

Aus der Schweizerischen Vogelwarte Sempach

## Das jahres- und tageszeitliche Zugmuster von Kurz- und Langstreckenziehern nach Beobachtungen auf den Alpenpässen Cou/Bretolet (Wallis)<sup>1</sup>

von VOLKER DORKA, Walddorf

### INHALT

Einleitung . . . . .	166
Zur Darstellung und Beurteilung von lokal ermittelten Zugmustern . . . . .	171
Die Zugmuster der auf Cou/Bretolet durchziehenden Ammern mit Bemerkungen zu weiteren europäischen <i>Emberiza</i> -Arten . . . . .	173
1. Ortolan <i>Emberiza hortulana</i> . . . . .	174
2. Rohrammer <i>Emberiza schoeniclus</i> . . . . .	177
3. Goldammer <i>Emberiza citrinella</i> . . . . .	180
4. Zippammer <i>Emberiza cia</i> . . . . .	180
5. Zaunammer <i>Emberiza cirlus</i> . . . . .	182
6. Grauammer <i>Emberiza calandra</i> . . . . .	182
7. Kappenammer <i>E. melanocephala</i> , Weidenammer <i>E. aureola</i> , Waldammer <i>E. rustica</i> und Zwergammer <i>E. pusilla</i> . . . . .	183
Zum Zugmuster einiger weiterer Oscines nach Beobachtungen auf Cou/Bretolet . . . . .	184
1. Lerchen — Alaudidae . . . . .	184
2. Schwalben — Hirundinidae . . . . .	184
3. Pieper und Stelzen — Motacillidae . . . . .	185
4. Würger — Laniidae . . . . .	185
5. Heckenbraunelle <i>Prunella modularis</i> . . . . .	186
6. Fliegenschnäpperverwandte — Muscicapidae Laubsänger <i>Phylloscopus</i> und Goldhähnchen <i>Regulus</i> . . . . .	186
Fliegenschnäpper — Muscicapinae . . . . .	190
Drosselartige — Turdinae . . . . .	191
7. Finkenvögel — Carduelinae und Fringillinae . . . . .	197
8. Star <i>Sturnus vulgaris</i> . . . . .	200
9. Pirol <i>Oriolus oriolus</i> . . . . .	200
Das jahres- und tageszeitliche Zugmuster bei ausgeprägten und wenig ausgeprägten Zugvögeln . . . . .	201
Diskussion der Ergebnisse . . . . .	205
1. Beziehungen zwischen Nahrungsökologie und Zugmuster bei Kurzstrecken- ziehern . . . . .	205
2. Biotoppräferenzen als Ausdruck von Häufigkeitsverteilungen im Zugmuster . . . . .	208
3. Der Nachtzug und seine biologische Bedeutung . . . . .	209
a) Bemerkungen zur Nachtaktivität als solcher bei nächtlich ziehenden Sing- vögeln . . . . .	210
b) Zur biologischen Bedeutung des Nachtzuges . . . . .	211
Zusammenfassung . . . . .	216
Summary . . . . .	217
Literatur . . . . .	219

<sup>1</sup> Das Zusammentragen und die Bearbeitung des Beobachtungsmaterials wurde durch einen Beitrag des Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung an die Schweizerische Vogelwarte Sempach ermöglicht. — Die Veröffentlichung der Arbeit hat die Schweizerische Stiftung für alpine Forschung durch einen namhaften Druckkostenbeitrag erleichtert.

## Einleitung

Schon kurz nach Beginn der planmässigen Beringungs- und Beobachtungstätigkeit der alpinen Vogelzugstation auf den Pässen Cou und Bretolet kristallisierten sich drei grosse Vorzüge gegenüber Herbstzugbeobachtungen in tieferen Lagen (vor allem Mittelland und Jura) heraus, nämlich: 1. leichte Unterscheidbarkeit von Strich- und Zugbewegungen bei Teilziehern, 2. besondere Eignung für das Erfassen weiträumiger Bewegungen von Invasionsvogelarten und 3. gute Möglichkeiten der Einblicknahme in das ungestörte Verhalten von Nachtziehern (GLUTZ 1960). Nach Abschluss der ersten Beobachtungsperiode zeigten sich deutliche Unterschiede zu den Nachtzugbeobachtungen an Leuchtfeuern, die wohl darauf zurückzuführen sind, dass Cou/Bretolet, von Ausnahmen abgesehen, nachts nur von typischen Nachtziehern überflogen wird, während an den Meeresküsten nachts auch mehr oder weniger ausgeprägte Tagzieher, die auf hoher See von der Dämmerung überrascht wurden, eintreffen oder rastende Vögel vom Lichtschein der Leuchtfeuer angezogen werden können. Weiter ziehen durch die örtlich hohe Lage viele Arten relativ bodennah, so dass etwa das Zugbild stumm fliegender Nachtzügler durch Netzfänge aktiv ziehender Individuen erhellt werden kann (vgl. etwa BRUDERER 1966). Dies wäre in der Ebene, wo sich der Zug durchweg viel höher über Grund abwickelt, nicht möglich.

Bei der Planung dieser Arbeit lag das Schwergewicht zunächst ganz auf dem Nachtzugeschehen, das am ehesten durch seine Unterschiedlichkeit gegenüber bisherigen Küstenfeststellungen zur Darstellung verlockte. Gleichzeitig erschien es reizvoll, eine Gruppe nah verwandter Arten mit unterschiedlichem Zugverhalten vergleichend zu bearbeiten; die Wahl fiel auf die Ammern. Die Cou/Bretolet überfliegenden Arten enthalten neben einem Nachtzieher (Ortolan) weitere Arten, die sich in ihrem Zugverhalten untereinander nochmals deutlich unterscheiden. Bei der näheren Bearbeitung dieses Materials ergaben sich schliesslich Gesichtspunkte, die eine Erweiterung des Rahmens geraten erscheinen liessen. So möchte nun die vorliegende Arbeit das Zugmuster einer Art, d. h. phänologische Zugfeststellungen, mit ökologischen und physiologischen Gegebenheiten des Zugvogels in Beziehung bringen, wobei Ergebnisse im Zusammenhang mit dem Nachtzug oft betont behandelt werden. Da das Material nicht besonders unter dem Aspekt dieser Arbeit gesammelt und anfänglich eher tastend eine Arbeitsbasis zu schaffen versucht wurde, ist es z. T. recht heterogen und oft für die versuchte Deutung noch zu gering und unsicher. Die Arbeit soll daher vor allem auch dazu anregen, durch gerichtetes Sammeln von Daten offenen Fragen weiter nachzugehen.

### *Hinweise zum Material und zur Methodik der Beobachtung*

Der Frage, ob Beobachtungen an dermassen exponiert liegenden Stellen wie Alpenpässen für ein allgemeineres Zugeschehen repräsentativ sind, gehen SUTTER (1955), DE CROUSAZ (1961) und VUILLEUMIER (1963) nach. Die zeitweise starken Konzentrationen von Vogelzug auf Cou/Bretolet werden hierbei bisher auf eine Leitlinienwirkung des Alpennordrandes zurückgeführt, wobei diese Leitlinienwirkung einmal direkt für die vom Norden oder Nordosten anfliegenden Zugvögel angenommen wird und zum andern auch für Vögel, die etwa durch eine Ostverdriftung durch starken Wind ebenfalls von der Kette des Berner Oberlandes abgefangen werden, um dann in SW-Richtung wieder «abzuffliessen». Zur Windverdriftung siehe etwa auch LACK (1963). Da vorliegende Arbeit zum Alpenzug

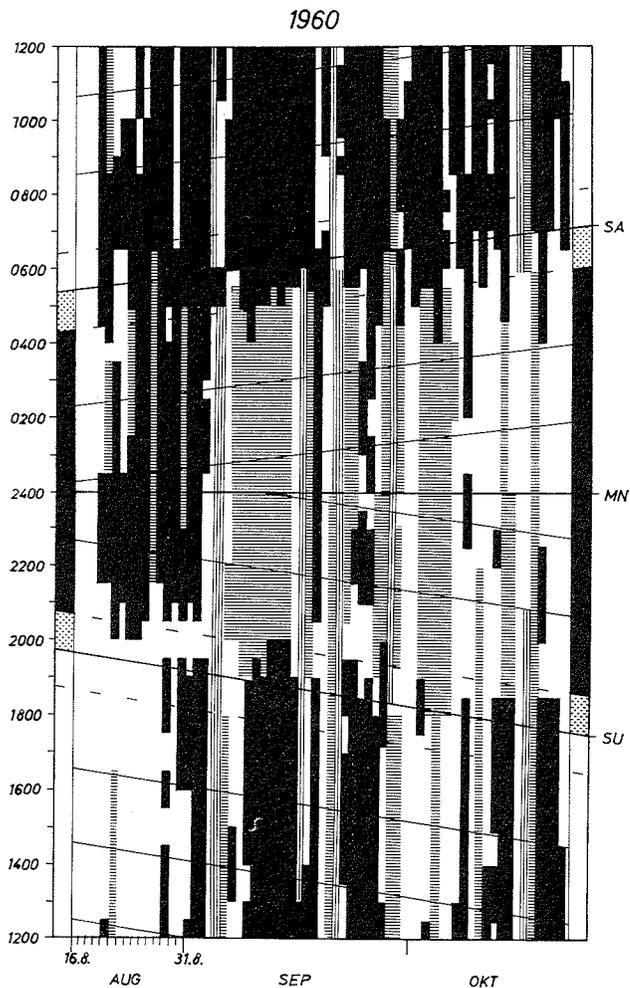


ABB. 1. Beobachtungsaktivität auf Cou-Bretolet im Herbst 1960. Signaturen: *schwarz* = durchgehende Beobachtung; *quer schraffiert* = Beobachtung stichprobenweise (mind.  $\frac{1}{4}$  Stunde auf 1 Stunde) bei gutem Zugwetter; *längs schraffiert* = ebenso, aber bei ungünstigem Zugwetter; *weiss* = keine Beobachtung, ohne Rücksicht auf die herrschenden Witterungsverhältnisse. — Die *Ordinate* ist Tageszeitachse mit Stundeneinteilung; der schwarze Balken bezeichnet die Nachtzeit, die von einer Stunde nach Sonnenuntergang bis eine Stunde vor Sonnenaufgang gerechnet wird. SA und SU geben den theoretischen Zeitpunkt von Sonnenuntergang resp. Sonnenuntergang an; MN bezeichnet die Mitternachtslinie. Die *Abszisse* ist Jahreszeitachse mit Tageseinteilung entsprechend den Datumsangaben. (Die Abb. 1—3 sowie alle Diagramme zur jahres- und tageszeitlichen Häufigkeitsverteilung sind nach diesem Muster angelegt.)

allgemein keine quantitativen Angaben machen will, spielen solche für ein weiträumiges Zugeschehen über den Alpen sonst nicht zu generalisierende Zugkonzentrationen keine ins Gewicht fallende Rolle.

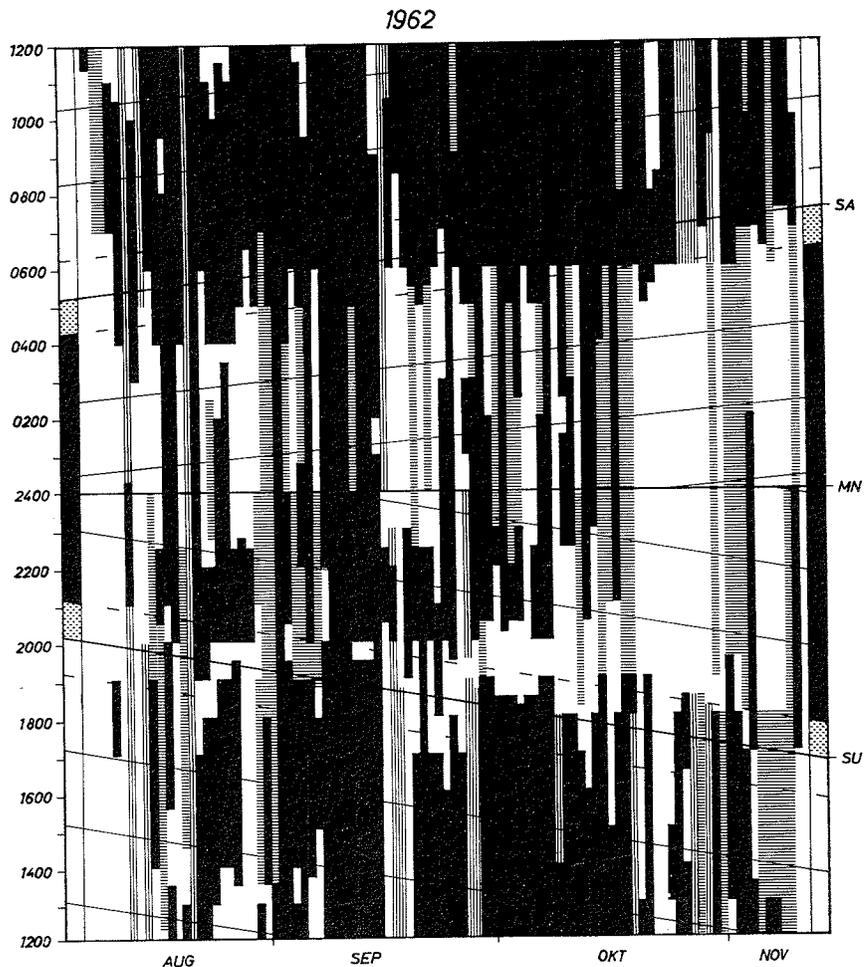


ABB. 2. Beobachtungsaktivität auf Cou-Bretolet im Herbst 1962. (Vgl. Angaben zu Abb. 1)

Die Beobachtungsdaten wurden von verschiedenen Beobachtern unmittelbar optisch und akustisch ermittelt; über allgemeine Beobachtungsmethoden und -verhältnisse auf Cou/Bretolet siehe etwa bei GODEL und DE CROUSAZ (1958) und DE CROUSAZ (1961). Zum Verständnis der Beobachtungszahlen muss noch folgendes bemerkt werden. Vom regelmässig besetzten Beobachtungsposten aus wird nur ein kleiner Teil des etwa 1150 m breiten Gesamtschnittes der beiden Pässe Cou und Bretolet erfasst. In der Regel macht diese Strecke je nach Beobachter, je nach Witterung und je nach der zu erfassenden Art im günstigsten Falle 150 bis 300 m aus. Dies bezieht sich in der vorliegenden Arbeit nur auf den Tag- und Nachtzug der verschiedenen Ammernarten, da für die übrigen Gruppen meist nur Fänglingszahlen ausgewertet wurden. Die Stimmfühlungs- und Zugrufe der *Emberiza*-Arten sind vergleichsweise leise und unauffällig (mit Ausnahme vielleicht der nächtlichen *Oortolan*rufe); weiter ist ihr Erscheinen in Passnähe ebenfalls vergleichsweise un-

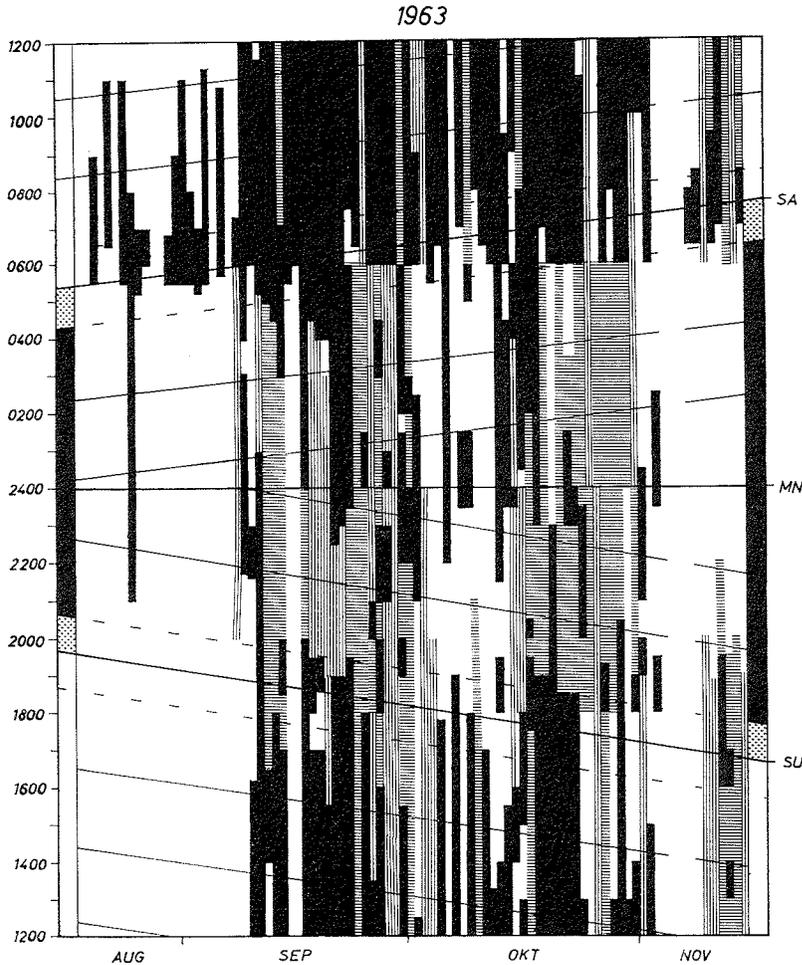


ABB. 3. Beobachtungsaktivität auf Cou-Bretolet im Herbst 1963. (Vgl. Angaben zu Abb. 1)

auffällig, da die meist nur einzeln oder zu wenigen auftauchenden Vögel oft durch die Blickfangwirkung spektakulärer Durchzügler, etwa dichte Flügeln von *Carduelis*-Arten oder auffällig rufende Finken, Stelzen, Pieper u. a., leicht übersehen werden können. Damit stellen die Zahlenangaben nichts weiter als kleine Stichproben der wirklichen, auf der ganzen Passbreite durchgezogenen Vögel dar und sind nur in einer *relativ* vergleichenden Betrachtung von Aussagewert. Wenn beispielsweise für die Rohrammer an einer Stelle eine Tagesdurchzugszahl von 10 Vögeln angegeben wird, so liegt die Zahl der insgesamt über Cou/Bretolet durchgezogenen Individuen mit Sicherheit mindestens bei einer Grössenordnung von 50 und kann im ungünstigsten Fall mehr als 200 betragen. Weiter ist etwa beim Ortolan *Emberiza hortulana* zu beachten, dass die Nachtfeststellungen fast ausschliesslich akustisch erfolgen, während tagsüber vorwiegend visuell beobachtet wird. In Abb. 7 werden die Tag- und Nachtzuganteile quantitativ verglichen.

Hierbei sollen keine absoluten Verhältniszahlen, sondern lediglich Tendenzen gezeigt werden. Der wirkliche Anteil des Nachtzuges am Gesamtzug liegt wohl noch höher als in den Diagrammen zum Ausdruck kommt, da die kleine Zahl von Tagziehern ungleich vollständiger erfasst wird als die grosse Zahl der Nachtzieher. Besondere technische Hilfsmittel zum Erfassen der Nachtzügler, wie etwa mit Verstärkern und Reflektoren gekoppelte Tonbandgeräte (GRABER & COCHRAN 1959, 1960), konnten bisher noch nicht benützt werden, und die Verwendung von starken Lichtquellen wurde bisher bewusst vermieden, um erst einen Einblick in vollkommen ungestörte Nachtzugverhältnisse zu erhalten.

Seit 1960 wurde eine täglich durchgehende, 24-stündige Beobachtungs- und Fangtätigkeit (vgl. Abb. 1, 2, 3) während des grössten Teils der Beobachtungssaison angestrebt. Witterungsunbillen und Beobachtermangel setzten diesem Ziel im Einzelfall beträchtliche Schranken. Tagzugbeobachtungen wurden in der Regel von mehreren Beobachtern gleichzeitig durchgeführt, die Nachtzugfeststellungen dagegen meist vom selben bzw. zwei Beobachtern während der halben Nacht oder durchgehend. Die nächtlichen Netzkontrollen erfolgten regelmässig in kurzen Abständen. Diese durchgehende Beobachtungsweise ist die einzige Möglichkeit, das Zuggeschehen der einzelnen Arten in seinen jahres- und tageszeitlichen Abwandlungen und Ausprägungen zu erfassen. SVÄRDSON (1953) bezeichnet diese Methode (für Ottenby) als die beste, aber ermüdend und zeitraubend. Hierin liegen ihre Schwächen; lange Beobachtungsperioden desselben Beobachters verursachen ein Nachlassen der Konzentration, häufiger Beobachterwechsel (soweit überhaupt möglich) erhöht den subjektiven Fehler. Durch Zusammenfassen verschiedener Jahre wurde versucht, solche, das Zugbild einer Art zufällig abwandelnde Veränderliche auszugleichen (HYLBOM 1950).

Ohne die grosszügige Bewilligung von Mitteln durch den *Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung* über die *Schweizerische Vogelwarte Sempach* sowie durch die *Schweizerische Stiftung für alpine Forschung* hätte vorliegende Arbeit nicht abgeschlossen werden können; hierfür bin ich sehr zu Dank verpflichtet. Ebenso wäre die Arbeit unmöglich gewesen, wenn nicht zahlreiche Beobachter, Helfer und Helferinnen in uneigennützigem Einsatz geholfen hätten, das Datenmaterial zusammenzutragen. Ihnen allen sei an dieser Stelle nochmals herzlich gedankt. Der Leiter der Schweizerischen Vogelwarte, Herr Dr. ALFRED SCHIFFERLI, stellte mir für einen Teil der Bearbeitung in liebenswürdiger und grosszügigster Weise einen Arbeitsplatz und die Bibliothek in der Vogelwarte Sempach zur Verfügung; hierfür möchte ich ihm ebenfalls recht herzlich danken. Herr Dr. ERNST SUTTER, Naturhistorisches Museum Basel, als Redaktor, erwies mir grosses Entgegenkommen und Geduld bei den Drucklegungsarbeiten. Herr Dr. BORIS STEGMANN, Leningrad (UdSSR), übermittelte mir in dankenswerter Weise seine Beobachtungen und solche von Fräulein I. NEUFELD, Herrn Prof. Dr. L. PORTENKO und Herrn Dr. K. JUDIN über das tageszeitliche Zugverhalten einiger Ammern-Arten in Sibirien; ebenso Herr Prof. Dr. H. JOHANSEN, Nordmarken (Dänemark). Herrn Dr. EBERHARD GWINNER, Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie Erling-Andechs, danke ich herzlich für förderliche Diskussion, sachdienliche Mitteilungen und eine kritische Manuskriptdurchsicht. Ebenso möchte ich Herrn FRITZ-BERND LUDSCHER, Laupheim, für seine unermüdliche und selbstlose Arbeit beim Druckfertigzeichnen der Diagramme sehr herzlich danken. Besonders möchte ich weiter Herrn HELMUT KLEIN und seiner Frau ROSE, Wurmlingen, für ihre liebenswerte und unkomplizierte Hilfe in vieler Hinsicht danken. Fräulein RICKY DUNN (USA) fertigte mir mit bereitwilliger Liebenswürdigkeit das englische Summary an. Schliesslich habe ich Herrn Dr. URS GLUTZ VON BLOTZHEIM, Vogelwarte Sempach, in ganz besonderer Weise zu danken. Von Beginn bis zur Manuskriptabfassung war er mit förderlichen Diskussionsbeiträgen und immerwährender, oft weitgehender Hilfsbereitschaft derjenige, dessen ansteckende Begeisterungsfähigkeit den ersten Anstoss zu dieser Arbeit gab und diese schliesslich auch zum Abschluss brachte.

## Zur Darstellung und Beurteilung von lokal ermittelten Zugmustern

### *Zu beachtende, spezifisch örtliche Besonderheiten*

Wie schon in der Einleitung erwähnt, stellen die Zahlenangaben, die für die Diagramme verwendet werden, nur Bruchteile des wirklichen Durchzuges über die Gesamtbreite der beiden Pässe Cou und Bretolet dar und sollen nur die relativen Verhältnisse wiedergeben. Da die einzelnen Arten unterschiedliches Verhalten bezüglich Flughöhe, Konstanz der Flughöhe, Zugvergesellschaftung, Zugzeit u. a. zeigen, muss praktisch für jede Art einzeln der Aussagewert der Frequenzdiagramme abgewogen werden.

Für die Darstellung des Ammernzuges wurden fast ausschliesslich Beobachtungsdaten verwendet, während den Diagrammen der übrigen Arten der Handlichkeit halber mehr oder weniger ausschliesslich Fangdaten zugrunde liegen, so weit diese dem Erscheinungsbild dieser Arten auf Cou/Bretolet entsprechen. Da auch die Fangwahrscheinlichkeit z. T. von Art zu Art recht verschieden ist, muss auch hier von Fall zu Fall beurteilt werden, inwieweit der damit repräsentierte Durchzug den wirklichen Verhältnissen entspricht. Im Extremfall könnte das alleinige Verwenden von Beobachtungs- bzw. Fangdaten ein den wirklichen Verhältnissen diametral entgegengesetztes Bild ergeben. So kann etwa das Zugmuster des Braunkehlchens *Saxicola rubetra*, das mehr oder weniger stumm und hauptsächlich nachts durchzieht, praktisch nur durch den Fang ermittelt werden. Bei Feldlerche *Alauda arvensis* oder Ortolan *Emberiza hortulana* dagegen würden die Fangdaten allein einen völlig falschen Eindruck von der tageszeitlichen Verteilung erwecken. So wird die Feldlerche fast ausschliesslich nachts gefangen, obwohl die tagsüber durchziehenden Vögel mindestens den gleichen, wenn nicht den weit grösseren Anteil ausmachen. Der Ortolan hingegen würde bei einer ausschliesslichen Beurteilung der 98 Tagesfänge gegenüber einem einzigen Nachtfang als reiner Tagzieher eingestuft werden, obwohl er zu einem grossen, wenn nicht zum grössten Teil Nachtzieher ist. In beiden Fällen wird diese Diskrepanz zwischen wirklicher Zugverteilung und der durch Fänglinge vorgetäuschten dadurch verursacht, dass die Arten ihre Flughöhe über Grund im Verlaufe der täglichen Zugzeit in bestimmter Weise ändern. Die nächtlich ziehenden Feldlerchen zeigen den sonst seltenen Fall des Höhergehens bei Beginn der Morgendämmerung; damit sinkt die Fangwahrscheinlichkeit fast auf Null. Der Ortolan aber stellt den häufigeren Fall dar, bei dem nachts relativ hoch überhinfliegende Vögel bei Tagesanbruch mehr in Bodennähe ziehen und damit vermehrt in die Netze geraten.

An dieser Stelle sei noch eine weitere, möglicherweise stark durch die Methodik des Datensammelns und besondere Verhaltenseigentümlichkeiten mancher Arten bedingte Zugmustersausprägung besprochen. Bei einigen Nachtziehern ergibt sich durch ein um die Mitte der Dunkelzeit liegendes Minimum eine zweigipflige Häufigkeitsverteilung. Dazu gehören die Fliegenschnäpper *Ficedula hypoleuca* und *Muscicapa striata* (Abb. 26), weniger ausgeprägt der Gartenrotschwanz *Phoenicurus phoenicurus* (Abb. 27) und besonders deutlich der Ortolan *Emberiza hortulana* (Abb. 6). Vor allem im letzteren Fall kann diese Zweigipfligkeit nicht gänzlich auf Zufälligkeiten des Materials oder Beobachtungsartefakte zurückgeführt werden. Eine vielleicht mögliche Erklärung mag die Annahme bieten, dass sich ein Teil des mitternächtlichen Zuges regelmässig in grösseren Höhen abspielt als in der Zeit davor und danach. Dadurch würden Durchzügler um die Mitternacht akustisch und durch Netzstellungen weniger erfassbar. Sofern diese Deutung

zutrifft, müsste aber betont werden, dass nicht alle Arten in dieser Weise reagieren. So liegt etwa in den Diagrammen von Steinschmätzer *Oenanthe oenanthe*, Singdrossel *Turdus philomelos* und Rotkehlchen *Erithacus rubecula* eine eindeutige mitternächtliche Häufung der Fangzahlen vor, was auch dem Bild der allgemein für Nachtzügler gefundenen Häufigkeitsverteilung entspricht (siehe etwa SUTTER 1957, LOWERY & NEWMAN 1955). Diese Arten würden also in ähnlicher Flughöhe während der ganzen Nacht überwegfliegen (siehe hierzu MYRES 1964, ähnliche Deutungen bzw. Feststellungen beim Drossel-Zug auf den Shetlandinseln).

Eine ganze Anzahl der Diagramme zeigt eine auffällige Häufung von Beobachtungen oder Fänglingen in der Zeit um Sonnenaufgang (SA) herum. Die Hauptursache hierfür dürfte der morgendliche Dämmerungseinfall von Nachtzählern sein (Fitis, Sommergoldhähnchen, Singdrossel), das Herabmindern der Flughöhe bei zunehmender Helligkeit (Ortolan, Zippammer, Heckenbraunelle) oder das Einsetzen von Zugbewegungen mit den ersten Morgenstunden bei Arten, die den Flug über offenem Gelände vermeiden und in Bodennähe bleiben (Wintergoldhähnchen, Zilpzalp).

Die Zeitspanne von Sonnenuntergang bis zum Einsetzen des ersten starken Durchzuges ist bei den einzelnen Arten unterschiedlich gross. Der Ortolan und die Fliegenschnäpper treffen etwa ein Stunde nach Sonnenuntergang verstärkt auf Bretolet ein, die Sommergoldhähnchenfänge häufen sich dagegen erst deutlich etwa 3 Stunden nach Sonnenuntergang. Diese Unterschiede könnten zum Ausdruck bringen: Verschiedene Aufbruchszeiten, unterschiedlich weit entfernte, nächste günstige Tagesrastplätze oder unterschiedliche Fluggeschwindigkeiten.

In den Diagrammen der Amsel *Turdus merula* und der Misteldrossel *Turdus viscivorus* treten jeweils isoliert um Sonnenuntergang herum einige Fänglinge auf. Diese sind wohl nicht als Ausdruck von Dämmerungszug zu interpretieren, sondern eher als Schlafplatzflüge, wie sie vor allem für die Amsel typisch sind.

#### *Allgemeinere Gesichtspunkte zur Ortsspezifität des Zugmusters*

Ausgeprägte Zugvogelarten, d. h. Arten, bei denen Brutareal und Überwinterungsgebiet weit auseinanderliegen, zeigen meist ein recht einheitliches Zugmuster, während sich bei weniger zuggeneigten Arten, deren Brutgebiet und Überwinterungsgebiet näher zusammenrücken, verschiedene, mehr oder weniger populationspezifische Zugmuster ausbilden können. Das bedeutet, dass Häufigkeitsverteilungen solcher Arten (z. B. Amsel *Turdus merula*, Wintergoldhähnchen *Regulus regulus*, Goldammer *Emberiza citrinella*) zunehmend eine Mittelung unterschiedlicher Reaktionen verschiedener Populationen zum Ausdruck bringen können, ihr Informationsgehalt nimmt ab.

Eine weitere Differenzierung im Zugverhalten solcher wenig zuggeneigten Arten kann schliesslich bis zur «Individualspezifität» innerhalb einer Population führen (das bekannteste Beispiel wohl *Melospiza melodia*, NICE 1937; vgl. auch ÖSTERLÖF 1966 für das Wintergoldhähnchen). Es bleibt bisher noch meist offen, wie es zu dieser «Individualspezifität» kommt, etwa durch einen genetisch festgelegten Polymorphismus bezüglich der Zugneigung oder etwa provoziert durch unterschiedliche Umweltverhältnisse (Witterung, Nahrungsangebot) in Kleinarealen innerhalb eines grösseren Populationsbereiches.

Wintergoldhähnchen *Regulus regulus*, Hausrotschwanz *Phoenicurus ochruros*, Zilpzalp *Phylloscopus collybita*, Amsel *Turdus merula*, Ring- und Misteldrossel *T. torquatus* und *T. viscivorus* erscheinen in den Diagrammen 20, 21, 27 und 33

als Dämmerungs- und Tagzieher (Misteldrossel). Bei allen Arten treten jedoch auch vereinzelt echte Nachtzügler auf. Diese wären möglicherweise in obigem Sinne als Herkömmlinge aus verschiedenen zugeneigten Populationen verständlich. Einen Hinweis hierzu könnte die Ringdrossel geben, bei der die nordische Rasse *T. t. torquatus* einen höheren Nachtfanganteil aufweist als die alpine Form *T. t. alpestris*. Das Zahlenmaterial hierzu ist leider noch sehr gering, doch scheint die Tendenz gegeben zu sein. Bei den Fänglingen 1962 und 1963 fallen von 8 Exemplaren *T. t. torquatus* allein 5 in die Nachtzeit zwischen einer Stunde nach Sonnenuntergang und einer Stunde vor Sonnenaufgang; bei *T. t. alpestris* beträgt das Verhältnis dagegen 7 (Nachtfänglinge): 37 (Tagfänglinge).

Über populationsspezifisches Zugverhalten siehe etwa SWARTH (1920, zit. bei SCHÜZ 1952) zu *Passerella iliaca*; ferner *Fringilla coelebs*, *Columba oenas* und *C. palumbus* (DE BONT 1947, zit. bei DORST 1962), *Junco oreganus* (WOLFSON 1942), *Zonotrichia leucophrys* (FARNER 1960), *Sturnus vulgaris* (zuletzt BERTHOLD 1964), u. a.

Weiter muss die Möglichkeit erwogen werden, dass sich das tageszeitliche Zugmuster einer Art auf dem Weg vom Brutgebiet ins Winterquartier verändert. Zur Erläuterung hierzu sei auf einige nordamerikanische Untersuchungen hingewiesen. So fanden ODUM (1960), ODUM, CONNELL & STODDARD (1961) u. a. eine Änderung des Modus der Reservefettspeicherung auf dem Weg vom Brutgebiet ins Winterquartier. Sie unterscheiden drei Kategorien:

1. Schwach ausgeprägte Zugvögel, die bei Zugbeginn kaum Reservefett gespeichert haben und nur kurze Wegstrecken zurücklegen. In den nacheinanderfolgenden Rastpausen werden die Mengen an gespeichertem Reservefett immer weiter erhöht bis zu einem mittleren Niveau. Im selben Masse werden dann auch die täglich zurückgelegten Zugstrecken erhöht.

2. Ebenfalls Kurzstrecken- oder Mittelstreckenflieger, die aber schon vor Beginn des Zuges ein mittleres Niveau an Reservefett erreichen und während der Zugpausen jeweils wieder bis zu diesem Niveau auffüllen, z. B. *Melospiza melodia*, *Carpodacus purpureus*, *Spizella arborea*.

3. Langstreckenzieher, die den Zug gleichfalls schon mit relativ hohen Reservefettspeichern beginnen. Vor langen Non-stop-Flügen bauen diese Arten dann extrem hohe Reservefettdepots auf (siehe hierzu auch CALDWELL, ODUM, MARSHALL 1963). Solche Arten sind zum Beispiel *Piranga olivacea* und der Kolibri *Archilochus colubris*.

Bei einer Änderung der Art und Weise der Reservefettspeicherung im Verlaufe der Zugperiode, wie etwa im 1. oder 3. Fall, kann sich in ähnlichem Umfang oft auch eine Änderung im tageszeitlichen Zugmuster je nach Lage des Bestimmungsortes zwischen Brutgebiet und Winterquartier ergeben. Vor allem könnten manche Arten dadurch einmal als Tagzieher auftreten und andernorts auch nachts ziehend angetroffen werden.

Im Augenblick noch ungeklärte Eigentümlichkeiten im Zugverhalten, wie sie auf Cou/Bretolet auftreten, liessen auch eine Deutung in dieser Richtung zu. Wir denken unter anderm an die hin und wieder vorkommenden Nachtfänge von *Anthus trivialis*, wobei diese Exemplare fast ausnahmslos bis 40% fetter bzw. schwerer sind als der Durchschnitt der Tagfänglinge (G. DE CROUSAZ 1961). Die Fakten sind jedoch noch so spärlich, dass eine Darstellung verfrüht wäre. Vgl. hierzu auch CURRY-LINDAHL (1963) und WARD (1963, 1964).

### Die Zugmuster der auf Cou/Bretolet durchziehenden Ammern mit kurzen Bemerkungen zu weiteren europäischen *Emberiza*-Arten

Auf den Pässen Cou und Bretolet ziehen sechs Arten der Gattung *Emberiza* durch: mehr oder weniger regelmässig und zahlreich Ortolan *E. hortulana*, Rohrammer *E. schoeniclus*, Goldammer *E. citrinella* und Zippammer *E. cia*, relativ spärlich und unregelmässig Zaunammer *E. cirrus* und Grauummer *E. calandra*. Keine dieser Arten wird in grösserer Anzahl gefangen. Für quantitative Angaben werden daher

fast ausschliesslich Beobachtungsdaten verwendet; zu deren Beurteilung siehe Seiten 168 f., 171.

#### 1. ORTOLAN *Emberiza hortulana* (Abb. 4, 5, 6, 7, 40, 41, 43)

Diese Art ist unter den Ammern der häufigste Durchzügler auf Cou/Bretolet. Die zu einem grossen Teil nachts durchziehenden Vögel können nur durch Registrieren der Zugrufe erfasst werden. Sie fliegen relativ niedrig und zeigen sich verhältnismässig ruffreudig, so dass beim Überhinfiegen meist 1—3 Zugrufe im akustisch erfassbaren Bereich des Beobachters liegen; weiter fliegen sie überwiegend einzeln oder in sehr lockeren Gruppen mit einem Individualabstand, der wohl meist über 20 m liegt. Dank dieser Verhaltenseigentümlichkeiten erscheint es statthaf, die sich hierbei ergebende Häufigkeitsverteilung als einigermaßen repräsentatives Bild der relativen Durchzugsdichte während der Nacht zu betrachten.

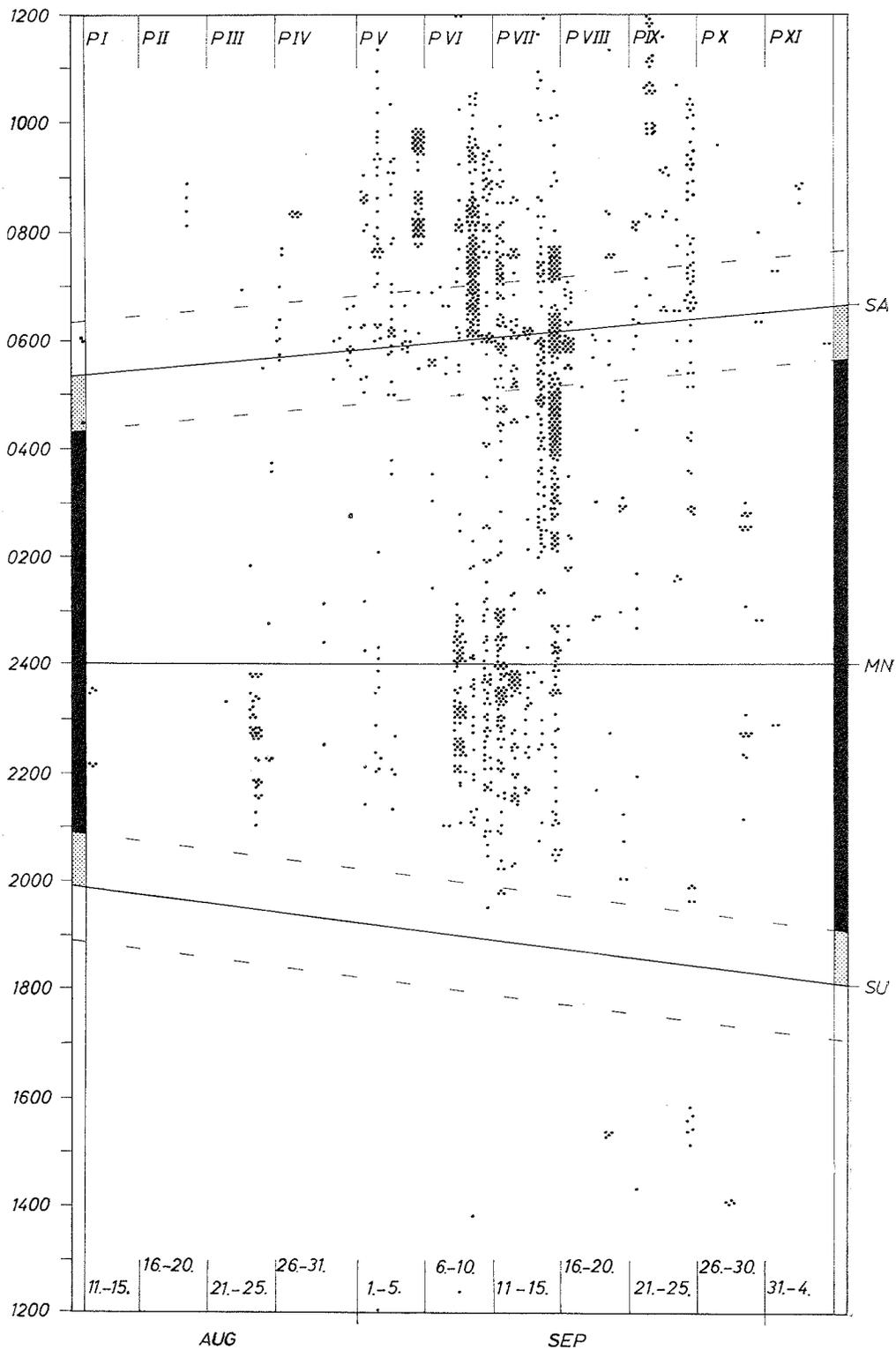
Für die Herkunft der Durchzügler gibt es keine direkten Hinweise. Die Vögel könnten zum grösseren Teil einheimische Brutvögel sein, da das Walliser Rhonetal mit seinen südlichen Seitentälern das schweizerische Hauptbrutgebiet darstellt und zum Teil im unmittelbaren Einzugsbereich des Col de Bretolet liegt (GÉROUDET in GLUTZ 1962, mit Verbreitungskarte). Ortolane gehören aber nicht nur zu den regelmässigen Herbstdurchzüglern der noch weiter nordöstlich gelegenen Pässe der Nordalpen (z. B. des etwa 60 km ENE gelegenen Hahnenmoospasses; RYCHNER und IMBODEN 1965), sondern überqueren — wie Beobachtungen über hell erleuchteten Städten zeigen — regelmässig und in grosser Zahl auch das zur Brutzeit praktisch ortolanfreie Mittelland. Deshalb dürfte wohl auch der grösste Teil der Bretolet überfliegenden Ortolane aus einem weiteren, europäischen Einzugsgebiet stammen (vgl. auch VAN BENEDEN 1950, SPAEPEN 1952, DIESELHORST, KUHK und POPP 1958, SCHUSTER 1960). Die Winterquartiere des Ortolans liegen südlich der Sahara (VOOUS 1962).

Das Einsetzen des Herbstzuges liegt für gewöhnlich schon vor dem jeweiligen Beginn der Beobachtungssaison um Anfang bis Mitte August. Die Durchzugsfrequenz scheint jedoch in dieser Zeit noch relativ gering zu bleiben; erst Anfang September nimmt sie merklich zu. Nach Abb. 5 passieren im Dreijahresdurchschnitt knapp drei Viertel aller herbstlichen Durchzügler vom 5.—20. September, oder weit über die Hälfte während der beiden ersten Septemberwochen. Der Zughöhepunkt liegt vor der Monatsmitte (im Dreijahresdurchschnitt zwischen dem 10. und 15. September; siehe auch Abb. 40). In der zweiten Hälfte September nimmt die Durchzugsfrequenz dann ziemlich schnell ab und der Zug klingt bis Ende der ersten Oktoberwoche vollends aus (spätestes Beobachtungsdatum ist der 16. Oktober 1958, VUILLEUMIER in GLUTZ 1962).

Etwa vom 5.—15. September, der Hauptdurchzugsperiode des Ortolans auf Cou/Bretolet, kann man hier an 17 Stunden des Tages ziehende Vögel dieser Art feststellen. Die ersten erscheinen in der Stunde nach Sonnenuntergang, dann dauert der Zug die ganze Nacht hindurch bis in die späten Vormittagsstunden hinein an; die letzten Vögel passieren um die Mittagszeit. Nachmittags beobachtet man nur ausnahmsweise Ortolane, meist rastende Individuen. Die Frequenz wäh-

---

ABB. 4. Ortolan *Emberiza hortulana*: Jahres- und tageszeitliche Häufigkeitsverteilung der Beobachtungsdaten auf den Pässen Cou-Bretolet durchziehender Vögel. Zahl der in den Jahren 1960, 1962 und 1963 erfassten Exemplare  $n = 1473$  (zur Aussage der Beobachtungszahlen vgl. S. 168 f.). Zur Darstellungsweise siehe unter Abb. 1.



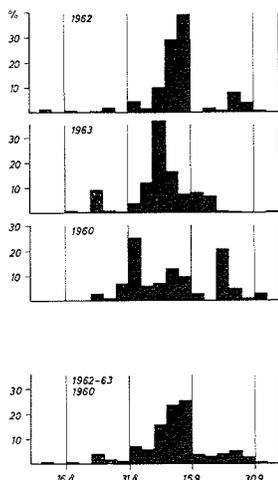
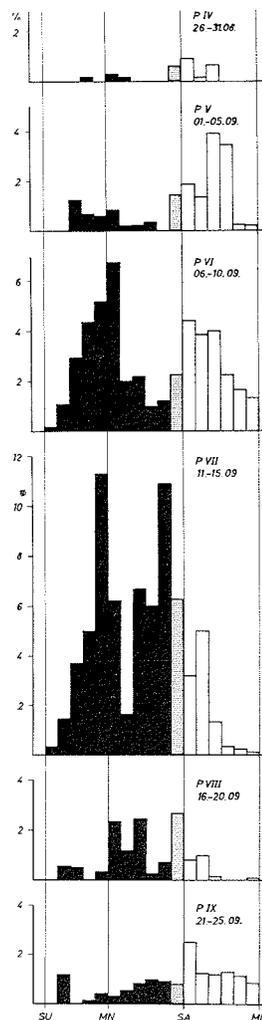


ABB. 5. Ortolan *Emberiza hortulana*: Jahreszeitliche Beobachtungshäufigkeit, dargestellt für die Jahre 1960, 1962 und 1963 sowie für alle drei Jahre zusammen, jeweils in 3-Tages-Abschnitten. Weit über die Hälfte aller Vögel zieht in der Zeit vom 1.—15. September durch (Bezugszahlen: 1960 208 Ex., 1962 795 Ex., 1963 470 Ex.).

ABB. 6. Ortolan *Emberiza hortulana*: Tageszeitliche Beobachtungshäufigkeit in 1-Stunden-Abschnitten für aufeinanderfolgende 5-Tages-Perioden (P IV — P IX jeweils entsprechend den Datumsangaben in Abb. 4). Bezugszahl ist die Gesamtzahl der Durchzügler (Abb. 4). Die Beobachtungszahlen sind auf die effektiv während der Einzelperioden geleisteten Beobachtungsstunden bezogen, wobei nur Perioden berücksichtigt sind, während derer mindestens 20 % der theoretisch möglichen Beobachtungszeit erreicht wurden. Man beachte die anscheinend gerichtete Veränderlichkeit der Tag- und Nachtzuganteile im Verlaufe der Zugseason. — Abkürzungen: MI = Mittag, MN = Mitternacht, SA = Sonnenaufgang, SU = Sonnenuntergang.



rend dieser 17 Zugstunden wechselt stark. In Ausnahmefällen werden 50 und mehr Vögel während einer Stunde registriert, die Regel sind aber nur 10—12 Durchzügler während der Gipfelstunden. Das in Abb. 41 wiedergegebene Bild kann als repräsentativ angesehen werden, da diese Periode in der Hauptzugzeit liegt und da während dieser Zeit von einer Beobachtergruppe annähernd Tag und Nacht durchbeobachtet wurde.

Anscheinend ein Charakteristikum der täglichen Häufigkeitsverteilung ist die in die Augen springende Zweigipfligkeit, wobei das erste Maximum in der Stunde

vor-Mitternacht erkennbar ist, während das zweite, durch eine dazwischenliegende Lücke deutlich vom ersten Höhepunkt getrennt, in der zweiten Stunde vor Sonnenaufgang liegt; in den frühen Vormittagsstunden nimmt die Frequenz weiterhin ab, nur zwei Stunden nach Sonnenaufgang scheint sie in einem kleinen «Tag-Maximum» nochmals kurz aufzufrischen; bis Mittag kommt der Zug dann ganz zum Stillstand.

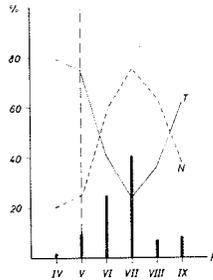


ABB. 7. Ortolan *Emberiza hortulana*: Anteile des Tagzuges (T, ausgezogene Linie) und des Nachtzuges (N, gestrichelte Linie) im Verlaufe der Zugperiode (Perioden IV bis IX, entsprechend Abb. 6). Die Balken geben die relative Zahl der Durchzügler pro Periode, bezogen auf den Gesamtdurchzug, an. Während der Hauptzugperiode P VII (11.—15. 9.) erreicht der Nachtzuganteil mit über 70 Prozent seinen Höhepunkt. Bis P V ist die Beobachtungsdichte gering (Strich-Punkt-Linie), der Kurvenverlauf in diesem Bereich daher weniger sicher. Es sollen hier nur die zum Ausdruck kommenden Tendenzen gezeigt werden, da der direkte quantitative Vergleich zwischen nächtlich und tagsüber gewonnenem Beobachtungsmaterial schwierig ist (vgl. S. 169). Auch sind die nächtlichen Beobachtungszahlen weniger gesichert als die tagsüber erhaltenen, da bei einem theoretisch erreichbaren Beobachtungszeit-Index von 1 in der Nacht nur der Wert 0,29 gegenüber 0,75 am Tage erreicht wurde.

In Abb. 6 wurde die tageszeitliche Zugverteilung jeweils noch einmal für die einzelnen, aufeinanderfolgenden Teilabschnitte der Zugperiode dargestellt. Hieraus zeichnen sich mehrere, möglicherweise charakteristische Tendenzen ab.

- a) Das tageszeitliche Zugspektrum scheint zu Beginn der Zugzeit noch recht begrenzt — nur an 7 Stunden des Tages wird Zug registriert; dies ist möglicherweise nicht nur Ausdruck der noch niedrigen Durchzugsfrequenz. Bei Erreichen des Zughöhepunktes in der Zeit vom 11.—15. September (P VII) sind dann 17 Stunden mit Zugaktivität belegt, wobei jedoch im Vergleich zu den vorausgegangenen Tagen (P VI) eine auffällige Konzentrierung auf die Zuggipfelstunden hin erfolgt, so dass die Randstunden nur noch unwesentlichen, schwachen Zug aufweisen.
- b) ist auffällig, wie zu Beginn der Zugzeit die Diagrammgipfel des Tagzuganteils weit in den Vormittag hineinreichen. In der Folgezeit werden sie nicht nur ausgeprägter, sondern rücken mit zunehmender Zugintensivierung dem Sonnenaufgang immer näher, um schliesslich in die Nacht hineinzuweichen.

## 2. ROHRAMMER *Emberiza schoeniclus* (Abb. 8, 9, 40, 41, 43)

*E. schoeniclus* ist die häufigste, tagsüber auf Cou/Bretolet durchziehende Ammernart, wird aber nur knapp halb so häufig wie der Ortolan beobachtet. Einige wenige Kontrollfänge deuten darauf hin, dass auch die Vögel dieser Art aus einem weiteren, europäischen Einzugsgebiet stammen und nicht etwa nur Brutvögel des

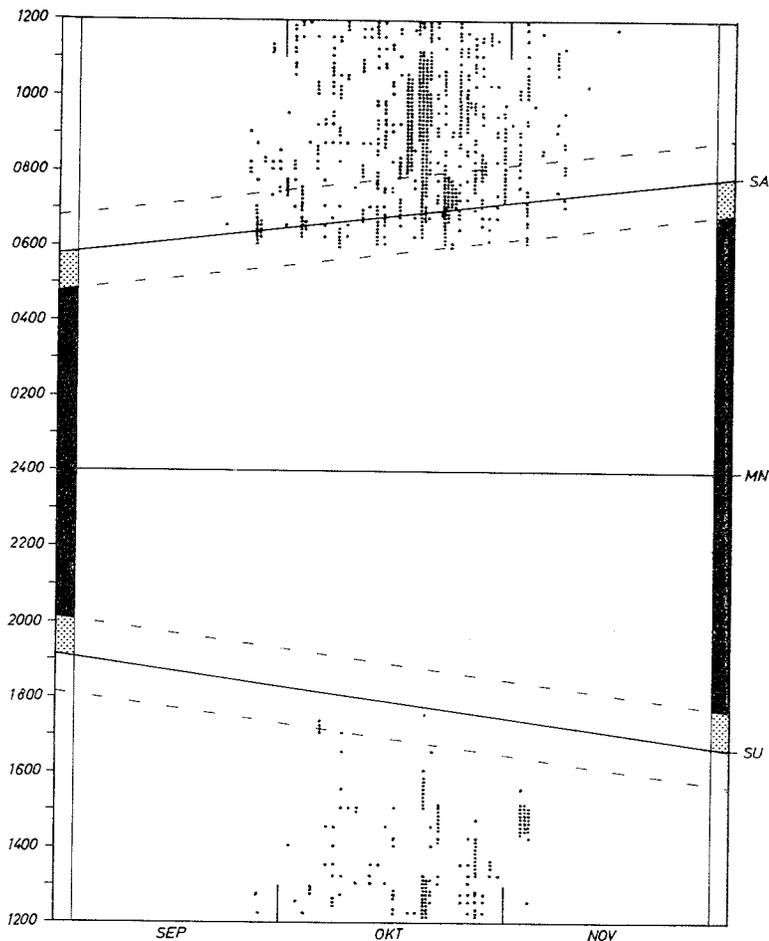
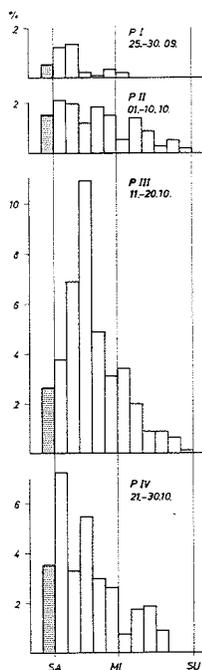
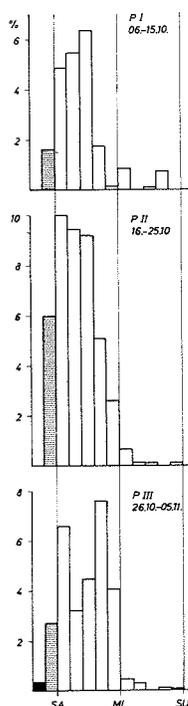
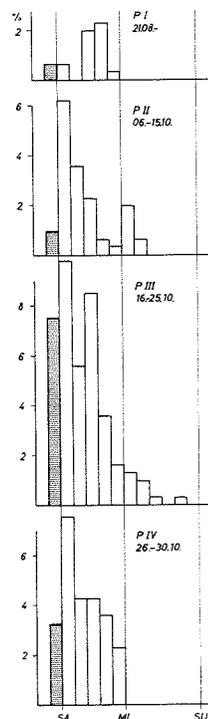


ABB. 8. Rohrammer *Emberiza schoeniclus*: Jahres- und tageszeitliche Häufigkeitsverteilung der Beobachtungsdaten ( $n = 919$ ) von 1959 bis 1963. Bis zum 25. Oktober wurde in allen der fünf ausgewerteten Jahre beobachtet; 1961 wurden die Beobachtungen am 28. Oktober und 1962/63 nach der ersten Novemberdekade abgeschlossen. Zur Darstellungsweise siehe unter Abb. 1.

unmittelbaren Einzugsgebietes (Rhônequertal) sind. Ferner zeigen die Ringfunde hier beringter Vögel, dass sich deren Überwinterungsgebiet bis in den Mittelmeerraum erstreckt (SCHIFFERLI 1961, 1963, 1965).

Die ersten Rohrammern zeigen sich auf Cou/Bretolet in der letzten Septemberwoche. Der Durchzug nimmt dann langsam, aber stetig zu und erreicht den Höhepunkt etwa in der Zeit vom 18. bis 23. Oktober. Die zweite Zughälfte wurde bisher nicht alljährlich vollständig erfasst. — An Spitzenzugtagen der Einzeljahre werden zwischen 30 und 90 Vögel notiert; sonst verläuft der Zug recht unauffällig, und nicht oft kommen je Beobachtungstag mehr als 10 Vögel durch (vgl. dazu S. 169).

ABB. 9. *Emberiza schoeniclus*ABB. 10. *Emberiza citrinella*ABB. 11. *Emberiza cia*

Tageszeitliche Beobachtungshäufigkeit in 1-Stunden-Abschnitten für aufeinanderfolgende 10-Tages-Perioden im Herbst. Abb. 9: Rohrammer *E. schoeniclus*, Bezugszahl  $n = 919$ . Abb. 10: Goldammer *E. citrinella*, Bezugszahl  $n = 799$ . Abb. 11: Zippamer *E. cia*, Bezugszahl  $n = 300$ .

Die Rohrammer wurde bisher ausschliesslich tagsüber ziehend festgestellt. Der Zug setzt in der Morgendämmerung in der ersten Stunde vor Sonnenaufgang ein und erreicht erst in der dritten Stunde nach Sonnenaufgang seinen täglichen Höhepunkt; dann fällt er merklich ab, behält aber in den späten Nachmittag hinein bis zwei Stunden vor Sonnenuntergang eine recht gleichmässige, immer noch nennenswerte Stärke bei. Nach diesem Zeitpunkt werden bis zum Sonnenuntergang nur noch vereinzelte Vögel notiert (Abb. 8). Da das bisher vorliegende Rohrammermaterial in seiner jährlichen Verteilung ein recht einheitliches Bild abgibt (Abb. 40), wurde versucht, trotz des geringen Umfanges dieser Daten die tageszeitliche Verteilung in aufeinanderfolgenden Dekaden, ähnlich wie beim Ortolan, darzustellen (Abb. 9). Hiernach scheint sich der Zug anfänglich noch mehr oder weniger gleichmässig, ohne auffallende Gipfelbildungen, aber mit leichter Tendenz einer Häufung um Sonnenaufgang, über die einzelnen Tagesstunden hinweg zu verteilen. Während der folgenden Hauptzugperiode wird der Durchzug auf einen Gipfel um die dritte Stunde nach Sonnenaufgang hin konzentriert. Möglicherweise ist später wieder ein Vorrücken der Gipfelstunde zum Sonnenaufgang hin zu verzeichnen, doch fallen diese Daten schon in den nicht mehr voll erfassten Abschnitt der auslaufenden Zugsaison.

### 3. GOLDAMMER *Emberiza citrinella* (Abb. 10, 12, 40, 41, 43)

Das Erscheinungsbild des Goldammerzuges ist auf Cou/Bretolet recht uneinheitlich; das Datenmaterial entspricht in seinem Umfang zwar etwa dem der Rohrammer, ist aber weit unregelmässiger verteilt als bei dieser (Abb. 40). Das spontane Auftreten von Spitzentagen, die in einzelnen Jahren innerhalb der Beobachtungssaison wieder ausbleiben, verleiht dem Goldammerzug «Winterfluchtcharakter». Daraus könnte man schliessen, dass einheimische Populationen das Gros der Durchzügler stellen. Da nach HOLGERSEN, SALOMONSEN, RENDAHL und HASSE (alle zit. nach HASSE 1963) auch nördlichere Populationen bis nach Skandinavien ähnliches Teilziehverhalten zeigen, dürften diese bei uns nicht stark in Erscheinung treten, doch bleibt die Möglichkeit offen, dass auf Cou/Bretolet auch Individuen nördlicher Herkunft durchziehen.

Während der Rohrammerzug auf Cou/Bretolet in den ausgewerteten fünf Jahren regelmässig in der letzten Septemberwoche einsetzte (Schwankungen innerhalb eines 5-Tagebereiches), streuen die Erstbeobachtungsdaten der Goldammer innerhalb von 18 Tagen. Die ersten Durchzügler können mit der Rohrammer in der letzten Septemberwoche auftreten oder bis zur zweiten Oktoberhälfte auf sich warten lassen. Charakteristisch ist für die Goldammer weiter, dass die Durchzugsfrequenz nach Zugbeginn weiterhin recht zögernd bleibt, um dann sprunghaft an einem oder mehreren Tagen im Zeitraum von Mitte Oktober bis November anzusteigen, wobei jeweils allein an einem solchen Spitzentag über ein Viertel der gesamten herbstlichen Durchzügler passieren können (Abb. 10, 40). Vergleiche hierzu das regelmässige Ansteigen der Zugfrequenz bei der Rohrammer. Die zweite Zughälfte wurde bisher wie bei der Rohrammer nur noch teilweise erfasst; es liegen noch Daten bis zum 19. November (Lagerabbruch 1963) vor. Damit erweist sich die Goldammer als eine recht unberechenbare Art, deren Zugverhalten offensichtlich stark durch Umwelteinflüsse modifiziert wird (vgl. auch ULFSTRAND 1963).

Die ersten Goldammern ziehen bei noch fast völliger Dunkelheit in der zweiten Stunde vor Sonnenaufgang über die beiden Pässe. Da die Vögel die Wasserscheide zu dieser Zeit sehr hoch und in fast horizontalem Anflug überqueren, müssen sie schon einige Zeit vorher aufgebrochen sein. Zum Sonnenaufgang steigt die Zugfrequenz dann fast unvermittelt stark an und drei Stunden nach Sonnenaufgang hat sich das Zugeschehen des Tages grösstenteils abgespielt. Am Nachmittag wird kaum mehr Zug registriert (etwa noch 4% des Gesamtzuges). Auch BERGMAN (1951) berichtet von sehr früh einsetzendem Goldammerzug bei klarem Wetter, der vor oder bisweilen auch um Sonnenaufgang schon wieder unterbrochen wird. BERGMAN betont, dass es sich dabei nicht um eigentlichen Nachtzug handelt. Eine ähnliche Tendenz zeigt für Bretolet am ehesten die Zeit vom 26. Oktober bis 5. November (Abb. 10).

### 4. ZIPPAMMER *Emberiza cia* (Abb. 11, 13, 40, 41, 43)

Die Zippammer wird auf Cou/Bretolet weit weniger häufig festgestellt als die weiter oben behandelten Arten (von 1959 bis 1963 nur etwas über 300 Beobachtungen). Das Walliser Rhonetal mit seinen Seitentälern stellt einen nördlichen Verbreitungsschwerpunkt dieser südpaläarktischen Art dar (VOOUS 1962); es gehört teilweise zum unmittelbaren Einzugsbereich von Cou/Bretolet. Weiter nördlich gelangen wir schnell an die Peripherie des Verbreitungsgebiets, wo die

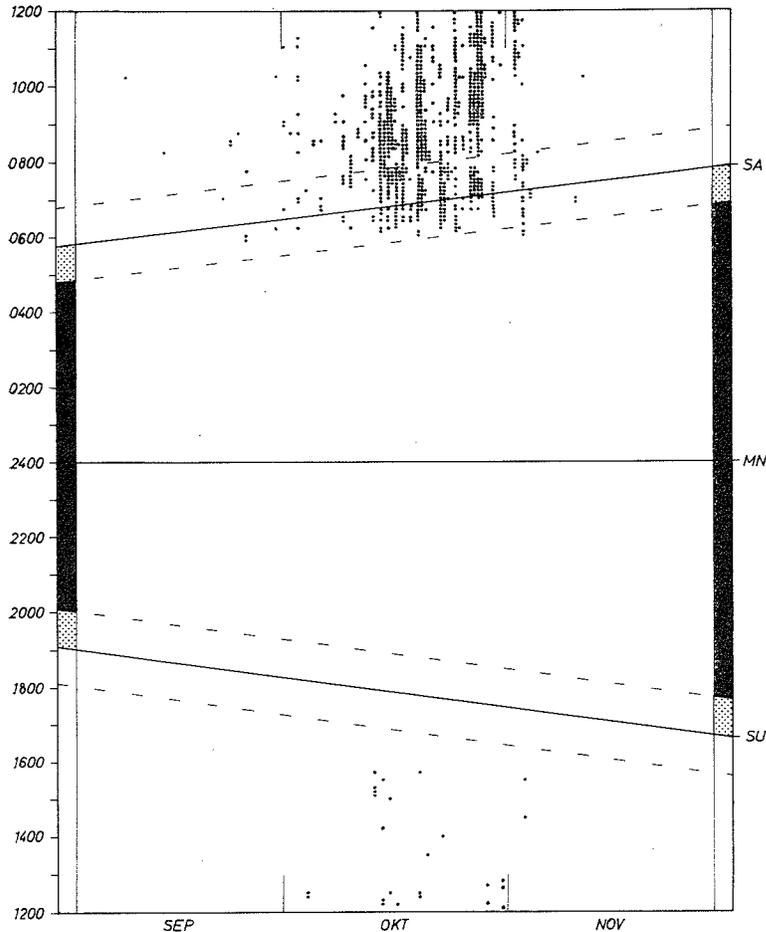


ABB. 12. Goldammer *Emberiza citrinella*: Jahres- und tageszeitliche Häufigkeitsverteilung der Beobachtungsdaten ( $n = 799$ ) von 1959 bis 1963. Das Ende der Zugzeit wurde nicht mehr während aller Beobachtungsjahre erfasst, siehe hierzu die Angaben unter Abb. 8.

Art nur noch spärlich brütet (etwa im Bereich des Oberrheins). Die im oberen Val d'Illiez festgestellten Durchzügler können daher nicht von sehr weit kommen; vielleicht sind es sogar grösstenteils Brutvögel aus diesem Tale selbst. Wiederfunde hier beringter Vögel zeigen, dass ihr Überwinterungsgebiet bis in den Mittelmeer-raum reicht (SCHIFFERLI 1961).

Während das rund 17 km lange Val d'Illiez den postnuptialen Strichbewegungen der andern Ammernarten verschiedene ökologische Schranken in den Weg stellt, trifft dies für die unweit der beiden Pässe brütende Zippammer nicht zu. Die ersten Zippammern, vor allem Jungvögel, erscheinen denn schon ab Mitte August und besonders häufig um Mitte September. Der eigentliche Zug setzt aber, von diesen Strichbewegungen deutlich getrennt, mit Oktoberbeginn ein und erreicht in der letzten Dekade des Monats seinen Höhepunkt. Wie bei allen

andern tagsüber ziehenden Ammern liegen hingegen über das Ende des Zuges keine durchgehenden Beobachtungen mehr vor.

In der Stunde vor Sonnenaufgang setzt relativ unvermittelt ein starker Zippammerzug ein, der sich bis nach Sonnenaufgang noch etwas steigert; drei Stunden nach Sonnenaufgang nimmt die stündliche Zugfrequenz dann rasch ab, doch ist leichter Zug noch bis weit in den Nachmittag hinein feststellbar (Abb. 41). Während sich die im August/September umherstreichenden Vögel hauptsächlich in der dritten und vierten Stunde nach Sonnenaufgang, also recht spät im Vormittag, auf den beiden Pässen zeigen, schnellt der Tagesgipfel zu Beginn des eigentlichen Zuges plötzlich in die Stunde nach Sonnenaufgang vor, um während der folgenden Hauptzugperiode sich noch weiter um den Sonnenaufgang herum zu konzentrieren (Abb. 11). Nach dem Überschreiten des Zughöhepunktes ist u. U. wieder eine rückläufige Tendenz des Zuggipfels vom Sonnenaufgang weg zu verzeichnen.

#### 5. ZAUNAMMER *Emberiza cirlus* (Abb. 40, 41)

Diese Art tritt erst ab Oktoberende etwas gehäufte auf den beiden Pässen auf; da aber um diese Zeit in der Regel die Beobachtungsstation auf Bretolet geschlossen wird, sind die Feststellungen nur unvollständig. Allem Anschein nach ist das Vorkommen der Zaunammer sehr unstat und weist die Art als wenig ausgeprägten Zugvogel aus, der bei ungünstigen Witterungslagen zu «Winterfluchtbewegungen» neigt.

Die ersten Beobachtungen datieren von der zweiten Oktoberwoche an; eine deutliche Häufung tritt dann gewöhnlich Ende des Monats auf. Am 1. und 2. November 1963 wurde von CHR. ERARD und J. M. THIOLLAY ein «Massenzug» registriert, bei dem in wenigen Vormittagsstunden insgesamt wohl über 100 Vögel durchzogen.

Nach den bisher vorliegenden Daten scheinen sich Zugbewegungen hauptsächlich um die Stunden um Sonnenaufgang herum zu konzentrieren (Abb. 41).

#### 6. GRAUAMMER *Emberiza calandra*

Die Grauammer wurde bisher nur sehr vereinzelt beobachtet. Es liegen nur wenige, weit streuende Daten von Anfang September, Mitte Oktober und Anfang November vor, wobei es sich zumeist um einzelne Fänglinge handelt, die alle während der Hellzeit in die Netze gingen. Dieses spärliche Auftreten steht in keinem Verhältnis zur Verbreitung und Brutdichte der Art nördlich der Alpen. Es ist sehr unwahrscheinlich, dass die Grauammer bisher rein zufällig auf Cou/Bretolet übersehen wurde. Vielmehr liegt die Annahme nahe, dass die Art die Alpen sehr ungern überfliegt und versucht wird, diese zu umgehen. Ein schönes Parallelbeispiel wären Wespenbussard *Pernis apivorus* und Mäusebussard *Buteo buteo*. Während ersterer als eine für Weitstreckenzug ausgerüstete Art regelmässig und in grosser Zahl über Cou/Bretolet zieht, erscheint dort der Mäusebussard als eine der häufigsten mitteleuropäischen Arten nur sehr spärlich und nur bei besten Witterungsbedingungen. Er hat keine besonderen physiologischen Anpassungen für Weitstreckenzug und sucht offensichtlich einen kräftezehrenden Transalpenflug zu vermeiden (J. M. THIOLLAY, in Vorbereitung). Ähnlich könnte die Grauammer auf Grund ihres relativ plumpen und schwerfälligen Fluges und besonderer ökologischer Präferenzen, etwa das Aufsuchen von Schlafplätzen in Wassernähe

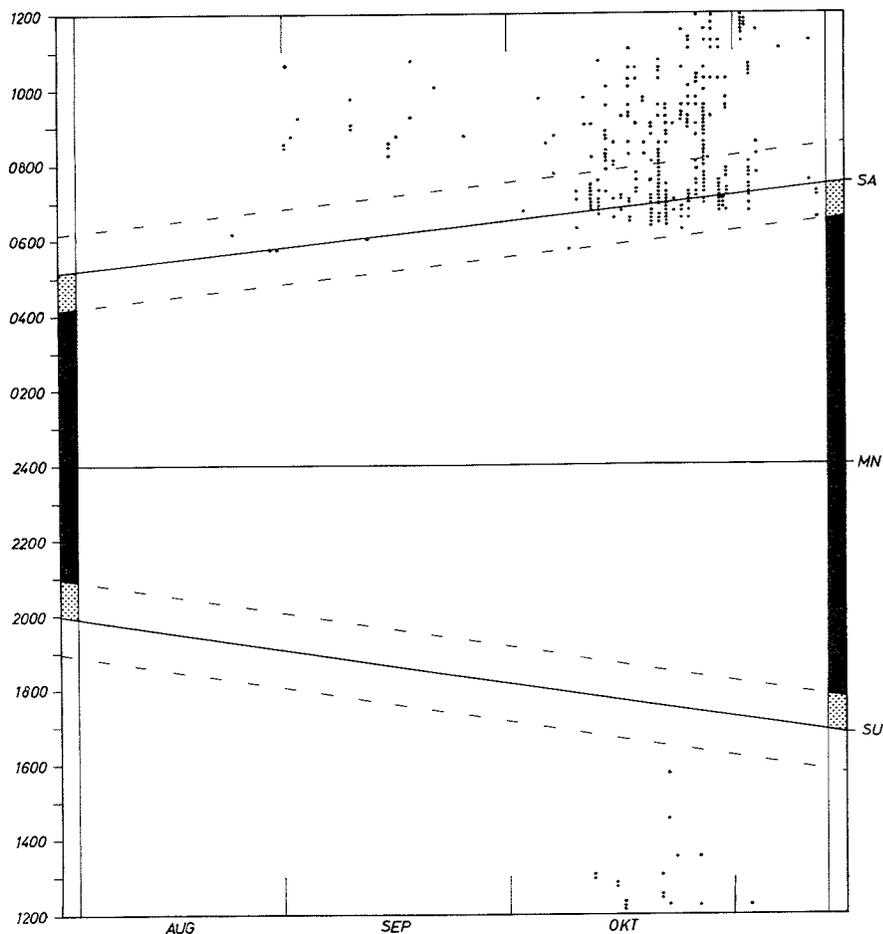


ABB. 13. Zippammer *Emberiza cia*: Jahres- und tageszeitliche Häufigkeitsverteilung der Beobachtungsdaten (n = 300) von 1959 bis 1963. Zum Abschluss der Beobachtungssaison in den einzelnen Jahren siehe unter Abb. 8.

im Schilf oder Weidendickungen, sowie einem nicht sehr ausgeprägten Zugverhalten und damit fehlenden besonderen physiologischen Anpassungen einen regelmässigen Zug über die Alpen zu vermeiden suchen.

#### 7. WEITERE EUROPÄISCHE *Emberiza*-ARTEN

Die Kappenammer *Emberiza melanocephala* ist nach STRESEMANN (1944) ausgesprochene Nachtzieherin, die in der ersten Augushälfte in der Hauptmasse aus ihren dalmatinischen Brutgebieten abzieht und überwiegend in Indien überwintert. Ankunft im Brutrevier um Anfang Mai.

Nach brieflichen Mitteilungen von K. JUDIN und B. STEGMANN ist auch die Weidenammer *Emberiza aureola* Nachtzieherin. Abzug in die tropischen Niede-

rungen Südasiens im August und September (VOOUS 1962, JOHANSEN 1944), Ankunft in den Brutgebieten Westsibiriens erst ab Mitte Mai bis Anfang Juni (JOHANSEN 1944; I. NEUFELDT und B. STEGMANN briefl.).

Nach Beobachtungen von L. PORTENKO, K. JUDIN und B. STEGMANN (STEGMANN briefl.) ist auch die Waldammer *Emberiza rustica* Nachtzieherin. Abzug ins Winterquartier, Nordchina — Japan (VOOUS 1962), im September (JOHANSEN 1944). Die beiden letzteren Arten sollen interessanterweise nahrungsökologisch ganz verschieden sein. Nach VOOUS (1962) ist die Weidenammer fast ausschliesslich Insektenfresserin, während die Waldammer sogar die Jungvögel mit pflanzlicher Kost aufziehen soll.

Zwergammer *Emberiza pusilla*: Gleichfalls Nachtzieherin (B. STEGMANN briefl.), die in Burma und China (VOOUS 1962) überwintert.

### Zum Zugmuster einiger weiterer Oscines nach Beobachtungen auf Cou/Bretolet

Im Anschluss an die eingehendere Behandlung der Ammern folgen kürzere Angaben zum Zugmuster von Vertretern weiterer Singvogel-Familien, die auf Cou/Bretolet einigermassen ausgeprägt als Zugvögel in Erscheinung treten. Wenn möglich wurden hier Arten derselben Gattungsgruppe mit unterschiedlichem Zugverhalten ausgewählt, um die verschiedenen Differenzierungen im Zugmuster deutlich werden zu lassen. Für die Diagramme wurden ausschliesslich Fangdaten verwendet.

#### 1. LERCHEN — ALAUDIDAE

Feldlerche und Heidelerche erreichen ihren Durchzugshöhepunkt erst nach Mitte Oktober. Die Feldlerche *Alauda arvensis* fliegt bei Tag in der Regel sehr hoch über den Pass, so dass es zu dieser Zeit praktisch nicht zu Fängen kommt. Meist erscheint sie in Gruppen von 20 bis gelegentlich über 100 Exemplaren. Ein Zugtag kann beispielsweise so aussehen: Am 16. Oktober 1963 starker Feldlerchenzug, der gegen 9 h einsetzt und bis gegen 18 h in recht gleichmässiger Stärke anhält. Über die Pässe Cou/Bretolet dürften an diesem Tage über 30 000 Lerchen gezogen sein. In der Nacht davor und danach war gleichfalls Feldlerchenzug festzustellen (Zugrufe, Fänglinge). Im Gegensatz zu den meisten anderen Arten scheint die Feldlerche nachts tiefer zu ziehen als am Tage, wodurch nachts regelmässig Vögel in den Netzen hängen bleiben (s. S. 171).

Die Heidelerche *Lullula arborea* zieht in weit geringerer Zahl durch und wird tags und nachts in gleicher Häufigkeit gefangen.

Die Winterquartiere beider Arten reichen südwärts bis in den nordafrikanischen Mittelmeerraum (VOOUS 1962).

#### 2. SCHWALBEN — HIRUNDINIDAE

Auf Cou/Bretolet erscheinen Uferschwalbe *Riparia riparia*, Mehlschwalbe *Delichon urbica*, Rauchschwalbe *Hirundo rustica* und Felsenschwalbe *Ptyonoprogne rupestris* regelmässig als Durchzügler. Die Uferschwalbe erreicht als erste in den ersten Septembertagen ihren Zughöhepunkt. Die übrigen Arten zeigen stärkste Durchzugsfrequenzen ab Mitte September bis Anfang Oktober. Von Cou/Bretolet liegen keine Nachtzugfeststellungen vor. Alle Arten sind ausgeprägte Tagzieher, die ver-

stärkt in den späten Vormittagsstunden auftauchen, wenn der Zug der meisten übrigen Tagzieher im Abklingen ist oder schon ganz aufgehört hat. Die höchsten Durchzugsfrequenzen liegen in den Stunden um die Mittagszeit. — Die Felsenschwalbe überwintert zu einem grossen Teil im Mittelmeerraum, während die Winterquartiere aller anderen Arten z. T. weit südlich der Sahara liegen (VOOUS 1962).

### 3. PIEPER UND STELZEN — MOTACILLIDAE

Diese Gruppe hat DE CROUSAZ (1961) ausführlich behandelt; dort auch Diagramme zur jahres- und tageszeitlichen Verteilung der Durchzügler.

Baumpieper *Anthus trivialis* und Brachpieper *Anthus campestris* erreichen den Zughöhepunkt gegen Ende August bis Anfang September; der Baumpieper etwas vor dem Brachpieper. Nur für den Baumpieper liegen spärliche Nachtzugnachweise (meist Fänglinge, die jedoch durchschnittlich 40% schwerer als Tagfänglinge sind) vor; sonst vollzieht sich der Zug in der Hauptsache in der ersten Vormittags-hälfte. Gestützt auf die Tatsache, dass die tagsüber beobachteten Durchzügler im Frühjahr nur 1% der im Herbst notierten ausmachen, zieht BERGMAN (1949) die Möglichkeit in Erwägung, dass der Baumpieper in Finnland im Frühjahr nachts ziehen könnte. — Die Überwinterungsgebiete des Baumpiepers liegen südlich der Sahara, jene des Brachpiepers z. T. ebenda, doch auch schon im nordafrikanischen Raum (VOOUS 1962).

Wiesenpieper *Anthus pratensis* und Wasserpieper *Anthus spinoletta* ziehen erst Mitte Oktober verstärkt durch. Im Gegensatz zu den Beobachtungen von GAUSS und BEZZEL (1954) auf der Zugspitze sind auf Cou/Bretolet beide Arten bisher nur als Tagzieher festgestellt worden. — Die Winterquartiere reichen bis ins Mittelmeergebiet (VOOUS 1962).

Bei der Schafstelze *Motacilla flava* erreicht der Durchzug seinen Höhepunkt um Mitte September, bei der Bergstelze *Motacilla cinerea* gegen Ende September und bei der Bachstelze *Motacilla alba* um die Oktobermitte. Für die Schafstelze gibt es auf Cou/Bretolet nur sehr spärliche Nachtzugnachweise; sonst zeigen die Beobachtungen im oberen Val d'Illeiz für alle drei *Motacilla*-Arten einen bezeichnenden Zweigipfelzug: einen ersten Zugschub in den Vormittagsstunden und einen zweiten, durch eine mehrstündige Zugpause getrennt, in den Stunden der zweiten Nachmittagshälfte. Abgesehen von einigen während und kurz vor der Morgendämmerung beobachteten Bachstelzen<sup>1</sup> sind *Motacilla alba* und *cinerea* auf Bretolet bisher ausschliesslich als Tagzieher festgestellt worden. Über Nachtzugbeobachtungen von Stelzen durch andere Autoren siehe bei DE CROUSAZ (1961). — Die Schafstelze überwintert südlich der Sahara, die Bergstelze südwärts bis in den Mittelmeerraum (aber auch bis südlich der Sahara) und die Bachstelze ähnlich, aber noch mehr im Mittelmeerraum (VOOUS 1962).

### 4. WÜRGER — LANIIDAE

Neuntöter *Lanius collurio* (Abb. 14) und Rotkopfwürger *Lanius senator* werden im August und September auf Bretolet in geringer Zahl gefangen und zwar ausschliesslich in der Nacht. Die Winterquartiere reichen südwärts bis ins tropische Afrika (VOOUS 1962).

<sup>1</sup> Wie G. DE CROUSAZ (briefl.) hierzu ergänzt, hat er am 21. Oktober 1961 um 21.30 Uhr eine Bachstelze beobachtet, — ein Hinweis darauf, dass es auf Bretolet gelegentlich echte Nachtzieher gibt.

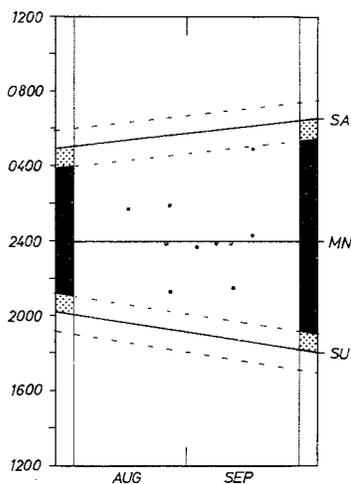


ABB. 14. Neuntöter *Lanius collurio*: Jahres- und tageszeitliche Häufigkeitsverteilung der Fänge (n = 10) von 1959 bis 1965.

#### 5. HECKENBRAUNELLE *Prunella modularis* (Abb. 15, 16)

Die Heckenbraunelle ist eine regelmässig auf Cou/Bretolet erscheinende Art, die überwiegend einzeln oder in sehr lockeren, wenige Individuen umfassenden Ketten durchzieht. Der Durchzug erreicht seinen Höhepunkt um die Monatswende September/Oktober. Die Art ist frühe Tagzieherin. Die ersten Vögel überfliegen den Pass regelmässig vor Sonnenaufgang, oft sogar noch bei völliger Dunkelheit, und sehr hoch. Nur ihre auffallenden Zugrufe verraten sie in dieser Zeit. Die Fänge massieren sich in den ersten vier Stunden nach Sonnenaufgang; bis zum späten Nachmittag wird ihre Zahl immer geringer und gefangen werden nicht mehr aktiv ziehende, sondern vor allem rastende Individuen (vgl. entsprechende tageszeitliche Verteilung der Fänge auf dem Hahnenmoospass; PETITMERMET 1965). — Die Art zieht bis in den Mittelmeerraum (SCHIFFERLI 1961, 1963; VOOS 1962).

#### 6. FLIEGENSCHNÄPPERVERWANDTE — MUSCICAPIDAE

##### LAUBSÄNGER *Phylloscopus* UND GOLDHÄHNCHEN *Regulus* (Abb. 17—23)

Auf Cou/Bretolet ziehen alle mitteleuropäischen Arten der Spötter, Schwirle, Grasmücken, Rohrsänger und Laubsänger durch. Alle diese Sylviinen sind mehr oder weniger nächtlich ziehende Vögel. Als Beispielsgruppe seien nur die Laubsänger und die Goldhähnchen herausgegriffen.

Berglaubsänger *Phylloscopus bonelli* und Waldlaubsänger *Phylloscopus sibilatrix* werden recht spärlich ab Ende Juli bis Mitte September gefangen. Sie zeichnen sich als reine Nachtzügler aus. Der Zughöhepunkt liegt noch im August. Fitis *Phylloscopus trochilus* und Zilpzalp *Phylloscopus collybita* werden regelmässig und in grösserer Anzahl gefangen. Beim Fitis erreicht der Durchzug seinen Höhepunkt während der letzten Augustdekade, beim Zilpzalp mehr als vier Wochen später in der ersten Oktoberdekade. Die tageszeitliche Verteilung ist bei beiden Arten recht charakteristisch. Bis Mitternacht zeigt der Fitis eine kontinuierlich ansteigende Fanghäufigkeit, die bis Sonnenaufgang recht konstant anhält. Um Sonnenaufgang tritt plötzlich eine massierte Häufung auf; bis zum Mittag

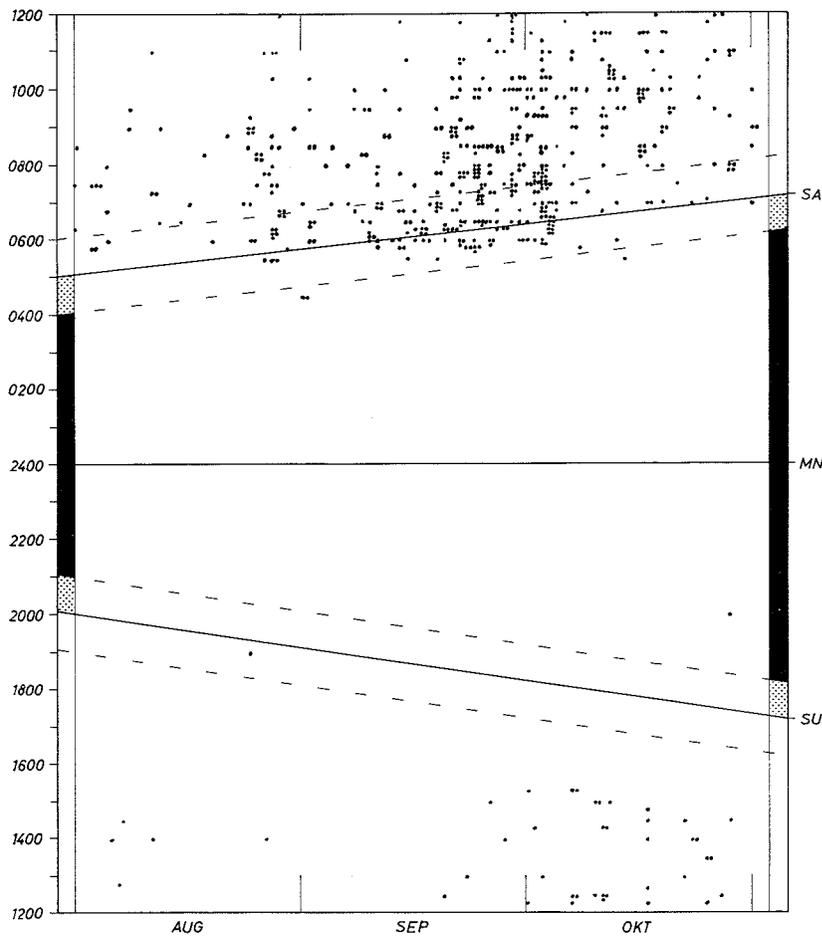


ABB. 15. Heckenbraunelle *Prunella modularis*: Jahres- und tageszeitliche Häufigkeitsverteilung der Fänge (n = 540) von 1962 bis 1965.

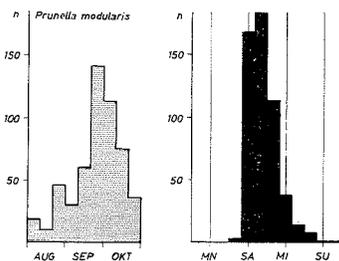


ABB. 16. Heckenbraunelle *Prunella modularis*: Jahreszeitliche (links) und tageszeitliche (rechts) Fanghäufigkeit für aufeinanderfolgende 10-Tages-Perioden bzw. 2-Stunden-Abschnitte.

nehmen die Fänge dann wieder kontinuierlich ab; einzelne Vögel werden aber auch noch den ganzen Nachmittag über gefangen. Beim Zilpzalp fällt der Nachtzuganteil fast völlig weg; bisher wurden nur wenige Nachtfänge verzeichnet.

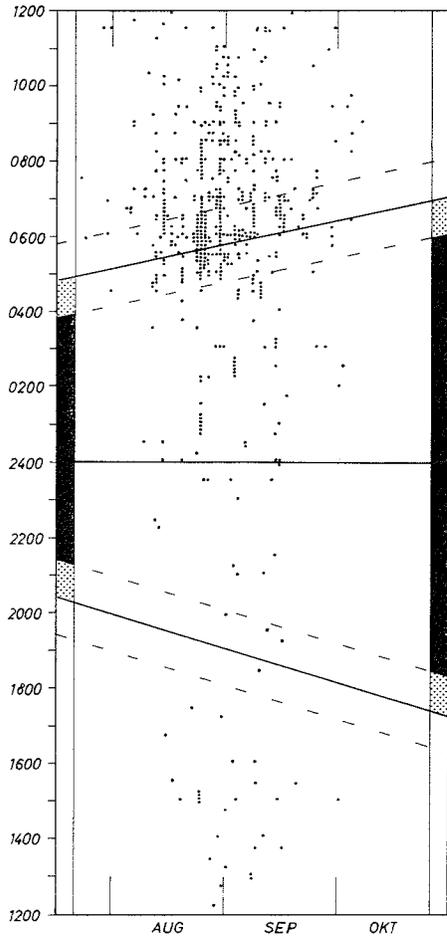


ABB. 17. Fitis *Phylloscopus trochilus*: Jahres- und tageszeitliche Häufigkeitsverteilung der Fänge (n = 536) von 1957 bis 1965.

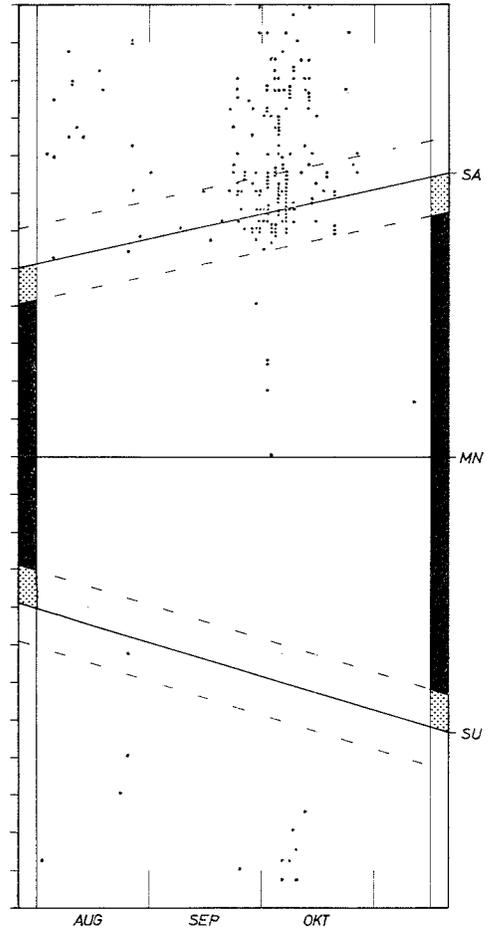


ABB. 18. Zilpzalp *Phylloscopus collybita*: Jahres- und tageszeitliche Häufigkeitsverteilung der Fänge (n = 211) von 1957 bis 1965.

Um Sonnenaufgang herum liegt, wie beim Fitis, das tageszeitliche Maximum. Bis zwei Stunden vor Mittag gelangen dann deutlich weniger, aber immer noch recht gleichmässig Vögel in die Netze. Wie beim Fitis bringt der Nachmittag dann nur noch vereinzelte Fänge. Bei beiden Arten dürften die Fänge von der zweiten Vormittagshälfte bis zum späten Nachmittag fast ausschliesslich rastende Vögel betreffen. — Die Winterquartiere all dieser Laubsänger liegen ausschliesslich südlich der Sahara mit Ausnahme des Zilpzalps, der nur noch zum Teil den Saharasüdrand erreicht, sonst aber im Mittelmeerraum überwintert (VOOUS 1962, STRESEMANN 1955).

Das Sommergoldhähnchen *Regulus ignicapillus* mit Zughöhepunkt um die Septembermitte ist ausgeprägter Nachtzieher mit einem Maximum um die Stunden

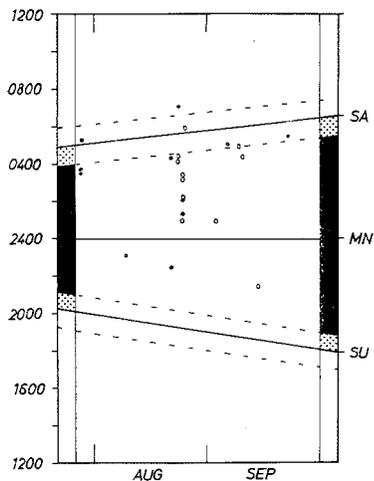


ABB. 19. Jahres- und tageszeitliche Häufigkeitsverteilung der Fänge von Berglaubsänger *Phylloscopus bonelli* (offene Kreise) 1962 bis 1965 und von Waldlaubsänger *Phylloscopus sibilatrix* (Punkte) 1958 bis 1966.

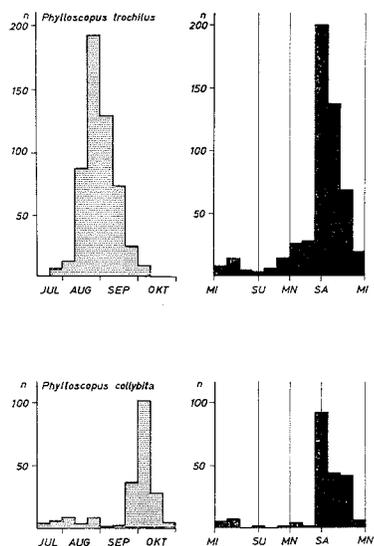


ABB. 20. Fänge *Phylloscopus trochilus* und Zilpzalp *Phylloscopus collybita*: Jahreszeitliche (links) und tageszeitliche (rechts) Fanghäufigkeit für aufeinanderfolgende 10-Tages-Perioden bzw. 2-Stunden-Abschnitte.

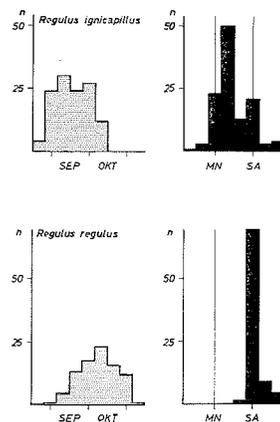


ABB. 21. Sommergoldhähnchen *Regulus ignicapillus* und Wintergoldhähnchen *Regulus regulus*: Jahreszeitliche (links) und tageszeitliche (rechts) Fanghäufigkeit für aufeinanderfolgende 10-Tages-Perioden bzw. 2-Stunden-Abschnitte.

vor und nach Mitternacht; danach deutliche Frequenzabnahme. Die neuerliche Häufung von Fänglingen um Sonnenaufgang rührt vom Einfall der letzten ziehenden Vögel her. Während des Tages werden nur noch rastende Sommergoldhähnchen gefangen.

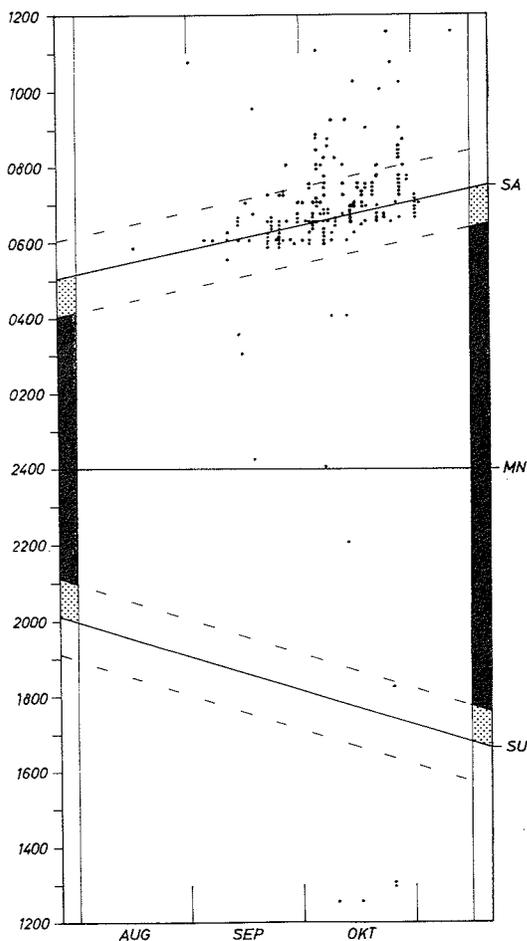


ABB. 22. Wintergoldhähnchen *Regulus regulus*: Jahres- und tageszeitliche Häufigkeitsverteilung der Fänglinge (n = 177) von 1957 bis 1965.

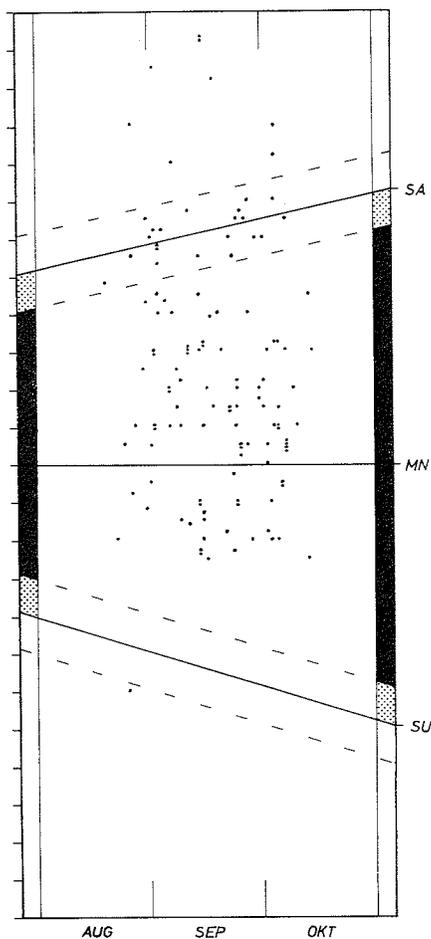


ABB. 23. Sommergoldhähnchen *Regulus ignicapillus*: Jahres- und tageszeitliche Häufigkeitsverteilung der Fänglinge (n = 125) von 1957 bis 1965.

Der vier Wochen später, um Mitte Oktober seinen Höhepunkt erreichende Durchzug des Wintergoldhähnchens *Regulus regulus* vollzieht sich in starkem Gegensatz zur obigen Art fast ausschliesslich in den ersten beiden Stunden der Morgendämmerung; Nachtzug ist nur durch wenige Fänglinge belegt.

#### FLIEGENSCHNÄPPER — MUSCICAPINAE (Abb. 24, 25, 26)

Der Trauerschnäpper *Ficedula hypoleuca* erreicht im ersten Septemberdrittel, der Grauschnäpper *Muscicapa striata* Mitte September den Zughöhepunkt. Beide Arten sind ausgeprägte Nachtzieher. Das Diagramm der täglichen Zugverteilung des Trauerschnäppers zeigt eine erste Häufung nach der ersten Stunde nach Sonnenuntergang; danach tritt nach Mitternacht eine Lücke auf, und bis eine Stunde

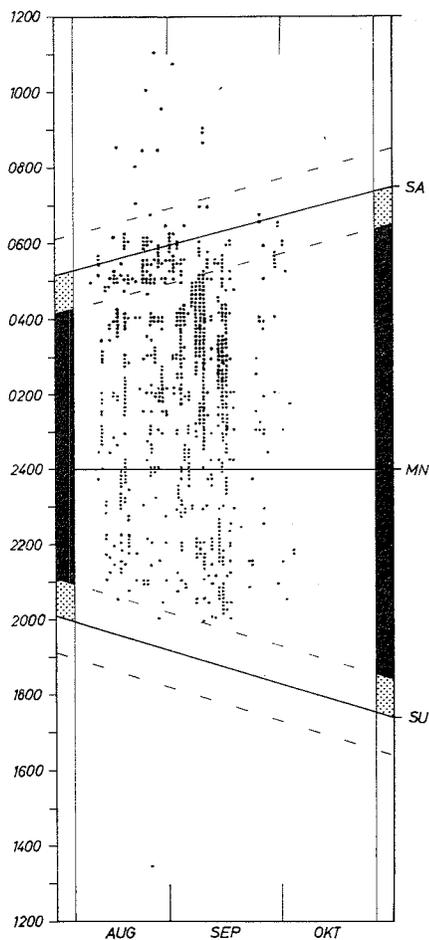


ABB. 24. Trauerschnäpper *Ficedula hypoleuca*: Jahres- und tageszeitliche Häufigkeitsverteilung der Fänge (n = 768) von 1958 bis 1965.

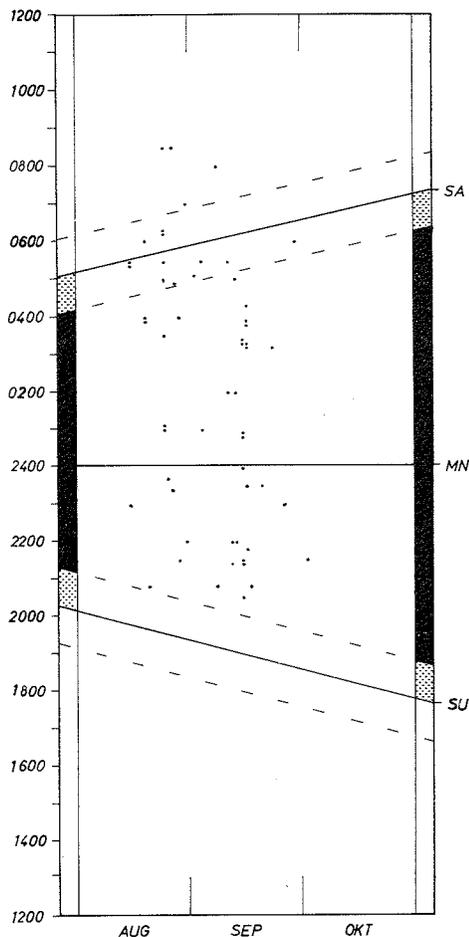


ABB. 25. Grauschnäpper *Muscicapa striata*: Jahres- und tageszeitliche Häufigkeitsverteilung der Fänge (n = 56) von 1958 bis 1965.

vor Sonnenaufgang erfolgt wieder eine auffällige Häufung. Inwieweit bei dieser Verteilung Zufälligkeiten im Material zum Ausdruck kommen, kann nicht entschieden werden. Auffällig ist, dass die Häufigkeitsverteilung des Grauschnäppers ein ganz ähnliches Bild widerspiegelt. Siehe die diesbezügliche Besprechung S. 171. — Beide Arten überwintern südlich der Sahara (VOOUS 1962).

#### DROSSELARTIGE — TURDINAE (Abb. 27—37)

Der Gartenrotschwanz *Phoenicurus phoenicurus* erreicht den Zughöhepunkt in den beiden ersten Septemberdekaden, der Hausrotschwanz *Phoenicurus ochruros* um die Monatswende September/Oktober. Der Gartenrotschwanz ist regelmässiger Nachtzieher mit auffälliger Häufung der Fänge um Sonnenaufgang. Bis zum

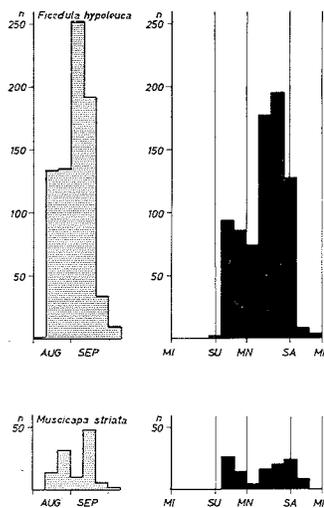


ABB. 26. Trauerschnäpper *Ficedula hypoleuca* und Grauschnäpper *Musicapa striata*: Jahreszeitliche (links) und tageszeitliche (rechts) Fanghäufigkeit für aufeinanderfolgende 10-Tages-Perioden bzw. 2-Stunden-Abschnitte.

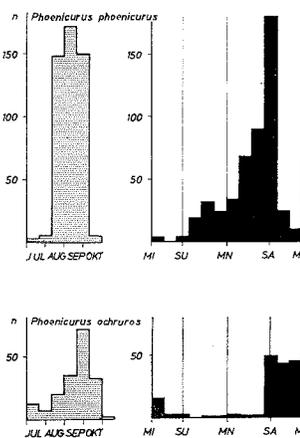


ABB. 27. Gartenrotschwanz *Phoenicurus phoenicurus* und Hausrotschwanz *Ph. ochruros*: Jahreszeitliche (links) und tageszeitliche (rechts) Fanghäufigkeit für aufeinanderfolgende 10-Tages-Perioden bzw. 2-Stunden-Abschnitte.

Mittag werden nur noch vereinzelte, überwiegend rastende Vögel gefangen. Diese Art überwintert südlich der Sahara (VOOUS 1962). — Der Hausrotschwanz ist im Gegensatz hierzu fast ausschliesslich Tagzieher; nur wenige Nachtfänger liegen vor. Von Sonnenaufgang bis Mittag zeigt er eine recht gleichmässige Fanghäufigkeit, die nachmittags dann schnell abnimmt. Er zieht bis ins Mittelmeergebiet (VOOUS 1962).

Der Steinschmätzer *Oenanthe oenanthe* erreicht seinen Zughöhepunkt sehr regelmässig um Mitte September (in vier Jahren am 16., 14., 10. und 15. September). Die ersten Vögel erscheinen in der zweiten Augustdekade (20., 17., 12. und 11. August), die letzten im Verlaufe der zweiten Oktoberdekade. Die Art ist typische Nachtzieherin mit stärkster Durchzugsfrequenz in den Stunden um Mitternacht. Die spärlichen Fängerlinge, die von Sonnenaufgang bis zum späten Nachmittag auftreten, sind fast ausschliesslich rastende Individuen. — Der Steinschmätzer zieht über die Sahara hinweg und überwintert in trockenen Savannen gebieten des tropischen Afrika und Südarabien (VOOUS 1962).

Der Zughöhepunkt des Rotkehlchens *Erithacus rubecula* fällt in die erste Oktoberdekade. Die Art ist ausgesprochene Nachtzieherin mit einem Gipfel schon vor Mitternacht. Bis vor Sonnenaufgang leichtes Absinken der Frequenz, dann massierter Morgeneinfall; tagsüber nur noch wenige Fänge wohl überwiegend rastender Vögel. — Die Art kann bis in den nordafrikanischen Mittelmeerraum ziehen (SCHIFFERLI 1961a, 1961b).

Von den Drosseln besprechen wir in diesem Zusammenhang nur die Singdrossel *Turdus philomelos*, die Amsel *Turdus merula*, die Ringdrossel *Turdus torquatus* und die Misteldrossel *Turdus viscivorus*; auf die ebenfalls über Cou/Bretolet

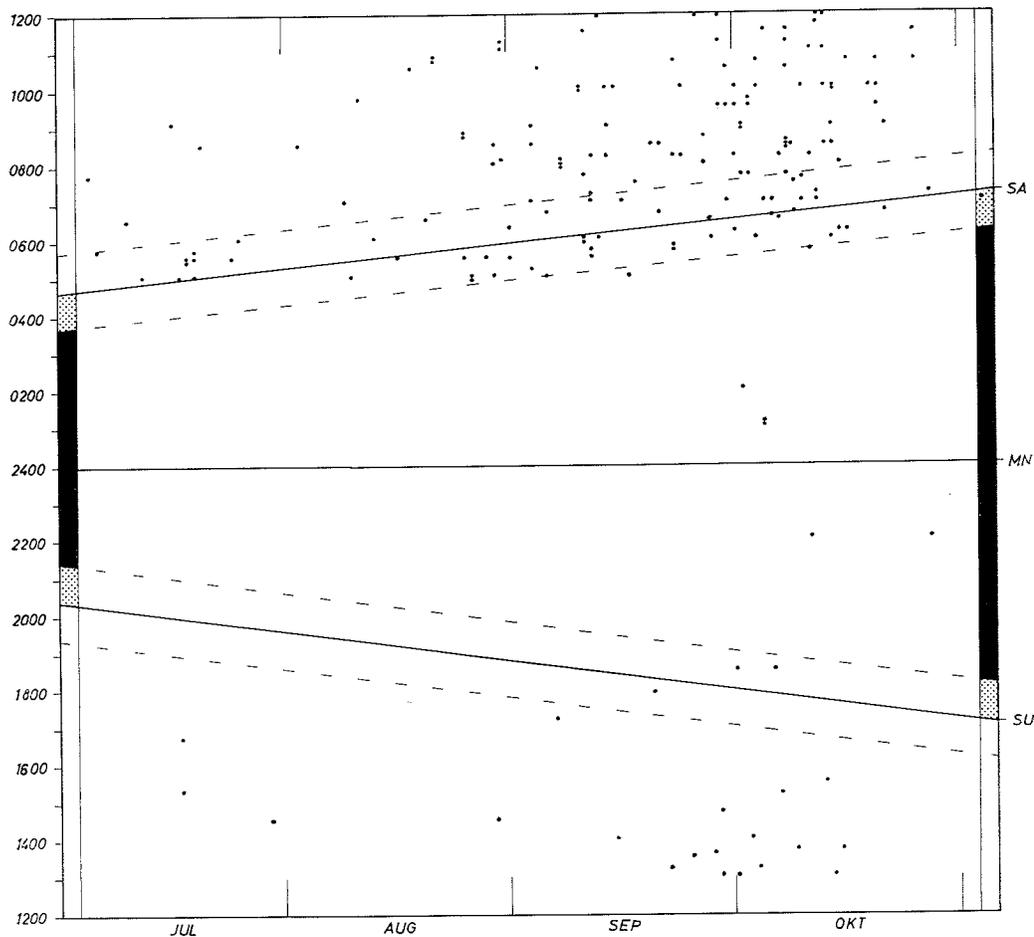


ABB. 28. Hausrotschwanz *Phoenicurus ochruros*: Jahres- und tageszeitliche Häufigkeitsverteilung der Fänge (n = 175) von 1959 bis 1963.

ziehenden Wacholderdrosseln und Rotdrosseln gehen wir in diesem Zusammenhang nicht näher ein. Die jahreszeitlichen Zugmuster dieser vier Arten sind etwas schwieriger zu beurteilen, da die beiden Pässe sicher von Vögeln verschiedener Populationen mit möglicherweise unterschiedlichem Zugverhalten berührt werden (S. 172). Bei allen Arten liegt der Zughöhepunkt um die Monatswende September/Oktober und im Oktober; eine Ausnahme macht die Ringdrossel, die um die Septembermitte die stärkste Durchzugsfrequenz zeigt. Dieser verhältnismässig frühe Abzug ist sicherlich durch die Höhenlage ihrer Brutgebiete bestimmt, in denen wenig später schon empfindliche Witterungsverschlechterungen eintreten können. Die Grosszahl der August- und vor allem Julifänge spiegeln noch keinen Wegzug wider, sondern rühren von umherstreichenden Vögeln der lokalen Brutpopulation her. Den grössten Anteil der Fänge machen Vögel der alpinen Rasse aus.

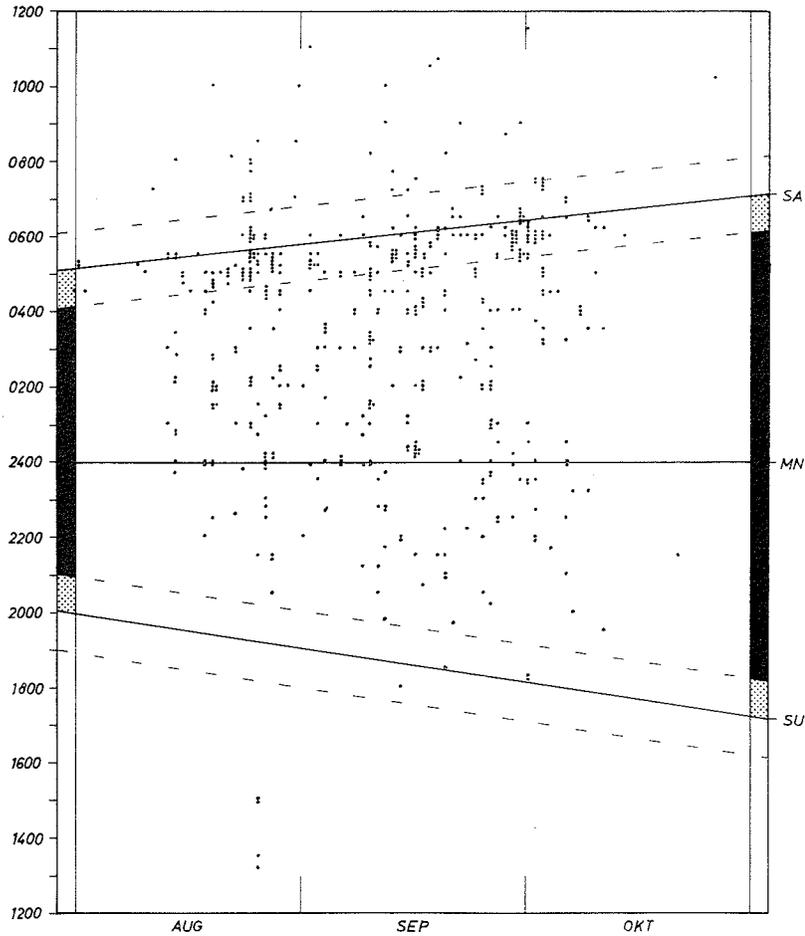


ABB. 29. Gartenrotschwanz *Phoenicurus phoenicurus*: Jahres- und tageszeitliche Häufigkeitsverteilung der Fänflinge (n = 484) von 1959 bis 1963.

Die tageszeitlichen Zugmuster lassen wieder recht charakteristische Unterschiede innerhalb der Gruppe erkennen. Amsel *T. merula* und Ringdrossel *T. torquatus* sind überwiegend Morgendämmerungszieher mit geringem Nachtzuganteil<sup>2</sup>; beide zeigen einen einzigen Gipfel um Sonnenaufgang herum. Neben den weitaus die Mehrzahl stellenden einheimischen Ringdrosseln *T. t. alpestris* ziehen auf Cou/Bretolet auch regelmässig skandinavische Vögel *T. t. torquatus* durch. Hier liegt einer der wenigen Fälle vor, wo die Vögel der verschiedenen Populationen

<sup>2</sup> Der in den Diagrammen offensichtlich zum Ausdruck kommende, sehr kurze Morgendämmerungszug vor allem etwa bei der Amsel *T. merula* (ähnlich *T. torquatus*) könnte unter Umständen nur dadurch vorgetäuscht werden, dass nachts tatsächlich ein normaler Zug stattfindet, dieser aber schon bald nach Mitternacht beendet wird. Die bei Dunkelheit einfallenden Vögel würden dann erst beim Hellwerden den Schutz von Gebüsch aufsuchen und dabei gehäuft in die Netze geraten. Diese Deutung ergibt sich aus gelegentlichen Hörbeobachtungen rufender, am Boden befindlicher Vögel (vor allem Ringdrosseln) wäh-

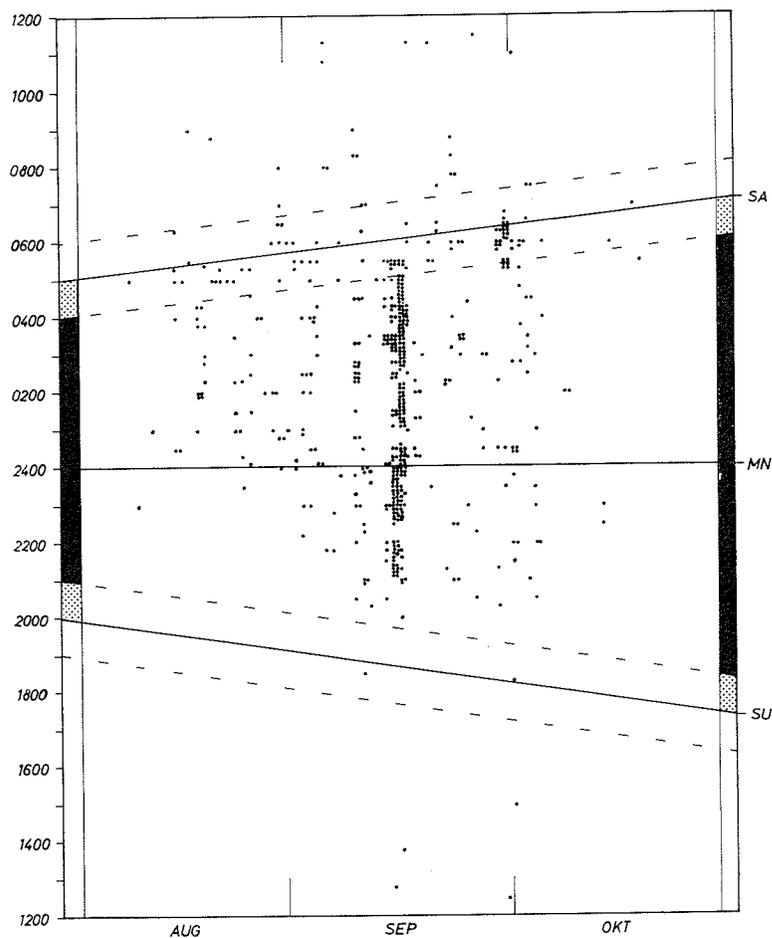


ABB. 30. Steinschmätzer *Oenanthe oenanthe*: Jahres- und tageszeitliche Häufigkeitsverteilung der Fänge (n = 520) von 1962 bis 1965.

auch leicht morphologisch unterscheidbar sind. Für 1962 und 1963 wurden in Abb. 34 beide Rassen getrennt eingetragen. Es zeigt sich, dass die nordische Ringdrossel offensichtlich zu einem höheren Ausmass zu Nachtzug neigt als die alpine Form. Die Daten, die dies zum Ausdruck bringen, sind zwar noch recht gering, doch lassen sie die Tendenz in jedem Fall erkennen (S. 173).

Die Misteldrossel *T. viscivorus* zeigt sich als ausgesprochene Tagzieherin mit einem Gipfel in der Vormittagsmitte und deutlichem Zug bis nach Mittag. Die

rend der ersten, noch nächtlichen Morgenstunden, die um diese Zeit eingefallen zu sein scheinen (U. GLUTZ briefl.); dies ist in der Hauptsache in hellen Mondnächten der Fall. Denkbar wäre noch eher, dass diese Vögel in Aufbruchsstimmung sind und versuchen, durch Zugrufe Stimmführung aufzunehmen. Gegen obige Deutung (normaler Nachtzug) spricht vor allem, dass etwa die Singdrossel ein deutliches, kurz nachmitternächtliches Fangmaximum zeigt, d. h. sie müsste im Vergleich zur Amsel oder Ringdrossel ein völlig anderes Flugverhalten an den Tag legen, was nicht sehr wahrscheinlich ist.

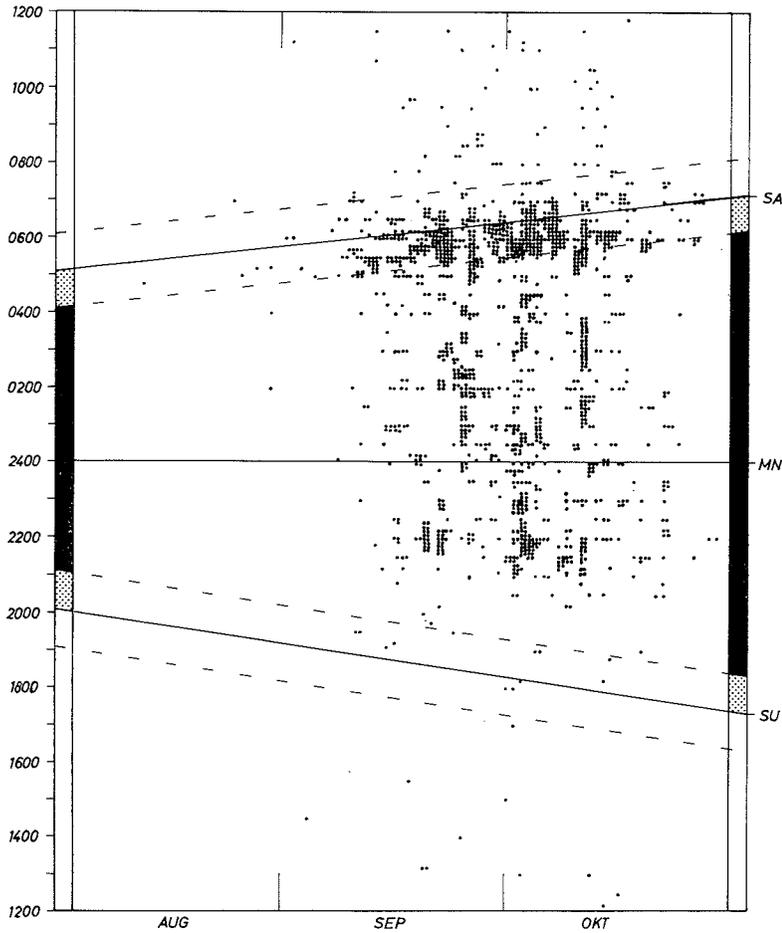


ABB. 31. Rotkehlchen *Erithacus rubecula*: Jahres- und tageszeitliche Häufigkeitsverteilung der Fänge (n = 1415) von 1960 bis 1963.

Nachtfeststellungen sind recht spärlich. Ähnliches würde sich für die Wacholderdrossel ergeben. — Sing- und Rotdrossel sind dagegen ausgesprochene Nachtzieher. Bei der Singdrossel *T. philomelos* zeigt sich nach Sonnenuntergang ein allmähliches Ansteigen der Durchzugsfrequenz bis zu einem Gipfel kurz nach Mitternacht. Vor Sonnenaufgang geht die Durchzugshäufigkeit deutlich zurück. Mit Sonnenaufgang folgt dann eine Massierung der Fänge durch den Morgeneinfluss.

Ein solcher frühmorgendlicher Drosselneinfluss ist ungemein eindrucklich. Im ersten Dämmerlicht fallen die Vögel hierbei plötzlich aus grosser Höhe mit pfeifenden Flügelgeräuschen fast wie Steine aus dem Himmel. Erst wenig über dem Erdboden wird der Flug in die Horizontale umgelenkt und die Vögel schießen dann in die nächste, erreichbare Deckung. Nach Sonnenaufgang ist der Singdrosselzug dann nur noch unbedeutend. Tagsüber aktiv ziehende Gruppen beider Arten werden nur gelegentlich festgestellt.

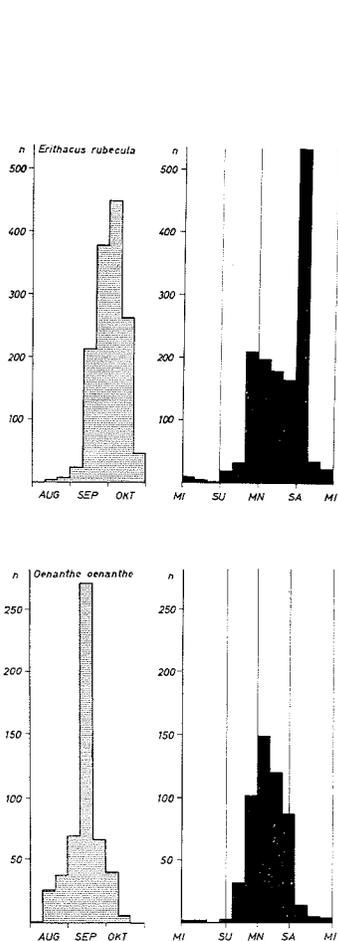


ABB. 32. Rotkehlchen *Erithacus rubecula* und Steinschmätzer *Oenanthe oenanthe*: Jahreszeitliche (links) und tageszeitliche (rechts) Fanghäufigkeit für aufeinanderfolgende 10-Tages-Perioden bzw. 2-Stunden-Abschnitte.

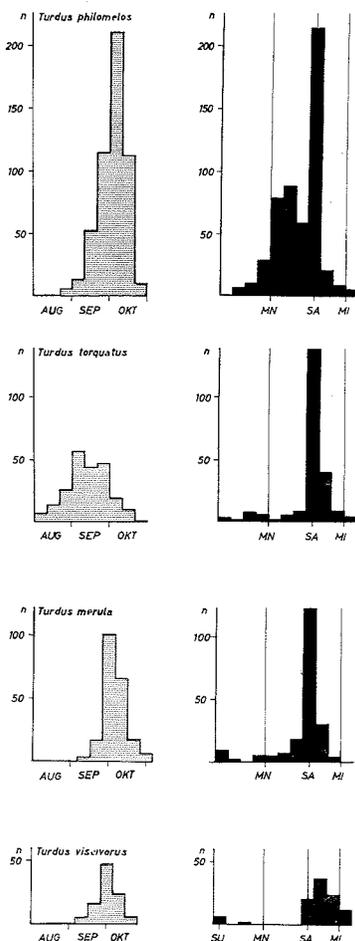


ABB. 33. Singdrossel *Turdus philomelos*, Ringdrossel *T. torquatus*, Amsel *T. merula* und Misteldrossel *T. viscivorus*: Jahreszeitliche (links) und tageszeitliche (rechts) Fanghäufigkeit für aufeinanderfolgende 10-Tages-Perioden bzw. 2-Stunden-Abschnitte.

Die Winterquartiere aller Arten reichen höchstens bis in den nordafrikanischen Mittelmeerraum (VOOUS 1962; für die Ringdrossel NIETHAMMER 1955).

#### 7. FINKENVÖGEL — CARDUELINAE UND FRINGILLINAE

Die Finken werden im allgemeinen als die typischen Tagzieher angeführt. Dies trifft insbesondere für die Carduelinen-Gruppe im weiteren Sinne zu. Von dieser Regel können aber manche Arten oder verschiedene Populationen einer Art abweichen. So berichtet L. SIIVONEN von einer Beobachtung starken nächtlichen

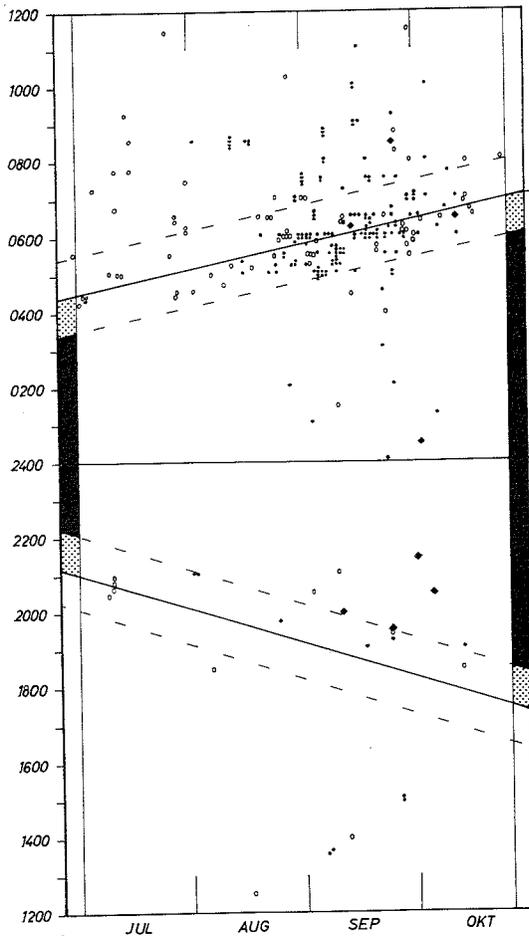


ABB. 34. Ringdrossel *Turdus torquatus*: Jahres- und tageszeitliche Häufigkeitsverteilung der Fänge (n = 224) von 1959 bis 1963. Für die Jahre 1962—63 sind die Rassen *T. t. torquatus* (schwarzes Rautenzeichen) und *T. t. alpestris* (offener Kreis) getrennt eingetragen; man beachte das Verhältnis von Nacht- zu Tagfängen bei den beiden Rassen (vgl. S. 173, 195).

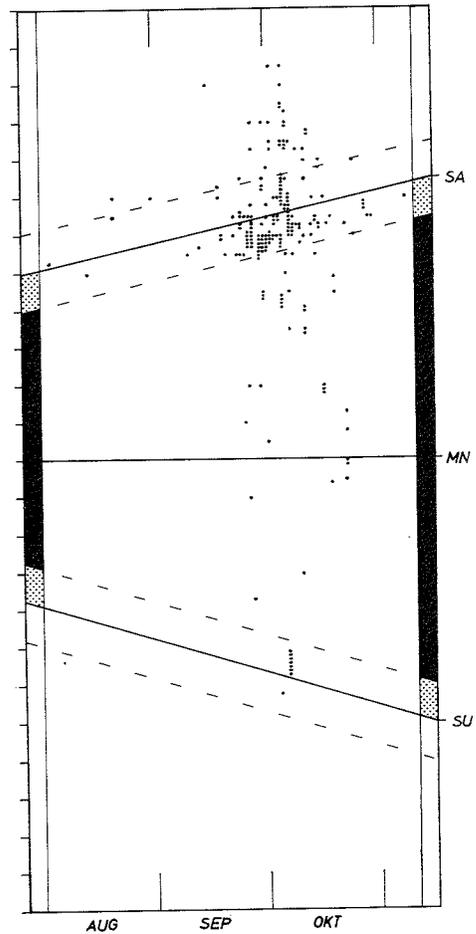


ABB. 35. Amsel *Turdus merula*: Jahres- und tageszeitliche Häufigkeitsverteilung der Fänge (n = 203) von 1959 bis 1961 und 1964 bis 1965.

Birkenzeisigzuges (zit. bei PALMGREN 1936). EVANS (1966) gibt für die nordenglischen Birkenzeisige einige wenige frühe Morgenstunden als Zugzeit an. — Der im südostasiatischen Raum überwinterte Karmingimpel *Carpodacus erythrinus* scheint nachts zu ziehen (nächtliche Zugruhe bei Laborexperimenten nach PROMTOFF, zit. bei FARNER 1955 in MARSHALL 1961). — Für den Col de Bretolet liegt ein Nachtfang eines Kernbeissers *Coccothraustes coccothraustes* vom 5. Oktober 1961 um 22.30 Uhr vor. — KUMMERLÖWE und NIETHAMMER

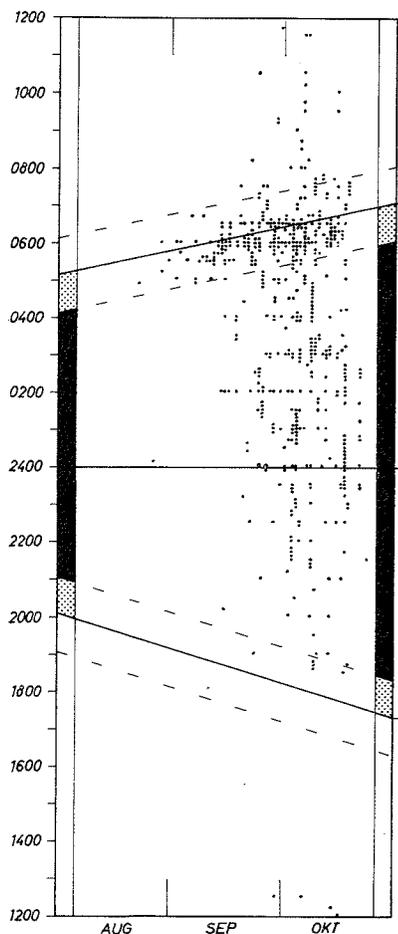


ABB. 36. Singdrossel *Turdus philomelos*: Jahres- und tageszeitliche Häufigkeitsverteilung der Fänge (n = 517) von 1957 bis 1961.

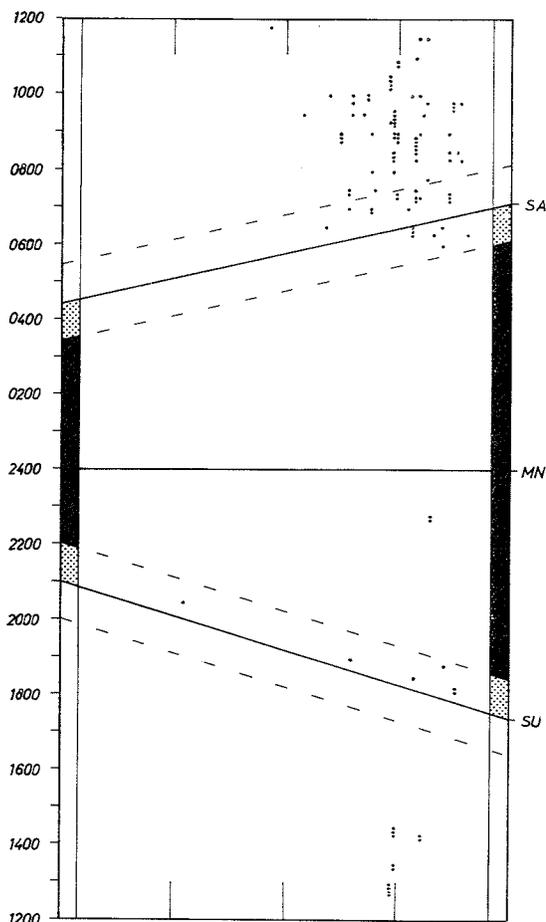


ABB. 37. Misteldrossel *Turdus viscivorus*: Jahres- und tageszeitliche Häufigkeitsverteilung der Fänge (n = 102) von 1959 bis 1961 und 1964 bis 1965.

(1935) vernahmen am 19. Oktober 1933 gegen 20 Uhr Rufe ziehender Buchfinken im Ilgaz-Dagh-Gebirge (nördliche Türkei) in ca. 2000 m Höhe.

Der Buchfink *Fringilla coelebs* wird auf Cou/Bretolet ausschliesslich als Tagzieher festgestellt. Dasselbe gilt für den Bergfink *Fringilla montifringilla*, wenn man von den vereinzelt, bei bestimmten Wetterlagen schon in den dunklen Morgenstunden überhinfliegenden Vögeln, die bestimmt nicht als Nachtzieher betrachtet werden dürfen, absieht. Im Frühjahr scheint diese Art allerdings öfter nachts zu ziehen (eigene Feldbeobachtungen; nächtliche Zugruhe gekäfigter Vögel, PALMGREN 1944, RAUTENBERG 1957, LOFTS & MARSHALL 1960, 1961). — Die Winterquartiere beider Arten liegen zur Hauptsache im Mittelmeergebiet (SCHIFFERLI 1961, 1963a, 1963b, 1965).

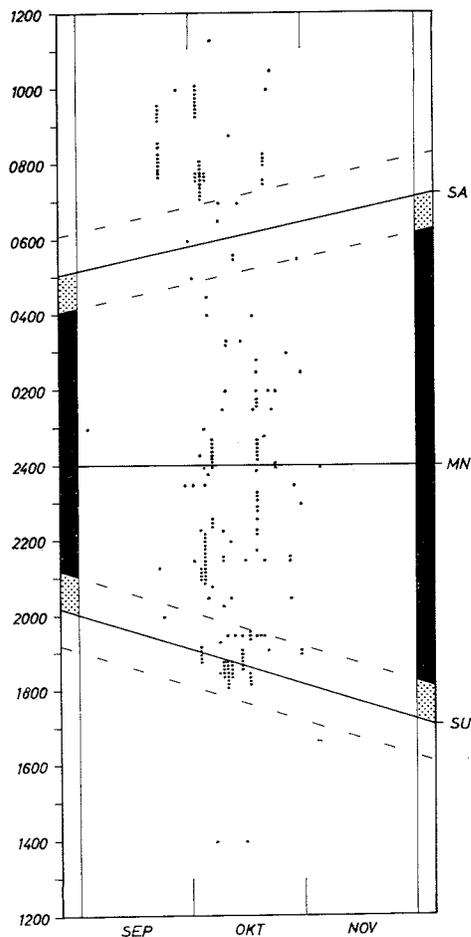


ABB. 38. Star *Sturnus vulgaris*: Jahres- und tageszeitliche Häufigkeitsverteilung der Fänge ( $n = 203$ ) von 1957 und 1959 bis 1965.

#### 8. STAR *Sturnus vulgaris* (Abb. 38, 39)

Die Fänge auf Col de Bretolet sind im Vergleich zu den Beobachtungszahlen recht spärlich, doch spiegeln sie das typische Erscheinungsbild der Art recht gut wider. Der Zughöhepunkt liegt in der ersten Oktoberhälfte. Die tageszeitliche Verteilung ist sehr charakteristisch und zeigt in ihrer Zweigipfligkeit gewisse Übereinstimmungen mit jener der *Motacilla*-Arten, wobei der Abendgipfel jedoch in die Dunkelzeit fällt (s. S. 185). Das Winterquartier erstreckt sich bis in den nordafrikanischen Raum (VOOUS 1962).

#### 9. PIROL *Oriolus oriolus*

Auf Cou/Bretolet ist der Pirol als spärlicher Durchzügler im August bekannt. Er wird nachts gefangen oder gelegentlich als Uhubeute aufgesammelt (J. M. THIOL-LAY briefl.). Er überwintert südlich der Sahara (STRESEMANN 1948).

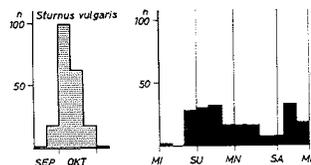


ABB. 39. Star *Sturnus vulgaris*: Jahreszeitliche (links) und tageszeitliche Fanghäufigkeit für aufeinanderfolgende 10-Tages-Perioden bzw. 2-Stunden-Abschnitte.

## Das jahres- und tageszeitliche Zugmuster bei ausgeprägten und wenig ausgeprägten Zugvögeln

Einzelne Komponenten des tages- und jahreszeitlichen Zugmusters lassen vom ausgeprägten zum weniger ausgeprägten Zugvogel ganz bestimmte Tendenzen erkennen, die im folgenden für die auf Cou/Bretolet als Durchzügler beobachteten Ammern ausführlich besprochen werden sollen. Andere Arten werden vergleichsweise erwähnt, so weit das vorliegende Material genügenden Aussagewert hat. Analysieren wir zunächst das *tageszeitliche Zugmuster*.

Je weniger ausgeprägt das Zugverhalten einer Art ist, um so kürzer ist die Zeitspanne, die im Verlaufe von 24 Stunden für den aktiven Zug aufgewendet wird, wobei gleich von Anfang an eine deutliche Präferenz für einen ganz bestimmten Tagesabschnitt auffällt, während diese bei den ausgesprochenen Zugvögeln erst während der Hauptzugperiode deutlich wird. Ortolan *Emberiza hortulana* und Rohrammer *E. schoeniclus* mit je etwa 16 bzw. 11 Zugstunden täglich<sup>3</sup> ziehen deutlich länger als die übrigen Ammernarten. Ähnlich lang ziehen etwa die beiden Fliegenschnäpper *Ficedula hypoleuca* und *Muscicapa striata*, Steinschmätzer *Oenanthe oenanthe*, Rotkehlchen *Erithacus rubecula*, Heckenbraunelle *Prunella modularis* u. a. Unter den restlichen Ammern wandert die Zippammer *Emberiza cia* 8 Stunden, die Goldammer *Emberiza citrinella* noch 7 Stunden. Während dieser Hauptzugperiode bringt der Anteil des Nachmittagszuges am täglichen Gesamtzug die Reihe nochmals zum Ausdruck: Rohrammer etwa 8%, Zippammer 3% und Goldammer noch 1%.

Der Fitis *Phylloscopus trochilus*, das Sommergoldhähnchen *Regulus ignicapillus* und der Gartenrotschwanz *Phoenicurus phoenicurus* sind im Vergleich zu ihren Geschwisterarten Hausrotschwanz *Phoenicurus ochruros*, Zilpzalp *Phylloscopus collybita* und Wintergoldhähnchen *Regulus regulus* täglich mehr oder weniger doppelt so lange ziehend anzutreffen. Unter den Drosseln zeigt die Singdrossel *Turdus philomelos* mit etwa 14 Stunden die längste Zugaktivität, während Ringdrossel *Turdus torquatus* und Amsel *Turdus merula* mit etwa 6 Stunden recht kurz unterwegs sind. Berichtigend ist hier allerdings zu erwähnen, dass die mengenmässig zurückstehenden Nachtzieher der beiden letzteren Arten vernachlässigt wurden. Die Misteldrossel *Turdus viscivorus* scheint, möglicherweise infolge vollkommener Erfassung der Durchzügler, mit etwa 8 Stunden eher etwas länger zu fliegen.

Während die ausgeprägten Zugvögel vorwiegend nachts ziehen, werden Arten mit weniger ausgeprägtem Zugverhalten zu Tagziehern, wobei sich der Höhepunkt der Zugintensität im Extrem in die Zeit der Morgendämmerung verschiebt. Ausgeprägte Nachtzieher mit mehr oder weniger eindeutiger Gipfelbildung in der Mitte der Dunkelzeit sind Singdrossel *T. philomelos*, Rotkehlchen *E. rubecula*, Steinschmätzer *Oe. oenanthe*, Neuntöter *L. collurio*, Rotkopfwürger *L. senator* und Pirol *O. oriolus*. Über die nächtliche Zugfrequenz der Fliegenschnäpper s. S. 190. Ortolan *Emberiza hortulana* und Star *Sturnus vulgaris*, auch vorwiegend Nachtzieher, fallen durch zwei deutlich getrennte Gipfel auf, wobei die des Ortolans beide in der Nacht liegen, die vom Star dagegen einmal in den ersten Nachtstun-

<sup>3</sup> Für die tägliche Zugstundenzahl wurden willkürlich nur die Stunden mit mehr als 0,5% Zuganteil am Gesamtzug für die Stunden der 10tägigen Hauptdurchzugperiode verwendet.

den und zum andern am frühen Vormittag. Ob der auf Cou/Bretolet ebenfalls zweigipflige Zugverlauf der *Motacilla*-Arten damit vergleichbar ist, bleibt vorläufig noch ungeklärt. Zu den ausgeprägten Nachtziehern gehören schliesslich auch Fitis, Berg- und Waldlaubsänger, Sommergoldhähnchen und Gartenrotschwanz. Zilpzalp und Wintergoldhähnchen dagegen benützen die Morgendämmerung zum Zuge, und der Hausrotschwanz *Phoenicurus ochruros* fällt dadurch auf, dass sich die Durchzügler ziemlich regelmässig auf die ersten beiden Drittel des Vormittags verteilen. Letztere Art ist aber möglicherweise im gleichen Ausmass ausgeprägter Dämmerungszieher wie der Zilpzalp. Infolge seiner Vorliebe für offenes Gelände ergäbe sich dann keine derartig auffällige Einfallshäufung in der Dämmerung wie bei dem sofort Deckung aufsuchenden Laubsänger. Die noch bis Mittag anhaltende, gleichmässige Fanghäufigkeit würde dann nur noch von den allmählich vorrückenden, rastenden und Nahrung suchenden Vögeln verursacht werden. Ringdrossel und Amsel zeigen wohl eine besonders starke Häufung von Fänglingen oder Beobachtungen während der Morgendämmerung, stehen aber möglicherweise doch zwischen den beiden Gruppen der ausgesprochenen Nacht- bzw. Dämmerungszieher (s. S. 194).

Gold-, Zaun- und Zippammer ziehen wie Heckenbraunelle, Rohrammer und Misteldrossel in den Vormittagsstunden. Goldammer und Zaunammer zeigen aber im Gegensatz zu den letztgenannten Arten keine ausgesprochen spezifische Gipfelform während weniger «typischer» Vorzugsstunden, während die Zippammer wohl eine Mittelstellung einnimmt. Gold- und Zaunammer neigen dazu, ihren Zug während weniger Spitzenzugtage, die aber über eine breite Zeitspanne verteilt liegen können, abzuwickeln. Dies bedeutet, dass etwa durch bestimmte Witterungsverhältnisse während der wenigen Spitzenzugtage jeweils zu unterschiedlichen Stunden starker Zug stattfinden kann, so dass eine Mittelung über mehrere Jahre einen relativ breiten «Rücken» statt Gipfel für die Vorzugzugstunden ergeben wird (Abb. 10).

Die Tendenzen, die sich bei der Analyse des *jahreszeitlichen Zugmusters* erkennen lassen, seien zunächst nur innerhalb der Ammern-Reihe besprochen. Von den über Cou/Bretolet ziehenden *Emberiza*-Arten erscheint der Ortolan *E. hortulana* als Art mit dem ausgeprägtesten Zugverhalten. Er zieht früh; der Zughöhepunkt wird auf jeden Fall vor Mitte September erreicht. Zugverlauf und Durchzugsrate zeigen von Jahr zu Jahr vergleichsweise geringe Schwankungen (Abb. 5). Die Zugfrequenz nimmt kontinuierlich bis zum Maximum zu, danach wieder gleichmässig ab; das Zugmaximum liegt relativ konstant innerhalb eines um fünf Tage schwankenden Zeitraumes. Die letzten Beobachtungen ziehender Ortolane liegen in den drei ausgewerteten Jahren nur drei Tage auseinander (hierher auch etwa der Steinschmätzer, vgl. S. 192).

Zippammer *E. cia* und Rohrammer *E. schoeniclus* folgen als nächste Arten; ihre Zugmaxima liegen etwa gleich, um die dritte Oktoberwoche, und damit um mehr als einen Monat später als beim Ortolan. Die jährlichen Durchzugsraten beider Arten erscheinen konstant und die Zugkurven verlaufen recht regelmässig. Der Zugbeginn schwankt bei der Rohrammer in den fünf Beobachtungsjahren um fünf Tage. Bei der Zippammer beginnt der eigentliche Zug offenbar erst ab Oktober; beim Vergleich dieser Oktoberdaten schwankt der Zugbeginn während der fünf Beobachtungsjahre innerhalb von acht Tagen. Das Ende des Zuges wurde bei diesen und den folgenden Arten — wie bereits erwähnt — nicht erfasst.

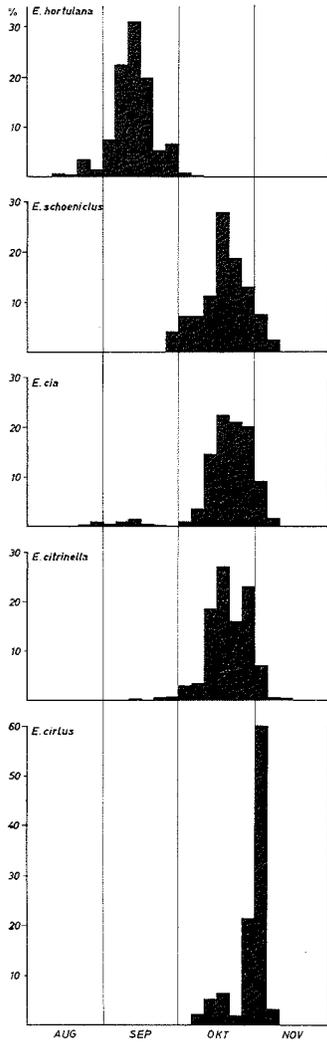


ABB. 40. Vergleichende Darstellung der Beobachtungshäufigkeit in aufeinanderfolgenden 5-Tages-Perioden für die Ammern *Emberiza hortulana*, *E. schoeniclus*, *E. cia*, *E. citrinella* und *E. cirrus* (Bezugswerte siehe Abb. 4, 8, 12, 13).

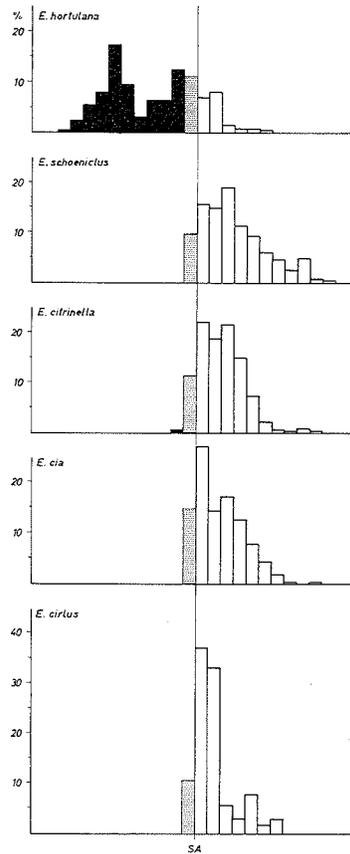


ABB. 41. Tageszeitliche Beobachtungshäufigkeit in aufeinanderfolgenden 1-Stunden-Abschnitten von *Emberiza hortulana*, *E. schoeniclus*, *E. cia*, *E. citrinella* und *E. cirrus*. Schwarze Säulen = Nacht, schraffierte Säulen = Dämmerung, offene Säulen = Tag. Vgl. auch Abb. 43.

Zeitlich dicht anschliessend folgen jetzt noch die Goldammer *E. citrinella* und die Zaunammer *E. cirrus* um die Monatswende Oktober/November. Die jährliche Durchzugsrate schwankt bei der Goldammer schon recht erheblich. Der Verlauf der Zugkurve der einzelnen Jahre zeichnet sich durch seine Sprunghaftigkeit innerhalb einer grossen Zeitspanne aus. Der Zugbeginn der Goldammer

schwankt in einer Zeitspanne von nun schon 18 Tagen. Die Zaunammer verhält sich noch etwas extremer. Sie erscheint nach der Goldammer, wird in einzelnen Jahren u. U. gar nicht registriert und bis zum jeweiligen Ende der Beobachtungssaison schwanken die Beobachtungszahlen noch weit mehr wie bei dieser. Eine eigentliche Zugkurve kann während eines Jahres nicht festgestellt werden; sie stellt gegenüber dem Ortolan den Typus eines kaum entwickelten Zugverhaltens dar. (Vgl. Abb. 40, 41.)

Schliesslich sei darauf hingewiesen, dass sich innerhalb der Ammernreihe auch deutliche Unterschiede in der Durchzugsdichte während der Hauptzugperiode zeigen. Während beim Ortolan weit über 60% der Durchzügler innerhalb von 10 Tagen überhinfliegen (Abb. 5, 40), schwankt dieser Betrag für alle übrigen Arten um 40% herum.

Zusammenfassend möchten wir folgende Schlüsse ziehen:

1. Nachtzieher finden wir vor allem unter den früh wegziehenden Weitziehern (Transsaharaflieger), wie Pirol *Oriolus oriolus*, Steinschmätzer *Oenanthe oenanthe*, Berglaubsänger *Phylloscopus bonelli*, Trauerschnäpper *Ficedula hypoleuca*, Neuntöter *Lanius collurio* u. a. Ausgesprochene Tagzieher bei Transsaharafliegern sind nur die Schwalben und etwas weniger ausgeprägt einige Motacilliden (dies gilt für Cou/Bretolet) wie Schafstelze *Motacilla flava* oder Baumpieper *Anthus trivialis*. Innerhalb nah verwandter Artengruppen ist die Neigung zu Nachtzug umso grösser, je weiter die Art zieht: z. B. beim Ortolan *Emberiza hortulana* gegen die übrigen heimischen Ammern-Arten, bei Fitis *Phylloscopus trochilus*, Berglaubsänger *Ph. bonelli* und Waldlaubsänger *Ph. sibilatrix* gegen den Zilpzalp *Ph. collybita*, beim Gartenrotschwanz *Phoenicurus phoenicurus* gegen den Hausrotschwanz *Phoenicurus ochruros*, beim Sommergoldhähnchen *Regulus ignicapillus* gegen des Wintergoldhähnchen *Regulus regulus*, bei der nordischen Rasse der Ringdrossel *Turdus t. torquatus* gegen die alpine Rasse *T. t. alpestris*.
2. Arten, die weniger weit ziehen und ihre Winterquartiere etwa überwiegend bis in den Mittelmeerraum haben, sind meist typische Tagzieher: z. B. Buchfink *Fringilla coelebs*, *Carduelis*-Arten, Misteldrossel *Turdus viscivorus*, Heckenbraunelle *Prunella modularis*, Rohrammer *Emberiza schoeniclus*. Ausnahmen hierzu sind Sommergoldhähnchen *Regulus ignicapillus* und Rotkehlchen *Eritacus rubecula* (beide sind überwiegend Nachtzieher).
3. Arten mit zunehmend geringer ausgeprägtem Zugverhalten neigen dazu, ihre tägliche Zugaktivität auf wenige, meist nicht mehr als 6 Stunden zu beschränken. Hierbei findet der Zug in zunehmendem Masse in den Morgendämmerungsstunden statt: z. B. Amsel *Turdus merula*, Ringdrossel *T. torquatus*, Wintergoldhähnchen *Regulus regulus*, Zilpzalp *Phylloscopus collybita*, oder auch Goldammer *Emberiza citrinella*, Zaunammer *Emberiza cirius*.
4. Einige Arten wie Star *Sturnus vulgaris*, Feldlerche *Alauda arvensis* und Heide-lerche *Lullula arborea*, die vergleichsweise spät im Oktober ihren Zughöhepunkt erreichen und bis in den Mittelmeerraum fliegen, können einmal wie ausgeprägte Tagzieher, zum andern aber auch als typische Nachtzieher in Erscheinung treten.

## Diskussion der Ergebnisse

### 1. Beziehungen zwischen Nahrungsökologie und Zugmuster bei Kurzstreckenziehern

Ein Grossteil unserer Zugvögel ist nahrungsökologisch spezifisch auf das reiche Insektenangebot während der warmen Jahreshälfte ausgerichtet. Da diese Nahrung mit Beginn des Winterhalbjahres in grossem Raum und relativ kurzfristig auf ein Minimum absinkt, können solche Arten nicht so lang im Brutgebiet ausharren, bis das im Augenblick wohl noch ausreichende, aber sich weiter rasch verringernde Nahrungsangebot das notwendig werdende, weiträumige Ausweichen nicht mehr zulassen würde. Diese Arten müssen daher Reaktionsmöglichkeiten entwickeln, die ein rechtzeitiges Wegziehen erlauben. Sie müssen ihren biologischen Jahresrhythmus praktisch in völliger Abstimmung mit der Notwendigkeit des Ziehens in den Jahresgang der Umwelt einordnen; d. h. der Faktor *Zug* ist die wesentliche Richtgrösse, die für die Lage des biologischen Rhythmus im Jahresablauf bestimmend wird (siehe hierzu u. a. THOMSON 1950, FARNER 1958, SCHILDMACHER 1958, KENDEIGH, WEST & COX 1960, MARSHALL 1965).

In gemässigten und nördlicheren Breiten wird der Jahresgang des Sonnenstandes oft als Zeitgeber in biologischen Systemen wirksam, um diese mit dem Jahresgang der Umwelt zu synchronisieren. Dieser Zeitgeber bestimmt die präzise, jahreszeitliche Lage des physiologischen Zustandes *Zugbereitschaft* (Zugdisposition), die übrigen das biologische System kennzeichnenden Grössen wie etwa Fortpflanzungsbereitschaft, Mauserbereitschaft u. a. sind dementsprechend eingeordnet. Als unmittelbarer Zugauslöser während des Zustandes der Zugbereitschaft wird wohl eine «*innere Uhr*» wirksam. Nahrung, o. ä., die als *ultimate factor* die Evolution dieses Systems (=Spezialisierung auf Insektennahrung) bewirkt hat, spielt bei der momentanen Funktion desselben praktisch keine Rolle mehr (vgl. ROWAN 1926, THOMSON 1950, SVÄRDSON 1953, ASCHOFF 1955, 1962). Die durch eine entsprechende Zeitgeberkopplung gegebene, präzise Lage der Zugbereitschaft und die vermutliche Auslösung des Zuges durch eine «*innere Uhr*» bei diesen ausgeprägten Zugvögeln bewirkt zeitlich und qualitativ über relativ grosse Gebiete hinweg ein gleichartiges und annähernd synchrones Reagieren von

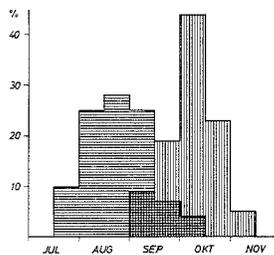


ABB. 42. Jahreszeitliche Verteilung der vorzugsweise eingehaltenen, tageszeitlichen Zugzeit (*nachts* = horizontal schraffiert, *tags* = vertikal schraffiert) von 71 auf Cou/Bretolet durchziehenden Arten (die in den vorausgegangenen Kapiteln behandelten sowie einige weitere, dort nicht erwähnte). Die Einteilung in Nachtzieher (28 Arten) oder Tagzieher (43 Arten) musste teilweise etwas willkürlich erfolgen. Das Diagramm zeigt, dass in der Zeitspanne vom 1. August bis 15. September etwa 80 Prozent aller Nachtzieher und in der anschliessenden Zeitspanne vom 15. September bis 1. November mehr als 80 Prozent aller Tagzieher durchziehen.

Einzelindividuen. So ergibt sich eine weitgehende Regelmässigkeit von Zugbeginn, Zughöhepunkt und Zugende auch in verschiedenen Jahren. Die relativ kurze Periode des Zughöhepunktes ist die zeitgeberbezogene, optimal zugauslösende und damit maximal viele Einzelindividuen synchronisierende Zeitspanne. Hieraus folgt die bei diesen Arten typische, hohe Zugdichte.

Im Gegensatz hierzu stehen die Kurzstreckenzieher. Während die an die warme Jahreszeit gebundene Masse der Insekten ausgeprägt diskontinuierlichen Schwankungen über weite Räume hinweg im Jahresverlauf unterliegt, zeigt das vegetabile Nahrungsangebot nur auf verhältnismässig engem Raum starke, plötzliche Schwankungen durch Witterungseinflüsse. Sonst ändert sich seine Masse vielmehr kontinuierlich. Damit erübrigt sich für die Arten, die auf eine überwiegend pflanzliche Kost ausgerichtet sind oder sich auf eine solche periodisch umstellen können, ein weitreichender Zug. Zugleich spielt der Faktor *Zug* in Bezug auf die durch den Zeitgeber gegebene Kopplung des biologischen Rhythmus des Vogels mit dem periodischen Wechsel in der Umwelt nur noch eine untergeordnete Rolle, andere den biologischen Rhythmus beeinflussende Richtgrössen werden den Vorrang haben. Die jahreszeitliche Lage der physiologischen Zugbereitschaft dieser Vögel ist zwar gleichfalls noch durch eine periodische Zeitgeberwirksamkeit gegeben, aber in ihrer Ausprägung und Lagebestimmung weniger starr festgelegt, und der Ablauf des Zuges, insbesondere des Wegzuges, wird nun offensichtlich in zunehmendem Masse durch unmittelbar wirksame Umweltfaktoren (wie Nahrung, Witterung u. ä.) beeinflusst. Damit wird diesem System ein weitgehend plastisches und weitmöglichst ökonomisches Reagieren (Vermeiden von Zug so lange wie möglich) auf die Umweltgegebenheiten gestattet (vgl. in diesem Zusammenhang den Begriff «*adaptational restlessness — Zugunruhe sensu lato*» bei HELMS 1963). Nahrung, u. ä. scheint in diesem Falle in dem Masse, in dem sie an Bedeutung als *ultimate factor* verloren hat, bzw. nicht notwendig war, um eine entsprechende Ausrichtung des biologischen Rhythmus im Jahresgang zu bewirken, nun mehr und mehr als Auslöser für unmittelbar aktives Zugverhalten, als *proximate factor* einen Einfluss auf das Zugverhalten auszuüben (vgl. SIVONEN 1936, SIVONEN & PALMGREN 1936, PUTZIG 1939, LOFTS, MARSHALL & WOLFSON 1963 oder WAGNER 1937, welch letzterer bei wenig ausgeprägt ziehenden *Turdus*-Arten die nächtliche Unruhe durch reichliches Futterangebot herabsetzen und zum völligen Verschwinden bringen konnte, während sich die Intensität der Nachtunruhe bei weiter ziehenden Drosseln dadurch kaum beeinflussen liess).

Unter dem besprochenen Aspekt lassen sich viele der charakteristischen Zugmusterereigenschaften der wenig zuggeneigten Arten deuten; die wichtigsten seien hier nochmals kurz zusammengefasst (vgl. auch Tab. 1):

1. Es wird relativ spät im Jahr und nur über kurze Strecken gezogen.
2. Das jahreszeitliche Zugmuster zeigt nicht die Kontinuität wie das der ausgeprägten Zugvögel (vgl. Abb. 40: Ortolan gegenüber Goldammer).
3. Die tägliche Zugzeit ist nur noch relativ kurz bemessen und macht kaum mehr als 6 Stunden aus.
4. Mit abnehmendem Zugvogelcharakter spielt sich der Zug zunehmend in den ersten Morgendämmerungsstunden ab (Abb. 43).

EMBERIZIDAE	<p style="text-align: right;">Emberiza cirrus Emberiza citrinella Emberiza cia Emberiza schoeniclus</p> <p style="text-align: center;">Emberiza hortulana</p>
PRUNELLIDAE	Prunella modularis
TURDINAE	<p>Turdus merula Turdus philomelos Turdus viscivorus Turdus torquatus Oenanthe oenanthe Phoenicurus ochrurus Phoenicurus phoenicurus</p>
MUSCICAPINAE	<p>Muscicapa striata Ficedula hypoleuca</p>
SYLVIINAE	<p>Regulus ignicapillus</p> <p style="text-align: right;">Regulus regulus Phylloscopus collybita</p> <p>Phylloscopus trochilus Phylloscopus sibilatrix Phylloscopus bonelli</p>
LANIIDAE	Lanius collurio
<p>AUSGEPRÄGTE ZUGVÖGEL (Weitstreckenzieher, die meist südlich der Sahara überwintern)</p> <p style="font-size: 2em; margin: 0;">➔</p> <p>WENIG AUSGEPRÄGTE ZUGVÖGEL (Kurzstreckenzieher, die nicht weiter als in den Mittelmeerraum fliegen)</p>	
1. ● Abzug ins Ueberwinterungsgebiet	früh ➔ AUG. ➔ SEP. ➔ OKT. ➔ spät
2. ○ Schwankungen der jährlichen Durchzugsrate	niedrig ————— hoch
3. ○ Jahreszeitliche Lage des Zug-Höhepunktes (-Beginn u. -Ende) in aufeinanderfolgenden Jahren	wenig streuend ————— stark streuend
4. ○ Kontinuität der Verteilung der jährlichen Durchzugshäufigkeit	ausgeprägt ————— wenig ausgeprägt
5. ○ Durchzugsdichte während der Hauptzugperiode	hoch ————— niedrig
6. ● Tägliche Zugdauer	lang: meist über 10 h ————— kurz: meist unter 6 h
7. ● Lage der täglichen Zugzeit	nachts ————— tags und Morgendämmerung
8. ○ Kontinuität der Verteilung der täglichen Durchzugshäufigkeit	ausgeprägt ————— weniger ausgeprägt

TABELLE 1. Tendenzen für einige Zugmustercharakteristika, wie sie sich in der Reihe vom ausgeprägten zum weniger ausgeprägten Zugvogel zeigen. In der Tabelle sind nur einige ausgewählte Arten enthalten. Die Zeichen unter den Punkten 1—8 geben an, ob der betreffende Punkt für alle oben eingereichten Arten (ausgefüllter Ring) oder nur für die Emberizidae (offener Ring) untersucht wurde.

Die schon gegebene oder mit Beginn der kalten Jahreshälfte vorgenommene Umstellung auf bevorzugt pflanzliche Nahrung erübrigt, wie schon gesagt, frühen und weitreichenden Zug. Spezielle Einrichtungen (etwa Reservefett-speicherung),

wie sie Langstreckenzieher zeigen, werden dadurch überflüssig. Damit wird der Vogel aber in hohem Masse von der täglich zur Verfügung stehenden Zeitspanne, die er zur Nahrungssuche verwenden kann, abhängig (vgl. GROEBBELS 1937). Er zieht jetzt nur noch während der ersten Morgenstunden, was wohl so gedeutet werden kann, daß er seine Zugzeit zunehmend in eine Tageszeit verlegt, zu der die Nahrungssuche voraussichtlich am wenigsten effektiv sein wird. So wird prospektive Nahrung (Kleintiere, Pflanzensamen) in den ersten kalten Morgenstunden durch Tau, Reif oder sogar Schnee unzugänglicher sein als während der wärmeren, folgenden Mittagsstunden. Hiermit wäre auch zu erklären, dass Kurzstreckenzieher gleich zu Beginn der Zugzeit bestimmte tageszeitliche Vorzugsstunden zum Ziehen benützen, während sich solche bei ausgeprägten Zugvögeln erst im Verlaufe der Zugsaison herauszubilden scheinen (s. Abb. 6 und 10).

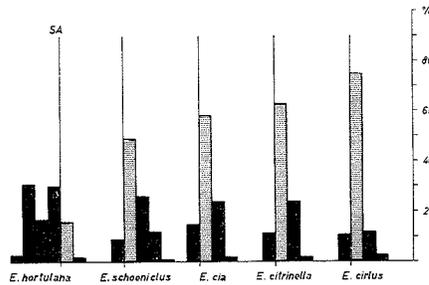


ABB. 43. Vergleichende Darstellung der tageszeitlichen Häufigkeitsverteilung in 3-Stunden-Abschnitten für die verschiedenen Ammernarten. Man beachte, wie in der Reihe von *Emberiza hortulana* nach *E. cirius* die Durchzugshäufigkeit im 3-Stunden-Abschnitt nach Sonnenaufgang (= schraffierte Säule) anwächst. Vgl. hierzu S. 201 f.

Zusammenfassend gesagt bringt die wenig kontinuierliche Verteilung in den Zugmustern der Kurzstreckenzieher Reaktionen zum Ausdruck, die den in ähnlicher Weise variierenden, unmittelbar für das Zugeschehen bedeutungsvollen Umweltfaktoren (Nahrung, Witterung o. ä.) entsprechen. Durch die hier mehr und mehr zugwirksam werdenden, unmittelbaren Umweltfaktoren reagieren nur Individuen relativ begrenzter Gebiete zu einem bestimmten Zeitpunkt mit Zug, so dass sich dieser stossweise innerhalb eines längeren Zeitraumes abspielen wird und damit die Zugmuster-«Sprünge» verursacht.

## 2. Biotoppräferenzen als Ausdruck von Häufigkeitsverteilungen im Zugmuster

In vielen Diagrammen (z. B. Abb. 32) zeigt sich eine auffällige Häufung von Fänglingen oder Beobachtungen um Sonnenaufgang herum (s. S. 202). Auffällig hierbei ist, dass diese Erscheinung bei manchen Arten sehr ausgeprägt auftritt, während sie bei anderen, die sonst dasselbe Zugmuster zeigen, fehlt. Hier kommen möglicherweise unterschiedliche Ansprüche an den Biotop bei den einzelnen Arten zum Ausdruck. Eine derartige Häufung zeigen vor allem nachts ziehende Arten, die in ihrem Brutbiotop relativ lichtscheu und ausgeprägte Deckungsvögel sind; sie neigen offensichtlich besonders zu spontaner Zugbeendigung in der ersten Dämmerung, was sich in einem massierten Einfall in jede gerade erreichbare Deckung äussert (siehe dazu die Diagramme etwa der Singdrossel *Turdus philomelos* und des Rotkehlchens *Erithacus rubecula*, Abb. 32 und 33). Nachtzählern

der offenen Landschaft fehlt dieser spontane Morgeneinfall. Der Kurvenverlauf der Diagramme fügt sich an dieser Stelle kontinuierlich ins Gesamtbild ein. Sie setzen den Zug noch so lange fort, bis sie zusagende Rastplätze gefunden haben, so dass sich die einfallenden Vögel weit mehr verteilen (vergleiche hierzu etwa die Diagramme von Steinschmätzer *Oenanthe oenanthe* und Rotkehlchen, Abb 32). Dass Vögel tatsächlich aktiv verschiedene Helligkeiten aufsuchen können, zeigt GWINNER (1966) in Auswahlversuchen (s. S. 211).

Ein weiteres Beispiel, wie im tageszeitlichen Zugmuster Biotoppräferenzen zum Ausdruck kommen können, liefern die Laubsänger. Auf dem Pass sowie an den zu ihm aufsteigenden Hängen fehlt jeglicher Wald. Niedrige Beeresträucher, kleine Erlerbüsche, Viehweide und mehr oder weniger vegetationslose Steilhangstellen prägen das Bild. Fitis *Phylloscopus trochilus* und Zilpzalp *Phylloscopus collybita* als Arten, die sich gerne an Gebüsch halten, zeigen die auffällige Morgendämmerungshäufung der Fänglinge. Berglaubsänger *Phylloscopus bonelli* und Waldlaubsänger *Phylloscopus sibilatrix*, bei denen der Sonnenaufgangsgipfel fehlt, sind Arten, die den Aufenthalt in den Kronen hoher Bäume bevorzugen. Sie werden als Rast- und Einfallbiotope die einige 100 m unterhalb des Passes beginnenden Waldungen vorziehen. Nach unserer Deutung des tageszeitlichen Zugmusters (vgl. S. 202) gäbe der Hausrotschwanz *Phoenicurus ochruros* ein Beispiel dafür, wie sich eine Präferenz für offenes Gelände auf die Fangverteilung eines Dämmerungsziehers auswirkt.

Die Abweichungen in der tageszeitlichen Verteilung von Fang- und Beobachtungshäufigkeiten bei der Feldlerche *Alauda arvensis*, die durch unterschiedliche Flughöhe hervorgerufen werden (s. S. 171), scheinen in ähnlicher Form Biotoppräferenzen zum Ausdruck zu bringen. Auf Cou/Bretolet ist die Passgegend recht steil und der ganze Anflugweg zum Pass, das Val d'Illiez, ist bewaldet bis fast unterhalb des Passanstieges. Nachts ziehende Feldlerchen fliegen relativ niedrig über dieses Gelände hinweg, da sie keine Einzelheiten erkennen können; bei Tagesanbruch aber rücken die Vögel als Bewohner der offenen Landschaften von diesem «ungewohnten» Bild unter sich ab und steigen höher. Der Heidelerche als «Woodlark» fehlt dieses Höherfliegen; die Tag- und Nachtfänglinge halten sich die Waage. Auf dem Hahnenmoospass herrschen ganz andere landschaftliche Gegebenheiten. Die Passregion ist flach und das zum Pass ansteigende Tal ist weitgehend unbewaldetes Wies- und Weideland. Hier ziehen die Feldlerchen auffallend niedriger überhin und tagsüber können sich oft viele Vögel rastend in der Passgegend aufhalten (RYCHNER & IMBODEN 1965; vgl. ähnliche Deutung des Drosselzuges auf den Shetland-Inseln, MYRES 1964).

### 3. Der Nachtzug und seine biologische Bedeutung

Im vorliegenden Kapitel soll die Reaktionsweise *Nachtzug* insbesondere unter dem Aspekt ihres biologischen Sinnes angegangen bzw. besprochen werden. In der Literatur werden in diesem Zusammenhang die beiden möglichen Fragerichtungen, einmal mehr nach den Gründen, die den Nachtzug in der Evolution zur Entwicklung brachten (finale Betrachtung), zum andern nach den Mechanismen im Vogelkörper selbst, die erst die unmittelbare Äusserung von Nachtaktivität ermöglichen (kausale Betrachtung), gelegentlich nicht scharf auseinandergelassen. Hier seien noch kurz einige Bemerkungen zur zweiten Fragerichtung vorausgestellt.

a) Bemerkungen zur Nachtaktivität als solcher  
bei nächtlich ziehenden Singvögeln

Die bei nächtlich ziehenden Vögeln geäußerte Aktivität wird infolge der Eindringlichkeit des Nachtzuges vom unreflektierten Beobachter oft als ein Spezifikum der Zugzeit angesehen, im Gegensatz zu der während der Brut- und Ruhezeit angenommenen Tagaktivität. Die folgenden Beispiele lassen jedoch vermuten, dass Nachtaktivität möglicherweise doch nicht eine derartig spezifisch auf den Zug ausgerichtete Reaktionsweise ist, wie es erscheinen mag, sondern auch in anderem Zusammenhang auftreten kann.

Nächtliches Singen von Rohrsängern *Acrocephalus*, Schwirlen *Locustella*, gelegentlich Grasmücken *Sylvia* (siehe etwa STEINBACHER 1954), Gelbspötter *Hippolais icterina* (HUBER 1966 u. a.), Nachtigall *Luscinia megarhynchos* und Blaukehlchen *Luscinia svecica* ist bekannt. In hellen Vollmondnächten kann man Braunkehlchen *Saxicola rubetra*, Gartenrotschwanz *Phoenicurus phoenicurus*, Heidelerche *Lullula arborea*, Feldlerche *Alauda arvensis* und Kuckuck *Cuculus canorus* singen hören (z. T. eigene Beobachtungen); ähnlich auch etwa die Türkentaube *Streptopelia decaocto* (F. B. LUDESCHER briefl.). Mehr oder weniger vertraut ist uns das Aufsteigen von Mauerseglerschwärmen *Apus apus* an warmen Frühlings- und Sommerabenden (WEITNAUER 1960). BLOESCH (in BAUER & GLUTZ 1966) berichtet von nächtlicher Aktivität beim Weißstorch *Ciconia ciconia* am Nest; sie betrifft u. a. Kopulationen, Gefiederpflege, Brutablösungen. GWINNER (1958) beschreibt nächtliche Fütterungen beim Hausrotschwanz *Phoenicurus ochruros*. LÖHRL (zit. bei FEHRINGER 1942, siehe GWINNER 1958) beobachtete nahrungssuchende Amseln *Turdus merula* im erleuchteten Stuttgarter Schlosspark. U. GLUTZ (briefl.) vernahm in der Nacht singende Amseln in hell erleuchteten Parkanlagen Solothurns. Überraschend ist die Mitteilung über eine im Schein einer Strassenlampe Insekten fangende Blaumeise *Parus caeruleus* (SEHLBACH 1938). E. GWINNER (briefl.) stellte regelmässig nächtliche Aktivität eines Grossen Buntspechts *Dendrocopos major* und eines Raubwürgers *Lanius excubitor*, die einzeln in einer Volière gehalten werden, fest. Auf Cou/Bretolet wurde am 25. Juli 1966 gegen Mitternacht ein Grosser Buntspecht gefangen, der vermutlich durch den Lichtschein einer Insektenlichtfalle über eine grössere Distanz angelockt wurde (Wald fehlt bis auf mehrere 100 m vom Fangplatz). In Aktivitätsregistrierkäfigen wird oft bis lange in die Brutperiode hinein sogenannte «Zugunruhe» registriert. Die Frage, inwieweit es sich tatsächlich um echte Zugunruheaktivität handelt (HELMS 1963, E. GWINNER, briefl.), bleibt vorerst meist unbeantwortet. Schliesslich sei noch die regelmässige, «nächtliche» Aktivität der meisten Vogelarten in polnahen Gebieten während der Zeit des Mitternachtsommers erwähnt (etwa BROWN 1963, PAATELA 1938). Durch Gelegenheitsbeobachtungen liesse sich diese Reihe sicherlich noch beträchtlich erweitern. Was fehlt, sind jedoch planmässige Untersuchungen, die uns über den Umfang und den Grad der Regelmässigkeit derartiger nächtlicher Aktivität bei verschiedenen Arten Auskunft geben könnten. Ein Grund für den bisherigen Mangel an solchen Angaben dürften die damit verbundenen Schwierigkeiten bei der Beobachtung sein.

Nachtaktivität scheint demnach in weiterem Umfange zum normalen Reaktionsschema dieser Vögel zu gehören, als gemeinhin angenommen wird, zumindest scheint sie potent vorhanden zu sein und je nach Bedürfnis abgerufen werden zu können. Sicherlich war die nächtliche Aktivität in einigen oben angeführten

Fällen durch nicht ganz natürliche Lichtverhältnisse provoziert und auch die unter natürlichen Bedingungen gemachten Feststellungen sind oft mit Mondlicht gekoppelt. Hierin kommt zum Ausdruck, dass allgemein Licht eine entscheidende Rolle bei aktivierenden Reizvorgängen im Organismus solcher Vögel spielt. Interessanterweise konnte GWINNER (1966 a, 1966 b) tagesperiodische Schwankungen der Vorzugshelligkeit bei einigen Arten (Amsel, Rotkehlchen, Star, Beo *Gracula religiosa*) nachweisen. Diese Vögel suchten im einfachsten Fall für die tägliche Aktivitätsphase unter den zur Wahl gestellten Käfigen jeweils die helleren und zum Schlafen aktiv die dunkleren Käfige auf. Dies könnte ein Hinweis darauf sein, dass der Organismus Verhaltensweisen entwickelt hat, die ihn in regelmässig notwendig werdenden Ruhepausen möglichst weitgehend dem aktivierenden Einfluss des Lichtes entziehen (siehe auch GWINNER 1966 a).

Erklärungsversuche zur nächtlichen (Zug-) Aktivität im Hinblick auf Mechanismen tagesperiodischer Aktivitätssteuerung hat vor allem PALMGREN (1936, 1938, 1944, 1949) vorgebracht. GWINNER (1966 b, Manuskript) stellt diesen eine weitere Hypothese entgegen, die die bisher bekannten Beobachtungsfakten am besten zu deuten vermag.

#### b) Zur biologischen Bedeutung des Nachtzuges

*Bisherige Deutungen.* — PALMGREN (s. o.) gibt einen zusammenfassenden Überblick zu den Deutungsversuchen des Nachtzuges; er zitiert BREHM (1855), BREWSTER (1866), GROEBBELS (1928, 1932), THOMSON (1926) und DROST (1930). BREHM und BREWSTER sehen den biologischen Sinn des nächtlichen Ziehens darin, dass es den Kleinvogel dem Zugriff seiner Feinde entziehe und damit einen hohen positiven Selektionswert besitze. GROEBBELS hält den Nachtzug für eine Reaktionsweise, die durch stoffwechselphysiologisch bedingte Notwendigkeiten des Vogels gegeben ist; der Kleinvogel muss hiernach infolge seines sehr hohen Stoffwechsels notgedrungenermassen einen grossen Teil des Tages zur Nahrungsaufnahme zur Verfügung haben (vgl. S. 208). Andere Autoren übernehmen diese einleuchtende Erklärung ebenfalls oder lassen auch der ersteren in Erwägung gezogenen Deutung (Feindschutz) einigen Erklärungswert zukommen. Siehe hierzu etwa im *Dictionary of Birds* (1964) von LANDSBOROUGH THOMSON unter den Stichworten «nocturnal habits» und «migration».

Um grosse Strecken effektiv zurücklegen zu können, muss der Vogel trotz seines sehr hohen Stoffwechsels die Möglichkeit haben, unter bestimmten Voraussetzungen für den grössten Teil des Tages oder sogar für mehr als einen Tag von äusserer Nahrungszufuhr unabhängig zu sein. Diese Forderung wird erfüllt durch die Fähigkeit zur Anlage umfangreicher Energiereserven in Form von Fett, wie dies heute für eine Grosszahl von Zugvögeln bekannt ist (BONHOTE 1909, WACHS WOLFSON 1945 und 1952, WALLGREN 1954, FARNER 1960, ODUM 1960, ODUM, CONNELL & STODDARD 1961, LASIEWSKI 1962, KING, BARKER & FARNER 1963, CALDWELL, ODUM & MARSHALL 1963, WARD 1963, CURRY-LINDAHL 1963 u. a.).

Zu den Reservefett speichernden, von der Nahrungsaufnahme während eines bestimmten Tagesanteils relativ unabhängigen Vögeln gehört der überwiegende Teil der nächtlich ziehenden Arten. Diese legen in wenigen aufeinanderfolgenden Nächten grössere Zugstrecken zurück, bis ihre Reserven aufgebraucht sind und während einer nun anschliessenden mehrtätigen Rast wieder aufgefüllt werden müssen. Bei einem derartigen Zugmodus verliert die Auffassung, der Nachtzug

erbege sich aus dem Zwang heraus, tagsüber Nahrung aufnehmen zu müssen, weitgehend ihre Gültigkeit.

Ebenso reicht eine Begründung des Nachtzuges als Einrichtung zur Feindvermeidung sicherlich nicht aus, um diese Erscheinung in ihrem Ausmass und in ihrer verschiedenartigen Ausprägung auch nur annähernd vollkommen zu erklären. Wenn tagsüber ziehende Kleinvögel durch Raubvögel gezehtet werden, so geschieht dies bei Nachtziehern durch Eulen. Auf Cou/Bretolet fallen beispielsweise der Waldohreule und dem Uhu wohl mehr nächtliche Zieher zum Opfer als etwa tagziehende Vögel einem jagenden Sperber, Baum- oder Wanderfalken. Die nachts sehr hoch über dem Flachland ziehenden Vögel sind zumindest während der Aufbruchs- und der Einfallzeit in der Abend- und Morgendämmerung sehr gefährdet. Der Eleonorenfalk *Falco eleonorae* mit einer offensichtlich stark an den Durchzug paläarktischer Vögel im Mittelmeerraum angepassten Biologie zeigt bezüglich des Vogelanteils einen fast ausschliesslich aus Nachtziehern zusammengesetzten Speisezettel; er soll vor allem in der Morgen- und Abenddämmerung die zum Nachtzug aufbrechenden oder diesen beendenden Durchzügler erbeuten (VAUGHAN 1961, SIELMANN in STRESEMANN 1956). Nach J. M. THIOLLAY (briefl.) fliegen die Falken auf Cap Formentor, Mallorca, am frühen Morgen zielstrebig aufs offene Meer hinaus, um die sich dort noch unterwegs befindenden Vögel zu jagen.

Weiter auf das Negativkonto des Nachtzuges kommt etwa die erhöhte nächtliche Verdriftungsgefahr zumindest über Wasser, wie LACK (1959, 1963) und BELLROSE & GRABER (1963) durch Radarbeobachtungen gezeigt haben. Diese Verdriftung kann sich über offenen Wasserflächen oder weiten Wüstenstrecken in hohem Masse verhängnisvoll auswirken. (Siehe auch SVÄRDSON 1953, WILLIAMSON 1955.)

*Weitere Deutungsmöglichkeiten.* — Wie die kritische Prüfung der bisher vermuteten Beziehungen zeigt, dürfte aus diesen kaum ein nennenswert positiver Selektionswert für das Nachtzugverhalten resultieren. Da diese Verhaltensweise jedoch in ungemein auffälliger Weise auftritt, müssen andere für die nächtliche Zugweise wesentliche Faktoren vorhanden sein. Vielleicht können die nun zu besprechenden Aspekte wenigstens zum Teil zu einem erweiterten Verständnis des Nachtzuges beitragen.

1. Der «Flatterflug», wie er bei allen unseren Kleinvögeln verbreitet ist, erfordert im Dauerbetrieb während des Zuges eine sehr hohe Muskelleistung. Die reine, mechanisch wirksam werdende Muskelenergie macht hierbei nur einen Bruchteil der insgesamt aufzubringenden Energie aus. ZEUTHEN (1942) nimmt für die Flugmuskulatur einer Taube eine Muskeleffektivität von 25% an; der grössere Restanteil der aufgewandten Energie wird in Form von Wärme frei. Diese beim fliegenden Vogel in grossem Umfang entstehende Wärme muss vom Körper abgegeben werden, um Überhitzung zu vermeiden. Vögel haben keine Schweissdrüsen und ihr Körper ist von einem stark isolierenden Federmantel eingehüllt. Die Abgabe überschüssiger Wärmemengen geschieht zum Teil am weniger dicht befiederten Unterflügel, vor allem aber, insbesondere bei hohen Umwelttemperaturen, durch Wasserverdunstung in den Wegen des Atem-Luftsacksystems. Die eingeatmete Luft wird in den Atemräumen und Luftsäcken mehr oder weniger auf die Körpertemperatur erwärmt, mit Wasserdampf gesättigt und dann wieder ausgeatmet. Die Wirksamkeit dieses Wärmeab-

gabemechanismus ist einmal von der Atemfrequenz und zum andern vom gegebenen Wasserdampf-Sättigungsgrad der Umweltluft abhängig: Je höher die Luftfeuchtigkeit, desto geringer der Wirkeffekt. (Vgl. A. J. MARSHALL 1961, PRECHT, CHRISTOPHERSEN & HENSEL 1955, GEORGE & BERGER 1966, LASIEWSKI & BARTHOLOMEW 1966).

Es ist eine geläufige Erscheinung, dass Kleinvögel im allgemeinen während der heissen Mittagsstunden ihre Aktivität stark herabsetzen und damit eine Wärmezufuhr durch Muskelarbeit oder die etwa bei Nahrungsaufnahme entstehende Basalwärme vermeiden (vgl. z. B. SCHMIDT-NIELSEN 1965). Die Gefahr der Überhitzung ist hauptsächlich bei kleinen Arten infolge ihres relativ höheren Energieumsatzes und ihrer geringeren Wärmekapazität gross. Des weiteren scheinen viele kleine Vogelarten gemässigter Zonen keiner intensiven Atemwegkühlung fähig zu sein (SALT & ZEUTHEN in A. J. MARSHALL 1961, ferner MCNAB 1966). Ist unter diesen Voraussetzungen ein Kleinvogel auf einem Überwasser- oder Überwüstenflug gezwungen, bei hohen Umgebungstemperaturen, etwa während der Mittagszeit, zu ziehen, wird er sich einer erheblichen thermoregulatorischen Stress-Situation gegenübersehen, die er, wenn überhaupt, nur unter sehr grossem Aufwand bewältigen können wird.

Wesentlich günstiger gestaltet sich die Situation des nächtlich fliegenden Vogels: a) Die Wärmeabgabe durch Strahlung ist erhöht. b) Die Wärmeabgabe durch Wasserverdunstung auf den Atemwegen kann jetzt erheblich wirksamer sein, da (etwa beim Übermeerflug) die Atmosphäre im Vergleich zu den Mittagsstunden viel weniger Wasserdampf enthält. c) Die nächtlichen Umgebungstemperaturen liegen z. T. weit unter dem thermoneutralen Bereich des ziehenden Vogels; damit wird die abzugebende Überschusswärme wohl weiter dadurch reduziert, dass ein Teil zur Aufrechterhaltung der Körpertemperatur abgezweigt werden kann. Zugleich wird hierbei eine Wasserersparnis resultieren, die für die gesamte Wasserbilanz des ziehenden Vogels von nicht zu unterschätzender Bedeutung sein dürfte. Dies illustriert etwa die Beobachtung MOREAUS (1930, zit. bei STRESEMANN 1927—34), dass «Singvögel, die nördlich der Oase Kufra angetroffen wurden, herbeikamen, um Wasser aus der menschlichen Hand zu trinken.» (Hierzu auch MOREAU 1961, YAPP 1962, BARTHOLOMEW & CADE 1963, u. a.)

Bemerkenswert ist, dass auch in Gruppen mit relativ grossen, normalerweise tagaktiven Arten mit ausgeprägtem Flatterflug diejenigen Vertreter, die als Weitstreckenwanderer einen effektiven Zugmodus entwickeln müssen, nachts ziehen. Hier seien einige aufschlussreiche Beispiele aus Nonpasseres-Gruppen angeführt:

Ringeltaube *Columba palumbus* und Hohltaube *C. oenas*, die vor allem im Oktober durchziehen und bis ins Mittelmeergebiet fliegen, sind auf Cou-Bretolet Tag-Massenzieher, die nur vereinzelt nachts festgestellt werden; es liegen einige Uhu-Rupfungen vor (J. M. THIOLLAY briefl.) sowie vom Hahnenmoospass ein Ringeltauben-Fang vom 11. Oktober 1965 um 1.30 Uhr (F. BENOIT und E. FUCHS briefl.). Im Gegensatz hierzu steht die schon im August und September abziehende, die Sahara überfliegende Turteltaube *Streptopelia turtur*, die auf Cou/Bretolet regelmässig als ausgesprochene Nachtzieherin auftritt.

Weitere Flatter- und meist auch Transsaharafliieger, die auf Cou/Bretolet nachts gefangen werden, sind etwa die Wachtel *Coturnix coturnix*, der Kuckuck *Cuculus canorus*, der Wendehals *Jynx torquilla* (vgl. DROST & SCHÜZ 1939) und überraschenderweise auch der Eisvogel *Alcedo atthis* (vgl. BANZHAF 1936, WEIGOLD zit. bei DROST & SCHILDMACHER 1936). Die zentral- und ostasiatischen

Populationen dieser letzteren, bei uns mehr zum Standvogel neigenden Art sind ausgeprägte Zugvögel, die im südostasiatischen Raum überwintern (VOOUS 1962). Sie sind dort anscheinend in ähnlicher Weise Nachtzieher (STEGMANN 1936); nach CHEESMAN (zit. bei GROTE 1937) kommen sogar weite Übersteppen- und Überwüstenflüge ohne jede Rastmöglichkeit an einer Wasserstelle vor.

Die typischen Tagzieher der Nonpasseres haben z. T. ebenfalls recht weit entfernte Winterquartiere, sind aber dann bezeichnenderweise überwiegend Segel- und Gleitflieger, deren Flugmuskulatur im Vergleich zu den oben besprochenen Gruppen viel geringer ausgebildet ist und damit weniger Überschusswärme erzeugt; zudem haben solche Grossvögel eine weit höhere Wärmekapazität (viele Raubvögel — Accipitres, Störche *Ciconia*, Pelikane *Pelecanus*). Der häufig nachts ziehende Kranich *Grus grus* ist weitgehend Ruderflieger. Bemerkenswert erscheint die Angabe von BOUET (1950, zit. bei BAUER & GLUTZ 1966), wonach mindestens die Weststörche *Ciconia ciconia* Nordwest-Afrikas auch nachts ziehen sollen, da es tagsüber zu warm sei.

2. Für weitreichende Überwasser- oder Überwüstenflüge ohne Rastmöglichkeiten wird die Fähigkeit zum Nachtzug ohnehin obligat. So nimmt MOREAU (1961) an, dass zur Überquerung der Sahara ein Dauerflug von bis zu 50 oder 60 Stunden (!) erforderlich sei. Mechanismen, die ein nächtliches Ziehen ermöglichen, werden also für jeden Weistreckenzieher von grösster Bedeutung sein.

3. Wie STRESEMANN (1944) gezeigt hat, sind nächtlich ziehende Arten nicht Nacht für Nacht unterwegs, bis sie ihr Winterquartier erreichen, sondern legen in wenigen aufeinanderfolgenden Zugnächten eine Teiletappe zurück, auf die dann bis zur nächsten eine mehrtägige Rast zum Auffüllen der Energiereserven folgt (s. S. 211). Bei einem solch sprungweisen Vorrücken kann der Nachtzieher verglichen mit einem Vogel, der ausschliesslich tags fliegen würde, pro Etappe je nach der Zahl der auf sie entfallenden Zugnächte einen bis mehrere Tage einsparen. STRESEMANN (l. c.) nimmt für die Kappenammer *Emberiza melanocephala* bei einer Winterquartierentfernung von 7000 km eine Etappenleistung von 1000 km an, wobei auf die Etappe 2 Zugnächte, 5 Nächte für Schlaf und 7 Tage zum Fressen kommen. Für derartige Entfernungs- und Leistungsverhältnisse liegt die Zeitersparnis des Nachtziehers bei insgesamt 14 und mehr Tagen gegenüber dem unter denselben Bedingungen, aber nur tagsüber wandernden Vogel.

Ein solcher Zeitgewinn wird namentlich beim Heimzug von Bedeutung sein, da der Fortpflanzungszyklus von Weitziehern, die durch ihre besondere ökologische Einpassung nur kurzfristig im Brutgebiet verweilen, recht knapp bemessen ist, so dass diese Arten sehr leicht in Zeitdruck kommen könnten. Unter diesem Aspekt wird auch die Feststellung verständlich, dass manche Arten im Frühjahr vermehrt nachts zu ziehen scheinen (vgl. S. 185 und 199 sowie HELMS 1963, WEISE 1963, KING, BARKER & FARNER 1963) und dass der Frühjahrszug oft schneller abläuft als der Herbstzug (z. B. STRESEMANN 1927—32, 1944, 1948, 1955, FARNER, MEWALDT & KING 1954, KING, BARKER & FARNER 1963). Dies wird sich vor allem bei Arten vorteilhaft auswirken, die durch anhaltende Schneelage in ihren nördlichen Brutgebieten oft ungewöhnlich lange vom Brutplatz abgehalten werden. Über weitere Anpassungen an solche Verhältnisse berichtet etwa BERTHOLD (1964 und briefl.), nach dessen Befunden die Gonadenentwicklung bei weit im Norden brütenden Populationen einer Art (u. a. Star *Sturnus vulgaris*)

ungleich rascher verlaufen kann als bei Individuen aus Brutgebieten, die weniger weit von den Winterquartieren entfernt liegen.

4. Einige wenige Arten mit ausgeprägtem Nachtzugverhalten fliegen nur bis höchstens ins Mittelmeergebiet und ziehen meist erst relativ spät im Herbst ab. Hierher gehören das Sommergoldhähnchen *Regulus ignicapillus* und das Rotkehlchen *Erithacus rubecula*, beide recht kleine und ausgesprochen Deckung liebende Arten, ferner einige Drosseln, etwa *Turdus iliacus* und *T. philomelos* sowie z. T. *T. merula* und *T. torquatus*. Mindestens für das Sommergoldhähnchen sind wegen seiner Kleinheit sicherlich ein Grossteil der weiter oben angeführten Vorteile des Nachtzuges, wie sie für Langstreckenzieher besprochen wurden, gleichfalls wirksam. Für die anderen Arten könnte der Nachtzug unter anderm vielleicht auch noch insofern eine besonders ökonomische Zugweise darstellen, als er den Vogel in den Bereich von Umgebungstemperaturen bringt, bei denen die überschüssige Flugmuskulaturwärme mehr oder weniger ganz im Körper selbst zum Aufrechterhalten der Eigentemperatur aufgeht.

Star *Sturnus vulgaris*, Feldlerche *Alauda arvensis* und Heidelerche *Lullula arborea* können als Tag- und als Nachtzieher auftreten. Es sind Arten, die recht lang im Brutgebiet ausharren und unvermittelt von ungünstigen, das Nahrungsangebot stark herabsetzenden Witterungseinflüssen überrascht werden können. Für sie bedeutet die Möglichkeit zum Nachtzug u. a. wohl auch eine Erhöhung ihrer Aktionsbereitschaft, da sie dann gleichsam beliebig zu jeder Tages- und Nachtzeit aufbrechen können, um günstigere Standorte aufzusuchen.

5. Wie schon erwähnt, fallen die Schwalben (*Hirundo*, *Delichon*, *Riparia*) als ausgesprochene Weit-, aber Tagzieher fast als einzige Gruppe aus dem Rahmen. Dies dürfte mit ihrer spezifischen ökologischen Anpassung an den Luftraum in Zusammenhang stehen. Sie sind Flugjäger, was es ihnen erlaubt, während des aktiven Zuges Nahrung aufzunehmen. Auf Cou/Bretolet kommt dies sehr schön zur Beobachtung, wenn ankommende Schwalbenwellen gelegentlich viertelstundenweise in Passnähe das reichlich vorhandene Insektenangebot ausnützen, um dann plötzlich wieder wie weggesogen weiterzuziehen. Hierdurch entfällt einmal weitgehend das für die anderen Arten bezeichnende etappenweise Ziehen. Andererseits dürften dieselben Mechanismen, die den Schwalben die erfolgreiche Ausbeutung des Luftraumes ermöglichen, diesen erlauben, den oben besprochenen thermoregulatorischen Schwierigkeiten weit besser zu begegnen als etwa ein Goldhähnchen oder ein Rotkehlchen.

Die nahrungsökologisch ähnlich ausgerichteten Bienenfresser *Merops apiaster* sind gleichfalls Tagzieher. Der Mauersegler *Apus apus* wird allgemein als typischer Tagzieher betrachtet, doch scheint auch ausgeprägter Nachtzug vorkommen zu können (WEITNAUER 1960, GODEL 1962).

Fassen wir kurz zusammen, dann erweist sich der Nachtzug im hier besprochenen Rahmen als eine Reaktionsweise, die auf die besonderen physiologischen Gegebenheiten des Vogels sowie auf spezifische, ökologische Anpassungen desselben abgestimmt erscheint und sich dadurch vorteilhaft auswirkt.

## ZUSAMMENFASSUNG

1. Auf Grund mehrjähriger Herbstzugbeobachtungen auf den Alpenpässen Cou und Bretolet, Wallis, wurde versucht, für verschiedene Oscines-Arten die jahres- und tageszeitliche Häufigkeitsverteilung der Durchzügler innerhalb gegebener Zeitabschnitte zu ermitteln. Dass sich die beiden Pässe verglichen mit Beobachtungsstationen im Flachland oder an den Küsten dazu in besonderer Weise eignen, wurde bereits von andern Autoren gezeigt; wesentlich ist, dass ortsspezifische, vor allem die tageszeitliche Häufigkeitsverteilung beeinflussende Besonderheiten bei der Beurteilung der so gewonnenen Zugmuster nicht ausser acht gelassen werden, weshalb sie gleich einleitend (Seiten 171—173) ausführlich besprochen werden. Einige Zugmuster-Eigentümlichkeiten liessen sich im Verlaufe der Analyse als Ausdruck spezifischer Biotoppräferenzen deuten (Seiten 208—209).

Ein Vergleich der Zugmuster verschiedener Arten ergab auffällige Unterschiede zwischen Lang- und Kurzstreckenziehern und gestattete eine neue Deutung der biologischen Bedeutung von Nachtzugverhalten.

2. Um wenigstens bei einer Familie einen möglichst repräsentativen Querschnitt durch die Zugmuster von ausgeprägten Zugvögeln und weniger zuggeneigten Arten zu erhalten, wurden die auf Cou und Bretolet durchziehenden Ammern besonders eingehend untersucht und zum Zugverhalten weiterer Ammernarten kurze Hinweise gegeben. Bei weiteren Oscines-Familien wurden nach Möglichkeit Arten mit verschiedenem Zugverhalten aus derselben Gattungsgruppe ausgewählt, um die verschiedenen Differenzierungen im Zugmuster deutlich werden zu lassen.

3. Beim Vergleich der Zugmuster von ausgeprägten Zugvögeln (Transsaharazieher) und weniger zuggeneigten Arten (Winterquartier erstreckt sich südwärts höchstens bis in den Mittelmeerraum) lassen sich folgende allgemeine Tendenzen erkennen:

a) Die im Herbst an einem bestimmten Beobachtungsort ermittelte Individuenzahl von Durchzüglern ist bei ausgeprägten Zugvögeln von Jahr zu Jahr konstanter als bei weniger zuggeneigten Arten.

b) Zugbeginn, Zughöhepunkt und Zugende einer Zugsaison streuen in aufeinanderfolgenden Jahren weit weniger bei ausgeprägten Zugvögeln als bei weniger ausgeprägten.

c) Eine  $\pm$  kontinuierliche jahreszeitliche Häufigkeitsverteilung der Durchzügler ist bezeichnend für ausgeprägte Zugvogelarten, ein sprunghaftes Zugmuster dagegen für weniger zuggeneigte Arten.

d) Die Durchzugsdichte, d. h. das Verhältnis der Durchzüglerzahl zur Zeitspanne der Hauptdurchzugsperiode, ist bei ausgeprägten Zugvögeln höher als bei weniger ausgeprägten.

e) Je ausgeprägter das Zugverhalten einer Art, umso eindeutiger ist die Tendenz zur Gipfelbildung in der tageszeitlichen Häufigkeitsverteilung der Durchzügler und umso konstanter sind Lage und Streuung dieses tageszeitlichen Zuggipfels.

Ferner zeigen sich hinsichtlich Lage und Dauer der zum Ziehen verwendeten Tageszeit folgende Tendenzen:

f) Früh wegziehende Langstreckenzieher wandern vorwiegend nachts (Ausnahmen: Schwalben und etwas weniger ausgeprägt einige Motacilliden). Innerhalb nah verwandter Artengruppen ist die Neigung zu Nachtzug umso grösser, je weiter die Art zieht.

g) Arten, die weniger weit ziehen und deren Winterquartier kaum weiter südwärts reicht als bis ins Mittelmeergebiet, sind meist typische Tagzieher (Ausnahmen: Sommergoldhähnchen *Regulus ignicapillus* und Rotkehlchen *Erithacus rubecula*).

h) Wenig zuggeneigte Arten ziehen täglich meist nicht mehr als 6 Stunden und zwar vorwiegend in den Morgendämmerungsstunden.

i) Einige vergleichsweise spät im Oktober ihren Zughöhepunkt erreichende und bis in den Mittelmeerraum ziehende Arten können in ausgeprägter Form sowohl als Tag- als auch als Nachtzieher auftreten.

4. Da die Insektenmasse in den gemässigten Breiten mit Beginn der kalten Jahreshälfte einem weiträumigen und sprunghaften Rückgang unterliegt, müssen Vogelarten, die auf Insektennahrung spezialisiert sind, besondere Zugverhaltensweisen entwickeln. Ein *frühzeitig*, d. h. in einer Jahreszeit, in der die Nahrung noch im Überfluss vorhanden ist, einsetzender *weitreichender* Wegzug muss den Vogel rechtzeitig aus dem Bereich der

sprunghaften Nahrungsverknappung hinausbringen. Das zeitgerechte Eintreten der physiologischen Zugbereitschaft wird durch eine entsprechende Kopplung des biologischen Rhythmus des Vogels mit einem geeigneten Zeitgeber aus der Umwelt bewirkt; unmittelbar zugauslösend werden wohl endogene Faktoren wirken. Die für Langstreckenzieher bezeichnenden Zugmustereigenschaften (siehe 3a—e) werden als Ausdruck einer solchen Zeitgeberkopplung und endogen wirksamen Zugauslösung gedeutet.

5. Auf pflanzliche Nahrung spezialisierte oder entsprechend anpassungsfähige Vogelarten zeigen ganz andere Zugmustereigenschaften (siehe 3a—e). Die allmählichere Veränderung des pflanzlichen Nahrungsangebotes und die gewöhnlich nur regional beschränkte Unzugänglichkeit der Nahrung erlauben es, den Wegzug auf ein Minimum zu beschränken. In zunehmendem Masse scheinen nun unmittelbar lebensnotwendige Umweltfaktoren wie Nahrung, Witterung u. ä. das Zuggeschehen zu beeinflussen (Seiten 206—208). Auf die Zugmustereigenschaften, die dies zum Ausdruck bringen, wird ausführlich eingegangen.

6. Bei der weiteren Analyse der Zugmuster wird vor allem der biologische Sinn des Nachtzuges zu deuten versucht. Die unmittelbaren Kausalfaktoren oder endogenen Mechanismen, die das Aussern von Nachtaktivität ermöglichen, werden dagegen nur am Rande gestreift. An Beispielen wird aber gezeigt, dass Nachtaktivität auch während der Brutzeit zumindest potentiell zu einem allgemeineren Reaktionsvermögen vieler Vogelarten gehört (Seiten 210—211) und dass die nächtliche Zugaktivität nicht als Ausdruck einer generellen Umstellung von ausschliesslicher Tagaktivität während der Brutzeit auf partielle Nachtaktivität zur Zugzeit verstanden werden darf.

Unter den auf Cou und Bretolet durchziehenden Oscines konnte Nachtzug vor allem bei früh aufbrechenden Weitstreckenziehern und bei ausgeprägten Flatterfliegern festgestellt werden. Es werden auch Beispiele für ähnlich Korrelationsverhältnisse bei Nonpasseres angeführt (Seite 213). Tagzug zeigt sich dagegen im typischen Fall bei relativ spät wegziehenden Kurz- und Mittelstreckenziehern (nicht Transsaharazug) und unter den Nonpasseres bei Arten, die zu Gleit- und Segelflug neigen. Für die früh aufbrechenden Weitstreckenzieher und die Flatterflieger muss Nachtzug in thermoregulatorischer und wasserökonomischer Hinsicht gegenüber Tagzug wesentliche Vorteile bringen. Ferner resultieren bei grossen Entfernungen zwischen Brutgebiet und Winterquartier aus dem nächtlichen Zugmodus wesentliche Zeitgewinne, die sich beim Heimzug als besonders vorteilhaft erweisen. Abweichungen vom obigen Schema (z. B. Nachtzug bei Mittelstreckenziehern und Tagzug bei Langstreckenziehern) werden ebenfalls diskutiert und zu erklären versucht (Seite 215). In Anpassung an bestimmte ökologische Gegebenheiten ist Nachtzug damit gegenüber Tagzug eine Reaktionsweise mit hohem positivem Selektionswert.

#### SUMMARY

1. After several autumn's observations at the alpine passes of Cou and Bretolet (Valais, Switzerland), an attempt was made to obtain an idea of the annual and daily migration pattern, i. e. the diagrammatic summation of both annual and daily frequency distribution of both observed and captured migrants of the Oscines group within a given period over several years. A number of authors have already shown that these two passes afford special conditions which are practically or entirely non-existent at coastal or lowland observatories. For example:

- a) Weather movements and real migration of partial migrants can be easily distinguished.
- b) Far reaching movements of irruptive bird species are easy to record.
- c) The uncomplicated nature and remoteness of the observation point afford observation of the normal progress of daily migration (especially nocturnal), rather than of unusual circumstances.

Local peculiarities influencing the shape of the passage should not be neglected when appreciating the annual and daily migration patterns; they are therefore mentioned in the first chapter following the introduction (p. 171). Some of these peculiarities for instance reflect specific biotope preferences (p. 208).

A comparison of these migration patterns shows striking differences between long-distance (i. e. trans-saharan) and short-distance migrants (i. e. those going not further than the mediterranean area) and allows a new interpretation of the biological significance of nocturnal migration.

2. In order to obtain for at least one family as representative as possible a cross-section of the migration patterns of distinct migrants and less disposed ones, a special study was made of the Buntings reaching Cou-Bretolet in at least fair numbers, i. e. Ortolan, Reed-, Yellow, Rock-, Cirl and Corn Bunting; other congeneric European species are mentioned briefly. In some passerine families closely related species with different migratory behaviour are selected to show the differentiation in the migration patterns.

3. In comparing the migration pattern of distinct (trans-saharan) migrants (hereafter mentioned as category A) and species with weak migratory urge whose winter range extends not further south than the Mediterranean (category B) the following general tendencies can be seen:

- a) the number of autumn migrants at a given geographical point is more constant from year to year among species of category A than among those of category B.
- b) in consecutive years the beginning, the peak and the end of the passage within one season are less varying in species of category A than those of category B.
- c) a more or less continuous seasonal distribution of migrants characterizes species of category A, a wavetype of migration those of category B.
- d) the passage density, i. e. the proportion of migrants compared to the length of the main period of autumn passage, is higher in species belonging to category A than in those of category B.
- e) the more pronounced the migratory behaviour of a given species, the greater is the tendency to the formation of a summit in the daily distribution of its abundance, and the more constant are the hour and range of that daily peak.

The following tendencies were found concerning the hours chosen and the amount of time spent daily in migration:

- f) long-distance migrants leaving early in the season travel mostly by night (exceptions are Swallows and to a lesser degree the Blue-headed Wagtail and the Tree-Pipit). Within closely related groups of species the tendency to nocturnal migration increases with the extensiveness of their movements.
- g) short-distance migrants whose winter range extends hardly further south than the Mediterranean, are mostly typical diurnal (exceptions are Firecrest and Robin, p. 215).
- h) species with weak migratory urge normally do not travel more than 6 hours daily, and then mostly around dawn (Blackbird, Chiffchaff, Goldcrest).
- i) some short-distance migrants reaching the peak of their passage relatively late in October, can move in great numbers by day as well as by night.

4. Owing to the fact that in autumn insect abundance undergoes a sudden and drastic reduction over a wide range in temperate latitudes, insectivorous species had to develop a special migratory behaviour. At a time when food supply is still abundant an *early and far reaching* migration should enable the bird to leave in due time the area of abruptly diminishing food supply. The properly timed evocation of physiological readiness is brought about, accordingly, by a linking of the biological rhythm to an appropriate *Zeitgeber* from the environment. Endogenous factors probably are mainly responsible for releasing actual migratory movements. The characteristics of the migratory pattern of long-distance migrants (see 3a—e) are interpreted as being the expression of such a *Zeitgeber* — biological rhythm coupling and an endogenous releasing of actual migration.

5. Seed-eaters or accordingly adaptable species show quite different migratory patterns (see 3a—e). The more gradual changes and usually spatially limited inavailability of plant food supply allow a migration restricted to a minimum. Environmental factors affecting survival, such as food and weather among others, seem to have a direct influence on the migratory behaviour (p. 206). Characteristics of migration pattern showing this tendency are discussed in detail.

6. By a closer analysis of the migration patterns special emphasis is put on the interpretation of the biological significance of nocturnal migration. Causation and endogenous mechanisms enabling the bird to nocturnal activity, however, are only briefly mentioned. But it is shown that the night activity of migrating birds does not represent a total

change-over of activity from daytime (as in breeding season) to nighttime (as in migration); even during the breeding season nocturnal activity belongs at least potentially to a more general response ability of many species (numerous examples see p. 210—211).

Among migrating passerines at Cou and Bretolet nocturnal migration has been found mainly among long-distance migrants leaving early in the season and among species with pronounced flapping flight. Similar correlations are also mentioned for nonpasserines such as Turtle Dove, Quail, Cuckoo, Wryneck and Kingfisher (p. 213). On the other hand, diurnal migration typically takes place among middle- or short-distance fliers (without any trans-saharan crossings), and in non-passerines among birds with a gliding flight. For long-distance migrants leaving early in the season and birds with flapping flight nocturnal migration should have considerable advantages concerning thermoregulation and water economy. Besides, if the distance between breeding-places and winter quarters is a long one, nocturnal migration saves time, an especially valuable feature in spring migration. Exceptions (for instance nocturnal migration among middle distance migrants and diurnal migration among long-distance migrants) are also discussed and an explanation attempted (p. 215). In its adaptation to definite ecological circumstances nocturnal migration, as opposed to a diurnal one, is a reaction with great selective value.

#### LITERATUR

- ASCHOFF, J. (1955): Jahresperiodik der Fortpflanzung bei Warmblütern. *Studium Generale* 8: 742—776.
- ASCHOFF, J. & R. WEVER (1962): Beginn und Ende der täglichen Aktivität freilebender Vögel. *J. Orn.* 103: 2—27.
- BANZHAF, W. (1936): Weiteres über den Zug des Eisvogels (*Alcedo atthis* L.) Vogelzug 7: 202.
- BARTHOLOMEW, G. A. & T. J. CADE (1963): The water economy of land birds. *Auk* 80: 504—539.
- BAUER, K. M. & U. N. GLUTZ VON BLOTZHEIM (1966): Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Bd. 1. Frankfurt a. M.
- BELLROSE F. C & R. R. GRABER (1963): A radar study of the flight directions of nocturnal migrants. *Proc. XIIIth Int. Orn. Congr. Ithaca 1962*: 362—389.
- BENEDEN, A. VAN (1951): Quelques aspects de la migration d'Août en Belgique. *Proc. Xth Int. Orn. Congr. Uppsala 1950*: 326—329.
- BERGMAN, G. (1951) Über den morgendlichen Zuanfang der Goldammer (*Emberiza citrinella* L.) im Herbst. *Mem. Soc. Fauna Flora fenn.* 26: 10—15.
- BERTHOLD, P. (1964): Über den Fortpflanzungszyklus südwestdeutscher Stare (*Sturnus vulgaris* L.) und über bedingende Faktoren der Brutreife beim Star. *Vogelwarte* 22: 236—275.
- BEZZEL, E. & G. GAUSS (1958): Vogelzugbeobachtungen auf der Zugspitze (2963 m) bei Garmisch-Partenkirchen (Obb.) im Herbst 1957. *Jb. Verein zum Schutz der Alpenpflanzen und -tiere* 23: 161—168.
- BONHOTE, J. L. (1909): Migration notes from North Holland. *Ornis* 13: 162—173.
- BROWN, R. G. B. (1963): The behaviour of the Willow Warbler *Phylloscopus trochilus* in continuous daylight. *Ibis* 105: 63—75.
- BRUDERER, B. (1966): Herbstzugbeobachtungen im Jura. *Orn. Beob.* 63: 147—160.
- CALDWELL, L. D., E. P. ODUM & S. G. MARSHALL (1963): Comparison of fall levels in migrating birds killed at a central Michigan and a Florida Gulf Coast television tower. *Wilson Bull.* 75: 428—434.
- CROUSAZ, G. DE (1961): La migration d'automne des Motacillidés aux cols de Cou-Bretolet. *Nos Oiseaux* 26: 78—104.
- CROUSAZ, PH. DE (1961): Activités de l'Observatoire ornithologique alpin du col de Bretolet en 1960. *Nos Oiseaux* 26: 66—78.
- CURRY-LINDAHL, K. (1963): Molt, body weight, gonadal development and migration in *Motacilla flava*. *Proc. XIIIth Int. Orn. Congr. Ithaca 1962*: 960—973.
- DE BONT, A. F. (1947): Le métabolisme des graisses chez les oiseaux migrateurs et sédentaires. *Gerfaut* 37: 57—62.
- DIESSELHORST, G., R. KUHK & K. POPP (1958): Frühjahrsdurchzug des Ortolans (*Emberiza hortulana*) im nördlichen Alpenvorland. *Vogelwelt* 79: 171—177.
- DORST, J. (1962): The migration of birds. London.

- DROST, R., & H. SCHILDMACHER (1936): Eisvögel von Helgoland. Vogelzug 7: 202—203.
- DROST, R., & E. SCHÜZ (1939): Beringungsergebnisse beim Wendehals (*Jynx torquilla*). Vogelzug 10: 130—138.
- EVANS, P. R. (1966): Autumn movements, moult and measurements of the Lesser Redpoll *Carduelis flammea cabaret*. Ibis 108: 183—216.
- FARNER, D. S. (1955): The annual stimulus for migration: experimental and physiologic aspects. In: Recent studies in avian biology: 198—237. Urbana.
- (1960): Metabolic adaptations in migration. Proc. XIIth Int. Orn. Congr. Helsinki 1958: 197—208.
- FARNER, D. S., L. R. MEWALDT & J. R. KING (1954): The diurnal activity patterns of caged migratory White-crowned Sparrows in late winter and spring. J. comp. physiol. 47: 148—153.
- GEHRING, W. (1963): Radar und Feldbeobachtungen über den Verlauf des Vogelzuges im Schweizerischen Mittelland: Der Tagzug im Herbst (1957—1961). Orn. Beob. 60: 35—68.
- GEORGE, J. C. & A. J. BERGER (1966): Avian myology. London/New York.
- GÉROUDET, P. (1959): Une migration massive d'Hirondelles au col de Bretolet. Nos Oiseaux 25: 78—87.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. (1960): Alpiner Vogelzug auf Col de Cou und Col de Bretolet. Vogelwarte 20: 280—282.
- (1962): Die Brutvögel der Schweiz. Aarau.
- GODEL, M., (1962): La migration d'automne du Martinet noir (*Apus apus*) au col de Bretolet et dans le Haut Val d'Illeiez. Nos Oiseaux 26: 273—281.
- GODEL, M. & G. DE CROUSAZ (1958): Studien über den Herbstzug auf dem Col de Cou-Bretolet. Beobachtungs- und Beringungsergebnisse 1951—1957. Orn. Beob. 55: 96—123.
- GRABER, R. R., & W. W. COCHRAN (1959): An audio technique for the study of nocturnal migration of birds. Wilson Bull. 71: 220—236.
- (1960): Evaluation of an aural record of night migration. Wilson Bull. 72: 253—273.
- GROEBBELS, F. (1930): Bausteine zu einer Physiologie und Histophysiologie des Zugvogels. I. Physiologische Untersuchungen an Helgoländer Zugvögeln. Z. vergl. Physiol. 12: 682—702.
- (1932): Der Vogel. Bd. 1. Berlin.
- (1937): Der Vogel, Bd. 2. Berlin.
- GROTE, H. (1936): Weiteres über den Zug des Eisvogels (*Alcedo atthis* L.). Vogelzug 7: 201.
- (1937): Über den Zug des Eisvogels (*Alcedo atthis* L.) im Steppengebiet bei Ascania-Nova. Vogelzug 8: 60—61.
- GWINNER, E. (1958): Nächtliche Fütterungen beim Hausrotschwanz. Vogelwelt 79: 114.
- (1966a): Tagesperiodische Schwankungen der Vorzugshelligkeit bei Vögeln. Z. vergl. Physiol. 52: 370—379.
- (1966b): Migratory restlessness in birds related to circadian rhythmicity (Manuskript; Referat am XIV. Int. Orn. Congr. Oxford 1966.)
- HASSE, H. (1963): Die Goldammer *Emberiza citrinella*. Neue Brehm-Bücherei, Wittenberg.
- HELMS, C. W. (1963): The annual cycle and *Zugunruhe* in birds. Proc. XIIIth Int. Orn. Congr. Ithaca 1962: 925—939.
- HUBER, J. (1966): Nächtlich singender Gelbspötter. Tierwelt 76: 1048.
- HYLBOM, R. (1951): Migration period of some Passerines revealed by daily ringing figures at Ottenby. Proc. Xth Int. Orn. Congr. Uppsala 1950: 310—316.
- JOHANSEN, H. (1944): Die Vogelfauna Westsibiriens; Fringillidae. J. Orn. 92: 31—92.
- KENDEIGH, S. C., G. C. WEST & G. W. COX (1960): Annual stimulus for spring migration in birds. Anim. Behav. 8: 3—4, 180—185.
- KING, J. R. (1963): Autumnal migratory fat deposition in the White-crowned Sparrow. Proc. XIIIth Int. Orn. Congr. Ithaca 1962: 940—949.
- KING, J. R., S. BARKER & D. S. FARNER (1963): A comparison of energy reserves during the autumnal and vernal migratory periods in the White-crowned Sparrow, *Zonotrichia leucophrys gambelii*. Ecology 44: 513—521.
- KUMMERLÖWE, H. & G. NIETHAMMER (1935) Hochgebirgszug im Ilgaz-Dagh (nördliches Kleinasien). Vogelzug 6: 73—75.

- LACK, D. (1959): Migration across the sea. *Ibis* 101: 374—399.
- (1960): The influence of weather on passerine migration. A review. *Auk* 77: 171—209.
- (1963): Weather factors initiating migration. Proc. XIIIth Int. Orn. Congr. Ithaca 1962: 412—414.
- LASIEWSKI, R. C. (1962): The energetics of migrating hummingbirds. *Condor* 64: 324.
- LASIEWSKI, R. C. & G. A. BARTHOLOMEW (1966): Evaporative cooling in the Poor-will *Phalaenoptilus nuttallii* and the Tawny Frogmouth *Podargus strigoides*. *Condor* 68: 253—262.
- LOFTS, B. & A. J. MARSHALL (1960): The experimental regulation of *Zugunruhe* and the sexual cycle in the Brambling *Fringilla montifringilla*. *Ibis* 102: 209—214.
- (1961): *Zugunruhe* activity in castrated Bramblings *Fringilla montifringilla*. *Ibis* 103a: 189—194.
- LOFTS, B., A. J. MARSHALL & A. WOLFSON (1963): The experimental demonstration of pre-migration activity in the absence of fat-deposition in birds. *Ibis* 105: 99—105.
- LOWERY, G. H., & R. J. NEWMAN (1955): Direct studies of nocturnal bird migration. In: Recent studies in avian biology: 238—263. Urbana.
- MARSHALL, A. J. (Ed.) (1960—1961): Biology and comparative physiology of birds, vol. 1 and 2. New York/London.
- (1965): Annual periodicity in the migration and reproduction of birds. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 25: 499—505.
- MCNAB, B. K. (1966): An analysis of the body temperatures of birds. *Condor* 68: 47—55.
- MERKEL, F. W. (1938): Zur Physiologie der Zugunruhe bei Vögeln. Ber. Ver. schles. Orn. 23 (Sonderheft): 1—72.
- (1958): Untersuchungen über tages- und jahresperiodische Änderungen im Energiehaushalt gekäfiger Zugvögel. Z. vergl. Physiol. 41: 154—178.
- MOREAU, R. E. (1961): Problems of Mediterranean-Saharan migration. *Ibis* 103a: 373—427, 580—623.
- MYRES, M. T. (1964): Dawn ascent and re-orientation of Scandinavian thrushes (*Turdus* spp.) migrating at night over the northeastern Atlantic Ocean in autumn. *Ibis* 106: 7—51.
- NICE, M. (1937): Studies in the life history of the Song Sparrow, I. Trans. Linn. Soc. New York 4: 1—247.
- (1938): The biological significance of bird weights. *Bird Bandig* 9: 1—11.
- NIETHAMMER, G. (1955): Das nordwestafrikanische Winterquartier der Ringdrossel (*Turdus torquatus*). *Vogelwarte* 18: 22—24.
- ODUM, E. P. (1960): Lipid deposition in nocturnal migrant birds. Proc. XIIth Int. Orn. Congr. Helsinki 1958: 563—576.
- ODUM, E. P., C. E. CONNELL & H. L. STODDARD (1961): Flight energy and estimated flight ranges of some migratory birds. *Auk* 78: 515—527.
- ÖSTERLÖF, S. (1966): Kungsfågeln (*Regulus regulus*) flyttning. *Vår Vågelvärld* 25: 49—56.
- PAATELA, J. E. (1938): Beobachtungen über das Verhalten der Vögel in der Sommernacht. *Orn. fenn.* 15: 65—69.
- PALMGREN, P. (1936a): Warum ziehen die Vögel des Nachts? *Orn. fenn.* 13: 41—49.
- (1936b): Über den Massenwechsel bei *Regulus r. regulus* (L.). *Orn. fenn.* 13: 159—164.
- (1938): Studien über den zeitlichen Ablauf der Zugerregung bei gekäfigten Kleinvögeln, I. *Orn. fenn.* 15: 1—16.
- (1944): Tagesrhythmik gekäfigter Kleinvögel bei konstanter Dauerbeleuchtung. *Orn. fenn.* 21: 25—30.
- (1949): Studien über die Tagesrhythmik gekäfigter Zugvögel. Z. Tierpsychol. 6: 44—86.
- PETTITMERMET, PH. (1965): Zum Herbstzug der Heckenbraunelle, *Prunella modularis*, nach Beobachtungen am Hahnenmoos im Berner Oberland. *Orn. Beob.* 62: 113—117.
- PUTZIG, P. (1938): Beobachtungen über Zugunruhe bei Rotkehlchen (*Erithacus rubecula*). *Vogelzug* 9: 10—14.
- (1939): Beiträge zur Stoffwechselphysiologie des Zugvogels, I. *Vogelzug* 10: 139—154.
- RAUTENBERG, W. (1957): Vergleichende Untersuchungen über den Energiehaushalt des Bergfinken (*Fringilla montifringilla*) und des Haussperlings (*Passer domesticus*). *J. Orn.* 98: 36—64.

- ROWAN, W. (1926): On photoperiodism, reproductive periodicity, and the annual migrations of birds and certain fishes. Proc. Boston Soc. Nat. Hist. 38: 147—189.
- RYCHNER, A., & CHR. IMBODEN (1965): Herbstzugbeobachtungen auf dem Hahnenmoospass. Orn. Beob. 62: 77—112.
- SCHIFFERLI, A. (1961): Schweizerische Ringfundmeldung für 1959 und 1960. Orn. Beob. 58: 166—196.
- (1961a): Aus dem Leben des Rotkehlchens. Bericht 1960 zuhanden der «Gemeinschaft der Freunde der Vogelwarte».
- (1961b): Vom Zug des Rotkehlchens, *Erithacus rubecula*) in der Schweiz. Rev. Suisse Zool. 68: 143—145.
- (1963): Schweizerische Ringfundmeldung für 1961 und 1962. Orn. Beob. 60: 166—203.
- (1963a): Vom Zug der Buchfinken ( $\sigma^7\sigma^7$  und  $\text{♀}\text{♀}$ ) *Fringilla coelebs* in der Schweiz. Proc. XIIIth Int. Orn. Congr. Ithaca 1962: 468—474.
- (1965): Schweizerische Ringfundmeldung für 1963 und 1964. Orn. Beob. 62: 141—169.
- SCHILDMACHER, H. (1958) Der Jahreszyklus des Zugvogels und seine Synchronisierung mit dem Jahreszyklus der Umwelt. Vogelwarte 19: 229—232.
- SCHMIDT-NIELSEN, K. (1964): Desert animals. Physiological problems of heat and water. Oxford.
- SCHUSTER, S. (1960): Starker Ortolanddurchzug am Bodensee. Vogelwarte 81: 122.
- SCHÜZ, E. (1952): Vom Vogelzug, Grundriss der Vogelzugskunde. Frankfurt a. M.
- SEHLBACH, F. (1938): Blaumeise am Abend bei elektrischer Lampe auf Nahrungssuche. Vogelwelt 63: 96.
- SIIVONEN, L. (1936): Die Stärkevariation des nächtlichen Zuges bei *Turdus ph. philomelos* Brehm und *Turdus musicus* L., auf Grund der Zuglaute geschätzt und mit der Zugenruhe einer gekäfigten Singdrossel verglichen. Orn. fenn. 13: 59—63.
- SIIVONEN, L., & P. PALMGREN (1936): Über die Einwirkung der Temperatursenkung auf die Zugstimmung bei einer gekäfigten Singdrossel (*Turdus ph. philomelos* Brehm). Orn. fenn. 13: 64—67.
- SIPAEPEN, J. (1952): De Ortolaan (*Emberiza hortulana*) als Trek- en als Kooivogel. Gerfaut 42: 164—214.
- STEGMANN, B. (1936): Über den Zug des Eisvogels (*Alcedo atthis* L.) in der Krim. Vogelzug 7: 143.
- STEINBACHER, J. (1954): Über die nächtliche Aktivität einiger Vögel. Vogelwelt 75: 18—20.
- STRESEMANN, E. (1927—1934): Aves. In KÜKENTHAL, Handbuch der Zoologie. Berlin.
- (1944): Der zeitliche Ablauf des Frühjahrszuges beim Kappennammer, *Emberiza melanocephala* Scop. Orn. Mber. 52: 85—92.
- (1948): Die Wanderungen des Pirols (*Oriolus o. oriolus*). Orn. Ber. 1: 126—142.
- (1955): Die Wanderungen des Waldlaubsängers (*Phylloscopus sibilatrix*). J. Orn. 96: 153—167.
- (1956): Bausteine zu einer Ornithologie von Kreta. J. Orn. 97: 44—72.
- SVÄRDSON, G. (1953): Visible migration within Fenno-Scandia. Ibis 95: 181—211.
- SUTTER, E. (1955): Vogelzug in den Schweizer Alpen. Acta XI Congr. Int. Orn. Basel 1954: 172—175.
- (1957): Radar-Beobachtungen über den Verlauf des nächtlichen Vogelzuges. Rev. Suisse Zool. 64: 294—303.
- THOMSON, A. L. (1926): Problems of bird-migration. London.
- (1951): Reproduction, migration and moult: Factors controlling the annual cycle in birds. Proc. Xth Int. Orn. Congr. Uppsala 1950: 241—244.
- (1953): The study of the visible migration of birds: an introductory review: Ibis 95: 165—180.
- (1964): A new dictionary of birds. London.
- ULFSTRAND, ST. (1963): Ecological aspects of irruptive bird migration in northwestern Europe. Proc. XIIIth Int. Orn. Congr. Ithaca 1962: 780—794.
- VAUGHAN, R. (1961): *Falco eleonorae*. Ibis 103a: 115—128.
- VOOUS, K. H. (1962): Die Vogelwelt Europas und ihre Verbreitung. Hamburg/Berlin.

- VUILLEUMIER, F. (1959): Activités de l'Observatoire ornithologique alpin du col de Breolet en 1958. Nos Oiseaux 25: 65—78.
- (1963): Factors concentrating fall migration at an alpine pass. Proc. XIIIth Int. Orn. Congr. Ithaca 1962: 485—492.
- WACHS, H. (1926): Die Wanderungen der Vögel. *Ergebn. Biol.* 1: 479—637.
- WAGNER, H. O. (1937): Der Einfluss von Aussenfaktoren auf den Tagesrhythmus während der Zugphase. *Vogelzug* 8: 47—54.
- (1955): Notes on an analysis of the annual rhythm of migratory birds. Acta XI Congr. Int. Orn. Basel 1954: 658—661.
- (1956): Die Bedeutung von Umweltfaktoren und Geschlechtshormonen für den Jahresrhythmus der Zugvögel. *Z. vergl. Physiol.* 38: 355—369.
- WALLGREN, H. (1954): Energy metabolism of two species of the genus *Emberiza* as correlated with distribution and migration. Acta zool. fenn. 84: 1—110.
- WARD, P. (1963): Lipid levels in birds preparing to cross the Sahara. *Ibis* 105: 109—111.
- (1964): The fat reserves of Yellow Wagtails *Motacilla flava* wintering in Southwest Nigeria. *Ibis* 106: 370—375.
- WEISE, CH. (1963): Annual physiological cycles in captive birds of differing migratory habits. Proc. XIIIth Int. Orn. Congr. Ithaca 1962: 983—993.
- WEITNAUER, E. (1960): Über die Nachtflüge des Mauerseglers, *Apus apus*. *Orn. Beob.* 57: 133—141.
- WILLIAMSON, K. (1955): Migrational drift. Acta XI Congr. Int. Orn. Basel 1954: 179—186.
- WOLFSON, A. (1942): Regulation of spring migration in *Juncos*. *Condor* 44: 237—263.
- (1945): The role of the pituitary, fat deposition, and body weight in bird migration. *Condor* 47: 95—127.
- (1962): The occurrence and regulation of the refractory period in the gonadal and fat cycles of the Junco. *J. exp. Zool.* 121: 311—326.
- YAPP, W. B. (1962): Some physical limitations on migration. *Ibis* 104: 86—89.
- ZEDLITZ, O. (1926): Vogelgewichte als Hilfsmittel für die biologische Forschung. *J. Orn.* 74: 296—308.
- ZEUTHEN, E. (1942): The ventilation of the respiratory tract in birds. *Det. kgl. Danske Vidensk. Selsk., Biol. Meddel.* 17(1): 1—51.

Volker Dorka, D-7401 Walddorf, Aussenstelle der Vogelwarte Radolfzell am Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Abt. Dr. Hans Löhr.

## Die Felsenschwalbe *Ptyonoprogne rupestris* als Brutvogel am Schwarzwasser im Berner Mittelland

von ROLF HAURI, Längenbühl

Die nördliche Verbreitungsgrenze der Felsenschwalbe in der Schweiz fällt fast durchwegs mit dem Nordrand der Kalkvorpalpen zusammen. Die ehemaligen Brutvorkommen im Waadtländer Jura scheinen erloschen zu sein. Auch während der Zugzeiten gelangt die Art nur selten ausserhalb ihres Brutraumes zur Beobachtung. Eigentliche Mittellandwahrnehmungen sind uns in sehr kleiner Zahl nur aus dem Kanton Bern bekannt geworden:

24. u. 29. Oktober 1903	Je 2 Ex. Bundeshaus/Bern; S. A. WEBER, <i>Orn. Beob.</i> 2, 350 (1903).
25. Oktober 1920	1 Ex. Bundeshaus/Bern; S. A. WEBER, <i>Orn. Beob.</i> 18, 47 (1920).
26. März 1949	1 Ex. Gürbe/Belpmoos; R. HAURI.
28. März 1951	3 Ex. Lindental bei Bern; H. HERREN.
30. März 1962	2 Ex. Dorfwaldflühe/Sense bei Schwarzenburg; R. HAURI.

Der Nestfund an der Breitenacherenfluh am Schwarzwasser im Sommer 1966 bedeutete deshalb eine recht grosse Überraschung. Diese Brut der Felsenschwalbe