

Arealdynamik von Vögeln im globalen Wandel

Jan O. Engler & Darius Stiels

Engler JO & Stiels D 2016: Range dynamics of birds under global change. *Vogelwarte* 54: 27-44.

Understanding range limitations of species fascinates researchers for more than a hundred years and is the core of Biogeography. Since increasing anthropogenic pressures summarized as global change alters the earth this knowledge has become more important than ever. Like biodiversity in general, birds are suffering from these pressures but due to their enormous popularity they are among the best studied organisms in this regard. Therefore, this review aims to summarize the state of knowledge of avian range dynamics under global change. We first briefly introduce the general biogeographical concepts, history, and future prospects in a changing world from a bird's eye. Further, we point to problems of overemphasizing climate change as single driver of distributional changes, while neglecting other factors such as changes in habitats or food availability that highly correlate and interact with climate change in time. To this end, we critically discuss the emergence and use of species distribution modeling for assessing and predicting bird ranges under various conditions. Finally, we review various key processes that, next to climate, affect distributions and illustrate them with examples from the ornithological literature. We call for an enhanced consideration and an improved integration of these various processes into a holistic perspective when assessing future responses of bird distributions to changing environmental conditions.

✉ JOE, DS: Sprecher der DO-G-Fachgruppe Raumökologie & Biogeographie, Zoologisches Forschungsmuseum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, D-53113 Bonn. E-Mail: JEngler@gmx.de, d.stiels@zfmk.de
JOE: Universität Göttingen, Abt. Wildtierwissenschaften, Büsgenweg 3, D-37077 Göttingen.

Prolog

Die Frage, was die Verbreitungsgebiete von Arten begrenzt, fesselt Wissenschaftler seit über einhundert Jahren (Wallace 1876, Merriam 1894, Griggs 1914), sie ist zentraler Forschungsgegenstand der Biogeographie (Müller 1981, Gaston 2003). Im Wesentlichen spielen drei Schlüsselfaktoren die entscheidende Rolle bei der Limitierung von Arealen (Abb. 1):

- 1.) Die ökologische Eignung des Standortes (z. B. Limitierung durch Klima, Verfügbarkeit von Habitat, Ressourcen, etc.),
- 2.) geographische Barrieren sowie
- 3.) biotische Interaktionen (Grinnell 1917, Hutchinson 1918, MacArthur 1958, Gaston 2003, Böhning-Gaese & Lemoine 2004).

In der Vergangenheit waren hierbei geographische Barrieren lange Zeit Kern der klassischen biogeographischen Forschung (sogenannte Dispersal-/Vikarianzbiogeographie). Artbildung bei Vögeln durch allopatrische Speziation infolge von Vikarianzereignissen galt und gilt sicher immer noch zu Recht als Standarderklärung (Mayr 1942). In jüngster Zeit mehren sich jedoch Hinweise darauf, dass auch Dispersalereignissen (z. B. Smith et al. 2014, aber s. Weeks & Claramunt 2014) und selten sogar sympatrischer Speziation (Monteiro & Furrer 1998, Sorenson 2003, Friesen 2007, vgl. Phillimore

et al. 2008) eine nicht unwichtige Rolle zukommt. Durch neue computergestützte Methoden und die zunehmende Verfügbarkeit geographischer Umweltdaten sowie digitaler Verbreitungskarten hat sich jedoch in den vergangenen Jahren auch unser Wissen über die limitierenden Funktionen von Arealssystemen insbesondere durch das Klima und andere Umweltvariablen enorm erweitert (z. B. Guisan & Thuiller 2005, Thuiller et al. 2006, Pearman et al. 2008, Elith & Leathwick 2009, Soberón & Nakamura 2009, s. Box 1).

Klimafluktuationen sind seit langem bekannte Auslöser für Arealverschiebungen (Überblick z. B. bei Gaston 2003). Seit dem Pleistozän sind diese Fluktuationen rhythmisch durch die Glazialzyklen geprägt. Jedoch wird erwartet, dass durch den anthropogenen Klimawandel Arealssysteme deutlich schneller beeinflusst werden als jemals zuvor in der jüngeren Vergangenheit (Thomas & Lennon 1999, Parmesan & Yohe 2003). Die Änderung des Klimas vollzieht sich in einer solchen Geschwindigkeit, dass Arten und Artgemeinschaften nicht in der Lage sind, diesen Änderungen zu folgen (Loarie et al. 2009, Devictor et al. 2012). Dies ist nicht zuletzt auch auf die zunehmende Zerschneidung der Landschaft durch anthropogene Überprägung zurückzuführen, welche Barrieren schafft, die für viele Arten

Box 1: Arealanalyse damals und heute

Die Biogeographie hat als Forschungsfeld eine lange Tradition und geht einher mit den Anfängen der Naturwissenschaft als Ganzes und der Geographie und Biologie im Speziellen (s. Müller 1981 für eine ausführliche Chronologie). Alfred Russel Wallace und Charles Darwin prägten gemeinsam mit Alexander von Humboldt die biogeographische Forschung in ihren Anfängen entscheidend. Humboldts Beobachtungen förderten die ökologische Sicht der Vegetationsgeographie, während die historisch-evolutionsbiologische Sicht der Tiergeographie maßgeblich durch Darwin und Wallace geprägt und begründet wurde (Müller 1981). Vögel waren bereits während dieser Pionierphase ein zentraler Gegenstand der Forschung. Noch bevor Wallace eine geographische Kategorisierung biogeographischer Regionen für die Tiere entwarf (Wallace 1876), war es Philip Lutley Sclater (1858) der dies bereits Jahre zuvor für Vögel tat. Mangels großräumiger Informationen war die Biogeographie in den ersten hundert Jahren nach Wallace, Darwin und Sclater eine eher deskriptive Wissenschaft, die sich vornehmlich der geographischen Einordnung von Verbreitungsmustern widmete (s. auch Dahl 1921 oder Hesse 1924).

Paul Müller mahnte Anfang der 1980er Jahre: „[Die] Biogeographie kann sich heute [...] nicht mehr darauf beschränken, das „Zusammenbestehende und das Zusammenwirken der lebendigen Erscheinungen im Raum“ zu erkennen und zu beschreiben. Sie muß in einer experimentellen Biogeographie den Synergismus von komplexen ökologischen Systemen mit den Arealssystemen [...] analysieren“ (Müller 1981, S. 11). Zu dieser Zeit wurden areallimitierende Faktoren weiterhin meist deskriptiv behandelt, wenngleich sie mit zusätzlichen Umweltinformationen korreliert wurden, z. B. im Vergleich von bestimmten Isothermen zu Arealrändern (z. B. Tiainen et al. 1983, Root 1988) oder der Verfügbarkeit bestimmter Habitats (z. B. Terborgh & Weske 1975, Vuilleumeir 1984). In der europäischen Ornithologie erstellte Voous (1962) dazu das Standardwerk, indem er in seinem Verbreitungsatlas die Vogelarten nicht nur Faunentypen zuordnete, sondern die Verbreitung der meisten Arten auch in Beziehung zu klimatischen Isoklinen und der Verbreitung eng verwandter Arten analysierte. Diese Analyse ökologischer Gradienten (Whittaker 1960, Whittaker et al. 1973) blieb für lange Zeit die Analyse-methode der Wahl in der Biogeographie.

Seit nunmehr über 25 Jahren befindet sich die Biogeographie als Disziplin jedoch in einem großen Um-

bruch. Neue Fachjournale wurden geschaffen (z. B. Diversity and Distributions, Journal of Biogeography, Global Ecology and Biogeography) und im Jahr 2001 wurde eine neue Fachgesellschaft, die IBS (Internationale Biogeographie-Gesellschaft), gegründet. Einige Autoren sprechen nicht ohne Grund von einer „neuen Ära der Erforschung geographischer Artverbreitungen“ (Gaston 2003, S. 17). Das gesteigerte Interesse an der Biogeographie hat vor allem zwei Gründe (Gaston 2003): Zum einen ergibt sich aus der Vielzahl an globalen Problemen eine gesteigerte Notwendigkeit zur Erforschung globaler Verbreitungsmuster. Der globale Klimawandel, Habitatverlust und damit einhergehend ein Verlust von Biodiversität, aber auch die Ausbreitung gebietsfremder Arten erfordern eine Intensivierung der Erforschung von Verbreitungsmustern und Arealodynamiken, um die negativen Effekte des globalen Wandels besser zu verstehen und ihnen effektiv begegnen zu können. Zum anderen bietet sich erst seit wenigen Jahrzehnten die Möglichkeit einer detaillierten Analyse durch die Verfügbarkeit von Artverbreitungsinformationen und flächiger Umweltinformationen einerseits und der Entwicklung von Technologien und Analysemethoden andererseits. Für einzelne Forscher oder kleine Forschergruppen stellt die Zusammenstellung einer flächigen Datengrundlage zum Vorkommen einer Art und seines Areals allein basierend auf eigenen Daten einen kaum zu bewerkstellenden Arbeits-, Kosten- und Zeitaufwand dar (Gaston 2003). Erst durch groß angelegte Atlasprojekte oder Monitoring-Programme unter Einbeziehung hunderter bis tausender freiwilliger Helfer ist es möglich, diese Grundlageninformationen zusammenzutragen. Solche Projekte besitzen oft einen starken ornithologischen Schwerpunkt (z. B. Donald & Fuller 1998), doch andere Artengruppen kommen stetig hinzu. Vögel sind jedoch aus vielerlei Gründen eine hervorragende Artengruppe zur Bearbeitung biogeographischer Fragestellungen (s. Newton 2003). Systematik und Taxonomie der Vögel sind vielfach besser aufgelöst als bei anderen Artengruppen und die Verbreitung vieler Vogelarten ist sehr gut dokumentiert, wobei die verfügbare Information durch neue Atlaswerke oder Online-Datenportale (z. B. GBIF, ORNIS, ornitho.de, ebird.org etc.) weiter steigt. Hinzu kommt, dass Vögel aufgrund ihrer hohen Mobilität so ziemlich jeden Teil der Erde besiedeln konnten.

Dank der Entwicklung von Fernerkundungstechniken in den vergangenen Jahrzehnten ist die Daten-

verfügbarkeit und -vielfalt räumlicher Umweltvariablen, wie Topographie, Klima, Geologie, Boden und Vegetation, ausgesprochen gut. Mehr und mehr globale Datensätze in immer feineren Auflösungen sind öffentlich verfügbar und erlauben es, Analysen basierend auf den Artverbreitungsinformationen durchzuführen und sogar anthropogene Veränderungen der letzten Jahrzehnte mit einzubinden.

Trotz mittlerweile deutlich verbesserter Datenverfügbarkeit ist in vielen superdiversen Regionen die Datendichte zu Artverbreitungen noch sehr unzureichend. Dies betrifft große Teile Afrikas, Südamerikas sowie Asiens. Daneben ist die Vergleichbarkeit der existierenden Datenqualität (z. B. durch Atlaswerke) sehr heterogen und stark von der jeweils angewandten Methode und der gewählten räumlichen Auflösung abhängig (Donald & Fuller 1998). Großräumige Analysen müssen daher anhand der gegebenen Datengrundlage ebenfalls oft auf einer großen räumlichen Skalenebene stattfinden.

Neben der Datenverfügbarkeit spielt vor allem die gestiegene Rechenleistung handelsüblicher Computer sowie die Entwicklung von Methoden, mit denen sich neuerdings biogeographische Fragestellungen bearbeiten lassen, eine zentrale Rolle. Eines der vielen neuen methodischen Verfahren sind prädiktive Artverbreitungsmodelle („species distribution models“ oder kurz SDMs). SDMs setzen Informationen zur Verbreitung einer Art in Bezug zu flächigen Umweltinformationen und extrapolieren diese in Raum und Zeit. Dies geschieht üblicherweise mithilfe eines statistischen Modells. Das Modell kann entweder quantitativ oder regelbasiert sein und, sofern es eine gute Übereinstimmung zwischen Verbreitungsinformationen und Umweltvariablen gibt, Aussagen über die areallimitierenden Faktoren einer Art zulassen (Franklin 2009). Ferner erlaubt dieser Ansatz die Projektion in andere geographische Räume (z. B. wenn man das Ausbreitungspotential abschätzen will) oder auf andere zeitliche Ebenen (z. B. wenn man wissen will, wie sich das Areal im Zuge des Klimawandels verschieben könnte). Die Karten, die am Ende entstehen, werden oftmals als Vorhersagen zur geographischen Verbreitung einer Art beschrieben (Graham et al. 2004) und dienen im Kern der Quantifizierung von Art-Umwelt-Zusammenhängen (Guisan & Zimmerman 2000). Artverbreitungsmodelle sind eine Weiterentwicklung der Analyse ökologischer Gradienten (Whittaker 1960, Whittaker et al. 1973), welche Kenntnisse aus der Biogeographie (Box 1981) und der Fernerkundung mit den Möglichkeiten Geographischer Informationssysteme (Franklin 1995, 2009) kombinieren.

Die Niscentheorie nach Grinnell (1917), die später durch Hutchinson (1957) spezifiziert wurde, ist zentraler Bestandteil bei der Konzeption von SDMs und der Interpretation der Ergebnisse. Hutchinson beschreibt die sogenannte fundamentale Nische einer Art als n-dimensionales Hypervolumen, definiert durch die unterschiedlichen Dimensionen der Umweltvariablen, innerhalb derer eine Art überleben und sich fortpflanzen kann. Jedoch wird diese durch biotische Interaktionen in Bereiche zerschnitten, in denen sich die Art gegenüber Konkurrenten oder Prädatoren durchzusetzen vermag und solche, in denen sie es nicht tut. Der Bereich der fundamentalen Nische, in dem die Art, unter Berücksichtigung biotischer Interaktionen, überlebensfähig ist und sich reproduziert, wird als realisierte (ökologische) Nische bezeichnet (Chase & Leibold 2003). Die Nische wird dabei als Eigenschaft der Art und nicht als Eigenschaft der Umwelt angesehen (für eine ausführliche Diskussion s. Pulliam 2000), da die Bedürfnisse der Art im Vordergrund stehen (Franklin 2009). Überträgt man dieses Bild der Niscentheorie vom Umweltraum in den geographischen Raum (Soberón 2007), gewinnt das Konzept eine wichtige Komponente hinzu (Abb. 1). Die fundamentale Nische ist hierbei der geographische Raum, in dem das intrinsische Populationswachstum positiv ist. Dieser Raum wird durch den Bereich eingeschränkt, in dem sich die Art gegenüber Konkurrenten erfolgreich durchsetzen kann oder mit ihnen koexistiert (potenzielle Verbreitung). Die potenzielle Verbreitung kann wiederum weiter eingeschränkt sein durch die Fläche, die aufgrund der Mobilität der Art erreichbar ist (realisierte Verbreitung) und den Teil, der aus eigener Kraft nicht zugänglich ist.

Die meisten Anwendungen von SDMs interpretieren ihre Ergebnisse als eine Charakterisierung der realisierten Nische, da zumeist Daten der realisierten Verbreitung genutzt werden, die durch das Modell vom geographischen Raum in das durch die Variablen definierte n-dimensionale Hypervolumen extrapoliert werden. Wird diese realisierte Nische schließlich zurück in den geographischen Raum projiziert, entspricht dies der potenziellen Verbreitung (Araújo & Guisan 2006, Soberón 2007). Jedoch gibt es eine fortwährende Diskussion darüber, welchen Teil der Nische man in Abhängigkeit zu den zur Verfügung stehenden Verfahren und Daten erfasst (für eine ausführliche Diskussion s. Franklin 2009). Es ist jedoch stets ratsam, sich sehr genau an einem Nischenkonzept zu orientieren, um Missverständnisse zu vermeiden sowie die Möglichkeiten und Limitierungen des verwendeten Ansatzes darzulegen.

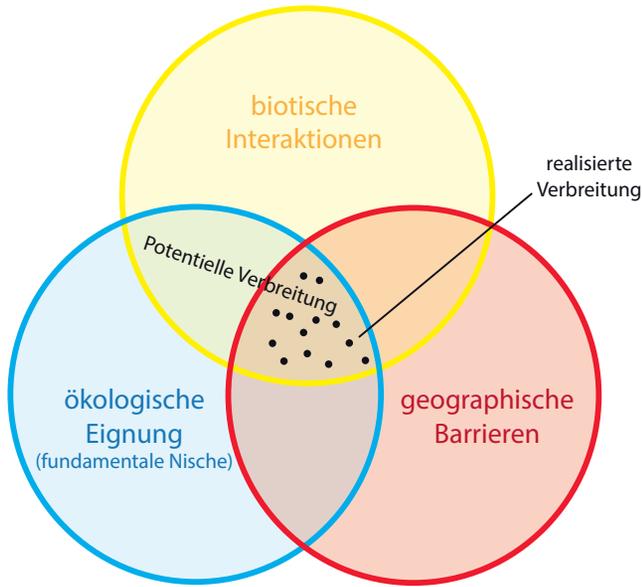


Abb. 1: Areallimitierende Faktoren aus Sicht der Nischentheorie (modifiziert nach Soberón 2007). Die ökologische Eignung (fundamentale Nische, blau) begrenzt die Verbreitung durch ökophysiologische Limitierungen gegenüber der Umwelt. Biotische Interaktionen (gelb) begrenzen den Teil der fundamentalen Nische, in dem die Art vorkommen könnte (potenzielle Verbreitung). Geographische Barrieren (rot) schränken die Erreichbarkeit der potenziellen Verbreitung ein, so dass eine Art nur einen Teil hiervon besiedelt (Punkte). Dies ist die realisierte Verbreitung. – *Venn diagram showing the range limiting factors: Ecological suitability (i.e., the fundamental niche, blue), biotic interactions (yellow), and geographic barriers (red). The intersection of all three factors represents the realized distribution, where occurrences (black dots) come from. If geographic barriers are ignored, the intersection of the fundamental niche and biotic interactions defines the potential distribution (modified from Soberón 2007).*

nur schwer zu überwinden sind (Travis 2003, Hof et al. 2011). In Kombination führen diese Entwicklungen zu einem erhöhten Aussterberisiko vieler Arten und somit zu einem Verlust globaler Biodiversität (Thomas et al. 2004, Malcolm et al. 2006, Thomas et al. 2006, Brook et al. 2008, Bellard et al. 2012, Cardinale et al. 2012, vgl. auch IPCC 2014 sowie Pearce-Higgins & Green 2014).

Prognosen

Auch für die Vogelwelt bleiben diese Effekte nicht ohne Konsequenzen. Zwar sind viele Arten sehr mobil und in der Lage, geographische Barrieren zu überwinden, jedoch stellt Habitatverlust, neben dem sich rapide ändernden Klima, für viele Arten einen erheblichen Gefährdungsgrund dar. Gerade bei Arten mit vertikalen Verbreitungsgrenzen und kleinen Arealen sind die zu erwartenden Risiken enorm (Jetz et al. 2007, Şekercioğlu et al. 2008). So wird befürchtet, dass pro Grad Klimaerwärmung bis zum Jahr 2100 zwischen 100 und 500 Vogelarten aussterben könnten (Şekercioğlu et al. 2008). Das Ausmaß des Verlustes hängt dabei maßgeblich von der zukünftigen Landnutzung ab. Besonders betroffen sind tropische Regionen, die auch die meisten Vogelarten beherbergen und in denen eine fortdauernde Intensivierung der Landnutzung zu erwarten ist (Jetz et al. 2007). Zurückblickend zeigen sich regional jedoch auch gegenteilige Beispiele, v.a. in nördlichen Regionen. So hat die menschlich herbeigeführte Diversifizierung der fennoskandischen Landschaft seit 1850 zu einer Zuwanderung von durchschnittlich 2,8 Arten pro Dekade geführt, wohingegen im Mittel 0,6 Arten im selben Zeitraum verschwanden. Dies hat zu einem Nettozu-

wachs von 66 Arten in Fennoskandien geführt, die ihr Areal nach Norden hin erweitert haben (Järvinen & Ulfstand 1980, Tianinen 2013). Insgesamt wurden in den vergangenen 150 Jahren in Europa bei rund 70 Vogelarten Arealexpansionen dokumentiert (zusammengefasst in Newton 2003). Auch in Nordamerika konnten Arealveränderungen bei einer Vielzahl von Vogelarten dokumentiert werden (Beddall 1963, Johnson 1994, Johnson & Jehl 1994, Burton 1995, s. Newton 2003). Arealveränderungen betreffen dabei neben den Brutgebieten natürlich auch Überwinterungsgebiete und Zugwege (La Sorte & Thompson 2007, Visser et al. 2009, Lehikoinen et al. 2013). Westpaläarktisch und Nearktis haben gemeinsam, dass sich die beobachteten Arealveränderungen in die unterschiedlichsten Richtungen erstrecken und sowohl Arealexpansionen als auch -regressionen umfassen (Newton 2003). Allerdings werden diese Dynamiken von vielen Autoren oft nahezu ausschließlich auf Klimaveränderungen zurückgeführt bzw. Prognosen stützen sich allein auf klimatische Prädiktoren (z. B. Huntley et al. 2007, vgl. Beispiele in Pearce-Higgins & Green 2014).

Probleme

Uns ist bewusst, dass die Einflüsse des Klimawandels auf Arealverschiebungen und Bestandsveränderungen auch heute noch bei vielen Studien zu wenig Beachtung finden. Dennoch werden unserer Meinung nach Arealverschiebungen auch oft monokausal mit einer Änderung des Klimas erklärt, was uns ebenfalls in zahlreichen Fällen nicht ausreichend erscheint. Der direkte Einfluss einzelner sich wandelnder Klimafaktoren auf das Überleben und die Fitness ist für zahlreiche Arten



Abb. 2: Schwarzstorch im Aufwind: Die rezente Ausbreitung des Schwarzstorchs stellt eine Wiederbesiedlung des historischen Areals dar und kann mit verringerter Verfolgung durch den Menschen sowie durch Schutzmaßnahmen erklärt werden.

Foto: D. Stiels

nach wie vor unzureichend bekannt (umfassender Überblick bei Pearce-Higgins & Green 2014). Allerdings wird vielfach angenommen, dass die großräumige Verbreitung von Tier- und Pflanzenarten im Wesentlichen vom Klima beeinflusst wird, während andere Faktoren eher auf kleineren Skalenebenen wirken (Pearson & Dawson 2003). Neben der Erwärmung des Klimas während der letzten 150 Jahre kam es jedoch auch zu großräumigen Landschaftsveränderungen durch den Menschen. Auch die erhebliche Verringerung des Jagddrucks sowie die Wirkung gezielter Schutzbemühungen dürfte für einige Arten der Grund für eine neuerliche Ausbreitung in Gebiete sein, wo die Art historisch beheimatet war und in diesem Zusammenhang eher als Wiederbesiedlung zu sehen ist (z. B. Schwarzstorch *Ciconia nigra* (Abb. 2), Kranich *Grus grus*). Da all diese Faktoren sowohl zeitlich als auch kausal eng miteinander korrelieren, ist es vergleichsweise schwierig, die artspezifischen treibenden Faktoren herauszuheben, die schlussendlich für eine Arealveränderung verantwortlich sind. Daher sind makroökologische Prognosen von Arealveränderungen, die alleinig den klimatischen Wandel als Ursache forcieren, besonders kritisch zu sehen, da Faktoren wie Änderungen der Landnutzung hier völlig unberücksichtigt bleiben. Gleichzeitig können selbstverständlich auch kleinräumige Analysen, die großräumig wirkende Faktoren wie den Klimawandel nicht berücksichtigen, zu Fehlinterpretationen führen.

Die seit einigen Jahren immer öfter zum Einsatz kommenden Artverbreitungsmodelle (z. B. Guisan & Thuiller 2005, Elith et al. 2006, s. Abb. 1) fördern jedoch noch eine auf klimatische Faktoren konzentrierte monokausale Herangehensweise. Standardmäßig verwenden viele dieser Studien sogenannte bioklimatische Prädiktoren (Hijmans et al. 2005), um die „Nische“ einer Art in einem korrelativen Modell zu quantifizieren. Hierbei geht es um die klimatische Nische, die eine Art besetzt und welche durch die arteigenen physiologischen Limitierungen begrenzt ist (Abb. 1). Diese bioklimatischen Variablen sind weltumspannend und in verschiedenen Auflösungen und Szenarien für zukünftige und vergangene Zeitabschnitte verfügbar, welche die Bearbeitung einer großen Bandbreite von makroökologischen Fragestellungen ermöglichen (New et al. 2002, Hijmans et al. 2005, Kriticos et al. 2012). Klimadaten sind dabei per definitionem gemittelte langjährige Wetterdaten, während Daten aus einem kürzeren Zeitraum, die für hochmobile Arten ebenfalls von Bedeutung sein können, kaum Anwendung finden (vgl. aber Reside et al. 2010). Vor allem aber werden Landnutzungsparameter vergleichsweise selten verwendet oder von Ausnahmen abgesehen als in den meisten Fällen wenig bedeutend betrachtet (vgl. Thuiller et al. 2004).

Die vielen Möglichkeiten, die sich einerseits durch diese Modelle und die verfügbaren Umweltdaten ergeben, bergen andererseits auch die Gefahr von Fehleinschätzungen, wenn die Methoden nicht sachgerecht

verwendet werden. Gerade im Hinblick auf die Abschätzung möglicher Effekte durch den anthropogenen Klimawandel ist die Gefahr besonders groß, dass eine fehlerhafte Anwendung zu unsicheren und zweifelhaften Ergebnissen führt und voreilig zu einer monokausalen, auf den Klimawandel forcierten Erklärung verleitet. Dies kann letztlich fatale Auswirkungen haben, etwa wenn es darum geht, Gelder für Schutzmaßnahmen auf Basis solcher Ergebnisse zu verteilen.

Hinzu kommen grundsätzliche Mängel bei der Interpretation der Ergebnisse, bei der oftmals Rückschlüsse für wesentlich kleinere Skalenebenen gezogen werden, wengleich die Datensätze allenfalls nur eine makroökologische Einschätzung zulassen. Zwar können Klimabedingungen physiologisch limitierende Faktoren definieren – anders als bei wechselwarmen Organismen sind diese jedoch bei Vögeln deutlich weiter gefasst. Der Unterschied zwischen klimatisch-physiologischer Limitierung und einer Limitierung durch das Habitat ist bei vielen Vogelarten somit deutlich größer als bei vielen anderen Organismen, bei denen Artverbreitungsmodelle Anwendung finden. Habitatverfügbarkeit wird damit zum entscheidenden Faktor für die Arealodynamik von Vogelarten unter dem Aspekt des globalen Wandels – und diese lässt sich mit grob aufgelösten bioklimatischen Parametern in einem Artverbreitungsmodell nicht, oder nur unzureichend, erfassen. Entsprechend verwundert es nicht, dass sich im direkten Vergleich beispielsweise Klimaveränderungen bei Schmetterlingen stärker auswirken als bei Vögeln (Devictor et al. 2012). Während, wie beschrieben, großräumige Klimadaten leicht verfügbar sind, gibt es bisher jedoch auch einen Mangel an globalen nichtklimatischen Prädiktorvariablen, z. B. an hochaufgelösten Szenarien für eine mögliche zukünftige Landnutzung (vgl. aber z. B. Meller et al. 2015, Rounsevell et al. 2005, Sleeter et al. 2012, Sauerbrei et al. 2013).

Prozesse

Im globalen Wandel spielen neben dem Klimawandel auch die Änderung der Landschaftsstruktur sowie ganzer Nährstoffkreisläufe eine erhebliche Rolle. Wie im vorangegangenen Teil bereits ausgeführt, sind hierbei nicht nur Arealregressionen zu beobachten, sondern – im Gegenteil – vor allem in den gemäßigten Bereichen auch Arealexansionen (vgl. aber Thomas et al. 2006). Im Folgenden sollen nun die Schlüsselprozesse vorgestellt und anhand von Beispielen besprochen werden.

Habitatverfügbarkeit

Arten wie Hausrotschwanz (*Phoenicurus ochruros*) oder Mehlschwalbe (*Delichon urbicum*) sind uns in Mitteleuropa als typische Vogelarten des urbanen Raumes bekannt. Dabei ist der Hausrotschwanz ursprünglich ein Bewohner europäischer (Mittel)Gebirge. Der Unterschied zwischen kleineren Felsbereichen entlang von



Abb. 3: Amseln haben in den letzten Jahrzehnten nicht nur ihren Brutlebensraum auf menschliche Siedlungen ausgedehnt, sondern auch ihr Verbreitungsgebiet erweitert.

Foto: D. Stiels

Flusstälern und halboffenen bis offenen Siedlungsbereichen des Menschen ist, bezogen auf die Habitatansprüche des Hausrotschwanzes, allerdings recht gering. Sofern Häuser über genügend Nischen für geeignete Niststandorte und Gärten für die Nahrungsversorgung verfügen, ist der Hausrotschwanz sehr wahrscheinlich anzutreffen (Niethammer 1937, Witherby & Fitter 1942). Ähnliches gilt für die Mehlschwalbe, die als Gebäudebrüter ebenfalls vormals ausschließlich auf Felsen angewiesen war. Auch die Misteldrossel (*Turdus viscivorus*) konnte sich an die veränderten Habitate anpassen und in Folge ihr Areal weiter ausdehnen (Peus 1951). Hinzu kommen Beispiele von Arten, die nicht nur ihr biogeographisches Areal veränderten, sondern sich auch innerhalb ihres geographischen Verbreitungsgebietes erfolgreich in zusätzlichen Räumen und Habitaten etablierten. Die Amsel (*Turdus merula*) gilt hierbei als Modellorganismus, der auch Gegenstand intensiver Forschung ist (Abb. 3, Partecke & Gwinner 2007, Evans et al. 2009). All diesen Erfolgsgeschichten stehen leider mindestens ebenso viele Negativbeispiele gegenüber. Ein für die Holarktis charakteristisches Beispiel betrifft die Prärien Nordamerikas, wo durch die Ausrottung des Amerikanischen Bisons (*Bison bison*), Brände und die Etablierung einer immer intensiveren Landwirtschaft ein Großteil der präriespezifischen Vogelgemeinschaft erhebliche Einbußen hinnehmen musste (Houston & Schmutz 1999). Als Beispiele seien hier Prärielaufer (*Bartramia longicauda*), Bairdammer (*Am-*

modramus bairdii) oder Louisianawürger (*Lanius ludovicianus*) zu nennen (Abb. 4). Durch die menschliche Besiedelung der Prärie kam es zur Anpflanzung von Gehölzen und Wäldern, welche zu einer Ausbreitung von Waldvogelarten in die ursprünglich waldfreien Habitate führte und die bei einigen Arten noch bis heute andauert. Mittlerweile sind diese Arten dort so selbstverständlich und zahlreich verbreitet, dass es nur schwer vorstellbar ist, dass diese vor nicht einmal 200 Jahren noch nicht heimisch waren (Houston 1986, Robbins 1985).

Augenscheinlich komplizierter scheint die Situation in Mitteleuropa zu sein. Hier verschwanden vielerorts die ursprünglichen wärmeliebenden Offenlandarten, die mindestens bis ins 19. Jahrhundert, oft aber auch bis zur Mitte des 20. Jahrhunderts weit verbreitet waren (Schulze-Hagen 2004). Für zahlreiche Arten wie Wiedehopf (*Upupa epops*), aber auch Rotkopf- (*Lanius senator*) und Schwarzstirnwürger (*Lanius minor*) werden als Ursachen der Arealregression sowohl Habitatveränderungen als auch klimatische Gründe wie erhöhte Niederschläge zur Brutzeit oder allgemein die zunehmende Atlantisierung des Klimas angenommen (z. B. Mildenerger 1984, Ristow 1966). Zeiten hoher Bestände etwa zur Mitte des 20. Jahrhunderts korrelieren jedoch nicht nur mit trocken-warmen klimatischen Bedingungen, sondern gleichzeitig mit Landnutzungsformen, die zu nährstoffarmen Bedingungen führten

(vgl. Gatter 2000), so dass eine Trennung von Klima- und Habitatparametern in erklärenden Modellen äußerst schwierig ist. Zudem können mikroklimatische Gegebenheiten durch großräumige Prädiktorvariablen nur unzureichend wiedergegeben werden. Klimatischenmodelle waren beispielsweise nicht in der Lage, den Bestandsrückgang des Neuntöters (*Lanius collurio*) in Großbritannien erfolgreich zu beschreiben – im Gegenteil, es wurde sogar eine Ausbreitung vorhergesagt, sicher, weil die dazu verwendeten Modelle weitere Faktoren wie die Habitatverfügbarkeit, Änderungen im Winterquartier o.a. unbekannte Faktoren nicht berücksichtigten (Abb. 5, Araújo & Rahbek 2006).

Nahrungsverfügbarkeit

Neben der Schaffung neuer und dem Wegfallen bestehender Habitate durch den Menschen ist ein weiterer wesentlicher anthropogener Einflussfaktor die Verfügbarkeit von Nahrung und Wasser, obwohl diese natürlich eng mit der Habitatausstattung eines Raumes zusammenhängt. Eine der direktesten Formen, Einfluss auf die Nahrungsverfügbarkeit zu nehmen, ist die Zufütterung in Gärten und Parks. Dies beeinflusst vor allem die Winterverbreitung vieler v. a. granivorer Arten, welche besonders am nördlichen Arealrand fast gänzlich von anthropogenen Nahrungsquellen abhängen können. Beispiele sind in Europa Goldammer (*Emberiza citrinella*) und Grünfink (*Charduelis chloris*) oder



Abb. 4: Der Louisianawürger ist einer der Verlierer der umfangreichen Umwandlung der nordamerikanischen Prärie in intensive Landwirtschaftsflächen. Seine Verbreitung ging hier stark zurück. Foto: J. O. Engler



Abb. 5: Neuntöter sind als Brutvögel in Großbritannien praktisch ausgestorben, Verbreitungsgebietsmodelle basierend auf klimatischen Parametern hatten dagegen eher eine Ausbreitung prognostiziert. Foto: J. O. Engler



Abb. 6: Die nördliche Verbreitungsgrenze der Indianermeise wird stark durch menschliche Zufütterung bestimmt.
Foto: J. O. Engler



Abb. 7: Durch Zufütterung stehen vielen nordamerikanischen Vögeln wie diesem Rotflügelstärbling jeden Winter bis zu einem halben Kilo zusätzliche Nahrung pro Individuum zur Verfügung.
Foto: J. O. Engler

in Nordamerika Rotkardinal (*Cardinalis cardinalis*) oder die Indianermeise (*Baeolophus bicolor*) (Abb. 6, Hildén & Koskimies 1969, Orell 1989, Robbins 1985). Basierend auf einer Hochrechnung für die USA aus den 1980er Jahren stehen bei einer Milliarde Vögel und Ausgaben von 500 Mio. US\$ für Vogelfutter jedem Individuum pro Jahr ein halbes Kilo Futter zur Verfügung (Klinger 1982). Neben Purpurgrackeln (*Quiscalus quiscula*), Rotflügelstärblingen (*Agelaius phoeniceus*) (Abb. 7) oder Singammern (*Melospiza melodia*) profitieren vor allem Hausgimpel (*Carpodacus mexicanus*) von der Zufütterung. Diese Art galt bis Mitte des zwanzigsten Jahrhunderts als sehr wärmegebunden und war nur im Südwesten der USA verbreitet. Seither hat sich der Hausgimpel von dort, und von dem Gebiet um New York heraus, wo die Art eingebürgert wurde, über fast die gesamten Vereinigten Staaten ausgebreitet. In diesem Teilareal ist der Hausgimpel stark synanthrop und im Winter fast gänzlich auf die Zufütterung des Menschen angewiesen (Brown & Brown 1988, Newton 2003). In Europa sind die veränderten Überwinterungsgewohnheiten von Mönchsgrasmücken (*Sylvia atricapilla*), die mittlerweile aus Süddeutschland auf die Britischen Inseln ziehen, wo sie von der intensiven Winterfütterung profitieren, bereits ein Lehrbuchbeispiel (Berthold 2007). Auch das Zugverhalten des Kranichs (*Grus grus*) wird von anthropogenen Nahrungsquellen aus der Landwirtschaft beeinflusst (z. B. Alonso et al. 1994). Als weiteres Beispiel zeigen Saatkrähen (*Corvus frugilegus*) eine enge Bindung sowohl an anthropogene Nahrungsquellen wie etwa Müllhalden als auch eine starke Synanthropie für die Nachtquartiere im nördlichen Winterareal (Abb. 8,

Stork 2014). Die Beispiele zeigen, wie sich physiologische Limitierungen, welche maßgeblich durch das Klima vorgegeben werden, durch eine anthropogene Versorgung mit Ressourcen erweitern lassen. Eine eindrucksvolle Arealodynamik lässt sich auch bei Silbermöwen (*Larus argentatus*) beobachten, wenn etwa durch eine geänderte Gesetzeslage Müllhalden versiegelt werden und sich die Nahrungsverfügbarkeit in der Folge großräumig verschlechtert (Markones & Guse 2007).



Abb. 8: Saatkrähen profitieren während des Winters durch zusätzliche Nahrungsquellen und klimatisch günstige Nachtquartiere in Städten stark vom Menschen.
Foto: J. O. Engler



Abb. 9: In Europa ist die Hauptursache für den katastrophalen Einbruch der Bestände von Feldvögeln wie dem Rebhuhn *Perdix perdix* die mit der modernen Landwirtschaft einhergehende veränderte Landnutzung. Foto: D. Stiels

Der viel diskutierte Bestandsrückgang der Feldvögel (z. B. Deutsche Ornithologen-Gesellschaft & Dachverband Deutscher Avifaunisten 2011, AG Feldvögel der NWO 2014) wird auch auf eine Abnahme der Nahrungsverfügbarkeit zurückgeführt, insbesondere Arthropoden im Sommerhalbjahr und Sämereien im Winterhalbjahr – eine Folge u.a. des verstärkten Einsatzes von Agrochemikalien und veränderten Nutzungsformen (Abb. 9, z. B. Newton 2004). Der Einsatz effizienter Erntemaschinen reduziert dabei direkt die Nahrungsverfügbarkeit für Körnerfresser (Marchant et al. 1990, Tucker & Heath 1994, Newton 1998). Im Fall der Feldvögel können sogar Veränderungen, die vielfach als Maßnahmen gegen den Klimawandel angesehen werden, Bestandsrückgänge und damit einhergehende Arealregressionen verstärken (vgl. Flade 2012 für die Folgen des Energiepflanzenanbaus). Der Einfluss von Klimafaktoren auf einzelne Feldvogelarten bleibt jedoch umstritten (für den Kiebitz vgl. Schuster 2014). Auch europaweite Prognosen für zahlreiche Arten verschiedener Habitate zeigen ein differenzierteres Bild für den Anbau bestimmter Bioenergiepflanzen; so ist das Ausmaß der Folgen des Klimawandels auf die Areal einzelner Arten größer als der des Landnutzungswandels, letzterer betrifft jedoch mehr Arten (Meller et al. 2015).

Biotische Interaktionen

Einen weiteren wichtigen Einflussfaktor auf die Arealodynamik stellen biotische Interaktionen dar. Diese sind durchaus sehr vielfältig und nicht immer strikt von anderen Einflussgrößen trennbar. So können Änderungen in der Nahrungsverfügbarkeit durchaus als bi-

otische Interaktion mit uns Menschen betrachtet werden. Hier soll jedoch auf weitere biotische Wechselbeziehungen eingegangen werden, wie etwa Prädation, Parasitismus sowie direkte Interaktionen mit nahe verwandten Arten.

Wie sehr Prädation die Verbreitungsgebiete von Arten beeinflussen kann, sieht man v.a., wenn neue Prädatoren eingebürgert werden. So zeigt sich der negative Einfluss von Prädatoren etwa bei einer Vielzahl von Arten auf Inseln, auf denen es zu einer Einbürgerung von Ratten kam. Aber auch natürliche Systeme sind hinreichend gut erforscht. So kommen Rotfußstörpel (*Sula sula*) auf Galapagos nur auf Inseln vor, auf denen es keine Galapagosbussarde (*Buteo galapagoensis*) gibt. Diese ernähren sich zwar primär von Reptilien, verschmähen aber auch keine Nestlinge von Tölpeln. Unter natürlichen Bedingungen sind diese Systeme allerdings schon seit sehr langer Zeit in einem gewissen Gleichgewicht, so dass sich die Rolle von Prädation auf die Arealodynamik von Vögeln nur schwer gegen Änderungen der Landschaft oder des Klimas quantifizieren lässt.

Ebenso verhält es sich bei Parasiten als areallimitierende Größe. Auch hier sind endemische Inselarten ein Paradebeispiel für die negativen Auswirkungen von Parasitismus. Und auch hier sind es die Menschen, die eingeschleppte Vektoren mitbrachten. Die Vogel malaria ist ein sehr weit verbreiteter Vektor, der in vielen Teilen der Welt Vögel infiziert. Auf Hawaii gab es diesen Erreger jedoch nicht und somit fehlte den endemischen Arten die nötige Immunkompetenz. Als dieser Keim zusammen mit seinem Vektor, der Mücke (*Culex quinquefasciatus*) dann mit westlichen Siedlern um 1826 eingeschleppt wurde, breitete sich dieser schnell über die Inselwelt aus und befahl viele der endemischen Arten, allen voran die Kleidervögel (Drepanididae). Ein Großteil dieser Arten starb in der Folge aus. Dies betraf sämtliche Arten, die unterhalb einer Höhe von 1.200 Metern ü. N.N. vorkamen. Da der Moskito eine klimatisch bedingte natürliche Höhenverbreitung von 1.200–1.500 Metern nicht überschreiten kann, sind die verbleibenden Arten, die in dieser Höhenstufe oder oberhalb davon vorkommen, noch sicher. Durch die derzeitige Klimaerwärmung ist es allerdings sehr wahrscheinlich, dass sich diese Arealgrenze weiter nach oben verschiebt und mangels höherer Berge ein entsprechendes Ausweichen für viele der verbliebenen Kleidervögel kaum mehr möglich ist. Das Beispiel illustriert sehr deutlich den Einfluss von Parasiten auf die Verbreitung, andererseits auch die komplexe Wechselwirkung mit Umweltvariablen, die eine eindeutige monokausale Zuordnung unmöglich machen.

Auch bei Brutparasitierenden Vogelarten wie Witwen (Viduidae) ist das Vorhandensein ihrer Wirte – afrikanische Prachtfinken – entsprechend wichtig (Schidlo et al. 2011). Auch zahlreiche Brutparasitische Kuckucksarten inklusive des europäischen Kuckucks (*Cuculus*

canorus) mit seiner komplexen Brutbiologie unterstreichen beispielhaft die Bedeutung biotischer Interaktionen und die Schwierigkeiten, diese in unser Verständnis von Verbreitungsgebieten und Bestandsveränderungen zu integrieren. Das Beispiel des Kuckucks verdeutlicht außerdem besonders drastisch, dass veränderte Klimabedingungen möglichst in Bezug zu weiteren ökologischen Faktoren gesetzt werden sollten, um Folgen soweit wie möglich abschätzen zu können (Saino et al. 2009).

Einsichtig ist die Bedeutung biotischer Interaktionen natürlich auch für die Arten, die für ihre Brutplätze auf die Höhlenbauaktivität von Spechten angewiesen sind. Heikkinen et al. (2007) konnten Verbreitungsgebietsmodelle für höhlenbrütende Eulen deutlich verbessern, indem sie die Verbreitung der Spechte als Faktor mitberücksichtigten.

Erreichbarkeit und geographische Barrieren

Seit Wallace wissen wir, dass neben biotischen Interaktionen und Klima- und Habitatparametern auch rezente oder ehemalige geographische Barrieren die Verbreitung von Organismen bestimmen können. Dies erschwert Artverbreitungsmodellierungen, die notwendigerweise in einem a priori zu definierenden Raum „trainiert“ werden. Als Standard gilt dabei, dass nur Gebiete betrachtet werden sollten, die von der Art auch tatsächlich erreicht werden können (Phillips et al. 2009). Dies könnte je nach Fragestellung z. B. für eine endemische Vogelart Madagaskars die gesamte Insel sein. Abgrenzungen innerhalb ganzer Kontinente zu ziehen, ist dagegen schwieriger. Wählt man diese Gebiete zu groß, kann dies zu statistisch hohen Gütewerten in den Modellen führen, die jedoch biologisch betrachtet wenig aussagekräftig sind (Lobo et al. 2008, Jiménez-Valverde 2012). Optimalerweise werden möglichst viele Kenntnisse über die Biologie einer Art in die Analyse und Interpretation mit einbezogen. So könnte das Fehlen erreichbarer wintermilder Gebiete eine Erklärung für das Fehlen des Zitronenzeisigs (*Carduelis citrinella*) in Teilen osteuropäischer Gebirge sein (vgl. Engler et al. 2014). Werden nur Teile des Verbreitungsgebietes betrachtet, kann dies ebenfalls zu Fehlinterpretationen führen (Barbet-Massin et al. 2010). Dies ist vor allem bei Modellierungen auf recht kleinräumigem Niveau, wie sie z. B. bei Atlaswerken auf Länderebene angewendet werden, immanent – allerdings insbesondere dann, wenn daraus Vorhersagen für die Zukunft oder für andere Räume abgeleitet werden. So würden Klimatoleranzen für südeuropäische Arten unterschätzt, würde man deren nordafrikanisches Verbreitungsgebiet unberücksichtigt lassen (Barbet-Massin et al. 2010), und gleiches gilt für mitteleuropäische Arten ohne Berücksichtigung deren aktueller Vorkommen im wärmeren Südeuropa. Die Folge ist, dass unter Klimawandelszenarien von einem Verschwinden der Arten ausgegangen wird, obwohl dies bei Berücksichtigung aller Daten viel weniger wahrscheinlich erscheinen würde. Eine Mög-

lichkeit, mit diesem Problem umzugehen, ist die Bestimmung der Areale, deren Klima oder Habitat sich jenseits der im Training des Modells verwendeten Bedingungen befinden. Sogenannte MESS-Karten („multivariate environmental similarity surface“) identifizieren Gebiete, in denen Modellextrapolationen zu einer erhöhten Unsicherheit führen und sollten daher bei weitreichenden Vorhersagen nicht fehlen (Elith et al 2010).

Nicht-heimische Arten

Nicht-heimische Arten stellen eine besondere Herausforderung für die Analyse von Verbreitungen dar, obwohl viele konzeptionelle Probleme grundsätzlich auch bei heimischen Arten auftreten können. Hier sind geographische Barrieren durch den Menschen durchbrochen und ggf. noch schwieriger abzugrenzen als bei heimischen Arten. Oft handelt es sich um sich ausbreitende Populationen, die nicht im Gleichgewicht mit der Umgebung stehen (vgl. Elith et al. 2010). Gleichzeitig haben Modellieransätze hier einen besonderen fachlichen Reiz, erlauben sie doch die Identifikation von potenziellen Risikogebieten für eine Invasion (Peterson & Viglajs 2001). Strubbe & Matthysen (2008) haben ein solches Modell beispielsweise für Halsbandsittiche (*Psittacula krameri*) in Nordbelgien verwendet und neben den Risikogebieten auch die entscheidenden Habitatparameter identifiziert. Wiederholt wurde diskutiert,



Abb. 10: Die potenzielle, tropische Gesamtverbreitung des Wellenastrilds kann mit Hilfe eines Modells, das auf Fundpunkten aus dem heimischen Verbreitungsgebiet basiert, recht gut vorhergesagt werden. Foto: D. Stiels

ob bei der Vorhersage von Risikogebieten das gesamte Verbreitungsgebiet in die Modellierung einbezogen werden sollte oder entweder nur das heimische Verbreitungsgebiet (Abb. 10) (Broennimann & Guisann 2008, Peterson & Viglais 2001, Stiels et al. 2011, Thuiller et al. 2005) oder nur nicht-heimische Areale (Bisrat et al. 2012). Eng verbunden damit ist die Frage, ob eine Invasion einer gebietsfremden Art mit einer Änderung der realisierten oder gar der fundamentalen Nische stattgefunden hat (Broennimann et al. 2007). Solch evolutive Veränderungen über korrelative Studien nachzuweisen, ist der auf der Identifikation von Risikogebieten aufbauende nächste Schritt, jedoch eben deshalb äußerst schwierig, weil die Bedeutung geographischer Barrieren (und biotischer Interaktionen, s.o.) nur schwierig in die Modellierung miteinbezogen werden kann. Aktuelle Studien deuten für zahlreiche Vogelarten auf eher konservative Nischen hin (Strubbe et al. 2013), doch besteht durchaus die Notwendigkeit einer artspezifischen Betrachtung (Stiels et al. 2015).

Endogene Prozesse

Abgesehen von diesen rein exogenen Prozessen, welche unmittelbar die Arealodynamik beeinflussen, bleibt die Frage, wie sich solche Prozesse intrinsisch auf die Art auswirken. So können sich arealdynamische Prozesse auch auf das genetische Erbe auswirken. Neben den klassischen allopatrischen Speziationen, die sich bei Vögeln zwischen Schwesternarten oftmals in den isolierten Glazialrefugien einer oder mehrerer Glazialzyklen in den vergangenen zwei Millionen Jahren abspielten (sogenannte pleistozäne Speziation; z. B. Mengel 1964, Hubbard 1973, Zink & Klicka 2006), mehren sich die Hinweise, dass es auch zu kurzfristigen Speziationen im Zuge der nacheiszeitlichen Arealexpansion gekommen sein kann. Als Beispiele wären hier die nearktischen Winter- (*Junco hyemalis* ssp.) und Rotrückenammern (*Junco phaeonotus* ssp.) (Abb. 11, Milá et al. 2007) oder die paläarktischen Schafstelzen (*Motacilla flava* ssp.) (Ödeen & Björklund 2003) zu nennen. Zugrunde liegende Einflussgrößen können dichteabhängige Prozesse wie z. B. „density blocking“ sein (s. Waters et al. 2013).

Aber auch rezente Arealodynamiken können erhebliche Veränderungen auf genetischer Ebene bewirken. So kann es entlang von expansiven Arealrändern, je nach Mobilität der Art, ganz unterschiedliche Effekte auf die genetische Diversität geben. Diese Effekte reichen dabei von einer genetischen Verarmung bei schwach mobilen Arten mit einer starken genetischen Differenzierung zwischen den Populationen durch Gründereffekte, bis hin zu einer Zunahme der genetischen Diversität, wenn die expansiven Individuen einer ansonsten eher sesshaften Art ein gänzlich anderes Bewegungsmuster aufweisen (z. B. wenn die Arealexpansion stark durch ansonsten seltenes Langstreckendispersal geprägt ist).

Die Arealexpansion des Orpheusspötters (*Hippolais polyglotta*) wurde diesbezüglich genetisch näher unter-



Abb. 11: Die nordamerikanische Winterammer ist ein Paradebeispiel für nacheiszeitliche Artbildung.

Foto: J. O. Engler

sucht (Secondi et al. 2006, Engler et al. 2013, Engler et al. 2015a). Hier zeigte sich, dass es bei dieser mobilen Vogelart zu keiner genetischen Verarmung entlang des expansiven Arealrandes kam. Allerdings gibt es im ersten Augenblick widersprüchlich wirkende Informationen zur Rolle von Hybridisierungen mit dem Gelbspötter (*Hippolais icterina*), dessen Areal in den durch den Orpheusspötter neu besiedelten Bereichen zurückweicht. Frühere Studien mit AFLP-Markern belegen eine starke asymmetrische Introgression (ein einseitiger Transfer genetischen Materials) entlang dieser sich bewegenden Kontaktzone vom Gelbspötter zum Orpheusspötters (Secondi et al. 2006). Mit neueren Untersuchungen basierend auf Mikrosatelliten-Markern konnte dies allerdings nicht nachgewiesen werden (Engler et al. 2015a). Berücksichtigt man jedoch die unterschiedliche Funktionsweise der verschiedenen Markersysteme, ergibt sich eine mögliche Erklärung: Hybridisierung ist selten, jedoch mit nachhaltiger adaptiver Wirkung (s.a. Engler et al. 2015b). Genetische Informationen basierend auf Mikrosatelliten sind weitestgehend neutral zu betrachten (d.h. eine gerichtete Selektion findet in diesen genetischen Bereichen kaum statt). Die Mikrosatelliten-Daten anhand der beprobten Vögel zeigen, dass direkte Hybriden durchaus selten entstehen und durch Rückkreuzungen mit den sich weiter ausbreitenden Orpheusspöttern genotypisch schnell vermischen (Engler et al. 2015b). Die zuvor eingesetzten AFLP-Marker sind dagegen nicht neutral zu betrachten und beinhalten auch codierende Bereiche des Genoms, welche einer aktiven Selektion unterliegen können. Die hohe Zahl sogenannter Fremddallele (d.h. Allele des

Gelbspötmers, welche bei Orpheusspötmers-Individuen gefunden wurden) im Bereich der Kontaktzone (Secondi et al. 2006) deuten darauf hin, dass bestimmte Gene zu einer positiven Fitness der expansiven Individuen beigetragen haben könnten. Um welche Gene es sich dabei handelt und welche Funktion diese übernehmen, ist dabei bislang unbekannt. Denkbar wäre beispielsweise eine Anpassung der Immunkompetenz gegen lokale Erreger wie bestimmter Formen der Vogelmalária, welche bei der Interaktion beider Arten ebenfalls eine Rolle zu spielen scheint (Rheullier et al. 2006). Das Beispiel zeigt, dass sich Arealveränderungen ebenfalls endogen äußern können und schlussendlich zum Erfolg oder Misserfolg einer Arealverschiebung beitragen können. Gemeinsam mit exogenen Umweltfaktoren oder biotischen Interaktionen können hierdurch komplexe öko-evolutive Dynamiken entstehen, die wir gerade erst beginnen zu verstehen (Hendry 2013, Thuiller et al. 2013). Diese Dynamiken drücken sich gerade in ihren Wechselbeziehungen aus und stellen somit einen Gegenentwurf zu der oftmals durchgeführten einseitigen Ursachenbenennung dar.

Perspektive

Die Faktenlage lässt keinen ernsthaften Zweifel daran, dass der anthropogene Klimawandel erhebliche Auswirkungen auf die Verbreitungen vieler Vogelarten weltweit hat und haben wird (vgl. Birdlife International & National Audobon Society 2015). Auch der Einfluss von Klimaveränderungen auf Bestandstrends europäischer Vögel ist mittlerweile durch zahlreiche Studien belegt (z. B. Gregory et al. 2009, Jiguet et al. 2010a, b). Vergleiche zwischen „nördlichen“ und „südlichen“ Arten untermauern ebenfalls den großen Einfluss des Klimas (vgl. Renwick et al. 2012, Virkkala & Lehikoinen 2014), doch werden hier auch zu füllende Kenntnislücken deutlich, denn diese Studien sind notwendigerweise bisher oft korrelativ (Virkkala et al. 2008). Die vielen dargestellten Beispiele zeigen aber auch, dass Klima nicht die alleinige Ursache darstellt, sondern zumindest bisher meist nur den groben Rahmen auf einer Makroskala vorgibt bzw. in Kombination mit weiteren Ursachen wirkt. Andere Effekte des globalen Wandels, wie Änderungen in der Habitat- und Ressourcenverfügbarkeit, spielen oft eine wesentlich wichtigere Rolle (Steffen et al. 2015a,b) und können sogar dazu führen, dass klimatisch bedingte Arealgrenzen durchbrochen und anthropogen erweitert werden. Auch wenn in diesem Artikel eine ganze Reihe von Positivbeispielen präsentiert wurde: Die stetig wachsende Zahl bedrohter Vogelarten zeigt, dass die kumulativen Effekte langfristig zu einem Einbruch der Vogeldiversität führen werden. Eine synergistische Betrachtungsweise von Veränderungen des Klimas, der Habitate und der zukünftigen ökologischen und ökonomischen Ausrichtung von Politik und Gesellschaft ist dringend erforderlich, um

effizienteres Handeln und nachhaltiges Planen zu ermöglichen. Bisher gibt es jedoch vergleichsweise wenige Studien, die explizit klimatische wie nicht-klimatische Ursachen für Verbreitungsveränderungen und Bestandstrends untersuchen (z. B. Eglington & Pearce-Higgins 2012, Haché et al. 2016, Howard et al. 2015, Jiguet et al. 2010a, b, Jørgensen et al. 2015, Meller et al. 2015, Virkkala 2016) oder erfolgreich kombinierte Ansätze für Arealanalysen nutzen (z. B. Brambilla 2015). Die Entwicklung und Anwendung von Vorhersagemodellen wird und muss sich ebenfalls diesen Herausforderungen stellen, um eine effiziente Bewertung dieser Einflüsse auf die zukünftige Biodiversität zu ermöglichen. Prädiktive Verbreitungsmodelle, die rein auf klimatischen Parametern beruhen, mögen zwar geeignet sein, um Nischenevolution auf einer phylogenetischen Skalenebene zu quantifizieren, sie sind jedoch alleinig meist unzureichend, um die schnelllebigen und kleinräumigen Effekte auf Habitatebene adäquat abzubilden. Bei einer simplen Vermischung bioklimatischer Informationen mit weiteren Umweltdaten, wie topographischen Prädiktoren oder Landnutzungsparametern, welche ggf. eine Stasis in diesen Konditionen annimmt, besteht jedoch die Gefahr, dass Arealveränderungen durch eine Verschiebung des sich wandelnden Klimas überschätzt werden (Austin 2002, s. Stanton et al. 2012). Arealverkleinerungen können aber auch unterschätzt werden, wenn Landschafts- bzw. Vegetationsveränderungen durch den Klimawandel zeitverzögert ablaufen und es zu einer Diskrepanz zwischen Klima und Habitaten für die betroffenen Vogelarten kommt (Stralberg et al. 2015). Somit sind zuverlässige Prognosen für die Zukunft nur in einem erweiterten Verständnis dieser Wirkungsfaktoren auf die jeweilige Vogelart zu erreichen. Aktuelle Aufgabe ist es daher, all diese Faktoren in einer synergistischen Betrachtungsweise zum globalen Wandel in solche Modelle oder deren nächste Generation zu implementieren.

Dank

Wir danken Bernd Leisler für die Motivation zu diesem Artikel und seine Geduld bis zur Fertigstellung des Manuskripts. Kathrin Schidelko, Wolfgang Fiedler und Ulrich Köppen danken wir für wertvolle Hinweise zum Manuskript.

Glossar

AFLP

AFLP (*amplified fragment length polymorphism*) ist eine molekulare Technik, bei der zwei spezifische Schneidenzyme verwendet werden, um die DNA in zahlreiche Teilabschnitte zu zertrennen. Es entstehen Unterschiede in der Länge der DNA-Fragmente zwischen verschiedenen Individuen, die dementsprechend auf einem Elektrophoresegel unterschiedlich weit wandern. Mit dieser Art genetischen Fingerabdrucks können Indivi-

duen unterschieden werden und Verwandtschaftsverhältnisse untersucht werden. Im Vergleich zur Mikrosatellitenanalyse ist die Methode oft preiswerter und findet wie diese auch bei populationsbiologischen Studien Anwendung. Da die Schneideenzyme alle Abschnitte der DNA betreffen, werden auch proteincodierende Sequenzen („Gene“) zerschnitten, es sind also auch DNA-Bereiche betroffen, die dem Selektionsdruck unterworfen sind.

Allopatrische Speziation

Artbildung durch räumliche Trennung, bei der eine Ausgangspopulation in zwei (oder mehr) Populationen getrennt wird. Diese Trennung erfolgt in der Regel durch äußere Einflüsse (Vikarianzereignisse). Die räumlich getrennten Populationen entwickeln sich, ohne im (erwähnenswerten) Genaustausch zu stehen, durch unterschiedliche Zufallsprozesse und/oder unterschiedliche Selektionsdrücke zu unterschiedlichen Arten. Bei peripatrischer Speziation ist eine Population deutlich kleiner als die andere.

Bioklimatische Variablen

„Bioclim-Daten“ sind Klimadaten, die als Prädiktorvariablen in der Verbreitungsgebietsmodellierung oft zum Einsatz kommen. Sie stehen in verschiedenen Auflösungen (ab 30 Bogensekunden) als nahezu globales Rasterdatenset zur Verfügung. Standardmäßig sind 19 Klimavariablen verfügbar, die aus Monatsmittelwerten berechnet wurden. Beispiele sind die Jahresmitteltemperatur oder der Jahresniederschlag. Da die Daten flächendeckend für fast alle Landflächen zur Verfügung stehen, wurde das Klima zwischen Klimastationen interpoliert. Basierend auf unterschiedlichen Klimamodellen und verschiedenen Szenarien stehen auch Daten für die Vergangenheit (z. B. das letzte glaziale Maximum) oder für mögliches zukünftiges Klima zur Verfügung.

High-density Blocking und dichteabhängige Prozesse
Dichteabhängige Prozesse haben einen wichtigen Einfluss auf die Strukturierung der Biodiversität (Definitionen nach Waters et al. 2013). Zu diesen Prozessen gehören kompetitiver Ausschluss (*competitive exclusion*), Gensurfen (*gene surfing*) und Blockierung bei hoher Dichte (*high-density blocking*). Ersterer besagt, dass zwei oder mehr ökologisch ähnliche Linien aufgrund von Konkurrenz nicht koexistieren können. Unter Gensurfen versteht man den Prozess, bei dem ansonsten seltene Allele an der Arealfront einer sich ausbreitenden Population besonders häufig auftreten können. Unter „high-density blocking“ können sich dispergierende Individuen, die in einem bereits kolonisierten Gebiet ankommen, nicht etablieren und reproduzieren. Alle drei Prozesse können eng miteinander verknüpft sein.

Dispersal

Im strengen Sinn ist Dispersal die endogen gesteuerte aktive Ansiedlungsstreuung (Dismigration) einer Vogelart (Bairlein 1996). Ausgehend von der Verwendung im angelsächsischen Sprachraum gebrauchen wir den Begriff jedoch unabhängig davon, ob der Prozess endogen oder exogen gesteuert ist oder von Alt- oder Jungvögeln durchgeführt wird. Auch passive Ortswechsel (z. B. durch Windverfrachtung) schließen wir hier ein. Durch seltene Dispersalereignisse können Barrieren überwunden werden und dadurch isolierte Populationen entstehen, die sich in unterschiedliche Arten weiterentwickeln. Alle endemischen Taxa ozeanischer Inseln (Inseln, die niemals Festlandkontakt hatten) sind natürlich so entstanden, aber auch Artbildungsprozesse auf dem Festland (Smith et al. 2014) bzw. zwischen Inseln oder sogar zurück zum Festland (Filardi & Moyle 2005) können auf Dispersalereignisse zurückgehen. Auch „peripatrische Artbildung“ (s.o.) kann durch Dispersalprozesse verursacht werden.

MESS-Karte

Bei Verbreitungsgebietsmodellierungen ist es oft wünschenswert, das Modell auf andere Gebiete und evtl. auch andere Zeiten zu übertragen, z. B. wenn die zukünftige Verbreitung einer Art modelliert werden soll. In anderen Regionen oder zu anderen Zeiten können jedoch Bedingungen herrschen, wie sie augenblicklich im Trainingsgebiet des Modells gar nicht existieren. In diesen Fällen ist es notwendig zu wissen, wie der gewählte Algorithmus sich verhält und die Ergebnisse entsprechend zu interpretieren. In jedem Fall sind Aussagen über das mögliche Vorkommen unter solch „neuen“ Bedingungen mit höherer Unsicherheit behaftet. Die entsprechenden Gebiete können mit MESS-Karten (MESS = *multivariate environmental similarity surface*) identifiziert werden.

Mikrosatelliten

Mikrosatelliten sind DNA-Abschnitte, die aus sich vielfach wiederholenden kurzen Basensequenzen bestehen (oft 1-4 Basenpaare) und im Genom oft wiederholt auftauchen. Da diese Abschnitte schnell evolvieren, unterscheidet sich zwischen (nicht eng verwandten) Individuen die Anzahl der Wiederholungen der Basensequenz. Die Länge lässt sich durch Gelelektrophorese bestimmen. Nutzt man mehrere Mikrosatelliten, lassen sich Individuen voneinander unterscheiden und die Methode wird vielfach für populationsbiologische Studien genutzt. Auch in der Kriminalistik oder für Verwandtschaftsanalysen („Vaterschaftstests“) findet diese Technik mittlerweile standardmäßig Anwendung. Im Gegensatz zu AFLP-Markern geht man in der Regel davon aus, dass Mikrosatelliten keinem (starken) Selektionsdruck unterliegen und daher als neutrale Marker betrachtet werden können. Die Nutzung von Mikrosatelliten erfordert

eine vorangehende Etablierung, bei der die an den Marker angrenzenden DNA-Abschnitte identifiziert werden müssen und ist daher etwas teurer als die Nutzung von AFLP-Markern.

Modellgüte

Erstellt man Verbreitungsgebietsmodelle, ist es hilfreich, die Qualität des Modells abzuschätzen. Verschiedene Parameter bieten sich dazu an. Häufige Beispiele sind AUC (*area under the receiver operating curve*) oder TSS (*true skill statistics*). In den letzten Jahren wurde aber auch Kritik an diesen statistischen Maßen geäußert. Bei der Interpretation eines Modells sollten darüber hinaus also nach Möglichkeit weitere Informationen hinzugezogen werden.

Sympatrische Speziation

Artbildung bei überlappenden Verbreitungsgebieten. Im Gegensatz zur allopatrischen Speziation werden die Verbreitungsgebiete einer Ausgangspopulation nicht räumlich getrennt. Dennoch kann es zu einer Unterbrechung des Genflusses kommen. Als bekanntes Beispiel gelten Veränderungen des Chromosomensatzes bei Pflanzen. Bei Vögeln gibt es vergleichsweise wenige Hinweise auf sympatrische Artbildung, doch werden beispielsweise Wirtswechsel bei Brutparasitischen Witwen (*Viduidae*) (Sorenson et al. 2003) und einige atlantische Wellenläufer (*Oceanodroma* sp.) mit zeitlich getrennten Brutzeiten als mögliche Beispiele diskutiert (Monteiro & Furness 1998, Friesen et al. 2007). Inwieweit Artbildung auch unter Aufrechterhaltung eines gewissen Genflusses stattfindet, ist grundsätzlich Gegenstand intensiver Diskussionen. Artbildung entlang ökologischer Gradienten steht dabei im Mittelpunkt. Bei einer solchen parapatrischen Speziation gibt es keine nennenswerte Überlappung der Verbreitungsgebiete, unterschiedliche Populationen grenzen jedoch unmittelbar aneinander.

Synanthropie/synanthrop

Als Synanthropie betrachtet man die Anpassung von Organismen an den menschlichen Siedlungsbereich. Synanthrope Vogelarten leben dementsprechend im unmittelbaren menschlichen Umfeld und finden dort optimale Bedingungen vor. Mauersegler (*Apus apus*), Haussperlinge (*Passer domesticus*) und Straßentauben (*Columba livia* f. *domestica*) sind typische Beispiele.

Vikarianz

Als Vikarianz bezeichnet man die räumliche Trennung zwischen Populationen. Die Isolation ist dabei in der Regel so stark, dass kein Genaustausch mehr stattfindet. Vikarianzereignisse gehen dabei auf äußere Einflüsse vor allem geologischer Natur zurück. Dazu gehören die Entstehung von Gebirgen, Vergletscherungen und anderen Barrieren, die zu einer räumlichen Trennung von Populationen führen.

Literatur

- Alonso JC, Alonso JA, & Bautista LM 1994: Carrying capacity of staging areas and facultative migration extension in common cranes. *J. Appl. Ecol.* 31: 212–222.
- AG Feldvögel der NWO 2014: Feldvögel in Nordrhein-Westfalen – Situation, Gefährdung und notwendige Schutzmaßnahmen. Positionspapier der Nordrhein-Westfälischen Ornithologengesellschaft (NWO). http://www.nw-ornithologen.de/downloads/NWO_2014_Feldvoegel_in_NRW.pdf
- Araújo MB & Guisan A 2006: Five (or so) challenges for species distribution modeling. *J. Biogeogr.* 33: 1677–1688.
- Araújo MB & Rahbek C 2006: How does climate change affect biodiversity. *Science* 313: 1396–1397.
- Austin MP 2002: Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. *Ecol. Mod.* 157: 101–118.
- Bairlein F 1996: Ökologie der Vögel. Gustav Fischer, Stuttgart, Jena, Lübeck, Ulm.
- Barbet-Massin M, Thuiller W & Jiguet F 2010: How much do we overestimate future local extinction rates when restricting the range of occurrence data in climate suitability models? *Ecography* 33: 878–886.
- Beddall BG 1963: Range expansion of the cardinal and other birds in the northeastern States. *Wilson Bull.* 75: 140–158.
- Bellard C, Bertelsmeier C, Leadley P, Thuiller W & Courchamp F 2012: Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecol. Lett.* 15: 365–377.
- Berthold P 2007: Vogelzug. 5. Auflage. Wissenschaftliche Buchgesellschaft, Darmstadt.
- Birdlife International & National Audobon Society 2015: The Messengers: What birds tell us about threats from climate change and solutions for nature and people. Cambridge, UK and New York, USA, Birdlife International & National Audobon Society, verfügbar unter <http://climatechange.birdlife.org/>
- Bisrat SA, White MA, Beard KH & Cutler DR 2012: Predicting the distribution potential of an invasive frog using remotely sensed data in Hawaii. *Divers. Distrib.* 18: 648–660.
- Böhning-Gaese K & Lemoine N 2004: Importance of climate change for the ranges, communities and conservation of birds. *Adv. Ecol. Res.* 35: 211–236.
- Böhning-Gaese K 2011: Klimawandel, Biodiversität und Ökosystem-Dienstleistungen. *Vogelwarte* 49: 230.
- Box E 1981: Macroclimate and Plant Forms: An Introduction to Predictive Modelling in Phytogeography. The Hague: Dr. W. Junk.
- Brambilla M 2015: Landscape traits can contribute to range limit equilibrium: habitat constraints refine potential range of an edge population of Black-headed Bunting *Emberiza melanocephala*. *Bird Study* 62: 132–136.
- Broennimann O & Guisan A 2008: Predicting current and future biological invasions: both native and invaded ranges matter. *Biol. Lett.* 4: 585–589.
- Broennimann, O, Treier, UA, Müller-Schärer H, Thuiller W, Peterson AT & Guisan A 2007: Evidence of climatic niche shift during biological invasion. *Ecol. Lett.* 10: 701–709.
- Brook BW, Sodhi NS & Bradshaw CJA 2008: Synergies among extinction drivers under global change. *Trends Ecol. Evol.* 23: 453–460.
- Brown MB & Brown CR 1988: Access to winter food resources by bright- versus dull-colored house finches. *Condor* 90: 729–731.

- Burton JF 1995: Birds and climate change. Christopher Helm, London.
- Cardinale BJ, Duffy JE, Gonzalez A, Hooper DU, Perrings C, Venail P, Narwani A, Mace GM, Tilman D, Wardle, DA, Kinzig AP, Loreau M, Grace JB, Larigauderie, Srivastava DS & Naeem 2012: Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486: 59–67.
- Chase JM & Leibold MA 2003: *Ecological Niches: Linking Classical and Contemporary Approaches*. Chicago University Press.
- Dahl F 1921: *Grundlagen einer ökologischen Tiergeographie*. Gustav Fischer, Jena.
- Deutsche Ornithologen Gesellschaft & Dachverband Deutscher Avifaunisten 2011: Positionspapier zur aktuellen Bestandssituation der Vögel der Agrarlandschaft. http://www.do-g.de/fileadmin/do-g_dokumente/Positionspapier_Agrarv%C3%B6gel_DO-G_DDA_2011-10-03.pdf
- Devictor V, Swaay C van, Brereton T, Brotons L, Chamberlain D, Heliöla J, Herrando S, Julliard R, Kuussari M, Lindström A, Reif J, Roy DB, Schweiger O, Settele J, Stefanescu C, Van Strien A, Van Turnhoutsheset C, Vermouzek Z, WallisDeVries M, Wynhoff I & Jiguet F 2012: Differences in the climatic debts of birds and butterflies at a continental scale. *Nature Climate Change* 2: 121–124.
- Donald P & Fuller R 1998: Ornithological atlas data: a review of uses and limitations. *Bird Study* 45: 129–145.
- Eglinton SM & Pearce-Higgins JW 2012: Disentangling the relative importance of changes in climate and land-use intensity in driving recent bird population trends. *PLoS One* 7: e30407.
- Elith J, Graham CH, Anderson RP, Dudík M, Ferrier S, Guisan A, Hijmans RJ, Huettmann F, Leathwick JR, Lehmann A, Li J, Lohmann LG, Loiselle BA, Manion G, Moritz C, Nakamura M, Nakazawa Y, Overton JM, Peterson AT, Phillips SJ, Richardson K, Scachetti-Pereira R, Schapire RE, Soberón J, Williams S, Wisz MS & Zimmermann NE 2006: Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29: 129–151.
- Elith J & Leathwick JR 2009: Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time. *Annu. Rev. Ecol. Evol. S.* 40: 677–697.
- Elith J, Kearney M & Phillips S 2010. The art of modelling range-shifting species. *Methods Ecol. Evol.* 1: 330–342.
- Engler JO, Roderus D, Elle O, Hochkirch A 2013: Zeitlicher Vergleich der genetischen Struktur von Arealrandpopulationen beim expansiven Orpheusspötter *Hippolais polyglotta*. *Vogelwarte* 51: 179–184.
- Engler JO, Rödder D, Stiels D & Förtschler M 2014: Suitable, reachable but not colonised: seasonal niche duality in an endemic mountainous songbird. *J. Ornithol.* 155: 657–669.
- Engler JO, Secondi J, Dawson DA, Elle O, Hochkirch A 2015a: Range expansion and retraction along a moving contact zone has no effect on the genetic diversity of two passerine birds. *Ecography* doi:10.1111/ecog.01520.
- Engler JO, Twietmeyer S, Secondi J, Elle O, Hochkirch A 2015b: Analytical limits of hybrid identification using genetic markers: an empirical and simulation study in *Hippolais* warblers. *BioRxiv* doi:10.1101/026781.
- Evans KL, Gaston KJ, Frantz AC, Simeoni M, Sharp SP, McGowan A, Dawson DA, Walasz K, Partecke J, Burke T & Hatchwell BJ 2009: Independent colonization of multiple urban centres by a formerly forest specialist bird species. *Proc. R. Soc. B.* 276: 2403–2410.
- Filardi CE & Moyle RG 2005: Single origin of a pan-Pacific bird group and upstream-colonization of Australasia. *Nature* 438: 216–219.
- Flade M 2012: Von der Energiewende zum Biodiversitäts-Desaster – zur Lage des Vogelschutzes in Deutschland. *Vogelwelt* 133: 149–158.
- Franklin J 1995: Predictive vegetation mapping: geographic modeling of biospatial patterns in relation to environmental gradients. *Prog. Phys. Geogr.* 19: 474–499.
- Franklin J 2009: *Mapping species distributions: spatial interference and prediction*. Cambridge University Press.
- Friesen VL, Smith AL, Gómez-Díaz E, Bolton M, Furness RW, González-Solis & Monteiro LR 2007: Sympatric speciation by allochrony in a seabird. *P. Natl. Acad. Sci. USA*: 18589–18594.
- Gaston KJ 2003: *The structure and dynamics of geographic ranges*. Oxford University Press, Oxford.
- Gatter W 2000: *Vogelzug und Vogelbestände in Mitteleuropa*. Aula-Verlag, Wiebelsheim.
- Graham CH, Ferrier S, Huettmann F, Moritz C & Peterson AT 2004: New developments in museum-based informatics and applications in biodiversity analysis. *Trends Ecol. Evol.* 19: 497–503.
- Gregory RD, Willis SG, Jiguet F, Voříšek P, Klvaňová A, van Strien A, Huntley B, Collingham YC, Couvet D, Green RE 2009: An Indicator of the Impact of Climatic Change on European Bird Populations. *PLoS One* 4: e4678.
- Griggs RF 1914: On the behavior of some species at the edges of their ranges. *B. Torrey. Bot. Club* 41: 1–25.
- Grinnell J 1917: The niche-relationships of the California thrasher. *Auk* 34: 427–433.
- Guisan A & Thuiller W 2005: Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecol. Lett.* 8: 993–1009.
- Guisan A & Zimmermann NE 2000: Predictive habitat distribution models in ecology. *J. Veg. Sci.* 11: 617–626.
- Haché S, Cameron R, Villard M-A, Bayne EM & MacLean DA 2016: Demographic response of a neotropical migrant songbird to forest management and climate change scenarios. *Forest Ecol. Manag.* 359: 309–320.
- Heikkinen RK, Luoto M, Virkkala R, Pearson RG, Körber J-H 2007: Biotic interactions improve prediction of boreal bird distributions at macro-scales. *Global Ecol. Biogeogr.* 16: 754–763.
- Hendry AP 2013: Key questions in the genetics and genomics of eco-evolutionary dynamics. *Heredity* 111: 456–466.
- Hesse R 1924: *Tiergeographie auf ökologischer Grundlage*. Gustav Fischer, Jena.
- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG & Jarvis A 2005: Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Int. J. Clim.* 25: 1965–1978.
- Hildén O & Koskimies J 1969: Effects of the severe winter of 1965/66 upon winter bird fauna in Finland. *Ornis Fennica* 46: 22–31.
- Hof C, Levinsky I, Araujo MB & Rahbek C 2011: Rethinking species' ability to cope with rapid climate change. *Glob. Change Biol* 17: 2987–2990.
- Houston CS 1986: Mourning Dove numbers explode on the Canadian prairies. *Amer. Birds* 40: 52–54.
- Houston CS & Schmutz JK 1999: Changes in bird populations on Canadian grasslands. *Stud. Avian Biol.-Ser.* 19: 87–94.
- Howard C, Stephens PA, Pearce-Higgins JW, Gregory RD & Willis SG 2015: The drivers of avian abundance: patterns

- in the relative importance of climate and land use. *Global Ecol. Biogeogr.* 24: 1249–1260.
- Hubbard JP 1973: Avian evolution in the aridlands of North America. *Living Bird* 12: 155–196.
- Huntley B, Green RE, Collingham YC & Willis SG 2007: A climatic atlas of European breeding birds. Lynx Edicions, Barcelona.
- Hutchinson AH 1918: Limiting factors in relation to specific ranges of tolerances of forest trees. *Bot. Gaz.* 96: 465–493.
- Hutchinson GE 1957: Concluding remarks. *Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol.* 22: 415–427.
- IPCC 2014: Summary for policymakers. In: *Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part A: Global and Sectoral Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.* Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- Järvinen O & Ulfstand S 1980: Species turnover of a continental bird fauna, northern Europe 1850–1970. *Oecologia* 46: 186–195.
- Jetz W, Wilcove DS & Dobson AP 2007: Projected impacts of climate and land-use change on the global diversity of birds. *PLoS Biol.* 5: e157.
- Jiguet F, Devictor V, Ottvall R, van Turnhout C, van der Jeugd H & Lindström A 2010a: Bird population trends are linearly affected by climate change along species thermal ranges. *Proc. R. Soc. B.* 277: 3601–3608.
- Jiguet F, Gregory RD, Devictor V, Green RE, Voříšek P, van Strien A & Couvet D 2010b: Population trends of European common birds are predicted by characteristics of their climatic niche. *Glob. Change Biol.* 16: 497–505.
- Jiménez-Valverde, A. 2012. Insights into the area under the receiver operating characteristic curve (AUC) as a discrimination measure in species distribution modelling. *Global Ecol. Biogeogr.* 21: 498–507.
- Johnson NK 1994: Pioneering and natural expansion of breeding distributions in western North American birds. *Stud. Avian Biol.-Ser.* 15: 27–44.
- Johnson NK & Jehl JR 1994: A century of change in western North America: an overview *Stud. Avian Biol.-Ser.* 15: 1–3.
- Jørgensen PS, Böhning-Gaese K, Thorup K, Tøttrup AP, Chylarecki P, Jiguet F, Lehikoinen A, Noble DG, Reif J, Schmid H, Turnhout C van, Burfield IJ, Foppen R, Voříšek P, Strien A van, Gregory RD, Rahbek C 2015: Continent-scale global change attribution in European birds – combining annual and decadal time scales. *Glob. Change Biol.* DOI: 10.1111/gcb.13097
- Klinger D 1982: 1980 fishing and hunting survey results told. *Fish Wildl. News:* 1–7.
- Kriticos DJ, Webber BL, Leriche A, Ota N, Macadam I, Bathols J, Scott JK 2012: CliMond: a global high-resolution historical and future scenario climate surfaces for bioclimatic modelling. *Methods Ecol. Evol.* 3: 53–64.
- La Sorte FA & Thompson III FR 2007: Poleward shifts in winter ranges of North American birds. *Ecology* 88: 1803–1812.
- Lobo JM, Jiménez-Valverde A. & Real R 2008: AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Global Ecol. Biogeogr.* 17: 145–151.
- Lehikoinen A, Jaatinen K, Vähätalo AV, Clausen P, Crowe O, Deceuninck B, Hearn R, Holt CA, Hornman M, Keller V, Nilsson L, Langendoes T, Tománková I, Wahl J & Fox AD 2013: Rapid climate driven shifts in wintering distributions of three common waterbird species. *Glob. Change Biol.* 19: 2071–2081.
- Loarie SR, Duffy PB, Hamilton H, Asner GP, Field CB, & Ackerly DD 2009: The velocity of climate change. *Nature* 462: 1052–1057.
- MacArthur RH 1958: Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests. *Ecology* 39: 599–619.
- Markones N & Guse N 2007: Räumlich-zeitliche Verteilung und Nahrungserwerbsstrategien von Silbermöwen *Larus argentatus* der westlichen Ostsee: Erkenntnisse einer Ringfundanalyse. *Vogelwarte* 45: 1–13.
- Malcolm JR, Liu C, Neilson RP, Hansen L & Hannah L 2006: Global warming and extinctions of endemic species from biodiversity hotspots. *Conserv. Biol.* 20: 538–548.
- Marchant JH, Hudson R, Carter SP & Whittington P 1990: Population trends in British breeding birds. *Tring, British Trust for Ornithology.*
- Mayr E 1942: *Systematics and the origin of species.* Columbia University Press, New York.
- Meller L, Thuiller W, Pironon S, Barbet-Massin M, Hof A & Cabeza M (2015): Balance between climate change mitigation benefits and land use impacts of bioenergy: conservation implications for European birds. *Glob. Change Biol.* Bioenergy: doi: 10.1111/gcbb.12178.
- Mengel R 1964: The probable history of species formation in some northern wood warblers (Parulidae). *Living Bird* 3: 9–43.
- Merriam CH 1894: Laws of temperature control of the geographic distribution of terrestrial animals and plants. *National Geographic Magazine* 6: 229–238.
- Monteiro LR & Furness RW 1998: Speciation through temporal segregation of Madeiran storm petrel (*Oceanodroma castro*). *Phil. Trans R. Soc. London B* 353: 945–953.
- Milá B, McCormack JE, Castañeda G, Wayne RK & Smith TB 2007: Recent postglacial range expansion drives the rapid diversification of a songbird lineage in the genus *Junco*. *Proc. R. Soc. B.* 274: 2653–2660.
- Mildenberger H 1984: *Die Vögel des Rheinlandes. Band 2. Beiträge zur Avifauna des Rheinlandes 19–21.* Gesellschaft Rheinischer Ornithologen, Düsseldorf. Kilda-Verlag, Greven.
- Müller P 1981: *Arealsysteme und Biogeographie.* Ulmer, Stuttgart.
- New M, Lister D, Hulme M, Makin I 2002: A high-resolution data set of surface climate over global land areas. *Clim. Res.* 21: 1–25.
- Newton I 1998: *Population limitation in birds.* London, Academic Press.
- Newton I 2003: *The speciation and biogeography of birds,* Academic Press
- Newton I 2004: The recent decline of farmland bird populations in Britain: an appraisal of causal factors and conservation actions. *Ibis* 146: 579–600.
- Niethammer G 1937: *Handbuch der deutschen Vogelkunde.* Leipzig, Akademische Verlagsgesellschaft.
- Ödeen A & Björklund M 2003: Dynamics in the evolution of sexual traits: losses and gains, radiation and convergence in yellow wagtails (*Motacilla flava*). *Mol. Ecol.* 12: 2113–2130.
- Orell M 1989: Population fluctuation and survival of Great Tits *Parus major* dependent on food supplied by men in winter. *Ibis* 131: 113–127.

- Parmesan C & Yohe GA 2003: A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421: 37–42.
- Partecke J & Gwinner E 2007: Increased sedentariness in European Blackbirds following urbanization: a consequence of local adaptation? *Ecology* 88: 882–890.
- Pearman PB, Guisan A, Broennimann O & Randin CF 2008: Niche dynamics in space and time. *Trends Ecol. Evol.* 23: 149–158.
- Pearson RG & Dawson TP 2003: Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecol. Biogeogr.* 12: 361–371.
- Pearce-Higgins JW & Green RE 2014: *Birds and climate change: impacts and conservation responses*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Peterson TA & Viglalis DA 2001: Predicting species invasions using ecological niche modeling: new approaches from bioinformatics attack a pressing problem. *Bioscience* 51: 363–371.
- Peus F 1951: Nüchterne Analyse der Massenvermehrung der Misteldrossel (*Turdus viscivorus* L.) in Nordwesteuropa. *Bonn. Zool. Beitr.* 2: 55–81.
- Phillips SJ, Dudík M, Elith J, Graham CH, Lehmann A, Leathwick J & Ferrier S 2009: Sample selection bias and presence-only distribution models: implications for background and pseudoabsence data. *Ecol. Appl.* 19: 181–197.
- Phillimore AB, Orme CDL, Thomas GH, Blackburn TM, Bennett TM, Gaston KJ & Owens IPF 2008: Sympatric speciation in birds is rare: insights from range data and simulations. *Am. Nat.* 171: 646–657.
- Pulliam HR 2000: On the relationship between niche and distribution. *Ecol. Lett.* 3: 349–361.
- Renwick AR, Massimino D, Newson SE, Chamberlain DE, Pearce-Higgins JW & Johnston A 2012: Modelling changes in species' abundance in response to projected climate change. *Divers. Distrib.* 18: 121–132.
- Reside AE, VanDerWal JJ, Kutt AS & Perkins GC 2010: Weather, not climate, defines distribution of vagile bird species. *PLoS One* 5: e13569.
- Rheullier J, Pérez-Tris J, Bensch S, Secondi J 2006: Diversity, distribution and exchange of blood parasites meeting at an avian moving contact zone. *Mol. Ecol.* 15: 753–763.
- Ristow D 1966: Die Abnahme des Schwarzstirnwürger-Bestandes (*Lanius minor*) in der Eifel. *Charadrius* 2: 4–12.
- Robbins CS 1985: Recent changes to the ranges of North American birds. *Proc. Int. Orn. Congr.* 18: 737–742.
- Root T 1988: Environmental factors associated with avian distributional boundaries. *J. Biogeogr.* 15: 489–505.
- Rounsevell MDA, Reginster I, Araújo MB, Carter TR, Denoncker N, Ewert F, House JI, Kankaanpää S, Leemans R, Metzger MJ, Schmitt C, Smith P & Tuck G 2005: A coherent set of future land use change scenarios for Europe. *Agricult. Ecosys. Environ.* 114: 57–68.
- Saino N, Rubolini D, Lehikoinen D, Sokolov LV, Bonisoli-Alquati A, Ambrosini R, Boncoraglio G & Møller AP 2009: Climate change effects on migration phenology may mismatch brood parasitic cuckoos and their hosts. *Biol. Lett.* 5: 539–541.
- Sauerbrei R, Ekschmitt K, Wolters V & Gottschalk TK 2014: Increased energy maize production reduces farmland bird diversity. *Glob. Change Biol. Bioenergy* 6: 265–274.
- Schidelko K, Stiels D, Engler J & Rödder D 2011: Brutparasiten und ihre Wirte unter Einfluss des Klimawandels: Schlechte Aussichten für Witwen (Viduidae). *Vogelwarte* 49: 238.
- Schulze-Hagen K 2004: Allmenden und ihr Vogelreichtum – Wandel von Landschaft, Landwirtschaft und Avifauna in den letzten 250 Jahren. *Charadrius* 40: 97–121.
- Schuster S 2014 (erschienen 2015): Kann der Kiebitz *Vanellus vanellus* den Klimawandel überstehen? Zum Rückgang der Brut- und Mauserbestände im Voralpenland. *Vogelwelt* 135: 75–82.
- Slater PL 1858: On the general geographical distribution of the members of the class Aves. *J. Proc. Linn. Soc. London (Zool.)* 2: 130–145.
- Secondi J, Faivre B, Bensch S 2006: Spreading introgression in the wake of a moving contact zone. *Mol. Ecol.* 5: 2463–2475.
- Şekercioğlu CH, Schneider SH, Fay JP & Loarie SR 2008: Climate change, elevational range shifts, and bird extinctions. *Conserv. Biol.* 22: 140–150.
- Sleeter BM, Sohl TL, Bouchard MA, Reker RR, Soulard CE, Acevedo W, Griffith GE, Sleeter RR, Auch RF, Saylor KL, Pringle S & Zhu Z 2012: Scenarios of land use and land cover change in the conterminous United States: Utilizing the special report on emission scenarios at ecoregional scales. *Glob. Environ. Chang.* 22: 896–914.
- Smith BT, McCormack JE, Cuervo AM, Hickerson MJ, Aleixo A, Cadena CD, Pérez-Emán J, Burney CW, Xie X, Harvey MG, Faircloth BC, Glenn TC, Derryberry EP, Prejean J, Fields S & Brumfield RT 2014: The drivers of tropical speciation. *Nature* 515: 406–409.
- Soberón J 2007: Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecol. Lett.* 10: 1115–1123.
- Soberón J & Nakamura M 2009: Niches and distributional areas: concepts, methods, and assumptions. *P. Natl. Acad. Sci. USA* 106: 19644–19650.
- Sorenson MD, Sefc KM & Payne RB 2003: Speciation by host switch in brood parasitic indigobirds. *Nature* 424: 928–931.
- Stanton JC, Pearson RG, Horning N, Ersts P & Akçakaya HR 2012: Combining static and dynamic variables in species distribution models under climate change. *Methods Ecol. Evol.* 3: 349–357.
- Steffen W, Richardson K, Rockström J, Cornell SE, Fetzer I, Bennett EM, Biggs R, Carpenter SR, de Vries W, de Wit CA, Folke C, Gerten D, Heinke J, Mace GM, Persson LM, Ramanathan V, Reyers B & Sörlin S 2015a: Planetary boundaries: Guiding human development on a changing planet. *Science* 347: 6223.
- Steffen W, Broadgate W, Deutsch L, Gaffney O & Ludwig C 2015b: The trajectory of the Anthropocene: The great acceleration. *Antropocene Rev.* 2: 81–88.
- Stiels D, Schidelko K, Engler JO & Rödder D 2011: Predicting the potential distribution of the invasive Common Waxbill *Estrilda astrild* (Passeriformes: Estrildidae). *J. Ornithol.* 152: 769–780.
- Stiels D, Gaißer B, Schidelko K, Engler JO & Rödder D 2015: Niche shift in four non-native estrildid finches and implications for species distribution models. *Ibis* 157: 75–90.
- Stork HJ 2014: Aspekte von Synanthropie und Urbanisation – am Beispiel der über fünf Jahrzehnte in Berlin überwinterten osteuropäischen Krähen. *Vogelwarte* 52: 297–298.
- Stralberg S, Bayne EM, Cumming SG, Sólymos P, Song SJ & Schmiegelow FKA 2015: Conservation of future boreal fo-

- rest bird communities considering lags in vegetation response to climate change: a modified refugia approach. *Divers. Distrib.* DOI: 10.1111/ddi.12356.
- Strubbe D, Broennimann O, Chiron F & Matthysen E 2013: Niche conservatism in non-native birds in Europe: niche unfilling rather than niche expansion. *Global Ecol. Biogeogr.* 22: 962–970.
- Strubbe D & Matthysen E 2009: Predicting the potential distribution of invasive ring-necked parakeets *Psittacula krameri* in northern Belgium using an ecological niche modelling approach. *Biol. Invasions* 11: 497–513.
- Terborgh J & Weske JS 1975: The role of competition in the distribution of Andean birds. *Ecology* 56: 562–576.
- Thomas CD & Lennon JJ 1999: Birds extend their ranges northward. *Nature* 399: 213–223.
- Thomas CD, Cameron A, Green RE, Bakkenes M, Beaumont LJ, Collingham YC, Erasmus BFN, de Siqueira MF, Grainger A, Hannah L, Hughes L, Huntley B, van Jaarsveld AS, Midgley GF, Miles L, Ortega-Huerta, MA, Peterson AT, Philipps OL & Williams SE 2004: Extinction risk from climate change. *Nature* 427: 145–148.
- Thomas CD, Franco AMA & Hill JK 2006: Range retractions and extinction in the face of climate warming. *Trends Ecol. Evol.* 21: 415–416.
- Thuiller W, Araújo MB & Lavorel S 2004: Do we need land-cover data to model species distributions in Europe? *J. Biogeogr.* 31: 353–361.
- Thuiller W, Richardson DM, Pyšek P, Midgley GF, Hughes GO & Rouget M. 2005: Niche-based modelling as a tool for predicting the risk of alien plant invasions at a global scale. *Glob. Change Biol.* 11: 2234–2250.
- Thuiller W, Lavorel S, Sykes MT & Araújo MB 2006: Using niche-based modeling to assess the impact of climate change on tree functional diversity in Europe. *Divers. Distrib.* 12: 49–60.
- Thuiller W, Münkemüller T, Levergne S, Mouillot D, Mouquet N, Schiffrers K, Gravel D 2013: A road map for integrating eco-evolutionary processes into biodiversity models. *Ecol. Lett.* 16: 94–105.
- Tiainen J, Hanski I & Mehtälä J 1983: Insulation of nests and the northern limits of three *Phylloscopus* warblers in Finland. *Ornis Scand.* 14: 149–153.
- Tiainen J 2013: The impact of agricultural land use and practice on farmland bird populations in Finland. *Vogelwarte* 51: 328–329.
- Travis MJJ 2003: Climate change and habitat destruction: a deadly anthropogenic cocktail. *Proc. R. Soc. B.* 270: 467–473.
- Tucker G & Heath M 1994: Birds in Europe: their conservation status. Birdlife International, Cambridge.
- Voous KH 1962: Die Vogelwelt Europas und ihre Verbreitung (übersetzt von M Abs). Paul Parey, Hamburg und Berlin.
- Virkkala R 2016: Long-term decline of southern boreal forest birds: consequence of habitat alteration or climate change? *Biodivers. Conserv.* 25: 151–167.
- Virkkala R, Heikkinen RK, Leikol N & Luoto M 2008: Projected large-scale range reductions of northern boreal land bird species due to climate change. *Biol. Conserv.* 141: 1343–1353.
- Virkkala R & Lehikoinen A 2014: Patterns of climate-induced density shifts of species: poleward shifts faster in northern boreal birds than in southern birds. *Glob. Change Biol.* 20: 2995–3003.
- Visser ME, Perdeck AC, Balen JH van & Both C 2009: Climate change leads to decreasing bird migration distances. *Glob. Change Biol.* 15: 1859–1865.
- Vuilleumier F 1984: Patchy distribution and systematics of *Oreomanes fraseri* (Aves, Coerebidae) of Andean *Polylepis* woodlands. *Amer. Mus. Novitates* 2777: 1–17.
- Wallace AR, 1876: The geographical distribution of animals. Harper, New York.
- Waters JM, Fraser CI & Hewitt GM 2013: Founder takes all: density-dependent processes structure biodiversity. *Trends Ecol. Evol.* 28: 78–85.
- Weeks BC & Caramunt S 2014: Dispersal has inhibited avian diversification in Australasian archipelagos. *Proc. R. Soc. B.* 281: 20141257.
- Whittaker RH 1960: Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecol. Monogr.* 30: 279–338.
- Whittaker RH, Levin SA & Root RB 1973: Niche, habitat and ecotope. *Amer. Nat.* 107: 321–338.
- Witherby HF & Fitter RSR 1942. Black Redstarts in England in the summer of 1942. *Brit. Birds* 22: 6–13.
- Zink RM & Klicka J 2006: The tempo of avian diversification: a comment on Johnson and Cicero. *Evolution* 60: 411–412.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Vogelwarte - Zeitschrift für Vogelkunde](#)

Jahr/Year: 2016

Band/Volume: [54_2016](#)

Autor(en)/Author(s): Engler Jan O., Stiels Darius

Artikel/Article: [Arealodynamik von Vögeln im globalen Wandel 27-44](#)