

Trendanalyse von Brutvogelbeständen

U. STRAKA, N. BRUNNER, T. FRANK, M. KÜHLEITNER und W.G. NOWAK

Für eine intensiv landwirtschaftlich genutzte Fläche in Niederösterreich wird seit 1985 regelmäßig der Brutvogelbestand untersucht. Das Ziel dieser laufenden Studie ist die Feststellung langfristiger Trends in den Bestandszahlen. Konkret werden in dieser Arbeit die Bestandszahlen zweier Vogelarten mit ähnlichen Ansprüchen an den Lebensraum, Rohrammer (*Emberiza schoeniclus*) und Sumpfrohrsänger (*Acrocephalus palustris*), mit Hilfe statistischer Modelle in Microsoft Excel analysiert und die Auswirkung einer wasserbaulichen Maßnahme auf die Bestandszahlen untersucht.

1. Untersuchungsgebiet

Beobachtet wurde die in Abbildung 1 markierte Fläche im südlichen Weinviertel.¹ Die Region liegt im Einflussbereich des pannonicischen Klimas, d.h. es ist trocken (unter 600 mm Jahresniederschlag) und warm (Vegetationszeit über 240 d). Es handelt sich um intensiv genutztes landwirtschaftliches Gebiet.

Abbildung 1. Beobachtungsfläche



Die Beobachtungsfläche hat die Größe von ca. 350 ha (ca. 4 km Länge und 0,5 bis 1 km Breite) und liegt nördlich von Leitzersdorf bei Stockerau in 190 bis 210 m Seehöhe (48°25'N, 16°14'O). Sie besteht aus Ackerflächen (Schlaglänge 250 – 500 m, Schlaggröße 2-3 ha) beiderseits des Hatzenbaches. Die Fläche ist durchzogen von Feldwegen (zumeist unbefestigte Erdwege). Der Hatzenbach hat eine geringe Wasserführung, ist reguliert und wird von Drainagewässern gespeist. Die Breite des Grabens inklusive der begleitenden Feldwege beträgt 8 m, die umgebende Vegetation besteht aus Staudenfluren, Schilfröhricht und Gehölzen.

1991 und 1998 kam es zu wasserbaulichen Eingriffen, weil der Hatzenbach im Winter infolge von Trockenheit und Wind von Flugerde zugeweht wurde und im zeitigen Frühjahr geräumt wurde. Die Räumung erfolgte schonend (weitgehende Erhaltung der Holzgewächse), doch führte sie zu einer deutlichen Verringerung krautiger Vegetationsstrukturen (Beseitigung abgestorbener Pflanzenteile aus den Vorjahren). Das Aushubmaterial wurde am Feldrand aufgeteilt und war bis zum Sommer bewachsen.

¹ U. Straka (1992): Bestandserhebungen in einem Ackeraugebiet im südlichen Weinviertel (Niederösterreich) in den Jahren 1985 bis 1991, *Egretta*, **35**, 154-172, und U. Straka (1995): Zur Bestandsentwicklung und Habitatwahl des Neuntöters (*Lanius collurio*) in einem Ackeraugebiet im südlichen Weinviertel (Niederösterreich) in den Jahren 1985 bis 1993, *Egretta*, **38**, 34-45.

2. Bestandsentwicklung

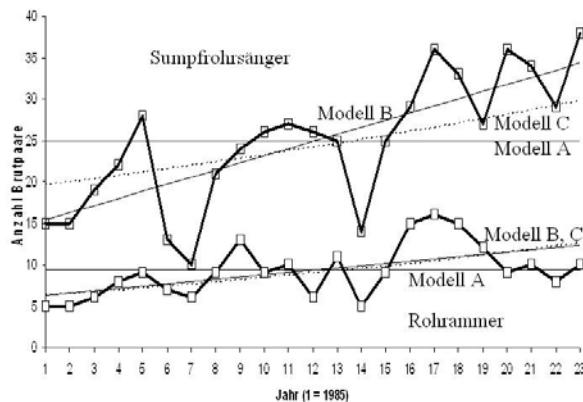
Erhoben wurde die Revieranzahl der Brutvögel. Dazu wurde die Fläche jährlich während der Brutzeit in den Monaten April bis Juli im Abstand von ein bis zwei Wochen begangen und Revierkartierungen durchgeführt.² Erfasst wurden auch die meteorologischen Verhältnisse (Temperatur, Regentage) und die Biotopegegebenheiten (Gehölzbestand, Feldkulturen). Tabelle 1 und Abbildung 2 geben die Entwicklung der Brutvogelbestände für die beiden hier untersuchten Arten wieder:

Tabelle 1. Rohrammer und Sumpfrohrsänger: Bestand und Likelihood (Modell B).

Jahr	Nr.	Rohrammer, Brutpaare	Likelihood Rohrammer	Sumpfrohr- sänger, Brutpaare	Likelihood Sumpfrohr- sänger	Jahr	Nr.	Rohrammer, Brutpaare	Likelihood Rohrammer	Sumpfrohr- sänger, Brutpaare	Likelihood Sumpfrohr- sänger
1985	1	5	15,34%	15	10,19%	1997	13	11	10,72%	25	7,87%
1986	2	5	14,45%	15	9,74%	1998*	14	5	4,16%	14	0,29%
1987	3	6	15,30%	19	8,25%	1999	15	9	12,41%	25	7,10%
1988	4	8	13,17%	22	5,58%	2000	16	15	4,11%	29	7,33%
1989	5	9	11,08%	28	1,09%	2001	17	16	3,07%	36	3,16%
1990	6	7	14,52%	13	3,00%	2002	18	15	5,15%	33	6,01%
1991*	7	6	12,54%	10	0,44%	2003	19	12	11,10%	27	5,92%
1992	8	9	12,64%	21	8,63%	2004	20	9	9,93%	36	5,05%
1993	9	13	3,83%	24	7,61%	2005	21	10	10,95%	34	6,63%
1994	10	9	13,11%	26	6,59%	2006	22	8	6,56%	29	5,40%
1995	11	10	11,84%	27	6,40%	2007	23	10	10,00%	38	5,35%
1996	12	6	8,33%	26	7,60%						

* Grabenräumung

Abbildung 2. Bestandsentwicklung (fett) und Modellkurven A, B (durchzogen) und C (punktiert), 1985 – 2007.



Die Rohrammer ist ein charakteristischer Vogel der Feuchtgebiete und lebt unter anderem an Gewässerrändern mit Hochstaudenfluren, Röhrichten und lockerem Buschbestand. Die Nahrung besteht aus Grassamen und Gliederfüßern (*Arthropoden*). Im Beobachtungsgebiet nistet die Rohrammer bevorzugt am Westabschnitt des Hatzenbaches, der weniger mit Büschen bewachsen ist. Die Reviere schließen Teile der anschließenden Felder mit ein, wie aus Revierkämpfen zu beobachten war. Durch die Beobachtung futtertragender Altvögel wurde aber geschlossen, dass Brüten nur im Grabenverlauf stattfanden.

² Methodik nach C.J. Bibby, N.D. Burgess und D.A. Hill (1995): *Methoden der Feldornithologie. Bestands erfassung in der Praxis*. Neumann Verlag, Radebeul.

Der Sumpfrohrsänger lebt in Hochstaudenfluren und Röhricht meist in der Nähe von Gewässern. Die Nahrung besteht aus Gliederfüßern. Im Beobachtungsgebiet finden sich die Reviere am Hatzenbach in allen Abschnitten mit üppiger krautiger Vegetation und nicht zu dichtem Gehölzbestand. Aus der Beobachtung futtertragender Altvögel wurde geschlossen, dass in den Feldkulturen keine Bruten stattfanden. Alle Anfang Juni besetzten Reviere wurden als Brutreviere bewertet.

3. Problemstellung

Wie in Abbildung 2 zu erkennen ist, bewegen sich die Populationen beider Vogelarten parallel und hatten in den Jahren der Grabenräumung (7 und 14) einen Tiefstand. Eine genauere Betrachtung der Abbildung zeigt aber weiter, dass die Abstände vom langjährigen Mittel bzw. vom linearen Trend in anderen Jahren vergleichbar waren (vgl. Jahr 5 oder Jahr 17) und beide Arten bereits im Jahr 6 einen Rückgang hatten.

Demnach stehen zwei Hypothesen zur Diskussion, die beide plausibel sind:

- (a) Der Rückgang an Brutpaaren war eine zufällige Schwankung, oder
- (b) der Rückgang war nicht zufällig, sondern durch die Grabenräumung zu erklären.

Für den Sumpfrohrsänger wurde bei den Grabenräumungen 1991 und 1997 bei den Feldstudien eine Beeinträchtigung der Brutansiedlung beobachtet, was für Hypothese (b) spricht. In den Jahren der Grabenräumung begann die Revierbesetzung in jenen Gebieten, an denen nicht gebaggert wurde, wo also noch eine intakte krautige Vegetationsstruktur vorhanden war. Erst mit fortschreitender Vegetationsentwicklung waren auch einzelne später beginnende Bruten in den betroffenen Teilen des Grabens zu beobachten. Für die Rohrammer wurde eine solche offensichtliche Beeinträchtigung nicht beobachtet, was (a) vermuten lässt. Dies liegt daran, dass die Rohrammer als Bodenbrüter und auch am Boden Nahrung suchende Vogelart deutlich weniger an dichte krautige Vegetation gebunden ist als der Sumpfrohrsänger (Nahrungssuche beim Klettern in dichter Vegetation, Nestbau zwischen vertikalen Vegetationsstrukturen).

4. Modellansatz

Wir versuchen nun die Bestandszahlen beider Vogelarten mit Hilfe geeigneter Modelle zu beschreiben. Nahe liegend, aber hier nicht weiter verfolgt, wäre die Annahme von normal verteilten Bestandszahlen. Zu unterscheiden sind zwei Varianten dieser Annahme:

- Das „*Normalverteilungsmodell mit konstantem Bestand*“ nimmt für jede Vogelart an, dass die Zahl der Brutpaare zufällig um einen festen Wert schwankt. Als Verteilungsmodell der Bestandszahlen wird eine Normalverteilung mit Mittelwert und Standardabweichung, die aus den Daten berechnet werden, angenommen.
- Das „*klassische lineare Regressionsmodell*“ beruht auf der Annahme, dass die Daten zu jedem Zeitpunkt t normalverteilt sind mit dem Mittelwert auf der Trendlinie und einer (unbekannten) Varianz.

Wir wählen diese Modelle nicht, weil sie nicht zu den Daten passen (vgl. die Gültigkeitskriterien für Modelle in der Systemtheorie):³ Die Daten (Brutpaare pro Jahr) sind kleine positive ganze Zahlen und somit sicher nicht normalverteilt, da sonst die Wahrscheinlichkeit für negative Beobachtungswerte bei positiver Varianz positiv wäre. Hohe

³ H. Bossel (1994): *Modellbildung und Simulation*. Vieweg Verlag, Wiesbaden, S. 36 ff.

Bestandszahlen können hingegen in guter Näherung durch eine Normalverteilung (und daher mit klassischer Regression) beschrieben werden.

Weil wir bei der Modellbildung die Normalverteilungsannahme ablehnen, verliert die Methode der kleinsten Quadrate ihre Bedeutung. Denn sie setzt Normalverteilungsmodelle voraus und findet daher bei unseren Modellen keine Anwendung. Statt dessen verwenden wir das *Maximum Likelihood Prinzip*: Es werden jene Parameter gesucht, die mit der größten Likelihood die beobachteten Daten liefert.

In dieser Arbeit stellen wir zwei alternative Modellansätze vor: Ein Ansatz für die *Anzahlen* der Brutpaare, basierend auf der Poisson Verteilung (Tabelle 1) und ein Ansatz für ihre jährlichen *Zuwachsfaktoren* (Quotienten, d.h. 1 = gleichbleibende Population), basierend auf der Gamma-Verteilung (Tabelle 2). Die Likelihoods der Modelle unterscheiden sich dabei: In Tabelle 1 handelt es sich um Wahrscheinlichkeiten, in Tabelle 2 um Wahrscheinlichkeitsdichten.

Tabelle 2. Rohrammer und Sumpfrohrsänger: Wachstum und Likelihood (Modellansatz C).

Jahr	Nr.	Rohrammer, Zuwachs q	Likelihood Rohrammer	Sumpfrohr- sänger, Zuwachs q	Likelihood Sumpfrohr- sänger	Jahr	Nr.	Rohrammer, Zuwachs q	Likelihood Rohrammer	Sumpfrohr- sänger, Zuwachs q	Likelihood Sumpfrohr- sänger
1986	2	1,000	1,111	1,000	1,209	1997	13	1,833	0,164	0,962	1,216
1987	3	1,200	0,925	1,267	0,849	1998*	14	0,455	0,208	0,560	0,407
1988	4	1,333	0,725	1,158	1,040	1999	15	1,800	0,185	1,786	0,153
1989	5	1,125	1,020	1,273	0,838	2000	16	1,667	0,292	1,160	1,036
1990	6	0,778	0,947	0,464	0,187	2001	17	1,067	1,075	1,241	0,895
1991*	7	0,857	1,060	0,769	0,987	2002	18	0,938	1,112	0,917	1,202
1992	8	1,500	0,482	2,100	0,036	2003	19	0,800	0,984	0,818	1,086
1993	9	1,444	0,558	1,143	1,063	2004	20	0,750	0,894	1,333	0,726
1994	10	0,692	0,768	1,083	1,143	2005	21	1,111	1,035	0,944	1,214
1995	11	1,111	1,035	1,038	1,186	2006	22	0,800	0,984	0,853	1,141
1996	12	0,600	0,538	0,963	1,216	2007	23	1,250	0,852	0,793	1,038

Bemerkungen.

1. Die Methode der kleinsten Quadrate ist für die Normalverteilung äquivalent zur Maximum-Likelihood Methode.
2. Ein Grund für die Wahl der Modelle ist die Möglichkeit, die in Excel vorprogrammierten Verteilungsfunktionen (POISSON und GAMMAVERT) zu verwenden.
3. Ein alternatives Modell für die Bestandszahlen liefert die negative Binomialverteilung. Sie wird statt der Poisson Verteilung angewandt, wenn die Varianz (Quadrat der Standardabweichung) deutlich größer als der Mittelwert ist.
4. Gängige alternative Modelle für die Quotienten sind die log-normale Verteilung (normalverteilte Logarithmen der Zuwachsraten) und die Weibull Verteilung.

5. Modellierung der Bestandszahlen mit der Poisson Verteilung

Die Art der Datengewinnung führt zu folgender Überlegung: Von der großen Zahl von Vogelpaaren, die im gesamten Einzugsgebiet „südliches Weinviertel“ brüten, werden nur wenige in unserem Beobachtungsgebiet brüten. Aus der Sicht des Kollektivs ist die Auswahl, in welchem Gebiet ein Vogel brütet, rein zufällig, da sich das Untersuchungsgebiet nicht wesentlich von der Umgebung unterscheidet. (Aus individueller Sicht gibt es Präferenzen,

z.B. Standorttreue.) Man kann daher annehmen, dass die Bestandszahlen von Sumpfrohrsänger und Rohrammer nicht normalverteilt sind, sondern Poisson verteilt.

A. Poisson Modell mit konstantem Bestand: Bezeichnet X die Bestandszahl einer Vogelart, so berechnet sich die Wahrscheinlichkeit (\Pr), dass X den Wert k (eine ganze Zahl) annimmt, gemäß der Formel

$$(1) \quad \Pr(X = k) = \frac{\lambda^k}{k!} \cdot \exp(-\lambda)$$

In Excel berechnet man diese Wahrscheinlichkeit mit Hilfe des Befehls $\text{POISSON}(k; \lambda; 0)$.

Dabei ist λ der Erwartungswert der Verteilung. Er kann interpretiert werden als Maßzahl für die Eignung des Gebiets für Brutaktivitäten. Der Wert von λ ist für die jeweilige Vogelart so zu wählen, dass die Likelihood der beobachteten Zeitreihe maximal wird. Mit Hilfe von n beobachteten Bestandszahlen x_i gewinnt man die Likelihood Funktion als Produkt der Wahrscheinlichkeiten $\Pr(X = x_i)$:

$$(2) \quad L(\lambda) = \frac{\lambda^{x_1 + K + x_n}}{x_1! \cdot K \cdot x_n!} \cdot \exp(-n \cdot \lambda)$$

Da das Produkt vieler kleiner Zahlen sehr klein wird, logarithmiert man diese Beziehung. Man erhält das Log-Likelihood, welches abhängig von λ maximal werden muss.

Diese Optimierungsaufgabe lässt sich analytisch durch Nullsetzen der ersten Ableitung lösen. Der Maximum Likelihood Schätzer im Poisson Modell ist der zeitliche Mittelwert der beobachteten Bestandszahlen, d.h. $\lambda = \bar{x}$.

B. Poisson Regression (Modell mit zeitlich veränderlichem Parameter): Die Daten legen eine Zunahme der Bestandszahlen mit der Zeit nahe. Man kann, wie beim klassischen Regressionsmodell, auch ein Poisson Modell mit linearer Bestandszunahme entwickeln.⁴ Dabei wird man sich vorstellen, dass der Parameter λ der jeweiligen Vogelart, der Mittelwert, linear von der Zeit abhängt:

$$(3) \quad \lambda = a + b \cdot t .$$

Die beobachteten Bestandszahlen schwanken dann gemäß der Poisson Verteilung um diesen Mittelwert. Dabei sind die Parameter a und b für die jeweilige Vogelart so zu wählen, dass die Likelihood der beobachteten Zeitreihe maximal wird. Dieses Optimierungsproblem ist analytisch nicht mehr lösbar. Die Parameter a und b bestimmt man durch ein Suchverfahren. Dies erfolgt in Excel mit Hilfe des Solvers.

6. Modellierung der Zuwachsfaktoren mit der Gamma-Verteilung

Der oben diskutierte Ansatz ging davon aus, dass jedes Jahr eine bestimmte Zahl von Brutpaaren *zufällig* das Beobachtungsgebiet wählt, wobei die jährlichen Anzahlen voneinander unabhängig wären. Wir diskutieren nun einen anderen biologisch sinnvollen Zugang, indem wir den Zuwachsfaktor q analysieren. Ein Motiv für die Verwendung dieses Modells ist die *Standorttreue*, die sich für viele Vogelarten nachweisen lässt. Dadurch können die Vögel, die

⁴ A. Agresti (2002): *Categorical Data Analysis*. Wiley, New Jersey.

im kleinen Beobachtungsgebiet brüten, im wesentlichen als Teilpopulation aufgefasst werden, die den jährlichen Gesamtbestand der Art über q quantitativ widerspiegelt.

Wenn sich die Zahl der Brutpaare $x(t)$ jährlich um einen konstanten Faktor q vervielfacht, dann gilt:

$$(4) \quad q = \frac{x(t)}{x(t-1)}.$$

In der Realität schwanken die Bedingungen natürlich von Jahr zu Jahr, sodass dieser Faktor q als Zufallsvariable Q modelliert werden muss. Als Modell wählen wir die Gammaverteilung mit den Parametern $a \geq 1$ und $b > 0$ (sie haben nichts mit Formel 3 zu tun), eine stetige Wahrscheinlichkeitsverteilung, die auf der positiven reellen Achse definiert ist.⁵ Die Wahrscheinlichkeitsdichtefunktion f ist

$$(5) \quad f(q) = \frac{q^{a-1} \cdot \exp\left(-\frac{q}{b}\right)}{b^a \cdot \Gamma(a)}.$$

In Excel berechnet man f mit dem Befehl GAMMAVERT($q; a; b; 0$). Im Fall $a = 1$ erhält man die Exponentialverteilung zum Mittelwert b . Die Parameter a, b hängen wie folgt zusammen mit dem Erwartungswert E der Quotienten, der Standardabweichung σ der Quotienten und dem Modalwert q_{\max} der Quotienten, wo f maximal ist:

$$(6) \quad E = a \cdot b, \quad \sigma = b \cdot \sqrt{a}, \quad q_{\max} = b \cdot (a - 1), \quad a = \left(\frac{E}{\sigma}\right)^2, \quad b = \frac{\sigma^2}{E}.$$

Mit Hilfe der $n-1$ aus den n Beobachtungsdaten berechneten Quotienten $q_i = x_i/x_{i-1}$ gewinnt man die Likelihood Funktion als Produkt der Wahrscheinlichkeitsdichten $f(q_i)$. Die Parameter a und b sind nun für die jeweilige Vogelart so zu wählen, dass die Likelihood maximal wird. Dies erfolgt wieder mit dem Solver.

7. Rekonstruktion von Bestandszahlen aus Zuwachsraten

Um das obige Modell besser mit den Bestandszahlen zu vergleichen, dienen folgende Überlegungen. Sie definieren:

C. Exponentielles Modell zur Gammaverteilung: (4) modelliert eine *exponentielle Trendlinie* (7) mit einer Wachstumsrate $r = \ln(q)$ und einer Basiskapazität c :

$$(7) \quad x(t) = c \cdot \exp(r \cdot t)$$

⁵ K. Bury (1999): Statistical distributions in engineering. Cambridge Univ. Press, Cambridge.

Demnach interessieren uns bei Modell C nicht die Schätzwerte der Parameter a und b , sondern wir suchen einen daraus (nicht mehr mit der Maximum Likelihood Methode) berechneten Schätzwert für $q = \exp(r) = e^r$. Nach (6) bieten sich dazu der Erwartungswert und der Modalwert an. Wir wählen als *plausiblen Schätzwert* das Mittel davon und für c ein gewichtetes Mittel der Beobachtungswerte:

$$(8) \quad \exp(r) = b \cdot \left(a - \frac{1}{2} \right), \quad c = \frac{\sum_{i=1}^n x_i \cdot \exp(r \cdot i)}{\sum_{i=1}^n \exp^2(r \cdot i)}$$

Bemerkung. Das Motiv der Formel für c ist die Minimierung der Fehlerquadratsumme zwischen x_i und dem Modellwert (7) für $x(i)$, wenn r vorgegeben ist.

8. Auswertung: Poisson Modelle der Bestandszahlen

Beim Poisson Modell A mit konstantem Brutbestand wird der Parameter λ durch den Mittelwert der beobachteten Daten (Zelle G2 in Tabelle 3) geschätzt. Das folgende Tabellenblatt berechnet zusätzlich die Likelihoods, um einen Vergleich mit Modell B zu ermöglichen. Dazu erstellen wir in Excel ein Tabellenblatt nach dem Muster der Tabelle 3. Wir verändern es später geringfügig, um Modell B zu berechnen. (Wir verwenden dabei für jede Vogelart und jedes Modell ein eigenes Tabellenblatt.)

Tabelle 3. Berechnung der Poisson Likelihood in Excel (Rohrammer).

A	B	C	D	E	F	G	H	I	J
1 Jahr	Nr	Anzahl	λ	Likelihood	Log-LH	Mittelwert	a	b	Zielfunktion
2 1985	1	5	= \$G\$2	= POISSON(C2;D2;0)	= LN(E2)	= MITTELWERT(C2:C24)	= G2	= 0	= SUMME(F2:F24)

Die Spalten A bis C enthalten die Rohdaten: Jahreszahl ab dem Projektstart 1985, Nummer des Jahres von 1 bis 23, und Brutbestand. Daraus wird in der Zelle G2 der Mittelwert berechnet.

Modell A für den konstanten Bestand: Der Maximum-Likelihood Schätzer für λ ist der Mittelwert in Zelle G2. Zum Vergleich mit Modell B können wir in Zelle H2 $a = G2 = \lambda$ definieren und in Zelle I2 $b = 0$.

In der Spalte D wird der Parameter $\lambda = a$ durch die Formel = \$H\$2 berechnet. In Zelle E2 wird die Likelihood für die Beobachtung in C2 unter der Modellannahme für λ in D2 berechnet. Die Formel (1) ist dabei vorprogrammiert. In F2 wird davon der Logarithmus gebildet. Die Formeln in E2 und F2 werden nach unten kopiert.

In Zelle J2 wird die Log-Likelihood für die gesamte Zeitreihe berechnet: Sie ist maximal.

Modell B für das lineare Anwachsen des Parameters λ mit der Zeit: Wir geben die Modellgleichung (3) in Spalte D ein und tragen dazu in D2 folgende Formel ein, die wir nach unten kopieren:

$$= \H2 + I2 * B2.$$

Nun werden die Parameter a und b mit Hilfe des Solvers bestimmt. Daher tragen wir in die Zellen H2 und I2 zwei Startwerte ein. Anschließend starten wir den Solver: Die Zielzelle ist J2, der Zielwert Maximum, die veränderbaren Zellen sind H2:I2. Durch Drücken des Lösen-Buttons erhält man a, b , wo die Log-Likelihood des Modells in J2 maximal ist.

Geeignete Startwerte für a, b erhält man aus der klassischen Regression. Deren Formeln sind vorprogrammiert und können zu Vergleichszwecken unter den Werten für a, b eingetragen werden (siehe Abschnitt 10). In H3:I3 stehen dann als Näherungswerte für a, b die Formeln:

=ACHSENABSCHNITT(C2:C24;B2:B24) und
 =STEIGUNG(C2:C24;B2:B24)

Abbildung 2 und Abschnitt 10 fassen das Resultat zusammen.

9. Auswertung: Gamma-Verteilungsmodell der Zuwachsraten

Wir erstellen das Tabellenblatt von Tabelle 4 und 5 (aus drucktechnischen Gründen geteilt): Die Spalten A, B, C sind wie vorhin. In D berechnen wir die Quotienten und dazu in E bis F die Likelihood und Log-Likelihood mit der Dichtefunktion der Gamma-Verteilung (5). Wir verwenden dazu Namen für a und b , die den Zellen L2, M2 zugeordnet sind. Die Werte a, b werden nun durch eine Maximum Likelihood Anpassung optimal bestimmt. Dazu maximieren wir die Zielfunktion in P2 mit dem Solver. Um dafür gute Startwerte zu erhalten, schätzen wir zuerst a und b in L3 und M3 mit den Formeln (6) ab: Dazu dienen die Zwischenrechnungen in Zeilen 4 und 5 von Tabelle 5: Den Erwartungswert E schätzen wir durch den Mittelwert der beobachteten Quotienten q_i in Zelle L5 ab und σ durch deren Standardabweichung in Zelle M5. Eingesetzt in (6) ergibt das die Startwerte L3 für a und M3 für b , aus denen der Solver dann die in Tabelle 5 angegebenen Werte in L2 und M2 ermittelt.

Tabelle 4. Gamma-Verteilungsmodell, Teil 1, in Excel (Rohrammer).

	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J
1	Jahr	Nr	x_i	q_i	Likelihood	Log-LH	$\exp(r \cdot t)$	\exp^2	$x \cdot \exp$	$c \cdot \exp(r \cdot t)$
2	1985	1	5				=EXP(r*(B2-1))	=G2^2	=G2*C2	=c*G2
3	1986	2	5	=C3/C2	=GAMMAVERT(D3;a;b;0)	=LN(E3)	=EXP(r*(B3-1))	=G3^2	=G3*C3	=c*G3

Tabelle 5. Gamma-Verteilungsmodell, Teil 2, in Excel (Rohrammer).

	K	L	M	N	O	P
1		a	b	c	r	Zielfunktion
2	Werte	8,480	0,129	=I27/H27	=LN(P5)	=SUMME(F3:F24)
3	Start	$=(L5/M5)^2$	$=M5^2/L5$			
4	ZW-R	\bar{q}	$\sigma(\text{Daten})$	E	q_{\max}	$\exp(r)$
5		=MITTELWERT(D3:D24)	=STABW(D3:D24)	=a*b	=b*(a-1)	$=(N5+O5)/2$

Modell C für das exponentielle Wachstum: Um zu diesem Modell passende Bestandszahlen zu rekonstruieren, werten wir (7) in Spalte J wie folgt aus. Die verwendeten Namen für c und r sind den Zellen N2, O2 von Tabelle 5 zugeordnet. Der Schätzwert r wird in O2 aus a und b nach Formel (8) berechnet (Zwischenrechnungen in N5:P5). Damit werden die Spalten G, H, I berechnet. In H27 und I27 bilden wir jeweils die Summen

=SUMME(H2:H24), =SUMME(I2:I24).

Daraus berechnen wir c in N2 nach (8). Nun können wir in Spalte J die rekonstruierten Bestandszahlen ermitteln.

10. Ergebnisse

Wir beantworten nun die Ausgangsfrage: War der Populationsrückgang in den Jahren der Grabenräumung zufällig? Dazu werten wir die Beobachtungsdaten mit den oben beschriebenen Tabellenblättern für die drei Modelle A, B, C aus.

Für die Rohrammer liefern die Modelle folgende Zahlenergebnisse:

- Konstanter Bestand (Modell A): Der Mittelwert beträgt $\lambda = 9,26$ Brutpaare und die Standardabweichung $3,25$ liegt nahe $\sqrt{\lambda} = 3,04$, dem vom Poisson Modell vorausgesagten Wert. Die Likelihoods (hier nicht angeführt) sind unauffällig (über 1%).
- Lineare Poisson Regression (Modell B): Die Regressionslinie für die mittleren Bestandszahlen hat die Gleichung ($t = 1$ entspricht 1985) $\lambda(t) = 5,98 + 0,274 \cdot t$. Zum Vergleich erhält man mit der Normalverteilung (Startwert für die Optimierung) eine flachere Linie $x = 6,26 + 0,25 \cdot t$. Die aus λ in Tabelle 3 (Spalte E) errechneten Likelihoods werden in Tabelle 1 zusammengefasst. Sie sind unauffällig (über 1%). Daher ist die Schwankung bei der Rohrammer nicht von einer Zufallsschwankung zu unterscheiden.
- Exponentielles Wachstum (Modell C): Die Quotienten sind an eine Gamma-Verteilung mit den Parametern $a = 8,48$ und $b = 0,129$ angepasst. (Die Startwerte der Optimierung waren $a = 8,268$ und $b = 0,133$.) Tabelle 2 fasst die in Tabelle 4, Spalte E, berechneten Likelihoods zusammen (Befund unauffällig). Die exponentielle Trendlinie hat die Gleichung $x(t) = 6,415 \cdot \exp(0,031 \cdot t)$.

Für den Sumpfrohrsänger liefern die Modelle folgende Zahlenergebnisse:

- Konstanter Bestand (Modell A): Der Mittelwert beträgt $\lambda = 24,87$ Brutpaare und die Standardabweichung $7,86$ liegt über dem Wert $4,99$, der vom Poisson Modell vorausgesagt wird. Die Likelihoods (hier nicht angeführt) sind an 6 Jahren auffällig (unter 1%), darunter auch die Jahre der Grabenräumung.
- Lineare Poisson Regression (Modell B): Die Regressionslinie für die mittleren Bestandszahlen hat die Gleichung ($t = 1$ entspricht 1985) $\lambda(t) = 14,54 + 0,881 \cdot t$. Mit der Normalverteilung (Startwert für die Optimierung) erhält man fast dieselbe Linie $x = 14,29 + 0,861 \cdot t$. Die aus λ in Tabelle 3 (Spalte E) errechneten Likelihoods werden in Tabelle 1 zusammengefasst. Sie sind auffällig, nämlich zur Grabenräumung jeweils unter $\frac{1}{2}$ Prozent, während die Likelihoods zu den anderen Zeitpunkten unauffällig (über 1 Prozent) waren.
- Exponentielles Wachstum (Modell C): Die Quotienten sind an eine Gamma-Verteilung mit den Parametern $a = 9,8$ und $b = 0,11$ angepasst. (Die Startwerte der Optimierung waren $a = 8,82$ und $b = 0,122$.) Tabelle 2 fasst die in Tabelle 4, Spalte E, berechneten Likelihoods zusammen: Auffällig ist der hohe Anstieg unmittelbar nach den Grabenräumungen (Quotienten der Folgejahre) mit extrem geringer Likelihood. Die exponentielle Trendlinie hat die Gleichung $x(t) = 19,674 \cdot \exp(0,019 \cdot t)$.

Aus den Modellen folgt: Die wasserbaulichen Maßnahmen hatten keine Auswirkungen auf das Brutvorkommen der Rohrammer, wohingegen die Sumpfrohrsänger sensibel gegenüber den anthropogenen Einflüssen reagierten. Die Aussagen der Modelle unterscheiden sich dabei insofern, als sie unterschiedliche Aspekte der Zeitreihen beleuchten: Für das Poisson Modell

ist der plötzliche Verlust der Attraktivität eines Gebiets für die Brutaktivität durch die Grabenräumung in den Jahren 7 und 14 auffällig. (Abweichungen nach unten wiegen schwerer als solche nach oben, wo mehr Spielraum ist.) Dabei identifiziert das Modell B die Auffälligkeiten schärfer, als A, weil es besser an die Daten angepasst ist. Für das Modell C der Zuwachsfaktoren ist die plötzliche Zunahme (bzw. Wiedererlangung) der Attraktivität eines Gebiets für Brutaktivitäten in den Jahren 8 und 15 auffällig.

Der von den Modellen aufgezeigte Unterschied zwischen Sumpfrohrsänger und Rohrammer konnte auch durch Besonderheiten in der Biologie und Habitatnutzung der beiden Arten erklärt werden. Man sieht daraus auch, dass Vögel geeignete Lebensräume unter gewissen Umständen relativ schnell wiederbesiedeln können.

Anschrift der Autoren:

Ulrich Straka, Thomas Frank: Institut für Zoologie

Norbert Brunner, Manfred Kühleitner, Werner Georg Nowak: Institut für Mathematik

Department für Integrative Biologie und Biodiversitätsforschung

Universität für Bodenkultur, Gregor Mendel Str. 33, A-1180 Wien, Österreich

E-Mail: ulrich.straka, thomas.frank, norbert.brunner, manfred.kuehleitner, werner_georg.nowak, alle @boku.ac.at