

Overlevelse, dødelighed og levealder hos danske Musvitter *Parus major*

KURT SERVÉ FREDERIKSEN og VAGN HØJKJÆR LARSEN

(With an English summary: *Survival, mortality and longevity of Danish Great Tits Parus major*)

INDLEDNING

Kendskabet til dødelighed og levealder blandt fugle er steget i takt med ringmærkningens udbredelse. I stort omfang har man overført beregningsmetoder fra humane populationer (Smith 1966). Den indirekte metode eller decrementmetoden, der i angelsaksisk litteratur betegnes life-tables eller survivorship functions, er en meget anvendt metode, som bl.a. er beskrevet hos Bonnewie *et al.* (1971), Smith (1966) og Pielou (1977).

Beregning af overlevelseshastighed og dødsrate på baggrund af ringmærkningsresultater er beskrevet hos Lack (1951) og Haldane (1955). Beregningerne er her baseret på, at en population skal reproducere sig, og at dødeligheden er den samme gennem samtlige leveår. Ud fra disse præmisser udregnes nogle forventede overlevelseshastigheder, som testes mod de fundne. Ved decrementmetoden beregner man overlevelsen fra år til år, uden at det forudsættes, at der skal være balance i populationen, eller dødsrate skal være ens i forskellige leveår.

Overlevelse og dødelighed har først og fremmest kunnet beregnes for større fuglearter, fordi genmeldingshyppigheder i regelen er større hos disse arter. Endvidere får man ofte helt nøjagtige oplysninger om fuglenes alder ved genmeldinger, idet disse indløber i forbindelse med fuglenes død, hvorimod genmeldinger blandt små fuglearter hyppigt er aflæsninger. Udarbejdelse af overlevelseshastighedskurve frembyder derfor specielle vanskeligheder hos små fuglearter.

Formålet med denne artikel er at fremhæve en statistisk metode til belysning af levetid hos fugle på grundlag af ringmærkning og halvårlige kontroller af en bestands sammensæt-

ning. Metoden skal her anvendes på Musvitter.

MATERIALET

Materialet er indsamlet fra områder omkring Ryslinge på Midtjylland i perioden 1963-74 og fra Stenløse-Fangel i perioden 1967-70. Beskrivelse af områderne og disses placering fremgår af Frederiksen *et al.* (1972).

Der er i årene 1964-74 ringmærket 11.421 Musvitter. Antallet af ringmærkede unger og voksne fugle i hver sæson fremgår af Tabel 1. I de enkelte år er genmeldingerne af disse ringmærkede fugle indsamlet i to perioder:

1. Genmeldinger fra ynglesæsonen, hvor der dels er fanget med net foran redekasserne, dels er taget rugende fugle, hvor æggene har været klækket.
2. Genmeldinger fra vinterperioden, hvor overnattende fugle er fanget i kasser, og hvor fouragerende fugle er fanget med net i skovbunden.

I begge perioder må man gå ud fra, at alle fugle er til stede i samme område, idet borttræk hos danske Musvitter ikke forekommer i større udstrækning (Hansen 1978). På hver fangst dag får man en stikprøve af populationen, og forekomsten af forskellige årgange i populationen kan bestemmes.

Antallet af genmeldinger fremgår af Tabel 2. Til sammenligning anfører Hansen (1978) en genmeldingsprocent på lidt under 4% blandt 54.000 ringmærkede Musvitter hos Zoologisk Museum i København. En hollandsk undersøgelse viser en genmeldingsprocent på 6,8%, en engelsk 15,2% og en belgisk

Tabel 1. Antallet af ringmærkede Musvitter i perioden 1964-74.

Number of ringed Great Tits Parus major. The material of the present study.

Year	Pull	Juv & Ad	Total
1964	169	46	215
1965	557	121	679
1966	690	148	838
1967	1282	199	1481
1968	1528	289	1817
1969	1444	143	1587
1970	1193	169	1362
1971	991	16	1007
1972	792	42	834
1973	869	116	985
1974	608	9	617
TOTAL	10123	1298	11421

3,8% blandt ringmærkede redeunger (Dhondt & Hublé 1969).

METODE

Grundlaget for overlevelseskurven er først og fremmest de 10.123 Musvitter ringmærket som redeunger. På baggrund af genmeldinger blandt disse kan det føres op, hvornår hvert enkelt individ er registreret for sidste gang. Man kan ikke gå ud fra, at de enkelte fugle er døde efter sidste registrering, men det vil være rimeligt at antage følgende:

Første hypotese

Aldersfordelingen i populationen svarer til aldersfordelingen ved sidste genmelding af fuglene.

Hvis en art i første leveår er repræsenteret med A fugle og i andet leveår med B fugle er chancen for at overleve fra 1. til 2. leveår B/A . Sandsynligheden for at en voksen fugl overlever et år betegnes p (overlevelsesrate) og risikoen for at en voksen fugl dør i løbet af et år betegnes q (dødsraten)

Overlevelse i det første leveår

Den omtalte overlevelsesrate fortæller imidlertid ikke, hvor mange af de ringmærkede unger, der overlever det første år. Hertil benyttes ratio mellem juvenile og adulte fugle. Blandt de fangne fugle må man skelne mellem:

1. Genmeldte fugle med nøjagtigt kendt alder,

Tabel 2. Hyppigheden af genmeldte fugle blandt ringmærkede Musvitter fra 1964 til 1974.

Frequency of recovered birds among ringed Great Tits Parus major from 1964 to 1974.

Alder ved ringmærkning	Antal ringmærket	Antal genmeldt	I procent
Age of ringing	Ringed	Recovered	Per cent recovered
PULL	10.123	429	4,2 %
JUV or AD	1.298	517	39,8 %
TOTAL	11.421	946	8,3 %

- idet fuglene er ringmærket som redeunger.
2. Genmeldte fugle, hvis alder ikke er nøjagtigt kendt, men dog med sikkerhed kan siges at være mere end 1 år, idet de er ringmærket i forbindelse med en ynglesæson.
 3. Ringmærkede fugle med ukendt alder, idet fuglene er ringmærket kort tid før genmeldingen.
 4. Ikke ringmærkede fugle med ukendt alder.

Overlevelse frem til vinterperioden

I vinterperioden kan grupperne 3 og 4 ikke uden videre udelades, idet ungfuglene strejfer meget om og færdes i flokke (Lack 1966). En stor del af fuglene i gruppe 3 og 4 vil være ungfugle, der er immigreret fra nærliggende områder, og for at tage højde for dette forhold indkalkuleres grupperne 3 og 4 i beregningerne, selv om man ikke direkte kan sige, hvor gamle fuglene er.

Antallet af juvenile og adulte fugle i gruppe 1 og 2 er kendt. Grupperne 3 og 4 fordeles til juvenile og adulte fugle efter følgende princip:

Anden hypotese

Aldersfordelingen af fugle med ukendt alder svarer til aldersfordelingen ved 1. genmelding blandt fugle med kendt alder.

Hver ringmærkningsdag kan betragtes som en stikprøve af populationen, og hver dag bidrager med sit udregnede antal af juvenile og adulte fugle. For hele vinterperioden (oktober til marts) udregnes en sum af juvenile og adulte fugle, hvorefter den gennemsnitlige ratio $JUV/AD = r$ bestemmes og betragtes som repræsentant for den dato, der er middeltidspunktet for ringmærkningsaktiviteten (1. januar).

Da r således er bestemt kan antallet af juvenile fugle, der har overlevet, bestemmes, når antallet af AD er kendt, idet $r = JUV/AD$
 $\longleftrightarrow JUV = r \cdot AD$ (formel 1).

Tabel 3. Antallet af juvenile og adulte fugle ved første genmelding. I henhold til denne fordeling er antallet af juvenile og adulte fugle, der ville forventes at forekomme blandt de 1341 fugle med ukendt alder, udregnet.

Number of juvenile and adult birds at 1st recovery. According to this distribution, the expected share of juveniles and adults, respectively, among 1,341 birds of unknown age, is calculated.

	Antal ved 1. genmelding Number at 1 st recovery	Procent Per cent	Forventet Expected
JUVENIL	240	68	912
ADULT	111	32	429
TOTAL	351	100	1341

Antallet af gamle fugle ved ynglesæsonens afslutning (AD_0), der har produceret et bestemt antal udføjne unger (N), udregnes ved at dividere med produktionen af unger pr. voksen fugl (re), idet $AD_0 = N/re$. Overlevelsesraten bestemmes i henhold til 1. hypotese. Da summen af dødsraten q og overlevelsesraten p skal være 1, gælder $p = 1 - q$. Antallet af gamle fugle, der er i live efter et halvt år

$$(AD_{1/2} = AD_0 (1 - 1/2q))$$

og fra formel 1 fås:

$$JUV_{1/2} = r \cdot AD_{1/2} \longleftrightarrow$$

$$JUV_{1/2} = r \cdot AD_0 \cdot (1 - 1/2q) \longleftrightarrow$$

Formel 2:

$$JUV_{1/2} = r N/re (1 - 1/2q)$$

Overlevelse frem til ynglesæsonen

I ynglesæsonen er 1 års fugle og ældre fugle knyttet til den kasse, hvori de yngler. Chancen for at fange en juvenil eller en adult fugl vil derfor svare til deres repræsentation blandt ringmærkede fugle. Man behøver ikke som i vintersæsonen tage højde for at ungfuglene strejfer om. I øvrigt bruges formel 2 således:

$$JUV_1 = r \cdot (1 - q) N/re \longleftrightarrow$$

$$JUV_1 = r \cdot p \cdot N/re$$

Konstruktion af overlevelsestabellen

Når antallet, der overlever frem til første vinter og næste ynglesæson, er bestemt, kan overlevelseskurven konstrueres ved hjælp af den kumulerede overlevelsesrate (P). Hvis p_x betegner sandsynligheden for at overleve det

Tabel 4. Udregnet antal juvenile og adulte registreringer i vinterperioden fra 1964 til 1974. *Calculated number of juveniles and adults recorded in winter from 1964 to 1974.*

	JUVENILE	ADULT	TOTAL
Kendt alder. Known age.	425	862	1287
Ukendt alder. Unknown age.	912	429	1341
Total	1337	1291	2628
JUV/AD ratio:	1337/1291 = 1,04.		

første halve år og $p_{3/2}$ sandsynligheden for at overleve i perioden $1/2$ til $3/2$ år, så er den kumulerede sandsynlighed $P_{3/2} = p_{1/2} \cdot p_{3/2}$ og $P_{x/2} = p_{1/2} \cdot p_{3/2} \cdot \dots \cdot p_{x/2}$. Tilsvarende er p_1 sandsynligheden for at overleve det første leveår og p_x sandsynligheden for at overleve fra året $x - 1$ til x og $p_x = p_1 \cdot p_2 \cdot \dots \cdot p_x$.

Under hensyntagen til uens fangstaktivitet og antallet af fugle, der har haft chancen for at nå de forskellige alderstrin, har det været nødvendigt at indføre korrektionsfaktorer.

Spredningen (s)

Spredningen på den kumulerede overlevelsesrate P er bestemt ved hjælp af Greenwoods estimate (Bonnewie *et al.* 1971), hvilket i den aktuelle sammenhæng er ensbetydende med $s = p_x \sqrt{q_x/I_x}$, hvor I_x er antallet af genmeldte fugle i det x 'te år. 95% sikkerhedsgrænser bestemmes som den fundne værdi ± 2 gange spredningen.

RESULTATER

JUV/AD ratio (r)

I Tabel 3 ses aldersfordelingen ved første genmelding blandt fugle, der er ringmærket som redeunger. På grundlag af vinterringmærkningen er 68% af fuglene juvenile, mens 32% er adulte ved første genmelding, og anvendes dette forhold i henhold til 2. hypotese til fordeling af 664, der er nyringmærkede, og 677 genmeldte fugle med ukendt alder, får man, som det fremgår af Tabel 4 en JUV/AD ratio på $r = 1,04$.

JUV/AD ratio i ynglesæsonen kan aflæses i Tabel 7 og bestemmes udelukkende på grundlag af genmeldte fugle med kendt alder.

Tabel 5. Reproduktion hos danske Musvitter bestemt på grundlag af data fra yngletiden (Larsen 1974).

Reproduction in Danish Great Tits Parus major on the basis of data from the breeding season (Larsen 1974).

Middelværdi for antal udflejne unger pr. kuld Mean of fledglings in each brood		: 7,4
Korrektion for mislykket 1. kuld Correction for unsuccessful 1st brood	0,95x7,4	: 7,03
Bidrag fra 2. kuld Contribution from 2. nd brood	0,153x0,61x5,9	: 0,57
Produktion pr. par. Production from each pair	7,03 + 0,57	: 7,60
Reproduktion pr. adult Reproduction pr. adult bird	7,60 : 2	: 3,80

Bestemmelse af reproduktionen (re)

Reproduktionen, bestemt ved det gennemsnitlige antal udflejne unger pr. voksent individ i populationen, vil fremgå af Tabel 5. Disse data er indsamlet på samme lokaliteter som nærværende undersøgelse og er publiceret af Larsen (1974). Antallet af udflejne unger fra 1. kuld er $u = 7,4$ unger/kuld. Imidlertid bliver 5% af 1. kuld ødelagt på så sent et tidspunkt, at kullet ikke kan lægges om og samtidigt betegnes som første kuld. Man må derfor korrigere ved at multiplicere med 0,95. Reproduktionen øges dog ved bidrag fra andet kuld, idet 15,9% af bestanden lægger to kuld, hvoraf 61% gennemfører med et gennemsnitlig antal unger på 5,9. Når disse forhold er taget i betragtning er reproduktionen $re = 3,80$. Antallet af gamle fugle, der har produceret 10.123 pull. vil herefter være:

$$AD_0 = N/re \rightarrow AD_0 = \frac{10123}{3,80} \leftrightarrow AD_0 = 2664$$

Overlevelsrate og dødsrate hos adulte fugle

På grundlag af 429 genmeldinger fra vinterhalvåret er årgangen repræsenteret som vist i Tabel 6. De anførte overlevelsrate muliggør beregninger af en gennemsnitlig overlevelse for adulte fugle idet:

$$p = (195 \cdot 0,60 + 116,6 \cdot 0,61 + 71,4 \cdot 0,44 + 31,7 \cdot 0,27 + 16,5 \cdot 0,29) : 431,2 = 0,54 \text{ og } q = 1 - 0,54 = 0,46.$$

Tabel 7 viser tilsvarende tal baseret på registreringer i ynglesæsonen. Ud fra Tabel 7 bliver chancen for, at en voksen fugl overlever 1 år:

Tabel 6. Overlevelsrate beregnet på grundlag af aldersfordeling ved sidste registrering blandt genmeldte fugle fra vinterperioden. For at tilstræbe at hver årgang har haft samme chance for at blive registreret, har det været nødvendigt at indføre en korrektionsfaktor.

Survival rate calculated on the basis of age distribution in winter among recovered birds with exactly known age. In order to ensure each age group to be properly represented, a correction factor has been adopted.

Ålder Age	Antal i live Number alive	Korrektionsfaktor Correction factor	Korrigeret antal Corrected number	Overlevelsrate Survival rate
	l_x	k	$k \cdot l_x$	P_x
0,5	195	1,00	195,0	-
1,5	109	1,09	116,6	0,60
2,5	59	1,21	71,4	0,61
3,5	22	1,44	31,7	0,44
4,5	4	2,13	8,5	0,27
5,5	1	2,53	2,5	0,21
6,5	1	5,47	5,5	-
7,5	0	8,03	0	-

Tabel 7. Overlevelsrate beregnet på grundlag af aldersfordeling ved sidste registrering blandt genmeldte fugle med kendt alder fra yngletiden. Korrektionsfaktor er brugt efter samme princip som i Tabel 6. JUV_1/AD_1 ratio er bestemt ud fra l_x .

Survival rate calculated on the basis of age distribution in the breeding season among recovered birds with exactly known age. Correction factor has been adopted as in Table 6. JUV_1/AD_1 ratio calculated from l_x .

Ålder Age	Antal i live Number alive	Korrektionsfaktor Correction factor	Korrigeret antal Corrected number	Overlevelsrate Survival rate
	l_x	k	$k \cdot l_x$	P_x
1	82	1,0	82	-
2	41	1,21	49,6	0,61
3	10	1,83	18,3	0,37
4	2	3,43	7,0	0,39
5	0	8,88	0	-
6	0	-	-	-
7	0	-	-	-
JUV_1 / AD_1 ratio: $82 / 74,9 = 1,09$				

$$p = (82 \cdot 0,61 + 49,6 \cdot 0,37 + 25,3 \cdot 0,38) : 156,9 = 0,50$$

$$\text{og } q = 1 - 0,50 = 0,50.$$

Middelværdien af de to bestemmelser bliver herefter:

$$p = (0,54 + 0,50) : 2 = 0,52$$

$$\text{og } q = 1 - 0,52 = 0,48.$$

Tabel 8. Overlevelsestabel for 10.123 nyudfløjne Musvitte. P.g.a. utilstrækkeligt materiale er foregående års overlevelsrate benyttet. p_x er overlevelsrate fra $x-1$ til x , hvor x er alderen i år. P_x er den kumulerede overlevelsrate, L_x antallet af fugle i live og D_x antallet af døde fugle til tiden x .

Life-table of 10,123 fledglings. p_x is the survival rate in the period $x-1$ till x , x being the time in years; P_x the cumulated survival rate. L_x is the number of birds alive, D_x the number of dead at the time x . (): Due to inadequate material the survival rate of the preceding year has been used.

Alder	p_x	P_x	L_x	D_x	s	95 % confidence L_x
0	1	1	10123	0	0,0	-
0,5	-	0,2107	2133	7990	0,0134	185 ^o - 240 ^o
1	-	0,1432	1450	693	0,015 ^o	114 ^o - 175 ^o
1,5	0,60	0,1264	17 ^o 0	170	0,014 ^o	96 ^o - 157 ^o
2	0,61	0,0974	985	395	0,017 ^o	63 ^o - 113 ^o
2,5	0,61	0,0771	791	104	0,02 ^o	60 ^o - 75 ^o
3	0,37	0,0323	327	454	0,0077	17 ^o - 47 ^o
3,5	0,44	0,0337	343	0	0,0051	224 - 453
4	0,38	0,00	130	203	0,004 ^o	27 - 221
4,5	0,27	0,0071	73	31	0,0031	3 ^o - 155
5	(0,39)	0,0047	(47)	45	0,001 ^o	11 - 82
5,5	0,23	0,0025	27	20	0,0015	15 - 35
6	-	-	-	-	-	-
6,5	(0,22)	0,000 ^o	(?)	13	0,0003	0 - 14
7	-	-	-	9	-	-

Overlevelseskurven

Antallet af udføjne unger, der er i live midt på vinteren, bestemmes nu ved brug af formel 2.

$$JUV_{1/2} = r(1-1/2q) \cdot N/re$$

$$JUV_{1/2} = [1,04 \cdot 10123 (1-1/2 \cdot 0,46)]: 3,80 = 2133$$

Antallet, der er i live den følgende ynglesæson er:

$$JUV_1 = r \cdot p \cdot N/re, \text{ d.v.s. } 1,09 \cdot 0,50 \cdot 2664 = 1450$$

Den kumulerede sandsynlighed bestemmes herefter med halve års mellemrum som vist i Tabel 8. Samtidig bestemmes spredningen på den kumulerede sandsynlighed og 95% sikkerhedsintervaller. I et almindeligt rektangulært koordinatsystem afbildes antallet af overlevende fugle i forhold til tiden som en hyperbelformet kurve (Fig. 1). På semilogaritmisk inddeling (Fig. 2) har grafen et lineært forløb, men der er det første år et skarpt fald i antallet af levende fugle (fase I), ligesom der synes at være tale om et tiltagende fald på kurven efter tredje leveår (fase III).

Det vil fremgå af resultaterne, at 22% af et års produktion af ungfugle vil være i live midt

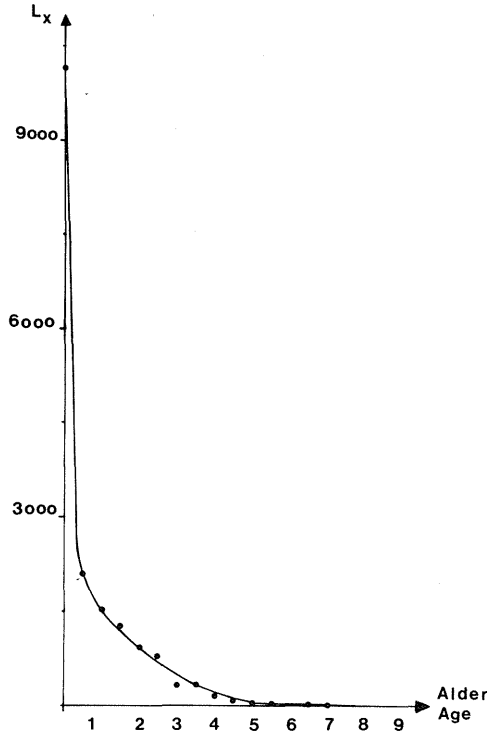


Fig. 1. Overlevelseskurve hos de danske Musvitte. L_x er antallet af levende fugle til tiden x . Abscissen viser fuglenes alder i år.

Life-table of Danish Great Tits Parus major. L_x is the number of birds alive at the time x . Abscissa shows the age in years.

på vinteren, mens kun 15% eksisterer den næstfølgende ynglesæson. I praksis bliver ingen fugle over 9 år gammel. Teoretisk skulle 1 fugl ud af 10.000 udføjne leve i 8 år.

Middellevetiden

Når antallet af døde fugle bestemmes med halve års intervaller, kan middellevetiden bestemmes temmelig nøjagtigt som vist i Tabel 9. Den enkeltfaktor, der bidrager væsentligst ved bestemmelsen, er den store dødelighed det første halve år. Det har temmelig stor betydning, om fuglene dør umiddelbart efter, de har forladt reden, eller om dødeligheden som forudsat er ens i hele halvåret. Antager man at den overvejende part af ungerne dør umiddelbart efter, de har forladt reden, vil gennemsnitslevealderen dog ikke komme under 6 måneder. Maximalt er gennemsnitslevealderen 7½ måned og minimalt 6 måneder efter at fuglene er fløjet fra reden.

Tabel 9. Gennemsnitslevealderen hos danske Musvitter baseret på beregningerne i Tabel 8. Mean life time in Danish Great Tits Parus major based on the calculations in Table 8.

Periode	Antal døde	Antal måneder til middeltidspunkt	Samlet levetid
Period	Number dead	Number of months till mean time of the period	Total life time
	D_x	t	$D_x \cdot t$
0 - ½	7990	3	23970
½ - 1	683	9	6147
1 - 1½	170	15	2550
1½ - 2	395	21	8295
2 - 2½	104	27	2808
2½ - 3	454	33	14982
3 - 3½	0	39	0
3½ - 4	203	45	9135
4 - 4½	31	51	1581
4½ - 5	46	57	2622
5 - 5½	20	63	1260
5½ - 6	0	69	0
6 - 6½	19	75	1425
6½ - 7	9	81	729
	10123		75431

Gennemsnitsalder : $\frac{75431}{10123}$ months = 7,5 måneder
 Mean life time : $\frac{75431}{10123}$ months

Gennemsnitslevealderen hos Musvit baseret på beregningerne i tabel 8.
 Mean life time in the Great Tit based from the calculations in tabel 8.

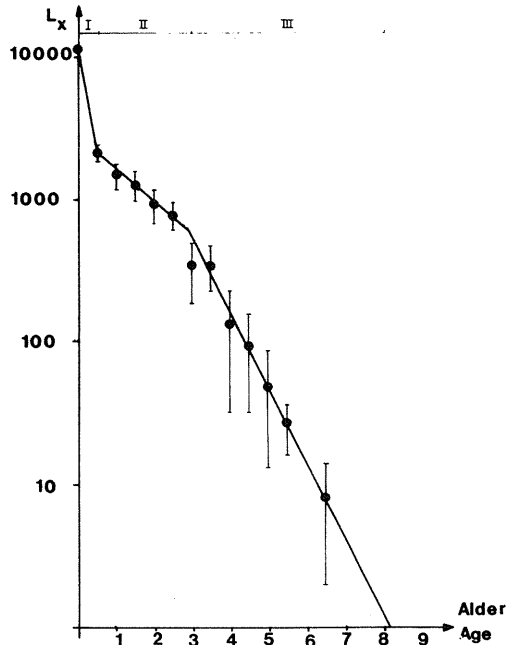


Fig. 2. Overlevelseskurve hos danske Musvitter på semilogaritmisk inddeling. Life-table of Danish Great Tits Parus major in semilogaritmisk scale. See text for explanation of three time periods at top.

DISKUSSION

Kontrol af resultater

Resultaternes rigtighed kan kontrolleres på 2 måder:

- JUV/AD ratio i forhold til kurven. Ser man på angivelserne fra vinterperioden skal antallet af juvenile fugle divideret med summen af de øvrige årgange svare til den fundne JUV/AD ratio (r). Antallet af JUV aflæses til 2133, mens antallet af AD er: $1280 + 750 + 300 + 95 + 26 + 8 = 2459$ svarende til JUV/AD ratio på 0,88 mod 1,04 på basis af gennemmeldingerne, altså en afvigelse på ca. 20%.
- Antallet af adulte fugle, der er i live ved ynglesæsonerne, skal reproducere det antal fugle, der var udgangspunkt for analysen, hvis der skal være balance i populationen. I Tabel 10 aflæses, at med den beregnede reproduktion på 3,80 vil der på grundlag af kurven reproduceres ca. 12.200

Tabel 10. Reproduktionen hos danske Musvitter på baggrund af antallet af gamle fugle i overlevelseskurven. L_x angiver antal i live; re angiver reproduktion pr. individ. Reproduction of Danish Great Tits Parus major calculated from number of adult birds in the life-table. L_x indicates number of birds alive; re indicates reproduction per adult individual.

Alder Age	L_x	re	$L_x \cdot re$
1	1450	3,9	5510
2	950	3,9	3510
3	530	3,9	2014
4	160	3,9	509
5	50	3,9	130
6	15	3,9	57
7	4	3,9	15
Total			12004

fugle, altså også en afvigelse omkring 20%. Hvis 95% sikkerhedsgrænserne tages i betragtning er disse afvigelser imidlertid ikke

Tabel 11. Dødsrate hos Musvit i forskellige europæiske lande baseret på litteraturen samt resultaterne af nærværende arbejde.

Mortality rate of the Great Tit Parus major in various European countries.

Finland (Heukioje 1969)		0,44
Danmark		0,43
Holland (Kluijver 1951)		0,49
England (Perrins & Bulmer 1973)	♀ 0,44	0,43
	♂ 0,52	
Schweiz (Plattner & Sutter 1947)		0,46

helt urimelige. Bulmer & Perrins (1973) mener, at ca. en tredjedel af de unge hanner ikke yngler det første år, og hvis dette er tilfældet bliver overensstemmelsen i punkt 2 bedre.

Udenlandske resultater

Rigtigheden af vore resultater lader sig endvidere kontrollere ved tilsvarende udenlandske data. I Tabel 11 er vist dødsraten hos voksne Musvitter i en række europæiske lande. Resultaterne viser en dødsrate mellem 0,44 og 0,49, en meget fin overensstemmelse i betragtning af så forskellige forhold landene byder.

Derimod foreligger der færre publicerede data om, hvor mange udflyjende unger, der overlever det første år. Kluijver (1951) fandt at 13,6% af et års ungeproduktion var til stede i området den efterfølgende ynglesæson, mens Bulmer & Perrins (1973) regner sig frem til, at 22% må være til stede.

I henhold til vor overlevelseskurve var ca. 15% i live den næste ynglesæson. Forsøger man på baggrund af Kluijver (1951) og Bulmer & Perrins (1973) at konstruere det videre forløb af overlevelseskurven, får man især en divergens svarende til de ældre årgange (Fig. 3). Imidlertid er det kun de engelske data, der er publiceret således, at beregningerne kan foretages efter den samme fremgangsmåde som vor. I henhold til Perrins (1965) og Bulmer & Perrins (1973) synes der ikke at være tale om en forøget dødelighed blandt de ældste fugle. På overlevelseskurven forekommer ifølge Smith (1966) et tiltagende fald, når en alderssvækkelse af fuglene indtræder. At dette fald indtræder - svarende til fase III i vor undersøgelse - styrkes af, at kontroller af vor

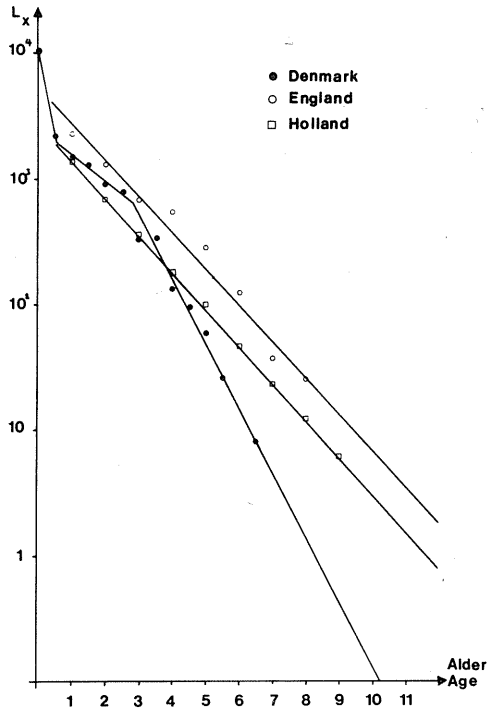


Fig. 3. Overlevelseskurve på semilogaritmisk skala for danske, engelske (Bulmer & Perrins 1973) og hollandske (Kluijver 1951) Musvitter.

Life-tables in semilogaritmisk scale in Danish, English (Bulmer & Perrins 1973) and Dutch (Kluijver 1951) Great Tits Parus major.

population er foretaget med halve års mellemrum og det faktum, at der i litteraturen bogstaveligt ikke omtales genmeldinger af Musvitter, der er mere end 8 år. Til fordel for Bulmer & Perrins data taler en bedre repræsentation blandt de ældste årgange samt et mangeårigt forudgående ringmærkningsarbejde, der skulle give hver årgang lige stor chance for at blive repræsenteret.

Fejlkilder

Navnlig to forhold ved den anvendte fremgangsmåde er diskutabile: For det første beregningen af JUV/AD ratio og dernæst de to hypoteser.

JUV/AD ratio

Først og fremmest må man overveje om fangstmetoderne giver repræsentative stikprøver af populationen. Netfangst af fugle i skovbunden giver erfaringsmæssigt en højere

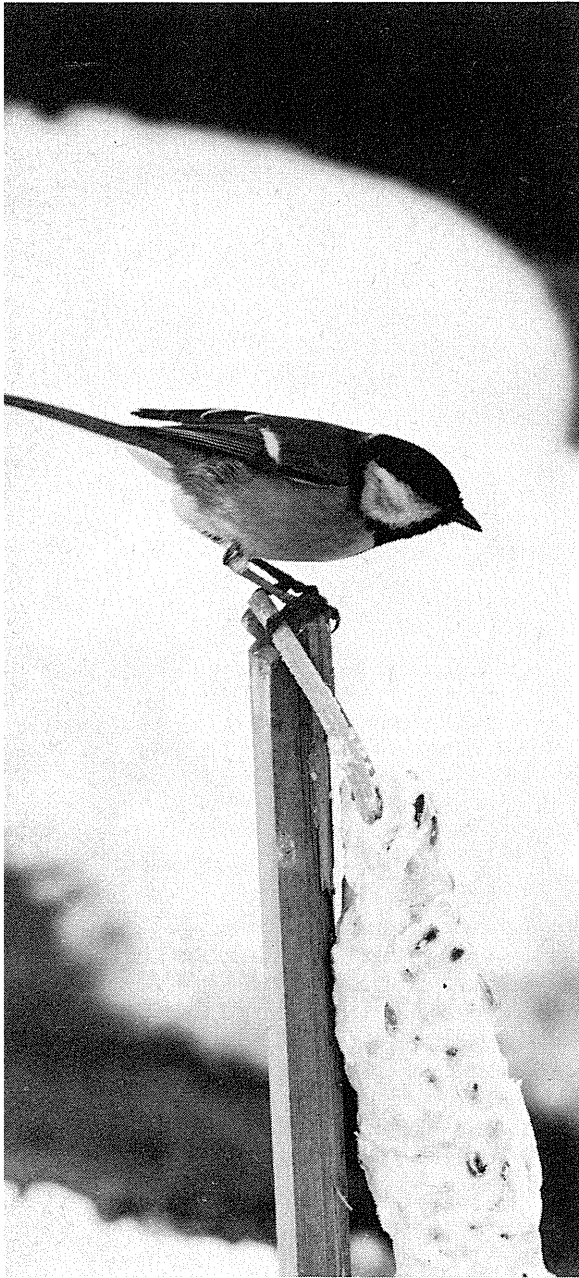


Foto: Morten Strange.

JUV/AD ratio end forventet. Dette skal ses i sammenhæng med, at ungfuglene færdes flokkevis i skovbunden (Lack 1966), og hvor ungfuglene fouragerer skal man naturligvis forvente, at fange relativt flere juvenile end adulte fugle. De gamle fugle er mere stedbundne og knyttet til et bestemt område og

kasse (Kluijver 1951) og derfor nok lettere at registrere ved gennemgang af kasserne om natten.

De unge fugle flytter mere rundt og passerer ud og ind af et område, og i løbet af en sæson vil antallet af juv, der har været i området være betydeligt større end antallet af adulte fugle. Beregningsformen for JUV/AD ratio tager imidlertid højde for disse forhold, idet hver fangstdag betragtes som en stikprøve af populationen, og selv om de adulte fugle registreres flere gange, tælles de således med hver gang.

Kombinationen af netfangst og aftengennemgang skulle således være god, idet de to aldersgrupper tilgodeses ved hver sin fangstmetode. 472 registreringer er sket ved netfangst og 2156 er fra kassegennemgang.

En anden fejlkilde ved bestemmelsen af JUV/AD ratio er antagelsen om, at dødeligheden er den samme året rundt, idet anvendelsen af formelen $AD_{\frac{1}{2}} = AD_0 (1 - \frac{1}{2}q)$, forudsætter dette. Ifølge Dhondt (1971) synes dødeligheden at være konstant gennem vintermånederne. Slagsvold (1975) finder dog en øget dødelighed i forårsperioden, men på så sent et tidspunkt, at det ikke vil påvirke vore beregninger fra vintermånederne væsentligt.

Der kan ifølge Perrins (1965) forekomme meget store variationer i JUV/AD ratio mellem hver vintersæson, men man må formode, når ratio bestemmes på basis af 10 vintersæsoner, at det er en repræsentabel størrelse.

Når det er valgt at benytte ringmærkningstallene ved beregning af ratio frem for at bruge de i litteraturen beskrevne kendetegn for unge og gamle fugle (Svensson 1970), skyldes det, at vi ved kontrol af fugle med kendt alder ikke fandt, at vi kunne bruge metoden med tilstrækkelig sikkerhed.

De to hypoteser

Første hypotese postulerer sammenhængen mellem populationens aldersfordeling og aldersfordelingen ved sidste genmelding af fuglene. Man vil kunne indvende, at jo ældre en fugl bliver des større chance har den for at blive registreret. Imidlertid kan registreringen lige så godt finde sted tidligt i livet som sent. Chansen for at udtage en fugl ved stikprøve vil altid være én divideret med det antal fugle, man betragter. Når der indløber flere genmeldinger på en fugl, har man et bedre indtryk af hvor gammel den pågældende fugl er blevet,

og det bedste udtryk for levealderen er sidste registrering.

Anden hypotese postulerer, at aldersfordelingen blandt indfangne ikke-ringmærkede fugle er den samme som hos fugle med kendt alder ved 1. genmelding. Da registreringen af fuglene i vore undersøgelsesområder ikke har været 100%, er dette den bedste beregningsmåde. Hvis alle yngelfugle og unger havde været ringmærket, kunne man have betragtet alle nyttilkomne fugle som ungfugle.

Dødeligheden hos andre arter

Dødsraten er bestemt v.h.j.a. ringmærkning hos andre arter i Danmark. Dybbro (1977) fandt hos Fiskehejren *Ardea cinerea* en dødsrate på ca. 0,25. Paludan (1951) fandt hos Sølvmågen *Larus argentatus* en dødsrate på ca. 0,15 hos voksne fugle, og Olsson (1958) har fundet næsten tilsvarende værdier hos fenoskandinaviske Fiskehejrer og Sølvmåger og hos Musvågen *Buteo buteo* en dødsrate på ca. 0,20; hos Natugle *Strix aluco* 0,40.

Blandt mindre arter fandt Jørgensen (1976) hos Bjergvipstjerten *Motacilla cinerea* en dødsrate på 0,8. En anden trækfugl, Broget Fluesnapper *Ficedula hypoleuca*, som oven i købet tilbagelægger en større distance på trækket, har ifølge Haukioja (1969) en lavere dødsrate (0,63). Gulspurven *Emberiza citrinella*, hvis levevis i vinterhalvåret mere ligner Musvittens, har en dødsrate på 0,46. Den amerikanske Sangspurv *Melospiza melodia* er undersøgt af Johnston (1956), og overlevelseskurven har stor lighed med Musvittens, idet 80-85% af ungfuglene dør det første år, mens dødsraten de følgende er 0,43.

Det fremgår således, at der konstateres ret forskellige dødsrater hos de nævnte arter, og tilsyneladende er dødsraterne lavere hos de større arter end hos de mindre.

Andre anvendelsesområder

Princippet i ovennævnte metode synes også at kunne anvendes på ynglefugle, der i vintersæsonen trækker bort fra yngleområderne. Man kan således på forskellige træklokaliteter gennem Europa bestemme forholdet mellem juvenile og adulte fugle og derved udregne, hvor stor en del af yngleområdernes ungeproduktion, der er i live. En forudsætning er dog, at man kender artens reproduktionstal i yngleområdet.

Forfatterne retter en tak til alle, der har deltaget med indsamling af data til undersøgelsen, alle der har vist velvilje over for undersøgelsen og især til Zoologisk Museum, København, uden hvis ringmærkningsservice, det ikke ville have været muligt at gennemføre dette arbejde.

ENGLISH SUMMARY

Survival, mortality and longevity of Danish Great Tits *Parus major*

Life-tables were constructed on the basis of 11,421 ringed Great Tits at Ryslinge and Stenløse-Fangel, Funen, Denmark. A total of 10,123 was ringed as nestlings and 1,298 as juveniles or adults (Table 1). The frequency of recovery for the entire sample was 8.3% (Table 2).

The number of nestlings surviving their first six months was determined by JUV/AD ratio (r) during the winter. The age of the birds could be stated from 1,287 ringing records, whilst 1,341 birds of unknown age were distributed according to the JUV/AD ratio for all 1st recoveries of birds of known age (Table 3). According to these principles the JUV/AD ratio was found to be 1.04 (Table 4). The number of young birds still alive after half a year, indicated as $JUV_{1/2}$, could then be calculated by the following equations:

$$JUV_{1/2} = AD_{1/2} \cdot r$$

$$\text{and } AD_{1/2} = AD_0 \cdot (1 - 1/2q)$$

AD_0 being the number of adults in the breeding season, and $AD_{1/2}$ the number still alive the following winter, and q being the mortality rate. The mortality rate (q) was derived from the survival rate (p), $q = 1 - p$. The mean survival rate for adult birds trapped in winter is (using the data from Table 6) $195 \cdot 0.60 + 116.6 \cdot 0.61 + 71.4 \cdot 0.44 + 31.7 \cdot 0.27 + 16.5 \cdot 0.29/431.2 = 0.54$, $q = 0.46$ (since $p + q = 1$), and based on recoveries from the breeding season (Table 7) $82 \cdot 0.61 + 49.6 \cdot 0.37 + 25.3 \cdot 0.38/156.9 = 0.50$, $q = 0.50$. AD_0 was $10,123/3.80 = 2,664$, being total number of nestlings produced per adult bird (Table 5). The number of young birds still alive in the middle of the 1st winter was $JUV_{1/2} = 2,664 (1 - 1/2 \cdot 0.46) (1.04) = 2,133$, and in the following breeding season $JUV_1 = 2,664 \cdot 0.50 \cdot 1.09 = 1,450$

The cumulative survival rate $P_x = p_1 \cdot p_2 \cdot p_x$ must be applied in order to estimate number of surviving birds older than one year (Table 8). Dispersion concerning survival rate was calculated from Greenwood's estimate $s = P_x \cdot \sqrt{q_x/1_x}$, where 1_x is the number of tits recovered in the period $x - 1 - x$. The 95% confidence limits were calculated as $P_{x \pm 2s}$.

Fig. 1 shows a graphic representation of the life-table with linear scale, and Fig. 2 with semilogarithmic scale. Mortality was high during the first months (phase 1), but from an age of six months until the third year, a more stable period seemed to follow (phase 2), whereas mortality increased from the third year of life, probably because the birds become weak (phase 3). The average life time was found to be 7½ months (Table 9). Table 11 compares mortalities from various European countries, which agree reasonably well notwithstanding differences in habitats and climate.

The results were checked by calculating the expected reproduction from the number of surviving adults in the life-table (Table 10). A total of 10,123 fledglings was supposed to produce 12,004 new young, a deviation of about 20% from the present study, which probably could be explained by random variation, and the suggestion of Bulmer & Perrins (1973) that one third of young males failed to find a mate.

JUV/AD ratio in winter could also be controlled by the life-table. According to the table the ratio should be 0.88. Trapping method and seasonal variation might explain the difference from our 1.04.

Fig. 3 compares results from Denmark, England and Holland. The English results gave no differences in mortality during the life time, contrary to our findings from Funen. A more continuous and even representation of all age groups in the English sample accounts for the English results. Our findings, however, seem justified by frequent controls and the fact that no Great Tit older than 10 years could be found in the literature.

LITTERATUR

- Bonnewie, O., E. Juhl, B. Andersen og P. Winkel, 1971: Overlevelsmodeller i klinisk forskning. - Ugeskrift for læger 133: 1859-1864.
- Bulmer, M. G. and C. M. Perrins, 1973: Mortality in the Great Tit *Parus major* - Ibis 115: 277-281.
- Dhondt, A. A., 1971: The regulation of numbers in Belgian populations of Great Tits. - Dynamics of Populations, Pudoc, Wageningen: 538-539.
- Dhondt, A. A. and Hublé J. 1969: Fledging date and sex in relation to dispersal in young Great Tits. - Bird Study 15: 127-134.
- Dybbro, T. 1977: »Fiskehejren«. Skarvs ornitologiske serie, København.
- Frederiksen, K. S., M. Jensen, E. H. Larsen og V. H. Larsen, 1972: Nogle data til belysning af yngletidspunkt og kuldstørrelser hos mejser (*Paridae*). - Dansk orn. Foren. Tidsskr. 66: 73-85.
- Haldane, J. B. S., 1955: The Calculation of Mortality Rates from Ringing Data. Acta XI Congr. Int. Orn. 1954: 454-458.
- Hansen, K., 1978: Træk og spredning hos danske Musvit *Parus major*. - Dansk orn. Foren. Tidsskr. 72: 97-104.
- Haukioja, E., 1969: Mortality rates of some Finnish Passerines. - Ornis Fenn. 46: 171-178.
- Johnston, R. F., 1956: Population structure in Salt Marsh Sparrows part II: density, age structure and maintenance. - Condor 58: 259-272.
- Jørgensen, O. H., 1976: Migration and aspects of population dynamics in the Grey Wagtail *Motacilla cinerea*. - Ornis Scand. 7: 13-20.
- Kluijver, H. N., 1951: The Population Ecology of the Great Tit *Parus m. major* L. - Ardea 39: 1-135.
- Lack, D., 1951: Population Ecology in Birds. - Proc. X Int. Orn. Congr. Uppsala: 409-448.
- Lack, D., 1966: The Great Tit in Wytham, mortality at different times of year. - Population Studies of Birds, Oxford University Press: 58-79.
- Larsen, V. H., 1974: En analyse af yngleresultater hos mejser *Paridae* i Danmark. - Dansk Orn. Foren. Tidsskr. 68: 49-62.
- Olsson, V., 1958: Dispersal, Migration, Longevity and Death Causes of *Strix aluco*, *Buteo buteo*, *Ardea cinerea* and *Larus argentatus*. - Acta Vertebratica 1: 158-190.
- Paludan, K., 1951: Contribution to the breeding biology of *Larus argentatus* and *Larus fuscus*. - Vindensk. Medd. Dansk. naturh. Foren. 114: 104-123.
- Perrins, C. M., 1965: Population fluctuations and clutch-size in the Great Tit, *Parus major*. - J. animal Ecol. 34: 601-647.
- Pielou, E. C., 1977: Life Tables. In: Mathematical Ecology. - John Wiley & Sons, New York.
- Plattner, J. und Sutter, E., 1947: Ergebnisse der Meisen und der Kleiberberingung in der Schweiz (1929 - 41). - Ornith. Beob. 44: 1-35.
- Slagsvold, T., 1975: Critical period for regulation of Great Tit (*Parus major* L) and Blue Tit (*Parus caeruleus* L) populations. - Norw. J. Zool. 23: 67-88.
- Smith, R. L., 1966: Relations within a Population. Ecology and Field Biology. Harper & Row, New York: 347-351.
- Svensson, L., 1970: Identification Guide to European Passerines. - Naturhistoriska Riksmuseet, Stockholm.

Manuskriptet modtaget 13. september 1979

Forfatterens adresser:
KSF, Åbyskovvænget 2, 5881 Skårup
VHL Blåbærvej 19, 5260 Odense