

Aus der Außenstation Braunschweig für Populationsökologie beim Institut für Vogelforschung
„Vogelwarte Helgoland“

Verfrachtungs-Experimente zur Frage der Geburtsortsprägung beim Trauerschnäpper (*Ficedula hypoleuca*)¹⁾²⁾

Von Rudolf Berndt und Wolfgang Winkel

1. Einleitung

Zahlreiche Ringwiederfunde beweisen, daß Zugvögel in der Regel zur eigenen Brut in die nähere oder weitere Umgebung ihres Geburtsortes zurückkehren. Man bezeichnet diese Erscheinung als „Geburtsortstreue“ (vgl. z. B. DROST 1953, SCHÜZ 1971). Über die regulierenden Faktoren ist dagegen erst wenig bekannt. Deshalb haben wir zu diesem Fragenkomplex mit unserem Hauptversuchsvogel *Ficedula hypoleuca* gezielte Feldexperimente begonnen. Hierbei soll speziell untersucht werden, inwieweit dem Heimfindevermögen genetische und/oder geprägte bzw. erlernte Komponenten zugrundeliegen, um letztlich zusammen mit den in der Literatur vorliegenden Befunden und den bisherigen Erkenntnissen zu einer schematischen Zusammenschau über das Verhalten junger Trauerschnäpper auf ihrem ersten Herbst- und Frühjahrszug zu kommen.

2. Material und Methode

Im folgenden sind die Arbeiten zusammengefaßt, welche wir zur Frage der „Geburtsortsprägung“ von 1975 bis 1978 in unseren etwa 250 km voneinander entfernten Untersuchungsgebieten bei Wolfsburg (speziell im Drömling, Ostniedersachsen) und Lingen (Elbergener Forst, Westniedersachsen) ausführten. Nähere Einzelheiten über die Versuchsgebiete finden sich in Tab. 1, bei BERNDT 1960 und BERNDT & WINKEL 1967 bzw. WINKEL 1975. Von den im Raum Wolfsburg zum Abfang der Trauerschnäpper während der Ankunfts- und Brutzeit zur Verfügung stehenden 12 Untersuchungsflächen wurde als Ausfliege- und Freilassungsfläche für die unten beschriebenen Verfrachtungsversuche stets nur das Gebiet „Joneck“ herangezogen.

Die Versuche bestanden 1975 in einem wechselseitigen Austausch zwischen beiden Versuchsarealen, und zwar jeweils von Eiern (Bebrütungsgrad unterschiedlich) bzw. Nestlingen (7—14 Tage alt). Um die jeweiligen Eltern auch nach der Fortnahme ihres Geleges an die Nisthöhle zu binden, versahen wir die Nester während der zwölfstündigen Austauschaktion ersatzweise mit hölzernen Ei-Attrappen, die zwischenzeitlich normal bebrütet wurden. Der Ei-Transport erfolgte in wattegepolsterten, wärmehaltenden Styroporbehältern, die ihrerseits auf Wärmflaschen gelagert waren. — Beim Austausch von Nestlingen achteten wir in jedem Fall darauf, daß die Elternvögel in der Zwischenzeit mindestens zwei — eigene oder fremde — Junge im Nest hatten. Während der Verfrachtungsfahrten versorgten wir die Nest-

¹⁾ Gefördert mit Hilfe von Forschungsmitteln des Landes Niedersachsen.

²⁾ Erweiterte Fassung eines am 7. 6. 1978 auf dem XVII. Internationalen Ornithologen-Kongreß in Berlin gehaltenen Symposium-Vortrages.

Tab. 1. Angaben über die Versuchsgebiete im Raum Wolfsburg (= Wob) und Lingen (= Lin). Data regarding the test areas near Wolfsburg (= Wob) and Lingen (L = Lin).

Untersuchungs- bezirk Test district	Mitl. geograf. Koordinaten Geographical coordinates	Anz. der Versuchs- flächen Number of study areas	Biotope Biotopes	Gesamtgröße der Versuchs- flächen in ha Total size of study areas in ha	Gesamtzahl der künstl. Nisthöhlen Total of nest boxes	Durchschnittl. Gesamtzahl der in Nisthöhlen brütenden Paare von <i>Ficedula</i> <i>hypoleuca</i> Mean pair number of <i>Ficedula</i> <i>hypoleuca</i> in nest boxes
Wob	52.31 N 10.54 E	12	Laub-, ver- einzelt Laub/ Nadel-Mischwald Deciduous, sporadically mixed wood	ca. 100	ca. 1500	> 500
Lin	52.27 N 7.15 E	1	Aufforstungs- gebiet mit Japan. Lärche <i>Larix leptolepis</i> Afforested plantation of <i>Larix</i> <i>leptolepis</i>	ca. 125	ca. 600	ca. 50

linge halbstündlich mit Futter. — 1976 wurden Nestlinge am Geburtsort im Raum Lingen von Hand aufgezogen, dort über den Ausfliegetermin hinaus gekäfigt und später im Wolfsburger Raum („Joneck“) freigelassen. Die Aufzucht und Haltung erfolgte — meist in Gruppen von 5 Jungvögeln — in Holzkäfigen mit Polyäthylennetz-Bespannung. Zur Ernährung verwendeten wir ein selbstgefertigtes Futtergemisch (Weichfresser-Futter vermengt mit Rinderherz, Salat, Kalk, Vitaminen u. a., dazu reichlich Mehlwurm- und frische Ameisenpuppen), bei dem die Vögel gut gediehen. Noch unselbständige Junge wurden von 4.30 Uhr bis 21.30 Uhr in etwa halbstündigem Abstand gefüttert. Die Verfrachtung der Jungvögel erfolgte nachts in ihren Käfigen. Vor der Freilassung in der Morgendämmerung wurde noch einmal Futter und Wasser gegeben.

Zum Nachweis eventueller Ansiedlungen in dem einen oder anderen Raum erfolgte 1976, 1977 und 1978 in beiden Versuchsarealen ein Kontrollfang sämtlicher in den Nisthöhlen der Untersuchungsgebiete angetroffenen ♂ und ♀ von *Ficedula hypoleuca*. Um die Ansiedlungsmöglichkeiten zu erhöhen, wurden sowohl auf der Lingener Versuchsfläche als auch im Wolfsburger Raum im Versuchsgebiet „Joneck“ zu den bereits vorhandenen (teils schon von Meisen besetzten) Nistkästen 1976 und 1977 jeweils noch reichlich neue Höhlen zur Verfügung gestellt. Außer der — bei *Ficedula hypoleuca* gefahrlos möglichen — Brutzeitkontrolle sämtlicher Paare wurden in 4 Untersuchungsgebieten des Wolfsburger Raumes 1976 und 1977 in den Wochen der Trauerschnäpper-Ankunft mit Hilfe automatischer Pendelfallen (vgl. WINKEL 1975) auch die nur nisthöhlenbesuchenden Individuen gefangen und registriert.

Für die Mithilfe bei den speziellen Arbeiten (Aufzucht der Jungvögel, Verfrachtungs-Transport, Fangaktion) haben wir vor allem den folgenden Damen und Herren vielmals zu danken: LARS ANDERSEN, MARGRIT FRANTZEN, ECKHARD GARVE, UWE GRAALFS, UTE RAHNE, HELMUT STERNBERG, INGRID THESING, LEONHARD VETTER, DORIS WINKEL und GERHARD THESING, der sich als Leiter und Mitarbeiter des Aufzuchtteams besonders verdient gemacht hat. Für die kritische Durchsicht des Manuskriptes danken wir KLAUS IMMELMANN und JÜRGEN NICOLAI. Die Übertragung der Zusammenfassung ins Englische verdanken wir Miss ROSEMARY JELLIS (Pinner/London).

3. Die Versuche und ihre Ergebnisse

3.1. Verfrachtung von Eiern und Nestlingen

Zur Klärung der Frage, in welche Gebiete Trauerschnäpper zur Fortpflanzung zurückkehren, wenn sie als Embryonen an einen anderen Ort verfrachtet wurden, tauschten wir im Jahre 1975 Gelege aus dem Raum Wolfsburg gegen solche aus dem Raum Lingen aus (Versuche 1 und 2, vgl. Tab. 2). Bei Versuch 1 wurden aus den von Wolfsburg nach Lingen verfrachteten Eiern 107 und bei Versuch 2 aus den von Lingen nach Wolfsburg verfrachteten Eiern 47 Nestlinge flügge. Wie Tab. 2 zeigt, konnten in den Folgejahren von ersteren 5 Individuen bei Lingen und von letzteren 5 bei Wolfsburg als Brutvögel nachgewiesen werden (Einzeldaten siehe Tab. 3). Damit sind alle 10 wiedergefundenen Trauerschnäpper an den Ort zurückgekehrt, an welchem sie nach der im Ei erfolgten Verfrachtung flügge geworden waren, während sich keiner an seinem eigentlichen Herkunftsort nachweisen ließ.

Auch von den 29 bzw. 38 aus der Nestlings-Verfrachtung (von Wolfsburg nach Lingen bzw. von Lingen nach Wolfsburg) stammenden und jeweils im Nicht-Geburtsgebiet ausgeflogenen Jungvögeln (Versuche 3 und 4, Tab. 2) wurden 4 bzw. 5, also

Tab. 2. Angaben zu den fünf Verfrachtungsversuchen und ihren Ergebnissen. Data regarding the five transfer experiments and their results.

Versuchs- Nummer Experiment No.	Versuchs- jahr Year of experiment	Versuchs-Art Mode of experiment	Verfrachtung Transfer		Anz. der flügge gewordenen bzw. freigelassenen Jungvögel Number of fledged or released young	Spätere Brutzeit-Nachweise Recoveries	
			von from	nach to		Raum vicinity of Wob	Raum vicinity of Lin
1	1975	Ei-Verfrachtung Transfer of eggs	Wob	Lin	107	—	5
2	1975	Transfer of eggs	Lin	Wob	47	5	—
3	1975	Nestlings- Verfrachtung Transfer of nestlings	Wob	Lin	29	—	4
4	1975	Transfer of nestlings	Lin	Wob	38	5	—
5	1976	Jungvogel- Verfrachtung Transfer of young	Lin	Wob	80	6	—

Tab. 3. Nähere Angaben zu den Wiederfunden aus den vier Verfrachtungsversuchen des Jahres 1975. Detailed data regarding the recoveries of the four transfer experiments in 1975.

Ring- nummer Ring number	Verfrachtung Transfer			Aus- Nisthöhle aus- geflogen am ¹⁾ Fledged from nest box at ¹⁾	Späterer Wiederfang in der Brutperiode Recoveries in the following breeding periods								
	von from	nach to	als Ei bzw. Nestling as egg or nestling		Datum Date	Geschlecht Sex	Gebiet District	Entfernung und Richtung vom Ausflugplatz Distance and direction from fledging place					
								1976	1977	1978			
9H83 005	Lin	Wob	Ei Egg	23. 5. 75	13. 6. 75	—	—	—	—	—	—	1800m SE	
9H83 014	Lin	Wob	Ei Egg	23. 5. 75	14. 6. 75	27. 5.	21. 5.	—	—	Wob	2500m E	1550m SE	—
9H83 030	Lin	Wob	Ei Egg	23. 5. 75	19. 6. 75	10. 5.	—	—	—	Wob	2900m ENE	—	—
9H83 032	Lin	Wob	Ei Egg	23. 5. 75	22. 6. 75	7. 5.	—	—	—	Wob	2300m SE	—	—
9H83 059	Lin	Wob	Ei Egg	23. 5. 75	16. 6. 75	—	19. 5.	—	—	Wob	—	2000m SW	—
9H83 068	Lin	Wob	Nestling	15. 6. 75	20. 6. 75	—	31. 5.	—	—	Wob	—	1500m SE	—
9H83 078	Lin	Wob	Nestling	15. 6. 75	22. 6. 75	—	7. 5.	—	—	Wob	—	700m ESE	—
9H83 082	Lin	Wob	Nestling	15. 6. 75	21. 6. 75	—	25. 5.	—	—	Wob	—	2600m ENE	—
9H83 098	Lin	Wob	Nestling	15. 6. 75	19. 6. 75	9. 5.	—	—	—	Wob	2400m SE	—	—
9H83 305	Lin	Wob	Nestling	15. 6. 75	22. 6. 75	7. 5.	—	—	—	Wob	270m W	—	—
9B16 001	Wob	Lin	Ei Egg	23. 5. 75	10. 6. 75	—	3. 6.	—	—	Lin	—	400m N	—
9B16 002	Wob	Lin	Ei Egg	23. 5. 75	10. 6. 75	—	5. 6.	—	—	Lin	—	200m SSE	—
9B16 079	Wob	Lin	Ei Egg	23. 5. 75	1.	26. 5.	—	—	—	Lin	550m SW	—	—
9B16 105	Wob	Lin	Ei Egg	23. 5. 75	16. 6. 75	19. 6.	30. 5.	—	—	Lin	975m NNW	950m NNW	—
9B16 106	Wob	Lin	Ei Egg	23. 5. 75	16. 6. 75	25. 6.	4. 6.	10. 6.	10. 6.	Lin	1275m NE	1075m NNE	1050m NNE
9B16 130	Wob	Lin	Nestling	15. 6. 75	19. 6. 75	—	31. 5.	29. 5.	—	Lin	—	950m NE	925m NE
9B16 133	Wob	Lin	Nestling	15. 6. 75	24. 6. 75	—	—	9. 6.	—	Lin	—	—	1050m NNE
9B16 140	Wob	Lin	Nestling	15. 6. 75	21. 6. 75	—	—	1. 5.	—	Lin	—	—	10000m SSE
9B16 148	Wob	Lin	Nestling	15. 6. 75	21. 6. 75	14. 6.	4. 6.	9. 6.	—	Lin	1025m S	1125m SSE	1145m SSW

¹⁾ Bei nicht direkt beobachteten Fällen unter Zugrundelegung einer Nestlingsdauer von 16 Tagen berechnet. Calculation based on a nestling period of 16 days, if not observed immediately.

insgesamt 9 Exemplare in diesen Ausfliegegebieten (Einzeldata siehe Tab. 3), kein Exemplar jedoch am Geburtsort wiedergefunden.

Aus den Versuchen 1 bis 4 ergibt sich, daß bei mitteleuropäischen Trauerschnäppern die Kenntnis des Geburtsortes nicht angeboren ist, sondern bei oder nach dem Ausfliegen erworben werden muß. Damit entspricht unser Ergebnis dem Resultat, das POLIWANOW und SCHTSCHERBAKOW (nach Sammelreferat von MAUERSBERGER 1957) bei ihren in Rußland über eine Entfernung von 400 bzw. 50 km vorgenommenen Verfrachtungen für osteuropäische Trauerschnäpper feststellten. Entsprechende Befunde liegen z. B. auch für Halsbandschnäpper *Ficedula albicollis* (LÖHRL 1959), Stockente *Anas platyrhynchos* (VÄLIKANGAS 1933), Kurzschwanzsturmtaucher *Puffinus tenuirostris* (SERVENTY 1967) und Silbermöwe *Larus argentatus* (DROST 1958) vor (vgl. hierzu auch SCHÜZ 1938).

Der Nachweis, daß die Kenntnis des Geburtsortes nicht im Erbgut verankert ist, kann auch allgemein gesehen keinesfalls verwundern, denn es wäre kaum vorstellbar, daß jedem Individuum sein eigener Geburtsplatz, also jedem ein anderer geographischer Ort, angeborenermaßen bekannt ist.

3.2. Verfrachtung von Jungvögeln nach Aufzucht und Käfigung am Geburtsort

Aufbauend auf den Ergebnissen der Versuche 1 bis 4 prüften wir in einer 5. Versuchsserie die Reaktion von Trauerschnäppern, welche an ihrem Geburtsort über den potentiellen Ausfliegetermin hinaus fast 3 Wochen, also bis zu einem Lebensalter von etwa 36 Tagen, in Käfigen gehalten und erst dann verfrachtet und freigelassen wurden. Für diesen 1976er Versuch standen 80 Jungvögel aus dem Lingener Raum zur Verfügung, die dort von Hand aufgezogen, bis zum 4. Juli gekäfigt und dann am 5. Juli bei Wolfsburg freigelassen wurden. Wie Tab. 2 zeigt, liegen aus den folgenden Jahren 6 Rückkehr-Nachweise — ausschließlich aus dem Freilassungsgebiet bei Wolfsburg — vor (Einzeldata siehe Tab. 4)³⁾. Dieser Befund beweist, daß

- a) die fast dreiwöchige Käfighaltung am Geburtsort keinen Einfluß auf die endgültige Festlegung des „Heimatortes“ hatte,
- b) die „Heimatort“-Fixierung auch noch etwa 3 Wochen nach dem potentiellen Ausfliegetermin, also bei oder nach dem realen „Ausfliegen“ (= Freilassungstermin) möglich war,
- c) die bis zum Beginn des Herbstzuges zur Verfügung stehende Zeitspanne noch ausreichend war, eine definitive „Heimatbindung“ zu bewirken.

Hiermit vergleichbare Untersuchungen stellte unseres Wissens nur LÖHRL (1959, 1962) am Halsbandschnäpper *Ficedula albicollis* an, wobei er zu ähnlichen Resultaten wie wir am Trauerschnäpper gekommen war.

³⁾ Im Rahmen eines Kontrollversuches unterblieb bei weiteren 29 Lingener Trauerschnäppern eine Verfrachtung nach Wolfsburg. Die Vögel wurden am 5. 7. 1976 am Ort ihrer Geburt und Käfigung (= Lingen) freigelassen. Der bislang einzige spätere Brutzeit-Wiederfang (1978, vgl. Tab. 4) erfolgte — wie zu erwarten — im Freilassungsgebiet bei Lingen.

Tab. 4. Nähere Angaben zu den Wiederfunden aus dem Verfrachtungversuch des Jahres 1976. Detailed data regarding the recoveries of the transfer experiment in 1976.

Ringnummer Ring number	Nestling der Nisthöhle entnommen im Alter von ... Tagen. Nestling taken from the nest box at an age of ... days	potentiell flügel am ¹ potential fledging date at ¹	Geburtsort und Käfighaltung bis zum 4. 7. im Raum ... Birth place and caging until 4th July in the district ...	am 5. 7. freigelassen im Raum ... on 5th July released in the district ...	Späterer Wiederfang in der Brutperiode Recoveries in the following breeding periods					
					Datum Date		Geschlecht Sex	Gebiet District	Entfernung und Richtung vom Ausflugsplatz Distance and direction from fledging place	
					1977	1978				1977
9B16 186	12	16. 6. 76	Lin	Wob	2. 6.	—	♀	Wob	2000m W	—
9B16 244	12	17. 6. 76	Lin	Wob	1. 6.	—	♀	Wob	125m SSW	—
9B16 249	13	16. 6. 76	Lin	Wob	—	31. 5.	♂	Wob	—	850m ESE
9B16 254	13	16. 6. 76	Lin	Wob	4. 5.	—	♀	Wob	125m SW	—
9B16 266	11	18. 6. 76	Lin	Wob	15. 5.	—	♀	Wob	17500m WSW	—
9B16 292	13	16. 6. 76	Lin	Wob	19. 5.	15. 5.	♀	Wob	1500m SE	1650m SE
9B16 348	13	16. 6. 76	Lin	Lin	—	10. 6.	♂	Lin	—	625m ENE

¹) Unter Zugrundelegung einer Nestlingsdauer von 16 Tagen. Calculation based on a nestling period of 16 days.

4. Diskussion der Ergebnisse

Da die Möglichkeit der genetischen Verankerung des Geburtsortes ausgeschlossen werden konnte, bleibt zu fragen: Ist beim Trauerschnäpper die Fixierung des Heimatortes, zu dem er in seinem späteren Leben auf dem Heimzug zurückstrebt, durch eine Prägung in engerem Sinne bzw. eine prägungsartige Erscheinung oder durch einen andersartigen Lernvorgang verursacht?

Letzteres kann nach dem von dieser Art bekannten Zugverhalten so gut wie ausgeschlossen werden. Ein im Herbst ins Winterquartier abgezogenes Individuum würde zwar theoretisch auch dadurch zu seinem Heimatort zurückfinden, daß es im Frühjahr lediglich den beim Wegzug kennengelernten Weg in umgekehrter Richtung wieder zurückflöge („Wegumkehr“, vgl. W. & R. WILTSCHKO 1976); doch ist bekannt, daß *Ficedula hypoleuca* im Frühjahr auf einem anderen, vom Herbstzug deutlich abweichenden Wege heimzieht (DROST & SCHILLING 1940; noch unveröffentlichtes Wiederfundmaterial der „Vogelwarte Helgoland“). Der Heimatort muß sich dem Trauerschnäpper also auf eine andere Weise einprägen, d. h. die Geburtsort-Fixierung eine Art Prägungs-Vorgang sein (vgl. BERNDT & WINKEL 1975).

Prägung liegt nach IMMELMANN (1969, 1970) dann vor, wenn eine Verhaltensweise in frühem Alter während einer sensiblen Phase durch bestimmte Eindrücke aus der Umwelt schnell und stabil festgelegt wird (vgl. z. B. NICOLAI 1964). Prüft man das Heimkehrverhalten des Trauerschnäppers im Hinblick auf diese Prägungs-Kriterien, so läßt sich folgendes feststellen:

1. Die Fixierung auf den Geburtsort erfolgt während einer frühontogenetischen Phase und innerhalb kurzer Zeit, da ausgeflogene Jungvögel in der Regel sehr schnell das eigentliche Geburtsgebiet, in das sie später zurückkehren (vgl. z. B. VON HAARTMAN 1949, LICHATSCHEW 1955, CURIO 1958, CAMPBELL 1959, BERNDT & STERNBERG 1966), verlassen sollen (vgl. z. B. DROST & SCHILLING 1940, CURIO 1959, JONES et al. 1977). Dabei kann allerdings unter experimentellen Bedingungen die endgültige Fixierungsphase — eventuell im Rahmen einer Umprägung — auch später (und zwar — wie in unserem Versuch 5 nachgewiesen — erst in einem Alter von mindestens 36 Tagen) beginnen und trotzdem bis zum frühen Wegzug dieser Art (vgl. CREUTZ 1955) noch erfolgreich abgeschlossen werden. Nach den Befunden von LÖHRL (1959) läßt sich bei *Ficedula albicollis* die Prägungsphase sogar noch weiter einengen, da die definitive Fixierung bei seinen Verfrachtungsversuchen zum Teil erst in einem Alter der Vögel von etwa 45 bis 50 Tagen eingesetzt haben konnte. Ob die fehlenden Rückkehrnachweise von Halsbandschnäppern, die erst im Alter von rund 60 Tagen, also nach Beendigung ihrer Jugendmauser, von LÖHRL freigelassen wurden, auf das Ende der sensiblen Phase zurückgeht, oder ob die Zeit bis zum Wegzug für eine Prägung nicht mehr ausreichte bzw. ganz andere Gründe vorlagen, konnte nicht geklärt werden. Normalerweise muß jedenfalls die Prägung bis zum Beginn des Herbstzuges abgeschlossen sein.

2. Die Fixierung auf den Geburtsort erfolgt beim Trauerschnäpper sehr dauerhaft. BERNDT & STERNBERG (1966, 1969) fanden rund 50 % aller als zurückgekehrt nachgewiesenen einjährigen Vögel bis zu einer Entfernung von nur 1000 m vom jeweiligen Geburtsplatz brütend wieder. Insgesamt strebte jedoch allem Anschein nach primär ein noch wesentlich höherer Prozentsatz zum Geburtsplatz zurück, doch war es nicht allen möglich, hier auch eine Bruthöhle in Besitz zu nehmen. Infolgedessen wurden die in der intra- und interspezifischen Rivalität Unterlegenen zu einem Spacing in die angrenzenden Gebiete gezwungen (vgl. BERNDT & STERNBERG 1968, BERNDT & WINKEL 1974). Das Vorkommen solcher exogen-bedingten vom Geburtsort wegführenden Dismigrationen wird auch durch die zahlreichen Fälle in unserem noch unveröffentlichten Material belegt, in denen Trauerschnäpper, welche im ersten Jahr in relativ großer Entfernung vom Geburtsplatz brüteten, in späteren Jahren jedoch wieder in ihr Geburtsgebiet rückgesiedelt sind (vgl. BERNDT & STERNBERG 1965). Hierdurch wird sogar wahrscheinlich, daß von den im ersten Brutjahr entfernt vom Geburtsplatz brütenden Trauerschnäppern überhaupt alljährlich ein relativ großer Teil zuerst zum Geburtsort zurückkehrt und dann erst bei erneutem Mangel an freien Brutgelegenheiten den bereits in der vorangegangenen Brutperiode besetzten Fremdbrutort wieder ansteuert (vgl. BERNDT & STERNBERG 1965, 1968). So spricht auch die große Bedeutung, die dem Spacing für das Zustandekommen des Dispersionsmusters beim Trauerschnäpper zukommt, nicht etwa gegen, sondern gerade für eine weitgehende Ortsprägung, die jedoch infolge begrenzender Faktoren oft nicht realisiert werden kann.

3. Als letztes bleibt zu fragen, welches die „bestimmten Eindrücke“ sind, die sich dem einzelnen Individuum aus seiner Umwelt bei der Fixierung auf den Geburtsort einprägen. Nach den neuesten an Zugvögeln gewonnenen Befunden über das Vorhandensein eines angeborenen Magnetkompasses (WILTSCHKO & MERKEL 1971; WILTSCHKO 1974, 1977; WILTSCHKO & GWINNER 1974) könnte die Möglichkeit bestehen, daß auch für die Fixierung der Geburtsorts-Kenntnis im Vogel das Erd-Magnetfeld, und zwar das jeweilige örtliche seines individuellen Geburtsortes (bzw. bei frühen Verfrachtungen: des neuen „Heimatortes“), von Bedeutung ist und damit zum relevanten Prägungsfaktoren-Komplex gehört.

In Zusammenfassung unserer Ergebnisse und Überlegungen erscheint es uns berechtigt, die Fixierung auf den Geburtsort beim Trauerschnäpper, wenn auch nicht als klassische Prägung im strengen Sinne (vgl. hierzu LORENZ 1935), so doch zumindest als prägungsartige Erscheinung (IMMELMANN 1976) zu deuten, wobei jedoch nicht ausgeschlossen werden soll, daß in die Ortsprägung⁴⁾ auch andere Lernkomponenten mit eingehen können.

⁴⁾ „Prägung“ auf die Heimatregion konnte außer für den Halsbandschnäpper (LÖHRL 1959) auch für Kurzschwanzsturmtaucher (SERVENTY 1967) und Lachs *Salmo salar* (Prägung auf den Geruch des Heimatgewässers, HASLER 1962) nachgewiesen werden (vgl. hierzu auch SOKOLOV 1976 für *Phylloscopus trochilus*, *Sylvia nisoria*, *Hippolais icterina*, *Fringilla coelebs* und *Sturnus vulgaris*; für die Übersetzung des russischen Textes der vorgenannten Arbeit sind wir Herrn E. VON TOLL zu großem Dank verpflichtet).

5. Zusammenfassende Diskussion über das Zug- und Heimkehrverhalten des Trauerschnäppers

Als Fazit aus den Ergebnissen unserer Feldexperimente möchten wir unter Einbeziehung der einschlägigen Literatur folgendes Schema vom Zug- und Heimkehrverhalten erstmals ziehender Trauerschnäpper entwerfen:

Der Trauerschnäpper, bei dem die Kenntnis des Geburtsortes nicht vererbt ist, prägt sich bei oder kurz nach dem Ausfliegen aus seiner Geburtshöhle⁵⁾ auf seine Heimat, zu der er dann später zurückkehrt. Der Wegzug, welcher nach Beendigung der Jugendmauser beginnt, führt zunächst in südwestlicher Richtung bis an die Westküste der Iberischen Halbinsel (DROST & SCHILLING 1940), knickt dann nach SSE ab (vgl. hierzu allgemein ZINK 1977) und endet in den zentralafrikanischen Urwäldern (GROTE 1930).

Bei Arten, von denen bekannt ist, daß die Jungvögel wie beim Trauerschnäpper in ihrem ersten Herbst ohne Führung durch erfahrene Altvögel in die Winterquartiere ziehen müssen, nimmt man für diesen erstmaligen Wegzug heutzutage allgemein eine genetische Grundlage an (vgl. z. B. GWINNER 1968 a, b; BERTHOLD et al. 1972; BERTHOLD 1977). Die kompliziert erscheinende erbliche Verankerung des herbstlichen Zugknicks beim Trauerschnäpper könnte sich hierbei phylogenetisch erklären: Der nach SSE gerichtete zweite Zugweg-Abschnitt dürfte sich bei *Ficedula hypoleuca* zu einer Zeit herausgebildet haben, als diese Art die Eiszeit im Iberischen Refugium überdauerte. Im Zuge der nacheiszeitlichen nordostwärts über Europa gerichteten Ausbreitung entstand dann als zusätzliche Adaptation die Vererbung der SW-verlaufenden (heutzutage ersten) Teilstrecke des Wegzuges — und zwar als Umkehrung des Einwanderungsweges, welche auch von anderen Arten (vgl. BERNDT & MEISE 1959) bekannt ist.

Da der Heimzug des Trauerschnäppers — wie oben erwähnt — auf einem anderen Wege als der Wegzug, und zwar mehr oder weniger geradlinig zum Geburtsort hin, erfolgt, müssen die bei der Heimatprägung der Jungen nach dem Ausfliegen aufgenommenen Prägungsmerkmale solche gewesen sein, die den Vogel in die Lage versetzen, seine Heimat vom Winterquartier her \pm geradlinig gezielt anzusteuern und zu erreichen (vgl. hierzu u. a. SCHMIDT-KOENIG 1973; WALRAFF 1974; EMLÉN 1975; KÖHLER 1975, 1978), bei welchem Phänomen z. B. die geomagnetische Strahlung eine bedeutende Rolle spielen könnte (siehe oben; vgl. auch BAMBERGER et al. 1978). Ein Trauerschnäpper würde also sein Heimatgebiet mit Hilfe des artspezifischen Naviga-

⁵⁾ Im Rahmen spezieller Untersuchungen gelang Herrn G. THESING 1978 am 28. 6. der Fang eines jungen Trauerschnäppers, der am 2. 6. dieses Jahres im selben Gebiet als 8-tägiger Nestling beringt worden war. Dieser Schnäpper konnte damit mindestens 17 Tage nach Verlassen des Nestes noch in unmittelbarer Nähe seines Geburtsplatzes nachgewiesen werden! Ob derartiges die Regel ist, kann zur Zeit nicht entschieden werden (vgl. dazu JONES et al. 1977: „What happens to Pied Flycatchers once the broods have fledged has been a mystery“).

tionsvermögens und der ihm eingeprägten Kenntnis des Geburtsortes wiederfinden, wobei zur Feinorientierung evtl. auch optische Erinnerungsbilder hinzukommen, die das Individuum bis zu seiner Geburtshöhle führen können⁶⁾.

Zusammenfassung

Die Rückkehr von Zugvögeln ins Heimatgebiet ist ein von vielen Arten aufgrund zahlreicher Ringwiederfunde gut bekanntes Phänomen, das als „Geburtsortstreue“ bezeichnet wird. Am Beispiel des in Zentralafrika überwinternden Trauerschnäppers *Ficedula hypoleuca* untersuchten die Verfasser, ob die Kenntnis des Geburtsortes angeboren ist oder durch Prägung bzw. Lernen erworben werden muß. Zur Prüfung dieses Fragenkomplexes wurden 1975 und 1976 Eier, Nestlinge und bis 3 Wochen über den potentiellen Ausfliegetermin im Geburtsgebiet gekäfigte Jungvögel 250 km weit in ein anderes vom Trauerschnäpper bewohntes Gebiet verfrachtet (Versuchsgebiete im westlichen bzw. östlichen Niedersachsen). Da die Brut-Ansiedlungen, welche 1976, 1977 und 1978 von diesen Versuchsvögeln nachgewiesen werden konnten, ausnahmslos im jeweiligen Ausfliege- bzw. Freilassungsgebiet erfolgten, kann die Kenntnis der Heimat nicht genetisch festgelegt sein. Vielmehr erfolgt die Fixierung des Geburtsortes während einer Jugendphase innerhalb kurzer Zeit und in sehr stabiler Weise. Daher halten es die Verfasser für berechtigt, die Erscheinung der „Geburtsortstreue“ auf einen prägungsartigen Vorgang zurückzuführen.

In der zusammenfassenden Diskussion wird versucht, einen schematisch-hypothetischen Überblick über das Zug- und Heimkehrverhalten eines Trauerschnäppers innerhalb seines ersten Lebensjahres zu geben.

Summary

Transfer-Experiments on Problems of Imprinting to the Birthplace in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*.

The return of migratory birds to their birthplace is a well-known phenomenon, from the numerous recoveries of ringed birds of many species. It is designated "faithfulness to birthplace" (= "Geburtsortstreue"). With the Pied Flycatcher (wintering in Central Africa) as their example, the authors investigated whether knowledge of the birthplace is innate or acquired by an imprinting or learning process. For the examination of these questions, in 1975 and 1976, eggs, nestlings and caged fledglings (about 3 weeks over the potential fledging day in the breeding area) were transferred 250 km away to another breeding area of the Pied Flycatcher (numbers of fledged or released young see tab. 2; test areas in the Western and Eastern part of Lower Saxony, Federal Republic of Germany, see tab. 1).

As the breeding settlements of these test birds, which were ascertained in 1976, 1977 and 1978, took place without exception in the area where the birds fledged or were released (see tab. 2, 3 and 4), knowledge of the birthplace cannot be fixed genetically. Fixation on the birthplace, on the contrary, occurs during the juvenile stage within a short period and in durable form. Therefore the authors consider it justifiable to attribute faithfulness to the birthplace to an imprinting-like process.

In the comprehensive discussion, there is an attempt, to provide a schematic, hypothetical survey of the outward and homeward migratory behaviour of a Pied Flycatcher within its first year of life.

⁶⁾ Die Erscheinung, daß im Endeffekt nur sehr wenige Trauerschnäpper tatsächlich in ihrer Geburtshöhle und deren allernächsten Umgebung brüten, geht erwiesenermaßen auf intra- und interspezifische Rivalität zurück (BERNDT & STERNBERG 1969).

Literaturverzeichnis

- BAMBERGER, St., G. VALET, F. STORCH & G. RUTHENSTROTH-BAUER (1978): Electromagnetically Induced Fluid Streaming as a Possible Mechanism of the Biomagnetic Orientation of Organisms. Z. f. Naturforsch. 33 c: 159—160. • BERNDT, R. (1960): Zur Dispersion der Weibchen von *Ficedula hypoleuca* im nördlichen Deutschland. Proc. XII Internat. Orn. Congr., Helsinki 1958: 85—96. • BERNDT, R., & W. MEISE (Hrsg. 1959): Naturgeschichte der Vögel. 1. Band: Allgemeine Vogelkunde. Franckh'sche Verlagshandlung, Stuttgart. BERNDT, R., & H. STERNBERG (1965): Schematische Darstellung der Ansiedlungsformen bei weiblichen Trauerschnäppern (*Ficedula hypoleuca*). J. Orn. 106: 285—294. • Dies. (1966): Der Brutort der einjährigen weiblichen Trauerschnäpper (*Ficedula hypoleuca*) in seiner Lage zum Geburtsort. J. Orn. 107: 292—309. • Dies. (1968): Terms, Studies and Experiments on the Problems of Bird Dispersion. Ibis 110: 256—269. • Dies. (1969): Alters- und Geschlechtsunterschiede in der Dispersion des Trauerschnäppers (*Ficedula hypoleuca*). J. Orn. 110: 22—26. • BERNDT, R., & W. WINKEL (1967): Die Gelegegröße des Trauerschnäppers (*Ficedula hypoleuca*) in Beziehung zu Ort, Zeit, Biotop und Alter. Vogelwelt 88: 97—136. • Dies. (1974): Ökoschema, Rivalität und Dismigration als öko-ethologische Dispersionsfaktoren. J. Orn. 115: 398—417. • Dies. (1975): Gibt es beim Trauerschnäpper *Ficedula hypoleuca* eine Prägung auf den Biotop des Geburtsorts? J. Orn. 116: 195—201. • BERTHOLD, P. (1977): Endogene Steuerung des Vogelzuges. Vogelwarte 29, Sonderheft: 4—15. • BERTHOLD, P., E. GWINNER, H. KLEIN & P. WESTRICH (1972): Beziehungen zwischen Zugursache und Zugablauf bei Garten- und Mönchsgrasmücken (*Sylvia borin* und *S. atricapilla*). Z. Tierpsychol. 30: 26—35. • CAMPBELL, B. (1959): Attachment of Pied Flycatchers *Muscicapa hypoleuca* to Nest-Sites. Ibis 101: 445—448. • CREUTZ, G. (1955): Der Trauerschnäpper (*Muscicapa hypoleuca* [Pallas]). Eine Populationsstudie. J. Orn. 96: 241—326. • CURIO, E. (1958): Geburtsortstreue und Lebenserwartung junger Trauerschnäpper (*Muscicapa h. hypoleuca* [Pallas]). Vogelwelt 79: 135 bis 148. • Ders. (1959): Verhaltensstudien am Trauerschnäpper. Z. Tierpsychol., Beiheft 3: 118 p. • DROST, R. (1953): Über die Heimattreue deutscher Seevögel. J. Orn. 94: 181—193. • Ders. (1958): Über die Ansiedlung von jung ins Binnenland verfrachteten Silbermöwen (*Larus argentatus*). Vogelwarte 19: 169—173. • DROST, R., & L. SCHILLING (1940): Über den Zug des Trauerschnäppers, *Muscicapa hypoleuca* (Pall.). Vogelzug 11: 71—85. • EMLÉN, S. T. (1975): Migration: Orientation and Navigation. In: Avian Biology (herausgeg. v. D. S. FARNER & J. R. KING), Vol. 5: 129—219. Academic Press, New York & London. • GROTE, H. (1930): Wanderungen und Winterquartiere der paläarktischen Zugvögel in Afrika. Mitt. Zool. Mus. Berlin 16: 1—116. • GWINNER, E. (1968 a): Circannuale Periodik als Grundlage des jahreszeitlichen Funktionswandels bei Zugvögeln. Untersuchungen am Fitis (*Phylloscopus trochilus*) und am Waldlaubsänger (*P. sibilatrix*). J. Orn. 109: 70—95. • Ders. (1968 b): Artspezifische Muster der Zugruhe bei Laubsängern und ihre mögliche Bedeutung für die Beendigung des Zuges im Winterquartier. Z. Tierpsychol. 25: 843—853. • HAARTMAN, L. von (1949): Der Trauerfliegenschnäpper. I. Ortstreue und Rassenbildung. Acta Zool. Fenn. 56: 104 p. • HASLER, A. D. (1962): Wegweiser für Zugfische. Naturwiss. Rdsch. 15: 302 bis 310. • IMMELMANN, K. (1969): Ökologische und stammesgeschichtliche Betrachtungen zum Prägungsphänomen. Zool. Anz. 183: 1—12. • Ders. (1970): Lernen durch Prägung. n + m „Naturwissenschaft und Medizin“ 7: 15—29. • Ders. (1976): Einführung in die Verhaltensforschung. Parey Studentexte Nr. 13. Parey, Berlin und Hamburg. • JONES, H. P., C. J. MEAD & R. F. DURMAN (1977): The Migration of the Pied Flycatcher from and through Britain. Bird Study 24: 2—14. • KÖHLER, K.-L. (1975): Eine neue Navigationshypothese für Nah- und Fernorientierung von Vögeln. J. Orn. 116: 357—368. • Ders. (1978): Der Vergleich einiger physikalischer Daten des Heimat- und des Verfrachtungsortes als Grundlage der neuen Navigationshypothese für Vögel. Beitr. Vogelkde. 24: 177—192. • LICHATSCHEW, G. N. (1955): Der Trauerschnäpper (*Muscicapa hypoleuca* Pall.) und seine Verbindung mit dem Brutgebiet. (Russisch; deutsch von Sabel.) Arbeit d. Beringungsbüros Moskau, Heft 8: 123—156. • LÖHRL, H. (1959): Zur Frage des Zeitpunktes einer Prägung auf die Heimat-

region beim Halsbandschnäpper (*Ficedula albicollis*). J. Orn. 100: 132—140. • Ders. (1962): Weiterer Versuch zur Klärung der Heimat-Prägung. J. Orn. 103: 487—488. • LORENZ, K. (1935): Der Kumpan in der Umwelt des Vogels. J. Orn. 83: 289—413. • MAUERSBERGER, G. (1957): Umsiedlungsversuche am Trauerschnäpper (*Muscicapa hypoleuca*), durchgeführt in der Sowjetunion. — Ein Sammelreferat. J. Orn. 98: 445—447. • NICOLAI, J. (1964): Der Brutparasitismus der Viduinae als ethologisches Problem. Prägungsphänomene als Faktoren der Rassen- und Artbildung. Z. Tierpsychol. 21: 129—204. • SCHMIDT-KOENIG, K. (1973): Über die Navigation der Vögel. Naturwiss. 60: 88—94. • SCHÜZ, E. (1938): Über künstliche Verpflanzung bei Vögeln. Comptes rend. IX. Congr. Orn. Internat. Rouen 1938: 311—325. • Ders. (1971): Grundriß der Vogelzugkunde. Parey, Berlin und Hamburg. • SERVENTY, D. L. (1967): Aspects of the population ecology of the Short-tailed Shearwater *Puffinus tenuirostris*. Proc. XIV. Int. Orn. Congr., Oxford 1966: 165—190. • SOKOLOV, L. V. (1976): Time of the formation with the place of future nesting in some birds of passage on the Kurshsky Spit. (Russisch, mit engl. Zusammenfassung.) Zool. Shurn. 55: 392—401. • VÄLIKANGAS, J. (1933): Finnische Zugvögel aus englischen Vogeleiern. Vogelzug 4: 159—166. • WALRAFF, H. G. (1974): Das Navigationssystem der Vögel. R. Oldenbourg Verlag, München — Wien. • WILTSCHKO, W. (1974): Der Magnetkompaß der Gartengrasmücke (*Sylvia borin*). J. Orn. 115: 1—7. • Ders. (1977): Der Magnetkompaß der Zugvögel und seine biologische Bedeutung. Vogelwarte 29, Sonderheft: 76—82. • WILTSCHKO, W., & E. GWINNER (1974): Evidence for an innate magnetic compass in Garden Warblers. Naturwiss. 61: 406. • WILTSCHKO, W., & F. W. MERKEL (1971): Zugorientierung von Dorngrasmücken (*Sylvia communis*) im Erdmagnetfeld. Vogelwarte 26: 245—249. • WILTSCHKO, W. & R. (1976): Die Bedeutung des Magnetkompasses für die Orientierung der Vögel. J. Orn. 117: 362—387. • WINKEL, W. (1975): Vergleichend-brutbiologische Untersuchungen an fünf Meisen-Arten (*Parus* spp.) in einem niedersächsischen Aufforstungsgebiet mit Japanischer Lärche *Larix leptolepis*. Vogelwelt 96: 41—63, 104—114. • ZINK, G. (1977): Richtungsänderungen auf dem Zuge bei europäischen Zugvögeln. Vogelwarte 29, Sonderheft: 44—54.

Anschrift der Verfasser: Außenstation Braunschweig für Populationsökologie, Bauernstr. 14, D - 3302 Cremlingen 1/Weddel.