

ORNIS FENNICA

XV, N:o 1

SUOMEN LINTUTIETEELLISEN YHDISTYKSEN JULKAISEMA
UTGIVEN AV ORNITOLOGISKA FÖRENINGEN I FINLAND

1938, 25. IV.

Toimitus P. Palmgren, E. Merikallio,
Redaktion O. Kalela

Studien über den zeitlichen Ablauf der Zugerregung bei gekäfigten Kleinvögeln. I.

Mit 6 Textbildern und 13 Diagrammbeilagen (Nr. 7–18).

VON PONTUS PALMGREN.

Fragestellung. Die vorliegende Studie gründet sich auf Registrierungen der Tagesrhythmik gekäfigter Kleinvögel im zoologischen Institut der Universität Helsingfors. Im Herbst 1936 wurde die Aktivität bei 3 Rotkehlchen (*Erithacus rubecula*) und einer Gartengrasmücke (*Sylvia borin*), im Frühling 1937 bei 3 Rotkehlchen aufgenommen. Bei der Durchführung der späteren Versuchsserie hat Herr J. Grönvall als Assistent die Pflege der Vögel und die Handhabung der Registrierapparate übernommen; ich möchte ihm hier für seine Hilfe meinen besten Dank aussprechen.

Die Registrierung im Herbst 1936 wurde in erster Linie zur Prüfung der Frage geplant, ob die *Stärkevariationen der Zugunruhe bei mehreren in gleichmässiger Zimmertemperatur gehaltenen Käfigvögeln einander parallel verlaufen*, und ob der ev. vorhandene Synchronismus eine *Korrelation zur Wetterlage* erkennen lässt. Im Frühling 1937 sollte in erster Linie nachgeprüft werden, ob die *Frühlingszugunruhe durch steigende Temperatur künstlich ausgelöst werden könnte*, wie es theoretisch zu erwarten war. Das Resultat war positiv, und die diesbezüglichen Versuchsergebnisse sind schon gesondert veröffentlicht worden (PALMGREN 1937 b). Massgebend für die Durchführung der Registrierungen war schliesslich der Wunsch, die *Gestaltung der ganzen Tagesrhythmik* (und nicht nur der nächtlichen Zugunruhe) womöglich *im Verlaufe der vollständigen Zugperiode* mit grösstmöglicher Genauigkeit zu verfolgen. Seit den ersten Untersuchungen WAGNERS (1930) haben sich die experimentellen Arbeiten über die Zugunruhe bei Käfigvögeln mit Hilfe der Registrierungs-methode ziemlich einseitig auf die Stärke-

variation der Zugunruhe (als Aktivitätssumme der nächtlichen Bewegung) unter dem Einflusse verschiedener Faktoren konzentriert. Der Zugtrieb darf aber nicht nur als das Resultat einer mehr oder weniger klar zu umgrenzenden Hormoneinwirkung oder als ein Problem der Stoffwechselfysiologie behandelt werden; wie schon früher hervorgehoben worden ist, müssen wir hier auch ein hochinteressantes nervenphysiologisches und sinnesphysiologisches Problem, wo die Umwälzung der gewohnten Tagesrhythmik in dem Vordergrund steht, erblicken. Eine genaue Analyse der Gestaltung des Tagesrhythmus im Verlaufe des Jahres muss eine Vorbedingung zum Verständnis der verschiedenen auf ihn einwirkenden Faktoren sein.

Registrierungsmethodik. Namentlich mit Rücksicht auf die letztgenannte Fragestellung war es notwendig, die Registrierung so zu gestalten, dass die relative Beweglichkeit zu den verschiedenen Tagesstunden leicht für mehrere Versuchsvögel vergleichend zu überblicken ist, und dass sie relativ schnell, aber mit einem hohen Grade von Genauigkeit zahlenmässig ausgewertet werden kann. Der von ATTILA entworfene Apparat entspricht zwar diesen Forderungen gut; wegen der hohen Kosten konnte aber die Beschaffung einer genügenden Zahl von Apparaten dieses Modells nicht in Frage kommen. Deshalb habe ich nach verschiedenen Vorversuchen die unten beschriebene Anlage entworfen.

Beschreibung des Registrierapparates. Der Registrierapparat (Fig. 1) besteht aus folgenden Hauptteilen: *Gestell A. Zentralwelle B mit Registriertrommel C* und dem *Zahnrad D. Wippe E mit Wippenachse Ea* und *4* mit dieser parallelen Schienen. *Kapillarschreiber F*, an einem *Schlitten G* befestigt, der an der Wippenachse entlang gleiten und auch um sie als Achse gekippt werden kann.

Der bewegliche Ast im Käfig ist in der von dem Hauptbild und der kleinen Nebenskizze angedeuteten Art an der äussersten Schiene an der einen Seite der Wippe aufgehängt. Durch Gewichte an der gegenüberliegenden äussersten Schiene wird das ganze System so ausbalanciert, dass der Versuchsvogel die Wippe hinabdrückt, wenn er sich auf den beweglichen Ast setzt, während sie wieder zurückschnellt wenn der Vogel abfliegt. Jedesmal wenn der Vogel sich setzt, dreht der *Stahlfeder H* das Zahnrad (und mit ihm die Registriertrommel) um einen Schritt; der *Sperrfeder I* verhindert das Zahnrad mitzuschleppen wenn der *Vorschubfeder* zurückgeht.

Der *Schreiberschlitten G* wird durch einen gewöhnlichen Wecker mit einer Geschwindigkeit von 1 cm/Minute der Registriertrommel entlang transportiert. Der *Faden L* ist einige Touren um eine *Trommel M*, die auf der Aufzieherachse der Uhr befestigt ist und den angemessenen Radius hat,

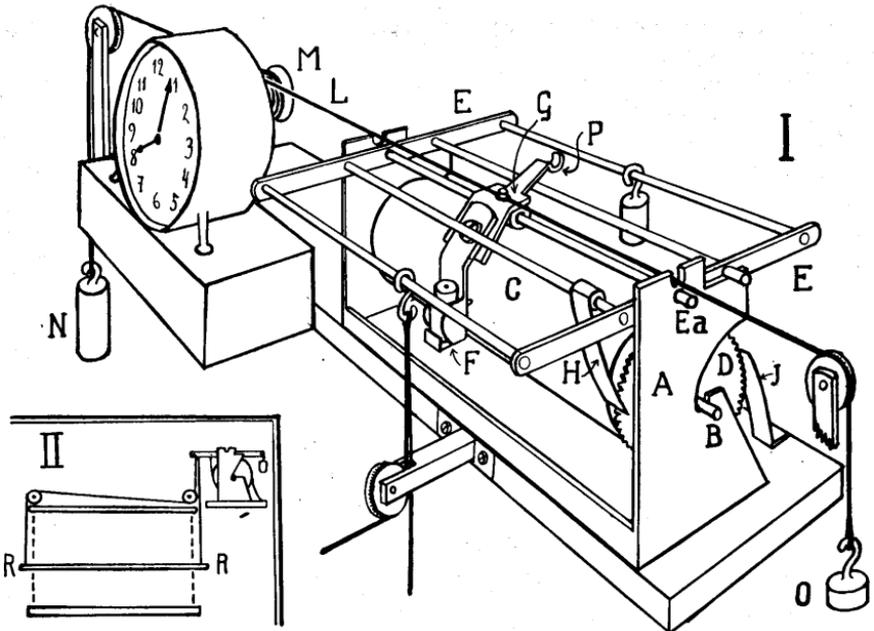


Fig. 1. Registrierapparat. I. Übersichtsbild. II. Aufhängung der Sitzstange R.

gewickelt und endigt mit einem *Gewicht N*, das die Arbeit leistet, während die Uhr nur die Geschwindigkeit bestimmt. Das *Gegengewicht O* verhindert ein ruckweises Vorgehen des Schlittens und transportiert ihn zurück zur Ausgangslage.

Wenn der Vogel unbeweglich sitzt, entsteht also eine gerade Registrierspur in der Längsrichtung der Trommel; bewegt er sich, entstehen Spiraltouren, die um so dichter aufeinander folgen, je eifriger die Bewegung ist; treppenartige gerade Linienabschnitte bezeichnen eingeschaltete Pausen (vgl. die Bilder 3-4).

Zum Auswechseln des Registrierungspapieres wird ein Gewicht an den freien Stiel P des Schlittens gehängt, wobei dieser gekippt und der

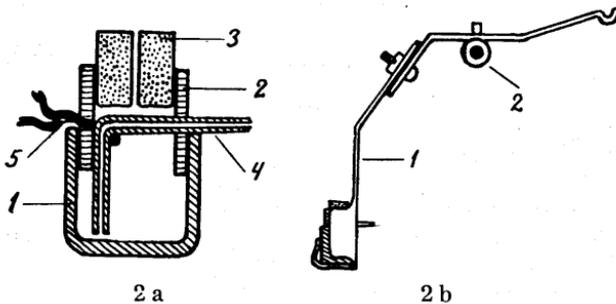


Fig. 2 a. Kapillarschreiber. 2 b. Federhalter und Schlitten.

Feder vom Papier gehoben wird; die Trommel mit dem Zahnrad wird einfach aus den Wellenlagern ausgehoben.

Wenn mehrere Registrierkäfige in Reihe stehen kann eine Uhr mehrere Apparate bedienen.

Die Länge der Trommel ist 27 cm, ihr Umkreis 24 cm.

Bild 2 a gibt einen Durchschnitt des von uns verfertigten *Kapillarschreibers* mit Tintenbehälter wieder: 1 Glasröhrchen, 2 Gummischlauch, 3 Korkdeckel mit Luftloch, 4 Schreibkapilläre, 5 Bindfaden, der das Kapillarröhrchen, dessen Ende den Gummischlauch durchbort, befestigt.

Bild 2 b zeigt schematisch den Federhalter (1) mit Schreiber und den Schlitten (2).

Der Preis des Registrierapparates (ohne Uhr) steigt nicht auf 150 Fmk.

Die *Bilder 3—4* geben einige typische Beispiele von Registrierungsblättern wieder. Zur zahlenmässigen Auswertung der Aktivitätsverteilung auf die verschiedenen Stunden wird ein Zelluloidblatt mit parallelen Tuschelinien (in den Bildern nur an den Rändern angedeutet) in 1 cm Entfernung von einander (= 1 Stunde) auf das Registrierblatt gelegt und die Stundeneinteilung nach den Anfangs-

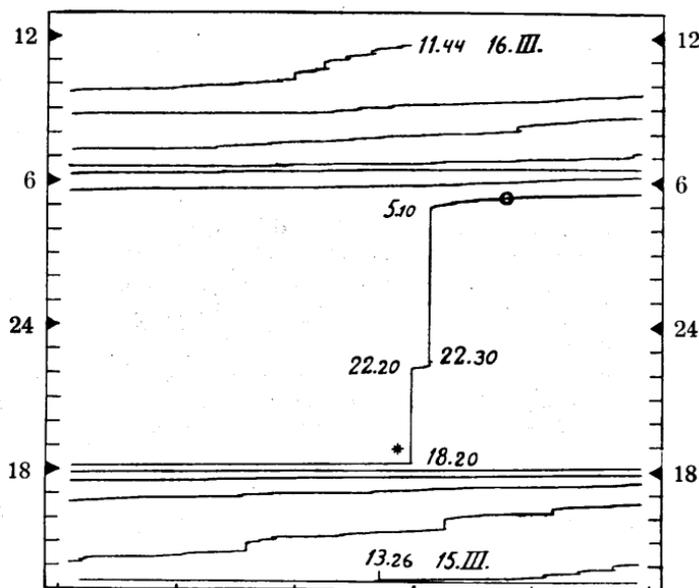


Bild 3. *Registrierungsblatt für Erithacus Nr. 3, 15—16. III. 37.* Erste Anzeichen der Zugunruhe 22.20—22.30 Uhr. — Stunden in der Ordinate angedeutet, Skalenstriche in der Abszisse in 5 cm Entfernung von einander. Mit * ist die Zeit 40 Min. nach dem Sonnenuntergang, mit o die Zeit 60 Min. vor dem Sonnenaufgang angegeben. — Bei „13.26“ „Startzacke“ in der Basislinie.

und Ausschaltungsminuten eingestellt. Die Länge des zwischen zwei Stundenlinien fallenden Abschnittes der Registrierungsspur bildet das Mass für die Aktivität zu der in Frage stehenden Stunde.

Wenn die Registrierung z. B. nach dem täglichen Abbruche zwecks Fütterung, Säuberung der Käfige und Auswechslung des Registrierungspapieres mitten in einer Stunde wieder gestartet wurde, habe ich die Bewegungszahl des Stundenbruchstückes so erhöht, dass sie eine volle Stunde mit entsprechender Aktivität vertritt. Dieselbe Korrektur habe ich auch für dem letzten resp. ersten Stundenbruchstück der Tagesaktivität eingeführt, um die gewöhnlich gerade in diesen Minuten gesteigerte Beweglichkeit unausgeglichen zur Darstellung zu bringen. — Wenn die Registrierung weniger als 15 Minuten einer Stunde erfasst, habe ich diese weggelassen.

Die Zeit des Anfangs und des Endes der Schlafperiode usw. lässt sich mit einer Genauigkeit von ca. 10 Min. bestimmen; bei Verwendung geeigneterer Uhrwerke liesse sich die Genauigkeit natürlich noch verbessern.

Die beschriebene Apparatur hat sich gut bewährt. Es sei erwähnt, dass auch schwache Bewegungen des Versuchsvogels ohne Verlassen der Sitzstange als kleine Zacken des geraden Streifens

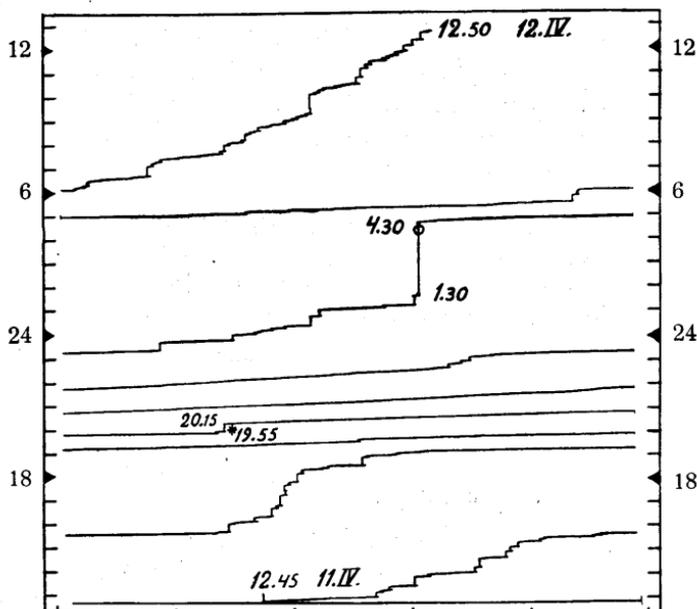


Bild 4. Registrierungsblatt für *Erithacus* Nr. 3, 11—12. IV. 37. Typische Zugunruhe 20.15—1.30 Uhr. Bezeichnungen wie im vorigen Bild.

registriert werden (vgl. *Bild 16* bei 3.40). Es lässt sich also feststellen, ob der Vogel Morgens vor oder Abends nach der eigentlichen Bewegungsperiode eine Zeit rege ist ohne aber im Käfig umherzuhüpfen; ebenso ist bisweilen die einsetzende Zugperiode durch solche kleine Bewegungen des Nachts zuerst zu spüren. — Einige Mangelhaftigkeiten der Registrieremethode seien indessen erwähnt. Wenn der Vogel sehr aktiv ist, viel am Gitter umherklettert und dann von oben auf die Registrierstange herabspringt, kann diese ev. so heftig ausweichen, dass der Zylinder, bei dem ungewöhnlich kräftigen Bewegungsimpuls um mehrere Zahnbreiten weiter rollt. Während der Registrierperiode eintretende Gewichtsveränderungen des Vogels können natürlich allmählich die Wahrscheinlichkeit, mit der diese Fehlerquelle ins Spiel tritt, verändern. Bei geeigneter Wahl des Zahnrades und genügend grossen Massen des vom Vogel zu bewegenden Systems (Stange, Wippe und Zylinder) lässt sich aber diese Fehlerquelle weitgehend vermeiden, und sie kann die Vergleichbarkeit der Registrierungsergebnisse von Tag zu Tag oder gar Woche zu Woche nicht beeinträchtigen. — Vor allem muss aber hervorgehoben werden, dass es unmöglich ist, an der Hand der Registrierung den relativen Arbeitsaufwand in der Nacht mit derjenigen in der hellen Zeit zu vergleichen, denn das Bewegungsschema des Vogels kann sich in den beiden Fällen recht verschieden gestalten; er kann z. B. bei der nächtlichen Zugunruhe viel am Gitter flatternd umherklettern, und in dieser Weise viel Arbeit, die nicht registriert wird, spenden, während solche Bewegungen bei eingewöhnten Käfigvögeln am Tage nicht vorkommen.

Darstellung der Versuchsergebnisse. Es kann nicht in Frage kommen, das Registrierungsmaterial hier in vollständiger Form zu bringen. Die *Diagr. 5* und *6* veranschaulichen die Stärkevariation der Zugunruhe von Nacht zu Nacht ¹⁾ bei den verschiedenen Versuchsvögeln (*Diagr. 5* nach PALMGREN 1937 b). Die *Diagr. 7—15* fassen die Veränderungen in der Gestaltung der Tagesrhythmik im Laufe der Registrierungszeit zusammen. Diese Kurven repräsentieren zum grössten Teil Mittelwerte der Aktivität zu den verschiedenen Stunden während mehreren aufeinanderfolgenden Tagen (bis zu 9 Tagen; die Perioden sind neben den Kurven angegeben). Es wurden natürlich

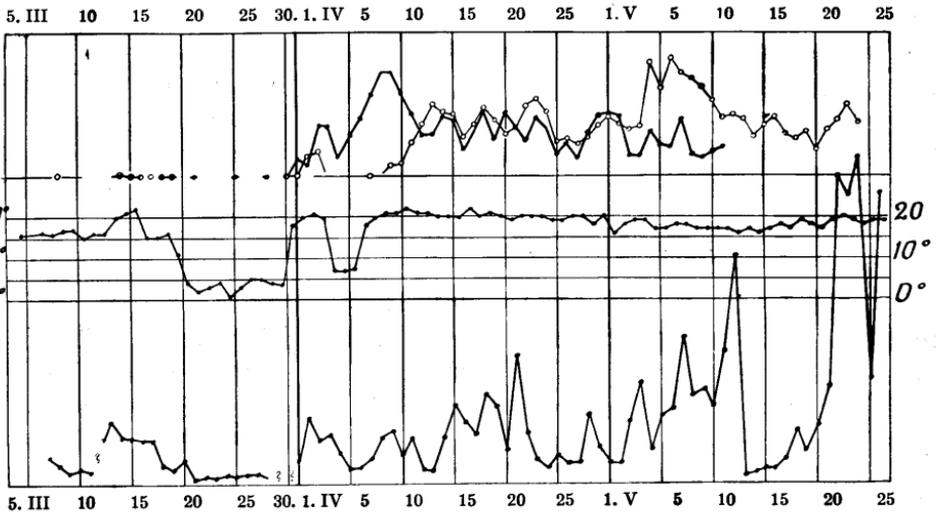
¹⁾ Als relative Zahl der registrierten Sprünge während der dunklen Zeit.

nur solche Tage zwecks der Mittelwertbildung zu einer Periode zusammengeführt, an denen die Tagesrhythmik von einheitlichem Typ war; die Registrierungsblätter lassen ihren Charakter in aller Anschaulichkeit hervortreten und schnell überblicken. Einzelne abweichende Tage werden durch ihre individuellen Kurven vertreten (z. B. in *Diagr. 12—15*). Die *Diagr. 10—11* geben für die Rotkehlchen 1 und 3 die einzelnen Tageskurven für die Zeit 28. III.—15. IV. 1937 wieder.

Das Resultat der Temperaturversuche im Frühling 1937 sei in grösster Kürze hier referiert. Vom 5. zum 16. III. stieg die Temperatur des Versuchszimmers wegen steigender Aussentemperatur von 16 zu 22° C; ein Kälteeinbruch liess die Zimmertemperatur wieder zu 16° sinken. Am 21. III. wurde die Temperatur durch Öffnen des Fensters und Ausschaltung der Heizung zu 5—0° herabgebracht; am 30. III. wieder auf ca. 20° gebracht; am 3. IV. abermals erniedrigt (zu 7°), um schliesslich vom 6. IV. an auf ca. 16—22° gehalten zu werden. Anfangs verbrachten alle Vögel die Nächte in völliger Ruhe, mit Ausnahme von unbedeutenden Unruhezeichen besonders während der wärmsten Tage 14—18. III. Auf den kräftigen Temperaturanstieg am 30—31. III. reagierten alle Vögel mit nächtlicher Zugunruhe, die bei Nr. 1 und 3 kräftig, bei Nr. 2 nach der Zahl der Sprünge geschätzt nur schwach war, obgleich bei diesem Vogel die ganze Nacht hindurch Zeichen der Beweglichkeit und vereinzelt Sprünge zu registrieren waren. Die kurze Kälteperiode 3—6. IV. brachte einen mehr oder weniger starken Zurückgang der Zugunruhe, die nach dem endgültigen Temperaturanstieg wieder stark einsetzte. Bei Nr. 2 blieb indessen die nächtliche Unruhe andauernd schwach. *Diagr. 5* fasst die Ergebnisse zusammen.

Zeitliche Gestaltung der Tagesrhythmik im Verlauf der Zugperiode. Wenden wir uns jetzt den *Diagrammen 7—9* zu. Bei den Vögeln 1 und 3 fällt die stetige und gleichartige Entwicklung der Tagesrhythmik sofort in die Augen. In der Zeit vor dem Einsetzen der nächtlichen Zugunruhe finden wir eine starke Aktivität vor allem in den 2 letzten Stunden vor dem Sonnenuntergang aber auch in den ersten Morgenstunden. Aber sofort bei dem Anfang der nächtlichen Unruhe sinkt die Morgen- und besonders die Abendaktivität zurück. Die *Diagr. 10—11* geben die einzelnen Tageskurven dieses interessanten Stadiums wieder.

Bei dem Vogel Nr. 1 erreicht die Zugperiode Anfang Mai ihr



Diagr. 5. *Zugunruhe der Versuchsvögel im Frühling 1937.* Obere Kurven = relative Zugunruhe der Rotkehlchen Nr. 1 — und Nr. 3 ——. Mittlere Kurve = Temperatur des Versuchszimmers. Untere Kurve = relative Zugunruhe beim Rotkehlchen Nr. 2.

Punkte in der Basislinie geben schwache, in dem **Masstabe** des Diagrammes nicht näher fassbare Unruhe an; völlige Ruhe ist durch Weglassen der Punkte angegeben.

Ende — und jetzt schlägt wieder die Abend- und Morgenunruhe aus, die morgendliche Aktivität aber jetzt bedeutend stärker. Bei dem Rotkehlchen Nr. 3 musste leider die Registrierung wegen einer nicht zu vermeidenden Reise noch vor dem Ende der Zugerperiode abgebrochen werden.

Das Rotkehlchen Nr. 2 zeigte ein ganz abweichendes Verhalten. Im März entwickelte es eine bedeutende Abend- und Morgenaktivität, die aber zu der kalten Zeit 21—30. IV. fast verschwand. Der Temperaturanstieg am 30—31. III. brachte auch bei diesem Vogel die nächtliche Unruhe zum Vorschein, diese blieb aber wie schon erwähnt andauernd unbedeutend. Statt dessen bricht wieder zuerst die Morgen-, später auch die Abendunruhe hervor, um allmählich stärker zu werden und immer mehr um sich zu greifen, so dass 8—9. V. die „Morgenunruhe“ erst in den Nachmittagsstunden abklingt und auch die Abendunruhe ca. 3 Stunden dauert. Als die Registrierung abgebrochen wurde, hatte sich das Abendmaximum besonders scharf herausgeprägt.

Es scheint mir ausser jedem Zweifel zu stehen, das *die Morgen-*

und Abendaktivität bei diesem Vogel als Zugunruhe aufzufassen ist; als solche habe ich sie auch in meiner oben zitierten Mitteilung (PALMGREN 1937 b) verwertet.

Wie ist aber die Morgen- und Abendunruhe der beiden übrigen Rotkehlchen vor und nach der Periode der nächtlichen Zugekstase zu deuten? Die Übereinstimmung der Tagesrhythymikkurve zu der genannten Zeit mit der relativen Gesangsintensität im Verlaufe des Tages (PALMGREN 1932) und mit der Fütterungsfrequenz der Elternvögel am Nest (z. B. FRANZ) scheint davon zu zeugen, dass sich hier eine *vielleicht allgemeine Zweiphasigkeit der Tagesaktivität* der diesbezüglich studierten Vögel widerspiegelt. Es sei erwähnt, dass noch unveröffentlichte Registrierungen dieselbe Morgen- und Abendaktivität sowohl in der Sommerzeit wie in den ersten Wintermonaten als durchgehende typische Erscheinung bei einer grösseren Zahl von Vögeln nachweisen. In den Abend- und Morgenstunden scheinen also die verschiedenen Aktivitätstriebe der Vögel am stärksten zum Ausbruche zu kommen. Auch der Zugtrieb kann offenbar hier einsetzen: Die unerhörte Aktivität des Rotkehlchens Nr. 2, die oben als wahre Zugunruhe begründet wurde, stellt sich als eine zeitlich stark ausgebreitete Abend- und Morgenunruhe heraus. Der regste Zug der eigentlichen Tagwanderer (Finken, Krähen, Raubvögel) findet auch in den frühen Morgenstunden statt. Und so scheint es mir äusserst wahrscheinlich, dass auch *in den starken abendlichen und morgendlichen Aktivitätsmaximen* der Rotkehlchen Nr. 1 und 3 vor und nach der eigentlichen Zugperiode sozusagen *die ersten und letzten Zeichen der Zugunruhe stecken*.

Bei einer gekäfigten Singdrossel wurde im Verlaufe des Herbstes eine starke Variation der Zugunruhe festgestellt, indem 3—4 Tage dauernde „Zugwellen“ (die künstlich durch Kälte ausgelöst werden konnten) mit Perioden völliger nächtlicher Ruhe abwechselten (SIIVONEN und PALMGREN, SIIVONEN). SIIVONEN hebt als typisch hervor, dass die Unruheperiode typisch „mit gesteigerter Bewegung unmittelbar vor dem Einschlafen und nach dem Erwachen sowohl anfängt wie aufhört“. Unter meinen Versuchsvögeln im Herbst 1936 (*Diagr. 12—15*) traten bei der Grasmücke und dem Rotkehlchen Nr. 6 auch Ruhepausen ohne nächtliche Zugunruhe sogar während der Hauptzugzeit auf, während bei den beiden übrigen Rotkehlchen die nächtliche Unruhe trotz starker Variation während der Höhezeit der Zugphase nie völlig ausblieb. Bei den erstgenannten Vögeln lässt

sich das von Siivonen konstatierte Phänomen auch unzweifelhaft beobachten, aber doch nicht mit völliger Regelmässigkeit und nicht besonders stark ausgeprägt (vgl. *Diagr. 12–13*); die Ruhepausen waren auch überhaupt sehr kurz, meistens nur eine Nacht.

Man muss sich also vergegenwärtigen, dass die individuellen Verschiedenheiten der Tagesrhythmik beträchtlich sind. Zusammenfassend dürfte man auf Grund der oben referierten Registrierungsergebnisse feststellen können, dass bei einer und derselben Vogelart *der Zugtrieb sich sowohl in der dunklen (bei Weichfressern normalen) Zeit, wie in der hellen Zeit durchsetzen kann*; das entspricht ja auch den Beobachtungen in der Natur. *Diese beiden Zugformen scheinen bemerkenswerterweise einander im grossen ganzen auszuschliessen*, wenn auch nicht vollständig; wahrscheinlich sind auch diesbezüglich grosse individuelle Verschiedenheiten zu erwarten! ¹⁾

Auch wenn die nächtliche Zugunruhe voll entwickelt ist, fängt die Beweglichkeit oft an, schon vor (bis zu ca. 100 Min.) dem Sonnenuntergang anzusteigen und kann eine ziemlich hohe Intensität schon vor dem Einbruch der Dunkelheit erreichen. *Ca. 40 Min. nach dem Sonnenuntergang tritt aber mit staunenswerter Regelmässigkeit eine Ruhepause ein*. Wo die Nachmittagsaktivität des Vogels unregelmässig und von zahlreichen Pausen unterbrochen ist, fällt diese Pause in der Spätdämmerung erst beim Vergleich einer grösseren Zahl von Registrierungsblättern durch ihre konstante Lage im Verhältnis zum Sonnenuntergang in die Augen, aber bei einigen Vögeln, bei denen die Nachmittagsaktivität stetiger war, hebt sie sich sehr scharf heraus, auch wenn sie ganz kurz ist. Als besonders schönes Beispiel seien einige zeitlich aufeinanderfolgende Registrierungsblätter vom Rotkehlchen Nr. 4 (*Bilder 16–18*) wiedergegeben.

Diese kurze Pause, die *zeitlich und wohl auch physiologisch das normale Einschlafen des Vogels repräsentiert*, unterbricht also

¹⁾ Ich hatte das grosse Vergnügen, bei einem Besuch auf Rossitten in Dezember 1937 auf Einladung von Herrn Dr. Schütz die hier veröffentlichten Versuchsergebnisse meinen dortigen Kollegen in präliminärer Form vorzulegen. Bei dieser Gelegenheit teilte mir Herr Dr. Putzig mit, dass er bei einigen Rotkehlchen, anstatt der erwarteten nächtlichen Zugunruhe eine auffallende Erregung am Tage beobachtet hatte, die ihm rätselhaft vorgekommen war, die er aber jetzt als Zugunruhe zu deuten geneigt wäre. Die Registrierungsmethodik gestattete es jedoch nicht, die beobachtete Erregung statistisch zu erfassen. Dr. PUTZIG hat neulich (1938) die Schlussfolgerungen aus seinen Beobachtungen entwickelt.

eine Unruhe, die sich sonst anscheinend ganz stetig von dem Ende der Tagesträgkeit an entwickelt. Bei einigen von meinen Versuchsvögeln kann die „Einschlafpause“ ab und zu verschwinden oder jedenfalls bei unstetigerer Aktivität unkenntlich werden, das ist aber eine Ausnahme. Diese kurzdauernde „Schlafinitiative“ scheint mir äusserst bemerkenswert zu sein; man hat den Eindruck, das der Vogel *beim Eintritt einer gewissen Dämmerung zwangsläufig einschlft trotz der vorhandenen Aktivitätserregung*, und ich möchte die Annahme aussprechen, dass der *schlafbedingende Hemmungsprozess in den nervösen Zentralorganen sich reflexmässig derartig fest mit dem Einbruch der Dunkelheit als Reiz verknüpft hat, dass der Schlaf sich unwiderstehlich durchsetzt, obwohl manchmal nur für 20—30 Minuten, um dann wieder durch den Erregungszustand aufgehoben zu werden.*

WAGNER will die Vögel, bei denen nächtliche Zugunruhe auftritt, in zwei Typen einteilen: Vögel, bei denen die Zugunruhe abends unmittelbar an die Tagesaktivität anschliesst, und solche, bei denen sie erst später in der Nacht einsetzt. Es dürfte aber nur ein gradueller Unterschied vorliegen. Die „Einschlafpause“ kann bei einem und demselben Vogel recht verschiedene Länge erreichen, von vollständigem (aber seltenem) Ausbleiben bis zu einem Dauer von 3—4 Stunden (vgl. *Diagr. 15, 28/29. XI.*). Ich habe einmal beobachtet, wie ein Rotkehlchen ganz plötzlich von dem einen „Typ“ zum anderen umschlug (AHLQVIST und PALMGREN, S. 52).

Ich habe früher (PALMGREN 1936) die Annahme ausgesprochen, dass der Zugreiz sozusagen auf dem Wege des geringsten Widerstandes hervorbricht: Bei den Tagwanderern wird er des Nachts durch die Festigkeit des Schlafs unterdrückt, bei den Nachtwandern des Tags durch die Fülle der Sinneseindrücke und die normale Tagesaktivität. Ich möchte diese Auffassung jetzt durch die Annahme ergänzen, dass *diese zwei Ausbruchszeiten an zwei verschiedene physiologische Prozessen geknüpft sind*, von denen jeder seine charakteristische zeitliche Entwicklung im Rahmen der Tagesrhythmik hat. Der eine Weg des Ausbruches der Zugunruhe kann als *Aktivierung der zweiphasischen Tagesaktivität* charakterisiert werden; aber *auch die nächtliche Zugunruhe ist höchst wahrscheinlich durch einen spezifischen physiologischen Prozess beherrscht*. Darauf deutet die äusserst konstante zeitliche Gestaltung der Intensitätsentwicklung der nächtlichen Unruhe: Relativ steiler Anstieg zu

einem Maximum wenige Stunden nach dem Sonnenuntergang und mehr allmähliches Ausklingen gegen den Morgen (vgl. auch WAGNER, SIIVONEN).

Weiter wird diese Annahme davon gestützt, dass die ersten Zeichen der beginnenden Zugunruhe regelmässig als eine gewisse Beweglichkeit ohne Platzwechsel, vereinzelt Sprünge oder kurze Sprungserien sehr regelmässig in der Zeit 21—23 Uhr auftreten, also gerade zur Zeit des Maximums der vollausgebildeten nächtlichen Zugunruhe, wie folgende tabellarische Übersicht zeigt (vgl. auch *Bild. 3*):

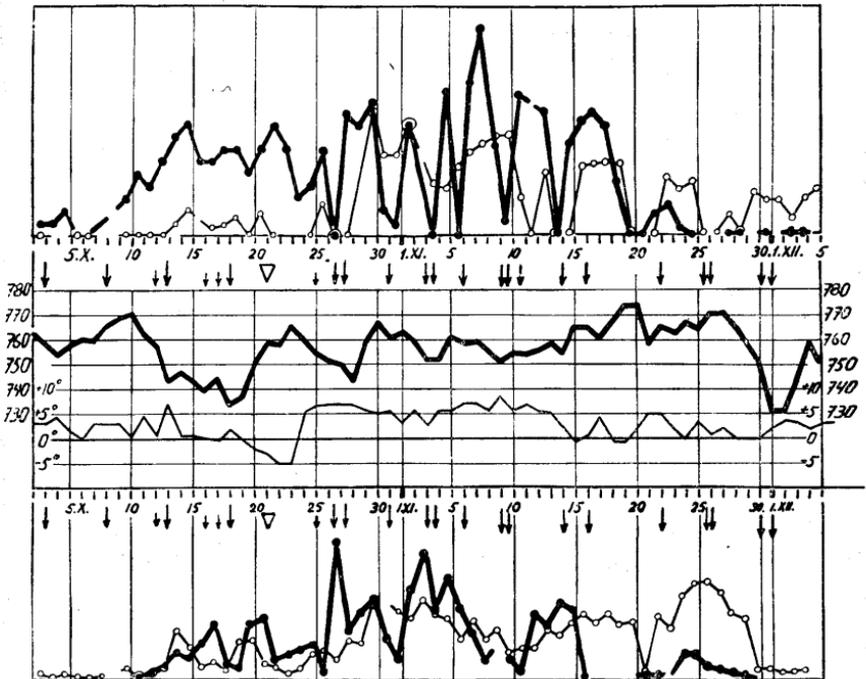
Spalte A: Einschlafzeit; B: Schwache Unruhe oder Anfangsminute dauernder Zugunruhe. Versuchsvögel im Frühling 1937.

Tag	Erithacus 1		Erithacus 2		Erithacus 3	
	A	B	A	B	A	B
III. 13	19.05		18.50		18.50	
14	18.45	22.30—23.20	18.40	22.00—23.50	18.45	22.15—22.55
15	18.25	22.00—22.10	18.30	20.50—23.50		
16	18.50	21.30	18.45	21.20—2.30	19.05	21.45—21.55
17	19.05		19.10	20.45—23.45	19.00	20.55—23.45
18	19.10	23.50	19.00	20.30—4.15	19.00	23.25—24.00
19	19.10	23.40—23.50	19.00	23.05	19.00	23.25—23.45
20	18.55		18.55	23.10	19.00	
21	19.10	20.35—21.20	19.20		19.00	
22	19.20		19.20		19.05	
23	19.20		19.30		19.15	23.50
24	19.20		19.45	23.20	19.20	23.05—23.15
25	19.20	23.40	19.45	23.35—21.00	19.40	0.10
26	19.20	23.10—23.20	19.40		19.20	22.55
27	19.35		19.30		19.20	
28	19.40	22.10—22.15	19.45		19.30	23.05—23.20
29	19.35		19.35		19.40	
30	19.20				19.20	21.30
31	19.40	20.35 Zug	Keine	Pause, Zug	19.30	22.00—22.30
IV. 1	19.25	20.05 "	18.10	22.10	19.20	20.20 Zug
2	19.30	19.55 "	Keine	Pause, Zug	19.25	19.55 "
3	Keine	Pause, "	19.40	22.30—24.00	19.00	
4	19.50	21.50 "	19.50	22.50—23.50	19.30	
5	19.55	21.10 "	19.20	21.30 Zug	19.50	
6	19.55	20.25 "	19.20	21.50	19.50	
7	19.40	20.00 "	Keine	Pause, "	19.50	21.30
8	19.30	19.50 "	"	" "	19.50	
9	Keine	Pause, "	19.15	22.30	20.00	20.50 Zug
10	19.30	20.05 "	Keine	Pause, "	20.00	20.20 "
11	19.40	20.05 "	"	" "	Keine	Pause, "
12	Keine	Pause, "	"	" "	19.55	20.10 "
13	"	" "	19.50		19.50	20.00 "

In den Stunden unmittelbar vor der Mitternacht muss offenbar die *Kulmination eines die Zugerregung aktivierenden physiologischen Prozesses* (oder des Zusammenspiels mehrerer solcher) *vorausgesetzt werden*. Wenn der Ausbruch der Zugerregung von einer genügenden Erholung durch den Schlaf abhängig wäre, müssten ja die ersten Zeichen der beginnenden Zugunruhe eher später in der Nacht auftreten.

Es sei noch betont, dass wir unzweifelhaft auch in dem zeitlichen Verlauf der Zugerregung bei Käfigvögeln eine treue Widerspiegelung der natürlichen Verhältnisse erblicken dürfen, wie eine Studie SIVONEN's sehr klar beleuchtet.

Stärkevariation der Zugunruhe von Nacht zu Nacht. Das *Diagr. 6* veranschaulicht die Variation der relativen Intensität der Zugunruhe bei den Versuchsvögeln im Herbst 1936; als Masszahl



Diagr. 6. Zugunruhe der Versuchsvögel und meteorologische Faktoren im Herbst 1936. Oben: *Sylvia borin* — und *Erithacus rubecula* Nr. 6 —. Unten: *Erithacus* Nr. 4 — und Nr. 5 —. In der Mitte: Barometerstand — und Temperatur — in Helsingfors. Mit ↓ ist der Durchgang von Wetterfronten angedeutet, ausgeprägte mit langen, schwächere mit kurzen Pfeilen ▽ bezeichnet Front in höheren Luftschichten.

steht die relative Anzahl der Sprünge in der Zeit zwischen 40 Min. nach dem Sonnenuntergang und 60 Min. vor dem Sonnenaufgang. Das Diagr. 6 gibt auch Luftdruck und Temperatur in Helsingfors nach den Berichten der meteorologischen Zentralanstalt wieder. In den Diagrammen ist der Durchgang von Wetterfronten mit Zeichen am Rande (\downarrow) angegeben; diese Eintragung stützt sich auf die von den meteorologischen Instituten zu Oslo und Bergen (Norwegen) herausgegebenen Wetterkarten sowie auf freundliche Beratung von Herrn Doz. Dr. E. Palmén, für die ich ihm meinen besten Dank aussprechen möchte.

Bei den Versuchen im Herbst 1936 waren die Vögel in der Treppenhalle des zoologischen Instituts aufgestellt, und zwar in zwei Gruppen: Die Grasmücke und das Rotkehlchen Nr. 6 in einem zweigeteilten Käfig an einem Fenster gegen Süden im Parterregeschoss, die Rotkehlchen 4 und 5 ähnlich gekäfigt im obersten Stock an einem Fenster gegen W. Die Käfigabteilungen waren $50 \times 50 \times 50$ cm gross. In jeder Gruppe grenzten die Käfigabteilungen dicht aneinander, aber die Vögel konnten einander nicht sehen. Im Parterr befand sich ein Heizungskörper am Fenster, im obersten Stock dagegen nicht. Die erste Gruppe der Vögel befand sich also in einer etwas wärmeren Umgebung als die zweite. Die Temperatur hielt sich zwischen $15-20^\circ$ C.

In die Registrierungsapparaten der ersten Gruppe hatte ich anfangs Zahnräder einmontiert, die nicht ganz geeignet waren. Besonders an der Registrierung der Aktivität des Rotkehlchens Nr. 6 spielte die Unzuverlässigkeit zu stark ein. Am 3. XI. wurden Zahnräder von dem definitiven Modell einmontiert. Die Registrierung der Aktivität der Grasmücke ist trotz der Änderung vor und nach dem genannten Tag ohne weiteres miteinander vergleichbar. Für das Rotkehlchen musste aber für die erste Zeit die Länge der nächtlichen Unruheperiode als Mass eingesetzt werden (von dem Zeitpunkt 40 Min. nach dem Sonnenuntergang bis zum Aufhören der nächtlichen Unruhe gerechnet). Für die Zeit nach dem 3. XI. wurde die Unruhestärke teils wie gewöhnlich berechnet, teils nach der Länge der Unruheperiode geschätzt; es erwies sich, dass beide Massmethoden völlig übereinstimmende Bilder der Variation der Unruhe ergaben. Im Diagramm 6 erscheint für die Zeit nach dem 3. XI. die gewöhnliche Berechnung. Da der Vogel zufällig in der Nacht 3—4. XI. völlige Ruhe hielt besteht an der Konnektionsstelle keine Unsicherheit; die Ordinatengrößen wurden so gewählt dass das Durchschnittsniveau der angrenzenden Kurventeile beiderseits der Konnektionsstelle in die gleiche Höhe gebracht wurde.

Besonders auffallend ist die fast *völlige Korrelation der Kurven für die Grasmücke und das Rotkehlchen* Nr. 6 (obere Kurven). Die einzige Ausnahme ist in der Zeit 4—9. XI. zu finden, in der das Rotkehlchen eine völlige Ruhepause in der Nacht 5—6. XI. eingeschaltet hat,

während die Unruhe der Grasmücke stetig ansteigt. — Auch die Entwicklung der Zugunruhe der beiden Rotkehlchen in der anderen Käfiggruppe (untere Kurven) zeigt eine kaum zu verkennende Korrelation, die besonders in den Zeiten 12—26. X. und 10—30. XI. ganz auffallend ist. *Zwischen den beiden Gruppen ist die Übereinstimmung entschieden viel schwächer* und besonders zur Höchstzeit der Zugunruhe (27. X. — 18. XI) scheint kaum eine Korrelation zu bestehen. Auffallend ähnlich gestaltet sich immerhin für alle 4 Vögel die Zeit 8—26. X.

Die gute Übereinstimmung zwischen den Vögeln in den unmittelbar benachbarten Käfigen bei schwacher Korrelation zwischen den von einander entfernten Gruppen legt den Gedanken nahe, dass die Vögel einander bei enger Nachbarschaft beeinflussen können. Eine nähere Durchmusterung scheint jedoch diese Annahme auszuschliessen, denn auch bei völlig einwandfreier Korrelation fallen die Maxima resp. Minima des einen Vogels nicht immer mit Maximen resp. Minimen des anderen zusammen; vgl. z. B. im *Diagr.* 6 (oben) die Zeit 3—15. XI. Man wird also höchstwahrscheinlich äussere gleichschaltende Faktoren annehmen müssen. Die eingetragenen meteorologischen Daten geben keine eindeutige Antwort, obwohl ein gewisser Zusammenhang mit den Wetterfronten zu bestehen scheint (vgl. PALMGREN 1937 a). Die mangelhafte Übereinstimmung zwischen den beiden Gruppen zeugt auch davon, dass lokale Faktoren mit im Spiele sind. Die Vögel im Parterre waren der Strassenbeleuchtung stärker ausgesetzt als die anderen; auch die Temperaturverhältnisse waren nicht ganz gleich. Es muss also ein grösseres Registrierungsmaterial gesammelt werden; hoch-erwünscht wären Versuche unter völliger Ausschaltung der Temperaturvariationen.

Zitierte Literatur. AHLQVIST, H. och PALMGREN, P., 1935. Ett försök att utröna sambandet mellan burfåglars flyttningsoro och väderleksläget. (Zusammenfassung: Ein Versuch, das Verhältnis zwischen der Intensität der Zugunruhe bei Käfigvögeln und der Wetterlage zu ermitteln.) *Ornis Fennica* 12: 44—54. — ATTILA, U., 1937, Ein neuer Apparat zur Registrierung der Intensitätsvariation der Zugunruhe bei gekäfigten Zugvögeln. *Ornis Fennica* 14: 38—43. — FRANZ, J., 1937, Beobachtungen über das Brutleben des Weissrückenspechtes. *Beitr. z. Fortpfl. biol. d. Vögel* 13: 165—174. — PALMGREN, P., 1936, Warum ziehen die Vögel des Nachts? *Ornis Fennica* 13: 41—49. — 1937a, Über einen auffälligen Massenzug, nebst Erörterungen über die zugstimulierenden Witterungsfaktoren und den Richtungssinn der

Vögel. *Ornis Fennica* 14 : 4—17. — 1937 b, Auslösung der Frühlingszugunruhe durch Wärme bei gekäfigten Rotkehlchen, *Erithacus rubecula* (L.). *Ornis Fennica* 14 : 71—73. — PUTZIG, P., 1938, Beobachtungen über Zugunruhe beim Rotkehlchen (*Erithacus rubecula*). *Der Vogelzug* 9 : 10—14. — Der Frühwegzug des Kiebitzes (*Vanellus vanellus* L.), unter Berücksichtigung anderer Limicolen. *J. Orn.* 86 : 123—164. — SIIVONEN, L. und PALMGREN, P., 1936, Über die Einwirkung der Temperatursenkung auf die Zugstimmung bei einer gekäfigten Singdrossel (*Turdus ph. philomelos* Brehm). *Ornis Fennica* 13 : 64—67. — SIIVONEN, L., 1936, Die Stärkevariation des nächtlichen Zuges bei *Turdus ph. philomelos* Brehm und *T. musicus* L., auf Grund der Zuglaute geschätzt und mit der Zugunruhe einer gekäfigten Singdrossel verglichen. *Ornis Fennica* 13 : 59—63.

Pikku-käpylinnun, *Loxia c. curvirostra* L., pesimisbiologiasta.

K. SUORMALA.

Kun kirjoittajalla viime vuosina on ollut tilaisuus tutustua pikku-käpylinnun pesimisbiologian eräisiin puoliin Viipurin lähiympäristössä, lienee paikallaan esittää tehdyistä havainnoista lyhyt yhteenvedo mainitun lajin biologiaa koskevan aineiston kartuttamiseksi.

Vuotuiset runsausvaihtelut. Kolmena talvena (1934—37), jolloin k. o. havainnot on tehty, vaihteli lajin runsaus varsin huomattavasti. Ensimmäisenä havaintotalvena (1934—35) pikku-käpylintuja oli runsaasti; toisena syystalvena näkyi muutamia pieniä parvia, jotka kuitenkin vuoden vaihteessa katosivat, ja pesimisajan saapuessa ei näkynyt enää ainoatakaan yksilöä; kolmantena talvena niitä oli keskimertaisesti (vrt. REINIKAINEN 1937).

Parittelu ja laulu. Lintujen parittelu alkoi helmikuun alussa, ilmeten levottomuutena; kovaa ääntä pitäen ne lentelivät hiukan puiden latvojen yläpuolella, laskeutuivat johonkin puuhun jatkaakseen hetken kuluttua äänekästä menoaan. Tällöin kuulee myös koiraan kaunista laulua, mikä paritteluaikana on hyvin voimakasta. Kun talven 1936—37 joulutammikuun vaihteessa oli suhteellisen aurinkoista ja lämmintä, alkoivat ♂♂ tämän johdosta laulella huomiota herättävän innokkaasti. Luulin kysymyksessä olevan tavallista aikaisemman pesimisen ja asian toteamiseksi ammutuilla ♂-yksilöillä olivatkin sukurauhaset hiukan turvonneet, ♀-yksilöillä sitävastoin aivan normaaliset. Sää kuitenkin kylmeni ja muuttui pilvi-