

Ein halbes Jahrhundert Zugforschung mit der „Superfledermaus“

Bruno Bruderer

Bruderer B 2020: Half a century of migration studies with the “Superfledermaus”. Vogelwarte 58: 255-272.

The tracking radar “Superfledermaus” (designed for air defence) has been applied for research on bird migration since 1968. Measuring the spatial distribution of migrating birds with the radar’s pencil-beam (either fixed or conically scanning at various elevation angles) as well as automatic tracking of single targets remained largely the same over the last 50 years. Improvements were realized with respect to the stability of the radar receiver including an improved signal processing and particularly the increasingly automatized electronic recording and analysis of the data. From the beginning, we aimed at covering full migration seasons at specific sites, and to combine the radar studies with other research methods.

Radar sites were chosen to answer specific questions about the reactions of migrants to environmental conditions. Originally we dealt with the influence of wind and weather on flight behaviour, and with the intensity, height distribution and direction of migration in the Swiss Lowlands. Later studies included migration in the approach area to the Alps, at the border of the Alps, in Alpine valleys and on passes along the main ridges of the central Alps.

From 1991 onwards, we extended our operational range: Comparing migration in the Arava-Valley (150 m below mean sea level) and on the Negev-Highlands (470 m a.s.l.) we found that nocturnal migrants over southern Israel selected flight levels primarily according to the conditions in the atmosphere and not according to the height above ground. In autumn, birds preferred altitudes within the north-easterly trade-winds (i.e. mainly below 2,000 m a.s.l.), while they tried to climb to the south-westerly anti-trades at higher levels in spring. Altitudes with the best winds seem to be found by climbing and descending. The Israel-project provided also important insights into flight behaviour of soaring migrants.

Simultaneous observations at the south coast of Spain and on the Balearic Islands (1996–1997) showed that migration across the Spanish mainland is considerably stronger than across the sea (in spite of probable attraction effects of the islands). The temporal course, direction and speed of nocturnal migration allow conclusions about the resting areas used the previous day. Recordings in Emlen-funnels showed mean directions similar to the radar tracks of nocturnal passerine migrants, albeit with much more scatter. Different behaviour was observed in the hour before sunrise, when free flying birds increasingly tend to follow the coastline instead of flying towards the sea, while caged birds (understandingly) show no such reaction.

In the Mauritanian Sahara, we ran three research stations from 2003 to 2004: one at the coast, a second one 500 km inland, and the third (with a radar mounted on a truck) moving from the coast to sites 800 km inland (across northern desert areas in spring, and closer to the southern edge of the desert in autumn). Nocturnal migrants made use of the trade-wind system even more pronouncedly than in Israel. Additionally, it became clear that most passerines (particularly in autumn) cross the desert by intermittent flights; most of them landing towards the end of a night in the desert.

Average vertical distributions of nocturnal migrants between the Baltic Sea, the European Atlantic coast and the trade-wind regions showed typical relationships between the height of migration and local geomorphology. In particular, it became clear that nocturnal migrants tend to maintain their flight levels when flying over low country after having crossed a mountain ridge.

✉ BB: Schweizerische Vogelwarte, Seerose 1, 6204 Sempach, Schweiz. E-Mail: bruno.bruderer@vogelwarte.ch

Einleitung

Ausgehend vom an der 152. Jahresversammlung der DO-G in Marburg gehaltenen Plenarvortrag mit demselben Titel stelle ich die Entwicklung der Zugforschung mit dem Zielfolgeradar „Superfledermaus“ vor und gebe einen konzisen, aber möglichst umfassenden Überblick über die erzielten Ergebnisse. Im Gegensatz zu großräumigen Beobachtungen mit Überwachungsradar-Anlagen für Flugsicherung und Meteorologie bietet ein für die Steuerung von Fliegerabwehrgeschützen konzipierter Zielfolgeradar mit seinem eng gebündelten „Bleistiftstrahl“ Voraussetzungen für zwei eher kleinräumige Beobachtungsmethoden: 1) Studium der Intensität und Höhenverteilung des Vogelzugs und 2) automatische Verfolgung ausgewählter Ziele, um zu Informationen über das Flugverhalten einzelner Vögel zu gelangen.

Die von der Firma Contraves AG hergestellte „Superfledermaus“ (Abb.1) war von 1963 bis 1974 das Standard-Feuerleitgerät der schweizerischen Fliegerabwehr und wurde im Zeitraum 1975 bis 1990 schrittweise durch das flexiblere und besser gegen elektronische Kriegführung geschützte Nachfolgegerät „Skyguard“ ersetzt. Für die ornithologischen Aufgaben war das alte Gerät jedoch dem neuen weit überlegen, weil Raumüberwachung und Zielverfolgung mit derselben Antenne erfolgten. Die Überwachung eines Raumes von 50 km Radius erforderte eine sehr hohe Senderleistung, die eigentlich für die Zielverfolgung viel zu groß war; diese Leistung war aber Grundlage für die ornithologische Anwendung, weil damit eine große Reichweite für kleine Ziele garantiert war.

Der Einsatz für die Vogelzugforschung begann mit dem Jahr 1968, indem mir die Firma Contraves (man



Abb. 1: Zielfolgeradar „Superfledermaus“ auf dem Hahnenmoospass am Nordrand der Berner Hochalpen, Herbst 1974. – *The tracking radar “Superfledermaus” on the Alpine Pass „Hahnenmoos“, autumn 1974.*

beachte den Ursprung des Firmennamens „contra aves“) leihweise ein Gerät für meine Dissertation zur Verfügung stellte und meine Forschungsarbeit mit Rat und Tat unterstützte. In der nachfolgenden Zeit wurden uns Anlagen aus Armeebeständen ausgeliehen und die Zeughäuser in Emmen oder Zweisimmen übernahmen Unterhalt und technische Beratung. Als die Geräte zu Beginn der 1990er Jahre ausgemustert wurden, erhielt die Schweizerische Vogelwarte fünf davon samt Reparatur- und Ersatzmaterial als Geschenk, war dann aber selbst für den Unterhalt verantwortlich. Diese Aufgabe konnten wir übernehmen, weil seit 1980 der Radar-Techniker Thomas Steuri zum Team der Vogelzugforschung in Sempach gehörte. Er war es auch, der die technische Weiterentwicklung von Radar- und Registrieranlagen vorantrieb. Von 2003 bis 2010 war zusätzlich zum Originalgerät eine auf einem Lastwagen montierte Version ohne Zielfolgekonzentration im Einsatz (siehe unten). Ab 2009 wurden kleinere, auf die Messung von Intensität und Höhenverteilung beschränkte Geräte entwickelt (Bruderer et al. 2012, 2018), deshalb gab es nach 2010 keine größeren Feldeinsätze für die im Betrieb doch recht aufwendige „Superfledermaus“ mehr. Am 25. Januar 2019 nahm das Kernteam der Sempacher Zugforschung in der Werkstatt von Thomas Steuri Abschied von den Geräten, die uns über Jahrzehnte gedient und damit eine Epoche der Vogelzugforschung geprägt hatten.

Methodische Entwicklung 1968 bis 2006

Ich verzichte hier auf eine generelle Darstellung der Radartechnik und deren Anwendung in der Ornithologie. Angaben dazu sind in den Arbeiten „The Study of Bird Migration by Radar“ (Bruderer 1997a, b) und „The Radar Window to Bird Migration“ (Bruderer 2003) enthalten. Leser sollen jedoch mit Stichworten

und Literaturhinweisen Zugang zu den wichtigsten Entwicklungsschritten an der Schweizerischen Vogelwarte erhalten. Die bedeutendsten Ausbau-Phasen sowie eine Liste von Merkpunkten zur Quantifizierung des Vogelzugs mit eng gebündelten Radarstrahlen wurden zudem in einem Open-File Report des US Geological Survey publiziert (Bruderer 2007).

1968 bis 1970: Die Entwicklung der Radar-Ornithologie in der Schweiz sowie die beiden mit der „Superfledermaus“ möglichen Hauptmethoden sind bei Bruderer (1971) beschrieben. Es sind dies (a) die quantitative Erfassung des Vogelzugs mit vertikal und (ergänzend) auf niedriger Elevation fixiertem „Bleistiftstrahl“ und (b) eine auf der automatischen Zielverfolgung basierende Methode zum Studium des Flugverhaltens. Dazu werden Flügelschlagmuster, Höhe, Richtung und Geschwindigkeit von Vögeln sowie Windmessungen auf allen vogelzugrelevanten Höhen registriert. Die Flugwege von Vögeln und Windmessballonen wurden anfänglich aufgezeichnet, indem die auf den Instrumenten des Radargeräts sichtbaren Polarkoordinaten alle 30 Sekunden (zusammen mit Datum und Zeit) fotografiert und anschließend auf Lochkarten gestanzt wurden. Die im Rhythmus der Flügelschläge flackernden Radarechos wurden auf einen Trägerton moduliert, mit einem Tonbandgerät aufgezeichnet und mit einem Tintenschreiber sichtbar gemacht (Abb. 2). Mit Hilfe dieser Echosignaturen konnten Vögel von anderen Flugobjekten sowie Einzelvögel von Gruppen unterschieden werden. Es war auch möglich, verschiedene Flugtypen, im Idealfall sogar einzelne Arten auseinanderzuhalten (Bruderer 1969; Bruderer & Weitnauer 1972). Vergleiche der absoluten Echogrößen kleiner Metallkugeln mit Vogelechos

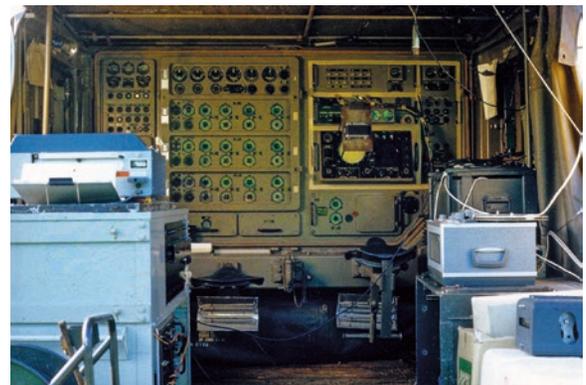


Abb. 2: Armaturen im Zelt auf der Rückseite der „Superfledermaus“ und Registriergeräte für die Vogelzugforschung. Links: Koordinatenwandler und XYZ-Schreiber für Flugwegaufzeichnungen; rechts: Tonbandgerät und Schreiber zur Registrierung von Echosignaturen. – *Instrument board in the tent on the rear side of the “Superfledermaus” and recording equipment for bird migration studies. Left: Coordinate converter and XYZ-plotter for the recording of flight paths; right: tape recorder and X(t)-plotter to store echo signatures.*

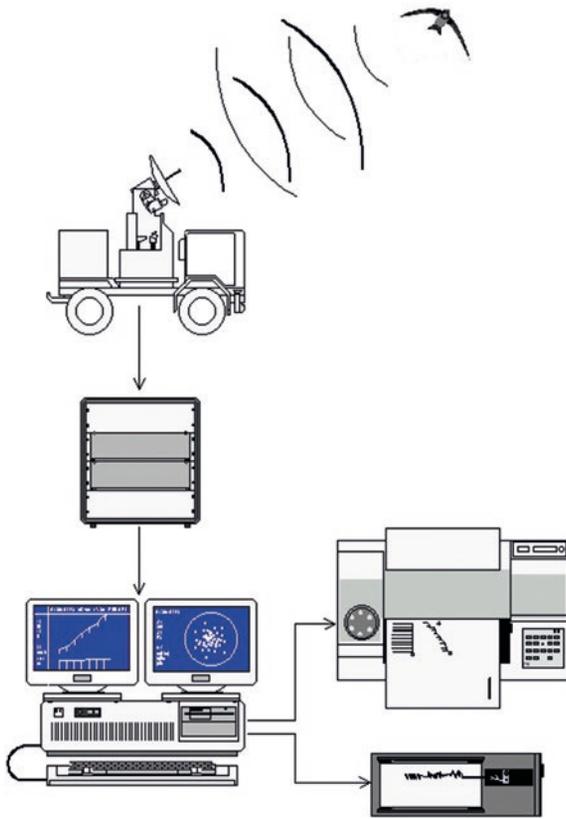


Abb. 3: Der Zielfolgeradar „Superfledermaus“ liefert Polarkoordinaten und Echosignaturen von verfolgten Zielen sowie Anzahl, Größe und Position von Echos zur Messung der Zugintensität an eine Einheit mit Analog-Digital- und Koordinatenwandler. Von dieser Schnittstelle werden die Daten an einen PC sowie an Schreiber für Flugwege und Echosignaturen übermittelt. – *The tracking radar “Superfledermaus” provides polar coordinates and echo signatures of tracked targets as well as number, size, and position of echoes for the measurement of migratory intensity to a unit with an A/D- and a coordinate converter. From this interface the data are transferred to a PC and to plotters for flight paths and echo signatures.*

lieferten Hinweise auf die Größe der verfolgten Ziele. Zudem veränderte sich die absolute Echogröße systematisch mit dem Einfallswinkel der Radarwellen auf einen vorbeifliegenden Vogel (Bruderer & Joss 1969). Eine Einladung der NASA zu einem Symposium auf Vallops Island dokumentierte das große Interesse der US Raumfahrtbehörde an der Identifikation von Radarzielen (Bruderer & Steidinger 1972). Am Internationalen Ornithologen-Kongress in Den Haag 1970 konnte ich die bedeutenden Möglichkeiten der neuen Methode einem breiteren Publikum vorstellen (Bruderer 1972).

1971 bis 1980: In dieser Dekade wurde die erste elektronische Registrierung von Flugwegdaten sowie eine elektronische Analyse von Echosignaturen realisiert

(Bloch et al. 1981). Neben den neuen Registrier- und Auswertemethoden sind in dieser Arbeit auch die Entstehung und Bedeutung von Echosignaturen sowie das Prinzip der automatischen Zielverfolgung im Detail beschrieben. Zudem wurden auf kurze Distanz verfolgte Vögel mit einer Video-Kamera gefilmt und auf Magnetband aufgezeichnet. Gleichzeitig wurden auf der Tonspur des Bandes die Echosignaturen registriert.

1981 bis 1990: Ab 1982 wurden die Instrumente des Radargerätes mit Synchro-Digital-Wandlern verbunden, die es ermöglichten, die Polarkoordinaten der verfolgten Ziele auf einen PC zu übertragen. Ab 1987 stand eine vollständig digitalisierte Registrieranlage zur Verfügung. Sowohl Flugwegdaten wie auch die mit konischer Abtastung auf verschiedenen Elevationswinkeln registrierten Plan-Positions-Bilder (PPI) konnten auf dem Bildschirm eines PC dargestellt werden (Bruderer 1994, 1997a; Bruderer et al. 2000). Flugwegdaten und Flügelschlagmuster wurden zugleich auch mit Tintenschreibern dokumentiert. Ein Jahr später realisierten wir die Darstellung von Flügelschlagmustern auf dem Bildschirm. Schließlich wurde die Abtastung einer Halbkugel für längere Zeit als Standardmethode zur Messung der räumlichen Verteilung nachziehender Vögel eingeführt. Die gegenüber den Messungen mit fixiertem Strahl vergrößerten Stichproben wurden mit einer reduzierten Reichweite und einem bedeutenden Rechenaufwand zur Kompensation von Veränderungen der Entdeckungswahrscheinlichkeit mit der Entfernung der Ziele sowie den variierenden Einfallswinkeln der Radarwellen auf die Ziele erkaufte (Bruderer et al. 1995a).

1991 bis 2000: Radarbeobachtungen in Israel (1991/92) waren mit einer intensiven Weiterentwicklung der Radar-Methodik verbunden, so etwa eine mathematisch exakte STC (sensitivity time control = distanzabhängige Empfindlichkeitsregulierung) zur Kompensation des R^4 -Gesetzes (z. B. Bruderer 1997a) bis zu einer Distanz von (normalerweise) 3 km. Die Registrierung der Daten erfolgte, indem die analog anfallenden Radardaten über eine Schnittstelle mit Analog-Digital- und Koordinatenwandler an einen PC transferiert wurden. Quantitative und qualitative Radardaten konnten sowohl auf dem PC-Bildschirm als auch auf Schreibern für Flugwege und Flügelschlagmuster dargestellt werden (Abb. 3). Ein wichtiger Schritt war der Einsatz eines extrem empfindlichen Wärmebildgerätes. Das parallel zum Radarstrahl montierte Infrarotgerät und ein Fernrohr ermöglichten die gegenseitige Kalibrierung der drei Methoden (Radar/IR/Mond, Abb. 4). So konnte die Reichweite der beiden optischen Methoden ermittelt werden (bei klarem Himmel etwa 2 km beim Mond und etwa 3 km beim Infrarot). Zudem konnten die registrierten Silhouettengrößen bestimmten Distanzklassen zugeordnet werden. Die klar definierten Öffnungswinkel der optischen Methoden erlaubten die Bestimmung des im Nahbereich

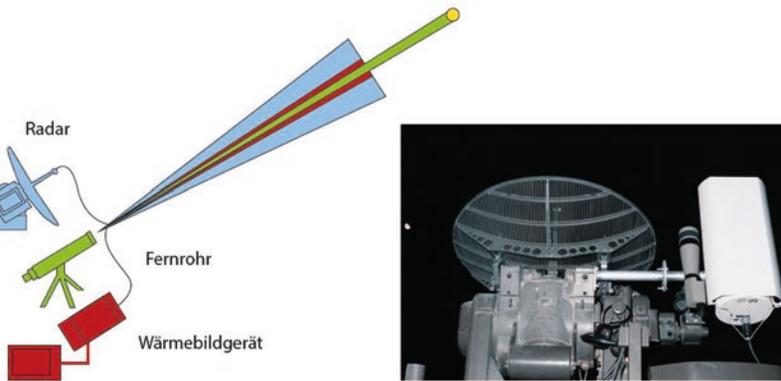


Abb. 4: Radarstrahl (Öffnungswinkel im Distanzbereich bis 3 km ca. 6°), Fernrohr (Monddurchmesser 0,5°) und Wärmebildkamera (Öffnungswinkel 1,1°) wurden gleichzeitig auf den Mond gerichtet und so gegenseitig kalibriert (nach Liechti & Bruderer 1995, aus Bruderer 2017). – *Pencil-beam radar, telescope and infrared camera were simultaneously aimed at the moon, and thus mutually calibrated.*

wirksamen Öffnungswinkels des Radarstrahls (Liechti et al. 1995). Ein wichtiges Nebenergebnis war der Beweis, dass sich die Flugwege von mit Infrarot verfolgten Vögeln beim Ein- und Ausschalten des Radar-Senders nicht veränderten (Bruderer et al. 1999). Gegen Ende dieser Periode (im Rahmen eines Projektes im westlichen Mittelmeerraum) wurde ein Steuerungsprogramm entwickelt, das die automatische Suche, Erfassung und Verfolgung von Radarzielen ermöglichte (analog zu den von Radar-Operateuren angewandten Regeln, aber unter Vermeidung individueller Verzerrungen).

2001 bis 2006: Im Hinblick auf Radarstudien in der Sahara wurde das Sende-/Empfangs-System der „Superfledermaus“ (unter Verzicht auf die Zielfolge- und Rundsuch-Kapazität) auf einen Lastwagen montiert. Dieser mobile Radar wurde in Mauretania eingesetzt, um Zugintensitäten von der Küste bis 800 km inland zu messen (siehe unten). Weil damit keine konische Raum-Abtastung möglich war, wurde die ursprüngliche Methode mit einem auf verschiedenen Elevationswinkeln fixierten Strahl reaktiviert und bei

den an der Küste und bei einer Oase 500 km inland stationierten „Superfledermaus-Anlagen“ parallel zur konischen Abtastung eingesetzt. Durch verbesserte Signalverarbeitung wurde im stillstehenden Strahl eine Steigerung der Reichweite von 4 km auf 6 km für Kleinvögel erreicht. Von jedem durch den Radarstrahl fliegenden Vogel konnte auch das Flügelschlagmuster registriert und die Schlagfrequenz mit einer Fourier Transformation bestimmt werden (Abb. 5). Zaugg et al. (2007) beschrieben die automatische Identifizierung von Vogelzielen aufgrund von Flügelschlagmustern. Schmaljohann et al. (2008) zeigten, dass die Quantifizierung des Vogelzugs mit Radar vor allem ein Problem der Entdeckungswahrscheinlichkeit ist, und demonstrierten die notwendigen Schritte zur Überwindung dieser Einschränkungen. Eine detaillierte Darstellung der Spezifikationen des militärischen Gerätes und dessen Umnutzung im ornithologischen Bereich bis hin zur Entwicklung eines speziellen Vogel-Radars findet sich bei Bruderer et al. (2012).

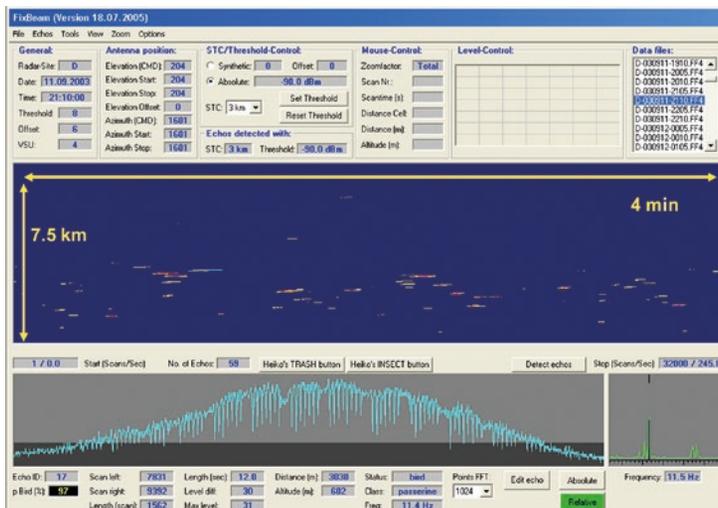


Abb. 5: Registrierung ziehender Vögel im vertikalen Strahl während vier Minuten (Sahara, 11.9.2003); höchstes Echo auf etwa 7 km. Das blau markierte Echo (auf etwa 3 km Höhe, 1 min nach Start) zeigt unten das Flügelschlagmuster eines Singvogels mit 11,5 Hz Schlagfrequenz und rechts unten (in grün) die entsprechende Frequenzanalyse (Fourier Transformation). – *Recording of migrating birds crossing the vertical beam of the radar during four minutes above the Sahara (11.9.2003); highest echo at about 7 km. The echo marked blue (at about 3 km height, 1 minute after start of recording) shows in the bottom window the wing-beat pattern of a passerine with a flapping frequency of 11.5 Hz, the right bottom diagram (green) the corresponding frequency analysis (Fourier transformation).*

Forschungsthemen und Ergebnisse 1968 bis 2018

Grundlagen und Wetterabhängigkeit

Mit meiner auf Feldstudien in den Jahren 1968 und 1969 basierenden Dissertation (Bruderer 1971) wurde die Umweltabhängigkeit des Vogelzugs zum Kernthema der Zugforschung an der Schweizerischen Vogelwarte. Die Arbeit vermittelt Basisinformationen, wie mittlere Höhenverteilung des Tag- und Nachtzugs, Veränderung von Zugfrequenz und Zughöhen im Verlauf der Nacht, Gruppierung von Tag- und Nachtziehern, Abstände zwischen Einzelvögeln im Nachtzug, Zunahme der Eigengeschwindigkeit mit der Flughöhe sowie Anpassung der Eigengeschwindigkeit an Gegenwind und Rückenwind. Ein Schwerpunktthema ist die Analyse der Witterungsabhängigkeit von Zugintensität und Höhenverteilung des Frühlingzugs im Schweizerischen Mittelland. Nachtziehende Vögel flogen im Frühling vorwiegend in Höhen mit für sie günstigen Winden. Ein Vergleich von individuellen Flug- und Eigenrichtungen mit den entsprechenden Windmessungen ergab, dass die Vögel bei seitlichen Rückenwinden die Drift durch Änderung des Kurswinkels kompensierten. Bei seitlichem Gegenwind schienen gegen den Wind fliegende Vögel den Zug einzustellen, was zu einer Änderung der mittleren Zugrichtung führte (Bruderer & Steidinger 1972; Steidinger 1972).

Die das Schweizerische Mittelland begrenzenden Bergketten von Jura und Alpen haben anscheinend einen starken Einfluss auf die vorherrschenden Zugrichtungen. Die Hauptzugrichtung (Modus pro Dekade) bleibt in der Osthälfte des Mittellandes während des ganzen Herbstzugs im Bereich von 240 bis 250° und im Frühling bei 60°. In einzelnen Nächten und Höhenbereichen können die Richtungen je nach Wind stark von der Hauptzugrichtung abweichen. Winde von rechts der Hauptzugachse induzieren in beiden Jahreszeiten verstärkten Zug von im N oder NO heimischen Populationen. Winde von links werden dagegen mehrheitlich kompensiert (vermutlich weil sie keine unterstützende Komponente für spezielle Populationen bieten). Drift durch generell in Zugrichtung wirkende Winde wird besser kompensiert als Drift durch Winde entgegen der Hauptrichtung. Gegenwinde können sogar eigentliche Mitwindbewegungen (im Extremfall Umkehrzug) zur Folge haben (Bruderer 1975).

Eine zusammenfassende Übersicht (Bruderer 1977) umreißt die Beiträge der Radar-Ornithologie zu Themen wie: (1) Einfluss von Umweltfaktoren auf die Zugaktivität (einschließlich deren potenziell modifizierenden Auswirkungen auf endogen vorgegebene Zugprogramme), (2) Anpassung des Flugverhaltens an Umweltbedingungen (insbesondere Zusammenhänge zwischen Fluggeschwindigkeit, Flügelbewegungen, Flughöhen und Wind), (3) Radardaten zur Orientierungsforschung (darunter Mitwindbewegungen, Drift und Kompensation, Reaktionen auf schlechte Sicht sowie

Einfluss der Topographie auf Zugrichtungen). Eine weitere Arbeit über Radardaten zur Orientierung von Zugvögeln zeigt das verbreitete Vorkommen von topographieabhängigen Richtungsänderungen in verschiedenen Regionen Europas, Reaktionen auf Landschaftsmerkmale, Leitlinien und Wind sowie durch Wolken oder Nebel eingeschränkte Sicht (Bruderer 1980). Bruderer (1997c) fasste die gängigen Meinungen zusammen über (1) endogene Programme zur Steuerung des generellen Zugverlaufs, (2) Modifikationen solcher Abläufe durch Umweltbedingungen, (3) erwartete Optimierungen des Zugverhaltens bezüglich Energie, Zeit, Risiko und Orientierung. Diese Ideen wurden verglichen mit beobachteten Zugrichtungen in Europa und speziell im Alpen- und Mittelmeerraum.

Die Analyse von Radardaten aus einer dreimonatigen Beobachtungsperiode in Süddeutschland mittels eines log-linearen Regressionsmodells zeigte, dass die Zugintensität pro Nacht vor allem durch die Wind- und Niederschlagsverhältnisse bestimmt wird (Erni et al. 2002).

Radardaten und Ringfunde belegen, dass in der Westhälfte Europas SW-Richtungen gegenüber S-Richtungen dominieren. Die kombinierte Wirkung der Alpen, des Mittelmeers und der Sahara hält offensichtlich die meisten Zugvögel davon ab, direkt südwärts zu ziehen. Erni et al. (2003) ermittelten in einem Simulationsmodell, dass Populationen mit endogenen Richtungen westlich von 210° am besten überlebten, wenn sich die ziehenden Vögel stark von Küstenlinien (die nicht allzu weit von ihrer angeborenen Richtung abweichen) leiten ließen und damit vermieden, auf den Atlantik hinaus zu fliegen. In einer zweiten Simulation wurde untersucht, wie sich die Überlebensraten auf den SO- und SW-Routen aufgrund der unterschiedlichen Bedingungen bezüglich Topographie, Nahrung und Wind unterschieden. Die generellen Windbedingungen erwiesen sich als wesentlich günstiger für SO-Zieher. Die erfolgreiche Nutzung der SW-Route war nur möglich, wenn die Vögel die Möglichkeit hatten, Nächte und Flughöhen mit günstigen Winden auszuwählen und zudem ihre Fettreserven im westlichen Mittelmeerraum erneuern konnten. Die SO-Route ist begünstigt durch die Windverhältnisse, die es ermöglichen, die schwierigen topographischen und ökologischen Bedingungen bei der Überquerung des östlichen Mittelmeers und der ägyptischen Wüsten zu bewältigen. Beide Routen wären ohne Windunterstützung kaum zu bewältigen (Erni et al. 2005).

Flügel Schlagmuster und Flugverhalten

Bruderer et al. (1972) stellten die Flügel Schlagmuster von 19 im Tagflug beobachteten Vogelarten sowie von fünf in der Nacht freigelassenen und mit Radar verfolgten Arten dar. Bruderer & Weitnauer (1972) identifizierten Mauersegler *Apus apus* anhand ihres Flügel Schlagmusters und beschrieben ihr Verhalten während ihrer sommerlichen Nächtigungsflüge und in der Zugzeit. Die Eigen-

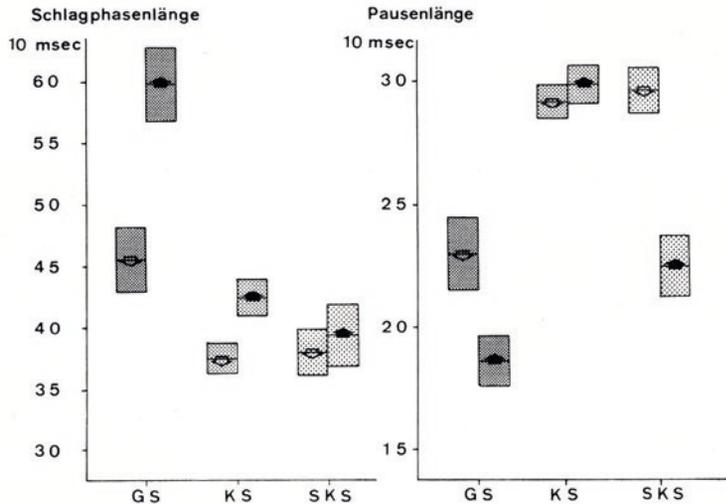


Abb. 6: Mittlere Schlagphasen- und Pausenlängen mit Standardfehlern bei großen, kleinen und sehr kleinen Singvögeln mit steigender (↑) und sinkender (↓) Flugbahn (aus Bloch et al. 1981). – Mean durations of wing-beat (left) and pausing phases with standard errors for large (GS), small (KS), and very small (SKS) passerines in climbing (↑) and descending (↓) flight.

geschwindigkeit im Sommer entsprach der von Pennycook (1969) postulierten Geschwindigkeit minimaler Leistung, während ziehende Vögel mit der Geschwindigkeit maximaler Reichweite unterwegs waren.

Bloch et al. (1981) sowie Bloch & Bruderer (1982) definierten aufgrund von Flügelschlagmustern fünf Vogelklassen. Kontinuierlich flügelschlagenden Wat- oder Wasservögeln wurden aufgrund der Flügelschlagfrequenz F in zwei Größenklassen unterteilt (große mit $F = 5-9$ Hz, kleine mit $F > 9$ Hz); intermittierend schlagende Singvögel ergaben drei Klassen (große mit $F < 12$ Hz; kleine mit $F = 12-17$ Hz und sehr kleine mit $F > 17$ Hz). Damit wurde es möglich, das Flugverhalten verschiedener Vogeltypen zu untersuchen. So variieren Singvögel ihre Eigengeschwindigkeit, um einen Teil des auf sie wirkenden Windvektors zu kompensieren. Steig- und Sinkflug werden bei Singvögeln durch Verlängerung und Verkürzung von Schlagphasen und Pausen erreicht (Abb. 6). Dieser Zusammenhang wurde auch von Renevey (1981) gefunden, der zudem einen deutlichen Zusammenhang zwischen Schlagfrequenz und Gewicht sowie eine etwas weniger ausgeprägte Abhängigkeit der Eigengeschwindigkeit von der Schlagfrequenz dokumentierte. Kontinuierlich flügelschlagende Rabenkrähen *Corvus corone* variierten die Eigengeschwindigkeit und vor allem die Vertikalgeschwindigkeit durch Variation der Schlagfrequenz (Althaus & Bruderer 1982). Bruderer & Neusser (1982) verglichen das Verhalten von Hausrotschwänzen *Phoenicurus ochruros* in Orientierungstrichtern und bei der Freilassung mit anschließender Radarverfolgung.

Liechti et al. (1994) setzten sich kritisch mit dem wiederholt festgestellten Zusammenhang zwischen dem Einfluss von Gegenwind- und Rückenwindkomponenten auf die Eigengeschwindigkeit ziehender Vögel auseinander. Weil dabei Seitenwinde vernachlässigt wurden, schlugen sie ein Modell vor, das die Berechnung der Eigengeschwindigkeit maximaler Reichweite V_{mr} auch

unter Berücksichtigung der Seitenwinde ermöglichte. Liechti (1995) lieferte ein Modell zur Ermittlung von optimalen Eigenrichtungen und Eigengeschwindigkeiten ziehender Vögel hinsichtlich Energieaufwand und Windeinfluss.

Stark (1996) untersuchte das Flugverhalten von freigelassenen und freifliegenden Nachtziehern auf dem Alpenpass Col de la Croix im Hinblick auf die Flugmechanik. Trauerschnäpper *Ficedula hypoleuca* stiegen nach der Freilassung mit verlängerten Schlagphasen und erhöhter Schlagfrequenz auf. Auch die Verfolgung freifliegender Arten ergab, dass das Steigverhalten vor allem durch die Länge der Schlagphasen bestimmt wird. Bei Mauerseglern und Rotkehlchen *Erithacus rubecula* nahmen die Eigengeschwindigkeit und die Flügelschlagfrequenz mit der Flughöhe zu, bei Goldhähnchen *Regulus spec.* erhöhte sich nur die Schlagfrequenz.

Messungen mit Zielfolgeradar in Mitteleuropa sowie im östlichen und westlichen Mittelmeerraum zeigen, dass Nachtzieher, die selektiv in Nächten mit günstigen Winden fliegen, ihre Geschwindigkeit im Mittel um 30 % steigern können. Die Wahl der günstigsten Flughöhe kann einen zusätzlichen Geschwindigkeitsgewinn von 40 % bringen. Optimale Berücksichtigung der Windverhältnisse kann deshalb die Fluggeschwindigkeit eines Vogels nahezu verdoppeln und den Energiebedarf für den Zug halbieren (Liechti & Bruderer 1998). Liechti (2006) erörterte die Reaktionen von Zugvögeln auf die Anforderungen des Fluges in bewegter Luft und diskutierte die Möglichkeiten der Vögel, die Windbedingungen im Flug zu messen.

Mit einem auf Mallorca stationierten Zielfolgeradar konnten je zwei Sturzflüge von Wanderfalken *Falco peregrinus* und Wüstenfalken *Falco pelegrinoides* vermessen werden. Die gemessene Maximalgeschwindigkeit betrug bei den beiden Wanderfalken 130 und 184 km/h, bei den Wüstenfalken 150 und 158 km/h (Peter & Kestenholz 1998).

Große Datensätze aus verschiedensten Beobachtungsgebieten ergaben keine Unterschiede im Flugverhalten von Vögeln, die in geringer Höhe auf unseren X-Band-Radar zu, von ihm weg oder seitlich vorbeiflogen. Das Ein- und Ausschalten des Radar-Senders zeigte keine Unterschiede im Flugverhalten mit und ohne Radarbestrahlung, wenn die Verfolgung des ausgewählten Vogels in der Ausschaltphase des Radars mit Hilfe eines Wärmebildgerätes überbrückt wurde. Das Einschalten eines parallel zum Radarstrahl montierten starken Scheinwerfers induzierte dagegen starke Reaktionen der radarverfolgten Vögel (Bruderer et al. 1999).

Radarbeobachtungen des Frühlingszugs an der Südküste von Spanien bei Málaga und auf der Insel Mallorca boten die Möglichkeit, Singvögel nach einem langen Meeresüberflug bei steilen Landeanflügen zu verfolgen. Hedenström & Liechti (2001) schätzten aufgrund solcher Steilanflüge den Luftwiderstandsbeiwert der Vogelkörper. Bei Málaga wurde auch das Flugverhalten von Mehl- und Rauchschwalben *Delichon urbica* und *Hirundo rustica* untersucht. Die effektive Flügelschlagfrequenz (F_{eff} = Anzahl Flügelschläge pro Sekunde unter Einschluss der Ruhephasen im Flug) war bei Rauchschwalben niedriger als bei Mehlschwalben und bei beiden Arten im Sinkflug niedriger als im Horizontal- und Steigflug. 71 % der Variation von F_{eff} konnte durch die Vertikalgeschwindigkeit, Eigengeschwindigkeit und Artzugehörigkeit erklärt werden (Liechti & Bruderer 2002). Im Windkanal nahm F_{eff} bei beiden Arten beinahe linear mit abnehmendem Flugwinkel ab. Bei Änderungen der Eigengeschwindigkeit variierte F_{eff} gemäß einer U-förmigen Kurve (Bruderer et al. 2001).

Bruderer & Boldt (2001) lieferten eine kommentierte Liste der mit Radar gemessenen Fluggeschwindigkeiten von 139 Arten und verglichen diese Daten mit aufgrund von aerodynamischen Modellen vorhergesagten Werten. Eine entsprechende Analyse der Flügelschlagmuster von 153 Arten präsentierten Bruderer et al. (2010). Bruderer & Popa-Lisseanu (2005) untersuchten Flügelschlagmuster und Fluggeschwindigkeiten von zwei Fledermausarten.

Messungen der Flügelschlagfrequenzen und Eigengeschwindigkeiten von mehreren Tausend nachts über der Sahara verfolgten Einzelvögeln ergaben, dass die Flügelschlagfrequenz beim Schlag-Gleitflug von mittelgroßen Singvögeln um 0,4 Hz pro Kilometer Höhe zunimmt, diejenige von Kleinvögeln mit Wellenflug um 1,1 Hz/km. Die Eigengeschwindigkeit steigt in den beiden Gruppen um 1,0 m/s bzw. 1.4 m/s pro Kilometer Höhe (Schmaljohann & Liechti 2009).

Vogelzug im Einflussbereich der Alpen

Bruderer & Winkler (1976) lieferten eine Übersicht über die Geschichte der Alpenzugforschung: Ab Mitte des 19. Jahrhunderts gewann diese mit ersten Feldbeobachtungen und zum Teil kontroversen Hypothesen langsam an Bedeutung und wurde ab 1933 mit der Etablierung

von Beobachtungs- und Beringungsstationen in Hochtälern und Pässeinschnitten gezielt vorangetrieben. Die wichtigsten Forschungsergebnisse der seit Mitte der 1950er Jahre jeden Herbst betriebenen Station auf dem Col de Bretolet sind zusammenfassend dargestellt und in Beziehung zu Radarbeobachtungen im Schweizerischen Mittelland und auf dem Hahnenmoospass (1.950 m über Meer am Nordrand der Berner Hochalpen) gebracht.

Die mit Radar ermittelten Hauptzugrichtungen konzentrieren sich in der Osthälfte des Schweizerischen Mittellandes auf Richtungen um 230 bis 250° im Herbst und 60° im Frühling (mehr oder weniger parallel zum Verlauf von Jura- und Alpenrand und zu den dadurch kanalisierten Winden), während aufgrund von Ringfunden nachziehender Vögel eher Herbstzugrichtungen um 210° zu erwarten wären. Auf dem Hahnenmoospass liegen die dominierenden Herbstzugrichtungen bei Rückenwind und bei Seitenwind von links bei 230 bis 240°. Bei Gegenwind und Seitenwind von rechts streuen die Richtungen stärker und enthalten neben den Normalrichtungen starke SO-Komponenten. Ausgewählte Flugwege zeigen auffallende Anpassungen an die lokale Topographie (Bruderer 1978).

Bruderer & Jenni (1980) entwarfen ein Programm für die Vogelzugforschung in der Schweiz unter Einbezug der verschiedenen an der Schweizerischen Vogelwarte verfügbaren Methoden, letztlich ausgerichtet auf die Frage nach der ökologischen Bedeutung der Alpen für den Ablauf des Vogelzugs in Mitteleuropa. Bruderer (1981) umriss für den Radar-Bereich die Ausgangslage und die mittelfristigen Ziele im Rahmen des Alpenzugprogramms. Vorhandene Radardaten zeigen, dass der Vogelzug im Schweizerischen Mittelland von O nach W dem Bogen von Jura und Alpen folgt. Während sich die mittleren Zugrichtungen im Mittelland mit der Höhe nur wenig ändern, nehmen am nördlichen Alpenrand südliche Richtungen mit der Höhe deutlich zu, was auf eine Präferenz S-orientierter Langstreckenzieher für die Alpenüberquerung deuten könnte. Tief fliegende Vögel sind am Alpenrand stark durch die lokale Geomorphologie beeinflusst; über den Bergkämmen nimmt der Topographieeinfluss ab, während der Windeinfluss zunimmt (Rüsch & Bruderer 1981; Bruderer 1982). Auf dem Hahnenmoospass ist die S-Drehung mit der Höhe bei Rückenwind nur wenig ausgeprägt. Etwas stärker ist sie bei Seitenwind von NW und extrem bei Gegenwind, der vor allem bei Watvögeln auch starken Umkehrzug in geringer Höhe induziert. Bei Seitenwind von SO verändern sich die Richtungen mit der Höhe kaum (Bloch et al. 1981). Die kombinierte Wirkung von Wind, Bewölkung und Geomorphologie führt in topographisch stark strukturierten Gebieten am Alpenrand zu deutlichen Unterschieden der Flugrichtungen in eng benachbarten Gebieten (Liechti & Bruderer 1986). Bei den tagsüber in geringer Höhe ziehenden Greifvögeln ist die Wirkung der Topographie noch deutlich stärker

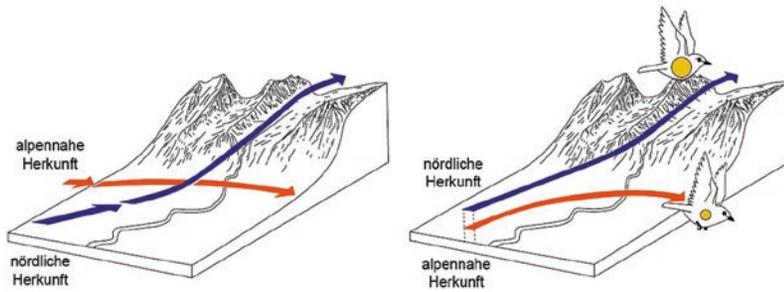


Abb. 7: Differenzieller Zug im Alpenraum. Links: Singvögel, die gemäß Ringfunden aus nordischen Populationen stammen (blau), werden häufiger auf dem Col de Bretolet gefangen, während alpennahe Populationen mit westlicheren Richtungen an den Alpen entlang ziehen (orange). Rechts: Unter den über Süddeutschland mit Radar verfolgten Vögeln haben hoch fliegende Individuen südlichere Richtungen als Tiefflieger. Auf Alpenpässen gefangene Vögel aus dem Norden haben größere Fettreserven sowie längere und spitzere Flügel als im Mittelland gefangene (nach Bruderer & Jenni 1990, aus Bruderer 2017). – *Differential migration in the region of the Alps. Left: Passerines originating (according to ringing recoveries) from Nordic populations (blue) are caught over-proportionally on the Col de Bretolet, while birds breeding closer to the Alps (orange) fly along the Alps in more westerly directions. Right: Among the birds tracked with radar over southern Germany high flying individuals follow more southerly directions than low flying ones. Birds from the North caught at Alpine passes carry more fat reserves, and have longer and more pointed wings than those caught in the lowlands.*

als bei Nachtziehern, bei ausgeprägten Segelfliegern (z. B. Mäusebussard *Buteo buteo*) stärker als bei kleineren Arten (z. B. Sperber *Accipiter nisus*), die auch mit Schlagflug ziehen (Schmid et al. 1986; Bruderer & Jenni 1990).

Radarbeobachtungen belegen, dass die Flugrichtungen von Nachtziehern im Schweizerischen Mittelland gemäß dem Verlauf von Jura und Alpen von den aufgrund von Ringfunden erwarteten Richtungen abweichen und dass am Alpenrand wie auch auf einem Alpenpass südliche Richtungen mit der Höhe zunehmenden. Entsprechend werden auf Alpenpässen größere Anteile an Vögeln aus nordischen Populationen gefangen als im Alpenvorland. Die im Tiefland gefangenen Vögel haben geringere Fettreserven als die Alpenüberquerer (Bruderer & Jenni 1988, 1990; Abb. 7). Die (nur wenig von Wind und Topographie

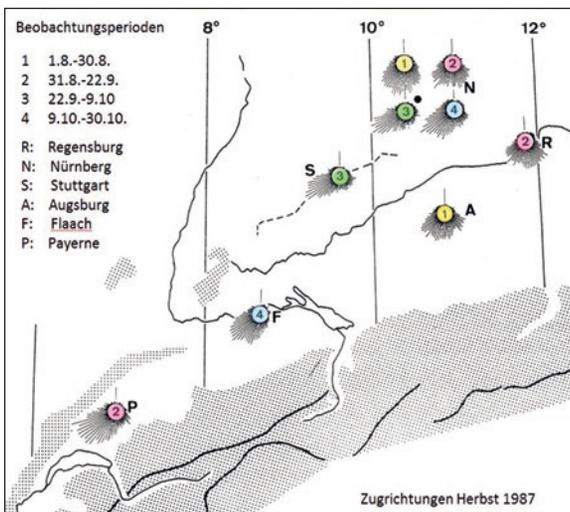


Abb. 8a: Mit Radar registrierte Zugrichtungen beim Anflug auf die Alpen. In den Beobachtungsperioden 1 und 2 wurden die Nachtzieher über Süddeutschland durch Westwinde gegen Süden verdriftet, während die zwischen Jura und Alpen (P) ziehenden Vögel ihre Richtungen beibehielten. In Periode 3 herrschten schwache NO-Winde, in der Periode 4 leichte, wechselnde Winde (nach Bruderer & Jenni 1990, aus Bruderer 2017). – *Migratory directions in the approach area to the Alps (recorded by tracking radar). During the observation periods 1 and 2, nocturnal migrants over southern Germany were drifted towards S by westerly winds, while those migrating between the Jura and the Alps (P) maintained their directions. Period 3 was characterised by weak NE-winds, period 4 by changing winds.*

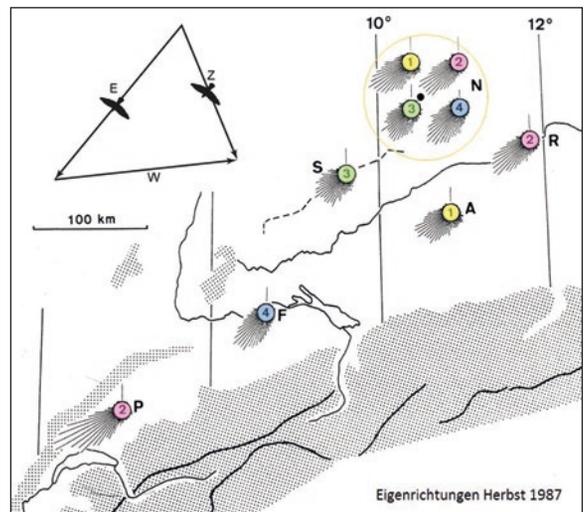


Abb. 8b: Eigenrichtungen beim Anflug auf die Alpen im Herbst 1987. Für jeden einzelnen der über 20.000 Vögel aus Abb. 8a wurde der auf seiner Flughöhe (mit Windmessballon) gemessene Windvektor (W) vom Zugvektor (Z) subtrahiert. Die Richtung der Körperachse (E) zeigt, dass im Prinzip alle Vögel Richtung SW/WSW fliegen wollten (nach Bruderer & Jenni 1990, aus Bruderer 2017). – *Headings in the approach area to the Alps in autumn 1987. For each of the 20,000 birds of Fig. 8a, the wind vector (W, measured by pilot balloon at its flight altitude) was deducted from its track (Z). The directions of the body axes (E) show that all the birds tended towards SW/WSW.*

beeinflussten) Basisrichtungen über Süddeutschland liegen unterhalb von 1.000 m über Grund (ü. G.) bei 230°, darüber bei 215 bis 230°. In der Westhälfte des Schweizerischen Mittellandes (Payerne) fielen die Mittelvektoren in einer Periode mit dominierenden SW-Winden mit dem regionalen Verlauf der Bergketten (230°) zusammen. Über Süddeutschland ließen sich Vögel (im Gegensatz zu Payerne) durch westliche Winde gegen S und SO verdriften (Bruderer & Liechti 1990). Ein Vergleich der Flug- und Eigenrichtungen an verschiedenen Standorten zeigte, dass über Süddeutschland der Wind die dominierende Einflussgröße ist, während SW-Wind zwischen Jura und Alpen lediglich eine erhöhte Richtungsstreuung, aber kaum Drift induziert (Bruderer & Jenni 1990, Abb. 8). Liechti (1993) zeigte, dass im Raum Nürnberg die in allen Höhen gegenüber den Eigenrichtungen erhöhte Streuung der Flugrichtungen durch Windeinfluss zu erklären ist, dass vor allem bei schwachen Winden aber auch Driftkompensation vorkommt. Hoch fliegende Vögel richten ihr Kompensationsverhalten nach dem Wind unterhalb von 1.000 m ü. G. Eine zusammenfassende Übersicht über die Vogelzugforschung im Bereich der Alpen findet sich bei Bruderer (1996).

Bruderer & Liechti (1998) veranschaulichten die Veränderung in den relativen Anteilen von fünf Flügelschlagmuster-Klassen von Ende Juli bis Ende Oktober 1987 im Raum Nürnberg sowie die Änderungen der Zugdichten im Nachtverlauf in den Monaten August, September und Oktober. Diese Langzeitbeobachtungen dienten als Vergleichsbasis für eine detaillierte Analyse der Veränderungen von Zugintensität und Höhenverteilungen in 12 Nächten (27./28.9.–8./9.10) am Nord-

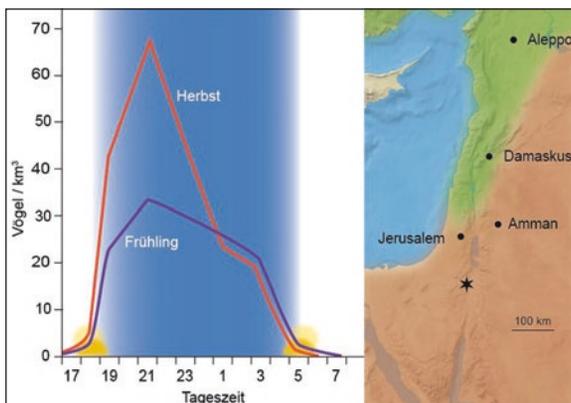


Abb. 9: Zeitlicher Verlauf des nächtlichen Frühlingszugs (violett) und des Herbstzugs (rot) im Arava-Tal (Israel; aus Bruderer 2017). Vögel, die im Frühling die Radarstation (Stern) überfliegen erleben eine zunehmend vegetationsreichere Landschaft (grün), im Herbst ziehen sie gegen die Wüste (rotbraun). – *Phenology of nocturnal spring migration (violet) and autumn migration (red) in the Arava Valley (Israel). Birds crossing the radar station (star) in spring experience increasing vegetation cover on the landscape (green), in autumn, they approach the desert (reddish-brown).*

rand der Schwäbischen Alb. Bruderer & Liechti (2004) verglichen die Höhenverteilungen des Herbstzugs für drei tageszeitliche Abschnitte (zwei Nachthälften und Vormittag) im Schweizerischen Mittelland und in Süddeutschland, um den Anteil der jeweils im Höhenbereich von Windturbinen fliegenden Vögel zu schätzen. Kestenholz (1995) studierte das Rastverhalten und die Verschiebungen von in der Schweiz überwinternden Wasservögeln.

Mit einer Radarstation auf 1.677 m über Meer (ü. M.), 4,5 km nordöstlich des Col de Bretolet (1.923 m ü. M.) wurde die Zugfrequenz und Höhenverteilung des Zugs gemessen und mit den Fangdaten auf dem Col de Bretolet verglichen. Eine multiple Regressionsanalyse einschließlich Windrichtung und -geschwindigkeit erklärte 61 % der Variation in den Fangzahlen. Im Vergleich zur Zahl der Radarechos werden Tagzieher weit häufiger gefangen als Nachtzieher, weil der Radar die Zahl der Individuen aufgrund der Schwarmbildung unterschätzt und Tagzieher oft bodennäher ziehen (Komenda-Zehnder et al. 2010).

Vogelzug am Ostrand des Mittelmeers (Israel)

Im Rahmen einer vom Israelischen Kommunikationsministerium in Auftrag gegebene Umweltverträglichkeitsprüfung zu den Gefahren einer großen Radio-Antenne für ziehende Vögel wurden 1991 und 1992 mit je einer Radarstation im Negev-Hochland und im Arava-Tal die zeitliche und räumliche Verteilung des Vogelzugs sowie das Flugverhalten ziehender Vögel untersucht (zusammenfassende Übersichten: Bruderer 1999; Bruderer et al. 2000).

Die wenig streuenden Flugrichtungen des Nachtzugs im Arava-Tal sind im Frühling (mit 335–25°) den Herbstflugrichtungen (170–210°) ziemlich genau entgegengesetzt. Die Eigenrichtungen deuten im Frühling auf Kompensation für stärkere Westwinde. Die gleichzeitig auf 450 m ü. M. und auf -150 m unter dem Meeresspiegel eingesetzten Radarstationen zeigten, dass die Nachtzieher ihre Flughöhe primär nach den atmosphärischen Bedingungen und nicht nach der Höhe ü. G. ausrichten. Die im Herbst südwärts fliegenden Vögel nutzen die unter 1.500 m ü. M. wirkenden Passatwinde, während die Vögel im Frühling vermehrt in weiter oben herrschende Antipassate aufsteigen. Der entscheidende Faktor für die Wahl der Flughöhe ist der in Zugrichtung wirkende Windvektor. Frühlings- und Herbstzug erreichen ihre maximale Intensität etwa um 21 Uhr. Bereits eine Stunde später beginnt der Herbstzug wieder abzunehmen, während der Frühlingszug noch bis um 3 Uhr morgens recht stark bleibt, was auf Zeitminimierung beim Heimzug, aber auch auf bessere Flugbedingungen deuten könnte (Abb. 9). Der Zug von Singvögeln ist weitgehend auf die Zeit zwischen Sonnenuntergang und -aufgang beschränkt: also kaum Non-Stop-Zug von Singvögeln über den Wüsten Israels. Ein ähnlich hoher Anteil an kontinuierlich mit den Flügeln schlagenden

Vögeln an beiden Stationen deutet Breitfrontzug von Wat- und Wasservögeln über der Wüste an. Auch ein großer Teil der wenigen in den Tag hinein ziehenden Nachtzieher schlagen kontinuierlich mit den Flügeln (Bruderer 1994). Weitere Publikationen zu Teilbereichen sind: Zusammensetzung, Richtungsverhalten und Geschwindigkeit des Nachtzugs (Liechti & Bruderer 1995), Dichte und Höhenverteilung (Bruderer & Liechti 1995).

Dank der in jeder Nacht durchgeführten Messungen mit Radiosonden verfügen wir über genaue Angaben zu den aerologischen Profilen über beiden Radarstationen. Alle vier Stunden vorgenommene Windmessungen (Radarverfolgung von Pilotballonen) lieferten zusätzliche Angaben über allfällige Änderungen der Windbedingungen. Ein Vergleich der aerologischen Messungen mit den Höhenverteilungen der Vögel über dem Arava-Tal ließ einen engen Zusammenhang zwischen den beiden Verteilungen vermuten. Ein Modell zur Überprüfung dieser Hypothese ging von der Annahme aus, dass Zugvögel die meteorologischen Bedingungen auf ihrer aktuellen Flughöhe mit benachbarten Flugniveaus vergleichen und das jeweils günstigere Niveau für den Weiterflug auswählen. Wenn 1.000 simulierte Vögel in einer Nacht ihre Flughöhe aufgrund des Höhenprofils des Windes auswählten, ergab sich eine gute Übereinstimmung mit der tatsächlichen Höhenverteilung. Alle anderen meteorologischen Faktoren erwiesen sich hingegen als ungeeignet für entsprechenden Vorhersagen (Bruderer et al. 1995b). Liechti et al. (2000) entwickelten physiologische Zugmodelle, um anhand desselben Datenmaterials, aber aufgrund des Energie- und Wasserverbrauchs, die günstigsten Flugniveaus vorherzusagen. Sie bestätigten, dass die Windprofile (d. h. der Energieverbrauch der Vögel) und nicht Einschränkungen aufgrund des Wasserverbrauchs die Höhenverteilung der Vögel bestimmen.

Im Rahmen der Beobachtungen im Negev-Hochland konnten extreme Flughöhen (5.000 bis nahezu 9.000 m ü. M.) von mit Geschwindigkeiten von 90 und mehr Kilometern über Grund im Jet-Strom fliegenden Vögeln nachgewiesen werden. Es handelte sich vorwiegend um große, kontinuierlich mit den Flügeln schlagende Vögel, welche die günstigen Flugbedingungen nutzten, um den von Trockenheit geprägten Bedingungen am Boden auszuweichen, indem sie ihren Nachtzug weit in den Tag hinein fortsetzten (Liechti & Schaller 1999).

Erstaunlicherweise kam über Israel in allen Nächten Umkehrzug vor, im Durchschnitt etwa 5 % der gesamten Richtungsverteilungen. Im Frühling waren Segler mit 35 % über dem Negev und 37 % im Arava-Tal überproportional vertreten. Diese Vögel hatten offenbar ihren Heimzug unterbrochen. Der Umkehrzug der übrigen Vögel fand im Frühling in geringerer Höhe und im Herbst in größerer Höhe statt als der Normalzug. Umkehrzieher nutzen also die für ihre Flugrichtung günstigen Höhen mit Windprofit (Komenda-Zehnder et al. 2002).

Die Radarstudien in Israel erbrachten auch wichtige Erkenntnisse über den Zug tagziehender Segelflieger. Beobachtungen über den jahres- und tageszeitlichen Verlauf sowie über die Richtungs- und Höhenverteilung ziehender Wespenbussarde *Pernis apivorus* zeigten, dass die Fähigkeit zur Nutzung von Schlag- und Segelflug erhöhte Flexibilität (u. a. Flug in thermikarmen Zeiten) und damit Flugleistungen von 300 bis 450 km pro Tag ermöglichen. Die Flughöhen nehmen mit zunehmender Thermik zu und erreichen im Durchschnitt 600 m (85 % unter 1.000 m ü. G.). Außergewöhnliche Höhen wurden durch Flug in Lee-Wellen an den Negev-Bergen erreicht (Bruderer et al. 1994).

Weißstörche *Ciconia ciconia* optimieren ihre Gesamtgeschwindigkeit (cross-country speed) nicht gemäß theoretischen Voraussagen. Sie passen ihre Gleitgeschwindigkeit weniger gut an die Steigrate in der Thermik an als Greifvögel. Die im Vergleich zu Greifvögeln reduzierte individuelle Flugoptimierung dürfte kompensiert werden durch das Auffinden bester Thermik mittels breit gefächerter Schwärme (Liechti et al. 1996).

Falkenbussarde *Buteo buteo vulpinus* passen ihre Eigengeschwindigkeit in die Gleitphasen zwischen den Aufwindzonen an die Steiggeschwindigkeit in der Thermik an. So maximieren sie ihre Gesamt-Eigengeschwindigkeit entsprechend Pennycuick's (1989) Modell. Obwohl die Vögel bei Rückenwind ihre Eigengeschwindigkeit in den Gleitphasen senken, steigt ihre Gesamtgeschwindigkeit über Grund dank der Windunterstützung (Spaar 1995; Spaar & Bruderer 1997a).

Steppenadler *Aquila nipalensis* zogen im Frühling an beiden Standorten gegen ONO. Sie erhöhten ihre Gleit-Eigengeschwindigkeit bei starker Thermik und bei Gegenwind. Ihre Gesamtgeschwindigkeit korrelierte mit der Steiggeschwindigkeit in der Thermik. Die Obergrenze des Zugs war bei 1.600 m ü. G., aber 90 % der Vögel flogen tiefer als 1.000 m ü. G. (Spaar & Bruderer 1996).

Die Körpergrößen von Weihen liegen zwischen den großen Segelfliegern und den kleinen Greifvögeln mit Schlagflug. Alle Weihen nutzen bei ungünstigen Bedingungen (geringe Thermik oder Gegenwind) Schlagflug, Wiesen- und Steppenweihe *Circus pygargus* und *macrourus* ausgeprägter als die größere Rohrweihe *C. aeruginosus*. Durch diese Flexibilität sind sie unabhängiger von Umweltbedingungen als große Segelflieger. Die Rohrweihen gleichen eher den typischen Segelfliegern, indem sie ihre Gesamtgeschwindigkeit an die Steiggeschwindigkeit in der Thermik anpassen, während die beiden kleineren Arten ihre Gesamtgeschwindigkeit durch effiziente Kombination verschiedener Flugstile maximieren (Spaar & Bruderer 1997b).

Spaar (1997, 1999) verglich die interspezifische Variation des Flugverhaltens ziehender Greifvögel und kam zu folgenden Schlüssen: (1) Die Steigraten in der Thermik sind für alle Arten ähnlich. (2) In den Gleitphasen zwischen den Aufwindzonen ist die Eigengeschwindigkeit

keit positiv, der Gleitwinkel negativ mit dem Körpergewicht der Arten korreliert. (3) Die Gesamt-Eigen-geschwindigkeit nimmt aufgrund besserer Gleitfähigkeit mit der Körpermaße zu. (4) Große Segelflieger nutzten in 95 % der Beobachtungszeit die Kombination von Segeln und Gleiten, kleine Arten zu 9 bis 33 % die Kombination von Schlag- und Gleitflug. Eine Cluster-Analyse separiert zwei Hauptgruppen, nämlich kleine Schlagflieger (Falken, Sperber und kleine Weihen) und typische Segelflieger (vom Steppenadler bis zum Wespenbussard). Rohrweihe und Schwarzmilan *Milvus migrans* ordnen sich zwischen den beiden Hauptgruppen ein.

Stark & Liechti (1993) identifizierten Kurzfangsperber *Accipiter brevipes* aufgrund ihres Flügelschlagmusters im Herbstzug über dem Arava-Tal. Die Art zieht am Rand des Hauptzugs anscheinend eher einzeln, im Gegensatz zum Hauptdurchzugsgebiet über dem Negev, wo sie meist in großen Schwärmen auftritt. In der Abenddämmerung konnten mehrere optisch identifizierte Individuen mit Steigflug in die Nacht hinein verfolgt werden. Spaar et al. (1998) bezogen Frühlings- und Herbstzugdaten sowie Negev- und Arava-Daten ein. So konnten sie 263 optisch und 101 elektronisch identifizierte Individuen auswerten und veranschaulichten die tageszeitliche Verteilung und Höhenverteilung der verfolgten Vögel (Abb. 10). Die Flugrichtungen waren im Herbst eng konzentriert um $204 \pm 14^\circ$, im Frühling etwas stärker streuend um $17 \pm 29^\circ$, in beiden Jahreszeiten mit ausgeprägter Driftkompensation. Segel- und Gleitflug dominierten, wenn thermische Aufwinde verfügbar waren. In der Nacht, aber auch bei geringer Thermik am Tag, wurden Schlag- und Gleitflug verwendet. Vögel mit Segel- und Gleitflug maximierten ihre Gesamtgeschwindigkeit (cross-country speed) wie gemäß Flugtheorie erwartet.

Das numerische Modell ALPTHERM wird normalerweise genutzt, um den Piloten von Segelflugzeugen aufgrund von Mitternachts-Radiosonden die Segelbedingungen in der Schweiz für den Folgetag vorherzusagen. Die Parameter des Programms wurden an die geographischen und meteorologischen Bedingungen

im Arava-Tal angepasst, um aufgrund der lokalen Mitternachts-Sondenaufstiegen die Stärke und die Obergrenze der thermischen Konvektion zu berechnen. Die maximalen Flughöhen der Greifvögel waren mit der prognostizierten Obergrenze der Konvektionsschicht korreliert und lagen nie darüber. Der tageszeitliche Verlauf der Steigraten korrelierte gut mit den berechneten Steigraten, wobei die Greifvögel am Vormittag eher etwas rascher stiegen als erwartet, am Nachmittag etwas langsamer (Spaar et al. 2000).

Vogelzug im westlichen Mittelmeerraum

Die bedeutenden Forschungsergebnisse aus Israel weckten den Wunsch nach entsprechenden Studien im westlichen Mittelmeerraum, dem Hauptdurchzugsgebiet der mitteleuropäischen Vögel. Insbesondere interessierten die Zuganteile über dem Meer im Vergleich zum Festland, die Reaktionen von Sing- und Greifvögeln auf den Küstenverlauf sowie der zeitliche Verlauf des Zugs im Zusammenhang mit der Verteilung von Land und Wasser.

In einer ersten Studie wurden im Herbst 1995 mit einem Wärmebildgerät die Flugrichtungen an zehn Stationen entlang der Mittelmeerküste von Frankreich (Toulon) bis zur Südspitze Spaniens (26 km NW von Tarifa) und an zwei Stationen nördlich der Küstengebirge in Südspanien registriert (Rivera & Bruderer 1998; Fortin et al. 1999). An Küsten, deren Verlauf nicht allzu sehr von der erwünschten Zugrichtung abwich, zeigte sich eine ausgeprägte Tendenz, der Küstenlinie zu folgen. Wo die Küste quer zur Hauptzugrichtung verlief oder sogar einen Landvorsprung ins Meer hinaus bildete, zogen die Vögel direkt aufs Meer hinaus (z. B. bei Toulon, an der Costa Brava, bei Cartagena und an der O-W verlaufenden S-Küste Spaniens bei Málaga). Der Anteil der küstennahen Flüge nahm in der zweiten Nachthälfte zu, was auf eine geringere Risikobereitschaft der Vögel bei später Ankunft an der Küste deutet. Nördlich der O-W verlaufenden Sierra Nevada war der Zug (abgesehen von den höher als 2.000 m ü. G. fliegenden Vögeln) stark durch die Topographie beeinflusst.

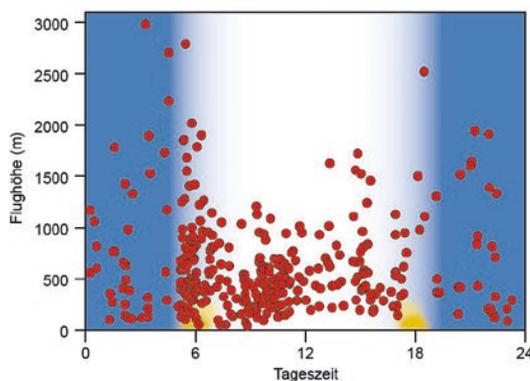


Abb. 10: Tageszeitlicher Verlauf des Herbstzugs von Kurzfangsperbern *Accipiter brevipes* im Arava-Tal (S-Israel). Rote Punkte = mittlere Flughöhe von mit Radar verfolgten Individuen. Kurzfangsperber ziehen auch nachts und steigen dabei bis gegen 3.000 m auf (nach Spaar et al. 1998, aus Bruderer 2017). – *Diurnal phenology of autumn migration for the Levant Sparrowhawk Accipiter brevipes in the Arava Valley (S-Israel)*. Red dots = mean height of radar-tracked individuals. Levant Sparrowhawks migrate also by night, climbing up to heights of 3,000 m.

Mit je einer Radarstation nahe der Südspitze von Mallorca und an der O-W-Küste östlich von Málaga konnte das Zugverhalten auf einer weitab vom Festland liegenden Insel mit dem Verhalten über einer Festlandstation verglichen werden. Bei Málaga kommt der Frühlingzug vom Mittelmeer her, während die Vögel im Herbst nach der Überquerung einer Gebirgskette eine Meeresüberquerung von 150 km vor sich haben. Auf Mallorca streuten die Richtungen unter 1.000 m ü. G. stark. In den darüber liegenden Höhenintervallen konzentrierten sich die Richtungen zunehmend, die Eigenrichtungen auf SSW, die Flugrichtungen (mit Winddrift) auf S bis SSO. Bei Málaga zogen in den ersten Nachtstunden praktisch alle Vögel mit SSW-Richtungen aufs Meer hinaus. Mit fortschreitender Nacht nahm der entlang der Küste ausgerichtete Zug zu, während die Zughöhen abnahmen. Zwischen 3 und 6 Uhr zogen nur noch sehr wenige Vögel aufs Meer hinaus (Bruderer & Liechti 1998a). Eine detaillierte Analyse derselben Daten zeigte, dass auf beiden Stationen unter den südwärts fliegenden Vögeln diejenigen über dem Wasser etwas tiefer flogen als diejenigen über Land. Bei Málaga und noch stärker auf den Balearen nahm der Umkehrzug im Verlauf der Nacht deutlich zu. Die Vögel kehrten mit stark reduzierten Geschwindigkeiten in geringer Höhe zu den Küsten zurück (Bruderer & Liechti 1998b).

Die Ergebnisse von Radar-, Infrarot- und großräumig koordinierten Mondbeobachtungen zeigen bedeutende Abweichungen der Hauptzugströme entsprechend der regionalen Topographie im Sinne von zeitabhängiger Risikovermeidung. Die Tendenz, eine Meeresüberquerung anzugehen, sinkt anscheinend, wenn sich der physiologische Zustand oder die Motivation gegen Ende einer Zugetappe verschlechtert. Die kurze Dauer des abendlichen Aufbruchs erlaubt, in Verbindung mit den gemessenen Flugeschwindigkeiten und Richtungen, Rückschlüsse auf die Aufbruchgebiete der eine Radarstation überfliegenden Vögel. Trotz wahrscheinlicher Attraktionswirkung der Inseln war der Zug auf Mallorca deutlich schwächer als am Südrand des spanischen Festlands. Dieser starke Zugstrom über die Iberische Halbinsel unterstreicht die große Bedeutung des Herbstzugs entlang der afrikanischen Atlantikküste (Bruderer & Liechti 1999; Bruderer 2001).

Nievergelt et al. (1999) verglichen die Richtungen der mit Radar verfolgten Vögel mit den Richtungen von im Emlen-Trichter getesteten Nachtziehern. Die freifliegenden Vögel tendierten sowohl unter klarem als auch unter bedecktem Himmel mehrheitlich gegen SW; die Flugrichtungen waren im Vergleich zu den Eigenrichtungen etwas durch Westwinde gegen S verdriftet (Abb. 11). Die Vorzugsrichtungen der Vögel im Registrierkäfig entsprachen den Eigenrichtungen der freifliegenden Vögel, streuten aber vor allem unter bedecktem Himmel viel stärker. Im Spätherbst traten im

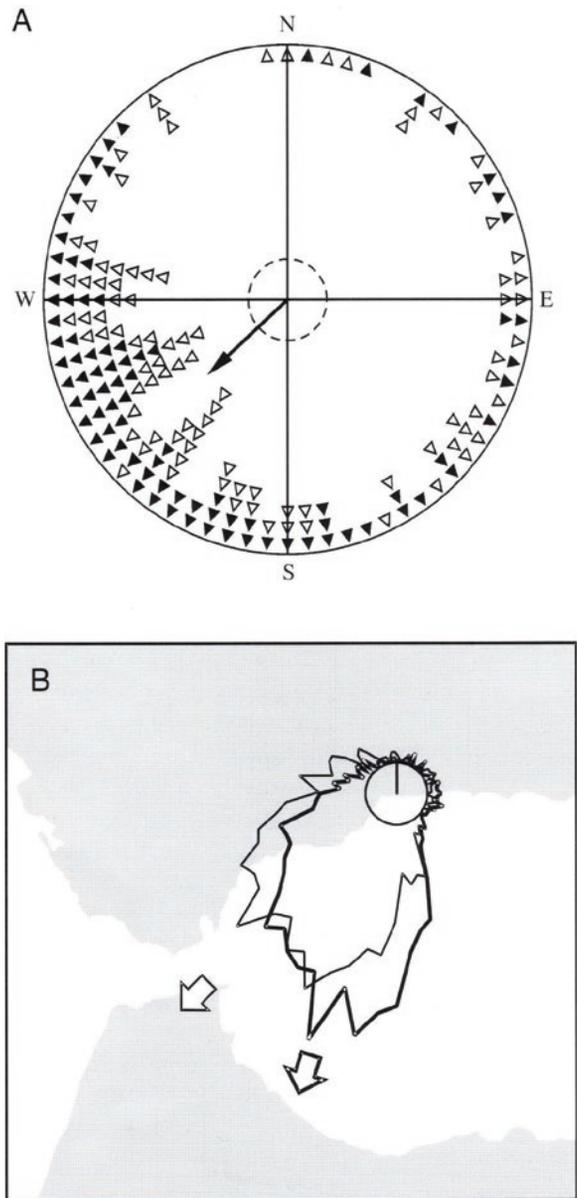


Abb. 11: (A) Vorzugsrichtungen von Singvögeln im Emlen-Trichter unter klarem Himmel in der ersten Stunde nach Sonnenuntergang. Individuen mit konzentrierten (schwarze Dreiecke) bzw. weniger konzentrierten (weiße Dreiecke) Richtungen. (B) Flug- (—) und Eigenrichtungen (—) von 722 in klaren Nächten zwischen 20:30 und 22:00 h an der Küste bei Málaga mit Radar verfolgten kleinen Singvögeln (aus Nievergelt et al. 1999; statistische Details siehe dort). – Preferred directions of passerines in Emlen funnels under clear sky in the first hour after sunset. Filled triangles for individuals with $r/rE > 1$; open triangles for individuals with $r/rE < 1$. (B) Flight directions (—) and headings (—) of 722 small passerines observed by radar in clear nights between 20:30 and 22:00 at the coast near Málaga.

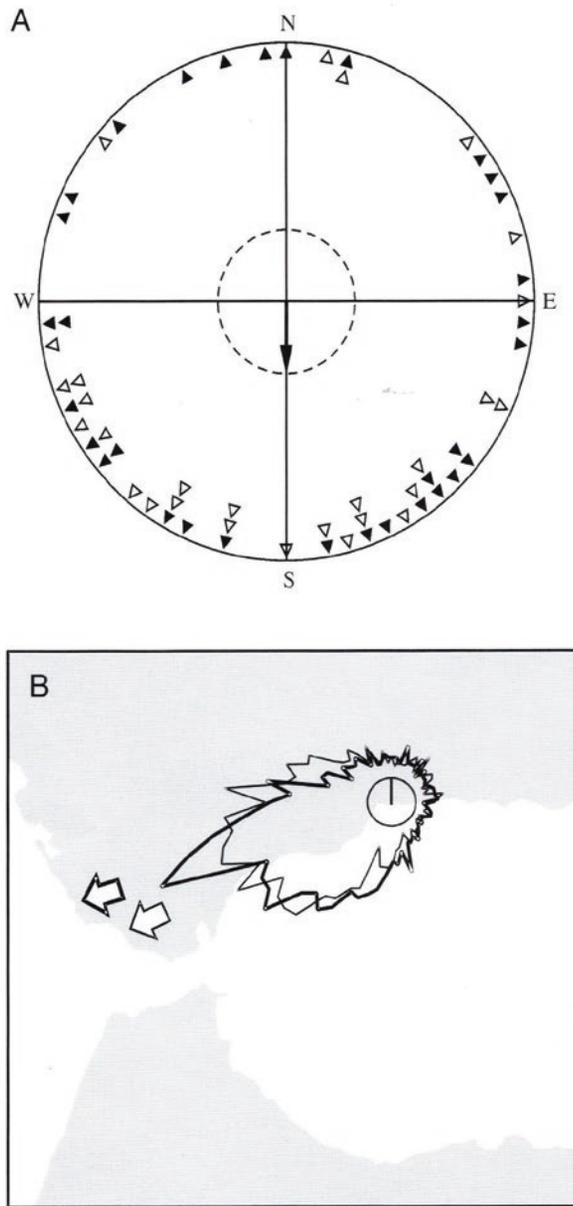


Abb. 12: (A) Vorzugsrichtungen von Singvögeln im Emlen-Trichter in der letzten Nachtstunde (05:00-06:00 h). Der innere Kreis zeigt, dass der Mittelvektor knapp auf dem 1%-Niveau signifikant ist. (B) Flug- (—) und Eigenrichtungen (---) von 859 gleichzeitig mit Radar verfolgten kleinen Singvögeln (aus Nievergelt et al. 1999; statistische Details siehe dort). – Preferred directions of songbirds in Emlen funnels during the last night hour (05:00-06:00 h). The inner circle shows that the mean vector is marginally significant at the 1% level. (B) Flight directions (—) and headings (---) of 859 small passerines observed by radar simultaneously at the coast near Málaga.

Radar und im Registrierkäfig zusätzlich vermehrt WSW-Bewegungen auf. Ein bedeutungsvoller Unterschied ergab sich zwischen den gegen Morgen vorwiegend WSW-wärts der Küste entlang ziehenden, freifliegenden Vögeln und den verständlicherweise ohne Reaktion auf die Küste südwärts tendierenden Käfigvögeln (Abb. 12).

Bei Málaga mit der Meeresüberquerung konfrontierte Greifvögel reagierten gemäß den unterschiedlichen Flugtypen ausgeprägt artspezifisch: Am stärksten auf die Meeresüberquerung mit Schlag- und Gleitflug ausgerichtet war der Fischadler *Pandion haliaetus*; mit abnehmender Querungstendenz folgten Falken, Weihen, Wespenbussard und Schwarzmilan. Rückenwinde und zum Teil auch Seitenwinde begünstigten Meeresüberflüge. Gute Thermik förderte Flüge über Land. Falken, Weihen sowie einzelne Fischadler flogen auch nach Sonnenuntergang z.T. noch in großer Höhe (Meyer et al. 2000). Falken und Weihen hielten im Herbst ähnliche Mittelrichtungen ein (228° bzw. 229°). 65 % der Weihen und 57 % der Falken flogen über das Meer. Unter den Weihen dominierten die Wiesenweihen (mit 74 %) über die größeren Rohrweihen (mit 50 %). Im Frühling beschränkten sich die Ankünfte von Greifvögeln weitgehend auf Falken, welche die Küste von SSW (in einzelnen Fällen auch nachts) anfliegen (Meyer et al. 2003).

Vogelzug über die Sahara

Die Erfassung des Vogelzugs über der westlichen Sahara (Mauretanien) erfolgte im Frühling und Herbst 2003 sowie im Frühling 2004 jeweils auf zwei festen Beobachtungsstationen (eine an der Küste und eine zweite etwa 500 km östlich der Atlantikküste unweit der Oase Ouadâne). Im Herbst 2003 und im Frühling 2004 war zudem eine mobile Station von der Küste bis etwa 800 km im Inland unterwegs (Abb. 13). Um die Vögel nach möglichst langem Flug über der Wüste zu erfassen, lag die Route der mobilen Radaranlage im Herbst im südlichen, im Frühling im nördlichen Teil der Sahara. Massiver Aufbruch von Singvögeln zum Nachtzug in der Stunde nach Sonnenuntergang (unabhängig von Ort und Jahreszeit) zeigte, dass diese Vögel den Tag in der Wüste verbracht hatten. Intermittierender Zug erwies sich für Singvögel als dominierende Strategie zur Wüstenüberquerung. Der Herbstzug erfolgte mehrheitlich in geringen Höhen (50–60 % unter 1.000 m ü. G.), wo günstige Passatwinde, aber hohe Temperaturen (25–35 °C) und trockene Luft vorherrschten. Im Herbst setzten nur wenige Singvögel den Zug in den Tag hinein fort. Im Frühling flogen die Vögel in großer Höhe (in den Antipassaten) und profitierten so nicht nur von günstigen Winden, sondern auch von niedrigen Temperaturen und erhöhter Feuchtigkeit (Abb. 14). Unter diesen Bedingungen setzten relativ viele Singvögel den Zug bis in den frühen Nachmittag hinein fort; etwa 17 %



Abb. 13: Mobiler Radar in der mauretanischen Sahara, auf der Stange darüber ein automatischer Windmesser. – *Mobile Radar in the Mauritanian Sahara, on the pole above an automatic anemometer.*

des Singvogelzugs erfolgte am Tag (Schmaljohann et al. 2007a, b; Liechti & Schmaljohann 2007a).

Um letzte Zweifel auszuräumen, dass die am Tag ziehenden Singvögel Nachtzieher waren und nicht etwa echte Tagzieher, wurden alle Nicht-Singvögel und Schwalben aus den Radardaten ausgeschieden. Bestandsaufnahmen (Linientransekte) ergaben fast nur echte Nachtzieher (98 %), und die Variation in der Zahl der am Boden gezählten Vögel korrelierte gut mit der in den vorangehenden Nächten gemessenen Intensität des Singvogelzugs. Die Landetendenz (negative Vertikalgeschwindigkeit) im Verlauf des Vormittags war negativ korreliert mit der Rückenwindkomponente. Wüstenüberquerende Singvögel passen also ihre tägliche Zugdauer opportunistisch an die Umweltbedingungen, insbesondere an die Windverhältnisse an (Schmaljohann et al. 2007c).

Liechti & Schmaljohann (2007b) nutzten (analog zu Liechti et al. 2000) ein „Energie-Modell“, das aufgrund der mit Radiosonden vermessenen Vertikalprofile aerologischer Parameter die maximale Reichweite eines Fitislaubsängers *Phylloscopus trochilus* in verschiedenen Höhenintervallen von 200 m berechnete. Im alternativen „Wasser-Modell“ wurde die maximale Flugdauer eines durch Wasserverbrauch eingeschränkten Modellvogels und seine daraufbasierende Flughöhenpräferenz berechnet. Es zeigte sich (noch extremer als in den Daten von Israel), dass die Höhenverteilung der Nachtzieher im Frühling vor allem durch die Windverhältnisse bestimmt wird, der Wasserverbrauch aber nur wenig zusätzliche Varianz erklärt (Abb. 15). Im Herbst (Schmaljohann et al. 2009) sind die Nachtzieher konfrontiert mit (a) günstigen Winden kombiniert mit heißer und trockener Luft unterhalb von 1.300 bis 1.500 m ü. M. (entsprechend etwa 1.000 m ü. G. an den drei Beobach-

tungsorten), (b) ungünstigen Winden kombiniert mit feuchter und kühler Luft weiter oben. Diese beinahe experimentelle Situation erlaubte es, zu überprüfen, ob die Vögel mit ihrer Höhenwahl den Wasserverbrauch oder den Energieverbrauch minimieren. Das Modell für minimalen Wasserverbrauch prognostizierte eine mittlere Flughöhe von 3.400 m, während in Wirklichkeit 64 % der Vögel unter 1.000 m ü. G. flogen. Hoher Energieverbrauch aufgrund von Turbulenzen und Erhitzung aufgrund von direkter Sonneneinstrahlung hindern anscheinend im Herbst die meisten nachziehenden Singvögel daran, den Zug in den Tag hinein fortzusetzen.

Radarbeobachtungen des nächtlichen Herbstzugs über Mauretanien ergaben, dass Vögel unter deutlich wärmeren und trockeneren Bedingungen fliegen können als gängige physiologische Berechnungen vorher-sagen (Schmaljohann et al. 2008a).

Schmaljohann et al. (2008b) zeigten, wie Insekten und Vögel aufgrund von Eigengeschwindigkeit, standardisierter Echogröße und Echosignatur unterschieden werden können und wie groß der Anteil der Insekten in den mit feststehendem Radarstrahl gemessenen Höhenverteilungen während des Frühlingzugs über der Sahara war.

Ähnlich wie über den Wüsten Israels besteht auch ein großer Anteil der im Frühlingzug am Tag über die Sahara fliegenden Vögel aus kontinuierlich flügel-schlagenden Vögeln. Eine Art, nämlich die Heringsmöwe *Larus fuscus*, konnte dabei einmal identifiziert werden; sieben weitere Schwärme von Großmöwen wurden dieser Art zugeordnet, weil sie die einzige ist, die regelmäßig südlich der Sahara überwintert. Hohe Flugeschwindigkeiten von 72 km/h (max. 94 km/h) und geradliniger Flug in Höhen von 3.500 m ü. M. lassen erkennen, dass es sich dabei um Non-Stop-Flüge von den tropischen Westafrika-Küsten zum Mittelmeer handelte, und dass die Vögel unter optimalen Bedingungen bezüglich Energie- und Wasserverbrauch unterwegs waren (Schmaljohann et al. 2008c).

Höhenverteilung des Vogelzugs zwischen Ostsee und Sahara

In einer zusammenfassenden Übersicht wurden die an verschiedensten Orten im Zeitraum von 1975 bis 2004 gemessenen Höhenverteilungen des Nachtzugs sowie die jahreszeitlichen und tageszeitlichen Veränderungen der Flughöhen individuell verfolgter Vögel verglichen. Wo die Höhenverteilungen nicht durch orographische oder persistente meteorologische Verzerrungen tangiert waren, flogen normalerweise 20 bis 30 % der Nachtzieher im untersten 200-m-Intervall, 50 % unter 700 m ü. G. Das 90 % Quantil reichte von 1.400 bis 2.100 m ü. G.; die übrigen 10 % waren in der Regel bis etwa 4.000 m ü. M. verstreut. Die unteren Teile des Zugs werden bei der Überquerung von Bergketten aufwärts verschoben und bleiben anschließend oft auf den erreichten Höhen.

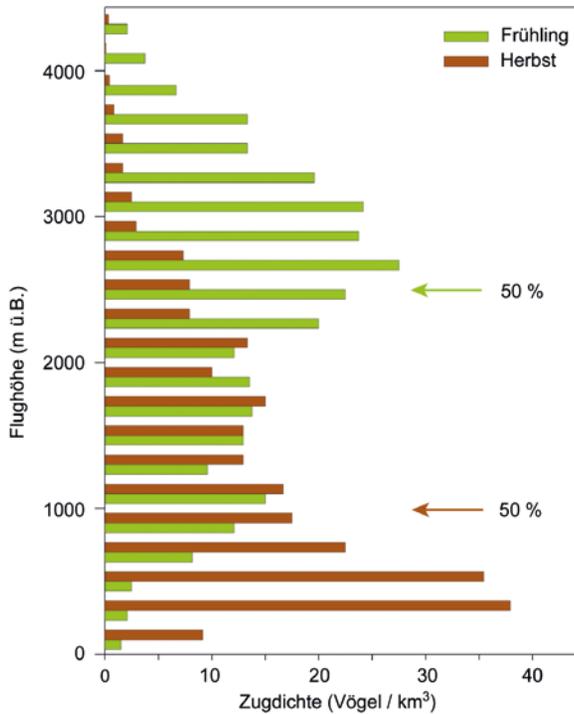


Abb. 14: Im Herbst fliegen die Nachtzieher über der Sahara tief (50% unter 1 km ü. G.) und damit im nordöstlichen Passatwind. Im Frühling nutzen sie den in großen Höhen aus südlichen Richtungen kommenden Antipassat (50% der Vögel fliegen über 2,5 km) und können so mit Windunterstützung gegen N ziehen (nach Liechti & Schmaljohann 2007a, aus Bruderer 2017). – *In autumn, nocturnal migrants fly low over the Sahara (50% below 1 km a.g.l.), i.e. in the north-easterly trade winds. In spring they exploit the anti-trades blowing at high altitudes from southerly directions (50% of the birds flying above 2.5 km); thus, they can move N with wind-support.*

Besonders große Höhen werden erreicht, wenn vorhandene Windsysteme mit der Höhe zunehmend günstigere Windunterstützung bieten (z. B. im Frühling in den Passatwind-Zonen). Im Mittel flogen die Vögel in der Nacht höher als am Tag; aber die größten Flughöhen wurden im Tagzug über Wüstengebieten gemessen. Die höchsten 0,3% der verfolgten Vögel wurden an den meisten Orten zwischen 3.500 und 4.000 m ü. M. registriert, aber auf 5.000 bis 6.870 m im Frühlingzug über dem Mittelmeer und in den Passatwind-Zonen. Die extremsten Flughöhen erreichten über dem europäischen Festland 4.500 bis 6.600 m ü. M. sowie 6.000 und bis nahezu 9.000 m über den Balearen und in den Passatwind-Gebieten. Die Gründe für den generell tiefen Zug und die besonderen Bedingungen und Anforderungen für Zug in großen Höhen werden diskutiert (Bruderer et al. 2018). Eine detaillierte Analyse zeigte auf allen Stationen, dass die mittleren Fluggeschwindigkeiten hoch fliegender Vögel signifikant höher waren als ihre Eigengeschwindigkeiten und höher als die durchschnittlichen Fluggeschwindigkeiten über alle

Höhen. Generell sind die meisten hoch fliegenden Herbstzieher in Europa und in der westlichen Sahara mit Gegenwindverhältnissen konfrontiert; trotzdem fanden die meisten offenbar kleine Bereiche mit Windunterstützung; dies deutet auf effizientes Auswahlverhalten. Ausgesprochen starke Windselektivität im Frühling spricht für Zeitminimierung beim Heimzug in die Brutgebiete (Bruderer & Peter 2017).

Dank

Ich danke den vielen freiwilligen Mitarbeiterinnen und Mitarbeitern, die auf den verschiedenen Radarstationen über 40 Jahre hinweg mithalfen, die hier verwendeten Daten zusammenzutragen. Ganz besonderer Dank gilt den jeweiligen Stationsleitern, die mehrheitlich zum Kernteam der Radararbeitsgruppe an der Schweizerischen Vogelwarte gehörten. Die Radararbeitsgruppe war nicht nur an der Feldarbeit beteiligt, sondern zusammen mit Diplomanden und Doktoranden auch an der Auswertung der aufgezeichneten Daten. Der Firma Contraves AG und der Schweizer Armee danke ich für technische Unterstützung, für die leihweise und schließlich definitive Überlassung der Radargeräte für die wissenschaftliche Forschung. Die Entwicklung der Registrieranlagen begann mit Alfred Bertschi (Contraves AG) und Jürg Joss (Osservatorio Ticinese della Centrale Meteorologica Svizzera), wurde fortgesetzt mit Raymond Bloch und wurde ab 1980 zur Perfektion gebracht durch Thomas Steuri. Ein spezieller Dank gilt meiner Frau Heidi, die immer wieder Verständnis für meine langen Abwesenheiten bei Feldprojekten aufbrachte und mit aufbauender Kritik zur Verbesserung von Vorträgen und Publikationen beitrug. Viele der Studien wurden unterstützt durch den Schweizerischen Nationalfonds (zuletzt z. B. das Sahara-Projekt mit dem Beitrag Nr. 31-65349). Weitere Sponsoren von Einzelprojekten waren die Stiftungen Volkart, Vontobel, MAVA für Naturschutz, Ernst Göhner, Felis, Syngenta, Dr. Fritz Hoffmann-La Roche, Basler Stiftung für Biologische Forschung sowie die Firmen Bank Sarasin & Co., Helvetia Patria Versicherungen, F. Hoffmann-La Roche AG, die European Science Foundation, BirdLife Schweiz und International sowie das Israelische Ministerium für Kommunikation. Die Schweizerische Vogelwarte bot steten Rückhalt für alle Projekte und finanzierte nicht nur das Kernteam, sondern auch die meisten Diplomarbeiten und Dissertationen.

Zusammenfassung

Der für die Luftverteidigung konzipierte Zielfolgeradar „Superfledermaus“ wurde seit 1968 für die Vogelzugforschung eingesetzt. Die Messung der räumlichen Verteilung des Vogelzugs mit dem eng gebündelten Radarstrahl wie auch die Verfolgung einzelner Ziele blieben über die letzten 50 Jahre hinweg weitgehend gleich. Verbessert wurden die Stabilität

des Empfängers und die Verarbeitung der Radarsignale sowie die im Laufe der Zeit zunehmend automatisierte elektronische Registrierung und Auswertung der Daten.

Die Radar-Standorte wurden so ausgewählt, dass spezifische Fragen zur Reaktion von Zugvögeln auf Umweltbedingungen beantwortet werden konnten. Die Stationen wurden über möglichst lange Zugperioden betrieben und integrierten normalerweise auch andere Forschungsmethoden. Wir starteten mit Projekten in Mitteleuropa, ursprünglich im Bereich der Alpen; später dehnten wir unsere Studien auf den Mittelmeerraum (Israel, Spanien/Balearen und Süditalien) und schließlich auf die Sahara aus.

Ein kurzer Abriss zur methodischen Entwicklung legt die Basis für einen knappen, aber möglichst umfassenden Überblick über die erzielten Ergebnisse aus den verschiedenen geographischen Regionen. Im Tagungsbericht der 152. Jahresversammlung der DO-G in Marburg steht eine ausführlichere Zusammenfassung zur Verfügung (Bruderer 2019).

Literatur

- Althaus HP & Bruderer B 1982: Variation von Flügelschlagfrequenz und Fluggeschwindigkeit bei Rabenkrähen *Corvus corone*, gemessen mit Zielfolgeradar. *Ornithol. Beob.* 79: 45-48.
- Bloch R, Bruderer B & Steiner P 1981: Flugverhalten nächtlich ziehender Vögel. – Radardaten über den Zug verschiedener Vogeltypen auf einem Alpenpass. *Vogelwarte* 31: 119-149.
- Bloch R & Bruderer B 1982: The air speed of migrating birds and its relationship to the wind. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 11: 19-24.
- Bruderer B. 1969: Zur Registrierung und Interpretation von Echosignaturen an einem 3-cm-Zielverfolgungsradar. *Ornithol. Beob.* 66: 70-88.
- Bruderer B 1971: Radarbeobachtungen über den Frühlingzug im Schweizerischen Mittelland. (Ein Beitrag zum Problem der Witterungsabhängigkeit des Vogelzuges). *Ornithol. Beob.* 68: 89-158.
- Bruderer B. (1972): Radar studies on spring migration in northern Switzerland. *Proc. XVth Int. Ornithol. Congr., The Hague 1970*: 635.
- Bruderer B 1975: Zeitliche und räumliche Unterschiede in der Richtung und Richtungsstreuung des Vogelzuges im Schweizerischen Mittelland. *Ornithol. Beob.* 72: 169-179.
- Bruderer B 1977: Beitrag der Radar-Ornithologie zu Fragen der Orientierung, der Zugphysiologie und der Umweltabhängigkeit des Vogelzuges. *Vogelwarte* 29, Sonderh.: 83-91.
- Bruderer B 1978: Effects of alpine topography and winds on migrating birds. In: Schmidt-Koenig K (Hrsg) *Proc. Life Sciences*: 252-265. Springer, Berlin, Heidelberg.
- Bruderer B 1980: Radar data on the orientation of migratory birds in Europe. *Acta XVII Congr. Int. Orn.* Berlin 1978: 547-552.
- Bruderer B 1981: Stand und Ziele der Radar-Vogelzugforschung in der Schweiz. *Rev. suisse Zool.* 88: 855-864.
- Bruderer B 1982: Do migrating birds fly along straight lines? In: Papi F & Wallraff HG (Hrsg) *Avian Navigation*: 3-14. Springer, Berlin Heidelberg.
- Bruderer B 1994: Radar studies on nocturnal bird migration in the Negev. *Ostrich* 65: 204-212.
- Bruderer B 1996: Vogelzugforschung im Bereich der Alpen 1980-1995. *Ornithol. Beob.* 93: 119-130.
- Bruderer B 1997a: The study of bird migration by radar. Part 1: The technical basis. *Naturwissenschaften* 84: 1-8.
- Bruderer B 1997b: The study of bird migration by radar. Part 2: Major achievements. *Naturwissenschaften* 84: 45-54.
- Bruderer B 1997c: Migratory directions of birds under the influence of wind and topography. In: *Spring Conference of the Royal Institute of Navigation, Oxford 1997: Orientation & Navigation – birds, humans & other animals*. Royal Institute of Navigation: 1-10. London.
- Bruderer B 1999: Three decades of tracking radar studies on bird migration in Europe and the Middle East. In: Leshem Y, Mandelik Y & Shamoun-Baranes J (Hrsg) *Proc. Int. Seminar on Birds and Flight Safety in the Middle East*: 107-141. Tel-Aviv.
- Bruderer B 2001: Recent studies modifying current views of nocturnal bird migration in the Mediterranean. *Avian Ecol. Behav.* 7: 11-25.
- Bruderer B 2003: The radar window to bird migration. In: Berthold P, Gwinner E & Sonnenschein E (Hrsg) *Avian Migration*: 347-358. Springer, Berlin, Heidelberg.
- Bruderer B 2007: Adapting a military tracking radar for ornithological research – The case of the “Superfledermaus”. In: Ruth JM (Hrsg) *Applying radar technology to migratory bird conservation and management: strengthening and expanding a collaborative*. Fort Collins, Colo., U.S. Geological Survey, Biological Resource Discipline, Open-File Report 2007-1361: 32-37.
- Bruderer B 2017: Vogelzug – Eine schweizerische Perspektive. *Ornithol. Beob., Beih.* 12: 3-264.
- Bruderer B 2019: Ein halbes Jahrhundert Zugforschung mit der „Superfledermaus“. *Vogelwarte* 57: 290-291.
- Bruderer B, Blitzblau S & Peter D 1994: Migration and flight behaviour of Honey Buzzards *Pernis apivorus* in southern Israel observed by radar. *Ardea* 82: 111-122.
- Bruderer B & Boldt A 2001: Flight characteristics of birds: Part I: radar measurements of speeds. *Ibis* 143: 178-204.
- Bruderer B, Jacquat B & Brückner U 1972: Zur Bestimmung von Flügelschlagfrequenzen tag- und nachziehender Vogelarten mit Radar. *Ornithol. Beob.* 69: 189-206.
- Bruderer B & Jenni L 1980: Ein nationales Programm für die Vogelzugforschung in der Schweiz. *Ornithol. Beob.* 77: 56-58.
- Bruderer B & Jenni L 1988: Strategies of bird migration in the area of the Alps. *Acta XIX Congr. Int. Orn.*: 2150-2161. Ottawa.
- Bruderer B & Jenni L 1990: Migration across the Alps. In: Gwinner E. (Hrsg) *Bird migration*: 60-77. Springer, Berlin, Heidelberg.
- Bruderer B & Joss J 1969: Methoden und Probleme der Bestimmung von Radarquerschnitten frei fliegender Vögel. *Rev. Suisse Zool.* 76: 1106-1118.
- Bruderer B & Liechti F 1990: Richtungsverhalten nachziehender Vögel in Süddeutschland und der Schweiz unter besonderer Berücksichtigung des Windeinflusses. *Ornithol. Beob.* 87: 271-293.
- Bruderer B & Liechti F 1995: Variation in density and height distribution of nocturnal migration in the south of Israel. *Isr. J. Zool.* 41: 477-487.
- Bruderer B & Liechti F 1998a: Etude des migrations transméditerranéennes au moyen du radar. *Directions de la migration nocturne en automne près de Málaga et à Majorque*. *Nos Oiseaux* 45, suppl. I: 49-58.

- Bruderer B & Liechti F 1998b: Flight behaviour of nocturnally migrating birds in coastal areas - crossing or coasting. *J. Avian Biol.* 29: 499-507.
- Bruderer B & Liechti F 1998c: Intensität, Höhe und Richtung von Tag- und Nachtzug im Herbst über Südwestdeutschland. *Ornithol. Beob.* 95: 113-128.
- Bruderer B & Liechti F 1999: Bird migration across the Mediterranean. In: Adams NJ & Slotow RH (Hrsg) Proc. 22 Int. Ornithol. Congr., Durban: 1983-1999.
- Bruderer B & Liechti F 2004: Welcher Anteil ziehender Vögel fliegt im Höhenbereich von Windturbinen? *Ornithol. Beob.* 101: 327-335.
- Bruderer B, Liechti F, Kestenholz M, Peter D, Spaar R, Stark H & Steuri T 2000: Vogelzugstudien mit Zielfolgeradar im Süden Israels. *Ornithol. Beob.* 97: 21-44.
- Bruderer B & Neusser V 1982: Nächtliche Aktivität und „Heimfinden“ beim Hausrotschwanz *Phoenicurus ochruros*. *Ornithol. Beob.* 79: 145-157.
- Bruderer B, Peter D, Boldt A & Liechti F 2010: Wing-beat characteristics of birds recorded with tracking radar and cine camera. *Ibis* 152: 272-291.
- Bruderer B, Peter D & Steuri T 1999: Behaviour of migrating birds exposed to X-band radar and bright light. *J. Exp. Biol.* 202: 1015-1022.
- Bruderer B & Peter D 2017: Windprofit als Ursache extremer Zughöhen. *Ornithol. Beob.* 114: 73-86.
- Bruderer B, Peter D & Nievergelt-Korner F 2018: Vertical distribution of bird migration between the Baltic Sea and the Sahara. *J. Ornithol.* 159: 325-336.
- Bruderer B & Popa-Lisseanu AG 2005: Radar data on wing-beat frequencies and flight speeds of two bat species. *Acta Chiropterologica* 7: 73-82.
- Bruderer B & Steidinger P 1972: Methods of quantitative and qualitative analysis of bird migration with a tracking radar. In: Galler SR, Schmidt-König K, Jacobs GJ & Belleville RE (Hrsg) *Animal Orientation and Navigation*. NASA SP-262: 151-167. Washington D.C.
- Bruderer B, Steuri T, Aschwanden J & Liechti F (2012): Vom militärischen Zielfolgeradar zum Vogelradar. *Ornithol. Beob.* 109: 157-176.
- Bruderer B, Steuri T & Baumgartner M 1995a: Short-range high-precision surveillance of nocturnal migration and tracking of single targets. *Isr. J. Zool.* 41: 207-220.
- Bruderer B, Underhill L & Liechti F 1995b: Altitude choice of night migrants in a desert area predicted by meteorological factors. *Ibis* 137: 44-55.
- Bruderer B & Weitnauer E 1972: Radarbeobachtungen über Zug und Nachtflüge des Mauerseglers (*Apus apus*). *Rev. Suisse Zool.* 79: 1190-1200.
- Bruderer B & Winkler R 1976: Vogelzug in den Schweizer Alpen (Eine Uebersicht über Entwicklung und Stand der Forschung). *Angew. Ornithol.* 5: 32-55.
- Bruderer L, Liechti F & Bilo D 2001: Flexibility in flight behaviour of Barn Swallows (*Hirundo rustica*) and House Martins (*Delichon urbica*) tested in a wind tunnel. *J. exp. Biol.* 204: 1473-1484.
- Erni B, Liechti F, Underhill LG & Bruderer B. 2002: Wind and rain govern the intensity of nocturnal bird migration in central Europe. A log-linear regression analysis. *Ardea* 90: 155-166.
- Erni B, Liechti F & Bruderer B 2003: How does a first year passerine migrant find its way? Simulating migration mechanisms and behavioural adaptations. *Oikos* 103: 333-340.
- Erni B, Liechti F & Bruderer B 2005: The role of wind in passerine autumn migration between Europe and Africa. *Behav. Ecol.* 16: 732-740.
- Fortin D, Liechti F & Bruderer B 1999: Variation in the nocturnal flight behaviour of migratory birds along the northwest coast of the Mediterranean Sea. *Ibis* 141: 480-488.
- Hedenström A & Liechti F 2001: Field estimates of body drag coefficients on the basis of dives in passerine birds. *J. exp. Biol.* 204: 1167-1175.
- Kestenholz M 1995: Movements and roosting behaviour of diving ducks (*Aythya fuligula* and *A. ferina*) wintering in Switzerland. Diss. Univ. Basel. Sempach.
- Komenda-Zehnder S, Jenni L & Liechti F 2010: Do bird captures reflect migration intensity? Trapping numbers on an Alpine pass compared with radar counts. *J. Avian Biol.* 41: 434-444.
- Komenda-Zehnder S, Liechti F & Bruderer B 2002: Is reverse migration a common feature of nocturnal bird migration? – An analysis of radar data from Israel. *Ardea* 90: 325-334.
- Liechti F 1993: Nächtlicher Vogelzug im Herbst über Süd-Deutschland: Winddrift und Kompensation. *J. Ornithol.* 134: 373-404
- Liechti F 1995: Modelling optimal heading and airspeed of migrating birds in relation to energy expenditure and wind influence. *J. Avian Biol.* 26: 330-336.
- Liechti F 2006: Birds: blowin' by the wind? *J. Ornithol.* 147: 202-211.
- Liechti F & Bruderer B 1986: Einfluss der lokalen Topographie auf nächtlich ziehende Vögel nach Radarstudien am Alpenrand. *Ornithol. Beob.* 83: 35-66.
- Liechti F & Bruderer B 1995: Direction, speed and composition of nocturnal bird migration in the south of Israel. *Isr. J. Zool.* 41: 501-515.
- Liechti F & Bruderer B 1998: The relevance of wind for optimal migration theory. *J. Avian Biology* 29: 561-568.
- Liechti F, Bruderer B & Paproth H 1995: Quantification of nocturnal bird migration by moonwatching - comparison with radar and infrared observations. *J. Field Orn.* 66: 57-468.
- Liechti F & Bruderer L 2002: Wingbeat frequency of Barn Swallows and House Martins: a comparison between free flight and wind tunnel experiments. *J. exp. Biol.* 203: 2461-2467.
- Liechti F, Ehrich D & Bruderer B 1996: Flight behaviour of White Storks *Ciconia ciconia* on their migration over southern Israel. *Ardea* 84: 3-13.
- Liechti F, Hedenström A & Alerstam T 1994: Effects of side-winds on optimal flight speed of birds. *J. theor. Biol.* 170: 219-225.
- Liechti F, Klaassen M & Bruderer B 2000: Predicting migratory flight altitudes by physiological optimal migration models. *Auk* 117: 205-214.
- Liechti F & Schaller E 1999: The use of low-level jets by migrating birds. *Naturwissenschaften* 86: 549-551.
- Liechti F & Schmaljohann H 2007a: Vogelzug über der westlichen Sahara. *Ornithol. Beob.* 104: 33-45.
- Liechti F & Schmaljohann H 2007b: Wind-governed flight altitudes of nocturnal spring migrants over the Sahara. *Ostrich* 78: 337-341.

- Meyer SK, Spaar R & Bruderer B 2000: To cross or to follow the coast? Flight directions and behaviour of migrating raptors approaching the Mediterranean sea in autumn. *Behaviour* 137: 379-399.
- Meyer SK, Spaar R & Bruderer B 2003: Sea crossing behaviour of falcons and harriers at the southern Mediterranean coast of Spain: *Avian Science* 3: 153-162.
- Nievergelt F, Liechti F & Bruderer B 1999: Migratory directions of free-flying birds versus orientation in registration cages. *J. Exp. Biol.* 202: 2225-2231.
- Pennycuik CJ 1969: The mechanics of bird migration. *Ibis* 111: 525-556.
- Pennycuik CJ 1989: Bird flight performance: a practical calculation manual. Oxford University Press, Oxford.
- Peter D & Kestenholz M 1998: Sturzflüge von Wanderfalken *Falco peregrinus* und Wüstenfalken *F. peregrinoides*. *Ornithol. Beob.* 95: 107-112.
- Renevey B 1981: Étude de mode de battements d'ailes d'oiseaux migrateurs nocturnes à l'aide d'un radar. *Rev. suisse Zool.* 88 : 875-886.
- Rivera C & Bruderer B 1998: Etude des migrations méditerranéennes au moyen d'une caméra infrarouge. Directions de vol et topographie régionale. *Nos Oiseaux* 45, suppl. I: 35-48.
- Rüsch E & Bruderer B 1981: Einfluss der Topographie auf nächtlich ziehende Vögel. *Rev. suisse Zool.* 88: 865-874.
- Schmaljohann H, Liechti F & Bruderer B 2007a: Songbird migration across the Sahara: the non-stop hypothesis rejected! *Proc. R. Soc. B.* 274: 735-739.
- Schmaljohann H, Liechti F & Bruderer B 2007b: An addendum to: "Songbird migration across the Sahara: the non-stop hypothesis rejected!" *Proc. R. Soc. B.* 274: 1919-1920.
- Schmaljohann H, Liechti F & Bruderer B 2007c: Daytime passerine migrants over the Sahara – are these diurnal migrants or prolonged flights of nocturnal migrants? *Ostrich* 78: 357-362.
- Schmaljohann H, Liechti F, Bächler E, Steuri T & Bruderer B 2008a: Quantification of bird migration – by radar – a detection probability problem. *Ibis* 150: 342-355.
- Schmaljohann H, Bruderer B & Liechti F 2008b: Sustained bird flights occur at temperatures far beyond expected limits. *Animal Behav.* 76: 1133 – 1138.
- Schmaljohann H, Liechti F & Bruderer B 2008c: First records of Lesser Black-backed Gulls *Larus fuscus* crossing the Sahara non-stop. *J. Avian Biol.* 39: 233 –237.
- Schmaljohann H, Liechti F & Bruderer B 2009: Trans-Sahara migrants select flight altitudes to minimize energy costs rather than water loss. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 63: 1609-1619.
- Schmaljohann H & Liechti F 2009: Adjustments of wingbeat frequency and air speed to air density in free-flying migratory birds. *J. Exp. Biol.* 212: 3633-3642.
- Schmid H, Steuri T & Bruderer B 1986: Zugverhalten von Mäusebussard *Buteo buteo* und Sperber *Accipiter nisus* im Alpenraum. *Ornithol. Beob.* 83: 111-134.
- Spaar R 1995: Flight behaviour of Steppe Buzzard *Buteo buteo vulpinus* during spring migration in southern Israel: a tracking radar study. *Isr. J. Zool.* 41: 489-500.
- Spaar R 1997: Flight strategies of migrating raptors; a comparative study of interspecific variation in flight characteristics. *Ibis* 139: 523-535.
- Spaar R 1999: Flight behaviour of migrating raptors under varying environmental conditions. In: Adams NJ & Slotow RH (Hrsg) *Proc. 22 Int. Ornithol. Congr., Durban: 1844-1862.*
- Spaar R & Bruderer B 1996: Soaring migration of Steppe Eagles *Aquila nipalensis* in southern Israel: flight behaviour under various wind and thermal conditions. *J. Avian Biol.* 27: 289-301.
- Spaar R & Bruderer B 1997a: Optimal flight behaviour of soaring migrants: a case study of migrating Steppe Buzzards *Buteo buteo vulpinus*. *Behav. Ecol.* 8: 288-297.
- Spaar R & Bruderer B 1997b: Migration by flapping or soaring: Flight strategies of Marsh, Montagu's and Pallid Harriers in southern Israel. *Condor* 99: 458-469.
- Spaar R, Liechti O & Bruderer B 2000: Forecasting flight altitudes and soaring performance of migrating raptors by the altitudinal profile of atmospheric conditions. *Technical Soaring* 24: 49-55.
- Spaar R, Stark H & Liechti F 1998: Migratory flight strategies of Levant Sparrowhawks: time or energy minimization. *Anim. Behav.* 56: 1185-1197.
- Stark H 1996: Flugmechanik nachts ziehender Kleinvögel. *Diss. Univ. Basel. Sempach.*
- Stark H & Liechti F 1993: Do Levant Sparrowhawks *Accipiter brevipes* also migrate at night? *Ibis* 135: 233-236.
- Steidinger P 1972: Der Einfluss des Windes auf die Richtung des nächtlichen Vogelzuges. *Radarbeobachtungen über dem Schweizerischen Mittelland.* *Ornithol. Beob.* 69: 20-39.
- Zaugg S, Saporta G, van Loon E, Schmaljohann H & Liechti F 2008: Automatic identification of bird targets with radar via patterns produced by wing flapping. *J. Roy. Soc. Interface* 5: 1041-1053.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 2020

Band/Volume: [58_2020](#)

Autor(en)/Author(s): Bruderer Bruno

Artikel/Article: [Ein halbes Jahrhundert Zugforschung mit der „Superfledermaus“ 255-272](#)