

Vogelwarte 46, 2008: 207 – 216
© DO-G, IFV, MPG 2008

Ziehen in „Invasionsjahren“ andere Vögel über die Ulmethöchi als in „normalen“ Jahren?

Fränzi Korner-Nievergelt, Edi Baader, Luzius Fischer, Werner Schaffner, Pius Korner-Nievergelt & Matthias Kestenholz

Korner-Nievergelt F, Baader E, Fischer L, Schaffner W, Korner-Nievergelt P & Kestenholz M: Do birds during irruption years differ from birds during “normal” years? *Vogelwarte* 46: 207 – 216.

We compared age composition, and three morphological variables (feather length, body mass, fat class) between birds caught at a ringing station during irruption years with birds caught during years with relatively few migrants for the Coal Tit, Blue Tit, Great Tit and Eurasian Siskin. For the latter two species also sex ratio was analysed.

In the Great and Blue Tit, the proportion of first year birds was slightly increased during irruption years compared to normal years, whereas in the Siskin the proportion of adults was higher. The proportion of females was slightly higher in irruption years in the Great Tit. However, these relationships disappeared when relating the yearly proportions of juveniles and females to the number of migrants. All tit species were fatter and larger in irruption years compared to normal years, however these differences were small. Only for the Great Tit, we found a significant positive relation between size and fat reserves on one hand and numbers of migrants on the other hand.

The results indicate that the mechanism and/or underlying causes of mass migration might be similar for the three tit species analysed, and they might differ between the tit species and the Siskin. The positive correlation between number of migrants and body condition in tits suggests that good feeding conditions preceded the mass migration, and, therefore, large population size rather than acute food shortage may be the more plausible factor triggering evasions in the tit species we studied.

FK & PK, oikostat, Ausserdorf 43, CH-6218 Ettiswil

EB, LF, WS & MK, Basellandschaftlicher Natur- und Vogelschutzverband BNV, Postfach 533, CH-4410 Liestal

MK: Schweizerische Vogelwarte, CH-6204 Sempach. E-mail: matthias.kestholz@vogelwarte.ch

1. Einleitung

Die Zahl der Durchzügler im Herbst variiert bei einigen Arten von Jahr zu Jahr dramatisch, zum Beispiel beim Buntspecht *Dendrocopos major*, bei der Tannenmeise *Parus ater* oder dem Erlenzeisig *Carduelis spinus*. In sogenannten „Invasionsjahren“ erreicht die Zahl der Durchzügler ein Mehrfaches verglichen mit „normalen“ Jahren. Das Phänomen wird je nach Standort des Betrachteten Evasion oder Invasion genannt (Svårdson 1957).

Die Gründe für solche Invasionen sind noch nicht vollständig verstanden (Berthold 2000; Brotons 2000; Newton 2006a). In einigen Vogelarten kann eine Kombination von hoher Siedlungsdichte mit geringem Nahrungsangebot zu einem Massenzug aus dem Brutgebiet und einer Invasion ins jährliche oder in ein neues Wintergebiet führen (Svårdson 1957; Perrins 1966; Cornwallis & Townsend 1968; Winkler 1974; Berthold 2000; Newton 2006a; 2006b). Wetterfaktoren hingegen scheinen keine große Rolle als unmittelbare Faktoren zu spielen (Koenig & Knops 2001). Der Zug auslösende Einfluss von Nahrungsangebot und Populationsdichte ist vermutlich je nach Art unterschiedlich. Zum Beispiel zieht der Seidenschwanz *Bombycilla garrulus* hauptsäch-

lich in schlechten Fruchtjahren der Vogelbeere *Sorbus aucuparia* (Berthold 1973), während die Kohlmeise meist in Jahren mit hohen Populationsdichten Invasionen zeigt (Berndt & Henss 1967). Entsprechend ist bei Meisen die Tendenz zu Invasionen mit der Gelegegröße korreliert: Arten mit großen Gelegen zeigen eine größere Tendenz zu Invasionen als Arten mit kleinen Gelegen (Brotons 2000). Einerseits kann eine große Populationsdichte zur Abwanderung führen, bevor die Nahrung knapp wird (Lack 1954; Svårdson 1957; Berndt & Henss 1967). Andererseits kann die Nahrungsknappheit selber Abwanderung hervorrufen (Svårdson 1957; Perrins 1966; Berthold 1973). Schließlich könnten Invasionen auch einfach erweiterter regulärer Zug sein, der wegen fehlender Nahrung im normalen Wintergebiet verlängert wird, so dass südlichere Gebiete aufgesucht werden, in denen normalerweise nur wenige Individuen überwintern (Svårdson 1957; Ulfstrand 1963; Hochachka et al. 1999).

Vereinfacht können folgende Hypothesen aufgestellt werden: Falls Nahrungsknappheit primärer Auslöser für Massenzug ist, erwarten wir, dass Vögel in Invasionsjahren weniger Fettreserven besitzen und leichter sind

als Vögel in normalen Jahren. Falls Massenzug durch eine hohe Populationsdichte ausgelöst wird, erwarten wir in Invasionsjahren einen höheren Anteil an sozial tieferen Individuen (Diesjährige und Weibchen, Alatalo & Moreno 1987) als in normalen Jahren. Falls Invasionszug verlängerter regulärer Zug ist, erwarten wir, dass die Individuen in Invasionsjahren aus nördlicheren Gegenden kommen als in normalen Jahren.

In dieser Arbeit vergleichen wir deshalb für vier zu Invasionen neigende Singvogelarten (Tannenmeise, Kohlmeise *Parus major*, Blaumeise *P. caeruleus*, Erlenzeisig) die Alterszusammensetzung, das Geschlechterverhältnis (nur für Kohlmeise und Erlenzeisig), Gewicht, Fettreserven und Federlängen von Vögeln auf dem Herbstzug in Jahren mit vielen Durchzüglern (Invasionsjahre) mit Vögeln in Jahren mit wenigen Durchzüglern (normale Jahre).

2. Methoden

2.1. Beringung und Artauswahl

Auf der Ulmethöchi (Jura, Kanton Basel-Landschaft, Schweiz) wurden Zugvögel seit 1966 jeden Herbst während 4 - 6 Wochen in Japan-Netzen gefangen. Die Zahl und Aufstellung der Netze veränderte sich seit 1996 nicht (für eine Beschreibung von Fanganlage und Fangbetrieb: Korner-Nievergelt et al. 2007a). Von jedem gefangenen Vogel bestimmten wir, soweit möglich, das Geschlecht und das Alter. Bis 1992 verwendeten wir die in den Merkblättern von Jenni & Winkler (1982) und Jenni & Winkler (1984-1990) genannten Kriterien. Später stützen wir uns auf die Merkmale aus den Bestimmungsbüchern von Svensson (1992) und Jenni & Winkler (1994). Die Altersbestimmung erfolgte hauptsächlich aufgrund von Gefiedermerkmalen (Mausergrenze) und der Schädelpneumatisation. Wir unterschieden zwischen Diesjährigen und Nicht-Diesjährigen. Das Geschlecht bestimmten wir aufgrund von Gefiedermerkmalen. Das Gewicht wurde bis 1994 mit einer

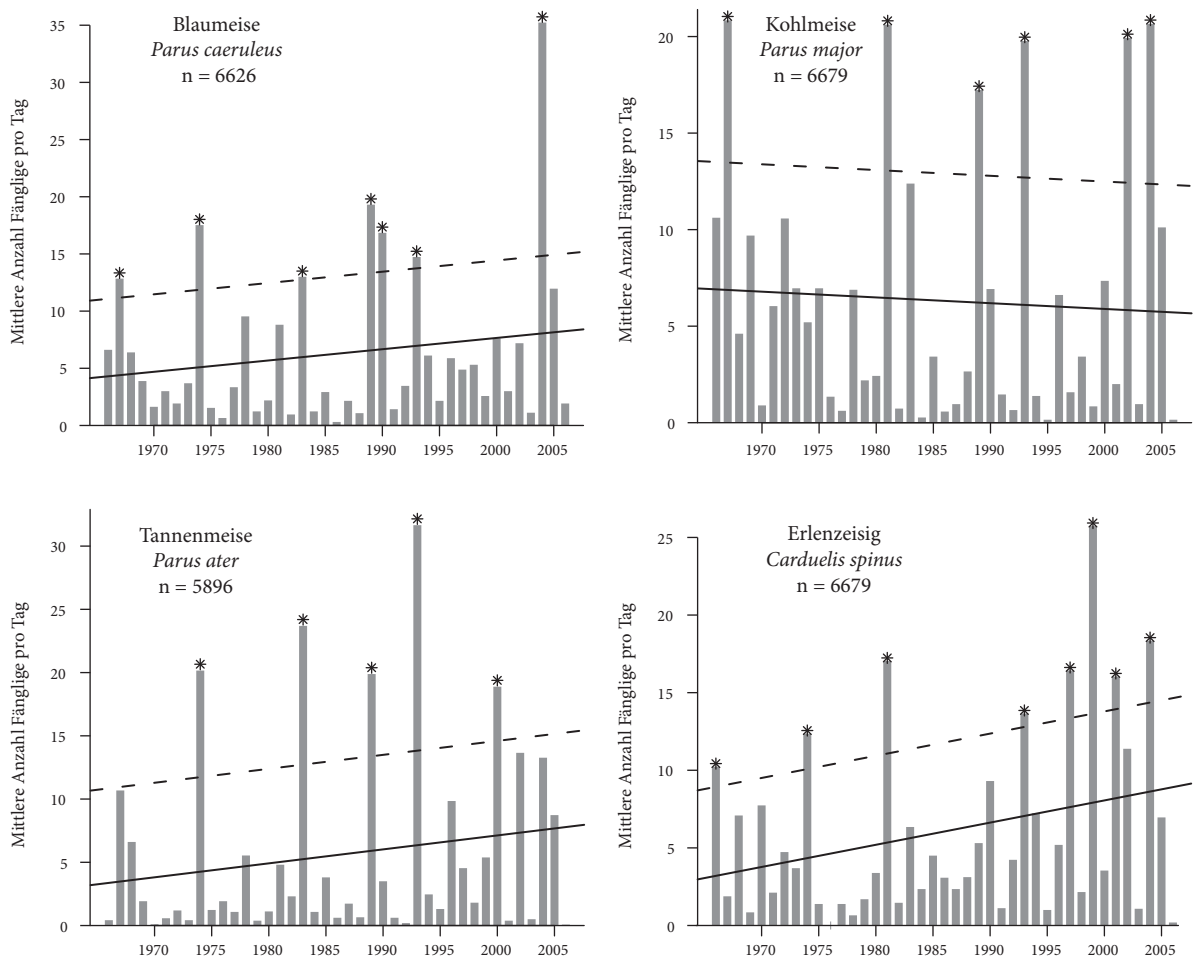


Abb. 1. Jährliche Fangzahlen (Balken = mittlere Zahl Fänglinge pro Tag) für Blau-, Kohl- und Tannenmeise sowie Erlenzeisig. Die durchgezogene Linie ist die Regressionsgerade, die gestrichelte Linie entspricht der um eine Standardabweichung nach oben verschobenen Regressionsgerade. Invasionsjahre (definiert als Jahre mit Fangzahlen über der gestrichelten Linie) sind mit einem Stern gekennzeichnet. – *Catching rate per year of Blue Tit (Parus caeruleus), Coal Tit (Parus major), Coal Tit (Parus ater), and Eurasian Siskin (Carduelis spinus).* Given is the mean number of individuals caught per day and year (gray bars). The solid line is the linear regression, the broken line is the linear regression elevated by one standard deviation. Stars indicate invasion years (defined as years with catching numbers above the broken line).

PESOLA Federwaage auf 0.5 g genau gemessen. Danach kam eine elektronische Waage zum Einsatz, die das Gewicht auf 0.1 g genau maß. Die Fettklasse maßen wir auf einer 5-stufigen Skala. Um die dritte Handschwinge (von außen gezählt wie in Svensson 1992) zu messen, brauchten wir einen speziellen Federmeter. Der Federmeter hat an der Basis einen feinen Stift, der zwischen die zweite und dritte Handschwinge eingeführt werden kann (Jenni & Winkler 1989).

Für diese Auswertung verwendeten wir Daten von 1985 - 2006, weil die Messmethoden wie auch Alters- und Geschlechtsbestimmung erst ab 1985 vollständig standardisiert wurden.

Beginn und Ende des Beringungsbetriebs unterschied sich jährlich um ein paar Tage. Deshalb verwendeten wir nur Daten zwischen dem 27. September und 22. Oktober, um die Durchzugszahlen zwischen den Jahren vergleichbar zu machen (Korner-Nievergelt et al. 2007a).

Für die Studie wählten wir Arten, die auf der Ulmethöchi in großer Zahl vorkommen (bisher > 1000 Fänglinge), Invasionen zeigten und deren Durchzugsmedian zwischen dem 27. September und 22. Oktober lag (Korner-Nievergelt et al. 2007b). Diese Kriterien erfüllten Blau-, Kohl- und Tannenmeise sowie der Erlenzeisig. Um Invasionsjahre zu ermitteln berechneten wir die Regressionsgerade der Anzahl Fänglinge über die Jahre (durchgezogene Linie in Abb. 1) und verschoben diese um eine Standardabweichung der Residuen nach oben (gestrichelte Linie in Abb. 1). Jahre, in denen die Fangzahlen über dem so erhaltenen Wert lagen, bezeichneten wir als Invasionsjahre.

2.2. Statistische Analysen

Für jede Art wurden folgende 2 Analyseschritte durchgeführt:

1. Vergleich von Individuen aus Invasionsjahren und Normaljahren, d.h., die Beobachtungseinheit ist ein Individuum.
2. Korrelation zwischen der Anzahl beringter Individuen pro Jahr und dem Mittelwert bestimmter Maße dieser Individuen, d.h., die Beobachtungseinheit ist ein Jahr (getestet nur für Variablen, welche im ersten Schritt signifikant waren).

2.2.1. Vergleich von Individuen aus Invasionsjahren und Normaljahren

Bei dieser Auswertung verglichen wir „normale“ Jahre (Anzahl Fänglinge unterhalb Regressionsgerade) und „Invasionsjahre“ (Anzahl Fänglinge > = Regressionsgerade + Standardabweichung), dazwischen liegende Jahre wurden nicht berücksichtigt. Für die objektive Einteilung der Jahre in „normale“ und Invasionsjahre probierten wir verschiedene Methoden aus, wie z.B. gleitende Mediane und Mittelwerte mit verschiedenen Fensterbreiten. Dabei erschien uns die Regressionsgerade inklusive Standardabweichung als jene Methode, deren Klassifizierung der Invasionsjahre am ehesten mit den intuitiv (optisch, aufgrund Abb. 1) ausgeschiedenen Invasionsjahren übereinstimmte. Beachte, dass die Regressionsgerade durch die hohen Zahlen in den Invasionsjahren über der Mehrzahl der Jahre liegt und deshalb Jahre unter der Regressionsgerade als „normal“ bezeichnet werden dürfen (Abb. 1).

Fettklasse und Federlänge unterschieden sich signifikant zwischen den Beringern, deswegen korrigierten wir beide

Maße auf den Beringereffekt, indem wir anstelle der ursprünglichen Maße jeweils die Abweichung zum Mittelwert pro Beringer nahmen. Die meisten Beringer haben sowohl in Invasions- als auch in Normaljahren beringt.

Bei der Federlänge kommt es zudem durch Ablesungsfehler am Maßstab leicht zu größeren Fehlern (5 oder 10 mm neben dem richtigen Wert). Diese Fehler treten in den auf den Beringer korrigierten Federlängen als Ausreißer auf. Sie können im Q-Q-Plot identifiziert werden (Abb. 2). Diese Ausreißer wurden von den Analysen ausgeschlossen.

Um Individuen aus Normal- und Invasionsjahren zu vergleichen, führten wir eine logistische Diskriminanzanalyse durch. Dabei wird die Wahrscheinlichkeit, dass ein Individuum aus einem Invasionsjahr stammt, durch die morphologischen Variablen modelliert. Da Gewicht, Fettklasse und Federlänge stark miteinander korrelieren, führten wir mit diesen 3 morphologischen Variablen eine Hauptkomponentenanalyse basierend auf der Korrelationsmatrix durch und verwendeten alle 3 Hauptkomponenten in der Diskriminanzanalyse. Das Modell lautete folglich:

$$\text{Invasion} \sim \text{Alter} + \text{Geschlecht} + \text{PC1} + \text{PC2} + \text{PC3}$$

wobei Invasion eine zweiwertige Variable („Invasionsjahr“ und „normales Jahr“) ist und PC1, PC2, PC3 die drei Hauptkomponenten von Gewicht, Fettklasse und Federlänge sind. Das

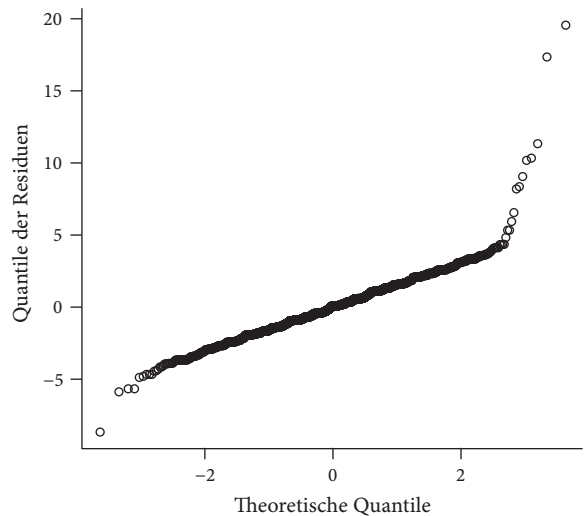


Abb. 2: Theoretische Quantile einer Normalverteilung gegen die beobachteten Quantile der Verteilung der auf den Beringer korrigierten Federlängen der Tannenmeise. Jeder Punkt entspricht einer Messung. Punkte, die stark von einer Gerade abweichen entstammen nicht einer Normalverteilung und können als Ausreißer identifiziert werden. Diese Punkte wurden von den Analysen ausgeschlossen. – *Theoretical quantiles of the normal distribution plotted against the observed quantiles of feather lengths of Coal Tits, corrected for the effect of the ringer. Each dot is one measurement. Dots strongly off the line do not correspond to a normal distribution, i.e., they are outliers and, most likely, represent incorrect reading of the ruler. Therefore, such data were omitted in the analysis (this procedure was done for all variables and all species).*

Geschlecht wurde nur ins Modell hineingenommen, wo eine sichere Bestimmung möglich war (Kohlmeise und Erlenzeisig).

Für die Analyse werden alle Individuen aus allen Invasionsjahren in einen Topf getan und mit allen Individuen aus allen Normaljahren verglichen. Damit haben wir zwar eine sehr große Macht (d.h., eine hohe Wahrscheinlichkeit, auch kleine Unterschiede zu finden), allerdings erlauben die Resultate nur eine Aussage über unsere Beobachtungsjahre (also 1985 - 2006). Die Resultate lassen sich nicht vorbehaltlos auf weitere Jahre extrapolieren. Um eine allgemeine Aussage machen zu können, muss als Beobachtungseinheit ein Jahr genommen werden. Deshalb führten wir den zweiten, folgenden Analyseschritt durch.

2.2.2. Korrelation von Morphologie und Anzahl Fänglingen pro Jahr

Um den Zusammenhang der in der Diskriminanzanalyse (Schritt 1, Kapitel 1.2.1) signifikanten Variablen mit der Zahl der Durchzügler pro Jahr zu testen, führten wir eine gewichtete lineare Regression der Jahresmittelwerte auf die Zahl der Durchzügler durch. Dabei berechneten wir für jedes Jahr den Mittelwert der betreffenden Variablen und trugen diesen gegen die log-transformierte Zahl der Durchzügler auf. Für die Schätzung der Regressionsparameter (Steigung und Achsenabschnitt) wurde jedes Jahr mit dem Inversen der Varianz (1/var) gewichtet. Damit werden Jahre mit starker Streuung weniger stark gewichtet als Jahre mit geringer Streuung (Crawley 2002).

Um den Alters- resp. Geschlechtseinfluss zu testen wurde ein generalisiertes lineares Modell mit quasi-binomialer Fehlerverteilung und logit-Linkfunktion durchgeführt. Abhängige Variabel war das Verhältnis zwischen der Zahl der Diesjährigen und jener der Nicht-Diesjährigen, resp. der Männchen und Weibchen pro Jahr. Als erklärende Variable diente die logarithmierte jährliche Zahl der Durchzügler.

3. Ergebnisse

3.1. Vergleich von Individuen aus Invasionsjahren und Normaljahren

3.1.1. Tannenmeise *Parus ater*

Die Hauptkomponentenanalyse aus Federlänge, Gewicht und Fettklasse lieferte 3 neue morphologische

Tab. 2: Koeffizienten der Hauptkomponenten für die Tannenmeise aus den Variablen Fettklasse, Gewicht und Federlänge. Fettklasse und Federlänge wurden auf den Beringereffekt korrigiert. v.b. = vernachlässigbar. – *Coal Tit: Coefficients of the principal components analysis of the variables fat („Fettklasse“, score 1-5), weight („Gewicht“), and feather length („Federlänge“, 3rd primary counted ascendingly), Fat and feather length corrected for the effect of the ringer. V.b. = negligibly small value.*

	PC1	PC2	PC3
Federlänge (korr.)	0.577	-0.578	0.577
Gewicht	0.702	v.b.	-0.712
Fettklasse (korr.)	0.418	0.816	0.399
% Varianz	48.6	32.9	18.5

Faktoren, die je eine lineare Kombination aus den ursprünglichen Variablen sind. Die erste Hauptkomponente (PC1) kann als allgemeines Maß für die Körpergröße und Kondition interpretiert werden, da alle Koeffizienten dasselbe Vorzeichen besitzen (Tabelle 2). Die zweite Hauptkomponente (PC2) ist positiv mit der Fettklasse und negativ mit der Federlänge korreliert. Die dritte Hauptkomponente (PC3) zeigt hohe Werte für Individuen, die relativ leicht sind und gleichzeitig lange Federn und große Fettreserven aufweisen.

Während Invasionsjahren zwischen 1985 und 2006 waren die Tannenmeisen größer und fetter als in Normaljahren (Tabelle 3). Dieser Zusammenhang gilt nur für die analysierten Jahre. Es besteht kein signifikanter allgemeiner Trend (gewichtete lineare Regression mit Beobachtungseinheit Jahr, $p = 0,69$, $R^2 = 0$, Abb. 3).

Der effektive Unterschied in den messbaren Variablen war relativ gering. In Invasionsjahren lag der Mittelwert der Federlänge um 0.29 mm (0.6 %) höher als in normalen Jahren, beim Gewicht betrug dieser Unterschied knapp 0.07 g (0.7 %) und bei der Fettklasse 0.16 Einheiten (7.8 %).

Tab. 3: Tannenmeise: Zusammenhang verschiedener morphologischer Faktoren und der Alterszusammensetzung mit der binären Zielvariablen „Invasionsjahr“ (Spalte „Individuum“, jedes Individuum zählt als eine Beobachtung; LR = likelihood ratio) und der Zusammenhang zwischen dem Jahresmittelwert des betreffenden morphologischen Faktors und der jährlichen Zahl der Durchzügler (log-transformiert, Regression gewichtet mit 1/Varianz; Spalte „Jahr“, die Beobachtungseinheit ist ein Jahr). – *Coal Tit: Relationship between measured variables („Alter“ = age, and morphological variables principal components of feather length, weight and fat score) and invasion. In the first analysis (columns „Individuum“) we compared all individuals of years with an invasion (i.e., numbers caught >= regression line plus one standard deviation) with the individuals of normal years (i.e., numbers caught < regression line; individuals of intermediate years not included due to their ambiguous status). Secondly (columns „Jahr“), we correlated the mean value of the factor with the mean number (log-transformed) of individuals caught per year (i.e., the unit of observation is one year; all years included): Linear regression, years weighted with 1/variance to account for the different scatter per year (see also Fig. 2). LR = log likelihood ratio.*

Term	Individuum n = 2431		Jahr ¹⁾ n = 21	
	LR	p-Wert	t-Wert	p-Wert
Alter	0.31	0.58	-	-
PC1	12.91	< 0.001	0.40	0.69
PC2	0.24	0.62	-	-
PC3	1.63	0.20	-	-

¹⁾Nur analysiert wenn der Faktor in der ersten Analyse (Spalte „Individuum“) signifikant war. – *Only factors analysed that were significant in the first analysis.*

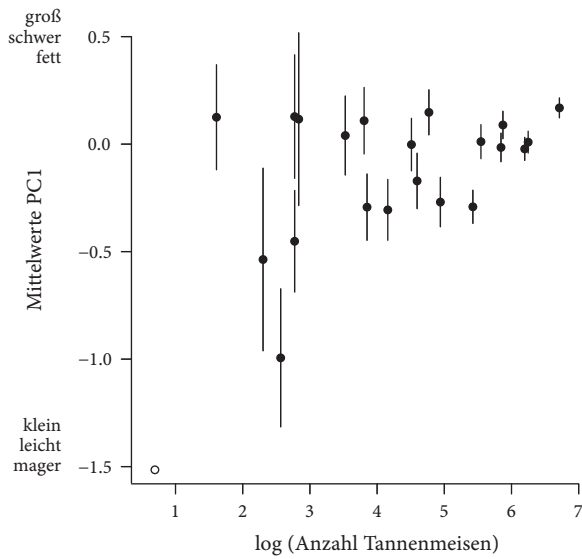


Abb. 3: Zusammenhang zwischen dem Mittelwert der ersten Hauptkomponente (PC1, Maß für die Körpergröße und Fettreserven) pro Jahr und der Anzahl Durchzügler (log-transformiert) für die Tannenmeise. Vertikale Linien = Standardfehler, offener Kreis = Das Jahr 2006 mit nur 2 Tannenmeisen wurde von der Analyse ausgeschlossen. – *Coal Tit:* Correlation between the mean of PC1 (y-axis; mass for large body size and high fat reserves, see Tab. 2; „groß, schwer, fett“ = large, heavy, fat, „klein, leicht, mager“ = small, light, lean) per year and the number of migrants caught (log-transformed). Vertical lines = error bars of the means, open circle = The year 2006 with only 2 Coal tits was omitted from the analysis. This chart corresponds to the columns „Jahr“ in Table 3.

3.1.2. Blaumeise *Parus caeruleus*

Die Hauptkomponentenanalyse der drei Variablen Fettklasse, Gewicht und Federlänge lieferte ein ähnliches Resultat wie bei der Tannenmeise (Tabelle 4).

Der Anteil Juveniler war in Invasionsjahren zwischen 1985 und 2006 leicht erhöht (83.7 % im Vergleich zu 79.8 % in Normaljahren) und die Individuen waren in Invasionsjahren leicht fetter, schwerer und größer. Der

Tab. 4: Koeffizienten der Hauptkomponenten für die Blaumeise aus den Variablen Fettklasse, Gewicht und Federlänge. Fettklasse und Federlänge wurden auf den Beringereffekt korrigiert. v.b. = vernachlässigbar. – *Blue Tit:* Coefficients of the principal components analysis of the variables fat („Fettklasse“, score 1-5), weight („Gewicht“), and feather length („Federlänge“, 3rd primary counted ascendingly), Fat and feather length corrected for the effect of the ringer. V.b. = negligibly small value.

	PC1	PC2	PC3
Federlänge (korr.)	0.580	-0.572	0.580
Gewicht	0.699	v.b.	-0.715
Fettklasse (korr.)	0.419	0.820	0.391
% Varianz	50.3	32.6	17.1

Mittelwert der Federlänge war um 0.17 mm (0.3 %) höher, das Gewicht um 0.07 g (0.7 %) und der Fettscore um 0.10 Einheiten (4.9 %).

Weder für die Alterszusammensetzung noch für die Mittelwerte von PC1 fanden wir einen signifikanten Zusammenhang mit der Anzahl gefangener Blaumeisen pro Jahr (Tabelle 5., Abb. 4).

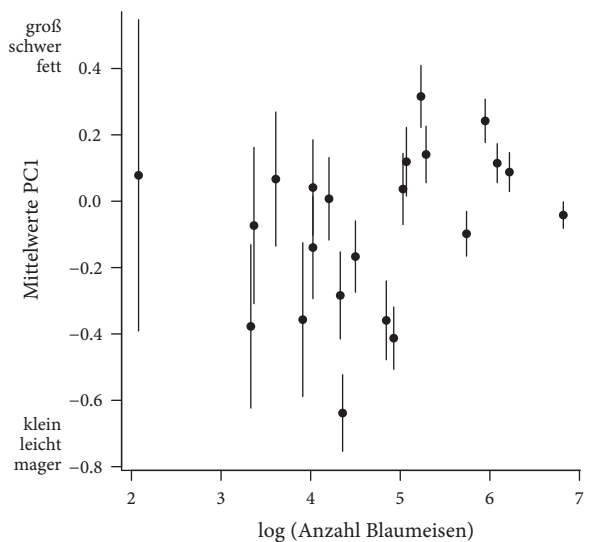
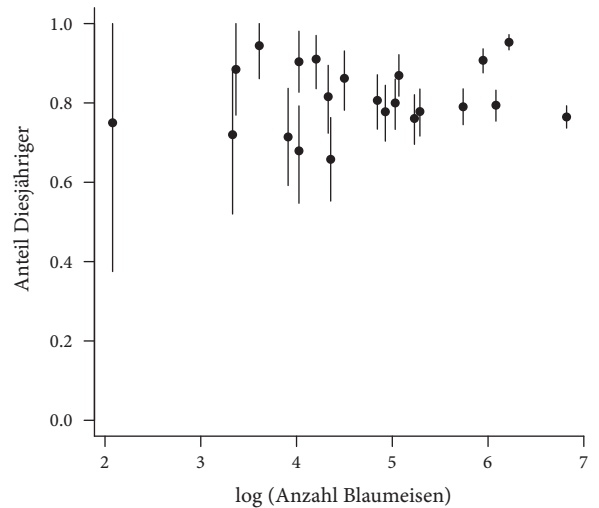
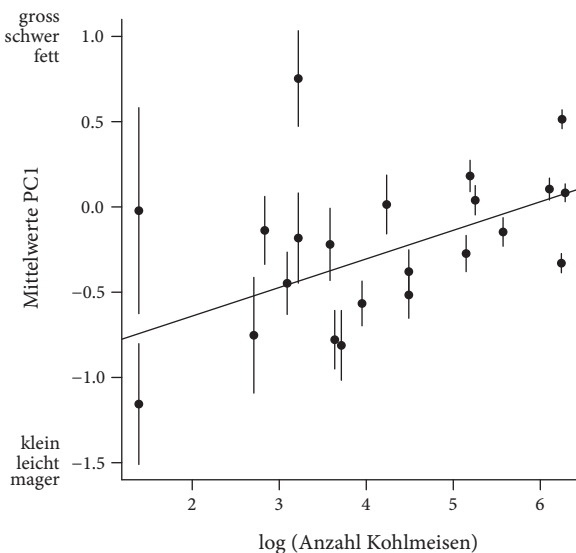
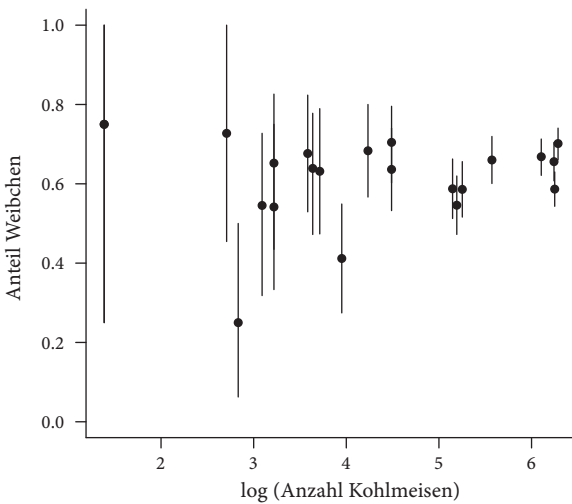


Abb. 4: Zusammenhang zwischen dem Anteil Diesjähriger (oben) und dem Mittelwert der ersten Hauptkomponente (PC1, Maß für die Körpergröße, unten) pro Jahr und der Anzahl Durchzügler (log-transformiert) für die Blaumeise. Vertikale Linien zeigen für den Anteil Juveniler das Vertrauensintervall und für PC1 die Standardfehler an. – *Blue Tit:* Correlation between the proportion juveniles (above) and the mean of PC1 („Mittelwerte PC1“; mass for large body size and high fat reserves, see Tab. 4) per year and the number of migrants caught (log-transformed). Vertical lines indicate 95 % confidence intervals for the proportion of juveniles and standard errors for the mean of PC1.

Tab. 5: Zusammenhang verschiedener morphologischer Faktoren und der Alterszusammensetzung mit der binären Zielvariablen „Invasionsjahr“ und der Zusammenhang zwischen dem Jahresmittelwert des betreffenden morphologischen Faktors und der jährlichen Zahl der Durchzügler der Blaumeise (siehe Legende zu Tabelle 3 für weitere Details). – *Blue Tit: Relationship between measured variables („Alter“ = age. and morphological composed variables PC1 - PC3. original variables and coefficients given in Table 4) and invasion. See caption of Table 3 for details.*

Term	Individuum n = 3620		Jahr ¹⁾ n = 22	
	LR	p-Wert	χ^2 /t-Wert	p-Wert
Alter	8,4	0,004	0,006 (χ^2)	0,94
PC1	12,5	< 0,001	1,23 (t)	0,23
PC2	5,7	0,017	1,35 (t)	0,19
PC3	0,3	0,56	–	–

¹⁾Nur analysiert wenn der Faktor in der ersten Analyse (Spalten „Individuum“) signifikant war. – *Only factors analysed that were significant in the first analysis.*



3.1.3. Kohlmeise *Parus major*

Die Hauptkomponentenanalyse der drei Variablen Fettklasse, Gewicht und Federlänge lieferte wiederum ein ähnliches Resultat wie bei den beiden vorherigen Meisenarten (Tabelle 6).

In Invasionsjahren war der Anteil Diesjähriger leicht erhöht (80.5 % gegenüber 74.8 %). Der Anteil Weibchen war in Invasionsjahren zwischen 1985 und 2006 leicht höher als in Normaljahren (65.2 % im Vergleich zu 60.4 %). Die Zusammenhänge zwischen Geschlecht respektive Alter und Invasionsjahre waren aber nicht signifikant, wenn die Verhältnisse pro Jahr mit der Anzahl gefangener Individuen korreliert wurden (Tabelle 7. Abb. 5). Der Mittelwert von PC1 (Maß für Körpergröße) zeigte einen signifikant positiven Zusammenhang mit der Zahl der Durchzügler (gewichtete lineare Regression $p = 0.007$, $R^2 = 0.28$, Tabelle 7, Abb. 5). Die mittlere Federlänge war in Invasionsjahren um 0.55 mm (1.0 %) länger, das mittlere Gewicht um 0.37 g (2.2 %) und die mittlere Fettklasse um 0.33 Einheiten (16.4 %) erhöht.

3.1.4. Erlenzeisig *Carduelis spinus*

Während die Hauptkomponentenanalyse bei den drei Meisen sehr ähnliche Werte ergaben, wich der Erlenzeisig recht deutlich von diesem Muster ab. Die Fettklasse wurde in PC1 stärker, die Federlänge dafür

Tab. 6: Koeffizienten der Hauptkomponenten für die Kohlmeise aus den Variablen Fettklasse, Gewicht und Federlänge, Fettklasse und Federlänge wurden auf den Beringereffekt korrigiert. v.b. = vernachlässigbar. – *Great Tit: Coefficients of the principal components analysis of the variables fat („Fettklasse“, score 1-5), weight („Gewicht“), and feather length („Federlänge“, 3rd primary counted ascendingly), Fat and feather length corrected for the effect of the ringer. V.b. = negligibly small value.*

	PC1	PC2	PC3
Federlänge (korr.)	0,598	-0,530	0,602
Gewicht	0,695	v.b.	-0,718
Fettklasse (korr.)	0,400	0,848	0,349
% Varianz	52,4	32,1	15,5

Abb. 5. Zusammenhang zwischen dem Anteil Weibchen (oben) und dem Mittelwert der ersten Hauptkomponente (PC1, Maß für die Körpergröße, unten) pro Jahr und der Anzahl Durchzügler (log-transformiert) für die Kohlmeise. Die Regression (Linie) wurde mit 1/Varianz gewichtet, um auf die pro Jahr unterschiedliche Streuung von PC1 zu korrigieren. Vertikale Linien zeigen das 95 % Konfidenzintervall für den Anteil Weibchen und den Standardfehler für die Mittelwerte aus PC1- *Great Tit: Correlation between the proportion of females (left) and the mean of PC1 („Mittelwerte PC1“; mass for large body size and good fat reserves, see Tab. 6, right) per year and the number of migrants caught (log-transformed). The regression line was weighed with 1/variance to account for the differing variation in PC1 between the years. Vertical lines indicate the 95 % confidence interval for the proportion of females and the standard error for the mean of PC1.*

Tab. 7: Zusammenhang verschiedener morphologischer Faktoren und der Alterszusammensetzung mit der binären Zielvariablen „Invasionsjahr“ und der Zusammenhang zwischen dem Jahresmittelwert des betreffenden morphologischen Faktors und der jährlichen Zahl der Durchzügler bei der Kohlmeise (siehe Legende zu Tabelle 3 für weitere Details). – *Great Tit: Relationship between measured variables („Alter“ = age, and morphological composed variables PC1 - PC3, original variables and coefficients given in Table 6) and invasion. See caption of Table 3 for details.*

Term	Individuum n = 2288		Jahr ¹⁾ n = 22	
	LR	p-Wert	χ^2 -t-Wert	p-Wert
Alter	14,5	< 0,001	0,15 (χ^2)	0,70
Geschlecht	23,7	< 0,001	2,37 (χ^2)	0,12
PC1	98,3	< 0,001	3,00 (t)	0,007
PC2	1,4	0,24	–	–
PC3	0,02	0,89	–	–

¹⁾Nur analysiert wenn der Faktor in der ersten Analyse (Spalte „Individuum“) signifikant war. – *Only factors analysed that were significant in the first analysis.*

Tab. 8: Koeffizienten der Hauptkomponenten für den Erlenzeisig aus den Variablen Fettklasse, Gewicht und Federlänge, Fettklasse und Federlänge wurde auf den Beringereffekt korrigiert. v.b. = vernachlässigbar. – *European Siskin: Coefficients of the principal components analysis of the variables fat („Fettklasse“, score 1-5), weight („Gewicht“), and feather length („Federlänge“, 3rd primary counted ascendently). Fat and feather length corrected for the effect of the ringer. V.b. = negligibly small value.*

	PC1	PC2	PC3
Federlänge (korr.)	0,313	0,923	0,222
Gewicht	0,695	v.b.	-0,717
Fettklasse (korr.)	0,648	-0,378	0,661
% Varianz	51,2	32,2	16,5

schwächer gewichtet (Tabelle 8). PC2 maß hauptsächlich die Federlänge, während PC3 positiv mit der Fettklasse und negativ mit dem Gewicht korrelierte.

In Invasionsjahren war der Anteil Diesjähriger geringer als in normalen Jahren (79.2 % gegenüber 82.8 %). Der Unterschied lässt sich aber nicht verallgemeinern (Tabelle 9). In den morphologischen Variablen konnten wir keine Zusammenhänge mit Invasionsjahren feststellen.

4. Diskussion

Der Vergleich von Individuen in Invasionsjahren mit solchen in normalen Jahren zeigte bei Blau- und Kohlmeisen einen erhöhten Anteil Diesjähriger in Invasionsjahren, während beim Erlenzeisig der Anteil Adulter erhöht war. Bei der Kohlmeise war der Weibchenanteil während Invasionsjahren erhöht. In allen Meisenarten waren die Individuen in Invasionsjahren größer, schwerer und fetter als in normalen Jahren,

Tab. 9: Zusammenhang verschiedener morphologischer Faktoren und der Alterszusammensetzung mit der binären Zielvariablen „Invasionsjahr“ und der Zusammenhang zwischen dem Jahresmittelwert des betreffenden morphologischen Faktors und der jährlichen Zahl der Durchzügler beim Erlenzeisig (siehe Legende zu Tabelle 3 für weitere Details). – *European Siskin: Relationship between measured variables („Alter“ = age, and morphological composed variables PC1 - PC3, original variables and coefficients given in Table 8) and invasion. See caption of Table 3 for details.*

Term	Individuum n = 3349		Jahr ¹⁾ n = 22	
	LR	p-Wert	χ^2 -Wert	p-Wert
Alter	6,2	0,012	0,45 (χ^2)	0,50
Geschlecht	0,1	0,72	–	–
PC1	1,4	0,24	–	–
PC2	0,1	0,72	–	–
PC3	1,2	0,27	–	–

¹⁾Nur analysiert wenn der Faktor in der ersten Analyse (Spalte „Individuum“) signifikant war. – *Only factors analysed that were significant in the first analysis.*

während wir beim Erlenzeisig keinen solchen Zusammenhang feststellen konnten. Die gefundenen Unterschiede waren gering und konnten, mit einer Ausnahme, nicht mehr nachgewiesen werden, wenn die Mittelwerte pro Jahr gegen die Zahl der ziehenden Vögel aufgetragen wurden. Nur für PC1 bestand bei der Kohlmeise ein signifikanter Zusammenhang mit der Anzahl ziehender Vögel. Kohlmeisen waren in Invasionsjahren signifikant größer, fetter und schwerer als in Jahren mit geringem Kohlmeisenzug.

Es gibt einige Umstände, die es erschweren, Unterschiede zwischen Invasions- und Nicht-Invasionsvögeln zu finden. So ziehen in Invasionsjahren auch jene Individuen über die Ulmethöchi, die in normalen Jahren gezogen wären. Sie sind in der Hand nicht von Invasionsvögeln zu unterscheiden. Zusätzlich finden die Invasionen nicht jedes Jahr in derselben Zeit statt. Da unsere Daten zwischen dem 27. September und dem 22. Oktober aufgenommen wurden, könnte es sein, dass wir von einigen Invasionen nur noch einen Teil der Individuen gefangen und das entsprechende Jahr nicht als Invasion erkannt hatten. Invasionsvögel können aus verschiedenen Gegenden herkommen, so dass sich die Individuen verschiedener Invasionen unterscheiden. Auch ist zu erwarten, dass allfällige Unterschiede relativ klein sind. Es gibt nur wenige Beispiele, wo Individuen einer Invasion selbst im Feld von „normalen“ Individuen unterschieden werden können (Bsp. Gimpel *Pyrrhula pyrrhula* Pennington & Meek 2006). Entsprechend sind die von uns gefundenen Unterschiede zwischen Invasions- und Nicht-Invasionsvögeln kleiner als jene zwischen verschiedenen Beringern. Zum Beispiel unterschieden sich die Mittelwerte der Federlänge der Kohlmeise zwischen den Beringern im Mittel um 0.9

mm (Maximum 2.9 mm), während der Unterschied zwischen Invasions- und Normaljahren lediglich 0.55 mm betrug. Ähnlich sieht es bei der Fettklasse aus.

Trotz der relativen kleinen Unterschiede zeigen unsere Beobachtungen, in welche Richtung sich die Invasionsvögel auf der Ulmethöchi von den Nicht-Invasionsvögeln unterscheiden.

Aufgrund unserer Ergebnisse schließen wir, dass Alters- und Geschlechtsverteilung in Invasionsjahren nicht grundsätzlich und deutlich anders waren als in normalen Jahren. Am Massenzug von Blau- und Kohlmeisen über der Ulmethöchi waren zwar in den Jahren 1985 - 2006 leicht mehr Jungvögel beteiligt, die Unterschiede waren aber gering und nicht signifikant, wenn der jährliche Jungvogelanteil gegen die Zahl der Zieher aufgetragen wurde. Dasselbe gilt für den erhöhten Weibchenanteil bei Kohlmeisen in Invasionsjahren. Beim Erlenzeisig fanden wir sogar einen leicht erhöhten Anteil Adulter in Invasionsjahren. Die Lehrmeinung, dass an Invasionen vermehrt Jungvögel teilnehmen (Lack 1954), konnten wir nur teilweise bestätigen. Für die Tannenmeise gibt es gegensätzliche Meinungen über die Altersklassen, welche an Invasionen teilnehmen. Winkel & Winkel (1988) schreiben, dass unter Invasionsvögeln der Jungenanteil höher ist als in normalen Jahren, während Winkler (1974) in einer Tannenmeiseninvasion auf dem Col de Bretolet (VS) einen erhöhten Anteil Adulter feststellte. Bei den Meisen sowie beim Erlenzeisig scheint deshalb die innerartliche Konkurrenz, die primär zu einem Abwandern von sozial schwächeren Individuen führen würde, nicht generell für Invasionen verantwortlich zu sein. Damit übereinstimmend fand Brotons (2000) in einem Vergleich von fünf Meisenarten keinen Zusammenhang zwischen der Neigung zu Invasionsverhalten und dem Ausmaß der Winterterritorialität. Analog zu unseren Beobachtungen konnte er damit die Hypothese, dass sozial schwächere Individuen wegziehen, nicht bestätigen.

Bei allen drei Meisenarten fanden wir einen positiven Zusammenhang von Körpergröße und Fettreserven mit der Zahl der Durchzügler. Dass die Ergebnisse für die drei Meisenarten sehr ähnlich ausgefallen sind, zeigt, dass die Invasionen dieser drei Arten vermutlich ähnliche Gründe besitzen und ähnlich ablaufen. Entsprechend korrelieren die Durchzugszahlen dieser Meisenarten auf der Ulmethöchi stark (Korner-Nievergelt et al. 2008). Im Gegensatz dazu schrieb Schüz (1971), dass für den Massenzug von Tannenmeisen andere Gründe verantwortlich seien als bei Invasionen von Blau- und Kohlmeise. Die Tannenmeise ziehe, wie auch Buntspecht und Fichtenkreuzschnabel *Loxia curvirostra*, hauptsächlich, wenn Fichtensamen im regulären Wintergebiet rar wären. Hingegen seien die Wegzugzahlen von Blau- und Kohlmeise hauptsächlich durch die Populationsdichte bestimmt. Starke Korrelationen zwischen Populationsdichte und der Zahl der Wegzieher

bei der Blau- und Kohlmeise fanden auch Berndt & Henss (1963; 1967) und Winkel & Frantzen (1991). Diese Korrelation besteht aber nicht überall (van Balen & Hage 1989; Winkel & Frantzen 1989). Unsere Ergebnisse lassen vermuten, dass sich die Gründe für Massenzug der Tannenmeise nicht grundsätzlich von jenen bei Blau- und Kohlmeise unterscheiden.

Alle drei Meisenarten waren während Invasionen gleichzeitig größer und fetter, wobei diese Aussage vor allem für Juvenile zutrifft, da wir primär solche fangen (Tannenmeise 95%. Blaumeise 82%. Kohlmeise 79%. Erlenzeisig 80%). Dies könnte durch gute Bedingungen während der Jungenaufzucht im vorangehenden Frühling und Sommer zu erklären sein. Werden die Nestlinge gut ernährt, dann wachsen sie besser, legen mehr Fettreserven an und überleben besser (Gebhardt & van Noordwijk 1991; 1994; Naef-Daenzer & Keller 1999). Als Folge ist die Populationsdichte im Herbst hoch, was zur Evasion führen könnte. Entsprechend fand Brotons (2000), dass Meisen mit hoher Fruchtbarkeit, gemessen als Gelegegröße, stärker zu Invasionen neigen als Meisen mit kleinen Gelegen. Damit scheinen Invasionen bei Meisen hauptsächlich mit der Populationsdichte zusammen zu hängen.

Welcher Faktor für die Entscheidung zum Wegziehen verantwortlich ist, bleibt im Moment ungeklärt. In der Literatur wurde mehrmals geschrieben, dass Invasionen dann auftreten, wenn die Populationsdichte hoch und gleichzeitig die Nahrung (Fichtensamen für Tannenmeise, Buchennüsschen für Blau- und Kohlmeise) im Brutgebiet knapp ist (Perrins 1966; Schüz 1971; Heldbjerg & Karlsson 1997; Bauer et al. 2005). Deshalb könnte man erwarten, dass Individuen einer Invasion tendenziell weniger fett wären - wir beobachteten aber das Gegenteil. Vielleicht existiert jedoch ein mit dem Nahrungsangebot korrelierter Faktor, der die Meisen zum Wegzug bewegt, bevor die Nahrung wirklich knapp wird. Oder die Vögel geraten, durch Nahrungsknappheit oder einen anderen Auslöser, in echte Zugsmotivation. Dabei machen sie alle physiologischen Umstellungen von Zugvögeln mit und legen sich unter anderem Fettreserven an, während nicht (weit) ziehende Individuen, die in normalen Jahren auf der Ulmethöchi gefangen werden, keine Fettreserven anlegen.

Der Erlenzeisig ist im Gegensatz zu den Meisen keine sesshafte Art sondern ein Nomade, der abhängig vom Nahrungsangebot Wanderungen unternimmt (Bauer et al. 2005). Entsprechend fanden wir andere Unterschiede zwischen Invasions- und Nicht-Invasionsvögeln als bei den Meisen. Der Anteil Adulter war in Invasionsjahren leicht erhöht. In einem spanischen Wintergebiet wurden sesshafte Erlenzeisige mit durchziehenden verglichen (Senar et al. 1992). Dort unterschieden sich Alters- und Geschlechterzusammensetzung nicht, und die durchziehenden Individuen waren leichter als die sesshaften.

Die Wanderungen des Erlenzeisigs variieren in Richtung, Distanz und Zeitpunkt stark von Jahr zu Jahr (Bauer et al. 2005). Damit übereinstimmend umfasst die durch Ringfunde belegte Herkunft von Erlenzeisigen, die auf der Ulmethöchi gefangen wurden, ein Vielfaches des Herkunftsgebietes der Meisen (Korner-Nievergelt et al. 2007a). Ringfunde aus der Brutzeit von Meisen, die auf der Ulmethöchi beringt wurden, stammten ausschließlich aus dem Gebiet Ostdeutschland, Slowakei und Polen, während die Erlenzeisig-Ringfunde aus Polen, Finnland, Dänemark und Nordspanien stammten. Womöglich unterscheidet sich das Herkunftsgebiet der über die Ulmethöchi ziehenden Erlenzeisige zwischen den Jahren so stark, dass eine Charakterisierung der Invasionsvögel erschwert wird. Unsere Ergebnisse suggerieren, dass beim Erlenzeisig andere Faktoren für Massenzug verantwortlich sein müssen als bei den Meisen.

Dank. Wir danken den folgenden Beringern, die uns bei der Feldarbeit geholfen haben: Markus Bader, Attilio Brenna, Beat W. Bussinger, Karl Bussinger †, Martin Furler, Werner Iseli, Arnold Klaus †, Gerald Kohlas, Ueli Lanz, Walter Lanz †, Max Leuenberger, Arnold Pfirter †, Dieter Pfister, Werner Pfister, Viktor Roth, Fritz Schaffner † und Ernst Scholer †. Ein herzliches Dankeschön gilt Marianne Beyeler, Sandra Pfister und Rolf Staub für die Dateneingabe. Der Hilfsfond der Schweizerischen Vogelwarte Sempach, der Lotteriefonds Baselland, die Emilia Guggenheim-Schnurr-Stiftung und die Basler Stiftung für biologische Forschung unterstützten die Arbeit finanziell. Für die Durchsicht des Manuskripts danken wir zwei anonymen Referenten. Alfred Schifferli † und Lukas Jenni unterstützten dieses Langzeitprojekt fachlich.

5. Zusammenfassung

Wir verglichen bei Tannen-, Blau- und Kohlmeise sowie Erlenzeisig die Alterszusammensetzung, das Geschlechterverhältnis (nur bei Erlenzeisig und Kohlmeise) und die morphologischen Variablen Fettreserven, Federlänge und Gewicht zwischen Vögeln, die während Invasionen auf der Ulmethöchi gefangen wurden, mit Vögeln in normalen Jahren. Bei Blau- und Kohlmeise fanden wir andeutungsweise einen erhöhten Anteil Diesjähriger in Invasionsjahren, während beim Erlenzeisig der Anteil Adulter erhöht war. Der Weibchenanteil war bei der Kohlmeise in Invasionsjahren ebenfalls leicht erhöht. Diese Zusammenhänge waren nicht mehr sichtbar, wenn die jährlichen Jungen- resp. Weibchenanteile gegen die Zahl der Durchzügler aufgetragen wurden. Die Meisen waren in Invasionsjahren gleichzeitig fetter und größer, wobei die Unterschiede bei allen Arten relativ klein waren. Nur bei der Kohlmeise existierte ein gut abgesicherter und signifikant positiver Zusammenhang zwischen Körpergröße sowie Fettreserven und Zahl der Durchzügler. Das Ergebnis zeigt, dass dem Massenzug bei den Meisen ähnliche Gründe und Mechanismen

zu Grunde liegen, während diese beim Erlenzeisig vermutlich andere sind. Die positive Korrelation zwischen Anzahl Durchzügler und Körpergröße mit gleichzeitig hohen Fettreserven deutet darauf hin, dass bei Meisen in der dem herbstlichen Massenzug vorhergehenden Brutzeit vermutlich gute Nahrungsbedingungen geherrscht haben. Deshalb könnte vermutlich nicht Nahrungsmangel sondern eher hohe Populationsdichte Auslöser von Massenzug in den untersuchten Meisenarten sein.

6. Literatur

- Alatalo RV & Moreno J 1987: Body size, interspecific interactions, and use of foraging sites in tits (Paridae). *Ecology* 68: 1773-1777.
- Bauer HG, Bezzel E & Fiedler W 2005: Das Kompendium der Vögel Mitteleuropas. Alles über Biologie, Gefährdung und Schutz. Passeriformes - Sperlingsvögel. Aula-Verlag, Wiebelsheim.
- Berndt R & Henss M 1963: Die Blaumeise, *Parus c. caeruleus* L., als Invasionsvogel. *Vogelwarte* 22: 93-100.
- Berndt R & Henss M 1967: Die Kohlmeise, *Parus major*, als Invasionsvogel. *Vogelwarte* 24: 17-37.
- Berthold P 1973: Relationship between migratory restlessness and migration distance in six *Sylvia* species. *Ibis* 115: 594-599.
- Berthold P 2000: Vogelzug. Eine aktuelle Gesamtübersicht. Wissenschaftliche Buchgesellschaft, Darmstadt.
- Brotos L 2000: Winter territoriality and irruptive behavior in the Paridae. *Auk* 117: 807-811.
- Cornwallis RK & Townsend AD 1968: Waxwings in Britain and Europe during 1965/66. *British Birds* 61: 97-118.
- Crawley MJ 2002: Statistical Computing. An Introduction to Data Analysis using S-Plus. Wiley, West Sussex.
- Gebhardt-Henrich SG & van Noordwijk AJ 1991: Nestling growth in the great tit, I. Heritability estimates under different environmental conditions. *J. Evol. Biol.* 4: 341-362.
- Gebhardt-Henrich SG & van Noordwijk AJ 1994: The genetical ecology of nestling growth in the Great Tit, Environmental influences on the expression of genetic variances during growth. *Funct. Ecol.* 8: 469-476.
- Heldbjerg H & Karlsson L 1997: Autumn migration of Blue Tit *Parus caeruleus* at Falsterbo, Sweden 1980-94: population changes, migration patterns and recovery analysis. *Ornis Svecica* 149: 149-167.
- Hochachka WM, Wells JV, Rosenberg KV, Tessaglia-Hymes DL & Dhondt AA 1999: Irruptive migration of Common Redpolls. *Condor* 101: 195-204.
- Jenni L & Winkler R 1982: Altersbestimmung. Mauser und Pneumatisation von Singvögeln im Herbst. Schweizerische Vogelwarte, Sempach.
- Jenni L & Winkler R 1989: The feather-length of small passerines: a measurement for wing-length in live birds and museum skins. *Bird Study* 36: 1-15.
- Jenni L & Winkler R 1984-1990: Merkblätter für die Alters- und Geschlechtsbestimmung der Singvögel. Schweizerische Vogelwarte, Sempach.
- Jenni L & Winkler R 1994: Moults and Ageing of European Passerines. Academic Press, Harcourt Brace & Company, London.

- Koenig WD & Knops JMH 2001: Seed-crop size and eruptions of North American boreal seed-eating birds. *J. Animal. Ecol.* 70: 609-620.
- Korner-Nievergelt F, Korner-Nievergelt P, Baader E, Fischer L, Schaffner W & Kestenholz M 2007a: Herbstlicher Tagzug auf der Beringungsstation Ulmethöchi im Jura: Veränderungen in den Fangzahlen über 40 Jahre (1966 - 2005). *Ornithol. Beob.* 104: 3-32.
- Korner-Nievergelt F, Korner-Nievergelt P, Baader E, Fischer L, Schaffner W & Kestenholz M 2007b: Jahres- und tageszeitliches Auftreten von Singvögeln auf dem Herbstzug im Jura (Ulmethöchi, Kanton Basel-Landschaft). *Ornithol. Beob.* 104: 101-130.
- Korner-Nievergelt F, Korner-Nievergelt P, Baader E, Fischer L, Schaffner W & Kestenholz, M 2008: Between-species correlations in the number of migrants at Ulmethöchi (Switzerland). *J. Ornithol.* DOI 10.1007/s10336-008-0301-2
- Lack D 1954: *The Natural Regulation of Animal Numbers*. Clarendon Press. Oxford.
- Naef-Daenzer B & Keller L 1999: The foraging performance of great and blue tits (*Parus major* and *P. caeruleus*). *J. Anim. Ecol.* 68: 708-718.
- Newton I 2006a: Advances in the study of irruptive migration. *Ardea* 94: 433-460.
- Newton I 2006b: Movement patterns of Common Crossbills *Loxia curvirostra* in Europe. *Ibis* 148:782-788.
- Pennington MG & Meek ER 2006: The 'Northern Bullfinch' invasion of autumn 2004. *British Birds* 99: 2-24.
- Perrins CM 1966: The effect of beech crops on Great Tit populations and movements. *British Birds* 59: 419-432.
- Schüz E 1971: *Grundriss der Vogelzugkunde*. Parey. Berlin.
- Senar JC, Burton PJK, Metcalfe NB 1992: Variation in the nomadic tendency of a wintering finch *Carduelis spinus* and its relationship with body condition. *Ornis Scand.* 23: 63-72.
- Svårdson G 1957: The "Invasion" Type of Bird Migration. *British Birds* 50: 314-343.
- Svensson L 1992: *Identification guide to European passerines*. 4th ed. British Trust for Ornithology. Norfolk.
- Ulfstrand S 1963: Ecological aspects of irruptive bird migration in Northwestern Europe. *Proc. Int. Ornithol. Congr.* 13: 780-794.
- van Balen JH & Hage F 1989: The effect of environmental factors on tit movements. *Ornis Scand.* 20: 99-104.
- Winkel W & Frantzen M 1989: Ortstreue, Emigration und Lebensalter von Kohlmeisen (*Parus major*) im Braunschweiger Raum. *Vogelwarte* 35: 64-79.
- Winkel W & Frantzen M 1991: Zur Populationsdynamik der Blaumeise (*Parus caeruleus*): Langfristige Studien bei Braunschweig. *J. Ornithol.* 132: 81-96.
- Winkel W & Winkel D 1988: Zur Abwanderung von Kohl- und Tannenmeisen (*Parus major*, *P. ater*) eines Lärchen-Versuchsgebietes. *Vogelwarte* 34: 225-232.
- Winkler R 1974: Der Herbstdurchzug von Tannenmeise, Blaumeise und Kohlmeise (*Parus ater*, *caeruleus* und *major*) auf dem Col de Bretolet (Wallis). *Ornithol. Beob.* 71: 135-152.