

6. Summary

Investigation on the nutrition of migrants in a southwest German resting area

1. In 1973 and 1974 the composition of the diet of passage migrants of 35 different species has been studied in a resting area at Lake of Constance. Altogether 2189 samples have been investigated.
2. The composition of animal and vegetable materials of the diet ingested has been determined by the investigation of faeces and by flushing the digestive tract. The method of flushing is described in detail.
3. In a laboratory experiment with garden warblers could be shown that flushing the digestive tract does not affect the body weight of the birds.
4. In 19 species investigated only animal materials could be found in the diet ingested; in the other 16 species omnivorous nutrition was established. Species with exclusive vegetable nutrition were not found. In the omnivorous species considerable amounts of animal materials ingested were found.
5. According to these findings animal foodstuffs are taken in large quantities by resting passage migrants and are highly preferred to vegetable materials. These findings coincide with earlier experimental results which showed that animal nutrition is necessary for life for omnivorous songbirds.
6. The method of flushing the digestive tract is recommended since it makes needless the killing of experimental birds.

7. Literatur

Berthold, P. (1975): Migration: Control and metabolic physiology. In: Avian Biology (herausgeg. D. S. Farner & J. R. King), Vol. 5: 77—128, Academic Press, New York & London. ● Ders. (1976): Animalische und vegetabilische Ernährung omnivorer Singvogelarten. J. Orn. 117: 145—209. ● Berthold, P., & H. Berthold (1973): Jahreszeitliche Änderung der Nahrungspräferenz und deren Bedeutung bei einem Zugvogel. Naturwiss. 60: 391—392. ● Berthold, P., & R. Schlenker (1975): Das „Mettnau-Reit-Ilmitz-Programm“ — ein langfristiges Vogelfangprogramm der Vogelwarte Radolfzell mit vielfältiger Fragestellung. Vogelwarte 28: 27—123. ● Creutz, G. (1953): Beeren und Früchte als Vogelnahrung. Beiträge zur Vogelkunde 3: 91—103. ● Ders. (1968): Wert und Ziele der Ernährungsuntersuchungen bei Vögeln. Falke 15: 226—229; 260—263. ● Kroll, H. (1972): Zur Nahrungsbiologie der Gartengrasmücke beim Herbstzug 1969 auf Helgoland. Vogelwarte 26: 280—285. ● Moody, D.T. (1970): A method for obtaining food samples from insectivorous birds. Auk 1970: 579. ● Naumann, J. F. (1897—1905): Naturgeschichte der Vögel Mitteleuropas Bd. 2 (herausgeg. C. R. Hennicke), Köhler, Gera. ● Schuster, L. (1930): Über die Beerenahrung der Vögel. J. Orn. 78: 273—308. ● Vauk, G., & E. Wittig (1971): Nahrungsökologische Untersuchungen an Frühjahrsdurchzüglern der Amsel (*Turdus merula*) auf der Insel Helgoland. Vogelwarte 26: 238—245.

Anschrift des Verfassers: Bandweg 8, D-7889 Wyhlen

Die Vogelwarte 29, 1077: 56—63

Aus dem Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Erling-Andechs

Endogene Kontrolle der Mauser und der Zugdisposition bei südfinnischen und südfranzösischen Neuntörtern (*Lanius collurio*)

Von Eberhard Gwinner und Herbert Biebach

1. Einleitung

Viele Zugvögel überwintern in äquaturnahen Gebieten und verbringen somit viele Monate des Jahres in einer Umwelt, die sich jahresperiodisch nur geringfügig ändert. Die Frage, welche Faktoren bei solchen Arten für den zeitgerechten Ablauf jahresperiodischer Vorgänge im Winterquartier sorgen, ist bisher nur bei wenigen Vogelarten eingehend untersucht worden (Übersichten: GWINNER 1972, 1975; BERTHOLD 1974a, 1975). Für einige Arten aus der Familie der *Sylviidae* ließ sich dabei nachweisen, daß Mauser und Zugdisposition von einer endogenen circannualen Rhythmik kontrolliert werden, die auch unter jahreszeitlich konstanten Versuchsbedingungen fortbesteht. Auf diese Weise ist gewährleistet, daß Wintermauser und

Frühjahrszugdisposition trotz des Fehlens eindeutiger jahresperiodischer Auslöser im tropischen Winterquartier zur richtigen Zeit in Gang kommen (z. B. GWINNER 1968a, 1972, 1975; BERTHOLD et al. 1972, BERTHOLD 1975).

Circannuale Rhythmen spielen auch bei Vertretern anderer Vogelgruppen eine wichtige Rolle bei der Steuerung jahresperiodischer Vorgänge (BERTHOLD 1974b; GWINNER 1975). Wie weit aber solche endogenen Mechanismen außer bei Grasmücken und Laubsängern auch bei anderen Arten, die am oder jenseits des Äquators überwintern, für den zeitgerechten Beginn von Wintermauser und Frühjahrszug verantwortlich sind, ist noch weitgehend unbekannt. Die Untersuchungen von MARSHALL & SERVENTY (1959) und von ZIMMERMAN (1966) sprechen entschieden für eine endogene Steuerung des Zugverhaltens beim Millionensturmtaucher (*Puffinus tenuirostris*) und bei der Dickzisselammer (*Spiza americana*), beides Arten, die auf ihrem Zug den Äquator erreichen oder überqueren. Andererseits lieferten die Experimente von HAMNER & STOCKING (1970) keine klaren Hinweise auf die Beteiligung endogener Mechanismen bei der Kontrolle der Zugdisposition beim Reisstärling (*Dolichonyx orizivorus*), einer am oder jenseits des Äquators überwinterten Art.

Wir haben diese Frage im Rahmen von Untersuchungen über die Zugorientierung des Neuntötters aufgegriffen und das Körpergewicht, die Zugunruhe und die Wintermauser von Vögeln untersucht, die den Winter über in jahresperiodisch konstanten Umweltbedingungen gehalten worden sind. Die Ergebnisse stützen die Hypothese eines endogenen zeitlichen Programmes. Sie machen zudem wahrscheinlich, daß dieses Programm bei Individuen aus einer nördlichen und solchen aus einer südlichen Population in adaptiver Weise unterschiedlich organisiert ist.

2. Material und Methode

Die Versuche wurden an 10 südfinnischen (4 ♂, 6 ♀) und 9 südfranzösischen (3 ♂, 6 ♀) Neuntöttern durchgeführt. Die Vögel wurden 1974 als 4— bis 7-tägige Jungvögel aus dem Nest genommen und im Alter von 5 bis 8 Tagen nach Erling (48° N, 11° 11' E) gebracht. Die südfinnischen Vögel stammten aus der Umgebung von Lemsjöholm (Lempisaari 60° 30' N, 21° 47' E) und waren zwischen dem 22. 6. und dem 25. 6. geschlüpft. Die französischen Vögel stammten aus der Nähe von St. Laurent du Pont (45.23 N 05.44 E) und waren zwischen dem 16. 6. und dem 18. 6. geschlüpft. Das Lebensalter jener Individuen, deren Schlüpftermin nicht auf Grund wiederholter Nestkontrollen bestimmt werden konnte, wurde durch den Vergleich von Entwicklungsdaten mit den Angaben bei BLASE (1960) auf 1 bis 2 Tage genau geschätzt. — Ein französischer Vogel verunglückte Mitte Oktober 1974; je ein französischer und finnischer Vogel starb im Januar 1975.

Die Vögel lebten zunächst in Geschwistergruppen beisammen unter den natürlichen photoperiodischen Bedingungen von Erling. Ab Anfang August wurden sie paarweise in Registrierkäfigen gehalten, in denen ihre lokomotorische Aktivität automatisch gemessen werden konnte (s. u.). Unmittelbar nach dem ersten Einsetzen nächtlicher Zugunruhe (4. 8. bei den südfinnischen, 7. 8. bei den südfinnischen Vögeln) wurden die Vögel in einen 350 x 130 x 250 cm großen fensterlosen Raum überführt und von nun an einzeln in 50 x 32 x 36 cm großen Käfigen unter einer konstanten 12stündigen Photoperiode (LD 12: 12, 200:0, 01 Lux) und bei weitgehend konstanter Temperatur gehalten. Die Käfige der finnischen Würger waren alternierend mit denen der französischen aufgestellt.

Die Vögel wurden zunächst ungefähr alle 4 Tage, später meist in wöchentlichen Intervallen gezogen, und in 3—7-tägigen Abständen auf ihren Mauserzustand untersucht; dabei wurde der Wachstumszustand einer jeden Hand- und Armschwinge nach einem Punktsystem ähnlich dem von NEWTON (1966) notiert. Hierbei bedeutet: 0 = Feder alt, 1 = Feder gerade ausgefallen, 2 = Feder maximal $\frac{1}{3}$ der Endlänge, 3 = Feder $\frac{1}{2}$ bis $\frac{2}{3}$ der Endlänge, 4 = Feder mehr als $\frac{2}{3}$ der Endlänge aber noch nicht ganz ausgewachsen, 5 = Feder volle Endlänge. Die Summe dieser Indexwerte (der kumulative Mauserindex) gibt den Mauserzustand eines Vogels zu einem bestimmten Zeitpunkt an. Der kumulative Mauserindex der 10 Handschwinge ist 0 vor Beginn der Mauser und 50 nach Abschluß der Mauser. — Der Mauserbeginn wurde nach dem Entwicklungszustand der Federn auf 1 bis 2 Tage genau geschätzt.

Um Information über den Verlauf der nächtlichen Zugunruhe zu erhalten, wurde eine der beiden Sitzstangen eines jeden Käfigs so auf Mikroschaltern gelagert, daß jeder Ansprung des Vogels einen elektrischen Stromkreis schloß. Die Kontakte wurden auf Magnetband gespeichert und von einem IBM-Computer weiter ausgewertet. Als Maß für die Dauer der nächtlichen Zugunruhe verwandten wir die Gesamtzahl aller halben Stunden während welcher ein Vogel pro Nacht aktiv war. Die kontinuierliche Aktivitätsregistrierung der Einzelvögel begann am 10. 8. Alle Vögel wurden zwischen Anfang August und Ende Dezember im Mittel ungefähr jede dritte Nacht in Orientierungskäfigen auf Richtungsbevorzugungen getestet. Diese Nächte fielen für die Erfassung der Zugunruhe aus. Den Mittelwerten über aufeinanderfolgenden Monatsdritten, auf denen die Kurven in Abb. 1 beruhen, liegen deshalb in der Regel nur die Werte von 6 bis 7 Einzelnächten je Vogel zugrunde.

Die Vögel wurden mit frischen Ameisenpuppen, Heimchen, Kücken- und Hamsterfleisch großgezogen. Während des Versuchs erhielt jeder Vogel täglich ungefähr 12 g Mehlwürmer und Aleckwa „Delikat“ Honigfutter *ad libitum* sowie abwechselnd an jedem zweiten Tag einen Maikäfer bzw. eine Grille und ungefähr 10 g Hamsterfleisch.

Wir danken Herrn Prof. L. von HAARTMAN, Helsinki, für seine Hilfe bei der Beschaffung der finnischen Neuntöter und für die freundliche Betreuung des einen von uns (E. G.) während seines Aufenthaltes in Lemsjöholm. Herr DIETER SCHMIEDL, Seewiesen, half bei der Besorgung der französischen Vögel tatkräftig mit. Ihm sei ebenso gedankt wie Herrn Dr. Bruno ULLRICH für die kritische Durchsicht des Manuskripts.

3. Ergebnisse

3.1. Verlauf der jahresperiodischen Vorgänge unter konstanten Versuchsbedingungen

Auf Abb. 1 ist in zusammenfassender Darstellung der Verlauf der Zugunruhe und des Körpergewichts sowie die zeitliche Lage der Wintermauser bei den Vögeln aus beiden Populationen über der Jahreszeit aufgetragen. Man sieht, daß das Verhalten der Käfigvögel auch unter jahresperiodisch konstanten Bedingungen wenigstens in groben Zügen das Verhalten freilebender Artgenossen widerspiegelt. Die Vögel zeigen Herbstzugunruhe in den Monaten August bis Januar, die begleitet ist von einer durch Fettanlagerung bedingten drastischen Erhöhung des Körpergewichts. Nach Beendigung der herbstlichen Zugdisposition findet, wie

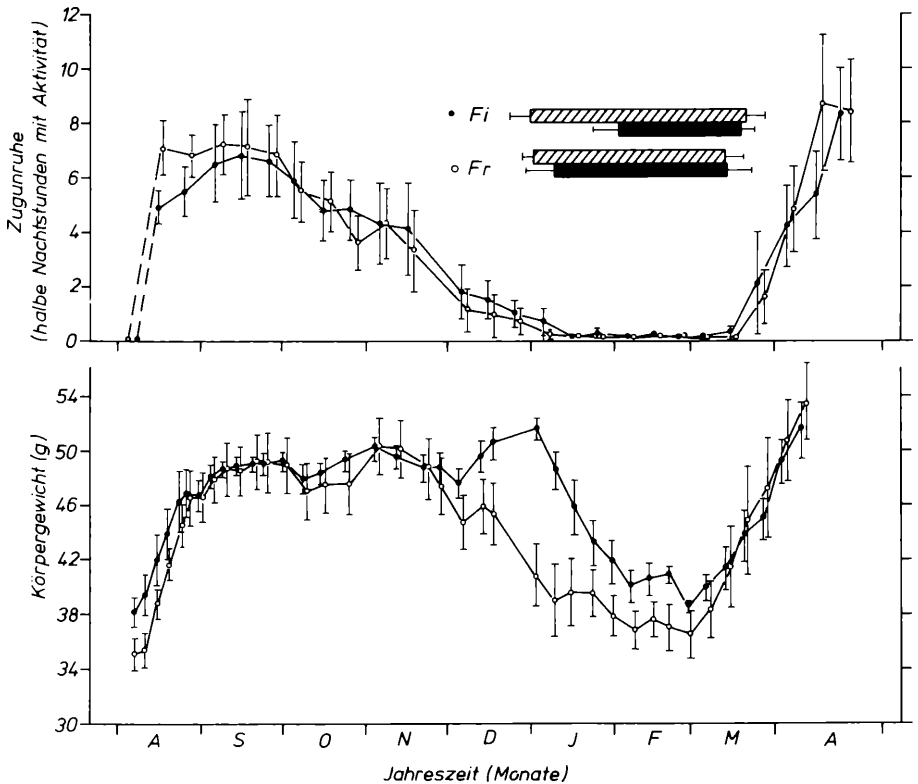


Abb. 1 Mittlerer Verlauf der Zugunruhe, des Körpergewichts und der Mauser der südfinnischen (●, Fi) und der südfranzösischen (○, Fr) Neuntöter. // // // Kleingefiedermauser; ■ Großgefiedermauser. Den Zugunruhekurven liegen die Mittelwerte aller Einzelvögel von aufeinanderfolgenden Monatsdritteln zugrunde; die gestrichelten Linien links verbinden jeweils den Kalendertag, an dem der erste Vogel einer jeden Gruppe zugunruhig geworden ist mit dem ersten Monatsdritteln-Mittelwert. Vertikale Linien an den Kurvenpunkten und horizontale Linien an den Balken: mittlere Fehler der Mittelwerte.

Tab. 1: Beginn, Ende und Dauer verschiedener Vorgänge bei den südfinnischen und den südfinanzösischen Neuntörtern. Angegeben ist jeweils der Mittelwert mit Standardabweichung und (in Klammern) die Anzahl der Werte, auf denen der Mittelwert beruht. Links: Angaben bezogen auf das Alter der Vögel; rechts: Angaben bezogen auf das Kalenderdatum.

Nr.	E:	Lebenstag bzw. Dauer in Tagen				Datum		P
		französische Vögel	finnische Vögel	P ³⁾	französische Vögel	finnische Vögel		
1	Schlüpftag							
2	Ende der Herbstzugunruhe	177±21.1 (9)	172±22.7 (9)	n. s.	17. 6.	24. 6.	n. s.	
	Beginn des Gewichtsabfalls ¹⁾	179±21.5 (9)	197±17.9 (10)	≈0.05	11. 12.	13. 12.	<0.05	
4	Ende des Gewichtsabfalls ²⁾	213±12.6 (9)	227±14.3 (9)	<0.05	13. 12.	7. 1.	<0.01	
5	Dauer Zugfert ³⁾	132±19.0 (8)	149± 9.5 (9)	<0.05	16. 1.	6. 2.		
6	Beginn Kleingefiedermauser	198± 3.9 (9)	190± 7.4 (10)	<0.05	1. 1.	31. 12.	n. s.	
7	Ende Kleingefiedermauser	268± 7.0 (8)	270± 7.6 (9)	n. s.	13. 3.	21. 3.	<0.05	
8	Dauer Kleingefiedermauser	70± 7.5 (8)	79±10.1 (9)	<0.05				
9	Beginn Großgefiedermauser	205±10.6 (8)	223±10.5 (7)	<0.01	9. 1.	2. 2.	<0.01	
10	Ende Großgefiedermauser	270± 9.2 (8)	268± 5.7 (7)	n. s.	14. 3.	19. 3.	n.	
11	Dauer Großgefiedermauser	64±11.6 (8)	45± 9.6 (7)	<0.01				
12	Beginn des Gewichtsanstiegs ⁴⁾	259±12.9 (8)	258± 6.1 (9)	n.	3. 3.	9. 3.		
13	Beginn Frühjahrszugunruhe	289±11.7 (7)	285±19.2 (8)	n.	2. 4.	5. 4.		

¹⁾ Datum bzw. Lebenstag von dem ab ein kontinuierlicher Gewichtsabfall erfolgte.

²⁾ Datum bzw. Lebenstag an dem der kontinuierliche Gewichtsabfall beendet war.

³⁾ Zeitspanne zwischen den Daten bzw. Lebenstagen an denen das Gewicht während der Herbstzugperiode zum ersten und zum letzten Mal um mehr als 20% gegenüber dem Minimalgewicht erhöht war.

⁴⁾ Datum bzw. Lebenstag von dem ab ein kontinuierlicher Gewichtsanstieg erfolgte.

⁵⁾ mit dem t-Test ermittelte Signifikanzniveau für die Unterschiede zwischen den Mittelwerten für die französischen und finnischen Vögel. n. s. = nicht signifikant (p > 0,05).

bei freilebenden Artgenossen, zwischen Januar und März eine Mauser statt. Kurz vor deren Abschluß kommen die Vögel im März wieder in Zugdisposition, wie der erneute Anstieg des Körpergewichts und das Auftreten von Zugruhe zeigen.

3.2 Vergleich der französischen und der finnischen Neuntöter

Auf Abb. 1 ist zu erkennen, daß sich die Vögel aus den beiden Populationen in manchen Aspekten unterschiedlich verhalten. Um dies genauer zu untersuchen, wurde für alle Einzelvögel Beginn, Ende und Dauer verschiedener jahresperiodischer Vorgänge bestimmt. In Tabelle 1 sind, für beide Versuchsgruppen getrennt, die Mittelwerte angegeben, wobei für Beginn und Ende der einzelnen Aktivitäten sowohl das mittlere Datum als auch das mittlere Lebensalter aufgeführt sind.

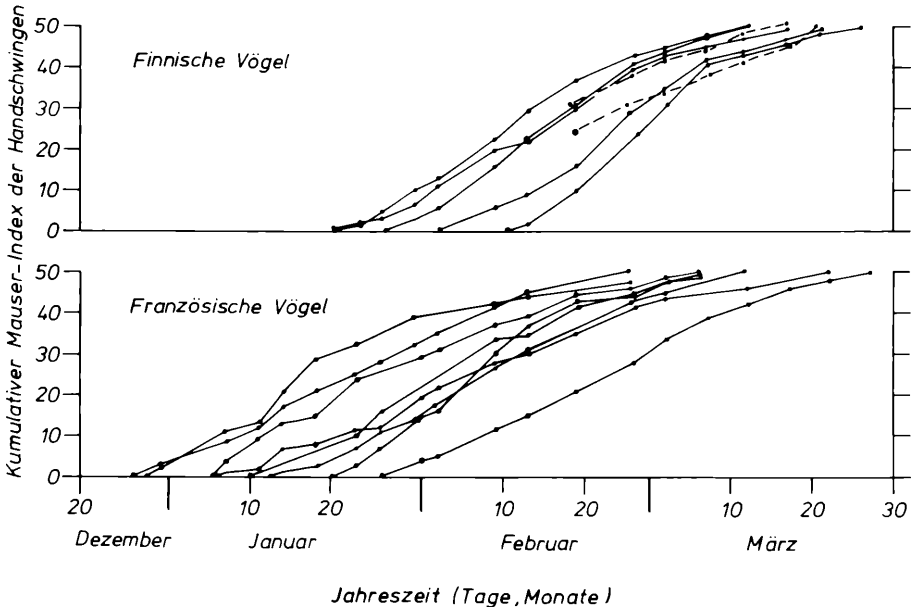


Abb. 2 Zeitliche Änderungen des kumulativen Mauserindex der Handschwingen von 7 südfinnischen und 8 südfranzösischen Neuntöttern. Die gestrichelten Kurven im oberen Diagramm zeigen das Verhalten von 2 Vögeln, deren Handschwingenmauser abweichend vom Normalverhalten mit der Erneuerung von H_6 bzw. H_7 begann und von dort aus in der normalen deszendente Sequenz fortschritt. Den inneren Handschwingen, die nicht vermausert wurden, wurde bei Mauserbeginn der Indexwert 5 zugeordnet.

Zugruhe Die Zugruhe hat bei den ersten französischen Vögeln am 4. 8., bei den ersten finnischen Vögeln am 7. 8. begonnen. Auch im folgenden verlaufen sowohl die Herbst- als auch die Frühjahrszugruhe bei den Vögeln aus beiden Populationen sehr ähnlich. Die Maximalwerte der Zugruhe während der Herbstzugerperiode sind fast identisch. Ebenso fallen das Ende der Herbstzugerperiode und der Beginn der Frühjahrszugruhe bei den Vögeln beider Gruppen zeitlich fast zusammen (Tab. 1, Nr. 2 und 13). — Hinweise darauf, daß diese Ähnlichkeit im Verlauf der Zugruhe die Folge wechselseitiger sozialer Beeinflussung ist, fanden wir nicht.

Körpergewicht. Die finnischen Vögel haben im Herbst möglicherweise in früherem Alter mit der Fettanlagerung begonnen als die französischen (Abb. 1). Mit Sicherheit bleiben sie im Winter wesentlich länger schwer (Abb. 1, Tab. 1, Nr. 3 und 5). Die Zeitspanne, während der die Würger während der Herbstzugerperiode ein gegenüber dem winterlichen Ruhengewicht um mehr als 20% erhöhtes Körpergewicht aufweisen, ist bei den finnischen Vögeln wesentlich länger als bei den französischen (Tab. 1, Nr. 5). — Obwohl die finnischen Vögel im Winter länger fett bleiben als die französischen, beginnt der Gewichtsanstieg bei beiden Gruppen im Frühjahr ungefähr zur selben Zeit (Tab. 1, Nr. 12).

M a u s e r. Alle Vögel haben ihr Kleingefieder vollständig vermausert. Die Kleingefiedermauser beginnt bei den finnischen Würgern in etwas geringerem Alter als bei den französischen, wird aber im selben Alter abgeschlossen (Tab. 1, Nr. 6 und 7). Entsprechend dauert sie bei den finnischen Vögeln etwas länger (Tab. 1, Nr. 8). Zwei finnische Vögel und ein französischer Vogel haben, abgesehen von den Tertiärfedern, ihr Großgefieder nicht gemausert. Bei den anderen Vögeln beginnt die Großgefiedermauser bei den finnischen Würgern in wesentlich höherem Alter als bei den französischen (Tab. 1, Nr. 9), wird aber, wie die Kleingefiedermauser, bei beiden Gruppen ungefähr im gleichen Alter abgeschlossen (Tab. 1, Nr. 10). Entsprechend dauert die Großgefiedermauser bei den finnischen Vögeln wesentlich kürzer als bei den französischen (Tab. 1, Nr. 11). Der beschleunigte Ablauf der Mauser der finnischen Vögel kommt besonders deutlich dadurch zum Ausdruck, daß bei ihnen die Kurven der kumulativen Mauserindexwerte der Handschwingen wesentlich steiler ansteigen als bei den französischen Vögeln (Abb. 2).

Zwei der finnischen Vögel haben ihre Handschwingen abweichend von dem für die meisten Singvögel typischen Modus vermausert. Während die Handschwingenmauser normalerweise mit der Erneuerung der innersten Handschwinge (H_1) beginnt, haben diese Vögel mit der Erneuerung von H_6 bzw. H_7 begonnen. Anschließend ist die Mauser in der normalen deszendente Folge fortgeschritten; die innersten Handschwingen sind nicht erneuert worden. Die Mauser dieser beiden Vögel hat ungefähr zu der Zeit begonnen, zu der auch die anderen finnischen Vögel H_3 bzw. H_4 vermausert haben, und wurde schon nach 30 bzw. 35 Tagen ungefähr zur gleichen Zeit wie die der anderen finnischen Vögel abgeschlossen (Abb. 2). Die Unterschiede im mittleren Mauserbeginn und in der mittleren Mauserdauer zwischen den finnischen und den französischen Vögeln bleiben jedoch auch dann erhalten, wenn man die Daten dieser beiden Vögel eliminiert ($p < 0,01$). — Daß bei der ersten Vollmauser eine wechselnde Zahl innerer Handschwingen (meist H_1 bis H_4) unvermausert stehen bleibt und die Handschwingenmauser wie bei den beiden hier erwähnten Neuntöttern mit einer Handschwinge höherer Ordnung beginnt, ist von *Lanius isabellinus* (E. u. V. STRESEMANN 1972), *L. ludovicianus* (MILLER 1928) und *L. senator* (ULLRICH 1974) bekannt. Vom Neuntöter scheint eine derartige Handschwingenmauser bisher nicht beschrieben zu sein (ULLRICH briefl.).

4. Besprechung der Ergebnisse

Die Ergebnisse zeigen zunächst, daß die Herbstzugdisposition, die Wintermauser und die darauffolgende Frühjahrszugdisposition auch bei Neuntöttern, die bei konstanter Temperatur und Photoperiode gehalten worden sind, ungefähr zeitgerecht ablaufen können. Unsere Versuchsvögel beendeten die Herbstzugruhe Anfang Dezember, zu einer Zeit, zu der noch viele Neuntöter im Überwinterungsgebiet eintreffen (STRESEMANN 1944). Wie freilebende Artgenossen (STRESEMANN & STRESEMANN 1966) so führten die meisten Versuchsvögel zwischen Januar und März eine Vollmauser durch. Im Anschluß daran kamen sie zwischen Anfang März und Anfang April, ungefähr zur Zeit, zu der auch freilebende Neuntöter mit dem Heimzug beginnen (STRESEMANN 1944), erneut in Zugdisposition. Diese bemerkenswerte Übereinstimmung im Verlauf der untersuchten jahresperiodischen Vorgänge freilebender und unter konstanten Versuchsbedingungen im Käfig gehaltener Neuntöter spricht somit dafür, daß diese Vorgänge auch in der natürlichen Situation weitgehend endogen gesteuert werden. Es ist deshalb zu vermuten, daß Neuntöter, ähnlich wie einige andere am oder jenseits des Äquators überwinternde Arten (s. Einleitung) für die Auslösung ihrer Wintermauser und insbesondere ihrer Frühjahrs-Zugaktivität nicht notwendig auf Umweltreize angewiesen sind. Die Zeitfolge dieser Aktivitäten scheint vielmehr primär gemäß einem inneren Programm-schemata abzulaufen, das unter anderem garantiert, daß diese Vögel auch in der an zuverlässiger jahresperiodischer Information armen Umwelt äquaturnaher Gebiete, im Frühjahr zur richtigen Zeit mit ihrem Heimzug beginnen. Ob dieses Programm, ähnlich wie bei Laubsängern und Grasmücken von einer circannualen Rhythmik kontrolliert wird, die über mehrere Perioden fortbesteht, wird sich allerdings erst entscheiden lassen, wenn Neuntöter über längere Zeiträume unter konstanten Bedingungen untersucht worden sind.

Die hier mitgeteilten Ergebnisse deuten darauf hin, daß das endogene Muster bei südfinnischen und südfranzösischen Neuntöttern nicht in allen Aspekten gleichartig organisiert ist. Wir vermuten, daß die gefundenen Unterschiede im Zusammenhang mit möglichen Unterschieden im Zugverhalten der beiden Populationen verstanden werden können.

Frühere Untersuchungen an Laubsängern und Grasmücken (GWINNER 1968 a, b, 1972; BERTHOLD *et al.* 1972, BERTHOLD 1973) hatten ergeben, daß die von verschiedenen Arten während der Herbstzugzeit entwickelte Zugruhe proportional der von diesen Arten im Freileben geflogenen Zugstrecke ist: Je weiter das Überwinterungsgebiet einer Art vom Brutgebiet

entfernt ist, desto größer ist die während der herbstlichen Zugunruheperiode entwickelte Menge und Dauer der Nachtaktivität. Falls eine solche Beziehung zwischen der im Käfig geleisteten Zugunruhe und der tatsächlichen Zugstrecke freilebender Artgenossen auch für verschiedene Populationen des Neuntötters gilt, so würde der hier erhobene Befund, daß südfranzösische und südfinnische Neuntöter unter identischen Bedingungen nahezu gleichviel Zugunruhe entwickelten, zunächst dafür sprechen, daß die Winterquartiere beider Populationen ungefähr gleichweit von den jeweiligen Brutgebieten entfernt liegen. Selbst wenn man in Rechnung stellt, daß die südfinnischen Würger ziemlich geradlinig, die südfranzösischen aber in einem Bogen auf ihr Winterquartier zufliegen (ZINK 1975), würde dies bedeuten, daß die südfinnischen Vögel nördlicher als die südfranzösischen überwintern. Eine solche Folgerung setzt allerdings unter anderem voraus, daß die je Flugstunde zurückgelegten Wegstrecken der Vögel aus beiden Populationen über die gesamte Herbstzugperiode hinweg gleich groß sind. Diese Annahme ist wenig wahrscheinlich. So hängt die zurückgelegte Wegstrecke beispielsweise von der tatsächlichen Fluggeschwindigkeit ab. PENNYCUICK (1969) hat auf Grund von Berechnungen und Messungen wahrscheinlich machen können, daß die Fluggeschwindigkeit von Vögeln bei sonst gleichbleibenden Eigenschaften mit zunehmendem Körpergewicht zunimmt.¹⁾ Die Tatsache, daß unsere finnischen Vögel gegen Ende der Zugperiode länger fett bleiben als die französischen, könnte deshalb bedeuten, daß finnische Vögel auch im Freileben zu dieser Zeit trotz gleicher nächtlicher Flugdauer eine größere Strecke zurücklegen und damit möglicherweise weiter im Süden überwintern. Die Berechnung der theoretischen Zugstrecke nach den Formeln von PENNYCUICK auf Grund der Gewichts- und Zugunruhwerte der Neuntöter im Käfig ergibt allerdings für die finnischen Vögel nur eine sehr geringfügig längere Zugstrecke von knapp 100 km. — Es ist offensichtlich, daß in all diesen Überlegungen noch viele nicht oder nur schwach belegte Annahmen stecken und eine endgültige Beantwortung dieser Frage wird erst möglich sein, wenn mehr über die tatsächlichen Überwinterungsgebiete und das Zugverhalten einzelner Populationen des Neuntötters bekannt ist. Die bisher vorliegenden Ringfunde tragen wenig zur Klärung dieser Frage bei.

Zu der Vorstellung, daß südfinnische Neuntöter weiter ziehen als südfranzösische, würde unser Befund passen, daß die winterliche Großgefiedermauser der finnischen Neuntöter (wohl infolge ihrer später endenden herbstlichen Zugdisposition) zwar später begann als die der südfranzösischen, aber so schnell abließ, daß der Vögel aus beiden Populationen ihre Mauser ungefähr gleichzeitig beendeten. Wir halten es für möglich, daß dieser beschleunigte Mauserablauf bei den finnischen Vögeln ein Mechanismus ist, der gewährleistet, daß diese Vögel im Frühjahr rechtzeitig mit dem Zug beginnen können, auch wenn sie ihre Brutgebiete im Herbst später verlassen und möglicherweise weiter ziehen als Neuntöter aus südlicheren Populationen. Auch diese Überlegungen sind spekulativ; sie zeigen aber zumindest, daß es lohnend wäre, die Jahresperiodik freilebender Neuntöter, insbesondere ihr Zugverhalten und ihre Mauser eingehender zu untersuchen.

5. Zusammenfassung

Zehn südfinnische und 9 südfranzösische Neuntöter (*Lanius collurio*) wurden im Alter von 5 bis 8 Tagen aus dem Nest genommen, in Süddeutschland großgezogen und dann von Anfang August bis Ende April des nächsten Jahres unter einer konstanten 12-stündigen Photoperiode gehalten. Alle Vögel wurden in regelmäßigen Abständen gewogen und auf ihren Mauserzustand untersucht; da zudem ihre Hüfpaktivität fortlaufend registriert wurde, konnten Beginn, Ende und zeitlicher Verlauf ihrer nächtlichen Zugunruhe bestimmt werden. Als Ergebnis zeigte sich, daß die Herbstzugdisposition, die Wintermauser und die darauffolgende Frühjahrszugdisposition auch bei diesen unter jahresperiodisch konstanten Umweltbedingungen gehaltenen Vögel ungefähr zeitgerecht abließen. Die Zeitfolge dieser Aktivitäten scheint demnach primär gemäß einem inneren Programmschema abzulaufen, das unter anderem garantiert, daß auch solche Neuntöter, die am Äquator überwintern, im Frühjahr zur richtigen Zeit mit dem Heimzug beginnen.

Während der Verlauf der Zugunruhe bei den südfinnischen und den südfranzösischen Neuntöttern nahezu identisch war, blieben die südfinnischen Vögel gegen Ende der Zugperiode länger fett; außerdem mauseren sie erheblich schneller. Diese Unterschiede werden im Zusammenhang mit möglichen Populationsunterschieden im Zugverhalten diskutiert.

¹⁾ Unterschiede in der Flügelänge, die nach PENNYCUICK ebenfalls unterschiedliche Fluggeschwindigkeiten bedingen könnten, fanden wir nicht (Mittelwert und Standardabweichung der Flügelänge von 8 südfranzösischen Vögeln: 96, 3±1,9 von 7 finnischen Vögeln: 97, 1±1,6 mm).

6. Summary

Endogenous control of moult and migratory disposition in red-backed shrikes (*Lanius collurio*) from a Finnish and a French Population

Ten red-backed shrikes from southern Finland and 9 conspecifics from southern France were taken from their nests at an age of 5 to 8 days and subsequently hand-raised in southern Germany. In early August they were transferred to a constant condition chamber in which they were exposed to a continuous 12-hour photoperiod until April of the following year. At regular intervals all birds were weighed and checked for moult. Moreover, locomotor activity was continuously monitored so that the onset, end and temporal course of nocturnal migratory restlessness could be established. — It turned out that fall migratory disposition, winter moult and spring migratory disposition occurred at approximately the same times as in free-living birds (Fig. 1). The temporal sequence of these events is controlled by an endogenous temporal program which, among other things, guarantees that shrikes wintering close to the equator commence spring migration at the appropriate time.

The temporal course of migratory restlessness was essentially the same in the shrikes from southern Finland and those from southern France. On the other hand, the Finnish birds remained longer fat and moulted faster (fig. 2) than the French birds. These differences are discussed in context with possible differences in the migratory behaviour of these two populations.

7. Literatur

- Berthold, P. (1973): Relationships between migratory restlessness and migration distance in six *Sylvia* species. *Ibis* 115: 594—599. ● Berthold, P. (1974a): Circannual rhythms in birds with different migratory habits. In: „Circannual clocks, (E. T. Pengelly, Ed.) Academic Press, London and New York 55—94. ● Berthold, P. (1974b): Endogene Jahresperiodik. Innere Jahreskalender als Grundlage der jahreszeitlichen Orientierung bei Tieren und Pflanzen. Universitätsverlag GmbH, Konstanz. ● Berthold, P. (1975): Migration - control and metabolic physiology. In: „Avian biology“, Bd. 5 (D. S. Farner und J. A. King, Eds.) Academic Press, London and New York, 77—128. ● Berthold, P., Gwinner, E., Klein, H. und Westrich, P. (1972): Beziehungen zwischen Zugruhe und Zugablauf bei Garten- und Mönchsgrasmücke (*Sylvia borin* und *S. atricapilla*) *Z. Tierpsychol.* 30: 26—35. ● Blase, B. (1960): Die Lautäußerungen des Neuntötters (*Lanius c. collurio* L.), Freilandbeobachtungen und Kaspar-Hauser-Versuche. *Z. Tierpsychol.* 17: 293—344. ● Gwinner, E. (1968a): Circannuale Periodik als Grundlage des jahreszeitlichen Funktionswandels bei Zugvögeln. Untersuchungen am Fitis (*Phylloscopus trochilus*) und am Waldbaubsänger (*Ph. sibilatrix*). *J. Orn.* 109: 70—95. ● Gwinner, E. (1968b): Artsspezifische Muster der Zugruhe bei Laubsängern und ihre mögliche Bedeutung für die Beendigung des Zuges im Winterquartier. *Z. Tierpsychol.* 25: 843—853. ● Gwinner, E. (1972): Endogenous timing factors in bird migration. In: „Animal orientation and navigation“. (S. R. Galler, K. Schmidt-Koenig, G. J. Jacobs, R. E. Belleville, Eds.) NASA, Washington, D. C. ● Gwinner, E. (1975): Circadian and circannual rhythms in birds. In: „Avian Biology“, Bd. 5 (D. S. Farner und J. A. King, Eds.) Academic Press, London and New York, 221—285. ● Hamner, W. H., und J. Stocking (1970): Why don't Bobolinks breed in Brazil? *Ecology* 51: 743—751. ● Marshall, A. J., und J. B. Serventy (1959): Experimental demonstration of an internal rhythm of reproduction in a trans-equatorial migrant (the short-tailed shearwater *Puffinus tenuirostris*). *Nature* 184: 1704—1705. ● Miller, A. H. (1928): The molts of the loggerhead shrike *Lanius ludovicianus* Linnaeus. *Univ. California Publ. Zoology* 30: 393—414. ● Newton, I. (1966): The moult of the Bullfinch (*Pyrrhula pyrrhula*). *Ibis* 108: 41—67. ● Pennycuik, C. J. (1969): The mechanics of bird migration. *Ibis* 111: 525—556. ● Stresemann, E. (1944): Der zeitliche Ablauf des Frühjahrszuges beim Neuntöter (*Lanius collurio*). *Orn. Monatsber.* 52: 1—8. ● Stresemann, E., und V. Stresemann (1966): Die Mauser der Vögel. *J. Orn.* 107, Sonderheft. ● Stresemann, E., und V. Stresemann, (1972): Über die Mauser in der Gruppe *Lanius isabellinus*. *J. Orn.* 113: 60—75. ● Ullrich, B. (1974): Über die postnuptiale Mauser des Rotkopfwürgers (*Lanius senator*). *J. Orn.* 115: 79—85. ● Zimmermann, J. L. (1966): Effects of extended tropical photoperiod and temperature on the Dickcissel. *Condor* 68: 377—387. ● Zink, G. (1975): Der Zug europäischer Singvögel, 2. Lieferung. Vogelzug Verlag, Möggingen.

Anschrift der Verfasser: Dr. E. Gwinner, Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, D—8131 Erling-Andechs/Obb.; Dr. H. Biebach, Vogelwarte Radolfzell, D-7760 Radolfzell-16, Obstberg.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1977

Band/Volume: [29_1977](#)

Autor(en)/Author(s): Gwinner Eberhard, Biebach Herbert

Artikel/Article: [Endogene Kontrolle der Mauser und der Zugdisposition bei südfinnischen und südfranzösischen Neuntöttern \(*Lanius collurio*\) 56-63](#)