

Aus der Schweizerischen Vogelwarte Sempach

Richtungsverhalten nachziehender Vögel in Süddeutschland und der Schweiz unter besonderer Berücksichtigung des Windeinflusses¹

Bruno Bruderer und Felix Liechti

Flugrichtungen ziehender Vögel sind abhängig von der relativen Lage der Herkunfts- und Zielgebiete und von den Umweltbedingungen unterwegs, insbesondere von den herrschenden Windströmungen. Obwohl Vögel häufig bei Rückenwind fliegen (Richardson 1978), sind sie auf dem südwestwärts gerichteten Herbstzug in Mitteleuropa oft gezwungen, gegen die überwiegend aus westlichen Richtungen wehenden Winde zu ziehen (Bruderer & Jenni 1988b). Unter solchen Bedingungen spielt die lokale Topographie eine wichtige Rolle (Liechti & Bruderer 1986). Vertikale Strukturen beeinflussen sowohl den Wind wie die Flugwege, während horizontale Strukturen als Orientierungshilfen benutzt werden können (Leitlinienseffekt). Da es in der Schweiz praktisch unmöglich ist, den Windeinfluss unabhängig von der Topographie zu untersuchen, wählten wir den süddeutschen Raum als Hauptuntersuchungsgebiet.

Um den Windeinfluss beurteilen zu können, muss zuerst der vom Wind ungestörte Zug untersucht werden. Durch die Auswahl von Flugwegen bei schwachen Winden sollen die windunabhängigen Einflüsse ermittelt werden. Dazu stellten wir uns die folgenden Fragen: 1) Unterscheiden sich die Flugrichtungen zwischen verschiedenen Jahreszeiten am selben Ort (saisonale Un-

terschiede)? 2) Unterscheiden sich die Flugrichtungen an verschiedenen Orten (ortsspezifische Unterschiede)? 3) Unterscheiden sich die Flugrichtungen verschiedener, anhand ihres Flügelschlagmusters unterscheidbarer Vogelgruppen (artgruppenspezifische Unterschiede)?

Erst wenn diese Einflüsse auf die Flugrichtungen bekannt sind, können anhand des Gesamtmaterials die folgenden wind-spezifischen Fragen untersucht werden: 4) Modifizieren die Windrichtung und die Windgeschwindigkeit an topographisch wenig beeinflussten Stationen das Flugverhalten (Kompensation von Winddrift)? 5) Beeinflussen deutliche topographische Strukturen das Flugverhalten bei verschiedenen Windrichtungen und Windgeschwindigkeiten (Leitlinienseffekt)?

Bei allen Fragestellungen wird zwischen hoch und tief fliegenden Vögeln (unter bzw. über 1000 m über Boden) unterschieden. Für die Bearbeitung der Fragen 4 und 5 ist neben der Flugrichtung (track) auch die Eigenrichtung (heading) zu berücksichtigen, um die Verdriftung durch den Wind bzw. das Kompensationsverhalten der Vögel sichtbar zu machen.

Dank. Der Schweizerische Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung finanzierte das Projekt. T. Steuri entwickelte die Registriergeräte und -programme und sorgte für die ständige Betriebsbereitschaft der Radaranlagen. Die Herren Dr. J. Hild und Dr. J. Becker halfen uns sowohl als Vertreter des deutschen Ausschusses zur Verhütung von Vogelschlägen im Luftverkehr (DAVVL) wie auch in ihrer Position im Amt für Wehrgeophy-

¹ Mit Unterstützung des Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung; Projekt Nr. 3.171–0.85).

sik bei der Bewältigung der administrativen Vorbereitungen. Den Gemeinden Lehrberg, Painten, Ohmden, Hirblingen und Flaach danken wir für die freundliche Aufnahme und die stete Hilfsbereitschaft, die wir von Seiten der Behörden wie auch von einzelnen Einwohnern geniessen durften. In Payerne durften wir die Gastfreundschaft der Aerologischen Station in Anspruch nehmen und genossen dort alle nur erdenkliche Unterstützung. Ganz besonderer Dank gebührt allen, die als freiwillige Mitarbeiter nächtelang am Radar ausgeharrt und unter zum Teil schwierigen Bedingungen wertvolle Arbeit geleistet haben. Unseren Kollegen an der Vogelwarte, L. Jenni, C. Marti, B. Naef-Daenzer und L. Schifferli danken wir für die kritische Durchsicht des Manuskriptes und wertvolle Verbesserungsvorschläge. T. Harris und L. Freysen (Transvaal Museum) korrigierten die englischen Textteile.

1. Beobachtungsgebiete und Methoden

Drei von der Armee ausgemusterte Fliegerabwehr-Feuerleitergeräte vom Typ «Superfledermaus» wurden für die Aufzeichnung der Flugwege einzelner Vögel eingesetzt. Kleinvögel werden bis zu Distanzen von über 4 km als Echos erkannt. Die Verfolgung von ausgewählten Einzelobjekten aus allen Höhenbereichen gibt Auskunft über ihre Flugrichtungen sowie über ihre vertikalen und horizontalen Geschwindigkeiten. Gleichzeitig aufgezeichnete Echosignaturen erlauben nicht nur die Abgrenzung von Vogelechos gegenüber anderen Flugobjekten, sondern auch eine grobe Klassierung der verfolgten Vögel (Bruderer 1969, Bloch et al. 1981). Die Verfolgung von je 3 Pilotballonen pro Nacht und Station ergibt Winddaten für die entsprechenden Flugniveaus. Aus der Beziehung «Flugvektor = Eigenvektor + Windvektor» lassen sich für jeden Flugweg Eigenrichtung und Eigengeschwindigkeit berechnen (Abb. 1). Alle Angaben über die Verfolgung von Einzelobjekten werden automatisch auf einen Personal Computer (IBM-PC/AT) übertragen.

Ebenfalls aufgezeichnet, aber in dieser Arbeit nicht verwendet, wurden die Zugdichten in verschiedenen Höhen. Zur Illustration von Computer-Darstellungen des Radar-Bildschirms und von Flugwegen

siehe Bruderer & Jenni (1988a). Weitere Grundlagen zur Methodik finden sich bei Bruderer (1971) und bei Bloch et al. (1980).

Um das Zuggeschehen vergleichend in einem grösseren Raum und dabei insbesondere das Richtungsverhalten der Vögel im Anflugbereich zu den Alpen zu erfassen, stationierten wir eine Radaranlage während der ganzen Beobachtungsperiode (1.8.87–30.10.87) in der Gemeinde Lehrberg (460 m ü.M.), 30 km westlich von Nürnberg (Abb. 2, 3). Die sanfte Hügellandschaft der auslaufenden Alb wird hier nicht durch markante topographische Strukturen geprägt. Eine zweite Radarstation stand je etwa drei Wochen lang an vier

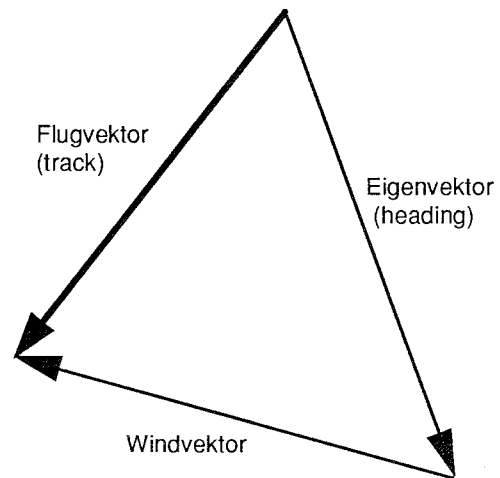


Abb. 1. Vektordarstellung der Beziehungen zwischen Flugrichtung (track), Eigenrichtung (heading) und Windrichtung. Flugrichtung und -geschwindigkeit (Richtung und Länge des Vektors) werden direkt mit dem Zielfolgeradar gemessen. Windrichtung und -geschwindigkeit werden durch die Registrierung des Aufstiegs eines Messballons für alle relevanten Höhen bestimmt. Aufgrund dieser Angaben werden Eigenrichtung und -geschwindigkeit für jeden Vogel berechnet. Die Eigenrichtung entspricht der Körperachse des fliegenden Vogels. – Vector diagrams of bird movements in relation to wind. The birds' ground speed and track direction are available from radar. Wind is measured by tracking the ascent of three balloons per night. From these data, the birds' heading and true air speed can be calculated.

verschiedenen Orten: a) 1.–30.8. im ausgeprägt S–N verlaufenden Tal der Lech bei *Augsburg* (Gemeinde Hirblingen, 450m ü.M.); b) 31.8.–21.9. 15km westlich von *Regensburg* (Gemeinde Painten, 540m ü.M.) am Ostrand der Fränkischen Alb, wo das Donautal von WSW kommend nach SE schwenkt und von N und NW her durch ein trichterartiges Tiefland zwischen Alb und Bayerischem Wald zugänglich ist; c) 22.9.–9.10. 40km östlich von *Stuttgart* (Gemeinde Ohmden, 350m ü.M.), 10–15km nördlich des Randes der Schwäbischen Alb, der hier rund 400m über das flache Hügelvorland aufragt und in WSW-Richtung (240°, lokal 255°) verläuft; d) 10.–30.10. 14km südlich von Schaffhausen (Gemeinde *Flaach*, 350m ü.M.) am Eingang zum schweizerischen Mittelland, 1km vom Rhein, der hier von NNE kommt und nach wenigen Kilometern westwärts abbiegt. Eine weitere Radarstation befand sich vom 1.9.–30.10. bei *Payerne* (450m ü.M.) im westlichen Teil des schweizerischen Mittellandes. An den 6 verschiedenen Standorten wurden insgesamt etwa 25000 Flugwege registriert.

In die hier vorgelegten Berechnungen und graphischen Darstellungen wurden nur nachziehende (innerhalb der Dämmerungsgrenzen fliegende) Vögel einbezogen, deren Flugwege gerade verliefen, deren Vertikalgeschwindigkeit <100cm/s betrug und die zeitlich nicht mehr als 4h und vertikal weniger als 200m von einem Windmesspunkt entfernt waren. Diese Bedingungen werden von gut 80% der aufgezeichneten Flugwege erfüllt.

Die graphisch dargestellten Richtungsspektren sind prozentuale Häufigkeitsverteilungen der verfolgten Vögel (bzw. Winddaten pro Vogel) in Klassen zu 5°, wobei Schwankungen durch gleitende Mittel über 3 Klassen geglättet wurden. Die Berechnung von Mittelvektoren der Richtungsverteilungen nach Batschelet (1981) und die statistischen Tests (Watson-Williams Test, Watson-U² Test) beruhen stets auf den Einzelwerten (gemessen auf 1° genau). Falls nichts anderes erwähnt ist, liegt das Signifi-

kanzniveau bei $p = 0,01$. Wir bezeichnen die bei geringen Windgeschwindigkeiten in einem bestimmten Gebiet vorherrschende mittlere Flugrichtung als *Basisrichtung*². Im Idealfall beruht diese Basisrichtung unmittelbar auf dem ortstypischen Gemisch von Primärrichtungen (= artspezifische Zugrichtung, Geyr von Schweppenburg 1949) der durchziehenden Arten und Populationen. In der Realität wird sie allenfalls durch Topographieeinflüsse modifiziert, sollte aber nur wenig durch den schwachen (und deshalb weitgehend kompensierten) Wind beeinflusst sein. Als Messwert für die Basisrichtung nehmen wir im Normalfall, d.h. bei symmetrischen oder nur schwach asymmetrischen Verteilungen, den Mittelvektor. Bei stark asymmetrischer oder multimodaler Verteilung wird (mit speziellem Hinweis) der Modus (häufigster Wert) oder der geschätzte Mittelwert im Bereich des Verteilungsschwerpunktes verwendet.

Im Unterschied zu Untersuchungen mit Überwachungsradar, die im wesentlichen auf die Beurteilung von Flugrichtungen ohne Höhenangaben beschränkt sind, werden hier die in drei Dimensionen exakt vermessenen Flugwege einzeln verfolgter Vögel und Windmessballone bearbeitet. Zeitliche und räumliche Differenzen zwischen Windmesspunkten und den Messdaten von Vögeln sind so gering, dass nur sprunghafte Wetteränderungen (z.B. Durchgang einer Kaltfront) zu einer kurzfristigen Unstimmigkeit zwischen den berücksichtigten und den effektiven Winddaten führen könnten. Bei der Interpretation der Daten ist zu beachten, dass die Anzahl der Vögel in den beiden Höhenbereichen nicht mit der tatsächlichen Höhenverteilung gleichzusetzen ist. Wenn in Höhen über 1000m über Boden (ü.B.) etwa dieselbe Anzahl Vögel ver-

²Der Begriff «Basisrichtung» entspricht dem vom Bruderer et al. (1989) eingeführten englischen Begriff «basic direction»; er ersetzt den am selben Ort definierten Begriff «Grundrichtung», um Verwechslungen mit der Richtung über Grund (= track) zu vermeiden.

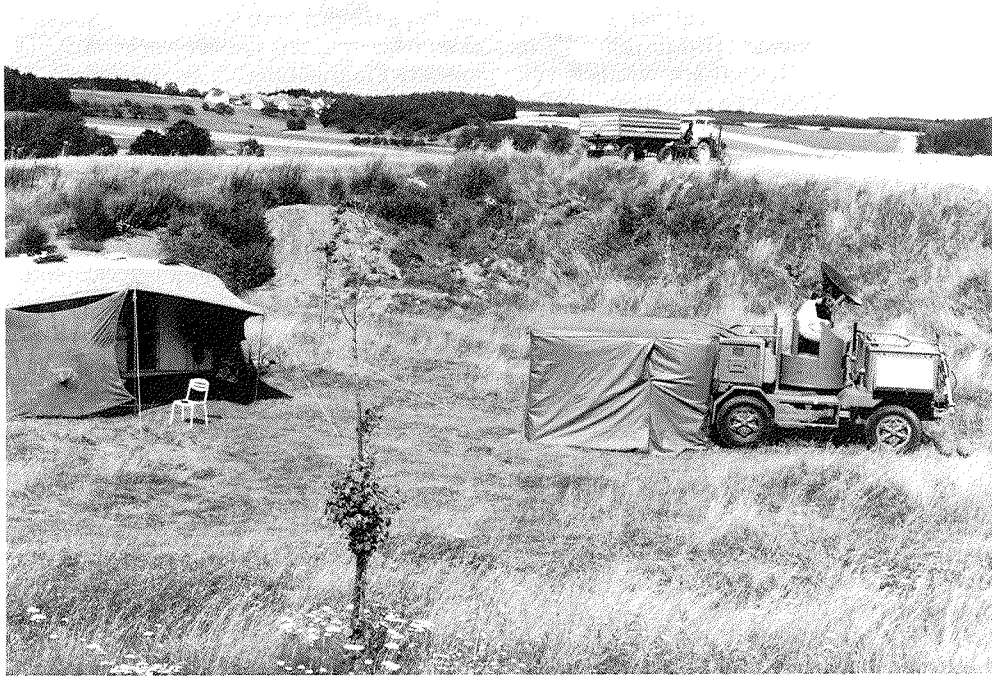


Abb. 2. Radarstandort in einer alten Sandgrube bei Lehrberg (Nürnberg). Der abgesenkte Standort in einer Grube vermindert den störenden Einfluss von Standzeichen (Radarechos feststehender Objekte wie Hügel, Wälder und Häuser). Das Radargerät ist ein Lastwagenanhänger von 5t. Das Zelt bietet Schutz für Beobachter und Geräte. Aufnahme F. Liechti. – *Radarsite in the area of Nuremberg. The site in a pit reduces ground clutter. The radar is a truck of 5t. A tent provides shelter for the observers and the equipment.*

folgt wurde wie unter 1000m, beruht dies auf der Zielsetzung, in beiden Bereichen vergleichbare Stichproben zu erreichen. Über dem schweizerischen Mittelland spielen sich im Mittel etwa 50 % des Nachtzuges unterhalb von 700m ab, und 90 % der Vögel fliegen unterhalb von 2000m über Boden (Bruderer 1971). Bei schönem Wetter mit Rückenwind oder über einer Hochnebeldecke kann die Hauptmasse der Vögel über 1000m aufsteigen, während bei schlechtem Wetter die meisten Vögel in den untersten Luftschichten konzentriert sind. Weil dem Zug unter 1000m somit quantitativ eine grössere Bedeutung zukommt als dem hohen Zug, ist in den Graphiken der tiefe Zug stärker betont.

2. Ergebnisse

Die aufgrund der Herkunftsgebiete und Destinationen der Vögel unter Umständen bereits recht variablen Richtungsspektren werden durch Topographie und Wettereinflüsse zusätzlich modifiziert. Da die hier durchgeführten Feldbeobachtungen keine experimentellen Eingriffe erlauben, versuchten wir durch Vergleichen verschiedener Situationen die Ursachen von Modifikationen zu ergründen.

Die im Experiment wünschbare Situation totaler Windstille und strukturloser Landschaft zur Ermittlung einer eindeutigen Basisrichtung für eine Region existiert in der Natur nicht. Es kann deshalb hier nur darum gehen, Basisrichtungen in topogra-

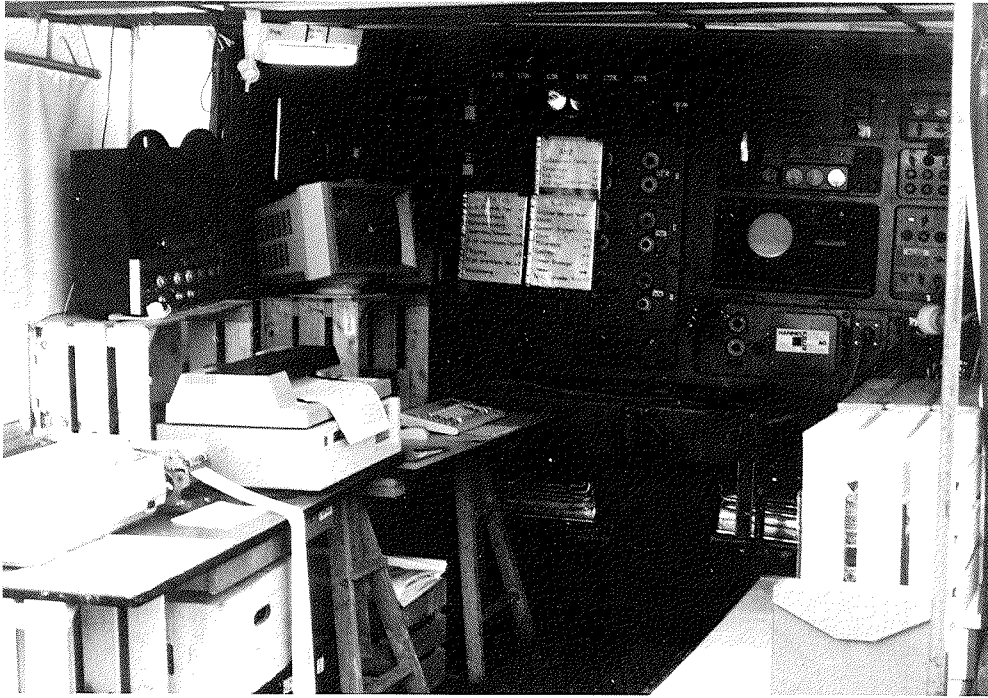


Abb.3. Blick in das Radarzelt. Im Hintergrund die Armaturen des Radargerätes, links die Registrieranlage: Computer, Bandgerät zur Abspeicherung der Flügelschlagmuster, Flugwegschreiber, Schreiber für Flügelschlagmuster, Drucker für Protokolle und Daten. Aufnahme B. Bruderer. – *View into the radar tent. It shows the instruments of the radar in the background and the recording equipment on the left: a computer, a tape recorder recording echosignatures, a XY-plotter for the flight paths, a tY-plotter for the echosignatures, and a printer for data output.*

phisch wenig bzw. stärker strukturierten Gebieten bei möglichst schwachen Winden zu vergleichen. Schwache Winde sind generell nicht sehr häufig und waren im Herbst 1987 besonders selten. Um genügende Stichproben für die fünf zum Teil nur während drei Wochen besetzten Stationen zu erhalten, mussten Windgeschwindigkeiten bis 5 m/s als Schwachwind-Situationen akzeptiert werden. Aus Abb.8 geht hervor, dass derartige Winde insgesamt nicht zu wesentlichen Veränderungen der Flugrichtungen führen: schwache Gegenwinde ergeben lediglich eine Erhöhung der Streuung; die häufigen Seitenwinde von rechts (d.h. aus NW) werden weitgehend kompensiert; im Herbst 1987 führten lediglich die seltenen Seitenwinde von links (d.h. aus

SE) zu einer deutlichen Verdriftung (zur Begründung siehe Kap.2.4.).

Im Kommentar zu den einzelnen Ergebnissen werden die folgenden Abkürzungen verwendet: MF = mittlere Flugrichtung, ME = mittlere Eigenrichtung, t = tief fliegende, h = hoch fliegende Vögel.

2.1. Jahreszeitliche Variabilität der Basisrichtung

Die Artenzusammensetzung des Vogelzuges ändert sich im Verlaufe des Herbstes. Es ist zu prüfen, wie die verschiedenen Primärrichtungen der einzelnen Arten die Basisrichtung beeinflusst. Für die Auswertung verwendeten wir die Flugwege bei schwachen Winden der beiden Standorte Nürnberg und Payerne (Abb.4). Wir unterteil-

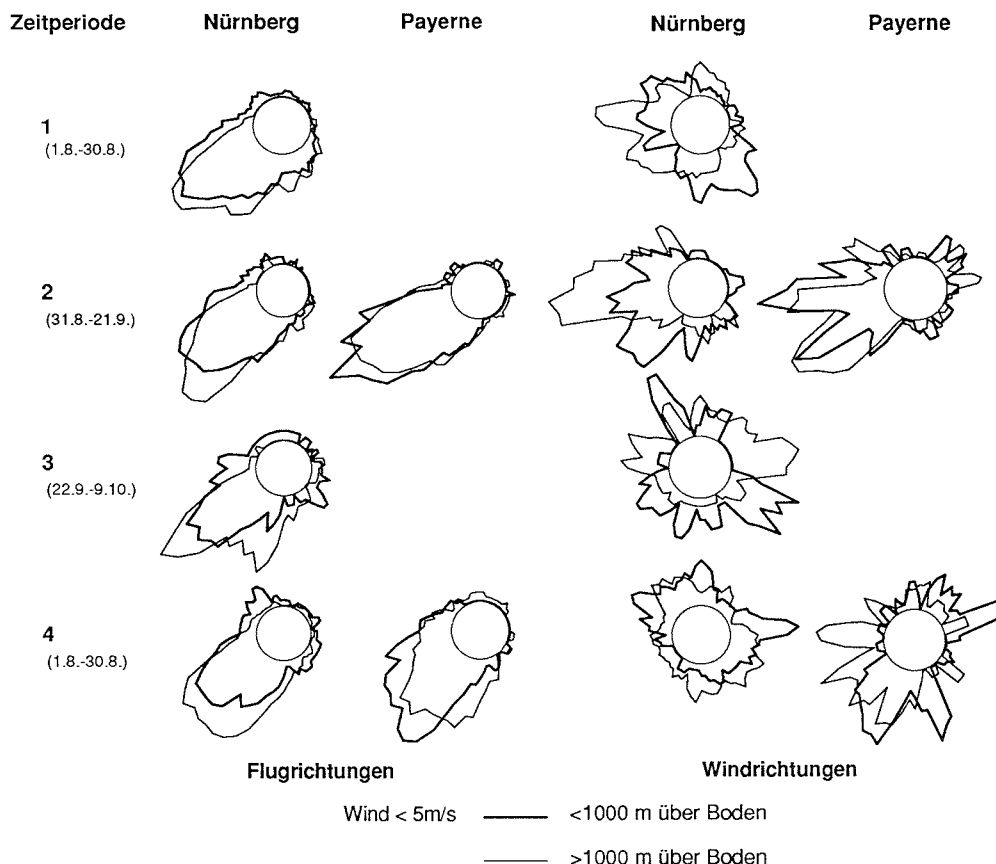


Abb. 4. Geglättete prozentuale Verteilungen aller Flugrichtungen und der entsprechenden Windrichtungen von Nürnberg (N) und Payerne (P) bei schwachen Winden, aufgeteilt nach vier Zeitperioden, je unter und über 1000 m über Boden (ü.B.). Für jeden Vogel ist die auf seiner Flughöhe herrschende Windrichtung in die Richtungsverteilung aufgenommen worden. Die Umhüllenden der Richtungsspektren sind für Vögel unter 1000 m ü.B. dick, für Vögel über 1000 m ü.B. dünn ausgezogen. Die Richtungsspektren beruhen auf folgenden Anzahlen: Periode 1 $N_t = 499$, $N_h = 323$; Periode 2 $N_t = 339$, $N_h = 177$, $P_t = 150$, $P_h = 308$; Periode 3 $N_t = 156$, $N_h = 237$; Periode 4 $N_t = 276$, $N_h = 220$, $P_t = 201$, $P_h = 251$. – *Smoothed percentage distributions of all track and wind directions in weak winds for Nuremberg (N) and Payerne (P), divided into four seasonal periods and two flight levels (above and below 1000 m AGL). For each tracked bird the wind direction at its flight level was included in the wind diagram. Envelops of the distribution of directions below 1000 m AGL (above ground level) are indicated by a thick line, those above 1000 m AGL by a fine line. The numbers of birds included in each diagram are given in the German text (there are diagrams for 4 periods with low and high flying birds for Nuremberg and 2 diagrams with low and high flying birds for Payerne).*

ten die Daten von Nürnberg in 4 zeitliche Phasen, die den 4 Beobachtungsperioden der Stationen Augsburg, Regensburg, Stuttgart und Flaach entsprechen. Bei der Station Payerne waren nur für die Perioden von Regensburg und Flaach genügend Daten vorhanden.

In Nürnberg unterscheiden sich die Verteilungen der tief fliegenden Vögel in den verschiedenen Perioden nicht grundsätzlich. Mit einer Ausnahme liegen die Mittelvektoren nahe bei 230° . Sie zeigen keine jahreszeitlich fortschreitende Drehung, sondern schwanken in folgender Sequenz:

MF = 227° – 238° – 233° – 231° , wobei sich nur die 1. und die 2. Periode signifikant unterscheiden. Dieser Unterschied beruht auf der leicht erhöhten Zahl von SE-Ziehern im August und dominierenden SW-Winden Anfang September. Die grössere Streuung der Flugrichtungen in der 3. und 4. Periode dürfte in erster Linie durch die in dieser Zeit variablen Windrichtungen begründet sein (Abb. 4). In allen Zeitabschnitten fliegen die hohen Vögel signifikant südlicher als die tiefen (MF = 212° – 222° – 216° – 220°). Im August fliegen die hohen Vögel aufgrund des erhöhten Anteils an S- und SE-Ziehern signifikant südlicher als Anfang September und Ende Oktober (2. u. 4. Periode). Die bimodale Verteilung der Richtung in der 3. Periode unterscheidet sich statistisch nicht von den andern Verteilungen.

In Payerne unterscheiden sich die Verteilungen der tief fliegenden Vögel in den beiden Perioden nicht in der mittleren Richtung (236° , 232°) aber (windbedingt) in ihrer Streuung. Die hoch fliegenden hingegen weisen im Oktober (224°) signifikant südlichere Richtungen auf als im September (234°). Auch die Windrichtungen unterscheiden sich in diesen beiden Perioden deutlich. So dominieren im September westliche und südwestliche, im Oktober zumindest in den unteren Luftschichten eher südliche Winde.

Schlussfolgerung: Sowohl in Nürnberg als auch in Payerne zeigen sich im Verlauf des Herbstes primär windbedingte Unterschiede in den Richtungsverteilungen. Als jahreszeitlicher Unterschied lässt sich höchstens der erhöhte Anteil an SE-Ziehern im August bezeichnen. Ein jahreszeitlicher Trend (z.B. zunehmend westlichere Richtungen) ist nicht erkennbar. Trotz der Einschränkung der Windgeschwindigkeit auf unter 5 m/s ist der Einfluss des Windes deutlich. Bei Nürnberg liegt die Basisrichtung für die tief fliegenden Vögel im Bereich von 230° , für die hoch fliegenden um 218° .

2.2. Ortsspezifische Unterschiede in der Basisrichtungen

Abb. 5 zeigt für die topographisch wenig beeinflussten Stationen Nürnberg, Augsburg und Regensburg sehr ähnliche Richtungsspektren. Für *tief fliegende Vögel* ergibt die Berechnung der Mittelvektoren in allen drei Fällen trotz unterschiedlicher Beobachtungsperioden ca. 230° (229° – 233°). Die Mittelvektoren für *hoch fliegende Vögel* variieren stärker (208° – 225°). Während zwischen den tief fliegenden Vögeln dieser 3 Stationen kein statistisch signifikanter Richtungsunterschied vorliegt, unterscheiden sich die Richtungen der hoch fliegenden Vögel signifikant (in Augsburg südlicher, in Regensburg westlicher). Unter Berücksichtigung der in Abb. 6 dargestellten Richtungsspektren der pro Vogel gemessenen Winde lassen sich die Mittelvektoren für hoch fliegende Vögel wie folgt interpretieren: Im Raum Nürnberg ist die Windverteilung ausgeglichen und das Datenmaterial so gross ($n = 1388$), dass die berechnete Mittelrichtung von 218° repräsentativ ist; in Augsburg ($n = 388$) dürfte das eindeutige Überwiegen nordwestlicher Winde Ursache einer nennenswerten Südabweichung (208°) sein; die nur auf 168 Messwerten beruhende Verteilung bei Regensburg ist deutlich bimodal, mit einem Modus bei 210° (allenfalls windbeeinflusst) und einem zweiten bei 240° (allenfalls durch die grossräumige Topographie beeinflusst?). Kein statistischer Unterschiede besteht zwischen den zeitgleichen Richtungsverteilungen von Nürnberg (Abb. 4) und Augsburg bzw. Regensburg. Ein Einfluss des Lechtales bei Augsburg und des Donautales bei Regensburg ist nicht erkennbar.

Bei Stuttgart und Flaach weichen die Mittelvektoren tief fliegender Vögel mit 248° bzw. 222° signifikant von der Basisrichtung in Nürnberg ab. Die Basisrichtung fällt in Stuttgart mit dem Verlauf der Schwäbischen Alb (240°) zusammen. Die Vermutung, dass die Südabweichung in Flaach auf der Angleichung eines Teils der Flugwege an den Verlauf des Rheintals (lo-

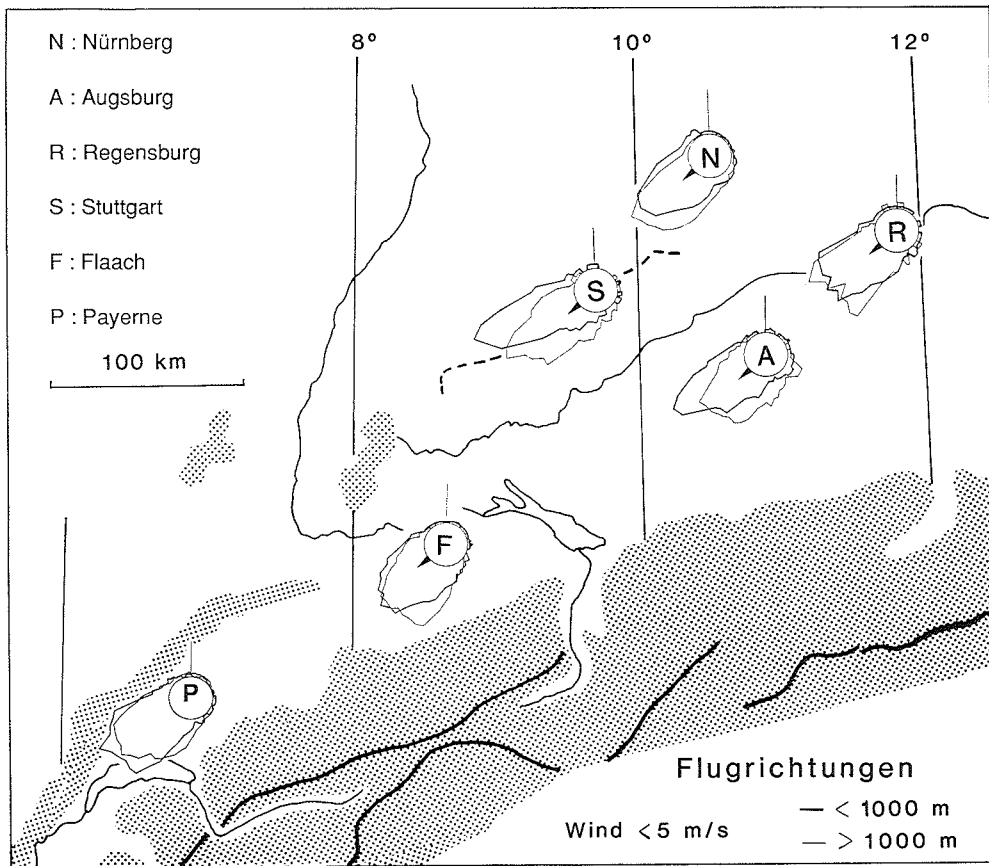


Abb. 5. Geglättete prozentuale Verteilungen aller Flugrichtungen bei schwachen Winden an den 6 Beobachtungsorten. Gerasterte Gebiete liegen über 1000 m über Meer (ü.M.). Die gestrichelte Linie zeigt den Albrand. Der Pfeil am Kreisrand zeigt als Referenz die für Süddeutschland ermittelte Basisrichtung von 230°. Für die Stichprobengröße zu jedem Einzeldiagramm s. Abb. 6. – *Smoothed percentage distributions of all track directions of birds flying in weak winds at the six observation sites. Shaded areas on the map indicate ground above 1000 m ASL. The broken line gives the border of the Alb rising 400 m from the lowlands in the north. The arrow on the circle indicates the basic migratory direction for southern Germany (230°) as a reference. The spectra of directions are percentages based on the numbers indicated in fig. 6.*

kal 200°) beruhen könnte, liegt nahe und ist weiter zu prüfen (Kap. 2.5.). Höher als 1000 m ü.B. fliegende Vögel unterscheiden sich bei Flaach mit einem Mittelvektor von 214° bei ausgeglichenen Windhäufigkeiten von links und rechts nicht von denjenigen in Nürnberg; bei Stuttgart ergibt sich über 1000 m bei überwiegend nördlichen Winden ein signifikant westlicherer Mittelvektor von 226°; werden in Stuttgart nur Vögel

über 1500 m berücksichtigt (s. Bruderer & Jenni 1990), resultieren 220°, was auf abnehmenden Einfluss der Topographie, allenfalls verbunden mit zunehmendem Windeinfluss, deuten könnte.

In Payerne sind die Richtungen der tief fliegenden Vögel signifikant stärker konzentriert als in Nürnberg. Seitenwinde sind selten. Sowohl die Winde wie auch die Vögel scheinen den Bergkämmen des Jura

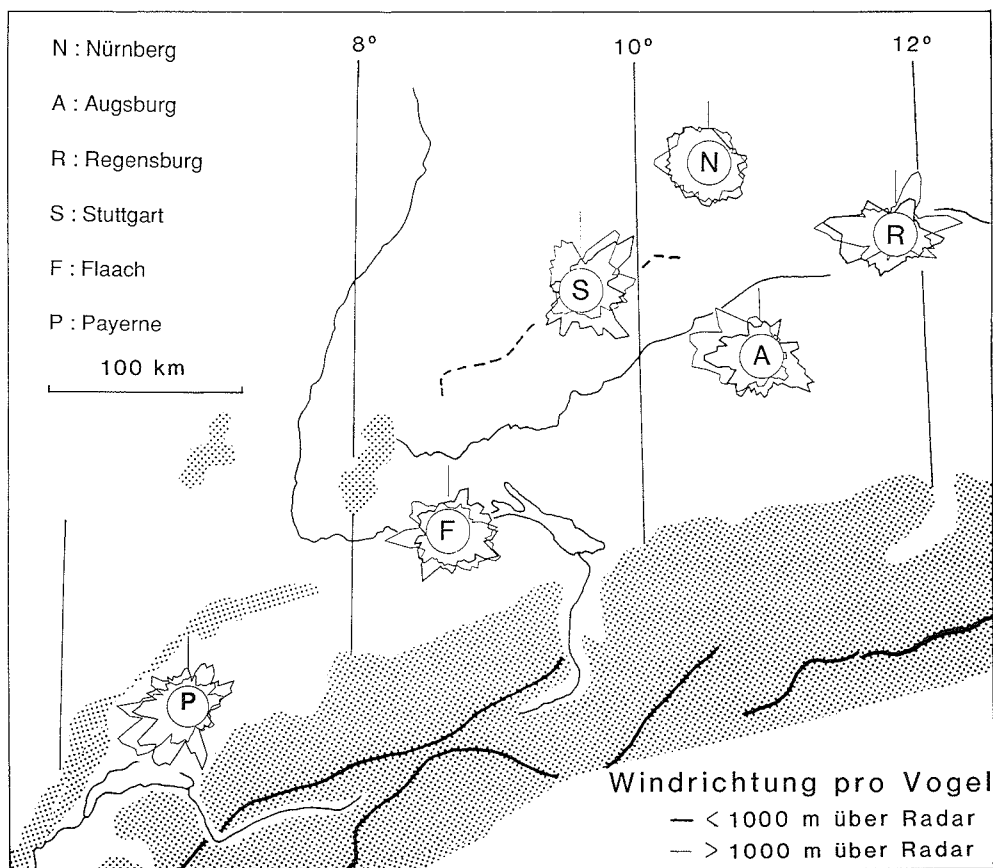


Abb. 6. Prozentuale Windrichtungsspektren zu den Vögeln in Abb. 5. Für jeden Vogel ist die auf seiner Flughöhe herrschende Windrichtung in die Richtungsverteilung aufgenommen worden. Sowohl die prozentualen Flugrichtungs- als auch die Windrichtungsspektren beruhen auf folgenden Anzahlen einzeln verfolgter Vögel: $N_i = 1327$, $N_h = 1388$; $A_i = 366$, $A_h = 389$; $R_i = 320$, $R_h = 168$; $S_i = 201$, $S_h = 463$; $F_i = 542$, $F_h = 550$; $P_i = 407$, $P_h = 714$. – *Percentage distributions of the wind directions for the birds in fig. 5. For each tracked bird the wind direction at its flight level was included in the diagram. Thus, the numbers (n) correspond to those in fig. 5. ($n_i = n_{low}$; $n_h = n_{high}$ for N = Nuremberg, A = Augsburg, R = Regensburg, S = Stuttgart, F = Flaach, P = Payerne).*

entlang kanalisiert. Die mittlere Richtung liegt im Bereich von 230° und unterscheidet sich nicht von der Basisrichtung in Nürnberg. Die Vögel über 1000m ü.B. fliegen nicht signifikant südlicher als jene unter 1000m. Wird die Trennung von hoch und tief fliegenden Vögeln jedoch bei 1500m ü.B. und damit eindeutig über den Bergkämmen des Jura vorgenommen, so ergibt sich für die hohen Vögel eine südlichere

Richtung (s. Bruderer & Jenni 1990). Die Richtungsverteilung im Oktober (Abb. 4) zeigt für Payerne bei variablen und unten eher südlicheren Winden ebenfalls einen signifikanten Unterschied zwischen hoch und tief fliegenden Vögeln.

Schlussfolgerung: Unter weitgehendem Ausschluss von Topographie- und Windinflüssen ergibt sich über Süddeutschland eine Basisrichtung von rund 230° für Vögel

unter 1000 m ü.B. und von 215–220° für Vögel über 1000 m ü.B. Die Richtungsverteilungen der tief fliegenden Vögel werden durch wenig von der generellen Basisrichtung abweichende Leitlinien beeinflusst. Bei hoch fliegenden Vögeln scheint die richtende Wirkung der Topographie abzunehmen, während schwache Seitenwinde bereits Richtungsverschiebungen bewirken können und dadurch in grösseren Datensätzen die Streuung der Richtungsverteilungen erhöhen und in kleinen Datensätzen sogar die Mittelrichtung beeinflussen. Schwacher Gegenwind allein bewirkt keine Änderung der mittleren Richtungen. Die Richtungen bei Payerne unterscheiden sich nicht grundsätzlich von jenen über Süddeutschland. Dass die Richtungen trotzdem topographiebeeinflusst sind, zeigen die Untersuchungen vergangener Jahre an verschiedenen Orten im schweizerischen Mittelland (z.B. Bruderer & Jenny 1988b, s. Diskussion).

2.3. Unterschiede zwischen verschiedenen Vogelgruppen

Wat- und Wasservögel schlagen im Horizontalflug kontinuierlich mit den Flügeln. Singvögel zeigen einen Wechsel von Schlagphasen und Pausen. Diese beiden Flugtypen können aufgrund der registrierten Echosignaturen (Flügel Schlagmuster) auseinandergehalten werden. Innerhalb dieser beiden Gruppen kann eine Aufteilung in grosse und kleine Vögel anhand der Flügelschlagfrequenz vorgenommen werden. Dank speziellem Flugverhalten lassen sich die Mauersegler von den übrigen Arten abgrenzen. Um über eine genügende Datenmenge zu verfügen, wurden die Flugwege der topographisch wenig beeinflussten Stationen von Nürnberg, Augsburg und Regensburg zusammengefasst.

Mit 80 % der Flugwege stellen die kleinen Singvögel den Hauptanteil. Etwas mehr als 10 % beträgt der Anteil der grossen Singvögel; der Rest enthält zu etwa gleichen Teilen grosse und kleine Wat- und Wasservögel sowie Mauersegler. Da zwi-

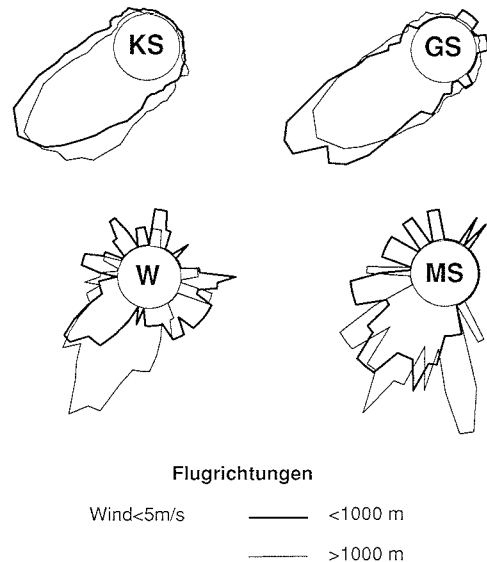


Abb. 7. Prozentuale Richtungsspektren aller Flugrichtungen von Nürnberg, Augsburg und Regensburg bei schwachem Wind, aufgeteilt nach 4 Vogelgruppen, je über und unter 1000 m ü.B. Die prozentualen Verteilungen beruhen auf folgenden Anzahlen: KS = kleine Singvögel $n_i = 1145$, $n_h = 1121$; GS = grosse Singvögel $n_i = 227$, $n_h = 158$; W = Wat- und Wasservögel $n_i = 92$, $n_h = 102$; MS = Mauersegler *Apus apus* $n_i = 58$, $n_h = 40$. – *Percentage distribution of the pooled track directions for three topographically «neutral» sites (Nuremberg, Augsburg, Regensburg) divided into four bird types (KS = small passerines, GS = large passerines, W = waders and waterbirds, MS = Apus apus) and two flight levels (above and below 1000 m AGL). For n see German text.*

schen den grossen und kleinen Wat- und Wasservögeln keine signifikanten Unterschiede auftraten, wurden sie in Abb. 7 zusammengefasst. Sowohl bei den tief wie auch bei den hoch fliegenden Vögeln weisen die grossen Singvögel signifikant westlichere Richtungen auf als die kleinen Singvögel (248° zu 232° unterhalb 1000 m ü.B.; 231° zu 218° oberhalb). Tief fliegende Wat- und Wasservögel zeigen im wesentlichen eine bimodale Verteilung mit Schwerpunkten in Richtung SW und SE. Tief fliegende Mauersegler unterscheiden sich statistisch in ihrem Richtungsverhalten nicht von den

kleinen Singvögeln. Die Flugrichtungen der hoch fliegenden Wat- und Wasservögel sind stark konzentriert. Sie weisen wie diejenigen der hoch fliegenden Mauersegler in Richtung SSW (205° , 203°). Die gegenüber den Singvögeln deutlich südlicheren Tendenzen stellen aber infolge der kleinen Stichproben keine statistisch gesicherten Abweichungen dar.

Schlussfolgerungen: Die grossen Singvögel fliegen westlicher als die kleinen Singvögel. Der Anteil an grossen Singvögeln (v.a. Drosseln) nimmt gegen Oktober zu (Jenni 1984). Dass sich diese Zunahme im Verlaufe der Untersuchungsperiode nicht auf die Richtungsverteilungen des Gesamtmaterials auswirkt, ist auf die auch im Oktober noch zahlenmässig dominierenden kleinen Singvögel zurückzuführen. Bemerkenswert ist, dass sich das Richtungsverhalten des Mauerseglers, eines sehr speziellen Flugtypen und extremen Zugvogels, zumindest unter 1000 m ü.B. kaum vom Richtungsverhalten der grossen Masse der kleinen Singvögel unterscheidet. Der enorme Unterschied zwischen tief und hoch fliegenden Wat- und Wasservögeln könnte darauf hinweisen, dass die tief fliegenden Vögel eher auf die regionale Verteilung von Nahrungsgebieten als auf grossräumige Zugziele ausgerichtet sind. Flüge gegen die im S liegenden Berge würden damit vermieden.

2.4. Windeinfluss auf Flug- und Eigenrichtungen

Zur Beurteilung des Windeinflusses wurden die Daten der 3 topographisch wenig beeinflussten Stationen Nürnberg, Augsburg und Regensburg wie in Kap. 2.3. zusammengefasst und in 3 Windstärkeklassen und 4 Windsektoren unterteilt. Auf diese Weise ergaben sich, abgesehen von den Rückenwinden, für alle Situationen aussagekräftige Stichproben (Abb. 8 und 9, Tab. 1). Die Windsektoren wurden relativ zur Basisrichtung der tief fliegenden Vögel gewählt; als Gegenwind gelten deshalb Winde aus einem Sektor von $230^\circ \pm 20^\circ$, als Rückenwind solche aus $50^\circ \pm 20^\circ$, als

Seitenwind von links bzw. rechts solche aus Richtungen von $\pm 20^\circ$ senkrecht zur Basisrichtung. Da ein Wind aus Richtung 230° bezogen auf die Basisrichtung des hohen Zuges eine leichte Seitenwindkomponente enthält, wurden die Verteilungen des hohen Zuges auch mit Windsektoren überprüft, die von einer Basisrichtung von 218° ausgehen. Da sich keine grundsätzlichen Differenzen ergaben, wird hier für hoch und tief fliegende Vögel mit denselben Windsektoren gearbeitet.

2.4.1. Richtungsverhalten bei verschiedenen Windrichtungen

Der Einfluss der Windrichtungen wird innerhalb von 3 Windstärkeklassen untersucht.

Bei schwachen Winden erwarten wir keine wesentlichen Veränderungen der Flugrichtungen gegenüber den Basisrichtungen von 230° für tiefe bzw. 218° für hohe Vögel; wir erwarten aber eine kompensatorische Veränderung der Eigenrichtungen bei Seitenwinden. Diese Hypothese bestätigt sich in 3 der 4 Windsektoren; die mittleren Flugrichtungen liegen bei Seitenwind von rechts, bei Rücken- und Gegenwind im Bereich von (224 – 235° bzw. 212 – 218°). Bei SE-Wind (Seitenwind von links) liegt die Flugrichtung jedoch sowohl bei den tiefen wie auch bei den hohen Vögeln signifikant westlicher ($MF_t = 245^\circ$, $MF_h = 227^\circ$). Die Eigenrichtungen sind bei NW-Wind (Seitenwind von rechts) in beiden Höhenbereichen signifikant westlicher ($ME_t = 247^\circ$, $ME_h = 230^\circ$); daraus resultiert eine Kompensation des Seitenwindes von rechts. Bei SE-Wind weisen die Eigenrichtungen dagegen mit $ME_t = 225^\circ$ und $ME_h = 213^\circ$ nicht signifikant südlicher als die entsprechenden Basisrichtungen; die Vögel lassen sich verdriften. Zwischen Rücken- und Gegenwind bestehen erwartungsgemäss keine statistisch gesicherten Unterschiede in den mittleren Eigenrichtungen.

Bei mässigen Winden erwarten wir eine stärkere Verdriftung als bei schwachen Winden. Bei NW-Wind liegen die Flugrich-

Flugrichtungen in Süddeutschland

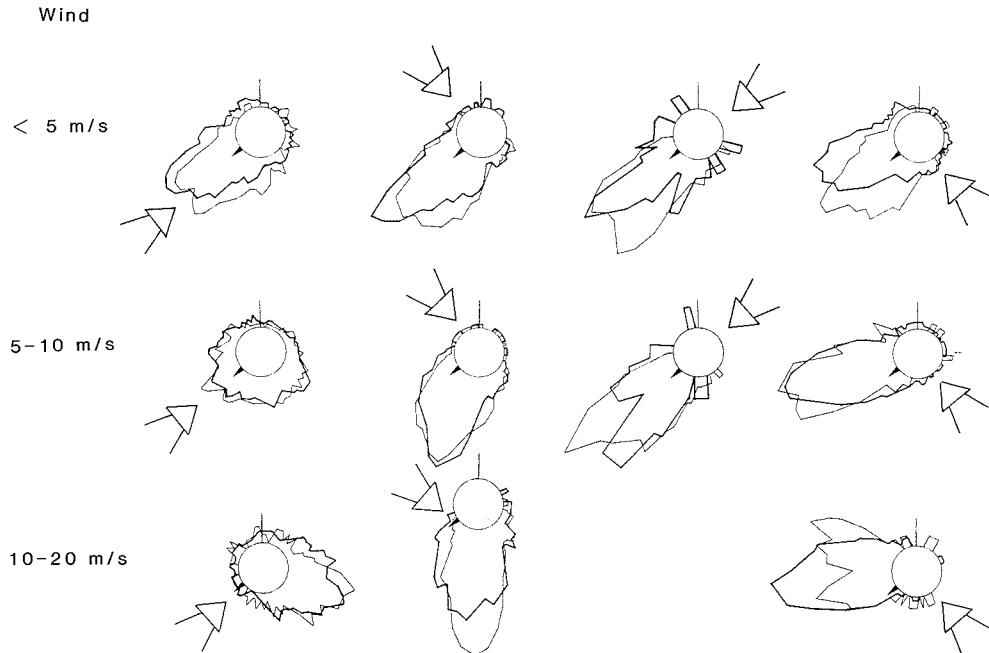


Abb. 8. Prozentuale Richtungsspektren der Flugrichtungen von Nürnberg, Augsburg und Regensburg unter verschiedenen Windbedingungen, je über und unter 1000m ü.B. – *Percentage distribution of the pooled track directions for three topographically «neutral» sites (Nuremberg, Augsburg, Regensburg) under different wind conditions. Statistical data in Tab. 1.*

tungen in beiden Höhenbereichen signifikant südlicher ($MF_t = 205^\circ$, $MF_h = 200^\circ$) als in den übrigen Situationen; dies zeigt eine relativ starke Verdriftung, obwohl die mittleren Eigenrichtungen mit $ME_t = 247^\circ$ und $ME_h = 240^\circ$ eine leicht erhöhte Kompensationstendenz zeigen. Bei SE-Wind fliegen die hohen und tiefen Vögel unter Drift signifikant westlicher als in allen übrigen Fällen, obwohl in den Eigenrichtungen der tief fliegenden ($ME_t = 213^\circ$) eine Kompensationstendenz erkennbar wird. Bei Rückenwind sind die Mittelvektoren gegenüber den Basisrichtungen nicht verändert, es fällt jedoch die grosse Streuung der Eigenrichtungen auf. Bei Gegenwind ist die Streuung der Eigenrichtungen gering, hohe und tiefe Vögel tendieren aber leicht südlicher ($ME_t = 221^\circ$, $ME_h = 215^\circ$) als einem

direkten Gegen-den-Wind-Fliegen entsprechen würde. Daraus resultiert bei tief und hoch fliegenden Vögeln eine starke Südverdriftung und eine grosse Streuung.

Bei starken Winden sind alle bei mässigen Winden beobachteten Verhaltensweisen und Effekte verstärkt. Bei NW-Wind liegen die mittleren Flugrichtungen noch weiter südlich ($MF_t = 181^\circ$, $MF_h = 176^\circ$); die Eigenrichtungen zeigen keine weitere Steigerung der Kompensationstendenz. Bei SW-Wind weichen die Eigenrichtungen in beiden Höhenbereichen stark südwärts von der Basisrichtung ab, was zu einer starken Südostverdriftung führt.

Eigenrichtungen in Süddeutschland

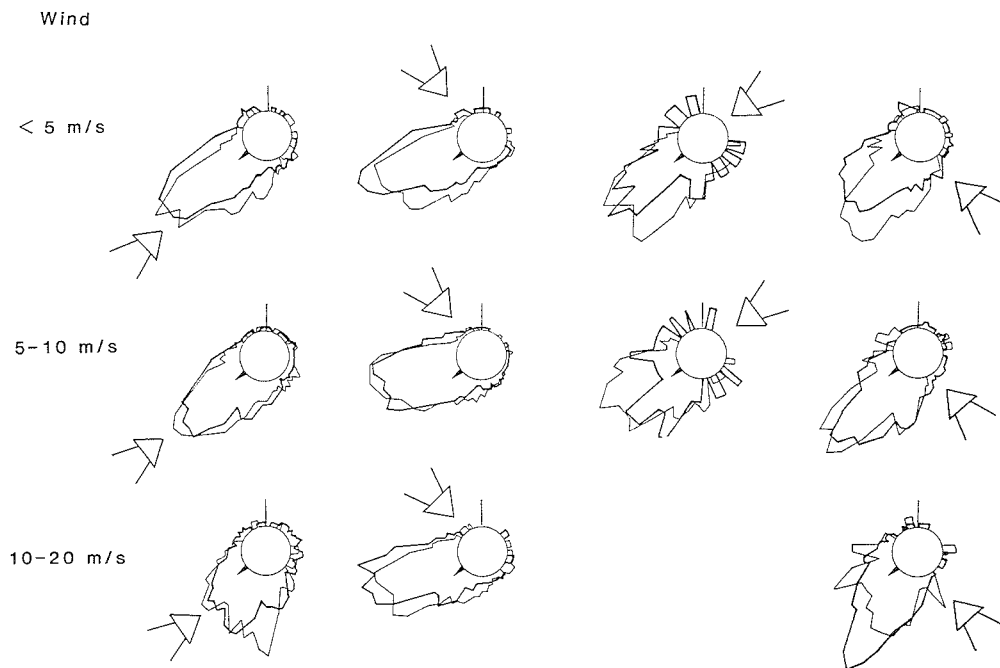


Abb. 9. Prozentuale Richtungsspektren der Eigenrichtungen von Nürnberg, Augsburg und Regensburg unter verschiedenen Windbedingungen, je über und unter 1000 m ü. B. Statistische Daten zu Abb. 8 und 9 in Tab. 1. Analog Abb. 8. – Percentage distribution of the pooled headings for three topographically «neutral» sites (Nuremberg, Augsburg, Regensburg). Statistical data in Tab. 1.

2.4.2. Richtungsverhalten bei verschiedenen Windgeschwindigkeiten

Der Einfluss der Windgeschwindigkeit wird innerhalb von 4 Sektoren der Windrichtung untersucht.

Nordostwind (Rückenwind): Starke NE-Winde waren äusserst selten. Zwischen den Situationen bei mässigen und schwachen Winden ergeben sich in beiden Höhenbereichen sowohl bei den Flugrichtungen wie auch bei den Eigenrichtungen keine Unterschiede. Die Streuung der Eigenrichtungen bei tiefen Vögeln ist bei schwachem und mässigem Wind hoch.

Südostwind (Seitenwind von links): Bei mässigem und starkem Wind liegen die mittleren Eigenrichtungen der tiefen Vögel signifikant südlicher als bei schwachem

Wind. Trotzdem nimmt die Verdriftung infolge unvollständiger Kompensation mit zunehmender Windgeschwindigkeit zu. Die hohen Vögel zeigen mit zunehmender Windgeschwindigkeit keine signifikante Veränderung in den Eigenrichtungen; tendenziell drehen sie ihre Körperachse sogar leicht gegen W, was zu noch stärkerer Verdriftung führt.

Südwestwind (Gegenwind): Mit zunehmender Windgeschwindigkeit verschieben sich die Eigenrichtungen von Südwest nach Süd ($ME_t = 233^\circ-221^\circ-204^\circ$, $ME_h = 216^\circ-215^\circ-204^\circ$). Diese Unterschiede sind mit einer Ausnahme statistisch gesichert. Dies führt bei grösseren Windstärken zu zunehmender SE-Ablenkung der Flugwege.

Nordwestwind (Seitenwind von rechts): Die Vögel zeigen mit zunehmender Wind-

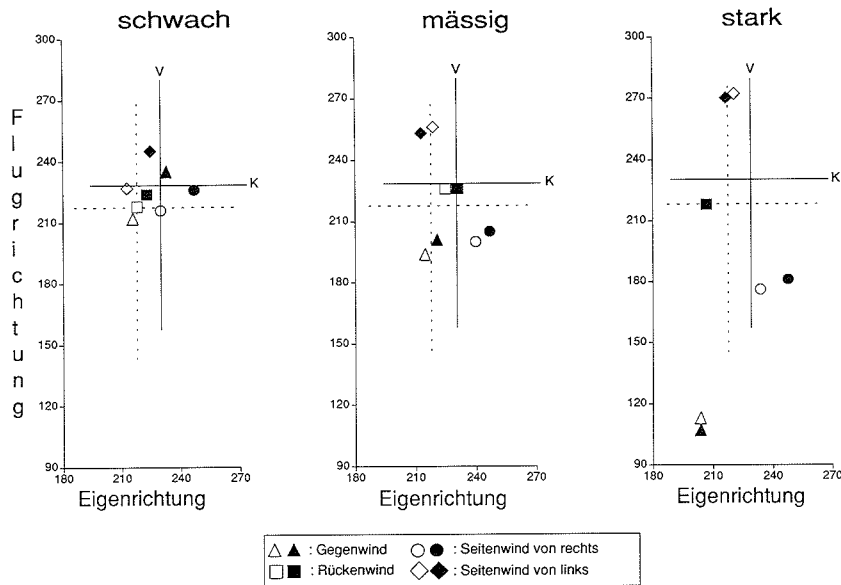


Abb. 10. Mittlere Flugrichtungen in Abhängigkeit von den mittleren Eigenrichtungen unter verschiedenen Windbedingungen für zwei Höhenbereiche. Die aufgetragenen Mittelwerte und statistische Daten dazu sind in Tab. 1 aufgeführt. Die dimensionslosen Achsen V (= Verdriftung) und K (= Kompensation) beziehen sich auf die Basisrichtung; die ausgezogenen Linien entsprechen der Basisrichtung von 230° unter 1000m ü.B., die gestrichelten Linien derjenigen von 218° über 1000m ü.B. Schwarze Symbole stehen für Vögel unter 1000m ü.B., weisse Symbole für solche über 1000m ü.B. Zunehmende Kompensation zeigt sich durch Verschiebung der Mittelwerte vom Achsenschnittpunkt aus nach links (S) bzw. nach rechts (W); zunehmende Verdriftung durch Verschiebung vom Schnittpunkt aus nach unten (S) bzw. nach oben (W). – *Mean tracks versus mean headings under different wind conditions at two flight levels. Statistical data in Tab. 1. The dimensionless axes of K (measure for compensation) and V (measure for winddrift) relate to the basic migratory direction; the full lines correspond to the basic direction of 230° below 1000m AGL, the broken lines to that of 215° above 1000m AGL. Black symbols indicate birds below 1000m AGL, open symbols those above 1000m AGL. Increasing compensation is indicated by the mean values moving from the intersection of the axes towards the left (S) or to the right (W). With increasing drift the means move downwards (S) or upwards (W) along the V-axis.*

geschwindigkeit keine zunehmende Kompensationstendenz. In beiden Höhenbereichen ergeben sich (mit einer Ausnahme 230°–240°) keine Unterschiede zwischen den mittleren Eigenrichtungen. Einzig bei mässigem Wind sind die hohen Vögel westlicher ausgerichtet.

Einen *zusammenfassenden Überblick* über den Einfluss des Windes auf Flug- und Eigenrichtung gibt Abb. 10. Die Mittelwerte aus Tab. 1 sind in dieser Abb. graphisch dargestellt. Die dimensionslosen Achsen V und K innerhalb jeder Graphik zeigen für hoch und tief fliegende Vögel das relative

Ausmass der Verdriftung (V) und der Kompensation (K) bezogen auf die Basisrichtung der hohen (218°) und der tiefen Vögel (230°). Bei schwachen Winden liegen alle Werte nahe beim Nullpunkt der entsprechenden Achsenkreuze. Immerhin zeigen hohe und tiefe Vögel charakteristische Reaktionen auf Seitenwind. Auf beiden Niveaus werden Seitenwinde von rechts (NW-Winde) vollständig kompensiert (V-Wert = 0, K-Wert maximal), während bei Seitenwinden von links (SE-Wind) relativ grosse Verdriftung mit äusserst geringer Kompensation kombiniert ist. Bei mässigen und

starken Seitenwinden tritt zunehmende Verdriftung auf, weil die Kompensation nur unwesentlich zunimmt; hoch fliegende Vögel zeigen bei Seitenwinden von links sogar abnehmende Kompensationstendenz, was zu extremer Verdriftung führt. Auffallend ist das Südwärts-Drehen der Eigenrichtung bei zunehmendem Gegenwind und die daraus resultierende Verschiebung der Flugrichtungen gegen SE.

Schlussfolgerung: Bei Rücken- und Seitenwinden unterscheiden sich die Richtungsspektren bei verschiedenen Windgeschwindigkeiten nur graduell: Bei Rückenwind ergeben sich trotz stark streuender Eigenrichtungen Flugrichtungsspektren, die nicht wesentlich vom Grundmuster abweichen; bei Seitenwind ergibt sich eine mit der Windgeschwindigkeit zunehmende Verdriftung, da die Vögel ihre Kompensationsanstrengungen nicht entsprechend der Windgeschwindigkeit steigern. Seitenwinde

von links wurden im Herbst 1987 weniger konsequent kompensiert als Seitenwinde von rechts. Eine mögliche Ursache dieses Unterschiedes könnte das massive Überwiegen von Winden aus den Sektoren N bis W sein: der Verzicht auf Kompensation bei Winden von SE könnte einen Ausgleich für an vorangegangenen Tagen erlittene Drift darstellen. Im Falle von Gegenwind führen Winde verschiedener Stärke zu einem qualitativen Unterschied im Richtungsverhalten der Vögel (Veränderung der Eigenrichtung): Bei schwachem Gegenwind kämpfen die meisten Vögel gegen den Wind an; mit zunehmender Windgeschwindigkeit drehen sie ihre Körperachse (Eigenrichtung) leicht südwärts und damit schräg zum Wind, was mit steigender Windgeschwindigkeit zu einer zunehmenden Süd- bis Südost-Verdriftung führt (induzierte Drift). Obwohl bei Rückenwind die Eigenrichtungen relativ stark streuen und der Mittelwert im Falle

Tab. 1. Mittelvektoren der Eigenrichtungen (ME) und der Flugrichtungen (MF) unter verschiedenen Windbedingungen in zwei Höhenbereichen. Daten von drei topographisch wenig beeinflussten Stationen in Süddeutschland zusammengefasst. – *Mean vectors of the headings (ME) and the track directions (MF) for different wind conditions at two levels. Pooled data for three topographically «neutral» radar sites in southern Germany (Nuremberg, Augsburg, Regensburg).*

Windrichtung		Windstärken					
		schwach < 5 m/s		mässig 5–10 m/s		stark 10–20 m/s	
		MF (n/r)	ME (n/r)	MF (n/r)	ME (n/r)	MF (n/r)	ME (n/r)
alle	tief (000–360°)	232 (1956/0,66)	232 (1956/0,70)	218 (2545/0,59)	229 (2545/0,72)	169 (1905/0,34)	223 (1905/0,69)
	hoch	217 (1945/0,77)	221 (1945/0,78)	200 (2618/0,66)	223 (2618/0,74)	152 (2087/0,65)	218 (2087/0,64)
Gegen	tief (210–250°)	235 (303/0,66)	233 (303/0,75)	201 (464/0,33)	221 (464/0,69)	107 (305/0,51)	204 (305/0,58)
	hoch	212 (226/0,63)	216 (226/0,76)	194 (307/0,42)	215 (307/0,70)	113 (150/0,49)	204 (150/0,72)
Seit NW	tief (300–340°)	226 (226/0,74)	247 (226/0,76)	205 (410/0,78)	247 (410/0,76)	181 (165/0,82)	248 (165/0,78)
	hoch	216 (296/0,82)	230 (296/0,80)	200 (446/0,79)	240 (446/0,76)	176 (241/0,89)	234 (241/0,75)
Rücken	tief (030–070°)	224 (66/0,65)	223 (66/0,55)	226 (55/0,80)	231 (55/0,57)	218 (12/0,89)	207 (12/0,70)
	hoch	218 (107/0,84)	218 (107/0,86)	226 (142/0,91)	225 (142/0,81)	– (1)	– (1)
Seit SE	tief (120–160°)	245 (279/0,65)	225 (279/0,64)	253 (360/0,77)	213 (360/0,74)	270 (258/0,88)	217 (258/0,78)
	hoch	227 (175/0,76)	213 (175/0,80)	256 (128/0,76)	219 (128/0,76)	272 (98/0,75)	221 (98/0,67)

der wenigen Starkwind-Situationen nahe bei 200° liegt, resultieren aufgrund des Windes Flugrichtungsspektren, die nicht wesentlich vom Grundmuster abweichen.

2.4.3. Unterschiede zwischen tief und hoch fliegenden Vögeln

Nordostwind (Rückenwind): Sowohl bei schwachem wie auch bei mässigem Rückenwind ergibt sich (infolge geringer Datenmenge und grosser Streuung) kein signifikanter Unterschied in den Eigenrichtungen zwischen hoch und tief fliegenden Vögeln ($ME_t = 223^\circ$ bzw. 231° , $ME_h = 218^\circ$ bzw. 225°), obwohl die hohen in beiden Fällen eine südlichere Tendenz aufweisen.

Südostwind (Seitenwind von links): Bei schwachem Wind halten die hohen Vögel einen signifikant südlicheren Kurs ein als die tiefen ($ME_t = 225^\circ$, $ME_h = 213^\circ$). Bei stärkeren Winden ist kein signifikanter Unterschied vorhanden; die hohen zeigen sogar leicht westlichere Tendenz, da sie den Seitenwind weniger kompensieren als die tief fliegenden Vögel.

Südwestwind (Gegenwind): Während bei schwachem Wind ein signifikanter Unterschied zwischen den tiefen und hohen Vögeln besteht ($ME_t = 233^\circ$, $ME_h = 216^\circ$), ist der Unterschied bei mässigem Wind nur noch in der Streuung signifikant; bei starkem Wind besteht kein Unterschied mehr.

Nordwestwind (Seitenwind von rechts): In allen 3 Windklassen sind die Eigenrichtungen der hohen Vögel signifikant südlicher als die der tiefen.

Schlussfolgerung: In allen Schwachwind-Situationen tendieren die hoch fliegenden Vögel südlicher als die tief fliegenden. Abgesehen von Seitenwinden von rechts reduzieren sich die Unterschiede in den mittleren Eigenrichtungen mit zunehmender Windstärke (am stärksten bei Seitenwinden von links, weil hohe Vögel weniger Drift kompensierten). Da ausser bei stärkeren Winden von links und von vorne in allen Fällen südlichere Tendenzen der hoch fliegenden Vögel vorliegen und zudem Situationen mit NW-Wind zahlenmässig über-

wiegen, ergeben sich bei Berücksichtigung aller Windrichtungen in allen 3 Windgeschwindigkeitsklassen signifikant südlichere Eigenrichtungen der hoch fliegenden Vögel gegenüber den tiefen. Die in den Flugrichtungen festgestellten Unterschiede zwischen tief und hoch fliegenden Vögeln (Bruderer & Jenni 1990) sind somit auch in den Eigenrichtungen erkennbar. Da Vögel unter Nordwestwind-Einfluss stark vertreten sind, ist der Nachweis eines unterschiedlichen Richtungsverhaltens in den beiden Höhenbereichen aber noch nicht ganz schlüssig.

2.5. Leitlinieneinfluss

Aus Abb. 5 ergibt sich der Hinweis, dass nachziehende Vögel unter 1000 m ü.B. am N-Rand der Schwäbischen Alb relativ stark westwärts von der Basisrichtung abweichen, während die tief fliegenden Vögel bei Flaach eine leichte Südabweichung zeigen. Um zu prüfen, ob diese Abweichungen tatsächlich auf Leitlinienwirkung zurückzuführen sind oder eher zufällig aufgrund der Wetterbedingungen in den entsprechenden Beobachtungsperioden zustande kamen, wurden die Richtungstendenzen an den beiden Orten bei verschiedenen Windverhältnissen verglichen. Die Ergebnisse für schwache Seitenwinde sind in Abb. 11 dargestellt.

Die Funktion einer Leitlinie könnte darin bestehen, dass sie generell (auch ohne Winddrift) die Beibehaltung einer mit andern Mitteln gewählten Richtung erleichtert. Es wäre in diesem Falle zu erwarten, dass unter verschiedensten Windbedingungen eine gewisse Ausrichtung auf topographische Linien erfolgt, die wenig von der Basisrichtung abweichen. Eine Leitlinie könnte auch dazu dienen, Drift zu reduzieren. In diesem Falle müsste ihre Wirkung bei schwachen (vollständig kompensierbaren) seitlichen Winden am deutlichsten erkennbar sein.

Die Beobachtungen bei Stuttgart liefern gute Belege für die Anpassung der Flugrichtungen an eine Leitlinie. Bei Stuttgart

Leitlinieneinfluss Wind < 5 m/s

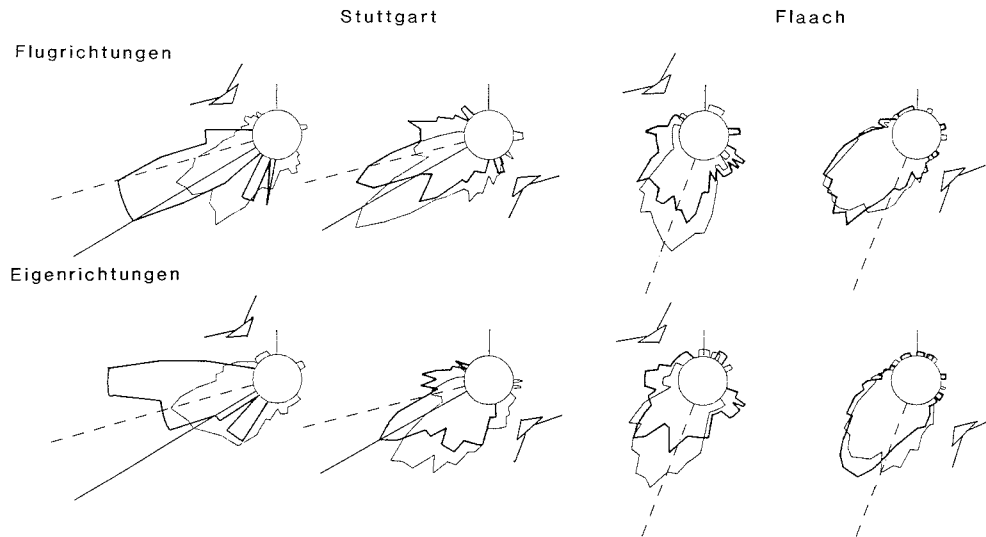


Abb. 11. Prozentuale Richtungsspektren der Flug- und Eigenrichtungen bei schwachem Seitenwind bei Stuttgart und Flaach. Berücksichtigt sind Vögel, die unter dem Einfluss von Winden aus $260\text{--}30^\circ$ bzw. $70\text{--}200^\circ$ standen. Die gestrichelte Linie zeigt den lokalen Verlauf der Alb bzw. des Rheins an. Die ausgezogene Linie zeigt den grossräumigen Verlauf der Alb. Die den geglätteten Prozentverteilungen zugrundeliegenden Anzahlen sind: bei Winden von rechts, $S_i = 26$, $S_h = 204$, $F_i = 111$, $F_h = 166$; bei Winden von links, $S_i = 87$, $S_h = 146$, $F_i = 261$, $F_h = 259$. – *Percentage distributions of the track directions and headings at radar sites near Stuttgart and Flaach of birds subjected to weak side winds (i.e. winds from 260° to 30° and 70° to 200° respectively, with speeds $< 5\text{ km/h}$). The large scale direction of the «Alb» is given as a reference by a line. The local direction of the «Alb» and the Rhine respectively are indicated by broken lines. The numbers of birds included are: in side winds from the left, $S_i = 26$, $S_h = 204$, $F_i = 111$, $F_h = 166$; in side winds from the right, $S_i = 87$, $S_h = 146$, $F_i = 261$, $F_h = 259$.*

werden schwache Winde von links und von rechts durch *tief fliegende Vögel* vollständig kompensiert, wie dies gemäss Kap. 2.4. zu erwarten ist. Die entsprechenden Verteilungen der Eigenrichtungen sind signifikant verschieden, die der Flugrichtungen zeigen keine signifikanten Unterschiede. Die resultierenden Flugrichtungen entsprechen aber nicht der für Süddeutschland ermittelten Basisrichtung (230°), sondern mit Mittelvektoren um 245° und Modi im Bereich von 240° , 250° und 255° etwa dem Verlauf des Albrandes (lokal 255° , grossräumig 240°). Während die Flugrichtungen bei Stuttgart stark konzentriert sind, weisen sie in derselben Zeitperiode bei Nürnberg eine starke Streuung auf (Abb. 4, Periode 3).

Bei den *hoch fliegenden Vögeln* ist bei Winden von rechts eine verdriftete und eine dem grossräumigen Verlauf der Alb folgende Kohorte erkennbar, während sich bei Winden von links vor allem eine dem grossräumigen Verlauf der Alb angegliche Kohorte ergibt. Die Streuung der Flugrichtung ist ebenfalls geringer als in Nürnberg, wenn auch nicht im selben Masse wie bei den tief fliegenden Vögeln.

Bei Flaach, wo das Rheintal nur über eine kurze Strecke eine SSW-Richtung aufweist und die topographischen Verhältnisse durch den mäandrierenden Rhein etwas unklar sind, ist eine grosse Streuung der Richtungen festzustellen. Nur bei NW-Wind (Seitenwinden von rechts) stimmen

die Mittelvektoren der Flugrichtungen in beiden Höhenbereichen mit dem generellen Verlauf der lokalen Leitlinie überein. Der Rhein könnte lokal als Auffanglinie für südostwärts verdriftete Vögel dienen. Seitenwinde von links werden nicht kompensiert (analog Süddeutschland) und führen deshalb zu stark von der Leitlinie abweichenden Flugrichtungen. Die Eigenrichtungen unterscheiden sich in den beiden Situationen nicht signifikant. Das Richtungsverhalten bei Seitenwinden von links (SE-Winde, die in dieser Periode ungleich der vorangehenden Periode recht häufig waren) unterscheidet sich in beiden Höhenbereichen nicht von demjenigen bei Nürnberg. Da analog zu den Vögeln über Süddeutschland bei SE-Wind auf Kompensation verzichtet wird (s. Kap. 2.4.1.), ist der Nachweis einer Leitlinienwirkung nicht so eindeutig wie im Falle von Stuttgart; die Leitlinie scheint nur unter Norwestwindbedingungen als Auffanglinie zu dienen.

Schlussfolgerung: Es liegen keine Belege für eine generelle Nutzung der beiden Leitlinien unter allen Windbedingungen vor. Bei schwachen (kompensierbaren) Winden ist jedoch die Ausrichtung von tief fliegenden Vögeln auf die Leitlinie bei Stuttgart deutlich. Bei den hoch fliegenden Vögeln scheint eine partielle Ausrichtung auf den grossräumigen Verlauf der Alb vorzuliegen. Bei Flaach wurde die Leitlinie offenbar von hoch und tief fliegenden Vögeln nur bei NW-Winden als Auffanglinie genutzt, während SE-Winde uncompensiert blieben.

3. Diskussion

Zu den Basisrichtungen und Ortsunterschieden: Die für Süddeutschland ermittelte Basisrichtung von 230° für tief fliegende Vögel unter topographisch wenig beeinflussten Bedingungen wird durch Liechti (in Vorb.) bestätigt, der das Material von Nürnberg mit völlig anderen Auswertemethoden bearbeitet. Die stärkere Südausrichtung hoch fliegender Vögel ist bisher nur für die

Flugrichtungen nachgewiesen worden; sie nimmt mit der Annäherung an den Alpenrand zu (Liechti & Bruderer 1986, Bruderer & Jenni 1988b, 1990). Die vorliegenden Daten zeigen, dass auch die Eigenrichtungen über 1000m zumindest bei schwachen Winden südlichere Tendenz aufweisen als unter 1000m ü.B. Die bei schwachen Winden festgestellten südlicheren Flugrichtungen der hoch fliegenden Vögel sind demnach nicht lediglich windbedingt, sondern scheinen auf Richtungspräferenzen der Vögel zu beruhen.

Die Berechnung von Basisrichtungen ist nicht unproblematisch. Sie wird um so unsicherer, je kürzer die verfügbaren Beobachtungsperioden sind und je weniger Schwachwind-Situationen mit einigermaßen homogener Richtungsverteilung der Winde verfügbar sind. Im vorliegenden Material entsprechen die Daten von Nürnberg den Anforderungen. Die dreiwöchigen Beobachtungsperioden an den vier Standorten Augsburg, Regensburg, Stuttgart und Flaach sind zum Teil durch einseitig dominierende Winde geprägt. Trotzdem stimmen die ermittelten Basisrichtungen der tief fliegenden Vögel für Augsburg und Regensburg gut mit jenen von Nürnberg überein. Kap. 2.5. zeigt, dass die abweichende Basisrichtung bei Stuttgart auch bei schwachen Seitenwinden erhalten bleibt und durch die Topographie erklärt wird. Die Flugrichtungen der tief fliegenden Vögel bei schwachen Winden ergeben für Payerne denselben Mittelvektor wie für Nürnberg. Diese Basisrichtung von 230° stimmt gut überein mit den von Bruderer (1982) publizierten Daten aus einer Schönewetterperiode im Oktober 1978 in Payerne. Wie Abb. 5 in der vorliegenden Arbeit und Fig. 2a in der Publikation von 1982 zeigen, fällt diese Mittelrichtung mit dem Verlauf der Bergketten und des Ufers des Neuenburgersees zusammen. Die Tatsache, dass die hoch fliegenden Vögel (vor allem diejenigen zwischen 1000 und 1500m ü.B., d.h. im Bereich der Jurakämme) bei schwachen Gegenwinden dieselbe Richtung bevorzugen und nicht südlich abweichen, könnte

ein Indiz dafür sein, dass diese Richtungen zwischen Jura und Alpen nicht einfach eine Fortsetzung der Flugwege in Süddeutschland darstellen, sondern eher topographiegeprägt sind (vgl. die von Bruderer & Jenni 1990 festgestellten südlicheren Richtungen über 1500m). Weiter westlich, bei Genf, ermittelten Baumgartner & Bruderer (1985) zwischen Jura und Alpen eng konzentrierte Richtungen mit Modi um 226° , während im zentralen Mittelland Hauptzugrichtungen (Modi der Richtungsverteilungen bei schönem Wetter) von $240\text{--}250^\circ$ auftraten (z.B. Bruderer 1982, Baumgartner & Bruderer 1985, Bruderer & Jenni 1990). Insbesondere die Richtungen bei Genf, aber auch die Richtungen bei Payerne, sind unter dem kanalisierenden Einfluss der Bergketten weniger variabel als die Richtungen in Süddeutschland (Bruderer & Jenni 1990). Die Richtungen bei Flaach fügen sich nicht in dieses Bild ein, indem sie sogar südlicher sind als die Richtungen in Süddeutschland, während am Eingang zum schweizerischen Mittelland eigentlich intermediäre Richtungen zwischen Süddeutschland und östlichem Mittelland zu erwarten wären. Abgesehen von einer partiellen Erklärung aufgrund eines allfälligen Leitlinieneinflusses muss die Frage nach den Ursachen dieser Südabweichung im Moment offen bleiben.

Der Anteil an Südostziehern ist bei schwachen Winden auf allen Stationen gering; dies gilt auch für die Messperiode von Regensburg (in den ersten 3 Septemberdekaden, rund 12° östliche Länge). Dieser geringe Anteil an echten SE-Ziehern bestätigt sich auch, wenn die Eigenrichtungen aller verfolgten Vögel (ohne Einschränkung bezüglich Wind) aufgezeichnet werden (s. Bruderer & Jenni 1990). Die Zahl der reinen SE-Zieher ist, wie auch das westlich von 12°E liegende Einzugsgebiet von Vögeln mit entsprechender Zugscheide, relativ zur Gesamtmasse des Zuges klein. Verstärkt südlich und südöstlich gerichtete Flugrichtungen, wie sie vor allem bei Messungen mit Überwachungsradar als Resultierende von Eigen- und Windvektor sicht-

bar werden (s. etwa Baumgartner & Bruderer 1985) beruhen demnach primär auf Windeffekten. Durch die über Süddeutschland häufig aus W bis NW wehenden starken Winde werden die Mittelvektoren der Flugrichtungen im Gesamtmaterial (Tab. 1 sowie Bruderer & Jenni 1990) nach S oder SE abgedreht; die Vögel werden gegen die Alpen verdriftet. Die vorliegende Arbeit unterstreicht die Notwendigkeit einer äußerst vorsichtigen Interpretation von Überwachungsradardaten und kurzen Beobachtungsperioden.

Zum Einfluss des Windes auf Flug- und Eigenrichtungen: Die viel diskutierte Frage, ob die am Überwachungsradar beobachteten windabhängigen Richtungsänderungen auf Mitwindflug, Drift, Pseudodrift oder unvollständiger Driftkompensation beruhen (s. etwa Alerstam 1976, Able 1980, Bruderer 1980), kann hier dank der Unterscheidung von Flug- und Eigenrichtungen sowie dem (auch bei nordwestlichen Winden) weitgehenden Fehlen von südlichen und südöstlichen Eigenrichtungen beantwortet werden. Bei Gegenwinden von mehr als 5m/sec dreht ein grosser Teil der Südwestzieher die Körperachse leicht gegen Süden und lässt sich je nach Windstärke südwärts oder südostwärts verdriften. Aufgrund der vorliegenden Eigenrichtungen und des weitgehenden Fehlens von Südostziehern bei NW-Wind kann eindeutig geschlossen werden, dass es sich nicht um Mitwindflug im SE überwinternder Populationen (Pseudodrift) handelt. Die Verdriftung wird toleriert. Mit diesem Ergebnis wird die von Steidinger (1972) gemachte Feststellung, dass Seitenwindkomponenten von hinten kompensiert, Seitenwindkomponenten von vorne jedoch nicht kompensiert würden, insofern bestätigt, als vollständige Verdriftung vor allem bei Gegenwind auftritt. Vollständige Driftkompensation tritt auf bei schwachen (kompensierbaren) Winden. Offen bleibt die Frage, ob allenfalls nach starker Verdriftung in vorhergehenden Nächten auf Kompensation verzichtet wird. Aufgrund dieser Hypothese wäre nach längeren NW-Wind-Phasen

(Seitenwind von rechts) eine grössere Toleranz (d.h. geringere Kompensationstendenz) gegenüber Seitenwinden von links (SE-Wind) zu erwarten. Bei stärker werdenden Seitenwinden nehmen die Kompensationstendenzen etwas zu (die Eigenrichtungen werden etwas mehr gegen den Wind gedreht), reichen aber nicht mehr für eine vollständige Kompensation; deshalb ergibt sich bei starken Seitenwinden eine partielle Verdriftung. Der Nachweis eines qualitativen Unterschiedes im Richtungsverhalten unter Windbedingungen, die einen rentablen Flug in die Normalrichtung verunmöglichen (Südwärts-Drehen der Eigenrichtungen bei Gegenwind und Tolerieren bzw. Induzieren einer S- bzw. SE-Verdriftung) ist völlig neu und erklärt viele der in früheren Arbeiten festgestellten und oft als Pseudodrift interpretierten Drift-Phänomene (z.B. Steidinger 1968, Baumgartner & Bruderer 1985). Der festgestellte Unterschied in der Kompensation von Seitenwinden von rechts bzw. links muss Gegenstand weiterer Untersuchungen sein. Weitere detaillierte Analysen sind notwendig, um allfällige Unterschiede im Kompensationsverhalten hoch und tief fliegender Vögel aufzudecken. Insgesamt treten in der vorliegenden Auswertung Verhaltensunterschiede in verschiedenen Höhen weniger stark als erwartet in Erscheinung. Vermutlich sind die in einzelnen Nächten vorhandenen erheblichen Unterschiede durch das Zusammenfassen langer Perioden mit sich balancierenden Windverhältnissen ausgeglichen. Was in der vorliegenden Arbeit nur ganz generell angedeutet wurde, ist die quantitative Gewichtung der verschiedenen Verhaltensweisen, d.h. die Fragen nach der Zahl der Vögel, die unter den verschiedenen Windbedingungen in den beiden Höhenbereichen fliegen.

Zum Leitlinieneinfluss: In den meisten, vor allem auf Untersuchungen mit Überwachungsradar beruhenden Analysen wird hervorgehoben, dass nachziehende Vögel im Gegensatz zu den Tagziehern kaum auf topographische Strukturen reagieren (z.B. Lack 1962, Eastwood 1967, Emlen 1975,

Able 1980). Demgegenüber wies Bruderer (1977, 1978, 1980, 1981) mehrfach darauf hin, dass zumindest im Alpenraum und im nördlichen Alpenvorland nennenswerte Richtungsänderungen nachziehender Vögel mit dem Verlauf von Bergketten oder Tälern übereinstimmen. In verfeinerten Analysen wurde gezeigt, dass vor allem tief fliegende Nachtzieher bei seitlichen Gegenwinden den Bergketten entlang fliegen und tiefhängende Wolkendecken das Aufsteigen über die Bergketten erschweren. Dadurch wird der Topographieeinfluss gesteigert. Bei schönem Wetter mit Rückenwind ist dagegen kaum eine Leitlinienwirkung festzustellen (Rüsch & Bruderer 1980). Liechti & Bruderer (1986) betonten erneut die Wirkung von Bergketten als Leitlinien, sowohl für tiefe wie auch zumindest teilweise für hohe Vögel. In der vorliegenden Arbeit werden niedrigere, auch für tief fliegende Vögel nicht zwingende Leitlinien untersucht. Es zeigt sich, dass die beiden postulierten Leitlinien (Schwäbische Alb und Rheinknie) die ziehenden Vögel nur unter sehr eingeschränkten Bedingungen beeinflussen. Eine Leitlinienwirkung ist vor allem bei schwachen (kompensierbaren) Seitenwinden feststellbar. Die Leitlinie scheint unter diesen Bedingungen ein wirksames Mittel zur Verminderung von Drift zu sein. Dies bestätigt die von Bingman et al. (1982) gemachte Feststellung, dass eine langgezogene topographische Struktur (in jenem Fall ein Flusstal) bei seitlichen Winden als Auffanglinie für verdriftete Vögel dienen kann. In einer längeren Beobachtungsperiode mit häufigeren und stärkeren Winden aus den Sektoren Nordwest bzw. Südwest dürfte die Wirkung der Leitlinie weniger ausgeprägt sein als aus Abb.5 (Stuttgart) hervorgeht, da unter diesen Bedingungen mit verstärkter bzw. nicht kompensierter Drift zu rechnen ist. Dass im Falle des Rheins bei Flaach die Flugrichtungen weniger auf die Leitlinie konzentriert sind, ist insofern verständlich, als der Alb-Rand im Gegensatz zum mäandrierenden Rhein eine sehr klare, über grosse Distanz mit gleichbleibender Richtung verlaufende

Struktur ist und zudem rund 400m über das vorgelagerte Hügelland aufragt. Die Alb könnte deshalb für unter 400m fliegende Vögel auch eine gewisse Hinderniswirkung haben; dass nicht allein diese Hinderniswirkung für den Leitlinieneffekt verantwortlich ist, zeigen die in grösserer Höhe parallel zum Albrand fliegenden und die bei Winden von links ebenfalls der Leitlinie folgenden Vögel. Die rein horizontalen Strukturen der Flüsse Donau und Lech zeigen keinen erkennbaren Einfluss auf das Richtungsverhalten, und auch beim Rhein im Raum Flaach ist eine Leitlinienwirkung nicht eindeutig nachweisbar. Stark ist hingegen die kanalisierende Wirkung der Alpen und des Jura. Die in Süddeutschland bei westlichen Winden in allen Höhenbereichen auftretende bedeutende Verdriftung der Vögel ist im schweizerischen Mittelland reduziert. Diese verminderte Drift beruht aber nicht nur auf Leitlinieneffekten der Berge, sondern auch auf einer erheblichen Reduktion der Seitenwinde infolge Kanalisierung des Windes zwischen Jura und Alpen. Insgesamt gelangen bei westlichen Winden mehr Vögel ins schweizerische Mittelland und damit an den Alpenrand. Die an den Alpenrand verdrifteten Vögel werden bei Gegenwind stärker von der Topographie beeinflusst als in Rücken- und Schwachwind-Situationen und folgen je nach Flughöhe dem Voralpenrand oder den Hauptkämmen der Alpen, was im Sinne von Vuilleumier (1962) zu den bekannten Konzentrationen von Zugvögeln auf den südwestlich verlaufenden Pässen am N-Rand der Berner und Walliser Alpen, insbesondere auf dem Col de Bretolet führt.

Zusammenfassung, Summary

1. Drei Zielfolgeradargeräte dienten der Beobachtung des nächtlichen Vogelzuges in der Zeit von Anfang August bis Ende Oktober 1987. Ein Gerät wurde während der gesamten Beobachtungsperiode in der Nähe von Nürnberg betrieben. Ein zweites Gerät wurde für jeweils 3 Wochen an 4 Standorten im süddeutschen Raum und in der angrenzenden Schweiz eingesetzt. Das dritte Gerät stand im

schweizerischen Mittelland bei Payerne. Insgesamt konnten 25000 Flugwege und Echosignaturen nachziehender Vögel registriert werden. Mit 3 Windmessungen pro Nacht wurden die Windverhältnisse in allen relevanten Höhen erfasst.

2. Wir definierten die bei geringen Windgeschwindigkeiten in einem bestimmten Gebiet vorherrschende mittlere Flugrichtung als Basisrichtung und prüften vorerst die windunabhängige Variation dieser Basisrichtung (jahreszeitlich, örtlich, nach Artgruppen). Anschliessend untersuchten wir wind- und topographiebedingte Abweichungen von der Basisrichtung. Flugrichtungen und mit Hilfe der Winddaten berechnete Eigenrichtungen der Vögel in zwei Höhenschichten (unter bzw. über 1000m ü.B.) bilden das Ausgangsmaterial für die folgenden Ergebnisse.

3. Unter weitgehendem Ausschluss von Topographie- und Windeinflüssen ergibt sich über Süddeutschland eine Basisrichtung um 230° für Vögel unter 1000m ü.B. und von 215–220° für Vögel über 1000m ü.B. Bei Payerne fielen die Mittelvektoren der tief und hoch fliegenden Vögel in einer Periode mit dominierenden SW-Winden mit dem lokalen Verlauf der Bergketten (230°) zusammen. Resultate aus andern Jahren zeigen für die hohen Vögel in Payerne (analog zu Süddeutschland) südlichere Richtungen.

4. Im Verlauf der Herbstzugperiode verändern sich die Basisrichtungen nur wenig. Unterschiede lassen sich eher durch den Wind erklären als durch einen bestimmten jahreszeitlichen Trend. Die einzige nicht windbedingte Änderung ist der erhöhte Anteil an SE-Ziehern im August. Die stärker westlich ausgerichteten grossen Singvögel im Spätherbst (s. Pt. 5) fallen zahlenmässig nicht ins Gewicht.

5. Die kleinen Singvögel bestimmen mit einem Anteil von 80% die Richtungsverteilungen. Grosse Singvögel machen gut 10% des Gesamtzuges aus und fliegen westlicher als die kleinen. Mauersegler weichen in ihrem Richtungsverhalten zumindest unter 1000m nur wenig von den kleinen Singvögeln ab; über 1000m fliegen sie etwas südlicher. Hoch fliegende Wat- und Wasservögel fliegen konzentriert nach SSW, tief fliegende zeigen bei grosser Streuung eine bimodale Verteilung.

6. Winde modifizieren das Richtungsverhalten der Vögel. Bei schwachem und mässigem Rückenwind weichen die Richtungsspektren nicht wesentlich vom Grundmuster ab. Schwache Seitenwinde können, aber müssen nicht kompensiert werden; im Sinne einer Hypothese wird postuliert, dass auf Kompensation verzichtet wird, wenn damit in vorübergehenden Nächten erlittene Verdriftung ausgeglichen werden kann. Mit zunehmender Windstärke ergibt sich eine zunehmende Verdriftung, da die Vögel ihre Kompensationsanstrengungen nicht entsprechend der Windgeschwindigkeit steigern. Bei Gegenwinden zeigen die Vögel ein deutlich von allen übrigen Situationen abweichendes Richtungsverhalten: Während sie bei schwachem Gegenwind noch gegen den Wind anfliegen, drehen sie bei zu-

nehmender Windstärke ihre Körperachse leicht südwärts und lassen sich süd- bis südostwärts verdriften. Pseudodrift kann aufgrund der stets um SW konzentrierten Eigenrichtungen und dem Fehlen von SE-Ziehern auch bei NW-Wind ausgeschlossen werden.

7. Es liegen keine klaren Belege für eine generelle Nutzung von Leitlinien unter allen Windbedingungen vor. Bei schwachen (kompensierbaren) Winden ist jedoch die Ausrichtung von tief fliegenden Vögeln auf den Verlauf der Alb bei Stuttgart deutlich. Bei den hoch fliegenden Vögeln scheint eine partielle Ausrichtung auf den grossräumigen Verlauf der Alb vorzuliegen. Die süd-südwestlichen Richtungen bei Flaach sind nur bei Seitenwinden von rechts als Leitlinieneinfluss interpretierbar (Auffanglinie).

Radar observations on autumn migration in southern Germany and in the Swiss Lowlands

1. Three tracking radars were used at different sites during the period August 1st to October 30th 1987. One was used near Nuremberg. One was installed at four sites in southern Germany and in the north-eastern part of the Swiss Lowlands (3 weeks at each site). The third radar was operated in the south-western part of the Swiss Lowlands. These radar stations recorded a total of 25000 tracks and echosignatures of nocturnal migrants. They also recorded the tracks of three wind-measuring balloons per night at each station.

2. The mean track direction prevailing at a certain radar site under wind speeds $< 5 \text{ km/h}$ was defined as the basic direction of migration for this area. The variation of the basic direction was checked with respect to season, site, and wing-beat types of birds under the least possible influence of wind. Subsequently wind- and topography related deviation of the basic direction were studied. The tracks of the birds and their calculated headings, divided into two flight-level groups (above and below 1000m AGL, i.e. above ground level), are the data base for the following results.

3. A basic migratory direction of about 230° below 1000m AGL and about 215° to 220° above 1000m AGL was found for southern Germany, when nocturnal migrants were tracked in areas with no pronounced topographical features and in low wind speeds. At Payerne (in the Swiss Lowlands), in a period governed by southwesterly winds, the mean vectors for low and high flying birds both coincided with the local course of the mountain ridges (230°), while in data sets from other years the high flying birds showed more southerly directions (similar to southern Germany).

4. Throughout autumn the basic directions showed only minor variation; these being rather due to the varying winds than to a seasonal shift in directions due to an altered species-composition. The only non wind-related variation is an increased

proportion of SE-migrants in August. The large passerines, which migrate with more westerly directions in late autumn (see 5), do not influence the mean vector because of their low numbers.

5. 80% of the birds tracked were small passerines; they dominate the distributions of directions. Large passerines represent only 10%; they fly more westerly than the small passerines. The directions of Common Swifts show only minor deviation from those of the small passerines below 1000m, but are slightly more southerly at higher levels. Directions of high flying waders and waterbirds are concentrated around SSW; while their low flying counterparts show a bimodal distribution.

6. Winds of different direction and force modify the directional behaviour of migrating birds. In weak and moderate following winds the directional spectra do not deviate significantly from the basic pattern. Weak cross winds may or may not be compensated for; it seems that birds dispense with compensation under wind conditions which enable them to correct for drift undergone on previous nights. Drift increases with increased wind because birds do not increase their efforts for drift compensations according to the wind force. In opposing winds the directional behaviour of birds deviates from all the other situations: In weak opposing winds birds head into the wind. They shift their body axis slightly southward when wind speed increases. This leads to south- or southeastward drift. Pseudodrift can be excluded on the basis of the calculated headings (being always around SW) and on the apparent lack of SE-migrants even in northwesterly winds.

7. No clear evidence was found for a general use of leading-lines under all wind conditions. However, in weak (compensatable) winds the alignment of low flying birds along the Suebic Alb near Stuttgart is apparent and is maintained under weak crosswinds from both sides. High flying birds seem to be partially aligned with the regional course of the Suebic Alb. The SSW directions near Flaach (NE entrance to the Swiss Lowlands) can only be interpreted as leading-line effects under side winds from the right (interception line). Sidewinds from the left were not compensated, the potential interception line being ignored (probably due to reasons explained under point 5).

Literatur

- ABLE, K. P. (1980): Evidence on migratory orientation from radar and visual observations: North America. *Acta XVII Congr. int. orn.*, Berlin 1980: 540–546.
- ALERSTAM, T. (1976): Bird migration in relation to wind and topography. Ph.D. Thesis. Univ. Lund, Sweden.
- BATSCHULET, E. (1981): Circular Statistics in Biology. Academic Press, London.
- BAUMGARTNER, M. & B. BRUDERER (1985): Radarbeobachtungen über die Richtungen des nächtlichen

- chen Vogelzuges am nördlichen Alpenrand. Orn. Beob. 82: 207–230.
- BINGMAN V.P., K.P. ABLE & P. KERLINGER (1982): Wind drift, compensation, and the use of landmarks by nocturnal bird migrants. Anim. Behav. 30: 49–53.
- BLOCH, R., B. BRUDERER & P. STEINER (1981): Flugverhalten nächtlich ziehender Vögel – Radardaten über den Zug verschiedener Vogeltypen auf einem Alpenpass. Vogelwarte 31: 119–149.
- BRUDERER, B. (1969): Zur Registrierung und Interpretation von Echosignaturen an einem 3-cm-Zielverfolgungsradar. Orn. Beob. 66: 70–88. – (1971): Radarbeobachtungen über den Frühlingszug im Schweizerischen Mittelland. Orn. Beob. 68: 89–158. – (1977): Beitrag der Radar-Ornithologie zu Fragen der Orientierung, der Zugphysiologie und der Umweltabhängigkeit des Vogelzuges. Vogelwarte 29: 83–91. – (1978): Effects of Alpine Topography and Winds on Migrating Birds. In: K. SCHMIDT-KOENIG & W.T. KEETON (eds.): Animal Migration, Navigation, and Homing. Berlin, Heidelberg, New York. – (1980): Radar Data on the Orientation of Migratory Birds in Europe. Acta XVII Congr. int. orn. 547–552, Berlin 1980. – (1981): Stand und Ziele der Radar-Vogelzugforschung in der Schweiz. Rev. suisse Zool. 88: 855–864. – (1982): Do migrating birds fly along straight lines? In: F. PAPI & H. WALLRAFF (eds.): Avian Navigation, S. 3–14. Berlin, Heidelberg, New York.
- BRUDERER, B. & L. JENNI (1988a): Vogelzug. Bericht 1988 der Schweiz. Vogelwarte zuhanden der «Gemeinschaft der Freunde der Vogelwarte», 40 S. – (1988b): Strategies of Bird Migration in the Area of the Alps. Acta XIX Congr. int. orn., Ottawa 1986: 2150–2161. – (1990): Migration across the Alps. Symposium on Physiol. and Ecophysiol. Aspects of Bird Migration, Tutzing 1988: 60–77.
- BRUDERER, B., F. LIECHTI & D. ERICH (1989): Radarbeobachtungen über den herbstlichen Vogelzug in Süddeutschland. Vögel und Luftverkehr 9: 174–194.
- EASTWOOD, E. (1967): Radar Ornithology. London.
- EMLEN, S.T. (1975): Migration, Orientation and Navigation. In: D.S. FARNER & J.R. KING (eds.): Avian Biology 5: 129–219. London, New York.
- JENNI, L. (1984): Herbstzugmuster von Vögeln auf dem Col de Bretolet unter besonderer Berücksichtigung nachbrutzeitlicher Bewegungen. Orn. Beob. 81: 183–213.
- LACK, D. (1962): Radar evidence on migratory orientation. Brit. Birds 55: 139–158.
- LIECHTI, F. & B. BRUDERER (1986): Einfluss der lokalen Topographie auf nächtlich ziehende Vögel nach Radarstudien am Alpenrand. Orn. Beob. 83: 35–66.
- RICHARDSON, W.J. (1978): Timing and amount of bird migration in relation to weather: a review. Oikos 30: 224–272.
- RÜSCH, E. & B. BRUDERER (1981): Einfluss der Topographie auf nächtlich ziehende Vögel. Rev. suisse Zool. 88: 855–864.
- STEIDINGER, P. (1968): Radarbeobachtungen über die Richtungen und deren Streuung beim nächtlichen Vogelzug im Schweizerischen Mittelland. Orn. Beob. 65: 197–226. – (1972): Der Einfluss des Windes auf die Richtungen des nächtlichen Vogelzuges. Orn. Beob. 69: 20–39.
- VUILLEUMIER, F. (1963): Factors Concentrating Fall Migrants at an Alpine Pass. Proc. XIII Congr. int. orn., Ithaca 1962: 485–492.

*Manuskript eingegangen 31. Mai 1990
bereinigte Fassung 20. August 1990*

*Dr. Bruno Bruderer und Felix Liechti,
Schweizerische Vogelwarte,
CH-6204 Sempach*