

Aus der Schweizerischen Vogelwarte Sempach
und dem Zoologischen Institut der Universität Basel

Vogelzugforschung im Bereich der Alpen 1980–1995

Bruno Bruderer

Beitrag zum Symposium der Arbeitsgemeinschaft wissenschaftlich-ornithologischer Vereinigungen der Schweiz «Übersicht über die ornithologische Forschung in der Schweiz» im Rahmen der 175. Jahresversammlung der Schweizerischen Akademie der Naturwissenschaften SANW, St. Gallen, 6.–9. September 1995

Research on bird migration in the area of the Alps 1980–1995. – This review starts with reference to reviews on earlier stages of research and summarizes the present knowledge about the influence of the Alps on bird migration. According to the Swiss Ornithological Institute's research guide-lines for the 80ies, radar observations aimed at studying migratory flight behaviour under the influence of weather and topography, while trapping and ringing studies focused on differences in the species composition, phenology, and resting ecology between the Alps and the Lowlands. Most bird migration in central Europe takes place on a broad front, with basic directions (in undisturbed weather) around SW (230°), for long-distance migrants slightly more S, for short-distance migrants slightly more W. Deviations according to the regional and local topography occur, particularly in low flying birds. Important deviations from the basic direction are caused by the frequent westerly winds which drift birds towards S and SE, and by this towards the Alps. In the area of the Alps the winds as well as bird migration are funnelled regionally by the main mountain ranges and locally by single ridges. The topographical influence increases with increasing headwind component, cloud cover and decreasing flight altitude. Even in good weather, but with moderate opposing winds above 1500 m a.s.l. the concentration along the Alps may be considerable: the proportions of birds observed (a) in southern Germany and northern Switzerland, (b) at the northern border of the Alps, (c) in inner-alpine valleys, and (d) to south of the Alps was 3 : 5 : 2 : 1. High flying birds have more southerly directions already above southern Germany. Birds above the Alps fly faster than those above the Lowlands at the same height. According to ringing recoveries, birds arriving with southerly directions from far north are more often caught on Alpine passes than birds originating from central Europe. Birds caught in the Alps have more fat reserves and longer wings than their conspecifics in the Lowlands. Among the passerines, wetland species as well as species with migration divides in central Europe are under-represented in the captures at an Alpine pass. Diurnal soaring birds tend to avoid the Alps, increasingly from early to late autumn. Among raptors the tendency to cross the Alps increases with the proportion of flapping within their flight. All this indicates that the propensity to cross the Alps depends on the innate directions, the flight capabilities, the actual physiological state, the actual weather conditions and the point at which a bird happens to hit the border of the Alps.

Key words: Bird migration, flight behaviour, Alps, environmental factors, weather, topography.

Prof. Dr. Bruno Bruderer, Schweizerische Vogelwarte, CH-6204 Sempach

Die Vogelzugforschung in der Schweiz war seit ihren Anfängen geprägt durch die Frage nach dem Ausmass und dem Ablauf des Zuges über die Alpen. Bruderer & Winkler (1976) lieferten eine Übersicht über die historische Entwicklung und die bis zur Mitte der siebziger Jahre vorliegenden Erkenntnisse. Das offensichtlich differenzierte Verhalten ziehender Vögel gegenüber dem Hindernis ermöglichte es in der Folge, auch grundsätzlichere Fragen

anzugehen, z.B. wie stark der Zug endogen fixiert bzw. durch Umwelteinflüsse modifizierbar ist. Bereits in den fünfziger Jahren wurden neben traditionellen Methoden wie Feldbeobachtung, Fang und Beringung auch Beobachtungen mit Überwachungsradar einbezogen. Bruderer (1977) zeigte zusammenfassend die Möglichkeiten zum Studium von Fragen der Orientierung, des Flugverhaltens und der Umweltabhängigkeit des Vogelzuges mit Radar

unter Einschluss von Zielfolgeanlagen und skizzierte Stand und Ziele der Radar-Vogelzugforschung in der Schweiz (Bruderer 1981).

Das Leitbild 1980 der Schweizerischen Vogelwarte richtete die Zugforschung mit einem «Nationalen Programm für die Vogelzugforschung in der Schweiz» noch stärker und konsequenter als zuvor auf die Bedeutung der Alpen für das Zuggeschehen aus (Bruderer & Jenni 1980). Radarbeobachtungen zielten auf das Verhalten der aktiv ziehenden Vögel im Zusammenhang mit Topographie- und Wettereinflüssen, während Fang und Beringung Unterschiede in Artenzusammensetzung, Zugmustern und Rastökologie zwischen Alpen und Alpenvorland aufzeigen sollten.

Mit dem folgenden Überblick über das Alpenzugprogramm wird der zentrale Bereich der Zugforschung in der Schweiz in den achtziger und frühen neunziger Jahren abgedeckt, während Bereiche wie Zug und Winterökologie des Bergfinken (jüngste Literaturliste in Jenni 1993) und Zugphysiologie (zusammenfassende Übersicht durch L. Jenni & S. Jenni-Eiermann in Vorb.) genau so ausgeklammert werden wie die mit dem Leitbild 90 der Vogelwarte initiierte Forschung im Mittelmeerraum (Kurzübersicht über Untersuchungen im Negev bei Bruderer 1994).

Wenn sich die Zugvögel im Herbst mit Richtungen um SW den Alpen oder einer Bergkette nähern, haben sie sich zu entscheiden, ob sie das Hindernis unter Richtungsänderung umfliegen oder durch Aufsteigen mit konstanter Richtung überfliegen wollen. Da die mittleren Kammhöhen im Bereich von 3000 m ü. M. liegen und 90 % der Zugvögel über dem schweizerischen Mittelland und über Süddeutschland unter 2500 m ü. M. fliegen (Bruderer 1971, Bruderer & Liechti im Druck), ist die Hauptmasse der Zugvögel von dieser Entscheidungssituation betroffen. Ein Einflug in den Gebirgsbereich kann vor allem unter schlechten Wetterbedingungen erhebliche Konsequenzen haben. Im folgenden dringen wir mit zunehmender Verfeinerung der Fragestellungen vom generellen Überblick über den Gesamtzug bis zum Flugverhalten von Arten und Individuen vor. Folgende Themen werden angegangen: (1) Grossräumige Richtungstendenzen des Herbst-

zuges im Alpenraum, (2) Unterschiede in den Flugrichtungen nach Gebieten, Flughöhen und Wetter, (3) Reaktionen auf die lokale Topographie, (4) Auswirkungen von Winddrift und Topographie auf die Gesamtverteilung des Zuges im Alpenraum, (5) Flugverhalten, Aufsteigen und Geschwindigkeitsoptimierung, (6) Unterschiedliches Zugverhalten auf dem Artniveau und innerhalb der Arten.

1. Zugrichtungen und Zugdichten im Alpenraum

1.1. Methoden und Voraussetzungen

Um die aktuellen Zugrichtungen und Zugdichten im Umfeld der Alpen zu erfassen, wurden drei sich ergänzende Methoden eingesetzt. Beobachtungen mit *Überwachungsradar*-Anlagen liefern wenig differenzierte Informationen über die Zugrichtungen im Umkreis von 20–30 km um die entsprechenden Flughäfen (Baumgartner & Bruderer 1985). In beschränktem Rahmen erlauben solche Daten auch Rückschlüsse auf Zugintensität und Zughöhe (Hilgerloh 1981). Mobile *Zielfolgeradar*-Anlagen sind in der Reichweite für Kleinvögel auf etwa 5 km beschränkt, liefern aber gute Dichteangaben und exakte Flugwege, erlauben eine genaue Differenzierung nach Flughöhe und ermöglichen – aufgrund von Flügelschlagmustern – die Unterscheidung verschiedener Vogelgruppen (Bruderer et al. 1995). *Mondbeobachtungen* sind beschränkt auf klare Nächte in der Vollmondzeit, lassen aber eine grossräumige Erfassung des Zugablaufs zu (Liechti et al. 1995).

Nach Ringfunden dominieren über Mitteleuropa Zugrichtungen um SW, für Langstreckenzieher mehrheitlich etwas südlich von SW, für Kurzstreckenzieher eher etwas westlich von SW (Zink 1973–1985, Bruderer & Jenni 1990). Die für Feldbeobachter auffälligen, lokalen Konzentrationen von Tagziehern an Leitlinien wurden aufgrund von Überwachungsradar-Beobachtungen (zusammengefasst von Eastwood 1967) als eher unbedeutend eingestuft und für den Nachtzug völlig negiert. Diese Idee des reinen Breitfrontzuges wurde durch Untersuchungen in den siebziger Jahren relativiert. Die

aktuellen Zugrichtungen sind auch im Nachtzug durch die Topographie, insbesondere aber durch das Zusammenwirken von Wetter und Topographie modifiziert (Bruderer 1978, 1981, 1982). Der generell dominierende Breitfrontzug kann lokal oder sogar regional zum «geleiteten Breitfrontzug» werden; angeborene «Primärrichtungen» gehen dabei temporär in umweltbedingte «Sekundärrichtungen» über (Schüz 1971). Im Rahmen des Alpenzug-Programms galt es, das Ausmass solcher Abweichungen und der dadurch induzierten Veränderungen der Zugdichte zu bestimmen.

1.2. Generelle Richtungstendenzen

Nach Überwachungsradar-Daten aus München, Zürich, Basel und Genf weichen die vorherrschenden Flugrichtungen der Nachtzieher in einer aufgrund der regionalen Topographie vorhersagbaren Weise mehr oder weniger stark von den gemäss Ringfunden erwarteten Fernrichtungen ab (Baumgartner & Bruderer 1985): Im Raum Genf ist die Variation der Flugrichtungen durch die kanalisierende Wirkung von Jura und Alpen eingeschränkt; die mittleren Ringfundrichtungen und die aktuellen Flugrichtungen fallen mit 220° praktisch zusammen. Die vorherrschenden Richtungen im Raum Zürich weichen mit 236° deutlich von den ermittelten Fernrichtungen (220°) und von den aktuellen Richtungen in Genf ab. Die Abweichung nimmt gegen Osten zu, indem die Ringfundrichtungen im Raum München um 200°, die Radarrichtungen um 242° konzentriert sind. Je weiter östlich der Beobachtungsstandort, desto stärker wird ausserdem die Tendenz der Vögel, sich durch westliche Winde südostwärts verdriften zu lassen.

Am Überwachungsradar in Basel-Mülhausen sind die technischen Voraussetzungen für Vogelzugbeobachtungen recht ungünstig, die topographischen Verhältnisse aber um so interessanter. Zwischen Vogesen, Schwarzwald und Jura bieten sich drei markante Talgebiete als Leitlinien an: Die Oberrheinischen Tiefebene (generelle Richtung 210°), das von E gegen Basel sich hinziehende Hochrheintal (ca. 260°) und die Burgundische Pforte (ca. 250°). Im Tagzug erkennbare und im Nachtzug angedeu-

tete Angleichungen der Zugrichtungen an diese Regionaltopographie (Baumgartner & Bruderer 1985) stützen die Hypothese, dass in diesem Raum neben den aufgrund von Ringfunden erwarteten Richtungen topographisch bedingte Sekundärrichtungen im Breitfrontzug vorkommen.

Der Tagzug im Oktober wird zu einem grossen Teil durch Buchfinken *Fringilla coelebs* geprägt, die nach Ringfunden mit Herkunftsrichtungen um 230–240° in der Schweiz eintreffen und mit Richtungen um 220° weiterziehen (Hilgerloh 1981), was recht gut mit den am Überwachungsradar feststellbaren mittleren Tagzugrichtungen im Oktober von 233° in Zürich (Hilgerloh 1981) bzw. 220° in Genf (unpubl. Daten) übereinstimmt. Rauch- und Mehlschwalben lassen aufgrund von Ringfunden Richtungen um 200–205° erwarten, während die Tagzugrichtungen im September bei Zürich vorwiegend um 225° variieren (Hilgerloh 1981). Wat- und Wasservögel sowie Mauersegler haben südlichere Richtungen als die aufgrund von Flügelschlagmustern abgrenzbaren Singvögel, was als erhöhte Bereitschaft zur Alpenüberquerung interpretiert werden kann (Bruderer & Liechti 1990).

Zusammenfassend ergibt sich, dass die Beobachtungen mit Überwachungsradar der Vorstellung entsprechen, dass der herbstliche Vogelzug generell auf breiter Front Richtung SW erfolgt, am Alpen- und Jurarand aber sowohl im Tagzug wie auch im Nachtzug leichte regionale Abweichung im Sinne des «geleiteten Breitfrontzuges» zeigt.

1.3. Differenzierung nach Ort und Flughöhe

Im Laufe der Jahre 1969 bis 1987 wurde das Zuggeschehen an 11 verschiedenen Orten in der Schweiz und an 4 Orten in Süddeutschland mit Zielfolgeradar beobachtet. Da Winddrift bis zu etwa 5 m/s vollständig kompensiert wird (Bruderer & Liechti 1990, Liechti 1992, 1993), dürften Schwachwindsituationen (die in der Regel auch von schönem Wetter begleitet sind) von Wetterfaktoren wenig beeinflusste, ortstypische Richtungen zeigen. Die unter solchen Bedingungen an einem bestimmten Ort festgestellte mittlere Richtung des Zuges wird als

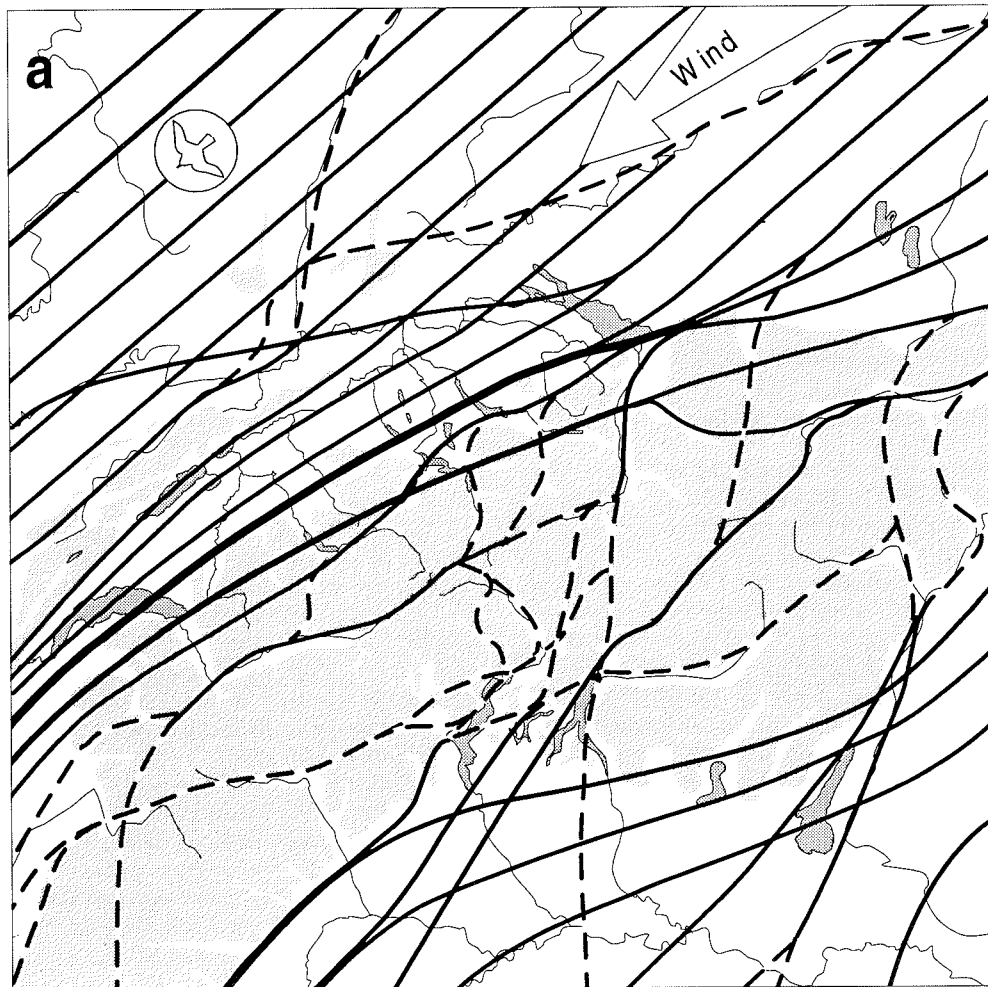
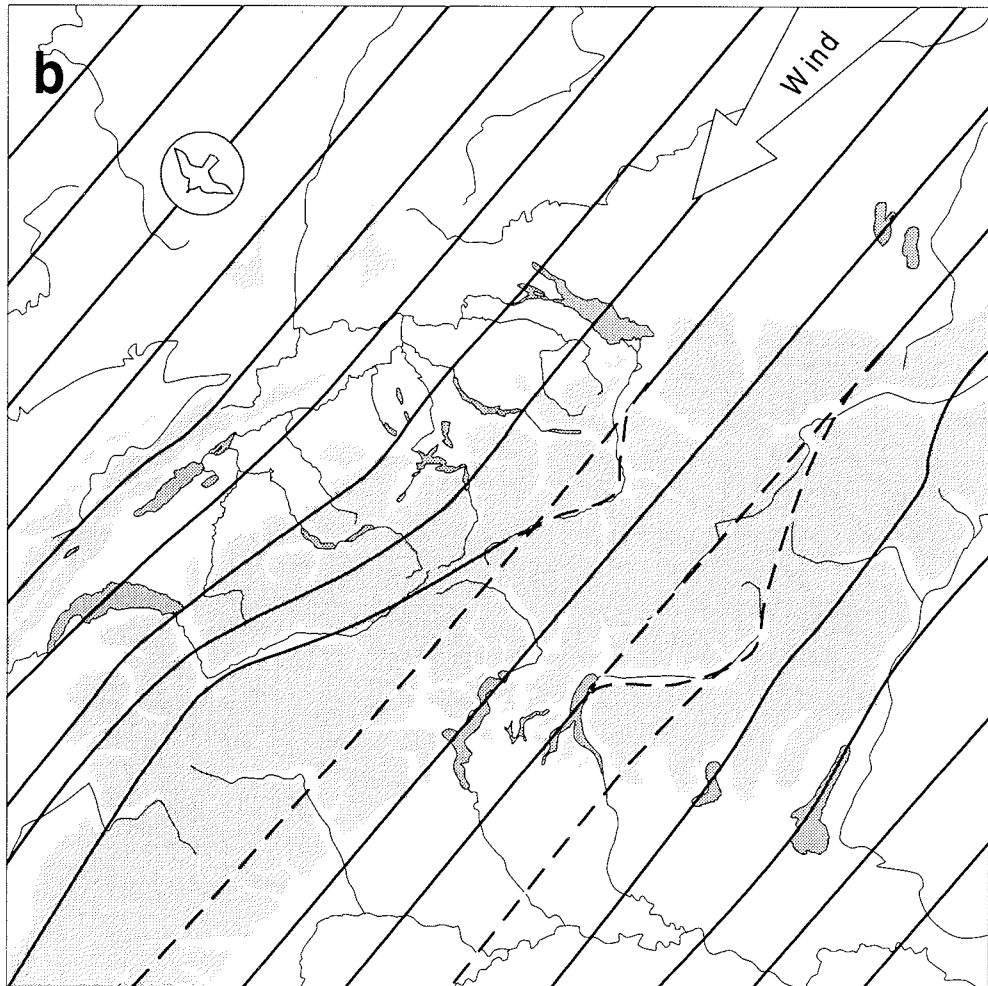


Abb. 1. Schematische Zusammenfassung und Extrapolation der verfügbaren Informationen über die Richtungen des Vogelzuges im Bereich der Alpen, basierend auf Radardaten (insbesondere: Bruderer & Jenni 1990, Bruderer & Liechti 1990, Liechti & Bruderer 1986, Rüsch & Bruderer 1981) und Mondbeobachtungen (Liechti et al. 1995, Liechti et al. 1996b, Liechti et al. 1996c). **(a)** Verlauf des tiefen Zuges (unterhalb von etwa 1000 m über den Talböden) bei Rückenwind: Ablenkung des Breitfrontzuges (230°) entlang der Haupttäler, Verdichtung zwischen Jura und Alpen, Konzentration am Alpenrand sowie an den südwestwärts verlaufenden Hauptalpenkämmen. **(b)** Verlauf des hohen Zuges (oberhalb von etwa 1500 m über den Talböden) bei Rückenwind: Breitfrontzug mit etwa 220° Basisrichtung und nur geringer Ablenkung an den höchsten Alpenketten. **(c)** Westwind-situation mit ausschliesslich tiefem Zug: Nach SSW verdrifteter Breitfrontzug über dem Flachland; starke Ablenkung durch Täler, höchste Konzentration am Alpenrand und an den Hauptalpenkämmen. – Schematic sum-

Basisrichtung bezeichnet (Bruderer & Liechti 1990). Die in einer dreimonatigen Beobachtungsperiode im Raum Nürnberg festgestellte

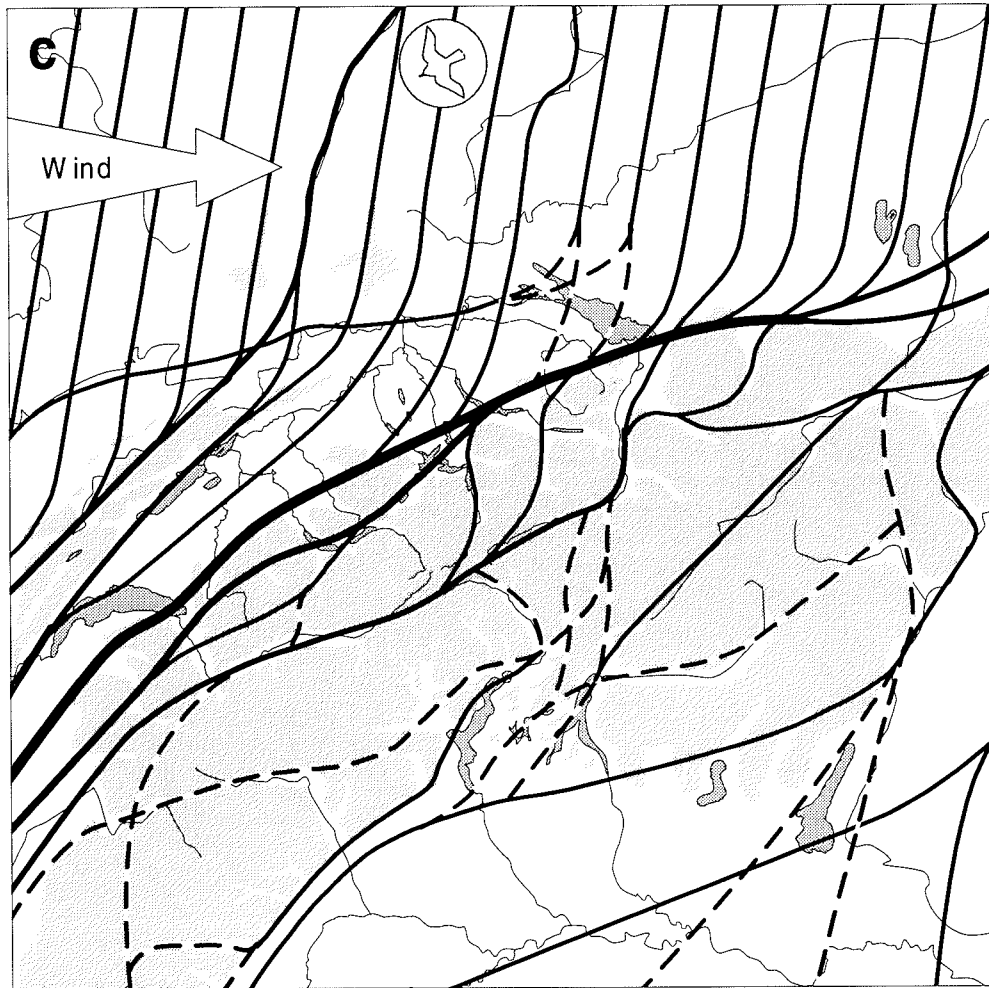
Basisrichtung des nächtlichen Zuges unter 1000 m betrug 232° . Eng um diesen Wert streuende Basisrichtungen an andern Stationen



mary and extrapolation of available information on directions of bird migration in the area of the Alps based on radar data (mainly: Bruderer & Jenni 1990, Bruderer & Liechti 1990, Liechti & Bruderer 1986, Rüsch & Bruderer 1981) and moon-watch data (Liechti et al. 1995, Liechti et al. 1996b, Liechti et al. 1996c). (a) Course of low level migration (below about 1000 m above the valley-bottoms) under tailwind conditions: Deviation of the 230° broadfront migration along the main valleys, concentration between the Jura and the Alps, most pronounced along the border of the Alps and along the main chains of the Alps. (b) Course of high level migration (higher than about 1500 m above the valley-bottoms) under tailwind conditions: Broadfront migration with a basic direction of 220° and only weak deviation by the highest Alpine chains. (c) Situation with westerly winds and migration exclusively at low levels: Broadfront migration deviated towards SSW above the flat regions; pronounced deviation by valleys and highest concentration along the border of the Alps and the main Alpine chains.

in Süddeutschland und im schweizerischen Mittelland dokumentieren grossräumigen Breitfrontzug (Bruderer & Jenni 1990). Auf

NE–SW verlaufenden Alpenpässen (Hahnenmoospass, Col de la Croix) ist der Zug durch die lokale Topographie noch stärker als im



Flachland auf diese Richtung konzentriert. An einem quer zur Basisrichtung stehenden Hindernis (Rigi) werden bei solchen Idealbedingungen nur sehr tief fliegende Vögel von ihrer Vorzugsrichtung abgelenkt. Topographisch erklärbare Abweichungen der Basisrichtung in der Grössenordnung von 10–20° kommen an Leitlinien vor, die nur wenig von der Vorzugsrichtung abweichen, so an der Schwäbischen Alb, am Rhein südlich von Schaffhausen, am Alpenrand bei Blumenstein und im

Rhonetal bei Aigle (in der Achse des Haupttales und Richtung Val d'Illeiez).

Die Basisrichtung der über 1500 m fliegenden Vögel liegt über Süddeutschland südlicher als für die tief fliegenden Vögel am selben Ort (Nürnberg 213°, Augsburg 205°, Schwäbische Alb 225°, Rhein bei Schaffhausen 215°). Dies könnte darauf hindeuten, dass Vögel, die aus weit entfernten Herkunftsgebieten mit grossen Flughöhen unterwegs sind, südlichere Richtungen einhalten und eher zur Alpenüberquerung

neigen als Tiefflieger (Bruderer et al. 1989, Bruderer & Liechti 1990, Bruderer & Jenni 1990).

1.4. Unterschiede nach Wetter, Ort und Flughöhe

Schwachwindsituationen sind in Mitteleuropa relativ selten. Sehr häufig müssen die südwestwärts ziehenden Vögel mit westlichen Winden zurecht kommen, die meist mit der Höhe an Geschwindigkeit zunehmen (Bruderer & Jenni 1988). Über Süddeutschland wehen diese Winde aus W bis NW, während sie im schweizerischen Mittelland – kanalisiert durch Jura und Alpen – aus SW wehen (Bruderer & Liechti 1990). Winde über 5 m/s werden nur teilkompensiert. Im Falle von Wind entgegen der Basisrichtung nimmt vor allem über Süddeutschland die Tendenz zu, mit zunehmender Windstärke Drift nicht nur zu tolerieren, sondern die Eigenrichtung (Richtung der Körperachse) etwas südwärts zu drehen (Bruderer & Liechti 1990, Liechti 1993). Daraus ergeben sich bei starkem SW-Wind häufig SE-Richtungen des Vogelzuges, die aber kaum Vögel mit südöstlichen Eigenrichtungen enthalten.

Flug- und Eigenrichtungen unter Einbezug aller Windsituationen, aber aufgetrennt nach vier Beobachtungsperioden mit simultanen Beobachtungen an verschiedenen Orten (Bruderer & Jenni 1990) zeigen (a) dass südöstliche Eigenrichtungen auch am östlichsten Beobachtungsort (Regensburg) äusserst selten sind, d.h. dass der Vogelzug im zentralen Mitteleuropa mindestens bis zum 12° östlicher Länge durch Vögel mit südwestlichen Primärrichtungen (angeborenen Richtungen) geprägt ist, (b) dass die Flugrichtungen in Süddeutschland stärker durch die Windverhältnisse als durch räumliche Unterschiede beeinflusst werden, (c) dass die Zugrichtungen über Süddeutschland aufgrund der Windverhältnisse über einen Sektor von SW bis SE verteilt sind und (d) dass die simultan im schweizerischen Mittelland beobachteten Zugrichtungen weniger nach S und SE abgelenkt sind als an zwei Vergleichsstationen in Süddeutschland. Der Zug wird demnach mit westlichen und nordwestlichen Winden über Süddeutschland häufig gegen die Alpen verdriftet, während im schweizerischen

Mittelland sowohl die Winde wie auch der Zug auf einen engeren Bereich um SW kanalisiert werden. Sind die Alpen mit Wolken verhangen, bilden sie für viele Zugvögel ein absolutes Hindernis und zwingen die Vögel zum alpenparallelen Zug oder zum Einflug in Täler.

Werden zwei Flughöhenbereiche (unter 1000 m über Boden und über 1500 m ü.B.) unterschieden, zeigt sich, dass die Tendenz hoch fliegender Vögel, stärker südwärts zu fliegen (s. oben), durch Wind und Topographie noch verstärkt wird (Bruderer & Jenni 1988, 1990). Am geringsten ist der Unterschied zwischen hoch und tief fliegenden Vögeln im östlichen Mittelland, am stärksten südlich des Jura, wo die Tiefflieger durch den Jurarand kanalisiert sind, während die Hochflieger als über den Jurakamm verdriftete Vögel zu betrachten sind. Ein ähnliches Phänomen ist auf den Alpenpässen Hahnenmoos und Col de la Croix zu beobachten, wo die Tiefflieger gemäss dem Verlauf des Hauptalpenkammes kanalisiert sind, während die hoch fliegenden Vögel im Mittel relativ stark südwärts verdriftet sind. Am Alpenrand werden die Richtungen der Tiefflieger von der lokalen Topographie beeinflusst (s. Kap. 1.5.). Die hoch fliegenden Vögel zeigen windinduzierte Südtendenz, wenn sie nicht durch hohe Bergketten (z.B. Stockhornkette S Blumenstein) am Südwärts-Fliegen gehindert werden (Bruderer & Jenni 1990).

1.5. Einfluss der lokalen Topographie

Drei Radarstandorte am Alpenrand wurden speziell gewählt, um den Einfluss der lokalen Topographie zu untersuchen: (1) im Hügelland südlich des Zürichsees zwischen dem Etzel und dem E–W verlaufenden niedrigen Höhenzug des Höhrhorns (Etzel), (2) im Talkessel des Lauerzersees unmittelbar vor dem rund 1000 m aufsteigenden Querriegel der Rigi (Lauerz), (3) in der Ebene westlich des Thunersees, vor dem Passübergang der Wasserscheide zwischen Gurnigel und der E–W verlaufenden und 1500 m über die Ebene aufsteigenden Stockhornkette (Blumenstein). Ergänzende Daten zum Thema lieferten Beobachtungen am Nordrand der Schwäbischen Alb südöstlich von Stuttgart.

Die Ergebnisse der drei Standorte am Alpenrand decken sich: Bei klarem Himmel und östlichen Winden halten die über den Kammlinien fliegenden Vögel mit hoher Genauigkeit dieselben Richtungen ein wie über dem östlichen Mittelland. Je tiefer die Anflughöhe der Vögel unter der Kammlinie liegt, je stärker die Bewölkung und je stärker die Abweichung des Windes von der Zugrichtung, desto mehr nehmen Topographie- und Windablenkung zu (Bruderer 1982, Liechti & Bruderer 1986). So ist z.B. der Zug am Nordrand der Rigi unterhalb von 500 m ü.B. auch bei schönem Wetter zu 90 % nach NW oder SE abgelenkt, wobei die Ablenkung bevorzugt mit der Windrichtung erfolgt. Bei bedecktem Himmel bleibt diese Ablenkung bis zur Kammhöhe der Rigi bestehen, während bei geringer Bewölkung und abnehmenden Gegenwindkomponenten ab 500 m ü.B. ein zunehmender Anteil an Vögeln den Kamm in SW-Richtung überquert (Rüesch & Bruderer 1981). Am Etzel kommt bei Rückenwind und klarem Himmel praktisch nur Zug in Normalrichtung vor. Auch für tieffliegende Vögel bleibt die Ablenkung auf die Tendenz beschränkt, den wenig von der Vorzugsrichtung abweichenden Mulden zu folgen. Analog zeigt sich auch am Nordrand der Schwäbischen Alb eine gewisse Angleichung der Richtungen an den wenig von der SW-Richtung abweichenden Höhenzug und an einzelne markante Einschnitte (Bruderer & Liechti im Druck).

Auf Alpenpässen im Bereich der Hauptkämme zeigen die Zugvögel ein analoges Verhalten wie am Alpenrand. Da die beiden als Radarstandorte gewählten Pässe in SW-Richtung verlaufen, haben Gegenwinde und Bewölkung eine Konzentration des Zuges auf die Talachse zur Folge; die abgeschwächten Seitenwinde werden von den tieffliegenden Vögeln mehrheitlich kompensiert. Auffallend ist auf beiden Pässen der relativ hohe Anteil an Umkehrzug bei westlichen Winden; bei Wat- und Wasservögeln fliegen bei westlichen Winden 50 % der Vögel Richtung Mittelland zurück. Bei Rückenwind drehen die Richtungen mit der Höhe leicht südwärts (Bloch et al. 1981, Bruderer & Jenni 1990).

Zusammenfassend ergibt sich, dass die Zugrichtungen über den Kämmen der Alpen bei

schönem Wetter und vernachlässigbarer Winddrift den Richtungen im östlichen Mittelland entsprechen und über den Hauptalpenkämmen allenfalls etwas südwärts gedreht sind. Unter dem Einfluss der häufigen westlichen Winde nimmt der Anteil an süd- bis südostwärts verdrifteten Vögeln generell zu, insbesondere mit zunehmender Höhe über Boden (Bruderer & Liechti 1990, Liechti & Bruderer 1986, Liechti 1993). Einem hoch über das Flugniveau aufragenden Hindernis wird im Sinne einer Optimierung mit minimaler Abweichung von der Vorzugsrichtung (oder von der aktuellen Flugrichtung) und mit minimaler Steigrate ausgewichen. Oft werden Kursänderungen vorgenommen, um durch Einfliegen in einen Tal- oder Passeinschnitt die Höhenänderung zu minimieren (Liechti & Bruderer 1986). Der Zug durch Täler und über Pässe erleichtert die Driftkompensation und erlaubt bei Gegenwind Energieeinsparungen aufgrund reduzierter Windgeschwindigkeiten.

1.6. Zugrichtungen nördlich und südlich der Alpen

Mondbeobachtungen sind durch Eichung mit parallelen Radar- und Infrarotbeobachtungen als Methode für grossräumige Zugbeobachtungen wieder neu in die Vogelzugforschung integriert worden (Bruderer & Liechti 1994, Liechti et al. 1994, Liechti et al. 1996a). Simultane Beobachtungen in einzelnen schönen Nächten mit bis zu 200 Stationen bestätigten nicht nur die Ergebnisse der zeitlich meist getrennt erfolgten Radarbeobachtungen nördlich der Alpen, sondern zeigten den Zug in den Alpen sowie nördlich und südlich der Alpen gleichzeitig (Liechti et al. 1995).

Mit Mondbeobachtungen können nur Schönwettersituationen erfasst werden, insbesondere ist der in Westwindlagen nach SE verdriftete Zug kaum mit dieser Methode feststellbar. Immerhin zeigen verschiedene Windverhältnisse eine erhebliche Variationsbreite der Richtungen (Liechti et al. 1996b). Der Herbstzug bei schönem Wetter und schwachen bis mässigen Winden erfolgt im ganzen Beobachtungsgebiet (im N, S und über den Alpen) mit generell südwestlichen Richtungen. Dabei sind – je nach der Windsituation etwas variierend – folgende

leichte Abweichungen festzustellen: In der Südhälfte der Poebene schwanken die Hauptrichtungen zwischen SW und SSW. Näher am südlichen Alpenrand liegen breit streuende Richtungsverteilungen mit W-Tendenz vor. Innerhalb der Alpen lässt sich oft eine Konzentration auf die lokale Tal- oder Passrichtung erkennen. Vom Bodensee bis zum Nordrand des Jura westlich Basel sind die Richtungen allgemein westlicher als über Mittelland und Alpen, während in Süddeutschland und über dem Tafeljura oft etwas südlichere Komponenten auftreten. Die aufgrund von Radarbeobachtungen postulierten Richtungsunterschiede zwischen der Oberrheinischen Tiefebene und dem Hochrheintal bzw. der Burgundischen Pforte werden bestätigt (Liechti et al. 1996b).

1.7. Hohe Zugdichten am Alpenrand

Wo Zugvögel auf Leitlinien auftreten und dabei eine Richtungsänderung erfahren, ergibt sich eine Verdichtung des Zuges. Je geringer der Richtungsunterschied zwischen Leitlinie und Vorzugsrichtung des Zuges, desto geringer ist die Verdichtung, desto leichter aber lassen sich Vögel von ihrer Primärrichtung abbringen. Je grossräumiger die Leitlinie, desto bedeutender ist das Ausmass der Konzentration. Die grösste Verdichtung ergibt sich, wenn der Zug wie bei NW- und W-Wind-Situationen über Süddeutschland beinahe senkrecht zur Vorzugsrichtung gegen die Alpen verdriftet wird und beim Auftreffen auf die Leitlinie wieder in die Vorzugsrichtung einschwenkt. Unter diesen Bedingungen ergeben sich auch die grössten Konzentrationen in Alpentälern und auf Alpenpässen.

Die Mondbeobachtungen aus der Schönwetter-Nacht vom 19./20.9.1994 zeigen aber, dass auch ohne Drift bedeutende Konzentrationen am Alpenrand vorkommen. In jener Nacht herrschte bis zu einer Höhe von 1500 m ü.M. leichter Rückenwind; darüber behinderte ein mässiger Gegenwind den Alpenüberflug: Die Proportionen der Zugfrequenzen (a) in Süddeutschland und der Nordschweiz, (b) am nördlichen Alpenrand, (c) in inneralpinen Tälern und (d) südlich der Alpen verhielten sich wie 3 : 5 : 2 : 1 (Liechti et al. 1996b).

2. Flugverhalten und Flugeigenschaften

Ziehende Vögel optimieren ihr Flugverhalten im Sinne einer Anpassung an die theoretisch postulierte Geschwindigkeit maximaler Reichweite, indem sie ihre Eigengeschwindigkeit bei Gegenwind erhöhen und bei Rückenwind leicht senken. Die Optimierungskurve ist im Mittelland und über den Alpen dieselbe, aber die Vögel über den Alpen fliegen durchschnittlich um gut 10 % rascher als diejenigen über dem Mittelland (Liechti 1992). Offenbar sind vor allem gute Flieger bzw. schwere Vögel (mit grossen Fettreserven) bereit, die Alpen zu überqueren. Eine Auslese hinsichtlich Flugeigenschaften zeigt sich auch in der Gruppe der Greifvögel, indem Arten mit Schlagflug eher zur Alpenüberquerung neigen als stark thermikabhängige Segelflieger (s.Kap. 3.1.).

Bei Winden aus dem Sektor SW nimmt der prozentuale Anteil grosser Singvögel mit der Höhe zu, da grosse Vögel dank grösserer Eigengeschwindigkeit ungünstige Winde besser kompensieren können als kleine (Bloch et al. 1981). Flugmechanische Betrachtungen zum Aufsteigen von Zugvögeln ergaben, dass grosse Singvögel die Vertikalgeschwindigkeit steigern, indem sie die Schlagphasen verlängern und die Schlagpausen verkürzen; kleine Singvögel verlängern nur die Schlagphasen, und sehr kleine Singvögel verkürzen vor allem die Schlagpausen (Bloch et al. 1981, Renevey 1981, Bloch & Bruderer 1982).

3. Welche Zugvögel überqueren die Alpen?

3.1. Interspezifische Unterschiede

Praktisch alle Zugvogelarten, welche die Schweiz durchqueren, wurden zumindest einzeln auch in den Alpen festgestellt. Sogar als Standvögel bekannte Arten wie Haus- und Feldsperling *Passer domesticus* und *P. montanus* überqueren regelmässig die Alpen (Jenni & Schaffner 1984). Die Häufigkeit, mit der verschiedene ziehende Arten in den Alpen beobachtet oder gefangen werden, deutet aber auf spezifische Unterschiede in der Bereitschaft oder Fähigkeit, dieses Hindernis zu überqueren.

Im Vergleich zum Tiefland offensichtlich untervertreten sind auf Alpenpässen einzelne grosse Tagzieher wie Ringeltauben *Columba palumbus*, Krähen *Corvus* sp. und ausgeprägte Segelflieger wie Schwarzmilan *Milvus migrans* und Mäusebussard *Buteo buteo* (Bruderer & Winkler 1976). Weissstörche *Ciconia ciconia* fliegen nur selten über die Alpen. Ringablesungen zeigen mehrheitlich Flugwege durchs Mittelland Richtung Rhonetal. Da aber die angeborenen Zugrichtungen der in der Schweiz angesiedelten Störche aus Algerien südwärts weisen, flogen immer wieder Störche in Alpentäler ein. Dabei gelang nur einzelnen der Überflug über die Alpen; die meisten flogen ins Mittelland zurück (Jenni et al. 1991).

Für Greifvögel ergibt sich ein auffallender Zusammenhang zwischen dem Verhältnis von Segelflug und Schlagflug und dem Verhältnis der Durchzugszahlen auf zwei Alpenpässen mit jenen am Südwestausgang des Mittellandes (Fort l'Ecluse bei Genf). Je höher der artspezifische Schlagfluganteil, desto grösser ist der Anteil der Alpenüberquerer pro Art (Bruderer & Jenni 1990). Mäusebussarde nähern sich der Schweiz mit Richtungen um SW (230°); im östlichen Mittelland liegt der Mittelwert der Richtungen ziehender Bussarde bei 240°, im westlichen Mittelland bei 220° (Schmid et al. 1986). Die Proportionen der über Alpenpässe bzw. durchs Fort l'Ecluse bei Genf ziehenden Bussarde verschiebt sich im Verlauf des Herbstes, d.h. mit abnehmender Thermik zunehmend zum Westausgang des Mittellandes. Beim vermehrt mit Schlagflug ziehenden Sperber *Accipiter nisus* ist diese saisonale Verschiebung von den Alpen ins Mittelland weniger ausgeprägt (Schmid et al. 1986).

Bei nachziehenden Singvögeln scheinen vier Faktoren die Entscheidung zur Alpenüberquerung zu beeinflussen: (a) die Zugrichtung relativ zum Verlauf der Alpen, (b) die Flugeigenschaften der Vögel, (c) die Zugdisposition (Reserven), (d) die Lebensbedingungen in den Alpen.

Um die Frage nach den quantitativen Unterschieden in der Alpenüberquerung zwischen verschiedenen Arten insbesondere auch für Nachtzieher zu beantworten, verglichen Jenni & Naef-Daenzer (1986) für 70 Arten die

Fanghäufigkeit auf dem Alpenpass Col de Bretolet mit Bestandsschätzungen in potentiellen Herkunftsgebieten. Ein generell positiver Zusammenhang war überlagert durch eine mit zunehmender Entfernung zwischen Brut- und Fangort abnehmende Fanghäufigkeit. Ausgehend von diesem Befund wurde ein relatives Mass für die erwartete Durchzugshäufigkeit in der Schweiz berechnet. Die Abweichungen der tatsächlichen Fangzahlen von den Erwartungswerten zeigen, dass Singvogelarten mit Zugscheide in Europa sowie Bewohner von Feuchtgebieten auf dem Alpenpass untervertreten sind. Unter 26 SW-Ziehern sind es die Arten mit Richtungen südlich von SW (um 210°), die überproportional auf dem Alpenpass auftreten, während diejenigen mit Richtungen westlich von SW (um 230°) eher untervertreten sind (Bruderer & Jenni 1990). Unter den nachziehenden Singvögeln werden solche mit grossen Fettreserven häufiger als erwartet auf dem Col de Bretolet gefangen (Bruderer & Jenni 1988). Dieser Befund bestätigte sich später für eine grössere Artenzahl, die auch Tagzieher einschloss. Bei Fänglingen aus dem nördlichen Alpenvorland zeigt sich, dass Arten, die nach Ringfunden mit südlicheren Richtungen in der Schweiz eintreffen (und daher für eine Alpenüberquerung prädestiniert scheinen), grössere Fettreserven haben als Vögel, die mit eher alpenparallelen Richtungen ankommen (Bruderer & Jenni 1990).

Der Anteil der Watvögel ist über den Alpen deutlich höher als über dem Mittelland (Bloch et al. 1981), was darauf hindeutet, dass diese Gruppe stärker als Singvögel auf Langstreckenflüge ausgerichtet ist. Non-stop-Flüge von bis zu 1000 km sind z.B. für den Bruchwasserläufer *Tringa glareola* durchaus zu erwarten (Leuzinger & Jenni 1993). Die Tatsache, dass Watvögel bei westlichen Winden über dem Hahnenmoospass häufiger Umkehrzug zeigen als Singvögel (Bloch et al. 1981), könnte darauf beruhen, dass Limikolen auf wenige (bekannte) Rastplätze angewiesen sind, die sie in den Alpen kaum finden. Rückflüge ins Mittelland sind auch durch Ringfunde belegt (Leuzinger & Jenni 1993).

3.2. Intraspezifische Unterschiede

Ringfunde sowie die geographische Variation morphologischer Merkmale können verwendet werden, um intraspezifische Unterschiede im Zugverhalten aufzudecken. An Rotkehlchen *Erithacus rubecula* und Buchfinken *Fringilla coelebs* (ansatzweise auch bei Arten mit weniger Ringfunden) konnte gezeigt werden, dass Individuen mit Richtungen südlich von SW (d.h. mit einem grossen Winkel relativ zum Verlauf der Alpen) und solche aus weit entfernten Brutgebieten mit grösserer Wahrscheinlichkeit über die Alpen fliegen als Individuen mit Anflugrichtungen westlich von SW und kürzeren Reisedistanzen (Jenni 1987, Bruderer & Jenni 1988).

Unter der Annahme, dass mit den Fanglampen auf dem Alpenpass Col de Bretolet in Nebelnächten Individuen angezogen werden, die in ungestörten Nächten hoch und damit weit über dem Fangbereich der Hochnetzen fliegen, lassen sich Unterschiede zwischen diesen Hochfliegern und den üblicherweise gefangenen Tieffliegern aufzeigen. In Nebelnächten werden signifikant mehr langflüglige und fette Vögel gefangen als in Normalnächten (Bruderer & Jenni 1988). Da bei manchen Arten längere Flügel für nördliche Populationen nachgewiesen sind, deuten die Fänge in Nebelnächten auf Überflug nordischer Vögel in grosser Höhe. Bei Gartengrasmücken zeigten Jenni & Jenni-Eiermann (1987), dass langflüglige, nördliche Vögel nicht nur höher über den Col de Bretolet fliegen, sondern auch häufiger in den Alpen und südlich davon gefangen werden als die kurzflügligen Vögel aus dem benachbarten Ausland, die mit Richtungen um 240° in der Schweiz eintreffen. Grössere Fettreserven sind zu erwarten, wenn grosse Flugetappen zurückgelegt werden sollen, was sowohl bei grossen Herkunftsdistanzen als auch bei der Überquerung eines Hindernisses zu erwarten wäre. Vögel mit grossen Fettreserven könnten die Alpen in relativ grosser Höhe überqueren und wären nicht darauf angewiesen, in Rastgebieten minderer Qualität zu landen. Längere Flügel und grösseres Gewicht bei gleicher Grösse führen beide zu erhöhter Eigengeschwindigkeit (Pennycuik 1989). Ein grösser-

er Anteil von langflügligen und fetten Vögeln über den Alpen würde den mit Radar gemessenen höheren Geschwindigkeiten entsprechen.

Dank. Für die kritische Durchsicht des Manuskripts danke ich Lukas Jenni, Matthias Kestenholz, Felix Liechti und Christian Marti. Wesentliche Unterstützung für die Alpenzugforschung erhielten wir in den achtziger Jahren vom Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung; Projekte 3.476-0.79, 3.161-0.81, 3.171-0.85.

Literatur

- BAUMGARTNER, M. & B. BRUDERER (1985): Radarbeobachtungen über die Richtungen des nächtlichen Vogelzuges am nördlichen Alpenrand. *Orn. Beob.* 82: 207–230.
- BLOCH, R., B. BRUDERER & P. STEINER (1981): Flugverhalten nächtlich ziehender Vögel. – Radardaten über den Zug verschiedener Vogeltypen auf einem Alpenpass. *Vogelwarte* 31: 119–149.
- BLOCH, R. & B. BRUDERER (1982): The air speed of migrating birds and its relationship to the wind. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 11: 19–24.
- BRUDERER, B. (1971): Radarbeobachtungen über den Frühlingszug im Schweizerischen Mittelland. (Ein Beitrag zum Problem der Witterungsabhängigkeit des Vogelzuges). *Orn. Beob.* 68: 89–158. – (1977): Beitrag der Radar-Ornithologie zu Fragen der Orientierung, der Zugphysiologie und der Umweltabhängigkeit des Vogelzuges. *Vogelwarte* 29, Sonderheft: 83–91. – (1978): Effects of Alpine topography and winds on migrating birds. *Proc. Life Sciences*, 252–265. Ed. K. SCHMIDT-KOENIG. Berlin, Heidelberg, New York. – (1981): Stand und Ziele der Radar-Vogelzugforschung in der Schweiz. *Rev. suisse Zool.* 88: 855–864. – (1982): Do migrating birds fly along straight lines? In: F. Papi & H.G. Wallraff (Eds.): *Avian Navigation*. Berlin, Heidelberg. – (1994): Nocturnal bird migration in the Negev (Israel) – A tracking radar study. *Ostrich* 65: 204–212.
- BRUDERER, B. & L. JENNI (1980): Ein nationales Programm für die Vogelzugforschung in der Schweiz. *Orn. Beob.* 77: 56–58. – (1988): Strategies of bird migration in the area of the Alps. *Acta XIX Congr. Int. Orn.* pp. 2150–2161, Ottawa. – (1990): Migration across the Alps. In: E. Gwinner (Ed.): *Bird migration*, p. 60–77. Berlin, Heidelberg.
- BRUDERER, B. & F. LIECHTI (1990): Richtungsverhalten nachziehender Vögel in Süddeutschland und der Schweiz unter besonderer Berücksichtigung des Windeinflusses. *Orn. Beob.* 87: 271–293. – (1994): Quantification of bird migration – different means compared. *Proc. Bird Strike Committee Europe* 22: 243–254, Vienna. – (1995): Variation in density and height distribution of nocturnal migration in the south of Israel. *Isr. J. Zool.* 41: 477–487.

- (im Druck): Radarbeobachtungen über Zugdichten und Zugrichtungen in Südwestdeutschland. In: Vogelzug am Randecker Maar. W. GATTER (Hsg.), Stuttgart.
- BRUDERER, B., F. LIECHTI & D. EHRICH (1989): Radarbeobachtungen über den herbstlichen Vogelzug in Süddeutschland. Vogel und Luftverkehr 9: 174–194.
- 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, B. & R. WINKLER (1976): Vogelzug in den Schweizer Alpen (Eine Übersicht über Entwicklung und Stand der Forschung). Angew. Ornith. 5: 32–55.
- EASTWOOD, E. (1967): Radar Ornithology. 278 pp. London.
- HILGERLOH, G. (1981): Die Wetterabhängigkeit von Zugintensität, Zughöhe und Richtungsstreuung bei tagziehenden Vögeln im Schweizerischen Mittelland. Orn. Beob. 78: 245–263.
- JENNI, L. (1987): Analysis of recoveries of same species subgroups with similar potential recovery rates. Acta Orn. 23: 129–132. – (1993): Structure of a Brambling *Fringilla montifringilla* roost according to sex, age and body-mass. Ibis 135: 85–90.
- JENNI, L., W. BOETTCHER-STREIM, M. LEUENBERGER, E. WIPRÄCHTIGER & M. BLOESCH (1991): Zugverhalten von Weissstörchen *Ciconia ciconia* des Wiederansiedlungsversuchs in der Schweiz im Vergleich mit jenem der West- und Maghreb-Population. Orn. Beob. 88: 287–319.
- JENNI, L. & S. JENNI-EIERMANN (1987): Der Herbstzug der Gartengrasmücke *Sylvia borin* in der Schweiz. Orn. Beob. 84: 173–206. – (in Vorb.): Zugphysiologie. Orn. Beob.
- JENNI, L. & B. NAEF-DAENZER (1986): Vergleich der Fanghäufigkeiten von Zugvögeln auf dem Alpenpass Col de Bretolet mit Brutbeständen im Herkunftsbereich. Orn. Beob. 83: 95–110.
- JENNI, L. & U. SCHAFFNER (1984): Herbstbewegungen von Haus- und Feldsperling *Passer domesticus* und *P. montanus* in der Schweiz. Orn. Beob. 81: 61–67.
- LEUZINGER, H. & L. JENNI (1993): Durchzug des Bruchwasserläufers *Tringa glareola* am Ägelsee bei Frauenfeld. Orn. Beob. 90: 169–188.
- LIECHTI, F. (1992): Flugverhalten nächtlich ziehender Vögel in Abhängigkeit von Wind und Topographie. Diss. Univ. Basel, 138 pp. – (1993): Nächtlicher Vogelzug im Herbst über Süddeutschland: Winddrift und Kompensation. J. Orn. 134: 373–404.
- LIECHTI, F. & B. BRUDERER (1986): Einfluss der lokalen Topographie auf nächtlich ziehende Vögel. Orn. Beob. 83: 35–66.
- LIECHTI, F., B. BRUDERER, R. LARDELLI & D. PETER (1995): The Alps, a weather dependent obstacle for nocturnal autumn migration. Avocetta 19: 68.
- LIECHTI, F., B. BRUDERER & H. PAPROTH (1996a): Quantification of nocturnal bird migration by moonwatching – comparison with radar and infrared observations. J. Field Orn. 66: 457–468.
- LIECHTI, F., H. PAPROTH & B. BRUDERER (1994): Quantification of nocturnal bird migration – a comparison of three methods. J. Orn. 135: 261.
- LIECHTI, F., D. PETER, R. LARDELLI & B. BRUDERER (1996b): Herbstlicher Vogelzug im Alpenraum nach Mondbeobachtungen – Topographie und Wind beeinflussen den Zugverlauf. Orn. Beob. 93: 131–152. – (1996c): Die Alpen, ein Hindernis im nächtlichen Breitfrontzug – eine grossräumige Übersicht basierend auf Mondbeobachtungen. J. Orn. 137 (im Druck).
- PENNYCUICK, C. J. (1989). Bird flight performance: a practical calculation manual. Oxford.
- RENEVEY, B. (1981): Etude du mode de battement d'ailes d'oiseaux migrateurs nocturnes à l'aide d'un radar. Rev. suisse Zool. 88: 875–886.
- RÜSCH, E. & B. BRUDERER (1981): Einfluss der Topographie auf nächtlich ziehende Vögel. Rev. suisse Zool. 88: 865–874.
- SCHMID, H., T. STEURI & B. BRUDERER (1986): Zugverhalten von Mäusebussard *Buteo buteo* und Sperber *Accipiter nisus* im Alpenraum. Orn. Beob. 83: 111–134.
- SCHÜZ, E. (1971): Grundriss der Vogelzugkunde. Berlin, Hamburg.
- ZINK, G. (1973, 1975, 1981, 1985): Der Zug europäischer Singvögel. Ein Atlas der Wiederfunde bestimmter Vögel. 1.–4. Lfg. Radolfzell.