

Aus der Schweizerischen Vogelwarte Sempach

Herbstzugmuster von Vögeln auf dem Col de Bretolet unter besonderer Berücksichtigung nachbrutzeitlicher Bewegungen¹

Lukas Jenni

Herrn Dr. Ernst Sutter zum 70. Geburtstag gewidmet

Die jahreszeitlichen Zugmuster der häufigeren Singvogelarten auf dem Col de Bretolet im Herbst sind von Dorka (1966) dargestellt und eingehend analysiert worden. Basierend auf Beobachtungen und Fänglingen legte er charakteristische Unterschiede zwischen Kurz- und Langstreckenziehern dar. Aus der Form der Zugmuster konnten in der Folge Rückschlüsse auf die Art der Steuerung der Zugaktivität gezogen werden (Berthold & Dorka 1969).

Seither haben sich die Fangzahlen vom Col de Bretolet mehr als verdoppelt und die Fangzeit wurde gegen den Sommer hin ausgedehnt. Dadurch wird es einerseits möglich, bisherige Aussagen zu verfeinern; andererseits können wesentlich mehr Arten einbezogen werden, und die bisher kaum untersuchte Phase vor der eigentlichen Zugzeit kann analysiert werden. Ein erstes Ziel dieser Arbeit ist es, die jahreszeitlichen Zugmuster nach Fänglingen für möglichst viele Arten darzustellen und damit – ohne eine eingehendere Besprechung der einzelnen Arten – eine Arbeits- und Vergleichsgrundlage zu schaffen.

Eine Besonderheit der Beringungsstation auf dem Col de Bretolet liegt in der subalpin-alpinen Brutvogelgemeinschaft der Umgebung. Die Durchzugsverhältnisse der Tieflandarten sind dadurch im Vergleich zu anderen Stationen in Europa, die meist im Tiefland liegen, leichter zu interpretieren.

Beim Vergleich mit solchen Stationen ergeben sich bei manchen Arten augenfällige Unterschiede in der Form der Zugmuster. Solche Formunterschiede hat auch Denker (1973) beim Fitis *Phylloscopus trochilus* zwischen Helgoland und dem Festland gefunden. Deshalb sollen die Zugmusterformen der einzelnen Arten sowie von Bretolet und anderen Stationen miteinander verglichen werden. Dabei stehen nachbrutzeitliche Bewegungen, d. h. das Umherstreifen ohne Bindung an den Brutort zwischen dem Ende der Brutzeit und dem Beginn des Wegzuges, im Vordergrund, wobei die Lage der Fangstationen zum Herkunftsgebiet der auftretenden Arten besondere Bedeutung erhält.

1. Untersuchungsgebiet, Material und Methoden

1.1. Fangstation und Fangbedingungen

1.1.1. Lage und Umgebung der Fangstation

Der Col de Bretolet (1923 m ü.M.) – in der SW-Ecke des Wallis auf der schweizerischen-französischen Grenze gelegen – bildet zusammen mit dem Zwillingspaß Col de Cou (1921 m ü.M.) den Übergang vom Val d'Iliez (VS) ins Val de Morzine (Haute-Savoie). Seine besondere topographische Lage und die damit zusammenhängende Konzentration von Vögeln auf dem Herbstzug sind ausführlich in Bruderer & Winkler (1976), de Crousaz (1972, 1973), Desfayes (1952), Godel (1957), Godel & de Crousaz

¹Mit finanzieller Unterstützung des Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung (Projekt Nr. 3.161-0.81).

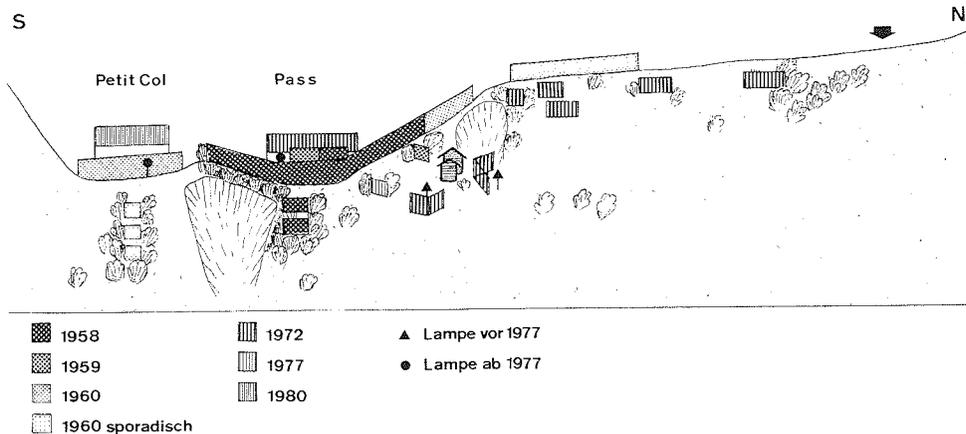


Abb. 1. Schematische Übersicht über die Netzstellungen und die Standorte der Lampen zum Nachtfang auf dem Col de Bretolet (Blick nach SW). Die Jahreszahlen bezeichnen die erstmalige Benutzung der entsprechenden Netze (genauer im Text). Der Pfeil weist auf den hinter dem Kamm liegenden Tümpel. – Positions of mist nets and lamps used to attract birds in foggy weather (triangles, dots), with the years when they were used first. View from NE. The arrow indicates a pond behind the horizon. Further details in the text.

(1958) und Vuilleumier (1963) beschrieben. Der Fang wird zudem durch den relativ schmalen Übergang, den steilen Anflugweg, die relative Windgeschütztheit und durch Grünerlenbüsche auf der Paßhöhe als Rastmöglichkeit begünstigt (s. Bruderer & Winkler 1976, Godel 1957, Godel & de Crousaz 1958). Der Paß liegt unmittelbar an der Baumgrenze. Auf der Schweizer Seite erstrecken sich baumlose Alpweiden von der Paßhöhe bis auf etwa 1600 m hinunter. Auf der französischen Seite steigen einzelne Fichten bis fast zur Paßhöhe hoch. An beiden Hängen sind größere Felspartien vorhanden.

Zu Beginn der Fangtätigkeit kamen Büsche nur in wenigen Beständen auf oder unmittelbar unterhalb der Paßhöhe vor. Im August 1959 wurden diese durch Unbekannte abgeholzt und von den Ornithologen vorübergehend durch Fichten ersetzt. Seitdem entwickelte sich der Bestand an Büschen (meist Grünerlen *Alnus viridis*, ferner Vogelbeeren *Sorbus aucuparia*, Weiden *Salix* spp. und Fichte *Picea abies*) unbeeinträchtigt und breitete sich in den sechziger Jahren, bedingt durch die nachlassende Beweidung, zusammen mit Zwergsträuchern

(*Rhododendron ferrugineum*, *Vaccinium* spp.) zudem auf dem Osthang des Passes aus (de Crousaz 1972). Seit 1972 ist die Biotopstruktur etwa gleich geblieben.

1.1.2. Fanganlage

Nach den ersten Fangaktionen 1952–1957 (vgl. de Crousaz 1963, 1973, Godel 1957, Godel & de Crousaz 1958) wurde ab 1958 eine Fanganlage mit Japannetzen aufgestellt, die im Laufe der Jahre vergrößert wurde, ihre Grundzüge aber beibehielt (Abb. 1). 1958 bestand die Fanganlage aus einer etwa 100 m langen Sperre, die den eigentlichen Paßeinschnitt abriegelte, zwei 4–6 m hohen Netzen auf dem Paßeinschnitt sowie zwei Netzen in den Grünerlenbüschen unterhalb des Passes (Godel & de Crousaz 1958, Vuilleumier 1959). 1959 wurde die Fanganlage um 2 Hochnetze und 4 Buschnetze erweitert (de Crousaz 1960) und 1960 der Nebenpaß «Petit Col» mit Netzen versehen. Im selben Jahr wurden im September auf der Krette nördlich vom Pass vorübergehend Fangversuche durchgeführt (de Crousaz 1961). Bis 1966 blieb die Anlage in dieser Form bestehen. An einigen Tagen

der Jahre 1960–66 kamen auch auf dem Col de Cou Netze zum Einsatz.

In den Jahren 1968–1971 wurde mit einer reduzierten Netzanlage gearbeitet, die, ohne Hochnetze, auf den Paß, den «Petit Col» und die Büsche unterhalb des Passes beschränkt war. Zusätzlich wurden unter günstigen Wetterbedingungen Schwalbenfangaktionen an einem Tümpel nördlich des Passes durchgeführt (Antoniazza 1972).

1972 ist die Fanganlage um 6 Hochnetze von 8 m Höhe auf dem Paß, um weitere Netze nördlich davon und von Anfang August bis Mitte September um 60 Meter Netze am Hang nördlich des Passes erweitert worden (Winkler 1973, 1974a). Diese Fanganlage von insgesamt 300–350 m Länge, ergänzt durch Schwalbenfangaktionen am Tümpel, war in den Jahren 1972–1977 in Betrieb. Die Hochnetze erwiesen sich für den Tagfang als wenig effizient, steigerten jedoch die Fangzahlen in klaren Nächten erheblich. 1980 wurden 5 weitere Hochnetze vom selben Typ auf dem «Petit Col» installiert (Jenni 1981a). 1980–1982 wurde die Fanganlage konstant gehalten (s. Abb. 2 in Jenni 1983).

Gesangsattrappen ab Tonband erhöhten die Fangzahlen von Baumpieper (1970, 1971, 1977), Fitis und Feldlerche (1977) (Antoniazza 1972, Jenni 1978). Aus den in Jenni (1978) dargelegten Gründen wurden im Durchzugsdiagramm der Feldlerche die Daten von 1977 weggelassen.

Eine bedeutende Steigerung der Nachtfänge wurde durch die ab 1965 installierten Insektenfanglampen (Abb. 1) erreicht (Aubert 1970). Diese waren von 1965–1973 praktisch jede Nacht in Betrieb, von 1974 bis 1977 sporadisch. In klaren Nächten ist wegen der Lampen mit einer Verminderung der Nachtfänge zu rechnen (Jenni 1978), während in gewissen Nächten, in welchen der Paß in Nebel gehüllt ist, bis mehrere hundert Vögel gefangen werden können. Pro Fangsaison treten zwischen 0 und 5 Nebelnächte mit über 100 Fänglingen auf. Ab 1977 wurden die Lampen, je eine auf dem Paß und auf dem «Petit Col» (Abb. 1), gezielt nur noch bei Nebel einge-

setzt. Die übrigen Lampen und die darum aufgestellten Netze wurden entfernt. Durch die vom Licht angelockten Insekten entstehen tagsüber für Alpendohle und Wasserpieper attraktive Nahrungsquellen, die die Fangzahlen auch bei diesen Arten leicht erhöhten (de Crousaz 1972).

1.1.3. Fangbetrieb

In den Jahren 1958–66 lag das Schwergewicht der ornithologischen Tätigkeit im Rahmen eines Nationalfondsprojektes sowohl auf der systematischen Vogelzugbeobachtung als auch auf der Beringung. Von 1967–71 wurde unter der Leitung von Prof. J. Aubert neben den Insektenuntersuchungen der Vogelfang in reduziertem Maße weitergeführt. In den Jahren 1972–82 lagen die Hauptziele im Studium der Schädelpneumatisation (Winkler 1979) und des Nachtzuges, ab 1980 im Rahmen des Alpenzugprogrammes der Vogelwarte (Bruderer & Jenni 1980), wozu fast ausschließlich der Fang eingesetzt wurde. Die unterschiedlichen Zielsetzungen bedingten unterschiedliche Prioritäten für den Fang und beeinträchtigten die Konstanz der Fangtätigkeit insbesondere unter erschwerten Bedingungen (vgl. de Crousaz 1960). Dies kann sich auf die Durchzugsdiagramme in erster Linie gegen Ende der Fangperiode auswirken, wenn große Fangzahlen personell nicht mehr bewältigt werden können und Netze teilweise geschlossen werden müssen, oder wenn nach Schneefällen nur noch mit einer reduzierten Fanganlage gearbeitet wird (wie z. B. 1960 und 1964).

In den Jahren 1967, 1975, 1978 und 1979 wurde nur sehr unregelmäßig oder kaum gefangen; diese Jahre werden in der vorliegenden Arbeit weggelassen. In den übrigen 21 Jahren lag der Fangbeginn zwischen dem 29. 6. und 26. 8., das Ende je nach Winter einbruch zwischen dem 2. 10. und 16. 11.

1.2. Auswertungsmethoden

Den Durchzugsdiagrammen (Abb. 5) liegen die Fangzahlen von 21 Jahren

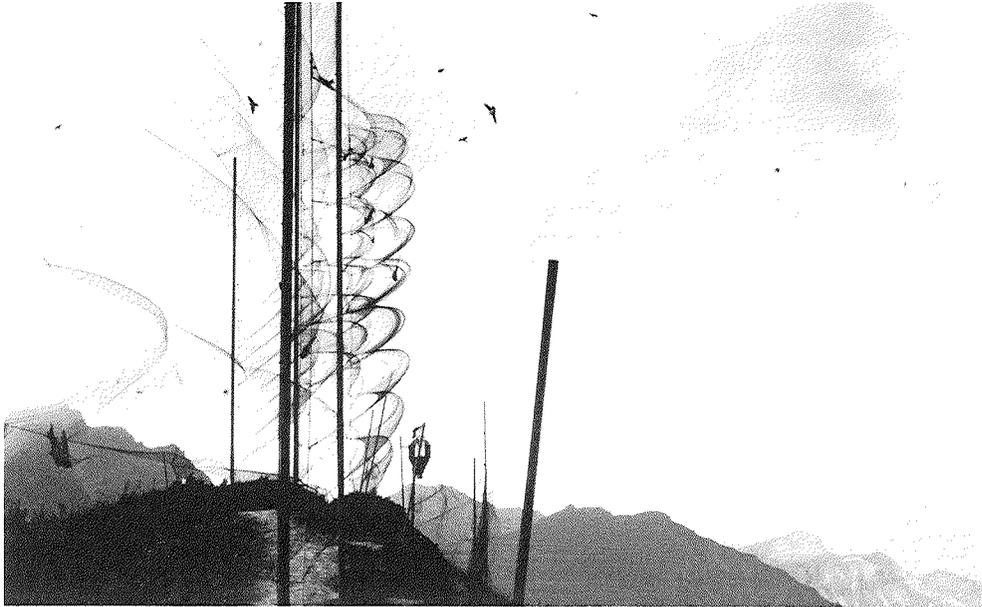


Abb. 2. *Oben:* Blick nach Norden auf den «Petit Col» mit Hochnetzanlage, normalen Japannetzen, Lampe und anfliegenden Mehlschwalben.

Unten: Blick nach Südwesten auf den eigentlichen Passeinschnitt. Die Netze sind stark mit Raureif überfrozen und erscheinen deshalb weiss. Auf beiden Aufnahmen befinden sich die Hochnetze für den Tagfang auf halber Höhe.

(1958–66, 1968–74, 1976–77, 1980–82) zugrunde. Es werden diejenigen Pentaden (nach Berthold 1973) verwendet, in welchen auf Bretolet durchgehend gefangen wurde. Um die ungleichen Fangperioden der verschiedenen Jahre auszugleichen, werden anhand der Abb.3 die durchschnittliche Anzahl Fänglinge pro Jahr und Pentade im Zeitraum vom 30.6. bis 1.11. berechnet und dargestellt (Pentadenmittelwert-Diagramme).

Die Formen der Durchzugsmuster werden mit zwei Parametern charakterisiert: (1) zeitliche Lage des Durchzugsmedians, (2) relatives Ausmaß der nachbrutzeitlichen Bewegungen im Vergleich zum Durchzug. Zur Abgrenzung des eigentlichen Herbstzuges von den nachbrutzeitlichen Bewegungen s. 2.1.2.

Da Fanganlage, -betrieb und Umgebung nicht konstant blieben, wird überprüft, ob dadurch die Form der Zugmuster beeinflusst wird (s. 1.3.). Dazu werden zwei Perioden unterschieden, die sich durch mehr oder weniger konstante Fangbedingungen auszeichnen: Periode I: 1958–1966, Periode II: 1972–1982. Da die Hauptzugzeit mancher Arten in einigen Jahren nur unvollständig erfaßt wurde, standen vor allem in Periode II für diese Arten nur wenige Jahre für die statistischen Tests zur Verfügung (s. Tab.1 und 2). Eine Erhöhung der Anzahl Jahre durch Einbezug der Jahre 1968–1971 in Periode II ergab jedoch keine wesentlich anderen Resultate.

Zur Charakterisierung der nachbrutzeitlichen Bewegungen werden Altersangaben, Pneumatisationsstadium des Schädeldachs und Auftreten der Nachfänge der Jahre 1972–1982 (Einführung der Pneumatisation zur Altersbestimmung, s. Winkler 1979; Hochnetzanlage), Anteil der Kontrollfänge der Jahre 1980–1982 (systematische Erfassung) sowie der Gefiederzustand bei Jungvögeln der Jahre 1981–1982 verwendet.

Das Ausmaß der nachbrutzeitlichen Bewegungen einer Art wurde als prozentualer Anteil am gesamten Auftreten der Art in der untersuchten Zeitspanne wie folgt berechnet: $100(x_B/z_B)/(x/z)$, wobei x_B die

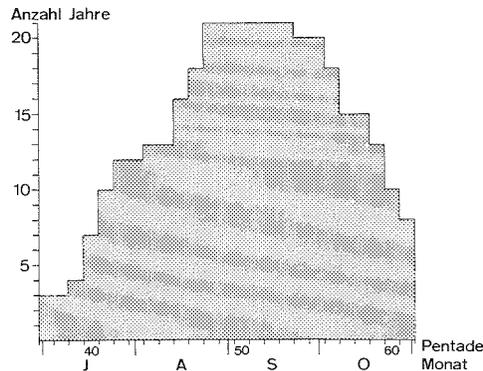


Abb.3. Anzahl Fangjahre pro Pentade, die den Durchzugsmustern der Abb.5 zugrunde liegen (vgl. 1.2.). Nach dem 1.11. (61.Pentade) wurde nur noch in zwei Jahren weitergefangen. – Number of years per 5-day period during which the trapping station was permanently occupied.

durchschnittliche Anzahl Fänglinge pro Jahr während der Zeit der nachbrutzeitlichen Bewegungen und x die durchschnittliche Anzahl Fänglinge pro Jahr während der gesamten Fangperiode bedeutet, z_B die Anzahl der Pentaden in der Zeitspanne der nachbrutzeitlichen Bewegungen und z die Anzahl der Pentaden in der gesamten Zeit des Auftretens einer Art (berechnet nach Abb.5). Diese Berechnungsweise vergleicht also die durchschnittliche Fangzahl pro Pentade in der Periode der nachbrutzeitlichen Bewegungen mit derjenigen während der gesamten Zeit des Auftretens einer Art und nicht – wie eigentlich wünschenswert – die Gesamtzahl der auftretenden Vögel, da der Beginn der nachbrutzeitlichen Bewegungen und das Ende des Durchzuges bei manchen Arten nicht erfaßt worden ist.

1.3. Konstanz der Zugmusterformen

Im Folgenden soll an allen Arten mit insgesamt über 900 Fänglingen untersucht werden, ob die in 1.1.1.–1.1.3. genannten unterschiedlichen Fangbedingungen die Form der Zugmuster beeinflussen. Eine zahlenmäßige Zu- oder Abnahme einzelner Arten bei gleichbleibender Zugmusterform wird

Tab. 1. Mittlere Mediane der Fangperiode I (1958–66) und II (1972–82) und deren Differenz (D) in Tagen für alle Arten mit über 900 Fänglingen. n = Anzahl Jahre, in welchen die Hauptzugzeit der betreffenden Art erfaßt wurde und ein Median berechnet werden konnte. * = Unterschied im Median mit $p < 0,05$ gesichert (t-Test). – Median of period I and II and difference (D) between them in days for all species with over 900 captures. n = number of years in which birds were caught during the main migration period of the species.

	I	(n)	II	(n)	D
Rauchschwalbe <i>Hirundo rustica</i>	22. 9.	(8)	27. 9.	(4)	- 5,6
Mehlschwalbe <i>Delichon urbica</i>	21. 9.	(7)	19. 9.	(6)	1,8
Baumpieper <i>Anthus trivialis</i>	1. 9.	(9)	1. 9.	(7)	- 0,1
Wiesenpieper <i>Anthus pratensis</i>	14.10.	(4)	14.10.	(3)	- 0,4
Wasserpieper <i>Anthus spinoletta</i>	4. 9.	(5)	27. 8.	(3)	8,1
Schafstelze <i>Motacilla flava</i>	14. 9.	(9)	9. 9.	(5)	5,0*
Bachstelze <i>Motacilla alba</i>	12.10.	(7)	12.10.	(4)	- 0,6
Heckenbraunelle <i>Prunella modularis</i>	29. 9.	(8)	4.10.	(4)	- 5,3
Rotkehlchen <i>Erithacus rubecula</i>	1.10.	(8)	1.10.	(4)	- 0,1
Gartenrötel <i>Phoenicurus phoenicurus</i>	16. 9.	(6)	12. 9.	(4)	4,6
Braunkehlchen <i>Saxicola rubetra</i>	4. 9.	(5)	1. 9.	(6)	3,5
Steinschmätzer <i>Oenanthe oenanthe</i>	13. 9.	(8)	10. 9.	(5)	3,2
Ringdrossel <i>Turdus torquatus alpestris</i>	19. 9.	(9)	15. 9.	(4)	4,2
Amsel <i>Turdus merula</i>	5.10.	(7)	6.10.	(4)	- 1,5
Singdrossel <i>Turdus philomelos</i>	3.10.	(8)	4.10.	(4)	- 1,3
Gartengrasmücke <i>Sylvia borin</i>	8. 9.	(9)	4. 9.	(6)	4,3
Zilpzalp <i>Phylloscopus collybita</i>	8.10.	(5)	9.10.	(4)	- 1,0
Fitis <i>Phylloscopus trochilus</i>	30. 8.	(5)	26. 8.	(7)	4,8
Trauerschnäpper <i>Ficedula hypoleuca</i>	5. 9.	(6)	31. 8.	(6)	4,1
Tannenmeise <i>Parus ater</i>	2.10.	(7)	2.10.	(4)	- 0,1
Blaumeise <i>Parus caeruleus</i>	3.10.	(7)	6.10.	(4)	- 2,9
Kohlmeise <i>Parus major</i>	10.10.	(6)	15.10.	(3)	- 4,8
Buchfink <i>Fringilla coelebs</i>	9.10.	(5)	11.10.	(3)	- 2,9
Bergfink <i>Fringilla montifringilla</i>	18.10.	(4)	19.10.	(3)	- 0,4
Girlitz <i>Serinus serinus</i>	16.10.	(3)	14.10.	(3)	1,8
Zitronenzeisig <i>Serinus citrinella</i>	14.10.	(5)	12.10.	(3)	1,7
Distelfink <i>Carduelis carduelis</i>	7.10.	(5)	6.10.	(3)	1,6
Erlenzeisig <i>Carduelis spinus</i>	18.10.	(4)	18.10.	(3)	0,3
Hänfling <i>Carduelis cannabina</i>	15.10.	(5)	13.10.	(3)	2,7
Birkenzeisig <i>Carduelis flammea</i>	10. 9.	(5)	4. 9.	(3)	5,8
Gimpel <i>Pyrrhula pyrrhula</i>	13.10.	(4)	13.10.	(4)	0,2

dabei nicht berücksichtigt. Denkbar sind insbesondere Einflüsse der Biotopveränderung auf das relative Ausmaß nachbrutzeitlichen Auftretens, der Nebel-Massenfänge auf die Lage des Durchzugsgipfels und der wechselnden Anzahl Netze innerhalb der Saison auf die Form des Zugmusters.

1.3.1. Zeitliche Lage des Durchzugsmedians

Zur Prüfung, ob der mittlere Durchzugsmedian durch die mit den Jahren variierenden Fangbedingungen beeinflusst wird, wurden die Mediane aller Jahre verwendet,

in denen während der Zeit des Hauptdurchzuges einer Art durchgehend gefangen wurde. Da Wasserpieper und Birkenzeisig keine eindeutigen Durchzugsgipfel zeigen (Abb.5), wurde der Median über die gesamte Zeit des Auftretens berechnet. Bei den übrigen Arten wurde die Zugzeit nach Abb.5 verwendet.

Trend. Eine Prüfung auf systematische Veränderungen des Durchzugsmedians mit den Jahren (Spearman'sche Rangkorrelation) ergab mit Ausnahme des Buchfinken bei allen 31 untersuchten Arten keine signifikanten Resultate. Beim Buchfinken handelt es sich um eine geringe Nachverschie-

bung des Medians in den späteren Jahren um etwa 3 Tage (vgl. Tab.1).

Unterschiede zwischen den Perioden I und II. Einen signifikanten Unterschied im durchschnittlichen Median zwischen den Fangperioden I und II zeigt nur die Schafstelze, knapp nicht signifikant die Heckenbraunelle (Tab.1). In den meisten Fällen ergeben sich Unterschiede im durchschnittlichen Median von $\pm 0-3$ Tagen, seltener bis 6 und nur beim Wasserpieper bis 9 Tage.

Mit Ausnahme des Baumpiepers weisen diejenigen Arten, deren genereller (über alle Jahre berechneter) Durchzugsmedian (s. Abb.5) vor dem 22.9. liegt, in der Fangperiode I um rund 2-6 Tage spätere Durchschnittsmediane auf als in der Fangperiode II. Bei Arten, die ihren generellen Median nach dem 22.9. haben, liegt der Durchschnittsmedian der Fangperiode I entweder um 0-2,5 Tage später (Cardueliden) oder um 0-5,5 Tage früher (restliche Arten) als in der Fangperiode II.

Früher gelegene Mediane in späteren Jahren können durch die nur im August und September vergrößerte Netzanlage sowie durch den intensivierten Nachtfang mit Nebellampen in der Fangperiode II bedingt sein. Die später gelegenen Mediane in der Periode II können auf die in der Periode I oft reduzierte Netzanlage (bedingt durch Schneefälle und personelle Engpässe bei hohen Fangzahlen) in den letzten Oktoberpentaden verursacht werden. Dies erklärt auch die positive Korrelation des Medians mit den Jahren beim Buchfinken. Dabei sind die Cardueliden, die zu einem Großteil über den völlig buschlosen «Petit Col» ziehen, nicht betroffen, da diese Netze möglichst immer offen gehalten wurden. Die unterschiedlichen Mediane zwischen den Fangperioden bei der Rauchschwalbe sind auf wenige späte Fangtage mit besonders günstigen Fangbedingungen in den Jahren 1972 und 1973 zurückzuführen.

Nebelnächte. Da Nebelnächte ungleichmäßig über die Fangsaison verteilt sind, wurde für die Nachtzieher der in Tab.1 aufgeführten Arten der durchschnittliche Me-

dian mit und ohne Einschluß der Nebelnächte mit insgesamt über 100 Fänglingen berechnet. Bei diesen Arten ergaben sich Unterschiede von lediglich bis zu 2,8 Tagen. Bei weniger häufigen Arten, die zu einem größeren Teil in solchen Nebelnächten gefangen werden, können allerdings größere Verschiebungen im Median entstehen; im Extremfall bei der am stärksten im Nebel vom Licht angezogenen Singvogelart, dem Gelbspötter (Jenni in Vorb.), eine Vorverschiebung um 7,5 Tage.

1.3.2. Relativer Anteil nachbrutzeitlicher Bewegungen

Bei den untersuchten Arten (s. Tab.1) sind in allen Jahren artkonstant nachbrutzeitliche Bewegungen entweder immer oder nie vorhanden. Die einzige Ausnahme bildet die Amsel, bei der in manchen frühen Jahren keine Fänglinge vor der Zugzeit auftreten, während ab 1969 nachbrutzeitliche Bewegungen jedes Jahr nachgewiesen sind (Abb.4).

Bei Arten mit nachbrutzeitlichen Bewegungen wurde der prozentuale Anteil der Fänglinge dieser Zeit an der Gesamtsumme der Fänglinge für all jene Jahre bestimmt (s. 1.2.), in denen in der Zeit des häufigen Auftretens durchgehend gefangen wurde (Tab.2). Bei Wasserpieper und Birkenzeisig wurde die Zeit des Auftretens halbiert, bei den übrigen Arten der Zugbeginn nach 2.1.2. bestimmt.

Der Vergleich von Fangperiode I und II zeigt, daß der prozentuale Anteil der nachbrutzeitlichen Bewegungen an der Gesamtzahl der Fänglinge außer beim Zitronen- und Erlenzeisig entweder gleich bleibt oder von Periode I zu II zunimmt (bei Amsel und Buchfink signifikant, s. Tab.2). Die Prüfung auf systematische Veränderungen im Anteil der nachbrutzeitlichen Bewegungen mit den Jahren (Spearman'sche Rangkorrelation) ergibt ebenfalls bei Amsel und Buchfink eine signifikante Zunahme, beim Erlenzeisig eine signifikante Abnahme. Zunahmen können durch die von Juli bis Mitte September vergrößerte Netzanlage

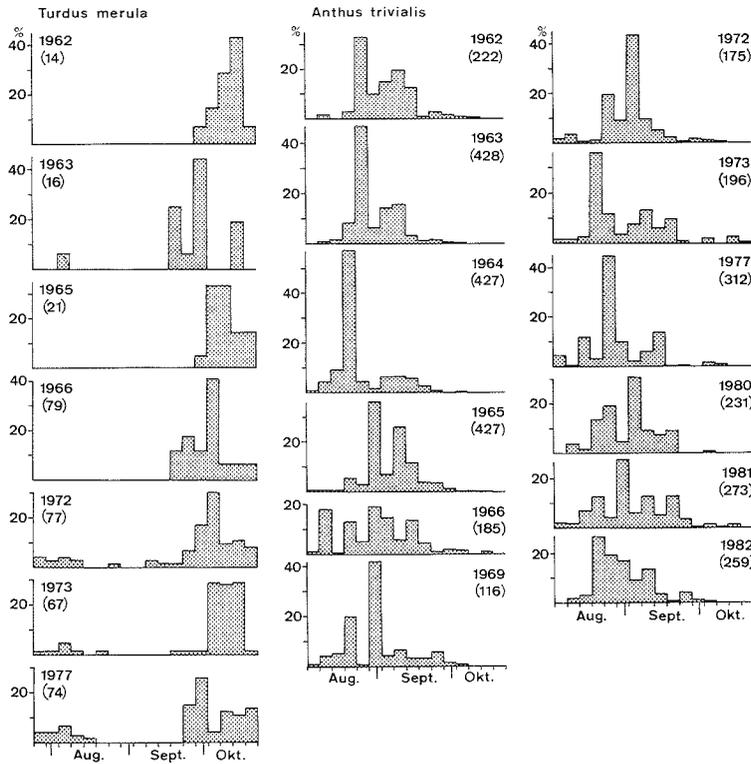


Abb. 4. Jährliche Durchzugsdiagramme zweier ausgewählter Arten für die Jahre, in welchen in der angegebenen Zeitspanne durchgehend gefangen wurde. In Klammern die Anzahl Fänglinge. – *Annual migratory pattern of two selected species for the years in which the station was permanently occupied during the period indicated.*

sowie durch die Zunahme der Grünerlenbüsche und Zwergsträucher in der Periode II verursacht werden. Offensichtlich negativ beeinflusst die Verbuschung den Fang des Zitronenzeisigs, da dadurch nach de Crousaz (1972) seine Hauptnahrungspflanze *Alchemilla* sp. verdrängt wird. Beim unregelmäßig brütenden Erlenzeisig konnten nur wenige Jahre untersucht werden, wobei die hier dargelegte Abnahme zufällig durch ungleichmäßig aufgetretene Brutjahre verursacht sein könnte.

Größere Veränderungen im Anteil der nachbrutzeitlichen Bewegungen, die das Bild des Durchzugsmusters stärker verändern, treten lediglich bei der Amsel auf (Tab. 2, Abb. 4) und könnten mit der Ausweitung des Brutareals in höhere Regionen zusammenhängen (Glutz 1962, Schifferli et al. 1980).

1.3.3. *Schlusfolgerungen*

Die zeitliche Lage des Durchzugsmedians und der Anteil der nachbrutzeitlichen Bewegungen an der Gesamtsumme der Fänglinge schwankt zwischen den einzelnen Jahren in einem gewissen Umfang (s. Abb. 4). Dies kann insbesondere mit dem Wetter in Zusammenhang stehen, das sich auf Bretolet stärker als auf Tieflandstationen auswirken dürfte. Zudem zeigen sich bei den untersuchten Arten gewisse systematische Verschiebungen der beiden Parameter mit den Jahren, die teilweise auf Veränderungen der Fanganlage, des Fangbetriebes und des Biotopes zurückgeführt werden können. Die generellen Formen der Zugmuster aber werden dadurch (mit Ausnahme der Amsel) kaum beeinflusst: Die Lage des mittleren Durchzugsmedians pro Fangpe-

Tab. 2. Durchschnittlicher Anteil der nachbrutzeitlichen Bewegungen am gesamten Auftreten in Prozent in den Fangperioden I und II für alle Arten mit nennenswerten nachbrutzeitlichen Bewegungen und über 900 Fänglingen. * = Unterschied zwischen Periode I und II mit $p < 0,05$ gesichert (t-Test). n = Anzahl Jahre, in welchen in der Zeit des häufigen Auftretens der betreffenden Art durchgehend gefangen wurde und der Anteil der nachbrutzeitlichen Bewegungen berechnet werden konnte. – *Birds caught during pre-migratory movements, as a percentage of all birds trapped throughout the autumn, in period I and II.*

	I	(n)	II	(n)
Wasserpieper	51,1	(5)	53,7	(3)
Heckenbraunelle	15,1	(2)	19,4	(3)
Rotkehlchen	1,4	(2)	1,4	(3)
Ringdrossel	36,5	(5)	47,5	(3)
Amsel	3,3	(5)	14,5*	(3)
Singdrossel	9,7	(2)	9,3	(4)
Zilpzalp	17,8	(5)	19,2	(4)
Buchfink	0,4	(4)	1,2*	(3)
Girlitz	1,4	(4)	2,6	(3)
Zitronenzeisig	38,2	(3)	21,9	(3)
Distelfink	2,5	(4)	2,5	(3)
Erlenzeisig	4,4	(2)	0,9	(3)
Hänfling	4,9	(5)	9,4	(3)
Birkenzeisig	49,0	(5)	57,7	(3)
Gimpel	83,5	(4)	74,8	(4)

riode schwankt bei den untersuchten Arten meist nur um höchstens 5 Tage; die Veränderungen im Anteil der nachbrutzeitlichen Bewegungen wirken sich auf eine grobe Beurteilung der Zugmusterformen ebenfalls nicht aus.

2. Ergebnisse

2.1. Jahreszeitliche Zugmuster

2.1.1. Allgemeine Bemerkungen

In Abb. 5 ist das jahreszeitliche Auftreten von 76 Arten nach Fänglingen auf dem Col de Bretolet dargestellt. Weggelassen wurden Arten mit weniger als 20 Fänglingen sowie Alpendohle und Alpengsegler, deren Auftreten durch unregelmäßiges Nahrungsangebot geprägt wird, Rauhfußkauz, Waldohreule und Tannenhäher (s. Mattes & Jenni 1984), deren Zugverhalten anhand der geringen Fangzahlen schwer zu beurtei-

len ist und Alpenbraunelle, deren seltenes Erscheinen stark von Kälteperioden und Schneefällen abhängt.

Die Durchzugsdiagramme geben das Auftreten der Arten in Pentadenmittelwert-Diagrammen über 21 Jahre an. Hinweise und Schwierigkeiten, die es bei der Interpretation solcher Darstellungen zu beachten gilt, sind in Edelstam (1972) zusammengestellt. Außer den in 1.3.1. und 1.3.2. angesprochenen sind besonders folgende Punkte zu beachten:

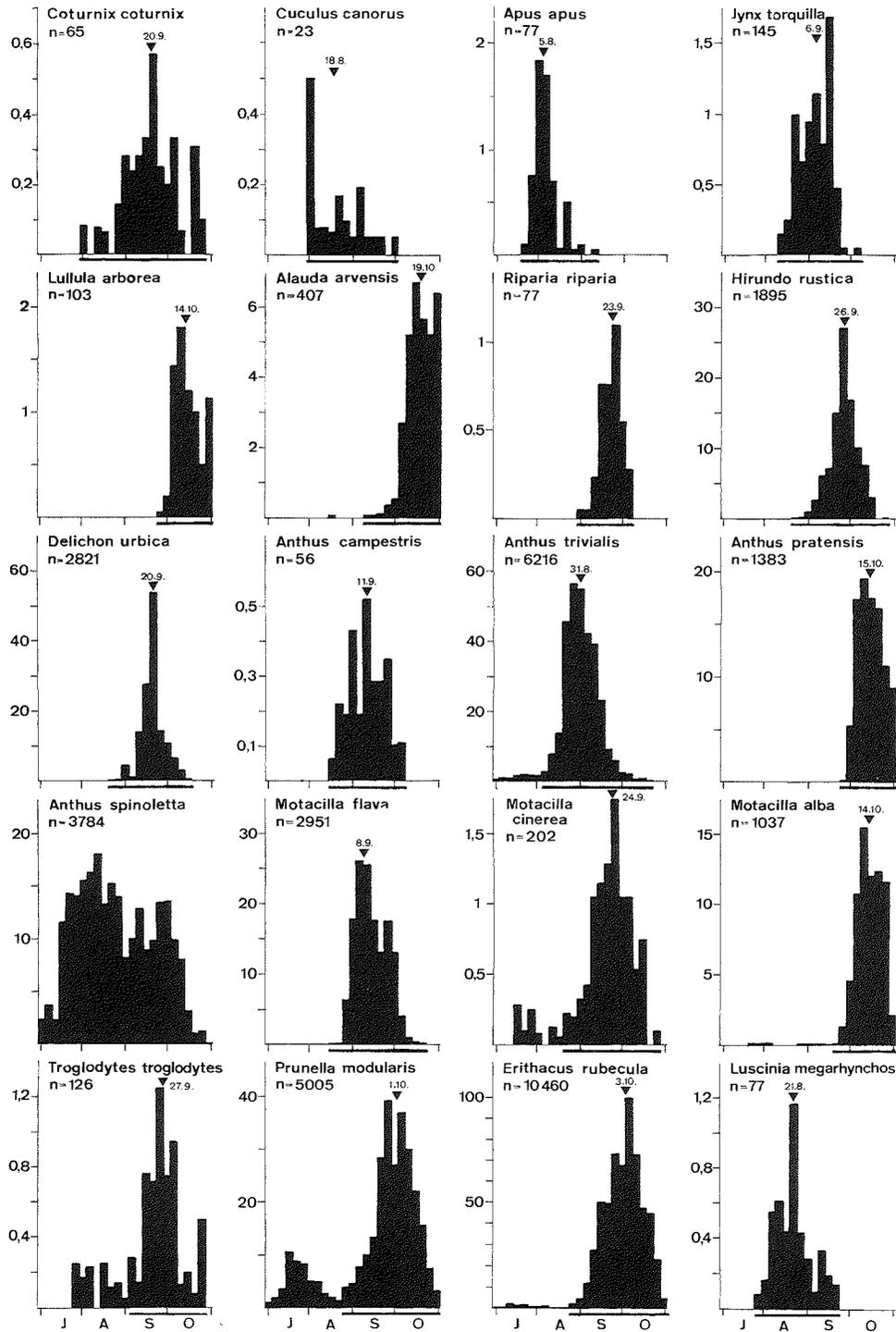
(a) Bei manchen Arten ist die zur Verfügung stehende Zahl der Fänglinge gering. Eine Darstellung in Pentaden ergibt ein unregelmäßiges Bild, das mitunter wegen ungewöhnlicher Fangzahlen, die z. B. in Nebelnächten oder durch Zufall bei der Zusammenfassung der Jahre zustande kommen, nicht ein getreues Bild des Zuges widerspiegelt.

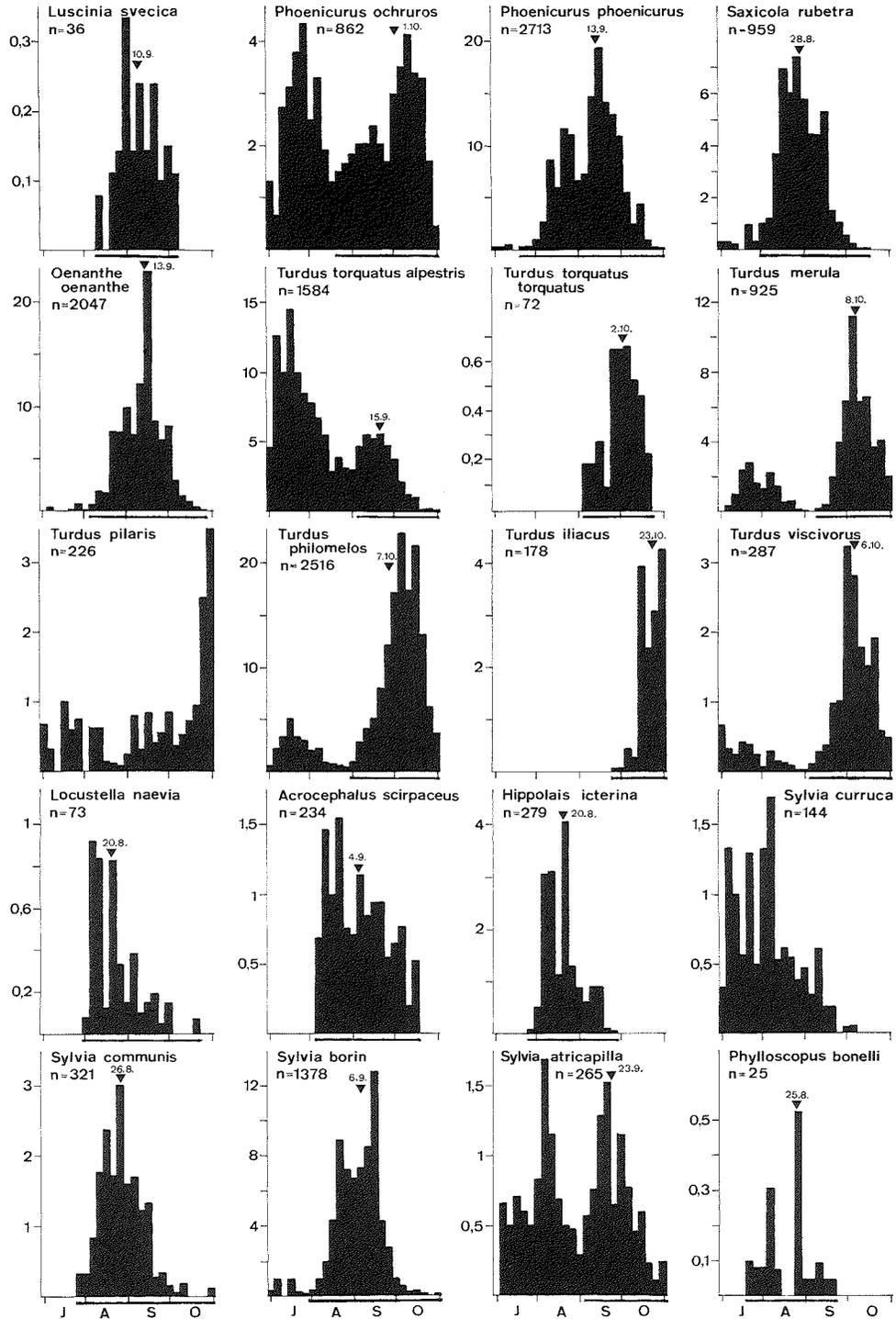
(b) Im Juli und Ende Oktober stehen nur wenige Jahre zur Berechnung eines Pentadenmittels zur Verfügung (Abb. 3), so daß einzelne Jahre mit ungewöhnlich hohen Fangzahlen zu diesen Zeiten das Bild stark beeinflussen können.

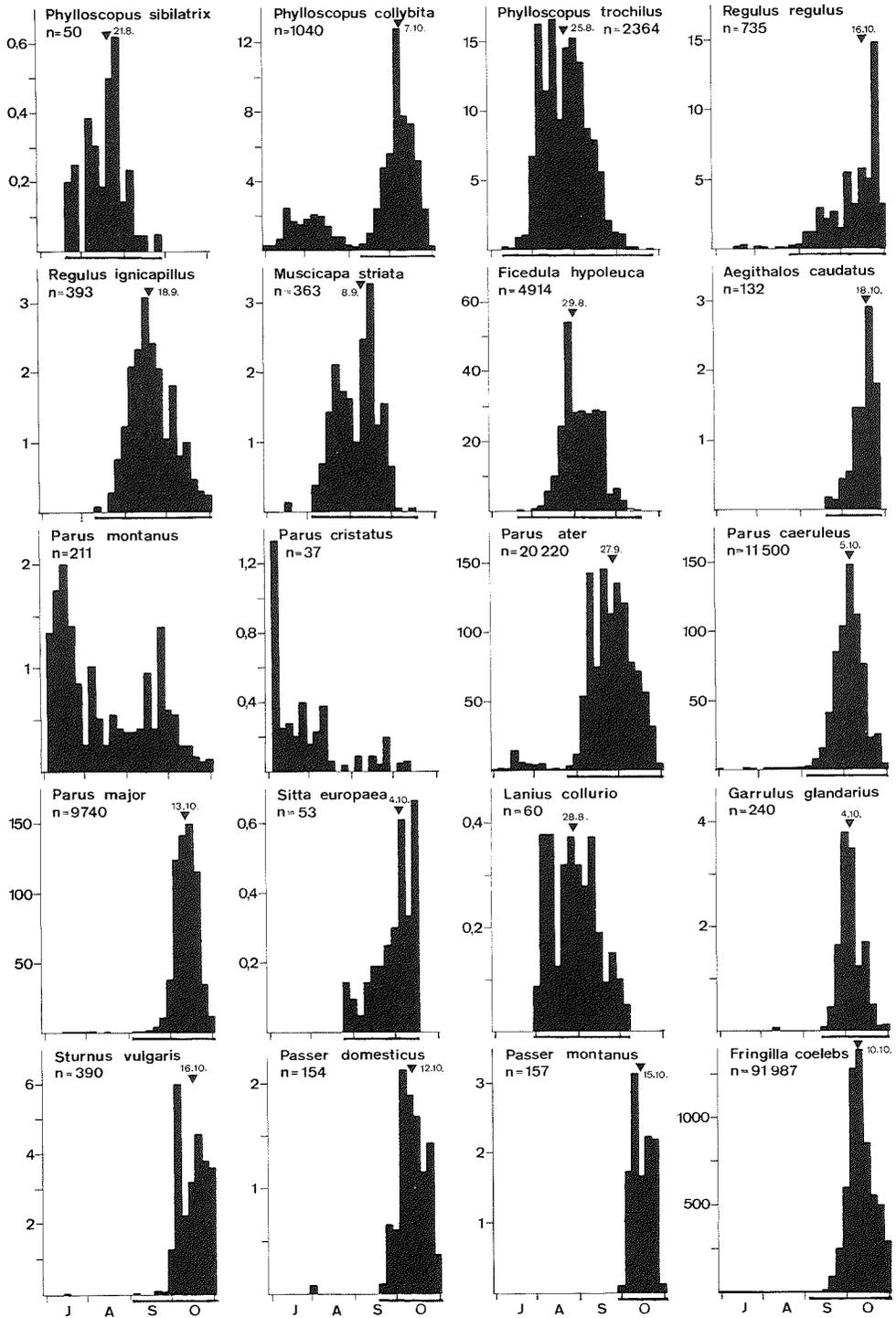
(c) Bei Arten, deren Zug Ende Oktober noch im Gang ist, kann nichts über das Ende des Zuges ausgesagt werden. Die Angabe des Medians bezieht sich nur auf die hier dargestellte Fangperiode.

(d) Manche Arten zeigen starke jährliche Schwankungen in der Zahl der Durchzügler (Übersicht: Winkler 1975; Meisen: Winkler 1974b; Sperlinge: Jenni & Schaffner 1984). Dabei kann sich auch der Beginn und das Ende des Durchzuges verschieben (Winkler 1974b). Auch bei den übrigen Arten läuft der Zug nicht jedes Jahr gleich ab, wobei sich auf Bretolet insbesondere die lokalen Wetterverhältnisse stärker auswirken dürften als auf Tieflandstationen. Die in Abb. 5 dargestellten Diagramme geben somit den Beginn des Durchzuges im

Abb. 5 (Seiten 192–195). Jahreszeitliches Auftreten von 76 Arten auf dem Col de Bretolet. Erläuterungen siehe Seite 195.







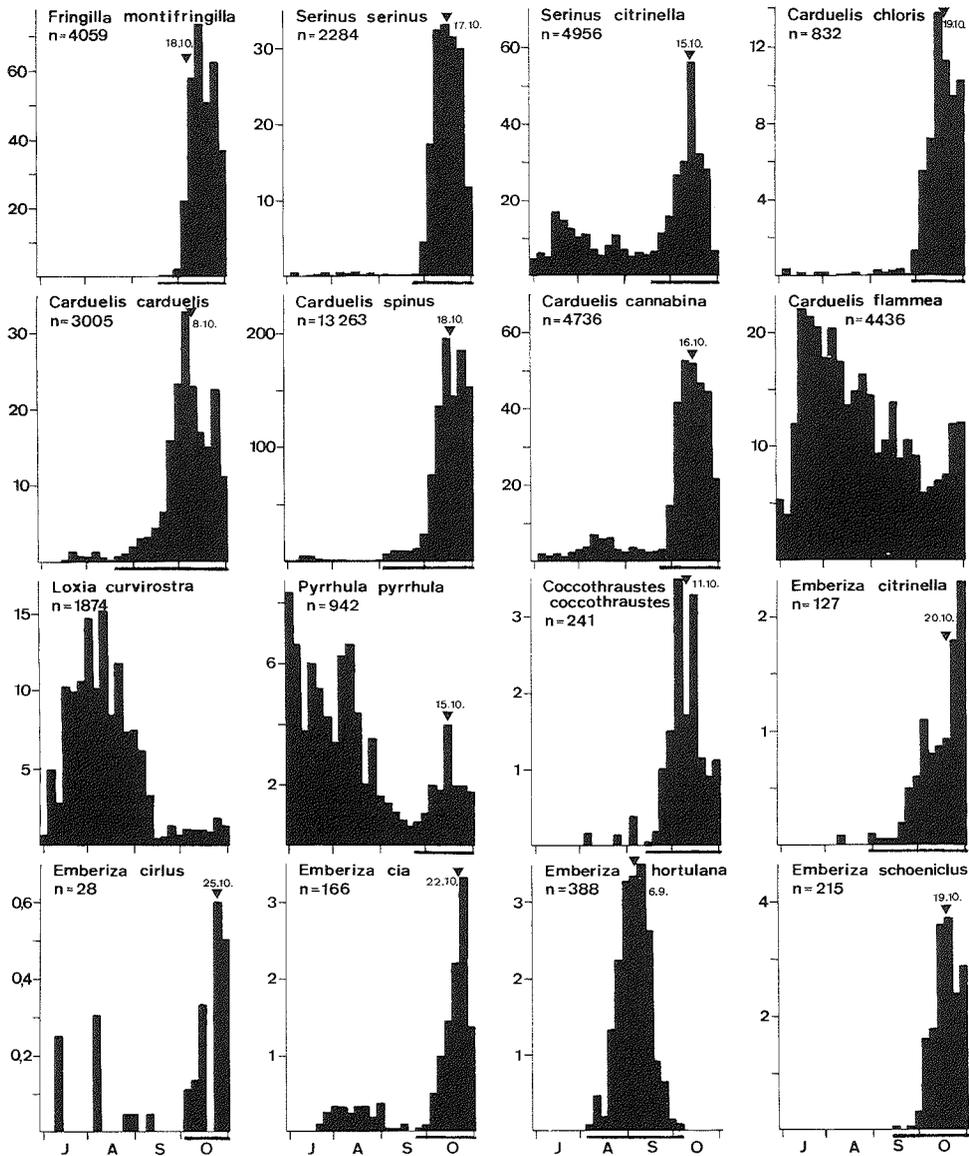


Abb. 5. Pentadenmittelwert-Diagramme des jahreszeitlichen Auftretens verschiedener Arten auf dem Col de Bretolet. y-Achse = Durchschnittliche Anzahl Fänger pro Pentade pro Jahr; n = Anzahl Fänger; Balken unter der Abszisse = eigentliche Herbstzugzeit (bestimmt nach 2.1.2.), für die der Median angegeben ist (Distelfink *Carduelis carduelis* s. auch 2.2.2. und 2.2.3., Wacholderdrossel *Turdus pilaris* s. 2.2.2., Hausrötel *Phoenicurus ochruros* s. 2.2.3., Zaungrasmücke *Sylvia curruca* s. 2.2.4.). – Migration pattern of 76 species on Col de Bretolet. y-axis = mean number of birds per year per 5-day period; n = total number of birds. The actual autumn migration period, for which the medians were calculated (triangles), is indicated by the bar below the x-axis. The time before is considered as the period of pre-migratory movements.

frühesten Jahr, das Ende des Durchzuges im spätesten Jahr und den gewogenen mittleren Median an. Die Diagramme weisen deshalb im allgemeinen eine größere Streuung, d. h. flacheren Kurvenverlauf auf, als der Durchzug eines Einzeljahres (vgl. Abb. 4).

(e) Immer zu beachten gilt es, daß artweise Zugdiagramme aus heterogenem Material zusammengesetzt sind, sobald Unterschiede im Durchzug nach Alter, Geschlecht, Populationen, Jungvögeln aus Erst- und Zweitbruten, Nichtbrütern, Brütern und erfolglosen Brütern auftreten.

2.1.2. Formen der Diagramme und Abgrenzung des eigentlichen Herbstzuges

Arten wie z. B. Amsel, Heckenbraunelle, Mönchsgrasmücke, Hausrötel und Singdrossel lassen Zugmusterformen erkennen, die deutlich zweigipflig sind und deren erster Gipfel vor die aus der Literatur bekannte Zugzeit fällt (Abb. 5). Bei anderen Arten ist dieser Gipfel auf ein sanftes Ansteigen reduziert (z. B. Grünfink) und bei vielen Arten fehlt er (z. B. Bergfink).

Der Beginn des eigentlichen Herbstzuges wurde in Abb. 5 als Beginn des kontinuierlichen Ansteigens zum Durchzugsgipfel angenommen (schwarzer Balken), wobei bei Diagrammen von Arten mit wenig Fänglingen dem dadurch unregelmäßigen Verlauf des Diagrammes in der Herbstzugperiode Rechnung getragen wurde (z. B. Blaukehlchen). Ausnahmen sind Alpenmeise (s. Jenni 1981b) sowie Haubenmeise, Zaungrasmücke, Wasserpieper, Birkenzeisig und Kreuzschnabel, bei welchen aufgrund des Diagrammes keine eindeutige Zugperiode erkennbar ist. Vögel, die vor dem eigentlichen Herbstzug auftreten, werden den nachbrutzeitlichen Bewegungen zugeordnet.

2.2. Charakterisierung der nachbrutzeitlichen Bewegungen

In diesem Abschnitt soll versucht werden, die Abgrenzung der nachbrutzeitlichen Be-

wegungen vom eigentlichen Herbstzug, die in 2.1.2. aufgrund der Form des Diagrammes vorgenommen wurde, mit verschiedenen Angaben zu überprüfen und damit die beiden Abschnitte des Zugesgeschehens zu charakterisieren. Dazu wurden 31 Arten mit nennenswerten nachbrutzeitlichen Bewegungen herangezogen (s. Tab. 3).

2.2.1. Alterszusammensetzung

Bei einigen Arten ist die Alterszusammensetzung in der Zeit der nachbrutzeitlichen Bewegungen vom eigentlichen Durchzug deutlich verschieden, so z. B. bei Baumpieper, Rotkehlchen und Tannenmeise (Abb. 6). Bei diesen sowie vielen weiteren Arten unterscheidet sich die Alterszusammensetzung während der nachbrutzeitlichen Bewegungen signifikant von derjenigen während der ersten vier Pentaden des Durchzuges. Ausnahmen sind Zaunkönig, Hausrötel, Amsel, Misteldrossel, Zilpzalp, Kohlmeise, Grünfink, Zippammer, Steinschmätzer, Bachstelze und Bergstelze, bei welchen dieser Unterschied nicht signifikant ist, bei den letzten drei Arten allerdings wegen zu geringer Fangzahlen während der nachbrutzeitlichen Bewegungen.

In der Zeit des nachbrutzeitlichen Umherstreifens schwankt der Jungvogelanteil bei den untersuchten Arten zwischen 31% und 100% (Tab. 3). In der Literatur liegen über die Verhältnisse bei Singvögeln in der Zeit von Brutende bis Zugbeginn nur spärliche Angaben vor (vgl. Hötter 1982, Haukioja 1971). Bei Arten, für die solche gefunden werden konnten, ergibt sich ein Zusammenhang zwischen der auf Bretolet gefundenen Alterszusammensetzung und dem nachbrutzeitlichen Verbleib der Alt- und Jungvögel.

(a) Arten, die auf Bretolet einen nachbrutzeitlichen Jungvogelanteil von 90 bis 100% aufweisen (Tab. 3): Bei dieser Gruppe bleiben die Altvögel ganzjährig oder bis zum Wegzug an ihrem Brutort. Die Jungvögel verlassen nach dem Selbständigwerden den Geburtsort und streifen umher. Dies ist bei der Kohl-, Blau- und

Tab.3. Alterszusammensetzung zur Zeit des nachbrutzeitlichen Umherstreifens (n = Anzahl Vögel). Eingeschlossen sind alle Arten mit nennenswerten nachbrutzeitlichen Bewegungen mit Ausnahme von Steinschmätzer, Bachstelze, Bergstelze, Wintergoldhähnchen und Gartengrasmücke (weniger als 10 Fänglinge). – *Percentage of first-year birds during pre-migratory movements.*

	% Jungvögel (n)	
Kohlmeise	100,0	(13)
Zippammer	100,0	(24)
Tannenmeise	99,5	(215)
Amsel	97,7	(145)
Blaumeise	97,5	(40)
Zaunkönig	93,3	(15)
Wacholderdrossel	90,5	(42)
Erlenzeisig	89,6	(96)
Zilpzalp	89,2	(83)
Misteldrossel	88,2	(17)
Ringdrossel alp.	87,1	(280)
Hänfling	84,5	(386)
Zitronenzeisig	82,5	(635)
Hausrötel	81,3	(80)
Heckenbraunelle	77,0	(191)
Grünfink	75,0	(32)
Singdrossel	70,8	(72)
Buchfink	70,4	(406)
Mönchsgrasmücke	69,6	(92)
Distelfink	69,0	(58)
Gimpel	68,9	(302)
Baumpieper	60,3	(68)
Girlitz	53,6	(56)
Rotkehlchen	48,0	(75)
Zaungrasmücke	32,4	(37)
Braunkehlchen	31,3	(16)

Tannenmeise der Fall, wo der allergrößte Teil der Altvögel ganzjährig in den Brutgebieten bleibt und dort mausert, während die Jungvögel nach dem Selbständigwerden eine Phase von Dispersal zeigen (z. B. Delmée et al. 1972, Dhondt 1973, Goodbody 1952, Hinde 1952, Kluijver 1951, Löhrl 1974, Perrins 1979, Winkel 1981). Bei der Amsel ist Ähnliches festgestellt worden (Snow 1956, 1966, Mulsoy 1977). Die adulten Zippammern wurden bis Mitte Oktober an den Brutorten festgestellt; die Jungvögel verschwinden im Juli und August (P. Mosimann mündl.). Beim Zaunkönig verlassen die Jungvögel der ersten Brut den Geburtsort, während die Adulten erst im September/Oktobre Verschiebungen zeigen und zudem durch die Jahresmauser weniger

mobil sind (Armstrong 1956, Hawthorn 1974, M. Dallmann briefl.). Die jungen Wacholderdrosseln der ersten Brut streichen in Verbänden weg; die adulten führen ihre Mauser wahrscheinlich im Brutgebiet durch (Hohlt 1957, R. Furrer mündl.). Auch beim Zilpzalp verlassen die Jungen der ersten Brut den Geburtsort (Homann 1960).

(b) Bei Arten mit einem nachbrutzeitlichen *Jungvogelanteil von 80–90%* können die Jungvögel bis zum Wegzug teilweise im Brutgebiet verbleiben oder Alt- und Jungvögel streifen gemeinsam umher. Wahrscheinlich durch die weniger große Mobilität der Altvögel während der Großgefiedermauser (vgl. z. B. Dolnik & Blyumental 1967, Ginn 1975, Marler 1956, Newton 1966) wird deren Anteil erniedrigt. Bei der Misteldrossel verbleiben die Jungvögel im Familienverband in der engeren Umgebung des Geburtsortes bis zum Abzug (Peitzmeier 1947). Bei der nordischen Ringdrossel streifen Alt- und Jungvögel nach der Brutzeit umher (Simms 1978). Die Altvögel des Zitronenzeisigs machen die Großgefiedermauser im Brutgebiet durch, während die Jungvögel in reinen Schwärmen bis über die Waldgrenze umherstreifen; nach Abschluß der Mauser der Altvögel erfolgt ein gemeinsames Umherstreifen von Alt- und Jungvögeln (H. Märki mündl.). Beim Hausrötel werden die Jungvögel aus den Brutterritorien geführt, können aber bei der letzten Brut mit den Altvögeln mehrere Wochen am Geburtsort verbleiben (Menzel 1976).

(c) Bei Arten mit einem nachbrutzeitlichen *Jungvogelanteil von 30–70%* verlassen Alt- und Jungvögel die Brutorte nach der Brutzeit, oder die Altvögel zeigen die Tendenz, die Brutorte – meist vor der Großgefiedermauser – vor den Jungvögeln zu verlassen. Bei der Mönchsgrasmücke sind Ende Juli nur noch die Hälfte der Altvögel in den Brutgebieten; der Abzug der Jungvögel wird auf Anfang bis Mitte Juli veranschlagt (Bairlein 1978). Für den Buchfinken ist das Verbleiben der Jungvögel am Geburtsort bis September belegt (Puch-

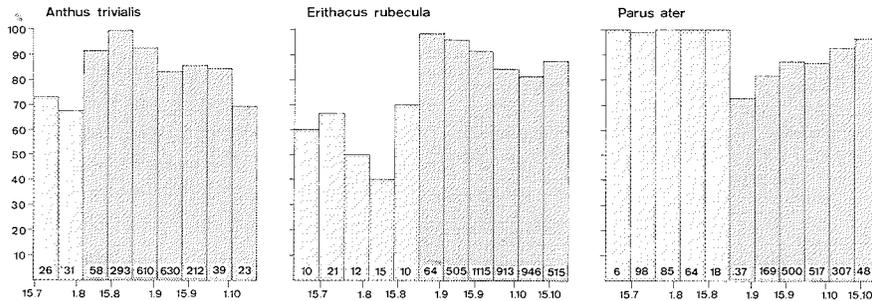


Abb. 6. Prozentualer Anteil der diesjährigen Jungvögel an der Gesamtzahl (100%) der Fänge (Zahlen in den Säulen) pro Dekade ausgehend vom Durchzugsbeginn (s. 2.1.2.). Hell = Periode der nachbrutzeitlichen Bewegungen; dunkel = Herbstzug. Es wurden alle Jahre verwendet, in welchen das Alter anhand der Pneumatisation bestimmt wurde (1972–74, 1976–77, 1980–82). Bei der Tannenmeise ist das Invasionsjahr 1972 mit einem erhöhten Jungvogelanteil (s. Winkler 1974b) weggelassen. – *Percentage of first-year birds per 10-day periods calculated from the beginning of autumn migration (cf. Fig. 5). Light columns = pre-migratory movements; dark columns = autumn migration; n = numbers in the columns = 100%.*

stein 1973); Dolnik & Blyumental (1967) hingegen vermerken ein Umherstreifen von Alt- und Jungvögeln. Beim Distelfinken streifen Alt- und Jungvögel in der Nähe der Brutgebiete umher (E. Glück briefl.). Die adulten Baumpieper verlassen die Brutorte eher vor den Jungvögeln im Juni/Juli und machen die Großgefiedermauser zumindest nicht in jedem Jahr am Brutplatz durch (van Hecke 1980, R. Meury briefl.). Beim Girlitz verlassen die Altvögel vor den Jungvögeln die Brutorte und tauchen in anderen Gebieten auf (Ch. Rohner briefl.). Für Rotkehlchen beider Altersklassen sind Bewegungen im Juli bekannt (Rezvy 1983). Braunkehlchen verlassen im Familienverband ihre Brutorte (Frankevoort & Hubatsch 1966, Géroudet 1957, Horstkotte 1962, A. Labhardt briefl., Schmidt & Hantge 1954). Bei der Zaungrasmücke werden die Brutorte ebenfalls sehr früh und

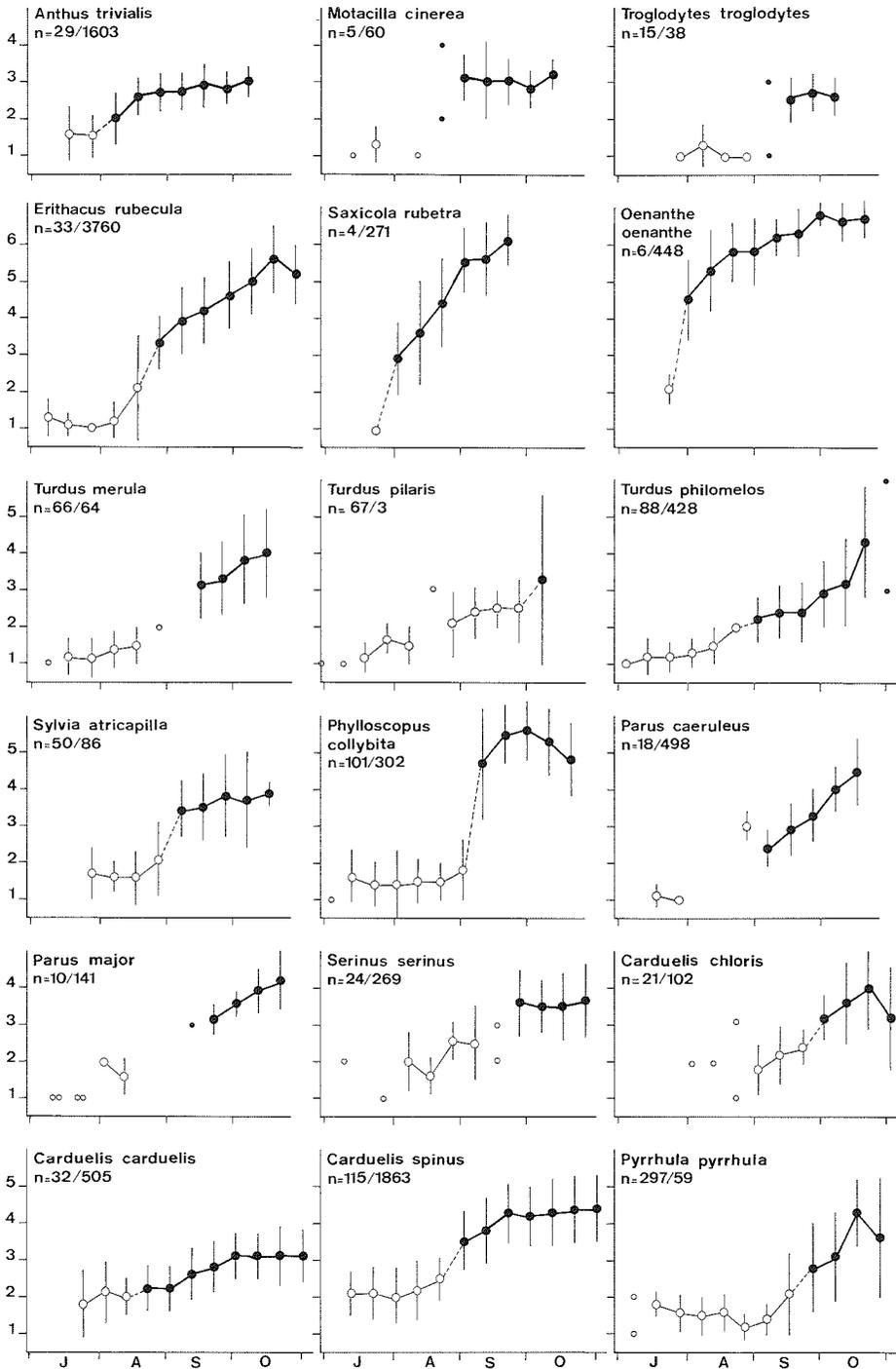
vor der Mauser verlassen (Siefke 1962). Da bei den letzten beiden Arten der Zugbeginn sehr früh liegt, ist zu vermuten, daß der außerordentlich hohe Adultanteil auf frühzeitig wegstreichende, erfolglos brütende Vögel zurückgeht.

Insgesamt zeigt sich, daß die Alterszusammensetzung während des nachbrutzeitlichen Umherstreifens stark davon abhängt, ob die Altvögel die Großgefiedermauser am Brutort durchmachen oder nicht.

2.2.2. Pneumatisationsstadium des Schädeldaches

Winkler (1979) beschreibt auf Bretolet für einige Arten, die in der Paßgend brüten oder nachbrutzeitlich umherstreifen, ein mit Zugbeginn sprunghaftes Ansteigen des Pneumatisationsstadiums (Stadiensprung).

Abb. 7. Zeitlicher Verlauf der Pneumatisation des Schädeldaches von Jungvögeln ausgewählter Arten (in Ergänzung zu Winkler 1979). Mittelwert des Pneumatisationsstadiums und Standardabweichung pro Dekade, ausgehend vom nach Abb. 5 bestimmten Beginn des Herbstzuges. Kreise = Periode der nachbrutzeitlichen Bewegungen; Punkte = Herbstzug; n = Anzahl untersuchte Vögel für beide Perioden. Bei nur ein oder zwei Vögeln pro Dekade sind die Einzelwerte eingetragen. Außer beim Zilpzalp, wo das Alter anhand anderer Merkmale nicht immer sicher zu bestimmen ist, ist Stadium 7, das gänzlich pneumatisierte Schädeldach, bei Jungvögeln miteinbezogen. – *Mean skull ossification score of first-year birds with standard deviation per 10-day period (updating Winkler 1979). Small symbols refer to single values. Circles = pre-migratory movements; dots = autumn migration, with the corresponding number of birds indicated. Score 7 (completely ossified skull) is included except for *Phylloscopus collybita* where aging is difficult on other characters.*



Er führt dies darauf zurück, daß zur einheitlichen Population im Zeitpunkt des Stadiensprungs aus anderen Populationen stammende, ältere Jungvögel dazustoßen. Der Stadiensprung fehlt bei Arten, die nicht als echte Zugvögel auftreten (z. B. Birkenzeisig) oder ausschließlich als Durchzügler vorkommen. Damit ist ein weiteres Kriterium gegeben, mit dem nachbrutzeitliche Bewegungen vom Herbstdurchzug unterschieden werden können.

In Winkler (1979) ist ein Stadiensprung, der zeitlich immer mit dem in Abb. 5 aufgrund der Zugmusterform festgesetzten Zugbeginn einhergeht, für Tannenmeise, Hausrötel, Heckenbraunelle, Hänfling, Buchfink, Ringdrossel und Zitronenzeisig dargestellt. Mit dem inzwischen doppelt so großen Material läßt sich jetzt ein Stadiensprung auch bei den übrigen Arten nachweisen, die nachbrutzeitliche Bewegungen

erkennen lassen (Abb. 7). Ausnahmen sind Misteldrossel, Gartengrasmücke, Zaungrasmücke, Wintergoldhähnchen, Bachstelze, Zippammer und Gartenrötel, von welchen zu wenig Daten vorliegen. Bei Singdrossel, Gimpel und Grünfink zeigt das Diagramm lediglich die größte Steigung in der Zunahme des Pneumatisationsstadiums um den Zeitpunkt des veranschlagten Zugbeginns. Bei den übrigen in Abb. 7 aufgeführten Arten stimmt der Stadiensprung zeitlich sehr gut mit dem angenommenen Zugbeginn überein, außer beim Distelfink. Hier liegt die größte Steigung in der Zunahme des Pneumatisationsstadiums analog zur Altersverteilung erst Mitte September. Bei der Wacholderdrossel kann ein Stadiensprung, der mit dem bekannten Zugbeginn Anfang Oktober (Glutz 1962) übereinstimmen würde, anhand des geringen Materials nur vermutet werden.

Tab. 4. Anzahl Jungvögel im Jugendkleid (J), in der Jugendmauser (M) und mit abgeschlossener Jugendmauser (A) pro Dekade in der Periode der nachbrutzeitlichen Bewegungen und während des eigentlichen Herbstdurchzuges. Die Trennlinie markiert die Pentade des Zugbeginns (vgl. 2.1.2.). Vgl. Abb. 8. – Number of first-year birds in juvenile plumage (J), during (M) and after moult (A), respectively, per 10-day period during pre-migratory movements and from the beginning of autumn migration (line, cf. fig. 5).

Pentade	<i>Anthus trivialis</i>			<i>Erithacus rubecula</i>			<i>Phoenicurus ochruros</i>			<i>Turdus merula</i>			<i>Turdus philomelos</i>			<i>Carduelis carduelis</i>			<i>Carduelis spinus</i>		
	J	M	A	J	M	A	J	M	A	J	M	A	J	M	A	J	M	A	J	M	A
39							7	-	-				5	-	-				16	1	-
40	-	5	-	3	-	-				3	-	-									
41							15	1	-				10	3	-	2	-	-	15	2	1
42	2	3	-	3	-	-				10	-	-									
43							17	-	-				10	3	-	8	3	-	23	3	-
44	3	4	6	2	-	-				15	-	-									
45							9	1	-				2	1	-	3	2	-	2	3	-
46	2	5	120	3	-	-				8	1	-									
47							8	-	-				1	-	1	5	1	-		9	1
48	-	1	153	-	-	17				-	-	-									
49							-	3	7				-	-	11	13	7	-	2	21	66
50	-	-	86	1	-	201				-	-	-									
51							2	1	16				-	1	26	3	13	7	3	14	193
52	-	-	43	-	-	389				-	-	8									
53							1	1	9				-	-	40	9	14	18	-	4	136
54	-	-	19	-	-	208				-	-	16									
55							-	-	19				-	-	57	-	13	47	2	4	236
56							-	-	260				-	-							
57							-	-	10				-	-	25	-	3	4	-	2	296
58							-	-	237				-	-							
59							-	-					-	-	16	-	1	3	-	-	25
60							-	-	6				-	-							

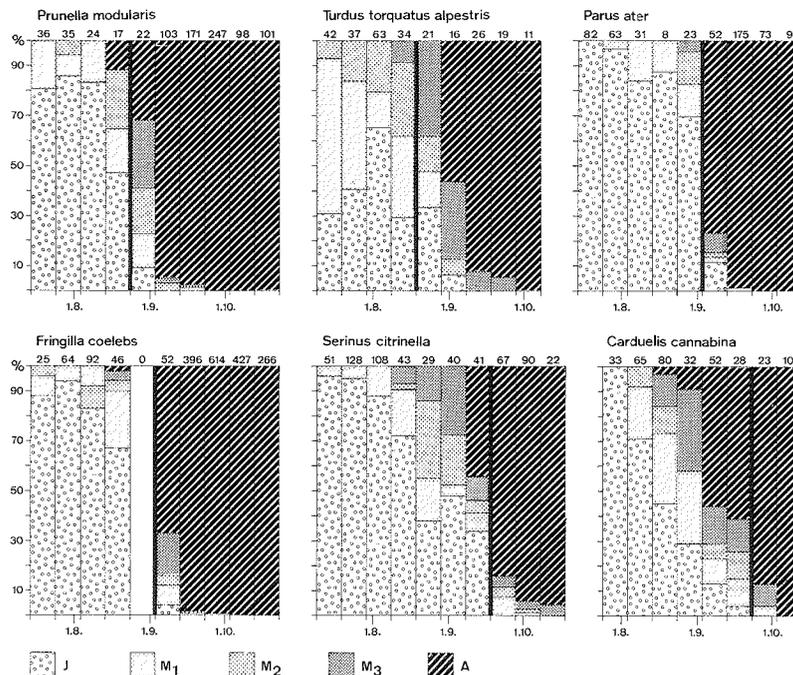


Abb. 8. Prozentualer Anteil der Mauerstadien im Kleingefieder von Jungvögeln ausgewählter Arten pro Dekade ausgehend vom Zugbeginn (dicker Strich, s. 2.1.2.). J = komplettes Jugendkleid, M₁ = über $\frac{1}{3}$, M₂ = $\frac{1}{3}$ bis $\frac{2}{3}$, M₃ = bis $\frac{1}{2}$ des Kleingefieders aus Jugendfedern bestehend, A = Jugendmauser abgeschlossen (s. Text). Über den Säulen ist die Anzahl der untersuchten Vögel angegeben. – *Percentage distribution of plumage scores of first-year birds with a partial moult per 10-day period calculated from the beginning of autumn migration (black bar). J = juvenile plumage, M₁ to M₃ = different scores of moult progress, A = moult almost or fully completed, n = numbers above the clumps = 100%.*

2.2.3. Gefiederzustand

In den Jahren 1981 und 1982 wurde mit einer 5teiligen Skala der Anteil der Federn des Jugendkleides im Kleingefieder festgehalten (4 = komplettes Jugendgefieder, höchstens einige neue Federn schon wachsend; 0 = Jugendmauser weitgehend abgeschlossen, höchstens einige Körperfedern noch wachsend). Bei allen 20 Arten, von denen genügend Angaben vorliegen, ergibt sich ein großer Unterschied zwischen nachbrutzeitlichen Bewegungen und Durchzug in der Gefiederausbildung (Beispiele s. Abb. 8 und Tab. 4).

Jungvögel von Zaunkönig, Rotkehlchen, Zilpzalp, Blaumeise und Kohlmeise treten zur Zeit der nachbrutzeitlichen Bewegun-

gen nur im kompletten Jugendkleid, jedoch während des Durchzuges praktisch ausschließlich mit abgeschlossener Jugendmauser auf (Tab. 4); mausernde Jungvögel werden kaum gefangen. Bei Baumpieper, Heckenbraunelle, Hausrötel, Amsel, Singdrossel, Mönchsgrasmücke, Tannenmeise, Buchfink, Girlitz, Distelfink, Erlenzeisig und Gimpel zeigt sich ein plötzlicher, starker Häufigkeitsanstieg von Vögeln mit abgeschlossener Jugendmauser (Tab. 4, Abb. 8). Dies geschieht bei allen Arten mit Einsetzen des Durchzuges, außer bei Hausrötel und Distelfink, bei denen der Anstieg erst 2 resp. 4 Pentaden später eintritt. Bei Ringdrossel, Zitronenzeisig und besonders beim Hänfling, bei denen ein mehr oder weniger fließender Übergang von Vögeln

im Jugendkleid zu vermauserten Vögeln zu beobachten ist, erreichen über 80% der Jungvögel den beinahe oder gänzlichen Abschluß der Jugendmauser (0 oder 1) ungefähr mit dem veranschlagten Zugbeginn.

2.2.4. Nachtfänge

Bei Nachtziehern kann das Auftreten der ersten Nachtfänge als weiteres Kriterium zur Bestimmung des Zugbeginns dienen. Dazu wurden die Jahre 1972–1982 verwendet, in welchen die für den Nachtfang besonders geeigneten Hochnetze installiert waren.

Bei den Nachtziehern, die keine nachbrutzeitlichen Bewegungen erkennen lassen, stimmt die Zugzeit nach Nachtfängen mit derjenigen der Abb. 5 sehr gut überein. Ausnahmen bilden folgende Fälle: Die sowohl tag- als auch nachziehenden Arten Ortolan und Schafstelze, bei denen erst 2 resp. 4 Pentaden nach Beginn des Tagzuges Nachtfänge auftreten (vgl. Dorka 1966); der Fitis, bei dem die ersten Nachtfänge erst 4 Pentaden nach den ersten Tagfängen auftreten, sich aber aufgrund des Zugmusters keine nachbrutzeitlichen Bewegungen abgrenzen lassen. Da bei dieser Art die Zugzeit sehr früh liegt, ist es möglich, daß ein schwaches nachbrutzeitliches Umherstreifen nicht erkannt werden kann.

Bei Arten mit nachbrutzeitlichem Auftreten setzen die Nachtfänge genau in der Pentade oder eine Pentade später ein, als der Durchzugsbeginn veranschlagt wurde (Abb. 9). Ausnahmen bilden der vor allem tagziehende Baumpieper, bei dem die Nachtfänge erst gegen Ende der Zugzeit auftreten (vgl. Dorka 1966, de Crousaz 1961) sowie Feldlerche, Star, Grauschnäpper, Amsel, Mönchsgrasmücke, Rotkehlchen und alpine Ringdrossel (Abb. 9), bei denen ein bis vier Nachtfänge vor der eigentlichen Zugzeit auftreten, die aber bei den letzteren vier Arten auch nachts aufgescheuchte Exemplare betreffen können (vgl. auch Winkler 1974a).

Bei der Zaungrasmücke kann mit Hilfe der Nachtfänge die 44. Pentade als ungefäh-

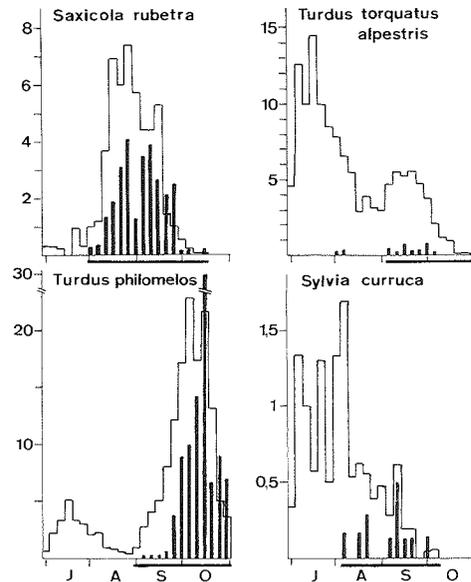


Abb. 9. Pentadenmittelwert-Diagramme ausgewählter (teilweise) nachziehender Arten (aus Abb. 5). Schwarze Balken = Nachtfänge der Jahre 1972–82. – Migration pattern of selected night migrants (as fig. 5). Black bars = captures during night in 1972–82.

rer Zugbeginn bestimmt werden (Abb. 9). Bei der Wacholderdrossel liegen nur 5 Nachtfänge vor, die sich über die ganze Fangzeit verteilen, so daß sich damit der Zugbeginn nicht ermitteln läßt.

2.2.5. Kontrollfänge

Bei Arten, die in größeren Zahlen sowohl während des nachbrutzeitlichen Umherstreifens als auch während der Zugzeit auftreten, können Kontrollfänge im selben Jahr aufzeigen, ob die betreffenden Vögel längere Zeit in der Umgebung der Fangstation verweilen. Dazu wurden die Kontrollfänge der Jahre 1980–1982 herangezogen, in welchen diese systematisch notiert wurden. Es zeigt sich, daß bei allen Arten Erstfänge während der nachbrutzeitlichen Bewegungen häufiger Kontrollfänge ergeben, als solche aus der Herbstzugzeit (Tab. 5).

Tab. 5. Prozentualer Anteil der Kontrollfänge an den Erstfängen während der Periode der nachbrutzeitlichen Bewegungen (B) und während des eigentlichen Herbstdurchzuges (Z) unter Weglassung der letzten Fangpentade (vgl. Text). Unterschied zwischen dem Anteil der Kontrollfänge mit * $p < 0,05$, ** $p < 0,01$, *** $p < 0,001$ gesichert (G-Test). n = Anzahl Kontrollfänge. - *Percentage of retraps during pre-migratory movements (B) and during autumn migration (Z) excluding the last 5-day period.*

	B	Z	n
Tannenmeise	4,8	1,2**	31
Ringdrossel alp.	3,8	1,4	10
Zaungrasmücke	41,7	4,2*	6
Zilpzalp	6,2	0,4*	5
Heckenbraunelle	28,0	4,3***	91
Erlenzeisig	9,1	0,4***	13
Zitronenzeisig	4,0	1,9	27
Gimpel	12,9	6,7	37
Buchfink	3,1	0,4***	37

Dieser Unterschied könnte teilweise darauf zurückzuführen sein, daß die Wahrscheinlichkeit eines Wiederfanges bei Erstfängen am Ende der Fangzeit sinkt. In der Zugzeit ist jedoch die Verweildauer außerordentlich gering (ein bis wenige Tage) und zum Teil darauf zurückzuführen, daß die Vögel beim Freilassen oft in «Gegenzugrichtung» wegfiegen und so erneut gefangen werden können. Unter Ausschluß der Erstfänge der letzten Fangpentade erlauben deshalb die Kontrollfänge vergleichbare Angaben über die Verweildauer in den zwei Zugabschnitten.

2.3. Zugmusterform, Brutgebiet und Herbstzug

2.3.1. Nachbrutzeitliches Auftreten und Lage der nächsten Brutgebiete

Da anzunehmen ist, daß bei den meisten Zugvögeln das nachbrutzeitliche Umherstreifen längst nicht so große Distanzen erreicht wie der eigentliche Herbstzug (vgl. auch 2.2.5.), ist ein Zusammenhang zwischen dem relativen Ausmaß nachbrutzeitlicher Bewegungen (s. 1.2.) und der Distanz zu den nächsten Brutgebieten zu er-

warten. Die Distanz zu den nächsten Brutgebieten wurde als Horizontal- und Vertikaldistanz wie folgt bestimmt: (1) Anzahl Atlasquadrate (100 km^2) zum nächsten Brutvorkommen in der Schweiz (Schifferli et al. 1980). (2) Höchste normalerweise erreichte Brutlagen in den Alpen (nach Glutz 1962 und Schifferli et al. 1980). Dabei wurde die Waldgrenze als Vertikalverbreitungsgrenze zahlreicher Arten im Val d'Illeiz mit 1900 m veranschlagt. Es wurden die in Abb. 5 dargestellten Arten eingeschlossen, mit Ausnahme der Zaunammer (zu wenig Daten zum nachbrutzeitlichen Umherstreifen), Kreuzschnabel, Zaungrasmücke, Wasserpieper und Birkenzeisig (Zug und nachbrutzeitliche Bewegungen anhand des Diagrammes nicht trennbar), Alpenmeise, Haubenmeise und Kleiber (kein regulärer Zug) sowie Mauersegler und Mehlschwalbe (stark wetter- und nahrungsabhängiges Auftreten).

Bei allen Arten, die nicht in der Schweiz, in der Schweiz unterhalb 1000 m oder in größerer Entfernung als in einem zum Col de Bretolet benachbarten Atlasquadrat brüten, treten keine nachbrutzeitlichen Bewegungen auf. Dagegen erscheinen alle Arten, die im Atlasquadrat des Col de Bretolet und oberhalb 1600 m brüten, bereits vor der eigentlichen Herbstzugperiode (mit Ausnahme des Kuckucks: Zahlenmaterial gering, frühe Zugzeit). Abb. 10 zeigt die generelle Tendenz des relativen Ausmaßes der nachbrutzeitlichen Bewegungen, mit zunehmender Horizontal- und Vertikaldistanz zu den nächsten Brutvorkommen abzunehmen (Spearman-Rangkorrelationskoeffizient für den Zusammenhang mit der Höhenverbreitung $r = 0,72$, $p < 0,001$; mit der Horizontaldistanz $r = -0,61$, $p < 0,001$, je $n = 66$). Dabei unberücksichtigt bleiben mußten die spezifischen Biotopansprüche, das Verhalten nach der Brutzeit und während des Zuges (z. B. Teilzieher, Invasionsvögel) und die Tatsache, daß bei manchen Arten der frühe Zugbeginn eventuelle nachbrutzeitliche Bewegungen anhand des Durchzugsdiagrammes kaum erkennen läßt (vgl. 2.2.4.).

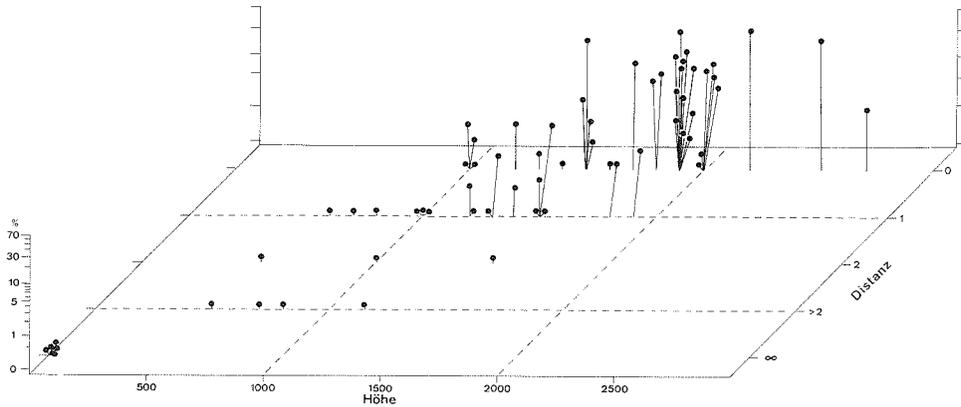


Abb. 10. Abhängigkeit des relativen Ausmaßes der nachbrutzeitlichen Bewegungen (Länge der Nadeln in der Ebene, logarithmische Skala) von der Höhenlage der höchsten, normalerweise erreichten Brutvorkommen in den Alpen (Höhe, in m ü. M.) und der Horizontalabstanz zu den nächsten Brutgebieten (Distanz) für 66 Arten. Die Distanz zu den nächsten Brutgebieten ist durch die Anzahl Atlasquadrate (100 km²) ausgedrückt: 0 = Brutvogel im Atlasquadrat des Col de Bretolet; ∞ = Brutvogel außerhalb der Schweiz. – Mean number of birds caught per 5-day period during pre-migratory movements, as a percentage of the corresponding number during the total period (z-axis, log-scale), in relation to the altitude of the highest usual breeding sites in the Alps (x-axis, in ASL) and in relation to the distance from Col de Bretolet to the nearest breeding sites given in the Atlas of Breeding Birds of Switzerland (Schiffertli et al. 1980) (y-axis). 0 = breeding in the Atlas square of Col de Bretolet (10×10 km), 1 = breeding in the neighbouring square, etc., ∞ = breeding outside Switzerland. The data indicate that species breeding close to Col de Bretolet up to high altitudes show relatively strong pre-migratory movements; species breeding outside Switzerland do not reach the pass prior to migration.

2.3.2. Versuch eines Modelles der Zugmusterformen

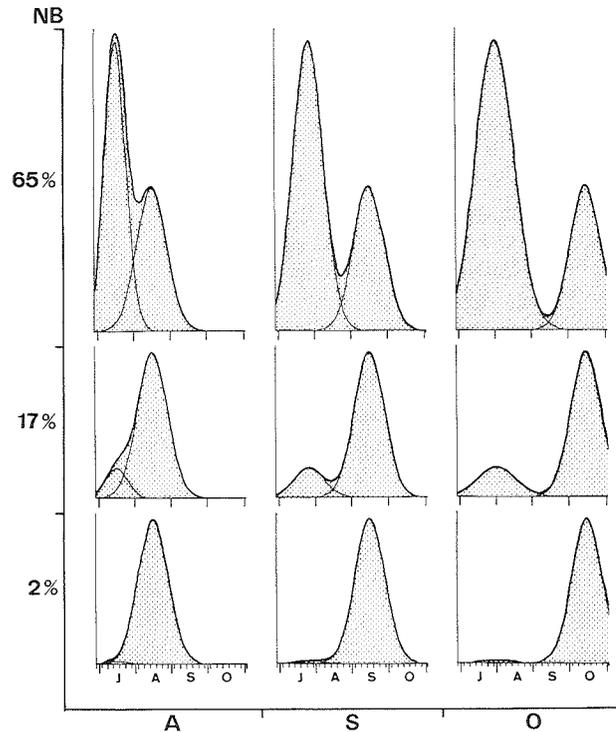
Die bisher mitgeteilten Angaben machen wahrscheinlich, daß das Grundmuster des jahreszeitlichen Auftretens zwischen Brutzeit und Winter zweigipflig ist, wobei nachbrutzeitliche Bewegungen (vor der Mauser) getrennt vom eigentlichen Zug (nach der Mauser) in Erscheinung treten. Die Form des phänologischen Auftretens wird demnach zu einem großen Teil durch die zeitliche Lage des Zuggipfels und des nachbrutzeitlichen Umherstreifens sowie durch das relative Ausmaß der beiden Phasen zueinander bestimmt.

Als Illustration dazu soll ein grobes Modell mit folgenden Annahmen dienen: Das Auftreten während des eigentlichen Herbstzuges gleicht in einer ersten Näherung einer Normalverteilung (vgl. Preston 1966); das Auftreten während des nachbrutzeitlichen Umherstreifens gleicht in

vielen Fällen ebenfalls einer Normalverteilung (kann aber auch andere Formen annehmen, s. unten). Die zur Konstruktion einer Normalverteilung benötigten Werte (Lage des Medians, Standardabweichung) wurden anhand der Abb. 5 wie folgt bestimmt: Die Standardabweichung der Zugphase beträgt 12,5 Tage (Mittelwert nach 15 häufigen Arten, deren Zugzeit sich nicht mit nachbrutzeitlichen Bewegungen überschneidet); die Standardabweichung der nachbrutzeitlichen Bewegungen nimmt mit später liegendem Zuggipfel linear von 9 auf 16 Tage zu (berechnet nach 16 Arten mit ausgeprägtem nachbrutzeitlichem Auftreten); der Gipfel nachbrutzeitlichen Umherstreifens liegt bei früh ziehenden Arten in der 40., bei spät ziehenden Arten in der 43. Pentade (nach Abb. 5); der Gipfel der Zugphase wird wahlweise auf Mitte August, Mitte September und Mitte Oktober gelegt.

Unter diesen Annahmen ergeben sich

Abb. 11. Modellhafte Darstellung von Zugmustern einer Mitte August (A), Mitte September (S) und Mitte Oktober (O) den Durchzugsgipfel erreichenden Art mit verschiedenen Anteilen an nachbrutzeitlichen Bewegungen (NB). Da für die Verteilung des nachbrutzeitlichen Auftretens verschiedene Standardabweichungen verwendet wurden (s. Text), wurden zur besseren Vergleichbarkeit die Gipfel auf gleiche Höhe gebracht. Der Anteil des nachbrutzeitlichen Auftretens entspricht deshalb nur ungefähr dem angegebenen Prozentsatz am gesamten Auftreten (berechnet nach 1.2.). Weiteres s. 2.3.2. – *Theoretical model of the migratory pattern of species reaching a peak in August (A), September (S) and October (O), respectively, and showing strong, medium and weak pre-migratory movements, respectively. The pre-migratory movements are expressed as in fig. 10. The peaks have been adjusted to a common level for comparison.*



durch die Variation der beiden Parameter «zeitliche Lage des Zuggipfels» und «relatives Ausmaß der nachbrutzeitlichen Bewegungen» die in Abb. 11 dargestellten Zugmusterformen. Sie stimmen in ihrer Grundform gut mit den Diagrammen der Abb. 5 überein.

Aus Abb. 11 wird deutlich, daß durch die zeitliche Überlagerung von nachbrutzeitlichen Bewegungen und Herbstzug die Form des Zugmusters und daraus ableitbare charakteristische Werte des jahreszeitlichen Zugverlaufes beeinflusst werden, insbesondere wenn die nachbrutzeitlichen Bewegungen gegenüber dem Herbstzug stark in Erscheinung treten. Eine zeitliche Überlagerung der zwei Phasen kann durch individuelle Unterschiede im Schlüpfdatum sowie im Zeitpunkt der Mauser und des Durchzuges zustande kommen (s. z.B. Tab. 4). Die teilweise Überlagerung kann

zur Folge haben, daß der Zeitpunkt des Herbstzugbeginns, wie er in 2.1.2. bestimmt wurde, um bis zu drei Pentaden verschoben wird. Der Zuggipfel ist in den meisten Fällen erkennbar. Bei früh im Jahr ziehenden Arten kann er allerdings durch stark in Erscheinung tretende nachbrutzeitliche Bewegungen völlig überlagert werden (vgl. Zaungrasmücke Abb. 9). Ferner kann eine linksschiefe Verteilung des Auftretens in der Zugperiode vorgetauscht werden. Werden für die Phase der nachbrutzeitlichen Bewegungen oder des Herbstzuges andere Verteilungen zugrunde gelegt, so werden bei einer Überlagerung die beschriebenen Effekte ähnlich sein.

Eine Verfeinerung dieses groben Modells müßte Angaben in Betracht ziehen wie z.B. Abweichungen des Zugmusters von der Normalverteilung, wie dies Berthold & Dorka (1969) für die Zugzeit dar-

gen, allgemein geringere Standardabweichung von Lang- gegenüber Kurzstreckenziehern in der Verteilung während der Zugzeit (Dorka 1966), Zusammensetzung der Durchzugsverteilung aus den Verteilungen verschiedener Untergruppen (Alter, Geschlecht, Populationen etc., vgl. Preston 1966), genauere Angaben zur Form des Auftretens vor der Zugzeit, zeitliche Lage der nachbrutzeitlichen Bewegungen usw.

2.4. Vergleich mit anderen Stationen

In kursorischer Weise soll geprüft werden, ob die hier postulierte zweigipflige Grundform durch Zugmuster von anderen Stationen gestützt wird und ob ebenfalls ein Zusammenhang zwischen Zugmusterform und Lage der nächsten Brutgebiete vorhanden ist. Dies soll in erster Linie mit den Zugmu-

stern der Erstfänge der Fangstation Mettnau von 1972–1980 durchgeführt werden (Schuster et al. 1983, Bairlein 1981, vgl. auch Berthold & Schlenker 1975), da hier ein Vergleich mit Bretolet kaum durch geographisch bedingte Verschiebungen des Zuggipfels kompliziert wird und genaue Angaben zu den nächsten Brutvorkommen vorhanden sind.

Die langjährigen Zugmuster der Stationen Mettnau, Reit und Illmitz (Bairlein 1981) und von englischen Stationen (Riddiford & Findley 1981) sowie solche aus zahlreichen weiteren Arbeiten (z. B. Mulsow 1977, Busse & Halastra 1981, Bezzel 1963, Berthold 1968) weisen ebenfalls z. T. zweigipflige Formen auf. Bei den 33 untersuchten Arten auf der Mettnau zeigt sich wiederum ein Zusammenhang zwischen dem Anteil nachbrutzeitlicher Bewegungen und

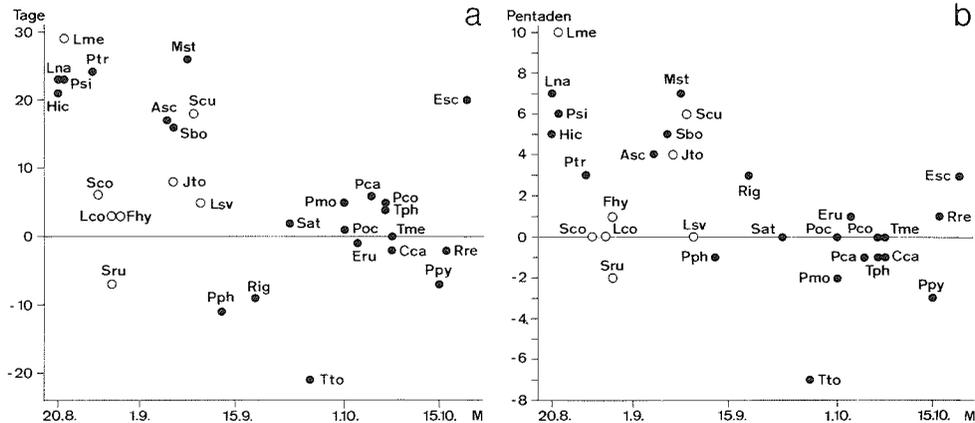


Abb. 12. (a) Differenz (in Tagen) zwischen dem Median der Durchzugszeit der Stationen Bretolet und Mettnau in Abhängigkeit vom Durchzugsmedian auf dem Col de Bretolet (M) bei 33 Arten. (b) Dasselbe für die Differenz zwischen den Pentaden mit dem Modalwert der Durchzugszeit der beiden Stationen (in Pentaden). ● = Arten, die im Bodenseeraum in über 1000 Paaren brüten, ○ = Arten mit weniger als 1000 Paaren (nach Schuster et al. 1983). Jto = *Jynx torquilla*, Tto = *Troglodytes troglodytes*, Pmo = *Prunella modularis*, Eru = *Erithacus rubecula*, Lme = *Luscinia megarhynchos*, Lsv = *L. svecica*, Poc = *Phoenicurus ochruros*, Pph = *P. phoenicurus*, Sru = *Saxicola rubetra*, Tme = *Turdus merula*, Tph = *T. philomelos*, Lna = *Locustella naevia*, Asc = *Acrocephalus scirpaceus*, Hic = *Hippolais icterina*, Scu = *Sylvia curruca*, Sco = *S. communis*, Sbo = *S. borin*, Sat = *S. atricapilla*, Psi = *Phylloscopus sibilatrix*, Pco = *P. collybita*, Ptr = *P. trochilus*, Rre = *Regulus regulus*, Rig = *R. ignicapillus*, Mst = *Muscicapa striata*, Fhy = *Ficedula hypoleuca*, Pca = *Parus caeruleus*, Lco = *Lanius collurio*, Cca = *Carduelis carduelis*, Ppy = *Pyrrhula pyrrhula*, Esc = *Emberiza schoeniclus*. – (a) Difference between the median of the autumn migration period in days, of the Col de Bretolet and Mettnau ringing station (Lake of Constance), respectively, in relation to the median of Col de Bretolet (M). (b) As (a) for the difference between the mode of the autumn migration period in number of 5-day periods.

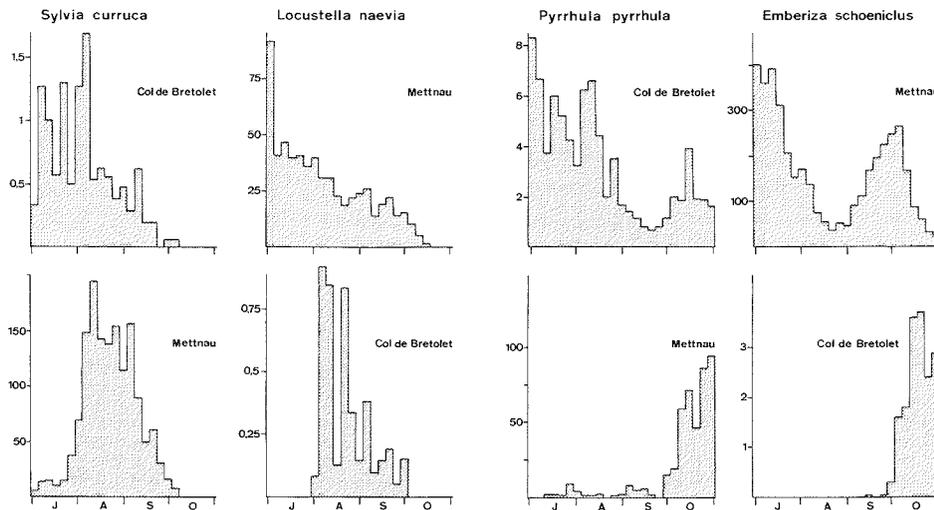


Abb. 13. Vergleich der Zugmusterformen zwischen den Fangstationen Col de Bretolet und Mettnau von zwei früh- und zwei spätziehenden Arten mit starkem (obere Reihe, häufiger Brutvogel in der Umgebung der betreffenden Fangstation) und fast oder ganz fehlendem (untere Reihe, fehlender oder nicht häufiger Brutvogel der Umgebung und Fangbiotop ungeeignet) nachbrutzeitlichen Auftreten. Col de Bretolet wie Abb. 5, Mettnau: Pentadensummendiagramme nach Schuster et al. (1983). – *Migration patterns of two early migrating and two late migrating species for Col de Bretolet and Mettnau (Lake of Constance). Upper row: Abundant breeding bird in the surroundings of the corresponding ringing station, strong pre-migratory movements. Lower row: Absent or rare as breeding bird in the surroundings and habitat of the ringing station not suitable for the species, pre-migratory movements weak or absent.*

der Lage der nächsten Brutgebiete resp. dem Bestand in der Bodenseeregion (Schuster et al. 1983), wobei sich natürlich die Eignung der Fangbiotope für die einzelne Art stark bemerkbar macht (vgl. Bairlein 1981). Die Verteilung des nachbrutzeitlichen Auftretens erscheint in vielen Fällen flacher und liegt früher als auf Bretolet. Dies wird verständlich, wenn man bedenkt, daß bei zahlreichen Arten auf der Mettnau die Jungvögel gleich nach dem Ausfliegen in die Fangnetze geraten können, während dies auf Bretolet nur bei sehr wenigen Arten der Fall ist.

Die Zugdiagramme von 30 Arten, die sowohl auf Bretolet als auch auf der Mettnau in nennenswerter Zahl gefangen werden, zeigen, daß sowohl die Mediane des eigentlichen Durchzuges (berechnet auch für die Mettnau nach 2.1.2.) als auch die Pentaden mit dem Modalwert auf beiden Stationen für spätziehende Arten gut miteinander

übereinstimmen (Abb. 12). Durchschnittlich ergibt sich ein um wenige Tage früherer Durchzugsgipfel auf der Mettnau, was der um 250 km nordöstlicheren Lage entspricht. Ausnahmen sind der Zaunkönig, bei dem auf den beiden Stationen unterschiedliche Populationen mit verschiedenen Zugzeiten aufzutreten scheinen (Jenni & Winkler 1983), und die Rohrammer.

Bei früh ziehenden Arten zeigen auf der Mettnau nur solche eine ähnliche Lage des Durchzuges wie auf Bretolet, die im Bodenseeraum selten oder überhaupt nicht brüten (Abb. 12). Bei den übrigen, bei denen sich aufgrund des Durchzugsdiagrammes oft keine nachbrutzeitlichen Bewegungen abgrenzen lassen (Wendehals, Nachtigall, Feldschwirl, Teichrohrsänger, Gelbspötter, Waldlaubsänger, Fitis, Grauschnäpper), ist der Median des Auftretens auf der Mettnau gegenüber Bretolet um 15–29 Tage vorverschoben, der Modalwert

um 3–10 Pentaden. Auch bei diesen Arten ist es möglich, daß auf den beiden Stationen verschiedene Populationen mit unterschiedlichem Durchzugszeitpunkt in Erscheinung treten, obwohl eine so große zeitliche Differenz gerade für ausgeprägte, endogen programmierte Zugvögel schwer verständlich wäre. Wahrscheinlicher ist, daß im Vergleich zum Durchzug stark in Erscheinung tretende nachbrutzeitliche Bewegungen den Durchzug maskieren. Durchzugsdiagramme solcher Arten von anderen Tieflandstationen, wo die Art nicht in der Umgebung der Station brütet, sowie Angaben über die Zugzeiten aus der Literatur zeigen denn auch – unter Berücksichtigung der geographisch früheren resp. späteren Durchzugszeit – eine bessere Übereinstimmung mit dem Zughöhepunkt auf Bretolet (z. B. Bairlein 1981, Blondel 1966, Denker 1973, Gwinner et al. 1972, Högstädt & Persson 1982, Hyytiä & Vikberg 1973, Riddiford & Findley 1981, Zink 1973, 1975).

Abb. 13 illustriert für je zwei früh- und zwei spätziehende Arten, wie stark die Form der Zugmuster vom relativen Ausmaß nachbrutzeitlicher Bewegungen und damit auch von der Lage der Fangstation zu den nächsten Brutgebieten und der Eignung für die einzelne Vogelart abhängig ist.

3. Diskussion

3.1. Nachbrutzeitliche Bewegungen

Nachbrutzeitliche Bewegungen, an welchen Alt- und Jungvögel teilnehmen können, sind Ausdruck einer Vielzahl von Erscheinungen (z. B. Dispersal, Spacing, Aufsuchen eines Mauserquartiers, Habitatwahl für die nächste Brutperiode; Berndt & Sternberg 1968, Brewer & Harrison 1975). Da «Dismigration» und «Dispersal» relativ zu den Geburts- resp. Brutorten definiert wurden (Berndt & Sternberg 1968, vgl. aber Berndt & Winkel 1983) und «Zwischenzug» meist gerichtete und/oder über größere Distanzen führende Bewegungen bezeichnet, bevorzuge ich für die Gesamt-

heit der in dieser Arbeit angesprochenen Ortsveränderungen ohne Bindung an den Brutort zwischen dem Ende der Brutzeit und dem Beginn des Wegzuges den Begriff «nachbrutzeitliche Bewegungen» (pre-migratory movements).

Bei Arten, die in der nahen Umgebung einer Fangstation brüten, ist ein Anstieg der Fangzahlen mit dem Ende der Brutzeit allein wegen der Bestandserhöhung durch die ausgeflogenen Jungvögel zu erwarten. Zahlreiche Befunde zeigen jedoch, daß die Jungvögel vieler Arten nach dem Selbständigwerden bereits größere Distanzen zurücklegen können: (1) Das Auftreten von Arten, die mehrere Kilometer von der Fangstation entfernt brüten, in z. T. untypischem Habitat (auf dem Col de Bretolet z. B. Gartenrötel, Amsel, Mönchsgrasmücke, Blaumeise, Kohlmeise, Star, Girlitz, Grünfink, Distelfink, Kernbeißer, Zaunammer); (2) das Auftreten eines deutlichen Gipfels in der Periode des nachbrutzeitlichen Umherstreifens mancher Arten (bei Arten, die in der nahen Umgebung brüten, ist dieser Gipfel abgeflacht oder erscheint als Abnahme: Zitronenzeisig, Hänfling s. Abb. 5, Diagramme der Mettnau, Schuster et al. 1983); (3) die Möglichkeit, schon im Jugendkleid nachts zu ziehen (auf Bretolet Grauschnäpper, Gartenrötel, Star, Feldlerche, Mönchsgrasmücke, Rotkehlchen, vgl. auch Rezvy 1983); (4) fehlende oder seltene Kontrollfänge (vgl. auch Tab. 5).

Ringfunde zeigen, daß das nachbrutzeitliche Umherstreifen in vielen Fällen ungerichtet ist (z. B. Grüll & Zwicker 1982, da Prato 1983, Haukioja 1971, Hötker 1982, Ringfundarchiv der Schweiz, Vogelwarte) und sich z. T. über größere Distanzen erstreckt. Bei manchen früh ziehenden Arten, insbesondere solchen, die keine eigentliche Jugendmauser durchmachen (Grüll & Zwicker 1982), ist ein schon gerichtetes nachbrutzeitliches Umherstreifen und ein fließender Übergang in den Wegzug anzunehmen.

Das Ausmaß nachbrutzeitlichen Umherstreifens ist nur bei wenigen Arten unter-

sucht (z.B. Berndt & Sternberg 1968, Dhondt 1979, Golovan 1983, Goodbody 1952, Haukioja 1971, Hötker 1982). Der Anteil der Altvögel am nachbrutzeitlichen Umherstreifen schwankt offenbar von Art zu Art und hängt vom Verhalten der Altvögel vor dem Wegzug ab. So nehmen bei Arten, deren Altvögel bis zum Wegzug oder ganzjährig am Brutort verweilen, Altvögel kaum am nachbrutzeitlichen Umherstreifen teil. Arten, deren Altvögel die Großgefiedermauser außerhalb der Brutgebiete durchlaufen, zeigen dagegen einen höheren Altvogelanteil. Die Alterszusammensetzung während des nachbrutzeitlichen Umherstreifens kann somit erste Hinweise auf das Verhalten der Art nach der Brutzeit geben.

Pneumatisationsstadium und Gefiederzustand der Jungvögel zeigen, daß das nachbrutzeitliche Umherstreifen hauptsächlich im Jugendkleid und in einem relativ jungen Alter stattfindet. Individuen in der Jugendmauser treten bei den meisten Arten selten auf, was darauf hindeutet, daß zu dieser Zeit die Mobilität eingeschränkt ist (Newton 1966). Nur bei solchen Arten, die in den Biotopen der Paßumgebung heimisch sind (z.B. Ringdrossel, Hänfling, Wasserpieper etc.), werden mausernde Jungvögel häufiger gefangen, wobei aber auch bei diesen Arten eine geringere Mobilität vermutet werden muß (vgl. Abb. 8). Zu einem Teil könnte somit das steile oder sprunghafte Ansteigen des durchschnittlichen Pneumatisationsstadiums darauf beruhen, daß durch die geringere Mobilität zur Zeit der Jugendmauser Vögel eines gewissen Alters fehlen. Mit Beendigung der Jugendmauser treten diese älteren Vögel wieder vermehrt in Erscheinung und könnten den relativ steileren Anstieg im Pneumatisationsstadium verursachen. Für die Erklärung eines ausgeprägten Stadiensprunges, insbesondere bei Arten, die während der Jugendmauser regelmäßig gefangen werden (z.B. Hänfling), ist jedoch die von Winkler (1979) gegebene Deutung (Auftreten älterer Jungvögel aus dem Tiefland) am wahrscheinlichsten.

Wie in dieser Arbeit und in der Literatur dargestellt, treten bei Singvögeln Zugmusterformen auf, die zwei weit auseinanderliegende Gipfel aufweisen. Diese Zweigipfligkeit (wobei der erste Gipfel stark reduziert sein kann) und somit die Abgrenzung der nachbrutzeitlichen Bewegungen vom Herbstzug, scheint in erster Linie durch eine Phase des Umherstreifens im Jugendkleid und der durch geringere Mobilität gekennzeichneten Phase der Jugendmauser zustande zu kommen (vgl. auch Mulsow 1977). Nach vollendeter Jugendmauser sind anhand der hier verarbeiteten Daten weitere Streifbewegungen nur noch schwer vom Beginn des eigentlichen Herbstzuges zu unterscheiden (vgl. Haukioja 1971). Am wahrscheinlichsten sind sie bei Arten, die erst spät wegziehen. Im allgemeinen spricht jedoch der Anstieg der Fangzahlen zum Herbstzuggipfel, das Auftreten regelmäßiger Nachtfänge bei den Nachtziehern und der erniedrigte Prozentsatz an Kontrollfängen dafür, daß dann der eigentliche Herbstzug begonnen hat.

3.2. Zugmusterformen

Das Ausmaß des nachbrutzeitlichen Auftretens und damit die Form der Zugmuster scheint stark von der Lage und den Gegebenheiten der Fangstationen beeinflusst zu werden (Abb. 10 und 13). Auf dem Col de Bretolet ist in erster Linie ein Einfluß der Lage der Fangstation zu den nächsten Brutgebieten erkennbar (Abb. 10). Auf Stationen in Rastgebieten ist zusätzlich mit einem weit stärkeren Biotopeneinfluß zu rechnen (vgl. Abb. 13 und Bairlein 1981). Unberücksichtigt bleibt dabei immer noch das artspezifische Verhalten nach der Brutzeit und während des Zuges (vgl. 2.3.1.).

Wie der Vergleich der Zugmuster zwischen Bretolet und Mettnau sowie die modellhafte Darstellung der Zugmusterformen zeigen, können nachbrutzeitliche Bewegungen vor allem bei frühziehenden Arten die Form des Herbstzugmusters beeinflussen. Bei solchen Arten kann der Durchzugsgipfel im Extremfall vollständig mas-

kiert werden (Abb. 9, 11, und 13). Nachbrutzeitliches Umherstreifen kann aber auch, sobald es sich mit der Zugzeit überschneidet, den Beginn des Durchzuges verwischen und die Verteilung während der eigentlichen Zugzeit beeinflussen. Obwohl die Charakterisierung der Verteilungen während des Zuges von Berthold & Dorka (1969) im allgemeinen zutrifft, kann die rechtsschiefe Verteilung, die für ausgeprägte Zugvögel typisch ist, durch eine Überhöhung mit umherstreifenden Vögeln zu Beginn der Fangzeit verstärkt werden (Abb. 11A 65%, vgl. auch Abb. 13 und Abb. 477 in Schuster et al. 1983: Fitis). Wenn das Ausmaß des nachbrutzeitlichen Auftretens nur gering ist, ist allerdings auch das Umgekehrte zu erwarten (Abb. 11A 17%, Abb. 5 Gartenrötel, Braunkehlchen). Linksschiefe Verteilungen, typisch für weniger ausgeprägte Zugvögel, können durch eine flache Verteilung der umherstreifenden Vögel, die bis in den Beginn der Zugzeit reicht, verstärkt werden. Dies ist z. B. für den Distelfinken auf Bretolet (Abb. 5) wahrscheinlich, bei dem Pneumatisationsverlauf und Gefiederentwicklung für einen ca. 20 Tage späteren Zugbeginn sprechen, als aufgrund des Diagrammes angenommen wird.

Verschiedene Arbeiten weisen darauf hin, daß die Interpretation von Zugmustern zur Zeit des eigentlichen Herbstzuges durch die Möglichkeit einer heterogenen Zusammensetzung (hinsichtlich Geschlecht, Alter, verschiedene Populationen etc.) erschwert wird (z. B. Edelstam 1972, Högstedt & Persson 1982, Blondel 1967). Aus der vorliegenden Arbeit geht hervor, daß zusätzlich der Einfluß lokaler und regionaler Gegebenheiten und das Auftreten vor der eigentlichen Zugzeit zu berücksichtigen sind. Das jahreszeitliche Auftreten erscheint somit in komplexer Weise von verschiedensten Faktoren beeinflusst. In dieser Arbeit lag das Hauptgewicht auf dem Vergleich zahlreicher Arten, wobei die Form der Zugmuster nur grob beurteilt werden konnte. Damit blieben viele Faktoren unberücksichtigt, insbesondere artspe-

zifische Besonderheiten, die bei einer genaueren Analyse der Zugmuster und einer Verfeinerung des Modelles einbezogen werden müßten.

Der Einfluß nachbrutzeitlicher Bewegungen auf die Zugmuster und damit der Einfluß der nächstgelegenen Brutgebiete, wie er hier hervorgehoben wurde, verdient besondere Beachtung, wenn Fangzahlen aus der Zugzeit zur Analyse von Zugstrategien oder als Maß für Bestandsveränderungen verwendet werden.

Dank. Unveröffentlichte Informationen über das Verhalten mancher Arten nach der Brutzeit verdanke ich M. Dallmann, R. Furrer, E. Glück, A. Labhardt, H. Märki, R. Meury, P. Mosimann und Ch. Rohner. R. Winkler danke ich für die Überlassung seiner Pneumatisationsdaten und für Anregungen bei der Abfassung der Arbeit, B. Bruderer, G. de Crousaz, A. Schifferli, L. Schifferli und N. Zbinden für die kritische Durchsicht des Manuskriptes und R. Lévêque für die Übersetzung der Zusammenfassung.

Zusammenfassung, Résumé, Summary

Für den Alpenpaß Col de Bretolet (Wallis) werden die mittleren jahreszeitlichen Herbstzugmuster über 21 Jahre von 76 Arten dargestellt (Abb. 5). Das Auftreten vor der eigentlichen Herbstzugzeit (oft in Form eines zweiten Gipfels) wird als «nachbrutzeitliches Umherstreifen» bezeichnet. Die Form der Zugmuster wird mit zwei Kriterien beurteilt (relatives Ausmaß des nachbrutzeitlichen Auftretens, Median des eigentlichen Herbstzuges) und auf Konstanz über die Jahre überprüft, da Vegetation, Fanganlage und Fangzeit über die Jahre nicht konstant blieben.

Das Auftreten während des nachbrutzeitlichen Umherstreifens wird im Vergleich zum Herbstzug charakterisiert: Die Alterszusammensetzung ist vom Herbstzug meist verschieden und scheint insbesondere vom Verhalten der Altvögel nach der Brutzeit abhängig zu sein; das Stadium der Pneumatisation des Schädeldaches und der Gefiederzustand zeigen, daß Jungvögel in relativ jungem Alter und vor der Jugendmauser teilnehmen; Nachtfänge treten kaum auf; die Verweildauer ist länger.

Das relative Ausmaß der nachbrutzeitlichen Bewegungen ist von der Vertikal- und Horizontalabstand zu den nächsten Brutgebieten abhängig. Die Zugmuster der Tieflandstation Mettnau (Bodensee) zeigen ebenfalls einen Zusammenhang zwischen der Zugmusterform und der Lage der Fangstation zum Herkunftsgebiet der auftretenden Ar-

ten. Unterschiedliche Zugmusterformen zwischen Bretolet und Mettnau können mit einem unterschiedlichen Anteil an nachbrutzeitlichem Auftreten erklärt werden.

Es wird gefolgert, daß das jahreszeitliche Auftreten zwischen Brutzeit und Winter ein zweigipfliges Grundmuster zeigt, wobei normalerweise nachbrutzeitliche Bewegungen durch die Mauser (geringere Mobilität) vom eigentlichen Zug getrennt in Erscheinung treten. Zur Illustration wird ein grobes Modell entworfen. Überschneidungen von nachbrutzeitlichen Bewegungen und Herbstzug können den Beginn des Durchzuges und bei früh ziehenden Arten den Durchzugsgipfel maskieren und die Verteilung während des Herbstzuges beeinflussen.

Courbes de migration automnale d'après les captures effectuées au Col de Bretolet, tenant particulièrement compte des mouvements pré migratoires

On décrit les courbes moyennes de migration automnale de 76 espèces aviennes pendant 21 années au Col de Bretolet (Valais) (figure 5). L'apparition des oiseaux avant la véritable période de passage automnale (souvent sous la forme d'un deuxième «sommet») est interprété comme une «dispersion pré migratoire». La forme de la courbe est jugée selon deux critères (importance relative de l'apparition pré migratoire et point médian du vrai passage automnal), et sa constance vérifiée sur plusieurs années, car la végétation, les moyens de capture et le temps employé à celle-ci ne sont pas restés identiques pendant la période considérée.

On caractérise l'apparition pré migratoire par rapport à la migration automnale de la manière suivante: la plupart du temps, la répartition des classes d'âge est différente de celle de la migration automnale, et semble surtout dépendre du comportement des adultes après la période de reproduction; le stade de pneumatisation de la calotte crânienne et l'état du plumage montrent que de très jeunes oiseaux y prennent part, avant la mue juvénile; les captures nocturnes sont rares; la durée de séjour des oiseaux est plus longue dans la région de la station de baguement.

L'importance relative des mouvements pré migratoires dépend de la distance verticale aussi bien qu'horizontale jusqu'aux lieux de reproduction les plus proches. Les courbes de migration de la station de plaine de Mettnau (Lac Inférieur) indiquent également une relation entre la forme de la courbe de migration et la situation du lieu de capture par rapport au lieu d'origine des oiseaux capturés. Des différences de courbes entre Bretolet et Mettnau peuvent s'expliquer par des proportions différentes d'apparitions pré migratoires.

On en conclut que la courbe de présence annuelle entre la reproduction et l'hiver montre typiquement deux sommets. Normalement les mouvements pré migratoires semblent séparés de la vérita-

ble migration par la mue (mobilité réduite). Un modèle grossier illustre ce phénomène. Des chevauchements de mouvements pré migratoires et de passage automnal peuvent masquer le maximum du passage et influencer la forme de la courbe du passage automnal.

Pattern of autumn migration, based on birds caught at Col de Bretolet, with special reference to pre-migratory movements

Autumn migration of 76 species over the alpine pass Col de Bretolet (southern Switzerland), based on 21 years data are presented (Fig. 5). Pre-migratory movements are apparent in some species showing a first distinct peak before the actual migration period. The seasonal pattern of migration is assessed by two parameters: (1) amount of pre-migratory movements, relative to the amount of the total migratory period and (2) median of the actual migration period. These two parameters have been plotted versus the years, as trapping effort (number of mist-nets used, trapping period) and the vegetation were changing over the period analysed, to test for systematic effects of these factors.

The birds involved in the pre-migratory movements differ from those of the period of actual migration. In most species, the age composition of the two periods differ and seem to depend on the behaviour of the adults after the breeding season. Skull ossification and the progress of juvenile moult show that first-year birds take part in pre-migratory movements at an early age and before moult; recaptures indicate that these birds stay within the trapping area over longer periods.

The relative amount of pre-migratory movements depends on the vertical and horizontal distance to the nearest breeding site. Similarly, the pattern of migration at the Mettnau lowland ringing station (Lake Constance, FRG) is shaped by its position in relation to the nearest breeding sites. Differences between the two ringing sites may be explained by differing amounts of pre-migratory movements.

It is argued that the pattern of movements between the breeding season and winter are characterised by a pre-migratory movement, completed before moult (low mobility), and the actual autumn migration as illustrated in fig. 11. The pattern of the actual autumn migration is more or less strongly modified by overlapping with the pre-migratory movements. It may mask not only the beginning but even the peak of autumn migration, especially in early migrating species.

Literatur

- ANTONIAZZA, M. (1972): La saison ornithologique 1970 au col de Bretolet. *Nos Oiseaux* 31: 240-244.

- ARMSTRONG, E. A. (1956): Territory in the Wren *Troglodytes troglodytes*. Ibis 98: 430–437.
- AUBERT, J. (1970): Captures nocturnes d'oiseaux migrateurs à l'aide de pièges lumineux entomologiques. Nos Oiseaux 30: 184.
- BAIRLEIN, F. (1978): über die Biologie einer südwestdeutschen Population der Mönchsgrasmücke (*Sylvia atricapilla*). J. Orn. 119: 14–51. – (1981): Ökosystemanalyse der Rastplätze von Zugvögeln. Ökologie der Vögel 3: 7–137.
- BERNDT, R. & H. STERNBERG (1968): Terms, studies and experiments on the problems of bird dispersion. Ibis 110: 256–269.
- BERNDT, R. & W. WINKEL (1983): Öko-ornithologisches Glossarium. Vogelwelt, Beiheft 3.
- BERTHOLD, P. (1973): Proposals for the standardization of the presentation of data of annual events, especially migration data. Auspicium 5 (Suppl.): 49–59.
- BERTHOLD, P. & A. (1968): über den Herbstzug des Zilpzalps (*Phylloscopus collybita*) auf der Schwäbischen Alb (SW-Deutschland). Vogelwarte: 24: 206–211.
- BERTHOLD, P. & V. DORKA (1969): Vergleich und Deutung von jahreszeitlichen Wegzugs-Zugmustern ausgeprägter und wenig ausgeprägter Zugvögel. Vogelwarte 25: 121–129.
- BERTHOLD, P. & R. SCHLENKER (1975): Das «Mett- nau-Reit-Illmitz-Programm» – ein langfristiges Vogelfangprogramm der Vogelwarte Radolfzell mit vielfältiger Fragestellung. Vogelwarte 28: 97–123.
- BEZZEL, E. (1963): Zum Durchzug und zur Brutbiologie von Grasmücken (*Sylvia*). Vogelwarte 22: 30–35.
- BLONDEL, J. (1966): Le cycle annuel des passereaux en Camargue. Terre et Vie 20: 271–294. – (1967): Etude d'un cline chez le Rouge-queue à front blanc *Phoenicurus p. phoenicurus* (L.). Alauda 35: 83–105, 163–193.
- BREWER, R. & K. G. HARRISON (1975): The time of habitat selection by birds. Ibis 117: 521–522.
- BRUDERER, B. & L. JENNI (1980): Ein nationales Programm für die Vogelzugforschung in der Schweiz. Orn. Beob. 77: 56–58.
- BRUDERER, B. & R. WINKLER (1976): Vogelzug in den Schweizer Alpen. Eine Übersicht über Entwicklung und Stand der Forschung. Angew. Orn. 5: 32–55.
- BUSSE, P. & G. HALASTRA (1981): The autumn migration of birds on the Polish Baltic sea coast. Acta orn. 18: 167–290.
- DE CROUSAZ, G. (1960): Activités de l'observatoire ornithologique alpin du col de Bretolet en 1959. Nos Oiseaux 25: 169–194. – (1963): Bretolet 1952–1962, un bilan. Nos Oiseaux 27: 86–92. – (1972): Evolution de l'activité ornithologique et de l'avifaune à l'observatoire du col de Bretolet. Nos Oiseaux 31: 246–252. – (1973): L'observatoire ornithologique alpin du col de Cou-Bretolet sur Champéry (Valais). Bull. Murithienne 90: 61–73.
- DE CROUSAZ, Ph. (1961): Activités de l'observatoire ornithologique alpin du col de Bretolet en 1960. Nos Oiseaux 26: 66–78.
- DELMÉE, E., P. DACHY & P. SIMON (1972): Contribution à la biologie des Mésanges (Paridae) en milieu forestier. Aves 9: 1–80.
- DENKER, W. (1973): Der Zug des Fitislaubsängers, *Phylloscopus trochilus* L., nach Fangergebnissen in Dithmarschen. Corax 4: 103–111.
- DESFAYES, M. (1952): Migration d'automne au col de Coux. Nos Oiseaux 21: 210–213.
- DHONDT, A. A. (1973): Postjuvenile and postnuptial moult in a Belgian population of Great Tits, *Parus major*, with some data on captive birds. Géfaut 63: 187–209. – (1979): Summer dispersal and survival of juvenile Great Tits in southern Sweden. Oecologia 42: 139–157.
- DOLNIK, V. R. & T. I. BLYUMENTAL (1967): Autumnal premigratory and migratory periods in the Chaffinch (*Fringilla coelebs coelebs*) and some other temperate-zone passerine birds. Condor 69: 435–468.
- DORKA, V. (1966): Das jahres- und tageszeitliche Zugmuster von Kurz- und Langstreckenziehern nach Beobachtungen auf den Alpenpässen Cou/Bretolet (Wallis). Orn. Beob. 63: 165–223.
- EDELSTAM, C. (1972): The visible migration of birds at Ottenby, Sweden. Vår Fågelvärld, Suppl. 7.
- FRANKEVOORT, W. & H. HUBATSCH (1966): Unsere Wiesenschmätzer, Neue Brehm-Bücherei 370.
- GÉROUDET, P. (1957): Observations sur le Traquet tairier au val Ferret. Nos Oiseaux 24: 109–117.
- GINN, H. B. (1975): The timing and sequence of the complete annual moult in the Dunnock (*Prunella modularis*) in Britain over an eleven year period. J. Orn. 116: 263–280.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. (1962): Die Brutvögel der Schweiz. Aarau.
- GODEL, M. (1957): Nouvelles observations sur la migration d'automne aux cols de Cou et de Bretolet. Nos Oiseaux 24: 59–75.
- GODEL, M. & G. DE CROUSAZ (1958): Studien über den Herbstzug auf dem Col de Cou-Bretolet. Orn. Beob. 55: 96–123.
- GOLOVAN, V. I. (1983): Behaviour of young Pied Flycatchers (*Ficedula hypoleuca* L.) during the postbreeding period. Commun. Baltic Comm. Study Bird Migr. 14: 118.
- GOODBODY, I. M. (1952): The post-fledging dispersal of juvenile Titmice. Brit. Birds 45: 279–285.
- GRÜLL, A. & E. ZWICKER (1982): Nachbrutzeitliche Ortsveränderungen von Schilfrohrsänger (*Acrocephalus schoenobaenus*) und Teichrohrsänger (*A. scirpaceus*). Egretta 25: 23–26.
- GWINNER, E., P. BERTHOLD & H. KLEIN (1972): Untersuchungen zur Jahresperiodik von Laubsängern III. J. Orn. 113: 1–8.
- HAUKIOJA, E. (1971): Short-distance dispersal in the Reed Bunting *Emberiza schoeniclus*. Ornis Fenn. 48: 45–67.
- HAWTHORN, I. (1974): Moults and dispersal of juvenile Wrens. Bird Study 21: 88–91.

- VAN HECKE, P. (1980): Ei- und Flügelbiometrie, Körpergewicht und Flügelmauser beim Baumpieper (*Anthus trivialis*). Vogelwelt 101: 140–153.
- HINDE, R. A. (1952): The behaviour of the Great Tit (*Parus major*) and some other related species. Behaviour Suppl. 2: 1–201.
- HÖGSTED, G. & C. PERSSON (1982): Phänologie und Überwinterung der über Falsterbo ziehenden Rotkehlchen (*Erithacus rubecula*). Vogelwarte 26: 86–98.
- HOHLT, H. (1957): Studien an einer süddeutschen Population der Wacholderdrossel (*Turdus pilaris*). J. Orn. 71–118.
- HOMANN, P. (1960): Beitrag zur Verhaltensbiologie des Weidenlaubsängers (*Phylloscopus collybita*). J. Orn. 101: 195–224.
- HORSTKOTTE, E. (1962): Beiträge zum Brutverhalten des Braunkehlchens (*Saxicola rubetra* L.). Ber. Natw. Ver. Bielefeld Umgebung 16: 108–165.
- HÖTKER, H. (1982): Zum Verhalten junger Wiesenpieper (*Anthus pratensis*) nach der Nestlingszeit. Vogelwelt 103: 1–16.
- HYYTÄ, K. & P. VIKBERG (1973): Autumn migration and moult of the Spotted Flycatcher *Muscicapa striata* and the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* at the Signilskär bird station. Ornis Fenn. 50: 134–143.
- JENNI, L. (1978): L'activité ornithologique au col de Bretolet en 1977. Nos Oiseaux 34: 245–256. – (1981a): L'activité ornithologique au col de Bretolet en 1980. Nos Oiseaux 36: 109–112. – (1981b): Zum Auftreten der Mönchsmeise *Parus montanus* auf dem Col de Bretolet (Wallis). Orn. Beob. 78: 287–289. – (1983): L'activité ornithologique au col de Bretolet en 1981. Nos Oiseaux 37: 25–33.
- JENNI, L. & U. SCHAFFNER (1984): Herbstbewegungen von Haus- und Feldsperling *Passer domesticus domesticus* und *P. montanus* in der Schweiz. Orn. Beob. 81: 61–67.
- JENNI, L. & R. WINKLER (1983): Altersbestimmung und Umfang der Jugendmauser in Abhängigkeit von der Jahreszeit beim Zaunkönig *Troglodytes troglodytes*. Orn. Beob. 80: 203–207.
- KLUIVER, H. N. (1951): The population ecology of the Great Tit, *Parus m. major* L. Ardea 39: 1–135.
- LÖHRL, H. (1974): Die Tannenmeise. Neue Brehm-Bücherei 472.
- MARLER, P. (1956): Behaviour of the Chaffinch. Behaviour Suppl. 5: 1–184.
- MATTES, H. & L. JENNI (1984): Ortstreue und Zugbewegungen des Tannenhähers *Nucifraga caryocatactes* im Alpenraum und am Randecker Maar/Schwäbische Alb. Orn. Beob. 81: im Druck.
- MENZEL, H. (1976): Der Hausrotschwanz. Neue Brehm-Bücherei 475.
- MULSOW, R. (1977): Zum Zugverhalten der Amsel (*Turdus merula* L.) in Norddeutschland. Hamb. Avifaun. Beitr. 15: 97–102.
- NEWTON, I. (1966): The moult of the Bullfinch *Pyrrhula pyrrhula*. Ibis 108: 41–67.
- PEITZMEIER, J. (1947): Die Biologie der Misteldrossel (*Turdus v. viscivorus* L.) mit besonderer Berücksichtigung der Parklandschaftspopulation. Orn. Forsch. 7: 42–76.
- PERRINS, CH. (1979): British Tits. London.
- DA PRATO, S. R. D. & E. S. (1983): Movements of Whitethroats *Sylvia communis* ringed in the British Isles. Ringing Migration 4: 193–210.
- PRESTON, F. W. (1966): The mathematical representation of migration. Ecology 47: 375–392.
- PUCHSTEIN, K. (1973): Arbeitspapier Buchfink. Corax Suppl. 1–19.
- REZVY, S. P. (1983): Summer migrations of the Robin (*Erithacus rubecula* L.) in the north-eastern part of Leningrad region. Commun. Baltic Comm. Study Bird Migr. 14: 83–84.
- RIDDIFORD, N. & P. FINDLEY (1981): Seasonal movements of summer migrants. BTO Guide 18.
- SCHIFFERLI, A., P. GÉROUDET & R. WINKLER (1980): Verbreitungsatlas der Brutvögel der Schweiz. Sempach.
- SCHMIDT, K. & E. HANTGE (1954): Studien an einer farbig beringten Population des Braunkehlchens (*Saxicola rubetra*). J. Orn. 95: 130–173.
- SCHUSTER, S. et al. (1983): Die Vögel des Bodenseegebietes. Konstanz.
- STEFKE, A. (1962): Dorn- und Zaungrasmücke. Neue Brehm-Bücherei 297.
- SIMMS, E. (1978): British Thrushes. London.
- SNOW, D. W. (1956): Territory in the Blackbird *Turdus merula*. Ibis 98: 438–447. – (1966): The migration and dispersal of British Blackbirds. Bird Study 13: 237–255.
- VUILLEUMIER, F. (1959): Activités de l'observatoire ornithologique alpin du col de Bretolet en 1958. Nos Oiseaux 25: 65–78. – (1963): Factors concentrating fall migrants at an alpine pass. Proc. XIII Int. Orn. Congr.: 485–492.
- WINKEL, W. (1981): Zum Ortstreue-Verhalten von Kohl-, Blau- und Tannenmeisen (*Parus major*, *P. caeruleus* und *P. ater*) in einem 325 ha großen Untersuchungsgebiet. Vogelwelt 102: 81–106.
- WINKLER, R. (1973): L'activité ornithologique au col de Bretolet en 1972. Nos Oiseaux 32: 33–43. – (1974a): L'activité ornithologique au col de Bretolet en 1973. Nos Oiseaux 32: 264–272. – (1974b): Der Herbstdurchzug von Tannenmeise, Blaumeise und Kohlmeise (*Parus ater*, *caeruleus* und *major*) auf dem Col de Bretolet (Wallis). Orn. Beob. 71: 135–152. – (1975): Récapitulation des captures annuelles d'oiseaux au col de Bretolet (Champéry, VS) de 1953 à 1974. Bull. Murithienne 92: 41–49. – (1979): Zur Pneumatisation des Schädeldachs der Vögel. Orn. Beob. 76: 49–118.
- ZINK, G. (1973, 1975): Der Zug europäischer Singvögel, 1. und 2. Lief. Möggingen.