

Aus der Schweizerischen Vogelwarte Sempach

Getrennte Wege: Der Herbstzug von juvenilen und adulten Wespenbussarden *Pernis apivorus* – eine Synthese

Hans Schmid

Separate routes: autumn migration of juvenile and adult European Honey-buzzards *Pernis apivorus* – a synthesis. – The paper presents a synthesis on autumn migration of European Honey-buzzards, using different types of data. Analysis shows marked differences in migration strategies of juveniles and adults. Breeding success in different populations in Europe indicates 17–31 % of juveniles to be expected at sites with concentrations of migrating birds. At sites along the traditional migration routes of soaring raptors, i.e. the routes via the bottle-necks of Gibraltar and the Bosphorus, the percentage of juveniles observed was much lower than expected, whereas it was higher on islands in the Mediterranean and on the alpine pass Col de Bretolet. The proportion of juveniles was estimated from a large sample of observations on the phenology of migration, which is possible due to the fact that juveniles migrate on average 2.5–3 weeks later than adults. Ring recoveries show that juveniles follow a more southerly direction. Thus, they often reach the central Mediterranean, where they cross the sea at more or less any site. Adults recovered in this area were younger than those found along the overland routes. It is supposed that with increasing age adults tend to switch to migrating over land. Calculations of energy consumption indicate that detours along the overland routes offer a benefit only if the birds can use energy-saving soaring flight to a large extent. Conditions for soaring flight are inferior for juveniles, which migrate later in the season, which means that compared to flying directly across the sea no or only few costs can be saved. Juveniles use flapping flight more frequently, often migrate alone and reach the wintering sites more quickly than do adults.

Key words: *Pernis apivorus*, breeding success, migration, migration strategies, flocking behaviour, navigation, ring recoveries.

Hans Schmid, Schweizerische Vogelwarte, CH–6204 Sempach. e-mail: hans.schmid@vogelwarte.ch

Der Wespenbussard ist ein ausgeprägter Zugvogel, der den Winter im tropischen Afrika verbringt. Das Brutgebiet erstreckt sich von Nordwestspanien bis ins südwestliche Sibirien (Glutz von Blotzheim et al. 1971). Seine Anwesenheit von etwa 100 Tagen im Brutgebiet (Kostrzewa 1998) ist verglichen mit der für die Jungenaufzucht benötigten Zeit sehr kurz, sein Zeitbudget entsprechend knapp. Bei einem durchschnittlichen Brutbeginn um den 1. Juni, einem Schlüpfen um den 1. Juli und Ausfliegen der Jungen etwa am 10. August (Nestkarten Schweizerische Vogelwarte) bleiben den Adulten noch gut zwei Wochen Zeit, um die Jungen zur Selbstständigkeit zu führen, die Grossgefiedermauser abzuschliessen und ausreichend Fettreserven für den Zug aufzubauen. Der Zug des Wespenbussards ist bis jetzt vor allem an Orten untersucht worden, wo es an to-

pografischen Hindernissen wie Gebirgszügen und Meerengen zu grossen Konzentrationen kommt (Bijlsma 1987). Hingegen weiss man noch eher wenig über den generellen Zugablauf zwischen diesen Konzentrationspunkten. Einzelne mit Radar und Motorgleitern durchgeführte Studien (Leshem 1989, Bruderer et al. 1994, Leshem & Yom-Tov 1996b, Meyer et al. 2000 etc.) erlauben einen tieferen Einblick ins Zugeschehen auf kürzeren und längeren Strecken. Zudem wurde in Schweden eine Studie mittels Satellitentelemetriessendern begonnen (Hake 1998, Hake et al. 1999).

Was bisher zu kurz kam, war die Synthese dieser einzelnen, nicht selten auch widersprüchlichen Erkenntnisse. Doch der Wespenbussard ist eine schwierig zu bearbeitende Art, von der wegen ihrer heimlichen Lebensweise nur wenige Beringungsergebnisse vorliegen.



Abb. 1. Wespenbussard (juv.) im Flug. Aufnahme John Larsen. – *Honey-buzzard* (juv.).

Hier drängte sich eine länderübergreifende Auswertung auf. Deshalb versuche ich in dieser Arbeit, aus den vielen verstreuten Einzelkenntnissen einen Gesamtüberblick über Ablauf und Strategien des Herbstzugs des Wespenbussards zusammenzustellen. Dabei soll vor allem gezeigt werden, wie der «normale» Wespenbussard vom Brutgebiet ins Winterquartier gelangt.

Auslöser für die Arbeit war das zwar seit langem bekannte, aber nicht genügend erklärte Phänomen, dass der Wespenbussard sein Durchzugsmaximum über den Alpen deutlich später erreicht als im nahen schweizerischen Mittelland (Thiollay 1966, Schmid 1990). Auf der Wasserscheide/Gurnigel, also am Alpenrand, stellte ich dann fest, dass der Durchzug zweigipflig verlief. Offenbar gab es Wespenbussarde, die jahreszeitlich früher und hauptsächlich durch das Mittelland zogen, und solche, die deutlich später die Alpen überquerten. Ich richtete in der Folge mein spezielles Augenmerk auf die Frage, ob es Unterschiede

im Zugverhalten von adulten und juvenilen Wespenbussarden gibt.

1. Material und Methode

Der Grossteil dieser Synthese beruht auf einer Zusammenstellung von bereits publizierten Ergebnissen. Daneben habe ich eine Ringfundauswertung durchgeführt. Darin wurden die Wiederfunde von den in diesem Fall wichtigsten Ringfundzentralen und von EURING einbezogen.

Im weiteren konnte ich auf Zugbeobachtungen, Nestkarten, Ringfunde und Radaraufzeichnungen aus dem Archiv der Schweizerischen Vogelwarte sowie auf eigene Zugbeobachtungen an etlichen Orten in Mittel- und Südeuropa zurückgreifen und diese neu auswerten.

Die Auswertungen zur Phänologie wurden aus unterschiedlichsten Quellen, die oft unterschiedliche Beobachtungszeiträume abdecken,

zusammengetragen und einander angeglichen. Da nicht in jedem Fall Zahlen zur Verfügung standen, ermittelte ich die Werte z.T. aus den Durchzugsdiagrammen.

2. Anteil der Juvenilen

2.1. Anteil der zugbereiten Juvenilen

2.1.1. Einleitung

Der Anteil der Juvenilen variiert von Konzentrationspunkt zu Konzentrationspunkt enorm. Doch um abzuschätzen, von welchem Anteil an Juvenilen ausgegangen werden kann, versuchte ich, möglichst viele Angaben zum Fortpflanzungserfolg aus möglichst allen Teilen des Areals zusammenzutragen. Dies war allerdings problematisch, weil der Bruterfolg bekanntlich von Jahr zu Jahr grossen Schwankungen unterworfen ist (z.B. T. Blanc in Glutz von Blotzheim et al. 1971, Kostrzewa 1987) und weil in den meisten Untersuchungen den schwierig zu kontrollierenden nicht brütenden oder die Brut abbrechenden Paaren zu wenig Beachtung geschenkt wird. Auch wurden die Brutergebnisse nicht überall gleich ermittelt: In den meisten Studien handelt es sich um die Zahl der Jungen im beringungsfähigen Alter, in einzelnen um die Zahl der ausgeflogenen Jungen. In Gebieten mit hoher Prädationsrate kann jedoch zwischen den beiden Stadien ein markanter Unterschied bestehen (R. Bijlsma briefl.). Zudem muss berücksichtigt werden, dass es in schlechten Jahren viel schwieriger ist, Bruten zu verfolgen als in guten und dass dann der Bruterfolg eher unterschätzt wird (R. Bijlsma briefl.).

2.1.2. Ergebnisse

Der Fortpflanzungserfolg des Wespenbussards ist generell recht gering (Tab. 1). Auch in guten Jahren und bei nur einem geringen Prozentsatz von erfolglosen Paaren übersteigt er kaum je 1,8 Junge pro Brutpaar. Wo den erfolglosen Paaren mehr Beachtung geschenkt wurde (T. Blanc in Glutz von Blotzheim et al. 1971, Kostrzewa 1987 sowie im Material von J. Jeanmonod et al., enthalten in den Nestkar-

ten der Schweizerischen Vogelwarte), sind die Werte für den Fortpflanzungserfolg geringer als in Untersuchungen anderer Autoren. Sie lassen vermuten, dass – bei beträchtlichen jährlichen Schwankungen – durchschnittlich etwa 50–60 % der Paare erfolgreich Junge aufziehen. Bei der Brutgrösse der erfolgreichen Paaren bestehen von Untersuchung zu Untersuchung ungewöhnlich grosse Unterschiede. Geografische oder klimatische Gesetzmässigkeiten lassen sich dabei nicht erkennen. So ist es erstaunlich, dass in Finnland und England ein wesentlich grösserer Fortpflanzungserfolg registriert werden konnte als in Dänemark und in Schweden. Die durchschnittliche Brutgrösse liegt bei etwa 1,6 Junge pro erfolgreiches Paar. Daraus lässt sich eine mittlere Fortpflanzungsrate von 0,8–1,0 Junge pro Brutpaar abschätzen. Auf vergleichbare Werte kommt Kostrzewa (1998) bei kleinerer Stichprobengrösse, jedoch teilweise identischen, mehr auf das nördliche Mitteleuropa konzentrierten Quellen.

2.1.3. Diskussion

Die brutbiologischen Studien haben zwar in den letzten Jahren erfreulich zugenommen. Der Wespenbussard gehörte aber bis vor kurzem selbst in Ländern wie Grossbritannien, wo ausgedehnte Studien bei fast allen Vogelgruppen laufen, zu den am schlechtesten untersuchten Arten. Sein Bestand wurde unterschätzt und sein Verhalten oft falsch eingeschätzt (Roberts et al. 1999). Auch wurden die Einflüsse der Witterung auf den Bruterfolg kontrovers diskutiert. Es scheint heute, dass der Bruterfolg durch eine ganze Reihe von Faktoren beeinflusst wird, die von einander mehr oder weniger abhängig sind (Kostrzewa 1998, Roberts et al. 1999). Trotz der Zunahme brutbiologischer Studien bleiben Fragezeichen zur Verlässlichkeit dieser Daten. Die grossen Unterschiede bei den Angaben zum Bruterfolg selbst in benachbarten Regionen lassen Skepsis bezüglich deren Aussagekraft und insbesondere der daraus gezogenen Folgerungen (z.B. Tjernberg & Rytman 1994) aufkommen.

Bei der Schätzung des Anteils der Juvenilen am Zugvolumen gehe ich von folgenden Voraussetzungen aus:

Tab. 1. Angaben zum Fortpflanzungserfolg verschiedener europäischer Populationen. – *Breeding success of European Honey-buzzard populations in different parts of Europe.*

Land	Jahr	kontrollierte Paare	erfolgreiche Paare	juv. total	erfolgreiche Paare (%)	Brutgrösse (n Junge)	Fortpflanzungserfolg	Autoren, Bemerkungen
Deutschland	1988	35	27	46	77,1	1,7	1,31	Mammen & Stubbe 1998
	1989	45	31	47	68,9	1,52	1,04	
	1990	37	27	44	73	1,63	1,19	
	1991	41	28	42	68,3	1,5	1,02	
	1992	48	41	66	85,4	1,61	1,38	
	1993	80	55	80	68,8	1,45	1,0	
	1994	63	49	82	77,8	1,67	1,3	
	1995	71	54	84	76,1	1,56	1,18	
	1996	44	22	31	50	1,41	0,7	
	1997	54	36	55	66,7	1,53	1,02	
	total	518	370	577	71,4	1,56	1,11	
Deutschland			17	25			1,4	Wendland, Mildenerger in Glutz et al. 1971, Mildenerger in Mildenerger 1982
			24	31			1,3	
			20	32			1,6	
Deutschland		80			37,5		0,59	Kostrzewa 1987
	1979, 80, 82						0,86–1,08	
	1981, 83–85						0,1–0,4	
Deutschland		58	44	60		1,54	1,13	Göttgens 1984, Bieling 1931, beide zit. in Zang et al. 1989
		23	19					
		41		68		1,66		
Finnland	1986	87	76	138	87,4	1,82	1,59	P. Saurola, pers. Mitt.
	1987	68	38	58	55,9	1,53	0,86	
	1988	95	69	100	72,6	1,45	1,05	
	1989	118	104	191	88,1	1,84	1,62	
	1990	92	76	141	82,6	1,86	1,54	
	1991	67	50	77	74,6	1,54	1,15	
	1992	87	77	143	88,5	1,86	1,65	
	1993	122	102	180	83,6	1,77	1,48	
	1994	82	62	102	75,5	1,65	1,25	
	1995	88	74	139	84,1	1,88	1,58	

– mittlere Fortpflanzungsrate von 0,8–1,0 Jungen/Brutpaar (vgl. Tab. 1)

– verschwindend kleiner Anteil von effektiven Nichtbrütern (keine immaturren Vögel im Brutgebiet)

– Ausfallrate bei den Juvenilen vom Ausfliegen bis zum nach wenigen Wochen erfolgreichen Wegzug von 10 %

– vernachlässigbare Ausfallrate bei Adulten.

Die Schätzung lässt einen Jungenanteil von 26–31 % erwarten. Ausfälle von Juvenilen kommen immer wieder vor; dies belegen z.B. Eingänge an Pflegestationen, Prädation durch den Habicht *Accipiter gentilis* (Bijlsma 1998b

und briefl.) oder Beobachtungen, die in Jahren mit Nahrungsmangel eine schlechte Kondition der Juvenilen belegten (Bijlsma et al. 1997, Bijlsma 1998a). Die Führungszeit ist extrem kurz: Juvenile Wespenbussarde können schon eine Woche nach dem Ausfliegen weitgehend selbstständig sein (R. Bijlsma briefl.). Trotzdem ist von einer erheblichen Ausfallrate in dieser kritischen Phase auszugehen, doch ist über deren Höhe nichts bekannt. Läge die Ausfallrate doppelt so hoch als die oben eingesetzten 10 %, so würde der Anteil der Juvenilen auf 24–29 % sinken. Ergebnisse aus Drenthe (NL, R. Bijlsma briefl.) deuten auf in den letz-

Tab. 1. Fortsetzung.

Land	Jahr	kontrollierte Paare	erfolgreiche Paare	juv. total	erfolgreiche Paare (%)	Brutgrösse (n Junge)	Fortpflanzungserfolg	Autoren, Bemerkungen
	1996	78	66	117	84,5	1,77	1,50	
	total	984	794	1388	80,7	1,75	1,41	
Österreich	1989	16	16	29	100	1,8	1,8	Gamauf & Herb (1990)
Österreich	1980–88, 1996–98	71	60	102	84,5	1,7	1,44	A. Gamauf briefl.
Schweiz	1964	7		11	0		0	T. Blanc in
	1965	12		0	0		0	Glutz et al. 1971
	1967	6		0	0		0	
	1968	6		8				
Schweiz	1956–98	52	37	60	71,1	1,62	1,15	ID ab 1985, alle Nestkarten, zusätzliche Angaben J. Jeanmonod, W. Schlosser & A. Weber
Schweden	1986–91						0,6	Tjernberg unpubl. in Tjernberg & Rytman 1994
Dänemark			103		55		0,9	Jorgensen 1989, nach Tjernberg & Rytman 1994
Dänemark	1973–87	158	55	95	35	1,73	0,6*	Rasmussen & Storgård 1989 *0,7 gemäss Angabe der Autoren
Niederlande	1973–90	319	174		54,5	1,76	0,96	R. Bijlsma briefl., Studien R. Bijlsma u. W. van Manen
	1990–99	67	17		25,3	1,82	0,46	
	1992–99	84	29		34,5	1,34	0,46	
Belgien	1966/67	11	8	14	72,3	1,75	1,27	Doucet 1968
Frankreich	1966	18	15	23	83,3	1,53	1,28	Thiollay 1967c
England	1989–97	47	42	76	89	1,81	1,62	Roberts et al. 1999

ten Jahren hohe, vor allem durch den Habicht verursachte Ausfallraten, doch bleibt offen, wie weit dies auf andere Regionen übertragen werden kann. Neu wurde kürzlich auch die Hypothese ins Spiel gebracht, dass Wespenbussard-Paare möglicherweise im Mittel nur alle zwei Jahre zur Brut schreiten könnten, wurde doch in drei niederländischen Untersuchungsgebieten nur etwa in jedem zweiten Territorium auch tatsächlich ein Nest benutzt (R. Bijlsma briefl.). Dies würde den Jungenanteil weiter drücken, im vorliegenden Fall auf eine Grössenordnung von 17 % (231 besetzte Territorien, jedoch nur 107 benutzte Nester mit 106

Jungen). Bei identischem Zugverhalten von Juvenilen und Adulten müsste man also an allen Orten, wo ziehende Wespenbussarde beobachtet werden, einen Anteil von 17–31 % Juvenilen erwarten.

Auch Kostrzewa (1998) geht von einem Jungenanteil von rund 25 % aus. Sollten allerdings gemäss der Hypothese Bijlsmas die Paare in manchen Jahren zwar das Revier besetzen, jedoch nicht brüten, so würde sich der theoretische Anteil – abhängig davon, in wie weit diese Nichtbrüter in der Zahl von 40–50 % nicht erfolgreich brütender Paare bereits enthalten sind – im Extremfall halbieren.



Abb. 2. Wespenbussard (juv.). Aufnahme John Larsen. – *Honey-buzzard* (juv.).

2.2. Der Anteil der Juvenilen an verschiedenen Beobachtungsorten

2.2.1. Einleitung

Die juvenilen Wespenbussarde folgen den Adulten mit einem etwa zweieinhalb- bis dreiwöchigen Abstand (Kjellén 1998). Diese Staffelung ist für Langstreckenzieher typisch (Newton 1979). Die Durchzugsdiagramme sollten deshalb angesichts des auf kurze Perioden konzentrierten Zuges klar zweigipflig sein: Einem ersten deutlich stärker ausgeprägten Gipfel in den Pentaden 48 bis 50 sollte ein schwächerer in den Pentaden 53 bis 55 folgen. Kaum an einem Ort entsprechen jedoch die Diagramme den Erwartungen. Der theoretisch erwartete Anteil von 17–31 % Juvenilen wurde nirgends erreicht. Bei Meerengen wurde er deutlich unterschritten, in den Alpen und auf Inseln hingegen übertroffen, wie nachfolgender Überblick zeigt. Noch fehlen jedoch für die meisten Beobachtungsorte genauere Angaben zur Alterszusammensetzung. In vielen Fällen

lässt sie sich aufgrund der Durchzugsdiagramme gemäss Vorgabe durch Sogård & Osterby (1989) ungefähr abschätzen; allerdings wurde die Trennlinie bei 8 Tagen nach dem (theoretischen) Median der Adulten gezogen.

2.2.2. Ergebnisse

Die Mediane des Durchzuges werden an etlichen, über weite Teile der westlichen Paläarktis verstreuten Punkten fast gleichzeitig erreicht (Abb. 3). Daneben kann sich der Durchzugsgipfel selbst an nahe beieinander liegenden Beobachtungsorten um bis zu drei Wochen unterscheiden (Abb. 4).

Die Informationen sind teilweise bruchstückhaft und stark durch Beobachtereffekte beeinflusst (vgl. Tab. 2). Es ergibt sich nur dann eine logische Abfolge von Norden nach Süden, wenn berücksichtigt wird, welcher Anteil von Adulten und Juvenilen an den jeweiligen Orten etwa durchzieht. Der Zug der Adulten setzt europaweit in den Pentaden 45–47

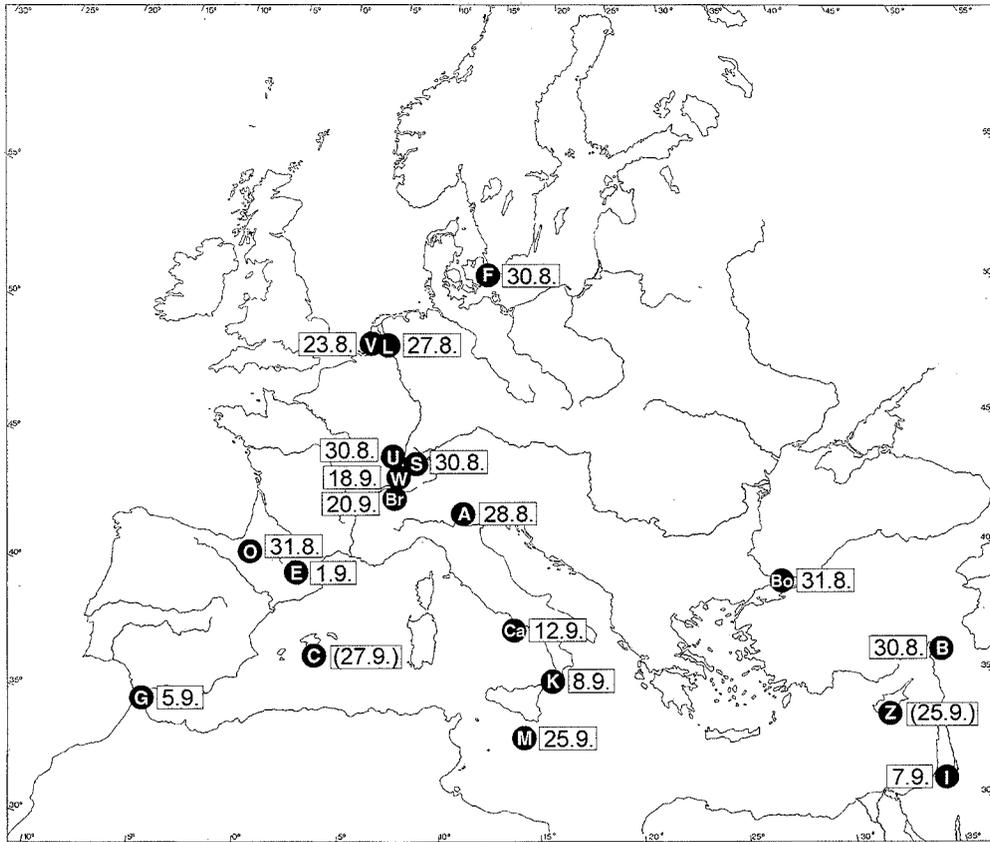
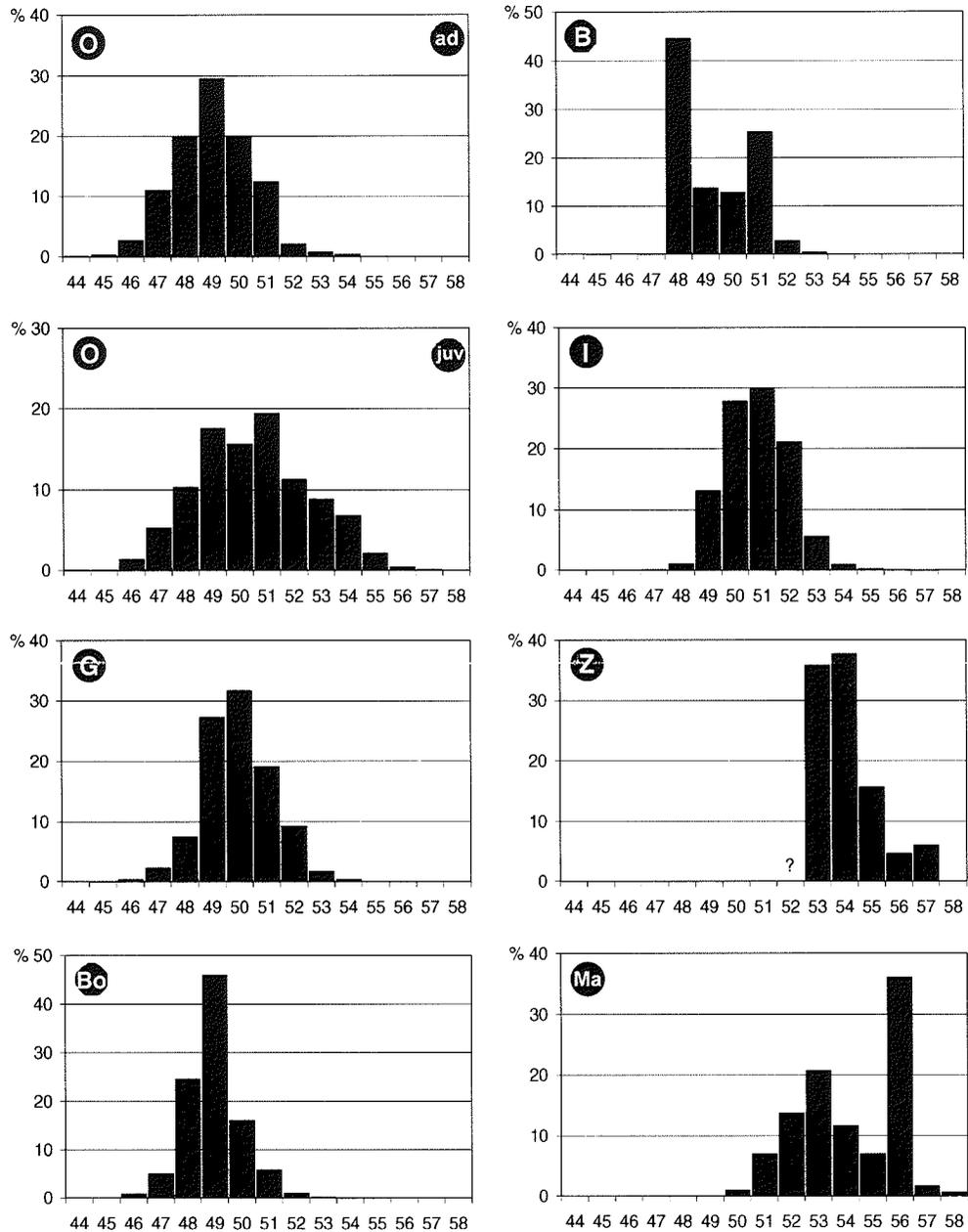


Abb. 3. Mediane des Durchzuges in der westlichen Paläarktids. Die mit Buchstaben bezeichneten Beobachtungsorte sind in Tab. 2 weiter beschrieben. In Klammern stehen die Mediane an Beobachtungsorten mit geringer Stichprobengröße oder nicht ganz durchgehend kontrollierter Zugperiode. – *Phenology of migration: median date of observed migrants in the western Palearctic. Observation sites with letters are described in table 2. In brackets: medians of sites with small sample sizes or not continuously observed migration period.*

(7.–21. 8.) deutlich ein. Bereits in der Pentade 47 wird der Median des Durchzuges in den zentralen Niederlanden erreicht, wo es sich um Vögel aus unmittelbar nördlich angrenzenden Gebieten handeln wird (Bijlsma et al. 2000). Auf die Pentaden 48 und 49 fällt das Maximum des Durchzuges im übrigen Nord- und Mitteleuropa, wobei beide Geschlechter gleichzeitig ziehen dürften (Kjällen 1992). Der Höhepunkt des Durchzuges fällt jedes Jahr fast auf das selbe Datum: Auf Organbidexka war dies in 12 von 18 Jahren der 29., 30. oder der 31. August. Auch an den meisten übrigen Orten in Nord-

und Mitteleuropa kulminiert er in der Regel in den allerletzten Augusttagen; ausgeprägte Schlechtwetterphasen vermögen allerdings in einzelnen Jahren leichte Verspätungen hervorzurufen. Der Aufbruch in den Brutgebieten dürfte damit praktisch überall gleichzeitig stattfinden. An südeuropäischen Konzentrationspunkten (Pyrenäen, Kalabrien und Bosporus) fallen die Höhepunkte auf die Pentade 49 (27.–31. 8.), bei Gibraltar und in Israel auf die Pentade 50 (1.–5. 9.). Nach 1–2 weiteren Pentaden ist der Zug bereits weitgehend abgeschlossen. In Israel ziehen 90 % aller Wespen-



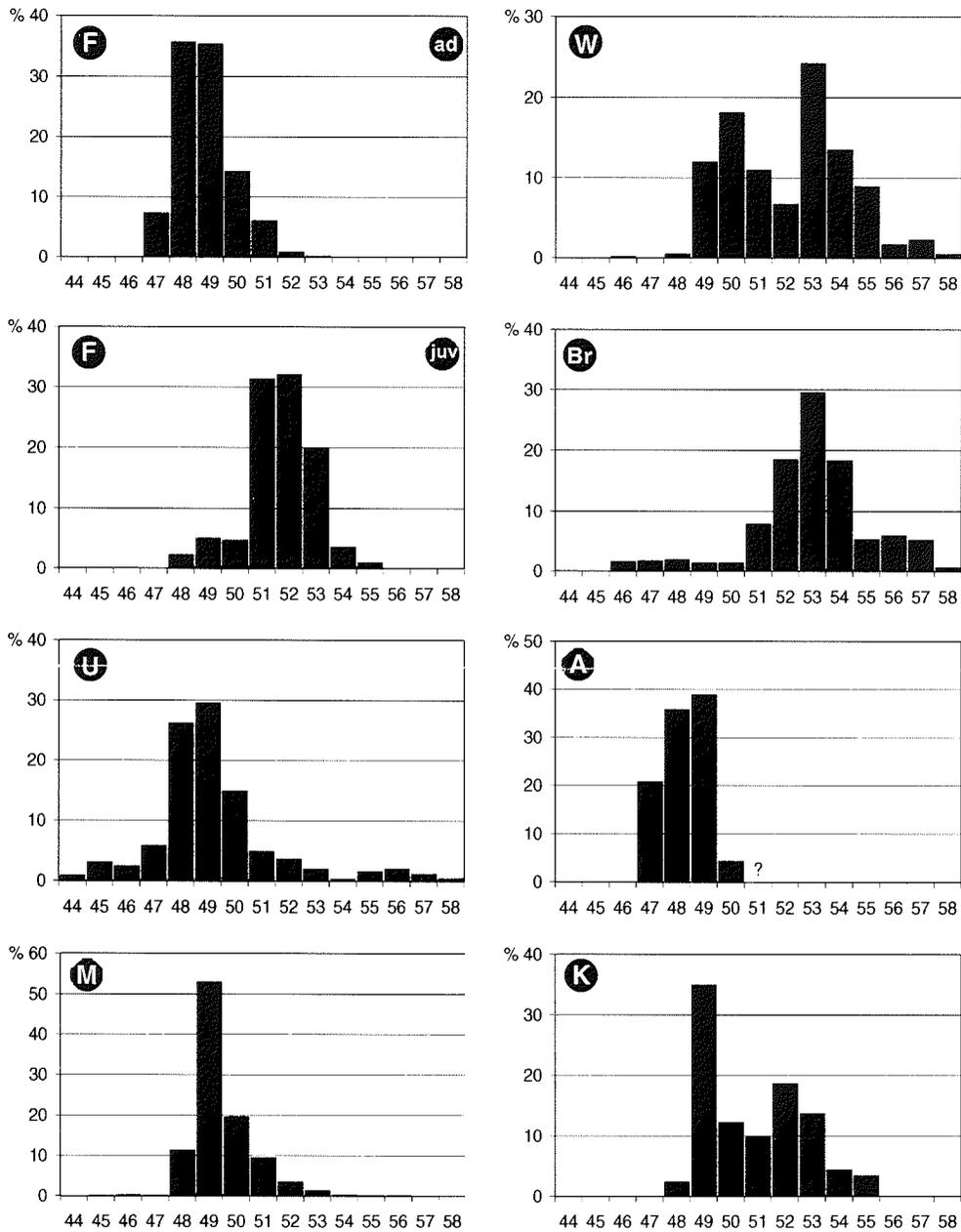


Abb. 4b. Phänologie des Wegzuges in der westlichen Paläarkt. Die Durchzugsdiagramme beruhen auf den in Tab. 2 aufgeführten Quellen. F = Falsterbo (Süd-Schweden), U = Ulmet (Schweizer Jura), M = Schweizer Mittelland, W = Wasserscheide/Gurnigel (Schweizer Voralpen), Br = Col de Bretolet (Alpen), A = Colli Asolani (Italien), K = Kalabrischer Apennin. – *Phenology of migration in the western Palearctic from sources listed in table 2. F = Falsterbo, U = Ulmet, M = Swiss Lowlands, W = Wasserscheide/Gurnigel, Br = Col de Bretolet (Alps), A = Colli Asolani (Italy), K = Calabrian Apennin (Italy).*

Tab. 2. Basis der Durchzugsdiagramme: Quellenangabe, Beobachtungsperioden, Art der Berechnung und Anzahl einbezogener Vögel. – *Information for figure 2: source, observation period, calculation method and number of birds considered in analysis.*

Ort	Abkürzung auf Karte	n	Jahre	Methode	Autoren
Gibraltar	G	163 440	1976–77	aus Rohdaten ermittelt	Bernis 1980
Organbidexka	O	178 783	1981–96	Berechnung aus Rohdaten	J.-P. Urcun briefl.
Falsterbo total	F	65 765	1977–84	aus Grafik ermittelt	Sogård & Osterby 1989
Ulmet	U	3 565	1991–96	aus Jahreszusammenfassungen ermittelt	Schaub & Klaus 1991 ff.
Schweizer Mittelland	M	10 383	1995–98	aus ID-Daten	
Colli Asolani ^a	A	20 368	1994–99	Berechnung aus Rohdaten	F. Mezzavilla briefl.
Bosporus	Bo	8 997	1966	Berechnung aus Rohdaten	Porter & Willis 1968
Belen-Pass ^b	B	15 971	1976	Berechnung aus Rohdaten	Sutherland & Brooks 1981
Israel ^c	I	345 456	1982–90	Messung aus Grafik	Leshem & Yom-Tov 1996a
Zypern ^d	Z	531	1992, 96	Berechnung aus Rohdaten	Frost 1994, Frost 1998
Kalabrischer Apennin	K	895	1993	Messung aus Grafik	Agostini & Logozzo 1995
Wasserscheide/Gurnigel	W	1 180	1980–85	Berechnung aus Rohdaten	Schmid 1985
Col de Bretolet	Br	4 592	1962, 64, 74, 80–84	Kombination verschiedener Methoden	Thiollay 1966, Winkler & Lasserre 1978, J.-P. Matérac briefl.
Malta ^e	Ma	820	1971	Messung aus Grafik	Beaman & Galea 1974
Capri ^f	Ca	329	1994, 95	Berechnung aus Rohdaten	Jonzén & Pettersson 1999
Cabrera	C	261	1994, 95 1995	Schätzung nach div. Angaben	Rebassa 1995
Veluwe	V	290	1974–80	Berechnung aus Rohdaten	Bijlsma et al. 2000
Limburg	L	228	1979–83	Berechnung aus Rohdaten	Bijlsma et al. 2000

^a Zählung jeweils nur vom 19. 8. bis 6. 9.

^b Zählung nur vom 2. 8. bis 23. 9. 1976

^c Mittelwert aus 9 Jahren; Umrechnung aus 4-Tages-Perioden

^d Zählungen nur vom 19. 9. bis 9. 10. 1992 und 20. 9. bis 11. 10. 1996

^e Diagramm stark beeinflusst vom Peak am 4. 10.

^f Zählung beeinflusst durch Schlechtwetterperioden

bussarde innerhalb von 16 Tagen durch (Leshem & Yom-Tov 1996a), im schweizerischen Mittelland (Archiv Schweizerische Vogelwarte) und auf Organbidexka innerhalb von etwa 20 Tagen (J.-P. Urcun briefl.). Der Zug findet also kleinräumig gesehen, aber auch grossräumig, konzentriert in einer sehr kurzen Zeitspanne statt. Die geringe zeitliche Differenz zwischen den Zugspitzen in Nordeuropa (Median Falsterbo bei Adulten: 29. 8.) und an den südlichsten Beobachtungspunkten (Gibraltar 5. 9., hier beide Altersgruppen eingeschlossen) lässt auf einen raschen, recht grosse Tagesleistungen erfordernden Zug schliessen. An süd-

lichen Konzentrationspunkten erwartet man eine gewisse Staffe lung des Durchzugs verschiedener Populationen, ohne dass diese allerdings aus dem Durchzugsdiagramm erkennbar wäre. So dürften bei Gibraltar bis und mit Pentade 50 vorwiegend Vögel aus dem mitteleuropäischen Raum durchziehen. Die Hauptmasse der nordeuropäischen Vögel – sie macht wohl weniger als 10 % der dortigen Gesamtzahl von durchschnittlich über 80 000 Durchzüglern (Bernis 1980) aus – wird erst hernach folgen. Es ist kaum denkbar, dass um den 29. August in Südschweden durchziehende Vögel die rund 2600 km (Luftlinie) lange Strecke an die Meer-

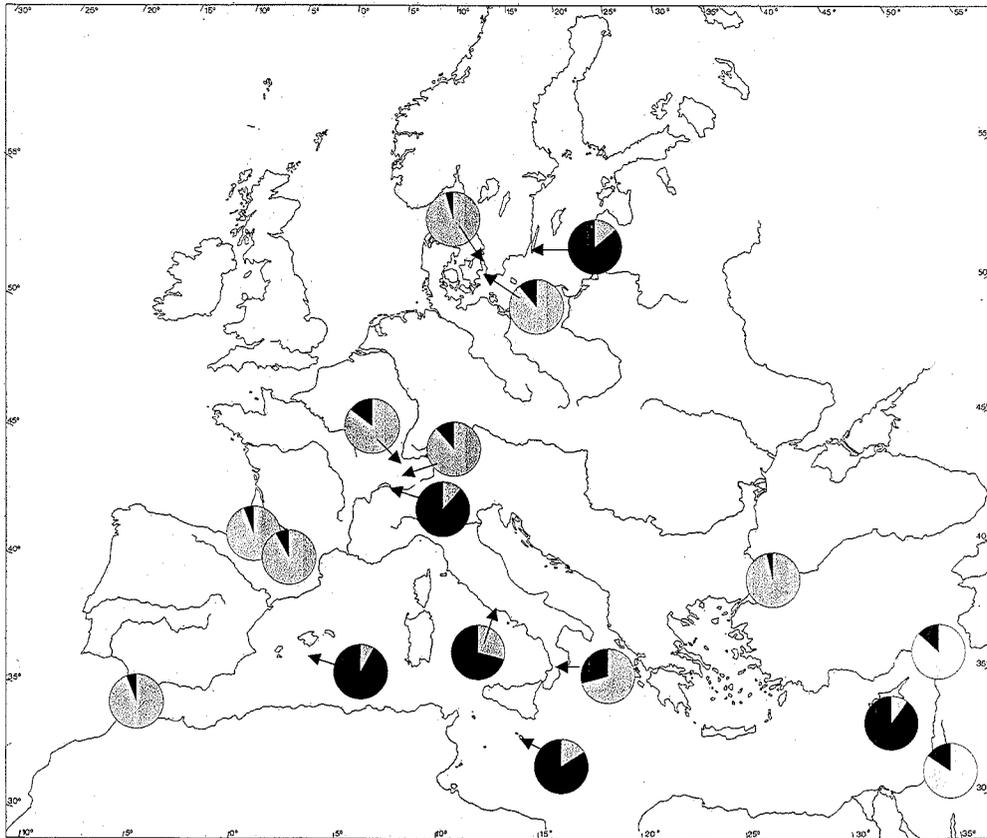


Abb. 5. Prozentualer Anteil der Juvenilen (schwarz) und Adulten (grau) an verschiedenen Konzentrationspunkten. Für die meisten Orte wurde der Anteil der Altersklassen aufgrund des Medians des Durchzuges auf dem entsprechenden Breitengrad ermittelt. Zu den Adulten wurden nach dieser Datumsregel die Vögel gezählt, die noch innerhalb der nächsten acht Tage nach dem Median durchzogen (im Falle von Hellebaek DK und Ottenby S innerhalb der nächsten elf Tage). Für Zypern wurde der Anteil geschätzt, da nicht für die ganze Zugperiode Zählungen vorlagen. – Percentages of juveniles (black) and adults (grey) at different sites with concentrations of migrating birds. For most sites calculations of percentages were based on the median dates for the two age classes at the corresponding latitude. Following this rule, birds were considered as adults when they were migrating within eight days after the median date (for Hellebaek DK and Ottenby S within eleven days). For Cyprus percentages were estimated, because counts were not available for the whole migration period.

enge von Gibraltar bis zum 5. September zurücklegen könnten. Die ersten Ergebnisse aus dem schwedischen Satellitentelemetrie-Projekt (Hake 1998, Hake et al. 1999) untermauern dies, ergaben sie doch durchschnittliche Tagesstrecken von deutlich unter 200 km.

Der Zug der Juvenilen setzt zwar etwa ab dem 25. August langsam ein, doch bis Ende Monat sind z.B. bei Falsterbo erst rund 5 % al-

ler Vögel durchgezogen (bei Adulten ca. 78 %, Sogård & Osterby 1989). Der Median des Durchzugs wird dort am 16. September erreicht. Für Ottenby an der Südspitze Ölands wurde der 15. September errechnet (Sogård & Osterby 1989). Angaben für andere Orte zum Durchzug der Juvenilen stehen aus verschiedenen Gründen auf eher wackeligen Füßen. Für den Col de Bretolet errechnet sich ein Median

für den 20. September (beide Altersgruppen eingeschlossen, doch hoher Juvenilanteil; Thiollay 1966, Winkler & Lasserre 1978, J.-P. Matérac briefl.). Schon am 7. September soll der Median in den Pyrenäen überschritten sein, wobei der Durchzug bereits früh kräftig einsetzen soll und über unerklärlich viele Pentaden verteilt ist (s. Abb. 4a, J.-P. Urcun briefl.). Für den Kalabrischen Apennin lässt sich ein zweiter Zuggipfel um den 18. September erkennen (Agostini & Logozzo 1995). Auf Malta und Cabrera fallen die Mediane etwa auf den 25. bzw. 27. September (Rebassa 1995, Beaman & Galea 1974). Auf Zypern wird das Maximum schätzungsweise kurz nach dem 20. September erreicht (Frost 1998). Die letzten Durchzügler werden in Mittel- und Südeuropa regelmässig kurz nach Mitte Oktober gesichtet; Winterfeststellung sind in Europa und im Mittleren Osten äusserst selten (Übersicht in Grusu & Azzolini 1997).

Die Zahl der pro Ort registrierten Wespenbussarde unterliegt grossen jährlichen Schwankungen: Beste und schlechteste Jahre können um einen Faktor 2–3 auseinander liegen (z.B. Ulfstrand 1958, Kjellén 1998). Auch die Anteile der Juvenilen (Abb. 5) können von Jahr zu Jahr stark variieren. So erreichten sie bei Falsterbo 1986–1995 zwischen 4 und 37 % (letzterer Wert bei einer leicht unterdurchschnittlichen Zahl von Adulten, Kjellén 1998), im Mittel 11 %. Da die Fluktuationen stark durch die Witterung beeinflusst werden, verlaufen sie bei den beiden Altersgruppen weitgehend unabhängig voneinander.

Die Jungenanteile liegen an Meerengen unter den Erwartungen, auf Inseln, dem südexponierten Promontorio del Circeo/Latium (Corbi et al. 1999) und auf dem Col de Bretolet darüber. Eine Mittelstellung nimmt der Anteil auf der Stiefelspitze Italiens ein (Abb. 5).

2.2.3. Diskussion des Jungenanteils

Das Phänomen der grossen jährlichen Schwankungen bei der Zahl der erfassten Durchzügler ist seit langem auch für viele andere Greif- und Grossvögel bekannt. Es liegt beim Wespenbussard – z.B. im Falle von Falsterbo oder von Israel – in einer ähnlichen Grössenordnung wie

bei anderen Greifvogelarten (Kjellén 1998, Leshem & Yom-Tov 1996a). An sich müsste zwar gerade bei diesen langlebigen Arten von relativ konstanten Durchzugszahlen ausgegangen werden. Beobachtereffekte und klein- oder grösserräumige Zugwegänderungen der Vögel von Jahr zu Jahr, z.B. als Folge unterschiedlicher Windeinflüsse, führen jedoch zu diesen grossen Schwankungen (z.B. Bernis 1980). Rückschlüsse auf den Bruterfolg (Tjernberg & Rytman 1994) scheinen angesichts der zeitlichen Staffelung des Durchzuges und der damit für die beiden Altersklassen in der Regel unterschiedlichen Witterungsbedingungen höchst problematisch.

Der Zugablauf im nördlichen Teil des Durchzugsgebietes ist damit einigermassen klar. Auch wenn vieles für einen raschen, geradlinigen Zug spricht, ist noch wenig bekannt, wie dieser im südlichen Teil, also namentlich über der Sahara und dem Sahel, effektiv abläuft. Offen ist auch, welche Gebiete im Osten vom Zug erfasst werden. Aufgrund von Beobachtungen im Oktober am Bab el Mandeb (zwischen Jemen und Djibouti) ist bekannt, dass auch dort zumindest einzelne Vögel durchziehen (Welch & Welch 1988).

3. Auswertung der Ringfunde

3.1. Einleitung

Eine europaweite Ringfundanalyse sollte allfällige Unterschiede bei der Wahl der Zugrouten aufdecken. Hinweise auf einen durchschnittlich südlicheren Kurs Juveniler wurden schon von Sogård & Osterby (1989) für Vögel schwedischer Herkunft gefunden (wobei bei jener Publikation die Karten irrtümlich vertauscht wurden). Dazu wurden von Ringfundzentralen, von welchen bekannt war, dass sie über einige Wiederfunde verfügten, und von der EURING-Zentrale alle Fernfunde ab etwa 500 km vom Beringungsort angefordert. Praktisch alle Vögel waren als Nestlinge beringt worden. Die meisten Wiederfunde vom Herbstzug stammen von erlegten Vögeln. Als Herbstfunde wurden Wiederfunde aus den Monaten August, September und Oktober taxiert, sofern sie von Gebieten nördlich der Sahara

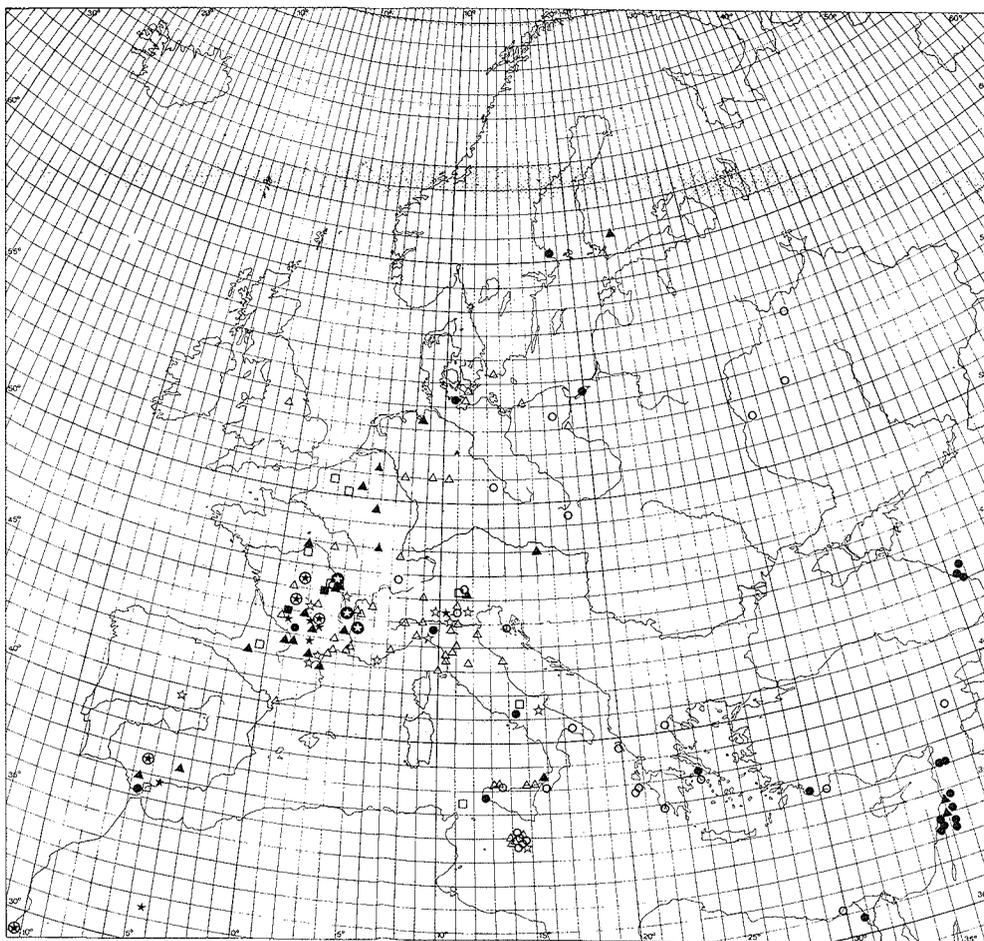


Abb. 6. Ringfunde von Adulten (ausgefüllte Symbole) und Juvenilen (offene Symbole) auf dem Herbstzug. Herkunftsländer: Niederlande (Kreise mit Stern), Deutschland (Sterne), Dänemark (Quadrate), Schweden (Dreiecke), Finnland (Kreise). – Ring recoveries of adults (black symbols) and juveniles (white symbols) during autumn migration. Ringing sites: The Netherlands (circle with star), Germany (star), Denmark (square), Sweden (triangle), Finland (circle).

stammten. August-Funde, die auf ungerichtetes Dispersal oder (in Folgejahren) auf eine Fernansiedlung schliessen liessen, blieben unberücksichtigt; es gab allerdings beinahe keine solchen Fälle. Dabei unterschied ich Funde von juvenilen (1. Herbst, $n = 101$) und adulten Vögeln (ab 3. Herbst, $n = 56$); Wespenbussarde verbringen ihr 2. Kalenderjahr üblicherweise in Afrika und kehren – mit Ausnahmen (u.a. Fund eines Einjährigen in den Niederlanden,

R. Bijlsma briefl.) – frühestens nach eineinhalb Jahren wieder nach Europa zurück. So stammen von den 159 Herbstfunden in der Paläarkt (Abb. 6) nur zwei von Vögeln im 2. Kalenderjahr. Die Auswertung gibt den Stand vom Dezember 1996 wieder. Die 54 von Liberia bis ins Kongobecken über den tropischen Gürtel Afrikas verstreuten Wiederfunde aus dem Winterquartier lassen keine auffälligen Gesetzmässigkeiten erkennen.

Für die Richtungsauswertung mussten die Funde von Vögeln aus Finnland unterteilt werden, da ostfinnische Vögel eher südostwärts, westfinnische eher südwestwärts ziehen. Die Grenze wurde bei 26 °E gezogen. Südwärts wurden generell Wiederfunde bis hinunter zum 30. Breitengrad berücksichtigt. Die Auswertung erfolgte mit dem Watson & Williams-Test.

3.2. Ergebnisse

Die Karte mit den Herbstfunden zeigt deutliche Unterschiede im räumlichen Auftreten von Alt- und Jungvögeln (Abb. 6).

Bei den Adulten ist insgesamt eine markante Konzentration auf recht enge Landrouten erkennbar, einer südwestwärts gerichteten, die über Südschweden – Nordostfrankreich – Südfrankreich – Südspanien – Marokko führt und einer südostwärts gerichteten, die über Osteuropa via Südosteuropa und Türkei oder gar entlang der Ostküste des Schwarzen Meeres in den Libanon und nach Israel führt. Sie entsprechen damit weitgehend dem bekannten Bild, das für die «Landrouten» grosser Segelflieger besteht. Allerdings wären noch Wiederfunde aus dem Raum Bosphorus zu erwarten, wo diese Art im Herbst zu den häufigsten durchziehenden Greifvögeln zählt (Porter & Willis 1968).

Ringfunde Juveniler finden sich zwar auch entlang dieser Routen, doch springt eine stärkere Konzentration durch das zentrale Europa ins Auge. Die meisten Ringfunde fallen in den Raum zwischen 0 und 25° östlicher Länge, also zwischen Südwestfrankreich und Griechenland. Besonders viele Funde stammen dabei von Südfrankreich, Italien und Malta.

Die mittleren Zugrichtungen Adulten und Juveniler unterscheiden sich aufgrund der kleinen Stichproben und der relativ grossen Streuung zwar nur zum Teil statistisch signifikant (Tab. 3), doch ist der Zug der Juveniler immer deutlich südlicher gerichtet. Letzteres trifft für die verschiedenen untersuchten Populationen zu, unabhängig davon, ob die Adulten einen mehr gegen Osten (ostfinnische Vögel) oder einen mehr gegen Westen gerichteten Zug (übrige Populationen) aufweisen.

Tab. 3. Mittlere Zugrichtungen (°) Juveniler und Adulten aus unterschiedlichen Populationen, nach Ringfundergebnissen. Sternchen markieren signifikante Unterschiede: * = $p < 0,05$. – *Mean direction of migration of juveniles and adults from different populations, from ring recoveries.*

	Juvenile		Adulte	
	°	n	°	n
Deutschland	197,7	12	213,4	6
Niederlande	189	3	* 207	5
Dänemark	201	9	211	1
Westeuropäer total	197,7	24	* 210,2	12
Schweden	197	50	* 206	19
Finnland				
mit Wiederfunden westlich 20 °	196	16	* 208	8
mit Wiederfunden östlich 20 °	172,3	11	165,3	16

Bemerkenswert ist ferner, dass die Funde Juveniler häufig auf Inseln wie Sizilien und Malta, auf kleine griechische Inseln oder andere exponierte Punkte fallen, die weitab der bekannten Routen liegen. Zehn Funde stammen allein von Malta. Sämtliche betreffen Juvenile. Auch Feldbeobachtungen bestätigten für diese Inselgruppe den hohen Anteil Juveniler: von 47 genau identifizierten Vögeln waren 42 (89 %) Juvenile (Agostini & Logozzo 1995).

Bei den Adulten interessiert im Folgenden das eigentliche Alter. Einbezogen werden 47 Vögel, die südlich des 47. Breitengrades wiedergefunden wurden. Ich unterscheide zwischen dem «westlichen Mittelmeerraum» (westlich des 5. östlichen Längengrades), dem «zentralen» (5–30 °E) und dem «östlichen Mittelmeerraum» (östlich 30 °E). Die (vergleichsweise wenigen) Vögel aus dem «zentralen Mittelmeerraum» sind dabei mit einem Durchschnittsalter von 3,5 Jahren gegenüber ca. 6 Jahren wesentlich jünger als jene, die sich in den beiden anderen Räumen auf den bekannten Landrouten bewegten. Von den 8 Vögeln aus dem «zentralen Mittelmeerraum» war keiner älter als fünf Jahre (1-mal 2 Jahre, 4-mal 3, 1-mal 4, 2-mal 5). Hingegen waren 18 der 39 Vögel aus den anderen Räumen mehr als fünf Jahre alt.

3.3. Diskussion der Ringfundergebnisse

Die Wiederfunde sind stark von der geographisch sehr unterschiedlichen Aktivität des Menschen geprägt, namentlich von der Jagd in Südeuropa. Bei nachfolgender Interpretation gehe ich davon aus, dass der Jagddruck zur Hauptzugzeit der Adulten räumlich nicht wesentlich anders verteilt ist als später zu derjenigen der Juvenilen. Da die Jagd in verschiedenen südeuropäischen Ländern schon im Spätsommer eröffnet wird, scheint mir diese Annahme vertretbar.

Die Auswertung zeigt für die untersuchten Populationen eine klare Tendenz, dass Juvenile eine südlichere Richtung einschlagen als Adulte. Das führt sie in den zentralen Mittelmeerraum, wo die Hauptmasse das Mittelmeer zwischen dem Ostrand der Pyrenäen und der Ägäis überqueren dürfte. Die Adulten wandern hingegen hauptsächlich auf den bekannten Landrouten, die sie westlich oder östlich ums Mittelmeer herum führen. Wäre der Herbstzug der Adulten im zentralen Mittelmeerraum stärker, müsste dies mittlerweile durch zahlreiche Feststellungen bestätigt sein. Beobachtungen z.B. aus Oberitalien (Mezzavilla et al. 1998, Toffoli & Belloni 1996) zeigen jedoch einen frühen Wegzug unter stark westlichen Richtungen, was vermuten lässt, dass auch viele erfahrene Altvögel aus Oberitalien und den angrenzenden Gebieten das Mittelmeer westlich umfliegen.

Das bei den Ringfunden festgestellte niedrigere Alter der Adulten im «zentralen Mittelmeerraum» deutet darauf hin, dass die Altvögel mit den Jahren mehr und mehr auf die Landrouten umschwenken – oder dass Vögel, die schon in den ersten Jahren den Landweg einschlagen, einen Selektionsvorteil haben.

Zwar war bis jetzt von vielen Vogelarten bekannt, dass die verschiedenen Altersgruppen eine unterschiedliche Phänologie haben können, dass aber derart ausgeprägte Unterschiede bei der eingeschlagenen Zugrichtung (und damit bei den überflogenen Gebieten) vorhanden sein können, scheint eine neue Erkenntnis. Allerdings ist es durchaus möglich, dass andere Arten ähnliche Unterschiede zeigen, wenn auch vielleicht weniger ausgeprägt.

Gewisse Indizien ergeben sich z.B. beim Schwarzmilan *Milvus migrans*, der auf dem Frühjahrszug auf Mittelmeerinseln und im zentralen Mittelmeerraum hauptsächlich im April und Mai auftritt, zu einer Zeit also, zu der die Brutvögel längst in ihren Brutgebieten sind (u.a. Schifferli 1967, Thiollay 1977, Agostini & Duchi 1994, Thibault & Bonaccorsi 1999, eigene Beobachtungen). Relativ hohe Zahlen von jahreszeitlich wider Erwarten spät auf dem Cap Bon/Tunesien durchziehenden Greifvögeln und Störchen könnten ebenfalls Hinweise in dieser Richtung sein. Spannend wäre zu wissen, ob es sich auch bei den im Frühjahr in doch recht grosser Zahl im zentralen Mittelmeerraum auftretenden Wespenbussarden primär um jüngere Vögel handelt. Agostini et al. (1994) beobachteten, dass auf dem Frühjahrszug die Wespenbussard-Gruppen auf dem Cap Bon oft stark zögerten, die Meeresüberquerung zu beginnen, wurden doch von 2124 Ex. nur 743 als effektive Meeresüberquerer taxiert – die übrigen zogen sich wieder von der Halbinsel zurück. Auch dies ist vielleicht eine Folge davon, dass im zentralen Mittelmeerraum nur wenige wirklich erfahrene Vögel durchziehen.

Im Verlauf des Herbstes nimmt bei Malaga die Bereitschaft zu, das dort 150 km breite Mittelmeer zu überqueren statt dessen Ufer zu folgen (Meyer et al. 2000). 18 % der mittels Radar aufgezeichneten Flugwege von Einzelvögeln oder Gruppen zielten auf das Mittelmeer hinaus. Da die Trupppgrösse der über das Meer ziehenden Wespenbussarde deutlich geringer war als diejenige über Land, machten die Meeresüberfliegen jedoch nur ca. 5 % aus ($n = 577$ Vögel). Das Alter der Vögel wurde feldornithologisch nicht unterschieden. Der jahreszeitlich zunehmende Anteil könnte zwar auch eine Folge unterschiedlicher vorherrschender Windrichtungen sein, doch dürfte es sich bei den Meeresüberfliegern vorwiegend um Juvenile gehandelt haben. Der relativ geringe Anteil könnte damit erklärt werden, dass angesichts der dort festgestellten mittleren Zugrichtungen der Hauptteil der Juvenilen schon wesentlich weiter östlich zur Meeresüberquerung ansetzt.

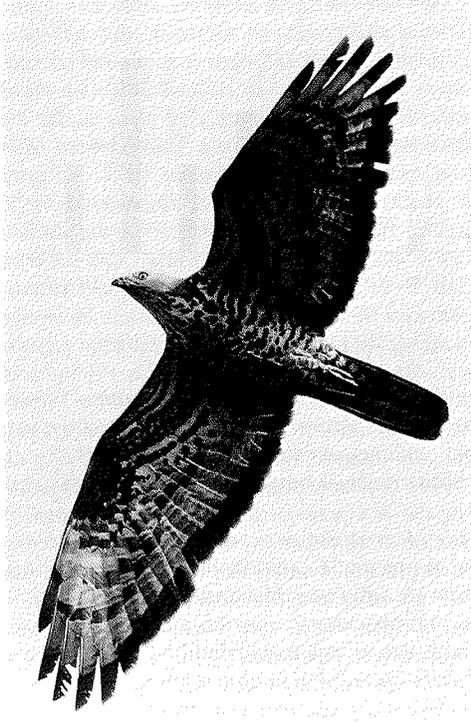


Abb. 7. Wespenbussard (ad. ♂). Aufnahme John Larsen. – *Honey-buzzard* (ad. ♂).

4. Flugeigenschaften und Zugverhalten

4.1. Einleitung

Das Zug- und Flugverhalten von Greifvögeln ist komplex, sehr variabel und wird insbesondere durch die jeweilige Witterungssituation stark beeinflusst. Am gründlichsten wurde es bisher über Israel studiert, von wo Untersuchungen mit Zielfolgeradar (Bruderer et al. 1994, Spaar 1997) und mit Motorseglern (Leshem 1989, Leshem & Yom-Tov 1996b) vorliegen. Beide Methoden ergänzen sich gut, zeichnet der Zielfolgeradar doch Flugbewegungen auf kürzere Distanz (im Falle des Wespenbussards im Umkreis von ca. 3–5 km) sehr detailliert auf, währenddem mit dem Motorsegler Flüge über Dutzende oder gar mehrere hundert Kilometer mitgemacht wurden. Sie führen aber zu mehr oder weniger stark divergierenden Er-

gebnissen, weil Motorsegler hauptsächlich zur Zeit der grössten thermischen Aktivität, Radargeräte aber ganztags im Einsatz waren. Anlässlich einer weiteren Radarstudie wurden Flugwege in Südspanien aufgezeichnet (Meyer et al. 2000). Aus Nord- und Mitteleuropa liegen hingegen mit Ausnahme einiger weniger Flugwegaufzeichnung aus der Schweiz (Bruderer et al. 1994, teilweise unveröff. Material) bislang keine Radar-Untersuchungen vor.

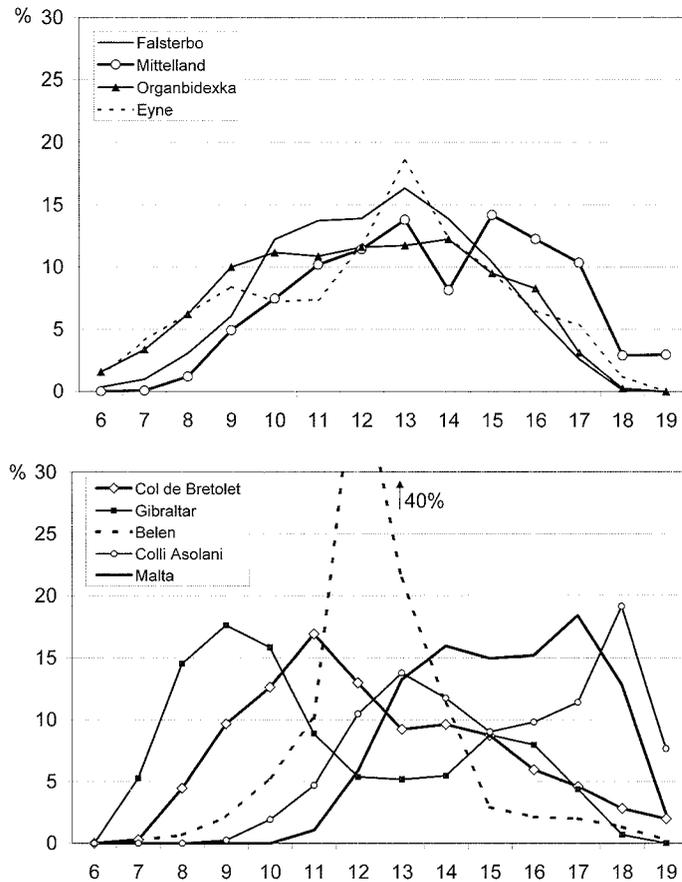
Der Wespenbussard passt sein Flugverhalten andauernd den aktuellen Bedingungen an. Die Gleitfluggeschwindigkeit steigt mit zunehmender Steigrate und Flughöhe sowie mit Seitenwind; mit zunehmender Rückenwind-Unterstützung nimmt sie ab (Spaar 1997). Der Anteil des Kreisens macht durchschnittlich etwa 40 % über Israel (Beobachtungszeit 14,1 h; Spaar 1997) und 35 % über dem Alpenvorland (n = 17 Flugwege; Bruderer et al. 1994) aus. Die Flügelschlagfrequenz beträgt 3–3,5 Hz. Verglichen mit einer Reihe von anderen Greifvogelarten liegen die Flugeigenschaften des Wespenbussards in der Regel etwa im Mittelfeld der untersuchten Arten (Spaar 1997).

4.2. Ergebnisse und Diskussionen

4.2.1. Tageszeitlicher Zugverlauf

Der Wespenbussard zieht tagsüber; Nachtzug ist zwar nicht ganz auszuschliessen, doch gibt es wenig Hinweise darauf (z.B. Jonzén & Pettersson 1999). Der Aufbruch beginnt an vielen Orten bereits etwa um den Sonnenaufgang (Bernis 1980, Dejonghe 1980, Shirihai & Christie 1992, Bruderer et al. 1994). Deutlicher Zug scheint an südlicheren Orten tendenziell etwas früher einzusetzen als in Mitteleuropa; möglicherweise sind aber die häufigeren Beobachtungen sehr früh fliegender Vögel auch nur eine Folge der grösseren Zahlen von Durchzügler. In der Schweiz können einzelne Wespenbussarde bereits kurz nach Sonnenaufgang zu ziehen beginnen (Archiv Schweizerische Vogelwarte) und auch schon Alpenpässe überqueren (Thiollay 1967b, eigene Beobachtungen). Deutlicher Zug setzt jedoch meist erst 2–3 h nach Sonnenaufgang, d.h. gegen 9 h (Sommerzeit), ein (Abb. 8). Es wurden aber

Abb. 8. Der tageszeitliche Durchzug (Ortszeit) ist von Ort zu Ort recht verschieden, wobei Beobachtereffekte die Verläufe mehr oder weniger stark mitprägen dürften. An Orten, wo kontinuierlich neue Vögel anströmen können, ist der Zug tageszeitlich ausgeglichener (a) als an Orten, wo sich am Vorabend Ansammlungen bilden oder wo zuerst Meeresüberquerungen anstehen (b). Die Daten basieren weitgehend den in Tab. 2 aufgeführten Quellen, bei teilweise reduzierter Stichprobengrösse. Ausnahmen: Falsterbo: Ulfstrand et al. (1974) (n = 24 265 Ex.), Malta: Thake (1981) (n nicht angegeben), schweizerisches Mittelland: Daten von E. Reist, T. Schwaller, R. Wüst und G. Vonwil (n = 4363 Ex.). – *Percentages of Honey-buzzards observed at different times of the day, at (a) sites with a continuous flow of migrants and (b) sites where many birds are congested the evening before or where they first have to cross the sea. Sources as in table 2 unless indicated otherwise.*



auch Zuggruppen beobachtet, die trotz idealem Zugwetter erst nach 11 h aufbrachen (P. Rapin briefl.). Die Zugintensität bleibt alles in allem bis nach 17 h etwa gleich. Noch nach 19 h kann im schweizerischen Mittelland reger Zug herrschen (Archiv Schweizerische Vogelwarte).

Auch bei Gibraltar setzt massiver Zug schon kurz nach Sonnenaufgang ein (Bernis 1980). Bei Falsterbo brechen die ersten Vögel bereits vor 6 h auf. Zug wurde bis gegen 18 h festgestellt, wobei 93 % zwischen 8 und 16 h durchzogen (Ulfstrand et al. 1974). Die tageszeitlichen Durchzugsmuster sind von Ort zu Ort sehr verschieden (Abb. 8). Beobachtereffekte sind mitzuberechnen: Der Zug am frühen

Morgen und am späteren Nachmittag dürfte wegen reduzierter Beobachtungsintensität unterschätzt sein. Ebenso wird besonders an südlicheren Orten der Anteil der entdeckten Vögel mit zunehmender Thermik sinken. Generell lässt sich die Tendenz herauslesen, dass an topografisch weniger exponierten Orten, wo ein mehr oder weniger stetiger Anflug erwartet werden kann, also etwa im schweizerischen Mittelland oder über Organbidexka, flachere tageszeitliche Zugverläufe registriert werden. Zur zweigipfligen Verteilung bei Gibraltar siehe Kap. 4.2.8. Auf Inseln wie Malta hingegen setzt der sichtbare Zug erst gegen Mittag ein – die Vögel müssen erst das Meer überqueren.

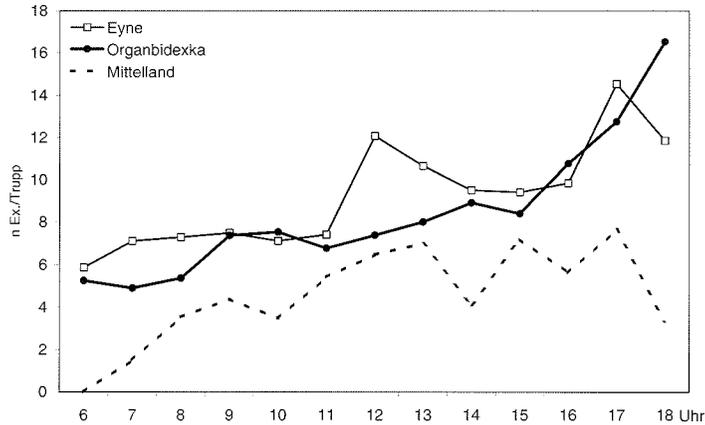


Abb. 9. Die durchschnittliche Trupprösse auf den Pyrenäenübergängen Organbidexka und Eyne und im schweizerischen Mittelland im Tagesverlauf. Auf den Pyrenäenübergängen sind die Trupprössen in einigen Morgenstunden signifikant kleiner als in den Abendstunden ($p < 0,05$; Tukey HSD-Test). Im schweizerischen Mittelland deutet sich eine ähnliche Tendenz an, doch ist diese statistisch nicht gesichert. – *Mean flock sizes of migrating Honey-buzzards on two passes in the Pyrenees (Organbidexka and Eyne) and on the Swiss Plateau in the course of the day. In the Pyrenees the flock size increases from the early hours to the late afternoon ($p < 0,05$). In Switzerland there is no significant trend.*

4.2.2. Trupprössen

Wespenbussarde ziehen meist in Trupps. Es gibt jedoch keine Hinweise darauf, dass zwischen einzelnen Individuen ein engerer Zusammenhalt besteht. Immer wieder kommt es vor, dass sich hauptsächlich beim Kreisen einzelne oder ganze Gruppen von neuen Vögeln zu einem bestehenden Trupp gesellen. Beim Übergang zum nächsten Gleitflug oder während des Gleitens können sich ebenso wieder Trupps abspalten. Ein stärkeres Zusammenhalten wurde einzig bei Meeresüberquerungen festgestellt (Agostini et al. 1994). Zum Rasten einfliegende Vögel können in einem Trupp landen, sich aber auch weiter aufteilen. So beobachtete E. Reist (briefl.) am 8. September 1998 um 19.05 h bei Häusernmoos (Kanton Bern) eine tief fliegende 16er-Gruppe. Davon landeten 5 Ex. im ersten Wald, die 11 anderen vermutlich im nächsten. Die Vögel der 5er-Gruppe starteten am nächsten Morgen einzeln zwischen 7.35 h und 9.05 h. In einem anderen Fall hob eine bei Payerne (Kanton Waadt) in einem Wäldchen rastende Zwölfergruppe am 7. September 1999 praktisch gemeinsam innerhalb von 2–3 min ab (P. Rapin briefl.).

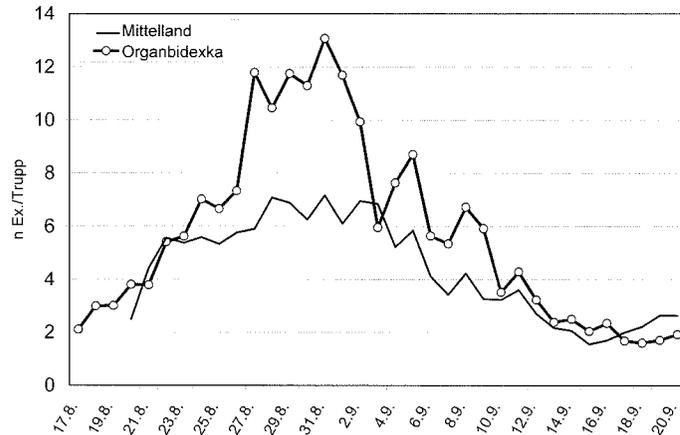
Die Trupprössen nehmen im Tagesverlauf – nur in südlichen Gebieten? – tendenziell zu. Schön zeigt sich dies im Datenmaterial aus den Pyrenäen (J.-P. Urcun briefl., Abb. 9). Für das schweizerische Mittelland lässt sich ein solcher Trend statistisch nicht sichern.

Die mittlere Trupprösse variiert in Form einer Normalverteilung saisonal stark und kulminiert auf dem Höhepunkt des Durchzuges (z.B. Bildstein, in Vorb.).

Auf Organbidexka (Abb. 10) ziehen am 18. August durchschnittlich etwa 3 Vögel miteinander, am 24. deren 7, am 31. (Median des Durchzuges) 14, etwa am 7. September wieder 7 und am 12. deren 3 ($n = 33\,306$ Trupps mit total 158 709 Ex., J.-P. Urcun briefl.). Für das Mittelland ergibt sich ein sehr ähnlicher Verlauf mit durchschnittlich 4,8 Vögeln/Trupp am 23. August, 9,0 Vögeln am 31. August und 3,1 Vögeln am 9. September ($n = 1192$ Trupps mit total 7063 Ex., Abb. 10).

Adulte ziehen grösstenteils in Trupps. Besonders zur Hauptzugzeit sind Einzelzieher die Ausnahme: Im schweizerischen Mittelland machen die einzeln beobachteten Vögel in der Pentade 46 (14.–18.8.) rund 20 % der Vögel aus, danach bis und mit Pentade 50 (bis 7.9.)

Abb. 10. Saisonale Variation der Trupmgrösse auf Organbidexka (n = 33 306 Trupps) und im schweizerischen Mittelland (n = 1126 Trupps, hier jeweils gleitender Mittelwert über 4 Tage). – *Seasonal variation in flock sizes at Organbidexka (means per day, n = 33 306 flocks) and on the Swiss Plateau (means per day, smoothed over four days, n = 1126 flocks).*



nur 5 %, in den folgenden 3 Pentaden wieder rund 19 % (n = 7059 Ex.).

Zwischen der jeweiligen Tagessumme und der Individuenzahl des grössten Trupps lässt sich ein Zusammenhang erkennen (Abb. 11, 1192 Trupps mit total 7063 Ex. an 142 Tagen).

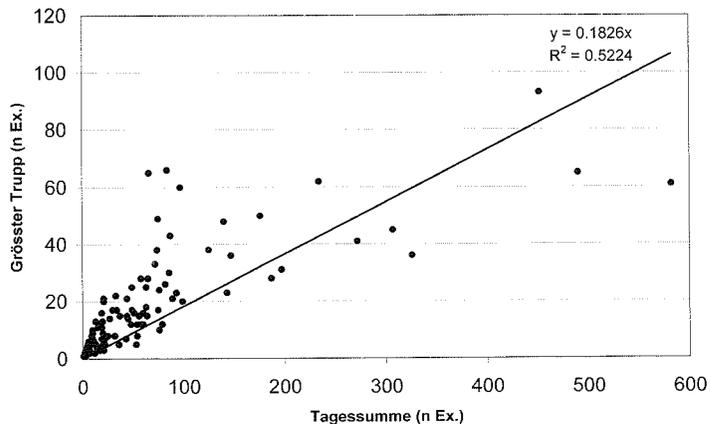
Es gibt zwar diverse Beobachtungen, die zeigen, dass auch Juvenile in kleinen Trupps ziehen können. So beobachtete ich am 30. September 1998 an der Südspitze Korsikas einen reinen Trupp von 13 Jungvögeln, die gemeinsam zum Flug über die Strasse von Bonifacio ansetzten. Meine Beobachtungen aus der Schweiz zeigen jedoch, dass Wespenbussarde nach Mitte September meist allein unterwegs

sind. Von 61 in der Datenbank der Schweizerischen Vogelwarte gespeicherten Oktober-Beobachtungen zu 100 Ex. betreffen mindestens 53 Einzelvögel. Auch die übrigen 47 Ex. waren wohl grösstenteils allein unterwegs, doch ist dies nicht zweifelsfrei rekonstruierbar, da meist nur Tagestotale angegeben wurden.

4.2.3. Diskussion der Trupmgrössen

Weshalb Greifvögel in Gruppen ziehen, wird kontrovers diskutiert (z.B. Thake 1980, Smith 1985); es dürften sich gleich mehrere Vorteile ergeben. So werden in Gruppen ziehende Greifvögel Aufwinde besser lokalisieren und/

Abb. 11. Tagessummen und Individuenzahl des jeweils grössten Trupps im schweizerischen Mittelland (n = 142 Tage). – *Number of migrating Honey-buzzards per day and size of largest flocks on the Swiss Plateau (n = 142 days).*



oder ausnutzen können. Durch seitliches Ausschwärmen kann beim Flug von Thermikschlauch zu Thermikschlauch eine breitere Fläche bestrichen werden. Falls Greifvögel die Fähigkeit haben, in Aufwinden ihre Position laufend mit derjenigen anderer Mitbenutzer zu vergleichen, haben sie die Möglichkeit, die schnellsten Lifts auszunutzen (Kerlinger 1985). In Gruppen ziehende Greifvögel benötigen weniger Zeit, um Aufwinde zu finden und kreisen darin weniger lang. Sie erreichen damit eine höhere durchschnittliche Zuggeschwindigkeit und können den Schlagflug-Einsatz reduzieren (Kerlinger 1985). Nur grössere Trupps kompensieren die Verdriftung durch Seitenwinde. Zudem streuen die Zugrichtungen weniger als bei Einzelvögeln (Liechti et al. 1996). In grösseren Gruppen ist die Wahrscheinlichkeit höher, dass erfahrene Vögel darunter sind; vielleicht halten Trupps von Wespenbussarden und Schwarzmilanen deshalb bei Meeresüberquerungen besser zusammen (Agostini & Duchi 1994). Grössere Wespenbussard-Trupps setzen im Frühjahr auf dem Cap Bon signifikant häufiger zur Meeresüberquerung an als kleinere (Agostini et al. 1994). Allerdings: Wespenbussarde, die über die tunesische Halbinsel ins Brutgebiet zurückkehren, müssten fast ausnahmslos Erfahrung mit längeren Meeresüberquerungen haben. Sind es Vögel, die erstmals ins Brutgebiet zurückkehren, so waren sie höchstwahrscheinlich vor einhalb Jahren auch schon einmal über einen zentralen Abschnitt des Mittelmeeres geflogen. Sind es ältere, haben sie die Erfahrung ohnehin, zumal es eher unwahrscheinlich scheint, dass Adulte, die schon auf den traditionellen Landrouten geflogen sind, plötzlich auf einen Kurs quer über das Mittelmeer einschwenken.

Die Thermikentwicklung nimmt mit der sinkenden Sonneneinstrahlung ab. Gerade in der Zeit zwischen Ende August und Mitte September ist von einer deutlichen Abnahme in Mittel- und Südeuropa auszugehen (B. Neiningermdl.). Adulte haben deshalb wohl im Mittel noch deutlich bessere Segelflugbedingungen als Juvenile. Die saisonalen Veränderungen werden bald recht genau ermittelbar sein: Beobachtungsnetze sind im Aufbau, die zuverlässige tägliche Vorhersagen für die Segelflug-

bedingungen ermöglichen. Tests zeigen, dass diese Modelle auch für den Greifvogelzug gute Voraussagen ermöglichen (Spaar et al. im Druck). In der Schweiz herrschen Ende August, also zur Hauptzugzeit der Adulten, über dem Mittelland statistisch gesehen die besseren Witterungsbedingungen als Mitte September. Über den Bergen kehrt sich das Verhältnis wider Erwarten um: In der Pentade 53 (18.–22. September) sind die Temperaturmittel und die Sonnenscheindauer höher, die Niederschlagsmengen tiefer als in der Pentade 49 (29. August – 2. September; Durchschnittswerte der Tagesmittel 1989–1998, Schweizerische Meteorologische Anstalt). Den Juvenilen, die um die Pentade 53 die Alpen überqueren, steht damit ein meteorologisch sehr günstiges Zeitfenster offen.

Wenn Vögel von Europa segelfliegend ins afrikanische Winterquartier ziehen, nehmen sie damit erhebliche Umwege über Landmassen in Kauf, denn nur dort entstehen Aufwinde. Leshem & Yom-Tov (1996b) errechneten für über Israel ziehende Wespenbussarde eine um 57 % verlängerte Strecke. Sie setzt sich zusammen aus den kleinräumig nötigen Zusatzstrecken (22,2 % durch Zickzackflug von Thermikschlauch zu Thermikschlauch, 5,5 % durch Gleitflug zwischen Thermikschläuchen und 6,5 % durch Kreisen) und dem 23 % längeren Umweg um das Mittelmeer.

4.2.4. Vorteile und Nachteile des direkten Zuges der Juvenilen

Juvenile ziehen mit deutlich südlicherem Kurs (Tab. 3, Abb. 6). Dies ist in Nord- und Mitteleuropa, wo primär Winde aus nordwestlicher und westlicher Richtung wehen, vorteilhafter, als wenn in südwestlicher Richtung (gegen Gibraltar) gezogen wird. Das Flugverhalten der Juvenilen ähnelt dabei stark demjenigen der Rohrweihe *Circus aeruginosus*, die ebenfalls im Breitfrontzug über das Mittelmeer zieht. Beide Arten erreichen bei ähnlichem Gewicht und ähnlicher Flächenbelastung vergleichbare Flugwerte, wobei der Wespenbussard im Gleitflug etwas schneller ist (Spaar 1997).

Je grösser ein Vogel ist, desto eher lohnt sich ein Umweg, wenn dafür im Segelflug gezogen

werden kann (Alerstam 1981). Im westlichen Mittelmeerraum ist der Wespenbussard die kleinste Greifvogelart, die in grosser Zahl über die Meerenge von Gibraltar zieht (Bernis 1980). Alle kleineren Greifvogelarten, eben auch die fast gleich grosse Rohrweihe, ziehen im Breitfrontzug über das Mittelmeer. Im östlichen Mittelmeerraum ist die Artenvielfalt grösser, und die topografische Situation ermöglicht auch kleineren Segelfliegern wie Falkenbussarden *Buteo b. vulpinus* oder gar Kurzfangsperbern *Accipiter brevipes* tendenziell kürzere und deshalb noch eher lohnende Umwege.

Insgesamt scheint jedoch der Wespenbussard an der unteren Skala derjenigen Vogelarten zu sein, für die sich grössere Umwege auszahlen. Dies bestätigen auch Berechnungen nach dem Modell von Pennycuik (1989). Daraus ergeben sich am Beispiel eines aus dem nördlichen Mitteleuropa stammenden Vogels Energiebilanzen, die für Land- und Seeroute nicht allzu weit auseinander liegen (Tab. 5; eingesetzte Werte analog Meyer et al. 2000: Gewicht 800 g, Spannweite 130 cm, Flügelfläche 0,25 m²). Die resultierenden Werte hängen entscheidend vom Anteil des Schlagfluges und von den durchschnittlichen Steigraten ab. Bei einem Schlagfluganteil in Europa von 10 % erfordert der Seeweg rund 45 g mehr Fett, doch reduziert sich die Flugdauer um rund 20 h. Sobald die Segelflugbedingungen schlechter werden und mehr Schlagflug eingesetzt wird, nimmt der Fettverbrauch rasch zu und der energetische Vorteil gegenüber der Seeroute reduziert sich. Wenn die Thermikentwicklung im Verlauf des Herbstes über Europa tatsächlich relativ rasch abnimmt, dürften sich grössere Umwege immer weniger auszahlen. Entscheidender für den gesamten Energieaufwand ist der Basalmetabolismus BMR (3,23 W beim Wespenbussard, bei einer Energiedichte von 39 kJ/g). Pro Tag sind 7,15 g Fett erforderlich. Angesichts des aufgrund der Satellitentelemetrie-Untersuchungen vermutlich etwa doppelt so langen Reisezeit der Adulten errechnet sich ein Gesamt-Fettverbrauch von 434 g gegenüber rund 355 g bei den Juvenilen auf dem Seeweg (–18 %, Tab. 5, Seite 27). Die Überquerung des Mittelmeeres im Breitfrontzug erlaubt einen zeitsparenden Zug und hat –

wenn man den gesamten Zug einbezieht – energetisch gesehen wohl nur geringe Nachteile. Da der Zug mehrheitlich noch vor den gefährdeten Oktoberstürmen stattfindet und da der Meeresüberflug von einem durchschnittlichen Wespenbussard offenbar gut verkraftet wird (mir sind keinerlei Hinweise auf stark entkräftete oder tot angeschwemmte Vögel bekannt), dürfte das damit eingegangene natürliche Risiko kaum selektierende Wirkung haben.

Der Zugweg kann mit der Seeroute etwas abgekürzt werden (Tab. 5). Dafür haben die Vögel den Nachteil, dass sie anschliessend die Sahara überqueren müssen. Über Marokko nach Westafrika ziehende Adulte haben Distanzen von etwa 1500 km, über Tunesien oder Libyen ins tropische Afrika fliegende Juvenile solche von etwa 2000 km über wüsten- oder halbwüstenartigem Gelände zurückzulegen. Aber auch Adulte auf der Ostroute, die ein eher westlich gelegenes Winterquartier anstreben, haben ähnliche Flugleistungen zu erbringen.

4.2.5. Der Zug direkt über die Alpen

Greifvögel, die direkt über die Alpen ziehen, können die Zugdistanz etwas verkürzen, wenn sie ein Ziel unter starkem Südkurs anfliegen. Um die weit über der durchschnittlichen Flughöhe (Tab. 4) liegenden Hindernisse zu überwinden, setzen sie sich jedoch einem höheren Risiko aus, von Schlechtwetter überrascht und am Weiterzug gehindert zu werden – auch wenn die durchschnittlichen Witterungsbedingungen relativ günstig sind (Kap. 4.2.3). Dabei stehen je nach Art kaum geeignete Rastgebiete zur Verfügung. Die Windverhältnisse können ungünstiger sein, die (oft nicht allein thermischen) Aufwinde sind unsteter und schwieriger zu lokalisieren (Thiollay 1967a). Bei passenden Winden können aber z.B. dank Hangwinden auch wesentlich günstigere Aufwindbedingungen als über dem Flachland herrschen. Alles in allem verlangt dies von Alpenüberquerern ein flexibleres, sich laufend den kleinräumig wechselnden Bedingungen anpassendes Zugverhalten oder einen hohen Schlagfluganteil (Thiollay 1967a). In den Alpen sind deshalb Schlagflieger wie Falken, Weihen und Fischadler stark über-, Segelflieger wie Milane

und Mäusebussarde deutlich untervertreten (Schmid et al. 1986, Bruderer & Jenni 1990). Juvenile Wespenbussarde reihen sich hier eher unter den Schlagfliegern ein. Sie überqueren Alpenpässe auch bei suboptimalen Wetterbedingungen ohne allzugrosse Schwierigkeiten, kämpfen sich bei starkem Gegenwind, Schneegestöber und Nebelbänken durch (Thiollay 1967a, eigene Beobachtungen), doch ist der Anteil des Schlagfluges oft hoch und die Zuggeschwindigkeit sehr niedrig (Thiollay 1967a) – eine bemerkenswerte Leistung angesichts ihrer Unerfahrenheit.

Auffällig ist, dass vom Herbstzug bisher keine einzige Beobachtung eines grösseren Trupps aus dem Alpeninnern bekannt wurde. Die im nahen Mittelland regelmässig grössere Flüge bildenden Adulten meiden offensichtlich die Alpen. Zwar gibt es immer wieder Beobachtungen von Einzelvögeln oder Kleingruppen aus Höhen bis über 2000 m ü.M., gelegentlich gar bis gegen 3000 m (Archiv Schweizerische Vogelwarte), in Einzelfällen sogar gegen 4000 m (Thiollay 1967a), doch ist der Zug der Adulten über die Alpen insgesamt sehr spärlich. So wird der sonst in Mitteleuropa auffällige Zuggipfel von Ende August auf dem Col de Bretolet in den Walliser Alpen kaum bemerkt (Thiollay 1966, Archiv Schweiz. Vogelwarte). Auf der Wasserscheide/Gurnigel, die direkt am Alpenrand liegt, ist ein zweigipfliger Zug erkennbar. Die in Trupps ziehenden Adulten umfliegen den gegen West-Südwest gerichteten Pass allerdings häufig nördlich, also eher über dem Mittelland.

4.2.6. Diskussion des Zugs über die Alpen

Das völlige Fehlen von Herbstzug-Beobachtungen von grösseren Wespenbussard-Trupps aus den Schweizer Alpen mag erstaunen, zumal andere ausgeprägte Segelflieger wie Weissstörche *Ciconia ciconia* doch gelegentlich in grösseren Flügen dort gesichtet werden. Es gibt aber auch von Schwarzmilanen kaum solche Beobachtungen. Für die spät ziehenden Mäusebussarde sind die Aufwindbedingungen im Spätherbst zu schlecht und es kommt gezwungenermassen zu Ausweichbewegungen (Schmid et al. 1986).

Bei Schwarzmilanen und adulten Wespenbussarden wären die Möglichkeiten für Alpenüberquerungen oder zumindest für massiven Zug entlang der Voralpen im August hingegen zweifellos gegeben. Aber schon am Alpenrand liegt die Zahl der Durchzügler unter den Erwartungen (s. Anteil Adulter auf der Wasserscheide/Gurnigel, Abb. 4). Der Zug via Mittelland oder Jura entspricht der südwestlichen Zugrichtung ohnehin insgesamt besser. Er hat zudem den Vorteil, dass er auch noch bei schlechten Witterungsbedingungen möglich ist und einen weitgehend hindernisfreien, direkten und raschen Weiterflug Richtung Südfrankreich gestattet.

4.2.7. Beeinflussung der Flugwege und -höhen

Die Flugwege werden primär durch meteorologische und topografische Faktoren beeinflusst. Unter suboptimalen thermischen Bedingungen verlaufen diese keineswegs gradlinig, sondern weisen – als Folge der Suche nach geeigneten Aufwinden – viele Richtungswechsel auf. Regional kann es z.B. tageszeitlich zu räumlichen Verlagerungen des Hauptstromes um Dutzende von Kilometern kommen (an einem Tag um 46 km in 4,5 Stunden; Dovrat 1991). Für Israel wurde vermutet, dass die praktisch täglich zu beobachtenden seitlichen Verlagerungen des Hauptstromes zuerst in westlicher, dann wieder in östlicher Richtung eine Folge der Verteilung der im östlichen Landesteil liegenden Rastplätze, des in diesem Raum notwendigen Kurswechsels und des im Tagesverlauf stärker aufkommenden Meerwindes seien (Dovrat 1991).

Diverse Beispiele belegen, dass starke Winde massive Verfrachtung bewirken können, z.B. auf die Ostfriesischen Inseln (Zang 1989) oder in den südspanischen Provinzen (Bernis 1980) oder über Israel und dem Negev (Shirihai & Christie 1992). An der Strasse von Gibraltar lenken Westwinde den Hauptstrom gegen Südosten ab, Ostwinde gegen Südwesten. Die Wespenbussarde entfernen sich dabei deutlich von der kürzesten Passage und machen wesentlich längere Meeresüberquerungen (Bernis 1980).

Für Kreta wurde vermutet, dass auch barymetrische Zonen und Magnetfelder den Ver-

lauf von Flugwegen mitbestimmen (Vagliano 1985).

Beim Einschlagen der lokalen Flugwege ist häufig flexibles Verhalten feststellbar: Bei Malaga schwenkte ein Vogel vom Westkurs entlang der Küste ab, nachdem er längere Zeit gegen den Wind angekämpft hatte, und schlug eine südliche Richtung übers Meer ein (F. Liechti mdl.).

Bekannt ist auch, dass Wespenbussarde auf Leewellen reiten können: Wenn starke Winde auf Gebirgsrücken auftreten, entstehen dort

mitunter vertikale Luftströmungen (Bruderer et al. 1994). Ausgenutzt werden – vorab in südlicheren Breiten – wohl auch komplexere meteorologische Phänomene, wie von Smith (1985) für in Zentralamerika durchziehende Greife beschrieben. Wespenbussarde sind gute Flieger, die unter kräftigem Schlagflug-Einsatz auch bei Bedingungen weiterziehen können, die für andere Segelflieger nicht mehr geeignet sind (Bernis 1980). In thermisch guten Gebieten ist der Schlagflug-Anteil jedoch sehr klein (Spaar 1997).

Tab. 4. Flugwerte (Anteil verschiedener Flugarten, -geschwindigkeiten und -höhen) ziehender Wespenbussarde über Israel, Spanien und der Schweiz. Mittelwert \pm Standardabweichung (sd). – *Flight parameters (flight type, speed, altitude) of migrating Honey-buzzards in Israel, Spain and Switzerland. Mean \pm sd.*

	Israel ^a		Israel		Spanien		Schweiz	
	Mittel \pm sd	n	Mittel \pm sd	n	Mittel \pm sd	n	Mittel \pm sd	n
<i>Segelfliegen</i>								
Basis (m)	836 \pm 211	215	390 \pm 260	193				
Top (m)	1123 \pm 225	215	615 \pm 360	193				
Höhenband (m)	287						224 \pm 143	17
Segelfliegen pro Stunde	5,7	215						
Steigrate (m/s)			1,9 \pm 0,8	193	1,4 \pm 0,8	48	0,4	17
Dauer pro Thermik (min)	2,2	215	2,1 \pm 1,4					
<i>Gleiten</i>								
Gleitwinkel (°)			5,1 \pm 1,7	167			4,2 \pm 2,6	17
Fluggeschwindigkeit im Gleiten (m/s)			15,6 \pm 3,8	167	11,6 \pm 3,2	47		
Eigengeschwindigkeit im Gleiten (m/s)			15,0 \pm 2,9	167	12,8 \pm 3,7	47		
<i>Zuggeschwindigkeit</i>								
Fluggeschwindigkeit im Segelflug (m/s)	12,6 \pm 2,5	215	10,9 \pm 3,8	80	8,6 \pm 0,4	28	8,3 \pm 2,4	17
Eigengeschwindigkeit im Segelflug (m/s)			9,5 \pm 3,0	80				
<i>Anteil der Flugstile</i>								
Thermiksegeln (%)			39				35	
Gleiten (%)			55				32	
Segelfliegen und Gleiten (%)			94		63		67	
Andere (v.a. Schlagflug) (%)			6		37		33	
<i>Flughöhen (über Grund)</i>								
Median (m)					862	81		
Mittel (m)			595 \pm 415	309			486	17
Maximum (m)			2130	309	2300	81		
Methoden	Motorgleiter		Radar		Radar		Radar	
Quellen	Leshem & Yom-Tov 1996b		Bruderer et al. 1994, Spaar 1997, unpubl. Daten		Meyer et al. im Druck		Bruderer et al. 1994	

^a davon etwa ein Drittel auf dem Frühjahrszug gemessen

Die Flughöhe steigt in erster Linie als Funktion der Thermikentwicklung. In den ersten drei Stunden nach Sonnenaufgang bewegen sich die Wespenbussarde über Israel in Höhen bis 400 m über Boden (Bruderer et al. 1994), danach entsteht bis gegen Sonnenuntergang eine breite Streuung in Höhen zwischen 200 (um Mittag 400) und 2000 m über Boden, selten höher (Bruderer et al. 1994). Leshem & Yom-Tov (1996b) ermittelten eine (in untersten Schichten wohl unterrepräsentierte und nur bei sehr günstigen Bedingungen erhobene) Höhenverteilung in einem im Tagesverlauf tendenziell ansteigenden Band zwischen 600 und 1600 m (durchschnittlich 836–1123 m) über Boden. Wespenbussarde ziehen damit dort im Mittel um 300–500 m höher als die grösseren segelfliegenden Arten wie Rosapelikan *Pelecanus onocrotalus*, Weissstorch *Ciconia ciconia* und Schreiadler *Aquila pomarina*. In dieser Höhengschicht erreichen sie (trotz geringerer Flächenbelastung und engerem Radius beim Kreisen) verglichen mit diesen Arten geringere Steiggeschwindigkeiten, und sie kreisen in einem Thermikschlauch auch weniger lang – wohl weil die thermischen Aufwinde in dieser Höhe schwächer sind. Die mittlere Zuggeschwindigkeit ist mit 45,2 km/h rund 6 km/h geringer als beim Schreiadler; letzterer erreicht dank markant höherer Flächenbelastung höhere Geschwindigkeiten im Gleitflug. Spaar (1997), der über den ganzen Tag verteilte Flugwegaufzeichnungen auswertete, stellte hingegen nur eine mittlere Zuggeschwindigkeit von $34,1 \pm 10,6$ km/h und keine interspezifischen Unterschiede bei den Steigraten fest.

Die Flughöhe über dem Flachland Mitteleuropas ist im Durchschnitt wesentlich geringer. Wegen der schwächeren Thermikentwicklung sind nur eher geringe Steiggeschwindigkeiten möglich. Die Flughöhen erreichen durchschnittlich nur einige Dutzend oder bis wenige hundert Meter über Boden. Die in Bruderer et al. (1994) wiedergegebenen Werte (Tab. 4) wurden an Vögeln gemessen, die nach der ersten Septemberwoche noch am Alpenrand durchzogen. Das Gros der Ende August durchziehenden Vögel dürfte höhere Werte erreichen. So zeigten Radar-Messungen bei Römerswil (Kanton Luzern) von Anfang Mai

1999, dass Wespenbussarde zumindest ab dem Frühjahrszug auch in Mitteleuropa Steiggeschwindigkeiten von über 2,5 m/sec. und Zuggeschwindigkeiten um 37 km/h erzielen können (unpubl.).

4.2.8. Diskussion der Flugwege und -höhen

Wie beeinflussen die Zughöhen die Zähl-Ergebnisse? Für amerikanische Arten wurde gezeigt, dass die Entdeckbarkeit unter Umständen schon ab 9 h morgens stark abnimmt und dass «Mittagslöcher» im wesentlichen ein Problem der Erfassbarkeit sind (Kerlinger 1985). Mit der Entwicklung von kräftigen Thermiksäulen schrauben sich auch Wespenbussarde in Höhen, in denen die optische Entdeckung vom Boden aus schwierig wird, zumal das Licht mit steigendem Sonnenstand auch greller wird. Dies gilt namentlich in südlicheren Breiten. In Mitteleuropa findet der Zug durchschnittlich in geringeren Höhen statt, doch kann auch hier bei günstigen Zugbedingungen die Entdeckung über Mittag und am frühen Nachmittag schwierig werden. An der Strasse von Gibraltar wurde ein stark zweigipfliger Tagesverlauf der Durchzugszahlen mit einer deutlich höheren Spitze zwischen 8–10 und einer geringeren zwischen etwa 14–16 Uhr ermittelt (Abb. 8). Da es nur in ganz wenigen Fällen Hinweise auf (kurze) Rast tagsüber gibt (z.B. Evans 1990), hingegen solche von Sichtbeobachtungen im spanischen Hinterland auf geschätzten 3000 m ü.M. (1500–2000 m ü.B., Bernis 1980), ist das «Mittagsloch» als Übersehen der in höhere Luftschichten aufgestiegenen Vögel und/oder als tageszeitliche Verlagerung der Zugwege zu interpretieren. Dies zeigt auch die Radarstudie von Malaga, wo eine Medianhöhe von 862 m (ü.B., n = 81) ermittelt wurde, mit einem deutlichen Anstieg von 440 m in den Morgenstunden auf 985 m (n = 7) am frühen Nachmittag (n = 17, Meyer et al. 2000, S. K. Meyer briefl.). Es wäre kaum verständlich, wenn die Wespenbussarde ausgerechnet die für den Zug günstigsten Stunden nicht nutzen würden. Der hohe Gipfel in der ersten Morgenhälfte könnte als Folge einer gewissen «Stauwirkung» der Meerenge in den späteren Nachmittagsstunden des jeweiligen Vortages gesehen werden (Ber-

nis 1980); abendliche Ansammlungen von Greifvögeln sind in Gebieten mit anstehender Meeresüberquerung üblich (eigene Beobachtungen). Durchzugszahlen dürften wegen der reduzierten Entdeckbarkeit besonders in Gebieten mit guter Thermikentwicklung kräftig unterschätzt werden und sind dementsprechend vorsichtig zu interpretieren.

4.2.9. *Zuggeschwindigkeit und Tagesleistung*

Die Winterquartiere europäischer Wespenbussarde liegen in Distanzen zwischen etwa 5000 bis über 8000 km von den Brutgebieten entfernt. Die ersten Rastmöglichkeiten südlich der Sahara liegen für Vögel aus Mitteleuropa etwa 4500 km, für Vögel aus Mittelschweden gar rund 6500 km vom Brutplatz entfernt. Wie rasch gelangen die Vögel ins Winterquartier?

Die effektiven Fluggeschwindigkeiten wurden bisher mit den in der Einleitung (Kap. 4.1) erwähnten Methoden ermittelt. Sie alle haben Vor- und Nachteile: Die Radarstudien konnten nur an wenigen Orten durchgeführt werden und geben damit einen kurzen, jedoch detaillierten Ausschnitt über das Zugverhalten in einem eng umrissenen Umkreis wieder. Studien mit Motorseglern wurden bisher nur über Israel und damit in einem punkto Thermikentwicklung speziell günstigen Land gemacht. Die Satelliten-Studie ihrerseits dokumentiert zwar den groben Zugablauf auf der gesamten Länge, kann jedoch vorerst über effektive Tagesetappen und Rast nur beschränkte Angaben machen, weil zeitweise Peilungen fehlen. Die Studien kommen denn auch nicht durchwegs zu den selben Schlüssen. Aus der schwedischen Satellitentelemetrie-Untersuchung an vier adulten (einer davon ein wieder ausgewilderter Pflegling) und einem juvenilen Wespenbussard ergeben sich mittlere Tagesleistungen (an Tagen mit Zug) von 164–182 km bzw. rund 232 km (Hake 1998, Hake et al. 1999, Hake et al. in Vorb.). Die Etappen wurden dabei gegen Süden zu immer länger, um über der Sahara meist mindestens 250–300 km zu umfassen. Die Höchstleistungen lagen bei 400 km/Tag. Im Sahelgürtel sackten die Tagesleistungen markant ab. Die Adulten benötigten bis ins Winterquartier 43–48 Tage (davon 3–10

Tage rastend), der Juvenile nur 23 (temporärer Senderausfall, doch vermutlich kaum Rast). Zwei in Norddeutschland telemetrierte adulte ♂ legten an ihrem ersten Zugtag 133 bzw. 210 km zurück (Ziesemer 1997). Aufgrund der Radar-Messungen resultierten mittlere Zuggeschwindigkeiten im Bereich von 25–45 km/h (Tab. 4). Bei einer angenommenen täglichen Reisedauer von 8–10 h ergäben sich damit theoretische Tagesetappen von zwischen 200 und 450 km.

4.2.10. *Diskussion der Zuggeschwindigkeit und der Tagesleistung*

Der Segelflug der Adulten bringt Umwege in unterschiedlichen geografischen Grösseneinheiten mit sich. Das Suchen von Aufwinden und der Zickzackkurs von Thermikschlauch zu Thermikschlauch erfordern selbst in Israel eine Ausdehnung der Zugwege um 34 %. Im Alpenvorland, wo die Vögel deutlich mehr Schlagflug zeigen, lag dieser Wert kleinräumig bei etwa 24 % (unpubl.). Kleinere und grössere Umwege sind in regionalem Rahmen nötig, etwa beim Umfliegen von grösseren Binnengewässern, Gebirgen oder verursacht durch tägliche laterale Verlagerungen, wie in Israel häufig festgestellt (Dovrat 1991, Shirihai & Christie 1992). Dazu kommt der grosse Umweg (+23 %, Leshem & Yom-Tov 1996b) ums Mittelmeer. Dieses Plus um insgesamt rund 50–60 % erklärt einen Teil der zusätzlichen Reisetage. Andererseits rechneten verschiedene Autoren (Bruderer et al. 1994, Leshem & Yom-Tov 1996b) mit wesentlich kürzeren Reisezeiten. Auch aufgrund der zeitlich nur wenig verschobenen Medianwerte des Durchzugs (Abb. 2) erwartet man eher einen rascheren Zug. Hake et al. (1999 und in Vorb.) schreiben die 1998 gefundene geringe Reisegeschwindigkeit u.a. ungünstigen Witterungsbedingungen in Europa zu. Die vier Adulten legten zwischen Dänemark und Südfrankreich 3–10 Rasttage ein. Offen ist, ob dies in Mitteleuropa üblich ist oder ob die Rasttage wirklich nur wegen Schlechtwetters eingeschaltet wurden. Unklar ist dabei, wie die Vögel bei einer solchen langen Reise unterwegs auftanken, denn ein gut 6 Wochen dauernder, über weite Strecken

ohne Wasser- und Nahrungsaufnahme erfolgreicher Zug ist kaum denkbar. Auch nach den Stopps in Mitteleuropa dauerte die Reise für alle noch mindestens einen Monat. Die kurzen Tagesetappen im Sahel lassen vermuten, dass dort vermehrt Zeit für die Nahrungssuche verwendet wird.

Bei den Juvenilen trägt auch der deutlich höhere Schlagfluganteil zur höheren Tagesleistung bei: Am Alpenrand machte der Schlagfluganteil 33 % aus, wobei bei dieser Flugart Durchschnittsgeschwindigkeiten von rund 38 km/h erreicht wurden (unpubl.). Beim normalen Zug mit Kreisen sank dort die Geschwindigkeit auf knapp 30 km/h.

Die zahlreicher werdenden Satellitentelemetrie-Studien an Weiss- und Schwarzstörchen ergaben mehrfach höchste Tagesleistungen im Bereich von 300–500 km und durchschnittliche Tagesetappen von 150–350 km (Berthold et al. 1995, L. Peske briefl.). Besondere Greifvögel legten ebenfalls längste Tagesetappen von 400 und mehr Kilometern zurück, im Durchschnitt jedoch deutlich weniger: Ein Schlangennadler *Circaetus gallicus* schaffte im Mittel 135 km (Meyburg et al. 1996), ein Steppenadler 175 km (ohne Stopps 220–328 km, B. U. Meyburg, unveröff., zitiert in Spaar & Bruderer 1996). Beide Arten sind allerdings weit stärker auf gute Thermik angewiesen als der Wespenbussard, weshalb ihnen pro Tag weniger Stunden mit günstigen Zugbedingungen zur Verfügung stehen. Zwei Fischadler *Pandion haliaëtus*, also Vertreter einer Art, die eine mehr zeit-optimierte Strategie zeigt, legten pro Tag durchschnittlich 270 km, maximal 413 km zurück (Kjéllén et al. 1997). Bei einer mittleren Fluggeschwindigkeit von etwa 45 km/h (unpubl.) und einem sehr geradlinigen Flug würde man auch bei dieser Art eigentlich längere Etappen erwarten. Beim Wespenbussard wird man die weiteren Ergebnisse der Satelliten-Telemetrie abwarten müssen, bevor grössere Klarheit über die Tagesleistungen und der Häufigkeit von Stopps geschaffen werden kann.

4.2.11. Rast und Ernährung

An die Rastplätze werden wenig Ansprüche gestellt. Bei Wahlmöglichkeit suchen die Vögel jedoch windabgekehrte, hohe Bäume auf (R. Bijlsma briefl.). In Mitteleuropa rasten Wespenbussarde in Wäldern oder Feldgehölzen (E. Reist, P. Rapin briefl.), in den Alpen in Wäldern im Talgrund (Thiollay 1967a), in Südeuropa, Nordafrika und Israel müssen sie sich auch mit Einzelbäumen, Büschen oder Felsen zufriedenen geben (Bernis 1980, Dejonghe 1980, Shirihai & Christie 1992). Da sich die Vögel offensichtlich recht unauffällig verhalten, weiss man über das Rastverhalten erst wenig. Insbesondere für Südeuropa und weiter südlich gelegene Gebiete besteht Klärungsbedarf.

Wespenbussarde treten den Zug mit recht viel Fettreserven an (u.a. Bernis 1980). Sie nehmen vor dem Zugbeginn kräftig zu: Ein einjähriger Vogel nahm von 735 g am 6. August auf 895 g am 8. September, zwei Tage vor seinem Wegzug, zu (Bijlsma 1998b). Der Zug erfolgt – soweit man dies aufgrund der Beobachtungen des aktiven Zuges überhaupt beurteilen kann – quer durch Europa vom frühen Vormittag bis zum späten Nachmittag. Die Möglichkeiten für Nahrungsaufnahme sind deshalb zeitlich stark eingeschränkt. Möglich ist zwar Nahrungssuche bei Schlechtwetter, das den Weiterzug verhindert, doch dürfte dann auch die Hauptnahrung schwieriger zu finden sein.

Für Mitteleuropa gibt es Nachweise für Nahrungsaufnahme auch zur Zugzeit (z.B. ein adultes ♂, das noch am 25. 9. im Berner Oberland ein Wespennest ausnahm, M. Struch briefl.). In Südspanien und in der Levante, wo die meteorologischen Verhältnisse selten zu schlechtwetterbedingter Rast zwingen und wo sich die Vögel gebietsweise zu Tausenden konzentrieren, wird Nahrungsaufnahme eher die Ausnahme sein (Khairallah 1991), wie auch einzelne Magenanalysen zeigen (Bernis 1980). Da zumindest die bevorzugte Nahrung nicht in ausreichender Menge zur Verfügung steht (Bruun 1986), wird auch auf der Weiterreise bis in die Sahelzone kaum viel Nahrung aufgenommen werden können. Hingegen wurde

Tab. 5. Theoretischer Fettverbrauch und Dauer des aktiven Fluges am Beispiel eines von Norddeutschland ins 5600 km entfernte Winterquartier ziehenden Wespenbussards. Berechnet sind weitgehend analog den Vorgaben in Meyer et al. (im Druck) ein Flug (a) via Gibraltar und (b) via Mittelmeer-Tunesien mit einer mittleren Meeresüberquerung von 700 km und einer mittleren Zuggeschwindigkeit über 30 km/h. Als Winterquartier wurden Orte gleich weit südlich angenommen, im Falle von (b) jedoch ostwärts verschoben. Nicht berücksichtigt sind die sich im Verlaufe des Herbstes vermutlich verschlechternden Aufwindbedingungen, die beim Flugweg eines typischen Juvenilen (b) zum Tragen kommen dürften. Schlagfluganteil und Steiggeschwindigkeiten wurden aufgrund der in Tab. 4 aufgeführten Werte geschätzt. * Diese Distanzen wurden gegenüber den effektiven Distanzen um 34 % verlängert, da der Segelflug nach Leshem & Yom-Tov 1996b eine solche Streckendehnung bringt. – *Theoretical fat consumption and duration of active flight, calculated for a Honey-buzzard migrating over a distance of 5600 km from northern Germany to its wintering site, following two routes: (a) via Gibraltar, (b) via the Mediterranean sea and Tunisia, with a mean distance of flight across the sea of 700 km and a mean cross-country speed exceeding 30 km/h. Assumed wintering sites at the same latitude but for (b) further east. Changes in thermal conditions in the course of the season, which probably deteriorate the migration conditions of a typical juvenile (b), were not considered. Percentages of flapping flight and climbing rates were estimated from data in table 4. * Distances increased by 34 %, according to results for soaring flight from Leshem & Yom-Tov (1996b).*

	Landroute via Gibral- tar (a)	Seeroute nach Tu- nesien (b)	Weiter- flug in Afrika (c)	Landroute total (a) + (c)	Seeroute total (b) + (c)	Differenz in %
Distanz netto (km)	2300	2100	3500	5800	5600	3,4
Distanz über Land (km)*	3082	1876	4690	7772	6566	15,5
Distanz über Meer (km)	0	700	0	0	700	
Schlagfluganteil über Land (%)	10	10	5			
Schlagfluganteil über Meer (%)	–	100	–			
Fettverbrauch über Land (g/100 km)	2,58	2,58	2,11			
Fettverbrauch über Land (g)	79,5	48,4	115	194	163	16
Fettverbrauch über Meer (g)	0	77	0,0	0,0	77,0	
Fettverbrauch aktiver Zug (g)	79,5	125,4	99	179	224	–26
Zuggeschwindigkeit im Segelflug (km/h)	30	30	39,5			
Zuggeschwindigkeit im Schlagflug (km/h)	38	38	38			
mittlere Zuggeschwindigkeit (km/h)	32	32	39			
Flugdauer (h)	96,3	77	118,7	215	195,7	9
Reisetage (d)				45	23	
Flugstunden/Tag (h/d)				4,8	8,2	
Fettverbrauch Rast (g)				255	130	49
Fettverbrauch total (g)				434	355	18

(auf dem Frühjahrszug) gelegentlich Wasseraufnahme beobachtet (Evans 1990, Shirihai 1996). Wenn jedoch die unten eingesetzten Werte in etwa stimmen und ein normaler Wespenbussard tatsächlich rund 45 Tage bis ins Winterquartier braucht, dann ist auch bei Fettreserven (von wohl höchstens 200 g) ein Zug fast ohne Nahrungsaufnahme nicht denkbar. Wie der Wespenbussard seine Energiebilanz im Gleichgewicht behält, ist nach wie vor ein Rätsel.

5. Synthese: Entstehung und Beurteilung der unterschiedlichen Strategien

Eine der offenen Fragen ist, wie hoch der Anteil der quer über Meere wie die Ostsee oder das Mittelmeer ziehenden Wespenbussarde ist. Im Falle des Mittelmeeres ist klar, dass es – vermutlich in der ganzen Breite – regelmässig von einer grossen Zahl von Wespenbussarden überflogen wird. Die in den letzten Jahren dazugekommenen Beobachtungen lassen vermuten, dass dies wesentlich häufiger der Fall sein wird als früher vermutet. Bei Juvenilen ist nach

meinen Erkenntnissen davon auszugehen, dass gar die Hauptmasse über das Mittelmeer zieht – ähnlich wie z.B. Rohrweihen. Noch sind planmässige Zählungen eine Seltenheit, und frühere Untersuchungen suggerieren vielleicht zu tiefe Zahlen: So gaben Beaman & Galea (1974) als Höchstzahlen für Malta gut 800 Vögel an. Allein die Zahl der jährlich auf dieser Inselgruppe erlegten Wespenbussarde wurde jedoch mittlerweile auf 3500 Ex. geschätzt (Fenech 1992). In Italien wurden in den letzten Jahren etliche Punkte entdeckt, wo jeden Herbst Hunderte von Vögeln durchziehen. Auch auf dem Peloponnes, auf Kythira und Kreta ziehen vielleicht in weit grösserer Zahl Wespenbussarde durch als früher angenommen (Handrinos & Akriotis 1997). Auf dem nördlichen Peloponnes sind es mehrheitlich Juvenile (Handrinos & Akriotis 1997). Der auf Mitte September datierte Hauptdurchzug lässt vermuten, dass es sich in Griechenland überall grösstenteils um Juvenile handelt. Ergänzende Beobachtungen an topografisch günstigen Punkten dort und an anderen Stellen im Mittelmeerraum wären wünschenswert.

Weshalb ziehen juvenile Wespenbussarde nicht früher und damit unter den noch günstigeren Bedingungen? Grundsätzlich starten bei langstreckenziehenden Greifvögeln meist die Adulten zuerst (Newton 1979). Das Flugvermögen juveniler Wespenbussarde wird offenbar über Wochen stetig verbessert (Bijlsma 1998b). Vor allem die Jungen der späteren Brut, die erst spät im August ausfliegen, wären damit wohl kaum in der Lage, schon am Monatsende bereits täglich lange Strecken zurückzulegen. Zudem werden viele Vögel zuerst noch die nötigen Fettreserven aufbauen müssen, wenn auch nicht alle (Nachweis eines 980 g schweren juv. ♀ am 12. 8., Custers 1998). Aufgrund obiger Überlegungen könnte man davon ausgehen, dass juvenile Wespenbussarde eine genetisch fixierte «Primärriechung» mit starker Südkomponente haben. Da sie keinerlei Erfahrung haben, in der Regel allein oder zumindest nicht mit erfahrenen Adulten ziehen, werden sie irgendwann auf dem Zug an einer beliebigen Stelle ans Mittelmeer kommen. Weil Landbrücken fehlen, die einigermaßen der vorgegebenen Zugrichtung ent-

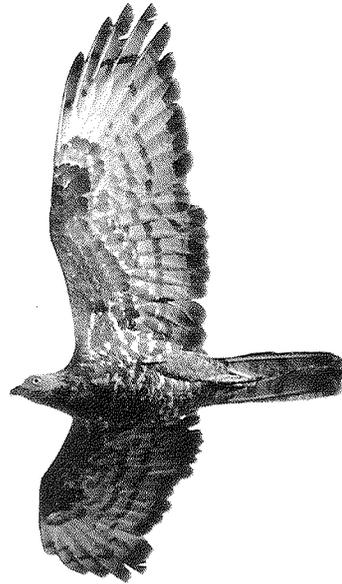


Abb. 12. Wespenbussard (♂ ad.) im Flug. Aufnahme John Larsen. – Honey-buzzard (♂ ad.).

sprechen würden, kommt es zu Meeresüberquerungen im Breitfrontzug.

Offen ist, wie die Vögel mit zunehmendem Alter auf die Routen über die Meerengen finden. Am wahrscheinlichsten ist, dass sich jüngere Vögel vom ersten Heimzug an immer wieder Gruppen von ziehenden Wespenbussarden anschliessen. Auch wenn sie die Gruppen öfters wechseln werden, haben sie – wenn sie zur Hauptzugzeit ziehen – gute Chancen, dadurch «automatisch» von erfahrenen Vögeln auf die richtige Route gelotst zu werden. Bedingung ist allerdings, dass sie nicht an der beim ersten Wegzug kennengelernten Route festhalten. Die Ringfund-Resultate aus dem zentralen Mittelmeerraum (Kap. 3.2) könnten so interpretiert werden, dass nach wenigen Jahren nahezu alle Vögel auf die Landrouten gewechselt haben.

Auch nach dieser Synthese bleiben viele Fragen offen: Was entscheidet darüber, dass die Wespenbussarde den Landrouten treu bleiben, nachdem sie einmal auf diese umgeschwenkt sind? Können Wespenbussarde tatsächlich beurteilen, ob diese Route etwas bequemer und etwas energiesparender ist? Wie lohnend ist der Umweg via Landrouten effektiv? Gibt es energetische Engpässe? Wo wird wie lange gestartet, wo kann dabei wieviel Nahrung aufgenommen werden? Wie gross ist der Anteil der Mittelmeer-Überquerer? Wie stark ist die Konzentration an Zug-Engpässen («Bottle-necks») wirklich? Wie erklärt sich die relativ grosse Zahl von Durchzüglern im zentralen Mittelmeerraum im Frühjahr? Welche Unterschiede bestehen zwischen dem Herbst- und dem Frühjahrszug? Wie verändern sich die Zugbedingungen zwischen dem Abzug der Adulten und demjenigen der Juvenilen?

Noch hat die Art nicht all ihre Geheimnisse offenbart.

Dank. Mein grösster Dank gilt denjenigen, die mir grosszügig Daten zur Verfügung gestellt haben, so Kjeld Pedersen vom Copenhagen Ringing Center, Pertti Saurola vom Bird Ringing Center Helsinki, Rolf Schlenker von der Vogelwarte Radolfzell, Bengt-Olov Stolt vom Bird Ringing Center Stockholm, Peter Friedrich von der Beringungszentrale der Vogelwarte Hiddensee und Rinse Wassenaar von der Euring-Zentrale Heteren. Für hilfreiche Verbesserungsvorschläge und unveröffentlichtes Material danke ich Rob Bijlsma, Mikael Hake, Nicolantonio Agostini und Keith L. Bildstein. Von meinen Kolleginnen und Kollegen an der Schweizerischen Vogelwarte durfte ich von manchen Hilfeleistungen und von wertvollen Kommentaren und Verbesserungsvorschlägen profitieren: Bruno Bruderer, Hardy Brun, Marcel Burkhardt, Guido Häfliger, Lukas Jenni, Felix Liechti, Tobias Lötscher, Patrik Kehrl, Christian Marti, Susanna K. Meyer, Beat Naef-Daenzer, Ruth Schuurman, Ursula Sieber, Reto Spaar, Bernard Volet, Elisabeth Wiprächtiger und Niklaus Zbinden danke ich dafür herzlich. Verena Keller half zudem bei den Übersetzungen. Willy Schlosser, Adrian Weber und Jacques Jeanmonod beschafften zusätzliche Daten zu Schweizer Bruten.

Sehr wertvolle Daten lieferten mir Ruedi und Erna Wüst-Graf, Marcel Burkhardt und Peter Lustenberger (Wauwilermoos), Thomas Schwaller (Bölchen), Gerhard Vonwil (Horben), Erwin Reist (Häusermoos), Willy Schaub und Arnold Klaus (Ulmet), Jérôme Gremaud (Col de Bretolet), Mark Struch, Pascal Rapin sowie Jean-Paul Urcun (Pyrenäen), Robert Frost (Zypern), Francesco Mezzavilla (Ober-

italien), Anita Gamauf und viele weitere ungenannte Feldornithologinnen und Feldornithologen. Ein herzliches Dankeschön gilt schliesslich meiner Frau Brigitte für ihre Unterstützung und ihr Verständnis.

Zusammenfassung

Mit einer Kombination verschiedenster Daten wird in dieser Arbeit der Herbstzug des Wespenbussards dargestellt. Dabei zeigen sich auffällige Unterschiede in den Strategien von Juvenilen und Adulten. Eine Analyse des Fortpflanzungserfolgs europäischer Populationen lässt einen Juvenilen-Anteil von 17–31 % an den Orten mit Zugkonzentrationen erwarten. Dieser theoretische Anteil wird jedoch an Orten, die entlang der traditionellen Landrouten segelfliegender Greifvögel liegen, also die Routen via Gibraltar und Bosphorus – Israel, deutlich unterschritten. Auf Inseln und auf dem Col de Bretolet gibt es hingegen einen markanten Überhang an Juvenilen. Der Anteil der Juvenilen wurde mit vielen Durchzugsdiagrammen und in vielen Fällen mit einer Datumsregel ermittelt. Die Trennung ist möglich, weil die Juvenilen im Mittel 2,5–3 Wochen später als die Adulten ziehen.

Die Ringfunde zeigen, dass Juvenile aller untersuchten Populationen mit einem südlicheren Kurs ziehen. Sie gelangen damit häufig in den zentralen Mittelmeerraum, wo sie das Meer an mehr oder weniger beliebiger Stelle überqueren. In diesem Raum weisen die wiedergefundenen Altvögel ein wesentlich geringeres Alter auf als diejenigen auf den Landrouten. Es wird vermutet, dass mit zunehmendem Alter immer mehr Adulte auf die Landrouten wechseln. Energetische Berechnungen deuten darauf hin, dass sich die Umwege über die Landrouten nur dann lohnen, wenn möglichst viel energiesparender Segelflug praktiziert werden kann. Für die später ziehenden Juvenilen sind die Segelflugbedingungen schlechter, weshalb der Direktflug zu dieser Jahreszeit kaum wesentliche Nachteile bringen dürfte. Sie ziehen mehr im Schlagflug, häufig einzeln und erreichen das Winterquartier deutlich rascher als die Adulten.

Literatur

- AGOSTINI, N. & A. DUCHI (1994): Water-crossing behavior of Black Kites (*Milvus migrans*) during migration. *Bird Behaviour* 10: 45–48.
- AGOSTINI, N. & D. LOGOZZO (1995): Autumn migration of Honey Buzzards in southern Italy. *J. Raptor Res.* 29: 275–277.
- AGOSTINI, N., D. LOGOZZO & C. COLERO (1997): Migration of flocks of Honey Buzzards in Southern Italy and Malta. *J. Raptor Res.* 31: 84–86.

- AGOSTINI, N., G. MALARA, F. NERI, D. MOLLICONE & S. MELOTTO (1994): Flight strategies of Honey Buzzards during spring migration across the Central Mediterranean. *Avocetta* 18: 73–76.
- ALERSTAM, T. (1981): The course and timing of bird migration. In: D. J. AIDLEY (ed.): *Animal Migration*. Cambridge University Press.
- BEAMAN, M. & C. GALEA (1974): The visible migration of raptors over the Maltese Islands. *Ibis* 116: 419–431.
- BERNIS, F. (1980): La migración de las aves en el Estrecho de Gibraltar (Época posnupcial). Volumen I: Aves planeadores. Universidad Complutense, Madrid.
- BERTHOLD P., E. NOWAK & U. QUERNER (1995): Satelliten-Telemetrie von Mitteleuropa bis in das südafrikanische Winterquartier: eine Fallstudie am Weissstorch (*Ciconia ciconia*): *J. Ornithol.* 136: 73–76.
- BIJLSMA, R. G. (1987): Bottleneck areas for migratory birds in the Mediterranean region. ICBP Study Report 18. Cambridge. – (1998a): Invloed van extreme voedselschaarste op broedstrategie en broedsucces van Wespddieven *Pernis apivorus*. *Takkeling* 6: 107–118. – (1998b): Erstejaars mannetje Wespddief *Pernis apivorus* op de voet gevolgd: gedrag van een gezenderde asielvogel voor en na vrijlating. *Takkeling* 6: 186–214.
- BIJLSMA, R. G., W. VAN MANEN & H. J. OTTENS (1997): Groei van hongerende von Wespddieven *Pernis apivorus*. *Takkeling* 5: 20–30.
- BIJLSMA, R. G., F. HUSTINGS & C. J. CAMPHUYSEN (2000): Avifauna van Nederland 2: Schaarse en algemene vogels van Nederland. GMB Uitgeverij, Haarlem/Stichting Uitgereij van de KNNV. Utrecht.
- BILDSTEIN, K. (in Vorb.): Western Honey Buzzard *Pernis apivorus*. Mskr. Hawks aloft. Hawk Mountain.
- BRUDERER, B., S. BLITZBLAU & D. PETER (1994): Migration and flight behaviour of Honey Buzzards *Pernis apivorus* in Southern Israel observed by Radar. *Ardea* 82: 111–122.
- BRUDERER, B. & L. JENNI (1990): Migration Across the Alps. In: E. GWINNER (ed.): *Bird Migration – Physiology and Ecophysiology*. Springer, Berlin, Heidelberg.
- BRUUN, B. (1986): «Urgency» in the migration of European raptors with special emphasis on the Middle East. *Gerfaut* 76: 271–279.
- CORBI, F., F. PINOS, M. TROTTA, G. DI LIETO, D. CASCIANELLI (1999): La migrazione post-riproduttiva die rapaci diurni nel Promontorio del Circeo (Lazio). *Avocetta* 23: 13.
- CUSTERS, J. (1998): Mysterieuze dood van twee Wespddieven *Pernis apivorus*. *Takkeling* 6: 215.
- DEJONGHE, J.-F. (1980): Analyse de la migration pré-nuptiale des rapaces et des cigognes au Cap Bon (Tunisie). *L'Oiseau et R.F.O.* 50: 125–147.
- DOUCET, J. (1968): En marge des opérations de baguement des rapaces au nid: Quelques observations concernant la Bondrée apivore, *Pernis apivorus*, en 1966 et 1967. *Gerfaut* 58: 94–100.
- DOVRAT, E. (1991): The Kefar Kassem raptor migration survey, autumns 1977–1987: A Brief Survey. In: D. YEKUTIEL: *Raptors in Israel. Passage and wintering populations*. Eilat.
- EVANS, D. J. (1990): Honey Buzzard behaviour. *Bull. Ornithol. Soc. of the Middle East* 25: 29.
- FENECH, N. (1992): *Fatal flight: The Maltese obsession with killing birds*. Quiller Press, London.
- FROST, R. (1994): Observations of autumn Raptor Migration at Akrotiri salt lake, Cyprus 19 September – 9 October 1992. *RAF Ornithol. Soc. J.* 23: 65–73. – (1998): Observations of autumn Raptor Migration at Akrotiri salt lake, Cyprus 20 September – 11 October 1996. *RAF Ornithol. Soc. J. Cyprus Suppl.* 27: no pagination.
- GAMAUF, A. & B. HERB (1990): Greifvogelstudie im Bereich des geplanten Nationalparks Donau-Auen. *Nationalparkplanung Donau-Auen, Wien*, 130 S.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N., K. M. BAUER & E. BEZZEL (1971): *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Bd. 4. Falconiformes. Akademische Verlagsgesellschaft, Frankfurt a.M. 943 S.
- GRUSSU, M. & M. AZZOLINI (1997): Presenza invernale di Falco pecchiaiolo *Pernis apivorus* in Sardegna. *Uccelli d'Italia* 22: 45–48.
- HAKE, M. (1998): Bivräkens flyttning ur fågelperspektiv. *Ringinform* 21: 22–25.
- HAKE, M., N. KJELLEN & T. ALERSTAM (1999): En doldis på spåren. *Vår Fågelvärld* 58 (5): 6–11.
- HANDRINOS, G. & T. AKRIOTIS (1997): *The birds of Greece*. Helm, London.
- JONZÉN, N. & J. PETTERSSON (1999): Autumn migration of raptors on Capri. *Avocetta* 23: 65–72.
- KERLINGER, P. (1985): A theoretical approach to the function of flocking among soaring migrants. In: M. HARWOOD (ed.): *Proceedings of hawk migration conference IV. Hawk migration association of North America*.
- KHAIRALLAH, N. H. (1991): Notes on the autumn raptor migration over the Lebanon in 1981. *Sandgrouse* 13: 34–41.
- KJELLEN, N. (1992): Differential timing of autumn migration between sex and age groups in raptors at Falsterbo, Sweden. *Ornis Scand.* 23: 420–434.
- KJELLEN, N., M. HAKE & T. ALERSTAM (1997): Strategies of two Ospreys *Pandion haliaëtus* migrating between Sweden and tropical Africa as revealed by satellite tracking. *J. Avian Biol.* 28: 15–23.
- KJELLEN, N. (1998): Annual variation in numbers, age and sex ratios among migrating raptors at Falsterbo, Sweden from 1986–95. *J. Ornithol.* 139: 157–171.
- KOSTRZEWA, A. (1987): Einflüsse des Wetters auf Siedlungsdichte und Fortpflanzung des Wespenbussards (*Pernis apivorus*). *Vogelwelt* 34: 33–46. – (1998): *Pernis apivorus* Honey Buzzard. *BWP Update* 2: 107–120.
- LESHEM, Y. (1989): Following raptor migration from the ground, motorized glider and radar at a junction of three continents. In: B.-U. MEYBURG &

- R. D. CHANCELLOR (eds): Raptors in the modern world. Berlin, London, Paris.
- LESHEM, Y. & Y. YOM-TOV (1996a): The magnitude and timing of migration by soaring raptors, pelicans and storks over Israel. *Ibis* 138: 188–203. – (1996b): The use of thermals by soaring migrants. *Ibis* 138: 667–674. – (1998): Routes of migrating soaring birds. *Ibis* 140: 41–52.
- LIECHTI, F., D. EHRICH & B. BRUDERER (1996): Flight behaviour of White Storks *Ciconia ciconia* on their migration over southern Israel. *Ardea* 84: 3–13.
- MAMMEN, U. & M. STUBBE (1998): Jahresbericht 1997 zum Monitoring Greifvögel und Eulen Europas. Halle.
- MEYBURG, B.-U., C. MEYBURG & C. PACTEAU (1996): Migration automnale d'un Circaète Jeanle-blanc *Circaetus gallicus* suivi par satellite. *Alauda* 64: 339–344.
- MEYER, S. K., R. SPAAR & B. BRUDERER (2000): To cross the sea or to follow the coast? Flight directions and behaviour of migrating raptors approaching the Mediterranean Sea in autumn. *Behaviour* 137: 379–399.
- MEZZAVILLA, F., G. MARTIGNAGO & D. FOLTRAN (1998): Migrazione postriproduttiva del falco pecchiaiolo, *Pernis apivorus*, attraverso le prealpi trevigiane (anni 1985–1997). Atti 2° convegno faunisti veneti. Venezia.
- MILDENBERGER, H. (1982): Die Vögel des Rheinlandes. Band I. Seetaucher – Alkenvögel. Heft 16–18 der «Beiträge zur Avifauna des Rheinlandes».
- NEWTON, I. (1979): Population ecology of raptors. Poyser, Berkhamsted.
- PENNYCUICK, C. (1989): Bird flight performance: a practical calculation manual. Oxford University Press, Oxford.
- PORTER, R. & I. WILLIS (1968): The autumn migration of soaring birds at the Bosphorus. *Ibis* 110: 520–536.
- RASMUSSEN, L.-U. & K. STORGÅRD (1989): Ynglende rovfugle i Sydostjylland 1973–1987. Dansk Ornitof. Foren. Tidsskr. 83: 23–34.
- REBASSA, M. (1995): La migració postnupcial de rapinyaires diurns a l'illa de Cabrera: trets generals. Anuari ornitològic de les Balears 1995.
- ROBERTS, S. J., J. M. S. LEWIS & I. T. WILLIAMS (1999): Breeding European Honey-buzzards in Britain. *Brit. Birds* 92: 326–345.
- SCHAUB, W. & A. KLAUS (1991ff): Greifvögel & Co. Jahresberichte Ulmet. Typoskripte.
- SCHIFFERLI, A. (1967): Vom Zug schweizerischer und deutscher Schwarzer Milane nach Ringfunden. *Ornithol. Beob.* 64: 34–51.
- SCHMID, H. (1985): Die ersten 10000. Typoskript. – (1990): Greifvögel und Eulen. Schweizerische Vogelwarte, Sempach.
- SCHMID, H., T. STEURI & B. BRUDERER (1986): Zugverhalten von Mäusebussard *Buteo buteo* und Sperber *Accipiter nisus* im Alpenraum. *Ornithol. Beob.* 83: 111–134.
- SHIRIHAI, H. (1996): The birds of Israel. Academic Press, London.
- SHIRIHAI, H. & D. A. CHRISTIE (1992): Raptor migration at Eilat. *Brit. Birds* 85: 141–186.
- SMITH, N. G. (1985): Thermals, cloud streets, trade winds, and tropic storms: How migrating raptors make the most of atmospheric energy in Central America. Proceedings of hawk migration conference IV: 51–65.
- SOGÅRD, S. & G. OSTERBY (1989): Höststräcktet av bivräk *Pernis apivorus* vid Falsterbo 1977–86. *Vår Fågelvärld* 48: 191–201.
- SPAAR, R. (1997): Flight strategies of migrating raptors: a comparative study of interspecific variation in flight characteristics. *Ibis* 139: 523–535.
- SPAAR, R. & B. BRUDERER (1996): Soaring migration of Steppe Eagles *Aquila nipalensis* in southern Israel: flight behaviour under various wind and thermal conditions. *J. Avian Biol.* 27: 289–301.
- SPAAR, R., F. LIECHTI & B. BRUDERER (im Druck): Forecasting flight altitudes and soaring performance of migrating raptors by the altitudinal profile of atmospheric conditions. Technical soaring.
- SUTHERLAND, W. J. & D. J. BROOKS (1981): The autumn migration of raptors, storks, pelicans and spoonbills at the Belen Pass, southern Turkey. *Sandgrouse* 2: 1–21.
- THAKE, M. A. (1980): Gregarious behaviour among migrating Honey Buzzards *Pernis apivorus*. *Ibis* 122: 500–505. – (1981): Autumn migration of the Honey Buzzards *Pernis apivorus* through Malta in relation to weather. *II-Merill* 21: 13–17.
- THIBAUT, J.-C. & G. BONACCORSI (1999): The birds of Corsica. BOU Checklist series: 17. British Ornithologists' Union, Tring.
- THIOLLAY, J. M. (1966): La migration d'automne des rapaces diurnes aux cols de Cou et Bretolet. *Nos Oiseaux* 28: 229–251. – (1967a): La migration d'automne des rapaces diurnes aux cols de Cou et Bretolet (II). *Nos Oiseaux* 29: 69–97. – (1967b): La migration d'automne des rapaces diurnes aux cols de Cou et Bretolet (III). *Nos Oiseaux* 29: 105–126. – (1967c): Ecologie d'une population de rapaces diurnes en Lorraine. *Terre et vie* 21: 116–183. – (1977): Importance des populations de rapaces migrants en Méditerranée occidentale. *Alauda* 45: 115–121.
- TJERNBERG, M. & H. RYTTMAN (1994): Bivräkens *Pernis apivorus* överlevnad och beståndsutveckling i Sverige. *Ornis Svecica* 4: 133–139.
- TOFFOLI, R. & C. BELLONE (1996): Osservazioni sulla migrazione autunnale dei rapaci diurni sulle Alpi Marittime. *Avocetta* 20: 7–11.
- ULFSTRAND, S. (1958): De arliga fluktuationerna i bivräkens (*Pernis apivorus*) sträck över Falsterbo. *Vår Fågelvärld* 17: 118–144.
- ULFSTRAND, S., G. ROOS, T. ALERSTAM & L. ÖSTERDAHL (1974): Visible bird migration at Falsterbo, Sweden. *Vår Fågelvärld* Suppl. 8.
- VAGLIANO, C. (1985): The continental and island migration route of the Southeast Mediterranean: Problems and propositions. In: I. NEWTON & R. D. CHANCELLOR (eds): Conservation studies on

- raptors. ICBP Technical Publication No. 5: 263–269.
- WELCH, G. & H. WELCH (1988): The autumn migration of raptors and other soaring birds across the Bab-el-Mandeb Straits. *Sandgrouse* 10: 26–50.
- WINKLER, R. & O. LASSERRE (1978): La saison ornithologique de 1974 au col de Bretolet. *Nos Oiseaux* 34: 303–310.
- ZANG, H., H. HECKENROTH & F. KNOLLE (1989): Die Vögel Niedersachsens und des Landes Bremen. Greifvögel. *Naturschutz Landschaftspflege Niedersachsen*. Sonderreihe B, Heft 2.3. 284 S. Hannover.
- ZIESEMER, F. (1997): Raumnutzung und Verhalten von Wespenbussarden (*Pernis apivorus*) während der Jungenaufzucht und zu Beginn des Wegzuges – eine telemetrische Untersuchung. *Corax* 17: 19–34.

Manuskript eingegangen 12. November 1999
Bereinigte Fassung angenommen 25. Januar 2000