

Aus dem Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie
Vogelwarte Radolfzell

Über den Einfluß simulierter Wetterbedingungen auf das endogene Zugzeitprogramm der Gartengrasmücke *Sylvia borin*

Von Jürgen Schindler, Peter Berthold und Franz Bairlein¹⁾

1. Einleitung

Der Zugablauf von *Sylvia borin* wird von endogenen Faktoren wesentlich mitbestimmt: Der Beginn der ersten Zugaktivität beim Jungvogel ist offensichtlich populationspezifisch genetisch auf ein bestimmtes Lebensalter fixiert (BERTHOLD 1977); die periodische Wiederkehr von Zugaktivität wird von einer circannualen Rhythmik gesteuert; das Zugunruhemuster der ersten Zugperiode unterliegt einer strengen endogenen Kontrolle (Übersicht: BERTHOLD 1978a); und Weg- und Heimzugrichtung einschließlich einer starken Richtungsänderung während des Wegzugs sind endogen vorgegeben (GWINNER & WILTSCHKO 1980). Die im Laboratorium meßbare, streng endogen gesteuerte Zugunruhe des ersten Wegzugs erweist sich bei vergleichender Betrachtung als recht getreues Abbild des Zugablaufs freilebender Artgenossen. Das gilt neben Beginn, Ende und Dauer der Zugunruhe auch für ihr zeitliches Muster (BERTHOLD 1979). Auf Grund dieser ausgeprägten endogenen Kontrolle des Zugverhaltens unter kontrollierten Experimentierbedingungen ist denkbar, daß *Sylvia borin* im Freiland als erstmals ziehender, zugunerfahrener Jungvogel ausschließlich mit Hilfe endogener Zeit- und Richtungsprogramme, im Sinne einer Vektoren-Navigation (SCHMIDT-KOENIG 1973), ihr zunächst unbekanntes Winterquartier erreicht (Hypothese der rein endogenen Zugsteuerung, BERTHOLD 1978a).

Der Nord-Süd-Ausdehnung des eurasischen Brutverbreitungsgebietes von etwa 2000 km steht eine nahezu doppelt so große des afrikanischen Winterquartiers von etwa 3500 km gegenüber (z. B. MOREAU 1972). Innerhalb des gesamten Winterquartiers der Art scheinen den Ringfunden nach enge populationspezifische Winterquartiere nicht zu bestehen (s. ZINK 1973). Es ist deshalb gut vorstellbar, daß Gartengrasmücken, die aus dem Brutgebiet ausschließlich mit Hilfe populationspezifischer endogener Zugprogramme auf das unbekanntes Winterquartier zuwandern, dies bei der großen Nord-Süd-Ausdehnung desselben in der Regel auch erreichen würden. Das dürfte auch dann der Fall sein, wenn zugfördernde und zughemmende Umweltfaktoren von Jahr zu Jahr in gewissem Umfang in unterschiedlicher Weise auf den programmierten Zugablauf einwirkten. Bei rein endogener Zugsteuerung ist zudem anzunehmen, daß die endogenen Programme auf normale, durchschnittliche Umwelteinflüsse adaptiv ausgerichtet sind, wodurch das Erreichen zumindest des großen artspezifischen Winterquartiers in der Regel garantiert wäre.

Aus dem Laboratorium ist bekannt, daß die Menge an Zugaktivität, die eine Gartengrasmücke während des Wegzugs produziert, in gewissem Rahmen von den photoperiodischen Bedingungen abhängt, in denen die Vögel gehalten werden (BERTHOLD et al. 1972). Aus dem Freiland weiß man, vor allem auf Grund von Radaruntersuchungen, daß bei sehr schlechten Wetterbedingungen (starkem Niederschlag, Gegenwind) der Vogelzug weitgehend erlischt (z. B. BRUDERER 1971, 1977). Letzteres bedeutet, daß Schlechtwetterbedingungen bei zugestimmten Individuen Zugaktivität zu unterdrücken vermögen. Es ist vorstellbar, daß im Falle von zugverhindernden Schlechtwetterbedingungen Zugaktivität auf Grund von Kompensationsmechanismen bei nachfolgend günstigem Wetter nachgeholt wird (Hypothese der endo- und exogenen Zugsteuerung, BERTHOLD 1978b).

Langfristige, wochenlange experimentelle Unterdrückung von Zugunruhe führte bei der Gartengrasmücke in keinem Fall zu Kompensationserscheinungen (GWINNER 1974, BERT-

¹⁾ Gekürzte und veränderte Fassung der Staatsexamensarbeit von JÜRGEN SCHINDLER, Univ. Konstanz 1980, unter Einbeziehung der unveröffentlichten Daten eines Vorversuchs von P. BERTHOLD und F. BAIRLEIN. 33. Mitteilung aus dem Grasmückenprogramm des Instituts.

HOLD 1975, 1976), während CZESCHLIK (1976) bei kurzfristiger Unterdrückung „möglicherweise einen Hinweis darauf“ fand. BERTHOLD & BAIRLEIN haben 1978 in einem Versuch mit 20 handaufgezogenen *Sylvia borin* geprüft, ob durch simulierte Schlechtwetterbedingungen kurzfristig unterdrückte Zugruhe kompensiert wird. Da der Versuch keine eindeutigen Ergebnisse erbrachte, wurde die Frage 1979 von Schindler mit 40 Individuen bei entsprechender Fragestellung erneut angegangen. Über die Ergebnisse beider Versuche wird im folgenden berichtet.

2. Material und Methodik

Versuchsvögel, Aufzucht: 1978 wurden 20 durchschnittlich am 12. Juni in der Umgebung von Radolfzell (47.44 N 8.58 E) geschlüpfte Gartengrasmücken handaufgezogen, 1979 39 durchschnittlich am 10. Juni geschlüpfte aus der Umgebung von Radolfzell sowie aus zwei weiteren Gebieten SW-Deutschlands (Pfrunger und Wurzacher Ried). Die Vögel wurden mit 4–8 Tagen den Nestern entnommen und wie früher im SW-deutschen Naturtag handaufgezogen (Näheres s. BERTHOLD 1976, 1981). 1979 wurde zusätzlich ein diesjähriger Fängling verwendet.

Versuchsablauf, Versuchsbedingungen: In beiden Jahren wurden die Vögel unter Trennung von Nestgeschwistern in je eine Versuchs- und eine Kontrollgruppe eingeteilt. 1978 wurden die Vögel am 21. Juli, dem durchschnittlich 40. Lebenstag, 1979 am 16. Juli, dem durchschnittlich 36. Lebenstag, in beiden Fällen unmittelbar vor Zugruhebeginn, in konstante Versuchsbedingungen in zwei identische Klimakammern (2 × 2 × 2 m, Fa. WEISS, Gießen) übergeführt. Sie kamen in ein tägliches Licht-Dunkel-Verhältnis von 12:12 Stunden (Lichtzeit 7–19 Uhr, Nachtzeit 19–7 Uhr) bei tags 450 und nachts 0,01 Lux Helligkeit, bei einer Umgebungstemperatur von 20 ± 1°C und einer relativen Luftfeuchte von 60 ± 5%. In diesen Normalbedingungen für die Versuchsgruppe und Dauerbedingungen für die Kontrollgruppe wurden die Vögel 1978 bis zum 6. und 1979 bis zum 4. Dezember bis zur Beendigung der Wegzug-Zugruhe gehalten.

An insgesamt 22 Versuchstagen, die 1978 und 1979 in identischen Mustern zufallsmäßig über die gesamte Zugruheperiode gestreut waren (z. B. Abb. 4), wurden bei der Versuchsgruppe Schlechtwetterbedingungen simuliert. An den Versuchstagen wurde jeweils das Nachtlicht gelöscht, und ab 16 Uhr, also 3 Stunden vor Eintritt der Dunkelheit, wurde die relative Luftfeuchte von 60 auf 95% erhöht. Infolge der hohen Luftfeuchtigkeit kam es zur Tropfenbildung an der Decke und zu einem „Regen“ geringer Intensität. Vor den Wassertropfen konnten sich die Versuchsvögel unter einer Überdachung der hinteren Käfighälfte schützen, die auch an den Käfigen der Kontrollgruppe angebracht war. Mit der Kombination „Nachtlicht aus“ und „Regen ab Spätnachmittag“ sollten die Versuchsvögel völlig dunklen Nächten mit leichtem Niederschlag (im folgenden kurz Versuchsnächte, -tage genannt) ausgesetzt werden. Nach den Untersuchungen von WAGNER (1930) und GWINNER (1974) hätte das Löschen des Nachtlichts ausgereicht, um die Zugruhe der Versuchsvögel in den Versuchsnächten (fast) völlig zu unterdrücken. Mit der Kombination „Nachtlicht aus“ und „ansteigende Luftfeuchte ab Nachmittag“ sollte jedoch eine Konditionierung der Versuchsvögel erreicht werden: So wurde ihnen die Möglichkeit geboten, sich bei erhöhter Luftfeuchte und Tropfenbildung bereits vor „Licht aus“ physiologisch darauf einzustellen, daß eine „Schlechtwetternacht“ folgen würde, die keine Möglichkeit zur Entwicklung von Zugruhe geben würde. Die Konditionierung sollte es den Versuchsvögeln ermöglichen, einen etwaigen Kompensationsmechanismus vorausschauend rechtzeitig in Gang setzen zu können. Nach jeder Versuchsnacht wurde am darauffolgenden Tag die relative Luftfeuchte bis 10 Uhr wieder auf 60% reduziert.

22 Versuchstage wurden aus folgendem Grund gewählt: Nach den Unterlagen der Wetterwarte Konstanz treten im Gebiet des westlichen Bodensees, aus dem die Versuchsvögel größtenteils stammen, in der Zeit vom 1. Juli bis zum 1. November, in die der Wegzug der SW-deutschen Gartengrasmücken fällt, im Mittel etwa 15 Regennächte mit Dauerregen oder längeren Regenperioden auf. Die Anzahl von Regennächten, die SW-deutsche Gartengrasmücken während des gesamten Wegzugs erleben, liegt in der Regel sicherlich eher unter der angegebenen Zahl: Die Vögel wandern bereits ab Mitte Juli (HÖLZINGER et al. 1970, Vogelwarte Radolfzell, unveröffentlicht) auf das sommertrockene Mittelmeergebiet zu und treffen am Nordrand des Winterquartiers erst ab Oktober ein (z. B. BERTHOLD et al. 1972), wenn dort die Regenzeit schon wieder stark abgeklungen ist (z. B. THOMPSON 1965). Um einen möglichen Kompensationsmechanismus für unterdrückte Zugaktivität sicher in Gang zu bringen, wurde die nach obigen Ausführungen normalerweise als sehr hoch anzusehende Anzahl von 15 Regennächten noch um 50% auf 22 erhöht. Zudem wurden in vier Fällen je zwei Versuchsnächte unmittelbar aneinandergereiht.

Versuchs- und Kontrollvögel wurden jeweils um 17 Uhr vor und um 8 Uhr nach jeder Versuchsnacht gewogen. Bei dem nachmittäglichen Wiegen wurde zusätzlich auf Mauser untersucht. 1978 wurde neben der Mauserdauer die Mauserintensität grob quantitativ in fünf Intensitätsstufen erfaßt, 1979 sehr genau in acht Intensitätsklassen unter Berücksichtigung 27 einzelner Gefiederpartien. Die Mauserstadien wurden folgendermaßen eingestuft: Klasse 1: eine mausernde Feder, 2: 2 mausernde Federn, 3: 3–5 mausernde Federn, 4: 6–10 mausernde Federn, 5: mehr als 10 mausernde Federn in einer Gefiederpartie, 6: 2–9 mausernde Gefiederpartien, 7: 10–18 mausernde Gefiederpartien, 8: 19–27 mausernde Gefiederpartien; die einzelnen Gefiederpartien s. BERTHOLD et al. (1970).

Die Zugunruhe wurde wie früher in Registrierkäfigen erfaßt und, wenn hier für den Einzelfall nicht anders beschrieben, wie früher ausgewertet (BERTHOLD et al. 1970, BERTHOLD 1978b). Die ermittelten Daten wurden, je nach vorliegender Verteilung, mit dem t- oder U-Test auf signifikante Unterschiede geprüft; weitere Verfahren s. u.

3. Theoretische Erörterung von Kompensationsmöglichkeiten von unterdrückter Zugaktivität und ihrem Nachweis

Für die Kompensation unterdrückter Zugaktivität bestehen theoretisch eine Reihe von Möglichkeiten, die im folgenden kurz abgehandelt werden.

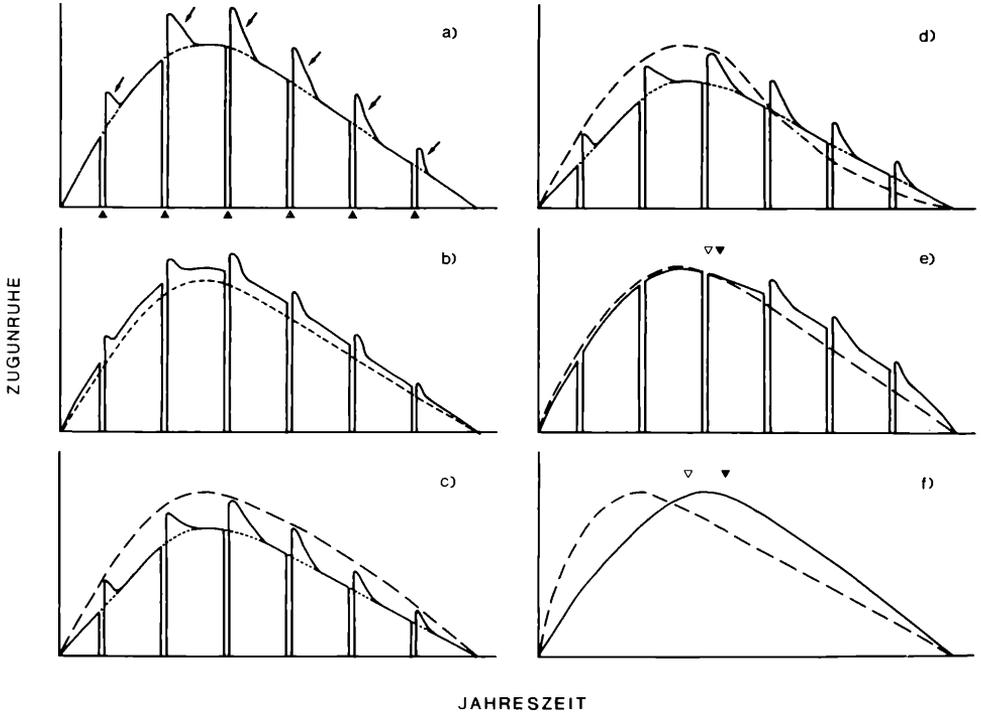


Abb. 1: Schematische Darstellung der theoretischen Möglichkeiten der Kompensation von Zugunruhe. a) vollständige unmittelbare Kompensation: Ausfall an Zugunruhe in einer Versuchsnacht mit simulierten zughemmenden Schlechtwetterbedingungen wird sofort anschließend vollständig kompensiert. Ausgezogene Linie: Zugunruhemuster einer Versuchsgruppe; schwarze Dreiecke: Zugunruheausfall in Versuchsnächten; schwarze Pfeile: nachgeholte Zugunruhe; gestrichelt: Verlauf der mittleren resultierenden Zugunruhe; b) teilweise unmittelbare Kompensation: Ausfall an Zugunruhe wird nur zum Teil nachgeholt; Erklärung wie unter a). Die resultierende mittlere Zugunruhe liegt unter der normalerweise produzierten. c) vollständige unmittelbare Kompensation, wie unter a), jedoch liegt die Zugunruhe einer angenommenen Versuchsgruppe (ausgezogene und kurz gestrichelte Linie) von vornherein ständig unter der einer angenommenen Kontrollgruppe (lang gestrichelte Linie); Erklärung wie unter a). d) vollständige unmittelbare Kompensation, wie unter c), nur fällt die Zugunruhe der Kontrollgruppe (lang gestrichelte Linie) früher ab als bei der Versuchsgruppe; Erklärung wie unter a). e) verzögerte Kompensation: Ausfall an Zugunruhe wird erst im zweiten Teil des Zugunruhemusters (vollständig oder unvollständig) kompensiert. Verzögerte Kompensation bedingt Ansteigen des hinteren Teils des Zugunruhemusters der Versuchsgruppe (ausgezogene Linie) gegenüber dem einer Kontrollgruppe (gestrichelte Linie); gleichzeitig tritt unmittelbare Kompensation auf („Höcker“-Bildung). Schwarze, weiße Dreiecke: Median der Gesamtzugunruhemenge von Versuchs- bzw. Kontrollgruppe. f) vorgetäuschte verzögerte Kompensation: verschiedene steile Zugunruhemuster von zwei unter gleichen Bedingungen gehaltenen Gruppen; schwarze, weiße Dreiecke: Median der Gesamtzugunruhemengen. Näheres s. Text.

3.1. Unmittelbare Kompensation

Ein Zugvogel könnte auf die Unterdrückung von Zugaktivität bei nächster Gelegenheit, z. B. ab der nächsten Nacht, mit erhöhter Zugaktivität reagieren und den Ausfall innerhalb kurzer Zeit nachholen. Im Versuch wäre zu erwarten, daß die Zugunruhwerte in unmittelbar auf Nächte mit unterdrückter Zugaktivität folgenden Nächten (Folgenächten) gegenüber den Werten von Nächten, die solchen Versuchsnächten direkt vorangegangen sind (Vornächten), deutlich angehoben wären. Die kompensierten Werte würden dem Zugunruhemuster gleichsam wie „Höcker“ aufgesetzt erscheinen (Abb. 1a). Würden sich zudem die Mittelwerte der Gesamtzugunruhe von Versuchs- und Kontrollgruppen trotz einer Anzahl von Versuchsnächten weitgehend gleichen, und würde die kompensierte Unruhmenge in etwa der ausgefallenen entsprechen, so wäre die Kompensation als vollständig zu betrachten. Würde nach solchen Versuchsnächten in Folgenächten jeweils nur ein Teil des Ausfalls nachgeholt und läge das Mittel von Versuchsgruppen demzufolge unter dem von Kontrollgruppen, wäre das als teilweise Kompensation aufzufassen (Abb. 1b). Läge die Zugunruhe von Kontrollgruppen zufällig von vornherein über der Zugunruhmenge von Versuchsvögeln (bedingt durch zufällig unterschiedliche Anteile von stark oder weniger stark zugaktiven Vögeln), so könnten das Auftreten von unmittelbarer Kompensation und ihr Ausmaß nicht aus einem bloßen Vergleich der Zugunruhemittelwerte oder -muster erkannt werden, weil dann stets die Kontrollgruppe höhere Zugunruhwerte besäße (Abb. 1c). Aber auch in diesem Fall würde unmittelbare Kompensation bei Versuchsgruppen bei genauen Zugunruhemuster-Analysen durch relative Erhöhung der Zugunruhwerte („Höcker“) in Nächten nach Versuchsnächten sichtbar. Im umgekehrten Fall, wenn die Zugunruhe einer Versuchsgruppe von vornherein über der einer Kontrollgruppe läge, könnte vom Gesamtmittel bereits auf Kompensation geschlossen werden, die sich jedoch auch hier erst durch genaue Mustervergleiche sicher nachweisen ließe. Ebenso könnte Kompensation in Fällen, in denen die Kontrollgruppe anfangs stärker zugunruhig ist, später ihre Zugunruhe jedoch schneller reduziert (Abb. 1d), nur durch ins Detail gehende Mustervergleiche nachgewiesen werden. Über unmittelbare Kompensation nur in der zweiten Hälfte der Zugzeit s. u.

3.2. Verzögerte Kompensation

Nach HELMS (1963) läßt sich die Zugunruheperiode einer Vogelart theoretisch in zwei Phasen aufteilen: in eine anfängliche intensive „motivational restlessness“ (Zugunruhe sensu stricto) und in eine spätere, mehr variable „adaptational restlessness“ (Zugunruhe sensu lato). Er nimmt an, daß die „motivational“ Zugunruhe der normalen Zugbewegung von Wildvögeln entspricht. Der Abschnitt der „adaptational“ Zugunruhe soll hingegen einer Periode entsprechen, in der Nachzügler und andere Individuen, die als Folge späten Schlüpfens, durch Krankheit, Verletzung und dergleichen verspätet sind, noch ziehen können, obwohl die Hauptmasse der Population schon weitgehend innerhalb des normalen Winterquartiers sesshaft ist.

Da sich die Unruhe eines stark zugaktiven Vogels in der ersten intensiven Phase des Zugs oft über beträchtliche Teile der Nacht erstreckt, bleibt ihm hier zum Teil relativ wenig Zeit, Ausfall zu kompensieren. In der zweiten Phase hingegen, bei niedrigeren und mehr oder weniger kontinuierlich abfallenden Zugunruhwerten, hat ein Zugvogel theoretisch genügend Freiraum, ausgefallene Zugunruhe nachzuholen. In Übereinstimmung mit den Überlegungen von HELMS ist durchaus vorstellbar, daß Zugvögel auf Störungen und Verzögerungen ihres Zugablaufs erst in der „adaptational“ Phase der Zugzeit kompensierend reagieren. Der Zugvogel könnte dabei Ausfälle an Zugaktivität während der gesamten Zugperiode registrieren und sie dann in der „adaptational“ Phase ganz oder teilweise verrechnend kompensieren. Verzögerte Kompensation müßte innerhalb des Musters eine Verschiebung von Zugunruhe nach hinten bewirken, die sich sowohl in einer veränderten Form des Musters (weniger linkssteil oder rechtssteil) als auch in einer Verschiebung des Medians der Zugunruhe nach hinten nachweisen lassen müßte (Abb. 1e).

Durch genaue Vergleiche von Zugunruhemustern mit solchen von Kontrollgruppen könnte verzögerte Kompensation festgestellt werden. Am Ausmaß der Musteränderung und der Medianverschiebung ließe sich zudem prüfen, ob die Kompensation vollständig oder teilweise erfolgt. Dabei wird erwartet, daß kompensierende Vögel ihr Zugunruhemuster

mehrheitlich durch Verschiebung von Zugunruhe gegenüber Kontrollvögeln ändern. Mit Hilfe einer genauen vergleichenden Betrachtung der Zugunruhemuster der Einzelvögel kann demnach geprüft werden, ob Unterschiede zwischen Mustern von Gruppen wie den in Abb. 1f dargestellten tatsächlich auf verzögerter Kompensation beruhen oder ob sie durch von vornherein bestehende Unterschiede zwischen den Gruppen bedingt sind („vorgetäuschte verzögerte Kompensation“). Solche zufälligen Musterunterschiede könnten z.B. dadurch entstehen, daß in einer Gruppe ein Teil von Vögeln relativ früh oder spät mit der Zugunruheproduktion beginnt oder dadurch, daß einige Vögel mit ihrem Muster stark von der typischen Form abweichen.

Ferner ist, der Überlegung von HELMS folgend, denkbar, daß nur in der zweiten, der „adaptational“ Phase der Zugzeit, unmittelbar kompensierend auf Nächte mit Zugausfall reagiert wird. Wäre das der Fall, dann sollten sich in dieser Phase auf Versuchsnächte folgend „Aktivitätshöcker“, wie oben beschrieben, nachweisen lassen. Käme in dieser Phase zudem verrechnende Kompensation aus dem ersten Teil der Zugzeit hinzu, müßten diese „Höcker“ vergleichsweise besonders hoch ausfallen.

Diesen Überlegungen über Kompensationsmöglichkeiten sind einige weitere über zu erwartende oder nicht zu erwartende Signifikanzen beim Vergleich von Zugunruhe-Meßwerten anzufügen. Gartengrasmücken produzieren während der Wegzugsperiode im LD 12:12 im Mittel etwa 800 (\pm 540, Standardabweichung) halbe Stunden mit Zugunruhe (z. B. BERTHOLD et al. 1972, 4.2.1); das entspricht etwa 5,7 halben Stunden pro Nacht. Geht man vom idealen Fall aus, daß eine Versuchsgruppe im oben in Abschn. 2 beschriebenen Versuch ohne den reduzierenden Einfluß der beschriebenen 22 Versuchsnächte genausoviel Zugunruhe produziert hätte wie eine Kontrollgruppe, so würden die 22 Versuchsnächte bei einer Zugunruhedauer von rund 150 Tagen erwartungsgemäß eine Minderung der Zugunruhemenge um etwa 15% bewirken. Geht man zusätzlich von Normalverteilung der Zugunruhwerte aus, so ergibt sich beim Vergleich dieser theoretisch angenommenen Zugunruhe der Versuchsgruppe mit der einer idealen Kontrollgruppe bei einer Anzahl von je 20 Versuchsvögeln ein t-Wert von unter 1 und somit eine Irrtumswahrscheinlichkeit p von über 0,1. Signifikanz auf dem 5%-Niveau für die Differenz von etwa 15% zwischen Versuchs- und Kontrollgruppe wäre im angenommenen Fall erst ab einem n von etwa 130 Vögeln pro Gruppe zu erwarten, was die Möglichkeiten im Rahmen eines Versuchs normalerweise weit übertrifft. Weiter könnte zum Erreichen eines signifikanten Unterschieds die Anzahl der Versuchsnächte heraufgesetzt werden und so der Versuchseffekt verstärkt werden. Nach dem oben Gesagten liegt die Anzahl der Versuchsnächte jedoch schon über der, die eine Gartengrasmücke auf ihrem Zug an Regennächten zu erwarten hat; eine weitere Erhöhung wäre demnach sehr unnatürlich. Kompensation wird sich daher im vorliegenden Fall weniger auf Grund von signifikant oder nicht signifikant verschiedenen Mittelwerten nachweisen oder ablehnen lassen als vielmehr durch Vorhandensein oder Fehlen von anderen Kompensationseffekten wie relativer Erhöhung der Zugunruhe nach Versuchsnächten usw., wie oben beschrieben.

4. Ergebnisse

4.1. Verlauf der Jugendmauser und Entwicklung des Körpergewichts

Um sicherzustellen, daß sich im Hauptversuch 1979 die Vögel der Kontroll- und der Versuchsgruppe in Jugendentwicklung und Körpergewicht nicht wesentlich unterscheiden und eventuell auftretende Unterschiede in ihrer Größenordnung und in ihrem möglichen Einfluß auf die Zugunruhe bestimmen zu können, wurden beide Größen 1979 sehr genau erfaßt. Als Parameter der Jugendentwicklung wurde der Ablauf der Jugendmauser gewählt. Das Körpergewicht wurde im Vorversuch 1978 in entsprechender Weise ermittelt wie 1979, die Mauser 1978 nur grob quantitativ in 5 Intensitätsstufen, 1979 hingegen in 8 Kategorien unter Berücksichtigung 27 einzelner Gefiederpartien (s. 2). Im folgenden sind beispielhaft die Daten von 1979 dargestellt, denen die 1978er Daten prinzipiell gleichen.

Die Mittelwerte-Darstellung der Mauserintensität von Versuchsbeginn bis zum Ende der Jugendmauser (Abb. 2) zeigt, daß die Jugendmauser der Versuchs- und der Kontrollgruppe nahezu identisch verlief. Entsprechendes gilt für das Muster der Körpergewichtsentwicklung

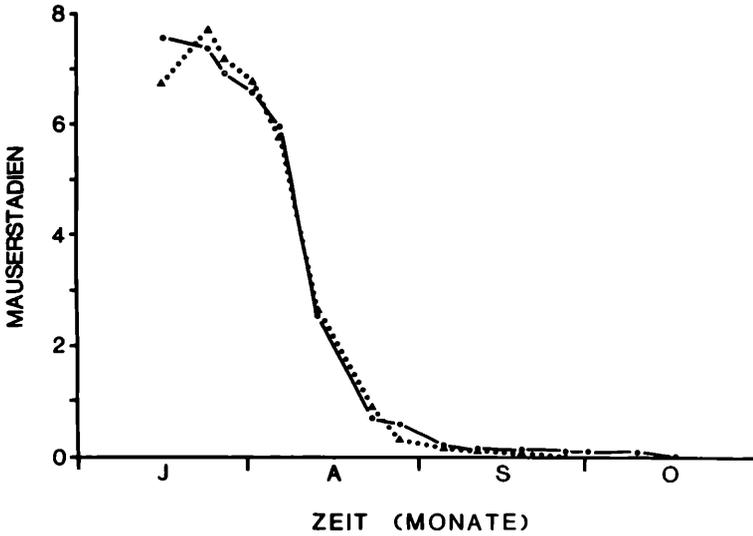


Abb. 2: Verlauf der Jugendmauser von *Sylvia borin* in der Versuchsgruppe (ausgezogene Linie, ausgefüllte Kreise) und der Kontrollgruppe (gestrichelte Linie, Dreiecke) des Hauptversuchs. Näheres s. Text.

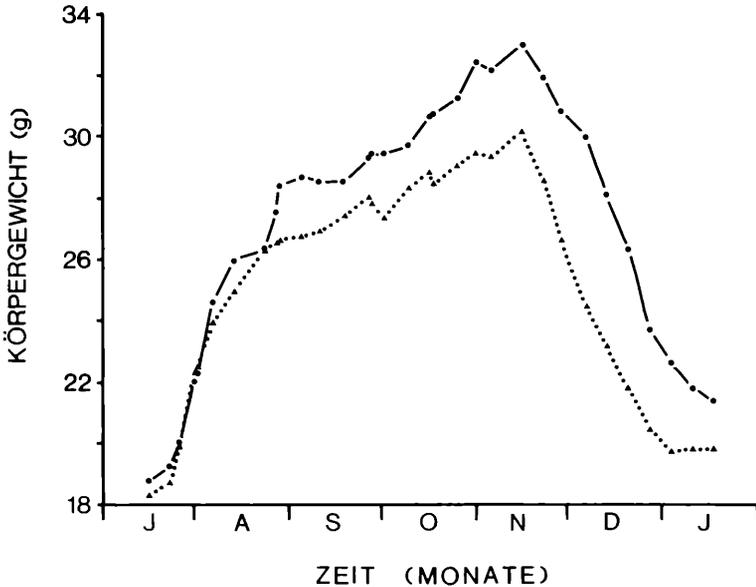


Abb. 3: Verlauf des Körpergewichts von *Sylvia borin*; wie Abb. 2.

(Abb. 3; hier dargestellt an Hand der Daten der 16 Uhr-Wägungen): Der Anstieg des Körpergewichts in der Zeit der Zugdisposition verlief bei beiden Gruppen nahezu parallel, ebenso der Abfall des Körpergewichts, der bei beiden Gruppen an demselben Wägetag einsetzte. Der einzige nennenswerte Unterschied bestand in einem etwas höheren Niveau des Körpergewichts bei der Versuchsgruppe, das jedoch zu keinem Zeitpunkt signifikant von dem der Kontrollgruppe verschieden war. Für die Daten der 8 Uhr-Wägungen ergab sich ein entsprechendes Bild wie das hier dargestellte, insgesamt jedoch auf einem etwas tieferen Niveau, bedingt durch den nächtlichen Energieverbrauch (in Vorbereitung).

4.2. Zugunruhe

Die durch die Versuchsanordnung bei den Versuchsgruppen beabsichtigte temporäre Unterdrückung der Zugunruhe in simulierten Schlechtwetterbedingungen, nämlich dunklen „Regennächten“, ist befriedigend erreicht worden: 1978 entwickelten die Vögel in 21 von 22 Versuchsnächten überhaupt keine Zugunruhe und in einer Versuchsnacht im Mittel ganze 0,3 halbe Stunden, 1979 in 2 Versuchsnächten keinerlei Zugunruhe, und für die übrigen 20 Nächte betrug die Gesamtsumme der Mittelwerte lediglich 4,5 halbe Stunden. Im folgenden werden zunächst kurz die Zugunruhwerte des Vorversuchs 1978 und anschließend ausführlich die des Hauptversuchs 1979 abgehandelt.

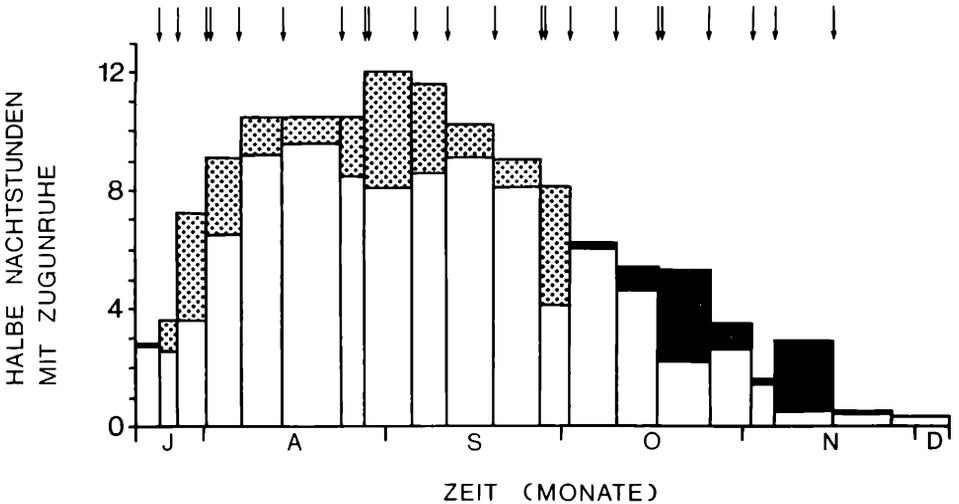


Abb. 4: Zugunruhemuster der Versuchs- und der Kontrollgruppe des Vorversuchs von *Sylvia borin*. Die gepunkteten Säulenteile geben an, wieviel Zugunruhe die Kontrollgruppe in einzelnen Abschnitten der Zugunruheperiode im Mittel mehr entwickelt hat als die Versuchsgruppe; die schwarzen Säulenteile zeigen, wieviel Zugunruhe die Versuchsgruppe im Mittel mehr produziert hat als die Kontrollgruppe. Die Pfeile markieren die Nächte mit Versuchsbedingungen. Näheres s. Text.

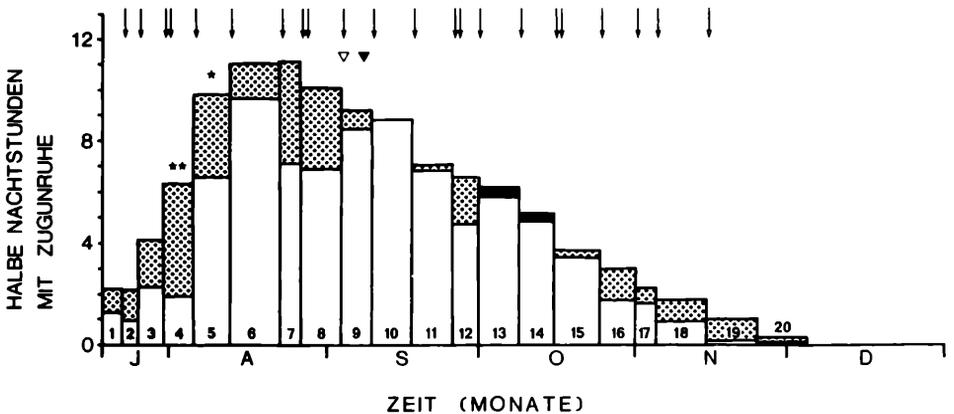


Abb. 5: Zugunruhemuster der Versuchs- und der Kontrollgruppe des Hauptversuchs von *Sylvia borin*. Wie Abb. 4, mit Numerierung der einzelnen Abschnitte der Zugunruheperiode. Zwei Sterne: Werte signifikant ($p < 0,01$) verschieden.

4.2.1. Zugunruhe des Vorversuchs

Abb. 4 zeigt den Vergleich der Zugunruhemuster von Versuchs- und Kontrollgruppe des Vorversuchs 1978. Im ersten Abschnitt der Zugunruheperiode Mitte Juli lag der Mittelwert der Zugunruhemenge der Versuchsgruppe etwas über dem der Kontrollgruppe. In den nachfolgenden 11 Abschnitten mit Versuchsnächten produzierte jeweils die Kontrollgruppe (nicht signifikant) mehr Zugunruhe als die Versuchsgruppe. In den anschließenden 6 Abschnitten mit Versuchsnächten entwickelte die Versuchsgruppe trotz temporärer Zugunruheunterdrückung mehr Zugunruhe als die Kontrollgruppe; ebenso im letzten Zugunruheabschnitt. Im drittletzten Abschnitt war der Unterschied zwischen beiden Gruppen wahrscheinlich signifikant ($p < 0,05$).

Die Gesamtmengen der produzierten Zugunruhe betragen im Mittel bei Versuchs- und Kontrollvögeln $757,5 \pm 557,7$ bzw. $827,8 \pm 517,9$ halbe Stunden mit Zugunruhe, die sich nicht signifikant unterscheiden. Trotz der 22 Versuchsnächte, in denen die Versuchsvögel praktisch keine Zugunruhe entwickelten, die Kontrollvögel jedoch 144 halbe Stunden mit Zugunruhe produzierten, betrug die Differenz in der Gesamtzugunruhemenge zwischen beiden Gruppen nur 70,3 halbe Stunden oder 8,5%. Dieser Befund zusammen mit dem oben dargestellten Ergebnis — höhere Zugunruhe der Versuchsgruppe trotz Zugunruheunterdrückung im letzten Drittel der Zugunruheperiode — läßt sich im Sinne einer unvollständigen verzögerten Kompensation interpretieren. Es könnte sich aber auch um zufällige Unterschiede im Zugmuster beider Gruppen handeln, die eine verzögerte Kompensation nur vortäuschen (3.2). Da sich zwischen diesen beiden Möglichkeiten nicht schlüssig entscheiden ließ und die Kernfrage nach der Existenz eines Kompensationsmechanismus für unterdrückte Zugaktivität nicht sicher beantwortet werden konnte, blieb nur die Möglichkeit, den Versuch mit größerer Individuenzahl im Hinblick auf verfeinerte Auswertungsmöglichkeiten zu wiederholen und den abgeschlossenen Versuch als Vorversuch zu werten.

4.2.2. Zugunruhedaten des Hauptversuchs

4.2.2.1. Beginn, Dauer und Ende der Zugunruhe

Versuchs- und Kontrollgruppe entwickelten in den ersten Versuchstagen Zugunruhe in der Größenordnung von 1–2 halben Stunden. Von da ab wuchs die Dauer der Zugunruhe rasch an. Ende November war bei beiden Gruppen die Zugunruhe praktisch erloschen; danach wurden bis zum Ende des Versuchs am 4. Dezember nur noch Werte von unter einer halben Stunde registriert (Abb. 5). Für beide Gruppen ergibt sich eine Zugaktivitätsperiode von etwa 140 Tagen (vgl. BERTHOLD et al. 1972).

4.2.2.2. Durchschnittliche Anzahl halber Stunden mit Zugunruhe

Für die gesamte Zugunruheperiode von etwa 140 Tagen betrug die durchschnittliche Gesamt-Zugunruhemenge für einen Vogel der Versuchsgruppe $604,2 \pm 347,7$ halbe Nachtstunden mit Zugunruhe, für einen Vogel der Kontrollgruppe hingegen $769,2 \pm 501,5$ halbe Stunden. Der Unterschied der Mittelwerte beträgt 165 halbe Stunden oder 21,4% des Wertes der Kontrollgruppe; wegen der großen Streuung ist er aber nicht signifikant (s. 3.2).

4.2.2.3. Muster der Zugunruhe

Für die Darstellung der Zugunruhemuster der Versuchs- und der Kontrollgruppe in Abb. 5 wurden Mittelwerte wie für die in Abb. 4 beschriebenen Zugzeitabschnitte berechnet und verwendet. Wie man auf den ersten Blick sieht, sind sich die beiden Zugunruhemuster der Versuchs- und der Kontrollgruppe, entsprechend wie im Vorversuch, in der Form recht ähnlich. Sie zeigen ferner die für die Gartengrasmücke typische linkssteile Form: Auf einen raschen Anstieg der Zugunruhe folgen schon im ersten Drittel der Zugperiode die maximalen Zugunruhwerte; daran anschließend erfolgt ein mehr oder weniger kontinuierlicher Abfall der Zugunruhwerte bis zum Ende der Zugperiode (s. BERTHOLD 1979). Dementsprechend fällt auch der Median der Zugunruhemenge vor die Mitte der Zugperiode. In den hier dargestellten Zugunruhemustern fällt er bei der Kontrollgruppe auf den 4. September, bei der Versuchsgruppe, nur 4 Tage verschieden davon, auf den 8. September (Näheres hierzu s. 4.2.2.5.b).

Bei näherer Betrachtung der Muster ergeben sich jedoch einige wesentliche Unterschiede. Während das Muster der Kontrollgruppe eingipflig ist, zeichnet sich das Muster der Versuchsgruppe durch Zweigipfligkeit aus. Ein solcher Unterschied wurde zwischen verschiedenen Versuchsgruppen auch in früheren Versuchen beobachtet (z. B. BERTHOLD et al. 1972). Weiter sieht man, daß die Versuchsgruppe in der Zugunruhemenge in den ersten neun Abschnitten der Zugunruheperiode hinter denen der Kontrollgruppe zurückbleibt; im 4. Abschnitt ist der Unterschied sogar signifikant ($p < 0,01$). Dabei ist bemerkenswert, daß die Versuchsgruppe schon im 1. Abschnitt, also noch ohne die Auswirkung einer Versuchsnacht, zurückliegt. Das kann ein Hinweis darauf sein, daß die Versuchsgruppe bei ungestörter Zugunruheentwicklung möglicherweise einen weniger raschen Anstieg der Zugunruhwerte zu den Gipfelwerten gezeigt hätte und somit auch ohne den Einfluß der Versuchsnächte hinter der Kontrollgruppe zurückgelegen hätte. Im weiteren Verlauf der Zugunruheperiode nähern sich die beiden Muster einander an; dabei verschwindet im 10. Abschnitt die Differenz zwischen beiden Mustern und kehrt sich im 13. und 14. Abschnitt zugunsten der Versuchsgruppe um. Anschließend weist wieder die Kontrollgruppe ständig größere Werte auf. Vom 15. Abschnitt an sinkt die Zugunruhemenge der Versuchsgruppe rascher gegen Null als die der Kontrollgruppe. Im Gegensatz zu den Ergebnissen des Vorversuchs lassen sich aus den in Abb. 5 dargestellten Daten Anhaltspunkte für eine deutliche — unmittelbare oder verzögerte — Kompensation nicht ableiten.

Eine Betrachtung der Zugunruhemuster beider Gruppen auf der Basis der Zugunruhwerte der einzelnen Nächte (nicht abgebildet) ergab folgendes: Hier wird besonders deutlich, wie ähnlich die Zugunruhemuster beider Gruppen sind. Dabei zeigt sich vor allem auch, daß die Schwankungen der Zugunruhe von Nacht zu Nacht bei der Versuchsgruppe in derselben Größenordnung wie bei der Kontrollgruppe liegen; außerordentlich hohe Spitzen bei der Versuchsgruppe — wie sie bei (unmittelbarer vollständiger) Kompensation zu erwarten sind — fehlen. Außerdem wird hierbei ersichtlich, daß die großen Differenzen zwischen beiden

Tab. 1: Zugunruhwerte der Versuchs- und der Kontrollgruppe von *Sylvia borin* des Hauptversuchs in Nächten vor (VN) und nach Versuchsnächten (FN) sowie für die Kontrollgruppe Mittelwerte der Zugunruhe für die einzelnen Zugzeitabschnitte. Zusätzlich sind die Gesamtmittelwerte und deren Standardabweichungen für die aufgelisteten Daten aufgeführt. Näheres s. Text.

Nr. der Zugzeit- abschnitte	Zugunruhwerte (1/2 Stunden/Nacht)				
	der Versuchsgruppe		der Kontrollgruppe		
	in der VN	in der FN	in der VN	in der FN	Mittelwert des Abschnitts
2	1,6	1,3	3,0	1,9	2,2
3	1,5	2,8	2,9	4,2	4,1
4	1,4	2,4	3,9	6,7	6,4
5	4,2	5,7	10,2	9,8	9,9
6	9,4	10,3	11,6	10,8	11,1
7	8,8	9,3	9,1	9,8	11,1
8	9,7	9,3	11,4	10,0	10,1
9	8,0	10,6	7,9	8,8	9,2
10	10,3	10,2	10,2	10,4	8,8
11	9,8	7,0	7,1	6,6	7,1
12	8,0	6,2	8,2	6,6	6,6
13	9,0	6,6	6,1	6,3	5,8
14	4,3	4,9	5,5	5,5	4,8
15	5,7	4,5	3,0	2,8	3,8
16	1,9	1,5	3,1	3,3	3,0
17	2,3	2,6	1,9	2,0	2,3
18	2,8	1,2	2,5	1,7	1,8
19	0,2	0,1	1,3	1,3	1,0
Mittelwert	5,48	5,33	6,03	6,03	6,05
Standard- abweichung	3,60	3,52	3,49	3,34	3,38

Gruppen zu Anfang der Zugunruheperiode, besonders im 4. und 5. Abschnitt, vor allem darauf beruhen, daß der steile Anstieg der Zugunruhemenge zu Maximalwerten bei der Kontrollgruppe um etwa sechs Tage früher erfolgt ($p < 0,01$). Diese Differenz bleibt dann auch in der Lage der Maximalwerte und der Mediane der Zugunruhemengen (4.2.2.5) bestehen.

4.2.2.4. Vergleich der Zugunruhowerte einzelner Nächte

In einer Reihe vergleichender Betrachtungen der Zugunruhe der beiden Gruppen in Nächten nach und vor Versuchsnächten soll geprüft werden, ob sich nach den bisher eher negativen Ergebnissen noch Hinweise auf Kompensation unterdrückter Zugaktivität finden lassen. Im folgenden werden zunächst die Zugunruhemengen einzelner Nächte zwischen Versuchs- und Kontrollgruppe verglichen, anschließend innerhalb der Versuchsgruppe die Zugunruhemengen von Nächten vor und nach Versuchsnächten.

A. Vergleiche zwischen Versuchs- und Kontrollgruppe: a. Vergleich der Zugunruhowerte der ersten, auf Versuchsnächte folgenden Nächte. Im Falle von vollständiger unmittelbarer Kompensation ist zu erwarten, daß die Versuchsvögel in den auf Versuchsnächte folgenden Nächten regelmäßig oder häufig höhere Zugunruhowerte besitzen als Kontrollvögel, und selbst bei unvollständiger unmittelbarer Kompensation sind bei der Versuchsgruppe in Folgenächten häufig höhere Zugunruhowerte zu erwarten. Wie Tab. 1 zeigt, wies die Versuchsgruppe nur in 5, die Kontrollgruppe jedoch in 13 der insgesamt 18 auf Versuchsnächte folgenden Nächte größere Zugunruhowerte auf, in den ersten 7 Fällen ununterbrochen hintereinander. Die 5 Nächte mit größerem Zugunruhowert der Versuchsgruppe lagen im mittleren und hinteren Bereich des Zugunruhemusters (vom 9. bis 17. Abschnitt) und wechselten stets mit einer Folgenacht ab, in der die Kontrollgruppe mehr Zugunruhe entwickelte. Das Mittel der Zugunruhowerte der 18 unmittelbar auf Versuchsnächte folgenden Nächte war bei der Kontrollgruppe mit $6,03 \pm 3,34$ halben Stunden mit Zugunruhe sogar etwas größer als das der Versuchsgruppe mit $5,33 \pm 3,52$ halben Stunden. Der Vergleich ergibt, daß die Versuchsgruppe nur in einem Drittel der auf Versuchsnächte folgenden Nächte, konzentriert auf einen mittleren Bereich der Zugunruheperiode, größere Zugunruhowerte als die Kontrollgruppe aufwies, obwohl das durchschnittliche Niveau der nächtlichen Zugunruhemengen durchaus dem der Kontrollgruppe entsprach (Abb. 5). Dieses Ergebnis widerspricht den Vorstellungen von vollständiger unmittelbarer Kompensation. Nachdem die Versuchsgruppe jedoch in einem Drittel der Folgenächte größere Zugunruhowerte aufwies, bliebe noch die Möglichkeit einer teilweisen Kompensation. Diese Annahme würde erhärtet, wenn die Versuchsgruppe in der Zeit der höheren Zugunruhowerte in den Nächten vor Versuchsnächten normale und in Bezug auf die Folgenächte nicht auch bereits erhöhte Werte aufwies. Dadurch ließe sich die Möglichkeit, daß die Versuchsvögel nicht nur zu einer bestimmten Zeit zufällig etwas höhere Zugunruhowerte produziert haben, einengen. Befunde hierzu werden im folgenden Abschnitt erörtert.

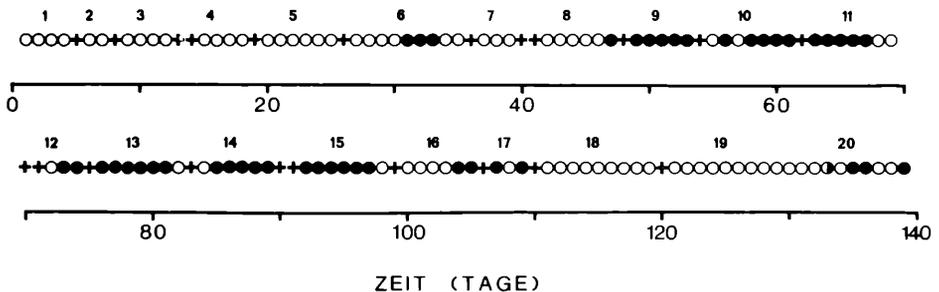


Abb. 6: Abfolge der Nächte der Zugunruheperiode des Hauptversuchs von *Sylvia borin*: leerer Kreis: Zugunruhowert einer Nacht der Versuchsgruppe kleiner als der der Kontrollgruppe, ausgefüllter Kreis: umgekehrt, Kreuz: Versuchsnacht, 1—20: Abschnitte der Zugunruheperiode.

b. Vergleich der Zugunruhwerte der Versuchsnächten vorangehenden Nächte. Die Zugunruhwerte beider Gruppen für die 18 Versuchsnächten unmittelbar vorangehenden Nächte sind ebenfalls in Tab. 1 aufgeführt. Die Kontrollgruppe wies in 11 Nächten den größeren Zugunruhwert auf, davon siebenmal hintereinander, entsprechend wie bei den Folgenächten (s. o.). Die 7 Vornächte, in denen die Versuchsgruppe länger zugunruhig war, lagen genau wie bei den entsprechenden Folgenächten im Bereich vom 9. bis 17. Abschnitt. Das Zugunruhemittel der Kontrollgruppe in den Vornächten ist mit $6,03 \pm 3,49$ halben Stunden genauso groß wie der Mittelwert der ersten Folgenächte. Für die Versuchsgruppe ist das Zugunruhemittel in den Vornächten mit $5,48 \pm 3,60$ halben Stunden gegenüber den Folgenächten sogar geringfügig um 0,15 halbe Stunden größer. Die bisher erörterten Daten sprechen weder für eine vollständige noch für eine unvollständige Kompensation unterdrückter Zugaktivität.

Tab. 2: Anzahl der Fälle, in der die Versuchsgruppe von *Sylvia borin* im Hauptversuch in Nächten vor (VN) und nach Versuchsnächten (FN) länger bzw. kürzer zugunruhig war als die Kontrollgruppe.

	VN	1. FN	2. FN	3. FN	4. FN	5. FN	6. FN	7. FN	8. FN	9. FN
Versuchsgruppe länger zugunruhig	7	5	7	7	6	8	7	2	0	0
Versuchsgruppe kürzer zugunruhig	11	13	11	10	9	4	4	5	3	3
n	18	18	18	17	15	12	11	7	3	3

c. Vergleich der Zugunruhwerte aller versuchsfreien Nächte. In der Reihe der hier vorgenommenen Vergleiche bleibt schließlich noch, alle versuchsfreien Nächte der Versuchsgruppe den entsprechenden der Kontrollgruppe in einer summarischen Betrachtung gegenüberzustellen. In Abb. 6 ist die Abfolge aller Nächte der Zugunruheperiode dargestellt, wobei durch die Verwendung zweier verschiedener Symbole gekennzeichnet ist, welche der beiden Gruppen in der jeweiligen Nacht mehr Zugunruhe produziert hat. Aus dieser Abbildung ist nochmals, wie oben bereits gezeigt, ersichtlich, daß auf eine Versuchsnacht nicht regelmäßig erhöhte Zugunruhwerte folgen. Vielmehr setzen sich Serien von relativ höheren Zugunruhwerten einmal bei der einen, einmal bei der anderen Gruppe ohne ersichtlichen Einfluß einer Versuchsnacht zunehmend kleinere Anzahlen besitzen. Diese Beobachtungen bestätigen das bisherige allgemeine Ergebnis, daß die Versuchsgruppe Kompensationsverhalten für unterdrückte Zugaktivität nicht erkennen läßt.

B. Vergleiche innerhalb von Versuchs- und Kontrollgruppe. Bisher wurde versucht, etwaige, auf Kompensation beruhende Änderungen der nächtlichen Zugunruhemenge durch Vergleiche zwischen Versuchs- und Kontrollgruppe nachzuweisen. Im folgenden soll auf ein mögliches Anwachsen der Zugunruhedauer als Folge vorangegangener Zugunruheunterdrückung durch Vergleiche der Zugunruhwerte innerhalb der Versuchsgruppe geprüft werden. Als Vergleichsmaßstab wird die Zugunruhemenge in den Vornächten benutzt. Die Vergleiche werden dadurch erschwert, daß im ansteigenden Ast des Zugunruhemusters die Zugunruhwerte in aufeinanderfolgenden Nächten im Mittel ohnehin, auch ohne Kompensation, ansteigen. Im absteigenden Ast des Zugunruhemusters, wo die Zugunruhwerte in aufeinanderfolgenden Nächten regelmäßig abfallen, müßte Kompensation jedoch besonders deutlich werden.

Zunächst wurde die Richtung der Änderungen in der Menge der Zugunruhe (Zunahme, Abnahme) bestimmt und für die ersten, zweiten und dritten Folgenächte nach Versuchsnäch-

ten näher untersucht (Tab. 3, 4). Dabei sind die Daten der Kontrollgruppe denen der Versuchsgruppe zum Vergleich gegenübergestellt. Wie aus den Eigenheiten des Zugunruhemusters zu erwarten, ist ein Anwachsen der Zugunruhwerte bei beiden Gruppen gehäuft in den ersten Abschnitten des Zugunruhemusters zu beobachten. Man erkennt ferner, daß bei der Versuchsgruppe ein regelmäßiges Anwachsen der Zugunruhmenge im Vergleich zu den Vornächten in keiner der drei ersten Folgenächte auftritt. Die Anzahlen für Anwachsen und Abnehmen der Zugunruhmenge insgesamt entsprechen sich bei Versuchs- und Kontrollgruppe in den ersten drei Folgenächten nahezu. Werden nur die Daten des 11. bis 19. Abschnitts betrachtet, um zu prüfen, ob die Versuchsgruppe etwa nur ausschließlich im zweiten Teil, dem „adaptational part“ der Zugperiode (s. 3.2) unmittelbar kompensiert, so zeigt sich, daß bei der Versuchsgruppe die Zugunruhdauer nur genauso oft relativ ansteigt wie bei der Kontrollgruppe (Tab. 4).

Tab. 3: Änderungen der Menge der Zugunruhe von *Sylvia borin* in den einzelnen Zugzeitabschnitten im Hauptversuch in der 1., 2. und 3. Folgenacht nach einer Versuchsnacht, bezogen auf die Nacht vor der Versuchsnacht. Größere, gleiche und kleinere Zugunruhdauer wird durch Plus, Null und Minus symbolisiert; ein Pfeil zeigt Übereinstimmung zwischen Versuchs- und Kontrollgruppe an.

Nr. der Zugzeit- abschnitte	Versuchsgruppe			Kontrollgruppe		
	1.	2.	3.	1.	2.	3.
	Folgenacht			Folgenacht		
2	—	—		—	—	←
3	+	+			+	—
4	+	+			+	—
5	+	+		—	—	
6	+	—		—	—	
7	+	+		+	+	←
8	—	—	—	—	—	←
9	+	+	+	+	+	←
10	—	—	—	+	—	+
11	—	—	—	—	—	←
12	—	+	+	—	—	—
13	—	—	—	+	—	—
14	+	+	+	0	—	—
15	—	—	—	—	+	+
16	—	—	+	+	+	0
17	+	—	+	+	+	+
18	—	—	—	—	—	←
19	—	+	+	0	+	+
Häufigkeiten						
+	8	8	11	8	8	10
—	10	10	6	8	10	6
0	0	0	0	2	0	1

Tab. 4: Änderungen der Menge der Zugunruhe wie in Tab. 3, und zwar für die ersten bis dritten Folgenächte der gesamten Zugunruheperiode (1. Zeile), für die ersten bis dritten Folgenächte der zweiten Hälfte der Zugunruheperiode (2. Zeile), für alle Folgenächte (3. Zeile) und für alle Folgenächte der zweiten Hälfte der Zugunruheperiode (4. Zeile).

Folgenächte	Versuchsgruppe		Kontrollgruppe			
	+	0	+	0	+	0
1.—3.	29	0	24	26	3	24
1.—3.						
ab 11. Abschnitt	10	0	17	10	3	14
alle	47	1	55	44	4	54
alle						
ab 11. Abschnitt	18	0	39	19	4	33

Tab. 5: Unterschiede in den Änderungen von Zugunruhwerten in einzelnen Nächten zwischen Versuchs- und Kontrollgruppe von *Sylvia borin* im Hauptversuch. Dargestellt sind Unterschiede, die sich aus den Änderungen der Versuchsgruppe von Nächten nach Versuchsnächten in Bezug auf Nächte vor Versuchsnächten gegenüber den Änderungen der Kontrollgruppe in entsprechenden Nächten ergeben. Plus: Die Änderung bei der Versuchsgruppe ist stärker positiv bzw. weniger negativ als bei der Kontrollgruppe; Minus: umgekehrt.

Zugzeit- abschnitte	1.	2.	3.	4.	5.	Folgenacht
2		—				
3	—	+		—		
4	+	—				
5	—	+				
6	+	+				
7	—	—	—			
8		+				
9		+			—	
10	—	+	—		+	
11	—	—		—	—	
12	—	+				
13	—	—		—	—	
14	+	+			+	
15	—	—	—	—	—	
16	—	—	+	+	+	
17	+	—	—			
18	—	—	—	—		
19	—	+	—	+	+	
Summe (+)	7	9	11	9	7	43
Summe (-)	11	9	6	5	4	35
n	18	18	17	14	11	78

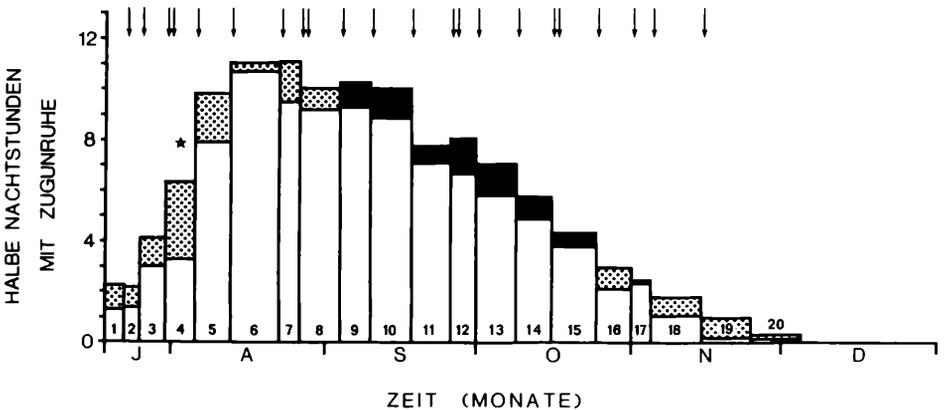


Abb. 7: Zugunruhemuster der Versuchs- und der Kontrollgruppe des Hauptversuchs von *Sylvia borin*. Darstellung wie in Abb. 5, jedoch nur anhand der Zugunruhwerte, die von Kontroll- und Versuchsgruppen in versuchsfreien Nächten der Versuchsgruppe entwickelt wurden.

Neben der Richtung der Änderungen der Zugunruhwerte von Vornächten zu Folgenächten in Bezug auf Versuchsnächte wurden auch die Absolutwerte der Änderung untersucht. Dazu wurde für jede erste bis fünfte Folgenacht die Zugunruheänderung im Vergleich zur Vornacht festgestellt und für sich entsprechende Nächte die Differenzen zwischen Versuchs- und Kontrollgruppe gebildet. Die Vorzeichen der Differenzen sind in Tab. 5 angegeben. Sie wurden mit dem Vorzeichentest von DIXON & MOOD (SACHS 1978) geprüft, und zwar sowohl für die ersten bis fünften Folgenächte getrennt als auch für alle zusammenge-

faßt. In keinem Fall ergab sich eine Signifikanz für die oben formulierte Erwartung für unmittelbare Kompensation. Demzufolge liefern auch die hier besprochenen Vergleiche keine Anhaltspunkte für unmittelbare Kompensation, und zwar weder für die gesamte Zugzeit noch beschränkt auf ihre zweite Hälfte; die Versuchsgruppe verhält sich vielmehr bezüglich Änderungen der Zugruhedauer ganz ähnlich wie die Kontrollgruppe.

4.2.2.5. Weitere Prüfungen auf verzögerte Kompensation

Nach den Ausführungen in Abschn. 3 sollte sich verzögerte Kompensation u. a. durch Verschiebung von Zugaktivität in den hinteren Bereich der Zugperiode ausprägen und so zu einer weniger linkssteilen oder sogar zu einer rechtssteilen Form des Zugunruhemusters und auch zu einer relativen Verschiebung des Medians der Zugunruhemenge nach hinten führen. Dabei ist besonders die Betrachtung der Mediane der Zugunruhemengen der einzelnen Vögel von Bedeutung, da eine Verschiebung des mittleren Medians auch andere Ursachen als Kompensation haben kann (3.2). Im folgenden wird sowohl auf Unterschiede zwischen Versuchs- und Kontrollgruppe im Zugunruhemuster als auch auf relative Medianverschiebungen bei den Versuchsvögeln untersucht.

a. Vergleiche der Zugunruhemuster. Ein direkter Vergleich der Zugunruhemuster von Versuchs- und Kontrollgruppe ist dadurch erschwert, daß bei der Versuchsgruppe in 22 Versuchsnächten Zugruhe nahezu völlig unterdrückt wurde und daß nach den bisherigen Untersuchungen unwahrscheinlich ist, daß der Ausfall vollständig oder größtenteils kompensiert wurde. In Abb. 7 ist daher das Zugunruhemuster der Versuchsgruppe nur anhand der versuchsfreien Nächte dargestellt; für die Kontrollgruppe wie in Abb. 5. Das Bild entspricht weitgehend dem in Abb. 4 und 5: Nur im mittleren Teil des Musters liegen die Zugunruhemuster der Versuchsgruppe — vorübergehend — über denen der Kontrollgruppe. Für verzögerte Kompensation mit systematischem Ansteigen der Zugruhe in der zweiten Phase der Zugruheperiode ergaben sich keine deutlichen Anhaltspunkte.

Vergleicht man die durchschnittlichen Gesamt-Zugunruhesummen beider Gruppen (aus Abb. 5) zum einen für die Zeit von Versuchsbeginn bis zum Median der Kontrollgruppe und zum zweiten für die anschließende Zeit bis zum Ende der Zugruhe miteinander und prüft auf Unterschiede, dann ergibt sich folgendes: Im ersten Teil der Zugzeit produzierte die Versuchsgruppe signifikant weniger Zugruhe als die Kontrollgruppe ($p < 0,05$), während die Zugunruhesummen für den Rest der Zugzeit nicht signifikant verschieden waren. Dieses relative Anwachsen der Zugunruhemenge der Versuchsgruppe im zweiten Teil der Zugruheperiode könnte, wenn sich weitere Anzeichen dafür finden ließen, u. U. als Hinweis auf verzögerte Kompensation gewertet werden.

b. Vergleiche der Medianwerte. Das typische Zugunruhemuster der Gartengrasmücke (4.2.2.3) ist positiv schief (SACHS 1978), d. h., der Median der Zugunruhemenge liegt vor der Mitte der Zeitspanne der Zugruheperiode. Bei verzögerter Kompensation müßten

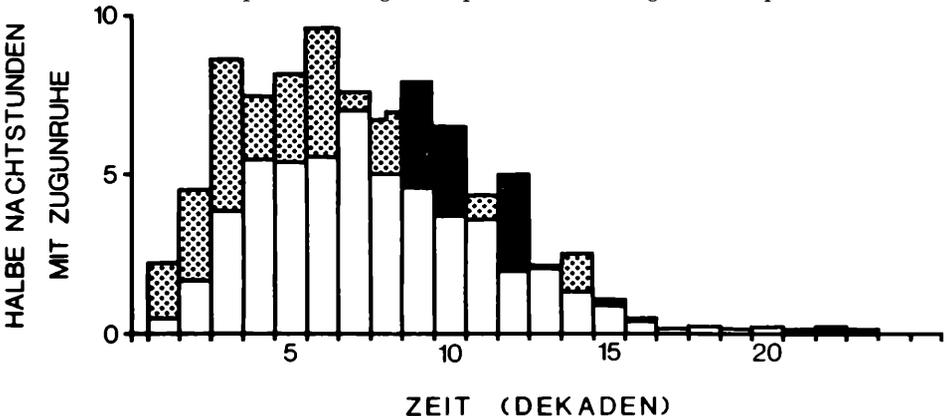


Abb. 8: Zugunruhemuster (Dekaden-Mittelwerte) von zwei Gruppen von *Sylvia borin* aus BERTHOLD (1976, 1977), gehalten unter natürlicher Tageslichtdauer. Näheres s. Abb. 4 u. Text.

durch die Verschiebung von Zugunruhe Muster entstehen, die weniger positiv schief und sogar negativ schief (rechtssteil) sind.

Für die Prüfung auf verzögerte Kompensation mit Hilfe der Mediane wurden zunächst die Mediane der durchschnittlichen Gesamtzugunruhe von Versuchs- und Kontrollgruppe berechnet. Sie fallen auf den 51. und 47. Tag und liegen bei 37,0 bzw. 34,1% der Zugunruheperiode und unterscheiden sich damit — nicht signifikant — nur um 4 Tage oder 2,9%. Als nächstes wurde die individuelle Zugunruhedauer des einzelnen Vogels in Tagen bestimmt, und weiter wurde errechnet, auf den wievielten Tag der Zugunruhedauer der Median der Zugunruhemenge fällt. Die Zugunruhedauer wurde mit 100% angesetzt und die Lage des Medians in Prozent ausgedrückt. Über diese Prozentwerte wurde anschließend für Versuchs- und Kontrollvögel getrennt gemittelt. Dabei ergab sich, daß bei den Kontrollvögeln der Medianwert der Zugunruhemenge nach Ablauf von $38,0 \pm 10,4\%$ der Zugzeit, bei den Versuchsvögeln nach $42,5 \pm 12,2\%$ der Zugzeit erreicht wird. Diese beiden Werte sind den obigen sehr ähnlich und ebenfalls nicht signifikant verschieden. Die wenn auch geringe und nicht signifikante, aber immerhin zu beobachtende relativ nach hinten verschobene Lage des Medians bei der Versuchsgruppe könnte Ausdruck einer gewissen verzögerten Kompensation sein. Da sich sonst keinerlei deutliche Anzeichen für Kompensation finden ließen, ist eher wahrscheinlich, daß es sich um eine Zufälligkeit handelt. Es bleibt nur noch zu prüfen, ob zwischen Zugunruhemustern verschiedener Versuchsgruppen von Gartengrasmücken Unterschiede, wie sie hier zwischen Versuchs- und Kontrollgruppe gefunden wurden, auch zufällig, ohne Zugunruheunterdrückung, auftreten können.

4.2.2.6. Vergleiche von Zugunruhemustern von *Sylvia borin* aus früheren Versuchen

Bei Vergleichen von Zugunruhemustern früherer Versuche, wie sie zur Beurteilung der hier behandelten Funde herangezogen werden sollen, ist darauf zu achten, daß die Vögel, die diese Zugunruhemuster produzierten, sowohl denselben Populationen entstammen, zu ungefähr derselben Jahreszeit geschlüpft sind und in vergleichbaren Bedingungen, insbesondere bezüglich der Tageslichtdauer, gehalten wurden. Den hier geforderten Bedingungen entsprechen zwei Versuchsgruppen, die in BERTHOLD (1976 und 1977) untersucht wurden und deren Zugunruhemuster in Abb. 8 dargestellt sind. Wie man sieht, liegt die eine Gruppe anfangs in ihren Zugunruhewerten ständig zurück, weist jedoch dann in der zweiten Hälfte der Zugzeit in der Mehrzahl der Dekaden größere Zugunruhewerte auf als die andere Gruppe, wobei — im Gegensatz zum hier besprochenen Versuch — die dort aufgetretenen Unterschiede z. T. recht groß sind. Diese beiden Muster entsprechen also weitgehend dem Bild, das für verzögerte Kompensation zu erwarten wäre. Aus diesem Vergleich kann geschlossen werden, daß Unterschiede, wie sie in den Zugunruhemustern zwischen der Versuchs- und der Kontrollgruppe in den hier behandelten Versuchen aufgetreten sind, durchaus zufällig — ohne einen Kompensationsmechanismus — entstanden sein können.

5. Diskussion der Ergebnisse und Schlussfolgerungen

Die Gartengrasmücke ist als ausgeprägter Zugvogel und als Weitreckenzieher mit einer umfassenden endogenen Steuerung des Zugverhaltens (Abschn. 1) ein sehr günstiger Versuchsvogel für Untersuchungen möglicher Kompensationsmechanismen für unterdrückte Zugaktivität. Die zusammengestellten Versuchs- und Kontrollgruppen glichen sich in idealer Weise in ihrer Jugendentwicklung und Zugdisposition (4.1) und brachten damit die notwendigen Voraussetzungen für gleichförmige Zugunruheentwicklung mit. Geringe Unterschiede im Niveau des Körpergewichts zwischen Versuchs- und Kontrollgruppe im Hauptversuch (4.1) sind nach der früher nachgewiesenen weitgehenden Unabhängigkeit der Zugunruhe vom Grad der Fettdeposition (Übersicht: BERTHOLD 1977) als bedeutungslos anzusehen.

Die beabsichtigte temporäre Unterdrückung der Zugunruhe gelang bei den Versuchsvögeln zweifellos zufriedenstellend (4.2). Nachdem in den Versuchsnächten bei den meisten Versuchsvögeln nicht einmal einzelne Hüpf registriert wurden, scheidet auch aus, daß die Versuchsvögel in diesen Nächten ihre Zugunruhe im wesentlichen durch Schwirren (Flügel schlagen) abreagierten (CZESCHLIK 1976), da hierbei durch Gewichtsverlagerungen regelmäßig einzelne „Hüpf“ registriert werden (BERTHOLD 1978b).

Der in 4.2.1 geschilderte Vorversuch hatte zwar keine Hinweise auf unmittelbare oder vollständige Kompensation unterdrückter Zugaktivität erbracht, aber immerhin die Möglichkeit einer teilweisen verzögerten Kompensation mehr oder weniger großen Umfangs offen gelassen. Die Differenz im Gesamt-Mittelwert der Zugunruhe zwischen Versuchs- und Kontrollgruppe betrug nämlich nur 70 halbe Stunden oder 8,5%, obwohl die Kontrollgruppe in den Versuchsnächten, in denen die Zugunruhe der Versuchsgruppe praktisch vollständig unterdrückt worden war, 150 halbe Stunden mit Zugunruhe entwickelt und damit ein Plus von 18% hatte. Im Hauptversuch fiel der entsprechende Vergleich ganz anders aus: Hier lag die Versuchsgruppe mit 165 halben Stunden oder 21% weit unter der Kontrollgruppe, sogar um mehr, als die Kontrollgruppe (mit 132 halben Stunden) in den Nächten an Zugunruhe produziert hatte, in denen die Zugunruhe der Versuchsgruppe völlig unterdrückt worden war. Von der Betrachtung der Mittelwerte und der unterdrückten Menge an Zugunruhe her gesehen ergaben sich somit im Hauptversuch nicht einmal Hinweise auf teilweise oder verzögerte Kompensation. Das gilt auch für die ganze Reihe der nachfolgend durchgeführten eingehenden Vergleiche der Zugunruhemuster, der Lage der Mediane, der Zugunruhemenge und der Zugunruhwerte der Vor- und Folgenächte in Bezug auf Versuchsnächte innerhalb der Versuchsgruppe und zwischen Versuchs- und Kontrollgruppe (4.2.2). Lediglich zwei Unterschiede zwischen beiden Gruppen verdienen im hier in Rede stehenden Zusammenhang besondere Beachtung: 1. der relativ etwas nach hinten verschobene Median der Versuchsgruppe und 2. die zeitweilig höheren Zugunruhwerte der Versuchsgruppe im mittleren Bereich des Zugunruhemusters trotz anhaltender Zugunruheunterdrückung. Aber diese Unterschiede lassen sich aufgrund folgender Feststellungen eher als Zufälligkeiten als als schwache verzögerte Kompensation deuten: 1. erfolgte der Anstieg der Zugunruhwerte zu Beginn der Zugunruheperiode bei der Kontrollgruppe etwas früher als bei der Versuchsgruppe; beim Abfall war es umgekehrt. Dadurch kommt der Median der Kontrollgruppe etwas weiter vorn im Zugunruhemuster zu liegen als der der Versuchsgruppe. 2. Unterschiede im Zugunruhemuster, wie der unter 1. genannte, treten, sogar im größerem Umfang, auch zwischen Versuchsgruppen von Gartengrasmücken auf, bei denen Zugunruhe nicht zeitweilig unterdrückt wurde. Aufgrund dieser Feststellungen ist auch der im Vorversuch festgestellte Unterschied zwischen Versuchs- und Kontrollgruppe (s. o.) viel eher als zufälliger Unterschied im Zugunruhemuster beider Gruppen denn als schwache verzögerte Kompensation anzusehen. Zusammenfassend ist somit festzuhalten: Die hier beschriebenen Versuchsergebnisse ergeben keine Anhaltspunkte dafür, daß *Sylvia borin* einen Kompensationsmechanismus für unterdrückte Zugunruhe besitzt.

Nach den getroffenen Feststellungen ist zu erörtern, ob *Sylvia borin* u. U. zwar einen Kompensationsmechanismus für ausgefallene Zugunruhe besitzen könnte, der jedoch unter den gewählten Versuchsbedingungen nicht in Gang kam. Durch die Kombination „Nachtlicht aus“ mit „Luftfeuchte hoch und Tropfenbildung vom Nachmittag an“ (Abschn. 2) hatten die Vögel Gelegenheit, die dunklen, die Zugunruhe unterdrückenden Nächte über einen einfachen Lernprozeß bereits vom Nachmittag an vorauszusehen. Ein Zugunruhe kompensierender Mechanismus konnte sich somit theoretisch bereits vom Nachmittag an entsprechend einstellen, und die Vögel wurden nicht erst nachts von Bedingungen überrascht, die Zugunruheproduktion unmöglich machten. Rein theoretisch ist jedoch denkbar, daß die Vögel das nachmittägliche, jeder Versuchsnacht vorausgehende Ansteigen der Luftfeuchte bis zu leichtem „Regen“ nicht als „Schlechtwetterbedingungen“ auch für die folgende Nacht vorausschauend erfaßt haben. Das könnte daher kommen, daß sie in freier Natur für Schlechtwetterbedingungen u. U. andere vorwarnende Größen wie z. B. abfallenden Luftdruck verwenden, den sie wohl sehr genau zu messen vermögen (z. B. KREITHEN & KEETON 1974). Aus dieser Sicht könnten die Versuchsvögel in Versuchsnächten von den zugunruhefeindlichen Bedingungen tatsächlich überrascht worden sein, und ein Kompensationsmechanismus könnte dann nicht rechtzeitig angelaufen sein. Da sich die Versuchssituation jedoch 22mal wiederholte, sind bei der bekanntlich hohen Lernfähigkeit von Vögeln diese theoretischen Überlegungen sehr unwahrscheinlich, und die Annahme, *Sylvia borin* besitzt tatsächlich keinen Kompensationsmechanismus für unterdrückte Zugaktivität, ist weit mehr plausibel. Das wird dadurch unterstrichen, daß wandernde Vögel in freier Natur häufig in Schlechtwettergebiete hineinfliegen und dann erst — unmittelbar reagierend — ihren Zug abbrechen (z. B. BELLROSE & GRABER 1963). In dieser Situation müßte ein Kompensationsmechanismus, sollte

er existieren und wirksam werden, sehr kurzfristig, u. U. weit mehr unmittelbar als in unseren Versuchsbedingungen, einsetzen.

In Abschn. 1 ist dargestellt, daß für *Sylvia borin* durchaus die Wahrscheinlichkeit besteht, das große artspezifische Winterquartier ausschließlich auf der Basis endogener Zugzeit- und Richtungsprogramme, ohne Kompensationsmechanismen für u. U. ausgefallene Zugaktivität, erreichen zu können. Diese Überlegungen sollen hier vertieft werden. Wie in Abschn. 1 beschrieben, hat eine ins Winterquartier wandernde Gartengrasmücke auf ihrem gesamten Wegzug durchschnittlich mit weniger als 15 ausgeprägten Regennächten zu rechnen und davon nur zu einem geringen Teil mit Nächten mit Dauerregen, die Zug weitgehend unmöglich machen. Von freilebenden, auf Fangstationen registrierten wandernden und von im Laboratorium untersuchten Gartengrasmücken ist bekannt, daß der Zug in Schüben erfolgt bzw. die Zugruhe schubweise produziert wird und daß zwischen den Aktivitätsschüben Nächte ohne oder mit stark reduzierter Zugaktivität liegen (z. B. BERTHOLD 1978b). Nur wenn beim wandernden Vogel zufällig Nächte mit hoher Zugintention und stark zugeföndlichen Schlechtwetterbedingungen zusammenfallen, kann es — beim Fehlen entsprechender Kompensationsmechanismen — zu erheblichem Ausfall an Zugaktivität kommen. In den meisten Regennächten mit nur mehr oder weniger großen Regenperioden wird sich zudem die in der Regel nur über einen Teil der Nacht erstreckende programmierte Zugaktivität einnischen lassen. Wie unsere Versuche gezeigt haben, brachte eine totale Unterdrückung der Zugruhe bei Versuchsgruppen in 22 Nächten gegenüber Kontrollgruppen einen Verlust an Zugaktivität von durchschnittlich 16% pro Wegzugperiode. Bei einem mittleren Wanderweg von *Sylvia borin* von ca. 5000 km (z. B. BERTHOLD 1973) würde das bei den Versuchsgruppen einen Streckenverlust von ca. 800 km bedeuten. 22 Nächte mit völligem Ausfall an Zugaktivität sind jedoch, wie in Abschn. 2 und oben dargelegt, sicher weit, sehr wahrscheinlich um mehr als die Hälfte, zu hoch gegriffen. Das dürfte auch dann noch zutreffen, wenn außer Regen auch zughemmende Windbedingungen mit in Betracht gezogen werden, die möglicherweise zudem auf verschiedene Art kompensiert werden (z. B. BERTHOLD & SCHLENKER 1975, GAUTHREUX 1978). Nach diesen Schätzungen und Überlegungen ist bei einer wandernden Gartengrasmücke während des Wegzugs normalerweise mit einem maximalen Ausfall an wetterbedingter Zugaktivität zu rechnen, die einer Strecke von unter 400 km entspricht. Bei der riesigen Ausdehnung des Winterquartiers von *Sylvia borin* (Abschn. 1) dürfte trotz dieser möglichen gewissen Ungenauigkeit von einigen hundert Kilometern allein das endogene Zugzeitprogramm zum regelmäßigen Erreichen des artspezifischen Winterquartiers ausreichen. In kritischen Fällen könnten zwei einfache Verhaltensweisen zum sicheren Auffinden des Winterquartiers unterstützend beitragen: Bei starker umweltbedingter Verzögerung des Zugablaufs könnte es zu relativ frühzeitigem Erlöschen des endogenen Zugzeitprogramms vor dem Anfangsbereich des Winterquartiers — nämlich am Südrand der Sahara oder in der Sahelzone — kommen. Hier würde ein sehr einfaches, zweifellos zu postulierendes Verhalten, sich nämlich in einem lebensfeindlichen Habitat nicht auf Überwinterung einzurichten, sondern bis zum nächsten annehmbaren Überwinterungsplatz weiterzuwandern, das Erreichen des Nordrandes des Winterquartiers bereits garantieren. Ein solches Verhalten würde durch die Tatsache erleichtert, daß sich bei der Gartengrasmücke regelmäßig die Fettdeposition über eine längere Zeitdauer erstreckt als die Produktion an Zugaktivität (z. B. BERTHOLD 1976). Im entgegengesetzten Fall, bei reibungslosem Zugablauf und Erreichen südlicher Teile des Winterquartiers vor vollständigem Ablauf des endogenen Zugzeitprogramms könnte einfach eine Hemmung, gegen Ende der Zugzeit bei geringer Zugintention noch weit aufs offene Meer hinaus zu wandern, ausreichen, um ein todbringendes Überfliegen Afrikas in den südlichen Atlantik hinein zu verhindern. Daß sich wenig zugestimmte Vögel scheuen, große Wasserflächen zu überfliegen, ist hinlänglich bekannt (z. B. SCHÜZ 1971); für erstmals ziehende Jungvögel gilt dies möglicherweise in ganz besonderem Maße (DUNN & NOL 1980).

Abschließend ist aus unserer Sicht zu folgern: Die in der vorliegenden Arbeit erzielten Befunde sprechen gegen die von BERTHOLD (1978a) formulierte Hypothese des Zusammenwirkens endogener Zugzeitprogramme und zughemmender Umweltfaktoren über Kompensationsmechanismen für unterdrückte Zugaktivität. Sie sind vielmehr entsprechend der von BERTHOLD (1978b) formulierten Vorstellung zu interpretieren: „At present it cannot be excluded that the first migration of young inexperienced Garden Warblers is (almost) exclusively based on endogenous factors.“

6. Zusammenfassung

1. An handaufgezogenen SW-deutschen Gartengrasmücken wurde in zwei Versuchen der Einfluß zeitweilig simulierter Schlechtwetterbedingungen auf die Entwicklung von Zugunruhe untersucht. Insbesondere wurde geprüft, ob die Vögel über einen Kompensationsmechanismus für durch „schlechtes Wetter“ unterdrückte Zugaktivität verfügen. In einem Vorversuch wurden insgesamt 20, in einem Hauptversuch 40 Vögel je zur Hälfte in einer Versuchs- und in einer Kontrollgruppe gehalten. In beiden Gruppen lebten die Vögel im LD 12:12 bei konstanter Temperatur und Luftfeuchte; bei den Versuchsgruppen wurden an 22 Tagen Schlechtwetterbedingungen durch starke Erhöhung der Luftfeuchte (bis zu leichtem Niederschlag) vom Nachmittag an und durch völlige nächtliche Dunkelheit simuliert.
2. Die Versuchsbedingungen bewirkten bei den Versuchsgruppen eine nahezu vollständige Unterdrückung der Zugunruhe in allen Versuchs Nächten.
3. Die Versuchsvögel entwickelten — etwa dem Ausfall der Versuchs Nächte entsprechend — weniger Zugunruhe als die Kontrollvögel. (Die Unterschiede sind nicht signifikant; Signifikanz war für diese Unterschiede jedoch auch nicht zu erwarten.)
4. Eingehende Vergleiche der Zugunruhe von Vornächten und Folgenächten vor bzw. nach Versuchs Nächten innerhalb der Versuchsgruppe und zwischen Versuchs- und Kontrollgruppe, sowie Vergleiche der Medianwerte und von Details der Zugunruhemuster beider Gruppen erbrachten keinerlei Hinweise auf Kompensationsmechanismen für unterdrückte Zugunruhe. Es ist deshalb wahrscheinlich, daß *Sylvia borin* nicht über Mechanismen zur Kompensation ausgefallener Zugaktivität verfügt, und zwar weder für vollständige oder teilweise noch für unmittelbare oder verzögerte Kompensation.
5. Die Möglichkeiten für *Sylvia borin*, das artspezifische Winterquartier auf dem ersten Wegzug nur aufgrund endogener Zugzeit- und Richtungsprogramme aufzufinden, werden ausführlich diskutiert. Bei der relativ großen Nord-Süd-Erstreckung des Winterquartiers im Vergleich zu der des Brutgebiets und dem im Normalfall als sehr gering anzusetzenden Einfluß zughemmender Wetterfaktoren könnte *Sylvia borin* theoretisch nur mit Hilfe endogener Programme das Winterquartier in der Regel sicher erreichen. Zwei einfache Verhaltensweisen — nämlich Weiterwandern bis zum nächsten akzeptablen Überwinterungsplatz bei zu frühem Ablauf der Programme (und Landen in ungünstigen ariden Zonen nördlich des normalen Winterquartiers) und eine Hemmung, gegen Ende der Zugzeit aufs offene Meer hinauszuwandern bei relativ spätem Ablauf der Programme — könnten gegebenenfalls die endogenen Programme korrigierend unterstützen. Nach den vorliegenden Ergebnissen ist wahrscheinlich, daß *Sylvia borin* ihr artspezifisches Winterquartier auf dem ersten Wegzug im wesentlichen auf der Basis endogener Zugzeit- und Richtungsprogramme auffindet.

7. Summary

On the influence of simulated weather conditions on the endogenous time program for migration in the Garden Warbler *Sylvia borin*²⁾

1. In hand-raised SW-German Garden Warblers the influence of temporarily simulated bad weather conditions on the development of migratory restlessness was investigated in two experiments. Especially it was tested as to whether the birds have a compensatory mechanism for migratory restlessness suppressed by bad weather. 20 birds in a preliminary experiment and 40 birds in a main experiment were kept half in an experimental group and half in a control group. Both groups were kept in LD 12:12 light-dark conditions and in constant temperature and air humidity conditions. In the experimental groups bad weather conditions were simulated on 22 days by a strong increase of air humidity (up to light rain) from afternoon and by complete nocturnal darkness.
2. In the experimental groups the experimental conditions resulted in an almost complete suppression of migratory restlessness in all experimental nights.
3. The experimental birds developed less migratory restlessness than the control groups, and the differences corresponded roughly to the suppressed amounts of restlessness. (The differences are not statistically significant, but significance could not be expected for these differences.)
4. Detailed comparisons of the amounts of migratory restlessness of nights before and after experimental nights within the experimental group and between experimental and control group, and comparisons of median values as well as of details of the patterns of restlessness in both groups yielded no indication that compensatory mechanisms for suppressed restlessness exist. Hence, *Sylvia borin* probably has no compensatory mechanism for omitted migratory restlessness, and that either for complete or partial or for immediate or delayed compensation.
5. The possibilities for *Sylvia borin*, to reach the species-specific winter quarters in the first autumn migratory period exclusively on the basis of endogenous time and direction programs for migration are discussed in detail. With respect to the relatively great North-South-extension of the winter quarters

²⁾ 33rd paper of the warbler program of the institute.

in comparison to that of the breeding grounds and with regard to the fact that the inhibiting effects of weather conditions on the course of migration normally have to be considered of minor importance *Sylvia borin* could theoretically reach its winter quarters as a rule exclusively on the basis of the endogenous programs. Two simple behavioral patterns could possibly correct or support the endogenous programs: prolongation of migration up to the next acceptable place to pass the winter in the case of a too early termination of the programs (and landing in unfavourable arid areas North to the normal winter quarters) and an inhibition to migrate over sea towards the end of the migratory period in the case of a relatively late termination of the programs. According to the results of this study it is probable that *Sylvia borin* reaches its species-specific winter quarters in the first autumn migratory period essentially on the basis of endogenous time and direction programs for migration.

8. Literatur

- Bellrose, F. C., & R. R. Graber (1963): A radar study of the flight directions of nocturnal migrants. Proc. 13. Internat. Orn. Congr., Ithaca, 1962, 362—389. ● Berthold, P. (1973): Relationships between migratory restlessness and migration distance in six *Sylvia* species. Ibis 115: 594—599. ● Ders. (1975): Migratory fattening: endogenous control and interaction with migratory activity. Naturwiss. 62: 399. ● Ders. (1976): Über den Einfluß der Fettdeposition auf die Zugunruhe bei der Gartengrasmücke *Sylvia borin*. Vogelwarte 28: 263—266. ● Ders. (1977): Über die Entwicklung von Zugunruhe bei der Gartengrasmücke (*Sylvia borin*) bei veränderter Fettdeposition. Vogelwarte 29: 113—116. ● Ders. (1978a): Concept of endogenous control of migration in warblers. In: Animal migration, navigation, and homing (Herausgeber K. Schmidt-Koenig und W. T. Keeton), 275—282. Springer, Berlin & Heidelberg. ● Ders. (1978b): Das Zusammenwirken von endogenen Zugzeit-Programmen und Umweltfaktoren beim Zugablauf bei Grasmücken: Eine Hypothese. Vogelwarte 29: 153—159. ● Ders. (1979): Über die photoperiodische Synchronisation circannualer Rhythmen bei Grasmücken (*Sylvia*). Vogelwarte 30: 7—10. ● Ders. (1981): Bienenbrut statt Ameisenpuppen als Futtermittel zur Handaufzucht nestjunger Singvögel. J. Orn. 122: 97—98. ● Berthold, P., E. Gwinner & H. Klein (1970): Vergleichende Untersuchung der Jugendentwicklung eines ausgeprägten Zugvogels, *Sylvia borin*, und eines weniger ausgeprägten Zugvogels, *S. atricapilla*. Vogelwarte 25: 297—331. ● Berthold, P., E. Gwinner, H. Klein & P. Westrich (1972): Beziehungen zwischen Zugunruhe und Zugablauf bei Garten- und Mönchsgrasmücke (*Sylvia borin* und *S. atricapilla*). Z. Tierpsychol. 30: 26—35. ● Berthold, P., & R. Schlenker (1975): Das „Metttau-Reit-Illmitz-Programm“ — ein langfristiges Vogelfangprogramm der Vogelwarte Radolfzell mit vielfältiger Fragestellung. Vogelwarte 28: 97—123. ● Bruderer, B. (1971): Radarbeobachtungen über den Frühlingzug im Schweizerischen Mittelland. Orn. Beob. 68: 89—158. ● Ders. (1977): Beitrag zur Radar-Ornithologie zu Fragen der Orientierung, der Zugphysiologie und der Umweltabhängigkeit des Vogelzuges. Vogelwarte 29, Sonderheft: 83—91. ● Czeschlik, D. (1976): Der Einfluß des Wetters auf die Zugunruhe von Garten- und Mönchsgrasmücken (*Sylvia borin* und *S. atricapilla*). Diss., Innsbruck. ● Dunn, E. H., & E. Nol (1980): Age-related migratory behavior of warblers. J. Field Ornithol. 51: 254—269. ● Gauthreaux, S. A. (1978): Importance of the daytime flights of nocturnal migrants: redetermined migration following displacement. In: Animal migration, navigation, and homing (Herausgeber K. Schmidt-Koenig und W. T. Keeton), 219—227. Springer, Berlin & Heidelberg. ● Gwinner, E. (1974): Endogenous temporal control of migratory restlessness in warblers. Naturwiss. 61: 605. ● Gwinner, E., & W. Wiltschko (1980): Circannual changes in migratory orientation of the garden warbler, *Sylvia borin*. Behav. Ecol. Sociobiol. 7: 73—78. ● Helms, C. W. (1963): Annual cycle and Zugunruhe in birds. Proc. 13. Internat. Orn. Congr., Ithaca, 1962, 925—939. ● Hölzinger, J., G. Knöttsch, B. Kroymann & K. Westermann (1970): Die Vögel Baden-Württembergs — eine Übersicht. Anz. Orn. Ges. Bayern 9, Sonderheft. ● Kreithen, M. L., & W. T. Keeton (1974): Detection of changes in atmospheric pressure by homing pigeon, *Columba livia*. J. Comp. Physiol. 89: 73—82. ● Moreau, R. E. (1972): The palaearctic-African bird migration systems. Acad. Press, London. ● Sachs, L. (1978): Angewandte Statistik. Springer, Berlin, Heidelberg, New York. ● Schmidt-Koenig, K. (1973): Über die Navigation der Vögel. Naturwiss. 60: 88—94. ● Schüz, E. (1971): Grundriß der Vogelzugkunde. Parey, Berlin & Hamburg. ● Thompson, B. W. (1965): The climate of Africa. Oxford Univ. Press, Nairobi. ● Wagner, H. O. (1930): Über Jahres- und Tagesrhythmus bei Zugvögeln. Z. Vergl. Physiol. 12: 703—724. ● Zink, G. (1973): Der Zug europäischer Singvögel, 1. Lfg. Vogelzug-Verlag, Möggingen.

Anschrift der Verfasser: Vogelwarte Radolfzell, Schloß, D-7760 Radolfzell-Möggingen

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Vogelwarte - Zeitschrift für Vogelkunde](#)

Jahr/Year: 1981

Band/Volume: [31_1981](#)

Autor(en)/Author(s): Schindler Jürgen, Berthold Peter, Bairlein Franz

Artikel/Article: [Über den Einfluß simulierter Wetterbedingungen auf das endogene Zugzeitprogramm der Gartengrasmücke *Sylvia borin* 14-32](#)