Aus der Schweizerischen Vogelwarte Sempach
und dem Zoologischen Museum der Universität Zürich

Einfluss der lokalen Topographie auf nächtlich ziehende Vögel nach Radarstudien am Alpenrand[1]

Felix Liechti und Bruno Bruderer

Der grossräumige Verlauf des Vogelzuges in Europa ist für viele Arten aufgrund von Ringfunden relativ gut bekannt (s. etwa Schüz 1971, Zink 1973, 1975, 1981, 1985). Ueber die Wahl des Weges unterwegs, d.h. über Konstanz oder Variabilität der Richtungen unter dem Einfluss von Wetter und Topographie, wissen wir dagegen vor allem bei Kleinvögeln weit weniger und die Ansichten über das Ausmass der Beeinflussung gehen insbesondere beim Nachtzug stark auseinander.

Immerhin gehören konzentrierte Tagzugbewegungen über Meerengen, an Küsten, auf Alpenpässen und entlang von Berghängen zu den bekanntesten Erscheinungen des Vogelzuges. Stärkste Auswirkungen der Topographie sind bekannt von thermikabhängigen Segelfliegern (s. etwa Alerstam 1981). Bei manchen Nahrungsspezialisten ergeben sich lokale Konzentrationen und Flugwegmodifikationen aufgrund der verfügbaren Nahrungsplätze. Auch bei Singvögeln kann der sichtbare Anteil des Zuges je nach topographischen Voraussetzungen, Wetterbedingungen und betroffenen Vogelarten zu auffallenden lokalen Massenbewegungen anwachsen (s. etwa zusammenfassende Hinweise auf Ottenby, Falsterbo, Kurische Nehrung und Col de Bretolet in Schüz 1971). Eingehende Studien über die Zusammenhänge solcher Zugkonzentrationen mit Umweltfaktoren liegen für Holland vor (Tinbergen 1941, Deelder 1949, Gruys-Casimir 1965). Für Konzentrationen von Kleinvögeln an den holländischen Küsten werden neben Zugbereitschaft (Motivation) und Flughöhe der Vögel vor allem der Winkel zwischen Leitlinie und Vorzugsrichtung sowie die Richtung und Stärke des Windes als ausschlaggebend betrachtet. Auch auf Alpenpässen (Übersicht über Ergebnisse und Entwicklung der Forschung bei Bruderer & Winkler 1976) werden am meisten Kleinvögel beobachtet, wenn das zum Pass führende Tal möglichst wenig und der aktuelle Wind stark von der Vorzugrichtung der Vögel abweicht.

Den Beobachtungen über Konzentrationen des Tagzuges in bestimmten Gegenden, die offensichtlich auf Flugwegmodifikationen zurückgehen, stehen seit der Einführung der Radarbeobachtungen in zunehmendem Masse Belege gegenüber, die tagsüber wie auch in der Nacht von der Topographie völlig unbeeinflussten Breitfrontzug zeigen (z.B. Lack 1962, Eastwood 1967). Emlen (1975) kam aufgrund der verfügbaren Ueberwachungsradar-Studien zum Schluss, dass nächtlich ziehende Vögel sogar auffälligste topographische Erscheinungen ignorieren. Demgegenüber wies Bruderer (1975a) mit Hilfe von Zielfolgeradar-Beobachtungen nach, dass die Hauptmasse des Nachtzuges im Ostteil des Schweizerischen Mittellandes nicht den gemäss Ringfunden zu erwartenden Richtungen, sondern im Frühling und im Herbst

[1] Überarbeitete Fassung einer Diplomarbeit des Erstautors unter der Leitung von PD Dr. B. Bruderer und Prof. Dr. V. Ziswiler im Rahmen des Alpenzugprogramms der Schweiz. Vogelwarte. Unterstützt durch den Schweiz. Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung (Projekt Nr. 3.161-0.81).

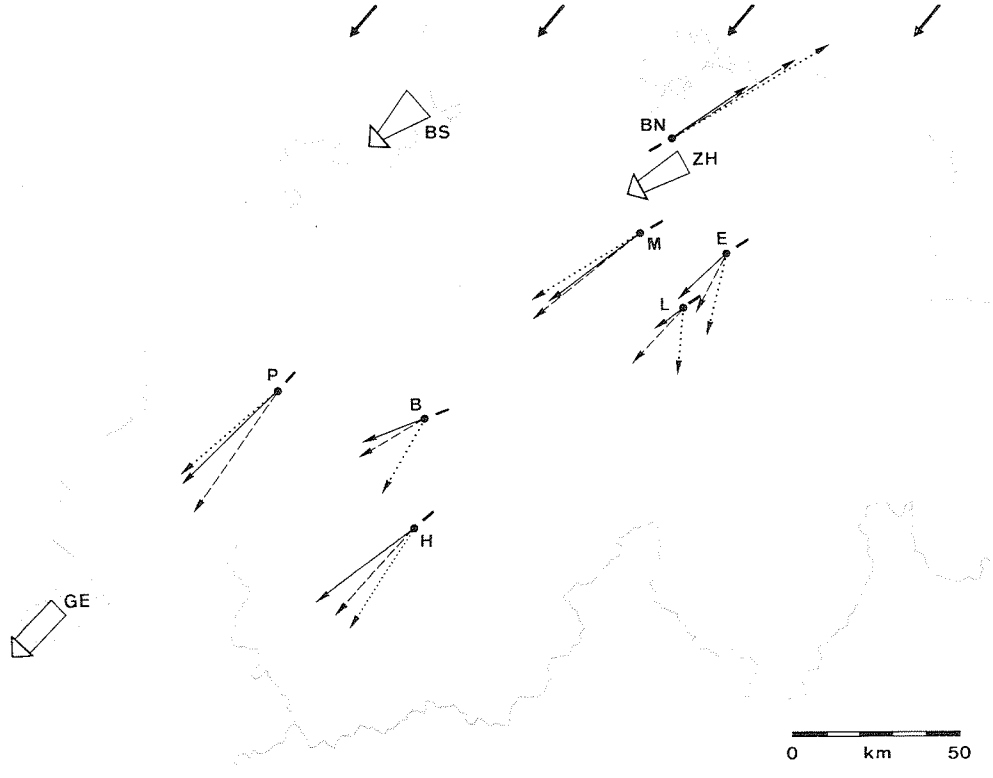


Abb.1. Eingetragen in eine Reliefkarte der Schweiz (reproduziert mit Bewilligung des Bundesamtes für Landestopographie vom 12.7.1985) sind die wichtigsten Orte, für die Radar-Angaben über Zugrichtungen zur Verfügung stehen. Überwachungsradardaten für die Stationen Zürich (ZH), Basel (BS) und Genf (GE) sind mit grossen, nicht ausgefüllten Pfeilen dargestellt. Die Richtung der Pfeile entspricht der Hauptzugrichtung, schräge Pfeilflanken symbolisieren zusätzliche Richtungskomponenten. Zielfolgeradardaten für die Stationen Bachenbülach/Neerach (BN, Frühlingszug), Etzel (E), Lauerz (L), Merenschwand (M), Blumenstein (B), Payerne (P) und Hahnenmoos (H) geben für jede Station mit einem kurzen Balken die Hauptzugrichtung (Modus der Richtungsverteilung des Gesamtzuges) und mit Pfeilen die Mittelvektoren der Richtungsverteilungen in drei Höhenstufen (unter 1000 m ü.R. ausgezogener Pfeil, 1000–2000 m ü.R. gestrichelt, über 2000 m ü.R. punktiert). Die vier Pfeile am oberen Rand symbolisieren die aufgrund von Ringfunden zu erwartenden Richtungen. – *Radar data on migratory directions along the Alps. Surveillance radar data for Zurich (ZH), Basle (BS), and Geneva (GE) are indicated by large, open arrows. The direction of the arrow corresponds to the principal direction, oblique flancs to additional directional components. Tracking radar data for the stations at Bachenbülach/Neerach (BN), Etzel (E), Lauerz (L), Merenschwand (M), Blumenstein (B), Payerne (P) and Hahnenmoos (H) are symbolized by a short bar (principal direction = mode of overall directional spectrum) and by fine arrows (mean vectors of the directional spectra in three height bands): full arrow = below 1000 m AGL, dashed arrow = 1000–2000 m AGL, and stippeled arrow = above 2000 m AGL. The four arrows at the upper edge of the map indicate the main directions expected on the basis of ringing recoveries.*

eher der Richtung des Alpenrandes folgt. In weiteren Arbeiten (z.T. zusammengefasst in Abb.1) zeigte Bruderer (1978, 1980), dass diese Hauptzugrichtung über dem Mittelland sowohl in verschiedenen Höhenbereichen als auch bei verschiedenen Windbedingungen weitgehend konstant bleibt, sofern die Sicht nicht durch

Wolken behindert wird. Die Erweiterung des Datenmaterials durch Radarstationen auf einem Alpenpass, am Alpenrand und im westlichen Mittelland brachte Hinweise auf eine grossräumige Angleichung der Hauptzugrichtung an den Verlauf des Alpenrandes (Bruderer 1981, 1982), auf verstärkte Aufsplitterung der Richtungen am Alpenrand verbunden mit stärkerer Südtendenz hoch fliegender Vögel sowie auf lokale Kanalisierung der Flugwege im Bereich eines Alpenpasses und an Bergketten (Bruderer 1978, 1981 sowie Rüsch & Bruderer 1981). Vergleiche der Zugrichtungen an den Überwachungsradar-Anlagen der Flughäfen München, Zürich, Basel und Genf bestätigten das Bild der grossräumig dem Alpenrand folgenden Hauptzugmasse (Baumgartner & Bruderer 1985).

Die vorliegende Arbeit konzentriert sich auf das Flugverhalten nachtziehender Vögel unmittelbar am Alpenrand, wo sie gleichsam vor der Entscheidung stehen, eine mehr oder weniger quer zur Hauptzugrichtung stehende Bergkette zu überqueren oder zu umfliegen. Im Unterschied zu bisherigen Arbeiten soll der Topographieeinfluss nicht qualitativ (aufgrund einzelner Flugwege) untersucht werden, sondern quantitativ aufgrund aller verfügbaren Flugwege der verschiedenen Alpenrandstationen. Folgende Fragen stehen im Vordergrund:

1. Wie beeinflussen Wind und Bewölkung die Bindung an die Lokaltopographie?
2. Sind unter analogen meteorologischen Bedingungen Unterschiede in den Zugrichtungen eng benachbarter Gebiete feststellbar?
3. Lassen sich solche Unterschiede gegebenenfalls aufgrund topographischer Strukturen voraussagen oder erklären?
4. Unter welchen Wetterverhältnissen ist die Tendenz, an einem quer zur Hauptzugrichtung stehenden Bergkamm aufzusteigen bzw. abzubiegen, am ausgeprägtesten?
5. Ist das bekannte Phänomen, dass hoch fliegende Vögel geringere Winddriftkompensation zeigen (s. etwa Rabøl 1974), auf die mit der Höhe normalerweise zunehmenden Windgeschwindigkeiten oder auf geringere Bindung hoch fliegender Vögel an die lokale Topographie (bei gleichen Windbedingungen) zurückzuführen?

1. Material und Methode

Um die einleitend gestellten Fragen zu beantworten, sind möglichst genaue Aufzeichnungen von Flugwegen ziehender Vögel in topographisch deutlich strukturierten Gebieten erforderlich. Die Flugwegaufzeichnungen müssen Auskunft geben über Flughöhe und Flugrichtung sowie über die Änderungen dieser beiden Parameter in der Zeit. Das ehemalige Fliegerabwehr-Feuerleitgerät «Superfledermaus», das der Schweizerischen Vogelwarte in früheren Jahren leihweise und seit 1981 als Geschenk von der Schweizerischen Armee überlassen worden ist, liefert die erforderlichen Daten in optimaler Genauigkeit und bis zu Entfernungen, die aufgrund der Höhenverteilung des Zuges für eine Aussage über die Hauptzugmasse notwendig sind. Das Gerät ermöglicht es, einzelne Kleinvögel bis zu Schrägentfernungen von 4 km automatisch zu verfolgen und ihre Flugwege aufzuzeichnen (Details s. Bruderer 1969 sowie Bloch, Bruderer & Steiner 1981).

Für die vorliegende Arbeit konnten einerseits Daten aus der Herbstzugperiode 1980 von den Radarstandorten Etzel und Lauerz verwendet werden, anderseits wurden im Herbst 1983 speziell für die hier zur Diskussion stehenden Fragen neue Beobachtungen in Blumenstein am Nordrand der Stockhornkette durchgeführt. Alle drei Radarstandorte liegen unmittelbar am Alpennordrand (Abb.1). Ihre Lage relativ zu den dominierenden Elementen der Lokaltopographie geht aus Abb.2 und 3 hervor. In allen drei Fällen verlaufen einzelne Ketten des Voralpenrandes schräg oder sogar senkrecht zu den durch Ringfunde belegten, grossräumigen Zugrichtungen und zu den im östlichen Mittelland mit Radar ermittelten Hauptzugrichtungen (vgl. Abb.1

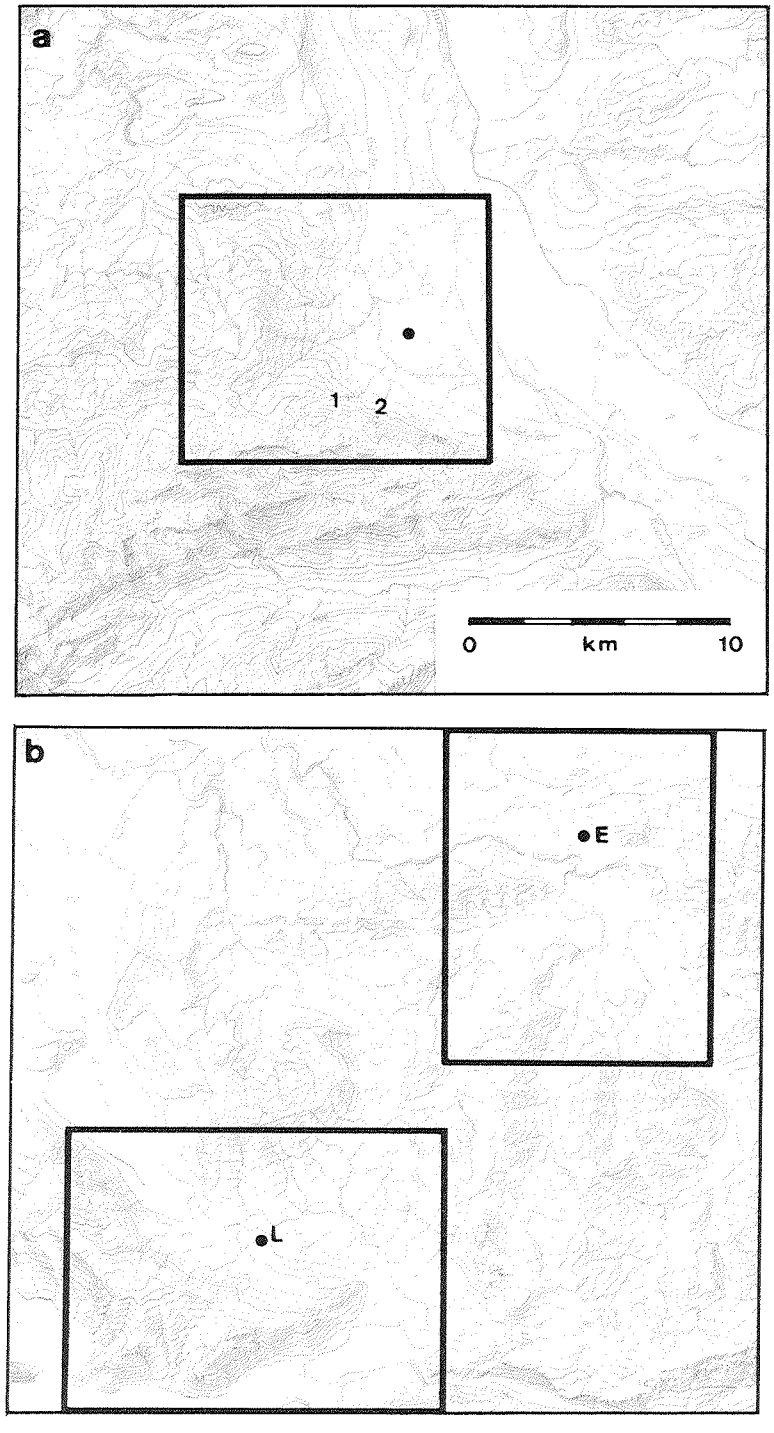


Abb. 2. Reliefkarten der Beobachtungsgebiete **(a)** Blumenstein sowie **(b)** Lauerz/Etzel (reproduziert mit Bewilligung des Bundesamtes für Landestopographie vom 12.7.1985). Eingetragen sind die Ausschnitte der Kartenskizzen in Abb.3 und die Radarstandorte. 1 = Fallbachgraben und unmittelbar nördlich angrenzend der Langenegggrat. 2 = Rufigraben. – *Maps of the three observation areas:* **(a)** *Blumenstein,* **(b)** *Lauerz/Etzel. The frames indicate the areas covered by the maps in Fig.3, the points are at the radar sites. Numbers indicate topographical structures mentioned in the text.*

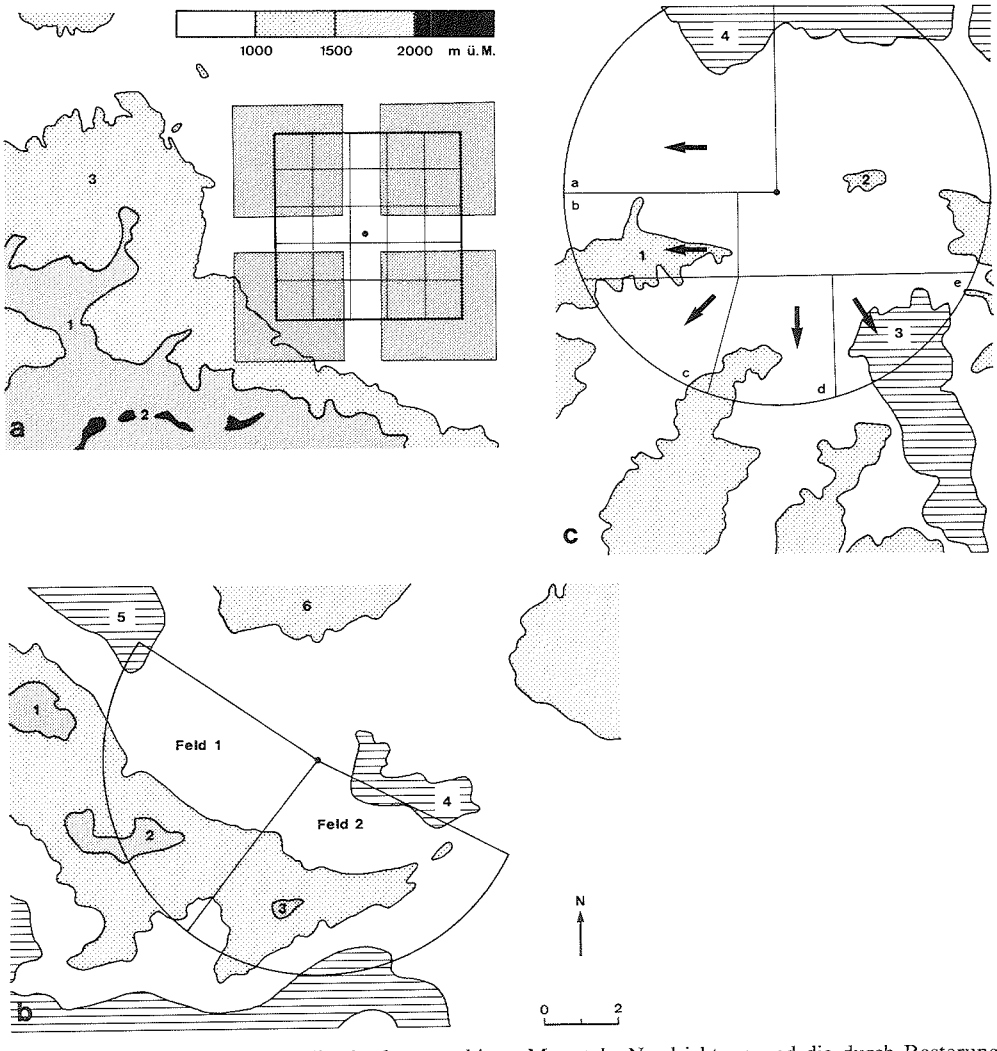


Abb.3. Kartenskizzen der drei Beobachtungsgebiete: Massstab, Nordrichtung und die durch Rasterung angedeuteten Höhenstufen sind in allen drei Karten dieselben. Eingetragen sind die für die Auswertung verwendeten Feldeinteilungen. Die im Beobachtungsgebiet Etzel eingetragenen Pfeile entsprechen den durch die Hauptelemente der Topographie vorgegebenen Richtungskomponenten. Die eingetragenen Zahlen bezeichnen wichtige Topographie-Elemente. **(a)** Blumenstein: 1 Wasserscheide, 2 Stockhornkette, 3 Gurnigelwald (Fallbachgraben, Rufigraben und Lengenegggrat sind nur aus Abb.2 ersichtlich); **(b)** Lauerz: 1 Rigi, 2 Rigi-Scheidegg, 3 Hochflue, 4 Lauerzersee, 5 Zugersee, 6 Rossberg; **(c)** Etzel: 1 Höhronen, 2 Etzel, 3 Sihlsee, 4 Zürichsee. – *Maps of the three observation areas: Scale, North direction and height bands (separated by different shading) are the same in all three sketches. The frames indicate the areas used for the evaluation of the migration data. The arrows in the Etzel area correspond to the directional components emphasized by the main elements of topography. The numbers indicate important topographical features.*

und 2 sowie Baumgartner & Bruderer 1985). Diese topographischen Hindernisse erzwingen für tief fliegende Vögel entweder Richtungsänderungen oder Höhenän-

derungen, für hoch fliegende können sie analog den Tälern die Funktion von Leitlinien haben.

Für die Standorte Etzel und Lauerz sind genauere Angaben über die Aufnahmeverfahren der Arbeit von Rüsch & Bruderer (1981) zu entnehmen. Unterschiede zu Blumenstein bestehen vor allem bei den Auswahlkriterien (Objektsuche nur im NE-Halbkreis statt rundum) und in den nächtlichen Arbeitszeiten (ganze Nacht statt nur bis 24.00 oder 01.00 h). Im Unterschied zu Blumenstein (s.u.) sind die Daten von Etzel und Lauerz in analoger Form auf Magnetband abgespeichert, was vor einer Computerbearbeitung ein recht aufwendiges Digitalisierungsverfahren erfordert hätte. Zur Vereinfachung des Vorgehens wurden die im Feld mit einem Flugwegschreiber aufgezeichneten Flugwege von Hand ausgemessen. Die Ergebnisse sind deshalb in einzelnen Punkten nicht exakt mit den elektronischen Auswertungen des Materials von Blumenstein vergleichbar, insbesondere können die Resultate über die Geradlinigkeit (Abb.12 und 13) nicht in jeder Hinsicht mit denjenigen von Blumenstein verglichen werden.

An lokalen Wetterfaktoren berücksichtigten wir die Bewölkung und den Wind. Auf die gleiche Art wie die Vögel wurden pro Nacht 2 bis 3 mit Aluminium-Reflektoren versehene Wetterballone automatisch verfolgt; ihre Flugwege lieferten Angaben über Richtung und Stärke des Windes in allen relevanten Höhen. Für die Beurteilung der Höhenverteilung der Wolken verwendeten wir die stündlichen Beobachtung des Flugwetterdienstes in Zürich-Kloten.

1.1. Blumenstein

Der Radarstandort Blumenstein lag auf einer kleinen Anhöhe, 700 m ü.M. (Abb.2a und 3a). Markantestes Topographieelement war die im Süden sich bis über 2000 m ü.M. erhebende Stockhornkette. Der Elevationswinkel des Radarstrahls zur Horizontlinie im SW-Sektor (und damit der für einen auf Radarhöhe fliegenden Vogel zur Überwindung der Hindernisse im SW benötigte Steigwinkel) betrug 7–15°. Die Beobachtungsperiode dauerte mit kleineren Unterbrüchen vom 5.Sept.–24.Okt. 1985. In 41 Nächten konnten rund 3000 Flugwege registriert werden. In der Regel begannen wir mit der Arbeit zwischen 19.00 und 20.00 h und beendeten sie zwischen 24.00 und 01.00 h. Wir achteten darauf, sowohl in verschiedenen Höhenbereichen als auch in allen Richtungen um den Radarstandort herum eine möglichst ähnliche Anzahl Radarechos für die automatische Verfolgung auszuwählen (Abb.4). Die Verfolgung eines einzelnen Vogels dauerte 20–500 sec, im Mittel zirka 100 sec.

Die vom Radargerät in Abständen von 1 sec gelieferten drei Raumkoordinaten des verfolgten Objekts wurden durch ein Zusatzgerät digitalisiert und mit Hilfe eines Personal Computers auf Disketten abgespeichert. Um eine Reduktion der enormen Datenmenge zu erreichen, wurden für einen Zeitabschnitt von jeweils 20 sec folgende Parameter berechnet und abgespeichert: die Flugrichtung, die durchschnittlichen Raumkoordinaten, die Steigung und die Horizontalgeschwindigkeit.

Die weitere Datenverarbeitung erfolgte am Grosscomputer der Universität Zürich. Im ersten Schritt wurden Objektwechsel innerhalb eines Flugweges getrennt und als zwei unabhängige Flugwege behandelt. Die so bereinigten Flugwege waren gemäss den einleitend gestellten Fragen zu prüfen auf die individuellen Richtungen, die Richtungsänderungen (bzw. Geradlinigkeit) und die Steigung, in der Regel unter Berücksichtigung bestimmter Höhenbereiche. Die Höhe der Wasserscheide (800 m ü.R. = über Radarstandort) und die Kammlinie der Stockhornkette (1300 m ü.R.) bestimmten die Abgrenzung der Höhenklassen. Zur Berechnung der Geradlinigkeit benutzten wir Flugwegabschnitte von 40 sec Dauer. Die Richtungsdifferenz zwischen dem ersten und dem letzten Flugweg-Abschnitt, dividiert durch die um eins verminderte Zahl der Abschnitte (n–1), ergibt ein von der Länge des Gesamtflugweges unab-

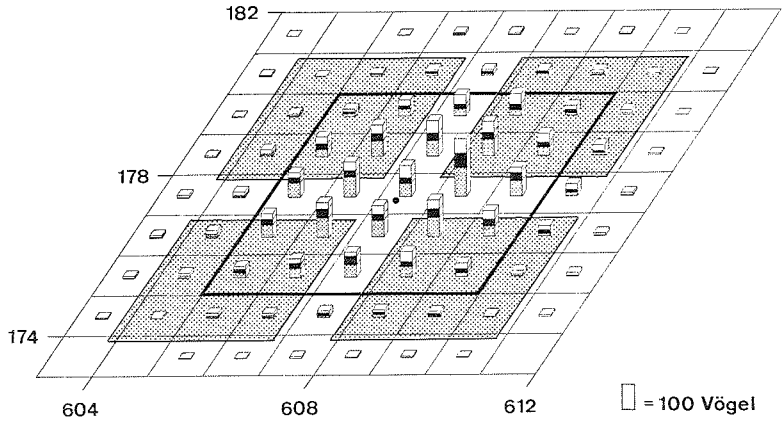


Abb. 4. Feldeinteilung für die Auswertung sowie Häufigkeitsverteilung der verfügbaren Daten am Standort Blumenstein. Der Grundraster entspricht dem durch die schweizerische Landeskarte gegebenen Kilometer-Netz, die randständigen Zahlen sind Kilometer-Koordinaten. Die zentral in jedem Feld stehende Säule zeigt für drei Höhenintervalle (unter 800 m ü.R., 800–1300 m ü.R. und über 1300 m ü.R.) die Zahl der über dem betreffenden Feld erfassten Flugweganfänge. Die stark ausgezogene Linie umgrenzt die Felder, in denen für eine Auswertung genügend Flugweganfänge vorliegen. Der Radarstandort (Koord. 607.400/177.250) ist mit einem Punkt eingetragen; er liegt nicht zentral in einem km-Feld. Die vier gerasterten Quadrate von 3 km Seitenlänge sind auf den Radarstandort zentriert. – *Arrangement of different fields for evaluation of radar data at the site of Blumenstein. The division corresponds to the km-coordinates of the official Swiss maps, the numbers at the edges are km-coordinates. The columns in the center of each square show the number of flight tracks beginning above the corresponding square; they are given for three altitude classes (<800, 800–1300, >1300 m above radar). The heavy line encloses the squares which contain sufficient tracks for analysis. The coordinates of the radar site are 607.400/177.250; the site is indicated by a point. The four shaded squares of 3 km side length are centered around the radar.*

hängiges Mass für die resultierende Richtungsänderung. Dasselbe ergibt sich, wenn gemäss der Formel G = WD/(n–1) in Abb.5 alle Richtungsänderungen als positive oder negative Abweichungen vom ersten Abschnitt aufsummiert und durch die Zahl der Vergleichspaare dividiert werden. In einer zweiten Berechnung bestimmten wir die Richtungsänderung zwischen jedem Abschnitt von 40 sec Dauer. Die Summe dieser Absolutwerte aller Richtungsänderungen dividiert durch die um eins verminderte Anzahl der Abschnitte (n–1) ergab die durchschnittliche Variation der Richtungen zwischen zwei Abschnitten (Abb.5). Im Unterschied zu Etzel und Lauerz (s.u.) sind diese beiden Masse unabhängig von der Flugweglänge. Die prozentuale Steigung berechneten wir aus der Horizontalgeschwindigkeit und der Steigrate (Vertikalgeschwindigkeit).

Für bestimmte Auswertungen wurden nicht alle Flugwege berücksichtigt, sondern nur jene, deren Anfang über ausgewählten Teilflächen lag. Zur Berechnung der durchschnittlichen Flugparameter wurde nur der über die entsprechende Teilfläche führende Flugwegabschnitt verwendet. Für die Zonierung in einzelne Teilgebiete benutzten wir in einer ersten Phase die durch die km-Koordinaten der schweizerischen Landeskarte gegebene Rasterung (Abb.4). Die mit zunehmender Entfernung rasch abnehmenden Individuenzahlen liessen aber nur für ein 5x5 km grosses Gebiet aussagekräftige Richtungsverteilungen zu (mit dicker Linie umgrenzter Bereich in Abb.3a und 4 sowie Abb.12). Um grössere Häufigkeiten pro Teilfläche zu erhalten, wählten wir in einer zweiten Einteilung vier symmetrisch zum Radar gelegene, 3x3 km grosse Felder (in Abb.3a und 4 gerastert). Im Gegensatz

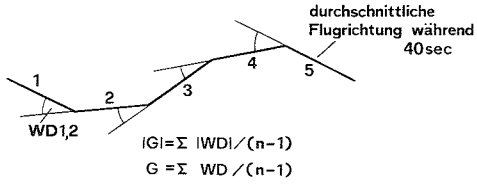


Abb.5. Schema der Methode zur Ermittlung der Geradlinigkeit von Flugwegen in Blumenstein. In diesem Beispiel sind fünf Flugwegabschnitte (n) à 40 sec dargestellt. Für je zwei dieser Abschnitte wird die Winkeldifferenz (WD) berechnet. Die Geradlinigkeit G (Mittelwert aller Winkeldifferenzen) entspricht der resultierenden durchschnittlichen Richtungsänderung des ganzen Flugweges. Die Geradlinigkeit absolut G (Mittelwert der absoluten Winkeldifferenzen) ist ein Mass für die tatsächliche durchschnittliche Geradlinigkeit des Flugweges ohne Hinweis auf die resultierende Richtungsabweichung. – *Schematical sketch showing the method for calculating the straightness of the flight paths at Blumenstein. In the present example five track sections (= n) of 40 seconds each are given. The angles (WD) between adjacent pairs of track sections are calculated. The straightness G (mean of all angles) corresponds to the resulting mean deviation of the whole flight path. The absolute straightness G (mean of the absolute values of the angles) is a measure for the mean variation in the tracks direction.*

zu Etzel und Lauerz erfolgten diese Einteilungen topographieunabhängig.

Für die Auswertung nach Windrichtung und Windstärke wurde jedem Flugwegabschnitt eines Vogels der sowohl zeitlich als auch räumlich nächstgelegene Flugwegabschnitt eines Windmessballons zugeordnet. Flugwege, die mehr als 4 Stunden vor oder nach einer Windmessung aufgezeichnet wurden, eliminierten wir für diese Auswertung.

Für Vergleiche im Flugverhalten (Richtungsänderung, Steigung) zwischen zwei Höhenklassen oder zwei Teilgebieten verwendeten wir den Chi^2-Test für eine Vierfeldertafel. Um Unterschiede in den Richtungsverteilungen zu belegen, wurde der Watson-U^2-Test (Batschelet 1980) benutzt. Für die paarweisen Tests in Abschnitt 2.2.2. ist die von der Theorie geforderte Unabhängigkeit nicht vollständig erfüllt. Wir berücksichtigten diesen Umstand bei der Interpretation der Testergebnisse.

1.2. Etzel

Der Radarstandort lag zwischen Etzel und Höhronen auf 833 m ü.M. (Abb.2b und 3c). Die Höhendifferenz zwischen dem Radar und dem höchsten (bzw. dem tiefsten) Punkt des Reliefs betrug innerhalb des Beobachtungsraumes weniger als 500 m. Der Elevationswinkel des Radarstrahles zur Horizontlinie im SW-Sektor betrug 0,5–5°. Die Beobachtungsperiode dauerte vom 17.Aug.–12.Okt.1980. Für alle Flugwege von mindestens 80 sec Dauer oder 2 km Länge wurde der Richtungsunterschied zwischen den ersten 40 sec (resp. dem ersten Kilometer) und den letzten 40 sec (resp. dem letzten Kilometer) bestimmt. Differenzen von mehr als 5° klassierten wir als Richtungsänderungen. Innerhalb des Beobachtungsfeldes wurden fünf Felder abgegrenzt. Diese dienten als Grundlage zur Prüfung der Hypothese, ob die durch die topographischen Strukturen vorgegebenen Geländelinien (Pfeile in Abb.3c) eine tendenzielle Angleichung der Flugrichtungen bewirken.

1.3. Lauerz

20 km südwestlich des Standortes Etzel lag der Standort Lauerz, 456 m ü.M., am Rande des Lauerzersees (Abb.2b und 3b). Rigi, Hochflue und Rossberg erhoben sich 900 bis 1300 m über den Radarstandort. Der Elevationswinkel des Radarstrahles zur Horizontlinie im SW-Sektor betrug 7–19°. Aufgezeichnet wurde während 58 Nächten in der Zeit vom 9.Aug.–15.Okt. 1980, also in derselben Zugperiode wie am Etzel. Um klare Erwartungen formulieren zu können, berücksichtigten wir für die Auswertung nur Flugwege, die südwestlich der Talachse lagen. Dieses Bearbeitungsgebiet unterteilten wir in zwei Felder (Abb.3b), um den Einfluss des Passeinschnittes zwischen Hochflue und Rigi-Scheidegg auf talparallel ziehende Vögel zu prüfen. Für die Bestimmung der Richtungsänderungen galten die gleichen Kriterien wie am Standort Etzel. Zusätzlich berechneten wir für jeden Flugweg die prozentuale Steigung.

2. Resultate

Zur Beantwortung der einleitend gestellten Fragen anhand unseres Datenmaterials gliederten wir die Auswertung in folgende Hauptabschnitte: (1) Überblick über das Gesamtmaterial und generelle Tendenzen im Richtungsverhalten der Zugvögel, (2) Vergleich von Flugrichtungen in eng benachbarten Gebieten, (3) Geradlinigkeit bzw. Richtungsänderungen von Flugwegen im Bereich auffallender topographischer Strukturen, (4) Verhältnis zwischen den Alternativen «Umfliegen eines Hindernisses durch Richtungsänderung» bzw. «Überfliegen eines Hindernisses durch Aufsteigen». (5) Kompensation von Winddrift in verschiedenen Höhen.

2.1. Generelle Richtungstendenzen

2.1.1. Blumenstein

Die südlich des Radarstandortes gelegene Stockhornkette erreicht mit 2000 m ü.M. und 1300 m ü.R.(= über Radarstandort) grössere Höhen als die Rigi am Standort Lauerz, ist aber mit 5–6 km etwas weiter entfernt.

Abb.6a zeigt die Gesamtverteilung aller am Standort Blumenstein ausgemessenen Flugrichtungen in vier Höhenbereichen: (1) unterhalb der Wasserscheide (bis 800 m ü.R.), (2) zwischen Wasserscheide und der Stockhornkette (800–1300 m ü.R.), (3) bis 500 m über der Stockhornkette (1300–1800 m ü.R.) und (4) mehr als 500 m über der Stockhornkette (>1800 m ü.R.). Während im untersten Höhenbereich eine breite Richtungsstreuung im Sektor West und eine gewisse Häufung von Richtungen um SE vorliegt, treten mit zunehmender Höhe die Richtungen um WSW in den Vordergrund. Allerdings ziehen auch zahlreiche höher fliegende Vögel breit gestreut in Richtungen von Ost über Süd bis West. Die Verteilung der Windrichtungen (Abb.6b) und ihre durchschnittliche Stärke zeigt, dass auch in den Windverhältnissen erhebliche Unterschiede zwischen den vier Höhenbereichen bestehen. Um den Einfluss des Windes auf die Richtungswahl der Vögel zu beurteilen, setzten wir die Windrichtung in Beziehung zur Hauptzugrichtung der Vögel. Als Hauptzugrichtung definierten wir den Median der Gesamtheit aller Flugrichtungen (248°), der gut mit dem von Bruderer (1975a und 1981) für den östlichen Teil des Schweizerischen Mittellandes gegebenen Wert von 240–250° übereinstimmt. Als Rückenwind (ENE) bezeichneten wir Winde zwischen 23 und 112°, als Gegenwind solche zwischen 203 und 292°. Windgeschwindigkeiten von weniger als 1 m/s definierten wir als Windstille. Um ein differenzierteres Bild über die Flugrichtungen zu erhalten, bestimmten wir für alle Höhenbereiche die Verteilung bei Windstille ohne Bewölkung (Abb.7a), bei Rückenwind ohne Bewölkung (7b), bei Gegenwind ohne Bewölkung (7c) und bei Gegenwind mit starker Bewölkung (7d).

Aus den Richtungsverteilungen in den Abb.7a–d lassen sich folgende Grundtendenzen ableiten:

(a) Bei *Windstille und klarem Himmel* entsprechen die Richtungen in den beiden oberen Niveaus weitgehend den Mittellandrichtungen, mit einem etwas stärkeren Anteil an Westziehern. In den beiden unteren Niveaus sind die Anteile der W- und WNW-Zieher verstärkt. Im untersten Niveau liegt erhöhte Streuung vor. Ein Teil dieser Streuung geht auf Vögel zurück, die in der Richtung der Talachse (NW–SE) fliegen.

(b) *Klar und Rückenwind*: Die Verteilungen entsprechen weitgehend der Situation bei Windstille. Dank grösserer Echozahlen treten die dominierenden Richtungen der einzelnen Höhenbereiche etwas deutlicher hervor und zeigen eine typische Drehung von unten nach oben: Im Höhenbereich HB 1 270°, im HB 2 260°, im HB 3 250° und im HB 4 240–250°.

(c) *Klar und Gegenwind*: Während das Richtungsspektrum im untersten Niveau gegenüber den Situationen a und b kaum verändert ist, zeigen die drei oberen Niveaus nur noch schwache Anklänge an die

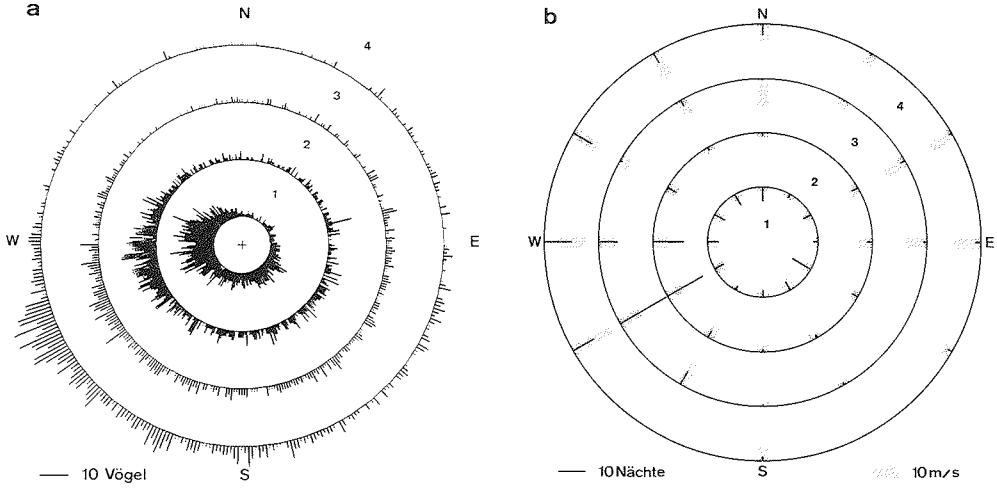


Abb. 6. (a) Verteilung der Flugrichtungen aller in Blumenstein verfolgten Vögel in vier Höhenklassen (1 = <800 m, n = 1253; 2 = 800–1300 m, n = 890; 3 = 1300–1800 m, n = 528 und 4 = >1800 m ü.R., n = 653). **(b)** Verteilung der Windrichtung und Windstärken in den entsprechenden Höhenklassen. Die Länge der Linien pro Richtungsklasse entspricht der Anzahl Nächte mit dieser Windrichtung. Die gerasterte Säule gibt die durchschnittliche Windgeschwindigkeit. – **(a)** *directional distribution of all birds tracked at Blumenstein in four height bands (1 = <800 m AGL, n = 1253; 2 = 800–1300 m AGL, n = 890; 3 = 1300–1800 m AGL, n = 528; 4 = >1800 m AGL, n = 653).* **(b)** *Distribution of wind directions and wind speed in the corresponding height bands in a twelve-direction rhumb-card. The length of the lines per direction corresponds to the number of nights. The shaded column gives the mean wind speed during these nights.*

vorwiegend WSW-lich ausgerichteten «ungestörten» Richtungsspektren. Im HB 2 liegt beinahe eine Rundumstreuung vor. Mit zunehmender Höhe treten neben dem «ungestörten» Richtungsspektrum vor allem südliche und südöstliche Richtungen stärker hervor.

(d) *Bewölkt und Gegenwind*: Richtungen direkt gegen den Wind sind in allen Höhenbereichen, insbesondere aber in HB 3 und 4 drastisch reduziert, zugunsten von WNW-lichen Richtungen in den unteren Niveaus, SE–E in allen HB sowie zunehmendem Anteil an S-Zug über den Kammlinien.

Aus früheren Zielfolgeradar-Studien (s. Abb.1) geht hervor, dass die Hauptzugrichtungen in verschiedenen Höhenbereichen über dem Schweizerischen Mittelland nur wenig variieren. Am Alpenrand verändern sie sich jedoch mit der Höhe gesetzmässig. Da die Änderungen mit der Höhe vor allem bei westlichen Winden auftreten, ist unklar, ob die Änderungen auf die über den Bergkämmen stärker wehenden (und oft etwas im Uhrzeigersinn abgedrehten Winde) zurückzuführen sind, oder aber auf abweichendes Verhalten von Vögeln in grosser Höhe. Deshalb prüften wir, ob sich die Flugrichtungsverteilungen in verschiedenen Höhen auch bei ähnlichen Windgeschwindigkeiten unterscheiden.

Im Hinblick auf eine genügende Datenmenge wurden nur je zwei Höhenbereiche (unter und über der Kammlinie) pro Windsituation unterschieden. Wie die Abb.8a–c zeigen, variieren die Verteilungen zum Teil stark in Abhängigkeit von der Windstärke. Für die drei untersuchten Wettersituationen ergab eine statistische Prüfung folgende Resultate:

(a) *Klar und Rückenwind*: Die Richtungsverteilung der tief fliegenden Vögel (<1300 m ü.R.) bei schwachem Rückenwind unterscheidet sich durch stärkere Streuung signifikant von denjenigen bei stärkerem Rückenwind ($p < 0{,}002$) und zu-

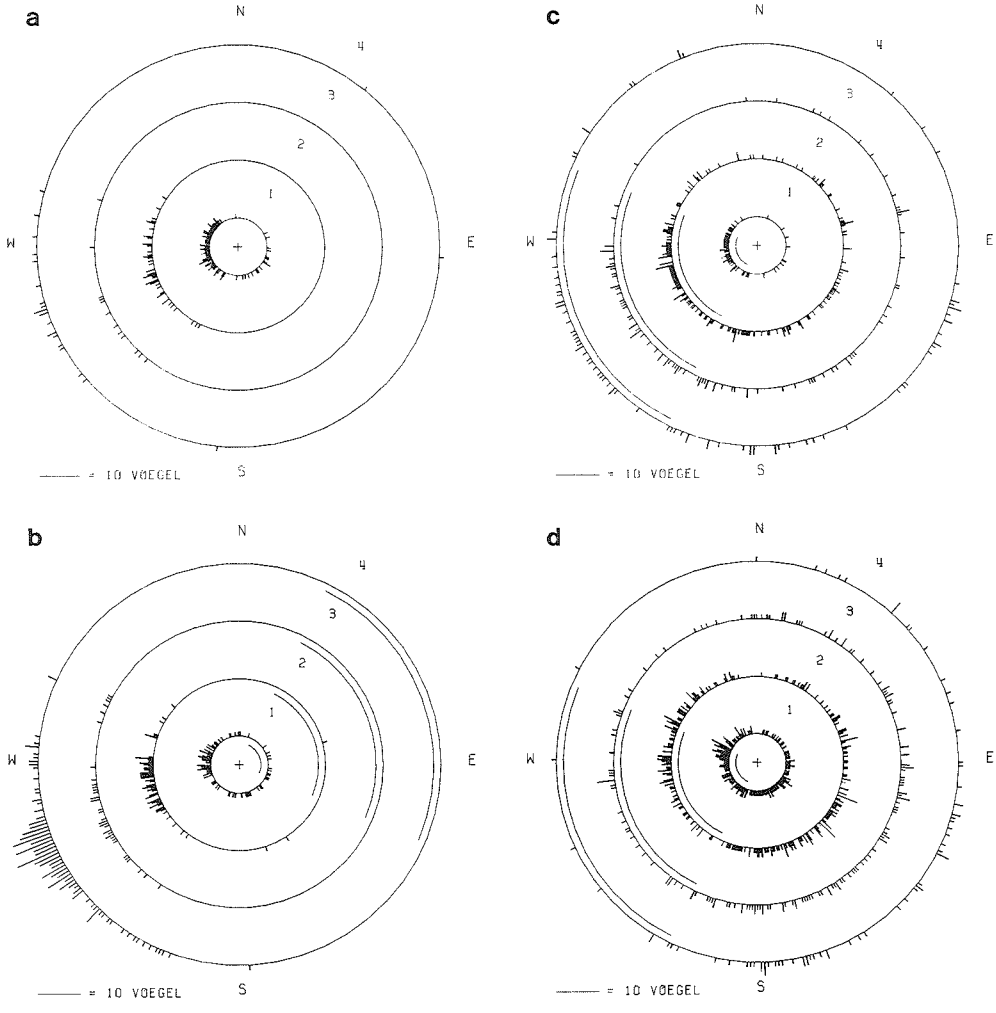


Abb.7. Verteilung der Flugrichtungen in vier Höhenklassen analog Abb.6. **(a)** Nächte mit klarem Himmel und Windstärken von weniger als 1m/s, n = 198. **(b)** klarer Himmel, Windrichtungen 23–113°, n = 483. **(c)** klarer Himmel, Windrichtungen 203–293°, n = 764. **(d)** bewölkter Himmel (>4/8), Windrichtungen 203–293°, n = 1510. Die berücksichtigten Windsektoren sind in jedem Höhenbereich als Viertelskreise eingetragen. – *Directional distribution of the bird tracks in four height bands as in Fig.6, but separated according to weather:* **(a)** *nights with clear sky and wind speeds of less than 1m/s;* **(b)** *clear sky, wind directions 23–113°;* **(c)** *clear sky, wind directions 203–293°;* **(d)** *cloudy sky (>4/8), wind directions 203–293°. The relevant wind sectors are indicated by lines parallel to the altitude circles.*

dem durch stärkere Ausrichtung auf W von den hoch fliegenden Vögeln ($p < 0{,}001$). Auch bei mässigem Rückenwind (5–10 m/s) fliegen die tiefen Vögel signifikant westlicher ($p < 0{,}001$) als die hohen. Die Flugrichtungen der hohen Vögel werden durch die zunehmende Windstärke nicht verändert.

(b) *Klar und Gegenwind*: Starke Westwinde bei schönem Wetter sind relativ selten und dringen kaum in die Talbereiche vor. Immerhin lässt sich bei schwachem

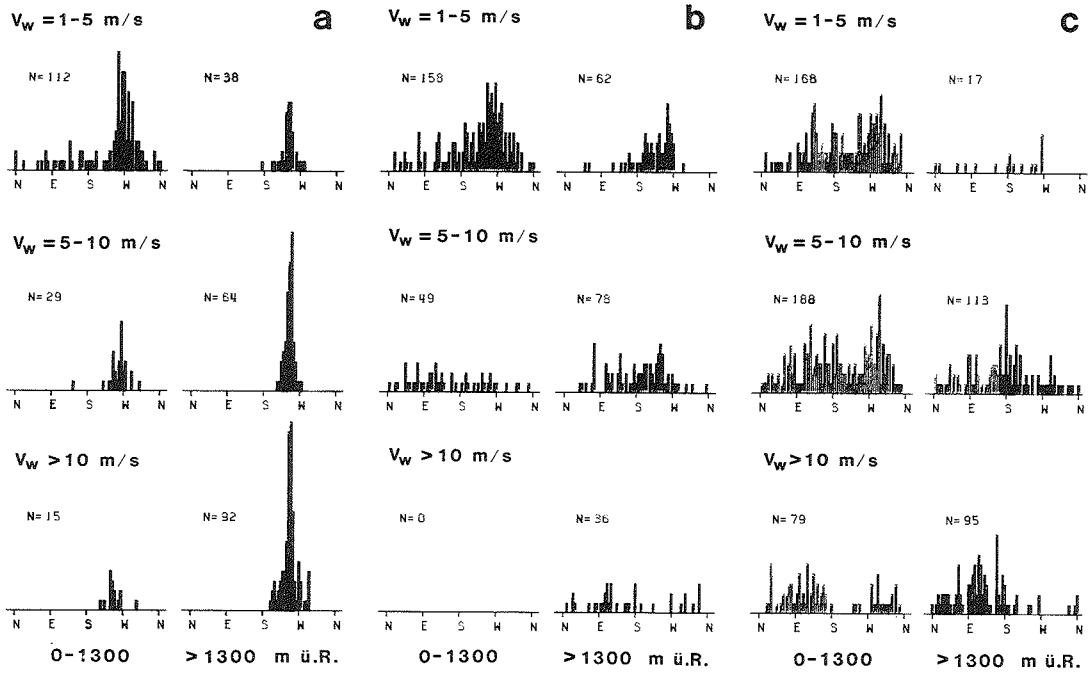


Abb. 8. Häufigkeitsverteilung der Flugrichtungen in zwei Höhenbereichen (oberhalb und unterhalb der Kammlinie) unter den gleichen Wetterbedingungen wie in Abb. 7b–c, aufgetrennt nach drei Windgeschwindigkeiten Vw. **(a)** Klar und Rückenwind, **(b)** Klar und Gegenwind, **(c)** Bewölkt und Gegenwind. – *Distribution of flight directions in two height bands (above and below the hight of the main ridges) under the same weather conditions as in Fig. 7b–c, but separated according to three wind speeds Vw.* **(a)** *clear and following winds,* **(b)** *clear and opposed winds,* **(c)** *cloudy and opposed winds.*

Gegenwind der aus der Situation (a) bekannte Unterschied zwischen dem stärker auf W ausgerichteten tiefen und dem eher auf WSW tendierenden hohen Zug noch erkennen. Mit stärker werdendem Gegenwind nimmt der Anteil an westwärts ziehenden Vögeln in beiden Höhenbereichen ab. Sowohl zwischen den tiefen und den hohen Vögeln bei entsprechenden Windstärken, als auch zwischen den Verteilungen bei schwachem, mässigem und starkem Wind bei gleicher Flughöhe, ergaben alle Tests signifikante Unterschiede ($p < 0{,}005$).

(c) *Bewölkt und Gegenwind*: Während über den Kämmen westliche Richtungen stark zurücktreten und mit zunehmenden Windstärken zuerst Richtungen um S und schliesslich vermehrt um SE dominieren, versuchen tief fliegende Vögel sogar bei Windgeschwindigkeiten von über 10 m/s noch westliche Richtungen einzuschlagen; sie werden dabei aber offenbar etwas nach WNW verdriftet. Zwischen den tiefen und den hohen Vögeln ergeben sich bei starkem Wind (>10 m/s) allerdings keine statistisch gesicherten Unterschiede. Aber in beiden Höhenbereichen unterscheiden sich die Flugrichtungen der unter starkem Wind fliegenden Vögel signifikant von den übrigen ($p < 0{,}001$). Bei mässigem Wind (5–10 m/s) ist der Unterschied zwischen den tiefen und hohen Vögeln nicht sehr deutlich ($p < 0{,}05$). Kein Unterschied liess sich für die tiefen Vögel zwischen schwachem und mässigem Wind nachweisen.

Da die Resultate der drei Alpenrandstationen in engem Zusammenhang betrachtet

werden müssen, seien die bereits publizierten Fakten von Etzel und Lauerz im Folgenden nochmals kurz erwähnt.

2.1.2. Etzel

Aus den Arbeiten von Bruderer (1981, 1982) lässt sich zusammenfassend folgendes entnehmen: Obwohl sich der E–W verlaufende Höhenzug des Höhronen nur 370 m über den Radarstandort erhebt und deshalb für die Mehrheit der unterhalb von 1000 m ü.R. fliegenden und für alle über 1000 m fliegenden Vögel kein Hindernis, sondern lediglich eine Leitlinie darstellt, sind im Gesamtmaterial westwärts (und ostwärts) fliegende Vögel in den Höhenbereichen 0–1000 m und 1000–2000 m ü.R. gegenüber den Verhältnissen im Mittelland überproportional vertreten. Über 2000 m ü.R. gewinnen im Gegensatz zum Mittelland südliche Richtungen an Bedeutung.

Rüsch & Bruderer (1981) sowie Bruderer (1982) zeigten bezüglich Einfluss von Wind und Bewölkung, dass die Hauptzugrichtungen am Etzel bei klarem Himmel und Rükkenwind in allen Höhenbereichen mit denjenigen über dem Mittelland identisch sind. Seitenwinde aus SE begünstigen westliche Richtungen in allen Höhenbereichen bis über 1500 m ü.R. und stützen die Hypothese, dass der niedrige Rücken des Höhronen als Leitlinie benutzt wird. Winde entgegen der Hauptzugrichtung (SW-Winde) erhöhen die Streuung der Richtungen und begünstigen bei klarem Himmel, mit der Höhe zunehmend, südöstliche Richtungen; bei bedecktem Himmel ist die Streuung extrem und die E–W-Achse tritt am stärksten hervor.

2.1.3. Lauerz

Am Standort Lauerz steigt die quer zur Hauptzugrichtung stehende Bergkette der Rigi innerhalb von 2–3 km 800–1000 m über den Radarstandort auf. Nach Bruderer (1981) fliegen Vögel unterhalb 1000 m ü.R. mehrheitlich hangparallel, wobei im Vergleich zum Etzel ESE-Richtungen überproportional vertreten sind. Mit der Höhe nehmen kammtraversierende WSW-Richtungen zu, über 2000 m ü.R. werden analog zum Etzel südliche Richtungen häufiger.

Die Überprüfung der Verhältnisse unter verschiedenen Wetterbedingungen durch Rüsch & Bruderer (1981) sowie Bruderer (1982) ergab bei klarem Himmel und Rükkenwind einen reduzierten, aber immer noch deutlich erkennbaren Anteil an hangparallel fliegenden Vögeln unter 1000 m ü.R. Ein grosser Teil der Vögel in dieser untersten Höhenstufe zielte auf einen im SW gelegenen Passübergang. Über 1000 m ü.R. waren die Richtungen nahezu identisch mit den Richtungen über dem Mittelland. Bei Seitenwind aus SE war unterhalb 1000 m ü.R. vor allem der Anteil der hangparallel nach NW fliegenden Vögel erhöht. Auch über der Kammhöhe waren hangparallele Flüge häufig; daneben dominierte der nach WSW gerichtete Schönwetterzug. Winde aus Sektor SW reduzierten den WSW-Anteil und begünstigten bei klarem Himmel hangparallele Flüge gegen WNW und ESE; bei zusätzlicher Bewölkung überwog der Zug im SE-Sektor in allen Höhenbereichen.

2.1.4. Diskussion

Die Ergebnisse der drei Standorte decken sich in ihren Haupttendenzen sehr gut: Bei klarem Himmel und östlichen Winden halten die Vögel über den Kammlinien mit hoher Genauigkeit dieselben Richtungen ein wie über dem östlichen Mittelland. Die Richtungen in den unteren Niveaus streuen etwas mehr und sind, entsprechend den topographischen Strukturen, leicht westwärts abgedreht. Westliche Winde erhöhen die Streuung und den Anteil an SE-Ziehern, Bewölkung verstärkt diesen Effekt.

Diese Feststellung lässt darauf schliessen, dass die Zugvögel bei guter Sicht und günstigen Windverhältnissen über dem Mittelland und am Alpenrand die gleichen grossräumigen Richtungsgeber verwenden. Die grossräumigen Vergleiche von Baumgartner & Bruderer (1985) stützen die Ver-

mutung, dass der Verlauf der das Schweizerische Mittelland begrenzenden Gebirgszüge ein wesentlicher Richtungsgeber ist. Der Einfluss der lokalen Topographie äussert sich in der unter allen Wetterbedingungen deutlich erhöhten Streuung der Flugrichtungen für Vögel, die unterhalb der Kammlinie fliegen.

Die Ergebnisse von Blumenstein zeigen (in Übereinstimmung mit der topographisch ähnlichen Situation in Lauerz), dass bei Rückenwinden und/oder schwachen Winden (die in der Regel mit geringer Bewölkung verbunden sind) unterhalb der Kammlinie Richtungen parallel zu den lokalen Kämmen und Passzubringern bevorzugt werden, während über der Kammlinie Richtungen entsprechend der grossräumigen Mittellandrichtung vorherrschen. Das Anfliegen der Passübergänge lässt vermuten, dass die tief fliegenden Vögel darauf tendieren, stärkeres Aufsteigen zu vermeiden und trotzdem möglichst wenig von ihrer Vorzugsrichtung abzuweichen. Jedenfalls sind die Richtungen unter und über der Kammlinie bei schwachem und mässigem Rückenwind signifikant voneinander verschieden. Bei westlichen Winden richtet sich der Zug unter der Kammlinie mehr und mehr auf den Verlauf des Haupttales aus, die direkt gegen den Wind anzufliegenden in die Kämme eingeschnittenen Übergänge (Wasserscheide zwischen Stockhornkette und Gurnigel sowie Gätterli zwischen Rigi-Scheidegg und Hochflue) verlieren ihre Bedeutung. Entlang dem Haupttal fliegen aber auch bei starken Winden noch nennenswerte Anteile von Vögeln entgegen der Hauptwindkomponente.

Zwei Einschränkungen müssen in bezug auf die Beurteilung von Wind und Bewölkung gemacht werden. (1) Die Höhe der Bewölkung wurde für diese Auswertung nicht berücksichtigt. (2) Horizontale Unterschiede in der Windrichtung und der Windstärke konnten nicht erfasst werden. Es ist zu erwarten, dass gerade in Bodennähe die Winde sich über stark strukturiertem Gelände erheblich unterscheiden können. Da aber diese Unterschiede durch die Topographie bewirkt werden, können wir auch in Unkenntnis der exakten Windverhältnisse von Topographieeinfluss sprechen. Trotzdem wäre es interessant, das Ausmass eines direkten (visuellen) und eines indirekten (durch Windablenkung induzierten) Topographieeinflusses bestimmen zu können.

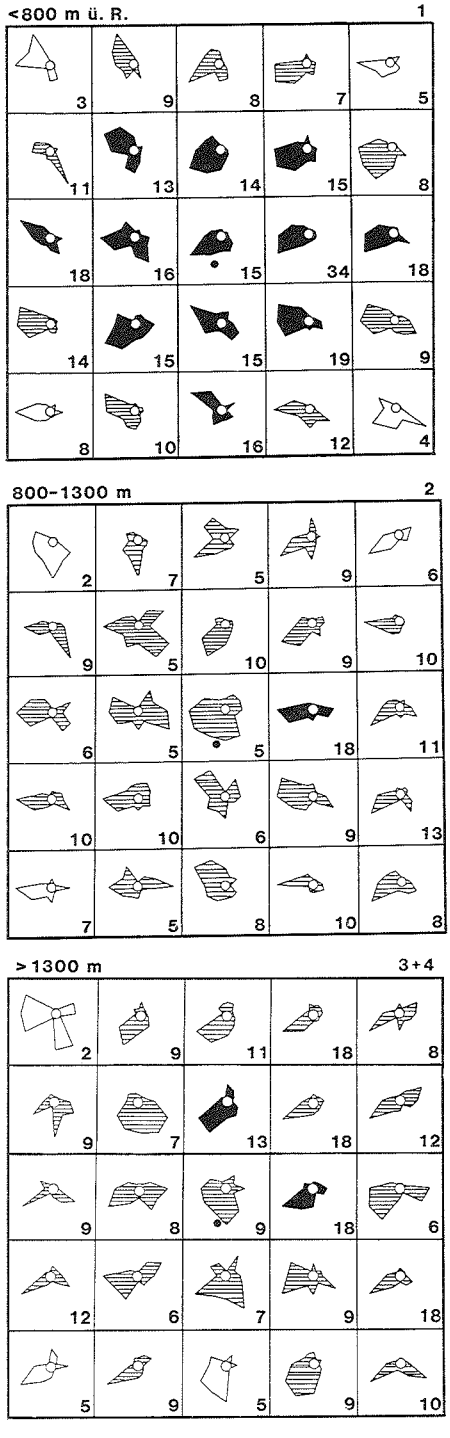
2.2. Blumenstein: Flugrichtungen in benachbarten Gebieten

Praktizieren die Nachtzieher, wie von manchen Autoren angenommen, einen von der Topographie unbeeinflussten Breitfrontzug, so ist zu erwarten, dass sich die Flugrichtungen innerhalb weniger Kilometer nicht unterscheiden. Finden wir jedoch Unterschiede in eng benachbarten Gebieten, drängen sich Vergleiche zwischen Flugrichtungen und Topographie auf.

2.2.1. Richtungen in 25 Feldern von 1 km²

Die 25 Felder erlauben einen ersten Überblick, enthalten aber besonders in den Höhenbereichen über 800 m ü.R. für eine detaillierte Aussage zu wenig Daten pro Feld (Abb.9). Da sie alle Wetterlagen einschliessen, sind die Streuungen relativ gross und geprägt durch die überwiegenden Westwindlagen. Die Vielfalt der Richtungen in den 25 Feldern erklärt anschaulich die grosse Streuung in den Gesamtverteilungen (Abb.6).

Abb.9c (Richtungsverteilungen über 1300 m ü.R.) zeigt praktisch für alle Felder eine starke SW-Komponente, die in den südöstlich vom Radar über dem Tal liegenden Feldern durch einen talparallelen Anteil an SE-Zug und in den nordwestlich über dem Tal liegenden Feldern durch talparallelen S- bis SSE-Zug ergänzt wird. In beiden Fällen von talparallelem Zug ist hervorzuheben, dass die Vögel nicht nur in der Vertikalen oberhalb des höchsten benachbarten Kammes fliegen, sondern dass sie auch horizontal 5–6 km vom Kamm entfernt und deshalb nicht zu diesen Richtungen gezwungen sind.



Im Höhenbereich zwischen 800 und 1300 m ü.R. (Abb.9b) verstärkt sich in der NW–SE-Diagonalen die Tendenz zu talparallelen Flugrichtungen. In den näher am Bergkamm liegenden südlichen Feldern treten in zunehmendem Masse kammparallele E–W-Flugrichtungen auf.

Im Höhenbereich unter 800 m (Abb. 9a) zeichnet sich in den nordwestlich und südöstlich des Radars gelegenen Feldern eine Aufsplitterung der Richtungen in talabwärts führende NW-Richtungen und talaufwärts führende S- und SSE-Richtungen ab, die in den südöstlichen Feldern auf SE schwenken. Entsprechend den geringen Flughöhen verlaufen auch die Richtungen in den südwestlich gelegenen Feldern parallel zum Verlauf der Talflanke, in der äussersten SW-Ecke entsprechend dem dort E–W verlaufenden Langenegggrat (Abb.2a).

Für eingehendere Vergleiche auf statistischer Basis ist die Verwendung von weniger, aber grösseren Feldern notwendig.

2.2.2. Richtungen in vier benachbarten Feldern von je 9 km²

Die vier in den Abb.3a und 4 gerasterten Quadrate von 3 km Seitenlänge wurden als Testflächen benutzt. Alle vier Testflächen innerhalb einer Höhenstufe wurden paarweise darauf getestet, ob sie sich statistisch voneinander unterscheiden. Dies ergibt sechs Paarvergleiche pro Höhenstufe (Richtungsverteilungen s. Abb.10).

Im untersten Höhenbereich ergeben 5 von 6 Tests einen signifikanten Unterschied

Abb.9. Prozentuale Richtungsverteilungen in 25 Feldern à 1 km² in drei Höhenklassen (über Blumenstein). Die in jedem Feld enthaltene Zahl bezeichnet die in der längsten Richtungskomponente des betreffenden Polygons enthaltenen Anzahl Flugwege. Schwarze Polygone enthalten insgesamt mehr als 50 Flugwege, schraffierte 20–50, weisse weniger als 20. Der Radarstandort liegt etwas exzentrisch im zentralen Feld. – *Directional spectra in 25 fields of 1 km² at Blumenstein in three height bands. The number in each field indicates the number of birds included in the longest polygone vector. Black polygones include more than 50 tracks, hatched polygones 20–50, and white polygones less than 20 tracks. The radar site is in the central square.*

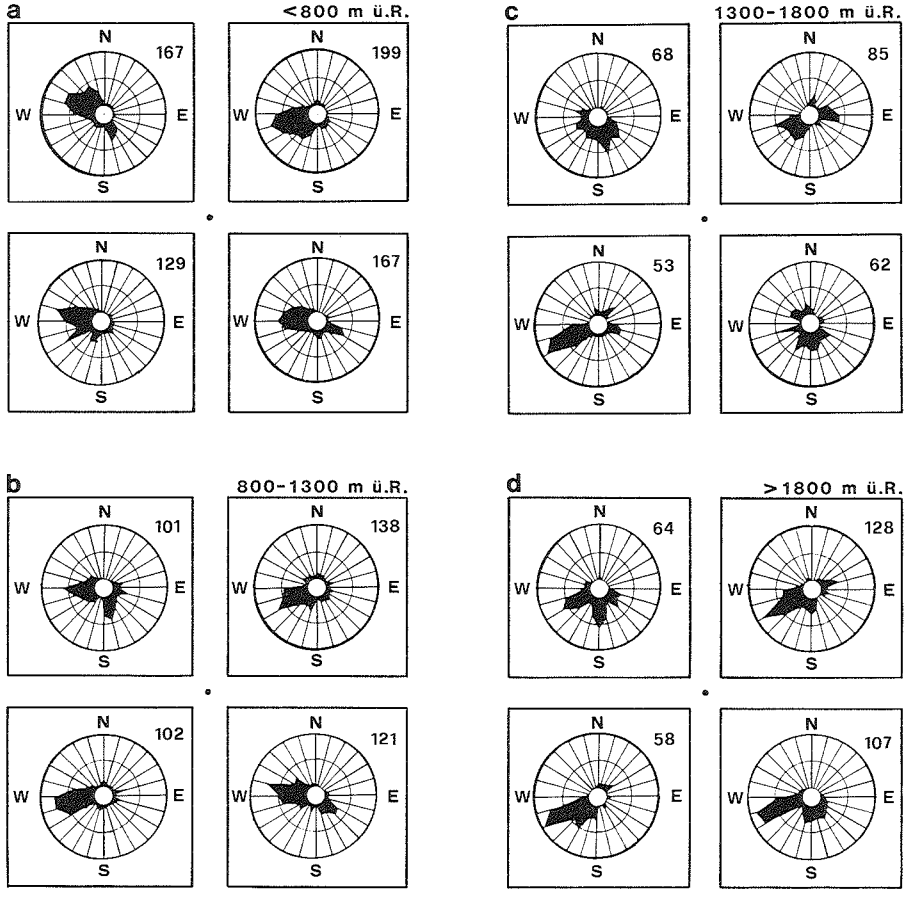


Abb.10. Prozentuale Richtungsverteilungen in je vier Feldern gemäss Abb.3a für vier Höhenbereiche analog Abb.6. **(a)** <800 m, **(b)** 800–1300 m, **(c)** 1300–1800 m, **(d)** >1800 m ü.R. Die Zahl in jedem Feld entspricht der Anzahl der einbezogenen Flugwege. – *Blumenstein: distribution of the flight direction in 4 neighbouring fields according to Fig.3a. for height bands corresponding to Fig.6. The number in the square is the absolute number of tracks included.*

($p < 0{,}002$). Im zweiten Höhenbereich liegen ebenfalls 5 signifikante Unterschiede vor ($p < 0{,}05$). In den beiden obersten Bereichen sind es noch deren 4 bzw. 2 ($p < 0{,}05$). Dies bedeutet, dass die Unterschiede in den Flugrichtungen zwischen den vier Feldern mit zunehmender Höhe abnehmen. Es zeigt sich aber, dass auch über der Kammlinie (>1300 m ü.R.) zwischen den vier Feldern noch Unterschiede in den Flugrichtungen vorkommen (auch wenn man berücksichtigt, dass infolge mehrfacher Paarvergleiche einzelne Unterschiede trotz Signifikanz auf Zufall beruhen könnten).

Die festgestellten Unterschiede lassen sich plausibel durch Einfluss der lokalen Topographie erklären. Wenn wir die Höhenbereiche von unten nach oben mit 1–4 numerieren und die Felder mit SW, SE, NE und NW bezeichnen, sind zuerst für die vier Felder, anschliessend für die vier Höhenbereiche in Abb.12 folgende Merkmale hervorzuheben.

Felder
NW- und SE-Feld zeichnen sich bis auf Kammhöhe durch Richtungen parallel zum Haupttal aus. Im NW-Feld sind südliche Richtungen – gemäss dem Verlauf des Haupttales – stärker vertreten als im SE-Feld. Oberhalb des Kammes drehen die SE-Richtungen auf S, die NW- und W-Richtungen verschwinden zu Gunsten von WSW-Zug.

Das NE- und das SW-Feld unterscheiden sich deutlich von den beiden andern Feldern. Sie sind im untersten Niveau charakterisiert durch W-Zug, in allen übrigen Niveaus durch WSW-Zug.

Höhenbereiche (HB)
HB (1): Im SW-Feld führen Richtungen um 210° zum unmittelbar benachbarten Rufigraben, Richtungen um 240° zum markanten Einschnitt des Fallbachs, Richtungen um 270° zur Wasserscheide und Richtungen um 285° der Hangflanke des Haupttales entlang (vgl. Abb.2a und 3a für die Ortsangaben). Im SE- und NW-Feld dominieren die dem Haupttal folgenden Richtungen. Im NE-Feld deutet sich in einer breiten Streuung zwischen W und SE die Aufsplitterung des ursprünglichen SW-Zuges in eine NW-wärts bzw. SE-wärts dem Haupttal folgende Komponente an.

HB (2): Im SW-Feld dominieren nun die Richtungen gegen die Wasserscheide und den ebenfalls zur Wasserscheide führenden Fallbacheinschnitt. Im NW-Feld führen die meisten Flugwege über den nur etwa 400 m über dem Radar liegenden Gurnigelwald hinweg; Anteile gegen die Wasserscheide hin nehmen zu, der SE-Zug ist aufgesplittert in eine starke S-bis SSE-Komponente und einen E- bis ESE-Anteil. Im SE-Feld ist der SE-Zug im Vergleich zum unteren Niveau leicht gegen S abgedreht. Im NE-Feld konzentriert sich der Zug in Richtung auf die Wasserscheide zu.

HB (3): In diesem Höhenbereich sind die Unterschiede zwischen dem SW und dem NE-Feld einerseits und dem NW- und dem SE-Feld andererseits am deutlichsten. Während in den erstgenannten Feldern

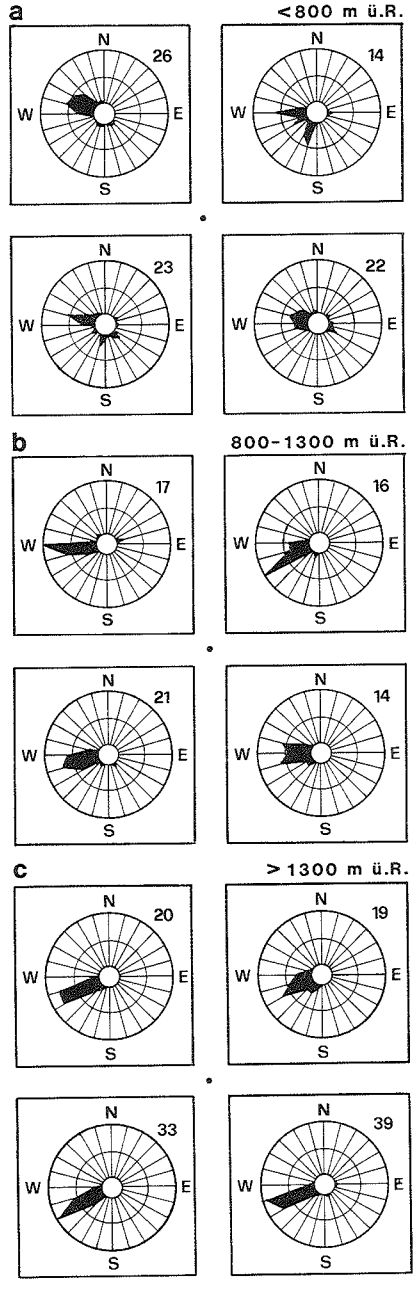


Abb. 11. Entsprechend Abb.10. für Nächte mit östlichen Winden und klarem Himmel. Höhen 1300 bis >1800 in **(c)** zusammengefasst. – *As Fig.10 for nights with easterly winds and clear sky. The two height bands above 1300 m AGL are combined in* **(c)**.

Richtungen um WSW vorherrschen, dominieren in den beiden andern Feldern Richtungen um SSE. Im SE-Feld nehmen südliche Tendenzen und damit allenfalls kammtraversierende Flugwege zu. Im übrigen bleiben die Unterschiede zwischen den vier Feldern ähnlich wie in den unteren Niveaus.

HB (4): Die Hauptzugrichtungen entsprechen den über dem Mittelland üblichen Richtungen um 240–250°. Daneben treten relativ grosse Anteile an südwärts fliegenden Vögeln auf, die direkt über die Hauptkämme hinweg ziehen dürften.

Wie die Gesamtverteilung sind auch diese Richtungsverteilungen pro Feld dominiert durch Westwindsituationen, mehrheitlich mit Bewölkung. Es drängt sich deshalb auf, auch diese Verteilungen unter Schönwetterbedingungen mit östlichen Winden zu betrachten (Abb.11). Trotz Berücksichtigung aller Ostwindsituationen (0–180°) sind die Aussagemöglichkeiten durch die geringe Zahl der Flugwege pro Feld unter diesen Wetterbedingungen stark eingeschränkt:

HB (1): Die Schönwetter-Verteilungen in den vier Feldern unterscheiden sich nicht grundsätzlich von den durch Westwindlagen dominierten Gesamtverteilungen.

HB (2): Die Schönwetter-Verteilungen stimmen bezüglich Hauptzugkomponenten in allen Feldern mit den Westwindlagen überein. S- und SE-Zuganteile fehlen jedoch weitgehend.

HB (3) und (4): Umkehrzug sowie SE- und S-Zug fehlen; der SW-Zug ist in allen Feldern extrem auf die Richtungen 240° und 250° konzentriert. Ein Einfluss der Topographie ist unter diesen Bedingungen nicht feststellbar.

Aus diesem Vergleich ergibt sich, dass bei östlichen Winden und klarem Himmel unter der Kammlinie analoge Richtungsverteilungen auftreten wie in Westwindlagen, abgesehen von einer gewissen Reduktion des SE-Zuges. Über der Kammlinie fehlen die bei Westwind üblichen starken S-und SE-Zuganteile; die bei Westwind erst 500 m über der Kammlinie dominanten Richtungen von 240–250° treten sogleich über dem Kammniveau auf. Die Zusammenhänge mit der Lokaltopographie sind nicht einfach durch Westwinde bedingt, sondern sind auch bei östlichen Winden erkennbar.

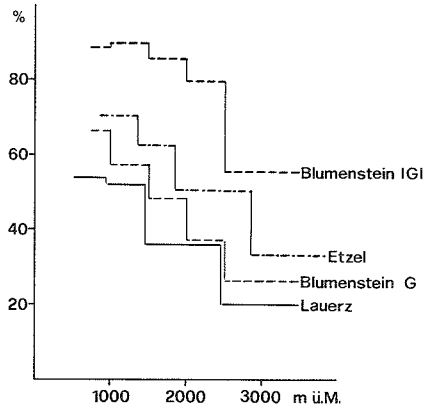


Abb. 12. Richtungsänderungen. Anteil der in verschiedenen Höhenstufen über den Stationen Blumenstein, Lauerz und Etzel ihre Flugrichtung um mehr als 5° ändernden Vögel. Für Blumenstein ist ausserdem mit G die absolute Geradlinigkeit (vgl. Abb.5.) dargestellt. – *Shift in direction. Percentage of birds shifting direction for more than 5° in different height bands above the stations Blumenstein, Lauerz, and Etzel. An additional indication of the absolute straightness of the flight paths G is given for Blumenstein.*

2.3. Richtungsänderungen

Klare Aussagen über das Flugverhalten gegenüber der Topographie sind möglich, wenn einzelne Individuen ihre Richtung ändern. In einem ersten Schritt prüften wir die Geradlinigkeit der Flugwege unter verschiedenen Bedingungen. Anschliessend wurden für besonders markante Topographieelemente Hypothesen über den Drehsinn von Richtungsänderungen aufgestellt und anhand des Materials getestet.

2.3.1. Geradlinigkeit

Gemäss den Ausführungen in Kap.1 sind die Angaben über die Geradlinigkeit der Flugwege an den drei Standorten nicht ex-

akt vergleichbar. Wir besprechen deshalb vorerst nur die relative Änderung der Anteile abbiegender Vögel in Abhängigkeit ihrer Flughöhe.

Abb.12 zeigt, dass unabhängig vom Beobachtungsort der Anteil an abbiegenden Vögeln mit zunehmender Höhe abnimmt. Bei einer Zunahme der Höhe um 1000 m nimmt der Anteil der Abbiegenden im Mittel um 17% ab. Die aufgrund der halbierten Bearbeitungsfläche am Standort Lauerz durchschnittlich kürzeren Flugwege könnten eine Erklärung für die im Vergleich zum Etzel deutlich tieferen Werte sein. Während der Anteil der auf eine bestimmte Seite Abbiegenden (Lauerz, Etzel und Blumenstein, G) mit der Höhe beinahe stetig abnimmt, nimmt die absolute Geradlinigkeit (Blumenstein G) erst im Bereich über 1800 m ü.R. (2500 m ü.M. und damit rund 500 m über den Kämmen) stark zu. Dies bedeutet, dass bis 500 m über den Kämmen gut 80% aller Flugwege von mindestens 80 sec Dauer Richtungsschwankungen von mehr als 5° aufweisen, während darüber die Flugwege deutlich geradliniger verlaufen.

Die Resultate der Richtungsverteilungen ergaben einen ersten Hinweis auf die Bedeutung der Bewölkung für den Einfluss der Topographie. Einen weiteren Hinweis erhofften wir uns von der Beziehung zwischen der Geradlinigkeit und dem Bewölkungsgrad. In Blumenstein berücksichtigten wir nur Vögel unterhalb 800 m ü.R., in Lauerz und am Etzel nur solche unterhalb 1000 m ü.R. Nächte mit Bewölkung unterhalb dieser Grenzen wurden von dieser Auswertung ausgeschlossen; damit sollte gewährleistet werden, dass wir keine Flugwege innerhalb von Wolken berücksichtigten. Für die Standorte Etzel und Blumenstein ist die Zunahme der abbiegenden Vögel mit steigendem Bewölkungsgrad gesichert, nicht jedoch für Lauerz (Abb.13). Absolute Unterschiede zwischen den Standorten wurden nicht untersucht, da aufgrund der Methodik (s. Kap.1) keine zwingenden Schlüsse gezogen werden können.

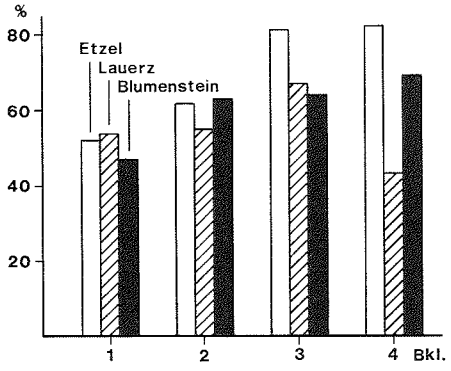


Abb.13. Richtungsänderung und Bewölkung. Anteil der abbiegenden Vögel (Richtungsänderung >5°) bei unterschiedlicher Bewölkung über den Stationen Blumenstein B (nur Höhen <800m ü.R.), Lauerz L und Etzel E (<1000m ü.R.). Bewölkungsklassen (Bkl.) 1 = 0–1/8 (n: B = 156, L = 85, E = 213); 2 = 2–4/8 Wolkenbasis über 3000 m ü.M. (n: B = 115, L = 33, E = 61); 3 = 5–8/8 Basis 2000–3000 m ü.M. (n: B = 70, L = 27, E = 83); 4 = 5–8/8 Basis 1500–2000 m ü.M. (n: B = 73, L = 35, E = 125). – *Changes in direction under different conditions of cloud cover. Percentage of birds changing direction for more than 5° up to a height of 800 m above the radar station of Blumenstein, and up to 1000 m above the stations Lauerz and Etzel. Classes of cloud cover (Bkl.): 1 = 0–1/8; 2 = 2–4/8 with base above 3000 m ASL; 3 = 5–8/8 with base between 2000 and 3000 m ASL; 4 = 5–8/8 with base between 1500 and 2000 m ASL. For the sample size n of each column see German text.*

2.3.2. Abbiegen und Geradlinigkeit in benachbarten Feldern

Blumenstein

Prüft man in den vier Feldern von 9 km² in Blumenstein (gemäss Abb.3a und 4) den Anteil der abbiegenden Vögel in verschiedenen Höhen, so ergeben sich aus Abb.14, abgesehen von der bereits beobachteten Abnahme mit der Höhe, zusätzlich interessante Unterschiede zwischen den Feldern. Das NW-Feld zeigt in allen Höhen praktisch denselben hohen Anteil an Abbiegern. Das SE- und NE-Feld zeigen die durchschnittliche Abnahme der Abbiegtendenz mit der Höhe. Das SW-Feld weist in den untersten beiden Höhenklassen (bis zur Kammhöhe) den grössten Anteil an Abbiegenden auf. Knapp über dem Stock-

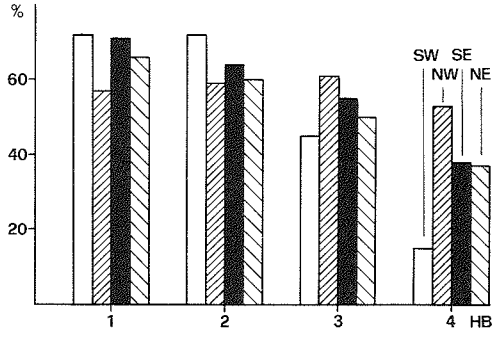


Abb.14. Richtungsänderungen in benachbarten Feldern. Anteil der abbiegenden Vögel in den vier Feldern gemäss Abb.3a in vier Höhenbereichen (HB analog Abb.6 und 10). Die minimale Anzahl der ausgewerteten Flugwege pro Feld und Höhenbereich beträgt 17 (4/NW), die maximale 83 (1/SE). – *Directional shifts in four neighbouring fields at Blumenstein. Percentage of birds changing direction in the four fields according to Fig.3a in four height bands (HB as in Fig.6 and 10). The minimum number of tracks included per field is 17 (in field 4/NW), the maximum number 83 (in field 1/SE).*

hornkamm wird bereits vermehrt geradlinig geflogen (55%), und Vögel, die sich der Bergkette in grosser Höhe (>500 m über der Kammlinie) bis auf wenige Kilometer genähert haben, weichen kaum mehr von der gewählten Richtung ab. Innerhalb der einzelnen Höhenklassen unterscheiden sich die Abbiegetendenzen in den verschiedenen Feldern nicht signifikant; nur zwischen dem SW und dem NW-Feld im obersten Höhenbereich besteht ein statistisch gesicherter Unterschied.

Etzel

Im vertikal weniger stark strukturierten Gelände des Etzels untersuchten wir den Drehsinn der Richtungsänderungen in Bezug auf Richtungen, die durch die Geländestruktur vorgegeben sind. Die Hypothese, dass Richtungsänderungen auch über relativ flachem Hügelland nicht zufällig erfolgen, sondern im Mittel zu einer Verminderung des Unterschiedes zwischen den in der Topographie der einzelnen Sektoren gegebenen Richtungen (s. Abb.3c) und der Flugrichtung führen, konnte in den zwei bearbeiteten Höhenbereichen für je zwei der fünf Sektoren bestätigt werden (Tab.1). So scheint der Verlauf des Sihlseeufers (Sektor d) sowohl für tiefe, wie auch für hohe Vögel von Bedeutung zu sein. Für die Gesamtheit der Vögel unter 1000 m ü.R. wird die Hypothese ebenfalls bestätigt. Dass der Höhronen nur von den tief fliegenden Vögeln beachtet wird, war zu erwarten. Für die Summe aus allen Sektoren und Höhen kann die Nullhypothese (Abbiegen erfolgt in Bezug auf die vorgegebenen Richtungen zufällig) klar verworfen werden ($p < 0{,}01$).

Lauerz

Offensichtlich bestehen zwischen eng benachbarten Gebieten Unterschiede im Abbiegeverhalten. Am Standort Lauerz gibt es für westwärts (245–285°) fliegende Vögel zwei deutlich verschiedene Alternativen der Richtungswahl, die wir in der nachstehenden Hypothese zusammenfassten: Die Grenzlinie zwischen den beiden in Abb.3b definierten Feldern verläuft durch den Radarstandort und den tiefsten Punkt zwischen Rigi-Scheidegg und Hochflue. Unsere Erwartung lautet, dass tief (unter 1000 m ü.Radar), mit westlicher Zugrichtung fliegende Vögel im Feld 1 nach rechts (zur Talrichtung hin) und im Feld 2 nach links (dem Passübergang zu) abbiegen. Wie Abb.15 zeigt, folgt ein Grossteil der Vögel dem postulierten Verhalten. Oberhalb 1000 m ü.R. ist ein abgeschwächtes konträres Verhalten festzustellen, vermutlich südlich am Rigi Kulm vorbei bzw. nördlich an der Hochflue vorbei (s. auch 2.4.).

2.3.3. Diskussion

Allgemein überrascht der in allen Auswertungen relativ hohe Anteil an abbiegenden Vögeln. Die zunehmende Häufigkeit der Richtungsänderungen mit abnehmender Höhe darf in direktem Zusammenhang mit der (die gleiche Tendenz aufweisenden) Richtungsstreuung (Abb.7 und 8) betrachtet werden. Ein gutes Beispiel für diesen Zusammenhang ist die Geradlinigkeit und

Tab.1. Zusammenhänge zwischen dem Verlauf der Hauptelemente der Topographie am Standort Etzel (gemäss Abb.3c) und den Richtungsänderungen der Vögel. Die Kleinbuchstaben über den Kolonnen entsprechen den Feldbezeichnungen in Abb.3c. In jeder Kolonne ist für zwei Höhenbereiche angegeben, wie viele Vögel jeweils ihre Richtung im Sinne der Hypothese änderten (Annäherung an die postulierte Richtung gemäss Pfeil in Abb.3c) und wie viele die Hypothese nicht bestätigten. Signifikante Unterschiede sind fettgedruckt ($p < 0{,}05$). – *Relationship between the directional shifts of migrating birds and the main topographical features at Etzel (according to Fig.3c). The small letters above the columns correspond to the reference letters of the fields in Fig.3c. Each column indicates separately for two height bands the number of birds shifting direction in the sense of the hypothesis (approaching the direction of the arrow in the corresponding field) and the number of those contradicting the hypothesis. Bold letters = Significant differences ($p < 0{,}05$).*

Flughöhe m ü. R.	Hypothese	Gesamt	a	b	c	d	e
<1000	bestätigt	**254**	**114**	59	35	24	**22**
	nicht bestätigt	**192**	**72**	55	39	17	**9**
>1000	bestätigt	159	49	27	**41**	13	**29**
	nicht bestätigt	126	56	20	**24**	11	**15**

die Richtungsverteilung der Flugwege im NW-Feld in Blumenstein. Da hier die nahen Hügelgebiete relativ geringe Höhen aufweisen, werden auch in den unteren Niveaus kaum Richtungsänderungen durch die Topographie erzwungen; man würde in allen Höhenbereichen eine geringe Tendenz zum Abbiegen erwarten. Die Tatsache, dass aber in allen Höhenbereichen rund 60% an abbiegenden Vögeln auftreten, zeigt, dass die in Abb.10 festgestellte Vielfalt der Richtungen in diesem NW-Feld nicht nur durch geradlinig aus verschiedenen Richtungen anfliegende Vögel entsteht, sondern auch durch Richtungsänderungen innerhalb der einzelnen Flugwege. Auch das SW-Feld am Standort Blumenstein zeigt in den untersten beiden Höhenbereichen (bis zur Kammhöhe) den grössten Anteil an Abbiegenden, was auf die aus Sektor NE mit einem relativ breiten Spektrum an Richtungen herannahenden Vögel zurückzuführen ist, die durch die Talflanke mehrheitlich zum Abbiegen gezwungen werden. Die Richtungsverteilungen und das Abbiegeverhalten in den benachbarten Feldern im Raum Blumenstein zeigen, dass sich besonders bei ungünstigen Zugbedingungen viele Vögel erst unmittelbar vor einem Hindernis zum Einbiegen in eine neue Richtung bewegen lassen. Dass die Entscheidung zum Abbiegen nach links oder rechts je nach Flugposition der Vögel unterschiedlich und in voraussagbarer Weise erfolgt, belegt das Beispiel der tieffliegenden Westzieher in Lauerz.

Im weniger stark strukturierten Gelände des Etzels hingegen war die von Rüsch & Bruderer (l.c.) qualitativ festgestellte Angleichung von Flugwegen an die Topogra-

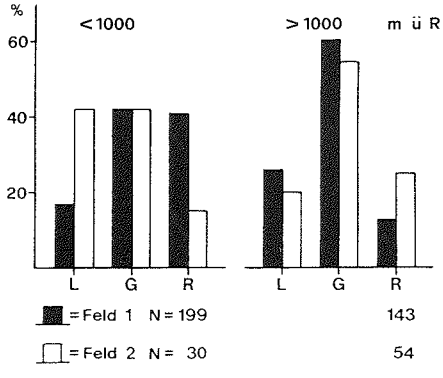


Abb.15. Drehsinn von Richtungsänderungen. Anteil der in Lauerz in den Feldern 1 und 2 (gemäss Abb.3b) geradeaus fliegenden (G) bzw. nach rechts (R) oder links (L) abbiegenden Vögel; aufgeteilt nach zwei Höhenstufen (unter und über der Kammlinie). – *Sense of directional shift at Lauerz. Percentage of birds flying straight on (G), turning right (R), and turning left (L) within the fields 1 and 2 (according to Fig.3b). Two height bands (below and above the main ridges) are given separately.*

phie nur in einzelnen Fällen statistisch belegbar. Wenn man wie Rüsch & Bruderer (l.c.) von der Annahme ausgeht, dass die Vögel unter günstigen Bedingungen möglichst weit vorausliegende Referenzpunkten am Boden für das Konstanthalten einer gewählten Richtung benutzen, ist zu erwarten, dass in einem Gebiet, in dem das Gesichtsfeld durch das niedrige Relief kaum eingeschränkt ist, Beziehungen zur direkt unterliegenden Topographie reduziert werden. Die Zahl der möglichen Referenzpunkte oder -linien ist aufgrund des ausgedehnten Gesichtsfeldes derart gross, dass gemeinsame Tendenzen zum Teil überdeckt werden.

Weitere Anhaltspunkte für Zusammenhänge zwischen Flugwegen und Topographie ergeben sich aus der Abhängigkeit der Geradlinigkeit vom Bewölkungsgrad. Bereits leichte Bewölkung genügt, um in Blumenstein und am Etzel die Anteile der abbiegenden Vögel stark zu erhöhen. Dass aber eine Zunahme der Bewölkung nicht unbedingt mit einer Verstärkung der Richtungsänderungen gleichzusetzen ist, zeigen die Resultate von Lauerz. Da hier bei tiefer Bewölkung (Bkl.4) die Passübergänge sowohl nach Südwesten als auch nach Nordosten durch die Wolken verdeckt sind, bleibt für die Vögel nur noch die Talrichtung offen. Dies hat zur Folge, dass sie im Gegensatz zu Etzel und Blumenstein weniger oft abbiegen, als dies bei klarem Wetter der Fall ist. In Blumenstein sind die Vögel noch weiter entfernt von den Bergketten und haben deshalb noch relativ grosse Manövriermöglichkeiten über dem Haupttal. Die Tendenz zum Abbiegen nimmt auch bei starker, tiefer Bewölkung noch zu; die Zunahme von leichter zu starker Bewölkung ist aber wesentlich geringer als über dem Standort Etzel, wo die Richtungswahl auch bei tiefer Bewölkung kaum durch die Topographie eingeschränkt wird.

Für Vögel, die über den Wolken fliegen, ist zu erwarten, dass die Topographieabhängigkeit verschwindet, die Geradlinigkeit also zunimmt. Da aber die Situationen, in denen die über 2000 m ü.M. aufragenden Berge den Vögel nicht mindestens eine «Insellandschaft» von Referenzpunkten bieten, äusserst selten sind, mussten wir auf eine Überprüfung dieser Erwartung verzichten.

2.4. Aufsteigen oder Richtungsänderung?

Um das Flugverhalten eines Vogels beim Anfliegen an ein Hindernis beurteilen zu können, müssen wir die Flugrichtung, die Flughöhe, den Drehsinn der Richtungsänderung, die Steigrate sowie die Entfernung zum Hindernis kennen. Die Abb.16a und b zeigen Abbiegen und Aufsteigen in Abhängigkeit von Flughöhe und Flugrichtung für die Standorte Blumenstein und Lauerz. Als «Abbiegen» wurde eine Richtungsänderung von mindestens 5° gewertet, als «Aufsteigen» eine Steigung von mindestens 2% (ca.1°). Das unterschiedliche Verhalten verschiedener Richtungs-Kohorten wird im Folgenden pro Standort und Höhenklasse charakterisiert (um noch mit genügend grossen Zahlen arbeiten zu können sind alle Wetterbedingungen und alle in anderen Auswertungen zum Teil unterschiedenen Felder eingeschlossen).

2.4.1. Blumenstein (Abb.16a)

Die Tendenz zum Aufsteigen ist generell etwas höher (unterhalb der Kammlinie 40–75%, oberhalb 20–60%) als die Tendenz abzubiegen (unten 35–70%, oben 20–45%). Da sich die Vögel in den beiden unteren Höhenbereichen tendenziell ähnlich verhalten, werden diese gemeinsam kommentiert. Generell tritt das Abbiegeverhalten im untersten Höhenbereich am stärksten hervor.

HB (1) und (2): Gemäss dem flachen Gelände im E und im N steigen die in diese Richtungen ziehenden Kohorten am wenigsten auf; erstaunlicherweise liegen die Anteile der Aufsteigenden doch noch bei 40–60%; dabei handelt es sich um Richtungen, die kaum besonders zugmotivierten Vögeln zuzuordnen sind. Alle übrigen Richtungskohorten enthalten zu 60–75%

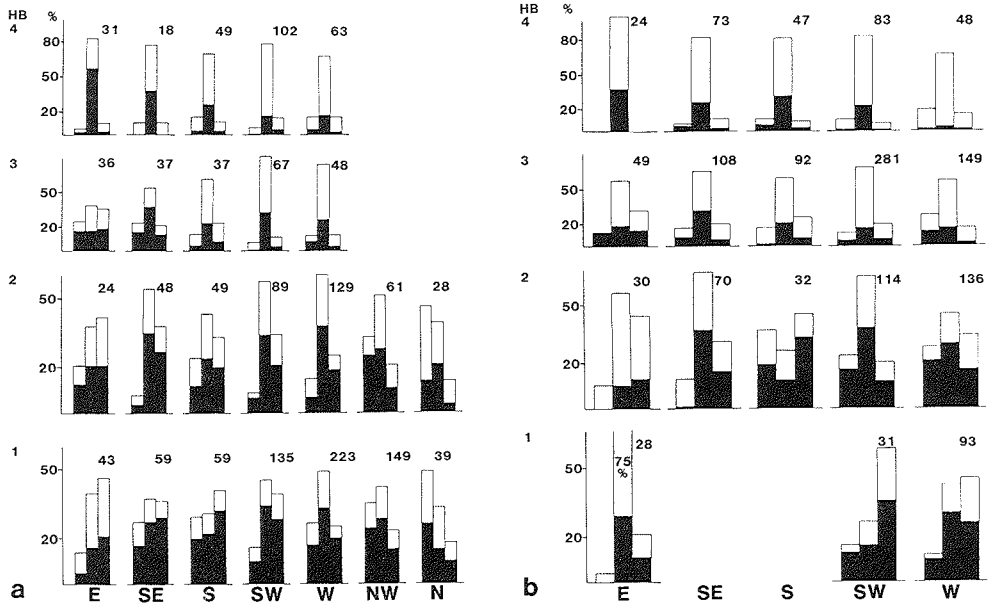


Abb. 16. Flugverhalten (Abbiegen und/oder Aufsteigen) in Blumenstein **(a)** und in Lauerz **(b)** gruppiert nach Flugrichtungen und Höhenklassen. Richtungssektoren: E = 86–125°, SE = 126–165°, S = 166–205°, SW = 206–245°, W = 246–285°, NW = 286–325°, N = 326–365°. Übereinander die vier Höhenklassen (analog Abb.6. und 10). Die Säulen geben den Anteil der nach links, geradeaus, sowie nach rechts fliegenden Vögel an (analog Abb.15); schwarz = Anteil der Aufsteigenden. – *Flight strategy (shifting direction and/or climbing) of birds with different flight directions at Blumenstein* **(a)** *and Lauerz* **(b)**. *The letters on the abscissa indicate directional sectors (see German text). Four rows of diagrams correspond to the four height bands (HB) according to Fig.6 and 10. For each height band and for each directional sector a diagram indicates the percentage of birds turning right, flying straight on, and turning left (as in Fig.15), respectively. Black parts of the columns = proportion of climbing birds.*

aufsteigende Vögel. E-Kohorte: Abbiegen dominiert gegenüber geradlinigem Flug; Rechtsabbiegen (ins südostwärts verlaufende Haupttal einschwenkend) gegenüber Linksabbiegen. SE-Kohorte: unten kommt entsprechend dem Talverlauf Links-und Rechtsabbiegen vor, oben dürften von N anfliegende und gegen die Wasserscheide abbiegende Vögel in grösserer Zahl beteiligt sein. S-Kohorte: Abbiegen dominiert gegenüber geradlinigem Flug; ein leichtes Übergewicht an Rechtsabbiegern geht vor allem auf Vögel zurück, die vor dem Hauptkamm gegen die Wasserscheide einschwenken. SW-Kohorte: deutliches Übergewicht an Rechtsabbiegern (gegen die Wasserscheide). W-Kohorte: Geradlinig fliegende Vögel dominieren; das leichte Übergewicht der Rechtsabbieger gegenüber denjenigen nach links im oberen Höhenbereich geht vor allem auf Vögel im Nordteil des Beobachtungsfeldes zurück, die nördlich am Gurnigel vorbeiziehen. NW-Kohorte: Linksabbiegende, die den Gurnigel nördlich umfliegen oder gegen die Wasserscheide einbiegen, überwiegen. N-Kohorte: Die Dominanz der den Gurnigel nördlich umfliegenden und damit gegen NW (links) abbiegenden Vögel ist extrem.

HB (3) und (4): Fasst man die beiden Höhenklassen über der Kammlinie zusammen, bleiben kaum wesentliche Unterschiede zwischen den einzelnen Richtungskohorten. In der Höhenklasse 3 sind noch schwache Anklänge an die Situation unter der Kammlinie erkennbar.

2.4.2. *Lauerz* (Abb.16b und 17)

Aufsteigen und Abbiegen nehmen in ähnlichem Ausmass mit der Höhe ab. Unter der Kammlinie liegt der Anteil der Abbiegenden meist im Bereich von 35–65% (Extreme 25 und 75%), oberhalb der Kammlinie bei 20–45% (ausnahmsweise 0%). Der Anteil der Aufsteigenden liegt unten im Bereich von 40–65%, oben bei 10–40%. Die Unterschiede zwischen den vier Höhenbereichen zeigen sich besonders deutlich, wenn nur die Vögel mit westlichen Flugrichtungen im Feld 1 betrachtet werden (Abb.17).

HB (1): Richtungen gegen die Bergflanke (S und SE) fehlen. Gegen E fliegende Vögel sind über dem Haupttal weder zum Aufsteigen noch zum Abbiegen gedrängt; wenn überhaupt, wird nach rechts, gegen den im E niedriger werdenden Kamm der Rigi (Urmiberg) abgebogen. 65% der gegen SW fliegenden Vögel steigen auf und 60% drehen nach rechts ab, d.h. dem Haupttal entlang oder zwischen Rigi-Kulm und Rigi-Scheidegg hindurch. Nach W fliegende Vögel verhalten sich ähnlich wie SW-Zieher, biegen aber weniger häufig und primär dem Haupttal entlang ab.

HB (2): Nur etwa 25% der E-Zieher steigen auf, das Abbiegen nach rechts ist gegenüber der ersten Höhenklasse verstärkt. SE-Zieher sind offenbar in stärkerem Masse zum Aufsteigen bereit, da eine geringe Steigung bereits genügt, den Urmiberg zu überqueren; Abbiegen nach rechts (gegen das auf dieser Höhe sichtbar werdende Tal des Urnersees) ist häufiger als Abbiegen gegen den Lauerzersee. S-Zug ist auch auf dieser Höhe noch die Ausnahme, Aufsteigen ist häufig, Rechts- und Linksabbiegen halten sich, dem Kammverlauf und den vorhandenen Passübergängen entsprechend, die Waage. SW-Zieher steigen vor allem auf (65%), nur etwa 40% biegen entweder nach links oder rechts (an der Rigi-Scheidegg vorbei) ab. Auch W-Zieher steigen zu rund 60% auf; etwa 45% biegen (gemäss Abb.18 je nach Ort variierend) nach links oder rechts ab.

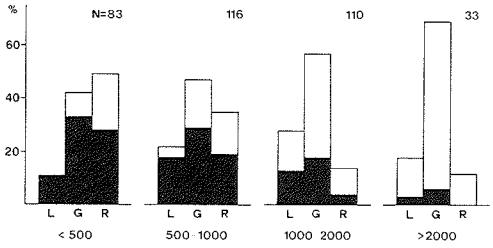


Abb.17. Flugverhalten (Abbiegen und/oder Aufsteigen) in Lauerz im Feld 1 bei Vögeln mit westlicher Flugrichtung (246–285°). Signaturen wie in Abb.16. – *Flight strategies (climbing and/or shifting direction) of birds with westerly directions (246–285°) within field 1 at Lauerz. As Fig.16.*

HB (3): Der Anteil der Aufsteigenden, wie auch der Anteil der Abbiegenden sinkt auf 30–40%. Die Richtungstendenzen des Abbiegens bleiben gleich, ausser bei den W-Ziehern, bei denen Kammtraversierung und deshalb Linksabbiegen ohne wesentlichen Höhengewinn möglich wird.

HB (4): Der Anteil der Aufsteigenden und Abbiegenden sinkt auf 10–40%.

2.4.3. *Aufsteigen in benachbarten Feldern*

Werden die vier Felder von Blumenstein (gemäss Abb.3a) auf Unterschiede im Aufsteigen geprüft, ergibt sich Folgendes: Unterhalb 800 m ü.R. ist der Anteil an aufsteigenden Vögeln vor allem im SW-Feld (89%), aber auch im NW-Feld (75%) sehr hoch, während er im NE-Feld signifikant tiefer liegt (48%). Im Bereich oberhalb 1800 m ü.R. könnten die noch relativ hohen Anteile an Aufsteigern im SE-Feld (46%) und im NW-Feld (31%) (gegenüber 20% im SW-Feld und 14% im NE-Feld) mit den ebenfalls erhöhten Anteilen an Südziehern im Zusammenhang stehen.

2.4.4. *Rückschlüsse auf das Flugverhalten*

(1) Hoch über das Flugniveau des Zugvogels hinausragenden, quer zur Flugrichtung stehenden Hindernissen wird seitlich ausgewichen (Lauerz S-Kohorte und Blumenstein S-Koh.). Steht das Hindernis nicht ge-

nau senkrecht zur Flugrichtung, wird das Abbiegen zum spitzen Winkel hin bevorzugt (Lauerz SW-Koh. und Blumenstein SW-Koh.). Oft ist das seitliche Ausweichen mit Aufsteigen kombiniert.

(2) Vögel, deren Flughöhe zur Überquerung eines Hindernisses genügt, zeigen Abbiegverhalten, das zu einer Annäherung an die übliche Hauptzugrichtung führt (Lauerz E-Koh.; Blumenstein E, NW und N-Koh.).

(3) Ist das Hindernis niedriger oder die Flughöhe so gross, dass leichtes Aufsteigen zur Überquerung genügt, wird meist geradlinig geflogen, oft verbunden mit Aufsteigen (Lauerz Höhe 2 SW und SE-Koh.; Blumenstein Höhe 2 W, SW und SE-Koh.).

An einer detaillierteren Auswertung für den Standort Lauerz können die Befunde (1) und (2) genauer studiert werden (Abb.17). Da alle berücksichtigten Flugwege im Feld 1 (Abb.3b) liegen, lässt sich das Verhalten direkt in Bezug zur lokalen Topographie setzen. Das bei geringen Flughöhen dominierende, oft mit Aufsteigen verbundene Abbiegen nach rechts (dem Haupttal entlang) ist oberhalb der Kammlinie (>1000 m ü.R.) ersetzt durch vermehrtes Linksabbiegen. Dies könnte als Hinweis auf kompensatorisches Verhalten oberhalb bzw. unterhalb der Kammlinie interpretiert werden, obwohl zu bedenken ist, dass es sich im vorliegenden Material um verschiedene Stichproben von Vögeln handelt.

2.5. Kompensation von Winddrift

Fliegt ein Vogel nicht genau mit dem Wind oder gegen den Wind, so verursacht dies eine Veränderung seiner Flugrichtung (Track) gegenüber seinem gewählten Kurs (Heading). Um diese Verdriftung zu erkennen und allenfalls ausgleichen zu können, bedarf es eines Referenzsystems. Bestens dazu geeignet sind topographische Leitlinien (Alerstam 1976). Die Resultate aus Abschnitt 2.2. und 2.3. geben Hinweise, dass im Gebiet Blumenstein je nach Flughöhe Leitlinien in diesem Sinne benutzt werden. Um Winddrift zu kompensieren, muss ein Vogel, in Abhängigkeit von der Windstärke, seine Körperachse mehr oder weniger gegen den Wind stellen, d.h., der Winkel δ zwischen Windrichtung (Herkunftsrichtung des Windes) und Körperachse (Zielrichtung des Vogels) wird bei kompensierenden Vögeln mit zunehmender Windgeschwindigkeit kleiner. Die Beziehung zwischen δ und Windstärke kann deshalb als Mass für das Kompensationsverhalten verwendet werden. Da unser Datensatz eine Vielzahl von Windrichtungen, Vogelarten und Individuen mit unterschiedlichen Zugrichtungen enthält, variieren die Winkel δ sehr stark und können nicht direkt verwendet werden. Was uns im Hinblick auf die Driftkompensation interessiert, ist nicht die Variationsbreite der Einzelfälle, sondern die Frage, ob die Winkel δ im Durchschnitt mit zunehmender Windgeschwindigkeit kleiner werden. Aus diesem Grund berechneten wir für jede Windstärkeklasse von 0,5 m/s den

Tab.2. Winddriftkompensation in verschiedenen Höhenbereichen (Blumenstein). Der Winkel zwischen dem Heading der einzelnen Vögel und der zugehörigen Herkunftsrichtung des Windes wird mit zunehmender Driftkompensation kleiner. Mittelwerte dieser Winkel für Windstärkeklassen von 0,5 m/s wurden auf ihre Korrelation mit der Windstärke geprüft. Angegeben sind für jeden Höhenbereich die Regressionskoeffizienten und ihre Standardabweichungen. Negative Regressionskoeffizienten deuten auf Kompensation, Werte um Null auf Verdriftung, positive Werte auf Mitwindbewegung. A = signifikant <0, B = signifikant >0. – *Wind drift compensation in different height bands at Blumenstein. The angle between heading and wind direction becomes smaller with increasing drift compensation. A regression was calculated on the mean values of this angle (per wind speed class of 0,5 m/s) and the wind speed. The table gives the regression coefficients and their standard deviation. Negative correlation coefficients indicate compensation, values in the order of zero indicate drift, positive values indicate down-wind flights. A = sign. <0, B = sign. >0.*

Flughöhe m ü. R.	Gesamt	Wind ≤ 6 m/s
<800	−0,836 ± 0,854	−5,198 ± 1,071 A
800–1300	−0,739 ± 0,623 A	−2,279 ± 1,869 A
1300–1800	−1,737 ± 0,703 A	−3,253 ± 2,494 A
>1800	1,337 ± 0,651 B	1,674 ± 3,464

Mittelwert der Winkel δ. Wird eine lineare Regression auf den Zusammenhang zwischen den Mittelwerten δ und den Windstärkeklassen gerechnet, so weisen negative Werte (Regressionsgerade sinkend) auf Kompensation von Winddrift, Werte um Null (Gerade horizontal) auf Verdriftung und positive (Gerade steigend) auf Mitwindbewegungen (downwind flight) hin. In Tab.2 sind für Blumenstein die Regressionskoeffizienten für vier Höhenbereiche angegeben. Zwei Tendenzen lassen sich aus den Resultaten herauslesen. In grosser Höhe ziehende Vögel fliegen verstärkt mit dem Wind. Mit abnehmender Flughöhe und Windgeschwindigkeit wird Winddrift stärker kompensiert. Vor allem für tief fliegende Tiere (<800 m) nimmt die Kompensation bei geringen Windgeschwindigkeiten (6 m/s bzw. 22 km/h) deutlich zu.

2.5.1. Diskussion

Dass die Vögel besonders in den beiden Höhenbereichen (2) und (3) (500 m unter bzw. 500 m über der Kammlinie der Stockhornkette) dazu neigen, die Winddrift zu kompensieren, spricht dafür, dass die Stockhornkette als Leitlinie benutzt wird. Als Pilot in einem Kleinflugzeug unter Sichtflugbedingungen stellt man fest, dass Driftkompensation umso einfacher ist, je näher unter dem eigenen Flugweg sich das gewählte Referenzsystem befindet, je langgestreckter die als Referenz gewählte Struktur ist und je weniger sie von der gewünschten Flugrichtung abweicht. Je geringer die seitliche Abdrift ist, desto günstiger wird es, weit entfernte Strukturen als Referenz zu wählen, da damit der häufige Wechsel von Bezugspunkten entfällt. Da sich dieses Verhalten gegenüber der Topographie für einen Piloten beinahe zwingend aufdrängt, ist zu vermuten, dass Vögel in ähnlicher Weise vorgehen. Driftkompensierende Vögel würden demnach Strukturen aus der lokalen Topographie als Leitlinien wählen und nicht solche aus der grossräumigen Umgebung, während bei geringer oder fehlender Drift, verbunden mit guter Sicht, die grossräumige Topographie an Bedeutung gewinnen würde. Dabei ist zu beachten, dass die weiträumige Sicht bei tief fliegenden Vögeln durch Berge und/oder Wolken verdeckt wird, was auch bei geringer Drift zur Nutzung lokaler Leitlinien führen kann.

3. Schlussdiskussion

Niedrig fliegende Vögel werden durch ein Gebirge zu einer Richtungs- oder Höhenänderung gezwungen. Häufige Richtungsänderungen stellen hohe Anforderungen an das Orientierungsvermögen, Höhenänderungen erfordern zusätzlichen Energieaufwand. Da 90% des Vogelzuges über dem Schweizerischen Mittelland unterhalb von 2500 m ü.M. stattfindet (Bruderer 1971) und auch entsprechende Messungen in Blumenstein zeigen, dass die Hauptmasse der Vögel in den untersten 1000 m ü.R. und damit unterhalb der Kammlinie fliegt, ist die Mehrheit aller gegen die Alpen fliegenden Vögel von diesem Zwang zur Flugwegänderung betroffen. Generell scheinen sie dabei Richtungsänderungen gegenüber Höhenänderungen vorzuziehen; bei bewölktem Himmel haben sie oft keine andere Wahl: Ein Berg, dessen Spitze oder Kammlinie in eine geschlossene Wolkendecke mit grosser Vertikalausdehnung hinaufragt, ist für Zugvögel ein absolutes Hindernis, das umflogen werden muss, wenn der Zug nicht unterbrochen werden soll (da Frontbewölkung in der Regel nicht überflogen wird, Bruderer 1971). Eine Extremsituation dieser Art, mit Zugunterbrechung bei vielen Arten, trat während des Herbstzuges 1974 auf, als während einer mehrwöchigen Schlechtwetterperiode Hunderttausende von tag- und nachtziehenden Singvögeln am Nordrand der Alpen, insbesondere in den grossen Alpentälern, blockiert wurden (s. etwa Bruderer 1975b). Je dünner, aufgelockerter und tiefer eine Wolkendecke ist, desto eher können Zugvögel über die Wolken aufsteigen. Je weniger aufgrund der Höhe und Dichte der Wolken vom Relief

sichtbar ist, desto geringer wird für die über den Wolken fliegenden Vögel der Einfluss der lokalen Topographie, während die Verdriftung durch den Wind zunimmt (Bruderer unpubl.).

Die bei vernachlässigbarer Winddrift und guten Sichtverhältnissen über den Kämmen des Alpenrandes auftretende WSW-Richtung ist an allen drei Alpenrandstationen dieselbe und entspricht der Hauptzugrichtung über der östlichen Hälfte des Schweizerischen Mittellandes. Im westlichen Mittelland dreht diese Hauptzugrichtung sowohl bei tagziehenden Vögeln (Schmid Mskr.) wie auch im Nachtzug (Baumgartner & Bruderer 1985) entsprechend dem Verlauf des Alpenrandes und des Jura auf SW. Alle Anzeichen sprechen dafür, dass die meisten Zugvögel im Bereich des Jura und der Schweizer Alpen eine durch die regionale bzw. grossräumige Topographie geprägte Vorzugsrichtung einhalten, die mehr oder weniger von ihrer Primärrichtung abweicht.

Neben der im östlichen Mittelland dominierenden westsüdwestlichen Vorzugsrichtung ist im Herbstzug über dem Schweizerischen Mittelland in allen Höhenbereichen eine leichte Asymmetrie der Richtungsverteilungen gegen SW erkennbar (s. Bruderer 1975a, 1978, 1981, 1982). Unter dem Einfluss westlicher Winde nimmt der Anteil an Vögeln mit südlicheren Richtungskomponenten (inkl. SE) zu. Diese Vögel mit südlichen Richtungskomponenten sind es, die in vermehrtem Masse an den Alpenrand gelangen.

Bei der Annäherung an eine Bergkette stehen die Vögel vor der Entscheidung, ob sie unter Richtungsänderung einem Topographieelement folgen oder, allenfalls unter Aufsteigen, die Richtung konstant halten wollen. Diese Entscheidungssituation führt an allen Alpenrandstationen zu einer extremen Streuung der Richtungen. Hoch fliegende Vögel ziehen geradlinigen Flug, gegebenenfalls verbunden mit leichtem Aufsteigen, grösseren Richtungsänderungen vor; zudem zeigen sie mit zunehmender Höhe abnehmende Winddriftkompensation. Die häufigen W-Winde bewirken, dass ein grosser Teil der sehr hoch fliegenden Vögel südliche bis südöstliche Richtungen einhalten und damit nach links von der Hauptzugrichtung abweichen. Unmittelbar über den Kämmen folgen noch nennenswerte Anteile des Zuges den Hauptelementen der Topographie und reduzieren damit vermutlich Drifteffekte. Die tief fliegenden Vögel passen sich dem Relief an. Einem hoch über das Flugniveau aufragenden Hindernis wird (vermutlich im Sinne einer Optimierung) mit minimaler Abweichung von der Vorzugsrichtung und minimaler Steigrate ausgewichen. Oft werden Kursänderungen vorgenommen, um einen Einschnitt in einer Bergkette anzufliegen und damit eine Höhenänderung zu vermeiden. An den drei untersuchten Standorten führt der Verlauf der dominierenden Hindernisse relativ zur Hauptzugrichtung beim tiefen Zug zu einer Verschiebung der mittleren Richtung nach rechts.

Analoge kompensatorische Richtungsunterschiede zwischen tiefem und hohem Zug wurden von Rabøl (1974) an Meeresküsten festgestellt und im Sinne einer Zugstrategie (tolerierte Drift in grosser Höhe bei grossen Windgeschwindigkeiten, Kompensation der in der Höhe tolerierten Drift bei geringen Windgeschwindigkeiten in Bodennähe) interpretiert. Genau wie bei Rabøl fehlt aber auch uns der Nachweis, dass es sich bei den hoch bzw. tief fliegenden Vögeln um dieselben Tiere handelt, die nacheinander verschiedene Strategien anwenden. Zudem wird die Idee des kompensatorischen Verhaltens durch unser Material insofern relativiert, als die Unterschiede zwischen hohem und tiefem Zug auch bei in beiden Höhenbereichen gleichen Windverhältnissen auftreten. Damit fällt der von Rabøl postulierte energetische Vorteil der Strategie zumindest in unserem Material dahin. Die einfachste (wenn auch nicht sehr attraktive) Erklärung für das an Küsten und Bergzügen beobachtete Phänomen wäre die mit zunehmender Höhe abnehmende Fähigkeit zur Driftkompensation, die in Verbindung mit Überkompensation von

Winddrift in den unteren Luftschichten zu einem höhenabhängigen Pendeln der Flugrichtungen um die Hauptzugrichtung führen würde; energetische Vorteile wären aufgrund der mittleren Verteilung der Windgeschwindigkeiten zu erwarten, müssten aber im Einzelfall nicht realisiert sein.

Die Frage, ob in eng benachbarten Gebieten unterschiedliche Zugrichtungen vorkommen, kann aufgrund des vorliegenden Materials eindeutig positiv beantwortet werden. Allerdings ändern sich die Verhältnisse graduell je nach Wind, Bewölkung, Flughöhe und Höhe der topographischen Strukturen. Der Topographieeinfluss kann im gebirgigen Gelände alle Stufen zwischen «zwingend» und «nicht erkennbar» erreichen. Dies im Gegensatz zu Meeresküsten, die keine Richtungs- oder Höhenänderungen erzwingen, sondern stets fakultativ als Leitlinien wirken. Die fakultative Wirkung im Sinne von Leitlinien kann bei den von uns beobachteten Vögeln in all jenen Fällen angenommen werden, in denen Richtungsangleichungen festgestellt wurden, ohne dass aufgrund geringer Flughöhe oder geringer horizontaler Entfernung zum Hindernis ein Zwang zur Richtungsangleichung bestanden hätte.

Die hier vorgelegten Ergebnisse führen, in Verbindung mit den in der Einleitung zusammengefassten früheren Radararbeiten des Alpenzugprogramms, zu einem langsam sich abrundenden Bild über die Richtungspräferenzen nachtziehender Zugvögel bei der Annäherung an die Alpen. Zwischen Tagzug und Nachtzug scheinen dabei eher graduelle als grundsätzliche Unterschiede zu bestehen. Es zeigt sich, dass zumindest bei guter Sicht und günstigen Windverhältnissen ein grosser Teil der Vögel im ganzen Bereich zwischen Jura und Alpenkamm parallel zu diesen grossräumigen Elementen der Topographie zieht. Dies entspricht dem von Sutter (1954 und 1955) postulierten grossräumigen Breitfrontzug, der in ähnlichem Ausmass über Teile der Alpen und das Schweizerische Mittelland hinweggehen soll. Zusätzlich ist bei gutem Wetter und Rückenwind stets ein gewisser, wenn auch kleiner Anteil von etwas südlicher ausgerichteten Vögeln vorhanden. Würden diese bei der Annäherung an die Alpen keine Richtungsänderung auf sich nehmen, müssten über Mittelland, Alpenrand und Alpen analoge Richtungsverteilungen resultieren. Dies ist nur bedingt der Fall, denn nach Bloch, Bruderer & Steiner (1981) sind die Richtungen über dem Hahnenmoospass oberhalb der Kammlinie auch bei Rückenwind südlicher ausgerichtet als im Mittelland; dasselbe gilt in vermindertem Masse auch für den Raum Lauerz/Rigi (Bruderer 1982). Offenbar gleicht mit zunehmender Annäherung an den Alpenrand eine wachsende Zahl von relativ tief fliegenden Vögeln die Flugrichtungen an den Verlauf von Voralpenketten oder später an den Verlauf der Hochalpen an (s. Abb.1), während Vögel mit genügender Flughöhe die Ketten überfliegen. Bei W-Winden nehmen südliche und südöstliche Richtungsanteile durch Drift, Mitwindflüge und Pseudodrift (= veränderte Artenzusammensetzung) über dem Mittelland wie auch über den Alpen zu. Dies stützt die Vermutung von Vuilleumier (1963), dass die grossen Zugvogelkonzentrationen bei Westwindlagen auf einem Alpenpasse wie dem Col de Bretolet durch Verdriftung der Vögel über Mittelland und Voralpen und anschliessende Ablenkung entlang der hohen Ketten der Berner Alpen zustandekommen könnten. Durch das Aufsteigen des Zuges in den Tälern, und häufig mit der Höhe ungünstiger werdende Winde, entsteht eine vertikale Komprimierung des Zuges im Bereich von Pässen. Ausgeprägte Topographiebindung und Driftkompensation in Bodennähe begünstigen lokale Konzentrationen an Bergflanken mit südwestlichem Verlauf; verstärkte Mitwindbewegungen des hohen Zuges führen zu starker Divergenz zwischen dem Zug unter- bzw. oberhalb der Kammlinien.

Um die quantitative Bedeutung des durch den grossräumigen Verlauf des Alpenbogens geprägten «Schönwetter-Zuges» oder «Ostwind-Zuges» im Vergleich zum stärker gegen die Alpen gerichteten

und durch die lokale Topographie geprägten «Westwind-Zug» abzuschätzen, wurde anhand von Echozählungen das Zugvolumen unter den beiden Bedingungen ermittelt und mit der entsprechenden Zahl der Nächte multipliziert. Daraus ergibt sich, dass der «Westwind-Strategie» aufgrund der grossen Zahl an Nächten mit diesen Bedingungen wesentlich grössere Bedeutung zukommt (s. Abb.6b), obwohl die Echozahl in den einzelnen «Ostwind-Nächten» etwas grösser ist.

Das komplexe Bild des Zugverhaltens im Bereiche der Alpen wird unseres Erachtens von den folgenden Phänomenen geprägt: Für die grosse Mehrzahl der Zugvögel stellt das Gebirge ein Hindernis dar. Im Unterschied zur Traversierung eines Gewässers ist es dem Vogel jedoch möglich zu landen und (allenfalls unter ungewohnten Verhältnissen) Nahrung aufzunehmen. Der Übergang vom «vertrauten» zum «fremden» Lebensraum verläuft im Unterschied zu einer Küste allmählich. Eine klar lokalisierte Entscheidungsphase fehlt, was u.a. zur beobachteten Vielfalt an Flugrichtungen führt. Obwohl man in Anbetracht des Mittelmeers und der Sahara die Alpen als kleinräumiges Hindernis zu betrachten hat, ist die vertikale Ausdehnung der Berge nicht zu unterschätzen. Wenn wir voraussetzen, dass ein Vogel eher bereit ist, ein Hindernis zu überqueren, wenn er dessen Ende absieht, so entsprechen die Alpen einem Meer von unüberblickbarer Ausdehnung. Um über Zürich die Poebene erkennen zu können, müsste ein Vogel 5000 m ü.M. fliegen. Um jedoch von Genua nach Korsika oder von Sardinien nach Nordafrika zu sehen, benötigt er nur eine Höhe von 1500 m ü.M. Dies könnte erklären, warum die Vögel bei guter Fernsicht eine Alpenüberquerung meiden, bei schlechter Sicht aber, wenn das Gebirge als solches nicht erkennbar ist, in die Alpentäler einfliegen.

Man könnte sich den räumlichen Ablauf des Vogelzuges im Bereich von Jura und Alpen bildlich vorstellen wie fliessendes Wasser, dessen Strom sich den grossräumigen Elementen des Untergrundes angleicht, die einzelnen Steine aber ensprechend dem geringsten Widerstand um- oder überfliesst. Je nach Flughöhe, Wettersituation, Zugmotivation und allenfalls Energievorrat wählt ein Vogel (oder Schwarm) seinen individuellen Flugweg.

Dank. Prof. V.Ziswiler ermöglichte dem Erstautor eine Diplomarbeit an der Universität Zürich in Zusammenarbeit mit der Schweizerischen Vogelwarte und vertrat die Arbeit gegenüber der Fakultät. Th.Steuri baute die Registrieranlagen auf und sorgte am Etzel, in Lauerz und in Blumenstein für das reibungslose Funktionieren von Radargeräten und Datenerfassung; er war während der Feldarbeiten Stationsleiter am Etzel und in Blumenstein und war auch während der Auswertearbeiten stets mit Rat und Tat dabei. Auf allen drei Feldstationen war eine grosse Zahl von freiwilligen Helfern an der Datenbeschaffung beteiligt. Die Schweizerische Armee stellte die Radargeräte am Etzel und in Lauerz leihweise zur Verfügung und überliess uns anschliessend eines der nicht mehr im Einsatz stehenden Geräte als Geschenk. Für das uns entgegengebrachte Verständnis danken wir den ensprechenden Dienststellen und Abteilungen im Stab der Gruppe für Generalstabsdienste und in der Kriegsmaterialverwaltung ganz besonders. Weitere Unterstützung im Rahmen von Beratung oder Abgabe von Leihmaterial erfuhren wir durch die Firma Contraves AG, die Zeughäuser Emmen, Brunnen, Sursee und Zweisimmen sowie durch das Bundesamt für Militärflugplätze. Die Möglichkeit zur Benutzung des Rechenzentrums der Universität Zürich, in Verbindung mit kundiger Beratung durch P.Beerli und der Überlassung eines Programms zur Bearbeitung von Kreisverteilungen durch Dr. U.Müller waren sehr hilfreich. H.Blum fertigte einen Teil der Zeichnungen an und Dr. E.Sutter und Dr. L.Jenni trugen mit aufbauender Kritik zur Verbesserung der Endfassung bei. Dr. L.Schifferli korrigierte die englischen Textteile. Allen, die zum Gelingen der Arbeit beigetragen haben, danken wir ganz herzlich.

Zusammenfassung, Summary

Im Rahmen eines Forschungsprogramms der Schweizerischen Vogelwarte zum Studium des Vogelzuges im Bereich der Alpen ist die vorliegende Arbeit ausgerichtet auf die detaillierte Untersuchung des Flugverhaltens nachtziehender Vögel unmittelbar am Alpenrand. An drei verschiedenen Standorten (Etzel und Lauerz 1980, Blumenstein 1983) wurden jeweils während rund zwei Herbstmonaten Flugwege nächtlich ziehender Vögel mit Hilfe des Zielfolgeradars «Superfledermaus» registriert. Für die Auswertung standen über 10'000 individuelle Flugwege zur Verfügung. An allen drei Standor-

ten verliefen innerhalb der Radarreichweite topographische Hindernisse mehr oder weniger quer zur Hauptzugrichtung.

Beim Auftreffen auf die ersten Randketten der Alpen erhöht sich die Streuung der Richtungen des Gesamtzuges im Vergleich zum Mittelland drastisch. Diese erhöhte Streuung beruht einerseits auf der Aufsplitterung der Flugwege tief fliegender Vögel am Hindernis selbst und anderseits auf dem unterschiedlichen Verhalten hoch bzw. tief fliegender Vögel.

Das Verhalten der Vögel wird zusätzlich beeinflusst durch Wind und Bewölkung, die offenbar in Hindernisnähe eine verstärkte Wirkung haben. Ein Bergkamm, der in tiefhängende Bewölkung hineinragt, wird z.B. für unter geschlossener Wolkendekke fliegende Vögel zu einem absoluten Hindernis. Winde seitlich oder entgegengesetzt zur Hauptzugrichtung führen unterhalb der Kämme zu hangparallelem Zug, knapp über den Kämmen zu stark durch Leitlinien geprägtem Zug, hoch über den Kämmen, insbesondere auch über Wolken, zu deutlichen Verdriftungen oder Mitwindbewegungen. Im Bereich topographischer Hindernisse entsteht dadurch eine ausgeprägte Divergenz zwischen den Richtungen des tiefen, topographiegeprägten Zuges und des hohen, windgeprägten Zuges. Bei schwachen oder nordöstlichen Winden ist die Divergenz zwischen hohem und tiefem Zug reduziert, das Richtungsspektrum über den Kämmen entspricht den Mittellandrichtungen. Auch unterhalb der Kämme besteht eine Tendenz zur Angleichung an die Mittellandrichtungen, wobei die Vögel ein Optimum zwischen minimaler Steigrate und minimaler Richtungsänderung zu suchen scheinen, um die Hindernisse zu überwinden.

Quantitativ hat der Zug unterhalb der Kämme wesentlich grössere Bedeutung als der Zug über den Kämmen. Dies bedeutet, dass die Angleichung der Flugwege an die lokale Topographie unter Abweichung von vorherigen Richtungen bei Westwindbedingungen am Alpenrand die dominierende Strategie ist. Ein Vergleich der quantitativen Bedeutung von «Ostwind-Strategie» und «Westwind-Strategie» (berechnet aus der Zahl der Nächte mit der entsprechenden Wettersituation und der Zahl der jeweils ziehenden Vögel) zeigt, dass der «Westwind-Strategie» aufgrund der grossen Zahl von Westwind-Nächten eine viel höhere Bedeutung zukommt, obwohl die Zahl der Echos pro Nacht in den Ostwind-Nächten etwas grösser ist.

Die kombinierte Wirkung von Wind, Bewölkung und Topographie führt in topographisch stark strukturierten Gebieten am Alpenrand zu deutlichen Unterschieden der Flugrichtungen in eng benachbarten Gebieten. Auch wenn das Relief niedrig ist und kaum Richtungsänderungen erzwingt, lassen sich die vor allem bei westlichen Winden vorkommenden Richtungsänderungen im Sinne einer Angleichung der Flugwege an wenig von den Vorzugsrichtungen abweichende Elemente der Topographie erklären.

Mit zunehmender Flughöhe nimmt die Tendenz zu Richtungs- und Höhenänderungen ab; ebenso nimmt die Bereitschaft (oder die Fähigkeit), gegen den Wind oder teilkompensierend schräg zum Wind zu fliegen, in grösseren Höhen ab, auch wenn in den verschiedenen Höhen vergleichbare Windverhältnisse herrschen.

Die Ergebnisse lassen darauf schliessen, dass zwischen Tag- und Nachtzug kein grundsätzlicher, sondern nur ein gradueller Unterschied in der Beziehung zur lokalen Topographie besteht. Sie lassen zudem vermuten, dass der bei westlichen Winden auf Alpenpässen verstärkt festgestellte sichbare Zug und die erhöhten Fangquoten nicht nur durch Kanalisierung eines normalerweise über den Kämmen stattfindenden Breitfrontzuges bedingt sind, sondern auch durch einen unter diesen Bedingungen verstärkten Einflug in die Alpentäler.

Local topography influencing nocturnal bird migrants according to radar studies at the border of the Alps

The present study is part of a research program of the Swiss Ornithological Institute on migratory strategies in the area of the Alps. It is aimed at a detailed quantitative study of the flight paths of nocturnal migrants at the very border of the Alps. Birds were tracked by the radar «Superfledermaus» at three different sites, at Etzel and Lauerz during two months in the autumn of 1980 and at Blumenstein in the autumn of 1982. More than 10'000 individual tracks of nocturnal bird migrants were recorded. At each site, topographical obstacles stretch more or less perpendicularly to the principal direction of migration within the reach of the radar.

When arriving at the first ridges of the Alpine border bird migration shows a pronounced increase in the spread of directions. This increased scatter is due to (1) a splitting of the flight paths of low flying birds at the obstacle itself, and (2) on different flight behaviour of low and high flying birds, respectively.

The spread of directions is further increased by winds and clouds; the influence of both seems to be more pronounced in the neighbourhood of obstacles. A mountain ridge stretching into a low, heavy cloud cover becomes an absolute barrier for birds flying below the clouds. Winds from the side or opposed to the principal direction of migration induce migratory directions parallel to the slopes of the mountains in low flying birds, while birds just above the ridges often cling to the ridges in the sense of leading lines, and birds high above the ridges -most pronounced above clouds - show drift or down-wind flights. In weak or northeasterly winds the divergence between low level and high altitude migration is reduced; the spectrum of directions above the ridges is the same as above the Swiss Lowlands. Even the directions below the top of the ridges show a tendency to approach Lowland directions; the strategy used to overcome an obstacle

seems to consist of an optimizing process between minimum climb and minimum deviation in direction.

The number of birds high above the ridges is much lower than the number of birds flying low; this means that flying along ridges and deviating from a previous direction according to the local topography is a predominate strategy under strong westerly winds. Comparing the quantitative significance of the west-wind strategy to that of the east-wind strategy (calculated by the number of nights with the corresponding weather situation and the number of birds migrating during such situations) indicates that - in spite of a slightly higher number of echoes per night with easterly winds - the west-wind strategy is much more important, because of the large number of nights with these conditions (see Fig.6b).

The combined effect of wind, cloud cover and topography induces strong differences in the flight directions in closely neighbouring areas at the Alpine border with its pronounced topographical features. Even if the ridges are low and the birds are not forced to shift direction, many birds still do it. Significantly more birds shift their direction in the sense of an adaptation to topographical features than away from these pregiven directions; this tendency is more pronounced in westerly than in easterly winds.

With increasing flight level, the tendency for climbing and shifting direction decreases. Similarly, the birds are less prone (or less capable) to fly against the wind or to compensate for drift at high altitudes, even if the wind speed is the same at high and low levels.

The results suggest that the differences in the reactions of nocturnal and diurnal migrants are more gradual than fundamental. Furthermore, they suggest that the heavy visible migration and the high trapping rate at Alpine passes under westerly winds are not only the effect of funneling the high altitude broad-front migration into the valleys under opposing winds, but that there is a heavier influx into the valleys.

Literatur

ABLE, K.P. (1980): Mechanisms of orientation, navigation, and homing. In: S.A.GAUTHREAUX: Animal migration, orientation, and navigation, p. 283–373. London, New York.

ALERSTAM, T. (1976): Bird migration in relation to wind and topography. Ph.D. Thesis.Univ.Lund, Sweden. – (1981): The course and timing of bird migration. In: D.J.AIDLEY: Animal migration. Soc.Exp.Biol, Seminar Ser. 13, Cambridge Univ.

BAUMGARTNER, M. & B.BRUDERER (1985): Radarbeobachtungen über die Richtungen des nächtlichen Vogelzuges am nördlichen Alpenrand. Orn. Beob. 82: 207–230.

BATSCHELET, E. (1980): Circular statistics in biology. London, New York.

BLOCH, R., B.BRUDERER & P.STEINER (1981): Flugverhalten nächtlich ziehender Vögel – Radardaten über den Zug verschiedener Vogeltypen auf einem Alpenpass. Vogelwarte 31: 119–148.

BRUDERER, B. (1969): Zur Registrierung und Interpretation von Echosignaturen an einem 3-cm-Zielfolgeradar. Orn.Beob. 66: 70–87. – (1971): Radarbeobachtungen über den Frühlingszug im Schweizerischen Mittelland. (Ein Beitrag zum Problem der Witterungsabhängigkeit des Vogelzuges). Orn.Beob. 68: 89–158. – (1975a): Zeitliche und räumliche Unterschiede in der Richtung und Richtungsstreuung des Vogelzuges im Schweizerischen Mittelland. Orn.Beob. 72: 169–179. – (1975b): Zur Schwalbenkatastrophe im Herbst 1974. Tierwelt Jg.1975(4–6). – (1978): Effects of alpine topography and winds on migrating birds. In: K.SCHMIDT-KOENIG & W.T.KEETON: Animal migration, navigation and homing, p. 252–265. Berlin, Heidelberg, New York. – (1981): Stand und Ziele der Radar-Vogelzugforschung in der Schweiz. Rev. Suisse Zool. 88: 855–864. – (1982): Do migrating birds fly along straight lines? In: F.PAPI & H.WALLRAFF: Avian navigation, p. 3–14. Berlin, Heidelberg, New York.

BRUDERER, B. & R.WINKLER (1976): Vogelzug in den Schweizer Alpen. Angew.Ornith. 5: 32–55.

DEELDER, C.L. (1949): On the autumn migration of Scandinavian Chaffinch (*Fringilla c. coelebs* L.). Ardea 37: 1–88.

GRUYS-CASIMIR, E. (1965): On the influence of environmental factors on the autumn migration of chaffinch and starling: a field study. Diss. Groningen.

EASTWOOD, E. (1967): Radar ornithology. London.

EMLEN, S.T. (1975): Migration, orientation and navigation. In: D.S.FARNER & J.R.KING: Avian biology, 5: 129–219. London, New York.

KEETON, W.T. (1979): Avian orientation and navigation. Ann.Rev.Physiol. 41: 353–66.

LACK, D. (1962): Radar evidence on migratory orientation. Brit.Birds 55: 139–158.

RABØL, J. (1974): Correlation between coastal and inland migratory movements. Dansk Orn.Foren. Tidskr. 68: 5–14.

RÜSCH, E. & B.BRUDERER (1981): Einfluss der Topographie auf nächtlich ziehende Vögel. Rev. Suisse Zool. 88: 865–874.

SCHMID, H. (Mskr.): Zugverhalten von Mäusebussard (*Buteo buteo*) und Sperber (*Accipiter nisus*) im Alpenraum. Diplomarb.Schweiz.Vogelwarte/ Univ. Bern. 1985.

SCHÜZ, E. (1971): Grundriss der Vogelzugkunde. Berlin und Hamburg.

SUTTER, E. (1954): Vogelzugbeobachtungen bei Maloja und auf dem Splügenpass im Herbst 1952 und 1953. Orn.Beob. 51: 109–132. – (1955): Vogelzug in den Schweizer Alpen. Acta XI Congr. Int.Orn.: 172–175. Basel.

TINBERGEN, L. (1941): Over de Trekwegen van Vinken (*Fringilla coelebs* L.). Ardea 30: 42–73.
VUILLEUMIER, F. (1963): Factors concentrating fall migrants at an alpine pass. Proc. XIII Int.Orn. Congr.: 485–492. Ithaca.
WILLIAMS, T.C., J.M.WILLIAMS, J.M.TEAL & J.W.KANWISHER (1972): Tracking radar studies of bird migration. In: Animal orientation and navigation: 115–128. NASA SP-262, Washington.
ZINK, G. (1973, 1975, 1981, 1985): Der Zug europäischer Vögel. Ein Atlas der Wiederfunde beringter Vögel. 1., 2., 3. u. 4. Lfg., Möggingen.

F. Liechti und Dr. B. Bruderer,
Schweizerische Vogelwarte, CH–6204 Sempach.

Schriftenschau

FOLETT, B.K., S. ISHII & A. CHANDOLA (Hrsg.) (1985): **The Endocrine System and the Environment**. Japan Scientific Societies Press Tokyo, Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo. 329 S., DM 118.00. – Das Buch präsentiert Arbeiten, die anlässlich eines internationalen Symposiums über «Environment and Hormones» 1983 in Srinagar, Indien, gezeigt wurden. Zwei Forschungsrichtungen kristallisieren sich zu diesem Thema heraus. Die eine umfasst Anpassungen endokriner Funktionen an Umweltveränderungen. Die andere erforscht, wie regelmässige Umweltveränderungen wichtige Funktionen auf endokrinem Wege einleiten. Zum ersten Themenkreis werden Fragen behandelt, wie sich Fische und Amphibien an osmotische Veränderungen anpassen, wie sie auf Temperaturveränderungen und Stress reagieren. Zwei Arbeiten untersuchen die endokrinen Folgen der Ölverschmutzung bei Meeresfischen und -vögeln. Der zweite Fragenkomplex, der mehr als die Hälfte des Buches einnimmt, untersucht hauptsächlich die Photoperiodizität der Hormone von Vögeln, Reptilien und Amphibien. Die natürlichen physiologischen Wechsel im Jahreszyklus (Mauser, Fortpflanzung, Zug, Winterruhe, Metamorphose), sowie experimentelle Ansätze (Verschieben der Hell/Dunkelphasen, Beeinflussung der Rhythmen, durch Neurotransmitter oder Hormone bei thyreoidectomierten oder kastrierten Tieren) erlauben, die Wechselwirkung von Umwelt und hormoneller Stimulation zu erforschen. Eine Arbeit untersucht die zeitliche Organisation der saisonalen Aktivität bei der tropischen Unterart des Schwarzkehlchens im Vergleich zum europäischen Schwarzkehlchen und diskutiert das Problem des Photoperiodismus in den Tropen. In zwei weiteren Kapiteln wird nach der Steuerung des Sexual- und Teritorialverhaltens durch Umgebungsfaktoren und Hormone gefragt. Bei den untersuchten Hormonen handelt es sich in fast allen Arbeiten um die Sexual-, Thyroid- und deren stimulierende Hormone, die insbesondere auf den natürlichen Wechsel im Jahreszyklus, aber auch auf Stress und unnatürliche Einflüsse reagieren und in einer wechselseitigen Beziehung stehen. Die pathologischen Folgen bei einem Mangel an Schilddrüsenhormon werden im letzten Kapitel, dem einzigen über Mensch bzw. Säuger, am Beispiel von endemischem Kretinismus in einem Tal von Papua Neu Guinea demonstriert. – Was fehlt in diesem Buch? D.S. Farner schreibt im Vorwort, dass die Arbeiten auf dem Gebiet der Umweltendokrinologie von Wirbellosen sowie der Öko-Endokrinologie offensichtlich kaum einbezogen wurden. Die Beiträge sind nach der systematischen Zugehörigkeit ihrer Untersuchungstiere geordnet (ungefähr die Hälfte der Kapitel behandelt Vögel). Das Buch bietet dem physiologisch Interessierten eine gute Übersicht über die neuesten Ergebnisse. Schwierig verständlich hingegen dürften die sehr spezifischen Einzelbeiträge für den Nicht-Physiologen sein, zumal auf eine Einführung und zusammenfassende Darstellung im Rahmen dieses Symposium-Berichtes verzichtet wurde.

S. Jenni-Eiermann

HOSKING, E. & J. KEAR (1985): **Eric Hosking's Wildfowl**. Croom Helm, London & Sidney. Grossformat, 153 S., 120 Farbfotos und 25 sw. Abb., £ 14.95. – Diese Sammlung von Aufnahmen der Anatiden aus aller Welt ist einzigartig in ihrem Artenreichtum wie in ihrer ästhetischen Ausdruckskraft. Der wohl berühmteste Vogelphotograph der Gegenwart ist in allen Erdteilen tätig gewesen, scheut sich aber auch nicht, einige Aufnahmen von Zoo- und Vogelparkvögeln, als solche bezeichnet, zu verwenden, wenn sie besonders wertvoll sind (S. 36, vor dem ♀ balzender Erpel der Sturzbachente *Merganetta armata*!) Wie in manchen anderen neuen Bildwerken erstreckt sich auch hier vielfach eine Aufnahme auf 1½ bis 2 Seiten. Leider beeinträchtigt dabei der Falz zwischen den beiden Seiten die mit der Grossreproduktion bezweckte imposante Bildwirkung so beträchtlich, dass man sich fragt, ob eine Verkleinerung auf eine einzige Seite nicht doch vorzuziehen wäre. Die Bildunterschriften sind so abgefasst, dass sie das Bild auch in seinem naturwissenschaftlichen Gehalt auswerten, doch wäre es bedauerlich, wenn damit der sympathisch einfache, auch mit beschränkten Englischkenntnissen leicht lesbare Text der erfahrenen Verfasserin ins Hintertreffen geriete, denn er vermittelt einen erstaunlichen Reichtum an biologischen Erkenntnissen über die Entenvögel der Welt und streift auch deren Beziehung zum Menschen: Jagd, Domestikation und Nutzung, Folklore, Ortsnamenkunde etc.

M. Schwarz