

# Beitrag der Radar-Ornithologie zu Fragen der Orientierung, der Zugphysiologie und der Umweltabhängigkeit des Vogelzuges<sup>1)</sup>

Von Bruno Bruderer

## 1. Einleitung

Das Buch „Radar Ornithology“ (EASTWOOD 1967) zeigte die breit gefächerten Anwendungsmöglichkeiten der Radar-Methode in der ornithologischen Forschung; seine Gliederung nach geographischen Gesichtspunkten ließ aber die kaum vorhandene Spezialisierung hinsichtlich bestimmter Sachfragen erkennen. Bis heute werden in den meisten Radarprojekten, entsprechend den technischen Eigenschaften der verfügbaren Geräte, auf breiter Basis Daten über den Ablauf des Vogelzuges gesammelt und nach später gewählten Kriterien ausgewertet.

Mit der Darstellung von Möglichkeiten und Grenzen der Radar-Methode in einzelnen Fachgebieten möchten wir Richtungen möglicher Spezialisierung innerhalb der Radar-Ornithologie sowie Kontaktpunkte mit anderen Forschungsmethoden aufzeigen.

## 2. Identifikationsmöglichkeiten als Voraussetzung spezieller Untersuchungen

Radarstudien befassen sich normalerweise nicht mit einzelnen Arten, sondern mit dem Gesamtzug, der auf dem Radarschirm als eine Masse von Lichtpunkten in Erscheinung tritt. Dies, obwohl zu erwarten ist, daß artspezifische Zugzeiten und Verhaltensweisen das Bild des Gesamtzuges beeinflussen. Versuche, diesen Nachteil zu überwinden, reichen bis in die Anfänge der Radarornithologie zurück und sind wohl die wichtigste Voraussetzung für eine Steigerung der Aussagekraft von Radardaten. Gehen wir von der durch ALERSTAM (1976b) mit eigenen Beobachtungen und einer sorgfältigen Literaturanalyse gut belegten Annahme aus, daß sich der Gesamtzug normalerweise aus Populationen mit divergierenden Zugrichtungen zusammensetzt, so drängt sich eine Auftrennung des Gesamtzuges in verschiedene Richtungssektoren auf (vgl. auch BRUDERER 1975b). Eine weitere grobe Einteilung kann vorgenommen werden durch die Trennung von Tagzug und Nachtzug. Außerdem wissen wir aufgrund von Streuquerschnittmessungen (BRUDERER 1971), daß der Nachtzug über den Binnenländern Europas zu über 80% aus Kleinvögeln besteht. Die Zugphänologie der häufigsten Arten liefert weitere Hinweise, die durch simultane Feldbeobachtungen oder Netzfänge noch verfeinert werden können. Um einzelne systematische Gruppen aufgrund von Radardaten zu bearbeiten, sind jedoch weitere Eingrenzungen mit den Mitteln der Radartechnik erforderlich.

Eine erste Möglichkeit bietet sich in der Wahl der Wellenlänge an: Wenn wir uns den Vogelkörper vereinfachend als eine gewichtsäquivalente Wasserkugel vorstellen (vgl. BRUDERER & JOSS 1969, BRUDERER 1975a) und uns die Änderungen des Streufaktors in Abhängigkeit von Kugelumfang und Wellenlänge gemäß der Darstellung von EASTWOOD (1967, p. 44) vergegenwärtigen, so realisieren wir, daß kleine Vögel bei großen Wellenlängen extrem kleine Echos ergeben und damit, sofern sie nicht in großer Zahl und dichten Schwärmen fliegen, wenig in Erscheinung treten. Während bei einer Wellenlänge von 23 cm alle Vögel über Starengroße Streuquerschnitte von 30—90 cm<sup>2</sup> erreichen, liefern Kleinvögel von 10—20 g nur Streuquerschnitte in der Größenordnung von 1 cm<sup>2</sup>. ALERSTAM (1976a) geht deshalb richtig in der Annahme, daß sein 23-cm-Radar die nachts in sehr lockeren Formationen oder einzelne fliegenden Kleinvögel weitgehend eliminiert; die Echos von Staren *Sturnus vulgaris*, Drosseln, Wasservögeln und Limicolen dominieren, und lassen sich, wenn der Kleinvogelzug nicht allzu dicht ist, getrennt von diesem bearbeiten. Ähnliches gilt im Tagzug für die großen Schwärme

<sup>1)</sup> Mit Unterstützung durch den Schweiz. Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung; Projekt Nr. 3.244.69, 3.038.73 und 3.058.76.

von Ringeltauben *Columba palumbus*, Saatkrähen *Corvus frugilegus* und Kranichen *G. grus*, besonders wenn durch Reduktion der Empfindlichkeit die ihrer großen Zahl und Schwärmdichte wegen zum Teil sichtbaren Finkenechos unterdrückt werden.

Eine neue Identifizierungsmöglichkeit ergab sich durch den Übergang von den normalerweise verwendeten Überwachungs- und Höhensuchanlagen zum Zielfolgeradar, bei dem ein auf dem Plan-Positions- oder Distanz-Höhen-Indikator sichtbares Echo ausgewählt und das entsprechende Ziel so lange automatisch verfolgt werden kann, wie genügend Energie zum Gerät zurück reflektiert wird (vgl. BRUDERER 1971). Auf diese Weise können Flugwege von Einzelvögeln oder Schwärmen je nach Gerätetyp über Strecken von 5—100 km aufgezeichnet, auf Magnetband gespeichert und auf umweltbedingte Veränderungen geprüft werden.

Auf demselben Magnetband registrieren wir auch die mit den Flügelschlägen der Vögel korrelierten Intensitätsschwankungen der Radarechos; wir schaffen uns damit die Möglichkeit, große Zahlen verschiedener Objekte aufgrund ihrer Flügelschlagmuster zusammenzufassen und statistisch zu bearbeiten oder einzelne gut erkennbare Arten herauszugreifen. In der Mehrheit der Fälle lassen sich aber auch mit diesem Hilfsmittel nur recht grobe Gruppierungen vornehmen, da Vogelarten ähnlicher Größe und ähnlicher Flügelform kaum unterscheidbare Flugmerkmale aufweisen und zudem je nach Umweltbedingungen und Neigung der Flugbahn mit einer erheblichen Variabilität der einzelnen Flugparameter zu rechnen ist (vgl. Abschnitt 4).

### 3. Einfluß von Umweltfaktoren auf die Zugaktivität

Laborversuche (z. B. GWINNER 1968 und in diesem Heft) haben gezeigt, daß Zugruhe bei gekäfigten Vögeln spontan, ohne Einwirkung von Umweltfaktoren, auftreten kann. Besonders von ausgeprägten Zugvögeln wird ein endogen festgelegtes Zeitprogramm des Zuges beschrieben, das für erstmals ziehende Vögel das Zugziel determinieren könnte und sogar zeitlich fixierte Richtungsänderungen während des Zuges einschließt (z. B. BERTHOLD in diesem Heft).

Radarbeobachtungen haben ausgehend von synoptischen Witterungsanalysen, in neuerer Zeit vermehrt mit Hilfe multipler Regressionen, wahrscheinlich gemacht, daß in jeder Jahreszeit Zusammenhänge zwischen Zugintensität und Witterungslage bestehen (Übersichten in LACK 1960 und BEASON 1974). Auch ausgeprägte Zugvögel wie Mauersegler *A. apus* ziehen nach unseren Beobachtungen im Frühling bevorzugt mit den warmen SW-Winden auf der Vorderseite eines Tiefs, im Herbst dagegen mit den kalten NE-Winden auf der Rückseite der Tiefdruckgebiete (vgl. BRUDERER & WEITNAUER 1972). Graduelle Unterschiede zwischen früh und spät im Jahr erfolgenden Zugsbewegungen sind durch GEIL *et. al.* (1974) in Dänemark nachgewiesen worden.

In den meisten multiplen Regressionsanalysen (Ergebnisse diskutiert bei ALERSTAM 1976a, Methoden bei RICHARDSON 1974), sowie in den von ALERSTAM (*l. c.*) durchgeführten Diskriminanz- und Faktorenanalysen dominierte der Rückenwind als wichtigster, die Zugintensität bestimmender Faktor. Mit geringerem Erklärungswert traten oft die Temperatur, der Luftdruck, geringe Wolkenbedeckung oder geringe Luftfeuchtigkeit auf.

Die durch Radarbeobachtungen belegte große Bedeutung einer optimalen Zeitwahl für den Aufbruch zu einer Zugetappe und die dadurch bedingten Rastperioden im Zugablauf ließen die Frage aufkommen, ob bei den in Registrierkäfigen unter konstanten Bedingungen gehaltenen Vögeln nicht ebenfalls Nächte mit verminderter beziehungsweise gesteigerter Aktivität auftreten, die dem von GWINNER (*l. c.*) und BERTHOLD (*l. c.*) postulierten endogenen Zeitprogramm einen Teil der notwendigen Plastizität geben würden und die Voraussetzung für ein sinnvolles Eingliedern umweltbedingter Rastphasen in das endogene Zeitprogramm schaffen würden. Während diese Frage von den angesprochenen Autoren bestätigt wurde, scheint die Frage nach dem Einfluß von Umweltfaktoren auf die Zugaktivität weder im Rahmen von Studien zur Tages- und Jahresperiodik noch bei Orientierungsversuchen als Randproblem einbezogen worden zu sein. Da STOLT (1969) weder in seiner Literaturübersicht noch in seinen eigenen Versuchen über die Zugruhe von Kurzstreckenziehern unter verschiedenen Druck- und Temperaturbedingungen zu eindeutigen Schlüssen kam, wären Aktivitätsstudien an Langstreckenziehern (mit besser gegen übrige Aktivitäten abgrenzbarer Zugruhe, unter möglichst naturnahen Bedingungen) von größtem Interesse.

#### 4. Anpassung von Flugniveau und Flugmodus an Umweltbedingungen

Verschiedene Autoren haben sich aufgrund von Laborversuchen und theoretischen Berechnungen mit der Flugmechanik und der Flugphysiologie sowie mit der darauf basierenden Zugstrategie der Vögel befaßt. Gute Übersichten lieferten BERGER & HART (1974) sowie PENNYCUICK (1975). Manche der Berechnungen enthalten jedoch Vereinfachungen und Annahmen, die nicht vorbehaltlos auf natürliche Verhältnisse übertragen werden können; deshalb kann die Radarornithologie einen Beitrag zur Klärung dieser Frage leisten, indem sie Möglichkeiten sucht, die Laborergebnisse im aktuellen Zuggeschehen zu überprüfen.

##### 4.1 Fluggeschwindigkeit

Da aufgrund der Angaben von PENNYCUICK (1969) postuliert werden konnte, daß Mauersegler während des Zuges mit der Geschwindigkeit maximaler Reichweite ( $V_{mr}$ ), auf ihren Nächtigungsflügen aber mit der Geschwindigkeit minimaler Leistung ( $V_{mp}$ ) fliegen, prüften wir diese Frage aufgrund von Flugwegaufzeichnungen automatisch verfolgter Mauersegler (BRUDERER & WEITNAUER 1972). Während im Tagflug die Flugökonomie eine geringe Rolle zu spielen scheint, lagen die Geschwindigkeitsmittel von Reiseflug und Nächtigungsflug mit 40 km/h bzw. 23 km/h erstaunlich nahe bei den von PENNYCUICK berechneten Werten von 36 bzw. 18 km/h.

Die Luftdichte nimmt in der Standardatmosphäre um knapp 10% pro km Höhe ab. Da die Geschwindigkeit umgekehrt proportional zur Wurzel des Luftwiderstandes zunehmen sollte, wäre pro km Höhenzunahme eine Steigerung der Geschwindigkeit um ca. 5% zu erwarten. Die an 1500 nicht identifizierten Nachtziehern gemessenen Geschwindigkeiten zeigen eine Zunahme um 10% pro km Höhe und lassen vermuten, daß zusätzlich raschere und bessere Flieger größere Flughöhe bevorzugen (vgl. BRUDERER 1971). Neben dieser sachlichen Erklärung besteht die Fehlermöglichkeit, daß bei größeren Distanzen (und damit in größeren Höhen) die Echos von großen Vögeln vom Beobachter bevorzugt oder vom Radar leichter erfaßt werden. Die Frage läßt sich klären, wenn die intraspezifischen Geschwindigkeitsvariationen in verschiedenen Höhenbereichen (z. B. auf einer Alpenstation und einer Tieflandstation) verglichen werden.

Da Langstreckenzieher im Verlauf einer Zugnacht leichter werden (nach HUSSEL & CALDWELL 1972 ca. 1% pro Flugstunde), müßten sie, um die von PENNYCUICK geforderte  $V_{mr}$  beizubehalten, entweder ihre Flughöhe progressiv steigern, oder aber ihre Fluggeschwindigkeit senken (ca. 1% in 2 Flugstunden). Unsere Messungen der Zugfrequenz und der Zughöhe im Verlauf von Nächten mit ungestörter Wetterlage (BRUDERER 1971) zeigten, daß die Zughöhe über dem Binnenland Europas schon kurz nach Zugbeginn abzusinken beginnt. Auch die zweite Hypothese bezüglich der Fluggeschwindigkeit ließ sich aufgrund einer ersten Auswertung von 1500 Flugwegen nicht bestätigen: 9 Nächte mit ähnlichen Windverhältnissen in beiden Nachthälften lieferten 135 Flugwege vor und 93 Flugwege nach Mitternacht, die um weniger als 1° geneigt waren und eine ähnliche Richtungs- und Höhenverteilung in den entsprechenden Nachthälften aufweisen. Das recht heterogene Material ergab in einzelnen Nächten eine Zunahme, in andern eine leichte Abnahme oder Konstanz, im Mittel eine nicht signifikante Zunahme der Eigengeschwindigkeiten in der zweiten Nachthälfte. Obwohl dieses vorläufige Ergebnis dringend der Nachprüfung an einem homogeneren Material (einzelne Arten oder Gruppen mit gleichen Flügelschlagmustern) bedarf, möchten wir einige Spekulationen daran anschließen. Dies besonders deshalb, weil die Langstreckenzieher über dem westlichen Atlantik offenbar das zu erwartende Höhersteigen mit zunehmender Entfernung von der Ostküste Nordamerikas zeigen und erst mit der Annäherung an die südamerikanische Küste wieder absinken (WILLIAMS 1974). Während über der südlichen Karibik (Antigua und Barbados) nur Langstreckenzieher mit durchwegs sehr langen Flugzeiten unterwegs sind, beobachten wir über dem Binnenland stets ein Gemisch von Kurz- und Langstreckenziehern, von sehr zugaktiven und weniger motivierten Individuen, von kurz vorher oder vor längerer Zeit Gestarteten, denen ständig Landemöglichkeiten geboten sind und deren Landebereitschaft in der zweiten Nachthälfte generell zunehmen scheint und zu einer Senkung des mittleren Flugniveaus führt. Daß die Zuggeschwindigkeit in der zweiten Nachthälfte nicht stets abnimmt oder konstant bleibt, ließ (im Gespräch mit P. BERTHOLD) den Gedanken aufkommen, daß langflüglige nordische Populationen mit stärkerer Zugmotivation nach Mitternacht einen größeren Anteil am

Gesamtzug ausmachen könnten als zu Beginn der Nacht. Von Nacht zu Nacht wechselnde Anteile dieser rascheren Flieger könnten sowohl für die große Variationsbreite der Messungen als auch für die im Mittel steigende Tendenz mitverantwortlich sein.

Zum Einfluß des Windes auf die Flugeschwindigkeit konnten wir sowohl im Gesamtzug wie auch an einer einzelnen Art (*Fringilla coelebs*) zeigen, daß die Zuggeschwindigkeit nicht additiv mit dem in Zugrichtung wirkenden Windvektor zunimmt, sondern daß nur  $\frac{2}{3}$  des Windvektors auf die Zuggeschwindigkeit übertragen werden (BRUDERER 1971; bestätigt an *Zonotrichia albicollis* durch EMLÉN 1974). PENNYCUICK (1972) erklärt dieses Phänomen damit, daß bei einem in bewegter Luft fliegenden Vogel der Ausgangspunkt der V<sub>mr</sub> determinierenden Tangente an die Leistungskurve gemäß der Windgeschwindigkeit verschoben würde, so daß ein Vogel bei Rückenwind mit kleinerer, bei Gegenwind mit etwas größerer Eigengeschwindigkeit fliegen müßte, um relativ zum Boden V<sub>mr</sub> zu erreichen.

Da wir im Verlauf der Nacht nicht die erwartete Geschwindigkeitssenkung feststellen konnten und sich auch bei der Prüfung von 300 Flugwegen mit aufsteigendem und absteigendem Teil nicht die nach TUCKER (1968b) möglichen Geschwindigkeitssteigerungen im Sinkflug ergaben, stellt sich die Frage, ob der darin sichtbar werdenden Tendenz zum Konstanthalten der Zuggeschwindigkeit (ground speed) eine positive Bedeutung im Zuggeschehen zukommen könnte. Wir spekulieren deshalb mit EMLÉN (1974), daß die Vögel darauf tendieren könnten, Unterschiede in ihrer Geschwindigkeit über Grund zu minimieren, um die durch die Jahresperiodik grob festgelegte Länge des Zugweges durch ein zweites Meßsystem, nämlich durch eine bestimmte Zeit aktiven Fluges, abzusichern.

#### 4.2 Flügelschlagmuster

Das aus der Echosignatur erkennbare Flügelschlagmuster eines Vogels wird durch drei Parameter charakterisiert: durch die Schlagfrequenz, die Länge der Schlagphasen und durch die Länge der Ruhephasen oder Pausen. Weitere Feinheiten der Flügelschlagkinematik, wie sie vor allem von OEHME & KITZLER (1974, 1975a, b) bearbeitet werden, lassen sich kaum aus Radarsignalen ableiten. Die Sachfragen, auf die wir mit Hilfe von Flügelschlagmustern eingehen können, sind deshalb genau wie die Identifikationsmöglichkeiten beschränkt.

EMLÉN (1974) wies für *Zonotrichia albicollis* eine sehr konstante Flügelschlagfrequenz mit einer Gesamtstreuung von weniger als  $\pm 10\%$  um den Mittelwert von 14,67 Hz und einem Variabilitätskoeffizienten von 4,1% nach. Die Flügelschlagfrequenz stieg mit zunehmender Flugeschwindigkeit leicht an und deutete an, daß eine Möglichkeit zur Steigerung der Flugeschwindigkeit in rascheren Schlagbewegungen liegen könnte. Andererseits stellte BERGER (1974) an Kolibris fest, daß die Schlagfrequenz bei auf die Hälfte des Normaldruckes reduzierter Luftdichte unverändert blieb, daß aber zur Aufrechterhaltung des Schubes der Schlagwinkel, die Winkelgeschwindigkeit und der Anstellwinkel des Flügels verändert wurden. Unsere eigenen Beobachtungen an Mauerseglern, Turmfalken *Falco tinnunculus* und Staren gehen eher in die Richtung von EMLÉN und lassen vermuten, daß auf dem Zug geringere Schlagfrequenzen eingehalten werden als in Flügen ohne Energieprobleme (vgl. BRUDERER *et al.* 1972). Während EMLÉN keinen Zusammenhang zwischen Eigengeschwindigkeit und Schlagphasen oder Pausenlänge feststellte, zeigte sich ein starker Zusammenhang zwischen Schlagphasenlänge und Steigung der Flugbahn; er leitete daraus die Hypothese ab, daß ziehende Singvögel für die erhöhte Flugleistung beim Aufsteigen eine andere Technik anwenden als für die höhere Leistung zur Geschwindigkeitssteigerung. Bei raschen Fluchtflügen können nach unseren Beobachtungen (unpubl.) sowohl höhere Flügelschlagfrequenzen als auch verkürzte Ruhephasen zur Steigerung der Flugeschwindigkeit beitragen.

#### 4.3 Flughöhe

Große Flughöhen mit geringer Luftdichte und tiefen Temperaturen sind nicht nur vorteilhaft für die Steigerung der Flugeschwindigkeit, sondern von lebenswichtiger Bedeutung für Temperaturregulation und Wasserhaushalt auf Langstreckenflügen. Aus den verfügbaren Angaben über Fettverbrauch und Wasserverlust fliegender Vögel geht hervor, daß das aus Fett metabolisierte Wasser bei normalen und hohen Temperaturen nicht ausreicht, um den respirativen und den im Flug auch durch die Haut erfolgenden Wasserverlust zu decken (vgl. BERGER 1974). Da zusätzlicher Höhengewinn aber unrentabel wird, wenn infolge des abneh-

menden Sauerstoffdrucks und des steigenden Energieverbrauches nicht mehr genug Sauerstoff aufgenommen werden kann, um mit der Geschwindigkeit maximaler Reichweite zu fliegen, haben wir zu prüfen, wo die Obergrenze des Zuges unter verschiedenen Bedingungen liegt:

Die Korrelation zwischen der 0°-Grenze in der Atmosphäre und der 90%-Grenze des Zuges über dem Schweizerischen Mittelland läßt vermuten, daß eine aktive Anpassung der Zughöhe an den Temperaturverlauf in der Atmosphäre stattfindet. Die bei BRUDERER (1971) wiedergegebene Darstellung zeigt auch, daß die 0°-Grenze keine Begrenzung der Zughöhe bedeutet, wie dies von einzelnen Autoren angenommen wurde. Dagegen sind Frontbewölkung und Niederschläge stets begleitet von einem Absinken der Zughöhe. In ungestörten Wetterlagen richtet sich die Zughöhe vor allem nach den günstigen Windverhältnissen (vgl. BRUDERER & STEIDINGER 1972). Die extremen Flughöhen, die WILLIAMS (1974) über Antigua feststellte (in vier Nächten Hauptmasse der Vögel zwischen 4000 u. 6000 m ü. M.) dürften nach unserer Ansicht, abgesehen vom in Abschnitt 4.1 diskutierten Grund, ebenfalls aufgrund der Windverhältnisse und hoher Temperaturen erklärbar sein.

## 5. Radardaten zu Orientierungsproblemen

Im Gegensatz zur Beringung und zu Versuchen mit gekäfigten Vögeln kann der Radarornithologe einzelne Individuen nur über kurze Strecken und kurze Zeiträume verfolgen. Er besitzt nur generelle Anhaltspunkte über Herkunft und Ziel seiner Studienobjekte und nur durch Zufälle gegebene Möglichkeiten zur Ausschaltung einzelner Orientierungshilfen. Wir können mit Radar keine Orientierungsmechanismen analysieren, sondern lediglich versuchen, beobachtete Richtungen und Richtungsänderungen im Gesamtzug (oder bei einzeln verfolgten Individuen) mit gleichzeitig auftretenden Umwelteinflüssen oder ihren Änderungen in Verbindung zu bringen. Neben dem Studium der Richtungspräferenzen und Richtungskonstanz unter verschiedenen Windverhältnissen drängen sich für die Radarzugforschung Untersuchungen über den Zug in, unter und zwischen Wolken, über großen Wasserflächen, im Bereich von Leitlinien und während der Startphase auf.

### 5.1 Zug mit dem Wind oder Winddrift

Falls Zugvögel, wie es ABLE und GAUTHREUX in verschiedenen Publikationen für nächtlich ziehende Singvögel postulierten, stets mit dem Wind ziehen würden, unabhängig von dessen Richtung (vgl. etwa GAUTHREUX & ABLE 1970, GAUTHREUX 1972, ABLE 1974), könnte das Winddriftproblem bereits mit unserem Kapitel 3 als erledigt betrachtet werden; denn die optimale Zeitwahl bezüglich des günstigsten Rückenwindes würde ungewollte Verdriftungen weitgehend ausschließen.

ALERSTAM (1976b) hat die Mängel von ABLE'S und GAUTHREUX' Interpretationen mit aller wünschbaren Deutlichkeit klargestellt und zugleich unter sorgfältiger Neuauswertung der von verschiedenen Autoren publizierten Daten gezeigt, daß sich beobachtete Drift-Effekte (hier Drift *sensu lato*, d. h. *sensu* LACK & WILLIAMSON 1959) normalerweise ganz oder teilweise durch Pseudodrift (unterschiedliche Anteile von Populationen mit verschiedenen Zugrichtungen) erklären lassen und, zumindest wenn feste optische Marken verfügbar sind, nur mit relativ geringer echter Winddrift (*sensu stricto*) gerechnet werden muß.

Immerhin scheint es möglich, daß an der Ostküste Nordamerikas die Tendenz, mit dem Wind zu fliegen, stärker ausgeprägt ist als in Europa: Die Zugrichtungen über dem westlichen Atlantik (vgl. etwa RICHARDSON 1972 und WILLIAMSON 1974) lassen zwei verschiedene Zugstrategien erahnen, die beide einen Umweg in Kauf nehmen an Stelle der geraden Verbindungen zwischen Start und Ziel. Die einen Vögel folgen den Landemöglichkeiten bietenden Küsten, die andern den in den gemäßigten Zonen vorherrschenden westlichen Winden; weiter im Süden können sie die dort dominierenden östlichen Winde ausnützen und damit gegen Südamerika fliegen. Im Frühling gelangen sie mit einer elliptischen Flugbahn auf oekonomischste Weise wieder in ihre Brutgebiete zurück (vgl. BELLROSE 1963, EMLEN 1975). Dieser auf Windausnützung beruhenden Erklärung von Schleifenzug können wir folgen, obwohl im westlichen Europa die meisten Schleifen bei ähnlichen Windverhältnissen im umgekehrten Sinn verlaufen. Offenbar richten sich die Zugvögel in Europa eher nach den durch die Verteilung von

Landmassen und warmen Meeresströmungen bedingten Temperaturgradienten, die vermutlich auch den historischen Einwanderungswegen entsprechen.

Im Schweizerischen Mittelland liegt die Hauptzugrichtung im Herbst gemäß der Verteilung der möglichen Herkunftsgebiete zwischen SW und WSW (und genau reziprok im Frühling). Kleine Anteile von nördlichen und nordwestlichen Populationen bedingen normalerweise eine linksseitige Asymmetrie der Verteilungen. Winde von rechts der Hauptzugachse begünstigen diese Asymmetrie; starke Winde aus Sektor West können im Herbst sogar zum Dominieren des SE-Zuges führen. Daß es sich dabei vorwiegend um Pseudodrift und nicht um echte Winddrift handelt, kann damit belegt werden, daß Ost- und SE-Winde keine entsprechende Verlagerung der Zugrichtungen zur Folge haben (BRUDERER 1975b). Bei unterschiedlichen Windrichtungen in verschiedenen Höhenbereichen treten zu Beginn der Nacht in allen Höhenbereichen (unabhängig von der Windrichtung) verschiedene Zugrichtungen auf; im Verlaufe der Nacht konzentrieren sich die Vögel auf den Niveaus, die für sie günstigste Rückenwinde bieten und erreichen damit durchschnittlich höhere Zuggeschwindigkeiten als zu Beginn der Nacht; Niveaus mit Winden ohne Komponente in einer potentiellen Zugrichtung werden weitgehend gemieden (vgl. BRUDERER & STEIDINGER 1972). Eine Ausnahme in dieser Hinsicht bilden starke SW-Winde (im Frühling NE-Winde), die unter vorläufig noch nicht geklärten Zusatzbedingungen zu Umkehrzug führen können.

Wie stark der Trieb sein kann, gegen den Wind anzukämpfen und trotz Wind die angeborenen Zugrichtungen einzuhalten, kann jeder Feldbeobachter auf einem Alpenpaß beobachten, wo Vögel bei Gegenwind oft mehrmals von den hohen Windgeschwindigkeiten im Paßgebiet zurückgetrieben werden und mit jedem Anlauf in extremerer Weise die geringeren Windgeschwindigkeiten in Bodennähe ausnützen, bis ihnen die Paßüberquerung (in Extremfällen zu Fuß) gelingt. Solche Fälle des Ankampfens gegen den Wind kommen auch in der Nacht, zuweilen in sehr großen Höhen vor. U. PFÄNDLER (1976, unpubl. MS) hat unter 2200 Echos unseres Frühlingszugsmaterials 1969 14 gefunden, bei denen die Zuggeschwindigkeit (auch unter Berücksichtigung möglicher Windschwankungen) kleiner war als der in derselben Richtung wirkende Windvektor; diese Vögel wurden durch den Wind relativ zum Boden rückwärts geblasen oder standen in der Luft praktisch still. Solche Fälle demonstrieren einen extremen Willen zum Gegenwindflug, zeigen aber gleichzeitig, daß Windgeschwindigkeiten, die größer sind als die Geschwindigkeitskapazität der Vögel, zu einer Verdriftung führen können, obwohl Mechanismen zur Driftkompensation in Funktion sind.

Daneben ist mehrfach belegt, daß ziehende Vögel ihre offensichtlich vorhandene Fähigkeit zur Driftkompensation nicht immer ausnützen. Besonders an topographischen Hindernissen (vgl. Abschnitt 5.3) kommt es oft vor, daß Teile des bodennahen Zuges von ihrer ursprünglichen Zugrichtung abweichen und sich mit dem Wind bewegen. Da solche Abweichungen vermutlich später (bei dafür günstigeren Winden) wieder ausgeglichen werden, dürfte sich im Gesamtbild des Zuges eine verstärkte Tendenz zur Angleichung der Zugrichtungen an die Windrichtung ergeben (was aber unseres Erachtens nicht als Drift *sensu stricto* sondern als willentliches Mit-dem-Wind-Fliegen interpretiert werden sollte).

Unvollständige Driftkompensation (*sensu stricto*) dürfte nach ALERSTAM (1976) vor allem über dem Meer auftreten (gute Beispiele dazu in ALERSTAM 1974, ALERSTAM & ULFSTRAND 1973, 1975) wobei die Unvollständigkeit der Kompensation durch die windabhängige Bewegung des für das Einhalten der Richtung verfügbaren Bezugssystems (Meereswellen) erklärt wird. Abgesehen von dieser echten (ungewollten) Verdriftung kann es für schwache Flieger über Meer bei starken Winden auch günstig sein, aktiv mit dem Wind zu fliegen, da sie bei maximaler Geschwindigkeit über Grund die besten Chancen haben, wieder auf Land zu stoßen.

## 5.2 Zug bei gestörten Orientierungsbedingungen

Radarbeobachtungen haben mehrfach belegt, daß auch unter geschlossenen Wolkendecken gerichteter Zug stattfinden kann. Auch die Beobachtung von STEIDINGER (1968), daß unter Hochnebeldecken stärkere Richtungsstreuungen auftreten als darüber, muß nicht notwendig ein Zeichen schlechterer Orientierung sein, denn wir stellen auch in Nächten mit vergleichbaren Sichtverhältnissen in allen Höhenbereichen sowie im gesamten Frühlingszug (der im Gegensatz zum Herbstzug nur selten unter Hochnebelbedingungen erfolgt) in den untersten 1000 m eine größere Richtungsstreuung fest als darüber (vgl. BRUDERER 1975). WILLIAMS *et al.* (1972)

verfolgten mit den großen Zielfolgeanlagen der NASA einzelne Vögel auf Strecken bis zu 100 km (mehrheitlich über dem Meer) und bestimmten die Geradlinigkeit des Fluges als prozentuale Abweichung von der Länge des Flugweges. Daraus ergab sich kein signifikanter Unterschied zwischen Vögeln unter klarem, bedecktem oder teilweise bedecktem Himmel. Unbestritten ist, daß Vögel den Flug in Wolken oder Nebel, wenn möglich, meiden. Einzelne auf dem Hahnenmoospaß in eine Nebelwand eingedrungene Vögel versuchten durch unregelmäßige Kreisflüge aus dem Nebel zu entkommen, gingen zu Boden oder stiegen, vermutlich wenn sie ein Loch in der Nebeldecke sahen, steil auf. Kleine Kumuluswolken wurden umflogen. Ein großräumiges Phänomen dieser Art zeigten WILLIAMS *et al.* (1972), wo ein Vogel genau der Kontur eines Regenfeldes folgte.

Flüge ohne Sicht auf Sterne und Landmarken sind für die Orientierung von größter Bedeutung; in den meisten Fällen ist es jedoch äußerst schwierig oder unmöglich, den sicheren Nachweis zu erbringen, daß die Vögel wirklich keine optischen Orientierungshilfen erkennen konnten. So können bei den von WILLIAMS *et al.* (1972) beschriebenen geradlinigen Flügen zwischen zwei Wolkenschichten durchaus Zweifel an Ausdehnung und Dichte der Wolkendecken angemeldet werden (vgl. EMLÉN 1975). GRIFFIN (1972) berichtete einerseits von einer Nacht mit Nebel bis zu einer Höhe von mindestens 1000 m mit Vögeln, die merkwürdige Zickzack- und Kreisflüge ausführten, sich damit aber in der generellen Zugrichtung fortbewegten. In einer zweiten Nacht mit Nebel bis zu einer Höhe von 2000 m schienen die Vögel jedoch geradlinig und gut gerichtet zu fliegen.

Genau definierte Bedingungen hatte EMLÉN, der 1975 Hinweise bezüglich seiner Freilassungsversuche mit *Zonotrichia albicollis* mitteilte: Diese vom Ballon aus im Nebel freigelassenen Vögel flogen ungerichtet ab und führten Zickzackbewegungen und Loopings aus (wie in der einen von GRIFFIN beschriebenen Nacht und wie die bei uns auf dem Hahnenmoospaß spontan in den Nebel eingeflogenen Vögel).

Bei uns ebenfalls vom Ballon aus, aber bloß 150 m über Boden freigelassene Vögel schienen primär einen optischen Fixpunkt zu suchen, umkreisten sie doch oft mehrmals die Schachtel aus der sie freigelassen wurden oder setzten sich sogar darauf. In der Regel flogen die Vögel anschließend dem durch ein Nebelloch sichtbaren Boden entgegen und landeten. Abfliegende Vögel schienen entweder mit dem Wind oder einem durch den Helligkeitsunterschied erkennbaren Nebelloch entgegen zu fliegen. Dies sind jedoch nur subjektive Eindrücke, die nicht durch Flugwegvermessungen belegt sind, da es uns in Nebelsituationen nie gelang, den Übergang von der optischen zur automatischen Verfolgung zu realisieren.

Radaruntersuchungen in Gebieten mit gestörtem Magnetfeld sind bisher nicht durchgeführt worden und dürften auch in Zukunft nicht leicht zu realisieren sein, da Kontrollbeobachtungen in möglichst eng benachbarten ungestörten Gebieten durchgeführt werden müßten und nach den Folgerungen von WILTSCHKO & WILTSCHKO (1975a, b) wohl nur Beobachtungen in der kurzen Zeit der Anfangsorientierung brauchbares Material liefern dürften.

### 5.3 Einfluß der Topographie auf die Zugrichtungen

Leitlinieneffekte sind vor allem von Küstenlinien und Bergketten bekannt, in der Mehrheit der Fälle jedoch bezogen auf den bodennahen Tagzug und nicht auf den hohen Nachtzug. Es scheint uns deshalb wesentlich, darauf hinzuweisen, daß der Median der Nachtzugrichtungen über der östlichen Hälfte des Schweizerischen Mittellandes im Frühling (mit 60°) und im Herbst (mit 240—250°) in allen Höhenbereichen parallel zum Alpenrand verläuft und nicht, wie es aufgrund von Ringfunden eher zu erwarten wäre, um 30—40° im Gegenuhrzeigersinn davon abweichend (vgl. BRUDERER 1975b). Diese ablenkende Wirkung der Alpen bestätigt sich auch darin, daß über den Alpen durchschnittlich geringere Zugfrequenzen gemessen werden als über dem Mittelland (vgl. BRUDERER & WINKLER, 1976).

Eine Angleichung der Zugrichtung an den Verlauf von Leitlinien erfolgt vor allem dann, wenn die Leitlinie nicht zu stark von der Zugrichtung abweicht, wie dies großräumig an den Alpen der Fall ist. An Hindernissen, die quer zur Zugrichtung verlaufen, können drei verschiedene Verhaltensweisen beobachtet werden: Abbiegen nach rechts oder links, oder Überquerung des Hindernisses. Kleine Hindernisse und Rückenwinde fördern das Überqueren des Hindernisses, Gegenwinde das Ausweichen; wobei je nach Seitenwindkomponente des Gegenwindes das Abbiegen nach links oder rechts dominieren kann. Je stärker die Seitenwind-

komponente, desto häufiger kann auch bei spitzwinkligem Auftreffen auf ein Hindernis beobachtet werden, daß Vögel mit dem Wind dem Hindernis entlang fliegen und dabei um mehr als  $45^\circ$  von ihrer ursprünglichen Zugrichtung abweichen (vgl. BRUDERER & WINKLER, 1976). Es handelt sich bei diesen Abweichungen weder um eine durch verschiedene Population bedingte Pseudodrift, noch um echte Windverdriftung; sie fallen jedoch unter den weit gefaßten Begriff der Winddrift (*sensu* LACK & WILLIAMSON 1959). Da die Vögel im Alpengebiet stets feste Orientierungsmarken zur Verfügung haben, können die hier diskutierten Abweichungen nicht *a priori* mit den von ALERSTAM (1976b) beschriebenen Abweichungen an Küsten gleichgesetzt, insbesondere kann seine Erklärung des Phänomens nicht auf die Situation in den Alpen angewendet werden. Eine Gegenüberstellung dieser beiden Situationen scheint uns für weitere Erklärungsversuche wichtig.

## 6. Summary

Contributions of radar ornithology to problems of orientation, of physiology, and of other reactions of migrating birds to environmental stimuli

1. In order to find points of contact with other directions of migration research, the possibilities and limits of the radar method are discussed on the basis of the own work and recent literature.
2. Possibilities of identification of radar echoes are described as important tools for specific research. Difficulties arise in the use of wing beat pattern because of intra specific variation.
3. Laboratory studies have shown the importance of endogeneous rhythms for the timing of migration, but also for the length of the total flight to the winterquarters and even for large changes in direction. But radar observations have demonstrated bird migration to be highly dependent on weather systems and especially to the correlated wind directions. It is suggested (and approved by the rhythm specialists) that the endogeneous timing system must make allowance for weather dependent resting periods, and that these resting periods should occur spontaneously under constant environmental conditions.
4. PENNYCUICKS concept of speed optimization by speeds of minimum power ( $V_{mp}$ ) and maximum range ( $V_{mr}$ ) respectively, is tested and approved by the observation of a) increasing air speeds with height and of b) Swifts flying with  $V_{mp}$  on night flight during summer and with  $V_{mr}$  on migration. Yet a comparison between flights in the first and second half of the night seems to be in disagreement with the expectation, giving no sure indication of a diminishing air speed during night (in spite of a significant lowering of flight levels). The lowering of air speeds with tailwind and their increase with head wind (by  $1/3$  of wind vector) is larger than can be expected on the basis of PENNYCUICKS diagrams. The positive value of compensating differences in ground speed is discussed. According to EMLÉN (1974) increasing air speed seems to be attained by higher wing beat frequencies, while climbing and descending seem to be negatively correlated with the length of the pause periods between the flapping periods.
5. Radar data for orientation research are available with respect to the wind drift problem, to leading-lines, large water surfaces, and to reduced visibility. Wind drift *sensu lato* (i. e. *sensu* LACK & WILLIAMS 1959) occurs very often, but consists of three different reactions of birds to winds: a) different populations flying with the appropriate tail wind (main part of drift observed; pseudodrift), b) birds flying with the wind in spite of deviation (occurs often at leading-lines, may be of survival value over sea and other unhospitable areas), c) wind drift *sensu stricto* (seems to be exception over land, but to occur regularly over sea, where, according to ALERSTAM, 1976b, only parts of the wind drift are compensated). Strong deviations of more than  $45^\circ$  of the previous directions may occur due to the combined effect of leading-lines and wind. Data on flights within or between clouds are contradictory; our own observations indicate disorientation and/or the urge to find a possibility to penetrate the clouds.

## 7. Literatur

- Able, K. P. (1974): Wind, track, heading and the flight orientation of migrating songbirds. Conf. Biological Aspects of the Bird-Aircraft Collision Problem (Clemenson University): 331—357. • Alerstam, T. (1975): Crane *Grus grus* migration over sea and land. Ibis 117: 489—495. • Ders (1976a): Nocturnal migration of thrushes (*Turdus spp.*) in southern Sweden. Oikos 27: 000—000. • Ders. (1976b): Bird migration in relation to wind and topography. Diss. — Department of Animal Ecology, University of Lund, 51 S. • Alerstam, T., & S. Ulfstrand (1973): A radar study of the autumn migration of Wood Pigeons *Columba palumbus* in Southern Scandinavia. Ibis 116: 522—542. • Dies. (1975): Diurnal migration



of passerine birds over South Sweden in relation to wind direction and topography. *Ornis Scand.* 6: 135—149. ● Beason, R. C. (1975): A review of the influence of weather on bird migration. Air Force Weapons Laboratory, Kirtland Air Force Base, New Mexico, 38 S. ● Bellrose, F. C., & R. R. Graber (1963): A radar study of the flight directions of nocturnal migrants. *Proc. XIII Int. Orn. Congr.*, Ithaca 1962: 362—389. ● Berger, M. (1974): Energiewechsel von Kolibris beim Schwirrflyug unter Höhenbedingungen. *J. Orn.* 115: 273—288. ● Berger, M., & J. S. Hart (1974): Physiology and energetics of flight. In: Farner, D. S., & J. R. King: *Avian Biology*, Vol. IV: 415—477. Academic Press, New York. ● Berthold, P. (1977): Endogenous control of bird migration. In diesem Heft: 4—15. ● Bruderer, B. (1971): Radarbeobachtungen über den Frühlingzug im Schweizerischen Mittelland. (Ein Beitrag zum Problem der Witterungsabhängigkeit des Vogelzuges). *Orn. Beob.* 68: 89—158. ● Ders. (1974): Flight directions of migrating birds over northern Switzerland studied by tracking radar. XVI Int. Orn. Congr., Canberra. Abstracts. ● Ders. (1975a): Vogelzugforschung mit Radar. NZZ 245, Forschung und Technik. ● Ders. (1975b): Zeitliche und räumliche Unterschiede in der Richtung und Richtungsstreuung des Vogelzuges im Schweizerischen Mittelland. *Orn. Beob.* 72: 169—179. ● Bruderer, B., Jacquat, B., & U. Brückner (1972): Zur Bestimmung von Flügelschlagfrequenzen tag- und nachtziehender Vogelarten mit Radar. *Orn. Beob.* 69: 189—206. ● 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. In: *Animal Orientation and Navigation*: 151—167. NASA SP—262, Washington. ● Bruderer, B. & E. Weitnauer (1972): Radarbeobachtungen über Zug und Nachtflüge des Mauerseglers (*Apus apus*). *Rev. Suisse Zool.* 79: 1190—1200. ● Bruderer, B. & R. Winkler: Vogelzug in den Schweizer Alpen. *Angew. Ornith.* 5: 32—55. ● Eastwood, E. (1967): Radar Ornithology. Methuen, London. 278 S. ● Emlen, S. T. (1974): Problems in identifying bird species by radar signature analyses: intra-specific variability. *Conf. Biological Aspects of the Bird-Aircraft Collision Problem* (Clemson University): 509—524. ● Ders. (1975): Migration: orientation and navigation. In: Farner, D. S., & J. R. King: *Avian Biology*, Vol. V: 129—219. Academic Press, New York. ● Gauthreaux, S. A. (1972): Flight directions of passerine migrants in daylight and darkness: a radar and direct visual study. In: *Animal Orientation and Navigation*: 129—137. NASA SP—262, Washington. ● Gauthreaux, S. A., & K. P. Able (1970): Wind and the direction of nocturnal songbird migration. *Nature* 228: 476—477. ● Geil, S., Noer, H., & J. Rabøl (1974): Forecast models for bird migration in Denmark. *Bird Strike Committee Denmark*, 55 S. ● Griffin, D. R. (1972): Nocturnal bird migration in opaque clouds. In: *Animal Orientation and Navigation*: 169—188. NASA SP—262, Washington. ● Gwinner, E. (1968): Artsspezifische Muster der Zugenruhe bei Laubsängern und ihre mögliche Bedeutung für die Beendigung des Zuges im Winterquartier. *Z. Tierpsychol.* 25: 843—853. ● Ders. (1977): Circannual rhythms in birds and their photoperiodic synchronization. In diesem Heft: 16—25. ● Hussell, D. J. T., & L. D. Caldwell (1972): Flight metabolism of the Myrtle Warbler (*Dendroica coronata*) during nocturnal migration. XV Int. Orn. Congr., Den Haag 1970. Abstracts. ● Lack, D. (1960): The influence of weather on passerine migration. A review. *Auk* 77: 171—209. ● Lack, D., & K. Williamson (1959): Bird-migration terms. *Ibis* 101: 255—256. ● Oehme, H. & U. Kitzler (1974): Ueber die Kinematik des Flügelschlages beim unbeschleunigten Horizontalflug. *Zool. Jb. Physiol.* 78: 461—512. ● Dies. (1975a): Zur Geometrie des Vogelflügels. *Zool. Jb. Physiol.* 79: 402—424. ● Dies. (1975b): Die Bestimmung der Muskelleistung beim Kraftflug der Vögel aus kinematischen und morphologischen Daten. *Zool. Jb. Physiol.* 79: 425—458. ● Pennycuik, C. J. (1969): The mechanics of bird migration. *Ibis* 111: 525—556. ● Ders. (1972): „Animal Flight“. Arnold, London. ● Ders. (1975): Mechanics of flight. In: Farner D. S. & J. R. King: *Avian Biology*, Vol. V: 1—75. Academic Press, New York. ● Pfändler, U. (1976): Zum Einfluss des Windes auf den nächtlichen Vogelzug. Unpubliziert, Matura-Arbeit, Kreuzlingen. ● Richardson, W. J. (1972): Autumn migration and weather in Eastern Canada: a radar study. *Am. Birds* 26: 10—17. ● Ders. (1974): Multivariate approaches to forecasting day-to-day variations in the amount of bird migration. *Conf. Biological Aspects of the Bird — Aircraft Collision Problem* (Clemson University): 309—329. ● Stolt, B. O. (1969): Temperature and air pressure experiments on activity in passerine birds with notes on seasonal and circadian rhythms. *Zool. Bidrag fran Uppsala* 38: 175—231. ● Tucker, V. A. (1968): Respiratory exchange and evaporative water loss in the flying Budgerigar. *J. Exp. Biol.* 48: 67—87. ● Williams, J. M., Williams, T. C. and L. C. Ireland (1974): Bird migration over the North Atlantic. *Proc. Conf. Biol. Aspects of Bird/Aircraft Collision Problem*. Clemson University. ● Williams, T. C., Williams, J. M., Teal, J. M., & J. W. Kanwisher (1972): Tracking radar studies of bird migration. In: *Animal Orientation and Navigation*: 115—128. NASA SP—262, Washington. ● Wiltshcko, W. (1974): Der Magnetkompass der Gartengrasmücke (*Sylvia borin*). *J. Orn.* 115: 1—7. ● Wiltshcko, W., & R. Wiltshcko (1973): Grasmücken benutzen den Magnetkompass auch bei Sternsicht. *Naturwiss.* 60: 553. ● Dies. (1975a): The interaction of stars and magnetic field in the orientation system of night migrating birds. Part I. *Z. Tierpsychol.* 37: 337—355. ● Dies. (1975b): Part II. *Z. Tierpsychol.* 39: 265—282.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1977

Band/Volume: [29\\_1977\\_SH](#)

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

Artikel/Article: [Beitrag der Radar-Ornithologie zu Fragen der Orientierung, der Zugphysiologie und der Umweltabhängigkeit des Vogelzuges 83-91](#)