

# ABHANDLUNGEN UND BERICHTE DES NATURKUNDEMUSEUMS GÖRLITZ

Band 52

Leipzig 1978

Nr. 12

Erschienen am 30. März 1979

## Beginn und Ende der täglichen Aktivität der Nebelkrähe (*Corvus corone cornix* L.) in Rothenburg/Oberlausitz

Von HUBERTUS DEDEK

Mit 3 Tabellen und 4 Abbildungen

Inhalt	Seite
1. Einleitung . . . . .	1
2. Tägliche Aktivitätsperiodik . . . . .	2
3. Material und Methodik . . . . .	3
4. Ergebnisse und Diskussion . . . . .	4
4.1. Die Flugzeiten — allgemeiner Überblick . . . . .	4
4.2. Flugzeit und Tageslänge . . . . .	6
4.3. Die Anteile von Tages- und Dämmerungsaktivität . . . . .	8
4.4. Der Einfluß der Temperatur . . . . .	9
5. Zusammenfassung . . . . .	12
6. Literatur . . . . .	13

### 1. Einleitung

Die tägliche Aktivitätsperiodik der Vögel wurde schon mehrfach untersucht. Eine zusammenfassende Darstellung gaben ASCHOFF und WEVER (1962). Die von diesen Autoren aufgestellten Regeln über Beginn und Ende der täglichen Aktivität freilebender Vögel fanden mittlerweile im wesentlichen allgemeine Bestätigung. Eine Fülle von Material hierzu findet man bei STIEFEL (1976).

Wenn sich die vorliegende Arbeit nochmals diesem Thema widmet, so deshalb, weil versucht wird, die Problematik auf statistischem Wege anzugehen und somit zu quantitativen Ergebnissen zu kommen. Qualitativ neuartiges darf nicht erwartet werden. Jedoch sind die Resultate gut geeignet, die Gültigkeit eines Teils der ASCHOFF-WEVERschen Regeln erneut, diesmal mit mathematisch-statistischen Mitteln, zu belegen.

Als Untersuchungsobjekt wurde die Nebelkrähe gewählt. Besonders in der kalten Jahreszeit nimmt das Auftreten der Art geradezu Massencharakter an. In Rothenburg können dann täglich individuenreiche Krähenschwärme beobach-

tet werden, welche durch ihre ausgeprägte tageszeitliche Verteilung der Flugaktivität auffallen: früh vollzieht sich ein Durchzug in südlicher, abends in nördlicher Richtung, wobei es sich offensichtlich um Flüge zwischen Rast- und Schlafplätzen handelt. Tagsüber sind kaum nennenswerte Flugaktivitäten zu bemerken. Die Beobachtung dieser sich mit großer Regelmäßigkeit andauernd wiederholenden Vorgänge ermöglicht es, bei geringem Zeitaufwand ein Material zusammenzutragen, dessen Umfang eine statistische Auswertung zuläßt.

## 2. Tägliche Aktivitätsperiodik

Die tägliche Aktivitätsperiodik ist Bestandteil der biologischen Rhythmik, welche ein breites Frequenzband umfaßt (DRISCHEL, 1972). Mit der Frequenz von 2/Tag gehören die hier untersuchten tagesperiodischen Aktivitäten (Abflug zum Rastplatz am Morgen und abendlicher Anflug des Schlafplatzes) zum niederfrequenten Teil des Spektrums. Solche niederfrequenten Rhythmen (Makrorhythmen) zeichnen sich dadurch aus, daß sie den Charakter einer Pendelschwingung besitzen und durch exogene Umweltgrößen (Zeitgeber) rhythmischer Natur synchronisiert werden (HÄNSEL, 1975).

Aus einer Vielzahl von Untersuchungen geht hervor, daß hierbei der Helligkeit (täglicher Licht-Dunkel-Wechsel) die Rolle des primären Zeitgebers zukommt. Unter vereinfachenden Annahmen kann nun die tägliche Aktivitätsperiodik als Schwingung von Sinusgestalt betrachtet werden, was besonders dann zulässig ist, wenn lediglich Beginn und Ende der Aktivität interessieren und keine Angaben über die tageszeitliche Verteilung der Aktivitätsmenge eingehen. In Wirklichkeit liegt ja keine harmonische Aktivitätsverteilung vor, sondern vielmehr im typischen Fall eine zweigipflige, so daß die Aktivitätsmenge im Verlauf des Tages eher durch eine asymmetrische Kurve approximiert werden muß (ASCHOFF und WEVER, 1962). Ersetzt man noch die Helligkeit durch den Sonnenstand, so läßt sich dieser als exakte Sinusschwingung darstellen, welche die endogen verankerte tägliche Periodizität korrigiert (Zeitgeberwirkung). Zwischen beiden Schwingungen wird dann eine Phasenverschiebung auftreten; die Phasenwinkeldifferenz gibt dabei Auskunft über die Zuordnungsstrenge der Aktivitätszeiten zum Zeitgeber.

Neben der Helligkeit existieren noch weitere Zeitgeber exogenen Ursprungs, die jedoch hinsichtlich ihrer Wirkung am aktivitätsauslösenden bzw. -hemmenden Vorgang anteilmäßig gegenüber dem primären Zeitgeber zurücktreten. Sie werden deshalb als sekundäre oder schwache Zeitgeber bezeichnet. Ein solcher sekundärer Zeitgeber ist die Temperatur. Es gilt im allgemeinen, daß für die tägliche Aktivitätsperiodik eine weitgehende Temperaturunabhängigkeit bezeichnend ist und daß in der „physiologischen Uhr“ selbst ein temperaturkompensierender Mechanismus verankert sein könnte. Im Einzelfall sind die Verhältnisse weitaus komplizierter, so daß sich zusammenfassend sagen läßt, „daß gerade hinsichtlich der Temperaturwirkung auf biologische Rhythmen das dialektische Wechselverhältnis zwischen mehreren Faktoren deutlich wird. Die Ergebnisse lassen noch viele Fragen offen, die weiterer Bearbeitung bedürfen.“ (MLETZKO und MLETZKO, 1977). Tatsächlich ergeben sich auch für die hier vorliegenden Beobachtungen einige Anhaltspunkte zum Einfluß der Temperatur auf die Steuerung der Aktivitätszeiten.

### 3. Material und Methodik

Ausgangsmaterial sind die beobachteten Zeitpunkte der morgendlichen und abendlichen Flugaktivität. Der Einfachheit halber werden diese als Zeiten für Beginn und Ende der täglichen Aktivität angesehen. Als näherungsweise Zeitgeber gelten die Sonnenaufgangs- und Sonnenuntergangszeiten. Die durchweg angewandte häufigkeitsstatistische Arbeitsmethode mit entsprechenden Klasseneinteilungen der einzelnen Werte bietet eine hinreichende Gewähr dafür, daß diese eigentlich nicht ganz akzeptable Vereinfachung (Reduzierung der durch meteorologische Faktoren vielfältig modifizierbaren Helligkeit auf den Sonnenstand) allzusehr die Aussagekraft der Ergebnisse beeinflusst.

Der Beobachtungszeitraum ist Januar 1976 bis einschließlich August 1977. Die totale Anzahl von Zeitdaten beträgt  $N = 396$ . Diese unterteilt sich in  $n_M = 173$  morgendliche und  $n_A = 223$  abendliche Werte. Die morgendlichen und abendlichen Daten werden getrennt nach einheitlichem statistischen Algorithmus bearbeitet und die gewonnenen Resultate miteinander verglichen.

Zwecks Erleichterung der Rechenarbeit wird nicht das ursprüngliche Zeitmaterial selbst verarbeitet, sondern stets aus diesem abgeleitete Zeitdifferenzen zu bestimmten Bezugszeiten. Im Text kommt daher folgende Symbolik zur Anwendung:

Symbol	Bedeutung
$\triangle   t_{BM}-03  $	Zeit der morgendlichen Beobachtung als Differenz zu 3.00 Uhr,
$\triangle   t_{BA}-14  $	Zeit der abendlichen Beobachtung als Differenz zu 14.00 Uhr,
$\triangle   t_{SA}-03  $	Sonnenaufgangszeit als Differenz zu 3.00 Uhr,
$\triangle   t_{SU}-14  $	Sonnenuntergangszeit als Differenz zu 14.00 Uhr
$\pm \triangle   t_{BM}-t_{SA}  $	Differenz zwischen morgendlicher Beobachtungszeit und Sonnenaufgangszeit,
$\pm \triangle   t_{BA}-t_{SU}  $	Differenz zwischen abendlicher Beobachtungszeit und Sonnenuntergangszeit. (alle Angaben in Minuten)

Die Vorzeichen der zuletzt aufgeführten Differenzen bedeuten:

- positives Vorzeichen = Tagesaktivität, d. h., die Beobachtung erfolgte nach Sonnenaufgang bzw. vor Sonnenuntergang,
- negatives Vorzeichen = Dämmerungs- oder Nachtaktivität, d. h., die Beobachtung erfolgte vor Sonnenaufgang bzw. nach Sonnenuntergang.

Bei der Untersuchung des Einflusses der Temperatur auf die Aktivitätsperiodik wird die Tagesmitteltemperatur  $T$  verwendet; sie errechnet sich aus den Meßwerten von 1.00, 7.00, 13.00 und 19.00 Uhr ( $^{\circ}\text{C}$ ).

Die statistische Methodik richtet sich nach WEBER (1972). Sofern nicht anders vermerkt, gelten sämtliche statistisch abgesicherten Ergebnisse für eine Irrtumswahrscheinlichkeit  $\alpha = 0,01$ .

## 4. Ergebnisse und Diskussion

### 4.1. Die Flugzeiten - allgemeiner Überblick

Zunächst werden lediglich die beobachteten Flugzeiten selbst betrachtet; ihre Beziehungen zur Tageslänge (Sonnenstand) bleiben vorerst unberücksichtigt. Von Interesse sind also die Differenzen  $\Delta |t_{BM}-03|$  für die morgendliche und  $\Delta |t_{BA}-14|$  für die abendliche Flugaktivität. Die Bezugszeiten 3.00 und 14.00 Uhr sind hierbei nicht willkürlich gewählt, sondern ergeben sich als jeweils vorhergehende volle Stunde zur ersten Beobachtung beider Wertereihen. Werden diese Zeitdifferenzen einer Häufigkeitsauszählung nach Klassen zu je 30 Minuten unterworfen, so erhält man das Bild der Tabellen Ia (Zeiten für den Aktivitätsbeginn) und Ib (Zeiten für das Aktivitätensende). Ohne weiteres ist ersichtlich:

Tabelle I. Die jahreszeitliche Verteilung der Flugzeiten am Morgen ( $\Delta |t_{BM}-03|$ , Tab. Ia) und am Abend ( $\Delta |t_{BA}-14|$ , Tab. Ib).

Ia)													
Klasse/Monat	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Summe
11 - 40							2						2
41 - 70													0
71 - 100								2					2
101 - 130			1										1
131 - 160			2						1				3
161 - 190			8										8
191 - 220			6	1						7			14
221 - 250	3	15	9							2	10		39
251 - 280	13	10	2	1						2	20	14	62
281 - 310	11	1									1	25	38
311 - 340	1										1	1	3
341 - 370													0
371 - 400	1												1
Summe	29	26	28	2	0	0	2	2	1	11	32	40	173
Ib)													
21 - 50											1	3	4
51 - 80	1									1	4	12	18
81 - 110	3									2	2	44	51
111 - 140	5	2								2	10	20	39
141 - 170	1	10									6	8	25
171 - 200	3	18							1	1	1	2	26
201 - 230		14	3							1			18
231 - 260		3	5					1					9
261 - 290			2	1			1	3	3				10
291 - 320				2			1	9					12
321 - 350							3	4					7
351 - 380						1	1						2
381 - 410						2							2
Summe	13	47	10	3	0	3	6	17	4	7	24	89	223

Die Anzahl der Beobachtungen weist einen ausgeprägten Jahresgang auf. Das Maximum liegt in der kalten, das Minimum in der warmen Jahreszeit. Rund 90 Prozent aller Beobachtungen entfallen auf die Monate Oktober bis März. Wahrscheinlich spiegelt dieses Maximum die große Anzahl der im

Gebiet weilenden Wintergäste wider, deren Zuzug nach CREUTZ (1973) ab September einsetzt. MELDE (1969) nimmt dagegen an, daß die in der Oberlausitz befindlichen winterlichen Schlafgesellschaften von Krähen der heimischen Population gebildet werden und nicht von Exemplaren östlicher oder nordöstlicher Herkunft. Immerhin erfolgt ja in diesen Zeiten auch eine Zusammenballung der heimischen Bestände, was als Anpassungserscheinung an die dann herrschenden, oft harten Umweltbedingungen zu werten ist, die durchaus für längere Zeit im Bereich des Existenzminimums der Art liegen können.

Mit der Besserung der Umweltbedingungen im Frühjahr geht eine merkliche Abnahme der Krähen einher, was natürlich auch bei der Beobachtung der Flugaktivität seinen Niederschlag findet. Die Wintergäste sind abgezogen und die ansässige Population zersplittert in einzelne Brutpaare mit fester Revierbildung. Es liegt keine biologische Notwendigkeit für eine Nahrungssuche im Schwarmverband mehr vor. Ab Ende März können kaum noch größere Schwärme ausgemacht werden. Wie die Tabelle Ib zeigt, setzt bereits im August eine gewisse Neigung zur Vergesellschaftung ein. Da in dieser Jahreszeit die Umweltbedingungen noch optimal sind, kann es sich hierbei nur um diesjährige Jungvögel handeln, die nach dem völligen Selbständigwerden keine Bindung zum elterlichen Revier mehr haben. Während die winterlichen Krähenschwärme meistens aus 100 bis 300 Exemplaren bestanden, so beträgt die Stärke der sommerlichen Trupps nur 30 bis 40 Individuen, was durchaus als repräsentative Zahl für den jährlichen Bruterfolg der Nebelkrähenpopulation des relativ kleinen Beobachtungsgebietes angenommen werden kann. Die bekannten Brutplätze in der nahegelegenen Neißeaue sind zu diesem Zeitpunkt noch besetzt bzw. tragen noch Reviercharakter, was aus ihrer intensiven Verteidigung gegenüber Greifvögeln gefolgert werden kann. Die auffallend geringe Datenanzahl im Monat September ist lediglich in geringer Beobachtungstätigkeit begründet.

Neben der Anzahl der Beobachtungen weisen auch die Flugzeiten einen deutlichen Jahresgang auf. Mit wachsender Tageslänge erfolgt eine absolute Zunahme des täglichen Aktivitätszeitraumes der Krähen; die Zeiten für den Aktivitätsbeginn verfrühen zusehends und das Ende der Aktivität wird immer mehr verzögert.

Die Abbildungen 1a und 1b zeigen die Häufigkeitsverteilungen der Flugzeiten über das gesamte Jahr als Häufigkeitspolygone zusammen mit den entsprechenden Gauß-Verteilungen. Die Verteilungen sind durch die folgenden statistischen Maßzahlen gekennzeichnet:

	Verteilung	Mittelwert	Streuung
1a)	morgens: $\triangle  t_{BM}-03 $	250,7	$\pm 49,2$
1b)	abends: $\triangle  t_{BA}-14 $	162,8	$\pm 80,0$

Während die angegebenen Mittelwerte ausschließlich statistischem Interesses sind (durch Rückrechnung auf die Bezugszeiten 3.00 bzw. 14.00 Uhr erhält man als mittlere Beobachtungszeiten für den Aktivitätsbeginn 7.11 Uhr, für das Aktivitätende 16.43 Uhr, was nochmals den großen Anteil winterlicher Beobachtungen verdeutlicht), so kommt dem erheblichen Unterschied der Streuungsmaße eine wesentliche biologische Bedeutung zu. Dieser Unterschied ist signifikant nachweisbar. Dieses Ergebnis bestätigt die Regel:

„Innerhalb einer lichtaktiven Art streuen die Zeitpunkte (die Helligkeiten?) für den Aktivitätsbeginn weniger als für das Aktivitätsende...“ (Regel IV bei ASCHOFF und WEVER, 1962).

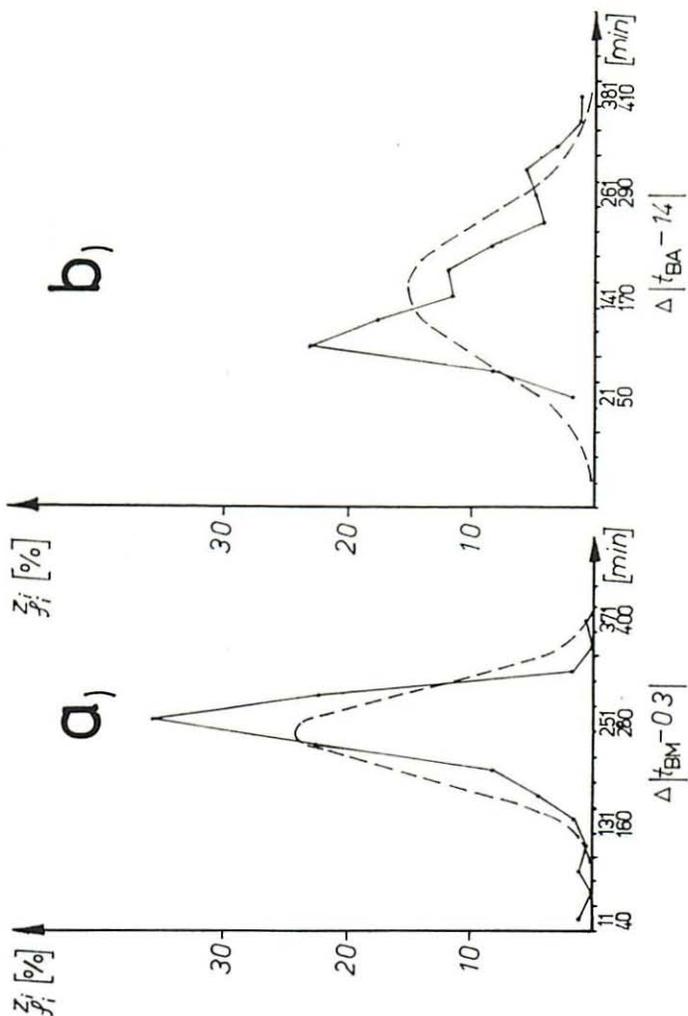


Abbildung 1.

Die Häufigkeitsverteilungen der Flugzeiten morgens (1 a) und abends (1 b) für das gesamte Jahr. Die gestrichelten Kurven stellen die entsprechenden Gauß-Verteilungen dar ( $z_i$  = beobachtete,  $\varphi_i$  = berechnete Häufigkeiten). Man beachte den auffallenden Unterschied der Streuungen.

Früh erfolgt der Durchzug der Krähen meist sehr konzentriert, während er abends mehr quantenhaft in kleineren Schwärmen vonstatten geht. Ausschließlich beim abendlichen Rückflug kommt es gelegentlich zu längeren Unterbrechungen des Fluges, wobei sich dann mehrere aus südlichen Richtungen einfallende Schwärme zu einem großen Verband vereinigen und geschlossen weiter nach Norden ziehen. Dieses unterschiedliche Verhalten bedingt die geringere Streuung der morgendlichen Flugzeiten und den größeren Umfang der abendlichen Beobachtungsreihe.

Es sei noch erwähnt, daß das vorliegende Material keinerlei Anhaltspunkte für eine merkliche Beeinflussung der morgentlichen Abflugszeiten durch die herrschenden Sichtverhältnisse liefert. Selbst bei extremen Nebel- und Hochnebellagen variierten die Aktivitätszeiten im für die Jahreszeit normalen Bereich. In solchen Fällen waren dann die Vögel oft nicht visuell auszumachen und konnten nur durch ihre, dann allerdings sehr intensiven, Lautäußerungen bemerkt werden. Bei mangelndem optischen Kontakt wird der Zusammenhalt des Schwarmverbandes offensichtlich durch um so regere Stimmführung garantiert. Ähnliche Beobachtungen können an Krähenschwärmen gemacht werden, die bei völliger Dunkelheit ziehen.

#### 4.2. Flugzeit und Tageslänge

Der Zusammenhang zwischen Flugzeit und Tageslänge war qualitativ bereits den Tabellen Ia und Ib zu entnehmen. Durch Zuordnung der Flugzeitdifferenzen  $\Delta |t_{BM}-03|$  bzw.  $\Delta |t_{BA}-14|$  zu den entsprechenden Werten für den Sonnenaufgang ( $\Delta |t_{SA}-03|$ ) bzw. für den Sonnenuntergang ( $\Delta |t_{SU}-14|$ ) kann der erwähnte Jahrgang der Aktivitätszeiten statistisch hochsignifikant belegt werden. Es errechnen sich folgende Korrelationskoeffizienten:

	Beziehung	Korrelationskoeffizient r
morgens:	$\Delta  t_{BM}-03  - \Delta  t_{SA}-03 $	0,82
abends:	$\Delta  t_{BA}-14  - \Delta  t_{SU}-14 $	0,93

Diese hohen Werte zeigen die hervorragende Bedeutung bestimmter Helligkeitsschwellenwerte als primäre Zeitgeber für die Steuerung der Aktivitätszeiten. Anschaulich bedeuten diese Ergebnisse, daß sich 67 % der Variabilität der morgendlichen Flugzeiten auf die Änderung der Sonnenaufgangszeit zurückführen lassen, dagegen 86 % der abendlichen Flugzeitschwankungen auf die der Sonnenuntergangszeit. (Bestimmtheitsmaße  $B = r^2$ ). Jedoch ist folgender Sachverhalt auffallend: Bei absolut wesentlich geringerer Streuung der morgendlichen Flugzeiten (siehe 4. 1.) ergibt sich eine weniger straffe Abhängigkeit von der Tageslänge als für die abendlichen Werte. Dieser scheinbare Widerspruch kann als Hinweis auf eine zusätzliche Zeitgeberwirkung endogenen Ursprungs auf den Aktivitätsbeginn verstanden werden, zumal sich beide Korrelationskoeffizienten signifikant voneinander unterscheiden. Wahrscheinlich spielt hierbei der Energiehaushalt der Vögel eine wichtige Rolle. Dieser kann sich morgens nach der langen winterlichen Nacht mit entsprechend ungünstigen Umweltbedingungen in einem derartig kritischen Zustand befinden, daß er zur schnellsten Ergänzung der Ressourcen zwingt. Dies äußert sich dann im zügigen Abflug zu den Nahrungsplätzen und somit letztlich in der geringeren Streuung der Zeitpunkte für den Aktivitätsbeginn. Die Flugdisposition ist früh so stark ausgeprägt, daß der Abflug sofort bei Erreichen einer minimal

notwendigen Helligkeitsschwelle einsetzt. Die Wirkung des primären Zeitgebers „Helligkeit“ wird auf diese Weise durch eine solche endogener Faktoren überlagert bzw. teilweise aufgehoben.

Die zu den Korrelationskoeffizienten gehörigen Regressionsgleichungen lauten:

Beziehung	Regressionsgleichung
Aktivitätsbeginn — Sonnenaufgangszeit	$\Delta  t_{BM}-03  = 36.28 + 0.82 \Delta  t_{SA}-03 $
Aktivitätssende — Sonnenuntergangszeit	$\Delta  t_{BA}-14  = 1.53 + 0.93 \Delta  t_{SU}-14 $

Die entsprechenden Regressionsgeraden sind in den Abbildungen 2a und 2b dargestellt. Dem Anstieg der Geraden ist zu entnehmen: Die Gerade für den Aktivitätsbeginn liegt in den Monaten mitzeitigem Sonnenaufgang ( $\Delta |t_{SA}-03| < 200$  Minuten, was dem Zeitraum von etwa Ende März bis Mitte Oktober entspricht) oberhalb der gestrichelt eingezeichneten Linie  $t_{BM} = t_{SA}$  (diese Linie gilt für den fiktiven Fall, daß Beobachtungs- und Sonnenaufgangszeit zusammenfallen, was einem Korrelationskoeffizienten  $r = 1$  gleichkäme). Das bedeutet, daß die Flugaktivität der Krähen erst bei Tage einsetzt. Mit zunehmender Verspätung der Sonnenaufgangszeit (ab einem Wert von  $\Delta |t_{SA}-03| > 200$  Minuten, was dem Zeitraum von Mitte Oktober bis Ende März entspricht) wechseln die Verhältnisse; die Flugaktivität verschiebt sich zunehmend in den Dämmerungsbereich. Die Regressionsgerade liegt nun unterhalb der Linie  $t_{BM} = t_{SA}$ . Die Tagesaktivität verhält sich somit umgekehrt proportional, die Dämmerungsaktivität proportional zur Sonnenaufgangszeit.

Die Gleichung für die abendlichen Beobachtungsdaten zeigt dagegen, daß im Mittel über das ganze Jahr hinweg Tagesaktivität vorliegt. Jedoch ist auch hier festzustellen, daß sich in den Jahreszeiten mit sehrzeitigem Sonnenuntergang die Regressionsgerade der Vergleichslinie  $t_{BA} = t_{SU}$  nähert.

Zusammenfassend ergibt sich daraus die Tendenz zur relativen Ausdehnung des Aktivitätszeitraumes gegenüber der schwingenden Tageslänge und umgekehrt. Strenge Umweltbedingungen (die Abnahme der hellen Tageszeit ist ja im Mittel mit einer Verschlechterung der Lebensbedingungen gleichzusetzen) erfordern eine maximale Ausnutzung der Tageszeit zum Nahrungserwerb.

#### 4.3. Die Anteile von Tages- und Dämmerungsaktivität

Um eine mengenmäßige Aufschlüsselung über Tages- und Dämmerungsanteil der Aktivitätszeiten zu erhalten, werden nunmehr in Ergänzung zum letzten Unterabschnitt die Zeitdifferenzen  $\pm \Delta |t_{BM}-t_{SA}|$  und  $\pm \Delta |t_{BA}-t_{SU}|$  untersucht. Durch eine solche Differenzenbildung wird eine weitgehende Elimination des wahren Zeitgebers „Helligkeit“ erzeugt. Die Auszählung dieser Zeitdifferenzen nach Klassen zu je 10 Minuten ergibt die in den Abbildungen 3a (Zeiten für den Aktivitätsbeginn) und 3b (Zeiten für das Aktivitätssende) gezeigten Häufigkeitsverteilungen. Die statistischen Charakteristiken dieser Verteilungen sind:

Verteilung	Mittelwert	Streuung
3a) morgens: $\pm \Delta  t_{BM}-t_{SA} $	-8,8	$\pm 25,9$
3b) abends: $\pm \Delta  t_{BA}-t_{SU} $	8,4	$\pm 30,4$

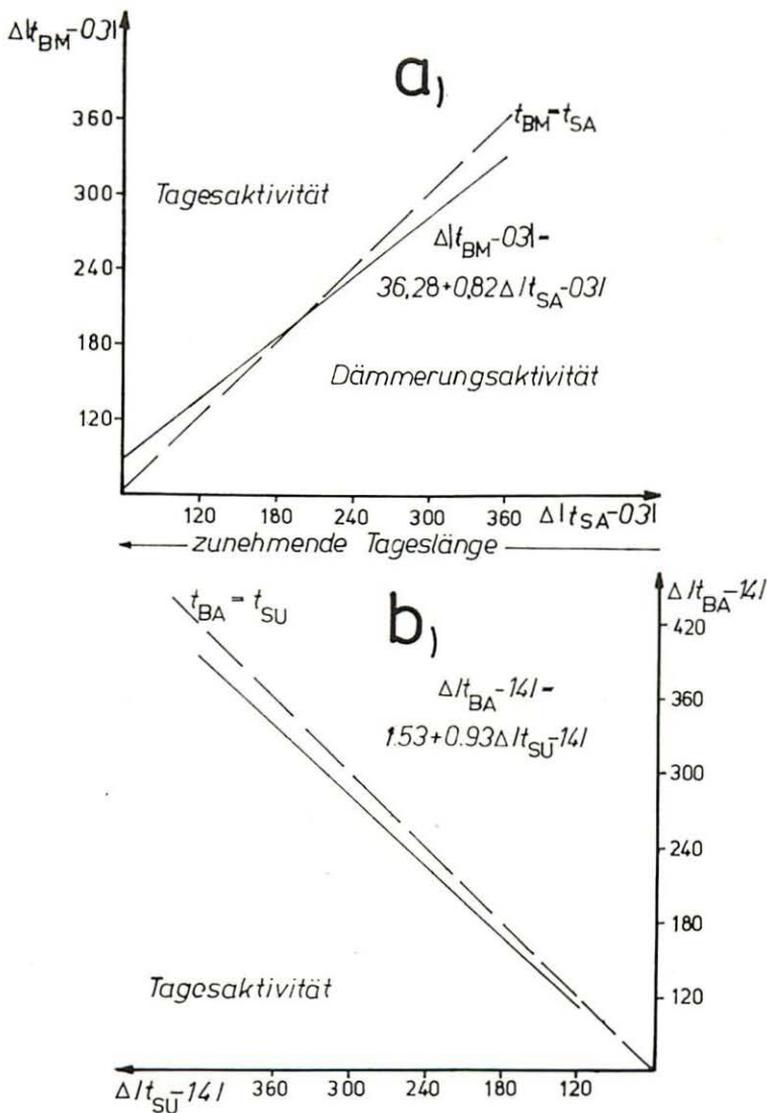


Abbildung 2.

Die Beziehungen zwischen Flugzeit und Tageslänge. Die Abb. 2 a zeigt die Abhängigkeit der morgendlichen Flugzeit von der Sonnenaufgangszeit; Abb. 2 b die der abendlichen Flugzeit von der Sonnenuntergangszeit. Die gestrichelten Linien gelten für den (fiktiven) Fall, daß die Flugzeit am Morgen/Abend identisch ist mit der Zeit von Sonnenaufgang/Sonnenuntergang. Durch Vergleich mit den Regressionsgraden verdeutlicht sich die tatsächliche Lage des Aktivitätszeitraumes.

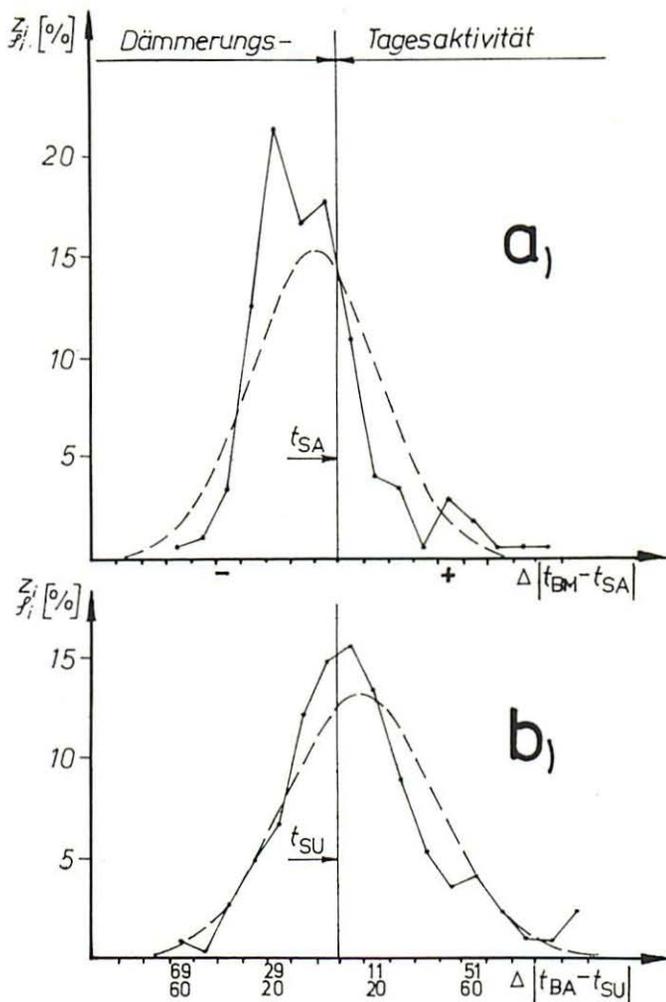


Abbildung 3.

Die Häufigkeitsverteilungen der auf die Sonnenaufgangszeit (3 a) bzw. auf die Sonnenuntergangszeit (3 b) bezogenen Flugzeiten. Die gestrichelten Kurven stellen die entsprechenden Gauß-Verteilungen dar ( $z_i$  = beobachtete,  $\varphi_i$  = berechnete Häufigkeiten). Interessant sind die inversen Symmetrieverhältnisse (bevorzugte Dämmerungsaktivität am Morgen bzw. bevorzugte Tagesaktivität am Abend).

Die Häufigkeitsverteilungen sind etwas ausgeglichener als die in den Abbildungen 1a und 1b dargestellten. Die Abweichungen der empirischen Häufigkeiten von denen der Gauß-Kurven sind geringer. Der Unterschied der Streuungsmaße ist bis auf einen kleinen Betrag zusammenschmolzen. Dies ist dar-

in begründet, daß mit der Elimination des Sonnenstandes eine wesentliche Ursache für die Variabilität der Flugzeiten ausgeschieden ist.

Der Vergleich beider Häufigkeitsverteilungen läßt erkennen, daß zueinander inverse Symmetrieverhältnisse vorliegen. Die Verteilung für den Aktivitätsbeginn ist durch eine eindeutig im negativen Bereich liegende Scheitelwertklasse gekennzeichnet. Fast  $\frac{3}{4}$  der zugrundeliegenden Werte beruhen auf Beobachtungen von vor Sonnenaufgang. Die Verteilung der Zeiten für das Aktivitätssende weist dagegen ein Häufigkeitsmaximum im positiven Bereich auf, welcher von rund 58 % der Werte gebildet wird. Aufgrund dieser Asymmetrie sind die Mittelwerte erheblich voneinander verschieden. Ihre Differenz ist signifikant. Im Zusammenhang mit den vorgestellten Ergebnissen der Regressionsanalysen kann hieraus auf die vorhandene Phasenwinkeldifferenz zwischen Zeitgeber und Aktivität geschlossen werden: Im Jahresmittel liegt eindeutig eine insgesamt negative Phasenwinkeldifferenz vor. Das heißt, der Zeitpunkt für den Beginn der täglichen Aktivität liegt im allgemeinen vor der Sonnenaufgangszeit (Dämmerungsaktivität) und der Zeitpunkt für das Aktivitätssende noch vor Sonnenuntergang (Tagesaktivität).

Im Zeitintervall zwischen Ende März und Mitte Oktober zeigt sich zwar für den Aktivitätsbeginn eine positive Phasenwinkeldifferenz, jedoch wird diese Erscheinung durch die gegenläufige Zunahme der negativen Phasenwinkeldifferenz für die Zeitpunkte des Aktivitätssendes wieder kompensiert.

Diese Ergebnisse bestätigen sinnesgemäß die Regel Ia von ASCHOFF und WEVER (1962):

„Der Beginn der Aktivität lichtaktiver Vögel am Morgen ist im allgemeinen (gemittelt über das Jahr) an kleinere Beleuchtungsstärken gebunden als das Ende der Aktivität am Abend.“

#### 4.4. Der Einfluß der Temperatur

Es wurde gezeigt, daß durch Elimination des Sonnenstandes für die Zeiten des Aktivitätsbeginns und -endes recht ausgeglichene Häufigkeitsverteilungen erzielt werden. Diese Verteilungen erlauben jedoch nur einen Einblick in die mittleren Verhältnisse (über das gesamte Jahr). Aus den Tabellen IIa (Zeiten für den Aktivitätsbeginn) und IIb (Zeiten für das Aktivitätssende) geht jedoch hervor, daß die Verteilung der Zeitdifferenzen im Verlauf des Jahres nicht homogen ist. Wenn auch nicht so auffallend wie in den Tabellen Ia und Ib, deutet sich auch hier ein Jahresgang der einzelnen Werte an. Dieser Jahresgang ist in beiden Fällen statistisch nachweisbar. Hierfür kann es nur zwei Ursachen geben:

1. Entgegen den bisherigen Annahmen wird der primäre Zeitgeber „Helligkeit“ nicht repräsentativ durch den Sonnenstand vertreten. In diesem Falle bietet die Elimination des Sonnenstandes keine hinreichende Gewähr für eine weitgehende Ausschaltung der Zeitgeberwirkung durch die Helligkeit. Das Zutreffen dieser Ursache ist jedoch nur mit geringer Wahrscheinlichkeit anzunehmen, da davon ausgegangen werden kann, daß die meteorologisch bedingte Modifikation der Helligkeit bei gegebenem Sonnenstand nach beiden Seiten hin wirkt (Verringerung der Helligkeit z. B. bei starker Bewölkung, Niederschlag und fehlender Schneedecke und Erhöhung des Lichtangebotes besonders bei Strahlungslagen und klarer Luftmasse oder bei

Tabelle II. Die jahreszeitliche Verteilung der Zeitdifferenzen  
 $\pm \Delta |t_{BM} - t_{SA}|$  (Tab. IIa) und  $\pm \Delta |t_{BA} - t_{SU}|$  (Tab. IIb)

IIa)

Klasse/Monat	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Summe
-60 -- -69	1												1
-50 -- -59	1											1	2
-40 -- -49	4	2											6
-30 -- -39	7	5	3				1				1	5	22
-20 -- -29	7	5	5				1			1	7	11	37
-10 -- -19	2	3	3						1	2	9	9	29
0 -- -9	3	4	2					1		2	9	11	32
10 -- 1	2	3	4					1		2	4	2	18
20 -- 11	1		3							2	1		7
30 -- 21		3	2									1	6
40 -- 31			1										1
50 -- 41		1	2							2			5
60 -- 51			2	1									3
70 -- 61			1										1
80 -- 71											1		1
90 -- 81	1												1
100 -- 91				1									1
Summe	29	26	28	2	0	0	2	2	1	11	32	40	173

IIb)

-60 -- -69												2	2
-50 -- -59		1											1
-40 -- -49		2								1	1	2	6
-30 -- -39	2	2		1						1	1	4	11
-20 -- -29	1	7	1								1	5	15
-10 -- -19	4	11	2								2	8	27
0 -- -9		11	3	1		2			1		5	10	33
10 -- 1	1	3	3	1		1	1	3	1		6	15	35
20 -- 11	2	5						5	1		1	16	30
30 -- 21	1	2					1	2			2	12	20
40 -- 31		1					1	2				8	12
50 -- 41	2							2			1	3	8
60 -- 51		1					1	2		1	3	1	9
70 -- 61		1	1							1	1	1	5
80 -- 71							1					1	2
90 -- 81							1			1			2
100 -- 91								1	1	2		1	5
Summe	13	47	10	3	0	3	6	17	4	7	24	89	223

Vorhandensein einer Schneedecke) und somit ein statistischer Kompensationseffekt eintritt. Weiterhin wird sicherlich die durch den Sonnenstand nicht erfassbare „Resthelligkeitstoleranz“ durch die Klasseneinteilung des Materials zusätzlich eingeschränkt.

- Die Jahresgänge der Zeitdifferenzen  $\pm \Delta |t_{BM} - t_{SA}|$  und  $\pm \Delta |t_{BA} - t_{SU}|$  kommen durch die Wirkung sekundärer Zeitgeber zustande. Diese setzt eine teilweise Ablösung vom primären Zeitgeber voraus. Für die morgendlichen Flugzeiten waren bereits Anzeichen für eine wenigstens zeitweise erhöhte Bedeutung endogener Faktoren gefunden worden.

Nun lassen sich die meisten der möglicherweise in Frage kommenden sekundären Zeitgeber kaum quantitativ erfassen. Da es sich beim vorliegenden Material im wesentlichen um winterliche Beobachtungen handelt, ist es zumindest naheliegend, einen Versuch über die eventuelle Temperaturwirkung auf die tägliche Aktivitätsperiodik anzustellen, zumal die Temperatur als exogener Umweltfaktor eine leicht und exakt faßbare Meßgröße darstellt.

Wurden die Zeitdifferenzen bisher in Abhängigkeit von der Tageslänge (Monate) untersucht, so geht nun die Tagesmitteltemperatur  $T$  ( $^{\circ}\text{C}$ ) als unabhängige Variable in die statistische Betrachtung ein. Die einzelnen Werte der Zeitdifferenzen  $\pm \Delta |t_{\text{BM}} - t_{\text{SA}}|$  und  $\pm \Delta |t_{\text{BA}} - t_{\text{SU}}|$  werden den jeweils 3.0 K umfassenden Temperaturklassen zugeordnet. Es ergibt sich sowohl für den Aktivitätsbeginn als auch für das Aktivitätensende eine statistisch nachweisbare Abhängigkeit von der Temperatur. Jedoch ist die Signifikanz dieser Abhängigkeiten eine andere als die der Jahresgänge. Die Signifikanz der Abhängigkeit der morgendlichen Flugzeiten von der Temperatur ist geringer als die der Beziehung zwischen Flugzeit und Tageslänge (Monate). Genau das umgekehrte Bild zeigt sich für die abendliche Flugaktivität: Der temperaturbedingte Gang der Differenzen weist eine weitaus größere Signifikanz auf als der Jahresgang. Sofort ersichtlich wird diese Tatsache beim Vergleich der Tabellen IIB und III.

Tabelle III. Die Verteilung der Differenzen  $\pm \Delta |t_{\text{BA}} - t_{\text{SU}}|$  in Abhängigkeit von der Tagesmitteltemperatur (Kopfzeilen = Temperaturklassen; linke Spalte = Mitten der Differenzklassen).

	14,0	11,0	8,0	5,0	-2,0	1,0	4,0	7,0	10,0	13,0	16,0	19,0	22,0	
	11,1	8,1	5,1	2,1	+0,9	3,9	6,9	9,9	12,9	15,9	18,9	21,9	24,9	
														Summe
-61,5		1	1											2
-54,5				1										1
-44,5		1	3				2							6
-34,5		2	3			3	2	1						11
-24,5	1	2	3	1		2	4	2						15
-14,5		2	2	6	4	8	3	2						27
-4,5		1		4	9	7	7	2	1				2	33
5,5			6	11	7	2	3	1	1	3			1	35
15,5			1	3	13	3	4		1	1	4			30
25,5				3	6	6	1	1			3			20
35,5				2		4	3				3			12
45,5				1		3	2				2			8
55,5						3	2	1			2	1		9
65,5						1	3	1						5
75,5						1						1		2
85,5								1			1			2
95,5						1	1	1	1	1				5
Summe	1	9	14	26	43	49	37	14	4	3	18	4	1	223

Bei sehr niedrigen Temperaturen erfolgt der abendliche Anflug der Schlafplätze deutlich später als bei mäßigen Temperaturen. Da der Zusammenhang zwischen Temperatur und Zeitpunkt des Aktivitätensendes nicht ausschließlich linearer Natur ist, wird den Beobachtungsdaten der Tabelle III ein Polynom 3. Grades angepaßt:

$$\pm \Delta |t_{\text{BA}} - t_{\text{SU}}| = 5.91 + 0.45 (T - 5.45) - 0.10 (T - 5.45)^2 + 0.01 (T - 5.45)^3$$

Die entsprechende Kurve ist in der Abbildung 4 dargestellt. Sie zeigt eine Verringerung der negativen Werte der Flugzeitdifferenzen mit wachsender Tagesmitteltemperatur. Unterhalb einer Temperatur von etwa  $-5^{\circ}\text{C}$  ist der Zusammenhang vorwiegend linear, oberhalb dieses Wertes gewinnt das qua-

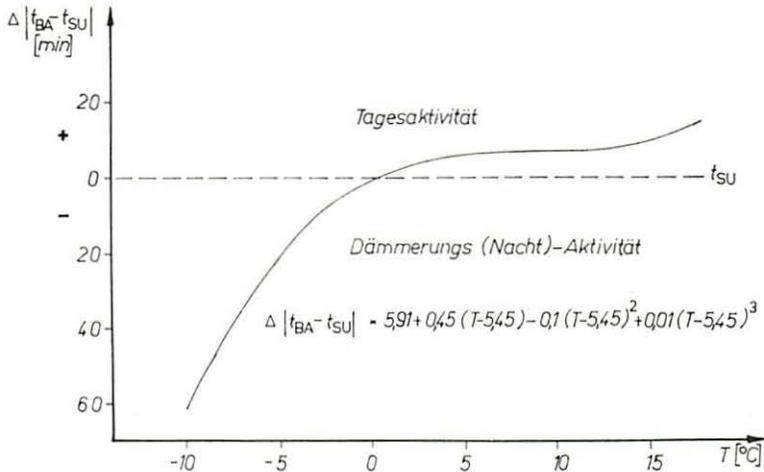


Abbildung 4.

Die Abhängigkeit der abendlichen Flugzeit von der Tagesmitteltemperatur. Bei einer Temperatur nahe  $0^{\circ}\text{C}$  verschiebt sich der Zeitpunkt des Aktivitätendes vom Dämmerungs- in den Tagesbereich.

drastische Glied an Bedeutung, bis dann endlich ab etwa  $5^{\circ}\text{C}$  jeglicher Temperatureinfluß erlischt. Die Aktivitätszeit wird bei Tagesmitteltemperaturen  $< 0^{\circ}\text{C}$  erst im Dämmerungs- (vereinzelt sogar erst im Nacht-) zeitraum beendet. Erreicht die Tagesmitteltemperatur Werte von  $> 0^{\circ}\text{C}$ , so liegt das Aktivitätseende im Tagesbereich, was den mittleren jährlichen Verhältnissen entspricht. Da eine Beendigung der Aktivität nach Sonnenuntergang einer positiven Phasenwinkeldifferenz zwischen Sonnenstand und Aktivitätsende gleichkommt, kann die für das hier ausgewertete Material gefundene Bedeutung der Temperatur ein Hinweis auf die Ursache für die von ASCHOFF und HOLST (1955) festgestellte positive Phasenwinkeldifferenz bei winterlichen Dohlschwärmen am Abend sein. Die Erklärung für die Temperaturabhängigkeit der Zeiten des Aktivitätendes scheint trivial: Bei Tagesmitteltemperaturen von weit unterhalb  $0^{\circ}\text{C}$  ist der Boden in den oberen Schichten ganztägig gefroren, die Lufttemperatur erreicht höchstens für kurze Zeit am zeitigen Nachmittag die  $0^{\circ}\text{C}$ -Grenze, so daß die Nahrungssuche für die großen Krähenschwärme sehr erschwert wird. Zur Deckung des täglichen Energiebedarfs wird dann ein entsprechend größerer Zeitraum benötigt, die Nahrungssuche notgedrungen über den gesamten hellen Tagesbereich ausgedehnt und der abendliche Rückflug zu den Schlafplätzen bis in den tiefen Dämmerungszeitraum hinein verzögert. Auffallend späte Flugaktivität (in einigen Fällen sogar nach Dämmerungsende) konnte ausnahmslos nur an ausgesprochen kalten Tagen beobachtet werden.

Es sei noch angefügt, daß alle drei Glieder der kubischen Regressionsbeziehung signifikant von Bedeutung für die Beschreibung der empirischen Beobachtungsergebnisse sind, jedoch läßt sich der Anteil des kubischen Gliedes nur mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit  $\alpha = 0,05$  absichern. Eine Vernachlässigung dieses Regressionsgliedes würde jedoch eine Parabel erzeugen, was biologisch sinnlos wäre, da sehr hohe Temperaturen erneut einen Rückfall des Aktivitätendes in den Dämmerungszeitraum vortäuschen würden. In Anbetracht der Verteilung der Zeitdifferenzen entlang der Temperaturskala (siehe Tabelle III) sollte die Beurteilung der Regressionsbeziehung nicht über die achte Temperaturklasse hinaus ausgedehnt werden. Die biologische Bedeutung der Temperatur als sekundärer Zeitgeber beschränkt sich sicherlich nur auf das Intervall zwischen den niedrigsten Extremen und wenigen K über dem Gefrierpunkt.

Auf jeden Fall kann nun mit großer Wahrscheinlichkeit das herrschende Temperaturregime als ein wesentlicher exogener Faktor angesehen werden, der mittelbar über die Nahrungsgrundlage oder über die Umstände des Nahrungserwerbes auch die tägliche Aktivitätsperiodik beeinflusst. Die Zeitgeberwirkung der Temperatur setzt dabei bei Tagesmitteltemperaturen ein, die im Bereich des Gefrierpunktes liegen.

Die in diesem Unterabschnitt vorgestellten Resultate lassen sich der Regel Ib von ASCHOFF und WEVER (1962) zuordnen:

„Im Winter kann die Flughelligkeit, im Gegensatz zu Regel Ia, am Morgen größer sein als am Abend.“

Letztlich ergibt sich aus der Tatsache, daß die Temperatur für die morgendliche Flugaktivität bestenfalls nur untergeordnete Bedeutung hat, eine Erhärtung für die geäußerte Vermutung, daß am Morgen neben dem primären Zeitgeber vorrangig endogen verankerte sekundäre Zeitgeber wirken.

## 5. Zusammenfassung

Die statistische Auswertung von 396 Daten über die morgendliche und abendliche Flugaktivität der Nebelkrähe (*Corvus c. cornix*, L.), die sich vornehmlich auf winterliche Krähenschwärme beziehen, ergibt eine weitgehende Übereinstimmung mit dem entsprechenden Teil der von ASCHOFF und WEVER (1962) mitgeteilten Regeln über Beginn und Ende der täglichen Aktivität freilebender Vögel.

Die Beziehungen zwischen Tageslänge und Aktivitätszeiten werden quantitativ erarbeitet, sowie der Einfluß des herrschenden Temperaturregimes auf die Steuerung der Aktivitätszeiten untersucht. Durch Anwendung statistischer Testverfahren kann nachgewiesen bzw. geschlußfolgert werden:

- Die Helligkeit ist, wie zu erwarten, als primärer Zeitgeber für die Synchronisation der Aktivitätszeiten anzusehen. Zwischen Zeitgeber und Aktivitätszeiten liegt im Jahresmittel eine negative Phasenwinkeldifferenz vor. Es existiert eine Tendenz zur relativen Ausdehnung des Aktivitätszeitraumes gegenüber der schwindenden Tageslänge und umgekehrt.
- Die geringere Streuung der morgendlichen Flugzeiten bei gleichzeitig weniger straffer Abhängigkeit von der Tageslänge gegenüber den abendlichen Daten sowie der nicht zu erbringende Nachweis der Existenz eines äußeren

Korrelats zur zusätzlichen Streuung des Aktivitätsbeginns legen die Vermutung nahe, daß am Morgen endogenen Faktoren (Energiehaushalt) bei der Aktivitätsauslösung größere Bedeutung zukommt.

- An sehr kalten Tagen gewinnt das herrschende Temperaturregime an Einfluß auf die Lage der Zeiten des Aktivitätensendes. Der kritische Temperaturwert zur Auslösung der Zeitgeberwirkung beträgt dabei etwa  $0^{\circ}\text{C}$ .

## 6. Literatur

- ASCHOFF, J. (1954): Zeitgeber der tierischen Tagesperiodik. — Die Naturwissenschaften 3, S. 49–56.
- (1959): Zeitliche Strukturen biologischer Vorgänge. — Nova Acta Leopoldina N. F. 21, S. 147–177.
- und D. von HOLST (1958): Schlafplatzflüge bei Dohlen. — XII. Intern. Ornithol. Congr. Helsinki, S. 55–70.
- und R. WEVER (1962): Beginn und Ende der täglichen Aktivität freilebender Vögel. — Journal für Ornithologie 103, S. 2–27.
- CREUTZ, G. (1973): Greifvögel und Eulen. — 6. Aufl. Urania-Verlag, Leipzig/Jena/Berlin, 1973.
- DRISCHEL, H. (1972): Biologische Rhythmen. — Sitzungberichte der Sächsischen Akademie der Wissenschaften zu Leipzig, math.-nat. Klasse 109, S. 5.
- HÄNSEL, H. (1975): Geophysik und Umwelt. — 1. Aufl. Urania-Verlag, Leipzig/Jena/Berlin, 1975.
- MELDE, M. (1969): Raben- und Nebelkrähe. — Die Neue Brehm-Bücherei 414, 1. Aufl. A. Ziemsen Verlag, Wittenberg-Lutherstadt, 1969.
- MLETZKO, H. G., und I. MLETZKO (1977): Biorhythmik. — Die Neue Brehm-Bücherei 507, 1. Aufl. A. Ziemsen Verlag, Wittenberg-Lutherstadt, 1977.
- STIEFEL, A. (1976): Ruhe und Schlaf bei Vögeln. — Die Neue Brehm-Bücherei 487, 1. Aufl. A. Ziemsen Verlag, Wittenberg-Lutherstadt, 1976.
- WEBER, E. (1972): Grundriß der biologischen Statistik. — 7. Aufl. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1972.

Anschrift des Verfassers:

Dipl.-Met. Hubertus Dedek

DDR – 808 Dresden

Kieler Straße 55

Verlag: Akademische Verlagsgesellschaft Geest & Portig KG, Leipzig

Alle Rechte vorbehalten

Printed in the German Democratic Republic · Druckgenehmigung Nr. 105/14/78

Graphische Werkstätten Zittau III/28/14 4656 700