

Carinthia II	187./107. Jahrgang	S. 229–252	Klagenfurt 1997
--------------	--------------------	------------	-----------------

Die Jagdstrategie der Felsenschwalbe (*Hirundo rupestris*)

Von Roman FANTUR

Mit 2 Tabellen und 21 Abbildungen

A b s t r a c t: In a field study in the Karawanken in Carinthia the flight behaviour of the crag martin was analysed, documented with fotos and drawings and related to structural features of the habitat. The key feature in the habitat of the crag martin turned out to be the turbulent airflow that generates a characteristic pattern of standing waves when deflected on vertical structures. This airflow delivers the energy for flight and influences the distribution and density of aeroplankton in that it leads to a concentration and greater residence time of insects near vertical areas. The number and size of the prey captured in special insect traps was significantly higher during the feeding period than before hatching. Given the structure-dependent relation between airflow and food, the crag martin developed a dynamic sit and wait strategy using aerial perches. The high manoeuvrability and ability to perform tight turns needed for flying in a turbulent boundary layer is achieved by long and extremely flexible primaries. During the feeding period the crag martin restricts its foraging behaviour to the profitable patches in the immediate vicinity of the nest. A comparison between different territories showed a negative correlation between foraging distance and feeding rate, whereby short foraging distances and high feeding rates suggest single prey loading in the crag martin. The observed tolerance of the territorial crag martin with the sympatric house martin is interpreted as cooperation with respect to efficient defence of predators.

K u r z f a s s u n g: Im Rahmen einer Freilandstudie in den Kärntner Karawanken wurde das Flugverhalten der Felsenschwalbe analysiert, durch Fotos und Zeichnungen dokumentiert und mit den strukturellen Gegebenheiten des Habitates in Beziehung gesetzt. Das Schlüsselmerkmal im Habitat der Felsenschwalbe ist ein turbulenter Luftstrom, der bei der Umströmung vertikaler Strukturen ein charakteristisches Muster stehender Wirbel bildet. Dieser Luftstrom liefert einerseits die Energie für den Flug und beeinflusst andererseits die Verteilung und Dichte von Aeroplankton, indem er zu einer Konzentration und höheren Verweildauer von Insekten an vertikalen Flächen führt. Die Anzahl und Größe der in speziellen Insektenfallen gefangenen Beutetiere war in der Fütterperiode deutlich höher als vor dem Schlüpfen der Jungen. In Anpassung an diese strukturabhängige Beziehung zwischen Luftströmung und Nahrung verfolgt die Felsenschwalbe die Strategie des dynamischen Luftwartenjägers. Die für das Fliegen in einer turbulenten Grenzschichtströmung erforderliche Wendigkeit und Manövrierfähigkeit wird durch einen langen und extrem beweglichen Handflügel erreicht. Während der Jungenfütterung schränkt die Felsenschwalbe die Nahrungssuche auf die profitablen Jagdstationen in unmittelbarer Nestnähe ein. Beim Vergleich verschiedener Territorien zeigte sich eine negative Beziehung zwischen Jagddistanz und Fütterrate. Die kurzen Nahrungswegstrecken und hohen Fütterraten deuten darauf hin, daß die Felsenschwalbe ein "single prey loader" ist. Die beobachtete Toleranz der territorialen Felsenschwalbe gegenüber der sympatrischen Mehlschwalbe wird als Hinweis auf kooperative Feindabwehr gedeutet.

EINLEITUNG

Die Evolution ist ein gerichteter Anpassungsprozeß, der auf Häufigkeitsverschiebungen von Genen innerhalb von Populationen beruht. Je erfolgreicher ein Individuum in der Weitergabe seiner Gene an die kommenden Generationen ist, um so größer ist seine genetische Eignung (fitness). Veränderungen des Phänotyps, die zu einer erhöhten fitness führen, nennen wir Anpassungen und Strategien sind evolutive Lösungen von Anpassungsproblemen (FRANCK 1985). Definitionsgemäß bezeichnet man als Strategie einen vorprogrammierten Verhaltensablauf, der eine unter mehreren alternativen Möglichkeiten darstellt (KREBS & DAVIES 1984). Der Erfolg einer Strategie wird an der fitness, also der Anzahl der Nachkommen in einer Population gemessen. Morphologische Änderungen benötigen Zeit, ehe sie wirksam werden, wie auch Verhaltensabläufe eine gewisse evolutive Zeit brauchen, ehe sie zu einem Programm werden. Die Evolution der Schwalbenfamilie (*Hirundinidae*) dauert nun etwa 50 Mio. Jahre und begann vermutlich in Afrika (TURNER & ROSE 1989). Aus ursprünglich stumpfflügeligen Regenwaldbewohnern, die in Höhlen brüteten, haben sie sich zu spitzflügeligen Dauerfliegern entwickelt, die in der Lage sind, ein Lehmnest anzufertigen oder Niströhren in Sandbänken zu graben, und mit Ausnahme der polaren Zonen weltweite Verbreitung erlangt haben. Ihre nächsten Verwandten sind in der Gruppe der Grasmücken und Timalien zu suchen (SIBLEY & AHLQUIST 1982).

Ökologisch gesehen gehören die Schwalben zur Berufsgruppe (Gilde) der Fluginsektenjäger, wie auch die Segler, Ziegenmelker und Fledermäuse. Die wichtigsten Werkzeuge der Schwalben sind ein schlanker, stromlinienförmiger Körper mit langen, zugespitzten Flügeln für den Dauerflug (KIPP 1959) in offenen Habitaten, ein gegabelter Schwanz mit meist verlängerten äußeren Steuerfedern für bessere Manövrierfähigkeit beim Beutefang und ein kurzer, flacher und breiter Schnabel, der durch eine starke Kiefermuskulatur weit geöffnet werden kann (BEECHER 1953) und dadurch das Fangen größerer Insekten ermöglicht. Hierin unterscheiden sich die Schwalben von den Seglern (*Apodidae*), die infolge einer schwächeren Kiefermuskulatur an das Erbeuten kleiner und langsamer Insekten angepasst sind (MORIOKA 1974). Im Gegensatz zu den noch stärker an das Luftleben angepassten Seglern sind die Flügel der Schwalben weniger sichelförmig, relativ kürzer und werden im Flug weniger steif gehalten (GLUTZ & BAUER 1985). Aufgrund ihrer hohen Flügelschlagfrequenz werden die Schwalben den Schwirrfliegern zugeordnet (HERZOG 1968), während sie durch die Flügelform besonders für den Gleit- und Segelflug geeignet sind (NACHTIGALL 1975, PENNYCUICK 1975). Schwalben verbrauchen 50-70 % weniger Energie beim Fliegen als andere Vögel vergleichbarer Größe (HAILS 1979) und ein Verständnis der unterschiedlichen Flugeigenschaften ergibt sich erst aus der Kenntnis der Lebensweise, besonders der Art des Nahrungserwerbes der einzelnen Arten (OEHME 1959, STORER 1948). Im Laufe der Evolution haben Klimawechsel und Vegetationsdynamik eine Isolation der einzelnen Schwalbenarten bewirkt (MOREAU 1972, LIVINGSTONE 1975). Jede der heute 77 Arten hat durch charakteristische verhaltensmorphologische Anpassungen spezielle Habitatansprüche entwickelt, sodaß sie im Vergleich mit jeder anderen Spezies als ökologisch isoliert zu betrachten ist (WAUGH & HAILS 1983). Was nun den

Werkstoff betrifft, mit dem es die Schwalben als Aeroplanktonjäger zu tun haben, so sind Fluginsekten nicht immer und überall in der Atmosphäre verfügbar. Die räumlich-zeitliche Verteilung von Fluginsekten ist von Temperatur (TAYLOR 1963), Wind, Vegetation und Topographie des Habitates abhängig (EMLEN & DEMONG 1975), wobei die Temperatur der beste Indikator für die Nahrungsmenge zu sein scheint (TURNER 1983). In den Monaten April bis September 10 mal mehr Insekten als in den Tropen (HAILS 1982). Untersuchungen zur vertikalen Verteilung von Fluginsekten in temperierten Zonen haben ergeben, daß Dichte und Diversität mit der Höhe abnehmen und größere Insekten in Bodennähe verfügbarer sind (JOHNSON 1957). Auch in den Tropen nimmt die Größe von Fluginsekten mit steigender Höhe ab und die Insektendichte beeinflußt die Jagdhöhe insektivorer Vögel (HESPENHEIDE 1975). Die Beutewahl von Fluginsektenjägern basiert auf Interaktionen zwischen Größe und spezifischen Flugeigenschaften der Insekten, wobei größere Beutetiere aufgrund des höheren Nährwertes - eine Biene hat etwa denselben Energiegehalt wie 100 Blattläuse (SCHULZE-HAGEN 1970) - signifikant häufiger gefangen werden. Nach HESPENHEIDE (1971) sind Beutegröße und Gewicht der Schwalben stark korreliert, das heißt größere Arten jagen auch größere Insekten. Zur effektiven Nutzung dieses qualitativ und quantitativ ungleichen Nahrungsangebotes haben die einzelnen Schwalbenarten unterschiedliche Jagdstrategien entwickelt, sodaß man generell zwischen sozialen Schwarmjägern und territorialen Einzeljägern unterscheiden kann. Wie eng Ökologie und Verhalten insektivorer Vögel mit der Verteilung der Insekten verflochten sind (HAILS & AMIRRUDIN 1981, PYKE 1985) läßt sich auch im Krisenfall beobachten. Um Energieverlust in anhaltenden Schlechtwettersituationen zu vermeiden, haben einige Schwalbenarten erfolgreiche physiologische und ethologische Strategien, wie etwa große Hungerfähigkeit, Torpor und Clusterbildung entwickelt (DUPOND 1937, LORENZ 1932, MEAD 1970, PRINZINGER & SIEDLE 1988, STEINBACHER 1951).

Um die Ernährungsstrategie - und in weiterer Folge die ökologische Nische - eines Organismus zu bestimmen, ist es notwendig, die Beziehung zwischen Habitat, Morphologie und Verhalten ((BOCK 1977, LEISLER 1980, LEISLER & WINKLER 1985, POUNDS 1991) des betreffenden Lebewesens zu analysieren.

Als Paläo-xeromontanes Faunenelement (VOOUS 1962) ist die erstmals 1769 von SCOPOLI in Tirol beschriebene 15 cm große und 23 g schwere Felsenschwalbe in ihrer Verbreitung auf die Gebirgsregionen der Südpaläarktis von NW Afrika und SW Europa über das südliche Mitteleuropa und den Mittelmeerraum, Vorderasien und Zentralasien ostwärts bis in die Mandschurei, China und Indien beschränkt (CRAMP 1970, DEMENT'EV & GLADKOV 1968, GLUTZ & BAUER 1985, VAURIE 1959). Die Höhenverbreitung reicht von etwa 200 m bis 2000 m in den Alpen (CAMBI & NIEDERFRINGER 1983) bis auf über 4500 m im Himalaya (CRAMP 1988). Die sporadische und inselartige Besiedelung des Areales erschwert großräumige Untersuchungen über Bestand und Bestandsentwicklung, es ist aber eine Ausdehnung des mitteleuropäischen Brutareales der Felsenschwalbe nach Norden zu beob-

achten (HABLE et al. 1991, HAURIE 1990, HIGSON & URQUHART 1990, KÉRY 1991). Wichtigstes Element primärer Brutbiotope sind windgeschützte, trockene, meist stark besonnte und vegetationsarme Felshänge (PRENN 1937, CORTI 1935), tiefe Felsschluchten, enge Flußtäler und Küstenfelsen, wobei eine vertikale Gliederung in Talgrund mit Feuchtgebieten beziehungsweise Gewässern (MURR 1923), bewaldeten Hang mit Blockhalden am Wandfuß und Fels von Bedeutung ist. Der Fuß der Brutwand liegt meist niedrig über der Talsohle und erhebt sich unmittelbar aus dem bewaldeten Talhang. Für die Wahl des Brutfelsens ist weniger die geologische Formation (HAURI 1966) sondern dessen Strukturierung und Exposition von Bedeutung (STRAHM 1956). Entscheidende Strukturelemente der Brutwand sind Nischen, Spalten, Überhänge, Simse und Höhlungen, die zur Nestanlage und als Ruhe- und Schlafplätze dienen. Windgeschützte Brutfelsen, die S, SE, SW und E exponiert sind, werden deutlich bevorzugt, wobei die Luftströmungsverhältnisse einen größeren Einfluß auf die Nestanlage haben als die Sonnenbestrahlung (STRAHM 1953). Als Sekundärbiotope treten künstliche Lebensräume, wie etwa Steinbrüche, Staudämme, Ortschaften (NIEDERFRIGNER 1971) oder einzelne Bauwerke in Kulturlandschaften, wie Häuser, Kirchen, Burgen, Hotels, Elektrizitätswerke und Brücken in Erscheinung (WAGNER 1979). Die südeuropäischen Überwinterungsbiotope sind gekennzeichnet durch günstiges Lokalklima (FINLAYSON & CORTÉS 1987), felsige Regionen und das Vorhandensein von Gewässern (ELKINS & ETHERIDGE 1974), sowie das Fehlen von insektivoren Konkurrenten wie Seglern, Rauch- und Mehlschwalben (GUITIAN RIVERA et al. 1978). Es existieren zahlreiche Winterbeobachtungen im Alpenraum (HUBER 1950, WITZIG 1949), besonders an Gewässern (MEIER 1961, STAEHELI 1953).

Von kolonialem Brüten kann keine Rede sein, denn die Felsenschwalbe behauptet zur Brutzeit ein Territorium mit einem Radius von etwa 120 m um das Nest (MURR 1923), welches sie ab der Paarbildung mit beachtlicher Aggressivität verteidigt (STRAHM 1956, CRAMP 1970). Ungefährliche Eindringlinge wie Artgenossen, Mehlschwalben, Mauerläufer oder Hausrotschwanz werden durch kurze Verfolgungsflüge verjagt, während echte Räuber wie Turmfalke, Sperber, Eichelhäher und Kolkrahe durch wiederholte Sturzflüge in Verbindung mit Angriffslauten vehement attackiert werden (FARINA 1979, STRAHM 1954). Beim Menschen zielt die Attacke auf den Kopf (SCHMIDT 1945), wobei der Angriffsruf am tiefsten Punkt der Sturzflugbahn in 20-50 cm Entfernung vom Zielobjekt ausgestoßen wird (MAYAUD 1950). Dieses Territorium, dessen Grenzen durch Felskanten und Profilinebenheiten mit anhaftender Vegetation klar definiert ist, dient neben der Nestverteidigung in erster Linie der Sicherung exklusiver Nutzungsrechte an insektenreichen thermischen Aufwinden (STRAHM 1963). Zur Nahrungssuche stehen der Felsenschwalbe mehrere Jagdstationen innerhalb des Territoriums zur Verfügung, deren Nutzung von der Tageszeit und den Wetterbedingungen abhängt (FARINA 1978).

Der Flug der Felsenschwalbe ist ein sanftes Schweben (BREHM 1913) ohne jeglichen Flügelschlag im Aufwind, mit plötzlichen Sturzflügen und ähnelt dem Flug der Fledermäuse oder dem Gaukeln großer Schmetterlinge (LAUBMANN 1918, UHL 1929). Dieser Schwebeflug, zu dem die anderen Schwal-

ben nicht im selben Maße befähigt sind, steht in Zusammenhang mit der Nahrungssuche an senkrechten Ebenen. Unter besonderen Luftströmungsverhältnissen vollführen die Felsenschwalben einen Pendelflug (FARINA 1978), wobei sie so regelmäßige Bogen beschreiben, daß es den Eindruck erweckt, als seien sie an einer unsichtbaren langen Schnur aufgehängt und pendeln so in regelrechten Schwingungen hin und her (MURR 1923). Bei Schlechtwetter jagt die Felsenschwalbe im Flatterflug auch über Wasseroberflächen (MURR 1975) und niedrig über Wiesen.

Im Gegensatz zu den anderen europäischen Schwalben, die ihr Gefieder im Winterquartier wechseln, vollzieht sich die Mauser der Felsenschwalbe im Brutgebiet. Die postnuptiale Mauser betrifft nur das Körpergefieder der Jungen vor ihrem ersten Winter und findet im Herbst statt (HEINROTH 1931, PRENN 1937). Der erste Großgefiederwechsel der Jungen verläuft zeitgleich mit der Vollmauser der Adulten und dauert von Juni bis November (BUB 1981, VAURIE 1951, STRESEMANN 1969). Bemerkenswert ist schließlich die häufig beobachtete Sympatrie mit der Mehlschwalbe.

Um dem Beruf bzw. der Ernährungsstrategie der Felsenschwalbe auf die Spur zu kommen, gilt es zunächst folgende Frage zu beantworten: Welcher Zusammenhang besteht zwischen der Raumnutzung und dem speziellen Flugverhalten und welche Rolle spielen dabei die Luftströmungsverhältnisse?

MATERIAL UND METHODE

Der Großteil dieser mehrjährigen Freilandforschung wurde in einem in den Kärntner Vorkarawanken gelegenen Untersuchungsgebiet durchgeführt (Abb.1).

Die „Schura“ ist ein stark zerklüfteter Felsabbruch am Südhang der Gratschenitzen bei Rosenbach zwischen 700 und 1200 m Seehöhe, bei einer horizontalen Ausdehnung von 500 m und einer Hangneigung von 50 - 60 °, bestehend aus einer Vielzahl von Schluchten, Kesseln, bizarren Türmen und Zinnen. Die umgebende Vegetation besteht zum größten Teil aus Kiefern (*Pinus sylvestris*) und Schnee-Heide (*Erica herbacea*). Diese reich strukturierte Landschaft aus Kalksandstein bietet Raum für mindestens drei Territorien (T1,T2,T3) der Felsenschwalbe mit einem Nestabstand von jeweils 200



Abb.1:
Schura - Felsen bei
Rosenbach.

m und einem Höhenunterschied von je 50 m. Als tagaktive Räuber treten Kolkrabe, Sperber, Turmfalke, Baumfalke und Wanderfalke in Erscheinung. Aus Gründen der Zugänglichkeit und Beobachtbarkeit wurde der Forschungsschwerpunkt auf das tiefstgelegene Territorium T1 gelegt. Als Vergleichsflächen dienten neben den Territorien T2 und T3 der Schura die Felsen bei der Napoleonswiese an den Ostausläufern der Villacher Alpe bei Warmbad Villach mit dem Territorium T4 an der Felswand westlich des Eggerloches und einem östlich davon gelegenen Territorium T5 bei einem Nestabstand von 300 m und einem Höhenunterschied von 20 m. Beobachtete potentielle Tagräuber waren Nebelkrähe, Kolkrabe, Eichelhäher und Turmfalke. Des weiteren ein Territorium T6 an der ca. 20 m hohen und 400 m langen Autobahnbrücke südlich von Warmbad Villach mit Neststandort direkt über dem Gailfluß und dem Turmfalken als möglichem Räuber. Und schließlich ein Territorium T7 an der Kirche in Naturns im Vintschgau (Südtirol), wo ich keine potentiellen Feinde beobachten konnte. Zunächst wurde für jedes der 7 Territorien die Anzahl, Position, Dimension und Nestdistanz der jeweiligen Jagdstationen - das sind konkreten Habitatsstrukturen zuordenbare Luftraumzonen, die von der Felsenschwalbe wiederholt zur Insektenjagd aufgesucht werden - ermittelt. Als weitere Information zur Raumnutzung wurden die Häufigkeiten registriert, mit denen die einzelnen Jagdstationen vor und nach dem Schlüpfen der Jungen aufgesucht wurden. Zur Dokumentation des Flugverhaltens wurden Fotos und Zeichnungen auf der Basis von Diapositiven angefertigt. Registriert wurden die Höhe und Strukturdistanz des Flugverhaltens, sowie die Häufigkeiten, mit denen die einzelnen Techniken in den Jagdstationen der verschiedenen Territorien zu beobachten waren. Für eine Beurteilung der qualitativ unterschiedlichen Habitate wurde die mittlere Jagddistanz (Summe der Jagdstation-Entfernungen dividiert durch die Anzahl der Jagdstationen) eines Territoriums mit der entsprechenden Fütterrate (Fütterungen je 20 min.) in Beziehung gesetzt. Zur Ermittlung des Angebotes und der Verteilung der Beutetiere wurden im Territorium T1 speziell angefertigte Plexiglasfallen (Abb.2) in zwei verschiedenen Jagdstationen montiert. Zwei Insektenfallen befanden sich in 4 m Höhe an der Basis der 40 m breiten und 60 m hohen, südexponierten Brutwand (S). Die Falle S1 in 1 m Abstand zur Wand und die Falle S2 4 m vor der Wand. Eine dritte Falle S3 war in den 95 m vom Nest entfernten Zinnen - eine Gruppe von 8 m hohen Felstürmen - in 2 m Höhe und 1 m Abstand vom Fels positioniert.

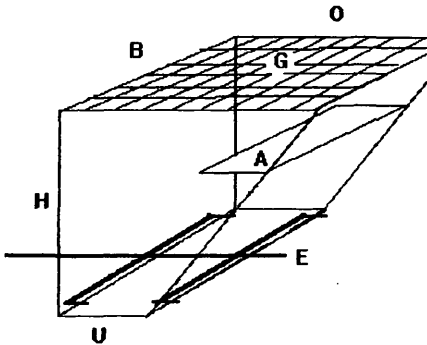


Abb.2: Insektenfalle: Höhe H = 50 cm, Breite B = 50 cm, obere Tiefe O = 50 cm, untere Tiefe U = 25 cm, Ablagefläche A = 15 X 50 cm, Fliegengitter G mit 1 mm Maschenweite. E = zugespitztes Betoneisen von 1.5 m Länge und 1 cm Ø, plus zwei Flacheisen mit Endkralle zur Aufnahme der Falle.

Mittels einer Eisenkonstruktion (E) wurden die Fallen derart am Fels montiert, daß die von der Strömung transportierten Insekten durch die schmale untere Öffnung (U) in die Falle gelangten, von der durch ein Fliegengitter (G) gebildeten oberen Abdeckung abprallten und auf einer mit Leimfolie belegten Ablagefläche (A) landeten. Die Leimfolien wurden zehnmal zwischen Juni und Oktober gewechselt, die gesammelten Beutetiere unter dem Mikroskop nach dem Bestimmungsschlüssel von CHINERY (1984) auf ihre Familienzugehörigkeit bestimmt und deren Größe und Flügelänge gemessen. Da die aerodynamischen Verhältnisse für die Flugjagd der Felsenschwalbe eine wichtige Rolle spielen, wurde speziell an den Fallenstandorten die Windgeschwindigkeit mit einem Glühdrhanemometer gemessen.

ERGEBNISSE

Raumnutzung

Für die Nahrungssuche stehen der Felsenschwalbe drei Typen von Jagdstationen zur Auswahl. Einerseits jene 2 m dicke Luftraumzone, die unmittelbar vor vertikalen Flächen, wie Felswänden, Gebäudemauern oder Brückenpfeilern liegt, andererseits jener Luftraum, der an schräg ansteigende, enge und langgestreckte wannen- oder canyonförmige Strukturen angrenzt und schließlich der Luftraum über horizontalen Habitatstrukturen, wie etwa dem Kronendach eines Waldes. Entscheidend für die Qualität eines Territoriums ist weniger die stark variable Anzahl an Jagdstationen, als vielmehr deren räumliche Anordnung bezogen auf den Neststandort, ausgedrückt durch die mittlere Jagddistanz (Tab.1).

	T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7
Jagdstationen	9	6	7	3	5	5	2
mittlere Jagddistanz (m)	60	25	35	22	34	44	42

Tab.1: Anzahl der Jagdstationen und mittlere Jagddistanz in den 7 Territorien.

Aufgrund der negativen Beziehung zwischen Fütterrate und Jagddistanz (Abb.3) schafft das Paar in T4 auf der Napoleonswiese 32 Fütterungen in 20 min., jenes in T1 der Schura jedoch nur 19.

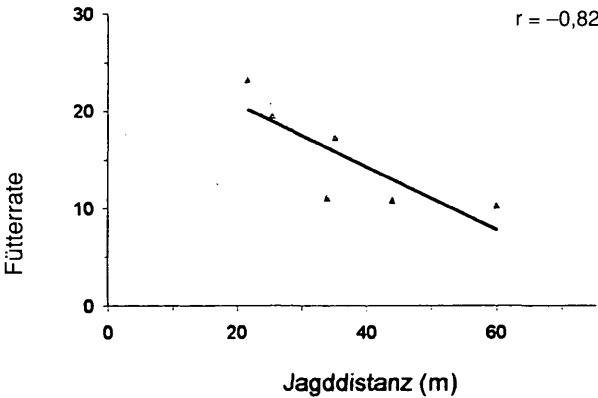


Abb.3:
Korrelation zwischen Jagddistanz und Fütterrate in den Territorien T1 bis T6 ($p < 0,05$).

Aber auch innerhalb eines Territoriums bestehen starke Unterschiede in Bezug auf die Qualität der einzelnen Jagdstationen. Während in T1 vor dem Schlüpfen der Jungen alle 9 Jagdstationen annähernd gleichmäßig besucht wurden, war nach dem Schlüpfen der Jungen eine deutliche Bevorzugung der vertikalen Jagdstationen Brutwand (S) und Zinnen (Z) zu beobachten (Abb.4).

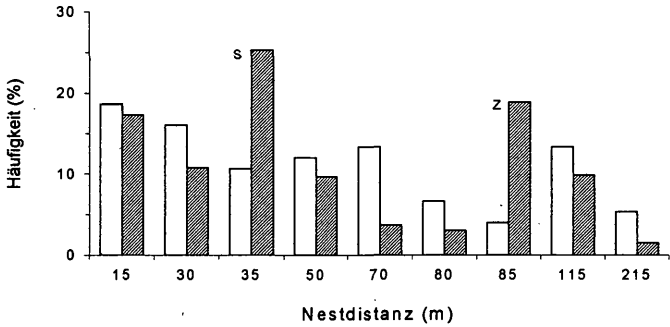


Abb.4: Jagdstation-Besuchsfrequenz vor (leere Säulen) und nach (schattierte Säulen) dem Schlüpfen der Jungen bezogen auf die mittlere Nestdistanz.

Das aerodynamische Modell

Eine elementare mikrometeorologische Erscheinung ist die turbulente Grenzschichtströmung mit signifikantem Austausch von Impuls, Wärme und Masse zwischen der Oberfläche und dem Medium. Die Intensität der Turbulenz ist nahe der Oberfläche am größten und nimmt mit zunehmender Entfernung von der Struktur ab, wobei ein logarithmisches Geschwindigkeitsprofil entsteht (ARYA 1988). Trifft diese Strömung auf ein Hindernis, etwa ein Gebäude oder eine Felswand, so kommt es zu einer Loslösung der Stromlinien und Ausbildung einer aerodynamischen Verdrängungszone (HALITSKY 1968).

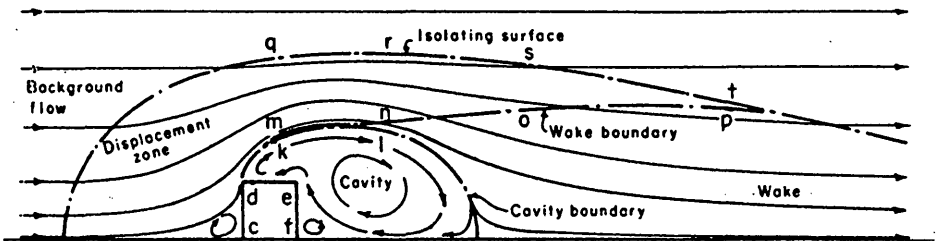


Abb.5: Strömungsverhalten an einem dreidimensionalen Hinderniss. (aus HALITSKY 1968).

Als Folge dieser Strömungsablenkung entstehen vor und hinter dem Hindernis stehende Wirbel, sowie eine Rückstromhöhle (cavity) an der Windschattenseite des Objektes (Abb.5). Nicht in Abb.5 dargestellt sind zwei senkrecht stehende Spiralwirbel, die bei seitlicher Umströmung im Lee des Objektes entstehen. Charakteristisch für diese Wirbelbildungen sind niedrige Windgeschwindigkeit, hohe Turbulenzintensität, Rückströmung, nahezu konstanter Druck und Konzentration und lange Aufenthaltszeit von in der Strömung mitgeführten Partikeln (HOSKER 1984).

Flugverhalten

Für ihren Beruf benötigt die Felsenschwalbe 11 Flugtechniken, das Sitzen und die Attacke.

PENDELN

Bei dieser Technik, die zur Gänze ohne Flügelschlag erfolgt, fliegt die Felsenschwalbe eine Pendelbahn mit 180° Punktwendungen an den Umkehrpunkten. Der Ausschlagswinkel und die Länge der Pendelstrecke sind abhängig von der Morphologie des Strukturelementes und den Strömungseigenschaften der Jagdstation.

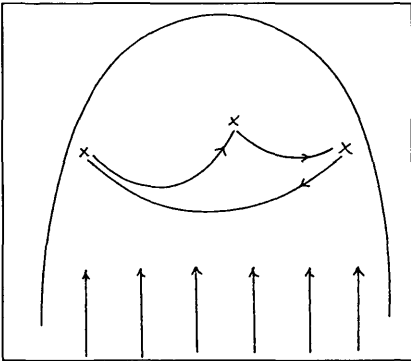


Abb.6: Pendelbahn vor der Brutwand (S) in T1.

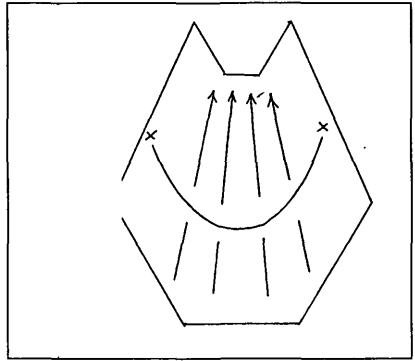


Abb.7: Pendelbahn in einem Felscanyon in T2.

Das Pendeln vor großflächigen, senkrechten Flächen (Abb.6) wird innerhalb 2 m Abstand bei einem Ausschlagswinkel von 20-30° vollführt, wobei die Länge der Pendelstrecke zwischen den Wendepunkten (x) variabel ist. Die Wendungen erfolgen sowohl bei horizontaler als auch vertikaler Flügelflächenstellung und das Flugbahnniveau liegt stets auf halber Höhe der betreffenden Fläche in einem Bereich, in dem sich der über den Frontalwirbel abgelenkte Luftstrom wieder der Wand nähert, wobei die Schwalbe von unten angeströmt wird (Pfeile). Beobachtet wurde diese Pendelvariante an allen südost- bis südwestexponierten vertikalen Flächen der untersuchten Territorien.

In engen, tiefen Canyons, die eine Hangneigung von 50° aufweisen (Abb.7), erreicht der Ausschlagswinkel der Pendelbewegung Werte von 70°. Die Flugbahn verläuft innerhalb 2 m Abstand vom Fels, wobei die Schwalbe die Strömung quert, also seitlich angeströmt wird. Dieses Flugverhalten wurde unter anderem über einer Straßenkreuzung in Meran (Südtirol) beobachtet.

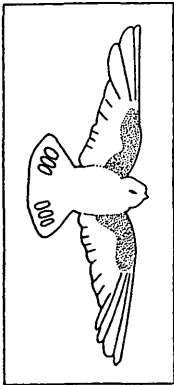


Abb. 8a

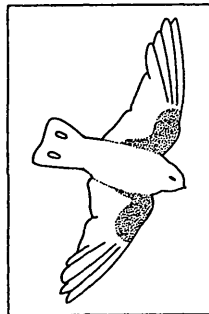


Abb. 8b

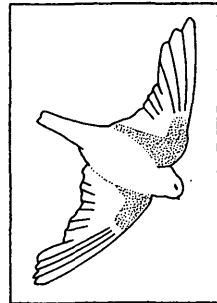


Abb. 8c

Beim Übergang von einer horizontalen Wende in die Pendelbahn bildet der Schwanz noch eine breite, horizontale Fläche, die Flügel sind noch relativ gestreckt, wobei Arm und Innenhand hochgeklappt werden, nur die Körperachse ist schon um 30° geneigt (Abb.8 a). In der nächsten Phase wird die Schwanzfläche verkleinert und bildet eine Linie mit der Körperachse. Gleichzeitig werden die Flügel leicht angewinkelt und der Anstellwinkel von Arm und Innenhand wird kleiner (Abb.8 b). In der Phase der größten Beschleunigung wird die Schwanzfläche zu einem schmalen Keil reduziert, die Außenhand wird proniert, während am Übergang vom Arm zur Innenhand eine Supination zu beobachten ist (Abb.8 c).

SCHWEBEN

Das Schweben ist ein stationärer Flugzustand, der sowohl innerhalb 2 m Entfernung vor vertikalen Flächen als auch in stehenden Vertikalwirbeln an der Windschattenseite von Gebäuden zur Anwendung kommt. Durch unterschiedliches, häufig asymmetrisches Spreizen der Hand-, Arm- und Schwanzfedern, sowie variable Position der Körperachse werden aerodynamische Turbulenzen derart korrigiert, daß die Schwalbe mehrere Sekunden lang eine fixe Raumposition beibehält.



Abb.9: Schweben vor der Brutwand (S) in T1.



Abb.10: Schweben in einer stehenden Luftsäule in T7.

Beim Schweben (Abb.9) heben sich die dunklen Deckfedern deutlich von den weit gespreizten Hand- und Armschwingen ab und die dunklen Unterschwanzdecken bilden einen starken Kontrast zu den acht weißen Schwanzflecken. Die große Arm- und Schwanzfläche haben auftriebserhaltende Funktion, während der sehr bewegliche Handteil die Strömungsturbulenzen ausgleicht.

Beim Schweben in spiralförmigen Vertikalwirbeln (Abb.10) spielen Körper und Schwanz eine stabilisierende Rolle, während der Arm die auftriebserhaltende Funktion übernimmt. Der extrem bewegliche Handflügel sorgt durch asymmetrische Flächenbildung für einen optimalen Ausgleich des Strömungsgradienten in der Luftsäule und ermöglicht blitzschnelle Wendungen und Loopings. Beobachtet wurde dieses Verhalten in der senkrechten Luftsäule, die im Lee des Kirchturmes in Naturns im Vintschgau (Südtirol) gebildet wird.

SCHWEBESINKEN

Diese Technik ist die dynamische Variante des Schwebens und erfolgt ebenfalls innerhalb 2 m Abstand vor vertikalen Strukturelementen, wobei sich die Schwalbe in einer Zick- Zack- Bewegung etwa 2 m tief absinken läßt, um dann entweder in den Sturzflug überzugehen, oder von der Strömung wieder in die Ausgangsposition gehoben zu werden.

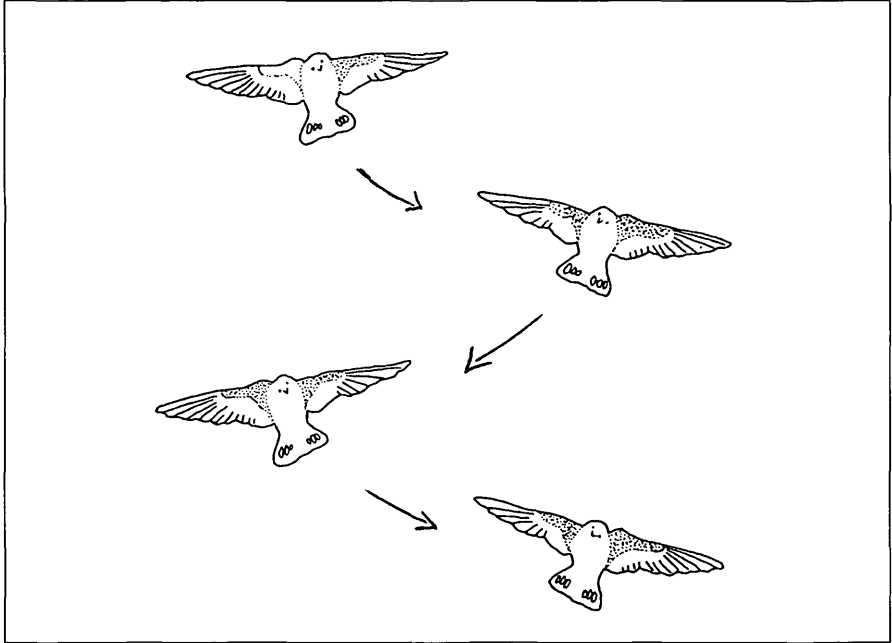


Abb.11: Schwebesinken vor der Brutwand (S) in T1

Beim Schwebesinken (Abb.11) gaukelt die Schwalbe 2 m abwärts, wobei der seitliche Ausschlag höchstens 1 m beträgt. Die Kurskorrekturen dieser gaukelnden Abwärtsbewegung erfolgen einerseits durch Veränderungen der Schwanzfläche und der daraus resultierenden Verlagerung der Körperachse, andererseits durch variable Verwindung der Handfedern. Das Schwebesinken dient aber nicht nur dem Nahrungserwerb, sondern ist auch Bestandteil des Balzverhaltens und erfolgt dann im freien Luftraum. Es ist eine Art Tanz, den beide Partner einander zugewandt über eine vertikale Strecke von 10 m und mehr vollführen.

STEHEN

Das Stehen ist eine stationäre Suchflugtechnik, bei deren Ausübung die Schwalbe für mehrere Sekunden eine fixe Warteposition in der Strömung beibehält. Auf unterschiedliche Strömungsqualitäten, die in einer senkrechten Jagdstation primär höhenabhängig sind, reagiert die Schwalbe mit entsprechenden Körperhaltungen und Flügelstellungen.

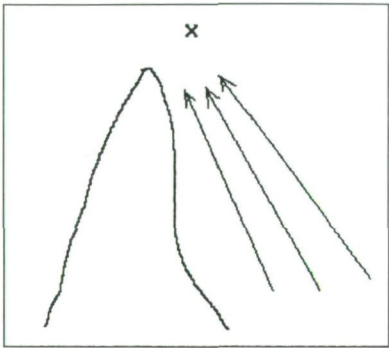


Abb.12: Position im Bereich starker Strömung.



Abb.13: Stehen im Bereich starker Strömung in Z (T1).

Vor einer 8 m hohen Felszinne entsteht eine vertikale Ablenkung und Verdichtung der Stromlinien an der Objektoberkante. Das Stehen (x) erfolgt innerhalb 2 m Abstand an der Oberkante der Zinne in einem Bereich hoher Strömungsgeschwindigkeiten (Abb.12). Beim Stehen in starken Strömungen (Abb.13) wird die Schwanzfläche zu einem schmalen Keil verkleinert und hochgebogen. Die Flügel werden an den Körper herangezogen und v-förmig hochgestellt, wobei die Armfläche auf ein Minimum reduziert wird. Die Hauptfunktion beim Ausgleichen von Turbulenzen erfüllt der Handflügel durch extreme Verwindung und große Beweglichkeit der einzelnen Federn.

STURZFLUG

Der Sturzflug ist eine echte Fangtechnik und folgt unmittelbar auf einen stationären Flugzustand. Er kommt innerhalb 1 m Entfernung vor allen vertikalen Flächen, sowie in canyonförmigen Strukturen zur Anwendung.

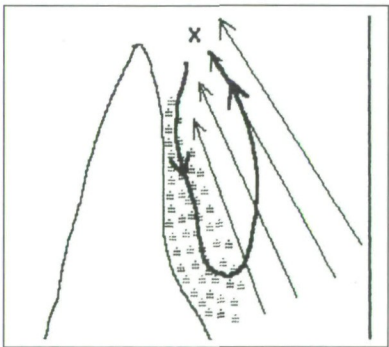


Abb.14: Sturzflugbahn vor einer Zinne (Z) in T1.



Abb.15: Sturzflug vor einer Zinne in T1.

An der Vorderseite senkrechter Flächen entsteht als Folge der Strömungsablenkung eine Art „Luftkissen“ (punktiertes Bereich) mit Randwirbeln geringster Windgeschwindigkeiten (Abb.14). Die Schwalbe taucht im Sturzflug in dieses Luftkissen ein, erbeutet ein Insekt und steuert dann in die Strömung, um von dieser wieder in die Ausgangsposition (x) gehoben zu werden. Die gesamte Bewegung erfolgt ohne Flügelschlag, wobei der Aufwärtsschwung in der Strömung eine relativ zur Wand höhere Geschwindigkeit aufweist als das Abtauchen in den Luftpolster.

Beim Sturzflug (Abb.15) bildet der Schwanz einen kleinen rechteckigen Stabilisator und die großen Armflächen werden tiefgestellt. Die Steuerungseinheit bilden die stark verwundenen Handflügel, deren Fläche durch die angewinkelte Stellung klein gehalten wird.

LOOPING

Der Looping ist eine echte Fangflugtechnik, wird innerhalb 2 m Abstand vor vertikalen Strukturen ausgeführt und geht unmittelbar aus dem Pendeln oder einer stationären Technik hervor. Dabei vollführt die Schwalbe eine Rückwärtsrolle von 3-7 m Durchmesser und landet schließlich wieder in der Ausgangsposition. Die gesamte Bewegung erfolgt ohne Flügelschlag, dauert nur Bruchteile einer Sekunde und kann sowohl parallel als auch normal zur Wand ausgerichtet sein.

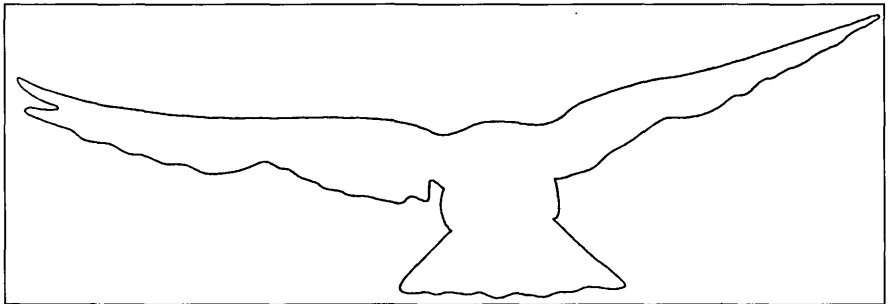


Abb.16: Looping vor der Kirchturmwand in T7.

Abb.16 zeigt die Aufwärtsbahn eines normal zur Wand ausgeführten Loopings von unten gesehen, wobei die asymmetrische Flügelstellung die veränderliche Strömungssituation an der Wand ausgleicht.

BESCHLEUNIGUNGSSEGELN

Beim Beschleunigungssegeln (Abb.17) erhöht die Schwalbe ihre Sinkgeschwindigkeit, indem sie die Flügelfläche durch Anwinkeln des Handteiles verkleinert. Der großen Armfläche kommt dabei auftriebserhaltende Funktion zu, während der Handflügel durch starke Pronation und nach außen hin zunehmende Verwindung der einzelnen Handfedern den Sinkflug in eine horizontale Beschleunigung umwandelt. Diese Technik dient in erster Linie der schnellen Überbrückung der Distanz zwischen den Jagdstationen.



Abb.17: Beschleunigungssegeln zwischen S und Z in T1.

SEGELN

Das Segeln ist eine Technik des freien Luftraumes und kommt vorwiegend in horizontalen Jagdstationen zur Anwendung.



Abb.18: Segeln in T1.

Das Segeln (Abb.18) erfolgt in Form eines Kreises in Kessellagen und über der Vegetation. Die Schwanzfedern sind weit gefächert und bilden so eine zusätzliche Auftriebsfläche. Der Arm ist gestreckt, Arm- und Handschwingen bilden gemeinsam eine einheitlich schmale und lange Segelfläche. Richtungsänderungen werden allein durch Verlagerung der Körperachse und Drehung der Schwanzfläche bewirkt. Mit Abstand am häufigsten zu beobachten war das Segeln über dem Auwald in T6.

STEILAUFFLUG

Der Steilaufflug ist mit dem Emporsteigen der Mehlschwalbe (GUNTEN 1961) vergleichbar, wenn er im freien Luftraum erfolgt. Aus einer Segeltechnik steigt die Felsenschwalbe unter flatternden Flügelschlägen nahezu senkrecht empor, fängt in 3-5 m relativer Höhe ein Insekt und läßt sich dann wieder in die Segelbahn abgleiten. Der Steilaufflug kann aber auch aus dem Sitzen erfolgen, wie etwa an der Brutwand (S) in T1 oder am Canyonboden in T3.

SCHLAGFLUG

Der energieaufwendige Schlagflug wirkt flutternd und hektisch wie jener der Mehlschwalbe und nicht so fördernd und zielstrebig wie jener der Rauchschnalbe. Beobachtet habe ich den Schlagflug in fast allen Jagdstationen aller Territorien vorwiegend am Abend oder bei ungünstigen Wetterverhältnissen.

BOLZENFLUG

Der Bolzenflug wurde in allen Beobachtungsjahren nur 5 mal in den Territorien T1, T2 und T3 des Untersuchungsgebietes beobachtet. Es handelt sich dabei um einen modifizierten Schlagflug mit einer Frequenz von ca. einem Schlag pro Sekunde. Diese kraftvolle Technik beobachtete ich immer am späten Nachmittag, wenn die Schwalbe von Nestnähe in einem Winkel von -20° zur 200 m entfernten Jagdstation über dem Rosenbach flog.

ATTACKE

Eine Attacke ist eine Art modifizierter Pendelflug und beginnt mit einem geraden, bis zu 30 m langen Anflug auf den Eindringling zu, dann erfolgt in 20-30 cm Abstand vor dem Zielobjekt eine scharfe Wende begleitet von einem Angriffsruf (Abb.19). Nach dem Abbiegen knapp vor dem Eindringling zieht die Schwalbe einen Kreis, um einen erneuten Angriff einzuleiten. Der gesamte Bewegungsablauf erfolgt ohne Flügelschlag und wird solange wiederholt, bis der Störenfried aus dem Territorium vertrieben ist. Die Anzahl von aufeinanderfolgenden Attacken, welche von beiden Partnern eines Paares mit derselben Vehemenz vollführt werden, steigt mit der Gefährlichkeit des Eindringlings und zunehmender Nestnähe.

Ein Kolkraabe wurde in T1 in 30 m Nestdistanz 28 mal attackiert, bis er schließlich das Territorium verließ. Ich selbst wurde von einem Paar 16 mal innerhalb weniger Minuten attackiert, als ich versuchte, das Nest aus 30 m Entfernung zu filmen.



Abb.19: Attacke auf einen Sperber in T1.

SITZEN

Sitzen und Warten im Fels ist ein wesentlicher Bestandteil der Strategie der Felsenschwalbe. Die Sitzwarten sind strategische Punkte zur Überwachung des Territoriums und für das Ausruhen während einer Strömungspause. Im Winterquartier am Felsen von Gibraltar sitzen die Felsenschwalben den ganzen Vormittag im Fels, wobei sie sich ausgiebig putzen und sonnen.

Nahrung und Strömung

In den drei Insektenfallen wurden in 2 Saisonen insgesamt 3253 Beutetiere gefangen, die 80 systematischen Einheiten zugeordnet werden konnten. Auf die 10 häufigsten Taxa (Tab.2) entfällt der Großteil, nämlich 70 % des Gesamtfanges.

	%
Chloropidae	14
Sciaridae	13
Piophilidae	11
Syrphidae	9
Phoridae	7
Aphidina	4
Cecidomyiidae	3
Thysanoptera	3
Hemiptera	3
Noctuidae	3

Tab.2: % - Anteil der 10 häufigsten Taxa.

Während der Jungenaufzucht wurden an allen drei Standorten deutlich größere Insekten gefangen als vor dem Schlüpfen der Jungen (Abb.20), wobei in den Zinnen (Z) größere Insekten verfügbar waren als vor der Brutwand (S1, S2).

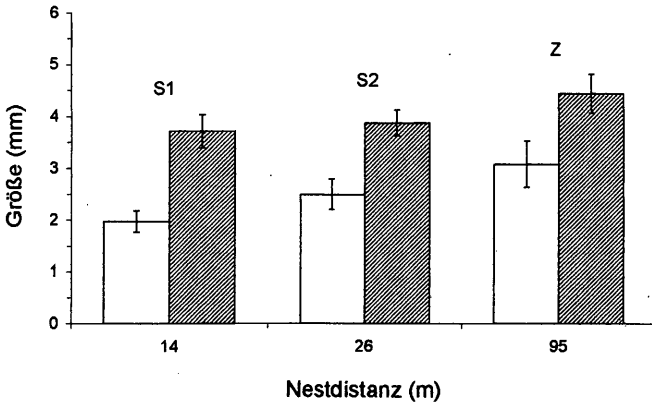


Abb.20: Mittelwerte ± Standardfehler der Insektengröße an den Standorten S1, S2 und Z jeweils vor (leere Säulen) und nach (schattierte Säulen) dem Schlüpfen der Jungen in Relation zur Nestdistanz.

In den Zinnen (Z) wurden besonders während der Jungenaufzucht deutlich höhere Windgeschwindigkeiten gemessen als vor der Brutwand (S) (Abb.21). Der signifikante Unterschied zwischen S1 und S2 stimmt gut mit dem aerodynamischen Modell überein, denn S1 liegt in der wandnahen Luftkissenzone und S2 in der wandfernen Strömungszone.

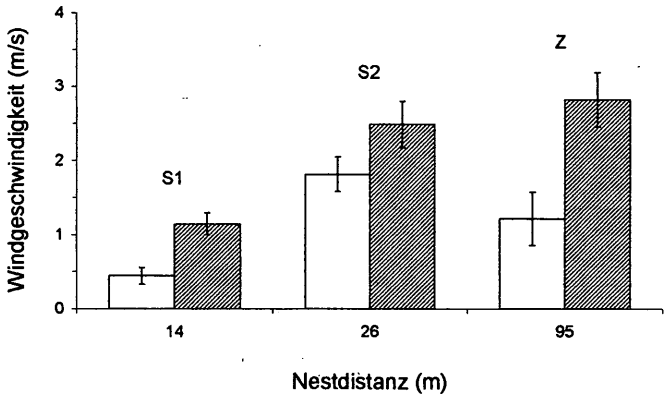


Abb.21: Mittelwert \pm Standardfehler der Windgeschwindigkeit an den Standorten S1, S2 und Z jeweils vor (leere Säulen) und nach (schattierte Säulen) dem Schlüpfen der Jungen.

DISKUSSION

Der Begriff der ökologischen Nische - definiert als die Summe der Anpassungen eines Organismus, oder die Art und Weise, durch die eine organismische Einheit mit seiner speziellen Umwelt übereinstimmt (PIANKA 1983) - ist aus zwei wesentlichen Komponenten aufgebaut. Der räumliche Aspekt beinhaltet die Frage nach dem Wo, dem Habitat oder der "Adresse" des Organismus, während der funktionelle Aspekt auf das Wie, die Fähigkeiten oder den "Beruf" abzielt. Der Arbeitsplatz der Schwalben ist generell der Luftraum und ihr Beruf Aeroplanktonjäger. Radaraufnahmen von Mauerseglern, die in der Staudruckzone vor Gewitterfronten jagen, oder Schwalbenkonzentrationen über Buschfeuern geben einen Hinweis darauf, welche entscheidende Rolle aerodynamische Phänomene bei der Verteilung von Fluginsekten in der Atmosphäre spielen (ELKINS 1988).

Die Felsenschwalbe ist im Untersuchungsgebiet mit einer Strömungssituation konfrontiert, die eine Kombination aus Thermik und Hangaufwind darstellt. Dieser vertikale Luftstrom, der infolge der Wärmespeicherkapazität südexponierter Felswände auch in der Nacht spürbar ist, ist ein konstanter Habitatfaktor, der wie ein überdimensionaler Staubsauger ständig Insekten aus der Umgebung ansaugt und in Abhängigkeit von der Morphologie der verschiedenen Strukturelemente in unterschiedlicher Konzentration im Habitat verteilt. Während über horizontalen Elementen wie Vegetationszonen oder Kesseln mit großem Durchmesser eine diffuse Verteilung der Stromlinien bei niedrigen Windgeschwindigkeiten zu erwarten ist, kommt es an vertikalen Flächen durch die Ausbildung typischer stehender Wirbel und in canyonförmigen, engen Strukturen durch das Flaschenhalbsprinzip zu einer Verdichtung der Stromlinien und daraus resultierenden hohen Windgeschwindigkeiten. Ein Hauptmerkmal dieses Luftstromes ist sein böig-rhythmische Muster. Das bedeutet einen Wechsel von relativ windstillen Phasen mit darauffolgenden hochturbulenten Phasen großer Windgeschwindigkeit. Gemäß diesem aerodynamischen Muster gestaltet sich auch die räumliche Verteilung der Insekten im Habitat. Während in flachem Gelände eine zerstreute Beuteverteilung zu erwarten ist, kommt es

vor vertikalen Strukturen zu einer Konzentration von in der Strömung mitgeführten Insekten, wobei sich an einer vertikalen Fläche wiederum zwei qualitativ unterschiedliche Lufträume ausbilden. Bei näherer Betrachtung der Brutwand (S) in T1 wird zum Beispiel deutlich, daß das basale, strukturnahe „Luftkissen“ niedrigere Windgeschwindigkeit aufwies, als die strukturferne „Strömungszone“ (Abb.21). Wesentlich komplexer gestaltet sich die Strömungssituation im Bereich der Zinnen. Die einzelne Zinne ist nur 8 m hoch und 5 m breit und stellt im Vergleich mit der 60 m hohen und 40 m breiten Brutwand ein relativ kleines Hindernis für die anströmende Luft dar. Die Strömung wird weniger stark gebremst, als an der großflächigen Brutwand und kann dieses Hindernis mit höherer Geschwindigkeit passieren. Die Jagdstation Zinnen setzt sich aus einer Gruppe kleinflächiger Felstürme zusammen, die gestaffelt aus einem 60° steilen Hang emporragen. Diese Staffelung vertikaler Flächen hat einen multiplikativen Effekt auf die Ausbildung von stehenden Wirbeln, das heißt es entsteht eine Vielzahl von Frontalwirbeln und Rückstromhöhlen, wodurch sich auch die Verfügbarkeit mitgeführter Insekten erhöht. In den Zinnen waren im Vergleich mit der Südwand als Folge höherer Strömungsgeschwindigkeiten auch größere Insekten verfügbar (Abb.20). Die Verrechnung all dieser Daten stellt natürlich hohe Anforderungen an das informationsverarbeitende System des Vogels (STADDON 1983) in Bezug auf den richtigen Zeitpunkt des Brütens und optimale Nistplatzwahl. Die negative Beziehung zwischen Fütterrate und Jagddistanz (Abb.3) gibt einen Hinweis darauf, welche bedeutende Rolle die räumliche Anordnung der Jagdstationen für die Wahl des Neststandortes spielt. Die Tatsache, daß die Felsenschwalbe in der Vorsaison alle Jagdstationen annähernd gleichmäßig besucht, während zur Zeit der Jungenfütterung eine Präferenz für Brutwand und Zinnen zu beobachten ist (Abb.4), spricht für eine höhere Profitabilität (PIANKA 1983) vertikaler Flächen. Dabei richtet sich die Fangerwartung der Felsenschwalbe primär an das Luftkissen, in dem Insekten durch wesentlich längere Aufenthaltszeiten verfügbarer sind, als in der Strömungszone. Nun beeinflusst dieses charakteristische aerodynamische Muster als Schlüsselmerkmal des Habitates (POUNDS 1991) aber nicht nur die Insektenverteilung, sondern auch wesentlich das Lokomotionsverhalten und die Jagdstrategie der Felsenschwalbe. Ein schönes Beispiel für eine flugbiologische Anpassung an stehende Wirbelbildungen der Grenzschichtströmung liefert der Albatross (WOOD 1973), der die kinetische Energie des horizontalen Luftstromes durch die Technik des „dynamischen Segelns“ und dem dafür notwendigen langen und schmalen Flügelprofil nutzbar macht.

Auch ein vertikaler Luftstrom besitzt ein hohes Potential an kinetischer Energie und es kann nur von Vorteil sein, auf den kraftraubenden Schlagflug zu verzichten, um neue Techniken zu entwickeln, die diesem speziellen aerodynamischen Milieu gerecht werden. Das Fliegen in einem eng begrenzten Terrain bei ständig wechselnden Druckverhältnissen erfordert extreme Wendigkeit und Reaktionsschnelligkeit. Diesem Anspruch wird die Felsenschwalbe durch eine generell hohe Beweglichkeit aller am Flug beteiligten morphologischen Komponenten gerecht, wobei speziell der Handflügel durch große Autonomie der einzelnen Federn zu extremen Verformungen befähigt ist. Besonders auffallend ist diese „Handflügelakroba-

tik“ bei den dynamisch-stehenden Techniken Stehen, Schweben und Schwebesinken, wenn die Innenhand als funktionelle Einheit in den tragenden Armteil einbezogen wird, während die Außenhand - analog den geschlitzten Flügelspitzen großer Segler (HUMMEL 1980, RASPET 1950) - durch variable Anstellwinkel und Mehrflächenbildung der einzelnen Federn (BROWN 1953) den induzierten Widerstand reduziert und die Stabilität erhöht. Noch eindrucksvoller kommt die Beweglichkeit der Hand beim Beschleunigungssegeln zum Ausdruck, wenn sich die einzelnen Handfedern derart verwinden, daß sie in Summe eine tunnelförmige Wölbung bilden, die gleich einer Luftschraube die Strömung kanalisiert und deren kinetische Energie in eine horizontale Beschleunigung umwandelt. Die Flugtechniken der Felsenschwalbe sind stark von den strukturellen Gegebenheiten des Habitates abhängig. In horizontalen Jagdstationen überwiegt das Segeln als typische Technik des freien Luftraumes, während die starken Turbulenzen innerhalb 2 m vor vertikalen Flächen dynamisch-stationäre Techniken wie Pendeln, Schweben und Schwebesinken erfordern. Es ist anzunehmen, daß diese drei Suchflugvarianten, die eine Ausgangsposition für die Fangtechniken Sturzflug und Looping bilden, im Grenzbereich zwischen Luftkissen und Strömungszone erfolgen. Ziemlich verdichtet und komplex ist die Situation im Bereich der Zinnen. In einer Strömungspause dominieren Segeln und Steilaufzug in 10-20 m Entfernung von den Felsen, wohingegen in der folgenden Windphase die dynamisch - stationären Techniken Pendeln, Schweben, Schwebesinken und die Fangtechniken Looping und Sturzflug innerhalb 2-3 m Abstand vor den Zinnen ausgeübt werden. Bei starken Windböen erfolgt das Schweben in der Form des Stehens an der Oberkante der Zinne, sodaß man den Eindruck gewinnt, als würde die Schwalbe in der Strömung hängen. Das Beschleunigungssegeln dient zur Überbrückung der Distanz zwischen Nest und Jagdstation und erfüllt damit die Funktion des Schlagfluges bei Rauchschwalbe und Mehlschwalbe. An Bauwerken, die mehr hoch als breit sind und eine exponierte Position in Windlagen einnehmen, wie etwa Kirchen in west-ost verlaufenden, engen alpinen Flußtälern, wird der horizontale Luftstrom primär seitlich abgelenkt, wobei an der Windschattenseite des Objektes ein vertikaler Spiralwirbel entsteht (HOSKER 1984). In dieser stehenden Luftsäule schwebt die Felsenschwalbe im Grenzbereich zwischen dem zentralen Luftkissen und der ringförmigen Strömungszone, wobei sie den Druckunterschied durch asymmetrische Flügelhaltung ausgleicht (Abb.10).

In Bezug auf das Jagdverhalten verfolgt die Felsenschwalbe die Strategie eines dynamischen Luftwartenjägers mit einer ständigen Abfolge von Sitzen oder stationärem Suchflug und Beutefang, wobei der vertikale Luftstrom eine Doppelfunktion erfüllt, indem er gleichzeitig Energie für den Flug und Nahrung bereitstellt. Die Felsenschwalbe schränkt ihre Habitatnutzung auf die ertragreichsten Jagdstationen ein, wobei die Warteposition in der Strömungszone so gewählt wird, daß die Wegstrecke für den anschließenden Beutefang im Luftkissen möglichst kurz gehalten wird. Es liegen zwar keine direkten Messungen zur Beutewahl vor, aber die hohen Fütterungsfrequenzen und die kurzen Wegstrecken deuten auf eine Bevorzugung großer Insekten hin, die den Jungen einzeln verfüttert werden. Weiters läßt sich bei der Felsenschwalbe eine Beziehung zwischen Flugverhalten und Beute-

größe auf der Basis der Geschwindigkeit, mit der die einzelnen Techniken vollführt werden, herstellen. Es ist zu erwarten, daß große Insekten an vertikalen Flächen durch die schnellen Techniken Sturzflug und Looping, in horizontalen Jagdstationen durch Steilaufflug und Schlagflug gefangen werden, während kleine Insekten an vertikalen Strukturen durch das Pendeln, über horizontalen Elementen durch Segeln und Gleiten erbeutet werden.

Hohe Beutedichte auf engem Raum bei großer passiver Mobilität der Insekten und minimaler Energieaufwand für das Fliegen haben schließlich zur Ausbildung eines verteidigbaren Territoriums geführt. Die hohe Aggressivität, mit der die Felsenschwalbe ihre exklusiven Jagdgründe verteidigt, richtet sich primär gegen Artgenossen und potentielle Feinde, weniger gegen die sympatrische Mehlschwalbe. Im Territorium T3 war das nächste Mehlschwalbennest nur 1 m vom Felsenschwalbennest entfernt, dennoch beschränkte sich das agonistische Verhalten der Felsenschwalbe auf vereinzelte Ansätze von Verfolgungsflügen, die aber eher den Eindruck einer Leerlaufhandlung vermittelten, als einen Akt der Aggression. Ich habe vielmehr Grund zu der Annahme, daß die Sympatrie mit der Mehlschwalbe eine Art Symbiose im Hinblick auf effizientere Feindabwehr durch Kooperation darstellt. Die Mehlschwalbe ist als sozialer Schwarmjäger bestens für die Früherkennung von Räufern geeignet. Der territoriale Wartenjäger ist durch seinen eingeschränkten Aktionsradius möglicherweise nicht vor einem Überraschungsangriff sicher, kann aber durch sein spezialisiertes Flugverhalten und seine Aggressivität erfolgreich Feinde in die Flucht schlagen.

Die Felsenschwalbe ist ein Kurzstreckenzieher, der in mediterranen Küstenregionen überwintert, wobei sich das bekannteste Winterquartier am Felsen von Gibraltar befindet (ELKINS & ETHERIDGE 1974, 1977). Das klimatische Charakteristikum im Bereich der Straße von Gibraltar ist die Existenz starker Winde, im Besonderen des in den Wintermonaten vorherrschenden Poniente aus Nordwest (FINLAYSON & CORTEZ 1987). Trifft nun diese quasi konstante NW-Strömung auf die Sierras des südspanischen Hügellandes, so entsteht ein für diese Region charakteristisches aerodynamisches Muster, bestehend aus einer Fülle von stehenden Wirbeln und Rückstromzonen. Die Felsenschwalben jagen nach eigenen Beobachtungen hauptsächlich in den Rückstromzonen in der Windschattenseite der Sierras, denn nur dort ist bei einer Durchschnittstemperatur von 15° C eine für das Überleben ausreichende Insektenmenge verfügbar. Durch ihre Strategie ist die Felsenschwalbe in der Lage sogar die Wintermonate am europäischen Kontinent zu überleben. Hohe Spezialisierung führt also nicht in eine evolutionäre Sackgasse, sondern eröffnet neue Möglichkeiten ökologischer Interaktionen (THOMPSON 1994). Natürlich ist jede Art von Spezialisierung mit gewissen Einschränkungen verbunden. Der Beruf des territorialen Wartenjägers erfordert einen hohen Zeitaufwand für die Verteidigung des Territoriums, was sich negativ auf die Energiebilanz auswirkt. Jene Paare, die an menschlichen Bauwerken brüteten, hatten aufgrund des geringeren Feinddruckes auch einen höheren Bruterfolg und damit eine größere fitness als die Brutpaare in ursprünglichen Felshabitaten. Der minimale Feinddruck ist wohl der Hauptgrund für die zunehmend erfolgreiche Ausbreitung der Felsenschwalbe in Sekundärhabitaten.

LITERATUR

- ARYA, S.P. (1988): Introduction to Micrometeorologie. Int. Geophysics Series 42. Academic Press. San Diego.
- BEECHER, W.J. (1953): A phylogeny of the oscines. Auk 70:270-333.
- BOCK, W.J. (1977): Toward an ecological morphology. Vogelwarte 29:127-135.
- BREHM, A. (1913): Brehms Tierleben. Vögel. Band 4: 50-51. Leipzig. Wien.
- BROWN, R.H.J. (1953): The flight of birds. 2. Wing function in relation to flight speed. J.Exp.Biol. 30:90-103
- BUB, H. (1981): Kennzeichen und Mauser europäischer Singvögel. Teil 1. Lerchen und Schwalben. Pp.81-88. Die neue Brehm Bücherei.
- CAMBI, D. & NIEDERFRINIGER, O.(1983): Atlante degli uccelli nidificanti sulle Alpi italiane. Riv.Ital.Orn. 53(3-4):116-118.
- CHINERY, M. (1984): Insekten Mitteleuropas. 3.Aufl. Paul Parey. Berlin.
- CORTI, U.A. (1935): Bergvögel-Eine Einführung in die Vogelwelt der schweizerischen Gebirge. Pp.323-327. Bern.
- CRAMP, S. (1970): Studies of less familiar birds. Brit.Birds 63:239-242.
- CRAMP, S. (1988): The Birds of the Western Palearctic. Vol.5. Oxford University Press.
- DEMENT'EV, G.P. & GLADKOV, N.A. (1968): Birds of the Soviet Union. Vol.6. Pp.854-860. Israel Program for Scientific Translation. Jerusalem.
- DUPOND, C. (1937): L'engourdissement des Hirondelles. Gerfaut 27:226-227.
- ELKINS, N. (1988): Weather and Bird Behaviour. Second edition. T & AD Poyser. Calton. England.
- ELKINS, N. & ETHERIDGE, B. (1974): The Crag Martin in winter quarters at Gibraltar. Brit.Birds 67:376-387.
- ELKINS, N. & ETHERIDGE, B. (1977): Further studies of wintering Crag Martins. Ring. & Migr. 1(3):158-165.
- EMLEN, F. & DEMONG, N. (1975): Adaptive significance of synchronized breeding in a colonial bird: A new hypothesis. Science 188:1029-1031.
- FARINA, A. (1978): Breeding biology of the Crag Martin *Hirundo rupestris*. Avocetta 2:35-46.
- FARINA, A. (1979): The territorial behaviour of the Crag Martin *Ptyonoprogne rupestris* (SCOP.) during the breeding season. Monit.Zool.Ital. 13(2-3):203.
- FINLAYSON, J.C. & CORTÉS, J.E. (1987): The birds of the strait of Gibraltar. Alectoris 6, special issue.
- FRANCK, D. (1985): Verhaltensbiologie. Einführung in die Ethologie. 2.Aufl. Georg Thieme Verlag Stuttgart.
- GLUTZ von BLOTZHEIM, U.N. & BAUER, K.M. (1985): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. 10. Passeriformes. Alaudidae-Hirundinidae. Akademische Verlagsgesellschaft. Wiesbaden.
- GUITIAN RIVERA, J., SANCHEZ CANALS, J.L., CASTRO LORENZO, A. & BAS LOPEZ, S. (1978): Sobre *Hirundo Rupestris* (Scop.) en Galicia. Ardeola 25:181-192.
- GUNTEN, K.v. (1961): Zur Ernährungsbiologie der Mehlschwalbe, *Delichon urbica*: Die qualitative Zusammensetzung der Nahrung. Orn.Beob. 58(1):13-34.
- HABLE, E., Sackl, P. & Samwald, O. (1991): Zur Brutverbreitung und Arealausweitung der Felsenschwalbe (*Ptyonoprogne rupestris*) in der Steiermark. Mitt. Abt. Zool. Landesmus. Joanneum 45:11-22.
- HAILS, C.J. (1979): A comparison of flight energetics in hirundines and other birds. Comp. Biochem. Physiol. 63(A):581-585.
- HAILS, C.J. (1982): A Comparison of Tropical and Temperate Aerial Insect Abundance. Biotropica 14(4):310-313.
- HAILS, C.J. & AMIRRUDIN, A. (1981): Food samples and selectivity of White-Bellied Swiftlets *Collocalia esculenta*. Ibis 123:328-333.

- HALITSKY, J. (1968): Gas Diffusion Near Buildings. In: Slade, D.H.: Meteorology and Atomic Energy, Chap.5-5. USAEC Report TID-24130. Environmental Science Services Administration, NTIS. Pp.221-255.
- HAURI, R. (1966): Die Felsenschwalbe *Ptyonoprogne rupestris* als Brutvogel am Schwarzwasser im Berner Mittelland. Orn.Beob. 63(6):223-226.
- HAURIE, R. (1990): Gutes Felsenschwalbenjahr im Kanton Bern. Orn.Beob. 87:351-354.
- HEINROTH, O. (1931): Die Vögel Mitteleuropas. 4. Nachtrag. Pp.2-4. Berlin.
- HERZOG, K. (1968): Anatomie und Flugbiologie der Vögel. Jena.
- HESPENHEIDE, H.A. (1971): Food preference and the extent of overlap in some insectivorous birds, with special reference to the Tyrannidae. Ibis 113:59-72.
- HESPENHEIDE, H.A. (1975): Selective predation by two swifts and a swallow in Central America. Ibis 117:82-99.
- HIGSON, P.& Urquhart, E.D. (1990): Crag Martins in Cornwall and East Sussex: new to Britain and Ireland. Brit.Birds 83:155-159.
- HOSKER, R.P., Jr. (1984): Flow And Diffusion Near Obstacles. In: Randerson, D.: Atmospheric Science and Power Production, Techn.Inf.Cent., U.S.D.E. Pp.241-326.
- HUBER, J. (1950): Eine weitere Winterbeobachtung der Felsenschwalbe. Orn.Beob. 47(4):151-152.
- HUMMEL, D. (1980): The aerodynamic characteristics of slotted wing-tips in soaring birds. Acta 17. Int.Orn.Congr. Vol.1:391-396.
- JOHNSON, C.G. (1957): The distribution of insects in the air and the empirical relation of density to height. J.Anim.Ecol. 26:479-494.
- KÉRY, M. (1991): Brutbestand und Verbreitung der Felsenschwalbe *Ptyonoprogne rupestris* im Schweizer Jura in den achtziger Jahren. Orn.Beob. 88:209-216.
- KIPP, F. A. (1959): Der Handflügel-Index als flugbiologisches Maß. Vogelwarte 20(2):77-86.
- KREBS, J.R. & DAVIES, N.B. (1984): Einführung in die Verhaltensökologie. Dt.Übersetzung von Hennig Engeln. Georg Thieme Verlag Stuttgart - New York.
- LAUBMANN, A. (1918): Zum Vorkommen der Felsenschwalbe (*Riparia rupestris rupestris*) am Falkenstein bei Pfronten. Verh.Orn.Ges.Bay. 13:221-224.
- LEISLER, B. (1980): Ökomorphologische Freiland- und Laboratoriumsuntersuchungen. Acta 17. Congr.Intern.Orn.:202-208.
- LEISLER, B.& WINKLER, H. (1985): Ecomorphology. In: Current Ornithology, Vol.2. Ed.: R.F. Johnston. Plenum publishing Corporation.
- LIVINGSTONE, D. A. (1975): Late quaternary climatic change in Africa. Ann.Rev.Ecol.Syst. 6:249-280.
- LORENZ, K. (1932): Beobachtungen an Schwalben anlässlich der Zugkatastrophe im September 1931. Vogelzug 3(1):4-10.
- MAYAUD, N. (1950): Comportement et adaptation chez l'Hirondelle de rochers *Hirundo (Ptyonoprogne) rupestris*. Alauda 17-18:118-119.
- MEAD, C. J. (1970): Winter quarters of British Swallows. Bird Study 17:229-240.
- MEIER, H. (1961): Überwinterungsversuche von Felsenschwalben bei Altdorf. Orn.Beob. 58(4):145-146.
- MOREAU, R.E. (1972): The Palearctic African Bird Migration Systems. Academic Press. London.
- MORIOKA, H. (1974): Jaw musculature of swifts (Aves: Apodidae). Bull.Nat.Sci.Mus.Tokyo 17:1-16.
- MURR, F. (1923): Die Felsenschwalbe (*Ptyonoprogne r. rupestris*) in den Berchtesgadener Alpen. Verh.Orn.Ges.Bay. 15:331-346.
- MURR, F. (1975): Die Vögel der Berchtesgadener und Reichenhaller Gebirgsgruppen. Monticola 4 (Sonderheft):83-86.
- NACHTIGALL, W. (1975): Vogelflügel und Gleitflug. J.f.Orn. 116(1):1-38.

- NIEDERFRINIGER, O. (1971): Die Felsenschwalbe, *Ptyonoprogne rupestris*, in Südtirol. Monticola 28(2):133-156.
- OEHME, H. (1959): Untersuchungen über Flug und Flügelbau von Kleinvögeln. Journ.f.Orn. 100(4):363-396.
- PENNYCUICK, C.J. (1975): Mechanics of flight. In: Avian Biology. vol.5 (Ed.: Farner, D.S. & King, J.R.). Pp.1-75. Academic Press. New York.
- PIANKA, E.R. (1983): Evolutionary Ecology. 3.Ausgabe. Harper & Row. New York.
- POUNDS, J.A.(1991): Habitat structure and morphological patterns in arboreal vertebrates. In: Habitat Structure-the physical arrangement of objects in space. Ed.: Bell, S.S., Mc Coy, E.D.& Mushinsky, H.R.. Population and community biology series. Chapman & Hall. London.
- PRENN, F. (1937): Beobachtungen zur Lebensweise der Felsenschwalbe. J.f.Orn. 85(4):577-586.
- PRINZINGER, R.& SIEDLE, K. 1988): Ontogeny of metabolism, thermoregulation and torpor in the house martin *Delichon urbica* and its ecological significance. Oecologia 76:307-312.
- PYKE, G.H. (1985): Seasonal patterns of abundance of insectivorous birds and flying insects. Emu 85(1):34-39.
- RASPET, A. (1950): Performance measurements of a soaring bird. Aeronaut.Engineer.Rev. 9(12):14-17.
- SCHMIDT, M. (1945): Beobachtungen über Felsenschwalben im Unterengadin. Orn.Beob. 42:24-26.
- SCHULZE-HAGEN, K. (1970): Ein Beitrag zur Ernährung der Rauchschalbe (*Hirundo rustica*). Charadrius 6:81-90.
- SCOPOLI, J.A. (1769): Ann. Hist. Nat. 1:167.
- SIBLEY, C.G.& AHLQUIST, J.E. (1982): The Relationships of the Swallows (*Hirundinidae*). J.Yamashina Inst. Ornith. 14:122-130.
- STADDON, J.E.R. (1983): Adaptive behaviour and learning. Cambridge University Press.
- STAEHEL, C. (1953): Felsenschwalben als Wintergäste am Walensee. Orn.Beob. 50:212.
- STEINBACHER, J. (1951): Wechselwärme bei Vögeln. Natur & Volk 81:42-44.
- STORER, J.H. (1948): The flight of birds. Cranbrook Inst.Sci. Bull. 8:1-94.
- STRAHM, J. (1953): Über Standort und Anlage des Nestes bei Felsenschwalben. Orn.Beob. 50(2):41-48.
- STRAHM, J. (1954): Observations sur la reproduction de l'Hirondelle de rochers. Nos Oiseaux 22:187-196.
- STRAHM, J. (1956): Nouvelles observations sur la reproduction des Hirondelles de rochers. Nos Oiseaux 23:257-265.
- STRAHM, J. (1963): Notes sur le territoire de nidification chez l'hirondelle de rocher. Nos Oiseaux 27:61-66.
- STRESEMANN, E.& V. (1969): Die Mauser von *Ptyonoprogne rupestris* und *Delichon nipalensis*. J.f.Orn. 110(1):39-52.
- TAYLOR, L.R. (1963): Analysis of the effect of temperature on insects in flight. J.Anim.Ecol. 32:99-117.
- THOMPSON, J.N. (1994): The coevolutionary process. The University of Chicago Press.
- TUCKER, V.A.& PARROT, G.C. (1970): Aerodynamics of gliding flight in a falcon and other birds. J.Exp.Biol. 52:345-367.
- TURNER, A.K. (1983): Time and energy constraints on the brood size of swallows, *Hirundo rustica*, and sand martins, *Riparia riparia*. Oecologia 59:331-338.
- TURNER, A.K.& ROSE, C. (1989): A Handbook to the Swallows and Martins of the world. Christopher Helm. London.
- UHL, F. (1929): Neuerliche Beobachtungen über die Felsenschwalbe am Falkenstein bei Pfronten. Anz.Orn.Ges.Bay. 2:34-36.

- VAURIE, C. (1951): Notes on some asiatic swallows. *Amer.Mus.Novit.* 1529:11-15.
- VAURIE, C. (1959): Birds of the Palearctic Fauna. Vol.1. Passeriformes. P.6. Witherby. London.
- VOOUS, K.H. (1962): Die Vogelwelt Europas und ihre Verbreitung. Paul Parey. Hamburg-Berlin.
- WAGNER, S. (1979): Die Schwalben in Villach im Jahre 1979. In: Neues aus Alt-Villach, 16.Jahrb. des Stadtmuseums. Pp.171-187.
- WAUGH, D.R.& HAILS, C.J. (1983): Foraging ecology of a tropical aerial feeding bird guild. *Ibis* 125:200-217.
- WITZIG, A. (1949): Felsenschwalben überwintern im Südtessin. *Orn.Beob.* 46:192.
- WOOD, C.J. (1973): The flight of Albatrosses (A computer simulation). *Ibis* 115:244-256.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Carinthia II](#)

Jahr/Year: 1997

Band/Volume: [187_107](#)

Autor(en)/Author(s): Fantur Roman

Artikel/Article: [Die Jagdstrategie der Felsenschwalbe \(Hirundo rußestris\) 229-252](#)