

Methodische Aspekte zur Untersuchung der Zugaktivität im Emlen-Trichter

Fränzi Nievergelt und Felix Liechti

Schweizerische Vogelwarte, CH-6204 Sempach

Summary

Methodical aspects of investigating migratory activity in Emlen-funnels

A widely applied method of experimentally determining migratory activities and directions is the so called Emlen-funnel cage, using typewriter correcting paper (Tipp-Ex[®]) for the registration. We investigated methodical biases, with respect to its construction, environmental condition and the determination of activity and mean direction. The experimental birds were slightly attracted by the joint of the Tipp-Ex[®] paper. Small songbirds left two different kinds of claw marks: clearly visible ones (cover of the typewriter correcting paper scratched off), and vague ones, which only can be detected in appropriate light conditions (cover not scratched off but pressed). Small songbirds (e.g. Reed Warblers *Acrocephalus scirpaceus*, Willow Warblers *Phylloscopus trochilus*) produced almost exclusively weak scratches, and therefore would often be classified mistakenly as inactive, if only the clearly visible scratches were counted. The relative number of well visible scratches was positively correlated with increasing atmospheric humidity, since the cover of the typewriter correcting paper is more likely to be scratched off when humidity is high. Consequently, the bird's activity is underestimated in dry air conditions. In a sample of 55 experiments no difference was found in mean direction and concentration, when preferred individual directions were (1) estimated visually, (2) assumed to be the angles with most scratches, and (3) calculated by vector addition of the single scratches. Repetitive counts of the scratches in single experiments resulted in an error for the individual mean vector of $\pm 12^\circ$ (90 %-confidence intervall).

Key words: passerines, Emlen-funnel, migratory direction, activity, method

Zusammenfassung

Die Auswertung der in Emlen-Trichtern mittels Tipp-Ex[®]-Papier registrierten Aktivität von Zugvögeln zeigte zusätzlich zu den am Leuchtpult sichtbaren Kratzern, schwache Glanzspuren. Vor allem kleine, leichte Vögel (Teichrohrsänger *Acrocephalus scirpaceus*, Fitis *Phylloscopus trochilus*) verursachten fast ausschließlich solche. Das Verhältnis der starken zu schwachen Kratzern nahm mit der Luftfeuchtigkeit zu. Die Nahtstelle im Tipp-Ex[®]-Papierbogen übte einen schwachen, aber signifikanten Effekt auf den getesteten Vogel aus. Für die mittlere Richtung und die Richtungsstreuung einer Gruppe von 55 Teichrohrsängern spielte es keine Rolle, ob als individuelle Vorzugsrichtung eine geschätzte Richtung, die Modalrichtung oder die berechnete mittlere Richtung der Kratzer verwendet wurde. Wiederholtes Auszählen derselben Versuchsbogen ergab einen Meßfehler der berechneten individuellen Mittelvektoren von $\pm 12^\circ$ (90 %-Konfidenzintervall).

Einleitung

Richtungsaktivitäten von gefangenen Zugvögeln während ihrer Zuginruhe wurden erstmals von Kramer (1949) quantitativ erfaßt. Die Richtungsmessung machte es möglich, Vögel unter experimentell veränderten Bedingungen zu testen. Da direktes Beobachten (Kramer 1949, Sauer 1957, Sauer & Sauer 1960) sehr personalintensiv ist, wurden Registrierkäfige entwickelt, die die Messung von Richtung und Aktivität automatisierten. Elektronische Registrierkäfige benötigen eine aufwendige Technik und werden daher meist nur im Labor verwendet. Für den Feldgebrauch eignet sich der technisch einfache, kostengünstige Emlen-Trichter (Emlen & Emlen 1966). Die Erfinder stellten in einen trichterförmigen Käfig ein Tintenkissen, auf dem sich der Versuchsvogel die Füße mit Tinte schwärzte und durch seine Aktivität die mit weißem Papier ausgekleideten Wände verfärbte. Am Ende der Versuchszeit gab das Verfärbungsmuster Aufschluß über die Aktivitätsintensität und die Vorzugsrichtung des getesteten Vogels. Anstelle des weißen Papiers verwendete Rabøl (1979) erstmals Schreibmaschinenkorrekturpapier, auch unter dem Namen „Tipp-Ex[®]-Papier“ bekannt. Das Tintenkissen wird überflüssig, da der Vogel bei jedem Sprung mit seinen Krallen die Beschichtung des Papiers abkratzt. Das Tipp-Ex[®]-Papier hat den Vorteil, daß die Kratzspuren für den Versuchsvogel unsichtbar bleiben und ihn in seiner Richtungswahl nicht beeinflussen können. Nur die Krallen, nicht auch Flügel- und Schwanzfedern, hinterlassen Kratzspuren. Außerdem ist das Tipp-Ex[®]-Papier im Feld einfacher und sauberer zu handhaben. Der so modifizierte Emlen-Trichter (Abb. 1) wurde in neuerer Zeit in der Orientierungs- und Zugforschung häufig eingesetzt (Rabøl 1979, 1994, 1995, Beck & Wiltshko 1981, Bingman 1984, Helbig & Wiltshko 1987, 1993, Neusser 1987, Helbig et al. 1989, Helbig 1991a, b, 1994, Ehnbom et al. 1993, Åkesson 1993, 1994, 1995, Schneider et al. 1994, Åkesson & Sandberg 1994, Berthold 1995, Åkesson et al. 1995, Muheim 1996).

Häufig zeigten frisch gefangene Versuchsvögel keine gerichtete Aktivität, oder sie zeigten Richtungstendenzen, welche Merkmale von Fluchtreaktionen aufwiesen, wie positive Phototaxis (Sauer 1957, Emlen & Emlen 1966, Able 1977, Ralph 1978, Moore 1987, Ehnbom et al. 1993, Muheim 1996) oder nicht interpretierbare Richtungen, sogenannte „nonsense directions“ (Bruderer & Neusser 1982, Åkesson 1993, Rabøl 1995, Muheim 1996). Aber auch die Richtungsaktivitäten eingewöhnter Versuchsvögel oder handaufgezogener Volieren-vögel zeigten oft breite Streuung, Bimodalität oder unerwartete Richtungsbevorzugungen (Beck & Wiltshko 1988, Ottosson et al. 1990).

Trotz der breiten Anwendung des Emlen-Trichters sind bis heute nur wenige Arbeiten über allfällige methodische Fehler publiziert worden (Helbig 1991c). Die unterschiedlich bestimmten individuellen Vorzugsrichtungen der Versuchsvögel werden meist ohne Berücksichtigung eines Meßfehlers für statistische Auswertungen verwendet. Bei den oft relativ kleinen Stichproben (< 50) dürfen solche Meßfehler aber nicht unbeachtet bleiben. In der vorliegenden Arbeit testeten wir den Einfluß der Nahtstelle im Tipp-Ex[®]-Papier und der Luftfeuchtigkeit auf die Richtung bzw. Aktivität des Versuchsvogels. Weiter versuchten wir abzuschätzen, wie genau sich Vorzugsrichtungen anhand des Kratzmusters bestimmen lassen und wie sich die Resultate verschiedener Methoden unterscheiden.

Material und Methode

Der Emlen-Trichter

Als Registrierkäfig benutzten wir modifizierte Emlen-Trichter (Emlen & Emlen 1966). An deren Innenwand hefteten wir Schreibmaschinenkorrekturpapier (Hersteller: Tipp-Ex[®] GmbH & Co. KG, Liederbach D) oben und unten mit je vier regelmässig angeordneten weißen Kunststoffbüroklammern an. Der Trichter wurde mit einem grauen Moskitonetz bedeckt (Abb. 1). Da das Erdmagnetfeld eine wichtige

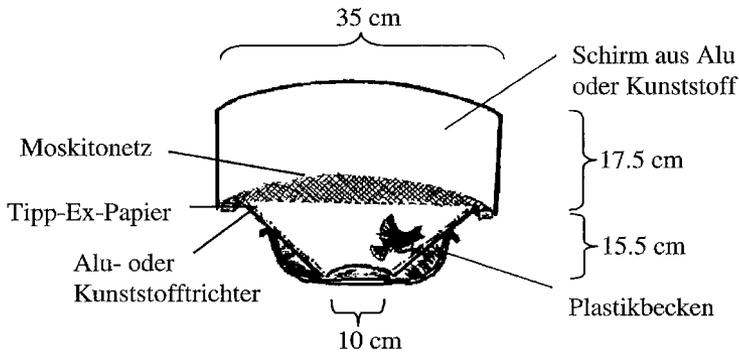


Abb. 1. Längsschnitt durch einen modifizierten Emlen-Trichter.
Fig. 1. Section through a modified Emlen-funnel.

Orientierungshilfe für viele Zugvögel ist (Merkel & Wiltshko 1965, Wiltshko 1968, Wiltshko & Wiltshko 1988), wurde für die Konstruktion der Käfige kein metallisches Material verwendet. Durch das graue Moskitonetz ist das Polarisierungsmuster des Himmels, welches von Singvögeln ebenfalls als Orientierungshilfe verwendet wird (Moore & Phillips 1988), unverändert wahrzunehmen. Die Wellenlängen von sichtbarem Licht sind viel zu klein, als daß sie von den Maschen eines Netzes mit 1,8 mm Maschenweite gestreut werden könnten. Um sicher zu sein, testeten wir experimentell, ob das Moskitonetz polarisiertes Licht zu verändern vermag. Mit einem Polarisationsfilter verglichen wir das Polarisierungsmuster eines Lichtstrahles vor und nach der Passage durch das Moskitonetz und stellten keinen Unterschied fest.

Im Trichter überlappt der Tipp-Ex[®]-Papierbogen an seinen beiden Enden ca. 3 cm. Als Naht bezeichnen wir die Kante des inneren Endes. Sie stellt eine Unregelmäßigkeit in der sonst homogenen Trichterwand dar und könnte die Richtungsbevorzugung des Versuchsvogels beeinflussen. Um zu testen, ob diese Kante einen Einfluß ausübt, verglichen wir für 196 Versuche die Richtung der Naht mit der berechneten Vorzugsrichtung mittels einer kreisstatistischen Rangkorrelation (Batschelet 1981). In der Versuchsanordnung wurde die Richtung der Nahtstelle zufällig verteilt.

Versuchsablauf und Arten

Von August bis Oktober 1996 wurden an der spanischen Südküste, ca. 25 km östlich von Malaga, in drei verschiedenen Habitaten (Schilf, Feigenwald, Zuckerrohrplantagen) tagsüber rastende Zugvögel gefangen. Bis zum Abend wurden sie einzeln in Volieren aus dünnem Vorhangstoff gehalten. Die Trichterversuche begannen jeweils bei Sonnenuntergang und dauerten eine Stunde. Unter den getesteten Arten machte der Teichrohrsänger (*Acrocephalus scirpaceus*) den Hauptanteil aus (52 %). Daneben testeten wir Zweigsänger der Gattungen *Hippolais*, *Sylvia* und *Phylloscopus* sowie kleine Drosseln (*Luscinia megarhynchos*, *Erithacus rubecula*, *Saxicola rubetra*). Die Luftfeuchtigkeit wurde jeweils um 20.00 Uhr auf dem Versuchsgelände gemessen (Details siehe Nievergelt et al. 1999).

Aktivität und Luftfeuchtigkeit

Für 59 Teichrohrsänger-Versuche hielten wir bei der Auszählung der Kratzer fest, ob alle Kratzer oder nur die starken Kratzer gezählt wurden. Für je 7 Versuche, bei sehr feuchten (rel. Luftfeuchte > 85 %), respektive bei ausgesprochen trockenen (< 40 %) Bedingungen verglichen wir den Anteil starker Kratzer an der totalen Anzahl Kratzer (Man Whitney U-Test nach Siegel 1985).

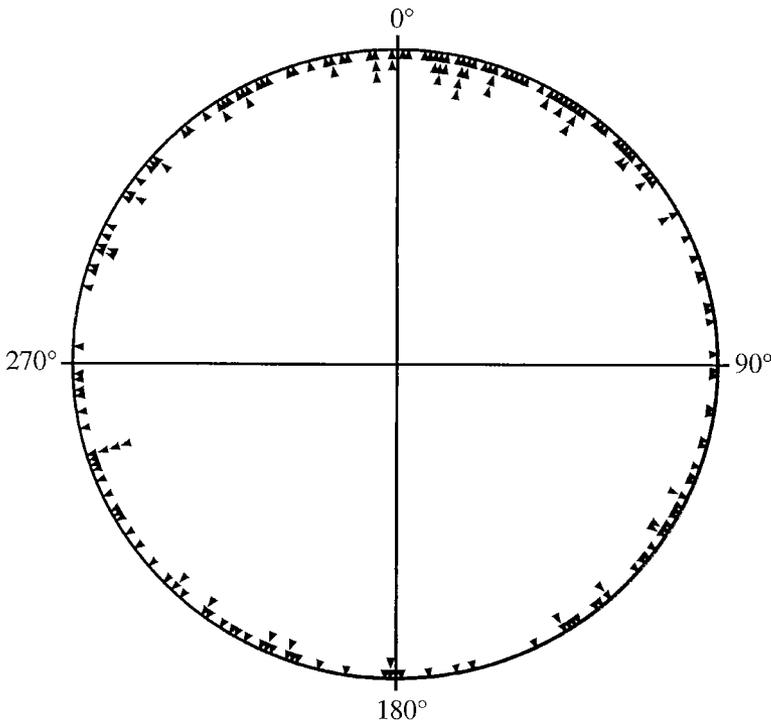


Abb. 2. Verteilung der Winkeldifferenzen zwischen der Vorzugsrichtung des Vogels und der Richtung der Naht im Tipp-Ex[®]-Papierbogen.

Fig. 2. Distribution of the angular differences between the preferred direction of the bird and the joint of the typewriter correcting paper.

Bestimmung der Vorzugsrichtung

Auf dem Tipp-Ex[®]-Papier hinterläßt der Vogel zwei verschiedene Arten von Kratzern. Beim starken Kratzer ist die weiße Beschichtung des Papiers ganz weggekratzt. Er ist im Durchlicht gut erkennbar. Der schwache Kratzer ist hingegen nur bei flacher Aufsicht ($<20^\circ$) im diffusen Gegenlicht als Glanzspur zu erkennen, da dort die Beschichtung angedrückt aber nicht weggekratzt wurde. Als „aktiv“ wurden jene Vögel bezeichnet, welche mehr als 40 Kratzer verursachten. Waren mehr als 40 **starke** Kratzer vorhanden, so wurden in der Regel nur diese gezählt. Für jeden Versuch wurde die Vorzugsrichtung auf folgende drei Arten bestimmt. 1) Visuelle Schätzung: Von Auge wurde die Vorzugsrichtung auf 5° genau geschätzt.

2) Modalrichtung: Die Richtung des 15° -Sektors mit der größten Anzahl Kratzer bezeichneten wir als Modalrichtung. 3) Berechneter Mittelvektor: Aus der Anzahl Kratzer pro Sektor berechneten wir durch Vektoraddition die Vorzugsrichtung des Versuchsvogels und die Länge des Mittelvektors r , welche als Maß für die individuelle Richtungskonzentration verwendet werden kann (Batschelet 1981).

Individuen, welche keine signifikanten Richtungen aufwiesen (Rayleigh-Test, $p > 0.05$) bezeichneten wir als „ungerichtet“ und schlossen sie für die Richtungsanalysen aus. Die Verteilungen der Vorzugsrichtungen, die aus den drei verschiedenen Richtungsbestimmungen (Schätzung, Berechnung und Modalrichtung)

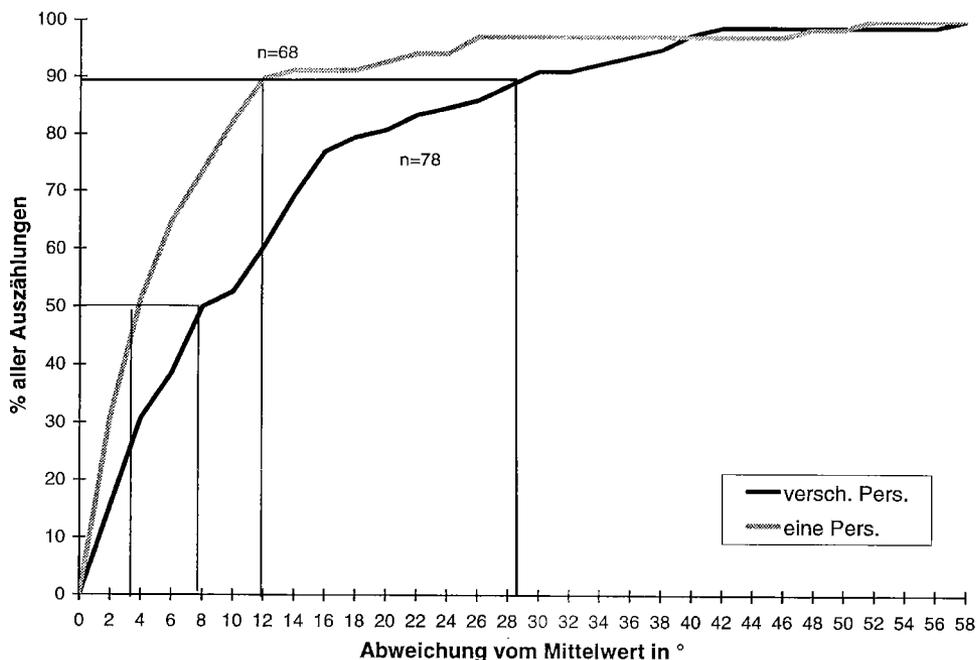


Abb. 3. Prozentuale Summenhäufigkeit der Abweichungen vom Mittelwert für Auszählungen von verschiedenen Personen (dunkel) und von wiederholten Zählungen derselben Person (hell). Insgesamt wurden 78 Zählungen an 10 Versuchsbogen von 9 Personen, bzw. 68 Zählungen an 8 Versuchsbogen durch eine Person durchgeführt.

Fig. 3. Relative frequency of the angular deviation from the mean direction for counts performed by several persons (dark), and for repetitive counts by one person (light). The total numbers of counts were 78 on 10 arcs by 9 persons, and 68 counts on 8 arcs by one person.

resultierten, wurden mit dem Mardia-Watson-Wheeler-Test (Batschelet 1981) verglichen.

Meßfehler der Richtungsbestimmung

Um den Meßfehler der Richtungsbestimmung mittels Vektoraddition abzuschätzen, wurden 10 zufällig ausgewählte Bogen von je 7–9 verschiedenen Personen ausgezählt und von jeder Auszählung der Mittelvektor berechnet. Weitere 8 Bogen wurden von derselben Person je 8 bzw. 9 Mal ausgezählt. Aus allen berechneten Mittelvektoren pro Bogen wurde die mittlere Richtung und die 50 %- bzw. 90 %-Konfidenzintervalle bestimmt.

Ergebnisse

Einfluß der Nahtstelle

Die Verteilung der Winkeldifferenzen zwischen der berechneten Vorzugsrichtung und der Richtung der Naht ist in Abb. 2 dargestellt. Die Vorzugsrichtung korreliert positiv mit der Richtung der Naht ($n=196$, $r^2=0.029$, $p<0.01$).

Richtungsbestimmung

Die Hälfte aller von verschiedenen Personen ermittelten Richtungen bewegten sich in einem Intervall von $\pm 8^\circ$ um die mittlere Richtung. 90 % aller Richtungen lagen in einem Bereich

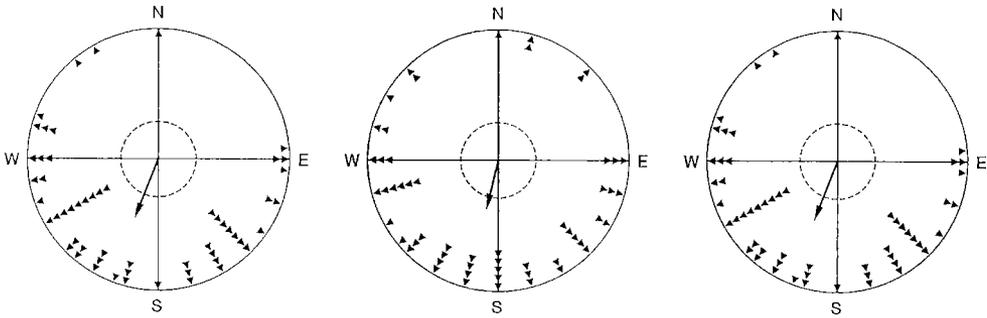


Abb. 4. Verteilung der Vorzugsrichtungen von 55 Teichrohrsängern (*Acrocephalus scirpaceus*) für drei verschiedene Methoden der Richtungsbestimmung. Links: visuelle Schätzung; Mitte: berechneter Mittelvektor nach Verteilung der Kratzer; rechts: Sektor mit der größten Anzahl Kratzer (Modalrichtung). ▲ = Vorzugsrichtung eines Vogels; der Mittelvektor ist als Pfeil mit der Länge r proportional zum Einheitskreis dargestellt; der innere Kreis entspricht dem 1%-Signifikanzniveau (Rayleigh-Test).

Fig. 4. Preferred directions of 55 Reed Warblers (*Acrocephalus scirpaceus*) for three different methods of determining the preferred direction. Left: visual estimation, centre: calculated mean vector using the distribution of scratches, right: direction of the sector with the highest number of scratches (modal direction). ▲ = preferred direction of one bird. The mean vector is indicated as an arrow with the length r relative to the unity circle; the inner circle corresponds to the 1%-limit of significance (Rayleigh-test).

von $\pm 30^\circ$ (Abb. 3). Die Streuungen der mittleren Richtungen für die einzelnen Versuche waren mit der Streuung der Kratzer auf den Tipp-Ex[®]-Papierbogen korreliert ($r=0.88$; $n=10$; $p<0.01$, Streuungen logarithmiert). Bei Vögeln, welche nur knapp signifikante Vorzugsrichtungen aufwiesen, erreichten die Differenzen zwischen einzelnen Bearbeitern z. T. über 90° .

Eine wesentlich kleinere Richtungsstreuung resultierte aus dem mehrmaligen Auszählen des gleichen Tipp-Ex[®]-Bogens durch dieselbe Person. Auch hier zeigte der Versuch mit der geringsten Konzentration der Kratzer die größte Streuung der Einzelresultate. Die maximale Abweichung der ermittelten Vorzugsrichtung vom Mittelwert betrug 52° . 50% aller Auszählungen lagen in einem 4° -Intervall um den Mittelwert, 90% in einem 12° -Intervall.

Die Richtungsverteilungen von 55 Versuchen mit Teichrohrsängern sind getrennt nach Auszählmethoden in Abb. 4 dargestellt. Sie unterscheiden sich weder in der Mittelrichtung noch in der Streuung ($W=0.78$, $df=4$, $p>0.7$, Mardia-Watson-Wheeler). Die größten Diffe-

renzen zwischen Mittelvektor, Modalrichtung und Schätzung ergaben sich bei Versuchen, in denen die Kratzer axial verteilt waren. Für jeden der 55 Teichrohrsänger berechneten wir deshalb durch Verdoppelung der Winkel die Richtung der Achse und die Länge des axialen Mittelvektors r_{ax} (Batschelet 1981, Computer-Programm „broken-axis“ von Holmquist & Sandberg 1991). Damit konnten 5 Versuche mathematisch als „axial“ bezeichnet werden, und anstelle des durch normale Vektoraddition entstandenen Mittelvektors wurde die Richtung der Achse, die näher beim Mittelvektor lag, als Vorzugsrichtung angenommen. Die auf diese Weise korrigierte Richtungsverteilung unterschied sich nicht von der unkorrigierten Verteilung ($W=0.018$, $df=2$, $p>0.6$, Mardia-Watson-Wheeler).

Diskussion

Einfluß der Nahtstelle auf den Versuchsvogel

Die Nahtstelle scheint den Versuchsvogel anzuziehen. In einzelnen Versuchsbogen war auffallend, daß die Kratzer um die Naht herum

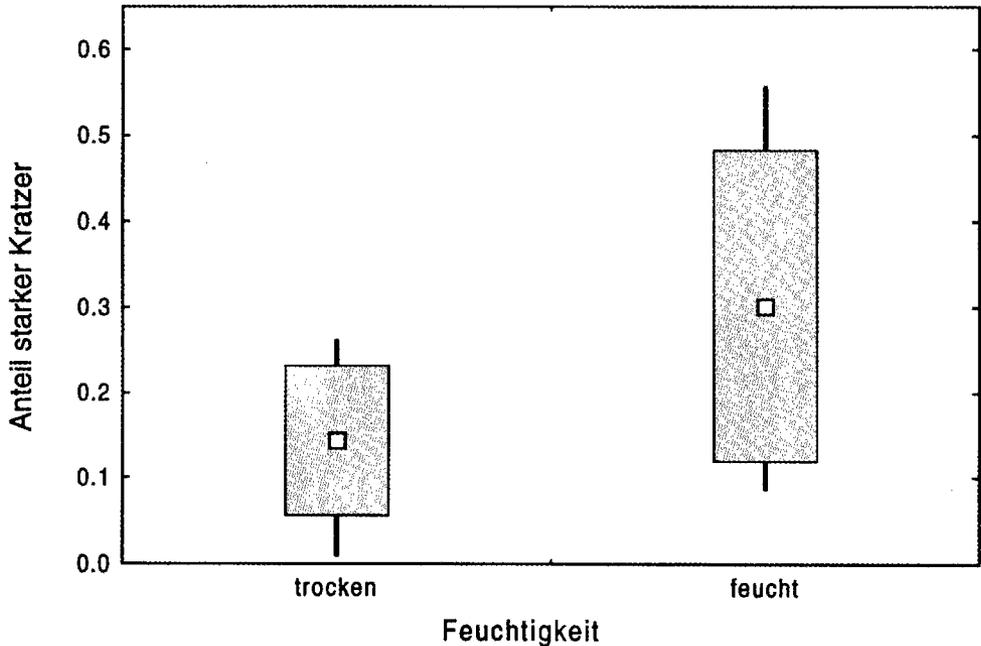


Abb. 5. Anteil starker Kratzer an der Summe aller Kratzer bei hoher (>85 %; n=7) und niedriger (<40 %; n=7) Luftfeuchte. Angegeben sind Mittelwerte, Standardabweichungen, Minima und Maxima.

Fig. 5. Proportion of clear scratches among the total of scratches at times of high (>85 %; n=7) and low (<40 %; n=7) atmospheric humidity. Means, standard deviations, and ranges are indicated.

senkrecht zur Naht standen, d. h. waagrecht verliefen, während die meisten übrigen Kratzer senkrecht zum Käfigrand standen. Einzelne Individuen konnten beobachtet werden, wie sie sich an der Naht festhielten und sogar an ihr hochkletterten. Es empfiehlt sich beim Vorbereiten der Trichterkäfige den Überlappungsbereich des Tipp-Ex[®]-Papieres mit einem dünnen, doppelseitigen Klebeband satt zusammenzufügen und nicht, wie in unserem Fall, nur mit zwei weißen Büroklammern zu fixieren. In den meisten Publikationen über Arbeiten mit Emlen-Trichtern wurde nicht explizit erwähnt, wie das Tipp-Ex[®]-Papier im Trichter befestigt wurde (Beck & Wiltshko 1981, 1983, Helbig & Wiltshko 1987, Neusser 1987, Helbig et al. 1989, Åkesson 1993,

Ehnbom et al. 1993, Åkesson & Sandberg 1994, Åkesson et al. 1995). Häufig wurde beschrieben, daß der Aluminiumtrichter mit Tipp-Ex[®]-Papier „ausgekleidet“ wurde (engl. „covered“ oder „lined“). Aus solchen Angaben ist nicht ersichtlich, wieviele Nahtstellen im Trichter vorhanden waren und ob allenfalls mit einem Nahteffekt gerechnet werden muss. Ein systematischer Fehler kann durch die zufällige Verteilung der „Naht“ in der Versuchsanordnung ausgeschlossen werden, wie es bereits Emlen & Emlen (1966) für jeden richtungsweisenden Faktor in der Trichterkonstruktion empfohlen haben. Weitere solche Störfaktoren stellen zum Beispiel die Laufrichtung des Moskitonetzes oder die Nahtstelle des Schirms dar.

Effekt der Luftfeuchtigkeit

In trockener Luft (<40 % rel. Luftfeuchte) werden bei kleinen, leichten Arten wie dem Teichrohrsänger oder Fitis, trotz teilweise beträchtlicher Aktivität, die Hüpfen des Vogels kaum als im Durchlicht sichtbare Kratzer registriert, sondern nur als im Gegenlicht erkennbare Glanzspuren. Mit zunehmender Luftfeuchtigkeit nimmt das Tipp-Ex[®]-Papier mehr Feuchtigkeit auf, was dazu führt, daß sich die Beschichtung leichter abkratzen läßt und die Versuchsvögel vermehrt starke Kratzer hinterlassen. Es ist anzunehmen, daß nicht nur die aktuelle Luftfeuchtigkeit, sondern auch die Lagerbedingungen die Beschichtung des Papiers beeinflussen. Für die quantitative Analyse der Aktivität eines Versuchsvogels sollten die schwachen Kratzer unbedingt mitgezählt werden, wie es Åkesson (1993) tat (pers. Mitt.). In den meisten Studien wurden aber die Kratzer auf einem Leuchtpult im Durchlicht ausgezählt (Neusser 1987, Helbig et al. 1989, Helbig 1991a, b, Helbig & Wiltshko 1993, Berthold 1995, Muheim 1996). Angaben wie „die gut sichtbaren Kratzer wurden gezählt“ (Helbig & Wiltshko 1987) und „... zählten die erkennbaren Kratzer“ (Beck & Wiltshko 1981) lassen ebenfalls darauf schließen, daß nur die starken Kratzer ausgezählt wurden, da diese auch in Aufsicht leicht zu zählen sind. Vor allem bei Experimenten im Freien dürfte die festgestellte Aktivität der Vögel von der Luftfeuchtigkeit beeinflusst worden sein. Eine allfällige natürliche Aktivitätsreduktion bei hoher Luftfeuchtigkeit, z. B. in Zusammenhang mit Bewölkung, könnte beim Auszählen am Leuchtpult registriermethodisch überdeckt werden.

Da die Vorzugsrichtung aus dem Verhältnis der Anzahl Kratzer zwischen den einzelnen Sektoren berechnet wird, sollte, falls der Tipp-Ex[®]-Papierbogen gleichmäßig feucht ist, die Art der gezählten Kratzer auf die Richtung keinen Einfluß haben. In unseren Daten ergab sich kein Unterschied in den Vorzugsrichtungen in Abhängigkeit der Art der ausgezählten Kratzer. Grundsätzlich sollten auch die schwa-

chen Kratzer mitberücksichtigt werden, insbesondere bei kleinen, leichten Arten, bei geringer Anzahl starker Kratzer und wenn die Gefahr besteht, daß der Bogen z. B. durch die Lagerung ungleichmäßig feucht geworden ist.

Bestimmung der Vorzugsrichtung

Die größere Streuung innerhalb einer Gruppe von verschiedenen Testpersonen im Vergleich zu Auszählungen einer einzigen Person kann durch die größere Erfahrung der Einzelperson gegenüber den Testpersonen erklärt werden. Die Einzelperson hatte zum Zeitpunkt des Tests bereits ca. 400 Versuchsbogen ausgezählt, während das Zählen von Kratzern auf Tipp-Ex[®]-Papier für die meisten anderen Testpersonen neu war. Andererseits erhöht sicherlich auch die individuell unterschiedliche Auszählmethode die Streuung. Man kann, mit den Augen die Sektoren abtastend, jeden Kratzeranfang zu erfassen versuchen, die Zahl der Kratzer in jedem Sektor schätzen oder entlang fiktiver Linien zählen. Es ist auch möglich, Schnittpunkte der Kratzer mit definierten Linien zu zählen, wie es Neusser (1987), Åkesson (1993, 1994), Åkesson & Sandberg (1994), Åkesson et al. (1995) machten. In Abhängigkeit der Zählmethode wichen die Mittelrichtungen nur wenig voneinander ab, während sich die Anzahl Kratzer erheblich unterschieden (bsp. 59 gezählte Kratzer vs. 1296 für den gleichen Versuch). Deshalb ist eine genaue Angabe der Zählmethode unbedingt notwendig, wenn die Zugaktivität bei der Beurteilung der Daten eine Rolle spielt.

Helbig & Wiltshko (1987) schreiben, daß sich die Versuchstrichter im Gelände nur auf 5° genau ausrichten lassen. Unsere Untersuchungen zeigen, daß die Ungenauigkeit, welche beim Auszählen entstehen, größer sind (90 %-Konfidenz-Intervall $\pm 12^\circ$ beim Auszählen durch immer dieselbe Person). Dieser Ungenauigkeit der Richtungsbestimmung mittels Emlen-Trichter ist es womöglich zuzuschreiben, daß bis heute nie höhere Richtungskonzentrationen erzielt worden sind als 95 %-Konfidenzintervalle von $\pm 10^\circ$ (Helbig et al. 1989,

Åkesson 1994, Åkesson & Sandberg 1994, Sandberg & Moore 1996; 95 % Konfidenz-Intervalle aus Tabelle 5.2.1 in Batschelet 1981). Die am stärksten konzentrierte Stichprobe (95 % Konfidenz-Intervall $\pm 9^\circ$, $n = 171$) fanden wir in Åkesson & Sandberg (1994).

Im Gegensatz zu Cherry & Able (1986) konnten wir keine stärker konzentrierte Verteilung der Modalrichtungen im Vergleich zu den durch Vektoraddition berechneten Richtungen feststellen. Bei einer genügend großen Stichprobe dürften die drei Methoden die gleichen Resultate ergeben. Einzelne erhebliche Unterschiede treten bei bimodalem Verteilungsmuster der Kratzer auf.

Das Schätzen der Mittelrichtung betrachten wir als sinnvolle Methode, um während der Feldsaison zu verfolgen, wie sich die Versuchsvögel verhalten. In Fällen, wo für die Datenanalyse die Gesamtzahl der Kratzer nicht interessant war, wurden auch Richtungsanalysen mit geschätzten Richtungen durchgeführt (Rabøl 1979, 1994, Cherry & Able 1986, Mouritsen 1998). Allerdings gilt es auch hier ein klares Kriterium für die Unterscheidung von aktiven und inaktiven Individuen anzugeben.

Der Mittelvektor hat den Vorteil, daß er kontinuierlich verteilte Resultate liefert, was die Anwendung statistischer Tests vereinfacht. Zusätzlich erhält man ein Maß für die Konzentration der individuellen Richtung, welche allenfalls als Maß für die Motivation oder Orientierungsfähigkeit verwendet werden kann. Bei kleinen Stichproben können bimodale Verteilungen eventuell die Resultate nachhaltig beeinflussen. Helbig et al. (1989), Helbig (1991a, b), Åkesson et al. (1995) und Muheim (1996) korrigierten die Richtungen für axial verteilte Kratzmuster wie oben beschrieben. In unseren eigenen Daten war kein signifikanter Einfluß der ca. 9 % axial verteilten Versuche auf die gesamte Richtungsverteilung nachweisbar.

Grundsätzlich stellten wir fest, daß trotz der weitverbreiteten Anwendung dieser Untersuchungsmethode oft exakte Angaben zum verwendeten Auswertungsverfahren fehlen.

Während die Richtungsbestimmung weniger anfällig auf unterschiedliche Messmethoden ist, zeigen sich bei der Bestimmung der Aktivität erhebliche Differenzen.

Dank

Für die Unterstützung der Arbeit bedanken wir uns beim Schweizerischen Nationalfonds (ProjektNr.: 31-43242.95), der Silva Casa Stiftung, der Schweizerischen Vogelwarte Sempach und dem Zoologischen Museum Zürich. Herzlichen Dank an den Projektleiter Prof. Dr. B. Bruderer für die tatkräftige Unterstützung und das Unterbringen unseres Teilprojektes im Gesamtprojekt. Besonderer Dank gilt denjenigen, welche beim Auszählen der Kratzer mithalfen, namentlich E. Bächler, A. Brunner, S. Gammeter, M. C. Kamke, P. Kehrl, A. Meyer, J. Meyer, R. Nievergelt, A. Rütschi und B. Tschirren. Wertvolle Anregungen für die Durchführung der Versuche und die Auswertungen lieferten R. Muheim und S. Åkesson. Bei M. Kestenholz und I. Steiner bedanken wir uns freundlich für die Durchsicht des Manuskripts.

Literatur

- Able, K. P. (1977): The orientation of passerine nocturnal migrants following offshore drift. *Auk* 94: 329–330.
- Åkesson, S. (1993): Effect of geomagnetic field on orientation of the Marsh warbler *Acrocephalus palustris* in Sweden and Kenya. *Anim. Behav.* 46: 1157–1167.
- Åkesson, S. (1994): Comparative orientation experiments with different species of passerine long-distance migrants: effect of magnetic field manipulation. *Anim. Behav.* 48: 1379–1393.
- Åkesson, S. (1995): Avian migratory orientation: geographic, temporal and geomagnetic effects. Department of Ecology-Animal Ecology; Lund University, Sweden 1995.
- Åkesson, S. & Sandberg, R. (1994): Migratory orientation of passerines at dusk, night and dawn. *Ethology* 98: 177–191.
- Åkesson, S., Ottosson, U. & Sandberg, R. (1995): Bird orientation: displacement experiments with young autumn migrating wheatears *Oenanthe oenanthe* along the Arctic coast of Russia. *Proc. R. Soc. London B* 262: 189–195.
- Batschelet, E. (1981): *Circular Statistics in Biology*. London.
- Beck, W. & Wiltshko, W. (1981): Trauerschnäpper *Ficedula hypoleuca* orientieren sich nichtvisuell mit Hilfe des Magnetfeldes. *Vogelwarte* 31: 168–174.

- Beck, W. & Wiltschko, W. (1983): Orientation behaviour recorded in registration cages: a comparison of funnel cages and radial perch cages. *Behaviour* 87: 145–156.
- Beck, W. & Wiltschko, W. (1988): Magnetic factors control the migratory direction of Pied flycatchers *Ficedula hypoleuca*. *Acta XIX Congr. Int. Ornithol.* Vol II: 1955–1962.
- Berthold, P. (1995): Microevolution of migratory behaviour illustrated by the Blackcap *Sylvia atricapilla*: 1993 Witherby Lecture. *Bird Study* 42: 89–100.
- Bingman, V. P. (1984): Night sky orientation of migratory Pied flycatchers raised in different magnetic fields. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 15: 77–80.
- Bruderer, B. & Neusser, V. (1982): Nächtliche Aktivität und „Heimfinden“ beim Hausrotschwanz *Phoenicurus ochruros*. *Orn. Beob.* 79: 145–157.
- Cherry, J. D. & Able, K. P. (1986): An alternative method for the analysis of Emlen funnel data. *Auk* 103: 225–227.
- Ehnbom, S., Karlsson, L., Ylvén, R. & Åkesson, S. (1993): A comparison of autumn migration strategies in Robins *Erithacus rubecula* at a coastal and an inland site in southern Sweden. *Ring. & Migr.* 14: 84–93.
- Emlen, S. T. & Emlen, J. T. (1966): A technique for recording migratory orientation of captive birds. *Auk* 83: 361–367.
- Helbig, A. J. (1991a): Inheritance of migratory direction in a bird species: a cross-breeding experiment with SE- and SW-migrating blackcaps *Sylvia atricapilla*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 28: 9–12.
- Helbig, A. J. (1991b): SE- and SW-migrating Blackcap *Sylvia atricapilla*. *J. Evol. Biol.* 4: 657–670.
- Helbig, A. J. (1991c): Experimental and analytical techniques used in bird orientation research. In: Berthold, P. (ed.): *Orientation in birds*: 270–306. Basel.
- Helbig, A. J. (1994): Genetic basis and evolutionary change of migratory directions in a European passerine migrant *Sylvia atricapilla*. *Ostrich* 65: 157–159.
- Helbig, A. J., Berthold, P. & Wiltschko, W. (1989): Migratory orientation of Blackcaps *Sylvia atricapilla*: Population-specific shifts of direction during the autumn. *Ethology* 82: 307–315.
- Helbig, A. J. & Wiltschko, W. (1987): Untersuchungen populationspezifischer Zugrichtungen der Mönchsgrasmücke *Sylvia atricapilla* mittels der Emlen-Methode. *J. Ornithol.* 128: 311–316.
- Helbig, A. J. & Wiltschko, W. (1993): Orientierung nachts ziehender Vögel: Welche Rolle spielen Himmelsfaktoren zur Zeit des Sonnenuntergangs? *Baltic Birds VI*: 61–75.
- Holmquist, B. & Sandberg, R. (1991): The broken axis approach – a new way to analyze bi-directional data. *Experientia* 47: 845–851.
- Kramer, G. (1949): Über Richtungstendenzen bei der nächtlichen Zugruhe geklügter Vögel. In: Mayr, E. & Schüz, E. (eds.): *Ornithologie als biologische Wissenschaft*: 269–283. Heidelberg.
- Merkel, F. W. & Wiltschko, W. (1965): Magnetismus und Richtungsfinden zugunruheriger Rotkehlchen *Erithacus rubecula*. *Vogelwarte* 23: 71–77.
- Moore, F. R. (1987): Moonlight and the Migratory Orientation of Savannah Sparrows *Passerculus sandwichensis*. *Ethology* 75: 155–162.
- Moore, F. R. & Phillips, J. B. (1988): Sunset, skylight polarization and the migratory orientation of Yellow-rumped warblers, *Dendroica coronata*. *Anim. Behav.* 36: 1770–1778.
- Mouritsen, H. (1998): Redstarts, *Phoenicurus phoenicurus*, can orient in a true-zero magnetic field. *Anim. Behav.* 55: 1311–1324.
- Muheim, R. (1996): Orientation of night- and day-migrating passerines at the alpine pass Col de Bretolet. Diplomarbeit, Zoologisches Institut, Universität Zürich.
- Neusser, V. E. (1987): Richtungsbevorzugung von Mönchsgrasmücken *Sylvia atricapilla* während der Herbstzugunruhe. Vergleich zweier Populationen mit verschiedenen Zugrichtungen. *Ethology* 74: 39–51.
- Nievergelt, F., Liechti, F. & Bruderer, B. (1999): Orientation cage experiments versus radar observations. *J. Exp. Biol.* 202: 2225–2231.
- Ottosson, U., Sandberg, R. & Pettersson, J. (1990): Orientation cage and release experiments with migratory Wheatears *Oenanthe oenanthe* in Scandinavia and Greenland: The importance of visual cues. *Ethology* 86: 57–70.
- Rabøl, J. (1979): Magnetic orientation in night-migrating passerines. *Ornis Scand.* 10: 69–75.
- Rabøl, J. (1994): Compensatory orientation in Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca* following a geographical displacement. *Dansk Orn. Foren. Tidsskr.* 88: 171–182.
- Rabøl, J. (1995): Compensatory orientation in juvenile Garden Warblers *Sylvia borin* and Redstarts *Phoenicurus phoenicurus* following a geographical displacement. *Dansk Orn. Foren. Tidsskr.* 89: 61–65.
- Ralph, J. C. (1978): Disorientation and possible fate of young passerine coastal migrants. *Bird-Banding* 49: 237–247.

- Sandberg, R. & Moore, F.R. (1996): Migratory orientation of Red-eyed vireos *Vireo olivaceus* in relation to energetic condition and ecological context. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 39: 1–10.
- Sauer, F. (1957): Die Sternorientierung nächtlich ziehender Grasmücken *Sylvia atricapilla*, *borin* und *curruca*. *Z. Tierpsychol.* 14: 29–70.
- Sauer, F. & Sauer, E.M. (1960): Star navigation of nocturnal migrating birds. *Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol.* 25: 463–473.
- Schneider, T., Thalau, H.P., Semm, P. & Wiltschko, W. (1994): Melatonin is crucial for the migratory orientation of Pied flycatchers *Ficedula hypoleuca*. *J. exp. Biol.* 194: 255–262.
- Siegel, S. (1985): Nichtparametrische statistische Methoden. Eschborn bei Frankfurt.
- Wiltschko, W. (1968): Über den Einfluss statischer Magnetfelder auf die Zugorientierung der Rotkehlchen *Erithacus rubecula*. *Z. Tierpsychol.* 25: 537–558.
- Wiltschko, W. & Wiltschko, R. (1988): Magnetic orientation in birds. In: Johnston, R. F. (ed.): *Current Ornithology* Vol. 5.: 67–121. New York.
- Angenommen: 23. April 1999