

Demografie einer Population des Neuntötters *Lanius collurio* bei Ramosch

Michael Schaub, Mathis Müller und Gilberto Pasinelli



SCHAUB, M., M. MÜLLER & G. PASINELLI (2015): Demography of a population of the Red-backed Shrike *Lanius collurio* at Ramosch. Ornithol. Beob. 112: 7–22.

Changes in population size of a species are determined by the four key demographic rates fecundity («breeding success»), survival, emigration and immigration. Despite their importance in ecology and conservation biology, and with the exception of fecundity, these key vital rates are hardly known for most species. For a population of the Red-backed Shrike *Lanius collurio* studied intensively from 1988 to 1992 in eastern Switzerland, we estimated survival rate, breeding success, immigration rate and the composition in terms of age classes and sex with an integrated population model. Number of breeding pairs varied from 58 to 99. Local survival rate showed little temporal variation and was on average for first-year males 0.15 (95 % confidence interval: 0.08–0.31), for first-year females 0.09 (0.06–0.12), for adult males 0.50 (0.42–0.59) and for adult females 0.43 (0.32–0.54). 38 % of all breeding pairs failed to produce fledglings ($n_{\text{total}} = 348$), and the mean number of fledglings per breeding pair ranged from 2.48 (2.14–2.83) in 1990 to 3.54 (3.08–4.03) in 1988. Mean immigration rate was 0.36 (0.09–0.66) in females and 0.23 (0.01–0.49) in males. In females, the relative shares of immigrants (42 %) and of surviving adults (46 %), respectively, was similar, while the share of local recruits was considerably lower (12 %). In males, surviving adults made up the largest relative share of the population (56 %), followed by immigrants (25 %) and local recruits (19 %). This population of Red-backed Shrikes was thus demographically open and received individuals from other populations, to which it likely also contributed emigrants. In the discussion, we also compare our findings with a study conducted in southern Germany that had used similar field and analytical methods.

Michael Schaub, Mathis Müller und Gilberto Pasinelli, Schweizerische Vogelwarte, Seerose 1, CH–6204 Sempach, E-Mail michael.schaub@vogelwarte.ch

Ein Ziel der Populationsbiologie besteht darin, zu verstehen, welche abiotischen und biotischen Faktoren den Bestand von Arten in Raum und Zeit beeinflussen. Der Bestand bzw. die Populationsgrösse ist in der Populationsbiologie von zentraler Bedeutung, und sie wird üblicherweise mit der Anzahl Individuen (bei Brutvögeln in der Regel mit der Anzahl Brutpaare)

an einem bestimmten Ort zu einer bestimmten Zeit angegeben (Williams et al. 2002). Die Populationsgrösse variiert über die Zeit, und insbesondere Naturschutzbiologen interessieren sich oft für die Faktoren, die dieser Variation zugrunde liegen (Schaub 2012). Dabei werden Veränderungen im Bestand einer Art durch die vier demografischen Schlüsselgrössen

Fekundität («Bruterfolg»), Überleben, Emigration und Immigration bestimmt (Williams et al. 2002). Die Kenntnis dieser vier Schlüsselgrößen ist nicht nur wichtig, um Populationsprozesse aus einer evolutionsbiologischen Perspektive zu verstehen, sondern sie ist auch grundlegend, um Bestandsveränderungen vorherzusagen, beispielsweise aufgrund von Habitatverlust, Habitatmanagement, jagdlichen Eingriffen oder Einflüssen des Klimawandels.

Trotz ihrer Bedeutung für die Ökologie und den Naturschutz sind die Schlüsselgrößen mit Ausnahme der Fekundität für viele Arten noch wenig untersucht. Das liegt zum einen daran, dass für robuste Schätzungen dieser Schlüsselgrößen viele Daten von individuell markierten Individuen vorliegen sollten, deren Schicksal über längere Zeit verfolgt wurde. Die Durchführung solcher längerer Forschungsprojekte ist logistisch und finanziell herausfordernd und für viele schwierig zu fangende und/oder wieder zu beobachtende Arten kaum möglich. Zum anderen stehen statistische Methoden zur Schätzung der Überlebensrate zwar seit längerem zur Verfügung (z.B. Lebreton et al. 1992), aber die verlässliche quantitative Schätzung der Immigrationsrate ist erst seit kurzer Zeit möglich (Abadi et al. 2010b).

In dieser Studie untersuchen wir demografische Schlüsselgrößen einer Neuntötterpopulation in Ramosch (Kanton Graubünden). Mittels bayesianischer Verfahren schätzen wir die mittlere lokale Überlebensrate (Überlebensrate * (1 – Emigration)), den mittleren Bruterfolg und die Immigrationsrate. Zudem untersuchen wir, wie die Neuntötterpopulation hinsichtlich Altersklassen und Geschlecht zusammengesetzt war, indem wir die relativen Anteile der Vögel, die in dieser Population geboren wurden und sich hier als Brutvögel ansiedelten (lokalen Rekruten), der überlebenden Adulten und der Immigranten jeweils separat für ♀ und ♂ bestimmen. In der Diskussion vergleichen wir die Ergebnisse mit der Situation einer Neuntötterpopulation in Göppingen (Deutschland). Dort wurden auf sehr ähnliche Weise Daten erhoben und analysiert (Schaub et al. 2013) wie in Ramosch, allerdings über einen viel längeren Zeitraum (36 Jahre) und in einem deutlich grösseren Gebiet (18 km²). Schliesslich disku-

tieren wir die Bedeutung der Resultate für den Schutz von Neuntötterpopulationen.

1. Material und Methoden

1.1. Untersuchungsgebiet

Die Studie wurde im Unterengadin (Kanton Graubünden) durchgeführt. Das Unterengadin weist bedeutende Bestände des Neuntötters auf, der hier Dichten von bis zu 5,4 Brutpaaren pro 10 ha erreicht (Müller & Leugger 1998). Auf einer beim Dorf Ramosch gelegenen Untersuchungsfläche von 245 ha wurden Daten zur Brutbiologie erhoben, Nestlinge und Adulte gefangen und die Ringablesungen durchgeführt. Die Untersuchungsfläche erstreckte sich von 1090 bis 1680 m ü.M. und war charakterisiert von steilen Hängen (Neigung bis zu 40 %) und wenigen flachen Bereichen in den tieferen Lagen (Abb. 4). Die Untersuchungsfläche grenzte an Wälder, die aus Fichten *Picea abies*, Föhren *Pinus* sp. und zu einem geringeren Masse Grauerlen *Alnus incana* bestehen, sowie an den Inn und die Brancla-Schlucht. Heuwiesen und Weiden bedecken den Grossteil der Untersuchungsfläche. Während des Untersuchungszeitraums wurden die Heuwiesen gewöhnlich einmal (in Steillagen) oder zweimal geschnitten, Silage wurde auf nur 4 ha durchgeführt. Mit einer mittleren Heckendichte von 12 km/km² wies die Untersuchungsfläche verglichen mit 1,1 km/km² im Mittelland (Kohli & Birrer 2003) eine bemerkenswerte strukturelle Diversität auf. Hochstammobstgärten und Einzelbäume ergänzten die Strukturvielfalt, insbesondere in Dorfnähe.

1.2. Datenerhebung

1.2.1. Bestandszählung

Die Anzahl Reviere konnte aufgrund der umfangreichen Feldarbeit von 1988 bis 1996 relativ einfach und verlässlich bestimmt werden. Die Beobachtungen der Neuntötter begannen üblicherweise in der zweiten Maiwoche und dauerten bis Ende August. Davon ausgenommen ist das Jahr 1988, in dem nur bis Ende Juli beobachtet wurde. Die Untersuchungsflä-

che wurde nahezu täglich besucht. Neben dem Bestand wurde bei den Kartierungen auch die Farbkombination von beringten Individuen ermittelt.

Die nahe und weitere Umgebung dieser intensiv bearbeiteten Fläche (bis 10 km Entfernung auf etwa 10 km² Fläche) wurde jährlich einmal kartiert, doch konnten hier während der ganzen Zeit nur drei beringte, einjährige ♂ festgestellt werden. Diese Beobachtungen wurden für die Auswertungen nicht berücksichtigt.

1.2.2. Bruterfolg und Ringablesungen

Daten zum Bruterfolg wurden von 1988 bis 1992 auf der intensiv bearbeiteten Untersuchungsfläche erhoben. Fang und Beringungen der Altvögel und Nestlinge fanden gleichenorts im selben Zeitraum statt. Die meisten Nester wurden während der Eiablage gefunden, aber Nestkontrollen wurden bis auf wenige Ausnahmen auf die Nestlingszeit verschoben, um Störungen zu minimieren. Bei diesen Nestern wurde das Alter der Nestlinge durch Vergleiche mit Referenznestern bestimmt, die täglich kontrolliert wurden. Die Nestlinge aller Bruten wurden nach Möglichkeit am 8. Nestlingstag (Tag 1 = Schlüpfstag) beringt. Am Beringungstag wurde das Alter der Nestlinge basierend auf der Körpermasse (Genauigkeit 0,5 g) und der Länge der drittäussersten Handschwinge (0,1 mm) verifiziert, wiederum durch Vergleich mit Nestlingen aus Referenznestern. Als Bruterfolg wurde die Anzahl Nestlinge am Beringungstag definiert. Nestern, die vor dem Beringungstag ausgeraubt oder verlassen worden waren oder die nach dem Beringen der Nestlinge einen Totalverlust erlitten, wurde ein Bruterfolg von 0 zugewiesen. Falls ein Paar einen Brutverlust erlitt und eine Ersatzbrut startete, wurde der Bruterfolg der Ersatzbrut als Bruterfolg dieses Paares berücksichtigt. Dies bedeutet, dass schliesslich der Bruterfolg eines Paares in einem Jahr ausgewertet wurde und nicht der Erfolg einer einzelnen Brut. Reguläre Zweitbruten sind beim Neuntöter äusserst selten (Stauber 1965); in unserer Untersuchung fanden wir dies in nur einem einzigen Fall. Somit mussten Zweitbruten für den Bruterfolg eines Paares nicht berücksichtigt werden.

Jeder Nestling erhielt einen nummerierten, einfarbigen Aluminiumring, wobei für jedes Jahr eine andere Farbe verwendet wurde. Adulte wurden mehrheitlich mit in Nestnähe platzierten Japannetzen während der Nestlingsphase gefangen und mit jeweils zwei zweifarbigen Aluminiumringen markiert, um die Anzahl individueller Farbkombinationen zu erhöhen. Das Alter der Vögel wurde aufgrund ihrer Fanggeschichte folgendermassen bestimmt. Als Nestlinge beringte und ein Jahr später wieder gefangene Vögel wurden als 1-jährig klassiert, erstmals als Adulte gefangene Individuen wurden als mindestens 1-jährig klassiert, als mindestens 1-jährig beringte und im nächsten Jahr wieder beobachtete Individuen wurden als mindestens 2-jährig klassiert, etc. Da Nestlinge nicht individuell farbmarkiert wurden, mussten solche, die als Adulte zurückkehrten, zwecks Ablesung der Ringnummer wieder gefangen werden. Nach dem Fang erhielten sie eine individuelle Farbringkombination. Beringung, Fang und Ringablesungen fanden in den Jahren 1988–1992 statt, von 1993 bis 1997 hingegen nur noch Ringablesungen. Deren Zahl nahm aber durch die Mortalität und Abwanderung der Neuntöter rasch ab.

1.3. Datenauswertung

Wir werteten die drei gesammelten Datentypen (Bestandszählung, Bruterfolg, Ringablesungen) mit einem integrierten Populationsmodell (Schaub & Abadi 2011) aus. Ein solches Modell bietet mehrere Vorteile gegenüber dem üblichen Vorgehen, der separaten Auswertung der drei Datentypen. Die wichtigsten Vorteile sind, dass sich dadurch demografische Parameter schätzen lassen, für die keine expliziten Daten gesammelt worden sind (in unserem Fall die Immigration), und dass die Schätzwerte präziser werden (Besbeas et al. 2002, Abadi et al. 2010a). Beide Vorteile beruhen auf der Tatsache, dass in den Bestandszählungen Informationen über alle demografischen Prozesse, die in der Population ablaufen, vorhanden sind, weil die Veränderung der Populationsgrösse über die Zeit nur durch die vier Prozesse Überleben, Fortpflanzung, Emigration und Immigration bestimmt wird. Durch die simultane

Auswertung der Bestandszählungen mit den anderen Datentypen lässt sich diese Information extrahieren. Ein weiterer Vorteil ist, dass integrierte Populationsmodelle extrem flexibel sind, weil sie sich an den Lebenszyklus der untersuchten Art und an die spezifische Datensammlung anpassen lassen. Hier entwickeln wir ein Modell für eine geografisch offene Population, das also Emigration und Immigration zulässt. Ausserdem berücksichtigt das Modell beide Geschlechter. Im Folgenden wird das Modell kurz und eher «in Worten» erklärt. Für eine ausführlichere Darstellung ähnlicher Modelle sei auf Abadi et al. (2010b), Schaub & Abadi (2011), Schaub et al. (2012, 2013) oder auf Kéry & Schaub (2012) verwiesen.

Das Herzstück des integrierten Populationsmodells ist ein demografisches Modell, das die Populationsgrösse mit den demografischen Parametern verbindet. Solche demografischen Modelle werden auch als Matrix-Populationsmodelle oder als Leslie-Modelle bezeichnet und haben eine lange Tradition (Leslie 1945, Lefkovich 1965, Caswell 2001). Die im Modell verwendeten Parameter sind in Tab. 1 aufgeführt. Wir betrachten die Neuntötterpopulation jeweils zu Beginn der Brutzeit. Wir unterscheiden zwischen drei Typen von Individuen beider Geschlechter. Es gibt 1-jährige Individuen, die im Vorjahr in der Population geboren sind (lokale Rekruten), mehrjährige Individuen, die schon im Vorjahr in der Population waren (überlebende Adulte) und Immigranten. Das genaue Alter der Immigranten ist unbekannt, sie sind aber mindestens ein Jahr alt. Die Zahl der lokal rekrutierten ♂ im Jahr $t+1$ wird mit einer Poissonverteilung beschrieben als

$$M_{1,t+1} \sim \text{Poisson} \left(\min(M_t, W_t) \frac{f_t}{2} \phi_{m,juv,t} \right)$$

Der Erwartungswert dieser Poissonverteilung ist das Produkt aus der Zahl der Brutpaare im Jahr t ($\min(M_t, W_t)$), der durchschnittlichen Anzahl männlicher Flügglinge pro Brutpaar im Jahr t ($f_t/2$), und der Wahrscheinlichkeit, dass ein männlicher Flüggling vom Jahr t zum Jahr $t+1$ überlebt und ins Studiengebiet zurückkehrt ($\phi_{m,juv,t}$). Die Anzahl der Brutpaare im Jahr t ist bestimmt durch das Minimum der Zahl der mindestens 1-jährigen ♂ und ♀. Die Zahl der

Flügglinge pro Brutpaar wird durch 2 dividiert, da wir annehmen, dass das Geschlechterverhältnis der Flügglinge ausgeglichen ist. Durch die Einschränkung, dass die überlebenden Individuen auch ins Studiengebiet zurückkehren müssen, wird eine mögliche Emigration aus dem Studiengebiet schon berücksichtigt, auch wenn die Emigration nicht explizit geschätzt werden kann. Dieser Parameter wird als lokale Überlebensrate bezeichnet. Die Poissonverteilung wird verwendet, weil sie geeignet ist, um Anzahlen zu modellieren. Sie generiert ganze Zahlen zwischen 0 und ∞ , deren Mittel dem Erwartungswert entspricht.

Die Zahl der männlichen Immigranten wird auch mittels einer Poissonverteilung modelliert:

$$M_{im,t} \sim \text{Poisson}(\omega_{m,t})$$

Da wir nicht nur an der Zahl der Immigranten in jedem Jahr interessiert waren, sondern auch am Durchschnitt über alle Studienjahre, erweiterten wir das Modell hierarchisch (Kéry & Schaub 2012). Dabei nehmen wir an, dass die einzelnen jahrespezifischen Schätzwerte ($\omega_{m,t}$) durch eine zufällige Realisation aus einer Normalverteilung generiert wurden, deren Mittel (ω_m) und Varianz ($\sigma_{\omega_m}^2$) geschätzt wird. Um negative Werte zu vermeiden, wählen wir die log-Link Funktion. Also haben wir

$$\log(\omega_{m,t}) \sim \text{Normal}(\log(\omega_m), \sigma_{\omega_m}^2)$$

Die Zahl der mehrjährigen ♂ im Jahr $t+1$ wird mit einer Binomialverteilung modelliert:

$$M_{1+,t+1} \sim \text{Binomial}(\phi_{m,ad,t}, M_t)$$

Die Binomialverteilung generiert ganze Zahlen zwischen 0 und M_t , und der Mittelwert ist $M_t \phi_{m,ad,t}$, also das Produkt aus der Zahl der im Vorjahr anwesenden ♂ und der Wahrscheinlichkeit, dass diese überleben und ins Studiengebiet zurückkehrten. Durch die Einschränkung, dass die Individuen ins Studiengebiet zurückkehren müssen, ist eine mögliche Emigration schon berücksichtigt. Die totale Anzahl der ♂ im Jahr $t+1$ ist dann die Summe der lokalen Rekruten, der überlebenden Adulten aus dem Vorjahr und der Immigranten, also

$$M_t = M_{1,t} + M_{1+,t} + M_{im,t}$$

Für die ♀ lassen sich analoge Gleichungen entwickeln:

$$W_{1,t+1} \sim \text{Poisson}\left(\min(M_t, W_t) \frac{f_t}{2} \phi_{w,juv,t}\right)$$

$$W_{1+,t+1} \sim \text{Binomial}(\phi_{w,ad,t}, W_t)$$

$$W_{im,t} \sim \text{Poisson}(\omega_{w,t})$$

$$\log(\omega_{w,t}) \sim \text{Normal}(\log(\omega_w), \sigma_{\omega_w}^2)$$

$$W_t = W_{1,t} + W_{1+,t} + W_{im,t}$$

Die Verwendung der Poisson- und Binomialverteilungen führt dazu, dass die demografische Stochastizität (Ergebnis von Zufallsprozessen bei Einzelschicksalen) berücksichtigt wird. Dies ist bei kleiner Populationsgrösse wichtig, da sie zu mehr Variabilität führt (Lande 1993). Der nächste Schritt ist nun, dass wir dieses Grundmodell mit den Daten verbinden.

Tab. 1. Übersicht über die mathematischen Symbole, die in den Formeln verwendet worden sind. – Overview on the mathematical symbols used in the formulas.

$M_{1,t}$	Anzahl 1-jähriger ♂ im Jahr t (lokal rekrutierte ♂)
$W_{1,t}$	Anzahl 1-jähriger ♀ im Jahr t (lokal rekrutierte ♀)
$M_{1+,t}$	Anzahl mehrjähriger ♂ im Jahr t (überlebende ♂)
$W_{1+,t}$	Anzahl mehrjähriger ♀ im Jahr t (überlebende ♀)
$M_{im,t}$	Anzahl männlicher Immigranten im Jahr t
$W_{im,t}$	Anzahl weiblicher Immigranten im Jahr t
M_t	Totale Anzahl ♂ im Jahr t ($M_t = M_{1,t} + M_{1+,t} + M_{im,t}$)
W_t	Totale Anzahl ♀ im Jahr t ($W_t = W_{1,t} + W_{1+,t} + W_{im,t}$)
f_t	Anzahl Flügglinge pro Brutpaar im Jahr t
$\phi_{m,juv,t}$	Wahrscheinlichkeit, dass ein im Jahr t flüggeltes ♂ bis zum Jahr $t+1$ überlebt und ins Untersuchungsgebiet zurückkehrt (lokale Überlebensrate junger ♂)
$\phi_{w,juv,t}$	Wahrscheinlichkeit, dass ein im Jahr t flüggeltes ♀ bis zum Jahr $t+1$ überlebt und ins Untersuchungsgebiet zurückkehrt (lokale Überlebensrate junger ♀)
$\phi_{m,ad,t}$	Wahrscheinlichkeit, dass ein im Jahr t mindestens 1-jähriges ♂ bis zum Jahr $t+1$ überlebt und ins Untersuchungsgebiet zurückkehrt (lokale Überlebensrate adulter ♂)
$\phi_{w,ad,t}$	Wahrscheinlichkeit, dass ein im Jahr t mindestens 1-jähriges ♀ bis zum Jahr $t+1$ überlebt und ins Untersuchungsgebiet zurückkehrt (lokale Überlebensrate adulter ♀)
$\omega_{m,t}$	Erwartete Anzahl männlicher Immigranten im Jahr t
$\omega_{w,t}$	Erwartete Anzahl weiblicher Immigranten im Jahr t
f	über die Jahre gemittelte Anzahl Flügglinge pro Brutpaar
$\phi_{m,juv}$	über die Jahre gemittelte lokale Überlebensrate junger ♂
$\phi_{m,ad}$	über die Jahre gemittelte lokale Überlebensrate adulter ♂
$\phi_{w,juv}$	über die Jahre gemittelte lokale Überlebensrate junger ♀
$\phi_{w,ad}$	über die Jahre gemittelte lokale Überlebensrate adulter ♀
ω_m	über die Jahre gemittelte Anzahl männlicher Immigranten
ω_w	über die Jahre gemittelte Anzahl weiblicher Immigranten
σ_f^2	zeitliche Varianz der Anzahl Flügglinge
$\sigma_{m,juv}^2$	zeitliche Varianz der lokalen Überlebensrate junger ♂
$\sigma_{m,ad}^2$	zeitliche Varianz der lokalen Überlebensrate adulter ♂
$\sigma_{w,juv}^2$	zeitliche Varianz der lokalen Überlebensrate junger ♀
$\sigma_{w,ad}^2$	zeitliche Varianz der lokalen Überlebensrate adulter ♀
$\sigma_{\omega_m}^2$	zeitliche Varianz der Anzahl männlicher Immigranten
$\sigma_{\omega_w}^2$	zeitliche Varianz der Anzahl weiblicher Immigranten

1.3.1. Wahrscheinlichkeitsmodelle der drei Datentypen

(a) *Bestandszählungen*: Die Bestandszählungen ($y_m = \text{♂}$; $y_w = \text{♀}$) werden mit einem «State-space-Modell» (De Valpine & Hastings 2002) modelliert. State-space-Modelle sind geeignet, um zeitlich voneinander abhängige Zustände (States) zu beschreiben, die mit Fehlern beobachtet wurden. Zustände können dabei unterschiedliche Grössen sein, im Fall von Populationen sind es z.B. altersspezifische Populationsgrössen. Ein State-space-Modell besteht aus zwei Hauptkomponenten. Die erste Komponente beschreibt die wahre Änderung des Zustands über die Zeit (State-Prozess), also die Entwicklung der Populationsgrösse über die Zeit. Die zweite Komponente beschreibt den Beobachtungsprozess, also den Zusammenhang zwischen dem wahren Zustand und der Beobachtung. Den State-Prozess, den wir für die Neuntötterdaten verwenden, haben wir mit dem oben erklärten Populationsmodell schon beschrieben. Es ist zu beachten, dass wir in diesem Modell sechs Typen von Zuständen haben, nämlich die lokalen Rekruten, die überlebenden Adulten und die Immigranten je für beide Geschlechter. Bei Bestandszählungen im Feld kann zwar zwischen den Geschlechtern, nicht aber zwischen lokalen Rekruten, überlebenden Adulten und Immigranten unterschieden werden. Was erhoben wurde, sind die Populationsgrössen für jedes Geschlecht, also die Summe der States. Für den Beobachtungsprozess nehmen wir an, dass wir im Mittel alle Individuen sehen, dass es aber Fehler in Form von Unterschätzung (Übersehen von Individuen) und von Überschätzung (Doppelzählung von Individuen) geben kann. Diese Variation versuchen wir mit dem Beobachtungsmodell zu berücksichtigen. Wir verwenden eine Poissonverteilung und haben:

$$y_{m,t} \sim \text{Poisson}(M_t)$$

$$y_{w,t} \sim \text{Poisson}(W_t)$$

Im Prinzip sind im State-space-Modell alle Parameter vorhanden, die uns interessieren. Allerdings lassen sich nicht alle Parameter schätzen, weil in diesen Zähldaten alleine zu wenig

Information vorhanden ist. Wenn wir allerdings weitere Information in Form von zusätzlichen Daten dazufügen, lassen sich alle Parameter schätzen. Dies machen wir in den beiden folgenden Schritten.

(b) *Bruterfolg*: In jedem Jahr t erhoben wir bei einer Reihe von Bruten (R_t) die totale Anzahl produzierter Flügglinge (J_t). Nicht erfolgreiche Bruten sind hier auch eingeschlossen. Wir modellierten die Zahl Flügglinge pro Brutpaar mit einer Poissonverteilung als

$$J_t \sim \text{Poisson}(R_t f_t)$$

wobei f_t die mittlere Anzahl Flügglinge pro Brutpaar im Jahr t ist. Wie bei der Zahl der Immigranten sind wir bei der Flügglingszahl nicht nur an Jahreswerten interessiert, sondern auch am Durchschnitt über alle Studienjahre. Wir erweiterten deshalb das Modell hierarchisch und bekommen

$$\log(f_t) \sim \text{Normal}(\log(f), \sigma_f^2)$$

wobei f nun der mittlere Bruterfolg über alle Jahre und σ_f^2 die zeitliche Variation ist.

(c) *Ringablesungen*: Von jedem Individuum wurde notiert, in welchem Jahr es gesehen wurde. Diese Information wird in individuellen Fanggeschichten erfasst und mit einem Cormack-Jolly-Seber-(CJS)-Modell ausgewertet (Lebreton et al. 1992, Schaub & Amann 2001). Mit dem CJS-Modell wird nicht nur die lokale Überlebenswahrscheinlichkeit, sondern auch die Wahrscheinlichkeit geschätzt, ein Individuum zu sehen, wenn es am Leben ist und sich in der Population befindet. Ist diese Entdeckungswahrscheinlichkeit kleiner als 1 und würde dafür nicht korrigiert, so würden die ermittelten Überlebensraten unterschätzt (Martin et al. 1995). Wir schätzten separate lokale Überlebenswahrscheinlichkeiten für ♂ und ♀ und berücksichtigten eine Altersstruktur mit zwei Altersklassen: Die erste umfasst das erste Lebensjahr (vom Flüggewerden bis zur nächsten Brutzeit; lokale jährliche Überlebensrate der Jungen) und die zweite alle weiteren Lebensjahre (lokale Überlebensrate der Adulten). Da das Geschlecht der markierten Flügglinge unbekannt war, gingen wir davon aus, dass das

Geschlechtsverhältnis ausgeglichen war. Mit dieser Annahme ist es dann trotzdem möglich, geschlechtsspezifische Überlebensraten der Jungen zu schätzen (Nichols et al. 2004). Da ab dem Jahr 1993 keine Neuntöter mehr beringt wurden, sondern nur noch Ablesungen von bereits beringten Individuen erfolgten, konnte nur noch die lokale Überlebensrate der Altvögel, aber nicht mehr jene der Jungvögel geschätzt werden. Wir schlossen die Ablesungen nach 1992 ein, um die lokale Überlebensraten der Adulten präziser schätzen zu können. Analog zur Anzahl der Immigranten und zum Bruterfolg verwendeten wir ein Modell, bei dem die Jahre als Zufallsvariable angesehen wurden. Dies bedeutet, dass wir annehmen, dass die jährlichen lokalen Überlebensraten aus einer Normalverteilung stammen, deren Mittelwert und Varianz wir schätzen. Also:

$$\text{logit}(\phi_{m,juv,t}) \sim \text{Normal}(\text{logit}(\phi_{m,juv}), \sigma_{m,juv}^2)$$

Die Modellierung erfolgte auf der logit-Skala ($\text{logit}(\alpha) = \log[\alpha/(1-\alpha)]$), womit sichergestellt wurde, dass alle geschätzten Überlebensraten zwischen 0 und 1 zu liegen kamen. $\phi_{m,juv}$ ist die mittlere lokale Überlebensrate der jungen ♂ und $\sigma_{m,juv}^2$ ist die zeitliche Variation der Überlebensrate. Je grösser diese Varianz ist, desto mehr streuen die realisierten lokalen Überlebensraten über die Zeit. Für die lokalen Überlebensraten der jungen ♀ und der anderen Altersklassen beider Geschlechter lassen sich analoge Gleichungen aufstellen. Bei der Entdeckungswahrscheinlichkeit nahmen wir an, dass sie über die Zeit konstant war, aber sich zwischen den Geschlechtern unterschied.

1.3.2. Bayesianische Auswertung des integrieren Populationsmodells

Das entworfene Modell kann sowohl klassisch (frequentistisch) also auch bayesianisch analysiert werden. Die auf den englischen Pfarrer und Mathematiker Thomas Bayes (1701–1761) zurückgehende bayesianische Auswertung bietet mehr Flexibilität. Die bayesianische Statistik unterscheidet sich von der klassischen Statistik unter anderem darin, wie Wahrscheinlichkeiten definiert werden (Ellison 2004). Während in der klassischen Statistik die

Wahrscheinlichkeit definiert wird als die Häufigkeit einer hypothetischen Anzahl von Replikaten, wird in der bayesianischen Statistik die Wahrscheinlichkeit definiert als der Glaube, dass etwas eintritt. In der klassischen Statistik wird untersucht, wie wahrscheinlich es ist, die gesammelten Daten zu erhalten, falls eine Hypothese wahr ist. Die bayesianische Statistik untersucht, wie wahrscheinlich es ist, dass die Hypothese zutrifft, basierend auf den gesammelten Daten. Die bayesianische Statistik ist deshalb intuitiv natürlicher, aber bis vor kurzer Zeit konnte sie aus rechnerischen Gründen kaum angewendet werden. Dies änderte sich mit der Weiterentwicklung von Simulationstechniken und der Verfügbarkeit von schnellen Computern (Brooks 2003).

Um ein Modell bayesianisch analysieren zu können, müssen sogenannte «Priors» für alle Parameter definiert werden. Diese Priors sind Wahrscheinlichkeitsverteilungen und drücken unser Wissen über die Parameter aus, bevor wir die Daten gesehen haben. Obwohl die Möglichkeit besteht, Vorwissen explizit in der Auswertung zu verwenden (z.B. Resultate aus anderen Studien), werden Priors häufig so gewählt, dass Ignoranz, also komplett fehlendes Vorwissen, ausgedrückt wird. Dies kann man machen, indem flache Verteilungen angenommen werden. Wenn völlige Ignoranz ausgedrückt wird, sind die Schätzwerte von einer bayesianischen und einer frequentistischen Auswertung nahezu identisch. Wir haben hier auch Priors verwendet, die fehlendes Vorwissen ausdrücken.

Resultate einer bayesianischen Analyse sind Wahrscheinlichkeitsverteilungen der geschätzten Parameter, die sogenannten Posterior-Verteilungen, die durch eine Markov-Chain-Monte-Carlo-Simulation erhalten werden können (Lunn et al. 2000). Die Posterior-Verteilungen werden in der Regel durch einen Mittelwert und die 95%-Vertrauensintervalle beschrieben und können auch verwendet werden, um Wahrscheinlichkeitsaussagen über die geschätzten Parameter zu machen (z.B. Wahrscheinlichkeit, dass die Überlebensrate der ♂ grösser ist als diejenige der ♀). Wir behielten bei der Monte-Carlo-Simulation 10000 Stichproben von geschätzten Parametern, nachdem die ersten 40000 weggeschnitten wurden. Das Weg-



Abb. 1. Bestandsentwicklung einer Neuntötterpopulation bei Ramosch, 1988–1992. Die Zahl der ♀ entspricht der Zahl der ermittelten Brutpaare. Die Zahl der ♂ ist höher, weil es noch unverpaarte ♂ im Gebiet gab. – *Population trend of the red-backed shrike at Ramosch from 1988 to 1992. Number of females (= Weibchen) corresponds to the number of breeding pairs. Number of males (= Männchen) is higher than number of females because of the presence of unpaired males in the study area.*

schneiden der ersten Stichproben ist nötig, damit das Resultat von den benötigten Startwerten unabhängig wird. Die Berechnungen führten wir mit dem Programm WinBUGS (Lunn et al. 2000) durch, das wir vom Programm R aus mittels dem Paket R2WinBUGS (Sturtz et al. 2005) steuerten. Der Computercode ist auf Anfrage beim Erstautor erhältlich.

2. Ergebnisse

Die Zahl der beobachteten Brutpaare schwankte zwischen 58 und 99 (Abb. 1). Unverpaarte ♂ waren in fast jedem Jahr vorhanden, aber ausser 1992 wenig zahlreich (Abb. 1). Insgesamt wurde die Zahl der Flügglinge von 348

Bruten erhoben. Total wurden 1235 Nestlinge markiert, von denen 81 in einem späteren Jahr als ♂ und 48 als ♀ wieder im Studiengebiet gesehen wurden. Ausserdem wurden 104 adulte ♂ individuell markiert, von denen 53 in einem späteren Jahr wieder im Studiengebiet gesehen wurden. Die meisten der markierten adulten ♂ wurden in einem oder in zwei späteren Jahren wieder gesehen, eines wurde in sechs nachfolgenden Jahren notiert. Schliesslich wurden 81 adulte ♀ markiert, von denen 32 in einem späteren Jahr wieder gesehen wurden. Ein ♀ wurde in fünf Jahren nach der Markierung wieder gesehen.

Die lokalen Überlebensraten variierten wenig über die Zeit (Abb. 2). Im Mittel betrug die lokalen Überlebensraten für junge ♂ 0,15

Tab. 2. Mittelwerte und 95%-Vertrauensintervalle der demografischen Parameter aus den Neuntötterpopulationen bei Ramosch (diese Studie) und Göppingen (Schaub et al. 2013). – *Means and 95 % confidence intervals of the demographic parameters from the Red-backed Shrike populations at Ramosch (this study) and at Göppingen (Schaub et al. 2013). Lokale Überlebensrate = local survival rate, Anzahl Flügglinge pro Brutpaar = number of fledglings per breeding pair, Immigrationsrate = immigration rate. Junge bzw. adulte ♂/♀ = 1st year and adult males/females, respectively.*

Demographischer Parameter	Ramosch (1988–1992)	Göppingen (1971–2006)
Lokale Überlebensrate junger ♂	0,15 (0,08–0,31)	0,10 (0,08–0,12)
Lokale Überlebensrate adulter ♂	0,50 (0,42–0,59)	0,44 (0,40–0,47)
Lokale Überlebensrate junger ♀	0,09 (0,06–0,12)	0,06 (0,04–0,08)
Lokale Überlebensrate adulter ♀	0,43 (0,32–0,54)	0,37 (0,32–0,42)
Anzahl Flügglinge pro Brutpaar	2,85 (2,16–3,63)	2,76 (2,49–3,05)
Immigrationsrate ♂	0,23 (0,01–0,49)	0,43 (0,39–0,47)
Immigrationsrate ♀	0,36 (0,09–0,66)	0,56 (0,51–0,60)

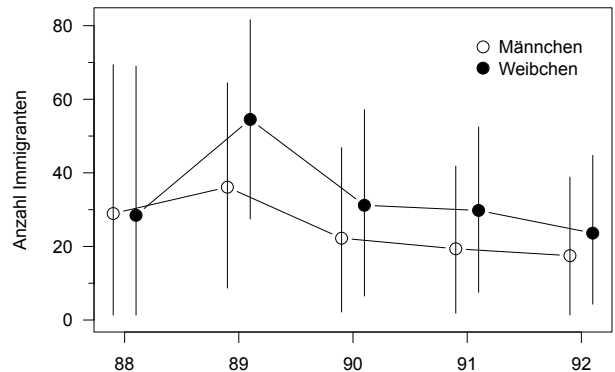
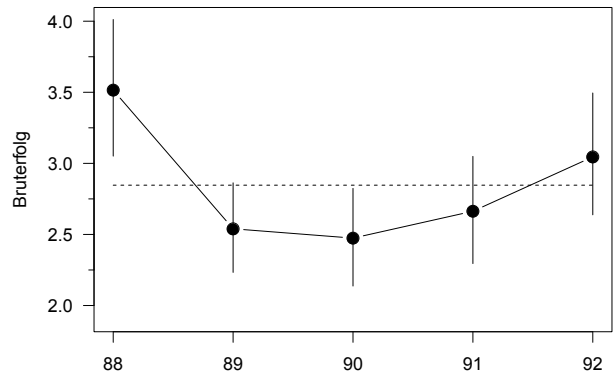
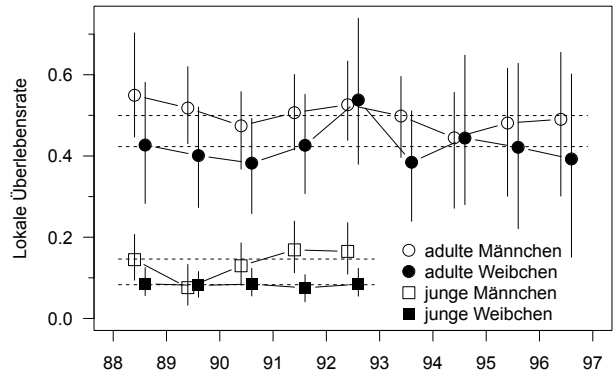


Abb. 2. Geschätzte lokale Überlebensraten, Bruterfolg und Anzahl Immigranten der Neuntötterpopulation in Ramosch. Abgebildet sind jeweils die jährlichen Mittelwerte, die vertikalen Linien geben die 95%-Vertrauensintervalle an. Die horizontalen, gestrichelten Linien geben die Durchschnittswerte über alle Jahre an. Die lokale Überlebensrate der Adults konnte auch nach dem Jahr 1992 geschätzt werden, da bis 1997 Ringablesungen erfolgt sind. – *Estimation of local survival rate (= lokale Überlebensrate), breeding success (= Bruterfolg) and number of immigrants (= Anzahl Immigranten) for the Red-backed Shrike population at Ramosch. Shown are the annual means with the 95 % confidence intervals. The horizontal, dashed lines give the means across years. Note that the local survival rate of adults could be estimated beyond 1992, as data on ringed adults was available until 1997.*

(95%-Vertrauensintervall CRI: 0,08–0,31), für junge ♀ 0,09 (0,06–0,12), für adulte ♂ 0,50 (0,42–0,59) und für adulte ♀ 0,43 (0,32–0,54; Tab. 2). Die Wahrscheinlichkeit, dass die loka-

len Überlebensraten der ♂ höher waren als jene der ♀, betrug 0,94 für die Jungen und 0,87 für die Adults. Die Entdeckungswahrscheinlichkeiten adulter ♂ (Mittel: 0,95, CRI 0,90–0,98)

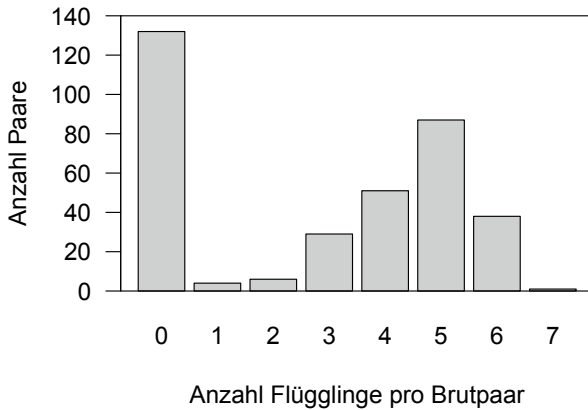


Abb. 3. Häufigkeitsverteilung der Anzahl Neuntöter-Flügglinge pro Brutpaar bei Ramosch (1988–1992, $n = 348$). – *Frequency distribution of the number of Red-backed Shrike fledglings per brood (= Anzahl Flügglinge pro Brutpaar) at Ramosch.*

und ♀ (Mittel: 0,93, CRI 0,86–0,98) waren sehr hoch und bei beiden Geschlechtern ähnlich.

132 der 348 untersuchten Brutpaare waren erfolglos (38 %), d.h. sie konnten im Laufe der Brutsaison keine Flügglinge produzieren. Die meisten der erfolgreichen Bruten produzierten 5 Flügglinge, doch die Zahl variierte zwischen 1 und 7 (Abb. 3). Die mittlere Anzahl Flügglinge pro Brutpaar schwankte zwischen 2,48 (CRI 2,14–2,83) im Jahr 1990 und 3,54 (CRI 3,08–4,03) im Jahr 1988 (Abb. 2), der Durchschnitt über alle Jahre betrug 2,85 (CRI 2,16–3,63) Flügglinge pro Brutpaar.

Die Vertrauensintervalle der Zahl der Immigranten waren relativ breit (Abb. 2). In allen Jahren immigrierten mehr ♀ als ♂ in die Popula-

tion. Die Immigration war im Jahr 1989 mit 30 ♂ und 44 ♀ am höchsten und im Jahr 1992 mit 17 ♂ und 25 ♀ am tiefsten. Die Immigrationsrate berechneten wir als Quotienten der Anzahl Immigranten und der Populationsgrösse (z.B. ♂: $i_{m,t} = M_{im,t} / M_{t-1}$). Die mittlere Immigrationsrate der ♀ betrug 0,36 (CRI 0,09–0,66) und war damit höher als jene der ♂ von 0,23 (CRI 0,01–0,49); die Wahrscheinlichkeit, dass die Aussage richtig ist, beträgt $P = 0,90$.

Da in jedem Jahr für jedes Geschlecht die Zahl der lokalen Rekruten, der überlebenden Adulten und der Immigranten geschätzt wurde, konnten deren relative Anteile in der Population bestimmen werden (Tab. 3). Die Schätzungen aus dem ersten Jahr (1988) sind unzuverlässig und werden im Folgenden weggelassen.

Tab. 3. Mittelwerte und 95%-Vertrauensintervalle der Zusammensetzung der Neuntöterpopulationen bei Ramosch (diese Studie) und bei Göppingen (Schaub et al. 2013). – *Means and 95 % confidence intervals of the composition of the Red-backed Shrike populations at Ramosch (this study) and at Göppingen (Schaub et al. 2013). Lokal rekrutierte Männchen/Weibchen = locally recruited males/females; überlebende adulte Männchen/Weibchen = surviving adult males/females; männliche/weibliche Immigranten = male/female immigrants.*

Komponenten	Ramosch (1988–1992)	Göppingen (1971–2006)
Lokal rekrutierte ♂	0,19 (0,05 – 0,35)	0,15 (0,12 – 0,18)
Überlebende adulte ♂	0,56 (0,36 – 0,78)	0,44 (0,40 – 0,47)
Männliche Immigranten	0,25 (0,02 – 0,48)	0,41 (0,37 – 0,45)
Lokal rekrutierte ♀	0,12 (0,04 – 0,23)	0,09 (0,07 – 0,12)
Überlebende adulte ♀	0,46 (0,25 – 0,70)	0,37 (0,33 – 0,41)
Weibliche Immigranten	0,42 (0,15 – 0,65)	0,54 (0,49 – 0,58)

Die relativen Anteile der lokalen Rekruten blieben über die Zeit ziemlich konstant, während der Anteil der überlebenden Adulten und der Immigranten etwas schwankte. Bei den ♀ waren die relativen Anteile von Immigranten (42 %) und überlebenden Adulten (46 %) im Mittel fast gleich gross, der Anteil der lokalen Rekruten deutlich tiefer (12 %). Bei den ♂ stellen die überlebenden Adulten im Mittel den grössten relativen Anteil dar (56 %), gefolgt von den Immigranten (25 %) und den lokalen Rekruten (19 %).

3. Diskussion

Mit dem integrierten Populationsmodell konnten die demografischen Parameter der Neuntöterpopulation bei Ramosch geschätzt werden. Dadurch konnten wir Einblicke in die Zusammensetzung der Population gewinnen. Die lokalen Überlebensraten der Jungvögel waren geringer als jene der Altvögel. Zudem war die lokale Überlebensrate der ♀ beider Altersklassen kleiner als jene der ♂. Die im Betrachtungszeitraum abnehmende Population erhielt in jedem Jahr eine namhafte Zahl von Immigranten, wobei deren Zahl bei den ♀ grösser war als bei den ♂. Diese Ergebnisse zeigen, dass die Neuntöterpopulation bei Ramosch demografisch und geografisch offen war, d.h. Zustrom von anderen Populationen erhielt, wohl aber auch Emigranten produzierte. In dieser Hinsicht unterschied sich diese Population des Neuntötters nicht von Populationen anderer Vogelarten (Schaub et al. 2006, 2010, 2012, Grøtan et al. 2009, Mayer et al. 2009, Brown & Collopy 2013, Altwegg et al. 2014).

Ein wesentlicher Vorteil der Anwendung des integrierten Populationsmodells liegt darin, dass alle relevanten demografischen Parameter berücksichtigt werden; vielfach können alle separat geschätzt werden (Besbeas et al. 2002, Abadi et al. 2010a). In unserem Fall wäre es ohne die Anwendung von integrierten Populationsmodellen nicht möglich gewesen, die Immigration verlässlich zu schätzen. Ein anderer Vorzug der Methode ist es, dass die Zusammensetzung der Population untersucht werden kann, obwohl nur Zählungen von «Brutvö-

geln» vorliegen. Ausserdem wurde es durch die bayesianische Auswertung möglich, Wahrscheinlichkeitsaussagen über die geschätzten Parameter zu machen. Diese Wahrscheinlichkeitsaussagen berücksichtigen die Unsicherheit in der Parameterschätzung, die es wegen der limitierten Stichprobengrössen gibt. Weitergehende Auswertungen, etwa zur Frage der Dichteabhängigkeit, zur Rolle von Umweltfaktoren für die demografischen Parameter und schliesslich für die Dynamik der Population, wären mit integrierten Populationsmodellen ebenfalls möglich (Abadi et al. 2012, Schaub et al. 2013). Wir verzichteten hier aber darauf, da wegen der relativ kurzen Studiendauer keine sinnvollen Aussagen möglich wären.

Die Neuntöterpopulation in Ramosch nahm zwischen 1988 und 1992 ab (Abb. 1). Starke Schwankungen in Neuntöterpopulationen ohne langfristigen Trend sind aber durchaus normal (Pasinelli et al. 2011b, Schaub et al. 2013). Wegen der kurzen Dauer der Ramoscher Studie kann deshalb nicht unbedingt auf Probleme geschlossen werden, und tatsächlich zeigte eine weitere Bestandserhebung in den Jahren 1993 bis 1997, dass die Population wieder anstieg. Danach nahm die Populationsgrösse aber kontinuierlich ab und betrug 2007 noch 39 % der Grösse von 1996. Betrachtet man schliesslich die Populationsentwicklung von 1988 bis 2007, ergibt sich bei der Neuntöterpopulation in Ramosch ein markanter Bestandsrückgang um über 50 % (Pasinelli et al. 2011b).

3.1. Vergleich zwischen Ramosch und Göppingen

Eine Neuntöterpopulation bei Göppingen (Deutschland) wurde mit sehr ähnlichen Feldmethoden, aber während eines längeren Zeitraums (1971–2006) bearbeitet (Jakober & Stauber 2004, Schaub et al. 2013) und mit einem ähnlichen Populationsmodell ausgewertet (Schaub et al. 2013). Es bietet sich deshalb an, die demografischen Werte und die Rückschlüsse auf die Dynamik der beiden Populationen zu vergleichen. Die beiden Untersuchungsgebiete weisen deutliche Unterschiede auf. Während es sich bei Ramosch um eine Population im alpinen Raum handelt, wurde die Studie bei Göppingen im Flachland durchgeführt (ca.



Abb. 4. Typische Heckenlandschaft im Ramoscher Untersuchungsgebiet. Aufnahme August 2004, G. Pasinelli. – *Typical landscape with hedges at Ramosch, lower Engadine.*

360 m ü.M.). Das Studiengebiet in Göppingen ist mit 18 km² mehr als 7-mal grösser als jenes bei Ramosch. Die Brutpaardichte lag in Ramosch zwischen 2,37 und 4,04 BP/10 ha, in Göppingen war sie deutlich geringer (0,19–0,41 BP/10 ha). Die Göppinger Population schwankte stark, zeigte aber im Verlauf der 36 Jahre keinen Trend (Schaub et al. 2013). Die über die Jahre gemittelten lokalen Überlebensraten beider Altersklassen und Geschlechter waren in Ramosch höher als in Göppingen (Tab. 2), der Bruterfolg war sehr ähnlich, dafür die Immigration geringer. Die Population bei Ramosch war insgesamt weniger von benachbarten Populationen beeinflusst als die Göppinger Population, sie war also demografisch geschlossener, und die lokale Rekrutierung war etwas grösser.

Dies hat Auswirkungen auf die Zusammensetzung der beiden Populationen (Tab. 3). Auf-

fällig ist besonders, dass der Anteil der überlebenden Altvögel in Ramosch bei beiden Geschlechtern höher war als in Göppingen, und der Anteil der Immigranten war geringer. Der Anteil der lokalen Rekruten an der Population war bei Ramosch ebenfalls höher als in Göppingen, doch waren die Unterschiede gering.

Es gibt mehrere mögliche Gründe für diese Unterschiede. Die Verbreitung der Neuntötter im alpinen Raum ist mehr geklumpt als im Flachland. Die möglicherweise grösseren Distanzen zwischen benachbarten Populationen im alpinen Raum könnten dazu führen, dass die Zu- und Abwanderung geringer ist. Die Vögel wären dann standorttreuer und entsprechend sind die lokalen Überlebensraten, die ja das Produkt aus den wahren Überlebensraten und der Standorttreue sind, höher. Zweitens ist es möglich, dass das Gebiet bei Ramosch ein qualitativ sehr guter Lebensraum für den

Neuntöter ist, was sich u.a. am leicht besseren durchschnittlichen Bruterfolg und in der höheren Dichte zeigt. Die Abwanderung der Adulten hängt unter anderem vom Bruterfolg ab (je geringer der Bruterfolg, desto grösser ist die Abwanderungswahrscheinlichkeit; Pasinelli et al. 2007, Schaub et al. 2011), und vielleicht begünstigt dies die Rückkehraten der Jungen ebenfalls. Schliesslich ist es theoretisch auch möglich, dass sich die wahren Überlebensraten in den beiden Populationen unterscheiden, doch halten wir dies für eher unwahrscheinlich.

3.2. Vergleich mit anderen Neuntöterpopulationen

Während Angaben zum Bruterfolg aus zahlreichen anderen Neuntöterpopulationen vorhanden sind, fehlen Informationen zu Überlebensraten und Immigration weitgehend (s. aber Kap. 3.1). Der mittlere Bruterfolg in Ramosch war ähnlich dem Bruterfolg aus anderen langjährigen Untersuchungen aus der Schweiz, Deutschland und Polen (Reinsch 1986, Rudin 1990, Tryjanowski et al. 2000, Jakober & Stauber 2004, Schaub et al. 2013). Mehr als ein Drittel der Brutpaare (oder ca. 50 % der Brutversuche) in Ramosch waren erfolglos, doch entspricht dieser Anteil erfolgloser Bruten durchaus der Norm (Glutz von Blotzheim & Bauer 1993). Die Ursachen von Brutverlusten können von Jahr zu Jahr variieren, hängen aber vor allem vom Wetter und von Nestprädatoren ab (Stauber & Ullrich 1970, Roos & Pärt 2004). Eine detaillierte Untersuchung hat ergeben, dass der Bruterfolg der Neuntöter bei Ramosch in den fünf Untersuchungsjahren kaum vom Wetter beeinflusst war, sondern vor allem vom Zeitpunkt des Brutbeginns im Jahresverlauf, von der Wahl des Neststandortes und der Populationsdichte (Müller et al. 2005). Erhöhtes Nahrungsangebot und bessere Habitatqualität können ebenfalls einen positiven Einfluss auf den Bruterfolg (Godlawski & Meisser 2008) und die lokale Rekrutierung haben (Müller et al. 2005).

Die lokalen Überlebensraten der Ramoscher Neuntöter waren relativ konstant über die Zeit, während sie bei den Göppinger Neuntöttern recht stark schwankten (dort wurden aber

auch mehr Jahre eingeschlossen). Da dort die Überlebensraten von Jung- und Altvögeln und von ♂ und ♀ synchron schwankten, ist zu vermuten, dass die wichtigsten Mortalitätsursachen grossräumig wirken (Schaub et al. 2013). Allerdings zeigten diese Schwankungen keine Beziehung mit Wetterfaktoren im Brutgebiet oder dem Nahrungsangebot in Rast- und Überwinterungsgebieten (Schaub et al. 2011). Die verspätete Ankunft der Neuntöter in den Brutgebieten im Jahr 2011 und der geringe Bestand waren durch eine ausgedehnte Dürre am Horn von Afrika verursacht (Tøttrup et al. 2012), was darauf hindeutet, dass Ereignisse ausserhalb der Brutzeit durchaus einen Einfluss auf die Überlebensraten und somit auf die Bestandsentwicklung haben können. Den Zusammenhang der Umweltbedingungen im östlichen und südlichen Afrika mit dem Brutbestand des Neuntötters belegt auch eine Untersuchung mit Daten aus sechs europäischen Neuntöterpopulationen: In vier der sechs untersuchten Populationen waren die Brutbestände umso höher, je grösser die Niederschlagsmenge in den Durchzugsgebieten im östlichen Sahel und in den Überwinterungsgebieten im südlichen Afrika im Herbst und Winter zuvor gewesen waren (Pasinelli et al. 2011b). Die Brutbestände korrelierten hingegen nicht mit den Umweltbedingungen im Brutgebiet.

3.3. Abwanderung aus der Ramoscher Population

Aus den gesammelten Daten lässt sich die Wahrscheinlichkeit, dass sich ein überlebendes Individuum im nächsten Jahr ausserhalb des Studiengebiets ansiedelt (Emigrationswahrscheinlichkeit), nicht direkt schätzen. Das Populationsmodell berücksichtigt die Emigration insofern, als sie in der Schätzung der Überlebensrate einbezogen ist, d.h. es wird die Wahrscheinlichkeit geschätzt, dass ein Individuum ein Jahr überlebt und sich im Studiengebiet ansiedelt (lokale Überlebensrate). Es ist jedoch möglich, die Emigration für beide Geschlechter und Altersklassen durch Hochrechnungen und vereinfachende Annahmen grob abzuschätzen. Schaub & Royle (2014) konnten mit einem neu entwickelten räumlich-expliziten Fang-Wiederfangmodell die lokale Überle-

bensrate in ihre Komponenten «wahre Überlebensrate» und «Abwanderung» auftrennen. Sie benutzten die Fang-Wiederfangdaten der adulten Neuntöter aus Ramosch und schätzten die jährlichen wahren Überlebensraten (s) auf 0,62 (σ) und 0,60 (φ). Die lokalen Überlebensraten (ϕ) waren tiefer (Tab. 2) und somit siedelten sich schätzungsweise 19 % der überlebenden adulten σ und 28 % der adulten φ ausserhalb des Studiengebietes an ($1-\phi/s$). Die mittlere Populationswachstumsrate (λ) betrug 0,93. Geht man von der wahren Überlebensrate der σ aus (s_{ad}), so lässt sich errechnen, wie gross die Jugendüberlebensrate der σ (s_{juv}) sein müsste, wenn es keine Immigranten gäbe und die Population den gleichen Trend hätte ($s_{juv} = 2(\lambda - s_{ad})/f$). Diese müsste dann 0,22 betragen und dürfte nahe der wahren Überlebensrate liegen. Da die lokale Überlebensrate 0,15 betrug, können wir schliessen, dass sich ungefähr 32 % der lokal geborenen σ nicht im Untersuchungsgebiet angesiedelt haben. Für die φ bekommen wir mit der analogen Rechnung eine wahre Überlebensrate von 0,23, und somit dürften 60 % der lokal geborenen φ abgewandert sein. Diese Hochrechnungen sind sicherlich relativ grob, aber sie zeigen trotzdem wichtige Tatsachen: Abwanderung aus der Ramoscher Neuntöterpopulation scheint häufig vorzukommen, und sie ist bei Jungvögeln grösser als bei Adulten und bei σ tiefer als bei φ . Diese Befunde decken sich mit empirischen Studien zu Dispersionsprozessen in Neuntöterpopulationen (Jakober & Stauber 1987, Simek 2001, Pasinelli et al. 2007). Somit ist klar, dass die Population nicht nur Immigranten braucht, um langfristig konstant zu bleiben, sondern sie produziert gleichzeitig auch Emigranten, die wichtig für das Bestehen von anderen Populationen sein können (Runge et al. 2006). Diese gegenseitigen Abhängigkeiten sind typisch für viele Vogelpopulationen (Franklin et al. 2004, Schaub et al. 2006, 2012, 2013, Mayer et al. 2009, Pasinelli et al. 2011a). Die Stärke dieser Abhängigkeiten hängt zu einem wesentlichen Teil mit der räumlichen Skala zusammen, auf der die Populationen studiert werden. Je grösser diese Räume sind, desto geringer werden die Abhängigkeiten (Thomas & Kunin 1999, Lambrechts et al. 2000, Hixon et al. 2002).

Schutzbemühungen müssen sich über so grosse Räume erstrecken, dass die eingeschlossenen Populationen selbsterhaltend sind. Die Grösse sich selbsterhaltender Einheiten ist zwar bisher weitgehend unbekannt, dürfte aber auf Grund der zahlreichen lokalen Studien deutlich grösser sein als allgemein angenommen.

Dank. Markus Leuenberger (†) und Peter Lustenberger halfen bei der Feldarbeit mit. Tobias Roth, Nicolas Strebel, Christian Marti und Peter Knaus danken wir für hilfreiche Kommentare zum Manuskript.

Zusammenfassung

Veränderungen der Populationsgrösse einer Art werden durch die vier demografischen Schlüsselgrössen Fekundität («Bruterfolg»), Überleben, Emigration und Immigration bestimmt. Trotz ihrer Bedeutung für die Ökologie und den Naturschutz sind diese Schlüsselgrössen mit Ausnahme der Fekundität für viele Arten noch kaum bekannt. Mit Hilfe eines integrierten Populationsmodells schätzten wir die Überlebensrate, den Bruterfolg, die Immigrationsrate und die Zusammensetzung hinsichtlich Altersklassen und Geschlecht einer in Ramosch (Kanton Graubünden) von 1988 bis 1992 intensiv untersuchten Population des Neuntötters *Lanius collurio*. Die Anzahl Brutpaare schwankte zwischen 58 und 99. Die lokalen Überlebensraten variierten wenig über die Zeit und betrugen im Mittel für junge σ 0,15 (95%-Vertrauensintervall: 0,08–0,31), für junge φ 0,09 (0,06–0,12), für adulte σ 0,50 (0,42–0,59) und für adulte φ 0,43 (0,32–0,54). 38 % aller Brutpaare ($n = 348$) waren erfolglos, die mittlere Anzahl Flügglinge pro Brutpaar variierte zwischen 2,48 (2,14–2,83) im Jahr 1990 und 3,54 (3,08–4,03) im Jahr 1988. Die mittlere Immigrationsrate der φ war mit 0,36 (0,09–0,66) höher als jene der σ mit 0,23 (0,01–0,49). Bei den φ waren die relativen Anteile von Immigranten (42 %) und überlebenden Adulten (46 %) im Mittel fast gleich, der Anteil der lokalen Rekruten deutlich tiefer (12 %). Bei den σ stellten die überlebenden Adulten den grössten relativen Anteil dar (56 %), gefolgt von den Immigranten (25 %) und den lokalen Rekruten (19 %). Diese Neuntöterpopulation war somit demografisch offen und erhielt Individuen aus anderen Populationen, zu denen sie wohl gleichzeitig auch Emigranten beisteuerte. In der Diskussion vergleichen wir unsere Resultate unter anderem mit einer Studie aus Göppingen (D), die mit sehr ähnlichen Methoden untersucht und ausgewertet worden war.

Literatur

ABADI, F., O. GIMENEZ, R. ARLETTAZ & M. SCHAUB (2010a): An assessment of integrated population

- models: bias, accuracy, and violation of the assumption of independence. *Ecology* 91: 7–14.
- ABADI, F., O. GIMENEZ, H. JAKOBER, W. STAUBER, R. ARLETTAZ & M. SCHAUB (2012): Estimating the strength of density dependence in the presence of observation errors using integrated population models. *Ecol. Mod.* 242: 1–9.
- ABADI, F., O. GIMENEZ, B. ULLRICH, R. ARLETTAZ & M. SCHAUB (2010b): Estimation of immigration rate using integrated population modeling. *J. Appl. Ecol.* 47: 393–400.
- ALTWEGG, R., A. JENKINS & F. ABADI (2014): Nest-boxes and immigration drive the growth of an urban Peregrine Falcon *Falco peregrinus* population. *Ibis* 156: 107–115.
- BESBEAS, P., S. N. FREEMAN, B. J. T. MORGAN & E. A. CATCHPOLE (2002): Integrating mark-recapture-recovery and census data to estimate animal abundance and demographic parameters. *Biometrics* 58: 540–547.
- BROOKS, S. P. (2003): Bayesian computation: a statistical revolution. *Phil. Trans. R. Soc. A* 361: 2681–2697.
- BROWN, J. L. & M. W. COLLOPY (2013): Immigration stabilizes a population of threatened cavity-nesting raptors despite possibility of nest box imprinting. *J. Avian Biol.* 44: 141–148.
- CASWELL, H. (2001): Matrix population models. Construction, analysis, and interpretation. Sinauer, Sunderland.
- DE VALPINE, P. & A. HASTINGS (2002): Fitting population models incorporating process noise and observation error. *Ecol. Monogr.* 72: 57–76.
- ELLISON, A. M. (2004) Bayesian inference in ecology. *Ecol. Lett.* 7: 509–520.
- FRANKLIN, A. B., R. J. GUTIERREZ, J. D. NICHOLS, M. E. SEAMANS, G. C. WHITE, G. S. ZIMMERMAN, J. E. HINES, T. E. MUNTON, W. S. LAHAYE, J. A. BLAKESLAY, G. N. STEGER, B. R. NOON, D. W. H. SHAW, J. J. KEANE, T. L. McDONALD & S. BRITTING (2004): Population dynamics of the California spotted owl (*Strix occidentalis occidentalis*): a meta-analysis. *Ornithol. Monogr.* 54: 1–54.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N. & K. M. BAUER (1993): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bd. 13 (Passeriformes 4. Teil). Aula, Wiesbaden. (*Lanius collurio* S. 1140–1220)
- GODLAWSKI, A. & W. MEISSER (2008): The influence of territory characteristics and food supply on the breeding performance of the Red-backed Shrike (*Lanius collurio*) in an extensively farmed region of eastern Poland. *Ecol. Res.* 23: 347–353.
- GRÖTAN, V., B. E. SÆTHER, S. ENGEN, J. H. VAN BALEN, A. C. PERDECK & M. E. VISSER (2009): Spatial and temporal variation in the relative contribution of density dependence, climate variation and migration to fluctuations in the size of great tit populations. *J. Anim. Ecol.* 78: 447–459.
- HIXON, M. A., S. W. PACALA & S. A. SANDIN (2002): Population regulation: historical context and contemporary challenges of open vs. closed systems. *Ecology* 83: 1490–1508.
- JAKOBER, H. & W. STAUBER (1987): Dispersionsprozesse in einer Neuntötter-Population. *Beih. Veröff. Nat.schutz. Landsch.pflege Baden-Württ.* 48: 119–130.
- JAKOBER, H. & W. STAUBER (2004): Ergebnisse einer langjährigen Populationsuntersuchung am Neuntötter (*Lanius collurio*). *Mitt. Ver. Sächs. Ornithol.* 9: 307–315.
- KÉRY, M. & M. SCHAUB (2012): Bayesian population analysis using WinBUGS. A hierarchical perspective. Academic Press, Waltham.
- KOHLI, L. & S. BIRRER (2003): Verflogene Vielfalt im Kulturland – Zustand der Lebensräume unserer Vögel. Avifauna Report 2. Schweizerische Vogelwarte, Sempach.
- LAMBRECHTS, M. M., M. E. VISSER & N. VERBOVEN (2000): Consequences of dispersal for the quantitative study of adaptation in small-scale plots: a case study of an avian island population. *Ecography* 23: 525–530.
- LANDE, R. (1993): Risks of population extinction from demographic and environmental stochasticity and random catastrophes. *Amer. Nat.* 142: 911–927.
- 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. *Ecol. Monogr.* 62: 67–118.
- LEFKOVITCH, L. P. (1965): The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrics* 21: 1–18.
- LESLIE, P. H. (1945): On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika* 33: 183–212.
- LUNN, D. J., A. THOMAS, N. BEST, D. SPIEGELHALTER (2000): WinBUGS – A Bayesian modelling framework: concepts, structure, and extensibility. *Stat. Comput.* 10: 325–337.
- 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.
- MAYER, C., K. SCHIEGG & G. PASINELLI (2009): Patchy population structure in a short-distance migrant: evidence from genetic and demographic data. *Mol. Ecol.* 18: 2353–2364.
- MÜLLER, M. & U. LEUGGER (1998): Neuntötter – Piegrüchle écorcheur (*Lanius collurio*). S. 468–469 in: H. SCHMID, R. LUDER, B. NAEF-DAENZER, R. GRAF & N. ZBINDEN (Hrsg.): Schweizer Brutvogelatlas: Verbreitung der Brutvögel in der Schweiz und im Fürstentum Liechtenstein 1993–1996. Schweizerische Vogelwarte, Sempach.
- MÜLLER, M., G. PASINELLI, K. SCHIEGG, R. SPAAR & L. JENNI (2005): Ecological and social effects on reproduction and local recruitment in the red-backed shrike. *Oecologia* 143: 37–50.
- NICHOLS, J. D., W. L. KENDALL, J. E. HINES & J. A. SPENDELOW (2004): Estimation of sex-specific survival from capture-recapture data when sex is not always known. *Ecology* 85: 3192–3201.

- PASINELLI, G., M. MÜLLER, M. SCHAUB & L. JENNI (2007): Possible causes and consequences of philopatry and breeding dispersal in red-backed shrikes *Lanius collurio*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 61: 1061–1074.
- PASINELLI, G., J. P. RUNGE & K. SCHIEGG (2011a): Source-sink status of small and large wetland fragments and growth rate of a population network. S. 216–238 in: J. LIU, V. HULL, A. T. MORZILLO & J. A. WIENS (eds): Sources, sinks and sustainability. Cambridge University Press, Cambridge.
- PASINELLI, G., M. SCHAUB, G. HÄFLIGER, M. FREY, H. JAKOBER, M. MÜLLER, W. STAUBER, P. TRYJANOWSKI, J.-L. ZOLLINGER & L. JENNI (2011b): Impact of density and environmental factors on population fluctuations in a migratory passerine. *J. Anim. Ecol.* 80: 225–234.
- REINSCH, A. (1986): Lebensräume, Verbreitung und Bestandentwicklung des Neuntötters in Bayern. *Laufener Seminarbeiträge* 5/86: 11–15.
- ROOS, S. & T. PÄRT (2004): Nest predators affect spatial dynamics of breeding red-backed shrikes (*Lanius collurio*). *J. Anim. Ecol.* 73: 117–127.
- RUDIN, M. (1990): Bruterfolg und Fütterungsverhalten des Neuntötters in der Nordwestschweiz. *Ornithol. Beob.* 87: 243–252.
- RUNGE, J. P., M. C. RUNGE & J. D. NICHOLS (2006): The role of local populations within a landscape context: defining and classifying sources and sinks. *Amer. Nat.* 167: 925–938.
- SCHAUB, M. (2012): Populationsbiologie als zentrales Element der Naturschutzforschung. *Ornithol. Beob.* 109: 185–200.
- SCHAUB, M. & F. ABADI (2011): Integrated population models: A novel analysis framework for deeper insights into population dynamics. *J. Ornithol.* 152: S227–S237.
- SCHAUB, M., A. AEBISCHER, O. GIMENEZ, S. BERGER & R. ARLETTAZ (2010): Massive immigration balances high human induced mortality in a stable eagle owl population. *Biol. Cons.* 143: 1911–1918.
- SCHAUB, M. & F. AMANN (2001): Saisonale Variation der Überlebensraten von Sumpfmöven *Parus palustris*. *Ornithol. Beob.* 98: 223–235.
- SCHAUB, M., H. JAKOBER & W. STAUBER (2011): Demographic response to environmental variation in breeding, staging and non-breeding areas in a migratory passerine. *Oecologia* 167: 445–459.
- SCHAUB, M., H. JAKOBER & W. STAUBER (2013): Strong contribution of immigration to local population regulation: evidence from a migratory passerine. *Ecology* 94: 1828–1838.
- SCHAUB, M., T. S. REICHLIN, F. ABADI, M. KÉRY, L. JENNI & R. ARLETTAZ (2012): The demographic drivers of local population dynamics in two rare migratory birds. *Oecologia* 168: 97–108.
- SCHAUB, M. & J. A. ROYLE (2014): Estimating true instead of apparent survival using spatial Cormack-Jolly-Seber models. *Meth. Ecol. Evol.* 5: 1316–1326.
- SCHAUB, M., B. ULLRICH, G. KNÖTZSCH, P. ALBRECHT & C. MEISSER (2006): Local population dynamics and the impact of scale and isolation: a study on different little owl populations. *Oikos* 115: 389–400.
- SIMEK, J. (2001): Patterns of breeding fidelity in the red-backed shrike (*Lanius collurio*). *Ornis Fenn.* 106: 114.
- STAUBER, W. & B. ULLRICH (1970): Der Einfluss des nasskalten Frühjahrs 1969 auf eine Population des Rotrückenvürgers und des Rotkopfvürgers in Südwestdeutschland. *Vogelwelt* 91: 213–222.
- STURTZ, S., U. LIGGES & A. GELMAN (2005): R2WinBUGS: a package for running WinBUGS from R. *J. Stat. Softw.* 12: 1–16.
- THOMAS, C. D. & W. E. KUNIN (1999): The spatial structure of populations. *J. Anim. Ecol.* 68: 647–657.
- TÖTTRUP, A. P., R. H. G. KLAASSEN, M. W. KRISTENSEN, R. STRANDBERG, Y. VARDANIS, A. LINDSTRÖM, C. RAHBK, T. ALERSTAM & K. THORUP (2012): Drought in Africa caused delayed arrival of European songbirds. *Science* 338: 1307.
- TRYJANOWSKI, P., S. KUZNIAK & B. DIEHL (2000): Does breeding performance of Red-backed Shrike *Lanius collurio* depend on nest site selection? *Ornis Fenn.* 77: 134–141.
- WILLIAMS, B. K., J. D. NICHOLS & M. J. CONROY (2002): Analysis and management of animal populations. Academic Press, San Diego.

Manuskript eingegangen 13. Dezember 2013
Bereinigte Fassung angenommen 3. April 2014