DIE VOGELWARTE

Band 33 Heft 3 Juni 1986

Die Vogelwarte 33, 1986: 169—191

Zeitlicher Verlauf und Zugrichtungen beim Wegzug des Stars *(Sturnus vulgaris)* im nordwestdeutschen Binnenland

Von Andreas Helbig und Volker Laske

1. Einleitung

Gemessen an seiner Häufigkeit und Verbreitung ist der Star einer der erfolgreichsten Landvögel der Welt. Mit direkter oder — durch Lebensraumveränderungen — indirekter Hilfe des Menschen hat er sich fast über die gesamte Nordhemisphäre ausgebreitet. Dieses gewaltige Ausbreitungs- und Vermehrungspotential hat — nicht zuletzt wegen der teilweise erheblichen wirtschaftlichen Bedeutung — umfangreiche wissenschaftliche Untersuchungen am Star stimuliert, die kürzlich von FEARE (1984) zusammengefaßt wurden.

Wegen ihrer Häufigkeit konnten Stare in großer Zahl beringt werden, so daß der geographische Verlauf des Zuges, zumindest in Europa, recht detailliert bekannt ist (FLIEGE 1984). Seit KRAMERS (1952) klassischen Sonnenkompaßexperimenten spielen Stare auch in der Orientierungsforschung eine bedeutende Rolle. In neueren Experimenten wurde bei dieser Art ein Magnetkompaß nachgewiesen (WILDHIRT 1980). Untersuchungen zum Zug freifliegender Stare blieben dagegen bisher relativ spärlich. GRUYS-CASIMIR (1965) untersuchte den Einfluß von Witterungsfaktoren auf die Intensität und Richtungen des Starenzuges in Holland. Mittels einer multiplen Regressionsanalyse isolierte ALERSTAM (1978 a) anhand der Planbeobachtungsdaten von Falsterbo/Südschweden aus einer großen Anzahl von Witterungsparametern diejenigen, die die Zugintensität u. a. bei Staren steuern (besonders Wind).

Aufbrüche zum Zug von Schlafplätzen aus beobachteten HARPER (1959), LACK & EASTWOOD (1962) und RICHARDSON & HAIGHT (1970) mittels Radar. Zahlreiche weitere Radarstudien betreffen zu einem erheblichen Teil Stare, ohne daß aber individuelle Echos dieser Art zugeordnet werden konnten (LACK 1959—1963, RABØL et al. 1971, CLEMENS 1978, HILGERLOH 1980, OELKE 1983). Untersuchungen zur Zugphänologie liegen von Helgoland (SCHREY 1979), Ottenby (EDELSTAM 1972), Falsterbo (ULFSTRAND et al. 1974, ALERSTAM 1978 a) der polnischen Ostseeküste (BUSSE & HALASTRA 1981), aus Bayern (REICHHOLF 1974), vom Bodensee (SCHUSTER et al. 1983) und von zwei Schweizer Alpenpässen (DORKA 1966, JENNI 1984) vor.

In der vorliegenden Arbeit werden Ergebnisse neunjähriger Planbeobachtungen zum sichtbaren, herbstlichen Zug des Stars in Ostwestfalen (NW-Deutschland) vorge-

legt. Dabei wurden sowohl Zugintensität als auch Zugrichtungen gemessen, um die folgenden Fragen zu untersuchen: 1) Wie stellt sich der saisonale und tageszeitliche Zugablauf beim Star dar? 2) Gibt es witterungs- oder saisonbedingte Änderungen der tageszeitlichen Zugintensitätsverteilung? 3) In welche Richtungen ziehen Stare im Verlauf einer Wegzugperiode? 4) Durch welche witterungsbedingten oder sozialen Umweltfaktoren werden die Zugrichtungen beeinflußt? Die andernorts bereits gut untersuchten Zusammenhänge zwischen Zugintensität und Witterung (vgl. oben) werden hier ausgeklammert.

2. Material, Methode und Dank

Wir führten Planbeobachtungen des sichtbaren Vogelzuges drei Kilometer westlich von Bielefeld (NRW) auf dem 165 m hohen Wittenberg (52° 04′ 02′′ N; 8° 27′ 00′′ E) durch. Dieser Hügel ist dem bis zu 300 m hohen Teutoburger Wald, einer in SE-NW-Richtung verlaufenden, bewaldeten Hügelkette, um zwei Kilometer vorgelagert und bietet einen guten Überblick über die leicht hügelige Parklandschaft der Umgebung, die er um maximal 60 m überragt (Näheres s. Helbig 1983). Wir wählten bewußt einen Beobachtungsort abseits von geographischen Barrieren und Leitlinien, um Einflüsse dieser Strukturen auf Zugintensität und Zugrichtungen zu vermeiden.

Von 1976 bis 1984 wurden hier täglich von August bis November, jeweils ab Sonnenaufgang, alle ziehenden Vögel bis zur Sichtbarkeitsgrenze gezählt. Die tägliche Beobachtungsdauer betrug 1976—1979 jeweils drei Stunden, 1980—1983 je fünf Stunden und 1984 je 3—5 Stunden. Insgesamt liegen dieser Auswertung 2 600 Beobachtungsstunden mit etwa 260 000 gezählten Staren und 834 gemessenen Zugrichtungen zugrunde. Innerhalb der ersten fünf Morgenstunden laufen 70—90 % des Tagzuges beim Star ab (Edelstam 1972, Roos 1979).

Die Beobachtungen erfolgten nach streng standardisierter Methode (Standort und optische Ausrüstung konstant, immer dieselben zwei Beobachter, Protokollierung der Ergebnisse auf Tonband) und auch bei ungünstiger Witterung, außer bei Hochnebel oder Dauerregen.

Zugrichtungen von direkt überhinfliegenden Vögeln wurden mit einem Handkompaß gemessen. Dabei verfolgte ein Beobachter möglichst die abfliegenden Vögel solange mit dem Fernglas, bis sich ihre Richtung am Horizont nicht mehr änderte und auf 5 ° genau angepeilt werden konnte. Solche Messungen sind auch bei Trupps möglich, die in maximal 50 m Entfernung am Beobachter vorbeifliegen, wenn man dabei einen geringen Parallaxenfehler einberechnet (Gruys-Casimir 1965). Die Genauigkeit dieser Methode reicht bei der relativ großen Streuung des bodennahen Tagzuges völlig aus, um die eingangs gestellten Fragen zu untersuchen. Sie hat gegenüber der Zugrichtungsmessung mit Überwachungsradargeräten den Vorteil, daß eine Vogelart gezielt herausgegriffen und die Truppstärke genau bestimmt werden kann.

Jeder Starentrupp liefert nur einen Richtungsmeßwert, da die Zugrichtungen der einzelnen Schwarmmitglieder nicht voneinander unabhängig sind, was aber eine Voraussetzung für die Anwendung statistischer Tests auf das Datenmaterial ist. Bewölkungstyp, Bedeckungsgrad, Sichtbarkeit der Sonne, Lufttemperatur und Sichtweite wurden halbstündlich am Beobachtungsort registriert. Stündliche Messungen von Windrichtung und -geschwindigkeit 25 m über dem Boden lieferte die 21 km ENE gelegene Wetterstation Bad Salzuflen des Deutschen Wetterdienstes. Da die Sichtweite die Zählergebnisse von Planbeobachtungen erheblich beeinflußt, wurde ihr Einfluß nach einer am selben Ort erarbeiteten Methode stündlich rechnerisch korrigiert (Laske & Helbig in Vorber.). Die so errechneten Zahlenwerte beziehen sich auf eine fiktive, unendliche Sichtweite.

Die Datenanalyse und Darstellung der Ergebnisse erfolgte nach Berthold (1973) hinsichtlich der Zugphänologie und nach Batschelet (1981) hinsichtlich der statistischen Analyse zirkulär verteilter Stichproben. Mit dem Rayleigh-Test wird untersucht,

ob sich der aus einer zirkulär verteilten Stichprobe errechnete mittlere Vektor mit Richtung $\bar{a}$ und Länge r signifikant von Null unterscheidet. Beim Vergleich zweier zirkulärer Stichproben dient der parametrische Watson-Williams-Test zur Prüfung auf signifikante Unterschiede in der Richtung der beiden mittleren Vektoren und der nonparametrische Mann-Whitney--U-Test zur Absicherung von Unterschieden in der Länge der mittleren Vektoren. Alle Tests sind zweiseitig, das kritische Signifikanz-Niveau beträgt 5 % (p = 0,05).

Dank: Wir danken den Herren Prof. Dr. K. Immelmann und Prof. Dr. W. Wiltschko für Anregungen, Diskussionsbeiträge und technische Unterstützung bei dieser Arbeit. Ferner gebührt unser Dank R. Wiltschko, G. Orth und W. Bingman für nützliche Diskussionen und Anregungen, H. Edelmann, B. Klauta und P. Herkenrath für gelegentliche Mithilfe bei der Feldarbeit, sowie B. Fiala für ihre Unterstützung bei der Auswertung.

Dem Personal des Wetteramtes Bad Salzuflen danken wir für die freundliche Überlassung der Witterungsdaten. Das Hochschulrechenzentrum der J.-W.-Goethe-Universität Frankfurt ermöglichte einen reibungslosen Rechenbetrieb.

3. Ergebnisse

3.1 Der jahreszeitliche Wegzugverlauf

Das mittlere Wegzugmuster des Stars (Abb. 1) ist zweigipflig mit einem ersten, kleinen Maximum Ende September/Anfang Oktober und einem Hauptzuggipfel Mitte Oktober. Je nachdem ob man die Jahre 1978 bis 1984 (z. T. nur drei Beobachtungsstunden pro Tag) insgesamt betrachtet, oder nur 1980 bis 1983, in denen täglich fünf Stunden beobachtet wurde, ergeben sich geringfügige Unterschiede im Zugmuster (s. auch Tab. 1). Aus den Jahren 1976 und 1977 liegen nur unvollständige Daten vor, die nicht zur Berechnung des Zugdiagramms verwendet wurden.

Schwacher Zug im August läßt sich noch dem Zwischenzug zuordnen, der vom eigentlichen Wegzug deutlich getrennt ist. Der Beginn des Hauptwegzuges, kenntlich im Einzelfall an einem deutlichen Ansteigen der Tageszählwerte, liegt zwischen dem 13. und 22. September (Tab. 1). Der jährliche Median fällt in den Zeitraum 11.—21. Okto-

Tab. 1: Daten zur Phänologie und Jahreszählmenge von Wegzug und herbstlichem Umkehrzug des Stars bei Bielefeld. * = unvollständige Beobachtung; ** = nur ein Beobachter; — = Wert nicht ermittelt; () = Wert wegen unvollständiger Beobachtung zu niedrig. Zur Korrektur der Jahressummen siehe Kapitel 2. — Data on the phenology and annual numbers of departures and fall reverse migration of starlings near Bielefeld, W-Germany. * = incomplete observation; ** = only one observer; — = not determined; () = value too low, due to incomplete observation. The corrected annual numbers are described in Chapter 2.

Jahr	Hauptwegzugperiode Beginn	Ende	Median	Jahressummen unkorr.	korrigiert	Umkehrzug (Anzahl Vögel)
1976	22.9.	10.11.	12.10.	49709	—	461
1977*	13.9.	7.11.	—	(23783)	—	493
1978	14.9.	21.11.	11.10.	25097	44571	91
1979**	22.9.	17.11.	12.10.	6086	18217	449
1980**	20.9.	20.11.	17.10.	15076	43136	319
1981	18.9.	18.11.	16.10.	22439	36979	607
1982	19.9.	21.11.	17.10.	64343	81312	424
1983	20.9.	18.11.	21.10.	34412	44184	770
1984**	13.9.	13.11.	14.10.	18640	27624	241

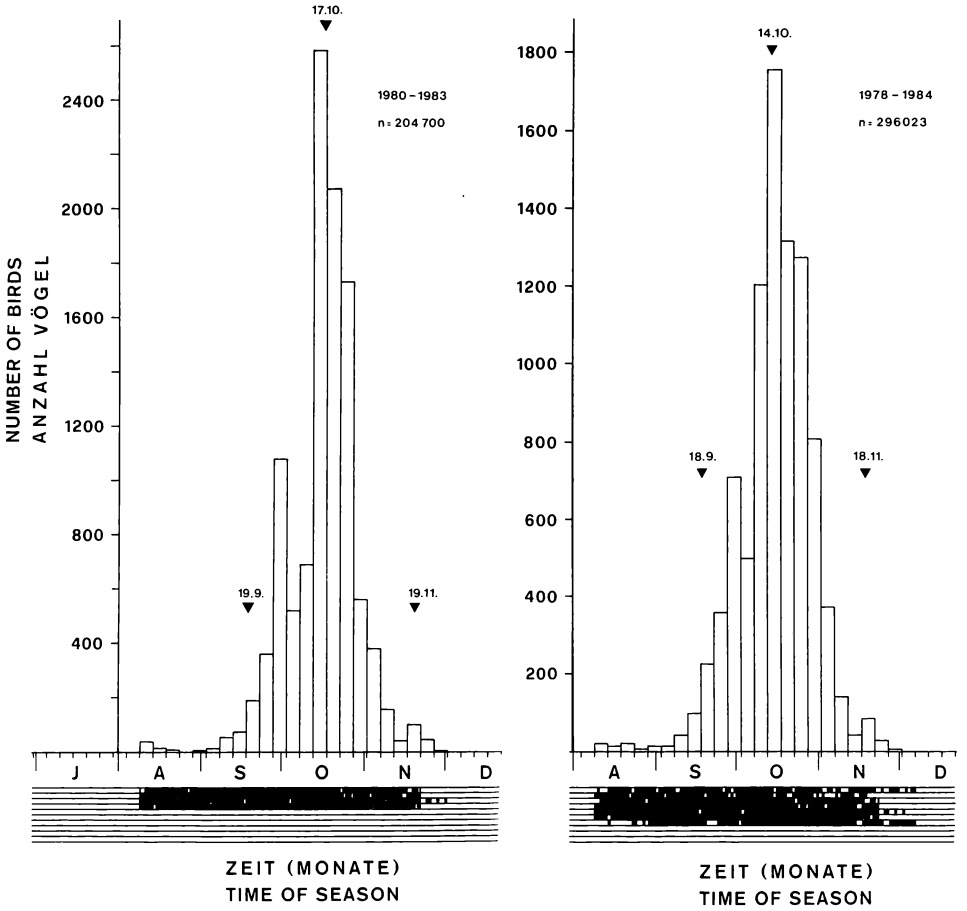

Abb. 1: Pentadenmittel der pro Tag bei Bielefeld gezählten, ziehenden Stare. Links: Vier Jahre mit täglich fünf Beobachtungsstunden; rechts: Sieben Jahre mit z. T. nur drei täglichen Beobachtungsstunden. Die Dreiecke bezeichnen jeweils den mittleren Zugbeginn, den Median und das mittlere Zugende. In der Linienschar unterhalb der Abszisse sind die Beobachtungstage schwarz markiert (von oben nach unten in chronologischer Folge). — Seasonal migration patterns of Starlings near Bielefeld, NW-Germany. Columns show five-day-averages of the number of birds counted per day. Left: Four years with 5 observation hours per day (starting at sunrise); right: all years combined, 1978—79 and 1984 with mostly three observation hours daily. Triangles show average dates of start, median and end of migration. Below the abscissa all observation days are marked black (chronologically from top to bottom, each line representing one year).

ber, doch dürfte die tatsächliche Variationsbreite geringer sein: Da 1976—1979 täglich nur drei Stunden ab Sonnenaufgang beobachtet wurde und sich die tageszeitliche Zugintensitätsverteilung im Oktober/November zu späteren Tagesstunden verschiebt (4.2), wurde in diesen Jahren vermutlich ein zu früher Medianwert ermittelt. Das jährliche Zugende, der letzte Tag mit deutlich sichtbarem Zug, schwankt in einem Zeitraum von 14 Tagen (7.—21. 11.), also etwas mehr als Zugbeginn und Median. Die hier ermittelte Phänologie gilt natürlich nur für den Tagzug. Wären Tag- und Nachtzug mit einer einheitlichen Methode erfaßbar, könnten sich geringfügige Abweichungen von den Zugmustern in Abb. 1 ergeben.

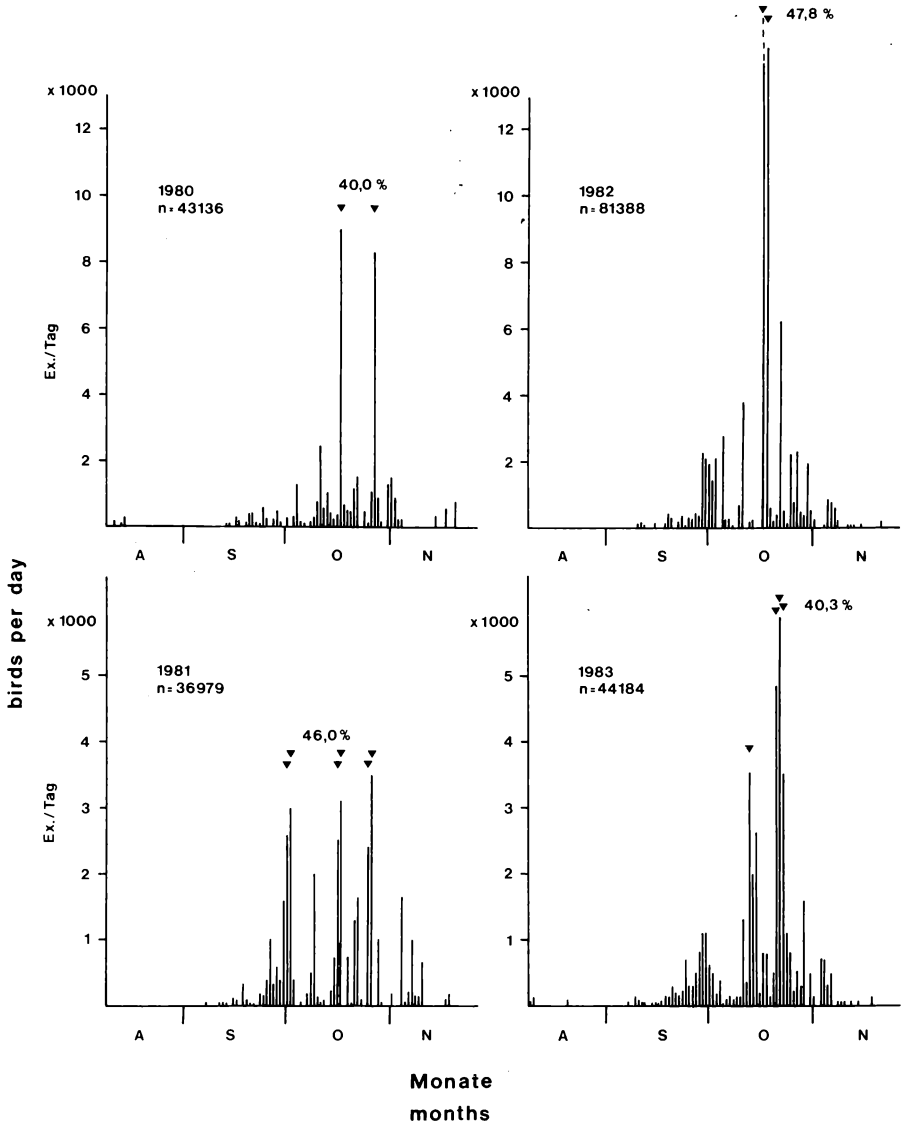

Abb. 2: Anzahl der pro Tag in jeweils 5 Stunden durchgezogenen Stare in vier Einzeljahren. Der Einfluß wechselnder Sichtweiten auf die Zählergebnisse wurde rechnerisch korrigiert (s. Text). Die Prozentzahlen geben den Anteil an der Jahresgesamtmenge wider, der an den mit kleinen Keilen gekennzeichneten Spitzenzugtagen durchzog. — Number of Starlings counted per day in four single years. The influence of varying visibility on the counts has been corrected (see text). Percentages indicate the portion of the yearly migration concentrated on peak days (marked with black triangles).

Insgesamt wurden in den neun hier betrachteten Untersuchungsjahren etwa 260 000 Stare gezählt. Die Jahressummen (korrigiert hinsichtlich Sichtweiteneinfluß und Beobachtungsausfällen) schwankten in Jahren mit fünf täglichen Beobachtungsstunden zwischen 37 000 und 81 000 Vögeln (Tab. 1). Das sind etwa 15—20 % aller pro Saison an diesem Ort gezählten Durchzügler. Die erheblichen Unterschiede in der Jah-

resgesamtmenge beim Star können neben einem verschieden guten Bruterfolg auch durch den von Jahr zu Jahr je nach Witterungsangebot variierenden Nachtzuganteil bedingt sein. Die Zahlen lassen also nur begrenzte Rückschlüsse auf die jährlichen Größenschwankungen der Herkunftspopulationen zu.

Der Zugablauf in den vier Einzeljahren mit fünf täglichen Beobachtungsstunden zeigt, daß der erste Zuggipfel Ende Sept.-Anfang Okt. unterschiedlich stark ausgeprägt ist (Abb. 2). Er fehlte 1980 ganz und trat 1981 besonders deutlich in Erscheinung. In allen anderen Beobachtungsjahren war er ebenfalls feststellbar, 1977 wiederum besonders ausgeprägt (s. unten). Ferner fällt auf, daß 40—50 % des gesamten Wegzugvolumens sich auf wenige Spitzenzugtage pro Saison konzentrieren (Abb. 2). Im Extremfall zogen 1982 etwa 48 % der Jahresgesamtmenge an nur zwei Tagen durch: 24 400 Ex. am 17. 10. und 14 000 Ex. am 18. 10. jeweils in fünf Stunden. An diesen Tagen herrschte gute Fernsicht, so daß keine Korrektur des Sichtweiteneinflusses erforderlich war.

Es handelt sich jedoch insofern um eine Extremsituation, als die beiden Tage eine allgemeine Zugstauauflösung brachten, die durch ein stationäres Tiefdruckgebiet über Mitteleuropa vom 10.—16. Okt. 1982 verursacht wurde. Ähnliche Massierungen des Zuges beobachteten wir auch am 9. 10. 1976 (20 500 Ex. in drei Std.), am 17. 10. 1980 (9 000 Ex. in fünf Std.) und vom 21.—23. 10. 1983 (insgesamt 13 100 Ex. in 15 Stdt.).

Einen Sonderfall stellt das Jahr 1977 dar, als vom 25.—27. 9., in einer Zeit normalerweise mäßigen Starenzuges, täglich etwa zur selben Zeit 10 000, 3 000 bzw. 1 500 Stare jeweils in einem Schwarm Richtung SW durchzogen. Wir interpretieren dieses auffällige, in anderen Jahren nicht festgestellte Ereignis als Aufbruch zum Zug von einem Schlafplatz aus, dessen Lage uns nicht bekannt war und der offenbar nur kurzzeitig bestand.

3.2 Tageszeitliche Zugmuster

Zur Untersuchung des tageszeitlichen Zugintensitätsverlaufs wurde die tägliche 5-Stunden-Beobachtungsperiode in zehn 30-Minutenintervalle unterteilt und der pro Intervall durchgezogene mittlere Prozentsatz der Tageszählmenge berechnet (Abb. 3). Betrachtet man die tageszeitlichen Verteilungen getrennt für vier Teilabschnitte der Zugperiode, so werden Änderungen im Verlauf der Saison deutlich: Im September existiert nur ein steiler Intensitätsgipfel kurz nach Sonnenaufgang, dann fällt die Zugfrequenz unregelmäßig gegen Mittag ab. Im Oktober und November ziehen Stare relativ später am Tag; hier entfallen 45—52 % der 5-Stunden-Zählmenge auf den späteren Vormittag, gegenüber nur knapp 30 % im September. Eine im Oktober bestehende Zweigipfligkeit des tageszeitlichen Zugablaufs löst sich im November wieder auf.

Um sicherzustellen, daß diese Änderungen im Saisonverlauf nicht allein witterungsbedingt sind, untersuchten wir die tageszeitlichen Verteilungen im September und Oktober jeweils getrennt an Tagen mit erheblichem Gegenwind (aus 230°—310°, 3 m/sec. oder mehr) und windstillen oder Rückenwindtagen (Wind aus 30° bis 150° oder weniger als 0,5 m/sec.) (Abb. 4).

Starke westliche Winde gehen im Untersuchungsgebiet oft mit völliger Wolkenbedeckung einher (zyklonale Wetterlagen), während windstille oder Ostwindtage eher wolkenarm sind (antizyklonale Lagen). Wolkenbedeckung oder Helligkeit können also neben dem Wind für die gefundenen Unterschiede mit verantwortlich sein: Sowohl im September, als auch im Oktober waren die beiden Verteilungen jeweils signifikant voneinander verschieden (Kolmogorov-Smirnov-Test: Sept.: $D = 0{,}219$, $p < 0{,}001$; Okt.: $D = 0{,}206$, $p < 0{,}001$). Bei Gegenwind (und meist starker Bewölkung) ziehen Stare also tageszeitlich später als an windstillen oder Rückenwindtagen. Unter letzteren Bedingungen bricht die Masse der Vögel früher auf. In beiden Fällen, allerdings bei Gegenwind weniger ausgeprägt, macht sich im Oktober ein zweiter Zuggipfel am späten Vormittag bemerkbar.

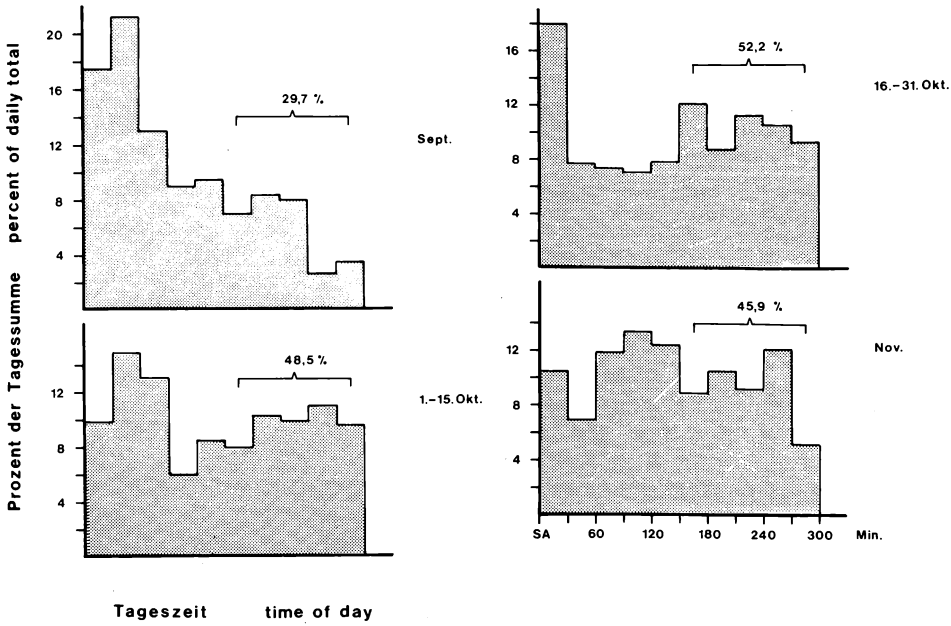

Abb. 3: Mittlere tageszeitliche Intensitätsverteilung des Starenzuges 1980—1983 in fünf Stunden ab Sonnenaufgang (SA). 5-Std.-Summe = 100 %. — Average diurnal intensity distribution of visible Starling migration during five morning hours starting at sunrise (SA). 5- hr-total = 100 %.

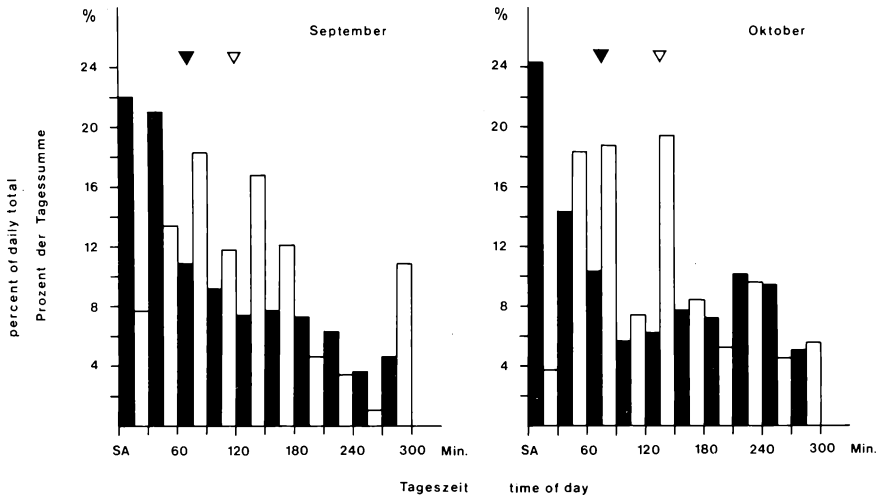

Abb. 4: Mittlere tageszeitliche Verteilung des Starenzuges (1980—83) in halbstündigen Intervallen ab Sonnenaufgang (SA). Schwarz = Tage mit Rückenwind (0—150°) oder schwachem Wind (weniger als 0,5 m/s); n = 10549 (Sept.) bzw. 71525 (Okt.). Weiß = Tage mit Gegenwind (230—310°, mindestens 3 m/s); n = 678 (Sept.) bzw. 5843 (Okt.). Dreiecke = Mediane. — Average diurnal patterns of Starling migration on days with weak winds and tailwinds (black) and days with moderate to strong headwinds (white). Triangles = medians; SA = sunrise.

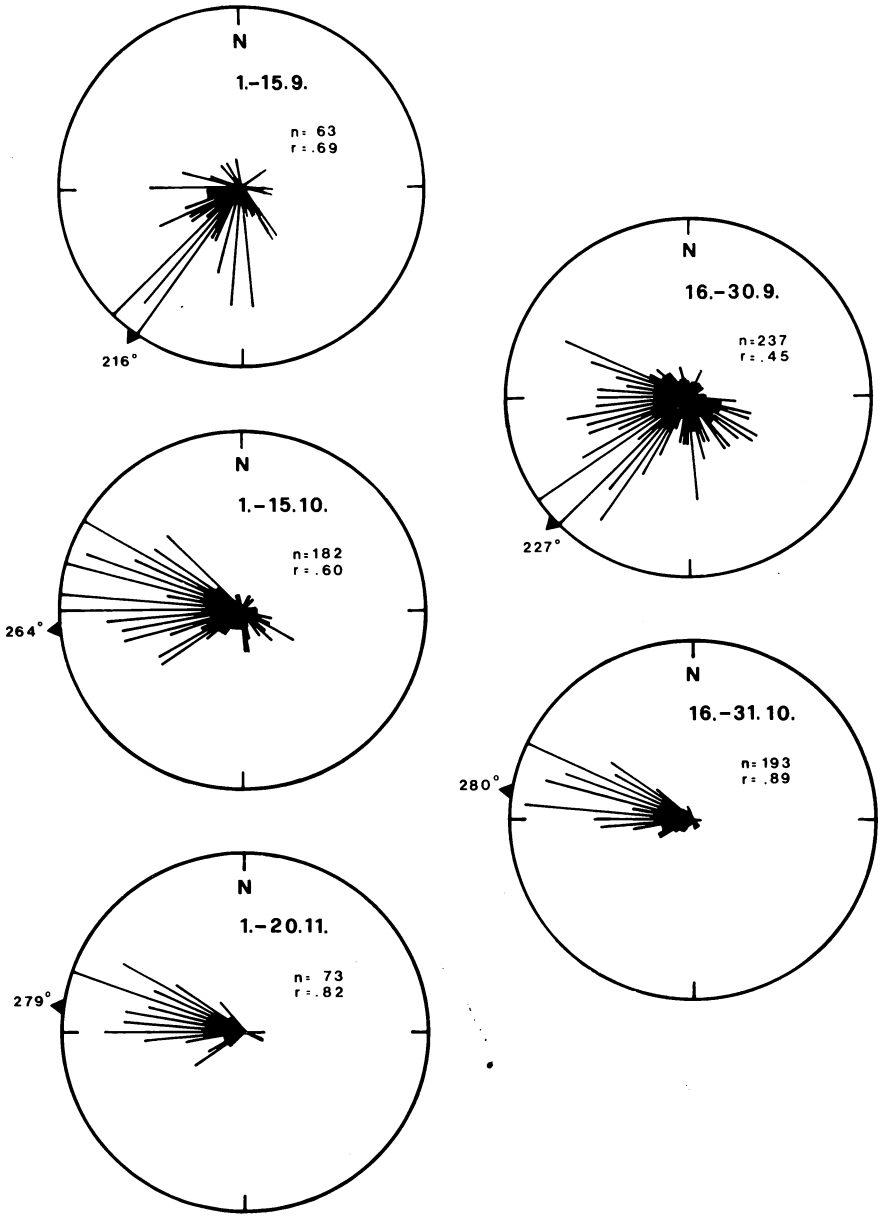

Abb. 5: Verteilung der Zugrichtungen von Starentrupps in fünf Teilabschnitten der Zugsaison. Dreiecke markieren die Richtung des mittleren Vektors, r-Werte geben dessen Länge an. — Flight directions of Starling flocks and singly migrating birds during five time intervals of the season. Triangles show the direction, r-values the length of the mean vector.

Im Mittel zogen im September bei Windstille oder Rückenwind 4,5mal mehr Stare pro Tag durch, als an Gegenwindtagen; im Oktober waren es sogar neunmal so viele. Erwartungsgemäß meiden also ziehende Stare Gegenwind von über 3 m/s Geschwindigkeit sehr ausgeprägt.

3.3 Wegzugrichtungen im Saisonverlauf

Betrachtet man sämtliche in den Jahren 1979 bis 1983 an Staren gemessenen Zugrichtungen, aufgeteilt in fünf Abschnitte der Zugperiode, so zeigen sich deutliche Unterschiede im Verlauf der Saison (Abb. 5). Im September zieht die Mehrzahl der Stare nach Südwest (mittlere Zugrichtung $\bar{a}$ = 216° bzw. 227°). In der ersten Oktoberhälfte schwenkt der Zug nach West bis Nordwest um ($\bar{a}$ = 264°), während in der zweiten Oktoberhälfte und im November fast nur noch Zug nach Westnordwest auftritt ($\bar{a}$ = 280° bzw. 279°). Der SW-Zug im September fällt mit dem ersten Gipfel des Wegzugdiagramms (Abb. 1) zusammen, die West- bis Nordwestrichtungen entsprechen dem Hauptdurchzug im Oktober.

Daß hier der in NW-Richtung verlaufende Teutoburger Wald keineswegs als Leitlinie die nordwestlichen Zugrichtungen bedingt, konnte im Herbst 1984 an einem 40 km weiter nördlich, im ebenen norddeutschen Flachland gelegenen Ort (Dielinger Klei, Krs. Minden-Lübbecke; 52° 26′ 02′′ N; 8° 21′ 01′′ E) nachgewiesen werden: Hier be-

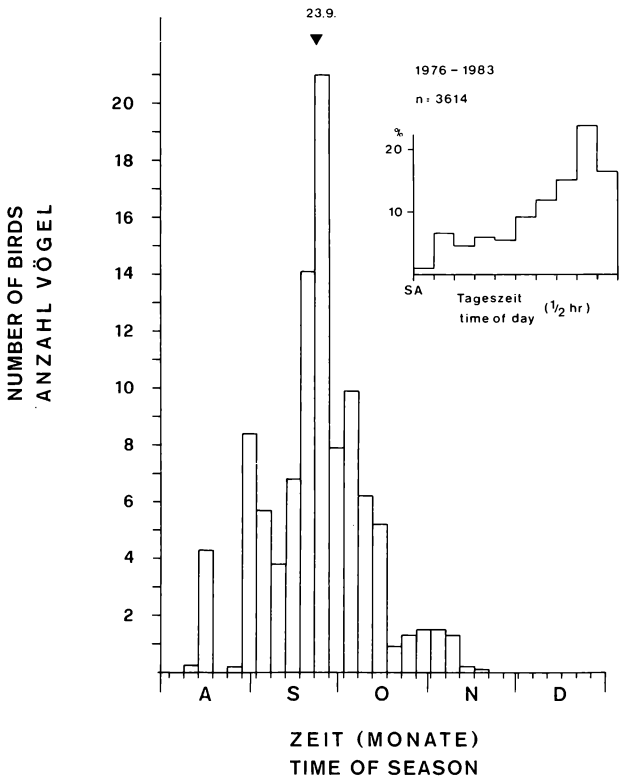

Abb. 6: Saisonale und tageszeitliche Verteilung des Umkehrzuges (nach 0° bis 150°) von Staren bei Bielefeld 1980—83. Dreieck = Median. — Seasonal and diurnal patterns of reversed migration of Starlings (flight directions 0—150°) near Bielefeld during 1980—1983. Triangle = median.

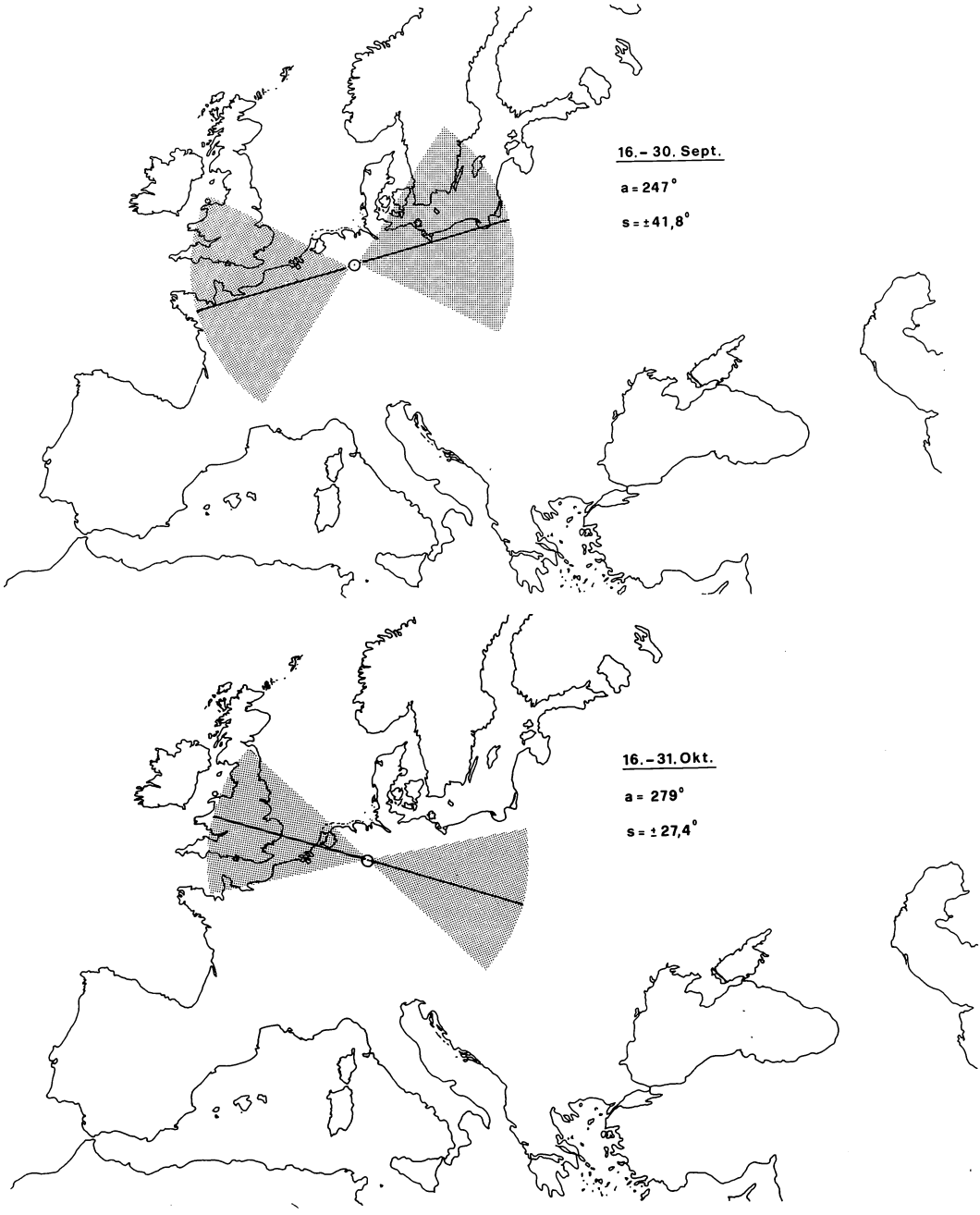

Abb. 7: Mittlere Zugrichtung (a, Strich) und zirkuläre Standardabweichung (s, Schattierung) der Zugrichtungen von Staren bei Bielefeld in der zweiten September- bzw. zweiten Oktoberhälfte. Die Kartenprojektion ist nicht richtungstreu und dient nur zur groben Veranschaulichung möglicher Herkunfts- und Zielgebiete. — Mean (a, black line) and circular standard deviation (s, shading) of starling flight directions at Bielefeld, roughly illustrating probable areas of origin and wintering areas of birds migrating through the study area (circle) during different periods of the autumn.

trug die mittlere Zugrichtung im September 220° (n = 18; r = 0,811), in der ersten Oktoberhälfte 269° (n = 35; r = 0,924) und in der zweiten Oktoberhälfte 282° (n = 33; r = 0,969). In keinem Fall ergab sich ein signifikanter Unterschied zu den entsprechenden, bei Bielefeld gemessenen mittleren Zugrichtungen (jeweils p ≫ 0,05; WATSON-WILLIAMS-Test).

Die Streuung der Zugrichtungen nimmt im Verlauf der Zugsaison erheblich ab (Abb. 5). Sie ist in der zweiten Septemberhälfte maximal (geringste Länge des mittleren Vektors) und während der Hauptzugzeit in der zweiten Oktoberhälfte am geringsten. Die Unterschiede in der Richtungskonzentration sind (den Vergleich zweite Oktoberhälfte mit November ausgenommen) zwischen allen in Abb. 5 dargestellten Zeiträumen der Zugsaison auf dem 0,1 %-Niveau signifikant (MANN-WHITNEY-U-Test).

Das Minimum der Richtungskonzentration Ende September wird durch eine Häufung südöstlicher Zugrichtungen um diese Zeit verursacht. Diese treten fast nur am späten Vormittag auf und sind völlig witterungsunabhängig. Wir interpretieren solche Bewegungen als — möglicherweise lokal begrenzten — Umkehrzug, der nur wenige Vögel umfaßt (Tab. 1) und im Oktober/November sehr selten wird. Den zeitlichen Verlauf dieses Umkehrzuges, dessen Funktion noch völlig unklar ist, zeigt Abb. 6.

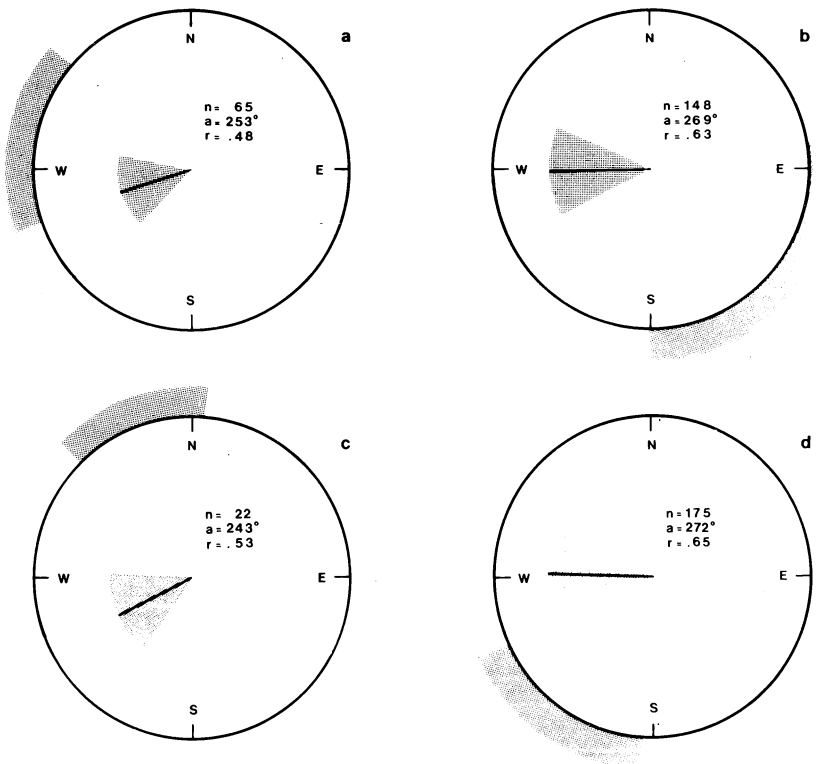

Abb. 8: Mittlere Zugrichtungen (schwarzer Strich) und deren Standardabweichungen (innere Schattierungen) bei Staren unter verschiedenen Windbedingungen. Die Herkunftsrichtung des Windes (mindestens 1,5 m/s) ist außerhalb der Kreise schattiert. — Mean (black line within circle) and respective standard deviation (inner shading) of Starling flight directions under different wind directions (outer shading). Only days with approximately constant wind direction and average speeds of at least 1,5 m/s were included.

Den im Saisonverlauf von SW auf WNW umschwenkenden Zugrichtungen von Staren im nordwestdeutschen Binnenland müssen unterschiedliche Herkunfts- und Zielgebiete der durchziehenden Populationen entsprechen. Diese sind durch Schattierungen in Abb. 7 angedeutet, deren Ausdehnung der zirkulären Standardabweichung der Wegzugrichtungen (ohne Umkehrzug zwischen 0 und 150°!) im jeweiligen Zeitraum entspricht.

3.4 Witterungseinflüsse auf die Zugrichtungen

Von zahlreichen früheren Untersuchungen, insbesondere mit Radar, ist bekannt, daß Zugrichtungen in erster Linie vom Wind beeinflußt werden (ALERSTAM 1979 b). Ferner könnte die Wolkenbedeckung die Richtungsstreuung beeinflussen, wenn Tagzieher auf einen Sonnenkompaß angewiesen sind (GEHRING 1963; GRUYS-CASIMIR 1965; EMLEN 1975). Wir untersuchten deshalb den Einfluß dieser beiden Witterungsparameter auf die Zugrichtungen von Staren. Die Richtungsmessungen wurden gemäß der herrschenden Windrichtung (Geschwindigkeit mindestens 1,5 m/sec.) in vier Stichproben aufgeteilt (Abb. 8). Nordostwind ist im Untersuchungsgebiet zu selten, als daß dafür eine eigene Stichprobe genügenden Umfangs aufgestellt werden könnte.

Signifikante Unterschiede in der Mittelrichtung treten nur zutage, wenn man alle Zugrichtungen bei W- bis N-Wind (Abb. 8 a, c) mit denen bei E- bis SW-Wind (Abb. 8 b, d) vergleicht: Unter ersteren Bedingungen ziehen die Stare in etwas südwestlichere Richtungen ($\bar{a}$ = 249°; n = 87) als unter letzteren ($\bar{a}$ = 270°; n = 323) (Watson-Williams-Test: F = 96,89; $p < 0{,}001$).

Zusätzlich besteht ein Unterschied in der Streuung zwischen Zugrichtungen bei westlichem Wind (Abb. 8 a) und jenen bei E- bis S-Wind (Abb. 8 b) (Mann-Whitney-Test: U = 3.98; $p < 0{,}001$). Bei Gegenwind weichen Stare also häufiger von der mittleren Zugrichtung ab als bei Rückenwinden. Um zu untersuchen, ob durch Wolkenbedeckung bedingte, fehlende Sonnensicht die Streuung der Starenzugrichtungen beein-

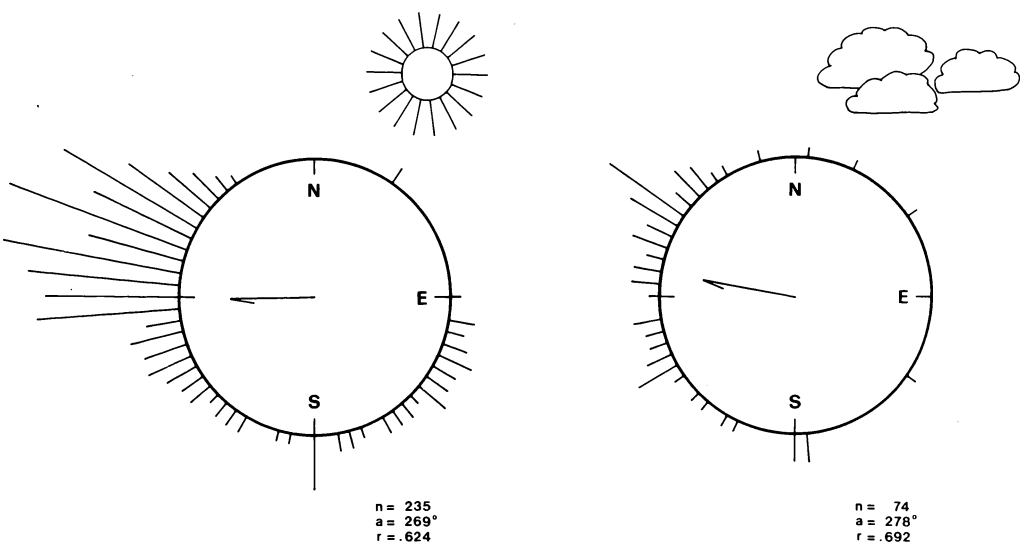

Abb. 9: Zugrichtungen von Staren bei sonnigem Wetter (links) bzw. bei völlig bedecktem Wetter (rechts). Der Pfeil im Kreisinneren entspricht in Richtung (a) und Länge (r) dem jeweiligen mittleren Vektor. — Flight directions of Starlings under sunny (left) and overcast conditions (right). Arrows indicate the length (r) and direction (a) of the mean vector.

flußt, teilten wir die Messungen in zwei Kategorien auf (Abb. 9): a) völlig bedecktes Wetter; Sonne und Sonnenaufgangspunkt waren den ganzen Vormittag nicht zu sehen. b) Sonniges Wetter. Tage, an denen die Sonne nur kurzfristig durch Wolkenlücken schien, wurden nicht berücksichtigt. Zwischen den beiden so entstandenen Stichproben bestehen keine signifikanten Unterschiede hinsichtlich Streuung oder Mittelrichtung (Watson-Williams-Test: $F = 1{,}41$; $p > 0{,}05$; Mann-Whitney-Test: $U = 1{,}625$; $p > 0{,}05$; Abb. 9).

Völlige Wolkenbedeckung und fehlende Sonnensicht haben also keinen meßbaren Einfluß auf die Zugrichtungskonzentration bei Staren. Zwar fand bei bedecktem Wet-

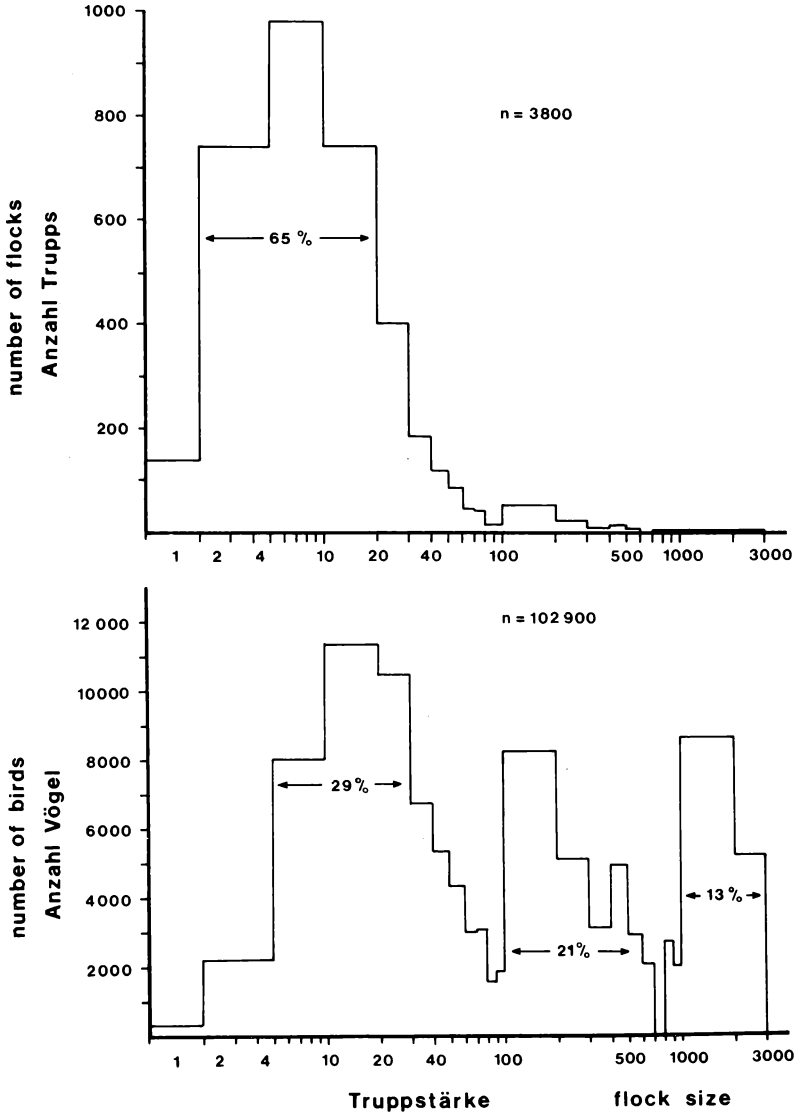

Abb. 10: Verteilung ziehender Starentrupps (oben) bzw. von Einzelvögeln (unten) auf verschiedene Truppstärkeklassen (log. Maßstab). — Flock size distribution of migrating Starlings with respect to the number of flocks (upper graph) and the number of individuals (lower graph).

ter im Mittel wesentlich geringerer Zug statt (n = 74) als bei sonnigem Wetter (n = 235). Dies hat aber den Grund, daß bedeckter Himmel meist mit kräftigem Gegenwind einhergeht, den die Stare meiden (Kap. 4.2). Bei günstigen Windbedingungen kann auch unter total bedecktem Himmel einheitlich nach W bis WNW gerichteter Massenzug ablaufen (z. B. 24 000 Ex. am 17. 10. 1982).

3.5 Schwarmverhalten und Orientierung

Im Gegensatz zu den meisten Nachtziehern und einigen Tagziehern (z. B. Wiesenpieper und Ammern) sind Stare ausgesprochene Schwarmzieher. Betrachtet man die Häufigkeitsverteilung der Truppstärken (Abb. 10 a), so sind Trupps mit 2—20 Ex. am häufigsten (65 % aller Zugtrupps). Biologisch relevanter ist jedoch die Frage, welcher Anteil aller Individuen auf die jeweiligen Truppstärken entfällt (Abb. 10 b). Es zeigt sich, daß die Masse der Einzelvögel in Trupps aus drei verschiedenen Größenbereichen zieht, nämlich solchen mit 5—30 Ex. (29 % aller Vögel), 100—500 Ex. (21 %) und 1 000—3 000 Ex. (13 %). Die in Kap. 3.1 erwähnten potentiellen Schlafplatzaufbrüche wurden hier nicht mit berücksichtigt. Die Tendenz, in mittleren bis großen Schwärmen zu ziehen, könnte ein wichtiger Grund für die hohe Synchronisation des Zugablaufs innerhalb der Saison sein (Kap. 3.1).

Hamilton (1967) und Wallraff (1978) vermuteten, daß das Schwarmverhalten bei der Orientierung eine wichtige Rolle spielt und deshalb große Trupps eine geringere Zugrichtungsstreuung aufweisen sollten als Einzelvögel oder kleine Trupps. Diese Hypothese überprüften wir beim Star. Es wurden nur Richtungsmessungen von Tagen mit gutem Zug (mindestens 100 Durchzügler in drei Stunden) betrachtet, um sicherzustellen, daß große und kleine Trupps unter annähernd identischen Umweltbedingungen zogen. Im Mittel unterschiedliche, auf die einzelnen Truppstärkeklassen einwirkende Witterungsverhältnisse können somit als mögliche Ursache für Streuungsunterschiede vernachlässigt werden. Wir bildeten sechs Truppstärkeklassen mit möglichst ähnlichen

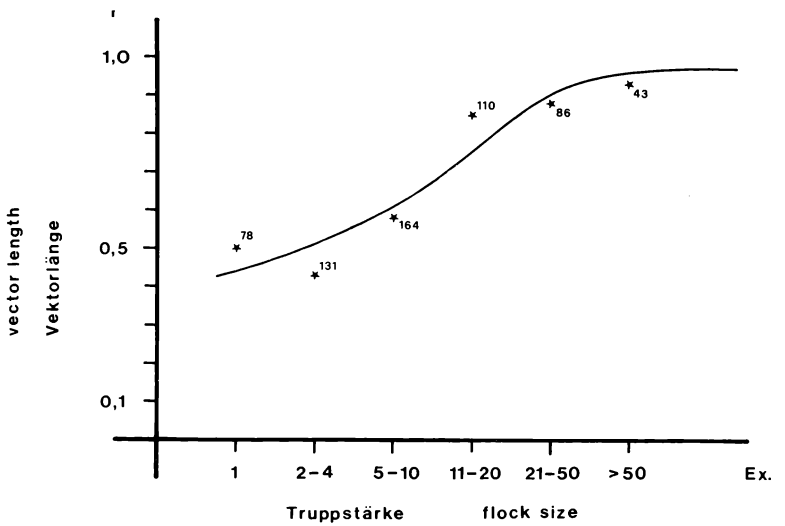

Abb. 11: Zusammenhang zwischen Zugrichtungskonzentration (r) und Truppstärke bei ziehenden Staren. Die kleinen Zahlen geben die Anzahl der Meßwerte pro Datenpunkt an. — Relationship between the concentration of flight directions (measured by r) and flock size of migrating Starlings. Small numerals give the number of measurements per data point.

Anzahlen von Meßwerten und berechneten für jede die Länge (r) des mittleren Vektors (Abb. 11), die ein Maß für die Richtungskonzentration ist. Erwartungsgemäß steigt die Richtungskonzentration mit zunehmender Truppgröße an und erreicht bei Schwärmen mit über 50 Ex. ihren maximalen Wert (r = 0,93; Abb. 12). Die größten Trupps weichen also am geringsten von der mittleren Zugrichtung der gesamten Population ab.

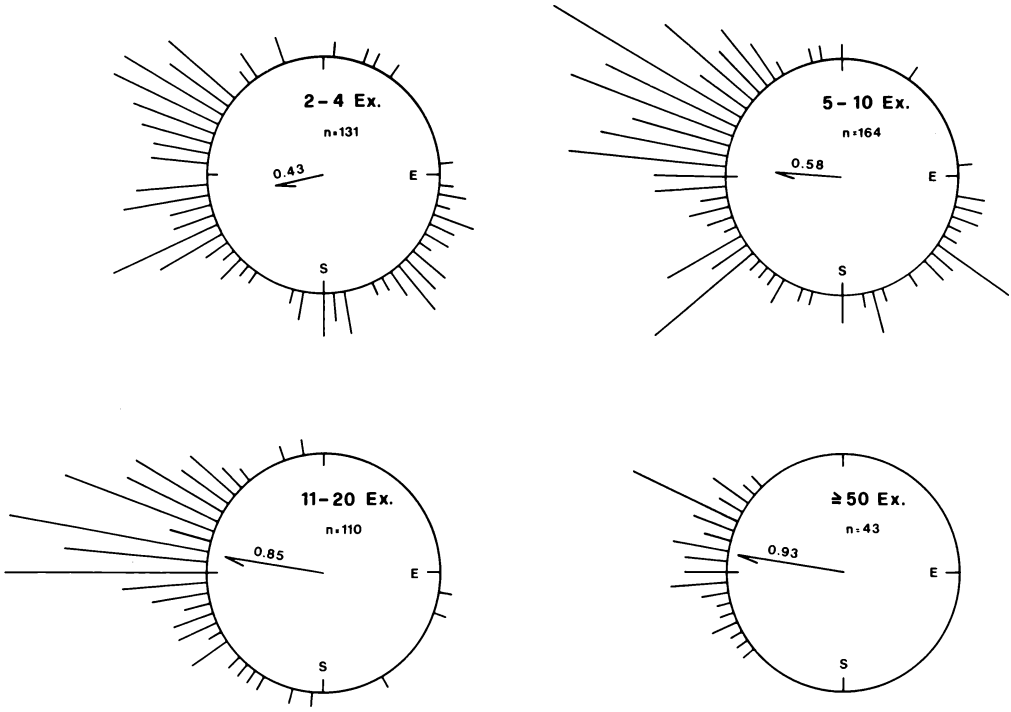

Abb. 12: Verteilung der Zugrichtungen bei vier verschiedenen Truppstärkeklassen ziehender Stare. Mit zunehmender Truppstärke wird die Streuung geringer und die Länge des mittleren Vektors (Pfeil) größer. — Flight directions of Starling flocks of four different size classes. The dispersion decreases and the length of the mean vector (arrow) increases with increasing flock size.

4. Diskussion

4.1 Zur Methode

Im Herbst ziehen Stare im nördlichen Mitteleuropa zu einem erheblichen, wenn nicht überwiegenden Teil tagsüber (Svärdson 1953, Lack 1954, Edelstam 1972). Sie lassen sich leicht direkt beobachten, zumal sie relativ groß und leicht zu bestimmen sind und oft in kompakten Schwärmen fliegen. Planbeobachtungen des sichtbaren Zuges sind deshalb gut geeignet, die Zugphänologie an einem bestimmten Ort zu ermitteln. Parallele Sichtbeobachtungen und systematischer Fang an mehreren Stationen der polnischen Ostseeküste haben gezeigt, daß hier Planbeobachtungen den Zugablauf besser widerspiegeln als Fangzahlen (Busse & Halastra 1981). Dies hat u. E. den Grund, daß Stare dort zur Hauptzugzeit fast ausschließlich non-stop überhinfliegen, so daß sie nicht gefangen werden können.

Zwei Hauptprobleme der direkten Zugbeobachtung sind ultrahoher (mit bloßem Auge nicht sichtbarer) Zug und variierende Sichtbedingungen. Das letzte Problem konnte durch die Entwicklung und Anwendung einer rechnerischen Korrekturmethode weitgehend ausgeschaltet werden (LASKE & HELBIG in Vorber.). Sie setzt voraus, daß unkanalisierter Breitfrontzug beobachtet wird (ist also an Küsten nicht anwendbar), der im Idealfall in geringer Höhe ablaufen sollte. Die Korrekturmethode ist umso verläßlicher, 1) je größer und in der Vertikalen einheitlicher die Sichtweite ist, 2) je mehr Einzeltrupps (im Gegensatz zu wenigen großen Schwärmen) gesehen werden und 3) je einheitlicher die Zughöhe ist. Beim Star erhöhen sich die Tageszählwerte bei Anwendung der Korrektur um durchschnittlich etwa 70 %. Je nach den Sichtverhältnissen an Massenzugtagen erhöhen sich die Jahressummen um 26 % (1982) bis 78 % (1978) gegenüber der tatsächlich gezählten Gesamtmenge (vgl. Tab. 1; 1979—80 und 1984 sind nicht vergleichbar, weil jeweils nur ein Beobachter). Die Sichtweite hat demnach an tiefliegenden Orten mit Breitfrontzug einen erheblichen Einfluß auf die Zählsummen und kann nicht vernachlässigt werden, wenn der Jahr-zu-Jahr-Vergleich von Zugmustern angestrebt wird. Bei kleineren Arten, die weniger weit zu sehen sind als Stare, ist der Sichtweiteneinfluß natürlich erheblich geringer.

Das zweite Problem, variierende Zughöhen mit einem unbekannten Anteil an nicht sichtbarem Hochzug, läßt sich bisher rechnerisch nicht fassen. Systematische Kontrollen (Absuchen des Himmels mit 15×-Ferngläsern in steilem bis senkrechtem Winkel) haben jedoch ergeben, daß Tage mit erheblichem Anteil an ultrahohem Zug im küstenfernen, norddeutschen Binnenland relativ selten sind (3—10 Tage pro Saison). Daher halten wir dieses Problem in unserem Gebiet bei der Ermittlung von Zugmustern für vernachlässigbar. Werden mehrere Zugperioden zusammengefaßt, mitteln sich solche Fehler ohnehin heraus, da Hochzugtage weitgehend zufallsmäßig über die Zugzeit verteilt sein dürften. Es sei aber betont, und hierfür liefern Radarmessungen der Zughöhe zahlreiche Belege (ALERSTAM 1977, RICHARDSON 1978), daß an Küsten und über Meeren und Gebirgen die Zughöhen durchschnittlich höher sind und Ultrahochzug (bei windstillem und Rückenwindwetter) wahrscheinlich viel häufiger auftritt.

Hinsichtlich der Bestimmung von Zugrichtungen liefern Radarmessungen, mit Ausnahme des technisch sehr aufwendigen Zielfolgeradars (WILLIAMS et al. 1972), keine genaueren Daten als die direkte Kompaßmessung. Zwar lassen sich mit letzterer Methode nicht so viele Messungen pro Zeiteinheit gewinnen wie mittels Radar, doch bietet sie den großen Vorteil, daß Arten gezielt angesprochen und bei jeder Messung die Truppgröße ermittelt werden kann. Stare kann man im Gelände optisch fast immer über 1—2 Kilometer verfolgen, so daß die gewonnenen Richtungsmessungen für eine längere Zugstrecke repräsentativ sein dürften. Topographieeinflüsse auf die Richtungen flach ziehender Vögel lassen sich natürlich nicht ausschließen. An unserem Beobachtungsort gab es dafür jedoch keine Anhaltspunkte, wie der Vergleich mit Starenzugrichtungen im völlig homogenen Flachland 40 km weiter nördlich ergab (s. 3.3).

4.2 Das räumlich-zeitliche Zugmuster

Die hier dargelegten Resultate zur Phänologie (zweigipfliges Zugmuster) und die festgestellte Änderung der Zugrichtungen im Verlauf der Saison sowie möglicherweise die unterschiedlichen tageszeitlichen Verteilungen deuten darauf hin, daß mindestens zwei grundsätzlich verschiedene „Gruppen" oder Populationen von Staren durch das nordwestdeutsche Binnenland ziehen. Die Interpretation der Herkunft und Zusammensetzung dieser Zuggruppen muß spekulativ bleiben, da eine direkte Zuordnung zu bestimmten Populationen bei Sichtbeobachtungen unmöglich ist. Dennoch sei hier der Versuch unternommen, den räumlich-zeitlichen Zugablauf anhand von Beringungsergebnissen und direkten Beobachtungen in anderen Teilen Europas zu interpretieren. Dazu ist in Abb. 13 die Wegzugphänologie des Stars von acht Stationen in Europa vergleichend dargestellt.

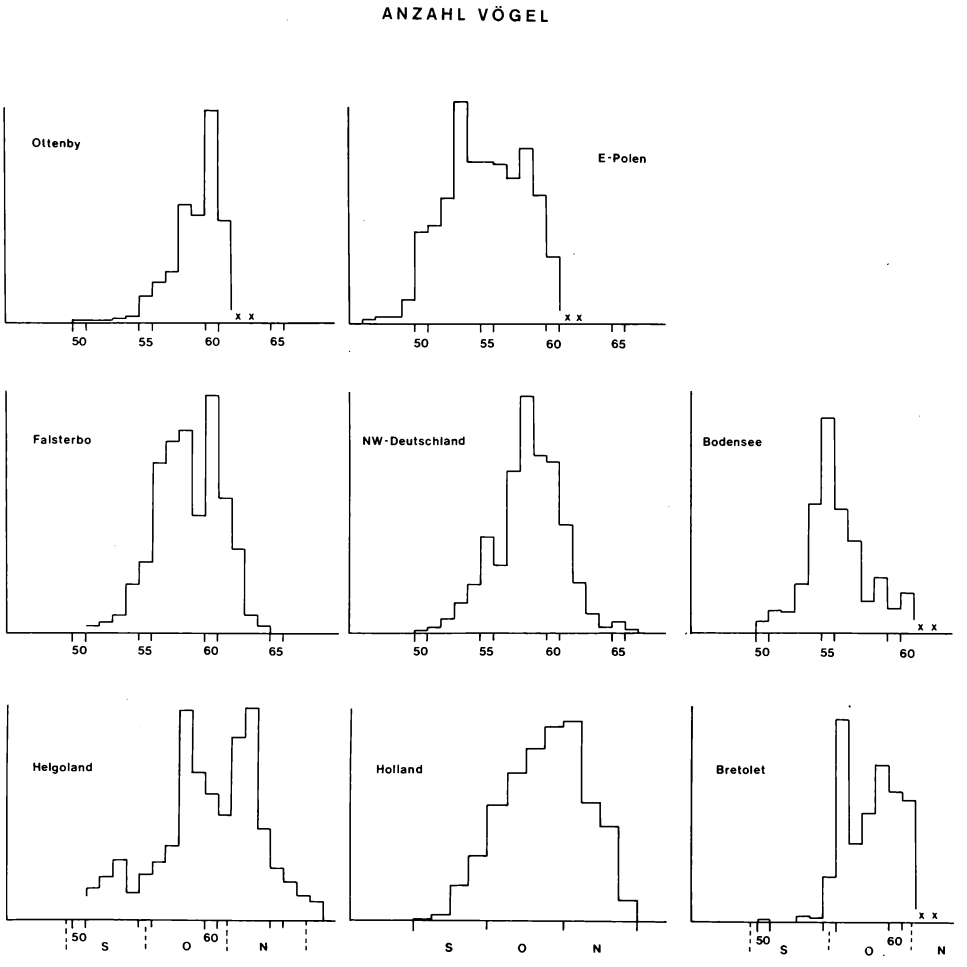

Abb. 13: Zugmuster (Pentadenmittel, außer für Holland, dort Wochenmittel) des Stars an verschiedenen Orten Europas. Zahlen unterhalb der Abszisse geben die Nummern der Jahrespentaden an. x = keine Beobachtung. Quellen s. Text. — Seasonal migration patterns of Starlings at various places in Europe (five day means, weekly means for Holland). x = no observation. For references see text.

Zunächst scheint uns die Feststellung PERDECK's (1967) für Holland, daß dort Stare umso östlichere Herkunftsgebiete haben, je später sie durchziehen, durchaus auf unser Gebiet übertragbar zu sein. Durchzügler im September und Anfang Oktober dürften also aus Mitteleuropa stammen, solche Ende Oktober und im November aus Osteuropa. Ferner ist gesichert, daß der Zug osteuropäischer Stare in etwa parallel zu den südlichen Küsten von Eismeer, Ostsee und Nordsee verläuft und Wintergäste in Westeuropa (Benelux, Großbritannien) aus Gebieten ostwärts bis Murmansk, Moskau, Weißrußland und der Ukraine stammen (SCHÜZ & WEIGOLD 1931, GOODACRE 1959, PERDECK 1967, BIANCHI 1968). Die in unserem Gebiet von Mitte Oktober bis November Richtung W-

WNW durchziehenden Stare stammen demnach wahrscheinlich aus binnenländischen, aber nicht allzu küstenfernen Teilen Ostpolens und der UDSSR. Zwar weisen Ringfunde auf einen mehr W- bis WSW-gerichteten Zug osteuropäischer Stare hin. Dabei ist jedoch zu bedenken, daß in den binnenländischen Herkunfts- und Durchzugsgebieten dieser Vögel vergleichsweise wenig beringt wird und sich deshalb westnordwestliche Zugrichtungen im britischen und holländisch-belgischen Ringfundmaterial unterproportional bemerkbar machen dürften. „Küstenzieher" mit erwartungsgemäß mehr west- bis westsüdwestlicher Zugrichtung werden dagegen überproportional häufig gefangen und beringt, da fast alle großen Beringungsstationen der Ostseeanrainerstaaten an Küsten liegen.

Die Zugrichtung der bei uns in der zweiten Oktober- und ersten November-Hälfte durchziehenden Stare deutet darauf hin, daß sie größtenteils zur Nordseeküste der Benelux-Länder und nach England ziehen, wobei erstere die geringere Bedeutung als Überwinterungsgebiet haben (Fliege 1984). Dies stimmt mit Ringfundergebnissen aus Osteuropa überein (Lit. oben zitiert). In Holland beträgt die im Freiland beobachtete Wegzugrichtung der Stare W bis WSW ohne deutliche Änderungen im Saisonverlauf (Perdeck 1967). Da Feldbeobachtungen vor allem in Küstennähe fast nur den relativ bodennahen Zug erfassen, könnte sich hier ein Leitlinieneffekt der Nordseeküste bemerkbar machen. Es ist denkbar, daß W-WNW-gerichtete Durchzügler des nordwestdeutschen Binnenlandes, wie wir sie am Teutoburger Wald, nördlich des Wiehengebirges und Braun et al. (1981) im Rhein-Lahn-Kreis (NRW) feststellten, z. T. in Küstennähe mehr auf W bis WSW schwenken. Für einen Leitlinieneffekt der Küste beim Starenzug gibt es auch einzelne Belege durch Beringung (Perdeck 1967). Radarbeobachtungen in Südengland (Lack 1959) lassen jedoch vermuten, daß Stare in größerer Höhe die südwestliche Nordsee auch direkt in W- bis WNW-Richtung überfliegen.

Der Hauptzuggipfel im Oktober liegt im nordwestdeutschen Binnenland etwa 10 Tage früher (58. Pentade) als in Ottenby und Falsterbo (jeweils 60. Pentade) (Abb. 13). Auf Helgoland gibt es sogar einen zweiten, ebenso hohen Zuggipfel Anfang November (Schrey 1979, Abb. 13), für den bisher eine sinnvolle Erklärung aussteht. Möglicherweise handelt es sich um dieselben Vögel, die in Südschweden den Peak in der 60. Pentade verursachen und erst 10—14 Tage später die Nordsee direkt Richtung England überqueren.

Schwieriger gestaltet sich die Interpretation des nach SW gerichteten Starenzuges, der Ende September einen deutlichen Vorgipfel in unserem Gebiet verursacht und in manchen Jahren (z. B. 1977 mit über 15 000 Vögeln) besonders ausgeprägt ist. Hierbei handelt es sich mit Sicherheit um echten Wegzug, nicht etwa Zwischenzug, der in unserem Gebiet Anfang August beendet und deutlich vom eigentlichen Wegzug getrennt ist (Abb. 1). Vermutlich setzen sich die SW-Zieher Ende September hauptsächlich aus Staren zusammen, die aus Brut- oder Zwischenzugrastquartieren im norddeutschen Flachland abziehen. Ringfundanalysen (Fliege 1984) lassen erwarten, daß sich ihre Brutheimat ostwärts bis nach Polen erstreckt, während skandinavische Vögel wohl kaum oder gar nicht beteiligt sind. Stare aus dem südlichen Ostseeraum halten bei Zwischenzug eine etwas westlichere Richtung ein als auf dem Wegzug (Fliege 1984) und lassen im nordwestdeutschen Binnenland eine südwestliche Wegzugrichtung erwarten.

Interessanterweise findet der Hauptdurchzug von Staren am Bodensee Ende September/Anfang Oktober statt, also bedeutend früher als in Norddeutschland bzw. zur selben Zeit, zu der hier der kleine Vorgipfel des Wegzuges in Erscheinung tritt. Die Durchzügler am Bodensee rekrutieren sich nach Ringfunden wahrscheinlich ausschließlich aus Populationen, die keinen ausgeprägten Zwischenzug durchführen (Fliege 1984).

Auch in der zweiten Oktoberhälfte und im November kommen am Teutoburger Wald noch Zugrichtungen südlich von West in geringer Zahl vor. Sie werden aber vom weitaus umfangreicheren W-WNW-Zug völlig überdeckt und treten deshalb kaum in Erscheinung (s. Abb. 5). Jedenfalls besteht eine erhebliche zeitliche Überschneidung von SW- und WNW-Zug.

Insgesamt unterstützen unsere Beobachtungen die Feststellung von SCHÜZ (1971), PERDECK (1982) und FLIEGE (1984), wonach das Zugverhalten des weit verbreiteten und häufigen Stars in Europa populationsspezifisch sehr differenziert und deshalb das räumlich-zeitliche Zugmuster äußerst komplex ist.

4.3 Tageszeitliche Verteilung und Umkehrzug

In dieser Arbeit wurde die tageszeitliche Zugintensitätsverteilung in Bezug zum Zeitpunkt des lokalen Sonnenaufgangs dargestellt (Abb. 3 und 4). Eine auf die Uhrzeit bezogene Darstellung (siehe z. B. BRUDERER 1966, FUCHS 1968) halten wir für wenig sinnvoll, da sich der Zeitpunkt des Sonnenaufgangs, der für viele Tagzieher ein wichtiger Zeitgeber zum Aufbruch sein dürfte, im Laufe der Zugzeit um fast 3 Stunden verschiebt. Es zeigte sich (s. 3.2), daß relativ zum Sonnenaufgangspunkt eine Verschiebung des Starenzuges zu späteren Tagesstunden im Saisonverlauf erfolgt. Diese Verschiebung wird zwar von Witterungseinflüssen modifiziert (Abb. 4), aber nicht von ihnen verursacht. Es handelt sich also um ein intrinsisches Phänomen des Starenzuges, das vielleicht ein unterschiedliches Verhalten verschiedener Populationen widerspiegelt. Eine Verschiebung relativ zur Uhrzeit ist zu erwarten und mehrfach dokumentiert (DORKA 1966, EDELSTAM 1972, ULFSTRAND et al. 1974), relativ zum Sonnenaufgangspunkt wurde sie bisher nur von LACK (1954) erwähnt. Außerdem hielt der Starenzug bei uns im Oktober und November tageszeitlich länger an als im September. Dies deutet darauf hin, daß Stare dann größere Tagesetappen zurücklegen.

Die Zweigipfligkeit der Verteilung im Oktober, besonders an guten Zugtagen (Abb. 4), beruht u. E. darauf, daß ein Teil der Stare nach etwa einstündigem Zug kurz rastet und später weiterzieht. Denkbar ist auch, daß zwei verschiedene Aufbruchsgebiete in unterschiedlicher Entfernung vom Beobachtungsort existieren. Dagegen spricht, daß dasselbe Phänomen auch bei anderen Arten und an anderen binnenländischen Beobachtungsorten auftritt (GRUYS-CASIMIR 1965, BRUDERER 1966, eigene Beobachtungen). Jedoch weist der Starenzug bei Ottenby und Falsterbo, von einem zweiten Gipfel gegen Abend abgesehen, nur ein Maximum in der ersten und zweiten Stunde nach Sonnenaufgang auf (EDELSTAM 1972, ULFSTRAND et al. 1974, ROOS 1979). Möglicherweise sind zweigipflige Verteilungen des vormittäglichen Zuges ein für das Binnenland typisches Phänomen, das mit günstigen Voraussetzungen für kurzfristige Rast und Nahrungssuche zusammenhängt.

Der beim Star besonders auffällige Umkehrzug am späten Vormittag (Abb. 5 und 6) dürfte nur über kurze Distanzen führen und umfaßt, unabhängig von der Witterung, relativ wenige Vögel. Er könnte zum Aufsuchen geeigneter Rastplätze dienen, an deren vorheriges Überfliegen sich die Vögel erinnern. Ähnlich interpretiert ALERSTAM (1978b) den Umkehrzug an skandinavischen Küsten. Die starke Abnahme des Umkehrzuges nach Ende September deutet darauf hin, daß Stare dann sehr viel zielstrebiger und in längeren Tagesetappen durch das Beobachtungsgebiet ziehen. Mit Verschlechterung der ökologischen Bedingungen im Lauf der Saison wird Umkehrzug energetisch offenbar immer unvorteilhafter, so daß ein Selektionsdruck in Richtung auf eine zunehmende Konzentration der Zugrichtungen im Saisonverlauf wirkt (vgl. Abb. 5).

4.4 Umwelteinflüsse auf die Zugrichtungen

Der Wind kann einen erheblichen Einfluß auf die Zugrichtungen ausüben und zu partieller oder totaler Drift mit späterer Überkompensation führen (GRUYS-CASIMIR 1965, RABØL 1974, ALERSTAM 1979a, HELBIG & LASKE im Druck) oder eine erhöhte Richtungsstreuung in Bodennähe bewirken (z. B. BRUDERER 1975). Tatsächlich streuten die Starenzugrichtungen am Teutoburger Wald bei W- bis N-Winden geringfügig mehr als bei anderen Windrichtungen (Abb. 8). Dies läßt sich als Ausdruck einer geringeren Zugmotivation bei ungünstigem Zugwetter deuten (HELBIG 1983) und stimmt mit Befunden aus der Schweiz überein (STEIDINGER 1972, HILGERLOH 1980). Der signifikante Unter-

schied zwischen den mittleren Zugrichtungen bei E- bis SW-Wind verglichen mit W- bis N-Wind (Abb. 8) läßt sich nicht damit erklären, daß W- bis N-Wind im September, wenn Stare hauptsächlich nach SW ziehen, häufiger gewesen wäre als später, wenn sie nach W bis NW ziehen. Eine sinnvolle Erklärung bietet vielmehr das Konzept der Pseudodrift (EVANS 1966, STEIDINGER 1968), das auf der Vermeidung von Gegenwind beim Zug beruht.

Stare mit einer individuell mehr westlichen Vorzugsrichtung sollten vermehrt dann ziehen, wenn sie die geringste Gegenwindkomponente erfahren (z. B. bei E- bis SSW-Wind). Vögel mit einer individuell mehr südwestlichen Vorzugsrichtung, insgesamt die Minderzahl, könnte bei W- bis N-Wind stärker hervortreten, der für sie eine geringere Gegenwindkomponente als für die W- bis NW-Zieher enthält.

Echte Winddrift als Ursache für die geringen Richtungsunterschiede spielt in diesem Fall sicher eine untergeordnete oder gar keine Rolle. Die Winde im küstenfernen Binnenland sind im Mittel zu schwach, um für einen relativ schnellen Flieger wie den Star partielle Winddrift vorteilhaft werden zu lassen (vgl. Modell von ALERSTAM 1979a, wonach Drift über dem Land auch nur in größerer Höhe und nicht bei Gegenwind zu erwarten ist).

Die Sichtbarkeit der Sonne, indirekt also der Wolkenbedeckungsgrad, hatte keinen signifikanten Einfluß auf die Streuung der Starenzugrichtungen. Dies stimmt gut mit experimentellen Befunden von R. WILTSCHKO (1981) überein: Im Orientierungskäfig nach Merkel-Wiltschko bevorzugten Stare unabhängig vom Bedeckungsgrad im selben Maße ihre artgemäße Zugrichtung. Sonnensicht war dazu nicht erforderlich. Zwar fanden TINBERGEN (1956) und GRUYS-CASIMIR (1965) bei Tagzug in Holland und GEHRING (1963) in der Schweiz eine erhöhte Richtungsstreuung bei fehlender Sonnensicht, doch dürfte dies mit der geringeren Zugmotivation wegen häufig mit starker Bewölkung einhergehender Gegenwinde (Herbst) und Niederschläge zusammenhängen. Daraus läßt sich nicht folgern, daß Tagzieher auf einen Sonnenkompaß zur Zugorientierung angewiesen seien. Vielmehr orientieren sich Stare und vermutlich andere Tagzieher aller Wahrscheinlichkeit nach mit Hilfe des Erdmagnetfeldes, wenn die Sonne nicht zur Verfügung steht. Diese Fähigkeit, bei nachts ziehenden Singvögeln lange bekannt (WILTSCHKO 1968), wurde auch bei Staren experimentell nachgewiesen (WILDHIRT 1980). Experimentelle Befunde deuten sogar darauf hin, daß Jungstare auf ihrem ersten Wegzug den Sonnenkompaß noch gar nicht erlernt haben bzw. ihn noch nicht benutzen (R. WILTSCHKO 1981, ORTH 1984).

Neben Witterungsfaktoren und hier nicht untersuchten Topographieeinflüssen können auch soziale Parameter wie die Schwarmgröße für die Zugrichtungskonzentration von Bedeutung sein. Der Star erwies sich als ausgesprochener Schwarmzieher (Abb. 10). Der Vorteil dieses Verhaltens scheint nicht nur in einem besseren Schutz vor Feinden zu liegen. Wir konnten die Hypothese von HAMILTON (1967) und WALLRAFF (1978) bestätigen, wonach die Zugrichtungskonzentration umso höher sein sollte, je größer die Trupps sind. Innerhalb eines Schwarms erfolgt offenbar eine „Mittelung" der individuellen Vorzugsrichtungen der Schwarmmitglieder. Je mehr Einzelvögel daran beteiligt sind, desto näher sollte die resultierende Zugrichtung des Schwarms der artgemäßen Primärrichtung kommen. Ähnliche Resultate erhielten auch RABØL & NOER (1973) beim Zug der Feldlerche in Dänemark.

Für den Einzelvogel besteht sicher ein wesentlicher Vorteil des Schwarmfluges darin, daß er ihm das Einhalten der korrekten Zugrichtung erleichtert und sich Orientierungsfehler leichter vermeiden lassen, als wenn er alleine flöge. Hier werden einige potentiell bedeutende Zusammenhänge zwischen Schwarmverhalten, Orientierung und Synchronisation des Zuges innerhalb der Saison erkennbar: Typische Schwarmzieher sollten ihren Zug möglichst auf wenige Tage pro Saison synchronisieren, wie es Stare tatsächlich tun (Abb. 2), weil hierdurch die Bildung großer Schwärme und folglich das Einhalten der Zugrichtung erleichtert wird, potentieller Räuberdruck am besten vermieden und optimale Witterungsbedingungen für den Zug gewählt werden können.

Umgekehrt sollte für Arten, deren Zug sich aus Gründen hoher Selektivität für optimale Witterungsbedingungen auf wenige Tage pro Saison konzentriert, der Schwarmflug besonders vorteilhaft sein. Sie legen nämlich an solchen Tagen relativ große Flugstrecken zurück, bei denen eine Vermeidung von Orientierungsfehlern wichtiger ist als bei kurzen Tagesflugstrecken. Die mögliche Allgemeingültigkeit dieser Zusammenhänge wird in vergleichenden Untersuchungen an mehreren Arten von Tagziehern zu klären sein.

Zusammenfassung

1. Planbeobachtungen des sichtbaren Vogelzuges wurden von Aug. bis Nov. 1976—1979 (täglich 3 Std.) und 1980—84 (täglich meist 5 Std. ab Sonnenaufgang) am Wittenberg bei Bielefeld (52°04′02′′ N; 8°27′ E) durchgeführt. Zugrichtungen überhinfliegender Vögel wurden mit einem Handkompaß auf 5° genau gemessen. Dieser Arbeit liegen 2600 Beobachtungsstunden mit etwa 260 000 gezählten Staren und 834 Zugrichtungsmessungen von dieser Art zugrunde.

2. Der Star war mit bis zu 64 000 Durchzüglern pro Saison einer der häufigsten Tagzieher. An Spitzentagen zogen bis zu 24 000 Ex. durch; der Zug konzentrierte sich meist auf wenige Tage pro Saison (Abb. 2).

3. Der jahreszeitliche Wegzugverlauf zeigt ein erstes Maximum Ende Sept./Anfang Okt., wobei der Zug nach Südwest gerichtet ist. Der Hauptdurchzug erfolgt im Oktober (Maximum 58. Pentade, Median = 14.10.) und ist Mitte November beendet (Abb. 1). Er führt Richtung W bis WNW (Abb. 5). Der Zwischenzug ist Anfang August beendet und deutlich vom Wegzug getrennt. Vermutlich ziehen mindestens zwei distinkte Gruppen oder Populationen von Staren durch, die sich in Zeitablauf und Richtung des Zuges unterscheiden. Beim ersten Zuggipfel könnte es sich um Vögel aus dem südlichen Ostseeküstenraum handeln, die aus Zwischenzugrastquartieren abziehen.

Den Hauptgipfel Mitte Oktober bilden vermutlich Vögel aus weit östlich (etwa bis Moskau) gelegenen Brutgebieten.

4. Die tageszeitliche Intensitätsverteilung des Zuges (Abb. 3) verschiebt sich im Verlauf der Zugsaison zu späteren Tagesstunden. Bei Gegenwind und starker Bewölkung brechen Stare relativ später zum Zug auf (Abb. 4).

5. Im September und Anfang Oktober tritt am späten Vormittag regelmäßig geringer Umkehrzug nach SE bis E auf (Abb. 6). Er könnte zum Auffinden geeigneter Rastplätze dienen.

6. Die Zugrichtungen der Stare streuen bei Gegenwind stärker als bei Rückenwind und liegen bei Winden aus E bis SW westlicher als bei Winden aus WSW bis N (Abb. 8). Dieser Unterschied ist wahrscheinlich auf Pseudodrift zurückzuführen.

7. Die Sichtbarkeit der Sonne hat keinen Einfluß auf die Streuung der Zugrichtungen (Abb. 9). Bei bedecktem Wetter orientieren sich Stare sehr wahrscheinlich mit Hilfe des Erdmagnetfeldes (Wildhirt 1980, R. Wiltschko 1981).

8. Stare sind ausgesprochene Schwarmzieher. Zwar waren Trupps von 2—20 Ex. am häufigsten (65 % aller Trupps), doch zogen fast 70 % aller Vögel in Schwärmen von 30 oder mehr Individuen (Abb. 10). Die Zugrichtungskonzentration stieg mit zunehmender Truppstärke signifikant an (Abb. 11, 12), was auf eine Funktion des Schwarmverhaltens bei der Orientierung hindeutet (cf. Hamilton 1967, Wallraff 1978).

Summary

Timing and direction of visible fall migration of Starlings *(Sturnus vulgaris)* in NW-Germany

1. Systematic observations of visible fall migration were carried out near Bielefeld (52°04′02′′ N; 8°27′00′′ E) in NW-Germany, an area with unconcentrated broad-front migration. We counted birds from August to November 1976—1979 (three hours daily) and 1980—1984 (mostly five hours daily) starting at sunrise. Flight directions of birds passing overhead or closeby were measured to the mearest 5° with a hand-held compass. During the 2600 hours of field work approximately 260 000 Starlings were counted and 834 measurements of flight directions obtained.

2. Up to 64 000 Starlings were seen per season with peak migration days of up to 24 000 (17 Oct. 1982). There was a tendency for migration to concentrate on 2 to 6 peak days per season (Fig. 2).

3. The seasonal migration pattern (Fig. 1) shows a first maximum in late September/early October and a major peak around mid October (median = 14 Oct.). At least two different populations seem to be involved, because migration is directed to the SW in September/early October, to the W in the first half of October and to the WNW thereafter (Fig. 5). Early migrants are probably leaving Zwischenzug staging areas in north-central Europe and may originate mainly from the southern Baltic area. Late migrants come from much further east (probably as far as Moskow) and pass rapidly through our area.

4. The diurnal intensity distribution of migration displays a shift toward later hours as the season progresses (Fig. 3). On days with headwinds and overcast Starlings start migrating later than in fine weather (Fig. 4).

5. Some reversed migration is regularly noted in September and early October during the late morning (Fig. 6). Few birds are involved and this behaviour may reflect dispersal to suitable resting grounds.

6. The dispersion of flight directions is significantly larger with headwinds than with tailwinds (Fig. 8). With winds between E and SW Starlings migrate on average slightly more to the west (270°) than with winds between WSW and N (249°). These differences can be explained by pseudodrift.

7. The dispersion of flight directions was independent of the visibility of the sun (Fig. 9). This corroborates the idea that under overcast skies Starlings orient by means of a magnetic compass, which has been demonstrated experimentally (Wildhirt 1980).

8. Starlings typically migrate in flocks, those of 2—20 individuals being most common (65 % of all flocks). However, almost 70 % of all individuals migrate in flocks of 30 or more birds (Fig. 10). The dispersion of flight directions is inversely related to flock size (Fig. 11, 12), indicating a potentially important role of flocking behaviour in migratory orientation (cf. Hamilton 1967, Wallraff 1978).

Literatur

Alerstam, T. (1977): Fagelsträckets höjd. Anser 16: 189—202. ● Ders. (1978a): Analysis and theory of visible bird migration. Oikos 30: 273—349. ● Ders. (1978b): Reoriented bird migration in coastal areas: Dispersal to suitable resting grounds? Oikos 30: 405—408. ● Ders. (1979a): Optimal use of wind by migrating birds: combined drift and overcompensation. J. theor. Biol. 79: 341—353. ● Ders. (1979b): Wind as a selective agent in bird migration. Ornis Scand. 10: 76—93. ● Batschelet, E. (1981): Circular statistics in biology. Academic Press, London. ● Berthold, P. (1973): Proposals for the standardization of the presentation of data of annual events, especially of migration data. Auspicium 5, Suppl.: 49—59. ● Bianchi, V. (1968): Ringing data for the Starling in the NW region of the Russian SFSR. Comm. Baltic. Comm. Study Bird Migr. 5: 110—121. ● Braun, M., V. Schönfeld & J. Schwanbeck (1981): Ergebnisse von Zugvogelzählungen bei Singhofen (Rhein-Lahn-Kreis) im Herbst 1980 und 1981. Ornith. u. Naturschutz 3: 95—104. ● Bruderer, B. (1966): Herbstzugbeobachtungen im Jura. Orn. Beob. 63: 147—160. ● Ders. (1975): Zeitliche und räumliche Unterschiede in der Richtung und Richtungsstreuung des Vogelzuges im Schweizerischen Mittelland. Orn. Beob. 72: 169—179. ● Busse, P., & G. Halastra (1981): (The autumn migration of birds on the Polish Baltic sea coast.) Acta Orn. 18: 167—290. ● Clemens, T. (1978): Vergleichende Untersuchungen des Nachtvogelzuges auf Helgoland im März 1976 und 1977 nach Radar- und Feldbeobachtungen. Diplomarbeit, Oldenburg. ● Dorka, V. (1966): Das jahres- und tageszeitliche Zugmuster von Kurz- und Langstreckenziehern nach Beobachtungen auf den Alpenpässen Cou/Bretolet. Orn. Beob. 63: 165—223. ● Edelstam, C. (1972): The visible migration of birds at Ottenby, Sweden. Vår Fågelvärld, Suppl. 7: 1—360. ● Emlen, S. T. (1975): Migration: Orientation and navigation. In: D. S. Farner et al. (eds.): Avian Biology 5: 129—219. ● Evans, P. R. (1966): Migration and orientation of passerine night migrants in northeast England. J. Zool., London 150: 319—369. ● Feare, C. (1984): The Starling. Oxford Univ. Press, Oxford. ● Fliege, G. (1984): Das Zugverhalten des Stars *(Sturnus vulgaris)* in Europa: Eine Analyse der Ringfunde. J. Orn. 125: 393—446. ● Fuchs, E. (1968): Der Herbstzug auf dem Hahnenmoospaß in den Jahren 1965 und 1966. Orn.

Beob. 65: 85—109. ● Gehring, W. (1963): Radar- und Feldbeobachtungen über den Verlauf des Vogelzuges im Schweizerischen Mittelland: Der Tagzug im Herbst (1957—1961). Orn. Beob. 60: 35—68. ● Goodacre, M. J. (1959): The origin of winter visitors to the British Isles, 4. Starling. Bird Study 6: 180—192. ● Gruys-Casimir, E. M. (1965): On the influence of environmental factors on the autumn migration of Chaffinch and Starling: A field study. Arch. Neer. Zool. 16: 175—279. ● Hamilton, W. J. (1967): Social aspects of bird orientation and navigation. In: R. M. Storm (ed.): Animal Orientation and Navigation, 57—71. Oregon State Univ. Press, Covallis. ● Harper, W. G. (1959): Roosting movements of birds and migration departures from roosts as seen by radar. Ibis 101: 201—208. ● Helbig, A. (1983): Zugrichtungen tagsüber ziehender Vögel am Teutoburger Wald, NW-Deutschland. Diplomarbeit, Frankfurt. ● Ders. & V. Laske (im Druck): Optimal use of the wind by Mediterranean migrants. Proc. lst Conf. Birds Wintering in the Mediterranean Region, Aulla, Feb. 1984. ● Hilgerloh, G. (1980): Einfluß des Wetters auf den Tagzug von Singvögeln (dargestellt am Beispiel des Herbstzuges im Schweizerischen Mittelland). Dissertation, Kiel. ● Jenni, L. (1984): Herbstzugmuster von Vögeln auf dem Col de Bretolet unter besonderer Berücksichtigung nachbrutzeitlicher Bewegungen. Orn. Beob. 81: 183—213. ● Kramer, G. (1952): Die Sonnenorientierung der Vögel. Verh. Dt. Zool. Ges., Freiburg: 72—84. ● Lack, D. (1954): Visible migration in S. E. England, 1952. Brit. Birds 47: 1—15. ● Ders. (1959—1963): Migration across the North Sea studied by radar. Ibis 101: 209—234, 102: 26—55, 104: 74—85, 105: 1—54, 461—492. ● Ders. & E. Eastwood (1962): Radar films of migration over eastern England. Brit. Birds 55: 388—414. ● Oelke, H. (1983): Radar- und Sichtbeobachtungen des Vogelzuges in Norddeutschland (Großraum Hannover und angrenzende Bereiche). Beitr. Naturkd. Nieders. 36: 229—286. ● Orth, G. (1984): Untersuchungen zur Zugorientierung von Staren *(Sturnus vulgaris)* und Wiesenpiepern *(Anthus pratensis)*. Dissertation, Frankfurt. ● Perdeck, A. C. (1967): The Starling *(Sturnus vulgaris)* as a passage migrant in Holland. Bird Study 14: 129—152. ● Ders. (1982): Bird-ringing in Europe. Endeavour 6: 27—33. ● Rabøl, J. (1974): Correlation between coastal and inland migratory movements. Dansk. Orn. For. Tijdsskr. 68: 5—14. ● Ders., H. Noer & R. Danielsen (1971): Bird migration observed by radar in Denmark October 1968 to September 1969. Dansk Orn. For. Tijdsskr. 65: 1—11. ● Rabøl, J. & H. Noer (1973): Spring migration in the Skylark *(Alauda arvense)* in Denmark. Vogelwarte 27: 50—65. ● Reichholf, J. (1974): Winterzug des Stars in Südost-Bayern. Vogelwarte 27: 248—251. ● Richardson, W. J. (1978): Timing and amount of bird migration in relation to weather: a review. Oikos 30: 224—272. ● Ders. & M. E. Haight (1970): Migration departures from starling roosts. Can. J. Zool. 48: 31—39. ● Roos, G. (1979): (The effects of different observation patterns on counts of visible bird migration). Anser 18: 253—262. ● Schrey, E. (1979): Zug, Brut und Überwinterung des Stars *(Sturnus vulgaris)* auf der Insel Helgoland. Abh. Geb. Vogelkd. 6: 191—202. ● Schuster, S. et al. (1983): Die Vögel des Bodenseegebietes. Orn. AG Konstanz. ● Schüz, E. (1971): Grundriß der Vogelzugskunde. Parey, Hamburg. ● Ders. & H. Weigold (1931): Atlas des Vogelzuges nach den Beringungsergebnissen. Abh. Vogelwarte Helgoland, Berlin. ● Steidinger, P. (1968): Radarbeobachtungen über die Richtung und deren Streuung beim nächtlichen Vogelzug im Schweizerischen Mittelland. Orn. Beob. 65: 197—226. ● Ders. (1972): Der Einfluß des Windes auf die Richtung des nächtlichen Vogelzuges. Orn. Beob. 69: 20—39. ● Svärdson, G. (1953): Visible migration within Fenno-Scandia. Ibis 95: 181—211. ● Tinbergen, L. (1956): Field observations of migration and their significance for the problems of navigation. Ardea 44: 231—235. ● Ulfstrand, S., G. Roos, T. Alerstam & L. Österdahl (1974): Visible bird migration at Falsterbo, Sweden. Vår Fågelvärld, Suppl. 8. ● Wallraff, H. G. (1978): Social interrelations involved in migratory orientation of birds: Possible contribution of field studies. Oikos 30: 401—404. ● Wildhirt, H. (1980): Die Kompaßorientierung bei Staren *(Sturnus vulgaris)*. Staatsexamensarbeit, Frankfurt. ● Williams, T. C., J. C. Williams, J. M. Teal & J. W. Kanwisher (1972): Tracking radar studies of bird migration. In: S. R. Galler (ed.): Animal Orientation and Navigation, 115—128. NASA, Washington. ● Wiltschko, R. (1981): Die Sonnenorientierung der Vögel. II. Entwicklung des Sonnenkompaß und sein Stellenwert im Orientierungssystem. J. Orn. 122: 1—22. ● Wiltschko, W. (1968): Über den Einfluß statischer Magnetfelder auf die Zugorientierung der Rotkehlchen *(Erithacus rubecula)*. Z. Tierpsych. 25: 537—558.

Anschriften der Autoren: Andreas Helbig, Zoolog. Institut der J.-W.-Goethe-Universität, Siesmayerstr. 70, D-6000 Frankfurt/M. 1. Volker Laske, Universität Bielefeld, Verhaltensforschung, Morgenbreede 45, D-4800 Bielefeld 1.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Vogelwarte - Zeitschrift für Vogelkunde

Jahr/Year: 1985/86

Band/Volume: 33_1985

Autor(en)/Author(s): Helbig Andreas J., Laske Volker

Artikel/Article: Zeitlicher Verlauf und Zugrichtungen beim Wegzug des Stars (Sturnus vulgaris) im nordwestdeutschen Binnenland 169-191