

DIE VOGELWARTE

BERICHTE AUS DEM ARBEITSGEBIET DER VOGELWARTEN

Fortsetzung von: DER VOGELZUG, Berichte über Vogelzugforschung und Vogelberingung

BAND 31

HEFT 2

DEZEMBER 1981

Die Vogelwarte 31, 1981: 119—149

Flugverhalten nächtlich ziehender Vögel — Radardaten über den Zug verschiedener Vogeltypen auf einem Alpenpaß¹⁾

Von Raymond Bloch, Bruno Bruderer und Peter Steiner

Inhalt

1. Einleitung	120
2. Radardaten und Methodik	121
Radargerät und Beobachtungsmethoden	121
Automatische Zielverfolgung	121
Entstehung und Bedeutung der Echosignaturen	123
Zielauswahl und Datenerhebung	123
Ort und Zeit der Beobachtungen	124
Speicherung der Radardaten	125
Datenreduktion	126
Gruppierung der Daten	128
3. Ergebnisse	129
Gemessene Flügelschlagfrequenzen und Artenspektrum gleichzeitig ziehender Vögel	130
Richtungen und Richtungsstreuung	132
Richtungsverteilungen in typischen Windsituationen	132
Winddrift und Windnutzung	134
Richtungsänderung im Laufe der Nacht	136
Höhenverteilung und Höhenveränderungen	136
Höhenverteilung	136
Steig- und Landeverhalten	136
Geschwindigkeiten	138
Mechanik des Flugverhaltens	140
4. Diskussion	140
5. Dank	145
6. Zusammenfassung	146
7. Summary	147
8. Literatur	148

¹⁾ Unterstützt durch den Schweiz. Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung (Projekte Nr. 3.038.73, 3.058.76 und 3.476—0.79) und durch die Basler Stiftung für Biologische Forschung.

1. Einleitung

Die vorliegende Arbeit berührt drei verschiedene Themenkreise, die wir unter Hinweis auf den Stand der Forschung kurz umreißen, um eine Einordnung der behandelten Fragen in einen größeren Zusammenhang zu ermöglichen: a) Verfeinerung der Radarmethodik im Hinblick auf die Unterscheidung verschiedener Vogelgruppen; b) Vogelzug im Bereich der Alpen; c) Flugmethoden und Flugökonomie ziehender Vögel.

a) Verfeinerung der Radarmethodik

SCHAEFER (1966) zeigte erstmals die Möglichkeiten zur Aufzeichnung der Flugwege und Echosignaturen von Vögeln mit Hilfe eines Zielfolgeradars und schlug 1968 eine Klassifikation der Radarechos aufgrund der beiden Parameter Flügelschlagfrequenz und Eigengeschwindigkeit vor. Da die Eigengeschwindigkeit stark variiert und zudem den Windverhältnissen angepaßt wird, versuchten BRUDERER (1971) und BRUDERER & STEIDINGER (1972) einen Schritt weiter zu kommen, indem sie die Länge der Schlagphasen und Pausen in die Analyse einbezogen. Es zeigte sich aber, daß die Längen der Schlagphasen und Pausen nur bedingt zur Identifikation von Singvögeln beitragen, weil aktive und passive Phasen des Fluges ebenfalls eine große Variationsbreite aufweisen und außerdem zur Veränderung der Leistung beim Aufsteigen und Absinken verwendet werden. Gute Hinweise dazu lieferten EMLEN (1974), VAUGHN (1974) und RENEVEY (im Druck).

Eine Anwendung solcher Identifikationsmethoden im Hinblick auf die differenzierte Auswertung von Radardaten über den Vogelzug fehlt bis heute. In der vorliegenden Arbeit soll erstmals ein größerer Datensatz aufgrund von Flügelschlagmustern in Gruppen unterteilt, mit dem Artenspektrum gleichzeitig ziehender Vögel verglichen und auf unterschiedliches Zugverhalten geprüft werden.

b) Vogelzug im Bereich der Alpen

Fang- und Beringungsaktionen auf Alpenpässen, insbesondere die Daten vom Col de Bretolet/VS (vgl. etwa BRUDERER & WINKLER 1976) haben gezeigt, daß einzelne Vogelarten die Alpen meiden und daß der Zug über die Alpen unter bestimmten Bedingungen in den Alpentälern kanalisiert wird. Radarbeobachtungen ergaben, daß die Hauptzugrichtung im Nachtzug über dem Schweizerischen Mittelland nicht den aufgrund von Ringfunden erwarteten Richtungen entspricht, sondern daß ein großer Teil der Nachtzieher auch in großen Höhen und bei unterschiedlichen Sichtverhältnissen alpen-parallel fliegt (BRUDERER 1978). Auf einem NE-SW verlaufenden Alpenpaß scheinen die Richtungen stärker von der Topographie, aber in vergleichbarer Art durch Winde beeinflusst wie im Mittelland: Seitenwinde aus südlicher Richtung werden weitgehend kompensiert, während bei Winden aus den Sektoren SW und NW starker S- und SE-Zug auftritt (l.c.). In der jetzigen Arbeit sollen die Unterschiede in der Windabhängigkeit des tiefen, topographiebeeinflussten und des hohen Zuges, sowie verschiedener Vogelgruppen anhand ausgewählter Beobachtungsnächte vom Hahnenmoospaß/BE dargestellt werden. Fernziel ist die Antwort auf die Frage, ob verschiedene taxonomische Gruppen, Größenklassen oder Flugtypen unterschiedliche Strategien für die Alpenüberquerung verwenden.

c) Flugmethoden und Flugökonomie ziehender Vögel

Für die Mehrzahl der Zugvögel, insbesondere für die Nachtzieher kommt als Flugmethode nur der sogenannte Kraftflug (OEHME 1968) in Frage, bei dem mit Flügelschlägen Vortrieb und Auftrieb erzeugt werden. Wat- und Wasservögel schlagen im Streckenflug in der Regel über längere Zeit kontinuierlich, während der Flug der meisten Passeres einen typischen Wechsel von Schlagphasen und Pausen aufweist. BELLROSE (1967), BRUDERER (1971) und EMLEN (1974) stellen fest, daß zwischen Zuggeschwindigkeit und der in gleicher Richtung wirkenden Windkomponente nicht ein direkter additiver Zusammenhang besteht, sondern daß die Vögel einen Teil der Windwirkung kompensieren. PENNYCUICK (1972) lieferte eine

theoretische Deutung dieses Phänomens und stellte 1978 eine Reihe von Hypothesen über Zusammenhänge zwischen Fluggeschwindigkeit und wechselnden Flugbedingungen auf. Hier sollen einzelne dieser Hypothesen getestet werden; zudem soll untersucht werden, ob bei den verschiedenen Vogelgruppen Unterschiede im Flugverhalten feststellbar sind.

2. Radardaten und Methodik

2.1. Radargerät und Beobachtungsmethoden

Die Grundlagen der Arbeitsmethoden mit dem Zielfolgeradar „Superfledermaus“ sind von BRUDERER (1969 und 1971) sowie von BRUDERER & JOSS (1969) publiziert worden. Eine Arbeit von JELLMANN (1979) beweist aber, daß eine erneute Darstellung unserer Arbeitsweise wie auch einige Hinweise zum Funktionsprinzip eines Zielfolgeradars notwendig sind, um andere Autoren davor zu bewahren, daß sie Zielfolgeradar-Daten unter falschen Voraussetzungen beurteilen²⁾.

Die „Superfledermaus“ ist ein Feuerleitgerät der Fliegerabwehr und arbeitet als Mikrowellen-Impuls-Radar mit einer Wellenlänge von ca. 3 cm (X-Band). Als typischer Zielfolgeradar besitzt das Gerät einen enggebündelten, drehrunden Strahl („pencil beam“). Um auch das Suchen und Auffinden von Flugzielen mit demselben Strahl optimal zu ermöglichen, wurde die Anlage mit verschiedenen Suchprogrammen sowie mit einer für ein mobiles Feuerleitgerät außerordentlich hohen Pulsleistung ausgerüstet, die ausreicht, um einen Buchfinken in Caudalansicht (also bei kleinstem Streuquerschnitt) noch in über vier Kilometer Entfernung zu detektieren. Wir verwenden die Suchprogramme primär für die photographische Zugdichteregistrierung auf dem Distanz-Indikator (vgl. BRUDERER 1971), auf dem Distanz-Höhen-Indikator (vgl. BRUDERER 1980) und neuerdings auch auf dem Plan-Positions-Indikator. In Zeiten und Höhenbereichen mit sehr schwachem Zug dient uns eines dieser Suchprogramme (rasche vertikale Abtastbewegung verbunden mit einer langsamen Azimutverschiebung der Antenne) zum Aufsuchen der weit verstreut ziehenden Vögel. In Zeiten und Höhen mit starkem Zug genügt es, die Antenne von Hand zu steuern, um ein neues Ziel zu finden; häufig befinden sich sogar mehrere Vögel gleichzeitig im Strahl (vgl. Abb. 3b in BRUDERER 1971). Die positionsgerechte Darstellung der Echos auf den Indikatoren wird dadurch erreicht, daß die Stellung der Antenne (Seitenwinkel oder Elevation) und die aus der Laufzeit der Radarimpulse bestimmte Entfernung direkt auf dem entsprechend gewählten Bildschirm in Erscheinung treten³⁾.

2.1.1. Automatische Zielverfolgung

Ein auf den Bildschirmen festgestelltes Echo kann für die Verfolgung ausgewählt und mit einer Marke („Cursor“) belegt werden; dadurch werden seine Distanz an der sogenannten Distanzwelle und sein Azimut und seine Elevation an den entsprechenden Winkelwellen eingestellt. Die Lage der Seiten- und Höhenwinkelwelle legt die Stellung der Antenne in der Richtung des zu verfolgenden Objektes fest.

²⁾ In der nachfolgenden Erörterung der Radarmethodik werden einige der methodischen Fehlinterpretationen Jellmann's richtiggestellt, (unter anderem seine Aussagen, daß ein Überwachungsradar Vögel über oder unter einer Nebeldecke nicht erfassen könne, daß die automatische Erfassung eines Objektes mit einem Zielfolgeradar durch Objekte auf geringer Distanz gestört werde und daß Echosignaturen nur bei geringer Zugdichte ein adäquates Mittel zur Bestimmung der Minimalbestände zwischen nachziehenden Vögeln darstelle). Ferner gehen wir auf das Problem der Gruppierung von Nachtziehern ein, bei denen Jellmann übersieht, daß die mittels Zielfolgeradar verfolgten Vögel ‚technisch‘ isolierte Objekte sind, die von BRUDERER (1971) nicht a priori als isoliert ziehende Individuen interpretiert werden, sondern als zumindest teilweise in lockeren Verbänden fliegende Vögel.

³⁾ Der enggebündelte Strahl des Zielfolgeradars ermöglicht eine exakte Bestimmung aller drei Raumkoordinaten, während bei einem Höhensuchradar entsprechend dem meist großen horizontalen Strahlöffnungswinkel die Azimutangabe ungenau wird, und beim Überwachungsradar entsprechend dem vertikal gefächerten Strahl nur ganz grobe Höhenschätzungen möglich sind. Trotz dieser relativ unsicheren Höhenangaben hat STEIDINGER (1968) mit einem solchen Gerät sehr aufschlußreiche Ergebnisse über die Zugrichtungen unter und über Nebeldecken erhalten.

Entscheidend für die automatische Verfolgung ist das Distanztor, welches zwischen dem Radarempfänger und der Einrichtung für die automatische Verfolgung wirkt. Während der Empfänger alle Echos anzeigt, die von Objekten in unterschiedlichen Entfernungen stammen, soll die Verfolgungseinrichtung nur das ausgewählte Objekt ‚sehen‘. Das Distanztor läßt nur diejenigen Echos zur Verfolgungsapparatur durch, deren Laufzeit der an der Distanzwelle eingestellten Entfernung entspricht und unterdrückt alle andern Echos. Die automatische Verfolgungseinrichtung ‚sieht‘ nur Objekte, die sich in der Antennenrichtung (Seiten- und Höhenwinkel) und in der richtigen Entfernung befinden, wobei die Grenzen dieses Ausschnittes von der Länge des Distanztores und der Strahlbreite abhängen. Bei mittlerer Arbeitsdistanz entspricht ein solches Impulsvolumen etwa einem Zylinder von 100 m Länge und 100 m Durchmesser.

Bei einem sich bewegenden Ziel ändern sich die Polarkoordinaten (Seitenwinkel, Höhenwinkel und Distanz) stetig. Um eine automatische Zielverfolgung zu ermöglichen, muß das Radargerät diese Positionsänderungen des Zieles feststellen und Antennenstellung und Distanzwerte entsprechend nachführen. Dazu wertet die Verfolgungseinrichtung die vom Distanztor nicht unterdrückte Information wie folgt aus: 1. Sie mißt die Zentrierung des Echos im Distanztor und bildet ein Distanz-Fehler-Signal; dieses ist Null bei guter Zentrierung, und bei schlechter Zentrierung gibt sein Vorzeichen die Richtung der Abweichung an. Das Fehler-Signal wird auf die Distanzwelle zurückgekoppelt und führt diese kontinuierlich nach. 2. Die Abweichung des Zieles von der Antennenachse wird durch Winkelpfeilung bestimmt. Zu diesem Zweck rotiert die Strahlungskeule leicht exzentrisch um die Antennenachse (‚feed-rotation‘, ca. 30–35 Umdrehungen pro sec; vgl. Abb. 1). Die Verfolgungseinrichtung vergleicht die Intensitäten des sich im Distanztor befindenden Echos in den vier Strahlpositionen oben/unten und links/rechts und leitet daraus Fehlersignale für den Höhen- und den Seitenwinkel ab. Diese Signale werden auf die entsprechenden Winkelwellen zurückgeführt und erzeugen ein Nachlaufen der Wellen und damit der Antenne.

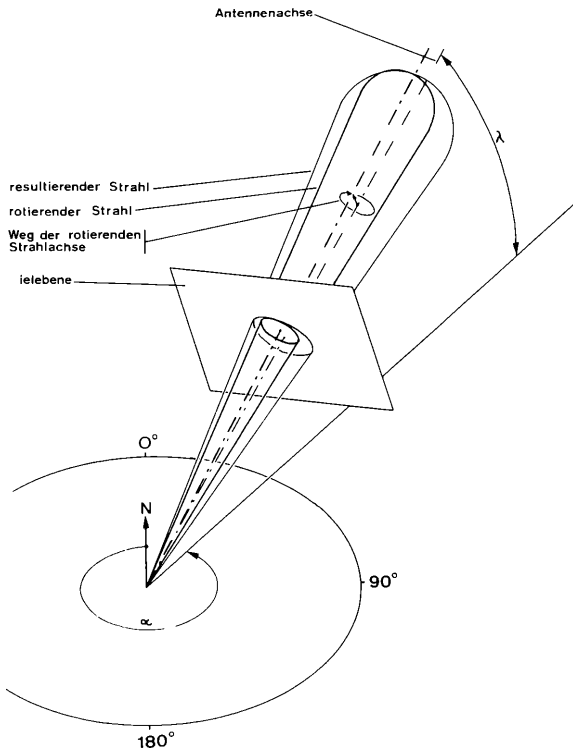


Abb. 1: Folgeprinzip des Zielfolgeradars. Die Radarkeule rotiert leicht exzentrisch um die Antennenachse (‚feed-rotation‘).

Figure 1: Tracking principle of the Tracking Radar. The radar horn rotates slightly eccentrically around the axis of the antenna (‚feed-rotation‘).

Die mit der Bewegung des Zieles sich ändernden Ortsinformationen (Höhenwinkel, Seitenwinkel und Distanz) werden in den Rechenteil übertragen und können dort direkt als Polarkoordinaten oder auf karthische Koordinaten transformiert abgegriffen und den Registrieranlagen zugeführt werden.

Eine Grundvoraussetzung dieses Folgeprinzips ist, daß der Radar nur das ihm zugewiesene Ziel verfolgt und nicht durch andere, auf geringerer oder größerer Entfernung im Strahl fliegende Objekte beeinflusst wird. Die Auswertelektronik der Flugbahnverfolgung selektiert das Ziel primär nach der Echo-Laufzeit und erst in zweiter Linie nach der Echo-Intensität. Die Energie, die durch im Strahl fliegende Objekte absorbiert beziehungsweise gestreut wird, ist so gering, daß wir in einem Radarstrahl hunderte von Echos hintereinander sehen können, ohne daß diese das verfolgte Ziel beeinflussen. Lediglich wenn der Strahl in seiner ganzen Ausdehnung von Millionen von Objekten angefüllt ist (z. B. bei Regen), erkennt man bei unserem X-Band Radar eine gewisse Abschwächung (Dämpfung), die nicht nur auf der distanzbedingten Abnahme der Echointensität beruht. (Diese Dämpfung durch Regen beeinflusst aber die relativen Intensitätsschwankungen und damit die Echosignatur im ausgewählten Impulsvolumen nicht.)

Das Prinzip der automatischen Zielverfolgung garantiert, daß Dämpfungseffekte durch Punktziele in geringer Entfernung vernachlässigbar sind und daß die vom Radargerät bei der Zielverfolgung berücksichtigte Echoenergie nur aus einem bestimmten Impulsvolumen stammt.

2.1.2. Entstehung und Bedeutung der Echosignaturen

Verändert sich die reflektierte Energie in der Zeit, so entsteht die sogenannte Echosignatur. Die Veränderungen des Streuquerschnittes eines Vogels durch die Flügelschlagbewegungen erzeugen kontinuierliche Variationen der reflektierten Energie. Fliegt ein Einzelvogel im Impulsvolumen, so wird sein Flügelschlagmuster (Flügelschläge, Schlagphasen und Pausen) in der Echosignatur sichtbar; fliegen mehrere Vögel im Pulsvolumen, so überlagern sich die Flügelschlagmuster der Einzelvögel (für weitere Details siehe SCHAEFER 1968, BRUDERER 1969, sowie BRUDERER & JOSS 1969).

Die Echosignatur stellt deshalb bei beliebigen Zugdichten ein gutes Mittel dar, um festzustellen, ob im betreffenden Impulsvolumen ein Vogel oder mehrere Vögel fliegen. Während die Tagzugechos in der Regel mehrere Vögel enthalten, zeigen die bis dahin in der Schweiz verfolgten Nachtzugechos zu mindestens 80% Echosignaturen von Einzelvögeln; ein weiterer großer Anteil zeigt die erratischen Fluktuationen von zwei bis drei Vögeln; nur sehr wenige Echos deuten auf dichte Schwärme, wie wir sie vom Tagzug kennen. Entsprechende Feststellungen machte SCHAEFER (1968) für England und aus den Publikationen von HOUGHTON (1973) und WILLIAMS et al. (1974) läßt sich Analoges für Gibraltar und die Ostküste der USA ableiten.

Die Frage, ob diese vom Zielfolgeradar einzeln verfolgten Vögel isoliert ziehende Individuen seien oder zu sehr lockeren Verbänden mit minimalen Individualabständen von 50 m (= halber Durchmesser des Impulsvolumens) gehören, ist von BRUDERER (1971) ausführlich diskutiert worden. Seine Schlußfolgerung lautete wörtlich: „Die vorliegenden Untersuchungen zeigen, daß während des Frühlings im Nachtzug über dem Schweizerischen Mittelland praktisch keine eng geschlossenen Trupps und Schwärme entsprechend dem Erscheinungsbild des Tagzuges vorkommen; sie bestätigen aber andererseits das von verschiedenen Autoren aufgrund von Radarstudien postulierte und aufgrund von Feldbeobachtungen (Flugrufe) zu erwartende Vorhandensein von lockeren Verbänden.“ Diese Folgerung bestätigte sich auch im Herbst und in allen bisher untersuchten Gebieten der Schweiz.

Die von BRUDERER (1971) angeführten Indizien, daß die Helligkeit die Abstände zwischen den nachtziehenden Vögeln beeinflussen könnte, haben sich inzwischen bestätigt und vermehrt.

2.1.3. Zielauswahl und Datenerhebung

Die eingangs erwähnten Suchmethoden für starken und schwachen Zug wurden bei allen unseren Beobachtungen so angewendet, daß Vögel in beliebigen Richtungen gesucht wurden. Vor dem Einschalten der automatischen Verfolgung liefert das Radargerät keine leicht erkennbare Information über die Flugrichtung eines Objektes; die Zielauswahl ist bezüglich der Zugrichtungen im Beobachtungsgebiet zufällig. Da jeder Beobachter die Tendenz hat, größere und leichter verfolgbare Objekte zu bevorzugen, muß er sich dazu zwingen, tieffliegende Vögel — die bei geringer Entfernung sehr hohe Winkelgeschwindigkeiten aufweisen und bei größeren Entfernungen oft hinter Geländehindernissen verschwinden — in gleicher Zahl zu verfolgen wie Vögel auf mittleren Flugniveaus. Auch die sehr kleinen Echos in großer Höhe muß der Beobachter bewußt suchen. Wenn in den oberen beiden Niveaus überhaupt Vögel flogen, wurde angestrebt, in allen drei Höhenbereichen (unter 1000 müB, 1000—2000 müB und über 2000 müB) ungefähr gleich viele Objekte zu verfolgen, um vergleichbares Zahlenmaterial für die drei Niveaus zu erhalten. Im Gegensatz zu den eingangs erwähnten photographischen Zugdichteregistrierungen zeigt das Zielfolgeprogramm also nicht die quantitativen Relationen zwischen der Anzahl der Vögel in verschiedenen Höhenbereichen oder Nächten. Es zeigt aber innerhalb jedes Höhenintervalls die Anteile der verschiedenen Vogelgruppen und Verhaltensweisen. Verglichen mit der Höhenverteilung des Gesamtzuges enthalten unsere Daten bewußt einen zu großen Anteil an hoch fliegenden Vögeln.

Bei den hier vorgelegten Daten wurde jedes Ziel während mindestens 90 Sekunden verfolgt. In dieser Zeit wurden der Flugweg und die Höhe — versehen mit Zeitmarken im Abstand von 20 Sekunden — laufend mit einem XYZ-Schreiber aufgezeichnet und gleichzeitig — parallel zur Echosignatur — auf Magnetband registriert. In analoger Weise wurden pro Nacht die Flugwege von 2—3 Windmeßballonen aufgezeichnet, um Angaben über die Windverhältnisse in allen Höhenbereichen zu erhalten.

2.1.4. Ort und Zeit der Beobachtungen

Die hier vorgelegten Daten stammen aus der Beobachtungsperiode 1975 (28. 7.—11. 9.) auf dem Hahnenmoospaß. Dieser Paß befindet sich auf 1950 müM im Berner Oberland und verbindet das Engstligental mit dem Simmental. Abb. 2 zeigt das vom Thunersee gegen SSW aufsteigende Engstligental und den WSW-wärts verlaufenden Paßeinschnitt, der im S durch das auf über 3200 müM aufsteigende Massiv des Wildstrubels und im N durch die bis auf 2765 m aufsteigende Kette des Albristhorns begrenzt ist. Vögel, die weniger als 1000 m über der Station fliegen, befinden sich also sicher unterhalb der Kammlinie im S, mehrheitlich auch unterhalb des Albristhorn-Gipfels (vgl. auch Kartenausschnitte in BRUDERER 1978).



Abb. 2: Photo eines Modelles des Beobachtungsstandortes auf dem Hahnenmoospaß/BE. (Relief im Alpinen Museum Bern, Aufnahme B. JOST.)

Figure 2: Photograph of a model of the study area on the Hahnenmoospass, Canton Berne. (Relief model in the Alpine Museum Berne, photograph by B. JOST.)

Aus den vorhandenen Daten wurden Nächte ausgewählt, in denen der Wind die ganze Nacht hindurch ungefähr gleich blieb. Zudem wurde darauf geachtet, daß starke und schwache Winde, wie auch östliche und westliche Winde bei nicht zu weit auseinanderliegenden Beobachtungstagen vertreten waren. Die einbezogenen Nächte sind: 19./20. 8. (Wind: unten WSW 10 km/h, oben NW um 20 km/h), 29./30. 8. (Wind: unten WSW 20 km/h, oben W 30 km/h), 1./2. 9. (Wind: unten ESE 20 km/h, oben SE 20 km/h), 2./3. 9. (Wind: unten veränderlich und schwach, oben E 15 km/h), 3./4. 9. (Wind: unten veränderlich und schwach, oben W 10 km/h), 5./6. 9. (Wind: unten WSW 25 km/h, oben W 35 km/h), 8./9. 9. (Wind: unten WSW 25 km/h, oben W 30 km/h), 8./9. 9. (Wind: unten WSW 25 km/h, oben W 30 km/h). Insgesamt standen Daten von 1346 frei vorbeifliegenden Objekten und von 21 Windmeßballonen zur Verfügung.

2.2. Speicherung der Radardaten

Die vom Radargerät gelieferten Daten (Bahnkoordinaten und Echosignal) werden auf Audio-Tonbändern gespeichert. Um die Verwendung dieses Speichermediums zu ermöglichen, wurde ein Gerät entwickelt und gebaut, welches die am Radargerät greifbaren elektrischen Signale in Audio-Signale umformt.

Das Radargerät liefert während der automatischen Verfolgung eines Vogels Echosignal und Bahnkoordinaten an das Codiergerät; dieses formt das Echosignal um und verschlüsselt die Bahninformationen so, daß sie als ein einziges Signal abgespeichert werden können.

- a) Aufzeichnung des Echosignals in Frequenzmodulation. Die Codierung des Echosignals erfolgt durch einen Frequenzmodulator, welcher einen Ton konstanter Stärke (Wechselsignal konstanter Amplitude) gemäß der momentanen Echostärke in seiner Höhe (Frequenz) moduliert.
- b) Aufzeichnung der Flugwege in Multiplex-Pulsweiten-Modulation. Die vom Radargerät gelieferten 400-Hz-Wechselspannungssignale für Distanz, Höhe, x- und y-Koordinaten, sowie eine Referenz, welche den Spannungsmaßstab liefert, werden zuerst phasenrichtig gleichgerichtet. Dann wird eine zyklische Folge (Periodenlänge 40 msec) von je vier festen Impulsen erzeugt, zwischen denen vier zeitlich verschiebbare Impulse Intervalle markieren, deren Längen proportional zu den aktuellen Koordinatenwerten sind; das modulierte Signal ist gleichspannungsfrei.

Diese beiden codierten Signale werden auf den zwei Spuren des Tonbandgerätes aufgezeichnet. Zur Identifikation des beobachteten Objektes wird am Anfang jeder Aufnahme anstelle des Echosignals ein gesprochener Kommentar aufgenommen (vgl. Abb. 3).

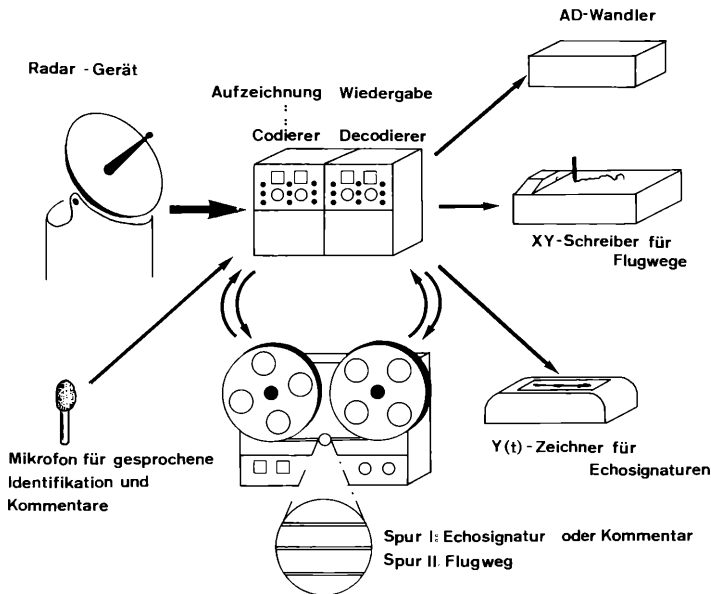


Abb. 3: Anlage zur Datenerfassung für Flugwege und Echosignaturen.

Figure 3: Data flow chart for the analysis of flight paths and echo signatures.

Für die Wiedergabe der Aufzeichnungen muß ein Decodierer die vorgenommenen Umwandlungen rückgängig machen und die einzelnen Bahnkoordinaten wieder trennen. Er liefert am Ausgang einfache elektrische Signale, nämlich Spannungen, die direkt proportional zur Echostärke und zu den Koordinatenwerten sind. Elektrische Registriergeräte (ein- oder mehrdimensionale Schreiber) können direkt angeschlossen werden, um die gewünschte Information darzustellen oder die Daten werden zur weiteren Verarbeitung und Auswertung über ein Analog-Digital-Interface einem Computer zugeführt.

2.3. Datenreduktion

Um eine Analyse der Daten durchführen zu können, ist eine Umsetzung der auf Magnettonbändern gespeicherten Radardaten auf einen Datensatz vernünftiger Größe notwendig, welcher für jedes beobachtete Objekt die relevanten biologischen, physikalischen und meteorologischen Kennwerte enthält. Dazu werden die folgenden charakteristischen Größen gewählt: 1. ein Identifikationssteil; 2. als kinematische Größen Zugrichtung und Kurs ('heading'), Höhe, Steigungswinkel und Steigrate, Zug- und Eigengeschwindigkeit; 3. zur Beschreibung des in der Echosignatur erkennbaren Flügelschlagmusters die Flügelschlagfrequenz und die Längen der Schlag- und Ruhephasen; 4. als meteorologische Größen die horizontalen Komponenten des Windvektors (gemäß der zeitlich nächsten Windmessung). Diese kondensierten Informationen über den Flugzustand werden für jeden Vogel erzeugt und zu einem Datensatz zusammengefaßt, der die Grundlage für die deskriptiven und statistischen Auswertungen bildet, deren Ergebnisse in Kapitel 3 erläutert sind.

Die Datenreduktion erfolgt in vier Schritten; die dazu notwendigen Berechnungen auf der PDP-12 und der IBM 3033 des Rechenzentrums der Universität Zürich übernehmen Bibliotheksprozeduren und selbst implementierte FORTRAN- und PASCAL-Programme.

a) Analog-Digital-Wandlung auf PDP-12.

Die vom Decodiergerät in sechs Kanälen (Echosignatur, Referenz, Distanz, Höhe, x- und y-Koordinate) gelieferten Daten werden mit einer Abtastfrequenz von 100 Hz digitalisiert und für die weitere Verarbeitung auf Band geschrieben. Die Wahl der Abtastfrequenz richtet sich nach den Erfordernissen einer sinnvollen spektralen Beschreibung der Echosignatur (vgl. c) und muß für alle sechs Kanäle gleich groß gewählt werden, obwohl für die Ortsdaten ein viel geringerer Wert genügen würde.

b) Flugbahndaten.

Die Daten für Höhe, x- und y-Koordinate als Funktionen der Zeit (Diskretisation der Zeit : 0.5 sec) werden jeweils für Intervalle von 20 sec nach der Methode der kleinsten Quadrate durch Geraden approximiert. Daraus lassen sich die gewünschten Bahnparameter Zugrichtung, Geschwindigkeit über Grund, Steigungswinkel und Steigrate berechnen. Sprünge in den Bahndaten deuten auf einen Objektwechsel während der Aufnahme hin; entsprechende Intervalle werden speziell gekennzeichnet und eliminiert. Ebenso werden schleifenförmige Flugbahnen aus der Analyse ausgeschlossen.

Analog zu den Flugbahndaten der Vögel werden aus den Bahnen der Windmeßballone Kennwerte des Windes erzeugt. Diese liefern, gekoppelt mit den Bahndaten der Vögel, als weitere Bahnparameter die Eigengeschwindigkeit und den Kurs.

c) Flügelschlagfrequenz.

Zur Bestimmung der Flügelschlagfrequenz wird eine Analyse des Spektrums des Echsignals verwendet. Die Spektralanalyse bietet sich in natürlicher Weise zum Studium des periodischen Charakters der vorliegenden Zeitreihen an; (siehe die Monographien von BLOOMFIELD 1976 oder JENKINS und WATTS 1969). In einer Analyse des Spektrums wird die Energie des Signals nach Beiträgen verschiedener Frequenzen zerlegt, und die Frequenz mit dem dominanten Beitrag zur Energie wird als Flügelschlagfrequenz gedeutet. Zur Berechnung des Spektrums für Intervalle von jeweils 20 sec verwenden wir das Programm FTGPS aus der Programmsammlung IMSL (IMSL Library 1980). FTGPS zerlegt das Signal in Segmente und berechnet mittels der schnellen Fouriertransformation für jedes Segment das Spektrum; diese Schätzungen werden gemittelt und skaliert. Bei einer Abtastfrequenz von 100 Hz bei der A/D-Wandlung kann das Spektrum im Intervall 0 bis 50 Hz bestimmt werden (Aliasing spielt keine Rolle⁴⁾). Das Spektrum wird an einem Satz äquidistanter Frequenzwerte ausgewertet; ein gemitteltes Maximum bestimmt die Lage der dominanten Frequenz. Der Abstand zweier Frequenzwerte beträgt 0.4 Hz; dies liefert eine untere Grenze für die Auflösung und damit für die numerische Sicherheit bei der Bestimmung der Flügelschlagfrequenz in einem Intervall von 20 sec. Die Genauigkeit der mittleren Schlagfrequenz für einen Vogel wächst mit der Länge der beobachteten Flugbahn, d. h. mit der Anzahl der Intervalle.

An zwei typischen Beispielen lassen sich die auftretenden Probleme illustrieren. Abb. 4 zeigt den einfachen Fall eines Vogels mit durchgehender Schlagphase — ein solches Flügelschlagmuster ist charakteristisch für Enten und Limikolen —; im Spektrum ist die Flügelschlagfrequenz bei 7.6 Hz erkennbar. Abb. 5 ist das Signal eines Vogels mit einer mittleren Schlagphasenlänge von 0.45 sec und einer Pausenlänge von 0.25 sec. Die Modulation des Signals durch den periodischen Wechsel von Schlag- und Ruhephasen erzeugt im Spektrum Nebenmaxima in der Umgebung der dominanten

⁴⁾ Abb. 5b) zeigt einen der seltenen Fälle, bei denen eine höhere Harmonische (bei 54 Hz) in den aktuellen Frequenzbereich geklappt wird (bei 46 Hz).

Frequenz bei 13.5 Hz. In einigen der betrachteten Spektren dominieren die Nebenmaxima oder das Hauptmaximum fehlt gar; eine visuelle Kontrolle der automatisch bestimmten Flügelschlagfrequenz ist unumgänglich.

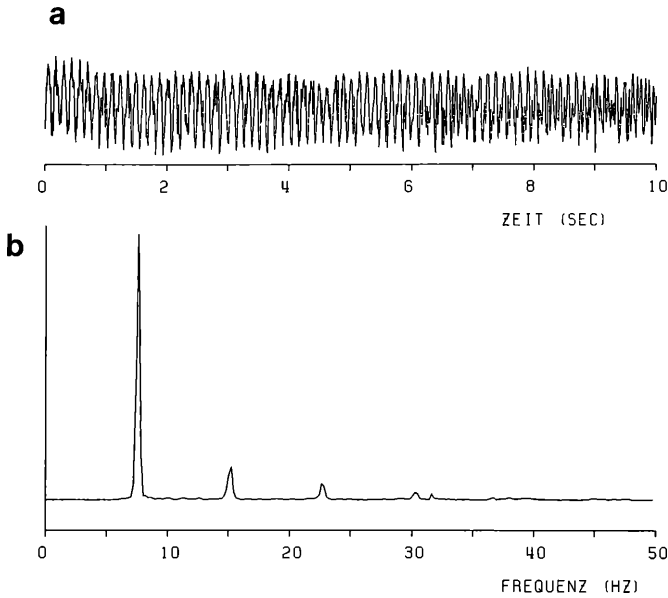


Abb. 4: a) Echosignatur eines Individuums des ‚Wad- oder Wasservogel‘-Typus. b) zugehöriges Spektrum.

Figure 4: a) Echo signature of an individual of the ‚Wader and Waterfowl‘ type. b) the accompanying power spectrum.

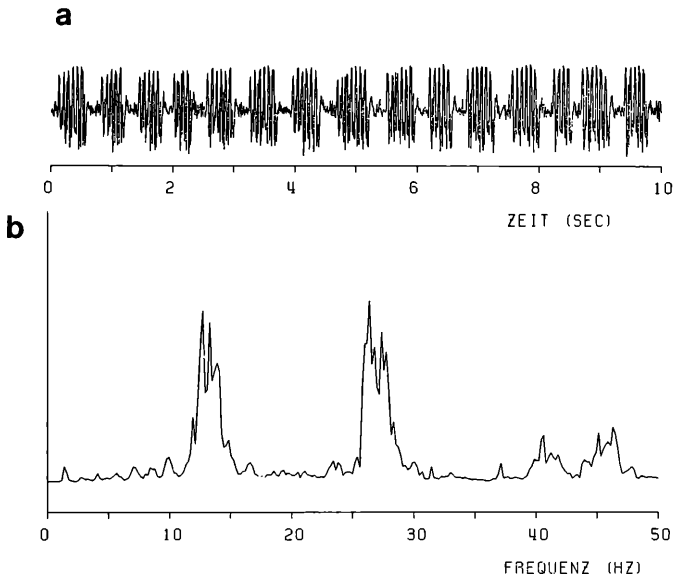


Abb. 5: a) Echosignatur eines Individuums des ‚Singvogel‘-Typus. b) zugehöriges Spektrum.

Figure 5: a) Echo signature of an individual of the ‚Songbird‘ type. b) the accompanying power spectrum.

Beim vorliegenden Datenmaterial wurde etwa die Hälfte der Flügelschlagfrequenzen durch diese Methode bestimmt, der Rest durch Ausmessen der Signale von Hand. Bei der ersten Gruppe sind etwa 80% der Spektren interpretiert worden, die restlichen Spektren sind flach (Echo zu schwach oder zu großer Rauschanteil); oder es befinden sich mindestens zwei Objekte im Radarstrahl. In diesem Fall erscheinen im Spektrum die dominanten Frequenzen der einzelnen Individuen eines solchen Schwarmes.

d) Längen der Schlag- und Ruhephasen.

Die Kennwerte für die Schlag- und Ruhephasen in den Echosignaturen werden wieder für Intervalle von 20 sec erzeugt. Da kein interaktives Auswertungsverfahren zur Verfügung steht, werden in einem ersten manuellen Schritt für jedes Signal ein oder mehrere ‚schöne‘ Teilintervalle ausgewählt, in denen Phasenwechsel gesucht werden sollen. Der zweite, automatische Teil bestimmt die Phasenwechsel und die gemittelten Phasenlängen nach folgender Methode: Zu jedem Zeitpunkt (Diskretisation : 0.01 sec.) wird in einer Umgebung von zwei Flügelschlägen, deren Periodenlänge nach c) bekannt ist, ein Maß für die Variabilität des Signals, d. h. die Stärke der Oszillationen, bestimmt. Sobald diese Größe eine Grenze über- (unter-) schreitet, ist der Beginn (das Ende) einer Schlagphase erkannt.

Die einzelnen Signale werden zuweilen durch verschiedene Störungen stark beeinflusst; kurzfristige Änderungen der Flugbahn können starke Amplitudenschwankungen zur Folge haben und die Eigenrotation des Radarstrahles für die Zielverfolgung (‚feed-rotation‘) stört das Echosignal in manchen Fällen mit einem mehr oder weniger starken Anteil im 30–35 Hz-Bereich. Diese Einflüsse können eine erhebliche Variabilität der charakteristischen Größen innerhalb eines Signales bewirken und echte Phasenwechsel überdecken oder falsche Übergänge vortauschen.

Diese Störeinflüsse können die intra-spezifische Variabilität der Flügelschlagmuster so stark erhöhen, daß die Möglichkeit einer differenzierten Abgrenzung von Arten oder Vogelgruppen mit ähnlichen Echosignaturen durch Clusterbildung der Echosignaturparameter erheblich eingeschränkt wird.

2.4. Gruppierung der Daten

Da innerhalb des vorliegenden Datenmaterials eine recht große Artenvielfalt auftritt, ist es notwendig, die Streuung der charakteristischen Flugparameter zu reduzieren, indem Klassen gebildet werden, die bezüglich des Flugverhaltens homogener sind als das Gesamtmaterial. Die folgenden Gruppenbildungen werden willkürlich durchgeführt und unterliegen primär Kriterien der Plausibilität und der Zweckmäßigkeit (nicht zu kleine Klassen). Eine grobe Einteilung in ‚große‘ bzw. langflügelige und ‚kleine‘ bzw. kurzflügelige Vögel entspricht einer heuristischen Trennung der zweigipfligen Frequenzverteilung der Daten bei 12 Hz (Abb. 6).

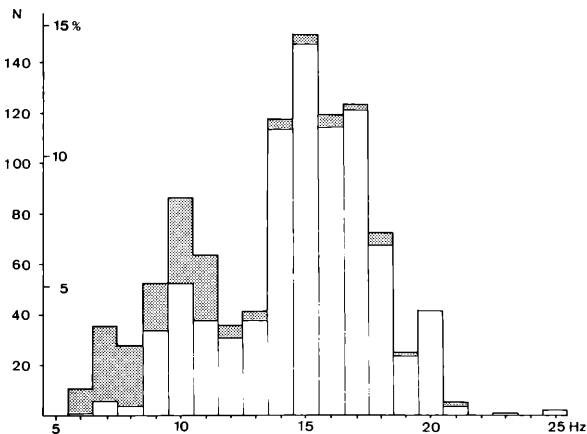


Abb. 6. Häufigkeitsverteilung der Flügelschlagfrequenzen. weiß: ‚Singvögel‘; schraffiert: ‚Wat- und Wasservögel‘.

Figure 6: Frequency distribution of the observed wingbeat frequencies. white: ‚Songbirds‘; shaded: ‚Waders and Waterfowl‘.

Eine biologisch sinnvollere und deutlicher differenzierende Unterteilung ergibt sich durch eine Aufspaltung der Vögel nach einem einfachen Charakteristikum der Flügelschlagmuster. Beim Streckenflug der meisten Singvögel wechseln mit einer Periodenlänge der Größenordnung einer Sekunde Schlag- und Ruhephasen (Abb. 5); bei Limikolen und Wasservögeln zeigt das Echosignal ein andauerndes oder höchstens durch einzelne kurze Pausen unterbrochenes Schlagen der Flügel an (Abb. 4a).

Von den 1346 beobachteten Objekten konnten bei 1033 die Echosignaturparameter von Einzelvögeln bestimmt werden; 1031 wurden den folgenden Klassen zugeteilt: (F: Flügelschlagfrequenz in Hertz, Sch: Schlagphasenlänge in sec.)

Klasse	F	Sch	Typus	Anzahl	proz. Anteil ⁵⁾
GS	F<12	< 3	„Singvögel“ groß	142	13.8
KS	12<F<18	< 3	„Singvögel“ klein	595	57.7
SKS	F>17	< 3	„Singvögel“ sehr klein	267	25.9
GW	5<F< 9	>11	„Wat- & Wasservögel“ groß	68	6.6
KW	F> 9	>11	„Wat- & Wasservögel“ klein	106	10.3

Eine biologische Begründung für die Trennung der ‚Wat- und Wasservögel‘ bei der Flügelschlagfrequenz von 9 Hz findet sich im Abschnitt 3.1. KS und SKS sind nicht disjunkt; die sich überlappenden Frequenzbereiche der beiden Klassen berücksichtigen die Streuung von F innerhalb derselben Art oder Artengruppe und die numerische Unsicherheit bei der Bestimmung von F. Das Abtrennen der Vögel aus SKS von der Klasse KS, d. h. das Ausscheiden der kleinsten Objekte aus der großen Gruppe der kurzflügeligen Singvögel erfolgte wie bei den restlichen Gruppen in der Absicht, Klassen so zu wählen, daß sie bezüglich ihrer Artenzusammensetzung möglichst homogen sind.

Die beobachteten Objekte, die in keine der fünf Klassen fallen, lassen sich entweder wegen ihrer geringen Anzahl nicht sinnvoll in weiteren Gruppen zusammenfassen, oder aus ihren Echosignalen lassen sich die klassentypischen Parameter nicht bestimmen. Sie bleiben aber nur in denjenigen Betrachtungen unberücksichtigt, in denen das Datenmaterial nach den fünf Klassen differenziert analysiert wird.

Außer den durch die verschiedenen Flügelschlagmuster charakterisierten Gruppen bilden wir drei Höhenklassen: ‚tiefe‘ (<1000 Meter über Boden), ‚mittlere‘ (1000—2000 müB) und ‚hohe‘ (>2000 müB) Vögel. Dies entspricht dem methodischen Bestreben, bei den Radaraufnahmen in allen Höhenbereichen eine genügend große Anzahl Objekte zu verfolgen, und berücksichtigt die Voraussetzung, daß das Datenmaterial jeweils in den einzelnen Höhenschichten repräsentativ für die Grundgesamtheit dieser Schicht ist⁶⁾.

3. Ergebnisse

Im Sinne der in der Einleitung umrissenen Ziele vergleichen wir zuerst die Verteilung der gemessenen Flügelschlagfrequenzen mit dem Artenspektrum gleichzeitig ziehender Vögel. Wir gehen anschließend auf die Richtungsverteilungen und ihre Beeinflussung durch verschiedene Winde unter den besonderen topographischen Verhältnissen eines Alpenpasses ein. Wir untersuchen die Höhenverteilung und das unterschiedliche Steig- und Sinkverhalten der verschiedenen Vogelklassen und verwenden die Daten, um das aktuelle Zuggeschehen mit einzelnen der von PENNYCUICK (1978) aus theoretischen Modellen abgeleiteten flugmechanischen Hypothesen zu vergleichen.

⁵⁾ bezogen auf die 1031 klassierten Vögel; da sich die Klassen KS und SKS überschneiden, treten einzelne Vögel in beiden Klassen auf, so daß die Summe der Anzahlen größer wird als 1031 und die Summe der prozentualen Anteile größer als 100%.

⁶⁾ Zu beachten ist, daß in der Analyse nicht einzelne Nächte als Einheiten bearbeitet werden, sondern stets nach bestimmten Kriterien zusammengefaßte Stichproben von Individuen aus allen Nächten; z. B. alle einzelnen GS unter 1000 müB, die auf ihrer individuellen Flughöhe unter Seitenwind einfluß stehen.

3.1. Gemessene Flügelschlagfrequenzen und Artenspektrum gleichzeitig ziehender Vögel

Normalerweise können Radardaten über den Ablauf des Nachtzuges nur global aufgrund der generellen Zugzeiten mit bestimmten Gruppen von Zugvögeln verglichen werden. Die hier vorliegenden Daten enthalten Informationen über die Anteile verschiedener Flügelschlagmuster, insbesondere verschiedener Frequenzklassen, und erlauben deshalb genauere Aussagen über die beteiligten Größenklassen und Gruppen. Zudem stammen die Daten aus einem eng begrenzten Zeitraum.

Ein Vergleich mit der artmäßigen Zusammensetzung der Nachtfänge auf der alpinen Fangstation Col de Bretolet/VS in analogen Zeiträumen drängt sich auf. Allerdings ist der Vergleich nicht im strengen Sinne möglich, sondern erlaubt nur eine größenordnungsmäßige Zuordnung: Die Fanganlagen erfassen maximal 10 m aus einem Zugstrom, der bis mehr als 3000 m über den Paß reicht. Manche Arten (wie etwa die Limikolen) scheinen im Nachtzug über den Alpen kaum je in so engem Bodenkontakt zu fliegen, daß sie in die Netze gelangen. Zudem könnten die Fangwahrscheinlichkeiten für verschiedene Arten verschieden sein; unter anderem werden möglicherweise nicht alle Arten in gleichen Proportionen von den Fanglampen angezogen (ein Vergleich ausgewählter Daten vom Col de Bretolet ergab allerdings, daß sich die Anteile der verschiedenen Singvögel mit und ohne Lampen nicht grundsätzlich verändern). Trotz dieser offensichtlichen Problematik halten wir den Vergleich zwischen den langjährigen Fangzahlen (Anteile in Prozent) in der letzten Augustdekade und der ersten Septemberdekade auf dem Col de Bretolet (Tabelle 1) mit der Verteilung der Flügelschlagfrequenzen in den Singvogel-Mustern unserer Radardaten (Abbildung 6) für sinnvoll.

Art	Art- anteil %	Anteile zus.ge- faßt nach Frequenzen %	Flügel- schlag- frequenz ¹⁾ HZ	Gewicht ²⁾ g	Flügel- länge ²⁾ cm
<i>Regulus ignicapillus</i>	1.5	1.5	23—25	5	5.5
<i>Phylloscopus trochilus</i>	15	17	{ 19—21	8	6.5
<i>Acrocephalus scirpaceus</i>	2			13	6.5
<i>Hippolais icterina</i>	2	15.5	{ ~18	13	8
<i>Sylvia communis</i>	1			14	7.5
<i>Sylvia atricapilla</i>	1.5			18	7.5
<i>Sylvia borin</i>	11			19	8
<i>Ficedula hypoleuca</i>	35	35	~17	13	8
<i>Erethacus rubecula</i>	8	8	~16	16	7
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	9	14	{ ~15	15	8
<i>Saxicola rubetra</i>	3.5			18	7.5
<i>Muscicapa striata</i>	1.5			19	9
<i>Oenanthe oenanthe</i>	7.5	7.5	13—14	26	9.5
<i>Turdus philomelos</i>	1.5	1.5	9—11	70	11.5

Tab. 1: Prozentuale Anteile der auf dem Col de Bretolet/VS in der letzten Augustdekade und in der ersten Septemberdekade der Jahre 1959—1980 gefangenen Passeres. (Anteile von weniger als 1% sind weggelassen; alle Zahlenangaben sind gerundet auf 0.5.)

Table 1: List of the proportions of passerines captured at Col de Bretolet (Valais) during the last ten days of August and the first ten days of September in the years 1959—1980. (Those making up less than 1% have been ignored; all the figures are rounded to the nearest 0.5.)

Für die Wat- und Wasservögel liegen keine entsprechenden Daten aus dem Alpenraum vor. Die einzigen Daten, die für unseren Zweck brauchbare Informationen enthalten, sind die von der Biologischen Station Rieselfelder Münster organisierten internationalen Limikolenzählungen. H. HÖTKER (briefl.) hat für uns die Zählungen 1979 folgender Stationen zusammengefaßt: Ismaninger Teichgebiet, Echinger Stausee, Eriskircher Ried, Radolfzeller Boden-

¹⁾ eigene Radarmessungen an freigelassenen Fänglingen

²⁾ nach NIETHAMMER (1937)

seeufer, Klingnauer Stausee, Neeracher Ried, Aegelsee bei Frauenfeld, Flachsee Unterlunkhofen und Rheindelta am Bodensee. Wir haben daraus die Ergebnisse vom 26. 8., 2. 9. und 9. 9. entnommen und die prozentualen Anteile der in nennenswerten Zahlen auftretenden Arten berechnet und in Tabelle 2 aufgeführt. Schwierigkeiten boten dabei die großen Zahlen von mausernden Kiebitzen (*Vanellus vanellus*) und Brachvögeln (*Numenius arquata*). Wir haben beide Arten aus den Berechnungen der Anteile ausgeschlossen; die Kiebitze sicher mit Recht, da der Zug (nach H. LEUZINGER briefl.) erst ab Mitte September deutlich einsetzt und diese Art auch häufig tagsüber zieht. Beim Brachvogel setzt der Zug zwar früher ein (vgl. GLUTZ, BAUER & BEZZEL 1977), aber auch hier deuten die konstant großen Zahlen am Bodensee auf verweilende Mauservögel (vgl. JACOBY et al. 1970).

Art	Art- anteil %	Anteile zus.ge- faßt nach Frequenzen %	Flügel- schlag- frequenz Hz	Gewicht ³⁾ g	Flügel- länge ³⁾ cm
<i>Calidris temminckii</i>	1.5	21	(14?)	30	10
<i>Calidris minuta</i>	6.5		(14?)	30	10
<i>Charadrius dubius</i>	7.5		(13?)	38	11.5
<i>Calidris alpina</i>	5.5		12 ²⁾	45	11.5
<i>Acitis hypoleucos</i>	13	27	(11?)	58	11
<i>Calidris alba</i>	1		(9.5?)	60	13
<i>Calidris ferruginea</i>	13		(9.5?)	68	13
<i>Tringa glareola</i>	10	27	8 ¹⁾ (9?)	70	13
<i>Charadrius hiaticula</i>	3		(9?)	70	13
<i>Gallinago gallinago</i>	11.5		8.5 ²⁾	105	13.5
<i>Tringa ochropus</i>	2.5	25	(8?)	85	14.5
<i>Tringa totanus</i>	2		7 ²⁾	120	16.5
<i>Tringa erythropus</i>	5.5		(6.5?)	150	16.5
<i>Philomachus pugnax</i>	11		6.5 ²⁾	130/200	16/19
<i>Tringa nebularia</i>	6.5	—	6 ¹⁾	210	19
(<i>Vanellus vanellus</i>)	—		4.5 ²⁾	200	22.5
(<i>Numenius arquata</i>)	—		3.5 ²⁾	700/1000	30

Tab. 2: Prozentuale Anteile der auf süddeutschen und schweizerischen Rastplätzen in der letzten Augustdekade und in der ersten Septembertdekade 1979 gezählten Limikolen. (Anteile von weniger als 1% sind weggelassen, ebenso die mausernden Brachvögel und Kiebitze; alle Zahlenangaben sind gerundet auf 0.5.)

Table 2: List of proportions of waders counted in south German (FRG) and Swiss resting places during the last ten days of August and the first ten days of September 1979. (Those making up less than 1% have been ignored, as have the moulting Curlews and Lapwings; all the figures are rounded to the nearest 0.5.)

Die Tab. 1 und 2 sind nach Flügelschlagfrequenzen geordnet, soweit diese aus eigenen Messungen bzw. aus der Literatur bekannt waren. Arten mit unbekannter Schlagfrequenz sind aufgrund von Flügellänge und Gewicht entsprechend eingeordnet.

Tab. 1 deutet an, daß die Lücke in der Frequenzverteilung bei 12–13 Hz auf dem Fehlen der Gewichtsklasse von 30 bis 60 g bei den Passeres beruhen könnte. Deutliche Differenzen zwischen den Verteilungen der Bretolet-Daten beziehungsweise der Radardaten bestehen bei 17 Hz, wobei der Trauerschnäpper (*Ficedula hypoleuca*) vermutlich überproportional in den Bretolet-Daten vertreten ist, und unterhalb 12 Hz, wo größere Vögel durch geringere Fängigkeit der Netze sowie durch geradlinigeren, vom Boden etwas abgehobenen Zug untervertreten sein könnten. Neben den Verzerrungen in den Fangdaten ist auch ein Bias zu Gunsten größerer Objekte in den Radardaten nicht ganz auszuschließen, indem sich die

¹⁾ eigene Filmregistrierungen

²⁾ nach HOUGHTON & BROUGH (1974)

³⁾ nach GLUTZ VON BLOTZHEIM, BAUER & BEZZEL (1975, 1977)

(?) aufgrund von Gewicht und Flügellänge geschätzte Schlagfrequenz

unwillkürliche Präferenz der Radar-Beobachter für große Echos doch nicht völlig überwinden läßt (vgl. Methodik, 2.1.3).

Eine Bevorzugung größerer Echos könnte, neben abweichendem Flugverhalten der Vögel, auch für den recht großen Wat- und Wasservogelanteil in den Radardaten mitverantwortlich sein. Bei den Vögeln mit limikolenartigem Flug ist zu beachten, daß die Mehrheit der Flügelschlagfrequenzen nur geschätzt — bei den kleinen Limikolen vielleicht unterschätzt — sind, und daß neben Limikolen auch Wachteln und Enten sowie verschiedene Rallen beteiligt sein könnten. Während die Hauptzugzeit der Enten nach der von uns gewählten Beobachtungszeit liegt, ist die Bedeutung der in unserer Tabelle fehlenden Rallen nicht ohne weiteres abschätzbar. Immerhin stimmen die vorkommenden Frequenzen in Abb. 6 und in Tab. 2 recht gut überein. Aus Tab. 2 ist ersichtlich, daß die Trennung in große und kleine Wat- und Wasservögel bei der Frequenz von 9 Hz im wesentlichen der biologisch sinnvollen Trennung der Strandläufer von den Wasserläufern entspricht.

Die Tab. 1 und 2 können gute Anhaltspunkte über das Artenspektrum und — mit Vorbehalten — auch Hinweise auf die zahlenmäßige Vertretung der wichtigsten Arten an hier bearbeiteten Material geben.

3.2. Richtungen und Richtungsstreuung

Als Lokalisationsparameter der Richtungsverteilungen wählen wir die mittlere Richtung (BATSCHLEIT 1965, MARDIA 1972), d. h. die Richtung des mittleren Richtungsvektors, und als Streuungsmaß die Kreisvarianz (,circular variance') $1-R$, wobei R die Länge des mittleren Vektors bezeichnet. Die mittlere Richtung läßt sich nicht in einfacher Weise biologisch deuten — biologisch sinnvoller wäre die Beschreibung der Hauptzugrichtungen durch den Modus —; sie eignet sich aber im Gegensatz zum Modus für statistische Vergleiche zweier Verteilungen (Test von WATSON & WILLIAMS 1956).

3.2.1. Richtungsverteilungen in typischen Windsituationen

In Abb. 7a) bis d) sind für die drei Höhenstufen die Kreisverteilungen der unter vier typischen Windsituationen fliegenden Vögel dargestellt:

- direkter oder seitlicher Rückenwind (bzgl. Hauptzugrichtung),
- direkter Gegenwind (bzgl. Hauptzugrichtung),
- Seitenwind von NW (rechts von Hauptzugrichtung),
- Seitenwind von SE (links von Hauptzugrichtung).

In allen vier Fällen liegen in der untersten Höhenstufe die mittlere Richtung und die Hauptrichtung im Bereich von 230° bis 240° . Die Vögel der mittleren und oberen Schicht hingegen wählen — ausgenommen bei Seitenwind aus SE — südlichere Richtungen. Die Drehung der mittleren Richtung nach S beträgt bei Rückenwind etwa 10° pro Höhenstufe, etwa 15° bei Wind aus NW, während bei Wind aus dem SW-Sektor hoher S- und SE-Zug den SW-Anteil übertrifft. Die starke Südkomponente des mittleren und hohen Zuges steht im Gegensatz zur in allen Höhenlagen gleichbleibenden Hauptzugrichtung von etwa 245° im östlichen und 220° im westlichen Mittelland (vgl. BRUDERER, im Druck). Bei den mehr südlich ziehenden Objekten könnte es sich um Vögel handeln, die großräumig die Alpen überfliegen. Die tiefer und westlicher fliegenden Vögel sind zwar auch potentielle Alpenüberquerer, folgen aber möglicherweise mehr der lokalen Topographie und wählen den nach SW sich öffnenden Paß als Ausweg vor dem im Süden ein Hindernis darstellenden Alpenkamm.

Seitenwind aus NW wird von tieffliegenden Vögeln kompensiert, da die Topographie dazu zwingt und der in den unteren Luftschichten meist schwächere Wind gute Voraussetzungen dafür bietet. Für höhere, mehr nach Süden ziehende Objekte wird er zum begünstigenden Rückenwind (mittlere Richtung bei etwa 210°).

Bei Seitenwind aus SE liegt die mittlere Richtung auf allen drei Höhenstufen bei 240° ; Vögel mit südlichen Zugrichtungen sind seltener, die Hauptrichtungen liegen im gleichen Bereich wie bei Rückenwind.

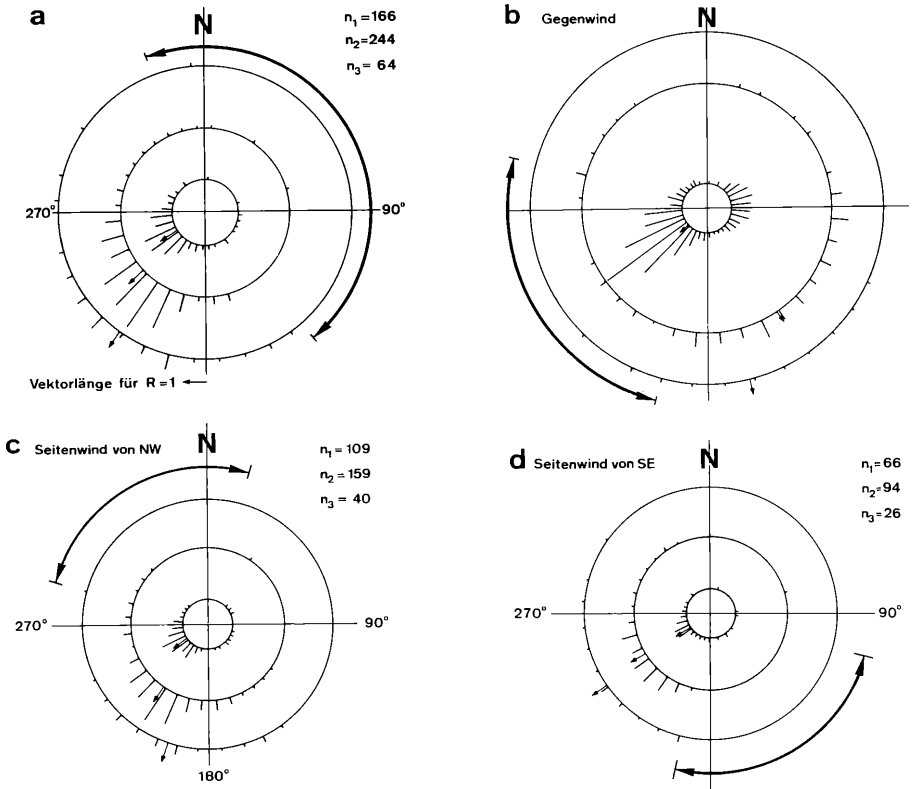


Abb. 7: Zugrichtungsverteilungen und mittlere Richtungen in den drei Höhenstufen. a) bei direktem oder seitlichem Rückenwind (bzgl. der Hauptzugrichtung). b) bei direktem Gegenwind. c) bei Seitenwind aus dem NW-Sektor. d) bei Seitenwind aus dem SE-Sektor. Die mit Pfeilen versehenen Kreisbogen geben je die berücksichtigten Windsektoren an.

Figure 7: Distributions and means of the directions of migration in three height intervals. a) with a direct tailwind or a tailwind from the side (with respect to the normal direction of migration). b) with a direct headwind. c) with a side wind from the NW sector. d) with a side wind from the SE sector. The arcs with arrows show the corresponding wind sectors.

Bei Rücken- und Seitenwind nimmt die Richtungsstreuung nach oben ab und ist insgesamt geringer als bei SW-Wind. Bei diesem für den SW-Zug ungünstigen Gegenwind tritt in den unteren Schichten Umkehrzug auf, und in den oberen Schichten fliegen nur wenige Vögel — mehrheitlich nach SE.

Trennt man die Daten gemäß den Flügelschlagmustern in ‚Singvögel‘ und ‚Wat- und Wasservögel‘, so stellt man bei einer Windkomponente gegen die Hauptzugrichtung in der Wat- und Wasservogelgruppe während der ganzen Nacht einen starken tiefen Umkehrzug selbst bei schwachem Gegenwind fest (Abb. 8). Bei einer weiteren Differenzierung in große und kleine Objekte zeigt sich, daß überproportional viele Umkehrzieher aus der Klasse der kleinen Wat- und Wasservögel stammen (Tab. 3). Bei allen Singvogelklassen kommt Umkehrzug in den beiden unteren Höhenschichten vor; in der Klasse SKS fehlen Vögel, die in den beiden oberen Niveaus gegen den Wind fliegen, fast ganz.

Vögel, die eine große Gegenwindkomponente in Kauf nehmen, findet man fast ausschließlich in einem engen SW-Richtungssektor; es muß sich dabei um besonders stark motivierte Zieher handeln.

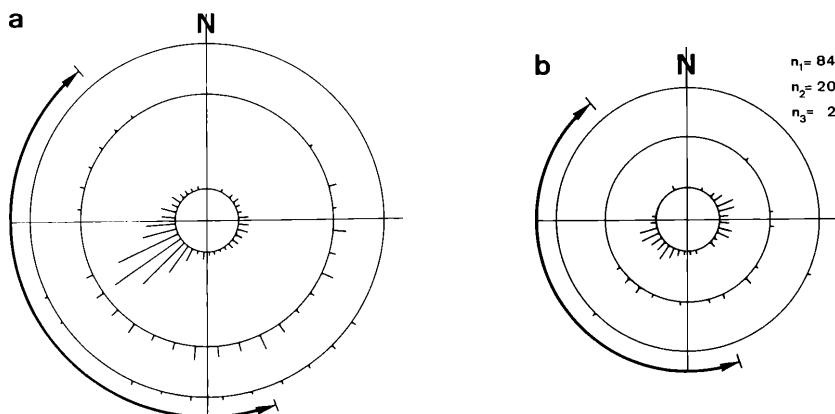


Abb. 8: Zugrichtungsverteilungen in den drei Höhenstufen bei Gegenwind (bzgl. der Hauptzugrichtung). a) ‚Singvögel‘ b) ‚Wat- und Wasservögel‘.

Figure 8: Distributions of the directions of migration in three height intervals with a wind from the SW sector. a) ‚Songbird‘-type birds. b) ‚Waders and Waterfowl‘.

(a)	Hauptzug	Umkehrzug	(b)	Hauptzug	Umkehrzug
Singvögel	402	90	GW	31	7
Wat- und Wasservögel	55	44	KW	24	37
$\chi^2 = 32.15$			$\chi^2 = 16.91$		

Tab. 3: Häufigkeitstabellen von Haupt- und Umkehrzug bei Wind aus dem SW-Sektor. a) ‚Singvögel‘ und ‚Wat- und Wasservögel‘. b) große und kleine ‚Wat- und Wasservögel‘

Table 3. List of the frequencies of normal and reversed migration with a wind from the SW sector. a) ‚Songbirds‘ and ‚Waders and Waterfowl‘ b) large and small ‚Waders and Waterfowl‘.

3.2.2. Winddrift und Windnutzung

Da Wind- und Eigengeschwindigkeit von ähnlicher Größenordnung sind, muß man bei unterschiedlichen Windsituationen auch große Unterschiede der Verteilungen von Kurs- und Zugrichtungen erwarten.

Unter dem Einfluß des Windes sind verschiedene Verhaltensformen der Vögel denkbar:

- Fliegen mit dem Wind (postuliert von ABLE 1974, GAUTHREUX & ABLE 1970 sowie GAUTHREUX 1972).
- Festhalten an einem endogen festgelegten Kurs mit Verdriftung bei seitlichen Winden.
- Festhalten an einer festen Zugrichtung mit Kompensation der Drift bei Seitenwind durch eine Kurskorrektur.
- Windnutzung im Sinne von RABØL (1974) und ALERSTAM & ULFSTRAND (1975), (tief gegen den Wind, hoch mit dem Wind).
- Einstellen des Zuges bei ungünstigen Winden, bzw. größere Zugaktivität bei günstigen Winden; (kann sich in den Richtungsverteilungen, v. a. bei Winden aus Sektor W bis N, als Pseudodrift auswirken).

Diesen allfälligen Strategien sind Einflüsse der Topographie überlagert: Im S und SSE des Radarstandortes auf dem Hahnenmoospaß liegen hohe Gebirgszüge, und nach NE und NW öffnen sich zwei Täler.

Aus unseren bisherigen Untersuchungen ergaben sich keine Anhaltspunkte dafür, daß eine der angeführten Verhaltensweisen dominiert. Da die individuellen Zugziele stets unbe-

kannt sind, lassen sich manche Fälle auch gar nicht auseinanderhalten. Es werden im Folgenden Indizien angeführt, die auf ein gemischtes Vorkommen all dieser Strategien deuten; oft kann für Teilgruppen der verfolgten Vögel das Vorhandensein oder Fehlen einer bestimmten Verhaltensform wahrscheinlich gemacht oder gar belegt werden.

Bei allen Windlagen bewegt sich der Hauptteil der beobachteten Vögel in Richtung potentieller Zugziele in SW, S und SE; in diesem Richtungssektor treten die größten Abweichungen der Zugrichtungen von Mitwindbewegungen auf, d. h. Vögel, die ihren Kurswinkel direkt oder seitlich gegen den Wind stellen, sind in diesem Sektor am häufigsten. Vögel, die deutlich nicht mit dem Wind ziehen, finden sich unter den in südwestliche Richtungen fliegenden Vögeln („SW-Flieger“) bei direktem Gegenwind in allen fünf Klassen; ferner bei seitlichen Winden in der Klasse GS vor allem bei den S-Fliegern, in GW bei den S- und SW-Fliegern, in KS bei den SW-, S- und SE-Fliegern und in SKS zusätzlich noch bei den nach E fliegenden Vögeln.

Eine vergleichsweise deutliche Tendenz, mit dem Wind zu ziehen, besteht in der Klasse KW — abgesehen von den direkt gegen den Wind fliegenden Tieren im SW-Sektor. Vögel, die sich nicht in Richtung wahrscheinlicher Zugziele bewegen, fliegen mit dem Wind: talabwärts nach NW (GS und KS) oder in östliche Richtungen, (Singvögel und überproportional häufig kleine Wat- und Wasservögel, für die aber möglicherweise auch im E liegende Zugziele in Frage kommen).

Eine Gegenüberstellung der mittleren Kurse und Zugrichtungen der SW-Flieger bei NE-, NW- und SE-Wind (d. h. bei Rücken- und Seitenwind) kann Aufschluß geben über die Möglichkeiten der Vögel, Drift bei Wind mit einer seitlichen Komponente durch eine Kurskorrektur zu kompensieren (Tab. 4).

	NW-Wind		SE-Wind		NE-Wind	
	R _A	R _G	R _A	R _G	R _A	R _G
GS	236.6	226.5	217.3	227.5	226.4	225.9
KS	245.0	222.8	219.4	235.7	237.6	227.8
SKS	243.1	217.4	209.5	231.4	229.2	220.5
GW	230.8	220.0	224.6	233.8	232.6	232.1
KW	241.0	211.5	223.7	236.3	240.8	225.2

Tab. 4: Mittlere Kurs- (R_A) und Zugrichtungen (R_G) von SW-Ziehern der fünf Klassen bei Rücken- und Seitenwinden. (Die Zahlenwerte sind je die arithmetischen Mittel der mittleren Richtungen in den drei Höhenstufen.)

Table 4: Mean heading (R_A) and mean migratory direction (R_G) of five classes of birds flying to the SW sector with tailwinds and side winds. Comparison of the difference between R_A and R_G as a test of drift compensation. (The figures are the arithmetic means of the mean directions in the three height intervals.)

Die Daten deuten darauf hin, daß bei Seitenwind kompensatorisches Verhalten auftreten kann, bei Objekten verschiedener Klassen in unterschiedlicher Ausprägung. In GS stellt man eine Konstanz der mittleren Zugrichtungen mit entsprechender Kurskorrektur in allen drei Windsituationen fest. Eine entsprechende, aber nicht so deutliche, kompensatorische Tendenz zeigt sich bei KS und bei SKS. Unter der Hypothese, daß Singvögel das Bestreben haben, Winddrift zu korrigieren, scheinen große Individuen dabei erfolgreicher zu sein als kleine. Bei den Wat- und Wasservögeln sind die Kursunterschiede bei den verschiedenen Winden nicht signifikant, d. h. aus den vorliegenden Daten läßt sich kein kompensatorisches Verhalten ableiten. In der Klasse KW unterscheiden sich die mittleren Zugrichtungen, was zusammen mit der Tatsache des großen Anteils an Umkehrziehern bei SW-Wind darauf deuten könnte, daß Vögel dieser Klasse eine geringere Bereitschaft (oder Fähigkeit) besitzen als Singvögel, sich dem Windeinfluß entgegenzustellen.

Bei den S- und SE-Fliegern findet bei NW-Wind eine Bewegung mit dem Wind statt. Vögel, deren Flugrichtung nicht oder nur wenig von der Windrichtung abweicht, sind nicht verdriftet; auch bei den Individuen mit stärker vom Wind abweichenden Richtungen kann aufgrund der oben erwähnten Driftkompensation der SW-Zieher angenommen werden, daß es sich nicht ausschließlich um verdriftete Vögel, sondern um aktiv nach S und SE fliegende

Individuen handelt. Diese S- und SE-Flieger stammen möglicherweise aus nördlichen und nordwestlichen Populationen, oder es sind Individuen, die trotz südwestlicher Zugziele den Seitenwind nicht kompensieren und den aktuellen Rückenwind nutzen. Bei SE-Wind ist dieser Teil des Zuges eingestellt. Auch beim S- und SE-Zug, der bei Wind mit einer SW-Komponente stattfindet, muß offen bleiben, ob es sich ausschließlich um echte S- und SE-Zieher handelt, oder ob potentielle SW-Zieher einen windbegünstigten Flug nach S in Kauf nehmen, um diese Abweichung später bei besseren Windverhältnissen auszugleichen.

3.2.3. Richtungsänderung im Laufe der Nacht

Wenn nur in Richtungen S bis W ziehende Vögel betrachtet werden, kann eine Drehung der mittleren Zugrichtung im Laufe der Nacht im Uhrzeigersinn festgestellt werden. Diese Drehung ist sehr ausgeprägt bei Objekten der Klasse GS, weniger deutlich bei SKS, kaum bei KS und KW und nicht erkennbar bei GW. Dieses Phänomen ist auch im Mittelland für den Herbst- und den Frühjahrszug beobachtet worden (BRUDERER 1971). Im Herbst kann es damit zusammenhängen, daß zu Beginn der Nacht ein größerer Anteil hoher Südzieher unterwegs ist und daß gegen Morgen tiefe Flieger, die durch den Alpenkamm nach Westen gedrängt werden, häufiger werden. Ein Vergleich mit den zeitlich verschiedenen Landetendenzen in den einzelnen Klassen (Abschnitt 3.3.2.) läßt auch den Verdacht aufkommen, daß auf dem Hahnenmoospaß die lokale Topographie (nach NW sich öffnendes Simmental) im Hinblick auf die bevorstehende Landung eine Rolle spielt.

3.3. Höhenverteilung und Höhenänderungen

3.3.1. Höhenverteilung

Die Abb. 9a) und 9b) zeigen die relativen Anteile der fünf Vogelklassen in den drei Höhengschichten bei Rücken- bzw. Gegenwind (bzgl. der Hauptzugrichtung). Bei Wind aus dem NE-Sektor (Abb. 9a) fliegen im untersten Niveau vergleichsweise große Anteile von Limikolen und Wasservögeln; im mittleren und oberen Niveau überwiegen die Singvögel stärker. Das Verhältnis zwischen großen und kleinen Singvogel-Arten ändert sich mit der Höhe nicht wesentlich, während große Wat- und Wasservögel im obersten Niveau fehlen. Bei Gegenwinden aus dem SW-Sektor (Abb. 9b) zeigt sich innerhalb der Singvogel- und der Wat- und Wasservogel-Klassen eine Zunahme der Anteile der großen Objekte mit der Höhe; das Verhältnis zwischen Singvogel- und Wat- und Wasservogel-Anteilen verschiebt sich schwächer als bei Rückenwind.

Da die Objekte bei den Radarbeobachtungen bezüglich ihrer Flughöhe nicht zufällig ausgewählt wurden, sind Aussagen über quantitative Relationen zwischen den Anzahlen der Vögel in den verschiedenen Höhenstufen nicht zulässig.

3.3.2. Steig- und Landeverhalten

Die Ergebnisse der Analyse des Steigverhaltens am vorliegenden Datenmaterial lassen sich nicht ohne weiteres auf einen gemeinsamen Nenner bringen.

Die bezüglich der Zugmotivation heterogene Zusammensetzung des Datenmaterials aus verschiedenen Kurz- und Langstreckenfliegern und die permanente Möglichkeit und auch Bereitschaft zu landen bewirken eine starke Streuung der Neigung der Flugbahn, ferner überdecken klassenspezifische Faktoren und äußere Einflüsse wie tageszeitlicher Verlauf und Topographie allfällige flugökonomisch relevante gemeinsame Eigenschaften.

Nur bei den Singvögeln ist ein Zusammenhang zwischen Windkomponente in Zugrichtung und Steigungsverhalten erkennbar — bei Rückenwind sinken diese Vögel weniger als bei Gegenwind; ferner halten sie ihre Flughöhe bei Rückenwind eher konstant, die Steigerungsraten variieren bei Gegenwind deutlich mehr als bei einer Rückenwindkomponente.

Wat- und Wasservögel zeigen diese Windabhängigkeit nicht; mit und gegen den Wind fliegende Objekte steigen im Mittel eher als Singvögel, und bei Rückenwind streuen die Neigungen ihrer Flugbahnen weniger als die der Singvögel.

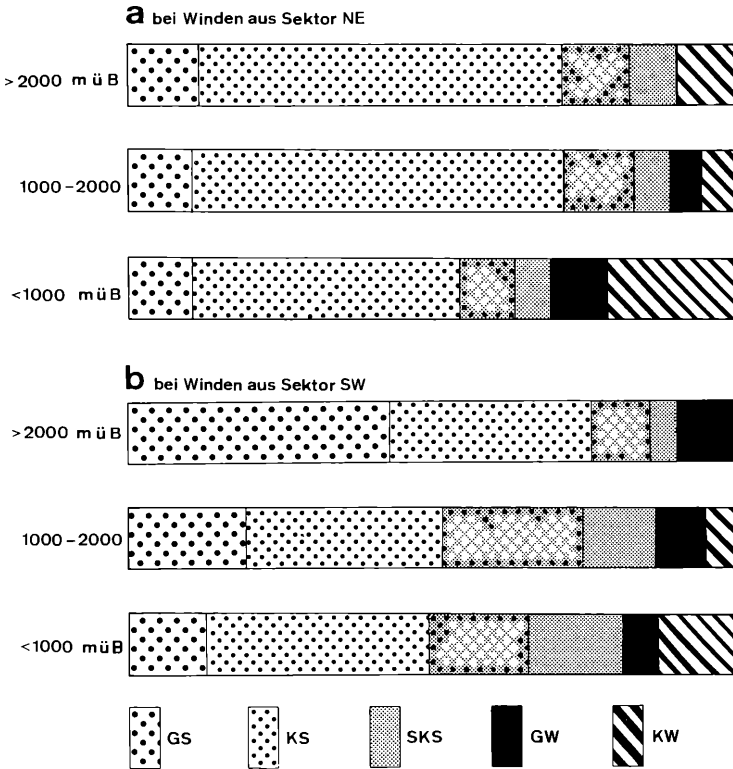


Abb. 9: Relative Häufigkeitsanteile der fünf Klassen in den drei Höhenstufen. a) bei Wind aus dem NE-Sektor. b) bei Wind aus dem SW-Sektor.

Figure 9: Relative abundance of five classes of birds in the three height intervals. a) with a wind from the NE sector. b) with a wind from the SW sector. GS: large ‚Songbirds‘; KS: medium ‚Songbirds‘; SKS: small ‚Songbirds‘; GW: large ‚Waders/Waterfowl‘; KW: small ‚Waders/Waterfowl‘.

Bei einer Auftrennung der Daten in die oben erwähnten fünf Klassen zeigen sich folgende, verschieden stark ausgeprägte, zum Teil aber deutlich sich unterscheidende Eigenheiten.

- GS: Bei Wind aus SW sinken tiefe Vögel dieser Klasse stark; mittlere und hohe Vögel weichen dem Wind aus SW eher nach S aus und steigen. Das Absinken der tiefen Objekte beginnt im Mittel schon vor 21 h; nachher zeigt sich diese Tendenz in allen Höhenstufen. Bei einer positiven Windkomponente in die Hauptzugrichtung fliegen die meisten steigend mit dem Wind, einige wenige stark sinkend und möglicherweise zur Landung ansetzend in entgegengesetzter Richtung.
- KS: Gegenwind treibt Vögel dieser Klasse eher nach unten — oder in südliche Richtungen; bei Rückenwind steigen sie im Mittel mit dem Wind. Sie bleiben länger in der Luft als große Singvögel; erst nach Mitternacht beginnen sie im Mittel zu sinken.
- SKS: Diese kleinen Objekte sind deutlich dem Einfluß des Gegenwindes unterworfen und SW-Zieher zeigen bei SW-Wind eine Tendenz, im Mittel früher als Vögel aus KS zu sinken. Vögel mit einer Windkomponente in Zugrichtung zeigen bezüglich ihres Steigverhaltens keine Präferenzen.
- GW: Während der ganzen Nacht ziehen Vögel dieser Klasse bei Rückenwind eher steigend nach SW, bei SW-Winden bewegen sich sinkende und steigende Individuen gegen den Wind oder mehrheitlich steigend in südliche bis östliche Richtungen. Nach Mitternacht sind Vögel aus GW insgesamt seltener, die auftretenden sind vor allem tiefe und nach SE und E fliegende Objekte bei südwestlichen Winden. Es könnte sich bei diesen um Individuen handeln, die wegen der ungünstigen Windverhältnisse im Laufe der Nacht die Alpenüberquerung ab- bzw. unterbrechen.
- KW: Vögel dieser Klasse werden mehrheitlich mit steigenden Flugbahnen beobachtet. Bei SW-Wind ziehen steigende und sinkende Objekte gegen den Wind, oder — in dieser Klasse überproportional

häufig — sie kehren die Zugrichtung um; der SW-Wind wird dann zum begünstigenden Rückenwind und läßt sie steigen. Bei Winden aus dem NE-Sektor treten vor allem steigende SW-Zieher auf, die nach Mitternacht im Mittel deutlich höher ziehen als vor Mitternacht. Dieses Verhalten könnte damit zusammenhängen, daß nach PENNYCUICK (1978) diese möglicherweise recht homogene Gruppe von Langstreckenfliegern ihren Gewichtsverlust während der Nacht durch Steigerung der Flughöhe (oder Reduktion der Fluggeschwindigkeit; Abschnitt 3.4.) kompensiert, um mit der geforderten Geschwindigkeit maximaler Reichweite zu fliegen. (Bei den andern Klassen ist dieser Anstieg der Flughöhe im Laufe der Nacht nicht erkennbar, da Singvögel schon früh in der Nacht wieder zu sinken beginnen und die Klasse GW aus sehr verschiedenen Elementen zusammengesetzt erscheint.)

3.4. Geschwindigkeiten

Es wird unterschieden zwischen den Horizontalkomponenten der beobachtbaren Zuggeschwindigkeit V_G und der Eigengeschwindigkeit V_A ; diese addiert sich mit der horizontalen Komponente des Windes vektoriell zu V_G .

Am vorliegenden Datenmaterial bestätigen sich frühere Feststellungen (BRUDERER 1971) einer deutlichen Windabhängigkeit der Eigengeschwindigkeit. Bei Rückenwind übernehmen die ziehenden Vögel einen Teil des Windbeitrages und reduzieren ihre eigene Leistung entsprechend, Gegenwind wird in analoger Weise durch aktive Erhöhung der Eigengeschwindigkeit teilweise kompensiert. Dieses Verhalten findet in PENNYCUICK's Modell (PENNYCUICK 1972) eine theoretische Deutung. Abb. 10 zeigt in allen fünf Klassen (nicht signifikant in KW) bei einer Gegenwindkomponente eine höhere mittlere Eigengeschwindigkeit als bei einer Windkomponente in Kursrichtung. Die größeren Geschwindigkeitsunterschiede bei den kleinen Singvögeln deuten darauf hin, daß das Verhalten dieser Individuen mehr als bei den großen Singvögeln vom Wind abhängen könnte.

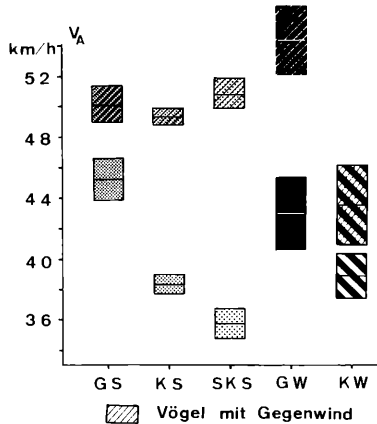


Abb. 10: Mittlere Eigengeschwindigkeiten und Standardfehler bei einer Windkomponente in Kursrichtung bzw. gegen die Kursrichtung (schraffiert).

Figure 10: Mean airspeed and standard error of birds with a positive or a negative (hatched) wind component.

Der Zusammenhang zwischen Wind und Eigengeschwindigkeit läßt sich an den vorliegenden Daten nicht einfach durch ein lineares Modell beschreiben. Das Ausmaß der Kompensation ist bei den einzelnen Klassen verschieden; ferner bewirken Rücken- und Gegenwindkomponenten unterschiedlich große Effekte (Tab. 5a). Bei Vögeln aus GS ist keine proportionale Anpassung der Eigengeschwindigkeit an den Wind feststellbar. In dieser Klasse streut die Geschwindigkeit bei Gegen- und schwachen Rückenwinden unabhängig von der Windstärke erheblich; nur bei starkem Rückenwind liegt sie in einem auffallend engen Sektor um 45 km/h. Vögel aus KS und vor allem aus SKS kompensieren Gegenwind stark und verkleinern dadurch ihre Geschwindigkeit über Grund nur wenig oder halten sie (bei SKS) unabhängig von der Windstärke weitgehend konstant. Bei Rückenwind reduzieren Objekte aus SKS ihre Leistung

kaum, während Vögel aus KS ihre Geschwindigkeit um etwa $\frac{1}{3}$ drosseln und etwa $\frac{2}{3}$ des Windbeitrages auf die Zuggeschwindigkeit übertragen. Dieser Anteil deckt sich mit dem an Buchfinken (*Fringilla coelebs*) beobachteten Wert (BRUDERER 1971). Die Langstreckenflieger aus GW reduzieren im Mittel die Eigengeschwindigkeit bei Rückenwind um mehr als die Hälfte des Windbeitrages und kompensieren in etwas größerem Ausmaß eine Gegenwindkomponente durch eine erhöhte Eigenleistung. Kleine Wat- und Wasservögel meiden mehrheitlich eine Gegenwindkomponente und reduzieren bei Rückenwind nur schwach ausgeprägt ihre Eigengeschwindigkeit.

(a)	Rückenwindkomponente		Gegenwindkomponente	
	r	b	r	b
GS	—	—	—	—
KS	-0.39	-0.37	-0.48	-0.61
SKS	—	—	-0.59	-0.92
GW	-0.49	-0.66	-0.50	-0.80
KW	-0.31	-0.42	—	—

(b)	Rückenwindkomponente		Gegenwindkomponente	
	r	b	r	b
GS	0.39	0.52	0.40	0.53
KS	0.55	0.57	0.26	0.30
SKS	0.60	0.70	—	—
GW	0.40	0.42	—	—
KW	0.38	0.46	—	—

Tab. 5: a) Korrelationen zwischen Eigengeschwindigkeit und Windkomponente in bzw. gegen die Kursrichtung. b) Korrelationen zwischen Zuggeschwindigkeit und Windkomponente in bzw. gegen die Zugrichtung. r: Korrelationskoeffizient; b: Regressionskoeffizient (Steigung der Regressionsgerade). Fehlende Werte entsprechen nichtsignifikanten Korrelationen, $\alpha = 0.01$.

Table 5: a) Correlations between airspeed and positive or negative wind component. b) Correlations between groundspeed and positive or negative wind component. r: Correlation coefficient; b: Regression coefficient (slope of the line of regression). Missing values imply nonsignificant correlations, $\alpha = 0.01$.

Im Sinne einer komplementären Ergänzung zur Tabelle 5a) sind in der Tabelle 5b) (soweit signifikant) die Kennwerte der linearen Regressionen zwischen der Zuggeschwindigkeit und der Windkomponente in Zugrichtung zusammengestellt.

Um die Kräftekonfiguration an den Flügeln konstant zu halten, muß bei unveränderter Profilgeometrie die Anströmungsgeschwindigkeit an den Flügel und damit die Eigengeschwindigkeit des Vogels bei abnehmendem Luftdruck, d. h. bei zunehmender Flughöhe, größer werden.

Es zeigt sich nur in der Gruppe der Wat- und Wasservögel und in der Klasse KS eine schwach ausgeprägte Zunahme der Eigengeschwindigkeit mit der Höhe. Dabei ist durch Betrachten partieller Korrelationen berücksichtigt, daß Vögel in oberen Luftschichten eher bei starken Rückenwinden fliegen, und somit eine Reduktion der Eigengeschwindigkeit gemäß Abb. 10 die postulierte Zunahme der Eigengeschwindigkeit mit der Höhe überdecken könnte. Bei Beobachtungen des Frühlingszuges im Schweizerischen Mittelland (BRUDERER 1971) wurde im Gegensatz zu den vorliegenden Daten eine generelle Zunahme der Eigengeschwindigkeit mit der Höhe festgestellt.

Die von PENNYCUICK postulierte Reduktion von V_A als Kompensation des Gewichtsvorlustes im Laufe der Nacht ist nicht erkennbar.

Hingegen stellt man bei den Objekten in KS und in beiden Wat- und Wasservogel-Klassen fest, daß die Vögel im Sinkflug ihre Eigengeschwindigkeit erhöhen — nicht nur, um Gegenwind zu kompensieren, sondern auch bei Rückenwind.

Es besteht eine deutliche Zunahme der Zuggeschwindigkeit mit der Höhe, welche damit zusammenhängt, daß die Vögel bei Rückenwind durchschnittlich in größeren Höhen (mit stärkeren Winden) fliegen als bei Gegenwind. Bei den kleinen Vögeln ist diese Zunahme

gemäß ihrem kompensatorischen Verhalten weniger ausgeprägt, die Korrelation ist jedoch straffer, was wiederum bedeuten kann, daß sie ihr Verhalten deutlicher vom Wind bestimmen lassen als große Vögel.

3.5. Mechanik des Flugverhaltens

Aus der das Flügelschlagmuster beschreibenden Echosignatur lassen sich drei biologisch einfach zu deutende Kennwerte ablesen: Flügelschlagfrequenz und Längen der Schlag- und Ruhephasen. Die Analyse dieser Parameter kann Hinweise über die dynamische Kontrolle des Flugverhaltens durch die Vögel geben. Allerdings stehen dem Vogel noch ganz andere Kontrollmechanismen zur Verfügung (RÜPPELL 1973, NACHTIGALL 1974); an Modellen aerodynamischer Profile stellt man etwa fest (MILNE-THOMSON 1952), daß geringfügige Änderungen des Anstellwinkels der Flügel den Auftriebs- und den Widerstandskoeffizienten des Profils und damit die Kräftekonfiguration des Flügels stark beeinflussen. Da in der Beobachtungsperiode im Herbst 75 die einzelnen Objekte nur während einer kurzen Zeit (1—2 Minuten) verfolgt wurden, sind Feststellungen zur Flugkinematik und Dynamik nur als statistische Aussagen über die Gesamtheit der Objekte der einzelnen Teilklassen des Datenmaterials und nicht durch Flugweganalysen individueller Vögel in verschiedenen Flug- und Umweltsituationen möglich. Weil vor allem die Parameter der Schlag- und Ruhephasenlänge selbst intraspezifisch stark streuen (EMLEN 1974, RENEVEY, im Druck), können innerhalb der betrachteten Klassen die wohl ziemlich feinen kinematisch bedingten Variationen verdeckt werden. Relevante Schlüsse werden sich wohl erst aus der Analyse der in der Beobachtungsperiode Herbst 80 aufgenommenen Signale individueller Vögel ergeben, die über längere Zeit verfolgt werden und auf ihrer Bahn ihr Flugverhalten deutlich ändern (Richtungswechsel, Änderung des Steigungswinkels etc.).

Von Interesse ist die Frage, welche Mechanismen Vögel verwenden, um ihre Geschwindigkeit zu verändern oder ihre Leistung bei steigender Flugbahn zu erhöhen.

Am vorliegenden Datenmaterial ist bei den Singvögeln kein signifikanter linearer Zusammenhang zwischen Eigengeschwindigkeit und Phasenlängen in der Echosignatur erkennbar. Allerdings zeigt ein Vergleich der mittleren Phasenlängen bei einer Windkomponente in beziehungsweise gegen die Kursrichtung bei horizontalen Fliegern in den Klassen KS und SKS bei Gegenwind eine größere mittlere Schlagphasenlänge als bei Rückenwind; Vögel aus SKS erhöhen im Mittel bei Gegenwind gleichzeitig auch die Pausenlänge. Wenn man berücksichtigt, daß Vögel aus KS und vor allem aus SKS bei Gegenwind die Eigengeschwindigkeit erhöhen (Abb. 10), könnte man folgern, daß eine Variation der Schlagphasenlängen von diesen Individuen auch zu Geschwindigkeitsänderungen benutzt werden kann.

Ein Zusammenhang zwischen Eigengeschwindigkeit und Flügelschlagfrequenz ist in unseren Daten in keiner der fünf Klassen erkennbar.

Veränderungen der Schlag- und Ruhephasenlängen können von Singvögeln zur Leistungsänderung im Steig- und Sinkflug verwendet werden. In Abb. 11 sind die mittleren Phasenlängen bei Singvögeln mit steigenden und sinkenden Flugbahnen dargestellt. Vögel aus GS erhöhen bei steigender Flugbahn die Länge der Schlagphase und verkleinern die Pausen; in KS werden beim Steigen die Schlagphasen länger, während bei Objekten aus SKS im Steigflug keine Änderung der Schlagphasenlänge aber eine Verkürzung der Ruhephasen erkennbar wird.

Ob Vögel bei einer Änderung der Neigung der Flugbahn ihre Leistung durch eine Variation der Flügelschlagfrequenz steuern, ist am vorliegenden Datenmaterial weder bei Singvögeln noch bei Wat- und Wasservögeln feststellbar.

4. Diskussion

a) Zur Verfeinerung der Radarmethodik

Bereits in den bahnbrechenden Arbeiten von SCHAEFER (1966 und 1968) ist auf die Möglichkeit der Gruppierung unbekannter Nachtzieher aufgrund von Echosignaturen aufmerksam gemacht worden. Die vielfältigen und zum Teil übertriebenen Hoffnungen, die in der Folge an diese Methode geknüpft wurden, fanden ihre extremste Formulierung im Titel

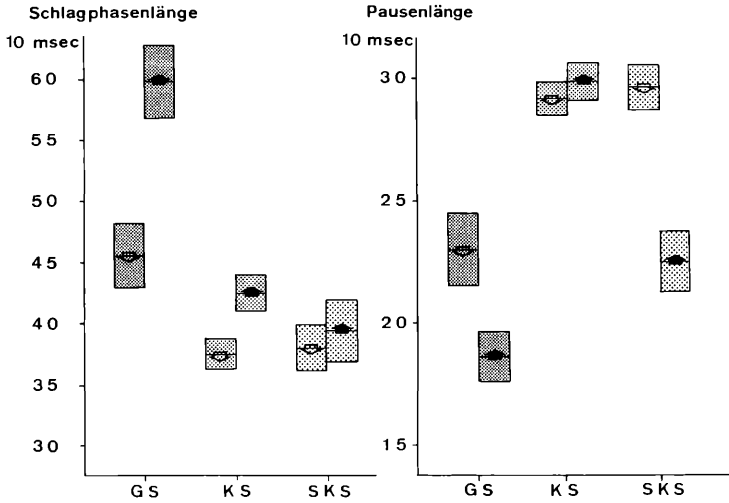


Abb. 11: Mittlere Schlagphasen- und Pausenlängen mit Standardfehlern bei ‚Singvögeln‘ mit steigender (!) und sinkender (!) Flugbahn.

Figure 11: Mean duration of wingbeat period and pause period with standard errors, of climbing (!) and descending (!) ‚Songbirds‘

einer Publikation von WILLIAMS & WILLIAMS (1980): „A PETERSON’s Guide to Radar Ornithology?“ Methodisch-technische Schwierigkeiten, die sich einer automatisierten Klassierung von Radardaten entgegenstellen, sind vor allem durch E. HOUGHTON und seine Mitarbeiter aufgezeigt worden (vgl. etwa HOUGHTON & BLACKWELL 1972, BLACKWELL, HOUGHTON & WILMOT 1974, HOUGHTON & BROUGH 1974). Diese Schwierigkeiten haben bis dahin eine Anwendung der in ihren Anfängen so vielversprechenden Methode verhindert. Im Rahmen der vorliegenden Arbeit wurde erstmals ein größerer Datensatz von Flugwegen und Echosignaturen halbautomatisch auf charakteristische Werte reduziert, in fünf aufgrund ihrer Flügelschlagmuster definierbare Vogelgruppen eingeteilt und auf gruppentypisches Verhalten untersucht.

Unerfüllt bleibt vorläufig der Wunsch nach einer sehr feinen automatischen Differenzierung der Flügelschlagmuster; und damit fehlt auch die Möglichkeit, die Vielzahl der Echosignale mit Mustern bekannter Vogelarten zu vergleichen und die beobachteten Objekte zu identifizieren. Die von BRUDERER & WEITNAUER (1972) für einen besonders charakteristischen Flugtyp (*Apus apus*) realisierte Bearbeitung einer einzelnen, aufgrund von Flügelschlagmustern identifizierten Art kann vorläufig noch nicht auf weitere Einzelarten ausgedehnt werden. Dies insbesondere deshalb, weil die biologisch deutbaren Merkmale der Echosignatur innerhalb derselben Art oder Artengruppe sehr variabel sein können (vgl. BRUDERER et al. 1972, BRUDERER & WEITNAUER 1972) und zudem vom Flugzustand abhängen (EMLEN 1974, VAUGHN 1974 und 1978, RENEVEY, im Druck, diese Arbeit Abschnitt 3.5.). Eine höherdimensionale Parametrisierung des Echosignals oder seines Spektrums könnte sich in einer späteren Phase — in Anlehnung an Mustererkennungs-Algorithmen bei EEG-Signalen — als neuer Ansatzpunkt aufdrängen; damit könnten die Daten möglicherweise differenzierter gegliedert werden. Allerdings wird sich bei einer allfälligen Eichung ausgewählter Cluster mit Signaturen bekannter Arten eine zusätzliche Schwierigkeit ergeben: Die identifizierten Signale von Nachtziern entstehen meist durch Radarverfolgung oder Filmregistrierung von gefangenen und dann freigelassenen Vögeln (vgl. BRUDERER et al. 1972, VAUGHN 1974, EMLÉN 1974, DEMONG & EMLÉN 1978). Viele dieser Vögel fliegen nach der Freilassung rasch zum Boden zurück; aufsteigende Individuen zeigen atypische Flügelschlagmuster, die bei Singvögeln bis zu kontinuierlichem, limikolenartigem Flügelschlag gehen können; und auch bei horizontal abfliegenden Tieren ist nicht klar, wieweit angesichts ihrer Extremsituation ihr Flug typisch und damit in einem automatischen Verfahren dem Verhalten regulär ziehender Artgenossen vergleichbar ist.

b) Zum Vogelzug im Bereich der Alpen

Die hier bearbeiteten Daten stammen aus sieben Nächten im letzten Augustdrittel und im ersten Septemberdrittel. Dieses beschränkte Material erlaubt sicher keine weitgehenden Verallgemeinerungen, hat aber durch die enge zeitliche Limitierung den Vorzug, daß das Artenspektrum überblickbar wird.

Unter den Arten mit kontinuierlichen Flügelschlägen fallen aufgrund der Zugzeit die Enten und die häufigsten Rallen weitgehend außer Betracht. Wir nehmen an, daß die beiden Klassen der Wat- und Wasservögel in erster Linie aus Limikolen bestehen und daß andere kontinuierlich flügelschlagende Arten (z. B. Rallen, Enten, Reiher, Wachteln) zahlenmäßig eher unbedeutend sind. Die Klasse KW besteht im wesentlichen aus *Calidris*-Arten, Flußuferläufern und Flußregenpfeifern, während die Klasse GW vorwiegend *Tringa*-Arten, Kampfläufer und Bekassinen umfaßt. In den Fangzahlen vom Col de Bretolet treten Arten mit ununterbrochenem Flügelschlag nur in verschwindend kleinen Zahlen auf. Ein Grund dafür könnte ihr geradliniger Flug sein; dieser Flugtyp könnte zu einem wenig dem Gelände folgenden, vom Boden abgehobenen Zug führen, der diese Vögel normalerweise über die Netzbarrieren auf dem Paß hinweg fliegen läßt. Bestätigt wird diese Idee durch die Tatsache, daß die Klassen GW und KW geringere Steig- und Sinktendenzen zeigen als Vögel mit singvogelartigem Flug. Auffallend ist, daß der relative Anteil der Limikolen in den drei untersuchten Niveaus mit der Höhe abnimmt, daß also die Limikolen in stärkerem Maß als die Singvögel die untersten 1000 m über dem Paß bevorzugen. Eine rasche Überprüfung der Daten aus dem Mittelland ergab auch für das Tiefland eine ähnliche Höhenverteilung. Der mit 15% relativ hohe Limikolenanteil bestätigte sich auch im Herbst 1980 am weiter östlich gelegenen Alpenrand (vgl. RENEVEY, im Druck), steht aber im Gegensatz zu den von BRUDERER (1971) publizierten April-Daten aus dem Mittelland, wo nur 5% Vögel mit Limikolenflug festgestellt wurden. Da die Frühlingsdaten nur bis zum 25. April reichen, ist ein direkter Vergleich nicht möglich; an Mai-Daten wäre zu prüfen, ob dieser niedrige Limikolenanteil für den Frühling generell gilt und damit als eine bei den Limikolen stärker als bei Singvögeln auftretende Tendenz, dem Alpengebiet auszuweichen, gedeutet werden könnte.

Unter den Singvögeln scheinen die in den untersten Luftschichten fliegenden Individuen ihren Flug stärker dem Geländeverlauf anzugleichen als die Limikolen. Die vermutlich überproportionale Vertretung des Trauerschnäppers (*Ficedula hypoleuca*) in den Fangzahlen könnte auf einen besonders bodennahen Zug dieser Art deuten, und größere Arten (mit Flügelschlagfrequenzen unter 12 Hz) könnten ähnlich den Limikolen durch etwas geradlinigeren Flug vom Boden abgehoben sein. Zudem ist aufgrund von Beobachtungen auf dem Col de Bretolet (L. JENNI, mündl.) zu erwarten, daß sich Drosseln in den Nylon-Netzen weniger gut fangen als kleinere Singvögel. Dies könnte zu einer Untervertretung der großen Singvögel in den Bretolet-Daten führen, während in den Radardaten eine Übervertretung durch Bevorzugung großer Echos nicht ganz ausgeschlossen werden kann. Obwohl neben diesen erkannten Verzerrungen noch andere möglich sind, erwarten wir gemäß Tab. 1, daß in den Radardaten die Klasse SKS vorwiegend aus Fitis *Phylloscopus trochilus*, Teichrohrsänger *Acrocephalus scirpaceus* und Grasmücken (*Sylvia spec.*) besteht und daß die Klasse KS überlappend dieselben Grasmücken sowie Fliegenschnäpper (*Muscicapinae*) und kleine Drosseln (*Turdinae*) enthält. Die in den Radardaten relativ umfangreiche Klasse GS könnte neben Singdrosseln *Turdus philomelos* auch Würger (*Lanius spec.*), Wendehals *Jynx troguilla*, Pirol *Oriolus oriolus* sowie in zugartiger Ausbreitung befindliche andere Drosselarten (*Turdus spec.*) umfassen.

Die Zugrichtungen in den untersten 1000 m über dem Paß sind vor allem durch die Topographie geprägt. Da diese Schicht die Mehrheit der Vögel enthält, könnte man in Übereinstimmung mit Beobachtungen vom Alpenrand folgern, daß die meisten Nachtzieher eher dazu neigen, unter dem Einfluß der Topographie ihre Richtung anzupassen als aufzusteigen, um eine gewählte Richtung beizubehalten. Der Zug oberhalb 1000 müB (über 3000 müM) dürfte eher dem Bild topographisch ungestörten Zuges nahekommen, (obwohl auch hier lokale oder großräumige Leitlinieneffekte nicht auszuschließen sind). Unter der Annahme, daß der Zug oberhalb 1000 müB in Situationen ohne Gegenwindkomponente wenig topographiegeprägt sei, ergeben sich für die westlichen Schweizeralpen Hauptzugrichtungen und mittlere Zugrichtungen von 190° bis 230° (vgl. Abb. 7a, c). Diese Werte weichen deutlich ab

von der Haupttrichtung des Nachtzuges im östlichen Mittelland (ca. 245°), der durch den Alpenrand abgelenkt scheint, entsprechen aber den Richtungen, die man gemäß Ringfunden für den Nachtzug über der Schweiz erwarten würde (BRUDERER 1978), und sind vergleichbar mit den Richtungen über dem westlichen Mittelland (BRUDERER, im Druck). Ein bei allen Windlagen relativ großer Anteil von nach NW fliegenden Vögeln steht im Zusammenhang mit einem in diese Richtung sich öffnenden Tal.

Der Einfluß des Windes auf die Verteilung der Zugrichtungen ist in den oberen Niveaus ähnlich wie im Mittelland (BRUDERER 1972): Breiteste Streuung und größte Abweichung von der Hauptzugrichtung unter Gegenwind, Zunahme des S- und SE-Zuges bei wenig veränderter Hauptzugrichtung unter Seitenwind von rechts (NW-Wind), Ausbleiben des S- und SE-Zuges bei wenig veränderter Hauptzugrichtung unter Seitenwind von links (SE-Wind). Während die Seitenwindsituationen im SW-Sektor auf Driftkompensation und im SE-Sektor auf Pseudodrift deuten, lassen die Richtungsverteilungen bei Gegenwind auf die zusätzliche Möglichkeit von aktiver Windnutzung beziehungsweise (Teil-) Verdriftung schließen. Dieses kombinierte Auftreten von vier verschiedenen Verhaltensweisen (Driftkompensation, Verdriftung, Mitwindflug und Anpassung der Zugaktivität verschiedener Populationen an die jeweiligen Windverhältnisse) läßt alle extremen Formulierungen, die einer dieser Verhaltensformen im Gesamtzug eine eindeutige Dominanz zuweisen, als problematisch erscheinen. Nach Arten oder Artgruppen differenzierende Arbeiten erhalten erhöhte Bedeutung. Die in der vorliegenden Studie an den fünf Vogelklassen durchgeführten Untersuchungen deuten auf grundsätzliche Unterschiede zwischen Passeres und Limikolen sowie auf graduelle Unterschiede zwischen verschiedenen Größenklassen: Bei den Singvögeln im SW-Sektor ist bei Seitenwind ein Bestreben zum Beibehalten der Zugrichtungen deutlich erkennbar; die Zugrichtungen der nach SW fliegenden Limikolen werden durch Seitenwinde mehrheitlich verändert. EVANS (1968) hat gezeigt, daß Limikolen bei Flügen zwischen weit auseinander liegenden Nahrungsgebieten in der Lage sind, Drift zu kompensieren. Im Gegensatz zu den von EVANS beobachteten Vögeln fliegen unsere Limikolen im Rahmen großräumiger Wanderungen über für sie ungünstige Habitats; ihre Zielgebiete dürften weniger eng und eindeutig definiert sein. Offenbar wenden Limikolen in dieser Situation ihre Fähigkeit zur Driftkompensation nur in geringem Maße an und gehen zu anderen Flugstrategien über. Die bei westlichen Winden häufig beobachteten Mitwindflüge in geringer Höhe erwecken den Eindruck, daß vor allem kleine Limikolen unter ungünstigen Wetterbedingungen bestrebt sind, das unwirtliche Gebiet möglichst rasch, d. h. unter maximaler Windnutzung wieder zu verlassen, um günstige (eventuell bereits bekannte) Rastgebiete aufzusuchen. Diese Tendenz zum Einflug in Rastgebiete beim Auftreten von Schlechtwetterzonen ist von Feldbeobachtungen her bekannt (vgl. etwa GYLLIN 1965). Man könnte aus dem bis dahin Bekannten folgern, daß Limikolen dazu tendieren, die Alpen relativ großräumig — ohne Zwischenhalt und ohne exakt definiertes Zielgebiet — zu überfliegen, daß sie zumindest NW-Winde kaum kompensieren, sondern für den Zug nach S nutzen, und daß vor allem kleine Limikolen bei westlichen Winden ins Mittelland zurückkehren, während große Limikolen bei dieser Windlage ihre Geschwindigkeit steigern.

Bei Limikolen und Singvögeln meiden kleine Arten bei Gegenwind ausgeprägter als die großen die oberen Flugniveaus, da ihre geringeren Fluggeschwindigkeiten weniger geeignet sind, die mit der Höhe meist zunehmenden Gegenwinde zu überwinden. Auch bei der Driftkompensation scheinen generell größere (raschere) Individuen erfolgreicher als kleine zu sein.

Bei den beobachteten Richtungsänderungen im Verlauf der Nacht drängt sich hier als Erklärung vor allem der mit dem Tiefer-Sinken der Vögel in der zweiten Nachthälfte stärker werdende Topographieeinfluß auf. Diese Interpretation verdient auch bei anderen, weniger eindeutig durch die Topographie geprägten Beobachtungsorten eine Prüfung.

c) Zur Flugmechanik

Ein erstaunliches Ergebnis der vorliegenden Arbeit sind die geringen Fluggeschwindigkeiten der Limikolen. Oft wird gerade in Radarstudien die hohe Geschwindigkeit als Merkmal von Limikolenechos angeführt (z. B. LACK 1962, EVANS 1968). Die Geschwindig-

keitsangaben von MEINERTZHAGEN (1955) liegen mehrheitlich im Bereich von 50–75 km/h. Die Ergebnisse von VAUGHN (1978) für *Calidris mauri* (um 40 km/h) entsprechen allerdings unseren Daten für Vögel aus KW. Die Messungen von NOER (1979) ergeben für durchschnittliche Schwärme großer und kleiner Limikolen ohne Wind Geschwindigkeiten von 50–60 km/h, und bei Wind eine durchschnittlich 40%-ige Kompensation des in Kursrichtung wirkenden Windvektors. Die über dem Hahnenmoospaß festgestellten mittleren Geschwindigkeiten einzeln fliegender Limikolen liegen um rund 20% tiefer als die der von NOER vermessenen Schwärme. Entnimmt man den Graphiken NOER's jedoch nur die Einzelvögel, so stellt man weitgehende Übereinstimmung fest: Unsere Klasse GW wie auch NOER's Daten von *Haematopus ostralegus* ergeben knapp 50 km/h; unsere KW fliegen mit gut 40 km/h, und bei NOER flogen drei einzelne *Calidris canutus* mit ca. 37 km/h und drei Zweier- oder Dreiergruppen von *Calidris alpina* mit etwa 44 km/h. Offen bleibt, ob die von NOER festgestellte Abhängigkeit der Geschwindigkeit von der Schwarmgröße auch für den Nachtzug gilt, und ob die aufgrund der Radardaten im Nachtzug zu erwartende Auflockerung der Schwärme zu lockeren Verbänden genügt, um die von NOER festgestellte reduzierte Einzelvogel-Geschwindigkeit zu provozieren. Es stellt sich auch die Frage nach der Bedeutung dieser erhöhten Schwarm-Geschwindigkeiten und der reduzierten Einzelvogel-Geschwindigkeiten. Möglicherweise entspricht die reduzierte Geschwindigkeit ähnlich wie beim Mauersegler (*Apus apus*) (vgl. BRUDERER & WEITNAUER 1972) der Geschwindigkeit maximaler Reichweite, während die Flüge in Schwärmen entlang der Küste trotz aerodynamischem Gewinn für das einzelne Individuum gar nicht dem ökonomischen Langstreckenflug entsprechen; eine energiesparende Flugweise wäre für diese Flüge in optimalen Lebensräumen und in der sozialen ‚Sicherheit‘ des Schwarmes weniger bedeutungsvoll als über den Alpen oder über dem Meer.

Aus den obigen Erläuterungen ergeben sich folgende Konsequenzen: a) Wenn es sich bei den Schwarm-Geschwindigkeiten nicht um die Geschwindigkeit maximaler Reichweite handelt, bedeutet die Existenz der von NOER beobachteten Teilkompensation des Windes, daß dieses kompensatorische Verhalten nicht direkt mit der Geschwindigkeit maximaler Reichweite gekoppelt ist, sondern auch in anderen Flugsituationen angewendet wird. Dabei muß auch beachtet werden, daß verschiedene Vogelgruppen unterschiedliches Verhalten zeigen können (siehe unten). b) Da im Nachtflug Limikolen nicht eindeutig schneller fliegen als Singvögel vergleichbarer Größe, werden Identifikationen von ‚Limikolenechos‘ am Überwachungsradar aufgrund der Geschwindigkeit problematisch. Erfahrungen am Überwachungsradar in Zürich-Kloten deuten darauf hin, daß zumindest ein Teil der raschen, deutlichen Echos nicht von Limikolen, sondern von Wasservögeln stammen.

Die Tendenz zur Teil-Kompensation des Windvektors in Zug- bzw. Kursrichtung bestätigt sich in den vorliegenden Daten. In den Klassen, in denen lineare Regressionen berechnet werden konnten, ist die Kompensation bei Gegenwind stärker als bei Rückenwind, wie sich dies auch aus der entsprechenden Graphik von EMLEN (1974) für *Zonotrichia albicollis* und aus den theoretischen Kurven von PENNYCUICK (1978) herauslesen läßt. Die Kompensationsrate liegt in der Klasse KS bei Rückenwind im selben Bereich wie sie BRUDERER (1971) bei vorwiegend mit Rückenwind fliegenden *Fringilla coelebs* und EMLEN (1974) bei *Zonotrichia albicollis* festgestellt hatten. Auffallend ist, daß die Kompensationsrate in der Klasse KS bei Gegenwind auf 60% und in der Klasse SKS gar auf 90% ansteigt, während die Vögel der Klasse GS ihre Geschwindigkeiten wesentlich unabhängiger vom Wind variieren. Die Kompensationsrate kleiner Limikolen unter Rückenwind einfluß ist vergleichbar mit den von NOER (1979) vorwiegend bei Gegenwind ermittelten Werten; an den wenigen bei Gegenwind fliegenden Individuen aus KW läßt sich in unserem Material kein aussagekräftiger linearer Zusammenhang feststellen. Das Kompensationsverhalten großer Limikolen erscheint in unseren Daten ausgeprägter als bei NOER (l. c.). Das hier aufgezeigte unterschiedliche Verhalten verschiedener Vogelgruppen zeigt, daß die beobachtete Windkompensation nicht reine Flugmechanik im Sinne PENNYCUICK's beinhaltet, sondern daß — besonders deutlich bei den Passeres — unterschiedliche Zugstrategien involviert sein könnten. Das zum Teil extrem unterschiedliche Verhalten bei Gegen- und Rückenwind ist biologisch durchaus sinnvoll, widerspricht aber früheren Spekulationen (EMLEN 1975, BRUDERER 1977), wonach Zugvögel darauf tendieren könnten, ihre Zuggeschwindigkeit möglichst konstant zu halten, um die

Länge des gesamten Zugweges durch eine bestimmte Zeit des aktiven Fluges auszumessen. Auch die in den vorliegenden Daten aufgedeckte Möglichkeit zur Steigerung der Geschwindigkeit im Sinkflug (entsprechend den Angaben von TUCKER 1968) und die Zunahme der Zuggeschwindigkeit mit der Höhe (aufgrund zunehmenden Rückenwindes) lassen ein solches Meßsystem als sehr unpräzise erscheinen.

Im Hinblick auf die ‚Predictions‘ von PENNYCUICK (1978) ist festzuhalten, daß die erwartete Reduktion der Eigengeschwindigkeiten im Verlaufe der Nacht als Kompensation des Gewichtsverlustes viel zu klein ist, als daß sie in natürlicher Umgebung feststellbar wäre. Zusätzlich könnte dieser schwache Effekt überdeckt werden durch einen in der zweiten Nachthälfte zunehmenden Anteil an (langflügligeren und rascher fliegenden) Langstreckenziehern. Das von PENNYCUICK postulierte Aufsteigen im Verlaufe der Nacht wird möglicherweise bei den kleinen Limikolen sichtbar; große Limikolen sind in der zweiten Nachthälfte zu selten, und bei den Passeres würden Landetendenzen einen entsprechenden flugökonomischen Effekt überdecken. Die von BRUDERER (1971) beobachtete Zunahme der Eigengeschwindigkeit mit der Höhe ist in den hier bearbeiteten Daten nicht generell feststellbar, lediglich in den Klassen GW, KW und KS ist eine schwache Zunahme zu erkennen. Die Steig- und Sinktendenzen der Limikolen variieren nicht sehr stark und werden wenig von Außenbedingungen beeinflusst; demgegenüber zeigen Singvögel bei Gegenwind eine erhöhte Variation der Steigraten und sinken bereits wenige Stunden nach Zugbeginn mehrheitlich ab. Dieses Aufsteigen und Absinken könnte als Suchen günstigerer Flughöhen interpretiert werden, das schließlich zu tiefem und infolge Landungen abgeschwächtem Zug führt.

Das vorliegende Material ist offenbar zu heterogen, um den von EMLÉN (1974) an einer einzelnen Art festgestellten Zusammenhang zwischen Eigengeschwindigkeit und Flügelschlagfrequenz zu zeigen. Auch ein signifikanter linearer Zusammenhang zwischen Eigengeschwindigkeit und der Schlagphasen- und Pausenlänge ist nicht erkennbar; durch den Vergleich der gegen den Wind und mit dem Wind fliegenden Individuen der (stark windkompensierenden) Klassen KS und SKS kann jedoch indirekt auf eine mögliche Geschwindigkeitsvariation mittels Veränderung der Phasenlängen geschlossen werden. Entsprechend den von EMLÉN (1974) untersuchten *Zonotrichia albicollis* scheinen Vögel aus KS zur Geschwindigkeitssteigerung bei Gegenwind nur die Schlagphasen zu verlängern, während Vögel aus SKS bei Gegenwind Schlagphasen und Pausen verlängern. Da nach CSICSÁKY (1977) Kleinvögel durch den großen Schlagwiderstand ihrer Hochauftriebsflügel überproportional gebremst werden und durch Bolzenflug (mit geschlossenen Flügeln) zusätzliche Geschwindigkeit gewinnen können, scheint der hier beobachtete Unterschied zwischen KS und SKS durchaus plausibel. Im Sinne einer Bestätigung und Verallgemeinerung der Angaben von EMLÉN (1974) über *Zonotrichia albicollis* zeigen unsere Daten, daß Passeres Leistungsänderungen im Steig- und Sinkflug durch Variation der Schlag- und Ruhephasen beeinflussen können. Neu ist die Feststellung von gruppentypischen Unterschieden: Für sehr kleine Singvögel, die nicht die Geschwindigkeit, sondern den Auftrieb erhöhen wollen, scheint es nach den Erörterungen von CSICSÁKY (1977) plausibel, wenn sie die Bolzenflugphase (d. h. die Ruhephase) verkürzen; in der Klasse KS wird durch Verlängerung der Schlagphasen vermehrter Auftrieb erzeugt, und Vögel aus GS wenden beide Mechanismen an.

Da im hier bearbeiteten Material manche Details der Flugmechanik und feinere intraspezifische Unterschiede durch die Heterogenität des Materials überdeckt sind und bei den Untersuchungen von VAUGHN (1974, 1978) und EMLÉN (1974) unnatürliche Verhaltensweisen aufgrund der Freilassung nicht ganz ausgeschlossen werden können, sind weitergehende Untersuchungen an ausgewählten langen Flugwegen und Echosignaturen freifliegender Zugvögel durchzuführen.

5. Dank

Unser Dank richtet sich vor allem an den Schweizerischen Nationalfonds, der die Feldarbeiten und einen großen Teil der Auswertung finanzierte, sowie an verschiedene Dienststellen der Schweizerischen Armee (Gruppe für Generalstabdienste, Gruppe für Rüstungsdienste, Kdo Fl u Flab Trp, Zeughäuser Emmen und Zweisimmen), die uns nicht nur in beiden Jahren die Radargeräte zur Verfügung stellten und für den Unterhalt sorgten, sondern im Herbst 1974 zusätzlich einen infolge des frühen Wintereintrittes nicht ganz einfachen Rücktransport des Gerätes aus Eis und Schnee kostenlos und in stets angenehmer

Zusammenarbeit durchführten. Die Basler Stiftung für Biologische Forschung finanzierte den Bau einer Registrier- und Decodieranlage für Flugwege und Flügelschlagmuster sowie eine erste Stufe der Auswertung. Diese Entwicklungsarbeiten konnten dank dem Entgegenkommen von Herrn Dr. H. NOUR ELDIN am Hybridrechenzentrum der ETH Zürich erfolgen. Die eigentliche Auswertung durften wir auf den Anlagen des Rechenzentrums der Universität Zürich durchführen. Wir danken den vielen freiwilligen Helfern bei der Feldarbeit, der Firma CONTRAVES AG für diverse Zusatzgeräte und dem Inhaber des Berghotels Hahnenmoos für manchen Beistand mit Rat und Tat. LUKAS JENNI, RAYMOND LÉVÊQUE, HANS PETER PFISTER und BOB ZUUR trugen durch wertvolle Diskussionsbeiträge zum vorliegenden Manuskript bei, BOB ZUUR zeichnete außerdem die graphischen Darstellungen und verfaßte die englische Zusammenfassung.

6. Zusammenfassung

Diese Arbeit befaßt sich mit Radarbeobachtungen des herbstlichen Nachtzuges auf einem Schweizerischen Alpenpaß. Sie berührt drei Themenkreise: a) Verfeinerung der Radarmethodik im Hinblick auf die Unterscheidung verschiedener Vogelgruppen; b) Vogelzug im Bereich der Alpen; c) Flugmethoden und Flugökonomie ziehender Vögel.

- a) Mit einem 3-cm-Zielfolgeradar werden über einen Alpenpaß ziehende Vögel beobachtet und ihre Bahndaten und die Echosignatur registriert. Das Funktionsprinzip des Zielfolgeradars wird erläutert.
- b) Eine Codierapparatur formt die am Radargerät greifbaren Bahnsignale und die Echosignatur so um, daß sie auf Audio-Bändern gespeichert werden können.
- c) Aus den Radardaten von sieben ausgewählten Beobachtungsnächten wird durch ein halbautomatisches Auswertungsverfahren (Flugbahnapproximation sowie Spektralanalyse für die Flügelschlagfrequenz) ein Datensatz erzeugt, der die Grundlage für eine deskriptive und statistische Datenanalyse bildet.
- d) Aufgrund einfacher Charakteristika der in der Echosignatur erkennbaren Flügelschlagmuster werden fünf Vogelklassen gebildet (‚große‘, ‚kleine‘ und ‚sehr kleine‘ Objekte des ‚Singvogel‘-Typus, sowie ‚große‘ und ‚kleine‘ ‚Wat- und Wasservögel‘); ferner bilden wir drei Höhenklassen (bis 1000 müB, 1000–2000 müB, über 2000 müB). Damit wird eine differenzierte Analyse des Flugverhaltens einzelner Artengruppen möglich.
- e) Aus Fang- und Zähl-daten gleichzeitig ziehender Arten werden Hinweise über die artenmäßige Zusammensetzung der am Radar beobachteten Objekte gewonnen.
- f) Die Hauptzugrichtungen oberhalb der Hauptketten der Alpen (oberhalb 3000 müM) entsprechen den gemäß Ringfunden zu erwartenden Richtungen (190° bis 230°) und weichen damit stark von den Hauptzugrichtungen im östlichen Mittelland (ca. 245°) ab. Unterhalb der Hauptkämme sind die Richtungen topographiegeprägt.
- g) Zugrichtungsverteilungen bei verschiedenen Windsituationen zeigen mit zunehmender Höhe eine Drehung der mittleren Zugrichtung nach S; dies steht im Gegensatz zu einer im Mittelland in allen Höhenschichten gleichbleibenden Hauptrichtung. Bei Wind aus dem SW-Sektor stellen die kleinen Wat- und Wasservögel einen überproportional großen Anteil von Umkehrziehern.
- h) Vergleiche der mittleren Zug- und Kursrichtungen bei verschiedenen Windlagen liefern Hinweise über Drift und Driftkompensation bei Seitenwinden. Singvögel kompensieren zumindest teilweise Verdriftung bei seitlichen Winden durch eine Kurskorrektur; dabei scheinen große Individuen erfolgreicher zu sein als kleine. Bei Wat- und Wasservögeln ist keine signifikante Kurskorrektur feststellbar; sie neigen eher dazu, mit dem Wind zu ziehen. Hervorgehoben wird das kombinierte Auftreten von Drift, Pseudodrift, Driftkompensation und Mitwindflug.
- i) Eine Drehung der mittleren Zugrichtung im Laufe der Nacht wird gedeutet als Folge einer gegen Morgen zunehmenden Landetendenz und damit eines stärkeren Topographie-Einflusses.
- j) Die relativen Anteile der fünf Vogelklassen in den drei Höhenstufen werden betrachtet. Bei Wind aus dem NE-Sektor bevorzugen Singvögel eher größere Flughöhen als Wat- und Wasservögel; bei Wind aus dem SW-Sektor wächst der Anteil der großen Vögel mit der Höhe.
- k) Eine Untersuchung der Neigung der Flugbahnen bei unterschiedlichen Windlagen zeigt, daß Gegenwind Singvögel eher sinken läßt als Rückenwind. Wat- und Wasservögel zeigen diese Windabhängigkeit nicht; sie steigen bei allen Windlagen häufiger als Singvögel. Unterschiedliche Formen des Steigens und Sinkens der einzelnen Vogelklassen werden beschrieben.
- l) Aus einer differenzierten Analyse der Windabhängigkeit der Eigengeschwindigkeit ergibt sich, daß Rücken- und Gegenwinde von den fünf Gruppen in sehr unterschiedlicher Weise kompensiert werden. Bei Rückenwind reduzieren kleine Singvögel ihre Geschwindigkeit um $\frac{1}{3}$, Wat- und Wasservögel um etwa die Hälfte; Gegenwind wird von den kleinen und sehr kleinen Singvögeln sowie den großen Wat- und Wasservögeln stark kompensiert. Große Singvögel zeigen keine lineare Kompensation des Windes. Im Sinkflug findet bei drei der betrachteten Gruppen eine Erhöhung der Eigengeschwindigkeit statt. Bei Limikolen werden auffallend geringe Fluggeschwindigkeiten festgestellt.

- m) Eine Untersuchung der Flügelschlagfrequenzen und der Schlag- und Ruhephasenlängen in der Echosignatur liefert Hinweise über die dynamische Kontrolle des Flugverhaltens durch die Vögel. Bei Singvögeln deuten Indizien auf eine Geschwindigkeitssteuerung durch Veränderungen der Phasenlängen hin. Leistungsänderungen im Sink- und Steigflug können ebenfalls durch Variation der Schlagphasen und Pausen kontrolliert werden.

7. Summary

Flight strategies of nocturnally migrating birds. Radar data on the migration of different bird types over a pass in the Swiss Alps.

This study involves radar observations of nocturnal autumn migration at a pass in the Swiss Alps. It centres on three themes: a) Refining radar methodology to enable a differentiation between different bird taxa. b) Bird migration under the influence of the Alps. c) Flight techniques and flight economics of migrating birds.

- a) Migrating birds flying over an alpine pass were tracked with an X-band tracking radar, and their flight paths and echo signatures recorded. The operating principles of the tracking radar are described.
- b) Flight path and echo signature data were coded automatically at the radar and stored on magnetic tape.
- c) A data set was created semi-automatically from the collected data (flight path approximations and power spectra of echo signature for the wingbeat frequency) of seven selected nights to provide a basis for a descriptive and statistical analysis.
- d) Five classes of birds were differentiated on the basis of simple echo signature characteristics: 'large', 'small' and 'very small' objects of the 'Songbird' type; 'large' and 'small' objects of the 'Wader/Waterfowl' type. Furthermore, three flight altitude classes were separated: below 1000 m AGL, 1000 to 2000 m AGL, and above 2000 m AGL. In this way the flight behaviour of classes of similar birds could be analysed separately.
- e) Indications of the species composition of the birds observed by radar were derived from capture data and count data of simultaneously migrating species.
- f) The principal flight directions above the main ridges of the Alps (above 3000 m ASL) correspond to the directions that are expected from ringing data (190° to 230°); this is in contrast to the main direction in the eastern Swiss lowlands (about 245°). Below the level of the main Alpine ridges the influence of the topography becomes more significant.
- g) The mean directions under varying wind conditions showed a shift to the south with increasing altitude; this is in contrast to the Swiss lowlands where the mean direction of migration is independent of altitude. With a wind from the SW sector, the small waders/waterfowl formed a disproportionately large part of the reverse migrants.
- h) Comparison of mean tracks and mean headings under different wind conditions gave indications about drift rates and drift compensation with a side wind. Songbirds compensate drift due to a side wind at least partly by altering their heading; large individuals appear to be more successful in this than small individuals. No correction of heading was seen in the waders/waterfowl, they tend rather to fly with the wind. The combined existence of drift, pseudodrift, compensation of drift and flying downwind is emphasized.
- i) The clock-wise shift of the mean direction of migration in the course of the night was considered to be the result of the tendency of the birds to land as morning approached, leading to a stronger topographical influence.
- j) The relative proportion of the five classes of birds in the three altitude levels was investigated. With a wind from the NE sector songbirds tended to fly in higher levels than waders/waterfowl. The proportion of larger birds increased with altitude with a wind from the SW sector.
- k) An investigation into the influence of varying wind conditions on the flight path showed that songbirds tended to loose altitude more often with a headwind than with a tailwind. This dependence on the wind was not seen in the waders/waterfowl; they gained altitude more frequently in all wind conditions than the songbirds. Different climbing and descending patterns in the five classes of birds are described.
- l) An analysis of the wind dependence of the bird's airspeed showed that the five classes compensated very differently for head- and tailwinds. With a tailwind small songbirds reduced their airspeed by about a third, waders/waterfowl by about a half. Strong compensation for headwinds was shown by the small and very small songbirds, and the large waders/waterfowl; the large songbirds did not show a linear compensation. In three of the bird classes descending flights were associated with an increase in airspeed. The waders/waterfowl showed surprisingly slow airspeeds.
- m) An investigation into the wingbeat frequencies and the length of the beating- and pause-phases in the echo signatures gave clues about the bird's dynamic control over the flight. Songbirds regulated their rate of climb or descent and possibly also their speed by varying the length of the beating- and pause-phases.

8. Literatur

- Able, K. P. (1974): Wind, track, heading and the flight orientation of migrating songbirds. Proc. Conf. Biological Aspects of the Bird-Aircraft Collision Problem, Clemson University (Gauthreaux, ed.): 331—357. • Alerstam, T., & S. Ulfstrand (1975): Diurnal migration of passerine birds over South Sweden in relation to wind direction and topography. *Ornis Scand.* 6: 135—149. • Batschelet, E. (1965): Statistical Methods for the Analysis of Problems in Animal Orientation and Certain Biological Rhythms. Amer. Inst. Biol. Scienc., Washington D.C. • Bellrose, F. C. (1967): Radar in orientation research. Proc. Int. Orn. Congr., Oxford 1966: 281—309. • Blackwell, F., E. W. Houghton & T. H. Wilmot (1974): Analysis and classification of bird flight and echo data obtained by radar. (Vervielfältigt zu Händen der Mitglieder des Bird Strike Committee Europe, Frankfurt 1974.) • Bloomfield, P. (1976): Fourier Analysis of Time Series: An Introduction. Wiley, New York 1976. • Bruderer, B. (1969): Zur Registrierung und Interpretation von Echosignaturen an einem 3-cm-Zielverfolgungsradar. *Orn. Beob.* 66: 70—88. • Ders. (1971): Radarbeobachtungen über den Frühlingszug im Schweizerischen Mittelland. (Ein Beitrag zum Problem der Witterungsabhängigkeit des Vogelzuges). *Orn. Beob.* 68: 89—158. • Ders. (1975): Zeitliche und räumliche Unterschiede in der Richtung und Richtungsstreuung des Vogelzuges im Schweizerischen Mittelland. *Orn. Beob.* 72: 169—179. • Ders. (1977): Beitrag der Radar-Ornithologie zu Fragen der Orientierung, der Zugphysiologie und der Umweltabhängigkeit des Vogelzugs. *Die Vogelwarte* 29, Sonderheft: 83—91. • Ders. (1978): Effects of Alpine Topography and Winds on Migrating Birds. In: Animal Migration, Navigation and Homing (Schmidt-Koenig & Keeton, eds.). Springer Berlin, Heidelberg 1978: 252—265. • Ders. (1980): Vogelzugforschung unter Einsatz von Radargeräten. *Medizinische Informatik und Statistik* 17. Springer Berlin, Heidelberg 1980: 144—154. • Ders. (im Druck): Stand und Ziele der Radar-Vogelzugforschung in der Schweiz. *Rev. Suisse Zool.* • Bruderer, B., & J. Joss (1969): Methoden und Probleme der Bestimmung von Radarquerschnitten frei fliegender Vögel. *Rev. Suisse Zool.* 76: 1106—1118. • Bruderer, B., & P. Steidinger (1972): Methods of quantitative and qualitative analysis of bird migration with a tracking radar. *Animal Orientation and Navigation.* NASA SP-262, Washington, D.C.: 151—167. • Bruderer, B., & E. Weitnauer (1972): Radarbeobachtungen über Zug und Nachtflüge des Mauerseglers (*Apus apus*). *Rev. Suisse Zool.* 79: 1190—1200. • Bruderer, B., & R. Winkler (1976): Vogelzug in den Schweizer Alpen. (Eine Übersicht über Entwicklung und Stand der Forschung). *Angew. Ornith.* 5: 32—55. • Bruderer, B., B. Jacquat & U. Brueckner (1972): Zur Bestimmung von Flügelschlagfrequenzen tag- und nachtziehender Vogelarten mit Radar. *Orn. Beob.* 69: 189—206. • Csicsaky, M. (1977): Aerodynamische und ballistische Untersuchungen an Kleinvögeln. Dissertation. Hamburg. • Demong, J. N., & S.T. Emlen (1978): Radar tracking of experimentally released migrant birds. *Bird-Banding* 49: 342—359. • Emlen, S. T. (1974): Problems in identifying bird species by radar signature analysis: intra-specific variability. Proc. Conf. Biological Aspects of the Bird-Aircraft Collision Problem, Clemson University (Gauthreaux, ed.): 509—524. • Ders. (1975): Migration: Orientation and Navigation. in: *Avian Biology*, Vol. V. (FARNER, D.S. & J. R. KING, eds.): 129—219. Academic Press, New York 1975. • Evans, P. R. (1968): Autumn movements and orientation of waders in Northeast England and Southern Scotland, studied by radar. *Bird Study* 15: 53—64. • Gauthreaux, S. A. (1972): Flight directions of passerine migrants in daylight and darkness: a radar and direct visual study. *Animal Orientation and Navigation.* NASA SP-262, Washington, D.C.: 129—137. • Gauthreaux, S. A., & K. P. Able (1970): Wind and the direction of nocturnal songbird migration. *Nature* 228: 476—477. • Glutz von Blotzheim, U. N., K. M. Bauer & E. Bezzel (1975, 1977): *Handbuch der Vögel Mitteleuropas.* Akad. Verlagsges. Wiesbaden 1975, 1977. • Gyllin, R. (1965): Some aspects on the wader migration over the Swedish inland with special regard to the relationship between the resting and migrating numbers. (Schwedisch, mit englischer Zusammenfassung). *Vår Fågelvärld* 24: 218—234. • Houghton, E. W. (1973): Highlights of the NATO-Gibraltar Bird Migration Study. (Vervielfältigt zu Händen der Mitglieder des Bird Strike Committee Europe, Paris 1973.) • Houghton, E. W., & F. Blackwell (1972): Use of bird activity modulation wave forms in radar identification. (Vervielfältigt zu Händen der Mitglieder des Bird Strike Committee Europe, London 1972.) • Houghton, E. W., & T. Brough (1974): Estimating the Physical Dimensions of Birds by Radar. (Vervielfältigt zu Händen der Mitglieder des Bird Strike Committee Europe, Frankfurt 1974.) • IMSL Library (1980): Reference Manual, International Mathematical & Statistical Libraries, Inc. Houston, Texas 1980. • Jacoby, H., G. Knoetzsch & S. Schuster (1970): Die Vögel des Bodenseegebietes. *Orn. Beob. Beiheft zu Band 67.* • Jellmann, J. (1979): Flughöhen ziehender Vögel in Nordwestdeutschland nach Radarmessungen. *Vogelwarte* 30: 118—136. • Jenkins, G. M., & D. G. Watts (1969): *Spectral Analysis and its Applications.* Holden Day, San Francisco 1969. • Lack, D. (1962): Migration across the southern North Sea. Part. 3. Movements in June and July. *Ibis* 104: 74—85. • Mardia, K. V. (1972): *Statistics of Directional Data.* Academic Press London, New York 1972. • Meinertzhagen, R. (1955): The speed and altitude of bird flight. *Ibis* 97: 81—117. • Milne-Thomson, L. M. (1952): *Theoretical Aerodynamics.* Macmillan London 1952. • Nachtigall, W. (1974): *Biophysik des Tierflugs.* Rheinisch-Westfälische Akademie der Wissenschaften. Westdeutscher Verlag Opladen 1974. • Niehammer, G. (1937): *Handbuch der Vogelkunde.* Bd. 1. Akad. Verlagsges.

Leipzig 1937. ● Noer, H. (1979): Speeds of migrating waders Charadriidae. Dansk orn. Foren. Tidsskr. 73: 215—224. ● Oehme, H. (1968): Der Kraftflug der Vögel. Vogelwelt 89: 20—42. ● Pennycuik, C. J. (1972): Animal Flight. Studies in Biology No. 33. Arnold London 1972. ● Ders. (1978): Fifteen testable predictions about bird flight. Oikos 30: 165—176. ● Rabøl, J. (1974): Correlation between Coastal and Inland Migratory Movements. Dansk orn. Foren. Tidsskr. 68: 5—14. ● Renevey, B. (im Druck): Etude du mode de battements d'aile des oiseaux migrateurs nocturnes à l'aide d'un radar de conduite de tir. Rev. Suisse Zool. ● Ruppell, G. (1973): Aerodynamisch bedeutsame Strukturen am bewegten Kleinvogelflügel. J. Orn. 114: 220—226. ● Schaefer, G. W. (1966): The study of bird echoes using a tracking radar. A synopsis of recent experiments. (Vervielfältigt zu Händen der Teilnehmer am 14. Int. Orn. Kongr., Oxford 1966). ● Ders. (1968): Bird recognition by radar. A study in quantitative radar ornithology. in: The problems of Birds as Pests. (MURTON & WRIGHT, eds.). Academic Press London, New York 1968. ● Steidinger, P. (1968): Radarbeobachtungen über die Richtungen und deren Streuung beim nächtlichen Vogelzug im Schweizerischen Mittelland. Orn. Beob. 65: 197—226. ● Tucker, V. A. (1968): Respiratory exchange and evaporative water loss in the flying Budgerigar. J. Exp. Biol. 48: 67—87. ● Vaughn, C. R. (1974): Intraspecific wingbeat variability and species identification using tracking radar. Proc. Conf. Biological Aspects of the Bird-Aircraft Collision Problem, Clemson University (GAUTHREUX, ed.): 443—477. ● Ders. (1978): Radar, Insect Population Ecology, and Pest Management. NASA Conference Publication 2070, Wallops Island, Va.: 161—169. ● Watson, G. S., & E. J. W. Williams (1956): On the construction of significance tests on the circle and the sphere. Biometrika 43: 344—352. ● Williams, J. M., T. C. Williams & L. C. Ireland (1974): Bird migration over the North Atlantic. Proc. Conf. Biological Aspects of the Bird-Aircraft Collision Problem, Clemson University (GAUTHREUX, ed.): 359—382. ● Williams, T. C., & J. M. Williams (1980): A Peterson's Guide to Radar Ornithology? American Birds 34: 738—741.

Anschrift der Verfasser: Schweizerische Vogelwarte, CH 6204 Sempach.

Die Vogelwarte 31, 1981: 149—168

The migration of European Sandwich Terns *Sterna s. sandvicensis*. II*)

By Anders Pape Møller

Content

13. Migration at European bird observatories	150
14. Migration speed	150
15. Geographical distribution of the age classes	151
15.1. Europe	151
15.2. West Africa	152
15.3. Guinea Gulf	153
15.4. Southern Africa	153
16. Upwelling	153
17. Winter quarters	154
17.1. 1y birds	156
17.2. 2—3y birds	159
17.3. 4y+ birds	159
17.4. Wintering in Europe	162
18. Return to the breeding grounds	164
19. Implications of the results for protection	164
20. Summary	165
21. Zusammenfassung	166
22. References	167
23. Recovery sources	168

*) Part I is published in issue 1/1981, p. 74—94.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1981

Band/Volume: [31_1981](#)

Autor(en)/Author(s): Bloch Raymond, Bruderer Bruno, Steiner Peter

Artikel/Article: [Flugverhalten nächtlich ziehender Vögel - Radardaten über den Zug verschiedener Vogeltypen auf einem Alpenpaß 119-149](#)