

Aus dem Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie
Vogelwarte Radolfzell

Untersuchung der Nachtunruhe diesjähriger und adulter sowie handaufgezogener und gefangener *Sylvia atricapilla*¹⁾

Von Peter Berthold

1. Einleitung

Von einer größeren Anzahl von Vogelarten ist bekannt, daß ihre Nachtunruhe zur Wegzugzeit den zeitlichen Zugablauf freilebender Artgenossen — als Zuginruhe — recht gut widerspiegelt, während die Nachtunruhe zur Heimzugzeit regelmäßig als sogenannte „Sommerunruhe“ die Brutzeit über bis zum Beginn der postnuptialen Mauser andauert. Zur Erklärung dieser Sommerunruhe wurden drei Hypothesen formuliert: 1) Sie ist überhaupt nicht Ausdruck von Zugaktivität; 2) sie ist Zugaktivität, die nicht beendet werden kann, weil der gekäfigte Vogel nicht auf Reize reagieren kann, die von seinem „Heimatgebiet“ ausgehen, auf das er geprägt wurde oder 3), weil er Fortpflanzungsverhalten nicht in erforderlichem Maß entwickeln kann. Gegenwärtig sprechen die wenigen Untersuchungsergebnisse am ehesten für die dritte Hypothese, ohne daß sich die anderen Hypothesen ausschließen lassen (Übersicht: GWINNER & CZESCHLIK 1978).

In dieser Arbeit soll die Nachtunruhe diesjähriger handaufgezogener und gefangener sowie adult gefangener Vögel von der Wegzugzeit an vergleichend untersucht werden, was bisher nicht durchgeführt wurde. Als Versuchsvogel wurde die Mönchsgrasmücke *Sylvia atricapilla* gewählt, deren Nacht- und Zuginruhe bereits unter verschiedenen Gesichtspunkten untersucht wurde (Übersichten: BERTHOLD 1978 a, b). Im einzelnen soll zum einen geprüft werden, ob die Nachtunruhe gefangener Jungvögel von der Zuginruhe handaufgezogener Jungvögel abweicht, zum anderen, ob als Altvögel gefangene Vögel, die vor dem Versuch schon mindestens einmal ein Winterquartier aufgesucht haben, ihre Nachtunruhe über die Wegzugzeit hinaus verlängern. Wie viele andere Arten (z. B. ZINK 1973) weisen auch Mönchsgrasmücken (HERRERA & RODRIGUEZ 1979) Winterquartiertreue auf, d. h., sie dürften auf bestimmte Winterquartiere mehr oder weniger „geprägt“ sein. Entsprechend den Vorstellungen über die Sommerunruhe könnte diese Prägung zu einer Nachtunruheverlängerung in den Winter hinein führen. Von den hier behandelten Versuchen sind wesentliche Grundlagen für weiterführende Untersuchungen über Zuginruhe-Verlängerungen, die Zuginruhe an sich und den Zugtrieb allgemein zu erwarten.

2. Material und Methode

2.1. Versuchsvögel: Die Versuchsvögel wurden 1977 in SW-Deutschland im Bereich des westlichen Bodensees im Raum Radolfzell-Friedrichshafen beschafft, und zwar

a) 10 nestjunge *Sylvia atricapilla*, geschlüpft in der Zeit vom 20.—23. Mai,

b) 10 diesjährige Fänglinge, gefangen in der ersten Juliwoche und

c) 10 adulte Fänglinge, gefangen von Ende Mai bis Anfang Juli, davon 6 an Nestern, deren Junge ebenfalls als Versuchsvögel verwendet wurden.

2.2. Aufzucht, Haltung, Registrierung, Auswertung: Die nestjungen Versuchsvögel wurden wie in früheren Versuchen im SW-deutschen Naturtag aufgezogen, die Fänglinge im SW-deutschen Naturtag in Käfige eingewöhnt. Alle Versuchsvögel wurden in demselben Versuchsraum gemeinsam im SW-deutschen Naturtag gehalten. Ihre Aktivität wurde ab 13. Juli 1977 wie in früheren Versuchen registriert und ausgewertet (Näheres s. BERTHOLD et al. 1970, 1972b, BERTHOLD 1978c).

¹⁾ 29. Mitteilung aus dem Grasmückenprogramm des Instituts.

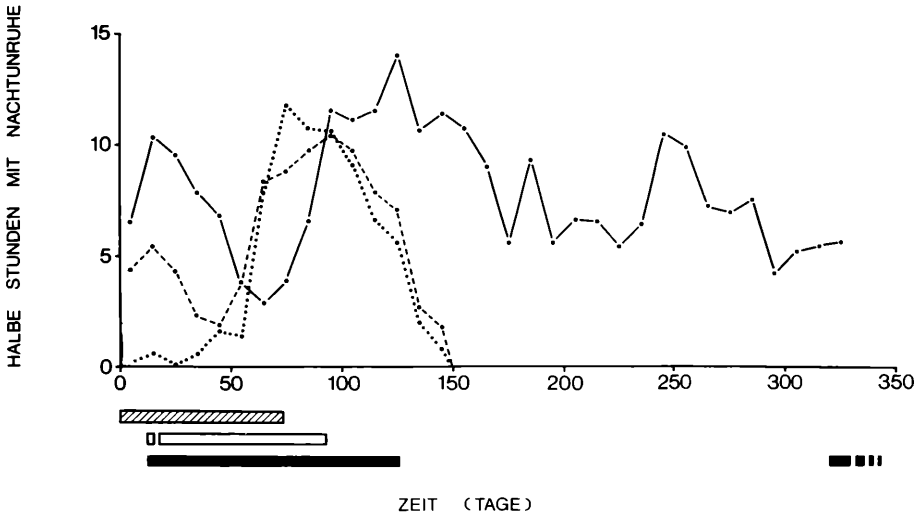


Abb. 1: Nachtunruhe und Mauser diesjähriger handaufzogener (punktierte Linie, schraffierter Balken), diesjähriger gefangener (gestrichelte Linie, weißer Balken) und adult gefangener (ausgezogene Linie, schwarzer Balken) *Sylvia atricapilla*. Tag 0 = Beginn der Aktivitätsregistrierung. — Nocturnal restlessness and molt of young handraised (dotted line, hatched bar), young trapped (broken line, white bar) and adult trapped (solid line, black bars) *Sylvia atricapilla*. Day 0 = onset of activity registration.

3. Ergebnisse

Ein Vergleich der Nachtunruhemuster zwischen den drei Versuchsgruppen (Abb. 1) zeigt beträchtliche Unterschiede: Die handaufgezogenen Vögel entwickelten bis etwa zum 50. Tag der Registrierung kaum Zugunruhe. Danach produzierten sie das aus früheren Untersuchungen (z. B. BERTHOLD et al. 1972b) bekannte Zugunruhemuster und beendeten die Unruhe bis zum 150. Tag. Die diesjährigen Fänglinge verhielten sich zwischen dem 50. und 150. Tag wie die handaufgezogenen und beendeten ihre Unruhe gleichzeitig mit diesen. Im Gegensatz zu den handaufgezogenen Vögeln entwickelten sie jedoch schon während der ersten Zeit ihrer Jugendmauser einen Unruhe-Vorgipfel, von dem ein Abfall zur Mitte der Jugendmauser hin zu beobachten ist, bevor der steile Anstieg zur Hauptunruhe beginnt. Dieser Vorgipfel mit reichlich 5 halben Stunden pro Nacht ist von der Unruhemenge der handaufgezogenen Vögel zu derselben Zeit mit weniger als einer halben Stunde pro Nacht signifikant ($p < 0,001$, U-Test) verschieden.

Die Nachtunruhe der adult gefangenen Mönchsgrasmücken zeigt ein stark abweichendes Bild. Zwar tritt auch bei ihnen, wie bei den diesjährigen Fänglingen, zu Mauserbeginn ein Vorgipfel auf, aber dieser Vorgipfel erreicht hier mit einer Intensität von über 10 halben Stunden pro Nacht die Höhe der Hauptzugunruhe der diesjährigen Vögel und ist signifikant ($p < 0,05$) höher als der Vorgipfel der diesjährigen Fänglinge. Die Hauptunruhe setzt bei den Altvögeln — sicherlich bedingt durch die als Vollmauser intensiver und länger ablaufende Mauser — später ein als bei den diesjährigen Vögeln und erreicht hier den höchsten Gipfelwert. Nach einem mehr oder weniger kontinuierlichen Abfall der Unruhe bis etwa zum 175. Tag (auf ein im Mittel etwas tiefer liegendes Niveau zwischen durchschnittlich etwa 5 und 10 halben Stunden pro Nacht) bleibt die Unruhe bis über den Beginn der Sommermauser hinaus bis zum Versuchsende Mitte Juni des nächsten Jahres erhalten. Der deutliche Anstieg der Unruhe um den 250. Tag fällt in die Zeit des Heimzugs im März und ist offenbar — bis zum Abfall um den 300. Tag — Ausdruck des Heimzugs in Form von Heimzug-Zugunruhe. Danach entwickelten die Vögel mit durchschnittlich etwa 5 halben Stunden pro Nacht Sommerunruhe.

4. Schlußfolgerungen, Diskussion der Ergebnisse

Die Untersuchung zeigt als auffallendstes Ergebnis, daß erhebliche Verlängerung der Nachtunruhe bei *Sylvia atricapilla* auch zur Wegzugzeit auftreten kann. Und zwar bleibt bei adult gefangenen Vögeln die Entwicklung von Nachtunruhe nach der Wegzugzeit über den Winter, die nachfolgende Heimzugzeit, die Brutzeit bis über den Beginn der nachfolgenden postnuptialen Mauser bestehen. Diese Unruhe setzt sich somit zusammen aus der Zugunruhe der Weg- und der Heimzugperiode, der Sommerunruhe und, analog zu letzterer, aus einer „Winterunruhe“, die zwischen die beiden Zugunruheperioden fällt. Diesjährige Fänglinge beenden hingegen ihre Nachtunruhe wie handaufgezogene Vögel gegen Ende der Wegzugzeit. Die hier beschriebene Winterunruhe ist somit — im Gegensatz zur Sommerunruhe — ein Charakteristikum adult gefangener Vögel.

Für die Erklärung der Sommerunruhe — als einer Verlängerung der Heimzug-Zugunruhe — erschien bei Kleinvögeln am ehesten plausibel die Unfähigkeit, bei Käfighaltung in ausreichendem Umfang Fortpflanzungsverhalten entwickeln zu können (s. Abschn. 1). Diese Erklärung ist nicht oder nur in sehr beschränktem Umfang auf die nunmehr festgestellte Winterunruhe anwendbar, da *Sylvia atricapilla* zur Zeit dieser Winterunruhe Fortpflanzungsverhalten nicht oder nur in sehr geringem Umfang zeigt und unentwickelte Gonaden besitzt (z. B. BERTHOLD et al. 1972a). Für die Winterunruhe, die nur bei den adult gefangenen Vögeln beobachtet wurde, bieten sich jedoch folgende Erklärungsmöglichkeiten an: 1) Sie ist eine Verlängerung der Wegzug-Zugunruhe, die auf die Suche nach einem bekannten bereits früher aufgesuchten Winterquartier ausgerichtet ist, auf das die Vögel „geprägt“ sind oder 2), sie ist eine Unruhe anderen Ursprungs, die mit dem Aufsuchen eines bekannten Winterquartiers ebensowenig zu tun hat wie mit der verhinderten Entwicklung von Fortpflanzungsverhalten — vielleicht aber mit der Eingewöhnung der Vögel. Die letztere Annahme beruht darauf, daß nur die handaufgezogenen Mönchsgrasmücken ausschließlich während der Zugzeit Unruhe entwickelten, während die Fänglinge gleich zu Beginn der Registrierung, noch während der Mauser und lange vor der Zugzeit, eine Art „Vorunruhe“ zeigten, die im Verhalten freilebender Vögel im Gegensatz zur Zugunruhe kein Gegenstück findet (z. B. BERTHOLD & DORKA 1969, KLEIN et al. 1973). Diese Vorunruhe hängt möglicherweise mit der im Gegensatz zu handaufgezogenen Vögeln relativ abrupt und spät erfolgenden Umstellung auf das Käfigleben zusammen und soll daher, bis u. U. andersartige Erklärungen dafür gefunden worden sind, als „Eingewöhnungsunruhe“ bezeichnet werden. Diese Eingewöhnungsunruhe war bei den adulten Fänglingen viel stärker ausgeprägt als bei den diesjährigen. Das mag seine Ursache darin haben, daß Altvögel beim Eingewöhnen an das Leben im Käfig aufgrund viel längerer Erfahrung im Freileben anders reagieren und entsprechend stärkere Unruhe als Jungvögel zeigen.

! Diese Eingewöhnungsunruhe in Zusammenhang mit Dispersionsverhalten zu sehen, erscheint abwegig: Sie ist so stark ausgeprägt, daß sie die Jungvögel weit über das aus den Ringfunden bekannte Dispersionsareal hinaus bringen würde und ist zudem bei den bekanntlich nicht oder nicht stärker als die Jungvögel dispergierenden Altvögeln etwa doppelt so hoch wie bei den Jungvögeln. Ferner sollte diese Unruhe, wäre sie eine Art vorgegebener Dispersions-Unruhe, auch bei den handaufgezogenen Jungvögeln auftreten.

Auffallend und unerwartet war, daß die adulten Fänglinge zur Zugzeit eher mehr Unruhe entwickelten als die diesjährigen Vögel. Möglicherweise wird bei den adult gefangenen Mönchsgrasmücken auch noch die Zugunruhe von fortbestehender Eingewöhnungsunruhe, die ja selbst während der Vollmauser nicht erlischt, überlagert. Diese Eingewöhnungsunruhe könnte sogar noch über die Wegzugzeit andauern und im wesentlichen die Winterunruhe ausmachen, aus der sich dann die Zugunruhe des Heimzugs nur teilweise abhebt.

Zusammenfassend lassen sich für die adult gefangenen Mönchsgrasmücken fünf Nachtunruhe-Abschnitte beschreiben: Eingewöhnungsunruhe vor der Wegzugzeit, Zugunruhe zur Wegzugzeit, Winterunruhe, Zugunruhe zur Heimzugzeit und Sommerunruhe.

Möglichkeiten zur Erklärung und Abgrenzung der einzelnen Unruhephasen bestehen zum einen in der Erfassung der physiologischen, vor allem auch der hormonellen Situation der Vögel während aller Unruhephasen, zum anderen in der Bestimmung der Gerichtetheit der Unruhe. Für die Eingewöhnungsunruhe ist anzunehmen, daß sie ungerichtet ist und nicht von physiologischen Umstellungen begleitet ist, die für Zugzeiten charakteristisch sind (Fettanlagerung und andere Merkmale der Zugdisposition). Dagegen sollte die Zugunruhe des Weg-

und Heimzugs gerichtet (s. VIEHMANN 1979) und von Zugdisposition begleitet sein. Sommer- und Winterunruhe könnten, wenn sie auf prospektive Brut- beziehungsweise Winterquartiere ausgerichtet sind, sowohl gerichtet als auch ungerichtet und entweder von Vögeln mit oder ohne Zugdisposition entwickelt werden. Möglicherweise aber lassen sich Sommer- und Winterunruhe unabhängig von ihrer Gerichtetheit durch einen von der Zugdisposition deutlich verschiedenen physiologischen Zustand charakterisieren. Bei *Passerina cyanea* beobachteten EMLÉN et al. (1976) in späten Phasen der Sommerunruhe Ungerichtetheit im Gegensatz zur vorangehenden Zugzeit.

Bei allen weiteren Untersuchungen sollte folgendes bedacht werden: Die Winterunruhe ist sicher nicht das Ergebnis verhinderten Fortpflanzungsverhaltens, sondern eher entweder Appetenzverhalten nach einem bekannten Winterquartier oder andauernde Eingewöhnungsunruhe. Die Sommerunruhe ist ganz sicher keine Eingewöhnungsunruhe, denn sie tritt auch regelmäßig bei Vögeln auf, die handaufgezogen wurden und vor der Sommerunruhe keine Winterunruhe entwickelt hatten. Daß die Sommerunruhe Appetenzverhalten nach einem bestimmten „Heimatgebiet“ darstellt, ist unwahrscheinlich, nachdem handaufgezogene Jungvögel, die schon sehr früh dem Nest entnommen wurden und im wesentlichen nur ihren Käfig als „Heimat“ erlebten, dennoch regelmäßig Sommerunruhe zeigen (Übersicht: GWINNER & CZESCHLIK 1978). Gegen diese Annahme spricht auch, daß handaufgezogene Jungvögel, die zur Brutzeit in geeignete Volieren gesetzt werden, regelmäßig brüten. Bei bis zu sieben Bruten pro Saison sitzen die ♀ dabei mit Ausnahme weniger Nächte während der Eiablage nachweislich 12–14 Nächte pro Brut auf ihrem Gelege (BERTHOLD & QUERNER 1978 und unveröffentlicht). Damit entfällt für diese ♀ im wesentlichen die Zeit für die Entwicklung von Sommerunruhe, und auch für die nachts nicht brütenden ♂ ergaben sich keinerlei Hinweise darauf, daß sie in den Brutvolieren Sommerunruhe entwickelt hätten. Diese Befunde im Zusammenhang mit dem Brüten in Volieren stützen am stärksten die Hypothese (s. Abschn. 1), daß Sommerunruhe aus verhindertem Fortpflanzungsverhalten resultiert.

Die hier dargestellten Überlegungen und Befunde machen wahrscheinlich, daß Sommer- und Winterunruhe nicht homolog, sondern verschiedenen Ursprungs sind. Demnach würden ganz unterschiedliche Ursachen, wie Zugtrieb, verhindertes Fortpflanzungsverhalten und mit der Gefangennahme zusammenhängende Erscheinungen zu demselben Phänomen, nämlich zu lokomotorischer Aktivität zur Nachtzeit, führen. Aus dieser Erkenntnis könnten sich nützliche Ansätze für die weitere Erforschung der Zugunruhe und des Zugtriebes ergeben.

5. Zusammenfassung

1. In der vorliegenden Arbeit wird die Nachtunruhe von diesjährigen handaufgezogenen und gefangenen sowie von adult gefangenen *Sylvia atricapilla* zur Wegzugzeit vergleichend untersucht.
2. Handaufgezogene Jungvögel entwickeln nur zur Zugzeit Nachtunruhe; ihre Nachtunruhe ist somit definitionsgemäß Zugunruhe.
3. Die Nachtunruhe gefangener Jungvögel entspricht weitgehend der handaufgezogener Jungvögel. Ihrer Zugunruhe geht jedoch eine „Vorunruhe“ voraus, die als „Eingewöhnungsunruhe“ bezeichnet wird und die sich vorläufig nicht näher erklären läßt.
4. Die Nachtunruhe adult gefangener Vögel dauert von der Eingewöhnung über den Winter, die folgende Brutzeit und den Beginn der postnuptialen Mauser hinaus an und umfaßt fünf Unruhephasen, die mehr oder weniger deutlich voneinander abgesetzt sind: „Eingewöhnungsunruhe“ (die signifikant stärker ausgeprägt ist als bei diesjährigen Fänglingen), Zugunruhe des Wegzugs, „Winterunruhe“, Zugunruhe des Heimzugs und „Sommerunruhe“.
5. Die Winterunruhe könnte Appetenzverhalten nach einem bekannten Gebiet (Winterquartier) oder fortdauernde Eingewöhnungsunruhe sein.
6. Es ist wahrscheinlich, daß Winterunruhe, die nur bei adult gefangenen Vögeln beobachtet wurde, und Sommerunruhe, die allgemein auftritt, verschiedenen Ursprungs sind.
7. Wahrscheinlich führen so unterschiedliche Ursachen wie Zugtrieb, verhindertes Fortpflanzungsverhalten und mit der Gefangennahme zusammenhängende Erscheinungen zu demselben Phänomen, nämlich zu lokomotorischer Aktivität zur Nachtzeit. Aus dieser Erkenntnis könnten sich günstige Ansätze für die weitere Erforschung der Zugunruhe und des Zugtriebes ergeben.

6. Summary

Investigation of nocturnal restlessness in young and adult as well as in handraised and trapped *Sylvia atricapilla*²⁾

1. In the paper presented the nocturnal restlessness is compared of young handraised and trapped as well as of adult trapped blackcaps during the autumn migratory period.
2. Young handraised birds exhibit nocturnal restlessness only during the migratory season. Their nocturnal restlessness, therefore, is by definition migratory restlessness.
3. The nocturnal restlessness of trapped young birds corresponds closely to that of the handraised ones. But their migratory restlessness is preceded by a „restlessness in advance“, which is called „Eingewöhnungsunruhe („acclimatization restlessness“) and which for the present can not be further explained.
4. The nocturnal restlessness of adult trapped birds persists from trapping during the winter, the following breeding season and even the onset of the postnuptial molt and comprises five more or less separate phases: „acclimatization restlessness“ (which is significantly more pronounced than in trapped young birds), migratory restlessness of the autumn migratory period, „Winterunruhe“ („winter restlessness“), migratory restlessness of the spring migratory period, and „Sommerunruhe“ (summer restlessness“).
5. The winter restlessness could be appetitive behavior related to a known area (winter quarters) or persisting acclimatization restlessness.
6. Winter restlessness, only observed in adult trapped birds and summer restlessness, commonly distributed, are probably different in origin.
7. Probably, different causes as migratory urge, prevented reproductive behavior and circumstances related to capture lead to the same phenomenon, i. e., to locomotor activity during the night. This knowledge could yield useful starts for further investigations of migratory restlessness and the migratory urge.

²⁾ 29th paper on the warbler program of the institute.

7. Literatur

Berthold, P. (1978a): Endogenous control as a possible basis for varying migratory habits in different bird populations. *Experientia* 34: 1451. ● Ders. (1978b): Concept of endogenous control of migration in warblers. In: *Animal migration, navigation, and homing* (herausgeg. v. K. Schmidt-Koenig und W. T. Keeton), 275–282. Springer, Berlin & Heidelberg. ● Ders. (1978c): Über die Entwicklung von Zugunruhe bei der Gartengrasmücke (*Sylvia borin*) bei veränderter Fettdeposition. *Vogelwarte* 29: 113–116. ● Berthold, P., & V. Dorka (1969): Vergleich und Deutung von jahreszeitlichen Wegzugs-Zugmustern ausgeprägter und weniger ausgeprägter Zugvögel. *Vogelwarte* 25: 121–129. ● 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. ● Dies. (1972a): Circannuale Periodik bei Grasmücken II. Periodik der Gonadengröße bei *Sylvia atricapilla* und *S. borin* unter verschiedenen konstanten Bedingungen. *J. Orn.* 113: 407–417. ● 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. ● Berthold, P., & U. Querner (1978): Über die Brutleistung der Mönchsgrasmücke *Sylvia atricapilla*. *J. Orn.* 119: 114. ● Emlen, S. T., W. Wiltschko, N. J. Demong, R. Wiltschko & S. Bergman (1976): Magnetic direction finding: evidence for its use in migratory indigo buntings. *Sci.* 193: 505–508. ● Gwinner, E., & D. Czeschlik (1978): On the significance of spring migratory restlessness in caged birds. *Oikos* 30: 364–372. ● Herrera, C. M., & M. Rodríguez (1979): Year to year site constancy among free passerine species wintering at a southern Spanish locality. *Ringling & Migration* 2: 160. ● Klein, H., P. Berthold & E. Gwinner (1973): Der Zug europäischer Garten- und Mönchsgrasmücken (*Sylvia borin* und *S. atricapilla*). *Vogelwarte* 27: 73–134. ● Viehmann, W. (1979): The magnetic compass of blackcaps (*Sylvia atricapilla*). *Behaviour* 68: 24–30. ● Zink, G. (1973): Der Zug europäischer Singvögel, 1. Lfg. Vogelzug-Verlag, Möggingen.

Anschrift des Verfassers: Vogelwarte Radolfzell, Schloß, D-7760 Radolfzell-Moeggingen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1980

Band/Volume: [30_1980](#)

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

Artikel/Article: [Untersuchung der Nachtunruhe diesjähriger und adulter sowie handaufgezogener und gefangener *Sylvia atricapilla* 255-259](#)