

Die Zugunruhe bei Vögeln – eine Darstellung nach Videoaufnahmen bei Infrarotlichtbeleuchtung

Peter Berthold, Wolfgang Fiedler und Ulrich Querner

Forschungsstelle für Ornithologie der Max-Planck-Gesellschaft,
Vogelwarte Radolfzell, Schloss Moeggingen, Schlossallee 2, D-78315 Radolfzell,
Email: berthold@vowa.ornithol.mpg.de

Summary

Migratory restlessness or *Zugunruhe* in birds – a description based on video recordings under infrared illumination

Migratory restlessness – defined as the (mainly nocturnal) migratory activity of caged birds – has been known since at least the 18th Century and is regularly used to study questions regarding bird migration. However, it had not been satisfactorily described until 1988, when we first became able to obtain and analyze video recordings of this behaviour made in infrared light. Thanks to refined video and reproduction techniques, we are now able to present such recordings here, for the first time in printed form (Figs. 1 and 2). The birds involved are first year Blackcaps (*Sylvia atricapilla*) from southern Germany during their first migration period. According to our experience, the migratory restlessness they show is typical, i. e. not affected by the recording procedure. In the Blackcap – as shown previously for Garden Warblers – by far the most prominent element in this behaviour is typical “wing whirring”: beating the wings while perched, with high frequency and low amplitude. We interpret this “sedentary migration” as a kind of “flying with the brakes on” in adaptation to cage conditions. Migratory restlessness, which in addition to whirring includes hopping, climbing, fluttering and flying, is exhibited in all parts of the cage, not only on the perches but also on the floor and walls and even while hanging from the ceiling. Hence theoretically it can be monitored in its entirety only by ultrasound, video technology, bundles of light barriers or cages rigged for general vibration detection. When applied to many experimental animals, however, these methods require elaborate equipment and are susceptible to failure. In our experience the best results are obtained with recording cages having two movable perches mounted on microswitches. If the switch sensitivity is adjusted to the birds’ body weight, about 95 % of the migratory restlessness observed in video pictures will be recorded. Because of the large interindividual variation in the parts of the cage where the relevant behaviour occurs and the variability in use of the recording perches, the best measure for quantitative studies of migratory restlessness is not the number of individual events (“hops”) but larger-scale units such as half- or whole-hour periods with (or without) migratory activity. In our experience half-hour intervals are quite suitable for many purposes, including quantitative genetic studies.

Key words: migratory restlessness, Blackcap, recording techniques

Zusammenfassung

Die Zugunruhe – definitionsgemäß die (v. a. nächtliche) Zugaktivität gekäfigter Vögel – ist mindestens seit dem 18. Jahrhundert bekannt und wird regelmäßig zur Untersuchung von Vogelzugfragen genutzt. Ihre genaue Beschreibung war jedoch bis 1988, als wir erstmals Videoaufzeichnungen auswerten konnten, die bei Infrarotlichtbeleuchtung aufgenommen worden waren, unbefriedigend. Dank verfeinerter Video- und Reproduktionstechnik können wir hier erstmals derartige Aufzeichnungen in gedruckter Form vorlegen (Abb. 1 u. 2). Die Aufnahmen stammen von süddeutschen diesjährigen Mönchsgrasmücken (*Sylvia atricapilla*) während ihrer ersten Wegzugperiode und zeigen nach unserer Erfahrung typische, durch die Aufnahmetechnik nicht gestörte Zugunruhe. Die Zugunruhe besteht auch bei der Mönchsgrasmücke – wie früher für Gartengrasmücken (*Sylvia borin*) gezeigt – ganz überwiegend aus typischem „Flügelgeschwirren“: hochfrequentem Flügelschlagen mit geringer Amplitude im Sitzen. Dieses „Ziehen im Sitzen“ interpretieren wir als ein „gebremstes Fliegen“ in Anpassung an die Käfigbedingungen. Zugunruhe – neben dem Schwirren auch Hüpfen, Klettern, Flattern und Fliegen – wird in allen Käfigbereichen entwickelt, außer auf den Sitzstangen auch am Käfigboden, an den Wänden und selbst hängend am Dach. Damit ist die gesamte Zugunruhe theoretisch nur mit Ultraschall, Videotechnik, Bündeln von Lichtschranken oder Zitterkäfigen zu erfassen. Diese Methoden sind jedoch bei Registrierung vieler Versuchsvögel aufwendig und störanfällig. Nach unserer Erfahrung eignen sich am besten Registrierräucher mit zwei beweglichen, auf Mikroschaltern gelagerten Sitzstangen. Ist die Empfindlichkeit der Schalter auf das Körpergewicht der Versuchsvögel abgestimmt, können damit etwa 95 % der in Videoaufzeichnungen beobachteten Zugunruhe registriert werden. Wegen der großen interindividuellen Streuung hinsichtlich der Käfigstellen, an denen Zugunruhe produziert wird und in Bezug auf die variable Benutzung der Registrierstangen sollten für quantitative Zugunruhestudien nicht die Anzahlen von Einzelregistrierungen („Hüpfer“) verwendet werden, sondern gröbere Einheiten wie halbe oder ganze Stundenabschnitte mit (oder ohne) Zugaktivität. Halbstündige Intervalle eignen sich nach unseren Erfahrungen gut für viele Zwecke einschließlich quantitativ genetischer Untersuchungen.

Einleitung

Die Zugunruhe – definitionsgemäß die Zugaktivität von in Käfigen, Volieren oder Räumen gehaltenen Vögeln (Berthold 2000) – ist Vogelkundlern mindestens seit dem 18. Jahrhundert wohl bekannt. Bereits Naumann (1795–1817) beschreibt deren Einzelheiten in einer Weise, die darauf schließen lässt, dass nächtliche Unruhe bereits ein bekanntes Phänomen war: „Weil ich diese Vögel (Pirol *Oriolus oriolus*) vor allen anderen 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 angien, 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, vermuthlich bis nach Afrika, ziehet ... im Merz wurden sie des Nachts wieder unruhig“. Und auch vom „Lochfinken“ (Trauerschnäpper *Ficedula hypoleuca*) schreibt er, „daß er bis in die Mitte des Novembers unruhig war ... woraus man schließen kann, daß sie eben so weit als der Pfingstvogel ziehen müssen“. Die Zugunruhe – in diesem Fall das „Herumfliegen in der Kammer“ – wurde hier sogar schon mit der

Zugstrecke in Verbindung gebracht, wie viel später dann detailliert in der Vektornavigationshypothese (Berthold 2000).

Nach Naumann wurde die Zugunruhe vor allem für Nachtzieher beschrieben, die außerhalb der Zugzeit normalerweise im Wesentlichen tagaktiv sind und bei denen sie als einzige ausgeprägte Nachtaktivität besonders auffällt. Ihre nähere Beschreibung nach gelegentlicher Sichtbeobachtung von zumeist gekäfigten Vögeln bei weitgehender Dunkelheit umfasst Hüpfen (von Stange zu Stange oder zur Käfigwand), Flattern, Fliegen (Ekström 1828) und später das sogenannte Schwirren. Erste Videoaufnahmen von Garten- und Mönchsgrasmücken (*Sylvia borin*, *S. atricapilla*) bei Infrarotlichtbeleuchtung (Berthold & Querner 1988) hatten gezeigt, dass es sich beim Schwirren um eine Art „Ziehen im Sitzen“ („Fliegen am Ort“, Sauer & Sauer 1955) handelt: rasches Flügelschlagen im Sitzen, bei dem die Flügel mehr oder weniger hoch gehalten und im Spitzenbereich schnell über kurze Strecken hin und her bewegt werden, was an Zitterbewegungen erinnert und daher als Flügelschwirren bezeichnet wird. Später ließ sich Zugunruhe auch bei einigen Tagziehern nachweisen, bei denen jedoch das Schwirren nicht beobachtet wurde – es scheint mit nächtlicher Aktivität gekoppelt zu sein (Berthold 2000, Diskussion). Mit der Einführung von Registrierkäfigen zur Erfassung der lokomotorischen Aktivität bei Tieren allgemein durch Szymanski (1914: „Aktographen“ – balancierende, mit Kymographen verbundene Käfige) und v. a. durch Wagner (1930: Wippkäfig) in der Ornithologie, begann die Zeit der systematischen Erfassung der Aktivität und schließlich auch der Zugunruhe bei Vögeln. Inzwischen ist Zugunruhe in zahlreichen Untersuchungen und an weit über 100 Arten erfasst (Übersicht: Berthold 1996). Trotz dieser umfangreichen meist quantitativen Untersuchungen hat die nähere Beschreibung der Zugunruhe bis zur Einführung der Videountersuchung (Berthold & Querner 1988) kaum Fortschritte gemacht. Somit blieb – im wahrsten Sinne des Wortes –

weitgehend im Dunkeln, was bei Zugunruhemessungen genau registriert (und eventuell nicht erfasst) wird und warum sich auf Grund von Erfahrungen 1. Käfige mit zwei beweglichen, registrierenden Sitzstangen besser eignen als solche mit nur einer auf Mikroschaltern gelagerten Stange (z. B. Berthold & Querner 1988), 2. gröbere Maßangaben wie „Stunden mit Zugunruhe“ für vergleichende Studien besser geeignet sind als die Summen aller registrierten „Hüpfer“ (z. B. Czeschlik 1977) und 3. Messungen mit Luftdruckschaltern, Ultraschall oder Lichtschranken prinzipiell keine besseren Ergebnisse erbrachten als herkömmliche mechanische Registrierung mit Hilfe von Mikroschaltern und sich deshalb auch bisher nicht durchsetzten. Heute sind wir dank verbesserter Video- und Reproduktionstechnik in der Lage, hier erstmals Aufnahmen vorzulegen, auf denen auch im Druck der Ablauf von Zugunruheschüben bei Vögeln befriedigend zu ersehen ist. Sie werden zunächst vorgestellt und kurz beschrieben, und danach werden in der Diskussion Schlussfolgerungen für die Erfassung der Zugunruhe gezogen.

Methodik

Die in Abb. 1 und 2 wiedergegebenen Aufnahmen stammen von einer Gruppe von süddeutschen, handaufgezogenen Mönchsgrasmücken, die während ihrer Wegzugperiode im Herbst 1997 unter simulierten photoperiodischen Bedingungen Süddeutschlands gefilmt wurden. Sie wurden tagsüber bei einer Helligkeit von 400 Lux, nachts bei 0,01 Lux gehalten, den Versuchsbedingungen, in denen wir Zugunruhe seit langem quantitativ erfassen (Berthold 1976, 1996).

Die Videoaufnahmen wurden nach Eintritt der Dunkelheit begonnen. Dazu wurde der Käfig, dessen Rückseite zur Vermeidung störender Reflexe durch glänzende Oberflächen im Hintergrund mit einem weißen Leintuch teilweise abgeschirmt war, mit einem Infrarot-Strahler (Bischke) mit Halogenreflektor (20 Watt, Osram Halospot 48 GY 4) ausgeleuchtet. Bei die-

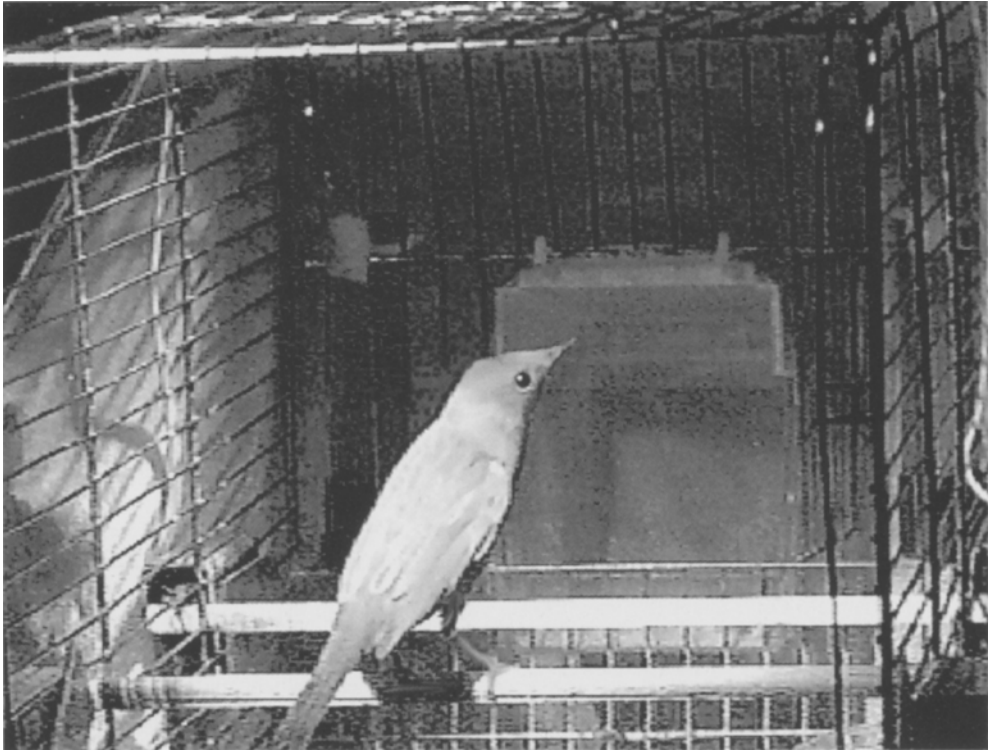


Abb. 1. Teilansicht eines Registrierkäfigs zur Erfassung von Zugunruhe. Auf der vorderen der beiden beweglichen, auf Mikroschaltern gelagerten Sitzstangen eine Mönchsgrasmücke (*Sylvia atricapilla*) am Beginn einer nächtlichen Zugunruhephase, aufgenommen bei für sie unsichtbarer Infrarotlichtbeleuchtung; nähere Einzelheiten im Text.

Fig. 1. Partial view of a recording cage for monitoring migratory restlessness. Sitting on the nearer of the two movable perches mounted on microswitches is a Blackcap (*Sylvia atricapilla*) at the beginning of a nocturnal phase of migratory restlessness, captured on video by infrared light (invisible to the bird); for further details see text.

sem Strahlertyp lässt ein Filter die Lichtemission nur in Wellenlängen oberhalb 850 nm zu, also in einem Bereich, der außerhalb des für Menschen oder Vögel sichtbaren Lichtes liegt. Die Signalaufnahme erfolgte mit einer in diesem Bereich des Infrarotlichtes noch gut auflösenden Videokamera (1/2", Bischke CCD-4012P) und einem Time Lapse Videorekorder (VHS, Panasonic AG-1070 DC). Die Bandgeschwindigkeit war während der ersten ein bis zwei Stunden nach Dunkelheit auf den üblichen Wert von 23,39 mm/sec eingestellt, dann für die restliche Nacht auf 4,68 mm/sec. Letztere Einstellung ermöglichte es, das Geschehen einer gan-

zen Nacht auf einem 120-min-Videoband zu speichern. Dies geschah zwar unter Inkaufnahme eines gewissen Qualitätsverlustes, stellte aber sicher, dass möglicherweise wichtige und vom üblichen Muster abweichende Verhaltensweisen zu anderen Zeiten während der Nacht nicht übersehen wurden.

Aus den Videobändern wurden nach Durchsicht an einem hierfür ausgelegten Rekorder (Panasonic Video Cassette Recorder NV-HD 660; VHS) Standbilder ausgewählt und mittels handelsüblicher Videokarte am PC digitalisiert. Die so hergestellten TIFF-Bitmaps (653 × 498 Pixel, 8 Bit-Graustufen) wurden

zur Herstellung der Druckvorlagen anschließend einfachen Bildbearbeitungs-Routinen (vor allem Verbesserung der Schärfe und Änderungen von Helligkeit und Kontrast) mit Hilfe der Software Corel Photo Paint (Corel Inc.) unterzogen. Wo erforderlich, wurden in Einzelfällen für ein besseres Erkennen der Haltung des Vogels markante Körperteile (Auge, Tarsus) durch manuelle, pixelweise Änderung der Graustufen etwas stärker kontrastiert.

Abb. 1 stellt – zur Orientierung für die anschließenden Bildfolgen in Abb. 2 – in einer Übersichtsaufnahme den Gesamtbereich dar, den die Videokamera erfasst. Sie zeigt links und rechts die Seitenwände und oben einen Teil des Daches eines für die Aufnahmen verwendeten relativ kleinen Registriekäfigs (mit einer Länge, Breite und Höhe von rund 45, 25 und 40 cm). In die Vorderfront ist eine Glasscheibe eingesetzt; im Hintergrund ist ein an die Rückwand angehängtes Badehaus ersichtlich, das als Futterbehälter dient. Den wesentlichen Teil des Käfigs bilden zwei Sitzstangen (im Abstand von 15 cm zueinander und von

15 cm zur Käfigvorder- und -hinterwand), die jeweils rechts und links auf Mikroschaltern gelagert sind (am ehesten hinten links schwach erkennbar). Die Schalter sind in unseren Versuchsanordnungen so eingestellt, dass sie durch Kleinvögel, die auf eine Sitzstange springen oder fliegen, über den auf die Stange ausgeübten Bewegungsdruck heruntergedrückt werden. Sie werden auch betätigt, wenn ein Vogel auf einer Stange hin- und herläuft und wenn er beim Schwirren sein Körpergewicht stärker nach der Seite oder nach hoch aufgerichteter Körperhaltung wieder nach unten verlagert. Dadurch wird jeweils ein elektrischer Stromkreis geschlossen, der zu einer Aktivitätsregistrierung auf einem Zeitmarkenschreiber oder Computer führt. Über diese Registrierungen lässt sich die lokomotorische Tag- und/oder Nachtaktivität von Vögeln kontinuierlich erfassen (z. B. Berthold 1988). Die Mikroschalter sind jedoch so eingestellt, dass bloßes Kopfdrehen, Flügelheben oder leichte Putzbewegungen ohne stärkere Körpergewichtsverlagerung nicht zu Registrierungen führen. Über

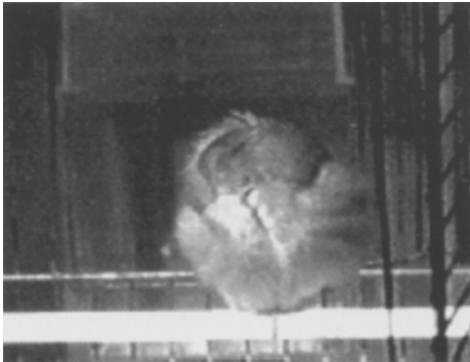


Abb. 2.1 – Fig. 2.1



Abb. 2.2 – Fig. 2.2

Abb. 2. 2.1: Schlafende Mönchsgrasmücke (*Sylvia atricapilla*) am Abend kurz nach „Licht aus“ im Versuchsraum, vor Beginn von Zugunruheschüben, 2.2: aufwachend, 2.3 – 2.19: typische Bewegungen während der nächtlichen Zugunruhephasen, 2.20: abschließende Ruhestellung; eingehende Beschreibung der Teilabbildungen im Text.

Fig. 2. 2.1: Sleeping Blackcap (*Sylvia atricapilla*) in the evening shortly after „lights out“ in the test room, before it begins bouts of restlessness; 2.2: waking up; 2.3 – 2.19: typical movements during the nocturnal phases of migratory restlessness; 2.20: resting position at end of activity; detailed description of the individual pictures in text.

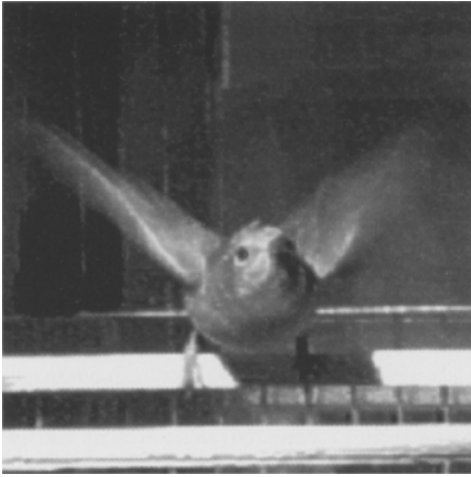


Abb. 2.3 – Fig. 2.3

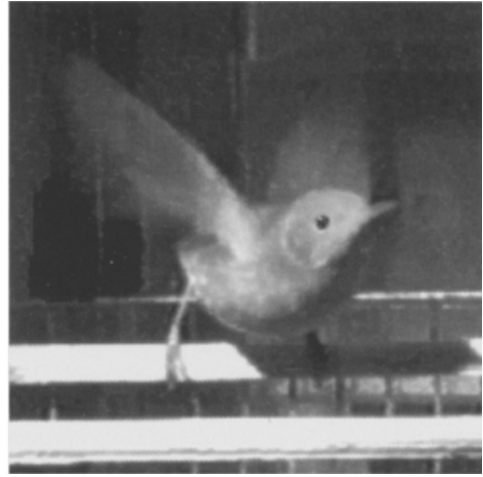


Abb. 2.4 – Fig. 2.4

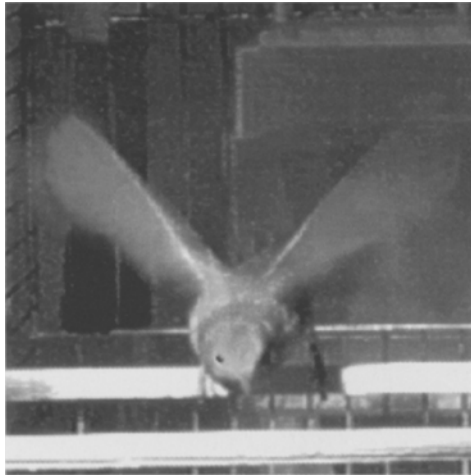


Abb. 2.5 – Fig. 2.5

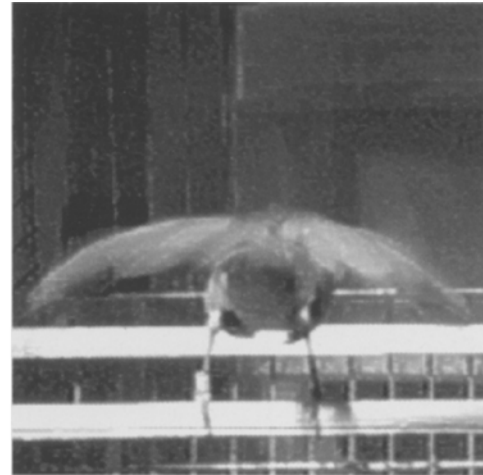


Abb. 2.6 – Fig. 2.6

die Methode der Einstellung s. Diskussion und Schlussfolgerungen. Abb. 1 zeigt ferner eine Mönchsgrasmücke in einer Ruhephase zwischen Zugunruheabläufen.

Ergebnisse

Mit der oben beschriebenen Videotechnik ist es möglich, die Zugaktivität („Zugunruhe“)

von Singvögeln kontinuierlich in einer Bildqualität zu erfassen, die einerseits erstmals die drucktechnische Wiedergabe der Bilder ermöglicht und andererseits durch die Stärke der eingesetzten Infrarotstrahlung die Entwicklung von Zugunruhe der Versuchsvögel nicht merklich störend beeinflusst. In Abb. 2 haben wir aus verschiedenen Videofilmabschnitten eine Bildfolge zusammengestellt, die einen typischen Ablauf eines längeren Zugaktivitäts-

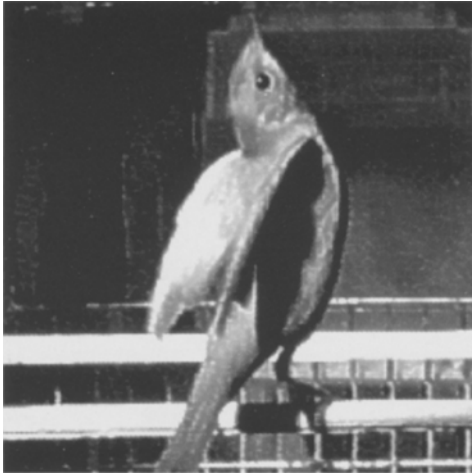


Abb. 2.7 – Fig. 2.7

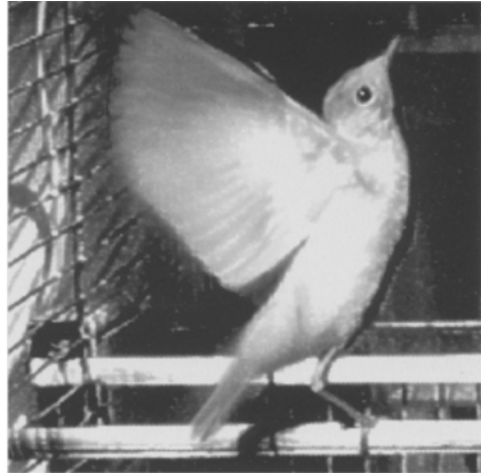


Abb. 2.8 – Fig. 2.8

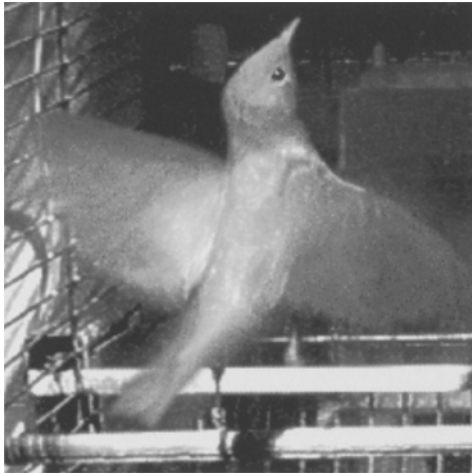


Abb. 2.9 – Fig. 2.9



Abb. 2.10 – Fig. 2.10

schubs (von etwa zehn Minuten bis zu über einer Stunde) wiedergibt und der im Folgenden kommentiert wird.

Zugdisponierte Nachtzieher brechen in der freien Natur erst einige Zeit – meistens eine halbe oder drei Viertel Stunde oder länger – nach Sonnenuntergang auf und ruhen zuvor häufig in einer sogenannten Ruhe- oder „Einschlafpause“ (Berthold 2000). Entsprechendes gilt für gekäfigte Vögel. Wenig zugunruhige

Vögel – z. B. Kurzstreckenzieher – oder auch Langstreckenzieher außerhalb der Hauptzugperiode – sind häufig erst gegen oder nach Mitternacht zugunruhig und schlafen den größten Teil der Nacht (Abb. 2.1). Aber auch stark zugunruhige Vögel, die nachts lange zugaktiv sind, schlafen in Versuchsbedingungen zunächst nach „Licht aus“ regelmäßig wenigstens eine halbe bis eine Stunde fest, wie dies Abb. 2.1 zeigt. Nach dem spontanen Aufwachen (2.2)

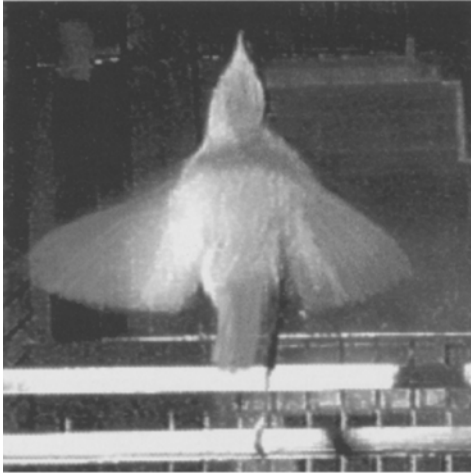


Abb. 2.11 – Fig. 2.11

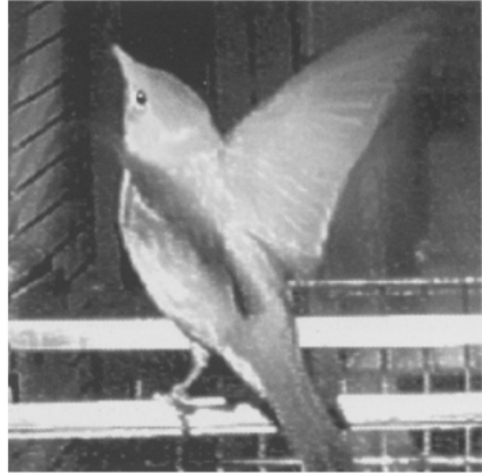


Abb. 2.12 – Fig. 2.12

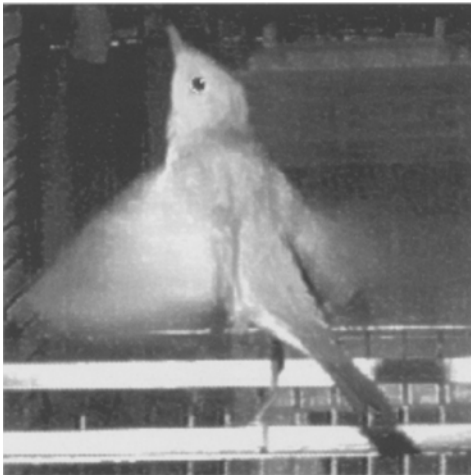


Abb. 2.13 – Fig. 2.13

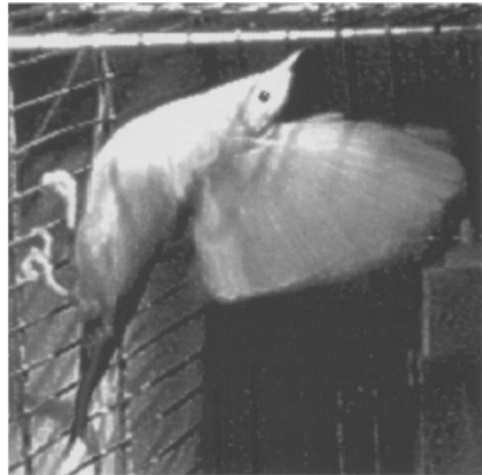


Abb. 2.14 – Fig. 2.14

setzt normalerweise innerhalb von wenigen Minuten Zugunruhe ein. Sie besteht zumeist aus dem oben bereits kurz beschriebenen Schwirren, das häufig direkt aus der Sitzstellung begonnen wird (2.3). Dabei kommt es oft zu Körperdrehbewegungen (2.3–2.7), die z. T. etwas an diejenigen von Gesang vortragenden Kanarienvögeln oder Girlitzen (*Serinus serinus*) erinnern (2.3, 2.4). Sie erfolgen oft nur im Bereich von etwa 30° aus der normalen Sitz-

stellung heraus nach links oder rechts (2.3, 2.4), häufig aber auch bis zu 90°, so dass die Körperachse parallel zur Sitzstange ausgerichtet ist (2.8), und nicht selten kommt es auch zu einer Drehung um 180° (2.6), der früher oder später eine Rückdrehung zur Ausgangsstellung folgen kann. Bei heftigem Schwirren – starkem, „propellerartigem“ Flügelschlagen – wird der Vorderkörper oft, z. T. bis unter die Sitzstange abgesenkt (2.5). Das



Abb. 2.15 – Fig. 2.15



Abb. 2.16 – Fig. 2.16



Abb. 2.17 – Fig. 2.17

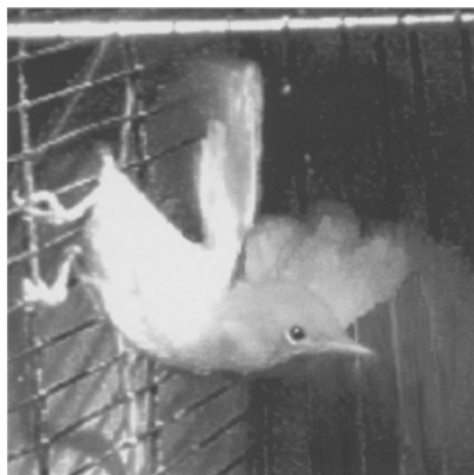


Abb. 2.18 – Fig. 2.18

geschieht wohl zur Stabilisierung der Körperstellung und v. a., um ein ungewolltes Abheben von der Stange zu vermeiden. Schwirrvorgänge mit weitgehend horizontaler Körperhaltung gehen häufig über eine Ruhephase (1) oder mehr oder weniger direkt (2.7) in Schwirren bei hoch aufgerichteter Körperstellung über, das wiederum mit Drehbewegungen einhergehen kann (2.8–2.12). Die dabei erzeugte Hubkraft kann so groß werden, dass sich zugunruhige Vögel

zeitweise nur noch mit einem lang ausgestreckten Bein an der Stange festhalten (2.9, 2.11). Schließlich kann es zum Aufliegen kommen, entweder zur gegenüberliegenden Sitzstange, viel häufiger jedoch zu einer Käfigwand (2.13, 2.14), wo das Schwirren vielfach unmittelbar fortgesetzt wird. Von der Käfigwand aus können sich Mönchsgrasmücken sogar auch schwirrend ans Käfigdach hängen (2.15, 2.16), von wo sie entweder wieder zur Käfigwand zu-

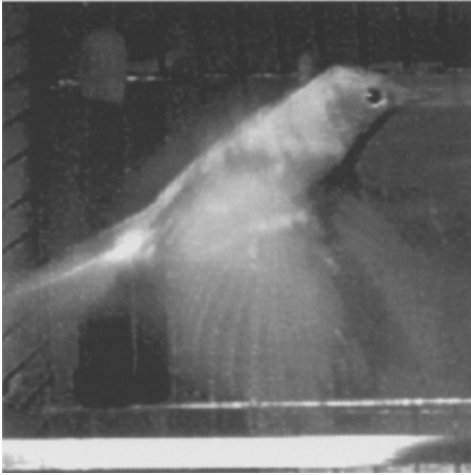


Abb. 2.19 – Fig. 2.19



Abb. 2.20 – Fig. 2.20

rückklettern (2.17) oder abfliegen (2.18). Der Flug von einer Käfigseite zur anderen kann schnell oder aber langsam im Schwirrflyg erfolgen (2.19). Am Ende einer Zugunruhephase wird in der Regel eine Sitzstange aufgesucht. Dort können zugdisponierte Vögel nachts längere Zeit im Wachzustand ruhig sitzen; vielfach schlafen sie jedoch alsbald wieder ein (2.20), auch dann, wenn nach einer Stunde oder später ein weiterer Zugaktivitätsschub folgt.

Diskussion der Ergebnisse, Schlussfolgerungen

Bei ersten Untersuchungen der Zugunruhe mit Hilfe von Videoaufnahmen bei Infrarotlichtbeleuchtung an Gartengräsmücken hatten wir gezeigt, dass das Infrarotlicht keine signifikanten Verhaltensänderungen hervorruft (Berthold & Querner 1988). Die Mönchsgrasmücken, über die wir hier berichten, wurden noch nicht entsprechend quantitativ getestet, aber Gelegenheitsbeobachtungen ergaben keine Hinweise dafür, dass sie grundsätzlich anders als Gartengräsmücken auf Infrarotlicht reagieren. Demnach gehen wir davon aus, dass das hier be-

schriebene Verhalten die normalerweise von Mönchsgrasmücken entwickelte Zugunruhe in typischer Weise darstellt. Für Gartengräsmücken hatten wir früher (s. o.) errechnet, dass über 90 % der mit Video erfassten Zugunruhe das oben beschriebene Schwirren darstellt. Wenn auch quantitative Erhebungen für die Mönchsgrasmücke noch nicht abgeschlossen sind, so zeichnet sich trotzdem klar ab, dass für sie Entsprechendes gilt. Schwirren ist nicht nur die absolut dominierende Bewegungsform während der Zugunruhephasen, sie begleitet darüber hinaus auch die meisten Hüpfbewegungen von Stange zu Stange oder zu Käfigwänden. Auch Kletturvorgänge an Käfigwänden und selbst am Käfigdach und sogar Flüge von einer Käfigseite zur anderen können in einem langsamen Schwirrflyg erfolgen (wie Abb. 2.19 andeutet). Uns liegen auch Videoaufnahmen vor, die zeigen, dass Mönchsgrasmücken u-förmige Bahnen im Schwirrflyg durch den ganzen Käfig zurücklegen können, bevor sie wieder – nicht selten auf dem Käfigboden – landen, wo sie ebenfalls längere Zeit schwirrend verweilen können.

Bei Gartengräsmücken hatten quantitative Untersuchungen in Verbindung mit Videoauf-

nahmen ergeben, dass in Registrierkäfigen mit nur einer registrierenden Sitzstange 35,9 % der Zugunruhe nicht erfasst wurde; bei zwei beweglichen Stangen verringerte sich der Fehlbetrag auf etwa 5 % (Berthold & Querner 1988). Bei Mönchsgrasmücken sind ganz entsprechende Werte zu erwarten, die aber offenbar auf etwas unterschiedliche Weise zustande kommen. Der Grund dafür ist folgender: Mönchsgrasmücken besitzen in der Regel kürzere, rundere Flügel als Gartengrasmücken, sind etwas kleiner und leichter als letztere, legen geringere Fettdepots in den Zugperioden an und sind somit während der Erfassung der Zugunruhe zumindest in relativ kleinen Registrierkäfigen insgesamt beweglicher als Gartengrasmücken. Das macht sich z. B. deutlich bemerkbar, wenn man Vögel beider Arten mit der Hand im Käfig fängt. Während man Gartengrasmücken vielfach mühelos im Sitzen von der Stange greifen kann, bedarf es bei den Mönchsgrasmücken oft geraume Zeit, bis man die sich immer wieder der zugreifenden Hand geschickt entziehenden Vögel schließlich in einer Käfigecke zu fassen bekommt.

Mönchsgrasmücken zeigen dabei auch regelmäßig sogenanntes proteanisches Verhalten: ein Täuschungsmanöver, bei dem sie sich – mit dem Kopf nach unten hängend – von der Sitzstange, der Käfigwand oder vom Dach ein Stück weit fallen lassen, um dann seitlich wegzufiegen (Berthold et al. 1990). Diese Verhaltensweise, die bei Mönchsgrasmücken auch in Volieren und im Freien zu beobachten ist, gehört offenbar zum normalen Verhaltensrepertoire der Art (Howard 1909, Berthold & Querner 1991), während sie bei Gartengrasmücken nach unseren Beobachtungen kaum auftritt. Die größere Beweglichkeit und bessere Manövrierfähigkeit von Mönchsgrasmücken im Käfig führt nach unseren Beobachtungen dazu, dass sie relativ mehr Zugunruhe außerhalb der registrierenden Sitzstangen produzieren als Gartengrasmücken, die dann bei Registrierung über die Stange(n) nicht erfasst wird. Besonders eindrucksvoll ist dabei die Schwirraktivität, die Mönchsgrasmücken

selbst am Käfigdach hängend entwickeln können (Abb. 2.16). Die größere Beweglichkeit der Mönchsgrasmücken im Käfig führt jedoch auch dazu, dass sie regelmäßig in kürzeren Abständen wieder auf ihre Sitzstangen zurückkehren als Gartengrasmücken, wenn sie diese für anderswo produzierte Zugunruheschübe verlassen haben. Dabei kommt es trotz des häufigeren Verlassens der Sitzstangen relativ schneller wieder zu Registrierungen, vor allem, wenn beide Sitzstangen registrierend sind. Von diesem Verhaltensunterschied unberührt bleibt jedoch, dass bei Gartengrasmücken als ausgeprägten Langstreckenziehern nicht nur in einzelnen Zugperioden in viel mehr Nächten, sondern auch in einzelnen Zugnächten in durchschnittlich weit mehr Zeiteinheiten Zugunruhe registriert wird als bei mehr Mittel- oder Kurzstrecken ziehenden Mönchsgrasmücken (z. B. Berthold 2000).

Für die quantitative Erfassung der Zugaktivität mittels Zugunruheregistrierung ergibt sich aus unseren Videoaufnahmen und zusätzlichen Beobachtungen in Verbindung mit früheren Feststellungen, Annahmen und Empfehlungen Folgendes: 1. Zugunruhe besteht bei Garten- und Mönchsgrasmücken (nach unseren Videoaufnahmen), beim Grauschnäpper (*Muscicapa striata*, Biebach et al. 1985) sowie nach unseren stichprobenartigen Beobachtungen an Rotkehlchen (*Erithacus rubecula*) und Rohrsängern (*Acrocephalus*-Arten) ganz überwiegend aus dem oben beschriebenen Flügelschwirren und nicht nur aus regelmäßigem Hüpfen von Stange zu Stange. 2. Flügelschwirren kann in allen Käfigbereichen entwickelt werden: auf den Sitzstangen, dem Käfigboden, an den Seitenwänden, im (seitlich angehängten) Futterhaus und – sogar hängend – am Käfigdach. 3. Die Orte, an denen einzelne Vögel bevorzugt Zugunruhe entwickeln, können individuell stark streuen. Bereits bei der Eingewöhnung z. B. von Mönchsgrasmücken in Registrierkäfige zeichnet sich ab, dass die beweglichen, nach unten nachgebenden registrierenden Sitzstangen in unterschiedlicher Weise angenommen werden: meist durchweg von ge-

rade selbständig werdenden handaufgezogenen Jungvögeln um den 35. Lebenstag (nach dem Schlüpfen), weit weniger leicht von später eingewöhnten Jungvögeln, und von Fänglingen werden sie z. T. regelrecht gemieden. Viele Fänglinge, aber auch handaufgezogene Vögel, springen von einer Stange viel eher zur Käfigwand oder ins Futterhaus als zur nächsten Sitzstange und mögen sich auch während der Zugunruhephasen entsprechend verhalten.

Aus all dem ist zu schließen: 1. Die gesamte nächtliche Zugaktivität von Kleinvögeln lässt sich in den üblicherweise für Zugunruheuntersuchungen verwendeten Registrierkäfigen weder mit Mikroschaltern unter (beiden) Sitzstangen vollständig erfassen, noch mit einem an einer Außenseite des Käfigs angebrachten Luftdruckschalter („Schwirrschalter“, Czeschlik 1974) oder mit wenigen Lichtschranken. 2. Vollständige Erfassung der Zugunruhe ist derzeit – zumindest theoretisch – allenfalls möglich durch Ultraschallsysteme oder Bündel von Lichtschranken, die den gesamten Käfigbereich erfassen, mit Hilfe von durchgehenden Videoaufzeichnungen, aus denen anschließend mit Hilfe eines Computerprogramms z. B. die gesamte Schwirraktiviät ermittelt wird oder mit sogenannten Zitterkäfigen, die selbst ganz schwache Bewegungen registrieren und v. a. in der Entomologie verwendet wurden (z. B. Szymanski 1914). 3. Die Kurzzusammenfassungen machen weiterhin klar, warum sich die Verwendung von Summen der Einzelregistrierungen über Sitzstangen (die Summen der „Hüpfen“) zur Darstellung der Zugunruhe meist als ungeeignet erwies. Die interindividuellen Unterschiede in der Anzahl der „Hüpfen“ können nach unseren Beobachtungen schon in kleineren Versuchsgruppen von z. B. zehn Mönchsgrasmücken v. a. bei Registrierung mit nur einer Sitzstange so groß sein, dass sie selbst innerhalb der Hauptzugperiode bis zum 100-fachen variieren (maximal über 3000 „Hüpfen“ bei einem Vogel und nur etwa 30 bei einem anderen). Die Videoaufnahmen zeigen, wie derartige Unterschiede zustande kommen können: Ein Vogel, der stundenlang aus-

schließlich oder überwiegend auf zwei registrierenden Sitzstangen schwirrt, dabei zumindest sein Körpergewicht ständig verlagert oder auch noch zusätzlich von Stange zu Stange wechselt, produziert dabei Hunderte oder Tausende Einzelregistrierungen, während sich bei einem anderen Vogel, der überwiegend von der Käfigwand auf eine nicht registrierende Sitzstange wechselt, kaum Registrierungen ergeben. Verschiedene Untersucher sind unterschiedliche Wege gegangen, um die große interindividuelle Streuung in den Summen von Einzelregistrierungen auszuschalten, um so statistische Bearbeitungen von Zugunruhedaten zu ermöglichen. Czeschlik (1977) normierte die Zugunruhemengen einzelner Nächte als Prozentwerte der Gesamtzugunruhe einer Zugperiode bei Einzelvögeln und verwendete dann diese normierten Daten zur Mittelwertbildung für mehrere Vögel. Weit verbreitet ist die Verwendung größerer Einheiten in Verbindung mit Zeitrastern. Für die Darstellung der Zugperiode reicht es vielfach aus, die „Anzahl der Nächte mit Zugunruhe“ festzustellen, ohne dass dabei die Anzahl der Einzelregistrierungen von Zugunruhebewegungen eine Rolle spielt (z. B. Berthold et al. 1972). Häufig jedoch sind die jahres- oder tageszeitlichen Muster oder bestimmte Mengen der Zugaktivität von Interesse, und dann sind feinere Raster als ganze Nächte gefragt. Gwinner (1967, 1968) hat seit Beginn seiner Zugunruheuntersuchungen stets „halbe Nachtstunden mit Aktivität“ als Einheit für die Darstellung von Zugaktivität gekäfigter Vögel verwendet, Czeschlik (1977) arbeitete mit Viertelstundenabschnitten, und Berthold et al. benutzten anfänglich (1971) für die Darstellung von Einzelvögeln noch die Summen von Einzelregistrierungen, ab 1972 meist ebenfalls „halbe Nachtstunden mit Aktivität“. Die Summen von Einzelregistrierungen wurden später von uns nur noch selten verwendet, z. B. für die Darstellung der spontanen Entstehung von Hungerunruhe (Berthold 1988).

Zahlreiche Untersuchungen an einer ganzen Reihe von Arten haben gezeigt, dass sich mit

dem auf Grund von Erfahrungen gewählten und weitgehend eingebürgerten Maß „halbe Stunden (oder auch Stunden) mit Aktivität“ für Zugunruhedaten art- und populationspezifische Zugbeginne, Zugerioden und Zugmuster sehr gut darstellen und untersuchen lassen und eine hohe Übereinstimmung mit den Verhältnissen im Freiland aufweisen (z. B. Berthold 1976, 1990, 1996). Die halben Stundeneinheiten sind auch geeignet, um im Rahmen der quantitativen Genetik Eltern-Nachkommenbeziehungen in der Menge der Zugunruhe nachzuweisen und Heritabilitätsschätzungen durchzuführen oder in Selektionsversuchen signifikante Trends von Änderungen der Zugunruhemenge zu belegen (Berthold & Pulido 1994, Pulido et al. 1996).

Im Folgenden sollen bei kritischer Sichtung unserer neuen Befunde aus Videoaufnahmen, der einschlägigen Literatur und Erfahrungen aus der Praxis einige Empfehlungen für die quantitative Erfassung von Zugunruhe bei Singvögeln formuliert werden. Wie dargestellt, können Grasmücken Zugunruhe in allen Käfigbereichen entwickeln. Die Angabe von Sauer & Sauer (1955) „Nur scheue Tiere fliegen mitunter“, wenn sie zugunruhig sind, trifft ebenso wenig zu wie die, dass der im Sitzen flügelstirrende Vogel sich lediglich auf seiner Sitzstange „ein wenig nach links und rechts um seine Körperhochachse“ dreht. Auch handaufgezogene und ausgesprochen zahme Garten- wie Mönchsgrasmücken fliegen während ihrer Zugunruhephasen regelmäßig in ihren Käfigen umher und zeigen ihr typisches Flügelschwirren in allen Käfigteilen und nach allen Richtungen. Demnach reicht es nicht aus, Schwirrschalter nur in Höhe der Sitzstangen anzubringen (Czeschlik 1974), um damit das Schwirren vollständig oder nahezu vollständig zu erfassen. Für die lückenlose Registrierung aller Formen der Zugunruhe – Schwirren, Flattern, Fliegen, Hüpfen, Klettern und Intentionsbewegungen am Ort – kommen, wie oben kurz angesprochen, theoretisch drei Verfahren in Frage, nämlich Ultraschallsysteme, kontinuierliche Videoaufzeichnungen oder Zitterkäfige,

eventuell auch Käfige mit einem feinen Raster von Infrarotlichtschranken. Alle diese Verfahren erfordern jedoch einen großen technischen Aufwand für Einrichtung, Wartung und z. T. für die Auswertung. Beim Einsatz von Ultraschallsystemen z. B. sind – wie bei der Registrierung mit Schwirrschaltern – Trennwände zwischen benachbarten Käfigen erforderlich, damit nicht Zugunruhebewegungen von Nachbarvögeln mit erfasst werden (Biebach et al. 1985). Dadurch wird bei der Haltung v. a. von vielen Versuchsvögeln die Einrichtung von Versuchsräumen, die Versorgung der Vögel und die Wartung der Käfige erheblich erschwert. Zitterkäfige sind, um ein weiteres Beispiel zu nennen, extrem störanfällig, da sie sehr empfindlich eingestellt sein müssen, was v. a. beim Füttern oder Fangen von Versuchsvögeln zu Störungen führt. Bei Ultraschall- wie Videosystemen schließlich ist die laufende Überprüfung der Registriereffizienz der Geräte aufwendig, und bei Letzteren bereitet zudem die Auswertung der anfallenden Datenmengen große Probleme.

Bei Abwägung der Vorteile derartiger Verfahren mit ihrem Mehr an Aufwand und mit den Nachteilen herkömmlicher mechanischer Zugunruheregistrierung mit Mikroschaltern kommen wir zu dem Schluss, dass die Mikroschalter-Methode nach wie vor das Mittel der Wahl ist, wenn drei Voraussetzungen erfüllt sind: 1. Registrierkäfige müssen stets mit zwei beweglichen und registrierenden Sitzstangen ausgerüstet sein, damit nicht große Anteile der Zugunruhe unerfasst bleiben (Berthold & Querner 1988). 2. Die Mikroschalter müssen so eingestellt werden, dass sie nicht nur beim Aufspringen des Vogels von einer anderen Stange oder beim Anflug auf die Registrierstange betätigt werden (Biebach et al. 1985), sondern auch bei Bewegungen des Vogels auf derselben Stange, nämlich bei seitlichem Laufen und Hüpfen sowie beim Schwirren mit Körpergewichtsverlagerung. 3. Die Mikroschalter müssen in ihrer Funktion an das Körpergewicht der Versuchsvögel angepasst werden. Nach unseren Erfahrungen

reicht es aber aus, die Schalter auf Größenklassen von Versuchsvögeln einzustellen. Diese Anpassung kann 1. durch unterschiedlich schwere Sitzstangen, entweder aus leichtem Balsaholz oder schwererem Holz oder Plastik, die die Schalterhebel schwächer bzw. stärker vorbelasten und damit schwerer bzw. leichter betätigen lassen, und 2. durch Veränderung des Hebelarms der Schalter, wobei die Vorbelastung der Schalter umso größer wird, je länger der Hebelarm ist, vorgenommen werden. Schließlich sollten die kompletten Registrierereinheiten (Mikroschalter, Sitzstangen und Stromkabel) regelmäßig gründlich überprüft werden. Dann ist in den meisten Fällen eine störungsfreie Registrierung für Monate zu garantieren.

Abschließend noch einige Bemerkungen zum sogenannten Flügelschwirren von Zugvögeln. Wie eingangs erwähnt, wurde es bisher nur bei Nachtziehern während der nächtlichen Zugunruhephasen beobachtet (Sauer & Sauer 1955, Czeschlik 1974, 1977, Berthold & Querner 1988), bei denen es wie eine Art „Ziehen im Sitzen“ anmutet. Es tritt offenbar bei Tagziehern überhaupt nicht auf, nimmt außerdem bei nachts zugunruhigen Grasmücken bei abnehmender Nachthelligkeit relativ zu Hüpfbewegungen zu und bleibt bei Gartengrasmücken auch bei völliger Dunkelheit noch in geringem Umfang erhalten, wenn die Vögel nicht mehr hüpfen und wenn Mönchsgrasmücken ihre Zugaktivität völlig einstellen (Czeschlik 1974, 1977). Diese Beobachtungen sprechen dafür, dass das Schwirren in Beziehung zur Beleuchtungsstärke steht und besonders bei geringer Nachthelligkeit entwickelt wird. Czeschlik (1977) hat angenommen, „daß das Schwirren bei einer niedrigeren Zugmotivation als das Hüpfen auftritt, also vielleicht in einem Motivationsstadium, in dem auch freilebende Vögel zwar wach sind, aber noch nicht ziehen“. Dagegen spricht jedoch, dass nach unseren Videountersuchungen das Schwirren Ausdruck nahezu der gesamten Zugunruhe von Grasmücken ist und dass seine Dauer sehr gut mit der Flugdauer übereinstimmt, die für die Be-

wältigung der Strecke vom Brutgebiet bis zum Winterquartier erforderlich ist (Berthold & Querner 1988). Unserer Meinung nach handelt es sich deshalb beim Schwirren eher um eine Art von „gebremstem Fliegen“ in Haltsbedingungen, das verhindert, dass zugunruhige Vögel bei der normalerweise geringen nächtlichen Helligkeit und den sehr beschränkten Sichtverhältnissen gegen die nahen Käfigwände fliegen. Diese Annahme wird gestützt durch die Feststellung auf Videofilmen, dass in Registrierkäfigen während der Zugunruhe auffliegende Vögel sich oft schwer tun, wieder auf die Sitzstange zurückzukehren und z. B. nicht selten auf dem Käfigboden landen, den sie bei besseren Sichtverhältnissen nicht anfliegen. Ferner haben wir Hinweise dafür, dass unerfahrene, mit der Zugunruhe erst beginnende Vögel zunächst Nachtaktivität mehr im gesamten Käfig entwickeln, später wohl durch Gewöhnung zunehmend an länger beibehaltenen Plätzen schwirren. Und schließlich fanden wir bisher keine Anhaltspunkte dafür, dass zur Zugzeit in geräumigen Volieren gehaltene Grasmücken überhaupt schwirren. Sie scheinen in Volieren vielmehr umherzufliegen, wie dies schon Naumann (1795–1817) für Pirole und Trauerschnäpper beschreibt.

Literatur

- Berthold, P. (1976): Endogenous factors involved in bird migration. In: E. Kumari (Ed.): Bird Migration: 45–58. Tallinn.
- Berthold, P. (1988): Unruhe-Aktivität bei Vögeln: eine Übersicht. Vogelwarte 34: 249–259.
- Berthold, P. (1990): Wegzugbeginn und Einsetzen der Zugunruhe bei 19 Vogelpopulationen – eine vergleichende Untersuchung. Proc. Internat. 100. DO-G Meeting, Current Topics Avian Biol., Bonn 1988: 217–222.
- Berthold, P. (1996): Control of Bird Migration. London.
- Berthold, P. (2000): Vogelzug. Eine aktuelle Gesamtübersicht, 4. überarb. Aufl. Darmstadt.
- Berthold, P., Gwinner, E. & Klein, H. (1971): Circannuale Periodik bei Grasmücken (*Sylvia*). *Experientia* 27: 399.

- Berthold, P., Gwinner, E., Klein, H. & Westrich, P. (1972): Beziehungen zwischen Zugunruhe und Zugablauf bei Garten- und Mönchsgrasmücke (*Sylvia borin* und *S. atricapilla*). Z. Tierpsychol. 30: 26–35.
- Berthold, P. & Pulido, F. (1994): Heritability of migratory activity in a natural bird population. Proc. R. Soc. Lond. B 257: 311–315.
- Berthold, P. & Querner, U. (1988): Was Zugunruhe wirklich ist – eine quantitative Bestimmung mit Hilfe von Video-Aufnahmen bei Infrarotlichtbeleuchtung. J. Ornithol. 129: 372–375.
- Berthold, P. & Querner, U. (1991): Reaction of Blackcap to sudden noise. Brit. Birds 84: 68–69.
- Berthold, P., Querner, U. & Schlenker, R. (1990): Die Mönchsgrasmücke. Wittenberg Lutherstadt.
- Biebach, H., Wegner, H. & Habersetzer, J. (1985): Measuring migratory restlessness in captive birds by an ultrasonic system. Experientia 41: 411–412.
- Czeschlik, D. (1974): A new method for recording migratory restlessness in caged birds. Experientia 30: 1490–1491.
- Czeschlik, D. (1977): Der Einfluß der Beleuchtungsstärke auf die Zugunruhe von Garten- und Mönchsgrasmücken (*Sylvia borin* und *S. atricapilla*). J. Ornithol. 118: 268–281.
- Ekström, C. (1828): Zerstreute Bemerkungen über schwedische Zugvögel. Isis 21: 696–707.
- Gwinner, E. (1967): Wirkung des Mondlichtes auf die Nachtaktivität von Zugvögeln. – Lotsenversuch an Rotkehlchen (*Erithacus rubecula*) und Gartenrotschwänzen (*Phoenicurus phoenicurus*). Experientia 23: 227.
- Gwinner, E. (1968): Artspezifische Muster der Zugunruhe bei Laubsängern und ihre mögliche Bedeutung für die Beendigung des Zuges im Winterquartier. Z. Tierpsychol. 25: 843–853.
- Howard, H.E. (1909): The British Warblers, Bd. 3. London.
- Naumann, J.A. (1795–1817): Naturgeschichte der Land- und Wasser-Vögel des nördlichen Deutschlands und angränzender Länder. Köthen.
- Pulido, F., Berthold, P. & van Noordwijk, A.J. (1996): Frequency of migrants and migratory activity are genetically correlated in a bird population: Evolutionary implications. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 93: 14642–14647.
- Sauer, F. & Sauer, E. (1955): Zur Frage der nächtlichen Zugorientierung von Grasmücken. Revue Suisse Zool. 62: 250–259.
- Szymanski, J.S. (1914): Eine Methode zur Untersuchung der Ruhe- und Aktivitätsperioden bei Tieren. Pflügers Arch. Gesamte Physiol. Menschen Tiere 158: 343–385.
- Wagner, H.O. (1930): Über Jahres- und Tagesrhythmus bei Zugvögeln. Z. vergl. Physiol. 12: 703–724.

Angenommen: 19. Dezember 1999