

Änderungen im Brut- und Zugverhalten bei Vögeln

Wolfgang Fiedler

Zusammenfassung

In gewissem Umfang können Zugvögel auf Klimaänderungen mit Änderungen im Zug- und Brutverhalten reagieren. Die Erwärmung der letzten Jahre im Frühjahr hat so bei den meisten Zugvogelarten zu einer Verfrühung des Frühjahrszugs geführt, während beim herbstlichen Zug ins Winterquartier das Bild komplexer ist. Der Brutbeginn (das Datum der Eiablage) hat sich ebenfalls bei vielen Arten verfrüht; eine verlängerte Brutzeit, die evtl. sogar eine Jahresbrut mehr zulässt, ist die Folge. Weitere Konsequenzen, wie etwa eine vorhergesagte Vergrößerung der Gelegegrößen bei früherem Legebeginn, treten bei einigen Arten stark, bei anderen weniger deutlich zutage. Auch zahlreiche Details im Zugverhalten wie z. B. der Zeitunterschied, mit dem Männchen vor den Weibchen eintreffen, können sich offenbar bei manchen Arten ändern. Viele Arten verkürzen außerdem die Zugwege, um näher an den Brutgebieten zu überwintern, und in Teilzieherpopulationen nimmt die Fraktion der Nichtzieher zu.

Drei Problembereiche werden in dem Beitrag näher vorgestellt: (1) Nicht alle Umweltänderungen, die die o. g. Verhaltensänderungen bewirken, beruhen primär auf Klimaänderungen. Menschliches Handeln ändert auch direkt oder über sekundäre Effekte wie Änderungen in der Landwirtschaftspraxis die Umwelt der Vögel. (2) Oft ist die Frage ungeklärt, welche der beobachteten Änderungen phänotypischer Art sind und welche bereits auf genetische Änderungen hinweisen, d. h. wo Verhaltensplastizität der Individuen Änderungen ausgleichen kann und wo wir durch Mutation und Selektion herausgeformte evolutive Anpassungen finden. Und schließlich (3) mögliche Grenzen dieser Anpassungen.

Summary

Changes in migration and breeding behaviour of birds

To a certain extent, birds can react to changes in climate with changes in migration and breeding behaviour. Warmer springs in recent years have led to an advance of the spring migration in most migratory bird species, while the autumn migration shows a more complex pattern. The onset of breeding (date of egg laying) has also advanced in many species, resulting in a prolonged breeding period, which may even permit a second clutch. Other predicted effects of warmer climate, such as an increase in clutch size due to earlier egg laying, are prominent in some species, but barely detectable in others. Details of migration behaviour, such as the time difference in male and female arrival, are also changing in some species. Many species now shorten their migration routes to winter closer to their breeding grounds, and in populations of partial migrants, the share of nonmigrants is increasing.

The paper focuses on three aspects: (1) Not all environmental changes that cause behavioural changes are due to climate change. Human activity directly affects birds' environment, but also indirectly, for example, via changes in agricultural practices. (2) It is often unclear which of the observed changes are phenotypic and which involve genetic changes. In other words, to what extent can individual behavioural plasticity balance environmental changes and where do we see evolutionary adaptations shaped by mutation and selection. And, finally, (3) are there limitations of evolutionary adaption.

✉ Dr. Wolfgang Fiedler, Max-Planck-Institut für Ornithologie, Abteilung Tierwanderungen und Immunökologie, Vogelwarte Radolfzell; Am Obstberg 1, 78315 Radolfzell; fiedler@orn.mpg.de

Einführung

In der Vogelwelt sehen wir viele Änderungen, die gerne mit dem Klimawandel in Verbindung gebracht werden, wie das Vorkommen von Nandus in Mecklenburg, von Papageien in Stuttgart oder von überwinternden Störchen in Mitteleuropa (Fiedler 2003). Der Klimawandel spielt dabei möglicherweise eine Rolle, aber mit Sicherheit auch viele andere Faktoren, die direkten menschlichen Ursprungs sind und unsere Umwelt verändern. Wir müssen alle diese Faktoren zusammen betrachten, wie dies der Begriff »global change« ausdrückt, bei dem der Klimawandel nur ein Aspekt unter mehreren ist.

Nach Groam et al. (2005) sind Landnutzungsänderungen, Klimaänderungen, die Invasion exotischer Arten, die direkte Ausbeutung der Natur und die Umweltverschmutzung die größten Bedrohungen für die Biodiversität. Diese Faktoren beeinflussen die Lebensgemeinschaften in einer Weise, dass sich lokale, regionale oder nationale Änderungen in den Artenzahlen ergeben. Biologisch betrachtet steht aber immer das Individuum im Mittelpunkt, denn letztlich wirken die genannten Faktoren auf das Individuum ein.

Wir haben in den letzten Jahren bzw. Jahrzehnten klassischerweise Verhaltensweisen auf dem Niveau von Arten, Populationen oder anderen Kohorten betrachtet und deren durchschnittliches Verhalten untersucht, um herauszufinden, welche Mechanismen hinter ihrer Biologie und Evolution stecken. Mit jedem einzelnen besenderten Tier, dessen Bewegung wir täglich mitverfolgen, wächst jedoch zunehmend die Erkenntnis, dass wir uns auch intensiv die einzelnen Individuen ansehen müssen: Sie sind es, die besondere Verhaltensweisen zeigen, die dann von der Evolution verworfen oder selektiert werden und so letzten Endes einen Wandel einleiten. Wir besondern im Moment noch wenige Individuen, aber diese sollten wir uns sehr genau ansehen und wir sollten soweit wie möglich im Detail untersuchen, welche Mechanismen und Konsequenzen hinter ihrem Verhalten stecken. Der folgende Beitrag wird sich daher mit Verhaltensänderungen beschäftigen, die sozusagen den Anfang jedes Wandels darstellen. In dem darauf folgenden Beitrag von Herrn Bairlein werden wir dann die Konsequenzen dieser Verhaltensänderungen sehen.¹

Änderungen in den Zugzeiten

Zu den Ankunftszeiten von Zugvögeln gibt es eine ganze Reihe sehr langer Datenreihen. Lehtikainen et al. (2004) haben z.B. die Erstankunftszeiten von sechs häufigen Vogelarten in Finnland von

Tab. 1. Verschiebung der Ankunftszeiten verschiedener Zugvogelarten im Frühjahr (Anzahl der Studien in %, in denen die jeweilige Art früher ankommt). Ausgewertet wurden 21 Langzeitstudien (11–20 pro Art); grau hinterlegt: Langstreckenzieher² – Daten aus Lehtikainen et al. (2004).

Art	% der Studien
Uferschwalbe (<i>Riparia riparia</i>)	100
Mönchsgrasmücke (<i>Sylvia atricapilla</i>)	92
Zilpzalp (<i>Phylloscopus collybita</i>)	85
Bachstelze (<i>Motacilla alba</i>)	82
Rauchschwalbe (<i>Hirundo rustica</i>)	80
Trauerschnäpper (<i>Ficedula hypoleuca</i>)	80
Schilfrohrsänger (<i>Acrocephalus schoenobaenus</i>)	75
Baumpieper (<i>Anthus trivialis</i>)	73
Mehlschwalbe (<i>Delichon urbicum</i>)	71
Fitis (<i>Phylloscopus trochilus</i>)	70
Schafstelze (<i>Motacilla flava</i>)	69
Gartenrotschwanz (<i>Phoenicurus phoenicurus</i>)	67
Steinschmätzer (<i>Oenanthe oenanthe</i>)	64
Gartengrasmücke (<i>Sylvia borin</i>)	63
Waldlaubsänger (<i>Phylloscopus sibilatrix</i>)	55
Klappergrasmücke (<i>Sylvia curruca</i>)	54
Mauersegler (<i>Apus apus</i>)	53
Dorngrasmücke (<i>Sylvia communis</i>)	53
Flussuferläufer (<i>Actitis hypoleucos</i>)	50
Grauschnäpper (<i>Muscicapa striata</i>)	47
Braunkehlchen (<i>Saxicola rubetra</i>)	40
Kuckuck (<i>Cuculus canorus</i>)	38

- 1 Bairlein, F. 2017. Bestandsveränderungen bei mitteleuropäischen Vögeln. – In: Bayer. Akademie der Wissenschaften (Hrsg.): Tierwelt im Wandel: Wanderung, Zuwanderung, Rückgang. Pfeil, München: 57–70.
- 2 Hier verwendete Definition der Langstreckenzieher: Brutgebiet ist i. d. R. über 4000 km vom Überwinterungsgebiet entfernt, z.B. bei den europäischen Langstreckenziehern südlich der Sahara (diese werden auch als Trans-Saharazieher bezeichnet).

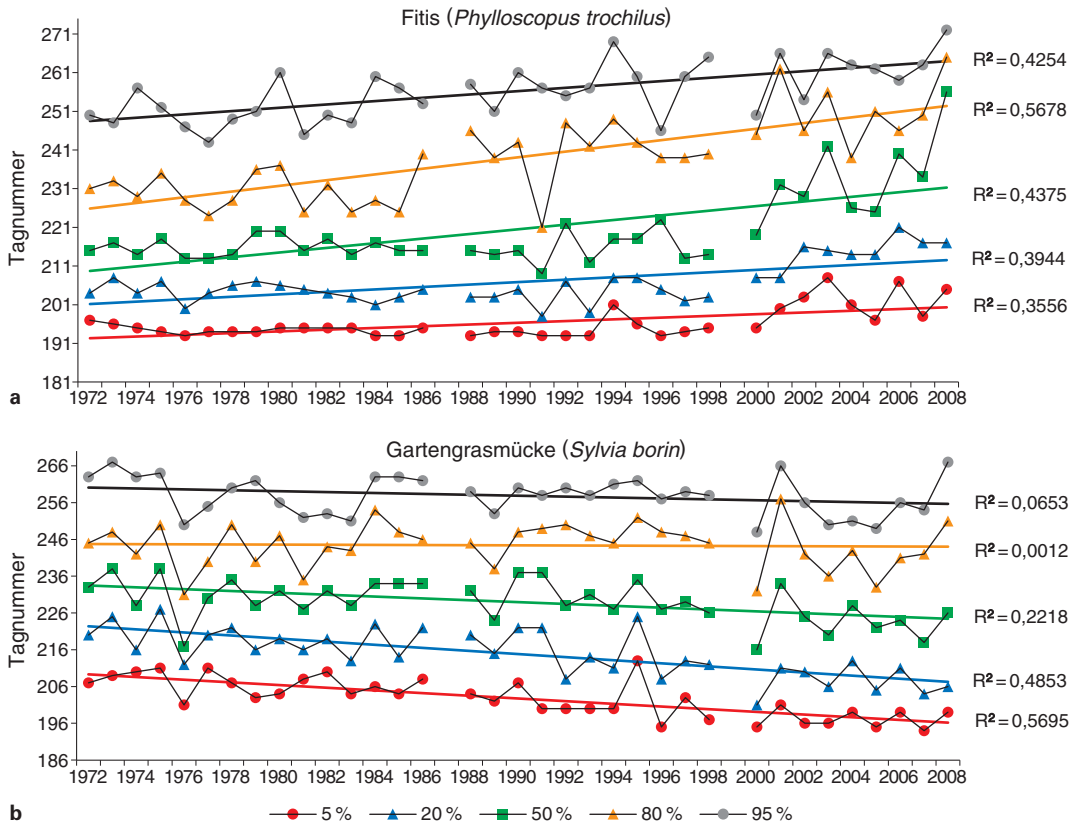


Abb. 1. Veränderung des Herbstdurchzugs (Tagnummer) am Bodensee, Vogelwarte Radolfzell, 1972–2008, für **a**, Fitis (*Phylloscopus trochilus*) und **b**, Gartengrasmücke (*Sylvia borin*). Die Kurven von unten nach oben geben den prozentualen Anteil der Vögel wieder, die im jeweiligen Jahr bereits durchgezogen waren (Linien: jeweilige Regressionsgeraden). – Aus Ufimceva & Fiedler (in prep.).

1749 bis 2000 dargestellt. Demnach haben sich die Ankunftszeiten in den letzten 50–60 Jahren deutlich verfrüht, was auch der Empfindung vieler von uns entspricht. Dabei muss man jedoch aufpassen: Eine besonders früh ankommende Schwalbe fällt uns auf, eine später als üblich ankommende aber in der Regel nicht. Daher sind lange Zeitreihen wichtig, um Änderungen in den Ankunftszeiten verlässlich zu dokumentieren, statistisch abzusichern und sie zeitlich nachverfolgen zu können.

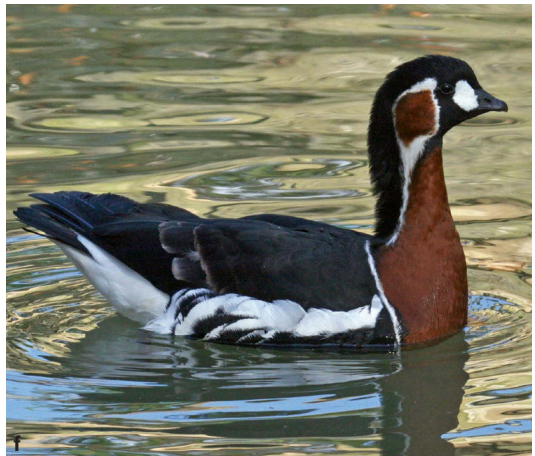
Die Änderung in den Zugzeiten ist eine relativ einfache Möglichkeit für Vögel, Veränderungen in der Umwelt (hier wahrscheinlich durch den Klimawandel verursacht) durch Verhaltensänderungen auszugleichen. Generell ergibt sich pro Grad Temperaturanstieg in einer bestimmten Region bzw. einem bestimmten Kontinent eine

Verfrühung in der Ankunftszeit von etwa 2,5 bis 3,3 Tagen (Sparks et al. 2005). Diejenigen Arten, die ohnehin früh ankommen wie z.B. die Feldlerche (*Alauda arvensis*), zeigen dabei eine stärkere Verfrühung als spät ankommende Arten. Eine Auswertung von 21 Langzeitstudien (Tab. 1, Lehtikoinen et al. 2004) ergab jedoch, dass es auch Arten gibt, die in nur 50 % oder weniger der Studien verfrüht angekommen sind. Beim Kuckuck (*Cuculus canorus*) zeigten fast $\frac{2}{3}$ der Studien keine frühere Ankunftszeit in den letzten Jahrzehnten. Ebenfalls fällt auf, dass sich bei den Kurzstreckenziehern aus der Studie in allen Fällen eine Verfrühung nachweisen ließ.

Gleichzeitig ergab die Auswertung von Zeitreihen (1960–2000), dass sich die mittlere Durchzugszeit im Frühjahr auf Helgoland bei 23 von 24 Arten verfrüht; für 17 Arten, darunter



Tafel 1. Fotos einiger im Beitrag genannten Vogelarten (1): **a**, Gartengrasmücke (*Sylvia borin*); **b**, Mönchsgrasmücke (*Sylvia atricapilla*); **c**, Halsbandschnäpper (*Ficedula albicollis*); **d**, Trauerschnäpper (*Ficedula hypoleuca*); **e**, Teichrohrsänger (*Acrocephalus scirpaceus*); **f**, Schwarzkehlchen (*Saxicola rubicola*)). – Fotos: **a**, Billy Lindblom, CC BY 2.0; **b**, Boschfoto, CC BY-SA 4.0; **c**, Frank Vassen, CC BY 2.0; **d**, Estormiz, CC0 1.0; **e**, Pmau, CC BY-SA 3.0; **f**, Myosotis Scorpioides, CC BY-SA 3.0, GFDL.



Tafel 2. Fotos einiger im Beitrag genannten Vogelarten (2): **a**, Fitis (*Phylloscopus trochilus*); **b**, Zilpzalp (*Phylloscopus collybita*); **c**, Rauchschwalbe (*Hirundo rustica*); **d**, Blässhuhn (*Fulica atra*); **e**, Weißwangengans (*Branta leucopsis*); **f**, Rothalsgans (*Branta ruficollis*). – Fotos: **a**, Aviceda, CC BY-SA 3.0; **b**, A. Trepte, www.photo-natur.net, CC BY-SA 2.5; **c**, Chrischan1077, CC BY-SA 3.0; **d**, Philippe Amelant, CC BY-SA 3.0; **e**, Thermos, CC BY-SA 2.5; **f**, Dick Daniels, CC BY-SA 3.0.

Grauschnäpper (*Muscicapa striata*), Gartengrasmücke (*Sylvia borin*) und Teichrohrsänger (*Acrocephalus scirpaceus*), ist der Trend statistisch signifikant (Hüppop & Hüppop 2003).

Im Herbst ist die Lage etwas anders. Die Auswertung von Daten, die an Beringungsstationen mit standardisiertem Fangaufwand gewonnen wurden (Details zur Methode: Berthold et al. 1991), ergab, dass sich z.B. beim Fitis (*Phylloscopus trochilus*) die Tage, an denen 80 % bzw. 95 % der Vögel durchgezogen waren, in den Jahren 1972–2008 deutlich später ins Jahr verschoben haben (Abb. 1a, Ufimceva & Fiedler, in Vorb.). Die Linien verlaufen allerdings nicht parallel, d. h., es gibt keine generelle Verspätung des Vogelzugs im Herbst, weil die Vögel alle länger bleiben. Lediglich die späten Individuen ziehen noch etwas später. Bei der Gartengrasmücke (*Sylvia borin*) dagegen ändert sich bei den späten Individuen wenig, aber die frühen Individuen ziehen tendenziell sogar etwas früher am Bodensee vorbei (Abb. 1b). Da sie schon früher gekommen waren und daher schon früher mit dem Brüten anfangen und auch früher mausern konnten, kann es für Gartengrasmücken durchaus vorteilhaft sein, zeitig im Herbst über die Sahara zu ihren westafrikanischen Wintergebieten zu fliegen, um dort noch etwas mehr von den Folgen der letzten »Regenzeit« profitieren zu können.

Bei vielen Arten kommen die Vogelmännchen deutlich vor den Vogelweibchen an. Bei der Rauchschnäpper (*Hirundo rustica*) hat sich die Ankunftszeit beider Geschlechter im Zeitraum 1970–2003 nach vorne verschoben, die Ankunftszeit der Männchen jedoch stärker als diejenige der Weibchen (Møller 2004). Daraus schließen wir, dass auf die Männchen ein höherer Selektionsdruck wirkt, früh da zu sein, da die frühen Männchen die besten Brutplätze belegen können.

Als generelle Trends lassen sich für Änderungen in den Zugzeiten also festhalten:

- Die Ankunft in den Brutgebieten im Frühjahr findet oft früher statt. Der Wegzug im Herbst findet bei Kurzstreckenziehern oft später statt (beispielsweise bei Mönchsgrasmücken [*Sylvia atricapilla*] oder Rohrammern [*Emberiza schoeniclus*], die bis in den späten Oktober hinein in den mitteleuropäischen Brutgebieten angetroffen werden können). Bei den Langstreckenziehern kann es auch zu

einem früheren Wegzug kommen, wie für die Gartengrasmücke (*Sylvia borin*) dargestellt (Abb. 1b).

- Bei den meisten Arten bedeutet dies eine Verlängerung der Brutzeit. Dies bietet kleinen Freibrütern (d. h. Singvögeln mit einem offenen Nest), bei denen die Wahrscheinlichkeit, dass das Nest ausgefressen oder durch Wetterereignisse zerstört wird, grob geschätzt bei etwa 50 % liegt (unveröff. Daten MPI Ornithologie), die Möglichkeit zu mehr Ersatzbruten nach Nestverlust.
- Auch Arten, die ihre Brut i. d. R. durchbringen, tendieren dazu, neuerdings eine zweite Brut anzuhängen (z. B. Mauersegler [*Apus apus*], nach unveröffentlichten Daten von Vogelberingern unseres Instituts). Wir gehen davon aus, dass die meisten unserer ziehenden Singvogelarten im Sommer zeitlich unter einem gewissen Druck stehen: Sie müssen, bevor sie wegziehen, mindestens einen Großteil ihres Gefiederwechsels vollziehen. In der Mauser können sie weder brüten noch ziehen, d. h., dieses Fenster muss als eigenständiges Ereignis auch noch in den Jahreslauf eingegliedert werden. Die Mauser lässt sich auch nicht beliebig verkürzen, da es physiologisch durchaus eine Herausforderung für einen kleinen Vogel ist, sein Gefiederkleid in einer relativ kurzen Zeit zu wechseln.

Änderungen im Brutverhalten

In einer Übersichtsstudie haben Dunn & Møller (2014) 196 Studien aus Europa und Amerika ausgewertet, um Änderungen im Brutverhalten im Zeitraum 1990–2000 zu erfassen. Insgesamt hat sich die Legezeit verfrüht, die Gelegegröße jedoch nicht signifikant verändert. Innerhalb der Populationen waren aber beide Größen korreliert, in Richtung auf eine größere Gelegegröße. Diese Änderungen der Gelegegröße führten aber nicht zu Änderungen der Populationsgröße. Weiter zeigte sich, dass es die größten Vorverlegungen des Legebeginns bei Arten mit mehreren Bruten im Jahr gab.

Daten vom Halsbandschnäpper (*Ficedula albicollis*) aus dem Großraum Stuttgart zeigen eine statistisch signifikante Korrelation zwischen dem Legebeginn im Jahr und dem Nordatlantischen Oszillationsindex (NOA), einer Wettergröße (Abb. 2, Fiedler 2009). Grob gesagt, sind

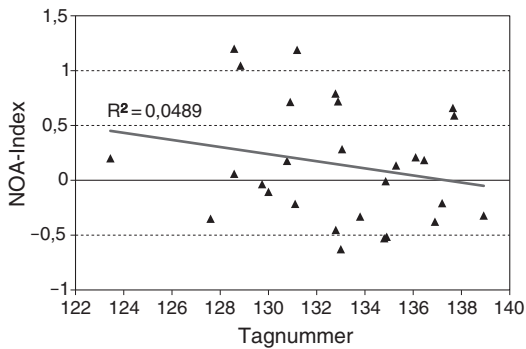


Abb. 2. Zusammenhang zwischen Legebeginn (Tagnummer) und Nordatlantischem Oszillationsindex bei Halsbandschnäppern (*Ficedula albicollis*) in der Region Stuttgart, 1973–2000. – Nach Fiedler (2009).

bei positiven Abweichungen des NOA vom Mittelwert die Frühjahre wärmer und feuchter, bei negativen Abweichungen kälter. Der Zusammenhang ist dabei einleuchtend: In warmen Frühjahren kann mit der Eiablage früher begonnen werden als in kälteren.

Beim Teichrohrsänger (*Acrocephalus scirpaceus*) im Fränkischen Weihergebiet, einem Zugvogel, der im Frühjahr aus Westafrika zurückkommt, ergaben Zeitreihen eine Verfrühung des Legebeginns um fast 2 Wochen für den Zeitraum 1973–2003 sowie eine Zunahme der Gelegegröße (Schaefer et al. 2006). Das hängt mit dem sog. »Kalendereffekt« zusammen: Die Vögel messen die Photoperiode, d. h. die Länge der Licht- und der Dunkelperiode, und können daraus ableiten, an welcher Zeit in der Brutsaison sie sich befinden. Später im Jahr gezeitigte Bruten haben generell etwas kleinere Gelege als früher im Jahr gezeitigte Bruten. Dies ist durchaus sinnvoll, denn nach einer Faustregel ist die Überlebenswahrscheinlichkeit der später im Jahr geschlüpften Jungen geringer als die der früher im Jahr geschlüpften (Dunn & Møller 2014). Dieser Effekt greift auch bei einer Änderung des Brutbeginns: Wenn die Vögel früher im Jahr zu brüten beginnen, muss die Gelegegröße etwas zunehmen, und genau diesen Effekt finden wir innerhalb von Populationen bei vielen (aber nicht allen) Vogelarten. Dadurch nehmen die Bestände aber, wie bereits erwähnt, nicht zu, sondern sie nehmen aus anderen Gründen zum Teil sogar ab.

Änderungen in den Zugwegen und Wintergebieten

Grob gesagt gehen wir von der allgemeinen Vorstellung aus, dass ein Brutgebiet eines Vogels, wenn es weit genug nach Norden (bzw. allgemein: polwärts) ausgedehnt wird, durch die dann verstärkte Saisonalität im Winter verlassen werden muss, während die Vögel am jeweiligen polferneren Bereich des Brutgebiets eher ganzjährig bleiben können (Ausnahmen sind natürlich einige spezialisierte Standvögel in hohen Breitengraden). Dies kann sich so weit ausdehnen, dass es im Norden (bzw. polwärts) Gebiete gibt, die nur im Sommer besiedelt werden können, daran schließen sich Gebiete an, in denen die Art ganzjährig vorkommt, und schließlich Gebiete, die nur im Winter genutzt werden. Bei den klassischen Zugvögeln sind Sommer- und Wintergebiete ganz auseinandergerückt, dazwischen ziehen die Vögel nur durch (Abb. 3a).

Dieses System kann in beiden Richtungen variiert werden, wie wir aus aktuellen Beispielen wissen. Im Moment sind die klassischen Fälle, dass früher deutlich getrennte Brut- und Überwinterungsgebiete so weit zusammenrücken, dass im Überlappungsgebiet Ganzjahresgebiete entstehen, die sich dann auch ausdehnen können (Abb. 3b). Beispiele dafür sind: Blässhühner (*Fulica atra*) aus dem Baltikum, die nicht mehr so weit wandern; Stare (*Sturnus vulgaris*), die teilweise bei uns überwintern, sowie Mönchsgrasmücke (*Sylvia atricapilla*), Hausrotschwanz (*Phoenicurus ochruros*) und Zilpzalp (*Phylloscopus collybita*), wo wir gerade den Beginn dieser Überwinterungen in Mitteleuropa beobachten. Bei den Blässhühnern wissen wir allerdings, dass dies nicht in erster Linie klimatisch bedingt ist. Vielmehr haben die Blässhühner gelernt, dass es Kraftwerkseen gibt, die nicht zufrieren und auf denen sie überwintern können; dies verkürzt für diese Populationen die Zugstrecke um fast 1000 km.

Weiter gibt es Arten, bei denen die Brutgebiete näher an die Wintergebiete rücken (Abb. 3c). Ein Beispiel ist die Weißwangengans (Nonnengans, *Branta leucopsis*), die nicht mehr nur in der sibirischen Arktis brütet, sondern inzwischen in kleiner Zahl auch in Skandinavien. Ich halte es für unwahrscheinlich, dass klimatische Veränderungen dabei primär eine wesentliche Rolle spielen.

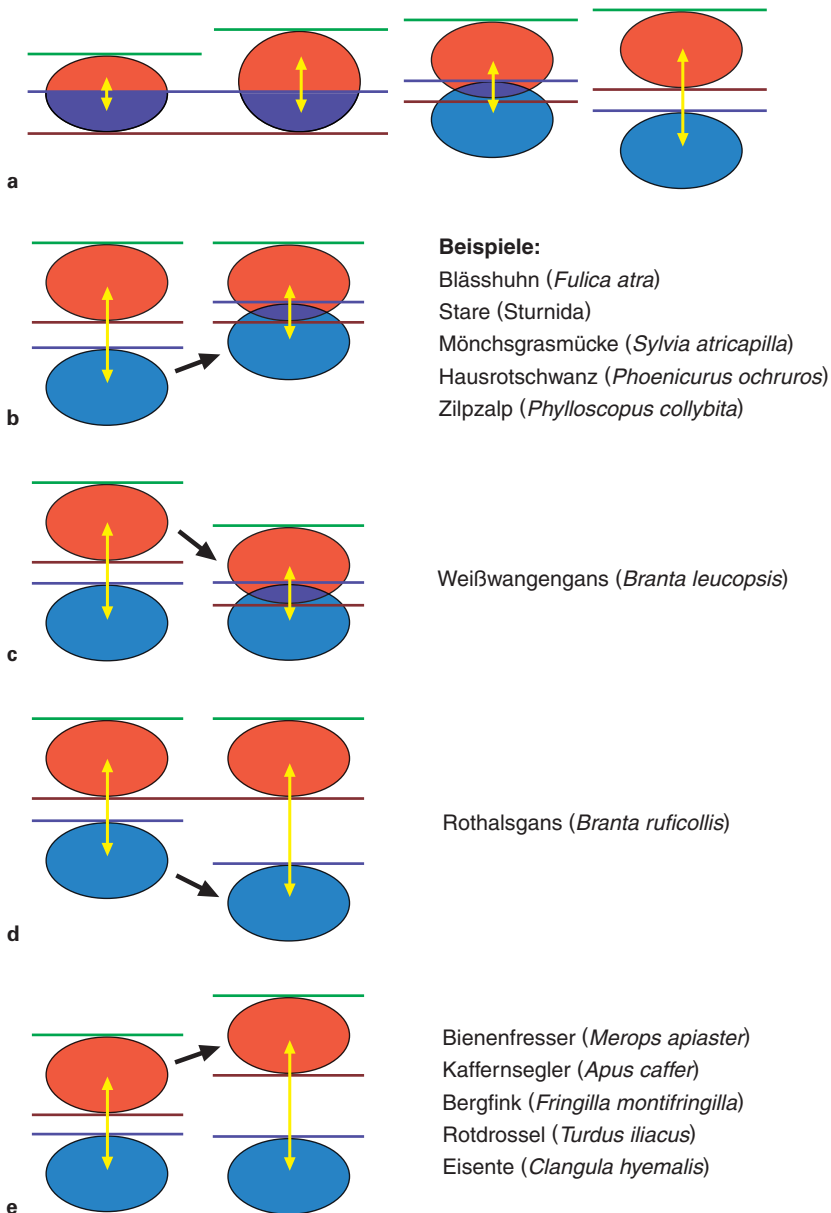


Abb. 3. Schematische Darstellung zu klassischen Brut- und Überwinterungsgebieten von Vögeln (a) und Variationen (b–e) mit Beispielen; rot: Sommergebiete (Brutgebiete), blau: Wintergebiete. Erläuterungen s. Text. – Eigene Darstellung.

Umgekehrt gibt es Fälle, in denen Brut- und Überwinterungsgebiet voneinander wegrücken (Abb. 3d). Die Rothalsgans (*Branta ruficollis*) ist bisher von Sibirien in Regionen östlich des Schwarzen Meeres geflogen und hat dort überwintert. Diese Gebiete gingen weitgehend

durch landwirtschaftliche Intensivierung verloren, sodass die Rothalsgans heute über das Schwarze Meer hinwegzieht und z.T. sogar Mitteleuropa erreicht, um zu überwintern. Auch dies ist kein Klimaeffekt, sondern ein typischer Global-Change-Effekt.

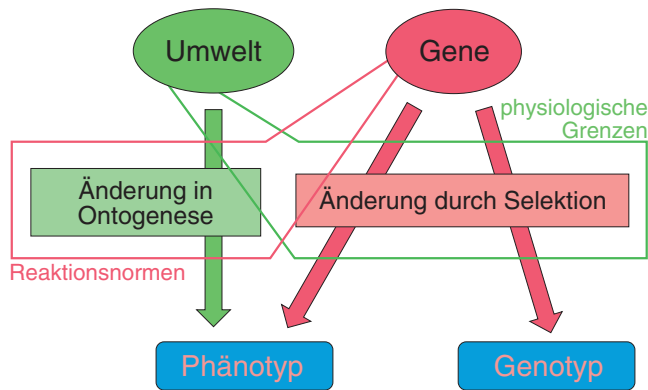


Abb. 4. Schema zum Zusammenwirken von Umwelt und Genen zu Phäno- und Genotyp. Erläuterungen s. Text. – Eigene Darstellung.

Wir sehen derzeit auch eine Reihe von Arten, die aus dem Süden kommend als Brutvögel weiter nach Norden vordringen (Abb. 3e). Wir nehmen an, dass sie ihre alten Wintergebiete noch nutzen, wissen es bei vielen Arten aber nicht sicher. Sofern diese Annahme zutrifft, wäre eine Verlängerung des Zugwegs die Konsequenz für diese nach Norden vordringenden Siedler. Das beste Beispiel hierfür ist der Bienenfresser (*Merops apiaster*), der südlich der Sahara überwintert. Wenn er nach Frankreich fliegt, um dort zu brüten, ist das ein kürzerer Zugweg, aber wir beobachten auch Individuen, die zum Brüten nach Südschweden fliegen.

Das heißt, das System der Zugwege bzw. der Lage der Winter- und Brutgebiete ist offensichtlich flexibel und kann sich verhältnismäßig schnell ändern. Als generelle Trends lassen sich festhalten:

- Viele Arten überwintern näher an ihren Brutgebieten; viele Arten überwintern in höheren Breitengraden.
- Bei vielen Teilzieherpopulationen – z. B. Amseln (*Turdus merula*), bei denen ein Teil der Individuen einer Population wandert, ein Teil nicht – nimmt der Anteil der Nichtzieherfraktion zu.
- Evasionen, d. h. Massen-Ausflüge, bzw. umgekehrt Invasionen werden bei vielen Arten seltener (Winkel & Frantzen 1991). Dieser Effekt wird allerdings etwas konterkariert durch die Zunahmen der Mastjahre bei Buchen und Eichen, durch die z. B. nordische Vögel sehr gute Nahrungsbedingungen in unseren Wäldern vorfinden und häufigere Invasionen zeigen.

Verhaltensplastizität oder Mikroevolution?

Wir unterscheiden grundsätzlich zwischen Phäno- und Genotyp. Der Phänotyp ist das, was wir sehen können, der Vogel, der sich in der Natur bewegt und ein bestimmtes Verhaltensrepertoire zeigt. Der Genotyp ist das, was in seinen Genen steckt. Natürlich ist auch der Phänotyp von den Genen bestimmt, aber die Frage ist, wie viel an Umwelteinfluss bei seiner Ausprägung beteiligt ist. Wir wissen, dass der Phänotyp eines Vogels während der Entwicklung im Ei und danach unterschiedlich ausgeprägt werden kann, je nachdem, wie seine Umwelt aussieht, während sich die genetisch bestimmten Merkmale weitgehend (mit einigen Ausnahmen) einer bestimmten Abfolge und einem bestimmten Muster folgend entwickeln (Lewontin 1974). Änderungen auf genetischer Basis müssen über die Selektion erfolgen, d. h., es müssen neue Genotypen entstehen, die sich in der jeweiligen Umwelt bewähren müssen, um weiter verbreitet zu werden.

Abbildung 4 zeigt ein stark vereinfachtes Schema zum Einfluss von Umwelt und Genen auf Phäno- und Genotyp. Tatsächlich ist das Zusammenspiel wesentlich komplizierter und bis heute nicht völlig verstanden. Mit den Genen wird z. B. auch vererbt, inwieweit sich ein Organismus auf die Umwelt einstellen kann: Bestimmte Reaktionsnormen geben vor, was in Abhängigkeit von der Umwelt möglich ist bzw. welche Anpassungen mit den gegebenen physiologischen Eigenschaften nicht möglich sind. Umgekehrt bestimmt die Umwelt physiologische

Grenzen für den Genotyp; zu hohe Temperaturen z. B. können eine Grenze darstellen, die aus rein physikalischen Gründen auch durch Mutation und Selektion nicht mehr überschritten werden kann.

Wichtig ist daher bei dem dargestellten Schema:

- Änderungen in der Ontogenese müssen physiologisch möglich sein;
- die Selektion kann nur solche Genotypen bevorzugen, die auch wirklich existieren;
- Änderungen, die die Anpassung an eine veränderte Umweltvariable verbessern, dürfen nicht anderweitig nachteilig sein.

Es gibt wenige Arbeiten, in denen versucht wird, der Frage nach dem Anteil von geno- und phänotypischen Verhaltensänderungen bei der Reaktion auf den Klimawandel im Freiland nachzugehen. Ein Beispiel könnte die Arbeit von André Dhondt (1983) über Schwarzkehlchen (*Saxicola rubicola*) in Belgien sein.

- Wenn die Schwarzkehlchen jedes Jahr selbst entscheiden könnten, ob sie im Winter bleiben oder wegziehen, sollte es in einem milden Winter viele Schwarzkehlchen geben, die nicht wegziehen. Ist der nächste Winter ebenfalls mild, sollten auch wieder viele Schwarzkehlchen bleiben. Folgt dann ein harter Winter, sollten weniger Schwarzkehlchen da sein, weil sich die meisten entscheiden wegzuziehen.
- Wenn in einem ersten milden Winter trotzdem nur wenige Schwarzkehlchen da sind, könnte dies daran liegen, dass der Drang wegzuziehen vererbt ist. Die wenigen Einzelindividuen, die dann überwintern, hätten Vorteile und könnten sich im Frühjahr stärker vermehren. Im folgenden milden Winter gäbe es entsprechend viele Schwarzkehlchen. Folgt dann ein harter Winter, würden dennoch viele Schwarzkehlchen da sein, weil das System sozusagen erst nach der nächsten Brutzeit, wenn nicht mit wesentlich größerer Verzögerung, greifen könnte. Das heißt, wenn die Gene eine große Rolle spielen, sollte das System sehr viel langsamer reagieren.

Aufgrund der Analyse von Zeitreihen (1937–1964) vermutet Dhondt (1983), dass die Variationen in der Zahl der vor Ort überwintrenden Schwarzkehlchen durch natürliche Selektion verursacht sein könnten.

Helm et al. (2006) haben dies später anhand der Winterfunde beringter Schwarzkehlchen in Westeuropa getestet, konnten aber kein klares und aussagekräftiges Muster hierzu finden.

Grenzen und Probleme

Wo könnten Grenzen und Probleme bei Verhaltensänderungen liegen? Hier seien drei Punkte herausgegriffen.

Mangelnde Flexibilität durch genetische Steuerung?

Der erste Punkt betrifft das Problem der genetischen Steuerung des Vogelzugs. Wenn die Gene z. B. das Zugverhalten steuern, ist sogar die Frage, ob wir überhaupt erwarten können, dass sich das Zugverhalten in dem Tempo ändert, in dem sich im Moment die Umwelt ändert. Wir wissen, dass zumindest bei den klassischen, kleinen Modellarten sehr viel vom Vogelzug genetisch gesteuert wird (vgl. oben). So wurden z. B. nicht bzw. wenig ziehende und stark ziehende Individuen von Mönchsgrasmücken (*Sylvia atricapilla*), die unter identischen Bedingungen aufgezogen wurden und deren Neigung zum Ziehen im Käfig gemessen wurde, gekreuzt (Berthold et al. 1996, Pulido & Berthold 2010). Die Nachkommen exprimieren sozusagen einen Mittelwert der Zugaktivität, wie man dies gemäß der klassischen Vererbung nach Mendel erwarten würde. Andererseits konnten Peter Berthold et al. (1990) aber auch zeigen, dass sich aus einer Teilzieherpopulation südfranzösischer Mönchsgrasmücken in wenigen Generationen eine reine Zieher- bzw. eine reine Nichtzieherpopulation herausselektieren lässt (Abb. 5). Auch die Selektion auf »nicht-Ziehen« funktioniert innerhalb weniger Jahre: Berthold startete mit einer Gruppe südwestdeutscher Mönchsgrasmücken, ermittelte deren Aktivität zur Zugzeit und behielt diejenigen Vögel zurück, die wenig Aktivität zeigten. Deren Nachkommen wurden im Folgejahr ebenso behandelt, wobei wiederum nur die Individuen mit wenig Zugaktivität zurückbehalten wurden. Dieses Experiment, das im Freiland einer Selektion auf Überwinterung nahe beim oder im Brutgebiet entsprechen würde, führt dazu, dass nach wenigen Jahren die ersten Individuen auftreten, die gar kein Zugverhalten mehr entwickeln. Es sind also aus der vormals ziehenden Population in relativ kurzer Zeit Standvögel hervorgegangen.

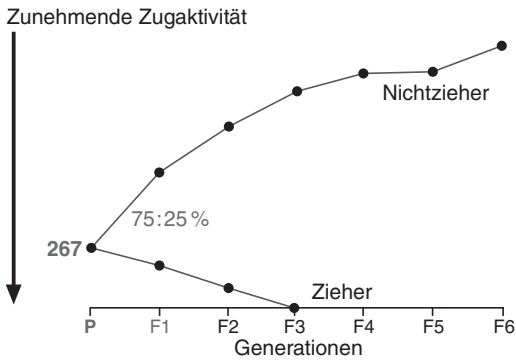


Abb. 5. Genetische Steuerung des Zugverhaltens bei Mönchsgrasmücken (*Sylvia atricapilla*): Die Selektion einer Teilzieherpopulation (P; $n = 267$) auf besonders starke bzw. besonders schwache Zugaktivität ergibt in wenigen Generationen reine Zieher- bzw. reine Nichtzieherpopulationen). – Verändert nach Berthold et al. (1990).

Insofern wird es manche Arten geben – die Mönchsgrasmücke ist nur eine davon –, die flexibel sind und sich gut auf veränderte Umweltbedingungen anpassen können. Bei anderen Arten ist dieses System langsamer und weniger flexibel; diese könnten dann zu den »Verlierer«-Arten gehören.

Änderung der Photoperiode durch kürzere Zugwege

Ein anderes Problem betrifft die Jahresrhythmik. Wenn Vögel nicht mehr so weit oder gar nicht mehr ziehen, bedeutet dies auch, dass sie unter einer anderen Photoperiode überwintern. Klassischerweise erlebt ein Vogel bei uns während der Brutzeit im Frühjahr lange Nächte und kurze Tage, bevor die Länge des Tageslichts weiter zunimmt und im Juni ihren Höhepunkt erreicht. Das Verhältnis Tag/Nacht ist für Vögel ein wichtiges Maß, um festzustellen, wo sie sich im Kalenderjahr gerade befinden. Ein Kurzstreckenzieher würde im Überwinterungsgebiet auf Weihnachten hin kürzere Tageslichtphasen erleben, die anschließend wieder zunehmen. Für einen Vogel, der zum Äquator zieht, wären die Tageslichtzeiten immer gleich lang. Ein Langstreckenzieher, der über den Äquator hinwegzieht, würde in der Überwinterungszeit dasselbe erleben wie in der Brutzeit, nämlich steigende Tageslichtmengen bis zu einem Maximum im Dezember, dann wieder sinkende.

Wenn nun Drosselrohrsänger (*Acrocephalus arundinaceus*) statt in Äquatorialafrika in Spanien überwintern – solche Fälle sind inzwischen belegt (De la Puente et al. 1997) –, sollte man erwarten, dass ihre innere Uhr durcheinanderkommt, sie nicht zur richtigen Zeit brüten können und sich z. B. die Gonaden nicht richtig entwickeln. Im Labor konnte man mit Gartengrasmücken (*Sylvia borin*) jedoch zeigen, dass sich die Tiere erstaunlich gut auf die neue Photoperiode einstellen (Coppack & Pulido 2004). Was in der Theorie wie eine große Hürde aussieht, scheint in der Praxis kein großes Problem zu sein. Möglicherweise lässt sich das System relativ schnell korrigieren.

Zeitliche Entkopplung durch Verschiebungen im Brut- und Zugverhalten

Schließlich stellt sich noch die Frage nach der zeitlichen Entkopplung. Für Vögel ist es wichtig, ihr Verhalten im Jahresverlauf sinnvoll einzutakten, also z. B. den Brutbeginn so zu wählen, dass später eine optimale Futterversorgung der Jungen erreicht werden kann, und dann zu ziehen, wenn an den Rastplätzen jeweils Nahrung vorhanden ist. Wenn sich die Umwelt ändert, kann es passieren, dass dieser Takt auseinanderbricht, weil sich die einzelnen Elemente unterschiedlich schnell ändern. Abbildung 6 zeigt die drei Hauptereignisse im Brutablauf eines Kleinvogels, z. B. einer Meise: die Eiablage, nach einer festgelegten Brutzeit den Schlupf und, wieder nach einer festgelegten Zeit (bei Meisen ca. 20 Tage), den Ausflug der Jungen (Visser et al. 2004). Diese Daten streuen typischerweise jeweils individuell um ein Maximum. In der Zeit zwischen Schlupf und Flüggewerden muss die Versorgung der Jungen mit Futter (hauptsächlich Raupen) gesichert sein. Bei Meisen funktioniert die Taktung meist sehr gut, sodass direkt nach dem Schlupf der Jungen zunächst genügend kleine Raupen zur Verfügung stehen, später große Raupen (graue Kurve). Zu einer Zeit, wenn viele große Jungen im Nest sitzen, fliegen die Eltern im Minutentakt mit Futter an, und genau dann muss eine große Masse an großen Raupen vorhanden sein. Sind die Raupen erst einmal verpuppt, sind sie schwerer zu finden. Liegen große Jungtiere tot im Nest, liegt es in aller Regel daran, dass das Futter nicht in so ausreichender Menge zur Verfügung gestanden hat, wie es die Altvögel erwartet hatten.

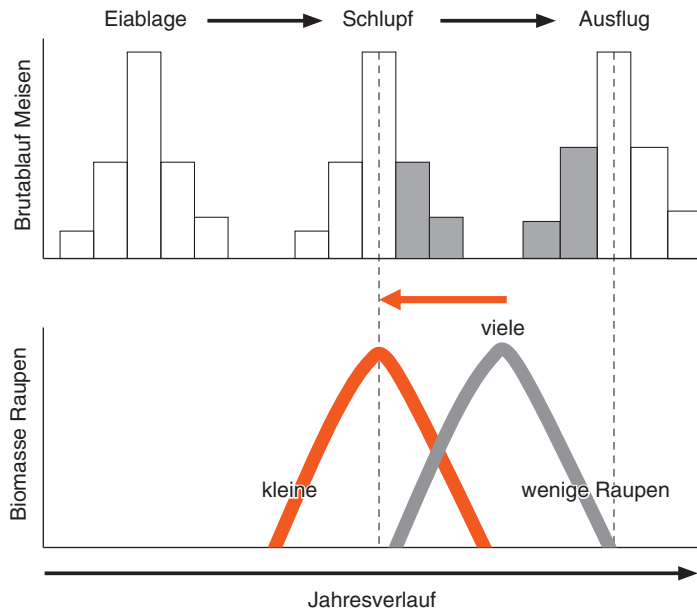


Abb. 6. Schema zum zeitlichen Verlauf von Brutablauf (oben) und für die Jungen zur Verfügung stehender Biomasse (unten) am Beispiel von Meisen und Raupen. – Verändert nach Visser et al. (2004).

Treiben nun im Frühjahr die Blätter früher aus, müssen auch die Raupen früher schlüpfen, da sie die jungen Blätter fressen müssen, und damit verschiebt sich das Nahrungsangebot nach vorne (Abb. 6, rote Kurve). Das bedeutet, dass die Masse der großen Raupen dann vorhanden ist, wenn die Meisen noch ganz jung sind und nichts damit anfangen können. Werden die Meisen größer und bräuchten das Futter, sind die Raupen schon verpuppt und für die Altvögel zu schwer zu finden. Im Falle der Meisen wissen wir, dass sie den Änderungen im Auftreten der Raupen gut folgen können, d.h., sie können ihre Brut ebenfalls nach vorne verschieben. Aber Meisen sind Kurzstreckenzieher oder Standvögel, daher ist die zeitliche Anpassung an das frühere Auftreten der Raupen bei ihnen offenbar leichter möglich.

Bei anderen Arten ist dies offenbar schwieriger. Der Trauerschnäpper (*Ficedula hypoleuca*) z.B. muss erst aus Westafrika kommen. Der dortige Abflugzeitraum ist noch von anderen Faktoren als klimatischen abhängig und kann nicht beliebig nach vorne verschoben werden. Both et al. (2004) konnten in einer Studie zeigen, dass es in Europa Trauerschnäpper-Populationen gibt, die offensichtlich klimabedingten Verän-

derungen im Brutgebiet besser folgen können und stabile Bestände haben, und Populationen, die ihnen deutlich schlechter folgen können und deren Bestände abnehmen. Das mag auch damit zusammenhängen, in welchen Wäldern die Populationen leben. Wenn es dort nicht nur eine Hauptfutterquelle gibt, sondern mehr Möglichkeiten, die Aufzucht der Jungen mit dem Vorkommen von Raupen zu takteten, haben die Tiere mehr zeitlichen Spielraum.

Legebeginn und Frühjahrstemperaturen waren in dieser Studie eng korreliert (Both et al. 2004). Hier ist aber immer die Frage, in welchem Ausmaß Vogelarten mit den Verschiebungen in den Umweltbedingungen zur Brutzeit Schritt halten können. Diese Verschiebungen haben sicher in vielen anderen Bereichen ebenfalls Effekte, die wir noch gar nicht kennen, z. B. in den Durchzugs-, Winter- und Mausergebieten. Als Erschwernis kommt schließlich noch hinzu, dass es sehr viele verschiedene, individuelle Zugstrecken gibt, wie Abbildung 7 für den Weißstorch (*Ciconia ciconia*) zeigt. Auch bei Störchen aus demselben Ort gibt es unterschiedliche Zugstrategien. Überall auf diesen Zugstrecken müssen die Umweltbedingungen passen oder sich in einer Weise



Abb. 7. Beispiele für individuelle Zugstrecken von Weißstörchen (*Ciconia ciconia*). – Karte von K. Safi, Daten MPI Ornithologie, Radolfzell/Movebank.

ändern, dass der Vogel dem folgen kann und das ganze System dieser Wanderungen nicht auseinanderbricht.

Dass dies schwierig ist, sieht man meiner Ansicht nach daran, dass die Langstreckenzieher, die Vieles an Anpassungsanforderungen integrieren müssen, sich generell schwerer tun als die Kurzstreckenzieher (vgl. Bairlein [2017] in diesem Band). Wir sehen also zwei Effekte: eine Reduzierung des Zugverhaltens bei vielen Vogelarten und eine stärkere Abnahme der Langstrecken- gegenüber den Kurzstreckenziehern. Insgesamt kann also das Zugverhalten als »bedrohte Verhaltensweise« gelten.

Literatur

- Bairlein, F. 2017. Bestandsveränderungen bei mitteleuropäischen Vögeln. – In: Bayer. Akademie der Wissenschaften (Hrsg.): Tierwelt im Wandel: Wanderung, Zuwanderung, Rückgang. Pfeil, München: 57–70.
- Berthold, P., G. Mohr & U. Querner. 1990: Steuerung und potentielle Evolutionsgeschwindigkeit des obligaten Teilziehverhaltens: Ergebnisse eines Zweiweg-Selektionsexperiments mit der Mönchsgrasmücke (*Sylvia atricapilla*). – Journal für Ornithologie, 131 (1): 33–45.
- Berthold, P., G. Fliege, G. Heine, U. Querner & R. Schlenker. 1991: Wegzug, Rastverhalten, Biometrie und Mauser von Kleinvögeln in Mitteleuropa. Eine kurze Darstellung nach Fangdaten aus dem Mettnau-Reit-Ilmlitz-Programm der Vogelwarte Radolfzell. – Vogelwarte, 36: 1–221.
- Berthold, P., A. Helbig, G. Mohr, F. Pulido & U. Querner. 1996. Vogelzug – moderne Phänomenologie und experimentelle Analyse der Steuerungssysteme und Evolutionsvorgänge. – Max-Planck-Gesellschaft, Jahrbuch 1996: 345–354.

- Both, C., A. V. Artemyev, B. Blaauw, R. J. Cowie, A. J. Dekhuijzen, T. Eeva, A. Enemar, L. Gustafsson, E. V. Ivankina, A. Järvinen, N. B. Metcalfe, N. E. I. Nyholm, J. Potti, P.-A. Ravussin, J. Jose Sanz, B. Silverin, F. M. Slater, L. V. Sokolov, J. Török, W. Winkel, J. Wright, H. Zang & M. E. Visser. 2004. Large-scale geographical variation confirms that climate change causes birds to lay earlier. – *Proceedings of the Royal Society B*, 271 (1549): 1657–1662.
- Coppack, T. & F. Pulido. 2004. Photoperiodic response and the adaptability of avian life cycles to environmental change. – *Advances in Ecological Research*, 35: 131–150.
- De La Puente, J., J. Seoane & A. Bermejo. 1997. Nueva cita de invernada de carricero tordal, *Acrocephalus arundinaceus* en Europa. – *Apus*, 10: 4–6.
- Dhondt, A. A. 1983. Variation in the number of overwintering stonechats possibly caused by natural selection. – *Ring and Migration*, 4(3): 155–158.
- Dunn, P. O. & A. P. Møller. 2014. Changes in breeding phenology and population size of birds. – *Journal of Animal Ecology*, 83(3): 729–739.
- Fiedler, W. 2003: Recent changes in migratory behaviour of birds: A compilation of field observations and ringing data. – In: Berthold, P., E. Gwinner & E. Sonnenschein (eds.): *Avian Migration*. Springer, Berlin, Heidelberg: 21–38.
- 2009: Bird ecology as an indicator of climate and global change. – In: Letcher, T. M. (ed.): *Climate Change: Observed impacts on Planet Earth*. Elsevier Science, Amsterdam: 181–195.
- Groom, M. J., G. K. Meffe & C. R. Carroll. 2005. *Principles of Conservation Biology*, Third Edition. – Sinauer Associates, Inc., Sunderland, MA, USA, 699 p.
- Helm, B., W. Fiedler & J. Callion. 2006. Movements of European stonechats *Saxicola torquata* according to ringing recoveries. – *ARDEA*, 94(1): 33–44.
- Hüppop, O. & K. Hüppop. 2003. North Atlantic Oscillation and timing of spring migration in birds. – *Proceedings of the Royal Society B*, 270 (1512): 233–270.
- Lehikoinen, E., T. H. Sparks & M. Zalakevicius. 2004. Arrival and departure dates. – *Advances in Ecological Research*, 35: 1–31.
- Lewontin, R. C. 1974. *The Genetic Basis of Evolutionary Change*. – Columbia University Press, NY, USA, 352 p.
- Møller, A. P. 2004. Protandry, sexual selection and climate change. – *Global Change Biology*, 10(12): 2028–2035.
- Pulido, F. & P. Berthold. 2010. Current selection for lower migratory activity will drive the evolution of residency in a migratory bird population. – *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 107(16): 7341–7346.
- Schaefer, T., G. Ledebur, J. Beier & B. Leisler. 2006. Reproductive responses of two related coexisting songbird species to environmental changes: global warming, competition, and population sizes. – *Journal of Ornithology*, 147(1): 47–56.
- Sparks, T. H., F. Bairlein, J. G. Bojarinova, O. Hüppop, E. A. Lehikoinen, K. Rainio, L. V. Sokolov & D. Walker. 2005. Examining the total arrival distribution of migratory birds. – *Global Change Biology*, 11(1): 22–30.
- Visser, M. E., C. Both & M. M. Lambrechts. 2004. Global climate change leads to mistimed avian reproduction. – *Advances in Ecological Research*, 35: 89–110.
- Winkel, W. & M. Frantzen. 1991. Zur Populationsdynamik der Blaumeise (*Parus caeruleus*): langfristige Studien bei Braunschweig. – *Journal für Ornithologie*, 132(1): 81–96.

Diskussion

J. H. Reichholf: Sie hatten bereits darauf hingewiesen, dass bei Waldvogelarten den Jungvögeln normalerweise nicht nur eine Raupenart zur Verfügung steht, sondern dass das Spektrum der Raupen von vielen Schmetterlingsarten über das Frühjahr hinweg bis in den Frühsommer ein breites Nahrungsangebot liefert. Also liegt es bei manchen der Untersuchungen offenbar an zu monotonen Baumbeständen einzelner Baumarten einer Altersklasse, wenn Bestände an Vögeln rückläufig sind?

W. Fiedler: Da bin ich mir ganz sicher, dass dies so ist, und das ist ein gutes Beispiel dafür, dass wir es nicht mit einfachen Klimaeffekten zu tun haben, sondern dass hier auch immer der Global Change eine Rolle spielt. Ihr Beispiel zeigt auch gut, dass, wenn das Netz der Biodiversität zu weit wird und immer weniger Maschen hat, es immer schwieriger wird, irgendwelche Änderungen auszugleichen.