

Aus dem Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie

# Unruhe-Aktivität bei Vögeln: eine Übersicht

Von Peter Berthold

## 1. Einführung

In Käfigen, Volieren oder sonstigen Räumen gehaltene Vögel zeigen eine Reihe von Aktivitäten, die im allgemeinen Sprachgebrauch als „Unruhe“ bezeichnet werden. Die bekannteste von ihnen ist die *Zugunruhe* – die Zugaktivität gekäfigter Zugvögel. Daneben sind bekannt die *Dispersionsunruhe*, die gelegentlich in Verbindung mit dem Dispersionsverhalten von Jungvögeln diskutiert wurde (2.2), *Sommerunruhe* gekäfigter Zugvögel (Übersicht GWINNER & CZESCHLIK 1978), *Winterunruhe* gekäfigter Altvögel (2.5), *Eingewöhnungsunruhe* gekäfigter Zugvögel (Übersicht BERTHOLD 1980), *Schlafplatzunruhe* gekäfigter Zug- und Standvögel (Übersicht BRENSING 1988), *Hungerunruhe* von Vögeln, deren Nahrung reduziert ist (2.7) sowie die allgemein bekannte *Unruhe von frisch gekäfigten Fänglingen* mancher Arten.

Die genannten Unruhen sind allesamt Aktivitäten, „Tätigsein“ (ASCHOFF 1954, IMMELMANN 1982), da die Individuen dabei Körperteile oder sich selbst bewegen. Alle genannten Unruhen stellen auch lokomotorische Bewegungen dar (ASCHOFF 1962), da sie Ortsveränderungen der Tiere beinhalten. Im übrigen unterscheiden sich die Unruhen z. T. ganz erheblich voneinander. Sie können zum einen Ausdruck des Ablaufs komplexer endogen gesteuerter Zeitprogramme bestimmter Aktivitäten sein und zum anderen mehr oder weniger gerichtetes oder ungerichtetes Appetenzverhalten (z. B. IMMELMANN 1982). Im folgenden werden die acht genannten Unruhe-Aktivitäten kurz charakterisiert, ihr Kenntnisstand wird umrissen, und auf offene Fragen wird hingewiesen.

## 2. Die verschiedenen Unruhen

### 2.1. Zugunruhe

Englisch: Zugunruhe, migratory restlessness, Definition: die Zugaktivität in Gefangenschaft gehaltener Zugvögel und nicht, wie gelegentlich irrtümlich angegeben, Unruhverhalten von Zugvögeln vor dem Aufbruch zum Zug oder zu einer Zugetappe. Im folgenden kurz Z. genannt.

Die Z. ist Vogelhaltern seit Jahrhunderten bekannt und war früher oft ein Ärgernis, das man zu unterdrücken versuchte, weil sie bisweilen zum unerwünschten Abstoßen des Gefieders führte. Die erste nähere Beschreibung mit Angaben über die jahreszeitliche Dauer der Z. verdanken wir Johann Andreas Naumann (1795–1817), der sie in seiner Vogelstube hauptsächlich „verhörte“. Sie wurde in Hunderten von Untersuchungen an weit über hundert Zugvogelarten vor allem in Europa, Nordamerika und Asien meist „registriert“. Das geschah vor allem in sogenannten Registrierkäfigen, d. h. in Käfigen mit beweglichen, auf Mikroschaltern gelagerten Sitzstangen, deren Bewegungen über elektrische Stromkreise und automatische Registriergeräte erfaßt werden können (Übersicht: BERTHOLD 1975). Über Vorschläge zur Erfassung der erzeugten Luftströmungen zugunruhiger Vögel mit Luftdruckschaltern oder ihrer gesamten Körperbewegungen mit Hilfe von Ultraschall s. CZESCHLIK (1974) bzw. BIEBACH et al. (1985).

Trotz der Vielzahl der genannten Untersuchungen lag bis vor kurzem für keine einzige Vogelart eine genaue Beschreibung darüber vor, aus welchen Aktivitäten sich Z. quantitativ zusammensetzt. Aus einer Reihe von qualitativen, überwiegend gelegentlichen Beobachtungen ließ sich lediglich ableiten, daß sie aus Hüpfen, Flattern, Fliegen und vor allem auch einem bezeichnenden „Schwirren“ besteht (wing whirring, Schlagen der angehobenen Flügel in rascher Folge mit kurzem Ab- und Aufschlag; BERTHOLD 1975). Inzwischen ließ sich bei einigen Arten eine quantitative Analyse

der Z. durchführen. Bei Gartengrasmücken (*Sylvia borin*) konnte die nächtliche Z. bei Infrarotlicht-beleuchtung, die die Vögel nicht beeinträchtigt, mit Videogeräten aufgezeichnet und anschließend genau analysiert werden (BERTHOLD & QUERNER 1988). Dabei zeigte sich, daß nahezu die gesamte Z., nämlich über 90%, Schwirren darstellen (s. o.); der Rest entfällt auf Hüpfen ohne Schwirren und Fliegen (Abb. 1). Entsprechende Ergebnisse erbrachten Untersuchungen an Mönchsgrasmücken (*Sylvia atricapilla*) und Stichproben an Rotkehlchen (*Erithacus rubecula*) und Trauerschnäppern (*Ficedula hypoleuca*).

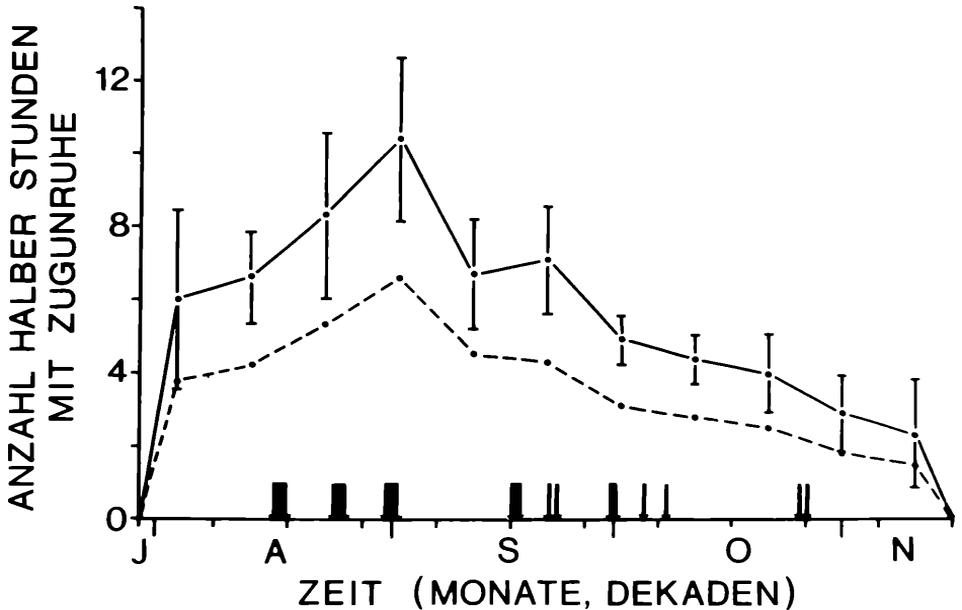


Abb. 1: Zugunruhe von neun handaufgezogenen Gartengrasmücken (*Sylvia borin*) während des ersten Wegzugs. Durchgezogen: halbe Stunden mit Zugunruhe nach Messung im Registrierkäfig, Mittelwerte für Dekaden, mit mittlerem Fehler des Mittelwerts; gestrichelt: Schwirraktivität, nach Videoaufnahmen; Balken: Nächte, in denen Videoaufnahmen gemacht wurden (nach BERTHOLD & QUERNER 1988).

Fig. 1: Zugunruhe of nine hand-raised Garden Warblers during the first autumn migratory period. Solid: half hours with Zugunruhe as obtained in registration cages, mean values for decades, with standard errors of the mean; dotted: wing whirring activity according to video-records; bars: nights, in which video-records were taken (from BERTHOLD & QUERNER 1988).

Die Z. ist zumindest im wesentlichen ein recht genaues Abbild des art- und populationspezifischen zeitlichen Ablaufs des Zuges freilebender Artgenossen: (1) Sie kommt praktisch nur bei gekäfigten Zugvogelarten vor, nicht jedoch bei Standvögeln wie z. B. Hauben-, Kohlmeisen (*Parus cristatus*, *P. major*) oder Vertretern einer nicht ziehenden Mönchsgrasmückenpopulation (BERTHOLD 1988a, BRENSING 1988, weitere Beispiele s. BERTHOLD 1975). Bei gelegentlichem Auftreten von Nachtunruhe bei Standvögeln (s. BERTHOLD 1975) bleibt noch sorgfältig zu prüfen, ob es sich nicht um die inzwischen bekannt gewordene nächtliche Eingewöhnungsunruhe (2.4) oder um Z. eines gering ausgeprägten Teilziehverhaltens handelt, bevor auf atavistisches Verhalten o.ä. geschlossen werden kann. (2) Bei 19 daraufhin eingehend untersuchten Arten und Populationen von Zugvögeln setzte die Z. in so enger Übereinstimmung ( $r = 0,967$ ,  $p < 0,01$ ) mit dem Beginn des Wegzugs freilebender Artgenossen ein, daß die sie auslösenden Faktoren auch als unmittelbarer

Auslöser des Wegzugs der freilebenden Individuen dieser Arten anzusehen sind (BERTHOLD in Vorb.). (3) Für über 15 Arten und Populationen konnte gezeigt werden, daß die Z. in enger Beziehung zur Zugstrecke, zur Zeitdauer des Zuges und zu den ökologischen Besonderheiten des Zugablaufs steht (Übersichten: z. B. GWINNER 1986, BERTHOLD 1988a). Insbesondere das Schwirren (der Gartengrasmücke) stellt sich, wenn auch mit Einschränkungen, als ein „Ziehen im Sitzen“ dar, das, multipliziert mit der Fluggeschwindigkeit der Art, gekäfigte Individuen theoretisch gerade in ihr Winterquartier befördern könnte (BERTHOLD & QUERNER 1988). (4) Bei populationsgenetischen Studien erwies sich die Z. als ein erbliches populationsspezifisches Merkmal mit hohen Heritabilitätswerten (BERTHOLD 1988b). Z. stellt demzufolge und nach (3) erbliche Zeitprogramme für den Zugablauf dar. (5) Bei Nachtziehern tritt Z. als reine Nachtaktivität, bei Tag- und Dämmerungsziehern tagsüber bzw. im Übergangsbereich von Tag und Nacht auf und zeigt damit auch tageszeitliche Übereinstimmung mit dem Zugablauf. Tagsüber auftretende Z. ist nur bei quantitativen Vergleichen tageszeitlicher Aktivitätsmuster bestimmbar (BERTHOLD 1978, GLÜCK 1978). Ob Tagzieher während ihrer Zugunruhephasen neben erhöhter Hüpfaktivität auch in verstärktem Umfang Flügelbewegungen durchführen, vielleicht sogar zeitweilig schwirren, ist bislang unbekannt. Offen ist auch, ob eine dem Frühsommerzug (Zwischenzug) mancher Arten (z. B. SCHÜZ et al. 1971) entsprechende Zugunruhe vorkommt.

Die Vorstellung, Z. spiegle den Wegzug oftmals gut, den Heimzug weniger gut wider, weil sie im zweiten Fall meist bis über die Brutzeit hinaus bis zur postnuptialen Mauser andauert (z. B. GWINNER & CZESCHLIK 1978), ist neu zu überdenken, da die Sommerunruhe offensichtlich keine Z. und von Z. gut zu unterscheiden ist (vor allem durch fehlende oder abgeschwächte Gerichtetheit in eine spezifische Zugrichtung, 2.3, 3). Auch die Feststellung, daß die Z. des Wegzugs bei einer Reihe von Arten die bisher als normal angesehene Wegzuperiode überdauert (Übersicht GWINNER & CZESCHLIK 1978), spricht im Licht neuer Erkenntnisse nicht länger gegen gute Übereinstimmung beider. Gegenwärtig mehren sich nämlich Beobachtungen, nach denen Zugbewegungen ins Winterquartier weit länger andauern als bisher angenommen (z. B. CURRY-LINDAHL 1981, GATTER 1987), so daß das Überwintern von paläarktischen Zugvögeln vor allem in Afrika häufig eher „ein dynamischer Vorgang als ein statisches Ereignis“ sein dürfte (BERTHOLD 1988c). Nach diesen neuen Befunden erscheint Z., die bis zur Wintermauser oder in die Nähe des Heimzugs andauert, nicht mehr absonderlich. Über fakultative Zugunruhe s. 2.7.

## 2.2. Dispersionsunruhe

Englisch: dispersal restlessness, dismigration restlessness, Definition: Unruhe von gekäfigten Jungvögeln, die in die Zeit der Dispersion freilebender Artgenossen und vor die Zugzeit fällt.

Es ist mehrfach erörtert worden, ob geringfügige, vor der eigentlichen Wegzuperiode auftretende nächtliche Unruhe D. darstellen könnte (z. B. BERTHOLD 1974, 1980). Bisher ist jedoch kein einziger Nachweis von D. gelungen. Es ist auch fraglich, ob D. überhaupt existiert und zu erwarten ist. Die täglichen Streckenleistungen in der Dispersionszeit von Vögeln sind normalerweise sehr gering (z. B. BAUER 1987, BERTHOLD et al. 1980) und könnten sicherlich mit der normalen Tagesaktivität bewältigt werden, wenn sie gerichtet in bestimmte Abwanderungsrichtungen entwickelt wird. Schon eine Stunde nächtlicher Zugaktivität mit ca. 20–30 km Streckenleistung würde viele Kleinvögel sehr weit über die mittlere normale tägliche Wanderleistung der Dispersionszeit hinausbringen. Auch zusätzliche D. während der Hellzeit ist nur in geringer Ausprägung zu erwarten und sicher schwer nachzuweisen. Gezielte Untersuchungen werden u. a. auch dadurch erschwert, daß bei vielen Arten Dispersions- und Zugzeit fließend ineinander übergehen.

### 2.3. Sommerunruhe

Englisch: summer restlessness, pseudorestlessness, summer Zugunruhe, Definition: Nachtunruhe von in Käfigen gehaltenen Zugvögeln, die über den normalen Heimzug bis in oder über die Brutzeit, häufig bis zur postnuptialen Mauser andauert.

Diese zunächst von MERKEL (1956) beschriebene Unruhe wurde von GWINNER & CZESCHLIK (1978) eingehend behandelt, und die Autoren formulierten drei Hypothesen zu ihrer Erklärung: (1) S. hat keine Beziehung zum Zug, sondern zeigt eine generelle Tendenz für die Entwicklung verschiedenartiger Nachtaktivität an, (2) sie steht in Beziehung zum Zug und ist Ausdruck der durch Käfigung bedingten Unfähigkeit, auf Stimuli zu reagieren, die das Heimatgebiet anzeigen, auf das die Vögel in ihrer Jugendzeit geprägt wurden, (3) S. steht in Beziehung zum Zug und resultiert daraus, daß gekäfigte Vögel vom Brutgeschäft abgehalten werden.

Die Autoren sehen die dritte Erklärung als die wahrscheinlichste an. Neben den von GWINNER & CZESCHLIK (*l.c.*) angeführten Daten und Überlegungen sprechen folgende weiteren Befunde für diese Ansicht. Werden Mönchsgrasmücken, die starke Sommerunruhe zeigen, paarweise in Volieren gebracht, die so eingerichtet sind, daß sie darin gern und erfolgreich brüten (BERTHOLD 1988a), erlischt, wie stichprobenartige Beobachtungen zeigen, die Nachtunruhe sofort, und die Vögel beginnen z. T. schon am ersten Tag, Nistmaterial zu sammeln. Werden im Brutgeschäft befindliche Vögel aus Volieren zurück in Käfige gesetzt, setzt ihre S. in der Regel sofort wieder ein. Das gilt sogar für ♀, die nach dem Umsetzen noch einige Tage lang Eier auf den Käfigboden oder in Futternapfe ablegen. Und Mönchsgrasmücken der Kapverdischen Inseln, die sich als reine Standvögel erwiesen und keine Zugunruhe entwickelten (BERTHOLD 1988a), produzierten während der Zeit der maximalen Gonadenentwicklung und des intensivsten Gesanges z. T. Nachtaktivität (BERTHOLD u. Mitarbeiter, unveröffentlicht).

Nach diesen letztgenannten Beobachtungen ist die S. ein Appetenzverhalten, das auf Bedingungen ausgerichtet ist, die Fortpflanzung ermöglichen. Zumindest bei den kapverdischen Mönchsgrasmücken als Standvögeln steht die S. auch in keiner Beziehung zum Zug. Bei teilziehenden Amseln (*Turdus merula*) beobachtete SCHWABL (briefl.) Sommerunruhe nur bei Individuen, die Zugunruhe entwickelten.

Untersuchungen von SCHWABL & FARNER (1988) an *Zonotrichia* legen nahe, daß Zugaktivität während der Brutzeit durch unbekannt neuro-endokrine oder Umgebungsfaktoren unterdrückt wird. Bei gekäfigten ♂ könnte Testosteron an der Ausbildung von Sommerunruhe insofern beteiligt sein, als es die Photorefraktivität verzögert, die an der Beendigung der Zugunruhe des Heimzugs mitwirkt.

Es wäre interessant zu prüfen, von welcher Mindestgröße und -einrichtung einer Voliere an S. erlischt oder gar nicht erst auftritt. Entsprechende Beobachtungen hierüber könnten geradezu darüber Aufschluß geben, was in Volieren gehaltene Vögel im Minimum als befriedigend für ihre Appetenz nach fortpflanzungsgerechten Bedingungen ansehen.

### 2.4. Eingewöhnungsunruhe

Englisch: acclimatization restlessness, Definition: Nachtunruhe von Fänglingen, die der Zugunruhe vorausgeht, die keine Dispersionsunruhe ist und offensichtlich mit dem Eingewöhnungsvorgang an das Käfigleben zu tun hat.

Bei Fänglingen der Mönchsgrasmücke beobachteten wir eine unmittelbar auf das Käfigen folgende Nachtunruhe (Abb. 2). Sie fehlt handaufgezogenen Vögeln und ist folglich keine programmierte Dispersionsunruhe. Sie ist bei diesjährigen, erst kurze Zeit flüggen Jungvögeln relativ schwach, bei frisch gefangenen Altvögeln hingegen sehr stark ausgeprägt, und sie läßt sich zu keinem von freilebenden Artgenossen bekannten Verhalten in Beziehung setzen. Deshalb erschien ihre

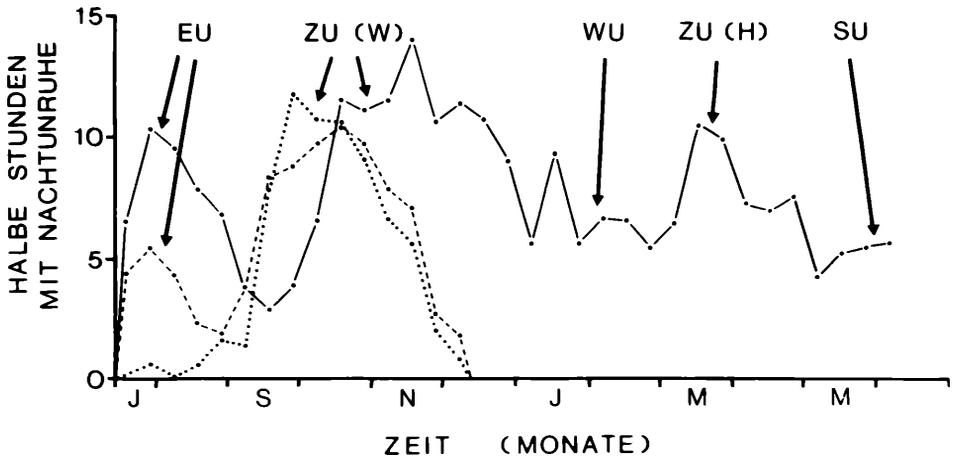


Abb. 2: Nachtunruhe von Mönchsgrasmücken (*Sylvia atricapilla*). Ausgezogen: von adulten Fänglingen, gestrichelt: von diesjährigen Fänglingen, punktiert: von hausaufgezogenen diesjährigen Vögeln. EU: Eingewöhnungsrunruhe, ZU: Zugunruhe, W: Wegzugperiode, H: Heimzugperiode, WU: Winterunruhe, SU: Sommerunruhe (nach BERTHOLD 1980).

Fig. 2: Nocturnal restlessness of Blackcaps. Solid: of adult trapped, broken: of first-year trapped, dotted: of first-year hand-raised individuals. EU: acclimatization restlessness, ZU: Zugunruhe, W: autumn migratory period, H: spring migratory period, WU: winter restlessness, SU: summer restlessness (after BERTHOLD 1980).

Erklärung als eine Unruhe, die mit dem Eingewöhnen zu tun hat, sinnvoll (BERTHOLD 1980). Auch sie könnte sehr gut ein Appetenzverhalten darstellen, und zwar nach dem Lebensraum, in dem sich die Fänglinge bis zum Fang befunden haben. Die sicherlich weit stärkere Bindung der Altvögel an ihr Brutrevier als die der Jungvögel an ihre soeben erst kennengelernte Umgebung macht auch deren weit stärkere Reaktion plausibel.

Bekanntlich zeigen Vögel vieler Arten starkes tageszeitliches Unruheverhalten, wenn sie als Fänglinge gekäfigt werden. Viele Drosseln, Finken, Ammern u. a. „toben“ so stark in ihren Käfigen, daß man Vorkehrungen treffen muß, die Verletzungen verhindern. Hüllt man die Käfige z. B. in weiße Tücher, die lichtdurchlässig sind, aber Sichtschutz bieten, unterbleibt die Unruhe meistens — sie geht also in erster Linie auf das Gewährwerden von Bewegungen in der Nähe der Vögel zurück. Vogelhalter empfahlen deshalb schon in früherer Zeit das Umhüllen von Käfigen mit Fänglingen für problemloses Eingewöhnen (z. B. Naumann 1897–1905).

Bei Vertretern einiger Arten ist diese Unruhe nur wenig ausgeprägt. Viele Fichtenkreuzschnäbel (*Loxia curvirostra*) z. B. verhalten sich als Fänglinge bei Käfigung von Anfang an sehr ruhig. Ein in Finnland von mir gefangener Kiefernkreuzschnäbel (*L. pytyopsittacus*) ließ sich in einem als Voliere eingerichteten Zimmer vom ersten Tag an aus der Hand füttern und über sein Gefieder streichen. Diese geschilderten Unterschiede lassen sich nicht einfach mit unterschiedlichem Fluchtverhalten in freier Natur erklären. Viele Finken, Ammern, Drosseln u. a. haben in Parks, Gärten usw. nur sehr geringe Fluchtdistanzen und sind als Fänglinge dennoch sehr unruhig, und umgekehrt zeigen freilebende Kreuzschnäbel in der Natur häufig beträchtliche Fluchtdistanzen. Es wäre interessant, diese Verhaltensunterschiede in der Unruhe einmal vergleichend zu untersuchen unter Einbeziehung konstitutioneller Merkmale wie der Ausschüttung von Hormonen, der Herzschlagfrequenz u. a.

## 2.5. Winterunruhe

Englisch: winter restlessness, Definition: Nachtunruhe gekäfigter Zugvögel, die zwischen der Zugunruhe des Wegzugs und der des Heimzugs bestehen bleibt.

Winterunruhe wurde bei adulten Fänglingen der Mönchsgrasmücke beobachtet (BERTHOLD 1980, Abb. 2). Sie könnte Ausdruck eines Appetenzverhaltens nach einem bestimmten, von früher bekannten Winterquartier sein (vgl. Sommerunruhe); möglicherweise stellt sie jedoch einfach eine Fortsetzung der Eingewöhnungsunruhe dar. Bei jungen Fänglingen tritt sie nicht auf; sie stellen ihre Nachtaktivität nach Ablauf des Wegzugs wie handaufgezogene Artgenossen gänzlich ein (Abb. 2).

## 2.6. Schlafplatzunruhe

Englisch: roosttime restlessness, Definition: nachmittägliche oder abendliche Unruhe gekäfigter Individuen von Vogelarten, die normalerweise bestimmte Schlafplätze aufsuchen.

Die S. wurde zuerst von EISERER (1979) für die Wanderdrossel (*Turdus migratorius*) beschrieben. EISERER stellte bei gekäfigten Wanderdrosseln zu allen Monaten des Jahres eine abendliche, stark ausgeprägte Aktivität fest, die auch in den Jahreszeiten ohne Zugaktivität auftrat (Abb. 3). Sie fällt genau in die Zeit, in der freilebende Artgenossen gemeinsame Schlafplätze beflogen, und auf Grund dieser Übereinstimmung deutete und bezeichnete sie EISERER als Schlafplatzunruhe.

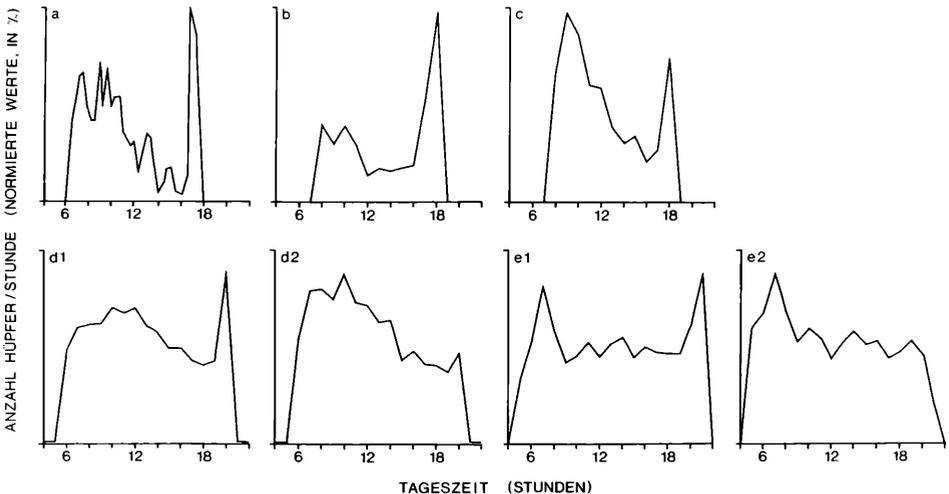


Abb. 3: Tageszeitliche Aktivitätsmuster gekäfigter Vögel mit Schlafplatzunruhe. a: Wanderdrossel (*Turdus migratorius*, nach EISERER 1979), b, c: Singdrossel (*Turdus philomelos*) bzw. Rohrammer (*Emberiza schoeniclus*, nach BRENSING 1988), d1, e1: Kohlmeise (*Parus major*) bzw. Blaumeise (*P. caeruleus*, d2, e2: dieselben Arten, Schlafplatzunruhe nach Anbieten einer Schlafhöhle verschwunden (nach BRENSING, s. dieses Heft).

Fig. 3: Diurnal activity patterns of caged birds with roosttime restlessness. a: American Robin (after EISERER 1979), b, c: Song Thrush and Reed Bunting (after BRENSING 1988), d1, e1: Great Tit and Blue Tit, d2, e2: the same species, roosttime restlessness disappeared when a sleeping box has been offered (after BRENSING, see this issue).

Ganz entsprechende Unruhe-Aktivitäten fanden BERTHOLD et al. (1986) und BRENSING (1988) bei vier weiteren Arten (Abb. 3). Bei der Singdrossel (*Turdus philomelos*), die gemeinsame Schlafplätze nur außerhalb der Brutperiode besucht, zeigten gekäfigte Individuen auch nur in dieser Zeit Schlafplatzunruhe. Bei der Kohl- und Blaumeise (*Parus caeruleus*) verschwand die Schlafplatz-

unruhe, wenn den Vögeln eine Schlafhöhle, die sie normalerweise aufsuchen, geboten wurde, und sei es auch nur in der einfachen Form einer Papphülle (s. BRENSING in diesem Heft).

Die Schlafplatzunruhe ist nach den vorliegenden Ergebnissen ein ganzjähriges oder auf bestimmte Jahreszeiten vorprogrammiertes Appetenzverhalten.

### 2.7. Hungerunruhe

Englisch: als Vorschlag: hunger restlessness, Definition: eine bei Nahrungsentzug meist unmittelbar einsetzende gesteigerte Tagaktivität, die bei Verabreichung von Nahrung wieder erlischt, z. T. auch Nachtaktivität.

Daß Nahrungsentzug umgehend mit gesteigerter Tagaktivität beantwortet werden kann, ist seit geraumer Zeit von einer Reihe von Tierarten bekannt (Übersicht z. B. ASCHOFF 1987). Für freilebende Vogelarten hat MERKEL (1966) erste Informationen geliefert. Wenn gekäfigte Dachsammerfinken (*Zonotrichia leucophrys*) nur am Nachmittag Futter (*ad libitum*) erhielten, zeigten sie am Vormittag bei Nahrungsentzug gesteigerte Aktivität, „Unruhe“, die ein Mehrfaches der normalerweise zu dieser

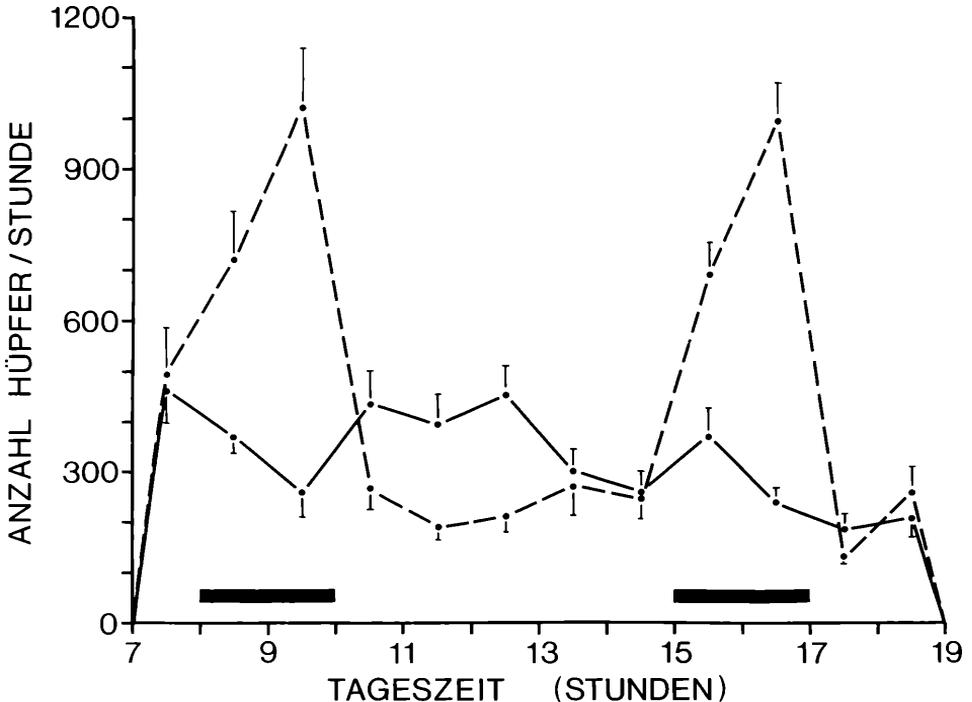


Abb. 4: Tageszeitliche Aktivitätsmuster von zehn Gartengraswinkeln (*Sylvia borin*). Die Vögel wurden während der Wegzugperiode 1981 im zwölfstündigen Licht-Dunkel-Wechsel bei 20 °C gehalten. Ausgezogen: Aktivitätsmuster am 24. September bei *ad libitum* Fütterung, gestrichelt: am 5. Oktober bei zweimaligem zweistündigen Futterentzug (schwarze Balken) mit „Hungerunruhe“ (nach BERTHOLD & QUERNER, unveröffentlicht).

Fig. 4: Diurnal activity patterns of ten Garden Warblers. The birds were kept in a 12 hours light-dark-ratio, 20 °C, during the autumn migratory period in 1981. Solid: activity pattern on the 24th of September, *ad libitum* food, broken: on the 5th of October with two interposed periods of two hours of food deprivation (black bars) and “hunger-restlessness” (after BERTHOLD & QUERNER, unpublished data).

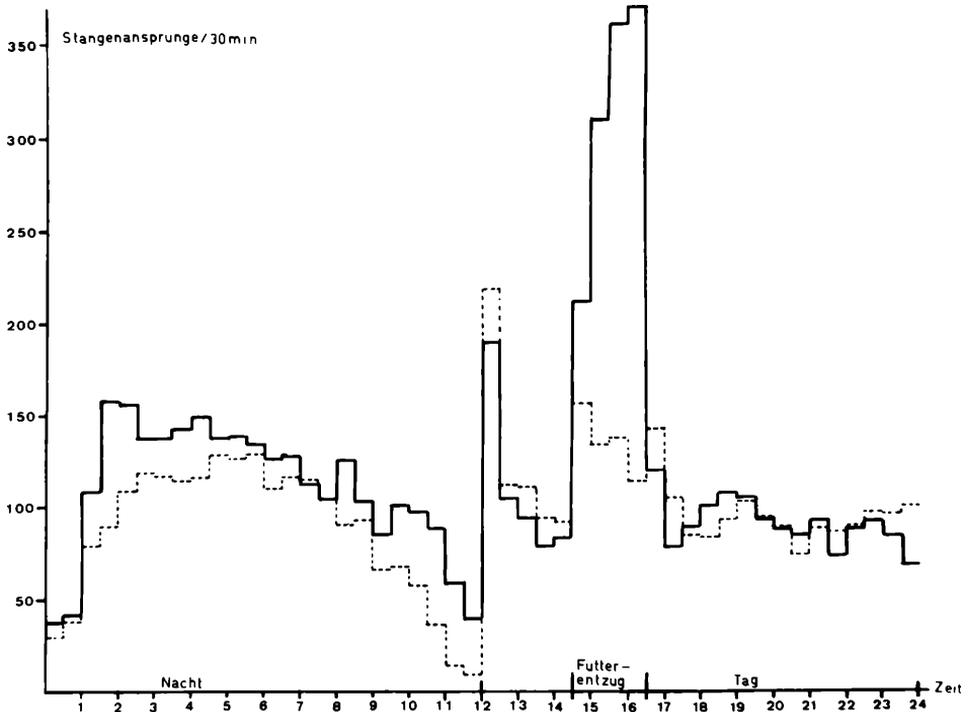


Abb. 5: Tagaktivität und Zugunruhe von Trauerschnäppern (*Ficedula hypoleuca*) während des Wegzugs. Ausgezogen: bei zeitweiligem Futterentzug (am Nachmittag, mit „Hungerunruhe“), gestrichelt: Kontrollgruppe (aus THALAU & WILTSCHKO 1987).

Fig. 5: Diurnal and nocturnal activity patterns of Pied Flycatchers during the autumn period. Solid: in case of temporal food deprivation (on the afternoon, with “hunger restlessness”), broken: control group (from THALAU AND WILTSCHKO 1987).

Zeit beobachteten Aktivität ausmachen konnte. Einige Individuen entwickelten auch Nachtunruhe, die MERKEL ebenfalls auf das zeitweilige Fasten zurückführt (s. hierzu auch WAGNER 1961). BIEBACH (1985) und GWINNER et al. (1985) konnten am Grauschnäpper (*Muscicapa striata*) bzw. an der Gartengrasmücke zeigen, daß Nahrungsentzug bei zugdisponierten Individuen in der Wegzugperiode zunächst zu einer Erhöhung, nachfolgend zu starker Reduktion der Zugunruhe führt.

Wir haben 1981 bei zehn gekäfigten Gartengrasmücken in der Wegzugperiode das Futter zu verschiedenen Tageszeiten für Intervalle von jeweils zwei Stunden entfernt. Obwohl die Vögel zugfett waren (mittleres Körpergewicht zur Versuchszeit Ende September/Anfang Oktober  $25,8 \pm 2,88$  g, SD), wurde der Nahrungsentzug stets sofort mit stark gesteigerter Aktivität beantwortet. Wurde wieder Futter angeboten, ging die Unruhe sogleich zurück und erreichte vorübergehend sogar Werte, die unter der normalen Tagesaktivität zur entsprechenden Zeit lagen (Beispiel in Abb. 4, BERTHOLD & QUERNER, unveröffentlicht).

Wir haben seinerzeit vermutet, daß diese gesteigerte tageszeitliche Aktivität eine Art fakultative Zugunruhe sein könnte. Sie könnte freilebende Vögel, mehr oder weniger unter Beibehaltung der Zugrichtung, auch tagsüber in günstigere Nahrungsgründe führen, obwohl Gartengrasmücken normalerweise ausschließlich als Nachtzieher bekannt sind. Ähnliches hatte MERKEL (1966) vermutet: „The experiment (mit *Zonotrichia*, s. o.) may represent a model of how primitive migration flights were caused“. Wir hatten ferner angeregt, derartige Hungerunruhe auf eventuell vorhandene

Richtungspräferenzen zu untersuchen. Eine entsprechende Studie haben THALAU & WILTSCHKO (1987) inzwischen am Trauerschnäpper durchgeführt. Wie Abb. 5 zeigt, führte zeitweiser Futterentzug zu spontan stark gesteigerter Tagaktivität und möglicherweise auch zu leicht erhöhter Nachtaktivität. Zudem erwies sich die Tagaktivität von Vögeln mit Futterentzug stärker auf die Zugrichtung ausgerichtet als bei Kontrollvögeln ohne Futterentzug. Die Hungerunruhe zumindest der Trauerschnäpper ist somit als fakultative Zugunruhe zu verstehen, wie sie TERRILL (1987, 1988, 1989) vor allem bei *Junco hyemalis* experimentell nachgewiesen hat. Offen ist, inwieweit bei Zugvögeln deutlich außerhalb der Zugzeiten induzierte Hungerunruhe gerichtet ist.

Hungerunruhe tritt spontan auch bei nichtziehenden Vögeln, z. B. bei Mönchsgrasmücken der südfranzösischen Teilzieherpopulation auf, die keine Zugunruhe entwickeln (BERTHOLD & QUERNER, unveröffentlicht). Hier ist die Hungerunruhe entweder als Appetenzverhalten nach einem geeigneten Nahrungsplatz oder als Unruheverhalten einer Stimmung zu verstehen, die wir vorläufig nicht näher erklären können.

Eine der Hungerunruhe vergleichbare „Durstunruhe“ konnte bei Wasserentzug weder in unseren Versuchen noch von KING (in MERKEL 1966) angeregt werden.

### 3. Diskussion

In der vorliegenden Übersicht werden acht verschiedene Formen von Unruhe-Aktivitäten behandelt, die bei in Gefangenschaft gehaltenen Vögeln auftreten. Die bei Mönchsgrasmücken beobachtete nächtliche Eingewöhnungsunruhe und die allgemein zu beobachtende tageszeitliche Unruheaktivität von frisch gekäfigten Fänglingen könnte man vielleicht beide als Eingewöhnungsunruhe zusammenfassen. Allerdings ist offen, ob die nächtliche Eingewöhnungsunruhe der Grasmücken nicht eine Art „fakultatives Heimzugverhalten“ darstellt, mit dem die Vögel, wenn möglich, nachts in ihr Heimatgebiet zurückkehren würden. Damit wäre dieses Appetenzverhalten von der tageszeitlichen Unruhe, die wohl weitgehend Fluchtreaktion ist, deutlich verschieden.

Von den 7–8 verschiedenen Unruhe-Aktivitäten ist nur die Zugunruhe der Ausdruck komplexer endogener ererbter Zeitprogramme für einen längeren Bewegungsablauf, nämlich den Zug. Für die Dispersionsunruhe ist, sollte sie existieren, Entsprechendes anzunehmen. Alle übrigen Unruhe-Aktivitäten sind als Appetenzverhalten anzusehen. Die letzteren sind es eigentlich, die Vögel im besten Sinne des Wortes „unruhig“ sein lassen im Hinblick auf eine Zielvorstellung und die daher den Namen Unruhe wirklich verdienen. Die Zugunruhe hingegen ist eine auf eine bestimmte Zeitdauer programmierte Aktivität, entsprechend der tageszeitlichen lokomotorischen Aktivität, und sollte eigentlich genauso wenig Unruhe genannt werden wie letztere. Bei dem allgemeinen Gebrauch des Begriffs Zugunruhe wäre es jedoch unvorteilhaft, einen anderen Terminus vorzuschlagen. Für die Sommerunruhe hingegen sollte der Begriff Sommerzugunruhe (2.3) künftig vermieden werden. Neben den in 2.3 genannten Daten ist bekannt, daß die Sommerunruhe, soweit untersucht, zumindest weitgehend ungerichtet ist (Übersicht GWINNER & CZESCHLIK 1978), und vielfach ist sie in der Intensität von der Zugunruhe des Heimzugs deutlich abgesetzt (Abb. 2). Da sie am wahrscheinlichsten Appetenzverhalten (nach einem geeigneten Bruthabitat) darstellt, ist für sie der neutrale Begriff Sommerunruhe vorzuziehen.

### Zusammenfassung

In der vorliegenden Übersicht werden acht „Unruhe-Aktivitäten“ von Vögeln definiert und kurz abgehandelt: 1. Zugunruhe, 2. Dispersionsunruhe, 3. Sommerunruhe, 4. Eingewöhnungsunruhe als Nachtunruhe, 5. tageszeitliche Unruhe beim Eingewöhnen von Fänglingen, 6. Winterunruhe, 7. Schlafplatzunruhe und 8. Hungerunruhe. Die Zugunruhe ist Ausdruck komplexer endogener ererbter Zeitprogramme für den Zugablauf. Für die Dispersionsunruhe könnte Entsprechendes gelten; für sie steht ein sicherer Nachweis noch aus. Alle übrigen

Unruhe-Aktivitäten erweisen sich nach gegenwärtiger Kenntnis als Appetenzverhalten. Die Hungerunruhe ist bei Zugvögeln zumindest teilweise als fakultative Zugunruhe aufzufassen, bei Standvögeln möglicherweise als Appetenzverhalten.

## Summary

### Restlessness activities in birds: an overview

In the overview presented eight types of restlessness activities of birds are defined and briefly treated: (1) Zugunruhe or migratory restlessness, (2) dispersal restlessness, (3) summer restlessness, (4) nocturnal and (5) diurnal acclimatization restlessness, (6) winter restlessness, (7) roosttime restlessness, and (8) hunger restlessness. Zugunruhe is the expression of complex endogenous inheritable time-programs for the course of migration. Dispersal restlessness could theoretically be programmed in a similar way but it remains to be really demonstrated. All the other restlessness activities are according to the presently available evidence appetitive behaviour. Hunger restlessness in migrants has at least in part to be considered as facultative migratory restlessness.

## Literatur

Aschoff, J. (1954): Zeitgeber der tierischen Tagesperiodik. *Naturwiss.* 41: 49–56. \* Ders. (1962): Spontane lokomotorische Aktivität. In: *Handb. Zool.* Bd. 8: 1–76. de Gruyter, Berlin. \* Ders. (1987): Effects of periodic availability of food on circadian rhythms. In: *Comparative aspects of circadian clocks* (Herausgeber T. Hiroshige & K. Honma). Proc. 2. Sapporo Symposium Biol. Rhythm: 19–41. \* Bauer, H.-G. (1987): Geburtsortstreue und Streuverhalten junger Singvögel. *Vogelwarte* 34: 15–32. \* Berthold, P. (1974): Circannual rhythms in birds with different migratory habits. In: *Circannual Clocks* (Herausgeber E.T. Pengelley), 55–94. Academic Press, New York & London. \* Ders. (1975): Migration: Control and metabolic physiology. In: *Avian Biology* (Herausgeber D.S. Farner & J.R. King), Vol. 5: 77–128. \* Ders. (1978): Die quantitative Erfassung der Zugunruhe bei Tagziehern: Eine Pilotstudie an Ammern (*Emberiza*). *J. Orn.* 119: 334–336. \* Ders. (1980): Untersuchung der Nachtunruhe diesjähriger und adulter sowie handaufgezogener und gefangener *Sylvia atricapilla*. *Vogelwarte* 30: 255–259. \* Ders. (1988a): The control of migration in European warblers. Proc. XIX. Internat. Orn. Congr., Ottawa, 1986 (im Druck). \* Ders. (1988b): Evolutionary aspects of migratory behavior in European warblers. *J. evol. Biol.* 1: 195–209. \* Ders. (1988c): The biology of the genus *Sylvia* – a model and a challenge for Afro-European cooperation. *Tauraco* 1: 1–26. \* Berthold, P., D. Brensing & G. Heine (1986): Tageszeitliche „Fangmuster“ von Kleinvögeln und deren Bedeutung. *J. Orn.* 127: 515–517. \* Berthold, P. & U. Querner (1988): Was Zugunruhe wirklich ist – eine quantitative Bestimmung mit Hilfe von Video-Aufnahmen bei Infrarotlichtbeleuchtung. *J. Orn.* 129 (im Druck). \* Berthold, P., U. Querner & R. Schlenker (1990): Die Mönchsgrasmücke. Die Neue Brehm-Bücherei. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt (im Druck). \* Biebach, H. (1985): Sahara stopover in migratory flycatchers: fat and food affect the time program. *Experientia* 41: 695–697. \* Biebach, H., H. Wegner & J. Habersetzer (1985): Measuring migratory restlessness in captive birds by an ultrasonic system. *Experientia* 41: 411–412. \* Brensing, D. (1988): Ökophysiologische Untersuchungen der Tagesperiodik von Kleinvögeln. *Ökol. Vogel* (im Druck). \* Curry-Lindahl, K. (1981): Bird migration in Africa. Vols. 1 & 2. Academic Press, London & New York. \* Czeschlik, D. (1974): A new method for recording migratory restlessness in caged birds. *Experientia* 30: 1490–1491. \* Eiserer, L. A. (1979): Roosttime restlessness in captive American robins (*Turdus migratorius*). *Animal Learning & Behavior* 7: 406–412. \* Gatter, W. (1987): Vogelzug in Westafrika: Beobachtungen und Hypothesen zu Zugstrategien und Wanderrouten (Vogelzug in Liberia, Teil II). *Vogelwarte* 34: 80–92. \* Glück, E. (1978): Aktivitätsuntersuchungen an Tagziehern (*Carduelis carduelis*). *J. Orn.* 119: 336–338. \* Gwinner, E. (1986): *Circannual rhythms*. Springer, Heidelberg, New York & Tokyo. \* Gwinner, E., H. Biebach & I. v. Kries (1985): Food availability affects migratory restlessness in caged garden warblers (*Sylvia borin*). *Naturwiss.* 72: 52. \* Gwinner, E., & D. Czeschlik (1978): On the significance of spring migratory restlessness in caged birds. *Oikos* 30: 364–372. \* Immelmann, K. (1982): Wörterbuch der Verhaltensforschung. Parey, Berlin & Hamburg. \* Merkel, F. W. (1956): Untersuchungen über tages- und jahresperiodische Aktivitätsänderungen bei gekäfigten Zugvögeln. *Z. Tierpsychol.* 13: 278–301. \* Ders. (1966): The sequence of events leading to migratory restlessness. *Ostrich, Suppl.* 6: 239–248. \* Naumann, J. A. (1795–1817): *Natursgeschichte der Land- und Wasser-Vögel des nördlichen Deutschlands und angrenzender Länder*. Köthen. \* Naumann, J. F. (1897–1905): *Natur-*

geschichte der Vögel Mitteleuropas. Köhler, Gera-Untermhaus. \* Schütz, E. P. Berthold, E. Gwinner & H. Oelke (1971). Grundriß der Vogelzugskunde. Parey, Berlin & Hamburg. \* Schwabl, H., & D. S. Farner (1988): Endocrine and environmental control of vernal migration in male white-crowned sparrows, *Zonotrichia leucophrys gambelii*. *Physiol. Zool.* (im Druck). \* Terriil, S. B. (1987): Social dominance and migratory restlessness in the dark-eyed junco (*Junco hyemalis*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 21: 1–11. \* Ders. (1988): The relative importance of ecological factors in bird migration. *Proc. XIX. Internat. Orn. Congr.*, Ottawa, 1986 (im Druck). \* Ders. (1989): Ecophysiological aspects of movements by migrants in the wintering quarters (in Ausarbeitung). \* Thala u, H.-P., & W. Wiltshko (1987): Einflüsse des Futterangebots auf die Tagesaktivität von Trauerschnäppern (*Ficedula hypoleuca*) auf dem Herbstzug. *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg* 97: 67–73. \* Wagner, H. O. (1961): Beziehungen zwischen dem Keimdrüsenhormon Testosteron und dem Verhalten von Vögeln in Zugstimmung. *Z. Tierpsychol.* 18: 302–319.

Anschrift des Verfassers:

Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Vogelwarte, Schloß, D-7760 Radolfzell-Möggingen

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1987/88

Band/Volume: [34\\_1987](#)

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

Artikel/Article: [Unruhe-Aktivität bei Vögeln: eine Übersicht 249-259](#)