weiter annimmt, daß die Systeme verschiedener Arten eine verschiedene Dämpfungskonstante haben könnten, wird es möglich, eine ganze Reihe von auf den ersten Blick nicht übereinstimmenden Forschungsergebnissen einleuchtend zu erklären. Zum Beispiel könnte man annehmen, daß es bei den Grasmücken und Laubsängerarten Systeme mit sehr niedrigen Dämpfungskonstanten gibt. Oder, andererseits, könnten diese Schwingungssysteme dauernd oder oft endogen mit Energie wieder gefüllt werden. Bei *Zonotrichia* dagegen, bei der die Gonadenzyklen unter dauernd konstanten Zuständen nicht oder ganz unregelmäßig auftreten, könnte man annehmen, daß die Dämpfungskonstante relativ groß ist und daß die Energiezufuhr auf äußeren Informationen, d. h. auf Langtagen, beruht.

Ich bitte um Verzeihung, daß ich so viel, ja vielleicht zu viel, spekuliert habe. Aber wenn man ein so aufregendes Phänomen so schlecht versteht, bereitet die Spekulation viel Freude. Außerdem enthält sie vielleicht Heuristisches!

Anschrift des Verfassers: Dept. of Zoology, University of Washington, Seattle, Washington 98195, USA.

Die Vogelwarte 29, 1977, Sonderheft: 4—15

Aus dem Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie
Vogelwarte Radolfzell

Endogene Steuerung des Vogelzuges[1])

Von Peter Berthold

1. Einführung

Für den Ablauf des heutigen Vogelzugs — ein mehr oder weniger regelmäßiges Hin- und Herwandern zwischen zu verschiedenen Jahreszeiten genutzten Lebensräumen — war die Entwicklung einer Reihe besonderer Steuerungsmechanismen notwendig. Erforderlich sind I. periodisch wirksame zeitliche Orientierungsmechanismen. Sie müssen 1) die zeitgerechte Entwicklung einer Zugdisposition aufgrund entsprechender Stimuli garantieren und 2) die termingerechte Beendigung der Zugdisposition mit Hilfe entsprechender Faktoren. Zusätzlich sind unter Umständen 3) besondere Meßsysteme für die erforderliche Dauer und Mechanismen für die Gestaltung bestimmter zeitlicher Muster der Zugdisposition notwendig. Wie für die Zugdisposition, so sind 4)—6) entsprechende Mechanismen für die Steuerung der Zugaktivität nötig beziehungsweise denkbar. Zugvögel müssen II. eine Reihe von physiologischen Anpassungen an die Anforderungen des Zuges und schließlich III. Mechanismen zur räumlichen Orientierung entwickeln.

Bei weniger ausgeprägten Zugvögeln wie zum Beispiel sogenannten „Wettervögeln" können möglicherweise einzelne Mechanismen und Vorgänge — zum Beispiel die Entwicklung einer Zugdisposition — wegfallen (Übersichten: z. B. FARNER 1955, BERTHOLD 1975a).

Die genannten Mechanismen könnten theoretisch rein exogen, rein endogen oder sowohl exogen als auch endogen gesteuert werden. Verschiedene Mechanismen könnten zudem in unterschiedlicher Weise endogen und/oder exogen gesteuert sein.

Bis weit in das 19. Jahrhundert hinein wurde Vogelzug weitgehend als das Ergebnis unmittelbar wirkender Umgebungsfaktoren wie Nahrungsmangel und Kälte angesehen. Im 19. Jahrhundert entwickelten sich allmählich Vorstellungen über eine photoperiodische Steuerung des Vogelzugs, die ab dem frühen 20. Jahrhundert durch erste Experimente von ROWAN gestützt wurden. Ein sich daraus entwickelndes Konzept einer umfassenden oder gar aus-

---

[1]) Bisher unveröffentlichte Daten wurden zum Teil mit Unterstützung der DFG im SPP „Biologie der Zeitmessung" ermittelt.

Vorgang	Vogelart	Experimentelle Bedingungen	Untersucher, Jahr der Publikation der Ergebnisse (angegeben sind Erstpublikationen und gegebenenfalls neueste Übersichtsarbeiten)
1. Zugdisposition: spontaner Körpergewichtsanstieg und -abfall durch Depotfettbildung bzw. -abbau bei unter konstanten Bedingungen aufgezogenen Jungvögeln	*Phylloscopus t. trochilus u. acredula*	LD 12:12	GWINNER *et al.* 1971, 1972
	Sylvia atricapilla	LD 10:14, 12:12	BERTHOLD *et al.* 1972a
	Sylvia borin	LD 10:14, 12:12, 16:8	BERTHOLD *et al. 1972a*
	Fringilla coelebs	LD 12:12, 20:4	DOLNIK 1974
2. Zugdisposition: regelmäßige Wiederkehr aufgrund circannualer Periodik	*Sylvia borin*	LD 10:14, 12:12, 16:8	BERTHOLD *et al.* 1971, 1972a
	Sylvia cantillans	LD 10:14	BERTHOLD 1974a
	Loxia curvirostra	LD 12:12	BERTHOLD 1977d
	(Hinweise s. BERTHOLD 1974 b u. GWINNER 1975, jeweils Tab. 1)		
3. Zugdisposition: endogene Steuerung des zeitlichen Musters d. Körpergewichts	*Sylvia borin*	LD 10:14, Naturtag	BERTHOLD 1975b, 1976a
4. Zugdisposition: endogene Steuerung der Nahrungswahl	*Erithacus rubecula*	LD 10:14, Naturtag	BERTHOLD 1976b
	Sylvia atricapilla	LD 10:14, Naturtag	BERTHOLD 1976b
	Sylvia borin	LD 10:14, Naturtag	BERTHOLD 1976b
	Turdus merula	LD 10:14, Naturtag	BERTHOLD 1976b
5. Zugaktivität (Zugunruhe): spontanes Auftreten und spontane Beendigung bei in konstanten Bedingungen aufgezogenen Jungvögeln	*Phylloscopus collybita*	LD 12:12, 18:6	GWINNER *et al.* 1971
	Phylloscopus t. trochilus u. acredula	LD 12:12, 18:6	GWINNER *et al.* 1971, 1972
	Sylvia atricapilla	LD 10:14, 12:12, 16:8	BERTHOLD *et al.* 1972a
	Sylvia borin	LD 10:14, 12:12, 16:8	BERTHOLD *et al.* 1972a, BERTHOLD 1975b
	Sylvia melanocephala	LD 10:14	BERTHOLD, unveröffentlicht
	Sylvia undata	LD 10:14	BERTHOLD, unveröffentlicht
6. Zugaktivität (Zugunruhe): regelmäßige Wiederkehr aufgrund circannualer Periodik	*Phylloscopus trochilus*	LD 12:12	GWINNER 1967, 1971
	Sylvia atricapilla	LD 10:14, 12:12, 16:8	BERTHOLD *et al.* 1972a
	Sylvia borin	LD 10:14, 12:12, 16:8	BERTHOLD *et al.* 1972a
	Sylvia cantillans	LD 10:14	BERTHOLD 1974a
	Sylvia melanocephala	LD 10:14	BERTHOLD 1974a
	Sylvia undata	LD 10:14	BERTHOLD 1974a
	(Hinweise s. BERTHOLD 1974 b u. GWINNER 1975, jeweils Tab. 1)		
7. Zugaktivität (Zugunruhe): endogene Steuerung des zeitlichen Musters	*Sylvia borin*	LD 12:12, 10:14	GWINNER 1974, BERTHOLD 1976a
8. Zugaktivität (Zugunruhe): regelmäßige Wiederkehr aufgrund circadianer Periodik	*Zonotrichia albicollis*	LD 14:10, 16:8	MCMILLAN *et al.* 1970
9. Zugrichtung: Wahl der art- oder populationsspezifischen Zugrichtung aufgrund endogener Faktoren (demonstriert durch Versetzung oder Untersuchung in Orientierungskäfigen von nicht zugerfahrenen Jungvögeln) (eine Auswahl; s. auch WALLRAFF u. WILTSCHKO in diesem Heft)	*Lanius collurio*	—	KRAMER 1949
	Sylvia atricapilla	—	KRAMER 1949, SAUER 1957
	Ciconia ciconia	—	SCHÜZ 1949
	Sturnus vulgaris	—	HOFFMANN 1954
	Sylvia borin	—	SAUER 1957, WILTSCHKO & GWINN. 1974
	Sylvia curruca	—	SAUER 1957
	Passerina cyanea	—	EMLEN 1969

Tab. 1: Übersicht über die Nachweise endogener und angeborener Steuerungsvorgänge des Vogelzugs

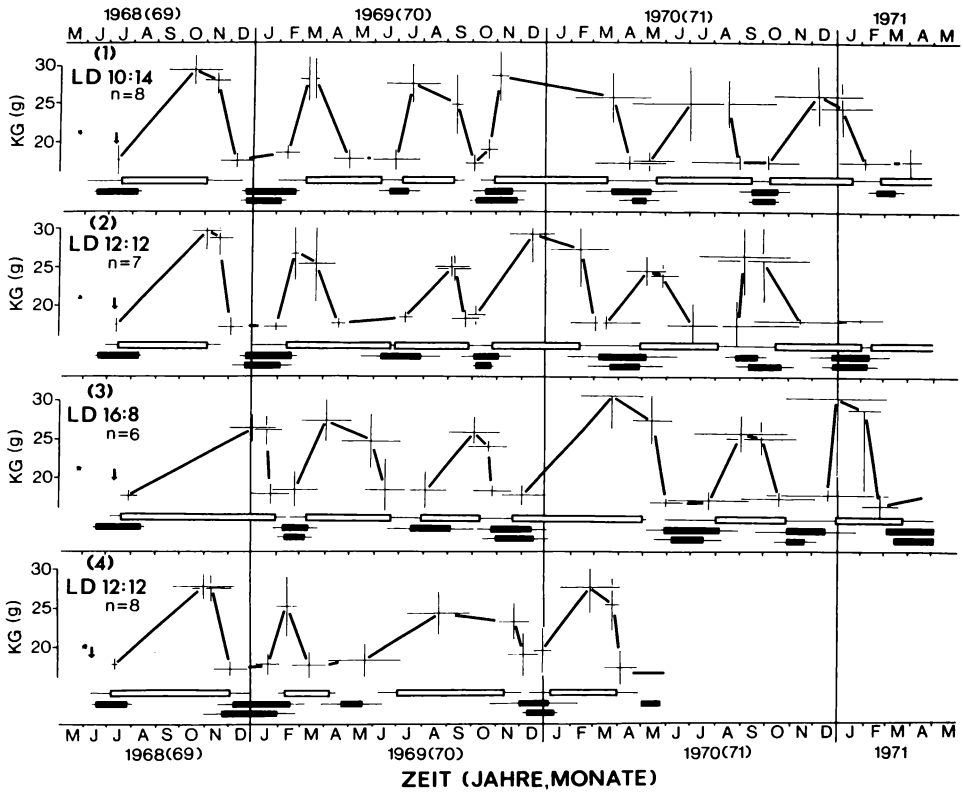

Abb. 1: Circannuale Rhythmik des Körpergewichts, der Mauser und der Zugunruhe bei *Sylvia borin* während drei (zwei) Jahren in verschiedenen konstanten LD—Verhältnissen. Nummern in Klammern: Versuchsgruppen. Die dünnen Linien stellen die Standardabweichungen dar; die Jahreszahlen in Klammern geben die Versuchsjahre der Gruppe 4 an. KG = Körpergewicht, weiße Balken: Nachtunruhe, schwarze Balken: Mauser; obere Reihe: Kleingefiedermauser, untere Reihe: Großgefiedermauser, Sternchen: Schlüpfdaten der handaufgezogenen Vögel, Pfeile: Zeitpunkt der Überführung in konstante Bedingungen (nach BERTHOLD *et al.* 1972a).

schließlich photoperiodischen Steuerung des Vogelzugs erfuhr erst in jüngster Zeit mehr und mehr Einschränkungen, nachdem endogene Faktoren in der Steuerung des Vogelzugs — zum Teil seit langem vermutet oder postuliert (z. B. v. PERNAU 1702, NAUMANN 1797, v. LUCANUS 1929) — mehr und mehr nachgewiesen wurden (Übersicht: z. B. BERTHOLD 1975a). Inzwischen ist unsere Kenntnis über Verbreitung und Wirkungsweise endogener Faktoren bei der Steuerung des Vogelzugs so angewachsen, daß es sich lohnt, eine zusammenfassende Übersicht wie im folgenden davon zu geben.

2. Nachweise endogener und angeborener Steuerungskomponenten des Vogelzugs

Die bisher erzielten Nachweise für endogene und angeborene Steuerungskomponenten von Vogelzugvorgängen sind in Tab. 1 zusammengestellt. Spontanes Auftreten und Abklingen von Zugdisposition — ersichtlich an Depotfettaufbau und -abbau — ist bei 4 Arten nachgewiesen (Tab. 1: 1. Querspalte). In diese Rubrik wurden nur Arten aufgenommen, bei denen sich Zugdisposition bei Aufzucht unter konstanten Bedingungen entwickelte. In allen anderen Fällen ist nicht auszuschließen, daß in der Jugendzeit erlebte Änderungen der Tageslichtdauer

Zugdisposition induziert haben könnten. Bei 3 Arten konnte bisher gezeigt werden, daß Zugdisposition auf circannualer Periodik beruhen und unter konstanten Bedingungen regelmäßig wiederkehren kann (Spalte 2 u. Abb. 1). Für die Gartengrasmücke *Sylvia borin* — die einzige bisher daraufhin untersuchte Art — konnte außerdem endogene Steuerung des zeitlichen Musters des Körpergewichts in der Zugdisposition nachgewiesen werden (Spalte 3 u. Abschn. 4). Bei 4 Arten konnte gezeigt werden, daß an der Nahrungswahl während der Zugdisposition endogene Faktoren beteiligt sind (Spalte 4 u. Abschn. 5).

Spontanes Auftreten und Abklingen von Zugunruhe bei unter konstanten Bedingungen aufgezogenen Jungvögeln ist bei 6 Arten nachgewiesen (Spalte 5); regelmäßige Wiederkehr von Zugunruhe unter konstanten Bedingungen aufgrund von circannualer Periodik ebenfalls bei 6 Arten (Spalte 6 u. Abb. 1). Für die Gartengrasmücke — die einzige bisher daraufhin untersuchte Art — konnte endogene Steuerung des zeitlichen Musters der Zugunruhe nachgewiesen werden (Spalte 7 u. Abschn. 4). Für *Zonotrichia albicollis* ist nachgewiesen, daß die Entwicklung von Zugunruhe auf circadianer Rhythmik beruht (Spalte 8).

Für wenigstens 7 Arten ist nachgewiesen, daß sie ohne Verbindung mit zugerfahrenen Artgenossen ihr Winterquartiert ansteuern oder auffinden können aufgrund genetisch vorgegebener Zugrichtungen (Spalte 9).

3. Beständigkeit der endogenen Steuerung

Bei bisher 9 Jahre unter konstanten Bedingungen gehaltenen Gartengrasmücken und Mönchsgrasmücken *Sylvia atricapilla* ließ sich für die Mauser während der gesamten Versuchsdauer andauernde und durch das ganze Kalenderjahr hindurch freilaufende circannuale Periodik nachweisen (BERTHOLD unveröffentlicht). Was den Zug anbelangt, ließen sich bei denselben Gartengrasmücken — vorläufig ebenfalls bis ins neunte Versuchsjahr hinein (BERTHOLD unveröffentlicht) — regelmäßig Körpergewichtserhöhungen beobachten, die in Umfang und Dauer ganz den anfänglichen mit der Zugunruhe zusammenfallenden gleichen und demnach als Ausdruck einer periodisch wiederkehrenden Zugdisposition anzusehen sind. Für diese periodischen Gewichtserhöhungen ließ sich bisher zwar keine klare circannuale Periodik nachweisen, trotzdem machen diese bis weit über das durchschnittliche Alter freilebender Gartengrasmükken hinaus auftretenden Gewichtserhöhungen wahrscheinlich, daß die nachgewiesene endogene Steuerung der Zugdisposition bei der Gartengrasmücke sehr lange — wohl lebenslang — fortbesteht.

4. Die endogene Programmierung von zeitlichen Mustern

Für einige Sylviiden, vor allem für die Gartengrasmücke, ist nachgewiesen, daß die im Käfig produzierte Zugunruhemenge nicht nur in ihrer zeitlichen Dauer und in ihrer Gesamtmenge, sondern auch in ihrem zeitlichen, während der Zugzeit sich stark verändernden Muster, sehr gut mit der zeitlichen Verteilung der Zugaktivität freilebender Artgenossen übereinstimmt (z. B. BERTHOLD *et al.* 1972b, BERTHOLD 1977a). Nachdem für die genannte Art und für andere Arten endogen gesteuertes Beginnen und Beenden der Zugunruhe nachgewiesen sind (Tab. 1), ergab sich die Frage, ob auch die zeitlichen Muster der Zugaktivität — und der Zugdisposition — endogen gesteuert werden.

GWINNER (1974) unterdrückte die Zugunruhe einer Versuchsgruppe von Gartengrasmükken temporär weitgehend durch völligen Entzug von Lichtquellen. Bei nachfolgendem Wiedereinschalten schwachen Nachtlichtes erreichte die Zugunruhe nur noch die inzwischen relativ niedrigen Werte einer Kontrollgruppe, und die Zugunruhe erlosch bei beiden Gruppen zu nicht signifikant verschiedener Zeit. Dieser Versuch zeigt, daß bei der Gartengrasmücke Zugunruhe nicht nur endogen initiiert und beendet wird, sondern daß auch das zeitliche Muster endogen programmiert ist.

Bei derselben Art ließ sich entsprechendes für das zeitliche Muster des Körpergewichts in der Zeit der Zugdisposition nachweisen (BERTHOLD 1975b). Bei diesem Nachweis wurde bei temporärer durch nährstoffarmes Futter herbeigeführte Reduktion des Körpergewichts auf Werte des Gewichts, wie sie vor der Zugzeit üblich sind, der Ablauf der Zugunruhe nicht beeinträchtigt. In einem weiteren Versuch (BERTHOLD 1976a), ebenfalls bei der Gartengras-

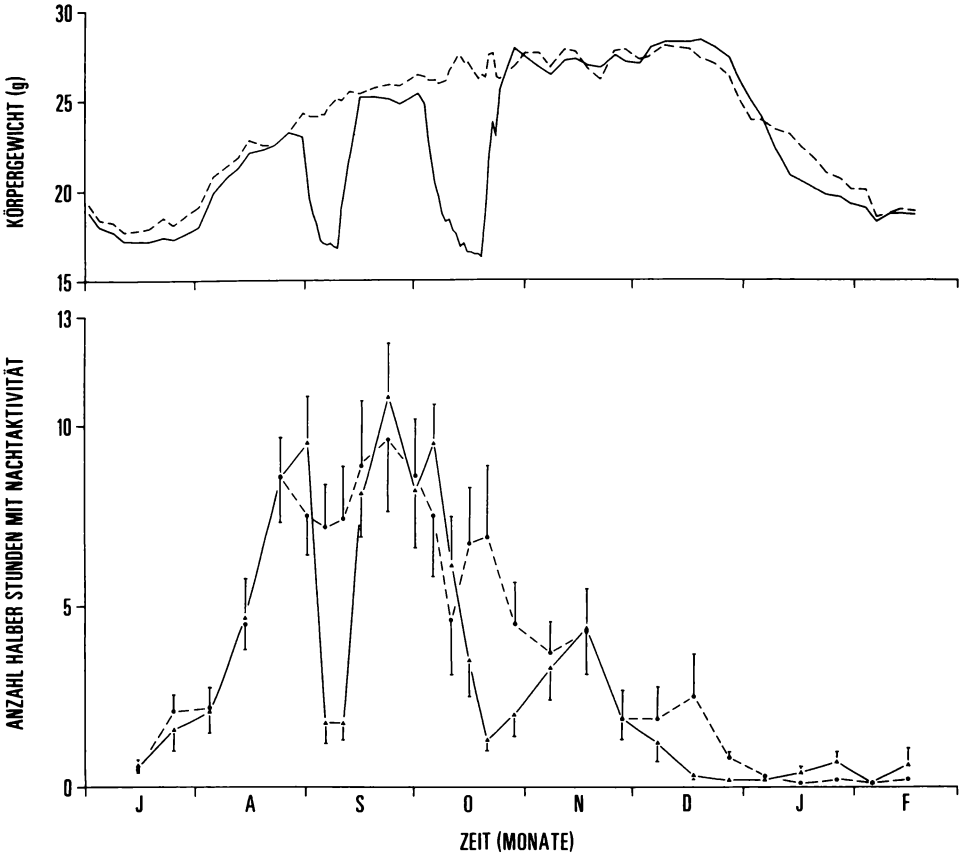

Abb. 2: Änderungen des Körpergewichts und die Entwicklung von Zugunruhe in der Zeit des ersten Wegzugs von *Sylvia borin* unter natürlicher Tageslichtdauer. Ausgezogene Linien, schwarze Dreiecke: Versuchsgruppe, mit zweimaliger Reduktion des Körpergewichts; gestrichelte Linien, schwarze Punkte: Kontrollgruppe, ohne Reduktion des Gewichts, senkrechte Linien: mittlerer Fehler des Mittelwerts (nach BERTHOLD 1976a).

mücke, wurde das Körpergewicht durch Füttern nährstoffarmer Beerennahrung zweimal und stärker, nämlich auf anormal niedrige Werte, erniedrigt (Abb 2). In diesem Versuch wurden im Vergleich zu einer Kontrollgruppe weder der Ausfall an Depotfettanlagerung noch der damit zusammenhängende Ausfall an Zugunruhe nachgeholt. Dieser Versuch zeigt, daß bei der Gartengrasmücke sowohl das zeitliche Muster des Körpergewichts in der Zeit der Zugdisposition als auch das der Zugunruhe endogen programmiert sind.

Die genannten Versuche zeigen ferner folgendes: Nahezu völlige Unterdrückung der Zugunruhe (GWINNER 1974) führte nur zu geringfügiger Erhöhung des Körpergewichts, und erst Gewichtsreduktion bis in den anormalen Bereich hinein verminderte die Zugunruhe. Das bedeutet, daß die beiden endogen programmierten Vorgänge Zugunruhe und Zugdisposition bei der Gartengrasmücke weitgehend unabhängig voneinander ablaufen. Das dürfte einen mehr oder weniger normalen Zugablauf auch dann ermöglichen, wenn das eine oder andere Programm oder der eine oder andere Vorgang teilweise oder vorübergehend gestört sind. Dafür spricht vor allem auch folgender Versuch: Wurde bei Gartengrasmücken das Körpergewicht schon zu Beginn der Zugzeit über mehrere Wochen auf dem Ausgangsniveau niedrig gehalten, so entwickelten die Versuchsvögel dennoch im Vergleich zu einer Kontrollgruppe normal Zugunruhe (BERTHOLD 1977b).

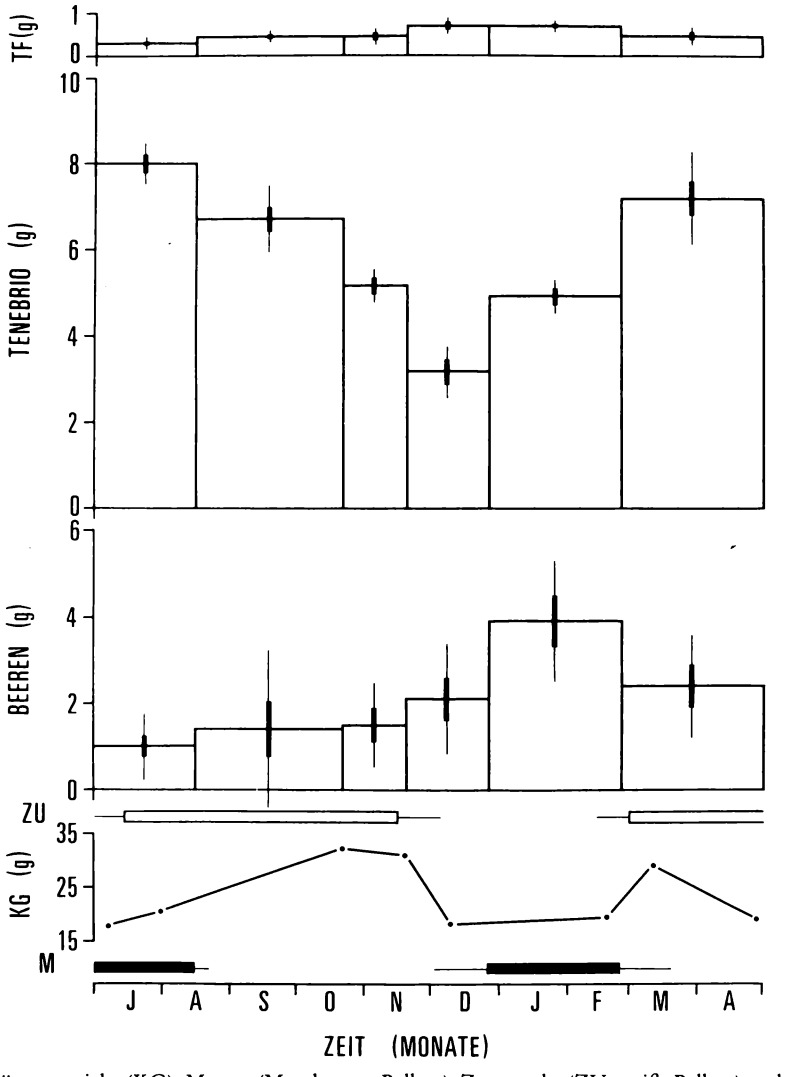

Abb. 3: Körpergewicht (KG), Mauser (M, schwarze Balken), Zugunruhe (ZU, weiße Balken) und Verzehr von Insekten-Trockenfutter (TF), *Tenebrio*-Larven und *Frangula alnus*-Beeren von *Sylvia borin*. Mittelwerte mit Standardabweichung und z. T. mit mittlerem Fehler des Mittelwertes für 6 verschiedene Zeitabschnitte von der Zeit der Jugendmauser bis zur Zeit des Heimzugs (nach BERTHOLD 1976b).

5. Endogene Kontrolle der Ernährung in der Zeit der Zugdisposition

Von verschiedenen Autoren wurde vermutet, jahreszeitliche Umstellungen in der Ernährung, zum Beispiel von vorwiegend aufgenommener Insekten- auf Beerennahrung, stünden mit dem Zug in Verbindung. Beerennahrung wurde bei omnivoren Arten zum Teil als notwendiger und (ausschließlich) bevorzugter Kohlehydratlieferant für die Depotfettbildung während des Zugs angesehen (Übersicht: BERTHOLD 1976b). Umfangreiche Untersuchungen an verschiedenen omnivoren ziehenden Singvogelarten (BERTHOLD 1976b) ergaben, daß in der Zeit der Zugdisposition bei Körpergewichtserhöhung und Depotfettanlagerung animalische Nahrung stark bevorzugt und vegetabilische Nahrung, auch bei großem und reichhaltigem Angebot, weitgehend unbeachtet bleibt (Abb. 3). Diese Laboratoriumsbefunde über eine endogen

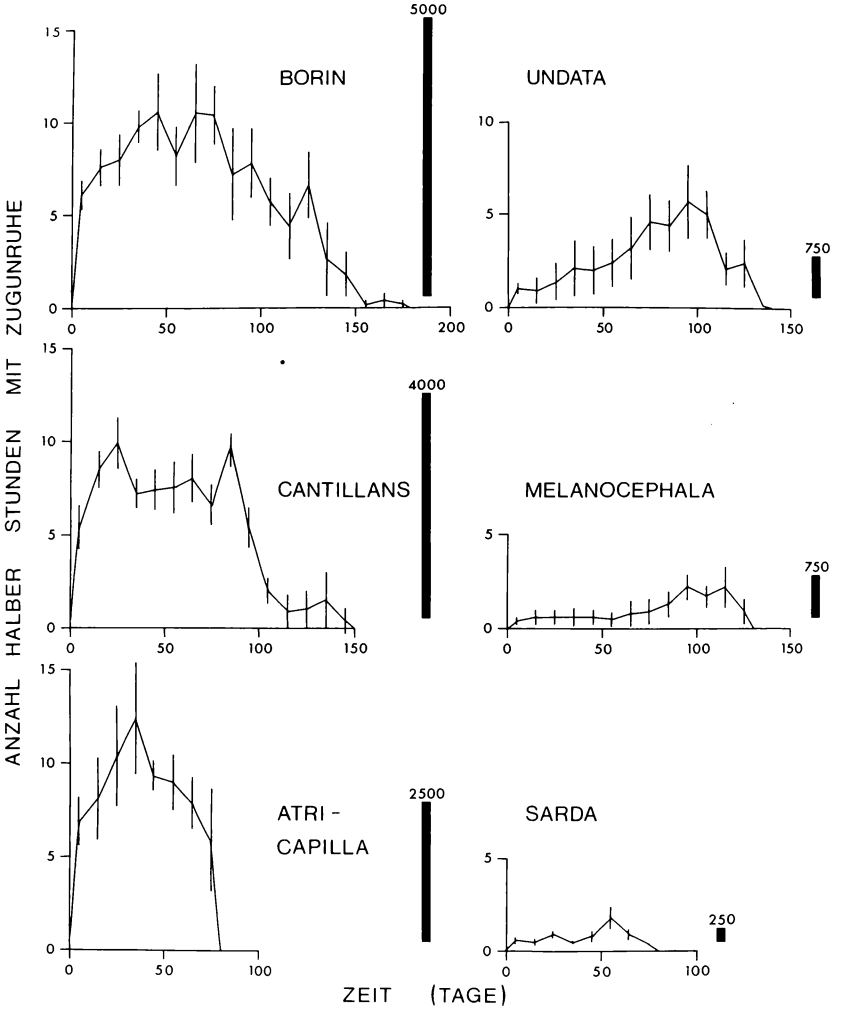

Abb. 4: Muster der Zugunruhe (Kurven: Mittelwerte für 10-Tage-Abschnitte mit mittlerem Fehler des Mittelwertes, gemessen unter natürlicher Tageslichtdauer) und durchschnittliche Zugstrecken (schwarze Säulen; in km) für 6 *Sylvia*-Arten (nach BERTHOLD 1973).

gesteuerte Bevorzugung animalischer Nahrung zur Zugzeit wurden durch Ergebnisse von systematischen Freilanduntersuchungen gestützt: BRENSING (1977) stellte an 35 Arten fest, daß omnivore Kleinvögel zur Zugzeit in einem Rastgebiet mit reichhaltigem Nahrungsangebot vegetabilische Nahrung nur in beschränktem Umfang aufnehmen. Sie ist nach den insgesamt vorliegenden Ergebnissen in erster Linie Zusatznahrung, die als solche die Depotfettbildung in der Zugzeit unterstützen kann.

6. Die Vektoren-Navigations-Hypothese

Bei einer Reihe von Arten erwies sich die Zugunruhe als gut übereinstimmend mit dem Zugablauf freilebender Artgenossen, und zwar sowohl in der Zeit des Auftretens als auch im zeitlichen Muster (Übersicht: z. B. BERTHOLD 1975a). Bei einer Reihe von Arten ist ihre

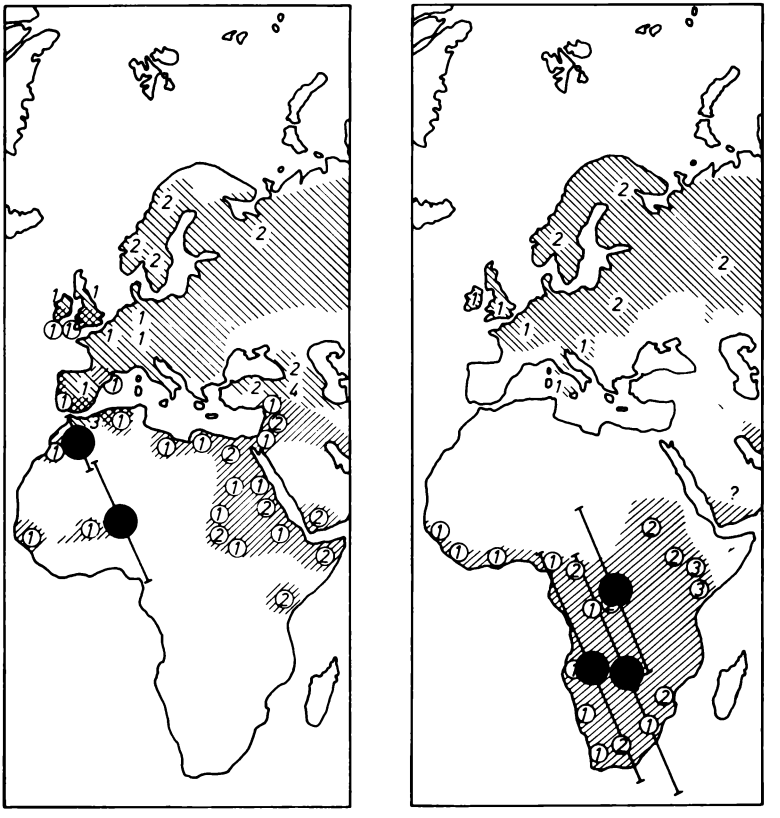

Abb. 5: Brutgebiete und Winterquartiere sowie berechnete Endpunkte des Zuges von Versuchsgruppen (mit mittlerem Fehler des Mittelwerts) bei Umrechnung der Zugunruhewerte auf Ziehen im Freileben von *Phylloscopus collybita* (links) und *P. trochilus* (rechts). Die kleinen Ziffern geben Brut- und Überwinterungsgebiete verschiedener Rassen an (nach GWINNER 1972).

endogene Steuerung (Tab. 1), bei der Gartengrasmücke einschließlich der des zeitlichen Musters, nachgewiesen (Abschn. 4). Diese Daten lassen enge Beziehungen zwischen der vom Vogel produzierten Zugaktivität und der zurückzulegenden Zugstrecke vermuten. NAUMANN schrieb zu diesem Thema bereits 1797 über den Pirol *O. oriolus:* „Weil ich diese Vögel vor allen andern liebe, so habe ich immer einige in meiner Vogelkammer gehabt, von welchen ich diese mehresten jung aufgezogen hatte ... Sie wurden jederzeit unruhig, wenn die Zugzeit angieng, und flogen die ganze Nacht in der Kammer herum; dieses währete allemal bis im November. Hieraus kann man nun schließen, daß dieser Vogel sehr weit, vermutlich bis nach Afrika, ziehet." Ohne daß bislang entsprechende Versuche durchgeführt wurden, nahmen v. LUCANUS (1929) und STRESEMANN (1934) an: „Das Winterquartier wird von dem Zugvogel nicht zielbewußt gesucht, sondern das Ziel der Reise ergibt sich aus dem Erlöschen des Zugtriebes von selbst" beziehungsweise „Der Vogel strebt so lange vorwärts, bis sein Zugtrieb erlischt; und der Zugtrieb bleibt während so vieler Tage aktiv, als im Mittel für die Bewältigung der Entfernung zwischen Geburtsort und Winterquartier benötigt werden."

Vergleiche der Zugunruhe verschiedener Arten und Populationen untereinander und der Zugunruhe mit der zurückzulegenden Zugstrecke ergaben folgendes: Für zwei Laubsänger-*Phylloscopus*- und sechs Grasmücken- *Sylvia*-Arten ist gezeigt, daß Weitstreckenzieher mehr Zugunruhe entwickeln als Mittel- und Kurzstreckenzieher und daß die Menge der entwickelten Zugunruhe positiv mit der zurückzulegenden Zugstrecke korreliert ist (Übersichten: GWINNER 1972, BERTHOLD 1975a, Abb. 4). Gekäfigte Laubsänger, so fand Gwinner 1968 durch Vergleiche der in bestimmten Zeitabschnitten entwickelten Zugunruhe mit der zu derselben Zeit im

Freiland durch freilebende Artgenossen bewältigten Zugstrecke, würden mit ihrer insgesamt entwickelten Zugunruhemenge bei Ziehen im Freien gerade ihr artspezifisches Winterquartier erreicht haben (Abb. 5). Diese Ergebnisse sind die Basis der sogenannten Vektoren-Navigations-Hypothese (SCHMIDT-KOENIG 1973): Nach ihr erreichen erstmals ziehende, also zugunerfahrene Jungvögel, die ihr Winterquartier noch nicht kennen, das artspezifische Winterquartier aufgrund eines endogenen Zugzeitprogrammes beim Ziehen in einer vorgegebenen Zugrichtung. Diese Hypothese, beruhend auf einer endogenen „Richtungs- und Zeitbasis" (EVANS 1968) ist gegenwärtig für das Auffinden des Winterquartiers durch zugunerfahrene Zugvögel am ehesten plausibel und am besten durch experimentelle Befunde sowohl aus dem Laboratorium als auch aus dem Freiland belegt (Übersichten: GWINNER 1972, BERTHOLD 1975a).

Für die intraspezifische Anwendung dieser Hypothese liegen folgende Befunde vor: Bei verschiedenen *Zonotrichia*-Formen fand GWINNER (1972) gute Hinweise für ihre Gültigkeit. Auf verschiedene Populationen des Neuntöters *Lanius collurio* läßt sie sich vorläufig nicht anwenden (GWINNER & BIEBACH 1977). Für verschiedene Gartengrasmückenpopulationen, die trotz unterschiedlich großer zurückzulegender Zugstrecken keine unterschiedlichen Zugunruhemengen entwickeln, könnte sie dennoch zutreffen, und zwar durch Mitwirkung anderer variierender Faktoren (wie unterschiedliches Körpergewicht, verschiedene Flügelform, unterschiedlich lange Nonstopflüge und anderes, BERTHOLD unveröffentlicht). Sicher gilt sie für verschiedene Mönchsgrasmückenpopulationen, die bei unterschiedlichen Zugleistungen unterschiedlich viel Zugunruhe entwickeln (BERTHOLD 1977c).

7. Die mögliche endogene Kontrolle weniger ausgeprägten Zugverhaltens

Bei Teilziehern könnte das Zugverhalten grundsätzlich auf zweierlei Weise gesteuert werden: Zum einen könnte bei ihnen eine endogene Steuerungsgrundlage allgemein weniger ausgeprägt sein als bei mehr ausgeprägten Zugvögeln, und ihr Zugverhalten könnte dafür mehr unmittelbar von Umweltfaktoren abhängig sein. Zum anderen könnten in Teilzieherpopulationen verschiedene Individuen unterschiedlich endogen programmiert sein, so daß in Teilzieherpopulationen Polymorphismus im Zugverhalten auf endogener Grundlage bestehen könnte. Beispiele für erstere Annahme und Übersicht siehe zum Beispiel in BERTHOLD (1975a). MILNE & ROBERTSON (1965) fanden bei der Eiderente *Somateria mollissima* Polymorphismus sowohl in der Zusammensetzung des Eialbumins als auch im Zugverhalten. Ob der beobachtete Polymorphismus im Zugverhalten genetisch fixiert ist, ist offen. Bei teilziehenden Grasmückenarten wurden in denselben konstanten Versuchsbedingungen Individuen — vielfach Nestgeschwister — festgestellt, die viel, wenig oder gar keine Zugunruhe entwickelten (BERTHOLD 1974a und unveröffentlicht). Bei diesen Vögeln, die nach diesen Daten zu schließen im Freiland entweder regelmäßig oder befristet oder gar nicht gezogen wären, kann endogen bedingter Polymorphismus im Zugverhalten angenommen werden.

Ähnlich wie bei Teilziehern, kann das Zugverhalten von Invasionsvögeln theoretisch mehr oder weniger endogen oder exogen gesteuert werden (Übersicht: z. B. BERTHOLD 1975a). Beim Fichtenkreuzschnabel *Loxia curvirostra* ließen sich kürzlich unter konstanten Bedingungen regelmäßige auf circannualer Periodik beruhende Körpergewichtsänderungen beobachten (Abb. 6). Die dabei auftretenden Gewichtserhöhungen durch Depotfett sind offenbar mit den im Freiland zu beobachtenden Fettanlagerungen ziehender Vögel identisch. Nach diesen Befunden dürfte der Fichtenkreuzschnabel eine endogen gesteuerte Zugdisposition besitzen (BERTHOLD 1977d).

Die in diesem Abschnitt mitgeteilten Ergebnisse machen wahrscheinlich, daß auch weniger ausgeprägtes Zugverhalten zumindest zum Teil endogen gesteuert ist.

8. Schlußfolgerungen

Die bisher zum Thema verfügbaren Daten zeigen, daß der Zug mancher Arten wie bei der am eingehendsten daraufhin untersuchten Gartengrasmücke sehr stark endogen gesteuert werden kann: Bei der Gartengrasmücke werden Beginn und Ende von Zugdisposition und Zugaktivität durch circannuale Rhythmik gesteuert, dazuhin sind die zeitlichen Muster beider

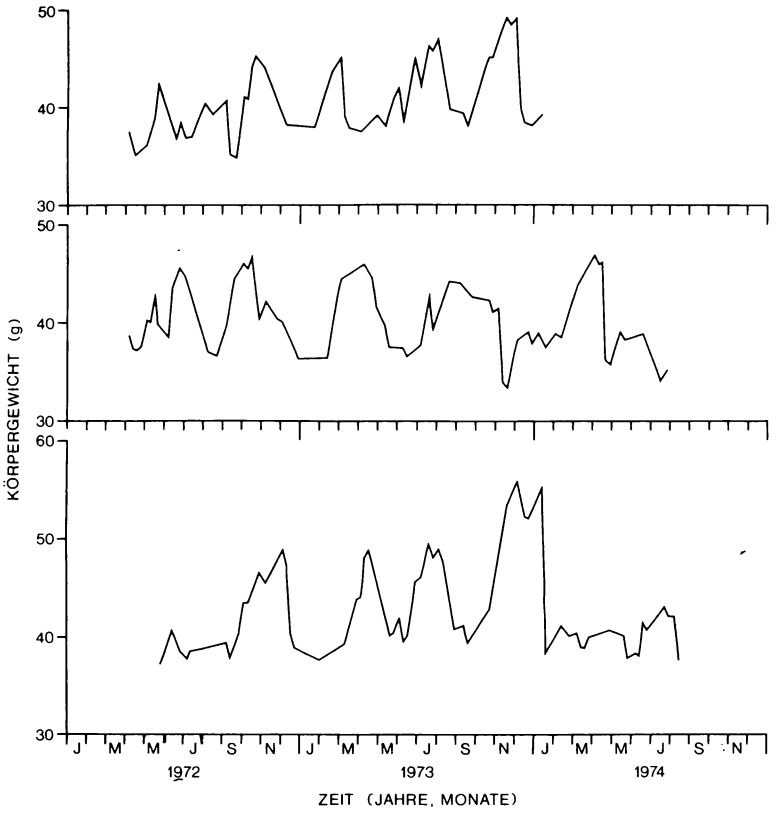

Abb. 6: Körpergewichtskurven von 3 unter konstanten Bedingungen (im LD 12:12) gehaltenen *Loxia curvirostra* (nach BERTHOLD 1977d).

Vorgänge endogen programmiert, die einzuhaltende Zugrichtung einschließlich unterwegs vorzunehmender Richtungsänderungen ist offenbar angeborenermaßen vorgegeben (WILTSCHKO & GWINNER unveröffentlicht), und Unterschiede im Zugverhalten verschiedener Populationen sind offenbar genetisch fixiert (BERTHOLD 1977e). Es ist gegenwärtig nicht auszuschließen, daß bei dieser Art und ähnlich stark endogen programmierten Arten der Zugablauf zumindest der erstmals ziehenden zugunerfahrenen Jungvögel vollkommen endogen gesteuert wird: Bei einer Nord-Süd-Ausdehnung des artspezifischen Brutgebietes von etwa 3000 km und der des Winterquartiers von etwa 4000—5000 km ist denkbar, daß das artspezifische Winterquartier trotz vieler möglicher variierender Umweltfaktoren in der Regel ausschließlich aufgrund eines endogenen Zugzeitmechanismus angesteuert und aufgefunden werden kann. Dabei ist zu bedenken, daß sich endogene Zugzeitprogramme unter Einwirkung aller möglichen modifizierenden Umweltfaktoren entwickelt haben und somit, die Wirkung dieser Faktoren sozusagen berücksichtigt habend, als an die Wirkung dieser Faktoren adaptiert vorzustellen sind.

Trotz dieser denkbaren ausschließlich endogenen Steuerung des Zuges ist wahrscheinlich, daß exogene Faktoren in mannigfacher Weise modifizierend auf die endogene Programmierung des Zugverhaltens wirken oder sie ergänzen. Aus Versuchen ist modifizierende Wirkung der Tageslichtdauer auf die Menge der produzierten Zugunruhe bekannt (z. B. BERTHOLD et al. 1972b). Danach sind bei freilebenden Vögeln modifizierende Einwirkungen der Photoperiodizität auf das endogene Zugzeitprogramm nicht auszuschließen. Viele zugerfahrene Zugvögel kehren immer wieder nicht nur an den einmal innegehabten Brutplatz, sondern ebenso genau in dieselben früher aufgesuchten

Winterquartiere zurück (Übersichten: z. B. ZINK 1973, BERTHOLD 1975a). Für dieses präzise Auffinden eng begrenzter Gebiete sind andere Mechanismen als endogene Zug-Zeit-Richtungs-Programme oder aber ergänzende Mechanismen anzunehmen. Entsprechendes ist nicht unwahrscheinlich, wenn sehr eng begrenzte populationsspezifische Winterquartiere aufgesucht werden. Gegen Ende des Zuges, beim Aufsuchen eines günstigen Überwinterungsplatzes im mehr oder weniger großen art- oder populationsspezifischen Winterquartier, könnten äußere Faktoren, die mit den lokalen Gegebenheiten zusammenhängen, eine Rolle spielen (z. B. HELMS 1963: adaptational migratory restlessness).

Das Zusammenwirken der verschiedenen nachgewiesen endogenen Steuerungskomponenten mit möglichen exogenen Faktoren ist bisher nicht untersucht und sollte in kombinierten Freiland- und Laboraroriumsstudien bevorzugt bearbeitet werden. Z. B. entwickeln Garten- und Mönchsgrasmücken in der endogen vorgegebenen Zugzeit unter konstanten Bedingungen nicht jede Nacht Zugunruhe, und in Nächten mit Zugunruhe kann die entwickelte Aktivitätsmenge von Nacht zu Nacht beträchtlich, auch interindividuell, variieren (BERTHOLD, in Vorbereitung). Es ist denkbar, daß diese endogen produzierten Muster aus Zugaktivitäts-Schüben und Pausen bei aktivem Zug unter natürlichen Bedingungen unter Anpassung an diese Bedingungen ökonomisch eingenischt werden. Diese Einnischung könnte dadurch zustande kommen, daß die endogen produzierten Zugschübe und Pausen durch wechselnde Umweltbedingungen, wenn erforderlich, etwas verschoben — synchronisiert — werden, ohne daß sich dabei die endogen produzierte Gesamtaktivitätsmenge (wesentlich) verändert. Auf diese Weise könnten endogene Zugmuster unter Ausnützung für den Zug günstiger und unter Vermeidung ungünstiger Bedingungen in die Umwelt „eingepaßt" werden. Das läßt sich experimentell prüfen und bedarf dringend der Untersuchung.

Mit wenigen Ausnahmen wurden die bisher erzielten Nachweise endogener Steuerungsgrundlagen des Vogelzugs nur in einer Familie, nämlich an Sylviiden, gewonnen. Es sprechen zwar viele Befunde sowohl aus dem Freiland als auch aus dem Laboratorium für ähnliche Verhältnisse in anderen systematischen Gruppen (z. B. BERTHOLD 1975a), dennoch sollten für das weitere Verständnis des Vogelzugs seine endogenen Steuerungsgrundlagen auch in anderen Familien und Ordnungen bald eingehend untersucht werden.

9. Summary

Endogenous control of bird migration

In this overview our present knowledge of the participation of endogenous factors in the control of bird migration is summarized. In detail, the following aspects are treated: The various proofs of endogenous and inborn components controlling migration (Sect. 2, Tab. 1), the significance of the endogenous control (Sect. 3, 8), the endogenous control of temporal physiological patterns during migration (Sect. 4) and of nutrition during the period of migratory disposition (Sect. 5), the „Vektoren-Navigations-Hypothese" (Sect. 6), and the possible amount of endogenous control of less typical migratory habit (Sect. 7).

For the garden warbler, which has been studied most intensively with respect to endogenous control mechanisms of migration, the following picture can now be drawn: onset and end of the period of migratory disposition as well as of migratory activity are controlled by circannual rhythms, and also the temporal patterns of both events are endogenously controlled. Furthermore, different migratory habits of different populations are obviously genetically preprogrammed, and the migratory direction — shifts during migration included — is obviously also genetically fixed. Presently, it cannot be excluded, that the first migration of young unexperienced typical migrants as garden warblers is (almost) exclusively based on endogenous factors. The participation of modifying, e. g., synchronizing factors, however, is very probable, and possibilities of the interaction of endogenous and environmental factors are discussed (Sect. 8).

10. Literatur

Berthold, P. (1973): Relationships between migratory restlessness and migration distance in six *Sylvia* species. Ibis 115: 594—599. • Ders. (1974a): Circannuale Periodik bei Grasmücken (*Sylvia*) III. Periodik der Mauser, der Nachtunruhe und des Körpergewichtes bei mediterranen Arten mit unterschiedlichem Zugverhalten. J. Orn. 115: 251—272. • Ders. (1974b): Endogene Jahresperiodik — Innere Jahreskalender als Grundlage der jahreszeitlichen Orientierung bei Tieren und Pflanzen. Konstanzer Universitätsreden Nr. 69. Universitätsverlag, Konstanz. • Ders. (1975a): Migration: Control and metabolic physiology. In: Avian Biology (herausgeg. v. D. S. Farner & J. R. King), Vol. 5: 77—128. Academic Press,

New York & London. • Ders. (1975b): Migratory fattening: endogenous control and interaction with migratory activity. Naturwiss. 62: 399. • Ders. (1976a): Über den Einfluß der Fettdeposition auf die Zugunruhe bei der Gartengrasmücke *Sylvia borin*. Vogelwarte 28: 263— 266. • Ders. (1976b): Animalische und vegetabilische Ernährung omnivorer Singvogelarten: Nahrungsbevorzugung, Jahresperiodik der Nahrungswahl, physiologische und ökologische Bedeutung. J. Orn. 117: 145—209. • Ders. (1977a): Endogenous factors involved in bird migration. Proc. Conf. Study Conserv. Migratory Birds Baltic Basin. Tallinn, 1974: 45—58. • Ders. (1977b): Über die Entwicklung von Zugunruhe bei der Gartengrasmücke *Sylvia borin* bei verhinderter Fettdeposition. Vogelwarte 29 (im Druck). • Ders. (1977c): Über die endogene Programmierung der Zugaktivität verschiedener Populationen der Mönchsgrasmücke *Sylvia atricapilla*. Vogelwarte 29 (im Druck). • Ders. (1977d): Über eine mögliche endogene Steuerung der Zugdisposition beim Fichtenkreuzschnabel *Loxia curvirostra*. J. Orn. 118: 203—204. • Ders. (1977e): Steuerung der Jugendentwicklung bei verschiedenen Populationen derselben Art: Untersuchungen an südfinnischen und südwestdeutschen Gartengrasmücken *Sylvia borin*. Vogelwarte 29: 38—44. • Berthold, P., E. Gwinner & H. Klein (1971): Circannuale Periodik bei Grasmücken *(Sylvia)*. Experientia 27: 399. • Dies. (1972a): Circannuale Periodik bei Grasmücken I. Periodik des Körpergewichtes, der Mauser und der Nachtunruhe bei *Sylvia atricapilla* und *S. borin* unter verschiedenen konstanten Bedingungen. J. Orn. 113: 170—190. • Berthold, P., E. Gwinner, H. Klein & P. Westrich (1972b): Beziehungen zwischen Zugunruhe und Zugablauf bei Garten- und Mönchsgrasmücke *(Sylvia borin* und *S. atricapilla)*. Z. Tierpsychol. 30: 26—35. • Brensing, D. (1977): Nahrungsökologische Untersuchungen an Zugvögeln in einem südwestdeutschen Durchzugsgebiet während des Wegzuges. Vogelwarte 29: 44—56. • Dolnik, V. R. (1974): Annual cycles of migratory fat deposition, sexual activity and moult in chaffinches *(Fringilla coelebs)* under constant photoperiodic conditions. Zurnal Obscei Biol. 35: 543—552. • Emlen, S. T. (1969): The development of migratory orientation in young indigo buntings. Living Bird 8: 113—126. • Evans, P. R. (1968): Reorientation of Passerine night migrants after displacement by the wind. Brit. Birds 61: 281—303. • Farner, D. S. (1955): The annual stimulus for migration: Experimental and physiologic aspects. In: Recent Studies of Avian Biology (herausgeg. v. A. Wolfson), 198—237. Univ. Illinois Press, Urbana. • Gwinner, E. (1967): Circannuale Periodik der Mauser und der Zugunruhe bei einem Vogel. Naturwiss. 54: 447. • Ders. (1968): Artspezifische Muster der Zugunruhe bei Laubsängern und ihre mögliche Bedeutung für die Beendigung des Zuges im Winterquartier. Z. Tierpsychol. 25: 843—853. • Ders. (1971): A comparative study of circannual rhythms in warblers. In: Biochronometry (herausgeg. v. M. Menaker), 405—427. National Academy Science, Washington. • Ders. (1972): Endogenous timing factors in bird migration. In: Animal Orientation and Navigation (herausgeg. v. S. R. Galler, K. Schmidt-Koenig, G. J. Jacobs & R. E. Belleville), 321—338. NASA, Washington. • Ders. (1974): Endogenous temporal control of migratory restlessness in warblers. Naturwiss. 61: 405. • Ders. (1975): Circadian and circannual rhythms in birds. In: Avian Biology (herausgeg. v. D. S. Farner & J. R. King), Vol. 5: 221—285. Academic Press, New York & London. • Gwinner, E., P. Berthold & H. Klein (1971): Untersuchungen zur Jahresperiodik von Laubsängern II. Einfluß der Tageslichtdauer auf die Entwicklung des Gefieders, des Gewichts und der Zugunruhe bei *Phylloscopus trochilus* und *Ph. collybita*. J. Orn. 112: 253—265. • Dies. (1972): Untersuchungen zur Jahresperiodik von Laubsängern III. Die Entwicklung des Gefieders, des Gewichts und der Zugunruhe südwestdeutscher und skandinavischer Fitisse *(Phylloscopus trochilus* und *Ph. t. acredula)*. J. Orn. 113: 1—8. • Gwinner, E., & H. Biebach (1977): Endogene Kontrolle der Mauser und der Zugdisposition bei südfinnischen und südfranzösischen Neuntötern *(Lanius collurio)*. Vogelwarte 29: 56—63. • Helms, C. W. (1963): Annual cycle and Zugunruhe in birds. Proc. 13 Internat. Orn. Congr., Ithaca, 1962, 925—939. • Hoffmann, K. (1954): Versuche zu der im Richtungsfinden der Vögel enthaltenen Zeitschätzung. Z. Tierpsychol. 11: 453—475. • Kramer, G. (1949): Über Richtungstendenzen bei der nächtlichen Zugunruhe gekäfigter Vögel. In: Ornithologie als biologische Wissenschaft (herausgeg. v. E. Mayr & E. Schüz), 269—283. Winter, Heidelberg. • Lucanus, F. von (1929): Die Rätsel des Vogelzuges. Beyer & Mann, Langensalza. • McMillan, J. P., S. A. Gauthreaux & C. W. Helms (1970): Spring migratory restlessness in caged birds: a circadian rhythm. BioSci. 20: 1259—1260. • Milne, H., & F. W. Robertson (1965): Polymorphismus in egg albumen protein and behaviour in the eider duck. Nature 205: 367—369. • Naumann, J. A. (1797): Naturgeschichte der Land- und Wasservögel des nördlichen Deutschlands und angränzender Länder, nach eigenen Erfahrungen entworfen, und nach dem Leben gezeichnet I: 192—193. • Pernau, F. A. von (1702): Unterricht. Was mit dem lieblichen Geschöpff, denen Vögeln, auch ausser dem Fang, nur durch Ergründung deren Eigenschafften und Zahmmachung oder anderer Abrichtung man sich vor Lust und Zeitvertreib machen könne. Nürnberg. • Sauer, F. (1957): Die Sternorientierung nächtlich ziehender Grasmücken *(Sylvia atricapilla, borin* und *curruca)*. Z. Tierpsychol. 14: 29—70. • Schmidt-Koenig, K. (1973): Über die Navigation der Vögel. Naturwiss. 60: 88—94. • Schüz, E. (1949): Zur Frage der angeborenen Zugwege. Vogelwarte 15: 219—226. • Stresemann, E. (1934): Aves. In: Handbuch der Zoologie (herausgeg. v. T. Krumbach), Vol. 7. de Gruyter, Berlin. • Wiltschko, W., & E. Gwinner (1974): Evidence for an innate magnetic compass in garden warblers. Naturwiss. 61: 406. • Zink, G. (1973): Der Zug europäischer Singvögel, 1. Lfg. Vogelzug-Verlag, Möggingen.

Anschrift des Verfassers: Doz. Dr. P. Berthold, Vogelwarte Radolfzell, D 7760 Schloß Moeggingen

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_SH

Autor(en)/Author(s): Berthold Peter

Artikel/Article: Endogene Steuerung des Vogelzuges 4-15