

Herrn Prof. Dr. Bruno Bruderer gewidmet

## Vogelzug über der westlichen Sahara

Felix Liechti und Heiko Schmaljohann



LIECHTI, F. & H. SCHMALJOHANN (2007): Songbird migration across the western Sahara. *Ornithol. Beob.* 104: 33–44.

Billions of songbirds cross the largest desert of the world, the Sahara, twice a year. The vast majority of these trans-Sahara migrants use an intermittent migration strategy when crossing Europe; i.e. they fly at night and rest or feed during the day. In the Sahara songbirds encounter temperatures up to 50 °C, no water and only a few oases. These inhospitable ground conditions have raised the hypothesis that songbirds overcome the Sahara in a 40–60 hour non-stop flight. In this study, we investigated bird migration across the western Sahara in Mauritania at an oasis and two bare desert sites in autumn and spring. We quantified for the first time the temporal and spatial pattern of songbird migration across the Sahara. After sunset, songbird densities increased considerably at all sites and during both seasons. In the course of the night songbird densities remained relatively stable, but decreased after sunrise. Thus, songbirds migrate predominantly at night and rest during the day. Under favourable wind conditions songbirds regularly prolonged their migratory flights into the day. This behaviour was especially pronounced in spring, when songbirds migrated at high altitude, where they flew in cool air and with tailwinds. In autumn 50 % of the songbird migration concentrated within the lowest 1000 m above ground, where favourable tailwinds prevailed, but where they had to face very warm temperatures (30 °C) and very dry conditions (humidity <20 %). We hypothesize that these harsh atmospheric conditions in autumn prevent songbirds to prolong their nocturnal flights into the day where conditions with respect of water loss are even worse than during the night. In spring songbirds flew at high altitude in cool air and could continue at these heights also into the day. However, we could only observe prolongations of nocturnal flights into the day on days with extraordinary tailwinds, and also during these days songbird migration ceased in the course of the afternoon. We conclude that the increase in energy and/or water consumption from a nocturnal to a diurnal flight is more costly than resting on the ground in the bare sand desert, in spite of the inhospitable conditions.

Felix Liechti und Heiko Schmaljohann, Schweizerische Vogelwarte, CH–6204 Sem-pach, E-Mail [felix.liechti@vogelwarte.ch](mailto:felix.liechti@vogelwarte.ch)

Jeden Herbst ziehen etwa 4–5 Milliarden Zugvögel aus ihren europäischen und asiatischen Brutgebieten nach Afrika südlich der Sahara,

um dort zu überwintern (Moreau 1972). Auf ihrer Reise überqueren diese Langstreckenzieher die Sahara und werden deshalb auch als



**Abb. 1.** Zweimal jährlich überqueren Milliarden von Zugvögeln die Sahara, die grösste Wüste der Erde. Aufnahme bei Chinguetti vom Mai 2003, H. Schmaljohann. – *Billions of migrants cross the Sahara, the largest desert in the world, twice a year. Chinguetti, May 2003.*

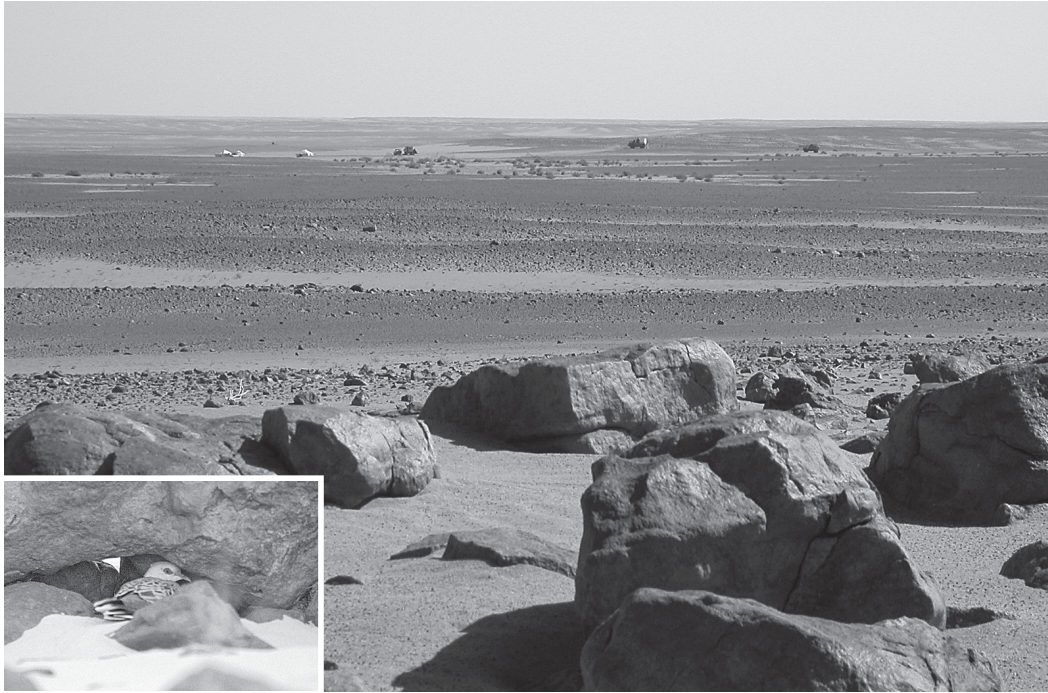
Trans-Sahara-Zieher bezeichnet. Für die allermeisten dieser Vögel bietet die Sahara keine geeigneten Rastplätze und bildet daher die grösste ökologische Barriere, die sie auf ihrem Zug zu überwinden haben (Abb. 1). Die grosse Mehrheit dieser Zugvögel ist dabei nachts unterwegs (Sutter 1957, Lack 1959, Bruderer & Liechti 1995). Unter den Singvögeln gibt es nur wenige Arten, die auch tagsüber ziehen, wie Schwalben, Segler und Stelzen.

Warum die meisten Singvögel lieber nachts ziehen, ist bis heute nicht abschliessend geklärt. Zum einen wird vermutet, dass die Ener-

giekosten für einen aktiv fliegenden Vogel (Schlagflieger) am Tag höher sind als in der Nacht. Durch die Sonneneinstrahlung entstehen Luftturbulenzen. Diese dienen einerseits als Energieressource für den Zug der grossen Segelflieger (z.B. Weissstörche *Ciconia ciconia*), andererseits dürften diese Turbulenzen die Flugkosten für die kleinen, schlagfliegenden Singvögel aber erhöhen. In der Nacht hingegen ist die Luft ruhig und meist laminar geschichtet. Sie bietet daher ideale Bedingungen für einen energiesparenden Langstreckenflug für Schlagflieger (Kerlinger 1989). Ein weite-



**Abb. 2.** Radarstandort am Rand der Oase Ouadâne (vgl. Abb. 4). Aufnahme vom 5. April 2004, A. Schlageter. – *Radar study site close to the oasis Ouadâne (see figure 4), 5 April 2004.*



**Abb. 3.** Radarstandort in der Wüste bei Bir Amrâne (vgl. Abb. 4). Eingebildet links unten ist eine Turteltaube *Streptopelia turtur*, die im Schatten eines Steins rastet. Aufnahme vom 9. April 2004, V. Salewski (Bir Amrâne) bzw. vom Herbst 2001, D. Peter (Turteltaube). – Radar study site in the desert at Bir Amrâne (see figure 4), 5 April 2004. A European Turtle Dove *Streptopelia turtur* resting in the shade of stones is embedded on the bottom left, autumn 2001.

rer Vorteil des Nachtzugs könnte der geringere Wasserverlust sein, da beim Flug durch die kühle Nachtluft weniger Wasser abgegeben wird als tagsüber in der von der Sonne aufgeheizten Atmosphäre. Des Weiteren spart ein Zugvogel Zeit, wenn er nachts fliegt. Nachtzieher können nämlich den Tag für die Nahrungsaufnahme nutzen, um die notwendigen Fettreserven für die nächste Flugetappe aufzubauen. Erstaunlicherweise benötigten einige Zugvögel, die die gesamte Nacht hindurch geflogen sind, keine Erholungsphasen am darauffolgenden Tag und schienen in ihrer Leistung nicht eingeschränkt zu sein (Rattenborg et al. 2004), während Schwilch et al. (2002a) beobachteten, dass sich einige Trans-Sahara-Zieher nach langen Zugetappen ausruhten, bevor sie die bereitstehende Nahrung aufnahmen.

Überquert ein Nachtzieher die Sahara, so muss er entweder tagsüber in der Wüste ras-

ten, wo kaum Nahrung und Wasser vorhanden sind, oder seinen Flug fortsetzen, um die Wüste in einem Direktflug zu überfliegen (Moreau 1961). Die Non-stop-Hypothese wurde lange favorisiert (Moreau 1972) und gestützt durch die Tatsache, dass die Singvögel im Herbst nördlich der Sahara grosse Fettreserven aufbauen (Bairlein 1988b, Schaub & Jenni 2000). Diese würde es ihnen, zumindest theoretisch, ermöglichen, die etwa 2000 km breite Wüste in einem 40–60-stündigen Direktflug zu überqueren. Hinweise auf solche ausserordentlichen Non-stop-Flüge gibt es von andern Zugrouten, die jedoch meist Meeresüberquerungen betreffen. Dies gilt besonders für Watvögel, die als ausdauernde Flieger sehr weite Strecken non-stop zurücklegen können (z.B. Piersma & Van de Sant 1992, Gill et al. 2005). Es wird angenommen, dass auch Singvögel solche Non-stop-Flüge durchführen (z.B. Williams 1985,

Thorup et al. 2006). Der Erfolg dieser Non-stop-Flüge wird stark durch die vorhandenen Windverhältnisse beeinflusst, weshalb Zugvögel bevorzugt Flughöhen mit guter Windunterstützung wählen (Williams & Williams 1990, Liechti & Schaller 1999, Liechti 2006).

Da die meisten in Oasen der Sahara gefangenen Singvögel nur geringe Fettreserven aufwiesen (Bairlein et al. 1983, Bairlein 1985, 1988a, 1992, Biebach 1990), wurde vermutet, dass es sich bei diesen Zugvögeln um schwache Individuen handelte, die den Strapazen eines Direktfluges nicht gewachsen und in einer Oase gestrandet waren. In denselben Studien wurden in der offenen Wüste Singvögel gefangen, die im Gegensatz zu den rastenden Vögeln in den Oasen mehrheitlich noch sehr grosse Fettreserven aufwiesen. Diese Ergebnisse führten zur Hypothese, dass schwache Vögel gezielt Oasen aufsuchen, um ihre Fettreserven wieder aufzufüllen, während Vögel mit grossen Fettreserven nur einen Ruheplatz für den Tag wählen unabhängig von möglichen Nahrungsressourcen (Bairlein 1992). Das deutet darauf hin, dass zumindest ein Teil der Singvögel die Sahara mit einer intermittierenden Zugstrategie überquert. Da man anhand von Bodendaten allein den tatsächlich stattfindenden Zug nicht quantifizieren kann, konnte die mengenmässige Bedeutung der intermittierenden Zugstrategie nicht bestimmt werden.

Für einen kleinen Singvogel, wie z.B. die Gartengrasmücke *Sylvia borin*, stellt der Zug und insbesondere das Überqueren der Sahara eine enorme körperliche Herausforderung dar (Jenni-Eiermann & Jenni 1991, 1992, Jenni & Jenni-Eiermann 1998). Einerseits können diese Vögel ihr Körpergewicht für die Wüstenüberquerung durch Fettanlagerung nahezu verdoppeln; andererseits bauen sie während des Fluges nicht nur diese Fettreserven in kürzester Zeit wieder ab, sondern verbrennen zusätzlich noch Muskelmasse und Teile der inneren Organe (Schwilch et al. 2002b, Biebach & Bauchinger 2003). Bis heute ist unklar, ob der Abbau dieser Proteine (z.B. Muskeln, Verdauungstrakt) alleine der Energiegewinnung oder anderen metabolischen Funktionen dient, oder ob dem dabei frei werdenden Wasser eine wichtige Bedeutung beizumessen ist (Klaassen 2004). In

diesem Zusammenhang können Beobachtungen zum Zugablauf über der Sahara wichtige Hinweise liefern, wo mögliche Engpässe in der Energie- oder Wasserversorgung auftreten könnten. So stehen die normalerweise nachts ziehenden Singvögel vor einem Dilemma. Entweder sie rasten in der heissen Wüste, wo sie weder Nahrung noch Wasser finden, aber vermutlich viel Wasser verbrauchen (Tielemann & Williams 2002), oder sie fliegen tagsüber in der heissen Sonne durch die turbulente Luft, was zu einem zusätzlichen Energie- und Wasserverlust führt. Es stellt sich also die Frage, ob die Energie- und Wasserkosten für die Nachtzieher kleiner sind, wenn sie tagsüber rasten oder wenn sie weiterfliegen.

Entscheidenden Einfluss auf den Energie- und Wasserverbrauch haben die Umweltbedingungen. So ist nicht nur entscheidend, zu welcher Tageszeit die Vögel unterwegs sind, sondern auch in welcher Höhe sie fliegen. Die westafrikanische Wüste ist durch ein trockenheisses Bodenklima sowie relative feuchte und kühle Luftmassen in grossen Höhen (ab 2 km über Boden [ü.B.]) charakterisiert. Im Herbst liegt die Lufttemperatur etwas höher als im Frühling, während die Windbedingungen nur wenig zwischen den Jahreszeiten variieren. Unterhalb von etwa 1500 m ü.M. dominiert der Passatwind aus NO, darüber weht der Antipassatwind aus SW. Somit finden die Vögel im Herbst und Frühling zwar ähnliche atmosphärische Bedingungen vor, ihre Zielorte aber liegen in entgegengesetzter Richtung. Im Frühling herrschen im Bereich des Antipassatwindes (oberhalb von 1500 m ü.M.) sowohl in Bezug auf den Energie- wie auch den Wasserverbrauch gute Bedingungen (kalte, relativ feuchte Luft und Rückenwind). Im Herbst befinden sich die günstigen Rückenwinde (Passatwind) unterhalb von 1500 m ü.M., wo auch nachts extrem hohe Temperaturen herrschen (um 30 °C). Demnach sollten Vögel, die in ihrem Energieverbrauch eingeschränkt sind, tief fliegen und einen hohen Wasserverlust in Kauf nehmen. Vögel die durch den Wasserverlust limitiert sind, sollten in hohe, kühle Luftschichten aufsteigen, sind dort aber den vorherrschenden Gegenwinden ausgesetzt, was zu einem erhöhten Energieverbrauch führt.

Diese Ausgangslage für die Wüstenüberquerung führt zu einer Art experimentellen Situation, die sich in den folgenden Hypothesen zusammenfassen lässt:

- (a) Ist der zusätzliche Energie- und/oder Wasserverbrauch während des Tagfluges höher als bei der Rast am Tag in der Wüste, erwarten wir, dass die Singvögel nur in der Nacht ziehen und am Tag rasten.
- (b) Ist der Energieverbrauch der limitierende Faktor für einen Non-stop-Flug, erwarten wir, dass der Non-stop-Flug eher im Frühling stattfindet als im Herbst, da tagsüber in grosser Höhe weniger kräftezehrende Luftturbulenzen zu erwarten sind als in Bodennähe.
- (c) Ist nur der Wasserverlust entscheidend für einen Non-stop-Flug, erwarten wir im Ta-

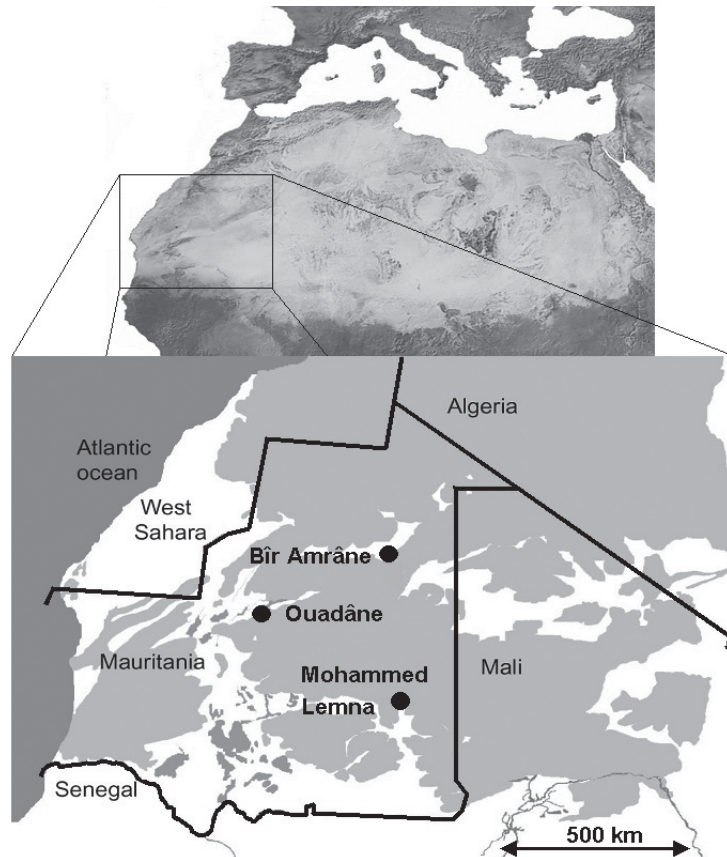
gesverlauf keine Unterschiede zwischen Frühling und Herbst.

- (d) Ist der Energieverbrauch von grösserer Bedeutung als der Wasserverbrauch, erwarten wir, dass die Vögel im Herbst tief und im Frühling hoch fliegen (entsprechend der Windsituation).
- (e) Ist der Wasserverlust der entscheidende Faktor, erwarten wir, dass die Vögel im Herbst und im Frühling hoch fliegen (in relativ kalter und feuchter Luft).

## 1. Methode

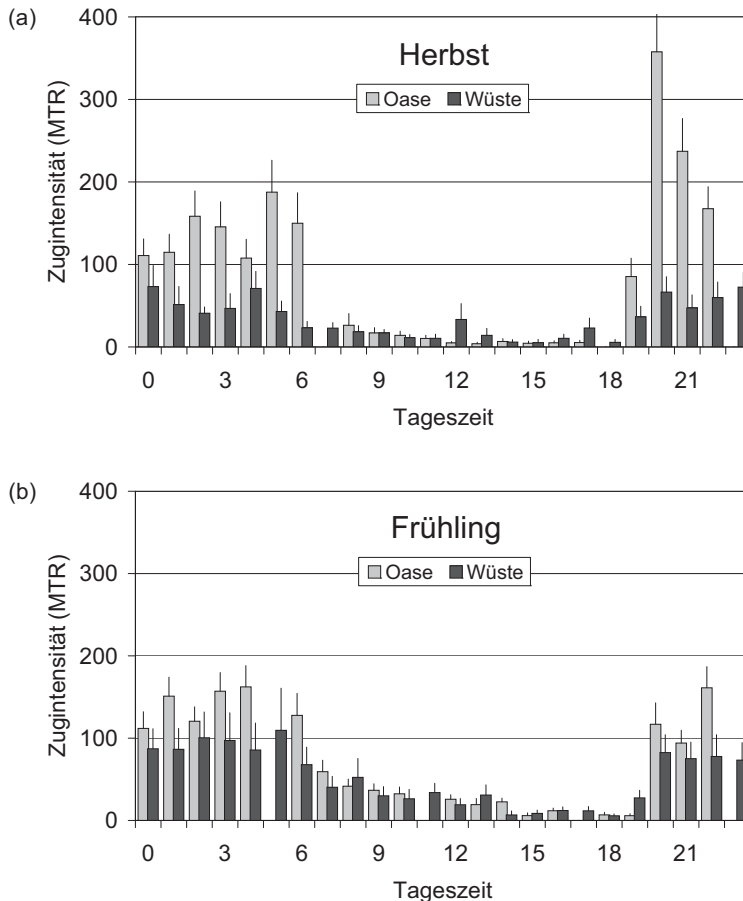
Die Erfassung des Vogelzugs über der westlichen Sahara erfolgte an verschiedenen Radarstandorten in Mauretanien. Für die vorliegende

**Abb. 4.** Standorte der Untersuchungsgebiete in Mauretanien. Die obere Karte zeigt eine Übersicht über die Sahara und die generelle Position des Untersuchungsgebietes in der westlichen Sahara (Rechteck). Die untere Karte stellt Mauretanien mit den drei Standorten der Radarstationen dar. Ouadâne ist eine Oase, die in der Übergangszone von der Steinwüste in die Sandwüste liegt. Die beiden anderen Standorte (Bir Amrâne und Mohammed Lemna) liegen mitten in der mehr oder weniger vegetationslosen Sandwüste. – *Location of the study sites in Mauritania. The upper map shows an overview of the Sahara and the general locations of the study sites in the western Sahara (rectangle). The lower map represents Mauritania with the three radar study sites. Ouadâne is an oasis being situated at the transition from a stony plateau to the sandy desert. The two other sites (Bir Amrâne and Mohammed Lemna) are within the bare sand desert, which is almost devoid of vegetation.*



Arbeit verwendeten wir Radarbeobachtungen von den Standorten Ouadâne ( $20^{\circ} 56' N$ ,  $11^{\circ} 35' W$ , 420 m ü.M., Abb. 2) vom Herbst 2003 (24.8.–25.10.2003) und vom Frühling 2004 (15.3.–10.5.2004), von Mohammed Lemna ( $18^{\circ} 35' N$ ,  $8^{\circ} 38' W$ , 338 m ü.M.) vom Herbst 2003 (19.9.–30.9.2003) und von Bîr Amrâne ( $22^{\circ} 47' N$ ,  $08^{\circ} 43' W$ , 272 m ü.M., Abb. 3) vom Frühling 2004 (3.4.–15.4.2004). Die

Oase Ouadâne liegt etwa 500 km östlich der Atlantikküste (Abb. 4). Einige Kilometer südlich des Radarstandortes befand sich ein kleiner aber dichter Vegetationsstreifen mitten in der Sandwüste, die sich 300 km weiter nach Süden ausdehnt. Im Norden der Oase erstreckt sich über mehrere 100 km eine vegetationslose Stein- und Sandwüste. Die beiden anderen Radarstandorte lagen in der offenen Sandwüste



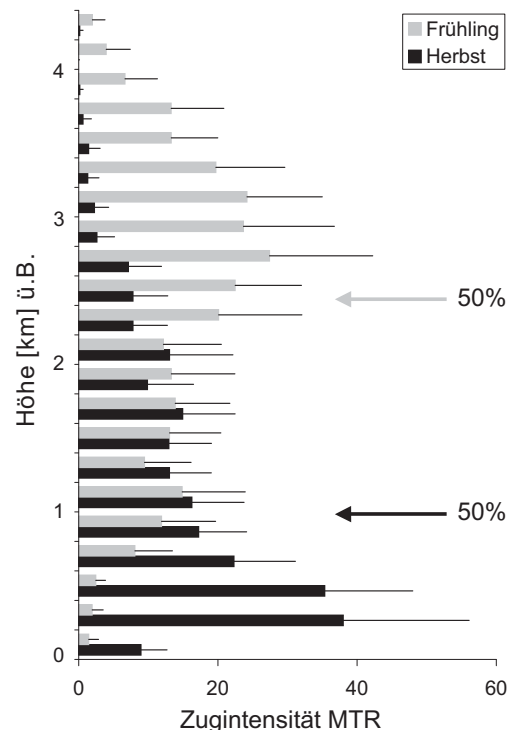
**Abb. 5.** Tageszeitlicher Verlauf der Intensität des Singvogelzugs (a) im Herbst bei der Oasenstation Ouadâne ( $n = 62$  Tage) und der Wüstenstation Mohammed Lemna ( $n = 12$  Tage) sowie (b) im Frühling bei der Oasenstation Ouadâne ( $n = 54$  Tage) und der Wüstenstation Bîr Amrâne ( $n = 22$  Tage). Das Säulendiagramm zeigt Mittelwerte und Standardfehler. Als Mass für die Zugintensität ist die «MTR» (migration traffic rate) angegeben. Sie bezeichnet die Anzahl der Vögel, die innerhalb einer Stunde eine imaginäre Linie von 1 km quer zur Zugrichtung überfliegen. An der Oasenstation wurde um 7, 18 und 23 h nicht gemessen. – *Daily course of songbird migration intensity (a) at the oasis site Ouadâne ( $n = 62$  days) and the desert site Mohammed Lemna ( $n = 12$  days) in autumn as well as (b) at the oasis site Ouadâne ( $n = 54$  days) and the desert site Bîr Amrâne ( $n = 22$  days) in spring. Unit of migration intensity is MTR (migration traffic rate). It is the number of birds crossing an imaginary line of 1 km perpendicular to the migration direction within one hour.*

einige 100 km entfernt von nennenswerter Vegetation.

Zur Registrierung des Vogelzugs wurden Radargeräte vom Typ «Superfledermaus» verwendet (Bruderer et al. 1995). Von der Oasenstation aus wurden sowohl die Quantität des Vogelzugs als auch qualitative Daten über die Flugwege einzelner Vögel aufgezeichnet, während an den Wüstenstandorten ein Radargerät eingesetzt wurde, welches nur die Registrierung der Zugquantitäten ermöglichte. Für eine einzelne Messung der Zugintensität wurden alle Objekte, die den feststehenden Radarstrahl bis auf eine Distanz von 7,5 km durchflogen, über einen Zeitraum von 4 min aufgezeichnet. An der Oasenstation wurde die Zugintensität mit dem feststehenden Radarstrahl auf zwei Elevationen ( $11^\circ$  und  $79^\circ$ ) je einmal pro Stunde gemessen, an den Wüstenstationen auf drei Elevationen ( $8^\circ$ ,  $28^\circ$  und  $79^\circ$ ) mit insgesamt neun Messungen pro Stunde. Damit wurde gewährleistet, dass sowohl der tiefe als auch der hohe Luftraum ausreichend überwacht wurde. Im Herbst wurden insgesamt 2680 Messungen am Oasenstandort und 2064 Messungen in der Wüste durchgeführt; im Frühling waren es 2050 bei der Oase und 3971 in der Wüste. Für weitere Informationen zur Datenaufnahme s. Schmaljohann et al. (2007). Alles in allem wurden 213556 einzelne Echos erfasst und später separat anhand der zeitlichen Variation der Echointensität (Echosignatur) klassiert; d.h. anhand der Echosignatur kann zwischen Vögeln, Insekten und anderen Echos (z.B. Bodenechos) unterschieden werden. Zudem lassen sich Singvögel von Seglern und Wat- bzw. Wasservögeln unterscheiden (Bruderer & Joss 1969, Bruderer et al. 1972, Renevey 1981). 25613 Echos wurden als Vögel klassiert, wovon 10044 als Singvögel identifiziert wurden. Durch diese Echoklassierung wurden Schwalben und Rabenvögel ausgeschlossen, die sich im Flügelschlagmuster (Bruderer et al. 2001) von der Mehrheit der übrigen Singvögel (z.B. Stelzen, Drosselvögel und Zweigsänger) unterscheiden. Für die folgenden Auswertungen wurden nur diese Singvögel berücksichtigt.

## 2. Resultate

An allen Standorten war ein sehr deutlicher Anstieg der Zugintensität nach Sonnenuntergang festzustellen, sowohl im Herbst als auch im Frühling (Abb. 5). Im Herbst zeigte sich ein extrem starker Aufbruch mit anschliessend deutlichem Rückgang der Zugintensität bei der Oasenstation (Abb. 5a). An den übrigen Standorten blieb die Zugintensität über die ganze Nacht mehr oder weniger konstant hoch. Während im Herbst der Zug mit Sonnenaufgang fast zum Erliegen kam, war im Frühling noch bis zum Mittag bedeutender Singvogelzug zu verzeichnen (Abb. 5b). Der Anteil des Tagzugs



**Abb. 6.** Mittlere Höhenverteilung des Singvogelzugs im Herbst und Frühling am Oasenstandort. Das Balkendiagramm zeigt Mittelwerte und Standardfehler ( $n = 62$  bzw.  $54$  Nächte). Die Höhe bezeichnet die Flughöhe über Boden. Zur Definition der «MTR» s. Abb. 5. – Mean flight altitude of songbird migration in autumn and spring at the oasis site. The bar chart shows means and standard error ( $n = 62$  and  $54$  nights, respectively). Altitude is given as altitude above ground. For definition of MTR see figure 5.

(7 bis 18 h) war bei der Oase im Herbst (5 %) signifikant tiefer als im Frühling (17 %; Mann-Whitney-Test, zweiseitig:  $n_{\text{Herbst}} = 62$ ,  $n_{\text{Frühling}} = 55$ ,  $p < 0,0001$ ). An allen Standorten und zu beiden Jahreszeiten war die Zugintensität am Nachmittag und vor dem abendlichen Aufbruch sehr niedrig. Insgesamt war der Singvogelzug bei der Oasenstation etwas stärker ausgeprägt als an den Wüstenstandorten.

Die Flughöhen der Singvögel unterschieden sich deutlich zwischen den Jahreszeiten (Abb. 6). Im Herbst flogen mehr als 50 % der Singvögel unterhalb von 1000 m ü.B. und 90 % unterhalb von 2500 m ü.B., während im Frühling die 50-%-Grenze bei 2400 m ü.B. lag und nur 10 % der Vögel unterhalb von 1000 m ü.B. flogen.

### 3. Diskussion

Unserer Resultate zeigen, dass Singvögel die Sahara in Nachtflügen überqueren und die Flughöhe nach den besten Rückenwinden auswählen. Das Rasten am Tag am Boden scheint damit bezüglich des Energie- und/oder Wasserverbrauchs günstiger als das Fliegen am Tag.

Die an allen Standorten markante Zunahme der Zugintensität bei Sonnenuntergang kann einzig dadurch erklärt werden, dass die grosse Mehrheit der Singvögel tagsüber rastet und in der späten Abenddämmerung zur nächsten Flug- etappe startet. Wären die Singvögel hingegen in einem Non-stop-Flug unterwegs, müssten wir erwarten, dass die am Wüstenrand gestarteten Vögel an den verschiedenen Radarstandorten als Zugwellen zu unterschiedlichen Zeiten aufträten. Im Frühling müsste eine solche Zugwelle zuerst am Oasenstandort Ouadâne und etwa vier Stunden später über dem 200 km weiter nördlich gelegenen Wüstenstandort Bir Amrâne in Erscheinung treten (Schmaljohann et al. 2007). Dies ist aber nicht der Fall, da alle Standorte sowohl im Herbst als auch im Frühling den gleichen Tagesverlauf aufweisen.

Zumindest die westliche Sahara wird demnach von der grossen Mehrheit nicht in einem einzigen 40- bis 60-stündigen Non-stop-Flug überflogen, sondern die Singvögel ziehen, ähnlich wie auf ihrem Zug durch Europa, nachts

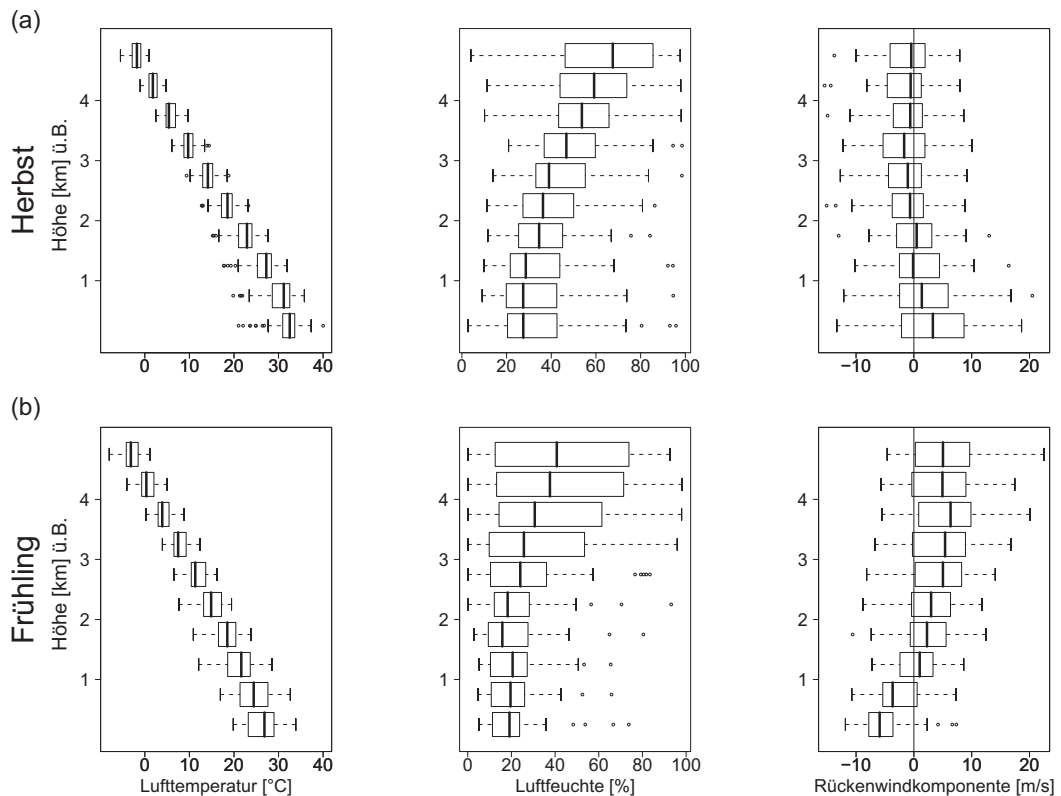
und rasten tagsüber. Da Singvögel die Sahara also mit einer intermittierenden Zugstrategie überqueren, muss am Tage das Rasten einen Vorteil gegenüber dem Fliegen darstellen. Es ist anzunehmen, dass bei einem Flug am Tage im Vergleich zur Nacht der zusätzliche Energie- und/oder Wasserverbrauch höher ist als bei einer Rast in der Wüste. Obwohl diese intermittierende Zugstrategie bereits von Bairlein (1985, 1988b), Biebach et al. (1986) und Biebach (1990) anhand von Fang und Bodenbeobachtungen in der Wüste vermutet worden war, konnten erst die Radarbeobachtungen zeigen, dass die intermittierende Zugstrategie die dominierende Strategie ist (Schmaljohann et al. 2007). Trotz dieser Rast müssen die allermeisten Singvögel während der Wüstenüberquerung auf Nahrung und Wasser verzichten. Die Rastgebiete in Nordafrika und der Sahel-Savanne erhalten somit eine immense Bedeutung für das Auffüllen der Energie- und Wasserreserven vor und nach dem Überqueren der Sahara (Odum 1963, Bairlein 1988a).

Trotz des vorherrschenden Nachtzugs fällt auf, dass vor allem im Frühling auch in der ersten Tageshälfte nach Sonnenaufgang noch zahlreiche Singvögel unterwegs sind. Wie Schmaljohann et al. (im Druck) zeigen konnten, betreffen diese Beobachtungen aber fast keine «echten» Tagzieher (Stelzen, Pieper, Lerchen), sondern in erster Linie Nachtzieher, die Tage mit sehr günstigen Windbedingungen ausnutzen, um bis wahrscheinlich gegen Mittag weiterzuziehen. Dieses Verhalten unterscheidet sich deutlich zwischen den beiden Jahreszeiten, da im Herbst nur wenige Singvögel ihren Zug in den Tag hinein verlängerten. Ein Grund für diesen Unterschied könnte in der sich stark unterscheidenden Höhenverteilung des Zugs liegen. Im Herbst zieht die Mehrheit unterhalb von 1500 m und profitiert dabei von den günstigen, aus NO wehenden Passatwinden (Abb. 7a). Im Frühling steigen die meisten Singvögel über den Bereich des Passatwindes auf, um auf ihrem Flug Richtung Norden die von SW wehenden Antipassatwinde (Abb. 7b) zu nutzen. Das bedeutet, dass im Herbst die meisten Vögel in heisser, trockener Luft fliegen (etwa 30 °C), wohingegen im Frühling die Temperaturen im Bereich der bevorzugten Flughöhe



deutlich tiefer liegen (10–15 °C; Abb. 7a, b). Die Singvögel wählen sowohl im Herbst als auch im Frühling die Flughöhen aus, in denen sie möglichst viel Rückenwindunterstützung erfahren, wodurch sich ihr Energiebedarf reduziert. Für den Herbstzug bedeutet dies aber, dass die Singvögel in extrem trockener und warmer Luft ziehen müssen, was zu einem sehr hohen Wasserverbrauch führen dürfte (Kvist 2001, Engel 2005). Für Singvögel erscheint aber der Minimierung des Energieverbrauchs eine grössere Bedeutung zuzukommen als der des Wasserverlusts, da sie sonst im Herbst

nicht in geringen, sondern in grossen Höhen fliegen müssten. Diese hohen Wasserkosten könnten aber erklären, warum im Herbst die grosse Mehrheit der Singvögel bereits bei Sonnenaufgang landet und den Zug trotz guter Winde nicht in den Tag hinein verlängert wie im Frühling. Bedingt durch den hohen Wasserverlust während des Nachtfluges können es sich wahrscheinlich nur sehr wenige Singvögel leisten, tagsüber weiterzufliegen, wenn die Bedingungen bezüglich des Wasserverlusts noch extremer sind als in der Nacht. Die Mehrheit versucht daher, bei einem möglichst geringen



**Abb. 7.** Höhenprofile der atmosphärischen Bedingungen am Oasenstandort Ouadâne. Die Grafiken zeigen die atmosphärischen Bedingungen in 500 m Höhenintervallen für (a) den Herbst (Anzahl Messungen,  $n = 61$ ) und (b) den Frühling ( $n = 54$ ). Angegeben sind Median (Linie), 25- bis 75%-Bereich (Box) und der 95%-Bereich (T-Linien). Die Rückenwindkomponente bezieht sich auf die Hauptzugrichtung der Singvögel. Diese war im Herbst nach Süden (180°) und im Frühling nach Norden (0°) gerichtet. – *Altitudinal profiles of atmospheric conditions at the oasis site Ouadâne. The atmospheric conditions are given in 500 m height intervals for (a) autumn (number of measurements,  $n = 61$ ) and (b) spring ( $n = 54$ ). Medians (line), 25 to 75 % interval (box) and 95 % (whiskers) are shown. The tailwind component refers to main migration direction of songbirds being directed towards south (180°) in autumn and towards north (0°) in spring.*

Wasser- und Energieverbrauch irgendwo in der Wüste an einem schattigen Ort zu rasten.

Wie wir zeigen konnten, rasten die meisten Singvögel tagsüber in der Wüste. Es scheint daher erstaunlich, dass man nur selten westpaläarktische Zugvögel in der Wüste antrifft. Verteilt man die vier Milliarden Singvögel über die gesamte Sahara (11 000 000 km<sup>2</sup>) und die gesamte Zugzeit im Herbst (90 Tage), so ergibt dies pro Tag nur vier Vögel pro km<sup>2</sup>. Berücksichtigt man, dass vegetationsreiche Stellen bevorzugt aufgesucht werden, so ist es nicht erstaunlich, dass man nur sehr selten einen rastenden Vogel in der offenen Wüste zu Gesicht bekommt, zumal sie meist reglos im Schatten von Steinen oder kleinen Büschen verharren (eigene Beob., Abb. 3).

Zusammenfassend schliessen wir aus unseren Resultaten, dass während des Nachtzugs die Minimierung des Energieverbrauchs bei der Sahara-Überquerung, entsprechend den Hypothesen (a) und (d), von grösserer Bedeutung ist als jene des Wasserverlusts. Das Verlängern des Zugs in den Tag hinein dürfte aber vom Wasserverlust abhängen, da im Herbst der Tagzug viel schwächer ausfällt als im Frühling. Erstaunlicherweise verbraucht ein Singvogel bei einer Rast in der Wüste weniger zusätzliche

Energie und Wasser, als wenn er tagsüber fliegen würde. Weitgehend unklar bleibt, wie es die Singvögel im Herbst schaffen, ihren Wasserhaushalt bei den hohen Temperaturen und der niedrigen Luftfeuchte im Gleichgewicht zu halten. Unsere Beobachtungen sind im deutlichen Widerspruch zu Windkanalexperimenten (Engel 2005), die zeigten, dass der Wasserverbrauch im Flug stetig mit der Temperatur zunimmt und die Testvögel sich weigerten, bei Temperaturen von mehr als 25 °C zu fliegen.

**Dank.** Unser ganz spezieller Dank gilt zu allererst Bruno Bruderer, dem Initiator und Leiter des Saharaprojekts der Schweizerischen Vogelwarte, dem wir diese Arbeit widmen. Die Arbeit wäre nicht möglich gewesen ohne die Hilfe zahlreicher Mitarbeiterinnen und Mitarbeiter im Verlaufe der drei Beobachtungsperioden. Speziell zu erwähnen sind Thomas Steuri und Erich Bächler, die die Hard- und Software zur Aufnahme und Auswertung der Daten erstellten. Das Projekt wurde unterstützt von der Schweizer Armee und der Oerlikon-Contrares AG für die Radarausrüstung. Finanzielle Unterstützung erhielten wir vom Schweizerischen Nationalfonds (Projekt Nr. 31-65349), von den Stiftungen Volkart, Vontobel, Ernst Göhner, Felis und Syngenta, der MAVA Stiftung für Naturschutz, den Firmen Bank Sarasin & Co, Helvetia Patria Versicherungen und der F. Hoffman-La Roche AG, der «European Science Foundation», dem Schweizer Vogelschutz SVS/BirdLife Schweiz und von BirdLife International. Für die kritische



**Abb. 8.** Weisssterniges Blaukehlchen *Luscinia svecica cyaneacula* auf Futtersuche bei der Oase Ouadâne. Aufnahme vom 5. April 2003, E. Bächler. – *White-spotted Bluethroat* *Luscinia svecica cyaneacula* foraging for insects close to the oasis Ouadâne, 5 April 2003.

Durchsicht des Manuskripts danken wir Lukas Jenni, Peter Knaus und Christian Marti.

### Zusammenfassung

Milliarden von Singvögeln überqueren jedes Jahr zweimal die grösste Wüste der Erde, die Sahara. Auf ihrem Zug über Europa ziehen die meisten Trans-Sahara-Zieher unter den Singvögeln nur nachts und ruhen sich tagsüber aus oder fressen sich Energie-reserven für den Weiterflug an. Die unwirtlichen Bedingungen in der Sahara mit bis zu 50 °C, kaum Schatten und nur sehr wenigen Oasen laden kaum zum Rasten ein. Lange wurde deshalb vermutet, dass die Singvögel die Sahara in einem 40–60-stündigen Non-stop-Flug überfliegen. Wir untersuchten den Vogelzug in Mauretanien in der westlichen Sahara im Herbst und Frühling an einem Oasen- und zwei Wüstenstandorten. Zum ersten Mal wurde so der zeitliche und räumliche Verlauf des Singvogelzugs über der Sahara gemessen. Kurz nach Sonnenuntergang wurde an allen Standorten und in beiden Jahreszeiten eine hohe Singvogeldichte gemessen. Bis zum Sonnenaufgang blieb der Singvogelzug etwa auf dem gleichen Niveau, während danach die Zugintensität langsam nachliess. Die Singvögel ziehen also nachts und rasten tagsüber in der Wüste. Unter guten Windbedingungen wird der Zug in den Tag hinein verlängert. Dies war besonders im Frühling ausgeprägt, wenn die Singvögel nachts in grossen Höhen und damit in kühler Luft fliegen konnten. Im Herbst konzentrierten sich 50 % des Zugs auf die unteren 1000 m über dem Boden, wo zwar sehr günstige Rückenwinde aber auch extreme Temperaturen (25–35 °C) und sehr trockene Luft vorherrschten. Wir vermuten daher, dass der Zug im Herbst stärker auf die Nacht beschränkt ist als im Frühling, da die Singvögel im Herbst nachts viel Wasser verlieren. Wir schliessen aus unseren Beobachtungen, dass die Zunahme des Energieverbrauchs bzw. des Wasserverlusts vom Nacht- zum Tagflug so hoch ist, dass es sich für die Singvögel lohnt, tagsüber in der heissen Wüste zu rasten, anstatt weiterzufliegen.

### Literatur

- BAIRLEIN, F. (1985): Body weights and fat deposition of Palaearctic passerine migrants in the central Sahara. *Oecologia* 66: 141–146. – (1988a): Herbstlicher Durchzug, Körpergewichte und Fettdeposition von Zugvögeln in einem Rastgebiet in Nordalgerien. *Vogelwarte* 34: 237–248. – (1988b): How do migratory songbirds cross the Sahara? *Trends Ecol. Evol.* 3: 191–194. – (1992): Recent prospects on trans-Saharan migration of songbirds. *Ibis* 143: 41–46.
- BAIRLEIN, F., P. BECK, W. FEILER & U. QUERNER (1983): Autumn weights of some Palaearctic passerine migrants in the Sahara. *Ibis* 125: 404–407.
- BIEBACH, H. (1990): Strategies of Trans-Saharan migrants. S. 352–367 in: E. GWINNER (ed.): *Bird migration*. Springer, Berlin.
- BIEBACH, H. & U. BAUCHINGER. (2003): Energetic savings by organ adjustment during long migratory flights in Garden Warblers (*Sylvia borin*). S. 269–280 in: P. BERTHOLD, E. GWINNER & E. SONNENSCHNEIN (eds): *Avian migration*. Springer, Berlin.
- BIEBACH, H., W. FRIEDRICH & G. HEINE (1986): Interaction of body mass, fat, foraging and stopover period in trans-sahara migrating passerine birds. *Oecologia* 69: 370–379.
- BRUDERER, B., B. JACQUAT & U. BRÜCKNER (1972): Zur Bestimmung von Flügelschlagfrequenzen tag- und nachtziehender Vogelarten mit Radar. *Ornithol. Beob.* 69: 189–206.
- BRUDERER, B. & J. JOSS (1969): Methoden und Probleme der Bestimmung von Radarquerschnitten freifliegender Vögel. *Rev. suisse Zool.* 76: 1106–1118.
- BRUDERER, B. & F. LIECHTI (1995): Variation in density and height distribution of nocturnal migration in the south of Israel. *Isr. J. Zool.* 41: 477–487.
- BRUDERER, B., T. STEURI & M. BAUMGARTNER (1995): Short-range high-precision surveillance of nocturnal migration and tracking of single targets. *Isr. J. Zool.* 41: 207–220.
- BRUDERER, L., F. LIECHTI & D. BILO (2001): Flexibility in flight behaviour of barn swallows (*Hirundo rustica*) and house martins (*Delichon urbica*) tested in a wind tunnel. *J. Exp. Biol.* 204: 1473–1484.
- ENGEL, S. (2005): Racing the wind: water economy and energy expenditure in avian endurance flight. *Diss. Univ. Groningen, Netherlands*.
- GILL, R. E., T. PIERSMA, G. HUFFORD, R. SERVANCKX & A. RIEGEN (2005): Crossing the ultimate ecological barrier: evidence for an 11000-km-long nonstop flight from Alaska to New Zealand and eastern Australia by Bar-tailed Godwits. *Condor* 107: 1–20.
- JENNI, L. & S. JENNI-EIERMANN (1998): Fuel supply and metabolic constraints in migrating birds. *J. Avian Biol.* 29: 521–528.
- JENNI-EIERMANN, S. & L. JENNI (1991): Metabolic responses to flight and fasting in night-migrating passerines. *J. Comp. Physiol. B* 161: 465–474. – (1992): High plasma triglyceride levels in small birds during migratory flight: a new pathway for fuel supply during endurance locomotion at very high mass-specific metabolic rates? *Physiol. Zool.* 65: 112–123.
- KERLINGER, P. (1989): *Flight strategies of migrating hawks*. University of Chicago Press, Chicago.
- KLAASSEN, M. (2004): May dehydration risk govern long-distance migratory behaviour? *J. Avian Biol.* 35: 4–6.
- KVIST, A. (2001): Fuel and fly: adaptations to endurance exercise in migrating birds. *Diss. Univ. Lund, Sweden*.
- LACK, D. (1959): Migration across the North Sea studied by radar, part 1. Survey through the year. *Ibis* 101: 209–234.

- LIECHTI, F. (2006): Birds: blowin' by the wind? *J. Ornithol.* 147: 202–211.
- LIECHTI, F. & E. SCHALLER (1999): The use of low-level jets by migrating birds. *Naturwissenschaften* 86: 549–551.
- MOREAU, R. E. (1961): Problems of Mediterranean-Saharan migration. *Ibis* 103a: 373–427. – (1972): The Palaearctic-African bird migration systems. Academic Press, London.
- ODUM, E. P. (1963): Lipid levels in birds preparing to cross the Sahara. *Ibis* 105: 109–111.
- PIERSMA, T. & S. VAN DE SANT (1992): Pattern and predictability of potential wind assistance for waders and geese migrating from West Africa and the Wadden Sea to Siberia. *Ornis Svecica* 2: 55–66.
- RATTENBORG, N. C., B. H. MANDT, W. H. OBERMEYER, P. J. WINSAUER, R. HUBER, M. WIKELSKI & R. M. BENCA (2004): Migratory sleeplessness in the White-crowned Sparrow (*Zonotrichia leucophrys gambelii*). *PLoS Biology* 2: 924–936. e212 doi:10.1371/journal.pbio.0020212
- RENEVEY, B. (1981): Étude du mode de battements d'ailes d'oiseaux migrateurs nocturnes à l'aide d'un radar. *Rev. suisse Zool.* 88: 875.
- SCHAUB, M. & L. JENNI (2000): Fuel deposition of three passerine bird species along the migration route. *Oecologia* 122: 306–317.
- SCHMALJOHANN, H., F. LIECHTI & B. BRUDERER (2007): Songbird migration across the Sahara – the non-stop hypothesis rejected! *Proc. R. Soc. Lond. B* 274: 735–739. – (im Druck): Daytime passerine migrants over the Sahara – are these diurnal migrants or prolonged flights of nocturnal migrants? *Ostrich*.
- SCHWILCH, R., T. PIERSMA, N. M. A. HOLMGREN & L. JENNI (2002a): Do migratory birds need a nap after a long non-stop flight? *Ardea* 90: 149–154.
- SCHWILCH, R., A. GRATTAROLA, F. SPINA & L. JENNI (2002b): Protein loss during long-distance migratory flight in passerine birds: adaptation and constraint. *J. Exp. Biol.* 205: 687–695.
- SUTTER, E. (1957): Radar-Beobachtungen über den Verlauf des nächtlichen Vogelzuges. *Rev. suisse Zool.* 17: 294–303.
- TIELEMANN, B. I. & J. B. WILLIAMS (2002): Cutaneous and respiratory water loss in larks from arid and mesic environments. *Physiol. Biochem. Zool.* 75: 590–599.
- THORUP, K., T. E. ORTVAD & J. RABOL (2006): Do nearctic Northern Wheatears (*Oenanthe oenanthe leucorhoa*) migrate nonstop to Africa? *Condor* 108: 446–451.
- WILLIAMS, T. C. (1985): Autumnal bird migration over the windward Caribbean Islands. *Auk* 102: 163–165.
- WILLIAMS, T. C. & J. M. WILLIAMS (1999): The migration of land birds over the Pacific Ocean. S. 1948–1957 in: N. ADAM & R. SLOTOW (eds): *Proc. 22<sup>nd</sup> Int. Ornithol. Congr. BirdLife South Africa, Durban.*

*Manuskript eingegangen 17. Januar 2007*

*Bereinigte Fassung angenommen 8. Februar 2007*