

## Populationsbiologie als zentrales Element der Naturschutzforschung

Michael Schaub



SCHAUB, M. (2012): Population biology as a central element in conservation biology. *Ornithol. Beob.* 109: 185–200.

A fundamental goal of conservation biology is the establishment of knowledge to increase the probability that population declines can be halted. Population biology plays a central role in this endeavour. Population analyses allow to recognise the demographic mechanisms underlying population change and to assess the effects of different management actions on future population developments. These insights may result either in targeted conservation actions or in the formulation of new focal hypotheses about population change. A central element of every population analysis is a population model which describes the link between population size and the demographic rates (survival, recruitment, emigration, immigration). In this essay I illustrate how population analyses provide insights for the conservation of four species (Eurasian Hoopoe *Upupa epops*, Eurasian Eagle-Owl *Bubo bubo*, Bearded Vulture *Gypaetus barbatus*, Red Kite *Milvus milvus*). The first two case studies are retrospective, they identify demographic reasons for observed population change in the past. The second two case studies are prospective, they compare the effects of different management actions on the future development of the populations. Population analyses are not only central in conservation biology, they are equally important for setting sustainable harvest bags in exploited populations. The need to assess human impacts on wildlife will increase. Since an impact assessment of all actions needs to be performed at the level of populations, the demand for population biology is likely to increase as well.

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

Die Bestände vieler Tier- und Pflanzenarten sind im Rückgang begriffen, was zu ihrem Verschwinden führt, wenn der Rückgang nicht gestoppt werden kann. In der Schweiz wurde in den letzten 50 Jahren ein starker Bestandsrückgang vieler Vogelarten nachgewiesen (Knaus et al. 2011); besonders stark war die Abnahme bei Arten, die im Landwirtschaftsgebiet brüten. Zahlreiche Arten, wie zum Beispiel Raub- *Lanius excubitor* und Rotkopfwürger *L. senator*, Fischadler *Pandion haliaetus* oder Rotschenkel *Tringa totanus* sind aus der Schweiz als Brutvogel verschwunden, und einige weitere Ar-

ten wie Ortolan *Emberiza hortulana*, Grosser Brachvogel *Numenius arquata* oder Bekassine *Gallinago gallinago* stehen kurz davor. Damit das Verschwinden weiterer Arten gestoppt werden kann, müssen die Ursachen bekannt sein, die zur Bestandsabnahme geführt haben, und die gewonnenen Erkenntnisse müssen umgesetzt werden. Die Naturschutzforschung (engl. conservation biology) setzt hauptsächlich beim ersten Punkt an: Sie versucht Wissen bereitzustellen, das die Wahrscheinlichkeit erhöht, dass Populationen nicht abnehmen. Die Populationsbiologie ist ein zentraler Punkt bei der Erarbei-

tung dieses Wissens (Norris 2004). Ausgehend von wenigen theoretischen Aspekten beleuchte ich hier anhand von vier eigenen Fallstudien, welche Erkenntnisse aus der Populationsbiologie für den Schutz von Populationen gewonnen werden konnten.

Arten oder Populationen, die in den Fokus von Schutzbemühungen fallen, durchlaufen ähnliche Schritte wie jene, die nötig sind, um eine kranke Person zu heilen. Zunächst geht es darum festzustellen, ob die Person überhaupt krank ist. Für Arten oder Populationen heisst dies analog, dass festgestellt werden muss, ob der Bestand abnimmt und/oder ob der Bestand bereits auf eine kritische Grösse zusammengeschumpft ist. Monitoringprogramme, wie z.B. das Monitoring Häufige Brutvögel (MHB; Schmid et al. 2004), sind für diesen ersten Schritt absolut zentral.

Im zweiten Schritt wird eine Diagnose erstellt. An welcher Krankheit ist der Patient erkrankt, oder analog, was sind die Ursachen für die Abnahme der Population? Basierend auf der Diagnose werden in diesem Schritt auch mögliche Behandlungsmassnahmen entworfen.

Der dritte Schritt ist dann die Behandlung selbst, bei abnehmenden Populationen erfolgt also die Umsetzung der Massnahmen, die bei der Diagnose ausgearbeitet wurden.

Der letzte Schritt ist schliesslich die Erfolgskontrolle. Der Patient geht nochmals zum Arzt, der untersucht, ob die Behandlung zielführend war. Analog wird bei abnehmenden Populationen die Bestandsüberwachung weitergeführt, um festzustellen, ob sich die Bestände erholen. Unter Umständen kann sich die Erfolgskontrolle auch auf einzelne Parameter fokussieren, z.B. um festzustellen, ob der Bruterfolg des Kiebitzes *Vanellus vanellus* durch den Schutz der Nester tatsächlich grösser wurde (Schifferli et al. 2009).

Die Populationsbiologie ist vor allem für die Erstellung der Diagnose ein zentrales Instrument. Es geht darum herauszufinden, weshalb die Grösse einer Population abgenommen hat. Häufig tappt man nicht völlig im Dunkeln, sondern hat dazu schon Hypothesen. So könnte sich z.B. die Nahrungsverfügbarkeit durch die zunehmend dichter werdende Bodenvegetation verschlechtern, die Nestprädation durch

Füchse *Vulpes vulpes* könnte zugenommen haben oder die illegale Jagd könnte zu stark sein. Alle diese Einflüsse wirken sich ohne Zweifel negativ auf eine mehr oder weniger grosse Zahl von Individuen aus, sei es, dass sie einer höheren Mortalität ausgesetzt sind, oder sei es, dass ihr Bruterfolg reduziert wird. Diese Einflüsse können aber nur dann wesentlich zum Bestandsrückgang beigetragen haben, wenn eine grosse Zahl von Individuen betroffen ist und wenn sie zu einer grossen Änderung im Bruterfolg oder der Mortalität führen. Sie müssen also nicht nur für einzelne Individuen, sondern für die gesamte Population relevant sein. Diese Abklärungen können mit Hilfe von Populationsmodellen vorgenommen werden.

Nimmt eine Population ab, so untersucht man zunächst, welcher demografische Mechanismus zur Bestandsabnahme geführt hat. War es eine Verringerung des Bruterfolgs oder hat die Mortalität zugenommen? Je nach Resultat müssen unterschiedliche nächste Forschungsfragen geklärt oder Massnahmen ergriffen werden. Massnahmen zur Erhöhung des Bruterfolgs bringen wenig, wenn der Hauptgrund des Populationsrückgangs eine Erhöhung der Mortalität war. Kennt man den demografischen Mechanismus, der zur Bestandsabnahme geführt hat, kann man untersuchen, welche Ursache zur Veränderung des demografischen Parameters geführt hat.

## 1. Wie funktioniert eine Population?

Ich möchte im Folgenden einige wenige grundlegende Aspekte der Populationsbiologie darlegen, die für das Verständnis der Fallstudien nötig sind. Weil sich die Populationsbiologie mit der Zahl von Individuen beschäftigt, kommt sie nicht ohne Mathematik aus. Ich halte sie hier jedoch bewusst ganz einfach und auf ein Minimum beschränkt. Ein zentraler Punkt einer populationsbiologischen Auswertung ist ein Modell, das eine Beziehung zwischen der Populationsgrösse und den demografischen Parametern herstellt. Die Änderung der Populationsgrösse ist immer das Resultat der vier demografischen Prozesse Überleben, Fortpflanzung, Immigration (Einwanderung) und Emigration

(Abwanderung; Sibly & Hone 2002). Die Populationsgrösse im Jahr  $t + 1$  ( $N_{t+1}$ ) kann ausgedrückt werden als die Summe der Anzahl Überlebender aus dem Vorjahr ( $S_{t+1}$ ), der Anzahl Rekruten (Individuen, die im Jahr  $t$  in der Population geboren wurden und bis ins Jahr  $t + 1$  überlebt haben;  $R_{t+1}$ ), der Anzahl Emigranten ( $E_{t+1}$ ) und der Anzahl Immigranten ( $I_{t+1}$ ):

$$N_{t+1} = S_{t+1} + R_{t+1} - E_{t+1} + I_{t+1} \quad (1)$$

Die Änderung der Populationsgrösse von einem Jahr zum nächsten wird mit der Populationswachstumsrate ( $\lambda$ ) beschrieben:

$$\lambda_t = \frac{N_{t+1}}{N_t} \quad (2)$$

Wenn  $\lambda_t < 1$  ist, nahm die Population zwischen den Jahren  $t$  und  $t + 1$  ab, wenn  $\lambda_t > 1$  ist, nahm sie zu, und wenn  $\lambda_t = 1$  ist, blieb sie konstant. Die Wachstumsrate der Population ist eine Funktion der demografischen Parameter, was einfach zu sehen ist, wenn wir die Gleichung 1 durch  $N_t$  dividieren:

$$\lambda_t = \frac{N_{t+1}}{N_t} = \frac{S_{t+1}}{N_t} + \frac{R_{t+1}}{N_t} - \frac{E_{t+1}}{N_t} + \frac{I_{t+1}}{N_t} = s_t + r_t - e_t + i_t \quad (3)$$

wobei  $s_t$  die Überlebensrate,  $r_t$  die Rekrutierungsrate,  $e_t$  die Emigrationsrate und  $i_t$  die Immigrationsrate ist.

Dieses Modell wird als Populationsmodell bezeichnet. Das hier entworfene sehr einfache Populationsmodell macht einige Annahmen, die kaum je erfüllt sind. So wird angenommen, dass alle Individuen die gleichen demografischen Raten haben und dass es keine dichteabhängige Regulation gibt, so dass die Population also exponentiell wächst. Normalerweise haben nicht alle Individuen die gleichen demografischen Raten. Das Alter der Individuen spielt meistens eine grosse Rolle; junge Individuen weisen in der Regel eine höhere Mortalität, einen geringeren Bruterfolg und eine geringere Ortstreue auf. Das oben skizzierte Modell kann erweitert werden, so dass Alterseffekte, andere individuellen Effekte oder Dichteabhängigkeit berücksichtigt werden können. Solche Popula-

tionsmodelle werden dann als Leslie-Matrix-Modelle (Caswell 2001) oder als individuenbasierte Populationsmodelle (Norris 2004) bezeichnet. Wichtig für uns ist aber durch dieses einfache Modell zu erkennen, dass es vier demografische Prozesse gibt und dass alle einen Einfluss auf die Wachstumsrate der Population haben können. Ändert sich die Wachstumsrate der Population, so muss sich mindestens einer der demografischen Parameter verändert haben.

Für die Anwendung eines Populationsmodells ist es zentral, dass die Kenntnisse über die demografischen Parameter und die Populationsgrössen vorhanden sind. Diese können aus Felddaten wie Zählungen von Individuen oder Brutpaaren, Daten zum Bruterfolg oder Fang-Wiederfangdaten von markierten Individuen geschätzt werden. Die Schätzung der Parameter ist nicht immer einfach, vor allem weil man nicht immer alle Individuen in einer Population sehen kann. Dieses Übersehen (Beobachtungsfehler) muss quantifiziert werden, sonst werden die Populationsgrösse und die Überlebensraten unterschätzt (Martin et al. 1995, Kéry 2008). Dazu müssen statistische Schätzmethoden angewandt werden. In den letzten Jahren sind verschiedene Schätzmethoden neu oder weiter entwickelt worden, was sich unter anderem in einer Reihe von neuen Fachbüchern niederschlägt (Morris & Doak 2002, Williams et al. 2002, Royle & Dorazio 2008, Kéry & Schaub 2012).

## 2. Fallstudien

Die ausgewählten Fallstudien beruhen auf unterschiedlichen Fragen. In den ersten beiden untersuchten wir die demografischen Ursachen für die beobachtete Populationsentwicklung. In den letzten beiden prognostizierten wir den Einfluss von verschiedenen Massnahmen auf die zukünftige Populationsentwicklung. Gemeinsam ist allen Fallstudien, dass sie ein Populationsmodell brauchten, wie es oben beschrieben ist.

Alle Fallstudien sind schon publiziert (Schaub 2012, Schaub et al. 2009, 2010, 2012) und hier werden die Ergebnisse zusammenfas-

send dargestellt. Für Details sei auf die Originalarbeiten verwiesen.

### 2.1. Demografische Gründe der Zunahme einer Wiedehopfpopulation

Der Wiedehopf *Upupa epops* (Abb. 1) war in den Fünfzigerjahren ein verbreiteter Brutvogel in der Schweiz mit mindestens 1000 Brutpaaren (Knaus et al. 2011). Danach erfolgte eine starke Bestandsabnahme auf 137 Paare in den Jahren 1978–79 (Biber 1984) und schliesslich eine Erholung in neuester Zeit. Im Wallis war der Wiedehopf immer präsent, obwohl sich auch dort der Bestand stark reduzierte. In den Neunzigerjahren brüteten Wiedehopfe vor allem an den Flanken des Rhonetals, suchten ihre Nahrung jedoch häufig in den Intensivobstanlagen der Rhoneebene, was lange Transportflüge verursachte. In den Intensivobstanlagen selbst konnten sie nicht brüten, weil geeignete Nisthöhlen fehlten. Um diesen Mangel zu beheben, begann die Schweizerische Vogelwarte unter der Projektleitung von Raphaël Arlettaz zahlreiche Nistkästen auf einer Fläche von 62 km<sup>2</sup> in der Ebene aufzuhängen. Die Nistkästen wurden sofort angenommen, und die Zahl der Bruten hat zwischen 1998 und 2007 von 20 auf 118 zugenommen (Arlettaz et al. 2010b). Gleichzeitig begann ein Projekt zur Erforschung der Populationsdynamik des Wiedehopfs. Seit 2002 wurden jährlich alle etwa 700 Nistkästen kontrolliert und möglichst viele Jung- und Altvögel gefangen und beringt. Somit waren Daten zur Populationsentwicklung, zum Bruterfolg und zum Überleben vorhanden.

Wir wollten nun wissen, was die demografischen Gründe für die beobachtete Bestandszunahme waren, um daraus Erkenntnisse für andere Förderungsprojekte zu gewinnen. Wir werteten diese Daten mit einem integrierten Populationsmodell (Schaub & Abadi 2011) aus. Dieses Modell lieferte Schätzwerte zur Populationsgrösse, zum Bruterfolg, zu den lokalen Überlebensraten (d.h. Überlebensrate  $\times$  Ortstreue) und zur Immigration (Schaub et al. 2012).

Zwischen 2002 und 2010 wuchs die Population jährlich um durchschnittlich 11 % (Abb. 2). Die lokale Überlebensrate betrug bei



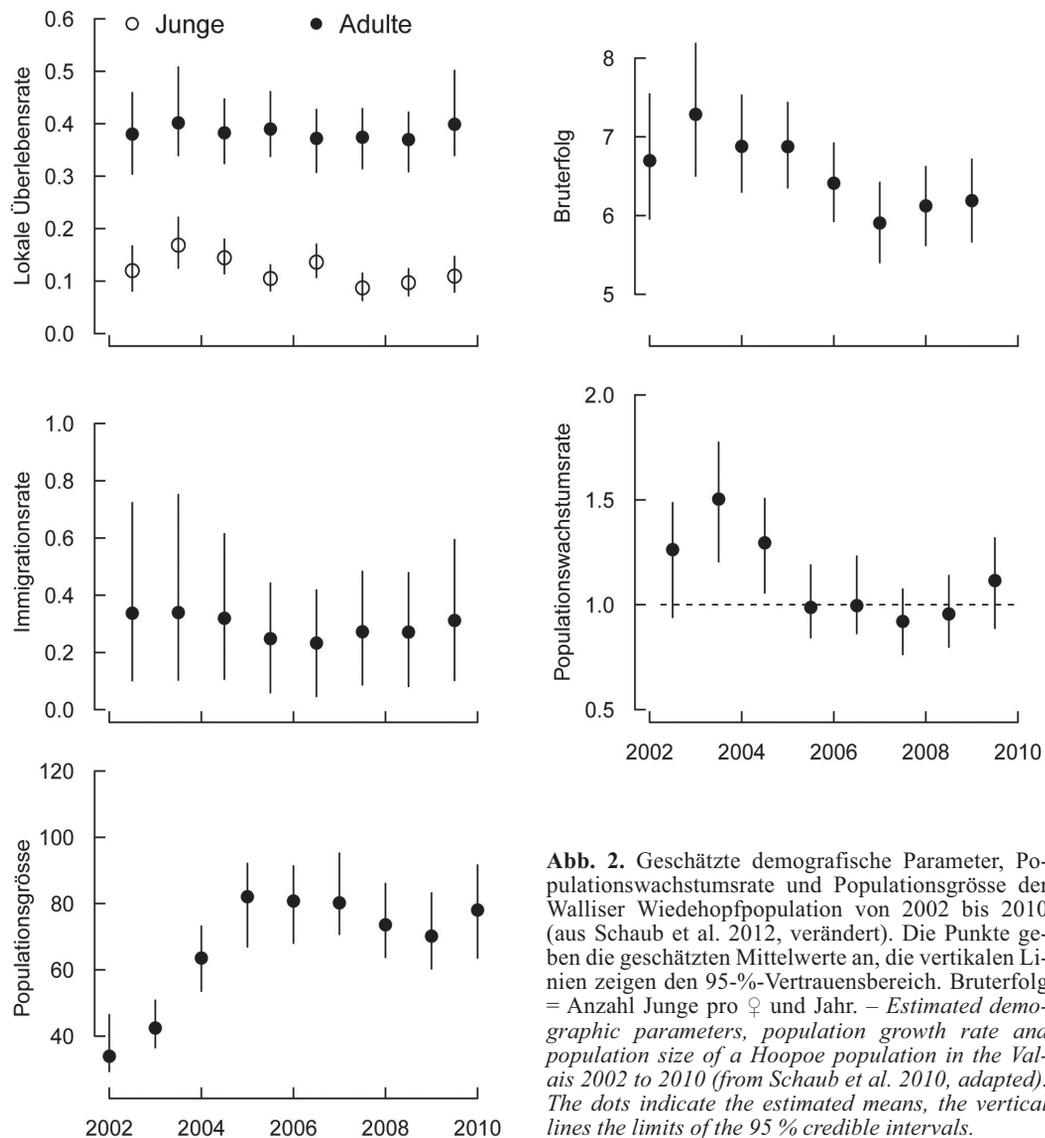
Abb. 1. Wiedehopfnestlinge in einem Nistkasten. Aufnahme M. Schaub. – *Hoopoe nestlings in a nest box.*

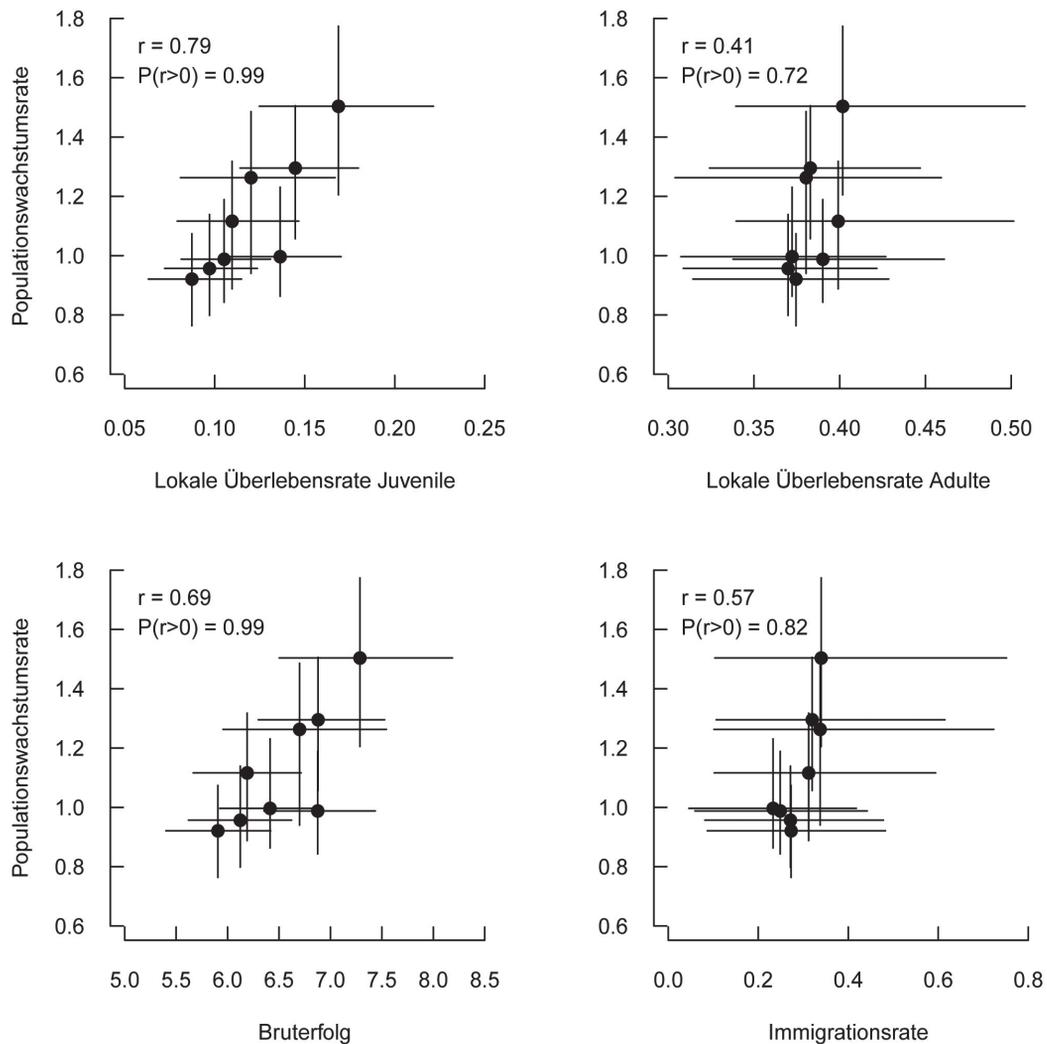
den Jungvögeln durchschnittlich 0,12 und bei den Altvögeln 0,39. Der mittlere Bruterfolg lag bei 6,53 Jungen pro ♀ und Jahr. Dieser wurde aber häufig nicht in nur einer, sondern in zwei Bruten erreicht. Die Immigrationsrate betrug 0,28, d.h. dass jeweils mehr als ein Viertel der Brutvögel zugewandert waren. Eine einfache Rechnung zeigt, dass die Population nicht selbsterhaltend ist, obwohl sie deutlich zugenommen hat. Die Wachstumsrate einer Population ohne Immigration ist die Differenz zwischen der geschätzten Wachstumsrate und der Immigrationsrate. Für die Wiedehopfe betrug sie nur 0,83, die Population hätte also jährlich um 17 % abgenommen, wenn es keine Immigration gegeben hätte. Handkehrum exportierte die Walliser Population auch Individuen zu anderen Populationen. Die geschätzte lokale Überlebensrate der Jungvögel (0,12) war sehr tief, was ein starker Hinweis auf Abwanderung ist. Wenn man annimmt, dass es keine Immigration gäbe und dass Altvögel nicht abwandern, so kann man die nötige Überlebensrate der Jungen berechnen, um die beobachteten Wachstumsrate zu erreichen. Dies gäbe ein Wert von 0,22. Da die geschätzte lokale Überlebensrate nur 0,12 ist, muss die Emigrationsrate 0,46 betragen. Dies bedeutet, dass etwa jeder zweite Jungvogel, der überlebt, sich aus-

serhalb der Walliser Population ansiedelt. Zwei Ringfunde belegen ausserdem, dass die Walliser Population Jungvögel in andere Populationen exportiert.

Diese Berechnungen zeigen, dass die Walliser Wiedehopfpopulation wie eine «patchy population» funktioniert (Pasinelli & Schiegg 2012): Ein wesentlicher Teil der Brutvögel sind Immigranten, aber gleichzeitig produziert die Walliser Population Immigranten für Nachbarpopulationen. Die Erkenntnis, dass viele

lokale Populationen nicht selbsterhaltend sind, gilt wohl generell und nicht nur für die Walliser Wiedehopfpopulation. Jedenfalls haben Populationsstudien am Wendehals *Jynx torquilla* (Schaub et al. 2012), am Steinkauz *Athene noctua* (Schaub et al. 2006), am Uhu *Bubo bubo* (Schaub et al. 2010; s. auch Kap. 2.2), am Neuntöter *Lanius collurio* (Schaub et al. in Vorb.) und an der Rohrammer *Emberiza schoeniclus* (Mayer et al. 2009, Pasinelli & Schiegg 2012) qualitativ gleiche Resultate ergeben. Lo-





**Abb. 3.** Korrelation zwischen demografischen Parametern und der Wachstumsrate der Wiedehopfpopulation im Wallis (aus Schaub et al. 2012, verändert). Die Punkte zeigen die jährlichen Mittelwerte, die horizontalen und vertikalen Linien die 95%-Vertrauensbereiche. Angegeben sind auch die Korrelationskoeffizienten ( $r$ ) und die Wahrscheinlichkeit, dass der Korrelationskoeffizient grösser als 0 ist ( $P(r > 0)$ ). Diese wurden unter Berücksichtigung der Unsicherheiten der Schätzwerte berechnet. – *Correlation between demographic parameters and the growth rate of the Hoopoe population from the Valais (from Schaub et al. 2012, adapted). The dots show the annual means, the horizontal and vertical lines indicate the limits of the 95 % credible intervals. Given are also the correlation coefficients ( $r$ ) and the probabilities that the correlation coefficients were positive ( $P(r > 0)$ ). The uncertainty of the parameter estimates was explicitly considered for the calculation of these probabilities.*

kale Schutzbemühungen reichen deshalb in der Regel nicht aus, um eine Population langfristig zu erhalten, sondern die Schutzbemühungen müssen über grosse Räume erfolgen. Wie gross diese Räume sind, oder wie gross eine sich

selbsterhaltende Population sein muss, ist noch eine offene Frage.

Wir klären als nächstes auch, durch welche demografischen Prozesse sich die Wachstumsrate der Population verändert hat. Dazu

haben wir die geschätzten jährlichen demografischen Parameter mit der Populationswachstumsrate korreliert (Abb. 3). Die lokale Überlebensrate der Jungen und der Bruterfolg waren am stärksten (und signifikant) mit der Wachstumsrate korreliert, während die Korrelation mit der Überlebensrate der Adulten und der Immigration schwächer war. Dies deutet darauf hin, dass die jährliche Variation der Komponenten der lokalen Rekrutierung einen grösseren Einfluss auf die Variation der Wachstumsrate hatten als die anderen Komponenten. Der Bruterfolg wird nachweislich von Wetterfaktoren (Arlettaz et al. 2010a) und möglicherweise auch von der Bestandsdichte beeinflusst (Bötsch et al. in Vorb.). Faktoren, die die Überlebensrate beeinflussen, sind noch nicht bekannt und Gegenstand von zukünftigen Auswertungen.

Zusammengefasst hat diese Studie gezeigt, dass Schwankungen im Bruterfolg und in der lokalen Überlebensrate der Jungen einen Einfluss auf das Populationswachstum hatten. Da der Bruterfolg wohl hauptsächlich durch lokale Faktoren bestimmt wird, wäre eine lokale Einflussnahme auf die Bestandsentwicklung möglich. Gleichzeitig war die Population stark auf Immigranten angewiesen, und somit hängt die Bestandsentwicklung im Wallis eng mit der Bestandsentwicklung von benachbarten Populationen zusammen. Schutzbemühungen dürfen also nicht nur lokal, sondern müssen überregional erfolgen.

## 2.2. Populationsstudien an Walliser Uhus

Der Uhu *Bubo bubo* (Abb. 4) ist in der Schweiz ein seltener Brutvogel (Schmid et al. 1998). Im Wallis wurden der Bestand und der Bruterfolg in den letzten 20 Jahren überwacht. Der Bestand ist mit ungefähr 10 Brutpaaren klein, hat im Laufe der letzten 20 Jahren aber weder zu- noch abgenommen, obwohl regelmässig tote Uhus gefunden wurden, die meist einem Stromschlag oder einer Kollision mit Zügen oder Autos zum Opfer gefallen waren. Es stellte sich somit die Frage, wie diese kleine Population die grosse Zahl von Todesopfern verkraften kann. Uhuspopulationen im angrenzenden Ausland haben in den letzten Jahren eher zuge-



**Abb. 4.** Uhu auf einem Leitungsmast im Wallis. Aufnahme A. Aebischer. – *Eagle Owl on an electricity pylon in the Valais.*

nommen. Wir wollten deshalb auch Hinweise bekommen, weshalb dies im Wallis nicht der Fall ist. Um die wichtigsten Todesursachen zu eruieren und die Überlebensrate im ersten Jahr zu schätzen, wurden Jungvögel mit Telemetriestern ausgerüstet (Aebischer et al. 2005). Ausserdem haben wir die Altersverteilung tot gefundener Uhus bestimmt, die in den letzten 20 Jahren in Museen abgeliefert wurden. Mittels eines integrierten Populationsmodells (Schaub & Abadi 2011) wurden aus diesen verschiedenen Datenquellen die demografischen Parameter geschätzt.

Die Wachstumsrate der Population betrug über die letzten 20 Jahre 1,00, die Population zeigte also keinen Trend (Schaub et al. 2010). Die geschätzten lokalen Überlebensraten betrugen 0,09 im ersten Lebensjahr, die tatsächlichen Überlebensraten im 2. und 3. Lebensjahr 0,54 und in allen späteren Lebensjahren 0,61. Für einen Vogel in der Grösse des Uhus sind dies sehr kleine Werte. Der Bruterfolg erreichte 0,93 Junge pro Paar, was verglichen mit anderen alpinen Population recht gut ist. Die Immigrationsrate war mit 1,60 massiv. Bei einem Bestand von 10 Brutpaaren bedeutet diese Immigrationsrate, dass jährlich 16 einjährige ♀ einwandern. Diese Zahl ist viel grösser als die der lokal produzierten einjährigen ♀. Die 10 Brutpaare bringen jährlich etwa 10 Jungvögel hervor, wovon 5 ♀ sind. Nach einem Jahr leben davon aber rechnerisch nur noch 0,5. Dies zeigt, dass die Walliser Uhuspopulation extrem

auf Immigranten angewiesen ist. Ein Drittel der telemetrierten Junguhus, die gestorben sind, starben an elektrischen Leitungen, die meisten davon durch Stromschlag.

Es ist klar, dass die hohe Mortalität das zentrale demografische Problem der Walliser Uhus ist, und nicht der Bruterfolg. Der Bruterfolg müsste auf 17,4 Flügglinge pro Paar steigen, um bei gleicher Mortalität eine selbsterhaltende Population zu erreichen. Ein solcher Wert ist natürlich absolut unrealistisch. Andererseits müsste die Mortalität aller Altersklassen um 55 % abnehmen, um zu einer selbsterhaltenden Population zu führen (1. Jahr: 0,63; 2–3. Jahr: 0,79; > 3. Jahr: 0,82). Solche Werte sind für Vögel in der Grösse des Uhus nicht unrealistisch; sie sind ähnlich wie die Schätzwerte in einer schwedischen Population (Olsson 1997). Wenn die Mortalität durch Stromschlag komplett eliminiert würde und der Bruterfolg und die Immigration gleich blieben, so würde die Population jährlich um 17 % wachsen.

Aus dieser Fallstudie wird klar, dass die Uhuspopulation im Wallis nur deshalb noch nicht ausgestorben ist, weil sie jährlich durch eine grosse Zahl von Immigranten aufgestockt wird. Die Überlebensraten der Uhus sind extrem tief, was zu einem wesentlichen Teil durch Stromschlag verursacht wurde. Diese Todesursache kann durch die Sanierung der Masten von elektrischen Leitungen weitgehend eliminiert werden. Bereits wurde die Sanierung der ersten Masten in Angriff genommen, was hoffentlich zu einer baldigen Zunahme der Walliser Uhuspopulation führen wird.

### 2.3. Braucht es noch weitere Aussetzungen von Bartgeiern in den Alpen?

Der Bartgeier *Gypaetus barbatus* (Abb. 5) ist in den Alpen zwischen dem 19. und 20. Jahrhundert ausgestorben, hauptsächlich auf Grund direkter Verfolgung und Vergiftungen (Mingozzi & Estève 1997). In den Siebzigerjahren begann ein internationales Wiederansiedlungsprojekt, und 1986 wurden die ersten jungen Bartgeier in den Alpen ausgesetzt (Frey 1992). Im Mittel wurden seither jährlich 6,5 Jungvögel freigelassen, bis ins Jahr 2005 waren es total 137 Individuen. 1997 fand die erste Brut



**Abb. 5.** Immaturer Bartgeier mit gebleichten Armschwingen zur individuellen Erkennung. Aufnahme R. Arlettaz. – *Immature Bearded Vulture with bleached secondaries for individual recognition.*

von freifliegenden Bartgeiern statt, und bis ins Jahr 2006 etablierten sich insgesamt 9 Brutpaare im Alpenbogen.

Das Ziel der Wiederansiedlung ist die Begründung einer sich selbst erhaltenden Population. Es stellte sich deshalb die Frage, ob weitere Aussetzungen von Jungvögeln nötig sind, und falls ja, wie lange sie dauern sollen, um das Ziel zu erreichen. Es ist klar, dass weitere Aussetzungen von Jungvögeln der sich etablierenden Population kaum schaden können. Die Aussetzungen in den Alpen sind aber teuer, und möglicherweise liessen sich die beschränkten finanziellen Mittel für andere Massnahmen einsetzen, die den Bartgeiern längerfristig mehr nützen. Zu denken ist etwa an Aussetzungen in anderen ehemals besetzten Gebirgen oder an ein demografisches Monitoring. Obwohl Bartgeier in den Alpen kaum mehr gewildert werden, könnten neue Gefahren, wie die Kollision an der stark zunehmenden Zahl von Windkraftanlagen oder das illegale Ausbringen von Giftködern gegen den Wolf *Canis lupus*, die Bartgeier bedrohen. Wir wollten deshalb auch untersuchen, wie sensitiv die Bartgeierpopulation auf Änderungen der Mortalität reagiert.

Alle ausgesetzten Bartgeier wurden individuell markiert. Beobachtungen der markierten Individuen aus dem gesamten Alpenraum wurden verifiziert und in einer zentralen Datenbank gespeichert. Diese Daten bildeten die Grundlage, um die Überlebensraten in

verschiedenen Altersklassen mittels Fang-Wiederfangmodellen (Lebreton et al. 1992) zu schätzen. Die Überlebensraten waren hoch und zeigten relativ wenig Variation zwischen den Altersklassen (1. Lebensjahr: 0,88, nach dem 1. Lebensjahr: 0,96). Weil die natürlichen Bruten genau überwacht wurden, waren auch Daten zum Bruterfolg vorhanden. Er betrug im Mittel 0,6 Flügglinge pro Paar, schwankte aber stark zwischen den Jahren. Emigration und Immigration konnten vernachlässigt werden, weil wir die gesamte Alpenpopulation betrachtet haben und es sehr unwahrscheinlich ist, dass es Zu- oder Abwanderungen aus der Alpenpopulation gab. Um die zukünftige Grösse der Alpenpopulation zu schätzen, konstruierten wir ein Populationsmodell mit 12 «states» (10 Altersklassen, Brüter, Nichtbrüter; Schaub et al. 2009). Die Komplexität des Modells mit diesen 12 states war nötig, weil Bartgeier erst im Alter von 6–10 Jahren zum ersten Mal brüten. Neben den Überlebensraten und dem Bruterfolg brauchte das Modell noch Information über die Wahrscheinlichkeit, dass etablierte Brutvögel in einem Jahr brüten. Wegen der langen Brutzeit kommt es regelmässig vor, dass Bartgeier in einem Jahr nicht brüten. Da über diesen Parameter keine Daten vorlagen, haben wir einen tiefen Wert von 0,4 angenommen; wahrscheinlich liegt er in Wirklichkeit höher. Für die Voraussagen ist es aber besser, einen tiefen, also konservativen Wert zu benutzen. Ausgehend vom Bestand von 9 Paaren im Jahr 2006 haben wir mit dem Populationsmodell den Bestand in 25 Jahren berechnet und daraus die durchschnittliche Wachstumsrate ermittelt. Wir haben solche Voraussagen für vier Szenarien berechnet, nämlich für den Fall, dass keine Jungvögel mehr freigelassen werden, und für den Fall, dass während 5, 10 oder 25 Jahren jährlich 6 Jungvögel ausgesetzt werden. Dabei haben wir vorausgesetzt, dass die geschätzten demografischen Parameter auch in den nächsten 25 Jahren gleich bleiben.

Die geschätzten Wachstumsraten  $\lambda$  waren in allen Szenarien grösser als 1 (keine Freilassungen mehr: 1,03; Freilassungen während 5 Jahren: 1,05; Freilassungen während 10 Jahren: 1,06; Freilassungen während 25 Jahren: 1,07). Die Bartgeierpopulation würde also wachsen,

auch wenn keine Aussetzungen mehr vorgenommen würden. Je länger Aussetzungen erfolgen, desto grösser war die vorausgesagte Wachstumsrate. Dasselbe Modell kann auch verwendet werden, um zu berechnen, wie stark die Mortalität zunehmen darf, bis die Population abzunehmen beginnt. Wenn es zukünftig keine Freilassungen mehr gibt, dürfte die Mortalität maximal um 50 % zunehmen, bevor die Populationsentwicklung negativ wird. Diese Zahl scheint gross, jedoch wird sie bereits erreicht, wenn bei einer Zahl von 25 Brutpaaren jährlich ein Individuum zusätzlich stirbt.

Diese Auswertungen zeigen, dass aus demografischen Gründen keine Freilassungen von jungen Bartgeiern mehr nötig wären, um das Ziel einer sich selbst erhaltenden Bartgeierpopulation zu erreichen. Allerdings gibt es Gründe, weshalb weitere Freilassungen von Jungvögeln, wie sie zurzeit praktiziert werden, sinnvoll sein können. So kann die genetische Vielfalt erhöht werden (Gautschi et al. 2003). Ausserdem kann die flächige Besiedlung der Alpen schneller erfolgen, wenn Bartgeier an neuen Orten freigelassen werden, da sich die Brutpaare meist in der Nähe der Aussetzungsorte etablieren. Die Auswertungen zeigen aber auch, dass der momentan gute Zustand der Bartgeierpopulation fragil ist – eine geringe Erhöhung der Mortalität kann rasch zu einer Umkehr der positiven Bestandsentwicklung führen. Um solche Tendenzen rechtzeitig erkennen zu können, muss das Monitoring der Bartgeier weitergeführt werden, und es sollte nicht nur den Bestand erfassen, sondern auch die demografischen Parameter einschliessen. Dies bedeutet unter anderem, dass Jungvögel aus natürlichen Bruten in Zukunft markiert werden sollten.

#### **2.4. Haben Windkraftanlagen einen Effekt auf Rotmilanpopulationen?**

Die Energieproduktion mit Windkraftanlagen nimmt stark zu, weil Wind eine erneuerbare Energiequelle ist und weil Windenergie stark subventioniert wird (Pullen & Sawyer 2011). Leider sind Windkraftanlagen aber nicht ohne Einfluss auf die Biodiversität: Weil fliegende Tiere mit den Rotoren kollidieren können,



**Abb. 6.** Fliegender Rotmilan. Aufnahme B. Rügger. – *Flying Red Kite*.

könnten Populationen von Vögeln und Fledermäusen negativ beeinflusst werden. Es gibt viele Studien über die Auswirkung der Architektur von Windturbinen und deren Umgebung auf das Kollisionsrisiko von Vögeln. Allerdings ist weitgehend unklar, ob die Entwicklung einer Population überhaupt von den Kollisionen einzelner Individuen beeinflusst wird und ob dabei die räumliche Verteilung der Windturbinen eine Rolle spielt (Drewitt & Langston 2006).

Der Rotmilan *Milvus milvus* (Abb. 6) ist ein häufiges Opfer von Kollisionen mit Windturbinen (Dürr 2009). Er ist ausserdem endemisch in Europa, und die Bestände nehmen in vielen Ländern ab, allerdings nicht in der Schweiz (Knott et al. 2009). Deshalb ist es wichtig zu wissen, wie stark Rotmilanpopulationen von neu erstellten Windturbinen beeinflusst werden. Ich war speziell daran interessiert herauszufinden, wie stark sich verschiedene Anzahlen von Windturbinen auf eine Rotmilanpopulation auswirken und ob die räumliche Verteilung der einzelnen Anlagen einen Einfluss hat.

Solche Fragen können kaum empirisch untersucht werden, da solche Studien eine experimentelle Manipulation der Zahl und Lage der Windturbinen sowie die grossräumige Datenerhebung zu Bruterfolg und Überleben der Rotmilane voraussetzen würden. Es ist jedoch möglich, mit einer Simulationsstudie wichtige Einblicke zu bekommen. Ich verwendete hier ein individuenbasiertes Modell, das heisst, dass der Lebenslauf jedes Individuums der Popula-

tion explizit simuliert wird (Schaub 2012). Ich nahm an, dass die Kernfläche, auf der Windturbinen gebaut werden sollen, eine Grösse von  $50 \times 50$  km hat. Für die Modellierung der Population berücksichtigte ich jedoch eine Fläche von  $100 \times 100$  km, so dass Immigration in die Kernfläche und Emigration aus dieser heraus modelliert werden konnten. Im ersten Jahr wurden in der gesamten Fläche Standorte von 250 Rotmilanhorsten zufällig verteilt, wobei immer eine minimale Horstdistanz von 2 km eingehalten wurde. In diesen Horsten wurden nun Jungvögel flügge (1,7 im Durchschnitt), wobei die exakte Zahl pro Horst und Jahr aus einer Poissonverteilung mit dem angegebenen Mittelwert gezogen worden ist. Die Flügglinge überlebten mit einer Wahrscheinlichkeit von 0,45 und die Überlebenden wanderten vom Geburtsort ab (zufällige Richtung, Abwanderungsdistanz im Mittel 10 km). Die abgewanderten Vögel konnten sich wiederum nicht näher als 2 km von einem schon bestehenden Horst ansiedeln. Zweijährige Individuen überlebten mit einer Wahrscheinlichkeit von 0,74, Altvögel mit einer solchen von 0,84. Ob ein Individuum ein Jahr überlebte, habe ich jeweils mit Bernoulli-Verteilungen simuliert, deren Mittelwerte die vorher erwähnten Überlebensraten waren. Weiter nahm ich an, dass Individuen erst ab einem Alter von 3 Jahren brüten. Lässt man dieses Modell mehrere Jahre laufen, kann man in jedem Jahr zählen, wie viele Paare es innerhalb der Kernfläche gibt und so die Wachstumsrate der Population berechnen. Die verwendeten demografischen Parameter (Bruterfolg, Überlebensraten) stammen aus einer Westschweizer Population (A. Aebischer, unpubl. Daten), die jährlich um etwa 5 % zunimmt.

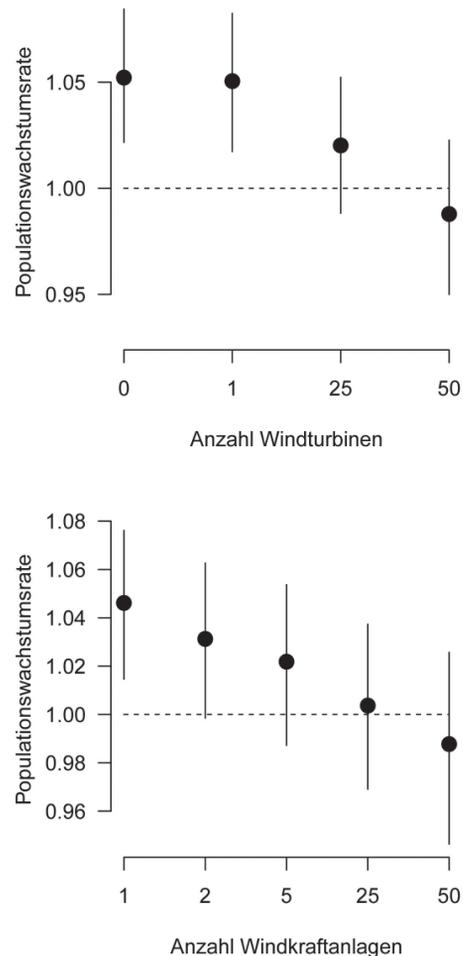
Um nun den Einfluss von Windturbinen auf die Populationsentwicklung der Rotmilane zu studieren, habe ich in der Kernfläche eine Zahl von Windturbinen zufällig verteilt, die aber jeweils nicht näher als 5 km zueinander standen. Ich nahm nun an, dass das Risiko  $r_{ij}$ , dass Rotmilan  $i$  an Turbine  $j$  stirbt, von der Distanz zwischen dem Horst und der Turbine ( $d_{ij}$ ) abhängt, also  $r_{ij} = F(d_{ij})$ . Nun wird für Rotmilan  $i$  mittels einer Bernoulli-Verteilung, deren Mittelwert  $r_{ij}$  ist, simuliert, ob er mit Turbine  $j$  kollidiert ist. Dies wird für jede Turbine wiederholt. Diese

durch die Windturbinen verursachte Mortalität wirkt zusätzlich zur natürlichen Mortalität, also hat der Rotmilan das Jahr nur dann überlebt, wenn er nicht wegen natürlicher Ursachen umgekommen ist und mit keiner der Windturbinen kollidiert ist. Da es kaum empirische Daten zur Funktion (F) gibt, die das Kollisionsrisiko eines Rotmilans in Abhängigkeit von der Distanz zwischen seinem Horst und einer Windturbine beschreibt, habe ich verschiedene ausprobiert. Alle waren negativ exponentielle Funktionen, das heisst, dass das Kollisionsrisiko mit zunehmender Distanz zwischen Horst und Windturbine exponentiell abnimmt.

Es zeigte sich, dass die Wachstumsrate der Rotmilanpopulation sinkt, je mehr Windkraftanlagen aufgestellt werden (Abb. 7). Im extremsten Fall (wenn  $r = \exp(-0,2 - d)$ ) nimmt die ursprünglich wachsende Population ab, wenn 50 Anlagen aufgestellt werden. Die Population entwickelt sich von einer Source- zu einer Sinkpopulation: Sie exportiert zunehmend weniger Individuen als sie importiert.

In einer zweiten Simulation untersuchte ich, wie stark sich die Wachstumsrate der Population verändert, wenn eine fixe Zahl von 50 Windturbinen in einer variablen Zahl von Windkraftanlagen aggregiert werden. Weil die Zahl der Windturbinen konstant ist, ändert sich hier nur die räumliche Anordnung der Anlagen, aber die Stromproduktion bleibt konstant. Diese Simulation zeigte, dass die Rotmilanpopulation stärker von Windturbinen beeinflusst wird, je weniger die Windturbinen räumlich aggregiert sind (Abb. 7). Der Effekt kann massiv sein: Wenn 50 Windturbinen an einem Ort gebaut werden, so wächst die Rotmilanpopulation jährlich um 4,6 %. Wird die gleiche Zahl von Windturbinen je einzeln aufgestellt und über den Raum verteilt, so nimmt die Rotmilanpopulation jährlich um 1,2 % ab. Alle Ergebnisse waren quantitativ stark von der gewählten Funktion (F) abhängig, die die Änderung des Kollisionsrisikos in Abhängigkeit von der Distanz beschreibt.

Die Untersuchungen mit dem Simulationsmodell zeigen also, dass eine zunehmende Zahl von Windturbinen den Populationstrend einer Rotmilanpopulation umdrehen kann. Eine einzelne Windturbine kann wohl für einzelne Indi-



**Abb. 7.** Einfluss von Windkraftanlagen auf die Wachstumsrate einer Rotmilanpopulation, ermittelt mit einer Simulationsstudie (aus Schaub 2012, verändert). Die obere Grafik zeigt die prognostizierte Wachstumsrate in Abhängigkeit von der Zahl von einzeln stehenden Windturbinen. Die untere Grafik stellt die prognostizierte Wachstumsrate dar, wenn 50 Windturbinen in einer variablen Zahl von Windkraftanlagen verteilt werden. 1 bedeutet, dass alle 50 Windturbinen an einem Ort stehen, 50 bedeutet, dass alle Windturbinen einzeln (mindestens 5 km Distanz) stehen. – *Impact of wind farms on the growth rate of a Red Kite population assessed with a simulation (from Schaub 2012, adapted). The upper panel shows the expected growth rate as a function of the number of wind turbines. The lower panel illustrates the expected impact of 50 wind turbines on the growth rate when wind turbines are aggregated in a varying number of wind farms. 1 means that all 50 turbines are aggregated in one wind farm, 50 means that all wind turbines are placed singly (minimal distance among each other was 5 km).*

viduen negative Folgen haben, ist aber für eine Population kaum relevant. Dies ändert sich, wenn die Zahl der Windturbinen zunimmt. Meine Simulationen zeigen auch, dass diese negativen Effekte zu einem grossen Teil abgepuffert werden können, wenn die Windturbinen in Windfarmen aggregiert werden. Als Empfehlung für die Planung von neuen Standorten von Windkraftanlagen leiten sich aus den Resultaten folgende Schlussfolgerungen ab: Die Standortevaluation darf nicht nur den Einfluss der zu bauenden Windturbine oder -anlage einschliessen, sondern muss den Einfluss aller schon existierenden oder geplanten Anlagen in einem grösseren Umkreis berücksichtigen. Erst durch die kumulative Einbeziehung aller dieser Anlagen ist es möglich zu beurteilen, ob eine neue Anlage für eine Population relevant ist. Zweitens folgt, dass Windkraftanlagen generell an so wenig Standorten wie möglich aufgestellt werden sollen, dafür können an diesen Standorten durchaus mehrere Windturbinen stehen. In der Schweiz möchten wir eine gewisse Menge an Elektrizität aus der Windkraft produzieren. Für Vogelpopulationen ist dies erträglicher, wenn dieses Ziel mit weniger, dafür aber grösseren Anlagen erreicht wird.

Für die Forschung kann abgeleitet werden, dass die Funktion, die das Kollisionsrisiko beschreibt, durch empirische Studien untersucht werden sollte. Die Simulationsergebnisse hängen quantitativ (aber nicht qualitativ) von dieser Funktion ab. Wenn man diese Funktion quantifizieren kann, könnten Schwellenwerte entwickelt werden, die die Frage beantworten, wie viele Anlagen eine Population erträgt.

### 3. Ausblick

#### 3.1. Die Bedeutung von Populationsmodellen

Alle vier Fallstudien zeigen, dass die Anwendung von Populationsmodellen wichtige Erkenntnisse über die Ursachen von Populationsentwicklungen oder über den Einfluss von zukünftigen Managemententscheidungen ermöglichen haben. Die gewonnenen Erkenntnisse lassen sich entweder direkt für den Schutz der Populationen verwenden oder aber sie ermöglichen eine weitere zielorientierte Forschung.

So sieht man bei der Fallstudie am Uhu sehr klar, dass die durch menschliche Infrastrukturen verursachte Mortalität verringert werden muss, um der Population im Wallis nachhaltig zu helfen. Andererseits wurde beim Wiedehopf festgestellt, dass die Variation der Überlebensraten der Jungvögel einen Einfluss auf die Populationsentwicklung hat. Es ist aber noch unbekannt, welche Faktoren einen Einfluss auf die Variation der Überlebensraten haben. Diese müssten in einem nächsten Schritt identifiziert werden, und je nach dem sind es Faktoren, die man durch Schutzbemühungen beeinflussen kann.

Populationsmodelle können sowohl für den Blick in die Vergangenheit (retrospektiv) als auch für den Blick in die Zukunft (prospektiv) verwendet werden (Caswell 2000). Retrospektive Auswertungen werden verwendet, um herauszufinden, welche demografischen Ursachen eine beobachtete Bestandsentwicklung hatte. Dies ist eine klassische Frage der Populationsbiologie, die als das «declining population paradigm» bekannt ist (Caughley 1994) und schon vielfach angewendet worden ist. Mit prospektiven Auswertungen kann untersucht werden, welchen Einfluss neue Massnahmen oder Bedrohungen auf die zukünftige Populationsentwicklung haben könnten. Eine klassische Anwendung einer prospektiven Auswertung ist die Schätzung der Aussterbewahrscheinlichkeit einer Population innerhalb eines definierten Zeitabschnitts mit sogenannten «population viability analyses» (Beissinger 2002). Voraussagen in prospektiven Auswertungen sind meistens ziemlich ungenau, und die Ungenauigkeit nimmt zu, je weiter die Voraussagen in die Zukunft extrapoliert werden. Eine einzelne Prognose ist häufig nicht besonders informativ, aber die Verwendung von prospektiven Auswertungen ist dann sinnvoll, wenn die Wirkung von verschiedenen Massnahmen verglichen wird (Fieberg & Ellner 2000). So lassen sich verschiedene Massnahmen bezüglich ihres Einflusses auf die Populationsentwicklung oder des Aussterberisikos rangieren. Retrospektive und prospektive Auswertungen lassen sich auch gut kombinieren (Caswell 2000). So stellten Jenouvrier et al. (2009) fest, dass die Abnahme der Kaiserpinguine *Aptenodytes*

*forsteri* vom Rückgang des Meereises verursacht worden ist. Sie verwendeten dann die von Klimamodellen vorausgesagte Entwicklung der Ausdehnung des Meereises, um das Aussterberisiko der Pinguine vorauszusagen.

Populationsbiologische Auswertungen sind nicht immer das einzige Mittel, um eine abnehmende Population zu untersuchen. Manchmal gibt es Hypothesen über die Bestandsrückgänge, die sich experimentell überprüfen lassen (Newton 2004). Eine experimentelle Überprüfung einer Hypothese hat den Vorteil, dass die Kausalität festgestellt werden kann, während klassische Populationsanalysen, wie sie hier beschrieben worden sind, korrelativ sind. Ein Nachteil von populationsbiologischen Methoden ist, dass demografische Daten (Daten zu Bruterfolg, Fang-Wiederfangdaten, usw.) aus der zu untersuchenden Population vorhanden sein müssen, was gerade bei kleinen und abnehmenden Populationen ein Problem sein kann. Dies gilt insbesondere für retrospektive Auswertungen. Prospektive Auswertungen können in der Regel auch für Populationen oder Arten gemacht werden, deren demografische Parameter wenig bekannt sind. Man begibt sich dann zwar auf dünnes Eis, aber eine vorsichtige Interpretation der Ergebnisse leistet gute Hilfe (Doak et al. 2005). Minimale Kenntnisse, die vorhanden sein müssen, sind der Lebenszyklus der Art und eine Vorstellung der demografischen Parameter. Um einen groben Einblick in die mögliche Dynamik einer schlecht untersuchten Art zu bekommen, können demografische Werte von verwandten Arten verwendet werden, oder es kann von allometrischen Beziehungen Gebrauch gemacht werden (Saether 1989). Eine weitere Erschwernis von populationsbiologischen Methoden ist, dass sie Daten aus mehreren Jahren verlangen und die Sammlung von demografischen Daten häufig teuer ist. Demografische Daten sollten den Zeitraum mindestens einer Generation abdecken, um demografische Parameter sinnvoll schätzen zu können (Williams et al. 2002). Wenn eine demografische Untersuchung zu spät startet, besteht das Risiko, dass die Population schon ausgestorben ist, bis die nötigen Erkenntnisse vorliegen. Deshalb sollten neben der Überwachung der Bestände idealerweise

auch die demografischen Parameter überwacht werden. Dies würde es ermöglichen, demografische Veränderungen frühzeitig zu erkennen, also gleichzeitig mit der Bestandsänderung. Vielversprechend sind in diesem Zusammenhang neue statistische Modelle, die es erlauben, aus zeitlich und räumlich repetierten Zählenden demografische Prozesse abzuschätzen (Dail & Madsen 2011).

Populationsdynamische Modelle finden ihre Anwendung nicht nur in der Naturschutzbiologie, sondern sind auch für die Jagd- oder Fischereiplanung zentral. Das Ziel solcher Planungen ist es, den Ertrag zu maximieren, aber gleichzeitig die Bestände nicht zu gefährden – es wird also eine nachhaltige Nutzung angestrebt (Conroy & Carroll 2009). Mit Populationsmodellen kann herausgefunden werden, wie viele Individuen aus einer Population herausgenommen werden können, ohne dass sie abnimmt. Grobe Abschätzungen lassen sich mit relativ wenigen Daten erzielen (Niel & Lebreton 2005, Dillingham & Fletcher 2011), aber feine Abklärungen brauchen detaillierte Kenntnisse über die Dichteabhängigkeit und über die mögliche Kompensation der durch die Jagd verursachten Mortalität (Lebreton 2005, Servanthy et al. 2010).

### 3.2. Zukünftige Entwicklungen

Die Populationsbiologie hat in den letzten Jahren grosse Fortschritte gemacht, und wichtige Erkenntnisse sind gewonnen worden. Besonders stark entwickelt haben sich die statistischen Methoden, so dass heute aus den gleichen Daten viel mehr Erkenntnisse gewonnen werden können als früher. Ich denke, dass diese Entwicklungen weiter gehen werden und sehe vor allem in drei Bereichen weitere Entwicklungen.

Eine Erschwernis der Anwendung von Populationsmodellen ist, dass sie in der Regel viele Daten über lange Zeiträume brauchen. Es ist aber gerade für abnehmende oder kleine Populationen, die im Fokus von Schutzbemühungen stehen, vielfach ein Problem, genügend Daten zu sammeln. Eine mögliche Lösung ist die Kombination aller vorhandenen Information in Populationsmodellen, die mit Bayesianischen

Methoden analysiert werden. Ein solches Vorgehen hat den Vorteil, dass die Information, die in den vorhandenen Daten steckt, effizient ausgenutzt werden kann. So lassen sich zum Beispiel durch die Kombination von Daten mit integrierten Populationsmodellen demografische Parameter schätzen, für die gar keine Daten gesammelt worden sind (Besbeas et al. 2002, Schaub et al. 2007). Es ist auch möglich, vorhandenes Wissen über andere Arten für die Zielart zu verwenden (McCarthy & Masters 2005, Papadatou et al. 2012). Die Kombination von Information ist ein Forschungszweig, der erst gerade begonnen hat, der aber noch viele Möglichkeiten birgt und in Zukunft noch zahlreiche Erkenntnisse liefern wird (Schaub & Kéry 2012).

Zweitens verlangen Populationsmodelle vielfach vereinfachende Annahmen, die kaum mit der Realität übereinstimmen. Ein weiterer Entwicklungsschritt geht deshalb in die Richtung, dass die Modelle realistischer gemacht werden. Die explizite Einbeziehung von individuellen Unterschieden oder von individuellen Eigenschaften wie Grösse oder Charakter ist durch die Verwendung von sogenannten «random effects» möglich (Cam et al. 2002, Rees & Ellner 2009). Allerdings ist bisher noch wenig studiert, wie sich dies auf die Populationsebene auswirkt, also welchen Einfluss einzelne Individuen oder deren Charakteristika auf die Entwicklung einer Population haben. Schliesslich sollte die räumliche Skala, auf denen Population funktionieren, besser untersucht werden (Thomas & Kunin 1999, Lambrechts et al. 2000, Matthysen et al. 2001). So sind im Grunde genommen Immigration und Emigration ein räumlicher Skaleneffekt – wenn man genügend grosse Räume betrachtet, so spielen diese Prozesse für die Dynamik keine Rolle mehr. Die Frage ist allerdings, von wie grossen Räumen lokale Populationen beeinflusst werden, also etwa aus welchem Umkreis Immigranten kommen und wie gross eine sich selbsterhaltende Population sein muss. Antworten auf diese Fragen wären für die Strategie von Schutzbemühungen wichtig.

Im vorliegenden Artikel habe ich gezeigt, dass Populationsmodelle wichtige Einblicke in das Funktionieren von Populationen erlauben,

die sonst nicht möglich sind. Diese Kenntnisse sind für den Schutz und die Förderung von Populationen wie auch für deren Nutzung (Jagd, Fischerei) absolut zentral. Ich bin überzeugt, dass die Bedürfnisse für Populationsauswertungen weiter zunehmen werden, denn letztlich muss die Wirksamkeit von Massnahmen auf der Stufe der Population und nicht nur auf der Stufe des Individuums geprüft werden. Leider werden an den Schweizer Hochschulen zurzeit nur beschränkt Kurse angeboten, in denen diese Methoden und Kenntnisse vermittelt werden. Trotz der Wichtigkeit der Anwendung von Populationsmodellen im Naturschutz können sie das wohl wichtigste Problem nicht lösen: die Umsetzung. Häufig sind genügend Kenntnisse für die Förderung einer Population vorhanden, aber die Umsetzung von Massnahmen scheitert an finanziellen Mitteln, an politischem Willen oder konträren Interessen.

**Dank.** Ich danke allen Koautoren der vorgestellten Studien. Ein besonderer Dank gilt Raphaël Arlettaz, Marc Kéry, Lukas Jenni und Olivier Gimenez, mit denen ich besonders eng zusammengearbeitet habe. Christian Marti und Peter Knaus halfen bei der Überarbeitung des Manuskripts.

### Zusammenfassung

Ein fundamentales Ziel der Naturschutzbiologie ist die Bereitstellung des Wissens, um weitere Populationsabnahmen stoppen zu können. Die Populationsbiologie spielt dafür eine wichtige Rolle: Sie ermöglicht es, die demografischen Gründe von Populationsabnahmen zu erkennen und die Wirkung von Massnahmen auf die Populationsentwicklung abzuschätzen. Diese Erkenntnisse können entweder sofortige Schutzmassnahmen auslösen oder erlauben es, neue Forschungsfragen zu formulieren. Ein zentrales Instrument jeder populationsbiologischen Auswertung ist ein Populationsmodell, das eine Beziehung zwischen der Populationsgrösse und den demografischen Raten (Überleben, Fortpflanzung, Immigration, Emigration) herstellt. Anhand von Fallstudien illustriere ich hier, wie die Populationsbiologie wichtige Erkenntnisse zum Schutz von vier Arten (Wiedehopf *Upupa epops*, Uhu *Bubo bubo*, Bartgeier *Gypaetus barbatus*, Rotmilan *Milvus milvus*) liefern kann. Die ersten beiden Fallstudien sind retrospektiv: Sie untersuchten die demografischen Gründe für Populationsänderungen in der Vergangenheit. Die anderen beiden sind prospektiv: Sie verglichen den Einfluss von verschiedenen Massnahmen auf die zukünftige Populationsentwicklung. Die Populationsbiologie ist nicht nur für den Schutz,

sondern auch für die Regulierung einer nachhaltigen Jagd und Fischerei sehr wichtig. Ich bin überzeugt, dass ihre Bedeutung weiter zunehmen wird, weil die Wirksamkeit von allen Massnahmen auf der Stufe der Population und nicht auf der Stufe des Individuums geprüft werden muss.

## Literatur

- AEBISCHER, A., P. NYFFELER, S. KOCH & R. ARLETTAZ (2005): Jugenddispersion und Mortalität Schweizer Uhus *Bubo bubo* – ein aktueller Zwischenbericht. *Ornithol. Anz.* 44: 197–200.
- ARLETTAZ, R., M. SCHAAD, T. S. REICHLIN & M. SCHAUB (2010a): Impact of weather and climate variation on Hoopoe reproductive ecology and population growth. *J. Ornithol.* 151: 889–899.
- ARLETTAZ, R., M. SCHAUB, J. FOURNIER, T. S. REICHLIN, A. SIERRA, J. E. M. WATSON & V. BRAUNISCH (2010b): From publications to public actions: when conservation biologists bridge the gap between research and implementation. *BioScience* 60: 835–842.
- BEISSINGER, S. R. (2002): Population viability analysis: past, present, future. S. 5–17 in: S. R. BEISSINGER (ed.): *Population viability analysis*. University of Chicago Press, Chicago.
- 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.
- BIBER, O. (1984): Bestandesaufnahmen von elf gefährdeten Vogelarten in der Schweiz. *Ornithol. Beob.* 81: 1–28.
- CAM, E., W. A. LINK, E. G. COOCH, J. Y. MONNAT & E. DANCHIN (2002): Individual covariation in life-history traits: seeing the trees despite the forest. *Amer. Nat.* 159: 96–105.
- CASWELL, H. (2000): Prospective and retrospective perturbation analyses: their roles in conservation biology. *Ecology* 81: 619–627.
- CASWELL, H. (2001): *Matrix population models. Construction, analysis, and interpretation*. Sinauer Associates, Sunderland.
- CAUGHLEY, G. (1994): Directions in conservation biology. *J. Anim. Ecol.* 63: 215–244.
- CONROY, M. J. & J. P. CARROLL (2009): *Quantitative conservation of vertebrates*. Wiley-Blackwell, Oxford.
- DAIL, D. & L. MADSEN (2011): Models for estimating abundance from repeated counts of an open population. *Biometrics* 67: 577–587.
- DILLINGHAM, P. W. & D. FLETCHER (2011): Potential biological removal of albatrosses and petrels with minimal demographic information. *Biol. Conserv.* 144: 1885–1894.
- DOAK, D. F., K. GROSS & W. F. MORRIS (2005): Understanding and predicting the effects of sparse data on demographic analyses. *Ecology* 86: 1154–1163.
- DREWITT, A. L. & R. H. W. LANGSTON (2006): Assessing the impacts of wind farms on birds. *Ibis* 148: 29–42.
- DÜRR, T. (2009): Zur Gefährdung des Rotmilans *Milvus milvus* durch Windenergieanlagen in Deutschland. *Inf.dienst Nat.schutz Niedersachs.* 29: 185–191.
- FIEBERG, J. & S. P. ELLNER (2000): When is it meaningful to estimate an extinction probability? *Ecology* 81: 2040–2047.
- FREY, H. (1992): Die Wiedereinbürgerung des Bartgeigers (*Gypaetus barbatus*) in den Alpen. *Egretta* 35: 85–95.
- GAUTSCHI, B., G. JACOB, J. J. NEGRO, J. A. GODOY, J. P. MÜLLER & B. SCHMID (2003): Analysis of relatedness and determination of the source of founders in the captive bearded vulture, *Gypaetus barbatus*, population. *Conserv. Genet.* 4: 479–490.
- JENOUVRIER, S., H. CASWELL, C. BARBRAUD, J. STROEVE & H. WEIMERSKIRCH (2009): Demographic models and IPCC climate projections predict the decline of an emperor penguin population. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 106: 1844–1847.
- KÉRY, M. (2008): Grundlagen der Bestandserfassung am Beispiel von Vorkommen und Verbreitung. *Ornithol. Beob.* 105: 353–386.
- KÉRY, M. & M. SCHAUB (2012): Bayesian population analysis using WinBUGS. A hierarchical perspective. Academic Press, Waltham.
- KNAUS, P., R. GRAF, J. GUÉLAT, V. KELLER, H. SCHMID & N. ZBINDEN (2011): Historischer Brutvogelatlas. Die Verbreitung der Schweizer Brutvögel seit 1950. Schweizerische Vogelwarte, Sempach.
- KNOTT, J., P. NEWBERY & B. BAROV (2009): Action plan for the red kite *Milvus milvus* in the European Union. [http://ec.europa.eu/environment/nature/conservation/wildbirds/action\\_plans/docs/milvus\\_milvus.pdf](http://ec.europa.eu/environment/nature/conservation/wildbirds/action_plans/docs/milvus_milvus.pdf) (Stand 1. Juni 2012).
- LAMBRECHTS, M. M., M. E. VISSER & N. VERBOVEN (2000): Consequences of dispersal for the quantitative study of adaptation in small-scale plants: a case study of an avian island population. *Ecography* 23: 525–530.
- LEBRETON, J. D. (2005): Dynamical and statistical models for exploited populations. *Aust. N. Z. J. Stat.* 47: 49–63.
- 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.
- 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.
- MATTHYSEN, E., F. ADRIAENSEN & A. A. DHONDT (2001): Local recruitment of great and blue tits (*Parus major*, *P. caeruleus*) in relation to study plot size and degree of isolation. *Ecography* 24: 33–42.
- 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.
- MCCARTHY, M. A. & P. MASTERS (2005): Profiting from prior information in Bayesian analyses of ecological data. *J. Appl. Ecol.* 42: 1012–1019.
- MINGOZZI, T. & R. ESTÈVE (1997): Analysis of a historical extirpation of the bearded vulture *Gypaetus barbatus* (L.) in the Western Alps (France-Italy): former distribution and causes of extirpation. *Biol. Conserv.* 79: 155–171.
- MORRIS, W. F. & D. F. DOAK (2002): Quantitative conservation biology. Sinauer, Sunderland.
- NEWTON, I. (2004): The recent declines of farmland bird populations in Britain: an appraisal of causal factors and conservation actions. *Ibis* 146: 579–600.
- NIEL, C. & J. D. LEBRETON (2005): Using demographic invariants to detect overharvested bird populations from incomplete data. *Conserv. Biol.* 19: 826–835.
- NORRIS, K. (2004): Managing threatened species: the ecological toolbox, evolutionary theory and declining-population paradigm. *J. Appl. Ecol.* 41: 413–426.
- OLSSON, V. (1997): Breeding success, dispersal, and long-term changes in a population of Eagle Owls *Bubo bubo* in southeastern Sweden 1952–1996. *Ornis Svecica* 7: 49–60.
- PAPADATOU, E., R. PRADEL, M. SCHAUB, D. DOLCH, H. GEIGER, C. IBANEZ, G. KERTH, A. POPA-LISSEANU, W. SCHORCHT, J. TEUBNER & O. GIMENEZ (2012): Comparing survival among species with imperfect detection using multilevel analysis of mark-recapture data: a case study on bats. *Ecography* 35: 153–161.
- PASINELLI, G. & K. SCHIEGG (2012): Die Bedeutung kleiner Feuchtgebiete für den Artenschutz: das Beispiel der Rohrammer *Emberiza schoeniclus*. *Ornithol. Beob.* 109: 201–220.
- PULLEN, A. & S. SAWYER (2011): Global wind report – annual marked update 2010. Global Wind Energy Council, Brussels.
- REES, M. & S. P. ELLNER (2009): Integral projection models for populations in temporally varying environments. *Ecol. Monogr.* 79: 575–594.
- ROYLE, J. A. & R. M. DORAZIO (2008): Hierarchical modeling and inference in ecology. The analysis of data from populations, metapopulations and communities. Academic Press, New York.
- SAETHER, B. E. (1989): Survival rates in relation to body weight in European birds. *Ornis Scand.* 20: 13–21.
- SCHAUB, M. (2012): Spatial distribution of wind turbines is crucial for the survival of red kite populations. *Biol. Conserv.* 155: 111–118.
- SCHAUB, M. & F. ABADI (2011): Integrated population models: A novel analysis framework for deeper insights into population dynamics. *J. Ornithol.* 152: 227–237.
- 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. Conserv.* 143: 1911–1918.
- SCHAUB, M., O. GIMENEZ, A. SIERRA & R. ARLETTAZ (2007): Use of integrated modeling to enhance estimates of population dynamics obtained from limited data. *Conserv. Biol.* 21: 945–955.
- SCHAUB, M. & M. KÉRY (2012): Combining information in hierarchical models improves inferences in population ecology and demographic population analyses. *Anim. Conserv.* 15: 125–126.
- 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., 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.
- SCHAUB, M., R. ZINK, H. BEISSMANN, F. SARRAZIN & R. ARLETTAZ (2009): When to end releases in re-introduction programmes: demographic rates and population viability analysis of bearded vultures in the Alps. *J. Appl. Ecol.* 46: 92–100.
- SCHIFFERLI, L., O. RICKENBACH, A. KOLLER & M. U. GRÜEBLER (2009): Massnahmen zur Förderung des Kiebitzes *Vanellus vanellus* im Wauwilermoos (Kanton Luzern): Schutz der Nester vor Landwirtschaft und Prädation. *Ornithol. Beob.* 106: 311–326.
- SCHMID, H., R. LUDER, B. NAEF-DAENZER, R. GRAF & N. ZBINDEN (1998): Schweizer Brutvogelatlas: Verbreitung der Brutvögel in der Schweiz und im Fürstentum Liechtenstein 1993–1996. Schweizerische Vogelwarte, Sempach.
- SCHMID, H., N. ZBINDEN & V. KELLER (2004): Überwachung der Bestandsentwicklung häufiger Brutvögel in der Schweiz. Schweizerische Vogelwarte, Sempach.
- SERVANTHY, S., R. CHOQUET, E. BAUBET, S. BRANDT, J. M. GAILLARD, M. SCHAUB, C. TOIGO, J. D. LEBRETON, M. BUORO & O. GIMENEZ (2010): Assessing whether mortality is additive using marked animals: a Bayesian state-space modeling approach. *Ecology* 91: 1916–1923.
- SIBLY, R. M. & J. HONE (2002): Population growth rate and its determinants: an overview. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B* 357: 1153–1170.
- THOMAS, C. D. & W. E. KUNIN (1999): The spatial structure of populations. *J. Anim. Ecol.* 68: 647–657.
- WILLIAMS, B. K., J. D. NICHOLS & M. J. CONROY (2002): Analysis and management of animal populations. Academic Press, San Diego.

Manuskript eingegangen 19. Juni 2012

Bereinigte Fassung angenommen 3. Juli 2012