

JOURNAL FÜR ORNITHOLOGIE

Band 112

1971

Nr. 3

Aus dem Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Erling Andechs/Obb.
und der Vogelwarte Radolfzell

Untersuchungen zur Jahresperiodik von Laubsängern. II.

Einfluß der Tageslichtdauer auf die Entwicklung des Gefieders, des Gewichts
und der Zugunruhe bei *Phylloscopus trochilus* und *Ph. collybita*

Von Eberhard Gwinner, Peter Berthold und Helmut Klein

Im ersten Teil dieser Arbeit (GWINNER 1969) sind Ergebnisse vergleichender Untersuchungen an 4 Laubsängerarten geschildert worden, die gezeigt haben, daß Charakteristika der Gefiederentwicklung sowie von Änderungen des Körpergewichts und des jahreszeitlichen Aktivitätsmusters adaptiv festgelegt sind: Artunterschiede im Zeitablauf sowie im Ausmaß der meisten Änderungen lassen sich als Anpassungen an das unterschiedliche Zugverhalten deuten. Der vorliegende zweite Teil befaßt sich mit dem Problem, welche Faktoren die zeitgerechte Aufeinanderfolge der beobachteten Prozesse bewirken.

Frühere Versuche haben gezeigt, daß die jahresperiodische Wiederkehr von Mauser und Zugunruhe und in gewissem Ausmaße auch jahreszeitliche Änderungen des Körpergewichts bei mehr als 3 Monate alten Fitissen und Zilpzalpen wenigstens von 2 Faktorenkomplexen kontrolliert werden: (1) von einer endogenen Jahresperiodik von ungefähr 12monatiger Zyklenlänge (einer circannualen Periodik) und (2) von den jahreszeitlichen Änderungen der Tageslichtdauer (Fotoperiode) (GWINNER 1968, 1971). Es liegt deshalb nahe anzunehmen, daß auch schon während früher Lebensphasen sowohl endogene Faktoren als auch fotoperiodische Bedingungen entscheidend an der Regulierung jahresperiodischer Prozesse beteiligt sind. Für Grasmücken konnten wir diese Annahme inzwischen bestätigen (BERTHOLD, GWINNER & KLEIN 1970).

Um diese Vermutung zu prüfen, bietet sich der Versuch an, Laubsänger von einem möglichst frühen Alter an in fotoperiodisch konstanten Bedingungen mit unterschiedlicher Tageslichtdauer zu halten. Wenn in wenigstens einer dieser Bedingungen die in Frage stehenden Ereignisse in zeitgerechter Folge auftreten, so weist dies auf die Beteiligung endogener Faktoren hin. Ist außerdem der zeitliche Ablauf in verschiedenen Lichtbedingungen verschieden, so spricht dies für einen modifizierenden Einfluß der Tageslichtdauer. Die Ergebnisse eines solchen Versuchs können unter anderem zur Beantwortung der Frage beitragen, ob, und, wenn ja, wie Altersunterschiede zwischen Jungen aus frühen und aus späten Brutzeiten kompensiert werden. Daneben können sie Hinweise für das Verständnis von Unterschieden in der Zeitfolge jahresperiodischer

Ereignisse zwischen verschiedenen Populationen ein und derselben Art aus verschiedenen geographischen Breiten liefern. Und schließlich können sie zur Aufhellung der Frage beitragen, ob der Jahresgang der Tageslänge ein Zeitgeber circannualer Rhythmen ist.

1. Methode

17 Fitisse und 20 Zilpzalpe aus Südwestdeutschland wurden zwischen Mai und Juni 1968 als Nestlinge im Alter zwischen 6 und 11 Tagen aus dem Nest genommen, sofort in $1 \times 1 \times 1$ m große Kästen mit künstlichen Lichtbedingungen überführt und dort bis zum 10. Januar 1969 gehalten. Für 8 Fitisse und 9 Zilpzalpe betrug die tägliche Lichtzeit 12 Stunden, für 9 Fitisse und 11 Zilpzalpe betrug sie 18 Stunden (Lichtintensität während der Lichtzeit: 200 Lux,

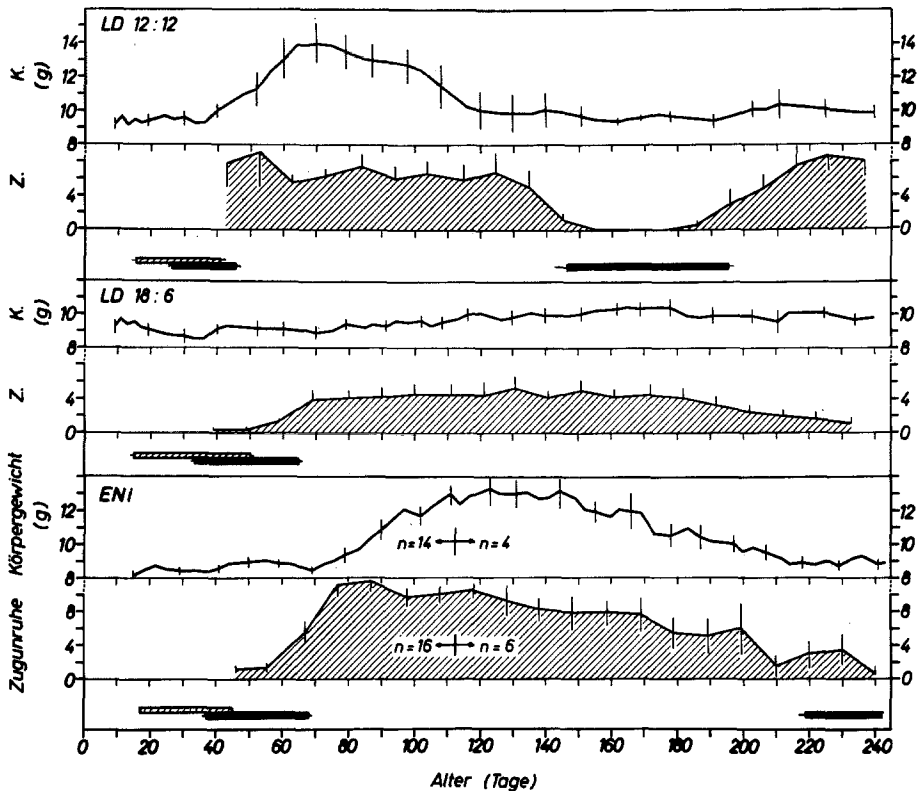


Abb. 1. Zusammenfassende Mittelwertsdarstellung aller an *Fitis* untersuchten Funktionen. In jedem Diagramm zeigt die obere Kurve den Verlauf des Körpergewichts, die untere den Verlauf der Zugunruhe. // Zweite Federwachstumsphase; ■ Jugendmauser bzw. Wintermauser. Horizontale Linien am Anfang und am Ende der Balken und vertikale Linien an den Kurvenpunkten: mittlere Fehler der Mittelwerte. LD 12:12, LD 18:6: die Vögel sind vom Alter von 6 bis 11 Tagen an in einem Kunsttag mit 12- bzw. 18stündiger täglicher Lichtzeitdauer gehalten worden. ENI: die Vögel haben vom selben Alter an unter natürlicher Tageslichtdauer ihrer Brutheimat gelebt. Zugunruhe: Anzahl der halben Stunden, in welchen die Vögel pro Nacht aktiv gewesen sind, gemittelt über jeweils eine Monatsdekade.

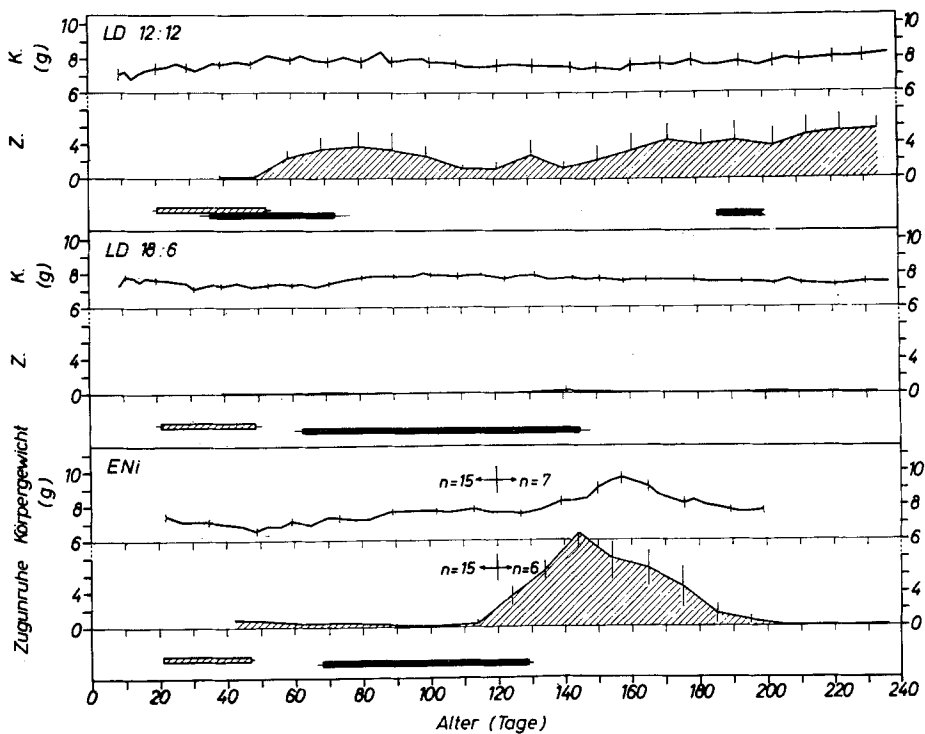


Abb. 2. Wie Abb. 1 für Zilpzalpe.

während der Dunkelzeit 0,02 Lux). Nestgeschwister wurden möglichst gleichmäßig auf die beiden Gruppen verteilt. Gruppen von 4 bis 7 Vögeln lebten zunächst im Nest, später in $42 \times 23 \times 28$ cm großen Drahtkäfigen. Bevor sie begannen, selbständig Nahrung aufzunehmen, wurden sie in halbstündigen Abständen gefüttert. Nach Erreichen der Selbständigkeit wurden sie einzeln in Registrierkäfige überführt, in denen ihre lokomotorische Aktivität fortgehend gemessen wurde. Diese Registrierkäfige waren entweder zu 4 oder 5 in den oben erwähnten Holzkästen, oder zu 15 bis 20 in schalldichten Kammern untergebracht (GWINNER 1968). Die Lichtintensität während der Lichtzeit betrug stets ungefähr 200 Lux, während der Dunkelzeit ungefähr 0,02 Lux. Die Temperatur wurde während des gesamten Versuchs auf $20 \pm 1^\circ \text{C}$ konstant gehalten.

Die Vögel wurden, wie im Teil 1 dieser Arbeit ausführlich geschildert, auf folgende Größen untersucht: (1) nächtliche Aktivität (Zugunruhe) als wahrscheinlicher Ausdruck der Zugstimmung, (2) Körpergewicht und (3) Jugendgefiederentwicklung, Jugendmauser (post-juvenile Mauser) und Wintermauser (praenuptiale Mauser). Weiteres über Methoden s. GWINNER (1968, 1969).

2. Ergebnisse

Abb. 1 und 2 fassen die Ergebnisse für beide Arten in Mittelwertdarstellungen zusammen. Zusätzlich zu den Resultaten von den in den beiden konstanten Lichtbedingungen gehaltenen Versuchsgruppen sind zum Vergleich die Ergebnisse von Vögeln

aus natürlichen Lichtbedingungen gezeigt, die teilweise schon früher (GWINNER 1969) besprochen worden sind; sie bilden die Grundlage für das Verständnis des Verhaltens der Vögel in Konstantbedingungen und müssen deshalb zuerst betrachtet werden.

2.1. Verhalten unter natürlichen Lichtbedingungen

Wenige Tage nach dem Verlassen des Nestes beginnt eine zweite Phase der Gefiederentwicklung. Während dieser Zeit wird teilweise eine das Nestlingsgefieder ergänzende zweite Garnitur von Körperfedern angelegt.

Kurz vor (Fitis) oder bald nach (Zilpzalp) Beendigung dieser Phase beginnt die Jugendmauser, während der beim Fitis nur das im Nest angelegte Kleingefieder, beim Zilpzalp hingegen das gesamte Kleingefieder (d. h., das Nestlingsgefieder einschließlich jener Federn der zweiten Federgarnitur, die während der zweiten Federwachstumsphase angelegt worden sind) sowie die Tertiärfedern (oft auch noch die fünfte und sechste Sekundärfeder), eine Reihe von Armdecken und, bei freilebenden Vögeln, auch die beiden zentralen Steuerfedern erneuert werden. Außerdem sprießen während dieser Zeit zusätzlich neue Körperfedern. Beim Fitis beginnt und endet die Phase der Jugendmauser früher als beim Zilpzalp; auch dauert sie bei ihm weniger lang. Beim Zilpzalp setzt sie erst ein, nachdem die zweite Federwachstumsphase schon abgeschlossen ist, während sich beim Fitis die beiden Phasen überlappen.

Kurz vor Abschluß der Jugendmauser beginnen beide Arten nachts aktiv zu werden. Beim Fitis dauert diese Phase der ersten Herbstzugunruhe länger und die nächtliche Aktivität erreicht bei ihm höhere Intensitäten als beim Zilpzalp. Beide Arten vergrößern ihr Körpergewicht bald nach Einsetzen nächtlicher Aktivität durch Fettanlagerung. Die Gewichtszunahme ist beim Fitis wesentlich größer als beim Zilpzalp.

Im Anschluß an die durch Zugunruhe und Gewichtszunahme charakterisierte Herbstzugphase findet die pränuptiale Mauser statt. Sie umfaßt beim Fitis alle Gefiederpartien, während beim Zilpzalp nur manche Vögel Teile des Kleingefieders erneuern.

2.2. Verhalten in konstanter Tageslichtdauer

Aus den Mittelwertdarstellungen der Abb. 1 und 2 geht hervor, daß viele der unter natürlichen Lichtbedingungen beobachteten Veränderungen und Ereignisse auch in photoperiodisch konstanten Bedingungen auftreten können. Eine zweite Federwachstumsphase und eine Phase der Jugendmauser ist typisch für die Vögel aller 4 Versuchsgruppen. Ebenso entwickeln wenigstens einige Vögel aus allen Gruppen mehr oder weniger ausgeprägte Zugunruhe. Die übrigen, bei den unter natürlicher Tageslichtdauer lebenden Vögeln erfaßten Prozesse (Gewichtszunahme während der herbstlichen Zugunruhephase sowie Wintermauser), sind indessen nur bei Fitissen und (weniger ausgeprägt) Zilpzalpen im LD 12:12 zu beobachten. Zudem finden sich zahlreiche qualitative und quantitative Unterschiede sowohl zwischen den beiden Arten als auch zwischen Versuchsgruppen ein und derselben Art. Sie sollen im folgenden im einzelnen erörtert werden.

Tabelle 1. Mittelwerte für Beginn, Ende und Dauer der untersuchten Vorgänge bei Zilpzalpen und Fitissen, die vom 6. bis 11. Lebenstag an in 3 verschiedenen photoperiodischen Bedingungen gehalten worden sind. Angaben in Lebenstagen bzw. in Tagen. Wenn über mehr als 5 Individuen gemittelt worden ist, ist die Standardabweichung angegeben. In Klammern steht die Anzahl der untersuchten Individuen. Der Unterschied zwischen Werten, die durch durchgezogene Pfeile miteinander verbunden sind, ist nach dem t-Test auf dem 1%-Niveau signifikant. Entsprechend verbinden gestrichelte Pfeile solche Werte, die auf dem 1 %-Niveau voneinander verschieden sind (vgl. Abb. 1).

		ENi	LD 12 : 12	LD 18 : 6
Beginn der 2. Federwachstums- phase	Fitis	17 (4)	16 ± 1,6 (8)	15 ± 1,2 (9)
	Zilpzalp	21 ± 0,1 (6)	20 ± 2,2 (9)	21 ± 2,3 (11)
Ende der 2. Federwachstums- phase	Fitis	45 (4)	41 ± 3,7 (8)	51 ± 2,9 (9)
	Zilpzalp	47 ± 7,1 (19)	52 ± 5,8 (9)	49 ± 5,7 (11)
Dauer der 2. Federwachstums- phase	Fitis	28 (4)	25 ± 1,0 (8)	35 ± 1,0 (9)
	Zilpzalp	28 ± 2,0 (6)	32 ± 6,0 (9)	28 ± 6,6 (11)
Beginn der Jugendmauser	Fitis	37 ± 6,0 (13)	27 ± 1,8 (8)	34 ± 2,0 (9)
	Zilpzalp	68 ± 5,7 (22)	36 ± 8,8 (9)	63 ± 7,4 (11)
Ende der Jugendmauser	Fitis	68 ± 5,8 (32)	46 ± 3,5 (8)	65 ± 2,8 (9)
	Zilpzalp	129 ± 8,7 (20)	73 ± 13,8 (9)	145 ± 9,4 (9)
Dauer der Jugendmauser	Fitis	31 ± 3,9 (13)	19 ± 0,8 (8)	31 ± 1,0 (9)
	Zilpzalp	61 ± 8,9 (20)	37 ± 6,3 (9)	83 ± 8,0 (9)
Beginn der Wintermauser	Fitis	219 ± 18,2 (6)	146 ± 9,9 (7)	
	Zilpzalp	≈ 270 (3)	186 (3)	
Ende der Wintermauser	Fitis		196 ± 7,0 (7)	
	Zilpzalp			
Dauer der Wintermauser	Fitis		49 ± 5,9 (7)	
	Zilpzalp			

2.2.1. Vergleich der Arten

Abb. 1 und 2 sowie Tab. 1 zeigen, daß die unter natürlichen Lichtbedingungen beobachteten Artunterschiede im zeitlichen Auftreten der untersuchten Prozesse im großen ganzen auch in konstanten Lichtbedingungen erhalten bleiben. Dies gilt z. B.

für Beginn und Ende von zweiter Federwachstumsphase, Jugendmauser und Wintermauser, aber auch für die Dauer der Jugendmauser. Wie unter natürlichen Lichtbedingungen, beginnt die Zugunruhe und der herbstliche Gewichtsanstieg beim Fitis in geringerem Alter als beim Zilpzalp. Eine Ausnahme findet sich nur im Hinblick auf die Dauer der zweiten Federwachstumsphase; während diese bei beiden Arten unter natürlichen Lichtbedingungen gleich lange dauert, läuft sie im LD 12 : 12 beim Fitis, im LD 18 : 6 hingegen beim Zilpzalp schneller ab.

Wie früher dargestellt (GWINNER 1969), unterscheiden sich die beiden Arten unter natürlichen Lichtbedingungen im Ausmaß der interindividuellen Variabilität von Beginn, Ende und Dauer vieler Ereignisse. Aus Tab. 2 geht hervor, daß dies auch für Vögel in Konstantbedingungen gilt. Hier sind die Variabilitätskoeffizienten als Maß der interindividuellen Variabilität für mehrere leicht bestimmbarere Ereignisse zusammengestellt. Wie unter natürlichen Lichtbedingungen so sind auch hier die Werte beim Zilpzalp meist größer als beim Fitis.

Tabelle 2. Variabilitätskoeffizienten ($= \frac{\text{Standardabweichung}}{\text{Mittelwert}} \times 100$) für Beginn, Ende und Dauer verschiedener Prozesse der Jugendentwicklung bei Zilpzalpen und Fitissen in zwei verschiedenen, konstanten Fotoperiode-Bedingungen.

	LD 12 : 12		LD 18 : 6	
	Fitis	Zilpzalp	Fitis	Zilpzalp
Beginn der 2. Federwachstumsphase	5,1	10,9	8,0	11,0
Ende der 2. Federwachstumsphase	14,4	11,1	5,7	11,6
Dauer der 2. Federwachstumsphase	4,0	18,9	2,8	23,6
Beginn der Jugendmauser	6,8	21,7	5,9	11,7
Ende der Jugendmauser	2,6	18,9	4,1	6,5
Dauer der Jugendmauser	4,2	19,7	3,2	9,6
Alter, in welchem maximale Zugunruhe erreicht wird	20,6	41,9		

2.2.2. Vergleich der Versuchsgruppen ein und derselben Art

2.2.2.1. Vergleicht man auf Abb. 1 und 2 das Verhalten von Vögeln aus den beiden Kunsttagbedingungen, so erkennt man, daß sowohl bei den Fitissen als auch bei den Zilpzalpen die untersuchten Ereignisse im LD 12 : 12 früher eintreten bzw. kürzer dauern als im LD 18 : 6. Im Kurztag beginnt und endet die Jugendmauser bei beiden Arten früher und sie dauert weniger lang als im Langtag. Während die Zeitpunkte von Beginn und Ende sowie die Dauer der zweiten Federwachstumsphase bei den Zilpzalpen aus beiden Bedingungen dieselben sind und sich auch die beiden Fitisgruppen im Hinblick auf den Beginn der zweiten Federwachstumsphase nicht unterscheiden, endet diese Periode bei den Fitissen aus dem LD 12 : 12 früher und sie dauert bei ihnen länger als bei den Vögeln aus dem Langtag. Zumindest die Fitisse beginnen im LD 12 : 12 früher zugunruhig zu werden als im Langtag; auch werden

sie früher fett. Die Fitisse beenden ihre Zugunruhe im LD 12 : 12 früher als im LD 18 : 6. Bei beiden Arten tritt die Wintermauser nur im LD 12 : 12 auf.

Die relative Beschleunigung des Ablaufs der untersuchten Prozesse bei den Vögeln im LD 12 : 12 führt dazu, daß die einzelnen Ereignisse in dieser Bedingung zeitlich dichter aufeinanderfolgen und teilweise ineinandergeschachtelt sind. Dies ist besonders deutlich bei den Zilpzalpen zu sehen, bei denen sich die zweite Federwachstumsphase und die Jugendmauser im LD 12 : 12 überlappen, während diese Phasen sonst zeitlich getrennt sind. Die speziellen Lichtbedingungen haben hier beim Zilpzalp ein Muster hervorgebracht, das unter natürlichen Lichtbedingungen für seine Zwillingsart, den Fitis (und für Wald- und Berglaubsänger), typisch ist. Ein anderes Beispiel liefert die zeitliche Beziehung zwischen Jugendmauser und Zugunruhebeginn. Die Fitisse beginnen im LD 12 : 12 relativ früher zum Mauserende intensiv zugunruhig zu werden als im LD 18 : 6.

Die unter natürlicher Tageslichtdauer gehaltenen Vögel sind über die gesamte Versuchsdauer kürzeren Tageslängen ausgesetzt als die Langtagvögel und andererseits ungefähr während der ersten 120 Lebenstage längeren Fotoperioden als die Kurztagvögel. Unter der einfachsten Annahme, daß allein die Tageslänge als steuernder Umweltreiz entscheidend ist, sollte man deshalb erwarten, daß die unter natürlicher Tageslichtdauer gehaltenen Vögel während dieser Zeit im Hinblick auf die zeitliche Lage der untersuchten Prozesse eine intermediäre Stellung zwischen den beiden Kunsttaggruppen einnehmen. Tab. 1 zeigt, daß dies in der Tat im allgemeinen der Fall ist; 12 der 13 signifikanten Unterschiede zwischen Versuchsgruppen entsprechen dieser Erwartung.

Zusammenfassend läßt sich folgendes feststellen: Viele Befunde sprechen dafür, daß die Tageslichtdauer entscheidend in die zeitliche Einordnung der Prozesse der Jugendentwicklung von Laubsängern eingreift. Aus dem Vergleich des Verhaltens von Vögeln, die im konstanten 12 : 12-Stunden-Tag leben, mit solchen, die im konstanten 18 : 6-Stunden-Tag leben, ergibt sich fast ausnahmslos, daß relativ kurze Tageslichtdauern den Ablauf der Prozesse beschleunigen. Auch die Ergebnisse von Vögeln aus dem Naturtag passen zum großen Teil in dieses Bild.

2.2.2.2. Die Tageslichtdauer beeinflusst nicht nur zeitliche Lage und Dauer der zweiten Federwachstumsphase und der Jugendmauser; sie bestimmt zudem, in welcher dieser beiden Phasen Teilprozesse der Gefiederentwicklung stattfinden.

Dies läßt sich besonders gut am Beispiel der Befiederung der Rumpfsseitenraine und des Bauchrains illustrieren. Auf Abb. 3 und 4 ist für beide Arten dargestellt, in welcher zeitlichen Beziehung zur zweiten Federwachstumsphase und zur Jugendmauser diese Gefiederpartien entstehen. Bei 4 in natürlichen Lichtbedingungen gehaltenen Zilpzalpen liegen die Dinge wie früher (GWINNER 1969) geschildert: die fraglichen Gefiederteile entstehen im wesentlichen zur Zeit der Jugendmauser¹⁾. So

¹⁾ In der Unterschrift zu Abb. 4 im Teil I dieser Serie (GWINNER 1969) ist ein Fehler. Die Erklärung des gestrichelten und des punktierten Balkens müssen miteinander vertauscht werden.

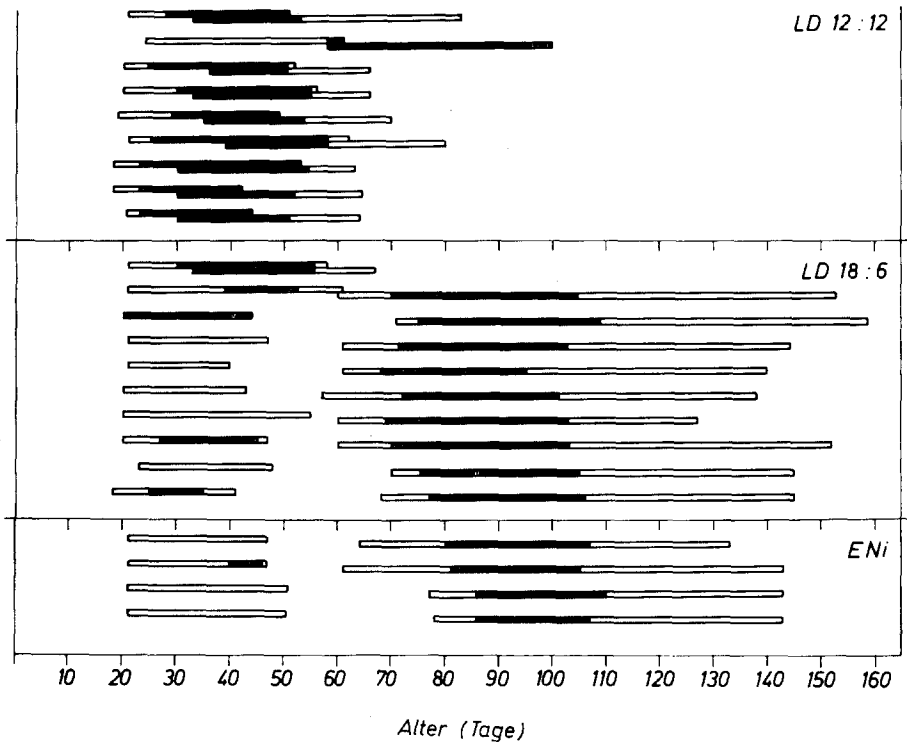


Abb. 3. Zweite Federwachstumsphase und Jugendmauser bei individuellen Zilpzalpen in verschiedenen photoperiodischen Bedingungen. Der obere Balken steht jeweils für die zweite Federwachstumsphase, der untere für die Phase der Jugendmauser. Die schwarzen Partien zeigen, in welchem Zeitraum Bauch- und Rumpfseitenraine befiedert worden sind.

verhält sich auch die Mehrzahl der im Langtag gehaltenen Zilpzalpe. Bei den meisten Vögeln im LD 12:12 hingegen ist der Beginn der Bauch- und Rumpfseitenrainbefiedering in die zweite Federwachstumsphase vorverlegt. Am Ende dieser Periode ist die Befiedering dieser Regionen in der Regel schon mehr oder weniger abgeschlossen; nur bei einigen Vögeln setzt sich das Wachstum dieser Federn noch für einige Zeit in die Periode der Jugendmauser hinein fort (Abb. 3).

Weniger drastisch sind in dieser Hinsicht Gruppen-Unterschiede beim Fitis (Abb. 4). Im LD 12:12 beginnt und endet die Befiedering der Raine wie bei den Naturtagvögeln während der zweiten Federwachstumsphase. In der Regel gilt dies auch für Fitis im Langtag, obwohl hier bei 3 Vögeln das Wachstum dieser Gefiederteile über den Zeitraum der zweiten Federwachstumsphase hinaus in die Mauserperiode hinein ausgedehnt ist.

Sowohl beim Zilpzalp als auch beim Fitis beobachten wir also, daß Teile der Gefiederentwicklung in Abhängigkeit von der Tageslichtdauer entweder bevorzugt während der zweiten Federwachstumsphase oder bevorzugt während der Jugend-

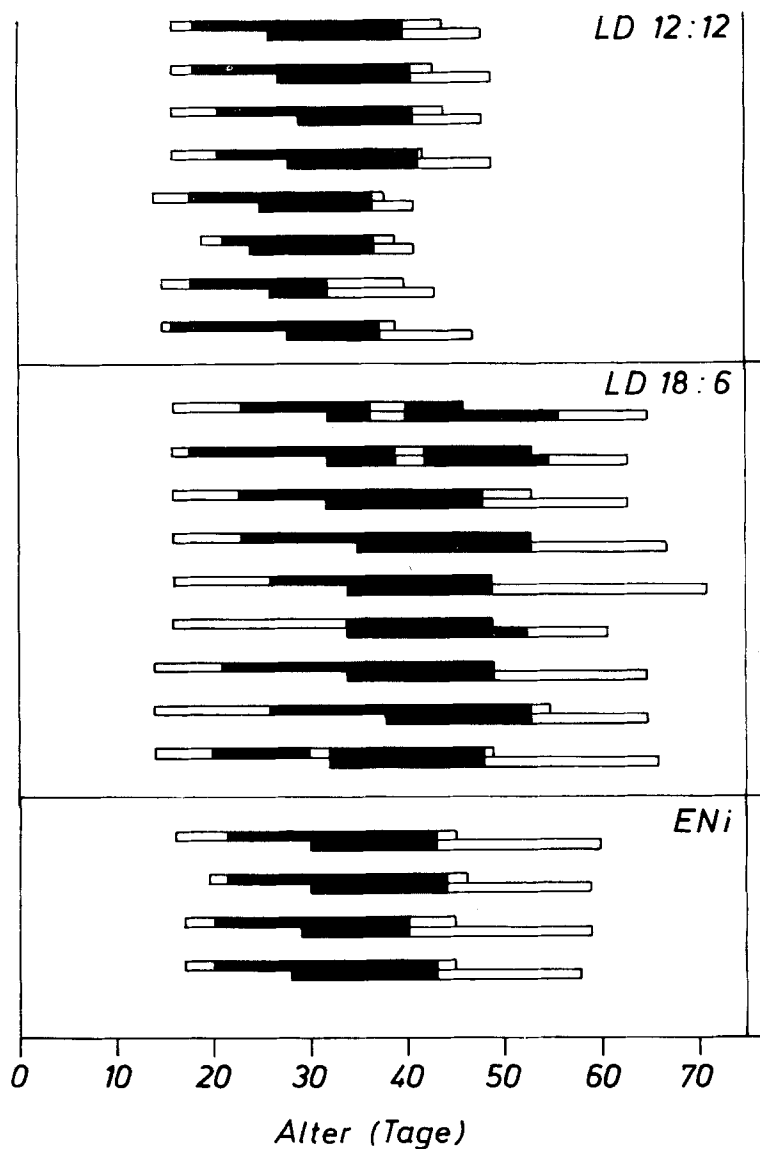


Abb. 4. Wie Abb. 3 für *Fitisse*.

mauser stattfinden können. Bei beiden Arten besteht die Tendenz, Bauchrain und Rumpfsseitenraune in kürzerer Tageslichtdauer früher anzulegen als in längerer Tageslichtdauer. Die im Naturtag beobachteten Artunterschiede in der zeitlichen Lage des Wachstums gewisser Gefiederteile sind also nicht starr. Durch entsprechende Wahl fotoperiodischer Bedingungen lassen sich die Muster beider Arten einander angleichen.

2.2.2.3. Die Tageslichtdauer beeinflusst schließlich auch den Umfang der Jugendmauser beider Arten. Unter natürlichen Lichtbedingungen vermausert der Fitis im wesentlichen nur das Nestlingsgefieder, der Zilpzalp hingegen zusätzlich die schon während der zweiten Federwachstumsphase angelegten Federn der zweiten Feder garnitur, eine Anzahl Armdecken und die inneren 3 bis 5 Armschwingen. Dieses Schema bleibt bei beiden Arten im Langtag im wesentlichen erhalten. Unter den Bedingungen des 12 : 12-Stunden-Tages, in denen die Dauer der Jugendmauser stark verkürzt ist, ergeben sich jedoch Unterschiede: Wenigstens 5 der 8 Fitisse erneuern nur Teile ihres Kleingefieders; solche Gefiederpartien, in denen die Mauser unter natürlichen Lichtbedingungen spät einsetzt (z. B. auf dem Kopf und in der Nacken-Rücken-Region) werden nur teilweise erneuert. Bei zwei Vögeln unterbleibt die Mauser der Scheitelfedern vollständig. Noch drastischere Unterschiede zum Verhalten unter natürlichen Lichtbedingungen zeigen sich bei den Zilpalpen im LD 12 : 12. Nur einige Vögel erneuern Teile des während der zweiten Federwachstumsphase angelegten Gefieders, und kein einziger Vogel vermausert Armschwingen.

3. Besprechung der Ergebnisse

3.1. Die endogene Komponente.

Die hier mitgeteilten Befunde zeigen zunächst klar, daß jahresperiodische Vorgänge bei Laubsängern auch in frühem Alter in starkem Maße endogen gesteuert sind. Sie zeigen gleichzeitig, daß die photoperiodischen Bedingungen der Umwelt Zeitablauf und Umfang dieser Vorgänge entscheidend zu beeinflussen vermögen. Die Bedeutung beider Faktorengruppen für die Steuerung der Jahresperiodik älterer Laubsänger ist schon früher nachgewiesen worden (GWINNER 1971).

Ähnlich wie bei älteren Fitissen, so finden wir auch bei den hier untersuchten Jungvögeln während der ersten Lebensmonate, daß ein 12 : 12 Stunden-Tag der artgemäßen Ausprägung des jahresperiodischen Musters anscheinend günstiger ist als ein extremer Landtag mit 18-stündiger Lichtzeitdauer. Während bei beiden Arten im relativ kurzen Tag alle Vorgänge beobachtet werden können, die im gleichen Zeitraum auch in natürlichen Lichtbedingungen auftreten, finden sich im Langtag Abweichungen vom normalen Bild. Insbesondere ist bei beiden Arten die sonst so drastische Zunahme des Körpergewichts nach Abschluß der Jugendmauser stark reduziert, und bei den Zilpalpen bleibt zudem die herbstliche Zugunruhe praktisch vollständig aus. (Bei 6 Monate alten Fitissen, die nach Beginn der Herbstzugunruhe in einen konstanten 18-Stunden-Tag überführt worden sind, ist nach 4 Monaten die im 12 : 12-Stunden-Tag klar ausgeprägte Jahresperiodik der Mauser und der Zugunruhe verschwunden; Körpergewichts-Änderungen sind vollständig unterblieben [GWINNER 1971].) Dieses abnormale Verhalten, über dessen physiologische Ursachen nichts bekannt ist, mag andeuten, daß für einen geordneten Ablauf jahresperiodischer Prozesse in Konstantbedingungen Tageslängen notwendig sind, die den normalerweise von den Vögeln wahrgenommenen wenigstens in ungefähr entsprechen.

Von besonderer Bedeutung ist das Ergebnis, daß Unterschiede in Zeitfolge und Dauer der hier untersuchten Funktionen, die zwischen den beiden Arten unter natür-

lichen Lichtbedingungen beobachtet werden können, auch unter konstanten Tageslängen-Bedingungen im wesentlichen erhalten bleiben. Wie im Naturtag, so finden wir auch in beiden Kunsttagbedingungen, daß die meisten Prozesse bei den Fitissen jeweils früher beginnen und enden bzw. kürzer dauern als bei den Zilpzalpen. Diese Unterschiede, deren adaptive Natur früher diskutiert worden ist (GWINNER 1969), gehen demnach wenigstens teilweise auf Unterschiede in der endogenen Organisation der beiden Arten zurück. Zu einer entsprechenden Schlußfolgerung sind wir auch bei unseren Untersuchungen an Grasmücken gekommen (BERTHOLD u. a. 1970).

Ähnliches gilt auch für ein allgemeines Merkmal, in welchem sich Fitisse und Zilpzalpe unter natürlichen Lichtbedingungen unterscheiden (GWINNER 1969): die Zeitpunkte, zu welchen die einzelnen Ereignisse beginnen oder enden, sowie die Dauer mancher Vorgänge streut bei Zilpzalpen auch unter Konstantbedingungen interindividuell stärker als bei Fitissen. Dies gilt auch noch in späterem Lebensalter (GWINNER 1971). Leider lassen sich frühere Befunde, die gezeigt haben, daß auch das Ausmaß der Fettanlagerung und die Maximal-Intensität der Zugunruhe sowohl in konstanten als auch in natürlichen Lichtbedingungen bei Zilpzalpen interindividuell stärker streuen als bei Fitissen, an den hier gewonnenen Daten nur schwer überprüfen (keine oder nur unbedeutende Gewichts- und Zugunruhe-Entwicklung bei den Zilpzalpen im LD 18 : 6; geringfügige Gewichtsentwicklung bei den Zilpzalpen im LD 12 : 12; s. o.). Immerhin streut die maximale Zugunruhe-Intensität bei den Zilpzalpen im LD 12 : 12 mehr als bei den Fitissen (Variabilitätskoeffizient $v = 85,9$ bei den Zilpzalpen; $v = 71,2$ bei den Fitissen), ein Befund, der zu früheren Ergebnissen paßt. — Alles in allem deuten diese Ergebnisse erneut darauf hin, daß der endogene Kontrollmechanismus beim Zilpzalp weniger starr und zeitlich variabler ist als beim Fitis, eine Tatsache, die ausdrücken mag, daß sich der Zilpzalp (als Kurzstreckenzieher) mehr auf Umwelteinflüsse verläßt, während der Fitis (als Weilstreckenzieher) stärker von seinen endogenen Mechanismen abhängt.

3.2. Einfluß der Tageslichtdauer.

Unter den hier gewählten Versuchsbedingungen eines 18 : 6 und 12 : 12-Stunden-Tages finden wir bei beiden Arten fast ausnahmslos eine strenge Beziehung zwischen Tageslichtdauer und Alter, in welchem die untersuchten Vorgänge beginnen und enden: es gilt die Regel, daß die lange Tageslichtdauer den jahreszeitlichen Ablauf der Vorgänge relativ verzögert. Dies gilt jedoch nicht ausnahmslos. Überführt man Fitisse und Zilpzalpe erst in einem Alter von 4 Monaten aus natürlichen Lichtbedingungen in dieselben konstanten Lichtbedingungen, so erhält man das umgekehrte Ergebnis: jetzt übt der kürzere Tag eine relativ verzögernde Wirkung auf die nachfolgenden Ereignisse aus. Die mögliche Bedeutung dieser jahreszeitlichen Unterschiede für die Synchronisation einer endogenen Jahresperiodik durch jahresperiodische Tageslängenänderungen der Umwelt ist an anderer Stelle diskutiert worden (GWINNER 1971). Wir beschränken uns hier auf die Diskussion der in frühem Lebensalter gefundenen Effekte.

Ein überraschendes Resultat unserer Versuche ist, daß sich Phasen der jugendlichen Gefiederentwicklung in Abhängigkeit von der Tageslichtdauer gegeneinander verschieben können. So kann es geschehen, daß beim Zilpzalp Prozesse wie zweite Federwachstumsphase und Jugendmauser, die unter natürlichen Lichtbedingungen zeitlich klar voneinander getrennt sind, im künstlichen 12 : 12-Stunden-Tag so ineinandergeschachtelt werden, daß das neue Muster nahezu dem der Zwillingssart Fitis unter natürlichen Lichtbedingungen entspricht. Entsprechende Fotoperiode-Effekte haben wir kürzlich auch bei Grasmücken gefunden und zwar sowohl unter konstanten Bedingungen im relativen Kurztag als auch unter natürlicher Tageslichtdauer bei sehr spät im Jahr geborenen Vögeln (BERTHOLD u. a. 1970). Ein weiteres Beispiel findet sich in der Verschiebung der Phase, in welcher beim Zilpzalp die dunigen Federn auf Bauch- und Rumpfsseitenrain unter verschiedener Tageslichtdauer sprossen. Während diese Federn unter natürlichen Lichtbedingungen und im Langtag verhältnismäßig spät zur Zeit der Jugendmauser entstehen, wachsen sie im 12 : 12-Stunden-Tag im wesentlichen schon während der zweiten Federwachstumsphase. Die Folge ist dichtere Befiederung in früherem Alter, ein Effekt, der in Kurztagbedingungen von thermoregulatorischem Vorteil sein könnte.

Von mehreren Zugvogelarten ist bekannt, daß spät im Jahr geschlüpfte Individuen (z. B. aus Zweit- oder Nachbruten) ihre jahreszeitliche Verspätung durch einen beschleunigten Ablauf ihrer Jugendgefieder-Entwicklung und Jugendmauser mehr oder weniger einholen und so noch rechtzeitig mit dem Wegzug beginnen können (Zusammenfassung in BERTHOLD u. a. 1970). Da solche Vögel häufig im Mittel kürzeren Tageslängen ausgesetzt sind als Artgenossen aus früheren Bruten, ist wiederholt vermutet worden, daß ihre beschleunigte Entwicklung kurztagbedingt ist (z. B. LYON 1962, E. & V. STRESEMANN 1966, BERTHOLD u. a. 1970). Die hier mitgeteilten Ergebnisse sowie Befunde an Grasmücken sprechen in der Tat zu Gunsten einer solchen Hypothese, auch wenn einige Ergebnisse von Grasmücken wahrscheinlich machen, daß zusätzlich andere Mechanismen im Spiele sind (BERTHOLD u. a. 1970).

Zusammenfassung

17 Fitisse und 20 Zilpzalpe aus Südwestdeutschland wurden im Alter zwischen 6 und 11 Tagen aus dem Nest genommen und unter konstanter Tageslichtdauer aufgezogen. Ein Teil der Vögel lebte in einem 12 : 12-Stunden-Tag, der andere Teil in einem 18 : 6-Stunden-Tag. Alle Vögel wurden auf Gefiederentwicklung, Jugendmauser, Gewichtsentwicklung und Zugunruhe untersucht.

Viele der unter natürlichen Lichtbedingungen beobachteten Vorgänge (GWINNER 1969) traten auch in photoperiodisch konstanten Bedingungen auf. Unterschiede zwischen den beiden Arten blieben im wesentlichen erhalten. Bei beiden Arten waren die Bedingungen des 12 : 12-Stunden-Tages der artgemäßen Ausprägung des Musters der Jugendentwicklung günstiger als die Bedingungen des 18 : 6-Stunden-Tages.

Die Tageslichtdauer beeinflusste sowohl den zeitlichen Ablauf der untersuchten Vorgänge als auch das Ausmaß mancher Änderungen. Bei beiden Arten begannen und endeten viele Vorgänge im Kurztag früher als unter natürlichen Lichtbedingungen und unter natürlichen Lichtbedingungen früher als im Langtag.

Die Tageslichtdauer kann die Jugendentwicklung so modifizieren, daß das Muster der einen Art unter einer Bedingung dem der anderen Art unter einer anderen Bedingung weitgehend entspricht.

Die Ergebnisse zeigen, daß die untersuchten Vorgänge sowohl von endogenen Mechanismen als auch von der Tageslichtdauer kontrolliert werden.

Summary

Investigations on annual rhythms in Warblers. II. The effects of photoperiod on the development of plumage, body weight and migratory restlessness in *Phylloscopus trochilus* and *Ph. collybita*.

17 Willow Warblers and 20 Chiffchaffs were taken from their nests in southwest Germany and raised under constant photoperiodic conditions. Approximately one half of the birds of each species was kept in a 12-hr photoperiod (LD 12 : 12), the other half in an 18-hr photoperiod (LD 18 : 6). Plumage development, postjuvenile molt, and changes in body weight and migratory restlessness were investigated.

The typical sequence of processes observed under natural photoperiodic conditions (GWINNER 1969) was also observed under constant photoperiodic conditions. Differences in the pattern of development between the two species were essentially maintained. The behaviour of birds kept in LD 12 : 12 reflected the natural pattern of behaviour better than that of birds kept in LD 18 : 6.

The photoperiodic conditions modified the age of onset and end of the events investigated as well as their duration. The birds of both species initiated and terminated many events earlier in LD 12 : 12 than under natural light conditions and under natural light conditions earlier than in LD 18 : 6.

The photoperiodic conditions may modify the sequence of events in such a way that the general pattern representative for one species under one particular photoperiod may be almost identical with the pattern of the other species under another photoperiod.

It is concluded that the processes investigated are controlled by endogenous mechanisms as well as by photoperiod.

Literatur

- BERTHOLD, P., E. GWINNER u. H. KLEIN (1970): Die Jugendentwicklung eines ausgeprägten Zugvogels, *Sylvia borin*, und eines weniger ausgeprägten Zugvogels, *S. atricapilla*. — Vogelwarte 25, p. 297—331.
- GWINNER, E. (1968): Circannuale Periodik als Grundlage des jahreszeitlichen Funktionswandels bei Zugvögeln. Untersuchungen am Fitis (*Phylloscopus trochilus*) und am Waldlaubsänger (*Ph. sibilatrix*). — J. Orn. 109, p. 70—95.
- (1969): Untersuchungen zur Jahresperiodik von Laubsängern. Die Entwicklung des Gefieders, des Gewichts und der Zugunruhe bei Jungvögeln der Arten *Phylloscopus bonelli*, *Ph. sibilatrix*, *Ph. trochilus* und *Ph. collybita*. — J. Orn. 110, p. 1—21.
- (1971): A comparative study of circannual rhythms in Warblers. In: Biochronometry, M. Menaker, ed., National Academy of Sciences, Washington, D. C. (im Druck).
- LYON, D. L. (1962): Comparative growth and plumage development in Coturnix and bobwhite. — Wilson Bull. 74, p. 5—27.
- STRESEMANN, E., u. V. (1966): Die Mauser der Vögel. — J. Orn. 107, Sonderheft.

Anschrift der Verfasser: Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie 8131 Erling-Andechs bzw. 7761 Möggingen, Vogelwarte Radolfzell.