

Flugverhalten von Nachtziehern über dem Schweizer Mittelland und den Alpen im Vergleich

Bruno Bruderer, Dieter Peter, Pius Korner

Flug- und Eigenrichtungen¹ von mit Zielfolgeradar verfolgten Nachtziehern über drei topografisch verschiedenen Orten in der SW-Schweiz zeigen die Reaktionen von Zugvögeln auf unterschiedliche Umweltbedingungen. *Unterhalb der Bergkämme* waren Flug- und Eigenrichtungen im Berner Seeland (Kappelen) durch den Verlauf des Jurabogens beeinflusst; auf einem Pass am Westrand der Berner Alpen (Col de la Croix) waren die Richtungen extrem kanalisiert entlang der unmittelbar benachbarten Diableretskette; und im quer zur Hauptzugrichtung verlaufenden unteren Rhonetal (Monthey) war der Zug aufgrund konkurrierender Möglichkeiten über drei Sektoren verteilt. *Oberhalb der Bergkämme* reduzierten sich die Unterschiede in den Richtungsverteilungen zwischen den drei Orten; SSW-Komponenten nahmen zu, am stärksten bei Kappelen durch juraüberquerende Vögel. Eine vergleichende Analyse von vier Phasen mit weitgehend störungsfreien (antizyklonalen) Grosswetterlagen zeigte: (a) Bei ungefähr in Zugrichtung wirkenden Winden versuchten die Vögel, seitliche Windkomponenten zu kompensieren, was (insbesondere in der Höhe und bei Starkwinden) zu breiter Streuung der Eigenrichtungen und konzentrierteren Flugrichtungen führte; (b) bei schwachen Gegenwinden ergab sich dagegen eine erhöhte Streuung der Flugrichtungen trotz partieller Driftkompensation mit im Bereich der Basisrichtung² konzentrierten Eigenrichtungen; und (c) starke Gegenwinde führten zu erheblichen Verdriftungen. Die Analyse verschiedener Windbedingungen an den beiden Alpenstationen ergab für die tief über den Col de la Croix ziehenden Vögel minimale Richtungsvariationen, über den Kämmen der Diablerets aber grosse Ähnlichkeit mit den hoch über Monthey ziehenden Vögeln. Die Richtungsverteilungen zeigten folgende Hauptmerkmale: *Bei starkem Gegenwind* flogen vergleichbare Anteile der Vögel in Basisrichtung und senkrecht dazu (über Monthey in beiden Höhenbereichen, auf dem Col de la Croix nur oberhalb der Kämme); im Gegensatz zum Zug über Terrain ohne prägnante Leitlinien (z.B. in Süddeutschland) traten keine dominierenden SE-Bewegungen auf. *Bei NE-Wind* (Rückenwind für den Normalzug) und *schwachem NW-Wind* flogen in Monthey erhebliche Anteile der tief fliegenden Vögel gegen SE (Rhonetal-aufwärts). Hoch über dem Col gab es driftbedingte Abweichungen von der Basisrichtung bei Winden von rechts, aber (im Gegensatz zum 30 km ENE, d.h. in der Anflugrichtung der Vögel liegenden Hahnenmoospass) kaum SE-Zug; Langstreckenzieher in der ersten Saisonhälfte hatten etwas südlichere Flugrichtungen als die später und weniger weit ziehenden Vögel. Auf dem

¹ Flugrichtung R_g = Bewegungsrichtung relativ zum Boden; Eigenrichtung R_a = Richtung der Körperachse des Vogels. Windvektor + Eigenvektor = Flugvektor (Geschwindigkeit in Flugrichtung). Grafiken dazu bei Liechti (1993) und Bruderer (2017, Abb. 113).

² Die Basisrichtung ist der für ein bestimmtes Gebiet (d.h. topografieabhängig) bei minimalem Windeinfluss berechnete Mittelvektor der Flugrichtungen (aus einem möglichst langen Beobachtungszeitraum). Da sich die Basisrichtung mit der Flughöhe verändern kann, werden bei Bedarf unterschiedliche Basisrichtungen für verschiedene Höhenintervalle ermittelt.

Col und über Monthey zeigten sich WNW-Komponenten, deren Ursachen diskutiert werden. Die *Vertikalgeschwindigkeiten* V_z über Monthey variierten stark: Im Mittel flogen nur etwa 10–20 % der Vögel horizontal ($V_z < \pm 1$ m/s). Die Stichproben der unter der Kammhöhe fliegenden Vögel enthielten abends erhöhte Anteile an aufsteigenden Individuen; in den nachfolgenden Zeitintervallen sank die durchschnittlichen V_z bis zum Morgen langsam ab (analog zum Herbstzug im israelischen Arava-Tal). Vögel, die auf der Höhe der Pässe und Kämme über Monthey ankamen, zeigten ein auffallend anderes Verhalten: Auf diesen Höhen hielten sich in der ersten Nachthälfte positive und negative V_z die Waage, während in der zweiten Nachthälfte aufsteigende Vögel überwogen. Die bei NW- und NE-Winden unterhalb von 1600 m ü.M. Rhonetals aufwärts ziehenden Vögel zeigten normales Zugverhalten, indem sie ihre V_z analog zur in Normalrichtung ziehenden Hauptmasse des Zuges variierten. Insgesamt zeigen die Resultate, dass im Bereich von Bergkämmen und Tälern bedeutende, topografieabhängige Richtungsänderungen auftreten, die höhen- und windabhängig stark variieren. Im quer zur Hauptzugrichtung verlaufenden Rhonetal auftretende «Konfliktsituationen» verlangen Entscheidungen mit Konsequenzen für den weiteren Zugverlauf. Dass vom Col de la Croix auf Pass- und Kammhöhe über Monthey ankommende Vögel ihre mittleren Vertikalgeschwindigkeiten im Verlauf der Nacht nicht senken, sondern sogar leicht erhöhten, könnte auf ausgeprägten Langstreckenflug deuten.

Der Einfluss der Alpen auf ziehende Vögel wurde seit Beginn des 20. Jahrhunderts intensiv diskutiert (Fatio 1905, Göldi 1914, Sutter 1955, Vuilleumier 1963, Bruderer und Winkler 1976). Radar- und Mondbeobachtungen zeigten schliesslich eine bedeutende Kanalisierung des nächtlichen Herbstzugs zwischen Jura und Alpen mit Durchzugsraten bis zu 4000 Vögel/km/h oder 2 Millionen Vögel, die in einer Nacht mit günstigen Wetterbedingungen das Schweizer Mittelland zwischen Jura und Alpen durchfliegen können³ (Liechti et al. 1996a). Während im Alpenraum die Zugrichtungen stark durch den Verlauf von Tälern und Pässen geprägt sind, ergibt sich im Mittelland ein recht einheitliches Bild der vorherrschenden Nachtzugrichtungen: Am Nordrand der Schweiz (entlang der Thur und des Hochrheins) dominieren westliche Richtungen; im zentralen Mittelland (vom Tösstal bis Saanetal/Bielersee) sind es Richtungen um 240° (270° = W; 225° = SW); westlich von Bieler- und Murtensee schwenken die Richtungen entsprechend dem Verlauf des Jurarandes auf 230°, und am SW-Ausgang des Mittellandes bei Genf sind sie eng konzentriert um rund 225° (Baumgartner und Bruderer 1985, Liechti und Bruderer 1986). Die Richtungen über dem Mittelland ändern sich mit zunehmender Flughöhe kaum, während sie auf drei Radarstationen am Voralpenrand (Ettel, Lauerz, Blumenstein) deutlich südwärts drehen: Vögel, die sich den Randgebirgen (Höhrnen/Ettel, Rigi, Stockhornkette) in geringer Hö-

he nähern, fliegen diesen mehr oder weniger quer zur Hauptzugrichtung verlaufenden Bergketten entlang und vermeiden damit bedeutende Höhenänderungen (Liechti und Bruderer 1986). Knapp über den Kämmen dieser Alpenrandketten anfliegende Vögel weichen nur wenig südwärts von den Mittellandrichtungen ab, während deutlich über den Bergen fliegende Vögel entweder mit SSW-Richtungen unterwegs sind oder mit den häufigen westlichen Winden gegen S oder (selten) sogar gegen E verdriftet werden. Auf dem am Nordrand der Hochalpen, in den zentralen Berner Alpen gelegenen Hahnenmoospass ist die mit der Höhe zunehmende S-Verschiebung der Richtungsverteilungen weniger ausgeprägt als am Alpenrand; auffallend ist dagegen der bei Gegenwind oft starke Umkehrzug (Bloch et al. 1981, Bruderer 1981, Liechti und Bruderer 1986). Generell scheint es, dass Singvögel auf die meteorologischen Bedingungen reagieren, die sie in den einzelnen Nächten antreffen, dass aber diese Reaktionen je nach Region und Topografie variieren.

In der vorliegenden Studie vergleichen wir die Flug- und Eigenrichtungen von mit Zielfolgeradar verfolgten Nachtziehern gleichzeitig an drei topografisch unterschiedlichen Orten in der SW-Schweiz unter- und oberhalb der benachbarten Bergkämme (Abb. 1): Die erste Radarstation (bei Kappelen im Berner Seeland, 442 m ü.M.) repräsentiert einerseits den generellen Zug im Schweizer Mittelland, soll aber auch zeigen, inwiefern

³ Dies im Vergleich zu Durchzugsraten unter vergleichbaren Bedingungen über Süddeutschland von 1000–2000 Vögeln/km/h.

über die Juraketten anfliegende Vögel das Richtungsspektrum der Hochflieger gegenüber den Tieffliegern verändern. Der zweite Radarstandort befand sich auf dem SW-orientierten Col de la Croix im westlichsten Teil der Berner Alpen auf 1718 m ü.M. Dort werden tief fliegende Vögel durch die mehr als 1000 m über den Pass aufsteigende Diableretskette von südwärts gerichteten Flügen abgehalten. Der in ähnlicher Weise am Nordrand der Hochalpen liegende Hahnenmoospass (30 km ENE des Col de la Croix), der seit 1951 für Vogelzugbeobachtungen (Richner und Imboden 1965, Fuchs 1968) und in den Jahren 1974 und 1975 auch als Radarstandort genutzt wurde (Bloch et al. 1981), bietet sich als Vergleichsstation an. Es ist zu prüfen, ob sich die der Diableretskette entlang fliegenden Vögel ähnlich verhalten wie die Vögel über dem Hahnenmoospass, welche durch die Wildstrubelkette konzentriert werden. Denkbar wäre auch, dass die Flugrichtungen auf dem Col de la Croix stärker als auf dem Hahnenmoos auf die zunehmend gegen SW tendierenden Alpenkämme ausgerichtet sind. Der dritte Radar stand bei Monthey, 390 m ü.M., 14 km WSW des Col de la Croix, nahe am Eingang zum SW-orientierten Val d'Illeiez im SE-NW-orientierten Rhonet. Dort sollte sich zeigen, in welchem Ausmass Zug durchs Rhonet auftritt, und ob der vom Col de la Croix durchs Val d'Illeiez Richtung Col de Bretolet verlaufende normale WSW-Zug primär in grosser Höhe oder auch tief im Tal vorkommt. An allen drei Stationen erwarteten wir, dass oberhalb der benachbarten Berge fliegende Vögel bei westlichen Winden partielle, mit der Windstärke zunehmende Drift erleiden, allerdings in deutlich geringerem Ausmass als über Gebieten mit geringerem Höhenrelief in Süddeutschland (Bruderer und Jenni 1990).

Um das Richtungsverhalten der Vögel über den drei Radarstationen unter vergleichbaren Bedingungen in drei Höhenbereichen zu visualisieren, wählten wir vier Schönwetterphasen aus, je eine mit eher schwachen und stärkeren Rückenwinden sowie mit eher schwachen und stärkeren Gegenwinden. Danach wurde untersucht, wie die Vögel in zwei Höhenbereichen über den Alpen auf schwache und starke Winde aus verschiedenen Richtungen reagieren. Zudem wurde das Richtungsverhalten über dem Hahnenmoospass mit dem frühen und späten Herbstzug auf dem Col de la Croix verglichen. Von besonderem Interesse sind dabei die Richtungen sowie das Steig- und Sinkverhalten unter den komplizierten topografischen Bedingungen im unteren Rhonet.

1. Methoden und Beobachtungsorte

Die individuellen Flugwege von nachziehenden Vögeln und von Windmess-Ballonen wurden seit langer Zeit in ähnlicher Weise mit Hilfe des Zielfolgeradars «Superfledermaus» aufgezeichnet (Bruderer 1971, 2020, Bloch et al. 1981, Bruderer et al. 2012). Für die vorliegende Studie wurden drei «Superfledermäuse» an topografisch deutlich verschiedenen Standorten in der Südwestschweiz positioniert (Abb. 1):

(1) *Kappelen bei Aarberg* ($7^{\circ} 15' 29.8''$ E/ $47^{\circ} 03' 12''$ N, 442 m ü.M., 17. August – 28. Oktober 1988). Der Standort (Abb. 2a) liegt 8 km SE des Jurafusses, 10 km entfernt von den ersten Hügelketten, die 1000 m ü.M. erreichen, und 13–15 km entfernt von den höheren Bergketten (1300–1500 m ü.M.).

(2) *Col de la Croix* ($7^{\circ} 07' 56.4''$ E/ $46^{\circ} 19' 56''$ N, 1718 m ü.M., 1. August – 9. Oktober 1988). Der Pass liegt im westlichsten Teil der Berner Alpen. Das Radargerät stand 1 km NNE des Passübergangs und 58 m tiefer als dieser (Abb. 2b rechts). Die den Pass anfliegenden Vögel werden wahrscheinlich bereits im nordöstlich vorgelagerten Tal des Col du Pillon (Passhöhe 1546 m, höchster südlich begrenzender Gipfel 3123 m ü.M.) kanalisiert und treffen bei ihrer Annäherung an den Col de la Croix auf die Kette der Diablerets, die 3,5 km SE der Radarstation von gut 3000 m ü.M. auf 2788 m ü.M. am radarnächsten Punkt abfällt. Von diesem Punkt aus sinkt die Kammhöhe bis zum letzten Eckpunkt «Le Coin» 4 km SSW des Radarstandorts auf 2229 m ü.M. ab. Auf einer Distanz von etwa 10 km sinkt also die Bergkette von etwa 1400 m auf 1070 m über Radar (am stationsnächsten Punkt), und auf 500 m über Radar an der SW-Ecke der Bergkette; dann senkt sich der Hang zum Rhonet ab. Die Bergzüge nördlich der Station ragen über eine Distanz von 5 km nur etwa 100–300 m über die Radarstation auf, bevor auch sie gegen WSW in die NE-Flanke des Rhonets übergehen.

(3) *Monthey* ($6^{\circ} 57' 39.6''$ E/ $46^{\circ} 16' 26.3''$ N, 390 m ü.M., 7. August – 8. Oktober 1988). Der Radar stand 1 km entfernt vom W-Rand des Rhonets und 5 km von dessen E-Rand, wo das Tal des kleinen Flusses «La Gryonne» (vom Col de la Croix kommend) ins Haupttal einmündet (Abb. 2b links). Der Talboden ist gegen NW 4–5 km breit und erreicht in 15 km Entfernung den Genfersee. Der enge Eingang ins Val d'Illeiez (das mit SW-Orientierung zum Col de Bretolet führt) befindet sich 3 km SSW vom damaligen Radarstandort. Gegen SE verengt sich der Talboden im Raum St. Maurice auf weniger als 1,5 km, und die benachbarten Berggipfel erreichen in einer Entfernung von etwa 11 km beidseits des Talbodens rund 3000 m ü.M.; wichtig ist dabei die Kette der Dents du Midi, die das Val d'Illeiez im Südosten begrenzen.

Auf jeder Radarstation wählten die Operateure die Radarziele (nachts in der Regel einzelne Vogelindividuen) möglichst zufällig in allen Richtungen um den Radar aus. Zudem wurde durch ähnlichen Suchaufwand in den Höhenintervallen von 0–1000, 1000–2000 und >2000 m über Boden vergleichbare Stichproben für diese Höhenbereiche angestrebt. Aufgrund dieses Vorgehens zeigt die Anzahl der in den verschiedenen Höhen verfolgten Ziele nicht die Höhenverteilung der Vögel, sondern nur deren Flugverhalten (z.B. Richtungsverteilung) in ausgewählten Höhenbereichen. Immerhin lassen kleine Stichproben die Schwierigkeiten der Radaroperateure zum Auffinden von Zielen erkennen und deuten so extrem geringe Zugintensität an (z.B. bei starken Gegenwinden in grosser Höhe, Abb. 3d). Die vom Radar in Sekundenintervallen gelieferten Polarkoordinaten der verfolgten Objekte (Vögel oder Windmess-Ballone) wurden in Kartesische Koordinaten transformiert und über 20 Sekunden gemittelt. Diese gemittelten Strecken wurden zur Berechnung der individuellen Flug- und Eigenrichtung, der Vertikal- und Horizontalgeschwindigkeiten sowie der Höhe über Radar genutzt und elektronisch gespeichert (Bruderer et al. 1995a).

Für jede Station wurden die zwischen 20 und 5 Uhr verfolgten Vögel in die Analyse einbezogen, sofern die Eigengeschwindigkeiten $V_a > 5$ m/s und < 25 m/s sowie die Steigraten $V_z > -5$ m/s und < 3 m/s waren. Auch vier Fälle mit Windgeschwindigkeiten > 30 m/s wurden ausgeschlossen. Wenn immer möglich wurde die Windmessung von Mitternacht für die Berechnung der Eigenrichtungen und Eigengeschwindigkeiten verwendet. In den seltenen Fällen mit fehlender Mitternachtssmessung wurde die zeitlich nächstliegende Abend- oder Morgenmessung verwendet. Für die Berechnung der Basisrichtung wurden nur Flugrichtungen von Individuen einbezogen, die bei Rückenwinden von $V_w < 5$ m/s oder bei Gegen- und Seitenwinden $V_w < 3$ m/s flogen. Für Vergleiche zwischen Flughöhen definierten wir zwei bis drei Höhenstufen: Höhen deutlich unterhalb und oberhalb der benachbarten Bergkämme, bei Bedarf auch eine Zusatzstufe im Bereich der Hauptkämme (d.h. wenige 100 m darüber und darunter in Abb. 3). Für Analysen mit zwei Höhenbereichen klammerten wir Bereiche von 300–400 m in Kammhöhe aus.

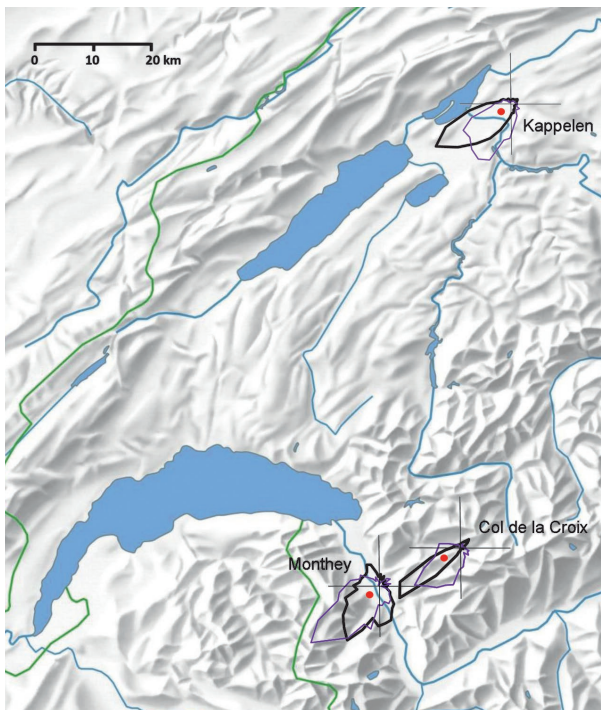


Abb. 1. Position der drei Radarstationen. Für jede Station zeigen Richtungspolygone mit 10°-Klassen die prozentuale Verteilung der Flugrichtungen der während einer Herbstsaison verfolgten Vögel (fette schwarze Linie = tief fliegende Vögel; feine violette Linie = hoch fliegende Vögel). Die Begrenzungen der beiden Höhenbereiche (ganz unter bzw. deutlich über den benachbarten Bergkämmen) sind bei Kappelen 442–1400 und >1700 m ü.M., beim Col de la Croix 1718–2500 m und >2800 m ü.M. sowie bei Monthey 390–2100 m und >2400 m ü.M. Die roten Punkte symbolisieren die Radarstandorte (die Orte, von denen aus innerhalb einer Halbkugel von 3–4 km Radius Vögel verfolgt wurden). Die Richtungspolygone sind so in die Topografie eingepasst, dass ihre Lage der mutmasslichen räumlichen Verteilung der Radarziele entspricht. Die Zentren der Richtungsverteilungen sind mit einem Kreuz markiert. Reliefkarte © swisstopo.

Relief-map with the position of the three radar stations. Directional polygons with 10°-classes show for each station the percentage distribution of the flight directions of the birds tracked during an autumn season (bold black lines = low-flying birds; fine violet lines = high-flying birds). The limits of the two height zones (below and clearly above the neighbouring mountain crests, respectively) are 442–1400 and >1700 m asl at Kappelen, 1718–2500 m and >2800 m asl at Col de la Croix, and 290–2100 m and >2400 m asl at Monthey. Red points symbolise the radar sites (the locations from which birds were tracked within a half-sphere of 3–4 km radius). The directional polygons are positioned according to local topography in order to visualize the assumed spatial distribution of the radar target; crosses indicate the centre of the distributions.

2. Ergebnisse

2.1. Flugrichtungen tief und hoch über den drei Stationen fliegender Vögel

Im Bereich bis 1000 m über der Station *Kappelen* lagen die Flugrichtungen mit einer relativ engen Streuung um einen Modus bei 240° (Abb. 1). Deutlich über den Kämmen (> 1700 m ü.M.) blieb zwar eine Kohorte mit der Richtungsverteilung der Tiefflieger erhalten, trat aber deutlich zurück zugunsten von über den Jura anfliegenden Vögeln mit Richtungen um 200–220°.

Auf dem *Col de la Croix* waren die unterhalb von 2500 m ü.M. und damit weniger als 800 m über der Radarstation fliegenden Vögel durch die Diableretskette eng auf Richtungen von 230–240° konzentriert. Bei Vögeln, die höher als die in Zielrichtung liegenden Kämmen flogen, blieb die Hauptzugrichtung bei 230°, während die Streuung zunahm, vor allem gegen SSW (bis 190°), aber auch gegen W (bis 280°; Abb. 1).

Die Richtungsverteilung in *Monthey* war unter 2100 m ü.M. (d.h. bis 1700 m über Radar) breit gestreut mit einem prominenten, auf den Eingang zum Val d'Illezie gerichteten Modus Richtung SSW (210°) und zwei starken Richtungskomponenten durchs Rhonetal abwärts und vor allem aufwärts. Oberhalb der weniger als 10 km entfernten Berge (> 2400 m ü.M., > 2000 m über Radar) entsprach der Modus mit 230° ungefähr dem grossräumigen Verlauf des Val d'Illezie und auch dem Modus auf dem *Col de la Croix*.

2.2. Einfluss der Topografie auf die Flugrichtungen tief fliegender Vögel

Die über die ganze Herbstzugperiode gemittelten Richtungen von unterhalb der benachbarten Bergketten fliegenden Vögeln zeigten auf allen drei Stationen kaum Unterschiede zwischen Flug- und Eigenrichtungen und damit kaum Anzeichen von genereller Winddrift (Abb. 2). Die Modi der Verteilungen von Flug- und Eigenrichtung über *Kappelen* entsprachen den aus dem östlichen Mittelland bekannten Hauptrichtungen, aber auch dem Verlauf der benachbarten Juraketten und der Seenlandschaft. Die Richtungen auf dem *Col de la Croix* waren massiv eingeschränkt durch den Nordrand der Diableretskette; die Kanalisierung wurde zusätzlich betont durch einen erheblichen Anteil an Umkehrzug in genau entgegengesetzte Richtung. Bei *Monthey* traten in der Verteilung der Flugrichtungen drei Hauptkomponenten auf: Am stärksten war die auf das Val d'Illezie ausgerichtete SSW-Richtung; ausgeprägt waren auch die (trotz des ab St. Maurice sich extrem verengenden Talquerschnitts) Rhone-aufwärts (und damit gegen SSE) tendierenden Anteile, etwas weniger betont die Rhone-abwärts (in einem relativ breiten Sektor gegen

NW) ziehenden Vögel. Bei den SW- und S-Richtungen waren die Flugrichtungen um 10–20° im Uhrzeigersinn gegenüber den Eigenrichtungen verschoben. Solches ist zu erwarten, wenn die Vögel Seitenwinde von rechts so kompensieren, dass ihre Flugwege in die beiden Täler hineinführen.

2.3. Richtungsverhalten in vier Windsituationen

Mit dem Ziel, den Einfluss der Windbedingungen auf das Richtungsverhalten der Vögel in drei Höhenbereichen über den drei Radarstationen zu beurteilen, wählten wir Perioden aus, in denen aufeinanderfolgende Schönwetternächte zu repräsentativen Stichproben mit eher schwachen bzw. starken Rücken- oder Gegenwinden in vergleichbaren Grosswetterlagen zusammengefasst werden konnten (Abb. 3). Die nach Windsituationen (a–d) gruppierten Kreisdiagramme veranschaulichen für jede der drei Stationen und für je drei Höhenbereiche pro Station Folgendes: mit grauen Säulen die Verteilung der Flugrichtungen, mit überlagerten roten Linien die Verteilung der Eigenrichtungen, und mit blauen Pfeilen die Herkunftsrichtung und Stärke der mittleren Winde in den einbezogenen Nächten. So zeigen z.B. die drei Diagramme von *Kappelen* in Abb. 3a im untersten Intervall sehr ähnliche (und deshalb in den beiden Hauptrichtungen überlagerte) Flug- und Eigenrichtungen. Wenn die Vögel versuchen, die Driftwirkung der herrschenden Winde zu kompensieren, verschieben sich die roten Linien der Eigenrichtungen gegenüber den grauen Säulen der Flugrichtungen (besonders gut sichtbar in der mittleren Höhe über *Kappelen*, wo die Vögel leichte Seitenwindkomponenten von links kompensierten).

6.–7. September (Abb. 3a,
Rückenwind schwach bis mässig)

Kappelen: Mässige ENE-Winde im untersten Intervall ermöglichten konzentrierten WSW- bis SW-Zug. Schwache E-Winde in mittlerer Höhe führten bei leichter Kompensation der schwachen Seitenwinde zu leicht südlicheren Eigenrichtungen. Über den Bergkämmen war der Zug bei schwachen bis mässigen NNE-Winden und geringer Kompensationstendenz gegen SW und SSW gerichtet.

Col de la Croix: Mit vernachlässigbaren Winden aus dem Sektor NE im untersten Bereich, leicht zunehmendem NNE-Wind im mittleren und mässigem N-Wind im obersten Intervall ergab sich mit der Höhe eine leicht zunehmende Drift, die im mittleren Bereich mit geringem Aufwand beinahe vollständig kompensiert wurde, im obersten mit grösseren Anstrengungen nur teilweise.

Monthey: Bei extrem schwachen Winden (tendenziell aus Sektor NW) im untersten Intervall auffallend stark streuende Flug- und Eigenrichtungen (teilweise Rhonetal-aufwärts), die auf eine topografisch bedingte Konfliktsituation deuten könnten. In mittlerer Höhe: breit (zwischen WSW und SSE) streuende Flugrichtungen und etwas stärker streuende Eigenrichtungen bei schwachen, wechselnden Winden aus Sektor E. Über den Bergkämmen schwache bis mässige NE-Winde, die zu leicht kompensierenden WSW-Eigenrichtungen und Flugrichtungen gegen SW und SSW (analog zu Kappelen und Col) führten.

15.–19. September (Abb. 3b, Rückenwind mässig bis stark)

Kappelen: In allen Höhen mässige bis starke NE-Winde und WSW- bis SW-Zug; driftkompensierende Eigenrichtungen stärker streuend als Flugrichtungen. Über den Kämmen leichte Zunahme von SW-Richtungen.

Col de la Croix: Mässige bis starke, mit der Höhe zunehmende ENE-Winde; Hauptzug in allen Höhen SW, aber Streuung mit der Höhe (im Gegensatz zu Kappelen) zunehmend Richtung W; Streuung driftkompensierender Eigenrichtungen mit der Höhe zunehmend.

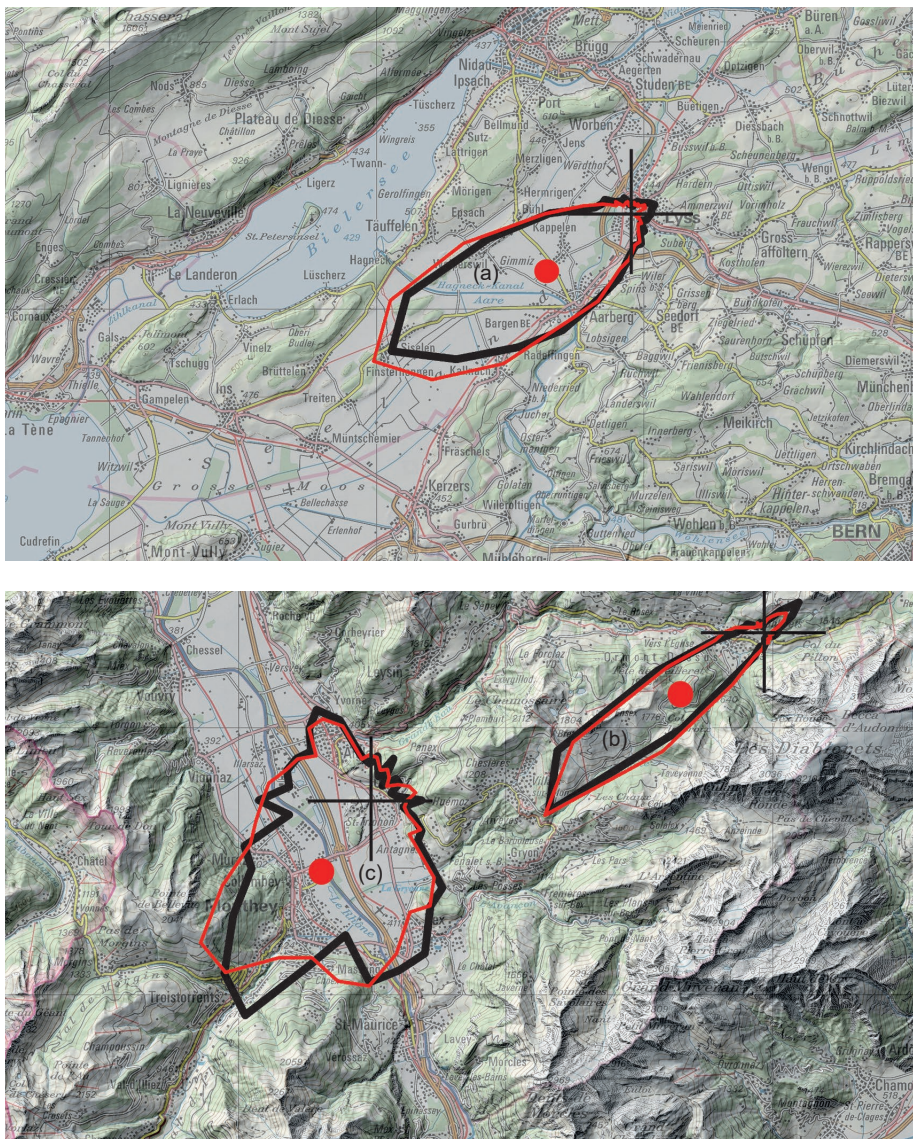


Abb. 2. Polygone, welche die Flugrichtungen (schwarz) und Eigenrichtungen (rot) von unterhalb der benachbarten Bergkämmen fliegenden Vögeln zeigen. Die Zentren der Richtungsverteilungen sind mit einem Kreuz markiert. Die Seitenlänge des Koordinatennetzes ist 10 km. Die Radarstandorte sind (analog zu Abb. 1) mit einem roten Punkt markiert. (a) Kappelen: 442–1400 m ü.M. (n = 3051); (b) Col de la Croix: 1718–2500 m ü.M. (n = 4037); (c) Monthey: 390–1600 m ü.M. (n = 2088). Topografische Karte © swisstopo.

Topographical maps indicating with polygons the flight directions (black) and headings (red) of birds flying lower than the crests of the neighbouring mountains. Crosses indicate the center of the distributions. The side length of the maps grid is 10 km. The radar stations are (as in Fig. 1) indicated with a red dot. (a) Kappelen: 442–1400 m asl (n = 3051); (b) Col de la Croix: 1718–2500 m asl (n = 4037); (c) Monthey: 390–1600 m asl (n = 2088).

Monthey: Unten im Tal begünstigten sehr schwache Winde (tendenziell aus NNW) Zug gegen SSE (senkrecht zur Normalrichtung). Im Bereich der Kämmen bei schwachen Winden aus NE (minimal aus SE) zwischen S und WSW streuender Zug. Über den Kämmen führte schwacher bis starker E- bis NE-Wind zu sehr ähnlichem SW-Zug wie auf dem Col de la Croix (mit ausgeprägter Driftkompensation durch breit streuende Eigenrichtungen).

9.–11. September (Abb. 3c,
Gegenwind schwach bis mässig)

Kappelen: Unterhalb der Kämmen schwache variable Winde und Hauptzug Richtung WSW, Eigenrichtungen etwas konzentrierter als Flugrichtungen. Im Bereich der Kämmen sehr schwache (aus SW) bis mässige Winde (aus WSW), Eigenrichtungen konzentriert gegen den Wind und Flugrichtungen stark streuend um SSW. Über den Kämmen schwacher bis mässiger WSW-SW-Wind; Eigenrichtungen ähnlich wie im Höhenbereich der Bergkämmen, Flugrichtungen noch etwas stärker streuend.

Col de la Croix: Unten: schwacher SW-Wind mit dominierendem SW-Zug. Mitte: schwache S- und WSW-Winde, die Eigen- und noch stärker die Flugrichtungen breit streuend um SW. Oben: schwache bis mässige Winde wechselnd von S bis NW; Flugrichtungen stark streuend von S bis NW; Eigenrichtungen konzentrierter um WSW.

Monthey: Unten und Mitte: wechselnde Schwachwinde oder windstill, Zug in mittlerer Höhe normal SW-orientiert, unten etwas stärker gegen SSW (Eingang Val d'Illeiez) ausgerichtet. Oben: schwache S- bis mässige WSW-Winde; Zug (ähnlich wie auf dem Col de la Croix) mit stark zwischen S und WNW streuenden Flugrichtungen sowie stärker um WSW konzentrierten Eigenrichtungen.

29.–31. August (Abb. 3d,
Gegenwind mässig bis stark)

Kappelen: Im untersten Intervall waren schwache SW-Winde begleitet von extrem schwachen zwischen W und SE variierenden Strömungen; Zug konzentriert um WSW bis SW. Mittlere Höhe: bei schwachen bis mässigem Wind aus SW-W ergaben sich um SW streuende Flugrichtungen bei ausgeprägter Driftkompensation,

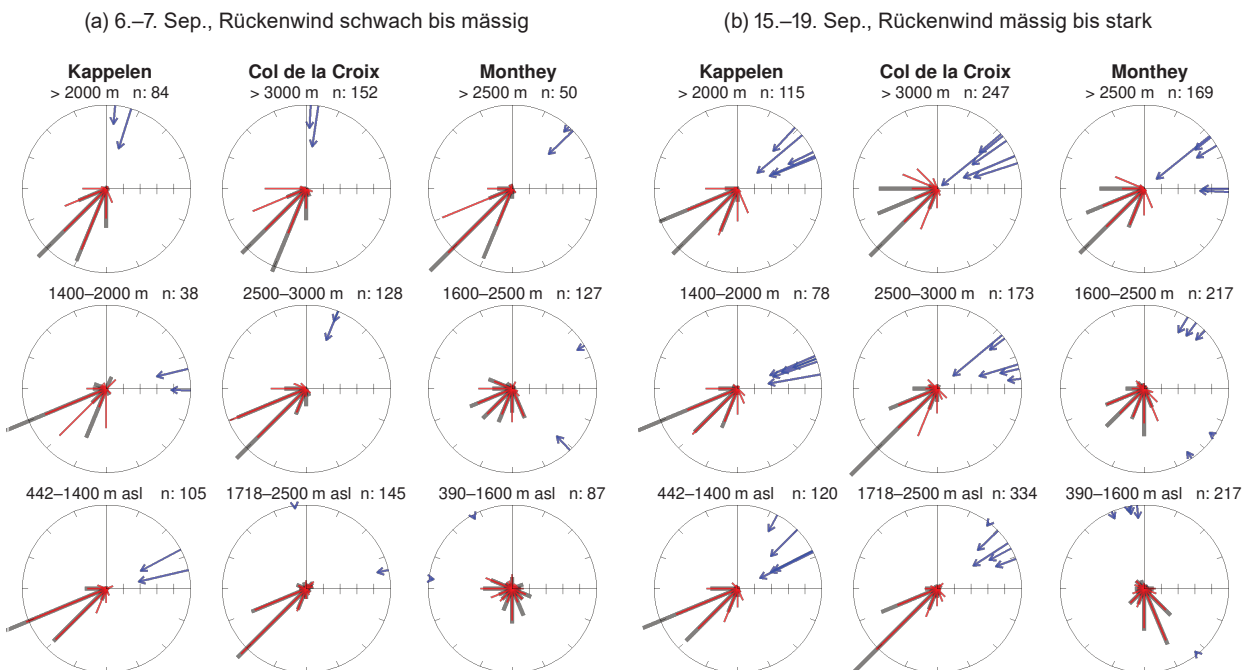


Abb. 3. Prozentuale Verteilung (16 Klassen) von Flugrichtungen (graue Balken) und Eigenrichtungen (rote Linien) in drei Höhenbereichen über den drei in Abb. 1 und 2 beschriebenen Radarstationen. Daten von aufeinanderfolgenden Nächten mit relative schönem Wetter sind zusammengefasst. Die blauen Pfeile zeigen die Windrichtungen in den zusammengefassten Nächten; die Länge der Pfeile sind ein Mass für die Windgeschwindigkeit (die von E zum Zentrum gerichtete Skala teilt den Radius von $V_w = 20$ m/s in fünf Abschnitte von 4 m/s): (a) 6.–7. September mit schwachen bis mässigen Rückenwinden; (b) 15.–19. September, mässige bis starke Rückenwinde; (c) 9.–11. September bei schwachen bis mässigen, dem Zug mehrheitlich entgegenwirkenden Winden; (d) 29.–31. August, mässige bis starke, dem Zug mehrheitliche entgegenwirkende Winde.

die sich mit um SW konzentrierten Eigenrichtungen zeigte. Über den Kämmen führten starke SW-Winde zu sehr schwachem erratisch streuendem Zug, wobei einige Vögel von Kurswinkeln um SW oder SSW gegen S verdriftet wurden, andere von Kurswinkeln um SE gegen E.

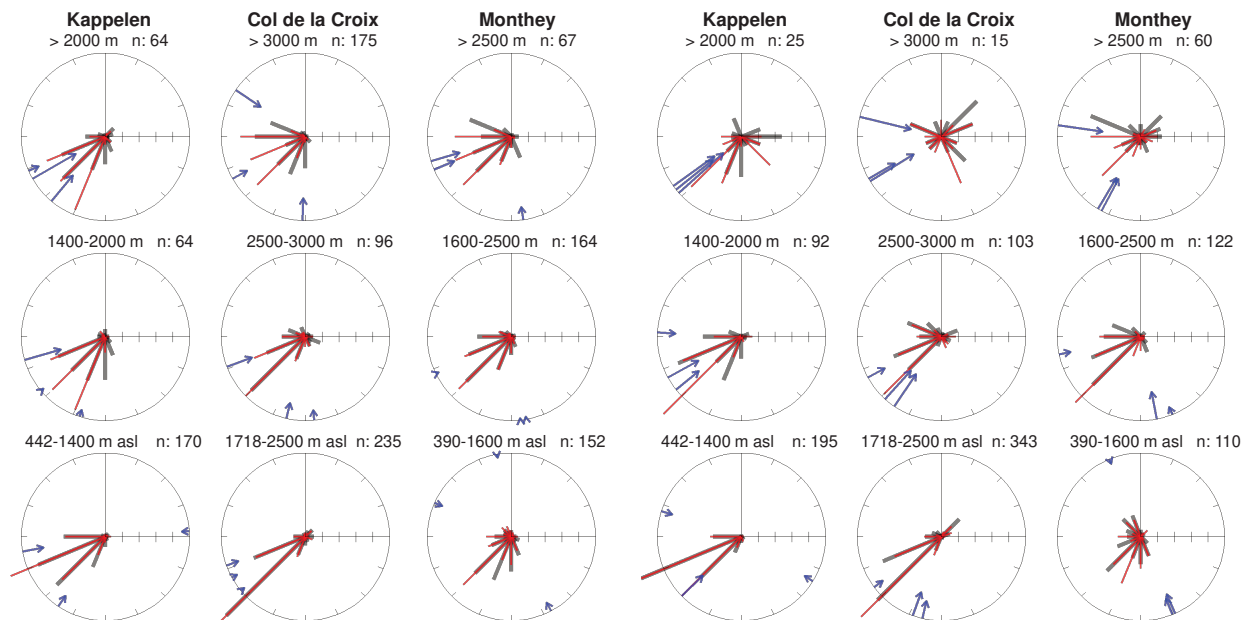
Col de la Croix: Unten konzentrierter SW-Zug neben etwas Umkehrzug bei schwachen SW- bis SSW-Winden. Auf Kammhöhe führte mässiger SW-Wind bei primär gegen SW weisenden, aber bis WNW streuenden Eigenrichtungen zu stark (zwischen SW und NW) streuendem Zug und geringem Umkehrzug. Über den Kämmen flogen bei starken westlichen Winden nur vereinzelte, stark verdriftete Vögel.

Monthey: Im Tal waren schwache variable Winde (tendenziell in der Achse des Rhonetals) kombiniert mit Flug- und Eigenrichtungen in der Haupttalachse und gegen das Val d'Illeaz. In Kammhöhe: bei schwachen Winden aus SSE und W stark um SW und W streuende Flugrichtungen und etwas weniger streuende Eigenrichtungen. In grosser Höhe: Eigenrichtungen bei recht starken Winden aus SSW und W vorwiegend gegen SW und W ausgerichtet; die Flugrichtungen deuten – abgesehen von ihrer breiten Streuung – Teilverdriftung gegen WNW und Umkehrzug gegen NE bis E an.

Diese Fallbeispiele lassen Folgendes erkennen: (1) Bei Rückenwind deuten stark streuenden Eigenrichtungen und konzentrierte Flugrichtungen an, dass die Vögel versuchten, mit der Ausrichtung ihrer Körperachse Abweichungen von der Basisrichtung zu reduzieren (z.B. Abb. 3a Kappelen Mitte und oben, Col de la Croix oben, Abb. 3c alle drei oberen Intervalle). Allerdings ist zu bedenken, dass die Flugrichtungen auch rein «mechanisch» durch Rückenwinde konzentriert und bei Gegenwinden gestreut werden. Dies beruht auf dem Prinzip der Vektoraddition, d.h. dass die individuellen Flugrichtungen aufgrund der Addition von Eigenvektoren und Windvektoren bei Rückenwind stärker entlang der Windrichtung zusammengedrängt werden, während sie bei Gegenwinden gleichsam auseinandergedrückt werden (für Grafiken zur Vektoraddition siehe Liechti 1993 und Bruderer 2017, Abb. 113). (2) Bei Gegenwind nahmen Drift und Streuung der Flugrichtungen aufgrund seitlicher Windkomponenten zu. Ein Teil dieser zunehmenden Streuung ist bedingt durch die (in umgekehrter Richtung als bei Rückenwind) auf die Eigenbewegung der Vögel wirkenden Windvektoren. Die Eigenrichtungen waren vor allem bei schwachen Gegenwinden und geringem Topografieinfluss stärker konzentriert als bei Rückenwind, was auf (partielle) Driftkompensation

(c) 9.–11. Sep., Gegenwind schwach bis mässig

(d) 29.–31. Aug., Gegenwind mässig bis stark



Directional distributions (percentages in 16 classes) of tracks (grey bars) and headings (red lines) in three height zones above the three radar stations characterized in Fig. 1 and 2. Data are pooled for consecutive nights with fair weather. Blue arrows indicate wind directions in the pooled nights; the length of the arrows provides a measure for wind speed (the scale from E towards the centre corresponds to a wind speed of 20 m/s for the full radius, and to 4 m/s for the 5 sections): (a) 6–7 September with weak to moderate following winds; (b) 15–19 September with moderate to strong following winds; (c) 9–11 September with weak to moderate mainly opposing winds; (d) 29–31 August with moderate to strong opposing winds.

deutet (speziell in Abb. 3b Kappeln und Col Mitte und oben, Monthey oben; Abb. 3d Kappeln und Monthey Mitte). (3) Mit zunehmendem Gegenwind nahm die Streuung der Eigenrichtungen stark zu; ein Teil der Vögel drehte die Körperachse (= Kurswinkel) gegen S oder gar SE und tolerierte damit (besonders in der Höhe) extreme Drift (Abb. 3d Kappeln und Col hoch).

2.4. Verschiedene Windbedingungen im Rhonetal und auf dem Col de la Croix

Ausgehend von den in Abb. 3 dargestellten Fallbeispielen vergleichen wir für Monthey (Abb. 4) und den Col de la Croix (Abb. 5) die Flug- und Eigenrichtungen (R_g und R_a) unter dem Einfluss von schwachen und starken Winden aus vier verschiedenen Sektoren für tief und hoch fliegende Vögel aus der ganzen Zugperiode. In

den beiden Abbildungen sind die vier Windsituationen auf vier Quadranten verteilt; in jedem Quadranten sind hoch und tief fliegende Vögel sowie schwache und starke Winde unterschieden. Abgesehen von den generellen Reaktionen der Zugvögel auf unterschiedliche Winde interessiert uns speziell, unter welchen Bedingungen von der Hauptzugrichtung (SW) abweichender Zug durchs Rhonetal (NW und/oder SE) vorkam.

Monthey (Abb. 4: <2100 m und >2400 m ü.M.): Oberhalb der Bergkämme dominierten bei starken und schwachen Rückenwinden Flugrichtungen um 230–240°, analog zum kanalisierten Zug im Passeinschnitt des Col de la Croix. Während aber auf dem Pass R_g und R_a weitgehend übereinstimmten, wurden die konzentrierten R_g über dem Rhonetal vor allem bei Starkwinden mit erheblicher Variation der R_a erzielt. Im Höhenbereich unterhalb der Bergkämme waren bei schwa-

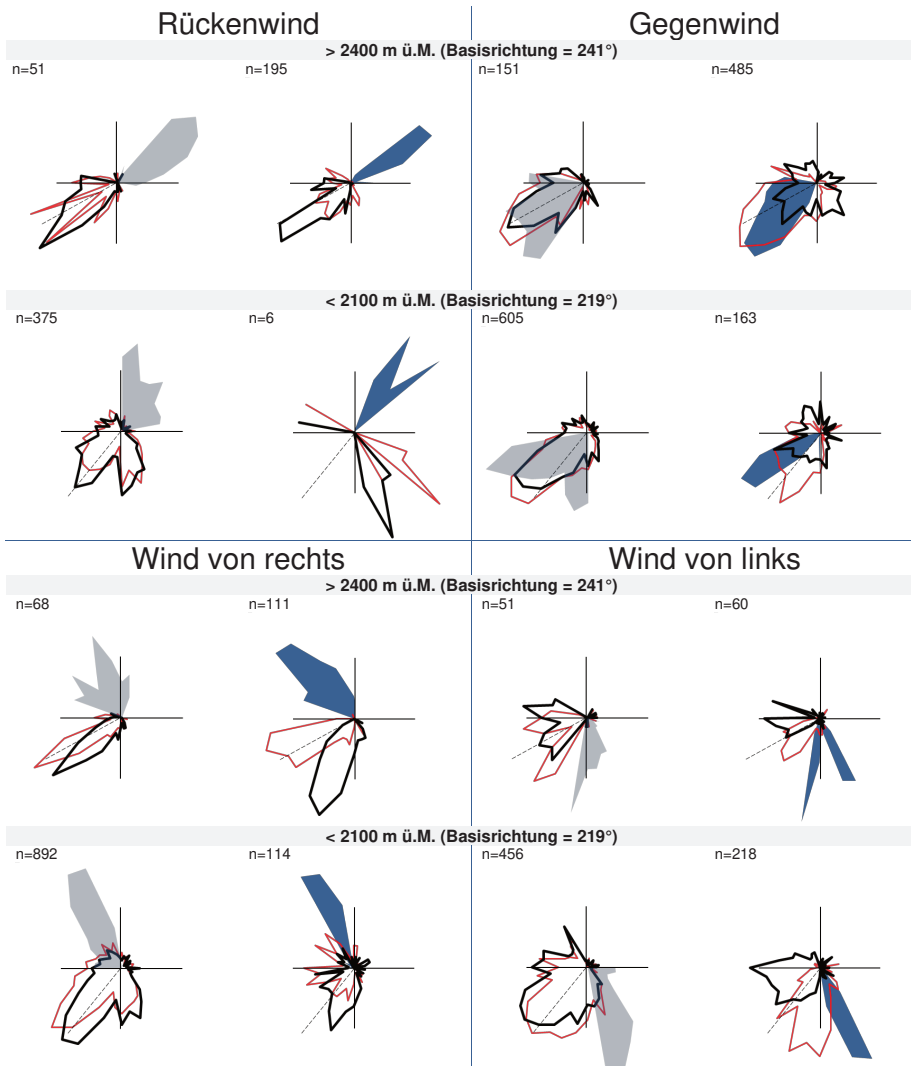


Abb. 4. Proportionale Verteilung von Flugrichtungen (schwarz), Eigenrichtungen (rot) und Windrichtungen (blassblau für Schwachwinde $V_w < 5$ m/s, dunkler blau für Starkwinde $V_w \geq 5$ m/s) in zwei Höhenbereichen (<2100 m und >2400 m ü.M.) über Monthey. Nachtzieher der ganzen Herbstzugperiode 1988 sind einbezogen. Die Windsektoren (von vorne, von hinten, von rechts und von links) sind relativ zu den höhen-spezifischen Basisrichtungen (gestrichelte Linie im SW-Sektor) angeordnet. Schwarze Kreuze markieren das Zentrum der Richtungsverteilungen. Die Stichprobengröße (n) ist in der linken oberen Ecke jedes Quadrates angegeben.

Proportional distributions of tracks (black), headings (red), and wind directions (shaded pale blue for weak winds $V_w < 5$ m/s, dark blue for strong winds $V_w \geq 5$ m/s) within two height zones (<2100 m and >2400 m asl) above Monthey. Data of the whole autumn season 1988 are included. The wind-sectors (following, opposing, from right and left) are chosen relative to the basic direction of migration (dashed line in the SW-sector) defined for the two height zones. Black crosses mark the centre of the distributions. Sample sizes (n) are in the left upper corner of each square.

chem Rückenwind grosse Anteile auf den Eingang des Val d'Illiez ausgerichtet. Bei NW-Winden zogen grosse Anteile mit ähnlichen R_g und R_a Rhonet-alwärts (SE). Starker NE-Wind im Tal war extrem selten; aber 5 der 6 unter diesen Bedingungen verfolgten Vögel zogen (unter Kompensation der durch den NE-Wind verursachten Drift) gegen SE.

Bei starkem *Gegenwind* zeigten sich in beiden Höhenbereichen neben den um die Basisrichtung streuenden «normalen» R_g und R_a auch bedeutende driftgeprägte R_g von auf- und abwärts der Rhone entlang fliegenden Vögeln. Bei schwachen Gegenwinden waren die ins Rhonet al verdrifteten Zuganteile erwartungsgemäss geringer.

Bei *Winden von rechts* (aus NW) blieben hoch über Monthey die meisten R_a eng konzentriert um die Basisrichtung (bei Starkwinden mit etwas Kompensations-

tendenz). Die R_g zeigten der Windstärke entsprechender Verdriftung, aber keinen bedeutenden Zug gegen SE. Bei den tieffliegenden Vögeln fiel unter dem Einfluss von schwachen Winden eine starke Kohorte von mit übereinstimmenden R_a und R_g talaufwärts ziehenden Vögeln auf. Bei Starkwinden streuten R_a und R_g im Tal stärker als über den Bergketten; erstaunlicherweise dominierte aber auch bei den Tieffliegern der Zug gegen SSW (d.h. gegen die NW-Flanke der Dents du Midi).

Schwache *Winde von links* führten in beiden Höhenbereichen über Monthey bei einem bedeutenden Teil der Vögel zu erfolgreicher Kompensation, bei anderen zu Zug oder Verdriftung gegen WNW. Daneben gab es bei den Tieffliegern auch schwachen Zug auf- und abwärts ins Rhonet al (ähnlich wie bei Gegenwind). Bei Starkwinden versuchten die Vögel die Drift zu kompensieren, wurden aber mehrheitlich gegen W verdriftet, die

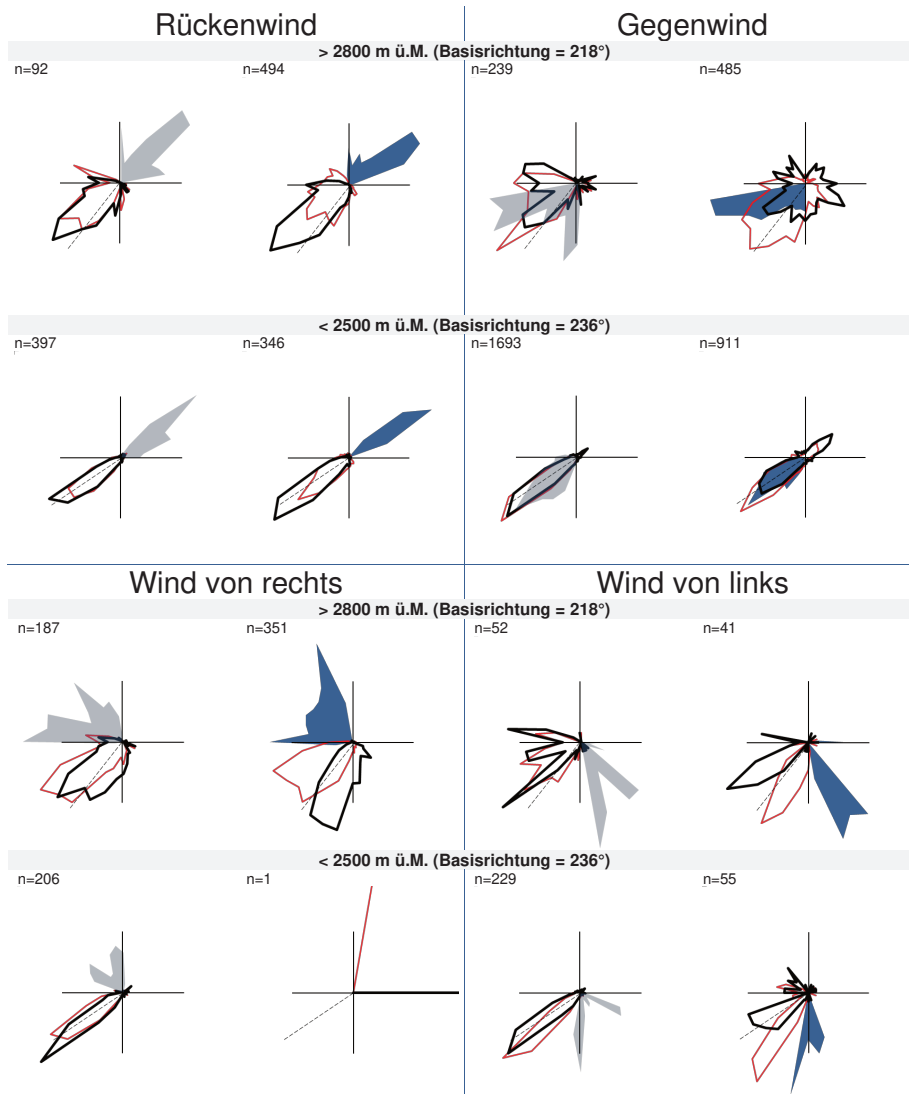


Abb. 5. Proportionale Verteilung von Flugrichtungen (schwarz), Eigenrichtungen (rot) und Windrichtungen (blassblau für Schwachwinde $V_w < 5$ m/s, dunkler blau für Starkwinde $V_w \geq 5$ m/s) in zwei Höhenbereichen (< 2100 m und > 2400 m ü.M.) über dem Col de la Croix. Nachtzieher der ganzen Herbstzugperiode 1988 sind einbezogen. Die Windsektoren (von vorne, von hinten, von rechts und von links) sind relativ zu den höhen-spezifischen Basisrichtungen (gestrichelte Linie im SW-Sektor) angeordnet. Schwarze Kreuze markieren das Zentrum der Richtungsverteilungen. Die Stichprobengrösse (n) ist in der linken oberen Ecke jedes Quadrates angegeben.

Proportional distributions of tracks (black), headings (red), and wind directions (shaded pale blue for weak winds $V_w < 5$ m/s, dark blue for strong winds $V_w \geq 5$ m/s) within two height zones (< 2100 m and > 2400 m asl) above Col de la Croix. Data of the whole autumn season 1988 are included. The wind-sectors (following, opposing, from right and left) are chosen relative to the basic direction of migration (dashed line in the SW-sector) defined for the two height zones. Black crosses mark the centre of the distributions. Sample sizes (n) are in the left upper corner of each square.

tief fliegenden gegen die steil SW-wärts ansteigende Flanke des Rhonetals.

Unter verschiedenen Windbedingungen traten über Monthey, aber auch über dem Col de la Croix (siehe nächsten Absatz) kleine Anteile an W- bis NW-Richtungen auf.

Col de la Croix (Abb. 5: < 2500 m und > 2800 m ü.M.): Unterhalb der Kämmen der Diablerets waren die Flugrichtungen R_g stets konzentriert auf Richtungen von 230–240°; in den R_a waren minimale Kompensationstendenzen erkennbar; bei Winden von links traten (vor allem bei Starkwinden) stärker kompensierende R_a (südlich der Basisrichtung) auf. Umkehrzug war weitgehend beschränkt auf Situationen mit Gegenwind. Oberhalb der Kämmen fielen in beinahe allen Windsituationen (z.T. kleine) Anteile von gegen WNW ausgerichteten Vögeln auf. Bei Gegenwind traten auch gegen W gerichtete R_a auf, die bei Schwachwind zu Flugrichtungen R_g um 280–300° und bei Starkwind um 280–330° führten. Im Übrigen waren die R_g bei starkem Gegenwind ähnlich aufgesplittet wie über Monthey, wobei die R_a in beiden Fällen mehrheitlich um die Basisrichtung gestreut waren, aber mit Anteilen um S und SE Drifttoleranz andeuteten. Starkwinde von rechts führten über den Kämmen zu stärkerer Drift als die seltenen Winde von links.

2.5. Saisonale und regionale Richtungsunterschiede auf Alpenpässen

Die erste Hälfte der Beobachtungsperiode auf dem Col de la Croix fällt jahreszeitlich mit den Beobachtungen von 1975 auf dem Hahnenmoospass (Bloch et al. 1981) zusammen. Wir vergleichen deshalb (a) das Zugverhalten über den beiden Pässen in den vergleichbaren Perioden, und (b) die früh im Herbst über den Col de la Croix ziehenden Langstreckenzieher mit den später und weniger weit ziehenden Vögeln. Da die tief fliegenden Vögel auf beiden Pässen durch die Gebirgsketten kanalisiert sind, beschränken wir die Vergleiche auf Höhen über 2800 m ü.M. (Abb. 6): Bei Rückenwind (Abb. 6a) zogen die Vögel mit beinahe identischen Richtungen über die beiden Pässe; die in der ersten Saisonhälfte über den Col de la Croix ziehenden Vögel waren bei schwachen Rückenwinden nur minimal, bei Starkwinden dagegen im Mittel um etwa 12° südlicher ausgerichtet als die Vögel auf dem Hahnenmoos. Die früh über den Col de la Croix ziehenden Vögel hatten deutlich südlichere Richtungen als die Spätzieher. Gemäss Abb. 5 führten Gegenwinde zu einer Aufspaltung der Flugrichtungen analog zur Situation über Monthey und deshalb hier (Abb. 6b) zu extrem kurzen südwärts gerichteten Vektoren. Die Vögel liessen sich bei Gegenwind über dem Hahnenmoos stärker verdriften als auf dem Col de la

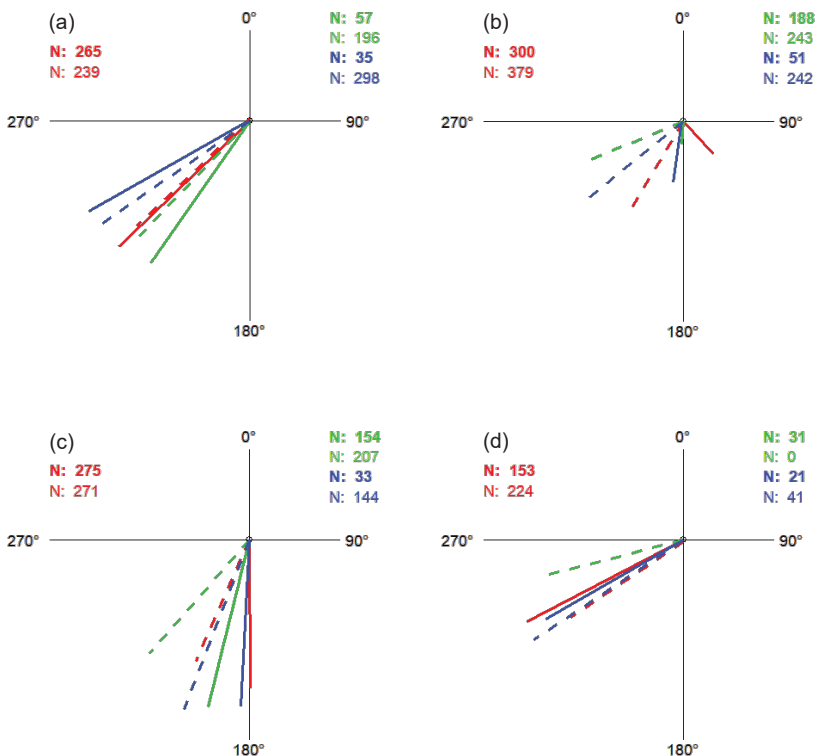


Abb. 6. Mittelvektoren der Flugrichtungsverteilungen über 2800 m ü.M. bei Schwachwinden (<5 m/s, gestrichelt) und bei Starkwinden (>5 m/s, ausgezogene Linien) für die erste Saisonhälfte (grün) und für die zweite Saisonhälfte (blau) über dem Col de la Croix; erste Saisonhälfte über dem Hahnenmoospass (rot): (a) Rückenwinde, (b) Gegenwinde, (c) Winde von rechts, (d) Winde von links. Die Länge der S- und W-Achse entsprechen der Vektorlänge 1. Die Stichprobengröße (n) ist für jeden Vektor angegeben (Normalschrift für Schwachwinde, fett für Starkwinde). *Mean vectors of the distributions of flight directions above 2800 m asl under weak winds (<5 m/s dashed) and strong winds (>5 m/s, continuous line) for the first half of the season (green) and for the second half of the season (blue) above Col de la Croix; first half of the season above the pass of Hahnenmoos (red): (a) following winds, (b) opposing winds, (c) sidewinds from the right, (d) sidewinds from the left. The length of the axes towards W and S correspond to the vector length 1. The sample size (n) is indicated for each vector (normal letters for weak winds, bold for strong winds).*

Croix. Auch bei Winden von rechts (Abb. 6c) war die Drifttoleranz auf dem Hahnenmoos ausgeprägter als auf dem Col (in der ersten Saisonhälfte), während Winde von links (Abb. 6d) an beiden Orten recht gut kompensiert wurden. SE-Zug trat auf dem Col de la Croix (im Gegensatz zum Hahnenmoos) nur mit verschwindend kleinen Anteilen auf.

2.6. Aufsteigen und Absinken im Rhonetal

Wir vergleichen die zeitliche Variation der Steig- und Sinkraten (Vertikalgeschwindigkeiten V_z) radar-verfolgter Vögel in zwei Höhenbereichen über der Station Monthey (Abb. 7 und 8). Die Säulen zeigen für je vier charakteristische Zeitintervalle (Nachtbeginn, erste und zweite Nachthälfte, Nachtende) die Anteile horizontal fliegender ($V_z < \pm 0,1$ m/s, schwarz), leicht absinkender oder aufsteigender ($V_z = \pm 0,1-0,5$ m/s, grau) sowie mit erhöhter Steig- und Sinkrate ($V_z > \pm 0,5$ m/s, weiss) fliegender Individuen. Horizontal fliegende Vögel machten nur etwa 8–16 % aus; leicht steigende oder sinkende Vögel traten je nach Zeitraum innerhalb der Nacht mit 10 bis 24 % auf; am stärksten variierten die Anteil der stark aufsteigenden oder absinkenden Vögel 14–36 %.

Die unterhalb der Kammhöhen (< 1600 m ü.M.) in Normalrichtung ($195-235^\circ$) fliegenden Vögel (Abb. 7 links) zeigten einem überproportionalen Anteil an steigenden Individuen in den ersten 1,5 Stunden der Nacht; anschliessend verschoben sich die V_z kontinuierlich bis zum Morgen in negativere Bereiche. Die mit einem etwas erweiterten Richtungsspektrum ($205-245^\circ$) auf Höhen von 1600–2500 m ü.M. von den westlichen Berner Alpen her anfliegenden Vögel variierten ihre V_z grundsätzlich anders (Abb. 7 rechts): Bei Nachtbeginn kamen sie bereits mit ausbalancierten Vertikalgeschwindigkeiten an und behielten diese ausgewogene Verteilung um den 0-Wert bis zur Nachtmitte bei. In der zweiten Nachthälfte nahmen positive V_z -Werte zu und verschoben sich gegen Ende der Nacht nicht wesentlich in den negativen Bereich.

Gemäss Abb. 4 wurden bei Gegenwind (aus dem SW-Sektor) viele Vögel aufwärts und abwärts ins Rhonetal verdriftet, während bei Winden aus den Sektoren NE und NW wesentliche Zuganteile (mit übereinstimmenden R_g und R_a) SE-wärts ins Rhonetal flogen. Um zu überprüfen, ob es sich bei den SE-wärts fliegenden Individuen um echten Zug handeln könnte, analysierten wir das Steig- und Sinkverhaltens dieser Vögel (Abb. 8). Um bei Gegenwind «ungewollt» ins Tal verdriftete Vögel auszuschliessen, berücksichtigen wir nur Flugwege, die bei Winden aus der Nordhälfte der Wind-

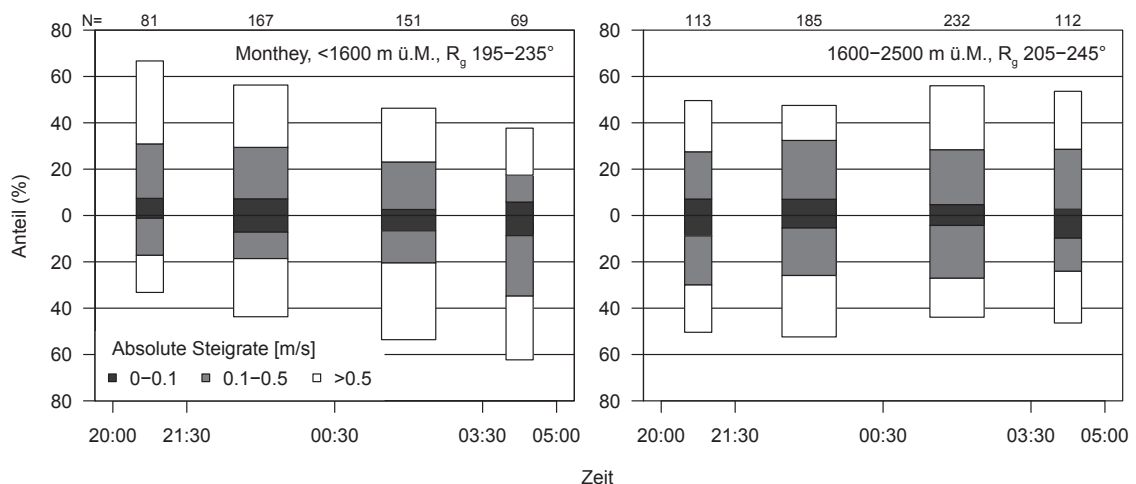


Abb. 7. Variation der Vertikalgeschwindigkeiten V_z im Nachtverlauf über Monthey: (a) tiefer Zug (390–1600 m ü.M.) in Normalrichtung ($195-235^\circ$); (b) hoher Zug (1600–2500 m ü.M.) mit einem etwas erweiterten Sektor der Normalrichtungen ($205-245^\circ$). Die schmalen Säulen stehen für die ersten und letzten 1,5 Nachtstunden, die beiden breiten Säulen für die 3 Stunden vor und nach der Nachtmitte (Stichprobengrösse oberhalb jeder Säule). Die schwarzen Bereiche der Säulen entsprechen dem Anteil der horizontal ($V_z < 0,1$ m/s) fliegenden Vögel; oberhalb der 0-Linie sind die Prozentanteile der steigenden, unterhalb die Anteile der sinkenden Vögel eingetragen ($V_z = 0,1-0,5$ m/s grau; $V_z > 0,5$ m/s weiss).

Variation of vertical speeds V_z in the course of the night above Monthey: (a) low migration (390–1600 m asl) in normal direction ($195-235^\circ$); (b) high migration (1600–2500 m asl) in a slightly widened sector of normal directions ($205-245^\circ$). The slim columns represent the first and last 1.5 hours of the night, the broad columns the 3 hours before and after the middle of the night (sample size above each column). The black parts of each column correspond to the fraction of horizontally ($V_z < 0.1$ m/s) flying birds; the percentages of climbing birds are above the 0-line, descending birds below ($V_z = 0.1-0.5$ m/s grey; $V_z > 0.5$ m/s white).

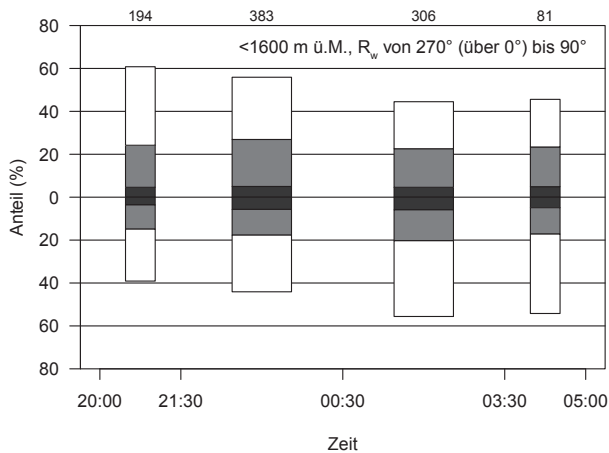


Abb. 8. Prozentuale Verteilung der Vertikalgeschwindigkeiten von im Nachtverlauf bei Winden aus der Nordhälfte der Windrose (R_w 270° bis 90°) in Höhen unterhalb von 1600 m ü.M. über Monthey gegen SE (Rhonetal-aufwärts) fliegenden Vögeln (Stichprobengröße oberhalb jeder Säule). Siehe Abb. 7 für weitere Erklärungen.

Percentage distribution of vertical speeds of birds flying throughout the night with winds from the northern half of the wind rose (R_w 270° to 90°) at altitudes below 1600 m asl above Monthey towards SE (Rhône-upwards; sample sizes are above each column). See Fig. 7 for further explanations.

rose (R_w 270° über 0° bis 90°) registriert worden waren: Die in geringer Höhe (<1600 m ü.M.) gegen SE fliegenden Vögel veränderten ihre V_z im Nachtverlauf ähnlich wie die mit Normalrichtung gegen das Val d'Illiez ziehende Hauptmasse des Zuges. Dass die V_z beim Flug in der Talachse etwas weniger variierten als beim Normalzug ist verständlich, weil hier weder abendliches Aufsteigen gegen die Talflanke noch Absinken vom Col de la Croix her (am Morgen) mitbeteiligt war. Dies stützt die Hypothese, dass die Rhonetal-aufwärts fliegenden Vögel aktiven Zug gegen SE zeigten.

3. Diskussion

3.1. Flugrichtungen in Mitteleuropa und im Alpenraum

Der Hauptstrom des nächtlichen Herbstzuges ist über dem zentralen Festland Mitteleuropas (insbesondere über den küstenfernen Gebieten Deutschlands) im Mittel gegen SW (210–230°) ausgerichtet. An Meeresküsten und entlang von Gebirgszügen ist er mehr oder weniger an den Verlauf solcher Leitlinien angeglichen, sofern diese nicht wesentlich von der Hauptzugrichtung abweichen (Bruderer und Peter 2022). Auch im Schweizer Mittelland zeigt sich eine solche Angleichung an den Verlauf der Gebirgsketten von Jura und Alpen, indem die Herbstzugrichtungen im östlichen Mittelland (z.B. über dem Flughafen Zürich und im Aargauer Reusstal) auf WSW (ca. 240°) schwenken, während sie im westlichen Mittelland wieder 230° und bei Genf 225° erreichen (Baumgartner und Bruderer 1985, Liechti und Bruderer 1986).

Simultane Mondbeobachtungen in Süddeutschland, der Schweiz und in Norditalien zeigten nicht nur regionale Übereinstimmungen zwischen Zugrichtungen und dem Verlauf grosser Flusstäler oder Bergketten, sondern auch kleinräumige Variationen, die mit der lokalen Ausrichtung von Tälern und Pässen zusammenfallen (Liechti et al. 1996a, b). Dabei ist zu beachten, dass Mondbeobachtungen vor allem den am stärksten von Geländestrukturen beeinflussten Höhenbereich unterhalb von etwa 1500 m über Boden erfassen (Liechti et al. 1996a).

Im Gegensatz zu grossräumigen Untersuchungen mit Wetter- und Flugüberwachungsradar oder mit Mondbeobachtungen ermöglichen Studien mit Zielfolgeradar die Verfolgung einzelner Nachtzieher im Kurzdistanzbereich (innerhalb einer Halbkugel von etwa 4 km Radius). Für diese Individuen können Flughöhe und Flugrichtung sowie Vertikal- und Horizontalgeschwindigkeit direkt gemessen werden. Aufgrund der in der Flughöhe der Vögel mit automatisch verfolgten Ballonen gemessenen Winden können auch die Eigenrichtung (= Kurswinkel) R_a und die Eigengeschwindigkeit V_a berechnet werden.

Die hier analysierten Daten belegen, wie stark topografische Strukturen das Flugverhalten nachziehender Vögel beeinflussen, und dass (ebenfalls durch Gebirgsketten beeinflusste) Winde zu Verhaltensmodifikationen in unterschiedlichen Höhen führen. Während Gebirgszüge, die wenig von der Hauptrichtung des Vogelzugs abweichen, kanalisierend wirken, induzierte ein quer zur Zugrichtung verlaufendes grosses Tal Konfliktsituationen, die je nach individueller Entscheidung der Vögel Konsequenzen für den weiteren Zugverlauf haben können (für tief fliegende Vögel kann z.B. ein

Zick-Zack-Kurs durch die Alpen resultieren). Wo der Raum für Richtungsvariationen vorhanden war, führten Gegenwinde (anders als über Terrain ohne prägnante Leitlinien) nicht zu einseitiger Linksverdriftung, sondern zu einer Aufsplitterung der Zugrichtungen. In Pass- und Kammhöhe über die Alpen ziehende Vögel zeigten im Nachtverlauf von den Tieffliegern abweichendes Steig- und Sinkverhalten, das auf ausgeprägten Langstreckenflug deutet.

3.2. Flugrichtungen tief und hoch fliegender Vögel über drei Radarstationen (Abb. 1 und 2)

Nordwestlich der Radarstation *Kappelen* (also in Blickfeld der ziehenden Vögel) zeigt der Jurarand am NW-Ufer des Bielersees in Richtung 235–240°. Entsprechend waren die tief fliegenden Nachtzieher um 240° konzentriert. Bei den oberhalb der Jurakämme fliegenden Vögeln kam zusätzlich zu dieser topografiegeprägten Kohorte ein zahlenmässig bedeutenderes Ensemble juraüberquerender Vögel hinzu ($210^\circ \pm 10^\circ$). Bei den meisten dieser Vögel stimmen die Eigenrichtungen mit den Flugrichtungen überein (Bruderer und Peter 2022); diese Flugrichtungen kamen also ohne wesentliche Winddrift zustande. Flugrichtungen von 210–220° dürften den Normalrichtungen der Vögel entsprechen, die von Frankreich her gegen den Jura anfliegen. Richtungen um 200° wären zu erwarten, wenn Vögel, die gemäss Mondbeobachtungen im Raum Basel/Baselland und über dem Département Doubs vermehrt WSW- oder sogar W-wärts fliegen (Liechti et al. 1996a), einen Teil dieser Richtungsabweichung bei der Juraüberquerung kompensieren. Die eher geringen S- oder SE-wärts ausgerichteten Anteile lassen Drift erkennen, dies aber in wesentlich geringerem Mass als über strukturarmem Terrain in Süddeutschland (Bruderer und Jenni 1990). Die Vögel am Jurarand scheinen anders auf die häufigen Winde aus generell westlichen Richtungen zu reagieren als jene über Süddeutschland: Die Flugrichtungen der unterhalb der Kammlinien der benachbarten Juraketten fliegenden Vögel sind sowohl bei Kappelen als auch bei Payerne (Bruderer und Jenni 1990) auf den Verlauf der Juraflanke ausgerichtet. Während Gegenwinde über Süddeutschland in allen Höhen (aber mit der Höhe zunehmend) starke S- und SE-Verdriftung induzieren (Liechti 1993), führten Gegenwinde am Jurarand lediglich zu verstärkter Streuung um die Normalrichtung; auch oberhalb der Jurakämme war die Verdriftung im Vergleich zu Süddeutschland minimal. Die Vögel am Jurarand können sich auf eine starke Leitlinie ausrichten; zudem sind auch die Winde bis hoch über die Jurakämme hinaus durch den Verlauf des Gebirgszugs kanalisiert. Durch die ähnliche Kanalisierung von Zug und Wind fliegen die Vögel normalerweise direkt gegen

den Wind (ohne Seitenwindkomponenten), während die Vögel über Süddeutschland westlichen Winden ausgesetzt sind und durch diese seitlichen Gegenwinde verdriftet werden (Bruderer und Peter 2022).

Auf dem *Col de la Croix* sind südliche Richtungen kaum möglich, solange die Vögel unterhalb der Bergketten ziehen (dies im Gegensatz zum Hahnenmoospass, wo die Möglichkeiten zur Richtungsvariation in den untersten 1000 m über dem Pass durch die 5–6 km entfernte Wildstrubelkette weniger eingeschränkt sind als auf dem Col de la Croix). Analog zum Hahnenmoospass gab es in den unteren Höhenbereichen starken Umkehrzug. Abgesehen von Winden, die dem Normalzug entgegenwirken, dürften auch in Zugrichtung liegende Hindernisse das Auftreten von Umkehrzug begünstigen. Ähnlich wie auf den beiden Alpenpässen tritt Umkehrzug auch mit erhöhten Anteilen auf der Mittelmeerinsel Mallorca auf, wo viele Vögel gegen Morgen vom Meer auf die Insel zurückkehren (Bruderer und Liechti 1998). Die vielen in diesem Bereich noch offenen Fragen (Komenda-Zehnder et al. 2002) sollen mit den vorhandenen Radardaten in einer speziellen Studie angegangen werden. Oberhalb der Bergketten war der Anteil an Umkehrzug gering; dies könnte damit zusammenhängen, dass bei (dafür günstigen) starken SW-Winden nur wenig Zug in grosser Höhe vorkam. Der Zug auf dem Col scheint stärker auf den Verlauf der benachbarten Alpenketten ausgerichtet als auf dem Hahnenmoospass. Noch stärker als auf dem Hahnenmoospass gegen S ausgerichteter hoher Zug tritt am Alpennordrand auf, wo die Vögel auf mehr oder weniger quer zur Hauptzugrichtung verlaufende Voralpenketten treffen und die Mittelvektoren der Flugrichtungen mit der Höhe um 40° (Etzel, Höhrohnen) oder sogar 60° (Lauerz, vor dem Querriegel der Rigi) gegen S drehen (Bruderer 1981). Es scheint, dass die innerhalb der Schweiz den Alpen entlang fliegenden Vögel Drift gegen S oder gar SE umso stärker vermeiden je weiter sie bereits gegen SW vorangekommen sind. Eine andere Interpretation wäre, dass mit der Bewegung des Hauptstromes gegen SW mehr und mehr Vögel mit südlichen (gegen Italien oder die Côte d'Azur tendierenden) Richtungen bereits «ausfiltriert» und weiter östlich auf ihrem Weg gegen S wären. Die oberhalb der Diableretsketten fliegenden Vögel behielten (im Gegensatz zum Jura) mehrheitlich die Richtung des tiefen Zuges bei; die Anteile an SSW-, S- und SE-Zug waren geringer als über dem Jura.

Auf der Radarstation *Monthey* zeigten sich zwischen den Bergketten im quer zum Hauptzug verlaufenden grossen Tal drei konkurrierende Richtungen, wobei der Hauptzug in den untersten 1200 m über Boden (ü.B.) auf den Eingang zu Val d'Illiez ausgerichtet war. Mit zunehmender Höhe verschwanden die auf das Rhonetal ausgerichteten Komponenten weitgehend, und der

Hauptzug richtete sich nicht mehr auf den Eingang zum Val d'Illiez, sondern auf den – bei diesen Flughöhen sichtbaren – grossräumigen Verlauf des zum Col de Bretolet führenden Seitentals.

3.3. Einfluss des Windes auf die Flugrichtungen bei schönem Wetter in drei Höhenbereichen (Abb. 3)

Bei konstanten, direkten Rückenwinden wird die Streuung der Flugrichtungen aufgrund der Addition von Windvektoren und Eigenvektoren der Vögel reduziert. Variable Rückenwinde können diese Konzentration kaschieren, dürften aber – weil die Vögel versuchen, trotzdem eine bestimmte Richtung über Grund beizubehalten – verantwortlich sein für die in den Grafiken erkennbare erhöhte Streuung der Eigenrichtungen. Gegenwinde induzieren (im Gegensatz zu Rückenwinden) verstärkte Streuung der Flugrichtungen. Sind die Gegenwinde eher schwach, versuchen die Vögel mit um die Basisrichtung konzentrierten Eigenrichtungen Abweichungen von der Basisrichtung zu reduzieren. Bei zunehmender Stärke des Gegenwindes geben jedoch viele Vögel ihre Anstrengungen zur Driftkompensation auf; manche begünstigen sogar Drift, indem sie ihre Eigenrichtung teilweise dem Wind angleichen, was zu überproportionaler Drift, im Extremfall zu Mitwindflug führt. Solch tolerierte Drift ist über strukturarmem Terrain in Süddeutschland besonders ausgeprägt (siehe Kapitel 3.2).

Über Monthey fällt vor allem im untersten Höhenintervall das von den Vögeln über den anderen Radarstandorten abweichende Richtungsverhalten der Vögel auf. In den hier untersuchten Schönwettersituationen wehten unterhalb der Bergkämme meist sehr schwache, variable Winde, die keine auffallende Korrelation mit dem Zug ins Haupttal erkennen liessen. Es drängte sich deshalb auf, diese Konfliktsituation unter Einbezug aller Wetter- und Windsituationen zu analysieren.

3.4. Windeinfluss auf den Zug im Rhonetal und auf dem Col de la Croix (Abb. 4, 5 und 6)

Shamoun Baranes et al. (2017) haben aufgrund von Literaturstudien einen umfassenden Überblick über die Zusammenhänge zwischen atmosphärischen Bedingungen und Vogelzug geliefert. Dabei wird Wind als dominierende Einflussgrösse identifiziert, solange der Zug nicht durch Niederschläge generell beeinträchtigt wird. Als häufig limitierendes methodisches Element wird die ungenügende Übereinstimmung im Detaillierungsgrad der Wetterinformationen und des Zugverhaltens erwähnt.

Bei unseren Radarstationen werden in der Regel drei Windmessballone pro Nacht verfolgt; die Mitternachtssmessung wird nicht nur für die Berechnung individueller R_a und V_a verwendet, sondern steht auch für Vergleiche zwischen den Windbedingungen und dem individuellen Zugverhalten im Verlauf der Nächte zur Verfügung. MeteoSchweiz lieferte über das Datenportal IDAWEB stündliche Messwerte aller erwünschten Wetterdaten der automatischen Wetterstation Aigle (7 km NNW der Radarstation). Allerdings liess sich in unseren Auswertungen kein Muster irgendwelcher Zusammenhänge zwischen Bodenwetterdaten und Zugrichtungen erkennen; Bodenwinde waren meist vernachlässigbar. Auch Bewölkungsgrad und Niederschlag schienen die Zugrichtungen nicht in konsistenter Weise zu beeinflussen. Nebel kam im unteren Rhonetal innerhalb unseres Beobachtungszeitraumes nicht vor. Deshalb beschränken wir uns auf den Vergleich der Zugrichtungen mit den eigenen Höhenwindmessungen.

Von der Normalzugrichtung abweichende Richtungen ins Rhonetal wurden bei unterschiedlichen Winden beobachtet: (1) Zug (auf- und abwärts) ins Rhonetal kam in allen Höhenbereichen durch Verdriftung bei starkem Gegenwind zustande; (2) auch bei schwachen Gegenwinden kamen der Rhoneachse folgende Anteile vor, waren aber erwartungsgemäss kleiner als bei Starkwinden; (3) bei schwachen Winden von rechts (von NW) fiel unterhalb der Kammhöhen eine starke Kohorte von mit übereinstimmenden R_a und R_g talaufwärts ziehenden Vögeln auf; (4) dasselbe Verhalten zeigte sich auch bei Winden aus NE. Weil starke Rückenwinde unten im Tal extrem selten sind, konnten nur sechs Vögel unter diesen Bedingungen verfolgt werden; von diesen sechs Individuen flogen aber fünf SE-wärts ins Rhonetal, wobei sie den als Seitenwind wirkenden NE-Wind teilweise kompensierten und damit demonstrierten, dass sie trotz erhöhtem Energieaufwand Rhone-aufwärts ziehen wollten.

Gegenwinde sind für den Herbstzug in Mitteleuropa die häufigsten Winde. Deshalb erstaunt es nicht, dass die Stichprobengrößen bei Gegenwind grösser sind als bei Rückenwind, obwohl die Zugintensität in den einzelnen Nächten geringer ist als in den seltenen Rückenwindnächten (Liechti und Bruderer 1986). Während der Zug auf dem Col de la Croix eng kanalisiert ist, sind bei Gegenwind starke Drifteffekte zu erwarten, sobald die Vögel die offene Weite des Rhonetals erreichen. Es findet aber offensichtlich unter diesen Bedingungen kein Zug vom Genfersee her ins Rhonetal statt. Echter Zug Rhone-aufwärts (mit übereinstimmenden R_a und R_g) kommt nur im unteren Höhenbereich (zwischen den talbegrenzenden Bergkämmen) vor, vor allem bei (im Tal meist schwachen) NE- und NW-Winden. Dieser SE-Zug ist besonders erstaunlich, weil oberhalb der Bergketten (abgesehen von Drift bei starkem Gegenwind oder Starkwind von NW) sowohl über Monthey als auch über dem Col de la Croix kaum SE-Zug vorkam. Eine Erklärung für solch aussergewöhnlichen Einflug ins Rhonetal könnte sich ergeben, wenn bei günstigen Zugbedingungen im Mittelland (z.B. bei schwacher Bise, d.h. NE-Wind) generell hohe Zugdichten entstehen und Nachtzieher, die sich in eher geringen Höhen der hell erleuchteten Uferlinie und der dahinter liegenden schwarzen Fläche des Genfersees nähern, durch diese scharfen Grenzlinie abgelenkt werden. Bei gleichmässiger Ablenkung nach links und rechts, besonders aber bei Bevorzugung von Linksabweichungen, wäre starker Einflug ins Rhonetal zu erwarten.

In den Richtungsverteilungen nachziehender Vögel über strukturarmen Gebieten Mitteleuropas überwiegen generell Linksabweichungen von der Basisrichtung gegenüber Rechtsabweichungen. Dies ist einerseits den häufigen westlichen Winden geschuldet, könnte aber auch auf einer sinnvollen Reaktionsnorm beruhen, indem Abweichungen gegen S und SE näher an die im S liegenden Zielregionen führen als Abweichungen gegen W und NW. Linksschiefe Richtungsverteilungen von Nachtziehern sind im zentralen Mitteleuropa sowohl im Herbst als auch im Frühling üblich; dies wurde von Bruderer und Winkler (1976) damit begründet, dass das Richtungsspektrum des aus den nordöstlichen Landmassen stammenden Normalzuges je nach Wind einfluss mehr oder weniger durch im N beheimatete Populationen oder Arten modifiziert wird. Im Rhonetal bleibt aber das weitere Schicksal dieser gegen SE fliegenden Vögel ungewiss. Einige könnten südlich der Station Monthey noch die Möglichkeit wahrnehmen, ins Val d'Ille abzuschnellen; die meisten dürften aber bei Martigny südwestwärts Richtung Col de la Forclaz, Col de Balme und Chamonix abbiegen. Die Vögel stehen vor einem ähnlichen Problem, wie die vielen Vögel, die unter dem Einfluss der häufigen Westwinde an den Alpenrand verdriftet werden. Diese können

dort entweder entlang der grossräumigen Leitlinie des Alpenbogens wieder der erwünschten SW-Richtung näher kommen oder aber in markante, südwestwärts führende Alpentäler einfliegen. Dieses Einschwenken in geeignete Täler führt zu den bekannten Konzentrationen auf Pässen am Hochalpenrand und zu einer Art Zick-Zack-Flug tieffliegender Vögel durch die Alpen (Bruderer 2017: 102–106, Bruderer und Peter 2022).

Auf dem Col de la Croix waren die tief fliegenden Vögel durch die im SE in einer Entfernung von etwa 3 km aufragende Diableretskette wesentlich stärker kanalisiert als auf dem 30 km ENE liegenden Hahnenmoospass, wo das im SE liegende Wildstrubelmassiv komplizierter strukturiert und etwa 5 km vom Pass entfernt ist. Über den Kämmen waren die mittleren Flugrichtungen auf dem Col de la Croix (wie aufgrund seiner westlicheren Lage erwartet) etwas südlicher als über dem Hahnenmoos. Dass die in der zweiten Hälfte der Herbstzugperiode über den Col de la Croix ziehenden Vögel deutlich westlicher ausgerichtet waren als jene in der ersten Saisonhälfte deutet darauf hin, dass nicht die lokale Topografie, sondern regionale und saisonale Unterschiede in der Zusammensetzung der Zugpopulationen für die beobachteten Richtungsdivergenzen verantwortlich sein dürften. Dass sich die Vögel auf dem Hahnenmoospass durch Winde von rechts stärker gegen S und bei starken Gegenwinden sogar gegen SE verdriften liessen, könnte mit der im Vergleich zum Col de la Croix komplizierteren und damit als Leitlinie weniger geeigneten Struktur der Bergketten zusammenhängen.

Die über Monthey und hoch über dem Col de la Croix gegen WNW gerichtete Richtungskomponenten könnten ähnliche Ursachen haben: In beiden Fällen liegen im WNW Ortschaften, von deren Lichtschein nachts eine Attraktionswirkung ausgehen könnte. Beim Col de la Croix sind es die 9 km entfernten auf 1300 m ü.M. liegenden Dörfer Leysin und Cernat, die zumindest für die hoch fliegenden Vögel als Anziehungspunkte wirken könnten. Bei Monthey könnten es die nördlichen Quartiere von Collombey-Muraz sein, die für Hoch- und Tiefflieger sichtbar sind. Derartige Anziehung ist für viele künstliche Lichtquellen (Leuchttürme, Reklamescheinwerfer auf Bergen, Lichtemissionen von hohen Gebäuden und Dörfern) vor allem bei schlechten Sichtverhältnissen nachgewiesen worden (siehe dazu Bruderer 2017: 208–210).

3.5. Aufsteigen und Absinken im Rhonetal (Abb. 7 und 8)

Das Aufsteigen und Absinken im Rhonetal zeigt bei in Normalrichtung unterhalb von 1200 m ü.B. (<1600 m ü.M.) ziehenden Vögeln ähnliche Merkmale wie sie aus dem Arava-Tal in Israel bekannt sind (Bruderer et al. 1995b): Erstaunlich wenig horizontal fliegende Vögel sind kombiniert mit einer im Verlauf der Nacht typischen Reduktion der Anteile an steigenden und einer Zunahme an absinkenden Vögeln. Die Tatsache, dass Aufsteigen und Absinken in den Radardaten nicht prominenter zum Ausdruck kommen, beruht darauf, dass die Phase des Aufstiegs am Abend sehr kurz ist, und somit nur wenige Individuen verfolgt werden können; die Phase des Absinkens ist besonders kurz, weil sich viele Vögel z.T. aus mehreren Hundert Metern Höhe beinahe senkrecht fallen lassen und erst knapp über dem Boden abbremsen; ein Verhalten, das wir vor allem bei Radarbeobachtungen auf Mallorca, aber auch in Israel beobachten konnten, und das auch von Newton (2008) rapportiert wird.

Frappant war das Verhalten der Vögel in Höhen über 1200 m ü.B. (> 1600 m ü.M.): Die Vögel zeigten von Nachtbeginn bis Mitternacht ähnliche Anteile von steigenden und sinkenden Vögeln. Nach Mitternacht nahm der Anteil an Aufsteigern zu. Dies bestätigt frühere Beobachtungen, dass Vögel nach der Überquerung eines Bergrückens oder Passes die einmal gewonnene Höhe beibehalten (Bruderer et al. 2018), und könnte bedeuten, dass alpenüberquerende Langstreckenzieher gegen Morgen mit zunehmender Höhe weiter ziehen, statt im Rhonetal zu landen.

Die bei NE- und NW-Wind gegen SE ins Rhonetal fliegenden Vögel zeigten ein Steig- und Sinkverhalten, das weitgehend jenem der in gleicher Höhe in Normalrichtung ziehenden Vögeln entspricht. Die Annahme, dass es sich dabei um echten Zug handelt, scheint gerechtfertigt. Dass die Vögel am Abend etwas weniger aufstiegen als im Normalzug und am Morgen minimal weniger absanken, ist verständlich, weil die Vögel am Morgen nicht gegen das Val d'Illiez aufsteigen mussten und am Morgen keine vom Col de la Croix absinkenden Vögel dabei waren.

Dank

Wir danken der Firma Contraves AG und der Schweizer Armee für vielfältige technische Unterstützung sowie für die leihweise und schliesslich definitive Überlassung der Radargeräte. Thomas Steuri hat über Jahrzehnte die Registrieranlagen für die mit der «Superfledermaus» gesammelten Daten perfektioniert und sorgte für den Unterhalt der Geräte. Besonderen Dank verdienen die Leiter der Radarstationen: Jacqui Badenhorst (Kappelen), Mathias Baumgartner (Monthey) und Herbert Stark (Col de la Croix). Ebenso danken wir den vielen freiwilligen Mitarbeiterinnen und Mitarbeitern, die mithalfen, die hier verwendeten Daten zusammenzutragen. Die Schweizerische Vogelwarte bot steten Rückhalt für die Vogelzugforschung, finanzierte das Radar-Kernteam sowie die drei Radarstationen. Wir danken Felix Liechti für seine Ratschläge. Lukas Jeni und Barbara Helm brachten als Reviewer wertvolle Korrekturvorschläge ein und trugen damit wesentlich zur vorliegenden Publikation bei.

Abstract

Bruderer B, Peter D, Korner P (2022) Flight behaviour of nocturnal migrants above the Swiss Lowlands and the Alps compared. *Ornithologischer Beobachter* 119: 212–231.

Tracks and headings⁴ of nocturnal migrants recorded at three topographically different sites in the SW of Switzerland with tracking radar show the reactions of migrants to differential environmental conditions. Below the mountain crests of the Bernese Jura (near Kappelen), tracks and headings were influenced by the arc of the Jura-range, on a pass at the western edge of the Bernese Alps (Col de la Croix) they were extremely canalized along a high Alpine ridge, while in the Rhone Valley (leading across the principal direction of migration near Monthey) the birds' directions were split according to three competing options. Above the mountain crests, the differences between the directional distributions at the three sites became reduced, SSW-components increased, most pronounced near Kappelen due to birds crossing the Jura mountains. Four sequences of comparable nights with largely undisturbed (anticyclonic) weather situation showed the following: (a) with winds blowing roughly in the direction of migration the birds tried to compensate side wind components; this led to broad scatter of headings (particularly at high altitudes and with strong winds); (b) weak opposing winds resulted in increased scatter of tracks despite partial drift-compensation with headings close to the basic direction⁵; (c) notable drift with strong opposing winds. The analysis of different wind conditions on migratory directions at the two Alpine sites revealed for low-flying birds above Col de la Croix minimal variation of directions, but for birds flying higher than the crests of Diablerets considerable similarities with Monthey. The distributions of directions showed the following principal features: Under strong opposing winds, broad scatter of tracks with similar proportions of migration in normal direction and perpendicularly to both sides (above Monthey in both height bins, at the pass only above the crests); in contrast to migration above rather flat country (e.g. in southern Germany) no dominating SE-movements occurred. With NE-winds (following winds for normal migration) as well as with weak NW-winds no-

table proportions of low-flying birds moved towards SE (Rhone-upwards); reasons for and consequences of these deviating migratory movements are discussed. High above Col de la Croix drift-dependent deviations from the basic direction occurred with winds from the right, but less with winds from the left (thus confirming earlier observations on preferences for deviations towards left, i.e. towards S). In contrast to the pass of Hahnenmoos (30 km ENE) barely any SE-migration took place. Long-distance migrants in the first half of the season had somewhat more southerly directions than later and less far migrating birds. For Col de la Croix and Monthey the potential influence of prominent light sources for WNW-oriented components are discussed. Vertical speeds V_z above Monthey varied considerably: on average, only about 10–20 % of the birds flew horizontally ($V_z < \pm 1$ m/s). The samples of birds flying lower than the neighbouring mountain crests comprised a higher proportion of climbing individuals in the evening; in the following time intervals average V_z declined slowly towards morning (analogous to autumn migration in the Arava-Valley, S Israel). The birds arriving above Monthey at the height of the passes and crests showed a conspicuously different behaviour: at these heights, positive and negative V_z were balanced in the first half of the night, while in the second half of the night, climbing birds prevailed. The birds flying below 1600 m asl upwards through the Rhone-Valley (under NW- and NE-winds) showed normal migratory behaviour, varying their V_z in the same manner as the mass of migrants with normal migratory directions. Overall, the results show important topography-related deviations of directions in the neighbourhood of mountain ranges and valleys, the degree of deviation varying according to wind and flight level. In the large valley of the Rhone River (which flows perpendicularly to the principal direction of migration), conflict situations require «decisions» that imply consequences for the subsequent course of migration. The fact that birds arriving above Monthey from Col de la Croix (at the height of the pass and the neighbouring crests) did not decrease, but rather increased their average V_z during the night may indicate pronounced long-distance migration, and support the idea that birds tend to maintain their flight level after crossing mountain ridges.

⁴ Tracks R_g = flight direction relative to the ground; heading R_a = bearing of the birds' body axis. Wind-vector + vector in heading-direction = groundspeed in track-direction. Illustrations in Liechti (1993) and Bruderer (2017, Fig. 113).

⁵ The basic direction is the mean vector of tracks measured in a certain area (i.e. topography-dependent) under minimal wind influence (calculated for a long observation period). As basic direction may shift with height, different basic directions may be calculated for different height intervals if required.

Literatur

- Baumgartner M, Bruderer B (1985) Radarbeobachtungen über die Richtungen des nächtlichen Vogelzuges am nördlichen Alpenrand. *Ornithologischer Beobachter* 82: 207–230.
- Bloch R, Bruderer B, Steiner P (1981) Flugverhalten nächtlich ziehender Vögel – Radardaten über den Zug verschiedener Vogeltypen auf einem Alpenpass. *Vogelwarte* 31: 119–149.
- Bruderer B (1971) Radarbeobachtungen über den Frühlingszug im Schweizerischen Mittelland (Ein Beitrag zum Problem der Witterungsabhängigkeit des Vogelzugs). *Ornithologischer Beobachter* 68: 89–158.
- Bruderer B (1981) Stand und Ziele der Radar-Vogelzugforschung in der Schweiz. *Revue suisse de Zoologie* 88: 855–864.
- Bruderer B (2017) Vogelzug – Eine schweizerische Perspektive. *Ornithologischer Beobachter*, Beiheft 12.
- Bruderer B (2020) Ein halbes Jahrhundert Zugforschung mit der «Superfledermaus». *Vogelwarte* 58: 257–274.
- Bruderer B, Jenni L (1988) Strategies of bird migration in the area of the Alps. Seite 2150–2161 in: Ouellet H (editor) *Acta XIX Congressus Internationalis Ornithologici*, Ottawa. University of Ottawa Press, Ottawa.
- Bruderer B, Jenni L (1990) Migration across the Alps. Seite 60–77 in: Gwinner E (editor) *Bird migration: physiology and ecophysiology*. Springer, Berlin.
- Bruderer B, Liechti L (1998) Flight behaviour of nocturnally migrating birds in coastal areas – crossing or coasting. *Journal of Avian Biology* 29: 499–507.
- Bruderer B, Peter D (2022) Topography and wind moulding directions of autumn migration between Europe and the West African savannas. *Journal of Ornithology* 163: 357–371.
- Bruderer B, Peter D, Korner-Nievergelt F (2018) Vertical distribution of bird migration between the Baltic Sea and the Sahara. *Journal of Ornithology* 159: 325–336.
- Bruderer B, Steuri T, Aschwanden J, Liechti F (2012) Vom militärischen Zielfolgeradar zum Vogelradar. *Ornithologischer Beobachter* 109: 157–176.
- Bruderer B, Steuri T, Baumgartner M (1995a) Short-range high-precision surveillance of nocturnal migration and tracking of single targets. *Israel Journal of Zoology* 41: 207–220.
- Bruderer B, Underhill L, Liechti F (1995b) Altitude choice of night migrants in a desert area predicted by meteorological factors. *Ibis* 137: 44–55.
- Bruderer B, Winkler R (1976) Vogelzug in den Schweizer Alpen. *Angewandte Ornithologie* 5: 32–55.
- Fatio V (1905) Principales lignes de passage des oiseaux à travers la Suisse et les Alpes. *Comptes rendus du 6^e Congrès international de Zoologie*, Berne, Août 1904. Kündig, Genève.
- Fuchs E (1968) Herbstzugbeobachtungen auf dem Hahnenmoospass. *Ornithologischer Beobachter* 65: 85–109.
- Göldi EA (1914) Die Tierwelt der Schweiz in der Gegenwart und in der Vergangenheit. Band 1, Wirbeltiere. Francke, Bern.
- Komenda-Zehnder S, Liechti F, Bruderer B (2002) Is reverse migration a common feature of nocturnal bird migration? – Analysis of radar data from Israel. *Ardea* 90: 325–334.
- Liechti F (1993) Nächtlicher Vogelzug im Herbst über Süddeutschland: Winddrift und Kompensation. *Journal für Ornithologie* 134: 373–404.
- Liechti F (2006) Birds: blowin' by the wind? *Journal of Ornithology* 147: 202–211.
- Liechti F, Bruderer B (1986) Einfluss der lokalen Topographie auf nächtlich ziehende Vögel nach Radarstudien am Alpenrand. *Ornithologischer Beobachter* 83: 35–66.
- Liechti F, Peter D, Lardelli R, Bruderer B (1996a) Herbstlicher Vogelzug im Alpenraum nach Mondbeobachtungen – Topographie und Wind beeinflussen den Zugverlauf. *Ornithologischer Beobachter* 93: 131–152.
- Liechti F, Peter D, Lardelli R, Bruderer B (1996b) Die Alpen, ein Hindernis im nächtlichen Breitfrontzug – eine grossräumige Übersicht nach Mondbeobachtungen. *Journal für Ornithologie* 137: 337–356.
- Newton I (2008) *The migration ecology of birds*. Academic Press, London.
- Rychner A, Imboden C (1965) Herbstzugbeobachtungen auf dem Hahnenmoospass. *Ornithologischer Beobachter* 62: 77–112.
- Shamoun-Baranes J, Liechti F, Vansteelant WMG (2017) Atmospheric conditions create freeways, detours and tailbacks for migrating birds. *Journal of Comparative Physiology A* 203: 509–529.
- Sutter E (1955) Vogelzug in den Schweizer Alpen. Seite 172–175 in: Portmann A, Sutter E (editors) *Acta XI Congressus internationalis ornithologici*, Basel 1954. Birkhäuser, Basel.
- Vuilleumier F (1963) Factors concentrating fall migrants at an Alpine pass. Seite 485–492 in: Sibley CG (editor) *Proceedings 13th International Ornithological Congress*, Ithaca 1962. American Ornithological Union, Baton Rouge.

Manuskript eingegangen am 24. Oktober 2021

Autoren

Bruno Bruderer startete 1968 an der Universität Basel seine Dissertation «Radarbeobachtungen über den Frühlingszug im Schweizer Mittelland», wurde nach Studienabschluss 1971 Leiter der Zugforschung an der Schweizerischen Vogelwarte und war im Rahmen eines Rotationssystems zeitweise wissenschaftlicher Institutsleiter. Er lehrte von 1975 bis 2006 Ornithologie an der Universität Basel und publiziert seit seiner Emeritierung und Pensionierung (Ende 2006) ehrenamtlich für die Vogelwarte. Dieter Peter ist seit 1989 als Elektroniker im Radarteam der Vogelwarte tätig und war seither in verschiedenen Feldprojekten als Stationsleiter und/oder für den Unterhalt der Radaranlagen im Einsatz. Er verwaltet die Radar-Datenbank und nutzt diese für gezielte Auswertungen zu Publikationen. Pius Korner war freiwilliger Mitarbeiter in Radarprojekten auf Mallorca und in Mauretanien. Er ist wissenschaftlicher Mitarbeiter der Vogelwarte, wo er in verschiedenen Projekten für statistische Auswertungen verantwortlich ist.

Bruno Bruderer, Dieter Peter und Pius Korner, Schweizerische Vogelwarte, Seerose 1, CH-6204 Sempach, E-Mail bruno.bruderer@vogelwarte.ch, dieter.peter@vogelwarte.ch, pius.korner@vogelwarte.ch