

Die Bedeutung kleiner Feuchtgebiete für den Artenschutz: Synthese einer Populationsstudie an der Rohrammer *Emberiza schoeniclus*

Gilberto Pasinelli und Karin Schiegg



PASINELLI, G. & K. SCHIEGG (2012): The role of small wetlands for species persistence: synthesis of a population study on the Common Reed Bunting *Emberiza schoeniclus*. Ornithol. Beob. 109: 201–220.

Many species persist in fragmented populations as a consequence of past and ongoing habitat destruction. Despite this, the importance of remnant fragments varying in size for the conservation of species is often unclear. From 2002 to 2006, we studied the role of small and large wetland fragments (2–247 ha) within a 200 km² area in northeastern Switzerland for the persistence of the Reed Bunting *Emberiza schoeniclus*, a characteristic species of wetlands. Results from both artificial nest experiments and real nests showed that nest success increased with vegetation cover around and above the nest, distance from the water-sided reed edge, and to a lesser extent also with distance from the land-sided reed edge, and the size and shape (expressed as the ratio between edge length and area of the patch) of the reed patch containing the nest. These findings suggest that nest success of the Reed Bunting fundamentally depends on the quality of the reed patches: large and old reed patches with dense vegetation are habitats of good quality and conducive to nest success, whereas young and small patches, such as one-year-old reed stripes («rotational fallows»), are suboptimal habitats. Probability of nest predation was not related to whether or not a nest was visited by observers. Reproductive performance of the Reed Bunting in small and large wetland fragments did not basically differ, although small fragments were better reproductive grounds in one of four years. Recruitment probability, defined as probability that individuals born and ringed in our study area were re-sighted as breeders in a subsequent year, was not related to fragment size either. Based on demographic and population genetic analyses, the local populations in the different fragments were strongly connected, thus forming a patchy population (and not a metapopulation, despite the fragmented distribution). Small and large fragments turned out to be mostly sinks, and the annual growth rate of the entire population network was insufficient for self-maintenance. Both findings imply that the persistence of the local populations and of the entire patchy population depended on immigration, which was found to annually range from 43.8 to 61.4 %. We conclude from this study that small and large wetland fragments contributed equally to the population network of the Reed Bunting in northeastern Switzerland, even though they have to be considered as sinks from a demographic perspective. For the conservation of the Reed Bunting, future management of wetlands should aim at sparing large reed patches along the water's edge to provide adequate nest sites.

Gilberto Pasinelli, Schweizerische Vogelwarte, Seerose 1, CH–6204 Sempach, E-Mail gilberto.pasinelli@vogelwarte.ch; Karin Schiegg, Psychiatrische Universitätsklinik Zürich, Zentrum für Abhängigkeitserkrankungen, Selnaustrasse 9, CH–8001 Zürich

Habitatverlust und -fragmentierung zählen nach wie vor zu den bedeutendsten Bedrohungen für die Biodiversität (z.B. Baillie et al. 2004). Eine Konsequenz dieser beiden Prozesse ist, dass heute viele Arten eine fragmentierte Verbreitung aufweisen. Wie wichtig Habitatfragmente unterschiedlicher Grösse sind, um regionale Populationen oder Arten zu erhalten, ist jedoch nach wie vor unklar. Aufgrund theoretischer und empirischer Studien wird davon ausgegangen, dass sowohl grosse als auch kleine Fragmente für die Dynamik fragmentierter Populationen wichtig sein können (Hanski 2005), wobei grossen Fragmenten meist eine höhere Bedeutung zugesprochen wird. Da finanzielle Mittel im Naturschutz limitiert sind, ist es wichtig zu wissen, welche Fragmente für den Schutz einer Art besonders relevant sind und allenfalls spezielle Bewirtschaftungsmaßnahmen erfordern.

Feuchtgebiete stellen ein natürlicherweise fragmentiertes Habitat dar. Durch massive Entwässerung und Melioration während der letzten beiden Jahrhunderte wurden jedoch viele Feuchtgebiete zerstört (Knaus et al. 2011), wodurch der Grad der Fragmentierung von Feuchtgebieten zweifellos stark zugenommen hat. Entsprechend kommen heute viele auf Feuchtgebiete angewiesene Arten nur noch in inselartig verteilten, kleinen lokalen Populationen vor. Dies trifft auch auf die Rohrammer *Emberiza schoeniclus* zu, die für die Nestanlage auf Altschilfflächen und für die Nahrungssuche auf Riedwiesen angewiesen ist (Schiess 1989, Glutz von Blotzheim & Bauer 1997, Surmacki 2004). Aufgrund der geringen Grösse der übrig gebliebenen Feuchtgebiete beherbergen diese heute in der Schweiz oft nur wenige Brutpaare. Ob solche Kleinstbestände für die Erhaltung der Rohrammer wichtig sind oder ob diese Gebiete besser zugunsten anderer Arten (z.B. Orchideen, Libellen) bewirtschaftet werden sollen, ist unklar.

Von 2002 bis 2006 wurde die Populationsökologie der Rohrammer in grossen und kleinen Feuchtgebieten im Zürcher Oberland untersucht. In diesem Artikel werden die wichtigsten, bereits andernorts publizierten Resultate des Projekts zusammengefasst. Näher erläutert werden insbesondere, (1) wie sich die teilwei-

se intensive Schilfmahd in den Zürcher Naturschutzgebieten auf den Erfolg von Rohrammerbruten auswirkt, (2) ob sich die Reproduktionsleistung in grossen und kleinen Gebieten unterscheidet, (3) wie die Population im Zürcher Oberland räumlich strukturiert ist, (4) ob sich der demografische Beitrag kleiner und grosser Lokalpopulationen zum Populationsnetzwerk der Rohrammer unterscheidet und (5) inwiefern die lokalen Populationen und das Populationsnetzwerk auf Immigration angewiesen sind, um zu überleben. Der Artikel beruht auf einem Vortrag während des Ala-Symposiums «Ornithologische Forschung in der Schweiz», das anlässlich des 100-Jahr-Jubiläums der Ala in Basel im Mai 2009 durchgeführt wurde.

1. Untersuchungsgebiet und Methoden

Die Studie wurde in 21 Feuchtgebieten im Zürcher Oberland ($47^{\circ}16'/8^{\circ}47'$) durchgeführt (Abb. 1, Tab. 1). Das Betreten der Feuchtgebiete erfolgte mit Bewilligung der Fachstelle Naturschutz des Kantons Zürich (Ausnahmebewilligungen Nr. 2007 vom 21. Februar 2002 und Nr. 6003 vom 8. Februar 2006). Die Grösse der untersuchten Feuchtgebietsfragmente variierte zwischen 1,9 und 247,2 ha (Median 10,5 ha, Interquartilsbereich 4,2–16,7 ha). Die Feuchtgebiete am Pfäffikersee, Greifensee und Lützelsee wiesen pro Jahr 20–60 Brutpaare der Rohrammer auf und werden nachfolgend als grosse Fragmente bezeichnet. Um Informationen über die Demografie der Rohrammer in den grossen Fragmenten zu erhalten, untersuchten wir dort pro Jahr das Brutgeschäft in mindestens 10 Revieren innerhalb von im Jahr 2002 ausgewählten, am Seeufer gelegenen Altschilfflächen (rote Kreise in Abb. 1). Die Lage dieser Flächen blieb über den Untersuchungszeitraum gleich. Die 18 anderen Feuchtgebiete werden als kleine Fragmente bezeichnet (grüne Kreise in Abb. 1). Sie wiesen jährlich 0–5 Reviere auf, in denen das Brutgeschäft jeweils vollumfänglich überwacht wurde.

Von 2002 bis 2005 wurden ab Mitte März die Reviere kartiert und zwischen Ende April und Mitte Juli die Nester gesucht, überwacht und der Nest- und Bruterfolg ermittelt. Ausser-

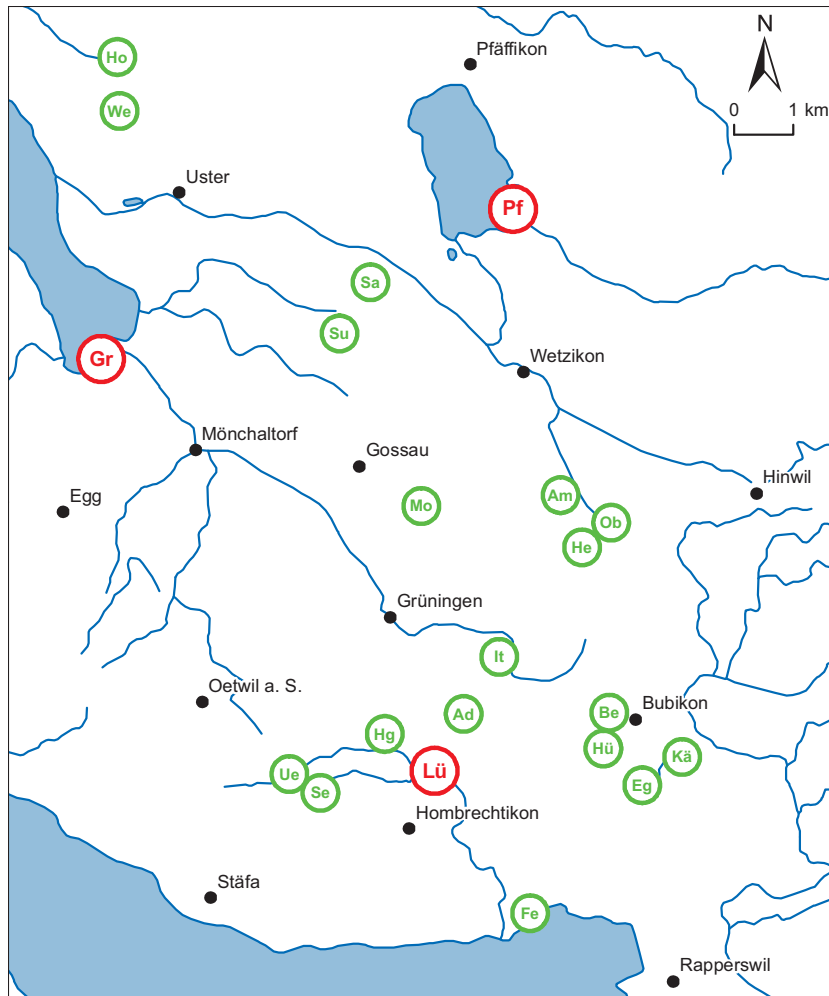


Abb. 1. Lage der untersuchten Feuchtgebietsfragmente in der Nordostschweiz von 2002 bis 2006. Die roten Kreise bezeichnen die drei grossen, die grünen Kreise die 18 kleinen Fragmente. Abkürzungen: Ad = Adletshausen, Am = Ambitzgi, Be = Bergli, Eg = Egelsee, Fe = Feldbach, Gr = Greifensee, He = Hellberg, Hg = Herrgass, Ho = Hopperen, Hü = Hüslli, It = Itzikerriet, Kä = Kämmoos, Lü = Lützelsee, Mo = Moos, Ob = Oberhöfler, Pf = Pfäffikersee, Sa = Sackried, Se = Seeweidsee, Su = Sulzbach, Ue = Uerzikon, We = Werrikon. Quelle: Bundesamt für Landestopografie. – *Location of the wetland fragments studied in northeastern Switzerland from 2002 to 2006. Red circles refer to the three large fragments, green circles indicate the 18 small fragments. For abbreviations, see above.*

dem wurden die Altvögel und die Nestlinge farbig beringt. Weitere Informationen über das Untersuchungsgebiet und die Feldarbeit sind in Pasinelli et al. (2008, 2011) zu finden. Zusätzliche methodische Angaben werden hier jeweils bei den entsprechenden Resultaten präsentiert.

2. Ergebnisse und Diskussion

2.1. Nesterfolg in Abhängigkeit von Nestkontrollen

Besonders bei bodenbrütenden Vogelarten stellt sich die Frage, ob die Wahrscheinlichkeit der Nestprädation durch regelmässige

Tab. 1. Übersicht über die untersuchten Feuchtgebietsfragmente, die Anzahl überwachter Reviere (Rev.) und die mittlere Anzahl Flügglinge (Flügglinge) pro Paar pro Jahr (\pm Standardabweichung) im Zürcher Oberland von 2002 bis 2005. Die Grösse der Fragmente basiert auf Feuchtgebietskartierungen im Kanton Zürich in den Jahren 1976/77; die Altschilffläche basiert auf eigenen Erhebungen mit GPS und bezieht sich in den grossen Feuchtgebieten (Greifensee, Lützelsee, Pfäffikersee) auf die in dieser Studie effektiv überwachte Fläche, in den kleinen Feuchtgebieten (alle anderen) auf die gesamte Altschilffläche. Zu beachten ist, dass die Altschilffläche aufgrund unterschiedlicher Mahd von Jahr zu Jahr variieren kann. Zwei Gebiete ohne Rohrammerreviere während der Studienjahre sind nicht aufgeführt (Moos bei Gossau, Itzikernriet bei Grüningen). – *Overview on the wetland fragments studied, the number of territories («Rev.») monitored and the mean number of fledglings («Flügglinge») per pair per year (\pm SD) in north-eastern Switzerland from 2002 to 2005. Size of fragments («Gebietsgrösse») based on wetland censuses of the canton of Zurich in 1976/77; old reed area («Altschilffläche») based on own censuses with GPS and referring to area actually monitored in the three large fragments (Greifensee, Lützelsee, Pfäffikersee) and to the entire wetland (in all other fragments), respectively. Note that old reed area may vary among years as a consequence of wetland management. Two study sites without Reed Bunting territories over the study years are not listed (Moos near Gossau, Itzikernriet near Grüningen).*

Name	Koordinaten	Gebietsgrösse (ha)	Altschilffläche (ha)	2002		2003		2004		2005	
				Rev.	Flügglinge	Rev.	Flügglinge	Rev.	Flügglinge	Rev.	Flügglinge
Adletshausen	47°16' / 8°47'	4,2	0–0,022	1	3,5 \pm 0,7	0	0	0	0	0	0
Ambitzgi ^a	47°18' / 8°48'	16,7	0–0,543	0	0	1	0	0	0	0	0
Bergli	47°16' / 8°48'	5,6	0,300–0,356	1	2,3 \pm 2,1	2	1,3 \pm 2,3	2	3,0 \pm 2,2	2	1,0 \pm 1,4
Egelsee	47°15' / 8°49'	16,3	0,059–0,559	3	2,5 \pm 2,9	2	1,3 \pm 2,5	3	3,8 \pm 2,2	1	4,0
Feldbach	47°14' / 8°48'	2,7	0,383	2	1,3 \pm 2,5	3	1,9 \pm 2,1	1	5,0	2	1,0 \pm 0,0
Greifensee	47°19' / 8°42'	44,1	0,972–1,382	10	1,8 \pm 2,2	14	2,4 \pm 2,2	11	1,0 \pm 1,8	13	2,1 \pm 1,7
Hellberg	47°18' / 8°48'	1,9	0–0,096	1	5,0	1	4,0	0	0	0	0
Herrgass	47°16' / 8°46'	2,4	0,181	1	2,0 \pm 2,8	0	0	0	0	0	0
Hopperen	47°22' / 8°42'	8,7	0,244–0,376	1	0	2	1,3 \pm 2,3	0	0	0	0
Hüslü	47°16' / 8°49'	14,0	0,133	4	2,6 \pm 2,2	2	1,8 \pm 1,8	1	2,0 \pm 2,8	2	0
Kämmoos	47°16' / 8°50'	10,5	0,028–0,413	1	2,3 \pm 2,1	3	3,6 \pm 1,5	0	0	1	0
Lützelsee	47°16' / 8°47'	54,7	1,314–1,812	13	1,6 \pm 1,9	13	2,1 \pm 2,2	11	0,8 \pm 1,8	11	2,8 \pm 2,2
Oberhöfler	47°18' / 8°48'	38,5	0,201	0	0	0	0	1	4,0	1	5,0
Pfäffikersee	47°21' / 8°47'	247,2	2,581	10	2,0 \pm 1,8	11	2,5 \pm 2,1	11	1,2 \pm 1,7	9	2,6 \pm 1,7
Sackried	47°21' / 8°45'	5,7	0,522–0,881	1	4,0 \pm 1,4	1	2,0 \pm 2,8	1	4	2	2,5 \pm 3,5
Seeweidsee	47°16' / 8°47'	5,2	0,364	2	0	1	4,0	1	2,5 \pm 3,5	2	2,0 \pm 0,0
Sulzbach	47°15' / 8°45'	2,9	0,195	0	0	1	2,5 \pm 3,5	1	2,5 \pm 3,5	1	3,0 \pm 0,0
Uerzikon	47°15' / 8°45'	10,9	0,478	3	0,8 \pm 1,6	2	0	5	1,5 \pm 1,8	5	2,0 \pm 2,4
Werrikon	47°22' / 8°42'	13,0	0,626–0,853	2	0	2	2,0 \pm 2,3	3	4,5 \pm 0,7	4	1,0 \pm 1,4

^a Nur ein Brutversuch wurde in diesem Fragment gemacht und das ♀ konnte nicht gefangen werden, weshalb wir das Gebiet nicht in die Analysen einbezogen. – *Only one breeding attempt was made in this fragment and the ♀ could not be ringed, so we did not include it in the analysis.*

Nestkontrollen beeinflusst wird. Regelmäßige Kontrollen sind oft nötig, um die Gelegegröße, den Schlupfzeitpunkt und somit das Alter der Nestlinge und die Überlebenswahrscheinlichkeit der Nester zu ermitteln. In einem ersten Schritt untersuchten wir deshalb mit einem Nestexperiment, ob Nester, die alle zwei Tage kontrolliert wurden, häufiger ausgeraubt wurden als Nester, die erst nach 13 Tagen, der durchschnittlichen Bebrütungsdauer von Rohrammergelegen (Glutz von Blotzheim & Bauer 1997, eigene unpubl. Daten), wieder besucht wurden. Wir verwendeten dazu echte Rohrammernester, die im Vorjahr nach der Brutsaison gesammelt worden waren, und bestückten diese mit je vier Kunsteiern und einem Wachtelei (Eger 2004, Schiegg et al. 2007). Da Rohrammern für jeden Brutversuch ein neues Nest bauen, konnten die alten, verlassen Nester bedenkenlos eingesammelt werden; bis zur nächsten Brutsaison wären sie sowieso zerfallen (eigene Beob.).

Von den 92 ausgelegten Nestern wurden 62,0 % ausgeraubt. Wir fanden keinen Unterschied bezüglich der Nestprädatorenwahrscheinlichkeit von regelmäßig besuchten und nicht besuchten Nestern (Abb. 2a). Regelmäßige Kontrollen scheinen demnach die Wahrscheinlichkeit der Nestprädatoren weder positiv noch negativ zu beeinflussen (Schiegg et al. 2007). Zu einem ähnlichen Ergebnis kamen Ibáñez-Álamo et al. (2012), die in einer umfassenden Analyse keinen generellen Einfluss von Nestkontrollen auf das Überleben echter Nester von Vogelarten aus verschiedenen Ordnungen feststellten. Interessanterweise fanden sie bei bodenbrütenden Arten einen positiven Effekt der Nestkontrollen auf das Überleben der Nester, aber keine Effekte bei Nestern von über dem Boden brütenden Arten. Zudem zeigten sich positive Effekte bei Küstenvögeln, nicht aber bei wiesen- und waldbrütenden Arten.

2.2. Nesterfolg in Abhängigkeit vom Neststandort

In fragmentierten Lebensräumen wurde mehrfach festgestellt, dass Vogelnester, die nahe den Rändern von Habitatfragmenten gebaut wurden, häufiger ausgeraubt werden als mehr im Inneren von Fragmenten liegende Nester

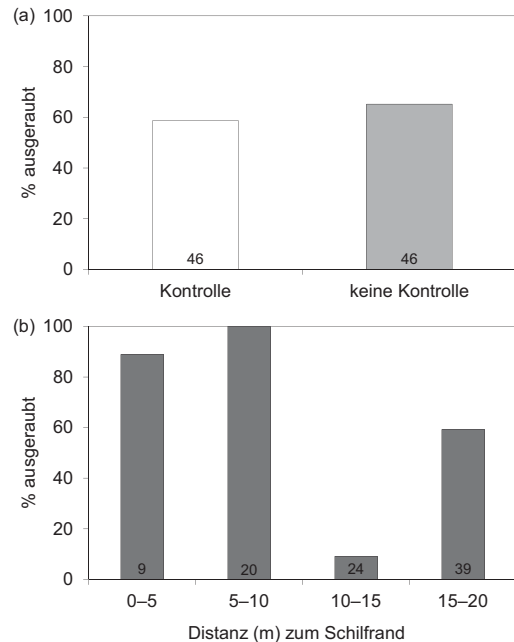


Abb. 2. Relative Häufigkeit (%) der Prädation von Kunstnestern in Abhängigkeit (a) von den Nestkontrollen und (b) der Distanz zum wasserseitigen Schilfrand. Ziffern innerhalb der Balken entsprechen der Anzahl Nester (nach Schiegg et al. 2007, verändert). – *Predation on artificial nests in % in relation to (a) nest controls every other day («Kontrolle») and no nest controls («keine Kontrolle»), respectively, and (b) distance of a nest from the water-sided reed edge. Numerals inside bars indicate number of nests (adjusted from Schiegg et al. 2007).*

(Lahti 2001, Batáry & Báldi 2004, Báldi & Batáry 2005). Randeffekte konnten auch für die Rohrammer erwartet werden, da die Altschilfstreifen, in denen die Nester gebaut werden, oft nur wenige Meter breit sind. Im gleichen Experiment wie in Kap. 2.1 beschrieben untersuchten wir deshalb, ob die Wahrscheinlichkeit der Nestprädatoren mit der Distanz eines Nests zum Schilfrand korrelierte.

Nester wurden umso häufiger ausgeraubt, je näher sie beim wasserseitigen Schilfrand lagen (Abb. 2b). Die Distanz zum landseitigen Schilfrand spielte hingegen keine und die Schilfdichte beim Nest nur eine marginale Rolle (Schiegg et al. 2007).

An 177 echten Rohrammergelegen wurde eingehender untersucht, welche weiteren Fak-

toren die Wahrscheinlichkeit der Nestprädation beeinflussen könnten (Pasinelli & Schiegg 2006). Dabei wurden die Beziehungen zwischen der täglichen Prädationswahrscheinlichkeit eines Nests und den folgenden Habitatvariablen untersucht: Nesthöhe (cm) über Boden, Höhe (cm) toter Vegetation (Blätter, Gräser, etc., ohne Schilf) über dem Nest, Vegetationsdeckung (vier Kategorien: 0–25 %, 26–50 %, 51–75 % oder 76–100 %) innerhalb

von 1 m² um das Nest, Wassertiefe (cm) unter dem Nest, Wasserdeckung (vier Kategorien: 0–25 %, 26–50 %, 51–75 % oder 76–100 %) innerhalb von 1 m² um das Nest, Schilfhalm-dichte und Anzahl Seggenbüten innerhalb von 0,25 m² um das Nest, Grösse (ha) der Schilffläche (in der ein Nest gebaut wurde), Distanzen (m) eines Nests zum wasser- und landseitigen Schilfrand, Randlinie (m) pro Altschilffläche (ha), Grösse (ha) des Feuchtgebiets, gesamt-

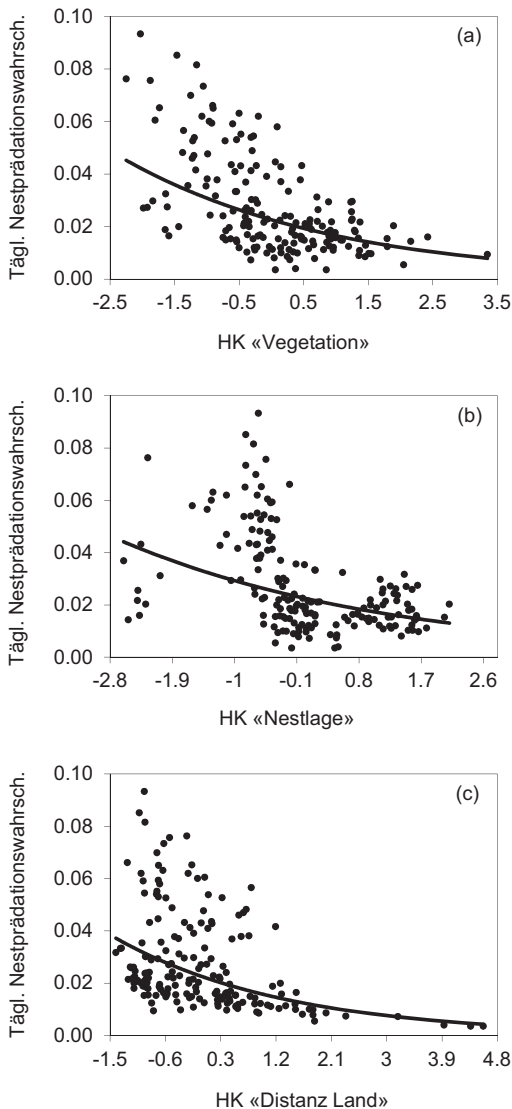


Abb. 3. Zusammenhänge zwischen täglicher Nestprädationswahrscheinlichkeit während der Bebrütungsphase und verschiedenen Umweltfaktoren. Die Symbole entsprechen den vorhergesagten Werten aus einer multiplen Regressionsanalyse mit vier Hauptkomponenten (HK, s. Text) als unabhängige Variablen. Auf den x-Achsen dargestellt sind die Hauptkomponenten, denen folgende Variablen zugrunde liegen: (a) Vegetationsdeckung innerhalb eines Quadrats von 1 m² mit dem Nest als Zentrum, Höhe toter Vegetation (Blätter, Gräser, etc., aber nicht Schilf) über dem Nest und Höhe des Nests über Boden (bzw. über der Wasseroberfläche), alle positiv mit der HK «Vegetation» korreliert; (b) Distanz (m) eines Nests zum wasserseitigen Schilfrand, Grösse (ha) und Form, ausgedrückt als Umfang (m) pro Fläche (ha), des Schilffragments mit Nest, alle positiv mit der HK «Nestlage» korreliert; (c) Distanz (m) eines Nests zum landseitigen Schilfrand, positiv korreliert mit der HK «Distanz Land». Lesebeispiel für Abb. 3a: Die tägliche Nestprädationswahrscheinlichkeit sank mit zunehmender Vegetationsdeckung, grösserer Höhe toter Vegetation über dem Nest und grösserem Abstand eines Nests zum Boden (bzw. zur Wasseroberfläche). N = 177. Verändert nach Pasinelli & Schiegg (2006). – *Relationships between daily nest predation probability during the incubation period and various environmental factors. Symbols represent predicted values from a multiple logistic regression analysis with four principle components as independent variables. On the x-axis, the principal components («HK») are shown, which are associated to the following environmental variables: (a) vegetation cover estimated as the percentage per 1 m² (square plot centred on the nest) covered by vegetation in steps of 25 % (square plot centred on the nest) covered by vegetation in steps of 25 %, height of dead vegetation matter (leaves, grass and other vegetation, except reed) over the nest, and nest height above ground/water, all positively correlated to the principal component «Vegetation»; (b) distance (m) of a nest from the water sided reed edge, size (ha) and shape (edge-to-area ratio) of the reed patch containing the nest, all positively correlated to the principal component «Nestlage»; (c) distance (m) of a nest from the land sided reed edge, positively correlated to the principal component «Distanz Land». N = 177. From Pasinelli & Schiegg (2006), with amendments.*

te Altschilffläche (ha) pro Gebiet, Randlinie (m) pro gesamter Altschilffläche (ha), Distanz (km) zum nächsten Feuchtgebiet mit Schilf sowie Distanz (km) jedes Feuchtgebiets zum nächsten Wald. Da diese Habitatvariablen untereinander korreliert waren, wurden sie mittels Hauptkomponentenanalyse zu voneinander unabhängigen Hauptkomponenten zusammengefasst (vgl. Elle 2005), die eine oder mehrere der oben erwähnten Variablen repräsentierten. Diese Hauptkomponenten wurden dann in den multiplen logistischen Regressionsanalysen als unabhängige Variablen verwendet.

Die tägliche Nestprädationswahrscheinlichkeit war umso geringer, je grösser die Vegetationsdeckung um das Nest und je höher die tote Vegetation über dem Nest waren sowie je höher über Boden (bzw. Wasser) das Nest lag (Abb. 3a). Wir fanden eine geringere Prädationswahrscheinlichkeit für Nester in grösseren Altschilfflächen und in Flächen mit kürzerer Randlinie (pro Fläche) und, wie bereits beim Kunstnestexperiment, eine Abnahme der Prädationswahrscheinlichkeit mit zunehmender Distanz eines Nests zum wasserseitigen Schilfrand (Abb. 3b). Zudem nahm die Prädationswahrscheinlichkeit mit der Distanz eines Nests zum landseitigen Schilfrand ebenfalls ab (Abb. 3c). Interessanterweise fanden wir diese Beziehungen nur für Nester im Eistadium, nicht aber für solche im Nestlingsstadium. Auch Brickle & Peach (2004) stellten bei der Rohrammer nur für das Eistadium einen positiven Einfluss der Vegetationsdeckung auf das Überleben von Nestern fest. Diese Befunde könnten darauf hindeuten, dass besonders gefährdete Nester bereits im Eistadium ausgeraubt werden (vgl. Martin et al. 2000).

Die Resultate des Kunstnestexperimentes und der Auswertungen mit echten Nestern belegen das Vorliegen sogenannter Randeffekte («edge effects») auf der Ebene der Altschilffläche, in der das Nest gebaut wurde. Nester in der Nähe von Schilfrändern und in kleinen Schilfflächen wurden häufiger ausgeraubt als solche weiter im Innern von grösseren Schilfflächen. Bei einer kleinen oder langgezogenen Fläche liegt, relativ gesehen, mehr Habitat im Randbereich als bei einer grossen oder kreisförmigen Fläche gleicher Grösse. Nahrungssuchende Prädato-

ren, die sich entlang eines Habitatrands bewegen, überblicken deshalb bei kleinen Flächen einen grösseren Teil der Gesamtläche als bei grossen Flächen. Die Grösse und die Form des Altschilfstreifens scheinen demnach wichtige Faktoren für den Reproduktionserfolg der Rohrammer zu sein, da die ♀ nur in genügend breiten Streifen Nistplätze in ausreichender Distanz zum Schilfrand finden. Randeffekte wurden bei zahlreichen Vogelarten nachgewiesen (Lahti 2001, Batáry & Báldi 2004), aber dass Rohrammernester in der Nähe des wasserseitigen Schilfrands mindestens so stark gefährdet waren wie jene in der Nähe des landseitigen Schilfrands, hatten wir nicht erwartet. Als Prädatoren, die im Bereich des wasserseitigen Schilfrands vorkommen bzw. von dort in die Altschilfflächen eindringen, kommen in unseren Gebieten Wasserralle *Rallus quaticus* (eigene Beob.) und wohl auch Blässhuhn *Fulica atra* sowie Reiherartige in Frage. Über den landseitigen Schilfrand eindringende Nestprädatoren sind Rotfuchs *Vulpes vulpes* (eigene Beob.) und vermutlich auch Wieselartige.

Auch die Vegetationsdeckung in der unmittelbaren Nestumgebung sowie die Ausprägung einer Schicht abgestorbener Vegetation über dem Nest schienen die Erfolgchancen eines Nests zu beeinflussen: Je grösser die Deckung und je höher die Vegetation über dem Nest, desto geringer war die Prädationswahrscheinlichkeit. Einen positiven Einfluss der Deckung durch Vegetation auf das Überleben von Nestern wurde bei der Rohrammer (Brickle & Peach 2004, Keiser 2007) wie auch bei zahlreichen anderen Vogelarten gefunden, z.B. beim Schilfrohrsänger *Acrocephalus schoenobaenus* und beim Teichrohrsänger *A. scirpaceus* (Graveland 1999), bei der Goldammer *Emberiza citrinella* und der Mönchsgrasmücke *Sylvia atricapilla* (Weidinger 2002), beim Drosselrohrsänger *A. arundinaceus* (Batáry & Báldi 2005), beim Neuntöter *Lanius collurio* (Müller et al. 2005) und beim Waldlaubsänger *Phylloscopus sibilatrix* (Grendelmeier 2011). Ältere Schilfflächen, in denen über die Jahre eine dichte Vegetation entstehen kann, sind somit für den Reproduktionserfolg der Rohrammer besonders wertvoll (Widmer 2001, Pasinelli & Schiegg 2006, Keiser 2007, Schiegg et al. 2007).



Abb. 4. Streifen bestehend aus im vorangegangenen Sommer gewachsenem Schilf («Rotationsbrachen») im Auslikerriet am Pfäffikersee (Kanton Zürich). Aufnahmen 10. Februar 2005, G. Pasinelli. – *Stripes («rotational fallows»)* consisting of reed grown during the preceding summer at Pfäffikersee (canton of Zurich).

2.3. «Rotationsbrachen»

Die in Naturschutzgebieten des Kantons Zürich gängige Praxis des «Rotationsmähens» (Abb. 4), bei dem das im Sommer in den Riedwiesen nachgewachsene Schilf bis auf wenige Streifen geschnitten wird, ist für die Rohrammer eher nachteilig (Sautter 2006). Im Vergleich zu Paaren in Altschilfstreifen am Seeufer begannen jene in den schmalen, einjährigen Schilfstreifen («Rotationsbrachen») später mit der Brut (Sautter 2006), produzierten weniger Gelege und letztlich auch weniger Rohrammerjunge (Abb. 5). Altschilfstreifen am Seeufer sind demnach die besseren Habitate für die Rohrammer als Rotationsbrachen, was auf die grössere Ausdehnung und höhere Vegetationsdichte der Altschilfstreifen zurückzuführen ist (Sautter 2006).

Rotationsbrachen scheinen aber lokal gewisse Spinnen- (Schmidt et al. 2008), Insekten- und Pflanzengruppen (Gigon et al. 2010) zu begünstigen. Bewirtschafter sind angehalten, einen bestimmten Prozentsatz der Schilffläche in Feuchtgebieten zu belassen. Aus Sicht der Rohrammer wäre es vorteilhaft, mehr Altschilf entlang der Seeufer anstatt einjährige, über das Feuchtgebiet versprengte Schilfflächen stehen zu lassen.

2.4. Reproduktion und Feuchtgebietsgrösse

Wir untersuchten den Zusammenhang zwischen der Feuchtgebietsgrösse und der Reproduktionsleistung der Rohrammer anhand folgender Masse: Legebeginn der Erstgelege (Datum des 1. Eies pro Nest), Nestverlustrate (verursacht sowohl durch Prädation als auch durch andere Faktoren, z.B. Überflutung), Anzahl Flügglinge (ermittelt zwischen dem 6. und 9. Nestlingstag) und Kondition der Flügglinge (s. Pasinelli et al. 2008 für Details). Zudem analysierten wir, ob die Wahrscheinlichkeit, dass sich eine in unserem Untersuchungsgebiet geborene Rohrammer in einem späteren Jahr als Brutvogel hier etablierte (also in unser Untersuchungsgebiet rekrutierte), mit der Grösse ihres Geburtsfragments korrelierte. Tab. 2 gibt einen allgemeinen Überblick über die brutbiologischen Daten.

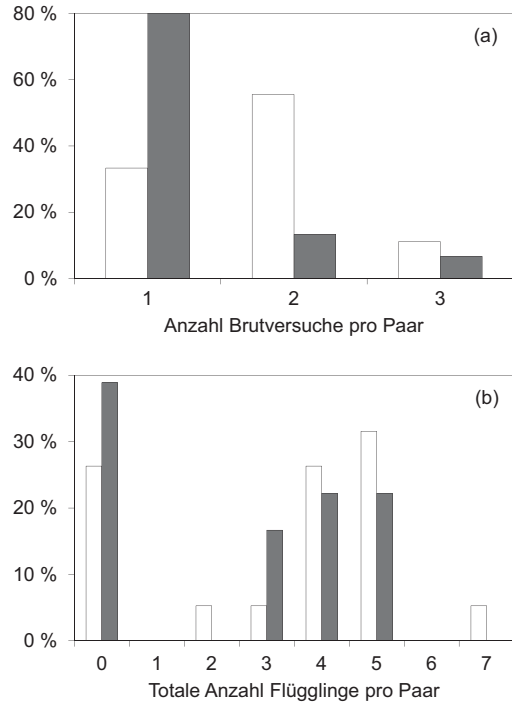


Abb. 5. Häufigkeit (a) der Brutversuche pro Paar und (b) der totalen Anzahl Flügglinge pro Paar in Abhängigkeit vom Neststandort. Weisse Balken = Nester im Altschilf am Seeufer ($n = 18$), graue Balken = Nester in den Rotationsbrachen ($n = 15$). Verändert nach Sautter (2006). – Frequency of (a) breeding attempts per pair and (b) the total number of fledglings per pair in relation to nest location. White bars = nests in old-reed habitat along the lake border ($n = 18$), grey bars = nests in stripes («rotational fallows») consisting of reed grown during the preceding summer ($n = 15$). From Sautter (2006) with amendments.

Weder die Reproduktionsleistung noch die Rekrutierungswahrscheinlichkeit hing mit der Fragmentgrösse zusammen (Pasinelli et al. 2008). Interessanterweise war jedoch die Anzahl Flügglinge in den kleinen Gebieten in einem Jahr (2004) deutlich höher als in den grossen Gebieten (Abb. 6). Dies lag daran, dass starke Niederschläge Ende Mai zu einem starken Anstieg des Wasserstands führten, wodurch die Rohrammern in den drei grossen Gebieten, die alle an Seen liegen, in diesem Zeitraum praktisch alle Nester verloren. Zudem dauerte es in den grossen Gebieten bis zu drei Wochen,

Tab. 2. Reproduktionsleistung der Rohrammer im Zürcher Oberland von 2002 bis 2005. Beim Legedatum des 1. Eies der Erstbruten sind der Median und Interquartilsbereich angegeben, n = Anzahl Erstbruten. Die Nestverlustrate ist mit der «Mayfield logistic regression» nach Hazler (2004) für ein Gelege mit 5 Eiern berechnet; B = Bebrütungsphase (13 Tage Dauer), N = Nestlingsphase (Schlupftag bis zum 9. Nestlingstag, weil danach keine Nestkontrollen mehr erfolgten), G = gesamter Brutzyklus eines Nests (Datum des 1. Eies bis zum 9. Nestlingstag). Bei der Anzahl Flügglingen und der vom logistischen Modell vorhergesagten mittleren Rekrutierungswahrscheinlichkeit sind der Mittelwert und Standardfehler pro Revier angegeben, n = Anzahl Reviere. Nach Pasinelli et al. (2008). – *Reproductive performance of the Reed Bunting in northeastern Switzerland from 2002 to 2005. Indicated are: Laying date of the first egg of first clutches per territory («Legedatum des 1. Eies der Erstbruten»), median and interquartile range, n = number of first clutches. Nest failure rate («Nestverlustrate»), calculated with Mayfield logistic regression following Hazler (2004) for a clutch of five eggs; B = incubation stage (duration of 13 days), N = nestling stage (hatching day to nestling day 9, as no nest checks thereafter), G = entire nesting cycle (day of the first egg to nestling day 9). Average (\pm SE) number of fledglings per territory («Anzahl Flügglinge»), n = number of territories. Predicted average (\pm SE) recruitment probability per territory («Rekrutierungswahrscheinlichkeit»), n = number of territories. From Pasinelli et al. (2008).*

Jahr	Legedatum des 1. Eies der Erstbruten		Nestverlustrate (%)			Anzahl Flügglinge		Rekrutierungswahrscheinlichkeit	
	Median (Interquartilsbereich)	n	B	N	G	Mittel \pm SE	n	Mittel \pm SE	n
2002	8. Mai (19. April–16. Mai)	28	35,92	21,10	49,44	3,98 \pm 0,39	51	0,24 \pm 0,03	54
2003	4. Mai (26. April–25. Mai)	32	29,35	14,28	39,43	3,86 \pm 0,36	58	0,25 \pm 0,02	58
2004	4. Mai (29. April–19. Mai)	23	45,96	21,89	57,79	3,24 \pm 0,45	38	0,18 \pm 0,03	49
2005	29. April (18. April–22. Mai)	37	35,23	30,37	54,90	3,39 \pm 0,41	54	0,17 \pm 0,02	59
Total	4. Mai (29. April–16. Mai)	120	36,16	22,00	50,20	3,65 \pm 0,20	201	0,21 \pm 0,01	220

bevor die Wasserspiegel soweit gesunken waren, dass die ♀ mit einer Ersatzbrut beginnen konnten (falls sie dies dann überhaupt noch taten). Vögel in den kleinen Gebieten verloren zwar auch einige Gelege, aber nie in dem Masse wie ihre Artgenossen in den grossen Gebieten. Diese Resultate zeigen, dass kleine und grosse Gebiete grundsätzlich gleich gut geeignete Brutgebiete für die Rohrammer darstellen, und dass kleine Gebiete in gewissen Jahren offenbar sogar besser sind als grosse (Pasinelli et al. 2008). Für den Schutz der Rohrammer lohnt es sich also, auch die kleinen Gebiete «rohrammerfreundlich» zu bewirtschaften.

Ein allgemeiner Zusammenhang zwischen der Reproduktionsleistung von Vögeln und der Grösse der besiedelten Habitatfragmente scheint nicht vorzuliegen. Wie bei der Rohrammer im Zürcher Oberland wurde auch in einigen anderen Studien kein Zusammenhang festgestellt (Tjernberg et al. 1993, Matthysen & Adriaensen 1998, Nour et al. 1998, Tewksbury et al. 1998, Huhta & Jokimaki 2001, Cooper et al. 2002), während andere Studien entweder eine höhere Reproduktionsleistung in grossen

als in kleinen Habitatfragmenten dokumentierten (Burke & Nol 2000, Luck 2003, Mazgajski & Rejt 2006) oder gerade zum umgekehrten Ergebnis führten (Smith et al. 1996, Zanette 2000, Brooker & Brooker 2001).

Es sei noch darauf hingewiesen, dass wir weder Zusammenhänge der Rohrammerdichte mit den oben beschriebenen Massen der Reproduktionsleistung noch solche mit der Rekrutierungswahrscheinlichkeit fanden (Pasinelli et al. 2008). Ähnliche Befunde haben z.B. Stenning et al. (1988) für den Trauerschnäpper *Ficedula hypoleuca*, Vickery et al. (1992) für nordamerikanische Ammerarten und Both & Visser (2003) für die Blaumeise *Parus caeruleus* präsentiert, obwohl die Evidenz für dichteabhängige Reproduktion bei Vögeln insgesamt bedeutend ist (Newton 1998, Müller et al. 2005, Poysa & Pesonen 2003, Smith et al. 2006, Mallord et al. 2007). Die Beziehung zwischen Dichte und Reproduktion könnte vom Territorialsystem einer Art abhängen (Both & Visser 2003): Arten, die primär um Nahrung (eine teilbare Ressource) konkurrieren und grosse, klar abgegrenzte Reviere aufweisen, sollten

dichteabhängige Reproduktion zeigen, während Arten, die primär um Nester (eine unteilbare Ressource) konkurrieren und kleine Reviere haben, mehrheitlich keine dichteabhängige Reproduktion zeigen sollten. Unsere Resultate unterstützen die zweite Vorhersage von Both & Visser (2003), denn die Rohrammer verteidigt nur kleine Nestreviere, und die Reproduktion scheint nicht dichteabhängig zu sein.

2.5. Räumliche Strukturierung

Die räumliche Strukturierung oder Organisation von fragmentierten Populationen lässt sich in drei Haupttypen einteilen, die Zustände innerhalb eines Kontinuums, hier nach abneh-

mender Vernetzung der lokalen Populationen geordnet, darstellen. Bei der «patchy population» sind die lokalen Populationen durch häufiges Dispersal von Jung- und/oder Altvögeln verbunden und bilden deshalb trotz der fragmentierten Verteilung der lokalen Populationen eine (grosse) zusammenhängende Population (Harrison 1991). Bei der Metapopulation sind die lokalen Populationen teilweise voneinander isoliert, so dass diese vorübergehend aussterben; in der Folge können die betreffenden Gebiete aber wieder besiedelt werden (Hanski 1991). Isolierte Populationen liegen vor, wenn kein Austausch zwischen den einzelnen Populationen mehr stattfindet und diese deshalb eine eigenständige Dynamik aufweisen (Frankham et al. 2002). Für die Charakterisierung der

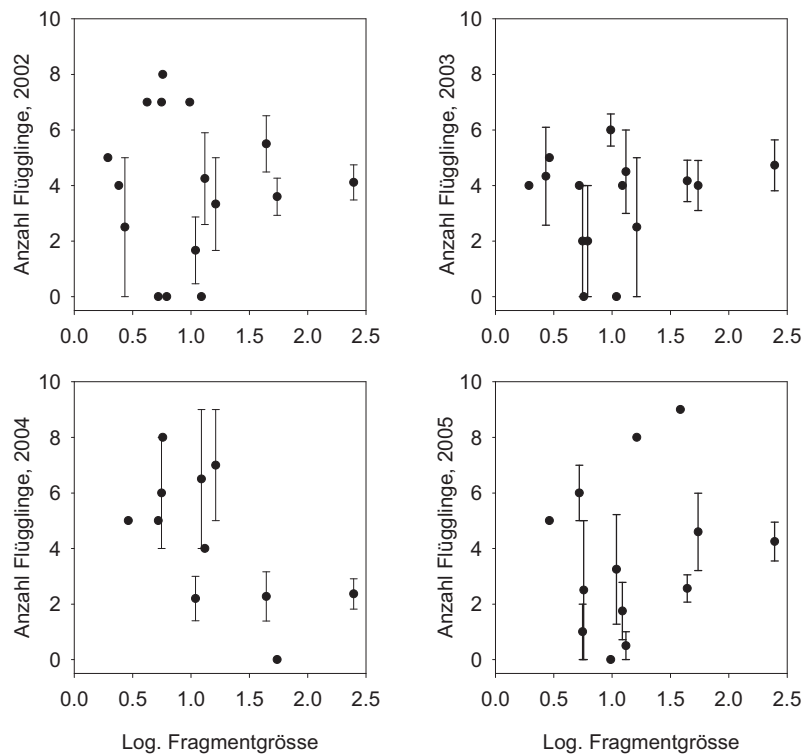


Abb. 6. Zusammenhang zwischen der Anzahl Flügglinge und der Fragmentgröße. Dargestellt sind für jedes Jahr die Mittelwerte (und Standardfehler) pro Revier und Fragmentgröße. Die Werte in ha der Fragmentgröße sind \log_{10} -transformiert. Anzahl Reviere (pro Jahr): 51 (2002), 58 (2003), 38 (2004), 54 (2005). Nach Pasinelli et al. (2008). – *Number of fledglings in relation to fragment size. For each year, annual means and SEs calculated per territory and fragment size are shown. Fragment size is \log_{10} of hectare values. Number of territories (per year): 51 (2002), 58 (2003), 38 (2004), 54 (2005). After Pasinelli et al. (2008).*

räumlichen Organisation der Rohrammer im Zürcher Oberland verwendeten wir Daten über die Bewegungsmuster farblich beringter Individuen. Zusätzlich war allen beringten Individuen wenig Blut entnommen worden (Tierversuchsbewilligungen des kantonalen Veterinäramts Zürich: Nr. 169/2001, 202/2004, 34/2006), das für die genetische Analyse der räumlichen Strukturierung herangezogen wurde.

Basierend auf demografischen Analysen zeigte sich, dass die Bestände der Rohrammer in den einzelnen Feuchtgebieten nicht als unabhängige Einheiten anzusehen sind (Mayer et al. 2009). In allen Feuchtgebietsfragmenten (ausser Ambitzgi, Hellberg, Oberhöfler und Feldbach, s. Abb. 1) fanden wir Rohrammern, die in anderen Fragmenten unseres Untersuchungsgebiets geboren worden waren. Umgekehrt lieferten alle Fragmente (ausser jene bei Sack und Sulzbach) mindestens einen Rekruten zu einem anderen Fragment. Fragmente mit geeignetem Habitat waren in allen Jahren von Rohrammern besiedelt; vorübergehende «Austerbeereignisse» wurden nur in jenen Fragmenten beobachtet, die aufgrund intensiver Schilfmahd kein Altschilf mehr aufwiesen und deshalb der Rohrammer keinen Lebensraum boten. Diese auf Beringungsdaten gestützten Befunde deuten auf eine hohe Vernetzung der Fragmente hin.

In dieselbe Richtung weisen die genetischen Analysen, denn die Rohrammerbestände in den verschiedenen Feuchtgebieten im Zürcher Oberland waren genetisch nicht differenziert (Mayer et al. 2009). Die Analyse von 9 Mikrosatelliten-Markern zeigte, dass die Unterschiede in den Allelhäufigkeiten zwischen den lokalen Populationen bei allen Paarvergleichen unter 2,8 % lagen (Mayer et al. 2009). Das bedeutet, dass nur knapp 3 % der genetischen Gesamtvariation auf Unterschiede zwischen lokalen Populationen entfielen und mindestens 97 % in der Variabilität der Individuen innerhalb der lokalen Populationen begründet lagen. Wurden die Alledaten ohne geographische Information über die Herkunft der Proben analysiert, wies das entsprechende Programm «Structure» (Pritchard et al. 2000) alle Proben nur einem genetischen Cluster, d.h. einer Population zu.

Sowohl die demografischen als auch die genetischen Analysen legen demnach nahe, dass die von der Rohrammer in unserem Untersuchungsgebiet besiedelten Feuchtgebietsfragmente nicht voneinander isoliert sind, sondern dass die Art in einem Netzwerk lokaler Populationen organisiert ist, die durch erheblichen Austausch von Individuen verbunden sind. Die Rohrammer im Zürcher Oberland ist demnach räumlich als «patchy population» organisiert. Dass eine fragmentierte Verbreitung nicht zwangsläufig auf eine Metapopulationsstruktur hinweisen muss, wurde auch bei anderen Vogelarten gefunden (Ball & Avise 1992, Mila et al. 2000, Ruegg & Smith 2002, Lovette et al. 2004, Veit et al. 2005). Hinweise für das Vorliegen einer Metapopulation aufgrund genetischer Daten wurden für verschiedene taxonomische Gruppen gefunden (z.B. Pflanzen: Tero et al. 2003, Fische: Garant et al. 2000, Amphibien: Rowe et al. 2000, Säugetiere: Stewart et al. 1999), bei Vögeln unseres Wissens aber nur beim Auerhuhn *Tetrao urogallus* (Segelbacher & Storch 2002). Die Seltenheit der Metapopulationsstruktur bei Vögeln liegt wohl in ihrer vergleichsweise hohen Mobilität begründet, wodurch genetische Unterschiede zwischen lokalen Populationen verwischt werden.

2.6. Demografischer Beitrag der einzelnen Fragmente zum Populationsnetzwerk

Bisherige Abschätzungen des Source-Sink-Status von Habitaten bzw. lokalen Populationen beruhen auf habitat- bzw. populationspezifischen demografischen Raten unter Verwendung der von Pulliam (1988) publizierten Methode. Dabei wurden die Reproduktions- und die Überlebensraten von Juvenilen und Adulten verrechnet und die Habitate aufgrund der resultierenden Populationswachstumsrate λ als Source ($\lambda > 1$) oder Sink ($\lambda < 1$) klassiert. Dieser wegen seiner Einfachheit relativ verbreitete Ansatz ist jedoch ungenügend für die Source-Sink-Abschätzung, da der Beitrag eines Habitats bzw. einer lokalen Population zu anderen nicht berücksichtigt wird. Eine von Runge et al. (2006) publizierte Methode erlaubt, gleichzeitig den demografischen Beitrag einer lokalen Population zu sich selbst (wie bei der Me-

thode von Pulliam 1988) als auch zu anderen lokalen Populationen zu untersuchen, was eine umfassende Abschätzung des Source-Sink-Status erlaubt und hier angewendet wurde. Basierend auf 126 adulten und 374 juvenilen farbigen ermittelten wir Überlebens- und Emigrationsraten mit dem Programm MARK 5.0 (White & Burnham 1999) und verrechneten diese mit der Reproduktionsrate zum sogenannten C^* -Wert (Runge et al. 2006). Wir konzentrierten uns auf den weiblichen Teil der Population, weil ♀ das limitierende Geschlecht für das Populationswachstum darstellen. Aufgrund ihrer geringen Bestände wurden die kleinen Fragmente für die Schätzung der demografischen Parameter zu einer Kategorie zusammengefasst (grüne Kreise in Abb. 1), da sich Überlebens- und Emigrationsraten für die einzelnen kleinen Fragmente nicht verlässlich berechnen liessen. Für die drei grossen Populationen (rote Kreise in Abb. 1) erfolgten die Berechnungen separat (Details s. Pasinelli et al. 2011).

Die Beobachtungswahrscheinlichkeit («encounter probability») ist definiert als die Wahrscheinlichkeit, ein markiertes und sich zum Zeitpunkt t im Untersuchungsgebiet befindendes Individuum lebend wieder zu beobachten. Sie betrug über alle Jahre und Fragmente gerechnet 0,421 (95%-Konfidenzintervall 0,235–0,634) für als Nestlinge beringte ♀ (im folgenden als einjährige ♀ bezeichnet) und 0,736 (0,583–0,847) für adulte ♀. Die jährliche Überlebensrate («apparent survival») einjähriger ♀ war 0,103 (0,045–0,162), jene der adulten ♀ 0,455 (0,340–0,570). Letztere war immer höher als erstere. Innerhalb beider Altersklassen unterschieden sich die Überlebensraten weder zwischen den Fragmenten noch variierten sie über die Jahre (Abb. 7).

Die Emigrationsraten einjähriger ♀ variierten über die Jahre und Fragmente zwischen 0,078 und 0,097 (also zwischen 7,8 und 9,7 %) und waren in jedem Jahr und Fragment kleiner als ihre Philopatrieraten (s. unten, Abb. 8), welche zwischen 0,013 und 0,025 schwankten. Die Emigrationsraten der adulten ♀ reichten von durchschnittlich 0,054 bis 0,063 und waren deutlich kleiner als die Philopatrieraten, die 0,375 bis 0,424 betrugten. Mit Philopatrie ist hier einerseits das Brüten von einjährigen ♀ in

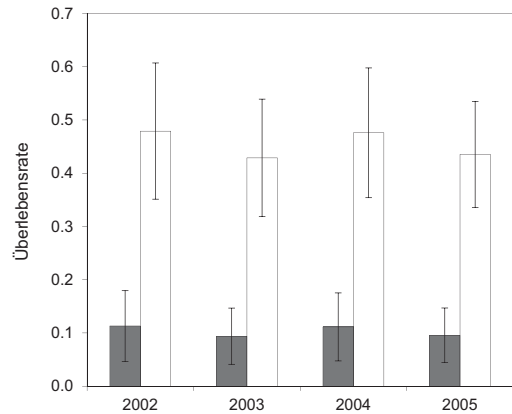


Abb. 7. Überlebensraten (mit 95%-Konfidenzintervallen) einjähriger (graue Balken) und adulter Rohrammer-♀ (weisse Balken). Die Schätzungen beruhen auf 374 flüggen ♀ und 126 adulten ♀, die in den Jahren 2002–2007 farbigen beringt und überwacht wurden. Nach Pasinelli et al. (2011). – *Apparent survival (and 95 % confidence intervals) of first-year (grey bars) and adult ♀ Reed Buntings (white bars). Estimates are based on 374 fledgling ♀ and 126 adult ♀, which were color-ringed and monitored from 2002 to 2007. After Pasinelli et al. (2011).*

ihrem Geburtsfragment (also in ihrem zweiten Lebensjahr), andererseits das Brüten von adulten ♀ im gleichen Feuchtgebietsfragment wie im Vorjahr gemeint.

Die Reproduktionsrate unterschied sich weder zwischen den Fragmenten noch zwischen den Jahren (Tab. 3).

Die Verrechnung von Reproduktions-, Überlebens- und Emigrationsraten ergab, dass sowohl kleine als auch grosse Feuchtgebiete Sinks waren (Abb. 9), d.h. die lokalen Populationen in den Feuchtgebieten waren nicht selbsterhaltend. Bei den drei grossen Fragmenten im Jahr 2002 sowie den kleinen Fragmenten im Jahr 2004 enthielten die Konfidenzintervalle den Wert 1, was darauf hindeutet, dass diese Fragmente in jenen Jahren nur mit Unsicherheit als Sinks zu bezeichnen sind, obwohl ihre Punktschätzungen (Werte der Balken in Abb. 9) immer deutlich unter 1 lagen. Sowohl innerhalb einzelner Jahre als auch zwischen den Jahren unterschieden sich die C^* -Werte kleiner und grosser Fragmente jeweils nicht si-

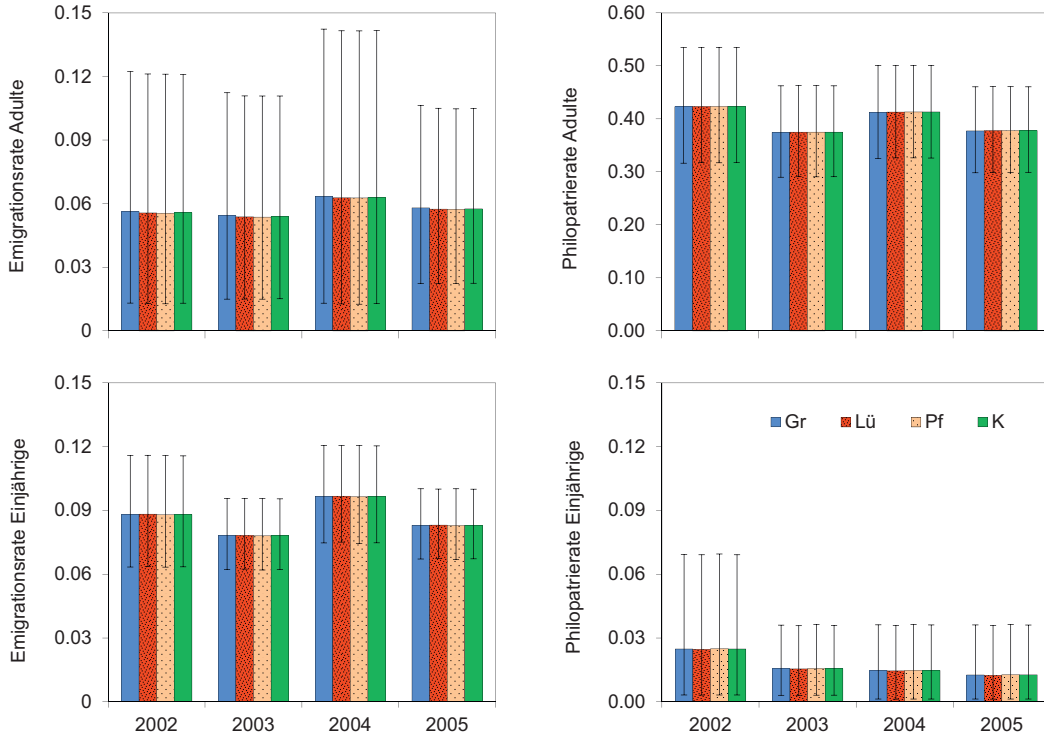


Abb. 8. Jährliche Emigrations- und Philopatrieraten (und 95%-Konfidenzintervalle) von einjährigen (untere Grafiken) und adulten Rohrammer-♀ (obere Grafiken) pro Fragment. Gr = Greifensee, Lü = Lützelsee, Pf = Pfäffikersee, K = gepoolte kleine Fragmente (vgl. Abb. 1). Zu beachten ist die unterschiedliche Skalierung der y-Achsen. Nach Pasinelli et al. (2011). – Annual emigration and philopatry rates (and 95 % confidence intervals) of first-year (bottom graphs) and adult ♀ Reed Buntings (top graphs) per fragment. Gr = Greifensee, Lü = Lützelsee, Pf = Pfäffikersee, K = pooled small fragments (see Fig. 1). Note the different scaling of y-axes. After Pasinelli et al. (2011).

gnifikant (Pasinelli et al. 2011). Das bedeutet, dass der relative demografische Beitrag kleiner Fragmente zum Populationsnetzwerk jenem der grossen Fragmente entsprach.

Zu beachten ist, dass die Einbeziehung der Emigrationsraten in die Source-Sink-Abschätzung gemäss der Methode von Runge et al. (2006) zu deutlich höheren Werten führte als bei ihrer Vernachlässigung (Abb. 9, linke Grafik). Dies legt nahe, dass in anderen Situationen je nach angewandeter Methode eine andere Einschätzung der Source-Sink-Situation resultieren könnte, was zu einer unterschiedlichen Beurteilung des Werts eines Fragments oder einer lokalen Populationen führen könnte.

Die Wachstumsrate λ^T des Populationsnetzwerks war in allen Jahren kleiner als 1 (Be-

reich: 0,69–0,82), was bedeutet, dass es nicht selbsterhaltend war (Pasinelli et al. 2011). Dass die Populationsgrösse, ausgedrückt durch die Anzahl brütender ♀, über die Jahre nicht abnahm (Abb. 10), deutet auf eine substantielle Immigration hin. Diese betrug gemittelt über alle Gebiete und Jahre je nach Berechnungsmethode (s. Mayer et al. 2009) mindestens 43,8 ($\pm 0,1$) % und maximal 61,4 ($\pm 0,06$) %. Die Immigration scheint für die Regulierung von Vogelpopulationen generell eine wichtige Rolle zu spielen, was beispielsweise für die Populationen von Wiedehopf *Upupa epops* und Wendehals *Jynx torquilla* im Wallis gezeigt wurde (Schaub et al. 2012).

Die Idee, dass sich Populationen von Arten selbst erhalten sollten, ist (immer noch) weit

Tab. 3. Mittlere Anzahl ♀ Flügglinge pro ♀. Die Mittelwerte wurden als Summe der ♀ Flügglinge pro Fragment pro Jahr dividiert durch die Anzahl brütender ♀ im gleichen Fragment und Jahr berechnet. Gr (Greifensee), Lü (Lützelsee) und Pf (Pfäffikersee) bezeichnen die drei grossen Fragmente, K die gepoolten 16 kleinen Fragmente (ohne Moos bei Gossau und Itzikerriet bei Grüningen, vgl. Abb. 1). – *Average per capita ♀ fledgling production across years and fragments. Per capita production calculated as the sum of ♀ fledglings produced per fragment per year divided by the number of breeding ♀ in the same fragment in that year. Gr, Lü and Pf refer to the three large fragments, K to the pooled 16 small fragments (without Moos near Gossau and Itzikerriet near Grüningen see Fig. 1).* «Anzahl Nester» = number of nests.

Jahr	Feuchtgebietsfragment				Mittelwert	SD	Anzahl Nester
	Gr	Lü	Pf	K			
2002	3,0	1,9	2,2	1,6	2,2	0,6	110
2003	2,0	1,6	2,0	1,8	1,8	0,2	114
2004	1,1	0,7	1,4	1,9	1,3	0,5	99
2005	2,0	2,4	1,6	1,6	1,9	0,4	117
Mittelwert	2,0	1,7	1,8	1,7			
SD	0,8	0,7	0,4	0,2			
Anzahl Nester	103	93	80	164			

verbreitet. Diese Annahme trifft aber in Wirklichkeit wohl meist nur in besonderen Situationen zu, beispielsweise für die Gesamtpopulation einer Art oder für den Fall, dass eine Population von anderen Populationen derselben Art praktisch vollständig isoliert ist. Wie gross eine «Population», oder besser ein Netzwerk lokaler

Populationen sein muss, um selbsterhaltend zu sein, hängt von der Mobilität einer Art und der räumlichen Verteilung ihrer bevorzugten Habitate ab (s. auch Schaub 2012). Die Grösse der Untersuchungsgebiete in den meisten Studien ist wohl immer noch zu gering, um eine selbsterhaltende Population zu umfassen, insbeson-

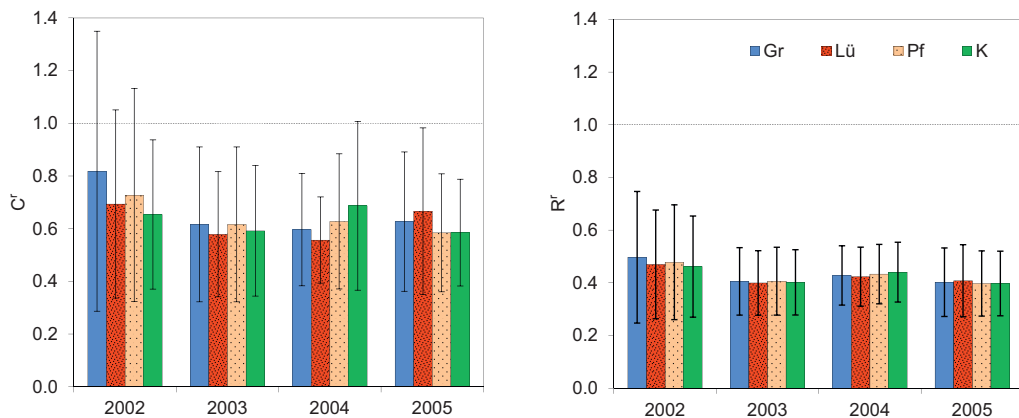


Abb. 9. Jährlicher Source-Sink-Status (und 95%-Konfidenzintervalle) der lokalen Rohrammerpopulationen im Zürcher Oberland. Berechnungen des Source-Sink-Status unter Einbeziehung (C^r-Werte, links) bzw. Vernachlässigung (R^r-Werte, rechts) der Emigration zu anderen Lokalpopulationen (Abkürzungen s. Abb. 8). Werte über der gestrichelten Linie = Sources, Werte unterhalb der Linie = Sinks. Für Details s. Pasinelli et al. (2011). – *Annual source-sink status (and 95 % confidence intervals) of the local Reed Bunting populations in northeastern Switzerland. Calculations of the source-sink status considering (C^r values, left) and omitting emigration (R^r values, right) to other local populations (for abbreviations see Fig. 8). Values above the dashed line indicate source status, values below the lines denoted sink status. For details see Pasinelli et al. (2011).*

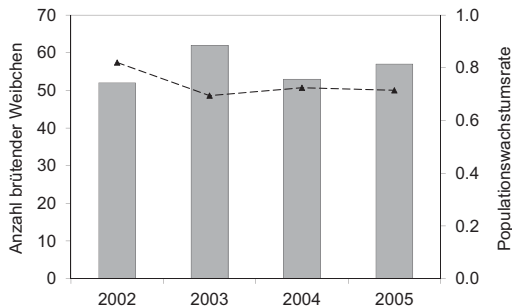


Abb. 10. Anzahl brütender Rohrammer-♀ pro Jahr (linke Achse, Balken) und jährliche Wachstumsrate λ^T des Populationsnetzwerks (rechte Achse, Linie) im Zürcher Oberland. Nach Pasinelli et al. (2011). – Relation between annual number of breeding ♀ Reed Buntings (left axis, bars) and growth rate λ^T of the population network (right axis, line) from one year to the next in northeastern Switzerland. After Pasinelli et al. (2011).

dere bei so mobilen Organismen wie Vögeln. Deshalb glauben wir, dass die Sinksituation der Rohrammer im Zürcher Oberland eher den Normalzustand für Untersuchungen an Vogelpopulationen darstellt als eine Ausnahme.

Dass alle von der Rohrammer im Zürcher Oberland besiedelten Feuchtgebiete trotz der Einbeziehung der Emigrationsrate gemäss der Methode von Runge et al. (2006) als Sinks für diese Art einzustufen sind, liegt wohl teilweise an der relativen Kleinheit des Untersuchungsgebiets, auch wenn dieses mit rund 200 km² und 21 untersuchten lokalen Populationen vergleichsweise gross war. Wir gehen davon aus, dass sich einige «unserer» Rohrammern in Gebieten niedergelassen haben, die ausserhalb der von uns überwachten Flächen liegen. Die Berechnungen bezüglich des demografischen Beitrags C^f sind somit als Minimalwerte zu sehen. Andererseits haben weitere Berechnungen ergeben, dass die Emigrationsraten unrealistisch hoch sein müssten, um die Gebiete von Sink- in Sourcepopulationen umzuwandeln (Pasinelli et al. 2011).

Verlassen Rohrammern unser Untersuchungsgebiet, führt dies zu einer Unterschätzung der Überlebensraten, was sich negativ auf die Berechnung des demografischen Beitrags auswirkt. Die Überlebensraten adulter ♀ in unserer Studie (Mittelwert 0,46) lagen im

Bereich der Werte britischer Rohrammern (Siriwardena et al. 1998) und anderer Singvögel (z.B. Lebreton et al. 1992, Brawn et al. 1995, Powell et al. 2000, Peach et al. 2001, Senar et al. 2003). Dagegen war die Überlebensrate unserer einjährigen ♀ (Mittelwert 0,10) vergleichsweise tief (z.B. Zitronengirlitz *Serinus citrinella* 0,28–0,37, Senar et al. 2003; Prärieammer *Calamospiza melanocorys* 0,19–0,25, Yackel Adams et al. 2006). Eine Reduktion der Überlebensrate einjähriger Rohrammern wurde als Grund für den Rückgang der britischen Rohrammerpopulation betrachtet (Peach et al. 1999), und die relativ geringen Überlebensraten einjähriger Rohrammern im Zürcher Oberland könnten entsprechend für den Sinkstatus der untersuchten lokalen Populationen verantwortlich gewesen sein.

Schliesslich hätte auch die Reproduktionsrate der Rohrammern im Zürcher Oberland unterdurchschnittlich sein und somit den Sinkstatus der lokalen Populationen verursacht haben können. Wir schliessen dies aus, da im Mittel 1,7–2,0 Flügglinge pro ♀ und Fragmentkategorie bzw. 1,3–2,2 Flügglinge pro ♀ und Jahr produziert wurden (Tab. 3). Diese Werte entsprechen jenen aus anderen Studien (z.B. Blümel 1995, Glutz von Blotzheim & Bauer 1997, Keiser 2007).

2.7. Sind kleine Feuchtgebiete relevant?

Kleine und grosse Feuchtgebietsfragmente eigneten sich im selben Masse für die Reproduktion der Rohrammer und trugen demografisch gleich viel zum Populationsnetzwerk bei. Daraus lässt sich schliessen, dass kleine Feuchtgebietsfragmente einen ebenso relevanten Beitrag zur Erhaltung eines regionalen Rohrammer-Populationsnetzwerks leisten wie die grossen Fragmente. Simulationsstudien haben immer wieder bestätigt, dass Populationsnetzwerke langfristig überlebensfähiger sind als isolierte Einzelpopulationen (z.B. Stacey & Taper 1992, Hanski 2005). Viele kleine lokale Populationen können deshalb für die Erhaltung von Arten mindestens so wichtig sein wie einige wenige grosse Populationen, zum Beispiel indem sie Emigranten für andere Populationen liefern, auch wenn die einzelnen lokalen Populatio-

nen Sinks sein können. Die Erhaltung kleiner Feuchtgebiete mit lokalen Populationen trägt demnach zur Stabilität von Rohrammer-Populationsnetzwerken bei.

Aufgrund unserer Studie sollte die Bewirtschaftung sowohl von kleinen wie auch von grossen Feuchtgebieten primär auf die Erhaltung ausreichend grosser (d.h. breiter) und alter Schilfflächen abzielen. Insbesondere das Mähen der alten Schilfflächen an Seeufern sollte unterbleiben (Abb. 11), denn diese Flächen bilden die optimalen Habitate der Rohrammer (vgl. auch Keiser 2007). Ferner ist das Stehenlassen von kleinen, einjährigen Schilf-Rotationsbrachen inmitten der Feuchtgebiete aus Sicht der Rohrammer unwichtig. Anstelle der Schilf-Rotationsbrachen sollte mehr Altschilf entlang der Seeufer erhalten bleiben. Auf diese Weise erhöht sich gleichzeitig der für den Nahrungserwerb wichtige offene Riedanteil. Von diesen einfachen Massnahmen dürfte nicht nur die Rohrammer als Charakterart der Feuchtgebiete profitieren, sondern sie nützen auch weiteren im selben Habitat vorkommenden Arten

wie z.B. Zwergdommel *Ixobrychus minutus*, Drosselrohrsänger und Rohrschwirl *Locustella luscinioides*.

Dank. Die Rohrammerstudie wurde am Zoologischen Institut der Universität Zürich (heute: Institut für Evolutionsbiologie und Umweltwissenschaften), Abteilung Ökologie, durchgeführt. Wir danken Heinz-Ulrich Reyer und den Mitgliedern der Abteilung Ökologie für die vielfältige Unterstützung.

Der Zutritt zu den Feuchtgebieten wurde uns durch die Fachstelle Naturschutz des Kantons Zürich ermöglicht. Fang und Beringung erfolgten mit Bewilligungen des Bundesamtes für Umwelt BAFU, der Fischerei- und Jagdverwaltung des Kantons Zürich und der Schweizerischen Vogelwarte Sempach. Die Blutentnahme war dank der Tierversuchsbewilligungen des kantonalen Veterinäramts Zürich möglich. Ein grosser Dank geht an Karsten Blum, Christof Elmiger, Patrick Frei, Esther Glaus, Alex Gousskov, Patrick Halder, Martin Keiser, Bruno Kurt, Christian Mayer und Stefanie Michler für ihren grossen Einsatz während der Feldarbeit. Die genetische Geschlechtsbestimmung wurde von A. Gousskov und C. Mayer durchgeführt. Mathias Kneubühler, Beatrice Miranda und Patrick Thee halfen bei Problemen und Fragen mit GPS und GIS, Michael Schaub bei der Verwendung des Programms Mark, Gabriele Hilke Peter und Jérôme Guélat bei der Erstellung der Abb. 1. Jost



Abb. 11. Vollständige Mahd des Altschilfs an Teilen des Ufers des Lützelsees (Kanton Zürich). Aufnahme 9. Februar 2008, G. Pasinelli. – *Complete removal of old reed along parts of the water's edge at Lützelsee (canton of Zurich).*

Bühlmann stellte uns freundlicherweise sein Fahrzeug für die Feldarbeit zur Verfügung. Christian Marti und Peter Knaus steuerten hilfreiche Kommentare zu einer früheren Version des Manuskripts bei.

Für die finanzielle Unterstützung danken wir herzlich dem Schweizerischen Nationalfonds (Gesuch-Nr. 3100A0-100150/1), der Stiftung Zürcher Tierschutz, der Fachstelle Naturschutz des Kantons Zürich, der Georges und Antoine Claraz-Schenkung, dem Fonds zur Förderung der Feldornithologie der Ala, der Ornithologischen Gesellschaft Zürich und der Graf Fabrice von Gundlach und Payne Smith-Stiftung.

Zusammenfassung

Viele Arten weisen heute als Folge von Habitatzerstörung eine fragmentierte Verbreitung auf. Die Bedeutung unterschiedlich grosser Habitatfragmente für die Erhaltung regionaler Populationen ist jedoch oft unklar. Von 2002 bis 2006 untersuchten wir in einem 200 km² grossen Gebiet im Zürcher Oberland die Bedeutung von kleinen und grossen Feuchtgebietsfragmenten (2–247 ha) für die Rohrammer *Emberiza schoeniclus*, einer Charakterart von Feuchtgebieten. Der Nesterfolg der Rohrammer hing wesentlich von der Qualität der Schilfflächen ab: Alte und breite Schilfflächen mit dichter Vegetationsstruktur in Nestnähe beeinflussten den Nesterfolg positiv. Kleine und junge Schilfflächen («Rotationsbrachen»), wie sie durch das Stehenlassen von im Frühling und Sommer gewachsenem Schilf über den Winter entstehen, bildeten für die Rohrammer suboptimale Habitate. Die regelmässige Kontrolle der Nester wirkte sich nicht auf den Nesterfolg aus. Die Reproduktionsleistung der Rohrammer war in kleinen und grossen Feuchtgebietsfragmenten gleich, wobei die Vögel in kleinen Gebieten in einem von vier Jahren gar eine höhere Reproduktion infolge günstigerer Bedingungen aufwiesen. Aufgrund demografischer und populationsgenetischer Analysen zeigte sich, dass die Rohrammerbestände der verschiedenen Fragmente stark vernetzt und daher als «patchy population» (und trotz der fragmentierten Verbreitung nicht als Metapopulation) zu betrachten sind. Kleine und grosse Fragmente waren praktisch ausnahmslos Sinks, und die Wachstumsrate des gesamten Populationsnetzwerks war in jedem Jahr nicht ausreichend für die Selbsterhaltung. Beide Befunde deuten darauf hin, dass das Überleben der lokalen Populationen und des gesamten Netzwerks von Immigration abhängt, welche mit jährlichen Raten von 43,8–61,4 % entsprechend massiv ausfiel. Aufgrund dieser Studie sind kleine und grosse Feuchtgebietsfragmente gleichwertige Bestandteile des Rohrammer-Populationsnetzwerks im Zürcher Oberland, auch wenn sie aus demografischer Sicht Sinkpopulationen beherbergen. Für die Förderung der Rohrammer sollten insbesondere die Altschilfflächen entlang von Seeufern breiter sein, als dies heute oft der Fall ist.

Literatur

- BAILLIE, J. E. M., C. HILTON-TAYLOR & S. N. STUART (2004): 2004 IUCN Red list of threatened species. A global species assessment. IUCN – The World Conservation Union, Gland.
- BÁLDI, A. & P. BATÁRY (2005): Nest predation in European reedbeds: different losses in edges but similar losses in interiors. *Folia Zool.* 54: 285–292.
- BALL JR., R. M. & J. C. AVISE (1992): Mitochondrial DNA phylogeographic differentiation among avian populations and the evolutionary significance of subspecies. *Auk* 109: 626–636.
- BATÁRY, P. & A. BÁLDI (2004): Evidence of an edge effect on avian nest success. *Conserv. Biol.* 18: 389–400.
- BATÁRY, P. & A. BÁLDI (2005): Factors affecting the survival of real and artificial Great Reed Warbler's nests. *Biologia* 60: 215–219.
- BLÜMEL, H. (1995): Die Rohrammer *Emberiza schoeniclus*. Die Neue Brehm-Bücherei Bd. 544. Westarp Wissenschaften, Magdeburg.
- BOTH, C. & M. E. VISSER (2003): Density dependence, territoriality, and divisibility of resources: from optimality models to population processes. *Amer. Nat.* 161: 326–336.
- BRAWN, J. D., J. R. KARR & J. D. NICHOLS (1995): Demography of birds in a neotropical forest: effects of allometry, taxonomy, and ecology. *Ecology* 76: 41–51.
- BRICKLE, N. W. & W. J. PEACH (2004): The breeding ecology of Reed Buntings *Emberiza schoeniclus* in farmland and wetland habitats in lowland England. *Ibis* 146 (Suppl. 2): 69–77.
- BROOKER, M. & L. BROOKER (2001): Breeding biology, reproductive success and survival of blue-breasted fairy-wrens in fragmented habitat in the Western Australian wheatbelt. *Wildl. Res.* 28: 205–214.
- BURKE, D. M. & E. NOL (2000): Landscape and fragment size effects on reproductive success of forest-breeding birds in Ontario. *Ecol. Appl.* 10: 1749–1761.
- COOPER, C. B., J. R. WALTERS & H. FORD (2002): Effects of remnant size and connectivity on the response of Brown Treecreepers to habitat fragmentation. *Emu* 102: 249–256.
- EGER, M. (2004): Factors affecting nest predation in the reed bunting (*Emberiza schoeniclus*): an artificial nest experiment. Master thesis, University of Zurich.
- ELLE, O. (2005): Einführung in die multivariate Statistik für Feldornithologen: Hauptkomponentenanalyse, Diskriminanzanalyse und Clusteranalyse. *Vogelwarte* 43: 19–38.
- FRANKHAM, R., J. D. BALLOU & D. A. BRISCOE (2002): Introduction to conservation genetics. Cambridge University Press, Cambridge.
- GARANT, D., J. J. DODSON & L. BERNATCHEZ (2000): Ecological determinants and temporal stability of the within-river population structure in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Mol. Ecol.* 9: 615–628.

- GIGON, A., S. ROCKER & T. WALTER (2010): Praxisorientierte Empfehlungen für die Erhaltung der Insekten- und Pflanzenvielfalt mit Ried-Rotationsbrachen. Forschungsanstalt Agroscope Reckenholz-Tänikon ART, Ettenhausen.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N. & K. M. BAUER (1997): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bd. 14, Passeriformes (5. Teil). Aula, Wiesbaden.
- GRAVELAND, J. (1999): Effects of reed cutting on density and breeding success of Reed Warbler *Acrocephalus scirpaceus* and Sedge Warbler *A. schoenobanus*. *J. Avian Biol.* 30: 469–482.
- GREDELMEIER, A. (2011): The enigmatic decline of the Wood Warbler *Phylloscopus sibilatrix*: nest predation and habitat characteristics. Master thesis, Swiss Ornithological Institute, Sempach, and University of Bern.
- HANSKI, I. (1991): Single-species metapopulation dynamics. S. 17–38 in: M. E. GILPIN & I. HANSKI (Hrsg.): Metapopulation dynamics: empirical and theoretical investigations. Academic Press, London.
- HANSKI, I. (2005): The shrinking world: ecological consequences of habitat loss. International Ecology Institute, Oldendorf/Luhe.
- HARRISON, S. (1991): Local extinction in a metapopulation context: an empirical evaluation. S. 73–88 in: M. E. GILPIN & I. HANSKI (Hrsg.): Metapopulation dynamics: empirical and theoretical investigations. Academic Press, London.
- HAZLER, K. R. (2004): Mayfield logistic regression: A practical approach for analysis of nest survival. *Auk* 121: 707–716.
- HUHTA, E. & J. JOKIMAKI (2001): Breeding occupancy and success of two hole-nesting passerines: the impact of fragmentation caused by forestry. *Ecography* 24: 431–440.
- IBÁÑEZ-ÁLAMO, J. D., O. SANLLORENTE & M. SOLER (2012): The impact of researcher disturbance on nest predation rates: a meta-analysis. *Ibis* 154: 5–14.
- KEISER, M. (2007): Habitat occupation strategies and breeding behaviour in reed buntings (*Emberiza schoeniclus*). PhD thesis, University of Fribourg.
- 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.
- LAHTI, D. C. (2001): The «edge effect on nest predation» hypothesis after twenty years. *Biol. Conserv.* 99: 365–374.
- LEBRETON, J.-D., K. P. BURNHAM, J. CLOBERT & D. R. ANDERSON (1992): Modelling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecol. Monogr.* 62: 67–118.
- LOVETTE, I. J., S. M. CLEGG & T. B. SMITH (2004): Limited utility of mtDNA markers for determining connectivity among breeding and overwintering locations in three neotropical migrant birds. *Conserv. Biol.* 18: 156–166.
- LUCK, G. W. (2003): Differences in the reproductive success and survival of the rufous treecreeper (*Climacteris rufa*) between a fragmented and unfragmented landscape. *Biol. Conserv.* 109: 1–14.
- MALLORD, J., P. DOLMAN, A. BROWN & W. SUTHERLAND (2007): Quantifying density dependence in a bird population using human disturbance. *Oecologia* 153: 49–56.
- MARTIN, T. E., J. SCOTT & C. MENGE (2000): Nest predation increases with parental activity: separating nest site and parental activity effects. *Proc. R. Soc. Lond. B* 267: 2287–2293.
- MATTHYSEN, E. & F. ADRIAENSEN (1998): Forest size and isolation have no effect on reproductive success of European nuthatches (*Sitta europaea*). *Auk* 115: 955–963.
- 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.
- MAZGAJSKI, T. D. & L. REJT (2006): The effect of forest patch size on the breeding biology of the great spotted woodpecker *Dendrocopos major*. *Ann. Zool. Fenn.* 43: 211–220.
- MILA, B., D. J. GIRMAN, M. KIMURA & T. B. SMITH (2000): Genetic evidence for the effect of a post-glacial population expansion on the phylogeography of a North American songbird. *Proc. R. Soc. Lond. B* 267: 1033–1040.
- MÜLLER, M., G. PASINELLI, K. SCHIEGG, R. SPAAR & L. JENNI (2005): Ecological and social effects on reproduction and local recruitment in the red-backed shrike. *Oecologia* 143: 37–50.
- NEWTON, I. (1998): Population limitation in birds. Academic Press, London.
- NOUR, N., D. CURRIE, E. MATTHYSEN, R. VAN DAMME & A. A. DHONDT (1998): Effects of habitat fragmentation on provisioning rates, diet and breeding success in two species of tit (great tit and blue tit). *Oecologia* 114: 522–530.
- PASINELLI, G., J. P. RUNGE & K. SCHIEGG (2011): Source-sink status of small and large wetland fragments and growth rate of a population network. S. 216–238 in: J. LIU, V. HULL, A. T. MORZILLO & J. A. WIENS (Hrsg.): Sources, sinks and sustainability. Cambridge University Press, Cambridge.
- PASINELLI, G. & K. SCHIEGG (2006): Fragmentation within and between wetland reserves: the importance of spatial scales for nest predation in reed buntings. *Ecography* 29: 721–732.
- PASINELLI, G., C. MAYER, A. GOUSKOV & K. SCHIEGG (2008): Small and large wetland fragments are equally suited breeding sites for a ground-nesting passerine. *Oecologia* 156: 703–714.
- PEACH, W. J., D. B. HANMER & T. B. OATLEY (2001): Do southern African songbirds live longer than their European counterparts? *Oikos* 93: 235–249.
- PEACH, W. J., G. M. SIRIWARDENA & R. D. GREGORY (1999): Long-term changes in over-winter survival rates explain the decline of reed buntings *Emberiza schoeniclus* in Britain. *J. Appl. Ecol.* 36: 798–811.

- POWELL, L. A., J. D. LANG, M. J. CONROY & D. G. KREMENTZ (2000): Effects of forest management on density, survival, and population growth of wood thrushes. *J. Wildl. Manage.* 64: 11–23.
- POYSA, H. & M. PESONEN (2003): Density dependence, regulation and open-closed populations: insights from the wigeon *Anas penelope*. *Oikos* 102: 358–366.
- PRITCHARD, J. K., M. STEPHENS & P. DONNELLY (2000): Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155: 945–959.
- PULLIAM, H. R. (1988): Sources, sinks, and population regulation. *Amer. Nat.* 132: 652–661.
- ROWE, G., T. J. C. BEEBEE & T. BURKE (2000): A microsatellite analysis of natterjack toad, *Bufo calamita*, metapopulations. *Oikos* 88: 641–651.
- RUEGG, K. C. & T. B. SMITH (2002): Not as the crow flies: a historical explanation for circuitous migration in Swainson's thrush (*Catharus ustulatus*). *Proc. R. Soc. Lond. B* 269: 1375–1384.
- RUNGE, J. P., M. C. RUNGE & J. D. NICHOLS (2006): The role of local populations within a landscape context: defining and classifying sources and sinks. *Amer. Nat.* 167: 925–938.
- SAUTTER, M. (2006): Breeding performance of reed buntings *Emberiza schoeniclus* in young versus old reed patches. Master thesis, University of Zurich.
- SCHAUB, M. (2012): Populationsbiologie als zentrales Element der Naturschutzforschung. *Ornithol. Beob.* 109: 185–200.
- 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.
- SCHIEGG, K., M. EGER & G. PASINELLI (2007): Nest predation in Reed Buntings *Emberiza schoeniclus*: an experimental study. *Ibis* 149: 365–373.
- SCHIESS, H. (1989): Schilfbestände als Habitatsinseln von Vögeln. Eidgenössische Anstalt für das Forstliche Versuchswesen, Birmensdorf.
- SCHMIDT, M. H., S. ROCKER, J. HANAFI & A. GIGON (2008): Rotational fallows as overwintering habitat for grassland arthropods: the case of spiders in fen meadows. *Biodiv. Conserv.* 17: 3003–3012.
- SEGELBACHER, G. & I. STORCH (2002): Capercaillie in the alps: genetic evidence of metapopulation structure and population decline. *Mol. Ecol.* 11: 1669–1677.
- SEAR, J. C., M. J. CONROY & A. BORRAS (2003): Asymmetric exchange between populations differing in habitat quality: a metapopulation study on the citril finch. *J. Appl. Stat.* 29: 425–441.
- SRIWARDENA, G. M., S. R. BAILLIE & J. D. WILSON (1998): Variation in the survival rates of some British passerines with respect to their population trends on farmland. *Bird Study* 45: 276–292.
- SMITH, J. N. M., L. F. KELLER, A. B. MARR & P. ARCESE (2006): Conservation and biology of small populations. Oxford University Press, New York.
- SMITH, J. N. M., M. J. TAITT, C. M. ROGERS, P. ARCESE, L. F. KELLER, A. L. E. V. CASSIDY & W. M. HOCHACHKA (1996): A metapopulation approach to the population biology of the song sparrow *Melospiza melodia*. *Ibis* 138: 120–128.
- STACEY, P. B. & M. TAPER (1992): Environmental variation and the persistence of small populations. *Ecol. Appl.* 2: 18–29.
- STENNING, M. J., P. H. HARVEY & B. CAMPBELL (1988): Searching for density-dependent regulation in a population of the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* Pallas. *J. Anim. Ecol.* 57: 307–317.
- STEWART, W. A., J. F. DALLAS & S. B. PIERTNEY (1999): Metapopulation genetic structure in the water vole, *Arvicola terrestris*, in NE Scotland. *Biol. J. Linn. Soc.* 68: 159–171.
- SURMACKI, A. (2004): Habitat use by reed bunting *Emberiza schoeniclus* in an intensively used farmland in western Poland. *Ornis Fenn.* 81: 137–143.
- TERO, N., J. ASPI, P. SIIKAMAKI, V. JAKALANIEMI & J. TUOMI (2003): Genetic structure and gene flow in a metapopulation of an endangered plant species, *Silene tatarica*. *Mol. Ecol.* 12: 2073–2085.
- TEWKSBURY, J. J., S. J. HEJL & T. E. MARTIN (1998): Breeding productivity does not decline with increasing fragmentation in a western landscape. *Ecology* 79: 2890–2903.
- TIERNBERG, M., K. JOHNSSON & S. G. NILSSON (1993): Density variation and breeding success of the Black Woodpecker *Dryocopus martius* in relation to forest fragmentation. *Ornis Fenn.* 70: 155–162.
- VEIT, M. L., R. J. ROBERTSON, P. B. HAMEL & V. L. FRIESEN (2005): Population genetic structure and dispersal across a fragmented landscape in cerulean warblers (*Dendroica cerulea*). *Conserv. Genet.* 6: 159–174.
- VICKERY, P. D., M. L. HUNTER JR. & J. V. WELL (1992): Is density an indicator of breeding success? *Auk* 109: 706–710.
- WEIDINGER, K. (2002): Interactive effects of concealment, parental behaviour and predators on the survival of open passerine nests. *J. Anim. Ecol.* 71: 424–437.
- WHITE, G. C. & K. P. BURNHAM (1999): Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46: S120–S139.
- WIDMER, K. (2001): Der Einfluss der Habitatstruktur auf die Brutbiologie der Rohrammer (*Emberiza schoeniclus*). Masterarbeit, Universität Zürich und Universität Fribourg.
- YACKEL ADAMS, A. A., S. K. SKAGEN & J. A. SAVIDGE (2006): Modeling post-fledging survival of lark buntings in response to ecological and biological factors. *Ecology* 87: 178–188.
- ZANETTE, L. (2000): Fragment size and the demography of an area-sensitive songbird. *J. Anim. Ecol.* 69: 458–470.

Manuskript eingegangen am 29. Juni 2012
Bereinigte Fassung angenommen 17. Juli 2012