

Saisonale Variation der Überlebensraten von Sumpfmeisen *Parus palustris*

Michael Schaub und Fritz Amann

Seasonal variation of survival rates in Marsh Tits *Parus palustris*. – Local survival rates of Marsh Tits *Parus palustris* were studied in a mixed oak wood near Basel (Switzerland) from May 1949 to January 1953. 117 individuals (32 adults and 85 juveniles) were marked with colour rings and their presence and absence, respectively, was observed within consecutive 3-monthly periods. We estimated survival rates over these 3-month intervals using Cormack-Jolly-Seber-models. In both age classes, survival rates were lowest from September to December and peaked from March to June. There were no significant differences in the survival rates between the four study years, i.e. the seasonal pattern was repeated each year. Adult survival rate was higher by a constant rate compared to that of the juveniles at any time. Possible reasons for the occurrence of this pattern are discussed. Based on these results we estimated annual local survival rates of 0.47 (± 0.06 SE) in adults and 0.19 (± 0.04 SE) in juveniles, respectively.

Key words: *Parus palustris*, survival, seasonal variation, capture-recapture, age differences.

Dr. Michael Schaub, Schweizerische Vogelwarte, CH–6204 Sempach (aktuelle Adresse: CEFE/CRNS, 1919 Route de Mende, F–34293 Montpellier-Cedex 5); Fritz Amann, Unterdorfstrasse 79, CH–4415 Lausen

Die Sumpfmeise bleibt als extremer Standvogel trotz saisonal wechselnder Umweltbedingungen das ganze Jahr über im Brutgebiet (Glutz von Blotzheim & Bauer 1993). Das Überleben in der variablen Umwelt verlangt zahlreiche Anpassungen. So wechselt die Nahrung saisonal, zur Brutzeit werden vor allem Insekten gejagt, zur Nichtbrutzeit werden zusätzlich auch viele Samen von verschiedenen Pflanzenarten gefressen. Während des ganzen Jahres, jedoch besonders ausgeprägt im Spätsommer und Herbst, sammelt die Sumpfmeise Samen und legt Nahrungsdepots an, die teilweise kurze Zeit später wieder geleert werden. Dieses Verhalten kann helfen, kurzzeitige Nahrungspässe im Revier zu überleben (Lucas & Walter 1991, Hurley 1992).

Ein früher Brutbeginn und eine Brutdauer, die bei späterem Brutbeginn kürzer wird, sind charakteristisch (Wesołowski 1998, 2000). Jungvögel werden bereits 10–12 Tage nach dem Ausfliegen selbstständig und suchen sich Reviere, die sich netzartig über denjenigen der Altvögel verteilen (Nilsson & Smith 1985, Amann 1997). Das Überleben der Jungvögel hängt davon ab, wie früh sie selbstständig

werden. Je früher dies der Fall ist, desto bessere Reviere können sie besetzen und desto grösser sind ihre Überlebenschancen (Nilsson & Smith 1988, Smith 1993b). Die frühe Selbstständigkeit bringt auch den Vorteil, dass sich die jungen Meisen noch zu einer Zeit mit dem Revier vertraut machen können, in der keine Nahrungspässe eintreten (Amann in Vorb.).

Vermutlich sind die Überlebensraten der Sumpfmeisen jahreszeitlichen Schwankungen unterworfen, da sich die Umwelt zyklisch ändert. Die ökologischen Mechanismen, die das Überleben beeinflussen, sind aber noch wenig verstanden. Andere ausgeprägte Standvogelarten wie Kleiber *Sitta europaea* (Nilsson 1982) und Weidenmeise *Parus montanus* (Lahti et al. 1998) wiesen jeweils im Winter die grösste Sterblichkeit auf. Das Überleben während des Winters scheint dabei vor allem von der Menge an verfügbarer Nahrung abzuhängen. So überlebten Kohlmeisen *P. major* den Winter besser, wenn es eine grosse Buchenmast gab (van Balen 1980), und Weidenmeisen und Haubenmeisen *P. cristatus*, wenn sie zugefüttert wurden (Jansson et al. 1981).

Junge Sumpfmeyisen verlassen kurze Zeit nach dem Selbstständigwerden das elterliche Revier und siedeln sich in geringer Entfernung in einem von Jungvögeln noch freien, aber von Altvögeln besetzten Gebiet an (Nilsson 1989, Amann 1997, in Vorb.). Altvögel verhalten sich gegenüber Jungvögeln indifferent (Amann 1997), ausser wenn sie sich bei der Nahrungssuche zu nahe kommen. Dann dominieren die Alt- über die Jungvögel. Zu Beginn der Balzzeit (Januar/Februar) werden die vorjährigen Jungvögel entweder von den Altvögeln aus dem Revier vertrieben, oder sie übernehmen das Revier der Altvögel, falls diese gestorben sind. Nahrungskonkurrenz zwischen den Altersklassen könnte also vor allem bei Nahrungsknappheit (im Winter) auftreten, was zu einer Reduktion der Überlebensrate der Jungvögel gegenüber derjenigen der Altvögel führen könnte.

Ziel dieser Studie ist es, die Überlebensraten von Sumpfmeyisen im Jahresverlauf zu untersuchen. Wir testeten, ob es überhaupt saisonale Schwankungen gibt und falls ja, schätzten wir, wie gross diese sind. Wir untersuchen, ob Altvögel eine höhere Überlebenswahrscheinlichkeit als Jungvögel haben. Weiter schätzten wir die jährliche Überlebensrate von Jung- und Altvögeln der Sumpfmeyisen.

Bis vor kurzer Zeit wurden die Überlebensraten meist mit Hilfe der Rückkehraten untersucht. Man beringte eine gewisse Anzahl Tiere (N) und zählte, wie viele 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 und zwischen verschiedenen Gruppen von Tieren (z.B. 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). Wir analysierten deshalb die Fang-Wiederfang-Daten mit Cormack-Jolly-Seber-Modellen. Diese 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 verlässlich studiert und geschätzt werden. Wir stellen das Prinzip von solchen Auswertungen vor.

1. Material und Methode

1.1. Beobachtungsgebiet

Die Untersuchung fand im Allschwiler Wald (Kanton Basel-Landschaft), einem Eichen-Hagebuchenwald südwestlich der Stadt Basel, statt (47° 32' N, 7° 31' E; mittlere Höhe 350 m ü.M.). Die gesamte Untersuchungsfläche hatte eine Grösse von fast 9 km²; darin eingeschlossen waren allerdings offene Flächen und Siedlungen, die sich zwischen den einzelnen Waldstücken befanden. Die Vegetation des Kerngebietes (70 ha) der Untersuchungsfläche ist in Amann (1994) detailliert beschrieben worden.

1.2. Datenaufnahme

Die Datenaufnahme erfolgte ausschliesslich durch einen von uns (F.A.). Von März 1948 bis April 1954 wurden Sumpfmeyisen gefangen und individuell markiert. Neben einem Aluminiumring und einem Farbring an einem Bein erhielten die Vögel auch zwei Farbringe am anderen Bein. Durch die Kombination von Farben und Reihenfolgen konnte jeder Vogel individuell unterschieden werden. Jungvögel wurden nach Möglichkeit noch im Nest beringt, wobei das Einflugloch bei Naturhöhlen aufgesägt und nach dem Beringen wieder geschlossen wurde. Durch diesen maximal 45 min dauernden Vorgang traten keine Nestverluste auf. Unberingte, flüchtige Vögel wurden an 27 künstlichen Futterplätzen gefangen, die über das ganze Untersuchungsgebiet verteilt waren.

Für die Auswertung wurden nur die Daten von Mai 1949 bis Januar 1953 verwendet, da in dieser Phase am intensivsten beobachtet wurde. Der bewaldete Teil der Untersuchungsfläche wurde im Abstand von etwa 1–3 Wo-

chen vollständig nach Sumpfmäusen abgesucht. Wurde eine unmarkierte Meise entdeckt, so wurde sie bei der ersten Gelegenheit gefangen und beringt. Die Präsenz und Identität von markierten Sumpfmäusen wurde für jeden Beobachtungsgang festgehalten. Für das Ablesen der Farbkombinationen wurde ein Feldstecher 8×30 verwendet. Eine ausführlichere Beschreibung der Fang- und Wiederbeobachtungsmethoden findet sich in Amann (1997).

Da wir an der saisonalen Variation der Überlebensraten der Sumpfmäusen interessiert waren und die ersten Jungen im Mai flügge werden, definierten wir die vier Beobachtungsperioden wie folgt: «Sommer» = Mai, Juni, Juli; «Herbst» = August, September, Oktober; «Winter» = November, Dezember, Januar; «Frühling» = Februar, März, April. Für die Dauer unserer Studie ergab diese Einteilung total 15 Beobachtungsperioden.

Jungvögel wurden bei der Auswertung erst dann berücksichtigt, wenn sie schon mindestens einen Monat flügge waren. Die Phasen mit der höchsten Jugendsterblichkeit gerade nach dem Flüggewerden (Naef-Daenzer et al. 2001) und der Abwanderung aus dem Brutgebiet, die sehr früh bereits im Alter von 8–12 Tagen nach dem Flüggewerden beginnt (Nilsson & Smith 1985, Amann 1997), wurden so ausgeschlossen. Die Jugendüberlebensraten beziehen sich also auf diejenigen Jungvögel, die sich im Untersuchungsgebiet niedergelassen und den ersten Monat nach dem Flüggewerden überlebt hatten. Ab Sommer galten vorjährige Jungvögel als Altvögel. Junge des Vorjahres konnten noch bis zur ersten Vollmauser im Juni als solche erkannt werden (Amann 1980). Das genaue Alter der Altvögel war nicht in allen Fällen bekannt, was aber unsere Auswertungen nicht beeinträchtigte. Allerdings konnten wir auf diese Weise nur die Überlebensrate von zwei Altersklassen bestimmen; wir nahmen also an, dass sich die Überlebensraten der Altvögel mit dem Alter nicht veränderte.

1.3. Statistische Auswertung

Die statistische Auswertung der erhobenen Fang-Wiederfang-Daten erfolgte durch M.S.

mit Cormack-Jolly-Seber-Modellen. Da dieses statistische Verfahren relativ kompliziert ist und in dieser Zeitschrift noch nie dargestellt wurde, wird diese Methode hier etwas ausführlicher behandelt. Zum ersten Mal beschrieben wurden diese Fang-Wiederfang-Statistiken von Cormack (1964), Jolly (1965) und Seber (1965). Deshalb werden diese Modelle heute Cormack-Jolly-Seber-(CJS-)Modelle genannt. Für eine umfangreichere Darstellungen dieser Methoden sei auf Burnham et al. (1987) und vor allem auf Lebreton et al. (1992) verwiesen.

Für jedes markierte Individuum, unabhängig davon, ob es später einmal wieder gesehen wurde oder nicht, wurde eine individuelle Fanggeschichte erstellt. Diese besteht aus einer Reihe aus 0 oder 1, mit so vielen Einträgen wie es Beobachtungsperioden gibt (hier 15). Wurde eine Meise während einer Beobachtungsperiode mindestens einmal gesehen, so erhielt die individuelle Fanggeschichte an der entsprechenden Stelle eine 1, falls nicht, eine 0. Zum Beispiel könnte man bei 7 Beobachtungsperioden folgende Fanggeschichte finden:

Beobachtungsperiode:	1	2	3	4	5	6	7
Fanggeschichte:	0	1	1	0	1	0	0

Der Vogel wurde zum ersten Mal in der zweiten Beobachtungsperiode gesehen (und markiert); in der dritten und fünften Beobachtungsperiode wurde er wieder gesehen (oder wieder gefangen). Das Zustandekommen einer solchen Fanggeschichte wird durch zwei unabhängige Prozesse bestimmt: die Fang- oder Beobachtungswahrscheinlichkeit (p) und die Überlebenswahrscheinlichkeit (ϕ). Wir definieren diese beiden Wahrscheinlichkeiten wie folgt:

- p_t : Wahrscheinlichkeit, ein markiertes, lebendes und sich zum Zeitpunkt t in der Untersuchungspopulation befindendes Tier wiederzufangen (oder wieder zu sehen).
- ϕ_t : Wahrscheinlichkeit, dass ein Tier vom Zeitpunkt t bis $t+1$ überlebt und nicht permanent aus der Untersuchungspopulation abwandert. Weil mit dieser Wahrscheinlichkeit das Produkt aus der wahren Überlebenswahrscheinlichkeit und der Wahrscheinlichkeit, im Untersuchungsgebiet zu bleiben, ge-

schätzt wird, nennt man diese Wahrscheinlichkeit auch die lokale Überlebensrate.

Als zusätzlichen Parameter definieren wir χ_t , die Wahrscheinlichkeit, einen Vogel, den man zum Zeitpunkt t gesehen hat, im Laufe der Untersuchung nicht mehr wieder zu sehen. Der Vogel kann nach dem Zeitpunkt t gestorben oder emigriert sein oder man hat ihn nicht mehr gesehen, obwohl er noch lebte und sich weiter in der Population befunden hat. Wie wir weiter unten sehen werden, lässt sich dieser Parameter auch direkt durch p_t und ϕ_t ausdrücken.

Das auf der vorhergehenden Seite aufgeführte Beispiel einer Fanggeschichte zeigt, dass der Vogel zwischen den Beobachtungsperioden 2 und 3 überlebt hat (ϕ_2) und dass er in der Beobachtungsperiode 3 wieder gesehen wurde (p_3). Er überlebte zwischen den Beobachtungsperioden 3 und 4 (ϕ_3), wurde aber während der Beobachtungsperiode 4 nicht gesehen ($1-p_4$). Schliesslich überlebte der Vogel auch zwischen den Beobachtungsperioden 4 und 5 (ϕ_4), wurde während der Beobachtungsperiode 5 gesehen (p_5), aber nachher nicht mehr (χ_5). Die totale Wahrscheinlichkeit, diese Fanggeschichte zu finden, lässt sich nun berechnen:

$$P(0110100) = \phi_2 \cdot p_3 \cdot \phi_3 \cdot (1-p_4) \cdot \phi_5 \cdot p_5 \cdot \chi_5 \quad (1)$$

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 (E = Erwartungswert der Fanggeschichte):

$$E(0110100) = R_2 \cdot \phi_2 \cdot p_3 \cdot \phi_3 \cdot (1-p_4) \cdot \phi_5 \cdot p_5 \cdot \chi_5 \quad (2)$$

Werden die Parameter ϕ_t und p_t «günstig» gewählt, so liegt der Erwartungswert $E(0110100)$ nahe am Beobachtungswert $B(0110100)$, der Anzahl der Vögel mit dieser Fanggeschichte.

Die Wahrscheinlichkeit, einen Vogel nicht mehr wieder zu sehen, den man beim allerletzten Fangereignis gesehen hat, ist gleich eins ($\chi_n = 1$), da die Studie nachher aufhört. Der

Parameter χ_{n-1} lässt sich nun wie folgt beschreiben: Entweder ist der Vogel zwischen $n-1$ und n gestorben ($1-\phi_{n-1}$), oder er überlebte zwischen $n-1$ und n (ϕ_{n-1}), wurde in der Beobachtungsperiode n nicht beobachtet ($1-p_n$) und wurde nach n nicht mehr beobachtet (χ_n). Mathematisch lässt sich nun χ_{n-1} ausdrücken als:

$$\begin{aligned} \chi_{n-1} &= 1 - \phi_{n-1} + \phi_{n-1} \cdot (1-p_n) \cdot \chi_n \\ &= 1 - \phi_{n-1} \cdot p_n \end{aligned} \quad (3)$$

Durch sukzessives Rückwärtsrechnen lassen sich für jede Beobachtungsperiode die χ durch die Überlebens- (ϕ) und die Beobachtungswahrscheinlichkeit (p) ausdrücken. Somit werden alle möglichen Fanggeschichten durch diese beiden Parameter eindeutig beschrieben.

Die Schätzung der Parameter erfolgt durch das Maximum-Likelihood-Verfahren. Die sogenannte «likelihood» ist das am weitesten verbreitete Optimierungskriterium zum Schätzen von Parametern in statistischen Modellen. Wir verwendeten eine logit-link-Funktion, die gewährleistet, dass die geschätzten Überlebens- und Beobachtungswahrscheinlichkeiten immer zwischen 0 und 1 zu liegen kommen (Lebreton et al. 1992).

1.3.1. Verschiedene Modelle

Im oben gezeigten Beispiel vermuten wir, dass sowohl die Beobachtungs- wie 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 Erwartungswerte berechnen und die Parameter schätzen. Am besten zu den Beobachtungswerten passt immer das gesättigte («saturated») Modell, das für jedes Individuum und jeden Zeitpunkt unterschiedliche Parameter schätzt. Doch neben dem Problem, dass die Parameter in diesem Modell nur sehr unpräzise geschätzt werden können (grosses Vertrauensintervall), kann man keine biologischen Einsichten daraus gewinnen, da es im Prinzip nur eine andere Wiedergabe der Rohdaten ist. Man kann aber berechnen, wie gross

der Abstand von diesem Modell zu einem vereinfachten Modell ist. Dieser Abstand, Devianz genannt, ist eine wichtige Grösse, um ein geeignetes Modell zu wählen, das die Daten genügend gut beschreibt, um biologische Rückschlüsse zu ziehen.

1.3.2. Modellwahl

Die Auswahl eines geeigneten Modells ist ein zentraler Punkt für die Datenanalyse. Das gewählte Modell muss genügend von den Rohdaten abstrahieren können, um die wesentlichen Muster überhaupt herauszuarbeiten, aber nicht zu sehr, um die Information in den Daten nicht zu verzerren. Je mehr Parameter ein Modell enthält, desto kleiner wird die Devianz und desto besser werden die Daten beschrieben. Problematisch ist allerdings, dass dann die Schätzwerte der Parameter unpräzise werden und biologische Rückschlüsse kaum sinnvoll möglich sind. Enthält ein Modell zu wenige Parameter, so sind die Schätzwerte zwar präzise, aber sie liegen vom unbekanntem, wahren Wert möglicherweise weit entfernt («bias»). Mit Hilfe des Akaike's Informations-Kriteriums (AIC) kann man ein Modell auswählen, das die oben beschriebenen Eigenschaften hat (Akaike 1973, Burnham & Anderson 1998). Seine Berechnung ist einfach: Zu der Devianz werden zwei Mal die Anzahl geschätzter Parameter addiert. Von einer Anzahl Modellen ist dasjenige das beste, das den niedrigsten AIC-Wert aufweist. Werden nur kleine Stichproben verwendet, wie in unserem Fall, muss man einen dafür angepassten AIC (AICc) verwenden (Burnham & Anderson 1998).

Mit dem AIC-Wert werden die verschiedenen Modelle rangiert. Die Differenz dieser Werte drückt aus, wie nahe (oder ähnlich wahrscheinlich) verschiedene Modelle zueinander sind. Weisen zwei oder mehrere Modelle nur geringe AIC-Unterschiede auf (als Faustregel gilt: < 2), so ist es sinnvoll, alle diese Modelle für die biologischen Rückschlüsse zu verwenden. Um die unterschiedlichen Modelle besser interpretieren zu können, haben wir zusätzlich das Akaike-Gewicht berechnet (s. Tab. 2 für die Berechnung), das die Wahrscheinlichkeit ausdrückt, bei den gegebenen

Daten das entsprechende Modell als das beste zu wählen. Ist diese Wahrscheinlichkeit für das beste Modell hoch, so kann man grosses Vertrauen in dieses haben. Der Quotient der Akaike-Gewichte-Werte von zwei Modellen bestimmt, wie viel wahrscheinlicher ein Modell gegenüber dem anderen bei dem gegebenen Datensatz ist (Burnham & Anderson 1998).

Um möglichst fundierte Rückschlüsse zu ziehen, haben wir a priori eine Liste von biologisch sinnvollen Modellen aufgestellt, bevor wir mit der Datenanalyse begannen (s. Kap. 1.4.). Diese Vorgehensweise ist besser als das Suchen nach einer möglichst genauen mathematischen Beschreibung der vorliegenden Daten («data dredging»), weil verhindert wird, dass Effekten, die nur zufällig in dieser Stichprobe vorkommen, biologische Bedeutung beigemessen wird (Burnham & Anderson 1998, Anderson et al. 2000).

1.3.3. Voraussetzungen

Wie alle statistischen Modelle verlangen auch die Fang-Wiederfang-Modelle, dass gewisse Voraussetzungen erfüllt sind: (1) Jedes markierte Tier, das sich zur Zeit i in der Population befindet, hat die gleiche Wahrscheinlichkeit, beobachtet zu werden. (2) Jedes markierte Tier in der Population hat dieselbe Wahrscheinlichkeit, von Zeitpunkt i zu Zeitpunkt $i+1$ zu überleben. (3) Es fallen keine Ringe ab. (4) Es werden keine Ringe falsch abgelesen.

Durch einen Goodness-of-Fit-Test, der mit dem Program U-CARE (Choquet et al. 2001) durchgeführt wurde, lassen sich die Voraussetzungen 1 und 2 statistisch testen (s. Burnham et al. 1987 für Details zum Test). Durch geeignete Feldmethoden können die Voraussetzungen 3 und 4 erfüllt werden.

Für die übrigen Auswertungen verwendeten wir das Programm MARK (White & Burnham 1999; gratis erhältlich unter www.cnr.colostate.edu/~gwhite/mark/mark.htm).

1.4. Hypothesen

Wir waren hauptsächlich an der zeitlichen Variation der Überlebensraten der Sumpfmäusen interessiert. Wir wollten bestimmen, ob es eine

Tab. 1. Nomenklatur der getesteten Modelle. Jedes Modell stellt eine Arbeitshypothese dar, die im Text beschrieben ist. Die Notation folgt der üblichen Notation von linearen Modellen: Ein «+» bezeichnet einen additiven Effekt, ein «·» ein Modell mit einer Interaktion (d.h. $a \cdot b = a + b + a \cdot b$). – *Notation of the tested models. Each model describes a working hypothesis which is explained in the text. The notation follows that of linear models: a «+» denotes an additive effect, a «·» a model with an interaction (i.e. $a \cdot b = a + b + a \cdot b$).*

Nr.	Modellnotation	Hypothese für Überlebensraten
1	$\Phi_{\text{Alter} \cdot \text{Saison} \cdot \text{Jahr}}; \text{Peffort}$	Zeitlich unstrukturiert, Altersklassen zu jeder Zeit unterschiedlich
2	$\Phi_{\text{Alter} + \text{Saison} \cdot \text{Jahr}}; \text{Peffort}$	Zeitlich unstrukturiert, Altersklassen additiv
3	$\Phi_{\text{Alter} \cdot \text{Saison} + \text{Jahr}}; \text{Peffort}$	Saisonal variierend, aber jedes Jahr um einen konstanten Faktor verschoben, Altersklassen zu jeder Zeit unterschiedlich
4	$\Phi_{\text{Alter} + \text{Saison} + \text{Jahr}}; \text{Peffort}$	Saisonal variierend, aber jedes Jahr um einen konstanten Faktor verschoben, Altersklassen additiv
5	$\Phi_{\text{Alter} + \text{Saison}}; \text{Peffort}$	Saisonal variierend, Altersklassen additiv
6	$\Phi_{\text{Alter} \cdot \text{Saison}}; \text{Peffort}$	Saisonal variierend, Altersklassen zu jeder Zeit unterschiedlich
7	$\Phi_{\text{Alter}}; \text{Peffort}$	Zeitlich konstant, Altersklassen unterschiedlich
8	$\Phi_{\text{Saison} \cdot \text{Jahr}}; \text{Peffort}$	Zeitlich unstrukturiert, keine Unterschiede bezüglich Altersklassen
9	$\Phi_{\text{Saison}}; \text{Peffort}$	Saisonal variierend, keine Unterschiede bezüglich Altersklassen
10	$\Phi; \text{Peffort}$	Zeitlich konstant, keine Unterschiede bezüglich Altersklassen

bedeutende saisonale Variation gibt, ob diese von einer jährlichen Variation überlagert wird, und ob sich allenfalls vorhandene Variation in gleicher Weise in den Überlebensraten der jungen und der adulten Sumpffneisen ausdrückt. Daher formulierten wir mehrere Arbeitshypothesen, die sich je in ein statistisches Modell übersetzen liessen (Tab. 1).

Eine erste Hypothese geht davon aus, dass die zeitliche Variation unstrukturiert ist und sich unterschiedlich in den Überlebensraten der beiden Altersklassen ausdrückt. Diese Hypothese ergibt unser komplexestes Modell (Modell 1), alle anderen Modelle sind Vereinfachungen davon. Die Vereinfachungen betreffen die Länge der zeitlichen Variation, ob sich diese in gleicher Weise auf die Altersklassen ausdrückt und ob die beiden Altersklassen eine unterschiedliche Überlebensrate haben.

Als nächstes wäre es vorstellbar, dass die Überlebensraten zeitlich unstrukturiert variieren, dass aber die Unterschiede zwischen den Altersklassen immer konstant bleiben (Modell 2). Dieses Muster kann dann entstehen, wenn die Überlebensraten der Sumpffneisen durch von aussen induzierte Bedingungen schwanken, Altvögel aber zu jeder Zeit einen konstanten Konkurrenz- oder Erfahrungsvorteil hätten, der sich immer in der Überlebensrate ausdrückt.

Theoretisch vorstellbar ist aber auch, dass sich die beiden Altersklassen nicht unterscheiden (Modell 8), vor allem deshalb, weil wir die Jungvögel erst ab einem Alter von etwa einem Monat erfassen, wenn die Zeit der höchsten Mortalität bei Meisen bereits vorbei ist (Naef-Daenzer et al. 2001).

Unsere nächsten Hypothesen gehen davon aus, dass die zeitliche Variation nicht völlig unstrukturiert ist, sondern dass sich dasselbe Muster der Saisonalität über die Jahre wiederholt. Dies könnte dann der Fall sein, wenn die Überlebensrate vor allem von den saisonalen Schwankungen des Nahrungsangebotes abhängt. Falls es Untersuchungsjahre mit generell schlechten oder guten Bedingungen gab, so wären die saisonalen Überlebensraten jedes Jahr um einen konstanten Faktor verschoben (Modelle 3 und 4).

Blieben die Bedingungen während den Untersuchungsjahren hingegen konstant, so würden wir erwarten, dass die saisonalen Überlebensraten in jedem Jahr gleich gross sind (Modelle 5, 6 und 9). Die Unterschiede zwischen den Altersklassen könnten saisonal ändern, wenn die Jungen schnell lernen würden, sich wie die Altvögel zu verhalten, und bald die gleiche Konkurrenzstärke wie die Altvögel aufweisen. Die Unterschiede in den Überlebensraten wären dann in der ersten Periode

nach dem Ausfliegen am grössten und würden ständig kleiner werden (Modelle 3 und 6). Die Unterschiede zwischen den Altersklassen könnten aber saisonal auch gleich bleiben (Modelle 4 und 5). Dies würde man erwarten, wenn die Jungvögel während des ganzen ersten Lebensjahres den Altvögeln unterlegen wären. Falls die Phase mit erhöhter Jugendmortalität bei Beginn unserer Studien im Alter von einem Monat schon vorbei ist, fände man keinen Altersunterschied mehr (Modelle 8 und 9).

Die letzten Hypothesen vermuten schliesslich, dass die Überlebensraten saisonal nicht schwanken. Obwohl das Nahrungsangebot saisonal wechselt, könnten die Anpassungen, wie der Wechsel in der bevorzugten Nahrung oder der Sammeltrieb, dazu führen, dass die Sumpfmeisen im Winter ähnlich gut überleben wie im Sommer. Wie schon vorher könnten die Überlebensraten zwischen den Altersklassen wegen Konkurrenz- oder Erfahrungsunterschieden verschieden sein (Modell 7), oder sie könnten gleich sein (Modell 10).

Obwohl wir das Geschlecht der Sumpfmeisen bei der Markierung unterschieden haben, bildeten wir keine Hypothese mit Geschlechtsunterschieden in den Überlebensraten. Geschlechtsspezifische Unterschiede in Überlebensraten findet man typischerweise bei Arten mit grossem Geschlechtsdimorphismus, mit deutlichen geschlechtsspezifischen Unterschieden in der Jungenaufzucht oder im Abwanderungsverhalten. Keines trifft für die Sumpfmeise zu. Die Geschlechter unterscheiden sich morphologisch wenig (Amann 1980) und haben ein ähnliches, generell wenig ausgeprägtes Abwanderungsverhalten (Nilsson 1989), die Sumpfmeisen sind monogam, und beide Partner beteiligen sich an der Brutaufzucht (Glutz von Blotzheim & Bauer 1993). Wir gehen deshalb davon aus, dass mögliche Unterschiede klein sind, und haben deshalb nur Modelle gebildet, bei denen die beiden Geschlechter die gleichen Überlebensraten haben.

Da die Untersuchungsfläche mehrmals während der 3-Monatsperioden besucht wurde (zwischen 9- und 26-mal), denken wir, dass die Beobachtungswahrscheinlichkeit primär eine Funktion der Anzahl Besuche in den 3-Monatsperioden ist. Doch es wäre auch vorstell-

bar, dass diese Wahrscheinlichkeit zeitlich variiert, da die Sumpfmeisen möglicherweise zur Zeit, wenn die Bäume keine Blätter tragen, leichter zu entdecken sind.

Bevor wir mit der Modellwahl der Überlebensraten begannen, testeten wir deshalb durch einen likelihood-ratio-Test (Lebreton et al. 1992), welches der beiden möglichen Modelle für die Beobachtungswahrscheinlichkeit das bessere ist.

2. Ergebnisse

Von Mai 1949 bis Januar 1953 wurden 117 Sumpfmeisen individuell markiert. Davon waren bei der Markierung 85 Jung- und 32 Altvögel. Von diesen wurden 17 Individuen nicht mehr wieder gesehen, 100 Individuen wurden später 1- bis 13-mal wieder beobachtet. Der Goodness-of-fit-Test eines globalen Modells ($\phi_{\text{Alter} \cdot \text{Saison} \cdot \text{Jahr}}; p_{\text{Alter} \cdot \text{Saison} \cdot \text{Jahr}}$) war knapp signifikant ($\chi^2_{18} = 30,0$, $p = 0,04$), also wären die statistischen Voraussetzungen für die folgenden Berechnungen nicht ganz gegeben. Allerdings wurde das signifikante Ergebnis nur durch zwei Tiere mit einer aussergewöhnlichen Fanggeschichte verursacht. Wurden diese für den Goodness-of-fit-Test entfernt, so war dieser nicht mehr signifikant ($\chi^2_{17} = 9,0$, $p = 0,94$). Wir schlossen daraus, dass für die überwiegende Mehrheit der Tiere die statistischen Voraussetzungen erfüllt waren und somit die weiteren Auswertungen wie vorgesehen fortgeführt werden können.

Der Fangwahrscheinlichkeit liess sich durch das komplexe Modell mit der zeitlichen Variation ($\phi_{\text{Alter} \cdot \text{Saison} \cdot \text{Jahr}}; p_{\text{Saison} \cdot \text{Jahr}}$) nicht besser beschreiben als durch das «Effort»-Modell (Modell 1: $\phi_{\text{Alter} \cdot \text{Saison} \cdot \text{Jahr}}; p_{\text{Effort}}; \chi^2_{12} = 17,0$, $p = 0,15$). Für die weitere Modellwahl wurde deshalb nur noch das einfachere «Effort»-Modell für die Fangwahrscheinlichkeit berücksichtigt. Die Modellwahl der Überlebensraten war eindeutig (Tab. 2), das beste Modell (Modell 5: $\phi_{\text{Alter} + \text{Saison}}; p_{\text{Effort}}$) unterschied sich um 3,7 AICc-Einheiten vom zweitbesten Modell (Modell 4: $\phi_{\text{Alter} + \text{Saison} + \text{Jahr}}; p_{\text{Effort}}$). Bei den vorliegenden Daten ist das beste Modell also 6,5-mal wahrscheinlicher als das zweitbes-

Tab. 2. Wahl der verschiedenen statistischen Modelle, die die Überlebens- und Beobachtungswahrscheinlichkeit von Sumpfmehsen im Allschwiler Wald beschreiben. Die Modelle sind nach ihrer Bedeutung geordnet, das beste Modell steht zu oberst. Angegeben sind die Anzahl geschätzter Parameter, die Devianz, die Differenz des für kleine Stichproben adjustierte Akaike's Informations-Kriterium zwischen dem besten und dem aktuellen Modell ($\Delta AICc_i = AICc_i - AICc_{\min}$), und das Akaike-Gewicht ($w_i = \exp(-0.5 \cdot \Delta AICc_i) / \sum \exp(-0.5 \cdot \Delta AICc_j)$). – *Selection among the different survival models. The models are listed in order of their significance, the most parsimonious one being at the top. For each model, the number of estimated parameters, the deviance, the relative and small sample size adjusted Akaike's information criterion ($\Delta AICc_i = AICc_i - AICc_{\min}$), and the Akaike weight ($w_i = \exp(-0.5 \cdot \Delta AICc_i) / \sum \exp(-0.5 \cdot \Delta AICc_j)$) are given.*

Rang	Nr.	Modell	Anzahl Parameter	Devianz	$\Delta AICc_i$	Akaike-Gewichte
1	5	ϕ Alter+Saison; Peffort	7	220,9	0,0	0,78
2	4	ϕ Alter+Saison+Jahr; Peffort	10	218,4	3,7	0,12
3	6	ϕ Alter·Saison; Peffort	11	217,5	4,9	0,07
4	3	ϕ Alter·Saison+Jahr; Peffort	13	214,7	6,3	0,03
5	9	ϕ Saison; Peffort	6	235,4	12,4	0,00
6	2	ϕ Alter+Saison·Jahr; Peffort	17	212,5	12,8	0,00
7	8	ϕ Saison·Jahr; Peffort	16	224,9	23,0	0,00
8	1	ϕ Alter·Saison·Jahr; Peffort	30	195,9	25,2	0,00
9	7	ϕ Alter; Peffort	4	263,1	36,0	0,00
10	10	ϕ ; Peffort	3	276,4	48,3	0,00

te (Quotient der AICc-Gewichte: 0,78/0,12). Dies ist so viel, dass wir uns für unsere Schlussfolgerungen auf das beste Modell beschränken können.

Die Überlebensraten waren also saisonalen Schwankungen unterworfen, die sich während den nahezu drei Untersuchungsjahren wiederholten. Sie waren in der Zeit von März bis Juni am höchsten und von September bis Dezember am tiefsten (Abb. 1). Die Überlebensrate der Altvögel war zu jeder Zeit um einen konstanten Faktor (auf der logit-Skala) besser als diejenige der Jungvögel.

Eine Schätzung der jährlichen Überlebensrate der Sumpfmehsen erhält man, wenn man die vier saisonalen Überlebensraten miteinander multipliziert. Jungvögel hatten demnach eine jährliche Überlebensrate von 0,19 (Standardfehler: 0,041; berechnet nach der Delta-Methode, Seber 1982), Altvögel eine solche von 0,47 (0,059). Die Lebenserwartung von jungen Sumpfmehsen im Alter von einem Monat betrug 0,75 Jahre, diejenige der Altvögel im Alter von mindestens einem Jahr 1,32 Jahre (für Methode zur Berechnung s. Schaub et al. 2001).

Die Wahrscheinlichkeit, eine noch lebende, beringte Sumpfmehse bei mindestens einem der Besuche im Laufe von 3 Monaten zu sehen,

war generell sehr hoch und nahm mit der Anzahl Besuche zu (Abb. 2). Bei etwa 20 Besuchen pro 3 Monate war eine Schwelle erreicht, nach der diese Wahrscheinlichkeit nur noch wenig zunahm.

3. Diskussion

3.1. Mortalität oder Abwanderung?

Unsere Untersuchung zeigt, dass die lokalen Überlebensraten der Sumpfmehsen im Allschwiler Wald saisonal schwanken und dass sie für Altvögel höher sind als für Jungvögel. Die Auswertung kann nicht ausschließen, dass ein solches Muster durch ein zeitlich nicht konstantes, starkes Abwanderungsverhalten zu Stande kam. Die adulten Sumpfmehsen sind aber extreme Standvögel und auch die Jungvögel siedeln sich nur unweit vom Geburtsort an (Nilsson 1989, Amann 1997). Im Allschwiler Wald entfernen sich die Jungvögel im Mittel nur 1125 m (♀) und 635 m (♂) vom Geburtsort, um zu brüten (Amann 1997). Wenn die Mehsen diese Distanzen zurücklegen, dann sind sie in den meisten Fällen immer noch im Untersuchungsgebiet. Zudem findet die Abwanderung der jungen Sumpfmehsen sehr früh

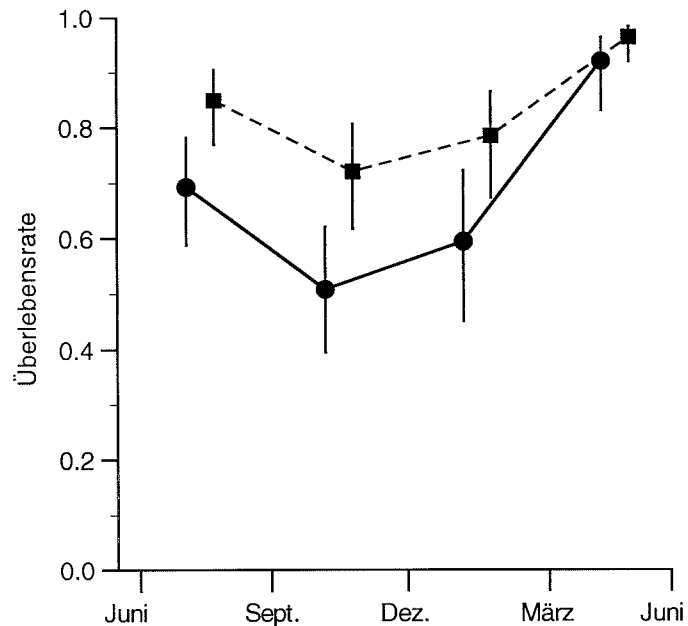
statt (Nilsson & Smith 1985, Amann 1997). Wir bestimmten die Überlebensraten erst, nachdem die Meisen etwa einen Monat alt, nachdem die Meisen etwa einen Monat alt, also in der Regel schon abgewandert und sesshaft waren. Im Herbst und Winter, der Phase mit der grössten Sterblichkeit, konnten weder permanente Abwanderungen noch Neuansiedlungen von unberingten Jungvögeln aus anderen Gebieten festgestellt werden.

Das Ab- und Zuwanderungsverhalten der Sumpfmeisen stufen wir deshalb als gering ein, und es scheint, im Gegensatz zu einer anderen Studie an der ebenfalls als standort-treu geltenden Haubenmeise (Lens & Dhondt 1994), auch keine merklichen jahreszeitlichen Schwankungen in der Abwanderungsintensität zu geben. Wir können deshalb davon ausgehen, dass das jahreszeitliche Muster der geschätzten Überlebensrate der Realität weitgehend entspricht. Nicht nur das Muster, sondern auch die Schätzwerte sollten unter diesen Umständen recht genau die Realität widerspiegeln, auch wenn klar ist, dass die tatsächlichen Überlebensraten ein wenig höher liegen müssen.

3.2. Saisonale Variation der Überlebensraten

Offenbar ist der Einbruch des Winters eine schwierige Phase im Leben von Sumpfmeisen, und zwar sowohl von Jung- wie auch von Altvögeln. Weshalb aber ist die Mortalität in dieser Lebensphase höher? Uns fehlen eigene Beobachtungen, um Todesursachen eindeutig feststellen zu können. Ähnliche saisonale Muster der Überlebensraten wurden auch bei Weiden- und Haubenmeisen gefunden, die ebenfalls Standvögel sind (Lahti et al. 1998). Hier konnte experimentell nachgewiesen werden, dass das Nahrungsangebot im Winter einen wesentlichen Einfluss auf die Mortalitätsraten hat (Jansson et al. 1981, Lahti et al. 1998). In die gleiche Richtung, nämlich dass primär das Nahrungsangebot im Winter die Überlebenschancen bestimmt, deutet das Experiment von Ekman et al. (1981): Wurde die Dichte von Weidenmeisen verringert, verminderte sich der Konkurrenzdruck um Nahrung und die Überlebensrate stieg an. Koivula et al. (1996) konnte bei Weidenmeisen nachweisen, dass ein hoher sozialer Rang einen positiven Einfluss auf die Überlebensrate während des Winters hat. Jans-

Abb. 1. Saisonale Überlebensraten von adulten (Quadrate) und juvenilen Sumpfmeisen (Kreise) im Allschwiler Wald. Die Werte wurden mit dem besten Modell (Modell 5: $\phi_{\text{Alter}+\text{Saison}}; p_{\text{effort}}$) berechnet. Die vertikalen Linien geben den Bereich des 95%-Vertrauensintervalls an. – *Seasonal survival rates of adult (squares) and young Marsh Tits (circles) in the Allschwiler Wald. The values were estimated with the most parsimonious model (model 5: $\phi_{\text{Alter}+\text{Saison}}; p_{\text{effort}}$). The vertical lines show the range of the 95% confidence interval for the estimation of the mean.*



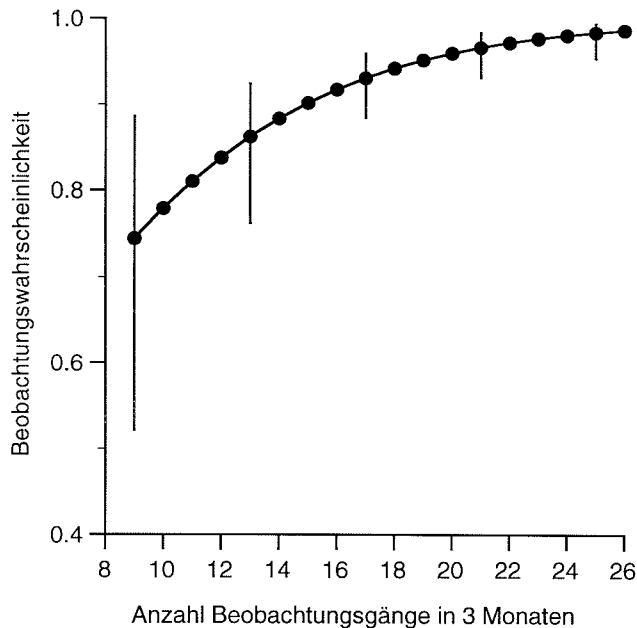


Abb. 2. Beobachtungswahrscheinlichkeiten von markierten Sumpfmeisen im Allschwiler Wald als Funktion der Anzahl Beobachtungsgänge während 3 Monaten. Die Werte wurden mit dem besten Modell (Modell 5: $\phi_{\text{Alter+Season}; P_{\text{effort}}}$) berechnet. Die vertikalen Linien geben den Bereich des 95%-Vertrauensintervalls an. – *Resighting probabilities of marked Marsh Tits as a function of the number of visits during 3-month periods. The values have been estimated with the most parsimonious model (model 5: $\phi_{\text{Alter+Season}; P_{\text{effort}}}$). The vertical lines show the range of the 95% confidence interval for the estimation of the mean.*

son et al. (1981) vermuten, dass die Meisen bei schlechtem Nahrungsangebot nicht verhungern, sondern dass sie bei solchen Bedingungen vermehrt aktiv sein müssen und deshalb leichter einem Räuber zum Opfer fallen. Räuber können einen nachweisbaren Effekt auf die Überlebensraten von Meisen haben, wie eine Studie aus Belgien zeigt. Die durchschnittlichen Überlebensraten von adulten Blaumeisen *Parus caeruleus* sanken von 0,49 auf 0,38, nachdem sich im Gebiet ein Sperberpaar *Accipiter nisus* niedergelassen hatte (Dhondt et al. 1998). Vermutlich ist die hier gefundene saisonale Variationen in der Überlebensrate der Sumpfmeise ähnlich zu Stande gekommen.

Dies erklärt aber noch nicht, warum die Überlebensraten zu Beginn des Winters am tiefsten sind und gegen Ende des Winters wieder ansteigen. Ein solches Muster könnte sich ergeben, wenn jeweils ein grösserer Teil der Individuen gleich beim Einbruch des Winters sterben würde. Dies könnte mit dem Laubfall im November zusammenhängen. Weil der Sichtschutz nun fehlt, werden die Meisen möglicherweise zu einer leichteren Beute von Räu-bern, wenn sie sich nicht entsprechend vorsich-

tiger verhalten. Zudem müssen die Meisen, die vorher teilweise an den Blättern Nahrung suchten, in kurzer Zeit neue Nahrungsquellen finden; zum Beispiel an Rinden, wo versteckte Samen und Überwinterungsstadien von Insekten zu finden sind. Eine weitere Möglichkeit ist, dass sich die innerartliche Konkurrenz trotz der Abnahme des Samenangebotes im Laufe des Winters verringert, weil die Populationsgrösse sinkt, womit die Überlebensrate wieder ansteigen könnte. Erst umfangreiche weitere Studien werden Klarheit schaffen können, welche Mechanismen bei der Sumpfmeise von Bedeutung sind.

3.3. Unterschiede zwischen den Jahren

Wir fanden keine Jahresunterschiede in den Überlebensraten der Sumpfmeise während der annähernd vier Jahre dauernden Studie, das heisst, die gleichen saisonalen Muster wurden jedes Jahr wiederholt. Unterschiede würden wir vor allem dann erwarten, wenn die Balance zwischen der Nahrungsverfügbarkeit und dem Energieverbrauch schwanken würde. Beide hängen unter anderem vom Wetter, insbeson-

dere von der Temperatur ab. Diese bewegte sich während unserer Studie weitgehend im Normalbereich (Amann 1997).

Da die Sumpfmeisen im Winter empfindlich zu sein scheinen, ist zu vermuten, dass die Mortalitätsraten noch weiter steigen, wenn die Wintertemperaturen über lange Zeit tief sind oder wenn lange eine hohe Schneedecke liegt. Im ersten Fall stiege durch die erhöhte Thermoregulation der Energieverbrauch und damit auch der Nahrungsbedarf. Im zweiten Fall würde der Zugang zu der am Boden liegenden Nahrung verunmöglicht, also verkleinerte sich das verfügbare Angebot zeitweise. Doch da die Sumpfmeise selten Nahrung am Boden sucht (Amann in Vorb.), dürfte letzteres von geringerer Bedeutung sein.

3.4. Unterschiede zwischen den Altersklassen

Die Überlebensraten der Altvögel waren zu jeder Zeit höher als jene der Jungvögel. Da sich die Reviere von Alt- und von Jungvögeln weitgehend überlagern (Nilsson & Smith 1988, Amann in Vorb.) und somit beide dasselbe Nahrungsangebot vorfinden, könnte dieser Unterschied damit erklärt werden, dass die Jungvögel den Altvögeln unterlegen sind und deshalb eine höhere Sterblichkeit aufweisen. Adulte Sumpfmeisen verhalten sich zwar gegenüber den Jungvögeln meistens indifferent, ausser bei intensiver Nahrungssuche oder ab Beginn der Balzzeit, wenn ein Brutrevier besetzt werden muss (Amann 1997). Auch das Sammeln und Verstecken von Nahrung, das eine Absicherung gegen kurzfristige Nahrungsknappheit ist, nimmt mit dem Alter zu (Clayton 1992). Somit können beide Faktoren, Unterlegenheit und weniger ausgeprägte Sammeltätigkeit, eine Rolle spielen.

Die Überlebensrate von adulten Weidenmeisen in Finnland blieb im Saisonverlauf weitgehend konstant, nur diejenige der Jungvögel schwankte ausgeprägt im Laufe der Saison (Lahti et al. 1998). Dies kontrastiert mit unserer Untersuchung. Da wir aber deutlich mehr Jungvögel als Altvögel verfolgt haben, wäre es möglich, dass die Modellwahl und die Schätzwerte durch die Jungvögel beeinflusst worden wären. Doch auch wenn wir die Schätzwerte

unseres drittbesten Modells (Modell 6: $\phi_{\text{Alt-Saison}}; P_{\text{effort}}$) anschauen, in dem die Überlebensraten der Altvogel unabhängig von denjenigen der Jungvögel saisonal schwanken, sehen wir ein ähnliches Muster; die Überlebensraten der Altvögel sind von September bis Dezember am tiefsten. Offenbar ist auch für die Altvögel der Einbruch des Winters eine kritische Phase, trotz ihres Konkurrenzvorteils gegenüber den Jungvögeln und trotz ihrer grösseren Erfahrung.

3.5. Jährliche Überlebensraten

Die jährlichen Überlebensraten der jungen Sumpfmeisen aus unserer Studie liegen leicht höher als diejenigen, die Smith (1993b) in Schweden gefunden hat. Dort betrug die Überlebensrate von 11 g schweren jungen Sumpfmeisen bis zum nächsten 1. April 0,16.

Schätzungen von jährlichen Überlebensraten von adulten Sumpfmeisen gibt es unseres Wissens noch kaum. Smith (1993a) schätzte geschlechtsspezifische Rückkehraten (σ° : 0,43, ♀ : 0,39), die wie erwartet tiefer als unsere Schätzungen liegen. Haftorn (1997) berichtet von einem Sumpfmeisenrevier, das 35 Jahre lang ununterbrochen besetzt war, aber von 17 verschiedenen Vögeln. Die Überlebensrate betrug dann 0,79 (berechnet mit einem CJS-Modell aus seinen Rohdaten in Tab. 1), war also deutlich höher als im Allschwiler Wald. Diese hohe Rate ist aber sicherlich nicht repräsentativ für durchschnittliche Vögel, denn diese Studie beschränkte sich auf ein qualitativ sehr gutes Revier. Es deutet aber darauf hin, dass es beträchtliche individuelle Unterschiede in der Überlebenswahrscheinlichkeit geben kann, die möglicherweise von der Revierqualität abhängen (Amann in Vorb.). Aus den Rohdaten der Arbeit von Southern & Morley (1950; ihre Fig. 1) berechneten wir ebenfalls mit einem CJS-Modell die jährlichen Überlebensraten von Sumpfmeisen aus England. Die Überlebensrate betrug 0,38 für Vögel, die älter als etwa ein halbes Jahr waren. Dies entspricht ungefähr unseren gefundenen jährlichen Überlebensraten, wenn wir berücksichtigen, dass die Altersklassen anders definiert wurden als in unserer Studie.

Verglichen mit anderen europäischen Meisenarten sind die jährlichen Überlebensraten der adulten Sumpfmeisen im Allschwiler Wald ähnlich wie diejenigen von Blaumeisen (Dhondt et al. 1998), Tannenmeisen *Parus ater* (Winkel 1984) und Kohlmeisen (Clobert et al. 1988, Hörak & Lebreton 1998), liegen aber tiefer als diejenigen von Weidenmeisen (Lahti et al. 1998, Ekman 1984) und Lapplandmeisen *P. cinctus* (Orell et al. 1999).

3.6. Schlussfolgerungen

Die meisten Untersuchungen zur saisonalen Variation der Überlebensraten von Meisen zeigen, dass die Mortalität im Winter am höchsten ist. Ausgeprägte Standvögel, wie Sumpfmeise, Haubenmeise oder Kleiber, verlassen auch bei schlechten Witterungsbedingungen im Winter das Brutterritorium nicht. Das bei diesen Arten stark ausgeprägte Sammelverhalten hilft, Nahrungsengpässe zu überbrücken. Andere Meisenarten, wie zum Beispiel Kohl- und Tannenmeisen, legen kaum Nahrungsdepots an, streifen dafür im Winter viel weiter umher und verlassen in gewissen Jahren das Brutgebiet. Es kommt besonders bei der Tannenmeise zu invasionsartigen Abwanderungen, die durch Nahrungsknappheit oder grosse Individuendichte im Brutgebiet einerseits und durch mehr Nahrung in einem anderen Gebiet andererseits gekennzeichnet sind (Alerstam 1990). Beide Verhaltensweisen können als Anpassung zur Reduktion der hohen Mortalität im Winter gedeutet werden.

Dank. Marc Kéry, Beat Naef-Daenzer und Res Altwegg halfen mit ihren fundierten Kommentaren, Giacomo Tavecchia und Jean-Dominique Lebreton mit ihren Diskussionsbeiträgen wesentlich mit, das Manuskript zu verbessern. Ihnen allen sei an dieser Stelle herzlich gedankt. M.S. wurde finanziell durch ein Nationalfonds-Stipendium für angehende Forschende unterstützt.

Zusammenfassung

Wir untersuchten die Überlebensraten vom Sumpfmeisen *Parus palustris* im Allschwiler Wald. Vom Mai 1949 bis zum Januar 1953 wurden insgesamt 117 Sumpfmeisen (32 Alt- und 85 Jungvögel) gefan-

gen und mit Farbringen markiert, und danach auf zahlreichen Beobachtungsgängen wieder gesucht. Die so erhaltenen Fang-Wiederbeobachtungs-Daten haben wir mit Cormack-Jolly-Seber-Modellen analysiert und saisonale Überlebensraten bestimmt. Sumpfmeisen litten zwischen September und Dezember an der höchsten Mortalität, zwischen März und Juni überlebten sie am besten, und in der übrigen Zeit waren ihre Überlebensraten intermediär. Die Mortalität der Altvögel war zu jeder Zeit um einen konstanten Faktor niedriger als diejenige der Jungvögel. Mögliche Ursachen für das Zustandekommen dieses Musters werden diskutiert. Die aus den saisonalen Überlebensraten berechneten jährlichen Überlebensraten betragen für die Altvögel 0,47 (Standardfehler: 0,06) und für die Jungvögel 0,19 (0,04).

Literatur

- ALERSTAM, T. (1990): Bird Migration. Cambridge University Press, Cambridge.
- AKAIKE, H. (1973): Information theory as an extension of the maximum likelihood principle. S. 267–281. In: B. N. PETROV & F. CSAKI (eds): Second International Symposium on Information Theory. Akademiai Kiado, Budapest.
- AMANN, F. (1980): Alters- und Geschlechtsmerkmale der Nonnenmeise *Parus palustris*. Ornithol. Beob. 77: 79–83. – (1994): Der Brutvogelbestand im Allschwilerwald 1948/49 und 1992/93. Ornithol. Beob. 91: 1–23. – (1997): Ansiedlung und Verhalten der Jungvögel bei der Sumpfmeise *Parus palustris*. Ornithol. Beob. 94: 5–18.
- ANDERSON, D. R., K. P. BURNHAM & W. L. THOMPSON (2000): Null hypothesis testing: problems, prevalence, and an alternative. J. Wildl. Manage. 64: 912–923.
- BALEN, J. H. VAN (1980): Population fluctuations of the great tit and feeding conditions in winter. Ardea 68: 143–164.
- BURNHAM, K. P. & D. R. ANDERSON (1998): Model selection and inference: a practical information theoretic approach. Springer, New York.
- BURNHAM, K. P., D. R. ANDERSON, G. C. WHITE, C. BROWNIE & K. H. POLLOCK (1987): Design and analysis methods for fish survival experiments based on release-recapture. Am. Fish. Soc. Monogr. 5: 1–437.
- CHOQUET, R., A.-M. REBOULET, R. PRADEL & J.-D. LEBRETON (2001): U-CARE (Utilities – capture-recapture) user's guide. Typoskript. CEFÉ/CNRS, Montpellier.
- CLAYTON, N. S. (1992): The ontogeny of food-storing and retrieval in marsh tits. Behaviour 122: 11–25.
- CLOBERT, J., C. M. PERRINS, R. H. MCCLEERY & A. G. GOSLER (1988): Survival rate in the great tit *Parus major* in relation to sex, age, and immigration status. J. Anim. Ecol. 57: 287–306.

- CORMACK, R. M. (1964): Estimates of survival from sighting of marked animals. *Biometrika* 51: 429–438.
- DHONDT, A., B. KEMPENAEERS & J. CLOBERT (1998): Sparrowhawk *Accipiter nisus* predation and Blue Tit *Parus caeruleus* adult annual survival rate. *Ibis* 140: 580–584.
- EKMAN, J. (1984): Density-dependent seasonal mortality and population fluctuations of the temperate zone Willow Tit (*Parus montanus*). *J. Anim. Ecol.* 53: 119–134.
- EKMAN, J., G. CEDERHOLM & C. ASKENMO (1981): Spacing and survival in winter groups of willow tit *Parus montanus* and crested tit *P. cristatus* – a removal study. *J. Anim. Ecol.* 50: 1–9.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N. & K. M. BAUER (1993): Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Bd. 13. Aula, Wiesbaden.
- HAFTORN, S. (1997): One Norwegian territory of the Marsh Tit *Parus palustris* during 35 years. *Ibis* 139: 379–381.
- HÖRAK, P. & J.-D. LEBRETON (1998): Survival of adult Great Tits *Parus major* in relation to sex and habitat; a comparison of urban and rural populations. *Ibis* 140: 205–209.
- HURLEY, T. A. (1992): Energetic reserves of marsh tits (*Parus palustris*): food and fat storage in response to variable food supply. *Behav. Ecol.* 3: 181–188.
- JANSSON, C., J. EKMAN & A. VON BRÖMSEN (1981): Winter mortality and food supply in tits *Parus* ssp. *Oikos* 37: 313–322.
- JOLLY, G. M. (1965): Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration – stochastic model. *Biometrika* 52: 225–247.
- KOIVULA, K., M. ORELL & S. RYTKÖNEN (1996): Winter survival and breeding success of dominant and subordinate Willow Tits *Parus montanus*. *Ibis* 138: 624–629.
- LAHTI, K., M. ORELL, S. RYTKÖNEN & K. KOIVULA (1998): Time- and food-dependence in Willow Tit winter survival. *Ecology* 79: 2904–2916.
- LEBRETON, J.-D., K. P. BURNHAM, J. CLOBERT & D. R. ANDERSON (1992): Modelling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecol. Monogr.* 62: 67–118.
- LENS, L. & A. A. DHONDT (1994): The effect of habitat fragmentation on the timing of Crested Tit *Parus cristatus* natal survival. *Ibis* 136: 147–152.
- LUCAS, J. R. & L. R. WALTER (1991): When should chickadees hoard food? Theory and experimental results. *Anim. Behav.* 41: 579–601.
- MARTIN, T. E., J. CLOBERT & D. R. ANDERSON (1995): Return rates in studies of life history evolution: are biases large? *J. Appl. Stat.* 22: 863–875.
- NAEF-DAENZER, B., F. WIDMER & M. NUBER (2001): Differential post-fledging survival of great and coal tits in relation to their condition and fledging date. *J. Anim. Ecol.* 70 (im Druck).
- NILSSON, J.-Å. (1989): Causes and consequences of natal dispersal in the marsh tit, *Parus palustris*. *J. Anim. Ecol.* 58: 619–636.
- NILSSON, J.-Å. & H. G. SMITH (1985): Early fledging mortality and the timing of juvenile dispersal in the Marsh Tit *Parus palustris*. *Ornis Scand.* 16: 293–298. – (1988): Effects of dispersal date on winter flock establishment and social dominance in Marsh Tits *Parus palustris*. *J. Anim. Ecol.* 57: 917–928.
- NILSSON, S. G. (1982): Seasonal variation in the survival rate of adult nuthatches *Sitta europaea* in Sweden. *Ibis* 124: 96–100.
- ORELL, M., K. LAHTI & J. MATERO (1999): High survival rate and site fidelity in the Siberian Tit *Parus cinctus*, a focal species of the taiga. *Ibis* 141: 460–468.
- SCHAUB, M., R. PRADEL, L. JENNI & J.-D. LEBRETON (2001): Migrating birds stop over longer than usually thought: an improved capture-recapture analysis. *Ecology* 82: 852–859.
- SEBER, G. A. F. (1965): A note on the multiple-recapture census. *Biometrika* 52: 249–259. – (1982): The estimation of animal abundance and related parameters. 2nd edition. Macmillan, New York.
- SMITH, H. G. (1993a): Parental care and reproduction in the Marsh Tit *Parus palustris*. *Ibis* 135: 196–201. – (1993b): Seasonal decline in clutch size of the Marsh Tit (*Parus palustris*) in relation to date-specific survival of offspring. *Auk* 110: 889–899.
- SOUTHERN, H. N. & A. MORLEY (1950): Marsh-tit territories over six years. *Brit. Birds* 43: 33–45.
- WESOŁOWSKI, T. (1998): Timing and synchronisation of breeding in a Marsh Tit *Parus palustris* population from a primeval forest. *Ardea* 86: 89–100. – (2000): Time-saving mechanisms in the reproduction of Marsh Tits (*Parus palustris*). *J. Ornithol.* 141: 309–318.
- WHITE, G. C. & K. P. BURNHAM (1999): Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46 (suppl.): 120–139.
- WINKEL, W. (1984): Altersklassen und Überlebensrate weiblicher Tannenmehsen (*Parus ater*). *Vogelwarte* 32: 298–302.

Manuskript eingegangen 2. Februar 2001

Bereinigte Fassung angenommen 15. Juni 2001