

Die Lebensdauer des Stares

Von David Lack, Edward Grey Institute of Field Ornithology, Oxford
und Alfred Schifferli, Vogelwarte Sempach

Einleitung

Wiederfunde im Nest beringter Jungvögel häufiger Arten bilden ein Material, aus dem überaus interessante und wichtige Erkenntnisse gewonnen werden können. In früheren Arbeiten (1943, 1946) zeigte Lack, wie das mittlere Alter eines Vogels anhand von Ringfunden annähernd ermittelt werden kann. Wir verwenden auch hier diese Methode für Stare (*Sturnus vulgaris* L.), die in der Schweiz beringt wurden. Die Untersuchung erfasst nur vor dem Herbst 1938 beringte Individuen, da von den später beringten noch Rückmeldungen zu erwarten sind. Um die englische und die schweizerische Population miteinander vergleichen zu können, ist das englische Ringfundmaterial nestjung beringter Stare unter Einschluss der Daten bis zum Herbst 1938 neu bearbeitet worden.

In einer ausgeglichenen Population ist die Zahl der jährlichen Todesfälle gleich gross wie die Zahl der Geburten. Wenn auch der Star in der Schweiz und in England zugenommen hat, verlief diese Zunahme wahrscheinlich zu langsam, um das Populationsgleichgewicht merklich zu beeinflussen. Nun macht der Star in der Schweiz mehr und grössere Bruten als in Grossbritannien, und es stellt sich die Frage, ob die Sterblichkeit in der Schweiz entsprechend höher sei als in Grossbritannien, wie man vermuten möchte.

Vermehrungsrate

Aus der Schweiz sind recht wenig Aufzeichnungen über die Gelegegrösse des Stars vorhanden, und die englischen Angaben sind noch nicht umfassend genug. Immerhin geht aus einer Studie von Lack (im Druck) hervor, dass die Mortalität von Eiern und Nestjungen bei verschiedenen grossen Bruten gleich gross und somit die Grösse der Brut der Gelegegrösse proportional ist. Zahlen über Brutgrössen konnten wir den Ringlisten entnehmen. Das in Tab. 1 vereinigte Material zeigt deutlich, dass die Bruten in der Schweiz grösser sind als in England. Diese Feststellung gilt sowohl für die erste Brut wie für die späten Bruten, und zudem sind Spätbruten in der Schweiz häufiger als in Grossbritannien. Unter diese «Spätbruten» fallen wahrscheinlich nicht nur reguläre Zweitbruten, sondern auch einige Erstbruten einjähriger Vögel. Ein sehr grobes Mass zum Vergleich der Vermehrungsrate in den beiden Gebieten erhält man auf folgende Weise: Zur mittleren Grösse der Erstbrut addiert man einen Wert, den man erhält, indem die mittlere Grösse der Spätbrut mit der Verhältniszahl der Spät- zu den Erstbruten multipliziert wird (siehe Tab. 1). Danach verhält sich die Jungenproduktion in der

Schweiz zu derjenigen in England wie 1 : 0.8 (d. h. 5.83 : 4.65). Diese Zahlen sind nur grobe Werte, und es sollten eingehende brutbiologische Studien ausgeführt werden, um genauere Ergebnisse zu erhalten.

Tabelle 1 Grösse der Bruten — *Brood-size*

Brutgrösse <i>Brood-size</i>	Im Mai beringte Bruten <i>No. of broods ringed in May</i>		Im Juni/Juli beringte Bruten <i>No. of broods ringed in June and July</i>	
	Schweiz <i>Switzerland</i>	England <i>Britain</i>	Schweiz <i>Switzerland</i>	England <i>Britain</i>
1	65	?	44	?
2	164	255	96	120
3	426	455	254	191
4	989	734	391	165
5	1235	596	285	54
6	526	133	73	7
7	93	13	7	1
8	15	—	—	—
9	2	—	—	—
10	1	—	—	—
Total	3516	2186	1150	538
Mittl. Brutgr. <i>Average size of brood</i>	4.5	3.9	4.0	3.0

Verhältnis Spät- zu Frühbruten:
Ratio of number late to early broods:

Schweiz 33% England 25%

Jungenproduktion:
Apparent productivity:

» 5.83 » 4.65

Verhältniszahl der Jungenproduktion:
Ratio of productivity:

» 1.0 » 0.8

Anmerkungen: 1. Im englischen Material lässt sich die Anzahl der Einerbruten nicht ermitteln. Bei der Berechnung der mittleren Brutgrösse wurde ein Annäherungswert für die vermutliche Anzahl Einerbruten eingesetzt.

2. Jungenproduktion = mittlere Grösse der Maibrut + mittlere Grösse der Spätbrut × % der Spätbruten, d. h.: Schweiz: $4.5 + 0.33 \times 4.0 = 5.83$. England: $3.9 + 0.25 \times 3.0 = 4.65$.

Sterblichkeit der Altvögel

Frühere Untersuchungen (Lack 1946) ergaben, dass bei kleinen Sperlingsvögeln, wozu auch der Star zu rechnen ist, die Sterblichkeit bei Jungvögeln bis etwa zum ersten Januar ihres Lebens grösser ist als bei Altvögeln, später aber nicht mehr. Die mittlere jährliche Adult-Mortalität ist also vom 1. Januar bis zum 31. Dezember zu berechnen, wie dies in Tab. 2 gemacht wurde. Sie beträgt, wie Tab. 2 zeigt, in der Schweiz 63% und in England 52%. Entsprechend diesem Unterschied liegt die Lebenserwartung, vom 1. Januar an gerechnet, für einen Star in der Schweiz bei 1.1 Jahren verglichen mit 1.4 Jahren in England. Die Unterschiede sind statistisch gesichert.

Zu den nestjung beringten Staren kommen in der Schweiz noch viele Fänglinge, die meist im Spätherbst beringt worden sind. Nach den Ringfunden gehören die meisten dieser Stare zur schweize-

rischen Brutpopulation, ein Teil aber stammt aus Nordost-Europa. Die Daten über die Mortalität dieser Stare, deren Alter bei der Beringung ungewiss ist, sind in der rechten Kolonne der Tab. 2 zusammengestellt. Die mittlere jährliche Todesrate beträgt für sie 58% und ihre Lebenserwartung 1.2 Jahre, d. h. die Todesrate ist etwas geringer und die Lebenserwartung um wenig höher als bei den nestjung beringten schweizer Staren. Die Differenz mag vielleicht teilweise zufällig entstanden, kann aber auch durch den Anteil nordöstlicher Stare bedingt sein.

Tabelle 2 Alter jungberingter Stare — *Age of Starlings ringed as Young*
(Vom 1. Januar des ersten Lebensjahres an gerechnet; Funde vor diesem Datum sind nicht berücksichtigt)

Jahr (1. 1.—31. 12.) Year	Anzahl tot gefunden — <i>Number found dead</i> :		
	Engl. Jungvögel <i>British young</i>	Schweiz. Jungvögel <i>Swiss young</i>	Schweiz. Fänglinge unbekannten Alters <i>Swiss trapped of unknown age</i>
1.	97	187	80
2.	53	84	30
3.	22	22	17
4.	18	8	11
5.	3	4	1
6.	3	—	—
8.	1	—	—
11.	—	1	—
Total	197	306	139
Mittlere jährliche Todesrate <i>Average annual mortality</i>	52%	63%	58%
Mittleres Alter (= Lebenserwartung am 1. 1.) <i>Average age at death (= expectation of further life on Jan. 1st)</i>	1.4 Jahre	1.1 Jahre	1.2 Jahre

Anmerkung: Wenn man mit D1, D2, D3, ... die Anzahl der jedes Jahr tot gefundenen Vögel bezeichnet, so ist die mittlere jährliche Todesrate = $\frac{D1+D2+D3 \dots}{D1+2D2+3D3 \dots}$

Etwas einfacher ist die Sterblichkeit im 1. Jahr zu berechnen. Sie beträgt 49% für englische Jungvögel, 61% für schweizerische Jungvögel und 58% für schweizerische Fänglinge.

Sterblichkeit der Jungvögel

Von den 592 Ringfunden schweizerischer Jungstare stammen 433 aus dem ersten Jahr, was eine Todesrate von 73% im ersten Lebensjahr ergibt. Die Sterblichkeit ist also in der Jugend deutlich höher als im Alter, wo sie 63% beträgt (siehe Tab. 2). Zum gleichen Ergebnis führen die englischen Ringfunde. In England beträgt die Todesrate 66% für juvenile und 52% für adulte Stare.

In den früheren Arbeiten *Lacks* fehlen Zahlen über die Todesrate im ersten Lebensjahr, da Funde in den zwei ersten Lebensmonaten nach dem Ausfliegen aus bestimmten Gründen von der Bearbeitung ausgeschlossen wurden. In England stammen nämlich die meisten Rückmeldungen aus dieser Periode vom Beringer selbst, der oft nach toten Vögeln besonders Ausschau hält. Es war daher anzunehmen, dass der Prozentsatz tot gefundener Stare dadurch beeinflusst, d. h. zu hoch sei. Immerhin braucht dies nicht notwendigerweise so zu sein, und wir geben nun hier die Zahlen für die englischen Stare zum Vergleich mit den schweizerischen Verhältnissen. Für die schweizerischen Funde sind keine einschränkenden Vorbehalte zu machen, da die wenigsten vom Beringer selbst gemeldet wurden.

Tabelle 3 Sterblichkeit, vom Beringungsdatum an gerechnet —
Mortality from date of ringing

Jahr (1. 6.—31. 5.) Year	Anzahl tot gefunden — Number found dead:	
	Schweiz Switzerland	England Britain
1.	433	261
2.	97	75
3.	45	26
4.	8	23
5.	7	6
6.	1	3
7.	—	—
8.	—	1
12.	1	—
Total	592	394
Todesrate im 1. Lebens- jahr Mortality in 1st year	73 %	66 %
Mittlere jährliche Todes- rate nach dem 1. Jahr Average annual mortality after 1st year	62 %	55 %

Anmerkungen: 1. Das 1. Jahr ist vom Beringungsdatum bis zum 31. Mai des folgenden Jahres gerechnet.

2. Die mittlere jährliche Todesrate nach dem 1. Jahr ist wie in Tabelle 2 berechnet, nämlich $\frac{D2+D3+D4 \dots}{D2+2D3+3D4 \dots}$.

In Tab. 3 wurde nicht nur die Todesrate im ersten Lebensjahr, die uns hier speziell interessiert, sondern auch für jedes folgende Jahr ermittelt. Wird aus diesen Angaben die mittlere jährliche Adult-Mortalität berechnet, so erscheinen etwas andere Werte als in Tab. 2, nämlich 62% für schweizerische und 55% für englische Stare. Diese Unterschiede sind wohl zufälliger Natur; die in Tab. 2 angeführten Werte dürften der Wirklichkeit näher kommen, da sie auf einem grösseren Materiale fussen.

Die erhöhte Sterblichkeit der Jungstare lässt sich besonders anschaulich darstellen, wenn man die Ringfunde nach Monaten getrennt untersucht, wie es in Tab. 4 geschehen ist. Die Methode ist früher beschrieben worden (Lack 1946). Es handelt sich um Folgendes: Man nimmt z. B. nur die Rückmeldungen der Monate Juni und Juli und bestimmt dann den Anteil der Jungvögel am Total dieser Rückmeldungen. Entsprechend verfährt man für jede spätere Periode von 2–3 Monaten. Man findet dann, dass der Anteil der Jungvögel an der Gesamtzahl tot gemeldeter Staren fortschreitend zurückgeht, oder anders ausgedrückt, dass die Jungvögel in den ersten Monaten nach dem Ausfliegen ihre Lebensaussichten mit zunehmendem Alter immer mehr verbessern. Offenbar lernen sie nur allmählich den vielen Gefahren zu entgehen, die ihr Leben bedrohen. Eine ähnliche Verbesserung der Lebensaussichten mit zunehmendem Alter wurde bei allen Arten gefunden, die bisher daraufhin untersucht worden sind.

Tabelle 4 Sterblichkeit der Jungstare — *Juvenile Mortality*

Periode <i>Period</i>	Anzahl tot gefunden Number found dead in:		% tot im 1. Jahr % dead in 1st year
	Total <i>all years</i>	im 1. Jahr <i>1st year</i>	
1. Schweiz — <i>Switzerland</i>			
Juni—Juli	104	83	} 82%
August—Sept.	69	56	
Oktober	85	73	
Nov.—Dez.	105	74	70%
Januar—März	168	105	62%
2. England — <i>Britain</i>			
Juni—Juli	159	143	90%
August—Okt.	51	34	67%
Nov.—Dez.	45	21	47%

Erhaltung und Erneuerung der Population

Aus dem in Tab. 2 zusammengestellten Material ergibt sich, dass die mittlere Lebensdauer einer Art in zwei Gebieten verschieden sein kann. Es ist dies einer der ersten Fälle, in denen ein solcher Nachweis gelungen ist, und unsere Vermutung, dass die Starensterblichkeit in der Schweiz höher sein müsse als in England, erwies sich als berechtigt. Der Unterschied in den Todesraten der Altvögel (63: 52) ist ungefähr gleich gross wie der Unterschied in der Jungenproduktion beider Populationen (5.83 : 4.65). Daneben ist die höhere Sterblichkeit der Jungvögel in der Schweiz gegenüber England zu berücksichtigen. Will man die Populationsbewegung als Ganzes — also die Erhaltung und Erneuerung des Bestandes —, rechnerisch vollständig erfassen, so sind noch zwei weitere Faktoren einzubeziehen,

die in unserem Gebiet leider noch nicht zahlenmässig untersucht worden sind.

1. Unsere Erhebungen über die Jungenproduktion berücksichtigen diejenigen Bruten nicht, welche zugrunde gingen, bevor die Jungen beringt werden konnten. In Holland gingen von 2185 Starengelegen 187 oder 8.5% ganz verloren (*Lack*, im Druck: Bearbeitung des Materials von *H. N. Kluijver*). Weder für die Schweiz noch für Grossbritannien sind entsprechende Angaben erhältlich. — 2. Wie *Kluijver* (1935) feststellte, brüteten in zwei Beobachtungsjahren von 38 einjährigen Staren nur 17, die anderen erst in späteren Jahren. Auch hierüber sind weder aus der Schweiz noch aus Grossbritannien Zahlen erhältlich, und diejenigen von *Kluijver* fussen auf einem sehr kleinen Material. Ferner ist nicht bekannt, wie weit das Nichtbrüten einjähriger Vögel als arteigene biologische Eigenschaft zu bewerten ist, und wie weit es mit einer Knappheit an Nistgelegenheiten zusammenhängt.

Benützt man die hier mitgeteilten approximativen Werte der Vermehrungsrate (Jungenproduktion), des Prozentsatzes nichtbrütender Vögel, der Verluste ganzer Bruten, der Todesrate der Jung- und Altvögel, so kann die Bilanz zwischen der Anzahl der jährlich erzeugten Jungen und der Anzahl der Todesfälle aufgestellt werden. Solche Berechnungen hier anzustellen erscheint uns aber müssig, solange die erwähnten Lücken unserer gegenwärtigen Kenntnisse nicht ausgefüllt sind.

Vorbehalte

Wir dürfen nicht vergessen, dass diese und ähnliche Untersuchungen über die Lebensdauer auf dem kleinen Prozentsatz beringter Vögel beruhen, die tot gefunden wurden; beim Star liegt dieser z. B. zwischen 1 und 2%. Diese kleine Auswahl, so nehmen wir an, stellt in ihrem Altersaufbau das treue Abbild der Gesamtpopulation dar. Für manche Art mag dies zutreffen, wenigstens annäherungsweise. Es muss aber auch auf einige Fehlerquellen aufmerksam gemacht werden, die das Ergebnis verfälschen können.

1. Im Alter mag mancher Ring durch Abnutzung verloren gehen. Man kennt dies bei Meervögeln, deren Ringe unter der korrosiven Einwirkung des Seewassers leiden. Solche Ringverluste haben zur Folge, dass ältere Individuen in der Gesamtzahl der Rückmeldungen verhältnismässig zu schwach vertreten sind. Das mittlere Alter wird infolgedessen zu niedrig eingeschätzt. — 2. Jungvögel sind leichter zu schießen als erfahrene Alte. Betreffen also die Ringfunde hauptsächlich erlegte Vögel, so kann das mittlere Alter der zurückgemeldeten Individuen niedriger sein als bei der gesamten Population. — 3. Fehler können auch entstehen, wenn die Mehrzahl der Jungvögel anderswo überwintert als die Altvögel, da aus manchen Gegenden mehr Ringfunde gemeldet werden als aus anderen. Bei verschiedenen englischen Vogelarten wandern z. B. im Herbst bedeutend mehr Junge

als Alte nach dem Süden. In England aber ist die Wahrscheinlichkeit, dass ein Vogel mit einem englischen Ring gefunden und gemeldet wird, grösser als im Ausland. Bei solchen Arten kann es also unter den Rückmeldungen verhältnismässig zu wenig Jungvögel haben, und man erhält dann ein zu hohes Durchschnittsalter. — Wir wissen nicht, ob diese Umstände bei unserem Starenmaterial eine Rolle spielen und in welchem Masse die Untersuchungsergebnisse durch sie beeinflusst werden.

Andere Arten

Untersuchungen am Kiebitz (*Vanellus vanellus*) von Lack (1943, 1946) und von Kraak, Rinkel und Hoogerheide (1940) ergaben für England eine mittlere Todesrate von 33% gegenüber 40% in ganz Europa. Da der Kiebitz in ganz Europa normalerweise 4 Eier legt, deutet die geringere Sterblichkeit in England darauf hin, dass dort entweder weniger Bruten im Jahr aufkommen, oder dass die Sterblichkeit der Jungvögel höher ist als auf dem Festland. Andernfalls würde sich die Population nicht im Gleichgewicht befinden.

Nach Lack (1948) ist es auch sehr wahrscheinlich, dass beim Rotkehlchen (*Erithacus rubecula*) die jährliche Todesrate in Fennoskandien höher ist als in England. Die durchschnittliche Gelegegrösse dieser Art ist in Fennoskandien ebenfalls grösser als in England, hingegen fehlt es noch an Material über die Zahl der Jahresbruten und über die Sterblichkeit der Jungvögel. Entsprechende Studien an anderen Arten wären von grösstem Interesse.

English summary

1. The Starling (*Sturnus vulgaris*) raises rather larger and rather more broods per year in Switzerland than in Britain, productivity in the two regions being roughly in the proportion of 1.0:0.8 (see Table 1).

2. The average annual mortality for adult Starlings is correspondingly higher in Switzerland than in Britain, for the former being 63%, for the latter 52% per annum. These data are obtained from recoveries of individuals ringed as young. Starlings trapped in Switzerland in autumn (most of which are of Swiss breeding stock, though some come from further north) also have a higher annual mortality than British birds (see Table 2).

3. The expectation of further life (or average age at death) of an adult Starling is about 1.1 years in Switzerland and about 1.4 years in Britain (Table 2).

4. Juvenile mortality is proportionately higher than that of adults (Table 3), and there is a progressive improvement as the juveniles grow older (Table 4).

5. Only 1—2% of the Starlings ringed as nestlings are recovered, and possible sources of bias in the recovered sample are discussed.

6. Regional differences in survival are mentioned for Lapwing (*Vanellus vanellus*) and Robin (*Erithacus rubecula*).

Literatur:

Kluijver H. N. (1933): Bijdrage tot de Biologie en de Ecologie van den Spreeuw ... Versl. en Meded. Plantenziektenk. Dienst Nr. 69.

- (1935): Waarnemingen over de levenswijze van den Spreeuw... *Ardea* 24: 133—166.
- Kraak W. K., Rinkel G. L. and Hoogerheide, J.* (1940): Oecologische bewerking van de Europese ringgegevens van de Kievit (*Vanellus vanellus* [L]) *Ardea* 29: 151—175.
- Lack D.* (1943): The age of some more British birds. *Brit. Birds* 36: 193—197, 214—221.
- (1946): Do juvenile birds survive less well than adults? *Brit. Birds* 39: 258—264.
- (1948): Notes on the ecology of the Robin. *Ibis* 90: 264—267.
- (im Druck): Natural selection and family size in the Starling. *Evolution* (erscheint 1948).

Tagebuchnotizen über die Aufzucht einer Brachschwalbe

Von Max Müller, Basel

Ein längerer Aufenthalt in der Camargue, wozu mich Herr L. Hoffmann in verdankenswerter Weise eingeladen hatte, bot mir Gelegenheit, Brachschwalben, *Glareola pratincola* (L.), in zwei weit auseinanderliegenden Kolonien zu beobachten. Am 1. Juni 1947 entnahm ich einem Nest ein frisch geschlüpftes Brachschwälbchen, um es neben andern Jungvögeln bei mir zu Hause aufzuziehen. Einige Beobachtungen am Jungvogel während der Aufzucht sind in den nachfolgenden Ausführungen dargelegt.

1. Freilandbeobachtungen

Der Brutbiotop der Brachschwalbe scheint in der ganzen Ausdehnung ihres Verbreitungsgebietes sehr einheitlich zu sein. Die Beschreibungen des Brutgebietes aus Ungarn (*Cerva* 1929) und Sind in Vorderindien (*Ticehurst* 1923) passen genau auf die Umgebung der Niststellen in der Camargue. Weite Ebenen mit salzhaltigem, trockenem Tonboden, spärlich mit *Salicornia*- und Strandnelkenstöcken bewachsen, ohne jede sommergrüne Pflanze, das sind die Oertlichkeiten, an denen die Brachschwalbe in kleinen Kolonien brütet. Eingestreute Kuhfladen und Hufspuren von Rindern, aus der letzten Regenzeit herrührend, dazu überall Losungsstellen der Kaninchen, verraten die hier vorkommenden Säugetiere. In den *Salicornia*stöcken brüten gut versteckt vereinzelt Viehstelzen, Brachpieper und Kurzzehlernchen, und in einiger Entfernung ruft der Triel, der hier ebenfalls Brutvogel ist und tagsüber ein recht verstecktes Leben führt.

Dass hier die Brachschwalben sich Nestmulden selber scharren, konnte ich nie sehen. Doch scheinen sie geringe Vertiefungen im Boden für die Ablage der Eier sehr zu bevorzugen. Eier, die auf ganz flachem Boden abgelegt wurden, befinden sich später wie in einer Mulde im ovalen Kranz kleiner hinzugeschobener Gegenstände,