

Aus der Schweizerischen Vogelwarte Sempach

Der Herbstzug der Gartengrasmücke *Sylvia borin* in der Schweiz¹

Lukas Jenni und Susanne Jenni-Eiermann

Unter Mitarbeit von G. Banderet, T. Blanc und Ch. Henninger (La Corbière), M. Kohler (Marin), R. Kunz (Niederholz), R. Lardelli (Bolle di Magadino), H. Leuzinger (Ägelsee), Ch. Rohner und B. Schelbert (Rottenschwil), A. Schertenleib (Marin), F. Turrian (Versoix, Verbois) und weiteren Mitarbeitern

Im Rahmen des Alpenzugprogramms der Schweizerischen Vogelwarte waren während des Herbstzuges Fangstationen freiwilliger Mitarbeiter in allen Hauptlandschaften der Schweiz in Betrieb. Das Programm hat zum Ziel, den Durchzug häufiger Singvogelarten nach Untergruppen und den Einfluss der Alpen auf den Herbstzug zu untersuchen (Bruderer & Jenni 1980). Auf fast allen Stationen wurden Gartengrasmücken in nennenswerter Anzahl gefangen, weshalb sich diese Art für eine Auswertung besonders gut eignet.

Die Gartengrasmücke ist ein Langstreckenzieher, der die Schweiz im Herbst vollständig verlässt und in Afrika südlich der Sahara überwintert (Glutz 1962, Zink 1973). Der Wegzug wurde für zahlreiche Gebiete Europas mit Ringfundauswertungen und Durchzugsdiagrammen beschrieben (z.B. Brickenstein-Stockhammer & Drost 1956, Novák 1959, Rendahl 1960, Belopolskii 1961, Bezzel 1963, Pesenti 1963, Blondel 1966, Érard & Yeatman 1966, Davis 1967, Sharrock 1968, Busse & Halastra 1981). Zusammenfassend für ganz Europa stellte Zink (1973) den Zug nach Ringfunden dar, und Klein et al. (1973) untersuchten den jahreszeitlichen Durchzug verschiedener Populationen, die Zugrichtungen und die Zuggeschwindigkeit. Dar-

aus geht hervor, dass die Schweiz in einem Bereich liegt, der von verschiedenen Populationen durchflogen wird. Aus der Schweiz und den angrenzenden Gebieten standen damals jedoch nur Angaben vom Col de Bretolet und der Halbinsel Mettnau am Bodensee zur Verfügung. Die Gartengrasmücke zählt zu den Arten, deren Jugendentwicklung und endogene Steuerung des Herbstzuges eingehend im Labor untersucht wurde (z.B. Berthold 1973, 1976, 1977, Berthold et al. 1970, 1972a,b, 1974). Dank dieser Arbeiten kann der Herbstzug in der Schweiz, wie er in dieser Studie dargestellt wird, in den Gesamtablauf des Zuges dieser Art eingeordnet werden.

Die Durchzügler einer Art setzen sich aus zahlreichen Untergruppen zusammen (z.B. Altersklassen, Geschlechter, Populationen verschiedener Herkunft, Jungvögel verschiedenen Alters, erfolgreich und erfolglos brütende Altvögel etc.; vgl. Edeltam 1972), die sich in vielen Aspekten des Zuges (z.B. dem Zeitpunkt und der Geschwindigkeit) unterscheiden können. Bisher wurden jedoch bei Singvögeln diese Gruppen nur vereinzelt berücksichtigt (Alter und/oder Geschlecht: z.B. Niemeyer 1969, Bibby & Green 1981, Pettersson 1984, Jenni 1985, Francis & Cooke 1986; Populationen: z.B. Blondel 1967, Klein et al. 1973, Högstedt & Persson 1982). Zusätzlich wird der Herbstzug der Singvögel von den Alpen beeinflusst. Dieser Einfluss scheint sich nicht auf alle Populationen

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

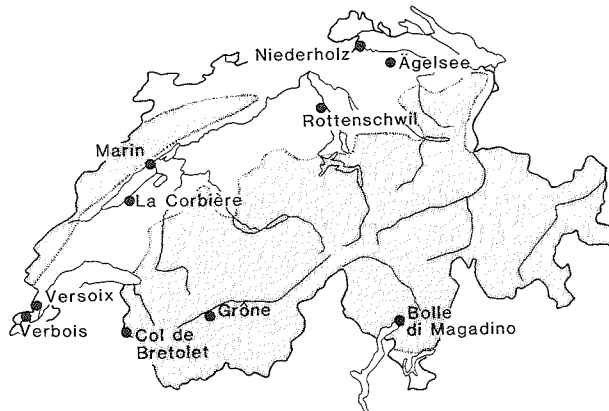


Abb. 1. Lage der Fangstationen in der Schweiz. Jura und Alpen sind punktiert. – *Catching sites within Switzerland. Jura mountains and Alps stippled.*

gleich auszuwirken (Bruderer & Jenni, im Druck).

In dieser Arbeit soll untersucht werden, wie sich der Herbstzug der Gartengrasmücke im Bereich der Alpen für Alt- und Jungvögel, Populationen verschiedener Herkunft und Jungvögel verschiedenen Lebensalters abspielt.

1. Material und Methoden

1.1. Fangstationen und Masse

Fangstationen: Tab. 1 und Abb. 1 geben einen Überblick über die Fangstationen des Alpenzugprogramms, die eine grössere Anzahl Gartengrasmücken gefangen haben. Auf allen Stationen wurde mit einer konstanten Netzanlage gearbeitet. Von Jahr zu Jahr wurden aber z.T. Netze umgestellt oder hinzugefügt. Die Netzkontrollen und die Datenaufnahme erfolgten nach Richtlinien der Vogelwarte. Wir verwendeten Daten bis 1985, von der Station Bolle di Magadino zudem von 1986, da diese Station die einzige südlich der Alpen ist. Insgesamt wurden 3197 Erstfänge berücksichtigt. Der Stichprobenumfang für die einzelnen Auswertungen kann beträchtlich unter den in Tab. 1 angegebenen Fangzahlen liegen, da nicht von allen Vögeln alle Daten aufgenommen wurden.

Auf dem Alpenpass Col de Bretolet werden tagsüber rastende Gartengrasmücken gefangen, nachts in Hochnetzen von 8,5 m Höhe solche, die sich auf dem aktiven Zug befinden. In Nächten mit Nebel wurden die Vögel mit Lampen angelockt (Jenni 1984). Schelbert (1985) gibt eine Übersicht über die Station Rottenschwil, Angaben über die Stationen Versoix und Verbois sind in Turrian (1980, 1984a,b,

1986a,b) und Landenbergue & Turrian (1985) zu finden.

Federlänge: Im Rahmen des Alpenzugprogramms wurde die Federlänge der drittäussersten Handschwinge (HS 8) anstelle der Flügelänge als Flügelmasse eingeführt, da dieses Mass zwischen verschiedenen Messpersonen viel geringere Differenzen ergibt als die Flügelänge (Berthold & Friedrich 1979). An 411 jungen Gartengrasmücken, deren Flügel- wie auch Federlänge von derselben Person gemessen wurde, zeigt sich, dass die Federlänge sehr gut mit der Flügelänge korreliert ($n = 411$, $r = 0,918$, Standardfehler = 0,715, $p < 0,0001$) und 74,8% der Flügelänge repräsentiert.

Auf den Stationen Col de Bretolet, Ägelsee, Niederholz, Verbois und Versoix mass jeweils derselbe Beringer die Federlänge. Auf den Stationen La Corbière und Marin massen mehrere Personen jeweils für kurze Zeiträume, deren Daten nicht mehr den einzelnen Messpersonen zugeordnet werden können. Die Daten der Stationen Bolle di Magadino, Grône und Rottenschwil lassen eine Überprüfung der Federlängenmasse zu, die von verschiedenen Beringern gemessen wurden: Es wurde über alle Jahre geprüft, ob bei den Jungvögeln signifikante Unterschiede in den Messungen verschiedener Beringer auftreten, wenn der Einfluss des Datums auf die Federlänge (vgl. 3.2.1.) ausgeschaltet wird (Varianzanalyse mit dem Datum als Kovariable). Die drei Beringer, die den grössten Teil der Gartengrasmücken in Rottenschwil vermessen, unterscheiden sich nicht in ihren Federlängenmessungen ($n = 132$, Einfluss der Beringer: $p = 0,43$). Dies gilt ebenfalls für die drei Beringer, die den Hauptteil der Federlängen in Grône massen ($n = 265$, Einfluss der Beringer: $p = 0,11$). Auf der Station Bolle di Magadino sind die Unterschiede in den Messungen der fünf Beringer, die am meisten Vögel vermessen haben, knapp nicht signifikant ($n = 270$, Einfluss der Beringer: $p = 0,18$), die Unterschiede in den Messungen der zwei Beringer mit

Tab.1. Übersicht über die Fangstationen, die Fangzeiträume, die ungefähre Länge der Netzanlage, die Anzahl der gefangenen Gartengrasmücken (Erstfänge), den Biotop und die aufgenommenen Daten. p = permanent, t = tagweise, w = an Wochenenden in Betrieb. Beim Biotop sind nur die wichtigsten Biotopeinheiten in absteigender Reihenfolge ihres Anteils aufgeführt. HS 8 = Federlänge der Handschwinge 8, G = Gewicht, P = Pneumatisationsstadium (nach Winkler 1979), M = Angaben zur Körpergefiedermauser, F = Flügellänge, wenn keine Federlängen vorliegen. – *Catching sites (1) with the most important habitat types (2), catching periods (3), length of mist nets (4), number of Garden Warblers caught (5) and data taken (6).* w = on weekends, p = permanent, t = on some days. HS 8 = feather length of primary 8, G = weight, P = skull ossification score (after Winkler 1979), M = body moult score, F = wing length if no feather length available.

Station (1)	Biotop (2)	Fangzeiträume (3)	Netzlänge (m) (4)	n (5)	Daten (6)
Bolle di Magadino	Flussdelta; Büsche, Schilf, Auwald	p: 8.8.–28.9.82 w: 17.9.–2.11.83 p: 15.8.–31.8., 8.9.–16.9., 2.10.–21.10.84 p: 15.8.–31.8., 7.10.–11.10.85 p: 13.8.–19.10.86	250 320	320	HS8, G, P, M
Col de Bretolet	Alpenpass; Grünerlen- büsche, alpine Wiesen	p: 10.7.–15.11.72, 2.7.–2.11.73, 29.6.–22.9.74, 26.8.–2.10.76, 13.7.–1.11.77, 11.–27.9.78, 23.7.–6.10.80, 31.7.–22.10.81, 13.7.–4.10.82	350	1012	HS8, G, P, M, F
La Corbière	Seeufer; Schilf, Büsche, Auwald	w: 15.8.–8.11.81, 28.8.–7.11.82, 25.8.–28.10.84, 15.8.–20.10.85	300	355	HS8, G
Ägelsee	Klärsee; Seggen, Schilf, Büsche	w: 28.6.–1.11.80, 8.8.–9.10.81, 7.8.–8.10.82, 2.7.–8.10.83, 7.7.–7.10.84, 13.7.–19.10.85	76	166	HS8, G
Grône	Flussebene; Büsche, Schilf, Wald	p: 13.8.–27.10.84, 10.8.–24.10.85	462 387	351	HS8, G, P, M
Marin	Seeufer; Schilf, Büsche	p: 17.8.–11.10.81, 16.8.–22.10.82, 15.8.–30.10.83, 13.9.–18.10.84, 21.8.–26.10.85	140	242	HS8, G
Niederholz	Mischwald; Wald	t: ganzjährig 1978–85; verwendet: 10.7.–22.10.	130	93	HS8, G
Rotten- schwil	Altwasser; Büsche, Schilf	p: 4.8.–9.10.81, 2.8.–3.10.82, 17.8.–13.10.83	210	202	HS8, G, P
Verbois	Brachfläche; Büsche	p: 20.7.–28.8.81, 20.7.–19.8.82, 4.–28.8.83, 11.–18.8.84, 1.8.–29.10.85	250 351	242	HS8, G, P, M
Versoix	Flusslauf; Büsche, Schilf	p: 12.8.–25.10.80	240	235	HS8, G

den meisten Daten signifikant ($n = 215$, Einfluss der Beringer $p = 0,04$). Dies ist darauf zurückzuführen, dass die Messungen eines Beringers signifikant um 0,54 mm kleiner sind als die der übrigen vier. Sie wurden deshalb um diesen Korrekturbetrag angehoben. Alle Auswertungen der Station Bolle di Magadino wurden auch ohne die Masse dieses Beringers durchgeführt und ergaben sehr ähnliche Resultate.

Flügellänge: Von den Vögeln des Col de Bretolet wurde die Flügellänge verwendet, da die Federlänge erst ab 1980 gemessen wurde, gute Daten zur

Altersbestimmung aber schon seit 1972 vorliegen. Zwischen den Flügellängen, die R. Winkler mass (1972–76, 1978), und den von LJ vermessenen (1977, 1980–82) ergibt sich eine mittlere Differenz von 0,88 mm. Für alle Auswertungen wurden deshalb die Flügellängenmasse von R. Winkler um diese Differenz korrigiert.

Beziehungen mit zwei linearen zeitlichen Trends: Wie die Flügelmasse (Abb. 8, 9) zeigen, weisen einzelne Messgrößen über die gesamte Zugzeit nicht denselben Trend auf. Die Untersuchungsperiode muss deshalb in zwei Abschnitte mit zwei separaten

Regressionsgeraden unterteilt werden. Dazu verwendeten wir in einer multiplen Regression zwei «Dummy»-Variablen (Draper & Smith 1966). Allerdings müssen bei dieser Methode die Grenzen der beiden Zeitabschnitte (Schnittpunkt der beiden Regressionsgeraden) bekannt sein. Um den Schnittpunkt zu ermitteln, setzten wir der Reihe nach jeden x-Wert (Pentade) als Schnittpunkt der beiden Regressionsgeraden in einer separaten multiplen Regression ein. Die Steigungen der beiden Geraden und ihre Signifikanz ändern dadurch jedesmal. Als Schnittpunkt der beiden Regressionsgeraden wurde die Pentade bestimmt, in der eine plötzliche Steigungsänderung einer der beiden Geraden auftritt (oft von einer signifikant zu einer nicht signifikant von Null verschiedenen Steigung) (A. C. Perdeck briefl.).

1.2 Ringfunde

Wir verwendeten die bis zum 31. 12. 1985 eingegangenen Ringfunde der Vogelwarte Sempach sowie die Funde aus Südwestdeutschland (im wesentlichen von der Mettnau und aus dem Bodenseebecken) bis 1983 der Vogelwarte Radolfzell. Die Funde sind auf Karten in Merkatorprojektion eingezeichnet, die im Unterschied zu den üblichen Karten richtungs- aber nicht längen- und flächentreu sind. Es wurden Gruppen von Funden mit ähnlicher potentieller Fundwahrscheinlichkeit miteinander verglichen (Jenni, im Druck). Mittlere Richtungen wurden als Kreisvektoren berechnet und mit dem Watson-Williams-Test (Batschelet 1981) auf Unterschiede getestet.

1.3. Pneumatisation des Schädeldachs

Auf 5 Stationen wurde die Pneumatisation verlässlich nach den von Winkler (1979) eingeführten Stadien notiert. Es war bisher nicht bekannt, ob das Wachstum der zweiten Schädeldecke (Pneumatisation) bei der Gartengrasmücke als Zeiger für das Stadium der Jugendentwicklung und damit für das Lebensalter der Jungvögel dienen kann und ob die verwendeten Pneumatisationsstadien gleich langen Zeitabschnitten entsprechen. Wir sind deshalb diesen zwei Fragen nachgegangen (1.3.1. und 1.3.2.). Der Begriff Jugendentwicklung wird dabei für die Zeit vom Schlüpfen bis zur Beendigung der Schädelpneumatisation verwendet.

1.3.1. Pneumatisation als Entwicklungsstadium

Als guter Zeiger für die Jugendentwicklung kann der Fortschritt in der Jugendmauser verwendet werden, da sie endogen programmiert abläuft (Berthold 1977, Berthold et al. 1970, 1972a). Im folgenden wird geprüft, ob die Pneumatisation den Mauserfortschritt voraussagen kann oder ob dies nicht

der Fall ist, sei es, weil die Pneumatisation durch exogene Faktoren stark beeinflusst wird, sei es, weil gleichaltrige Jungvögel eine grosse Streuung in der Pneumatisation aufweisen.

Bei 61 Gartengrasmücken in aktiver Jugendmauser (Col de Bretolet, Bolle di Magadino, La Corbière, Grône) wurde der Mauserstand detailliert nach dem Anteil erneuerter Körperfedern und – wenn keine Jugendkleidfedern mehr vorhanden waren – nach dem Anteil noch wachsender Körperfedern in 8 Stadien festgehalten. Der Fortschritt in der Jugendmauser und jener in der Pneumatisation des Schädeldaches sind stark miteinander korreliert (Spearman'scher Rangkorrelationskoeffizient $r_s = 0,47$, $p < 0,001$). Demgegenüber bestehen im untersuchten Zeitraum (5.8.–15.9.) zwischen Pneumatisationsstadium und Datum bzw. Mauserfortschritt und Datum bedeutend schlechtere, nicht signifikante Korrelationen ($r_s = 0,14$, $p > 0,2$ bzw. $r_s = 0,23$, $p > 0,05$). Es kann somit angenommen werden, dass die Pneumatisation den Mauserfortschritt und damit das Entwicklungsstadium der Jungvögel sehr gut anzeigt.

1.3.2. Entwicklung der Pneumatisation beim Individuum

Für die von uns verwendeten 7 Pneumatisationsstadien steht nicht fest (bzw. ist nach Nero 1951 nicht zu erwarten), dass die Stadien gleich langen Zeitabschnitten entsprechen (Winkler 1979). An zwei Gartengrasmücken in Gefangenschaft sowie an Kontrollfängen auf den Stationen konnte der individuelle zeitliche Verlauf der Pneumatisation abgeschätzt werden.

Käfigvögel: Bei zwei Geschwistern wurde die Pneumatisation bis fast zur Vollendung verfolgt. Da während des Zuges nur sehr wenige Vögel in den Stadien 1 und 6 auftreten (vgl. Abb. 10), ist in Abb. 2 die Zeit zwischen Flüggewerden und dem Ende des Stadiums 1 (25 Tage) sowie nach Erreichen des Stadiums 6 weggelassen. Der zeitliche Verlauf der Pneumatisation nach den Stadien von Winkler (1979) zeigt einen ersten Abschnitt bis Stadium 3 mit einer Steigung von 0,095 (10,5 Tage/Stadium) und einen zweiten Abschnitt von Stadium 3–6 mit einer Steigung von 0,065 (15,4 Tage/Stadium) (Kreise und dünne Regressionsgeraden in Abb. 2). Wenn die Intervalle zwischen den Pneumatisationsstadien 2 und 5 je um den Faktor 1,5, dem Quotienten aus den beiden Steigungen, gestreckt werden, so resultiert eine zeitlich lineare Zunahme der Pneumatisationsstadien mit einer Steigung von 0,092 (10,9 Tage/transformiertes Stadium; Punkte in Abb. 2).

Kontrollfänge: Von 33 Individuen (Col de Bretolet, Verbois, Bolle di Magadino) wurde das Pneumatisationsstadium sowohl beim Erstfang als auch 1–20 Tage später bei einer Kontrolle notiert (bei mehreren Kontrollen desselben Individuums wurde jeweils nur die längste Zeitspanne verwendet). Mit den nach Abb. 2 transformierten Pneumatisations-

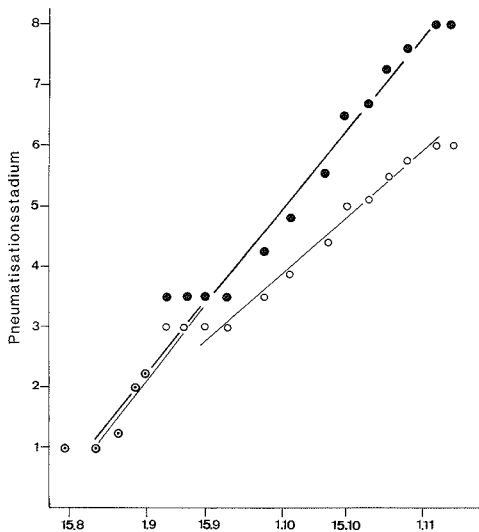


Abb. 2. Zeitlicher Pneumatisationsverlauf von zwei Gefangenschaftsvögeln. In den wenigen Fällen, in welchen bei den zwei Individuen unterschiedliche Stadien geschätzt wurden, ist der Mittelwert verwendet worden. Kreise = Pneumatisationsstadien nach Winkler (1979) (1 = Beginn der Pneumatisation, 7 = fertig pneumatisiert) und die Regressionsgeraden für zwei Zeitabschnitte (dünne Linien). Punkte = transformierte Pneumatisationsstadien (s. Text) mit Regressionsgerade (dicke Linie). – *Development of skull ossification of two individuals in captivity. In few instances, in which different scores were attributed, the mean was taken. Circles = skull ossification scores after Winkler (1979) (1 = start of ossification, 7 = completely ossified) and regression line for two periods with different slopes (thin lines). Points = scores transformed in order to obtain one straight regression line (thick line).*

stadien ergibt sich eine lineare Beziehung zwischen der Zunahme im Pneumatisationsstadium und dem Zeitraum zwischen Erst- und Kontrollfang mit einer Steigung von 0,095, was 10,5 Tagen/transformatiertes Pneumatisationsstadium entspricht ($n = 33$, $r = 0,75$, $p < 0,001$, Regressionsgerade durch den Nullpunkt). Dies stimmt sehr gut mit der Pneumatisationsgeschwindigkeit der Gefangenschaftsvögel überein.

Um zu prüfen, ob sich die Pneumatisationsgeschwindigkeit mit der Jahreszeit ändert, wurde eine multiple Regressionsanalyse mit dem Datum des Erstfanges als zusätzliche unabhängige Variable durchgeführt. Das Datum des Erstfanges hat keinen signifikanten Einfluss auf die Pneumatisationsgeschwindigkeit ($p = 0,7$). Da sich das Pneumatisationsstadium beim Erstfang der untersuchten Vögel

nicht signifikant mit dem Datum verändert ($r = 0,29$, $p = 0,1$, Steigung = 0,033), obwohl eine genügend grosse Zeitspanne (10. 8.–20. 9.) vertreten ist, können wir folgern, dass früh und spät geschlüpfte Jungvögel eine ähnliche, zumindest aber keine deutlich verschiedene Pneumatisationsgeschwindigkeit haben. Eine über die Jahreszeit gleichbleibende Pneumatisation bedeutet daher, dass zunehmend später geschlüpfte Jungvögel durchziehen.

1.3.3. Beurteilung der Pneumatisation als Zeiger der Jugendentwicklung

Über die Entwicklung der Pneumatisation an Individuen bekannten Alters ist unseres Wissens folgendes bekannt: Untersuchungen an gekäfigten Zebrafinken *Taeniopygia castanotis* und Bayas *Ploceus philippinus* zeigen eine gewisse individuelle Variation in der Pneumatisationsgeschwindigkeit, die jedoch als «insgesamt nicht gross» bezeichnet wird (Serventy et al. 1967), und die Pneumatisation wird als zur Altersbestimmung geeignet empfohlen (Biur & Thapliyal 1972, Serventy et al. 1967). Eine Freilandstudie am Haussperling zeigt eine konstante zeitliche Zunahme der Pneumatisation mit offenbar geringer individueller Variation; bei Gefangenschaftsvögeln wurde eine grössere individuelle Variation gefunden (Nero 1951). Bei einer weiteren Freilandstudie an *Agelaius tricolor* ist die Variation zwischen den Individuen kaum abzuschätzen (DeHaven et al. 1974). Eine Untersuchung an gekäfigten Grünfinken *Carduelis chloris* zeigt eine Gesamtdauer von 171 Tagen für Frühbruten und eine um 11 Tage schnellere Pneumatisation bei Spätbruten (Stork & Warncke 1985). Unregelmässigkeiten und Verlangsamung der Pneumatisation treten bei Krankheit, Kalziummangel und Verletzungen auf (Harrison & Harrison 1949, Serventy et al. 1967, Stork 1967, Stork & Warncke 1985). Bei langsam oder sogar unvollständig pneumatisierenden Arten ist gegen Ende der Pneumatisation eine grössere individuelle Variation zu erwarten (Stork 1967, Hamel et al. 1983). Ferner scheint nach Laboruntersuchungen die Pneumatisationsgeschwindigkeit des Grünfinken von der Aussentemperatur beeinflusst zu werden (Warncke & Stork 1977, Stork & Warncke 1985). Wie stark sich Unterschiede in der Aussentemperatur im Freiland auf die Pneumatisationsgeschwindigkeit auswirken, ist allerdings nicht bekannt. Unser Material zeigt keine signifikanten Unterschiede in der Pneumatisation zwischen den Untersuchungsjahren, und eine Abhängigkeit der (geringen) Differenzen in der Pneumatisation zwischen den Jahren von verschiedenen Wetterfaktoren (u.a. Temperatur) wurde auch andeutungsweise nicht festgestellt.

Bei der mittelschnell pneumatisierenden Gartengrasmücke (Winkler 1979) scheint die Pneumatisation das Entwicklungsstadium bzw. das Lebensalter mit einiger Genauigkeit und relativ geringer individueller Variation wiederzugeben; dies geht aus dem Zusammenhang zwischen Mauser- und Pneumatisa-

tionsstadium, den an den zwei Gefangenschaftsvögeln gewonnenen Daten und ihrer Übereinstimmung mit den Befunden an Kontrollfängen hervor. Die in unserem Zusammenhang wichtige Frage, ob die Pneumatisation von Vögeln früher und später Bruten gleich schnell verläuft, kann nicht abschliessend beantwortet werden. Die bisherigen Resultate an den Kontrollfängen sprechen jedoch dafür, dass zumindest keine grossen Unterschiede bestehen (wie dies auch Stork & Warncke 1985 am Grünfinken zeigten). Auch vergleichende Untersuchungen interpretieren die oft grosse individuelle Variation des Pneumatisationsstadiums zu einem bestimmten Zeitpunkt – besonders bei Arten mit mehreren Bruten pro Jahr – als Ausdruck des verschiedenen Lebensalters (Hogstad 1971, Winkler 1979, Yunk 1977). Für diese Arbeit gehen wir deshalb von der eben begründeten Annahme aus, dass die Pneumatisation bei allen Individuen näherungsweise gleich schnell abläuft.

2. Jahreszeitliche Durchzugsmuster und Alterszusammensetzung

2.1. Durchzugsmuster nach Altersklassen

In Abb. 3 ist für die Stationen, wo während des Hauptteils der Herbstzugzeit gefangen wurde, das jahreszeitliche Auftreten der Jung- und Altvögel dargestellt. Ferner wurde die Station Niederholz hinzugefügt, auf der während 8 Jahren an zahlreichen Einzeltagen gefangen, das Alter aber bei den meisten Vögeln nicht bestimmt wurde.

Der Höhepunkt des Auftretens zeigt unter den Stationen beträchtliche Unterschiede. Da die Daten der verschiedenen Stationen aus verschiedenen Jahren und unterschiedlich vielen Jahren stammen, könnten jahresweise Unterschiede die Variabilität in den Auftretensmustern verursachen. Für die Stationen Col de Bretolet (ohne Nebelnächte mit über 100 Fänglingen aller Arten) und Marin, auf welchen über mehrere Jahre permanent beringt wurde, zeigt sich aber, dass die Streuung des Medians von Jahr zu Jahr (Tab. 2) kleiner ist als die Unterschiede, die zwischen gewissen Stationen auftreten und 20–35 Tage betragen können (z.B. zwischen Verbois und Rottenschwil einerseits und Bolle di Magadino, Grône und Col de Bretolet andererseits, Abb. 3). Dabei ist die Streuung auf dem Col de Bre-

tolet höher als in Rastgebieten, da die Wetterverhältnisse auf dem Alpenpass die Fangzahlen stark beeinflussen.

Die Nachtfänge auf dem Alpenpass Col de Bretolet zeigen, dass der Herbstzug für Alt- und Jungvögel Anfang August beginnt. Der Zughöhepunkt liegt für die Altvögel in der letzten Augustdekade, für die Jungvögel in der ersten Septemberdekade. Wie auf allen übrigen Stationen treten die Altvögel nur in den ersten 10 Pentaden der 17 Pentaden umfassenden Zugzeit der Jungvögel auf. Von der 53. Pentade (18.9.) an wurden auf keiner Station mehr Altvögel nachgewiesen.

Die Unterschiede im Höhepunkt des Auftretens auf den verschiedenen Fangstationen können nicht mit ihrer Lage auf dem Zugweg (Breitengrad) erklärt werden. So liegt z.B. in Marin (47°01'N) der Höhepunkt (49. Pentade) später als in Verbois (46°11'N, Pentade 45). Das Auftreten vor der eigentlichen Zugzeit kann als nachbrutzeitliches Umherstreifen bezeichnet werden, dessen Ausmass von der Lage der nächsten Brutgebiete und von der Eignung des Fangbiotops für die betreffende Art bestimmt wird (Jenni 1984).

Nicht auf allen Stationen wurde der gesamte Zeitraum des Durchzugs erfasst. Dennoch erkennt man den Einfluss der

Tab. 2. Streuung des Durchzugsmedians in den Untersuchungsjahren auf den Stationen Marin (Pentaden 47–57) und Col de Bretolet (für die Pentaden 43–56). – *Dispersion of the median in the seasonal migration pattern of different years at the site Marin (for the 5-day periods 47–57) and on Col de Bretolet (for the 5-day periods 43–56). Number of years, mean of the yearly medians, standard deviation and range (in 5-day periods) are given.*

	Anzahl Jahre	Durchzugsmedian		
		Mittelwert (Tagnummer)	Standardabweichung (Tage)	Spannweite (Pentaden)
Marin	4	247,0	2,5	49–50
Col de Bretolet	6	244,6	6,3	48–51

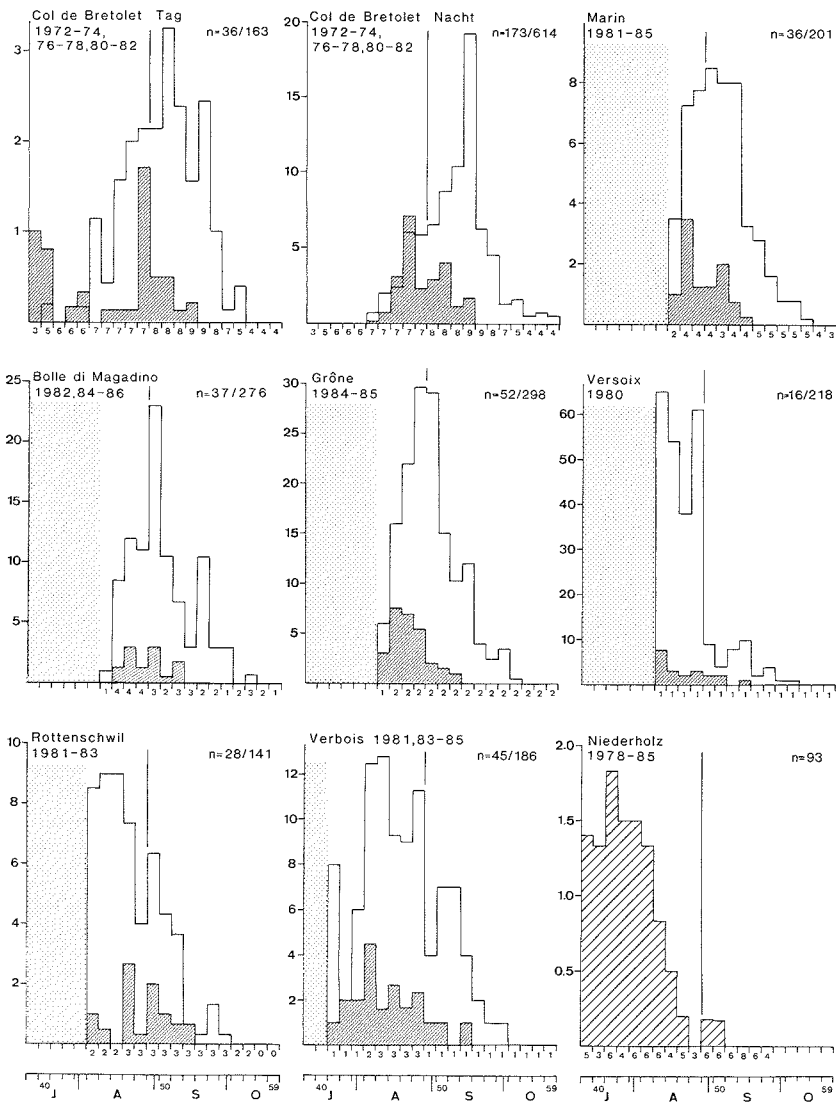


Abb.3. Durchzug der Jungvögel (= Linien) und Altvögel (= eng schraffiert), dargestellt als Pentadenmittelwert-Diagramme. Punkttraster = nicht untersuchter Zeitraum. y-Achse: durchschnittliche Anzahl Fänge pro Pentade pro Jahr. Die dem Durchschnitt zugrundeliegende Anzahl Jahre, in welchen in einer bestimmten Pentade gefangen wurde, ist unter jeder x-Achse angegeben. Eine Referenzlinie ist bei der 49. Pentade eingetragen. n = Anzahl Alt-/Jungvögel (Erstfänge). Auf den untersten x-Achsen sind die Pentadennummern angegeben. Station Niederholz (weit schraffiert): Die Vögel sind nicht nach Alter unterschieden; auf der y-Achse ist für diese Station die durchschnittliche Anzahl Fänge pro Fangtag, deren Anzahl unter der x-Achse angegeben ist, aufgetragen. Für die Station Col de Bretolet ist nach Tag- und Nachtfängen unterschieden, auf allen übrigen Stationen wurden nur tagsüber Gartengrasmücken gefangen. – Seasonal occurrence of juveniles (lines) and adults (hatched) in 5-day periods. Stippled = not investigated. Ordinate: Mean number of captures per year, the number of years is indicated below each x-axis. n = number of adults/juveniles. Niederholz (hatched): Adults and juveniles not distinguished; ordinate: mean number of captures per day, the number of days is indicated below the x-axis.

Brutpopulation der Umgebung und des Habitats der Fangstation auf das Durchzugsmuster, besonders auf den Höhepunkt (Modalwert) des Auftretens: Die alpin-subalpine Umgebung des Col de Bretolet ist dem Bruthabitat der Gartengrasmücke sehr unähnlich, und in der Umgebung brütet die Art kaum. Hier treten vor der eigentlichen Zugzeit nur sehr wenige Vögel auf, der Höhepunkt des Auftretens liegt spät (Altvögel Pentade 47, Jungvögel Pentade 52) und der Unterschied im Durchzug der Alt- und Jungvögel beträgt 5 Pentaden (Unterschied im Median bei den Nachtfängen 22 Tage). Vom Bruthabitat ebenfalls sehr verschieden sind die Schilfbestände der Station Marin. In der Umgebung der Station Bolle di Magadino mit z.T. ungünstigem Habitat (Schilf, Wald) und am S-Rand des Verbreitungsgebietes der Gartengrasmücke gelegen, sind nur geringe Brutbestände vorhanden (Glutz 1962). Auf diesen beiden Stationen liegt der Zughöhepunkt für die Jungvögel in der 49., für die

Altvögel in der 47. Pentade. Die Stationen Gröne, Rottenschwil, Versoix und Verbois weisen grösstenteils für Gartengrasmücken günstige Buschvegetation auf. Der Höhepunkt des Auftretens liegt früher (45.–48. Pentade für Jungvögel). Wenn eine dichte Brutpopulation in der Umgebung (Versoix) oder ein reiches Nahrungsangebot (Verbois) vorhanden ist (Turrian 1986a und briefl.), ist mit einem besonders zahlreichen Auftreten vor der eigentlichen Zugzeit zu rechnen. Somit kann der eigentliche Durchzugshöhepunkt, der bei diesen Stationen in der 49. oder 50. Pentade als 2. Gipfel vielleicht noch zu erkennen ist, fast vollständig von umherstreifenden Vögeln maskiert werden (vgl. Jenni 1984). Die Station Niederholz liegt in einem Mischwald, der dem Bruthabitat entspricht. Hier scheint praktisch kein Durchzug vorzukommen.

2.2. Alterszusammensetzung

Der Anteil der tagsüber gefangenen Altvögel ist auf den meisten Stationen mit 11,9–17,6% recht ähnlich (Tab.3). Eine Ausnahme bildet Versoix, wo unter 204 Fänglingen bloss 6,4% Altvögel auftraten (da nur aus einem einzigen Jahr stammend, in Tab.3 weggelassen). Einen signifikant höheren Anteil an Altvögeln weisen mit 22,4% die Nachtfänge auf Bretolet auf.

3. Jahreszeitlicher Durchzug nach Populationen

Zur Untersuchung des jahreszeitlichen Durchzugs verschiedener Populationen werden zwei Methoden verwendet: Ringfunde ergeben direkt Angaben über die Herkunft und das zeitliche und räumliche Auftreten in der Schweiz; ihre geringe Zahl lässt jedoch keine detaillierte Auswertung zu. Da nördliche Populationen der Gartengrasmücke längere Flügel besitzen als südliche (Klein et al. 1973), kann die mittlere Flügel- bzw. Federlänge als Hinweis auf die

Tab.3. Prozentuale Anteile der Altvögel an der Gesamtzahl der Fänglinge (n) während des Hauptdurchzuges (46.–55. Pentade = 14.8.–2.10.). Die Alterszusammensetzung zwischen den Stationen ist nicht homogen ($\chi^2 = 30,3$, FG = 7, $p < 0,001$); dies geht auf die Nachtfänge von Bretolet zurück, die sich signifikant von der Gruppe der übrigen Stationen unterscheiden ($\chi^2 = 25,5$, FG = 1, $p < 0,001$); die Stationen dieser Gruppe unterscheiden sich in der Alterszusammensetzung nicht signifikant voneinander ($\chi^2 = 4,8$, FG = 6) (Zerlegung der Freiheitsgrade, Sachs 1978). – *Percentage of adults on the total number of birds caught (n) during the main migration season (14.8.–2.10.). The percentage of adults in the night catches on Col de Bretolet (last row) are significantly different from the day catches of all other stations.*

	% ad.	n
Verbois	17,6	148
Rottenschwil	17,6	125
La Corbière	12,2	329
Marin	15,5	233
Gröne	14,5	337
Bolle di Magadino	11,9	312
Col de Bretolet		
Tagfänge	14,5	172
Nachtfänge	22,4	747

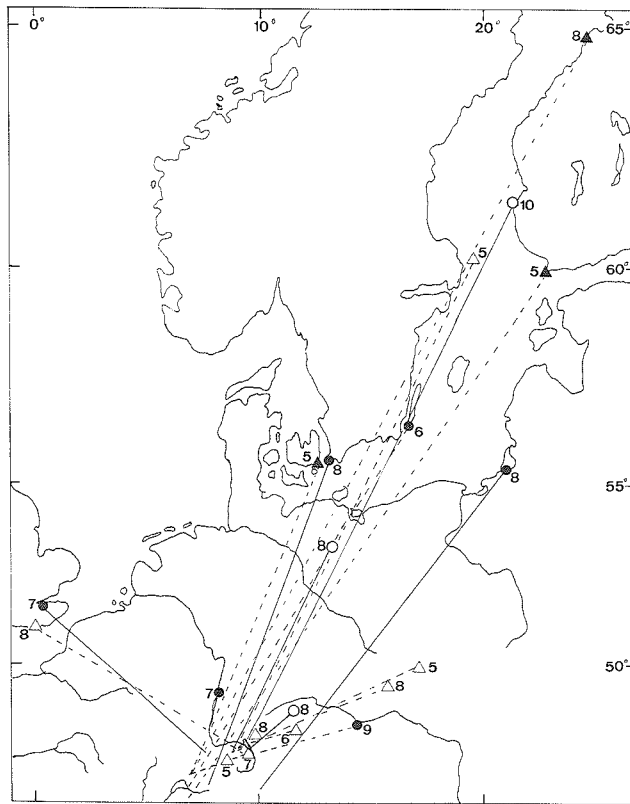


Abb.4. Ringfunde von Gartengrasmücken, die im Herbst in der Schweiz oder im angrenzenden Südwestdeutschland und während der Brutzeit nördlich der Schweiz auftraten (Funde über 50 km). Punkte und Kreise = Beringt nördlich der Schweiz und innerhalb derselben Saison (= Linie) bzw. in einer späteren Herbstzugperiode (= gestrichelte Linie) in der Schweiz (bzw. Bodenseeraum) gefunden. Dreiecke = Fundort von in der Schweiz (bzw. Bodenseeraum) beringten und während der Brutzeit nördlich der Schweiz gefundenen Vögeln. Weiter wird unterschieden zwischen Herbstnachweisen vom Bodenseeraum (= offene Symbole) und solchen aus der übrigen Schweiz (= ausgefüllte Symbole). Die Ziffern bezeichnen den Monat nördlich der Schweiz. Richtungstreue Merkatorprojektion. – *Recoveries of Garden Warblers ringed in autumn in Switzerland or in adjacent south-western Germany and occurring during the breeding season north of Switzerland (over 50 km). Open symbols = birds occurring in the area of Lake of Constance, filled-in symbols = in the rest of Switzerland. Points and circles = ringed north of Switzerland and recovered during the following (line) or a later (broken line) autumn migration season in Switzerland. Triangles = ringed in Switzerland during autumn migration, recovered during the breeding season north of Switzerland. The numbers indicate the month of occurring north of Switzerland.*

Herkunft der zu einer bestimmten Zeit durchziehenden Vögel verwendet werden. Dazu muss das Alter bekannt sein, da Altvögel einen längeren Flügel besitzen als Jungvögel (Tab. 6 und 8). Die Geschlechter unterscheiden sich nicht in der Flügelänge (Berthold et al. 1970, von Bröckel 1974).

3.1. Ringfunde

3.1.1. Herkunft

In Abb.4 sind alle Funde aus dem Herkunftsgebiet schweizerischer Herbstzugler dargestellt (Funde über 50 km). Da die Gartengrasmücke eine starke Brutort-

treue und auch eine mehr oder weniger ausgeprägte Geburtsorttreue zeigt (Novák 1959, Rendahl 1960, Archivdaten Schweiz. Vogelwarte), werden hier nicht nur die nördlich der Schweiz beringten und in der Schweiz wiedergefundenen Vögel verwendet, sondern auch jene, die auf dem Durchzug in der Schweiz beringt und später in den Brutgebieten wiedergefunden wurden. Die im Herbst durch die Schweiz ziehenden Gartengrasmücken stammen demnach aus den an die Ostsee angrenzenden Ländern, aus Südostdeutschland, Österreich, der Tschechoslowakei sowie aus England. Die Vögel aus England dürften ihre südöstliche Zugrichtung südlich der Schweiz nicht beibehalten; es gibt kaum gesicherte Funde westeuropäischer Gartengrasmücken im östlichen Mittelmeerraum (Zink 1973). Deshalb sind ihre Zugrichtungen nicht mit den übrigen, generell SW gerichteten vergleichbar. Ohne die 2 England-Funde beträgt die mittlere Herbstzugrichtung $223,9^\circ \pm 22,1^\circ$ für alle 18 Funde und $210,5^\circ \pm 13,0^\circ$ für die 6 Vögel, die nördlich der Schweiz beringt und innerhalb derselben Saison in der Schweiz gefunden wurden.

In Abb. 4 können zwei Haupt-Herkunftsgebiete ausgemacht werden: Ostseeraum und nordöstlicher Alpenrand/Böhmen. Für Vögel aus diesen Gebieten kann eine ähnliche potentielle Fundwahrscheinlichkeit in verschiedenen Gebieten der Schweiz vorausgesetzt werden (Jenni, im Druck). Ebenso ist eine ähnliche potentielle Fundwahrscheinlichkeit von Vögeln aus verschiedenen Gebieten der Schweiz in diesen beiden Herkunftsgebieten anzunehmen. Die Betrachtung aller Funde, die über die Schweiz und den Bodenseeraum hinausführen ($n = 15$, ohne Englandfunde) ergibt, dass nur 3 von 8 Vögeln, die im Bodenseeraum auftraten, aus dem Gebiet der Ostsee stammen, die übrigen aus dem nordöstlichen Alpenvorland und Böhmen. Bei den Vögeln, die im restlichen Gebiet der Schweiz auftraten, stammen dagegen 6 von 7 aus dem Ostseeraum (G-Test: $G = 3,87$, $p < 0,05$; mit Williams-Korrektur $G = 3,50$, nicht signifikant; Sokal & Rohlf

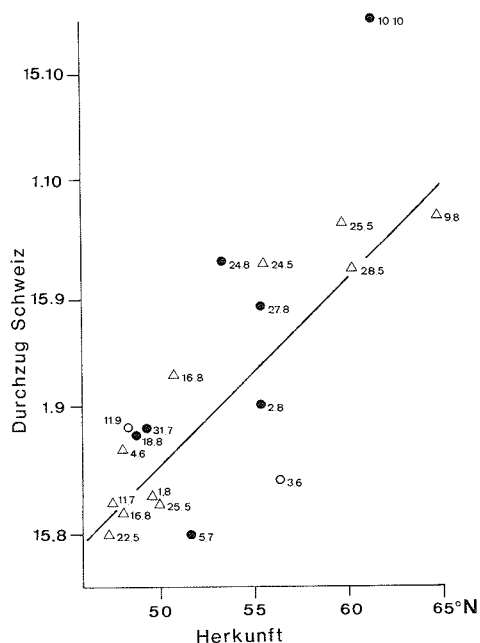


Abb. 5. Abhängigkeit des Durchzugsdatums in der Schweiz (bzw. Bodenseeraum) vom Herkunftsort (Breitengrad). Beringt nördlich der Schweiz und in derselben Herbstzugzeit (Punkte) bzw. in einer späteren Herbstzugperiode (Kreise) in der Schweiz (bzw. Bodenseeraum) gefunden. Dreiecke = beringt in der Schweiz (bzw. Bodenseeraum), gefunden nördlich der Schweiz. Bei jedem Symbol ist das Datum des Auftretens nördlich der Schweiz angegeben. Die Regressionsgerade gibt den Durchzugszeitpunkt in der Schweiz in Abhängigkeit vom Breitengrad der Herkunft für Brutvögel an ($D_N = 210$ in der multiplen Regressionsgleichung, s. Text). – *Date of autumn migration in Switzerland against latitude of origin in recoveries. Ringed north of Switzerland and recovered during the following autumn (points) or a later autumn (circles) in Switzerland. Triangles = ringed in Switzerland and recovered north of Switzerland. The numbers indicate the date of occurrence north of Switzerland. The regression line indicates the dependence of migration time through Switzerland on latitude of origin for breeding birds (date of occurrence north of Switzerland held constant in multiple regression equation, see text).*

1981). Die mittlere Herkunftsrichtung der Vögel im Bodenseeraum beträgt $233,3^\circ \pm 21,8^\circ$, diejenige der Vögel in der restlichen Schweiz $215,4^\circ \pm 16,9^\circ$ (Unterschied nicht signifikant).

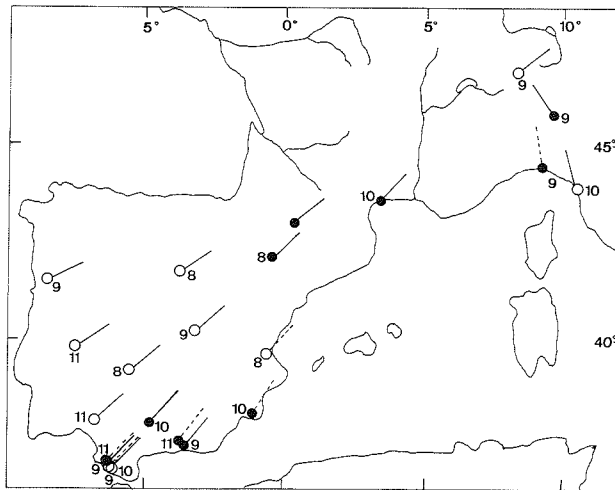


Abb. 6. Ringfunde von Gartengrasmücken, die zur Brut- und Herbstzugzeit in der Schweiz oder im angrenzenden Südwestdeutschland beringt und im selben (= Linien) oder in einem späteren Herbst (= gestrichelt) im Mittelmeerraum gefunden wurden. Kreis = Fundort von Vögeln aus dem Bodenseeraum. Punkt = Fundort von Vögeln aus der übrigen Schweiz. Die Linien führen nicht zum Beringungsort, sondern geben nur die Richtung an. – *Recoveries of Garden Warblers ringed during the breeding season or autumn migration in Switzerland or adjacent south-western Germany and recovered during the same (lines) or a later (broken lines) autumn in the Mediterranean area. Circle = locality of recovery of birds from the area of Lake of Constance, points = from birds of the rest of Switzerland. The lines do not join ringing and recovery locality but indicate only the direction.*

Abb. 5 zeigt, dass Gartengrasmücken aus den nördlichsten Herkunftsgebieten generell später in der Schweiz auftreten als solche aus südlicheren. Da jedoch Vögel, die im August oder noch später im Norden auftraten, schon auf dem Zug sein können, ist auch das Datum der Feststellung im Norden zur Voraussage des Auftretens in der Schweiz zu berücksichtigen. Eine multiple Regression ergibt für den Breitengrad im Norden und das Datum im Norden einen signifikanten Zusammenhang mit dem Datum in der Schweiz mit folgender Beziehung: $D_{CH} = 2,49 N + 0,40 D_N + 27,18$, wobei D_{CH} das Datum in der Schweiz (Tagesnummer, 1. Januar = Tag 1), D_N die Tagesnummer im Herkunftsgebiet (anstelle eines Datums in der Brutzeit wurde der ungefähre Zugbeginn, die 43. Pentade = Tagesnummer 210, eingesetzt) und N der Breitengrad im Herkunftsgebiet bedeuten. Da sich das Herkunftsgebiet nach NE erstreckt

(Abb. 4), besteht ebenfalls ein Zusammenhang zwischen dem Datum des Auftretens in der Schweiz und dem Längengrad des Herkunftsortes sowie der Distanz.

Alle diese Feststellungen betreffen fast ausschliesslich Vögel vom Mittelland und den Bodenseeraum, während aus dem Alpenraum nur drei Fänglinge vertreten sind. Das Schweizer Mittelland erhält somit zu Beginn des Herbstzugs Vögel aus dem benachbarten Ausland mit Richtungen um 240° , gegen Ende der Zugzeit Vögel aus dem östlichen Skandinavien mit Zugrichtungen um 210° .

3.1.2. Mittelmeerraum

Insgesamt 23 in der Schweiz und im Bodenseeraum zur Brut- oder Herbstzugzeit beringte Gartengrasmücken ergaben Funde im Mittelmeerraum (Abb. 6). Davon wurden 11 in der Bodensee-Gegend beringt,

die übrigen 12 hauptsächlich in der Westschweiz. Die meisten Funde liegen auf der Iberischen Halbinsel und in Südfrankreich, drei in Italien. Die Richtungen der Italienfunde sind nicht direkt mit den übrigen vergleichbar, da im Mittelmeer selber kaum Funde möglich sind. Innerhalb der Funde von der Iberischen Halbinsel und aus Südfrankreich zeigt sich, dass im Bodensee-raum beringte Vögel mit einer mittleren Richtung von $231,5^\circ \pm 6,1^\circ$ eher in Mittelspanien und Portugal gefunden werden; demgegenüber weisen Vögel aus der übrigen Schweiz eine mittlere Richtung von $223,0^\circ \pm 4,8^\circ$ auf und treten eher in Südspanien auf (Richtungsunterschied signifikant). Der Unterschied in der mittleren Richtung ist auch für die Funde innerhalb derselben Saison signifikant (Bodensee-raum $233,4^\circ \pm 5,4^\circ$, $n = 8$, übrige Schweiz $224,6^\circ \pm 4,4^\circ$, $n = 5$).

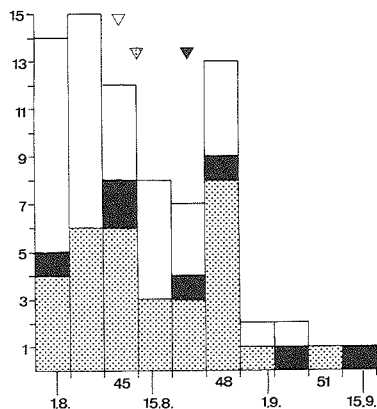


Abb. 7. Häufigkeitsdiagramm der Fangdaten (in Pentaden, Abszisse) während der Herbstzugzeit (ab Pentade 43) von Kontrollfängen, die zwischen dem 15. 5. und 31. 7. gemacht wurden. Total $n = 75$, Altvögel (gepunktet) $n = 32$, Jungvögel (schwarz) $n = 7$, unbestimmte (weiss) $n = 36$. Die Pfeile bezeichnen den Median für die Alt- und Jungvögel sowie für alle Individuen. – Frequency distribution of dates during autumn migration (in 5-day periods) of birds caught at the same location during the breeding season (15. 5.–31. 7.). Stippled = adults ($n = 32$), black = juveniles ($n = 7$), white = undetermined ($n = 36$). Arrows = median of adults, juveniles and of all birds.

3.1.3. Kontrollfänge

Kontrollen von Brutzeitfänglingen während der Herbstzugzeit am selben Ort können Auskunft über den Wegzugtermin der Schweizer Brutvögel geben. Dazu werteten wir die im Archiv der Vogelwarte vorhandenen Kontrollfänge aus. Da sie nicht systematisch gesammelt wurden, können sie nur grobe Anhaltspunkte geben (Abb. 7). Es besteht kein Unterschied zwischen Vögeln, die im selben oder einem späteren Jahr kontrolliert wurden. Deshalb verwendeten wir sowohl Kontrollen von Brutzeitfänglingen im folgenden oder einem späteren Herbst als auch Kontrollen von Fänglingen zur Herbstzugzeit in einer folgenden Brutzeit. Danach ziehen Schweizer Brutvögel im August weg, die letzten Individuen harren bis Anfang/Mitte September aus. Altvögel scheinen etwas früher wegzuziehen als Jungvögel (Unterschied nicht signifikant, U-Test).

3.2. Flügelmasse

Wir haben keine signifikanten Unterschiede in der Feder- bzw. Flügellänge zwischen den Jahren festgestellt. Die Daten aller Jahre einer Station wurden deshalb zusammengefasst.

3.2.1. Jahreszeitliche Veränderungen

In Abb. 8 ist die mittlere Federlänge der Jungvögel pro Pentade im Verlauf der Zugzeit dargestellt. Bei den Jungvögeln zeigt sich eine lineare Zunahme der Federlänge auf den Stationen der NE-Schweiz (Ägelsee und Rottenschwil), wobei die Zunahme in Rottenschwil nicht signifikant ist. Auf den Stationen des Westschweizer Mittellandes (La Corbière, Versoix, Verbois) und auf dem Col de Bretolet ist nur in der ersten Hälfte der Zugzeit eine signifikante Zunahme in der Feder- bzw. Flügellänge zu verzeichnen. Der Umschlagpunkt von der ersten zur zweiten Regressionsgeraden liegt zwischen der 46. und 50. Pentade. Die Station Marin bildet insofern eine Ausnahme,

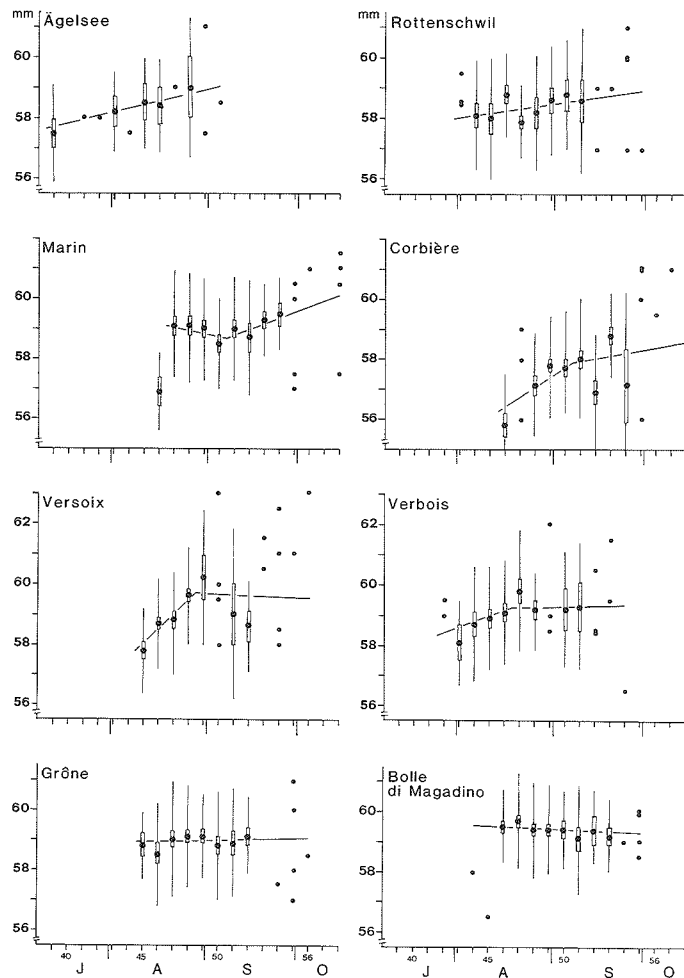


Abb. 8. Mittelwerte der Federlänge pro Pentade mit mittlerem Fehler und Standardabweichung (mindestens 5 Werte) für Jungvögel (Erstfänge). Einzelwerte sind als Punkte angegeben. Die eingezeichneten Regressionsgeraden wurden mit allen Einzelwerten berechnet; statistische Angaben s. Tab. 4. – *Mean feather length per 5-day period with mean error and standard deviation (for at least 5 birds) of juveniles. Single values are indicated with small dots. The least square regression lines are calculated with all values, for statistical data see Tab. 4.*

als hier die Zunahme im Flügelmass nur auf einem signifikanten Unterschied der Federlängen aus der 46. Pentade zu den übrigen Pentaden beruht (t -Test, $p < 0,002$, $n = 7/189$); im Bereich der 47.–50. Pentade besteht keine signifikante Zunahme, während später wieder eine knapp signifikante Zunahme in der Federlänge auftritt (die Veränderung der Federlänge in der multiplen Regressionsanalyse über die Pentaden 47–58 wird jedoch nicht signifikant, s. Tab. 4). In Grône und in der Bolle di Magadino ist keine zeitliche Veränderung der Federlänge feststellbar.

Von Altvögeln stehen von den meisten Stationen nur relativ wenig Daten zur Verfügung; Änderungen in der Steigung können deshalb kaum erkannt werden. Die zahlreichen Daten der Nachtfänge vom Col de Bretolet zeigen aber eine lineare Zunahme über die gesamte Zugzeit, die steiler verläuft als bei den Jungvögeln und sich nicht abflacht (Abb. 9). Für die übrigen Stationen gibt Tab. 5 die lineare Veränderung der Feder- bzw. Flügellänge mit dem Datum. Auf allen Westschweizer Stationen ist eine Zunahme des Flügelmasses mit der Saison zu verzeichnen, die steiler verläuft

Tab. 4. Angaben zu den in Abb. 8 und 9 eingezeichneten Regressionsgeraden. Dat = Datum des Umschlagpunktes. Die Geraden sind mit der Tagesnummer berechnet worden (Tag 1 = 1. Juni). $b_{1,2}$ = Steigung, $a_{1,2}$ = y-Achsenabschnitt, $p_{1,2}$ = Signifikanz der ersten bzw. zweiten Gerade. r = multipler Korrelationskoeffizient, s.e. = Standardfehler, n = Anzahl Vögel, P = Signifikanz der multiplen Regression. – *Information on the least square regression lines of fig. 8 and 9. Dat = date of the point of intersection of the two regression lines. The regression lines are calculated with day numbers (day number one = June 1st). $b_{1,2}$ = slope, $a_{1,2}$ = intercept, $p_{1,2}$ = significance of the first and second regression line respectively. r = multiple correlation coefficient, s.e. = standard error, n = number of birds, P = significance of the multiple regression analysis.*

Station	Dat	b_1	a_1	p_1	b_2	a_2	p_2	r	s.e.	n	P
Ägelsee		0,025	56,6					0,327	1,48	45	0,029
Rottenschwil		0,015	57,1					0,115	1,70	138	0,178
Marin	7.9.	-0,016	60,3	0,467	0,035	55,3	0,050	0,144	1,68	189	0,142
Corbière	7.9.	0,067	51,3	0,001	0,019	56,0	0,362	0,246	1,90	281	0,000
Versoix	28.8	0,097	51,1	0,000	0,003	59,4	0,886	0,318	1,68	216	0,000
Verbois	18.8.	0,043	55,9	0,122	0,004	59,0	0,841	0,136	1,78	183	0,185
Grône		0,005	58,5					0,034	1,62	280	0,576
Bolle		-0,004	59,8					-0,028	1,47	274	0,649
Col de Bretolet											
Tag	28.8	0,074	72,2	0,009	0,003	78,5	0,883	0,246	2,16	158	0,008
Nacht	7.9.	0,042	75,3	0,000	0,003	79,1	0,776	0,186	1,70	595	0,000

als bei den Jungvögeln und mit Ausnahme der Stationen Marin und La Corbière signifikant ist. Wie bei den Jungvögeln bleibt die Federlänge in Grône über die Saison konstant, und in der Bolle di Magadino ist die Tendenz zu einer Abnahme sichtbar. In Rottenschwil bleibt die Federlänge über die Zugzeit ebenfalls gleich oder nimmt tendenziell ab.

3.2.2. Vergleich der Stationen

Da individuelle Messunterschiede bei Be-

ringern unterschiedliche Federlängen vor-täuschen können, lassen sich Messdaten verschiedener Stationen nur miteinander vergleichen, wenn sie von derselben Messperson stammen. Dies ist auf den Stationen Col de Bretolet und Grône der Fall, wo ein Grossteil der Vögel von LJ vermessen wurde, sowie auf den Stationen Verbois und Versoix, auf welchen F. Turrian die Masse nahm. Ferner gibt es Daten aus beschränkten Zeiträumen eines Jahres von LJ aus der Bolle di Magadino und La Corbière.

Aufgrund dieser Direktvergleiche kön-

Tab. 5. Veränderungen der Federlänge (bzw. Flügelänge auf dem Col de Bretolet) der Altvögel mit der Saison, berechnet als lineare Regression aller Einzelwerte (n) mit der Tagesnummer (Tag 1 = 1. Juni). b = Steigung, a = y-Achsenabschnitt, r = Korrelationskoeffizient mit Signifikanz (p). – *Least square regressions of feather length (wing length in the case of the Col de Bretolet) of adult birds on date (day number one = June 1st). b = slope, a = intercept, r = correlation coefficient with significance (p), n = number of cases.*

	b	a	r	p	n
Rottenschwil	-0,041	62,51	-0,301	0,14	26
Marin	0,031	56,48	0,148	0,43	31
La Corbière	0,014	57,21	0,095	0,57	39
Versoix	0,107	50,28	0,495	0,05	16
Verbois	0,045	56,14	0,329	0,02	44
Grône	0,007	58,84	0,029	0,84	51
Bolle di Magadino	-0,025	62,19	-0,103	0,55	36
Col de Bretolet Nacht	0,062	74,61	0,287	<0,01	171
Tag	0,035	76,92	0,360	0,03	35

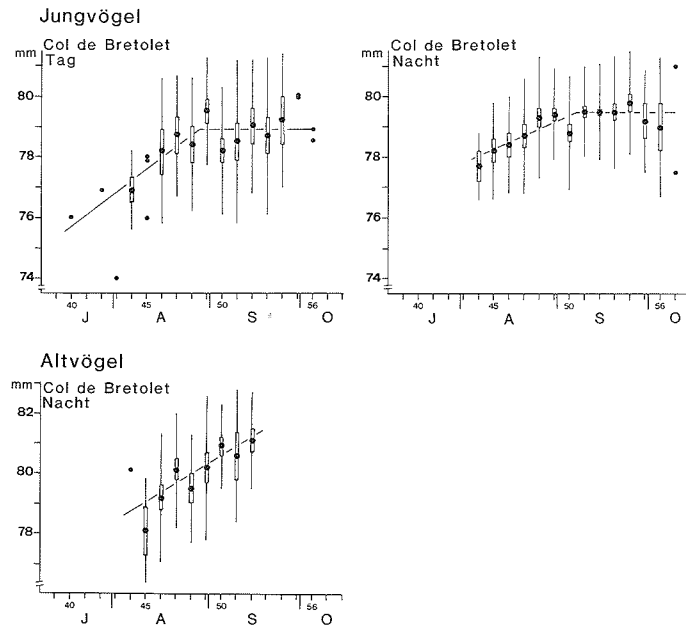


Abb. 9. Wie Abb. 8 für die Flügellänge der Jung- und Altvögel vom Col de Bretolet. Statistische Angaben in Tab. 4 und 5. – *As fig. 8 for wing length of juveniles and adults from Col de Bretolet. Statistical data see Tab. 4 and 5.*

nen folgende Unterschiede der mittleren Federlänge als gesichert angesehen werden (Tab. 7): Jungvögel in der Bolle di Magadino sind zumindest im ersten Zugabschnitt langflüglicher als auf den übrigen Stationen. Nachtfänge auf dem Col de Bretolet sind im zweiten Zugabschnitt langflüglicher als Jungvögel in den Rastgebieten des Mittel-

landes und in Grône. Im übrigen ergaben die Vergleiche die folgenden Einzelheiten:

Col de Bretolet und Grône: Werden die Masse von Col de Bretolet und Grône miteinander verglichen (nur Messungen von LJ), so ergibt sich bei den Jungvögeln bei der Flügel- und Federlänge ein signifikanter Unterschied zwischen Grône (für die Zeiträume zwischen 45. bis 49. Pentade) und den Nachtfängen auf Col de Bretolet ab

Tab. 6. Mittlere Federlängen mit Standardabweichung und Anzahl vermessener Vögel für die Stationen Col de Bretolet und Grône (alle Masse von LJ). Die Unterschiede zwischen Grône (Pentade 45–49) und Bretolet Nacht (ab Pentade 49) sowie Grône (ab Pentade 49) und Bretolet Nacht (ab Pentade 49) sind je mit $p < 0,002$ gesichert (Varianzanalyse), die übrigen Unterschiede zwischen den beiden Stationen nicht. Die Masse der Altvögel von Grône und der Nachtfänge von Bretolet unterscheiden sich signifikant (t-Test, $p < 0,05$). – *Mean feather length with standard deviation and number of birds on Col de Bretolet (day and night captures) and Grône (all measurements taken by the first author). The differences between Grône (5-day periods 45–49) and the night captures of Col de Bretolet (from the 5-day period 49 onwards) as well as between Grône (from the 5-day period 49 onwards) and the night captures of Col de Bretolet (from the 5-day period 49 onwards) are significantly different. For the adults there are no significant differences.*

	Jungvögel		Altvögel
	Pentaden 45–49	ab Pentade 49	ab Pentade 45
Col de Bretolet			
Tag	59,29 ± 1,44 (12)	59,38 ± 1,49 (28)	—
Nacht	59,07 ± 1,36 (27)	59,59 ± 1,45 (136)	60,44 ± 1,80 (48)
Grône	58,84 ± 1,52 (93)	58,93 ± 1,57 (86)	59,55 ± 1,96 (52)

Tab. 7. Mittlere Federlängen mit Standardabweichung und Anzahl vermessener Vögel pro Station für die zwei Zugperioden Pentaden 45–49 und ab Pentade 49. Zur Interpretation siehe Text. – *Mean feather length with standard deviation and number of birds for juveniles (in two periods) and adults for all stations. Differences in the measurements might be due to different manners of taking the measurements between the stations; see text for interpretation.*

	Jungvögel		Altvögel
	Pentaden 45–49	ab Pentade 49	ab Pentade 45
Ägelsee	58,66 ± 1,63 (22)	—	—
Rottenschwil	58,28 ± 1,65 (87)	58,69 ± 1,85 (49)	58,52 ± 1,93 (23)
Marin	58,87 ± 1,82 (96)	58,95 ± 1,65 (133)	59,08 ± 1,81 (32)
Versoix	58,97 ± 1,69 (186)	59,65 ± 2,14 (39)	59,34 ± 2,03 (16)
Verbois	59,08 ± 1,94 (132)	59,18 ± 2,02 (25)	59,40 ± 1,68 (20)
Col de Bretolet			
Tag	59,00 ± 1,53 (25)	59,07 ± 1,57 (35)	—
Nacht	58,91 ± 1,57 (50)	59,47 ± 1,52 (158)	60,44 ± 1,80 (48)
Grône	58,98 ± 1,62 (201)	58,85 ± 1,55 (152)	59,55 ± 1,96 (52)
Bolle di Magadino	59,61 ± 1,45 (106)	59,24 ± 1,29 (41)	59,92 ± 2,13 (25)

Pentade 49 (Tab. 6). Tagfänge vom Col de Bretolet und von Grône unterscheiden sich nicht in der Federlänge. Adulte Nachtfänge vom Col de Bretolet unterscheiden sich signifikant von den Altvögeln in Grône.

Versoix und Verbois: Zwischen diesen beiden Stationen besteht in beiden Zugabschnitten kein signifikanter Unterschied.

La Corbière: Die Federlängen von La Corbière sind auffallend gering (Abb. 8). Eine Überprüfung an 67 Jungvögeln von La Corbière im Herbst 1986, die von LJ vermessen wurden, ergab signifikant grössere Federlängen als jene der dortigen Beringer im betreffenden Zeitraum (24.8.–3.9.) früherer Jahre ($57,71 \pm 1,98$, $n = 133$ bzw. $58,43 \pm 1,48$, $n = 67$; t-Test, $p < 0,01$). Werden die von LJ vermessenen 67 Jungvögel mit den Massen desselben Beringers an Jungvögeln von Col de Bretolet und Grône im betreffenden Zeitraum verglichen, so ergibt sich ein signifikanter Unterschied zu den Nachtfängen vom Col de Bretolet (Corbière $58,43 \pm 1,48$, $n = 67$, Bretolet $59,74 \pm 1,24$, $n = 29$; Varianzanalyse mit Tukey-Kramer-Verfahren, Sokal & Rohlf 1981).

Bolle di Magadino: Die Federlängen der Vögel aus der Bolle di Magadino sind am grössten. Eine Überprüfung an 17 Jungvögeln durch LJ im Herbst 1986 ergab keinen signifikanten Unterschied zu den Messungen von R. Lardelli im selben Zeitraum früherer Jahre ($59,29 \pm 1,43$, $n = 17$ bzw. $59,60 \pm 1,02$, $n = 15$; t-Test, $p = 0,5$). Die Masse von LJ aus der Bolle di Magadino sind höher als diejenigen des entsprechenden Zeitabschnitts in Grône (10.8.–17.8.: Bolle $59,29 \pm 1,43$ (17); Grône $58,61 \pm 1,66$ (28); Unterschied nicht signifikant, t-Test). Dies könnte dadurch bedingt sein, dass der Anteil an noch in Mauser stehenden Vögeln, die aus der Umgebung stammen und gegenüber nördlichen nicht-mausernden Durchzügler einen kürzeren

Flügel aufweisen (s. Kap. 5.1.), in der Bolle di Magadino geringer ist. Werden die mausernden Vögel weggelassen, so ergibt sich aber ein grösserer, signifikanter Unterschied in der Federlänge zu den Vögeln in Grône (Bolle $59,81 \pm 0,97$, $n = 13$; Grône $58,58 \pm 1,74$, $n = 25$; $p < 0,05$, t-Test). Es besteht kein signifikanter Unterschied zu den Nachtfängen vom Col de Bretolet.

4. Flügelmasse vom Col de Bretolet und Wetter

Es darf angenommen werden, dass ein Teil der Vögel, die im Nebel mit Lampen angelockt werden, normalerweise über den Hochnetzen fliegen würden und zusätzlich zu den tiefer als 8,5 m über Boden fliegenden (d.h. in den Hochnetzen fangbaren) Vögeln gefangen werden. Bei den Jungvögeln im zweiten Zugabschnitt (ab Pentade 49) weisen Tagfänge signifikant kürzere Flügel auf als Nachtfänge im Nebel; die Nachtfänge in klaren Nächten nehmen eine Zwischenstellung ein (Tab. 8). Bei den Altvögeln bestehen ähnliche Unterschiede, die aber weniger ausgeprägt und statistisch nicht signifikant sind. Diese Unterschiede treten sowohl bei den Massen auf, die nur von LJ stammen, als auch bei den kombinierten Daten von LJ und R. Winkler (mit Korrekturfaktor, s. Kap. 1.1).

Tab. 8. Mittlere Flügelängen mit Standardabweichung und Anzahl vermessener Vögel auf dem Col de Bretolet (Beringer LJ und R. Winkler) für Tagfänge, Nachtfänge, die ohne Lampen gefangen wurden, und Nachtfänge, die im Nebel von Lampen angelockt wurden. Bei den Jungvögeln ergeben sich im Zeitraum ab Pentade 49 signifikante Unterschiede zwischen den drei Gruppen (Varianzanalyse, $p < 0,005$), wobei die Tagfänge signifikant kürzere Flügel aufweisen als Nachtfänge im Nebel ($p < 0,05$, Tukey-Kramer-Verfahren, Sokal & Rohlf 1981). – *Mean wing length with standard deviation and number of birds on the Col de Bretolet for day captures, night captures and night captures attracted by lamps in foggy nights. In juveniles from the 5-day period 49 onwards, the measurements are significantly different (analysis of variance).*

	Jungvögel		Altvögel	
	Pentaden 45–49	ab Pentade 49		
Tag	78,69 ± 2,06 (59)	78,76 ± 2,24 (105)	79,72 ± 2,05 (35)	
Nacht ohne Nebel	78,55 ± 2,10 (42)	79,06 ± 1,94 (102)	80,78 ± 1,61 (18)	
Nacht mit Nebel	79,11 ± 1,73 (124)	79,47 ± 1,61 (374)	80,05 ± 2,01 (153)	

Unabhängig von der Saison halten sich also am Tag vorwiegend kurzflügelige Jungvögel auf dem Col de Bretolet auf, während langflügelige Individuen höher über Boden ziehen und erst im Nebel, durch die Lampen angezogen, vermehrt gefangen werden. Da von Radaruntersuchungen her bekannt ist, dass Nachtzieher bei Gegenwind tiefer fliegen (Liechti & Bruderer 1986), prüften wir getrennt für Nächte mit und ohne Nebel, ob eine Abhängigkeit der Flügelängen vom Wetter, insbesondere der Windrichtung, besteht. Dazu wurde für jeden Jungvogel die folgenden Wetterbedin-

gungen in der betreffenden Nacht herausgesucht: Windrichtung und Windstärke auf 1000 m ü.M. bei Payerne um 1 Uhr nachts sowie das Wetter der Stationen Basel, Schaffhausen, Zürich, la Dôle, le Sépey/Leysin, Koppigen und Locarno Monti (0 = klar, 1–4 = Bewölkung in $\frac{1}{4}$, 5 = Nebel, 6 = Nieselregen, 7 = Regen, 8 = Schneefall). Die Wetterangaben der sechs Stationen nördlich der Alpen wurden gemittelt, die Windrichtungen in ihre Nord-, Ost-, Nordost- und Südost-Komponenten zerlegt (s. Tab. 8). In einer multiplen Regression gingen Windstärke, Nord-, Ost- (bzw.

Tab. 9. Einfluss von Datum und N- bzw. NE-Windkomponente auf die Flügelänge (abhängige Variable) der Nachtfänge im Nebel (nur Jungvögel) auf Col de Bretolet (multiple Regressionsanalyse). r = multipler Korrelationskoeffizient, F = F-Wert mit Signifikanz (P), n = Anzahl Vögel, a = Konstante, b = Regressionskoeffizient mit zugehörigem t-Wert und Signifikanz (P_t). N-Windkomponente $N = \cos(\text{Windrichtung})$, E-Windkomponente $E = \sin(\text{Windrichtung})$, NE-Windkomponente $= (N + E)/\sqrt{2}$. Winde aus Sektor S haben also negatives, Winde aus Sektor N positives Vorzeichen. Dat_1 = Datum im Bereich der ersten Regressionsgeraden (Abb. 9, bis 7. Sept. = Tagesnummer 99) = Tagesnummer (Tag 1 = 1. Juni). Dat_2 = Datum im Bereich der zweiten Regressionsgeraden (ab 8. Sept.) = Tagesnummer – 99. – *Influence of date, north and north-east wind vector (independent variables) on wing length (dependent variable) in juveniles attracted with lamps in foggy nights on Col de Bretolet (multiple regression analysis). r = multiple regression coefficient, P = significance, n = number of birds, a = constant, b = regression coefficient with t-value (t) and significance (P_t).*

r	F	P	n	a	unabhängige Variablen			
					b	t	P_t	
0,222	7,655	<0,001	445	75,18	Dat_1	0,044	3,857	<0,001
					Dat_2	–0,013	–0,972	0,332
					N-Wind	–0,301	–2,502	0,013
0,213	7,013	<0,001	445	75,25	Dat_1	0,043	3,737	<0,001
					Dat_2	–0,010	–0,776	0,438
					NE-Wind	–0,212	–2,099	0,036

Nordost-, Südost-) Windkomponente, Wetter nördlich der Alpen, Wetter in Locarno sowie das Datum (in der zur Berechnung von zwei Regressionsgeraden geeigneten Form, s. Abb.9 und Kap.1.1.) als unabhängige Variablen ein, die Flügelänge als abhängige.

Für die Fänge in Nächten ohne Nebel ($n = 130$ Vögel) ergab sich lediglich ein Zusammenhang zwischen dem Datum und der Flügelänge, die Wetterfaktoren zeigten keinen signifikanten Beitrag. In Nächten mit Nebel ($n = 445$ Vögel) ergab sich eine signifikante Abhängigkeit der Flügelänge vom Datum und von der N-Wind- bzw. NE-Wind-Komponente (Tab.9). Für die übrigen Wetterfaktoren und die Windstärke konnte kein signifikanter Einfluss auf die Flügelänge nachgewiesen werden. Unter Ausschaltung des jahreszeitlichen Einflusses auf die Flügelänge (Abb.9) werden also in Nächten mit S- bzw. SW-Wind langflügligere Jungvögel gefangen.

Die Varianz der mittleren Flügelänge für Vögel, die bei Nebel und nach dem 23.8. gefangen wurden (wenn keine Zunahme der Flügelänge mit der Saison mehr festgestellt wird, Abb.9), ist für Fänge bei Wind aus Sektor N-ENE etwas geringer (2,264, $n = 76$) als für Fänge bei Wind aus Sektor SSW-NW (2,515, $n = 309$). Der Unterschied ist statistisch nicht gesichert ($p = 0,11$, nichtparametrischer Test von Levene, Sachs 1978), deutet aber darauf hin, dass die langflügligen Individuen zusätzlich zu den kurzflügligen hinzukommen.

Auf eine analoge Auswertung der Altvögel musste wegen der geringen Stichprobengrösse verzichtet werden.

5. Durchzug und Jugendentwicklung

Der Legebeginn der süddeutschen Gartengrasmücken erstreckt sich über etwa 2½ Monate; dazu kommt, dass nördliche Populationen später mit dem Brutgeschäft beginnen als südliche (Bairlein et al. 1980). Im Herbst gibt es somit Jungvögel mit beträchtlichen Altersunterschieden. Es stellt

sich die Frage, in welchem Lebensalter junge Gartengrasmücken verschiedener Populationen durch die Schweiz ziehen.

Das Flügel- bzw. Federlängenwachstum ist nach dem Ausfliegen sehr bald abgeschlossen. Zwei Vorgänge können jedoch am lebenden Vogel das Stadium der Jugendentwicklung (in dieser Arbeit vom Schlüpfen bis zur Beendigung der Pneumatisation) anzeigen: Die postjuvenile Teilmauser und die Pneumatisation des Schädeldaches (s. 1.3.). Ein anhand der Mauser bestimmtes Entwicklungsstadium gibt nicht unbedingt das Alter des Jungvogels in Tagen wieder. Berthold et al. (1974) haben nachgewiesen, dass die Jugendmauser nördlicher Vögel etwas weniger lang dauert. Dennoch holen nördliche Vögel die früher geschlüpften südlichen in der Mauser nicht vollständig ein.

5.1. Mauser

Die Jugendmauser umfasst bei der Gartengrasmücke das Körpergefieder und ist in ihrem zeitlichen Ablauf endogen bestimmt (d.h. durch innere Vorgänge, nicht von Ausseneinflüssen erzeugt) (Berthold 1977, Berthold et al. 1970, 1972a). Daher kann der Fortgang der Jugendmauser als Anzeige der Jugendentwicklung betrachtet werden. Federn des Jugendkleides sind an gewissen Körperstellen nur sehr schwer von erneuerten Federn zu unterscheiden, weshalb der Mauserfortschritt (Anteil erneuerter Federn) im Feld schwierig zu bestimmen ist. Weil aber die Jugendmauser sehr bald nach dem Ausfliegen einsetzt und im hier betrachteten Zeitraum praktisch keine Vögel vor und zu Beginn der Jugendmauser auftreten (Daten der Vögel von 1.3.1.), kann anstelle des Mauserfortschritts die leichter zu bestimmende Mauserintensität (Anteil wachsender Federn) verwendet werden; Vögel ohne wachsende Federn haben die Mauser abgeschlossen.

Nachts ziehende Jungvögel auf dem Col de Bretolet befinden sich nie in starker Kleingefiedermauser (Tab.10, Mauserintensität MI 4-6). Nur wenige (10%) stehen

Tab. 10. Intensität der Kleingefiedermauser von Jungvögeln auf den Stationen Col de Bretolet (1981–82), Grône (1984–85), Verbois (1985) und Bolle di Magadino (1986). Angegeben ist der prozentuale Anteil der Individuen in den Mauserintensitäts-Klassen 0 (keine wachsenden Körperfedern), 1–3 (weniger als die Hälfte wachsend) und 4–6 (mehr als die Hälfte wachsend) bezogen auf die Gesamtzahl der im betreffenden Zeitabschnitt gefangenen Jungvögel (n). In vielen Fällen beziehen sich die Angaben nicht auf eine Dekade, sondern auf einen Abschnitt von 20 Tagen. – *Intensity of body feather moult of juveniles. The percentage of birds with score 0 (almost no body feathers growing), 1–3 (less than half growing) and 4–6 (more than half growing) of all birds (n) in the corresponding period is given.*

Pen- tade	Col de Bretolet Nachtfänge				Col de Bretolet Tagfänge				Grône				Verbois				Bolle di Magadino			
	0	1–3	4–6	(n)	0	1–3	4–6	(n)	0	1–3	4–6	(n)	0	1–3	4–6	(n)	0	1–3	4–6	(n)
43–44																				
45–46	22	78	0	(9)	0	80	20	(5)	36	49	15	(33)	33	27	40	(15)	75	20	5	(20)
47–48									71	21	7	(42)					73	20	8	(40)
49–50	89	11	0	(38)	75	13	13	(16)	83	14	3	(88)	69	19	12	(26)	72	21	6	(47)
51–52	97	3	0	(30)					67	33	0	(43)					80	20	0	(15)
53–54	100	0	0	(29)	81	19	0	(16)	70	30	0	(10)	80	20	0	(15)				
55–56																	93	7	0	(27)
57–58	100	0	0	(14)																
total	90	10	0	(120)	68	24	8	(38)	70	25	5	(224)	63	21	16	(56)	77	18	5	(149)

vor allem zu Beginn der Zugzeit überhaupt noch in Mauser, wobei die Mauserintensität stets gering ist (mit Ausnahme zweier Individuen Mauserintensität 1). Der Zug setzt somit erst nach oder am Ende der Jugendmauser ein.

Demgegenüber stehen von den Jungvögeln der Tagfänge auf Bretolet und der Fänglinge in den Rastgebieten Grône, Verbois und Bolle di Magadino 23–38% in

Mauser, wobei bis zur Pentade 50 Jungvögel in starker Mauser (MI 4–6) vorkommen. (Auffallend ist der geringe Anteil mausernder Vögel in der Bolle di Magadino.) Dies bedeutet, dass manche der gefangenen Jungvögel noch nicht ziehen, weil ihre Mauser nicht beendet ist. Auf allen Stationen steigt mit dem Zugbeginn der Anteil der Jungvögel mit abgeschlossener Mauser sehr stark an (Tab. 10).

Tab. 11. Wie Tab. 10 für die Altvögel. – *As Tab. 10 for adults.*

	Grône				Verbois				Bolle di Magadino			
	0	1–3	4–6	(n)	0	1–3	4–6	(n)	0	1–3	4–6	(n)
43–44												
45–46	31	46	23	(13)	50	38	13	(8)				
47–48	56	11	33	(9)								
49–50	100	0	0	(8)	63	38	0	(8)	50	25	25	(8)
51–52												
53–54									100	0	0	(3)
total	57	23	20	(30)	59	35	6	(17)	58	25	17	(12)

Tab. 12. Mittlere Differenz (D, in mm) der Flügel-länge (Col de Bretolet) bzw. Federlänge (übrige Stationen) zwischen nicht-mausernden und mausernden Jungvögeln nach Ausschaltung des Datumeinflusses auf das Flügelmass (Varianzanalyse mit Kovariable Datum). p = Signifikanz des Effektes der Mauser auf das Flügelmass. $n_{1,2}$ = Anzahl untersuchte nicht-mausernde bzw. mausernde Individuen in der Periode, in der mausernde Vögel auftraten. – *Mean difference (D, in mm) in wing length (Col de Bretolet) or feather length (other stations) between non-moulting and moulting juveniles after adjusting for the influence of date (analysis of variance with covariate date). p = significance of the effect of moult on the wing measurement. $n_{1,2}$ = number of non-moulting and moulting birds respectively during the period of moult.*

Station	D	p	n_1	n_2
Grône	0,54	<0,05	148	61
Bolle di Magadino	0,79	<0,01	114	34
Verbois	1,02	0,14	34	21
Col de Bretolet				
Tag	2,38	<0,001	25	12
Nacht	0,65	0,33	64	12

Von den Altvögeln stehen in Grône, Verbois und in der Bolle di Magadino 41–43 % in Mauser (Tab. 11). Der Gefiederwechsel scheint früher beendet zu sein als bei den Jungvögeln: Der letzte Altvogel mit MI 4–6 wurde in Pentade 48, der letzte mit MI 1–3 in Pentade 50 festgestellt.

Während des eigentlichen Zuges kann somit die Jugendmauser nicht mehr als Zeiger des Stadiums der Jugendentwicklung verwendet werden, da sie meist schon abgeschlossen oder in der Intensität stark zu-

rückgegangen ist. Umgekehrt können jedoch Vögel, die noch (stark) mausern, als noch nicht ziehend oder erst am Anfang des Zuges stehend betrachtet werden. Es ist anzunehmen, dass vor Ende der Mauser lediglich kleinere Bewegungen stattfinden und dass Vögel in Mauser somit aus der weiteren Umgebung des Fangplatzes stammen (vgl. Jenni 1984).

Auf den Rastgebietstationen zeigen mausernde Jungvögel geringere Flügelmasse als solche, die ihre Mauser schon beendet haben (Tab. 12; Einfluss des Datums auf das Flügelmass ausgeschaltet). Dies ist im wesentlichen auf Unterschiede im Flügelmass zwischen Populationen zurückzuführen, da die Schwingen bei der Jugendmauser nicht gewechselt werden und das Längenwachstum sehr bald nach dem Ausfliegen abgeschlossen ist. Nachtfänge vom Col de Bretolet, die kaum noch mausern (Tab. 10), zeigen erwartungsgemäss keinen signifikanten Unterschied zwischen den noch wenig mausernden und den nicht-mausernden Jungvögeln. Mausernde Jungvögel bilden eine Minderheit. Wenn daher nur nicht-mausernde Jungvögel betrachtet werden, so bleiben die in Abb. 8 und 9 dargestellten Änderungen des Flügelmasses mit der Jahreszeit ziemlich genau bestehen.

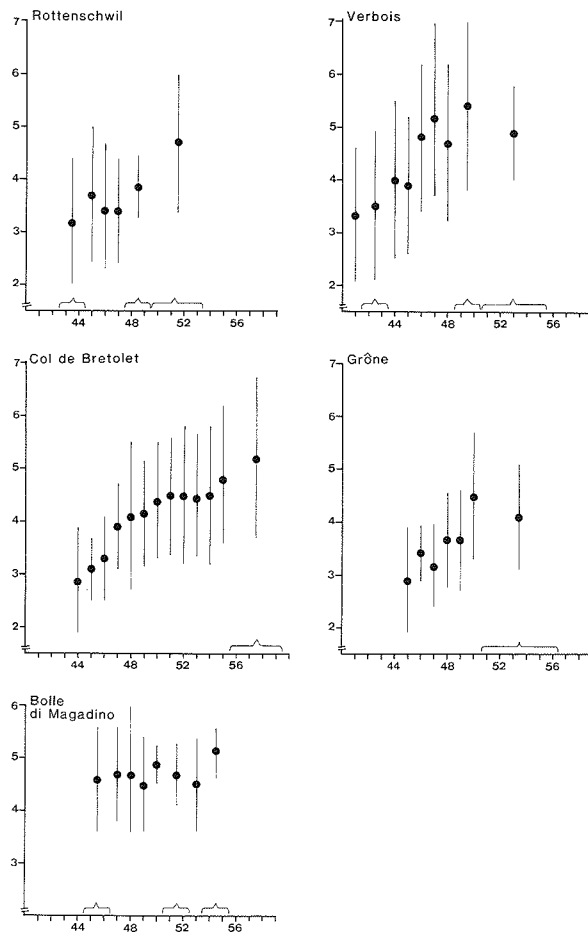
5.2. Pneumatisation des Schädeldachs

Es wurden nur Daten von einem Beringer pro Station verwendet oder von zweien, die die Beurteilung der Pneumatisation oft mit-

Tab. 13. Angaben zur Abhängigkeit der durchschnittlichen Pneumatisationsstadien (nach Abb. 2 transformiert) pro Pentade von der Jahreszeit (Pentaden; lineare Regression). r = Korrelationskoeffizient mit Signifikanz (p), a = Steigung, b = y-Achsenabschnitt, n_1 = Anzahl Mittelwerte, n_2 = Anzahl untersuchte Vögel. – *Least square regression of mean skull ossification scores per 5-day period (transformed according to fig. 2) on date. r = correlation coefficient with significance (p), a = slope, b = intercept, n_1 = number of means, n_2 = number of birds.*

	r	p	a	b	n_1	n_2
Rottenschwil	0,89	<0,05	0,169	–4,21	6	97
Verbois	0,83	<0,01	0,169	–3,41	9	191
Col de Bretolet	0,95	<0,001	0,157	–3,72	13	677
Grône	0,80	<0,05	0,148	–3,49	7	209
Bolle di Magadino	0,49	n. s.	0,035	3,00	8	216

Abb. 10. Mittelwerte der (nach Abb. 2 transformierten) Pneumatisationsstadien (Ordinate) pro Pentade mit Standardabweichung (mindestens 10 Werte). Werte, die wegen zu geringer Anzahl über mehrere Pentaden zusammengefasst wurden, sind mit Klammern über der x-Achse bezeichnet. Statistische Angaben s. Tab. 13. – *Mean skull ossification scores (transformed after fig. 2) per 5-day period with standard deviation (at least 10 values). With less than 10 values means for more than one 5-day period are calculated (brackets above x-axis). Statistical data see Tab. 13.*



einander verglichen haben. Unterschiede zwischen Beringern in der Zuordnung der Pneumatisationsstadien sind daher ausgeschlossen. Die absoluten Pneumatisationsstadien können aber zwischen den Stationen nur sehr bedingt miteinander verglichen werden. Alle Pneumatisationsstadien wurden nach Abb. 2 transformiert, damit sie einen zeitlich linearen Ablauf wiedergeben.

Wie schon Winkler (1979) gezeigt hat, nimmt die Pneumatisation im allgemeinen mit der Zugzeit zu (Abb. 10, Tab. 13). Auf den verschiedenen Stationen geschieht dies jedoch in unterschiedlicher Weise: Bei Rot-

tenschwil und Verbois ist die grösste Steigung (Tab. 13) und insgesamt ein Ansteigen um 2 Pneumatisationsstadien über die Zugzeit zu verzeichnen (Abb. 10). In den steilsten Abschnitten wird die Pneumatisationsrate der individuellen Entwicklung (s. Abb. 2) erreicht, d.h. es treten Jungvögel ähnlichen Schlüpfdatums auf. Im Gegensatz dazu bleibt in der Bolle di Magadino die Pneumatisation über die Zugzeit konstant, d.h. mit der Saison ziehen zunehmend später geschlüpfte Jungvögel durch, die zum Zeitpunkt des Durchzuges etwa dasselbe Lebensalter aufweisen. Bei genauerer Betrachtung sieht man, dass – vor

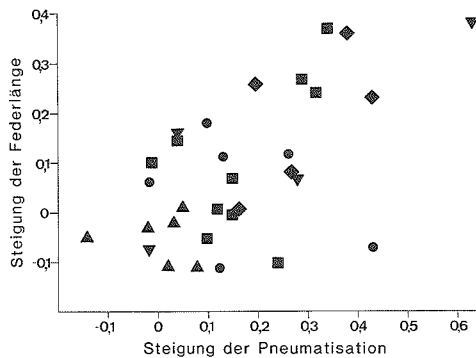


Abb. 11. Beziehung zwischen der jahreszeitlichen Steigung der Pneumatisation und der jahreszeitlichen Steigung der Federlänge. Die Steigungen wurden als gleitendes Mittel über drei Differenzen zwischen aufeinanderfolgenden Pentadenmittelwerten ($n > 10$) der Federlänge bzw. Pneumatisationsstadien berechnet. Im Falle des Col de Bretolet wurde die Flügelänge verwendet und die Steigungen auf Steigungen der Federlänge umgerechnet (Faktor 0,748, s. Kap. 1.). ▲ = Bolle di Magadino, ■ = Col de Bretolet, ● = Grône, ▼ = Rottenschwil, ◆ = Verbois. – Slope of seasonal increase in skull ossification (x-axis) against slope of seasonal increase in feather length (y-axis). The slopes are running means of three successive differences in 5-day period means ($n > 10$) of feather length and skull ossification score respectively. For Col de Bretolet, wing length was taken and the slopes transformed for feather length (factor 0,748, see 1.1.).

allein bei den Stationen mit einer grossen jahreszeitlichen Pneumatisationszunahme – im zweiten Abschnitt der Zugzeit die Steigung geringer ist als zu Beginn der Zugzeit. Dies findet seine Parallele in der saisonalen Abhängigkeit der Federlänge (vgl. Abb. 8, 9). Wird die Steigung der jahreszeitlichen Änderung in der Federlänge (auf Col de Bretolet Flügelänge) gegen die entsprechende Steigung der jahreszeitlichen Pneumatisationszunahme aufgetragen (Abb. 11), so zeigt sich in der Tat, dass sich beide Masse in ähnlicher Weise mit der Jahreszeit ändern: Einer starken jahreszeitlichen Zunahme in der Pneumatisation entspricht eine starke Zunahme des Flügelmasses. Dabei bleiben bei der Station Bolle di Magadino und weniger ausgeprägt auch bei Grône die Steigungen der Federlänge und

der Pneumatisation insgesamt gering (Abb. 11); der Zusammenhang ist für diese beiden Stationen deutlich nicht signifikant (Korrelationskoeffizient $r = -0,13$ bzw. $-0,35$, je $n = 6$). Die restlichen drei Stationen zeigen einen positiven Trend (Rottenschwil $r = 0,60$, $n = 4$; Verbois $r = 0,62$, $n = 5$; Col de Bretolet $r = 0,53$, $n = 10$), der wegen der geringen Anzahl der verfügbaren Pentaden jedoch für keine Station signifikant wird.

Es soll nun noch untersucht werden, ob sich langflügelige Vögel von kurzflügeligen in ihrer Pneumatisation unterscheiden. Dazu werden die Differenzen zwischen den Pneumatisationsstadien und ihrem entsprechenden Mittelwert (Abweichungen, Residuen) verwendet. Es wurde überprüft, ob neben dem Flügelmass die Untersuchungs-jahre und auf dem Col de Bretolet die Gruppen Tag- und Nachtfänge mit und ohne Nebel diese Residuen beeinflussen (Varianzanalyse mit Federlänge bzw. Flügelänge als Kovariable). Bei den Stationen Col de Bretolet und Verbois, die durch eine Änderung in der jahreszeitlichen Flügelmasszunahme gekennzeichnet sind (Abb. 8, 9), wurden zwei Zugabschnitte unterschieden.

Ein Einfluss der Jahre konnte an den Stationen Rottenschwil, Bolle di Magadino, Verbois und Col de Bretolet untersucht werden; er wird in keinem Fall signifikant. Deshalb konnten die Jahre zusammengefasst werden. Die Abweichungen der Pneumatisation werden in Rottenschwil nicht durch die Federlänge beeinflusst. In Grône und Bolle di Magadino sowie in Verbois im zweiten Zugabschnitt dagegen besteht eine signifikante Abhängigkeit der Residuen von der Federlänge (Tab. 14). Auf dem Col de Bretolet besteht (im zweiten Zugabschnitt) sowohl eine Abhängigkeit der Residuen von der Flügelänge als auch ein Unterschied zwischen Tagfängen, Nachtfängen im Nebel und ohne Nebel: Nachtfänge im Nebel und grossflügelige Vögel weisen die am weitesten fortgeschrittene Pneumatisation auf.

Tab. 14. Abhängigkeit der Residuen der Pneumatisation von der Federlänge (lineare Regression): a = Steigung, p_a = Signifikanz. Col de Bretolet: Unterschiede in den Residuen zwischen Nachtfängen im Nebel und Tagfängen (D_1) sowie zwischen Nachtfängen im Nebel und ohne Nebel (D_2) (p_D = Signifikanz) unter Ausschaltung des Einflusses der Flügellänge, deren Steigung unter a angegeben ist (Varianzanalyse mit der Flügellänge als Kovariate). Bei den Stationen Verbois und Col de Bretolet sind zudem zwei Zugabschnitte unterschieden (s. Abb. 8, 9). – *Dependence of the residuals of the skull ossification score to its mean upon feather length (least square regression): a = slope, p_a = significance. Col de Bretolet: Differences in residuals between night captures in foggy nights and day captures (D_1) as well as between night captures with and without fog (D_2) (p_D = significance) after adjusting for wing length, whose slope is indicated as (a) (analysis of variance with covariate wing length). For Verbois and Col de Bretolet the same analysis is indicated for two periods of the migration season (see fig. 8 and 9).*

		n	a	p_a	D_1	D_2	p_D
Rottenschwil		95	0,058	0,38			
Verbois	gesamt	189	0,181	<0,001			
	bis Pentade 46	104	0,045	0,55			
	ab Pentade 47	85	0,303	<0,001			
Grône		209	0,144	<0,001			
Bolle di Magadino		215	0,110	0,01			
Col de Bretolet	gesamt	656	0,082	<0,001	0,25	0,44	<0,001
	bis Pentade 48	108	0,037	0,54	0,17	0,27	0,55
	ab Pentade 49	548	0,093	<0,001	0,29	0,48	<0,001

6. Diskussion

Die auf dem vergleichsweise kleinen Raum der Schweiz gesammelten Daten zeigen, dass der Durchzug der Gartengrasmücke von Ort zu Ort beträchtliche Unterschiede aufweisen kann. Die geographische Lage der Stationen kann wie folgt charakterisiert werden (vgl. Abb. 1): Die Stationen Niederholz, Ägelsee und Rottenschwil liegen im östlichen, La Corbière, Marin, Verbois und Versoix im westlichen Mittelland. Wie Radarstudien ergeben haben, wird der nächtliche Vogelzug im Trichter des Mittellandes zwischen Jura und Alpen in gewissem Umfang kanalisiert (Baumgartner & Bruderer 1985). Der Alpenpass Col de Bretolet (1923 m ü.M.) liegt in der südwestlichen Fortsetzung der Kämme der Berner Alpen und am Ende des nach SW gerichteten Val d'Illiez. Diesen Pass dürften vor allem Vögel überfliegen, die relativ nahe am Gebirge den Alpen entlang ziehen (Bruderer & Winkler 1976); direkte Alpenüberquerer mit südlichen Richtungen dürften selten sein. Die Station Grône befindet sich im inneralpinen Bereich des Rhonetales. Vögel, die hier auftreten,

stammen entweder aus der Brutpopulation der Umgebung oder haben die Berner bzw. Innerschweizer Alpen (tiefste Pässe über 2000 m ü.M.) überquert, da der Weg das Rhonetal hinauf der Zugrichtung entgegengesetzt ist. Die Station Bolle di Magadino liegt in den südlichen Voralpen. Vögel, die hier landen, haben ebenfalls die Alpen überquert; dem südlichen Alpenrand folgende Vögel würden südlich der Bolle di Magadino oder über die 2000 m hohen Südalpen ziehen.

Im folgenden wird zuerst der Durchzug der Jung- und Altvögel, der geographischen Populationen und der unterschiedlich alten Jungvögel besprochen, dann wird auf die örtlichen Unterschiede des Durchzuges und auf den Zugablauf eingegangen.

6.1. Jung- und Altvögel

Die Zugzeit der Altvögel ist in der Schweiz auf die ersten zwei Drittel der Zugzeit der Jungvögel komprimiert. Altvögel ziehen somit im Durchschnitt früher als Jungvögel, was auch mit einer früher beendeten Mauser einhergeht. Dennoch scheinen die ersten Altvögel nicht vor den ersten Jung-

vögeln zu ziehen (Abb. 3: Nachtfänge auf dem Col de Bretolet).

Bei den Altvögeln ist der Durchzug nach Populationen zeitlich stark gestaffelt (Abb. 9, Tab. 5), während bei den Jungvögeln der zweiten Zughälfte offenbar ein Gemisch aus verschiedenen Populationen (s. 6.2.) durchzieht. Dies deutet darauf hin, dass die Altvögel eine geringere Variation des Zugbeginns innerhalb einer geographischen Population aufweisen als die Jungvögel (vgl. Abb. 8, 9).

Der Adultanteil der Nachtfänge ist gegenüber Rastgebietfängen deutlich erhöht (Tab. 3). Eine Erklärungsmöglichkeit ist, dass die Verweildauer der Altvögel in den Rastgebieten kürzer ist. Damit würden Altvögel schneller ziehen als Jungvögel. Dies würde auch erklären, weshalb der Unterschied im Durchzugsgipfel zwischen Alt- und Jungvögeln der Nachtfänge auf dem Col de Bretolet grösser ist als bei den Fängen in den Rastgebieten. Leider kann die Verweildauer der Altvögel nicht abgeschätzt werden, da aus allen Rastgebieten nur 12 Kontrollfänge von Altvögeln vorliegen.

6.2. Geographische Populationen

Im folgenden gehen wir von einer kinalen (graduellen) Zunahme der Flügellänge gegen N bzw. E aus (Niethammer 1937, Johansen 1954, Vaurie 1954, Mayaud 1961, Klein et al. 1973, Berthold et al. 1974): Über das Verbreitungsgebiet der Gartengrasmücke von der Schweiz (46°N) bis an die nördliche Arealgrenze (66°N) ist mit einem Unterschied in der Flügellänge von etwa 3,5–4 mm zu rechnen.

Die grösste Zunahme in der Flügellänge über die Zugzeit weisen mit etwa 3 mm die Altvögel auf dem Col de Bretolet auf (Abb. 9). Dies bestätigt die Vermutung eines stark nach Populationen gestaffelten Durchzuges bei den Altvögeln und lässt darauf schliessen, dass praktisch das gesamte Populationsspektrum bis zur nördlichen Arealgrenze durchzieht.

Bei den Jungvögeln aller Stationen ist die

Zunahme im Flügelmass über die Zugzeit geringer. Zumindest zu gewissen Zeiten ist also hier mit einem gleichzeitig ziehenden Gemisch verschiedener Populationen zu rechnen, zumal die Varianz der Flügellänge zu Beginn der Zugzeit etwas zunimmt (Abb. 9, Jungvögel Nachtfänge). Das mittlere Flügelmass zu einer bestimmten Zeit wird somit durch die verschiedenen Anteile der durchziehenden Populationen bestimmt.

Mittelland und Westschweiz: Sowohl Ringfunde wie Flügelmasse zeigen, dass im Mittelland und auf dem Col de Bretolet zu Beginn der Zugzeit südliche Populationen (Schweiz und südliches Mitteleuropa) durchziehen und nördliche erst in der zweiten Hälfte der Zugzeit auftreten. Gemäss den Ringfunden ziehen nördlich des 53. Breitengrads beheimatete Populationen zur Hauptsache nach dem 1. September (49. Pentade) durch das Mittelland (Abb. 5); zu dieser Zeit sind mit Ringfunden kaum mehr südliche Vögel nachzuweisen. Dies wird durch die Kontrollfänge Schweizer Brutvögel bestätigt (vgl. auch Bezzel 1963), wobei Jungvögel bis mindestens Mitte September (Abb. 7) in der Schweiz bleiben können; ein Nachweis eines etwa am 26. 8. in Verbois flügge gewordenen Jungvogels gelang sogar noch am 5. 10. (Turrian 1986a).

Aber auch innerhalb des Mittellandes scheinen gewisse Unterschiede in den Anteilen der Populationen zu bestehen: Im östlichen Mittelland (Rottenschwil) ist bei den Jungvögeln nur eine geringe Zunahme des Flügelmasses zu verzeichnen (bei den Altvögeln keine Zunahme); dies scheint auch für die Vögel der Mettnau zu gelten (Klein et al. 1973), auch wenn man berücksichtigt, dass in jener Arbeit Alt- und Jungvögel nicht unterschieden sind und Altvögel mit ihren längeren Flügeln vor allem zu Beginn der Zugzeit auftreten. Da das Zugmuster von Rottenschwil einen beträchtlichen Anteil umherstreifender Brutvögel nahelegt, muss angenommen werden, dass im östlichen Mittelland kein starker Durchzug nördlicher Populationen stattfindet.

Dies wird wiederum durch die Ringfunde bestätigt: Im Raum Bodensee wurden vor allem Vögel aus dem nordöstlichen Alpenvorland und Böhmen nachgewiesen, während Ringfunde aus dem Ostseeraum selten vorkommen.

In der Westschweiz und auf dem Col de Bretolet ist bei den Jungvögeln zu Beginn der Zugzeit ein zunehmendes, in der zweiten Hälfte der Zugzeit meist ein gleichbleibendes durchschnittliches Flügelmass zu verzeichnen. Dies bedeutet, dass zuerst Brutvögel der Umgebung sowie südliche Populationen auftreten und ab Ende August/Anfang September (siehe Ringfunde) ein Populationsgemisch (vgl. die erhöhte Streuung der Flügelänge der Nachtfänge) mit einem bedeutenden Anteil nördlicher Populationen durchzieht. Ein geringes bzw. fehlendes Auftreten der Brutvögel der Umgebung (Abb. 3: Marin und Col de Bretolet) ergibt ein geringeres Ansteigen des Flügelmasses im Vergleich zu Stationen mit günstigen Biotopen (La Corbière, Versoix und Verbois) mit einer grossen Zahl von vor dem Zug umherstreifenden Vögeln (Abb. 8, 9).

Alpen: Am südlichen Alpenrand (Bolle di Magadino) und in den Alpen selber (Grône) ist bei Jung- und Altvögeln eine gleichbleibende, hohe durchschnittliche Federlänge zu verzeichnen. Dass Brutvögel in den Alpen einen längeren Flügel besitzen als die übrigen Schweizer Brutvögel ist unwahrscheinlich, da mausernde (noch nicht ziehende) Jungvögel von Grône und der Bolle di Magadino signifikant kürzere Flügel besitzen als potentiell ziehende, nicht mausernde (Tab. 12). Da ferner gemäss den Durchzugsmustern die Zahl von nach der Brutzeit im weiteren Brutgebiet umherstreifenden Vögel in Grône und in der Bolle di Magadino (Abb. 3) und vor allem in der Bolle di Magadino auch der Anteil mausernder Vögel gering ist, muss aus der über die ganze Zugzeit gleichbleibend hohen Federlänge geschlossen werden, dass auf diesen beiden Stationen zum Grossteil Vögel nördlicher Populationen auftreten. Die im Vergleich zu allen anderen Rast-

gebieten sehr grossen Federlängen in der Bolle di Magadino stützen diesen Befund. Für dieses Bild können drei sich nicht ausschliessende Erklärungen angeführt werden:

Die Ringfunde zeigen, dass nördliche Populationen mit südlicheren Richtungen ziehen (Abb. 4 und 6, Zink 1973). Wie an anderen Arten nachgewiesen, treten solche Vögel vermehrt in den Alpen auf (Jenni, im Druck). Man kann deshalb annehmen, dass nördliche Populationen vermehrt die Alpen überqueren und in den inneralpinen und südlich der Alpen gelegenen Rastgebieten auftreten. Die Fänge aus dem aktiven Nachtzug auf Col de Bretolet legen nahe, dass Durchzügler nördlicher Populationen höher fliegen als weiter südlich beheimatete. Insbesondere das vermehrte Auftreten langflügler Individuen in Nebelnächten deuten wir in diesem Sinne (vgl. Kap. 4.). Innerhalb der Nebelfänge werden ferner bei Gegenwind, bei dem die Vögel tiefer ziehen (Liechti & Bruderer 1986), langflüglere Vögel gefangen als bei Rückenwind, was wiederum darauf hinweist, dass nördliche Vögel höher fliegen. Es scheint somit, dass nördliche Vögel höher fliegend und mit südlicherem Kurs die Alpen überqueren, während südliche Populationen mit westlicherem Kurs den Alpen entlang fliegen, wie das auch für andere Nachtzieherarten wahrscheinlich ist (Bruderer & Jenni, im Druck).

Eine zweite Erklärungsmöglichkeit ergibt sich aus der kinal nach E zunehmenden Flügelänge. Die beiden Stationen Grône und Bolle di Magadino liegen am weitesten östlich einer NE-SW-Zugachse. Somit wären auf diesen beiden Stationen grössere Vögel zu erwarten als im Mittelland. Dem entsprächen die noch grösseren Federlängen (durchschnittlich 60,5 mm, $n = 203$) zur Herbstzugzeit in der östlichen Poebene bei Campotto (F. Spina briefl.). Die Grössenzunahme der Brutpopulationen nach E müsste jedoch beträchtlich sein, um sich schon auf einer Distanz von nur rund 150 km vom Mittelland zur Bolle di Magadino bzw. 460 km vom Mittelland zu

Campotto (senkrecht zur Zugachse gemessen) auszuwirken, was unwahrscheinlich ist. Doch könnten die grossen Flügelmasse in der Poebene ebenfalls durch den Einfluss der Alpen mitbedingt sein, wenn östliche Populationen analog zur Situation im Mittelland südöstlich der Alpen in den Trichter der Poebene einfliegen.

Eine dritte Erklärungsmöglichkeit bietet der Befund von Klein et al. (1973), dass östliche Populationen früher ziehen als westliche auf gleichem Breitengrad. Ferner nehmen diese Autoren aufgrund der über die Zugzeit gleichbleibenden bzw. abnehmenden Flügellängen südlich der Alpen an, dass die nördlichen Populationen die südlichen dank höherer Zuggeschwindigkeit ein- bzw. überholen. Somit dürften die etwas längerflügeligen östlichen Vögel früher als im Westen, d.h. mit oder sogar vor den südlichen Populationen in den Alpen eintreffen und so eine über die Zugzeit konstante oder abnehmende Federlänge bewirken. Diese Vermutung beruht auf zwei nicht signifikanten und einer signifikanten Abnahme der Flügellänge auf den Stationen La Tour du Valat, Beauduc und Ile d'Ouessant. Dabei sind jedoch Alt- und Jungvögel nicht unterschieden. Altvögel, die vor allem in der ersten Hälfte der Zugzeit und wahrscheinlich schneller als Jungvögel ziehen (vgl. 6.1.) und einen längeren Flügel besitzen, könnten deshalb gerade südlich der Alpen eine ansteigende oder konstante Flügellänge der Jungvögel maskieren. Dennoch scheint sich in Campotto an 203 Jungvögeln einer Herbstzugperiode eine abnehmende Federlänge zu bestätigen (F. Spina briefl.).

Keine der aufgeführten Erklärungsmöglichkeiten allein kann das beobachtete Muster befriedigend erklären. Wahrscheinlich ist, dass der Einfluss der Alpen die Ausprägung der nach NE kinal zunehmenden Flügellänge auf dem Zug beträchtlich verstärkt, indem nördliche bzw. östliche Populationen die Alpen eher überqueren und im Trichter der Poebene, wo Brutvögel weitgehend fehlen, konzentriert werden. Ob nördliche Populationen die südlichen im

Bereich der Alpen ein- oder überholen, müssen weitere Untersuchungen im Mittelmeerraum zeigen. Immerhin spricht dafür, dass der Durchzug offenbar nördlicher bzw. östlicher Vögel in der Bolle di Magadino und in Campotto (Spina et al. 1985) etwa zur selben Zeit erfolgt wie der Durchzug im Mittelland und dass eine höhere Zuggeschwindigkeit nördlicher Vögel aus verschiedenen Gründen denkbar ist (6.5.).

6.3. Jugendentwicklung

Die Zeitspanne, in der stark mausernde Gartengrasmücken angetroffen werden, überlappt zur Hälfte, für schwach mausernde sogar fast ganz mit der Zugzeit. Da die Mauser endogen programmiert abläuft und der Zug erst am Ende der Mauser mit geringer Mauserintensität begonnen wird, ist zu erwarten, dass das Schlüpfdatum einen grossen Einfluss auf den Zugbeginn des Individuums hat.

Im folgenden sollen die Ergebnisse der Pneumatisation unter der in 1.3. begründeten Annahme interpretiert werden, dass die Pneumatisation bei allen Individuen ungefähr gleich schnell fortschreitet. Bei der Beurteilung der Abb. 10 und 11 ist zu berücksichtigen, dass die Pneumatisationsgeschwindigkeit eines Individuums wesentlich grösser ist (Abb. 2) als die saisonale Zunahme der Pneumatisation auf den Fangstationen (Tab. 13): Auf den Stationen beträgt die saisonale Zunahme über die gesamte Zugzeit 0,04–0,17 Stadien/Pentade (Tab. 13) und erreicht nur in den steilsten Abschnitten (Abb. 11) die Zunahmerate der individuellen Entwicklung von 0,46 Stadien/Pentade (Abb. 2).

Im ersten Zugabschnitt auf den Stationen der Westschweiz – mit einer starken Zunahme sowohl der Pneumatisation als auch des Flügelmasses – ziehen somit die Populationen gestaffelt durch; das Lebensalter der jeweils durchziehenden Vögel nimmt ziemlich genau mit dem Kalender zu, d.h. es ziehen Jungvögel etwa ähnlichen (nur geringfügig späteren) Schlüpfdatums durch. Ein Zusammenhang zwischen dem

Flügelmass und den Abweichungen der Pneumatisation von ihrem Mittelwert besteht nicht (Tab.14), d.h. individuelle Altersunterschiede unter den Jungvögeln zu einem gewissen Durchzugszeitpunkt gehen nicht auf unterschiedliche Herkunft zurück; dies ist auch nicht zu erwarten, wenn ein streng gestaffelter Durchzug der Populationen besteht.

Eine schwache bzw. keine Zunahme in der Pneumatisation und im Flügelmass wurde in der zweiten Zughälfte auf den Westschweizer Stationen sowie während der ganzen Zugzeit in Grône und in der Bolle di Magadino festgestellt. Nach unseren Annahmen zieht somit ein Populationsgemisch durch, dessen Lebensalter zu jedem Zeitpunkt des Durchzuges durch die Schweiz etwa gleich ist. Dies bedeutet, dass mit fortschreitender Zugzeit zunehmend später geschlüpfte Vögel durchziehen. Jetzt weisen aber die zu einer bestimmten Zeit in der Pneumatisation weiter fortgeschrittenen Vögel ein längeres Flügelmass auf als ihre jüngeren Mitzieher (Tab.14), d.h. sie dürften von nördlicheren Populationen stammen.

Damit würden mit Beginn der Zugzeit etwa zur selben Zeit geschlüpfte Jungvögel nach Populationen gestaffelt in rascher Folge durchziehen; sie entstammen wahrscheinlich den frühen Bruten der jeweiligen Population. Mit den nördlichen Populationen in der zweiten Zughälfte erscheinen auch die spät geschlüpfen Jungvögel südlicher Populationen, was ein Populationsgemisch ergibt. Im zweiten Zugabschnitt differieren die Populationen in ihrem Durchzugszeitpunkt kaum mehr, der Durchzug scheint jetzt gestaffelt nach Lebensalter zu erfolgen.

Da die individuelle Pneumatisationsgeschwindigkeit – im Vergleich zur fast konstant bleibenden Pneumatisation während der zweiten Hälfte des Durchzuges – sehr steil verläuft, gelten diese Überlegungen in groben Zügen immer noch, auch wenn nördliche bzw. spät geschlüpfte Vögel etwas schneller pneumatisieren sollten als südliche (s. 1.3.). Lediglich die Tatsache,

dass nördliche Vögel gegenüber südlichen in der Pneumatisation weiter fortgeschritten sind (Tab.14), könnte auch damit erklärt werden, dass nördliche Jungvögel schneller pneumatisieren als südliche.

Auf der Station Rottenschwil ist trotz geringer Federlängenzunahme kein Zusammenhang zwischen den Residuen der Pneumatisation und der Federlänge zu verzeichnen (Tab.14). Wenn, wie diskutiert, in Rottenschwil nur wenige nördliche Vögel durchziehen, so ist aber eine solche Abhängigkeit auch nicht zu erwarten. Auf dem Col de Bretolet zeichnen sich zudem die nächtlichen Nebelfänge durch einen höheren Pneumatisationsgrad aus, was im Lichte des vorausgegangenen plausibel erscheint, wenn nördliche Vögel höher ziehen.

6.4. Durchzugsmuster

Abb.3 zeigt, dass das Durchzugsmuster auch nahe beieinander liegender Stationen unterschiedlich aussehen kann (vgl. Högstedt & Persson 1982, Gwinner et al. 1972). Drei örtliche Gegebenheiten scheinen dafür besonders wichtig zu sein: (1) Die Grösse der Brutpopulation in der Umgebung, (2) die Eignung des Untersuchungsortes im Herbst für die Gartengrasmücke und (3) die geographische Lage des Untersuchungsortes bzw. die Anteile der durchziehenden Populationen.

Die Grösse der Brutpopulation der Umgebung zusammen mit der Eignung des Fangbiotopes bestimmt, wie gross der Anteil der nachbrutzeitlich umherstreifenden Vögel am Durchzugsmuster ist (vgl. 2.1.). Wie für zahlreiche Arten vergleichend gezeigt wurde (Jenni 1984), kann gerade bei einer früh ziehenden Art das Auftreten von nachbrutzeitlich umherstreifenden Vögeln, die noch nicht ziehen und meist noch in der Mauser stehen, einen grossen Einfluss auf die Form des Durchzugsmusters haben. Dies besonders, wenn der eigentliche Durchzug im Vergleich zum nachbrutzeitlichen Auftreten sehr gering ist. Dies scheint im Mischwald des Niederholzes der Fall zu

sein, wo die Gartengrasmücke regelmässig brütet, aber zur Herbstzugzeit kaum mehr auftritt. Es bleibt zu prüfen, ob die Gartengrasmücke Wälder zur Zugzeit meidet, oder ob andere Eigenschaften des Fangplatzes Niederholz eine Rolle spielen.

Zur eigentlichen Zugzeit scheint die geographische Lage die Zusammensetzung der Populationen zu beeinflussen, was für grössere Gebiete (z.B. Europa) einleuchtet, für das kleine Gebiet der Schweiz aber erstaunt. Der eigentliche Durchzugsgipfel auf Stationen mit einem grossen Anteil nördlicher Populationen könnte deshalb tatsächlich später liegen als auf Stationen mit einem geringen Durchzug nördlicher Vögel. Obwohl zu einer gesicherten Beurteilung langjährige Durchzugsmuster durchgehend betriebener Stationen nötig sind, seien folgende Zusammenhänge angeführt (Abb.3): In Rottenschwil, wo nach den bisherigen Erkenntnissen am wenigsten nördliche Vögel durchziehen sollten, liegt der Höhepunkt des Auftretens deutlich in der 45./46. Pentade, der angedeutete Nebengipfel in der 49. Pentade fällt kaum auf. Im Westschweizer Mittelland (Verbois, Versoix, Marin), mit einem höheren Anteil an nördlichen Vögeln, ist ein deutlicher Nebengipfel in der 48. Pentade, in Marin (keine umherstreifenden Vögel, s. 2.1.) ein Gipfel in der 49. Pentade zu erkennen. Die alpenbeeinflussten Stationen Bretolet, Bolle di Magadino und Grône mit dem höchsten Anteil an nördlichen Vögeln zeigen den Durchzugsgipfel am spätesten (48./49. bis 50./52. Pentade).

6.5. Zugablauf

Abschliessend wird versucht, den Zug der Gartengrasmücke im Bereich der Schweiz unter Einbezug von Literaturdaten aus dem Freiland und dem Labor zu beschreiben. Da die Freilanduntersuchungen Alt- und Jungvögel nicht unterscheiden und Laboraten nur von Jungvögeln vorliegen, müssen wir uns auf Jungvögel beschränken.

In Abb. 12 sind die wichtigsten Vorgänge in der Zeit zwischen Legebeginn und

Herbstzug für südwestdeutsche-schweizerische (= südliche Populationen) sowie (süd-) finnische (= nördliche Populationen) Gartengrasmücken zusammengetragen. Ausgehend vom Legebeginn kann ungefähr das jahreszeitliche Verteilungsmuster des Mauserabschlusses errechnet werden. Danach beenden frühe (Mitte Mai) Bruten der südlichen Populationen ihre Mauser Ende Juli/Anfang August, was gut mit dem im Freiland beobachteten Zugbeginn in der Schweiz übereinstimmt. Im Norden liegt die Brutzeit rund einen Monat später (Bairlein et al. 1980). Durch einen geringfügig früheren Mauserbeginn und eine kürzere Mauserdauer liegt der Mauserabschluss früher Bruten (Anfang Juni) nur 12 Tage später als der Mauserabschluss früher Bruten südlicher Populationen (Berthold et al. 1974); der Zugbeginn im Freiland im Norden stimmt damit wiederum gut überein. Der Durchzug nördlicher Populationen durch die Schweiz wird anhand des Flügelmasses ab Anfang September spürbar. Damit würden die frühesten finnischen Vögel rund 20 Tage für die rund 1800 km bis in die Schweiz benötigen (etwa 90 km pro Tag). Klein et al. (1973) erhielten aufgrund von Ringfunden eine Minimalgeschwindigkeit von 76 km/Tag.

Nordische Populationen beginnen ihren Zug somit im Alter von etwa 65 Tagen, südliche im Alter von etwa 75 Tagen. Südliche Populationen haben am Ende der Mauser (Mauserintensität 1) ein Pneumatisationsstadium (transformiertes Stadium) von 3,7 erreicht ($n = 46$, Abb. 12, Dreieck 6). Der Zugbeginn (Abb. 12, Dreieck 4) erfolgt wenige Tage später. Wenn nordische Populationen mit derselben Geschwindigkeit pneumatisieren, so würden sie mit einem Pneumatisationsstadium von knapp 3 den Zug beginnen und 20 Tage später in der Schweiz mit einem Stadium von knapp 5 durchziehen (Abb. 12, Dreieck 6), was den gefundenen Werten entspricht. Der Altersunterschied zwischen nördlichen und südlichen Populationen beim Durchzug durch die Schweiz wird auch durch die im Vergleich zum Mittelwert höheren Pneu-

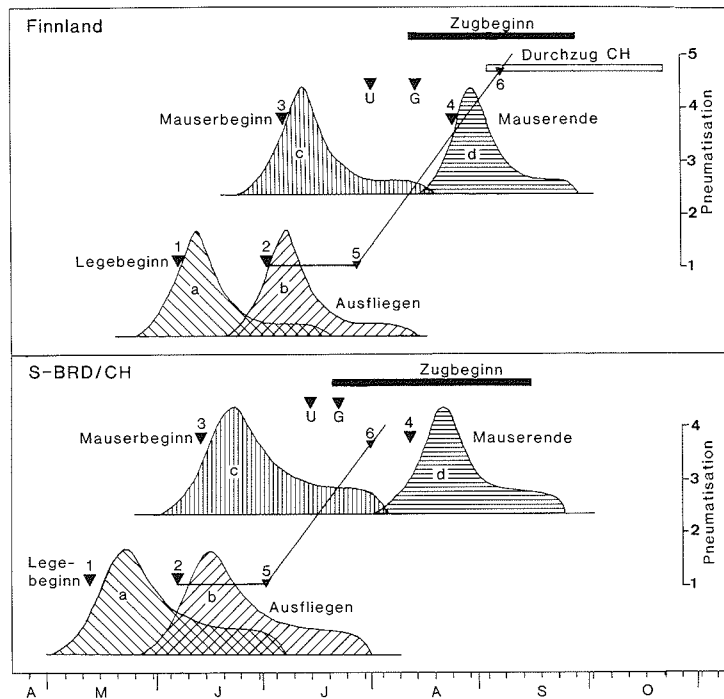


Abb. 12. Wichtige Ereignisse im Leben junger finnischer (oben) und südwestdeutscher-schweizerischer (unten) Gartengrasmücken nach Felddaten und Laboruntersuchungen. (a) Phänologie des Legebeginns (a) der beiden Populationen nach Felddaten (aus Bairlein et al. 1980, umgezeichnet); (b) die daraus berechnete jahreszeitliche Verteilung des Ausfliegetermins (Brutdauer 13 Tage, Nestlingszeit 11 Tage; Glutz 1962, Bairlein et al. 1980); (c) davon abgeleitet die jahreszeitliche Verteilung des Mauserbeginns der Population (nach Labordaten, Berthold et al. 1974); (d) davon ausgehend die Verteilung des Mauserendes (nach Labordaten: Mauserdauer für frühe bzw. späte Bruten der südlichen Vögel 60 bzw. 50 Tage, für frühe bzw. späte Bruten finnischer Vögel 50 bzw. 40 Tage; Berthold et al. 1974, z.T. von uns angenommene Werte). Jahreszeitliche Spanne des Zugbeginns (Felddaten Mettnau) für die südwestdeutsche Population nach dieser Arbeit, für die finnische Population nach den Durchzugsmustern finnischer Stationen in Klein et al. (1973); es wurde darauf verzichtet, eine Verteilung darzustellen, da gesicherte Angaben fehlen (s. aber Abb. 7). Für die finnische Population ist der nach dieser Arbeit ermittelte Durchzug durch die Schweiz dargestellt. Für jede Population wurde der Termin der jeweiligen Ereignisse für je ein Individuum eingetragen (Dreiecke): Legebeginn (1), Ausfliegedatum (2), Mauserbeginn (3) und -ende (4) sowie der Beginn der nächtlichen Zugunruhe (U) und des Anstiegs des Körpergewichts (G) im Labor (nach Berthold et al. 1974). Die wahrscheinliche Entwicklung der Pneumatisation (Linie) für diese beiden Individuen wurde wie folgt eingezeichnet: Nach dem Ausfliegen bleibt die Pneumatisation etwa 25 Tage auf Stadium 1 (kleines Dreieck (5), Daten nach Gefangenschaftsvögeln) und steigt dann an (Steigung nach 1.3.2.). Die Pneumatisation von am Ende der Mauser stehenden schweizerischen Vögeln beträgt 3,7, die Pneumatisation nördlicher Populationen beim Durchzug durch die Schweiz ca. 4,5–5 (5.2.) (mit kleinen Dreiecken (6) markiert). Interpretation s. Text. – *Important events in the life of juvenile Finnish (top) and south-west German/Swiss (bottom) Garden Warblers according to field and laboratory studies. Phenology of laying (a) (field data, Bairlein et al. 1980, modified), of fledging (b) (derived after a), of start (c) and end of juvenile moult (d) (laboratory data, Berthold et al. 1974, partly assumed data). Start of migration (black bar) (field data from Lake Constance and from Finland, Klein et al. 1973). Migration of the Finnish population through Switzerland (white bar) (field data, this study). For each population the events are marked for an individual: Laying (1), fledging (2), start (3) and end of moult (4) as well as start of migration restlessness (U) and increase in body weight (G) (laboratory studies, Berthold et al. 1974). Probable development of skull ossification: After fledging, skull ossification stays at score 1 for about 25 days (5) (data from two birds in captivity), then increases (slope see 1.3.1). Skull ossification at the end of moulting in Swiss birds scores 3,7, of northern populations crossing Switzerland 4,5–5 (6). See text for interpretation.*

matisationsstadien der nördlichen Populationen wiedergegeben.

Nach den Laboruntersuchungen fällt der Beginn der nächtlichen Zugunruhe mitten in die Zeit der Jugendmauser auf Mitte Juli (Abb. 12, Berthold et al. 1972b, 1974, Berthold 1977). Die ersten nächtlich ziehenden Vögel auf dem Col de Bretolet standen zwar ebenfalls noch am Ende der Jugendmauser (Mauser meist nur an einer von 6 Körperzonen), erschienen aber frühestens ab 4. August (Abb. 3). Da angenommen werden kann, dass der Zugunruhebeginn mit dem Zugbeginn im Freiland übereinstimmt (P. Berthold mdl.), so bleibt folgende Erklärung: Die Jugendmauser – nach der von Berthold et al. (1970) verwendeten Methode – nimmt in ihrer Intensität steil zu und flacht stark auslaufend ab. Der Beginn der Zugunruhe im Labor in der Mitte der Jugendmauser entspricht somit einer geringen Mauserintensität auf unserer Skala (< 4), was mit den Befunden auf dem Col de Bretolet übereinstimmt. Nach den Durchzugsmustern zu urteilen beginnt der Zug auf der Mettnau (Bairlein 1981) und im Ismaninger Teichgebiet (Bezzel 1963) etwa nach dem 20. Juli. Mit den Nachtfängen auf dem Col de Bretolet wird der Zugbeginn der südlichen Populationen vermutlich nicht erfasst, da diese die Alpen besonders zu Beginn des Zuges in starkem Masse meiden und mit SW-Richtungen dem Mittelland entlang wegziehen. Damit stimmt überein, dass die Zugunruhe im Labor zu Beginn schwach ausgeprägt ist (Berthold et al. 1972b, Berthold 1976) und eine geringe Vorrückgeschwindigkeit erwarten lässt, sowie dass der Anstieg des Körpergewichts bei südwestdeutschen Vögeln erst ca. 8 Tage nach Zugunruhebeginn erfolgt (Abb. 12).

Der Wegzugbeginn der Gartengrasmücke scheint nach den vorliegenden Befunden mit oder unmittelbar nach Abschluss der Jugendmauser zu erfolgen und ist somit in erster Linie vom Schlüpfdatum bestimmt, das seinerseits die Mauserdauer regelt. Mit der zeitlichen Verteilung der Schlüpfdaten der durchziehenden Populationen kann der

Durchzug in der Schweiz weitgehend erklärt werden (Abb. 12). Damit wird der im Labor gefundene, streng endogen programmierte Ablauf der Jugendentwicklung und Zeitpunkt des Zugbeginns an Freilanddaten bestätigt. Innerhalb derselben Population und desselben Lebensalters scheint die individuelle Variation im Zugbeginn gering zu sein. Wie stark der Zug aber durch Umweltfaktoren (z.B. Wetter, Nahrungsbedingungen) beeinflusst wird, muss noch im einzelnen untersucht werden. Immerhin wurden in dieser Arbeit keine signifikanten jährliche Unterschiede im Durchzugsmuster, im jahreszeitlichen Durchzug nach Populationen und in den Pneumatisationsstadien der durchziehenden Jungvögel festgestellt.

Nördliche und südliche Populationen scheinen sich in ihrem Zugverhalten beträchtlich zu unterscheiden. Dies geht aus der Zugrichtung, der Zughöhe und der Reaktion gegenüber den Alpen hervor. Es gibt weitere Unterschiede, wie z.B. der höhere Anteil nördlicher Populationen im westlichen im Vergleich zum östlichen Mittelland sowie der niedrigere Anteil langflügler Vögel unter den Tagfängen im Vergleich zu den Nachtfängen auf dem Col de Bretolet, die eine Vielzahl von Ursachen haben können und sich deshalb hier nicht schlüssig interpretieren lassen. Sie deuten aber darauf hin, dass zwischen südlichen und nördlichen Populationen auch Unterschiede im Verhalten während des Zuges bestehen (möglicherweise in der Zuggeschwindigkeit, Rastgebietswahl, Rastdauer, Zugetappenlänge), die auf eine unterschiedliche Zugdisposition hinweisen könnten.

Dank. Wir danken allen freiwilligen Mitarbeitern und Mitarbeiterinnen auf den Beringungsstationen, insbesondere den Beringern und Leitern der Stationen für ihren unermüdlichen und grossen Einsatz während der vielen Untersuchungsjahre. Ohne ihre Mitarbeit wäre diese Arbeit nie möglich gewesen. Dr. R. Winkler danken wir für die Daten vom Col de Bretolet aus den Jahren 1972–76 und 1978, der Vogelwarte Radolfzell für die Überlassung der Ringfunde aus Süddeutschland, Dr. F. Spina für die Angaben aus Campotto, R. Lévêque für die Über-

setzung des Résumés und Prof. P. Berthold und unseren Kollegen an der Vogelwarte Sempach für die kritische Durchsicht des Manuskriptes.

Zusammenfassung, Résumé, Summary

Die Daten von zehn Stationen des «Alpenzugprogramms» der Schweizerischen Vogelwarte dienen dazu, den Herbstzug der Gartengrasmücke *Sylvia borin* nach Alt- und Jungvögeln, Populationen verschiedener Herkunft und Jungvögeln verschiedenen Lebensalters zu beschreiben sowie den Einfluss der Alpen zu untersuchen.

Die Durchzugsmuster weisen zwischen den Stationen beträchtliche Unterschiede auf. Dies hängt einerseits zusammen mit der unterschiedlichen Zahl im Stationsgebiet ansässiger Vögel, die nach der Brutzeit noch im engeren Umkreis umherstreifen, andererseits mit der unterschiedlichen Zusammensetzung der Durchzügler nach Herkunft bzw. Populationszugehörigkeit. Die Altvögel ziehen während der ersten 2/3 der Zugzeit der Jungvögel.

Der Altvogelanteil beträgt auf allen Stationen 12–18%. Nur die Nachtfänge auf dem Col de Bretolet haben einen signifikant höheren Anteil an Altvögeln.

Die Ringfunde zeigen, dass das Schweizer Mittelland auf dem Herbstzug zu Beginn der Zugzeit Vögel aus dem benachbarten Ausland mit Richtungen um 240°, gegen Ende der Zugzeit Vögel aus dem östlichen Skandinavien mit Zugrichtungen um 210° erhält. Vögel, die im Bodenseeraum auftreten, stammen hauptsächlich aus dem benachbarten Ausland und ziehen mit 232° nach Mittelspanien und Portugal; Vögel aus der übrigen Schweiz stammen vermehrt aus Skandinavien und ziehen mit 223° grösstenteils nach Südschpanien.

Kontrollfänge aus der Brutzeit belegen, dass die meisten Brutvögel der Schweiz im August wegziehen und nur ein kleiner Anteil erst Mitte September bis Anfang Oktober die Schweiz verlässt.

Anhand der Flügelmasse wird ersichtlich, dass mit fortschreitender Jahreszeit zunehmend nördlichere Populationen durch das Mittelland ziehen. In den Alpen und südlich davon treten nördliche Vögel verstärkt auf.

Die Nachtfänge auf dem Col de Bretolet zeigen, dass die höher fliegenden Jungvögel längere Flügel besitzen als die tief fliegenden. Dieses Ergebnis deutet darauf hin, dass die nördlichen Populationen höher und damit eher über die Alpen ziehen als kurzflügelige südliche Populationen.

Die Zugzeit überlappt mindestens zur Hälfte mit der Zeitspanne, in der mauernde Gartengrasmücken angetroffen werden. Aktiv ziehende Nachtfänge stehen aber kaum mehr in Mauer.

Der Grad der Schädelpneumatisation gibt recht zuverlässig das Stadium der Jugendentwicklung wieder. Dies erlaubt die Feststellung, dass im Mittelland zu Beginn der Zugzeit etwa zur selben Zeit

geschlüpfte Jungvögel nach Populationen gestaffelt in rascher Folge durchziehen. In der zweiten Hälfte der Zugzeit und im Tessin während der gesamten Zugzeit zieht ein Populationsgemisch durch, das mit fortschreitender Zugzeit aus später geschlüpfen Jungvögeln besteht. In diesem Abschnitt weisen die nördlichen Vögel ein etwas höheres Lebensalter auf als südliche Mitzieher.

Der Einfluss der Alpen wird anhand der unterschiedlichen Befunde der einzelnen Stationen untersucht und diskutiert.

Der Zugablauf der Gartengrasmücke wird mit Hilfe der Ergebnisse dieser Arbeit und Literaturdaten zu einem Gesamtbild zusammengesetzt. Danach bestimmt das Schlüpfdatum die Mauerdauer und den Wegzugstermin und erklärt weitgehend den Durchzug der verschiedenen Populationen und Lebensalter durch die Schweiz.

Le passage automnal de la Fauvette des jardins *Sylvia borin* en Suisse

Les données récoltées dans 10 stations du «programme de recherche sur les migrations dans les Alpes» de la Station ornithologique ont servi à la description du passage automnal de la Fauvette des jardins selon l'âge, la provenance de diverses populations, et l'âge différent des jeunes, et à l'étude de l'influence des Alpes.

Il y a des différences notables dans le déroulement du passage entre les diverses stations. Ceci peut être dû à l'importance du nombre d'oiseaux en période de dispersion après la reproduction, aussi bien qu'à des proportions diverses lors du passage de populations géographiquement variées. Les adultes migrent pendant les deux premiers tiers du temps de passage des jeunes.

Dans toutes les stations, la proportion d'oiseaux adultes est de 12 à 18%. Seules les captures nocturnes au Col de Bretolet montrent une proportion significativement plus importante.

Les reprises d'oiseaux bagués montrent que sur le Plateau suisse, au début de la migration postnuptiale, on constate la présence d'oiseaux des pays voisins, ayant des directions de vol d'environ 240°, mais qu'en fin de passage nous arrivent des oiseaux de l'est de la Scandinavie ayant une direction de vol d'environ 210°. Les oiseaux apparaissant autour du lac de Constance proviennent surtout du voisinage et continuent vers l'Espagne et le Portugal dans une direction approximative de 232°, les oiseaux du reste de la Suisse proviennent en majeure partie de Scandinavie et volent vers le sud de l'Espagne avec un vecteur de 223°.

Les contrôles en saison de reproduction montrent que la majorité des nicheurs en Suisse partent en août et qu'une faible proportion nous quitte de mi-septembre à début octobre seulement.

Grâce aux longueurs d'ailes, on peut montrer que plus la saison avance, plus augmente la proportion des populations nordiques passant à travers le

Plateau. Dans les Alpes et au sud de celles-ci, les oiseaux nordiques sont plus nombreux.

Les captures nocturnes au Col de Bretolet montrent que les jeunes volant plus haut ont des ailes plus longues que ceux qui volent plus bas. Ce résultat semble indiquer que les populations du nord volent plus haut, et donc plutôt par dessus les Alpes que les populations du sud à ailes plus courtes.

La saison de migration recouvre au moins avec sa moitié l'intervalle du temps dans lequel on trouve des Fauvettes des jardins en mue. Mais les oiseaux capturés migrant activement la nuit ne sont pratiquement plus en mue.

Le degré de pneumatisation du crâne montre de façon assez précise le stade du développement du jeune. Ceci permet de constater que sur le Plateau, au début de l'époque de la migration, des oiseaux nés à peu près en même temps passent rapidement, échelonnés par populations. Dans la seconde moitié de l'époque de migration, et au Tessin pendant toute celle-ci, passe un mélange de populations qui se compose de jeunes nés plus tardivement à mesure que se déroule la saison de migration.

L'influence des Alpes est étudiée et discutée selon les résultats de chaque station.

Le déroulement de la migration de la Fauvette des jardins est représenté grâce aux résultats de ce travail et des données de la littérature. Il en découle que la date d'éclosion détermine la durée de la mue et le moment du départ en migration et explique largement le passage des diverses populations et classe d'âge à travers la Suisse.

Autumn migration of the Garden Warbler *Sylvia borin* in Switzerland

Data from ten different ringing sites in Switzerland were analysed to investigate the autumn migration of the Garden Warbler with regard to age, geographical population and different age classes of juveniles and the influence of the Alps.

The seasonal patterns of migration show considerable differences between the ringing sites. This is explained by the size of the breeding population in the surroundings, the quality of the habitat and the populations of different geographical origin involved. Adults migrate during the first two thirds of the migration period of the juveniles.

Adults contribute to 12–18 percent in all sites. In birds caught at night on the alpine pass Col de Bretolet there is a significantly higher percentage of adults.

The recoveries show that at the beginning of the migration season birds, which migrate through the Swiss lowlands arrive mostly from the adjacent areas with a direction of 240°, whereas at the end of the migration season birds from eastern Scandinavia with a direction of 210° predominate. Birds, which occur near the Lake of Constance originate mostly from the adjacent areas and migrate with a direction of 232° to central Spain and Portugal.

Birds of the other parts of Switzerland originate mainly from Scandinavia and migrate with a direction of 223° predominantly to southern Spain.

Recoveries of Garden Warblers caught in Switzerland during the breeding season show that the majority of the Swiss population leaves in August and only a small part in the mid-September/beginning of October.

With advancing season northern birds with longer wings migrate through Switzerland. They occur most frequently in and south of the Alps.

The night captures of Col de Bretolet demonstrate that individuals flying higher above ground have longer wings than low flying birds. It is concluded that northern populations fly higher above ground and are more inclined to cross the Alps than the shorter winged southern populations.

The migration period overlaps at least by half with the moulting season. Birds migrating at night are never in intensive moult.

The degree of skull ossification allows aging more precisely in the first months of age. Using this technique it may be shown that during the onset of migration juveniles hatched approximately at the same date but of gradually more northern origin move through the Swiss lowlands. During the later migration season and during all seasons south of the Alps a mixture of different populations moves through of progressively later hatching date. Then northern juveniles are older than southern juveniles migrating through Switzerland at the same time.

The different results of the various sites show an influence of the Alps on autumn migration of the Garden Warbler.

The autumn migration of the juvenile Garden Warbler is discussed in the light of results from the literature. It emerges that the hatching date determines the duration of moult and the onset of migration and explains largely the temporal migration of different geographical populations and age classes through Switzerland.

Literatur

- BAIRLEIN, F. (1981): Ökosystemanalyse der Rastplätze von Zugvögeln: Beschreibung und Deutung der Verteilungsmuster von ziehenden Kleinvögeln in verschiedenen Biotopen der Stationen des «Mettnau-Reit-Ilmitz-Programmes». *Ökol. Vögel* 3: 7–137.
- BAIRLEIN, F., P. BERTHOLD, U. QUERNER & R. SCHLENKER (1980): Die Brutbiologie der Grasmücken *Sylvia atricapilla*, *borin*, *communis* und *curruca* in Mittel- und N-Europa. *J. Orn.* 121: 325–369.
- BATSCHLEIT, E. (1981): Circular statistics in biology. London.
- BAUMGARTNER, M. & B. BRUDERER (1985): Radarbeobachtungen über die Richtungen des nächtlichen Vogelzuges am nördlichen Alpenrand. *Orn. Beob.* 82: 207–230.

- BELOPOLSKII, L. O. (1961): Aus der Arbeit der biologischen Station in Rybatschij. Falke 8: 372–376.
- BERTHOLD, P. (1973): Relationships between migratory restlessness and migration distance in six *Sylvia* species. Ibis 115: 594–599. – (1976): Über den Einfluss der Fettdeposition auf die Zugunruhe bei der Gartengrasmücke *Sylvia borin*. Vogelwarte 28: 263–266. – (1977): Steuerung der Jugendentwicklung bei verschiedenen Populationen der selben Art: Untersuchungen an südfinnischen und südwestdeutschen Gartengrasmücken *Sylvia borin*. Vogelwarte 29: 38–44.
- BERTHOLD, P. & W. FRIEDRICH (1979): Die Federlänge: Ein neues nützliches Flügelmass. Vogelwarte 30: 11–21.
- BERTHOLD, P., E. GWINNER & H. KLEIN (1970): Vergleichende Untersuchung der Jugendentwicklung eines ausgeprägten Zugvogels, *Sylvia borin*, und eines weniger ausgeprägten Zugvogels, *S. atricapilla*. Vogelwarte 25: 297–331. – (1972a): Circannuale Periodik bei Grasmücken. I. Periodik des Körpergewichtes, der Mauser und der Nachtunruhe bei *Sylvia atricapilla* und *S. borin* unter verschiedenen konstanten Bedingungen. J. Orn. 113: 170–190.
- BERTHOLD, P., E. GWINNER, H. KLEIN & P. WESTRICH (1972b): Beziehungen zwischen Zugunruhe und Zugablauf bei Garten- und Mönchsgrasmücke (*Sylvia borin* und *S. atricapilla*). Z. Tierpsychol. 30: 26–35.
- BERTHOLD, P., E. GWINNER & U. QUERNER (1974): Vergleichende Untersuchungen der Jugendentwicklung südfinnischer und südwestdeutscher Gartengrasmücken, *Sylvia borin*. Orn. fenn. 51: 146–154.
- BEZZEL, E. (1963): Zum Durchzug und zur Brutbiologie von Grasmücken (*Sylvia*) nach Fängen und Ringfunden im Ismaninger Teichgebiet, Oberbayern. Vogelwarte 22: 30–35.
- BIBBY, C. J. & R. E. GREEN (1981): Autumn migration strategies of Reed and Sedge Warblers. Orn. Scand. 12: 1–12.
- BIUR, K. & J. P. THAPLIYAL (1972): Cranial pneumatization in the Indian Weaver Bird, *Ploceus philippinus*. Condor 74: 198–200.
- BLONDEL, J. (1966): Le cycle annuel des passeraux en Camargue. Terre et Vie 20: 271–294. – (1967): Étude d'un cline chez le Rouge-queue à front blanc. Alauda 3: 83–193.
- BRICKENSTEIN-STOCKHAMMER, C. & R. DROST (1956): Über den Zug der europäischen Grasmücken *Sylvia a. atricapilla*, *borin*, *c. communis* und *c. curruca* nach Beringungsergebnissen. Vogelwarte 18: 197–210.
- VON BRÖCKEL, K. (1974): Biometrische Untersuchungen zum Geschlechtsdimorphismus der Gartengrasmücke (*Sylvia borin*). Vogelwarte 27: 215–220.
- BRUDERER, B. & L. JENNI (1980): Ein nationales Programm für die Vogelzugforschung in der Schweiz. Orn. Beob. 77: 56–58. – (im Druck): Strategies of bird migration in the area of the Alps. Proc. 19th Int. Orn. Congr. Ottawa 1986.
- BRUDERER, B. & R. WINKLER (1976): Vogelzug in den Schweizer Alpen. Angew. Orn. 5: 32–55.
- BUSSE, P. & G. HALASTRA (1981): The autumn migration of birds at the Polish Baltic sea coast. Acta orn. 18: 167–290 (poln. mit engl. Summary).
- DAVIS, P. (1967): Migration-seasons of the *Sylvia* warblers at British bird observatories. Bird Study 14: 65–95.
- DEHAVEN, R. W., F. T. CRASE & M. R. MILLER (1974): Aging Tricolored Blackbirds by cranial ossification. Bird-Banding 45: 156–159.
- DRAPER, N. & H. SMITH (1966): Applied regression analysis. New York.
- EDELSTAM, C. (1972): The visible migration of birds at Ottenby, Sweden. Vår Fågelvärld, Suppl. 7.
- ÉRARD, C. & L. YEATMAN (1966): Coup d'oeil sur les migrations des Sylviidés d'après les résultats du baguage en France et au Maghreb. Alauda 34: 1–38.
- FRANCIS, C. M. & F. COOKE (1986): Differential timing of spring migration in Wood Warblers (*Parulinae*). Auk 103: 548–556.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N. (1962): Die Brutvögel der Schweiz. Aarau.
- 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.
- HAMEL, P. B., J. L. BEACHAM & A. E. ROSS (1983): A laboratory study of cranial pneumatization in Indigo Buntings. J. Field Orn. 54: 58–66.
- HARRISON, J. G. & D. L. HARRISON (1949): Some developmental peculiarities in the skull of birds and bats. Bull. Brit. Orn. Cl. 69: 61–70.
- HÖGSTEDT, G. & C. PERSSON (1982): Do Willow Warblers *Phylloscopus trochilus* of northern origin start their autumn migration at an earlier age than their southern conspecifics? Holarctic Ecology 5: 76–80.
- HOGSTAD, O. (1971): Age determination of Goldcrests *Regulus regulus* (L.) in summer and early autumn. Orn. Scand. 2: 1–3.
- JENNI, L. (1984): Herbstzugmuster von Vögeln auf dem Col de Bretolet unter besonderer Berücksichtigung nachbrutzeitlicher Bewegungen. Orn. Beob. 81: 183–213. – (1985): Der Herbstzug des Bergfinken *Fringilla montifringilla* in der Schweiz und Beziehungen zu Masseneinflügen in Mitteleuropa. Vogelwarte 33: 53–63. – (im Druck): Analysis of recoveries of same species subgroups with similar potential recovery rates. Acta Orn.
- JOHANSEN, H. (1954): Die Vogelfauna Westsibiriens, 2. Teil. J. Orn. 95: 64–107.
- KLEIN, H., P. BERTHOLD & E. GWINNER (1973): Der Zug europäischer Garten- und Mönchsgrasmük-

- ken (*Sylvia borin* und *S. atricapilla*). Vogelwarte 27: 73–134.
- LANDENBERGUE, D. & F. TURRIAN (1985): Aperçu de l'avifaune nicheuse d'une étendue en friche: les terres de Verbois à Russin, Genève. Nos Ois. 38: 59–78.
- LIECHTI, F. & B. BRUDERER (1986): Einfluss der lokalen Topographie auf nächtlich ziehende Vögel nach Radarstudien am Alpenrand. Orn. Beob. 83: 35–66.
- MAYAUD, N. (1961): Réflexions sur la variation morphologique et les migrations de la Fauvette des jardins *Sylvia borin*. Alauda 29: 196–204.
- NERO, R. W. (1951): Pattern and rate of cranial «ossification» in the House Sparrow. Wilson Bull. 63: 84–88.
- NIEMEYER, H. (1969): Statistische Untersuchungen zu Geschlechtsverhältnis und Zugordnung des Fitislaubsängers (*Phylloscopus trochilus*) auf Helgoland. Zool. Anz. 183: 342–354.
- NIETHAMMER, G. (1937): Über die Beziehungen zwischen Flügelänge und Wanderstrecke bei einigen europäischen Singvögeln. Arch. Naturgeschichte N.F. 6: 519–525.
- NOVÁK, L. (1959): Zug beringter Grasmücken der Gattung *Sylvia* aus der Tschechoslowakei. Sylvia 16: 161–172.
- PESENTI, P. G. (1963): La migration de *Sylvia borin* concernant particulièrement l'Italie. Proc. 13th Int. Orn. Congr., Ithaca 1962: 436–440.
- PETTERSSON, J. (1984): Ottenby fägelstation 1983. Calidris 13: 21–37.
- RENDahl, H. (1960): Über den Zug der nordischen Sylviinen. Vogelwarte 20: 222–232.
- SACHS, L. (1978): Angewandte Statistik, 5. Aufl. Berlin.
- SCHelBERT, B. (1985): Drei Jahre Beringungsstation Reusstal. Jber. Stiftung Reusstal 1985: 27–39.
- SERVENTY, D. L., C. A. NICHOLLS & D. S. FARNER (1967): Pneumatization of the cranium of the Zebra Finch *Taeniopygia castanotis*. Ibis 109: 570–578.
- SHARROCK, J. T. R. (1968): Migration seasons of the *Sylvia* warblers at Cape Clear bird observatory. Bird Study 15: 99–103.
- SOKAL, R. R. & F. J. ROHLF (1981): Biometry, 2. Aufl. San Francisco.
- SPINA, F., D. PIACENTINI & S. FRUGIS (1985): Vertical distribution of Blackcap (*Sylvia atricapilla*) and Garden Warbler (*Sylvia borin*) within the vegetation. J. Orn. 126: 431–434.
- STORK, H. J. (1967): Zur Pneumatisation der Schädeldecke bei juvenilen Drosseln. Zool. Anz. 179: 340–354.
- STORK, H. J. & G. WARNCKE (1985): Altersbestimmung der Vögel nach dem Grad der Schädelpneumatisation – Möglichkeiten und Grenzen. In: H. Bub: Kennzeichen und Mauser europäischer Singvögel, Allgemeiner Teil. Neue Brehm Bücherei 570, Wittenberg-Lutherstadt.
- TURRIAN, F. (1980): Campagne de baguement, Marais de la Versoix 1980. Héron No. 122: 9–10, 123: 2–7. – (1984a): Camp de baguage: Verbois 1983. Héron No. 136: 2–5. – (1984b): Verbois 1984: Héron No. 138: 3–5. – (1986a): Écologie des Fauvettes *Sylvia* dans les friches de Verbois, Genève: Utilisation du milieu et régime alimentaire en période de migration postnuptiale. Travail de Licence, Univ. Neuchâtel & Station orn. Suisse. – (1986b): La station de baguage de Verbois en 1985. Nos Ois. 38: 323–330.
- VAURIE, C. (1954): Systematic notes on palearctic birds. No. 11 *Sylviinae*: the Genus *Sylvia*. Amer. Mus. Nov. 1692.
- WARNCKE, G. & H. J. STORK (1977): Biostatische und thermoregulatorische Funktion der Sandwich-Strukturen in der Schädeldecke der Vögel. Zool. Anz., Jena 199: 251–257.
- WINKLER, R. (1979): Zur Pneumatisation des Schädeldachs der Vögel. Orn. Beob. 76: 49–118.
- YUNICK, R. P. (1977): Timing of completion of skull pneumatization in the Pine Siskin. Bird-Banding 48: 67–71.
- ZINK, G. (1973): Der Zug europäischer Singvögel. Ein Atlas der Wiederfunde beringter Vögel, 1. Lfg. Radolfzell.

Dr. L. Jenni, Dr. S. Jenni-Eiermann,
Schweizerische Vogelwarte, 6204 Sempach