

*Aus dem Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie
Vogelwarte Radolfzell und Abteilung Aschoff, Erling-Andechs*

Beziehungen zwischen Zugunruhe und Zugablauf bei Garten- und Mönchsgrasmücke (*Sylvia borin* und *S. atricapilla*)¹⁾

VON PETER BERTHOLD, EBERHARD GWINNER, HELMUT KLEIN
und PAUL WESTRICH

Mit 2 Abbildungen

Eingegangen am 29. 4. 1971

1. Einführung

Die Frage, welche Faktoren bewirken, daß erstmals ziehende Jungvögel ihren Zug im artspezifischen Winterquartier beenden, gehört zu den ungelösten Problemen der Vogelzugforschung (z. B. PERDECK 1964, SCHMIDT-KOENIG 1965, MATTHEWS 1968, GWINNER 1971a). Mehrfach ist postuliert worden, daß die notwendigen zugbeendenden Reize Umweltfaktoren sind (z. B. SAUER und SAUER 1959, WAGNER & SCHILDMACHER 1937). Demgegenüber stehen Hypothesen, wonach die entscheidenden Faktoren vorwiegend im Vogel selbst liegen sollen. So vermutete schon v. LUCANUS (1929): „Das Winterquartier wird von dem Zugvogel nicht zielbewußt gesucht, sondern das Ziel der Reise ergibt sich aus dem Erlöschen des Zugtriebes von selbst“. STRESEMANN (1934) nimmt entsprechend an, ein Zeitfaktor spiele beim Auffinden des Winterquartiers eine ausschlaggebende Rolle: „Der Vogel strebt . . . solange vorwärts, bis sein Zugtrieb erlischt; und der Zugtrieb bleibt während so vieler Tage aktiv, als im Mittel . . . für die Bewältigung der Entfernung zwischen Geburtsort und Winterquartier benötigt werden“. Neuerdings hat GWINNER (1968a, b, 1971b, c) auf Grund von Ergebnissen über die endogene Jahresperiodik von Laubsängern (*Phylloscopus*) folgende Hypothese vorgeschlagen: Der erste Wegzug wird wesentlich von einem endogenen Zeitprogramm gesteuert, das den Zugablauf mitbestimmt und das artspezifisch so organisiert ist, „daß der Zugvogel bei vorgegebenem Wanderweg und bei vorgegebener mittlerer Wandergeschwindigkeit sein Überwinterungsgebiet gerade erreicht hat, wenn das Zeitprogramm abgelaufen ist“.

Eine indirekte Methode, die letztgenannte Hypothese zu prüfen, besteht darin, die Nachtunruhe nachts ziehender Kleinvögel im Registrierkäfig zu messen und ihre Menge sowie ihr jahreszeitliches Muster mit dem Zugablauf freilebender Artgenossen zu vergleichen (Übersicht BERTHOLD 1971). Untersuchungen an Laubsängern haben diese Hypothese bekräftigt, Ergebnisse von anderen Arten wenigstens teilweise (Übersicht GWINNER 1971b). Im Rahmen unseres Grasmückenprogramms (Vogelwarte 24, 1968, 320–323) ist die Nachtunruhe vieler Mönchs- und Gartengrasmücken unter verschiede-

¹⁾ 3. Mitteilung aus dem Grasmückenprogramm des Instituts.

nen Bedingungen gemessen worden. Dies gibt uns die Möglichkeit, die genannte Hypothese erneut, und zwar an einem großen Material zu prüfen. Die Gartengrasmücke ist Weitstreckenzieher mit äquatoriales und trans-äquatoriales Überwinterungsgebiet, während die Mönchsgrasmücke als Mittelstreckenzieher großenteils im Mittelmeerraum überwintert. (Näheres s. BERTHOLD *et al.* 1970.) Wenn die im Käfig gemessene Nachtaktivität des ersten Wegzugs Ausdruck eines artspezifischen Programms ist, das auch den Zugablauf freilebender Artgenossen wesentlich mitbestimmt, so ist nach der in Rede stehenden Hypothese zu erwarten, daß die Gartengrasmücke insgesamt mehr Nachtunruhe entwickelt und/oder länger nachtunruhig ist als die Mönchsgrasmücke. Außerdem sollten sich bei beiden Arten die jahreszeitlichen Muster der Nachtunruhe gekäfigter Vögel und der Zugaktivität freilebender Vögel sowie das jahreszeitliche Auftreten von Nachtunruhe und Zugaktivität weitgehend entsprechen. Beide Voraussagen der Hypothese werden in dieser Arbeit geprüft. Außerdem werden der Einfluß verschiedener Tageslichtdauern auf die Nachtunruhe sowie die Abhängigkeit der Dauer und der Intensität der Nachtunruhe vom Schlüpftermin untersucht.

2. Material und Methodik

Der Untersuchung liegen Daten über die Nachtunruhe von 81 handaufgezogenen SW-deutschen Garten- und Mönchsgrasmücken zugrunde, die alle auf der Vogelwarte Radolfzell, Schloß Möggingen (47.46 N 09.00 E), gewonnen worden sind. Über Herkunft der Versuchsvögel, Aufzucht, Fütterung, Einzelheiten der Haltung und Registrierung der lokomotorischen Aktivität siehe BERTHOLD *et al.* (1970). Die Versuchsvögel waren auf folgende Versuchsgruppen verteilt:

- Gruppe A: Mai/Juni 1968 unter natürlicher Tageslichtdauer aufgezogen, ab 11. Juli 1968 in einem künstlichen Licht-Dunkel-Wechsel (LD 10:14, 400:0,01 Lux, ohne Dämmerung) bei $20 \pm 1,5$ °C. Gartengrasmücke $n = 8$, Mönchsgrasmücke $n = 6$.
- Gruppe B: Zunächst wie A, ab 11. Juli in einem entsprechenden LD 12:12. Gartengrasmücke $n = 9$, Mönchsgrasmücke $n = 8$.
- Gruppe C: Mai/Juni 1969 vom 7. (Gartengrasmücke) bzw. 8. Lebenstag (Mönchsgrasmücke) an im LD 12:12 (400:0,01 Lux, die maximale und minimale Lichtintensität wurde morgens und abends über eine 1 $\frac{1}{2}$ stündige Dämmerung erreicht, $20 \pm 1,5$ °C). Gartengrasmücke $n = 7$, Mönchsgrasmücke $n = 6$.
- Gruppe D: Zunächst wie A, ab 11. Juli in einem entsprechenden LD 16:8. Gartengrasmücke $n = 10$, Mönchsgrasmücke $n = 6$.
- Gruppe E: 1969 unter natürlicher Tageslichtdauer bei Zimmertemperatur aufgezogen und gehalten. Gartengrasmücke $n = 9$, Mönchsgrasmücke (geschlüpft am 29. 5. 1969) $n = 6$.
- Gruppe F: Wie E. Mönchsgrasmücke (geschlüpft am 6. 8. 1969 $\pm 2,5$) $n = 6$.

Aus den Aktogrammen sind für jeden Vogel folgende Meßgrößen der Nachtunruhe entnommen worden: 1. ihre Dauer in Tagen (Zeitspanne zwischen dem ersten und dem letzten Tag mit Nachtunruhe), 2. die Anzahl der Nächte mit Unruhe und 3. die Gesamtzahl aller halben Nachtstunden mit Aktivität. Unterschiede wurden mit dem U-Test von WILCOXEN, MANN & WHITNEY auf ihre statistische Signifikanz geprüft.

3. Ergebnisse

3.1. Vergleich der Nachtunruhe von Garten- und Mönchsgrasmücke (Abb. 1, 2).

Die Gartengrasmücken entwickelten in allen Versuchsgruppen mehr Nachtunruhe als die Mönchsgrasmücken oder zeigten zumindest Tendenzen dazu (Abb. 1, 2). Werden alle Versuchsgruppen zusammengefaßt, so waren die Gartengrasmücken im ersten Herbst und Winter um 45% länger nachtunruhig ($p < 0,001$), und sie wiesen 55% mehr Nächte ($p < 0,001$) und 50% mehr halbe Nachtstunden mit Aktivität ($p < 0,01$) auf als die Mönchsgrasmücken. Bei den Gartengrasmücken liegt die pro Zugnacht gemessene

Aktivität im Mittel um 15% ($p < 0,01$) höher als bei den Mönchsgrasmücken. Besonders stark waren die Gartengrasmücken den Mönchsgrasmücken unter natürlicher Tageslichtdauer in der Dauer der Nachtunruhe (um 99%, Abb. 1 oben Gruppe E) und in der Anzahl halber Nachtstunden mit Aktivität (um 77%, Abb. 1 Mitte Gruppe E) überlegen, auffallend wenig hingegen im LD 10:14 in der Zeitspanne der Nachtunruhe (nur um 8%, Abb. 1 oben Gruppe A). Gemittelt über alle 3 Meßgrößen ergibt sich für den zeitlichen Vorsprung der Gartengrasmücken gegenüber den Mönchsgrasmücken folgende Reihenfolge: Natürliche Tageslichtdauer (Gruppe E): 76%, LD 16:8 (D): 70%, LD 12:12 (B): 41%, LD 12:12 (C): 38% und LD 10:14 (A): 27%.

Das jahreszeitliche Muster der Nachtunruhe beider Arten ist in allen Versuchsgruppen im wesentlichen linkssteil²⁾. 39% der individuellen Muster der Gartengrasmücken und 46% der der Mönchsgrasmücken sind — über alle Versuchsbedingungen verteilt — mehr oder weniger zweigipflig oder zeigen Tendenzen zur Zweigipfligkeit.

3.2. Intraspezifischer Vergleich der Nachtunruhe in den verschiedenen Versuchsbedingungen (Abb. 1, 2, Tab. 1, 2).

Gartengrasmücke: Die Vögel im relativen Langtag (LD 16:8, Gruppe D) entwickelten signifikant mehr Nachtunruhe als die Vögel aller anderen Versuchsgruppen. Unterschiede zwischen anderen Versuchsgruppen sind

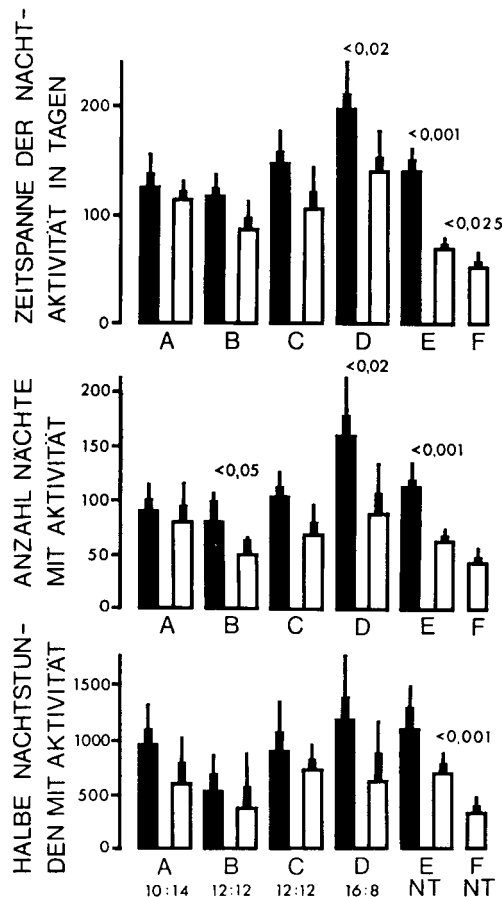


Abb. 1: Zugunruhe verschiedener Versuchsgruppen (A–F) (mit Standardabweichungen und mittlerem Fehler des Mittelwertes) von *Sylvia atricapilla* (□) und *S. borin* (■) in verschiedenen Bedingungen. Versuchsgruppen s. Abschn. 2

²⁾ Unter linkssteil (= rechtsschief, vgl. BERTHOLD & DORKA 1969) ist eine Kurve zu verstehen, deren linker aufsteigender Abschnitt steiler und kürzer ist als der rechte abfallende (SACHS 1969).

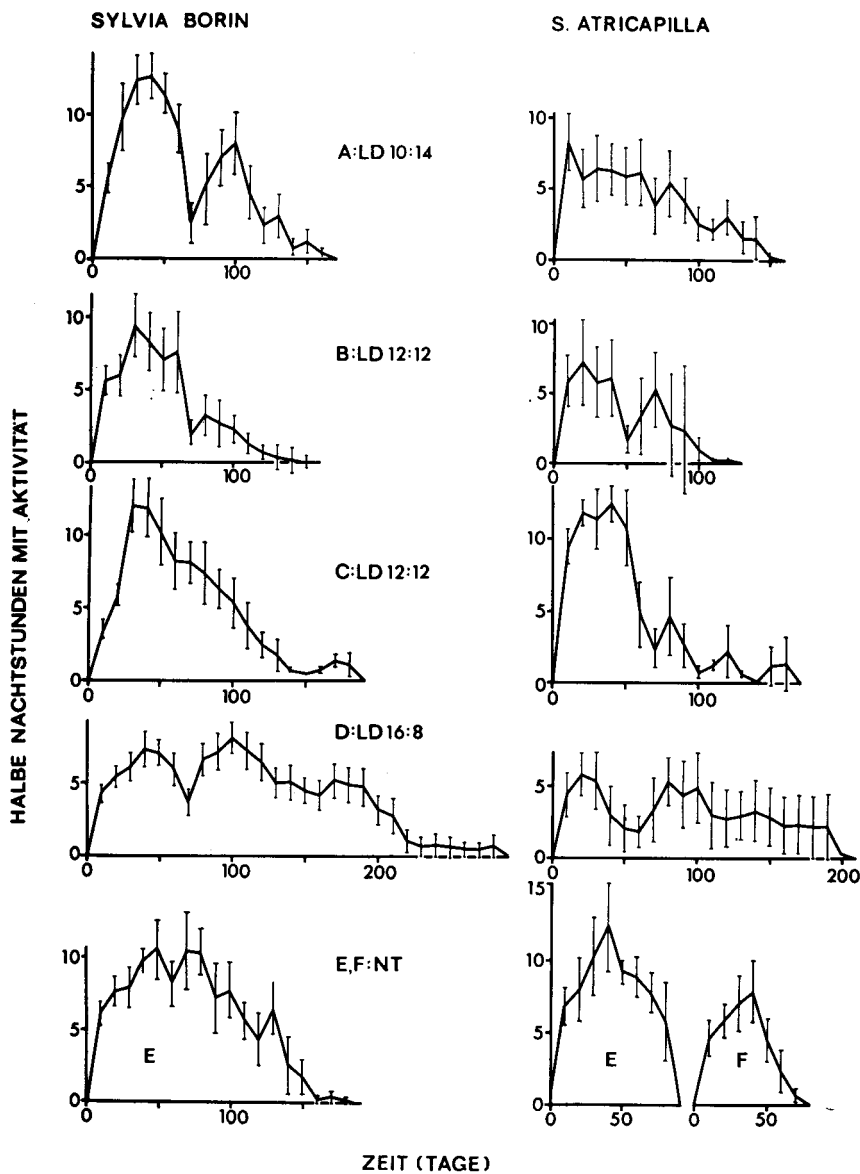


Abb. 2: Muster der Zugunruhe verschiedener Versuchsgruppen (A–F) (mit mittlerem Fehler des Mittelwertes) von *Sylvia atricapilla* und *S. borin* in verschiedenen Bedingungen. O = Beginn der Zugunruhe. Versuchsgruppen s. Abschn. 2

statistisch nicht signifikant (Tab. 1). Werden jedoch die Gruppen, die im relativen Kurztag (LD 10:14, 12:12, Gruppen A–C) lebten, zusammengefaßt, so ist ihre Anzahl halber Nachtstunden mit Aktivität kleiner ($p < 0,025$) als die der Vögel im LD 16:8 (Gruppe D) und als die etwa gleichzeitig geborener unter natürlicher Tageslichtdauer (Gruppe E). Für die Dauer der Nachtunruhe und die Anzahl der Nächte mit Unruhe sind entsprechende Tendenzen erkennbar.

Tab. 1: *Sylvia borin*: p-Werte für Unterschiede in der Zugunruhe der in Abb. 1 dargestellten Versuchsgruppen. Z = Dauer der Nachtunruhe. N = Gesamtzahl der Nächte mit Aktivität. HSt = Gesamtzahl der halben Nachtstunden mit Aktivität

Versuchsgruppe		B	C	D	E Natürliche Lichtbedingungen
A (LD 10 : 14)	Z	-	-	p<0,005	-
	N	-	-	p<0,025	-
	HSt	-	-	-	-
B (LD 12 : 12)	Z		p<0,05	p<0,005	-
	N		-	p<0,01	-
	HSt		-	p<0,05	-
C (LD 12 : 12)	Z			p<0,005	-
	N			p<0,01	-
	HSt			-	-
D (LD 16 : 8)	Z				p<0,01
	N				p<0,05
	HSt				-

Tab. 2: *S. atricapilla*

Versuchsgruppe		B	C	D	E Natürliche Lichtbedingungen
A (LD 10 : 14)	Z	-	-	-	p<0,01
	N	-	-	-	-
	HSt	-	-	-	-
B (LD 12 : 12)	Z		-	p<0,025	-
	N		-	-	-
	HSt		-	-	-
C (LD 12 : 12)	Z			-	-
	N			-	-
	HSt			-	-
D (LD 16 : 8)	Z				p<0,001
	N				-
	HSt				-

Mönchsgrasmücke: Wie die Gartengrasmücken, so neigten auch die Mönchsgrasmücken im LD 16 : 8 (Gruppe D) zu längerer und intensiverer Nachtunruhe als die in relativ kurzer Tageslichtdauer. Teilweise sind diese Unterschiede signifikant (Tab. 2). Ein anderer, für die Gartengrasmücken typischer Unterschied, ist jedoch bei den Mönchsgrasmücken nicht erkennbar: Die Naturtaggruppe (E) zeigte keine Tendenz zu intensiverer oder längerer Nachtunruhe als die Kurztaggruppen (A–C).

3.3. Vergleich der Nachtunruhe von früh und spät im Jahr geschlüpften Mönchsgrasmücken (Abb. 1, 2).

Spät geschlüpfte Mönchsgrasmücken (Gruppe F) waren unter natürlicher Tageslichtdauer kürzer ($p < 0,025$) und während weniger halben Nachtstunden ($p < 0,001$) unruhig als 10 Wochen früher geschlüpfte Artgenossen (Gruppe E). Spät geborene Gartengrasmücken wurden bisher nicht untersucht.

4. Diskussion der Ergebnisse, Schlußfolgerungen

4.1. Die hier mitgeteilten Ergebnisse erfüllen, zumindest im wesentlichen, die erste Voraussage der hier geprüften Hypothese: In identischen Bedingungen gehalten, entwickelt die Gartengrasmücke als Weitstreckenzieher mehr Nachtunruhe als die Mönchsgrasmücke als Mittelstreckenzieher. Da dies selbst für Vögel gilt, die von sehr frühem Alter an unter konstanten Bedingungen gehalten worden sind, ist zu folgern, daß die beobachteten Artunterschiede offenbar angeboren sind.

Eine quantitative Prüfung der hier diskutierten Hypothese wird vorläufig erschwert durch die Tatsache, daß Dauer und Menge der Nachtunruhe stark von der Tageslichtdauer modifiziert werden können. Wie für mehrere andere Prozesse der Jugendentwicklung (BERTHOLD *et al.* 1970), so scheint auch für die Nachtunruhe häufig zu gelten, daß lange Tageslichtdauer (LD 16 : 8) relativ verzögernd, kurze Tageslichtdauer (LD 10 : 14, LD 12 : 12) relativ beschleunigend wirkt. Würde diese Regel immer gelten, so könnte man die hier diskutierte Hypothese an Hand quantitativer Voraussagen am normalen Zugablauf prüfen. Dem stehen indessen unter anderem folgende Schwierigkeiten im Wege: Es gibt klare Ausnahmen von dieser Regel. Bei den Mönchsgrasmücken im Naturtag dauerte die Zugunruhe (Tab. 2) kürzer als im LD 10 : 14, obwohl die Vögel zu jeder Zeit ihres ersten Wegzugs längerer Tageslichtdauer ausgesetzt waren als ihre Artgenossen im LD 10 : 14. Dies mag darauf hindeuten, daß unter natürlichen Lichtbedingungen zusätzlich Faktoren wirken, die uns noch unbekannt sind (Änderungen in der Tageslichtdauer, Dauer der Dämmerung³). Man muß ferner damit rechnen, daß ein und dieselbe Tageslichtdauer zu verschiedenen Jahreszeiten verschieden wirkt. Eine Vorzeichenumkehr in der Reaktion auf lange und kurze Tageslichtdauer zu verschiedenen Jahreszeiten ist für den Fitis *Phylloscopus trochilus* nachgewiesen (GWINNER 1971b). Angesichts solcher und ähnlicher Schwierigkeiten müssen wir uns vorläufig auf verhältnismäßig grobe Vergleiche beschränken. Eine streng quantitative Prüfung der hier diskutierten Hypothese wird erst auf Grund von Daten solcher Vögel möglich sein, die in Bedingungen gehalten werden, die die natürlichen möglichst genau simulieren.

4.2. Trotz der in 4.1 diskutierten Einschränkungen erscheint es reizvoll, zu untersuchen, inwieweit das jahreszeitliche Auftreten und das jahreszeitliche Muster der Nachtunruhe der Versuchsvögel dem Zugablauf freilebender Artgenossen beider Arten entsprechen. Um diese Frage zu prüfen, werden im folgenden Nachtunruhe-Daten von Käfigvögeln zugphänologischen Daten freilebender Artgenossen gegenübergestellt. Im Hinblick auf die Nachtunruhe-Daten konzentrieren wir uns dabei auf die Gruppen A—C und E und weniger auf die Langtaggruppe (D), die aus dem allgemeinen Bild besonders stark herausfällt.

Gartengrasmücke: Anfang bis Mitte Juli setzt der Zug in S- und SW-Deutschland ein (BEZZEL 1963: Ismaning; BERTHOLD, unveröffentlicht: Schwäbische Alb; unveröffentlicht: Halbinsel Mettnau, Bodensee), die Versuchsvögel werden Mitte Juli nachtunruhig. Ungefähr ab Mitte August beginnt starker Durchzug in der Camargue (BLONDEL 1966), zur selben Zeit (etwa 30—40 Tage nach Beginn der Nachtunruhe) erreicht die Nachtunruhe

³) In unseren Versuchen neigten zwar beide Arten im LD 12 : 12 mit Dämmerung (Gruppe C) zu längerer Nachtaktivität als im LD 12 : 12 ohne Dämmerung (Gruppe B). Die beiden Gruppen sind jedoch nur bedingt vergleichbar, da die Vögel in unterschiedlichem Alter in die Versuchsbedingungen überführt worden sind.

der Versuchsvogel Maximalwerte. Wenn Mitte September der Durchzug in der Camargue sein Maximum erreicht (BLONDEL 1966) und die ersten Vögel in Nigeria (SMITH 1966) und Kenia (BRITTON briefl.) eintreffen, sind die Versuchsvögel noch stark nachtunruhig (etwa 60.—80. Tag in Abb. 2). Anfang Oktober kommen bereits viele Vögel in Nigeria an (SMITH 1966) und die ersten Vögel erreichen Rhodesien (BORRETT briefl.). Zu dieser Zeit (etwa ab 90. Tag) klingt die Nachtunruhe der Versuchsvögel stark ab.

Mönchsgrasmücke: In S- und SW-Deutschland ist Zug ab Juli zu beobachten (Quellen s. Gartengrasmücke). Die SW-deutsche Population, über die (im Gegensatz zur Gartengrasmücke) zunächst nördlichere und östlichere Populationen hinwegziehen, beginnt jedoch im wesentlichen erst im September zu ziehen (unveröffentlicht). Die Versuchsvögel entwickeln Nachtunruhe ab Anfang September. Gegen Ende September findet in der Camargue starker (BLONDEL 1966) und in Spanien Doñana, (MURILLO & SANCHO 1969) deutlicher Durchzug statt. Zur selben Zeit (etwa 30. Tag) erreicht die Nachtunruhe der Versuchsvögel Maximalwerte. Mitte Oktober, wenn der Durchzug in der Camargue seinen Gipfel erreicht (BLONDEL 1966) und die ersten Vögel in Senegal eintreffen (MOREL & ROUX 1966), flaut die Nachtunruhe der Versuchsvögel stark ab (etwa ab 50.—60. Tag).

Diese kurze Betrachtung zeigt, daß bei beiden Grasmückenarten die Nachtunruhe der Versuchsvögel die Zugaktivität freilebender Artgenossen gut in ihrem zeitlichen Ablauf repräsentiert. Dem linkssteilen jahreszeitlichen Nachtunruhe-Muster scheint auch ein linkssteiles Muster der Zugaktivität zu entsprechen: Die Maximalwerte der Nachtunruhe fallen in die Jahreszeit, in der Mittelmeer und Sahara in kurzer Zeit überflogen werden. Die Nachtunruhe kann daher mit Recht Zugunruhe genannt werden (s. HELMS 1963). Daran ändert auch die Tatsache nichts, daß die Phase nächtlicher Aktivität bei einigen Versuchsgruppen möglicherweise noch andauert, wenn freilebende Artgenossen schon ihr Winterquartier erreicht haben. Denn erstens ist die Intensität nächtlicher Aktivität gegen Ende der Nachtunruhe-Phase fast vernachlässigbar gering und zweitens gibt es auch aus dem Freileben Hinweise dafür, daß Zugvögel in ihren tropischen Winterquartieren nicht notwendigerweise sesshaft sind, sondern nomadisieren (z. B. SAUER & SAUER 1960).

Schließlich fordern die Nachtunruhe-Daten noch zu Überlegungen hinsichtlich des Winterquartiers der Mönchsgrasmücke auf. Unsere Mönchsgrasmücken entwickelten im Mittel ungefähr $\frac{2}{3}$ der Nachtaktivität der Gartengrasmücken. Unter der Annahme, daß sich Zugunruhe und Zugstrecke direkt proportional sind, müßte man deshalb erwarten, daß SW-deutsche Mönchsgrasmücken $\frac{2}{3}$ des Zugweges der Gartengrasmücke zurücklegen. Da unsere Gartengrasmücken wenigstens bis in Äquaturnähe ziehen, müßte man folglich erwarten, daß der Schwerpunkt des Überwinterungsgebietes SW-deutscher Mönchsgrasmücken im nördlichen Afrika liegt. Ein großer Prozentsatz von Mönchsgrasmücken sollte demnach die Sahara überfliegen. Tatsächlich überqueren Mönchsgrasmücken in beträchtlicher Anzahl Mittelmeer und Sahara (DEMENTIEV & GLADKOV 1968, MOREL & ROUX 1966), und SW-deutsche Mönchsgrasmücken legen Fettreserven an, die eine Überquerung dieser ökologischen Barrieren ermöglichen dürften (unveröffentlicht). Leider fehlen bisher von der Mönchsgrasmücke aus Gebieten südlich der Sahara Ringfunde von Vögeln, deren Brutgebiete sicher bekannt sind.

4.3. Wie bei *Phylloscopus*-Arten (GWINNER 1968b, 1971b, c), so streuen möglicherweise auch bei Grasmücken die Parameter der Nachtunruhe beim

weniger ausgeprägten Zieher, der Mönchsgrasmücke, interindividuell stärker als beim ausgeprägten Zieher, der Gartengrasmücke. Der durchschnittliche Variationskoeffizient der Mönchsgrasmücke (gemittelt über alle Versuchsgruppen und über alle 3 Meßgrößen, s. Abschn. 2) beträgt $40,4 \pm 24,59$, der der Gartengrasmücke nur $33,1 \pm 20,76$. Dieser Befund läßt sich (wie bei Laubsängern, GWINNER 1968b, 1971b) so deuten, daß die Zugaktivität bei der Mönchsgrasmücke weniger starr endogen programmiert ist als bei der Gartengrasmücke und daß bei der Mönchsgrasmücke Umweltfaktoren einen größeren Einfluß auf die Zugaktivität ausüben. Dafür sprechen auch die im Freileben beobachteten Zugmuster der beiden hier behandelten Grasmücken und anderer Arten (BERTHOLD & DORKA 1969).

4.4. Spät im Jahr geborene Mönchsgrasmücken (Gruppe F) entwickeln insgesamt weniger Zugunruhe und bleiben weniger lang zugunruhig als früh im Jahr geborene Artgenossen (Gruppe E). Wie kommen diese Unterschiede zustande? Wir haben früher gezeigt, daß mehrere Prozesse der Jugendentwicklung im Kurztag relativ beschleunigt ablaufen (BERTHOLD *et al.* 1970). Dies gilt im wesentlichen auch für die Zugunruhe (Abschn. 3.2). Es liegt deshalb nahe, anzunehmen, daß auch die verkürzte Zugunruhe spät im Jahr geborener Mönchsgrasmücken (deren Wegzug-Zugunruhe sich in relativ kürzerer Tageslichtdauer entwickelt) Kurztag-bedingt ist. Daneben besteht die Möglichkeit, daß die spät geborenen Vögel auf Grund ihrer stark beschleunigten Jugendentwicklung (BERTHOLD *et al.* 1970) so stark in Anspruch genommen sind, daß sie nur relativ wenig Zugunruhe entwickeln können. Möglicherweise ziehen auch im Freileben spät im Jahr geschlüpfte Vögel weniger weit als früher geschlüpfte. Hinweise dafür gibt es vom Rotkehlchen (*Erithacus rubecula*): HÖGSTEDT & PERSSON (1971) beobachteten kürzlich, daß spät im Herbst auf Falsterbo (Schweden) durchziehende Rotkehlchen, die teilweise Vögel aus zweiten Bruten sein dürften, wahrscheinlich weniger weit ziehen als früher durchziehende.

Bei Kurz- und Mittelstreckenziehern könnte ein Überwintern spät geborener Vögel in mehr nördlich gelegenen Winterquartieren gegenüber früher geborenen möglicherweise einen Vorteil haben: Sie würden den Winter über unter einer relativ kürzeren, ihre jahresperiodischen Prozesse beschleunigenden Tageslichtdauer leben. Dadurch könnte sich das während der Jugendentwicklung begonnene Aufholen ihrer jahreszeitlichen Verspätung (BERTHOLD *et al.* 1970) fortsetzen, so daß die Vögel bis zum Heimzug eine ihren früher geborenen Artgenossen weitgehend entsprechende jahresperiodische Phasenlage erreicht haben könnten.

Zusammenfassung

1. Das jahreszeitliche Auftreten und das jahreszeitliche Muster der Nachtunruhe des ersten Wegzugs gekäfigter *Sylvia atricapilla* und *S. borin* entsprechen weitgehend dem Zugablauf von Artgenossen beider Arten im Freiland. Die Nachtunruhe beider Arten kann deshalb zu Recht Zugunruhe genannt werden.

2. Die Gartengrasmücke entwickelt als Weitstreckenzieher während des ersten Wegzugs unter natürlichen wie unter konstanten Bedingungen mehr Zugunruhe als die Mönchsgrasmücke als Mittelstreckenzieher. (Die Gartengrasmücke ist länger zugunruhig und weist mehr Nächte und mehr halbe Nachtstunden mit Zugunruhe auf.) Diese Beobachtungen stützen die Hypothese, daß beim Auffinden des artspezifischen Winterquartiers mindestens

während des ersten Wegzugs ein endogenes Zug-Zeitprogramm eine entscheidende Rolle spielt.

3. In relativ langer Tageslichtdauer entwickeln beide Arten im allgemeinen mehr, in relativ kurzer Tageslichtdauer weniger Zugunruhe als unter natürlicher Tageslichtdauer.

4. Spät im Jahr geschlüpfte Mönchsgrasmücken entwickeln weniger Zugunruhe als früher geschlüpfte. Sie ziehen demnach möglicherweise in weniger weit entfernte Winterquartiere. Dieses Zugverhalten könnte durch relativ kurze Tageslichtdauer bewirkt werden und den Vögeln ein weiteres Aufholen jahreszeitlicher Verspätung ermöglichen.

Summary

Relationships between migratory restlessness and migration in the blackcap (*Sylvia atricapilla*) and the garden warbler (*S. borin*)

1. During the first fall migratory period the annual pattern of migratory restlessness in caged blackcaps and garden warblers reflect, to a fair degree, the migratory behavior of freeliving conspecifics. The nocturnal restlessness of both species, therefore, may be called migratory restlessness (sect. 4.2).

2. Under natural as well as under constant photoperiodic conditions, the garden warbler, the long-distance migrant, produces more migratory restlessness during the migratory season than the blackcap, the middle-distance migrant. This result is consistent with the hypothesis that an endogenous time-program determines, at least in part and at least during the first fall migration, the length of the migratory route typical for each species (sect. 3.1, fig. 1, 2).

3. As a rule, the total amount as well as the duration of migratory restlessness increase with increasing day length (sect. 3.2, fig. 1, 2).

4. Blackcaps hatched late in the season develop less migratory restlessness than birds from earlier broods. This suggests that freeliving blackcaps from late clutches do not migrate as far as conspecifics from earlier clutches. This may be a short-day effect and may result in catching up at least part of the seasonal delay of the late-born birds (sect. 3.3, 4.4, fig. 1, 2).

This is the 3rd paper on the warbler program of the Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie.

Literaturverzeichnis

- BERTHOLD, P. (1971): Physiologie des Vogelzugs. In: Grundriß der Vogelzugskunde (E. SCHÜZ ed.). Verlag Paul Parey, Berlin & Hamburg • BERTHOLD, P., und V. DORKA (1969): Vergleich und Deutung von jahreszeitlichen Wegzugs-Zugmustern ausgeprägter und weniger ausgeprägter Zugvögel. Vogelwarte 25, 121–129 • BERTHOLD, P., E. GWINNER und H. KLEIN (1970): Vergleichende Untersuchung der Jugendentwicklung eines ausgeprägten Zugvogels, *Sylvia borin*, und eines weniger ausgeprägten Zugvogels, *S. atricapilla*. 1. Mitteilung aus dem Grasmückenprogramm des Instituts. Vogelwarte 25, 297–331 • BEZZEL, E. (1963): Zum Durchzug und zur Brutbiologie von Grasmücken (*Sylvia*) nach Fängen und Ringfunden im Ismaninger Teichgebiet, Oberbayern. Vogelwarte 22, 30–35 • BLONDEL, J. (1966): Le cycle annuel des passereaux en Camargue. Terre Vie 20, 271–294 • DEMENTIEV, G. P., und N. A. GLADKOV (1968): Birds of the Soviet Union, VI. (English Translation). Monson, Jerusalem • GWINNER, E. (1968a): 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. (1968b): Artspezifische Muster der Zugunruhe bei Laubsängern und ihre mögliche Bedeutung für die Beendigung des Zuges im Winterquartier. Z. Tierpsychol. 25, 843–853 • Ders. (1971a): Orientierung. In: Grundriß der Vogelzugskunde (E. SCHÜZ ed.). Verlag Paul Parey, Berlin & Hamburg • Ders. (1971b): Endogenous timing factors in bird migration. Wallops Symp. (im

Druck) • Ders. (1971c): Adaptive functions of circannual rhythms in warblers. Proc. XV. Internat. Orn. Congr. (Den Haag 1970) (im Druck) • HELMS, C. W. (1963): The annual cycle and Zugunruhe in birds. Proc. XIII. Internat. Orn. Congr. (Ithaca 1962): 925–939 • HÖGSTEDT, G., und C. PERSSON (1971): Phänologie und Überwinterung der über Falsterbo ziehenden Rotkehlchen (*Eriothacus rubecula*). Vogelwarte 26, 86–98 • LUCANUS, F. v. (1929): Die Rätsel des Vogelzuges. Beyer & Mann, Langensalza • MATTHEWS, G. V. T. (1968): Bird navigation. Univ. Press, Cambridge • MOREL, G., und F. ROUX (1966): Les migrateurs paléarctiques au Sénégal. II. Passereaux et synthèse générale. Terre Vie 20, 143–176 • MURILLO, F., und F. SANCHO (1969): Migración de *Sylvia atricapilla* y *Eriothacus rubecula* en Doñana según datos de capturas. Ardeola 13, 129–137 • PERDECK, A. C. (1964): An experiment on the ending of autumn migration in starlings. Ardea 52, 133–139 • SACHS, L. (1969): Statistische Auswertungsmethoden. Springer, Heidelberg & New York • SAUER, F., und E. SAUER (1959): Nächtliche Zugorientierung europäischer Vögel in Südwestafrika. Vogelwarte 20, 4–31 • Dies. (1960): Zugvögel aus der paläarktischen und afrikanischen Region in Südwestafrika. Bonner Zool. Beitr. 11, 41–86 • SCHMIDT-KOENIG, K. (1965): Current problems in bird orientation. In: Advances in the study of behavior (R. S. LEHRMAN, R. A. HINDE und E. SHAW eds.). Academic Press, New York • SMITH, V. W. (1966): Autumn and spring weights of some palaeartic migrants in central Nigeria. Ibis 108, 492–512 • STRESEMANN, E. (1934): Aves. In: Kükenthal & Krumbach, Lehrbuch der Zoologie 7,2. De Gruyter & Co., Berlin & Leipzig • WAGNER, H. O., und H. SCHILDMACHER (1937): Über die Abhängigkeit des Einsetzens der nächtlichen Zugunruhe verfrachteter Vögel von der geographischen Breite. Vogelzug 8, 18–19.

Anschriften der Verfasser: Dr. P. Berthold, 7761 Schloss Moeggigen, BRD, Dr. E. Gwinner und Dr. H. Klein, 8131 Erling-Andechs, MPiV, BRD, stud. rer. nat. P. Westrich, 74 Tübingen, Lehrstuhl für Verhaltensphysiologie, Beim Kupferhammer 8, BRD.