

forstarchiv 84, 13-23
(2013)

DOI 10.4432/0300-4112-84-13

© DLV GmbH

ISSN 0300-4112

Korrespondenzadresse:
Bauling@gmx.net

Eingegangen:

09.07.2012

Angenommen:

20.11.2012

Schätzung der Rotwilddichte (*Cervus elaphus* L.) im Solling mit der Age-at-Harvest-Methode

Estimating the population density of red deer (*Cervus elaphus* L.) in the Solling Mountains (Lower Saxony, Germany) by using the Age-at-Harvest-Method

STEFFEN BAULING¹, JOACHIM SABOROWSKI² und FERDINAND RÜHE¹

¹ Arbeitsbereich Wildbiologie und Jagdkunde, Abteilung Forstzoologie und Waldschutz, Büsgen-Institut, Georg-August-Universität Göttingen, Büsgenweg 3, 37077 Göttingen, Deutschland

² Abteilung für Ökoinformatik, Biometrie und Waldwachstum und Abteilung für Ökosystemmodellierung, Büsgen-Institut, Georg-August-Universität Göttingen, Büsgenweg 4, 37077 Göttingen, Deutschland

Kurzfassung

Die Bestandesschätzung von Wildwiederkäuern in Waldgebieten ist oft deshalb so unsicher, weil wesentliche, den verschiedenen Berechnungsmethoden zugrunde liegende Prämissen bei ihrer Anwendung nicht ausreichend eingehalten werden. Im Solling, Niedersachsen, herrschten über 14 Jahre Rahmenbedingungen für eine Schätzung der Größe des Rotwildbestandes, die sich im Vergleich zu vielen anderen Rotwildgebieten Deutschlands als besonders günstig erwiesen. Die dortige Rotwildpopulation wurde über mehrere Jahrzehnte durch ein Gatter isoliert, sodass eine Verzerrung der Schätzwerte der Bestandesdichten durch Migrationseffekte vernachlässigt werden konnte. Wie groß der Rotwildbestand im Solling damals war, war unsicher und bislang nicht wissenschaftlich untersucht worden. Ziel der Untersuchung war es, die jährliche Rotwilddichte der Jahre 1981 bis 1994 zu schätzen.

Um die Spannweite zu ermitteln, innerhalb der die geschätzte Größe des Rotwildbestandes lag, haben wir die Population in 2 Varianten auf Grundlage der Age-at-Harvest-Methode rekonstruiert: (A) mit Überlebensraten, die an frei, in relativ harscher Umwelt ohne Winterfütterung lebenden Populationen ermittelt wurden und als Mindestüberlebensraten der Sollingpopulation angenommen wurden, und (B) wegen günstigerer Umweltbedingungen im Solling mit deutlich höheren Werten, die als maximale Überlebensraten des dortigen Rotwildbestandes betrachtet werden.

Die auf Basis der Variante A geschätzte Rotwilddichte (\pm SDF) sank von $14,54 \pm 1,53$ Stück pro 100 ha im Jahr 1981 um 56,05 % auf $6,39 \pm 0,79$ Stück pro 100 ha im Jahr 1994 herab. Im Mittel von 1981 bis 1994 betrug sie $8,32 \pm 0,78$ Stück pro 100 ha. Die Variante B schätzte die Bestandesdichte im selben Zeitraum auf durchschnittlich $5,11 \pm 0,16$ Stück pro 100 ha und damit um mehr als ein Drittel niedriger als Variante A. Die Spannweite zwischen den Schätzwerten beider Varianten innerhalb eines jeden der 14 Jahre zeigt, dass die damalige Zieldichte der Rotwildbewirtschaftung, 3 bis 4 Stück pro 100 ha, in 12 von 14 Jahren augenscheinlich verfehlt und in den übrigen 2 Jahren (1989 und 1994) nur unter Annahme extrem niedriger natürlicher Sterblichkeit erreicht wurde. Zur natürlichen Sterblichkeit von Rotwild in Mitteleuropa besteht dringender Forschungsbedarf.

Schlüsselwörter: Rothirsch, Populationsrekonstruktion, Populationsdichte, Kohortenanalyse

Abstract

Estimating the abundance of wild ruminants in woodland is often uncertain because essential assumptions of the applied methods are not kept sufficiently. For over 14 years, the conditions for assessing the population size of red deer in the Solling, a low mountain range in Lower Saxony, Germany, proved to be particularly favourable if compared to other red deer management areas in Germany. The red deer population of the Solling lived, for many decades, in a leak-proof enclosure 25,000 ha in size. Thus, a bias of the estimates of abundance of this isolated population through migration effects could be neglected. How big the red deer population of the Solling was at that time was uncertain and has to date not been studied scientifically. The aim of this study was to assess the annual red deer population density of the years 1981 to 1994.

To determine the range of the estimated size of the red deer population, the population was reconstructed in 2 models, both on the basis of the age-at-harvest method: (A) using survival rates of red deer populations, which lived in a harsh environment without winter feeding, they are understood as the minimal survival rates of the Solling red deer population, and (B) using considerably higher survival rates due to the more favourable environmental conditions in the Solling, they are understood as the maximal survival rates of the Solling population.

The red deer population density (\pm SE) estimated with model A decreased from 14.54 ± 1.53 head per 100 ha in 1981 by 56.05% to 6.39 ± 0.79 head per 100 ha in 1994. From 1981 to 1994 it averaged 8.32 ± 0.78 head per 100 ha. For the same time period model B estimated the red deer population density to be 5.11 ± 0.16 head per 100 ha on average and thus by over a third lower of what was estimated by using model A. The span between the 2 density values of both variants shows that the then aim-density of red deer management, 3 to 4 head per 100 ha, was missed in 12 of 14 years and was only achieved in the remaining 2 years (1989 and 1994) by assuming an extremely low natural mortality. Research on natural mortality of central European red deer populations is urgently needed.

Key words: animal abundance, population size, population reconstruction, cohort analysis

Einleitung

Wildbiologische Lehrbücher mit einem populationsanalytischen Fokus (z. B. Seber 1982, Skalski et al. 2005, Sinclair et al. 2006) enthalten zwar eine Vielzahl von Methoden, mit denen sich Populationsgrößen von Paarhufern in Waldgebieten schätzen lassen. Ihre Anwendung resultiert aber oft in wenig verlässlichen Schätzwerten, weil wesentliche Voraussetzungen für die Gültigkeit dieser Verfahren vielerorts nicht eingehalten werden konnten. Eine Population, bei der entscheidende Prämissen weitgehend eingehalten wurden, war der Rotwildbestand (*Cervus elaphus* L.) im Solling, Niedersachsen, in den Jahren 1981 bis 1994. Seine damalige Größe ist noch nicht wissenschaftlich erfasst worden und bleibt bislang unsicher (Jagdkommission Solling 1996). Mittlerweile wurden verbesserte Methoden der Populationsgrößen-schätzung publiziert, von denen die Age-at-Harvest-Methode (Gove et al. 2002) für die Rekonstruktion der Solling-Population besonders geeignet erscheint. Ziel der Untersuchung war daher, die Größe des Rotwildbestandes im Solling auf Grundlage dieser Methode zu schätzen.

Untersuchungsgebiet, -material und -methoden

Der Solling als Lebensraum des Rotwildes

Der Solling ist ein in Südniedersachsen gelegenes Mittelgebirge und erstreckt sich etwa 60 bis 80 km südwestlich von Hannover und 30 km nordwestlich von Göttingen. Das waldreiche Gebiet ist Teil des Weserberglandes und liegt am nordwestlichen Rand des Mittel-

deutschen Trias-Berg- und Hügellandes (Arbeitskreis Standortkartierung 1985). Der Solling lässt sich aufgrund seiner Geologie und klimatischen Verhältnissen in 3 forstliche Wuchsbezirke untergliedern: in das Solling-Vorland (< 200 m ü. NN), den Unteren Solling (200 bis 400 m ü. NN) und den Hohen Solling (> 400 bis 528 m ü. NN).

Das Klima ist feuchttemperiert und subozeanisch geprägt. Die mittlere langjährige Lufttemperatur beträgt 7,3 °C im Hohen Solling und 7,8 °C im Unteren Solling; die Niederschläge liegen im langjährigen Mittel zwischen 915 mm a⁻¹ im Unteren Solling und 1.029 mm a⁻¹ im Hohen Solling (Wolff et al. 2003). Die natürliche Waldgesellschaft des Unteren und Hohen Sollings ist mit wenigen Ausnahmen der artenarme Hainsimsen-Buchenwald. Die gegenwärtig das Landschaftsbild prägenden Baumarten sind die Fichte und die Buche.

Über viele Jahrzehnte bis zum Jahr 2001 waren die zentralen 25.000 ha des Sollings mit einem ca. 145 km langen Umfanggatter eingezäunt (Abbildung 1). Die Gatterfläche umfasst den Hohen Solling und angrenzende Flächen des Unteren Sollings.

Das Solling-Umfanggatter galt als fast permanent schalenwild-dicht. Undichte Stellen, die infolge von umgestürzten Bäumen entstanden waren, wurden meist schnell geschlossen, sodass eine Migration von Rotwild bis zum Jahr 2001 im Wesentlichen unterbunden war. Durchschnittlich 97 % (Min. 94 %, Max. 100 %) der Jahresstrecke männlichen Rotwildes $\geq 2,5$ Jahre wurden im Zeitraum der Untersuchung innerhalb des Umfanggatters erlegt. Der Anteil des übrigen Rotwildes, das im Gatter geschossen wurde, ist nicht genau bekannt, wurde aber noch deutlich höher eingeschätzt (Lehmann 2012). Der außerhalb des Umfangzaunes liegende Sollingteil war als „rotwildfreies Gebiet“ ausgewiesen, in dem alles vorkommende Rotwild geschossen werden durfte; er galt zeitlich und räumlich als weitestgehend rotwildfrei (Lehmann 2012). Wir unterstellten, dass

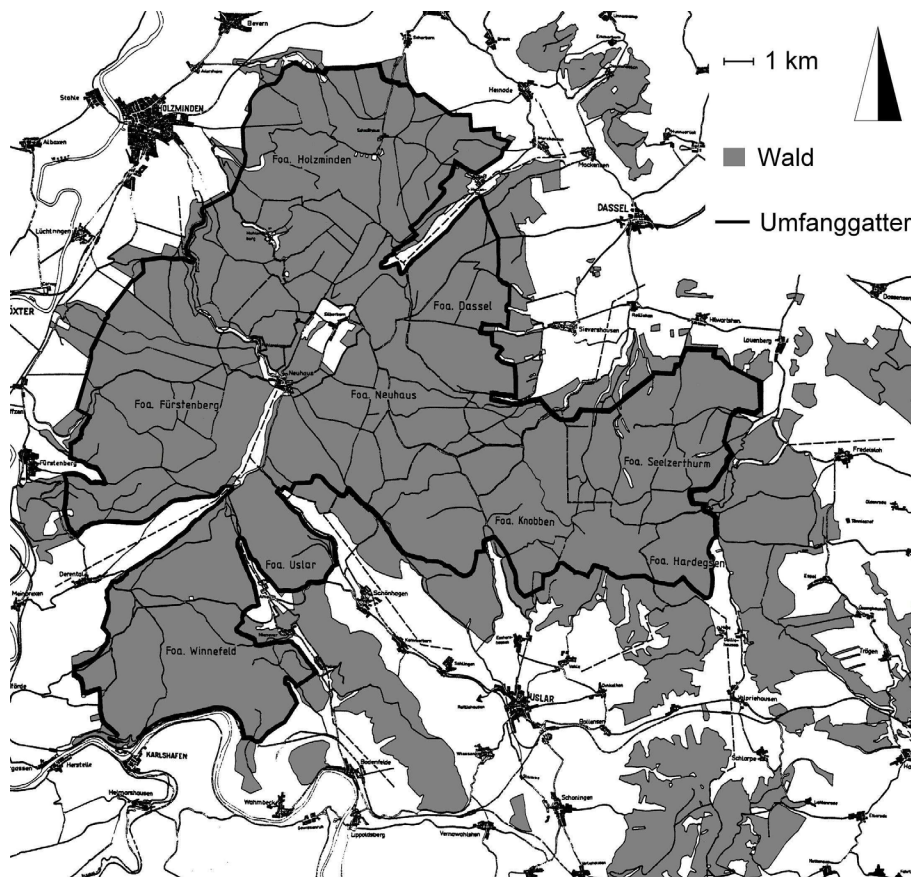


Abbildung 1. Übersichtskarte vom Solling mit der Verteilung der Waldflächen (graue Flächen) und dem Verlauf des Umfanggatters (Schulte 1986, verändert).

Map of the Solling, a low mountain range in Lower Saxony, Germany, with its woodland areas (gray areas) and the course of its fence enclosing the red deer population (Schulte 1986, modified).

sämtliches im Solling erlegte Rotwild zur Population im Gatter gehört hatte und kalkultierten die Bestandesdichte auf Basis der Gatterfläche.

Untersuchungsmaterial

Im Untersuchungszeitraum wurde das erreichte Lebensalter eines jeden geschossenen Stückes Rotwild geschätzt. Neben den Abschusszahlen wurde auch Fallwild, großteils Todesopfer von Verkehrsunfällen, in den Abschusslisten erfasst. Es ist nachfolgend in der Jagdstrecke enthalten. Bei Kälbern und Einjährigen (Altersstufen 0,5 und 1,5) erfolgte die Altersschätzung anhand der Körpermasse und des Entwicklungszustandes des Gebisses durch die Erleger oder Revierförster. Für die Altersschätzung nach Abschluss des Gebisswechsels wurde vorwiegend die Methode der Beurteilung der Gebissabnutzung (Müller-Using und Ueckermann 1976, Wagenknecht et al. 1979, Habermehl 1985) und in wenigen Fällen das Zementmethodenverfahren (Mitchell 1967) angewandt. Das Alter der weiblichen (♀) Tiere wurde lebensjahrgenau bis zur Altersklasse 9,5 Jahre, das der männlichen (♂) Individuen bis 12,5 Jahre geschätzt. Ältere Tiere waren zunächst der Altersklasse > 9,5 bzw. > 12,5 zugeordnet worden. Da das Höchstalter von Rotwild in Deutschland im Durchschnitt bei 18,5 Jahren liegt (Wagenknecht 1981, Raesfeld und Reulecke 1988), wurden die jährlich zusammengefassten Altersklassen > 9,5 der ♀ und > 12,5 der ♂ Tiere jeweils bis zum Alter 18,5 Jahre erweitert und die Anzahl der geschossenen Individuen > 9,5 bzw. > 12,5 für jedes Untersuchungs Jahr approximativ auf die weiteren Lebensjahre aufgeteilt. Hierfür wurde für jedes der beiden Geschlechter eine Funktion berechnet, die die Anzahl der Abschüsse der 2,5 bis 9,5 bzw. 12,5 Jahre alten Adulten für den Untersuchungszeitraum möglichst genau beschreibt (Abbildung 2). Es handelt sich um eine e-Funktion für die ♀ und eine Potenzfunktion für die ♂ Tiere. Die Abschusszahlen der Kälber und der Einjährigen wurden hierfür außer Acht gelassen, weil sie aus Abschussvorgaben bzw. Jagdzeiten resultieren, die sich von denen der Adulten erheblich unterscheiden, sodass deren Berücksichtigung zu entsprechenden Verzerrungen in den Funktionen geführt hätte.

Die Aufteilung der Abschüsse > 12,5 des ♂ Rotwildes erfolgte nach den relativen Anteilen der Altersstufen von 13,5 bis 18,5 abgeleitet aus der Potenzfunktion ab dem Alter 13,5. Die Aufteilung der Abschüsse > 9,5 der ♀ Individuen erfolgte nach den relativen Anteilen der Altersstufen 10,5 bis 18,5 abgeleitet aus der e-Funktion ab dem Alter 10,5 Jahre.

Untersuchungsmethoden

Die Population wird auf Basis der jährlichen Mortalitätsfälle rekonstruiert. Die hierfür grundlegende biologische Einheit ist die Anzahl aller gleichaltrigen Individuen eines Jahres, die vor Beginn der Jagdzeit lebten (Kohorte). Die Größe einer Kohorte wird durch Jagd plus Verkehrsunfälle (als anthropogene Faktoren) und durch natürliche Mortalität jährlich verringert. Hierbei wird unterstellt, dass in einer Kohorte die Mortalität durch Jagd und die natürliche Mortalität zeitlich nacheinander erfolgen.

Durch die Annahme, dass die Schicksale der Individuen einer Kohorte unabhängig und identisch verteilt sind, können nach Altersjahrgängen und Kalenderjahren differenzierte Abschusszahlen als multinomialverteilt angenommen werden (Gove et al. 2002). Somit lassen sich die Abschusszahlen (i. S. von Beobachtungsdaten) als Zufallsvariablen für eine Maximum-Likelihood-Schätzung heranziehen.

Aufgrund unterschiedlicher Lebensstrategien ♂ und ♀ Rotwildes (Nussey et al. 2009) und geschlechtsspezifischer Bejagungsvorgaben wird die Population getrennt nach Geschlechtern rekonstruiert. Die Rekonstruktion erfolgt erst ab dem Alter 1,5, weil die Schätzungen

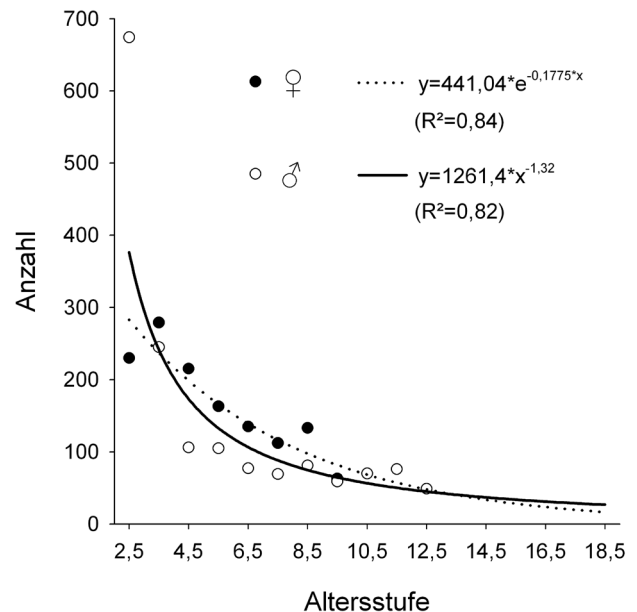


Abbildung 2. Abschusszahlen adulten Rotwildes im Solling von 1981 bis 1994, nach Alter und Geschlecht differenziert, sowie die Funktionen für die Aufteilung der Individuen der Altersklasse der ♀ > 9,5 Jahre und der Altersklasse der ♂ > 12,5 Jahre auf jährliche Altersstufen.

Harvest data of adult red deer in the Solling from 1981 to 1994, differentiated by age and sex, as well as the functions for distributing the individuals of the age classes of the ♀ > 9,5 years and of the ♂ > 12,5 years to annual age groups.

nicht durch die jährlichen, von den jeweiligen Umweltbedingungen abhängigen Mortalitätsschwankungen juvenilen Rotwildes (Guinness et al. 1978, Clutton-Brock und Albon 1989, Gaillard et al. 1998) verzerrt werden sollen.

Nachfolgend wird erläutert, wie die Abschusszahlen für eine Maximum-Likelihood-Schätzung der Populationsdichten verwendet werden. Abbildung 3 verdeutlicht beispielhaft den Abschuss- und Überlebensprozess einer über 3 Jahre ($i = 1, 2, 3$) bejagten Population, die sich aus 3 Altersstufen ($j = 1, 2, 3$) zusammensetzt. Hierbei addieren sich die Überlebensrate $S_{fix,j}$ und die Rate natürlicher Mortalität zu 1. Diese Raten werden in den Modellen erst auf die nach der Bejagung verbleibende Population angewendet.

Jede Kohorte (N_{ij}) unterliegt im Allgemeinen einer nach Jahren und Altersstufen differenzierten Abschusswahrscheinlichkeit (p_{ij}). Der Überlebensprozess wird durch eine altersstufenabhängige Überlebensrate ($S_{fix,j}$) charakterisiert, die hier für alle Jahre als gleich angenommen wird.

Die erwartete Anzahl geschossener Individuen (E) des Alters $j = 1$ im Jahr $i = 1$ kann demnach wie folgt ausgedrückt werden:

$$E(x_{11}) = N_{11}p_{11} \quad (1)$$

wobei x_{11} die Anzahl geschossener Individuen der Altersstufe $j = 1$ im Jahr $i = 1$ ist; N_{11} ist die Anzahl aller Individuen der Altersstufe $j = 1$ im Jahr $i = 1$, und p_{11} entspricht der Wahrscheinlichkeit, dass ein Individuum der Altersstufe $j = 1$ im Jahr $i = 1$ geschossen wird. Im zweiten und dritten Jahr setzt sich die erwartete Anzahl dieser Kohorte wie folgt zusammen:

$$E(x_{22}) = N_{11}(1 - p_{11})S_{fix,1}p_{22} \quad \text{und} \quad (2)$$

$$E(x_{33}) = N_{11}(1 - p_{11})S_{fix,1}(1 - p_{22})S_{fix,2}p_{33}$$

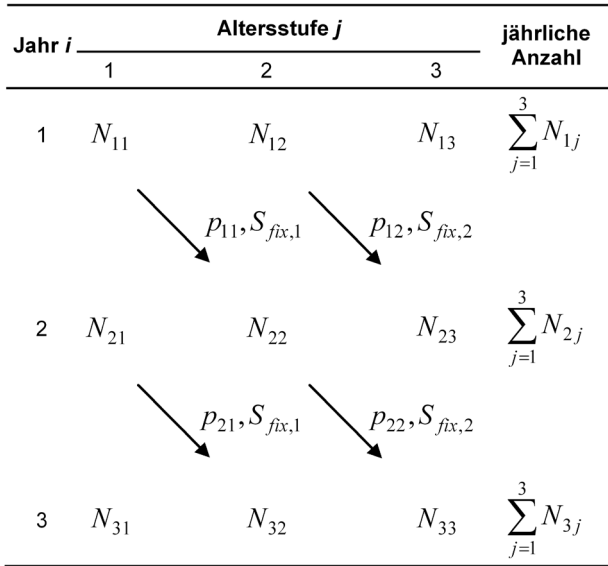


Abbildung 3. Schema der Veränderung einer 3 Altersstufen umfassenden Population (N_{ij}), die über 3 Jahre bejagt wurde, durch Abschuss (p_{ij}) und natürliche Mortalität ($1-S_{fix,j}$). Schematic of change in population size (N_{ij}) consisting of 3 age classes, altered by hunting (p_{ij}) and natural ($1-S_{fix,j}$) mortality, over 3 years.

wobei x_{22} die Anzahl geschossener Individuen der Altersstufe $j = 2$ im Jahr $i = 2$ ist; p_{22} ist die Wahrscheinlichkeit, dass ein Individuum der Altersstufe $j = 2$ im Jahr $i = 2$ geschossen wird, und $S_{fix,1}$ ist die Überlebensrate, dass ein Individuum der Altersstufe $j = 1$ überlebt und in die Altersstufe $j = 2$ überwechselt (entsprechend für x_{33}). Somit wird die Kohorte N_{11} durch anthropogen (p_{ij}) und natürlich ($1-S_{fix,j}$) bedingte Mortalität jährlich verringert.

Ein Likelihood-Modell für die Kohorte der einjährigen lebenden Individuen vor Beginn der Jagdzeit des ersten Jahres (N_{11}), die über 3 Jahre bejagt wurde, kann demnach wie folgt ausgedrückt werden:

$$L(N_{11}, p | x) = \frac{N_{11}!}{x_{11}! x_{22}! x_{33}!} p_{11}^{x_{11}} ((1-p_{11})S_{fix,1} p_{22})^{x_{22}} ((1-p_{11})S_{fix,1}(1-p_{22})S_{fix,2} p_{33})^{x_{33}} \quad (3)$$

Es handelt sich hierbei um eine Multinomialverteilung für die Abschusszahlen x_{11} , x_{22} und x_{33} mit den Wahrscheinlichkeiten

$$E(x_{11})/N_{11} \quad E(x_{22})/N_{11} \quad E(x_{33})/N_{11} \quad (3a)$$

nach den Formeln (1) und (2). Um die Population (i. S. aller einzelnen Kohorten) für den Zeitraum der zur Verfügung stehenden Abschusszahlen zu rekonstruieren, wird ein Likelihood-Modell ($L_{Age-at-Harvest}$) verwendet, welches das Produkt der einzelnen Kohorten-Likelihoods aller Altersstufen des ersten Jahres (N_{11}, N_{12}, \dots) und der ersten Altersstufen aller anderen Jahre (N_{21}, N_{31}, \dots) maximiert, die analog zu (3) gebildet werden. Bezogen auf das Beispiel in Abbildung 3 gilt somit:

$$L_{Age-at-Harvest} = \prod_{j=1}^A L(N_{1j}, p, S_{fix,j} | x) \cdot \prod_{i=2}^Y L(N_{i1}, p, S_{fix,i} | x) \quad (4)$$

wobei $A = 3$ für die Anzahl der Altersstufen und $Y = 3$ für die Anzahl der Jahre im verfügbaren Datensatz stehen. Mithilfe der folgen-

den Gleichung können danach alle Kohorten berechnet werden, die nicht durch die $L_{Age-at-Harvest}$ direkt geschätzt wurden:

$$\hat{N}_{ij} = (\hat{N}_{i-1,j-1} - x_{i-1,j-1}) S_{fix,j-1} \quad (5)$$

Die Berechnung der jährlichen Anzahl an Individuen aller Altersstufen (Gesamtpopulation eines Jahres) erfolgt durch Summierung der komplett rekonstruierten Kohorten eines Jahres:

$$\hat{N}_i = \hat{N}_{i1} + \hat{N}_{i2} + \dots + \hat{N}_{iA} = \sum_{j=1}^A \hat{N}_{ij} \quad (6)$$

Die Größe des Rotwildbestandes am 01. April setzt sich somit nach Gleichung 6 aus der Summe aller Kohorten ab dem Alter 1,5 Jahre zusammen ($N_{11,5} + \dots + N_{18,5}$).

Für die Schätzung der Parameter werden iterative numerische Methoden verwendet. Zuerst werden die Modellparameter der $L_{Age-at-Harvest}$ (Gleichung 4) geschätzt: die vom konstruierten Modell abhängigen Abschusswahrscheinlichkeiten (p_{ij} , $i = 1, \dots, Y$ und $j = 1, \dots, A$), die Anzahl an Tieren aller Altersstufen des ersten Jahres ($N_{11}, N_{12}, \dots, N_{1j}$) und die Anzahl an Tieren der ersten Altersstufe aller darauf folgenden Jahre ($N_{21}, N_{31}, \dots, N_{i1}$). Anschließend werden die Parameter, die nicht durch die Maximierung der $L_{Age-at-Harvest}$ direkt geschätzt wurden, berechnet (Gleichung 5 u. 6).

Zu beachten ist, dass im bisher beschriebenen allgemeinen Fall eine begrenzte Zahl von Abschusszahlen x_{ij} je Jahr und Altersstufe (Anzahl = $A \times Y$) einer deutlich größeren Zahl von Modellparametern gegenübersteht. Es gibt nämlich allein schon ebenso viele p_{ij} wie Abschusszahlen x_{ij} und dazu kommen noch die Anzahlen $N_{11}, N_{12}, \dots, N_{1j}$ sowie $N_{21}, N_{31}, \dots, N_{i1}$. Um das Schätzproblem lösbar zu machen, müssen also weitere Restriktionen, d. h. Vereinfachungen des Modells, eingeführt werden. Solche Restriktionen können z. B. jahres- oder altersunabhängige Abschussraten sein. Darauf wird später bei den Modellkonstruktionen für den Solling noch genauer eingegangen werden.

Diese Form der Populationsrekonstruktion basiert auf der von Gove et al. (2002) und Skalski et al. (2005) veröffentlichten Age-at-Harvest-Methode. Der Grundgedanke (Rückrechnung von Abschuss- bzw. Fangdaten zur retrospektiven Konstruktion einer Population) dieser Methode beruht auf der Virtuellen Populationsanalyse (Fry 1949) und der Kohortenanalyse (Pope 1972). Die wesentlichen Unterschiede unseres Vorgehens zu den Ansätzen von Gove et al. (2002) und Skalski et al. (2005) sind:

- 1) Es wurde keine Likelihood für die Abschussmeldung ($L_{Reporting}$) benötigt. Es ist davon auszugehen, dass im Solling alle Abschüsse erfasst wurden.
- 2) Mangels Daten über die natürliche Mortalität von Rotwild im Solling verwendeten wir wie Myrsterud et al. (2007) und Ueno et al. (2010) in unserer Rekonstruktion gebietsfremde Mortalitätsdaten. Dabei wurden die Überlebenswahrscheinlichkeiten (S_i, S_j oder S_{ij}) der $L_{Age-at-Harvest}$ sensu Gove et al. (2002) durch altersstufenabhängige Überlebensraten ($S_{fix,j}$) ersetzt. Für die Rekonstruktion der Population bis zum Alter von 18,5 Jahren wurden Überlebensraten bis zum Alter von 17,5 Jahren benötigt. Wir berechneten 2 Rekonstruktionsvarianten, deren Ergebnisse die Obergrenze (Variante A) und die Untergrenze (Variante B) der Populationsgrößen zu Beginn eines jeden Jagdjahres anzeigen. Der Variante A liegen Überlebensraten ♀ Rotwildes vom schottischen Festland (Mitchell et al. 1986) und Werte ♂ Rotwildes von der Insel Rhum in Schottland (Lowe 1969, s. Tabelle 1) zugrunde, dessen Überlebensbedingungen in mancher Hinsicht (Populationsregulation durch Jagd, kein Vorkommen von Spitzenprädatoren, atlantisch beeinflusstes Klima) denen des Rotwildes im Solling ähnlich waren. Die natürlichen Sterblichkeitswerte der schottischen Populationen wurden als Obergrenze der natürlichen Mortalität des Sollingbestandes an-

genommen. In der Variante B nahmen wir an, dass die natürliche Mortalität des Rotwildbestandes im Solling wegen seiner nahrhafteren Äsung einschließlich seiner intensiv betriebenen Winterfütterung, seines wind- und regenärmeren Habitats, seines besseren Witterungsschutzes und der vorrangigen Erlegung aller entdeckten kranken Wildes deutlich niedriger war als die der ungefütterten schottischen Artgenossen. Die Jagdzeit auf Rotwild dauerte im Solling allgemein 6 Monate im Jahr, die der Einjährigen 8 Monate. Krankes Wild durfte darüber hinaus auch in der Schonzeit erlegt werden. Wir setzten daher in der Variante B die natürliche Mortalität der 2,5- bis 10,5-jährigen Individuen auf 0 % und die der 11,5- bis 17,5-jährigen auf 10 %. Bei einer Unterschätzung der natürlichen Sterblichkeit wird die Abschussrate einer Kohorte, d. h. der Anteil der Jagdstrecke an der Kohortengröße eines Jahres, überschätzt und die Kohortengröße und folglich die Populations-

größe unterschätzt, während eine Überschätzung der natürlichen Mortalität zu einer Überschätzung der Bestandesgröße führt; dieser Effekt tritt bei allen Methoden der Populationsrekonstruktion auf, deren Kohortengrößen auf Abschusszahlen beruhen (vgl. z. B. Tabellen 9.4, 9.5, 9.6 in Skalski et al. 2005).

Für die Rekonstruktion des ♀ Populationsteils nach Variante A stehen die Überlebensraten für jede Altersstufe bis zum Alter 15,5 zur Verfügung. Die Überlebensraten der älteren Alttiere (≥ 16,5 Jahre altes ♀ Rotwild) wurden auf 60 % gesetzt. Letztere ist die Überlebensrate, die von Mitchell et al. (1986) für die 15,5-Jährigen angegeben wurde. Für die Rekonstruktion des ♂ Populationsteils nach Variante A stehen die Überlebensraten bis zur Altersstufe 10,5 zur Verfügung. Darüber sind die Überlebensraten zu einer Überlebensrate der Altersklasse ≥ 11,5 pro anno zusammengefasst worden und somit für die Altersstufen 11,5 bis 17,5 gleich.

Tabelle 1. Überlebensraten (%) von Rotwild in Europa.
Survival rates (%) of red deer in Europe.

Gebiet	Westharz (Deutschland)	Insel Rhum Hebriden (Schottland)	Glenfeshie, Inverness- shire (Schottland)	Astfjorden, Snillfjord municipality, Sor- Trondelag (Norwegen)	Bialowieza National Park (Polen)					
Portrait der Studie	Von ♂ Rotwild ≥ 9 Jahre wurden Sterbealter und Todesursachen erfasst; Bestand durch Jagd reguliert	Häufig untersuchter Lebensraum des Rotwildes in Europa; Bestand von 1958 bis 1971 durch Jagd reguliert	Rotwild von 1966 bis 1975 untersucht; durch Jagd reguliert	Von 1977 bis 1995 wurde Rotwild markiert; durch Jagd reguliert	Rotwildpopulation, die nicht durch Jagd reguliert wurde; Einfluss von <i>Canis lupus</i> und <i>Lynx lynx</i>					
Autor/en	Drechsler (1998)	Lowe (1969)	Mitchell et al. (1986)	Loison u. Langvatn (1998)	Kamler et al. (2007)					
Habitat	Mittelgebirge in Niedersachsen; Wald (Fichte u. Buche); subatlantisches Klima; ca. 800 bis 1.500 mm a ⁻¹ Niederschlag	Insel an der schottischen Westküste; Gras- und Hügelland mit wenig Wald; maritimes Klima; 2.356 mm a ⁻¹ Niederschlag	Hügelland der Highlands; Gras- und Hügelland mit Wald; maritimes Klima; ca. 1.000 bis 2.000 mm a ⁻¹ Niederschlag	Mittlere Westküste Norwegens; offener Kiefernwald; maritimes Klima	Ostgrenze Polens; laubholzreicher Wald; Klima vorherrschend kontinental; 534 mm a ⁻¹ Niederschlag					
Altersstufe (Jahre)	Überlebensraten nach Altersstufen und Geschlecht									
	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂
1,5			98,11	97,81	98,29		92,20	87,30		0,15****
2,5			99,34	99,05	98,69					
3,5			99,01	99,17	98,28					
4,5			99,09	99,48	98,55					
5,5		—	98,88	97,25	97,84					
6,5			95,56	96,63	97,86					
7,5			95,16	97,38	95,80					
8,5			85,33	92,51	94,80					
9,5			86,15	93,12	93,22					
10,5			87,23	84,44	89,88		93,30**	94,00**	64,00****	75,00****
11,5	—	94,74*			82,97	—				
12,5					83,65					
13,5					71,88					
14,5			65,87	67,05	65,63					
15,5		71,43*			60,00					
16,5					0,00*					
17,5		0,00*								

* keine Angaben für eine Altersstufe bezogen auf ein Jahr, ** keine Angaben zum Alter der Individuen, *** < 24 Monate alt (♀+♂), **** ≥ 24 Monate alt
* no information on an age class per year, ** no information on the age of individuals, *** < 24 months old (♀+♂), **** ≥ 24 months old

3) Durch das Gleichsetzen von Abschusswahrscheinlichkeiten einzelner Altersstufen und/oder Jahre ist es möglich, mehrere unterschiedliche Modelle zu konstruieren und die zugehörigen Parameter zu schätzen. Für die beiden Varianten A und B werden die nachfolgenden Modelle konstruiert.

Modellkonstruktionen

I) p -Modell: Modell mit einer für alle Jahre und Altersstufen konstanten Abschusswahrscheinlichkeit p .

II) p_A -Modelle: Modelle mit für alle Jahre gleichen, nach Altersstufen gegliederten Abschusswahrscheinlichkeiten $p_{ij} = p_j$. Dazu werden zunächst 5 Altersklassen gebildet, nämlich:

AK1: 1,5 | AK2: 2,5 bis 4,5 | AK3: 5,5 bis 9,5 | AK4: 10,5 bis 15,5 | AK5: 16,5 bis 18,5 Jahre.

Damit ergeben sich die nachfolgenden 4 Modelle durch das Gleichsetzen der p_j innerhalb dieser Altersklassen:

- $p_{A(5)}$ -Modell: nur innerhalb der Altersklasse AK5 ($p_{16,5} = p_{17,5} = p_{18,5}$),
- $p_{A(2,3,4)}$ -Modell: innerhalb der Altersklassen AK2 ($p_{2,5} = p_{3,5} = p_{4,5}$), AK3 ($p_{5,5} = \dots = p_{9,5}$) und AK4 und AK5 ($p_{10,5} = \dots = p_{18,5}$),
- $p_{A(2,3)}$ -Modell: innerhalb der Altersklassen AK2 ($p_{2,5} = p_{3,5} = p_{4,5}$) und AK3, AK4 und AK5 ($p_{5,5} = \dots = p_{18,5}$),
- $p_{A(2+)}$ -Modell: innerhalb der Altersklassen AK2 bis AK5 ($p_{2,5} = \dots = p_{18,5}$).

III) p_{j^*} -Modelle: Modelle mit für alle Altersstufen gleichen, nach Jahren strukturierten Abschusswahrscheinlichkeiten p_{ij} . Folgende 18 Modelle werden durch das Gleichsetzen unterschiedlicher $p_{ij} = p_i$ ermöglicht:

- $p_{Y(1-1-1-1-1-1-1-1-1-1-2)}$ -Modell: $p_{93} = p_{94}$
- $p_{Y(2-2-2-2-2-2-2)}$ -Modell: $p_{81} = p_{82}, p_{83} = p_{84}, \dots, p_{93} = p_{94}$
- $p_{Y(2-3-3-3-3)}$ -Modell: $p_{81} = p_{82}, p_{83} = p_{84} = p_{85}, \dots, p_{92} = p_{93} = p_{94}$
- $p_{Y(2-4-4-4)}$ -Modell: $p_{81} = p_{82}, p_{83} = \dots = p_{86}, \dots, p_{91} = \dots = p_{94}$
- $p_{Y(4-5-5)}$ -Modell: $p_{81} = \dots = p_{84}, p_{85} = \dots = p_{89}$ und $p_{90} = \dots = p_{94}$
- $p_{Y(2-6-6)}$ -Modell: $p_{81} = p_{82}, p_{83} = \dots = p_{88}$ und $p_{89} = \dots = p_{94}$
- $p_{Y(1-13)}$ -Modell: p_{81} bleibt bestehen, $p_{82} = \dots = p_{94}$
- $p_{Y(2-12)}$ -Modell: $p_{81} = p_{82}, p_{83} = \dots = p_{94}$
- $p_{Y(3-11)}$ -Modell: $p_{81} = p_{82} = p_{83}, p_{84} = \dots = p_{94}$
- $p_{Y(4-10)}$ -Modell: $p_{81} = \dots = p_{84}, p_{85} = \dots = p_{94}$
- $p_{Y(5-9)}$ -Modell: $p_{81} = \dots = p_{85}, p_{86} = \dots = p_{94}$
- $p_{Y(6-8)}$ -Modell: $p_{81} = \dots = p_{86}, p_{87} = \dots = p_{94}$
- $p_{Y(7-7)}$ -Modell: $p_{81} = \dots = p_{87}, p_{88} = \dots = p_{94}$
- $p_{Y(8-6)}$ -Modell: $p_{81} = \dots = p_{88}, p_{89} = \dots = p_{94}$
- $p_{Y(9-5)}$ -Modell: $p_{81} = \dots = p_{89}, p_{90} = \dots = p_{94}$
- $p_{Y(10-4)}$ -Modell: $p_{81} = \dots = p_{90}, p_{91} = \dots = p_{94}$
- $p_{Y(11-3)}$ -Modell: $p_{81} = \dots = p_{91}, p_{92} = p_{93} = p_{94}$
- $p_{Y(12-2)}$ -Modell: $p_{81} = \dots = p_{92}, p_{93} = p_{94}$

IV) p_{A^*} -Modelle: Modelle, die durch altersstufen- und jahresabhängig strukturierte Abschusswahrscheinlichkeiten p_{ij} gekennzeichnet sind. Durch die Kombination aus II und III können 72 unterschiedliche Modelle (4 p_A -Modelle x 18 p_{j^*} -Modelle) konstruiert werden. Bei der Kombination aus $p_{A(5)}$ und $p_{Y(1-1-1-1-1-1-1-1-1-1-2)}$ sind jedoch zu viele freie Parameter im Modell, die dann nicht geschätzt werden können. Demnach werden nur die übrigen 71 Kombinationen gerechnet. Alle p_{A^*} -Modelle haben die Gemeinsamkeit, dass sie durch jahresabhängige Abschusswahrscheinlichkeiten der Einjährigen ($p_{81-1,5}, \dots, p_{92-1,5}, p_{93-1,5} = p_{94-1,5}$) gekennzeichnet sind, wobei die Abschusswahrscheinlichkeiten der beiden letzten Untersuchungsjahre 1993 und 1994 gleich sind.

V) Zudem werden noch 2 einfachere Modelle (mit jahres- oder altersstufenabhängigen Abschusswahrscheinlichkeiten für Einjährige und Adulte) konstruiert:

- $p_{Y(1-1-1-1-1-1-1-1-1-1-2-1,5)(5,2,5)}$ -Modell: Modell mit jahresabhängigen $p_{1,5}$ der Einjährigen (1,5) und altersstufenabhängigen p_j des adulten Rotwildes ($j > 1,5; 2,5 \dots 18,5$).

- $p_{(1,5)Y(1-1-1-1-1-1-1-1-1-1-2-2,5)}$ -Modell mit jahresunabhängigem $p_{1,5}$ der Einjährigen (1,5) und jahresabhängigen $p_{ij} = p_i$ (altersstufenunabhängig) des adulten Rotwildes ($j > 1,5; 2,5 \dots 18,5$).

Modellevaluierung und -auswahl

Mithilfe von χ^2 -Test und Akaike's Information Criterion (AIC) werden die Modelle verglichen. Die Berechnung der AIC-Werte der einzelnen Modelle erfolgt nach Skalski et al. (2005). Der χ^2 -Test prüft, inwieweit die beobachteten Abschusszahlen mit den vom Modell theoretisch angepassten Abschusszahlen übereinstimmen. Von den gut (P -Wert $> 0,05$) angepassten Modellen wird das mit dem kleinsten AIC-Wert ausgewählt.

Software

Die Schätzung der Modelle und die numerische Ausgabe der Ergebnisse erfolgen mit dem Programm USER (Columbia Basin Research, User Specified Estimation Routine 4.7.0, www.cbr.washington.edu/paramest/user, 16.02.2012). Die jahrgenaue Verteilung der Alttiere $> 9,5$ und Hirsche $> 12,5$ sowie die Berechnung der χ^2 -Werte erfolgen mit Microsoft Office Excel 2003 (Microsoft Corporation). Die Berechnung der P -Werte erfolgt mit Statistica 10 (StatSoft, Inc.), die grafische Darstellung mit SigmaPlot 9.0 (SYSTAT Software, Inc.).

Ergebnisse

Modellwahl

Zur Analyse der Abschusszahlen wurden für die Rekonstruktionsvarianten A und B je Geschlecht 96 unterschiedliche Modelle berechnet. Tabelle 2 (Appendix) zeigt neben der geschätzten Parameteranzahl (\hat{A}) und den Freiheitsgraden (df) die AIC-Werte und die Ergebnisse der χ^2 -Tests (χ^2 -Wert und P -Wert) der Rekonstruktionsmodelle für beide Populationsteile. Eine Parameterschätzung einiger Modelle war aufgrund fehlender Konvergenz des Maximum-Likelihood-Verfahrens oder aufgrund der Überschreitung an möglichen Iterationen nicht möglich.

Unter den Modellen zur Rekonstruktion des ♀ Teils der Population waren als Ergebnis des χ^2 -Tests 35 für die Variante A und 73 für die Variante B ausreichend gut an die Daten angepasst ($P > 0,05$). Im Fall der Variante A weist das $p_{A(5)Y(10-4)}$ -Modell den niedrigsten AIC-Wert auf. Es bildet daher die Grundlage für die Rekonstruktion des ♀ Populationsteils nach der Variante A. Nach Variante B ist es das $p_{A(2+)Y(1-1-1-1-1-1-1-1-1-1-2)}$ -Modell.

Lediglich 17 Modelle passen für die Rekonstruktionsvariante A die Abschusszahlen des ♂ Teils des Rotwildbestandes ausreichend gut an, im Fall der Variante B sind dies 16 Modelle. Für beide Varianten wird das $p_{A(5)Y(5-9)}$ -Modell ausgewählt.

Populationsgröße

Der Umfang der Rotwildpopulation (\pm SDF) nahm unter der Annahme relativ hoher natürlicher Mortalität (Variante A) von schätzungsweise 3.634 (\pm 383) Stück im Jahr 1981 innerhalb von 9 Jahren deutlich ab: um 58,78 % auf 1.498 (\pm 143) Stück im Jahr 1990. Bis 1994 war ein geringfügiger Anstieg des Rotwildbestandes auf 1.598 (\pm 198) Stück zu verzeichnen. Die geschätzte Dichte des Rotwildbestandes (\pm SDF) sank somit von 14,54 \pm 1,53 Stück pro 100 ha im Jahr 1981 auf 6,39 \pm 0,79 Stück pro 100 ha im Jahr 1994 herab. Im Durchschnitt (\pm SDF) der 14 Jahre betrug sie 8,32 \pm 0,78 Stück pro 100 ha. Unter der Annahme geringer natürlicher Mortalität (Variante B) verlief die Dynamik des Rotwildbestandes auf einem niedrigeren Niveau und flacher als bei Unterstellung höherer natürlicher

Sterblichkeit, aber meist in ähnlicher Richtung (Abbildung 4). Nach Variante B wurde die Bestandesdichte im 14-jährigen Mittel um 38,58 % niedriger geschätzt als nach Variante A (min. um 31,34 % im Jahr 1991, max. um 43,67 % im Jahr 1981), im Durchschnitt (\pm SDF) betrug sie $5,11 \pm 0,16$ Stück pro 100 ha.

Die Rotwildstrecke (inkl. der Kälberabschüsse) zeigte einen tendenziell sinkenden Trend von 1981 bis zum Jahr 1989; 1989 betrug die Strecke 41,42 % (343 Stück) derjenigen von 1981 (Abbildung 4). In den darauf folgenden Jahren nahmen die Abschüsse merklich zu: bis auf 624 Stück im Jahr 1994. Dieser Anstieg war durch eine Erhöhung des Anteils an Kälbern und Einjährigen an der Jagdstrecke gekennzeichnet; von 1981 bis 1989 lag deren Anteil bei 54,41 %; in den folgenden Jahren bis einschließlich 1994 bei 60,77 %.

Die teilweise ungleiche Entwicklung von Bestandesgröße und Jagdstrecke beruhte auf einer intensiveren jagdlichen Nutzung: Wurden im Jahr 1981 zwischen 14,75 % (Variante A) und 26,18 % (Variante B) der am 01. April vorhandenen Population erlegt, so stieg dieser Anteil auf 24,34 % (Variante A) bis 40,65 % (Variante B) im Jahr 1994.

Diskussion

Methodenkritik

Die auf der Maximum-Likelihood-Schätzung basierende Age-at-Harvest-Methode von Gove et al. (2002) bietet die Möglichkeit, die im Sinne der Maximum-Likelihood-Theorie „plausibelste“ Größe einer Population oder eines Populationsteiles und deren Intervallschätzwerte zu berechnen (wie am Beispiel alter Hirsche im Harz gezeigt wurde, Bauling et al. 2011). Eine Schätzung der Größe eines Wildbestandes zu Beginn eines Jagdjahres ist mit dieser Methode zeitnah (unmittelbar nach Ende der Jagdsaison) und wenig arbeitsaufwendig (bereits auf Grundlage der Altersschätzung erlegten Wildes zweier aufeinander folgender Jahre) möglich. Ferner erfolgt die Modellwahl aufgrund statistischer Kriterien. Mangels ausreichender Daten aus Mitteleuropa zur natürlichen Sterblichkeit lässt sich die Age-at-Harvest-Methode nicht nur bei Rotwild, sondern auch bei den meisten anderen Wildwiederkäuerarten in Mitteleuropa nicht mit der Genauigkeit erfassen, die bei Kenntnis der natürlichen Sterblichkeit erreichbar wäre. Nachfolgend werden die Prämissen der von uns kalibrierten Methode diskutiert.

- (1) Die Altersschätzung einer Jahrgangskohorte muss korrekt sein. Eine jahrgenaue Altersschätzung ist beim Rotwild anhand des Zahnwechsels bis zum Erscheinen des letzten Dauerzahnes im Alter von 2 bis 2,5 Jahren möglich (Müller-Using und Uecker-mann 1976, Wagenknecht et al. 1979, Habermehl 1985). Mit der Methode der Beurteilung der Gebissabnutzung können Abweichungen vom wahren Alter vorkommen; bei 71 neonatal markierten und in den folgenden Jahren geschossenen ♂ Individuen im Harz betrug die Übereinstimmung 58 % (Drechsler 2004). Die an diesen Hirschen auch vorgenommene Altersschätzung nach der Zementzonenmethode wies eine höhere Übereinstimmung (70 %) mit dem wahren Alter auf, wobei jeweils 11 % um ± 1 Jahr vom wahren Alter abwichen und 4 % um - 2 Jahre, 1 % um + 2 Jahre und 1 % um - 3 Jahre (Thomé 1985/86). Wir nehmen an, dass innerhalb der Kohorten unseres Datenmaterials vermutlich vorgekommene Über- und Unterschätzungen des wahren Alters einander weitgehend ausglich, sodass die Altersschätzung der Jahrgangskohorten als weitgehend korrekt betrachtet werden kann. Nach Skalski et al. (2007) wird bei einer Unterschätzung des wahren Alters die Größe einer Population unterschätzt und im umgekehrten Fall überschätzt.
- (2) Eine weitere wichtige Voraussetzung ist die komplette Abschuss-erfassung. Im gesamten Rotwildgebiet Solling herrschte staatli-

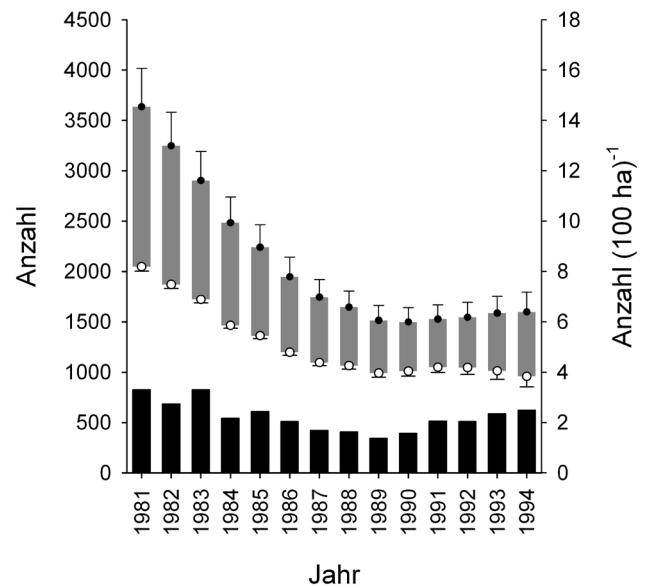


Abbildung 4. Geschätzter Bereich der Größe des Rotwildbestandes (graue Säulen) im Solling am 01. April zwischen den unterstellten Extrema hoher (\bullet + SDF, Variante A) und niedriger natürlicher Mortalität (\circ - SDF, Variante B) und Jagdstrecken (schwarze Säulen, inkl. Kälberabschüsse) der Jahre 1981 bis 1994.

Estimated range of the red deer population size (grey columns) in the Solling on 1st of April assuming extremely high (\bullet + SE, variant A) and extremely low natural mortality (\circ - SE, variant B) and the total annual number of harvested deer (black columns, incl. harvest data of calves) of the years 1981 to 1994.

che Regiejagd. Wir nehmen daher an, dass alle legalen Abschüsse im Solling erfasst wurden. Angaben bzw. Untersuchungen zu Wildereifällen in den 1980er- und 1990er-Jahren im Solling liegen nicht vor. Für die Untersuchung wird somit angenommen, dass es keine wildereibedingten Lücken in der Abschusserfassung im Zeitraum von 1981 bis 1994 gab.

- (3) Weiterhin gilt die Prämisse einer geschlossenen Population, d. h., es erfolgt keine Zu- oder Abwanderung (Skalski et al. 2007). Der Rotwildbestand im Solling-Umfangsgatter war (bis zum Gatterabbau im Jahr 2001) eine der wenigen Rotwildpopulationen in Deutschland, bei denen Migrationen weitgehend ausgeschlossen werden können und als vernachlässigbar eingeschätzt werden. Im Zusammenhang mit der lückenlos geführten Abschussstatistik und der Altersschätzung des gesamten erlegten ♀ und ♂ Rotwildes kann der Rotwildbestand im Solling von 1981 bis 1994 als Musterfall für die Populationsrekonstruktion anhand von Abschussdaten gelten.
- (4) Die Rekonstruktionsmethode zugrunde liegende Maximum-Likelihood-Schätzung beruht auf der Annahme, dass die Schicksale der einzelnen Kohorten unabhängig und identisch verteilt sind. Diese Voraussetzung war vorab für den ♂ Teil des Rotwildbestandes nicht gegeben. Aufgrund der nach Geweihmerkmalen erfolgten selektiven Jagd hatten Hirsche gleichen Alters < 10,5 Jahre mit einem „besseren“ Geweih eine geringere Wahrscheinlichkeit, geschossen zu werden als Hirsche mit einem „schlechteren“ Geweih. Dieser Effekt hat jedoch keine oder nur geringe Auswirkungen auf die Punktschätzwerte; aber die Intervallschätzwerte werden dadurch nach unten verzerrt (Gove et al. 2002, Skalski et al. 2007).
- (5) Die Age-at-Harvest-Modelle setzen voraus, dass die Population von außen kontrolliert wird, d. h., dass die Regulation der Größe des Rotwildbestandes im Solling zur Zeit der Untersuchung durch Jagd erfolgte. Diese Voraussetzung kann als erfüllt angenommen werden.

- (6) Des Weiteren wird vorausgesetzt, dass die natürliche Mortalität erst nach Beendigung der Jagdzeit anfällt. Sieht man von wenigen möglichen, nicht erfassten Fällen geforkelter Hirsche in der Brunftzeit ab – Drechsler (1998) gibt im Harz 3 von 45 Hirschen an den 9- bis 18-Jährigen an –, so sind Verluste von Rotwild > 0,5 Jahre durch natürliche Mortalität meist im Winter beobachtet worden (Watson 1971, Clutton-Brock und Albon 1982, Clutton-Brock et al. 1985), wenn die für das Überleben erforderlichen Fettreserven aufgebraucht worden sind. Im Solling wurde Rotwild im Winter damals reichlich gefüttert, und im Februar und März wurde nicht gejagt; auf den Januar entfielen lediglich 5,77 % (und auf Dezember plus Januar 17,78 %) des geschossenen ♂ Rotwildes ($\geq 2,5$ Jahre); für diesen Streckenteil liegt das genaue Abschussdatum vor. Wir nehmen daher an, dass die Prämisse der zeitlichen Aufeinanderfolge von jagdbedingter und natürlicher Mortalität weitgehend erfüllt war.
- (7) Wir verwendeten lebensjahrspezifische Überlebensraten schottischen Rotwildes (Lowe 1969, Mitchell et al. 1986) in der Rekonstruktionsvariante A, weil diese Parameter von Rotwild im Solling fehlen, sie aus Rotwildgebieten, die dem Solling ähnlicher sind, nicht in ausreichendem Umfang vorliegen und wir damit eine Obergrenze der Größe des Rotwildbestandes im Solling berechnen wollten. Die Daten von Lowe (1969) und Mitchell et al. (1986) zeigen wenig variierende Überlebensraten der nach Ende der Jagdsaison noch vorhandenen 1,5- bis 10,5-jährigen Individuen (im Mittel 96 % bei beiden Geschlechtern, Tabelle 1), woraus sich somit entsprechende Raten natürlicher Mortalität ableiten lassen (im Mittel 4 %). In der Altersphase (> 10,5 Jahre) sinken die Überlebensraten tendenziell mit zunehmendem Alter stärker ab (Tabelle 1). Dieser zweiphasige Verlauf der Überlebensraten ist charakteristisch für die mittlere Lebensphase („prime age“) und die Altersphase großer Wildwiederkäuer (vgl. z. B. Gaillard et al. 1998, 2000). Für die Berechnung der Untergrenze der Bestandesgröße unterstellten wir Überlebensraten von 100 % bis zum Alter 10,5 Jahre und 90 % in den folgenden Lebensjahren; Variante B. Die wahre Größe des Rotwildbestandes im Solling wird somit zwischen den Werten beider Varianten erwartet.

Rotwilddichte im Solling

Die geschätzten Bestandesgrößen nach Variante A waren im 14-jährigen Mittel über anderthalbmal so hoch wie die nach Variante B. Die Differenzen zwischen beiden Populationskurven (Abbildung 4) zeigen die Sensitivität der Methode gegenüber einer geringfügigen Änderung der Raten natürlicher Sterblichkeit der langlebigen Tierart Rothirsch an: Sie beruhen größtenteils auf einer Änderung der natürlichen Mortalitätsrate um durchschnittlich 4 % des 2,5 bis 10,5 Jahre alten Rotwildes, das je nach Untersuchungs- und Rekonstruktionsvariante ca. 75 bis 90 % des adulten Bestandes repräsentiert. Der flache Kurvenverlauf der Populationsgröße nach Variante B spiegelt den Effekt der beiden langjährig konstanten Raten natürlicher Mortalität wider (0 % der 2,5- bis 10,5-Jährigen, 10 % der 11,5- bis 17,5-Jährigen).

Das Absinken der Rotwilddichte in den ersten 9 Jahren beider Rekonstruktionsvarianten ist auf eine starke Erhöhung des Abschussolls kurz vor Anfang der 1980er-Jahre zurückzuführen; zudem wurden die qualitativen Abschussrichtlinien für die männlichen Rothirsche in den Jahren 1981 und 1983 gelockert, um den Reduktionsabschuss weiter voranzutreiben (s. Dieckert 1984). Ab dem Jagdjahr 1989 wurden dann die nach Geweihmerkmalen ausgerichteten Abschussrichtlinien für die 2- bis 4-jährigen männlichen Rothirsche aufgehoben, um die Erfüllung des Abschussolls weiter zu erleichtern (Jagdkommission Solling 1990).

Als damalige Zieldichte des Rotwildbestandes wurden 3 bis 4 Stück je 100 ha festgelegt, und man war der Annahme, die Ziel-

dichte bereits im Jagdjahr 1988/89 erreicht zu haben (Jagdkommission Solling 1988 bis 1994). Dieses Ziel wurde fast ständig deutlich verfehlt (Abb. 4); nur unter Annahme extrem niedriger natürlicher Sterblichkeit (Variante B) wurde es in 2 von 14 Jahren knapp erreicht: 1989 mit $3,96 \pm 0,16$ Stück je 100 ha und 1994 mit $3,83 \pm 0,41$ Stück je 100 ha. Im Jahr 1996 wurde von der Jagdkommission Solling erkannt, dass die Bestandesgröße in den vergangenen Jahren wieder angestiegen und die forstlich tragbare Rotwilddichte überschritten worden war. Im Jahr 2010 wurde die Rotwildanzahl im Solling mittels nächtlicher Scheinwerferzählungen erfasst (Hupe et al. 2010). Die berechnete Bestandesdichte lag mit 1,12 Stück je 100 ha am 01. April 2010 (Bezugsfläche nach Gatteröffnung) deutlich unter den Dichtewerten der gegatterten Population der Jahre 1981 bis 1994 und zeigt, dass die Rotwilddichte nach dem Jahr 1994 wohl erheblich abgesunken ist. Durch den Abbau des Umfanggatters war das Streifgebiet des Solling-Rotwildes etwas mehr als verdoppelt und die mittlere Populationsdichte rechnerisch entsprechend halbiert worden. Weiterhin dürfte die Bestandesdichte von 1994 bis 2010 durch Abschüsse im Solling-Rotwildgebiet und durch Emigration maßgeblich reduziert worden sein, sofern die Annahme zutrifft, dass bei den im Jahr 2010 erfolgten Scheinwerferzählungen etwa 70 % des vorhandenen Bestandes erfasst worden sind (Hupe et al. 2010). Bei der von Petrak (1998) publizierten Methode der Scheinwerferzählung von Rotwild rechnete man andernorts mit einer ähnlichen Erfassungsgenauigkeit (z. B. in der Eifel mit 70 bis 80 %, Simon et al. 2008).

Die geschätzten Bestandesdichten von europäischem Rotwild weisen eine große Spanne auf. Laut Clutton-Brock und Albon (1989) schwankt diese zwischen < 5 und > 30 Stück pro 100 ha in Schottland. Mitchell und Chrisp (1981) geben für das auf der Insel Scarba (Hebriden, Schottland) lebende Rotwild eine Dichte von 34,4 Stück pro 100 ha an. Aus südspanischen Rotwildgebieten wird eine mittlere Bestandesdichte von 19,5 Stück pro 100 ha mitgeteilt (Acevedo et al. 2008). Klassische Rückrechnungen von Reulecke und Drechsler (1978) ergaben eine durchschnittliche Populationsdichte von 8,6 Stück pro 100 ha im Westharz (Niedersachsen) von 1960 bis 1976. Somit erreichte die mittlere Rotwilddichte von 1981 bis 1994 im benachbarten Solling das Harzer Dichteniveau nur unter Annahme extrem hoher natürlicher Sterblichkeit. Wird im Solling eine sehr niedrige natürliche Mortalität unterstellt, ähnlich wie bei der o. g. Berechnung der Bestandesdichte im Westharz, so lebten im Solling von 1981 bis 1994 knapp 60 % so viel Rotwild pro Flächeneinheit wie von 1960 bis 1976 im Westharz.

Zusammenfassung

- (1) Mit der Age-at-Harvest-Methode wurde ein Korridor für die tatsächliche Größe des Rotwildbestandes im Solling geschätzt.
- (2) Die Rotwilddichte wurde von der Jagdkommission Solling trotz der Erhöhung des Abschussolls und der Lockerung der qualitativen Abschussrichtlinien ♂ Rothirsche nach diesen Ergebnissen unterschätzt und die Zieldichte meist deutlich überschritten.
- (3) Die Untersuchung zeigt, wie sensitiv die geschätzte Populationsgröße auf geringfügige Änderungen der natürlichen Mortalität reagiert und wie wichtig somit genauere Mortalitätsinformationen für eine präzise Schätzung der Bestandesgröße langlebiger Wildtierarten sind.
- (4) Für die Schätzung der Bestandesgrößen von Wildwiederkäuern auf Basis von Abschusszahlen wird empfohlen, auch adultes weibliches Wild einer Altersschätzung zu unterziehen.
- (5) Zur natürlichen Sterblichkeit von Rotwild in Mitteleuropa besteht dringender Forschungsbedarf.

Danksagung

Für das bereitgestellte Datenmaterial und wertvolle Informationen danken wir F.-K. Lehmann, A. Gräbeldinger und S. Nienaber und für hilfreiche Kommentare den zwei anonymen Gutachtern.

Literatur

- Acevedo P., Ruiz-Fons F., Vicente J., Reyes-García A.R., Alzaga V., Gortázar C. 2008. Estimating red deer abundance in a wide range of management situations in Mediterranean habitats. *Journal of Zoology* 276, 37-47
- Arbeitskreis Standortkartierung. 1985. Forstliche Wuchsgebiete und Wuchsbezirke in der Bundesrepublik Deutschland. Münster
- Bauling S., Saborowski J., Rühle F. 2011. Wie viele alte Hirsche gibt es im Westharz? In: Kinsler A., Münchhausen H., Reddemann J. (Hrsg.) *Der Hirsch und der Wald. Tagungsband zum 5. Rotwildsymposium der Deutschen Wildtierstiftung*. München, 238-241
- Clutton-Brock T.H., Albon S.D. 1982. Winter mortality in Red deer (*Cervus elaphus*). *J. Zool. Lond.* 198, 515-519
- Clutton-Brock T.H., Albon S.D. 1989. *Red Deer in the Highlands*. BSP Professional Books, Oxford
- Clutton-Brock T.H., Major M., Guinness F.E. 1985. Population regulation in male and female red deer. *Journal of Animal Ecology* 54, 831-846
- Dieckert H. 1984. Vom Rotwild im Solling (2) – Vortrag im Rahmen des Wildbiologischen Seminars am 30. November 1983. *Niedersächsischer Jäger* 29, 1165-1170
- Drechsler H. 1998. Sterbealter und Todesursachen alter Rothirsche (*Cervus elaphus* L.) im Harz. *Z. Jagdwiss.* 44, 94-97
- Drechsler H. 2004. *Rotwild konkret*. Neumann-Neudamm, Melsungen
- Fry F.E.J. 1949. Statistics of a lake trout fishery. *Biometrics* 5, 26-67
- Gaillard J.M., Festa-Bianchet M., Yoccoz N.G. 1998. Population dynamics of large herbivores: variable recruitment with constant adult survival. *Tree* 13, 58-63
- Gaillard, J.M., Festa-Bianchet M., Yoccoz N.G., Loison A., Toigo C. 2000. Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31, 367-393
- Gove N.E., Skalski J.R., Zager P., Townsend R.L. 2002. Statistical models for population reconstruction using age-at-harvest data. *J. Wildl. Manage.* 66, 310-320
- Guinness F.E., Clutton-Brock T.H., Albon S.D. 1978. Factors affecting calf mortality in red deer (*Cervus elaphus*). *Journal of Animal Ecology* 47, 817-832
- Habermehl K.-H. 1985. Altersbestimmung bei Wild- und Pelztieren: Möglichkeiten und Methoden; ein praktischer Leitfaden für Jäger, Biologen und Tierärzte. 2. Aufl. Paul Parey Verlag, Hamburg u. Berlin
- Hupe K., Simon O., Lang J. 2010. Wo sind die Hirsche? *Niedersächsischer Jäger* 55/20, 26-29
- Jagdkommission Solling. 1982 bis 1996. Kataloge zur Solling-Jagdschau. Eigenverlag der Jagdkommission Solling, Neuhaus
- Kamler J.E., Jedrzejewski W., Jedrzejewska B. 2007. Survival and cause-specific mortality of red deer *Cervus elaphus* in Białowieża National Park, Poland. *Wildl. Biol.* 13, 48-52
- Lehmann F.-K. 2012. Mündliche Mitteilung vom 25.06.2012
- Loison A., Langvatn R. 1998. Short- and long-term effects of winter and spring weather on growth and survival of red deer in Norway. *Oecologia* 116, 489-500
- Lowe V.P.W. 1969. Population dynamics of the red deer (*Cervus elaphus* L.) on Rhum. *Journal of Animal Ecology* 38, 425-457
- Mitchell B. 1967. Growth layers in dental cement for determining the age of red deer (*Cervus elaphus* L.). *Journal of Animal Ecology* 36, 279-293
- Mitchell B., Chrisp J.M. 1981. Some properties of red deer (*Cervus elaphus*) at exceptionally high population density in Scotland. *J. Zool.* 193, 157-169
- Mitchell B., McCowan D., Parish T. 1986. Performance and population dynamics in relation to management of red deer *Cervus elaphus* at Glenfeshie, Inverness-shire, Scotland. *Biol. Conserv.* 37, 237-267
- Müller-Using D., Ueckermann E. 1976. *Rotwildalter-Merkblatt*. DJV Verlag Hofmann, Mainz
- Mysterud A., Meisinger E.L., Veiberg V., Langvatn R., Solberg E.J., Loe L.E., Stenseth N.C. 2007. Monitoring population size of red deer *Cervus elaphus*: an evaluation of two types of census data from Norway. *Wildlife Biology* 13, 285-298
- Nussey D.H., Kruuk L.A.B., Morris A., Clements M.N., Pemberton J.M., Clutton-Brock T.H. 2009. Inter- and intrasexual variation in aging patterns across reproductive traits in a wild red deer population. *The American Naturalist* 174, 342-357
- Petrak M. 1998. Auch Rotwild lässt sich zählen. *Rheinisch-Westfälischer Jäger* 52, 36-38
- Pope J.G. 1972. An investigation of the accuracy of virtual population analysis using cohort analysis. *International Commission for the Northwest Atlantic Fisheries Research Bulletin* 9, 65-74
- Raesfeld F., Reulecke K. 1988. *Das Rotwild*. 9. Aufl. Verlag Paul Parey, Hamburg u. Berlin
- Reulecke K., Drechsler H. 1978. 100 Modellrechnungen für die Ermittlung der Bestandesgröße des Rotwildes im Harz. Unveröffentlicht. Zitiert in: Radler K., Reulecke K. 1979. Die Gewichtsentwicklung bei Kälbern und einjährigem Rotwild im Westharz und ihr Zusammenhang mit der Wildichte. *Z. Jagdwiss.* 25, 139-150
- Schulte V. 1986. Zur Jagdstatistik und Bestandesentwicklung im Rotwildgebiet Solling. Diplomarbeit an der Georg-August-Universität, Göttingen (unveröff.)
- Seber G.A.F. 1982. *The estimation of animal abundance and related parameters*. The Alden Press Ltd., Oxford
- Simon O., Lang J., Petrak M. 2008. *Rotwild in der Eifel – Lösungen für die Praxis aus dem Pilotprojekt Monschau-Elsenborn*. Lutra-Verlag, Klitten
- Sinclair A.R.E., Fryxell J.M., Caughley G. 2006. *Wildlife ecology, conservation and management*. 2ed. Blackwell Publishing Ltd., Malden
- Skalski J.R., Ryding K.E., Millspaugh J.J. 2005. *Wildlife demography: Analysis of sex, age, and count data*. Elsevier Academic Press, Burlington
- Skalski J.R., Townsend R.L., Gilbert B.A. 2007. Calibrating statistical population reconstruction models using catch-effort and index data. *J. Wildl. Manage.* 71, 1309-1316
- Thomé H. 1985/86. Altersbeurteilung nach dem Zementzonenverfahren von 71 Hirschen aus dem Westharz. Zitiert in: Raesfeld F., Reulecke K. 1988. *Das Rotwild*. 9. Aufl. Verlag Paul Parey, Hamburg u. Berlin
- Ueno M., Kaji K., Saitoh T. 2010. Culling versus density effects in management of a deer population. *J. Wildl. Manage.* 74, 1472-1483
- Wagenknecht E. 1981. *Rotwild*. Verlag Neumann-Neudamm, Melsungen
- Wagenknecht E., Briedermann L., Gottschlich H.-J., Möller D., Siefke A. 1979. *Altersbestimmung des erlegten Wildes*. 5. Aufl. Verlag Neumann-Neudamm, Melsungen
- Watson A. 1971. Climate and the antler-shedding and performance of red deer in North-east Scotland. *J. Appl. Ecol.* 8, 53-68
- Wolff B., Erhard M., Holzhausen M., Kuhlrow T. 2003. *Das Klima in den forstlichen Wuchsgebieten Deutschlands*. Mitteilungen der Bundesforschungsanstalt für Forst- und Holzwirtschaft Nr. 211, Hamburg

Appendix

Tabelle 2. Geschätzte Anzahl Parameter (\hat{A}), AIC und die Ergebnisse des χ^2 -Tests (χ^2 -Wert und P-Wert) der Modelle für ♂ und ♀ Rothirsche beider Rekonstruktionsvarianten. Das beste Modell je Variante und Geschlecht ist durch Fettdruck hervorgehoben.
 Estimated number of parameters (\hat{A}), AIC and the χ^2 -test-results of the models for ♂ and ♀ red deer of both variants of estimation. The best model is highlighted in bold for each variant and sex.

Abschusswahrscheinlichkeiten der Modelle sowie die Modellkürzel	\hat{A}	df	Variante A						Variante B						
			♀			♂			♀			♂			
			AIC	χ^2	P	AIC	χ^2	P	AIC	χ^2	P	AIC	χ^2	P	
konstant	p	32	220	1496,44	764,65	< 0,001	1653,38	1316,63	< 0,001	1382,20	519,16	< 0,001	1436,80	713,53	< 0,001
altersstufen- abhängig	$p_{A(5)}$	47	205	1183,04	236,10	0,0672	1118,15	227,01	0,1394	1148,46	230,20	0,1094	1080,90	224,25	0,1697
	$p_{A(2,3,4+)}$	35	217	1224,74	308,05	< 0,001	1388,73	640,42	< 0,001	1173,63	268,63	< 0,05	1252,82	437,37	< 0,001
	$p_{A(2,3+)}$	34	218	1231,95	335,64	< 0,001	1396,29	631,60	< 0,001	1172,45	272,18	< 0,05	1262,12	444,15	< 0,001
	$p_{A(2+)}$	33	219	1239,50	367,36	< 0,001	1639,27	1204,44	< 0,001	1170,46	272,36	< 0,05	1433,04	696,07	< 0,001
jahres- abhängig	$p_{Y(1-1-1-1-1-1-1-1-1-1-2)}$	44	208	1451,30	702,98	< 0,001	1635,92	1216,23	< 0,001	1329,86	449,04	< 0,001	1421,12	680,78	< 0,001
	$p_{Y(2-2-2-2-2-2-2)}$	38	214	1455,58	718,68	< 0,001	1631,77	1235,83	< 0,001	1335,19	462,80	< 0,001	1419,09	694,44	< 0,001
	$p_{Y(2-3-3-3-3)}$	36	216	1475,65	728,07	< 0,001	1633,39	1245,77	< 0,001	1357,64	477,48	< 0,001	1419,26	695,00	< 0,001
	$p_{Y(2-4-4-4)}$	35	217	1456,27	721,91	< 0,001	1634,68	1245,33	< 0,001	1338,87	466,45	< 0,001	1421,80	696,73	< 0,001
	$p_{Y(4-5-5)}$	34	218	1490,18	739,79	< 0,001	1634,89	1233,39	< 0,001	1373,40	492,62	< 0,001	1423,37	690,43	< 0,001
	$p_{Y(2-6-6)}$	34	218	1496,04	764,32	< 0,001	1644,22	1285,34	< 0,001	1381,12	509,91	< 0,001	1432,41	707,77	< 0,001
	$p_{Y(1-13)}$	33	219	1497,80	762,35	< 0,001	1652,63	1310,01	< 0,001	1382,40	515,64	< 0,001	1437,84	713,75	< 0,001
	$p_{Y(2-12)}$	33	219	1497,69	767,79	< 0,001	1642,50	1290,67	< 0,001	1384,14	519,91	< 0,001	1430,88	709,41	< 0,001
	$p_{Y(3-11)}$	33	219	1488,16	739,48	< 0,001	1646,25	1287,67	< 0,001	1370,96	492,39	< 0,001	1433,37	709,40	< 0,001
	$p_{Y(4-10)}$	33	219	1490,20	741,60	< 0,001	1634,47	1248,37	< 0,001	1373,20	492,26	< 0,001	1423,34	694,29	< 0,001
	$p_{Y(5-9)}$	33	219	1480,88	729,09	< 0,001	1641,53	1248,65	< 0,001	1363,59	479,63	< 0,001	1428,03	696,29	< 0,001
	$p_{Y(6-8)}$	33	219	1477,72	731,37	< 0,001	1647,93	1268,30	< 0,001	1360,42	477,98	< 0,001	1432,61	701,24	< 0,001
	$p_{Y(7-7)}$	33	219	1486,89	746,47	< 0,001	1650,42	1277,19	< 0,001	1370,00	491,72	< 0,001	1434,07	703,80	< 0,001
	$p_{Y(8-6)}$	33	219	1495,05	760,52	< 0,001	1654,77	1310,01	< 0,001	1379,38	508,64	< 0,001	1437,73	711,08	< 0,001
	$p_{Y(9-5)}$	33	219	1496,87	762,71	< 0,001	1652,74	1302,08	< 0,001	1383,31	520,14	< 0,001	1434,86	708,10	< 0,001
	$p_{Y(10-4)}$	33	219	1479,59	749,04	< 0,001	1647,27	1315,68	< 0,001	1366,37	510,85	< 0,001	1427,29	710,25	< 0,001
	$p_{Y(11-3)}$	33	219	1488,89	751,17	< 0,001	1652,48	1340,68	< 0,001	1372,44	511,37	< 0,001	1430,72	720,47	< 0,001
$p_{Y(12-2)}$	33	219	1492,25	758,58	< 0,001	1648,95	1266,08	< 0,001	1374,08	512,94	< 0,001	1436,35	700,00	< 0,001	
altersstufen- u. jahres- abhängig	$p_{A(5)Y(2-2-2-2-2-2-2)}$	149	103	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
	$p_{A(5)Y(2-3-3-3-3-3)}$	119	133	1202,44	106,35	0,9570	1130,31	106,15	0,9582	1176,92	111,61	0,9111	---	---	---
	$p_{A(5)Y(2-4-4-4-4-4)}$	104	148	1161,99	98,11	0,9995	1124,84	132,29	0,8182	1137,15	103,83	0,9977	1090,34	133,78	0,7926
	$p_{A(5)Y(4-5-5-5-5-5)}$	89	163	1170,79	132,98	0,9591	1109,61	143,03	0,8681	1144,50	136,31	0,9370	1071,23	137,91	0,9237
	$p_{A(5)Y(2-6-6-6-6-6)}$	89	163	1178,20	143,54	0,8614	1123,94	145,63	0,8318	1153,97	149,62	0,7658	1088,06	148,38	0,7876
	$p_{A(5)Y(1-13-13-13-13-13)}$	74	178	1168,73	168,97	0,6742	1121,92	178,41	0,4772	1133,82	163,52	0,7745	1084,32	176,12	0,5258
	$p_{A(5)Y(2-12-12-12-12-12)}$	74	178	1170,57	171,32	0,6267	1119,12	175,63	0,5362	1138,96	167,89	0,6953	1082,65	174,58	0,5584
	$p_{A(5)Y(3-11-11-11-11-11)}$	74	178	1158,15	150,99	0,9299	1117,91	174,10	0,5686	1126,39	149,29	0,9425	1081,15	172,40	0,6043
	$p_{A(5)Y(4-10-10-10-10-10)}$	74	178	1163,53	159,74	0,8333	1105,80	164,10	0,7646	1130,26	153,33	0,9095	1070,08	162,16	0,7968
	$p_{A(5)Y(5-9-9-9-9-9)}$	74	178	1150,13	141,58	0,9795	1095,15	152,03	0,9213	1115,49	132,76	0,9954	1058,69	147,80	0,9521
	$p_{A(5)Y(6-8-8-8-8-8)}$	74	178	1149,45	143,51	0,9729	1105,22	165,03	0,7483	1113,43	131,67	0,9962	1066,26	158,14	0,8552
	$p_{A(5)Y(7-7-7-7-7-7)}$	74	178	1160,10	157,38	0,8649	1114,97	176,02	0,5279	1123,81	146,26	0,9606	1072,10	165,47	0,7405
	$p_{A(5)Y(8-6-6-6-6-6)}$	74	178	1156,93	153,16	0,9111	1108,75	155,36	0,8886	1127,41	152,77	0,9147	1072,03	160,09	0,8283
	$p_{A(5)Y(9-5-5-5-5-5)}$	74	178	1148,20	141,60	0,9795	1109,96	161,94	0,8003	1125,95	153,12	0,9115	1068,02	165,57	0,7387
$p_{A(5)Y(10-4-4-4-4-4)}$	74	178	1129,09	125,90	0,9989	1110,07	161,37	0,8092	1110,65	142,70	0,9759	1071,49	164,44	0,7587	
$p_{A(5)Y(11-3-3-3-3-3)}$	74	178	1142,89	147,49	0,9539	1111,65	162,91	0,7846	1113,93	148,58	0,9472	1075,07	163,55	0,7740	
$p_{A(5)Y(12-2-2-2-2-2)}$	74	178	1151,22	157,82	0,8593	---	---	---	1117,09	155,09	0,8916	---	---	---	
altersklassen- u. jahres- abhängig	$p_{A(2,3,4)Y(1-1-1-1-1-1-1-1-1-1-1-1-2)}$	83	169	1153,60	141,08	0,9423	1269,39	345,02	< 0,001	1112,70	119,81	0,9984	---	---	---
	$p_{A(2,3,4)Y(2-2-2-2-2-2-2-2-2-2-2-2-2)}$	65	187	1151,99	175,57	0,7153	1251,84	358,92	< 0,001	1115,01	159,27	0,9301	---	---	---
	$p_{A(2,3,4)Y(2-3-3-3-3-3-3-3-3-3-3-3-3)}$	59	193	1162,66	194,54	0,4554	1278,54	401,66	< 0,001	1124,15	174,65	0,8241	1195,86	343,57	< 0,001
	$p_{A(2,3,4)Y(2-4-4-4-4-4-4-4-4-4-4-4-4)}$	56	196	1145,07	183,36	0,7320	1287,53	428,05	< 0,001	1108,15	162,85	0,9595	1202,25	362,76	< 0,001
	$p_{A(2,3,4)Y(4-5-5-5-5-5-5-5-5-5-5-5-5)}$	53	199	1172,40	214,26	0,2179	1289,50	432,59	< 0,001	1134,73	194,41	0,5786	1200,03	360,83	< 0,001
	$p_{A(2,3,4)Y(2-6-6-6-6-6-6-6-6-6-6-6-6)}$	53	199	1177,80	223,74	0,1102	1325,50	485,05	< 0,001	1143,12	207,26	0,3293	1224,58	378,93	< 0,001
	$p_{A(2,3,4)Y(1-13-13-13-13-13-13-13-13-13-13-13-13)}$	50	202	1190,34	241,23	< 0,05	1377,48	580,34	< 0,001	1142,08	207,15	0,3870	1247,06	399,83	< 0,001
	$p_{A(2,3,4)Y(2-12-12-12-12-12-12-12-12-12-12-12-12)}$	50	202	1183,61	238,42	< 0,05	1358,62	543,40	< 0,001	1142,83	211,16	0,3149	1239,06	395,00	< 0,001
	$p_{A(2,3,4)Y(3-11-11-11-11-11-11-11-11-11-11-11-11)}$	50	202	1173,50	219,73	0,1866	1348,99	516,05	< 0,001	1130,41	189,43	0,7276	1235,80	388,06	< 0,001
	$p_{A(2,3,4)Y(4-10-10-10-10-10-10-10-10-10-10-10-10)}$	50	202	1178,91	230,93	0,0795	1322,84	479,78	< 0,001	1133,70	196,26	0,6007	1221,05	375,21	< 0,001
	$p_{A(2,3,4)Y(5-9-9-9-9-9-9-9-9-9-9-9-9)}$	50	202	1172,34	219,06	0,1952	1315,03	467,77	< 0,001	1122,70	177,45	0,8927	1215,21	369,09	< 0,001
	$p_{A(2,3,4)Y(6-8-8-8-8-8-8-8-8-8-8-8-8)}$	50	202	1171,14	219,41	0,1907	1323,91	487,09	< 0,001	1122,06	179,79	0,8675	1219,49	375,16	< 0,001

Fortsetzung Tabelle 2.

Abschusswahrscheinlichkeiten der Modelle sowie die Modellkürzel	Ä	df	Variante A						Variante B						
			♀			♂			♀			♂			
			AIC	χ^2	P	AIC	χ^2	P	AIC	χ^2	P	AIC	χ^2	P	
altersklassen- u. jahres- abhängig	$p_{A(2,3,4)Y(7-7)}$	50	202	1183,17	234,47	0,0583	1340,72	521,87	< 0,001	1134,62	198,28	0,5608	1226,71	389,04	< 0,001
	$p_{A(2,3,4)Y(8-6)}$	50	202	1181,44	231,83	0,0736	1351,30	546,83	< 0,001	1139,38	207,80	0,3749	1231,00	388,89	< 0,001
	$p_{A(2,3,4)Y(9-5)}$	50	202	1172,85	221,57	0,1643	1347,70	548,49	< 0,001	1137,16	208,03	0,3706	1224,90	389,02	< 0,001
	$p_{A(2,3,4)Y(10-4)}$	50	202	1157,93	209,45	0,3448	1353,32	568,48	< 0,001	1123,74	196,66	0,5928	1224,78	392,42	< 0,001
	$p_{A(2,3,4)Y(11-3)}$	50	202	1169,57	223,25	0,1457	1363,50	579,72	< 0,001	1126,78	201,46	0,4975	1229,63	390,98	< 0,001
	$p_{A(2,3,4)Y(12-2)}$	50	202	1181,05	236,33	< 0,05	1343,46	558,74	< 0,001	1133,77	208,21	0,3673	1209,17	369,18	< 0,001
	$p_{A(2,3+)(1-1-1-1-1-1-1-1-1-1-1-2)}$	70	182	1159,99	195,56	0,2331	1283,24	408,27	< 0,001	1101,09	134,67	0,9965 ² ² ²
	$p_{A(2,3+)(2-2-2-2-2-2-2)}$	58	194	1166,47	227,78	< 0,05	1268,11	409,71	< 0,001	1109,05	168,94	0,9027 ² ² ²
	$p_{A(2,3+)(2-3-3-3-3)}$	54	198	1178,81	239,66	< 0,05	1301,09	452,55	< 0,001	1120,78	180,03	0,8154	1213,55	385,00	< 0,001
	$p_{A(2,3+)(2-4-4-4)}$	52	200	1161,34	228,23	0,0833	1299,29	464,95	< 0,001	1105,61	169,20	0,9444	1212,63	392,45	< 0,001
	$p_{A(2,3+)(4-5-5)}$	50	202	1189,59	255,35	< 0,05	1306,23	479,66	< 0,001	1135,02	199,91	0,5284	1214,36	396,08	< 0,001
	$p_{A(2,3+)(2-6-6)}$	50	202	1200,81	268,78	< 0,05	1336,06	515,94	< 0,001	1145,23	212,67	0,2895	1234,60	402,53	< 0,001
	$p_{A(2,3+)(1-1-1-3)}$	48	204	1197,14	269,33	< 0,05	1386,89	586,38	< 0,001	1138,81	210,05	0,3709	1256,14	411,07	< 0,001
	$p_{A(2,3+)(2-1-2)}$	48	204	1198,89	273,22	< 0,001	1365,68	559,79	< 0,001	1142,50	215,24	0,2812	1246,18	408,87	< 0,001
	$p_{A(2,3+)(3-1-1)}$	48	204	1187,99	253,19	< 0,05	1365,68	554,65	< 0,001	1130,90	194,44	0,6728	1247,85	411,16	< 0,001
	$p_{A(2,3+)(4-1-0)}$	48	204	1193,87	263,92	< 0,05	1341,95	521,66	< 0,001	1135,00	201,32	0,5399	1235,14	403,21	< 0,001
	$p_{A(2,3+)(5-9)}$	48	204	1180,19	243,18	< 0,05	1342,02	515,08	< 0,001	1121,23	179,55	0,8905	1236,33	404,60	< 0,001
	$p_{A(2,3+)(6-8)}$	48	204	1183,69	249,47	< 0,05	1339,12	518,55	< 0,001	1123,43	183,28	0,8484	1234,11	403,33	< 0,001
	$p_{A(2,3+)(7-7)}$	48	204	1195,84	267,10	< 0,05	1354,38	542,79	< 0,001	1135,57	201,88	0,5288	1241,26	411,52	< 0,001
	$p_{A(2,3+)(8-6)}$	48	204	1198,27	269,60	< 0,05	1361,89	557,55	< 0,001	1142,00	212,85	0,3210	1243,64	406,19	< 0,001
	$p_{A(2,3+)(9-5)}$	48	204	1191,95	262,26	< 0,05	1355,75	553,72	< 0,001	1140,25	214,18	0,2985	1235,97	403,01	< 0,001
	$p_{A(2,3+)(10-4)}$	48	204	1172,08	247,24	< 0,05	1355,91	563,81	< 0,001	1122,51	202,37	0,5191	1232,06	400,78	< 0,001
	$p_{A(2,3+)(11-3)}$	48	204	1184,84	260,13	< 0,05	1367,09	573,22	< 0,001	1129,15	208,20	0,4054	1237,44	400,28	< 0,001
	$p_{A(2,3+)(12-2)}$	48	204	1191,14	267,42	< 0,05	1349,21	557,80	< 0,001	1133,64	212,34	0,3299	1219,58	389,02	< 0,001
	$p_{A(2+)(1-1-1-1-1-1-1-1-1-1-1-2)}$	57	195	1160,81	239,27	< 0,05	1612,30	1071,36	< 0,001	1091,83	151,52	0,9908	1410,33	648,70	< 0,001
	$p_{A(2+)(2-2-2-2-2-2-2)}$	51	201	1172,73	266,14	< 0,05	1604,30	1079,89	< 0,001	1105,28	178,38	0,8728	1403,83	655,64	< 0,001
	$p_{A(2+)(2-3-3-3-3)}$	49	203	1180,93	268,24	< 0,05	1609,10	1089,12	< 0,001	1114,31	182,07	0,8516	1409,20	653,15	< 0,001
	$p_{A(2+)(2-4-4-4)}$	48	204	1170,53	265,49	< 0,05	1605,62	1091,29	< 0,001	1104,59	175,48	0,9265	1405,79	655,31	< 0,001
	$p_{A(2+)(4-5-5)}$	47	205	1197,82	288,33	< 0,001	1607,07	1088,64	< 0,001	1133,48	203,99	0,5068	1407,67	647,08	< 0,001
	$p_{A(2+)(2-6-6)}$	47	205	1202,84	295,80	< 0,001	1616,39	1129,00	< 0,001	1139,91	212,59	0,3434	1416,33	662,07	< 0,001
$p_{A(2+)(1-1-1-3)}$	46	206	1201,08	294,58	< 0,001	1632,89	1161,31	< 0,001	1136,54	211,35	0,3843	1429,06	667,05	< 0,001	
$p_{A(2+)(2-1-2)}$	46	206	1200,95	295,85	< 0,001	1617,24	1138,78	< 0,001	1138,95	215,07	0,3180	1417,98	662,11	< 0,001	
$p_{A(2+)(3-1-1)}$	46	206	1193,10	281,18	< 0,001	1619,70	1132,61	< 0,001	1127,34	195,03	0,6975	1419,30	660,91	< 0,001	
$p_{A(2+)(4-1-0)}$	46	206	1198,76	290,19	< 0,001	1606,06	1096,54	< 0,001	1133,40	203,74	0,5314	1407,28	647,05	< 0,001	
$p_{A(2+)(5-9)}$	46	206	1185,71	271,30	< 0,05	1613,23	1093,04	< 0,001	1119,21	182,39	0,8805	1411,44	647,81	< 0,001	
$p_{A(2+)(6-8)}$	46	206	1187,48	275,98	< 0,001	1617,26	1109,09	< 0,001	1120,17	184,31	0,8589	1413,15	653,13	< 0,001	
$p_{A(2+)(7-7)}$	46	206	1198,44	291,08	< 0,001	1623,29	1122,44	< 0,001	1132,39	202,42	0,5575	1417,14	659,10	< 0,001	
$p_{A(2+)(8-6)}$	46	206	1202,16	296,00	< 0,001	1632,88	1162,00	< 0,001	1138,21	212,29	0,3671	1425,17	666,72	< 0,001	
$p_{A(2+)(9-5)}$	46	206	1199,01	293,01	< 0,001	1635,55	1167,64	< 0,001	1137,49	214,81	0,3225	1427,47	668,37	< 0,001	
$p_{A(2+)(10-4)}$	46	206	1184,74	284,00	< 0,001	1634,42	1182,32	< 0,001	1123,31	205,91	0,4887	1424,17	674,77	< 0,001	
$p_{A(2+)(11-3)}$	46	206	1192,20	289,41	< 0,001	1634,88	1145,97	< 0,001	1126,74	209,19	0,4250	1430,25	670,23	< 0,001	
$p_{A(2+)(12-2)}$	46	206	1196,69	294,42	< 0,001	1630,18	1124,30	< 0,001	1130,09	212,48	0,3636	1428,61	656,48	< 0,001	
zw. 1,5 u. $\geq 2,5$ differenziert	$p_{(1-1-1-1-1-1-1-1-1-1-1-2,5)A(5,2,5+)}$	59	193	1148,62	180,01	0,7397	1099,58	186,82	0,6118	1114,25	174,17	0,8308	1062,28	184,01	0,6667
	$p_{(1,5)Y(1-1-1-1-1-1-1-1-1-1-2,2,5+)}$	45	207	1172,93	277,50	< 0,001	1617,89	1089,74	< 0,001	1106,06	191,89	0,7669	1421,43	663,97	< 0,001

¹ Anzahl möglicher Wiederholungen im Programm USER 4.5.2 überschritten, ² Keine Berechnung der Kovarianz möglich¹ maximum number of iterations exceeded in program USER 4.5.2, ² no covariance-calculation possible