Aus der Schweizerischen Vogelwarte

Windprofit als Ursache extremer Zughöhen

Bruno Bruderer und Dieter Peter



Bruderer, B. & D. Peter (2017): Windprofit favouring extreme altitudes of bird migration. Ornithol. Beob. 114: 73–86.

As long as bird migrants are not pushed upwards by topographical features or guided to higher altitudes by increasing wind assistance, less than 10 % of migrants fly on average higher than 2000 m above ground level (a.g.l.), and less than 5 % higher than 3000 m. Automatic radar-tracking of migrants at the Baltic Sea and in the Sahara allows visualizing typical examples of diurnal variation in migratory intensity and vertical distribution. For various stations distributed from Europe to the trade-wind zone, we calculated average ground speeds ($øV_g$) and air speeds ($øV_a$) over all altitudes and compared these with those of the birds ≥ 3000 m above sea level (a.s.l.). In autumn, the proportion of birds above 3000 m a.s.l. was not substantially higher than 3 % in the European lowlands, on the Balearic Islands and the Negev-Highlands; only in the western Sahara, the proportion reached 4.7 %. In spring, the proportion of high flying birds was 5.4 % on the Balearic Islands, 6.6 % in the Negev, and 21 % in the Sahara. At all stations, the average ground speed ($øV_g$) of high flying birds was significantly higher than their $øV_a$ and $øV_g$ over all heights. $øV_g$ of the high flying birds was 13.6 m/s above the lowlands of central Europe, 14.7 m/s above the Alps, and about 18 m/s above the Mediterranean; in the trade-wind zone it was ~17 m/s in autumn and more than 21 m/s in spring. Although most high flying autumn migrants are confronted with opposing winds in Europe and in the western Sahara, a majority of them found windows with wind-support, indicating efficient selectivity. This selectivity is similar for migrants above the western Mediterranean and in the trade-wind zone in spite of differing atmospheric conditions. Pronounced selection for wind support in spring suggests time minimization on return flights towards the breeding grounds.

Bruno Bruderer, Leopoldweg 5, CH–6210 Sursee, E-Mail bruno.bruderer@vogelwarte.ch; Dieter Peter, Schweizerische Vogelwarte, Seerose 1, CH–6204 Sempach, E-Mail dieter.peter@vogelwarte.ch

Durchschnittliche Höhenverteilungen des nächtlichen Vogelzugs über dem Tief- und Hügelland Mitteleuropas zeigen normalerweise 20–25 % der Vögel unterhalb von 200 m über Boden (ü.B.), 50 % unterhalb von 600 m und 90 % unter 2000 m ü.B. (Bruderer et al. 2012, Bruderer & Peter in Vorb.). Tagzieher sind in Mitteleuropa normalerweise zu etwa 40 % im untersten 200-m-Intervall unterwegs. Die 50-%-Grenze des Tagzugs liegt meist unter 400 m, während die 90-%-Grenze je nach Umweltbedingungen zwischen 600 und 2000 m

Extremhoehen16.indd 73 24.05.17 09:14

variieren kann (Bruderer 1971, Bruderer & Liechti 2004, Bruderer et al. 2012). In den gemässigten Breiten ziehen also im Mittel nur etwa 10 % der Vögel höher als 2000 m ü.B. Sie sind exponentiell abnehmend bis zu Höhen von 4000 m ü.M. verteilt; nur vereinzelt erreichen sie bis zu 5000 m. Auch bei der Überquerung von Alpenpässen und Gebirgszügen von 2000–3000 m Höhe bleibt die Zugobergrenze meist unter 5000 m ü.M. (Bruderer & Peter in Vorb.). Die regelmässige Überquerung des Himalajas durch Zugvögel wie auch Einzelbelege für Extremhöhen bei windunterstützten Langstreckenflügen zeigen jedoch, dass Höhen von 5000 bis zu beinahe 9000 m ü.M. möglich sind (e.g. Alerstam 1990). Regelmässig wird Zug in grosser Höhe beobachtet, wenn mit der Höhe zunehmend günstigere Windverhältnisse auftreten. Solche Situationen sind vor allem in Passatwind-Gebieten bekannt, so etwa im Herbstzug über der Karibik (Richardson 1976, Williams et al. 1977) oder im Frühlingszug über dem Negev (Liechti & Schaller 1999) und der Sahara (Schmaljohann et al. 2009).

Zugvögel optimieren ihre Zuggeschwindigkeit (Geschwindigkeit über Grund V_g) und damit ihren Energieverbrauch, indem sie Flughöhen mit ungünstigen Winden meiden und wenn möglich Höhen mit günstigeren Winden suchen (Bruderer 1971, Richardson 1978, 1991, Gauthreaux 1991). Nachtzieher in den gemässigten Breiten sind oft bereit, auf dem tiefsten Niveau mit akzeptablen Winden zu bleiben, statt die Nachteile des Höhersteigens auf sich zu nehmen, ohne mit wesentlich besseren Verhältnissen rechnen zu können (Kemp et al. 2013). Demgegenüber haben die Bedingungen in den Subtropen mit ihren langfristig stabilen Strömungen von Passat und Anti-Passat den Zugvögeln Möglichkeiten geboten, sich an diese Verhältnisse anzupassen. Sowohl über den Wüsten Israels (Bruderer 1994) als auch über der Sahara (Liechti & Schmaljohann 2007a) bevorzugen Nachtzieher im Herbst die nordöstlichen Passatwinde unterhalb von etwa 1500–2000 m ü.M. und im Frühling die südwestlichen Antipassate darüber. Das Höhenprofil des Windes in den einzelnen Nächten bestimmt weitgehend die Höhenverteilung der Vögel (Bruderer et al. 1995, Klaassen & Biebach 2000, Liechti & Schmaljohann 2007b, Schmaljohann et al. 2009).

Radarbeobachtungen des Vogelzugs über Mitteleuropa, dem Mittelmeerraum und der westlichen Sahara (Mauretanien) ermöglichten es, nicht nur die generelle Höhenverteilung, sondern auch die tageszeitliche Variation des Vogelzugs zu erfassen und Ursachen für Flughöhen über den «normalen Zughöhen» zu diskutieren (Bruderer & Peter in Vorb.). In der vorliegenden Arbeit überprüfen wir die Hypothese, dass in grossen Höhen ziehende Vögel auch ausserhalb der Passatwindzone bevorzugt mit Windunterstützung fliegen. Zu diesem Zweck vergleichen wir die Zug- und Eigengeschwindigkeiten (V_a = air speed) von höher als 3000 m ü.M. fliegenden Vögeln an verschiedenen Radarstandorten zwischen Sahara und Mitteleuropa. Zudem prüfen wir die Frage, ob Zugvögel auch über dem westlichen Mittelmeer – ausserhalb der Passatwindzone – beim Rückflug ins Brutgebiet schneller und höher fliegen als im Herbst, allenfalls im Sinne einer Zeitminimierung.

1. Material und Methoden

Durchschnittliche Höhenverteilungen des Vogelzugs werden entweder mit einem auf verschiedenen Elevationen rotierenden eng gebündelten Radarstrahl (VSU-Messung, Abb. 1 links) oder mit senkrecht zur Hauptzugrichtung fixierter Antenne (Fix-beam-Messung, Abb. 1 rechts) ermittelt. Messungen über ganze Zugperioden zeigen die mittlere Höhenverteilung des Vogelzugs und ermöglichen die Charakterisierung aussergewöhnlicher Zughöhen (Bruderer et al. 2012, Bruderer & Peter in Vorb.). Bei den hier verwendeten Fix-beam-Messungen erlaubt die Registrierung von Echosignaturen die Ausscheidung aller nicht als Vögel identifizierter Echos. Dabei werden allerdings auch Vögel mit undeutlichen Flügelschlagmustern aus dem Datensatz entfernt, womit die Zugintensität etwas unterschätzt wird. Der Tagzug wird stark unterschätzt, weil die häufig vorkommenden Schwärme als nicht identifizierbare Ziele eliminiert werden. Im Nachtzug sinkt die Zahl der identifizierbaren

Extremhoehen16.indd 74 24.05.17 09:14

Vogelechos im Distanzbereich zwischen 3,5 und 7 km, weil die Echogrösse und die Qualität der Echosignaturen mit zunehmender Distanz abnehmen. Dies wird bei der Berechnung der Zugfrequenz (migration traffic rate MTR) durch Berücksichtigung der «überwachten Fläche» weitgehend kompensiert (Schmaljohann et al. 2008b). Im Gegensatz zu früheren Messungen mit einer zeitlich engen Eingrenzung des Nachtzugs wird in dieser Arbeit die Zeit von 20.00 bis 6.00 h als Nachtzug einbezogen; der Tagzug umfasst die Zeit von 6.00 bis 19.00 h. Dabei wird die durch starke Höhenänderungen geprägte Startphase des Nachtzugs zwischen 19.00 und 20.00 h ausgeklammert.

Die automatische Zielverfolgung mit Radar liefert Informationen über Zugrichtung, Zuggeschwindigkeit und Flügelschlagmuster einzeln verfolgter Vögel (Bloch et al. 1981). Mit der Verfolgung von Windmessballonen erhält man Angaben über die Windverhältnisse entlang eines Höhenprofils; damit können durch Vektoraddition die Eigenrichtungen (d.h. die Richtung der Körperachse = Kursrichtung) sowie die Eigengeschwindigkeiten der verfolgten Vögel berechnet werden. Für die Berechnung der Eigengeschwindigkeiten wurden nur Flugwege verwendet, die aufgrund der Flügelschlagmuster eindeutig Vögeln zugeordnet werden konnten und eine Vertikalgeschwindigkeit V_Z von weniger als ±1,5 m/s aufwiesen; zudem mussten Windmessungen innerhalb von ±2 h und ±200 m Höhendifferenz zur Verfügung stehen. Weil in Einzelfällen die Windmessungen nicht bis zu den höchsten detektierten Vögeln hinauf reichten, werden einzelne extreme Hochflieger aufgrund fehlender Winddaten ausgeschlossen. Im Hinblick auf das Ziel, das Flugverhalten der Zugvögel in verschiedenen Höhenbereichen zu vergleichen, besteht die generelle Regel, dass Radarechos nicht zufällig in allen Höhen ausgewählt werden, sondern zufällig innerhalb von drei Höhenintervallen (<1000 m, 1000–2000 m und >2000 m). Da die Zugintensität in der Regel mit der Höhe abnimmt, könnte dieses Auswahlverfahren zu einer Übervertretung von Vögeln über 2000 m in den Stichproben führen. Dies wird bei Schrägdistanzen über 3,5 km mehr als kompensiert, weil die Qualität der Flügelschlagmuster abnimmt. Die zeitliche Variation der Zugintensität wird unterschätzt, weil jeder Vogel über eine Minimalzeit von 20 s (im Tagzug oft länger) verfolgt wird, und weil auch bei geringer Zugdichte meist nicht lange nach einem Ziel gesucht werden muss. Trotz dieser Einschränkungen ist die Zielverfolgung eine brauchbare Methode, um einen Eindruck von der räumlichen Variation des Zu-

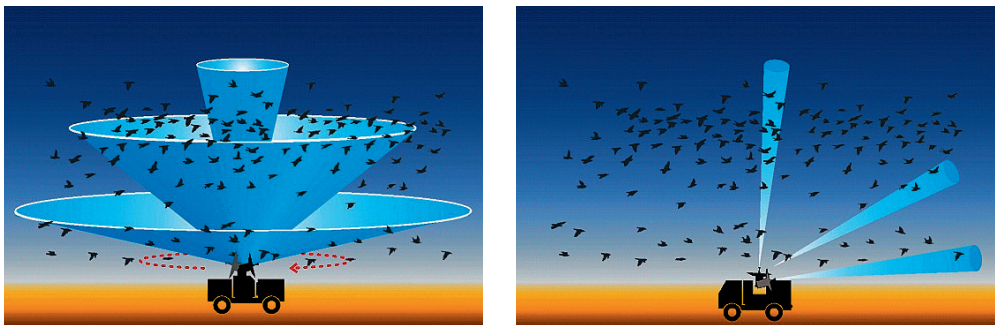


Abb. 1. Messung der räumlichen Verteilung des Vogelzugs. Links: Ein auf verschiedenen Elevationen rotierender Radarstrahl ergibt ein Momentbild der Zugdichte in einer Halbkugel über dem Radar. Rechts: Ein auf verschiedenen Elevationen senkrecht zur Hauptzugrichtung fixierter Radarstrahl misst die Frequenz der auf verschiedenen Höhen durch die Messebene fliegenden Vögel. – *Measurement of the spatial distribution of bird migration. Left: A pencil-beam scanning the sky by rotating at various elevation angles provides the density of migration in a hemisphere above the radar at a certain time. Right: A pencil-beam fixed at various elevation angles perpendicular to the principal direction of migration provides the frequency of birds crossing the measuring plane per height zone.*

Extremhoehen16.indd 75 24.05.17 09:14

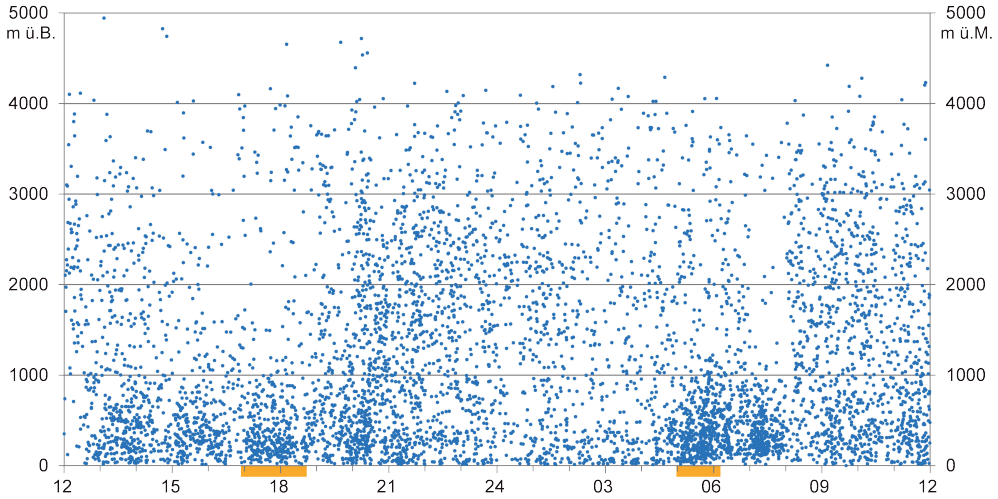


Abb. 2. Tageszeitlicher Verlauf des Herbstzugs über der Radarstation Fehmarn an der Ostsee (Deutschland). Die innerhalb von 60 Tagen gemessenen Flughöhen von mit Radar verfolgten Vögeln (n = 6094) sind gegen eine 24-h-Skala aufgetragen. Orange Balken unter der Abszisse markieren die zeitliche Lage von Sonnenuntergang und -aufgang im Beobachtungszeitraum. – *Diurnal course of autumn migration above the radar station Fehmarn at the Baltic Sea. The heights of birds (n = 6094) tracked by radar over a period of 60 days are plotted against a 24-h-scale. Orange bars below the abscissa indicate the time of sunset and sunrise within the observation period.*

ges im Tagesverlauf zu erhalten, und eine gute Möglichkeit, die höchsten über einem Gebiet fliegenden Vögel zu finden.

Um den durchschnittlichen tageszeitlichen Verlauf des Zuges an je einem Standort in den gemässigten und subtropischen Breiten zu visualisieren, werden die mittleren Flughöhen der radarverfolgten Vögel aus 60 bzw. 30 Tagen überlagert und gegen eine Zeitachse von 24 h aufgetragen. Dies ermöglicht eine generelle Beurteilung des zeitlichen Auftretens von hohem Zug und der Höhenverteilung der verfolgten Vögel (Abb. 2, 3).

Durch die Verwendung der Radaranlage für Windmessungen und Zugdichtemessungen entstehen zeitliche Lücken in der Verfolgung von Einzelzielen. Diese Lücken werden bei der Darstellung des zeitlichen Zugablaufs besonders gut sichtbar, wenn Spezialmessungen automatisiert und damit exakt zur gleichen Zeit erfolgten, wie in Ouadâne (Abb. 3).

Der Vergleich der Zuggeschwindigkeiten mit den Eigengeschwindigkeiten in den Abb. 5–8 zeigt das Ausmass der Windnutzung bei oberhalb von 3000 m ü.B. verfolgten Vögeln.

2. Ergebnisse

2.1. Zughöhen im Tagesverlauf

Der tageszeitliche Zugverlauf über der Radarstation Fehmarn an der deutschen Ostseeküste (Abb. 2) war durch konzentrierten Tagzug in den untersten 1000 m über Boden (und über Meer) gekennzeichnet. Die Abnahme der Zugintensität vom Vormittag zum Nachmittag ist aufgrund des Auswahlverfahrens kaum erkennbar. In Höhen zwischen 2000 und 5000 m fliegende Vögel kamen im ganzen Tages- und Nachtverlauf vor, in der ersten Hälfte des Vormittags (ca. 6.00–8.00 h) sowie am Nachmittag (15.00–18.00 h) allerdings in reduzierter Zahl. Nach Sonnenuntergang waren (abgesehen von den vermutlich vom Tag- in den Nachtzug übergehenden Hochfliegern) zunehmende Zahlen von startenden Nachtziehern

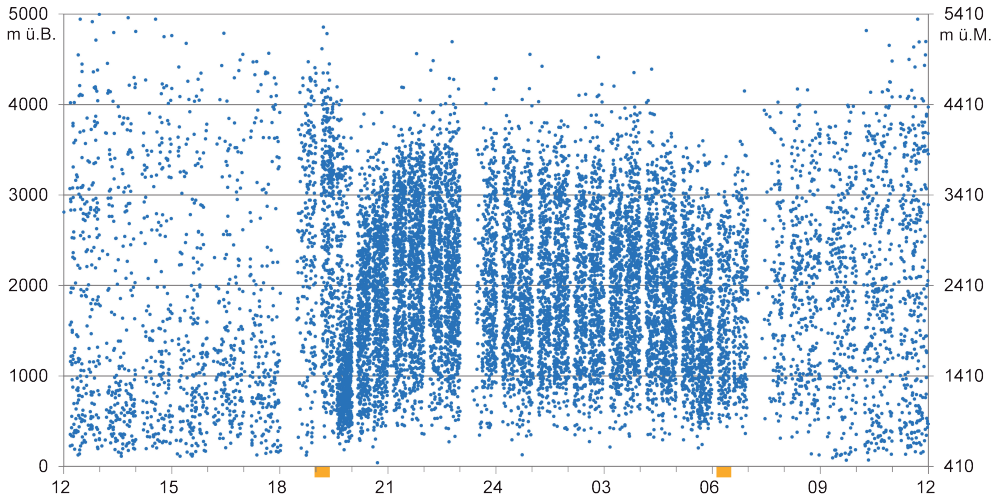


Abb. 3. Tageszeitlicher Verlauf des Frühlingszugs über der Radarstation Ouadâne in Mauretanien. Die innerhalb von 30 Tagen gemessenen Flughöhen von mit Radar verfolgten Vögeln (n = 13963) sind gegen eine 24-h-Skala aufgetragen. Zeitliche Lücken in den Verteilungen der Punkte sind bedingt durch exakt zur gleichen Zeit vorgenommene andere Radarmessungen. – *Diurnal course of spring migration above the radar station Ouadâne in Mauritania. The heights of birds (n = 13963) tracked by radar over a period of 30 days are plotted against a 24-h-scale. Temporal gaps in the distribution of data points are due to other radar measurements (fixe-beam measurements or tracking of pilot balloons) carried out at exactly the same time.*

erkennbar. Nach dieser intensiven Startphase schwächte sich der Zug vor allem im Höhenbereich von 500–2000 m ab, während sich die Zahl der Vögel über 2000 m bis gegen Sonnenaufgang nicht wesentlich veränderte. Um die Zeit des Sonnenaufgangs führten vermutlich landende Nachtzieher und konzentriert startende Tagzieher zu hoher Zugintensität in den untersten 1000 m.

Im Frühlingszug über der westlichen Sahara (Abb. 3) konnten nach Sonnenuntergang die von der Oase und aus der Wüste aufbrechenden Zugvögel beobachtet werden, die zuerst vor allem in Höhen zwischen 400 und 1500 m ü.B. verfolgt wurden. Anschliessend stiegen die meisten Zugvögel auf Höhen zwischen 800 und etwa 3700 m auf. Nach Mitternacht begann sich der Zug über 3000 m auszudünnen. Im Bereich von 4000 m und darüber wurden nur sehr wenige Nachtzieher verfolgt. Am Tag war die Zahl der identifizierten Radarechos deutlich geringer als im Nachtzug; am höchsten war sie vormittags in Höhen zwischen 800 und 3000 m ü.B. Die in der Zeit zwischen 09.30 und 12.00 h erhöhte Zahl an unter 500 m ü.B. verfolgten Vögeln beruht auf der Suche nach optisch identifizierbaren Zielen. Auffallend ist die relativ grosse Zahl der während des ganzen Tages auf Höhen zwischen 3000 und 5000 m verfolgten Vögel. Insgesamt wird bei der Zielverfolgung die Intensität des Tagzugs überschätzt, weil Tagzugechos im Vergleich zur Masse der einzeln fliegenden Nachtzieher nur in geringer Dichte auftreten, das Absuchen des Luftraums mit dem Radarstrahl aber auch bei geringer Zugdichte in kurzer Zeit das Auffinden eines der relativ seltenen Ziele ermöglicht. Bei den Fix-beam-Messungen (Abb. 4) wird dagegen die Zugfrequenz am Tag aufgrund der Eliminierung von Schwarmechos unterschätzt (insbesondere unter 500 m).

2.2. Fluggeschwindigkeiten in grossen Höhen

An allen Radarstationen waren die Zuggeschwindigkeiten von auf über 3000 m ü.M.

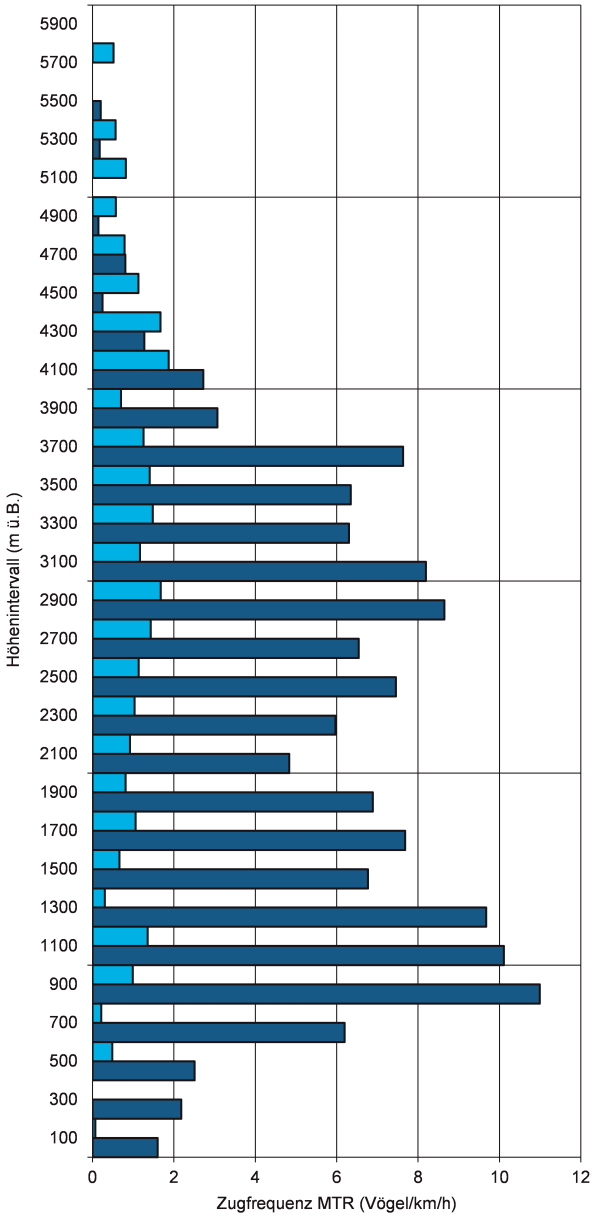


Abb. 4. Höhenverteilung des Vogelzugs über der Sahara-Station Ouadâne (11. April bis 10. Mai 2004). Zugfrequenz MTR = migration traffic rate (Vögel/km/h) für Höhenintervalle von 200 m im Nachtzug (dunkelblau) und im Tagzug (hellblau). Die Daten (n = 1803) enthalten nur als Vögel identifizierte Radarechos. Die Zugfrequenzen sind deshalb für den Nachtzug gut abgesicherte Minimalwerte, unterschätzen aber wegen der Eliminierung von Vogelschwärmen den Tagzug. – *Height distribution of bird migration above the Sahara-station Ouadâne (11 April – 10 May 2004). Migration traffic rate MTR (birds/km/h) for height bins of 200 m; dark blue for nocturnal migration, light blue for diurnal migration. The data (n = 1803) comprise only radar echoes identified as birds. MTRs are, therefore, safe minimal values for nocturnal migration, while diurnal migration is underestimated due to the elimination of flocks.*

fliegenden Vögeln mehrheitlich höher als ihre Eigengeschwindigkeiten (Abb. 5–8). Die Häufigkeit der mit Windunterstützung fliegenden Vögel war in Höhen über 3000 m ü.M. generell höher als im Gesamtzug über alle Höhen (Tab. 1). Bei allen Radarstationen (ausgenommen auf dem Alpenpass) war zudem die durchschnittliche Eigengeschwindigkeit ($øV_a$) der Vögel oberhalb von 3000 m gegenüber dem Gesamtzug erhöht, was aufgrund der abneh-

Tab. 1. Vergleich der Zuggeschwindigkeit (Geschwindigkeit über Grund V_g) mit der Eigengeschwindigkeit (V_a) an den Stationen (Nr. entsprechen den Abb. 5–8) in verschiedenen Höhenbereichen. Gezeigt sind Anzahl und Anteil der dank Windunterstützung schneller als mit ihrer Eigengeschwindigkeit ziehenden Vögel sowie die mittleren Zug- und Eigengeschwindigkeiten (V_g bzw. V_a) mit ihren Standardabweichungen (sd). Die Unterschiede zwischen den mittleren V_g und V_a sind alle hoch signifikant ($P \leq 0{,}001$). Die Zeile «alle Höhen» enthält die Bereiche über der jeweiligen Stationshöhe (Nürnberg/Kappelen 450 m ü.M., Col de la Croix 1718 m, Mallorca 10 m, Sede Boqer 470 m und Ouadâne 410 m). – *Comparison of ground speeds V_g with air speeds V_a of tracked birds per radar station (numbers according to Fig. 5–8) and height range. The figures show the number and proportion of birds having higher ground speed than air speed due to wind support as well as the means of V_g and V_a with their standard deviation (sd). The differences between the means of V_g and V_a are all highly significant ($P \leq 0.001$). The row «alle Höhen» contains all heights above the altitude of the respective station (Nuremberg/Kappelen 450 m, Col de la Croix 1718 m, Mallorca 10 m, Sede Boqer 470 m und Ouadâne 410 m above sea level).*

Nr.	Station und Beobachtungsperiode	Höhen (m ü.M.)	Individuen		$V_g > V_a$		V_g (m/s)		V_a (m/s)	
			Anzahl	%	Anzahl	%	Mittel	sd	Mittel	sd
5	Nürnberg (D) und Kappelen (CH)									
	1.8.–30.10.1987,	alle Höhen	15813	100	7534	47,6	11,68	± 5,21	11,55	± 3,1
	17.8.–28.10.1988	≥3000 m	492	3,1	299	60,8	13,57	± 5,28	11,82	± 2,96
6	Col de la Croix (CH)	alle Höhen	6609	100	3167	47,9	12,96	± 4,64	12,37	± 3,66
	1.8.–9.10.1988	≥3000 m	1371	20,7	869	63,4	14,73	± 5,49	12,07	± 3,04
7a	Mallorca (E)	alle Höhen	12107	100	8440	69,7	13,36	± 4,96	11,18	± 3,62
	5.8.–24.10.1996	≥3000 m	422	3,5	383	90,8	17,83	± 5,11	12,47	± 3,06
7b	Mallorca (E)	alle Höhen	15218	100	8639	56,8	11,85	± 6,11	10,51	± 3,44
	24.3.–26.5.1997	3000–3999	654	4,3	507	77,5	17,99	± 8,00	12,11	± 3,48
		≥4000 m	171	1,1	136	79,5	18,44	± 6,27	12,41	± 2,88
8a	Sede Boqer (IL)	alle Höhen	10088	100	8013	79,4	14,28	± 4,12	11,57	± 3,46
	19.9.–31.10.1991	≥3000 m	282	2,8	226	80,1	17,27	± 5,06	13,23	± 3,13
8b	Sede Boqer (IL)	alle Höhen	7471	100	4048	54,2	13,49	± 5,93	12,25	± 3,82
	30.3.–30.4.1992	3000–3999	408	5,5	330	80,9	21,24	± 8,8	13,52	± 3,26
		≥4000 m	83	1,1	71	85,5	23,14	± 8,03	14,68	± 4,07
8c	Ouadâne (RIM)	alle Höhen	9466	100	7212	76,2	14,08	± 5,33	10,68	± 3,79
	24.8.–25.10.2003	≥3000 m	441	4,7	347	78,7	16,73	± 4,66	14,16	± 3,26
8d	Ouadâne (RIM)	alle Höhen	10459	100	8074	77,2	16,55	± 6,4	12,36	± 3,42
	15.3.–10.5.2004	3000–3999	1865	17,8	1669	89,5	21,47	± 6,71	13,65	± 3,18
		≥4000 m	330	3,2	302	91,5	21,37	± 6,86	12,97	± 2,79

menden Luftdichte zu erwarten ist (Schmaljohann & Liechti 2009).

Über dem Tiefland Mitteleuropas (Tab. 1, Abb. 5) war die Zahl der im Herbst über 3000 m verfolgten Vögel (trotz einer 5½ Monate umfassenden Beobachtungsdauer) gering. Die Wirkung von Gegen- und Rückenwind war über alle Höhen ausgeglichen: die mittleren Zug- und Eigengeschwindigkeiten waren etwa gleich gross ($øV_g \sim øV_a \sim 11{,}6$ m/s ~ 42 km/h). Im Gesamtzug flogen nur 47,6 % der Vögel mit Windunterstützung, was aufgrund häufiger Westwinde plausibel ist. Von den 3,1 % über 3000 m ü.M. verfolgten Vögeln profitierten 60,8 % von Windunterstützung ($øV_g$ war mit 13,6 m/s deutlich grösser als $øV_a$).

Auf dem Alpenpass Col de la Croix (Tab. 1, Abb. 6, Radarstation auf 1718 m, Pass 1778 m ü.M.) war die mittlere Eigengeschwindigkeit $øV_a$ mit etwas über 12 m/s höher als im Tiefland. Dies ergibt sich aus der geringeren Luftdichte und der Tatsache, dass sich alpenüberquerende Populationen durch längere Flügel und grössere Fettreserven (und deshalb höhere V_a) von alpenmeidenden Populationen unter-

Extremhoehen16.indd 79 24.05.17 09:14

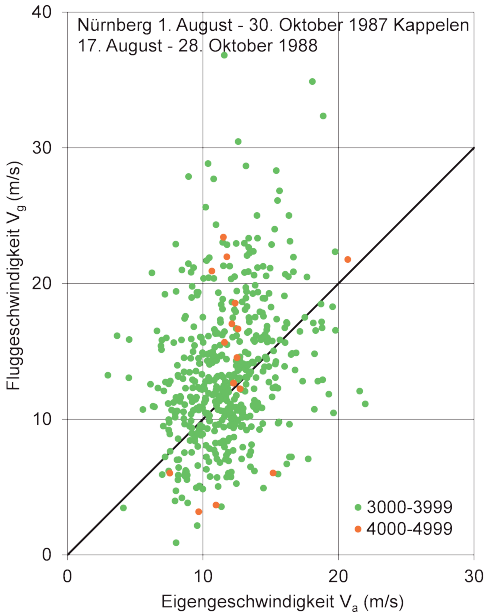


Abb. 5. Zuggeschwindigkeiten (V_g in m/s) von in Höhen über 3000 m ü.M. im Hügelland Mitteleuropas mit Radar verfolgten Vögeln in Abhängigkeit von ihrer Eigengeschwindigkeit (V_a in m/s). Daten aus Nürnberg (Deutschland, 1. August bis 30. Oktober 1987) und Kappelen (Kanton Bern, 17. August bis 28. Oktober 1988) kombiniert. – *Ground speeds (V_g in m/s) of birds tracked by radar at altitudes above 3000 m in hilly areas of Central Europe plotted against their air speed (V_a in m/s). Data from Nuremberg (Germany, 1 August–30 October 1987) and Kappelen (canton of Bern, 17 August–28 October 1988) combined.*

scheiden (Bruderer 1996). Da alle Vögel über der Passhöhe fliegen müssen, ist die Eigengeschwindigkeit der 20,7 % über 3000 m ü.M. verfolgten Vögel nur wenig höher als jene der unter 3000 m ü.M. fliegenden Vögel. Während im Gesamtzug (ähnlich wie im Tiefland) nur 47,9 % der Vögel mit Windunterstützung flogen und die mittlere Zuggeschwindigkeit øV_g gegenüber der mittleren Eigengeschwindigkeit øV_a nur leicht erhöht war, nutzen über 3000 m ü.M. 63,4 % der Vögel günstige Winde und flogen mit øV_g = 14,7 m/s.

Im Herbstzug flogen über der Südspitze von Mallorca (Tab. 1) 70 % aller Vögel mit Windunterstützung; sie erreichten eine mittlere Zuggeschwindigkeit øV_g von 13,4 m/s. Von den 3,5 % über 3000 m fliegenden Vögeln nutzten 91 % Windprofit, was eine øV_g von 17,8 m/s ergab. Vögel über 3000 m hatten mit 12,5 m/s zudem eine um gut 1 m/s höhere mittlere Eigengeschwindigkeit als im Gesamtzug, was auf erhöhte Eigenleistung oder eine Auslese an rasch fliegenden Arten deutet (Abb. 7 links).

Im Frühlingszug über Mallorca (Tab. 1) waren die Eigengeschwindigkeiten über alle Höhen mit 10,5 m/s niedriger als im Herbst, oberhalb von 3000 m aber um 1,7 m/s höher als im Gesamtzug. Der Anteil der mit Windunterstützung fliegenden Vögel war mit 57 % im Gesamtzug und mit 78 % bei den 5,4 % über 3000 m fliegenden Vögeln geringer als im Herbst, was aufgrund der grossen Windvaria-

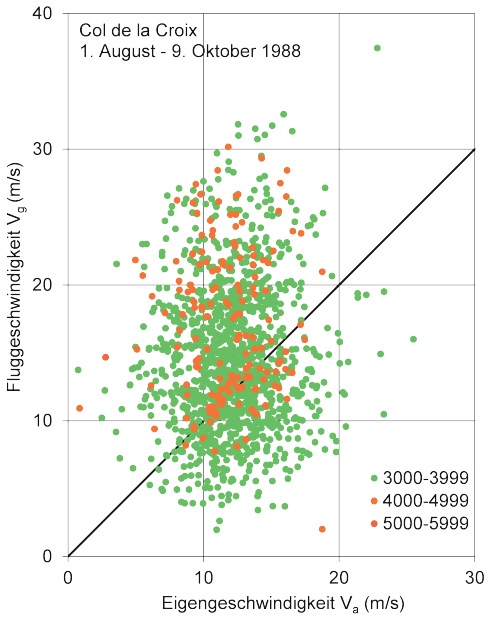


Abb. 6. Zuggeschwindigkeiten (V_g in m/s) von in Höhen über 3000 m ü.M. in den Alpen mit Radar verfolgten Vögeln in Abhängigkeit von ihrer Eigengeschwindigkeit (V_a in m/s). Daten vom Col de la Croix (Kanton Waadt, 1. August bis 9. Oktober 1988). – *Ground speeds (V_g in m/s) of birds tracked by radar at altitudes above 3000 m in the Alps plotted against their air speed (V_a in m/s). Data from Col de la Croix (southwestern Switzerland, 1 August–9 October 1988).*

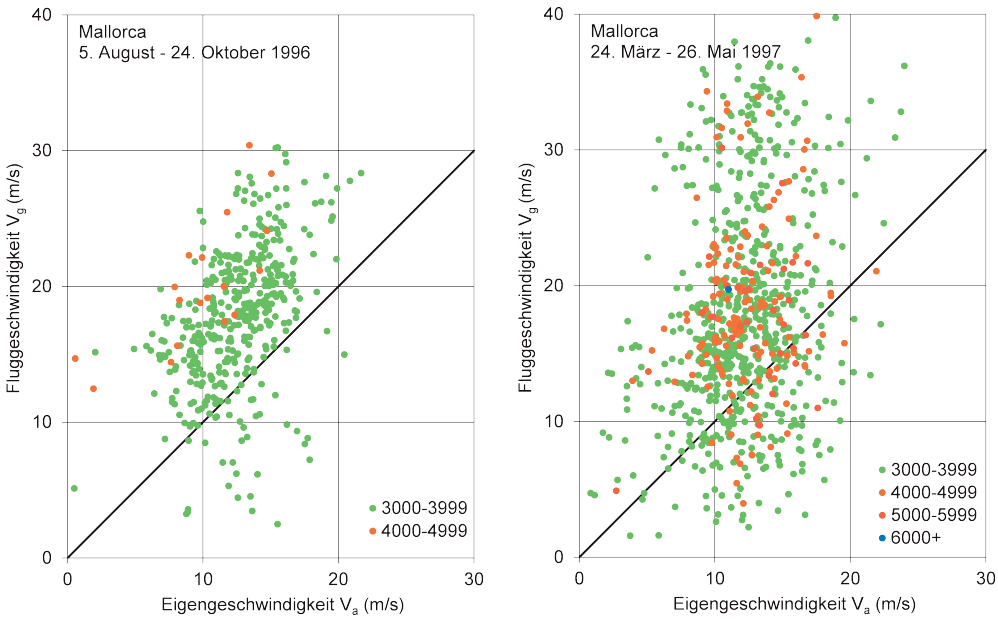


Abb. 7. Zuggeschwindigkeiten (V_g in m/s) von in Höhen über 3000 m ü.M. im Herbst und Frühling über Mallorca (Balearen) mit Radar verfolgten Vögeln in Abhängigkeit von ihrer Eigengeschwindigkeit (V_a in m/s). Links: 5. August bis 24. Oktober 1996, rechts: 24. März bis 26. Mai 1997. – *Ground speeds (V_g in m/s) of birds tracked by radar at altitudes above 3000 m in autumn and spring above Mallorca (Balearic Islands) plotted against their air speed (V_a in m/s). Left: 5 August – 24 October 1996, right: 24 March – 26 May 1997.*

bilität (Abb. 9) verständlich ist. Viele dieser Hochflieger erreichten aber Zuggeschwindigkeiten über 30 m/s (über 108 km/h); deshalb war auch die øV_g mit 18,1 m/s deutlich höher als in Mitteleuropa (Abb. 7 rechts).

Über dem Negev-Hochland (Sede Boqer, 470 m ü.M.) wurden im Herbst (Tab. 1, Abb. 8 oben links) nur 2,8 % der Vögel über 3000 m ü.M. verfolgt. Ähnlich wie im Gesamtzug flogen 80 % der Hochflieger mit Windunterstützung, obwohl im Passatwind-Regime günstige Winde auf Höhen über 2000 m eher selten sind. Für alle Vögel war die mittlere Zuggeschwindigkeit øV_g = 14,3 m/s, über 3000 m sogar 17,3 m/s.

Im Frühling (Tab. 1, Abb. 8 oben rechts) wurden im Negev-Hochland bei einer Beobachtungsdauer von nur einem Monat 6,6 % der Vögel über 3000 m registriert. Zwischen 3000 und 4000 m ü.M. flogen 80,9 % der Vögel mit Windunterstützung (øV_g = 21,2 m/s), über 4000 m waren es 85,5 % mit einer mittleren Zuggeschwindigkeit øV_g = 23,1 m/s. Die ausserordentlich hohe øV_g beruht unter anderem auf Situationen mit Vögeln, die oberhalb von 6000 m ü.M. mit Geschwindigkeiten von 90–150 km/h im Jetstream flogen (Liechti & Schaller 1999).

Im Herbstzug über der Sahara (Tab. 1, Abb. 8 unten links) wurden 4,7 % der Vögel in Höhen über 3000 m ü.M. registriert; 78,7 % davon hatten trotz der mit der Höhe ungünstiger werdenden Windverhältnisse eine – wenn auch nur schwache – Windunterstützung gefunden. Ähnlich wie im Herbstzug über den Balearen (Abb. 7 links) schien mit zunehmender V_g auch V_a leicht zuzunehmen. Die mittlere Zuggeschwindigkeit øV_g war im Gesamtzug mit 14,1 m/s nur wenig, oberhalb von 3000 m mit 16,7 m/s merklich tiefer als über dem Negev.

Für den Frühlingszug über der Sahara (Tab. 1, Abb. 8 unten rechts) standen Beobachtungs-

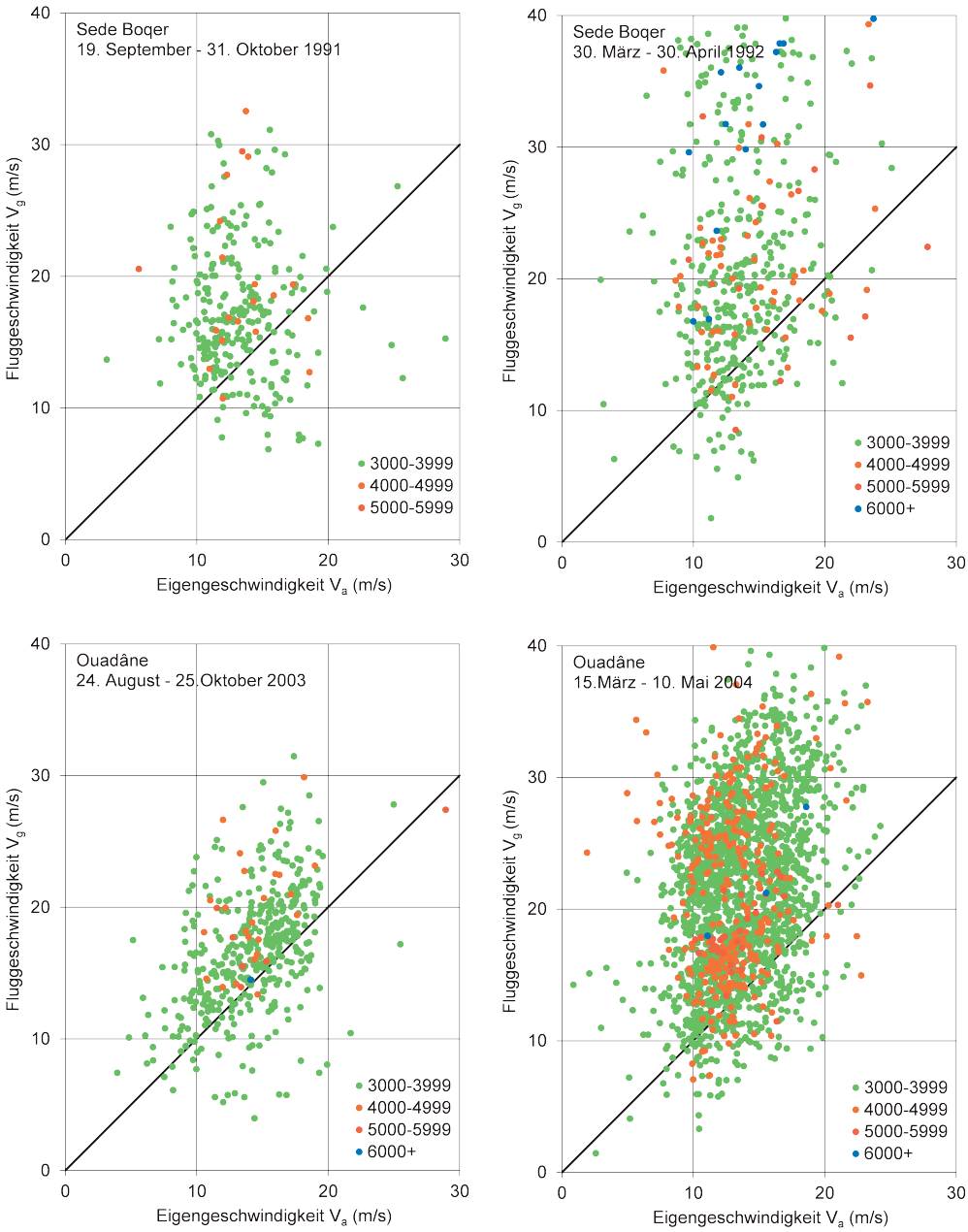


Abb. 8. Zuggeschwindigkeiten (V_g in m/s) von in Höhen über 3000 m ü.M. im Herbst und Frühling in den Passatwindzonen des Negev und der Sahara mit Radar verfolgten Vögeln in Abhängigkeit von ihrer Eigengeschwindigkeit (V_a in m/s). Oben: Sede Boqer (Israel); unten: Ouadâne (Mauretanien). – *Ground speeds (V_g in m/s) of birds tracked by radar at altitudes above 3000 m during autumn and spring in the trade wind zones of Israel and the Sahara, plotted against their air speed (V_a in m/s). Top: Sede Boqer (Israel); bottom: Ouadâne (Mauritania).*

daten von zwei Monaten zur Verfügung. 21 % der Vögel wurden in Höhen von über 3000 m, 3,2 % sogar über 4000 m verfolgt. Die Masse der mit Windunterstützung fliegenden Vögel über 3000 m ist augenfällig, und ihre mittlere Zuggeschwindigkeit øV_g erreichte 21,4 m/s, während die unterhalb von 2000 m ü.M. fliegenden Vögel mehr Schwierigkeiten hatten, günstige Winde zu finden und deshalb nur eine øV_g von 16,6 m/s erreichten.

Noch ausgeprägter als im Herbst waren die höchsten Zuggeschwindigkeiten V_g oft mit hohen Eigengeschwindigkeiten V_a kombiniert, was auf eine Bevorzugung grosser Flughöhen durch rasche Flieger deutet.

3. Diskussion

3.1. Zughöhen im Tagesverlauf

Hier wird erstmals die durchschnittliche tageszeitliche Variation der Zughöhen gezeigt (basierend auf Messungen aus langen Zugperioden). Die Höhenverteilung der mit Radar verfolgten Vögel (Abb. 2, 3) weicht nur insofern von Messungen mit fixiertem Radarstrahl (Abb. 4) ab, als die Zugintensität im Tagzug bei der Verfolgung (aufgrund der Zielauswahl) überschätzt und in den Fix-beam Messungen durch die Eliminierung von Schwarmechos unterschätzt wird. Im Nachtzug sind die Unterschiede gering.

Die zeitliche Verteilung der verfolgten Vögel zeigt unter anderem das bis dahin nie in der vorliegenden Weise visualisierte Ansteigen des Zuges nach Sonnenuntergang und das Absinken nach Mitternacht.

In der Sahara erstaunt, dass im Nachtzug (im Gegensatz zum Tagzug) nur vereinzelte Vögel über 4000 m ü.B. (4400 m ü.M.) vorkamen.

Dass sich die Zugvögel über tief liegenden Gebieten Mitteleuropas generell in den untersten 1000 m ü.B. konzentrieren und nur selten höher als 3000 m ü.M. aufsteigen, wird nicht nur durch eigene Messungen an verschiedenen Orten bestätigt (Bruderer & Peter in Vorb.), sondern auch durch Messungen mit C-Band Doppler Wetterradar in den Niederlanden, Belgien und Nordfrankreich (Dokter et al. 2011, Kemp et al. 2013).

3.2. Generell eher geringe Zughöhen

Im Normalfall (ohne den Einfluss von Gebirgen oder höhenabhängig günstiger werdenden Winden) fliegen 50 % der Zugvögel unter 600 m ü.B. und 90 % unter 2000 m ü.B. (kaum höher als 2500 m ü.M.). Die Gründe für diese generell eher geringen Höhen sind vielfältig: Driftvermeidung ist einfacher mit guter Sicht zum Boden (Liechti 2006). Die mit der Höhe üblicherweise zunehmenden Winde steigern das Risiko der Verdriftung zusätzlich. Geringe Flughöhen erleichtern das Auffinden geeigneter Rastgebiete. Wer unterhalb von Frontalbewölkung bleibt, vermeidet Sichtbeeinträchtigung und Turbulenzen innerhalb der Wolken und kann im Fall einsetzender Niederschläge rasch landen. Kemp et al. (2013) zeigten, dass Nachtzieher in der gemässigten Zone normalerweise nicht in die Höhen mit besten Winden aufsteigen, sondern auf dem tiefsten Niveau mit akzeptablen Windbedingungen bleiben.

3.3. Zuggeschwindigkeiten in grossen Höhen

Windprofit wurde mehrfach als Ursache für Zugvogelkonzentrationen auf bestimmten Höhen identifiziert (z.B. Bruderer et al. 1995, Liechti et al. 2000, Kemp et al. 2013). Wenn Windprofit der dominierende Anlass für Flughöhen über 3000 m ü.M. wäre, müssten auf solchen Höhen ziehende Vögel überwiegend Zuggeschwindigkeiten (V_g) zeigen, die grösser sind als ihre Eigengeschwindigkeiten V_a; zudem müsste V_g bei Hochfliegern deutlich grösser sein als im Gesamtzug. Diese beiden Hypothesen werden durch die Abb. 5–8 und in Tab. 1 ausnahmslos bestätigt. Allerdings überwogen Individuen mit $V_g > V_a$ im Herbstzug über Mitteleuropa aufgrund vorherrschender Westwinde weniger stark als weiter südlich. In den südlichen Gebieten waren die Anteile der Hochflieger mit $V_g > V_a$ sowohl im Herbst als auch im Frühling erheblich. Das Ausmass des Windprofits war im Herbst an allen drei Süd-Standorten geringer als im Frühling, besonders ausgeprägt in der Sahara. In der Passatwindzone lässt sich dieser jahreszeitliche Unterschied erklären, weil im Herbst normalerweise nur unterhalb von etwa 2000 m ü.M. günstige Wind-

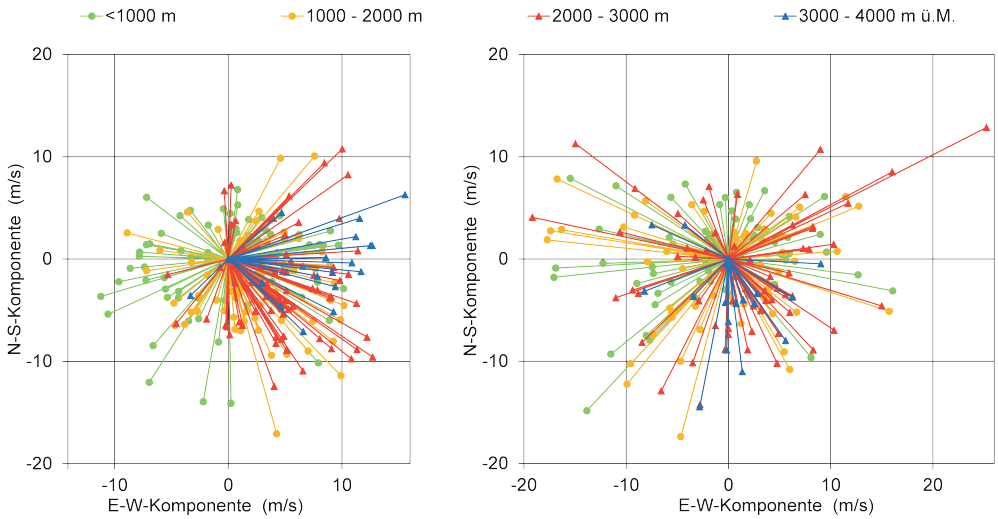


Abb. 9. Verteilung der potenziellen Windverfrachtung der über Mallorca ziehenden Vögel, links im Herbst, rechts im Frühling. Die Linien mit Endsymbolen zeigen aufgrund der Mitternachts-Windmessung die mittlere Verfrachtungsdistanz pro Stunde für vier verschiedene Höhenbereiche. Die x-Achse zeigt die E–W-Komponente der Flugrichtung des Windmessballons in km/h (+ = E, – = W); die y-Achse zeigt die entsprechende N–S-Komponente (+ = N, – = S). – *Distribution of potential wind-displacement of birds migrating across Mallorca, left in autumn, right in spring. The lines with end-symbols indicate the mean distance of displacement per hour for four altitudinal zones. The abscissa shows the E–W-component of the pilot balloons' flight direction in km/h (+ = E, – = W); the ordinate indicates the corresponding N–S-component (+ = N, – = S).*

bedingungen für den Zug nach Süden herrschen, während im Frühling die Antipassate über der Windscherung den Heimzug begünstigen. Dass die hoch fliegenden Herbstzieher trotz generell ungünstiger Verhältnisse noch Windunterstützung fanden, deutet auf ein ausgeprägtes kleinräumiges Wahlverhalten.

Im Herbst können Vögel in der Passatwindzone nicht mit günstigen Winden in Höhen oberhalb von 2000 m ü.M. rechnen. Es erstaunt deshalb, dass es trotzdem einzelne Vögel gibt, denen es gelingt, in grossen Höhen Windunterstützung zu finden. Erklärbar wäre dies, wenn die Vögel zeitliche und/oder räumliche Fenster finden könnten, in denen der Windprofit mehr oder weniger kontinuierlich mit der Höhe zunimmt (Bruderer et al. 1995). Hoher Frühlingszug wird in den Passatwindzonen nicht nur durch den Windprofit begünstigt, sondern auch dadurch, dass Luftturbulenzen (besonders tagsüber) mit der Höhe schwächer werden, durch zunehmende konvektive Kühlung sowie durch höhere Eigengeschwindigkeiten aufgrund abnehmender Luftdichte. Da Rastmöglichkeiten für Wat- und Wasservögel in der Wüste fehlen und für Singvögel stark limitiert sind, wird die Verlängerung des Nachtzugs in den Tag hinein oder sogar der Nonstop-Flug zur sinnvollen Option. Das Aufsteigen auf grosse Höhen wird rentabel, wenn mit günstiger werdenden Winden gerechnet werden kann (Bruderer 1994, Schmaljohann et al. 2008a, c), ohne Windunterstützung wird die Energiebilanz mit zunehmender Höhe jedoch nicht günstiger (Pennycuick 2008).

Die Verteilungsmuster der Zuggeschwindigkeiten gegenüber den Eigengeschwindigkeiten (V_g vs. V_a) von über 3000 m ü.M. fliegenden Vögeln sind im Mittelmeerraum und in der Passatwindzone (Abb. 7–8) sehr ähnlich. Diese Ähnlichkeit ist nicht ohne weiteres zu begründen, denn über dem Meer fehlen thermikbedingte Luftturbulenzen, und die mit

der Höhe zunehmende konvektive Kühlung dürfte im Vergleich zur Wüste geringe Bedeutung haben. Rastmöglichkeiten sind bei der Überquerung des westlichen Mittelmeers auf die Balearen beschränkt; die Anflugdistanzen sind im Herbst (aufgrund des Küstenverlaufs am Nordrand des Mittelmeers) variabler als im Frühling, im Mittel aber ähnlich. Höhenabhängige Windänderungen zeigen über dem Mittelmeer keine mit den Passatwinden vergleichbare Konstanz. Im Herbst wurden Winde aus westlichen Richtungen mit der Höhe häufiger und vor allem stärker (Abb. 9 links); über 3000 m akzeptable Winde zu finden, war ebenso schwierig wie im Passatwind-Regime. Im Frühlingszug waren zugbegünstigende Winde über den Balearen (im Gegensatz zur Sahara) vor allem unterhalb von 2000 m zu finden (Abb. 9 rechts). Darüber war die Variabilität von Windrichtungen und -stärken enorm. Dass im Frühling unter derart unvorhersehbaren Bedingungen dennoch Vögel in Höhen über 3000 m aufstiegen und dort ähnliche Windunterstützung nutzten wie die Vögel in der Passatwindzone, könnte ein Hinweis auf Zeitminimierung beim Heimzug im Frühling sein. Während das Auffinden günstiger Winde in der Passatwindzone einigermassen erklärbar ist, erlaubt die Variabilität der Winde über dem westlichen Mittelmeer keine einfache Erklärung der grossen Windnutzungs-Effizienz der Zugvögel über den Balearen.

3.4. Schlussfolgerungen

Die eingangs formulierte Hypothese, dass in grosser Höhe ziehende Vögel auch ausserhalb der Passatwindzone bevorzugt mit Windunterstützung fliegen, wird mit den vorliegenden Daten bestätigt. Grosse Zughöhen ohne orographische Einflüsse kommen vor allem bei mit der Höhe zunehmendem Windprofit vor. Hoher Windprofit ermöglicht Zeitminimierung, der vor allem bei der Rückkehr in die Brutgebiete erhöhte Bedeutung zukommt. Das nach Hedenström & Alerstam (1992) vor allem bei grossen Vögeln energiezehrende Aufsteigen auf grosse Höhen kann sich bei Schlagfliegern vor allem dann lohnen, wenn die damit erzielte Steigerung der Geschwindigkeit über grosse Strecken genutzt werden kann, was insbesondere bei der Überquerung grosser unwirtlicher Gebiete vorkommt und bis zu Nonstop-Flügen führen kann. Dass in grossen Höhen vermehrt Vögel mit hohen Eigengeschwindigkeiten unterwegs sind, könnte damit zusammenhängen, dass grosse rasche Flieger weniger der Gefahr der Verdriftung ausgesetzt sind als Kleinvögel. Wie gewisse Vögel auch bei variablen Winden in der Lage sind, Windunterstützung in grosser Höhe zu finden, bleibt ihr Geheimnis.

Dank. Wir danken den Stationsleitern und den vielen Volontären, die in den vergangenen Jahrzehnten bei der Datenbeschaffung mitgearbeitet haben. Die Mitglieder der Radar-Arbeitsgruppe an der Schweizerischen Vogelwarte waren nicht nur an der Feldarbeit, sondern auch an der Datenauswertung beteiligt. Die Firma Oerlikon-Contraves AG und die Schweizerische Armee stellten uns die Radargeräte anfänglich leihweise und später als Geschenk zur Verfügung. Die Entwicklung der Registrieranlagen startete mit Alfred Bertschi (Contraves) und Jürg Joss (Osservatorio Ticinese della Centrala Meteorologica Svizzera), wurde fortgeführt durch Raymond Bloch und ab 1980 zur Perfektion gebracht von Thomas Steuri. Die Daten von der Ostsee stammen vom Brückenprojekt «Fehmarnbelt». Mehrere Projekte wurden durch den Schweizerischen Nationalfonds unterstützt, das Sahara-Projekt unter anderem durch die MAVA-Stiftung für Naturschutz sowie durch die Stiftungen Volkart, Vontobel und Ernst Göhner. Lukas Jenni machte wichtige Anregungen zum Manuskript. Zwei Gutachten, darunter eines von Susi Jenni-Eiermann, trugen weiter zur Verbesserung des Textes bei. Christian Marti danken wir für seine Redaktionsarbeit.

Zusammenfassung

Wenn Zugvögel nicht durch topografische Einflüsse in grosse Höhen gedrängt oder durch zunehmend günstiger werdende Winde zum Aufsteigen verleitet werden, fliegen im Mittel weniger als 10 % der Vögel höher als 2000 m ü.M. und weniger als 5 % über 3000 m. Die Radarverfolgung von Zugvögeln ermöglichte es, für je ein Beispiel aus den gemässigten Breiten und aus der Passatwindzone die tageszeitlichen Änderungen der Zugintensität und Höhenverteilung zu veranschaulichen. Für verschiedene Stationen von Europa bis zur Passatwindzone wurden die mittleren Zug- und Eigengeschwindigkeiten ($øV_g$ und $øV_a$) im Gesamtzug berechnet und mit denjenigen von über 3000 m ü.M. fliegenden Vögeln verglichen. Im Herbstzug stieg der Anteil der über 3000 m ü.M. verfolgten Vögel im Tiefland Mitteleuropas wie auch auf den Balearen und dem Negev-Hochland nicht wesentlich über 3 %; in der westli-

Extremhoehen16.indd 85 24.05.17 09:14

chen Sahara waren es 4,7 %. Im Frühlingszug betrug dieser Anteil auf den Balearen 5,4 %, über dem Negev 6,6 % und über der Sahara 21 %. Die mittlere Zuggeschwindigkeit ($øV_g$) dieser Hochflieger war auf allen Stationen signifikant höher als ihre mittlere Eigengeschwindigkeit ($øV_a$) und deutlich höher als die $øV_g$ im Gesamtzug. Die $øV_g$ der Hochflieger erreichte über dem Tiefland Mitteleuropas 13,6 m/s, über den Alpen 14,7 m/s, über dem Mittelmeer rund 18 m/s, in der Passatwindzone etwa 17 m/s im Herbst und über 21 m/s im Frühling. Obwohl die meisten hoch fliegenden Herbstzieher in Europa und in der westliche Sahara mit zughemmenden Winden konfrontiert sind, fand eine Mehrheit dieser Hochflieger Bereiche mit Windunterstützung, was auf effizientes Wahlverhalten deutet. Diese Selektivität für Windunterstützung in grossen Höhen zeigt sich trotz extrem verschiedener atmosphärischer Bedingungen in ähnlicher Weise über dem westlichen Mittelmeer und in der Passatwindzone. Dieses ähnliche Verhalten im Frühling bei stark divergierenden Bedingungen könnte auf Zeitminimierung auf dem Heimzug in die Brutgebiete deuten.

Literatur

Alerstam, T. (1990): Bird migration. Cambridge University Press, Cambridge.

Bloch, R., B. Bruderer & P. Steiner (1981): Flugverhalten nächtlich ziehender Vögel – Radardaten über den Zug verschiedener Vogeltypen auf einem Alpenpass. Vogelwarte 31: 119–149.

Bruderer, B. (1971): Radarbeobachtungen über den Frühlingszug im Schweizerischen Mittelland. (Ein Beitrag zum Problem der Witterungsabhängigkeit des Vogelzugs). Ornithol. Beob. 68: 89–158.

Bruderer, B. (1994): Radar studies on nocturnal bird migration in the Negev. Ostrich 65: 204–212.

Bruderer, B. (1996): Vogelzugforschung im Bereich der Alpen 1980–1995. Ornithol. Beob. 93: 119–130.

Bruderer, B. & F. Liechti (1998): Flight behaviour of nocturnally migrating birds in coastal areas – crossing or coasting. J. Avian Biol. 29: 499–507.

Bruderer, B. & F. Liechti (2004): Welcher Anteil ziehender Vögel fliegt im Höhenbereich von Windturbinen? Ornithol. Beob. 101: 327–335.

Bruderer, B. & D. Peter (in Vorb.): Vertical distribution of bird migration between the Baltic Sea and the Sahara. J. Ornithol.

Bruderer, B., L. G. Underhill & F. Liechti (1995): Altitude choice of night migrants in a desert area predicted by meteorological factors. Ibis 137: 44–55.

Dokter, A. M., F. Liechti, H. Stark, L. Delobbe, P. Tabary & I. Holleman (2011): Bird migration flight altitudes studied by a network of operational weather radars. J. R. Soc. Interface 8: 30–43.

Gauthreaux, S. A., Jr. (1991): The flight behavior of migrating birds in changing wind fields: radar and visual analyses. Amer. Zool. 31: 187–204.

Hedenström, A. & T. Alerstam (1992) Climbing performance of migrating birds as a basis for estimating limits for fuel-carrying capacity and muscle work. J. Exp. Biol. 164: 19–38.

Kemp, M. U., J. Shamoun-Baranes, A. M. Dokter, E. van Loon & W. Bouten (2013): The influence of weather on the flight altitude of nocturnal migrants in mid-latitudes. Ibis 155: 734–749.

Klaassen, M. & H. Biebach (2000): Flight altitude of trans-Sahara migrants in autumn: a comparison of radar observations with predictions from meteorological conditions and water and energy balance models. J. Avian Biol. 31: 47–55.

Liechti, F., M. Klaassen & B. Bruderer (2000): Predicting migratory flight altitudes by physiological migration models. Auk 117: 205–214.

Liechti, F. & E. Schaller (1999): The use of low-level jets by migrating birds. Naturwissenschaften 86: 549–551.

Liechti, F. & H. Schmaljohann (2007a): Vogelzug über der westlichen Sahara. Ornithol. Beob. 104: 33–44.

Liechti, F. & H. Schmaljohann (2007b): Wind-governed flight altitudes of nocturnal spring migrants over the Sahara. Ostrich 78: 337–341.

Pennycuick, C. J. (2008): Modelling the flying bird. Elsevier, Academic Press, Amsterdam.

Richardson, W. J. (1976): Autumn migration over Puerto Rico and the western Atlantic: a radar study. Ibis 118: 309–332.

Richardson, W. J. (1978): Timing and amount of bird migration in relation to weather: a review. Oikos 30: 224–272.

Richardson, W. J. (1991): Wind and orientation of migrating birds: a review. S. 226–249 in: P. Berthold (ed.): Orientation in birds. Birkhäuser, Basel.

Schmaljohann, H., B. Bruderer & F. Liechti (2008a): Sustained bird flights occur at temperatures far beyond expected limits. Anim. Behav. 76: 1133–1138.

Schmaljohann, H. & F. Liechti (2009): Adjustments of wingbeat frequency and air speed to air density in free-flying migratory birds. J. Exp. Biol. 212: 3633–3642.

Schmaljohann, H., F. Liechti, E. Bächler, T. Steuri & B. Bruderer (2008b): Quantification of bird migration by radar – a detection probability problem. Ibis 150: 342–355.

Schmaljohann, H., F. Liechti & B. Bruderer (2009): Trans-Sahara migrants select flight altitudes to minimize energy costs rather than water loss. Behav. Ecol. Sociobiol. 63: 1609–1619.

Williams, T. C., J. M. Williams, L. C. Ireland & J. M. Teal (1977): Autumnal bird migration over the western North Atlantic Ocean. Amer. Birds 31: 251–267.

Manuskript eingegangen 2. August 2016
Bereinigte Fassung angenommen 17. November 2016

Extremhoehen16.indd 86 24.05.17 09:14