

Atlas zur Vogelberingung auf Helgoland

Teil 3: Veränderungen von Heim- und Wegzugzeiten von 1960 bis 2001

Kathrin Hüppop & Ommo Hüppop

Hüppop, K., & O. Hüppop 2005: An atlas of bird ringing on the island of Helgoland. Part 3: Changes of spring and autumn migration times from 1960 to 2001. *Vogelwarte* 43: 217–248.

At the ringing station on the island of Helgoland (German Bight), migratory birds have been trapped since 1909 in three consecutive funnel traps. All-year-round trapping effort with up to seven trapping runs daily remained unchanged throughout the last four decades. Between 1960 and 2001, a total of about 490.000 individuals (153 species) were trapped and ringed. Sample sizes were sufficient to calculate spring migration means (HZMW) over 42 years for 12 short/medium-distance migrants (KMZ), 10 long-distance migrants (LZ) and for Blackcap and Common Chiffchaff, which conform to both migration categories. Autumn migration means could be calculated for 16 KMZ, 8 LZ and for Blackcap and Chiffchaff.

In spring, 20 of the 24 species showed a trend towards earliness in HZMW throughout the study period, with a significant advancement in 14 species (5 KMZ, 8 LZ and Blackcap) of up to 12 days. This trend did not differ between KMZ with a mean of 5.8 days and LZ with an average of 7.3 days. In 22 species, the advancement of HZMW was associated with an increase in the local mean species-specific spring migration temperature, significant in 11 species (7 KMZ, 2 LZ, Blackcap and Chiffchaff). In 23 species, the trend towards earlier HZMW coincided with the trend towards increasingly positive winter-indices of a large-scale climatic phenomenon, the “North Atlantic Oscillation” (NAO), with significant correlations in 13 species (5 KMZ, 7 LZ and Chiffchaff). The HZMW (single species or pooled for each migration category) is probably influenced to a larger extent by local temperature in KMZ, whereas LZ seem to be more susceptible to the winter-NAO.

The autumn migration means (WZMW) showed a delay in 14 of 26 species between 1960 and 2001, which was significant in 5 species (2 KMZ, 2 LZ and Chiffchaff) of up to 9 days. A non-significant trend towards earlier WZMW was observed in 6 species. Pooled LZ showed an average (not significant) delay in WZMW by 3 days whereas pooled KMZ showed no such trend, with no significant difference between the two migration categories. There were no significant correlations with climatic variables measured during summer breeding and autumn migration, which have changed less than variables measured in winter and spring.

In 20 species, sample sizes were sufficient to calculate HZMW as well as WZMW. The period between HZMW and WZMW increased in 16 species, significantly in 13 species (7 KMZ, 5 LZ and Chiffchaff) by up to 16 days, largely as a result of earlier spring migration. This may reflect a prolongation of the time spent on Scandinavian breeding grounds with the opportunity to increase breeding success.

KH & OH: Institut für Vogelforschung "Vogelwarte Helgoland", Inselstation, P. O. Box 1220, D-27494 Helgoland, e-mail: hueppop@vogelwarte-helgoland.de

1. Einleitung

Im ersten Teil des „Atlas zur Vogelberingung auf Helgoland“ wurden die langjährigen und europaweiten Veränderungen der Wiederfundraten und Todesursachen auf Helgoland beringter Vögel im Verlauf des 20. Jahrhunderts dargestellt (Hüppop & Hüppop 2002). Im zweiten Teil wurden die Durchzugsmuster und die Hauptdurchzugzeiten von 70 Arten über einen Zeitraum von 40 Jahren publiziert (Hüppop & Hüppop 2004). Im nun vorliegenden dritten Teil werden die Mittelwerte der Heimzug- und Wegzugzeiten und ihre Veränderungen über Helgoland für 24 bzw. 26 Arten über einen Zeitraum von maximal 42 Jahren dargestellt und mögliche Zusammenhänge mit Klimaelementen analysiert. Die vorliegende Auswertung umschließt und erweitert die an weniger Arten und über einen etwas

kürzeren Zeitraum vorgenommene Auswertung Helgoländer Beobachtungs- und Beringungsdaten von Vogel & Moritz (1995). Die Veränderungen der Heimzugzeiten zwischen 1960 und 2000 wurden bereits auf Englisch publiziert (Hüppop & Hüppop 2003).

Inzwischen ist gut belegt, dass in den letzten Jahrzehnten weltweit eine außergewöhnliche Klimaveränderung begonnen hat und dass diese auch auf menschliche Einflüsse zurückzuführen ist (z. B. Houghton 1994; Lozán et al. 1998; Luterbacher et al. 2004). Eine Vielfalt von Auswirkungen auf Ökosysteme, Populationen und Arten ist inzwischen bekannt geworden (z. B. Berthold 1998; Stenseth et al. 2002; Walther et al. 2002; Root et al. 2003; Møller et al. 2004). Speziell durch Klimaveränderungen und / oder menschliche Aktivitäten können

sich Lebensräume, Nahrung, Konkurrenten, Prädatoren, Parasiten und Krankheiten sowie ihr Zusammenspiel verändern. Daneben dürfen weitere Variablen, wie andere natürliche Entwicklungen, andere menschliche Aktivitäten sowie stochastische Effekte, aber auch ihre jeweiligen Interaktionen und Folgeerscheinungen, nicht unterschätzt werden (Fiedler 2003; Parmesan & Yohe 2003). Alle diese Faktoren sind aber ungleich schwerer zu quantifizieren und auch wegen großer lokaler Unterschiede nicht annähernd so großräumig verfügbar wie Klimadaten.

Eine zunehmende Zahl von Langzeituntersuchungen zeigt, dass sich verschiedene jahresperiodische Vorgänge bei Vögeln und anderen Organismen verändert haben (Übersichten in Berthold 1998; Lozán et al. 1998; Walther et al. 2002; Lehikoinen et al. 2004). Für eine Reihe von Zugvögeln sind z.B. die Verfrühung von Ankunft und Brutbeginn, Veränderungen anderer Brutparameter oder auch Veränderungen des Brutareals nachgewiesen worden (z. B. Burton 1995; Thomas & Lennon 1999; Bairlein & Winkel 1998, 2001; Zalakevicius & Zalakeviciute 2001). Viele dieser Veränderungen im Frühjahr konnten in einen Zusammenhang mit dem jüngsten ungewöhnlich intensiven Klimawandel gebracht werden (z. B. Forchhammer et al. 1998, 2002; Crick & Sparks 1999; Tryjanowski et al. 2002; Hüppop & Hüppop 2003; Both et al. 2004; Dunn 2004; Vähätalo et al. 2004; Stervander et al. 2005). Aber auch im Herbstzug (Marchant 2002; Cotton 2003; Jenni & Kéry 2003) und Überwinterungsverhalten (Fiedler et al. 2004; Sparks & Mason 2004) konnten Veränderungen im Zuge der Klimaerwärmung beobachtet werden.

Die Bedeutung und die Besonderheiten des Helgoländer Fanggartens des Instituts für Vogelforschung „Vogelwarte Helgoland“ wurden bereits in Teil 2 des Atlas ausführlich vorgestellt (Hüppop & Hüppop 2004). Für die vorliegende Untersuchung ist zum einen wiederum wichtig, dass seit nunmehr über 40 Jahren ohne Unterbrechungen ganzjährig unter relativ konstanten Bedingungen und mit standardisierten Methoden Vögel gefangen und beringt werden. Zum anderen ist die Zahl der Brutvögel gemessen an der Zahl der Durchzügler auf der kleinen Insel Helgoland zu vernachlässigen, so dass es nahezu keine kleinräumigen nachbrutzeitlichen Bewegungen gibt und während der Zugzeiten so gut wie keine mausernden Vögel gefangen werden (eigene Daten). An weniger isolierten Standorten am Festland sind nachbrutzeitliche Bewegungen nicht zu vernachlässigen und z. T. schwer von wirklichem Wegzug zu trennen (Jenni 1984; Berthold et al. 1991). Auf Helgoland können somit zuverlässige Aussagen über die Durchzugphänologie skandinavischer Brutvögel, aus denen sich das Artenspektrum hier überwiegend zusammensetzt (s. u.), gemacht und echte Zugmuster erstellt werden. Vor allem die ganzjährige Fangaktivität erlaubt die Berechnung von Durchzugsmittelwerten über die gesamte Zugzeit, die eine

wesentlich größere Aussagekraft als Erstankunftsdaten haben (Mason 1995; Sparks et al. 2001; Tryjanowski & Sparks 2001; Tryjanowski et al. 2002). Insbesondere Sparks et al. (2001) konnten zeigen, dass die Erfassung der gesamten Zugaktivität wesentlich repräsentativere Aussagen über Veränderungen von Durchzugzeiten erlaubt als Erstankunftsdaten, auch wenn diese Methode sehr arbeits- und zeitaufwendig ist.

Mit dem vorliegenden umfangreichen Datenmaterial aus über vier Jahrzehnten Vogelberingung im Helgoländer Fanggarten wollen wir versuchen, folgende Fragen zu beantworten:

- 1) Zeigen die Helgoländer Durchzügler Veränderungen in den Zugzeiten im Frühjahr und Herbst?
- 2) Stehen diese in Zusammenhang mit großräumigen Klimaphänomenen, wie der Nordatlantische Oszillation, oder hängen sie eher mit kleinräumigen Veränderungen, wie z. B. der lokalen Temperatur, zusammen?
- 3) Hat sich durch eine Verschiebung der Durchzugzeiten die für die Brut verfügbare Zeit verändert?
- 4) Gibt es Unterschiede hinsichtlich der Ergebnisse zwischen Kurz/Mittelstreckenziehern und Langstreckenziehern?

2. Material und Methoden

2.1 Ort, Zeitraum und Bedingungen

Seit 1909 werden auf der Nordseeinsel Helgoland (54° 11' N, 07° 55' E) an der Inselstation des Instituts für Vogelforschung „Vogelwarte Helgoland“ Vögel gefangen und beringt. Kriegsbedingte Unterbrechungen gab es in den Jahren 1915 bis 1918 und 1946 bis 1952. Hugo Weigold führte 1920 den Gebrauch von Fangreusen (Helgoländer Trichterreuse) ein, und seit Anfang der 1960er Jahre sind die Fangbedingungen im Fanggarten auf Helgoland mit drei Fangreusen relativ konstant. Der Fangbetrieb findet seitdem das ganze Jahr über mit bis zu sieben Fangtrieben pro Tag während der Hellphase statt. Nur bei sehr ungünstigem Wetter fallen einzelne Fangtriebe oder Fangtage aus (Details zur Fangmethode bei Moritz 1982). Eine Analyse von Heimzug und Wegzug im Fanggarten war deshalb für die Jahre von 1960 bis 2001 möglich.

2.2 Artenauswahl

Von 1960 bis 2001 wurden mehr als 490.000 Individuen in 153 Arten im Fanggarten auf Helgoland gefangen und beringt, davon gut 222.000 im Frühjahr und gut 270.000 im Herbst. Das Artenspektrum der erfassten Zugvögel setzt sich überwiegend aus Singvögeln zusammen, etwa ein Viertel aller Arten sind Nonpasseres. Wie Tausende von Wiederfunden gezeigt haben, brüten die auf Helgoland gefangenen Vögel überwiegend in Skandinavien und können grob zwei Zugtypen zugeordnet werden (eigene Wiederfunde und z.B. Zink 1973, 1975, 1981, 1985; Zink & Bairlein 1995):

- 1) Kurz/Mittelstreckenzieher (KMZ), die generell in Mittel- und Südeuropa und im Mittelmeerraum, zu geringem Teil aber auch schon auf Helgoland, überwintern und
- 2) Langstreckenzieher (LZ), die südlich der Sahara oder östlich davon überwintern.

Nicht alle Arten kamen für die beabsichtigte Auswertung in Frage. Eine Mindest-Stichprobe musste vorausgesetzt werden, um eine statistische Bearbeitung möglich zu machen. Dafür haben wir a priori definiert, dass in unserer Analyse nur Arten berücksichtigt werden, von denen in mindestens 75 % der 42 Jahre in der jeweiligen Zugperiode (Heim- bzw. Wegzug) mindestens fünf Individuen gefangen wurden. Bei den daraus resultierenden Arten schlossen wir alle Zugperioden mit weniger als fünf Fängen aus.

Für den **Heimzug** verblieben danach 24 Arten mit 12 KMZ, 10 LZ und zwei Arten, die nicht eindeutig einem Zugtyp zuzuordnen sind (Namen nach Barthel 1993):

KMZ: Waldschnepfe *Scolopax rusticola*, Zaunkönig *Troglodytes troglodytes*, Heckenbraunelle *Prunella modularis*, Rotkehlchen *Erithacus rubecula*, Ringdrossel *Turdus torquatus*, Amsel *Turdus merula*, Wacholderdrossel *Turdus pilaris*, Singdrossel *Turdus philomelos*, Rotdrossel *Turdus iliacus*, Kohlmeise *Parus major*, Buchfink *Fringilla coelebs* und Bergfink *Fringilla montifringilla*. Die Amsel wurde in den Frühjahren 1961-1967 nicht beringt. Der Grünling *Carduelis chloris* wurde von der Heimzug-Auswertung ausgeschlossen, da in den letzten 10 Jahren nur eine Heimzugperiode mit mehr als fünf Fängen zu verzeichnen war.

LZ: Gartenrotschwanz *Phoenicurus phoenicurus*, Schilfrohrsänger *Acrocephalus schoenobaenus*, Teichrohrsänger *Acrocephalus scirpaceus*, Gelbspötter *Hippolais icterina*, Klappergrasmücke *Sylvia curruca*, Dorngrasmücke *Sylvia communis*, Gartengrasmücke *Sylvia borin*, Fitis *Phylloscopus trochilus*, Grauschnäpper *Muscicapa striata* und Trauerschnäpper *Ficedula hypoleuca*.

Keinem Zugtyp zugeordnet: Mönchsgrasmücke *Sylvia atricapilla* und Zilpzalp *Phylloscopus collybita*. Auch wenn nach Zehnder & Karlsson (2001) über Helgoland ziehende Mönchsgrasmücken und Zilpzalpe wohl zu nördlichen Populationen gehören und demnach als LZ einzustufen sind, können wir sie keinem Zugtyp eindeutig zuordnen. Ihrer Phänologie nach zu urteilen gehören sie auf dem Heimzug eher in die Gruppe der LZ, auf dem Wegzug dagegen eindeutig in die Gruppe der KMZ (vgl. Durchzugmittelwerte in Tab. 1 und 2, Abb. 3). Da sich bei beiden Arten sowohl Flügelänge als auch Teilfederlänge zwischen Heimzug und Wegzug signifikant unterscheiden, ist anzunehmen, dass in den beiden Zugzeiten verschiedene Populationen in unterschiedlichen Anteilen auf Helgoland durchziehen. Wiederfunde auf Helgoland beringter Vögel dieser beiden Arten geben leider keinen eindeutigen Aufschluss über ihr Überwinterungsgebiet und damit über ihren Status. Wir haben diese beiden Arten daher vom Vergleich der beiden Zugtypen ausgeschlossen.

Für den **Wegzug** verbleiben nach obiger Definition 26 Arten mit 16 KMZ, acht LZ und wiederum die zwei Arten, die nicht eindeutig einem Zugtyp zuzuordnen sind:

KMZ: Sperber *Accipiter nisus*, Waldschnepfe, Waldohreule *Asio otus*, Wiesenpieper *Anthus pratensis*, Zaunkönig, Heckenbraunelle, Rotkehlchen, Ringdrossel, Amsel, Wacholderdrossel, Singdrossel, Rotdrossel, Wintergoldhähnchen *Regulus regulus*, Buchfink, Bergfink und Grünling. Amsel und Singdrossel wurden in den Jahren 1961 bis 1967 auf dem Wegzug nicht beringt, das Rotkehlchen in den Jahren 1962, 1963, 1966 und 1967 nicht. Der Haussperling blieb

trotz relativ großer Stichprobe unberücksichtigt, da es sich bei den Fängen fast ausschließlich um auf der Insel erbrütete Jungvögel handelt.

LZ: Gartenrotschwanz, Braunkehlchen *Saxicola rubetra*, Teichrohrsänger, Dorngrasmücke, Gartengrasmücke, Fitis, Grauschnäpper und Trauerschnäpper.

Keinem Zugtyp zugeordnet: Mönchsgrasmücke und Zilpzalp (Begründung siehe oben).

Insgesamt wurden 20 Arten sowohl auf dem Heimzug als auch auf dem Wegzug in ausreichender Zahl (Definition der Artauswahl siehe oben) gefangen, so dass die Zeitspannen zwischen Heimzug- und Wegzugmittelwerten untersucht werden konnten (Waldschnepfe, Zaunkönig, Heckenbraunelle, Rotkehlchen, Gartenrotschwanz, Ringdrossel, Amsel, Wacholderdrossel, Singdrossel, Rotdrossel, Teichrohrsänger, Dorngrasmücke, Gartengrasmücke, Mönchsgrasmücke, Zilpzalp, Fitis, Grauschnäpper, Trauerschnäpper, Buchfink und Bergfink).

2.3 Berechnung der Durchzugmittelwerte

Eine Berechnung von Mittelwerten oder Medianen für den Heimzug und den Wegzug auf der Basis aller Fangdaten ist keine befriedigende Lösung (vgl. Gatter 2000; Hüppop & Hüppop 2004). Wir haben daher auch in dieser Auswertung zur jeweiligen Abgrenzung von Heimzug, Wegzug und Wintervorkommen die Durchzug-Minima berechnet. Wie im 2. Teil des Atlas ausführlich beschrieben (Hüppop & Hüppop 2004) wird bei diesem Verfahren mittels „Binned Kernel Density Estimate“ (BKDE, Wand & Jones 1995) mit „Direct Plug In Bandwidth-Selection“ (Sheather & Jones 1991, gerechnet mit dem frei verfügbaren Programm „R“, <http://cran.r-project.org/>) – stark vereinfacht ausgedrückt – eine Ausgleichsfunktion über die Jahreshistogramme der Fänglinge ermittelt. Mit dieser Information war es einerseits möglich, rechnerisch die Wintervorkommen und die Brutvögel von den tatsächlich ziehenden Vögeln zu trennen. Andererseits konnten zuverlässige Gesamtdurchzugzeiten für beide Zugperioden und daraus „Hauptdurchzugzeiten“ (entsprechend 90 % der in einer Zugperiode gefangenen Vögel als Bereich zwischen den 5 % und 95 % Perzentilen) bestimmt werden. Die Gesamtdurchzugzeiten dienten als Basis für die Berechnung der jährlichen Heimzugmittelwerte (HZMW) und Wegzugmittelwerte (WZMW) für alle bearbeiteten Arten. Diese Mittelwerte sind, gerade in Zugperioden mit geringer Fänglingszahl, ein besseres Maß für den Durchzug auf Helgoland als die an anderer Stelle oft verwendeten Mediane. Zur Berechnung der lokalen jährlichen artspezifischen mittleren Durchzugtemperatur (s. u.) wurden jeweils die Hauptdurchzugzeiten der einzelnen Arten zugrunde gelegt. Die im Folgenden dargestellten Kennwerte für den Heimzug stimmen nicht genau mit denen in Hüppop & Hüppop (2003) überein, da sie noch nicht mit dem BKDE-Verfahren berechnet wurden. Aber auch dort wurden schon durch Brutvögel und Überwinterer bedingte Extremwerte anhand der jahreszeitlichen Verteilungen der Fangzahlen ausgeschlossen.

Zur Darstellung der Veränderungen der Durchzugmittelwerte und ihrer Zusammenhänge mit Klimaelementen bei den zwei deutlich unterscheidbaren Zugtypen KMZ und LZ wurden zusätzlich alle oben genannten nach der Definition zugelassenen Arten eines Zugtyps jeweils für den Heimzug und den Wegzug zusammengefasst. Dafür wurden aus den artspezifischen Durchzugmittelwerten zugtypspezifische

Durchzugmittelwerte gebildet. Bei dieser Vorgehensweise ist zu berücksichtigen, dass das Fehlen von Werten einzelner Jahre bei einigen Arten die Steigung und das Bestimmtheitsmaß beeinflussen kann. Aber selbst eine generell sehr früh ziehende Art, wie die Amsel, die zu Beginn des Untersuchungszeitraums über mehrere Jahre nicht beringt wurde, hat nur einen geringen Einfluss auf die im Folgenden dargestellten Regressionsmodelle: Steigung und Bestimmtheitsmaß für die Jahre 1968 bis 2001 (Jahre mit Amselberingungen) mit oder ohne Amsel unterscheiden sich nur unwesentlich (mit Amsel: $b = -0,320$, $R^2 = 0,461$; ohne Amsel: $b = -0,320$, $R^2 = 0,455$).

2.4 Temperatur und Niederschlag

Die lokalen jährlichen artspezifischen mittleren Heimzug-Temperaturen (HZT) und Wegzug-Temperaturen (WZT) wurden für alle Arten und für jede Zugperiode in den 42 Untersuchungsjahren berechnet. Es sind jeweils Mittelwerte aus den mittleren täglichen Oberflächentemperaturen eines $2,5^\circ \times 2,5^\circ$ großen Gebietes, welches Helgoland einschließt, über den Zeitraum der artspezifischen Hauptdurchzugzeiten. Die zugtypspezifischen HZT und WZT der KMZ und LZ sind die Mittelwerte aus den artspezifischen HZT und WZT der jeweils zugrunde liegenden Arten.

Um eine Interpretation der Wegzugmittelwerte zu versuchen, wurden zudem Monatsmittel-Temperaturen von Mai bis Oktober im Großraum Helgoland (s. o.) und aus Südschweden (im Gebiet von 5° bis 20° E und von $57,5^\circ$ bis 65° N) sowie die Niederschlagsraten in Südschweden von Mai bis Oktober (im Gebiet von 4° bis $20,5^\circ$ E und von 58° bis $65,5^\circ$ N) herangezogen.

Alle verwendeten Klimadaten stammen vom „NOAA-CLIPRES Climate Diagnostics Center, Boulder, Colorado, USA“ (NCEP/NCAR Reanalysis: <http://www.cdc.noaa.gov>).

2.5 Nordatlantische Oszillation (NAO) und NAO-Indices

Die NAO ist ein großräumiges Klimaphänomen mit unregelmäßigen, mehrjährigen Schwankungen im Luftdruckregime zwischen dem Azorenhoch und dem Islandtief, das einen bedeutenden Einfluss auf Wetter und Witterung in Nord- und Mitteleuropa hat. Der NAO-Index ist definiert als die monatliche mittlere Differenz zwischen dem normalisierten Luftdruck an der Meeresoberfläche bei den Azoren und bei Island und charakterisiert die meteorologische Situation eines Monats (Hurrell 1995). Die Daten sind verfügbar z.B. bei der „Climatic Research Unit at the University of East Anglia, Norwich, UK“ (<http://www.cru.uea.ac.uk/cru/data/nao.htm>). In den Winter- und ersten Frühjahrsmonaten ist die NAO durch die stärksten Schwankungen gekennzeichnet, da die Atmosphäre dann am dynamischsten ist. Ein über die Monate Dezember bis März gemittelter Wert, der Winter-NAO-Index, gibt Aufschluss über die generelle meteorologische Situation im Winter und im zeitigen Frühjahr und ist gut geeignet zur Untersuchung großräumiger Zusammenhänge ökologischer Phänomene mit Wetter und Witterung (Stenseth et al. 2003). Dabei korrespondiert ein positiver Winter-NAO-Index (hohe

Luftdruck-Differenz) mit stärkeren westlichen Winden, welche unter anderem milde Temperaturen und höhere Niederschläge in West- und Nordwest-Europa verursachen. Ein negativer Winter-NAO-Index (geringe Luftdruck-Differenz) wird unter anderem gekennzeichnet von schwächeren westlichen Winden und erlaubt einen größeren Einfluss des kontinentalen Winter-Hochdruckgebietes auf West- und Nordwest-Europa mit folglich niedrigen Temperaturen und geringen Niederschlägen (Hurrell 1995; Hurrell et al. 2001; Ottersen et al. 2001, Visbeck et al. 2001).

Auch wenn die Amplitude der NAO in den übrigen Monaten des Jahres nicht so stark ist, können die Monatsindices für klimatisch-ökologische Untersuchungen verwendet werden. Als Pendant zum Winter-NAO-Index wurde von uns ein Sommer-NAO-Index über die Monate Juni bis August aus den jeweiligen Monatsindices berechnet, der Bedeutung während der Brutzeit und Einfluss auf das Wegzugsgeschehen haben könnte.

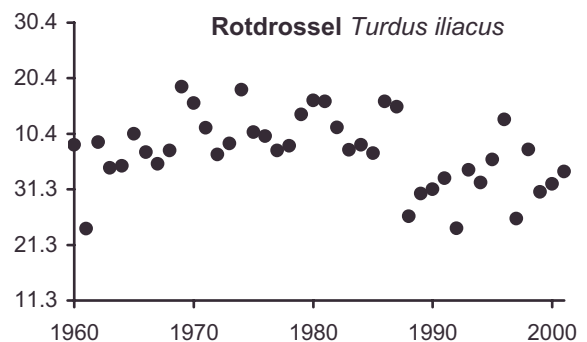
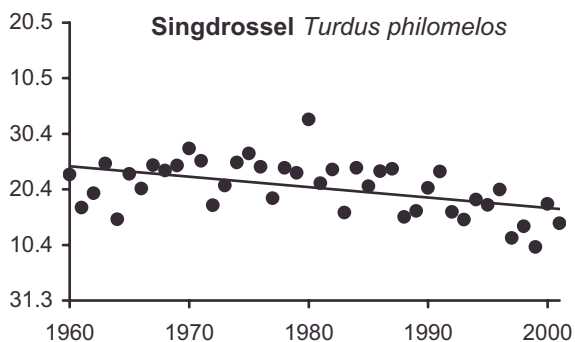
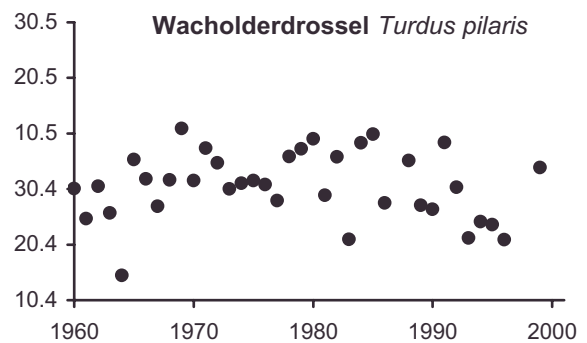
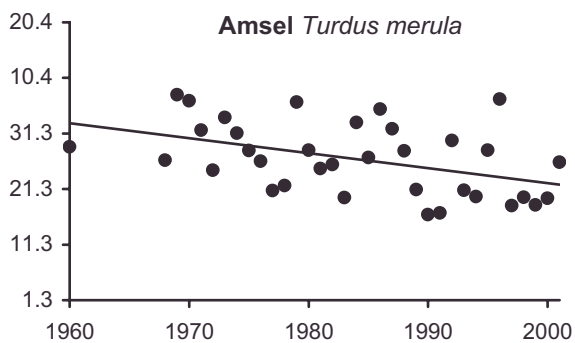
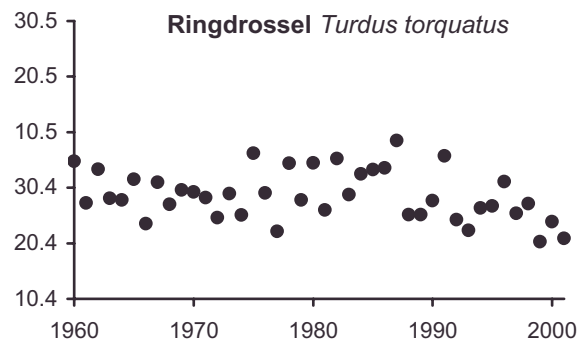
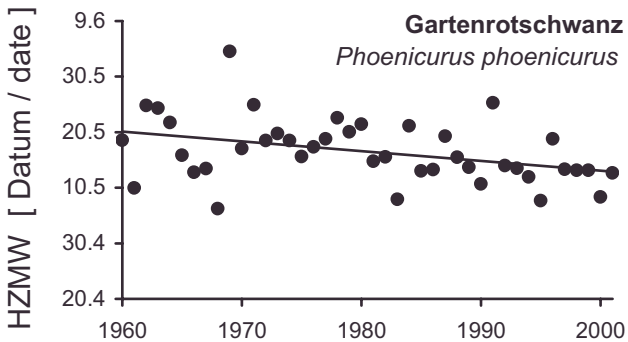
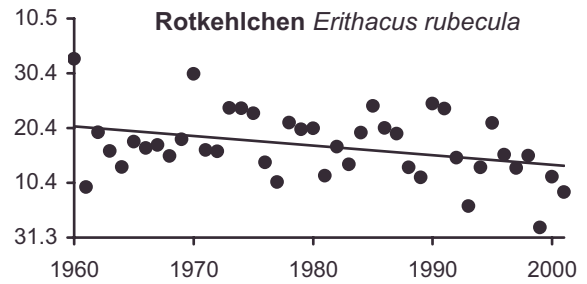
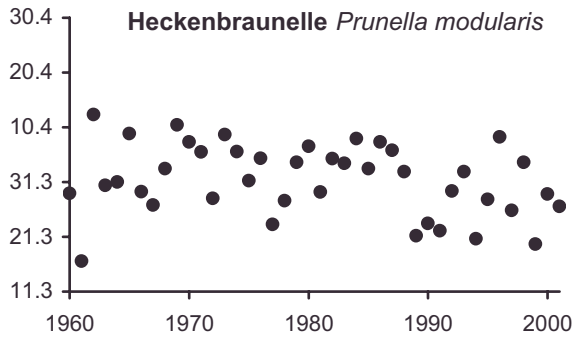
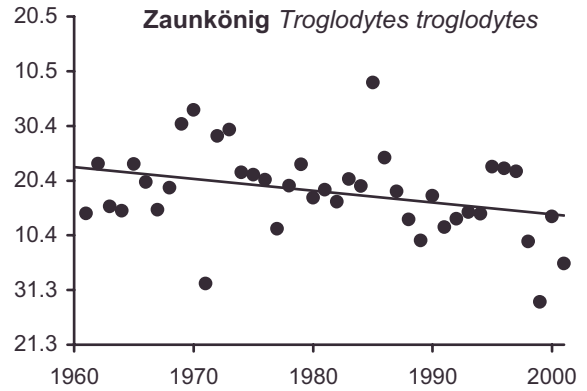
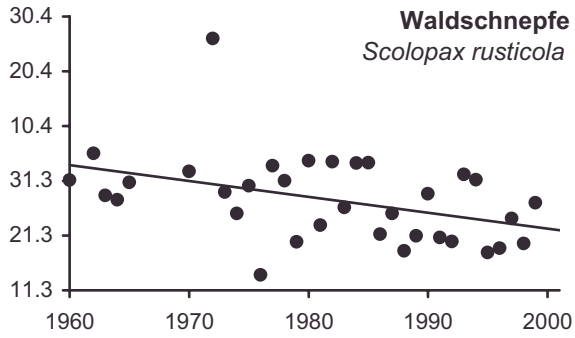
2.6 Statistik

Alle Statistiken wurden, sofern nicht anders angegeben, mit SPSS für Windows 11.5 berechnet. Für die Analyse der Heimzugdaten in Hüppop & Hüppop (2003) war in vielen Fällen die Voraussetzung für einseitige Tests gegeben. Da abweichend davon a priori Annahmen über die Richtung des Trends für den Wegzug nicht gerechtfertigt sind, haben wir uns aus Gründen der Vereinheitlichung und der Vergleichbarkeit entschlossen, in diesem Artikel durchgehend zweiseitig zu testen. Kein Trend wird bei einem $p_{(2)} > 0,5$ angenommen. Auch wenn die Achsen in den Abbildungen mit dem Datum beschriftet wurden, basieren alle Berechnungen auf dem entsprechenden julianischen Tag (Tag des Jahres, 1. Januar = 1).

Die Residuen der Regressionen der Heimzug- und Wegzugmittelwerte, der artspezifischen HZT und WZT, der NAO-Indices sowie der verwendeten Monatsmitteltemperaturen und Monatsniederschlagsraten gegen das Jahr wurden mit der Ljung & Box Q-Statistik auf Autokorrelation innerhalb der gleichen Zugzeiten getestet (Ljung & Box 1978), um serielle Abhängigkeit der Daten voneinander auszuschließen. Mögliche Zusammenhänge zwischen Heimzug und Wegzug bzw. Wegzug und Heimzug konnten direkt über lineare Regressionen und Korrelationen geprüft werden.

Eine multidimensionale Skalierung kann die Ähnlichkeiten von Messdaten (hier: Heimzug- und Wegzugmittelwerte) verschiedener Objekte (hier: Arten) in anschaulicher Weise aufzeigen bzw. deren Zugehörigkeit zu einer Gruppe verdeutlichen (Legendre & Legendre 1998). In der auf zwei dimensionslose Achsen reduzierten Darstellung (Abb. 3) stehen ähnliche Arten dicht zusammen. Die hier vorgenommene Berechnung der z-transformierten multidimensionalen Skalierung für die z-transformierten Mittelwerte des Heimzugs (24 Arten) und des Wegzugs (26 Arten) hat jeweils nur 17 Jahre zur Basis, da nur die Jahre, in denen bei allen der zu vergleichenden Arten Werte vorlagen, berücksichtigt wurden. Unterschiede zu der vergleichbaren Berechnung in Hüppop & Hüppop (2003) ergeben sich aus einer schärferen Trennung der Zugzeiten

Abb. 1: Heimzugmittelwerte (HZMW) von 24 Arten auf Helgoland von 1960 bis 2001 (Regressionsgeraden werden nur gezeigt, wenn $p_{(2)} < 0,05$; Statistik siehe Tabelle 1). Der Achsen-Maßstab ist in allen Diagrammen gleich. – Spring migration means (HZMW) of 24 species on Helgoland between 1960 and 2001 (regression lines are shown only if $p_{(2)} < 0.05$; for statistics see Tab. 1). The scale of the ordinates is identical in all diagrams.



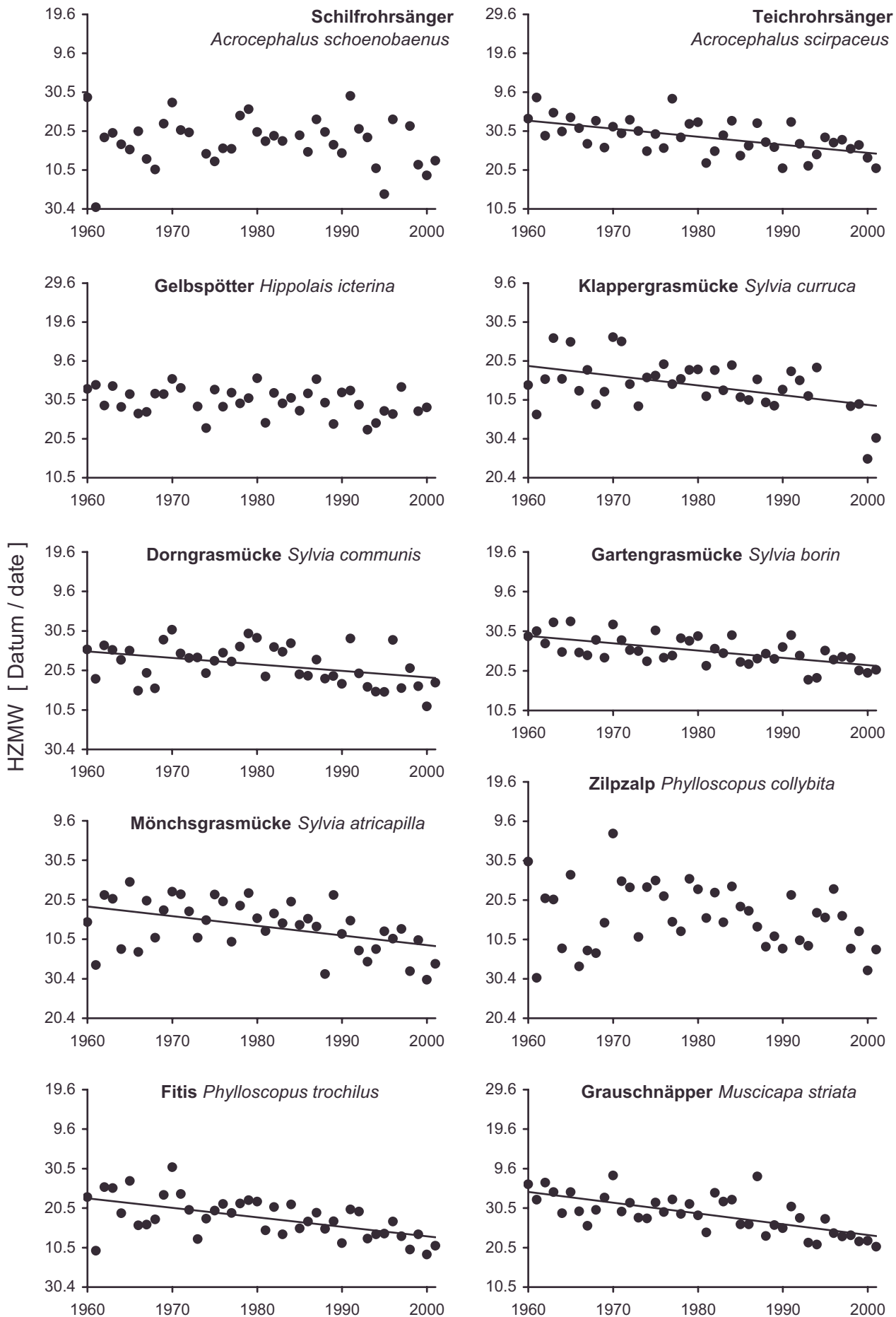


Abb. 1: Fortsetzung

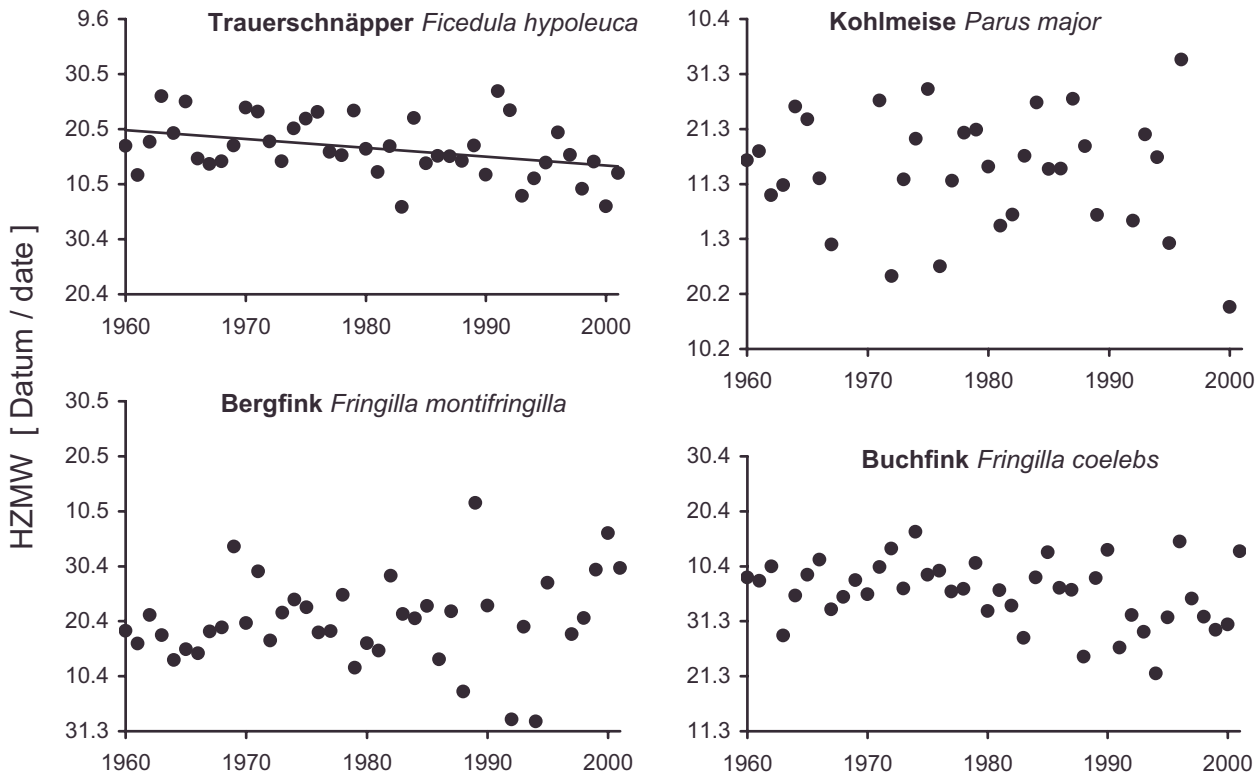


Abb. 1: Fortsetzung

voneinander mittels des BKDE-Verfahrens (vgl. 2.3), das dort noch nicht angewendet wurde.

Unser besonderer Dank gilt wiederum den unzähligen ehren- und hauptamtlichen Mitarbeiterinnen und Mitarbeitern, ohne die eine Vogelberingung auf Helgoland nicht möglich gewesen wäre. Wir danken F. Bairlein, T. Coppack, V. Dierschke, W. Fiedler und W. Winkel für viele kritische Anmerkungen und anregende Diskussionen zu einer früheren Fassung dieses Textes. Die „Freunde und Förderer der Inselstation der Vogelwarte Helgoland e.V.“ unterstützen das Atlas-Projekt seit vielen Jahren.

3. Ergebnisse

3.1 Autokorrelationen der Klimaelemente und Zugzeiten

Klimaelemente: Bei den artspezifischen HZT und WZT konnte jeweils bei nur einer Art (Kohlmeise: $Q = 4,576$, $p = 0,032$ bzw. Rotdrossel: $Q = 5,393$, $p = 0,020$) Autokorrelation festgestellt werden. Weder die NAO-Indices noch die Niederschlagsmengen der Monate Mai bis Oktober in Südsandinavien sind autokorreliert. Bei den Monatsmitteltemperaturen sind allein die September-Temperatur in Südsandinavien ($Q = 4,002$, $p = 0,045$) und die Oktober-Temperatur auf Helgoland ($Q = 6,765$, $p = 0,009$) autokorreliert.

Arten: Die HZMW sind bei nur einer Art (Rotdrossel: $Q = 3,870$, $p = 0,049$), die WZMW bei nur drei Arten (Bergfink: $Q = 4,297$, $p = 0,016$; Sperber: $Q = 6,660$,

$p = 0,010$; Zilpzalp: $Q = 3,928$, $p = 0,047$) autokorreliert.

Zugtypen: Weder die jeweils gemeinsamen HZMW und WZMW der KMZ und der LZ noch die dazugehörigen zugtypspezifischen HZT und WZT sind autokorreliert.

Da es für fast alle Klimaelemente und auch für fast alle Arten keine serielle Abhängigkeit voneinander gibt bzw. diese im Rahmen der Zufallswahrscheinlichkeit liegen, steht einer Anwendung von Regressionen auf die Zeitreihen aus statistischer Sicht somit nichts entgegen.

3.2 Heimzug

3.2.1 Langjährige Veränderung der Heimzugmittelwerte

Arten: Bei 20 der 24 Arten mit Heimzug-Daten besteht ein Trend zur Verfrühung des HZMW über den Untersuchungszeitraum, signifikant bei 14 Arten (fünf von 12 KMZ, acht von 10 LZ und Mönchsgrasmücke, Tabelle 1, Abb. 1). Beim Bergfinken besteht ein (nicht signifikanter) Trend zur Verspätung. Kein Trend besteht bei Wacholderdrossel, Kohlmeise und Schilfrohrsänger. Bei den Arten mit signifikanten Trends reicht die Verfrühung von fast sieben bis zu 12 Tagen.

Zugtypen: Der jeweils für KMZ und LZ zusammengefasste HZMW hat sich über die Jahre von 1960 bis 2001 deutlich verfrüht, und zwar im Mittel um 5,8 bzw. 7,3 Tage (Tabelle 1, Abb. 2). Es gibt keinen signifikanten Unterschied zwischen den 12 KMZ und den 10 LZ in

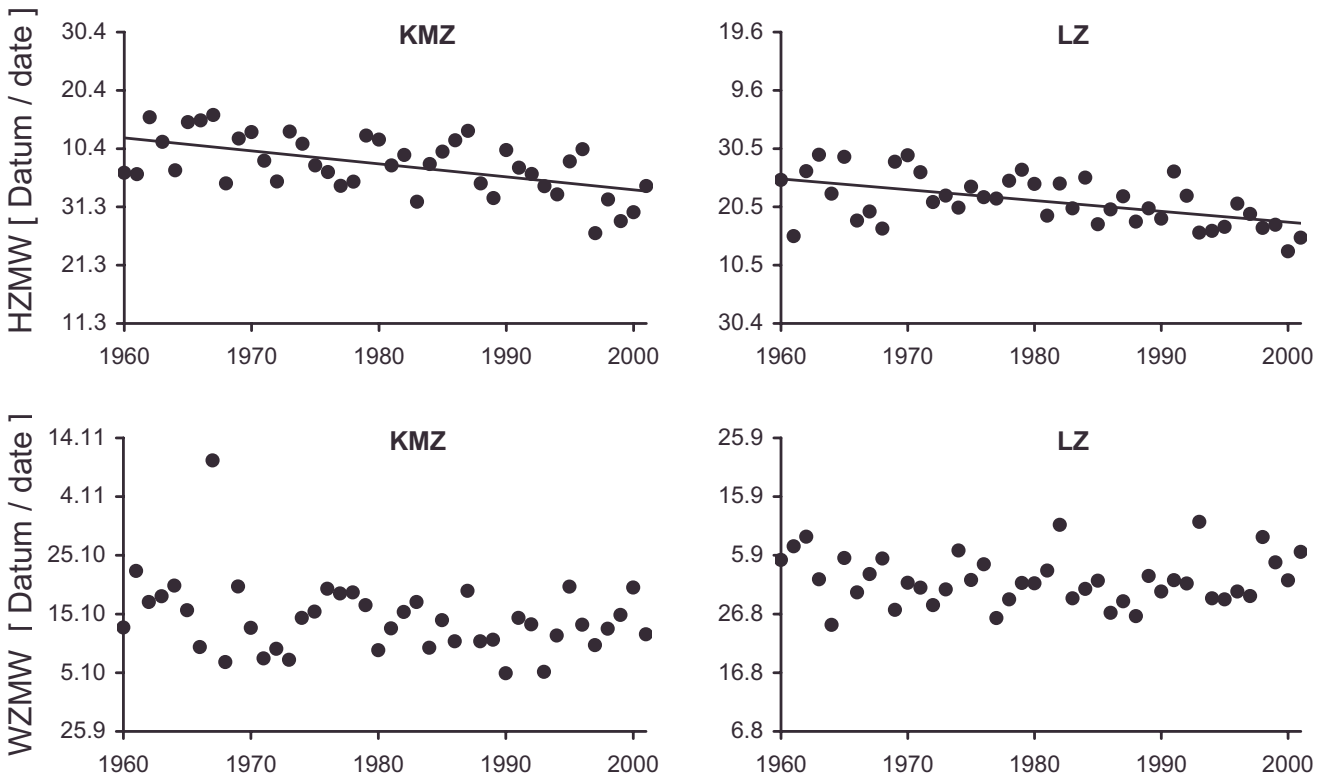


Abb. 2: Heimzugmittelwerte (HZMW) und Wegzugmittelwerte (WZMW) aller Kurz/Mittelstreckenzieher (KMZ, 12 bzw. 16 Arten) und aller Langstreckenzieher (LZ, 10 bzw. 8 Arten) jeweils zusammengefasst auf Helgoland von 1960 bis 2001 (Regressionsgeraden werden nur gezeigt, wenn $p(2) < 0,05$; Statistik siehe Tabelle 1). Der Achsen-Maßstab ist in allen Diagrammen gleich. – Spring migration means (HZMW) and autumn migration means (WZMW) of all short/medium distance migrants pooled (KMZ, 12 and 16 species, resp.) and all long distance migrants pooled (LZ, 10 and 8 species, resp.) on Helgoland between 1960 to 2001 (regression lines are shown only if $p(2) < 0,05$; for statistics see Tab. 1). The scale of the ordinates is identical in all diagrams.

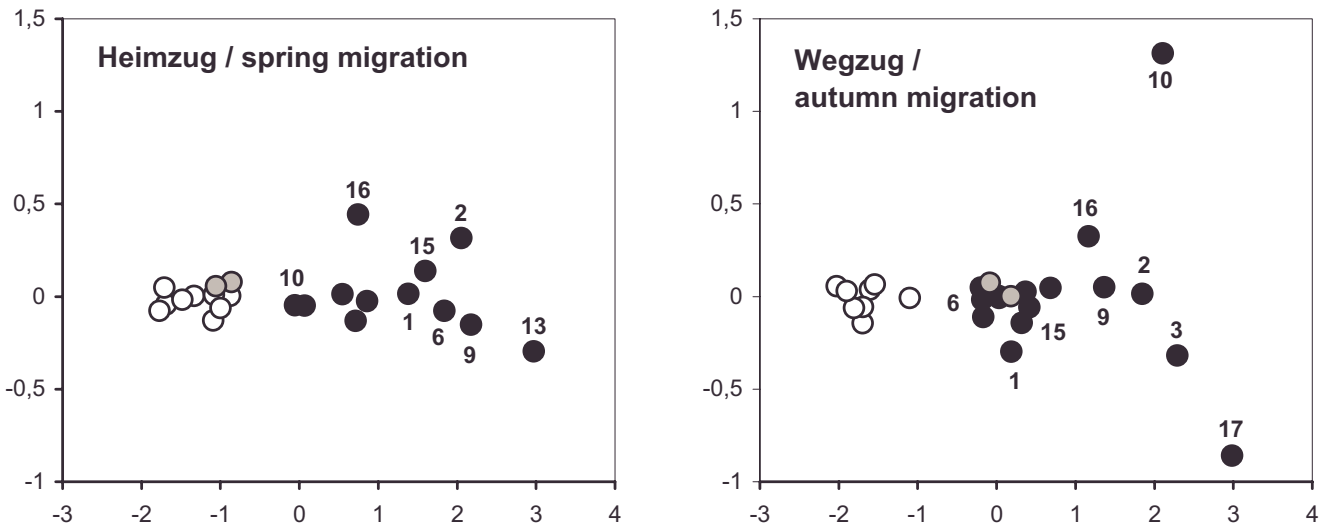


Abb. 3: Nichtmetrische multidimensionale Skalierung der Durchzugmittelwerte auf dem Heimzug bei 24 Arten und auf dem Wegzug bei 26 Arten auf Helgoland. Kurz/Mittelstreckenzieher (KMZ) = schwarz, Langstreckenzieher (LZ) = weiß, Mönchsgrasmücke und Zilpzalp = grau. Die Nummerierung der Arten entspricht der in Tab. 1, 2 und 3. – Nonmetric multidimensional scaling of the migration means during spring migration (24 species) and during autumn migration (26 species) on Helgoland. Short/medium distance migrants (KMZ) = black, long-distance migrants (LZ) = white, Blackcap and Common Chiffchaff = grey. The number of each species corresponds to that in Tab. 1, 2 and 3.

Tab. 1: Mittlere Heimzugmittelwerte (HZMW) auf Helgoland über 42 Jahre (1960 bis 2001) und Veränderung des jährlichen HZMW (41 Jahreswechsel) für 24 Arten (vgl. Abb. 1) und für alle 12 Kurz/Mittelstreckenzieher (KMZ) und alle 10 Langstreckenzieher (LZ) (vgl. Abb. 2) zusammen, sowie Zusammenhang der HZMW mit den lokalen mittleren Heimzug-Temperaturen (HZT) und dem Winter-NAO-Index. Angegeben sind jeweils der Regressionskoeffizient (b) und das Bestimmtheitsmaß (R²) sowie das Signifikanzniveau (p₍₂₎), wobei fett gedruckte Werte signifikant sind (p < 0,05), no. ist die Nummer der Arten wie in Abb. 3, n [Jahre] gibt für jede Art an, in wie vielen Jahren eine ausreichende Zahl von Bermigungen auf dem Heimzug vorlag, n [Indiv.] wie viele Individuen der einzelnen Arten der Analyse zugrunde liegen. – Mean spring migration means (HZMW) on Helgoland over 42 years (1960 - 2001) and trend of yearly spring migration means (41 changes of year) for 24 species (see Fig. 1), and for all 12 short/medium distance migrants (KMZ) and all 10 long distance migrants (LZ) together (see Fig. 2), as well as association between spring migration mean and local mean spring migration temperatures (HZT) and the winter-NAO-index. Given are the regression coefficient (b), the coefficient of determination (R²) and the level of significance (p₍₂₎), with significant values (p < 0,05) printed bold. no. is the number of species as in Fig. 3, n [years] indicates in how many years sample sizes were sufficient, n [indiv.] on how many individuals the analysis is based.

Art/ species	no.	[Jahre / years]	n [Indiv. / indiv.]	mittl. / mean HZMW*	HZMW vs. Jahr / year			HZMW vs HZT			HZMW vs Winter-NAO-Index			
					b	R ²	p	Veränderung / change [Tage / days]	b	R ²	p	b	R ²	p
Heimzug / spring migration														
<u>KMZ / short/medium distance migrants</u>														
Waldschnepfe <i>Scolopax rusticola</i>	2	34	678	28.3.	-0,29	0,171	0,015	-11,9	-1,55	0,072	0,126	-1,93	0,081	0,103
Zaunkönig <i>Troglodytes troglodytes</i>	5	41	979	18.4.	-0,22	0,109	0,035	-8,9	-2,98	0,144	0,014	-1,82	0,055	0,138
Heckenbraunelle <i>Prunella modularis</i>	6	42	10.421	2.4.	-0,13	0,063	0,109	-5,4	-3,52	0,374	0,000	-2,62	0,239	0,001
Rotkehlchen <i>Erithacus rubecula</i>	7	42	13.257	18.4.	-0,17	0,124	0,022	-7,2	-1,91	0,086	0,060	-0,73	0,021	0,362
Ringdrossel <i>Turdus torquatus</i>	8	42	1.788	29.4.	-0,10	0,076	0,077	-4,2	-1,62	0,161	0,008	-0,68	0,033	0,249
Amsel <i>Turdus merula</i>	9	35	49.288	27.3.	-0,26	0,195	0,008	-10,8	-4,27	0,577	0,000	-2,87	0,294	0,001
Wacholderdrossel <i>Turdus pilaris</i>	10	37	666	3.5.	-0,03	0,003	0,737	-1,3	-2,40	0,097	0,061	-1,46	0,088	0,074
Singdrossel <i>Turdus philomelos</i>	11	42	37.254	21.4.	-0,19	0,233	0,001	-7,7	-2,00	0,170	0,007	-1,10	0,078	0,074
Rotdrossel <i>Turdus iliacus</i>	12	42	3.893	9.4.	-0,16	0,089	0,056	-6,6	-3,00	0,243	0,001	-2,60	0,224	0,002
Kohlmeise <i>Parus major</i>	13	33	639	12.3.	-0,09	0,011	0,570	-3,9	-3,46	0,207	0,008	-3,71	0,185	0,013
Buchfink <i>Fringilla coelebs</i>	15	42	9.599	6.4.	-0,14	0,089	0,307	-5,9	-1,64	0,085	0,240	-1,57	0,103	0,514
Bergfink <i>Fringilla montifringilla</i>	16	40	3.686	19.4.	0,11	0,028	0,055	4,5	1,38	0,036	0,062	0,75	0,011	0,038
alle KMZ / all short/medium distance migrants	42	132.148	10.4.	10.4.	-0,18	0,268	0,000	-5,8	-2,46	0,319	0,000	-1,87	0,271	0,000
<u>LZ / long distance migrants</u>														
Gartenrotschwanz <i>Phoenicurus phoen.</i>	18	42	10.912	18.5.	-0,17	0,143	0,014	-7,2	-1,85	0,119	0,025	-2,89	0,376	0,000
Schilfrohrsänger <i>Acroc. schoenobaenus</i>	20	39	700	18.5.	-0,05	0,011	0,535	-2,1	-0,43	0,007	0,618	-2,49	0,255	0,001
Teichrohrsänger <i>Acroc. scirpaceus</i>	21	42	1.618	29.5.	-0,21	0,337	0,000	-8,6	-0,78	0,054	0,138	-0,99	0,073	0,084
Gelbspötter <i>Hippolais icterina</i>	22	39	1.155	31.5.	-0,09	0,087	0,068	-3,6	-0,35	0,020	0,391	-0,87	0,095	0,057
Klappergrasmücke <i>Sylvia curruca</i>	23	39	758	15.5.	-0,25	0,215	0,003	-10,2	-1,72	0,084	0,073	-2,07	0,133	0,023
Domgrasmücke <i>Sylvia communis</i>	24	42	5.899	22.5.	-0,16	0,168	0,007	-6,7	-0,91	0,047	0,166	-2,26	0,309	0,000
Gartengrasmücke <i>Sylvia borin</i>	25	42	17.687	26.5.	-0,18	0,377	0,000	-7,5	-0,37	0,020	0,370	-0,71	0,054	0,138
Fitis <i>Phylloscopus trochilus</i>	26	42	10.968	19.5.	-0,24	0,335	0,000	-9,8	-1,57	0,130	0,019	-2,38	0,321	0,000
Grauschnäpper <i>Muscicapa striata</i>	27	42	3.910	29.5.	-0,27	0,469	0,000	-11,1	-1,35	0,090	0,053	-1,28	0,101	0,041
Trauerschnäpper <i>Ficedula hypoleuca</i>	28	42	2.390	18.5.	-0,16	0,140	0,015	-6,5	-1,43	0,090	0,053	-2,02	0,220	0,002
alle LZ / all long distance migrants	42	55.997	23.5.	23.5.	-0,20	0,388	0,000	-7,3	-1,12	0,110	0,032	-1,67	0,254	0,001
<u>ohne Zuordnung / without classification</u>														
Mönchsgrasmücke <i>Sylvia atricapilla</i>	29	42	3.719	14.5.	-0,24	0,206	0,003	-10,0	-3,80	0,292	0,000	-1,35	0,061	0,116
Zalpzalp <i>Phylloscopus collybita</i>	30	42	3.302	15.5.	-0,16	0,057	0,128	-6,4	-5,04	0,199	0,003	-2,90	0,187	0,004

* Mittelwert der jährlichen Mittelwerte / mean of the yearly means

der Veränderung der HZMW über den Untersuchungszeitraum (Vergleich der Regressionskoeffizienten mit dem Mann-Whitney-U-Test: $p_{(2)} = 0,410$). Nach der nichtmetrischen multidimensionalen Skalierung verhalten sich die Heimzugmittelwerte aller LZ sehr ähnlich und sind von denen der KMZ unterschieden, dabei sind Mönchsgrasmücke und Zilpzalp eher den LZ zuzuordnen (Abb. 3). Die KMZ zeichnen sich gegenüber den LZ durch eine weniger ausgeprägte Gruppierung aus, wobei Kohlmeise (13) und Bergfink (16) eher am Rande der Verteilung stehen.

3.2.2 Heimzugmittelwerte und lokale Temperatur

Arten: Die artspezifische HZT erhöht sich bei allen 24 Arten um im Mittel 1,2 °C von 1960 bis 2001. Für 17 Arten ist dieser Trend signifikant, nur für sieben spät ziehende Arten nicht. HZMW und artspezifische HZT sind bei 22 der 24 Arten negativ korreliert, d.h. je wärmer es ist, desto früher ziehen die Vögel heim (Tabelle 1, fünf Beispiele in Abb. 4). Bei 11 Arten ist dieser Zusammenhang signifikant (sieben von 12 KMZ, zwei von 10 LZ, Mönchsgrasmücke und Zilpzalp). Beim Bergfinken ist der Zusammenhang positiv, beim Schilfröhrsänger gibt es keinen Trend.

Zugtypen: Die zugtypspezifische HZT der KMZ ist von 1960 bis 2001 um 1,4 °C signifikant gestiegen, die der LZ nahm um 0,9 °C zu (nur Trend) (Abb. 5). Für alle KMZ zusammengefasst erklärt ihre gemeinsame HZT 32 % der Varianz der gemeinsamen HZMW, für alle LZ zusammen sind es nur 11 % (Tabelle 1, Abb. 6). Entsprechend ist der Einfluss des gemeinsamen HZT auf den gemeinsamen HZMW bei den 12 KMZ höher als bei den 10 LZ (Vergleich der Regressionskoeffizienten mit dem Mann-Whitney-U-Test: $p_{(2)} = 0,005$). Somit ziehen besonders die KMZ in ihrer Gesamtheit umso früher über Helgoland heim, je wärmer es dort ist, während die LZ dort von der lokalen HZT wesentlich weniger beeinflusst werden.

3.2.3 Heimzugmittelwerte und Winter-NAO-Index
Sowohl die Häufigkeit der positiven Winter-NAO-Indices als auch deren Amplitude hat von 1960 bis 2001 deutlich zugenommen (Abb. 7).

Arten: Bei 23 der 24 Arten ist der Zusammenhang des HZMW mit dem Winter-NAO-Index negativ (Ausnahme: Bergfink), signifikant bei 13 Arten (fünf von 12 KMZ, sieben von 10 LZ und Zilpzalp). Demzufolge ziehen die Vögel auf dem Heimzug umso früher über Helgoland je positiver der Winter-NAO-Index ist (Tabelle 1, fünf Beispiele in Abb. 4).

Zugtypen: Die jeweils für alle KMZ und LZ zusammengefasste Beziehung zwischen gemeinsamem HZMW und dem Winter-NAO-Index ist für beide Zugtypen signifikant (Tabelle 1, Abb. 6). Der Einfluss

des Winter-NAO-Index auf den jeweils gemeinsamen HZMW ist bei den KMZ und bei den LZ als Zugtypen mit einer erklärten Varianz von 27 % bzw. 25 % nahezu gleich, was auch ein Vergleich der Regressionskoeffizienten mit dem Mann-Whitney-U-Test bestätigt ($p_{(2)} = 0,843$). Beide Zugtypen ziehen demnach umso früher über Helgoland heim, je positiver der Winter-NAO-Index des vorhergehenden Winters war.

3.3 Wegzug

3.3.1 Langfristige Veränderung der Wegzugmittelwerte

Arten: Bei 14 der 26 Wegzug-Arten besteht ein Trend zur Verspätung des WZMW über den Untersuchungszeitraum, aber nur bei fünf Arten (zwei von 16 KMZ, zwei von acht LZ und Zilpzalp) ist dieser Trend signifikant mit Verspätungen von bis zu neun Tagen (Tabelle 2, Abb. 8). Bei sechs Arten gibt es einen Trend zur Verfrühung, der aber bei keiner Art signifikant ist. Kein Trend besteht bei den verbleibenden sechs Arten.

Zugtypen: Der für alle LZ zusammengefasste WZMW zeigt über die Jahre einen Trend zur Verspätung um 2,9 Tage, der jedoch nicht signifikant ist. Bei allen KMZ zusammengefasst ist nicht einmal ein Trend erkennbar (Tabelle 2, Abb. 2). Ein Unterschied zwischen den acht LZ und den 16 KMZ ist nicht feststellbar (Vergleich der Regressionskoeffizienten mit dem Mann-Whitney-U-Test: $p_{(2)} = 0,358$). Nach der nichtmetrischen multidimensionalen Skalierung verhalten sich die Wegzugmittelwerte aller LZ sehr ähnlich und sind wiederum von denen der KMZ differenzierbar, dabei stehen Mönchsgrasmücke und Zilpzalp bei den KMZ (Abb. 3). Die KMZ zeichnen sich durch eine deutlich schwächere Gruppierung aus, wobei besonders Wacholderdrossel (10) und Grünling (17) am Rande stehen.

3.3.2 Wegzugmittelwerte und lokale Temperatur

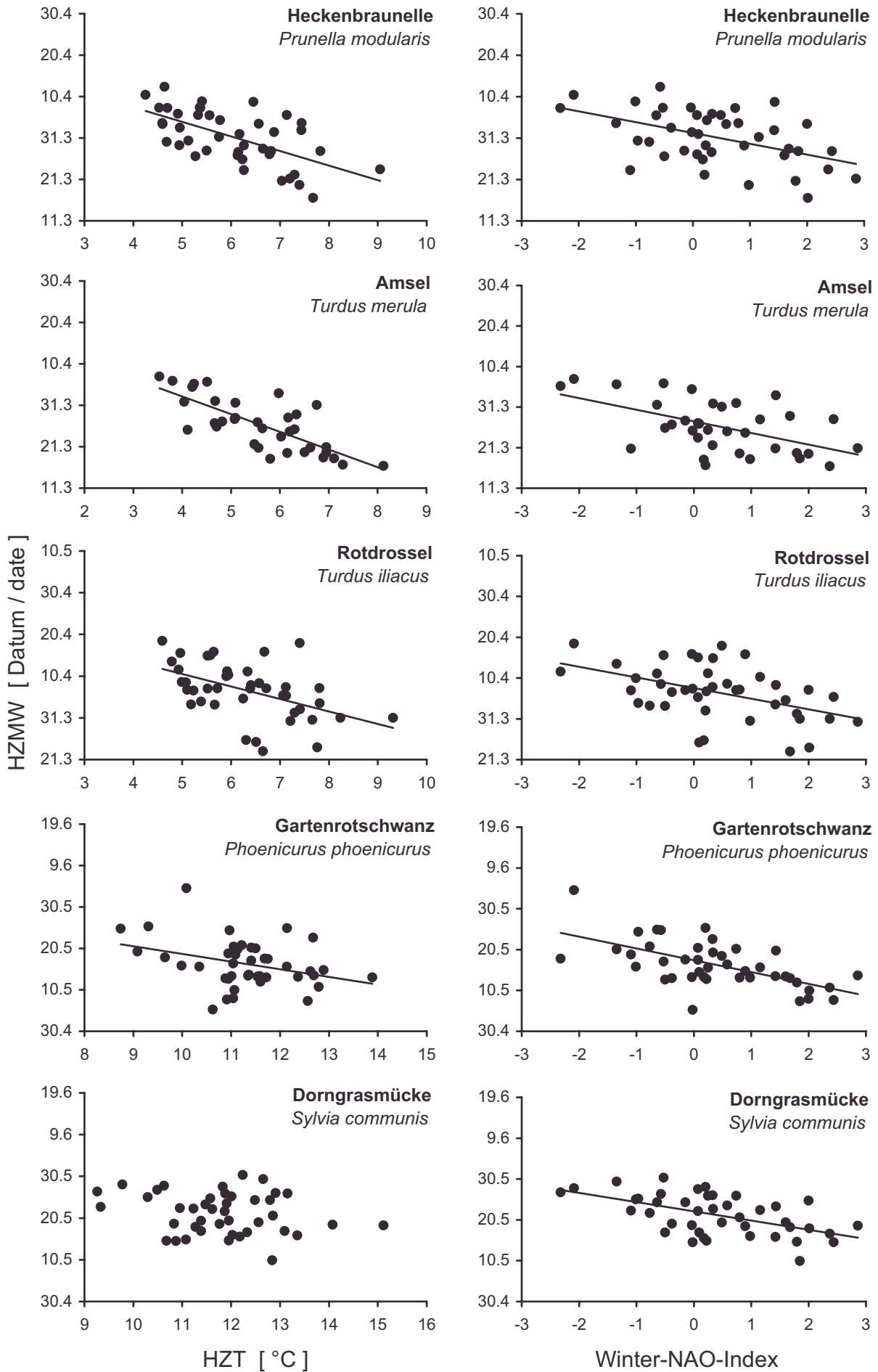
Arten: Die lokalen artspezifischen WZT zeigen bei allen 26 Arten einen positiven Trend über die Jahre von 1960 bis 2001 mit einer Erhöhung um im Mittel ebenfalls 1,2 °C (vgl. 3.2.2). Für 21 Arten ist dieser Trend signifikant. Bei sieben der 26 Arten deutet sich eine Verspätung in Zusammenhang mit der Zunahme der WZT an, bei vier Arten dagegen eine Verfrühung, bei 15 Arten ist gar kein Zusammenhang erkennbar (Tabelle 2). Signifikant ist eine Verschiebung (hier: Verspätung) des WZMW mit der Zunahme der WZT nur bei Singdrossel und Buchfink zu belegen.

Zugtypen: Die mittleren lokalen zugtypspezifischen WZT der KMZ bzw. LZ haben sich von 1960 bis 2001 um 1,1 °C bzw. um 1,5 °C erhöht (Abb. 5). Zwar ist die Beziehung zwischen WZMW und WZT auf Artniveau bei den 16 KMZ-Arten signifikant stärker ausgeprägt als bei den acht LZ-Arten (Vergleich der Regressions-

Tab. 2: Mittlere Wegzugmittelwerte (WZMW) auf Helgoland über 42 Jahre (1960 bis 2001) und Veränderung der jährlichen WZMW (41 Jahreswechsel) für 26 Arten (vgl. Abb. 8) und für alle 16 Kurz/Mittelstreckenzieher (KMZ) und alle 8 Langstreckenzieher (LZ) (vgl. Abb. 2) zusammen, sowie Zusammenhang der WZMW und mit den lokalen mittleren Wegzug-Temperaturen (WZT). Angegeben sind jeweils der Regressionskoeffizient (b) und das Bestimmtheitsmaß (R²) sowie das Signifikanzniveau (p(2)), wobei fett gedruckte Werte signifikant sind (p < 0,05), no. ist die Nummer der Arten wie in Abb. 3, n [Jahre] gibt für jede Art an, in wie vielen Jahren eine ausreichende Zahl von Beringungen auf dem Wegzug vorlag, n [Indiv.] wie viele Individuen der einzelnen Arten der Analyse zugrunde liegen. – Mean autumn migration means (WZMW) on Helgoland over 42 years (1960 - 2001) and trend of yearly autumn migration means (41 changes of year) for 26 species (see Fig. 8), and for all 16 short/medium distance migrants (KMZ) and all 8 long distance migrants (LZ) together (see Fig. 2), as well as association between autumn migration mean and local mean autumn migration temperatures (WZT). Given each are the regression coefficient (b), the coefficient of determination (R²) and the level of significance (p(2)), with significant values (p < 0,05) printed bold, no. is the number of the species as in Fig. 3, n [years] indicates in how many years sample sizes were sufficient, n [individ.] on how many individuals the analysis is based.

Art / species	no.	n [Jahre / years]	n [Indiv. / indiv.]	mittl. / mean WZMW* [Datum / date]	WZMW vs. Jahr / year			Veränderung / change [Tage / days]			WZMW vs. WZT		
					b	R ²	p	b	R ²	p	b	R ²	p
Wegzug / autumn migration													
<u>KMZ / short/medium distance migrants</u>													
Sperber <i>Accipiter nisus</i>	1	42	2.175	7.10.	-0,28	0,091	0,052	-11,6	0,69	0,002	0,772		
Waldschnepfe <i>Scolopax rusticola</i>	2	31	635	14.11.	-0,06	0,003	0,777	-2,6	0,50	0,001	0,852		
Waldohreule <i>Asio otus</i>	3	32	603	16.11.	-0,06	0,002	0,803	-2,4	-4,34	0,088	0,100		
Wiesenpieper <i>Anthus pratensis</i>	4	41	1.921	2.10.	0,07	0,021	0,370	2,8	0,38	0,003	0,728		
Zaunkönig <i>Troglodytes troglodytes</i>	5	42	1.130	13.10.	0,07	0,025	0,316	2,9	1,17	0,036	0,228		
Heckenbraunelle <i>Prunella modularis</i>	6	42	7.515	2.10.	-0,10	0,037	0,220	-4,1	0,97	0,017	0,411		
Rotkehlchen <i>Erithacus rubecula</i>	7	38	15.950	30.9.	0,09	0,027	0,324	3,7	0,73	0,009	0,571		
Ringdrossel <i>Turdus torquatus</i>	8	42	1.397	30.9.	0,18	0,104	0,037	7,3	0,67	0,007	0,602		
Amsel <i>Turdus merula</i>	9	35	39.250	2.11.	0,13	0,047	0,210	5,4	1,72	0,059	0,162		
Wacholderdrossel <i>Turdus pilaris</i>	10	41	1.927	14.11.	0,21	0,010	0,542	8,8	0,58	0,000	0,913		
Singdrossel <i>Turdus philomelos</i>	11	37	59.015	5.10.	0,07	0,038	0,265	2,8	1,69	0,148	0,023		
Rotdrossel <i>Turdus iliacus</i>	12	42	16.891	18.10.	0,10	0,038	0,214	4,2	1,62	0,052	0,146		
Wintergoldhähnchen <i>Regulus regulus</i>	14	41	2.439	11.10.	-0,13	0,062	0,117	-5,5	2,02	0,078	0,074		
Buchfink <i>Fringilla coelebs</i>	15	40	21.798	9.10.	0,23	0,115	0,032	9,2	3,34	0,147	0,014		
Bergfink <i>Fringilla montifringilla</i>	16	42	7.529	26.10.	-0,33	0,069	0,092	-13,7	-3,36	0,029	0,283		
Grünling <i>Carduelis chloris</i>	17	40	2.570	2.12.	0,12	0,003	0,731	5,1	1,39	0,003	0,752		
alle KMZ / all short/medium distance migrants	42		182.745	20.10.	0,03	0,006	0,618	0,8	1,45	0,044	0,181		
<u>LZ / long distance migrants</u>													
Gartenrotschwanz <i>Phoenicurus phoen.</i>	18	42	11.971	11.9.	0,12	0,142	0,014	4,8	0,33	0,007	0,592		
Braunkehlchen <i>Saxicola rubetra</i>	19	36	417	2.9.	0,23	0,141	0,024	9,3	-0,74	0,010	0,257		
Teichrohrsänger <i>Acrocephalus scirpaceus</i>	21	42	826	4.9.	-0,01	0,000	0,921	-0,4	0,25	0,001	0,847		
Domgrasmücke <i>Sylvia communis</i>	24	42	2.241	6.9.	0,09	0,031	0,264	3,7	0,37	0,003	0,716		
Gartengrasmücke <i>Sylvia borin</i>	25	42	19.711	2.9.	-0,05	0,013	0,481	-1,9	0,18	0,001	0,832		
Fitis <i>Phylloscopus trochilus</i>	26	42	10.619	26.8.	0,04	0,019	0,383	1,6	-0,39	0,016	0,431		
Grauschnäpper <i>Muscicapa striata</i>	27	41	1.211	30.8.	0,12	0,050	0,144	5,0	-0,26	0,002	0,792		
Trauerschnäpper <i>Ficedula hypoleuca</i>	28	42	8.481	28.8.	0,03	0,005	0,652	1,2	-0,81	0,034	0,241		
alle LZ / all long distance migrants	42		55.477	2.9.	0,07	0,038	0,215	2,9	-0,26	0,004	0,683		
<u>ohne Zuordnung / without classification</u>													
Mönchsgrasmücke <i>Sylvia atricapilla</i>	29	42	18.303	2.10.	-0,05	0,015	0,439	-1,9	0,01	0,000	0,991		
Zilpzalp <i>Phylloscopus collybita</i>	30	42	1.152	8.10.	0,21	0,183	0,005	8,6	1,53	0,050	0,154		

* Mittelwert der jährlichen Mittelwerte / mean of the yearly means



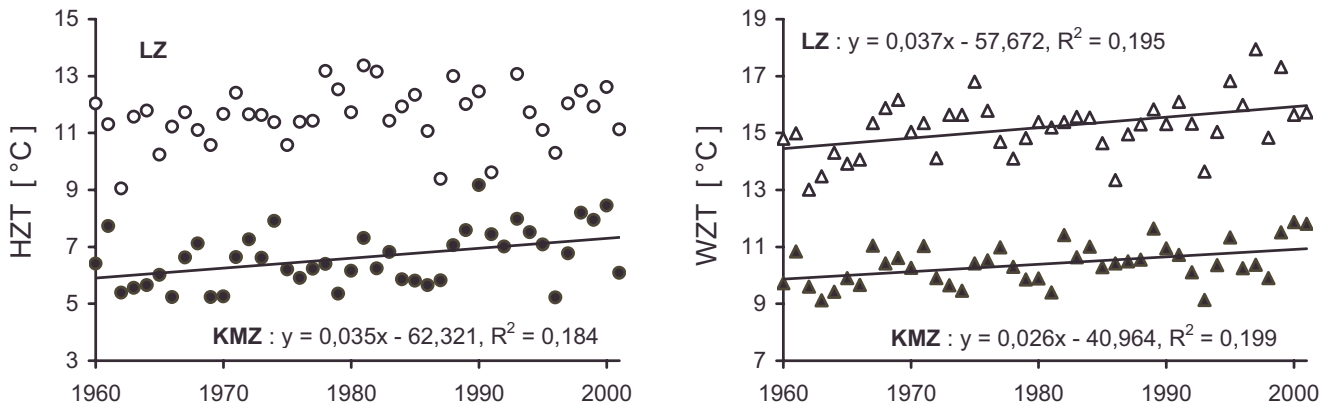


Abb. 5: Mittlere lokale zugtypspezifische Heimzugtemperaturen (HZT, NCEP/NCAR Reanalysis: <http://www.cdc.noaa.gov>) und Wegzugtemperaturen (WZT, s. 2.2.4) auf Helgoland von 1960 bis 2001 (KMZ = Kurz/Mittelstreckenzieher, LZ = Langstreckenzieher, Regressionslinien werden nur gezeigt, wenn $p(2) < 0,05$). Der Achsen-Maßstab ist in allen Diagrammen gleich. – Mean local migration-type-specific spring migration temperatures (HZT, NCEP/NCAR Reanalysis: <http://www.cdc.noaa.gov>) and autumn migration temperatures (WZT, see 2.2.4) on Helgoland from 1960 to 2001 (KMZ = short/medium distance migrants, LZ = long distance migrants, regression lines are shown only if $p(2) < 0,05$). The scale of the ordinates is identical in all diagrams.

koeffizienten mit dem Mann-Whitney-U-Test: $p(2) = 0,037$), dennoch kann für keinen Zugtyp ein Einfluss der zugtypspezifischen WZT auf den jeweils gemeinsamen WZMW über Helgoland festgestellt werden (Tab. 2).

3.3.3 Wegzugmittelwerte und andere Klimaelemente

Im Gegensatz zum Winter-NAO-Index hat sich der Sommer-NAO-Index (vgl. 2.5) über den Untersuchungszeitraum nicht verändert. Auch bei den anderen, ausgewählten Klimaelementen in den Brutzeit- und Wegzugmonaten (vgl. 2.4) gibt es nur wenige signifikante Veränderungen: Die Niederschlagsmenge im Mai in Südsandinavien hat abgenommen, die Juli- und August-Monatsmitteltemperaturen auf Helgoland haben zugenommen und der September-NAO-Index hat abgenommen.

Weder bei den Arten noch bei den Zugtypen sind die wenigen vorhandenen Veränderungen der WZMW mit den wenigen oben genannten Trends der Klimaelemente in zu erklären. Lediglich die jährliche Variabilität der WZMW kann mit den gewählten Klimaelementen zumindest teilweise in Zusammenhang gebracht werden. Die Interpretation dieser komplexen Zusammenhänge bedarf jedoch noch einer wesentlichen Vertiefung und ist nicht Schwerpunkt dieser Arbeit.

3.4 Zeitspanne zwischen Heimzug- und Wegzugmittelwerten

3.4.1 Langfristige Veränderung der Zeitspanne

Arten: Bei 19 der 20 Arten, deren Heimzug und Wegzug verglichen werden kann, hat der Zeitraum zwischen beiden Durchzugmittelwerten über den Untersuchungszeitraum von 1960 bis 2001 zugenommen (Tabelle 3, Abb. 9). Bei insgesamt 13 Arten (sieben von 11 KMZ, fünf von sieben LZ und Zilpzalp) ist die Erweiterung des brutzeitlichen Fensters um acht bis 16 Tagen signifikant. Nur der Bergfink fällt mit einem negativen Trend wiederum aus der Reihe.

Zugtypen: Der Zeitraum zwischen den zusammengefassten WZMW und HZMW aller 11 KMZ bzw. aller 7 LZ, die auf dem Heimzug sowie auf dem Wegzug in ausreichender Zahl gefangen werden konnten, hat sich über die Jahre von 1960 bis 2001 vergrößert und zwar im Mittel um gut acht Tage (bzw. fast 11 Tage ohne den Bergfinken) bei den KMZ und um 10 Tage bei den LZ (Tabelle 3, Abb. 10). Es gibt keinen signifikanten Unterschied zwischen KMZ und LZ in der Veränderung der Zeitspanne zwischen mittleren Heim- und Wegzugterminen (Mann-Whitney-U-Test: $p(2) = 0,556$).

Abb. 4: Beziehung des Heimzugmittelwertes (HZMW) zur artspezifischen lokalen mittleren Heimzugtemperatur (HZT) und zum Winter-NAO-Index auf Helgoland von 1960 bis 2001 bei drei Kurz/Mittelstreckenziehern (Heckenbraunelle, Amsel und Rotdrossel) und zwei Langstreckenziehern (Gartenrotschwanz und Dorngrasmücke) (Regressionsgeraden werden nur gezeigt, wenn $p(2) < 0,05$; Statistik siehe Tabelle 1). Der Achsen-Maßstab ist in allen Diagrammen gleich.

Fig. 4: Relation between spring migration mean (HZMW), species-specific local mean spring migration temperature (HZT) and winter-NAO-index in three short/medium distance migrants (Hedge Accentor, Blackbird and Redwing) and two long distance migrants (Redstart and Whitethroat) caught on Helgoland between 1960 and 2001 (regression lines are shown only if $p(2) < 0,05$; for statistics see Tab. 1). The scale of the ordinates is identical in all diagrams.

Tab. 3: Mittlere Zeitspannen (Zsp.) zwischen Heimzugmittelwerten (HZMW) und Wegzugmittelwerten (WZMW) auf Helgoland über 42 Jahre (1960 bis 2001) und Veränderung der jährlichen Zeitspannen über den Zeitraum 1960 bis 2001 (41 Jahreswechsel) für 20 Arten (vgl. Abb. 9) und für alle 11 Kurz-/Mittelstreckenzieher (KMZ) und alle 7 Langstreckenzieher (LZ) zusammen (vgl. Abb. 10), sowie Zusammenhang der Zeitspannen mit den lokalen mittleren Heimzug-Temperaturen (HZZT), den lokalen mittleren Wegzug-Temperaturen (WZT, s.o.) und dem Winter-NAO-Index. Angegeben sind jeweils der Regressionskoeffizient (b) und das Bestimmtheitsmaß (R²) sowie das Signifikanzniveau (p(2)), wobei fett gedruckte Werte signifikant sind (p < 0,05). no. ist die Nummer der Arten wie in Abb. 3, n [Jahre] gibt für jede Art an, in wie vielen Jahren eine ausreichende Zahl von Beringungen vorlag. – Mean periods between spring (HZMW) and autumn migration means (WZMW) on Helgoland over 42 years (1960 - 2001) and trend of yearly autumn migration mean (41 changes of year) for 20 species (see Fig. 9), and for all 11 short/medium distance migrants (KMZ) and all 7 long distance migrants (LZ) together (see Fig. 10), as well as the association between differences and local mean spring migration temperatures (HZZT), the local mean autumn migration temperatures (WZT, see above) and the winter-NAO-index. Given are the regression coefficient (b), the coefficient of determination (R²) and the level of significance (p(2)), with significant values (p < 0,05) printed bold. no. is the number of the species as in Fig. 3, n [years] indicates in how many years sample sizes were sufficient.

Art / species	n	mittl. Zsp.*/ mean period*		Zsp./period vs Jahr / year		Veränderung/ change		Zsp./period vs HZZT		Zsp./period vs WZT		Zsp./period vs Winter-NAO-Index				
		[Jahre/ years]	[Tage/ days]	b	R ²	p	[Tage/days]	b	R ²	p	b	R ²	p	b	R ²	p
KMZ / short/medium distance migrants																
Waldschnepfe <i>Scolopax rusticola</i>	28		232	0,16	0,011	0,596	6,4	1,32	0,015	0,541	-0,39	0,001	0,896	2,53	0,045	0,280
Zaunkönig <i>Troglodytes troglodytes</i>	41		178	0,31	0,141	0,016	12,5	3,36	0,120	0,027	3,64	0,108	0,035	1,54	0,037	0,228
Heckenbraunelle <i>Prinella modularis</i>	42		185	0,03	0,002	0,797	1,3	4,14	0,230	0,001	2,99	0,069	0,993	3,83	0,233	0,001
Rotkehlchen <i>Eritricha rubecula</i>	38		166	0,30	0,184	0,007	12,1	1,71	0,038	0,241	2,53	0,069	0,111	1,29	0,039	0,233
Ringdrossel <i>Turdus torquatus</i>	42		157	0,28	0,168	0,007	11,4	1,64	0,048	0,162	0,88	0,008	0,581	1,39	0,041	0,200
Amsel <i>Turdus merula</i>	35		221	0,40	0,218	0,005	16,2	3,01	0,143	0,025	1,98	0,040	0,251	3,18	0,184	0,010
Wacholderdrossel <i>Turdus pilaris</i>	36		195	0,20	0,006	0,661	8,3	3,54	0,011	0,550	0,06	0,000	0,992	4,34	0,031	0,306
Singdrossel <i>Turdus philomelos</i>	35		167	0,35	0,386	0,000	14,5	2,68	0,189	0,009	0,65	0,008	0,607	1,80	0,131	0,033
Rotdrossel <i>Turdus iliacus</i>	42		194	0,26	0,098	0,044	10,8	3,29	0,120	0,025	2,50	0,048	0,162	3,73	0,195	0,003
Buchfink <i>Fringilla coelebs</i>	40		190	0,36	0,154	0,012	14,8	2,23	0,045	0,190	3,01	0,062	0,121	2,28	0,065	0,114
Bergfink <i>Fringilla montifringilla</i>	40		189	-0,43	0,087	0,065	-17,5	-1,22	0,006	0,636	-6,48	0,084	0,069	1,74	0,013	0,481
alle KMZ / all short/medium dist. migr.	42		188	0,27	0,169	0,007	8,3	3,18	0,148	0,012	3,43	0,095	0,047	2,90	0,189	0,004
LZ / long distance migrants																
Gartenrotschwanz <i>Phoen. phoen.</i>	42		118	0,29	0,275	0,000	11,9	1,89	0,086	0,059	1,71	0,059	0,121	3,10	0,308	0,000
Teichrohrsänger <i>Acroc. scirpaceus</i>	42		97	0,20	0,065	0,103	8,1	1,88	0,068	0,097	1,30	0,017	0,416	1,66	0,044	0,181
Dorngasmücke <i>Sylvia communis</i>	42		106	0,25	0,148	0,012	10,4	0,64	0,009	0,559	1,20	0,022	0,351	2,74	0,169	0,007
Gartengrasmücke <i>Sylvia borin</i>	42		99	0,14	0,076	0,077	5,5	0,48	0,013	0,474	0,75	0,015	0,442	1,27	0,065	0,103
Fitis <i>Phylloscopus trochilus</i>	42		100	0,28	0,288	0,000	11,5	1,31	0,057	0,128	0,90	0,027	0,303	2,71	0,265	0,000
Grauschnäpper <i>Muscicapa striata</i>	41		94	0,38	0,278	0,000	15,8	0,22	0,001	0,865	1,11	0,019	0,392	2,83	0,148	0,013
Trauerschnäpper <i>Ficedula hypoleuca</i>	42		104	0,19	0,101	0,041	7,6	1,87	0,080	0,070	-0,68	0,011	0,503	2,95	0,246	0,001
alle LZ / all long distance migrants	42		103	0,25	0,247	0,001	10,1	1,36	0,062	0,111	0,04	0,020	0,377	2,52	0,243	0,001
ohne Zuordnung / without classification																
Mönchsgrasmücke <i>Sylvia atricapilla</i>	42		141	0,20	0,090	0,054	8,1	2,15	0,062	0,113	0,52	0,003	0,739	0,25	0,002	0,811
Zilpzalp <i>Phylloscopus collybita</i>	42		143	0,37	0,186	0,004	15,1	4,98	0,117	0,027	3,62	0,094	0,048	3,98	0,215	0,002

* Mittelwert der jährlichen Mittelwerte / mean of the yearly means

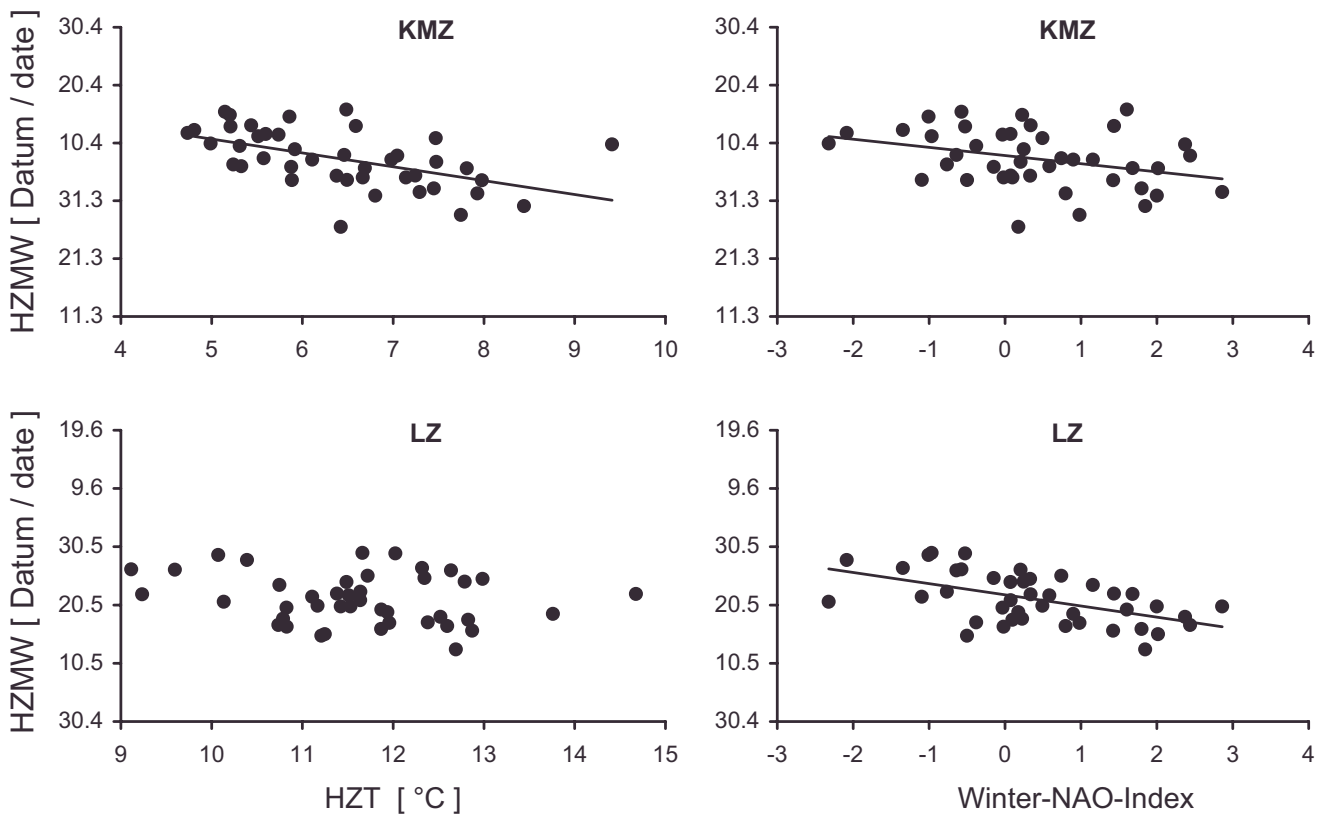


Abb. 6: Beziehung des Heimzugmittelwertes (HZMW) zur zugtypspezifischen lokalen mittleren Heimzugtemperatur (HZT) und zum Winter-NAO-Index auf Helgoland von 1960 bis 2001 bei allen Kurz/Mittelstreckenziehern (KMZ, 12 Arten) und allen Langstreckenziehern (LZ, 10 Arten) jeweils zusammengefasst (Regressionsgeraden werden nur gezeigt, wenn $p(2) < 0,05$; Statistik siehe Tabelle 1). Der Achsen-Maßstab ist in allen Diagrammen gleich. – Relation between spring migration mean (HZMW), migration-type-specific local mean spring migration temperature (HZT) and winter-NAO-index for all short/medium distance migrants (KMZ, 12 species pooled) and all long distance migrants (LZ, 10 species pooled) caught on Helgoland between 1960 and 2001 (regression lines are shown only if $p(2) < 0,05$; for statistics see Tab. 1). The scale of the ordinates is identical in all diagrams.

Tab. 4: Trends der Fangzahlen und Regressionen der Fangzahlen und der Durchzugmittelwerte bei zwei von 24 Arten auf dem Heimzug und bei drei von 26 Arten auf dem Wegzug auf Helgoland von 1960 bis 2001. Angegeben sind jeweils der Regressionskoeffizient (b) und das Bestimmtheitsmaß (R^2) sowie das Signifikanzniveau ($p(2)$), wobei fett gedruckte Werte signifikant sind ($p < 0,05$). Die Regressionen der Durchzugmittelwerte zum Jahr dienen der Interpretation (/ = kein Trend). – Trends in trapping numbers and regressions of trapping numbers over migration means in two of 24 species during spring migration and in three of 26 species during autumn migration on Helgoland between 1960 and 2001. Given are the regression coefficient (b), the coefficient of determination (R^2) and the level of significance ($p(2)$), with significant values ($p < 0,05$) printed bold. The regressions of migration means over year facilitate the interpretation (/ = no trend).

Art / species	Fangzahlen / trapping numbers [Trend]	Fangzahlen vs DZMW / trappings vs DZMW			DZMW vs Jahr / DZMW vs year		
		b	R^2	p	b	R^2	p
<u>Heimzug / spring migration</u>							
Zaunkönig <i>Troglodytes troglodytes</i>	pos.	-0,23	0,124	0,022	-0,22	0,109	0,035
Rotdrossel <i>Turdus iliacus</i>	/	0,06	0,146	0,012	-0,16	0,089	0,056
<u>Wegzug / autumn migration</u>							
Sperber <i>Accipiter nisus</i>	pos.	-0,13	0,130	0,019	-0,28	0,091	0,052
Ringdrossel <i>Turdus torquatus</i>	neg.	-0,08	0,194	0,004	0,18	0,104	0,037
Buchfink <i>Fringilla coelebs</i>	neg.	-0,01	0,183	0,006	0,23	0,115	0,032

3.4.2 Zeitspanne und lokale Temperatur

Arten: Die Zeitspanne zwischen mittleren Heim- und Wegzugterminen korreliert signifikant bei sechs der 20 Arten (fünf von 11 KMZ und Zilpzalp) mit der HZT, bei nur zwei Arten (einer von 11 KMZ und Zilpzalp) mit der WZT (Tabelle 3). Demnach ist ein unmittelbarer Einfluss der Heimzugtemperatur auf die Verlängerung der Zeitspanne zwischen Heim- und Wegzug, zumindest bei einigen Arten, nicht auszuschließen.

Zugtypen: Die Zeitspanne zwischen Heim- und Wegzug der KMZ wird in ihrer Gesamtheit signifikant von der HZT und der WZT beeinflusst, d.h. je wärmer es auf dem Heimzug bzw. auf dem Wegzug ist, desto größer ist die Zeitspanne (Tabelle 3). Diese steht dagegen bei den LZ in keinem Zusammenhang mit den zugtypspezifischen lokalen mittleren Durchzugstemperaturen.

3.4.3 Zeitspanne und andere Klimaelemente

Nur in Einzelfällen besteht ein Zusammenhang der Zunahme der Zeitspanne zwischen Heim- und Wegzug bei 13 der 20 Arten mit den ausgewählten Klimaelementen. Auch hier sind die Verhältnisse offensichtlich sehr komplex und schwer zu interpretieren. Einen bedeutenden Einfluss scheint nur der Winter-NAO-Index zu haben.

Arten: Bei allen 20 Arten besteht ein positiver Zusammenhang zwischen der Zeitspanne und dem Winter-NAO-Index, der bei 10 Arten signifikant ist (vier von 11 KMZ und fünf von sieben LZ und Zilpzalp, Tabelle 3), d. h. je positiver der Winter-NAO-Index war, desto größer ist die Zeitspanne.

Zugtypen: Bei den KMZ erklärt der Winter-NAO-Index 19 % der Varianz der Zeitspanne zwischen Heim- und Wegzug, bei den LZ sind es 24 % (Tabelle 3).

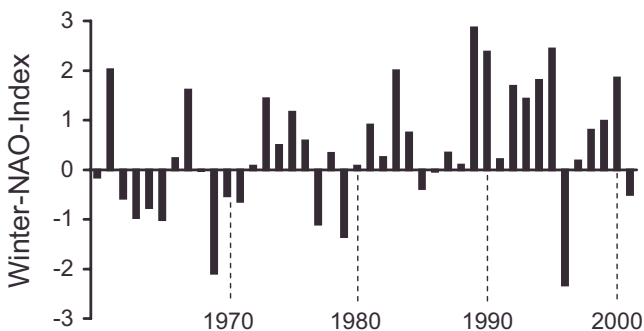


Abb. 7: Winter-NAO-Index von 1960 bis 2001 (Clim. Res. Unit at the Univ. of East Anglia, Norwich, UK“ (<http://www.cru.uea.ac.uk/cru/data/nao.htm>). – Winter-NAO-index from 1960 to 2001 (Clim. Res. Unit at the Univ. of East Anglia, Norwich, UK“ (<http://www.cru.uea.ac.uk/cru/data/nao.htm>)).

3.5 Beziehungen zwischen Heim- und Wegzugmittelwerten

Arten: Auf Artniveau besteht bei vier der 20 Arten, die in beiden Zugzeiten in ausreichender Zahl gefangen wurden, eine signifikante Beziehung zwischen den Zugzeiten: Zaunkönig, Rotkehlchen und Dorngrasmücke ziehen umso früher heim je später sie im Vorjahr weggezogen sind, die Wacholderdrossel zieht umso später weg, je früher sie im Frühjahr angekommen ist (Abb. 11).

Zugtypen: Weder für alle KMZ noch für alle LZ zusammen gibt es einen signifikanten Zusammenhang zwischen gemeinsamen HZMW und folgendem WZMW bzw. zwischen gemeinsamen WZMW und folgendem HZMW (KMZ: $p = 0,176$ bzw. $p = 0,949$, LZ: $p = 0,486$ bzw. $p = 0,258$).

4. Diskussion

Der generell von einer endogenen Jahresperiodik und der Photoperiode gesteuerte Rhythmus der Zugzeiten (z.B. Gwinner 1986, Gwinner 1996, Gwinner & Helm 2003) wird offenbar nicht nur bei den KMZ sondern auch bei den LZ von den Wetterbedingungen während des Zugs stark modifiziert. Nach den Helgoländer Daten wird bei fast keiner Art und bei keinem Zugtyp der HZMW vom vorhergehenden WZMW oder der WZMW vom vorhergehenden HZMW bestimmt. Insbesondere die Bedeutung der Klimaelemente oder anderer direkt davon abhängiger Faktoren wie das Nahrungsangebot scheint für die zeitliche Eingliederung von Heimzug und Wegzug in den Jahresablauf recht groß zu sein. Aber auch eine mögliche Veränderung der Individuenzahl mag von Bedeutung für eine scheinbare Veränderung von Durchzugzeiten sein.

4.1 Einfluss der Fangzahlen auf die Durchzugmittelwerte

Erstankunftsbeobachtungen können von der Größe der Population bzw. der Zahl der Durchzügler abhängen, aber auch eine Verschiebung von Erstankunftsbeobachtungen in Abhängigkeit von einer Veränderung der Populationsgröße bzw. der Zahl der Durchzügler ist möglich: Je größer die Anzahl der Individuen, desto größer ist die Wahrscheinlichkeit, dass sie beobachtet werden (Mason 1995; Tryjanowski & Sparks 2001; Sparks et al. 2001). Auch wenn in der vorliegenden Untersuchung mit den wesentlich zuverlässigeren Durchzugmittelwerten gearbeitet wurde, kann deren Beeinflussung durch die Fangzahlen nicht ausgeschlossen werden. Wie im 4. Teil des Atlas (in Vorb.) dargestellt werden wird, haben sich bei etlichen Arten die Fangzahlen im Fanggarten auf Helgoland seit 1960 auffällig verändert.

Eine signifikante Korrelation zwischen Durchzugmittelwert und Fangzahl gibt es bei fünf Arten (Tab. 4). Ein

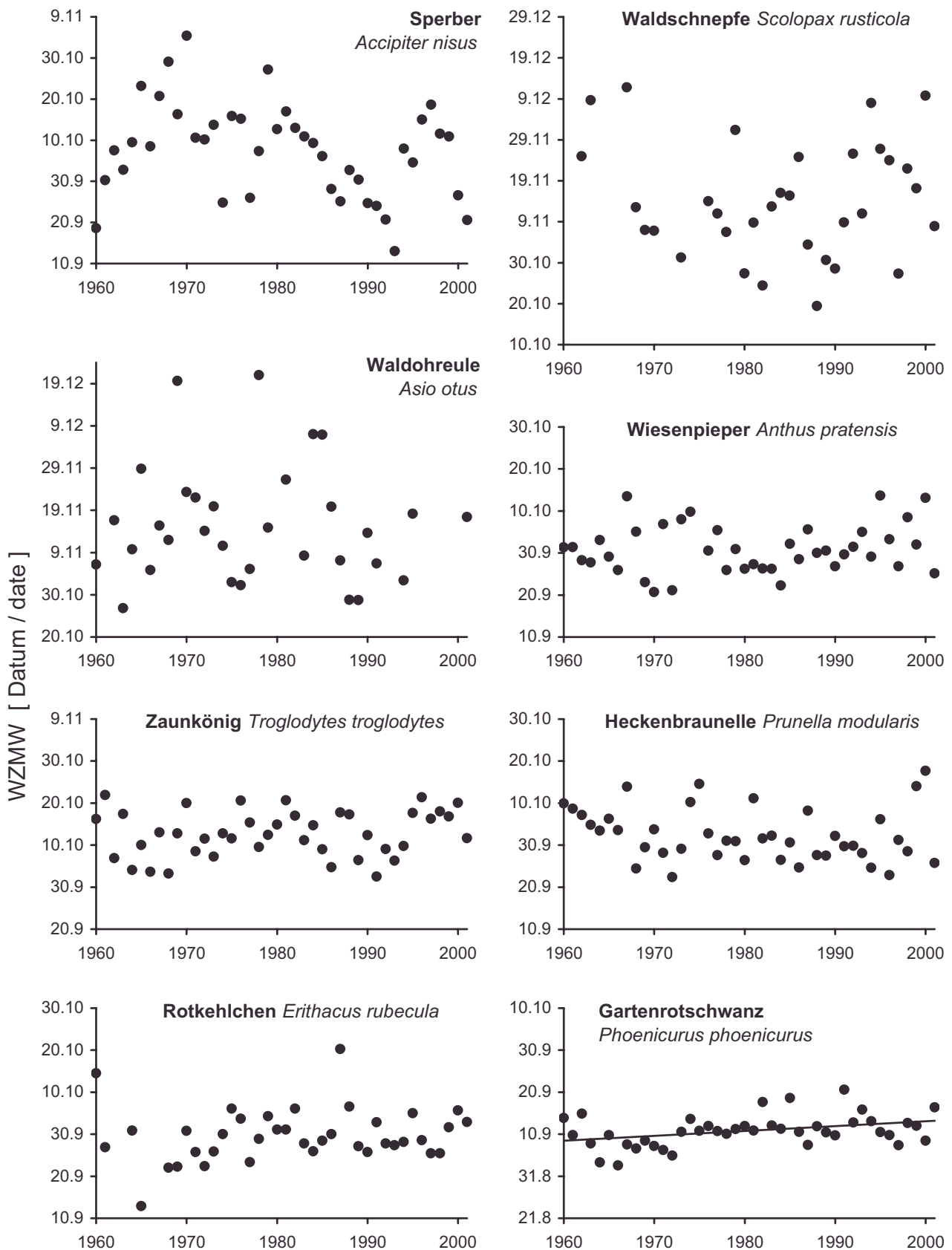


Abb. 8: Wegzugmittelwerte (WZMW) von 26 Arten auf Helgoland von 1960 bis 2001 (Regressionsgeraden werden nur gezeigt, wenn $p(2) < 0,05$; Statistik siehe Tabelle 2). Der Achsen-Maßstab ist in allen Diagrammen gleich. – Autumn migration means (WZMW) of all 26 species trapped on Helgoland between 1960 and 2001 (regression lines are shown only if $p(2) < 0,05$; for statistics see Tab. 2). The scale of the ordinates is identical in all diagrams.

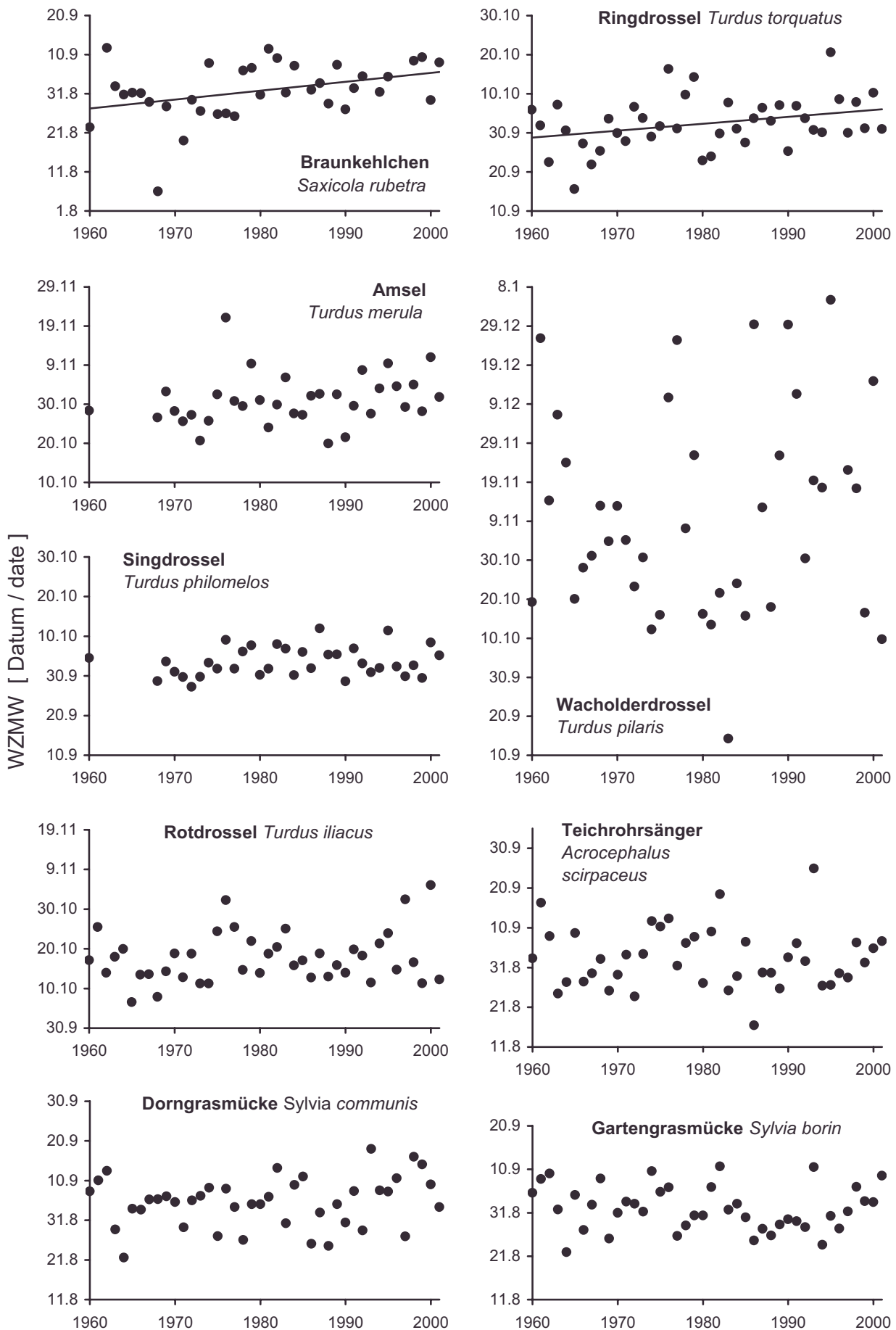


Abb. 8: Fortsetzung

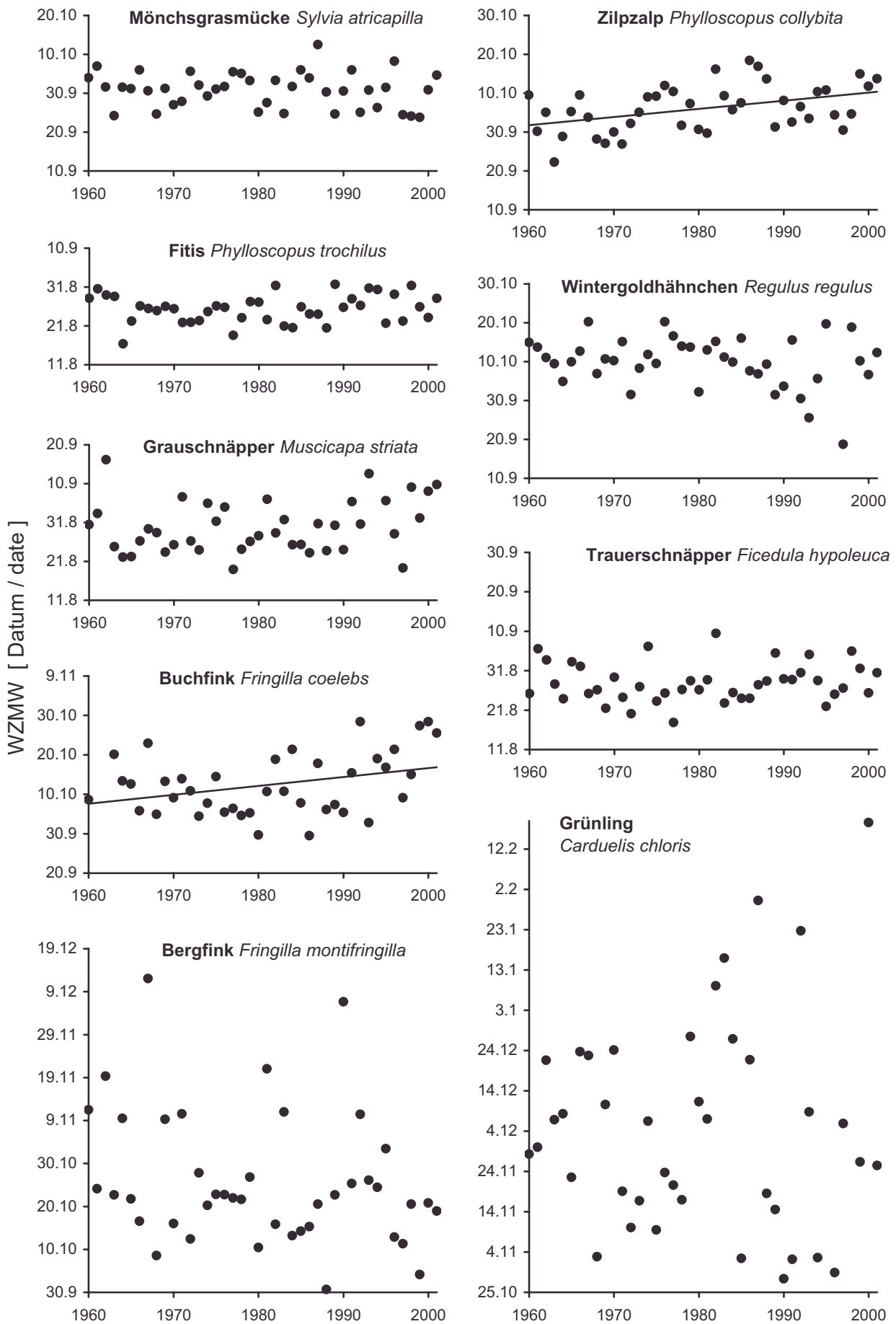


Abb. 8: Fortsetzung

positiver Zusammenhang bei der Rotdrossel auf dem Heimzug bedeutet, dass kleine Fangzahlen einen frühen HZMW zur Folge haben. Da sich bei dieser Art jedoch weder der HZMW noch die Fangzahlen signifikant über die 42 Jahre verändert haben, ist der Zusammenhang hier bedeutungslos. Beim Zaunkönig kann dagegen ein Einfluss der Fangzahlen (Zunahme) auf den HZMW (Verfrühung) nicht ausgeschlossen werden. Bei den anderen 22 Arten konnte kein Zusammenhang zwischen HZMW und Fangzahl festgestellt werden. Ein negativer Zusammenhang bei drei Arten auf dem Wegzug bedeutet, dass kleine Fangzahlen einen späten WZMW zur Folge haben. Somit könnte die Verspätung bei Buchfink und Ringdrossel auf dem Wegzug schlicht eine Folge der abnehmenden Fangzahlen sein. Beim Sperber dagegen ist der negative Zusammenhang bedeutungslos, da sich der WZMW nicht verändert hat, obwohl sich die Fangzahlen deutlich erhöht haben. Bei den verbleibenden 20 Arten konnte ebenfalls Zusammenhang zwischen WZMW und Fangzahl festgestellt werden.

Insgesamt kann bis auf wenige Ausnahmen (Zaunkönig im Frühjahr, Ringdrossel und Buchfink im Herbst) ein Einfluss eines möglicherweise veränderten Stichprobenumfangs auf einen möglichen Trend des Durchzugsmittelwertes ausgeschlossen werden. Schon mit der Artenauswahl gemäß der Definition wurde ja das Artenspektrum auf „zuverlässige“ Arten eingeschränkt. Die Betrachtung der zwei Zugtypen KMZ und LZ leidet unter dieser möglichen Fehlerquelle nicht, da die Analysen mit Arten-Mittelwerten vorgenommen wurden und bis auf wenige Ausnahmen (vgl. 2.2 und 2.3) über den ganzen Untersuchungszeitraum die gleiche Artenzahl- und Zusammensetzung zu Grunde lag.

4.2 Heimzugmittelwerte

4.2.1 Allgemeiner Trend

Auf Helgoland kann bei fast allen Arten ein deutlicher Trend zur Verfrühung des Heimzugs über die letzten Jahrzehnte beobachtet werden. Der Bergfink, der fakultative Invasionszüge statt alljährlicher Pendelzüge unternimmt (Alerstam 1990), bildet die einzige Ausnahme. Ein späterer Heimzug dieser Art könnte dadurch erklärt werden, dass heute die Fraktion früh heimziehender Bergfinken auf Helgoland nicht mehr erscheint (vgl. hierzu Dierschke 2005). Auch der Grünling wird immer mehr zum Standvogel, was gut erklärt, dass er in den letzten Jahren auf Helgoland kaum noch vorkam und daher von der Auswertung ausgeschlossen werden musste (vgl. Fiedler et al. 2004).

Die Verfrühung aller Arten zusammen über den gesamten Zeitraum beträgt auf Helgoland im Mittel sieben

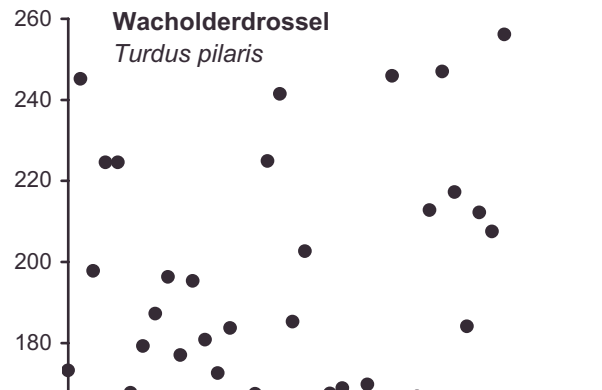
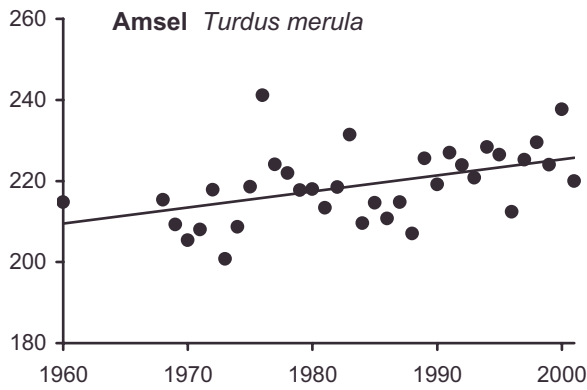
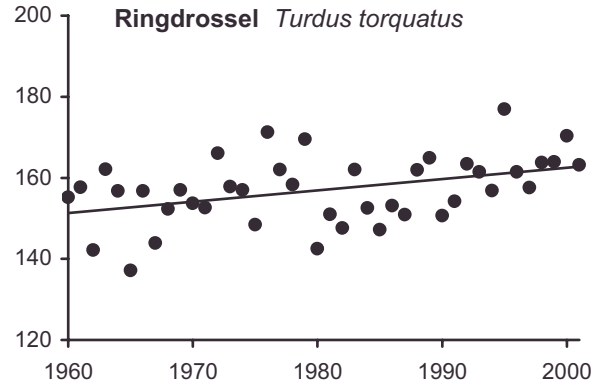
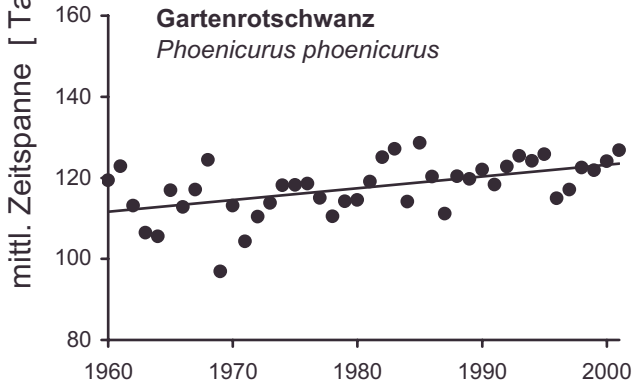
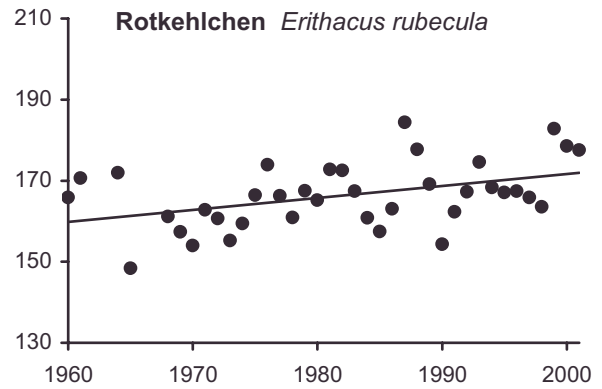
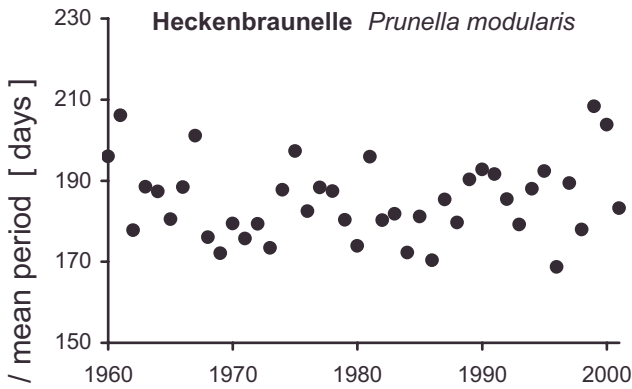
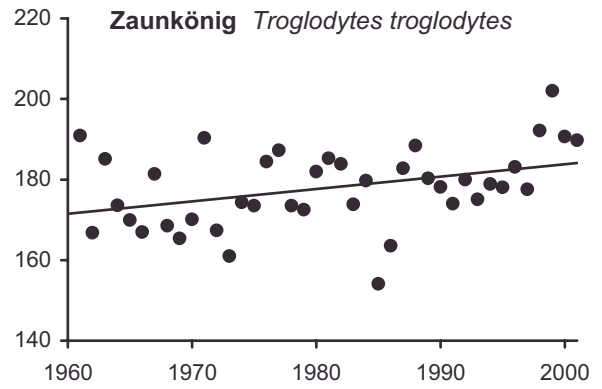
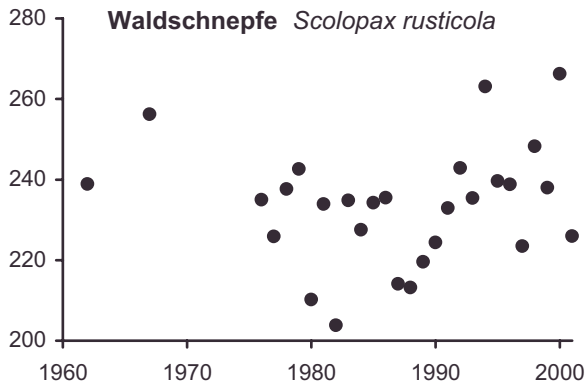
Tage. Wenn man berücksichtigt, dass diese Verfrühung überwiegend erst in den letzten drei Jahrzehnten stattgefunden hat, passt der Wert insbesondere gut zu einer über 20 Arten gemittelten Verfrühung der Erstankunft um acht Tage innerhalb der letzten drei Jahrzehnte in Großbritannien (Cotton 2003). Auch außerhalb Europas kann dieser Trend beobachtet werden, so verlegte z. B. der Graubrusthäher (*Aphelocoma ultramarina*) in Arizona (USA) seinen Brutbeginn von 1971 bis 1998 um gut 10 Tage vor (Brown et al. 1999). Auf der Basis einer großen Zahl von Untersuchungen an Tier- und Pflanzenarten errechneten Parmesan & Yohe (2003) eine globale Vorverlegung phänologischer Ereignisse im Frühjahr um etwa 2,3 Tage pro Dekade in den letzten Jahrzehnten, Root et al. (2003) kamen auf 5,1 Tage in zehn Jahren.

4.2.2 Einfluss von lokaler Temperatur und Winter-NAO-Index

Angesichts der zum Teil sehr variablen Tagesfangzahlen (Massenzugtage, Zugstau) ist die hohe Zahl der signifikanten Korrelationen zwischen der Heimzugphänologie von Zugvögeln auf Helgoland und der lokalen HZT bemerkenswert. Auf Helgoland kann pro 1 °C mittlerer Erhöhung der jeweiligen HZT eine Verfrühung des Durchzugs um bis zu vier bzw. fünf Tage (Amsel bzw. Zilpzalp), für alle KMZ zusammen um 2,5 Tage, für alle LZ zusammen dagegen nur um 1,1 Tage beobachtet werden. Sparks (1999) berichtet von einer Verschiebung der Ankunft der Rauchschwalbe (*Hirundo rustica*) um 1,6 bis 1,8 Tage pro 1 °C. Die Zahlen anderer nicht publizierter Untersuchungen mit Verschiebungen der Ankunft um ein bis zwei Tage pro 1 °C (erwähnt in Sparks 1999) sind vergleichbar. Vor kurzem zeigten Marra et al. (2005), dass Langstreckenzieher auch in Nordamerika mit einer Vorverlagerung der Ankunft um einen Tag pro 1 °C der lokalen Temperatur reagieren. In Nordnorwegen verschiebt sich die Ankunft verschiedener Arten um ein bis drei Tage pro 1 °C (Barrett 2002), in Polen bei LZ um 1,3 Tage pro 1 °C, bei KMZ sogar um vier Tage pro 1 °C (Tryjanowski et al. 2002). Aus einer Zusammenfassung einer sehr großen Zahl von Untersuchungen ermittelten Lehikoinen et al. (2004) eine Verfrühung eurasischer Vogelarten um 2,5 bis 3,3 Tage pro 1 °C.

Nun ist zu betonen, dass kleinräumige Bedingungen wie die lokale Temperatur (aber auch Wind und Niederschlag) eher nur einen Einfluss darauf haben, ob die Vögel einen Zwischenstop einlegen, dort verharren oder über den Ort hinweg ziehen und nicht, ob sie an einem Ort überhaupt ankommen. Durchzugzeiten selbst werden

Abb. 9: Mittlere Zeitspannen zwischen Wegzugmittelwerten (WZMW) und Heimzugmittelwerten (HZMW) auf Helgoland von 1960 bis 2001 von 20 Arten (Regressionsgeraden werden nur gezeigt, wenn $p(2) < 0,05$; Statistik siehe Tabelle 3). Der Achsen-Maßstab ist in allen Diagrammen gleich. – Mean period between autumn migration means (WZMW) and spring migration means (HZMW) for 20 species caught on Helgoland between 1960 and 2001 (regression lines are shown only if $p(2) < 0,05$; for statistics see Tab. 3). The scale of the ordinates is identical in all diagrams.



mittl. Zeitspanne [Tage] / mean period [days]

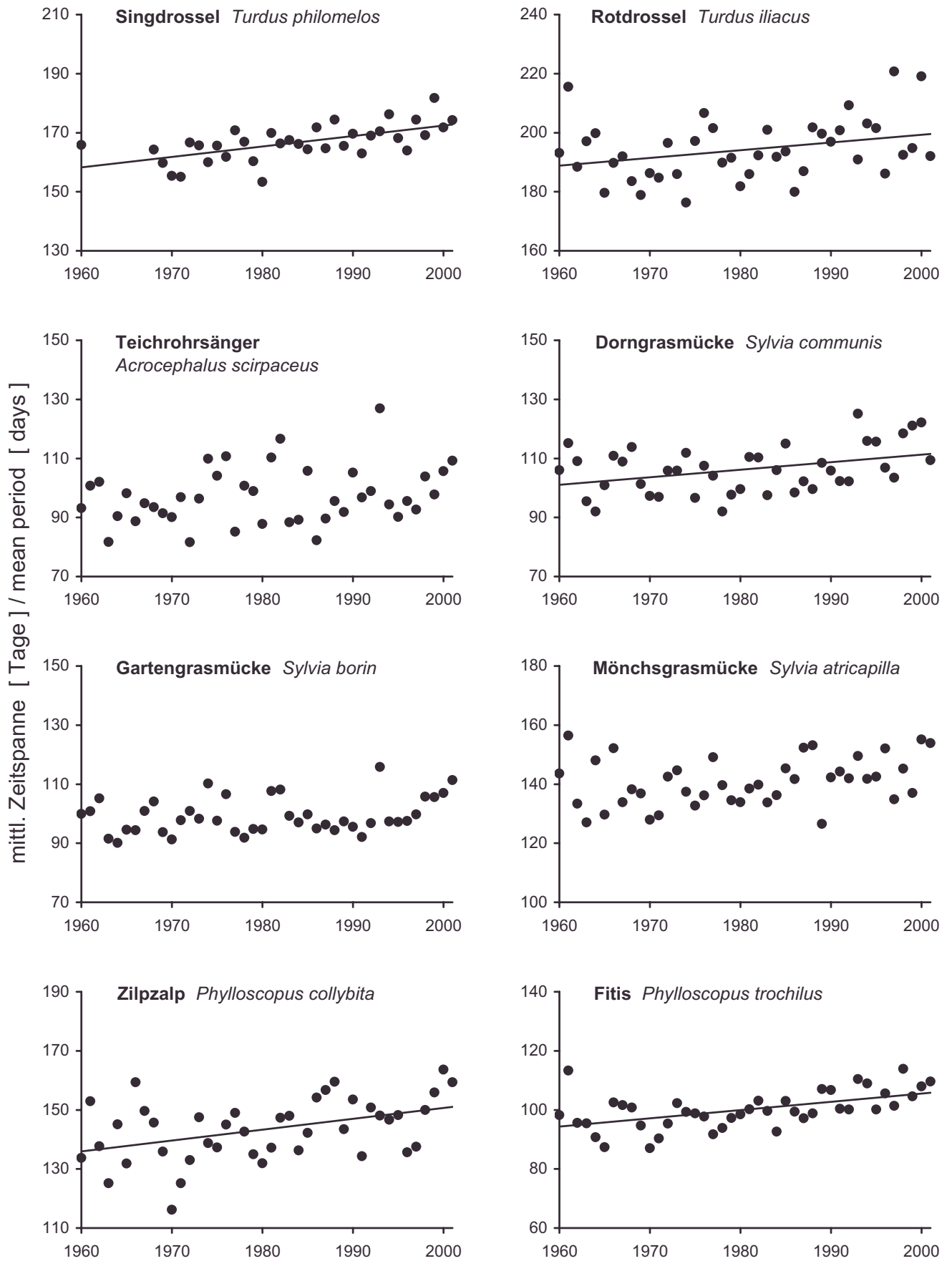


Abb. 9: Fortsetzung

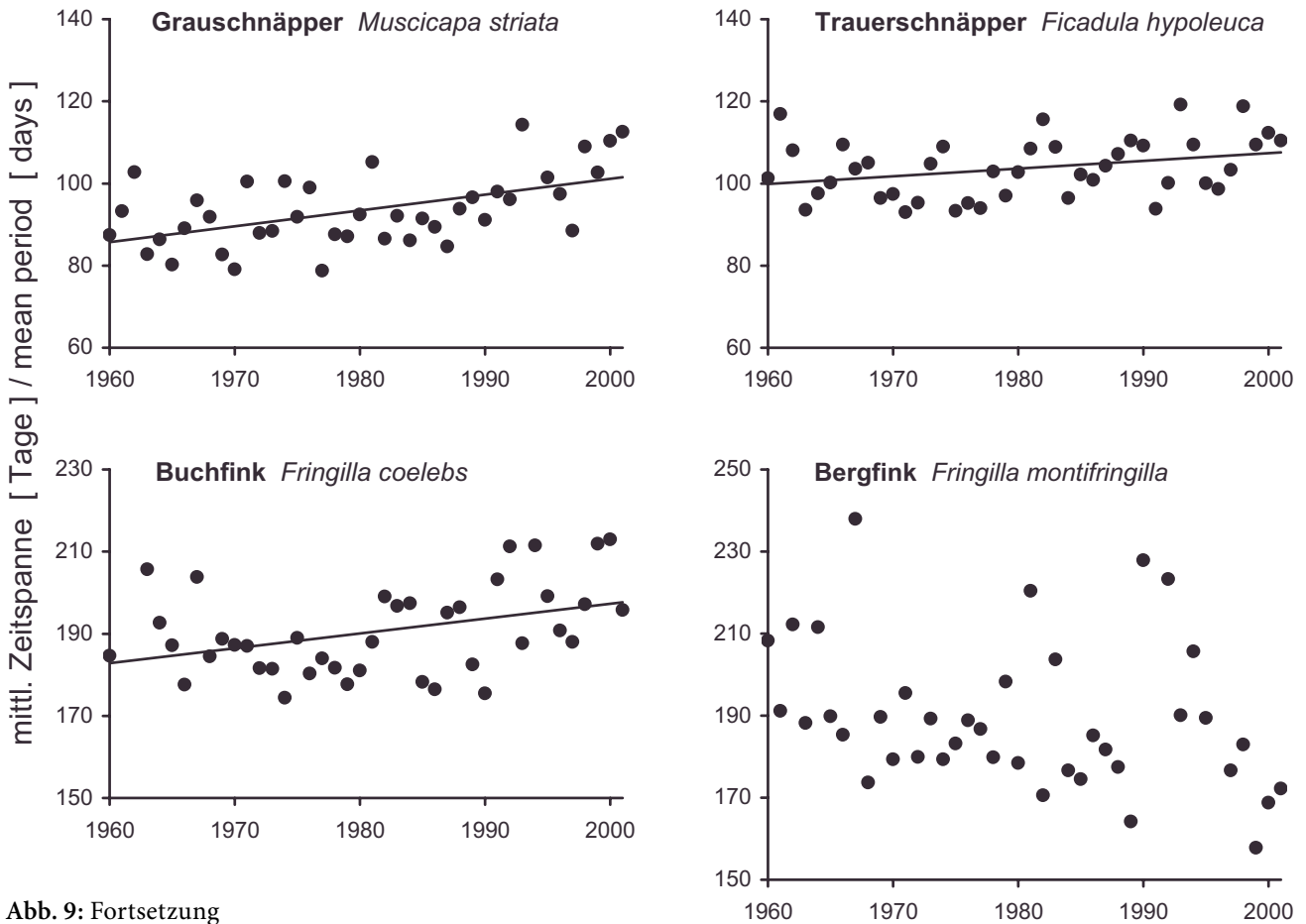


Abb. 9: Fortsetzung

weniger vom lokalen Wetter an einem Fangort, sondern eher vom großräumigeren Klima auf dem Weg dorthin bestimmt (Hüppop & Hüppop 2003; Ahola et al. 2004; Hüppop & Winkel in Druck). Daher sind auch Zusammenhänge von Durchzugzeiten mit lokalem Wetter letztlich eher auf großräumige klimatische als auf kleinräumige Bedingungen am Fangort zurückzuführen.

Ein derartiges großräumiges Klimaphänomen ist die NAO, welche auch nach Stenseth et al. (2003) durch ihr Zusammenspiel verschiedener Wettervariablen Individuen eher beeinflusst als einzelne lokale Faktoren. Dies gilt natürlich besonders für rasch wandernde Tierarten. Der Winter-NAO-Index, als Maß für die Winterwitterung, folgte, wie die Temperatur, einem positiven Trend über die letzten Jahrzehnte. Tatsächlich hat die Winter-NAO auf Helgoland bei vielen Arten, den KMZ im gleichen Maße wie den LZ, einen Einfluss auf die Verfrühung der HZMW. Bei den früh im Jahr bei niedrigen Temperaturen ziehenden KMZ bleibt jedoch die HZT der stärkere Faktor (vgl. durchweg höheres Bestimmtheitsmaß in Tab. 1). Auch die relativ große Streuung der HZMW der KMZ-Arten im Vergleich zu den LZ-Arten in der multidimensionalen Skalierung bestätigt, dass die KMZ artspezifisch viel unterschiedlicher auf exogene Faktoren (hier lokale Temperatur) reagieren. Für die später im Jahr ziehenden LZ dagegen ist die HZT von geringerer Bedeutung als die Winter-NAO. Die höheren

lokalen Temperaturen während ihrer Zugzeit haben offenbar weniger Einfluss als die großräumige, nachhaltig wirkende Winter-NAO.

Die NAO beeinflusst maßgeblich zugleich Temperaturen, Niederschlag, Windstärke und Windrichtung über weite Bereiche Mittel- und Nordeuropas vor allem in den Wintermonaten (Hurrell 1995), Faktoren also, welche die Umwelt für die Durchzügler vorbereiten. Ein positiverer Winter-NAO-Index mit mehr westlichen Winden und folglich höheren Temperaturen und Niederschlägen in den Wintermonaten bedeutet eine frühzeitiger entwickelte Vegetation, wodurch früher im Jahr Nahrung zur Verfügung steht. Zumindest in dem von der NAO beeinflussten europäischen Gebiet sind offensichtlich fast alle Arten fähig, das Voranschreiten ihres Zuges dem Zustand des Nahrungsangebotes anzupassen und somit früher über Helgoland zu ziehen oder früher in ihren Brutgebieten anzukommen je früher Nahrung vorhanden ist. Schließlich erlauben positivere NAO-Winter sogar einigen Arten ihre Körperkondition während des Zuges zu verbessern (Bairlein & Hüppop 2004; Hüppop & Hüppop in Vorb.).

Dass für den Zeitpunkt der Ankunft im Brutgebiet die klimatischen Bedingungen bzw. die Vorbereitung der Nahrung auf der Zugroute entscheidender sein können als die lokalen Bedingungen im Brutgebiet selbst, bestätigen auch andere Untersuchungen: Nach Hüppop

& Winkel (in Druck) sind Temperaturen entlang der Zugstrecke deutlich besser als die lokalen Temperaturen in den Brutgebieten geeignet, um klimatische Effekte auf die Erstankunft des Trauerschnäppers zu erklären. Auch Langstreckenzieher in Nordamerika ziehen umso schneller heim je wärmer es entlang ihrer Zugroute ist (Marra et al. 2005). Nordamerikanische Waldsänger (sechs bzw. sieben von acht untersuchten Arten) kommen heutzutage nicht früher im zunehmend wärmeren Brutgebiet an, da die Temperaturen entlang der Zugstrecke niedriger geworden sind (Strode 2003). Allerdings reicht auch ein klimatisch gut vorbereiteter Zugweg (s.o.) allein nicht aus, um in jedem Brutgebiet früh anzukommen: Abgesehen von einer temperaturabhängigen Variabilität konnten Barrett (2002) und Boyd (2003) keine Verfrühung der Ankunft im nördlichsten Norwegen bzw. in Island über die letzten Jahrzehnte feststellen. Der Einfluss der NAO auf die Wintertemperaturen nimmt im nördlichsten Skandinavien ab und ist in Island sogar dem des europäischen Kontinents entgegengesetzt (Visbeck et al. 2001). Entsprechend wurde in Nordnorwegen (Mook 1994; NCEP/NCAR-Daten) und in Island (Boyd 2003) im Winter und im zeitigen Frühjahr keine Erwärmung gemessen, für die Heimzugmonate Mai und Juni ist in Mittel- und Nordskandinavien sogar ein Trend zu immer niedrigeren Temperaturen verzeichnet (NCEP/NCAR-Daten). Vermutlich verzögert sich die letzte Zugetappe der nördlichsten Brutvögel so stark, dass eine bei uns gemessene Verfrühung im Norden nicht mehr zu beobachten ist. Bei südwest-finnischen Trauerschnäppern ist eine differenzierte Temperaturabhängigkeit zu beobachten: Die ersten Trauerschnäpper kommen aufgrund gestiegener Temperaturen im Winter und zu Beginn ihrer Zugzeit entlang der Heimzugroute von Südwesten nach Nordosten verfrüht in ihren Brutgebieten in Südwest-Finnland an. Die letzten Individuen zeigen jedoch keine Verfrühung, da sich die späteren Frühjahrstemperaturen nicht verändert haben (Ahola et al. 2004; Hüppop & Winkel in Druck). Auch die

Brutzeit der südwest-finnischen Trauerschnäpper hat sich aufgrund unveränderter Temperaturen in den Brutgebieten im Gegensatz zu denen in Mitteleuropa nicht verschoben (Ahola et al. 2004; Both et al. 2004).

4.2.3 Ursachen zeitlicher Veränderungen: Verhaltensplastizität oder evolutionäre Anpassung?

Eine schnelle genetische Fixierung veränderter Zugzeiten, wie von Pulido et al. (2001a) im Labor für den Beginn des Wegzugs gezeigt, ist als Ursache für die nicht nur auf Helgoland beobachtete Verfrühung des Heimzugs nicht anzunehmen. Auch wenn der Begriff „Nordatlantische Oszillation“ eine gewisse Regelmäßigkeit impliziert, ist die Länge der Oszillationsphasen sehr variabel und es kann keinerlei „Vorhersage“ für das folgende Jahr gemacht werden (Hurrell et al. 2001, 2003). Als Antwort auf die demzufolge unvorhersagbare Klimasituation einer jeden Heimzugperiode erscheint die hohe Flexibilität der Reaktion auf aktuelle Klimabedingungen in jedem Frühjahr bei fast allen auf Helgoland untersuchten Arten adaptiv und ist eher ein Ergebnis phänotypischer Plastizität denn mikroevolutiver Prozesse. Zu dem gleichen Schluss kamen Potti (1998) in Bezug auf die Ankunftszeit des Trauerschnäppers *Ficedula hypoleuca*, Przybylo et al. (2000) hinsichtlich der Brutzeit des Halsbandschnäppers *Ficedula albicollis* und Møller (2002) und Saino et al. (2004) in Hinblick auf Gelegegröße und Bruterfolg der Rauchschwalbe.

Berthold et al. (2004) nehmen an, dass Individuen nicht in der Lage sind, das Wetter in aufeinander folgenden Jahren, im Rahmen der hohen kurz- und langfristigen Variabilität, zu vergleichen und objektive Schlüsse über Klimatrends zu ziehen. Trotz einer generellen Klimaerwärmung auf der Nordhalbkugel scheinen somit die hohe Variabilität von Jahr zu Jahr und die Unvorhersagbarkeit kalter Winter und Frühjahre eine zu rasche und enge genetische Fixierung veränderter Heimzugzeiten bei Vögeln zu verhindern.

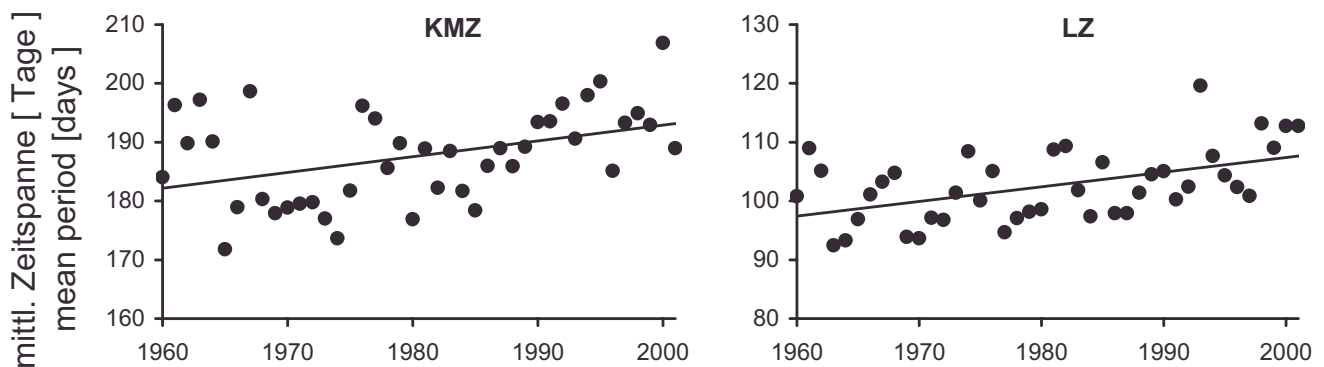


Abb. 10: Mittlere Zeitspannen zwischen Wegzugmittelwerten (WZMW) und Heimzugmittelwerten (HZMW) auf Helgoland von 1960 bis 2001 bei allen Kurzmittelstreckenziehern (KMZ, 11 Arten) und allen Langstreckenziehern (LZ, 7 Arten) jeweils zusammengefasst (Statistik siehe Tabelle 3). Der Achsen-Maßstab ist in beiden Diagrammen gleich – Mean period between autumn migration means (WZMW) and spring migration means (HZMW) for all short/medium distance migrants pooled (KMZ, 11 species) and all long distance migrants pooled (LZ, seven species) caught on Helgoland between 1960 and 2001 (for statistics see Tab. 3). The scale of the ordinates is identical in all diagrams.

4.2.4 West-Ost-Gradient

Auch wenn Verfrühungen des Heimzugs in ganz Mittel- und Nordeuropa zu beobachten sind (Lehikoinen et al. 2004; Sparks et al. 2005) betrifft diese über Helgoland deutlich mehr Arten und ist zum Teil stärker ausgeprägt als in weiter östlich gelegenen Gebieten (Sokolov et al. 1998; Sparks et al. 1999; Tryjanowski et al. 2002; Gilyazov & Sparks 2002; Hubálek 2003). Der Zusammenhang der Heimzugzeiten mit dem Winter-NAO-Index kann allerdings auch in Nordosteuropa sehr hoch sein (Vähätalo et al. 2004). Da nach Visbeck et al. (2001) die NAO im Küstenbereich des nordwestlichen und im zentralen Europa stärker ausgeprägt ist als in Osteuropa, nehmen wir entsprechend an, dass der Einfluss der NAO auf das Zugverhalten von Vögeln am westlichen Rand des

Europäischen Kontinents und in Nordeuropa stärker ist als im Inneren des Kontinents (vgl. Tryjanowski et al. 2002; Sanz 2003). Vermutlich kommt der Unterschied im Ausmaß der Verfrühung zwischen Helgoland und den osteuropäischen Gebieten wie Polen, der Slowakei und Russland, v. a. dadurch zustande, dass die über die letztgenannten Gebiete ziehenden Populationen eher östlichen, weniger stark von der NAO beeinflussten Zugrouten folgen, während Individuen über Helgoland, auf den Britischen Inseln oder auch in Nordeuropa aus Populationen stammen, die auf westlichen, stärker von der NAO beeinflussten Zugrouten ziehen. Diese Annahme kann mit einer großen Zahl von Ringfunden belegt werden (e.g. Zink 1973, 1975, 1981, 1985; Zink & Bairlein 1995; Bolshakov et al. 2001). In Südschwe-

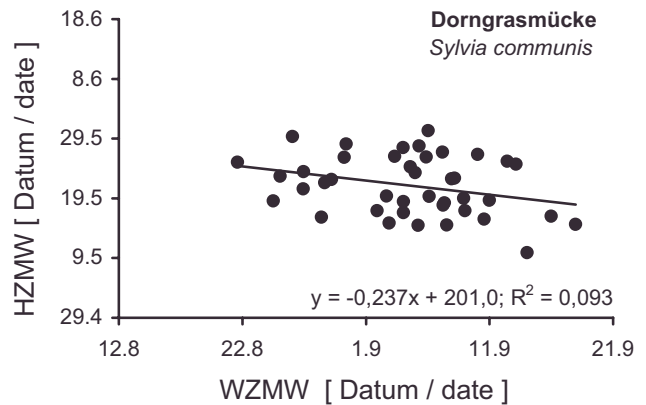
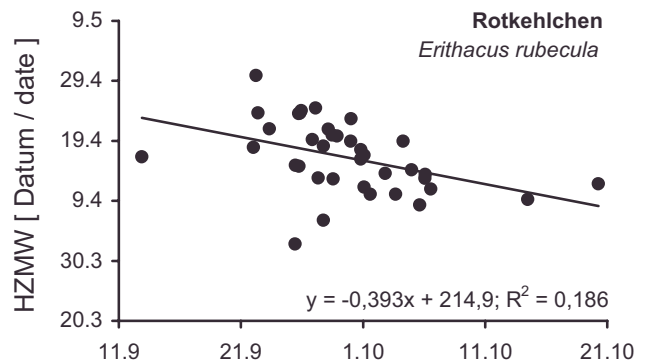
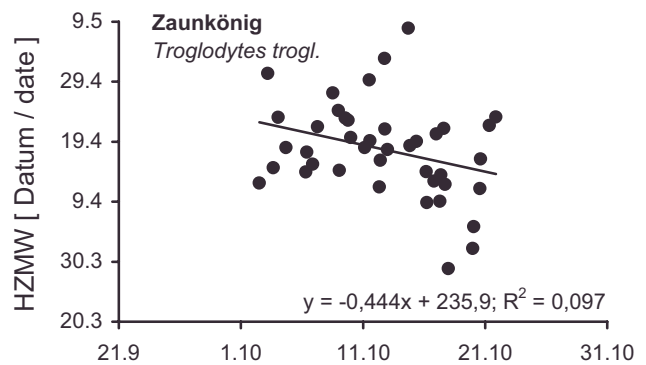
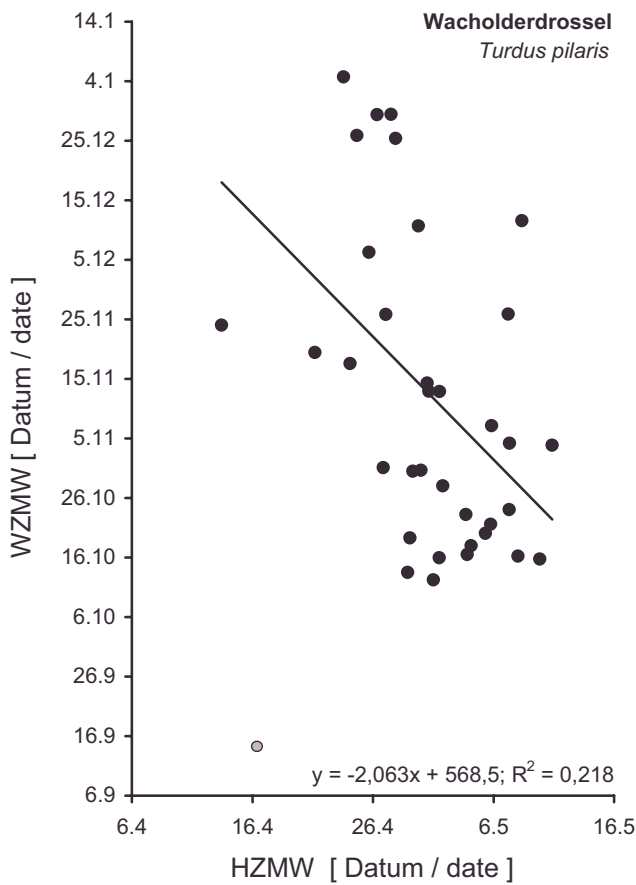


Abb. 11: Zusammenhang zwischen Wegzugmittelwert (WZMW) und vorhergehendem Heimzugmittelwert (HZMW) bei der Wacholderdrossel und Zusammenhang zwischen HZMW und vorhergehendem WZMW bei Zaunkönig, Rotkehlchen und Dorngrasmücke auf Helgoland von 1960 bis 2001. Bei der Wacholderdrossel wurde der Wert des Jahres 1983 (grau) gemäß seiner Cook-Distanz als Ausreißer ausgeschlossen (Cook & Weisberg 1984). Der Achsen-Maßstab ist in allen Diagrammen gleich. – Relation between autumn migration mean (WZMW) and previous spring migration mean (HZMW) in the Fieldfare, and between spring migration mean and the previous autumn migration mean for Winter Wren, European Robin and Common Whitethroat from 1960 to 2001 on Helgoland. In

the Fieldfare, the value of 1983 (grey) was excluded as an outlier according to Cook's distance (Cook & Weisberg 1984). The scale of the ordinates is identical in all diagrams.

den hat die Zugrichtung (Südwest, Süd oder Südost) offensichtlich noch keinen Einfluss auf das Ausmaß der Verfrühung oder auf die Einflusstärke der NAO für die DZMW (Sternvander et al. 2005). Dies deutet darauf hin, dass die Abschwächung des NAO-Einflusses erst weiter östlich zum Tragen kommt.

4.2.5 KMZ-LZ-Vergleich

In etlichen Untersuchungen, überwiegend in östlichen Gebieten (Sokolov et al. 1998; Tryjanowski et al. 2002; Hubálek 2003; Sternvander et al. 2005; aber auch Both & Visser 2001 in den Niederlanden) ebenso wie in Nordamerika (Butler 2003), ist die Verfrühung des Heimzugs bei den KMZ weit deutlicher als bei den LZ. So sind z. B. in Polen ermittelte Verfrühungen bei KMZ wesentlich stärker und bei LZ schwächer ausgeprägt als auf Helgoland (Tryjanowski et al. 2002). In Tschechien beobachtete Hubálek (2003) einen Zusammenhang des Heimzugs mit dem Winter-NAO-Index nur bei den KMZ, jedoch nicht bei den LZ. Auf Helgoland dagegen ist die Verfrühung der HZMW ebenso wie der Zusammenhang zwischen HZMW und Winter-NAO-Index für beide Zugtypen gleich stark ausgeprägt. Auch in Norwegen, also in Verlängerung der Zugroute der über Helgoland ziehenden Vögel, zeigt sich bei KMZ und LZ der gleiche Zusammenhang zwischen HZMW und der Zeit und dem Winter-NAO-Index (Forchhammer et al. 2002). Und auch weiter im Osten, wie in Berlin (Fischer 2002) und sogar in Litauen (Ivanauskas et al. 1997), gleichen die Verfrühungen der LZ denen der KMZ. Dass die in Südschweden beobachteten Verfrühungen fast nur bei LZ nachzuweisen sind, wird von Sternvander et al. (2005) mit dem relativ kurzen Auswertungszeitraum der KMZ begründet. Gerade unterschiedliche Untersuchungszeiträume, aber auch abweichende Methoden, können als Ursachen für die Unterschiede zwischen KMZ und LZ in den erwähnten Untersuchungen in Frage kommen.

Die häufig formulierte Hypothese, dass KMZ durch frühere Ankunft im Brutgebiet von der Klimaerwärmung gegenüber LZ begünstigt werden (Berthold 1998; Both & Visser 2001; Jenni & Kéry 2003), kann mit den Helgoländer Daten nicht bestätigt werden. Dies schließt nicht aus, dass klimabedingte Veränderungen in den (afrikanischen) Überwinterungsgebieten trotzdem LZ langfristig benachteiligen (Oba et al. 2001; Bairlein & Hüppop 2004). Eher kann folgende Erklärung deutlich machen, warum LZ gegenüber den KMZ hinsichtlich ihrer Ankunft im Brutgebiet nicht benachteiligt sein sollten: Für KMZ ist bekannt, dass der Beginn und das Voranschreiten ihres Heimzuges stark exogen, v. a. von Wetterfaktoren und Nahrungsangebot, gesteuert werden. Für LZ wird angenommen, dass zwar der Aufbruch aus ihren afrikanischen Überwinterungsgebieten eher endogen ausgelöst wird, der Zugablauf über Europa jedoch wie bei den KMZ eher von den genannten exogenen Faktoren bestimmt wird (Alerstam

1990; Mason 1995; Gwinner 1996; Huin & Sparks 1998; Sokolov et al. 1998; Berthold 2000). Beide Zugtypen, die südlich der Sahara überwinternden LZ und die in Mittelmeerraum überwinternden KMZ, durchfliegen auf der Strecke ab der Iberischen Halbinsel bis in ihre Brutgebiete in Skandinavien das gleiche von der NAO beeinflusste Gebiet, wenn auch zu unterschiedlichen Jahreszeiten (vgl. Visbeck et al. 2001) und sind über die gleiche Strecke anhängig von Klima, Wetter und von dem in den Wintermonaten bereits vorbereiteten Nahrungsangebot. Danach ist zu erwarten, dass LZ ebenso wie KMZ auf ihrem Weg nach Skandinavien gleich schnell heimziehen.

Demnach und wegen strenger Selektion auf möglichst frühe Ankunft im Brutgebiet bei allen Zugvögeln (Perkins 1970; Lozano et al. 1995; Crick et al. 1997; Potti 1998; Møller 2001) lässt sich erklären, warum LZ über Helgoland ebenso wie KMZ einen im gleichem Maße ausgeprägten Trend zur Verfrühung der HZMW und eine gleich starke Abhängigkeit vom Winter-NAO-Index zeigen. Was, neben methodischen und lokalen Faktoren, zu unterschiedlicher Verfrühung von KMZ und LZ in anderen Untersuchungen führt, bleibt allerdings zunächst noch offen.

4.2.6 Bezug zum Winterquartier

In letzter Zeit wird für LZ ein Zusammenhang zwischen der Qualität ihrer Winterquartiere (z. B. Temperatur und Niederschlagsmenge) und der Ankunft im Brutgebiet diskutiert. Der Schnäpperwäldersänger *Setophaga ruticilla* z. B., ein amerikanischer LZ, verlässt sein tropisches Winterquartier umso früher je besser die Überwinterungsbedingungen und folglich seine Körperkondition sind, und zumindest die Männchen kommen entsprechend früher im Brutgebiet an (Marra et al. 1998). Auch in der Alten Welt kann das Klima in den afrikanischen Überwinterungsgebieten die Ankunft von Zugvögeln zumindest in südeuropäischen Brutgebieten beeinflussen. Die Altvögel der Rauchschnäpper kommen nach günstigen Überwinterungsbedingungen in Afrika im italienischen Brutgebiet früher an (Saino et al. 2004). Die über 50 Jahre zunehmende Verspätung der Ankunft von Zugvögeln im Mittelmeergebiet trotz gleichzeitiger lokaler Erwärmung (Peñuelas et al. 2002) können Gordo et al. (2005) mit dem Klimawandel in afrikanischen Überwinterungsgebieten erklären: Auf die Ankunft von LZ im westlichen mediterranen Durchzugsgebiet hat das Klima, insbesondere der Niederschlag, in ihren afrikanischen Überwinterungsgebieten während der 12 Monate vor Beginn des Heimzuges einen stärkeren Einfluss als das Klima in ihren potenziellen Brutgebieten. In Jahren mit höheren Temperaturen bzw. weniger Niederschlag in Afrika kommen alle untersuchten LZ im westlichen mediterranen Durchzugsgebiet später an. Vermutlich führt ein unter derart ungünstigen klimatischen Bedingungen niedrigeres Nahrungsangebot im Überwinterungsgebiet, mit direktem Einfluss auf

die Bildung von Zugfettreserven für den Heimzug, zu einem späteren Beginn des Heimzugs. Vielleicht zieht aber auch die jeweilige Population im Mittel jedes Jahr zur selben Zeit los, doch unterschiedliche Fraktionen überleben bzw. werden beobachtet.

Auch die Möglichkeit, dass die NAO ein Einflussfaktor für den Aufbruch der LZ aus ihren afrikanischen Überwinterungsgebieten ist, wird diskutiert (Marra et al. 1998; Forchhammer et al. 2002; Van Noordwijk 2003 und Cotton 2003). Großräumige Klimaphänomene wirken nicht nur in Amerika (El Nino Southern Oscillation = ENSO und NAO) und in Europa (NAO) sondern auch in Afrika. So beeinflusst die ENSO zumindest in einigen afrikanischen Gebieten die Niederschlagsrate und die Vegetationsproduktivität (Hulme et al. 2001). Ferner geht ein hoher Winter-NAO-Index, der in Mittel- und Nordeuropa ein wärmeres und feuchteres Winterklima verursacht, im Mittelmeerraum, in Nordafrika und in der Sahel-Zone mit verminderter (Visbeck et al. 2001), in Südafrika dagegen wiederum mit erhöhter Produktivität der Vegetation einher (Oba et al. 2001). Dabei kann eine Wirkung der NAO auf die Sahel-Zone allerdings nur für die Niederschlagsrate nachgewiesen werden, die zudem relativ ungleichmäßig ist (Wang 2003). Das Zusammenwirken beider großer Klimaphänomene, ENSO und NAO, kann sogar einen Großteil der jährlichen Variabilität der Vegetationsproduktivität in der Sahel-Zone und in Süd-Afrika erklären (Oba et al. 2001). Tatsächlich ist es nun, im Zusammenhang mit immer „positiveren“ NAO-Wintern, nicht nur im Mittelmeerraum, dem Hauptüberwinterungsgebiet über Helgoland ziehender KMZ, sondern auch im Sahel-Bereich und südlich davon, also dem Hauptüberwinterungsgebiet der über Helgoland ziehenden LZ, trockener und besonders in den 1980er und 1990er Jahren wärmer geworden (Hulme et al. 2001), was generell einer Verschlechterung der dortigen Überwinterungsbedingungen entspricht.

Stünden lokale Heimzugzeiten bzw. die Ankunft im Brutgebiet mit den Bedingungen im Winterquartier in engem Zusammenhang, wäre eher eine Verspätung denn eine Verfrühung auf dem Heimzug zu erwarten. Die vorliegenden und zitierten Daten belegen dies jedoch in keiner Weise. Forchhammer et al. (2002) vermuten, dass die Bedingungen auf dem Heimzug einen größeren Einfluss auf die Ankunft im Brutgebiet haben als die Bedingungen im Überwinterungsgebiet, da zumindest bei verschiedenen KMZ keine Verspätung nach schlechteren Überwinterungsbedingungen im südeuropäischen Raum zu beobachten ist. Auch für die in Südafrika überwinternden LZ Kuckuck und Rauchschnalbe lässt sich die enge negative Beziehung zwischen Winter-NAO-Index und Ankunft in den skandinavischen Brutgebieten (je positiver desto früher, Forchhammer et al. 2002) vermutlich weniger mit den zunehmend günstigeren klimatischen und trophischen Bedingungen in Südafrika sondern eher mit den entsprechenden Bedingungen in und dem Voranschreiten des Heimzugs über

Mittel- und Nordeuropa erklären. Ein den Erwartungen zunächst widersprechender Zusammenhang zwischen verfrühter Ankunft und verringerten Niederschlagsmengen im afrikanischen Überwinterungsgebiet (Sokolov & Kosarev 2003) führt ebenfalls zu dem Schluss, dass die zunehmend günstigeren Bedingungen auf dem Zug die zunehmend ungünstigeren Überwinterungsbedingungen überwiegen und somit in der Bilanz zu einer Verfrühung führen.

4.3 Wegzugmittelwerte

Im Gegensatz zum Heimzug ist auf Helgoland kein so eindeutiger Trend des mittleren Wegzugs über die letzten vier Jahrzehnte des 20. Jahrhunderts zu beobachten. Zwar zieht die Mehrzahl der Arten über Helgoland heutzutage später weg, so auch die LZ in ihrer Gesamtheit, einige Arten zeigen dagegen einen Trend zur Verfrühung. Gatter (1992) im Randecker Maar, Bezzel & Jetz (1995) in Süddeutschland, Vogel & Moritz (1995) auf Helgoland, Bergmann (1998) an mitteleuropäischen Beringungsstationen, Bairlein & Winkel (1998, 2001, ein Überblick) und Fiedler (2004) am Bodensee konnten neben einer großen Variabilität ebenfalls bei der Mehrzahl der untersuchten Arten Verspätungen über die letzten Jahrzehnte beobachten. Auch auf den Britischen Inseln zeigt die Mehrzahl der Sommergast-Arten einen Trend zur Verspätung des Wegzugs über die letzten Jahrzehnte (Sparks & Mason 2001). In der osteuropäischen Kurischen Nehrung gibt es in verschiedenen Zeiträumen der letzten Jahrzehnte deutlich unterschiedliche Trends (Sokolov et al. (1999). Demnach kamen dort, neben Verspätungen in den 1970er und den 1990er Jahren, v. a. in den 1980er Jahren auch Verfrühungen vor. Auf der Kola-Halbinsel im Norden Russlands halten sich Verspätungen und Verfrühungen des Wegzugs die Waage (Gilyazov & Sparks 2002).

Wegzugzeiten wurden wie Heimzugzeiten in Zusammenhang mit Witterung und Klima diskutiert (Gatter 1992; Bezzel & Jetz 1995; Vogel & Moritz 1995; Sokolov et al. 1999 und Cotton 2003, Fiedler 2004). Entsprechend der Verfrühung des Heimzugs im Zuge der Klimaerwärmung könnte eine Zunahme der Wegzugtemperaturen, mit möglicherweise verändertem Nahrungsangebot auch in den Brutgebieten, eine Verspätung des Wegzugs erklären. Tatsächlich hat sich das mitteleuropäische Klima auch im Sommer und im Herbst über die letzten Jahrzehnte verändert. Zwar sind im Sommer die Zusammenhänge der Großwetterlagentrends mit Temperatur und Niederschlag deutlich geringer als im Winter, dennoch haben zyklonale Südwestlagen im Sommer, die zu einer wärmeren Witterung passen, zum Ende des letzten Jahrhunderts hin deutlich an Häufigkeit zugenommen und antizyklonale Nordwestlagen, die zu einer kälteren Witterung passen würden, sind im Lauf des Jahrhunderts im Sommer deutlich seltener geworden (Bissolli 2001). Dies kann erklären, warum sich die lokalen WZT auf Helgoland über den Untersu-

chungszeitraum erhöht haben. Der hier beschriebene Klimatrend im Sommer spiegelt sich zwar in der überwiegenden Verspätung der einzelnen über Helgoland wegziehenden Arten und der LZ als Zugtyp wider. Im Gegensatz zu den HZMW ist eine Veränderung der WZMW jedoch nicht so offensichtlich und einheitlich und auch nicht so überzeugend mit Klimatrends zu erklären. Welche Bedeutung die verschiedenen Klimaelemente für die jährliche Variabilität der WZMW haben, soll ein späterer Artikel zeigen.

In Oxfordshire auf den Britischen Inseln (Cotton 2003) und am Col de Brétolet in der Schweiz (Jenni & Kéry 2001) hat sich, im Gegensatz zu Helgoland, der Wegzug der LZ über die letzten Jahrzehnte verfrüht, obwohl auch in diesen Gebieten ein Trend zu höheren Temperaturen, zumindest im Juli und im August, besteht. Beobachtete Verfrühungen des Wegzugs werden bisher einerseits als Folge einer verfrühten Ankunft im Brutgebiet und damit einer Verfrühung aller Aktivitäten im Jahresverlauf interpretiert (Crick & Sparks 1999; Cotton 2003; Fiedler 2003). Jenni & Kéry (2003) nehmen andererseits an, dass die LZ unter dem Selektionsdruck stehen, so früh wie möglich vor der Trockenzeit die Sahara nach Süden zu überqueren, und dass sie mit sich verfrühenden Heimzugzeiten in der Lage sind, diesem durch Klimaveränderung zunehmenden Engpass zuvorzukommen. Entsprechend vermutet Gatter (1992), dass eine rechtzeitige Ankunft der LZ am Südrand der Sahara zur kurzen Regenzeit eine hohe selektive Bedeutung hat. Die Verspätungen der von ihnen untersuchten KMZ auf dem Wegzug deuten Jenni & Kéry (2003) unter anderem mit einer Verlängerung der Brutsaison (vgl. 4.4.2).

Die Ergebnisse zum Wegzug in Mitteleuropa sind also sehr uneinheitlich. Sowohl Verspätungen als auch Verfrühungen des Wegzugs wurden beobachtet und mit plausiblen Argumenten belegt. Generell darf aber nicht unberücksichtigt bleiben, dass physiologische und Verhaltensantworten auf die Photoperiode die Anpassung von Vögeln an veränderte Umweltbedingungen beeinflussen, d.h. gegebenenfalls erleichtern oder auch erschweren können (Coppack & Pulido 2004). Neben brutbiologischen Faktoren (s. 4.4) behindern ferner unterschiedliche Erfassungs- und Berechnungsmethoden und Definitionen des Wegzugs sowie unterschiedliche Untersuchungszeiträume die Vergleichbarkeit. Zudem ziehen in den verschiedenen Untersuchungsgebieten Vögel unterschiedlicher Populationen durch und es werden, bis auf das isolierte Helgoland, auch Individuen lokaler Populationen (oft einschließlich der nachbrutzeitlichen Bewegungen) erfasst. Die Klimaveränderung in Mittel- und Nordeuropa ist im Sommer und im Herbst nicht so deutlich und einheitlich wie im Winter und hat demzufolge, wenn überhaupt, von Ort zu Ort offenbar ganz unterschiedliche Auswirkungen auf den Wegzug der Vögel, dessen Voranschreiten u. a. stark von der Verfügbarkeit der Nahrung abhängt. Ein einheitlicher Trend der Wegzug-Daten verschiedener Stationen kann demnach gar nicht erwartet werden. Zusammenfassend

ist in Übereinstimmung mit anderen Beobachtungen in mitteleuropäischen Durchzugsgebieten und auch im östlichen Europa ein Trend einzelner Arten zur Verspätung des Wegzugs jedoch eher zu erwarten als ein Trend zur Verfrühung.

4.4 Zeitspanne zwischen Heimzug- und Wegzugmittelwerten

4.4.1 Allgemeiner Trend

Zunehmend günstigere klimatische Bedingungen und ein entsprechendes früher zur Verfügung stehendes Nahrungsangebot bewirken nicht nur eine Verfrühung der Ankunft im Brutgebiet sondern haben auch ein entsprechend früheres Legen zur Folge (Crick & Sparks 1999; Coppack & Both 2002; Walther et al. 2002). Man könnte zunächst erwarten, dass dies durch die relativ enge zeitliche Koppelung des Brutgeschäftes mit anschließender Mauser bis hin zum Beginn des Wegzugs zu einer Verfrühung des Wegzugs und damit zu einer konstanten Zeitspanne führt. Auf Helgoland ist dagegen eine Erhöhung der Zeitspanne zwischen Heimzug- und Wegzugsterminen über die Jahre von 1960 bis 2001 bei fast allen Arten zu beobachten, mit z. T. bemerkenswerten Zunahmen um über zwei Wochen (Amsel, Singdrossel, Zilpzalp und Grauschnäpper). Zudem weisen sowohl KMZ als auch LZ als Zugtypen eine nicht unerhebliche Vergrößerung der Zeitspanne um etwa zehn Tage auf. Ursache für diesen Trend ist in erster Linie die Verfrühung der HZMW mit immer positiveren Winter-NAO-Indices, bei einigen Arten zusätzlich auch die zunehmende Verspätung des WZMW.

Diese Zunahme der Zeitspanne der über Helgoland ziehenden Arten deutet auf eine Verlängerung ihres Aufenthalts in den skandinavischen Brutgebieten hin. Gilyazov & Sparks (2002) konnten zeigen, dass die meisten von 1931 bis 1999 untersuchten Arten auch ihren Aufenthalt im sehr nördlichen Brutgebiet, der Kola-Halbinsel, verlängerten. Aus Großbritannien liegen widersprüchliche Ergebnisse vor: Demzufolge hat sich der Aufenthalt von acht Arten in Essex signifikant verlängert (Sparks & Mason 2001), während nach Cotton (2003) der Aufenthalt von 20 Vogelarten im Brutgebiet, bei einer Verfrühung beider Zugperioden um ca. acht Tage, gleich geblieben ist.

4.4.2 Bezug zur Brutbiologie

Bei Singvögeln löst vor allem die endogene circannuale Rhythmik (im Zusammenspiel mit der Photoperiode) den Wegzug aus (Berthold 1990; 1996; Gwinner 1986, 1996). Zwar ist der Beginn des Wegzugs auch eng mit dem Ende der juvenilen Mauser korreliert, eine Verzögerung bzw. Unterbrechung dieser endogenen Rhythmik erscheint jedoch möglich (Pulido et al. 2001b, Coppack et al. 2001), worauf auch die fehlende Abhängigkeit der WZMW von den vorhergehenden HZMW bei den Helgoländer Daten hinweist.

Neben dem Bruterfolg sind auch das Vorkommen von Ersatzbruten und die gesamte Zahl der Bruten in einer

Saison direkt von Klima- und Nahrungsfaktoren abhängig (z.B. Elkins 1988; Glutz von Blotzheim et al. 2001), aber hauptsächlich genetisch determiniert. Im Kontext der Klimaerwärmung wird vermutet, dass die Verlängerung des Aufenthalts im Brutgebiet über die letzten Jahrzehnte neben anderen Effekten auch eine Erhöhung der Anzahl der Bruten in einer Saison zur Folge haben kann (Bairlein & Winkel 1998, 2001; Berthold 1998). Tatsächlich konnten Saino et al. (2004) eine Zunahme der Zahl der Zweitbruten mit Verfrühung der Ankunft im Brutgebiet (in Abhängigkeit von den Bedingungen im afrikanischen Überwinterungsgebiet) für die Rauchschwalbe nachweisen. Für Arten, die definitiv nur eine Brut aufziehen können, könnte der Zeitgewinn zumindest mehr Ersatzbruten ermöglichen (Marchant 2002; Lehikoinen et al. 2004).

Auch bei vielen der über Helgoland ziehenden Arten könnte der beobachtete Trend zur Verlängerung des Aufenthaltes im Brutgebiet bei allen echten Zugvögeln um im Mittel etwa 10 Tage, sowohl bei KMZ als auch bei LZ, zu einer Zunahme von Ersatz- oder Zweitbruten führen. In Anbetracht der artspezifischen Variabilität können zwar generelle, für alle Arten gültige Trends nicht erwartet werden (Lehikoinen et al. 2004). Im Widerspruch zu Jenni & Kéry (2003) sollte jedoch der Zeitgewinn und somit die Möglichkeit zur Erhöhung des Bruterfolgs eher bei den meist nur einmal pro Saison brütenden LZ mit ihrer enger bemessenen Aufenthaltsdauer im Brutgebiet von Bedeutung sein als bei den oft sowieso schon mehrfach pro Saison brütenden KMZ.

Eine Erhöhung des Bruterfolgs könnte durch eine Zunahme des Jungvogelanteils auf dem Wegzug bestätigt werden. Z. B. beobachteten schon Berthold et al. (1993) eine relative Zunahme des Jungvogelanteils von 1972 bis 1991 bei Drosselrohrsänger (*Acrocephalus arundinaceus*) und Schilfrohrsänger, interpretierten dies jedoch noch als relative Abnahme des Altvogelanteils mit unbekannter Ursache. Eine Auswertung der Helgoländer Fangzahlen zur Beantwortung der Frage, ob eine Zunahme des Jungvogelanteils beobachtet werden kann und, wenn ja, ein Zusammenhang mit den bekannten Veränderungen der Phänologie und von Klimaelementen besteht, ist in Vorbereitung.

5. Ausblick

Verschiedenste Szenarien für die Veränderung des Klimas in den kommenden Jahrzehnten sind entworfen worden, in denen generell eine weitere Erwärmung des Weltklimas und vielfältige Veränderungen der einzelnen Klimaelemente erwartet werden. Genaue Vorhersagen sind jedoch aufgrund der hohen Komplexität und kaum bekannter Rückkopplungen des Systems nicht möglich (z.B. Callaghan et al. 2004). Das gilt auch für Vorhersagen klimabedingter Veränderungen in der Verbreitung von Tier und Pflanzenarten (Huntley et al. 2004). Folglich ist auch noch offen, welche weiteren Veränderungen im Vogelzug über Europa eintreten werden. Durch die

fortgeführte Datenerfassung im Fanggarten auf Helgoland mit all ihren Vorteilen gegenüber Stationen am Festland oder in Festlandnähe wird u. a. die große Chance genutzt, die Entwicklungen auch zukünftig weiter zu verfolgen.

6. Zusammenfassung

Das seit Beginn der Beringung im Jahre 1909 erhobene langjährige und umfangreiche Datenmaterial aus dem Helgoländer Fanggarten des Instituts für Vogelforschung „Vogelwarte Helgoland“ wurde ab 1960 unter konstanten Bedingungen und mit weitgehend standardisierten Methoden erfasst. Mit ganzjährigem Fangaufwand und mit bis zu 7 Fangtrieben pro Tag konnten von 1960 bis 2001 in drei Trichterreusen gut 490.000 Vögel aus 153 Arten gefangen und beringt werden. Im Frühjahr war bei 12 Kurz/Mittelstreckenziehern (KMZ), bei 10 Langstreckenziehern (LZ) und bei Mönchsgrasmücke und Zilpzalp (ohne Zuordnung) der Stichprobenumfang groß genug, um für jedes der 42 Jahre Heimzugmittelwerte (HZMW) zu berechnen. Im Herbst konnten die Wegzugmittelwerte (WZMW) von 16 KMZ, 8 LZ und von Mönchsgrasmücke und Zilpzalp berechnet werden.

Auf dem Heimzug besteht bei 20 der 24 Arten ein Trend zur Verfrühung des HZMW über den Untersuchungszeitraum, signifikant bei 14 Arten (5 KMZ, 8 LZ und Mönchsgrasmücke) mit Verfrühungen von bis zu 12 Tagen. Dieser Trend unterscheidet sich nicht zwischen den Kurz/Mittelstreckenziehern (KMZ) mit im Mittel 5,8 Tagen und den Langstreckenziehern (LZ) mit im Mittel 7,3 Tagen. Bei 22 Arten geht die Verfrühung des HZMW einher mit einer zunehmenden lokalen mittleren artspezifischen Heimzugtemperatur (HZT), signifikant bei 11 Arten (7 KMZ, 2 LZ und Mönchsgrasmücke und Zilpzalp). Bei 23 Arten steht der Trend des großräumigen Klimaphänomens „Nordatlantischen Oszillation“ zu immer mehr positiven Winter-Indices in Zusammenhang mit der Verfrühung der HZMW, signifikant bei 13 Arten (5 KMZ, 7 LZ und Zilpzalp). Dabei werden die HZMW der KMZ (sowohl als einzelne Arten als auch in ihrer Summe als Zugtyp) in einem stärkeren Maß von der HZT, die der LZ eher vom Winter-NAO-Index beeinflusst.

Auf dem Wegzug besteht bei 14 der 26 Arten ein Trend zur Verspätung des WZMW von 1960 bis 2001, signifikant bei 5 Arten (2 KMZ, 2 LZ und Zilpzalp) mit einer Verspätung von bis zu 9 Tagen. Ein Trend zur Verfrühung tritt bei 6 Arten auf, ist jedoch bei keiner Art signifikant. Obwohl sich die beiden Zugtypen nicht signifikant voneinander unterscheiden, zeigen die LZ als Zugtyp einen Trend zur Verspätung ihres gemeinsamen WZMW um 3 Tage, während der gemeinsame WZMW der KMZ trendlos ist. Eindeutige Zusammenhänge mit Klimaelementen zur Brut- und Wegzugzeit, die im Vergleich zum Winter/Frühjahr deutlich schwächer ausgeprägte Veränderungen zeigen, bestehen nicht.

Bei 20 Arten konnten sowohl HZMW als auch WZMW berechnet werden. Der Trend zur Zunahme der Zeitspanne zwischen HZMW und WZMW bei 16 Arten, signifikant bei 13 Arten (7 KMZ, 5 LZ und Zilpzalp) mit Zunahmen von bis zu 16 Tagen, der hauptsächlich auf der Verfrühung der HZMW beruht, wird als Verlängerung des Aufenthalts im Brutgebiet, mit der Möglichkeit zur Erhöhung des Bruterfolgs, interpretiert.

7. Literatur

- Ahola M, Laaksonen T, Sippola K, Eeva T, Rainio K & Lehikoinen E 2004: Variation in climate warming along the migration route uncouples arrival and breeding dates. *Global Change Biol.* 10: 1610-1617.
- Alerstam T 1990: Bird migration. Cambridge Univ. Press, Cambridge, New York, Melbourne.
- Bairlein, F & Hüppop O 2004. Migratory fuelling and global climate change. In: Möller AP, Fiedler W & Berthold P (Hrsg) *Advances in Ecological Research Volume 35: Birds and Climate Change*. Elsevier Science, London: 33-47.
- Bairlein F & Winkel W 1998: Vögel und Klimaveränderungen. In: Lozan JL, Graßl H & Hupfer P (Hrsg) *Warnsignal Klima, Wissenschaftliche Auswertungen*, Hamburg: 281-285.
- Bairlein F & Winkel W 2001: Birds and Climate. In: Lozan JL, Graßl H & Hupfer P (eds) *Climate of the 21st Century: Changes and Risks*. Scientific Facts. GEO, Hamburg: 278-282.
- Barrett RT 2002. The phenology of spring bird migration to north Norway. *Bird Study* 49: 27-277.
- Barthel PH 1993: Artenliste der Vögel Deutschlands. *J. Ornithol.* 134: 113-135.
- Bergmann F 1998: Die Wegzugphänologie von Kleinvögeln in Mitteleuropa. Dissertation, Univ. Konstanz.
- Berthold P 1990: Wegzugbeginn und Einsetzen der Zugunruhe bei 19 Vogelpopulationen – eine vergleichende Untersuchung. *Proc. Internat. 100. DO-G Meeting, Current Topics Avian Biol.*, Bonn, 1988, *J. Ornithol.* 131, Sonderh.: 217-222.
- Berthold P 1998: Vogelwelt und Klima: gegenwärtige Veränderungen. *Naturwiss. Rundschau* 9: 337-346.
- Berthold P 2000: Vogelzug. Eine aktuelle Gesamtübersicht. *Wissenschaftliche Buchgesellschaft, Darmstadt*.
- Berthold P, Fliege G, Heine G, Querner U & Schlenker R 1991: Wegzug, Rastverhalten, Biometrie und Mauser von Kleinvögeln in Mitteleuropa. *Vogelwarte* 36: 1-221.
- Berthold P, Kaiser A, Querner U & Schlenker R (1993): Analyse von Fangzahlen im Hinblick auf die Bestandsentwicklung von Kleinvögeln nach 20jährigem Betrieb der Station Mettnau, Süddeutschland. *J. Ornithol.* 134: 283-299.
- Berthold, P, Möller AP & Fiedler W 2004: Preface. In: Möller AP, Fiedler W & Berthold P (Hrsg) *Advances in Ecological Research Volume 35: Birds and Climate Change*. Elsevier Science, London: vii-viii.
- Bezzel E & Jetz W 1995: Verschiebung der Wegzugperiode bei der Mönchsgrasmücke (*Sylvia atricapilla*) 1966 – 1993 – Reaktion auf die Klimaerwärmung? *J. Ornithol.* 136: 83-87.
- Bissolli P 2001: Wetterlagen und Großwetterlagen im 20. Jahrhundert. *Klimastatusbericht 2001*: 32-40. *Deutscher Wetterdienst, Offenbach a.M.*
- Bolshakov CV, Shapoval AP & Zelenova NP 2001: Results of bird ringing by the Biological Station "Rybachy" on the Courish Spit: long-distance recoveries of birds ringed in 1956-1997. Part 1-4. *Avian Ecol. Behav., Suppl.* 1-4.
- Both C & Visser ME 2001: Adjustment of climate change is constrained by arrival date in a long-distance migrant bird. *Nature* 411: 296-298.
- Both C, Artemyev, AV, Blaauw B, Cowie RJ, Dekhuijzen AJ, Eeva T, Enemar A, Gustafsson L, Ivankina EV, Järvinen A, Metcalfe NB, Nyholm NEI, Potti J, Ravussin PA, Sanz JJ, Silverin B, Slater FM, Sokolov LV, Török J, Winkel W, Wright J, Zang H & Visser ME 2004: Large-scale geographical variation confirms that climate change causes birds to lay earlier. *Proc. R. Soc. Lond. B* 271: 1657-1662.
- Boyd H 2003: Spring arrival of passerine migrants in Iceland. *Ringling & Migration* 21: 193-201.
- Brown JL, Li S-H & Bhagabati N 1999: Long-term trend toward earlier breeding in an American bird: A response to global warming? *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 96: 5565-5569.
- Burton JF 1995: Birds and climate change. A & C Black, London.
- Butler C 2003: The disproportionate effect of global warming on the arrival dates of short-distance migratory birds in North America. *Ibis* 145: 484-495.
- Callaghan TV, Björn LO, Chernov Y, Chapin T, Christensen TR, Huntley B, Ims RA, Johansson M, Jolly D, Jonasson S, Matveyeva N, Panikov N, Oechel W & Shaver G (2004): Uncertainties and Recommendations. *AMBIO* 33: 474-479.
- Cook, RD & Weisberg, S (1984): Residuals and influence in regression. Wiley.
- Coppack T & Both C 2002: Predicting life-cycle adaptation of migratory birds to global climate change. *Ardea* 90 (special issue): 369-378.
- Coppack T, Pulido F & Berthold P 2001: Photoperiodic response to early hatching in a migratory bird species. *Oecologia* 128: 181-186.
- Coppack T & Pulido F (2004): Photoperiodic response and the adaptability of avian cycles to environmental change. In: Möller AP, Fiedler W & Berthold P (Hrsg) *Advances in Ecological Research Volume 35: Birds and Climate Change*. Elsevier Science, London: 131-150.
- Cotton PA 2003: Avian migration phenology and global climate change. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 100: 12219-12222.
- Crick HQP Dudley C & Glue DE 1997: UK birds are laying eggs earlier. *Nature* 388: 526.
- Crick HQP & Sparks T 1999: Climate change related to egg-laying trends. *Nature* 399: 423-424.
- Dierschke V 2005: Starker Rückgang des Rotsternigen Blaukehlchens *Luscinia svecica* als Durchzügler auf Helgoland. *Vogelwarte* 43: 103-109.
- Dunn P 2004: Breeding dates and reproductive performance. In: Möller AP, Fiedler W & Berthold P (Hrsg) *Advances in Ecological Research Volume 35: Birds and Climate Change*. Elsevier Science, London: 69-87.
- Elkins N 1988: Weather and bird behaviour. T & A D Poyser, Calton.
- Fiedler W 2003 Recent changes in migratory behaviour in birds: a compilation of field observations and ringing data. In: Berthold P, Gwinner E & Sonnenschein E (Hrsg) *Avian migration*: 21-38. Springer, Berlin, Heidelberg, New York.
- Fiedler W 2004: Änderungen der herbstlichen Durchzugsmuster rastender Kleinvögel am Bodensee. Poster DO-G Kiel.
- Fiedler W, Bairlein F & Köppen U 2004: Using large-scale data from ringed birds for the investigation of effects of climate change on migrating birds: pitfalls and prospects. In: Möller AP, Fiedler W & Berthold P (Hrsg) *Advances in Ecological Research Volume 35: Birds and Climate Change*. Elsevier Science, London: 49-67.
- Fischer S 2002: Frühjahrsankunft ziehender Singvogelarten in Berlin über 26 Jahre. *Berl. Ornithol. Ber.* 12: 145-166.
- Forchhammer MC, Post E & Stenseth NC 1998: Breeding phenology and climate... *Nature* 391: 29-30.
- Forchhammer MC, Post E & Stenseth NC 2002: North Atlantic Oscillation timing of long- and short-distance migrants. *J. Anim. Ecol.* 71: 1002-1014.

- Gatter W. 2000: Vogelzug und Vogelbestände in Mitteleuropa. Aula, Wiebelsheim.
- Gatter W 1992: Zugzeiten und Zugmuster im Herbst: Einfluß des Treibhauseffekts auf den Vogelzug? *J. Ornithol.* 133: 427-436.
- Gilyazov A & Sparks T 2002: Change in the timing of migration of common birds at the Lapland nature reserve (Kola Peninsula, Russia) during 1931-1999. *Avian Ecol. Behav.* 8: 35-47.
- Gordo O, Brotons L, Ferrer X & Comas P 2005: Do changes in climate patterns in wintering areas affect the timing of the spring arrival of trans-Saharan migrant birds? *Global Climate Change* 11: 12-21.
- Glutz von Blotzheim UN, Bauer KM & Bezzel E 2001: Handbuch der Vögel Mitteleuropas auf CD-ROM. Vogelzugverlag, Wiebelsheim.
- Gwinner E 1986: Circannual Rhythms. Springer, Berlin, Heidelberg.
- Gwinner E 1996: Circadian and circannual programmes in avian migration. *J. Exp. Biol.* 199, 39-48.
- Gwinner E & Helm B (2003): Circannual and circadian contributions to the timing of avian migration. In: Berthold P, Gwinner E & Sonnenschein E (Hrsg) *Avian migration*: 81-95. Springer, Berlin, Heidelberg, New York.
- Houghton J 1994: *Global warming. The complete briefing.* Lion, Oxford.
- Hubálek Z 2003: Spring migration of birds in relation to North Atlantic Oscillation. *Folia Zool.* 52: 287-298.
- Huin N & Sparks TH 1998: Arrival and progression of the swallow *Hirundo rustica* through Britain. *Bird Study* 45: 361-370.
- Hulme M, Doherty R, Ngara T, New M & Lister D 2001: African Climate change 1900-2100. *Clim. Res.* 17: 145-168.
- Huntley B, Green RE, Collingham YC, Hill JK, Willis SG, Bartlein PJ, Cramer W, Hagemeijer WJM & Thomas CJ (2004): The performance of models relating species geographical distributions to climate is independent of trophic level. *Ecology Letters* 7: 417-426.
- Hüppop K & Hüppop O 2002: Atlas zur Vogelberingung auf Helgoland. Teil 1: Zeitliche und regionale Veränderungen der Wiederfundraten und Todesursachen auf Helgoland beringter Vögel (1909 bis 1998). *Vogelwarte* 41: 161-180.
- Hüppop K & Hüppop O 2004: Atlas zur Vogelberingung auf Helgoland. Teil 2: Phänologie im Fanggarten von 1961 bis 2000. *Vogelwarte* 42: 285-343.
- Hüppop O & Hüppop K 2003: North Atlantic Oscillation and timing of spring migrants in birds. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 270: 233-240.
- Hüppop O & Winkel W (in Druck): Timing of spring migration in the long-distance migrant *Ficedula hypoleuca* in central Europe: the role of spatially different temperature changes as 'en route climatic barriers'. *J. Ornithol.*
- Hurrell JW 1995: Decadal trends in the North Atlantic Oscillations: Regional temperatures and precipitation. *Science* 269: 676-679.
- Hurrell JW, Kushnir Y & Visbeck M 2001: The North Atlantic Oscillation. *Science* 291: 603-605.
- Hurrell JW, Kushnir Y, Ottersen G & Visbeck M 2003: An overview of the North Atlantic Oscillation In: Hurrell JW, Kushnir Y, Ottersen G & Visbeck M (Hrsg) *The North Atlantic Oscillation: climatic significance and environmental impact.* Geophysical Monograph 134. Am. Geophys. Union, Washington DC: 1-35.
- Ivanauskas F, Nedzinskas V & Zalakevicius M 1997: The impact of global warming upon spring arrival of birds. *Acta Zool. Lituonica, Ornithologia*, 6: 31-36.
- Jenni L 1984: Zugmuster von Vögeln auf dem Col de Bretolet unter besonderer Berücksichtigung nachbrutzeitlicher Bewegungen. *Orn. Beob.* 81: 183-213.
- Jenni L & Kéry M 2003: Timing of autumn bird migration under climate change: advances in long-distance migrants, delays in short-distance migrants. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 270: 1467-1471.
- Legendre P & Legendre L 1998: *Numerical Ecology.* Amsterdam: Elsevier.
- Lehikoinen E, Sparks TH & Zalakevicius M (2004): Arrival and departure dates. In: Møller AP, Fiedler W & Berthold P (Hrsg) *Advances in Ecological Research Volume 35: Birds and Climate Change.* Elsevier Science, London: 1-31.
- Ljung GM & Box GEP 1978: On a measure of lack of fit in time series models. *Biometrika* 65: 553-564.
- Lozán JL, Graßl H & Hupfer P 1998: *Warnsignal Klima. Wissenschaftliche Auswertungen,* Hamburg.
- Lozano GA, Perreault S & Lemon RE 1995: Age, arrival date and reproductive success of male American redstarts *Setophaga ruticilla*. *J. Avian Biol.* 27: 164-170.
- Luterbacher J, Dietrich D, Xoplaki E, Grosjean M & Wanner H 2004: European seasonal and annual temperature variability, trends, and extremes since 1500. *Science* 303: 1499-1503.
- Marchant J 2002: Global warming and autumn migration – the observatory connection. *BTO News* 238: 14-15.
- Marra PP, Keith KA & Holmes RT 1998: Linking winter and summer events in a migratory bird by using stable-carbon isotopes. *Science* 282: 1884-1886.
- Marra PP, Francis CM, Mulvihill RS & Moore FR 2005: The influence of climate on the timing and rate of spring bird migration. *Oecologia* 142: 307-315.
- Mason CF 1995: Long-term trends in the arrival dates of spring migrants. *Bird Study* 42: 182-189.
- Møller AP 2001: Heritability of arrival date in a migratory bird. *Proc. R. Soc. Lond. B* 268: 203-206.
- Møller AP 2002: North Atlantic Oscillation (NAO) effects of climate on the relative importance of first and second clutches in a migratory passerine bird. *J. Anim. Ecol.* 71: 201-210.
- Møller AP, Fiedler W & Berthold P 2004: *Advances in Ecological Research Volume 35: Birds and Climate Change.* Elsevier Science, London.
- Mook R 1994: The climate way north. In: Møller, J, Reymert PK & Steinlien Ø (Hrsg) *Earth Science*: 16-25. 2. Auflage, Way North, Tromsø University Museum.
- Moritz D 1982: Langfristige Bestandsschwankungen ausgewählter Passeres nach Fangergebnissen auf Helgoland. *Seevögel* 3, Suppl.: 13-24.
- Oba G, Post E & Stenseth NC 2001: Sub-saharan desertification and productivity are linked to hemispheric climate variability. *Global Change Biol.* 7: 241-246.
- Ottersen G, Planque B, Belgrano A, Post E, Reid PC & Stenseth NC 2001: Ecological effects of the North Atlantic Oscillation. *Oecologia* 128: 1-14.
- Parmesan C & Yohe G 2003: A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421: 37-42.
- Peñuelas J, Filella I & Comas P 2002: Changed plant and animal life cycles from 1952 to 2000 in the Mediterranean region. *Global Change Biol.* 8: 531-544.

- Perrins CM 1970: The timing of birds' breeding season. *Ibis* 112: 242-255.
- Potti J 1998: Arrival time from spring migration in male pied flycatchers: individual consistency and familial resemblance. *Condor* 100: 702-708.
- Przybylo R, Sheldon BC & Merilä J 2000: Climatic effects on breeding and morphology: evidence for climatic plasticity. *J. Anim. Ecol.* 69: 395-403.
- Pulido F, Berthold P, Mohr G & Querner U 2001a: Heritability of the timing of autumn migration in a natural bird population. *Proc. R. Soc. Lond. B* 268: 953-959.
- Pulido F, Coppack T & Berthold P 2001b: Genetic variation and phenotypic plasticity may explain adaptive changes in the timing of autumn migration. *The Ring* 23: 149-158.
- Pulido F & Coppack T 2004: Correlation between timing of juvenile moult and onset of migration in the blackcap, *Sylvia atricapilla*. *Anim. Behaviour* 68: 167-173.
- Root TL, Price JT, Hall KR, Schneider SH, Rosenzweig C & Pounds JA 2003: Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature* 421: 57-60.
- Saino N, Szép T, Romano M, Rubolini D, Spina F & Møller AP 2004: Ecological conditions during winter predict arrival date at the breeding quarters in a trans-Saharan migratory bird. *Ecology letters* 7: 21-25.
- Sanz JJ 2003: Large-scale effect of climatic change on breeding parameters of pied flycatchers in Western Europe. *Ecography* 26: 45-50.
- Sheather SJ & Jones MC 1991: A reliable data-based bandwidth selection method for kernel density estimation. *J. R. Statist. Soc. B* 53: 683-690.
- Sokolov LV & Kosarev VV 2003: Relationship between timing of arrival of passerines to the Courish Spit and North Atlantic Oscillation index (NAOI) and precipitation in Africa. *Proc. Zool. Inst. Russ. Acad. Sci.* 299: 141-154.
- Sokolov LV, Markovets MY, Shapoval AP & Morozov YG 1998: Long-term trends in the timing of spring migration of passerines on the Courish Spit of the Baltic Sea. *Avian Ecol. Behav.* 1: 1-21.
- Sokolov LV, Markovets MY & Morozov YG 1999: Long-term dynamics of the mean date of autumn migration in passerines on the Courish Spit of the Baltic Sea. *Avian Ecol. Behav.* 2: 1-18.
- Sparks TH 1999: Phenology and the changing pattern of bird migration in Britain. *Int. J. Biometeorol.* 42: 134-138.
- Sparks TH, Heyen H, Braslavskaja O & Lehikoinen E 1999: Are European birds migrating earlier? *BTO News* 223: 8-9.
- Sparks TH & Mason CF 2001: Dates of arrivals and departures of spring migrants taken from Essex Bird reports 1950-1998. *Essex Bird Report* 1999: 154-164.
- Sparks TH & Mason CF 2004: Can we detect change in the phenology of winter migrant birds in the UK? *Ibis* 146: 57-60.
- Sparks TH, Roberts DR & Crick HQP 2001: What is the value of first arrival dates of spring migrants in phenology? *Avian Ecol. Behav.* 7: 75-85.
- Sparks TH, Bairlein F, Bojarinova JG, Hüppop O, Lehikoinen EA, Rainio K, Sokolov LV & Walker D 2005: Examining the total arrival distribution of migratory birds. *Global Change Biol.* 11: 22-30.
- Stenseth NC, Mysterud A, Ottersen G, Hurrell JW, Chan K-S & Lima M 2002: Ecological effects of climate fluctuations. *Science* 297: 1292-1296.
- Stenseth NC, Ottersen G, Hurrell JW, Mysterud A, Lima M, Chan K-S, Yoccoz NG & Ådlandsvik B 2003: Studying climate effects on ecology through the use of climate indices: the North Atlantic Oscillation, El Niño Southern Oscillation and beyond. *Proc. R. Soc. Lond. B* 270: 2087-2096.
- Stervander M, Lindström Å, Jonzén N & Andersson A 2005: Timing of spring migration in birds: long-term trends, North Atlantic Oscillation and the significance of different migration routes. *J. Avian Biol.* 36: 210-221.
- Strode PK 2003: Implications of climate change for North American wood warblers (Parulidae). *Global Change Biology* 9: 1137-1144.
- Thomas CD & Lennon JJ 1999: Birds extend their range northwards. *Nature* 399: 213.
- Tryjanowski P & Sparks TH 2001: Is the detection of the first arrival date of migrating birds influenced by population size? A case study of the red-backed shrike *Lanius collurio*. *Int. J. Biometeorol.* 45: 217-219.
- Tryjanowski P, Kuzniak S & Sparks T 2002: Earlier arrival of some farmland migrants in western Poland. *Ibis* 144: 62-68.
- Vähätalo AV, Rainio K, Lehikoinen A. & Lehikoinen E 2004: Spring arrival of birds depends on the North Atlantic Oscillation. *J. Avian Biol.* 35: 210-216.
- Van Noordwijk AJ 2003: Climate change: the earlier bird. *Nature* 422: 29.
- Visbeck MH, Hurrell JW, Polvani L & Cullen HM 2001: The North Atlantic Oscillation: past, present, and future. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 98: 12876-12877.
- Vogel C & Moritz D 1995: Langjährige Änderungen von Zugzeiten auf Helgoland. *Jber. Institut Vogelforschung* 2: 8-9.
- Walther G-R, Post E, Convey P, Menzel A, Parmesan C, Beebee TJC, Fromentin J-M, Hoegh-Guldberg O & Bairlein F 2002: Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416: 389-395.
- Wang G 2003: Reassessing the impact of North Atlantic Oscillation on the sub-Saharan vegetation productivity. *Global Change Biol.* 9: 493-499.
- Wand MP & Jones MC 1995: Kernel smoothing. Chapman & Hall, London u.a.
- Zalakevicius M & Zalakeviciute R 2001: Global climate warming and birds: a review of research in Lithuania. *Folia Zool.* 50: 1-17.
- Zehnder S & Karlsson L 2001: Do ringing numbers reflect true migratory activity of nocturnal migrants? *J. Ornithol.* 142: 173-183.
- Zink G 1973: Der Zug europäischer Singvögel. Ein Atlas der Wiederfunde beringter Vögel. 1. Lieferung. Vogelzug-Verlag, Möggingen.
- Zink G 1975: Der Zug europäischer Singvögel. Ein Atlas der Wiederfunde beringter Vögel. 2. Lieferung. Vogelzug-Verlag, Möggingen.
- Zink G 1981: Der Zug europäischer Singvögel. Ein Atlas der Wiederfunde beringter Vögel. 3. Lieferung. Vogelzug-Verlag, Möggingen.
- Zink G 1985: Der Zug europäischer Singvögel. Ein Atlas der Wiederfunde beringter Vögel. 4. Lieferung. Vogelzug-Verlag, Möggingen.
- Zink G & Bairlein F 1995: Der Zug europäischer Singvögel. Ein Atlas der Wiederfunde beringter Vögel. 5. Lieferung. Aula, Wiesbaden.