragestellungen, die den beiden Analysen zugrunde lagen, waren: 1) Haben in einer Oase gefangene Vögel mit höheren Fettreserven eine höhere Wahrscheinlichkeit, den Rastplatz in der nächsten Nacht zu verlassen (Emigrationswahrscheinlichkeit) als Vögel mit niedrigeren Fettreserven (SALEWSKI & SCHAUB, eingereicht) und 2) lassen sich mit Hilfe von Beobachtungen farbberingter Vögel die Genauigkeiten der Schätzwerte zur Emigrationswahrscheinlichkeit erhöhen (SALEWSKI et al. eingereicht). Die Daten wurden im Frühjahr 2003 und 2004 in Ouadâne (20°54'N, 11°35'W), einer Oase in der westlichen Sahara, gesammelt. Mit Japannetzen, die täglich geöffnet waren und sich in beiden Jahren an den selben Stellen befanden, fingen wir Singvögel. Diese wurden mit einem Aluring und einer individuellen Kombination aus Farbringen markiert, vermessen und die ventral sichtbaren subkutanen Fettreserven nach KAISER (1993) klassifiziert. Für die Auswertung zur ersten Fragestellung wurden anschließend jeweils zwei Fettklassen auf der neunstufigen Skala zusammengefasst, so dass vier neue Fettklassen (0/1-6/7, Klasse 8 nie festgestellt) berücksichtigt wurden. Wir notierten für jedes Individuum seine Fang-Wiederfang-Geschichte auf einer täglichen Basis (also, ob ein Individuum an einem Tag gefangen wurde oder nicht) und schätzten daraus mit Hilfe des Programms MARK (siehe oben) die lokale Emigrationswahrscheinlichkeit (ϵ). Durch die Auswertung dieser Fang-Wieder-

fang-Daten erhalten wir die Wahrscheinlichkeit, dass ein Vogel von einem Tag zum nächsten „überlebt“ (ϕ), d.h., dass er sich noch am Rastplatz aufhält. Die Emigrationswahrscheinlichkeit (die Wahrscheinlichkeit, dass ein Vogel am nächsten Tag nicht mehr am Rastplatz ist), ist dann $\varepsilon = 1 - \phi$.

Rasten mager gefangene Vögel in Oasen länger als fett gefangene Vögel?

Im Frühjahr 2003 und 2004 wurden zusammen genügend Individuen von Orpheusgrasmücke (lateinische Namen in Tabelle 2), Dorngrasmücke und Weißbartgrasmücke für die Analysen gefangen. Für den Blassspötter war dies nur 2004 der Fall. Mit Fang-Wiederfang-Modellen testeten wir, ob sich die Emigrationswahrscheinlichkeit (ε) und die Fangwahrscheinlichkeit (p) in Abhängigkeit von den Fettreserven beim ersten Fang unterschieden. Wir verglichen daher für jede Art ein Modell, das die Emigrations- und die Fangwahrscheinlichkeit für jede Fettklasse schätzte mit einem Modell, das diese Wahrscheinlichkeiten unabhängig von der Fettklasse schätzt. Bei den drei Grasmückenarten wurde zusätzlich getestet, ob Unterschiede zwischen beiden Jahren auftraten. Vor der eigentlichen Auswertung prüften wir mit einem Goodness-of-Fit-Test, ob keine der Voraussetzungen für eine Fang-Wiederfanganalyse verletzt werden (siehe oben).

Die Auflistung der Modelle nach steigendem AIC-Werten (macht MARK automatisch) ergab,

welche Modelle die Verteilung der Daten am besten erklären. Bei den Grasmücken waren dies nie Modelle, die einen Effekt zwischen den Jahren berücksichtigen. Durch die Summation der Akaike-Gewichte (aus den AIC Werten berechnet), lässt sich die Wahrscheinlichkeit ausdrücken, dass das beste Modell einen Fetteffekt enthält. Beim Blassspötter, bei der Orpheus- und bei der Dorngrasmücke war die Wahrscheinlichkeit, dass die lokale Emigrationswahrscheinlichkeit von den Fettreserven beim Erstfang abhängig ist, gering (Tab. 2). Lediglich bei der Weißbartgrasmücke kann mit einer 40%igen Wahrscheinlichkeit ein Fetteffekt angenommen werden.

Die Wahrscheinlichkeit, dass die Wiederfangwahrscheinlichkeit von den Fettklassen abhängig war, lag zwischen 8 und 71% (Tab. 2). Die Wiederfangwahrscheinlichkeit der Dorngrasmücke hatte die größte Wahrscheinlichkeit, vom Fett abhängig zu sein. Sie war für Individuen mit geringen Fettreserven am höchsten (25%) und sank dann mit zunehmenden Fettreserven (2/3: 11%, 4/5: 8%, 6/7: 0%).

Mit unserer Untersuchung konnten wir zeigen, dass die sichtbaren Fettreserven beim Erstfang, zumindest auf dem Frühjahrszug in der Sahara, kein Indikator dafür sind, wie lange sich ein Vogel an einem Rastplatz aufhält. Dies steht im Gegensatz zu den Resultaten von z.B. BIEBACH (1985), BAIRLEIN (1992) und GANNES (2002), die postulierten, dass Vögel, die mit guten Fettreserven an einem Rastplatz ankommen, dort nur

Tab. 2: Anzahl in Quadâne (Mauretania) gefangener und wiedergefangener Vögel im Frühjahr 2003 und 2004 (Orpheus-, Dorn- und Weißbartgrasmücke) und im Frühjahr 2004 (Blassspötter) und die Wahrscheinlichkeiten, dass die Emigrationswahrscheinlichkeit $\varepsilon(f)$ oder die Fangwahrscheinlichkeiten $p(f)$ fettabhängig sind. – table 2: Numbers of birds which were caught and re-caught in Quadâne (Mauretania) in spring 2003 and 2004 (*Sylvia hortensis*, *Sylvia communis*, *Sylvia cantillans*) and only in spring 2004 (*Hippolais pallida reiseri*) and the probabilities that emigration probability $\varepsilon(f)$ or re-catch probability $p(f)$ depend on the amount of subcutaneous fat.

Art	Fänglinge	Wiederfänge	$\varepsilon(f)$	$p(f)$
Blassspötter <i>Hippolais pallida reiseri</i>	80	9	7%	9%
Orpheusgrasmücke <i>Sylvia hortensis</i>	253	29	7%	8%
Dorngrasmücke <i>Sylvia communis</i>	167	16	16%	71%
Weißbartgrasmücke <i>Sylvia cantillans</i>	506	53	40%	35%

kurz rasten, um anschließend weiter zu ziehen, während mit geringen Reserven ankommende Vögel eine längere Verweildauer aufweisen. Diese Schlussfolgerungen wurden gezogen, weil eine größere Anzahl von Vögeln, die zunächst mit geringen Fettreserven gefangen wurden, später nochmals gefangen wurden, als von Vögeln, die zum ersten Mal mit großen Fettreserven gefangen worden waren.

Diese Schlussfolgerungen beruhen jedoch auf zwei Annahmen, die kritisch sind: 1) es wird dabei angenommen, dass ein nicht mehr gefangener Vogel auch nicht mehr am Rastplatz ist, und 2) dass alle Vögel die gleiche Fangwahrscheinlichkeit haben. Die Wahrscheinlichkeit, Vögel nicht mehr zu fangen, hängt aber neben der Emigrationswahrscheinlichkeit (ϵ) auch von deren Wiederfangwahrscheinlichkeit (p) ab. BAIRLEIN (1985) wies experimentell bei Vögeln auf dem Herbstzug nach, dass fettere Vögel am Tag weniger aktiv sind als magere (siehe aber KORNER-NIEVERGELT et al. 2002). Daher kann die Wahrscheinlichkeit, anwesende fettere Vögel zu fangen, niedriger sein als anwesende magere Vögeln zu fangen (BIBBY et al. 1976, ТИТОВ 1999). Bei der Dorngrasmücke war bei unserer Untersuchung die Wiederfangwahrscheinlichkeit (nicht Emigrationswahrscheinlichkeit!) fettabhängig, was auf eine höhere Aktivität von Vögeln mit niedrigen Fettreserven hinweist. Erst die Fang-Wiederfang-Modelle erlauben, diese beiden Effekte klar zu trennen.

Erhöhen Farbringbeobachtungen die Genauigkeit der Schätzungen von Fang-Wiederfangparametern?

In den ersten Tagen des Projektes in Ouadâne konnten wir feststellen, dass sich viele schon beringte Vögel am Fangplatz aufhielten, wir jedoch nur wenige davon wiederfingen. Da die niedrige Zahl wiedergefangener Vögel allgemein ein Problem bei der Auswertung von Fang-Wiederfang-Modellen ist, beschlossen wir, alle gefangenen Vögel individuell mit Farbringen zu versehen. Systematische Beobachtungen ermöglichten es, Informationen zum Verhalten auch von solchen Vögeln am Rastplatz zu erhalten, die nicht wieder gefangen wurden.

Multistate-Modelle erlauben nicht nur die Schätzungen von lokalen Überlebens- und Fangwahrscheinlichkeiten, sondern auch Schätzungen von Wahrscheinlichkeiten von Übergängen zwischen verschiedenen Stadien. In unserem Fall heißt dies, dass wir die Wahrscheinlichkeiten schätzen können, mit der ein markierter Vogel, der gefangen wurde, wieder gefangen bzw. beobachtet wird oder mit welcher Wahrscheinlichkeit ein beobachteter Vogel wiedergefangen bzw. -beobachtet wird (siehe SALEWSKI et al. eingereicht). In der Fanggeschichte werden dabei verschiedene Stadien mit Buchstaben ausgedrückt. Ein Beispiel dafür wäre:

O A B O B A O

Tab. 3: Anzahl Fänglinge, Wiederfänge und wieder angetroffener (Wiederfänge und Farbringablesungen kombiniert) Vögel im Frühjahr 2003 und 2004 in Ouadâne (Mauretanien). Die Unterschiede zur Tabelle 2 in den Zahlen gefangener Vögel erklären sich daraus, dass nicht vom Beginn des Projektes an Farbringe verwendet wurden, aber hier nur solche Vögel berücksichtigt sind, die auch Farbringe erhielten. – *table 3: Numbers of marked birds which were recaptured („Wiederfänge“) versus those which were re-met (i.e. recaptured and resighted through colour rings) („wieder angetroffen“) in spring 2003 and 2004 Ouadâne (Mauretania). Differing numbers compared to tab. 2 are due to the delayed use of colour rings in the project, see text.*

Art	Fänglinge	Wiederfänge	wieder angetroffen
Weißbartgrasmücke 2003	125	11	39
Dorngrasmücke 2003	71	11	17
Orpheusgrasmücke 2003	66	8	29
Blassspötter 2004	80	9	27
Weißbartgrasmücke 2004	335	33	102
Dorngrasmücke 2004	93	5	16
Orpheusgrasmücke 2004	178	21	52

Ein Vogel mit dieser Fanggeschichte wurde am zweiten Tag der Untersuchung gefangen (A), am dritten Tag beobachtet (B), am vierten Tag nicht festgestellt, am fünften Tag wieder beobachtet (B), am sechsten Tag noch einmal gefangen (A) und am siebten Tag wieder nicht festgestellt. Aus dieser Fanggeschichte wird bereits ersichtlich, dass sich die Wiederantreffhäufigkeit durch die Farbringbeobachtungen deutlich erhöht.

Die Zahl der wiederangetroffenen Vögel überstieg z.T. das Dreifache der nur wiedergefangenen Vögel (Tab. 3). Entsprechend waren die Standardfehler der Emigrationswahrscheinlichkeit, die mit den Multistate-Modellen geschätzt wurden, zwischen 1.4 (Dorngrasmücke, 2003) und 3.3 (Weißbartgrasmücke, 2003) kleiner, als die Standardfehler aus den Fang-Wiederfang-Modellen, die nur die Wiederfänge berücksichtigten. Dies entsprach den Erwartungen, da eine größere Stichprobe auch zu präziseren Schätzwerten führt. Bei Fang-Wiederfang-Modellen besteht die Stichprobe nicht nur aus der Zahl der gefangenen Vögel, sondern auch aus der Zahl der Wiederfänge einzelner Vögel. Die Beobachtungen farbringter Vögel erhöhen dabei die Stichprobe, ohne dass die Zahl der wirklich gefangenen Vögel steigt. Die Farbringmethode zusammen mit der Datenauswertung mittels Multistate-Fang-Wiederfang-Modellen ermöglicht es so z.B., das Verhalten von Vögeln am Rastplatz mit anderen Faktoren, z.B. Wetter (SCHAUB et al. 2004), in Verbindung zu bringen. Datensätze aus konventionellen Fang-Wiederfang-Modellen sind für solche Analysen oft zu klein.

Ein weiterer interessanter Aspekt dieser Untersuchung war, dass analysiert werden konnte, ob sich die Emigrations- und Fangwahrscheinlichkeiten am Tag i in Abhängigkeit davon unterscheiden, ob ein Vogel am Vortag $i-1$ gefangen, beobachtet oder gar nicht erfasst wurde. Bei sieben Analysen unterschieden sich nur beim Blassspötter 2004 die Emigrationswahrscheinlichkeit in Abhängigkeit von der Art der vorangegangenen Erfassung. Die Emigrationswahrscheinlichkeit war nach dem Fang deutlich höher als nach einer Beobachtung. Bei allen anderen Arten kam es nicht zu einem solchen Fangeffekt, d.h. es liegen bei den meisten Arten keine Hinweise darauf vor, dass Vögel aufgrund der Störung durch den Fang das Rastgebiet verlassen. Weiterhin wurde auch nur für die Weißbartgrasmücke 2004 ein Modell als „das Beste“ aus-

gewählt, welches einen Unterschied der Fangwahrscheinlichkeit, je nachdem, ob der betreffende Vogel am Vortag gefangen oder beobachtet wurde, berücksichtigte. In diesem Fall war die Fangwahrscheinlichkeit für Individuen, die am Vortag gefangen wurden, mehr als doppelt so hoch (7.3%) als wenn sie am Vortag nur beobachtet wurden (3.5%). Aus unseren Analysen ergeben sich also weder Hinweise darauf, dass der Fang Vögel dazu veranlasst, einen Rastplatz zu verlassen (NISBET & MEDWAY 1972), noch dass Vögel, die einmal gefangen wurden, anschließend am Rastplatz die Netze aktiv meiden. Dies weist darauf hin, dass der Fang die aus diesen Studien gewonnenen Ergebnisse zum Verhalten am Rastplatz nicht beeinflusst.

Dank

Wir bedanken uns bei BRUNO BRUDERER, FELIX LIECHTI und MARC KÉRY für ihre nützlichen Korrekturvorschläge zum Manuskript.

Literatur

- BAIRLEIN, F. 1985: Body weights and fat deposition of Palearctic passerine migrants in the central Sahara. *Oecologia* 66: 141–146.
- BAIRLEIN, F. 1992: Recent prospects on trans-Saharan migration of songbirds. *Ibis* 134 (Suppl. 1): 41–46.
- BIBBY, C.J., GREEN, R.E., PEPLER, G.R. M. & P.A. PEPLER 1976: Sedge Warbler migration and reed aphids. *Brit. Birds* 69: 384–399.
- BIEBACH, H. 1985: Sahara stopover in migratory flycatchers: fat and food affect the time program. *Experientia* 41: 695–697.
- CHOQUET, R., A. M. REBOULET, R. PRADEL, O. GIMENEZ & J. D. LEBRETON 2004: M-SURGE: new software specifically designed for multi-state capture-recapture models. *Animal Biodiversity and Conservation* 27.1, 207-215.
- CHOQUET, R., A. M. REBOULET, R. PRADEL & J. D. LEBRETON 2001: U-CARE (Utilities - capture-recapture) user's guide.
- CORMACK, R.M. 1964: Estimates of survival from sighting of marked animals. *Biometrika* 51: 429-435.
- GANNES, L.Z. 2002: Mass change of blackcaps refuelling during spring migration: evidence for physiological limitations to food assimilation. *Condor* 104: 231–239.

- JOLLY, G. M. 1965: Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration-stochastic model. *Biometrika* 52:225-247.
- KAISER, A. 1993: A new multi-category classification of subcutaneous fat deposits of songbirds. *J. Field Ornithol.* 64: 246–255.
- KENDALL, W. L., J. D. NICHOLS & J. E. HINES 1997: Estimating temporary emigration using capture-recapture data with Pollock's robust design. *Ecology* 78:563-578.
- KORNER-NIEVERGELT, F., LIECHTI, F. & B. BRUDERER 2002: How does age and body condition affect migratory restlessness and orientation in reed warblers *Acrocephalus scirpaceus*. *Ardeola* 49: 29–37.
- LEBRETON, J. D., K. P. BURNHAM, J. CLOBERT & D. R. ANDERSON 1992: Modeling survival and testing biological hypothesis using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs* 62:67-118.
- MARTIN, T. E., J. CLOBERT & D. R. ANDERSON 1995: Return rates in studies of life history evolution: are biases large? *Journal of Applied Statistics* 22:863-875.
- NICHOLS, J. D., J. E. HINES, K. H. POLLOCK, R. L. HINZ & W. A. LINK 1994: Estimating breeding proportions and testing hypotheses about costs of reproduction with capture-recapture data. *Ecology* 75:2052-2065.
- NICHOLS, J. D., J. R. SAUER, K. H. POLLOCK & J. B. HESTBECK 1992: Estimating transition probabilities for stage-based population projection matrices using capture-recapture data. *Ecology* 73:306-312.
- NISBET, I. C. T & L. MEDWAY 1972: Dispersion, population ecology and migration of Eastern Great Reed Warblers *Acrocephalus orientalis* wintering in Malaysia. *Ibis* 114:451-494.
- NORRIS, K. 2004: Managing threatened species: the ecological toolbox, evolutionary theory and declining-population paradigm. *Journal of Applied Ecology* 41:413-426.
- OTIS, D. L., K. P. BURNHAM, G. C. WHITE & D. R. ANDERSON 1978: Statistical inference from capture data on closed animal populations. *Wildlife Monographs* 62:1-135.
- PRADEL, R. 1996: Utilization of Capture-Mark-Recapture for the study of recruitment and population growth rate. *Biometrics* 52:703-709.
- PRADEL, R., A. R. JOHNSON, A. VIALLEFONT, R. G. NAGER & F. CÉZILLY 1997: Local recruitment in the Greater Flamingo: a new approach using capture-recapture data. *Ecology* 78:1431-1445.
- PRADEL, R. & J. D. LEBRETON 1999: Comparison of different approaches to the study of local recruitment of breeders. *Bird Study* 46:74-81.
- SALEWSKI, V. & SCHAUB, M. eingereicht: Stopover duration of Palaearctic passerine migrants in the western Sahara - independent of fat stores?
- SALEWSKI, V. & SCHAUB, M. eingereicht: Stopover of migrating birds: simultaneous analysis of different marking methods enhances the power of capture-recapture analyses.
- SEBER, G. A. F. 1982: The estimation of animal abundance and related parameters. Charles Griffin & Company Ltd., London.
- SEBER, G. A. F. 1965: A note on the multiple recapture census. *Biometrika* 52:249-259.
- SCHAUB, M., LIECHTI, F. & L. JENNI 2004: Departure of migrating European robins, *Erithacus rubecula*, from a stopover site in relation to wind and rain. *Anim. Behav.* 67: 229–237.
- TITOV, N. 1999: Fat level and temporal pattern of diurnal movements of Robins (*Erithacus rubecula*) at an autumn stopover site. *Avian Ecol. Behav.* 2: 89–99.
- WHITE, G. C. & K. P. BURNHAM 1999: Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46:120-139.
- WILLIAMS, B. K., J. D. NICHOLS & M. J. CONROY 2002: Analysis and management of animal populations. 1 ed. Academic Press, San Diego, California, USA.

Anschrift der Autoren:

Dr. Michael Schaub
Schweizerische Vogelwarte
6204 Sempach (CH),

Zoologisches Institut –
Conservation Biology, Universität Bern
Baltzerstr 6
3012 Bern (CH)

Dr. Volker Salewski
Schweizerische Vogelwarte
6204 Sempach (CH)