Einfluss des Windes auf nachts ziehende Vögel am Rand einer Gebirgskette

Bruno Bruderer, Pius Korner, Dieter Peter

Die Flugwege von mit Zielfolgeradar verfolgten Nachtziehern und Windmessballonen wurden verwendet, um die Reaktionen der Vögel auf Richtung und Stärke des Windes auf ihre individuellen Flughöhen zu analysieren. Als Radarstandort wurde ein Ort am Südostrand des Juragebirges (im Berner Seeland) gewählt, um das Verhalten der Vögel mit demjenigen von Zugvögeln über einem topografisch wenig strukturierten Gebiet in Süddeutschland zu vergleichen (Bruderer et al. im Druck). Zur Bestimmung einer potenziellen «Wunschrichtung» der Vogelgemeinschaft definierten wir die Basisrichtung BR als Mittelwert aller unter vernachlässigbarem Windeinfluss gemessenen Flugrichtungen einer ganzen Herbstsaison. Dann modellierten wir die Abweichungen von Flug- und Eigenrichtungen zur BR für zunehmende Windgeschwindigkeiten in sechs Sektoren (je einen Links- und Rechts-Sektor von 45 ° für Winde von vorne und von hinten sowie je 90 ° für die seltenen Seitenwinde). Ein Vergleich der Eigengeschwindigkeiten V_a[1] bestätigte die erwartete Zunahme von V_a mit zunehmendem Gegenwind, und angedeutet auch bei Seitenwind. Eine minimale Reduktion von V_a mit zunehmendem Rückenwind war nur in Höhen über der Gebirgskette (>1500 m ü.M.) angedeutet. Dass die aufgrund abnehmender Luftdichte erwartete Zunahme von V_a mit der Höhe fehlte, könnte mit reduzierter Nutzung von Flughöhen mit Gegenwinden und überproportionaler Nutzung von Rückenwinden im oberen Höhenbereich zusammenhängen. Flugrichtungen und Eigenrichtungen (je verglichen mit BR) zeigten Folgendes für zwei Höhenbereiche (unter und über den Jurakämmen): Die Hauptrichtungen der Vögel und der Winde waren (auch über den Kämmen) ± dem Verlauf der Gebirgskette angeglichen. Vor allem oberhalb der Kämme trat neben der Hauptrichtung oft eine kleine Kohorte von Jura-überquerenden Vögeln auf. Die sporadischen und schwachen Seitenwinde von rechts und links induzierten deutliche Drift über den Kämmen und partielle Kompensation darunter. Die meisten Vögel flogen bei (insgesamt vorherrschenden) westlichen und südwestlichen Gegenwinden. Gegenwinde von links (Gl) induzierten nur minimale Kompensation, aber vor allem in der Höhe breite Aufsplitterung der Flugrichtungen gegen rechts (entsprechend der Windrichtung) und gegen links bei Vögeln, die trotz N-Drift südwärts tendierten. Gegenwinde von rechts (Gr) waren begleitet von starkem Zug und voller Drift; bei zunehmender Windstärke trat ausgeprägte «Über-Drift» auf, weil viele Vögel ihre Eigenrichtung südwärts drehten. Rückenwinde (Rr und Rl) erforderten nur wenig Korrekturen, um nahe bei der BR zu bleiben; auffallend waren Mitwindbewegungen. Die Streuung der Richtungen war wesentlich geringer und Flugrichtungen entgegen der Herbstzugrichtung weniger häufig als in Süddeutschland. An beiden Standorten fiel das Überwiegen von Drift gegenüber Teil-Kompensation auf.

[1] Begriffe und Abkürzungen sind am Schluss des Kapitels «Methoden» erklärt.

Ziehende Vögel bewegen sich mit dem Luftvolumen, in dem sie fliegen. Die Bewegungen dieses Mediums haben enorme Auswirkungen auf das Zeit- und Energiebudget der Wanderer und können erhebliche Probleme für die Orientierung verursachen (z.B. Shamoun-Baranes et al. 2017). Die Wirkung starker Gegenwinde kann minimiert werden, wenn auf Zug unter solchen Bedingungen verzichtet wird. Weil aber westliche und südwestliche Winde in der Westhälfte Europas sehr häufig sind, müssen Zugvögel im Herbstzug auf negative Windeinflüsse reagieren können, um ihren Flugplan einzuhalten (z.B. Erni et al. 2005). Ungünstige Winde zu tolerieren oder dagegen anzukämpfen, wird mit zunehmender Windgeschwindigkeit V_W wichtiger und zugleich schwieriger. Die Bedeutung solcher Verhaltensanpassungen hat die Forschung in diesem Bereich stimuliert, insbesondere seit mit Hilfe von Radargeräten die Messung von Richtungen und Fluggeschwindigkeiten nächtlich ziehender Vögel ermöglicht wurden. Wir haben deshalb die wichtigsten Studien zu diesem Thema in einer Übersichtspublikation zusammengefasst und das Flugverhalten von Nachtziehern in einem topografisch wenig strukturierten Gebiet Süddeutschlands untersucht (Bruderer et al. im Druck).

Die vorliegende Arbeit soll zeigen, ob und wie eine benachbarte Gebirgskette das Flugverhalten gegenüber dem Flachland modifiziert. Unter Verwendung derselben Beobachtungs- und Analysemethoden ermittelten wir (wie Bruderer und Liechti 1990) eine theoretische «Wunschrichtung» für die beobachtete Vogelgemeinschaft. Diese Basisrichtung BR ist der Mittelwert aller unter vernachlässigbarem Windeinfluss gemessenen Flugrichtungen einer ganzen Saison. In zwei Höhenbereichen (oberhalb und unterhalb der benachbarten Gebirgskämme) untersuchten wir a) den Unterschied zwischen der physikalischen Drift und den Flugrichtungen der Vögel über Grund R_g, b) die Abweichungen der Eigenrichtungen R_a von der Basisrichtung und von 100 %-iger Kompensation. Wir analysierten die Reaktionen von Vögeln auf Winde aus verschiedenen Sektoren. Vier Sektoren von 45° wurden gemäss Abb. 1 so gewählt, dass Gegenwinde (bezogen auf die Basisrichtung) von rechts (Gr) und links (Gl), entsprechende Rückenwinde (Rr und Rl) sowie zwei Seitenwind-Sektoren von 90° von rechts und links (Sr und Sl) verglichen werden konnten.

Wenn die passive Verdriftung (= physikalische Drift) das Vorankommen eines Vogels bezüglich eines Zwischenziels oder des Endziels seiner Reise reduziert, könnte es für einen im Flug befindlichen Vogel sinnvoll sein, entweder zu landen oder sein Flugverhalten so anzupassen, dass negative Effekte vermindert werden, z.B. durch Veränderung der Flughöhe, alternativ durch Anpassung der Eigengeschwindigkeit V_a oder der Eigenrichtung R_a. Bezüglich V_a, R_a und R_g prüfen wir die folgenden Hypothesen (analog zu Bruderer et al. im Druck):

H1) V_a nimmt bei zunehmenden Gegen- und Seitenwinden zu und nimmt mit zunehmenden Rückenwinden leicht ab (wie von Pennycuick 1972 für die Geschwindigkeit maximaler Reichweite V_{mr} vorausgesagt).

H2) V_a nimmt mit der Flughöhe zu (da gemäss aerodynamischer Theorie die Eigengeschwindigkeit bei abnehmender Luftdichte zunehmen muss).

H3) Gegen- und Seitenwinde (relativ zu BR) werden bei geringer V_W vollständig kompensiert; höhere V_W führen zu zunehmender Drift (wie von Liechti 1993 beobachtet).

H4) Hohe V_W (im Bereich der maximalen V_a der Vögel oder darüber) führen nicht nur zu Drift, sondern auch zu Überdrift, wenn die Vögel ihre Körperachse südwärts drehen und so die Süd-Drift erhöhen (Überprüfung entsprechender Beobachtungen von Bruderer und Liechti 1990).

H5) Winde von rechts induzieren mehr Drift als Winde von links, weil im westlichen Europa die Vögel mit Süd-Drift näher an ihre Zielgebiete gelangen als mit Drift gegen N (Bruderer und Peter 2022).

H6) Umkehrzug kommt in den meisten Nächten vor, wird aber durch saisonal ungünstige Winde gefördert. (Dies, um die Feststellung von Komenda-Zehnder et al. 2002 zu überprüfen, dass im nächtlichen Vogelzug stets ein geringer Anteil an Umkehrzug vorhanden sei, dass dessen Intensität aber nicht mit Wetterfaktoren erklärbar sei.)

H7) Rückwärtszug («retrograde migration» nach Richardson 1991), bei dem Vögel schwanz-voran mit dem Wind fliegen, kommt vor, wenn die Stärke von Gegenwinden die Flugkapazität der Vögel übersteigt.

H8) Mitwindflug Richtung SE (gegen südöstliche Zielgebiete und damit die viel diskutierte Pseudodrift) kommt selten vor, weil der Anteil an echten SE-Ziehern in der Schweiz noch geringer ist als in Süddeutschland.

H9) Rückenwinde erfordern aufgrund ihres generell konzentrierenden Effekts wenig Kompensation. Innerhalb des engen Bereichs erwarten wir aber ähnliche Reaktionen wie unter H3 und H4 vorgeschlagen.

Im Resultate-Kapitel wird auf diese Voraussagen verwiesen mit der Nummer der Hypothese und einem Code, der anzeigt, ob die Ergebnisse völlig (Hx+), teilweise (Hx±) oder gar nicht (Hx–) mit einer bestimmten Hypothese übereinstimmen.

1. Methoden

Die vorliegende Studie basiert auf Radardaten einer vollständigen Herbstzugperiode in Kappelen bei Aarberg (7°15'29.8" E/47°03'12" N, 442 m ü.M., 17. August – 28. Oktober 1988). Die Daten dieses südöstlich des Jura-Gebirges liegenden Beobachtungsortes sollen zeigen, welchen Einfluss ein solcher Gebirgszug auf den nächtlichen Vogelzug haben kann. Die nachfolgenden Ergebnisse reflektieren vor allem das Verhalten von intermittierend mit den Flügeln schlagenden Singvögeln. Nach Bruderer (1971) beträgt ihr Anteil am Nachtzug im Schweizer Mittelland mehr als 93 %, während kontinuierlich mit den Flügeln schlagende Vögel (u.a. Wat- und Wasservögel) nur wenig beteiligt sind.

Der Zielfolgeradar «Superfledermaus» wurde über die vergangenen 50 Jahre in weitgehend gleichbleibender Weise verwendet, um Zugvögel und Windmessballone zu verfolgen. Technische Verbesserungen betrafen vor allem die Signalverarbeitung und die Datenerfassung (Bruderer 1971, Bloch et al. 1981, Bruderer et al. 2012, Bruderer 2020). Seit 1991 wurden die Polarkoordinaten der radarverfolgten Ziele in Sekundenintervallen digitalisiert, in kartesische Koordinaten umgewandelt und über 20 Sekunden gemittelt. Diese Mittelwerte wurden verwendet, um die mittlere Flugrichtung, die Eigenrichtung, die Höhe über Radar sowie die Flug-, Eigen- und Vertikalgeschwindigkeit pro Individuum zu berechnen. Mittelwerte pro Individuum waren Grundlage für die vorliegende Analyse.

Für detaillierte Studien (wie die vorliegende) wurden Flugwege von Vögeln verwendet, die zwischen 20 und 5 Uhr registriert wurden (vorausgesetzt, dass ihre Eigengeschwindigkeit $V_a > 5$ und < 25 m/s, ihre Vertikalgeschwindigkeit $V_z > -5$ und < 3 m/s und die Windgeschwindigkeit $V_W < 30$ m/s war; so wurden wenige unrealistische Werte ausgeklammert). Wenn immer möglich wurde (von insgesamt drei bis vier Windmessungen pro Nacht) jeweils die Windmessung von Mitternacht für die Berechnung von Eigenrichtung und Eigengeschwindigkeit verwendet, weil diese die besten Voraussetzungen für ungestörte, laminare Luftströmung bot. In den seltenen Fällen, in denen diese Messung fehlte, wurde die zeitlich nächstliegende Abend- oder Morgenmessung verwendet.

Wir unterschieden zwei Höhenbereiche, einen >1500 m ü.M. (und damit oberhalb der sich in etwa 15 km nordwestlich des Radarstandortes entlangziehenden Gebirgskämme). Den unteren Bereich begrenzten wir auf <1400 m ü.M. (um so den unmittelbaren Kammbereich auszuklammern). Weil die Basisrichtung zwischen den Höhenbereichen aufgrund unterschiedlicher Zusammensetzung des Zuges leicht variieren kann, berechneten wir BR für beide Höhen. Für die Berechnung der Basisrichtungen in den beiden Höhenbereichen verwendeten wir die Flugrichtungen aller bei schwachen Rückenwinden ($V_W < 5$ m/s) oder bei noch schwächeren Gegen- oder Seitenwinden ($V_W < 3$ m/s) registrierten Vögel. Dabei gilt es zu beachten, dass die Basisrichtung eine Konvention ist, die erhebliche individuelle Variation einschliesst.

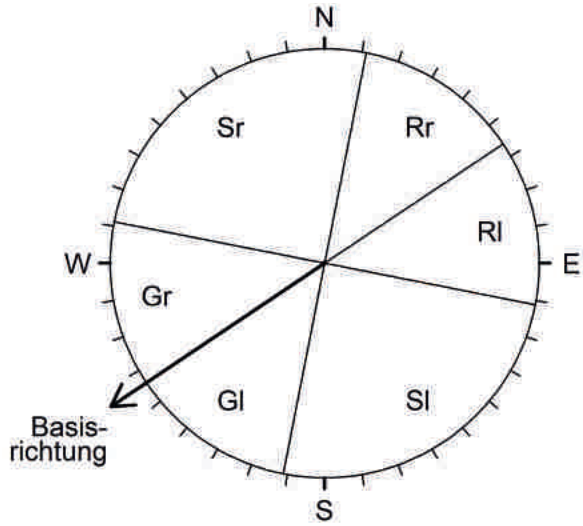

Abb. 1. Sektoren zur Selektion von auf die Vögel wirkenden Winden: zwei Seitenwindsektoren à 90° sowie je zwei Gegen- und Rückenwindsektoren à 45° relativ zur Basisrichtung (hier im Höhenbereich <1400 m ü.M. mit BR = 236°).
Sectors for the selection of winds acting on the birds: two sidewind sectors of 90° and two sectors of 45° each for opposing and following winds relative to the basic direction (in the height bin below 1400 m asl with BR = basic direction = 236°).

Wir definierten sechs Herkunftssektoren der Winde (Abb. 1) und analysierten die Abweichungen der Flugrichtungen R_g und Eigenrichtungen R_a der Vögel von BR pro Windsektor.

Die Flugrichtung (Richtung über Grund) ist die Vektoraddition der Eigenbewegung des Vogels und des Windvektors. Um den Unterschied zwischen passivem Transport (physkalischer Drift) und der eigenen Anstrengung des Vogels zu visualisieren, berechneten wir die mittlere physikalische Drift bei zunehmender Windgeschwindigkeit innerhalb jedes Windsektors. Die physikalische Drift ist dabei die Abweichung von BR, die ein Vogel erleidet, der mit mittlerer Eigengeschwindigkeit genau in Basisrichtung fliegt und dabei der mittleren Windrichtung im betreffenden Windsektor und der auf der X-Achse ablesbaren Windgeschwindigkeit ausgesetzt ist (Abb. 2a). In den einzelnen Flugrichtungsgrafiken der Abb. 6 ist die physikalische Drift durch die hellgrüne Linie repräsentiert.

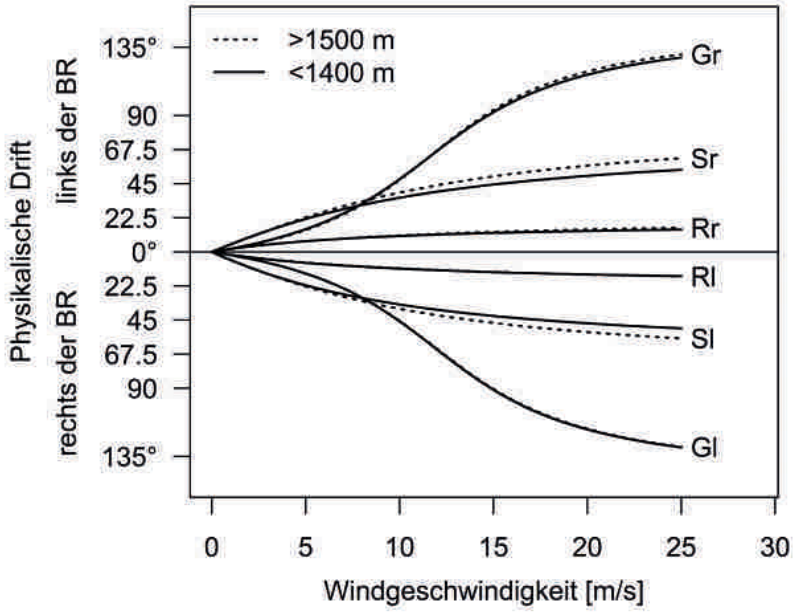

Abb. 2a. Resultierende physikalische Drift bei zunehmendem Wind aus sechs Sektoren (gemäss Abb. 1) unter Annahme der pro Höhenband beobachteten mittleren Eigengeschwindigkeit.
Resulting physical drift with increasing wind speed from six sectors (according to Fig. 1), given mean observed air speed per height bin.

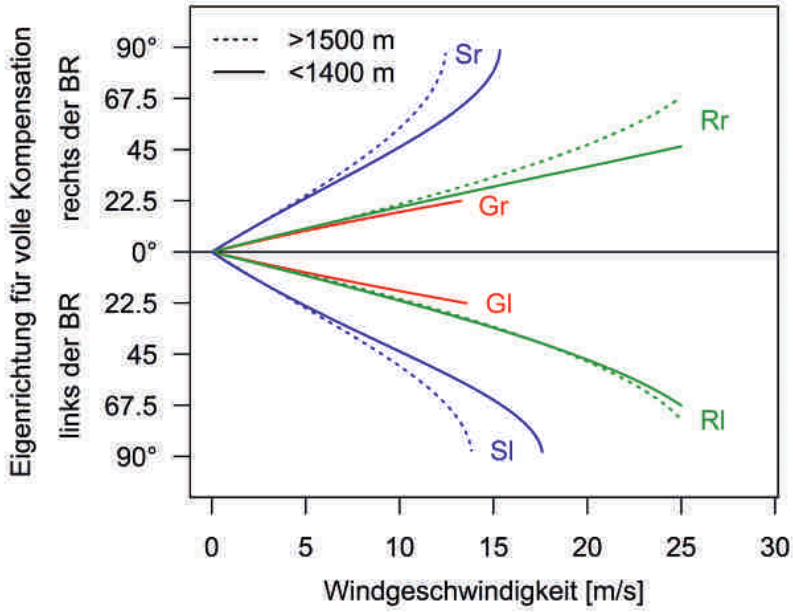

Abb. 2b. Eigenrichtungen, die für volle Driftkompensation bei zunehmender Windstärke aus sechs Sektoren (gemäss Abb. 1) nötig sind.
Headings needed to fully compensate drift with increasing speed of winds from six sectors (according to Fig. 1).

Die Eigenrichtungen (Richtung der Körperachse), die nötig sind, um die aktuellen Winde in sechs Sektoren vollständig zu kompensieren, erlauben den Vergleich zwischen den Reaktionen der Vögel und perfekter Kompensation (Abb. 2b und dunkelgrüne Linien in den Grafiken zu den Eigenrichtungen in Abb. 6).

In Abb. 6 erlauben die Flugrichtungsgrafiken (links) den Vergleich der physikalische Drift (hellgrüne Linie) mit der beobachteten Drift. Die Grafiken für die Eigenrichtung (rechts) vergleichen die volle Kompensation (dunkelgrüne Linie) mit der realisierten Kompensation. Zur Schätzung des mittleren Richtungsverhaltens der Vögel passten wir robuste generelle additive lineare Modelle (GAM; unter Annahme einer Student-t-Verteilung) an die Flug- und Eigenrichtungsdaten aller Individuen pro Windsektor und Höhenbereich an. So können Drift und Kompensation als geglättete Effekte der Windgeschwindigkeit (inkl. zeitlicher Autokorrelation) geschätzt werden. Die Modelle wurden mit der Funktion brm angepasst (R-package brms, Bürkner 2017;

24 000 draws aus der joint posterior distribution) unter Verwendung der Funktion s für den Glätter (package mgcv, Wood 2017; mit unverändertem Standardwert für das Ausmass des Glättens).

Begriffe, Definitionen und Abkürzungen:

V_a = Eigengeschwindigkeit (Geschwindigkeit relativ zur umgebenden Luft)

R_a = Kompassrichtung der Körperachse (engl. «heading»)

V_W = Windgeschwindigkeit, Windstärke, Geschwindigkeit der Luftbewegung

R_W = Windrichtung = Herkunftsrichtung der umgebenden Luftmasse

V_g = Fluggeschwindigkeit relativ zum Boden (engl. «ground speed»)

R_g = Flugrichtung relativ zum Boden (engl. «track direction») = Addition der Vektoren von $R_a + R_W$

V_{mr} = Geschwindigkeit maximaler Reichweite

BR = Basisrichtung = mittlere R_g der bei vernachlässigbarem Windeinfluss während einer Zugsaison registrierten Flugwege

ü.M. = über Meer, ü.B. = über Boden

Pseudodrift = Windinduzierte Richtungsänderungen im Gesamtzug aufgrund differenzieller Nutzung von Rückenwinden durch verschiedene Populationen oder Arten mit unterschiedlichen Zwischenzielen.

Windsektoren – dienen der Berechnung der mittleren Herkunftsrichtung von Winden aus begrenzten Bereichen je links und rechts von BR: Gegenwinde Gr und Gl, Seitenwinde Sr und Sl, Rückenwinde Rr und Rl (dieselben Bezeichnungen werden auch relativ zu den Flugrichtungen der Vögel verwendet).

2. Ergebnisse

2.1. Verteilung von Flug-, Eigen- und Windrichtungen

Im Gegensatz zur breiten Streuung der Flug- und Eigenrichtungen der Zugvögel wie auch der Windrichtungen über flachem Gelände in Süddeutschland (Bruderer et al. im Druck) oder im quer zur Hauptzugrichtung verlaufenden Rhonetal bei Monthey (Bruderer et al. 2022) scheint im Raum Kappelen eine Kanalisierung von Zug- und Windrichtungen vorzuliegen. Die Flug- und Eigenrichtungen waren unterhalb der benachbarten Bergkämme eng konzentriert im Bereich von ± 20 ° um 240 ° (Abb. 3a). Oberhalb der Bergkämme war der Modus der Eigenrichtungen auf 230 ° verschoben und die Streuung etwas gegen S ausgeweitet, was sich auch in der leicht gegen S verschobenen BR widerspiegelt. Die zweigipflige Verteilung der Flugrichtungen oberhalb von 1500 m bestand aus einer analog zu den unter 1400 m fliegenden Vögeln auf 240 ° ausgerichteten Kohorte sowie einer Kohorte, deren Eigen- und Flugrichtungen um 210 ° lagen und aktiven Zug über den Jura andeuteten. Wenige breit gestreute Flugrichtungen im SE-Sektor zeigten wohl über den Jura verdriftete Vögel.

Die gemäss Abb. 3b verfügbaren (als Angebot für die Vögel vorhandenen) Winde waren aufgrund der Kanalisation entlang der Gebirgskette eng konzentriert auf WSW (unten 230–260 °, oben noch enger auf 240–250 °). Unterhalb der Bergkämme waren auch NE-Winde (60–70 °) häufig. Die unterhalb der Jurakämme genutzten (von den Vögeln bevorzugten) Winde waren gegenüber dem Angebot leicht verschoben: Rückenwinde aus 70 ° etwas stärker genutzt als im Angebot; Gegenwinde aus 250–260 ° etwas bevorzugt gegenüber dem Angebot. Auch oberhalb der Jurakämme zeigte sich eine analoge (10 °) Verschiebung im Uhrzeigersinn der genutzten gegenüber den verfügbaren Gegenwinden. Die seltenen Rückenwinde in der Höhe wurden überproportional genutzt, vor allem Winde aus ENE (80 °).

Abb. 3c zeigt die Herkunftsrichtungen der genutzten Winde relativ zur BR in den beiden Höhenbereichen. Um Asymmetrien innerhalb der unterschiedlichen Sektoren aufzudecken, wurden Subsektoren von 20 ° (Säulenbreite) unterschieden. Während die Windrichtungen im oberen Höhenbereich recht gleichmässig in den Sektoren verteilt sind (abgesehen von Gr), bestehen im unteren Bereich erhebliche Asymmetrien, die sich auf die mittleren Windvektoren pro Sektor auswirken. Die in Abb. 3a ersichtliche und aufgrund von 3b erwartbare geringe Zahl an Flugwegen in den Seitenwind-Sektoren wird bestätigt; zudem zeigt sich, dass in diesen Sektoren hoch fliegende Vögel gegenüber Tieffliegern überwogen. Innerhalb der Gegen- und Rückenwind-Sektoren überwogen direkte Gegen- und Rückenwinde (um

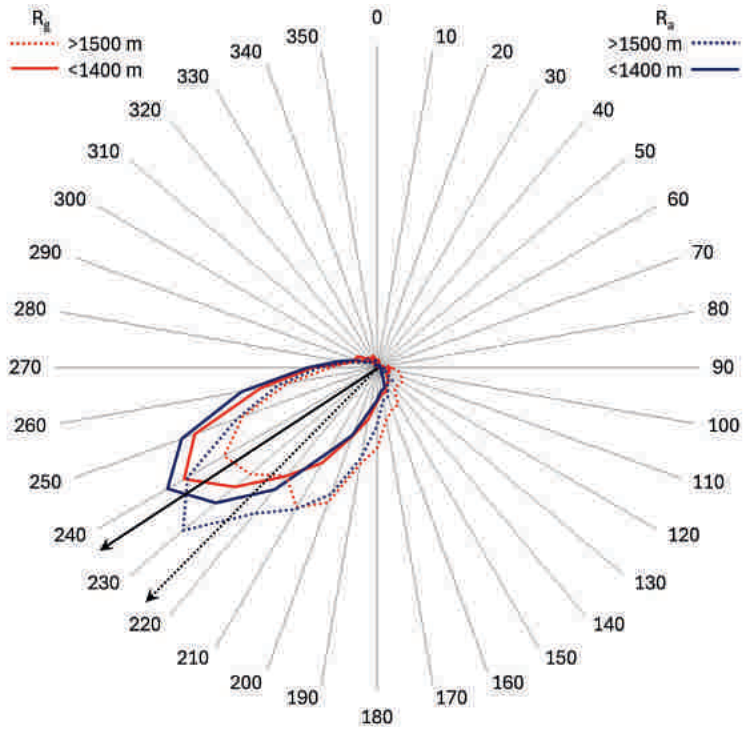

Abb. 3a. Proportionale Verteilung der Flugrichtungen (R_g rot) und der Eigenrichtungen (R_a blau) von im Herbst 1987 (17. August – 28. Oktober) bei Kappelen (Kanton Bern) mit Radar verfolgten Nachtziehern. Schwarze Pfeile = Basisrichtung.
Proportional distribution of tracks (red) and headings (blue) of nocturnal migrants tracked during autumn 1987 (17 August–28 October) near Kappelen (canton of Bern). Black arrows = basic direction.

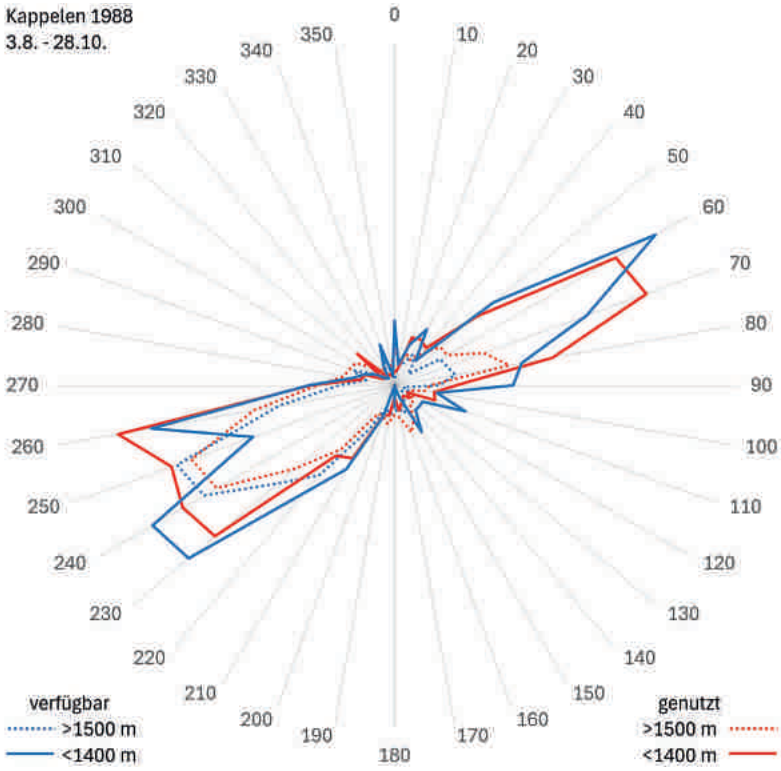

Abb. 3b. Verteilung der im Herbst 1988 bei Kappelen (Kanton Bern) gemessenen Windrichtungen (Herkunftsrichtungen). Verfügbare Winde (blau), durch die Vögel genutzte Winde (rot).
Distribution of wind directions (directions of origine) during autumn 1988 near Kappelen (canton of Bern). Available winds (blue), winds used by the tracked birds (red).

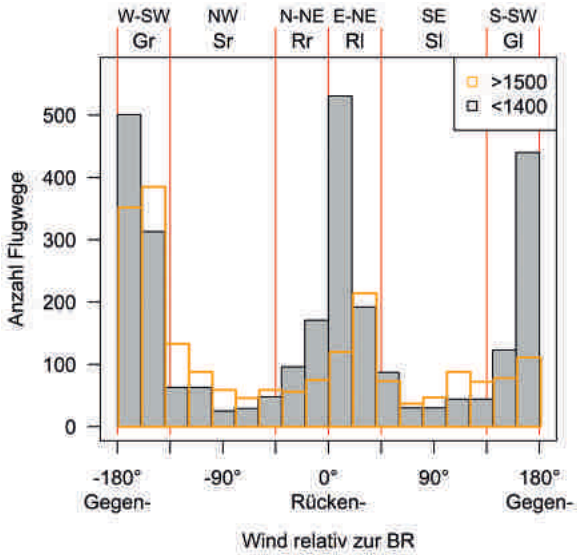

Abb. 3c. Verteilung der von den verfolgten Vögeln genutzten Windrichtungen (relativ zur Basisrichtung BR) über 1500 m (gelb), unterhalb von 1400 m ü.M. (schwarz). Die Histogramm-Säulen von 20 ° Breite visualisieren graduelle Veränderungen in der Windnutzung hoch und tief fliegender Vögel.
Distribution of wind directions (relative to the basic direction BR) used by the tracked birds above 1500 m asl (yellow) and below 1400 m asl (black). Histogram columns of 20 ° width visualise gradual changes in the wind use of high and low flying birds.

180 ° oder 0–21 ° relativ zu BR). Bei leicht von links kommenden Winden (Gl und Rl) überwogen geringe Flughöhen, während bei Winden mit einer Komponente von rechts vermehrt auch oberhalb der Jurakämme fliegende Vögel beteiligt waren. Die Asymmetrien innerhalb der Sektoren sind bedeutungsvoll für die Interpretation der Flug- und Eigenrichtungen unter variierendem Windeinfluss (Kap. 2.4).

2.2. Möglichkeiten und Grenzen der Kompensation von Windeinflüssen

Prinzipielle Überlegungen zur Bandbreite, in der die Vögel erfolgreich Drift kompensieren können, wurde aufgrund der verfügbaren Flugwege und der entsprechenden Winde aus drei Sektoren rechts von BR für den Höhenbereich < 1400 m ü.M. gemacht (Abb. 4). Zunehmende Gegenwinde von rechts (Gr) konnten (theoretisch) mit einer Drehung der Körperachse (R_a) von 0 ° auf 22,5 ° bis zu einer Windgeschwindigkeit von V_W = 13,5 m/s vollständig kompensiert werden. Dabei nahm die Geschwindigkeit über Grund (V_g) linear von 11 auf 0 m/s ab. Die beobachtete mittlere Eigengeschwindigkeit V_a nahm bis zu einer Windgeschwindigkeit von 25 m/s auf knapp 16 m/s zu. Zunehmende Seitenwinde von rechts (Sr) konnten mit einer Drehung von R_a von 0 ° auf 90 ° bis zu einer V_W von 15 m/s vollständig kompensiert werden. V_g nahm dabei von 11 auf 0 m/s ab. V_a stieg linear von 11 m/s auf extreme 17,5 m/s bei V_W = 25 m/s (wobei derart hohe V_W selten waren). Seitliche Rückenwinde von rechts (Rr) konnten mit einer Drehung der R_a von 0 ° auf 45 ° bis zu V_W = 25 m/s vollständig kompensiert werden; mit dem beobachteten Anstieg von V_a von 10 auf 13 m/s resultiert bei zunehmendem Rückenwind von rechts (Rr) für einen vollständig kompensierenden Vogel eine Zunahme der V_g von 10 m/s auf 32 m/s.

2.3. Zusammenhang zwischen Windgeschwindigkeit und Eigengeschwindigkeit

Eine der Möglichkeiten eines Zugvogels zur Minderung des Windeinflusses ist die Steigerung der Eigengeschwindigkeit V_a. Wir verglichen deshalb die mittlere Eigengeschwindigkeit der von uns registrierten Vögel zwischen Klassen zunehmender Windstärke bei Gegen-, Rücken- und Seitenwind (Abb. 5).

Bei Gegenwind bestätigte sich die von Pennycuick (1972) postulierte Zunahme der Geschwindigkeit maximaler Reichweite V_{mr} in beiden Höhenbereichen (H1+), während die nach Pennycuicks Modell erwartete leichte Abnahme von V_a bei Rückenwind nur im oberen Höhenbereich bestätigt wurde (H1±). Bei vernachlässigbarem Wind (V_W < 3 m/s) lagen die mittleren Eigengeschwindigkeiten über alle Windrichtungen und Flughöhen gemittelt bei etwa 11 m/s, bei hoch fliegenden Vögeln eher etwas darüber, bei Tieffliegern zumindest bei schwachem Rückenwind etwas darunter. Die höchste V_a wurde mit 14 m/s bei Gegenwind von 12–15 m/s im unteren Höhenbereich erreicht. Generell erhöhte sich die Eigengeschwindigkeit bei Gegenwind von etwa 11,5 m/s auf etwa 13,5 m/s. Bei Seitenwinden stieg V_a im oberen Höhenbereich nur auf gut 12,5 m/s, im unteren Bereich war eine Zunahme bei dünner Datenlage nur angedeutet. Mögliche Gründe für das Fehlen einer Zunahme von V_a mit der Flughöhe (H2–) werden in der Diskussion erörtert.

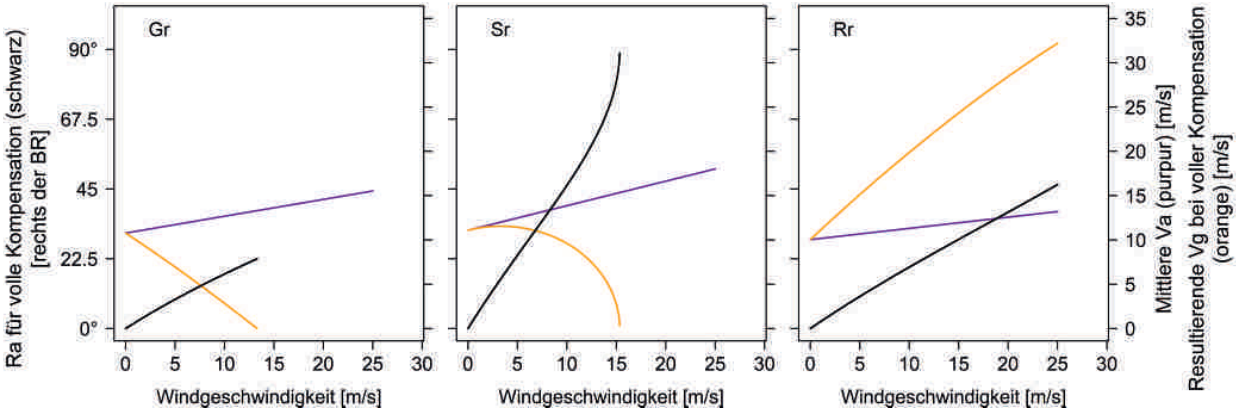

Abb. 4. Möglichkeiten und Grenzen der Drift-Kompensation bei zunehmender Windgeschwindigkeit für drei Windsektoren von rechts, berechnet anhand von beobachteten Eigengeschwindigkeiten unterhalb von 1400 m ü.M. vom Radarstandort Kappelen (1988): Resultierende Geschwindigkeit über Grund (V_g, orange Linie), wenn ein Vogel vollständig für Winddrift kompensiert. Eigenrichtungen (R_a, schwarze Linie, entsprechen der Linie in Abb. 2b), die für volle Windkompensation benötigt werden. Mittlere, auf Basis der Daten pro Windsektor geschätzte Eigengeschwindigkeit (V_a, violett).
Prospects and limits of drift compensation with increasing wind speed for three wind sectors from the right according to air speed data from the radar site Kappelen (1988) at flight levels below 1400 m asl: Resulting ground speed (V_g, orange line) when a bird fully compensates wind drift. Headings needed for full wind compensation (R_g, black, same line as given in Fig. 2b), and the mean air speed estimated from the data per wind sector (V_a, violet).

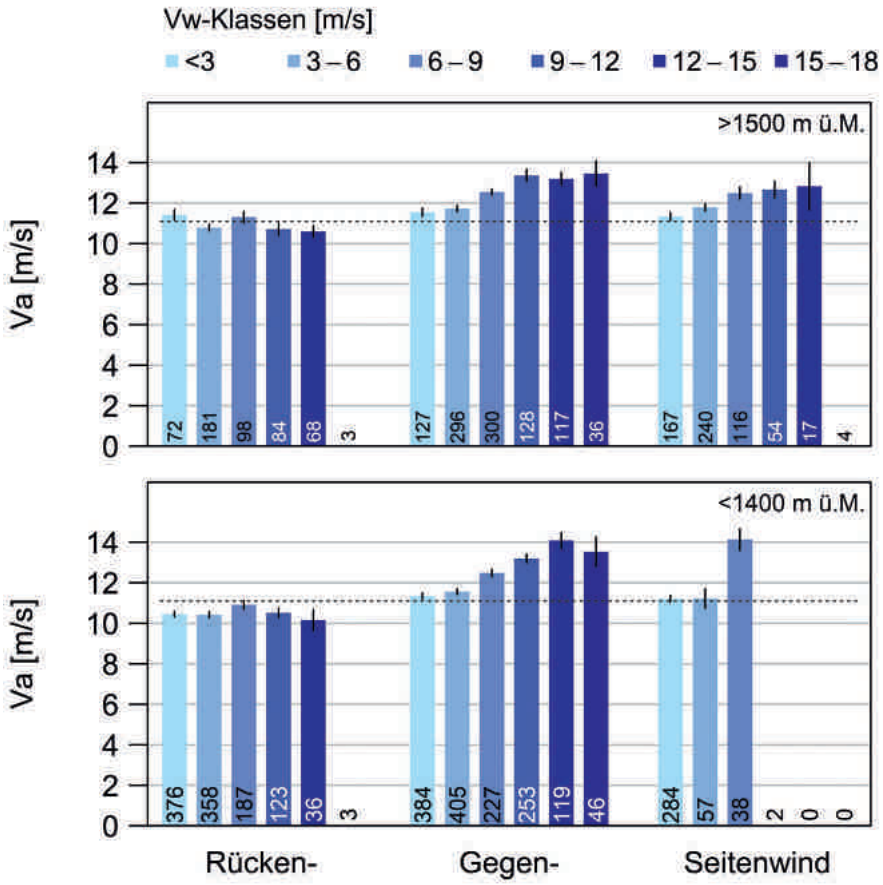

Abb. 5. Mittlere Eigengeschwindigkeiten V_a (mit Standardfehler) von in zwei Höhenbereichen bei Winden aus vier 90°-Sektoren (Seitenwinde von links und rechts zusammengefasst) fliegenden Nachtziehern, aufgeteilt auf sechs Klassen von Windgeschwindigkeiten. Die punktierte Linie zeigt die mittlere Eigengeschwindigkeit V_a bei geringstem Windeinfluss. Zahlen innerhalb der Säulen zeigen Stichprobengrössen.
Mean air speeds V_a (with standard error) of nocturnal migrants flying in two height-zones with winds from four 90°-sectors (side winds from left and right aggregated), arranged according to six wind speed classes. The dotted line indicates average V_a with least wind influence. Numbers within each column indicate sample size.

2.4. Flug- und Eigenrichtungen unter variierendem Windeinfluss

Für die zwei Höhenbereiche (unten und oben: < 1400 m und > 1500 m ü.M.) und die drei Paare von Windsektoren von links und rechts der Basisrichtung wurden die Abweichungen der Flug- und Eigenrichtungen von BR bei zunehmender Windgeschwindigkeit ermittelt (Abb. 6a, b, c). Die hellgrünen Linien in den linken Grafiken jeder Abbildung zeigen volle Drift für einen mit mittlerer Eigengeschwindigkeit und ohne Kompensation fliegenden Vogel; dunkelgrüne Linien in den rechten Grafiken repräsentieren die für volle Kompensation (bei mittlerer Eigengeschwindigkeit) benötigte Eigenrichtung. Violette Regressionslinien (und 95 %-Unsicherheitsintervalle) zeigen die mittlere geschätzte Abweichung der gemessenen Flug- und Eigenrichtungen von BR. Richtungen ausserhalb der grauen Linie bei 90 ° stammen von Vögeln, die keine Annäherung an ein auf der Basisrichtung liegendes Zwischenziel machten. Grau schattierte Säulen bei 11–14 m/s deuten die maximalen Windgeschwindigkeiten an, bei denen die Vögel theoretisch noch in der Lage wären, den Einfluss von Gegenwind durch Steigerung ihrer Eigengeschwindigkeit zu kompensieren. Die als kleine rote Kreise eingefügten Rohdaten zeigen, dass die meisten Vögel mit Windgeschwindigkeiten im Bereich von 2–14 m/s konfrontiert waren; die Richtungsstreuungen scheinen im Vergleich zu den schmalen Unsicherheitsintervallen der GAM-Linien extrem breit. Im Interesse der Anschaulichkeit zeigt Abb. 7 die entsprechenden Verteilungen im Kreis. Die Kreisverteilungen relativieren die auffallend breite Streuung der Rohdaten, indem sich die stark von den vorherrschenden Richtungen abweichenden Zuganteile in der Regel als sehr klein erweisen. Die folgenden Kommentare gehen jeweils zuerst auf die in Abb. 6 erkennbaren Reaktionen der Vögel ein, anschliessend auf die resultierenden Kreisverteilungen.

Gegenwinde von links (Gl; < 1400 m) waren gemäss Abb. 3c und 7 konzentriert in der BR-nahen Hälfte des Sektors. Der Wind-Sektor an sich liess physikalische Drift nach rechts erwarten. Ohne oder sogar mit leicht negativer Kompensation ergab sich bis V_W ~ 6 m/s tatsächlich volle Drift nach rechts (H3±). Bei höheren Windgeschwindigkeiten folgten nur wenige Vögel der prognostizierten grünen Linie. Ungenügende Teilkompensation der in der BR-nahen Sektor-Hälfte konzentrierten Starkwinde führte zu Verdriftung nach links (analog zum Sektor Gr, H3+). Das Überwiegen von Drift nach links könnte ± als Stütze für H5 betrachtet werden. Einzelne Vögel zeigten mit ihren Eigenrichtungen aktiven Umkehrzug; Vögel, die bei Windgeschwindigkeiten > 21 m/s flogen und mehr als 20 ° von BR abwichen, wurden so weit verdriftet, dass auch sie bei den Flugrichtungen im Umkehrzug auftraten (H6+). Rückwärtszug war bei Windgeschwindigkeiten über 14 m/s recht häufig (H7+). In der Kreisverteilung (Abb. 7) gibt es in diesem unteren Bereich kaum auf Kompensation deutende Eigenrichtungen, jedoch eine Hauptmasse von leicht nach rechts verdrifteten Flugrichtungen. Die im oberen Höhenbereich zahlreich mit SSW-Richtungen über den Jura anfliegenden Vögeln sind auch unter der Kammhöhe mit einer kleinen (offenbar bereits absinkenden) Kohorte vertreten. Typisch für diese Gegenwindsituation sind die doch recht zahlreichen Vögel, die in saisonal ungünstige Richtungen zogen.

Gegenwinde von links, oben (Gl; > 1500 m): Auf dieser Höhe waren die Winde gemäss Abb. 3c gleichmässig im Sektor verteilt und sind deshalb durch den mittleren Windvektor gut repräsentiert. Allerdings stiegen bei

Abb. 6 (folgende drei Seiten). Abweichungen der Flugrichtungen über Grund R_g (linke Grafiken) und der Eigenrichtungen R_a (rechte Grafiken) von der Basisrichtung BR, aufgetragen gegen die Windgeschwindigkeit V_W; für Gegenwinde von links und rechts (Gl und Gr, erste Seite 6a), Seitenwinde (Sl und Sr, zweite Seite 6b) und Rückenwinde (Rl und Rr, dritte Seite 6c). Jeder Windsektor mit zwei Höhenbereichen (< 1400 und > 1500 m ü.M.). Kleine rote Kreise zeigen die Rohdaten. Hellgrüne Linien in den linken Grafiken zeigen volle Drift; dunkelgrüne Linien in den rechten Grafiken repräsentieren die für volle Kompensation benötigen Eigenrichtungen. Violette Regressionslinien (und punktierten Linien für 95 %-Unsicherheitsintervalle) zeigen die mittlere geschätzte Abweichung von BR (mittlere Drift oder Kompensation). Vögel mit mehr als 150 ° Abweichung sind als kleine graue Kreise ausgeschieden. Grau schattiert: höchste noch-kompensierbare-V_W (11–14 m/s). Beachte variable Skalen der X-Achse. N: Gesamtstichprobengrössen (Anzahl der grauen Kreise in Klammern). Die Mediane für R_g pro Zunahme von V_W um 1,5 m/s sind mit blauen Kreisen angegeben (Legende mit Stichprobengrössen für den kleinsten und grössten Kreis).
See the following three pages for Fig. 6. Deviation of track directions R_g (left graphs) and of headings R_a (right graphs) from the basic direction BR plotted versus wind speed V_W; for left and right opposing winds (Gl and Gr, first page 6a), left and right sidewinds (Sl and Sr, second page 6b), and left and right following winds (Rl and Rr, third page 6c). Twin-graphs for the two height zones (< 1400 and > 1500 m asl). The distribution of raw data indicated by small red circles. Green lines in the left graphs indicate full drift for a bird flying with average air speed and zero compensation, green lines in the right graphs headings needed for full compensation (given average flight speed). Violet model lines (with dotted lines indicating 95% uncertainty intervals) visualise estimated mean deviations of tracks and headings from the basic direction (i.e. average drift and compensation, respectively). Tracks outside the grey lines at 90 ° show birds that make no progress with respect to an intermediate goal (along BR); birds with more than 150 ° deviation dismissed as small grey circles. Shaded areas for V_W = 11–14 m/s indicate the highest speeds of opposing winds that might be compensated by the birds. Scale of the X-axis adjusted to available wind speeds. Total sample size indicated in the lower right corner of heading graphs (number of grey circles in brackets). Medians of tracks per 1.5 m/s increase of wind speed indicated by blue circles (sample sizes per smallest and largest circle to the right of each graph of track directions).

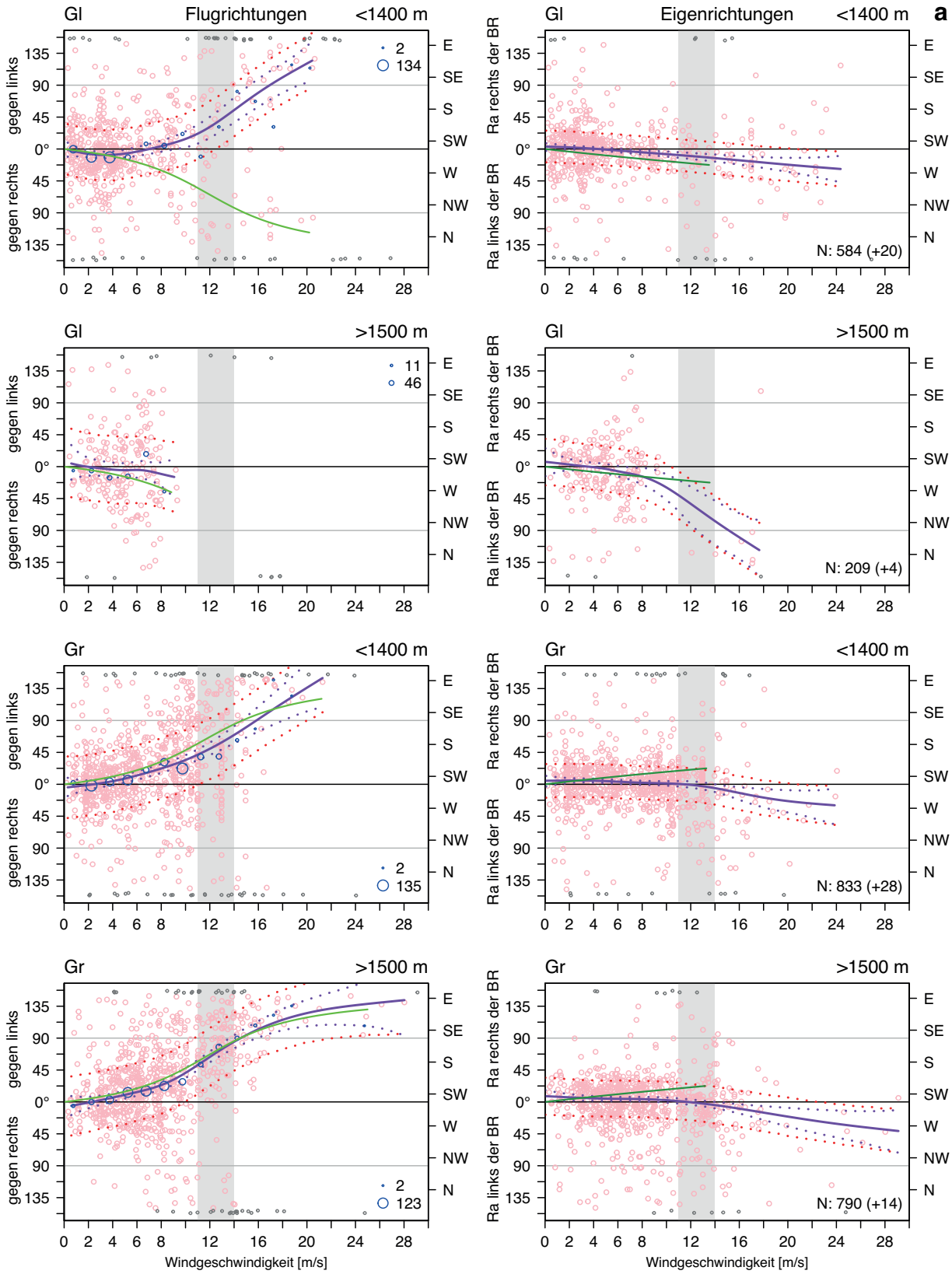

Abb. 6a. Für Erläuterungen siehe Seite 338.

Fig. 6a. See explanations on page 338.

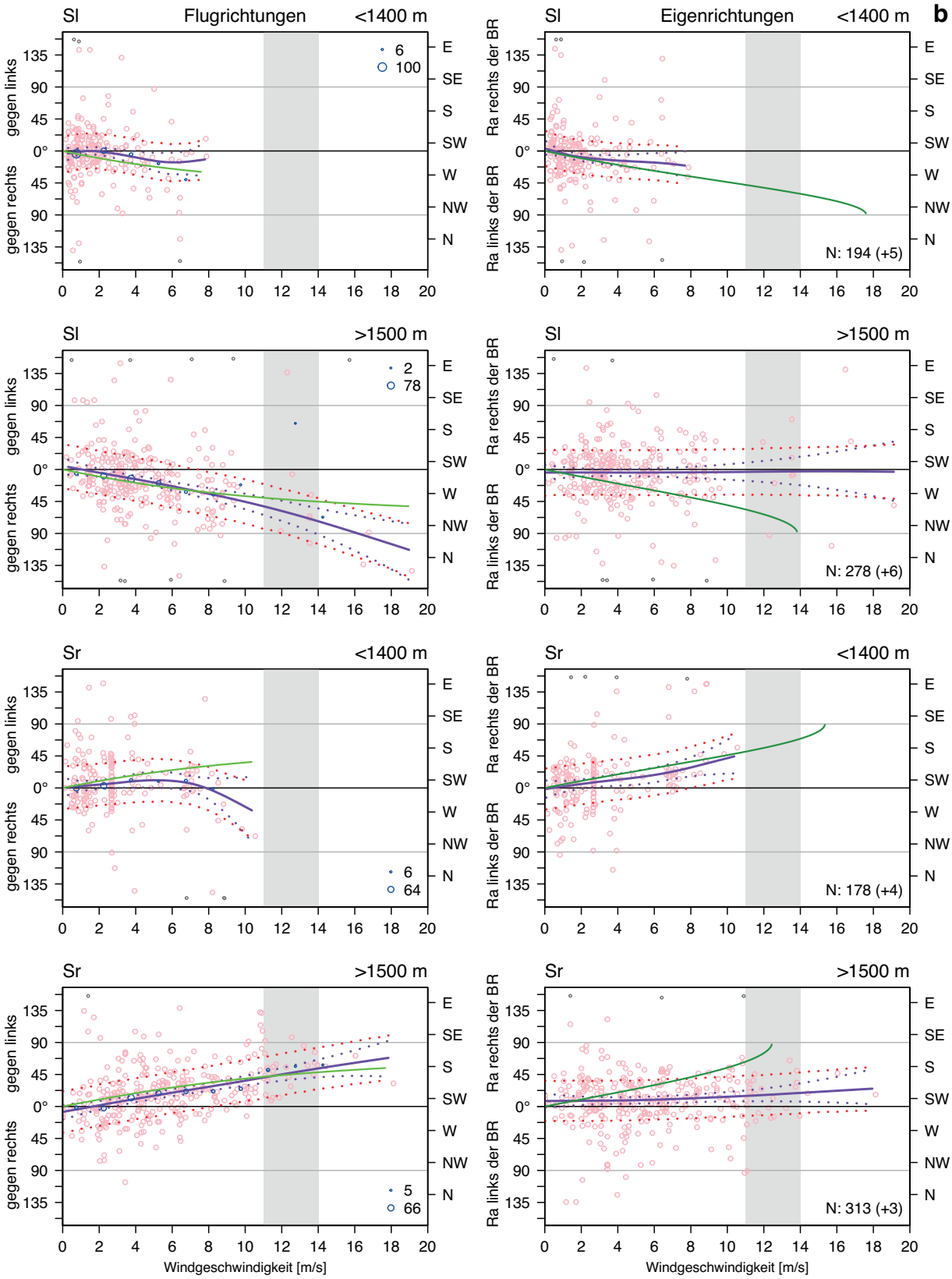

Abb. 6b. Für Erläuterungen siehe Seite 338.

Fig. 6b. See explanations on page 338.

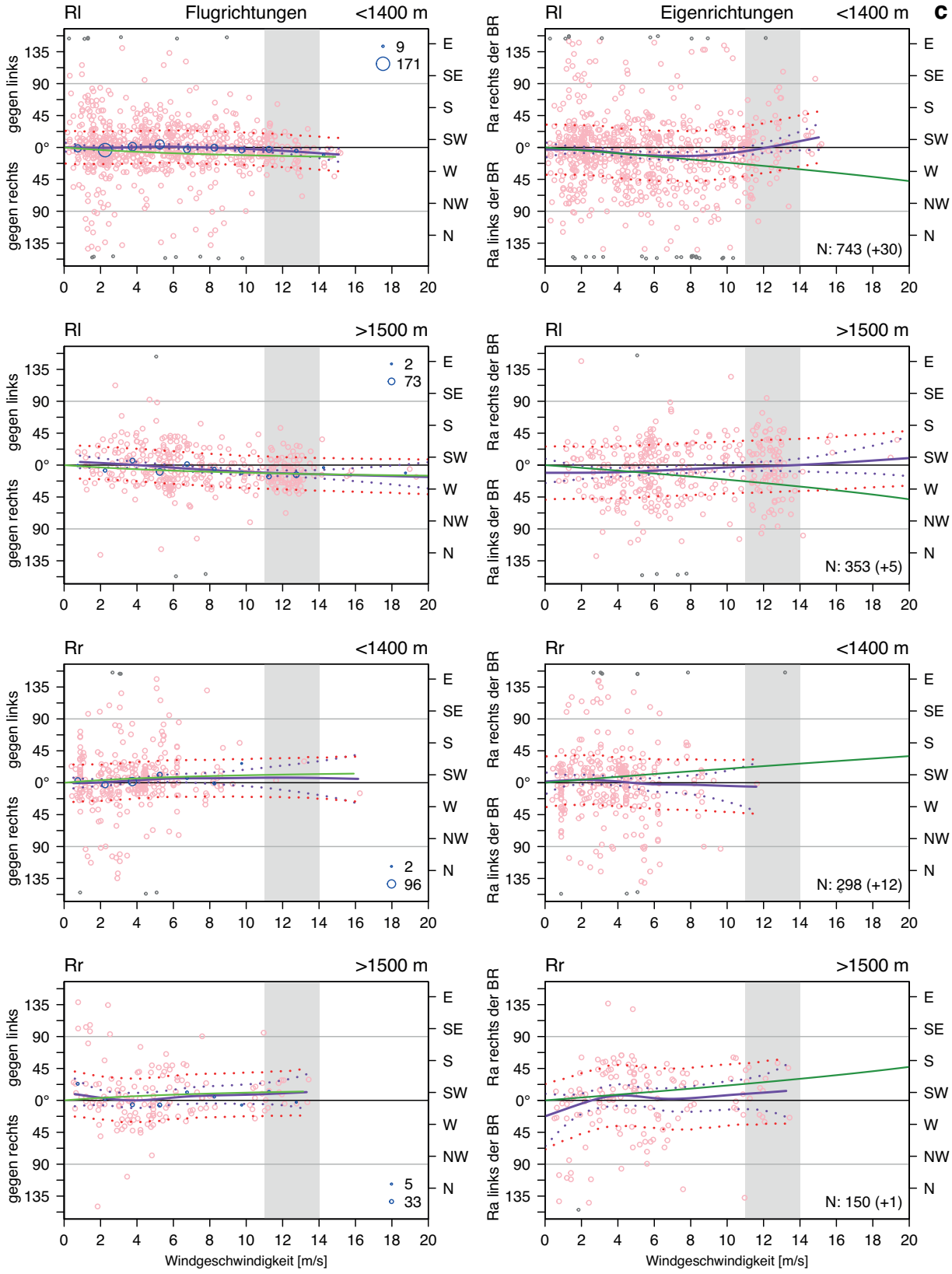

Abb. 6c. Für Erläuterungen siehe Seite 338.

Fig. 6c. See explanations on page 338.

diesen ungünstigen Winden nur wenige Vögel über die Kammhöhe auf, davon nur vereinzelte bei $V_W > 10$ m/s. Einzelvögel, die bei höheren Windgeschwindigkeiten flogen, tendierten zu Überkompensation von über 90 °, was bei den Flugrichtungen zu Umkehrzug führte (H6+). Kompensation (ev. auch negative Kompensation) bis etwa $V_W = 3$ m/s und weitgehende Verdriftung darüber stützen (bedingt) H3±. In der Kreisverteilung sind die Eigenrichtungen aufgeteilt in drift-begünstigende und drift-kompensierende Anteile, die einerseits zu westlichen Flugrichtungen führten und anderseits zu ausgeprägt Jura-querenden Richtungen.

Gegenwinde von rechts (Gr; < 1400 m): Diese häufigsten Winde induzierten bei $V_W < 3$ m/s Kompensation oder Überkompensation, bei zunehmender Windgeschwindigkeit abnehmende Kompensation (H3+); bei sehr starken Winden führten sie zu Überdrift gegen links (H5+) und zum Teil zu driftbedingtem Umkehrzug (H6+). Die Modelllinien (GAM) und die Mediane der Flugrichtungen bestätigen die Überkompensation bei $V_W < 3$ m/s, starke Teilverdriftung bei $V_W = 4$–16 m/s, und Überdrift bis Umkehrzug bei noch stärkeren Winden (H3+, H5+, H6+). In der Kreisverteilung deuten die Eigenrichtungen mehrheitlich auf leichte Kompensation, während die Flugrichtungen (abgesehen von kleinen Anteilen in saisonal ungünstige Richtungen ziehender Vögel) drei Komponenten enthalten: a) die Hauptmasse des Zugs verdriftet in die Sektoren SW bis S, b) eine direkt gegen den Wind fliegende Kohorte, c) kleine südostwärts ziehende Anteile.

Gegenwinde von rechts (Gr; > 1500 m): Das Verhalten der Vögel im oberen Höhenbereich glich dem der Vögel im unteren Bereich: Die Eigenrichtungen zeigten Überkompensation bis $V_W = 3$ m/s, Teilkompensation bis etwa $V_W = 10$ m/s und negative Kompensation darüber. Entsprechend ergaben die Flugrichtungen negative Drift bis $V_W = 3$ m/s, Teilverdriftung bis $V_W = 10$ m/s und volle Drift (nicht aber Überdrift) bei höheren V_W (H3+, H5+, H6+). In der Kreisverteilung zeigte sich analoges Verhalten wie unterhalb der Jurakämme, wobei die Verdriftung deutlich ausgeprägter war.

Seitenwinde waren aufgrund des benachbarten Gebirgszugs generell selten und vor allem im unteren Höhenbereich schwach.

Seitenwinde von links (Sl; < 1400 m): Volle Kompensation bis $V_W = 2{,}5$ m/s, Teilkompensation bis 8 m/s (H3+). Die Kreisverteilungen zeigen eine drift-begünstigende und eine drift-kompensierende Kohorte von Eigenrichtungen; aufgrund der geringen Windgeschwindigkeiten wichen die Flugrichtungen (abgesehen von einer angedeuteten Jura-querenden Kohorte) wenig von der BR ab.

Seitenwinde von links (Sl; > 1500 m): Minimale Kompensation, die bis VW ~ 2 m/s zur Driftvermeidung genügte, bei zunehmender VW (bis ~ 9 m/s) aber zu voller Verdriftung führte (H3±). In der Kreisverteilung war die Aufteilung in eine drift-begünstigende und eine drift-kompensierende Kohorte von Eigenrichtungen noch ausgeprägter als im unteren Höhenbereich. Die drift-kompensierenden Vögel konnten trotz starken Winden mit SW-Richtungen den Jura überqueren, während die nicht kompensierenden Vögel im Sektor WSW konzentriert waren oder sogar Mitwindflüge gegen NW zeigten.

Seitenwinde von rechts (Sr; < 1400 m): Angedeutete, mit zunehmender Windgeschwindigkeit eventuell zunehmende Kompensation, die bei $V_W = 3$–8 m/s zu Teilverdriftung führte (H3±). Die Kreisverteilung zeigt unten neben leichter Verdriftung dominierende Kompensation sowie mit südwestlichen Eigenrichtungen über den Jura fliegende Vögel.

Seitenwinde von rechts (Sr; > 1500 m): Leichte Überkompensation bei Schwachwind. Gleichbleibende Teilkompensation zwischen $V_W = 3$–18 m/s, die zu Teilverdriftung bis etwa $V_W = 12$ m/s und zu voller Drift darüber führte (H3+). Die Kreisverteilung zeigt trotz bedeutender Anteile an kompensierenden Vögeln einen erheblichen Teil von Flugwegen mit Drift gegen SSW und S sowie einen Anteil an Mitwindflug gegen SE.

Rückenwinde von links (Rl; < 1400 m) sind gemäss Abb. 3c nahe an perfektem Rückenwind: Die Eigenrichtungen deuten volle Kompensation bis Windgeschwindigkeiten V_W ~ 6 m/s an. Über dieser V_W schienen die Kompensationsanstrengungen abzunehmen bis zu negativer Kompensation ab $V_W = 12$ m/s. Diese äusserst geringen seitlichen Windkomponenten ermöglichten bei den Flugrichtungen vollständige Driftvermeidung bis etwa $V_W = 9$ m/s; darüber ergab sich schwache Teilverdriftung (H9+). In den Flugrichtungen der Kreisverteilung fällt dominierender Mitwindflug auf. Die breite Streuung der Eigenrichtungen lässt neben Mitwindflug und Teilkompensation eine stark kompensierende Kohorte von zu Jura-Überquerung tendierenden Vögeln erkennen.

Rückenwind von links (Rl; > 1500 m): Bei Eigen- und Flugrichtungen zeigte sich Überkompensation bis etwa $V_W = 4$ m/s, dann leicht zunehmende Verdriftung (H9+). Die Kreisverteilung zeigt oberhalb der Jurakämme auf Mitwindflug tendierende Eigenrichtungen, die zu dominierendem Mitwindzug Wind führten. Die Streuung der Flugrichtungen war aufgrund von stark überkompensierenden Eigenrichtungen (SW, S und SE) breiter als im unteren Höhenbereich und enthielt starke Jura-querende Kohorten.

Rückenwind von rechts (Rr; < 1400 m) wurde bis V_W ~ 4 m/s vollständig, darüber kaum kompensiert (H9+). In der Kreisverteilung deutet ein Teil der Eigenrichtungen Mitwindflug an, eine grössere Kohorte indiziert Überkompensation, was Flugwege leicht rechts von BR ergab.

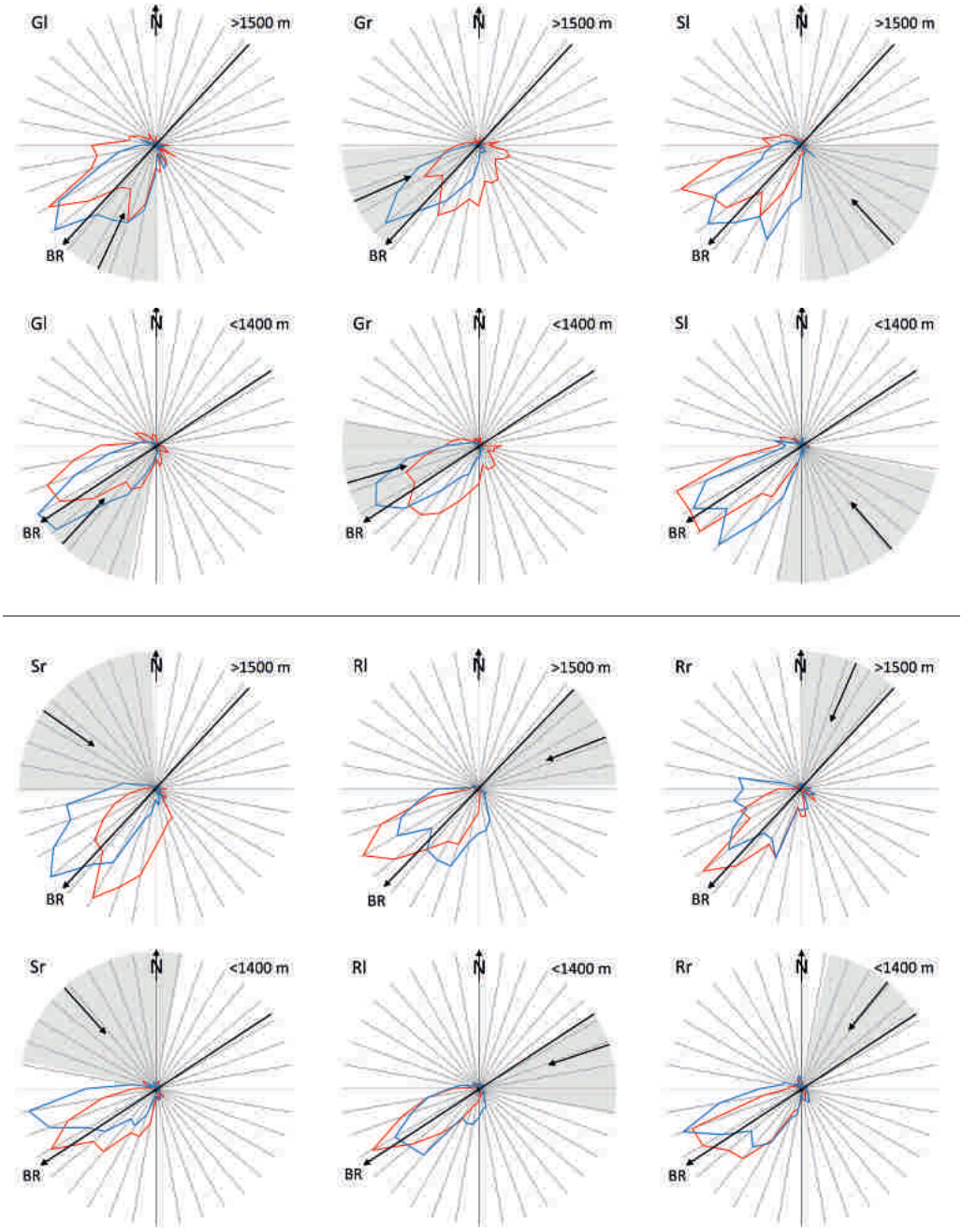

Abb. 7. Kreisdarstellungen der Flugrichtungen (R_g, rot) und der Eigenrichtungen (R_a, blau) für die in Abb. 6 dargestellten Windsektoren und Höhenbereiche. Die Windsektoren sind grau schattiert. Schwarze Pfeile von der Peripherie gegen das Zentrum jeder Grafik deuten die mittlere Windrichtung pro Sektor an. Die das Zentrum der Grafiken durchquerenden schwarzen Pfeile zeigen die (zwischen den Höhenbereichen differierenden) BR.

Circular distributions of tracks (R_g, red) and headings (R_a, blue) for each of the wind sectors and height bins presented in Fig. 6. Wind sectors are shaded grey. Black arrows from the periphery towards the centre of the graph indicate the average wind direction per sector. The black arrows through the centre of each graph show BD (differing between the two altitudinal bins).

Rückenwinde von rechts (Rr; >1500 m): Eigen- und Flugrichtungen deuteten mit wenig Daten bei geringen Windgeschwindigkeiten Überdrift an, bei zunehmenden V_W kaum Kompensation. Die leichte Seitenwindkomponente ergab deshalb volle Drift (H9±). In der Kreisverteilung zeigte sich auffallend breite Streuung der Eigenrichtungen (von Mitwindflug gegen SSW bis WNW-Kompensation), was in drei Kohorten von Flugrichtungen resultierte (a: Mitwindflug, b: stark kompensierender Hauptzug, c: überkompensierter WSW-Zug).

Generell lassen sich aus Abb. 7 folgende Tendenzen ableiten: Zweigipflige Verteilungen deuteten auf Jura-überquerende beziehungsweise dem Jura folgende Kohorten. Bei unimodalen Verteilungen der Eigenrichtungen lag der Modus in der Regel leicht rechts von BR; bei bimodalen Verteilungen tendierte jeweils einer der Modi in diese Vorzugsrichtung. Die Gesamtverteilungen der Eigenrichtungen oder zumindest Teilkohorten deuteten bei Gegen- und Seitenwinden Kompensationstendenzen an, während Winde nahe an der BR (Rl und Rr) vor allem Mitwindbewegungen induzierten. Trotz erkennbarer Kompensationsanstrengungen zeigten sich in den meisten Flugrichtungen oder zumindest in Teilkohorten driftbedingte Abweichungen von BR, bei Rückenwinden Mitwindflug. Mit einer Ausnahme (Gr) streuten die Eigenrichtungen im oberen Höhenbereich stärker als im unteren. Bei Gegenwind streuten erwartungsgemäss die Flugrichtungen stärker, bei Rückenwind die Eigenrichtungen. Verdriftung war in der Höhe stärker als unterhalb der Jurakämme, am stärksten bei Gegenwind von rechts (Gr), wo sich nennenswerte Anteile gegen S und SE verdriften liessen, ohne dass dabei entsprechende Eigenrichtungen als Hinweis auf Pseudodrift vorkamen.

3. Folgerungen und Diskussion

Die Anwendung derselben Methoden für die Beschaffung und Analyse von Vogelzugdaten auf einer Radarstation in der Nähe einer Gebirgskette in der Schweiz und einer Station in einer wenig strukturierten Landschaft in Süddeutschland (Bruderer et al. im Druck) ermöglichten es, das Flugverhalten von Nachtziehern gegenüber Windeinflüssen bei unterschiedlichen topografischen Bedingungen zu vergleichen. Um bei der Datenanalyse das Problem der zirkulären Verteilung von Wind- und Zugrichtungen zu reduzieren (Green und Alerstam 2002), wurde das Verhalten der Vögel gegenüber den herrschenden Windgeschwindigkeiten innerhalb mehrerer Windsektoren untersucht.

An beiden Standorten fiel auf, dass Winde mit Geschwindigkeiten < 3 m/s in der Regel kompensiert oder sogar überkompensiert wurden. Bei zunehmender Windstärke nahmen die Kompensationsanstrengungen nur ungenügend zu oder nahmen sogar ab, so dass Drift zum vorherrschenden Merkmal der Flugrichtungen wurde. Bei starken Gegenwinden von rechts fiel Überdrift gegen S und SE auf.

Methodische Einschränkungen: Obwohl die Radar-Verfolgung von Windmessballonen die exakteste Methode ist, um die Reaktionen individuell verfolgter Zugvögel auf Windeinflüsse zu studieren, beinhalten zeitliche Unterschiede von mehreren Stunden sowie Höhenunterschiede von ± 100 m zwischen Flugwegen von Vögeln und den Messpunkten der Windmessballone gewisse Unsicherheiten. Eine Mischung verschiedener Vogelarten in unseren Stichproben erhöht die Richtungsstreuung. Frühere Studien haben allerdings gezeigt, dass die meisten der in Mitteleuropa aufgezeichneten Vögel Singvögel waren (rund ¾ kleine und ¼ grosse), lediglich etwa 6–7 % waren kontinuierlich mit den Flügeln schlagende Vögel und damit Wat- oder Wasservögel (Bruderer 1971, Liechti 1993). Insgesamt müssen wir aber damit rechnen, dass die Streuung in unseren Stichproben durch die beteiligten Arten erhöht ist.

Eine wichtige Eigenheit unserer Analyse ist die Definition der Basisrichtung als Schätzung der Richtung zu mittleren Zwischenzielen der das Beobachtungsgebiet nachts überfliegenden Zugvogelgemeinschaft. Da BR anhand von Flugrichtungen bei «vernachlässigbaren» Winden berechnet wird, beeinträchtigt die bei Schwachwinden oft beobachtete Überkompensation die Konzentration der Flugrichtungen um BR; da Überkompensation aber nach beiden Seiten von BR vorkam, sollte dies nicht zu einer wesentlichen Verschiebung der BR führen.

Beurteilung der Ergebnisse:

Im Gegensatz zu den weitgehend ohne Topografieeinfluss ziehenden Vögeln in Süddeutschland (Bruderer et al. im Druck) waren im Raum Kappelen Vögel und Winde bis mindestens auf Kammhöhe durch den benachbarten Gebirgszug kanalisiert; Flug- und Eigenrichtungen unterschieden sich weit weniger als in Süddeutschland. Oberhalb der Bergkämmen war die Basisrichtung ähnlich wie in Süddeutschland etwas gegen S gedreht. Bei den hoch fliegenden Vögeln lassen sich deshalb in den Flugrichtungen zwei Kohorten unterscheiden, eine mit gleicher Mittelrichtung wie die tief fliegenden Vögel und eine etwa 40° südlicher ausgerichtete Kohorte von Jura-Überfliegern. Die auf beiden Kohorten beruhende Basisrichtung war oben rund 20° südlicher als unten. Bemerkenswert ist, dass die Kohorte der Jura-Überflieger oft auch im unteren Höhenbereich erkennbar war. Dies deutet auf das in anderen Gebirgsgegenden oft beobachtete Absinken von Zugvögeln nach der Überquerung von Gebirgszügen, wie etwa auf dem St. Gotthard und bei Planachaux in den Alpen sowie an der Strasse von Messina (Bruderer et al. 2018). Bei Rückenwinden nahe an der BR (Rl und Rr) wurden auch Mitwindbewegungen beobachtet.

Unser sehr einfacher Vergleich der Eigengeschwindigkeiten V_a bei Gegen-, Rücken- und Seitenwinden bestätigt die von Pennycuick (1972) postulierte Steigerung von V_a bei Gegenwind; bei Seitenwind sind nur im oberen Höhenbereich (über 1500 m ü.M.) genügend Daten für eine Bestätigung vorhanden. Die postulierte Abnahme bei Rückenwinden wird (analog zu den Beobachtungen bei Nürnberg) nur im oberen Höhenbereich bestätigt.

Eine mögliche Erklärung für das Fehlen der gemäss aerodynamischer Theorie erwarteten Zunahme der Eigengeschwindigkeit mit der Höhe könnte sich aus Abb. 3b ergeben: Während die Windrichtungen unterhalb von 1400 m ü.M. ungefähr gemäss Angebot genutzt wurden, war die Nutzung von Rückenwinden oberhalb von 1500 m ü.M. deutlich überproportional, bei Gegenwind leicht unterproportional. Da Zugvögel ihre Geschwindigkeit maximaler Reichweite V_{mr} bei Rückenwind senken und bei Gegenwind steigern (Pennycuick 1972), könnte die nach Bruderer et al. (im Druck) auch bei Nürnberg beobachtete windabhängige Höhenwahl zur Verschleierung der an sich zwingenden Geschwindigkeitszunahme mit der Höhe führen.

Dass Jura-überquerende Vögel mit SSW-Richtungen nach der Überquerung der Weissensteinkette im Höhenbereich unter 1400 m ü.M. in Erscheinung traten, mag erstaunen, weil Zugvögel nach Flügen über Gebirgszüge darauf tendieren, ihre Flughöhe zu halten, zumindest wenn weitere Überflüge zu erwarten sind, wie etwa auf dem St. Gotthardpass und auf Planachaux im Anflug zum Col de Bretolet (Bruderer et al. 2018). Vergleichbar mit Kappelen könnten Radarbeobachtungen an der Strasse von Messina (310 m ü.M.) sein, mit Gebirgsgegenden von 600–1000 m ü.M. im nahen Herbst-Anflug und keinen Bergen im weiteren Verlauf des Zugs: Dort flogen etwa 35 % der Vögel unter 1000 m ü.M., davon etwa 12 % unter 800 m, aber nur 2 % unter 600 m ü.M. (Bruderer et al. 2018). Radarbeobachtungen auf dem Col de la Croix (1718 m ü.M.) zeigten, dass Singvögel bei starken Gegenwinden nach der Passüberquerung rasch absinken, während sie bei Rückenwinden erst in der zweiten Nachthälfte negative Vertikalgeschwindigkeiten zeigen (Jenni-Eiermann et al. 2024). Weil sich die Weissensteinkette doch in einer Entfernung von 20–30 km von der Radarstation Kappelen hinzieht und Gegenwinde häufig waren, wird verständlich, dass in unserem Datensatz Jura-überquerende SW-Zieher auch im Höhenbereich unterhalb der Jurakämme auftraten.

Die Feststellung von Liechti (1993), dass Vögel (in der Gegend von Nürnberg) Seitenwindkomponenten nur kompensierten, wenn sie weniger als 20 % ihrer Eigengeschwindigkeit ausmachten, wird bestätigt und ergänzt durch die neue Erkenntnis, dass bei schwachen Winden häufig überkompensiert wurde. Überkompensation könnte als Reaktion auf die bei stärkeren Winden häufig tolerierte Drift gedeutet werden. Bei zunehmendem Wind oberhalb der Grenze von etwa 3 m/s nimmt Drift aufgrund ungenügender Kompensation zu. Wenn Gegenwinde von rechts Geschwindigkeiten im Bereich der Eigengeschwindigkeiten der Vögel (d.h. 11–14 m/s) oder darüber erreichen, drehen viele Vögel ihre Eigenrichtung südwärts und begünstigen damit S- oder sogar SE-Drift. Auf Pseudodrift deutende, gegen SE tendierende Eigenrichtungen kamen jedoch kaum vor.

Dank

Das Projekt Kappelen war eine der zahlreichen, im Rahmen der Zugforschung an der Schweizerischen Vogelwarte finanzierten Radar-Studien. Essenziell dafür waren die Zurverfügungstellung von Radargeräten durch die Schweizer Armee, die technische Betreuung der Radar- und Registrieranlagen durch Thomas Steuri und die Mitarbeit einer grossen Zahl von Volontären bei der Feldarbeit. Unser Dank gilt ihnen sowie Felix Liechti und Barbara Helm für die Korrektur früherer Textversionen; Patrick Mächler und Herbert Stark trugen mit ihren wertvollen Verbesserungsvorschläge Wesentliches zur Endversion bei.

Abstract

Bruderer B, Korner P, Peter D (2024) Impact of wind on nocturnally migrating birds at the edge of a mountain range. Ornithologischer Beobachter 121: 330–347.

The tracks of nocturnal migrants and pilot balloons recorded with a tracking radar were used to analyse the reactions of the birds to the direction and speed of winds measured at their individual flight altitudes. A radar site in the northern part of the canton of Berne, next to the mountain range of the Jura was chosen to compare the behaviour of the birds with migrants above an area in southern Germany, where topographical structures were much less pronounced (Bruderer et al. in press). To define a potential intermediate goal direction of the bird community, we calculated the basic direction (BD = average track direction of birds flying under negligible wind influence over a full season) as a reference. We modelled the deviations of tracks and headings from BD for increasing wind speeds from six sectors (two sectors of 45° for opposing and for following winds, 90° for the rare sidewinds, each from left and right). A comparison of air speeds V_a with winds from four (90°-) sectors confirmed that V_a increased with increasing opposing winds; a similar increase occurred with winds from both sides. A minimal reduction of V_a with increasing following winds was indicated at high flight levels. A predicted increase in average V_a due to decreasing air density with increasing height was not observed; possible explanations (birds climbing to high altitudes in following, but not in strong opposing winds) are discussed. For the two height bins (below and above the crests of the neighbouring Jura ridges), track- and heading-directions relative to BD showed: The directional distributions of birds and winds tended to be aligned along the mountains (even above the crests). Besides the main direction there was often a small additional cohort of birds having crossed the Jura mountains. The sporadic and weak sidewinds from left and right induced important drift above and partial compensation below the crests. Most birds flew against the generally prevailing westerly and southwesterly winds. Opposing winds from the left (Gl) induced only minimal compensation, but wide splitting of tracks towards right (according to winds) and towards left (with birds tending southwards in spite of northward drift). Opposing winds from front-right (Gr) were accompanied by strong migration and full drift; with high wind speeds pronounced over-drift occurred, because many birds shifted their heading southwards. Following winds (Rr and Rl) required only minor corrections to remain close to BR; downwind flights were a particular feature. The scatter of directions was much smaller, and flights opposite to seasonal directions less frequent than in southern Germany. Similar at both sites was an astonishingly high prevalence of drift over partial compensation.

Literatur

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 (2020) Ein halbes Jahrhundert Zugforschung mit der «Superfledermaus». Vogelwarte 58: 255–272.

Bruderer B, Korner P, Peter D (im Druck) In-flight reactions of nocturnally migrating birds to winds. Journal of Ornithology.

Bruderer B, Liechti F (1990) Richtungsverhalten nachtziehender Vögel in Süddeutschland und der Schweiz unter besonderer Berücksichtigung des Windeinflusses. Ornithologischer Beobachter 87: 271–293.

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, Peter D, Korner P (2022) Flugverhalten von Nachtziehern über dem Schweizer Mittelland und den Alpen im Vergleich. Ornithologischer Beobachter 119: 212–231.

Bruderer B, Steuri T, Aschwanden J, Liechti F (2012) Vom militärischen Zielfolgeradar zum Vogelradar. Ornithologischer Beobachter 109: 157–176.

Bürkner P-C (2017) brms: an R package for Bayesian Multilevel Models using Stan. Journal of Statistical Software 80 (1): 1–28. doi:10.18637/jss.v080.i01.

Erni B, Liechti F, Bruderer B (2005) The role of wind in passerine autumn migration between Europe and Africa. Behavioral Ecology 16: 732–740.

Green M, Alerstam T (2002) The problem of estimating wind drift in migrating birds. Journal of Theoretical Biology 218: 485–496.

Jenni-Eiermann S (2024) Energy supply during nocturnal endurance flight of migrant birds: effect of energy stores and flight behaviour. Movement Ecology 12: 41. https://doi.org/10.1186/s40462-024-00479-5.
Komenda-Zehnder S, Liechti F, Bruderer B (2002) Is reverse migration a common feature of nocturnal bird migration? – An 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.
Pennycuick C (1972) Animal flight. Arnold, London.
Richardson WJ (1991) Wind and orientation of migrating birds: a review. Seite 226–249 in: Berthold P (Herausgeber) Orientation in birds. Birkhäuser Verlag, Basel.
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.
Wood SN (2017) Generalized Additive Models: an introduction with R (2nd edition). Chapman and Hall/CRC, New York.

Manuskript eingegangen am 27. Mai 2024

Autoren

Bruno Bruderer begann 1968 an der Universität Basel seine Dissertation «Radarbeobachtungen über den Frühlingszug im Schweizerischen 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 ehrenamtlich für die Vogelwarte. Dieter Peter ist seit 1989 als Elektroniker im Radar-Team der Schweizerischen 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 seit 2007 wissenschaftlicher Mitarbeiter der Schweizerischen Vogelwarte und leitet seit 2023 das Ressort Ökologische Statistik.

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