

Entwicklungen in der Telemetrie und ihre Bedeutung für die ornithologische Forschung

Beat Naef-Daenzer



NAEF-DAENZER, B. (2013): The development of radio-telemetry in ornithological science. *Ornithol. Beob.* 110: 307–318.

In 1963 small radio transmitters allowing the tracking of free-ranging animals became available to researchers. The major advantage of radio-telemetry is that individuals can be located independently of visibility conditions. This enables us to collect information not only on the range and resource use of animals but also on survival rates and large-scale movements. This article presents an overview of the systems available today and illustrates their application with examples from research conducted at the Swiss Ornithological Institute.

Beat Naef-Daenzer, Schweizerische Vogelwarte, Seerose 1, CH–6204 Sempach, E-Mail beat.naef@vogelwarte.ch

Die Erfindung des Transistors um 1947 ermöglichte die Entwicklung kleiner, stromsparender elektronischer Schaltungen. Dies war der «Urknall» für die rasante Radiation elektronischer «Spezies», die wir im Alltag kennen. Erstaunlicherweise wurde die Radiotelemetrie – also die Verfolgung von Objekten mit drahtlosen Signalen – schon kurz nach 1950 entwickelt. Zunächst waren unbemannte Raketen, dann Militärpiloten (Barr 1954) Versuchsobjekte, später die bemitleidenswerte Hündin Laika, die 1957 mit dem russischen Satelliten Sputnik II ins All flog.

Die Telemetrie wurde ab 1963 an Wildtieren einsetzbar, als William W. Cochran eine Senderschaltung entwickelte, die mit einem Minimum elektronischer Komponenten und gleichzeitig mit gutem Wirkungsgrad hochfrequente Radiosignale sendete (Cochran & Lord 1963). Dies ermöglichte es, mit verhältnismässig kleinen Batterien eine ausreichende Lebensdauer der Geräte zu erreichen. Seither haben vor allem elektronische Komponenten ständige Verbesserungen und eine ungeahnte Miniaturisierung erfahren, so dass wir heute

auch sehr kleine Tierarten verfolgen und immer neue Einsichten in die Lebensweise von Tieren gewinnen können, die den üblichen Sichtbeobachtungen nicht zugänglich sind.

Dieser Beitrag gibt eine kurze Übersicht über die heute verfügbaren Systeme und deren Möglichkeiten. Im Speziellen stelle ich anhand ausgewählter Beispiele Bereiche vor, in denen Radiotelemetrie ein unentbehrliches Werkzeug für die Erforschung wildlebender Tierarten geworden ist. Auch in der Anwendung der Technik und den Analysemethoden erfolgte eine eindruckliche Entwicklung. Es ist wichtig und interessant, diese Erweiterung der technischen und analytischen «Werkzeugkiste» zu erörtern. Die illustrierenden Beispiele stammen grösstenteils aus der Forschung der Schweizerischen Vogelwarte. Sie decken die vielen Anwendungsbereiche nur unvollständig ab und stammen aus den Bereichen der Lebensraumnutzung und der Populationsdynamik. Andere «klassische» Anwendungen, wie Untersuchungen des Zugverhaltens oder des Austauschs von Tieren in und zwischen Populationen, werden nicht erwähnt.

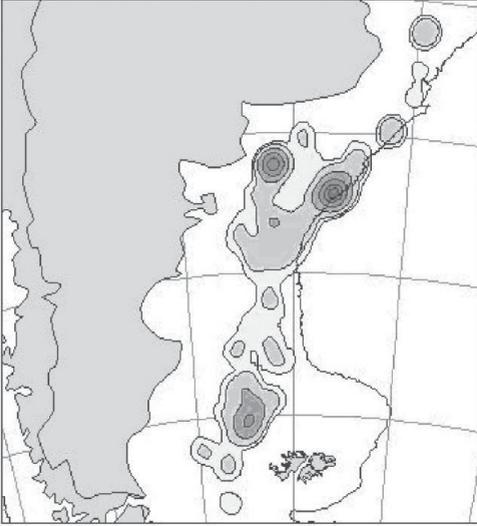


Abb. 1. Aufenthaltsgebiet eines einzelnen Königsalbatrosses *Diomedea sanfordi* ausserhalb der Brutzeit. Die Karte zeigt den Südatlantik und die südliche Hälfte Südamerikas bis zur Magellan-Strasse. Die gestrichelte Linie zeigt die 1000-m-Tiefenlinie im Atlantik. Der Vogel nutzte innerhalb des südlichen Winterhalbjahres eine Fläche von 650000 km² und verschob sich im Lauf der Saison nordwärts. Karte nach Nicholls et al. (2005), ergänzt und verändert. – Range used by one Royal Albatross *Diomedea sanfordi* during southern hemisphere winter. The map shows the southern part of South America. The broken line indicates the 1000 m isobath. The total area used was c. 650000 km².

1. Prinzip und verfügbare Systeme

Die Radiotelemetrie macht Tiere unabhängig von Sichtbedingungen für die Aufnahme von Beobachtungsdaten zugänglich. Bei Arten, die beispielsweise im Wald oder unterirdisch, auf oder im Wasser oder nachtaktiv leben, sind regelmässige Sichtbeobachtungen oft unmöglich. Dies wiederum verhindert es, sehr wichtige biologische Daten zu erheben, beispielsweise zur Raumnutzung, zur Grösse der Wohngebiete, aber auch zu Wanderungen oder Überlebensraten. Ein schönes Beispiel dafür sind die Albatrosse, die mit Ausnahme der Brutzeit auf hoher See leben und riesige Gebiete nutzen. Das Wohngebiet eines einzelnen Königsalbatrosses *Diomedea sanfordi* umfasst die 15-fa-

che Fläche der Schweiz (Nicholls et al. 2005, Abb. 1). Den Vogel ohne technische Hilfsmittel in regelmässigen Abständen wieder zu beobachten, wäre unmöglich.

Das Grundprinzip der Telemetrie ist sehr einfach: An den zu beobachtenden Individuen wird ein kleiner Radiosender so befestigt, dass er sie weder stört noch behindert. Über das ausgestrahlte Signal kann der Träger des Senders im Idealfall jederzeit und überall geortet werden. Zusätzlich können mit dem Signal auch weitere Informationen übertragen werden, beispielsweise über Aktivitäten, physiologische Zustände oder Tod. Selbstverständlich liegen die speziellen Schwierigkeiten bei der Anwendung der Technik in den Einzelheiten. Wie gross oder schwer darf ein Sender maximal sein? Wie kann man sicherstellen, dass die Befestigung der Sender keine negativen Einflüsse auf die Tiere hat? Wie sind die Daten zu erheben, wie auszuwerten? Kann man eine genügende Anzahl Tiere einfangen und den hohen Aufwand für die Datenaufnahme tragen? Diese und ähnliche Fragen werden hier nicht erörtert, sie sind Gegenstand einer recht umfangreichen wissenschaftlichen Literatur (z.B. Kenward 2001 und dort zitierte Literatur, Meyburg & Fuller 2007, Tomkiewicz et al. 2010, Cooke et al. 2013). Die folgenden Abschnitte konzentrieren sich vor allem auf die Palette der verfügbaren Systeme und deren Anwendung zur Beantwortung spezifischer Fragen.

In der Schweiz wurde die Radiotelemetrie ab den frühen Siebzigerjahren zunehmend für Studien an wildlebenden Säugern und Vögeln eingesetzt. Die Arbeitsgruppe von Prof. Glutz von Blotzheim gehörte zu den Pionieren, die die Technik in der Schweizer Forschung etablierten (z.B. Suter 1982, Marti 1985).

1.1. VHF-Radiotelemetrie

Die konventionelle Radiotelemetrie im VHF (Very High Frequency)-Bereich ist auch heute die am weitesten verbreitete Technik. Die Sender strahlen Signale im Bereich von 120–160 MHz ab, ein Frequenzbereich, in dem Kleinstrukturen im Lebensraum der Tiere die Signalausbreitung wenig behindern und der den Einsatz handlicher Antennen für die Ortung

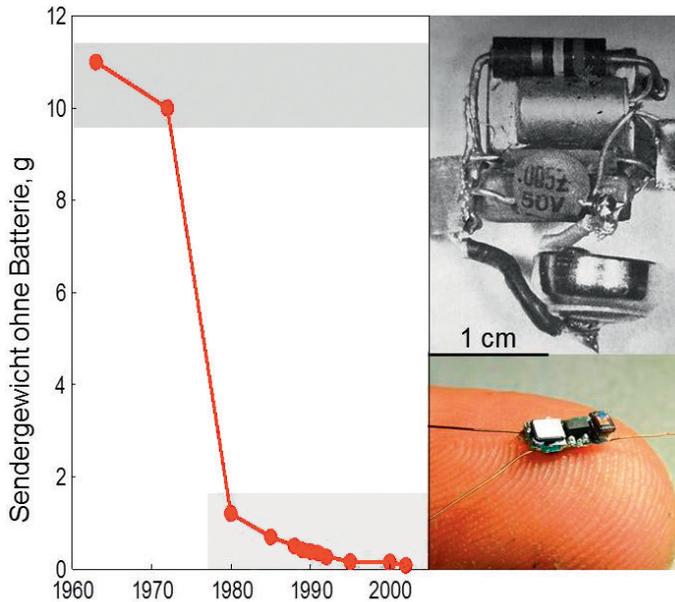


Abb. 2. Gewichtsentwicklung von VHF-Telemetriesendern seit 1963. Werte vor 1988 wurden aus der Literatur entnommen, die Gewichte nach 1988 stammen von Sendertypen, die an der Schweizerischen Vogelwarte entwickelt und gebaut wurden. Die Datengrundlage ist nicht repräsentativ, illustriert aber die sprunghafte Entwicklung im Bau elektronischer Schaltungen. Foto oben: entnommen aus Cochran & Lord (1963). Foto unten: identische Schaltung mit modernen Bausteinen (Aufnahme B. Naef-Daenzer). – *Development of the mass of VHF-transmitter electronics since the launch of the Cochran & Lord (1963) design. Data before 1988 were taken from the literature, those after 1988 represent transmitter types built at the Swiss Ornithological Institute. Thus, data are not representative but illustrate the «quantum step» in transmitter mass after 1975. Photos: top: from Cochran & Lord (1963); bottom: identical circuit using modern components.*

erlaubt. Auf der Senderseite werden immer noch Schaltungen verwendet, die jener von Cochran & Lord (1963) sehr ähnlich sind. Ein entscheidender Entwicklungssprung geschah jedoch bei Komponenten und Bauweise. Das Gewicht einfacher Sender ohne Batterie sank nicht stetig, sondern die Grösse der Schaltungen nahm zwischen 1980 und 1990 sprunghaft ab, da man von verdrahteten Schaltungen zur Montage auf gedruckten Leiterplatten übergang (Abb. 2). Einfache VHF-Schaltungen wiegen heute weniger als 0,1 g, so dass sogar kleinste Säugetiere oder grosse Insekten mit Sendern ausgerüstet werden können.

Der hohe Wirkungsgrad der Schaltungen ermöglicht heute eine sehr breite Palette von Sendern für eine Vielzahl von Tierarten. Einschränkungen bestehen jedoch immer noch: Der nötige Kompromiss zwischen abgestrahlter

Leistung (Reichweite) und Batterielebensdauer ist oft schwierig zu finden, besonders dann, wenn das Gesamtgewicht der Sender sehr klein sein muss.

1.2. Satellitengestützte Telemetrie

Zeitgleich mit den ersten Flugkörpern, die in den Weltraum geschossen und mittels Radiotelemetrie verfolgt wurden, entstand auch die Idee, Tiere von Satelliten aus zu orten (Übersicht in Benson 2010). Freilich mussten die Biologen rund zwei Jahrzehnte warten, bis die Technik realisierbar (und bezahlbar) war. Der entscheidende Schritt war die Entwicklung des kommerziellen Systems ARGOS, das für die Verfolgung von Schiffen, Transportgütern oder Hochseebojen konzipiert wurde. Die dazu notwendigen Sendergeräte, die über höchste Fre-

quenzstabilität verfügen müssen, wurden mit dem zunehmenden Aufschwung der Telekommunikationstechnik ebenfalls rasch kleiner. Zusammen mit der verbesserten Empfindlichkeit der Empfänger auf den Satelliten ermöglicht das heute, Sender mit einem Gewicht von um 5 g zu bauen. Diese beziehen ihre Energie aus kleinen Solarzellen und laufen theoretisch unbegrenzt lange (Übersicht in Meyburg & Fuller 2007).

Das zu militärischen Zwecken aufgebaute Global Positioning System (GPS) kann seit 2000 auch für zivile Anwendungen mit maximaler räumlicher Auflösung genutzt werden. Seither ermöglicht dieses System die Ortung von Tieren mit bisher unerreichter Genauigkeit (wenige Meter), und dies überall auf dem Globus. Ein spezifisches technisches Problem bei diesem System besteht darin, dass GPS-Geräte Empfänger sind, die mit einem eingebauten Prozessor die Ortsbestimmung durchführen. Damit können die Daten nur genutzt werden, wenn man den Träger des Geräts noch einmal einfangen kann, um den internen Speicher auszulesen, oder wenn das Gerät über eine Drahtlosverbindung verfügt, die den Datentransfer auf einen mobilen Rechner ermöglicht. Die erste Lösung (Wiederfang) ist meist schwierig und aufwendig, die zweite sehr praktisch, aber mit zusätzlichem Gewicht und Stromverbrauch verbunden. Ein weiterer grosser Nachteil des GPS-Empfängers ist der im Vergleich zum VHF-System extrem hohe Stromverbrauch. Deshalb sind der Miniaturisierung von GPS-Geräten immer noch Grenzen gesetzt. Die verfügbaren Apparate ermöglichen es aber, von kleineren Säugetieren oder grossen Vögeln ganz einmalige Daten zur Raumnutzung zu gewinnen (neuere Übersicht in Tomkiewicz et al. 2010).

1.3. Weitere technische Möglichkeiten

Eine Reihe weiterer technischer Möglichkeiten ergänzen die «Werkzeugkiste» für Telemetrie-Einsätze. Diese sind im Folgenden nur kurz erwähnt.

Radio Frequency Identification (RFID): Unter dieser Bezeichnung versteht man passive Transponder, die auf Anregung von aussen

einen individuellen Erkennungscode senden, der auf einer definierten Frequenz empfangen wird. Die Systeme werden in grossem Umfang kommerziell genutzt, um Behälter, Bauteile und anderes Gut individuell zu kennzeichnen und zu verfolgen. Haustiere werden regelmässig mit implantierten Transpondern individuell markiert. Die biologische Forschung nützt diese Technik, wo es erforderlich ist, Individuen auf kurze Distanz zu erkennen. So können z.B. An- oder Abwesenheit der Eltern am Nest, Fütterungshäufigkeiten, Durchgänge an Engpässen oder Besuche an Futterstellen automatisch aufgezeichnet werden.

Harmonische Radartransponder: Eine spezielle, technisch sehr aufwendige Art der Transpondertechnik sind harmonische Radartransponder. Diese strahlen ein schwaches Radiosignal ab, wenn sie mit höchstfrequenter Radarstrahlung angeregt werden. Da solche Transponder extrem klein gebaut werden können (unter 10 mg), wird die Technik von spezialisierten Forschungsgruppen für die Ortung von Insekten eingesetzt (Riley & Smith 2002). Für die Anregung der Sender wird relativ grosses Gerät benötigt. Von Einzelpersonen bedienbar ist das Recco-System, das für die Personensuche entwickelt wurde. Grössere Reichweiten, um den Transponder zu aktivieren, erreicht man nur mit Sendern, die etliche kW Leistung abstrahlen und deshalb über eine leistungsfähige Stromversorgung verfügen müssen.

1.4. Neuere Entwicklungen

Die ausserordentliche Entwicklung der Mobiltelefonie hat nicht nur die Miniaturisierung aller Telemetrieeräte ermöglicht, sondern sie offeriert auch neue Wege zur Ortung von Tieren, die sich sehr weiträumig bewegen. Mobiltelefon-Module können über das Antennennetz automatisch lokalisiert werden, wenn auch nicht mit sehr hoher Genauigkeit. Die Möglichkeit unterliegt aber noch sehr strengen Einschränkungen, individuelle Ortungen sind momentan nur in Notfällen zugelassen. Meines Wissens wurde die technische Möglichkeit noch nicht für biologische Untersuchungen eingesetzt.

Problemlos möglich ist hingegen die Übermittlung von GPS-Ortungen über das Mobil-

netz. Diese Lösung ermöglicht den regelmässigen Transfer der gespeicherten Daten auf eine Rufnummer oder Website, immer wenn der Träger des Geräts in Empfangsweite einer Antenne ist. Zum Beispiel werden die Bartgeier *Gypaetus barbatus*, die im Alpenraum ausgesetzt werden, mit Geräten dieser Bauart ausgestattet.

Auch das ARGOS-System bietet die Möglichkeit, nebst der Ortung weitere Daten zu übermitteln, die die Geräte auf dem Tier erfassen, wie Temperaturen, Aktivitätsmuster oder Tod des Trägers. Die Übermittlung der Ortungsdaten über geschützte Kanäle hat den Vorteil, dass die Aufenthaltsorte der Tiere nur befugten Personen zugänglich sind. Leider wurden Tiere, die mit konventionellen VHF-Sendern ausgerüstet waren, gelegentlich auch Opfer von Wilderern.

Eine seit kurzem genutzte Ortungstechnik ist kein Telemetrierfahren, doch soll sie der Vollständigkeit halber kurz erwähnt sein. In höchstem Mass miniaturisierte Uhren- und Speicherbausteine haben es möglich gemacht, eine sehr alte Ortungstechnik auch für die Datenerfassung zum Zug kleiner Singvögel nutzbar zu machen. Kleine Datenlogger registrieren die exakte Zeit von Sonnenauf- und -untergang. Aus den Daten lässt sich pro Tag eine nicht sehr exakte Ortung berechnen. Die Zeit des Sonnenhöchststands, ermittelt aus der Zeit von Sonnenauf- und -untergang, ergibt die geografische Länge (Position in Ost-West-Richtung). Die gesamte Tageslänge ergibt für ein bestimmtes Datum die geografische Breite (Position in Nord-Süd-Richtung). Wenn die Technik auch kein hohes Auflösungsvermögen hat, erlaubt sie doch die Ermittlung von Zug-

wegen, Geschwindigkeiten, Rastplätzen und Daueraufgehaltenen.

Die technischen Möglichkeiten für biologische Telemetrie sind noch nicht ausgeschöpft, und die schnell fortschreitende Entwicklung und Miniaturisierung von Bauteilen und Schaltungstechnik lässt erwarten, dass neue Dimensionen erschlossen werden. So kommen in kurzem Abstand GPS-Module auf den Markt, die empfindlicher und rascher sind als die Vorgängergeneration. Zusätzliche Verbesserungen in der Datenaufbereitung machen markante Reduktionen im Stromverbrauch möglich, so dass bereits erste Geräte auf dem Markt sind, die nur wenige Gramm wiegen und dennoch eine grosse Anzahl von Ortungen pro Batterieladung ermöglichen (Abb. 3). Grosse Fortschritte wurden auch bei der photovoltaischen Energiegewinnung gemacht. Im Gegensatz dazu scheinen die Möglichkeiten der chemoelektrischen Stromerzeugung in Batterien im Wesentlichen ausgeschöpft. Hier besteht die grundlegende Einschränkung, dass die erzeugbare Energiemenge immer von einem definierten Volumen der entsprechenden Reagenzien abhängig ist.

Gegenwärtig laufen Bestrebungen, die Internationale Raumstation ISS mit Empfangsmodulen auszurüsten, die die Ortung auch sehr kleiner Tiere aus dem Weltraum ermöglicht (www.icarusinitiative.org).

2. Methodische Aspekte

Auch die spezielle Vorgehensweise bei der Aufnahme von Daten mittels Telemetrie wird hier nicht im Einzelnen besprochen. Eine erstklassige Übersicht dazu befindet sich in Kenward (2001). Der hier vorliegende Beitrag gibt eine

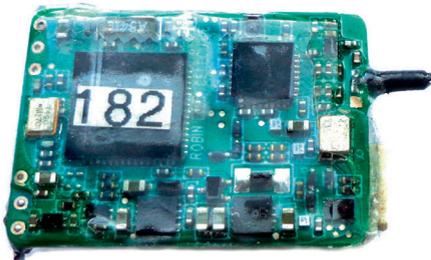


Abb. 3. «Robin» GPS-Datenlogger für die Telemetrie von Amseln *Turdus merula* (CellGuide Ltd. Rehovot, Israel). Er wiegt montagebereit 3,5 g und ermöglicht die Aufnahme von mehreren hundert Ortungen über einen Nutzer-definierbaren Zeitraum. – «Robin» GPS-datalogger as set up for tracking Common Blackbirds. This low-power device has a mass of 3.5 g and allows hundreds of locations to be recorded.

Übersicht über wichtige Entwicklungsschritte im Bereich der Datenanalyse.

Grundsätzlich sind alle Telemetriedaten Punkte im Raum. Je nachdem können bei der Ortung zusätzliche Informationen über Verhaltensweise, Habitatwahl, Nahrungsangebot oder die Anwesenheit anderer Tiere gesammelt werden. Das kann über visuelle Beobachtungen nach Annäherung an den Träger des Senders geschehen, oder es werden zusätzliche Informationen mit dem Radiosignal übermittelt. Das Entscheidende ist, dass von jedem einzelnen Tier wiederholt Ortungen gesammelt werden, und dies unabhängig von Sichtbedingungen (Methodenübersicht bei Altman 1974). Ein so gewonnener Datensatz erlaubt Schlussfolgerungen in den nachfolgend diskutierten Bereichen. Die statistische Aussagekraft solcher Daten steigt grundsätzlich mit der Anzahl von Tieren, die in eine Studie einbezogen sind, und mit der Anzahl von Ortungen, die von jedem Individuum gesammelt wurden. Da die Gewinnung dieser Daten aber mit hohem Zeit- und Arbeitsaufwand verbunden ist, erfordert die Datenerfassung mittels Telemetrie immer eine sorgfältige Planung. Wenn möglich, wird vor Projektbeginn eine Pilotstudie durchgeführt, die über Analysen der statistischen Aussagestärke (power-analysis) Sicherheit in der Planung des Stichprobenumfangs bringt.

2.1. Wohngebiete und Habitatnutzung

Die klassische Anwendung der Telemetrie war und ist die Analyse individueller Wohngebiete bezüglich Fläche, saisonalen Verschiebungen oder Territorialverhalten (Übersichten in Moorcroft & Lewis 2006 und Kie et al. 2010). Die groben Umrisse eines individuellen Wohngebiets werden bereits nach relativ wenigen Ortungen (50–100) erkennbar. Solche Grundinformation erlaubt schon wesentliche Schlüsse auf Habitatwahl und Organisation der Tiere: Es wird möglich, die Grösse der genutzten Gebiete zu schätzen oder zu entscheiden, ob Überlappungen vorkommen und falls ja, wie gross sie sind. Weiter kann aufgrund der räumlichen Anordnung der Wohngebiete geprüft werden, ob sich Tiere in bestimmten Teilen des Lebensraums bevorzugt ansiedeln und welche Lebens-

raumeigenschaften dafür ausschlaggebend sind (z.B. Buner et al. 2005).

Information über die Nutzung verschiedener Stellen innerhalb der Wohngebiete (z.B. Nahrungsquellen, Schutz) lassen sich nur gewinnen, wenn für jedes einbezogene Tier sehr viele Ortungen (hunderte) gesammelt werden. Damit lassen sich Unterschiede in der Häufigkeit von Besuchen ausgewählter Stellen quantifizieren. Beispielsweise konnte so nachgewiesen werden, dass die Häufigkeit von Besuchen auf Einzelbäumen im Revier von Kohl- und Blaumeisen *Parus major* und *P. caeruleus* einerseits vom Nahrungsangebot im betreffenden Baum und andererseits von dessen Entfernung vom Nest abhängig ist. Die Besuchsfrequenzen nehmen mit dem Raupenangebot im Baum zu und mit wachsender Distanz vom Nest ab. Die futtersuchenden Eltern optimieren ihre Arbeit also in Bezug auf den Aufwand zur Suche innerhalb einer Baumkrone und auf die Flugstrecke, die zurückgelegt werden muss (Naef-Daenzer 2000). Sie maximieren so die Nahrungszufuhr zur wachsenden Brut und minimieren gleichzeitig ihren eigenen Aufwand. Je nach Qualität und räumlicher Anordnung der Futterquellen gibt es grosse Unterschiede zwischen den Fütterungsraten bei benachbarten Meisenbruten. Die unterschiedliche Nahrungsmenge wirkt sich auf die Kondition der Flügglinge aus. Damit konnte gezeigt werden, dass die Nahrungskette die Anzahl und Qualität der Nachkommen stark mitbeeinflusst (Naef-Daenzer & Keller 1999). Damit die Besuchsfrequenzen einzelner Baumkronen ausreichend genau geschätzt werden konnten, wurden pro Meisenrevier mehrere hundert Ortungspunkte gesammelt. Gleichzeitig wurde auch das Nahrungsangebot in jedem Baum bestimmt, indem die Menge des aus den Baumkronen fallenden Raupenkots gemessen und daraus das Angebot an Raupen geschätzt wurde (Fischbacher et al. 1998).

In einer Studie zur Raumnutzung von Ziegenmelkern *Caprimulgus europaeus* konnten zwar nur drei Tiere über einen längeren Zeitraum beobachtet werden. Da aber von diesen Tieren eine grosse Anzahl von Ortungen gesammelt wurde, liess sich die Bevorzugung lichter Stellen im Wald nachweisen. Daraus wurden wichtige Informationen für die weitere,

evidenzbasierte Förderung der Art im Wallis gewonnen (Sierro et al. 2001). Dieses Beispiel illustriert, dass auch kleine Stichproben von Individuen ausreichen können, wenn die Intensität der Beobachtung hoch ist und sehr viele Ornungen gesammelt werden. Sehr oft aber ist die Ausbeute aus Projekten mit wenigen markierten Tieren und wenig Kapazität für Datenaufnahme nicht ausreichend, um in Wissenschaft oder Naturschutz zuverlässige und belastbare Erkenntnisse zu gewinnen.

2.2. Überlebensraten und Populationsdynamik

Zunehmend wird Telemetrie auch eingesetzt, um populationsdynamische Schlüsselgrößen zu bestimmen. Auch Tiere, die umkommen, werden rasch gefunden, so dass sich die Todesursachen ermitteln lassen. Ist die Anzahl markierter Tiere genügend gross, können Überlebensraten für verschiedene Lebensabschnitte geschätzt werden. Dies ist eine sehr wichtige Information um zu ermitteln, ob Nachwuchs- und Sterblichkeit im Gleichgewicht sind, und wenn nicht, was die Ursachen dafür sind. In einem weiteren Projekt der Schweizerischen Vogelwarte wurden 560 junge Rauchschwalben *Hirundo rustica* vor dem Ausfliegen mit einem Sender ausgerüstet. Die häufigen Ornungen und Kontrollen der Vögel lieferten genaue Daten über die täglichen Überlebensraten im ersten Monat nach dem Ausfliegen. Es zeigte sich, dass die Auflösung der Familien – etwa 15 Tage nach dem Ausfliegen der Nestlinge – mit einer stark erhöhten Sterblichkeit der Jungvögel verbunden ist. Wenn die Eltern die Betreuung der Jungen – sowohl Fütterungen als auch Warnung vor Feinden – einstellen, steigt deren Sterblichkeit sprunghaft auf bis zu 15 % pro Tag. Je länger Schwalbeneltern ihre Brut nach dem Ausfliegen betreuen, desto geringer ist dieser Einbruch und desto mehr Junge überleben bis zum Herbst. Es ist deshalb auf den ersten Blick erstaunlich, dass die «Durchschnittseltern» ihre Jungen sehr früh in die Selbstständigkeit entlassen. Dieses Verhalten hat zur Folge, dass ungefähr ein Junges der ersten Brut weniger überlebt, als wenn die Eltern diese so lang betreuen würden, wie Paare, die nur einmal brüten. Dieser scheinbare Nachteil wird al-

lerdings durch einen entscheidenden Vorteil bei der zweiten Brut mehr als wettgemacht. Je früher Schwalbeneltern nochmals zu brüten beginnen können, desto höher sind die Überlebenschancen der Jungvögel aus der Zweitbrut. Den «Kosten» einer kurzen Betreuung der Erstbrut steht ein «Gewinn» beim Erfolg der Zweitbrut gegenüber. Insgesamt produzieren Schwalbenpaare, die früh mit der Zweitbrut beginnen, mehr Jungvögel, als solche, die ihre erste Brut sehr lange betreuen (Grüebler & Naef-Daenzer 2008, 2010).

Diese Beispiele illustrieren, dass die Radiotelemetrie sehr spannende Einblicke in populationsdynamische Vorgänge ermöglicht. Dazu müssen aber sehr viele Individuen in eine Studie einbezogen werden, denn nur so lassen sich Überlebenswahrscheinlichkeiten schätzen. Die ständige Überwachung vieler Tiere ist zeitaufwendig und damit teuer. Die Erkenntnisse, die sich so gewinnen lassen, sind aber für das Verständnis biologischer Systeme und Prozesse ausserordentlich wertvoll.

Im Gegensatz zur Rauchschwalbe ist bei Kohlmeisen die Zeit grösster Sterblichkeit unmittelbar nach dem Verlassen der sicheren Nesthöhle. Die frisch flüggen Jungmeisen werden leicht Opfer anderer Waldbewohner, die ihre eigene Brut bestmöglich versorgen. Es ist schon länger bekannt, dass die Sterblichkeit junger Meisen umso grösser ist, je schlechter ihre Körperkondition ist und je später im Jahr sie ausfliegen (z.B. Verboven & Visser 1998 und dort zitierte frühere Literatur). Auch hier zeigte die Radiotelemetrie, durch welche Mechanismen dieses Muster zustande kommt. Ein grosser Teil der Jungvögel fällt Prädatoren wie Eichelhähern *Garrulus glandarius*, Sperbern *Accipiter nisus* oder Buntspechten *Dendrocopos major* zum Opfer. Die Rate der Sterblichkeit steigt aber im Lauf der Saison rasch und stark an. Dies bedeutet, dass frühe Bruten gegenüber späteren einen sehr grossen Vorteil haben. Die Prädatoren (hauptsächlich grössere Vogelarten mit etwas späterer und längerer Jungentwicklung) üben damit einen sehr starken Selektionsdruck auf ein vererbbares Merkmal aus, nämlich auf den Beginn des Brütens. Noch während der Zeit ihrer vollständigen Abhängigkeit von den Eltern wurden die Jungvögel

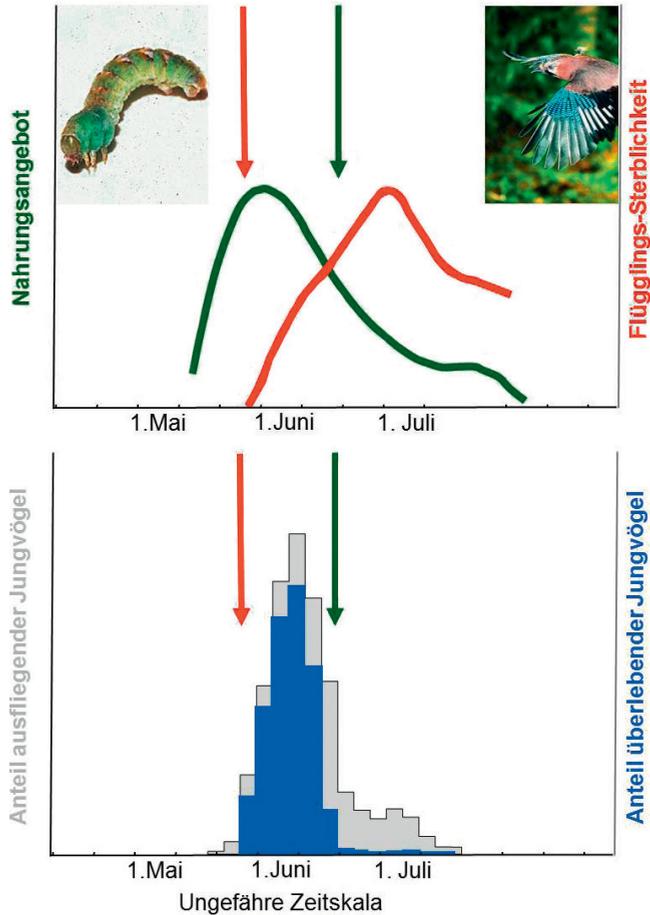


Abb. 4. Oben: Schematische Darstellung des zeitlichen Verlaufs des Nahrungsangebots und der Sterblichkeit junger Kohl- *Parus major* und Tannenmeisen *P. ater* im Lauf der Brutzeit (Blauen, Kanton Basel-Landschaft). Das Nahrungsangebot (grüne Linie) zeigt einen ausgeprägten Gipfel (Raupenpeak). Während dieser Zeit ist die Futterversorgung der Jungvögel optimal. Der grüne Pfeil markiert den ungefähren Ausflugszeitpunkt für einen Brutzeitpunkt mit bester Nahrungsversorgung für die Nestlinge. Telemetrie-Beobachtungen zeigten, dass auch in der Sterblichkeit der Jungvögel nach dem Ausfliegen ein markanter saisonaler Gipfel vorkommt (rote Linie). Spät ausfliegende Bruten erleiden viel höhere Verluste. Der rote Pfeil zeigt den Ausflugszeitpunkt für Bruten, die der fröhsommerlichen Prädation entgehen. Zwischen den Pfeilen besteht ein recht schmales Zeitfenster, innerhalb dessen der optimale Ausflugszeitpunkt liegt. In diesem Zeitabschnitt halten sich Vorteile hohen Nahrungsangebots und Nachteile erhöhter Sterblichkeit nach dem Ausfliegen die Waage. Unten: Häufigkeitsverteilung der Ausflugsdaten von Kohl- und Tannenmeisen am Blauen (Kanton Basel-Landschaft). Die graue Verteilung zeigt die Ausflugsdaten aller einbezogenen Tiere. Die blaue Verteilung zeigt die Ausflugsdaten der Jungvögel, die bis zur Selbstständigkeit überlebten. Die Differenzen illustrieren die selektive Sterblichkeit nach dem Ausfliegen: Es überlebten praktisch keine Vögel, die ausserhalb des günstigen Zeitfensters ausflogen. – *Top: Schematic representation of the peaks in food availability (green line, left scale) and the subsequent peak in the mortality of fledgling Great Parus major and Coal Tits P. ater (red line, right scale). The green and red arrow mark the time window of optimal timing of fledging in relation to nestling food supply and post-fledging survival. Bottom: Frequency distribution of fledging dates for all fledglings in the study (grey bars) and for those that survived to independence (blue bars). Post-fledging mortality caused strong selection for juveniles that had fledged within the optimal time window. The major part of birds that had fledged later died before family break-up.*

später Bruten praktisch vollständig aus der Population entfernt (Abb. 4). Hier ermöglichte die Radiotelemetrie Einblicke in einen Selektionsmechanismus, der wichtige brutbiologische Eigenschaften formt (frühestmöglicher Zeitpunkt der Brut und rasches Wachstum; Naef-Daenzer et al. 2001).

2.3. Auswertungstechniken

Bei der Analyse von Raumnutzungsdaten wurde ein sehr hoher Stand erreicht. Die folgenden Beispiele unterstreichen, dass bei der Aufnahme der Daten unbedingt auch Informationen über den Lebensraum der beobachteten Tiere gesammelt werden müssen.

Verschiedene Techniken stehen für verschiedene Anwendungsbedürfnisse zur Verfügung. Die wohl einfachste ist, das Aufenthaltsgebiet eines Tiers mit einem Vieleck zu beschreiben, das die äussersten Ortungen verbindet (Minimal convex Polygon, Kenward 2001). Dies genügt oft, um zu klären, wo Tiere ihre Wohngebiete anlegen, wie gross diese sind und ob sie gegenseitig überlappen (s. schon Imhof 1984).

Vergleiche der Häufigkeit von Aufhalten in unterschiedlichen Habitatstrukturen erlauben tiefere Einsicht in die Nutzung des Lebensraums. Welche Stellen werden im Vergleich zum Angebot bevorzugt genutzt, welche gemieden? Mit Techniken, die aus der Geologie übernommen wurden, können Einzelheiten in der Nutzung individueller Wohngebiete quantitativ erfasst werden, indem das Muster von Punkten in eine Schätzung der Nutzungsintensität umgerechnet wird. Dies kann mit unterschiedlicher räumlicher Auflösung geschehen (Abb. 5; weitere Einzelheiten in Worton 1989, Kie et al. 2010). Für solche Analysen muss auch ein repräsentativer Zeitabschnitt erfasst werden (Abb. 6). Eine einzelne Kohlmeise nutzte an verschiedenen Tagen völlig unterschiedliche Teile ihres gesamten Wohngebiets. Daten, die nur eine kurze Zeitspanne repräsentieren, zeigen möglicherweise die Raumnutzung eines Tiers nur unvollständig, auch wenn in dieser Zeit viele Ortungen gesammelt wurden.

Buner et al. (2005) zeigten für Rebhühner *Perdix perdix*, dass Brachstreifen im intensiv genutzten Landwirtschaftsgebiet eigentliche

Magnete darstellen, die für die Raumnutzung der Vögel sehr wichtig sind.

Bei den Methoden für die Analyse von Überlebensraten wurden in den letzten Jahren entscheidende Fortschritte gemacht. In diesem Feld ist die Hauptschwierigkeit, dass die Nicht-Beobachtung eines Tiers verschiedene Ursachen haben kann: Es kann unbemerkt aus dem Untersuchungsgebiet abgewandert oder gestorben sein, oder man hat es ganz einfach übersehen. Dies trifft auch bei Telemetriedaten zu. Die neuen Auswertungstechniken ermöglichen es, aufgrund von Beobachtungsreihen die Entdeckungswahrscheinlichkeit und die lokale Überlebensrate separat zu bestimmen. Damit eliminieren sie einen grossen Schätzfehler, der auch zeitlich oder mit dem Alter der Tiere ändern kann. Telemetrie ist besonders gut geeignet, von Einzeltieren Reihen wiederholter Ortungen bzw. Ortungsversuche zu sammeln. Wird der Träger des Senders einmal verpasst, beobachtet man ihn dafür zu einer späteren Gelegenheit. Die Häufigkeit solcher Ereignisse ermöglicht es, die Beobachtungswahrscheinlichkeit zu berechnen. Die Qualität der eingesetzten Sender kann dabei die Genauigkeit der Schätzung von Überlebensraten stark beeinflussen. Die Entdeckungswahrscheinlichkeit der Tiere verbessert sich mit der abgestrahlten Leistung (Reichweite) der Sender. Deshalb haben die technischen Verbesserungen der letzten 20 Jahre auch für die Ermittlung populationsdynamischer Grössen entscheidende Gewinne gebracht.

2.4. Ergänzende Daten

Mittels Radiotelemetrie erarbeitete Daten gewinnen stark an Aussagekraft, wenn zu jeder einzelnen Ortung zusätzliche Informationen gesammelt werden. So gewinnt beispielsweise die Abbildung der Raumnutzung eines Tiers an Klarheit, wenn Informationen über die räumliche Verteilung von Ressourcen oder von anderen Lebensraumelementen hinzukommen. Die heute verfügbaren statistischen Mittel erlauben dann, zu analysieren, welche Habitatslemente im Vergleich zum Angebot bevorzugt und welche gemieden werden. Sowohl die Analyse als auch die grafische Darstellung solcher Informa-

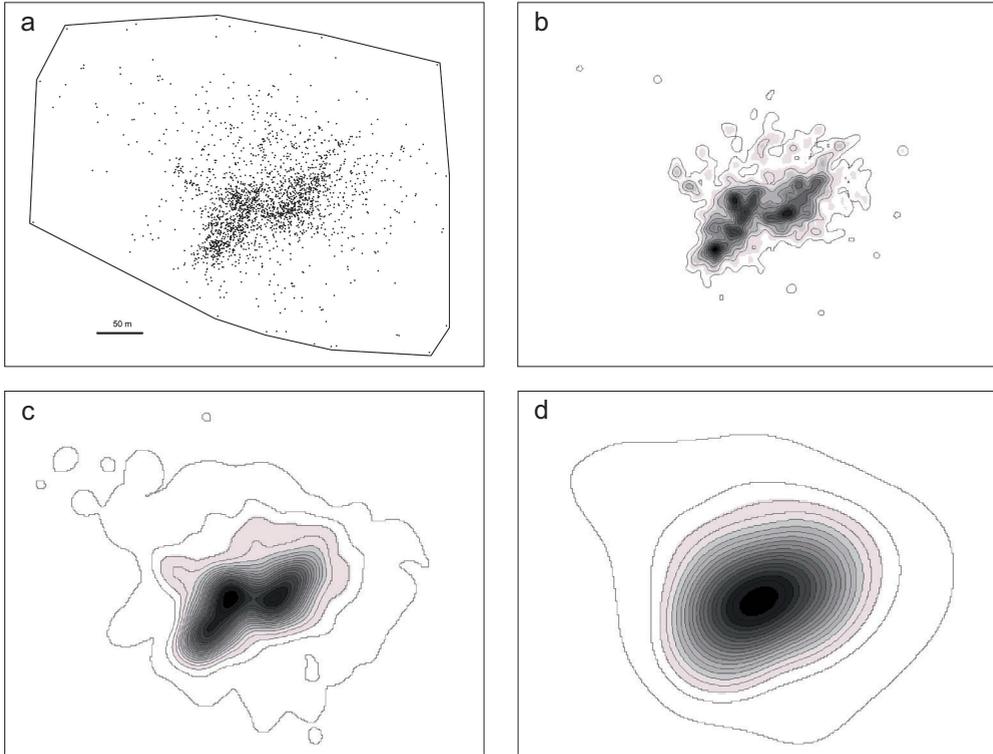


Abb. 5. Beispiele für die Beschreibung des Wohngebiets eines ♀ der Tannenmeise *Parus ater* während der Nestlingszeit. (a) Ortungen, $n = 2135$ und das «Minimum Convex Polygon», das die äussersten Punkte verbindet. (b)–(d) Schätzung der Ortungsdichte mittels «Kernel»-Verfahren. Die Dichte von Ortungen (Nutzungsintensität) wurde mit verschiedener räumlicher Auflösung berechnet. Alle Grafiken zeigen 20 Kurven zunehmender Nutzungsdichte (Gitterzellengrösse 2×2 m). (b) Bestmögliche Auflösung. Glättungsparameter $h =$ mittlerer Ortungsfehler = 6,0 m. Mindestens 10 Orte mit sehr hoher Nutzungsdichte sind erkennbar. Das intensiv genutzte Gebiet entspricht nur etwa 1/10 des Minimum Convex Polygons. (c) Analyse mit mittlerer räumlicher Auflösung, $h = 18$ m. Nur zwei Regionen mit hoher Nutzungsdichte werden unterschieden. Dafür erscheint das Wohngebiet als (einigermassen) zusammenhängende Fläche. (d) Übermässige Glättung mit einem Glättungsparameter $h =$ Median der Distanz zwischen aufeinanderfolgenden Ortungen = 48 m. Hier werden keine Einzelheiten der Raumnutzung mehr aufgelöst. – (a) Locations of a ♀ Coal Tit *Parus ater* ($n = 2135$) and the minimum convex polygon including all fixes. (b)–(d) Effects of the smoothing parameter on Kernel density contours. In all examples, 20 density contours (steps of 5 %) are shown. Grid cell size: 2×2 m. (b) Maximum spatial resolution, $h =$ location error = 6.0 m. At least 10 sites with high location density are resolved (trees, the nest). (c) Contours obtained with $h = 18$ m. Two core areas of high location density are resolved. (d) Contours obtained with $h =$ median distance between consecutive fixes = 48 m. Over-smoothing hides details in use densities within the home-range.

tion werden durch Geografische Informationssysteme erleichtert, die eine grosse Vielfalt von Analysewerkzeugen bieten. Gleichzeitig steigt auch das Angebot an Geoinformationen, so dass eine grossräumige Modellierung von Ergebnissen möglich wird. Solche Modelle (z.B. Lebensraum-Eignungsmodelle) finden zuneh-

mend Anwendung in der Planung und Umsetzung von Artförderungsmaßnahmen. Ähnlich tragen ergänzende Daten auch zur Analyse von sozialen Netzen in einer Tierpopulation, zur Klärung von Räuber-Beute-Beziehungen oder zum Verständnis des Austauschs von Individuen zwischen Populationsteilen bei.

3. Schlussbetrachtung

Radiotelemetrie ist ein ausgezeichnetes Forschungswerkzeug, das die Beobachtbarkeit von Tieren unabhängig von Sichtbedingungen gewährleistet (oder doch markant verbessert). Sie hilft damit, biologische Schlüsselgrößen zu messen und Zusammenhänge zu erforschen. Sie ergänzt in erster Linie die Möglichkeiten zur Datenerfassung. Tierarten, die Sichtbeobachtungen nicht zugänglich sind, werden mit Einsatz der Telemetrie systematisch beobachtbar. Weite und rasche Wanderungen können mit einmaliger Präzision erfasst werden. Spektakuläre Beispiele von Wanderungen über Kontinente hinweg wurden aus der ganzen Tierwelt dokumentiert, seien es nun Zugvögel, Wasserschildkröten, Fledermäuse, Nachtfalter oder Fische. Trotz des enormen Angebots an technischen Mitteln darf jedoch nicht übersehen werden, dass keine noch so ausgefeilte Technik gute Artenkenntnis oder Fingerspitzengefühl für ökologische Beziehungen ersetzen kann. Ob die Ergebnisse einer Telemetrieanwendung den grossen Aufwand rechtfertigen, ist in erster Linie von einer umsichtigen Vorbereitung der Datenaufnahme abhängig. Bereits das «Pflichtenheft» für die technischen Anforderungen an Sender und Empfangseinrichtungen muss auf die Lebensweise der zu untersuchenden Art, die biologischen Fragestellungen und die zu schätzenden Größen abgestimmt sein. Ohne biologisches Grundlagenwissen über die Zielart ist dies nur unzureichend möglich (Kenward 2001). Mit Ausnahme der satellitengestützten Telemetrie erfordern alle Telemetrieprojekte einen grossen Aufwand für die Datenerhebung im Feld. Es darf nicht vernachlässigt werden, dass die Hauptarbeit erst beginnt, wenn die Sender an den Tieren befestigt sind. In der Phase der Datenaufnahme entscheidet sich, ob biologisch relevante Information gewonnen wird und ob die gesetzten Ziele erreicht werden können. Deshalb werden Telemetrie-Einsätze auch heute noch mit Vorteil als Baustein umfangreicherer Forschungsvorhaben durchgeführt. Dies stellt sicher, dass die auftretenden Schwierigkeiten innerhalb eines Teams gelöst werden können und dass genügend Arbeitskraft für die aufwendige Datensammlung zur Verfügung

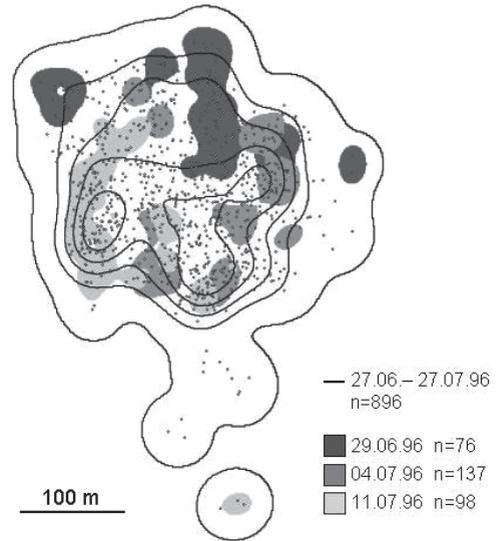


Abb. 6. Rohre Ortungen (Punkte) und Kontur-Grafik der Raumnutzung einer Kohlmeisenfamilie *Parus major*. Die Daten wurden während eines Monats vom Ausfliegen bis zur Auflösung der Familie gesammelt ($n = 896$, Kurven schliessen 20, 40, 60, 80 und 100 % der Ortungen ein, Glättungsparameter $h = 25$ m). Die getönten Flächen zeigen die Regionen, die während je eines Tages genutzt wurden. Die täglich genutzten Gebiete entsprechen nicht dem gesamten Wohngebiet und überlappen nur wenig. Das Beispiel zeigt, dass repräsentative Information über individuelle Wohngebiete nur mit ausreichend langer Beobachtungsdauer gewonnen werden kann. – *Locations and contour plot of the home-range of a Great Tit *Parus major* family tracked during the entire post-fledging period (dots, $n = 896$, contours including 20, 40, 60, 80 and 100 % of locations). The shaded areas give the ranges used during three single days. The daily ranges do not represent the over-all home-range and do not even overlap much. This illustrates that, in addition to representative sample sizes, the duration of the observation period greatly affects home-range estimates. For all estimates $h = 25$ m.*

steht. Auch heute hängen Ausbeute und Erfolg von Telemetrieprojekten massgeblich von Vorkenntnissen und «Gespür» für die untersuchte Tierart ab.

Dank. Ich danke der Ala sehr herzlich für die Einladung zu einem inspirierenden Symposium. Ich bedanke mich auch bei allen Kollegen und Assistenten, die unter teilweise harten Bedingungen bei der Rea-

lisierung der erwähnten Untersuchungen mitgewirkt haben. Christian Marti und Martin Gruebler kommentierten frühere Fassungen des Manuskripts.

Zusammenfassung

Seit 1963 kleine Radiosender zur Ortung von Wildtieren verfügbar wurden, spielt die Radiotelemetrie in der Erforschung wildlebender Tiere eine sehr wichtige Rolle. Mit Hilfe dieser Technik können einzelne Tiere unabhängig von Sichtbedingungen wiederholt aufgefunden werden. Dies ermöglicht es, die Nutzung des Lebensraums genau zu erkunden und auch Daten zu Überlebensraten und grossräumigen Bewegungen zu erfassen. Dieser Beitrag gibt eine Übersicht über die heute verfügbaren technischen Mittel und illustriert ihre Anwendung anhand von Projekten der Schweizerischen Vogelwarte.

Literatur

- ALTMANN, J. (1974): Observational study of animals: sampling methods. *Behaviour* 49: 227–267.
- BARR, N. L. (1954): Radio transmission of physiological information. *Military Medicine* 117: 79.
- BENSON, E. (2010): Wired wilderness. Technologies of tracking and the making of modern wildlife. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- BUNER, F., M. JENNY, N. ZBINDEN & B. NAEF-DAENZER (2005): Ecologically enhanced areas – a key habitat structure for re-introduced grey partridges *Perdix perdix*. *Biol. Conserv.* 124: 373–381.
- COCHRAN, W. W. & R. D. LORD (1963): A radio-tracking system for wild animals. *J. Wildl. Manage.* 27: 9–24.
- COOKE, S. J., J. D. MIDWOOD, J. D. THIEM, P. KLIMLEY, M. C. LUCAS, E. B. THORSTAD, J. EILER, C. HOLBROOK & B. C. EBNER (2013): Tracking animals in freshwater with electronic tags: past, present and future. *Anim. Biotelemetry* 1: 5, doi: 10.1186/2050-3385-1-5.
- FISCHBACHER, M., B. NAEF-DAENZER & L. NAEF-DAENZER (1998): Estimating caterpillar density on trees by collection of frass droppings. *Ardea* 86: 121–129.
- GRÜEBLER, M. U. & B. NAEF-DAENZER (2008): Fitness consequences of pre- and post-fledging timing decisions in a double-brooded passerine. *Ecology* 89: 2736–2745.
- GRÜEBLER, M. U. & B. NAEF-DAENZER (2010): Survival benefits of post-fledging care: experimental approach to a critical part of avian reproductive strategies. *J. Anim. Ecol.* 79: 334–341.
- IMHOF, T. (1984): Zur Ökologie von Grün- und Grauspecht (*Picus viridis* & *P. canus*) im bernisch-solothurnischen Mittelland. Lizentiatarbeit Univ. Bern, Typoskript (S. 20–76).
- KENWARD, R. (2001): A manual for wildlife radio tagging. Academic Press, London.
- KIE, J. G., J. MATTHIOPOULOS, J. FIEBERG, R. A. POWELL, F. CAGNACCI, M. S. MITCHELL, J.-M. GAILLARD & P. R. MOORCROFT (2010): The home-range concept: are traditional estimators still relevant with modern telemetry technology? *Phil. Trans. R. Soc. B* 365: 2221–2231.
- MARTI, C. (1985): Unterschiede in der Winterökologie von Hahn und Henne des Birkhuhns *Tetrao tetrix* im Aletschgebiet (Zentralalpen). *Ornithol. Beob.* 82: 1–30.
- MEYBURG, B.-U. & M. R. FULLER (2007): Satellite tracking. S. 242–248 in: D. M. BIRD & K. L. BILDSTEIN (eds): Raptor research and management techniques. Hancock House Publishers, Surrey.
- MOORCROFT, P. R. & M. A. LEWIS (2006): Mechanistic home range analysis. Monographs in population biology 46. Princeton University Press, Princeton.
- NAEF-DAENZER, B. (2000): Patch time allocation and patch sampling by foraging great and blue tits. *Anim. Behav.* 59: 989–999.
- NAEF-DAENZER, B. & L. F. KELLER (1999): The foraging performance of great and blue tits (*Parus major* and *P. caeruleus*) in relation to caterpillar development and its consequences for nestling growth and fledging weight. *J. Anim. Ecol.* 68: 708–718.
- 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: 730–738.
- NICHOLLS, D., C. J. R. ROBERTSON & B. NAEF-DAENZER (2005): Evaluating distribution modelling using kernel functions for northern royal albatrosses (*Diomedea sanfordi*) at sea off South America. *Notornis* 52: 223–235.
- RILEY, J. R. & A. D. SMITH (2002): Design considerations for an harmonic radar to investigate the flight of insects at low altitude. *Computers and Electronics in Agriculture* 35: 151–169.
- SIERRO, A., R. ARLETTAZ, B. NAEF-DAENZER, S. STREBEL & N. ZBINDEN (2001): Habitat use and foraging ecology of the nightjar (*Caprimulgus europaeus*) in the Swiss Alps: towards a conservation scheme. *Biol. Conserv.* 98: 325–331.
- SUTER, W. (1982): Vergleichende Nahrungsökologie von überwinternden Tauchenten (*Bucephala, Aythya*) und Blässhuhn (*Fulica atra*) am Untersee-Ende/Hochrhein (Bodensee). *Ornithol. Beob.* 79: 225–245.
- TOMKIEWICZ, S. M., M. R. FULLER, J. G. KIE & K. K. BATES (2010): Global positioning system and associated technologies in animal behaviour and ecological research. *Phil. Trans. R. Soc. B* 365: 2163–2176.
- VERBOVEN, N. & M. VISSER (1998): Seasonal variation in local recruitment of great tits: the importance of being early. *Oikos* 81: 511–524.
- WORTON, B. J. (1989): Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies. *Ecology* 70: 164–168.